

Biologická olympiáda 2023–2024, 58. ročník,
přípravný text pro kategorie A, B

Host do domu, hůl do ruky!



Kateřina Bezányiová, Ivan Čepička, Albert František Damaška,
Daniel Elleder, Benedikt Janda, Michael Mikát, Martin Trávníček,
Kateřina Trejbalová, Radek Vítek

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy
Ústřední komise Biologické olympiády

Poděkování za odborné komentáře:

RNDr. Alena Drda Morávková, Ph.D.

prof. RNDr. Adam Petrušek, Ph.D.

Mgr. Michal Šulc, Ph.D.

doc. RNDr. Jan Votýpka, Ph.D.

Poděkování za pedagogické připomínky:

RNDr. Jana Dobroruková

RNDr. Milan Dundr, CSc.

RNDr. PhDr. Ivo Králíček, Ph.D.

Mgr. Petr Šíma

Poděkování za spolupráci:

Bc. Šimon Zeman

Bc. Jaromíra Zálišová

Tvorba studijního textu byla podpořena Ministerstvem školství, mládeže a tělovýchovy v rámci Výzvy na podporu ústředních kol vědomostních soutěží v roce 2023, č.j.: MSMT-22244/2022-2

Biologická olympiáda 2023–2024, 58. ročník,
přípravný text pro kategorie A, B

Host do domu, hůl do ruky!

Kateřina Bezányiová, Ivan Čepička, Albert František Damaška,
Daniel Elleder, Benedikt Janda, Michael Mikát, Martin Trávníček,
Kateřina Trejbalová, Radek Vítek

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERZITY KARLOVY
ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

Praha 2023

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

www.biologicka-olympiada.cz

OBSAH

CO ČEKAT OD BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY V KATEGORIÍCH A & B?	1
ÚVOD	4
1 HOST DO GENOMU	7
1.1 O genomu, genech a jejich fungování (<i>K. Bezányiová, B. Janda</i>)	7
1.2 Viry jako parazité buněk (<i>M. Trávníček</i>)	11
1.3 Viry jako parazité genomu (<i>M. Trávníček</i>)	16
1.4 Transpozony, všudypřítomní parazité genomu (<i>D. Elleder, K. Trejbalová</i>)	24
1.5 Promovaní (genoví) inženýři... (<i>R. Vítek</i>)	36
1.6 Introgrese a hybridizace (<i>A. F. Damaška</i>)	39
1.7 Priony (<i>A. F. Damaška</i>)	46
2 HOST DO BUŇKY	51
2.1 Vznik semiautonomních organel symbiogenezí (<i>I. Čepička</i>)	51
2.2 Intracelulární parazité (<i>K. Bezányiová</i>)	63
3 HOST DO ORGANISMU	75
3.1 Pronikání do živočišného hostitele (<i>K. Bezányiová</i>)	76
3.2 Přežívání parazitů v hostiteli (<i>K. Bezányiová</i>)	82
3.3 Vycestování z hostitele (<i>K. Bezányiová</i>)	89
4 HOST DO PROSTŘEDÍ	94
4.1 Šíření organismů a biologické invaze (<i>A. F. Damaška</i>)	94
4.2 Nezvaní hosti při páření, v příbytcích a v rodinách (<i>K. Bezányiová, B. Janda, M. Mikát</i>)	114
DOPORUČENÁ LITERATURA	138

CO ČEKAT OD BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY V KATEGORIÍCH A & B?

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

1) Jak funguje BiO AB a kam lze postoupit?

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

2) Z čeho se skládá vlastní soutěž?

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

3) O čem jsou úkoly v BiO?

Každý rok má Biologická olympiáda dané téma, které většinou volíme tak, aby pokrývalo široké spektrum biologických fenoménů. Proto zpravidla není tématem BiO nějaká konkrétní skupina organismů (třeba obratlovci) nebo jeden konkrétní obor (třeba imunologie). Cílem BiO je především rozvíjet středoškolské učivo biologie o další zajímavá témata, a představit biologii jako obor. To je také důvod, proč se Biologická olympiáda zpravidla **nezabývá lékařstvím** a medicínská témata jsou v ní vždy představována v kontextu biologickém, nikoli klinickém. Stejným způsobem BiO přistupuje také k dalším aplikovaným oborům (např. **zemědělství**). BiO také neslouží jako příprava k přijímacím zkouškám na vysoké školy, přestože zejména u přijímacích zkoušek na přírodovědné obory může účast v BiO napomoci a úspěšní řešitelé mohou být na mnoho škol přijati bez přijímaček. **Úlohy** ve všech kolech BiO vycházejí z **přípravného textu (této brožury)** a týkají se tématu daného ročníku. To však neznamená, že k jejich kompletnímu splnění je třeba naučit se brožuru nazpaměť. Tematicky z ní sice vycházejí, avšak je u nich třeba zapojit též vlastní myšlení, praktické schopnosti a další znalosti na úrovni středoškolského učiva biologie. Úlohy školního kola obou kategorií, a zejména úlohy vyšších kol pro kategorii B, se nebudou podstatně opírat o informace psané **šedým textem**, který se obvykle věnuje náročnější problematice. Často také obsahuje konkrétní příklady molekul nebo organismů coby doplněk k probíranému. Ještě jednou proto zdůrazňujeme, že cílem není se brožuru „nabíflovat“ – důležitější je se zaměřit na obecné principy přiblížené hlavně černým textem. **Test všeobecných biologických znalostí** pak obsahuje otázky ze všech oblastí biologie a z přípravného textu **nevychází**.

4) Jak jsou úkoly v BiO hodnoceny?

Test všeobecných biologických znalostí.

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

Příklad hodnocení testu krajského/ústředního kola:

1. Vyberte organismus/organismy patřící mezi savce.
 - a) čejka chocholátá (*Vanellus vanellus*)
 - b) prase divoké (*Sus scrofa*)
 - c) rejsek vodní (*Neomys fodiens*)
 - d) okoun říční (*Perca fluviatilis*)
 - e) výr velký (*Bubo bubo*)

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

Poznávčka.

Poznávčka organismů se skládá z položek, vybraných ze Seznamu přírodnin pro poznávčku BiO AB (dostupný online na webu BiO, dále jen Seznam). V krajských kolech je navíc možná odchylka od Seznamu v rozsahu 10 % poznávčky, v ústředním kole pak v poznávčce můžete najít až 20 % organismů mimo Seznam. Někdy budete mít za úkol uvést jen rodové jméno, případně jméno čeledi, řádu nebo kmene organismu. To je u daného objektu vždy viditelně uvedeno. Do soutěžního archu můžete uvést české nebo vědecké jméno organismu. Uznávány jsou platné varianty jmen, tedy platné vědecké jméno a platná česká jména. Pokud má organismus více používaných českých jmen, než je uvedeno v Seznamu, uznává komise zpravidla varianty uvedené v taxonomické databázi BioLib. Pokud uvedete správné rodové, ale chybně druhové jméno, anebo uvedete jen jméno rodové, získáte 0,5 bodu. Přesný způsob hodnocení poznávčky a příklad užití najdete v předmluvě Seznamu.

Úlohy, terénní úloha a speciální poznávčka.

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

5) Distribuce brožur.

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

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

ÚVOD

Ještě před tím, než se plně ponoříme do tématu letošního ročníku, projdeme si v úvodu strukturu textu a zároveň ozřejmíme několik základních pojmů. Ústředním motivem pro tento rok bude problematika nezvaných hostů. Kdo a hlavně kam by se měl vtírat? V diskuzi se nemusíme omezovat na samotné organismy. Při zkoumání živých soustav se můžeme zaměřit na fenomény různého měřítka. Od molekul přes buňky, jednotlivé organismy, společenstva až celé ekosystémy. Přípravný text je tak rozdělen podle právě nastíněné hierarchie.

Hlavními hrdiny 1. kapitoly Host do genomu jsou viry. Pro orientaci v této části textu je podstatný základní přehled v oblasti molekulární biologie, proto důrazně apelujeme na všechny, aby věnovali pozornost úvodu kapitoly, ve kterém jsou potřebné mechanismy a pojmy vysvětleny. Vzhledem k tomu, že se jedná o obecné principy, jejich znalost uplatníte nejen při další četbě, ale i testech teoretických znalostí, či při dalším studiu biologie.

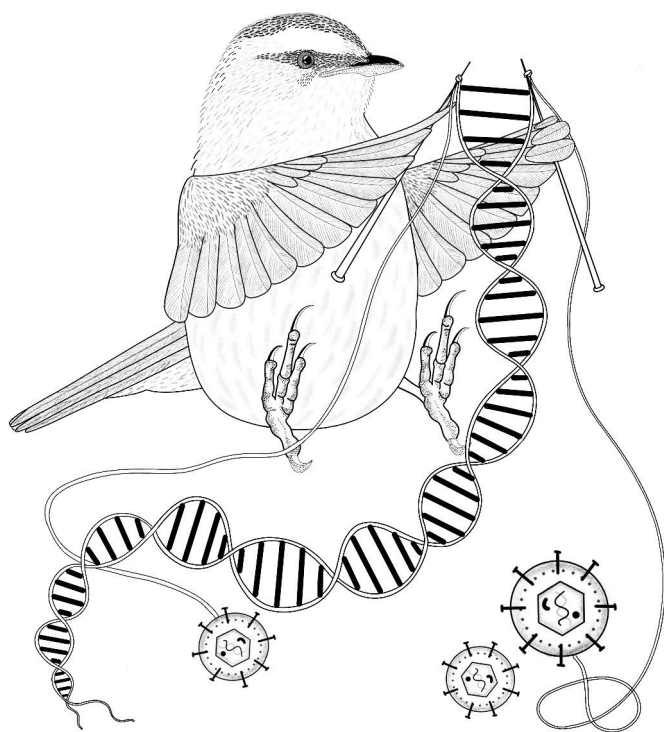
V následujících kapitolách 2. Host do buňky, 3. Host do organismu a 4. Host do prostředí, se dostáváme definitivně na pole živých organismů, a je proto třeba si společně preventivně prodiskutovat problematiku symbiózy. Výraz se často i v populárně naučné literatuře a některých učebnicích používá pro vztah dvou organismů, ze kterého mají oba dva prospěch. **Symbióza** je však pouze obecný výraz pro libovolné úzké soužití (vztah) dvou a více organismů. Z takového vztahu mohou benefitovat oba, pak daný vztah označujeme pojmem **mutualismus** – jedním z nejznámějších příkladů je harmonie mezi klaunem očkátým a mořskou sasankou. V opačném případě může jeden z druhů ze soužití získávat výhody na úkor druhého druhu. Pak hovoříme o **parazitismu**, nebo **predaci**. Hranice mezi těmito dvěma stavy bývá někdy velice tenká. Proto, ačkoli by se nám vybavily lehce příklady od obou pojmů, necháme si jejich vysvětlení do samotného textu, kde bude více prostoru. Jako bonus si však dovolíme ještě malé etymologické okénko. Na rozdíl od mutualismu, který má relativně nudný původ ve francouzštině, parazitismus zažil zajímavější vývoj. Parásitos bylo ve starověkém Řecku označení pro člověka významného postavení, který se směl účastnit hostin na počest bohů. Samo označení znamenalo pouhého spolustolovníka. V průběhu století ztratil parazit své výsady a stal se pouze šaškem, který se výměnou za zábavu stolujících mohl z hostiny také najíst. Někdy však byl už jen pouhým příživníkem, který si bral ze stolu a zpět nijak nepřispíval. Opravdu negativní konotace dnešního pojetí pocházejí až z novověku.

Mutualismus a parazitismus jsou tedy krajní případy symbiózy. Vedle nich rozlišujeme dále případy, kdy pro jeden z druhů má soužití neutrální význam (nepomáhá mu, ale ani mu neškodí). Zde rozlišujeme **komenzálismus** a **amenzálismus**. Mezi klasické příklady komenzálismu patří některé organismy střevní mikroflóry, z nichž my jako hostitelé nemáme žádný užitek, ani nám neškodí, nicméně tyto organismy

benefitují ze stálého prostředí a přísunu pro nás nestrávitelných živin v našem trávicím traktu. Při amenzálismu je situace opačná – zatímco jeden z druhů je soužitím neovlivněn, ostatním jeho přítomnost škodí. Příkladem budiž houba *Penicillium*, jejíž metabolity (známý penicilin) zabíjí řadu bakterií.

Poslední variantou symbiózy je případ, kdy vztah negativně ovlivňuje všechny zúčastněné. Tato situace je vám jistě dobře známá a občas ji zažíváte sami na vlastní kůži. Do jisté míry je podstatou Biologické olympiády samotné. Ano, je to **kompetice**. Stav, který žene veškerá jsoucna k neustálému zdokonalování svých schopností soutěžit o zdroje s těmi ostatními. Zdůrazňujeme, že tento studijní text je materiálem pouze podpůrným. Nemůžeme tedy slíbit, že jeho přečtení vám v tomto případě vnitrodruhové kompetice zajistí úspěch. Pevně však věříme, že vám přiblíží několik z mnoha fascinujících fenoménů biologie a pomůže tak k hlubšímu pochopení světa kolem nás.

Přejeme příjemnou četbu!



1. HOST DO GENOMU

1.1 O genomu, genech a jejich fungování

Tato kapitola se věnuje entitám (jsoucnu, chceme-li „něčemu“) na pomezí živých soustav a neživého shluku organické hmoty. Těmito bájnými (ne)tvory není nikdo jiný než viry. O tom, co jsou zač a čeho všeho jsou schopní se ještě dočteme. Zjednodušeně by se však dalo říci, že jsou takovými samozvanými hosty do genomu ostatních organismů. Co je to ale ten genom?

Genom zahrnuje veškerou genetickou informaci organismu. V případě normální lidské tělní buňky si tedy pod pojmem genom můžeme představit jak genetickou informaci zachycenou ve **46 chromozomech** v jádře (**jaderný genom**), tak výrazně drobnější **mitochondriální genom** zahrnující genetickou informaci obsaženou v buněčných organelách mitochondriích. Kromě genetické informace obsažené v genomu potřebuje buňka ještě jednu věc. Návod, jak s touto informací pracovat. Tímto návodem je tzv. **genetický kód**. Termíny „genetická informace“ a „genetický kód“ bývají často zaměňovány, a proto se nad nimi chvíli pozastavíme. Genetickou informaci si můžeme představit jako určitý text. Tento text obsahuje informace, na základě kterých jsou tvořeny látky (bílkoviny), které dále řídí celý chod organismu. Genetický kód jsou pak pravidla, podle kterých se tento text má číst, respektive překládat.

Bílkoviny (jinak také **proteiny**) jsou zodpovědné za všechny základní metabolické pochody v buňce. Z hlediska využití a tvaru jsou pak logicky velmi různorodé. Kolagen, hemoglobin, protilátky, enzymy... to všechno jsou bílkoviny (proteiny). Jak ale z prostého návodu, tedy genu kódujícího určitou bílkovinu, dostaneme výsledný produkt? Pojdme si **proteosyntézu** (tvorbu bílkovin) společně osvětlit. Bílkoviny se skládají z **aminokyselin**, které jsou navzájem propojeny specifickou vazbou. Těto vazbě se říká **peptidová**, řetězce aminokyselin spojených peptidovou vazbou pak označujeme jako **peptidy**. Řetězením aminokyselin získáme postupně dipeptid, tripeptid atd. S tím, že od 11 členů označujeme řetězce aminokyselin spojených peptidovou vazbou jako polypeptidy. Bílkoviny tím pádem můžeme chápat jako polypeptidy. Každá aminokyselina má jiné vlastnosti, a tak pořadí, respektive kombinace aminokyselin v bílkovině, značně ovlivňuje její vlastnosti a funkci.

Určitý úsek genetické informace (část **DNA**) je v buňkách živých organismů přepsána – **transkribována** – do **RNA**. K tomuto procesu dochází v jádře (u eukaryotických buněk) a je tím zajištěno, že se DNA nedostane do cytoplazmy, kde by mohla být poškozena. Jádro tak opouští RNA, na kterou v cytoplazmě nasedají **ribozomy**. V ribozomech přijde na řadu genetický kód, podle kterého je, podobně jako dle slovníku, překládána – **translatována** – informace z RNA do proteinů. Každý triplet (trojice) nukleotidů, kóduje konkrétní aminokyselinu. Na tripletu postupně dosedají malé komplementární jednotky tRNA („přenašecí“ transferová RNA = tRNA), na které jsou navázány konkrétní aminokyseliny. Po nasednutí dojde k připojení ami-

nokyseliny do peptidového řetězce a odloučení již vyprázdněné tRNA. Postupně tak vznikne celý polypeptid, který se postupně složí do konkrétního tvaru, který má rozhodující vliv na konečnou funkčnost bílkoviny. To vše už jste pravděpodobně někdy slyšeli. Jedná se o tzv. **centrální dogma molekulární biologie**. To praví, že DNA je přepisována (transkribována) na RNA a RNA je na základě genetického kódu přeložena (translatována) do sekvence aminokyselin spojených peptidovou vazbou v polypeptid (bílkovinu). Celý proces však není tak přímočarý, jak by se na první pohled mohl zdát. Pojďme se na některé fáze proteosyntézy podívat ještě v detailu.

Už samotná transkripce (přepis). Těžko si představit, že něco tak komplexního se děje samo o sobě. Transkripci, a tedy syntézu RNA řetězce, zajišťuje konkrétní enzym (vzpomeňte: bílkovina katalyzující biochemickou reakci). Tento enzym se jmenuje **RNA-polymeráza**, v průběhu textu se setkáte s dalšími polymerázami, je proto dobré si zapamatovat, že tyto enzymy už z podstaty svého názvu zajišťují syntézu nějakého polymeru. Polymer je pak obecný výraz pro makromolekulu = velkou molekulu složenou z mnoha dalších podjednotek. Všechny polymerázy, se kterými se setkáte, pak vytváří dva typy polymerů: ribonukleovou kyselinu (RNA), nebo deoxyribonukleovou kyselinu (DNA).

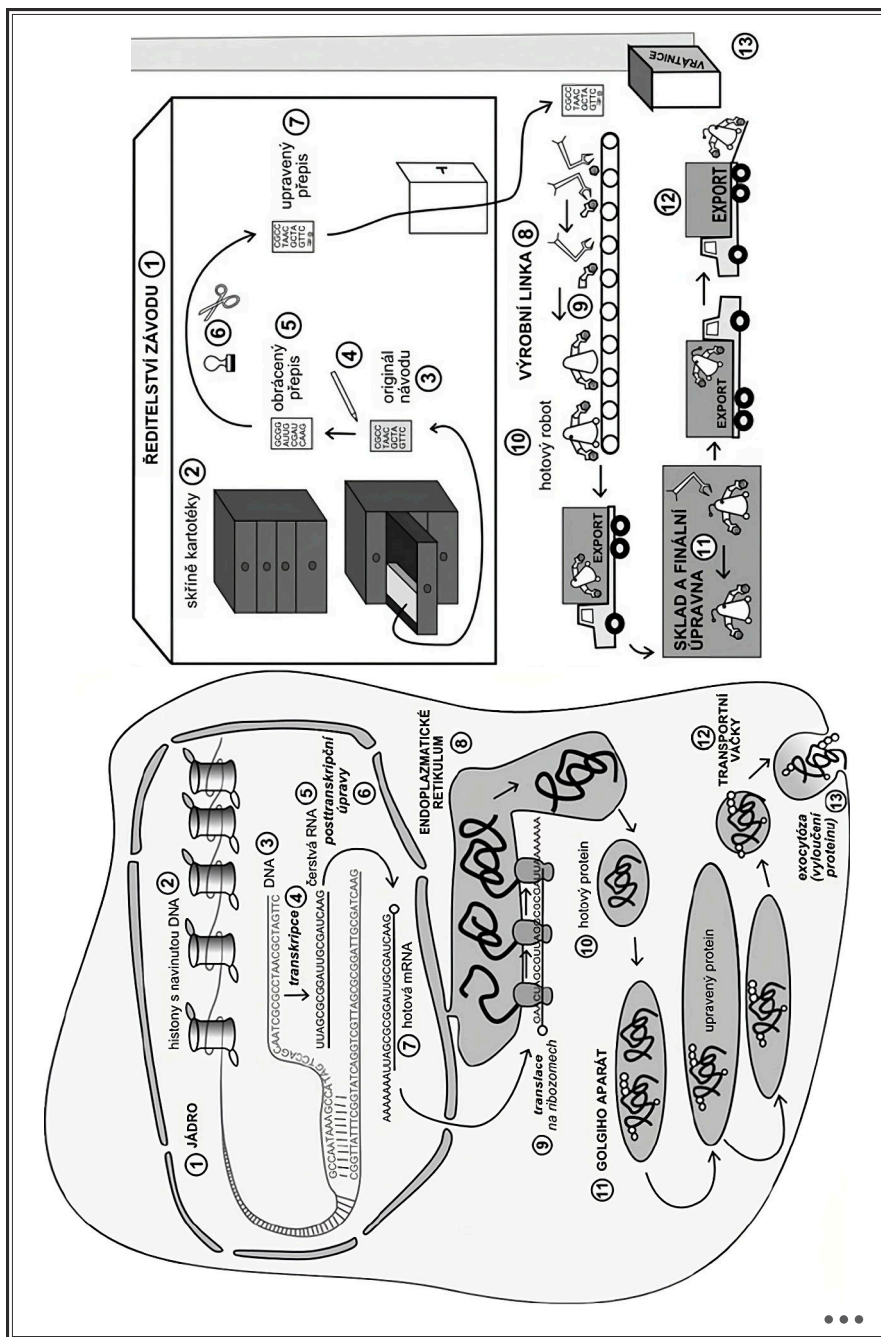
RNA transkript (přepis) konkrétního úseku DNA sám o sobě ještě jádro neopouští. DNA obsahuje řadu úseků, které nic nekódují, a to i v rámci jednotlivých genů. Takovým vnitrogenovým úsekům se říká **introny**. Introny jsou vystřiženy z původního řetězce RNA. Výsledná RNA, která slouží jako templát (podklad) pro tvorbu bílkovin, tak obsahuje již pouze kódující úseky, tzv. **exony**. Výsledný řetězec RNA, který opouští jádro buňky se označuje jako **mRNA** – podle anglického označení *messenger RNA* (RNA posel). Nesestřiženou RNA tak budeme označovat jako pre-mRNA. Tyto názvy si můžeme dobře zapamatovat i podle toho, že nesestřižená RNA je vlastně nedozrálá, anglicky *premature* → pre-mRNA, a sestřižená je zralá pro opuštění jádra – anglicky *mature* → mRNA. V celé té skrumáži názvů a písmenek bychom se mohli lehce ztratit, vše to ale na sebe pěkně logicky navazuje. Z DNA vznikne transkripcí (přepisem) pre-mRNA. To je přímý přepis konkrétního úseku DNA. Ten ale obsahuje řadu sekvencí, které nekódují žádnou aminokyselinu. Proto i pre-mRNA obsahuje řadu sekvencí, které nekódují žádnou aminokyselinu. Tyto sekvence jsou z pre-mRNA vystřiženy – zůstávají tedy uvnitř jádra – a říkáme jim introny. Jádro pak opouští již sestříhaný řetězec, „posel“ = mRNA. Sekvence na mRNA jdou ven z jádra, proto k nim sedí název exon – ty, co odcházejí. Název exon však nevzniknul z anglického *exit* (pro východ), ale z *expressed region* (zkráceně ex-on) a odkazuje na další důležitý pojem: genovou expresi – tedy proces tvorby proteinu či funkční RNA na základě aktivity daného genu. Rovněž název intron je zkrácenina slov *intra-genic region* – tedy oblast uvnitř genu, která nebude přeložena do proteinu (a tedy tzv. neexprimuje).

Zároveň nyní visí ve vzduchu otázka. Jak se rozhodne v jádře o tom, který gen zrovna exprimovat? Některé bílkoviny jsou v buňce, potažmo organismu, potřeba

neustále, jiné naopak ve velmi konkrétní moment (protilátky, hormony, trávicí enzymy...). V první řadě jsou to opět další proteiny nasedající na vlákno DNA, které regulují práci RNA-polymerázy. Tímto způsobem je však efektivně regulován konkrétní gen, či skupina genů. Regulaci v daleko větším rozsahu zajišťují změny tvaru samotné molekuly DNA. Lidský genom by v průměru měřil kolem 2 metrů. Je tedy samozřejmě, že v jádře musí být DNA různě smotána. Notoricky známými útvary ze specificky zamotané a zakroucené DNA jsou chromozomy. Tak, jak je známe z obrázků v učebnicích, se v buňce nachází jen při jejím dělení. Jedná se o tzv. kondenzovanou podobu, kdy je DNA velmi hustě smotána, aby byla co nejkompaktnější a bylo ji možné co nejsnadněji přesunout (vzpomeňme, že při buněčném dělení se chromozomy rozchází do dvou dceřiných buněk). Po většinu života buňky jsou však chromozomy alespoň částečně dekonzenzované (rozmotané), aby bylo vlákno DNA volné a přístupné enzymům RNA-polymerázy.

A právě rozmotávání a smotávání určitých úseků DNA je způsob, jak regulovat transkripci velkého množství genů najednou. Aby bylo možné účinně regulovat, který úsek DNA bude smotaný, je vlákno namotáno na proteinové špulky – **histony**. A podobně jako nit musí být rozvolněna ze špulky, aby bylo možné ji použít pro šití, i DNA je při expresi rozvolněná od histonů. Další molekuly, které se váží na histony nebo samotnou DNA, pak mohou ovlivnit míru jejího namotání i míru exprese.

Pro shrnutí probíraného tématu si dovoluujeme ještě parafrázovat příklad buňky k továrně z **brožury 48. ročníku BiO**, graficky znázorněné na **obr. 1.1**. Jádro představuje v tomto modelu ředitelství, ze kterého jsou originály návodů (geny) uskladněny ve svítcích (DNA namotaná na histonech) a přepisovány na kopie (pre-mRNA). Původní kopie jsou dále upravovány do stavu, v němž jsou poslány z jádra ven (mRNA). Na výrobních linkách (ribosomech) se podle výrobního protokolu (genetického kódu) vytváří bílkoviny na základě konkrétní mRNA, jež do továrny dorazí. (Zde je slabina příkladu, protože ve skutečnosti ribozom nasedá na mRNA). Továrny jsou v celém objemu buňky (v cytoplazmě), ale koncentrované je najdeme v průmyslové zóně (na endoplazmatickém retikulu), kde je primární produkt ještě dále upravován. Další úpravy a transport zajišťuje logistické centrum (Golgiho aparát), ze kterého jsou finální produkty odváženy na místo určení nákladními vozy (váčky oddělenými od Golgiho aparátu).



• • •

Obr. 1.1: Přirovnání buňky k továrně. Děje a objekty, které si v obou obrázcích vzájemně odpovídají, jsou označeny shodnými čísly: jádro a ředitelství (1), histony a kartotéční skříně (2), DNA a originál návodu (3), transkripce a přepis dokumentu (4), čerstvá RNA (pre-mRNA) a obrácený přepis (5), posttranskripční modifikace a orazítkování (6), hotová mRNA a upravený přepis (7), ribozomy (zde na endoplazmatickém retikulu) a výrobní linka (8), translace a sestavování robota (9), hotový protein a robot (10), Golgiho aparát a sklad s finální úpravou robotů (11), transportní vácčky a nákladní auta (12), vyhlášení obsahu vácčky mimo buňku (exocytóza) a opuštění továrny (13).

1.2 Viry jako parazité buněk

V biologii si snad žádná skupina patogenů nevysloužila tak špatnou pověst jako viry. Už pouhý překlad latinského slova virus (= jed) naznačuje, že se setkáváme s něčím nebezpečným a potenciálně zdraví škodlivým. Ačkoliv byla existence těchto vnitrobuněčných parazitů předpovězena teprve koncem 19. století, některé viry vyvolávají infekční onemocnění, která sužují lidstvo od nepaměti. Důkazem je například staroegyptská deska s vytesanou podobiznou muže pravděpodobně trpícího obrnou, jizvy po infekci černými (pravými) neštovicemi na mumii faraona Ramsese V. nebo písemné záznamy o léčbě černých neštovic z 10. století v Číně. Není překvapením, že s rychlým růstem lidské civilizace a její expanzí na všechny světové kontinenty se začala objevovat i nová virová onemocnění, která se mohla v husté populaci hostitelů rychle šířit.

V souvislosti s infekčními onemocněními se v laických kruzích často hovoří o tzv. mikrobech, mezi které bývají tradičně řazeny některé patogenní bakterie, prvoci, mikroskopické houby, ale právě i viry. Jsou však viry stejně jako buněčné mikroorganismy živé? Odpověď na tuto otázku nemusí být na první pohled až tak zřejmá. Ve zjednodušené definici jsou viry pouhými nebuněčnými molekulárními stroji, které sice jako ostatní organismy obsahují genetickou informaci podléhající evoluci, avšak jejich reprodukce zůstává zcela závislá na hostitelských buňkách. Na světě zatím nebyl objeven virus, který by se dokázal sám množit, syntetizovat proteiny (bílkoviny), byl schopen metabolismu, růstu nebo vlastního pohybu. Vzhledem k zásadnímu vlivu na ostatní organismy viry ale považujeme za biologicky významné entity na pomezí živého a abiotického světa.

Přestože viry nedokážeme spatřit pouhým okem, neměli bychom jejich vliv na živou přírodu nijak podceňovat. Díky své enormní rychlosti množení, šíření a schopnosti rychle mutovat jsou nejpočetnějšími biologickými entitami na naší planetě. Odhaduje se, že jen v mořích a oceánech se vyskytuje na 10^{31} (10 kvintilionů) virových částic a v pouhé kapce mořské vody nalezneme 10–100 milionů infekčních virionů. Většinu z nich tvoří **bakteriofágy**, které infikují bakterie a každý den snižují jejich počet v oceánech přibližně o 20 %. Kromě bakterií mohou viry infikovat i archea, řasy, rostliny, houby a živočichy a soudí se, že každý živý organismus na Zemi je infiko-

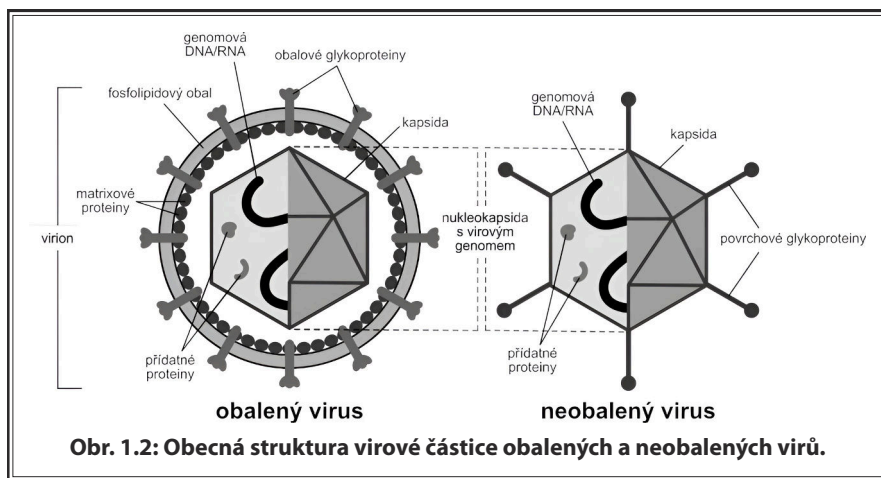
ván alespoň jedním virem. Dokonce i některé gigantické viry parazitující na amébách (např. rody *Mimivirus* a *Pandoravirus*) mají své vlastní viry, označované jako **virofágy** (např. rod *Sputnikvirus*). Virofágy nesou ve svém genomu velmi omezený počet genů kódujících proteiny a při infekci hostitele spoléhají na proteiny cizího viru, který však musí současně infikovat stejnou hostitelskou buňku. Tento pomocný virus přináší geny kódující virové proteiny, které virofág využívá k dokončení svého infekčního cyklu. Na rozdíl od tzv. **satelitních virů**, které k replikaci také vyžadují přítomnost dalšího viru, virofágy svému pomocnému viru škodí tím, že cíleně tlumí jeho replikaci v buňce. Stále ovšem platí, že bez přítomnosti buněčného organismu, který je zásobárnou molekul pro syntézu genetické informace, enzymů zajišťujících replikaci virové DNA a její přepis do RNA, ribozomů pro syntézu virových proteinů nebo fosfolipidových membrán, by se viry nedokázaly samy rozmnožit.

Stavba virionu

Virová částice se odborně nazývá **virion** (viz **obr. 1.2**). Velikost virionů se v závislosti na druhu viru může pohybovat v řádu nižších desítek nanometrů (psí parvovirus, 20 nm) až po mikrometry v případě některých gigantických virů (*Pithovirus sibericum*, 1500 nm). Zatímco nejmenší viry nebývají větší než ribozom, některé gigantické viry jsou dokonce větší než nejmenší bakterie a jsou pozorovatelné i v běžném světelném mikroskopu. Hlavní část virionu tvoří tzv. **nukleokapsida**. Podle označení lze odvodit, že se nukleokapsida skládá z virové genetické informace, uložené na jedné nebo více molekulách **nukleových kyselin** – DNA (deoxyribonukleová kyselina) či RNA (ribonukleová kyselina), a proteinové **kapsidy**, která vytváří ochranný plášť kolem virové genetické informace. Jak již dříve řekl známý imunolog Peter Medawar: „Virus je v podstatě špatná zpráva uložená v proteinovém obalu.“ Podle přítomnosti fosfolipidové membrány kolem nukleokapsidy dělíme viry na **obalené** a **neobalené**. Membránový obal je často odvozen z cytoplazmatické membrány hostitelské buňky, ze které virus vypučel, ale může pocházet také z jádra či jiných buněčných organel. Virové kapsidy mají nejčastěji ikosaedrální (ikosaedr je dvacetistěn složený z rovnostranných trojúhelníků) nebo helikální symetrii (tvar duté trubičky), případně kombinaci obojího. V přírodě lze ovšem nalézt i některé velké viry, jejichž kapsidy žádnou z těchto symetrií nevykazují (např. virus neštovic či *Pandoravirus*).

Kapsidy jsou složeny z jednoho nebo více virových proteinů vytvářejících základní stavební jednotku kapsidy – **kapsomeru**. Proteiny kapsomer mezi sebou interagují a dohromady skládají kapsidu odolnou vůči nepříznivým fyzikálně-chemickým vlivům vnějšího prostředí.

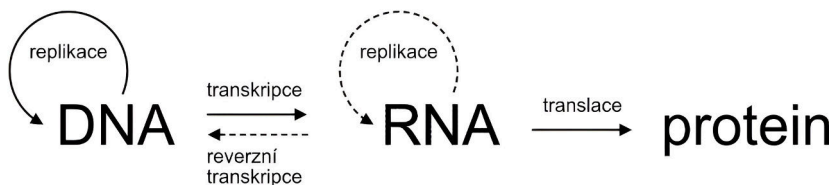
Na tomto místě je vhodné podotknout, že výše popsaná struktura virionu platí obecně. V závislosti na replikační strategii daného viru může nicméně virion obsahovat i některé další přídatné proteiny či struktury, které napomáhají viru k úspěšnému pomnožení v hostitelské buňce. Jedná se například o matrixové proteiny obalených virů propojující nukleokapsidu s membránovým obalem, virem kódované DNA/RNA-polymerázy replikující virovou genetickou informaci nebo virové prote-



ázy štěpící virové a buněčné proteiny. Stejně tak se lze setkat s viry, které mají několik obalů odvozených z membránových organel a cytoplazmatické membrány (např. povxiry) nebo s viry nesoucími více kopií genomové DNA/RNA (např. retroviry).

Zvláštní výjimku ve stavbě virionu nalezneme u tzv. **multipartitních virů**, které běžně napadají některé rostliny a houby. Jedná se o viry, jejichž genom je rozdělen hned do několika virionů, které teoreticky musí k úspěšnému dokončení replikačního cyklu infikovat současně stejnou buňku. To si lze snadno představit například u rodu *Cheravirus*, jehož zástupci jsou tzv. bipartitní (genom je rozdělen do dvou virionů). Mezi multipartitními viry ovšem najdeme i zástupce, jejichž genetická informace může být rozdělena i do 12 virionů (např. rod *Phytoreovirus*), což může viru značně ztěžovat šíření mezi hostiteli. Vše navíc komplikuje skutečnost, že buňky rostlin a hub jsou chráněny silnou vrstvou neprostupné buněčné stěny a virus může do hostitele vstupovat pouze přes poranění tkání nebo pletiv. Multipartitní viry jsou proto adaptovány na přenos **vektory** (organismy přenášející virus k dalšímu hostiteli), které se živí rostlinami či houbami (často mšice, křísi, háďátka, parazitické rostliny). Experimenty odhalily, že multipartitní viry stejně jako řada rostlinných virů využívají transport přes tzv. plazmodezmy, které vytváří hustou mezibuněčnou síť kanálků napříč celou rostlinou. Přes plazmodezmy mohou být přenášeny buď celé viriony, jejich genomy či pouze molekuly virové mRNA (angl. *messenger RNA*), které slouží jako návod pro syntézu virových proteinů v místě potřeby. Jakmile všechny multipartitní viriony infikují stejnou rostlinu, mezibuněčná síť plazmodezmů roznese všechny proteiny potřebné pro replikaci virového genomu a stavbu nových virionů po těle rostliny.

1.A CENTRÁLNÍ DOGMA MOLEKULÁRNÍ BIOLOGIE Abychom lépe porozuměli strategiím, které viry využívají při infekci svých hostitelských buněk, je dobré si hned v úvodu připomenout, jak probíhá tok genetické informace v buňkách organismů. V úvodní kapitole jsme si ujasnili proces tzv. proteosyntézy, tedy vzniku proteinů podle informace uložené v DNA. Samotná DNA je ale velmi cenný a nenahraditelný materiál, a proto je bezpečně uložená v jádře, a jako „pracovní verze“ je použita molekula RNA. Z toho vyplývá, že tok genetické informace v buňce od DNA směrem k proteinům vede vždy přes molekuly RNA. Tok genetické informace ovšem probíhá také směrem od DNA k DNA. Aby se buňky mohly rozmnožit a předat svoji genomovou DNA dceřiným buňkám, musí být jejich genetická informace nejdříve precizně zkopírována a následně rovnoměrně rozdělena mezi mateřskou a dceřinou buňku. Tento proces pojmenováváme jako **replikace DNA** a dochází k němu při každém dělení prokaryotických i eukaryotických buněk. Enzymy replikující (kopírující) DNA nazýváme souhrnně **DNA-polymerázy** (podle DNA předlohy syntetizují DNA). Tok genetické informace v buňce je označován jako tzv. **centrální dogma molekulární biologie** (viz **obr. 1.3**). Formulováno bylo již v roce 1956 světoznámým vědcem Francisem Crickem, který mimo jiné s Jamesem Watsonem poprvé popsali strukturu DNA molekuly. V případě některých virů se však setkáváme s fenoménem, kdy je virová genetická informace uložena v RNA a nikoliv DNA. Aby takový virus mohl replikovat svůj genom, musí nutně probíhat tok genetické informace i od RNA k RNA, tedy zjednodušeně **replikace RNA**. Takový proces často uskutečňují specializované virové **RNA-polymerázy**, které si viry kódují sami ve svém genomu. Posledním možným směrem toku genetické informace je tzv. **reverzní transkripce**, při které je podle RNA předlohy syntetizována komplementární DNA pomocí virového enzymu **reverzní transkriptázy**. Jedná se tedy o opak buněčné transkripce. Tento proces je v přírodě velmi ojedinělý a ve svém infekčním cyklu ho využívají například retroviry a hepatitida typu B. O replikačním cyklu retrovirů pojednává podrobněji podkapitola 1.3 Viry jako parazité genomu.



Obr. 1.3: Centrální dogma molekulární biologie. Plné šipky vyznačují tok genetické informace v buňce. Přerušované šipky doplňují centrální dogma o procesy, které jsou specifické pro replikaci některých virů.

Infekční cyklus

V této podkapitole se společně podíváme na to, jak vypadá infekční cyklus většiny virů od vstupu virionu do hostitelské buňky až po vznik nových infekčních virionů. Hned na začátku je třeba čtenáře upozornit, že infekční strategie jednotlivých virů jsou velmi různorodé a jejich kompletní popis by vydal hned na několik studijních brožur. Berte tedy následující text jako velmi obecný pohled na virový infekční cyklus a pro podrobnější informace o konkrétních virech neváhejte sáhnout po odborné literatuře. Pro orientaci doporučujeme také sledovat schéma virového infekčního cyklu na **obr. 1.4**.

Aby virus úspěšně dokončil svůj infekční cyklus, musí infikovat hostitele, na kterého je adaptovaný a v něm navíc infikovat pouze ty buňky, ve kterých se dokáže efektivně pomnožit. Hovoříme o tzv. **hostitelském/buněčném tropismu**. Příkladem jsou neurotropní viry (např. virus vztekliny) infikující buňky nervové soustavy nebo hepatotropní viry (např. virus hepatitidy A) infikující jaterní buňky – hepatocyty. Jak však virus pozná, že se nachází uvnitř správného hostitele a infikuje ty správné buňky? K tomuto účelu mu slouží **virové povrchové glykoproteiny** (proteiny s připojeným jedním či více sacharidy, z řečtiny *glykys* = sladký), které jako antény vyčnívají rovnou z kapsidy, nebo jsou v případě obalených virů ukotveny v povrchovém fosfolipidovém obalu. Struktura virových povrchových glykoproteinů je evolučně přizpůsobena tak, aby s vysokou přesností rozpoznala jednu konkrétní buněčnou molekulu – tzv. **receptor**. Některé viry (např. HIV) k úspěšné infekci buňky vyžadují přítomnost ještě další molekuly – tzv. **koreceptoru**. Receptory i koreceptory jsou molekuly proteinové povahy, které jsou ukotveny v cytoplazmatické membráně buňky, ve které se daný virus dokáže rozmnožit. Tyto proteiny bývají pro buňku nepostradatelné, neboť většinou plní důležitou fyziologickou funkci (např. transportér aminokyselin, receptor programované buněčné smrti, stimulátor imunitní odpovědi apod.).

Buňky, ve kterých se virus dokáže pomnožit, označujeme jako **permisivní**. O buňkách, které nesou receptor pro vstup viru, říkáme, že jsou **senzitivní** (citlivé). Je-li tedy buňka senzitivní, virus se naváže na svůj receptor a vstoupí do buňky. Pro virus je ovšem důležité, aby tato senzitivní buňka byla zároveň permisivní a poskytla mu vhodné prostředí pro jeho pomnožení. Je třeba mít na paměti, že ne všechny senzitivní buňky musí být pro virus permisivní. Pokud virus vstoupí do nepermisivní buňky, nedojde k jeho pomnožení a infekční cyklus je předčasně ukončen.

Jakmile se virus naváže na svůj buněčný receptor (případně koreceptor), spustí se celá řada dějů vedoucích ke vstupu viru do buňky. Některé povrchové glykoproteiny obalených virů umí po navázání receptoru dramaticky změnit konformaci (prostorové uspořádání), zanoří se do membrány buňky a přitáhnou ji směrem k virovému obalu. Virová i buněčná membrána se tak spojí a virová nukleokapsida se uvolní do cytoplazmy buňky. Naproti tomu většina neobalených virů, ale i některé obalené viry, do buněk vstupují různými druhy endocytózy vchlípením do membránových váčků,

z nichž za určitých podmínek (např. snížení pH uvnitř váčku u viru chřipky) unikají do cytoplazmy nebo jsou dopraveny k buněčnému jádru.

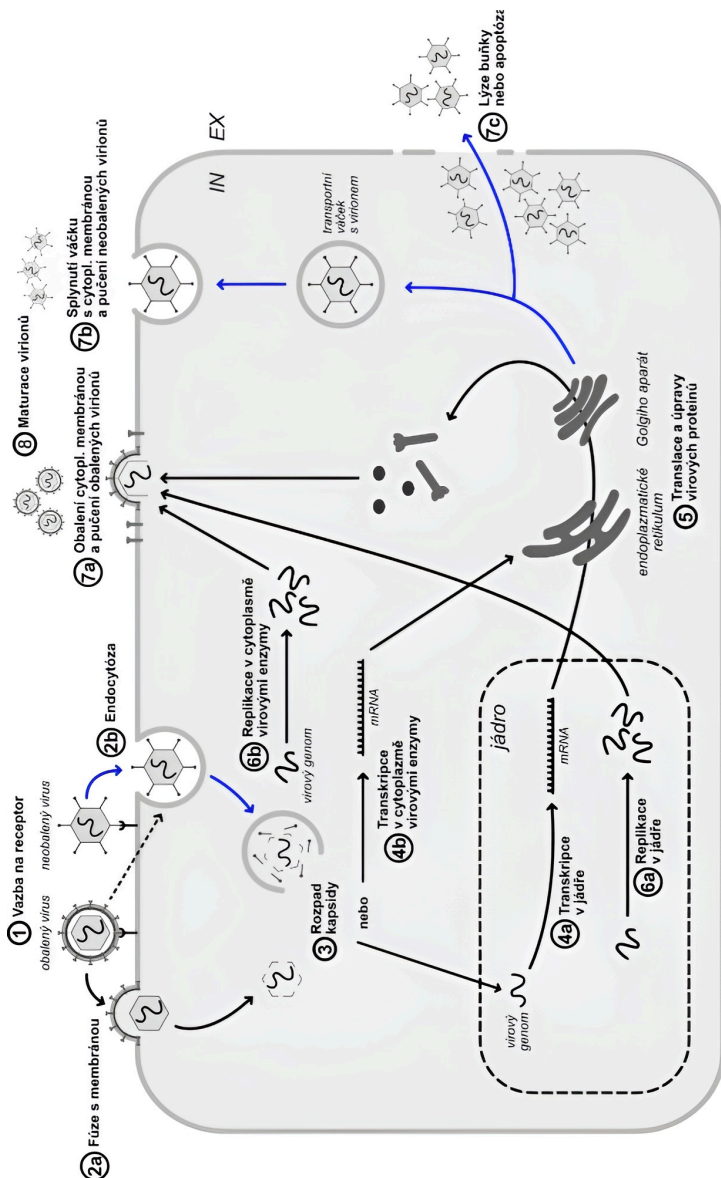
Proteiny virových kapsid mezi sebou interagují pomocí slabých nekovalentních vazeb, což zajišťuje snadné rozbalení kapsid ve specifickém prostředí buňky (např. změna pH nebo koncentrace iontů). Po uvolnění do cytoplazmy nebo transportu nukleokapsidy k jádru přestane být ochranná virová kapsida stabilní a rozpadne se. Tím se uvolní i virový genom (DNA nebo RNA) nesoucí geny, které pro buňku slouží jako návod pro výrobu virových proteinů. Pomocí virových nebo jaderných buněčných enzymů (RNA-polymeráz) je virový genom transkribován (přepsán) do mRNA, podle které buněčné ribozomy translatují (syntetizují) virové proteiny potřebné k replikaci a stavbě nových virionů. V pozdní fázi infekce je pomocí virových nebo buněčných enzymů, DNA- nebo RNA-polymeráz (závisí na druhu genomu viru), replikován i virový genom, který se zabalí do nově vznikajících virových částic.

Viriony neobalených virů se mohou skládat na membráně endoplazmatického retikula či Golgiho aparátu, ze kterého jsou transportovány jako membránou obalený váček. Ten následně splyne s cytoplazmatickou membránou a z buňky se vyloučí nový virion. Některé neobalené viry (např. adenoviry, picornaviry a bakteriofágy), se skládají přímo v cytoplazmě a buňku opouští **buněčnou lýzí** (rozpadem buňky), která je vyvolána aktivitou některých virových proteinů. Obalené viry se naproti tomu většinou skládají přímo na cytoplazmatické membráně, ze které se následně odškrtí jako již obalený virion. Jedná se o proces tzv. **pučení**, při kterém obvykle nedochází k lýzi buňky. Lyze buňky či její programovaná buněčná smrt (apoptóza) může být ovšem vyvolána i některými zástupci obalených virů při zvýšené míře virové replikace v buňce (typické například pro virus chřipky a herpesviry).

Některé viriony po uvolnění z buňky stále ještě nejsou infekční a musí projít procesem „dozrání“ (maturace). Ta většinou zahrnuje štěpení strukturních proteinů nukleokapsidy pomocí specializovaných virových proteáz, či dosyntetizování genomu pomocí polymeráz, které jsou součástí virionu. Teprve po těchto finálních úpravách je virus schopen infikovat další hostitelskou buňku a celý cyklus se může opakovat.

1.3 Viry jako parazité genomu

Kdybychom vám na tomto místě pověděli, že až 8 % našeho genomu je tvořeno virovou DNA, pravděpodobně bychom od řady čtenářů sklidili nedůvěřivé pohledy. Pokud bychom navíc tvrdili, že lidské geny kódující proteiny zabírají v genomu přibližně pouhých 1,5 % naší genetické informace a že jsme geneticky z větší části spíš virus než člověk, možná bychom se setkali i s posměchem (nebo zděšením). Jak se v lidském genomu ocitla DNA našich odvěkých nepřátel? Co by tam dělala? Proč zabírá tak velký zlomek naší DNA? Může být nějak škodlivá? Nelačným skutečně v hloubi duše po receptoru nějaké hostitelské buňky a neroste mi snad na zádech kapsida? Dovolte nám vyvrátit vaše obavy na následujících řádcích. Zájemce o podrobnější in-



Obr. 1.4: Obecné schéma infekčního cyklu obalených a neobalených virů. Modré šipky označují kroky infekce, které jsou typické zejména pro neobalené viry. EX – extracelulární prostor, IN – intracelulární prostor.

formace o zastoupení a roli parazitické DNA v lidském genomu pak přímo odkazujeme na kap. 1.4 Transpozony, všudypřítomní parazité genomu).

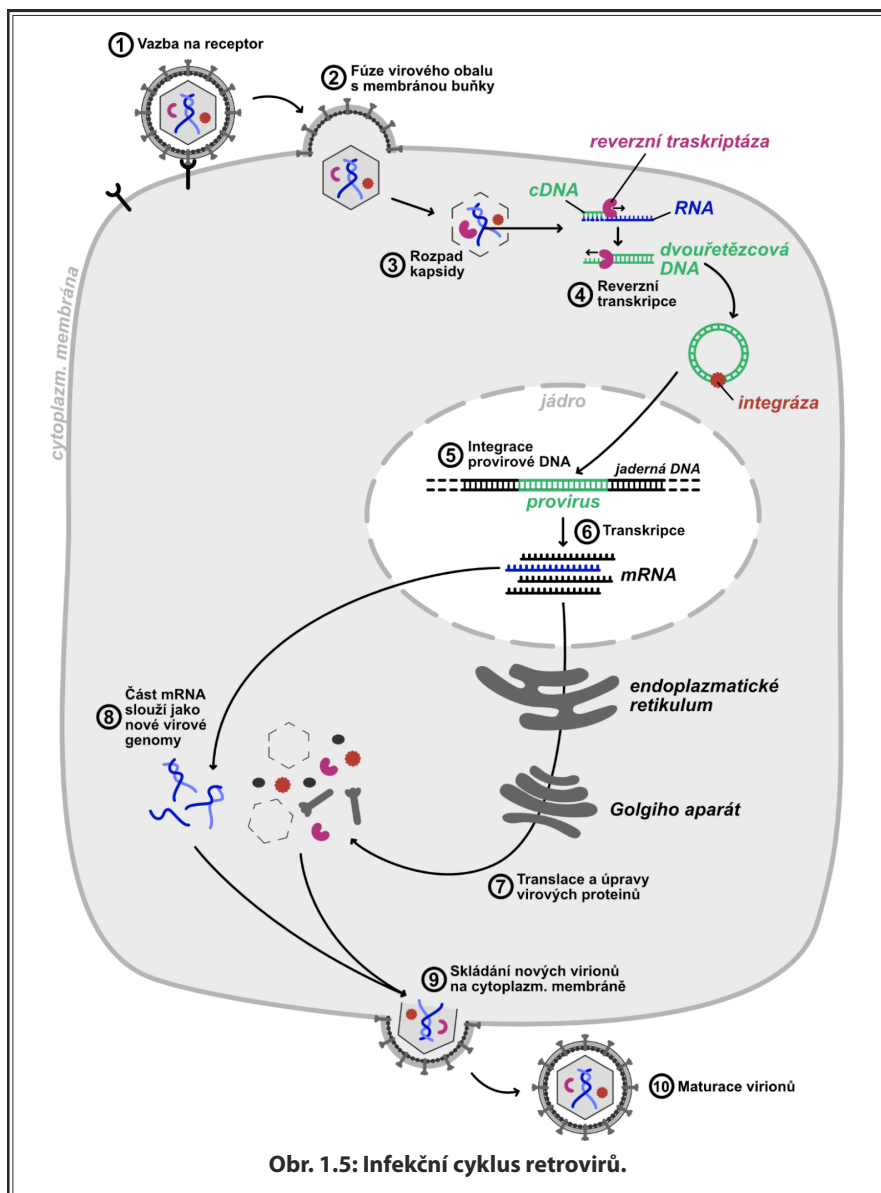
Retroviry

Pokud bychom mezi jednotlivými skupinami virů hledali ty nejobskurnější, patrně bychom narazili na čeleď Retroviridae, nebo jednoduše retroviry. Jedná se o viry infikující obratlovce včetně člověka a řadíme mezi ně i několik nechvalně známých rodů jako je virus lidské imunodeficiency (HIV, angl. *human immunodeficiency virus*), lidský T-lymfotropní virus (HTLV, angl. *Human T-lymphotropic virus*) vyvolávající leukémii u dospělých lidí a řadu živočišných virů indukujících v hostitelích nádorová onemocnění. Struktura retrovirových virionů na první pohled připomíná běžný obalený virus. Genom tvoří dvě identické molekuly RNA, z nichž pouze jedna vstupuje do infekčního cyklu. Genomovou RNA chrání proteinová kapsida, tvořená kapsidovými a nukleokapsidovými proteiny, která do hostitelské buňky přináší i některé pro virus důležité enzymy – tzv. reverzní transkriptázu a integrázu (viz níže). V membránovém obalu jsou pak ukotveny povrchové obalové glykoproteiny rozeznávající buněčný receptor. Kapsidu s fosfolipidovým obalem propojují strukturní matrixové proteiny.

Hlavním rozdílem, kterým se retroviry odlišují od všech dalších živočišných virů, je jejich unikátní infekční cyklus (viz **obr. 1.5**), který zahrnuje **integraci** (vložení) retrovirového genomu do DNA hostitelské buňky. Jak ale může virus s RNA genomem vložit svou genetickou informaci do DNA hostitele? Řešením je proces známý jako **reverzní transkripce**. Retroviry si během evoluce osvojily enzym, označovaný jako **reverzní transkriptáza**, který je schopen podle RNA předlohy syntetizovat komplementární vlákno DNA. Jedná se tedy o opačný proces než je buněčná transkripce, při které se geny z genomové DNA přepisují do RNA pomocí enzymu RNA-polymerázy.

Po vniknutí retroviru do buňky dochází nejprve v cytoplazmě k reverzní transkripci a virová RNA je přepsána do komplementární jednořetězcové **cDNA** (angl. *complementary DNA*). Reverzní transkripce je ukončena syntézou druhého komplementárního řetězce cDNA reverzní transkriptázou. Na scénu přichází další virový enzym zvaný **integráza**, která specificky rozeznává sekvenci virové dvouřetězcové DNA a vytváří s ní tzv. preintegrační komplex.

Ten je u komplexních retrovirů efektivně transportován přes jaderné póry do buněčného jádra, kde integráza naštěpí náhodný úsek DNA hostitelského genomu a vloží do něj genom virový. Preintegrační komplex jednodušších retrovirů vstupuje do jádra s velmi nízkou efektivitou, a proto musí tyto retroviry čekat na buněčné dělení, při kterém dochází k rozpadu jaderné membrány, nebo preferenčně infikovat dělící se buňky. Úspěšně integrovaná virová DNA se označuje jako **provirus**. Provirus se *de facto* stává součástí genomu hostitelské buňky, která pak vedle svých genů nezištně transkribuje i ty virové. Zde se hodí zmínit, že integrace retrovirových genomů do buněčné DNA představuje velký problém např. pro úplné vyléčení infekce virem HIV. Infekci tímto virem lze potlačit např. podáváním antivirotik blokujících aktivitu



Obr. 1.5: Infekční cyklus retrovirů.

retrovirových enzymů, avšak pro úplné vyléčení pacienta by bylo nutné zničit všechny infikované buňky či metodami genové terapie provirus „vystříhnout“ z genomu.

Integrovaný provirus dále musí čekat na vhodné podmínky, kdy je v buňce aktivována transkripce jeho genů. Transkripce proviru může být spuštěna bezprostředně

po integraci, ale i o několik desítek let později. Po transkripci virových genů do mRNA jsou na ribozomech translatovány jednotlivé virové proteiny, které jsou dále upravovány v endoplazmatickém retikulu a Golgiho aparátu. Část transkribovaných mRNA pak slouží jako nové retrovirové genomy. Na cytoplazmatické membráně se genom společně s integrázou a reverzní transkriptázou zabalí do nově vznikajících nukleokapsid. Virová nukleokapsida se následně obalí membránou nesoucí již připravené virové povrchové glykoproteiny, složený virion vypučí z buňky a podstoupí finální maturaci.

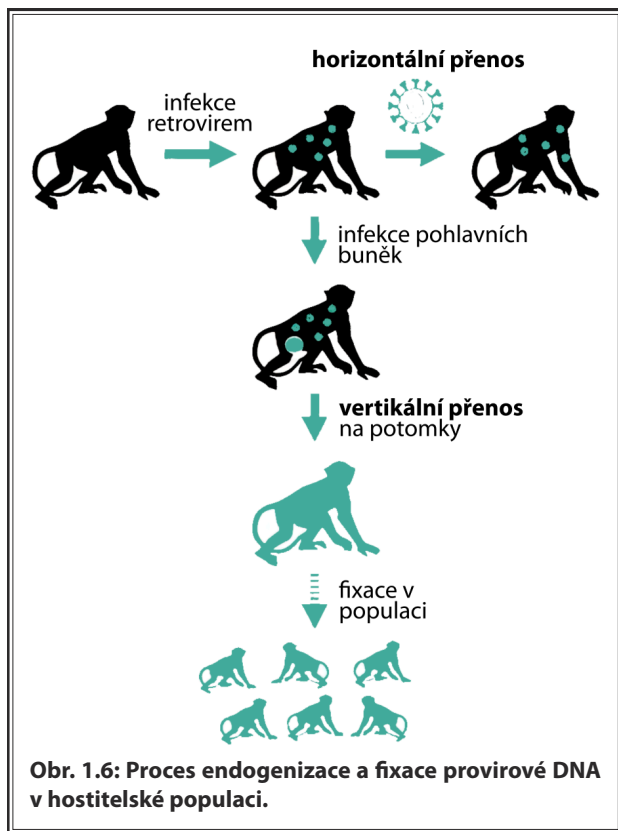
1.3.1 Endogenizace retrovirů

Během retrovirové infekce sice dochází ke změně genetické informace hostitele, avšak pouze na úrovni tělních (somatických) buněk. Jakmile buňka nesoucí integrovaný provirus zahyne, společně s ní zmizí i provirová DNA. Tento tok genetické informace pojmenováváme jako **horizontální genový přenos**. Během horizontálního přenosu přijímá buňka genetickou informaci pocházející z jiného organismu (nebo viru), ačkoliv není jeho potomkem. Jako další příklad horizontálního genového přenosu můžeme uvést všem dobře známé bakteriální plazmidy (kruhové molekuly DNA), které často obsahují geny pro rezistenci vůči antibiotikům a bakterie si je mezi sebou čile vyměňují při konjugaci buněk.

Jak se tedy do všech našich buněk dostala virová DNA, když nebyly všechny naše buňky infikovány retroviry? Do této chvíle jsme o virech hovořili jako o hmotných částicích, které infikují hostitelské buňky, v nichž se pomnoží a následně je opustí jako nová generace virionů. Co se však stane, když retrovirus, který je schopný genomové integrace, napadne buňku pohlavní (germinální) linie, ze kterých vznikají samčí nebo samičí pohlavní buňky (spermie nebo oocyty)? Druhým typem toku genetické informace je tzv. **vertikální genový přenos**, při kterém je DNA předávána z rodiče na potomka a tuto DNA následně obsahují i všechny jeho tělní buňky. V případě, že se retrovirus integruje do genomu linie pohlavních buněk ještě před oplozením, provirová DNA se posléze vertikálně přenese do všech buněk odvozených ze zygoty. Tento proces se nazývá **endogenizace retroviru** a v evoluci k ní dochází pravidelně u všech organismů infikovaných retroviry. Díky hromadění endogenizované retrovirové DNA v genomech vzájemně se křížících organismů došlo v evoluci k úplné fixaci (uchycení) této DNA v celé populaci. V případě lidí se dostáváme k již zmíněným 8 % genomu, které zabírá retrovirová DNA, jenž zde zůstává jako vzpomínka po předchozích infekcích buněk pohlavní linie u našich předků. U jiných obratlovců, jako například u myši, může toto číslo dosahovat až 10 % genomu.

Přítomnost endogenizovaných retrovirových sekvencí v naší DNA ovšem automaticky neznamená, že bychom v těle produkovali nějaké infekční viriony. Buňky mají ve zvyku jakoukoliv cizorodou či dokonce patogenní DNA „umlčovat“ pomocí **epigenetických modifikací**. Tyto modifikace spočívají v připojování nejrůznějších chemických značek (zejména methylových, acetylových a fosfátových skupin) přímo na molekulu DNA nebo na její „lešení“ tvořené proteiny histonů, na které je jaderná

DNA navinuta. Přítomnost nebo absence těchto epigenetických značek může v různých kombinacích aktivovat nebo naopak blokovat **genovou expresi** (transkripci genu s následnou translací proteinu) a z virové DNA proto nemusí nutně vznikat žádné virové proteiny. Během evoluce se v integrované virové DNA navíc nahromadila řada škodlivých **genetických mutací** – změn v DNA sekvenci, které tyto virové geny v podstatě inaktivovaly. Nehroží tedy nebezpečí, že by buňka omylem transkribovala virové geny a následně syntetizovala funkční retrovirové proteiny.



virionu do buňky. Buňky našich předků tuto dokonalou vlastnost využily k fúzi buněk v placentě, kde díky syncytinům vzniká mnohojaderná tkáň označovaná jako syncytiotrofoblast (v podstatě jde o jednu buňku se stovkami jader, tzv. syncytium či česky soubuní). Syncytiotrofoblast se ukázal jako životně důležitá struktura vyměňující živiny, plyny a hormony mezi krví matky a vyvíjejícím plodem. Jedná se o jeden z mála příkladů, kdy jsme v evoluci „ukradli“ a využili virové geny v náš vlastní prospěch. Podrobnosti o roli Syncytinů v placentě naleznete v podkapitole 1.4.4.

V genomu některých organismů včetně člověka bylo přesto objeveno několik genů retrovirového původu, které zůstaly v evoluci zachovány a dodnes jsou některými našimi buňkami exprimovány. Proteinové produkty těchto genů ovšem získaly zcela novou fyziologickou roli, kterou hostitelský organismus využívá ke svému prospěchu. Příkladem je lidský Syncytin-1 a Syncytin-2. Tyto původně retrovirové proteiny sloužily jako povrchové glykoproteiny rozeznávající buněčný receptor a byly schopné iniciovat fúzi virové a buněčné membrány při vstupu

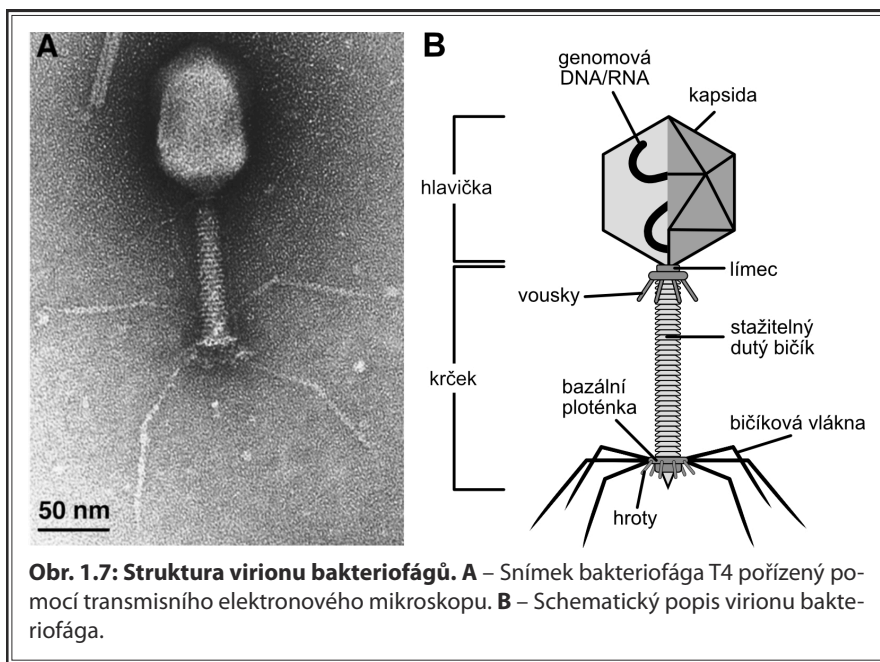
1.3.2 Bakteriofágy

Retroviry nejsou jedinou skupinou virů využívající integraci do hostitelského genomu jako svou infekční strategii. Jak jsme již naznačili dříve, v bakteriální říši loví pravděpodobně nejeftektivnější zabijáci v přírodě – bakteriofágy (řád Caudovirales). Slovo bakteriofág je odvozeno ze slov bakterie, které představují hlavní skupinu hostitelů, a řeckého slova *fagein*, což v překladu znamená „jíst“.

Jde o velmi různorodou skupinu virů, jejíž zástupci se mezi sebou liší řadou morfologických i genetických rozdílů. Velikost virionů se pohybuje v rozmezí desítek až stovek nanometrů. Fágový genom může mít podobu jednořetězcové nebo dvouřetězcové molekuly DNA či RNA, která je lineární (se dvěma konci) nebo kruhově uzavřená. Velikost genomu bakteriofágů se v závislosti na druhu fága pohybuje mezi 3–30 tisíci páry bází a obsahuje jednotky až stovky genů. Asi nejznámějším zástupcem je bakteriofág λ (lambda). Jeho virion (viz **obr. 1.7**) se skládá z ikosahedrální nukleokapsidy (tzv. hlavičky) a proteinového krčku, přes nějž bakteriofág vpravuje svůj genom do bakteriální buňky. Hlavní součástí krčku je stahovatelný dutý bičík, ke kterému jsou na spodní straně připojena přes bazální ploténku proteinová bičíková vlákna. Ta specificky rozeznávají některé molekuly bakteriální buněčné stěny a zajišťují snadné uchycení virionu na hostitelské buňce. Kromě přichytných bičíkových vláken vybíhají z bazální ploténky tzv. hroty, které jsou opatřeny enzymy zvanými **exoliziny**. Po přichycení fága na bakteriální buňku exoliziny hydrolyticky narušují odolnou peptidoglykanovou bakteriální stěnu. Posléze dochází ke stažení bičíku a fágový genom je injikován do hostitelské buňky. Vedle bakteriofága λ nicméně existují i celé čeledi fágů bez krčku, s helikální symetrií i s membránovým obalem.

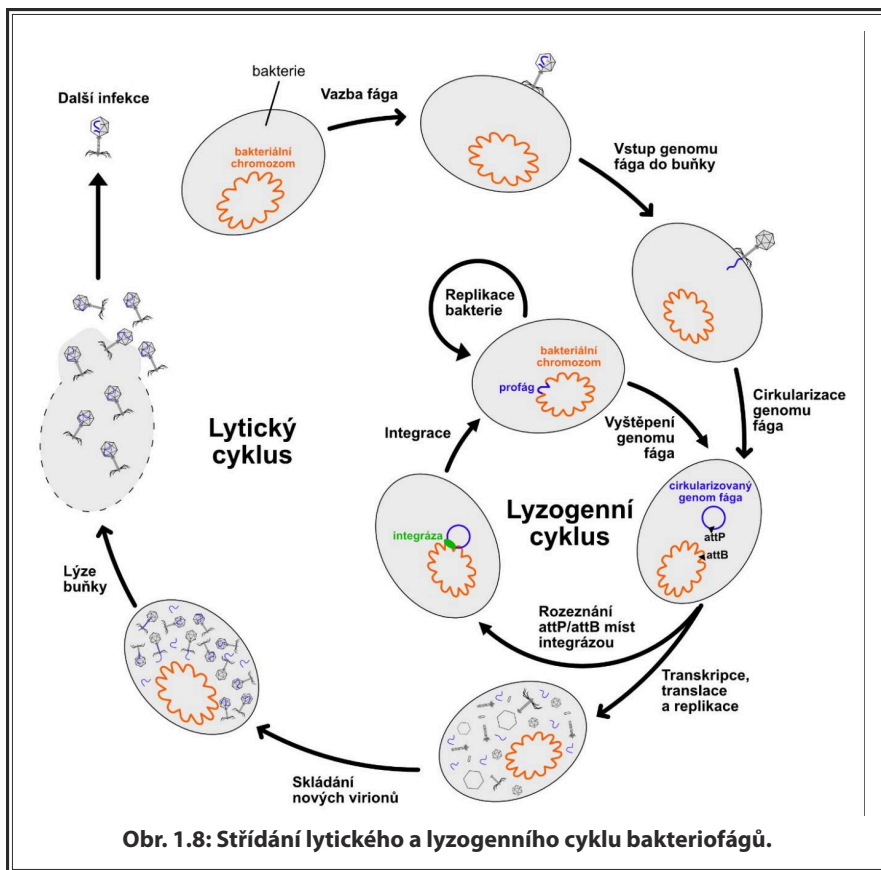
Infekční cyklus některých bakteriofágů je výjimečný tím, že zahrnuje dvě cesty vedoucí k produkci nových fágů (viz **obr. 1.8**). Prvním z nich je **lytický cyklus**, při kterém dochází k infekci bakteriální buňky, která vyprodukuje nové virové potomstvo a následně se rozpadne lyzí vyvolanou proteiny fága. V pozdní fázi lytického cyklu, kdy je buňka plná virionů nově vzniklých fágů, dojde k syntéze malých virových proteinů zvaných **holiny**, které destabilizují cytoplazmatickou membránu a vytváří v ní póry. Skrze narušenou membránu mohou následně volně procházet virové **endoliziny**, které zevnitř štěpí buněčnou stěnu. Výsledkem je postupný rozpad bakteriální buňky, což vede i k uvolnění nové generace bakteriofágů do okolního prostředí.

Druhým typem infekčního cyklu bakteriofágů je **lyzogenní cyklus**, který zahrnuje integraci virového genomu do chromozomální DNA bakterie. Některé fágy nejsou podobně jako retroviry gen kódující integrázu, avšak k intragenovému parazitismu využívají zcela jiný mechanismus genomové inserce. Například v genomu bakteriofága λ se nachází sekvence označovaná jako **attP oblast** (angl. *attachment site, phage*), jejíž vnitřní část je totožná s DNA sekvencí **attB oblasti** (angl. *attachment site, bacterium*) v genomu bakterie. Před samotnou integrací je fágový genom cirkularizován, attP a attB místa jsou rozeznána fágovou integrázou a **místně specifickou homologní rekombinací** (výměnou podobných DNA úseků), spojenou s naštěpe-



ním bakteriální DNA, je do hostitelského genomu vložena DNA fága. Integrovaná genetická informace fága v bakteriálním genomu se označuje jako **profág**. V této fázi cyklu většinou zůstává profág neaktivní a v bakteriální buňce nejsou produkovány žádné virové proteiny. DNA profága se nicméně dále úspěšně přenáší do bakteriálního potomstva pomocí vertikální přenosu, což poskytuje viru výhodu snadného šíření mezi další hostitele. V laboratorních podmínkách bylo pozorováno, že v celé populaci bakterií s integrovaným profágem dochází k probuzení lytického cyklu v 1 z 10 000 až 1 000 000 buněk. Pokud se podmínky prostředí změní a na bakteriální buňky začnou působit některé stresové faktory (např. UV záření či nedostatek živin), fág se „probudí“ a aktivuje se produkce virových enzymů integrázy a excizionázy. Aktivitou obou enzymů dojde ke zpětnému vystřížení spící profágové DNA z bakteriálního chromozomu a ta může být následně opět transkribována a replikována. Po translaci proteinů lytického cyklu a produkce nových virionů dochází k lyzi hostitelské buňky a uvolnění virionů mohou infikovat další bakterie.

Výzkum bakteriofágů má ve vědě významné místo daleko přesahující obor virologie. S bakteriofágy je spojena i řada významných objevů na poli molekulární biologie. Mezi nejvýznamnější jistě patří experiment Hersheyho a Chaseové z roku 1952, ve kterém bylo finálně potvrzeno, že genetická informace organismů je uložena právě na molekule DNA. Oba vědci za tento počín později obdrželi Nobelovu cenu. Kromě biologického výzkumu jsou bakteriofágy již nyní úspěšně využívány v zemědělském průmyslu jako biologická zbraň k hubení některých bakteriálních patogenů rostlin.



V této souvislosti je v posledních desetiletích také čím dál častěji předkládána myšlenka využití fágů jako biologické léčby některých vážných bakteriálních onemocnění. Fágová terapie by teoreticky mohla pomoci v boji proti současnému problému bakteriální rezistence vůči antibiotikům nebo šíření bakteriálních infekcí v postižených regionech. Na závěry klinických studií si však budeme muset ještě nějaký čas počkat.

1.4 Transpozony, všudypřítomní parazité genomu

Genomy organismů byly původně považovány za velmi statické, nehybné. Pořadí genů v nich bylo možno určovat již v začátcích genetiky a každý gen měl své stálé místo v lineárním uspořádání na chromozomech. Bylo známo, že geny se mohou měnit (mutovat) například působením ionizujícího záření či působením chemických mutagenních látek. Jako u většiny poznatků v biologických vědách, i zde se ukázalo, že žádné pravidlo není absolutní. Statické uspořádání genů tedy neplatí vždy a geny se mohou po genomu pohybovat. S objevem tajemných „skákajících“ gene-

tických elementů je nejvíce spojována americká genetička a botanička Barbara McClintocková. Ta se kolem poloviny 20. století zabývala analýzou mozaikového zbarvení kukuřičných zrn a jeho nepravidelného dědění. Odhalila velmi překvapivý fakt, že některé mutace jsou způsobeny přeskokem (**transpozicí**) genetických elementů, které se dovedou po chromozomech kukuřice přemísťovat, a tak blokovat nebo aktivovat jiné geny, včetně genů určujících barvu klasových zrn. Těmto pohyblivým elementům se začalo říkat **transpozony** nebo prostě mobilní genetické elementy.

S možností pohybovat se v rámci genomu souvisí i další důležitá vlastnost transpozonů, a to jejich velký počet. Při přeskocích se mohou tyto elementy „množit“, tvoří své nové kopie a jimi zaplňují genom svého nositele. Jsou to tedy takoví ultimátní parazité, „žijící“ a množící se v genomech „hostitelských“ buněk. Jejich množství bylo původně odhadováno nepřímými metodami (například rychlostí hybridizace DNA řetězců), postupně s rozvojem sekvenačních metod byly analyzovány jednotlivé chromozomové úseky na přítomnost transpozonových sekvencí. Dnes, ve zlaté době genomiky, je dostupné obrovské množství kompletních genomů různých organismů, od bakterií až po obratlovce. V nich je vidět úctyhodné zastoupení transpozonů, které je ale velmi variabilní co do typu elementů i jejich procentuálního podílu na genomu. Například v lidském genomu se dlouho uváděl podíl transpozonů kolem 40 %. Nové analýzy ale ukazují, že transpozony tvoří až dvě třetiny našeho genomu, tedy podstatně větší podíl než klasické geny. Někdy se používá přirovnání, že geny plavou v moři transpozibilních elementů. Naprostá většina těchto transpozonových sekvencí nemá žádnou dokumentovanou funkci a podléhá tedy „genetické erozi“ – akumuluje mutace a slouží jako jakási neutrální výplň genomu. Některé elementy ale získaly během evoluce velmi zajímavé funkce a o těch si v dalším textu povíme. Jelikož studium transpozonů tvoří dnes již velkou kapitulu genomiky a molekulární biologie, zaměříme se zde jen na základní principy. Uvedeme si příklady typů transpozonů a jejich uplatnění, s důrazem na genomy obratlovců a hlavně člověka.

1.4.1 Základní dělení transpozonů

Již jsme si řekli, že transpozonů bývá v genomu velký počet, patří tedy mezi tzv. **repetitivní (opakované) sekvence**. Je ale nutné je odlišit od jednoduššího druhu repetice, které jsou tvořeny krátkými úseky DNA (například sekvence TTAGGG) opakovanými třeba několika tisíckrát v řadě za sebou (tzv. tandemově). Tyto **tandemové repetice** nejsou mobilní a jejich rozšiřování má jiný genetický podklad. Jsou důležitou příčinou některých genetických onemocnění (například Huntingtonovy choroby, či syndromu fragilního X), ale nejsou předmětem našeho pojednání o transpozonech. Transpozony, na rozdíl od tandemových repetice, jsou v genomu většinou rozmístěny rozptýleně díky svému přeskakování. Odtud anglický pojem *interspersed repeats* (**rozptýlené repetice**).

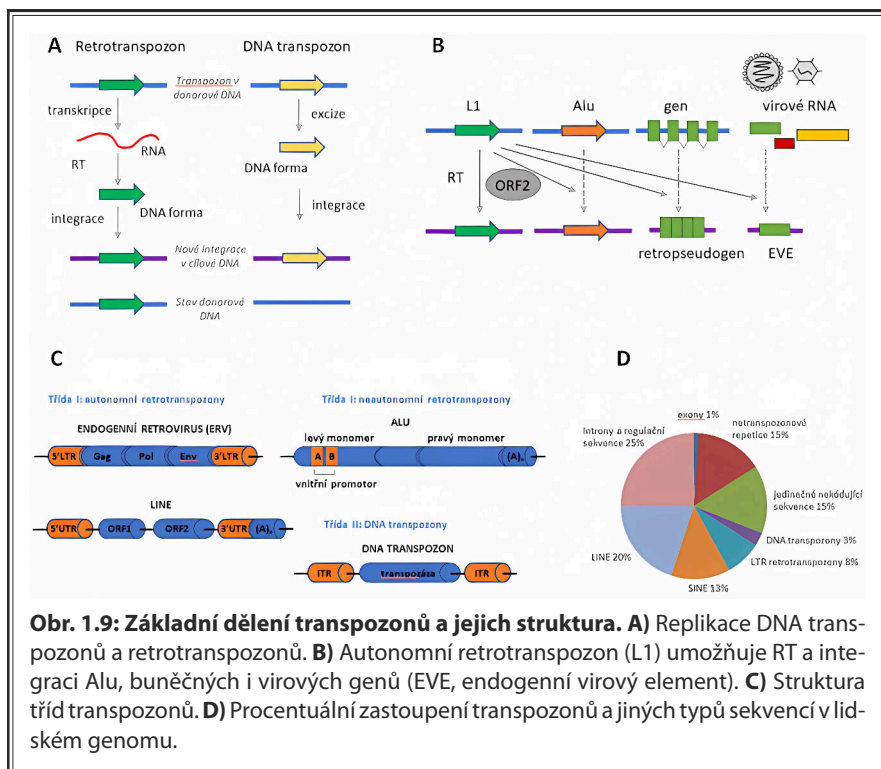
Základní dělení transpozonů je podle způsobu jejich množení (replikace). **DNA transpozony** nepotřebují při replikaci jako meziproduct ribonukleovou kyselinu (RNA). Kódují enzym transpozáz, který zajistí vyštěpení celého mobilního ele-

mentu z původního místa na chromozomu a jeho včlenění na nové místo v genomu (**obr. 1.9**). Oproti tomu **retrotraspozony** nejprve přepíší svoji původní DNA sekvenci do RNA pomocí buněčných RNA polymeráz. Tato RNA forma elementu je potom **reverzní transkriptázou** zpětně přepsána do DNA (viz kap. 1.3). Nová DNA je včleněna (integrována) na nové chromozomální místo, původní DNA kopie ovšem zůstává na svém původním místě. Mechanismus lze tedy přirovnat k funkci „*copy and paste*“. Z popsaných způsobů replikace vyplývá, že retrotranspozony se účinněji množí (v každém cyklu vytvoří novou kopii), jsou také často v genomech zastoupeny větším procentem než DNA transpozony (**obr. 1.9**). DNA transpozony zde nebudeme podrobněji rozebírat, podotkneme jen, že mají i jiné složitější způsoby replikace, které umožňují účinnější šíření. Velké zastoupení mají v genomech rostlin (u některých druhů tvoří až 85 % genomu). Také původně objevené transpozony McClintockové byly tohoto typu.

Důležitým aspektem je, zda transpozon kóduje proteiny potřebné ke své transpozici – takový element je nazýván jako **autonomní** (samostatný). Transpozonům **neautonomním** chybí některá potřebná komponenta replikace, tu jim musí dodat jiný autonomní element. Toto si ukažme na příkladu nejčastějších retrotranspozonů v lidském genomu, elementů **L1** a **Alu**. L1 si představme jako transpozon velký a pilný. Patří mezi dlouhé rozptýlené repetice (Long Interspersed Nuclear Elements neboli **LINE**) a kóduje dva proteiny nazvané ORF1 a ORF2. Délka jednotlivých elementů je mezi 3–7 tisíci páry bází (bp) DNA. Protein ORF2 má reverzně transkriptázovou aktivitu a je schopen přepsanou L1 RNA přeměnit na DNA a zároveň i integrovat do genomu na nové místo. Tento přeskok je ale extrémně chybový – ORF2 povoluje hodně mutací a také díky zvláštnímu způsobu reverzní transkripce je mnoho nových L1 elementů od konce zkrácených. Ačkoliv je v lidském genomu úctyhodných asi půl milionu L1, je jich naprostá většina „zničených“ a jen několik stovek je schopno další replikace. Při dlouhodobé evoluci tak z aktivních elementů vznikají sekvencně odlišitelné typy a podtypy L1 (L1 je také obdobně nejčastější rodinou LINE elementů).

Naopak Alu si představme jako retrotranspozon krátký, líný a extrémně úspěšný. Rodina, do které patří, se nazývá **SINE** (*Short Interspersed Nuclear Elements*). Nekóduje žádný protein a je tedy neautonomní, délka je okolo 280 bp. Jeho sekvence v dávné minulosti vznikla z krátké buněčné RNA zvané 7SL. Ta je součástí složitého komplexu SRP (*signal recognition particle*, neboli částice složená z RNA a proteinů, která umí rozpoznávat signální peptid vykukující z ribozomu). SRP diriguje transport některých proteinů a pro nás je důležité, že se váže na ribozom, kde probíhá proteinová translace (překlad z RNA do proteinu)¹. Vraťme se k tomu, proč jsou Alu tak úspěšné – v lidském genomu dosahují více než 1 milionu kopií. Využívají reverzně transkriptázovou mašinerii L1 elementů a jsou to tedy parazité parazitů. L1 elementy

¹Opět poznámka na okraj ukazující pestrost transpozonových strategií v různých organizmech: většina SINE nemá původ v 7SL RNA jako lidské Alu, ale v jiných krátkých RNA, zejména transferové RNA (tRNA).



Obr. 1.9: Základní dělení transpozonů a jejich struktura. A) Replikace DNA transpozonů a retrotranspozonů. **B)** Autonomní retrotranspozon (L1) umožňuje RT a integraci Alu, buněčných i virových genů (EVE, endogenní virový element). **C)** Struktura tříd transpozonů. **D)** Procentuální zastoupení transpozonů a jiných typů sekvencí v lidském genomu.

se snaží reverzně přepisovat pouze svoji RNA a jejich ORF2 se váže preferenčně na čerstvě přepsanou RNA daného elementu (tzv. cis preference). Alu se snaží prosadit tím, že díky interakci se SRP proteiny se dovedou vázat na ribozom a tam čekají až se objeví nově translatovaný ORF2. a soutěží s L1 RNA o to, kdo bude reverzně transkribován. Opět, jiné SINE transpozony mají odlišné strategie, jak se vetřít k LINE enzymům. Některé mají dokonce ukradené LINE sekvence na svém konci, které mají afinitu k ORF2. V literatuře jsou přibližné odhady uvádějící, že asi jedna desetina retrotranspozic L1 je takovýmto „ultraparazitizmem“ využita na kopírování Alu.

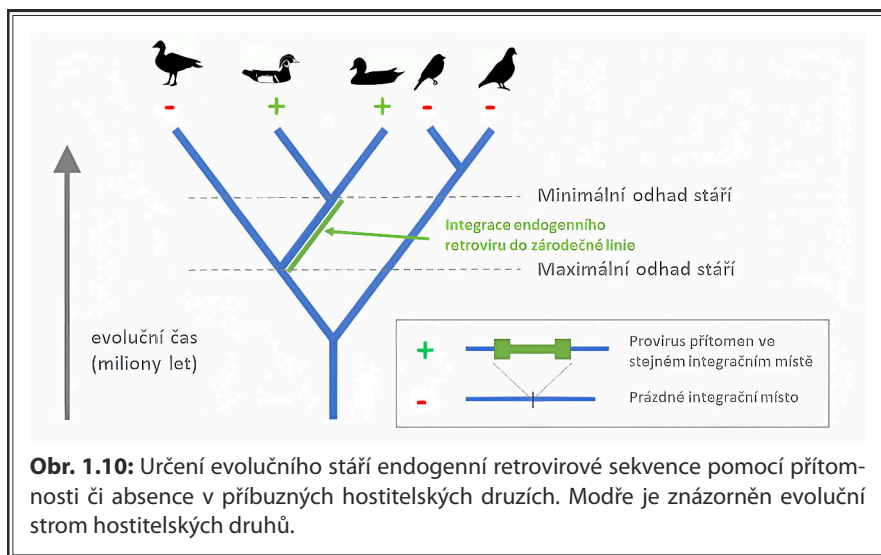
1.4.2 Reverzní transkriptáza a endogenní retroviry

Až dosud jsme se zabývali transpozony, které „skáčou“ v rámci jedné buňky, nikdy ji neopouštějí. Je ale pouze tenká linie dělící **retrotranspozony** a retroviry. Ty mají navíc gen pro obalový protein (envelope, **ENV**), který umožní pučení virových partikulí na buněčném povrchu, únik z buňky ven a infekování nových buněk či i nového hostitele. Není jasné, co bylo v evoluci dříve, zda retroviry jsou původně retrotranspozony, které získaly ENV, nebo zda retrotranspozony jsou vlastně retroviry, které ENV ztratily. U myši byly popsány retroelementy (*intracisternal A particles*, IAP), kde jsou oba typy takových evolučních přechodů pozorovatelné.

Obecně je tato rodina, do které retroviry a jim příbuzné retrotranspozony patří, zvaná **LTR retrotranspozony** (podle dlouhých opakovaných repetit na konci sekvence, angl. long terminal repeats, LTRs). U retrovirů byla dokonce **reverzní transkriptáza (RT)** poprvé popsána. Dnes je retroviróvá reverzní transkriptáza slavný a důležitý enzym s obrovským využitím například v biotechnologii. Je základem například testovacích sad pro detekci SARS-CoV2, kde je nejdříve pomocí RT přepsán RNA genom viru do DNA. DNA je pak amplifikována polymerázovou řetězovou reakcí, PCR. Před objevem reverzní transkriptázy byla myšlenka přeměny RNA na DNA velmi kontroverzní. Bylo to proti tenkrát jedinému dogmatu molekulární biologie, postulujícímu, že DNA se přepisuje na RNA a ta je dále překládána na proteiny.

Již jsme zmínili, že retroviry extrémně rychle mutují. Po přeměně na endogenní viry však téměř evolučně „zamrznou“. Jsou totiž replikovány jako součást chromozomu hostitelskými polymerázami a ty mají až milionkrát větší přesnost než RT. To nám umožňuje pozorovat, jak vypadaly retroviroví předchůdci před mnoha miliony let, kdy k infekci a integraci do zárodečné linie došlo. Tento podobor virologie se nazývá **paleovirologie**. Nehrabe se ovšem ve zkamenělých fosíliích, ale pouze v genomových datech, „**fosilních sekvencích**“ virů. Druhovátá pestrost těchto virových fosilií je podle očekávání podstatně větší než pestrost současných retrovirů, protože obsahuje otisky mnoha proběhnuvších infekcí, jejichž původci už dnes neexistují. V některých případech se podařilo takový virus dokonce „oživit“ pomocí rekonstrukce jeho sekvence z mnoha mutovaných kopií v lidském genomu.

Ukažme si trochu podrobněji práci paleovirologa, pro něhož je klíčové alespoň přibližně odhadnout stáří daného endogenního retroviru či retrotranspozonu (**obr. 1.10**). První metoda je vhodná, pokud je stejná endogenní retroviróvá kopie v odpovídajícím místě genomu známá u více živočišných druhů. Protože integrace retrovirů do genomu je přibližně náhodná, je téměř jisté, že k integraci došlo nejpozději (tedy minimální věk dané retroviróvé integrace) ve společném předkovi těchto druhů (možností různých integrací je totiž například u člověka díky délce genomu asi 3 miliardy, nutno ještě násobit dvěma, protože obě orientace viru jsou možné). První předcházející větev, mířící k živočichovi bez integrace, nám pak udá maximální věk. Druhá metoda využívá faktu, že LTR sekvence jsou v době integrace identické kopie. Spočítají se tedy nasbírané mutace mezi oběma LTR a vydělí se mutační rychlostí daného živočišného genomu (ta je ovšem jen odhadována z genomického průměru, takže ne moc přesná). Třetí možnost je vzít v úvahu všechny změny mezi několika současnými proviry (původní sekvence totiž známá není) a složitěji pomocí fylogenetických modelů odhadovat časové změny těchto sekvencí. Poslední možnost je velmi elegantní a byla mnohokrát úspěšně využita v evolučních studiích. Využívá faktu, že integrací retrotranspozonů je tolik, že se často integrují do sebe navzájem. Pak by mělo většinou platit, že ty evolučně mladší se integrují do evolučně starších. Nejprve se vytvoří časová posloupnost těchto vln aktivity pro různé elementy a z takového měřítka se pak odhaduje evoluční stáří jednotlivých retrotranspozonů.



1.4.3 Obrana před osídlováním genomu transpozony

Hostitelský organizmus se proti nadměrnému množení transpozonů musí bránit. I jednotlivé nové integrace mohou být škodlivé, např. když se transpozon treť do důležitého genu a rozruší ho. Úplně nekontrolovaný nárůst počtu transpozonů by mohl neúnosně zvětšit celý genom, což by bylo následně problematické při syntetizování celého genomu při dělení buněk. Je mnoho typů obrany, které zde jen letmo zmíníme. Hostiteli v tomto souboji hraje do ruky dlouhodobá závislost transpozonů na něm. Pokud by se příliš snížila fitness hostitele, postihne to i na něm závislé genomické parazity. Naopak největší výhodou transpozonů je jejich obrovský počet, i sebelepší obraně vždy nějaké přeskočení unikne. Je to tedy takové vyvažování sil. Nejsilnější je tento souboj v zárodečných buňkách, kde se hraje o to, která nová transpozice se přenesa do další generace.

Nejdůležitějším obranným mechanismem, alespoň u obratlovců, je snaha blokovat transkripci transpozonové DNA (tzv. **transkripční umlčení**, *silencing*). Existují proteiny, které se váží na transpozonové regulační oblasti (např. na LTR) a způsobují chemickou modifikaci těchto sekvencí (zejména přidání metylové skupiny na cytosiny v DNA, tzv. methylace) (**obr. 1.11**). Chromozomální DNA je také v jádře „obalena“ mnoha proteiny, zvláště histony. Histony lokalizované na transpozonu jsou také terčem mnoha chemických modifikací. Na úsecích chromozomu s metylovanou DNA a modifikovanými histony už dovede hostitelská buňka transkripci účinně zastavit. Na umlčení endogenních retrovirů se specializuje rodina transkripčních faktorů (tzv. *zinc finger* proteiny, obsahující domény vážící zinek). Čím více různých endogenních retrovirů daný druh má, tím více genů pro *zinc finger* proteiny si na obranu

vyvinul (**obr. 1.11**). Nové výzkumy ukazují, že roli v obraně hrají i přímé chemické modifikace transpozonových RNA molekul.

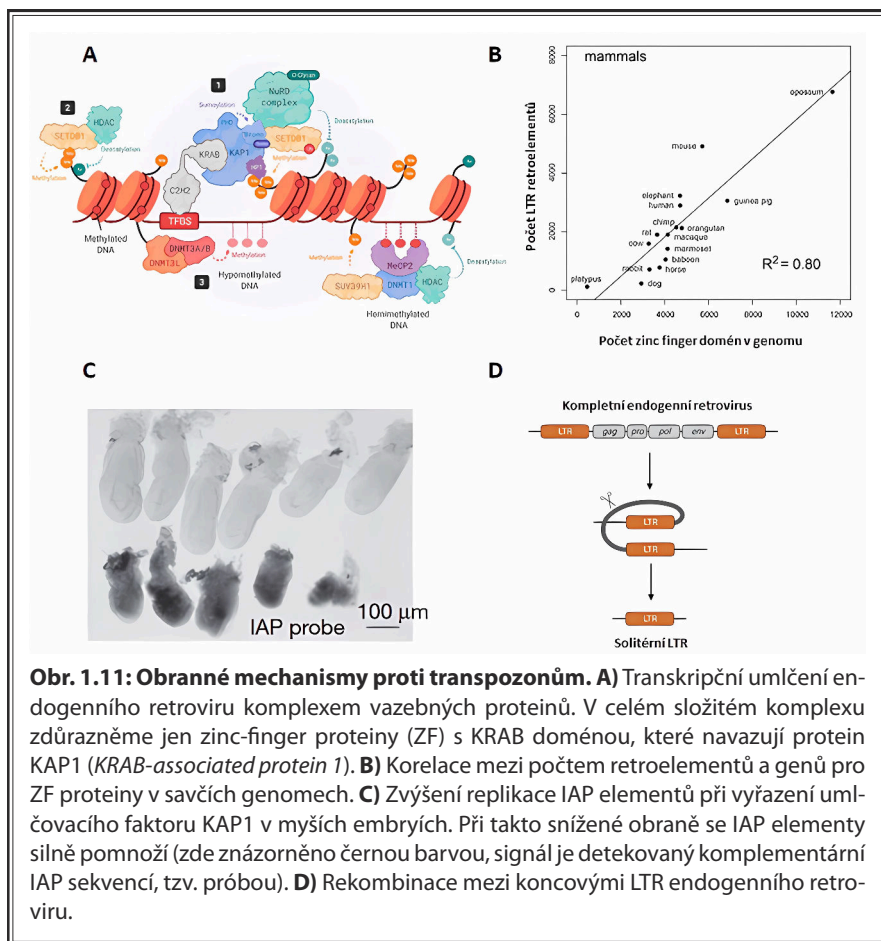
Dalším důležitým obranným mechanismem, a to i u bezobratlých živočichů a rostlin, je degradace (rozbití) transpozonové RNA. Tento evolučně starý soubor obranných procesů se nazývá **RNA interference** (RNAi). Části degradované transpozonové RNA mohou být použity k navádění této RNAi mašinérie na další transpozony a tím efektivněji ničit transpozonovou RNA. Hostitel může proti parazitárním sekvencím použít také proces **rekombinace**, který vyštěpuje a ničí úseky DNA mezi podobnými (homologními) sekvencemi. Takto se v evoluci lze zbavit celých dlouhých oblastí chromozomu například ohraničených Alu sekvencemi. Velmi náchylné k rekombinační ztrátě jsou endogenní retroviry, protože mají na obou koncích identické LTR sekvence. Jejich rekombinací se ztratí všechny virové geny a zbyde jen samotné jedno LTR (solitérní LTR). V savcích genomech je dokonce naprostá většina endogenních retrovirů tvořena solitérními LTR. Proti transpozonům mohou zasáhnout i specializované protivirové geny (také nazývané **restrikční faktory**), pokud je daný krok virové a transpozonové replikace dostatečně podobný.

1.4.4 Funkční význam transpozonů pro hostitele

Transpozony spolu s veškerou repetitivní DNA byly zpočátku označovány za jakýsi genomový odpad (**junk DNA**), neutrální výplň genomů, která nemá žádnou funkci. Postupně byly u některých transpozonů objeveny zajímavé a velmi různorodé funkce. Pro většinu však ono trochu hanlivé označení stále platí. Již jsme zmínili, že stovky tisíc těchto insercí pouze akumuluje genetické defekty (evolučně neutrálně, bez selekčního tlaku) a tvoří tedy takové transpozonové fosilie.

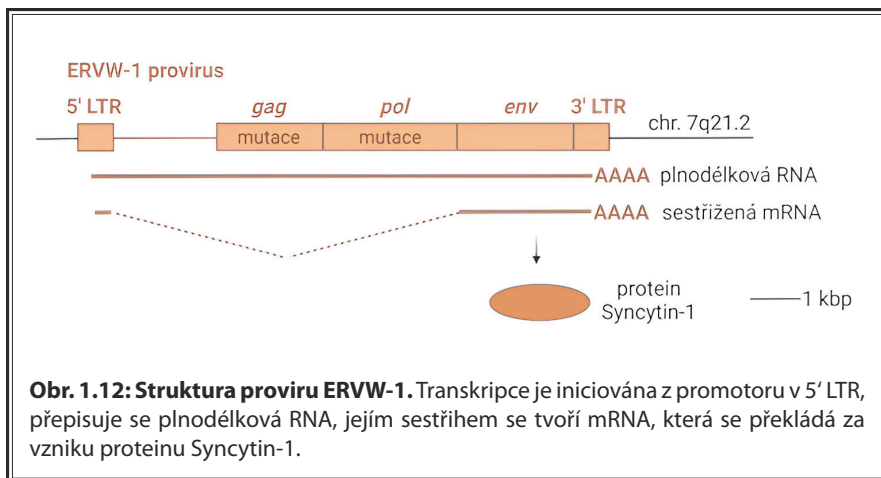
Z negativních funkcí zmiňme působení transpozonů jako **mutagenů**, mohou svojí integrací rozrušovat geny a jiné důležité sekvence. U člověka jsou popsány stovky případů genetických defektů způsobených insercí Alu. To je ještě docela málo, když uvážíme, že na každých 20 porodů připadá jedna nová Alu inserce. Dále mohou transpozony díky své sekvenční podobnosti usnadňovat genomové přestavby mechanismem rekombinace, a to v dlouhodobé evoluci i v nádorových procesech. Z dalších, pro hostitele spíše pozitivních funkcí, je asi hlavní uplatnění transpozonů jako **nových regulačních oblastí** genů. V tom vynikají zejména endogenní retroviry se svými silnými promotory v LTR sekvencích. Klasickým příkladem je gen pro amylázu, v němž inserce endogenního retroviru v našem primátím předkovi umožnila expresi amylázy v slinných žlázách. Dnes je známo takových transpozony regulovaných genů mnoho, zejména v časném embryu a v prekursorch pohlavních buněk. Transpozony mohou také ovlivňovat genový sestřih (splicing) a tvořit nové kódující části genů (nové exony, tzv. exonizace).

Retrotranspozony jsou zdrojem silné reverzní transkriptázové aktivity v buňce. Již jsme zmínili, že L1 elementy svojí reverzní transkriptázou přepisují samy sebe a parazitické neautonomní Alu elementy. Mohou ale náhodně použít také RNA klasických genů. Tyto přepsané RNA (mRNA) již mají vystřižené exony a po zpětném



přepsání a integraci tak vznikne v genomu tzv. **retropseudogen** (kopie genu bez intronů), který většinou nemá funkční význam. Dokonce se vzácně stane, že L1 zachytí RNA nějakého viru infikujícího zrovna hostitelskou buňku. Vzniknou tak **endogenní virové elementy (EVE)**, a to i u virů, které samy reverzní transkripci nemají. Například my lidé máme ve svém genomu EVE odpovídající jednomu genu Bornavirů. Těchto EVE je již znám u různých živočichů velký počet a jsou vítaným přírůstkem pro paleovirology.

Trochu paradoxní je, že endogenní retroviry mohou svého hostitele ochránit před dalšími retrovirovými infekcemi. Virus se totiž potřebuje na začátku infekce svým obalovým proteinem vázat na specifický buněčný receptor. Pokud je v genomu již přítomen dostatek endogenních virových kopií, může se produkovat tolik obalového proteinu, že daný receptor obsadí a vstup tak viru „ucpe“. To bylo jasně dokumen-



toováno u ptačích a myších retrovirů. U lidí byl nedávno objeven jeden typ obalového proteinu, který je v evoluci extrémně dobře uchován. Nepůsobí proti současným lidským retrovirům, ale zřejmě naše předky chránil před nějakou retrovirovou pandemií ve stylu HIV-1 infekce.

Geny retrovirového původu – Syncytiny

Syncytin-1 a *syncytin-2* jsou geny retrovirového původu, jsou však považovány za regulární lidské geny. Jak tomu rozumět? Na dlouhém raménku našeho chromozomu 7, v místě označovaném 7q21.2, se nachází jedna z kopií endogenního retroviru třídy W (třídy lidských endogenních retrovirů se rozdělují podle zkratky aminokyseliny, jejíž tRNA je používána jako primer reverzní transkripce, zde tedy W – tryptofan). Tato konkrétní provirová kopie je označována ERVW-1. Provirus ERVW-1 má strukturu, která je typická pro retroviry integrované do genomu (**obr. 1.12**). Provirový genom obsahuje LTR na obou koncích a mezi nimi geny s názvy *gag*, *pol* a *env*. Oblasti LTR obsahují regulační sekvence, promotor a enhancer (tzv. zesilovač), které váží transkripční faktory a umožňují transkripci. Gen *gag* kóduje strukturní proteiny virionu, gen *pol* pak enzymy nutné pro úspěšné množení retroviru (například RT a integrázu).

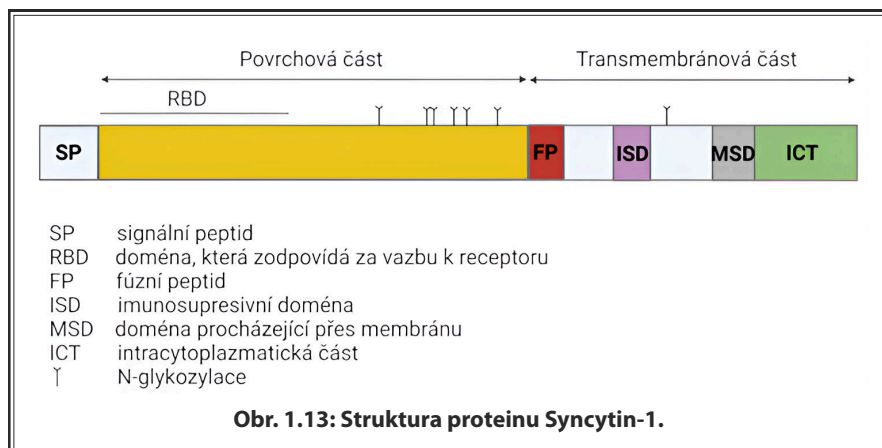
Gen *env* kóduje tzv. obalový glykoprotein, transmembránový protein, který prochází přes lipidickou membránu virového obalu. Vnější, tzv. povrchová část obalového glykoproteinu, je exponována do extracelulárního prostředí a při infekci zajišťuje interakci se specifickým receptorem na cílové buňce. Po této interakci se zakřivuje transmembránová část obalového glykoproteinu, která umožní fúzi virové a cytoplazmatické membrány, čímž dochází k vlastnímu vstupu retroviru do buňky. Vraťme se zpět k proviru ERVW-1. Jeho geny *gag* a *pol* jsou mutované a v dnešní době již žádné funkční proteiny nekódují. Provirus tudíž neumí vytvořit komponenty

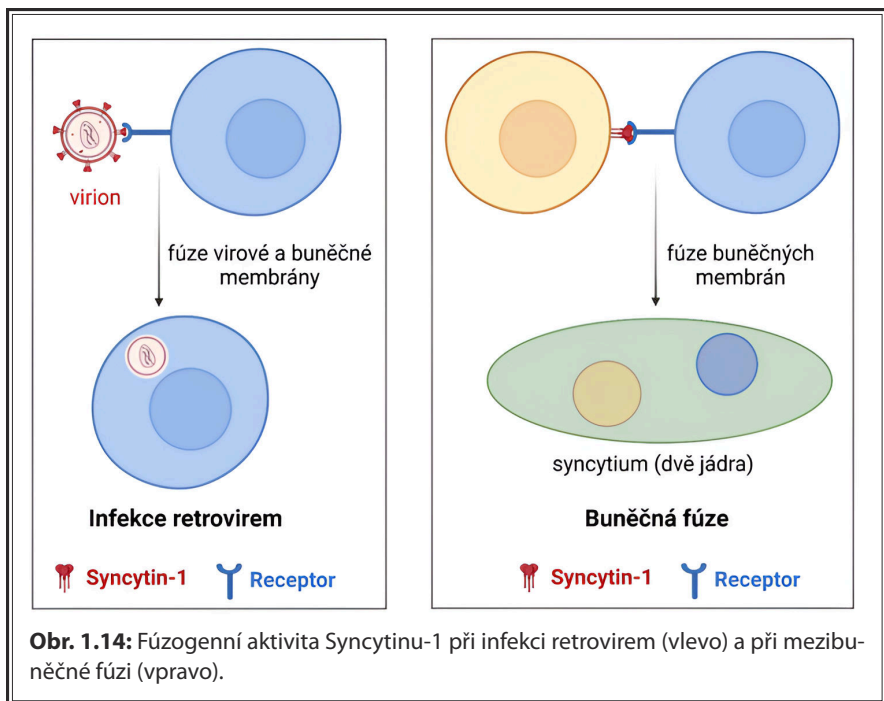
virové částice. Gen *env* si však zachovává otevřený čtecí rámec a kóduje protein Syncytin-1.

Syncytin-1 si zachovává všechny schopnosti retrovirového obalového glykoproteinu (**obr. 1.13**). Není však součástí virionu, místo toho prochází přes cytoplazmatickou membránu buňky. Jeho povrchová část interaguje se svým specifickým receptorem, molekulou označovanou ASCT2, která je na povrchu sousední buňky. Po této interakci indukuje transmembránová část Syncytinu-1 fúzi obou cytoplazmatických membrán, v tomto případě tedy fúzi dvou buněk a vznik tzv. syncytia (**obr. 1.14**). Syncytin-1 obvykle způsobuje fúzi většího počtu buněk a vznikají tak mnohojaderná syncytia.

Má tato fúzogenní aktivita Syncytinu-1 v lidském organismu nějaký význam? Umíme si snadno představit, že nekontrolovaná fúzogenní aktivita Syncytinu-1 může představovat pro organismus problém. Z tohoto důvodu je genová exprese *syncytinu-1* přísně regulována na transkripční i posttranskripční úrovni. Jde o striktní umlčení exprese ve velké většině lidských tkání. Deregulace exprese *syncytinu-1* byla naopak nalezena u některých chorobných stavů, např. u nádorů zárodečných buněk. Přesto je jeden orgán, pro jehož správnou funkci je exprese Syncytinu-1 nezbytná. Syncytin-1 totiž zajišťuje fúzi buněk lidské placenty, což je zásadní pro její správnou aktivitu a zdárný vývoj zárodku.

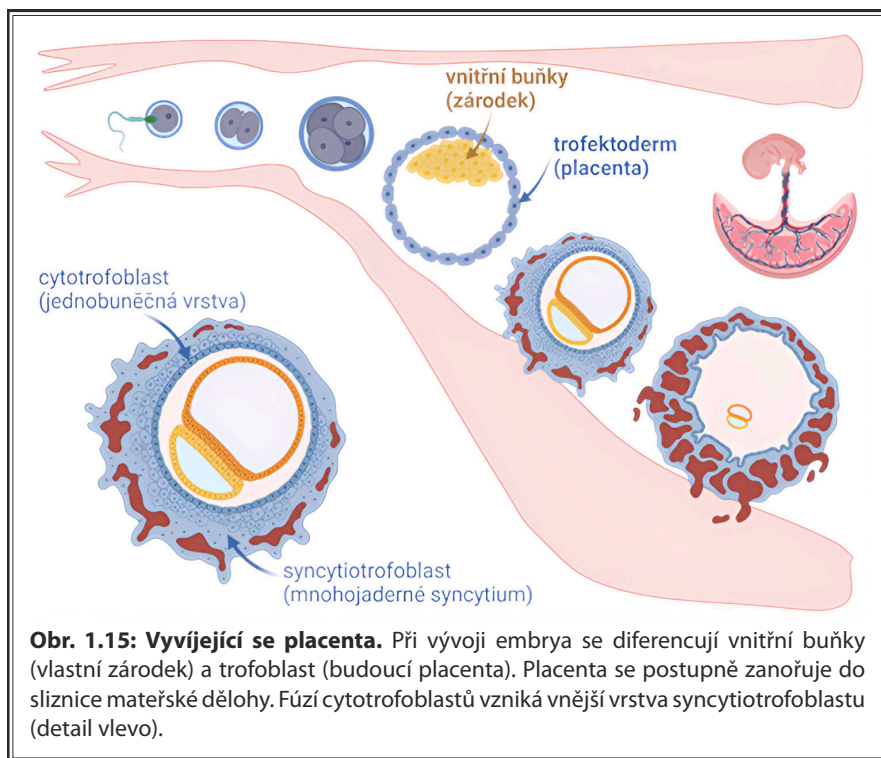
Placenta (plodové lůžko) je, jak napovídá český název, orgánem plodu, nikoliv orgánem matky. Po oplození vajíčka spermií dochází k dělení buněk vzniklého embrya. Kulovitý útvar z buněk embrya se postupně přestaví tak, že z něj vznikne dutý „míče“, uvnitř kterého lze rozeznat tzv. vnitřní buněčnou masu (*inner cell mass*), ze kterého vznikne tělo zárodku a také část zárodečných obalů. Vnější obal míče tvoří buňky trofoblastu, ze kterého vzniká placenta. Trofoblast je zprvu tvořen jednotlivými buňkami, ty se však postupně diferencují ve vnitřní cytotrofoblast a vnější syncytiotrofoblast. **Syncytiotrofoblast** vzniká fúzí buněk cytotrofoblastu, kterou





spouští právě Syncytin-1 (**obr. 1.15**). V důsledku fúzí je tato vnější vrstva placenty vlastně jedno velké syncytium s mnoha jádry, která od sebe nejsou odděleny cytoplazmatickými membránami. Společný vnitřní prostor syncytiotrofoblastu umožňuje účinný transport živin a kyslíku od matky k embryu a také efektivní vylučování oxidu uhličitého a odpadních látek. V případě nesprávného vývoje a funkce syncytiotrofoblastu nastávají během těhotenství závažné komplikace. Fúzogenní aktivita Syncytinu-1 je tedy zásadní pro správný vývoj plodu a zdařilý průběh těhotenství.

Syncytinem-1 ale retrovirová kouzla nekončí. Lidé mají také **Syncytin-2**. Obdobně jako u Syncytinu-1 jde o retrovirový obalový glykoprotein endogenního retroviru, tentokrát třídy FRD. Příslušnost k jiné třídě endogenních retrovirů ukazuje, že šlo o dvě nezávislé infekce dvěma nepříbuznými retroviry. Zatímco retrovirus nesoucí gen *syncytin-2* infikoval naše předky před přibližně 40 milióny lety, retrovirus nesoucí *syncytin-1* je mladší a kolonizoval náš genom před přibližně 25 milióny lety. Také exprese Syncytinu-2 je přísně regulována a protein se tvoří pouze v placentě. Stejně jako Syncytin-1 přispívá i Syncytin-2 k fúzím cytotrofoblastů a vzniku syncytiotrofoblastu. Individuální příspěvek Syncytinu-1 a Syncytinu-2 k buněčným fúzím, jež probíhají při vývoji placenty, v podstatě nelze posoudit. Na fúzním procesu se jistě podílejí oba proteiny, ale kvantitativní analýzu není možné u lidí provést. Na rozdíl od Syncytinu-1 se Syncytin-2 zřejmě významněji podílí na imunosupresivních vlastnostech placenty.



Ani Syncytin-2 ještě příběh stále nekončí. U lidí sice ano, opravdu nemáme více než dva syncytinové geny. Nicméně u různých organizmů byly identifikovány různé „*syncytiny*“. Jde o souhrnný název genů retrovirového původu, které mají fúzo- genní aktivitu a jsou specificky exprimovány v placentě. Např. myši mají *syncytin-A* a *syncytin-B*. Právě u myši byla pomocí funkční inaktivace obou genů prokázána jejich nezbytnost při tvorbě placenty. Geny pro Syncytiny byly nalezeny také u pře- žváků, zajíců, šelem a dalších. Ve všech případech jde o nezávislé integrace po infekci nepříbuznými retroviry, ke kterým docházelo v průběhu mnoha miliónů let. Byla dokonce vyslovena domněnka, že dávná hypotetická integrace fúzo- genního retrovirového proteinu umožnila vznik primitivní placenty, jejíž funkce se postupně zdokonalovala přisvojováním dalších retrovirových Syncytinů. Fascinující zjištění spojená se Syncytiny ukazují, že v některých případech se virové geny stávají ne- dílnou součástí genomu svého hostitele, protože získávají naprosto zásadní fyziolo- gické funkce. Původní parazité tak jsou nezbytní pro přežití svého hostitele.

Na úplný závěr si tedy zopakujeme, že transpozony je možno vnímat jako intrage- nomové parazity. Přeskakují a množí se v zárodečné i somatické linii a dosahují ob- rovských počtů. Hostitelé se proti tomuto osídlování brání mnoha způsoby a drží nad

transpozony v obraně pomyslnou hůl. Občas se ale najdou transpozony, které se rozhodnou hostiteli pomáhat, a činí tak s velkou fantazií.

1.5 Promování (genoví) inženýři...

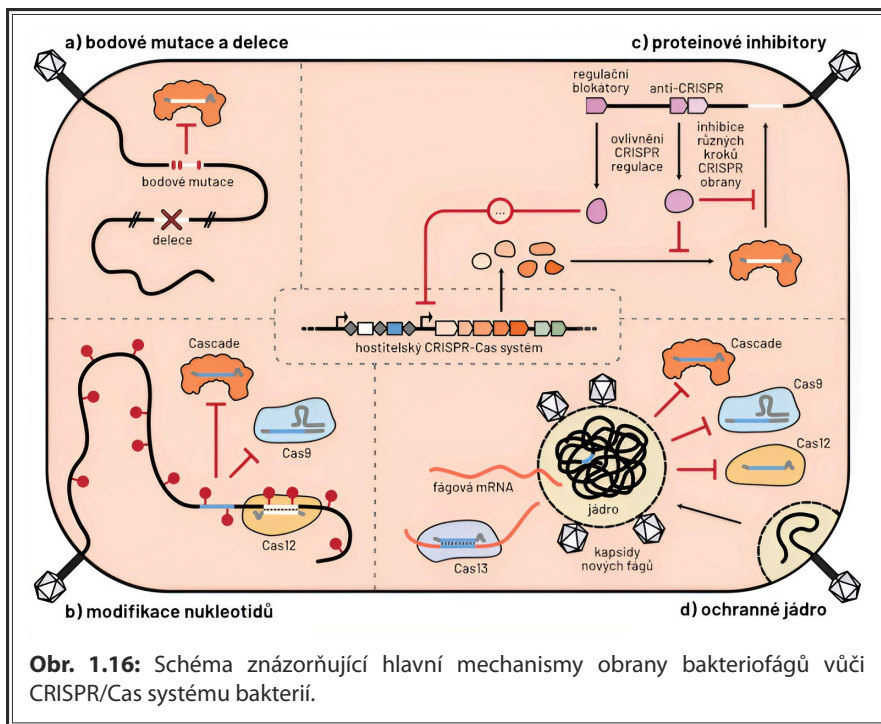
Genové inženýrství má širší dosah, než si většina z nás uvědomuje. Kromě uplatnění v různých oblastech výzkumu najdeme i řadu aplikovaných využití. Např. lidský inzulin, který se už od 70. let minulého století vyrábí v geneticky modifikovaných bakteriích *Escherichia coli*. Dále pak celá řada proteinů potřebných pro farmacii (protilátky, hormony, ...) a průmysl (enzymy pro úpravu potravin, v pracích prášcích, ...). Revoluci v této oblasti pak přinesl systém CRISPR/Cas, který funguje na jednoduchém, avšak velmi elegantním principu a za jeho objev byla udělena i Nobelova cena. Představte si, že máte proužky papíru, ze kterých chcete udělat dlouhý řetěz. Vezmete nůžky, lepidlo a podle nějakého plánu začnete tvořit. Stačí vám k tomu pár věcí a trocha umu a zanedlouho už tvoříte oblíbenou sváteční ozdobu. Co když ale budete chtít pracovat s něčím menším, něčím, co už holýma rukama nelze uchopit, například DNA? Obdobně jako u papíru budeme potřebovat nástroje, tentokrát ale sáheme po enzymech, proteinech schopných katalyzovat různé reakce. V rámci genového inženýrství se člověk naučil pracovat s řadou takových proteinů. Některé DNA štěpí (nukleázy), jiné rozvolňují (helikázy) nebo zase lepí (ligázy). Jedná se o přirozeně se vyskytující enzymy, které se v rukách člověka stávají „proteinovými nástroji“ pro úpravu genetické informace a tím vlastností živých organismů. Neobjevili jsme ale nic nového, jen jsme se naučili využívat již existující nástroje, které mají nejčastěji původ v mikroorganismech. V některých případech se jedná o zásadní komponentu patogena, aby mohl zdolat svého hostitele, např. reverzní transkriptáza.

Při práci s řetězem (DNA) máme 2 základní možnosti úprav. V první řadě můžeme dělat velké zásahy do podoby řetězu, např. odstranit a vložit celé úseky jiné DNA. V tomto případě se jedná o genovou modifikaci (GM). Nebo můžeme měnit jen konkrétní články řetězu (výměna jedné báze za druhou, nebo jen její odstranění), to pak označujeme za genovou editaci (GE). Hranice rozdílu mezi GM a GE je však pořád tenká. Některé státy obě metody legislativně rozdělují, některé jsou nerozhodné a pro jiné se jedná o totéž. Obě ale mají společné to, že se jedná o **konkrétní a cílené změny**. Důležité je, že v případě GE se do genomu nezačleňují žádné nové úseky DNA, ale dochází jen k lokálním změnám v rámci původní sekvence (editaci, úpravě). Tím ale může nastat problém při ověření takto vzniklých organismů. Při klasickém šlechtění je taktéž potřeba navodit variabilitu genetického materiálu a tím získat nové vlastnosti (např. odrůda odolná vůči chorobám), ale změny probíhají náhodně pomocí konvenčních metod (křížení, chemická nebo fyzikální mutagenese, ...). Proto jsou při nich nutné velké výchozí populace, protože ze všech možných změn v rámci genomu musíte najít tu vaši konkrétní požadovanou. Otázkou tedy je, jak a proč rozlišit náhodou změnu DNA vzniklou mutací, od té samé, ale cílené změny pomocí GE? Řekněme, že nějaká firma pomocí GE vytvoří super-plodinu (odolnou proti řadě faktorů a s vysokými výnosy), kterou ale bude vydávat za odrůdu

vzniklou klasickou formou šlechtění. Vytvořit odrůdu s novou vlastností trvá v závislosti na konkrétní plodině 10–20 let, zatímco pomocí metod genového inženýrství je to otázka 3–5 let. Tím se dá získat na trhu nesrovnatelná výhoda oproti ostatním, protože ji v podstatě nejde odhalit. Obdobně kontroverzní to může být u nás lidí, kdy je možné vytvářet „děti na zakázku“. Je známá řada genů, kde stačí drobná změna (např. právě bodové mutace) a výsledkem je např. více svalové hmoty, menší potřeba spánku apod.

Vraťme se ale k podstatě systému CRISPR/Cas. To, že prokaryota s ochotou přijímají a začleňují úseky DNA do genomu není novinkou, v tomto případě se však jedná o přímý záměr. Princip jeho mechanismu je popsán v **přípravném textu 54. ročníku**. Pro připomenutí: Celý tento systém má původ v bakteriích, kde slouží jako přirozená obrana vůči cizímu genetickému materiálu (např. bakteriofágy). CRISPR jsou nahloučené krátké pravidelně se opakující sekvence DNA rozmístěné v genomu bakterie (Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats). Mají původ v cizorodé DNA, kterou bakterie původně eliminovala, naštěpala a začlenila do svého genomu. Z takto vzniklé DNA poté vznikají speciální crRNA (Crispr RNA), kterou vážou Cas nukleázy. Po vzniku RNA-proteinového komplexu mohou specificky štěpit molekuly k crRNA komplementární, tedy opět cizorodý genetický materiál (DNA i RNA). Cas nukleáz známe více typů a liší se tím, co a jak štěpí. Nejznámější Cas9 štěpí DNA v obou vláknech a potřebuje další tracrRNA (TransActivating Crispr RNA), Cas12 štěpí jen jedno ze dvou vláken DNA, Cas13 zase štěpí RNA. Kromě těchto monomerních nukleáz najdeme i multiproteinové komplexy, např. Cascade (Crispr Associated Complex for Antiviral Defense). Výhodou oproti jiným systémům je jeho jednoduchost. Stačí vám jeden protein, který může specificky štěpit různé cíle podle vámi dodané gRNA (guide RNA; syntetická a upravená crRNA pro příslušnou Cas nukleázu).

Dnes už máme celou řadu možností, jak systém CRISPR/Cas využít. Můžeme tvořit mutace, vkládat nové geny do cílového organismu, označit konkrétní místa genomu a mapovat ho tak, studovat epigenetické změny a mnoho dalšího. Najde však i uplatnění pro aplikované použití, např. ve šlechtění, nebo genové terapii. Samozřejmě, muselo dojít k jeho určitým modifikacím. Původní bakteriální nukleázy neobsahují jaderný lokalizační signál (sekvence konkrétních aminokyselin, která nasměruje protein do jádra), takže v eukaryotické buňce by bez jeho přidání nebyly funkční. Elegantnost celého systému je možné ukázat na pár případech. Představte si, že máte geny, které není možné z genomu odstranit a studovat tak jejich vliv na daný organismus. Podílejí se například na důležitých etapách vývoje (embryonální vývoj), nebo na důležitých metabolických pochodech. Můžete využít např. Cas13, která zničí v cytoplazmě mRNA vznikající transkripcí studovaného genu. Nebo dCas nukleázy (death Cas), kterým byla odstraněna schopnost štěpit DNA. Pořád má ale zachovanou schopnost začlenit gRNA a vázat se tak na cílové místo. Pokud k takovému proteinu přidáte jiné proteiny, například transkripční aktivátory a represory, lze tak šikovně re-



gulovat expresi genu ještě před vznikem mRNA. Další možností je přidání enzymů, které umí modifikovat báze DNA. Molekula DNA se skládá ze 4 různých nukleotidů, adeninu (A), který páruje s thyminem (T) dvěma vodíkovými můstky. Dále pak z guaninu (G), který páruje s cytosinem (C) třemi vodíkovými můstky. Například přidáním cytidin deaminázy k dCas lze měnit GC páry na AT. gRNA navede nefunkční nukleázu na potřebné místo v genomu, deamináza odstraní z cytosinu aminoskupinu a vzniká uracil, respektive pár UG. Ten ale v DNA nemá co dělat a buňka tak vzniklou chybu opraví přirozenými mechanismy. Na vzniklé místo pak může zpětně začlenit C místo U (podle komplementarity druhého nemutovaného vlákna), nebo G nahradí A, který páruje s U na mutovaném vlákne. Velká výhoda je, že lze mít v podstatě jakýkoli organismus, který stabilně produkuje libovolnou verzi(e) Cas nukleázy. Bez přítomné gRNA je nukleáza nefunkční a nemá tak žádný vliv na běžné fungování buňky. Aktivace nastává až po dodání gRNA, k čemu lze jednoduše využít řadu virů, jakožto vektorů.

Samozřejmě, i bakteriofágy se snaží bránit a přistupují k tomu různými způsoby (viz schéma obrany na **obr. 1.16**), protože jedna bakterie může tvořit více typů Cas

nukleáz. První obranou je přirozená tvorba mutací, kvůli rychlé procesivitě² virových polymeráz (a). Když vznikne mutace, která neohrozí funkci, ale liší se od původní sekvence, vir má vyhráno, protože jeho DNA/RNA nebude rozpoznána bakteriálním CRISPR/Cas systémem. Obdobně může docházet k delecím cílových míst genomu. Také může docházet k úpravě DNA pomocí modifikace nukleotidů (b). Například kolifág T4 má veškerý cytosin nahrazený 5-hydroxymethylcytosinem (5-hmC). Ten může být znovu modifikován glukózovým zbytkem (5-ghmC). Tím se mění vlastnosti DNA, ale sekvence a párování zůstávají zachovány. Dále viry vytváří anti-CRISPR (Acr) proteiny, které pomáhají neutralizovat obranný systém prokaryot (c). Stejně jako v případě Cas nukleáz, i Acr proteinů dnes už byla objevena a popsána celá řada. Často se však jedná o malé proteiny (50–150 aminokyselin) s poměrně omezeným mechanismem působení. Nejčastěji brání vazbě Cas nukleázy na DNA fága, vazbě gRNA nukleázou nebo přímo blokují její katalytickou aktivitu. Jedná se o poměrně nové objevy a plně charakterizována byla jen část Acr proteinů. Je tedy možné, že v budoucnu budou popsány nové mechanismy obrany vůči CRISPR/Cas systému. Unikátní systém si však vytvořili některé fágy (d), např. fág ΦKZ a ΦPA3 napadající rod *Pseudomonas*. V bakterii vytváří jádru podobnou strukturu z proteinů, které fág sám kóduje ve své DNA. V „jádru“ jsou pak lokalizované polymerázy a DNA fága, která je tak chráněna před Cas nukleázami. Vzniklá RNA se poté přesouvá z „jádra“ do cytoplazmy, kde na ni nasedají ribozomy a dochází k proteosyntéze klasickým způsobem. Vzniklá kapsida poté interaguje s „jádreem“, přesune se do ní genetický materiál fága a vzniká nový virion.

1.6 Introgrese a hybridizace

Dosud jsme hovořili o mechanismech, kterými se cizorodá (či transponovatelná) DNA včleňuje do hostitelského genomu. Nyní se podíváme na to, jak se jednotlivé části genetické informace mohou šířit mezi různými druhy organismů. Přenosu genetické informace mezi různými evolučními liniemi organismů říkáme **introgrese**. Genetická informace se u organismů zpravidla přenáší na další generace v rámci jednoho druhu. U nepohlavně se množících organismů existují přímo čisté klonální linie, u pohlavně se množících organismů dochází ke spojování různých linií a promíchávání genetických informací, ovšem obvykle jen v rámci nějaké relativně dobře ohraničené skupiny jedinců, kterou obvykle označujeme jako druh. Mezi druhy, tedy mezi vzdálenými evolučními liniemi, už zpravidla k přenosu genetické informace nedochází. Jak je to možné? Existence druhů (ať už je chápeme či definujeme jakkoliv) je v přírodě odvislá z velké míry právě od principu velkého rozdílu mezi mírou genového toku uvnitř druhu a vně druhu. Jedinci stejného druhu se spolu zpravidla množí, k rozmnožování mezi druhy – **hybridizaci**, však dochází méně, ideálně vůbec. Na

²Procesivita je obecně schopnost enzymu provádět kontinuální reakci bez odpoutání od svého substrátu. U polymeráz se tedy jedná o schopnost syntetizovat nepřerušovaně DNA či RNA (tedy přidáné množství nukleotidů za jednotku času). Často pak platí, že čím rychlejší procesivita, tím má polymeráza nižší schopnost po sobě opravovat chyby, nebo tato vlastnost chybí úplně. Viry se potřebují během krátké doby co nejvíce namnožit, takže proto mají virové polymerázy vysokou procesivitu.

tom, že se jednotlivé druhy poznají dle toho, že se vzájemně nekříží, je založen i tzv. biologický koncept druhu, o kterém jste se možná učili. Ten pochází z doby, kdy byly občasní mezidruhoví hybridi považováni za vzácnou chybu a výjimku potvrzující pravidlo. Mezi laickou veřejností tento náhled na hybridy z velké míry přetrvává dodnes.

Mnohdy není nízká míra genového toku mezi druhy primárně způsobena tím, že by se jedinci různých druhů mezi sebou potomky tvořit nesnažili. U mnoha druhů tomu tak samozřejmě je, přesto se organismy s příslušníky jiných druhů poměrně často křížit snaží. Mezi jednotlivými druhy však většinou existuje tzv. **reprodukčně-izolační bariéra**. Mezidruhoví kříženci tak buď vůbec nemohou vzniknout (třeba protože spermie jednoho druhu nemohou splynout s vajíčkem druhého), nejsou životaschopní, případně se nemohou dále rozmnožovat. Typickým příkladem takových **sterilních hybridů** jsou například známí kříženci koně a osla, tedy mula a mezek, a také „ligr“ – kříženec lva s tygrem. Náznaky reprodukčních bariér mohou někdy vznikat i v rámci jednoho druhu, pokud je v něm velká genetická variabilita. V takovém případě může při křížení geneticky vzdálenějších populací dojít k tzv. **outbretní depresi** – vzniklé potomstvo bude mít kvůli příliš vzdálené příbuznosti ve srovnání se svými rodiči nižší biologickou zdatnost. S outbretní depresí se potýkají například ochránářští biologové, kteří kvůli ní musí cíleně vybírat například zdrojové populace pro reintrodukce vymřelých motýlů. Reintrodukovaná populace se totiž může začít třeba šířit, a následně se může setkat a křížit s některou z původních populací. Vznik outbretních hybridů by v takové chvíli mohl stabilitu těchto populací ohrozit.

Hybridizace však může být i úspěšná, tedy vést ke vzniku plodného potomstva – a právě v takovém případě se mohou začít dít zajímavé věci. Jedním z výsledků takové úspěšné hybridizace může být například vznik úplně nového druhu, tedy **speciace hybridizací**. K tomu je samozřejmě v ideálním případě zapotřebí, aby k hybridizaci došlo opakovaně, ovšem pokud se výsledný hybrid bude množit nepohlavně, není ani to nutné. Ke speciím hybridizacím v přírodě občas dochází. Dokázat, že nějaký druh je výsledkem speciace hybridizací, je ale relativně složité. Jako „úspěšné“ příklady speciace hybridizací se zpravidla uvádějí druhové komplexy, kde společně na jedné lokalitě existují tři „dobré druhy“ (tedy takové, které se vzájemně aspoň skoro nekříží), a jeden z nich vznikl hybridizací dvou zbývajících. Příkladem jsou třeba některé druhové komplexy jihoamerických baboček rodu *Heliconius*, oblíbených to modelových organismů všemožných evolučních studií. Relativně dobře jsou pak speciace hybridizací popsány u mnoha rostlin. Známým příkladem jsou například severoamerické slunečnice rodu *Helianthus*, u kterých křížením dvou druhů s různými ekologickými nároky vzniká hybridizací „třetí“ druh, který je ekologicky odlišný od obou rodičovských. U rostlin jsou však hybridizace obecně výrazně častější než u živočichů, a díky jejich schopnosti rozmnožovat se pohlavně i nepohlavně jsou zde všechny jevy, související s hybridizacemi, mnohem častější³.

³ Pro více informací problematice hybridizace doporučujeme jako doplňující četbu přípravné texty 47. a 49. ročníku Biologické Olympiády.

1.B EVROPA NEBO AMERIKA? Velmi pozoruhodný případ hybridizace byl objeven v případě úhořů. V Evropě a Severní Americe žijí v řekách úhoři – u nás to je úhoř říční (*Anguilla anguilla*), v Americe pak úhoř americký (*Anguilla rostrata*). Oba druhy jsou blízce příbuzné a trou se (zřejmě) v Sargasovém moři. Občas se proto stane, že vzniknou hybridi mezi americkými a evropskými úhoři. Pro jejich potomky však nastává problém. Mladí úhoři v Sargasovém moři dlouho nezůstávají, ale migrují zpět do řek, odkud do moře u amerických břehů připluli jejich rodiče. Američtí a evropští úhoři tak musejí trefit do zemí svých rodičů – do řek v Evropě, případně v Severní Americe. Schopnost najít cestu ze Sargasového moře do potoka v Orlických horách, anebo naopak do řeky kdesi v Kanadě, je určena geneticky. Pokud se tedy americký úhoř zkříží s evropským, kam poplují jejich potomci? Mohlo by se zdát, že takoví hybridi budou neživotaschopní, neboť nebudou vědět, kam migrovat, a bídne zhynou v širém Atlantiku. V takové situaci bychom se nejspíše ani nedozvěděli, že k hybridizaci dochází. Hybridi amerických a evropských úhořů však žijí. Je to neuvěřitelné, ale mají kam migrovat. Přesně uprostřed, mezi Amerikou a Evropou, totiž leží pohostinný ostrov Island. I na Islandu žijí úhoři, a to překvapivě jak evropští, tak američtí, přestože ti evropští jsou zde o poznání častější. Trefí sem ale i hybridi evropských a amerických úhořů. Právě v řekách Islandu tak nacházejí útočiště úhoři, v jejichž nitru hoří věčný rozpor, zda je lépe ve staré dobré Evropě, či v dalekém zámoří.

Dalším pozoruhodným fenoménem, který souvisí s mezidruhovou hybridizací, je tzv. **hybridogeneze**. Při ní dochází k tomu, že se jedinci dvou druhů mohou křížit za vzniku hybrida, který je plodný, ekologicky i morfologicky odlišný od rodičovských druhů, takže bychom jej mohli označit za třetí druh. Pokud se však tento hybrid kříží s jedincem některého z rodičovských druhů, vznikají potomci rodičovského druhu. Organismy, u kterých dochází k hybridogenezi, tak vytvářejí tzv. hybridogenetické druhové komplexy. Velmi známým příkladem takového druhového komplexu jsou **zelení skokani** rodu *Pelophylax*. Rodičovskými druhy jsou v tomto hybridogenetickém komplexu **skokan skřehotavý** (*Pelophylax ridibundus*) a **skokan krátkonohý** (*Pelophylax lessonae*). Pokud se jedinci těchto dvou druhů kříží, vzniká **skokan zelený** (*Pelophylax esculentus*).

Vznik plodného mezidruhového hybrida však obvykle nevede ke vzniku nového druhu ani ke vývoji nějakého složitějšího hybridogenetického komplexu. Obvykle se stane, že takový hybrid splyne s populací některého z rodičovských druhů, kde se dále rozmnoží. Tím však vnese do populace tohoto druhu část genetické informace, kterou získal od svého druhového rodiče. Právě tímto mechanismem dochází k již zmíněné introgresi. **Genetická introgrese** tedy představuje nutný výsledek situace, kdy některé příbuzné druhy občas mezi sebou úspěšně hybridizují. Jde doslova o přechod genů (lokusů, alel, někdy ale i celých dlouhých úseků genomu) přes hranici druhu. Pro-

tože při vzniku gamet u pohlavně se množících organismů dochází k rekombinaci, nese v sobě každý diploidní jedinec části genomu zcela různé historie. Zjednodušeně řečeno, každá alela v našem genomu může pocházet ze zcela odlišného předka. U některých alel se pak může ukázat, že dokonce pocházejí z odlišného druhu. Mezdruhová introgrese bývala dříve vnímána jako jev vzácný; však s ní také nepočítají například běžně využívané metody rekonstrukce fylogeneze na základě molekulárních dat. Současné poznatky však naznačují, že by mohla být vcelku běžnou součástí evoluce pohlavně se množících organismů, a to i v případech velmi nápadných skupin, jako jsou například sloni. U hlodavců afrických pohoří byla zase zdokumentována častá introgrese mitochondriální – u některých druhů zde došlo k tomu, že po nějakých historických hybridizačních událostech získaly mitochondrie z jiných druhů.

1.C HYBRIDOGENEZE, HEMIKLONALITA A (SYN)KLEPTON. V české žabí

fauně můžeme rozlišit dvě skupiny skokanů (Ranidae). První skupinou jsou tři druhy „suchozemských“ hnědých skokanů rodu *Rana*. Druhou skupinou jsou „vodní“ zelení skokani, dříve také *Rana*, dnes *Pelophylax*. Zde u nás najdeme dva „slušné“ druhy: skokana skřehotavého (*Pelophylax ridibundus*) a s. krátkonožového (*P. lessonae*). Skokan skřehotavý může z našich zelených skokanů dorůstat největších rozměrů a je také nejvíce vodní. Preferuje teplejší lokality, typicky v nížinách. Drobnější skokan krátkonožový se naopak může vydávat i dál od vody a preferuje chladnější lokality. Tyto dva druhy se mohou plodně křížit za vzniku našeho třetího vodního skokana, skokana zeleného (*P. esculentus*), který je ekologickými nároky i morfologií někde mezi rodičovskými druhy. Typicky se vyskytuje na lokalitách s alespoň jedním hostitelským druhem. Zvládá však obsadit i ekologické niky, kde se rodičovským druhům nedaří.

Někteří autoři razí pro skokana zeleného užitečnou, ale nepříliš uctívou škaltulku **klepton** (odvozenou ze starořeckého výrazu pro krádež), vědecké jméno je poté psáno jako *Pelophylax kl. esculentus*. Celý komplex hybridního skokana a jeho dvou rodičovských druhů se pak označuje jako **synklepton**. Všichni skokani zelení si v sobě nesou polovinu genomu skokana skřehotavého (označovanou R, od *ridibundus*) a polovinu od skokana krátkonožového (L, od *lessonae*). Nedochozí zde tedy k postupnému míchání genomů s každou další generací skokanů. Z pohledu klasické mendelistické genetiky bychom tedy mohli skokany zelené prohlásit za permanentní příslušníky 1. filiální (F1) generace. V rámci upraveného rozmnožovacího procesu, tzv. **hybridogeneze^a** pak skokani zelení předávají do potomstva sadu chromosomů získanou od jednoho rodiče (tedy buď R sadu, nebo L sadu), druhá sada je zlikvidována ještě před meiosou v průběhu mitotického dělení zárodečných buněk. Po spojení s gametou rodičovského druhu či od jiného zeleného sko-

...

kana může vzniknout opět rodičovský druh (genom RR, nebo LL), či další skokan zelený (RL).

Protože je genom R či L předáván do další generace bez rekombinace, jde vlastně o formu klonality (vznikající gameta nese genom jednoho z rodičů tvůrce gamety – geny jednoho prarodiče se tedy dostanou do potomstva, druhý prarodič ostrouhá a nebude svým vnoučatům vůbec příbuzný). Z gamety se však nevyvine plný klon rodiče, jako je tomu obvykle u partenogeneze či gynogeneze, které budou probrány v pozdějších kapitolách. Stále je zde ještě polovina genomu, která přijde s druhou gametou. Hybridogenetické potomstvo proto označujeme jako **hemiklonální** („z poloviny klonální“).

Genomem, který může být předáván dál, může být genom R i L. U nás převládají smíšené populace skokana zeleného (RL) se skokanem krátkonohým (LL). Zde skokani zelení při hybridogenezi zahazují L genom a předávají genom R. Splynutí jejich gamet s L gametou rodičovského druhu vyprodukuje dalšího skokana zeleného. Spojení R gamet od dvou skokanů zelených může vyprodukovat skokana skřehotavého (RR), často je však takové potomstvo neživotaschopné. Smíšené populace, kde se skokan zelený (RL) vyskytuje se skokanem skřehotavým (RR), fungují analogicky výše popsanému, do další generace je zde však obvykle předáván genom L.

Navíc existují i triploidní skokani zelení (se třemi sadami chromosomů, tedy s kombinací RLL nebo RRL), kteří mohou produkovat haploidní gamety s kombinací R, nebo L i diploidní gamety s kombinací RL, RR, LL. Kromě toho i normální diploidní skokani mohou kromě haploidních gamet tvořit i diploidní RL gamety. Situace se tedy značně komplikuje a celý systém mj. umožňuje vytvoření „čistě zelených“ populací na lokalitách, kde se rodičovské druhy nevyskytují. (Takové populace známe např. v severozápadní Evropě.) Skokan zelený je možná také zodpovědný za vynesení R genomu do západoevropských populací skokanů, kde křížením s místním skokanem (*Pelophylax perezi*) vznikl nový hybridogenní druh (*Pelophylax* kl. *grafi*). Teoreticky může skokan zelený založit i novou populaci rodičovského druhu na lokalitě, kde jsou pro tento druh vhodné podmínky, ale kam by se sám nerozšířil.

Další zvláštností je, že klonálně děděný genom umí ovlivnit pohlaví potomstva. Můžeme se tedy setkat s nevyrovnaným poměrem pohlaví ve skokaních populacích, a v extrémních případech i s populacemi, kde jedno pohlaví hybridů (nebo i rodičovského druhu) chybí. Takovou populaci u nás známe z povodí Odry, kde se vyskytuje čistě samčí populace skokana zeleného spolu se samci i samicemi skokana skřehotavého. Skokani zelení jsou zde schopni předávat genomy obou druhů, a to za vzniku zelených (RL) samců a skřehotavých

•••

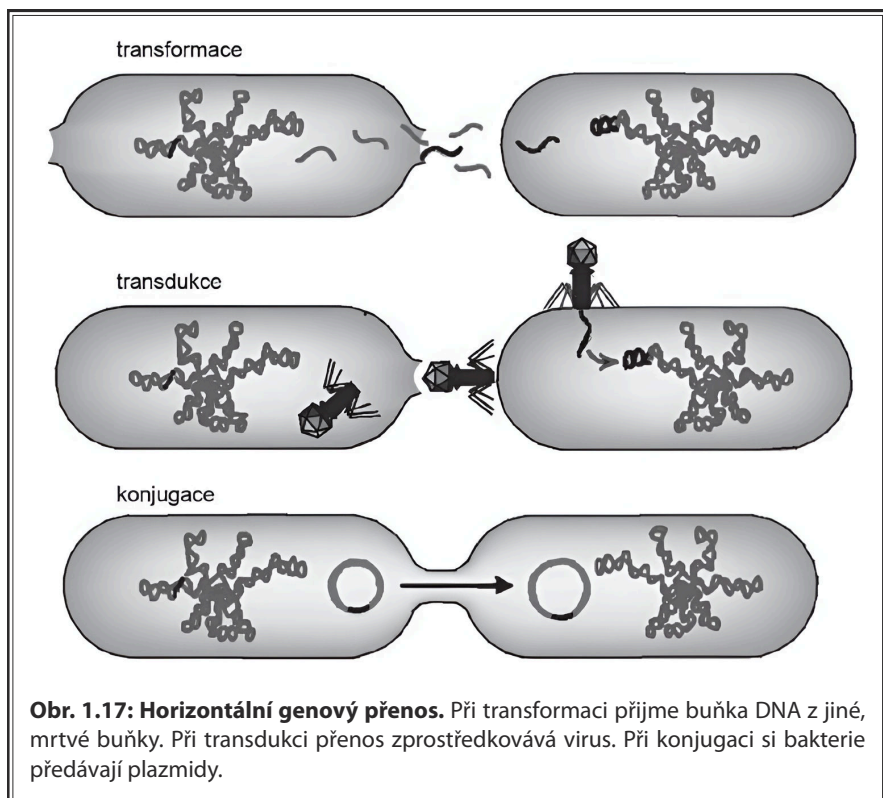
(RR) samiček. Skokani zelení zde tedy přispívají nejen k tvorbě vlastních synů, ale také zajišťují, že tito synové na lokalitě spíše najdou partnerku.

Na závěr celou problematiku zamlžíme ještě víc. Výše bylo řečeno, že se genetická informace mezi R a L genomem ve skokanech zelených nemíchá. Není to však úplně pravda, výjimečně může dojít k tomu, že ještě před odstraněním jednoho z genomů může dojít k rekombinaci mezi oběma genomy. Výsledkem je pak **introgrese**, tedy zavlečení genů z jednoho druhu do cizího, o které se můžete dočíst více v hlavním textu kapitoly.

^aHybridogeneze je v přírodě poměrně vzácným jevem, kromě skokanů byla popsána také v různých variacích u několika málo paprskoploutvých ryb (např. živoroděnka, *Poeciliopsis*; či sekavec, *Cobitis*), ropuch rodu *Bufo* nebo pakobylek (*Bacillus*).

Vliv introgrese na organismy může být naprosto různý. Velice často může introgrese způsobit snížení biologické zdatnosti jedinců v populaci podobně, jako tomu bylo v případě outbreední deprese. Některé alely, které přecházejí přes hranici druhu, také mohou mít přímo negativní efekt – zdokumentovaný je třeba případ introgrese neandertálských alel do genomu moderního člověka. Někdy však může být výsledek introgrese pro populaci výhodný, a dokonce se introgrese může stát i adaptivní. U druhů ohrožených malou efektivní velikostí populace (viz brožura 50. ročníku BiO, kap. 2) může například introgrese z jiného druhu vést k jejímu zvýšení. To vede k oslabení vlivu škodlivých alel, které se jinak u diploidních organismů v populacích udržují a v malých efektivních velikostech populací se častěji projevují. Introgrese ale samozřejmě do populace druhu vnáší též nové znaky, které se mohou v novém kontextu ukázat selekčně výhodnými. Určitá drobná míra genového toku mezi druhy se tak ukazuje jako relativně výhodná (navzdory dřívějším představám, že mezidruhovému křížení je za všech okolností nežádoucí). Naprosto zásadní vliv může mít introgrese u nově vznikajících evolučních linií při rychlých diverzifikacích. Výzkumy z posledních let například ukazují, že hybridizace mezi mladými liniemi a rozsáhlé introgrese mají velký význam v raných fázích **adaptivních radiací** – situací, kdy dochází k rychlému vzniku mnoha morfologicky a ekologicky odlišných druhů po osídlení nějakého regionu se spoustou neobsazených ekologických nik. Systémy vzniklé adaptivní radiací, jako jsou například cichlidy v afrických jezerech či někteří ptáci na ostrovech (např. slavné Darwinovy pěnkavky na Galapágách) byly v poslední době intenzivně zkoumány moderními metodami celogenomových analýz, a prakticky vždy se ukázalo, že v evoluční historii adaptivních radiací se objevují rozsáhlé stopy opakovaných a masivních introgresí mezi jednotlivými liniemi. Introgrese tedy nejspíše hrají při adaptivních radiacích klíčovou roli.

Introgrese však mohou mít velmi pozitivní význam i u „dobrých druhů“, přestože u nich k hybridizacím dochází jen výjimečně. Čím více jsou od sebe druhy vzdáleny, tím je samozřejmě introgrese složitější a vzácnější, navíc roste pravděpodobnost, že nově přichozí alely nebudou v populaci mít úplně pozitivní efekt. U vzdálenějších



druhů proto zpravidla reprodukční bariéru překonají jen alely, které jsou extrémně výhodné – tak výhodné, že mezidruhový hybrid bude extrémně zvýhodněn a povede se mu velmi úspěšně se rozmnožit. Příkladem situace, kdy se taková věc stala, jsou například alely přinášející odolnost vůči jedům používaným v boji se škůdci (které vytvářejí na populaci těchto druhů extrémně silný tlak). Evoluční tlak v tomto případě vytváří člověk, který proti organismům používá jedy; zvýhodnění jsou tedy jedinci, kteří jsou proti jedům odolní či přímo rezistentní. Pokud má nějaký druh ve své genetické výbavě alely, umožňující odolnost vůči nějakému jedu, může se stát, že se tato alela přenesla i do populací dalších, příbuzných druhů. Zdokumentovaný byl tento jev například u evropských myši. Z populace **myši středomořské** (*Mus spretus*) se díky adaptivní introgresi dostaly do populace **myši domácí** (*Mus domesticus*) alely umožňující odolnost proti běžným rodenticidům. Podobný případ je znám i v případě rezistence proti insekticidům u motýlů rodu *Helicoverpa*, a také u afrických komárů rodu *Anopheles*, kde došlo k přenosu alely přinášející odolnost vůči insekticidům dokonce do tří různých druhů, přičemž je zdokumentováno, že se tak minimálně u dvou z nich stalo kolem roku 2005.

Zatím jsme hovořili o mechanismech, jakými se genetická informace může mezi druhy přenášet prostřednictvím pohlavního rozmnožování. Existuje ale ještě jeden způsob, jakým se mohou alely šířit mezi druhy, a docházet tak k introgresi – **horizontální genový transfer (HGT)**. Genetická informace se mezi organismy běžně přenáší z jedné generace na druhou. Někdy však může dojít i k přenosu mezi jedinci, aniž by přitom došlo k rozmnožování – takovému přenosu pak říkáme horizontální. Velice běžný je tento fenomén u prokaryotických organismů. Ty si běžně předávají drobné cirkulární molekuly DNA, tzv. **plasmidy**, pomocí kterých mohou sdílet některé důležité složky genetické výbavy (například geny umožňující antibiotické rezistence). Podle toho, jakým mechanismem se DNA mezi bakteriálními buňkami přenáší, rozlišujeme tři základní druhy horizontálního genového transferu (viz **obr. 1.17**). Při **transformaci** dochází k přijetí volného kusu genetické informace přes membránu dovnitř buňky z vnějšího prostředí. Pokud dojde k propojení dvou buněk, které si následně předají některé části genetické informace (třeba právě plasmidy), hovoříme o **konjugaci**. Někdy může být také genetická informace přenesena prostřednictvím virů – pak hovoříme o **transdukcii**. V evoluční historii organismů také opakovaně došlo k významným událostem horizontálních genových transferů, například v souvislosti s endosymbiózami – o tom si však blíže povíme v následující kapitole. K horizontálnímu genovému transferu mezi vzdálenými liniemi organismů však může docházet i dnes, a často i dnes se tento fenomén týká organismů žijících v těsné symbióze – ať už mutualistické, nebo parazitické. Takto je například široce zdokumentován horizontální genový transfer mezi mnoha bezobratlými (například svinkami, octomilkami či mandelinkami) a vnitrobuněčnými parazity, bakteriemi rodu *Wolbachia*. Je zajímavé, že horizontálním genovým transferem z wolbachii se mohou do genomu hostitelů dostat i lokusy používané pro molekulární taxonomii, jako je například cytochrom oxidáza 1. Proto u některých skupin hmyzu kvůli infekcím wolbachii není možno s úspěchem používat mitochondriální markery pro rozlišení jednotlivých druhů. Většinou jsou ale geny, které se horizontálním genovým transferem dostanou do eukaryotického genomu ze symbiontů, nefunkční. Nemusí tomu tak ovšem být vždy. Existují případy, kdy nějaký organismus získal horizontálním genovým transferem ze svých symbiontů nějaký užitečný gen, který mu následně přinesl evoluční výhodu. Typickým příkladem takového úspěšného HGT bývají třeba ko-optace genů umožňujících trávení celulózy u některých dřevožravých a býložravých živočichů, jako jsou například někteří termiti a plži.

1.7 Priony

V dalších kapitolách této brožury budeme hovořit o mnoha různých organismech, které se chovají jako paraziti. V předchozích kapitolách jsme se věnovali virům, které stojí takříkajíc na pomezí mezi živým a neživým – začleňují se do genomu a fungují jako vnitrobuněční parazité, avšak samy se reprodukovat neumí. Také jsme hovořili o transponovatelných elementech, které se mohou chovat jako parazitické části DNA. Existuje však ještě jeden pozoruhodný druh parazitických struktur v tělech or-

ganismů, který zasluhuje speciální pozornost. Jsou to tzv. **priony**. Název „prion“ je původně odvozen od anglického označení *proteinaceous infectious particles*, tedy „infekční proteinové částice“ – jedná se doslova o proteiny, které se chovají jako původci infekcí. V nervových buňkách savců existuje skupina tzv. prionových proteinů (PrP). Funkce PrP za normálních okolností je nejasná, předpokládá se, že se mohou nějakým způsobem účastnit celé řady důležitých buněčných procesů, jako je udržování homeostázy, buněčná signalizace, a že se také uplatňují při růstu nervů a při embryonálním vývoji nervové soustavy.

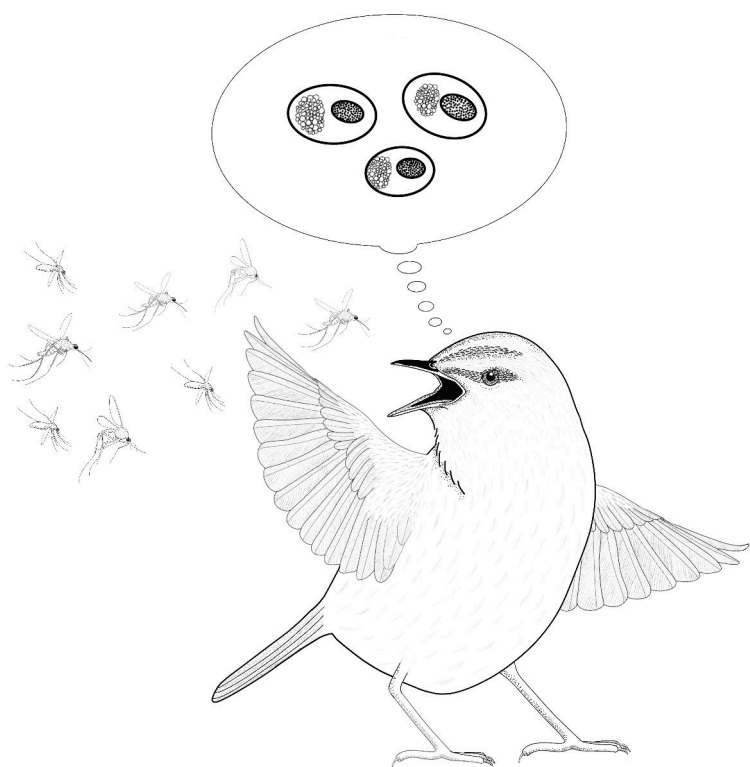
Mnozí z vás již něco slyšeli o struktuře proteinů. Proteiny jsou biopolymery – molekuly vznikající řetězením menších molekul – v tomto případě jde o aminokyseliny (viz podkapitola 1.1). Proteiny se skládají ze sekvencí aminokyselin, přičemž tomu, jak jdou v sekvenci jednotlivé aminokyseliny za sebou, říkáme **primární struktura proteinu**. Proteiny mají však také **sekundární strukturu** – jednotlivé části molekuly proteinu jsou různě prostorově uspořádané. Podle přítomnosti či nepřítomnosti vodíkových můstků mezi různými aminokyselinami v proteinovém řetězci mohou aminokyseliny v proteinu nabývat různých podob sekundární struktury, mezi ty nejčastější patří alfa-helix (šroubovice), a také beta-skládaný list. **Terciární struktura** proteinu nám pak ukazuje, jak jsou jednotlivé části proteinu uspořádány v prostoru, tedy jak prostorově vypadá celá molekula. Prionové proteiny PrP mají v normálním stavu svou normální sekundární strukturu, ve které převažují alfa-helixy nad beta-skládanými listy (PrP^C). Prionový protein však může nabývat i jiné sekundární struktury, ve které je zastoupení beta-skládaných listů diametrálně větší, než ve struktuře normální. Není přesně známo, jakým mechanismem může dojít k tomu, že protein změní takto radikálně svou konformaci, nová sekundární struktura mu však propůjčuje pozoruhodné vlastnosti. Prionový protein v pozměněné struktuře (PrP^{Sc}) se stává velmi odolnou molekulou, která vydrží mnohem extrémnější podmínky, než běžné proteiny. Je tak odolný vůči vnějším vlivům prostředí, že funkční molekuly prionových proteinů lze najít i v popelu spálené tkáně, která je obsahovala. Vedle odolnosti pak pozměněný prionový protein disponuje ještě jednou podivnou vlastností – pokud dojde ke kontaktu prionového proteinu normální konformace s pozměněným, normální protein změní svou sekundární strukturu – a také se stane pozměněným. Právě tento mechanismus dělá z prionů infekční molekuly a umožňuje jak rychlé šíření pozměněných proteinů v nervové tkáni, tak i šíření infekce mezi jedinci organismů. K infekci jedince tedy může dojít buď spontánním, náhodným vznikem prionového proteinu infekční pozměněné struktury (který má za následek jeho šíření ve tkáni), tak i přenosem infekčního prionového proteinu ze tkáně jiného nositele.

Šíření pozměněného prionového proteinu ve tkáni způsobuje její degeneraci. Proto se priony u savců (včetně člověka) chovají jako původci velmi nebezpečných a smrtelných **neurodegenerativních onemocnění**, tedy nemocí, při kterých dochází k ústupu a poškození nervové tkáně. U člověka jsou naštěstí prionová onemocnění velmi vzácná, přesto existují. Mezi nejznámější patří **Creutzfeldt-Jakobova nemoc**,

při které dochází k „houbovitě“ atrofii mozkové tkáně (v mozku vzniká mnoho dutinek, takže celkově jeho struktura v pokročilé fázi připomíná houbu), proto se ostatně o prionových onemocněních také hovoří jako o **spongiformních encefalopatiích**. Mezi klinické příznaky patří problémy se zrakem, rovnováhou, v pokročilé fázi pak psychiatrické příznaky, demence, a následně postupný útlum nervové aktivity, ústup reflexů a smrt. Nemoc může u člověka velmi vzácně vzniknout spontánně či se přenést z rodiče na dítě, výjimečně pak může z nakaženého, u kterého se dosud neprojevily příznaky, dojít k přenosu například transplantací tkáně. Velmi známým typem CJD je pak tzv. **nová varianta Creutzfeldt-Jakobovy nemoci**, která souvisí s prionovým onemocněním krav, známým jako **BSE** (boviní spongiformní encefalopatie, též **nemoc šílených krav**). Celý příběh epidemie BSE a nové varianty CJD u lidí je mimořádně zajímavý a komplexní. Koncem 80. a začátkem 90. let 20. století se ve Velké Británii začalo objevovat relativně velké množství pacientů s obškurním neurodegenerativním onemocněním, které se ukázalo být prionového původu. Na rozdíl od klasické, extrémně vzácné CJD šlo zpravidla o mladší pacienty, mezi první příznaky patřily psychiatrické problémy (jako deprese a psychotické příznaky), další neurologické příznaky se objevovaly později. Ukázalo se, že tato nová varianta CJD se na člověka přenáší z hovězího masa krav, infikovaných BSE. Veterinární kontroly odhalily, že chovy dobytka ve Velké Británii jsou priony značně promořeny, a vzhledem k odolnosti prionových proteinů pozměněné konformace není možné maso bezpečně upravit tak, aby po konzumaci nehrozila infekce a rozvoj nemoci. Jak a proč se ale krávy priony nakazily? Protože prionová onemocnění mohou mít velmi dlouhou inkubační dobu, bylo hledání zdroje infekce relativně složité. Nakonec se však pravděpodobný zdroj objevit podařilo. Ukázalo se, že krávy se priony nakazily z krmiva, konkrétně z masokostní moučky, kterou byly přikrmovány za účelem dodání většího množství bílkovin do krmiva. Masokostní moučka pro použití v krmivech se vyráběla též z ovcí, u kterých je popsáno prionové onemocnění zvané **klusavka** neboli **scrapie**. Nejspíše tak došlo k přenosu prionů z ovcí skrz masokostní moučku na krávy, a z krav pak skrz konzumaci masa také na lidi. Inkubační doba nemoci je velice dlouhá (může trvat i 30 let) a během ní se už v těle pacienta hromadí pozměněné prionové proteiny. Proto se nemoc může plíživě šířit nejen prostřednictvím masa, ale také tzv. iatrogeně, tedy ve zdravotnictví, a to při transplantacích, krevních transfuzích, ale také kontaminovanými chirurgickými nástroji, neboť sterilizace nástrojů v autoklávu prionové proteiny nezničí.

Vedle klasické a nové formy CJD bylo popsáno ještě jedno zajímavé prionové onemocnění člověka, které spontánně nevzniká, a přitom se mezi lidmi nešíří (resp. nešířilo) konzumací jiných živočichů. Způsob jeho šíření v lidské populaci byl totiž úplně jiný a překvapivý – docházelo k němu prostřednictvím kanibalismu, tedy konzumace jiných lidí. Tato podivná nemoc se nazývá **kuru** a byla popsána u kanibalů z kmene Fore na Nové Guineji. V populaci tohoto kmene bylo popsáno podezřele často se objevující prionové neurodegenerativní onemocnění. Na základě etnografických a historických studií se předpokládá, že se v populaci kmene objevilo na pře-

lomu 19. a 20. století tak, že se zde u nějakého člověka objevila spontánně vzniklá Creutzfeldt-Jakobova nemoc. Ta se obvykle mezi lidmi dále nešíří. Mezi lidmi Fore byla ovšem rozšířena praxe konzumovat těla svých zemřelých. Nosič prionů byl ostatními členy kmene pravděpodobně sněden – a tím se nemoc rozšířila na další lidi, a prostřednictvím kanibalismu se v populaci udržovala. Je velice zajímavé, že nákaza kuru v populaci mnohem častěji postihovala ženy a děti, muži byli naopak postiženi méně. Ukázalo se, že to lze vysvětlit přesnou podobou tradičního kanibalismu – muži totiž z mrtvých konzumovali hlavně svaly (jako symbol síly v boji), zatímco ženy a děti ostatní části těl, včetně mozku, kde je koncentrace prionových proteinů největší. Po ústupu kanibalismu na Nové Guineji začaly postupně ubývat i případy nákazy kuru, poslední známé oběti této nemoci se datují do roku 2009. Je však pozoruhodné, že v kanibalistických společnostech Nové Guineje se pravděpodobně prionové nákazy šířily v minulosti častěji, a to do té míry, že to vedlo k evoluci prionových proteinů u místní populace. U novoguinejských obyvatel v regionech, kde byl v minulosti popsán výskyt kuru, byla totiž popsána specifická varianta prionového proteinu, která se u jiných národů nevyskytuje. Mutantní prionový protein je rezistentní vůči změně konformace při kontaktu s pozměněným prionovým proteinem, nositel varianty je tak odolný či imunní vůči nákaze prionovým onemocněním.



2. HOST DO BUŇKY

2.1 Vznik semiautonomních organel symbiogenezí

Zásadní vlastností eukaryotických buněk je vysoká míra **kompartmentalizace**, tj. rozdělení jejich objemu do prostorově a funkčně odlišených částí, a přítomnost značného množství různých membránou obalených organel. Dnes je všeobecně uznáváno, že eukaryotická buňka je chiméra, tj. že jednotlivé její části jsou různého evolučního původu, a nikoho nepřekvapuje, že některé organely „přišly“ do eukaryotické buňky odjinud. Stojí za zmínku, že když americká profesorka **Lynn Margulisová** tuto myšlenku v šedesátých letech dvacátého století formulovala (vlastně znovuobjevila), byl její článek odmítnut „asi patnácti vědeckými časopisy“ jako nevědecký. Její teorie si však po svém zveřejnění velmi rychle získala oblibu mezi biology, převládala alternativy a ve změněné podobě je uznávána dodnes. To, že se eukaryotická buňka „seskládala“ z různých organismů, je jistě jedním z nejzajímavějších biologických fenoménů.

Organely, které do eukaryotické buňky „přišly odjinud“, se obecně označují jako **semiautonomní organely**. Jejich základní vlastnosti lze shrnout formou několika učebnicových pravd: (1) Vznikly ze samostatně žijících prokaryotických nebo eukaryotických organismů procesem **symbiogeneze**. (2) Jsou obaleny **nejméně dvěma membránami** a (3) obvykle (ale ne vždy) mají **vlastní genom** a aparát pro výrobu proteinů, které (4) ale nestačí k tomu, aby si semiautonomní organely vyráběly všechny potřebné proteiny. Ostatní potřebné **proteiny jsou do organely importovány** z cytoplazmy. (5) Semiautonomní organely se rozmnožují **dělením**. (6) Jsou dva základní typy semiautonomních organel, **mitochondrie** a **plastidy**. Příroda ovšem nehledí na učebnice a vždy překvapí svou složitostí. Výzkum semiautonomních organel je toho výborným příkladem. Ještě před ani ne deseti lety biologové málem otevírali šampaňské, protože se zdálo, že hlavní otázky ohledně vzniku a evoluce mitochondrií a plastidů byly zodpovězeny a před námi je pouze zpřesňování detailů. Zásadní objevy poslední doby však ukázaly, že nás příroda úspěšně tahala za nos. Jak už to ve vědě chodí, nyní toho známe mnohem více, ale chápeme toho výrazně méně. V tomto případě to dospělo do stavu, že nejpřesnější odpověď na otázku, kolikrát nezávisle na sobě vznikly semiautonomní organely, je „mnohokrát“, u většiny z nich máme jen mlhavou představu o tom, z čeho vlastně vznikly a je potřeba pořádně se zamyslet i nad samotnou jejich definicí.

Kouzlo semiautonomních organel spočívá jednoznačně v jejich původu. Jejich existenci byl totiž doveden do konce proces **symbiogeneze**, jak je obecně označován vznik evolučních novinek prostřednictvím symbiózy – v tomto případě ze dvou (nebo možná i více) symbiontů vznikl jeden organismus, který byl komplexnější než oba (resp. všichni) původní symbiotičtí partneři. Semiautonomní organely tedy začínaly jako samostatně žijící organismy, které se staly vnitrobuněčnými symbionty ně-

jakých jiných organismů (jako potrava, mutualističtí symbionti nebo paraziti), v jejichž buňkách přežívaly, postupně si na nové prostředí „zvykaly“ a měnily se tak, že nakonec ztratily svou identitu a staly se z nich integrální součástí hostitelského organismu. Důvod je intuitivní (takže nemusí nutně platit ve všech případech) – v hostitelské buňce je stabilní prostředí, není zde tlak predátorů a je zde snížená konkurence o živiny. A protože symbionti nejsou patologičtí hromadiči, zbavují se nyní již nepotřebných metabolických drah, vzorců chování a zbraní proti konkurentům, predátorům a nepříznivým podmínkám vnějšího prostředí. I když si symbionti zároveň musí vyvinout nové mechanismy, jak komunikovat se svým hostitelem, obecně mají vnitrobuněční symbionti, a to jak mutualisti, tak paraziti, tendenci se v průběhu evoluce zjednodušovat. Platí to zejména u symbiontů, kteří vsadili na **vertikální přenos**, tj. mezi hostiteli se předávají z rodičů na potomstvo a mají pouze omezenou (nebo žádnou) možnost přeskakovat mezi jednotlivými hostiteli jinak (kapénkovou infekcí, při kopulaci, přes přenašeče, prostřednictvím volně žijících stádí apod.). Takoví symbionti jsou více a více závislí na svém hostiteli, navíc s ním mají společný cíl, kterým je jeho rozmnožení (o případech, kdy mezi sebou bojuje víc symbiontů o jednoho hostitele, což pro něj mívá smutné následky, zde pomlčíme). Dříve nebo později dojde k tomu, že se symbiont stane plně závislý na svém hostiteli a již není schopen žít mimo něj. Prchavý okamžik, kdy k tomu dojde, samozřejmě neumí vědci zachytit.

Aby si čtenář neidealizoval přírodu, je nutné, aby měl na paměti, že i mutualistická symbióza (o parazitismu ani nemluvě) je neustálý boj mezi partnery, že všeho moc škodí a že hostitel se vždy snaží své endosymbionty držet na uzdě. Například tím, že přísně reguluje jejich rozmnožování pomocí množství živin a jiných látek, které jim dodává. Pokud je symbiontů moc, nechá je hladovět, aby se nemohli množit.

Když dva organismy žijí dostatečně dlouho dostatečně blízko u sebe, zákonitě si začnou vyměňovat genetickou informaci, tj. zabudují si do svých genomů kusy DNA získané od symbiotického partnera. Výměna genetické informace mezi nepříbuznými organismy se nazývá horizontální (nebo také laterální) genový transfer (vertikální genový transfer je pak předávání genetické informace z rodičů na potomky během rozmnožování). Jeho speciální formou je **endosymbiotický genový transfer**, přenos genetické informace z endosymbionta do hostitele. Ten zjednodušeně funguje tak, že na počátku je určitý gen v genomu symbionta, ale ne v genomu hostitele (tam může být nějaká jeho obdoba, která kóduje protein se stejnou funkcí). Při víceméně náhodné události se stane, že se DNA s genem symbionta zabuduje do genomu hostitele a tento gen je tedy v obou genomech. Z genomu hostitele tento cizí gen často po nějaké době vymizí, protože je pro hostitele nepotřebný, ale může se stát i to, že naopak vymizí z genomu symbionta a v hostiteli se zachová (např. proto, že hostitel najde pro jeho produkt nějakou funkci). Pokud je produkt tohoto genu (protein) pro symbionta důležitý, musí ho v takovém případě získávat od svého hostitele. Aby se tak mohlo dít, musí vzniknout mechanismus, kterým se patřičný protein rozezná a transportuje do symbionta. Vyvinout takovou specifickou mašinerii není jednodu-

ché, a to kvůli tomu, že proteiny samovolně neprocházejí přes membrány, musí pro ně být vytvořeny speciální kanály. Po transportu do symbionta obtíže nekončí. Protein pak musí být v symbiontovi „sbalen“ do správné konformace, aby mohl fungovat, případně je potřeba zajistit, aby správně interagoval s jinými molekulami. Když tato importní mašinerie existuje pro jeden protein, může se adaptovat pro případné další proteiny, které je potřeba do symbionta transportovat. Teoreticky je horizontální genový transfer možný na obě strany (tj. ze symbionta do hostitele i z hostitele do symbionta), ale v praxi se mnohem častěji stěhují geny ze symbionta do hostitele a hostitel postupně „vykrádá“ genom symbionta. Takto závislý vnitrobuněčný symbiont se pak standardně označuje jako organela. Ostatně transport proteinů do symbionta/organely dává hostiteli do ruky další možnosti regulace jeho/jejího života.

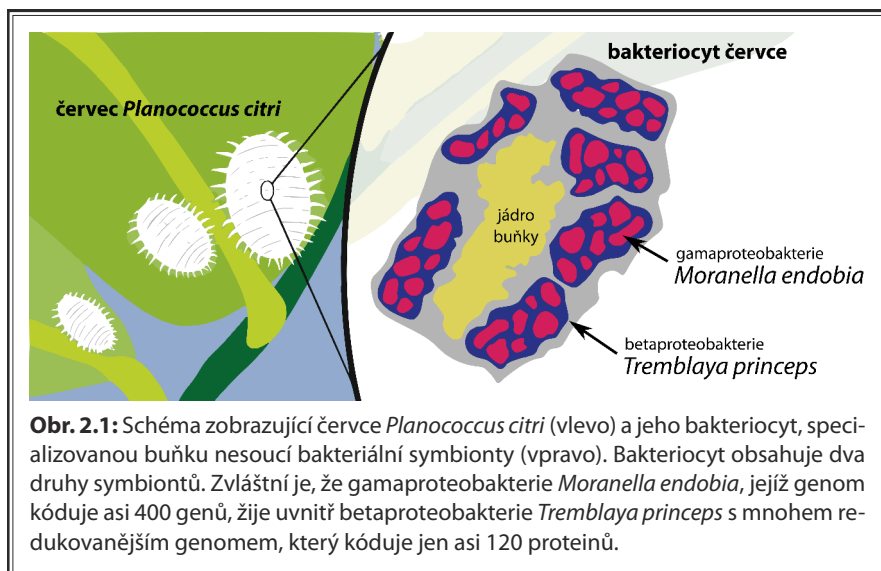
To, že se vnitrobuněčný symbiont stane závislý na svém hostiteli, z něj ještě nedělá organelu. Naskytá se tedy zdánlivě zásadní, ve skutečnosti však ryze formální otázka: kdy je nějaká entita ještě symbiont, a kdy je to už semiautonomní organela? Protože vědci mají rádi definice, stanovili ji i zde, a to pomocí endosymbiotického genového transferu a transportu proteinů, kterou lze lidově shrnout následovně: **když symbiont přesunul geny (teoreticky i jediný gen) ze svého genomu do genomu hostitele, produkty těchto genů (proteiny) jsou syntetizovány v hostiteli a hostitel musí tyto proteiny transportovat do symbionta, stal se symbiont organelou.** Tato definice, jak už to bývá, je poplatná své době. Donedávna jsme měli dobře doložené pouze příklady jasných symbiontů a jasných organel (a v řadě případů jsme měli málo informací). Například bakterie rickettsie, vnitrobuněční paraziti eukaryot, jsou sice značně redukováné, nikdo by je však neoznačil za organely. Na druhou stranu třeba taková mitochondrie nebo chloroplast jsou jednoznačně již „hotové“ organely a naprostá většina proteinů, které potřebují, je kódována v jádře hostitele a syntetizovaná v cytoplasmě (samy si tyto organely kódují pouze několik desítek proteinů z potřebných mnoha set až několika tisíc). Mitochondrie a plastidy některých eukaryot dokonce zcela ztratily vlastní genom a získávají VŠECHNY proteiny od „hostitele“. Mitochondrie bez genomu jsou známy z celé řady eukaryot a mají je třeba celé velké eukaryotické skupiny Metamonada nebo Archamoebae. Plastidy, které ztratily genom, jsou výrazně vzácnější a mají je např. zelené řasy rodu *Polytomella* (tyto řasy jsou ve skutečnosti bezbarvé a nefotosyntetické, stále však patří do zelených řas, Viridiplantae). Je možné, že plastidový genom zanikl i u parazitických rostlin raflezií.

Situace se však zkomplikovala s objevy systémů, které jsou hranici symbiont-organela blíže. Tři si zde krátce představíme (než rozhodneme, zda je daná struktura symbiont nebo organela, nebo v případech, kdy by bylo takové rozhodnutí nepraktické, ji budeme označovat **S/O** a přiřadíme jí ženský gramatický rod). ***Paulinella chromatophora*** je zvláštní fotosyntetizující krytenka, která patří do skupiny Rhizaria (eukaryotická superskupina Sar) a byla objevena již roku 1895 (další dva fotosyntetizující druhy paulinel byly objeveny až v letech 2016 a 2017). Fotosyntetická S/O paulinely je zjevně původem sinice a má genom, který kóduje téměř tisíc proteinů. Je

tedy mnohem méně redukovaný než třeba genom chloroplastů vyšších rostlin, které také pocházejí ze sinic (ale z jiných). Dlouho se spekulovalo, jestli jsou do S/O importovány také proteiny z cytoplazmy paulinely. Protože je takových proteinů dnes známá celá řada (odhaduje se, že jich může dohromady být skoro 500), můžeme S/O paulinely směle označit za „hotovou“ organelu, konkrétně za plastid. Odhadované stáří plastidu paulinely je asi 100 milionů let.

Další zajímavý symbiogenetický systém se nachází v prvoku, který patří do skupiny Kinetoplastea (je to tedy celkem blízký příbuzný známých trypanosom). Jmenuje se *Angomonas deanei* a je parazitem střeva hmyzu. Jeho S/O je betaproteobakterie *Kinetoplastibacterium crithidii*. Odhad stáří symbiózy je přibližně 40–120 milionů let. Svému prvočímu hostiteli S/O dodává esenciální aminokyseliny a další látky, které si hostitel neumí syntetizovat, a její genom je sice částečně redukovaný, ale stále ještě kóduje téměř tisíc proteinů. S/O angomonády by vlastně nijak nevybočovala z rámce standardních bakteriálních symbiontů, kdyby nebylo zjištěno (v prosinci 2022), že z cytoplazmy hostitele je do ní (do buněčné stěny, ale i do cytoplazmy S/O) importováno více než deset proteinů vytvářených prvokem. Některé z těchto proteinů se přímo podílejí na dělení S/O, a představují tak efektivní způsob kontroly životního cyklu hostitelem. S/O angomonády je tedy vlastně z formálního hlediska organelu, ale dá se čekat, že se jí i nadále bude říkat symbiont.

Třetí systém, vlastně celá skupina systémů, je představován **polokřídým hmyzem** (Hemiptera, v této souvislosti jsou významní křiši, červci, mšice, molice a mery) a jeho metabolickými symbionty. Hostitelé se živí pouze rostlinnými šťávami (ostatně jsou to často škůdci v zemědělství, i proto jsou jejich symbiózy zkoumány). V rostlinných šťávách ale chybí některé důležité sloučeniny (zejména vitamíny a esenciální aminokyseliny). Aby mohl hmyz, který si neumí tyto látky sám syntetizovat, na této dietě přežít, má specializované orgány, ve kterých jsou vnitrobuněční symbionti (nebo spíše S/O), kteří mu tyto látky vyrábějí. Symbionti se rekrutují z různých skupin bakterií a někteří z nich s hostiteli koexistují nejméně 200 milionů let, kdežto jiní byli během této doby opakovaně obměňováni. Na rozdíl od jiných zmíněných symbiogenetických situací je zde hostitel mnohobuněčný a symbionti jsou vertikálně předáváni do další generace hostitele prostřednictvím pohlavních buněk; symbionti v jiných než pohlavních buňkách zahynou se smrtí svého hostitele. Tito symbionti mají obvykle velmi malé genomy, a to i v porovnání s „normálními“ vnitrobuněčnými bakteriemi. Extrémní jsou v tomto ohledu zástupci rodů *Nasuia* (betaproteobakterie) a *Sulcia* (patří do bakteriálního kmene Bacteroidetes) z křísků rodu *Macrostes*. Jejich genomy jsou pětikrát až téměř desítkrát kratší než genom plastidu paulinely a kódují méně než 200 proteinů, což teoreticky nestačí ke smysluplné existenci ani v případě, že by se jednalo o nějaké poměrně redukované organely (o které se rozhodně nejedná). Zda jsou chybějící proteiny dodávány od hostitele nebo zda S/O vyřešily tuto překerní situaci jinak, není ve většině případů známo.



Obr. 2.1: Schéma zobrazující červce *Planococcus citri* (vlevo) a jeho bakteriocyt, specializovanou buňku nesoucí bakteriální symbionty (vpravo). Bakteriocyt obsahuje dva druhy symbiontů. Zvláštní je, že gamaproteobakterie *Moranella endobia*, jejíž genom kóduje asi 400 genů, žije uvnitř betaproteobakterie *Tremblaya princeps* s mnohem redukovanejším genomem, který kóduje jen asi 120 proteinů.

Protože se intuitivně i vědomě snažíme vymyslet co nejjednodušší vysvětlení pozorovaných jevů, představujeme si (viz také jakékoli schéma v jakékoli učebnici), že konkrétní semiautonomní organela vznikla z jednoho konkrétního symbionta. Polokřídlý hmyz a jeho S/O však dávají těmto představám na frak. K přežití hmyzu je totiž často nezbytná **současná přítomnost a metabolická souhra dvou různých S/O**. Situaci si přiblížíme na merách (Psylloidea). Aminokyselina tryptofan je pro mery esenciální (mery si ji neumí samy vyrábět) a její složitá výroba zahrnuje sedm kroků a sedm různých enzymů. Mera má v buňkách dvě různé S/O, přičemž jedna umí pouze první dva kroky metabolické dráhy a druhá zase třetí až sedmý krok. Bez přítomnosti obou S/O by tedy tryptofan nevznikal a mera i její S/O by zemřely. V jiném případě, konkrétně u jednoho druhu korovnice (patří mezi mšice) bylo ukázáno, že jedna S/O umí sama vyrobit tři esenciální kyseliny, druhá S/O jiné tři a obě navednou jsou potřeba k výrobě hned šesti dalších. Léčbu šokem pak představují červci a jejich dvě S/O, kdy jedna žije uvnitř druhé, přičemž ta „vnější“ je mnohem více redukována než ta „vnitřní“ (viz **obr. 2.1**).

Zaměříme nyní svou pozornost na opačný konec spektra symbiont-organela a zastavíme se u nejstarších, nejznámějších a nejvíce probádaných semiautonomních organel, jimiž jsou **mitochondrie** a **chloroplasty** (myšleno konkrétně chloroplasty vyšších rostlin). Popsat je v celé jejich kráse by zabralo několik knih. Zde jen stručně připomínáme, že obě tyto organely vznikly z prokaryotických organismů, jsou obaleny dvěma membránami, které OBĚ pocházejí ze symbionta, a jejich vnitřní membrána je bohatě zřasená a tvoří výběžky (kristy u mitochondrií, tylakoidy u chloroplastů). Hlavní funkce mitochondrií a chloroplastů jistě není potřeba připomínat (informace lze dohledat na wikipedii pod hesly „mitochondrie“ a „chloroplast“, vždy

v sekci „funkce“), ty vedlejší nás nyní nebudou zajímat. Ačkoli je toho o mitochondriích i chloroplastech známo skutečně mnoho (nebo možná právě proto), i v tomto případě je věc komplikovaná. Ani u jedné z těchto organel totiž pořádně nevíme ani to, z čeho vlastně pocházejí. V každé učebnici se samozřejmě dočteme, že **mitochondrie vznikla z alfabroteobakterie a chloroplast vznikl ze sinice**. Ze kterých bakteriálních kmenů tyto organely pocházejí, víme dost přesně. Dál ovšem tápeme, což je problém zejména u mitochondrie. Ono totiž vědět, že mitochondrie je původem alfabroteobakterie, je podobně informativní jako říci, že jsme během výletu na Serengeti viděli savce. Alfabroteobakterie jsou totiž i dnes velmi diverzifikovaný prokaryotický kmen, který zahrnuje organismy se zásadně odlišnými životními styly. Patří sem např. vnitrobuněční paraziti rickettsie, volně žijící fotosyntetické rhodobakterie (nevyrábějí ovšem kyslík) nebo dusík fixující hlízkové bakterie, symbionti kořenů některých rostlin. U mnoha skupin alfabroteobakterií ani netušíme, jak vypadají a jak žijí (o problematice environmentálních linií viz box **rámeček 2.A**). A zároveň netušíme, čemu konkrétně byl v rámci alfabroteobakterií předek mitochondrie příbuzný. Dokonce ani nevíme, jestli to byla „pravá“ alfabroteobakterie nebo zda nepatřil do nějaké příbuzné skupiny, z níž se nám už nic jiného nezachovalo nebo jejíž další zástupci dosud nebyli objeveni. Byl tedy předek mitochondrie původně vnitrobuněčný parazit? Nebo to byl fotosyntetický symbiont (což by z prastaré mitochondrie vlastně činilo plastid)? Na tuto otázku dnes nemáme uspokojivou odpověď a vyloučit nemůžeme téměř nic. U chloroplastu je situace obdobná, ale pokud nás zajímá pouze to, že jeho předek měl schopnost oxygenní fotosyntézy (tj. fotosyntézy, během níž vzniká kyslík), spokojíme se s informací, že vznikl z nějaké sinice.

Mitochondrie je prastará organela. Poslední společný předek dnes žijících eukaryot (LECA, viz přípravný text k 50. ročníku BiO), který žil přibližně před dvěma a půl miliardami let, již mitochondrii zcela jistě měl. Mitochondrie je tedy starší než LECA. Přišel předek mitochondrie do již „hotové“ eukaryotické buňky, nebo do nějakého jejího polotovaru? A co když se předek mitochondrie přímo zúčastnil vzniku samotné eukaryotické buňky, tedy procesu eukaryogeneze? To dnes nevíme (resp. jednotliví vědci si myslí, že vědí, ale nemohou se vzájemně dohodnout). U chloroplastů, jejichž stáří je odhadováno na nějakou miliardu a půl let a vznikly dávno po éře LECA, tyto otázky odpadají – sinice, ze které chloroplasty vznikly, byla pohlcena a přeměněna na semiautonomní organelu nějakou úplně normální eukaryotickou buňkou.

Již jsme zmínili, že hranice mezi symbiontem a semiautonomní organelou je dnes jaksi nejistá. Existuje však jednoznačný důvod nechovat se k mitochondriím a chloroplastům jako k symbiontům. Příčinou je složení těchto organel. Typické mitochondrie a chloroplasty mají své malé genomy, které jsou „vykradenými“ pozůstatky genomů původních alfabroteobakterií a sinic a kódují nižší desítky (mitochondrie) až přibližně sto (chloroplast) proteinů, které si mitochondrie a plastidy také umí samy vyrobit. Ovšem k tomu, aby tyto organely fungovaly a aby se mohly dělit, potřebují mnohem víc různých proteinů (např. u plastidu je to více než 3000). Proteiny, které

2.A ENVIRONMENTÁLNÍ SEKVENOVÁNÍ Chce-li zoolog nebo botanik provést inventarizační průzkum určitého území (tj. chce-li zjistit, co tam žije a kolik tam toho je), zajede na danou lokalitu, třeba i několikrát, a co nejvíc tam toho natchytá nebo vyzoruje. Doma nebo v práci potom vše určí, jak jen to jde, zanalyzuje, sepíše zprávu a po mnoha hodinách těžké dřiny má hotovo. Představme si ale, že nás zajímá, které organismy žijí na zubech konkrétního člověka. Samozřejmě můžeme mikroskopovat zubní plak a uvidíme tam všemožné morfotypy bakterií a u méně šťastných jedinců i nějaké ty prvoky, ale o celkové diverzitě mikroorganismů ve vzorku nám to mnoho neřekne. Některé organismy ze zubního plaku lze kultivovat v laboratoři, ale je to jen zlomek z celé diverzity. Řešením je pro nás environmentální sekvenování. Do našeho vzorku se ani nepodíváme, ale vyizolujeme z něj DNA (případně RNA) a podrobíme ho masivní sekvenaci. Buď sekvenujeme pouze krátký úsek nějakého genu (tomu se říká barkódování – je zvolen úsek, ve kterém se jednotlivé druhy nebo nějaké jejich ekvivalenty liší a který funguje jako jakýsi čárový kód, barcode), anebo se sekvenuje veškerá DNA ve vzorku a následně se složí sekvence celých genomů, alespoň těch prokaryotických (sekvenování metagenomu). Tímto jsme vlastně osekvenovali mikrobiom zubního plaku (slovo mikrobiom je v současnosti velmi populární) a zjistili jsme, že námi studovaný člověk má v zubním plaku 150 druhů prokaryotických organismů. Environmentálním sekvenováním bylo objeveno velké množství prokaryotických i eukaryotických skupin (v případě prokaryot i celých kmenů), které známe jen podle sekvencí, ale nikdy jsme je neviděli. Takovým skupinám se říká environmentální linie. Čistě environmentální skupinou byli např. i asgardi, nejbližší známí příbuzní eukaryot, a to až do roku 2020, kdy byl vykultivován a morfologicky charakterizován jejich první zástupce, *Prometheoarchaeum syntrophicum*.

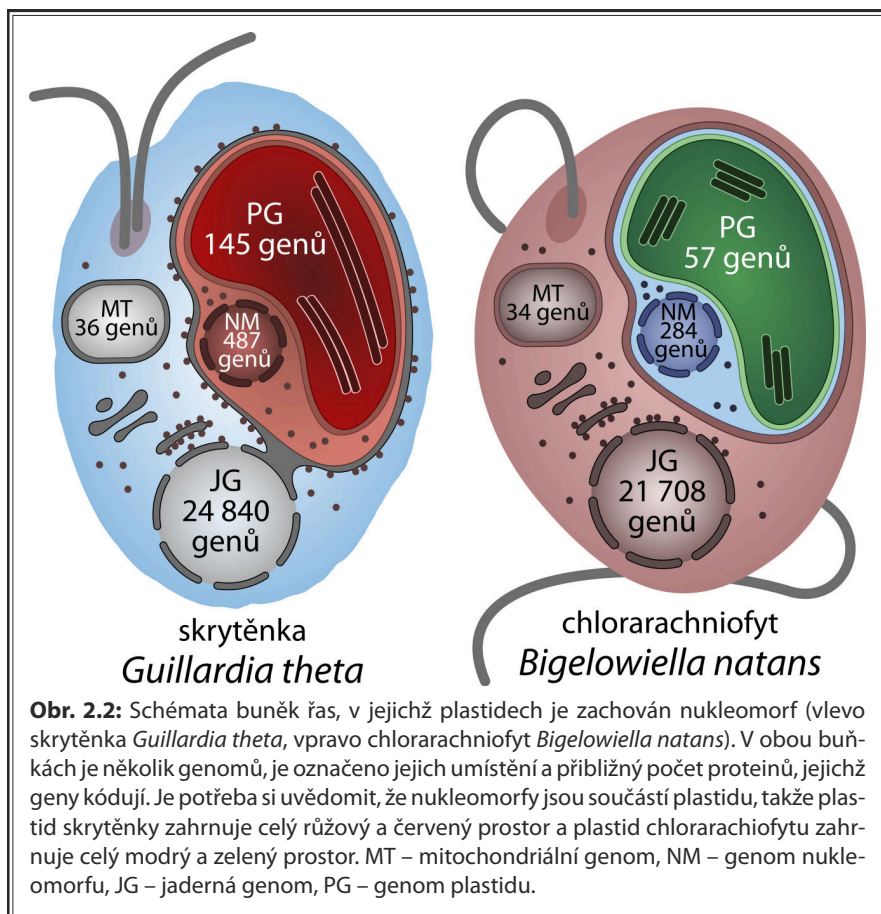
si neumí organely samy vyrobit, vznikají v cytoplazmě a jsou do organel transportovány přes jejich dvě membrány (nebo do jejich membrán) pomocí složitého systému proteinových komplexů (TIM/TOM systém v mitochondrii, TIC/TOC systém v chloroplastu, další systémy v plastidech s více membránami). Protein v sobě musí nést informaci, že má nakonec skončit v organele (a případně ve které části organely). Pro ten účel je prodloužen o několik desítek aminokyselin, které slouží jako značka. Tato značka ovšem může vadit funkci proteinu, takže je v organele z proteinu vystřižena enzymem proteázou. Nakonec musí být protein v organele „sbalen“ do správné konformace.

Očekávali bychom, že do organel „lezou“ právě proteiny, které evolučně pochází ze symbionta (alfaproteobakterie nebo sinice), a že geny, které je kódují, se v minulosti přesunuly z genomu symbionta do jádra. To bychom se ovšem velmi mylili. Když byl zkoumán evoluční původ proteinů, ze kterých jsou mitochondrie a plastidy slo-

ženy, ukázalo se, že zdaleka ne všechny pocházejí z alfa-proteobakterií (v mitochondriích) nebo ze sinic (v chloroplastech). A to je ještě slabý výraz. V případě mitochondrií lze jednoznačně alfa-proteobakteriální původ ukázat pouze u asi pětiny proteinů a obecně prokaryotický původ dohromady asi u třetiny proteinů (u mnoha proteinů ovšem nedokážeme jejich evoluční původ odhalit). Zato skoro polovina proteinů, které jsou v mitochondrii, evidentně pochází z eukaryot. Na druhou stranu, např. v jaderném genomu modelové rostliny huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*) bylo nalezeno více než 4000 genů, které zjevně pocházejí ze sinic, což představuje asi šestinu všech genů. Ovšem produkty (proteiny) pouze o něco více než 1000 z nich jsou transportovány do chloroplastu a většina jich funguje v jiných částech buňky (proteiny sinicového původu jsou dokonce i v mitochondrii). Poselství této části lze shrnout následovně: **mitochondrie a chloroplasty** (míněno chloroplasty vyšších rostlin) **jsou svým složením prokaryoticko-eukaryotické chiméry a nelze je považovat za symbionty**. Samy však svými proteiny zásadně „zaplevelily“ eukaryotickou buňku.

Poslední část této kapitoly se věnuje **plastidům a jejich skandálně komplikovanému a nevyřešenému vzniku a evoluci**. Se dvěma různými typy plastidů jsme se již setkali, a to s plastidem paulinel (dá se mu také říkat chromatofor) a s plastidem vyšších rostlin (nazývaným chloroplast). Pro další výklad je důležité, že vyšší rostliny (Embryophyta) tvoří společně se zelenými řasami skupinu Viridiplantae (česky „zelené rostliny“), která je příbuzná ruduchám (Rhodophyta). „Zelené rostliny“ a ruduchy společně se třemi dalšími liniemi eukaryot (ty nás tu nezajímají, ale pro zvědavého čtenáře to jsou Glaucophyta, Rhodelphidia a Picozoa) tvoří eukaryotickou superskupinu Archaeplastida (tedy rostliny). Panuje přesvědčení, že už poslední společný předek superskupiny Archaeplastida měl plastid a jedním z jeho potomků je právě chloroplast vyšších rostlin. Plastidy paulinel i plastidy skupiny Archaeplastida vznikly nezávisle na sobě a jsou to dosud jediné **dva známé typy plastidů vzniklých z prokaryotických organismů**, konkrétněji ze sinic. Takovéto orgány se označují jako **primární plastidy**. Eukaryotické organismy, které mají ve svých buňkách primární plastidy, zde budeme označovat jako **primární řasy** (ať už fotosyntetizují, anebo ne). Příkladem organismů s primárními plastidy jsou zelené řasy, vyšší rostliny, ruduchy, a paulinely.

I neinformovaný čtenář si však jistě vzpomene na všemožné jiné linie řas, které také nutně musí mít nějaké plastidy. Plastidy všech zbývajících skupin řas vznikly **z eukaryotických organismů** a říká se jim **komplexní plastidy**. Analogicky k primárním řasám budeme eukaryotické organismy, které mají ve svých buňkách komplexní plastidy, označovat jako **komplexní řasy**. Komplexní plastidy jsou samozřejmě semiautonomní orgány a proces jejich vzniku symbiogenezí se nevymyká popisu výše. Jen je potřeba vzít v potaz, že v tomto případě byl endosymbiont eukaryotický organismus, tj. měl membránou obalené jádro, mitochondrie a plastidy, toto vše s genomem. Během symbiogeneze zmizely mitochondrie symbionta i se svým

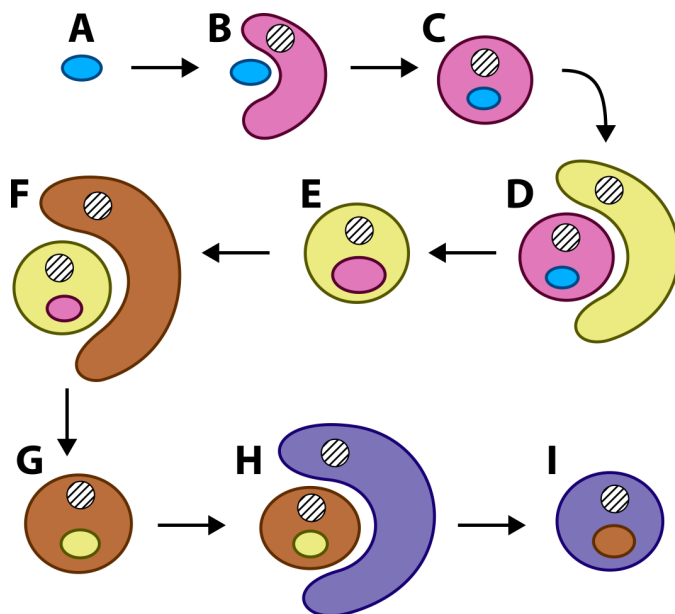


genomem. Genom plastidu symbionta už byl redukován z předchozí doby, takže se toho s ním dále moc nedělo (u některých skupin se dál trochu redukoval). Zajímavý je osud jádra symbionta (tj. budoucího komplexního plastidu). U většiny komplexních řas zmizelo, ale v několika liniích (nejznámější jsou skrytěnky a chlorarachniofyty⁴) zůstalo zachováno, i když v redukované formě. Takovéto redukované eukaryotické jádro komplexního plastidu, se nazývá **nukleomorf** (viz obr. 2.2). Na rozdíl od primárních plastidů jsou komplexní plastidy **obaleny třemi nebo čtyřmi membránami**, z nichž některé jsou eukaryotického (ty vnější) a některé prokaryotického (ty vnitřní) původu. Samozřejmostí je specifický transport proteinů z cytoplazmy přes všechny tyto membrány (nebo do nich).

⁴Chlorarachniophyta, veřejnosti málo známá a malá skupina řas ze skupiny Rhizaria

Komplexní plastid je tedy plastid, který vznikl z eukaryotického endosymbionta, který sám již měl nějaký plastid. Pokud se nad tím zamyslíme, nenajdeme důvod, proč by komplexní plastid musel nutně vzniknout pouze z primární řasy a proč by se také komplexní řasa nemohla stát plastidem. Proto je potřeba definovat různé řády komplexních plastidů, v našem případě **sekundární, terciární a kvartérní** plastidy a sekundární až kvartérní řasy (viz **obr. 2.3**). Sekundární řasa je organismus se sekundárním plastidem, který kdysi byl volně žijící eukaryotickou primární řasou (jak již víme, primární řasa je organismus s plastidem, který byl kdysi volně žijící prokaryotickou sinicí). Terciární řasa je organismus s terciárním plastidem, který byl kdysi volně žijící sekundární řasou. A konečně kvartérní řasa je organismus s kvartérním plastidem, který byl kdysi volně žijící terciární řasou. Během všech zmíněných kroků docházelo k symbiogenezí, endosymbiotickému genovému transferu a snižování počtu obalových membrán budoucího plastidu. Řasy vyšších řádů mají tedy velmi komplikovanou historii a bývají občas přirovnávány k matřičkám. Nevíme jistě, kolikrát komplexní plastidy vznikly, ale konsenzuální odhad je, že přibližně desítkrát. Z toho za asi polovinu vzniků jsou zodpovědné obrněnky (Dinoflagellata), které jsou mistry **seriální endosymbiózy**. To je jev, kdy určitá řasa má nějaký svůj plastid, třeba terciární, ale v určitém momentu jím pohrdne, „sežere“ nějakou (třeba primární) řasu a vytvoří si z ní endosymbiogenezí nový (v tomto případě sekundární) plastid, viz dále. Z výše uvedeného plyne neintuitivní poučka, že **eukaryoti se stali plastidy mnohem častěji než prokaryoti a že vznik semiautonómních organel není vzácný jev**.

Všechny známé sekundární plastidy vznikly ze zelených řas nebo ruduch, takže i v historii všech plastidů vyššího řádu tyto dvě skupiny primárních řas figurovaly. Podle toho nyní rozdělíme komplexní plastidy na **zelené a červené**, i když červené komplexní plastidy jsou ve skutečnosti zbarvené spíše hnědě. Situace se zelenými komplexními plastidy se zdá být jasná, všechny jsou pravděpodobně sekundární a ze zelených řas vznikly nezávisle na sobě u krásnooček (Euglenophyta), chlorarachniofyt a až třikrát u obrněnek (jak jinak). **S červenými komplexními plastidy je ovšem obrovský problém.** Ještě před deseti lety se zdálo, že platí tzv. chromalveolární hypotéza, která tvrdila, že evoluční linie řas s červenými komplexními plastidy (třeba skrytěnky, haptofyty, rozsivky, chaluhy, obrněnky a nefotosyntetizující výtrusovci) tvoří přirozenou skupinu (Chromista, Chromalveolata) a že všechny červené komplexní plastidy jsou sekundární (kromě dvou typů plastidů z určitých obrněnek, které měly být terciární). Nyní se však zdá, že chromalveolární hypotéza neplatí (na rozebirání důvodů zde není dostatek místa) a že skupina Chromista/Chromalveolata neexistuje. Důsledkem je, že u mnoha linií řas s červenými komplexními plastidy nevíme, jakého stupně jejich plastidy jsou ani z čeho vznikly. Dobrymi adepty na sekundární červené plastidy (vzniklé z ruduch) jsou skrytěnky, naopak možnými adepty na kvartérní červené plastidy jsou některé obrněnky (koho by to překvapilo) nebo výtrusovci (Apicomplexa). To jsou však jen dohady na základě velmi nepřímých dokladů a vědci zatím mají ke shodě v této problematice daleko.



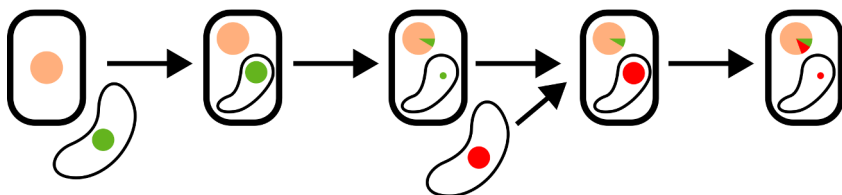
Obr. 2.3: Vznik primárních a komplexních plastidů. Sinice (A) je pohlcena heterotrofním eukaryotem (B), stane se z ní primární plastid a vznikne primární řasa (C). Ta je pohlcena dalším eukaryotickým organismem (D) a stane se z ní sekundární plastid, čímž vznikne sekundární řasa (E). Sekundární řasa je pohlcena ještě jiným eukaryotem (F) a stane se z ní terciární plastid a vznikne terciární řasa (G). Nakonec je terciární řasa pohlcena dalším eukaryotem a vznikne z ní kvartérní plastid v kvartérní řase (I). Zda schéma v přírodě ještě pokračuje, nevíme. Šrafované jádro eukaryotických organismů.

Rozdělení komplexních plastidů na červené a zelené znamená, že v historii každého komplexního plastidu figurovala někdy v minulosti buď zelená řasa, nebo ruducha (vylučovací vztah je tu důležitý). Proto bychom také čekali, že v genomech komplexních řas najdeme buď geny původem ze zelených řas, nebo geny původem z ruduch, anebo případně nic z toho, ale ne větší množství „červených“ i „zelených“ genů najednou. Přesně to se však děje prakticky u jakýchkoli komplexních řas. Třeba výše zmíněné chlorarachniofyty, které mají prokazatelně sekundární zelené plastidy (dokonce mají v plastidu nukleomorf – zbytek jádra zelené řasy), mají v genomu stejně „zelených“ jako „červených“ genů. To ukazuje, že vzniku komplexních plastidů (ale i semiautonorních organel obecně) stále ještě moc nerozumíme. Je zjevně běžné, že během symbiogenetické události, než vznikne stabilní semiautonorní organela, vstupují do hry různí endosymbionti, kteří v hostitelské buňce různě dlouho vytrvávají a „posílají“ své geny do jádra (viz také část o hmyzích symbiontech výše). Ačkoli tedy v konkrétním čase vidíme v buňce nějakého konkrétního symbionta nebo ně-

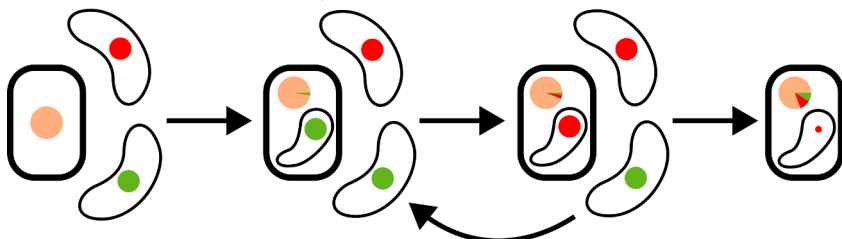
jakou konkrétní organelu, v jádře najdeme geny svědčící o nějakých dalších symbiózách v dávné i nedávné historii zkoumaného organismu. Přitom geny získané od již odvrženého symbionta může hostitel používat k „ochočení“ a kontrole nového symbionta. Pro vysvětlení tohoto jevu byly navrženy dva modely, **model seriální endosymbiózy** a **model nákupní tašky** (viz obr. 2.4).

Pokud čtenář ještě nemá spletné evoluce plastidů dost, může si sám vyhledat informace o krádežích plastidů (**kleptoplastidii**), o vícenásobných krádežích plastidů

model seriální endosymbiózy:



model nákupní tašky:



Obr. 2.4: Vysvětlení současné přítomnosti „červených“ a „zelených“ genů v jaderných genomech organismů s komplexními plastidy pomocí modelu seriální endosymbiózy (nahore) a modelu nákupní tašky (dole). Buňky hostitele zobrazeny jako obdélníky se zaoblenými rohy. Jádra hostitele a symbiontů vyznačena barevnými kruhy: oranžově původní geny hostitele, zeleně „zelené“ geny symbiontů, červeně „červené“ geny symbiontů. Podle modelu seriální symbiózy je na počátku jeden symbiont (v tomto případě „zelený“) a z něj se vytvoří plastid. Genom symbionta se zmenší a některé jeho geny jsou přemístěny do jádra hostitele. Později však hostitel vstoupí do symbiózy s jiným symbiontem (nyní „červeným“), původního plastidu se zbaví a vytvoří si nový („červený“) plastid z nového symbionta. I genom tohoto symbionta se zmenší a jeho „červené“ geny jsou přemístěny do jádra hostitele. Tam ovšem zůstávají i některé „zelené“ geny z předchozího plastidu. Oproti tomu model nákupní tašky počítá s tím, že hostitel vytváří přechodné symbiózy se dvěma různými symbionty (v tomto případě jedním „zeleným“ a jedním „červeným“), ze kterých si zpočátku nevytváří trvalé plastidy. Oba tyto symbionty vysílají některé své geny do jádra hostitele. Nakonec dojde ke vzniku trvalého plastidu, kdy jeden ze symbiontů (v tomto případě ten „červený“) zůstane trvale v buňce hostitele a redukuje se. V jádře hostitele je možno najít „zelené“ i „červené“ geny z předchozích krátkodobých symbióz.

(seriální kleptoplastidii), o krádežích jádra (**karyokleptii**) a o **dinotomech** (což jsou přírodní chiméry mezi obrněnkou a rozsivkou). Více o evoluci semiautonorních organel se také dozvíte v přípravném textu k 50. ročníku BiO.

2.2 Intracelulární parazité

Mezi **mutualismem** a **parazitismem** je jen tenká hranice, jak jste sami viděli v předchozích částech brožury. Kromě toho, že je občas těžké určit, jestli organismy spolupracují nebo využívají jeden druhého, situaci komplikují i případy, kdy jeden organismus škodí a zároveň pomáhá.

Možná znáte obrněnky s příhodným názvem *Symbiodinium* (společně s jinými nepříbuznými řasami jsou známé též jako zooxanthely), symbionty korálů, medúz (např. kořenoústka, *Cassiopea*) a dalších žahavců. Pokud symbiotická obrněnka při předávání z hostitele na hostitele kopíruje stejnou cestu, jako hostitelovy geny, tedy dochází k vertikálnímu přenosu, tak se chová jako slušný mutualistický pomocník. Když však dochází k horizontálnímu přenosu, symbionti se začínají chovat spíše jako paraziti. Podobný jev, kdy vertikální či horizontální způsob přenosu ovlivňuje chování symbionta, byl popsán také u hliatic rodu *Parasitodiplogaster* u vosiček fíkovnic (Agaonidae). *Parasitodiplogaster* se zde může chovat jako neškodný **komenzá**l či jako parazit. Obecně se parazitické či alespoň sobečtější chování symbiontů při horizontálním přenosu vysvětluje tím, že symbiont nemá příliš velký zájem na množení hostitele a může ho proto poškozovat více. (Případně je poškozování hostitele spjaté s konfliktem mezi vícero symbionty v jednom hostiteli.) I z tohoto pravidla existují výjimky, na některé z nich, **vertikálně** přenášené parazity kastrující – a tedy poškozující – hostitele, se podíváme později.

Pro příklad problematického organismu, který je zároveň mutualistou i parazitem, navíc nemusíme ani za žahavci či fíkovnicemi, ale můžeme si jej ukázat na drobných roztočích savenkách (*Parasitellus*), které lze běžně nalézt na čmelácích. Savenky se s čmeláčí královnou dostanou do hnízda, kde se dále množí. Deuteronymfy a dospělé samice parazitují na pylových zásobách hostitele. Naopak protonymfy, larvy a dospělí samci pomáhají čistit hnízdo od organického nepořádku a škodlivých členovců. Dále mohou savenky přenášet čmeláčí parazity. Při přemnožení navíc zatěžují svého hostitele při letu a překáží při pohybu. V závislosti na životním stádiu a podmínkách tedy na hostitele působí pozitivně i negativně.

Může se zdát zvláštní, že na úvod části věnované **intracelulárním (nitrobněčným) parazitům** řešíme roztoče žijící na povrchu čmeláků a o nitrobněčnosti jsme se zatím prakticky nezmiňovali. Prosíme však čtenáře, aby nám odpustil drobnou odbočku, která bude sloužit jako obecný úvod ke všem následujícím parazitologickým částem.

Typický **parazit** je definován tak, že své oběti (hostiteli) nějakým způsobem škodí. Na rozdíl od (mikro)predátorů má parazit za život jen jednu či několik málo obětí. Slovo oběť je zde navíc potřeba brát s nadsázkou, parazit svého hostitele ob-

vykle nezabíjí. Vraždící výjimky z pravidla označujeme jako **parazitoidy**. Když se nad definicí zamyslíte, tak parazitem je například i housenka okusující hostitelskou rostlinu nebo mšice sající na rostlině. Tradičně však stály housenky, mšice a jim podobní „škůdci“ mimo zájem parazitologů, a za parazity v úzkém slova smyslu je považuje málokdo.

Když se podíváme na parazity i další svým způsobem parazitickou žoužel, zjistíme, že parazitů je hodně. Dokonce jich je tolik, že parazitismus je pravděpodobně nejběžnější životní strategií na Zemi. Pokud bychom totiž předpokládali, že každý organismus má v průměru alespoň jednoho specifického parazita (abychom se trochu pojistili, tak mezi parazity budeme pro tento myšlenkový experiment počítat i viry a bakterie), tak by paraziti tvořili minimálně polovinu biodiverzity. Navíc je běžné, že i paraziti mají své parazity, a ti mohou mít své parazity. Z velké části jde pouze o myšlenkový experiment; při momentálním stavu poznání není možné odhadnout, jaký bude absolutní či relativní počet parazitických druhů. Mimo obrovskou diverzitu a často obtížnou určitelnost parazitů je problematický i fakt, že výzkum se z velké části soustředí na parazity člověka a organismů, které jsou pro něj nějak významné (hospodářská zvířata a plodiny, mazlíčci, modelové organismy, škůdci...). Prakticky nám proto chybí poznatky z méně významných skupin. Sami si zkuste, kolik vymyslíte z hlavy parazitů včely medonosné (*Apis mellifera*) nebo bource morušového (*Bombyx mori*) a kolik jich dokážete najít popsanych. Pak to srovnajte s parazity chrostíků či bizarních mořských členovců nohatek (Pycnogonida). V případě chrostíků můžete s trochou snahy narazit i na popisy zajímavých parazitů (resp. parazitoidů), včetně lumků (např. *Agriotypus armatus*), které by člověk ve vodě nečekal. U nohatek je pak známý jediný eukaryotický parazit, který je na ně specializovaný, a to parazitický plž *Dickellia labioflecta*.

Paraziti pochopitelně nejsou monofyletickou skupinou organismů, ale jde o strategii, která vznikla v evoluci nesčetněkrát opakovaně⁵. Mohli bychom parazity představit systematicky, skupinu po skupině, ale neuděláme to. Zájemce o takový přehled odkazujeme na **přípravný text 38. ročníku BiO** či na učebnice v doporučené literatuře na konci brožury. Místo toho zde parazity rozdělíme podle toho, zda parazitují uvnitř buněk, nebo uvnitř organismu, ale ne v jeho buňkách, a případně jestli parazitují na jednotlivcích či společenstvech tak, že je okrádají (kleptoparaziti). Zároveň bude kladen důraz na co největší diverzitu parazitů i strategií, jaké parazité volí, aby do hostitele pronikli, udrželi se v něm a přenesli se dál.⁶

⁵ Pro detailní popis monofyletických a dalších skupin odkazujeme čtenáře na text 50. ročníku BiO.

⁶ Zde je nutné poznamenat, že často budeme psát o tom, že parazit něco „dělá, aby...“ nebo se o něco „snaží“. Jde o mírnou nedokonalost jazyka, která ve čtenáři může vyvolávat mylnou myšlenku, že parazit přesně ví, co a proč dělá. Opak je obvykle pravdou a popisovaný jev je jen strategií, která se vytrýbila rukou evoluce.

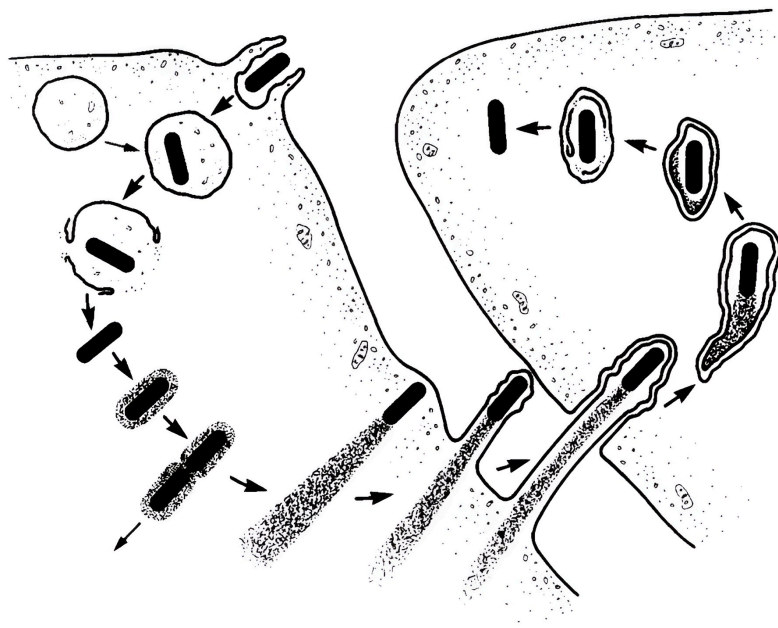
2.2.1 Vnitrobuněčné bakterie

S alfa proteobakteriemi jste se seznámili v předchozí části textu. Mezi tyto bakterie spadá i *Wolbachia*, o které jste se již také dočetli výše v souvislosti s horizontálním genovým transferem. *Wolbachie* je známá z buněk řady členovců (Arthropoda) či hlístic (Nematoda), např. filárii *Wuchereria bancrofti* a *Brugia*, původců elephantie. U nich je *wolbachie* mutualistickým endosymbiontem, bez kterého tyto hlístice nepřežijí. U členovců se *wolbachie* chovají jako mutualisti (např. u štěnice domácí, *Cimex lectularius*, se podílí na tvorbě vitamínů B) i paraziti, a umí s hostitelem provádět spoustu kejklí, zejména co se týče manipulace jeho reprodukce. Přenášejí se vertikálně, tedy z rodičů na potomstvo, a to jen v cytoplazmě vajíčka. Skrz spermie se nepřenášejí. Pro *wolbachii* je proto výhodné, aby se rozmnožovaly zejména infikované samice.

Toho je možné docílit třeba feminizací samců, kterou *wolbachie* provádí např. u některých motýlů či stejnonožců (Isopoda), kde je schopná zvrátit i chromozomální určení pohlaví a ze samců vyrobit funkční plodné samice. U stejnonožců, např. svinky obecné (*Armadillidium vulgare*) dosahují feminizace zabráněním sekrece hormonu, který ze samic dělá samce. Samci se tak navzdory svým chromozomům vyvinou v téměř dokonalé samice. Téměř proto, že v porovnání s pravými samicemi se páří méně a *wolbachie* se proto v tomto případě vyskytují v populacích s poměrně malou četností. U motýlů (nejlépe prostudováno u žluťásků rodu *Eurema*) se vyskytují podobné chromozomy jako u sviněk, avšak pohlaví není určeno hormonem kolujícím v těle, ale kaskádou genů, která určí, zda konkrétní buňka bude samčí či samičí. *Wolbachie* proto potřebuje začít s feminizací už v raných vývojových stádiích. Ne vždy se však feminizace povede, a v takovém případě, např. u zavíječů rodu *Ostrinia*, pak *wolbachie* nefeminizované samce zabíjí. *Wolbachie* u některých jiných hostitelů se s feminizací nenamáhají a rovnou zabíjejí veškeré samčí potomstvo.

Méně plynulou možností, kterou *wolbachie* také využívají, je vést infikované samice k **partenogenezi**, produkci neoplozených vajíček, ze kterých se opět líhnou jen samičky, které jsou všechny infikované. Partenogeneze způsobená *wolbachii* byla prokázána např. u parazitických vosiček drobněnek (Trichogrammatidae), u kterých jsou proto samci v populacích velmi vzácní. *Wolbachie* jsou u některých hostitelů (např. komáři) zodpovědné za tzv. **cytoplazmatickou inkompatibilitu**. K ní dochází při páření infikovaných samečků s neinfikovanými samičkami či se samičkami infikovanými jiným kmenem *wolbachie*. Z tohoto páření nevzniká životaschopné potomstvo. S infikovanými samečkami se tedy mohou úspěšně množit jen infikované samičky. U potměníka skladištního (*Tribolium confusum*), kde se samice páří s různými samci, se k cytoplazmatické inkompatibilitě přidává i preferenční využívání spermií nakažených samců při oplození vajíčka.

Kromě manipulace s reprodukcí hostitele se vliv *wolbachii* projevuje i na délce života hostitele či na jeho schopnosti přenášet viry nebo např. *Plasmodium*, původce malárie. Nabízí se tedy možnost praktického využití hmyzu nakaženého specifickým kmenem *wolbachie* v biologickém boji proti horečce dengue nebo malárii. Na druhou



Obr. 2.5: Schéma nákazy makrofágu bakterií *Listeria monocytogenes*. Šipky zobrazují postupný proces od vstupu bakterie do buňky, přes její dělení až po pohyb pomocí ohonu z cytoskeletu a přeskok do sousedního makrofágu.

stranu jiné patogeny, např. virus západonilské horečky (WNV), se přenášejí výrazně lépe v komárech infikovaných wolbachii.

Kromě wolbachii se můžeme u členovců setkat i s řadou dalších nitrobuněčných bakterií, které mohou škodit či pomáhat (viz **rámček 2.B**). A pochopitelně členovci také nejsou jedinými hostiteli nitrobuněčných bakterií. Uvnitř buněk nalezneme i patogeny zodpovědné za některé známé obratlovčí nemoci – např. bakterii *Yersinia pestis*, původce moru, či *Mycobacterium tuberculosis*, původce tuberkulózy. Její příbuzná, *Mycobacterium leprae*, která u člověka působí lepru, se navíc ukazuje jako poměrně zdatný manipulátor. Nejde zde však o manipulaci reprodukce, jakou jsme viděli u wolbachii. Jedním z přirozených hostitelů *M. leprae* jsou pásovcí devítipásí (*Dasypus novemcinctus*), u kterých většinou nedochází k rozvoji nemoci. Bakterie zde žije v játrech, která se při infekci zvětšují, ale, jak bylo popsáno v loňském roce, stavbou i fyziologií se zdají naprosto v pořádku. Aktivitou genů se napadené buňky jater zároveň blíží stavu, který je typický spíše pro buňky plodu a který podporuje růst a regeneraci. Je tedy možné, že bakterie pečují o pásovcí játra a nechávají je narůst do větší velikosti, aby měly kde bydlet.

Zvláštním manipulátorem obratlovčích buněk je také bakterie *Listeria monocytogenes*. Ta pomocí specializovaných proteinů přinutí hostitelskou buňku, aby ji fagocytovala, a pomocí dalších proteinů si následně prorazí cestu z fagocytické vakuoly do cytoplazmy. Na tom by nebylo nic zas tak zvláštního, něco podobného dělá spousta intracelulárních parazitů. Listerie zde však nekončí. Na povrchu své buňky má specializovaný protein ActA, který spolu s proteiny hostitelské buňky vede k tomu, že okolo buňky bakterie začnou polymerizovat vlákna z aktinu, tedy z proteinu, který tvoří mikrofilamenta, jednu ze složek buněčného cytoskeletu. Mikrofilamenta jsou mj. zodpovědná za tvorbu panožek, a listerie toho rády využívají. Nejen, že se nechávají vznikajícími mikrofilamenty tlačit sem a tam po buňce, ale ovládnutí mechanismu polymerace aktinu vede k tomu, že bakterie v podobě jakési komety s ohonem z mikrofilament vychlípní membránu hostitelské buňky. Tato výchlipka se následně prodere do sousedící buňky, kde je i s bakterií fagocytována a celý cyklus se může opakovat (viz **obr. 2.5**).

S intracelulárními parazity se setkáme i uvnitř protist. Například bakterie *Legionella*, která může u člověka způsobovat legionářskou nemoc, se ráda přirozeně vyskytuje coby parazit uvnitř buněk améb, např. akantaméb (*Acanthamoeba*)⁷ a laboratorně jde mj. kultivovat i v modelové diktyostelidní hleně *Dictyostelium discoideum*. Život v amébách umožňuje legionellám uniknout dezinfekci, která by je zlikvidovala, kdyby byly přítomné samostatně ve vodním prostředí, a navíc se při množení v amébách zvyšuje jejich schopnost nakazit člověka. U něj proniká legionella do alveolárních makrofágů v plicích, kde žije ve specializovaných vakuolách, jejichž tvorbu indukuje stejným mechanismem, jako to dělá u améb. Velmi zvláštní parazitické/endosymbiotické bakterie najdeme také u protista *Bodo saltans* ze skupiny Kinetoplastea. Bakterie, které v něm žijí, z nebohého boda totiž dělají závisláka samy na sobě. Produkují toxickou látku, která v hostitelské buňce přetrvává poměrně dlouhou dobu. K tomu produkují také antitoxin proti tomuto toxinu. Antitoxin je však méně stabilní. Kdyby se tedy bodo rozhodl, že bakterii v sobě již nebude trpět (nebo když jsou bakterie experimentálně odstraněny), tak zemře. S vystěhováním bakterií totiž přijde o zdroj nestabilního protijedu, zatímco stabilnější jed mu bude dál kolovat v cytoplazmě.

2.2.2 Vnitrobuněčná eukaryota

Parazitování uvnitř buněk není jen výsadou bakterií, ale umí to i eukaryoti, na které se podíváme nyní. Začneme poměrně blízkými příbuznými hub, málo známou skupinou zvanou Rozellida a mikrosporidiemi (Microsporidia, česky též hmyzomorky). O prvních jmenovaných se toho příliš neví. Známe je zejména ze sekvencí z environmentální DNA (viz **rámeček 2.A**). U rodu *Rozella* je známý i jejich vzhled a životní cyklus. Po přisednutí na tělo hostitele, chytridiomycéty nebo zelené řasy, vstříkují do jeho buňky svou cytoplazmu tak, že se rozpíná vakuola v zadní části buňky a vytla-

⁷Jde o stejnou amébu, která je zodpovědná za akantamébovou keratitidu, zánět rohovky známý zejména u lidí nosících kontaktní čočky a nedodržujících s tím spojenou potřebnou hygienu.

2.B BAKTERIOM ČERVČŮ. Kromě wolbachie existuje řada dalších bakterií, které můžeme najít v buňkách hmyzu. Zatímco některé parazitují nebo jsou víceméně neškodnými komenzály v buňkách hostitele, jiné mohou být i prospěšnými mutualisty, zejména u hmyzu, který se živí na živiny nevyváženou potravou, jakou je třeba floémová šťáva z rostlin. Tento problém řeší i červci (Coccomorpha, dál se budeme věnovat konkrétně štítenkám, Diaspididae), kteří mají v potravě spoustu vody a sacharidů, ale málo aminokyselin a dalších potřebných látek. Ty jim mohou zajistit právě symbiotické bakterie obývající buňky shromážděné do orgánu zvaného bakteriom. O tom, jaké podivnosti se mohou dít se symbiotickými bakteriemi u polokřídlého hmyzu, jste se dočetli již v části věnované endosymbiózám. Zde se v krátkosti podíváme na buňky bakteriomu, které jsou tak trochu cizinci ve vlastním těle. Když u červců v meióze vzniká haploidní vajíčko, tak spolu s ním vznikají také tři haploidní pólóvá tělíška. Ta jsou obecně jen odpadními produkty meiózy a zanikají, u červců však splývají za vzniku triploidní buňky (tedy s třemi sadami chromozomů). Tato buňka se následně začlení do normálního diploidního embrya červce a splyne s jednou jeho buňkou za vzniku pentaploidní buňky s pěti sadami chromozomů. Z této buňky následně vznikne bakteriom. Podobně jako jsou buňky diploidního embrya směsicí rodičovských sad chromozomů (jedna od maminky, druhá od tatínka), je smíšeného původu i buňka zakládající bakteriom – obsahuje čtyři sady pocházející od matky (tři z pólóvých tělíšek a jednu z embrya) a jednu od otce. Buňky těla a bakteriomu se tedy geneticky liší, a to málokdy věští něco dobrého. Nakonec, známe to i od savců, kde je embryo a později plod s placentou částečným vetřelcem, který vysává matku a musí určitým způsobem upravovat imunitní reakci těla matky. U červců se zdá, že bakteriom, který je geneticky prodlouženou rukou matky, svým nositelem umí různě manipulovat. Zároveň však může složité šachování s ploidí bakteriomu sloužit jako zástěrka, která znemožní symbiotickým bakteriím poznat, jestli se nacházejí v samci nebo v samici. Může tedy jít o ochranu před manipulací ze strany symbiontů, jaké jsme svědky u wolbachie.

čuje obsah buňky trubicí do hostitele. Zde pak parazit požírá cytoplazmu a orgány hostitele, a nakonec také produkuje spory. Některá sporangia rozell jsou obalena buněčnou stěnou, kterou údajně vytváří hostitelská buňka po manipulaci parazitem.

Mikrosporidie podobně jako rozellidi injikují obsah své buňky (spory) do buňky hostitelské. Používají k tomu dlouhé pólóvé vlákno, které je za normálního stavu stočené uvnitř buňky (**obr. 2.6**). Pólóvé vlákno je ze spory vychlípeno naruby – podobně, jako když si oblékáte nějaký kus oblečení, u kterého jste předtím měli rukáv vtažený dovnitř – a následně je skrz něj protlačen obsah spory do buňky hostitele. Celý proces se spustí, když se spora dostane do hostitele. Uvnitř spory dojde v důsledku štěpení

polysacharidů ke změně osmotických poměrů, a vakuola, na které spočívá stočené pólové vlákno, se začne rozpínat a tlačit vlákno ven. Cytoplazma a jádro nejsou ze spory vymáčkuty jen tak, ale jsou potaženy membránou z polaroplastu spory, aby byly uvnitř hostitelské buňky odděleny od její cytoplazmy. Někdy navíc mohou být v hostitelské buňce uzavřeny ještě v tzv. **parazitoformní vakuole**. Mikrosporidie jsou zcela odkázané na výživu z hostitelské buňky. Mají totiž redukované mitochondrie a některé s redukcí genomu ztratily i geny pro glykolýzu a některé další metabolické dráhy. ATP a další látky proto získávají z hostitelské buňky. Hostitelské mitochondrie byly dokonce pro zvýšení efektivity přenosu ATP pozorovány připoutané přímo k parazitoformní vakuole mikrosporidií. Plasmodium mikrosporidie roste, a nakonec se dělí na jednotlivé spory, které se následně uvolní z buňky. Poté mohou infikovat další buňky nebo se rozšířit do prostředí a do dalšího hostitele.

Mikrosporidie jsou známy zejména jako paraziti hmyzu a jiných korýšů (Pancrustacea), ale napadají i další živočichy včetně obratlovců a člověka. Dále napadají i protista, např. mikrosporidie čeledi Metchnikovellidae parazitují v gregarinách, o kterých bude ještě řeč. V nálevnících trepkách (*Paramecium*), celebritách školních senných nálevů, zase parazituje mikrosporidie *Globosporidium*. Ale zpátky k živočišným hostitelům mikrosporidií. U lidí se často vyskytují mikrosporidiální infekce u imunosuprimovaných jedinců, např. pacientů s AIDS. Z hmyzích mikrosporidií je nejznámější rod *Nosema* parazitující u včel (*Nosema apis* a *N. ceranae* působící tzv. včelí úplavici) a také u bource morušového (*Bombyx mori*, původcem pébrine, či česky pepřovky, je zde *N. bombycis*). Poměrně dobře prozkoumané jsou také mikrosporidie blešivců (Gammarida).

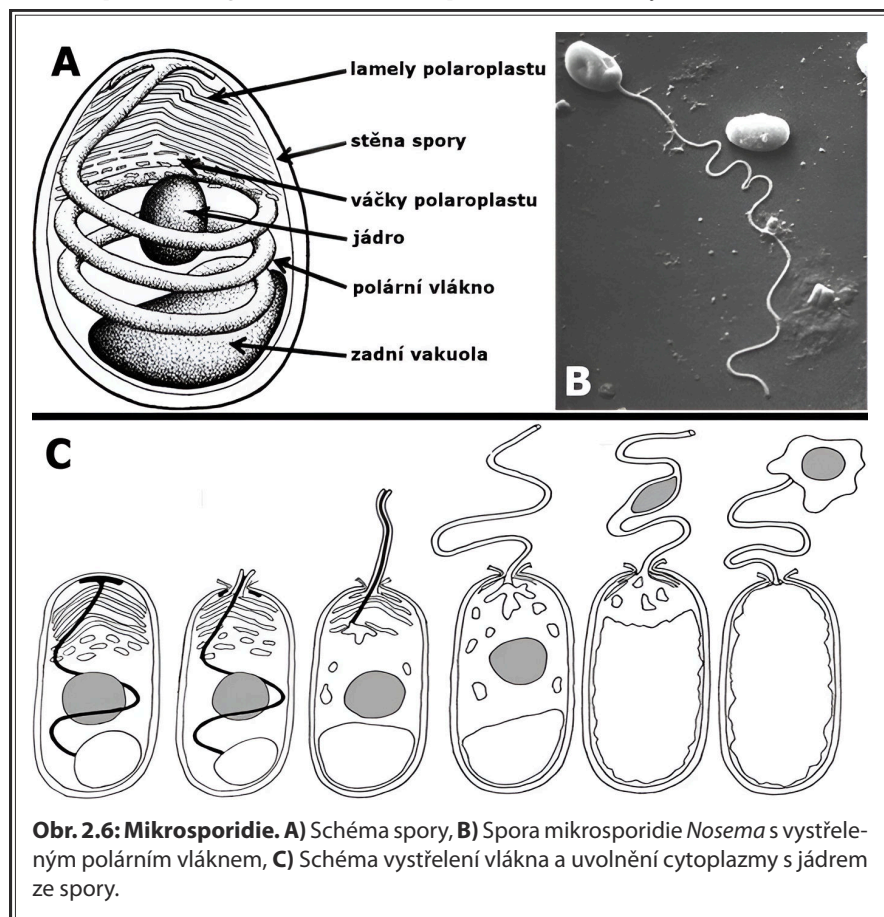
Mikrosporidie se obecně umí přenášet horizontálně nebo vertikálně (z rodičů na potomstvo, zde transovariálně z matky na potomstvo, v případě blešivců mikrosporidií jde např. o *Nosema granulosis*, *Fibrillanosema crangonycis* či *Dictyocoela duebenum*). Při vertikálním přenosu podobně jako wolbachie manipulují hostitelským poměrem pohlaví ve prospěch samic a feminizují samce. Mohou tak výrazně napomáhat hostiteli v osídlování nových lokalit a invazním druhům blešivců, jako je *Crangonyx pseudogracilis*, usnadňovat šíření.

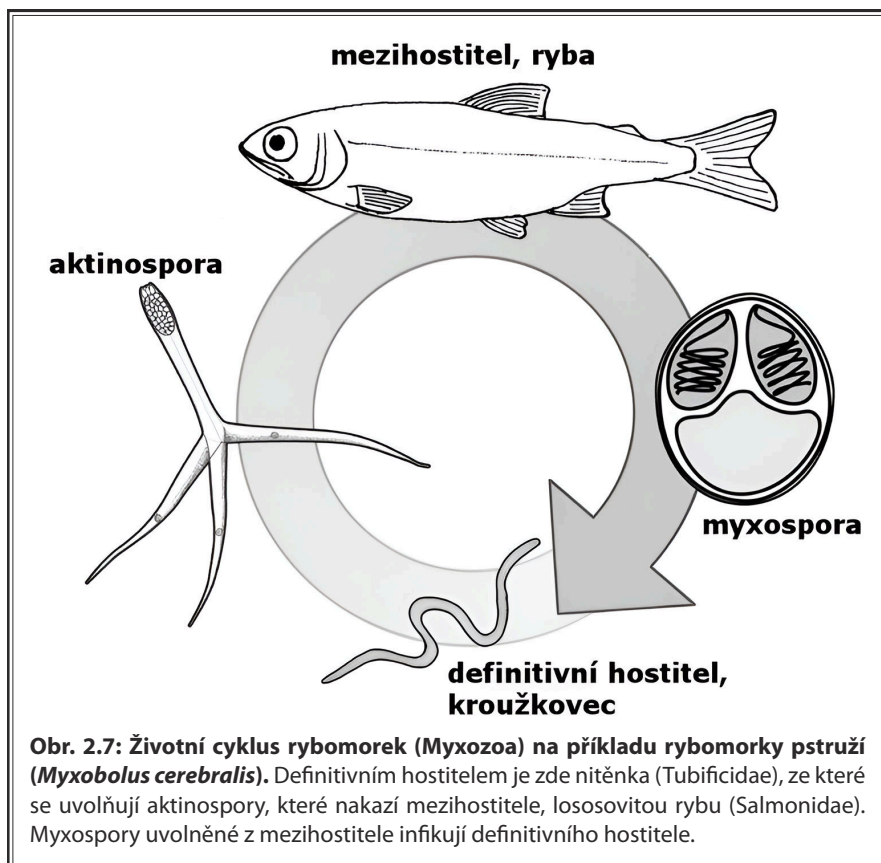
S mikrosporidii se snad pro podobný vzhled či český název často pletou Myxozoa, rybomorky. Nejde však o protista, ale o extrémně redukované žahavce (Cnidaria). **Mezihostitelem** bývá ryba (vzácněji jiný obratlovec), ve které mohou myxozoa tvořit i intracelulární stádia v různých tkáních, pravděpodobně proto, aby tak unikla pozornosti imunitního systému.

Definitivním hostitelem – tedy tím hostitelem, v němž dochází k pohlavnímu rozmnožování – bývá kroužkovec (Annelida, často jde o nitěnky, Tubificidae) či mechovka (Ectoprocta, též Bryozoa) (**obr. 2.7**). Z ryb se uvolňují oblé myxospory připomínající spory mikrosporidií. Jsou však mnohobuněčné a neobsahují jedno vystřelitelné vlákno, ale alespoň dvě. Vlákna zde navíc neslouží k injikaci cytoplazmy spory do hostitelské buňky, ale k přichycení k hostiteli. Z definitivního hostitele se uvol-

ňují kotvičkovité aktinospory, které se vznášejí ve vodě a které infikují buňky ryb. Ze známých myxozoí zmiňme rybmorku pstruží (*Myxobolus cerebralis*) způsobující vrtohlavost pstruhů. Mezi Myxozoa patří také tajemná *Buddenbrockia*, která parazituje u mechovek a u které nebylo na základě její podivné červovité morfologie dlouho jasné, kam vlastně patří.

Nejbližším příbuzným myxozoí je další značně redukovaný parazitický žahavec. Tím je kaviárovka *Polypodium hydriforme* parazitující i několik let v oocytech (nezralých vajíčkách) jeseterů a veslonosů (Acipenseriformes). Morfologie kaviárovky je značně pozměněná, a dokud žije uvnitř jikry, tak to nejnapadnější, co na ní můžeme vidět, je, že je vlastně naruby. Gastrodermis, která u slušného žahavce vystýlá láčku, je zde obrácena směrem ven k cytoplasmě hostitelské jikry, zatímco epidermis směřuje směrem do středu žahavce. Těsně před třením hostitele se kaviárovka otáčí do normálního postavení s gastrodermis uvnitř, přičemž do své láčky nahrne žloutek z hos-





titelské jikry. Po uvolnění z vajíčka se kaviároverka rozpadne na jednotlivé medúzky, které se rozplavou po okolí hledat nové hostitele.

Mezi nitrobuněčnými parazity najdeme i řadu učebnicových parazitů člověka, třeba leishmánie (*Leishmania*) či původce Chagasovy choroby, *Trypanosoma cruzi*. Jen o nich by šlo napsat několik brožurek, my jim však z prostorových důvodů více pozornosti věnovat nebudeme a z učebnicových protist se zde omezíme na velmi dobře prozkoumané výtrusovce (Apicomplexa), kteří jsou až na jednu výjimku parazitičtí⁸. Řada skupin výtrusovců je pro člověka značně medicínsky i ekonomicky významná. Mezi ně spadají i krvinkovky (Haematozoa), v rámci kterých najdeme původce malárie u plazů (vč. ptáků) a savců, tedy *Plasmodium*. Obratlovci zde slouží jako mezihostitelé, zatímco definitivním hostitelem a zároveň **přenašečem (vektorem)** je krev-sající dvoukřídlý hmyz, ve většině případů komár.

⁸Tou výjimkou je obskurní rod *Nephromyces* žijící v renálních těliscích pláštěnců čeledi Molgulidae.

Obecně je dobré si pamatovat, že na meziphostitele si parazit „troufne“ trochu více než na definitivního hostitele. Důvod je prostý – v definitivním hostiteli se parazit potřebuje pohlavně množit, neměl by si ho tedy moc poškodit, alespoň ne hned. Komárům proto plasmodium příliš neubližuje. Po nasátí s krví a po reprodukci v hostitelově střevě se přesune do slinných žláz, odkud se při sání dostane do meziphostitele. Vyplatí se však, aby přenašeč sál co nejčastěji a na co nejvíce meziphostitelích. Jednoduchým trikem, jak toho docílit, je narušit přenašečovo sání. *Plasmodium* toho může docílovat tak, že ve slinách vektora snižuje aktivitu apyrázy, enzymu, který brání srážení hostitelské krve. Tím nutí vektora sát kratší dobu a opakovaně.⁹ Tento efekt zároveň vyvolávají jen sporozoiti, kteří mohou následně infikovat hostitele. Oocysty v těle komára, ze kterých se teprve následně uvolní infekční sporozoiti, tento efekt vyvolávat neumí, a komáři obsahující pouze oocysty mohou sát i méně než komáři nenakažení.

Po infekci meziphostitele umí *Plasmodium* vyvolat fagocytózu sebe sama do buněk, a to i do červených krvinek, erytrocytů. V buňkách je pak obaleno parazitoforní vakuolou. Tím však manipulace hostitele nekončí. *Plasmodium* dále modifikuje membránu vakuoly i plazmatickou membránu hostitelské buňky. Asi nejdál zašlo *Plasmodium falciparum*, které infikované erytrocyty „stahuje z oběhu“, aby je skrylo před zraky imunitního systému nebo zabránilo vychytání deformovaných infikovaných erytrocytů ve slezině. Většina infikovaných erytrocytů je proto přilepena ke stěně cév, a ještě na sebe chytá zdravé erytrocyty, kterými se maskuje. Kromě periodicky se opakujících horečnatých stavů tak hostiteli hrozí i ucpání cév těmito překážkami. U *P. falciparum* jsou ke stěně cévy přilepeny erytrocyty s většinou stádií parazita, výjimkou jsou raná, tzv. prstýnková stadia a potom gametocyty, které mají být nasáty definitivním hostitelem.

Meziphostitelé obsahující gametocyty se zároveň stávají atraktivnější pro vektory upraveným tělesným pachem. Poslední dobou se ukazuje, že podobné lákání vektora může být v přírodě běžné. Bylo popsáno u některých rostlinných virů lákajících mšice či u myši nakažené viry horečky zika či dengue. Zde myši nakažené virem přestaly produkovat určitý antimikrobiální protein, který běžně reguluje množství bakterií na povrchu těla. Při absenci proteinu pak dojde k přemnožení bakterií, a tím se zvýší i celkové množství látek, které tyto bakterie produkují a které jsou lákavé pro komáry.

Další skupinou výtrusovců (Apicomplexa) jsou kokcidie (Coccidia). Ty mají značně složitý životní cyklus, které mohou zahrnovat jednoho či dva hostitele. Navíc se zde mohou vyskytovat i **parateničtí hostitelé**. Tedy hostitelé, kteří jsou v životním cyklu „navíc“ a kteří mohou sloužit jako mezizastávka na cestě mezi normálními hostiteli, neprobíhá v nich však vývoj parazita. Bezpočet paratenických hostitelů včetně člověka má jedna z nejznámějších kokidií, *Toxoplasma gondii*, která má jako defini-

⁹ Manipulace s častějším sáním přenašeče je velmi běžná. Bakterie *Yersinia pestis* zase svým hostitelským blehám postupně ucpávají trávicí soustavu. Blecha se tak frustrovaně snaží nasát, ale příliš jí to nejde. Opět tak musí sát častěji. Zároveň při pokusech o sání dochází k tomu, že část krve, která je nasáta, ale nemůže dále, je vyvrhuta zpět do rány i s bakteriemi moru.

tivního hostitele kočkovité šelmy a jako meziphostitele hlodavce. O toxoplasmě toho bylo napsáno mnoho a rozsah jejího vlivu je předmětem mnohých diskusí, které jsou nad rámec této brožury. Nakažení hlodavčí meziphostitelé vykazují změny chování, které by mohly usnadňovat ulovení definitivním hostitelem, ale také i obyčejnou pasíčkou na myši (zvýšená aktivita, častější a delší pobyt na exponovaných místech, snížený strach z nového...). Specifičtější je pak ztráta averze vůči kočičímu pachu, a naopak zvýšená přitažlivost tohoto pachu pro hlodavce. I zde je však problém: vysoká koncentrace kočičího pachu, tedy stav, kdy by se hlodavec kočky již přiblížil a měl by být sežrán, vyvolává stejnou averzi u nakažených i nenakažených zvířat.

Předpokládá se, že *T. gondii* vyskytující se v neuronech i gliových buňkách mozku nějak specificky ovlivňuje chování, přesné mechanismy však nejsou spolehlivě známy. Snížení averze vůči kočkám bylo popsáno i u myši nakažených kokcidii *Eimeria vermiformis*, která sídlí v buňkách epitelu tenkého střeva a nikoliv mozku. Pro tuto kokcidiu je navíc přenos na kočku nevýhodný. Je jednoshostitelská a hostitelem je právě hlodavec. Snížená averze vůči kočkám se alespoň v jejím případě zdá být pouze vedlejším účinkem infekce.

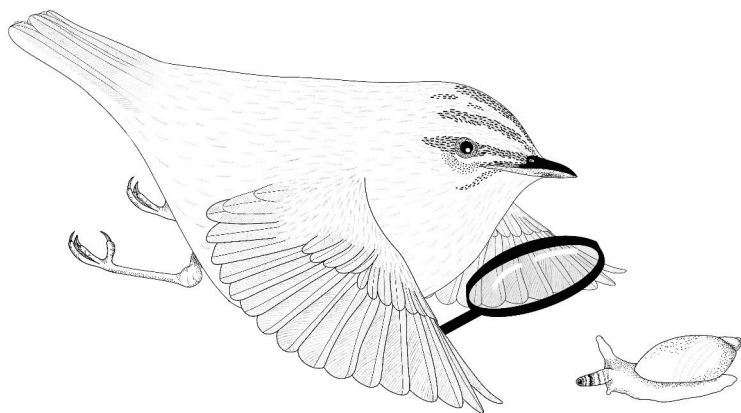
Rychlý závěrečný pohled na výtrusovce věnujeme hromadinkám (Gregarinea, též gregariny), druhově velmi bohaté, ale poměrně málo prozkoumané skupině značně velkých (až 1 cm) parazitů různých bezobratlých. Gregariny mohou být skutečně celé intracelulární, někdy jsou však zaraženy v hostitelské buňce jenom částečně, pomocí jakési „kotvy“, která může nabývat nejrůznějších tvarů. Ještě dál v odolávání našemu škatulkování zašlo *Cryptosporidium*, výtrusovec pravděpodobně blízké příbuzný gregarinám, který není intracelulární v pravém slova smyslu, ale epicelulární („nadbuněčný“). Funguje tak, že dosedne na buňku střevního epitelu a nechá se obalit mikrokly této buňky, které následně splynou a potáhnou parazitoforní vakuolu s parazitem tenkou vrstvou hostitelské cytoplazmy a membrány.

Až dosud jsme se bavili o jednobuněčných parazitech nebo o parazitech redukovaných na malý počet buněk. Uvnitř buněk však mohou parazitovat i větší mnohobuněční živočichové. Příkladem budiž hlístice tenkohlavec lidský (*Trichuris trichiura*¹⁰), který parazituje v tlustém střevě. Svou tenkou hlavu má zaraženou v syncytiu (soubuní, splynutých buňkách), které vytváří z epitelu střeva. Do jisté míry tedy připomíná situaci některých gregarin. Známe však i hlístice, které umí být čistě nitrobuněčné.¹¹ U obratlovců je takovou hlísticí svalovec stočený (*Trichinella spiralis*), jehož dospělci žijí ve sliznici střeva a produkované larvy migrují krví do svalových buněk téhož hostitele, do kterých u většiny druhů prolezou, zacystují se a čekají. Kolem buňky, ve které je larvička zacystovaná, se navíc vytvoří síť kapilár, která parazita vyživuje. S nitrobuněčnými hlísticemi se samozřejmě setkáme i u bezobratlých. *Beddian-*

¹⁰Vědecké jméno odkazuje na to, že tato hlístice by měla mít údajně tenký ocas. Problém je, že tenkou částí je hlava, můžeme se tak setkat i s rodovým jménem *Trichocephalus*, který tento nedostatek uvádí na pravou míru.

¹¹Kromě nitrobuněčných hlístic a redukovaných žahavců najdeme vnitrobuněčně i další živočichy, např. vířníky rodu *Habrotrocha* v buňkách mechu rašeliníku (*Sphagnum*). Těžko říct, co tam dělají.

gia (*Deladenus*) *siricidicola* parazituje u širopasých blanokřídlých pilořítek (*Siricidae*). Pilořitky při kladení vajíček do dřeva zanáší také spory symbiotické dřevokazné houby, kterou se larvy pilořítek živí. *Beddingia* může žít buď volně a také se živit symbiotickou houbou, nebo parazitovat na pilořítkách. Když se hlístice chce dostat na další stromy, stačí, aby z jejích larev v okolí larvy pilořitky vznikly specializované samice, které se po oplodnění provrtají právě do larvy pilořitky. Zde samice roste, čeká a plní se vajíčky. V době, kdy se pilořitka vykuklí, uniknou larvy hlístic z těla matky. V případě, že jde o samici pilořitky, dojde k její sterilizaci a larvy prolezou do jejích vajíček. Pilořitka pak klade do dalších stromů vajíčka, která neobsahují její potomstvo, ale zhruba 50–200 larev parazitické hlístice. *Beddingia* je proto velmi efektivním nástrojem biologického boje proti pilořítkám, např. invazní pilořitce *Sirex noctilio* v Austrálii a na Novém Zélandu.



3. HOST DO ORGANISMU

Sporocysta motolice rodu *Leucochloridium* má těžký život. Vyčuhuje do tykadla parazitovaného plže a v něm pulzuje zhruba sedmdesátkrát za minutu. Musí vynaložit ohromné množství energie, než zduřelé tykadlo plže vyplněné barevnou sporocystou zaujme ptačího, tedy definitivního hostitele, který snad tykadlo uklovne v domnění, že jde o macatou housenku (**obr. 3.1**). Podobným stylem popsal své pozorování sporocyst dánský profesor Wessenberg-Lund roku 1931. Podobně jako on budeme i my sympatizovat spíše s parazity než s hostiteli, jak jsme ostatně činili již v předchozí části. Tato část bude věnována parazitům, kteří žijí uvnitř organismů, avšak nikoliv nutně uvnitř jejich buněk. Společně se postupně podíváme na to, jaké strategie mohou paraziti volit, aby do hostitele pronikli, následně se v něm udrželi a poté se přenesli dál. Nejde o plně oddělené či nezávislé kategorie (zejména ne, co se týče cesty z hostitele a do hostitele), některé rozebírané strategie by tedy bylo možné zařadit do více sekcí. Dělení je spíše orientační a má sloužit jako ukázka toho, jak mohou podobné strategie fungovat u různých skupin parazitů a jejich zvířecích hostitelů.

Z velké části se tedy budeme věnovat tomu, co parazit dělá, aby obalamutil hostitelův imunitní systém nebo aby přinutil hostitele chovat se tak, jak se mu to zrovna hodí. V případě druhého jmenovaného jde často o stav, kdy parazitovy geny (resp. genotyp) nevedou k tomu, že by se tyto geny projevíly na těle svého nositele, tedy samotného parazita. Jejich projev (fenotyp), je místo toho pozorovatelný mimo parazitovo tělo, zde konkrétně na jiném organismu. Tomuto obecnému jevu, kdy fenotyp překročí hranice těla, říkáme **rozšířený fenotyp**¹².

Situace je však složitější. Není možné říci, že by všechny změny na těle či chování hostitele měl na svědomí parazit nebo že by tyto změny byly pro parazita adaptivní. Některé změny chování pocházejí od samotného hostitele, a to coby kompenzace. Např. kompenzací přínosnou pro vícehostitelské parazity může být častější či delší péče o svůj zevnějšek nebo snaha doplnit ztráty energie dodatečnými výpravami za potravou, v důsledku čehož je hostitel více exponován a může být snáze uloven dalším hostitelem.

Mimo to může být kompenzací i chování spojené přímo se snahou zbavit se parazita. I u člověka se stále diskutuje o tom, jaký je přesný význam horečky, nicméně v přírodě byly pozorovány různé typy chování, které by mohly podobně přispívat ke zvýšení tělesné teploty. Mezi taková chování patří i pozitivní fototaxe infikovaných jedinců, tedy putování za světlem na exponovaná místa, možná ve snaze zvýšit si sluněním tělesnou teplotu.

¹²Rozšířený fenotyp není jen záležitostí parazitů a není ani jen záležitostí ovlivňování vzhledu jiných organismů. Radu rozšířených fenotypů můžeme pozorovat i v naší přírodě. Treba rozšířeným fenotypem bobřích genů je bobří hráz. Rozšířeným fenotypem, který lze běžně potkat i v parku za domem, jsou druhově specifické háčky různých roztočů či hmyzu vytvářené na hostitelských rostlinách.



Obr. 3.1: Jantarka obecná (*Succinea putris*) s housenkovitou sporocystou motolice podivné (*Leucochloridium paradoxum*) v tykadle.

Řada reakcí, které dnes v přírodě pozorujeme, tak může být výsledkem manipulace ze strany parazita, ale také může jít o kompenzaci ze strany hostitele, cokoliv mezi tím, vedlejší důsledek infekce, a tak dále. S původně kompenzačním mechanismem hostitele může parazit v evoluci dál manipulovat, pokud se mu k tomu naskytne příležitost a pokud mu to přinese užitek. Demonstrujme si to na hypotetickém příkladu: Infekce parazitem může vyvolávat pozitivní fototaxi coby kompenzační mechanismus, který následně parazitovi pomáhá dostat se do dalšího hostitele. Typicky proto, že infikovaný hostitel sedící na svrchní straně listu či plovoucí blíže u hladiny je nápadnější a může být snáze uloven. Parazit, který by dokázal manipulaci zesílit míru fototaxe, prodloužit její trvání nebo třeba další úpravou chování hostitele ještě zvýraznit, by se teoreticky měl šířit ještě lépe, a tedy být evolučně ve výhodě.

3.1 Pronikání do živočišného hostitele

Lidé dříve věřili, že paraziti v hostitelích vznikají sami od sebe. Nedokázali si totiž představit, jak by se do hostitele parazit mohl dostat. Dnes víme, že paraziti se do hostitele dostat umí, a to různými způsoby.

Někdy je řešení až dětinsky prosté. Jednoduše stačí využít nějaký tělní otvor. Samice střečka ovčího (*Oestrus ovis*, jeden z tzv. nosních střečků) mají speciálně upravené teleskopické kladélko sloužící jako kanón k přesnému vystřelování lepkavých balíčků larev do nozder ovce. Parazitické larvy se vzápětí samy rozlezou hlouběji do dutiny nosní. Nozder hostitele využívá i další dvoukřídlý parazit, bzučivka *Lucilia bufonivora*, jejíž larvy parazitují v ropuchách. Dospělá bzučivka zde klade vajíčka na okraj nozder hostitele. Vylíhlé larvy se přesunou do nosní dutiny hostitele, kde se začnou živit tkání. Postupně se prokoušou i k očím a mozku hostitele.

Rybky jehličky (parafyletický rod *Carapus*, rod *Encheliophis*) patřící mezi hrujovce (Ophidiiformes) vsadily na trochu jiný otvor. Skupina zahrnuje ryby, které jsou neškodní komenzálové žijící uvnitř sumýšů, hvězdic, sumek a dalších mořských bezobratlých. Rod *Encheliophis* se však dal na scestí a parazituje zejména v sumýších, do kterých vstupují řitním otvorem. Sumýš jim slouží jako úkryt i jako zdroj potravy – žerou hlavně jeho pohlavní orgány.

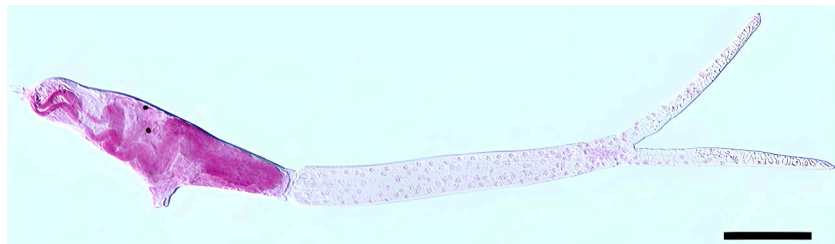
Naopak jiná ryba, podezřelá z výletů do lidské močové trubice, je v tomto ohledu pravděpodobně nevinná. Touto rybou je vandélie obecná (*Vandellia cirrhosa*, též kandir, ve starší literatuře či bulváru jako šulinokaz), která se živí krví na žábřích jiných ryb. Koluje však řada pověr, že je schopná vplout či dokonce skočit i do lidské močové trubice, pokud bude člověk močit ve vodě. Údajným důvodem je to, že proud moči jí má připomínat proud vody vytékající ze žaber ryb. Existuje však jen jeden doložený případ, kdy bylo potřeba rybu vyjmout z močové trubice, a pravděpodobně šlo o podvrh. Navíc zde nebyla nezvaným hostem vandélie, ale příbuzná ryba rodu *Plectrochilus*.

Tělními otvory proniká také bizarní¹³ hlístice *Sphaerularia*, s nejlépe prozkoumaným druhem *S. bombi* parazitujícím u zimujících královen čmeláků (*Bombus*). Také další hlístice taxonů Heterorhabditidae a Steinernematidae umí využívat různé tělní otvory (ústní a řitní otvor, spirakula), aby pronikly do hostitele. Zde se chovají jako parazitoidi. Nejprve ze střeva vyvrhnou symbiotické bakterie (rodů *Xenorhabdus*, *Photorhabdus*), které jim hostitele zabijí a natráví. Hlístice se pak živí zbytky hostitele i symbiotickými bakteriemi. Řada parazitů se do hostitele dostává také ústním otvorem s potravou. K této běžné cestě nákazy se vrátíme později.

Další cesta do hostitele vede skrz povrch těla. K tomu může dojít víceméně příležitostně v místě, kde došlo k poranění, nebo se parazit sám přes povrch těla provrtá či proleptá, případně si najde někoho, kdo to udělá za něj. Jde o strategii velmi častou. Setkáme se s ní například u invazního typu larvy zvané planidium, kterou nalezneme u řady parazitů a parazitoidů z různých skupin hmyzu. Larvy typu planidium mají i řasníci (Strepsiptera), sesterská skupina brouků (Coleoptera), parazitující na různých zástupcích hmyzu, či drobné mušky kulatěnky (Acroceridae), parazitující na pavoucích. Larvy zde naleptávají kutikulu hostitele, skrz kterou následně pronikají dovnitř.

Strategii provrtání se do hostitele ve velkém provozují také hlístice. Ze známých skupin hlístic parazitujících členovce zmiňme strunice (Mermithidae), u kterých se larva obvykle do hostitele dostane narušením jeho kutikuly pomocí bodcovitého styletu v ústní dutině. Někdy si může pomáhat ještě výměšky žláz, kterými hostitele znehybní. U obratlovců hlístic volí strategii násilného vniknutí měchovci (z nich na člověku parazituje *Ancylostoma duodenale* a *Necator americanus*), jejichž infekční larvy

¹³ Bizarní proto, že po napadení hostitele naroste samice hlístice do ohromných rozměrů (až 2 cm), přičemž neroste celá, ale zejména její děloha a další části reprodukční soustavy, které se vychlípi ven z těla a zvětší svůj povrch. Zvětšený povrch slouží i k příjmu látek z hostitele.



Obr. 3.2: Cercárie ptačí schistosomy *Trichobilharzia szidati*, která může u lidí způsobovat cercáriovou dermatitidu. V přední části těla (na obrázku vlevo) jsou růžově obarvené postacetabulární žlázy (nalézající se za acetabulem, břišní přísávkou) a jejich vývody. Produkt těchto žláz pomáhá pronikat kůží hostitele. Měřítka: 100 μm .

si razí cestu kůží, obvykle na chodidlech. Nákaza měchovci často postihovala lidi tam, kde bylo pro larvy dostatečně teplo a vlhko, a kde zároveň lidé chodili naboso – typicky tedy teplé oblasti, ale také hornické tunely s příznivým mikroklimatem. Do lidí můžou podobnou cestou proniknout i larvy zvířecích měchovců, u člověka však nedokáží dokončit svůj vývoj. Jimi vyvrtané klikaté chodbičky známé jako kožní *larva migrans* však poměrně dlouho zůstávají viditelné na kůži.

Dalšími parazity, kteří se provrtávají do hostitele, jsou motolice, konkrétně jejich larvální stádium zvané cercárie. Některé z nich mají opět bodcovitý stylet (pak jim říkáme xiphidiocercárie), kterým se provrtávají do hmyzího mezihostitele, např. komára. Výrazně známější jsou však u obratlovců parazitující motolice krevničky (Schistosomatidae, jejich cercárie na **obr. 3.2**). Cercárie se uvolňují z mezihostitelského vodního plže a plavou ve vodě, než se dostanou k hostiteli, do jehož kůže se zavrtají a odkud následně docestují do krevního řečiště některého z orgánů, kde žijí dospělé krevničky. S cercáriemi krevniček se běžně můžeme setkat i na našem území.

Přestože jsou krevničky v ČR (např. rod *Trichobilharzia*) ptačími parazity, mohou omylem napadnout i savčího hostitele, včetně člověka. V něm jsou ještě schopné odhodit ocásek a provrtat se do pokožky, než je zastaví imunitní systém. Výsledkem pak bývá nepříjemná vyrážka, tzv. cercáriová dermatitida. Problematický je pak víceméně tropický rod *Schistosoma* parazitující i u člověka. Nejblíže se s jeho zástupci (občasně) setkáme na Korsice.

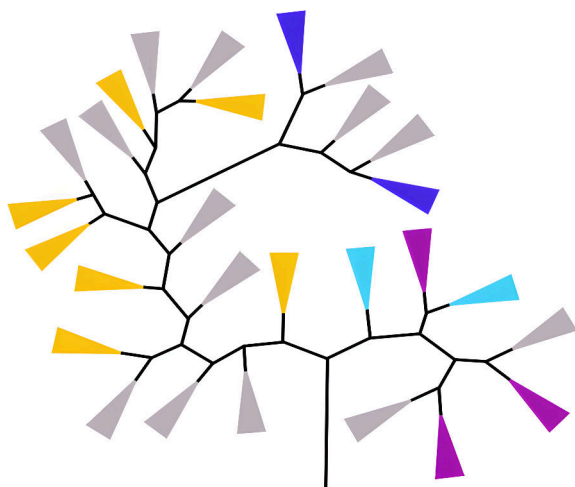
Ze zajímavých zavrtávačů do kůže obratlovců zmíníme ještě blechu písečnou (*Tunga penetrans*) pocházející z Latinské Ameriky, ale druhotně rozšířenou do (sub)tropů Afriky a Indie. Larvy žijí v půdě, dospělé samice však vyhledávají hostitele, kterému se zcela zanoří do kůže a následně se extrémně zvětší. Nákaza zde probíhá přes odhalenou kůži, u člověka tedy zejména na bosých nohou. Nákaze tak může nahrávat i některé tradiční lidské chování, včetně zouvání před vstupem do různých svatostánků.

S pronikáním do hostitele mohou parazitickému potomstvu pomoci i rodiče. Skvěle vybavení jsou k tomu blanokřídlí (Hymenoptera) s dlouhými kladélky či žihadly, kterými mohou dostat vajíčko do hostitele a případně hostitele paralyzovat. Samice žahadlových blanokřídlých lapek (Dryinidae) dokonce mohou mít speciální uchopovací přední končetiny adaptované na přidržení kříšů (Auchenorrhyncha), do kterých následně kladou vajíčko. Larva se líhne až uvnitř hostitele, ze kterého po nějaké době částečně vyhřežne ven. Jiný blanokřídlý s roztomilým názvem svižulka (*Methocha*) je v paralyzování hostitele ještě akčnější. Hostiteli svižulky jsou dravé larvy svižníků (Cicindelinae), které vyčkávají v komůrkách na povrchu půdy. Svižulka se nastaví larvě tak, že když na ni larva vyskočí ze své komůrky a sevře ji kusadly, svižulce se nic nestane – kusadla pouze obejmou její úzký pas, ale nezmačknu ho. Když se larva svižníka vymrští, odhalí málo sklerotizovanou spodní část „krku“, do které svižulka bodne žihadlo. Paralyzovaná larva se sesune do komůrky, kde na ni svižulka naklade vajíčko a následně komůrku zaplní hlínou.

Lumci (Ichneumonidae) a lumčici (Braconidae) zase do hostitele společně s vajíčky uvolňují polydnaviry, které ruší funkci hostitelova imunitního systému (zejména hemocytů, které by jinak obalily a zabily vajíčko či larvu parazitoida) a zároveň upravují hostitelovo chování. Podobně jako retroviry či bakteriofágy (viz kapitola 1) se polydnaviry mohou začleňovat do genomu hostitele, zde tedy lumka nebo lumčíka. Tam virus vyčkává. Viriony začíná tvořit pouze v reprodukční soustavě samic, aby byly k dispozici, až začne klást vajíčka do svého hostitele.

Když se sám do hostitele nedostanu, a není k dispozici rodič, který by byl schopen mě tam dostat, tak můžu vsadit na to, že mě do hostitele dopraví nějaký trapič, mikropredátor nebo ektoparazit, který se jde na hostitele nasát krve, hemolymfy či jiné tekutiny. Zde nás hned napadnou různí učebnicoví krevsající hmyzové (komáři, muchničky, tiplici, flebotomové...) či roztoči (klíšťata, klíšťáci...) sající na obratlovcích. Mimo ně však mohou jako vektorů (přenašečů) sloužit např. i pijavice (Hirudinea) přenášející rybí a žabí krevní parazity jako např. trypanosomy. S vektory se zároveň setkáme i u bezobratlých. Poměrně dobře prozkoumaní jsou roztoči parazitující na včelách – třeba známý kleslík, *Varroa*, přenáší mezi včelami řadu virů.

Z hlediska přenášeného parazita může být vektor využíván v zásadě dvěma odlišnými způsoby. Buď specificky, kdy se parazit drží v určité části jeho trávicí soustavy (vč. slinných žláz) a často s vektorem dál manipuluje, např. proto, aby mu znesnadnil sání (viz část o intracelulárních parazitech – podkapitola 2.2), nebo nespecificky. Nespecifickým přenosem je typicky mechanický přenos např. se zbytky krve v sósáku nebo poblíž ústního otvoru. Takto funguje řada patogenů přenášených ovády, kteří mají relativně prostorné ústní ústrojí vhodné pro mechanický přenos. Dále se s mechanickým přenosem můžeme setkat u ekotypu afrických trypanosom, *Trypanosoma*



Obr. 3.3: Fylogenetický strom různých ekotypů *Trypanosoma brucei* ukazující jejich opakovaný vznik. Každá barva odpovídá jinému ekotypu: Šedá – *T. b. f. brucei*, oranžová – *T. b. f. rhodesiense*, fialová – *T. b. f. gambiense*, světle modrá – *T. b. f. evansi*, tmavě modrá – *T. b. f. equiperdum*.

brucei f. evansi (obr. 3.3).¹⁴ Ta se vymanila z nutnosti být přenášena pouze africkými mouchami tse-tse (*Glossina*), a mechanicky se přenáší v sósáku bodalek či ovádů. Mechanický přenos jí umožnil rozšířit se i mimo Afriku, např. do Jižní Ameriky, kde ji mohou přenášet i letouni upíří obecní (*Desmodus rotundus*).

Do hostitele je také možné se dostat spolu s potravou. Toho lze snadno dosáhnout tak, že vlezu do preferované potravy a čekám na sněžení (typický případ různých tasemnic (Cestoda), či některých hlístic ve svalech, játrech a dalších orgánech mezihostitelů požíraných masožravými definitivními hostiteli). Případně můžu nechat na rostlinách, kterými se hostitel živí, odložená vajíčka či jiná stádia. V závislosti na hostiteli pak musím myslet hlavně na to, jestli mohu sežrání přežít. Např. tasemnice, jejichž definitivním hostitelem je rybožravý pták (tedy třeba řemenatka ptačí, *Ligula intestinalis*), dorůstají v rybím mezihostiteli značných velikostí (běžně několik desítek centimetrů), protože definitivní ptačí hostitel potravu polyká v kuse a nehrozí, že tasemnici rozkouše. Naopak savčí tasemnice si o něčem takovém mohou většinou nechat jen zdát (vzpomeňme na drobné plerocerkoidy škulovce širokého, *Dibothriocephalus latus*, jehož definitivními hostiteli jsou savci). Motolice rodu *Dicrocoelium* (kromě známé motolice kopinaté, *D. dendriticum*, jde například o *D. hospes*) manipulující mravenčího hostitele zase obětují jednu či dvě cercárie, které se přesunou

¹⁴ Dříve šlo o jednotlivé druhy či poddruhy, ale vzhledem k tomu, že jde o formy, které vznikly v evoluci opakovaně a které mohou být vytvořeny snadno i laboratorně, se nyní nově zavádí status ekotypu pro různé formy *T. brucei*.

do nervové soustavy meziphostitele a manipulují jeho chování, zatímco se jejich klonální sestry zacystují v tkáních. Nebohý mravenec se proti vlastní vůli zakousne do vrcholku stébla trávy a čeká na spasení. Při sežrání parazitovaného mravence definitivním hostitelem (ovce a další dobytek) pak manipulátorské cercárie z mozku hynou. Jejich oběť je však přijatelná; nebýt jejich nasazení při manipulaci, byla by šance, že definitivní hostitel omylem sežere mravence volně se proměňujícího po vegetaci, výrazně nižší.

Jak dokládá příklad motolice přenášené z mravenců na ovce, někdy je asociace mezi meziphostitelem, který má být sežrán, a definitivním hostitelem, který ho má sežrat, na první pohled málo zřejmá. Na druhý pohled je však logická. I když se můj hostitel běžně neživí hostitelem předchozím, je velká šance, že ho občas omylem sežere. Proto můžeme najít např. i tasemnice (konkrétně čeleď Anoplocephalidae) čekající v drobných roztočích pancířnicích (Oribatida) na to, až je spase skot, kůň nebo dokonce slon. Někteří paraziti dokonce dokázali využít i chování, které slouží k odstranění jiných parazitů. Zblešení psi se čas od času pokusí otravnou blechu vykousnout a sežrat. Pokud taková blecha obsahuje tasemnici psí (*Dipylidium caninum*), umožní tak svému pasažérovi snadnou cestu do definitivního hostitele. Podobnou cestu, tedy sežrání hostitele, volí ptáci trypanosoma *Trypanosoma culicavium*, jejímž hostitelem je komár, který musí být sežobnut hmyzožravým ptákem, aby došlo k přenosu nákazy.

Paraziti pronikající s potravou do hmyzu se také musí připravit na překonání specifické překážky, jakou představuje **peritrofická matrix**, chitinový obal okolo potravy, který se tvoří ve střední části trávicí soustavy. Hmyzí trávicí soustava sestává ze tří částí: předního střeva (stomodeum), středního střeva (mesenteron) a zadního střeva (proctodeum). Stomodeum a proctodeum jsou vystlané kutikulou, přes kterou se proniká poměrně špatně. Nejvhodnějším místem pro průnik přes trávicí soustavu je tedy mesenteron. Ten sice není vystlán kutikulou, ale vyskytuje se v něm právě ona peritrofická matrix.¹⁵ Trávení v mesenteru probíhá právě v tomto obalu, a až závěrečná fáze trávení se odehrává na mikrokličkách epitelu. Peritrofická matrix může být produkována buď v rámci celého středního střeva a potravu tak obalovat z různých směrů, nebo může být produkována buňkami na začátku mesentera. Ty pak vytvářejí peritrofickou matrix ve formě jakési ponožky. Jde o velmi podobný princip, jako když si koupíte vánoční stromeček a necháte si ho na místě zabalit do takového toho síťovitého rukávu.

V závislosti na způsobu vzniku může mít peritrofická matrix různě velká oka, které následně určují, kdo z peritrofické matrix zvládne utéct (viry to zvládnou vždy). Pokud je parazit příliš velký, může se z peritrofické matrix dostat tak, že ji naštěpí enzymem chitinázou (strategie využívaná např. *Plasmodium*), případně může přežít trávení a počkat, až se peritrofická matrix rozpadne. Např. leishmánie (*Leishmania*) si pomáhají vlastní chitinázou, ale zároveň čekají na pokročilejší fáze trávení. Tedy

¹⁵U některých hmyzích taxonů, např. polokřídých (Hemiptera), však peritrofická matrix chybí.

pro leishmánie představuje peritrofická matrix bariéru, kterou musí překonat, zároveň jim však poskytuje i dočasnou ochranu před trávicími enzymy.

Kromě potravy jako takové je možné se šířit s materiálem, který hostitel musí sežrat – typicky jde o případy parazitů, kteří se vmísí mezi symbionty, jež se předávají z rodičů na potomky, a to buď přímo či např. s exkrementy uvolněnými na vaječné obaly, které mladý jedinec po vylíhnutí sežere. Takovou strategii volí např. příbuzná trypanosom, *Blastocrithidia papi*, která žije ve střevě ruměnic pospolných (*Pyrrhonoris apterus*). Využívá skutečnosti, že ruměnice při kladení potřísní vajíčka exkrementy, které obsahují symbiotické bakterie *Coriobacterium glomerans*, které ruměnicím pomáhají s výživou. Vylíhlé ruměnice následně exkrementy se symbionty vysávají. Když se mezi symbionty v exkrementech přilepí cysty *B. papi*, tak jsou nasáty také.

Mimo nutnosti přijímat potravu či předávat symbionty je možné využít i jiných fyziologických potřeb organismu, například páření. Zde se opět nabízí řada učebnicových parazitů, např. od člověka známá bičenka poševní (*Trichomonas vaginalis*), ale mezi sexuálně přenosné parazity náleží i skupiny, u kterých by to člověk úplně nečekal. Třeba roztoči. Roztoč *Coccipolipus hippodamiae* žije přisedle pod krovkami sluníček (Coccinellidae), a larvy se předávají právě jen při vzájemném kontaktu při páření. Za sexuálně přenosného parazita je možné považovat také jednu linii psů (či snad jiné psovitě šelmy), ze které jsou odvozené nádorové buňky známé jako pohlavně přenosný nádor psů (CTVT, *canine transmissible venereal tumour*; více v **přípravném textu 57. ročníku BiO**) parazitující na genitálních psů. Jak *Coccipolipus*, tak CTVT jsou však ze své povahy spíše ektoparazity, hosty na organismu. Zde už tedy mírně odbíháme od našeho tématu hostů v organismu.

Mimo sexuální přenos je pak možný ještě vertikální přenos z březí, resp. kojící matky na mláďata, a to jak skrz placentu (např. u *Toxoplasma gondii*, přenos je označován jako kongenitální), tak skrz mateřské mléko, jak je tomu např. u škravky psí (*Toxocara canis*) či kočičí (*T. cati*).

3.2 Přežívání parazitů v hostiteli

Řada parazitů je proslulá tím, co dělá pro to, aby se z hostitele dostala do dalšího hostitele nebo do kýženého vnějšího prostředí. Paraziti však mívají nejprve zájem na tom, aby se hostiteli nic vážného nestalo, dokud nejsou zralí na pokračování ve své cestě. To je i případ vrtejšů (*Acanthocephala*)¹⁶ napadajících blešivce (*Gammarida*). Nakažení blešivci, kteří zatím neobsahují larvy schopné infikovat dalšího hostitele, se chovají méně nápadně, aby nebyli předčasně sežráni. Navíc i blešivci, kteří obsahují vrtejše zralé k přenosu do definitivního hostitele, můžou vykazovat upravené chování, které brání sežrání špatným hostitelem. Např. blešivec obecný (*Gammarus pulex*) nakažený vrtejšem *Polymorphus minutus*, jehož definitivním hostitelem je pták, vy-

¹⁶Dnes se ví, že jde o vnitřní parazitickou větev vířníků. Dál se pro celý tento taxon používá označení Rotifera, někdy jej však můžete najít pod názvem Syndermata.

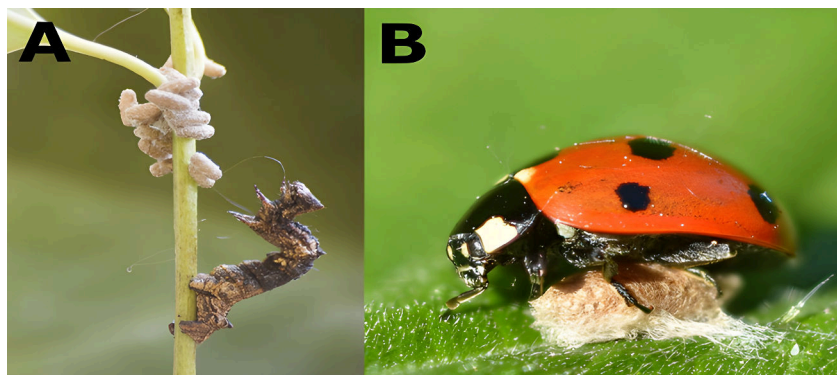
kazuje chování, které zlepšuje jeho schopnosti útěku před dravým blešivcem ježatým (*Dikerogammarus villosus*). Zároveň však vykazuje i chování, které zvyšuje pravděpodobnost, že bude sežrán ptákem, tedy žádoucím hostitelem.

Prekérní situace nastává v případě, kdy se v hostiteli sejdou paraziti s různými, často i opačnými zájmy. Například změny chování vyvolané vrtejšem *P. minutus* jsou slabší, pokud je blešivec zároveň nakažen mikrosporidií *Dictyocoela*, které se nehodí, aby její hostitel skončil v ptačím žaludku. Podobně se chová i hlístice *Gammarinema gammari* využívající blešivce *Gammarus insensibilis* jako finální příbytek a zdroj potravy, nikoliv jako přestupní stanici. *Gammarinema gammari* proto preferuje nemanipulované hostitele, případně umí zvrátit manipulaci ze strany motolice *Microphallus papillorobustus*, která se naopak chce přenést dál do ptačího hostitele.

I výše zmíněná motolice kopinatá (*Dicrocoelium dendriticum*), která nutí mravence, aby čekali na spasení přežvýkavcem, se o své hostitele stará a nenutí je viset zakousnuté na vegetaci celý den. V poledních vedrech, kdy mravenci hrozí vyschnutí, ho nechává skrývat se v mraveništi či fungovat víceméně normálně. Na vegetaci ho vyžene až k večeru, kdy se ochladí a dobytek vychází na pastvu. O hostitelského mravence se umí dobře starat i některé strunice. U mravence *Pheidole dentata* byli popsáni parazitovaní jedinci, kteří byli zhruba desetkrát větší než normální mravenci. Zároveň vykazovali i velmi odlišné chování. Nevycházeli z hnízda sbírat potravu či stavební materiál, ani nepečovali o potomstvo. Pouze neustále škemrali o nakrmení od ostatních členů kolonie.

Extrémním případem, jak využít hostitele k vylepšení vlastního přežití, je vyrobit si z něj bodyguarda (**obr. 3.4**). Tato strategie byla popsána u některých lumčíků (Braconidae, např. rody *Cotesia*, *Glyptapanteles*), parazitoidů motýlích housenek. Samice parazitoida kladélkem umístí několik vajíček do těla housenky. Larvy se následně krmí na tkáních hostitele, přičemž nechávají na pokoji ty části těla, které hostitel potřebuje k přežití. Nakonec larvy vylezou ze stále živé, ale z velké části vyjedené housenky, a začnou se kuklit. Polomrtvá a zmanipulovaná housenka zůstává poblíž kulek parazitoida a divokými výpady hlavy od nich odhání predátory či **hyperparazity** (parazity parazitoidů), dokud nezemře vysílením a hladu. Housenky běláška zelného (*Pieris brassicae*) manipulované lumčíkem žlutohým (*Cotesia glomerata*) navíc okolo kulek parazitoida předou ochranný hedvábný kokon.

Housenky motýlů nejsou jediným cílem lumčíků. Lumčík *Dinocampus coccinellae* klade jedno vajíčko do hostitelského sluněčka (např. *Coleomegilla maculata*). I zde larva před kuklením vyleze z hostitele, kterého těsně předtím paralyzuje s pomocí viru. Následně se přichytí sluněčku pod nohy, kde si upřede kokon a zakuklí se. Výstražné aposematické zbarvení, občasné cukání či agresivní výpady částečně paralyzovaného sluněčka pak opět fungují jako efektivní ochrana před predátory brousícími si zuby na kuklu lumčíka. Je zde však jedno výrazné **trade-off**: lumčík si musí vybrat, jestli bude déle požívat ochranu sluněčka, nebo jestli bude investovat do



Obr. 3.4: Nedobrovolní bodyguardi. **A)** Housenka pídalky *Thyrinteina leucocerae* s kuklami lumčíka rodu *Glyptapanteles*. **B)** Slunéčko sedmítečné (*Coccinella septempunctata*) s kokonem parazitoidea, pravděpodobně lumčíka *Dinocampus coccinellae*.

vlastního potomstva.¹⁷ Zásoby, které lumčík může po vykuklení investovat do reprodukce, totiž pochází z množství potravy, kterou pozře jako larva – a potravou larvy je samo slunéčko. A právě samo slunéčko potřebuje stejné zásoby, které vyžírání lumčík, aby vydrželo dlouho naživu v paralyzovaném stavu a chránilo kokon s kuklou parazitoidea. Lumčík si tedy volí mezi tím, jestli bude chráněn dlouho a pravděpodobně pak přežije do dospělosti, ale bude menší a vyprodukuje méně potomstva, nebo jestli bude chráněn relativně krátce, ale zase ze zásob, které nashromáždil, dokáže vytvořit větší množství pohlavních buněk a potažmo potomků. Kromě lumčíků umí ochranných služeb hostitele využívat také lumci (Ichneumonidae), např. larva lumka *Recclinervellus nielsenii* parazitující na křížákově rodu *Cyclosa* nutí svého hostitele uplést speciální ochrannou síť, která je odvozena z ochranné nelepkavé sítě, kterou si pavouk sám staví v době, kdy se svléká.

Z hostitele se navíc nemusí stát jen sadisticky vytvořený bodyguard, ale také bitevní pole. Jak bylo popsáno výše, různí paraziti blešivců mají různé zájmy a vzájemně si „háží klacky pod nohy“ a o hostitele se přetahují. Problém mohou být i paraziti či parazitoidi, kteří mají stejný zájem a konkurují si o hostitele. Blanokřídlí parazitoidi poskočilky rodu *Copidosoma* a někteří jejich příbuzní si s konkurencí poradili po svém. Vyskytuje se u nich **polyembryonie**, vznik vícero embryí z jednoho oplozeného vajíčka. Embrya vzniklá tímto způsobem jsou jednovaječnými dvojčaty či vícčraty, a tedy genetickými klony. To také znamená, že pokud nějaký ze sourozenců nepřežije, tak to příliš nevádí za podmínky, že jeho smrt pomůže v přežití či produkci potomstva jeho sourozencům. Z hlediska genů, resp. jejich konkrétních forem, **alel**, je totiž jedno, jestli se budu rozmnožovat já nebo geneticky naprosto identický sourozenec.

¹⁷ Pojem trade-off by šel zhruba přeložit jako „něco za něco“. Odkazuje na to, že zdroje či alespoň čas jsou v přírodě vždy omezené, a jedinec si tedy musí velmi dobře vybrat, do čeho, kdy a jak bude investovat.

Moje (či jeho stejné) alely se i v takovém případě dostanou do další generace. A právě předání alel do další generace je to, o co se v evoluci hraje. Obětují-li svou vlastní reprodukci nebo život za to, aby měl můj klon vyšší pravděpodobnost přežít a rozmnožit se lépe, než bych to dovedl já, tak je to stále evolučně výhodné.¹⁸ A právě toho využívají i poskočilký. Část larev vzniklých polyembryonií slouží jako vojáci, kteří chrání infikovaného hostitele před napadením konkurenty stejného či jiných druhů, a na svůj úkor tak napomáhají přežití svých normálních larválních sourozenců. (Tento stav, kdy se někdo obětuje pro své klonální příbuzné, jsme zde již potkali, a to konkrétně u motolice kopinaté a obětavých cerkárií v mozku mravence.)

Výše jsme se zabývali hlavně parazity a parazitoidy, kteří sice nechávají hostitele po určitou dobu žít, nakonec jej však zahubí, ať již sami, nebo tak, že jej naženou do spárů dalšího hostitele. Pochopitelně ale existuje spousta parazitů, kteří nemají na smrti hostitele žádný zájem, zejména pokud jde o definitivního hostitele, ve kterém se můžou množit, a to zejména pokud se v něm – a pouze v něm – mohou množit dlouhodobě. V takovém případě můžeme konstatovat, že parazitovi se vyplatí hostitele co nejméně poškozovat – tuto základní poučku můžete najít v úvodu řady parazitologických učebnic, typicky doloženou na příkladu viru myxomatózy a jeho použití v biologickém boji s přemnoženými králíky v Austrálii. Poučka je platná, ale pochopitelně v biologii vždy existuje řada výjimek. Někdy je navíc obtížné určit, co přesně znamená, že parazit hostitele téměř nepoškozuje. Například parazitický stejnonožec *Cymothoa exigua* svému rybímu hostiteli amputuje jazyk (**obr. 3.5**) a funkčně hostitelův jazyk nahradí. Je otázka, jak moc podobné poškození a následně „výpalné“ v podobě nového jazyka rybě vlastně ubližuje.

Navíc se můžeme setkat i s případy, kdy parazitovaný hostitel není nějakým malátným a neduživým chudáčkem, ale kdy vypadá zdravější a větší než jeho neparazitovaní soukmenovci, případně i žije déle. Problém však je, že i zde bylo hostitelům ublíženo. Typicky jde o dílo **parazitických kastrátorů**, kteří sice hostitele nezabíjí fyzicky, ale ekologicky/evolučně; jedinec, který nepředá své geny do další generace, jako by z pohledu evoluce nebyl.¹⁹ Pozitivní vliv kastrace (ať už přímým sežráním gonád nebo pomocí hormonální manipulace) na fyzičku hostitele je pak možné vysvětlit souběhem několika jevů. Typicky jsou kastrováni živočichové, u kterých to má význam, tedy živočichové, jejichž gonády jsou v poměru k tělu relativně velké (např. někteří bezobratlí, menší druhy ryb). Energie, která by byla normálně investována do růstu gonád a případných námluv či soubojů o partnera, je tak uvolněna pro jiné účely. energii si může brát parazit sám pro sebe, někdy ji však nevyužije všechnu. Zbytková energie je pak investována hostitelem do růstu těla. Případně může být v zájmu parazita, aby veškerá kastrací získaná energie putovala do hostitelova růstu – třeba v případě, kdy se do většího hostitele vejde více parazitů, nebo kdy jsou zby-

¹⁸Zájemce o matematický popis toho, kdy se komu vyplatí obětovat svou reprodukci, odkazujeme na příbuzenský výběr (*kin selection*) a Hamiltonovo pravidlo.

¹⁹Jako by z pohledu evoluce nebyl v případě, že je prostě jen vykastrován a neexistuje zde žádná pomoc v množení či přežívání příbuzných, jak bylo popsáno pro poskočilký výše.

nělé tkáně hostitele parazitem pojídány. Kastrovaný jedinec se navíc nevystavuje rizikům spojeným s reprodukcí, tj. se zvýšenou nápadností při hledání partnera či rizikem přenosu dalších parazitů při páření, a může se tedy dožít vyššího věku.

Známými kastrátory jsou kořenohlavci (Rhizocephala), parazitická linie korýšů svjonožců (Cirripedia). Mezi kořenohlavci je bezpochyby nejznámější sakulina (*Sacculina*) parazitující kraby, nicméně ostatní kořenohlavci fungují velmi podobně. Jediné, co u houbojdně vypadající sakuliny napovídá, že se ve skutečnosti jedná o korýše, jsou raná larvální stádia, která vypadají vcelku normálně. Samičí larva sakuliny dosedá na kraba a na vhodném místě, např. poblíž sěty (chlupovitého výběžku kutikuly), vstříkne část sama sebe



Obr. 3.5: Parazit *Cymothoa exigua* v ústní dutině ryby, kde nahradil hostitelův jazyk.

do těla hostitele. Zde zapomene na svou korýšovitost a v podobě jakéhosi podhoubí (**ráměček 3.A**) prorůstá hostitelovým tělem a hostitele časem chemicky vykastruje. Na břišní části kraba poté vyhřežne velký oblý útvar, tzv. **externa**, tvořený sakulinou. Na externu následně nasedají larvální samci sakuliny, aby samici oplodnili, a také je odsud později uvolňováno potomstvo sakuliny. Hostitelská samice kraba nosí externu podepřenou a chráněnou zadečkem, jako to dělá s balíčkem vlastních vajíček. Dokonce když se z externy začnou uvolňovat larvy sakuliny, tak samice kraba víří klepety vodu okolo externy podobně, jako to dělá při uvolňování vlastních oplozených vajíček. Pokud sakulina nakazí samce kraba, tak si s tím příliš těžkou hlavu nedělá. Samce sterilizuje a zmanipuluje jeho hormonální regulaci, takže u samce dojde k feminizaci. Nově upravená samičí morfologie (rozšířený a placatější zadeček) i chování je pak opět příznivější pro zacházení s externou.

Ať už prodlužují hostiteli život či ne, nebo ať už si nějak upravují jeho vnitřní prostředí k obrazu svému, pokud chci v hostiteli přežít, musím vyřešit zásadní problém: hostitelův imunitní systém, který na mě neustále útočí. Podívejme se tedy na to, jak se paraziti můžou imunitnímu systému vyhnout nebo bránit.

Paraziti, kteří se vyskytují v krevním řečišti hostitele, jako například ekotypy trypanosom působící u člověka spavou nemoc (*Trypanosoma brucei* f. *gambiense*, *Trypanosoma brucei* f. *rhodesiense*), se tak musí s tlakem imunitního systému nějakým způsobem vyrovnat. První věc, kterou musí zvládnout, je vyhnout se trypanolytickému faktoru, který mají v krvi lidé a někteří další primáti. Ten je také důvodem, proč

3.A SAKULINIZACE. U řady parazitů můžeme pozorovat druhotné zjednodušení tělního plánu, typicky redukci nebo ztrátu zbarvení či různých tělesných struktur, do kterých by bylo zbytečné investovat energii nebo které by parazita činily náchylnějším k odhalení a napadení imunitním systémem. Na počest kořenohlavce sakuliny (*Sacculina*), který vykazuje jednu z nejbizarnějších redukcí v živočišné říši (z koryše na podivné vláknité cosi), říkáme tomuto jevu **sakulinizace**. V rámci koryšů není nápadná změna tvaru těla v důsledku parazitismu jen doménou kořenohlavců, ale setkáme se s ní například i u klanonožců (Copepoda, tedy buchanky a příbuzní). V podivném protaženém zvířeti s rozvětvenou hlavou, jakým je červokapří (*Lernaea cyprinacea*), lze ještě buchanku s trochou fantazie vidět. Další klanonožec, *Lernaeocera branchialis* (**obr. 3.6**), pak koryše nepřipomíná už téměř vůbec, alespoň ne ve fázi, kdy dospělá samice visí na žábách rybího hostitele a rozvětvenou přední částí těla proniká do tepenného násadce (*bulbus arteriosus*) hostitelova srdce, odkud saje krev.

Biologové dlouho mátlali i další linie parazitických koryšů, jazyčnatky (Pentastomida). Parazitují v dýchací soustavě různých obratlovců a na první pohled svým protáhlým tělem a článkováním připomínají kroužkovce či tasemnice. Dnes víme, že se jedná o koryše příbuzné kapřivcům (Branchiura). Extrémní sakulinizací a dosud neúplně zřejmým fylogenetickým postavením se vyznačuje i drobná skupina označovaná jako „morulovci“ („Mesozoa“, též „moruškovci“). Jde o skupinu sdružující pravděpodobně nepřibuzné drobné mořské živočichy, plazmodiovky (Orthonectida) a sépiovky (Rhombozoa, Dicyemida). V obou případech jde o parazitické červovité organismy složené z malého počtu buněk. Plazmodiovky napadají řadu mořských bezobratlých, mj. i hadice (Ophiuroidea), které kastrují. Pravděpodobně jde o silně redukované kroužkovce (Annelida). Sépiovky parazitují v ledvinách hlavonožců a jejich fylogenetické postavení je nejisté, snad jde o prvoústé ze skupiny Spiralia. V některých analýzách však Mesozoa vycházejí jako monofyletický taxon.

u člověka neparazituje ekotyp *Trypanosoma brucei* f. *brucei* působící naganu skotu. Na ekotypy působící spavou nemoc bohužel tento trypanolytický faktor nefunguje.

Dalším vyzyvatelem trypanosom je **komplement**, kaskáda proteinů vrozené imunity, jejichž aktivace obvykle vyústí ve vytvoření póru v buňce parazita, a tedy v jeho smrt. Nedávná studie na *Trypanosoma brucei* f. *gambiense* odhalila, že v počátku infekce trypanosomou opravdu k aktivaci komplementu dochází, celá kaskáda však nedoběhne až do bodu, kdy by došlo k vytvoření póru. Pokud bychom si aktivaci představili jako kaskádu padajících dominových kostek, tak můžeme to, co trypanosoma dělá, přirovnat k odcizení jedné z kostek, a tedy k přerušení řady. Odborněji řečeno, trypanosoma má na svém povrchu receptor, který specificky vychytává a inhibuje jednu ze složek komplementu, která je nutná pro zahájení tvorby póru.



Obr. 3.6: Klanonožci *Lernaeocera branchialis* na žábách tresky. Z původního korýše zbyl ohromný červovitý pytlík krve, na kterém visí nahnědlé smotky vajíček.

Stále je tu však adaptivní imunita (viz též **přípravný text 54. ročníku BiO**), která by proti trypanosomám záhy vytvořila protilátky a parazity zlikvidovala. I na to si trypanosomy našly řešení. Jejich buňky jsou potaženy **variabilními povrchovými glykoproteiny** (VSG, *variable/variant surface glycoprotein*). Buňka tak má na sobě výrazný proteinový kabát, proti kterému se mohou snadno tvořit protilátky. To na první pohled vypadá značně nevýhodně. Trypanosomy však mají k ruce celý šatník různých kabátů (rozuměj: v DNA mají kódováno mnoho variant VSG), a po určitém počtu dělení buňka převlékne kabát a začne produkovat jiný VSG. Vytvořit příslušné protilátky proti konkrétnímu povrchovému glykoproteinu trvá přibližně týden. Než to imunitní systém stihne, tak už se v krevním řečišti vyskytuje populace trypanosom s novým glykoproteinem. Tato populace unikne masakru způsobenému protilátkami, namnoží se a teprve pak imunitní systém začne cílit protilátky na tuto novou populaci. Jenže ve skrytu už číhá další populace s jiným glykoproteinem, a tak pořád dokola, dokud nedojde k vyčerpání hostitele.

Můžeme si to představit i tak, že trypanosomy, které se objeví jako první, mají červený kabát. Imunitní systém je začne pronásledovat a postupně všechny trypanosomy s červeným kabátem vybije. Mezitím už nám ale v krevním řečišti cestují trypanosomy se žlutým kabátem. Na ně imunitní systém postupně zacílí, jenže příliš pozdě na to, aby zachytil všechny žlutokabátníky dřív, než někteří z jejich potomků převléknou kabát a budou se teď v krvi proménádovat v zeleném.

Jiní paraziti vsadili na přímočařejší způsoby vyhýbání se imunitnímu systému, než je nekonečná hra na kočku a myš. Již byla řeč o lumcích a lumčících a jejich ochotných polydnavirech vypínajících imunitní systém hostitele. Jiní paraziti se schovávají na nějaké klidné místo, kam imunitní systém nemůže. Jde o **imunologicky privilegované tkáně**, například centrální nervovou soustavu nebo oko, kde by zánět vyvolaný imunitním systémem znamenal velký problém. Pokud se tedy nějaký parazit schová v takovém místě, nemusí se bát útoku imunitního systému. A navíc to má coby kamenem dohodil k buňkám či smyslovým orgánům, jejichž manipulací může potenciálně ovlivnit chování hostitele, jak uvidíme i dále.

3.3 Vycestování z hostitele

Pokud se zvládnou do hostitele dostat a udržet se v něm, mám již prakticky vyhráno. Zbývá už jen nechat dopravit sám sebe nebo své potomstvo do požadované destinace někde ve vnějším prostředí nebo v dalším hostiteli.

Pokud nečekám na dalšího hostitele, ale chci se jen dostat do konkrétního prostředí, tak stačí, abych tam hostitele nějakým způsobem nasměroval. Strunovci (Nematomorpha), blízcí příbuzní hlístic, jsou v dospělosti neparazitičtí a volně žijící, převážně ve sladké, občas i slané vodě. Jejich larvy však parazitují v suchozemském hmyzu a dalších členovcích. Hodí se jim proto hostitele přinutit, aby se zralým strunovcem v těle skočil do vody. Strunovec si zde vystoupí, a hostitel se buď utopí, nebo včas vyleze a bude ještě chvíli žít. Jak strunovci přesně dosahují toho, že se hostitel vrhne do vody, zůstává nejasné. U parazitovaných cvrčků bylo popsáno, že parazitace strunovcem výrazně zvyšuje pohyblivost hostitele a také u něj vyvolává **pozitivní fototaxi**, tedy pohyb za světlem. U parazitovaných kudlanek byla popsána fototaxe za polarizovaným světlem odraženým od vodní hladiny. Fyziologické či molekulární detaily manipulace však zůstávají zahaleny tajemstvím. U napadených cvrčků lesních (*Nemobius sylvestris*) bylo navíc každý den pozorováno periodické chování, kdy cvrčci skákali do vody pouze v noci před třetí hodinou ranní. Význam či původ tohoto chování také ještě neznáme. Strunovci navíc neovlivňují jen své hostitele – vedlejší účinky jejich manipulace se přenášejí na celé ekosystémy. Strunovci rodu *Gordionus*, kteří v Japonsku parazitují různé rovnokřídlé (Orthoptera), dokážou naháněním hmyzu do potoků pokrýt 60 % celoroční energetické spotřeby místního ohroženého poddruhu sívena světloskrvného (*Salvelinus leucomaenis*), a tak silně ovlivnit predanční tlak vyvíjený sívenem na společenstva bezobratlých obývajících potoky.

Pro jiné parazity je důležitý nejen prostor, ale i čas. Tento problém musí řešit například řasníci (Strepsiptera), kde u většiny druhů žije samice zaražená v zadečku hostitelského hmyzu. Dospělí samci jsou krátkověcí a potřebují tak mít jistotu, že se setkají s hostiteli infikovanými samičí. Řasníci rodu *Xenos* proto u hostitelských vosíků (*Polistes*) iniciují vznik shluků, ve kterých se slezou nakažení jedinci a jejich řasníci se páří. Řasníci rodu *Stylops* parazitující u včel, například u zemních včel pískorypek (*Andrena*), zase způsobí, že napadené samice vylétají na začátku letové sezóny, společně s napadenými i nenapadenými samci, a tak se zvyšuje pravděpodobnost, že se potkají

řasníci, kteří se vezou na hostitelích nebo se z nich alespoň uvolňují. Neparazitované samice pískorypek vylétávají až se zpožděním a nikoliv společně se samci.

Jiní paraziti nevyžadují dopravu na specifickou lokalitu ve specifickém čase, ale pouze na místo, odkud se mohou dobře šířit. Z hub parazitujících hmyz je asi nejznámější *Ophiocordyceps unilateralis* u mravenců. Nakažený mravenec je nucen vylézt na vegetaci, kde se zakousne a hyfy houby ho zafixují k podkladu. Z těla mravence zároveň vyrazí útvar obsahující plodnice houby, která rozpráší své spory do širého okolí. Podobnou strategii práškování okolí infekčními sporami volí i některé houby fylogeneticky problematického rodu *Entomophthora*. Zde může být hostitelská moucha vyhnána na vyvýšené místo, přitmelena k podkladu a přinucena k roztažení křídel, aby uvolňování spor ze zadečku nic nebránilo. Kromě toho houba může zvolit i jinou strategii využívající ještě živé mouchy. Do nich na břišní straně udělá díru, ze které se za letu budou sypat spory.

Entomophthora však volí i další (a známější) strategii, která je zaměřena spíše na sociální inženýrství než na volné rozprašování po okolí. I doma se můžeme setkat s mouchami, které budou jakoby přitmelené k oknu bílým popraškem a jejichž zadeček bude mít na sobě výrazné ojíněné světlé pruhy. Při bližším prozkoumání je možné si všimnout, že taková moucha je již mrtvá. Houba uvnitř ní však produkuje feromony, kterými může přilákat sexuchtivé muší samečky a přinutit je k nekrofilii, při níž se na ně přenesou spory parazita. Lákání ke kopulaci využívají i další sexuálně přenosní paraziti. Houba *Massospora cicadina* parazitující na velkých severoamerických cikádách rodu *Magicicada* si to zařídila tak, že samci, které napadne, se začnou chovat jako samice připravené ke kopulaci. Lákají jiné samce krátkým roztažením a stažením křídel, tak, jako to dělají samice. Při těsném kontaktu spojeném s pokusy o páření ze strany ošálených samců se pak mezi cikádami předává i infekce. Jiní pohlavně přenosní paraziti nemusejí hostitelem přímo manipulovat, ale stačí využít kompenzační chování hostitele. To může vzniknout, pokud parazitovaný hostitel není schopen se pářit pořádně a musí tedy pokusy o kopulaci opakovat s více jedinci. (Jde tedy o analogii s krevsajícími vektory, kterým parazit nějakým způsobem brání v pořádném nasátí.) Podobnou kompenzaci pravděpodobně využívá pohlavně přenosný roztoč *Chrysomelobia labidomerae* parazitující mandelinku *Labidomera clivicolis*, kde infikovaní jedinci vykazují zvýšenou míru sexuálního chování.

Potřebují-li se dostat ne do volného prostředí, ale do dalšího hostitele, tak platí to, co bylo uvedeno výše. Někdy stačí být ve správný čas na správném místě. Pokud jsem parazitem v cévním systému obratlovce a chci dostat své potomky do dalšího hostitele – krevsajícího přenašeče – tak vím, že se přenašeč přijde nasát sám. Samozřejmě můžu přenosu pomoci zvýšením hostitelovy atraktivity pro přenašeče, poslat ho někam, kde je větší pravděpodobnost, že se s přenašečem potká nebo omezit obranné chování hostitele vůči krevsajícím vektorům. V zásadě ale nemusím provádět žádné složité manipulace mířené na proniknutí do jinak nepravděpodobného dalšího hostitele. Mnozí přenašeči však na hostiteli nesají kdykoliv, ale jsou aktivní pouze v určité

části dne. Jako parazit proto mohou produkovat své potomky v době, kdy je nejvyšší šance, že je přenašeč nasaje. U filárie vlasovce mizního (*Wuchereria bancrofti*) se tak můžeme setkat s larvami uvolňovanými do krve v noci (*microfilaria nocturna*), kdy jsou nejvíce aktivní komáří přenašeči. Africká filárie vlasovec oční (*Loa loa*), která parazituje v podkoží a někdy v očích, je přenášena ovády (Tabanidae), kteří jsou aktivní ve dne. Proto jsou larvičky (*microfilaria diurna*) z velké části uvolňovány do krve ve dne. Podobně se v mírném pásu u řady krevních parazitů vázaných na vektory vyskytují stádia schopná přenosu zejména v teplé sezóně, kdy jsou aktivní vektory.

U spousty hostitelů však není jisté, kdy si pro parazita přijdou; boubel tasemnice uchycený v hraboši neví, jestli mezihostitele sežere liška zítra, nebo až za pár měsíců. Nezbyvá mu tedy nic jiného, než čekat a doufat, že dříve či později predátor přijde a hraboše sežere. Pokud je mezihostitel větších rozměrů a hrozí, že predátor ho nesežere celého, tak se pak parazitovi vyplatí počkat si v tkáni, po které predátor půjde. Tou bývají typicky játra nebo svalovina, o kterých již byla řeč i v textu výše. Zde proto zmíníme jen jeden případ, kde se smývají hranice mezi mezihostitelem a definitivním hostitelem. Tímto potížístou je hlístice svalovec stočený (*Trichinella spiralis*), u kterého pohlavním rozmnožováním produkované larvy v definitivním hostiteli cestují krví do svalů, kde se zacystují (tím z definitivního hostitele v podstatě udělají mezihostitele), a čekají na sežrání dalším hostitelem, ve kterém tento postup zopakují.

S unikátním příkladem číhání na dalšího hostitele se setkáme u hyperparazitických blanokřídlých čeledi Trigonalidae. Samice zde kladou ohromné množství vajíček na nebo do listů rostlin. Listy následně spase housenka, ve které se vajíčka vylihnou. Housenka je ale pouze přestupní stanicí, protože larvy trigonalidů doufají, že housenku, ve které vyčkávají, napadne parazitoid a naklade do ní svá vajíčka. Larvy tohoto parazitoida jsou totiž oním hostitelem, na kterého trigonalid čeká. Housenka je tedy pouze návnadou sloužící k napadení parazitoidů, do kterých by se hyperparazit přímou cestou nedostal, protože by se s nimi jen obtížně potkal.

Paraziti také mohou různým způsobem zvyšovat pravděpodobnost, že jejich hostitel bude uloven dalším (definitivním) hostitelem. Toho lze nejsnáze dosáhnout tak, že hostitel bude v důsledku nákazy extrémně zpomalený či malátný. Přesně to dělá svým hostitelům hlístice *Tetrameres americana*, jejíž definitivním hostitelem jsou ptáci. Infikovaní rovnokřídlí mezihostitelé jsou málo aktivní, a představují tedy snadnou kořist. Podobně ryby koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) parazitované tasemnicí *Schistocephalus solidus* jsou natolik zpomalené, že je snáze uloví nejen definitivní hostitel (rybožravý pták), ale bez větších problémů je možné je chytit i do ruky. S přímo hororovým způsobem, jak usnadnit ulovení mezihostitelských žab a dalších obojživelníků, přišla motolice *Ribeiroia ondatrae*. Její cercárie vytvářejí cysty u končetinových pupenů zadních nohou larev obojživelníků, kde následně pravděpodobně narušují správný průběh metamorfózy. Výsledkem jsou pak obojživelníci se zdeformovaným, chybějícím nebo dokonce zmnoženým párem zadních končetin (**obr. 3.7**).



Obr. 3.7: Rosnička západoamerická (*Pseudacris regilla*) se zmnoženým párem zadních nohou v důsledku parazitace motolicí *Ribeiroia ondatrae*.

A protože s chybějícíma nohama nebo nohama navíc se špatně skáče a utíká, definitivní hostitel (např. pták) nemá problém obojživelníka ulovit.

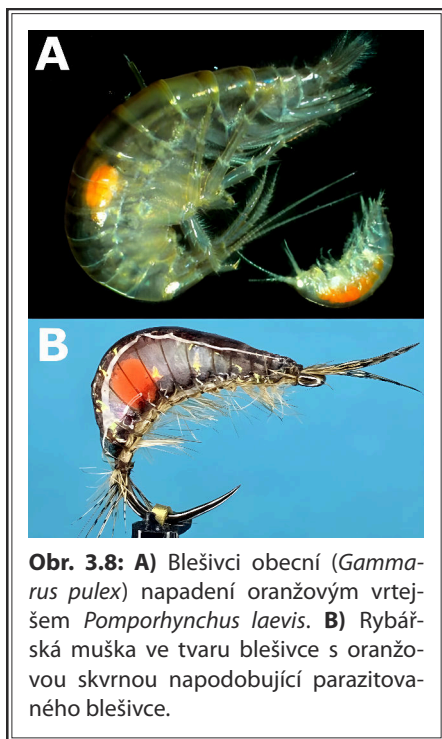
Někteří paraziti musí jít svým hostitelům naproti ještě trochu více a být kreativnější v lákadlech, která používají. Téměř všechny motolice (Trematoda) mají jako prvního meziphostitele měkkýše (Mollusca). Motolice kopinatá (*Dicrocoelium dendriticum*) se z hostitelského plže potřebuje dostat do mravence, který je dalším hostitelem. Jejím řešením je přinutit plže, aby vyloučil chutnou sladkou kouli slizu, ve které budou obsažena stádia infekční pro mravence. Mravenec takovou chutnou koulí rozhodně nepohrdne a odnese ji do hnízda, kde se o ni podělí s dalšími, čímž se efektivně nakazí řada mravenců. Ti jsou následně zmanipulováni k tomu, aby ve vhodný čas čekali na pastvině zakousnutí do rostlin na spasení přezvýkavcem, definitivním hostitelem²⁰, jak bylo uvedeno výše.

Dalšího hostitele můžeme přilákat i tak, že hostitele určeného k sežrání učiníme nápadným. Zvýraznění hostitele využívá například motolice *Microphallus papillorobustus*, která by se ráda dostala z blešivce do vodního ptáka. Jejím řešením je změnit chování normálních, u dna se držících blešivců tak, aby se chovali jako šílenci, kteří budou pozitivně fototaktičtí a negativně geotaktičtí (poplavou proti směru tíhové síly). Výsledkem jsou nakažení blešivci, kteří plavou těsně pod vodní hladinou, odkud můžou být snadno seznobnuti. K hladině nahání hostitele i řada rybích parazitů, např. motolice *Diplostomum*, která parazituje mj. v oku. Zpola oslepená ryba pak plave u hladiny, kde je dostatek světla a kde má šanci vidět alespoň něco. Zároveň je však sama snáze vidět z pohledu rybožravých ptáků. Kromě zhoršeného vidění mohou být ryby k hladině hnány parazity i tak, že velký parazit v jejich těle zvyšuje energetickou náročnost rybiho metabolismu a ryby se proto musí držet v dobře prokysličených vodách u hladiny, aby to „udýchaly“.

I vrtejší (Acanthocephala) umí své hostitelské blešivce zvýrazňovat, a jeden ze způsobů zvýšení nápadnosti blešivců našel dokonce praktické využití v rybářství. Zá-

²⁰ Definitivním hostitelem se omylem mohou stát i další živočichové včetně člověka.

řivě oranžoví vrtejši *Pomporhynchus laevis* jsou nápadně viditelní v průhledném tělíčku blešivce obecného (*Gammarus pulex*) coby oranžové skvrny. Ryby, které jsou definitivním hostitelem, si takových blešivců snáze všimnou a zdá se, že je ve své potravě i preferují. Rybářské mušky, které napodobují blešivce, se proto často vyrábějí s oranžovou skvrnou napodobující vrtejše (obr. 3.8).



Obr. 3.8: **A)** Blešivci obecní (*Gammarus pulex*) napadení oranžovým vrtejšem *Pomporhynchus laevis*. **B)** Rybářská muška ve tvaru blešivce s oranžovou skvrnou napodobující parazitovaného blešivce.

S barevným zvýrazněním hostitelů se setkáme i u jiných skupin. Hlístice *Myrmeconema neotropicum* napadá mravence *Cephalotes atratus*. Larvy mravenců se nakazí, když jsou nakrmeny vajíčky myrmekonemy. Myrmekonemy v nich následně migrují do zadečku, kde dospívají a začínají se rozmnožovat. Nakažený mravenec, který se mezitím stihl zakuklit, je po svléknutí z kukly celý černý. Jeho zadeček se však postupně stává průsvitným a červené hlístice, které zadeček vyplňují, prosvítají ven. Definitivním hostitelem myrmekonemy jsou ptáci, a předpokládá se, že mravenci s červenými zadečky připomínajícími červené bobule jsou pro ně velkým lákadlem. Podobným lákadlem jsou pro ptáky pravděpodobně i housenkoidní hnědé či zelené sporocysty motolic (*Leucochloridium*) v tykadlech plžů, které celou tuto parazitologickou kapitolu uvedly.

4. HOST DO PROSTŘEDÍ

4.1 Šíření organismů a biologické invaze

V předchozích kapitolách jsme si ukázali situace, kdy se organismy mohou stát nezvanými hosty v tělech jiných organismů. Organismy se však mohou stát hosty, ba často i hosty značně nezvanými, v oblastech, kde se dříve nevyskytovaly – v nových areálech. V této kapitole se podíváme, jakými způsoby se organismy mohou šířit do nových oblastí a jaké negativní jevy to zde může způsobit.

4.1.1 Disperze organismů

Jakými způsoby se tedy mohou organismy šířit? Je jich celá řada a zpravidla vycházejí z vlastností každého organismu. Šíření organismů na větší vzdálenosti se v biogeografii označuje pojmem disperze. V určitém protikladu k pojmu **disperze** pak stojí jiný dobře známý pojem – **migrace**.

Migrace se od disperze liší důležitou věcí – jde o pravidelný pohyb organismů z jednoho místa na druhé. Pojem migrace tedy používáme například pro tah ptáků či každoroční stěhování velkých savců v africké savaně, jakož i pro pohyb některých druhů ryb za rozmnožováním z řek do moří či naopak (jistě jste již slyšeli o tření úhořů v Sargasovém moři či o migraci lososů z moře do řek). Velmi významnou migrací, která se každý den v obrovském objemu organismů děje v oceánech, je pak diurnální vertikální migrace (DVM) – fenomén, při kterém obrovské množství organismů každou noc migruje z hlubin moře směrem k hladině, a ráno pak zase zpět.

Disperze je naopak pohyb nepravidelný, neočekávaný, a samotnými organismy mnohdy nechtěný, a může vést k osídlení nové lokality. Podle toho, zda je disperze výsledkem aktivní činnosti organismů, anebo k ní došlo spíše vlivem prostředí, rozlišujeme disperzi organismů na aktivní a pasivní.

Některé organismy jsou schopny pouze jednoho z těchto dvou způsobů disperze, mnoho druhů pak ve větší či menší míře ovládá oba. Úspěch v disperzi však vždy záleží na tom, jaké má daný organismus **disperzní schopnosti**. Jistě vás napadne, jaké vlastnosti organismům umožňují co nejlépe se aktivně šířit na nová místa – jsou to jakékoli vlastnosti umožňující efektivní dálkový pohyb. U suchozemských organismů je to hlavně schopnost aktivně se přichytit na jiné organismy, které jsou schopny pohybu na dlouhé vzdálenosti. Velmi dobré aktivní disperzní schopnosti dodává organismům také schopnost létat, kterou disponuje většina hmyzu, ptáci, a také netopýři. Není proto divu, že mezi živočichy jsou to právě oni, kdo osidluje například nově se objevivší ostrovy či oblasti zničené sopečnými erupcemi (viz **rámček 4.A**).

Jsou to také právě ptáci, kteří tvoří charakteristickou dominantní složku fauny obratlovců na mnohých ostrovech. Protože zde často nemají přirozené nepřátele ve formě savčích predátorů, tvoří ptáci na ostrovech často různé zvláštní ekomorfologické formy – stávají se například nelétavými, případně hnízdí na zemi, a vůbec při-

cházejí o řadu vlastností, které u ptáků na pevnině udržuje predanční tlak ze strany savců. Zároveň mohou na ostrovech obsazovat různé ekologické niky, které jsou od konce druhohor na pevninách obsazeny především savci (zejména jde o niku velkých býložravců).

Výsledkem této ostrovní evoluce ptáků jsou pak známé příklady druhů, často vyhubených člověkem či výrazně ohrožených invazními druhy savců. Z vyhubených můžeme zmínit třeba notoricky známého **dronte mauricijského** (*Raphus cucullatus*), který si svou dobráckou povahou a naprostou neschopností čelit jakémukoli ohrožení ze strany savců (včetně člověka) vysloužil nejen vyhubení během několika málo let od osídlení ostrova Mauricius, ale také půvabné alternativní české jméno blboun nejspíše. Z ptáků, kteří se ekologicky podobají blbounovi nejspíše, avšak na rozdíl od něj se s nimi můžeme dodnes setkat, pak můžeme jmenovat třeba novozélandskou **slíпку takahe** (*Porphyrio mantelli*), rovněž novozélandského papouška **kakapo sovího** (*Strigops habroptila*) či obskurního ptáka **kagu chocholatého** (*Rhynchoceros jubatus*) z ostrova Nová Kaledonie.

Disperzní schopnosti netopýrů lze pak doložit skutečností, že jsou to jediní savci, kteří díky své schopnosti létat dovedli s úspěchem osidlovat oceánské ostrovy podobně, jako již jmenovaní ptáci. Příkladem může posloužit třeba **netopýr azorský** (*Nyctalus azoreum*), jediný původní druh suchozemského savce, který se dovedl dostat na vzdálené Azorské ostrovy, případně též novozélandští netopýři **mystaciny** (*Mystacina*), kteří představují jediné původní druhy suchozemských savců na Novém Zélandu před příchodem člověka. Je zajímavé, že i u mystacin došlo, podobně jako u mnoha ostrovních ptáků, k redukci schopnosti létat. Sice to dovedou, ale činí tak jen málo a potravu si většinou hledají na zemi, podobně jako třeba rejsci.

Dobré disperzní schopnosti mají mezi suchozemskými organismy také ty, které se dovedou efektivně šířit pasivně. Typickým příkladem takové pasivní disperze může být odfouknutí létajících organismů větrem, kterou dobře zná každý, kdo někdy rozfoukal semínka pampelišky. K pasivní disperzi větrem ovšem může docházet i zcela nevyžádaně, což obvykle vede ke smrti dispergujících jedinců. Když se například pták dostane do silné vichřice, může jej vzdušné proudění odnést i tisíce kilometrů daleko. Takto se například do Evropy občas dostávají zbloudilí jedinci ptáků, kteří zde jinak vůbec nežijí, třeba ze Sibíře nebo ze Severní Ameriky. Díky rozsáhlé komunitě pozorovatelů ptáků (birdwatcherů) si takových nečekaných návštěvníků navíc často někdo všimne, takže existuje mnoho zaznamenaných případů, kdy se podobná disperze odehrála. Při atlantickém pobřeží Evropy jsou takové události dost časté na to, aby se v evropských příručkách k určování ptáků uplatnily kapitoly o zbloudilcích, napomáhající zmatenému ptáčkaři určit nejčastěji zbloudilé lesňáčky či jiné americké ptáky. K založení nové populace a rozšíření areálu druhu však takovéto pasivní disperze vedou (alespoň u živočichů) jen celkem výjimečně, ostatně většina takto větrem odnesených živočichů se ani nedostane k žádné pevnině a bídně zhyne někde nad širým oceánem. Podle některých hypotéz je tento fakt dokonce vysvětle-

4.A PRVNÍ PŘÍCHOZÍ DO NOVÉ ZEMĚ. Jak rychle dojde v případě, že vznikne v moři nový ostrov, k jeho osídlení organismy? Které to budou a jaká bude dynamika nového společenstva? Teoretické předpoklady a model toho, jak budou tyto procesy fungovat, nám nabízí teorie ostrovní biogeografie McArthura a Wilsona (blíže se o ní dočtete v **brožuře 39. ročníku BiO** Úvod do biogeografie). Jak ale předpoklady ověřit v praxi? Na cestě za poznáním dynamiky osidlování nových ostrovů v mořích byly důležitým krokem tzv. **defaunační experimenty**, při kterých vědci drobný ostrůvek nedaleko pobřeží zcela zbavili organismů, a následně zkoumali, jak jej organismy znovu osidlují. Prvními návštěvníky byly často právě druhy schopné snadno dálkových disperzí, jako je létající hmyz. Obdobné studie byly v minulosti provedeny také na dalších místech, kde dochází ke vzniku zcela neobsazeného stanoviště. Jsou to například místa uvolněná tajícím ledovcem, či „přirozeně defaunovaná“ nějakou přírodní katastrofou, jako je tsunami či výbuch sopky. Při studiu osidlování těchto míst vědci zjistili, že krom okřídleného hmyzu tato místa rychle osidlují také organismy schopné pasivní disperze větrem jako jsou pavouci a chvostokoci. A jakou že mají chvostokoci výhodu pro pasivní disperzi větrem? Inu, asi se do větrného proudění snáze dostanou díky tomu, že dovedou skákat.

ním, proč na oceánských ostrovech organismy často ztrácejí schopnost létat – možná se tím brání tomu, aby je vítr odnesl nad širé moře. Už jen skutečnost, že jsou oceánské ostrovy osídleny organismy, které se tam jinak než větrem dostat nemohly (třeba hmyzem) však dokládá, že někdy se tento způsob disperze povede a skutečně umožní osídlení nového území.

Některé organismy však pasivní disperzi naopak vyhledávají. Do určité míry se s pasivní disperzí potkáme u většiny rostlin. Každá rostlina se snaží dostat co nejdál svá semena či spory. Pokud jsou dost malé na to, aby je mohl unášet vítr, má rostlina s pasivní disperzí vystaráno. Rostliny s většími semeny se ale musí snažit více, a proto bývají mnohá semena opatřena třeba chmýrem, aby je vítr lépe nesl.

I u živočichů však pasivní disperze větrem může být velmi žádaná a organismy se o ni mohou aktivně snažit. Velmi charakteristický je tento fenomén například pro pavouky, kteří pro pasivní disperzi větrem využívají strategii známou jako **vzdušný ballooning** (v našich končinách známe tento fenomén zejména v období babího léta). Pavouk zkrátka vypustí ze svého zadečku dlouhé hedvábné vlákno, které funguje stejně jako chmýr u semen rostlin – zachytí větrné proudění a pavouka odnese. Pavouci se díky tomu stávají významnou složkou tzv. **vzdušného planktonu** – drobných organismů unášených prouděním atmosféry. Vzdušný plankton obsahuje mnoho organismů i jejich disperzních stadií – najdeme v něm všechno možné, od semínek rostlin, spor hub či protist, až po specializované živočichy. Někteří takoví živočichové se ve vzduchu navíc skutečně chovají jako vodní plankton – například pomoci

různých ochmýřených křídel dovedou ve vzduchu „plavat“ podobně jako perloočky či buchanky ve vodě. Týká se to například trásněnek (Thysanoptera) či miniaturních brouků pírníků (Ptilidae). Hmyz, který je součástí vzdušného planktonu, tak využívá alternativního mechanismu pohybu ve vzduchu, než je běžný hmyzí let. Ten je totiž provozován aktivně – hmyz se při něm udržuje ve vzduchu vlastní silou.

Pasivní disperze je také zcela klíčovým způsobem šíření velkého množství vodních organismů, a to jak ve sladkovodních, tak v mořských ekosystémech. Mnoho vodních organismů (přes řasy, cévnaté rostliny, bezobratlé živočichy až po obratlovce) má v rámci svého životního cyklu tzv. **planktonní fázi**, například volně plovoucí vajíčka, spory či larvičky, které jsou pasivně unášeny proudem (viz **rámeček 4.B**). Rozdílem oproti pasivnímu transportu větrem je fakt, že voda má mnohem vyšší hustotu než vzduch. Díky tomu planktonní organismy ve vodě nemusejí vynakládat příliš mnoho energie na udržení se ve vodním sloupci, což planktonní styl života značně ulehčuje.

Opravdovými vítězi v pasivní disperzi jsou pak ty suchozemské organismy, které jsou schopné šířit se na dlouhé vzdálenosti po vodě. Existuje celá řada organismů, které to dovedou, a jsou díky tomu mimořádně úspěšné. Znáмым příkladem z našich zeměpisných šířek je třeba **netýkavka žláznatá** (*Impatiens glandulifera*), která se dovede šířit vodou podél vodních toků. Učebnicovým příkladem rostliny, která se dovede pasivně šířit po moři, je pak **palma kokosová** (*Cocos nucifera*), rostlina, která je rozšířena v úplně celém tropickém pásu, a její populace jsou díky pasivní disperzi natolik propojeny, že se nedá zjistit, odkud kokosová palma vlastně pochází. Plody kokosové palmy mají všechny vlastnosti, které jim umožňují dlouhodobě bez újmy existovat v mořské vodě – jsou dost velká, plavou na hladině, a mají v sobě dostatečnou zásobu vody v tekutém endospermu, takže jen tak nevyschnou. Pak už stačí, aby kokosák spadl do moře – a může zakořenit a vyklíčit třeba na druhé straně světa.

Pasivního šíření přes moře jsou ale schopni i živočichové. Ti se však s celou řadou překážek, včetně nedostatku pitné vody či relativně nízké teploty mořské vody, vyrovnávají mnohem hůře než semena rostlin. Obvykle živočichové pro pasivní disperzi mořskou vodou potřebují nějaký **vor**, tedy plovoucí předmět, kterého se mohou držet, třeba kus plovoucího dřeva. Pak stačí vydržet měsíc bez vody a bez potravy v mořské vodě – a disperze se může podařit. Z obratlovců jsou na takový způsob cestování nejlépe uzpůsobeni plazi. Jsou ektotermní (viz **brožuru 57. ročníku BiO**, kap. 3.1), takže jim nevádí dlouhodobý pobyt v mořské vodě s nižší teplotou. Mají kůži pokrytou šupinami, a obecně je jejich tělní pokryv velice nepropustný pro vodu a soli, takže jim ani nevádí mořská voda, a také často vydrží mnoho týdnů bez vody i bez potravy. Savci naopak zvládají cestu po moři diametrálně hůře, neboť jsou teplokrevní, takže musí velkou část energie vložit do bazálního metabolismu. Nevdrží tak ani v chladu mořské vody, ani dlouho bez potravy. Totálně vyloučení z přepravy jsou pak obojživelníci, kteří se svou žláznatou a jemnou pokožkou hynou několik minut po ponoření do mořské vody. Stejně pak pro své adaptace na vyrovnávání osmózy dopadají po kon-

taktu se slanou vodou sladkovodní ryby. A navíc – ani se neudrží na plovoucím kusu dřeva.

Velice běžným a zajímavým druhem pasivní disperze je také disperze prostřednictvím jiných organismů. Podobně jako v případech pasivní disperze větrem, i zde k tomuto způsobu šíření organismy zpravidla využívají různých specializací. Mnohé rostliny mají na semenech či lodyhách různé háčky či lepkavé struktury, které jim umožňují zachytit se na srsti či peří kolem procházejících živočichů a rozšířit se tak jejich prostřednictvím. Pro příklady této strategie tzv. **epizoochorie** stačí vzpomenout na plodenství lopuchu většího (*Arctium lappa*) či svízele přituly (*Gallium aparine*). Cestovat na povrchu jiných organismů však dovedou také mnozí živočichové. Charakteristická je tato strategie například pro některé štírky a další drobné bezobratlé, kteří se s oblibou přichycují na těla větších živočichů (často překvapivě také bezobratlých, například většího hmyzu) a cestují jejich prostřednictvím. Tomuto jevu říkáme **foreze**. Pozoruhodným případem, kdy hmyz foreticky využívá obratlovce, je pak případ jihoamerických kolibříků a roztočů. Kolibříci se živí nektarem z květů, takže svůj zobák zasouvají do květů. Toho využívají některé druhy roztočů, které se přichycují na zobáky kolibříků a zalézají jim do nozder. Časem, na zcela jiné rostlině, pak roztoči z nozder vylezou a osídlí jiný květ. Organismy se také mohou šířit prostřednic-

4.B MOŘE JAKO UZAVŘENÉ SYSTÉMY. Moře a oceány byly dlouhou dobu považovány za velmi propojené homogenní ekosystémy, ve kterých se mohou organismy pohybovat bez výrazných limitací. S příchodem molekulárních metod však bylo odhaleno, že tomu tak u mořských organismů zdaleka není, a že i v mořích a oceánech existují silné bariéry bránící populacím mořských organismů ve vzájemném kontaktu. Bariéry ve vodním prostředí vznikají zejména působením silného proudění vody, které zcela určuje směr, jakým se jednotliví jedinci mohou šířit. Mnohem více jsou navíc mořskými proudy ovlivněny takové druhy, které mají bentické (tzn. u dna žijící) dospělce, a v otevřeném moři se vyskytují pouze jejich planktonní larvičky. Silné proudění dokáže vytvořit bariéru i mezi velmi blízko ležícími lokalitami, a brání tedy vzájemnému kontaktu populací. Na druhou stranu, proudění může velmi urychlit šíření organismů – jen si představme malé larvičky, které jsou nesený proudem o takové rychlosti, o jaké by se jim samotným ani nesnilo. To může mít významný dopad například v šíření invazních druhů, ale také to může usnadnit kolonizaci na místech, které byly vystaveny např. silnému tlaku rybářů, nebo nějaké živelné pohromě (např. korálový útes se pravděpodobně obnoví rychleji, pokud k němu budou proudem hnány larvičky korálů z okolí). Propojenost vodních ekosystémů v mořích a oceánech je tedy velmi komplexní problematikou a její znalost je klíčová k pochopení dynamiky populací, ale také k navržení vhodného managementu chráněných území.

tvím trávicího traktu živočichů tak, že se jimi nechají sežrat, aby následně na jiném místě opustily tělo živočicha na opačné straně. Kanonickým příkladem jsou rostliny s chutnými plody, jako jsou třeba ovocné stromy. Jejich plody žerou ptáci či jiní obratlovci a semena stromů se tak prostřednictvím strategie **endozoochorie** dovedou přemisťovat na nová místa. Ne nadarmo se endozoochorní rostliny mohou prostřednictvím ptáků šířit i na opravdu velké vzdálenosti. Vzhledem k extrémním podmínkám, které v trávicí soustavě živočichů panují, je strategie endozoochorie celkem složitá pro živočichy. Přesto existuje řada případů, kdy se živočichové takto šíří. Týká se to velkou měrou hlavně vodních živočichů, endozoochorně se mohou šířit například larvy pakomárů, které často dovedou přežít v extrémním prostředí. Endozoochorie běžně využívají také sladkovodní koryši, například perloočky či lupenonožci, kteří se takto dovedou šířit za pomoci dormantních (klidových) stádií. Známý jsou i příklady úspěšné endozoochorie rybích jiker trávicím traktem ptáků, vodomilové *Regimbartia attenuata* zase většinou přežijí průchod trávicím traktem žáby. Ze suchozemských živočichů jsou pak endozoochorie schopni například někteří drobní plži. Mnohé příklady tedy ukazují, že organismy si mohou vzájemně vypomáhat v disperzi rozličnými způsoby. Jeden živočich je však v napomáhání disperze jiných organismů naprostým přeborníkem – a právě o jeho vlivu na šíření druhů si budeme povídat v následujícím textu.

4.1.2 Šíření organismů s přičiněním člověka a biologické invaze

Dosud jsme v této kapitole hovořili o mechanismech, jakými mohou organismy dispergovat vlastním přičiněním, případně vlivem prostředí. Po stamiliony let se jednalo o hlavní mechanismy, jakými se organismy mohly šířit na skutečně velké vzdálenosti. Šíření druhů za přičinění druhů jiných jsou sice pro organismy velmi důležité na menších geografických škálách, málokdy však tímto způsobem dochází k disperzím přes hlavní biogeografické hranice. To se však radikálně změnilo poté, co se objevil člověk. **Člověk (*Homo sapiens*)** je skutečně jedinečný organismus, neboť svou činností dovede zcela bezprecedentním způsobem měnit krajinu a ovlivňovat prakticky všechny ostatní organismy. V poslední době má tedy člověk lví podíl i na disperzích organismů a jeho přičiněním dochází, ať už mimoděk či záměrně, k rozsáhlým změnám areálů druhů. V naprosté většině případů člověk organismy šíří nezáměrně, někdy například mohou ke své disperzi využívat různých dopravních prostředků, které člověk provozuje. Velmi typickým způsobem šíření organismů je pak jejich únik ze zajetí do volné přírody a zdomácnění populací. V naprosté většině případů jsou tyto **antropogenní disperze** neúspěšné – organismus, který se vlivem člověka dostane za hranice svého areálu, zde nezaloží novou populaci. Někdy se mu to však podaří, což může mít za následek narušení či trvalé změny v ekosystémech. V následujícím textu se podíváme na problematiku šíření druhů prostřednictvím člověka pozorněji. Zvláštní důraz pak položíme na případy, kdy je druh rozšířený člověkem v nové domovině extrémně úspěšný, a stane se tak druhem invazním.

O biologických invazích jste již určitě mnohé slyšeli. Invazní druhy skutečně představují velmi důležité téma – jde o jeden z fenoménů, ve kterém se lidské činnosti skutečně přímo podílí na dlouhodobé a nevratné devastaci ekosystémů a ohrožování biodiverzity. Které druhy lze tedy označit za invazní, a jak takové biologické invaze fungují? Pro začátek je třeba říci, že ne každé šíření organismů do nového prostředí nutně musí být biologickou invazí. K tomu, abychom nějaký druh organismu v nějakém regionu označili jako **invazní druh**, musí tento organismus splňovat následující kritéria: (1) do nového regionu se rozšířil vlivem činnosti člověka, anebo sem expandoval z místa, kam jej rozšířil člověk; (2) v novém regionu expanduje, tedy významně, rychle a agresivně zvětšuje areál svého rozšíření. Organismy však mohou splňovat pouze některou z těchto podmínek. Mnohé druhy, které po světě rozšířil člověk, například splňují jen to první. Nepůsobí v oblastech, kam se dostaly, žádné výraznější škody, nedominují v žádných ekosystémech, nešíří se, a vůbec – prostě zde žijí, často třeba jen na pár lokalitách, a nic speciálního se kolem nich neděje. Takové druhy označujeme, spíše než jako invazní, jako **druhy nepůvodní**. Existuje celá řada takových druhů organismů. V Česku jde například o hlemýžď balkánského (*Helix lucorum*), který úspěšně žije v Česku na jediné lokalitě, totiž na Nákladovém nádraží Žižkov, kam se dostal pravděpodobně s kamionovou dopravou. Někdy se nepůvodní druhy mohou rozšířit, ale stanou se běžnou součástí krajiny v novém areálu. Pokud navíc biologická invaze proběhla v dávné době, nemohli jsme si ani „invazní fáze“ šíření druhu všimnout, a druh tak dnes považujeme za normální součást ekosystému, aniž bychom věděli, jaký dopad jeho rozšíření člověkem v minulosti mělo. Ve středoevropském prostoru se tento zajímavý fenomén týká především rostlin, které se do naší krajiny rozšířily v období od neolitické revoluce, tedy od období vzniku zemědělství až po konec středověku. Takové rostliny nazýváme jako tzv. **archeofyty**. Obilniny či některé polní plevely jsou rostliny původem stepní či polopouštní, a proto nejlépe rostou v prostředích, která step trochu připomínají, tj. na polích, polních cestách nebo úhorech. Některé z polních plevelů představují zcela původní rostliny středoevropské krajiny, jiné se k nám však rozšířily právě se zemědělstvím, případně ještě později, ovšem dnes jsou v krajině zdomácnělé. Patří mezi ně i některé druhy, považované dnes za ohrožené, jako je třeba koukol polní (*Agrostemma githago*); mezi archeofyty se dále řadí i jiné, běžnější polní plevely, jako je sléz přehlížený (*Malva neglecta*), pcháč oset (*Cirsium arvense*), mák vlčí (*Papaver rhoeas*) či pastinák setý (*Pastinaca sativa*).

Někdy se nepůvodními druhy v krajině mohou stát také organismy, které unikly ze zajetí. Takovéto **ferální populace** organismů mají někdy potenciál způsobit biologickou invazi, velmi často však v krajině prostě existují a působí jen drobné, případně žádné škody. Příkladem ferální populace jsou třeba klokani, kteří se relativně běžně vyskytují ve volné přírodě mnoha regionů Velké Británie. Dalším příkladem, se kterým se můžete setkat při výletech do evropských velkých měst, jsou pak ferální populace papoušků. V evropských městech jde především o alexandry malé (*Psittacula krameri*), a také o mníšky šedé (*Myiopsitta monachus*). Papoušci ve městech dobře

prosperují, neboť zde nacházejí velké množství potravy, dostatek dutin a dalších míst k zahnízdění a je tam také tepleji než ve volné krajině. Je však třeba dodat, že papoušci se v některých evropských regionech (hlavně ve Španělsku) šíří též do volné krajiny, a jako invazní druhy se zde již chovají – jsou například agresivní vůči původním druhům ptáků. Ferálními organismy mohou být také rostliny – pokud „uniknou“ z okrasných či zemědělských kultur. Ty se často stávají invazními – a vyprávět o nich budeme za chvíli.

Existují také druhy, které se v krajině masivně šíří, vytlačují jiné druhy organismů, působí značné škody, ale přitom jde o druhy původní. Takovým druhům říkáme **expanzivní druhy**. V Česku mezi ně zcela typicky patří třeba tráva **třtina křovištní** (*Calamagrostis epigejos*) nebo **vlaštovičník větší** (*Chelidonium majus*). Tyto rostliny dovedou v krajině svou expanzí vytlačovat jiné druhy, a tím působit škody srovnatelné s působením některých invazních druhů. Zpravidla však jejich působení na ekosystémy nebývá tak devastující. Významně expandovat mohou organismy také v důsledku klimatických změn. To se v Evropě týká především šíření teplomilných druhů směrem k severu či do vyšších nadmořských výšek. Takto se u nás v poslední době šíří třeba **cvrček polní** (*Gryllus campestris*) nebo **kudlanka nábožná** (*Mantis religiosa*). Tě však v šíření znovu pomohl člověk, neboť Českomoravskou vrchovinu nejspíše překonala vlakem.

Jaké škody tedy mohou nepůvodní nebo invazní druhy v krajině působit? V první řadě je to samozřejmě ono vytlačování původních druhů nebo predáční tlak na ně. Takových příběhů invazních druhů je celá řada a mnohé z nich si popíšeme v následujícím textu, kde se podíváme na to, jak se invazní druhy mohou šířit. Vedle přímého působení invazních druhů na ekosystém se však s biologickými invazemi pojí také řada problémů nepřímých. Invazní druhy mohou třeba do nového regionu zavléci nebezpečné parazity či původce onemocnění, kteří následně ohroží populace původních druhů daleko více než samotní zavlečení. Takoví paraziti se samozřejmě také stávají invazními druhy. Jeden z velmi aktuálních případů zavlečení nemoci invazními druhy se ve velké míře projevuje i v České republice. Jde o případ račího moru a jeho přenašečů – invazních druhů raků ve středoevropských vodních tocích. V České republice žijí dva původní druhy raků – **rak říční** (*Astacus astacus*) a **rak kamenáč** (*Austropotamobius torrentium*). V současnosti však můžeme v našich vodách potkat i další 4 druhy, které jsou nepůvodní – mezi ty nejrozšířenější patří severoamerický **rak signální** (*Pacifastacus leniusculus*), a rovněž severoamerický **rak pruhovaný** (*Faxonius limosus*). Tito raci se do Evropy rozšířili různými způsoby a s sebou přivezli ze své severoamerické domoviny také strašlivou chorobu – **račí mor** – způsobený **oomycetou** *Aphanomyces astaci*. Je třeba říci, že severoameričtí raci nesou na šíření račího moru v Evropě jen částečnou vinu, protože první vlny epidemie, které zlikvidovaly většinu původních evropských raků, přišly ještě před nimi, už v 19. století, a to nejspíše kvůli závlaku některého nakaženého hostitele s balastní vodou (co to je, se dozvíte v dalším textu). Dnes jsou však nepůvodní raci jedním z hlavních zdrojů ná-

kazy a tam, kam se rozšíří, prakticky nemohou přežít původní evropské druhy. Americké druhy raků jsou totiž proti moru víceméně odolné, evropské druhy na něj však hynou.

Existuje však ještě další infekční onemocnění živočichů, které se po světě rozšířilo za přičinění člověka, a představuje ještě nesrovnatelně větší problém pro biodiverzitu. Řeč je o **chytridiomykóze**, kterou způsobuje parazitická chytridie ***Batrachochytrium dendrobatidis***. Poprvé si vědci projevu epidemie této „houby“ povšimli v 70. letech 20. století v Austrálii, kde začaly v obrovských počtech hynout žáby ve vodních tocích. Hromadné úhyny se vždy týkaly jen dospělců, ovšem pulci umírali hned po metamorfóze. Po vyloučení všech myslitelných environmentálních vlivů se v 90. letech ukázalo, že vymírání způsobuje právě zmíněný parazit. Ten se posléze projevil i na dalších místech světa, hlavně v Africe a Jižní Americe. Na vině má chytridiomykóza obří globální pokles populačních velikostí obojživelníků, řada druhů žab (obvykle lokálně se vyskytujících endemitů v tropických pohořích) kvůli nemoci dokonce úplně vymřela. Je zajímavé, že největší dopad má chytridiomykóza hlavně v horských oblastech, kde jsou nižší teploty – v tropických nížinných lesích, kde je celoročně velké horko, nejsou její dopady zdaleka tak ničivé. Bohužel jsou to ale právě tropické hory, kde žije nejvíce endemitů, a tedy i nejvíce druhů, které mohou snadno vymřít. Když vědci pátrali po původu epidemie, ukázalo se, že chytridiomykóza nejspíš pochází z východní Asie, odkud se rozšířila po světě kvůli obchodu se žábami. Konkrétně se pak dává její rozšíření ve druhé polovině 20. století do spojení s obchodem s drápatkami (*Xenopus laevis*), které se v té době používaly nejen jako laboratorní organismy, ale také ve zdravotnictví – sloužily totiž k prokazování těhotenství u žen. Dále se chytridiomykóza šířila po světě vlivem obchodu s dalšími druhy žab, jako je skokan volský (*Lithobates catesbeianus*), významný invazní druh žáby a oblíbená pochoutka. Není také bez zajímavosti, že v poslední době si vědci všimli existence dalšího druhu chytridie – *Batrachochytrium salamandrivorans*, která napadá ocasaté obojživelníky.

Invazní druhy také mohou svým působením v krajině pozměňovat ekosystémy, do kterých se dostanou, a tím spouštět kaskádu dalších ekologických změn, nepřímo ohrožujících další organismy. To je třeba příklad biologických invazí bobovitých rostlin (*Fabaceae*), jako je **trnovník akát** (*Robinia pseudoacacia*) či **lupina mnoholistá** (*Lupinus polyphyllus*). Bobovité rostliny mají na kořenech symbiotické hlízkové bakterie, které jim pomáhají fixovat vzdušný dusík. Pokud tedy invazní bobovitá rostlina vytvoří v krajině dominantu a rozsáhlé porosty, dojde k masivní eutrofizaci půdy, tedy k extrémnímu obohacení půdy o dusíkaté živiny. Tím často dochází k významným změnám oligotrofních (na živiny chudých) stanovišť, jako mohou být třeba skalnaté stepi, písčiny nebo říční náplavy. Na chudá stanoviště bývá vázáno množství vzácných druhů rostlin, na které jsou zase specializovány mnohé druhy hmyzu a dalších živočichů. Invazní druh tak může nejen vytlačit, ale chemickou změnou půdy zcela proměnit celé společenstvo, takže zde již specialisté na chudá stanoviště růst nemo-

hou. Časem je nahradí několik druhů nitrofilních rostlin, které mohou zároveň invaznímu druhu konkurovat (to bývá v našich podmínkách třeba kopřiva dvoudomá *Urtica dioica*), a původní společenstvo zde již nebude. Rostliny navíc mohou chemismus půdy změnit i záměrně, aby se zbavily konkurence jiných druhů – například vypuštěním jedovatých látek do okolí. Tomuto jevu říkáme **alelopatie** a jde o významný faktor, umožňující dominanci řady invazních i expanzivních druhů v ekosystémech. Týká se to například již zmíněného trnovníku akátu (*Robinia pseudoacacia*).

I invaze živočichů mohou radikálně změnit fungování celého společenstva. Třeba invaze prasete divokého (*Sus scrofa*) na Havaji způsobila, že místní lesní porosty mají velké problémy s přirozenou obnovou. Prasata totiž lesní půdu zryjí do té míry, že zaniká bylinné patro, a s ním také semenáčky stromů. Rozšíření jednoho invazního druhu také někdy může narušením přirozených vztahů ve společenstvu způsobit šíření dalších invazních druhů a celkové prohloubení zasaženosti celého společenstva biologickými invazemi. Tento fenomén se nazývá **invasional meltdown** a nejspíše stojí třeba za velkými změnami původních společenstev severoamerických prérí z důvodu šíření invazních rostlin z Evropy. V Argentíně byl zase zdokumentován případ, kdy zavlečení jelenů evropských a daňků způsobilo šíření invazních dřevin, jako je douglaska tisolistá (*Pseudotsuga menziesii*), protože vysoká zvěř zde přednostně spásá semenáčky původních druhů stromů.

Na obou výše zmíněných příkladech vidíme, že biologické invaze mohou být z hlediska šíření patogenů velkým problémem. Invazní druhy však mohou poškodit populace těch původních ještě jinak – jako „vnitřní nepřítel“. Hovoříme zde o příkladech, kdy se invazní druh kříží s druhem původním, čímž nakonec mohou zaniknout geneticky čisté populace původního druhu. Typickým příkladem tohoto problému v Evropě jsou **jelen evropský** (*Cervus elaphus*) a **jelen sika** (*Cervus nippon*). Tyto dva druhy jelenů jsou tzv. vikarianti – blízce příbuzné druhy žijící ve stejné ekologické nise v různých oblastech světa. V Evropě je původní jelen evropský, východoasijský jelen sika byl však na mnoha místech vysazen myslivci. Oba druhy se ale v přírodě ochotně kříží a populace jelenů evropských jsou tak ohroženy genovým tokem z populací vysazovaných jelenů sika. Pro evropské jeleny tak ze strany siky vzniká ohrožení vlivem genového toku a reálně hrozí, že geneticky čisté populace jelena evropského časem v Evropě úplně zaniknou.

Z příběhů, které jsme si už ukázali, je názorně vidět, jaké škody mohou nepůvodní či invazní druhy v ekosystémech způsobit. Jakými mechanismy se ale tedy mohou druhy s pomocí člověka šířit? Již jsme zmínili, že takové šíření může probíhat buďto aktivní činností člověka, anebo pasivně, za využití lidských dopravních prostředků a jiných aspektů civilizace. Záměrné šíření druhů člověkem zpravidla souvisí se zemědělskou činností, rybářstvím a myslivostí, případně tvorbou nejrůznějších okrasných prvků (zahrad, parků apod). Ve velké míře se týká hlavně rostlin, například stromů v lesnictví. Dnešní změny v přístupu k lesnímu hospodaření naštěstí už vedou lesníky k tomu, aby vysazovali přírodě blízké lesy, ovšem není tomu tak dávno,

kdy se ještě běžně do lesních kultur vysazovaly zcela nepůvodní druhy. Tímto způsobem se například do středoevropské krajiny dostaly nepůvodní stromy, jako je **dub červený** (*Quercus rubra*), **douglaska tisolistá** (*Pseudotsuga menziesii*) nebo **smrk pichlavý** (*Picea pungens*) ze Severní Ameriky. Některé z nich se v různých regionech staly postupně i druhy invazními. Invazní druhy rostlin uniklé ze zemědělské kultury jsou také velkým problémem v některých dalších oblastech světa. V evropském Středomoří takto například vytlačuje na mnoha místech původní druhy invazní kaktus **opuncie mexická** (*Opuntia ficus-indica*), rostlina okrasná, pěstovaná pro chutné plody, a také živná rostlina červců nopálových, ze kterých se vyrábí červené barvivo karmín. Z farem a chovných zařízení také často unikají (a invazními se stávají) živočichové. Jedním z nejznámějších případů takového velkého úniku je **nutrie říční** (*Myocastor coypus*) v Evropě, kde se razantně rozšířila z farem na maso. Pozoruhodnou invazi pak v Evropě způsobuje **norek americký** (*Neovison vison*). Tento savec je ve velké míře chován jako kožešinové zvíře a během dvacátého století opakovaně na různých místech Evropy z těchto farem také unikal. Na osídlení Evropy norkem americkým ale mají podíl také organizace na ochranu zvířat, jejichž členové v některých případech vypustili stovky či tisíce norků z farem do volné přírody, a také krachy kožešinových farem vlivem odklonu od používání kožešin. I v těchto případech majitelé často nebohé norky vypustili. Navzdory občas tradované pověře však norek americký nemůže za ústup jednoho z nejohroženějších evropských savců – **norka evropského** (*Mustela lutreola*). Norek evropský totiž na většině míst Evropy vymřel ještě dříve, než se zde rozšířil norek americký; ten tak obsadil relativně volnou niku, která po původním norkovi evropském zůstala. Problémem však je, že nyní je nika znovu obsazena – na většině území Evropy tedy není možné reintrodukovat vymřelého norka evropského, protože zde již žije norek americký.

Mnohé druhy, často invazní, se také rozšířily poté, co je lidé záměrně introdukovali do nového regionu pro své potěšení – jako okrasný prvek. Zcela emblematickým příkladem takového organismu v české krajině je výše zmiňovaný trnovník akát (*Robinia pseudoacacia*). Trnovník akát je ve své domovině v Severní Americe relativně vzácný strom a nemá úplně velký areál. Je to však rostlina, která se velmi dobře pěstuje, krásně kvete, a navíc výborně slouží jako žádaná medonosná rostlina, takže je oblíben u včelařů. A protože akáty výborně prosperují i na místech, kde je sucho a strmé svahy, všimli si jich v 19. století romantičtí okrašlovatelé krajiny. Česká krajina byla v těch dobách výrazně jiná než dnes. Velká část krajiny byla odlesněna, a například strmé skalnaté stráně nad údolími v okolí Prahy sloužily většinou jako pastviny. V době ekonomické konjunktury druhé poloviny 19. století však lidé ve jménu svého estetického citění usoudili, že je čas krajinu zkrášlit. Doba Křižíkova, Nerudova a Cimrmanova přála rozvoji nejrůznějších spolků. Vznikala tedy i řada „okrašlovacích spolků“, jejichž členové se pustili do velkolepého díla – a stráně pražských údolí byly osázeny trnovníkem akátem. Tam, kde okrašlovací spolky dílo zkázy nezvládly, udělal to za ně už akát sám, protože jde o rostlinu mimořádně invazní (viz výše). Akát dokonale zmlazuje i po opakovaném vyřezávání, dobře se množí semeny

i vegetativně, a navíc se alelopatii zbavuje konkurenčních rostlin. V podrostu akátu tak často roste jen pár druhů bylin.

Vedle okrašlování evropské krajiny nepůvodními druhy však v 19. století bujel i jiný pozoruhodný jev, který může za šíření invazních druhů. Byla jím existence „aklimatizačních společností“, tedy spolků (spojených zejména s evropskými koloniálními velmocemi), které v rámci sentimentu po staré dobré evropské krajině šířily záměrně do krajiny v koloniích evropské druhy organismů. Staré duby v krajině Jihoafrické republiky jsou jen jednou z mnoha vzpomínek na tuto, z dnešního pohledu zvláštní, dobu.

Existuje také řada rostlin, které sice v krajině nikdo cíleně nevysazoval, ovšem coby invazní druhy unikly z kultur v zahradách či parcích. V české krajině je to například **netýkavka žláznatá (*Impatiens glandulifera*)**, která se do Evropy rozšířila z východní Asie jako okrasná, a také medonosná rostlina. Její invazní potenciál je mimo jiné dán i schopností velmi dobře šířit svá semena tekoucí vodou. Proto netýkavka rychle osídlila většinu vhodných příbřežních stanovišť. Je však zajímavé, že se jako invazní druh překvapivě chová jen velmi omezeně – na stanovištích, zdá se, příliš nevytláčuje původní druhy, a namísto toho se spíše volněji začleňuje do společenstev. To však není případ **křídlatek (*Reynoutria*)**, dalších rostlin, které se do Evropy dostaly původně jako okrasné. Ty se naopak chovají jako velmi nebezpečné invazní druhy a dovedou z ekosystému vytlačit prakticky všechny ostatní rostliny. Další nebezpečnou invazní rostlinou, která byla dovezena jako okrasná, je pak **bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum*)**, rostlina původem z oblasti Kavkazu. Do Evropy byl introdukován na mnoha místech (poprvé nejspíše prostřednictvím botanické zahrady v Londýně), v Českých zemích byl pravděpodobně poprvé vysazen v parku lázní Kynžvart někdy ve druhé polovině 19. století knížetem Metternichem, který prý semínka bolševníku dostal darem od ruského cara Alexandra I. Bolševník velkolepý je konkurenčně extrémně silná rostlina, která snadno osídluje nová stanoviště a stává se dominantou. Nebezpečná navíc není jen pro ekosystémy, ale také pro člověka, a to kvůli produkci fototoxických jedů způsobujících kožní záněty. To zároveň způsobuje komplikace při snahách o odstraňování bolševníku z krajiny, neboť při jeho likvidaci je třeba používat ochranných pomůcek.

Znáмым příkladem velké biologické invaze vypuštění živočichů do volné přírody je pak příběh **ondatry pižmové (*Ondatra zibethicus*)**. Historka o ondatře je o to zajímavější, že její invaze má kořeny v českých zemích – a podobně jako v případě bolševníku, i zde hraje ústřední roli šlechtic. Ondatra pižmová je severoamerický vodní hlodavec, který má kvalitní kožešinu – a tedy i potenciál být lovnou zvěří. Toho si povšiml český šlechtic Josef Jeroným Colloredo-Mansfeld, který roku 1905 pořídil z Ameriky na své panství v Dobříši několik ondatr pižmových – a vypustil je. Neznalý hrozby, kterou by takový čin mohl představovat pro ekosystémy jeho drahé otčiny, představoval si Josef Jeroným, že jeho panství se stane místem, kde bude možné zrelaxovat lovem ondatr. Místo toho způsobil svým jednorázovým vypuštěním biologickou in-

vazi – ondatra se během následujících desetiletí raketově rozšířila prakticky po celé Palearktické oblasti, takže potomci několika málo ondatr, které vesele vyhopkaly z bedýnek v Dobříši před sto dvaceti lety, dnes žijí od Francie po Koreu.

Některé organismy se také do nového prostředí dostávají tak, že je lidé vypouštějí, aby jim ve jménu milosrdenství dali svobodu. Jen si to vezměte – dostanete k Vánocům želvičku, která je docela malá a vejde se do menšího terária. Za pár let želva povyroste a domů se vám už nevejde. Co s ní? Ve zverimexu ji nechtějí, utratit ji je vám líto, tak ji vypustíte do rybníka – ona už si tam určitě nějak poradí a bude jí dobře. Skutečně, bude jí dobře. Ne však už ostatním organismům v ekosystému; svou nezodpovědností jste přispěli k biologické invazi severoamerické **želvy nádherné** (*Trachemys scripta*) v Evropě. Je třeba dodat, že v Česku se naštěstí želvy nádherné ve volné přírodě (a že jich tam každoročně lidé vypustí) zpravidla nedovedou rozmnožovat. V teplejších oblastech Evropy je však želva nádherná nebezpečným invazním druhem. Dalším známým příkladem druhu, který do naší krajiny rozšířili chovatelé, je také akvarijní ryba **koljuška tříostná** (*Gasterosteus aculeatus*), kterou ve 20. letech nejspíše rozšířili do české krajiny právě akvaristé. Koljuška zdomácněla a dnes ji najdeme hlavně ve stokách, hlubších kalužích a jiných podobných „menších vodách“. Na rozdíl od ondatry se ale koljuška nechová úplně jako invazní druh – jiné druhy významněji nevytlačila a sama žije v biotopech, kde moc jiných ryb nepřežije. Totéž se ale rozhodně nedá říci o jiné nepůvodní rybě našich vod – **střevličce východní** (*Pseudorasbora parva*). Do Evropy se dostala dalším z mechanismů, jakými se mohou šířit invazní druhy – omylem, lidskou chybou. Její zavlečení souvisí se zemědělstvím a zájmovou činností zároveň – s rybářstvím. V 60. letech 20. století byly do řek v Rumunsku vysazovány pro účely rybářství nepůvodní druhy ryb z východní Asie, hlavně amur bílý (*Ctenopharyngodon idella*) a tolstolobik bílý (*Hypophthalmichthys molitrix*). Ty se jako invazní nechovají – podobně jako řada jiných nepůvodních organismů se nijak masivně nešíří a v ekosystémech zpravidla nepáchají výraznějších škod. Plůdek amura a tolstolobika byl však kontaminován i plůdkem menší kaprovité ryby, který od plůdku cílových druhů nebylo možné poznat – střevličky východní. Ta se tak dostala do rumunských vod a na rozdíl od amura či tolstolobika se začala raketově invazně šířit po Evropě. Celý problém se ještě zvětšil, když se podobná chyba stala několikrát i při rybí obsádce v Československu (došlo tedy k opakované introdukci střevličky). Střevlička východní je drobná ryba, dorůstá maximálně deseti centimetrů. Schválně se podívejte do atlasů ryb ze 70. či 80. let, a zkuste zde najít ryby, které jsou svým vzezřením podobné střevličce. Bude to především **slunka obecná** (*Leucaspis delineatus*). Schválně, kdo z vás (co máte třeba zkušenosti s rybařením) slunka někdy v přírodě viděl. Střevličce východní se povedlo slunkou obecnou vytlačit téměř dokonale. Přispěla k tomu nejen její vyšší konkurenceschopnost, ale také přenos parazitického protista *Sphaerothecum destruens*, na jehož infekci je slunka obzvláště náchylná.

Jeden z mechanismů šíření invazních druhů je pak zároveň při vhodném použití i jedním z efektivních nástrojů v boji proti biologickým invazím. Řeč je o biologické kontrole. Ta funguje na principu vysazení přirozeného nepřítelů k nějakému technickému škůdci, třeba mšicím. Často se biologická kontrola nasazuje například do skleníků – pak ohrožení biologickou invazí nevzniká, pokud druh, použitý jako biologická kontrola, mimo skleníky nepřežije. Kontroverze takového postupu ovšem samozřejmě vznikne ve chvíli, kdy zavlečený druh mimo skleníky přežít může, případně jej dokonce přímo využíváme v otevřené krajině. Notoricky známým příkladem je **slunéčko východní** (*Harmonia axyridis*). Tento invazní druh brouka byl po celém světě rozšířen v posledních desetiletích pro kontrolu mšic v zemědělství. Vysazováno bylo slunéčko východní už koncem osmdesátých let minulého století, v nulových letech se pak začalo invazně šířit a vytlačovat původní druhy slunéček a navíc ohrožovat i některá zemědělská odvětví (např. vinařství). Krom konkurence původním druhům navíc ekosystémy ohrožuje i šířením patogenů hmyzu, konkrétně parazitických mikrosporidií.

Je však třeba říci, že vedle biologického boje proti škůdcům může být tento mechanismus s velkým úspěchem využit i jako jeden z neefektivnějších nástrojů v potlačování biologických invazí. Myšlenka za využitím biologického boje pro regulaci invazí spočívá v nalezení organismu specificky vázaného na daný invazní druh, aby jeho stavy reguloval, a přitom sám nezasahoval do místního ekosystému. Velmi známým příkladem využití biologického boje proti biologické invazi je snaha o regulaci populací **tokozelky nadmuté** čili **vodního hyacintu** (*Eichhornia crassipes*). Vodní hyacint je rostlina, která plave na vodní hladině pomocí plováků naplněných plynem. Protože krásně kvete a její porosty lahodí lidskému oku, byla rozšířena po celých tropech a subtropích jako okrasná rostlina, unikla do volné přírody – a způsobila obří biologické invaze všude tam, kam se ze své původní domoviny v tropech a subtropích Ameriky dostala. Protože se vodní hyacint snadno množí vegetativně, neměly snahy jej mechanicky odstraňovat z ekosystému sebemenší šanci. Vědci si ale povšimli, že ve své domovině se vodní hyacint jako extrémně expanzivní rostlina nechová. Začali tedy zkoumat potravní sítě kolem vodního hyacintu, a zjistili, že v Americe na něm žije celá řada fytofágního hmyzu, především pak několik druhů nosatců. V oblastech, kde je vodní hyacint invazní, byli proto vysazeni tyto nosatci a neuvěřitelné se stalo skutečností – vodní hyacint sice samozřejmě z krajiny nezmizel, ale jeho stavy se ustálily na udržitelné míře, podobně jako je tomu v jeho domovině. Jedním z vůbec prvních případů, kdy se podařilo k regulaci invazního druhu použít biologickou kontrolu, je pak případ invazního kaktusu *Opuntia stricta* v Austrálii. Opuncie, podobně jako ostatní kaktusy, pocházejí z Ameriky, v posledních staletích se však na různých místech světa staly různými druhy opuncí invazními (například v evropském Středozeří jde o opuncii *O. ficus-indica*). V Austrálii došlo k invazi opuncí už v 19. století. Když vědci hledali způsob, jak se jich zbavit, přišli roku 1925 na to, že v původním areálu opuncie na ní žijí larvy motýla *Cactoblastis cactorum*. Pokusili se tedy motýla vysadit v Austrálii a slavili úspěch – biologickou invazi kaktusů se podařilo zvládnout. Úspěch měla bi-

ologická kontrola i v případě regulace některých biologických invazí v Severní Americe. Třeba proti invazi pryšce obecného (*Euphorbia esula*) byl s úspěchem využito jiných fytofágních brouků – dřepčků *Aphthona lacertosa*. V případě biologických invazí živočichů pak biologická kontrola částečně pomáhá s regulací počtu králíků v Austrálii, a to zavlečením nemocí a parazitů (např. viru myxomatózy či blech).

Snahy o biologickou kontrolu s sebou však samozřejmě nesou také značné riziko, že druh, který bude vysazen za účelem regulace populací invazního druhu, se sám stane invazním. Tento zlý scénář se stal skutečností například v pokusu o regulace jiné invazní rostliny v Severní Americe – pcháče osetu (*Cirsium arvense*). V Evropě pcháč oset žere celá řada fytofágního hmyzu, mezi ty nejběžnější patří také štítonoš *Cassida rubiginosa*. Proto se vědci rozhodli zkusit invazní populace pcháče osetu regulovat právě vysazením tohoto štítonoše. *Cassida rubiginosa* ovšem není druh, který by byl výlučně vázaný na pcháč oset – a právě to se ukázalo jako kámen úrazu. V Severní Americe totiž štítonoši pcháč oset příliš nechutnal – daleko spíše se mu začalo dařit na původních druzích pcháčů, které už byly ohroženy právě invazním osetem. Vysazení štítonoše *Cassida rubiginosa* tedy celou situaci ještě zhoršilo.

Dosud jsme v textu hovořili o situacích, kdy člověk nějaké organismy dovezl do nového prostoru většinou úmyslně – ať už s přímým záměrem je zde rozšířit, anebo se záměrem je zde chovat či pěstovat. Velká část biologických invazí (a mezi nimi i některé z těch úplně nejhorších) ale proběhla mimoděk – organismy se rozšířily vlivem lidské činnosti, aniž by se o to kdokoli snažil, a často dokonce, aniž by si toho někdo všiml. Člověk je velice disperzní aktivní organismus a pro svou disperzi používá řadu dopravních prostředků. I když se však stěhuje jen sám, zpravidla s sebou stěhuje i svůj způsob života – zemědělství, plodiny, domácí zvířata. Proto je šíření a stěhování člověka po světě od věků spojeno se šířením řady organismů. Již v předchozím textu jsme zmiňovali v podobném kontextu archeofyty. Za archeofyty botanici obvykle arbitrárně považují rostliny zavlečené do střední Evropy do konce středověku, tedy před objevením Ameriky. Od 15. století se sem samozřejmě rozšířilo i mnoho dalších rostlin, některé z nich invazní – ty se v botanice označují pojmem neofyty. Mnohé z nich, často se chovající místy jako invazní druhy, se k nám dostaly právě ze Severní Ameriky. Příkladem takového neofytu je **turanka kanadská** (*Conyza canadensis*), vysoká ruderální bylina z čeledi hvězdnicovitých (*Asteraceae*). Turanka se do Evropy poprvé dostala v 18. století, a díky své odolnosti vůči herbicidům i schopnosti růst na ruderálních stanovištích rychle zdomácněla. Dnes ji běžně najdeme na rumišťích – stačí se v létě podívat třeba na jakoukoli výsypku nebo okraj staveníště. Další invazní rostlinou ze Severní Ameriky, která se k nám dostala tentokrát v 19. století, je pak **zlatobýl kanadský** (*Solidago canadensis*), který také roste na ruderálech. Turanka i zlatobýl představují v některých ekosystémech Evropy relativně velký problém – nic to však není ve srovnání s biologickými invazemi evropských rostlin v Severní Americe. Tamní ekosystémy byly totiž, ve srovnání s těmi evropskými, po kolonizaci kontinentu evropskými osadníky doslova změněny k nepoznání. V Severní

Americe je značně invazní řada běžných evropských bylin – již jsme zde ostatně jmenovali pcháč oset (*Cirsium arvense*) a pryšec obecný (*Euphorbia esula*). Invazních

4.C ŠIVA NIČITEL, ANEBI BRAHMA STVOŘITEL? Jistě jste už slyšeli o katastrofických událostech, které se staly ostrovním ekosystémům poté, co oceánské ostrovy osídlil člověk a zavlekl sem invazní druhy. Ať už byli obětí lidské činnosti ptáci moa a další velká zvířata zničená lovem, anebo menší živočichové, které vytlačily krysy, kočky a prasata, příběhy nebohých ostrovních faun se vyprávějí už dětem na základních školách, aby si uvědomily ničivou sílu lidské činnosti a naučily se environmentální odpovědnosti do budoucnosti. Jako vždy však nemusí být všechno takové, jaké se to zdá být. Za žádných okolností zde nechceme bagatelizovat nenahraditelnou ztrátu fascinujících organismů a často hlubokých evolučních linií, ke kterým vlivem biologických invazí došlo. Člověk je ale také součástí přírody, na což se často zapomíná, a v globálním kontextu se tak často zapomíná i na jeho tvořivý vliv na biodiverzitu. Co třeba taková domácí zvířata? Jsou domestikanti, ony „lidské výtvary“, skutečně něco, co existuje paralelně k biodiverzitě, anebo jsou to specializované druhy organismů, které vznikly jen díky symbióze s člověkem? A co se děje s těmi zavlečenými, invazními populacemi na ostrovech – copak na ně evoluce nefunguje? Vědci z univerzity v Gothenburgu si položili ožehavě heretickou otázku – jaká je fylogenetická rozmanitost savců, kteří byli v posledních staletích zavlečeni po celém světě coby invazní druhy na různé ostrovy – a zůstali tam. Jako modelová skupina byla použita divoká prasata na Filipínách. Na většině větších filipínských ostrovů žijí divoká prasata, a ví se o nich, že se ve skutečnosti jedná o ferální, tedy zdivočelé populace původních domácích vepřů, zavlečených sem lidskými osadníky. Pokud se na celý systém díváme paradigmatem „člověk versus příroda“, je většina filipínských ostrovů obsazena invazním druhem – prasetem (*Sus scrofa*), navíc ferálním. Co se ale stane, pokud se od tohoto paradigmatu oprostíme a zapomeneme, že prasata na ostrovy přivezl člověk? Výsledky studie ukázaly, že v tu chvíli se realita radikálně změnila – a na každém z filipínských ostrovů by mohl žít endemický druh prasete! Když pak vědci nástroji pokročilého statistického modelování rozšířili svá zjištění na ostatní druhy invazních savců a ostatní ostrovy, došli k překvapivému závěru. Pokud se ze všech izolovaných populací invazních druhů skutečně vlivem ostrovní speciace vzniknou samostatné druhy, pak člověk svou činností na světě napomohl ke vzniku podobně velkého množství druhů, jako kolik jich vyhubil. Samozřejmě to není výsledek, který by se snažil legitimizovat biologické invaze nebo tvrdit, že ptáků moa, drontů mauricijských a všech ostatních obětí biologických invazí není žádná škoda. Jde však, jak už to u vědeckých herezí bývá, o určitý příspěvek, který má vést k zamyšlení a osvětlit realitu zase z jiného, nového úhlu pohledu.

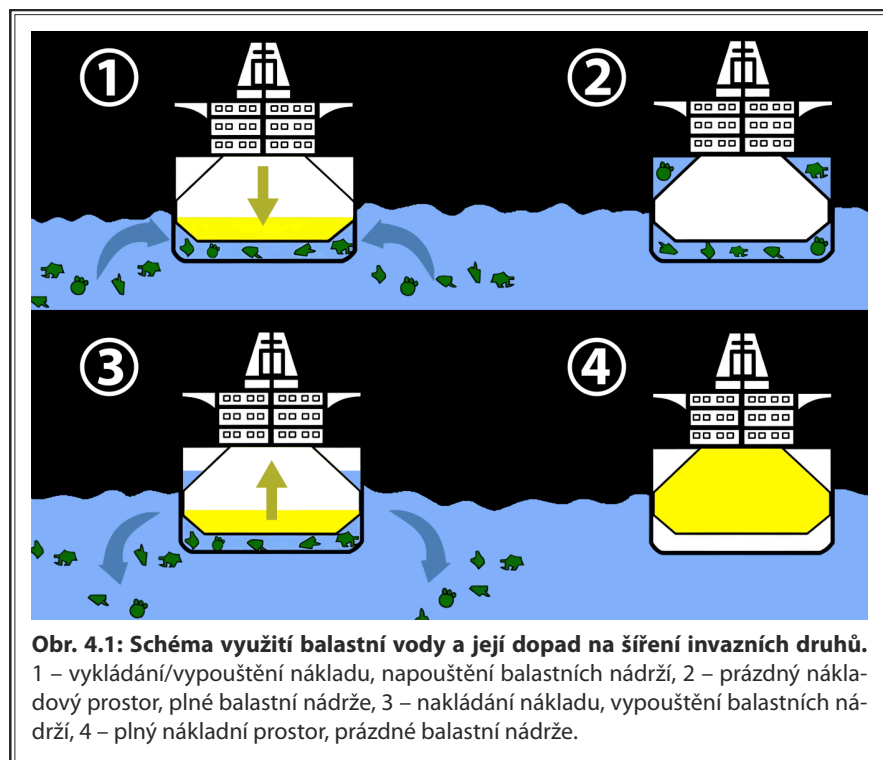
druhů v Severní Americe je ale daleko více – spolu s Austrálií se jedná o řádově nejvíce zasažené kontinenty, co se biologických invazí týče. Kvůli invazním druhům z Evropy jsou například v USA ohroženy, či rovnou zničeny, obrovské plochy prérií, neboť původní rostlinná společenstva zcela vytlačilo několik invazních druhů z Evropy. Známý je v tomto ohledu například příběh **jitrocele kopinatého** (*Plantago lanceolata*), jehož semena prý šířili evropští osadníci na botách. Původní američtí indiáni tak jitrocel nazývali „stopa bílého muže“. V podobné míře se v USA rozšířila třeba kopretina bílá (*Leucanthemum vulgare*) či mnohé druhy travin. Biologickými invazemi nepůvodních rostlin je pak ve větší míře než v Evropě ohrožena flóra i v dalších oblastech světa. Na Novém Zélandu například vytlačuje původní druhy rostlin (a stává se dominantním druhem) **lupina mnoholistá** (*Lupinus polyphyllus*), v mnoha subtropických a tropických oblastech působí velké problémy invazní **akácie** či **eukalypty**.

Obrovské problémy pak v mnoha regionech světa způsobily biologické invaze živočichů, kteří se do těchto oblastí dostali mimoděk s člověkem, zejména pak námořní dopravou. Týká se to především krys a potkanů, běžných to obyvatel lodí, ale také koček, které se zčásti rozšířily po světě jako ferální domestikanti. Obzvláště významný je problém takto zavlečených živočichů hlavně na oceánských ostrovech, jako je například Mauricius nebo Nový Zéland, a řada ostrovů v Polynésii. Na všechna tato místa lidé v různých dobách (na Mauriciu to byli až Evropané, v Tichomoří však již během staletí dříve Polynésané, zdatní to námořníci) zavlekli agresivní invazní druhy živočichů. Nešlo přitom jen o jmenované krysy a kočky, ale také různé ptáky (třeba špačky), v oblasti Austrálie a Oceánie je pak velkým problémem též invaze některých dravých vačnatců. Všichni tito živočichové měli často rozvratný efekt na původní ekosystémy, neboť ostrovní živočichové často nebyli vůbec specializovaní na kontakt s pozemními predátory. Příkladem druhů, které se biologickými invazemi dostaly na pokraj vyhynutí, jsou mnohé emblematické organismy Nového Zélandu, jako je třeba unikátní plaz **haterie novozélandská** (*Sphenodon punctatus*). Ta postupně vyhynula na většině území obou ostrovů vlivem invaze **krysy ostrovní** (*Rattus exulans*). Možná, že by haterie bývala vymřela úplně, ovšem na některé menší ostrůvky kolem Nového Zélandu se krysy nedostaly, takže tam populace haterií přežily. Na některých ostrovech se také povedlo krysy zcela vyhubit, takže se sem haterie mohly navrátit.

Jedním z velice zajímavých, nečekaných a velmi nebezpečných mechanismů šíření druhů s potenciálem k biologické invazi prostřednictvím lidské činnosti je šíření organismů v tzv. **balastní vodě** (viz obr. 4.1). Tento mechanismus se týká především mořských organismů, protože se děje prostřednictvím námořní dopravy. Tu ve velké míře zajišťují obří kontejnerové lodě. Kontejnery se zbožím jsou velice těžké a lodě musejí být konstruovány tak, aby byly při plném naložení stabilní. Pokud jsou však lodě naloženy jen zčásti či vůbec, stávají se nestabilními, protože jsou moc lehké. Proto se v takových situacích do útrob lodí načerpá v přístavu voda, aby se loď zatížila a odolala nepřízní počasí. S touto tzv. balastní vodou se do útrob lodí nabere také obrovské množství organismů, především pak planktonních larev, vajíček či dor-

mantních stadií, které v trupu lodi v balastní vodě dlouhodobě přežijí. Když pak loď dopluje na druhou stranu zeměkoule, kde je naložena nákladem, balastní voda se vypustí i se spoustou organismů. Existuje řada druhů organismů, které se chovají jako nebezpečné invazní druhy, a rozšířily se právě balastní vodou. V Evropě je patrně nejznámějším takovým druhem sladkovodní mlž **slávička mnohotvárná (*Dreissena polymorpha*)**.

Zajímavým mechanismem, jak se mohou šířit invazní druhy mořských živočichů, je pak také jiná lidská činnost – umělé propojování oddělených částí světového oceánu. Světový oceán samozřejmě v principu rozdělen není, ovšem na některých místech světa rozděluje relativně malý kus souše oblasti oceánů, mezi kterými je, pokud se chceme pohybovat jen vodou, obrovská vzdálenost (třeba okolo celého kontinentu). Jistě vás napadne, že taková místa jsou na světě hlavně dvě – jde o Suezskou šíji, oddělující Rudé moře napojené na Indický oceán od Středozemního moře napojeného na Atlantik; a dále Panamskou šíji, oddělující Atlantik od Pacifiku. Obepnout na cestě z Evropy do Asie celou Afriku či se na cestě z Karibiku do Kalifornie trmácet skoro až k Antarktidě však není náročné jen pro volně žijící organismy. Lidé, neustále hledající ergonomická řešení pro vzkvétající námořní dopravu, proto během historie



oba jmenované úzké pásy souše prokopali a postavili zde námořní cesty – Suezský a Panamský průplav. Tím však (a to zejména v případě Suezského průplavu, neboť ten Panamský je aspoň uprostřed přerušen zdymadly a sladkovodním jezerem) otevřeli dveře také pro mnoho organismů, které najednou mohly migrovat z jedné strany na druhou – a spustili tak kolosální řetězec biologických invazí. Možná, že jste slyšeli o některých z nich – ve Středozemním moři jde třeba o případ **perutýna (*Pterois miles*)**, kterému navíc v šíření z Rudého moře do Středomoří napomáhá rychlé oteplování vod Středozemního moře, související s klimatickou změnou. Perutýn se v nově osidlovaných ekosystémech chová jako nebezpečný predátor a přirozených nepřátel moc nemá, protože je jedovatý. Mezi další invazní druhy, které se šíří Suezským průplavem, patří třeba některé ježovky či medúzy. Podobným problémem, jako je propojování oddělených moří, je pak umělé propojování různých říčních povodí. Tímto způsobem se do západní a střední Evropy rozšířily především druhy z úmoří Černého a Kaspického moře, tedy z pontokaspického regionu. I to je jedním z důvodů, proč ochrana přírody tak moc brojí proti plánům na výstavbu kanálu Dunaj – Odra – Labe, legendární to sen některých smutných postav české porevoluční politiky. Pokud by tato obludná stavba vznikla, došlo by k dalšímu z mnoha propojení velkých evropských povodí, a zcela jednoznačně by se tak velkou měrou napomohlo šíření invazních druhů.

Zatím jsme v textu hovořili o mechanismech, jakými se invazní druhy šíří, a také o problémech, které mohou způsobit. Jakými způsoby se ale dá invazím zabránit, a co dělat, abychom zmírnili dopady těch invazí, ke kterým už došlo? Jeden z neefektivnějších nástrojů v boji proti již existujícím biologickým invazím jsme si už představili – je jím biologická kontrola, fungující na principu vysazení přirozeného nepřitele invazního druhu. Vedle biologického boje lze proti invazním druhům použít i klasické metody ochrannářského managementu krajiny, tedy především mechanicky invazní druhy z krajiny odstraňovat. Při boji s invazními rostlinami se také často uplatňují herbicidy, například známý glyfosát (Roundup). Ten je například v Česku efektivně využitelný v boji proti křídlatce či trnovníku akátu. U invazních dřevin napomáhá jejich managementu také speciální nástroj – arboricidní sekera, což je speciálně upravená sekera, jejíž ostří při záseku uvolňuje herbicid přímo do dřeva stromu. Cílená likvidace invazních druhů bez využití kvalitní biologické kontroly však bývá náročná, velmi nákladná a velmi často marná. I proto je velmi důležité snažit se biologickým invazím předcházet, a to pečlivou kontrolou dováženého zboží i chovu a pěstování organismů. V Evropské unii je kontrola v souvislosti s hrozbami zavlékání invazních druhů na relativně vysoké úrovni a některé druhy organismů například chovat či pěstovat nelze právě kvůli jejich invaznímu potenciálu. Ještě striktnější pravidla pro dovoz zboží, rostlin i živočichů pak mají státy, které s biologickými invazemi mají rozsáhlé problémy, tedy především Austrálie a Nový Zéland.

4.D AMERICKÝ BROUK – NEPŘÍTEL SOCIALISMU Biologické invaze často krom environmentálních otázek vstupují i do prostoru politiky. Ekonomické, sociální a hospodářské dopady biologických invazí jsou ostatně hlavním důvodem, proč se jimi lidé tolik zabývají (podobně jako je tomu u klimatických změn). Jeden takový případ, který se odehrál v čerstvě komunistickém Československu 50. let, je tak známý, zlidovělý a tragikomický, že jej musíme zmínit i zde. Nemluvíme samozřejmě o ničem jiném, než o invazi **mandelinky bramborové** (*Leptinotarsa decemlineata*) v Evropě. Mandelinka bramborová je skutečně významný invazní zemědělský škůdce, ohrožující produkci lilkovitých rostlin, především brambor. Pochází ze severní Ameriky, a krom jiného se stala vlajkovým druhem politické propagandy začátkem 50. let, kdy se začala masivně šířit i v Československu. K moci se tehdy zrovna dostali komunisté. Ti vymysleli k mandelince dezinformační příběh, že ji v Československu potají vysazují agenti ze Západu, jejichž cílem je poškodit vyspělé socialistické hospodářství, ochromit potravinovou produkci komunistického východního bloku, a vůbec – narušit báječně fungující lidově-demokratickou společnost. Propagandistická mašinerie kolem mandelinky bramborové byla skutečně kolosální. Na dochované reportáži Československého filmového týdeníku (dostupné na YouTube) si dodnes můžeme vychutnat absurditu i úpornost komunistické propagandy, vysvětlující, která „špióni rozšiřují mandelinku v krabičkách a lahvičkách“. Údajné šíření mandelinek je označeno za „kulturu atomových válečných paličů“ a v reportáži dokonce zazní: „Vypořádali jsme se s Horákovou, Peclem i spolčníky, vypořádáme se i s mandelinkou bramborovou, americkým broukem.“ Ušetřeny nebyly ani děti – krom celostátních pátracích akcí pro mládež pod heslem „do boje proti mandelince, zločinnému výsevu amerických imperialistů“ vznikla dokonce dětská kniha autora Ferdý Mravence Ondřeje Sekory *O zlém brouku bramborouku*, kde je celý příběh polopatě odvyprávěn pro ty nejmenší budovaly míru. Na poslední stránce vidíme půvabnou ilustraci mandelinky v entomologické krabici, vedle které se na špendlíku skví ještě letadélko v amerických barvách. Komentář pod obrázkem hlásá: „Naše talíře budou v bezpečí, až zničíme i tu poslední mandelinku. A svět, ten si oddychne, až budou zničeni také poslední nepřátelé míru.“

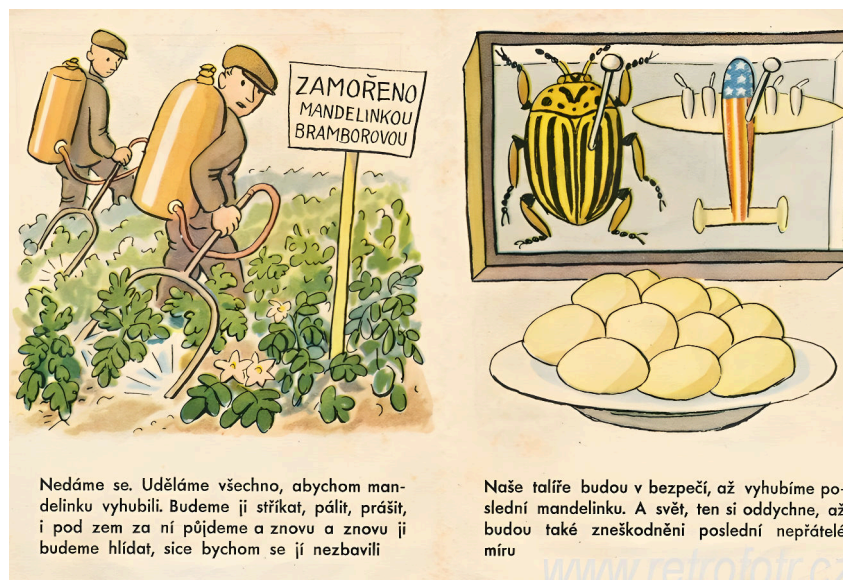
Pravda je samozřejmě, jak už to u propagandistických historek sovětské tradice bývá, úplně jiná a mnohem jednodušší. Mandelinka bramborová se nejprve v 19. století masivně rozšířila po Severní Americe – původně se jednalo, paradoxně, pravděpodobně o endemita na území státu Colorado. Kolem roku 1875 se s námořní dopravou dostala do Evropy a začala se šířit z přístavů v Německu a dalších zemích. Ve dvacátých letech už byla invazním škůdcem ve Francii, na našem území se poprvé objevila roku 1945. Její

...

...

významný nástup se tedy překrývá s poválečnou expanzí jiného invazního fenoménu – sovětské komunistické ideologie. Její protagonisté dovedli jen náhodnou koincidence využít ve svůj prospěch. Žádní američtí špioni, západní spiklenci ani jiní imperialisté tedy v příběhu roli nehrají. Asi měli zrovna na práci nějaké důležitější věci.

Pro podrobnější čtení o tomto zajímavém příběhu doporučujeme detailní článek z pera Ústavu pro studium totalitních režimů: Kampaň proti „americkému brouku“ a její politické souvislosti.



Obr. 4.2: Ukázka propagandistického textu z leporela *O zlém brouku bramborouku* od Ondřeje Sekory z 50. let.

4.2 Nezvaní hosti při páření, v příbytcích a v rodinách

O nezvaných hostech narušujících osobní prostor organismů jste se již dočetli v předchozí části. Paraziti, komenzálové a další všetečná havěť však nepronikají jen do organismů, ale rádi se vetrou i do příbytků, teritorií a společenstev jiných či stejných druhů nebo se potají vloží do aktivit, jakými je třeba cizí páření. Tato část bude tedy věnována nejen nezvaným nájemníkům, ale také různým nájezdníkům, zlodějkům a těm, kteří se snaží dostat své geny do další generace pomocí různých alternativních strategií.

4.2.1 Nezvaní hosti v teritoriích

Začneme obecně u živočichů, kteří obhajují svá teritoria. Půjde pouze o drobnou ochutnávku, pro detailnější přehled toho, co všechno mohou být teritoria, jak mohou být značena a jak obhajována, odkazujeme čtenáře na **přípravné texty 47. a 48. ročníku BiO**.

Hájit teritorium je možné proti příslušníkům stejného druhu, ale i proti jiným živočichům. Samci včel vlnařek (*Anthidium*) a některých jim příbuzných rodů hlídkují v teritoriích okolo kvetoucích rostlin. Tam samice létají sbírat pyl a nektar, a také se tam páří se samci. Samci ostrými trny na konci zadečku agresivně napadají a vyhánějí jiné samce z teritoria. Kromě toho útočí i proti jiným včelám a dalším opylovačům. Podobné výpady mohou podnikat i proti malým ptákům, zejména kolibříkům.

Z hlediska vetřelce, který omylem či záměrně vnikl do cizího teritoria, je důležité rozlišovat, jaké riziko mi hrozí. Můžu být jen vyhnán, ale můžu být i zabit. Například mladí jedinci kivi okaritského (*Apteryx rowi*) riskují smrt při výpravě do teritoria patřícího páru cizích jedinců. Obrana teritoria i útěk zároveň stojí energii a čas. Zejména u samotářských živočichů s dobře vymezeným teritoriem se proto můžeme setkat s tzv. **dear enemy efektem** (efekt „drahého“ či „hýčkaného“ nepřítele). V případě tohoto efektu živočichové, jejichž teritoria sousedí, reagují na své sousedy méně agresivně než na příslušníky stejného druhu, kteří jsou přivandrovalci z větší dálky. Evolučně jde o výhodný stav – nemusím plýtvat energií kdykoliv se soused přiblíží k hranici teritoria nebo ji překročí, protože vím, že nejde o nájezdníka. Dear enemy efekt je znám u řady druhů ptáků, kde zpěv souseda dráždí samce méně než zpěv cizince, který potenciálně přichází uzurpovat teritorium. Detailně byl dear enemy efekt studován například u skřivanů polních (*Alauda arvensis*), ale popsán byl i u plazů (např. anolis šedý, *Anolis sagrei*), obojživelníků (např. skokan štíhlý, *Rana dalmatina*), paprskoploutvých ryb (např. halančíkovec diamantový, *Cyprinodon variegatus*, zejména v nepřítomnosti samic) a také u řady bezobratlých včetně mravenců a termitů. Nakonec, něco podobného můžeme pozorovat i u lidí. Když vím, že chlapec, co přiběhl do mé zahrady, je sousedovic malý Mirek, kterému se tam znovu zakutálel fotbalový míč, tak budu pravděpodobně výrazně více v klidu, než když se mi bude po zahradě potulovat cizí člověk.

Na druhou stranu se můžeme setkat i s opačným případem sousedů, kteří jsou značně nepříjemní. Pokud mi soused občas zajde na zahradu krást švestky, dávalo by smysl, že na něj budu agresivnější, případně budu na sledování jeho aktivit vynakládat více energie než na sledování neznámého člověka, který si přes můj pozemek jen zkracuje cestu. A opravdu, i tento tzv. **nasty neighbour efekt** (efekt nepříjemného souseda) můžeme v přírodě pozorovat. Týká se typicky případů, kdy hrozí krádež zdrojů z teritoria. Pravděpodobným viníkem je v takovém případě ten, kdo to má blíž, tedy soused. Efekt byl popsán například u africké myši čtyřpruhé (*Rhabdomys pumilio*), kde dospělé potomstvo žije v teritoriu společně s rodiči a celá skupina se podílí na ochraně teritoria, a to zejména před samci ze sousedství, kteří by se v ne-

pozorované chvíli mohli pářit se samicemi vůdčího samce. Podobný efekt byl popsán i u mravenců krejčíků (*Oecophylla smaragdina*), kteří vykazují vyšší agresivitu vůči dělnicím ze sousedních kolonií než z kolonií vzdálených.

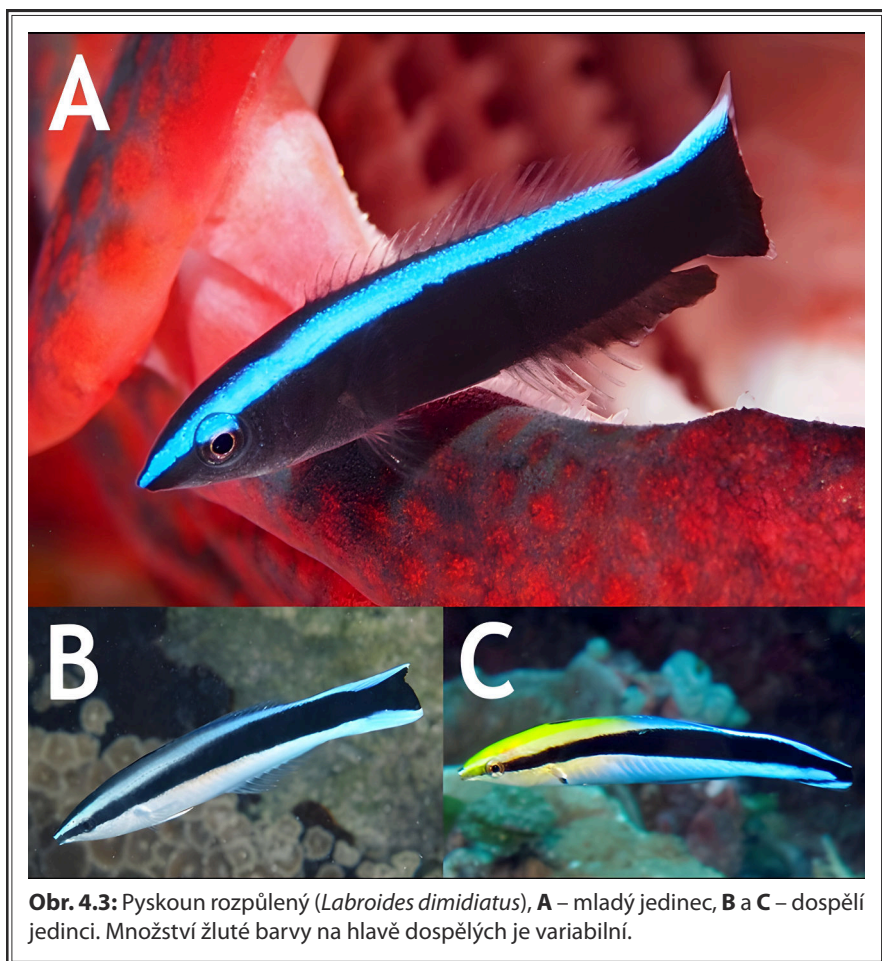
Prekérní případ spojený s teritorialitou nastává v situacích, kdy je jedinec ve-třelcem v teritoriu od narození. To je příklad řady korálových ryb žijících v haré-mech patřících samcům, jako je tomu např. u známých ryb čističů, pyskouna rozpů-leného (*Labroides dimidiatus*) či pyskouna havajského (*Labroides phthirophagus*). Dospělci pyskounů agresivně odhánějí mladé jedince, kteří mají zbarvení stejné s do-spělci. Řešením pro mláďata je tak stát se neviditelným v očích dospělých. K tomu stačí používat jiné zbarvení, než má rodičovský druh, a tvářit se tedy jako jiná ryba (**obr. 4.3**). Mláďata u těchto druhů a některých dalších pyskounů navíc mají schop-nost opakovaně přepínat mezi mláděcím a dospělým zbarvením. Ryby, které se ne-chávají čistit pyskounem havajským, výrazně častěji žádají čištění od ryb s dospělým zbarvením. Mladí pyskouni tedy neustále balancují mezi skrýváním se před agresí starších pyskounů a mezi hladem, který je žene k přepnutí do dospělého zbarvení, jež je lákavější pro zákazníky lačné očišty.

Možnost udělat se neviditelným pro potenciálního agresora využívají také ná-vštěvníci a obyvatelé (paraziti) hnízd samotářských i sociálních skupin hmyzu. Vzhle-dem k tomu, že v mraveništích, termitištích, a dalších hnízdech bývá tma, jde větši-nou o adaptace týkající se tvaru nebo pachu těla. Tvar celého těla nebo alespoň jeho části může připomínat hostitele. Situace s pachem je však složitější a v detailu bude probrána v podkapitole 4.2.4 o sociálních parazitech. Zde jen v krátkosti zmiňme, že někdy vetřelci stačí ztratit svůj pach, aby se stal pro hostitele neviditelný. Další mož-ností, jak uniknout pozornosti, je pořídit si pach specifický pro hostitele. Typicky více specializovaní paraziti se s ním již vylíhnou nebo mají alespoň schopnost produkovat potřebné látky, které na sebe pak natrou, případně mohou svůj pach přizpůsobit kon-krétnímu hostiteli. Takto fungují např. pavosíci (*Polistes*, podrod *Sulcopolistes*), kteří přizpůsobí svůj pach některému z hostitelských druhů do několika dnů. Jiní paraziti si musí pach opatřit brutálnější cestou – ulovit alespoň jednoho příslušníka kolonie, do které se chtějí prodrat, a potřit se jím.

Na skrytí se před zraky hostitele – tentokrát doslovné a ne čichové – vsadily také některé kukačky někdejšího rodu *Chalcites* (dnes v rámci rodu *Chrysococcyx*), které parazitují u hostitelů, jež si staví vakovitá, kulovitá či jinak krytá hnízda. Kukačky zde nenapodobují vejce hostitele (strategie mimikry), ale produkují tmavě zelená či hnědá vejce, která v tmné dutině hnízda jednoduše nejsou vidět (strategie krypse). Parazitům sociálního hmyzu i kukačkám bude věnována pozdější část této kapitoly, proto je zde nebudeme rozebírat detailně.

4.2.2 Nezvaní hosti při páření

Specifickým typem „neviditelnosti“ je i napodobení zbarvení samic nebo mláďat vlastního druhu samci, kteří chtějí být nenápadní. Znamená to tedy, že v takových populacích najdeme dospělé samce, kteří mají zbarvení jako samice nebo jako nedo-



Obr. 4.3: Pyskoun rozpůlený (*Labroides dimidiatus*), **A** – mladý jedinec, **B a C** – dospělí jedinci. Množství žluté barvy na hlavě dospělých je variabilní.

spělý jedinec. Jde o součást **alternativní evolučně stabilní strategie** – tedy takové strategie předávání genů do další generace, která nebývá úplně mainstreamovou, ale která může dobře fungovat, pokud ji provozuje určité procento jedinců.²¹ Alternativní strategie tohoto typu se obvykle vyskytuje tam, kde jeden dominantní samec oplodní velké množství samic a menší či slabší samci jsou bez šance se samicím zalíbit nebo se k nim probíjet. Pokud však budou vypadat a ideálně se i chovat jako

²¹ Procento může být dáno napevno nebo pouze vyjadřovat, jak často živočich danou strategii zvolí. Pokud by byly dvě strategie v populaci být červený (75 %), nebo zelený (25 %), tak v populaci můžeme najít organismy s pevně daným zbarvením v tomto poměru, nebo organismy schopné barvoměny, které budou v 75 % času zbarveny červeně a ve zbylých 25 % přepnou na zelenou. Zájemce o detailnější pohled odkazujeme na libovolné pojednání o teorii her v evoluční biologii.

samice, tak je dominantní samec nejspíše nechá na pokoji a nebude na ně útočit ani pokud se přiblíží k pravé samici či nakladeným vajíčkům.

Tuto strategii používají např. samci sépie vějířovité (*Sepia apama*), kteří v přítomnosti silnějších soků mění zbarvení a tváří se jako samice. Mimeze druhého pohlaví byla popsána i u řady ryb, například u žirardinky *Girardinichthys multiradiatus*, kde se u samců, kteří byli poraženi v souboji s jiným samcem, vytvoří na břiše výrazná černá skvrna typická pro březí samice. Dále byla tato strategie popsána např. u slunečnice obecné (*Lepomis macrochirus*) nebo u kněžíka dvoupruhého (*Thalassoma bifasciatum*). U něj mají samci napodobující samice velmi podobnou expresi genů v nervové soustavě, a tedy v podstatě „samičí“ mozek.

Samec, využívající alternativní strategii vydávání se za někoho jiného, se obecně označuje jako **sneaker** („plížíl“, i v češtině se však používá anglický termín). Stejně označení se používá i pro samce, kteří nenapodobují samici, ale kteří jsou jen drobní a nenápadní a přiletou se k páření (z velké části jde o kontinuum strategií). Se sneakery se setkáme i u našeho lososa obecného (*Salmo salar*) nebo pacifických lososů (rod *Oncorhynchus*)²² – zde jde typicky o samce, kteří zůstávají ve sladkých vodách, nebo kteří z moře připlouvají o rok dříve než klasičtí velcí samci.

Se strategií sneakerů se setkáváme i u dalších skupin mimo ryby. Vedle samotné nenápadnosti, umožňující se nepozorovaně zúčastnit pářícího aktu, může být strategie doprovázena i čistě mechanickými důvody. U vrubounovitých brouků lejnožroutů (*Onthophagus*) mají samci výrazné rohy na hlavě, které využívají k soubojům o samice. Vítězný samec následně hlídá vchod do nory, kterou hloubí samice. Drobnější samci s menšími rohy nebo bez rohů, kteří připomínají samice, nemají možnost samici vyhrát v souboji. Nezbyvá jim tedy nic jiného, než zvolit alternativní strategii a v nepozorované chvíli proklouznout do nory nebo si do ní vyhrabat boční vchod. V obou případech se jim hodí, že se jim nepletou velké rohy, se kterými se v podzemí obtížně manévruje.

Předešlé příklady nám dokumentovaly způsoby vnitrodruhového sexuálního parazitismu, který je samozřejmě intuitivnější, neb nekalému činu nestojí v cestě reprodukční bariéry, které se přirozeně mezi jedinci rozdílných taxonů vyskytují a brání jejich křížení. Příkladem parazita využívajícího pohlavní buňky jiného druhu jsou samičky invazního karase stříbritého (*Carassius gibelio*, **obr. 4.4**), které kradou spermie ostatních kaprovitých ryb. K čemu jim ale spermie jsou? Spouští embryogenezi. Spermie má pro běžné vajíčko dva hlavní významy – dodává polovinu genetické informace nového jedince a zároveň pomocí různých procesů spouští vývoj zárodku (embrya). Je to záruka, že se vajíčko nezačne dělit s jednou sadou chromozomů (pohlavní buňky jsou typicky **haploidní** = mají poloviční sadu proti ostatním tělním buňkám). Samičky invazního karase ale produkují vajíčka s kompletní (triploidní) genetickou informací a jediné, co potřebují k nastartování metabolismu vajíčka a zahájení vývoje

²² Pacifictí lososi jsou ti známí lososi z dokumentů, kteří táhnou z moře a na konci své anadromní migrace masově hynou, na rozdíl od našich lososů, kteří se mohou třít opakovaně.

zárodku, je kontakt se spermii. No a k tomu jim dobře poslouží spermie jiných druhů, a dokonce i rodů kaprovitých ryb. Konkrétně v českých vodách může využít karas stříbřitý k aktivaci vajíčka spermie od: karase obecného (*C. carassius*), kapra obecného (*Cyprinus carpio*), plotice obecné (*Rutilus rutilus*), cejna velkého (*Abramis brama*), cejnka malého (*Blicca bjoerkna*), jelce jesena (*Leuciscus idus*), nebo lína obecného (*Tinca tinca*).

Tomuto procesu, kdy samičky využívají spermie pouze k aktivaci, se říká **gynogeneze** (obr. 4.5) a v přírodě se vyskytuje zpravidla jako důsledek hybridní události (křížení s jiným druhem). Následkem gynogeneze dojde ke změně počtu chromozomů a samička produkuje vajíčka s neredukovaným počtem chromozomů. To je případ i invazního karase stříbřitého. Ten nemá obvyklé dvě sady chromozomů ($2n$, diploidní buňky), ale tři sady chromozomů ($3n$, triploidní buňky). Ve standardní situaci má samička dvě sady chromozomů. Při oogenezi (vzniku vajíčka) v meióze dochází k redukčnímu dělení, při němž se stejné chromozomy párují a řadí uprostřed buňky, aby mohly být rovnoměrně rozděleny do (dvou) buněk dceřiných. U triploidního jedince však přebývá třetí sada chromozomů a není tak možné genetickou informaci mateřské buňky rovnoměrně rozdělit. To v konečném důsledku vede k produkci vajíček bez prodělání redukčního dělení, které pak mají kompletní genetickou informaci. Může se tak zdát, že gynogeneze (a partenogeneze) je v podstatě pro triploidního karase nutností, nicméně ukazuje se, že ryby mohou mezi pohlavním a nepohlavním rozmnožováním střídát. Zároveň se ukazuje, že i při gynogenezi může dojít k přenosu některých genů ze spermie do genofondu potomstva.

Vedle karase stříbřitého byla gynogeneze v přírodě pozorována u hybridního druhu živorodky *Poecilia formosa* nebo některých hybridních zástupců ocasatých obojživelníků, konkrétně axolotlů (*Ambystoma*). U nich se vyskytují diploidní i po-



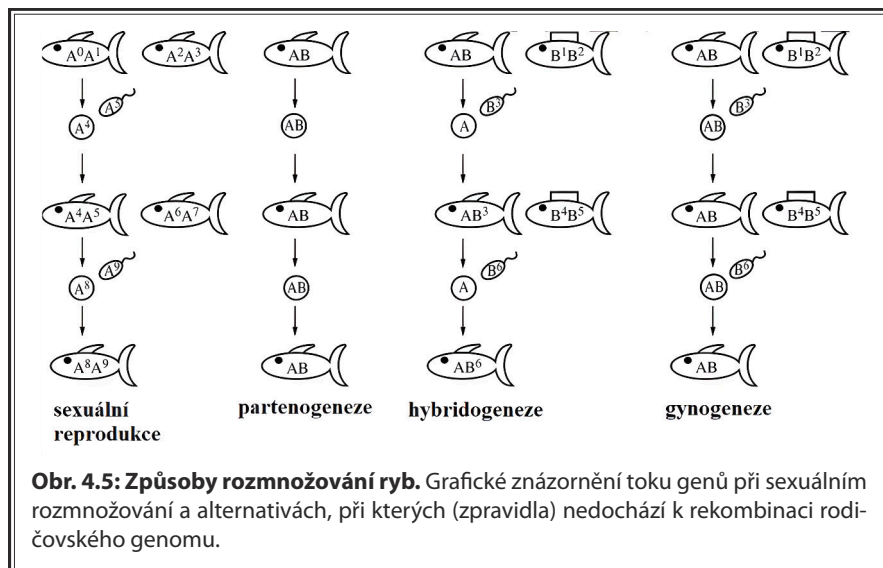
Obr. 4.4: Karas stříbřitý (*C. gibelio*)

lyploidní linie (dvě z nich byly dříve považovány i za druhy, dnes však mluvíme jen o řadě různých biotypů) gynogeneticky parazitující minimálně na 5 druzích. Kromě gynogeneze však hybridní umí také nechat svá vajíčka normálně oplodnit a případně i zahodit část svého vlastního genomu. Celý systém rozmnožování se u těchto axolotlů někdy označuje jako kleptogeneze.

Kromě toho, že se v přírodě přirozeně vyskytují gynogenetické organismy, je gynogenezi možné navodit i uměle. V akvakultuře se využívá uměle indukované gynogeneze k fixování kýžených vlastností v populacích produkčních ryb (rámeček 4.E).

Jak souvisí gynogeneze se sexuálním parazitismem? Odpověď je nasnadě. Spermie, které samice karase stříbřitého využívají k aktivaci svých vajíček, nejsou logicky dostupné k oplození vajíček vlastního druhu. Naše kaprovité ryby se páří neorganizovaně v hejnech a jsou tak pro tento typ parazitismu snadným terčem. Karasům (stejně jako jiným kaprovitým rybám) dozrávají navíc jikry v průběhu celé reprodukční fáze roku, a tak není možné, aby se ostatní ryby od karasů izolovaly jinou dobou tření. Celý efekt je umocněn tím, že se v populacích karase stříbřitého vyskytují převážně samice. V konečném důsledku je tak dopad přítomnosti karase stříbřitého na populace ostatních ryb masivní. Tím, že se v populaci trvale udržuje vysoký poměr samic, dochází k velmi rychlému množení. Zároveň čím početnější je populace karase, tím více je vyčerpáván reprodukční potenciál ostatních druhů kaprovitých ryb.

Nakolik gynogeneze umožňuje karasovi se rychle množit na úkor ostatních příbuzných druhů, nese s sebou i podstatnou nevýhodu. Vzpomeňte si na kapitulu o vi-rech a způsobu jejich infekce přes receptory na membránách hostitelských buněk. Tyto receptory, stejně jako ostatní proteiny, jsou kódovány v genech. Geny se v rámci



4.E GYNOGENEZE V AKVAKULTUŘE Jak jste se již dočetli, gynogeneze našla uplatnění v produkčním chovu ryb a je lidmi indukovaná uměle ve snaze zachovat kýžené vlastnosti chovaných ryb. Při gynogenezi vznikají klony matky, neboť genetická informace potomků není obohacena o geny otce a potomci tak dědí veškeré vlastnosti po matce. Tato praktika je dobře prostudována u lososa obecného (*Salmo salar*), jehož chov má tradici již od 60. let minulého století a v současné době je většina produkována v rybích farmách.

K oplodnění jiker se používají spermie vystavené UV záření. Tím je poškozena jejich DNA (viz **brožura 57. ročníku BiO**). Díky tomu spermie spustí embryogenezi (rýhování vajíčka), ale nepřispívá do genofondu potomků. Možná si teď říkáte: No jo, ale to bude mít nový jedinec jen polovinu chromozomů. Proto je tepelným nebo tlakovým šokem zabráněno dělení oocyty (samičí pohlavní buňky, ze které redukčním dělením vzniká vajíčko = jikra). Ten si pak ponechá obě sady chromozomů a výsledný potomek zdědí kompletní genetickou informaci po své matce – je prakticky jejím klonem a má všechny její vlastnosti.

Jak bylo psáno výše, i při gynogenezi může dojít k přenosu genů ze spermie. Navíc existuje riziko, že některé spermie nebudou dostatečně ozářeny. Proto se k oplození používají spermie lososovi příbuzného druhu, který při hybridizaci s lososem neprodukuje životaschopné potomstvo.

populace sexuálně rozmnožujících organismů vyskytují v různých variantách (alelách). Při pohlavním rozmnožování získají potomci alely jak od otce, tak od matky, a proto jsou receptory buněk nepřibuzných jedinců do určité míry odlišné. Tato variabilita komplikuje šíření viru, neboť sada receptorů a koreceptorů na jeho kapsidě, která dobře pasuje k buňkám jednoho jedince z populace, nemusí být tak dobře kompatibilní s buňkami jiného jedince. V případě, že se celá populace skládá z geneticky totožných jedinců (klonů), jsou i receptory buněk prakticky identické. Vir, který se uchytí v jednom jedinci, je tak velmi kompetentní k napadení všech ostatních v populaci. Populace gynogeneticky množícího se karase stříbřitého jsou proto více náchylné k virovým nákazám.²³

Na závěr, když byl karas stříbřitý veřejně uznán vinným, je třeba zmínit důležitý fakt. Jak bylo řečeno, charakteristika výše uvedená se týká ryb, které jsou potomky člověkem zavlečených triploidních karasů stříbřitých. Tato polyploidní linie vznikla pravděpodobně hybridizační událostí v Číně. V Evropě byla poprvé pozorována na Dunaji v 40. letech minulého století. Vedle karase stříbřitého bylo na území Evropy zavlečeno několik dalších druhů karasů a za původního byl dlouho považován pouze karas obecný (*Carassius carassius*). Ukázalo se však, že na území Evropy se skutečně

²³Tuto obecnou problematiku přirovnává Matt Ridley ve své knize *Červená královna* k principu zámku a klíče. Hostitel má zámek (veškerá obrana, která musí být prolomena), zatímco parazit se pokouší nalézt klíč, jakým daný zámek odemkne (tedy např. způsob, jak se navázat na hostitelský receptor a koreceptor).

4.F „NAŠI KARASI“ Zastavme se ještě na chvíli u složení karasů v našich vodách. Dlouho známým a dobře popsáným původním druhem na území Evropy je karas obecný (*Carassius carassius*), který se sem dostal z Asie přes Sibiř v dobách meziledových. Zbytek karasů ze záchytů na území Evropy i Česka byl řazen do jednoho druhového komplexu karase zlatého (*Carassius auratus*), kam patřily dnes již samostatné druhy:

- Karas zlatý (dříve *Carassius auratus auratus*, dnes již pouze *Carassius auratus*), jinak také zvaný zlatá rybka, je jednou z nejstarších domestikovaných ryb. V 17. století byl z Číny dovezen do Evropy, kde se ho daří od 18. století úspěšně vytírat.
- Karas gimbuna (*Carassius langsdorfii*), jehož rozšíření a status v Evropě je do značné míry stále neznámou, ale také u něj byla pozorována gynogeneze.
- Karas stříbřitý (*Carassius gibelio*), u kterého se však ukázalo, že pod jedním názvem se nacházejí dvě linie, z nichž jedna je pravděpodobně původní na území Evropy v oblasti Pobaltí a Slezska. Tento karas byl popsán i ve starém přehledu ichtyofauny Německa. Druhá linie zahrnuje populace invazních triploidních samic a byla poprvé sledována v polovině 20. století v Dunaji, odkud se rozšířila do celého makroregionu.

V současné době je povědomí o rozšíření jednotlivých druhů značně kusé. Jisté však je, že z karase obecného, coby hojného zástupce naší ichtyofauny, se stal kriticky ohrožený druh.

nachází ještě jeden druh původního karase, který byl v historické literatuře označován také jako karas stříbřitý. Tento druh má klasicky 2 sady chromozomů, rozmnožuje se sexuálně a jeho předpokládaný historický areál rozšíření bylo Pobaltí a Slezsko. Tedy ne každý karas stříbřitý musí být nutně sexuální parazit. Podmínkou sexuálního parazitismu karase stříbřitého je zmnožení sad chromozomů, které způsobuje, že samičky pak produkují vajíčka, u nichž neprobíhá redukční dělení (mají stejný počet chromozomů jako somatické = tělní buňky). Tato vajíčka pak stačí pouze aktivovat spermií od některé kaprovité ryby.

Specifickou „krádež“ spermatu (tentokrát na *vnitrodruhové* úrovni), která znevýhodňuje jiné samce, můžeme najít také u některých ocasatých obojživelníků. Například samci některých axolotlů (*Ambystoma*) nešetří svými spermatofory (balíčky spermií na slizovité stopce) a snaží se jimi překrýt spermatofory cizí.²⁴ U severoamerického čolka zeleného (*Notophthalmus viridescens*) zase někteří samci v období pá-

²⁴ Zde se nabízí srovnání s rozmnožovací strategií našich čolků, kteří naopak produkují jen několik málo spermatoforů, ke kterým samice navádějí pomocí sofistikovaných tanců.

ření šfouchají do jiného samce při námluvách podobně, jako to dělá samice. Ošálený samec následně naprázdno naklade spermatofor a poté musí chvíli čekat, než se mu vytvoří nový. Samec napodobující samici tak může přebrat skutečnou samici a dál ji namlouvat, dokud samice nepřijme jeho vlastní spermatofor.

Spermatu soka je dokonce možné zbavit se i poté, co jej samice přijala. Někteří ptáci takto klovou samici do kloaky, aby vystříkla sperma z případného předchozího páření. Ještě sofistikovanější systém mají motýlice (*Calopteryx*), u kterých se předpokládalo, že výběžky na penisu samce slouží k mechanickému vymetání spermatu ze spermatéky samice. Problém je v tom, že tak daleko nedosáhnou. Zdá se, že výběžky místo toho specificky stimulují určité části samičího reprodukčního ústrojí. Stejně části stimuluje i vajíčko přicházející z vaječníků, které má být oploženo spermatem uvolněným ze spermatéky. Stimulace výběžky tedy vede k tomu, že sperma uložené z páření s jiným samcem je vypuštěno naprázdno.

Výše popsané případy z velké části zahrnovaly více či méně sofistikované mechanismy, jak využít páření ostatních k vlastnímu prospěchu. Již zmiňovaní sneakeři mohou být považováni za podtyp nebo analogii **satelitních samců**, tedy takových samců, kteří se zdržují poblíž dominantních samců a ve vhodné chvíli odchytávají samice stahující se za dominantním samcem nebo od něj odcházející. Některé samice se páření se satelitním samcem nebrání a potenciálně ho mohou i vyhledávat v kombinaci s dominantním samcem; tak je tomu například u bahňáků jespáků bojových (*Philomachus pugnax*). Jindy může jít spíše o násilné uchvácení nebo až znásilnění, jak je tomu u řady žab.

Zde je dobré si uvědomit, o co všechno se hraje. Triviální odpověď je, že o otcovství potomstva – samcům nevyhovuje, když část potomstva, která mohla být jejich, jejich není. Dál je v sázce energie a bezpečnost. Žabák, který potichu čeká někde ve skrytu, nemusí plýtvat svou energií na lákání samic kvákáním a zároveň nevystavuje sám sebe riziku, že bude uloven predátorem, který si ho najde po zvuku. Při znásilnění se však hraje ještě o jednu věc, a to je kvalita potomstva. Znásilnění proto není jen záležitostí satelitních samců, ale obecně nastává kdekoliv, kde je samice vybírává a kde se tedy snaží sehnat si co nejlepšího samce (v nejlepší kondici a pravděpodobně s nejlepšími geny, nejatraktivnějšího pro jiné samice, nebo třeba samce, který umí dobře shánět potravu nebo stavět hnízdo). V případě znásilnění ztrácí jak dobré geny, které mohli její potomci nést, tak i potenciální pomoc s péčí o potomstvo, kterou mohla dostat. Není proto divu, že samice se všemi možnými mechanismy brání znásilnění, a potenciální násilníci se chtějí jakoukoliv novou obranu prolomit nebo obejít. Ilustrujeme si to na dvou příkladech: na kachnách a potápnicích.

U kachen vznikl v odpověď na časté pokusy o znásilňování ze strany samců důmyslný trik: došlo k prodloužení samičích pohlavních cest, stočení do spirály a vytvoření různých bočních slepých chodeb. Při pokus o páření od násilníka stáhne kachna svaly, čímž takřka znemožní útočnickovu penisu proklouznout labyrintem. Odvetou

kačerů je prodloužení penisu a jeho zatočení do vývrtky, která je lépe uzpůsobená na pronikání zatočenou pohlavní soustavou (**obr. 4.6A**).

Potápníci (Dytiscidae) se páří tak, že samec se přichytí přísavkami předních končetin na krovky samice. Samice je přitom zatlačena pod hladinu, což při normálním páření nevadí. Při znásilnění jiným samcem se z toho však stává účinný donucovací prostředek, protože pokud samice páření odmítne, bude utopena. Reakcí samic zde bylo znesnadnění přichycení přísavek na krovkách. K tomu stačí mít rýhované či žebrované krovky. Samčí odpověď na sebe nenechala dlouho čekat. Samci vyměnili velké přísavky vhodné k přichycení na hladké krovky za přísavky o něco menší a početnější, které mohou nasednout i na zvlněné krovky. Evoluce pak tlačí samice k vyvinutí ještě strukturovanějších krovek, a následně samce k tvorbě ještě rafinovanějších přísavek (**obr. 4.6B**).

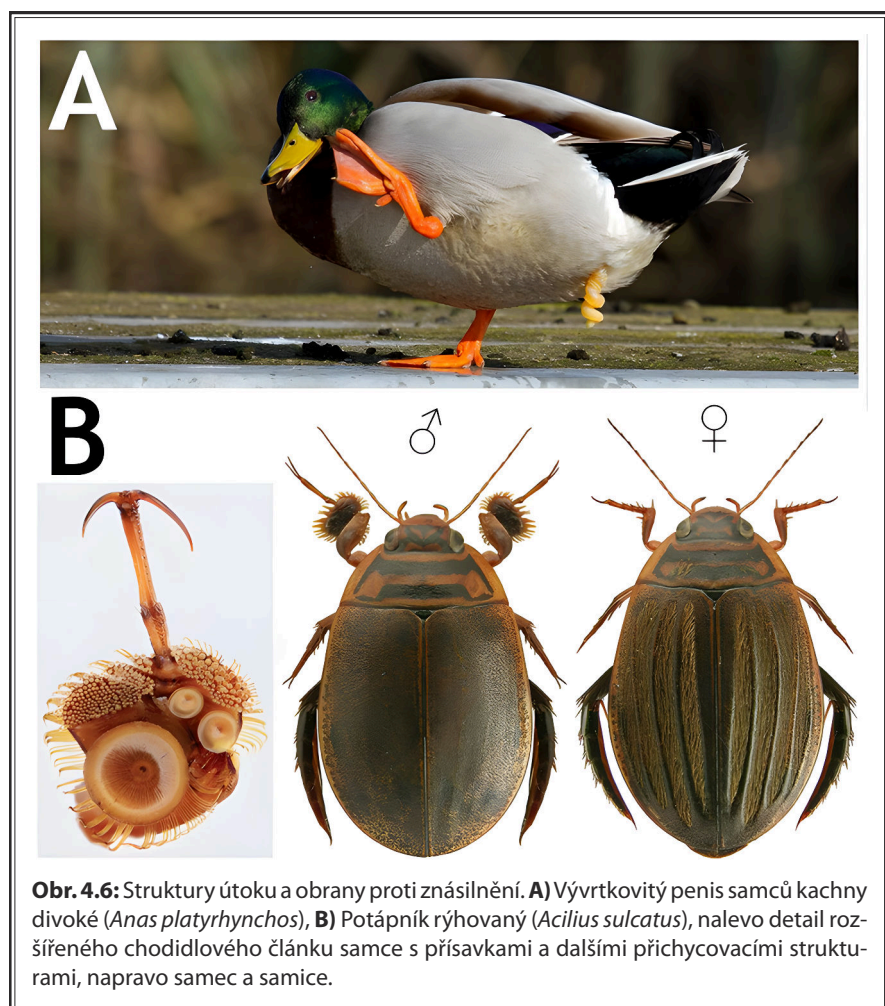
Na závěr zmíníme ještě jeden bizarní příklad, kdy je „znásilnění“ normou (ve skutečnosti jde o **traumatickou inseminaci**, tedy probodnutí těla penisem a uvolnění spermatu na víceméně libovolném místě). Řeč je o páření některých ploštěnek, které jsou hermafroditní. Dva jedinci zde šermují penisy a soupeří o to, kdo oplodní koho. Důvod je opět energie a počet potomků; ten, kdo při inseminaci zaujme roli samce, se může následně odplazit dál a zkusit štěstí ještě jinde. Oplodněný jedinec zaujímá roli samice, která je energeticky výrazně náročnější a neumožňuje již další zálety a plození dalšího potomstva.

Od výše uvedeného by šlo pokračovat k tématu přebírání harémových skupin u různých zvířat, např. lvů, a s ním spojenými adaptacemi a jevy, jako je **infanticida** (vraždění potomstva zplozeného předchozím majitelem harému, prováděná typicky proto, aby se samice dostaly dříve do říje). Pro množství příkladů a detailní popis mechanismů, které překračují rámec této brožury, odkazujeme čtenáře na již zmiňovanou **brožuru 47. ročníku BiO**, případně na knihu *An Introduction to Behavioural Ecology* z doporučené literatury či jinou sociobiologickou literaturu.

4.2.3 *Nezvaní hosti u stolu a v hnízdech*

Nyní již opustíme témata spjatá s teritorialitou a různými formami sexuálního parazitismu a podvodnictví, a přesuneme se dál, a to ke krádežím. Krást jdou v přírodě různé komodity, třeba i mláďata vlastního druhu. To provozují austrálští pěvci kavčíci bělokřídli (*Corcorax melanorhamphos*), u kterých velikost skupiny pozitivně koreluje s pravděpodobností, že se hnízdění zadaří. Někdy proto odlákají čerstvě vylétlé ptáče z jiné skupiny, dokrmí ho a udělají si z něj jakéhosi sluhu, který pomáhá s výchovou mláďat skupiny. Výrazně běžněji se však kradou základní potřeby: potrava, stavební materiál, místa k hnízdění a další příbytky, případně je hostiteli na krku přenechán nějaký vyžírka. Parazity-zloděje můžeme označovat termíny **kleptoparazit** či **kleptobiont**, jejichž definice jsou v literatuře používány poměrně nekonzistentně. Kromě toho se můžeme setkat také s dílčím označením pirátství, **potravní parazitismus** či **hnízdni parazitismus**.

Potravní parazitismus je v přírodě extrémně rozšířeným jevem. Známý je u řady mořských ptáků (chaluhy, fregatky, rackové atd.), ale také u některých pavouků vykrádajících sítě jiných pavouků, u některých dravých ploštic či u hyen. Sofistikovaný systém krádeží si vyvinuly loupeživé včely z tribu Meliponini, z nichž je nejlépe prostudovaná *Lestrimelitta limao*. Ta si veškerý pyl a nektar obstarává přepadáváním hnízd příbuzných včel. Zde vypustí feromon, který slouží jako signál k opuštění hnízda. Hostitelské včely se tedy rozprchnou a *L. limao* je může bez problémů vykrást, a vzácně se v opuštěném hnízdě i zabydlet. Zneužívání varovných signálů pro vlastní zisk není omezené jen na včely. Sami jej někdy můžete pozorovat na krmítku, kdy ně-



Obr. 4.6: Struktury útoku a obrany proti znásilnění. **A)** Vývrtkovitý penis samců kachny divoké (*Anas platyrhynchos*), **B)** Potápník rýhovaný (*Acilius sulcatus*), nalevo detail rozšířeného chodidlového článku samce s přísavkami a dalšími přichycovacími strukturami, napravo samec a samice.

který z ptáků náhle vydá varovný signál, aby odehnal ostatní a měl potravu jen sám pro sebe.

Hnízdní parazitismus je v přírodě také velmi rozšířený, a to i uvnitř jednoho druhu. Setkat se s ním můžeme typicky u ptáků, kteří hnízdí blízko jeden druhého, např. u různých kachen či u vlaštovek. Vnitrodruhový hnízdní parazitismus pocho-pitelně nemůže být obligátní; kdyby všichni jen parazitovali, tak už by nikdo z nich neseděl na vejcích. Nicméně odložit si část vajec k někomu jinému a na zbytku svých vajec sedět je výhodné. Mláďata, která bych už neukrmil, mohu hodit na krk někomu jinému. Zároveň zvyšují pravděpodobnost, že pokud dojde k nějaké katastrofě (třeba predaci kunou nebo shození hnízda koštětem), tak mláďata odložená v jiném hnízdě přežijí a mé geny se dostanou do další generace skrz ně.

Vnitrodruhový parazitismus byl popsán i u čmeláků (*Bombus*), kde dělnice ob-čas zalétávají do cizích hnízd a kladou neoplozená vajíčka, ze kterých se následně vy-líhnou samci. Dále se parazitismus vyskytuje i mezi různými poddruhy včely medo-nosné. Dělnice včely medonosné kapské (*Apis mellifera capensis*) zalétávají do hnízd jiného poddruhu, *Apis mellifera scutellata*. Zde kladou diploidní vajíčka, ze kterých se líhnou samice, tedy další dělnice.²⁵ Dělnice hostitelského druhu je nechávají na po-koji díky pachové mimezi napodobující feromon královny poddruhu. Dělnice *A. m. capensis* mají rychlejší vývoj a zároveň se příliš nepodílí na sběru potravy. V hnízdě *A. m. scutellata* tak postupně narůstá procento cizích, nepříliš pracujících dělnic, až na-konec dojde ke kolapsu a hnízdo hostitelského druhu zaniká. Dělnice *A. m. capensis* poté letí hledat nové hostitelské hnízdo.

Mezidruhový hnízdní parazitismus také může být jen dodatečnou strategií (**fakultativní**), nebo může být **obligátní** – provozují jej všichni jedinci druhu a sami už ani nehnízdí. Poměrně často hnízdní parazit napadá blíže příbuzné taxony, v ex-trémním případě jen sesterský druh, ze kterého se vyštěpila linie, ze které se následně stal obligátně parazitický druh. Toto tzv. **Emeryho pravidlo** však neplatí obecně, jak uvidíme i na příkladech níže. Někteří hnízdní paraziti se vetrou prakticky kamkoliv, kam můžou. Např. kachnice černohlavá (*Heteronetta atricapilla*) parazituje u jiných kachen, ale také u lysek, racků či dravců.

Nejznámějším obligátním hnízdním parazitem je kukačka obecná (*Cuculus ca-norus*). Její životní cyklus je v základní podobě znám i široké veřejnosti. Samice v ne-střežené chvíli – či po vystrašení a odehnání hostitelů svým krahujícím vzhledem – obvykle odnese a sežere jedno hostitelské vejce a místo něj naklade vejce své. Celý tento proces může trvat jen několik málo vteřin, a to pravděpodobně proto, že se ku-kačka snaží vyhnout kontaktu s hostiteli, kteří často své hnízdo před kukačkou agre-sivně brání. Před nakladením vejce ho kukačky jeden den nosí a zahřívají uvnitř svého těla. Díky tomu má kukaččí embryo náskok ve vývinu a mládě se pak většinou líhne

²⁵ U eusociálních blanokřídlých někdy dělnice kladou vajíčka, která jsou neoplozená a haploidní, a ze kterých se líhnou samci. Jde o speciální typ partenogeneze zvaný arrhenotokie. U *A. m. capensis* se setká-váme se vzácnější situací – neoplozenými vajíčky, ze kterých ale vznikají diploidní samice (thelytokie).

jako první a do několika dní se pustí do vyhazování hostitelských vajec, případně čerstvě vylíhlých hostitelských ptáčat. Jak vejce, tak mláďata si naloží do speciálního důlku na zádech a postupně je tlačí a vzpírá, dokud je nepřehodí přes okraj hostitelského hnízda. Obvykle je kukaččí mládě úspěšné ve vyhození všech svých adoptivních sourozenců. Výjimkou jsou kukačky u rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*) hnízdícího v dutinách, a vzácně i kukačky u jiných ptáků, kde největší problém pro vyhazování údajně představuje strmost hnízdní kotlinky. V případě, že nějaké mládě hostitele není vyhozeno, je pak krmeno vedle kukačky. Jsou zdokumentovány i případy, kdy v hníždě byly přítomné dvě kukačky a hostitelská mláďata a hostitel je zvládl všechny zásobovat potravou. Experimentálně bylo však zjištěno, že kukaččeti vyrůstajícímu vedle hostitele se daří hůře. Zároveň i samotné vytlačovací chování stojí mláďata velké množství energie a zpomaluje jejich růst. Vytlačovat však stojí méně energie než vyrůstat s adoptivními sourozenci, a jak se zdá, jde o jediné rozumné řešení. Pokud by totiž samice kukačky při kladení svého vejce odstranila všechna hostitelská vejce, došlo by k opuštění hnízda, protože hostiteli se nevyplatí sedět na hníždě s pouze jediným vejcem.

Jakmile se kukačka vylíhne, tak ač vypadá jinak než hostitelská mláďata, hostitel ji nevyžene ani neopustí.²⁶ Naopak, kukačka bývá v jeho očích ideálním mláďetem, jehož intenzivní žadonění funguje jako **nadnormální podnět**, který hostitele tlačí k tomu, aby sháněl další a další potravu. Jde o podnět tak intenzivní a lákavý, že i cizí ptáci někdy přiletí kukačku nakrmit, třeba i na úkor vlastních ptáčat.

Na okraj je dobré poznamenat, že to, co platí pro kukačku obecnou, však zdaleka nejde zobecnit na kukačky obecně, natož na všechny ptačí hnízdní parazity. To, že téměř co jiný druh parazita, to unikát, si demonstrujeme dále. U asijských kukaček dříve řazených do druhu *Cuculus fugax* (nyní několik druhů v rámci rodu *Hierococcyx*) nežebra mládě o potravu s intenzitou několika mláďat. Místo toho se pravděpodobně snaží vyvolat u hostitelských ptáků dojem, že je s ním v hníždě i další hladové mládě. Toho dosahuje pomocí žlutě zbarvené kůže v ohbí křídla, která má podobné zbarvení jako vnitřek mláděcího zobáku. Když rodič-pěstoun přiletí na hnízdo s krméním, kukačče roztáhne křídlo a začne s ním třást, aby vyvolalo dojem pohybujícího se zobáku hladového mláděte. Iluze je to zřejmě více než dostačující. Pěstouni byli opakovaně pozorováni, jak se pokouší strčit ulovenou potravu do tohoto falešného zobáku.

Samice kukačky obecné si pamatují, pravděpodobně díky procesu **vtištění (imprinting)** na nevlastní rodiče, u kterého hostitelského druhu se vylíhly. To je nesmírně důležité, protože to, na co dlouhodobě parazitovani hostitelé hledí, aby se parazitaci kukačkou vyhnuli, jsou některé aspekty zbarvení vajec.²⁷ Hostitelé dokáží

²⁶Tedy, většinou, občas nemá vyhráno ani kukačče. Rákosníci obecní, ač kukačku nepoznají jako vetřelce, krmí libovolné mládě v hníždě jen necelé dva týdny. Malým rákosníkům tato doba stačí, malé kukačče však ne.

²⁷Mimo to může hostitelům (např. tuhykům rodu *Lanius*) pomoci i agresivní obrana jejich hnízda, která vede k zahnání nebo výjimečně i usmrcení hnízdního parazita.

poznat parazitická vejce, která se nápadně liší od jejich vlastních. Proto si paraziti v mnoha případech vyvinuli mimetická vejce, tedy taková, která napodobují vzhled vajec hostitele. U hostitelských druhů můžeme pozorovat, že zbarvení vajec se mezi jedinci v rámci jednoho druhu stává variabilnější (v porovnání s neparazitovanými druhy), a to proto, aby se kukačky nikdy nedokázaly specializovat na všechny jedince zároveň. Naopak vejce v jedné snůšce jsou si u hostitelů velice podobná, aby bylo snazší odhalit třeba jen trochu odlišné vejce parazita. Evoluce tedy vede k tomu, aby bylo zbarvení parazitických vajec co nejpodobnější hostitelským vejcím. To je umožněno právě specializací určitých samic kukaček (patřící ke stejné „rase“, tzv. gens) na jeden určitý druh hostitele.

Samci kukačky obecně na rozdíl od samic takto specializovaní nejsou a páří se i se samicemi, které vychoval jiných druh hostitele, než je samotné. Samci by tak mohli ředit jakoukoliv genetickou specializací související s hostitelskými vejci. Jenže neřídí. Trik se pravděpodobně skrývá v genetice určení pohlaví ptáků (alespoň se to dříve předpokládalo, viz dále). U většiny savců včetně člověka je samice charakterizována dvěma stejnými pohlavními chromozomy (gonozomy, XX), zatímco samec má dva různé gonozomy (XY). U ptáků je to obráceně. Zde má samec dva stejné gonozomy (ZZ) a samice dva různé (ZW). A právě na samičím W gonozomu jsou u kukaček některé geny zodpovědné za zbarvení vajec. Vzhledem k tomu, že se chromozom W předává jen po samičí linii, a stejnou cestou putuje i zkušenost, ke komu klást, se můžeme setkat s již zmiňovanými rasami (gentes) kukaček specializovanými zbarvením vajec na konkrétního hostitele.

Tak zní prostá a krásná pohádka, která však pravděpodobně sama o sobě nebude pravdivá. Do celé situace se totiž míchá mitochondriální DNA, která je také předávána po mateřské linii, a k tomu navíc, zdá se, hrají roli i geny na autozomech (tedy chromozomech, které nejsou pohlavními chromozomy). Problém zbarvení kukaččích vajec a hostitelské specializace je tedy složitější, než se zdálo, a nadále se kolem něj vznáší řada otazníků.

U jiných hnízdních parazitů, např. afrických vdovek (Viduidae) či amerických vlhvců rodu *Molothrus* si pak hostitelský druh pamatují obě pohlaví – u vdovek dochází k imprintingu hlasu pěstounského samce. U většiny druhů vdovek se samci naučí zpívat jako pěstounský astrild (Estrildidae), a samice se naučí preferovat samce, kteří zpívají jako pěstounský druh. Zároveň samice kladou vejce ke druhu, u kterého se vylihly. Občas se však stane, že se samice netrefí a snese vejce k jinému druhu. Pokud se zadaří, může se pak vytvořit nová izolovaná linie vdovek, ze které postupně vznikne nový druh specializovaný na předtím nevyužívaného hostitele.

Zdaleka ne všichni ptačí hnízdní paraziti vyhazují vejce či mláďata hostitele z hnízda, jako to dělá kukačka obecná. Parazitické medozvěstky (Indicatoridae)²⁸ patří do skupiny šplhaviců (Piciformes) kladou svá vejce především do hnízd jiných šplhaviců. Hnízda se zde nacházejí v dutinách, odkud ovšem mláďata vyhodit nejdou. Vylíhlé medozvěstky je proto vraždí srpovitým vaječným zubem. Ani všechny kukačky (Cuculiformes, řád obsahuje i neparazitické druhy) nevraždí hostitelská ptáčata. Velmi specifickou strategií v tomto ohledu používá kukačka chocholatá (*Clamator glandarius*) parazitující krkavcovité ptáky, především straku obecnou (*Pica pica*). Kukačka se zde chová jako mafián, který nechává alespoň část mláďat straky naživu. Mláďata a vejce hostitele zde však slouží jako rukojmí. Pokud straka vyhodí kukaččí vejce, pak kukačka snůšku zlikviduje a častěji se i vrátí, aby hnízdo parazitovala znovu. Zde je tedy ponechání kukačky v hnízdě jakousi formou výpalného. Existují však i hostitelé, pro které může být přítomnost parazita výhodná. Panamský vlhovec kaštanovohlavý (*Psarocolius wagleri*) toleruje ve svých hnízdech vejce a potažmo mláďata vlhovce velkého (*Molothrus oryzivorus*), která pomáhají očistit sama sebe i své adoptivní sourozence od ektoparazitických larev mouchy rodu *Philornis*. Pokud však mouchy nejsou přítomné, typicky v hnízdech vlhovců v blízkosti vosích hnízd, jsou vejce parazitického vlhovce vyhazována z hnízda.

Na závěr zmiňme, že v případě parazitických druhů, jejichž mláďata jsou nekrmivá, příliš velký problém nenastává. Mláďě kachnice černohlavé (*Heteronetta atricapilla*) hnízdo prostě po pár hodinách opustí a jde se krmit samostatně jako každé slušné kachně. Podobný stav můžeme očekávat u tabonů, u kterých existují zmínky o tom, že tabon Freycinetův (*Megapodius freycinet*) by mohl být hnízdním parazitem jiných druhů. Taboni využívají metod nepřímé inkubace, kdy se u řady druhů setkáme s tím, že si navrší ohromnou hromadu tlejícího rostlinného materiálu, ve kterém jsou vejce inkubována. Je snadné si představit, že nějaký tabon sem tam přihodí své vejce do cizí hromady. Mláďata tabonů se navíc z hromady vyhrabávají sama a poté prostě odejdou. Pro hostitele by tedy neměla případná parazitická mláďata představovat přítež.

Mimo ptáky se obligátní hnízdní parazitismus vyskytuje u sumce peřovce kukaččího (*Synodontis multipunctatus*), který je parazitem cichlid tlamovců (např. *Shuja horei*, *Pseudosimochromis babaulti*), tedy cichlid odchovávajících vajíčka i mladé rybky v tlamě. Peřovec ve vhodné chvíli naklade svá vajíčka mezi vajíčka tlamovce. Samice tlamovce pak posbírání vlastní vejce i vejce peřovce do tlamy.²⁹ Tam se peřovec (či

²⁸Sem patří i slavné medozvěstky, u kterých byl na základě pozorování popsán mutualismus s medojedem kapským (*Mellivora capensis*), kterého navádějí k včelímu úlu. Ač popis tohoto mutualismu, který se našeho tématu týká jen okrajově, najdeme v každé učebnici, existují dohady o tom, jestli tento vztah skutečně existuje. Experimentální etologická data napovídají, že minimálně medozvěstky umí specificky reagovat na medojedy. S jistotou pak existuje mutualistický vztah mezi medozvěstkami a místními domodci.

²⁹Kromě toho jsou známé i případy, kdy samice tlamovce poměrně ochotně do své tlamy vpustila i mladé peřovce.

peřovci) po pár dnech vykulí z vajíčka. Nejprve se chová poměrně slušně a vedle tlamových jiker i již vykulených mláďat poklidně tráví svůj žlutkový váček. Jakmile jej však stráví, začne s využitím svých velkých úst vyzbrojených dobře vyvinutými zuby požírat tlamovčí jikry i mláďata. Peřovec velmi rychle roste a po nějaké době hostitelovu tlamu opustí a odplave pryč.

Přeborníky v kleptoparazitismu však nejsou ptáci, jak by se z předchozího výčtu mohlo zdát. Tento titul zasluhují spíše různí blanokřídlí (Hymenoptera). Značně specifickým příkladem jsou pahrabalky rodu *Ceropales*. Jejich larvy se, podobně jako u jejich hostitelských hrabalek, vyvíjejí na ochromených pavoucích. A proč pavouka lovit, když si můžu počkat, než ho ochromí někdo jiný a já pak přijdu k hotovému? Přesně to je strategie pahrabalek. Využívají nestřežených okamžiků nebo rozptýlení hostitelské hrabalky bojem, aby do pavouka, kterého ochromila hostitelská samice, nakladly vlastní vajíčko. Hostitelská hrabalka si pak pavouka odnese do hnízda coby potravu pro vlastní larvu. Larva pahrabalky zde však zabije larvu hrabalky a dále se žíví na pavoukovi.

Klasičtější hnízdní paraziti pronikající do hnízd jiných žahadlových blanokřídlých (Aculeata) jsou „kukaččí vosičky“ zlatěnky (Chrysididae: Chrysidinae) a několik linií tzv. kukaččích včel, které tvoří zhruba pětinu až čtvrtinu celkové diverzity včel (Anthophila). U zlatének i kukaččích včel se nezávisle na sobě vyvinula zesílená a výrazně strukturovaná kutikula, která slouží jako brnění proti výpadům žihadla a kusadel hostitele, se kterým se mohou nešťastnou náhodou setkat v chodbách hnízda. Neplatí to však úplně obecně; kukaččí včela rodu *Osiris* ve své evoluci došla k závěru, že nejlepší obrana je útok. Kutikulu má relativně hladkou a bez skulptury, zato má však velmi dlouhé žihadlo k zabití hostitele. Zlatěnky se navíc umí stočit do klubíčka, aby ukryly zranitelná tykadla a nohy a aby snáze odrazily útoky hostitele (**obr. 4.7**). Když s nimi hostitel nic nezmůže, obvykle zlatěnku sbalenou do kuličky vezme do kusadel a doslova ji vynese v zubech z hnízda. Některé zlatěnky pak volí ještě bezpečnější metodu. Taková zlatěnka, např. *Omalus biaccinctus*, neleze do hostitelského hnízda, ale klade vajíčka do mšic, které jsou potenciální kořistí jejího hostitelského kutíka rodu *Passaloeccus*. Ten si následně parazitované mšice zaneše do hnízda sám.³⁰

Kukaččí včely ruděnky (*Sphecodes*), zejména ty, které parazitují u sociálních ploškočelek (Halictidae), vsadily na agresivnější strategii, při které zabíjejí alespoň včelu střežící vchod do hnízda, často se však k hnízdním komůrkám musí probít přes větší část členů kolonie. Komůrky se zásobami a nakladeným vajíčkem jsou poté zahrabány, aby je zbylé včely v kolonii neměly šanci otevřít a vajíčka odstranit. Podobně je uzavřen i vchod do hnízda.

³⁰ Podobnou bezpečnější strategii můžeme najít i u některých klasičtějších parazitů. Střeček lidský (*Dermatobia hominis*) neklade vajíčka přímo na hostitele, ale raději chytá v letu komáry či mouchy, na které klade vajíčka. Když pak některý z těchto vektorů přistane na hostiteli (včetně člověka), vajíčka nebo larvy odpadnou na jeho kůži.



Obr. 4.7: Jedna z nejběžnějších zlatěnek, zlatěnka ohnivá (*Chrysis ignita*) demonstrující volvací, ochranné stočení se do klubička. Vidět je také výrazně strukturovaná kutikula.

Kukaččí včely nomády (*Nomada*) mají více pacifistickou strategii. Podobně jako jiné kukaččí včely poměrně dlouho čekají poblíž hnízda na vhodnou chvíli, než proniknou dovnitř, ale stejně se může stát, že v hnízdě narazí na některého z hostitelů nebo že se hostitel mezitím vrátí. Nomády parazitují zejména u zemních včel pískorypek (rod *Andrena*). Při pokusu s nomádami a pískorypkami vypouštěnými proti sobě do trubicovité arény simulující setkání v hnízdě reagovala nomáda obvykle tak, že se přitiskla ke stěně trubice a hostitelská samice bez povšimnutí prošla. Důvodem je pravděpodobně pachová mimeze, kdy nomáda voní stejně jako pískorypka. Minimálně u některých druhů se předpokládá, že je samice při páření parfémována specifickým pachem ze slinných žláz samce (obr. 4.8). Nejde však o naprosté pacifisty – podobně jako u ostatních kukaččích včel se zde líhne larva s mohutnými kusadly připravená zabít hostitelskou larvu nebo vajíčko, pokud tak již neučinila samice.

Až doteď jsme se zabývali adaptacemi na pronikání do příbytků jednotlivců či menších skupin organismů. Nyní se zaměříme na parazity větších a často organizovaných skupin, tedy (eu)sociálních skupin.

4.2.4 Hosti u eusociálního hmyzu a sociální paraziti

Sociální hmyz patří mezi ekologicky nejvýznamnější živočichy na naší planetě. Většina druhů vytváří jako svoje útočiště hnízda, která mohou patřit mezi vůbec nejvýraznější stavby vytvořené živočichy, jež v přírodě potkáme. Stavba hnízda přináší

svému tvůrci řadu výhod – v první řadě jde o místo, kde jsou pohodlně umístěni juvenilní jedinci, mající obvykle sníženou pohyblivost a obranyschopnost ve srovnání s dospělci. Hnízdo často obsahuje i obranné prvky, které brání členy společenství před predátory. Struktura hnízda také umožňuje regulovat teplotu a vlhkost, a vytvářet tak stabilní mikroklimatické podmínky. Z těchto důvodů přináší tvorba hnízda svému tvůrci obrovské výhody, ovšem ze stejných důvodů i láká další druhy živočichů, aby se v daném hnízdě usídlily. Pro případné hosty není hnízdo jen výborným úkrytem, ale láká je i kvůli bohatým zdrojům potravy, kterými mohou být larvy hostitele, jeho zásoby, stavební prvky hnízda, ale i odpad. Hosté na rozdíl od svých hostitelů, kteří obvykle musí hnízdo opouštět z důvodu obstarání potravy venku, často žijí v hnízdě nepřetržitě po dlouhou dobu a v některých případech hnízdo neopouští i po několik generací.

Sociální hmyz patří mezi živočichy, na které je přímo vázáno největší množství dalších živočišných druhů. Živočichy vázané na sociální hmyz můžeme rozdělit do dvou hlavních skupin: **hosty a sociální parazity**. Jako sociální parazity označujeme druhy, kteří měli eusociální předky, ale následně přešli na parazitický způsob života. Logicky jde tedy o druhy, které jsou blízce příbuzné svým hostitelům – byť obvykle ne přímo sesterské. Sociální parazité svému hostiteli výrazně škodí a často mohou způsobit zánik celé hostitelské kolonie. Hosté sociálního hmyzu spadají do různých skupin členovců, jejich předci ovšem nevytvářeli eusociální společenství. Hosté nejsou nijak blízce příbuzní a často ani podobní svým hostitelům. Jejich vztah s hostitelem



Obr. 4.8: Páříci se pár nomády ryšavé (*Nomada lathburiana*). Samec (nahore) obtáčí tykadla samice svými. Při páření ji parfémuje látkami ze slinné žlázy, které jí následně umožní proniknout do hnízda hostitelské pískorypky bez napadení při případném setkání.

může být různý, obvykle jsou paraziti či komenzálové, ale mohou být i mutualisté. Ačkoliv se sociální parazité a hosté v řadě aspektů liší, tak mají jeden společný úkol – snažit se v hostitelském hnízdě nebýt rozpoznáni a přežít.

Hostů sociálního hmyzu je velké množství druhů a spadají do různých skupin členovců – nejvíce hmyzu, ale najdeme i hosty ze skupin jako jsou roztoči, stonožky a stínky. Druhově nejbohatší jsou ale nejspíše brouci (Coleoptera), zejména pak čeled' drabčíkovití (Staphylinidae). Hosty jsou i zástupci mnoha dalších skupin hmyzu, známé příklady jsou modrásci rodu *Phengaris* a rybenky rodu *Ctenolepisma* žijící v mraveništích či pestřenky rodu *Volucella* žijící v hnízdech vos a čmeláků. Hosté mohou být specializovaní na jeden druh hostitele či dokonce jen jednu jeho populaci. Na druhou stranu ale existují i panmyrmekofilové – hosté, kteří dokáží žít u téměř všech druhů mravenců ve svém areálu, jejichž příkladem je stínka *Platyarthrus hoffmannseggii*.

Jednotlivé linie sociálního hmyzu se liší druhovou bohatostí svých hostů. Obvykle platí, že čím větší společenství daný zástupce sociálního hmyzu vytváří, tím více druhů hostí. Obecně vzato však mají mravenci a termity více hostů než eusociální včely a vosy. Důvodem je nejspíše struktura hnízd, které obsahují více organického materiálu a jsou díky poloze na zemi či pod zemí hostům lépe dostupné.

Zásadním cílem hosta je ukrýt se před zraky či spíše čichy hostitele tak, aby ho hostitel nerozpoznal. Sociální hmyz je obvykle dosti agresivní a logicky má rovněž v hnízdě značnou početní převahu. Pokud je tedy host rozpoznán, tak bývá celkem jednoduché ho zneškodnit, a zejména v případě mravenců či sociálních vos může být takový narušitel i vítanou pochoutkou. K tomu, aby nebyli hostitelem rozpoznáni a napadeni, si vyvinuli hosté řadu různých adaptací. Méně specializovaní a integrovaní hosté se snaží především svým hostitelům vyhnout – pohybují se obvykle spíše v okrajových částech hníзда, kde je hostitelů menší hustota a v případě, že jsou odhaleni, snaží se rychle utéct. Efektivnější adaptací je ale snaha hostitele napodobit.

Většina hostů není svým hostitelům podobná vizuálně, i když najdeme i některé výjimky. Vizuální napodobování hostitele nemá obvykle příliš smysl, protože v hnízdě je tma. Dalším důvodem je to, že hmyz má relativně slabé zrakové schopnosti a reaguje spíše na pohyb než tvar. Není tedy schopen obvykle rozlišit detaily v tvaru a barvě. Z přírody známe ale i případy hostů, kteří napodobují své hostitele – jde například o některé pestřenky rodu *Volucella*, které mohou napodobovat vosy či čmeláky, v jejichž hnízdech se vyvíjejí jejich larvy. Pravděpodobným evolučním mechanismem vzniku této podobnosti ale není nápodoba hostitele, ale klasické Batesovké mimikry, tedy napodobování jedovatého živočicha nejedovatým za účelem ochrany před predátory, jimiž jsou v tomto případě nejčastěji ptáci.

Chemická podobnost s hostiteli je naopak pro hosta zásadní, přičemž největší roli v ní hrají kutikulární uhlovodíky, které hmyz nese na svém povrchu. Primární funkcí kutikulárních uhlovodíků je nejspíše ochrana vnitřního prostředí těla hmyzu před vnějšími vlivy (například suchem). Sekundárně hmyz využívá kutikulární uhlovo-

díky k vzájemnému rozpoznávání či komunikaci. U solitérně žijících druhů hrají roli v rozpoznávání příslušníků vlastního druhu. Naprosto zásadní jsou ovšem u sociálního hmyzu, kde slouží k rozpoznání členů vlastního společenství, ale třeba i jednotlivých kast. Kutikulární uhlovodíky jsou k rozpoznávání vhodné z několika důvodů. Zásadní je, že jsou mírně těkavé – tedy jsou zároveň dostatečně stabilně přichycené na těle svého nositele, aby byly s ním dostatečně asociovány, zároveň se ale uvolňují dostatečně na to, aby je jiný jedinec mohl analyzovat pomocí svých chemoreceptorů. Zároveň je kutikulárních uhlovodíků dostatečné množství typů na to, aby svůj specifický pach (vytvářený kombinací přítomných kutikulárních uhlovodíků) mohl mít nejen každý druh, ale vlastně i každé hnízdo sociálního hmyzu.

Jelikož sociální hmyz obvykle dokáže odlišit dokonce člena vlastní kolonie od člena sousední kolonie, jakýkoliv příslušník jiného druhu, který se snaží proniknout do hnízda, má značný problém – jeho kutikulární uhlovodíky jsou velmi odlišné od těch, které mají jedinci v hostitelském hnízdě. V rámci evoluce ale vzniklo několik mechanismů, jak hosté danému problému čelí. Jednoduchou možností je nemít na povrchu svého těla žádné specifické kutikulární uhlovodíky. Rozpoznávání totiž obvykle funguje tak, že jedinci v hostitelském hnízdě reagují agresivně, pokud narušitel nese uhlovodíky, které neznají, ovšem nepožadují, aby měl všechny uhlovodíky, které sami nesou. Pokud má tedy narušitel prázdný profil kutikulárních uhlovodíků, je obvykle neviditelný či přesněji nečichatelný. Některé druhy hostů i sociálních parazitů ovšem zašly dál a syntetizují přímo kutikulární uhlovodíky, které má jejich hostitelský druh, ve snaze se mu připodobnit. Oba zmíněné mechanismy ale nefungují úplně stoprocentně. Pokud ovšem host do hnízda pronikne a několik dní se v něm udrží, postupně načichne pachem hnízda (jeho profil kutikulárních uhlovodíků se připodobní k tomu, co má jeho hostitel) a je pro hostitelské jedince v podstatě nerozpoznatelný. Pach svého hostitele získávají hosté obvykle prostým kontaktem s hostitelskými dělnicemi. Někteří hosté, jako například brouk vějířník nápadný (*Metoeus paradoxus*), však získávají pach svého hostitele tím, že zkonzumují jeho larvu. Kromě kutikulárních uhlovodíků můžou využívat hosté i dalších látek, které jsou svým hostitelům často odporné až nebezpečné, takže nechají hosta ve svém hnízdě být a vyhýbají se mu.

Méně specializovaní hosté se snaží být hlavně nenápadní a vyhnout se pozornosti svých hostitelů. Někteří hosté jsou ale podstatně drzejší a naopak na sebe pozornost poutají – snaží se předstírat, že jsou larvy, nebo dokonce královny svých hostitelů a díky tomu se jim může dostávat i nadstandartní péče. Někdy toto předstírání dělají pomocí specifických feromonů. Významnou roli ale můžou hrát i akustické signály. Například larvy modrásků *Phenagris* žijící v hnízdech mravenců *Myrmica* napodobují stridulaci (cvrčení) královen. V důsledku toho se jim dostává značně nadstandardní péče, mravenčí dělnice je obvykle krmí trofolaxí (z úst do úst) a v případě ohrožení mraveniště jsou modráščí housenky přednostně evakuovány.

Sociální parazité se vyvinuli opakovaně v rámci eusociálních blanokřídlých, naopak není znám jediný sociálně parazitický všekaz. Celkem je známo přibližně 500 druhů sociálních parazitů (z nichž většina spadá mezi mravence). Sociální parazitismus se vyvinul alespoň $88\times$ nezávisle na sobě. Zajímavé je, že sociální parazité na rozdíl od většiny skupin organismů mají větší druhovou diversitu v mírném pásu než v tropech. Existují dvě hlavní cesty, jak mohli sociální parazité vzniknout – z vnitrodruhového parazitismu anebo přímo parazitací na blízce příbuzném druhu. Dřívější výzkumy předpokládaly, že sociální parazité vznikli z vnitrodruhového parazitismu. Dnešní stav poznání ale předpokládá, že vnitrodruhový parazitismus nebyl u většiny linií sociálních parazitů předstupněm sociálního parazitismu. Výjimkou mohou být některé linie mravenců či včel drvulek (*Allodapini*). Sociální parazité mají v lecčems strategii podobné hostům sociálního hmyzu – rovněž se snaží skrýt před nežádoucí pozorností svého hostitele a různým způsobem ho zneužít. Často si ale počinají agresivněji než hosté. Podobně jako u hostů je zásadním mechanismem jak se v hnízdě skrýt snaha mít profil kutikulárních uhlovodíků, který je co nejpodobnější svému hostiteli.

Sociálně parazitické mravence lze rozdělit do tří hlavních strategií: dočasní sociální parazité, trvalí sociální parazité a otrokáři. Dočasní sociální parazité potřebují svého hostitele k založení hnízda, jelikož ho nejsou schopni samostatně založit. Parazitická královna vnikne do hnízda, zabije či zneškodní hostitelskou královnu a převezme její roli. Posléze začne klást vajíčka, o které se starají hostitelští mravenci. Postupně se v hnízdě objevují dělnice sociálního parazita, které následně nahradí dělnice svého hostitele, které v hnízdě úplně vyhynou. Až poté začnou objevovat pohlavní jedinci sociálního parazita. Nejvíce sociálních parazitů tohoto typu patří do rodu *Formica*, tedy typických lesních mravenců, další spadají do rodu *Lasius*, který je na území České republiky rovněž velmi hojný. Přestože dočasní sociální paraziti vznikli v rámci evoluce opakovaně, většina druhů spadá do několika málo velmi úspěšných monofyletických linií.

U trvalých sociálních parazitů královna vnikne do hnízda a poté dlouhodobě koexistuje s hostitelskou královnou. Většina trvalých sociálních parazitů nemá dělnice, v důsledku toho je pro přežití parazitické královny zásadní i přežití hostitelské královny a normální fungování hnízda. Královna sociálního parazita klade vajíčka, z nichž se posléze vyvíjí jen pohlavní jedinci. Královny těchto sociálních parazitů se obvykle vyznačují specifickou kombinací morfologických znaků, například redukovanou velikostí těla a hladkou a lesklou kutikulou. Vzhledem k obtížím při nalezení nového hostitele a dlouhé životnosti hostitelských hnízd zůstávají trvalí sociální parazité v hnízdě po několik generací a dceřinné královny se páří se svými bratry, což vede k inbreedingu (příbuzenskému křížení). Trvalý sociální parazitismus je sociálně parazitická strategie, která v evoluci vzniká asi vůbec nejčastěji – je doloženo alespoň 40 nezávislých vzniků. Jednotlivé skupiny trvalých sociálních parazitů ovšem mají málo druhů. Z toho lze usuzovat, že tato strategie je možná evoluční pastí –

tedy je krátkodobě výhodná a tak snadno vzniká. V dlouhodobém evolučním měřítku však linie, které ji mají, častěji vymírají, možná v důsledku negativních populačně-genetických důsledků souvisejících s inbreedingem.

Otrokářští mravenci zakládají hnízdo jako dočasní sociální parazit. Královna zabije hostitelskou královnu a klade vajíčka, z nichž se posléze vyvinou dělnice. Dělnice otrokářských mravenců jsou ale obvykle neschopné poctivé práce a místo toho pořádají nájezdy na sousední kolonie svého hostitele. Vypustí obrovské množství alarm feromonu hostitele, čímž způsobí paniku v jeho řadách, vejdou do mraveniště a zmocní se kukel hostitelského druhu. Část potomstva napadených mravenců je zkonsumována, ale většina kukel otrokářské dělnice přenesou do svého mraveniště. Vylíhlé dělnice otroků pak pracují na svého hostitele – shání potravu i staví hnízdo. U některých druhů mají otrokářské dělnice natolik změněná kusadla, že se samy nedokáží nažrat a musí být krmeny dělnicemi otroků. Nejvýznamnějším zástupcem vyskytujícím se na území České republiky je hnědo-červeně zbarvený mravenec otrokářský (*Polyergus rufescens*), jeho nájezdy na sousední mraveniště můžeme často pozorovat například na Havranickém vřesovišti v Jihomoravském kraji.

Sociálně parazitické vosy se vyskytují jak mezi vosíky (*Polistes*), tak vlastními vosami (*Vespinae*). U sociálně parazitických vosíků královna jednoho druhu zabije hostitelskou královnu, u ostatních ji nechá žít.

V rámci čmeláků vznikl sociální parazitismus $3\times$ nezávisle na sobě, většina druhů ale patří do monofyletické skupiny označované jako pačmeláci (podrod *Psythirus*). Jednotlivé druhy pačmeláků parazitují obvykle na jednom hostitelském druhu čmeláka, přičemž jsou svému hostiteli vizuálně podobní, poznáme je však podle tmavších (černofialově zakalených) křídel. Pačmeláci mají povětšinou životní cyklus, který je kombinací cyklu dočasných a trvalých mravenčích sociálních parazitů. Královna vnikne do hnízda a zneškodní hostitelskou královnu. K tomu jsou pačmeláci dobře vybaveni – a to jak silným žihadlem, tak velmi tvrdou kutikulou, díky které jsou v boji s hostitelskou královnou odolnější. Posléze začnou klást vajíčka, ze kterých se líhnou přímo pohlavní jedinci, dělnice tedy nevytváří. Dělnice hostitelského druhu pak postupně ubývají, až dojde ke zhroucení hnízda. Tuto strategii, kdy bez tvorby vlastních dělnic zabijí hostitelskou královnu, si můžou pačmeláci dovolit nejspíše proto, že žijí v mírném pásu, a tedy ke zhroucení kolonie hostitele dojde v době, kdy by hnízdo vlivem konce sezony nejspíše zaniklo samo.

V rámci včel je nejvíce opakovaných vzniků sociálního parazitismu u drvulek (tribus *Allodapini*). Tyto včely vytvářejí drobné kolonie (které obsahují jednotky či malé desítky dospělých samic, někdy vytvářejí i jen solitérní hnízda). Sociálně parazitické druhy žijí v hnízdě dlouhodobě a nechávají hostitelskou královnu žít – jejím zabitím by si stejně nejspíše nepomohly, protože roli královny může převzít jiná samice hostitele v případě její smrti. Sociální parazitismus se vyvinul u drvulek nejméně $14\times$. Dokonce existují některé drvulky, rod *Macrogalea*, kde je sociálně parazitická strategie fakultativní v rámci druhu – samice je schopná jak sociálního parazitismu, tak

péče o vlastní potomstvo. Důvodem vysoké frekvence sociálního parazitismu u této linie je nejspíše struktura hnízda. Drvulky vytvářejí hnízda v suchých klaccích a na rozdíl od většiny včel nemají potomky v oddělených komůrkách, ale tito potomci jsou volně naskládáni v dutině v klacku. V důsledku toho je oblast s plodem velmi dobře přístupná i pro sociální parazity a pro hostitele je obtížné kontrolovat jejich přístup.



DOPORUČENÁ LITERATURA

Davies, N. B., Krebs, J. R., West, S. A. (2012): An Introduction to Behavioural Ecology. Wiley-Blackwell.

Dawkins, R. (1998): Sobecký gen. Mladá fronta.

Dawkins, R. (1999): The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene. Oxford University Press.

Dedukh, D., & Krasikova, A. (2022): Delete and survive: strategies of programmed genetic material elimination in eukaryotes. Biological Reviews, 97(1), 195-216.

Fields B. N., Knipe D. M., Howley P. M. (2013): Fields virology (6th ed.). Wolters Kluwer Health/Lippincott Williams & Wilkins.

Grim, T.: Proč kukaččí mládě vraždí nevlastní sourozence? Vesmír 89, 238, 2010/4.

Grim, T.: Kauza nedokonané vraždy. Vesmír 99, 362, 2020/6

Hughes, D. P., Brodeur, J., Thomas, F. (2012): Host Manipulation by Parasites. Oxford University Press.

Choleva, L.: Může se stát skokan zelený druhem? Živa 3/2005, str. 133.

Christophoryová, J.: Pozor, černý pasažér! Co víme o forézii štírků. Živa 1/2023, str. 34

Normark, B. B. (2004): The Strange Case of the Armored Scale Insect and Its Bacteriome. PLoS Biology, 2(3), e43.

Ridley, M. (2017): Červená královna. Dokořán/Argo.

Roberts, L., Janovy, J., Nadler, S. (2012): Foundations of Parasitology. McGraw Hill.

Veselovský, Z. (2008): Etologie: Biologie chování zvířat. Praha, Academia.

Volf, P., Horák, P. a kol. (2007): Paraziti a jejich biologie. Triton.

Votýpka, J., Kolářová, I., Horák, P. a kol. (2018): O parazitech a lidech. Triton.

<https://www.biotrin.cz/crispr-cas9-oblibena-metoda-slechtitelu/>

<https://vesmir.cz/cz/on-line-clanky/2015/05/crispr-presna-strelba-geneticke-cile.html>

https://www.youtube.com/watch?v=I7DIgUJk024&t=860s&ab_channel=P%C3%A1te%C4%8Dn%C3%ADciSisyfos

https://www.youtube.com/watch?v=05bGrPJB0kY&ab_channel=U%C4%8Den%C3%A1spole%C4%8Dnost%C4%8CR

ZDROJE OBRÁZKŮ

- Obr. 1.1:** M. Zouhar – brožura 48. ročníku BiO Komunikace, 2013
- Obr. 1.2:** <https://basicmedicalkey.com/wp-content/uploads/2017/02/image01478.jpeg>, upraveno
- Obr. 1.3:** <https://www.researchgate.net/profile/Isabel-Zudaire/publication/338385911/figure/fig1/AS:962168052789269@1606410148637/Evolution-of-the-central-dogma-of-molecular-biology-a-Most-common-vision-in-current.png>, upraveno
- Obr. 1.4:** Inspirováno publikací Takahashi & Suzuki (2011), <https://doi.org/10.1155/2011/245090>
- Obr. 1.5:** Inspirováno publikací Balvay et al. (2007), <https://www.nature.com/articles/nrmicro1599>, upraveno
- Obr. 1.6:** Inspirováno publikací Lavalie et al. (2013), <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0507>
- Obr. 1.7:** [https://doi.org/10.1016/0892-0354\(92\)90013-G](https://doi.org/10.1016/0892-0354(92)90013-G), <https://microbenotes.com/wp-content/uploads/2020/12/Bacteriophage.jpeg>
- Obr. 1.8:** Převzato a upraveno podle *The future of bacteriophage biology* (Campbell A., 2003), <https://www.nature.com/articles/nrg1089>
- Obr. 1.9:** Zdroj pro 1D): <https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/2009/cislo-9/skakajici-geny-evoluce.html>
- Obr. 1.10:** D. Elleder, K. Trejbalová
- Obr. 1.11:** <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3205565/>, <https://www.mdpi.com/2076-0817/12/2/162>, <https://www.mdpi.com/1424-8247/14/6/495>, <https://www-nature-com.d360prx.biomed.cas.cz/articles/nature08674#Sec8>, upraveno
- Obr. 1.12:** Převzato a upraveno z Benešová, M., et al. (2017). DNA hypomethylation and aberrant expression of the human endogenous retrovirus ERVWE1/syncytin-1 in seminomas. *Retrovirology*, 14:20. Vytvořeno pomocí BioRender.com.
- Obr. 1.13:** Vytvořeno pomocí BioRender.com.
- Obr. 1.14:** Převzato a upraveno z Dupressoir, A., Lavalie, C., & Heidmann, T. (2012). *From ancestral infectious retroviruses to bona fide cellular genes: role of the captured syncytins in placentalation*. *Placenta*, 33(9), 663–671. Vytvořeno pomocí BioRender.com.
- Obr. 1.15:** Vytvořeno pomocí BioRender.com.
- Obr. 1.16:** <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0958166920301324>
- Obr. 1.17:** Podle Furuya & Lowy (2006).
- Obr. 2.1:** <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S001448271730054X>, upraveno
- Obr. 2.2:** <https://www.nature.com/articles/nature11681>, upraveno
- Obr. 2.3:** Marie Čepičková
- Obr. 2.4:** https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S187477871830223X?casa_token=k8fXDn4rH9kAAAAA:eHavKhgpIq4MRPHM1VxtpEfgTZ0sc9rYou4F38XeLqMfZB9dwoa6R7abUHPaVeFr5Ti5mxEIU, upraveno
- Obr. 2.5:** <https://doi.org/10.1083/jcb.109.4.1597>
- Obr. 2.6:** https://www.researchgate.net/publication/296294883_Microsporidia_Spore_Adherence_and_Host_Cell_Infection_In_Vitro, <https://comenius.susqu.edu/biol/202/fungi/microsporidia/default.htm>, upraveno

- Obr. 2.7:** <https://fishpathogens.net/image/generic-lifecyclegif>
- Obr. 3.1:** https://cs.m.wikipedia.org/wiki/Soubor:Leucochloridium_paradoxum1.jpg
- Obr. 3.2:** https://cs.m.wikipedia.org/wiki/Soubor:Leucochloridium_paradoxum1.jpg
- Obr. 3.3:** K. Bezányiová dle <https://doi.org/10.1016/j.pt.2022.05.011>
- Obr. 3.4:** <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Glyptapanteles.png>,
[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ladybird_with_a_parasitoid_cocoon_\(7211917770\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ladybird_with_a_parasitoid_cocoon_(7211917770).jpg), upraveno
- Obr. 3.5:** <https://animals.howstuffworks.com/marine-life/parasitic-tongue-eating-louse.htm>
- Obr. 3.6:** Hans Hillewaert, https://en.wikipedia.org/wiki/File:Lernaeocera_branchialis.jpg
- Obr. 3.7:** https://commons.wikimedia.org/wiki/File:P._regilla_with_parasite-induced_limb_malformation.png
- Obr. 3.8:** <https://westwalesriverstrust.org/orange-spots-in-gammarid-shrimp/>,
<https://www.troutflies.com.au/the-mighty-gammarus.html>
- Obr. 4.1:** https://en.wikipedia.org/wiki/Ballast_water_regulation_in_the_United_States#/media/File:Ballast_water_en.svg
- Obr. 4.2:** Leporelo O zlém brouku bramborouku od Ondřeje Sekory
- Obr. 4.3:** <https://reefguide.org/pixhtml/bluestreakcleanerwrasse2.html>, <https://www.tetiaroasociety.org/island/fish/bluestreak-cleaner-wrasse>,
<https://reefguide.org/pixhtml/bluestreakcleanerwrasse1.html>, upraveno
- Obr. 4.4:** Kalous, L., Bohlen, J., Rylková, K., & Petrtyl, M. (2012). *Hidden diversity within the Prussian carp and designation of a neotype for Carassius gibelio (Teleostei: Cyprinidae)*. Ichthyological Exploration of Freshwaters, 23(1), 11
- Obr. 4.5:** Lampert K.P and Scharl M (2008), *The origin and evolution of a unisexual hybrid: Poecilia formosa*, Phil. Trans. R. Soc. B3632901–2909, <http://doi.org/10.1098/rstb.2008.0040>, přeloženo
- Obr. 4.6:** <https://www.sciencefocus.com/nature/duck-penis-corkscrew/>,
<http://cassidae.uni.wroc.pl/Colpolon/acilius%20sulcatus.htm>,
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011118-111829>, upraveno
- Obr. 4.7:** <https://wellcome.org/what-we-do/our-work/wellcome-photography-prize/2011-wellcome-image-awards#gid=2bb4&pid=1>
- Obr. 4.8:** K. Bezányiová



PŘÍRODOVĚDECKÁ
FAKULTA
Univerzita Karlova



Univerzita
Karlova

POZNEJ ŽIVOT – STUDUJ BIOLOGII NA KARLOVCE!

Biologická olympiáda ti může
otevřít dveře na naši fakultu!

Vybrat si můžeš z těchto programů:

Biologie

Bioinformatika

Praktická geobiologie

Biologie se zaměřením na vzdělávání

Ekologická a evoluční biologie

Molekulární biologie a biochemie organismů

Science (vyučovaný v angličtině)

www.natur.cuni.cz
www.prirodovedcem.cz





FACULTY OF
SCIENCE
Charles University



FACULTY
OF MATHEMATICS
AND PHYSICS
Charles University

Science is beautiful
Prague is beautiful

Study **Science** in Prague!

*A modern multidisciplinary bachelor program
educating students in math, physics, chemistry
and biology in English.*



CHARLES
UNIVERSITY

www.studyscience.eu



VĚDECKÁ SPOLEČNOST SDRUŽUJÍCÍ PROFESIONÁLNÍ ENTOMOLGY A ZÁJEMCE O HMYZ

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

STAŇ SE NAŠÍM ČLEMEM



www.entospol.cz



facebook.com/entospol



[entospol_cz](https://www.instagram.com/entospol_cz)





ÚSTAV PRO ŽIVOTNÍ PROSTŘEDÍ

Prírodovědecká fakulta UK

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



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

=biologie v souvislostech



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



@environmental.science



@ustav_pro_zivotni_prostredi



1. LÉKAŘSKÁ
FAKULTA
Univerzita Karlova

Vyhledávaná. Výběrová. Úspěšná.



www.lf1.cuni.cz

Kofein neboli 1, 3, 7-trimethylxantin je purinový alkaloid ze skupiny methylxantinů.

Praženo s $(-a^2+x^2+y^2)^3=a*x^2*y^3$

VulkaFISMUS? Nejlepší chuť dávají zrnka rostlá v půdě ze sopečného popela.



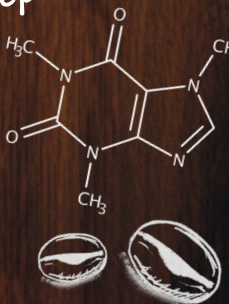
Studuj s úsměvem

Espresso dokonalé = $\frac{9g \text{ zrněk}}{200 \mu m} + 30ml H_2O$
 $\times 92^\circ C \times 9 bar \times 25s$

Pravlastí kávy je Etiopie, oblast Caffa.

Kofein zvyšuje koncentraci dopaminu a vzbuzuje pocit spokojenosti i štěstí.

Po vazbě kofeinu na adenosinové receptory v mozku se lépe učí.



MUNI
SCITEM
PRO VĚDU

V New Yorku se vypije 7x více kávy (v přepočtu na obyvatele) než ve zbytku světa. Proto toto město nikdy nespí.

Přírodovědecká fakulta JU

nabízí odborné studium zaměřené na biologické, chemické, fyzikální, informatické a matematické obory.

Fakulta nabízí i profesně zaměřené studium v programech **Laboratorní a medicínská biologie**, **Biologie a ochrana zájmových organismů** či **Péče o životní prostředí**, které připravují absolventy na výkon povolání v klinických laboratořích resp. ochraně přírody.

Dalším ojedinělým pracovištěm zajišťujícím výuku na PřF JU je **Laboratoř archeobotaniky a paleoekologie**, která je mostem mezi **přírodními a humanitními vědami**.

PřF JU již tradičně vypisuje stipendia pro talentované nastupující studenty.

O stipendium se mohou zájemci ucházet na základě účasti a dobrých výsledků v odborných soutěžích.

Studenti PřF JU mají možnost se během studia zúčastnit výuky ve speciálních podmínkách vysoké Arktidy, na naší výzkumné stanici na Svalbardu, ale i v tropech Papui Nové Guiney na terénní stanici Binatang.



Součástí nabídky studia na PřF JU je také víceoborové vzdělávání pro budoucí učitele na středních školách.

Ve spolupráci s dalšími fakultami JU nabízí i vybrané kombinace přírodovědných a humanitních oborů.

Zkušení učitelé si u nás mohou rozšířit své apropace.

Speciální možností je přeshraniční studium.

Ve spolupráci s **Johannes Kepler Universität** v rakouském Linci jsou realizovány bakalářský a navazující magisterský program **Biological Chemistry**. Ve spolupráci s bavorskou **Technische Hochschule Deggendorf** je pak realizován navazující studijní program **Artificial Intelligence and Data Science**.

**DEN OTEVŘENÝCH
DVEŘÍ**

19.1.2024

www.prf.jcu.cz



Přírodovědecká
fakulta
Faculty
of Science

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



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



Hledáš opravdu dobré vzdělání?

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

A když k tomu přidáš otevřenou a přátelskou atmosféru, pohodový univerzitní kampus s moderní knihovnou a pravý studentský život v Českých Budějovicích, může být téměř rozhodnuto.

Přidáš se k nám?



Ekonomická
fakulta
Faculty
of Economics



Pedagogická
fakulta
Faculty
of Education



Fakulta rybářství
a ochrany vod
Faculty of Fisheries
and Protection
of Waters



Zdravotně
sociální fakulta
Faculty of Health
and Social Sciences



Filozofická
fakulta
Faculty
of Arts



Přírodovědecká
fakulta
Faculty
of Science



Teologická
fakulta
Faculty
of Theology



Fakulta zemědělská
a technologická
Faculty of Agriculture
and Technology

Více informací ke studiu a přihláškám najdeš na www.jcu.cz.



OSTRAVSKÁ UNIVERZITA
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

fyzika
chemie
biologie
[environmentální
sociální] geografie
informatika
matematika

TADY ZAČÍNÁ TVŮJ PŘÍBĚH...

| Experimentálního nebo systematického biologa či učitele |



věda
praxe
učitelství

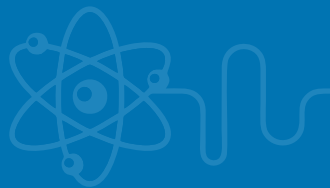


více

zde



Přírodovědecká
fakulta



studuji Přírodu

Biologie, ekologie a životní prostředí

Biologie a ekologie

Botanika

Hydrobiologie

Experimentální biologie

Experimentální biologie rostlin

Biologie a environmentální výchova pro vzdělávání

Zoologie

Ekologie a ochrana životního prostředí

Molekulární a buněčná biologie

Biologie a chemie potravin

Biologie pro vzdělávání

INDIVIDUÁLNÍ PŘÍSTUP

KVALITNÍ STUDIJNÍ ZÁZEMÍ

MODERNĚ VYBAVENÉ LABORATOŘE

ZAPOJENÍ DO VÝZKUMNÝCH PROJEKTŮ



Univerzita Palackého
v Olomouci

www.studujprf.upol.cz



prfupol

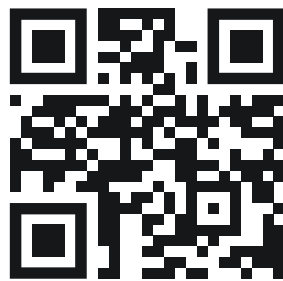
#scienceUJEP



VĚDA JE BUDOUCNOST

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
UNIVERZITY J. E. PURKYNĚ

VZDĚLÁVÁNÍ V OBLASTECH BIOLOGIE, FYZIKY, GEOGRAFIE,
CHEMIE, INFORMATIKY, MATEMATIKY A NANOTECHNOLOGIÍ



PRF.UJEP.CZ

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

Zjisti, co všechno ti FŽP nabízí:



#naturefuture



fzp.czu.cz

Sleduj FŽP na sítích Instagram, Facebook, Twitter, LinkedIn a YouTube

Trefa do zelené

Lesnická a dřevařská fakulta

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

Díky škole
získávám jednak vzdělání
v oboru, který mě baví,
a jednak možnost účastnit se
rozvojových projektů v zahraničí.
Pokud máš cestovatelskou duši
a zároveň se zajímáš o přírodu
kolem nás, tak studium na
tropech si pořádně užiješ.
(Adéla Delongová)



Študijní
program Krajinářství
spája ako biologickú,
tak technickú stránku
v jeden komplexný
celok. Preto ma
okamžite oslovil.
(Michal Janáč)



Zdejší odborníci
mi dali možnost nahléd-
nout na dřeviny z komplex-
ního hlediska, a to jak na ně
samotné, tak na jejich vztahy
s veškerými okolními vlivy.
Zvláště jsem se nadchl pro
praktickou část arboristiky
– stromolezení.
(Filip Trunkát)



- MENDELU
- Lesnická
- a dřevařská
- fakulta





ŠKOLNÍ

mikroskopy a stereomikroskopy

Nový standard pro školy a univerzity

Kompaktní a odolná konstrukce

Jednoduchý transport

Ergonomie

Olympus CX23

laboratorní mikroskop pro výuku a vzdělávání

Olympus SZ51/61

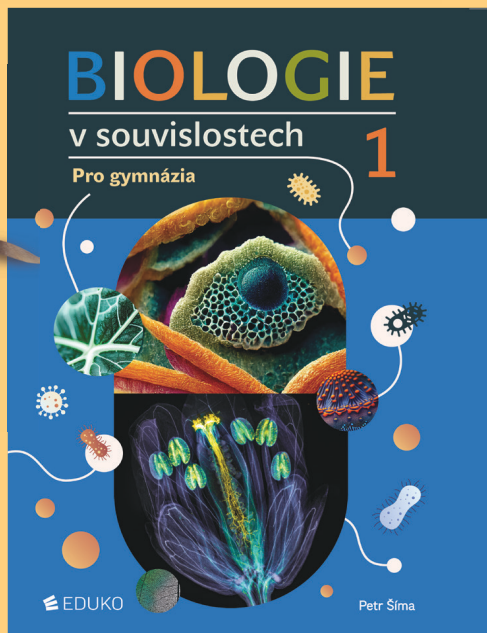
univerzální stereomikroskopy s možností spodního i horního osvětlení

EVIDENT EUROPE GMBH

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

www.evidentscientific.com

Chcete moderní učebnici biologie?



Host do domu, hůl do ruky!

Biologická olympiáda 2023–2024, 58. ročník
přípravný text pro kategorie A, B

Bc. Kateřina Bezányiová (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)
prof. RNDr. Ivan Čepička, Ph.D. (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)
Mgr. Albert František Damaška (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)
M.D. Daniel Elleder, Ph.D. (*Ústav molekulární genetiky Akademie věd ČR*)
Bc. Benedikt Janda (*Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy*)
Mgr. Michael Mikát, Ph.D. (*York University, Toronto*)
Mgr. Martin Trávníček (*Ústav molekulární genetiky Akademie věd ČR*)
Mgr. Kateřina Trejbalová, Ph.D. (*Ústav molekulární genetiky Akademie věd ČR*)
Ing. Radek Vítek (*Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů České zemědělské univerzity*)

Editor: Jakub Hradečný

Ilustrace: Jaromíra Zálišová

Grafická úprava: Michal Ptáček, LuaT_EX

Vytiskl Art D – Grafický atelier Černý, s. r. o.

U Stavoservisu 659/3,

108 00 Praha 10 – Malešice, hala G10

Základní písmo Lido STF — Střešovická písmolijna,

Špálova 23, 162 00 Praha 6

Vydáno roku 2023

Neprodejné

ISBN 978-80-7444-104-2