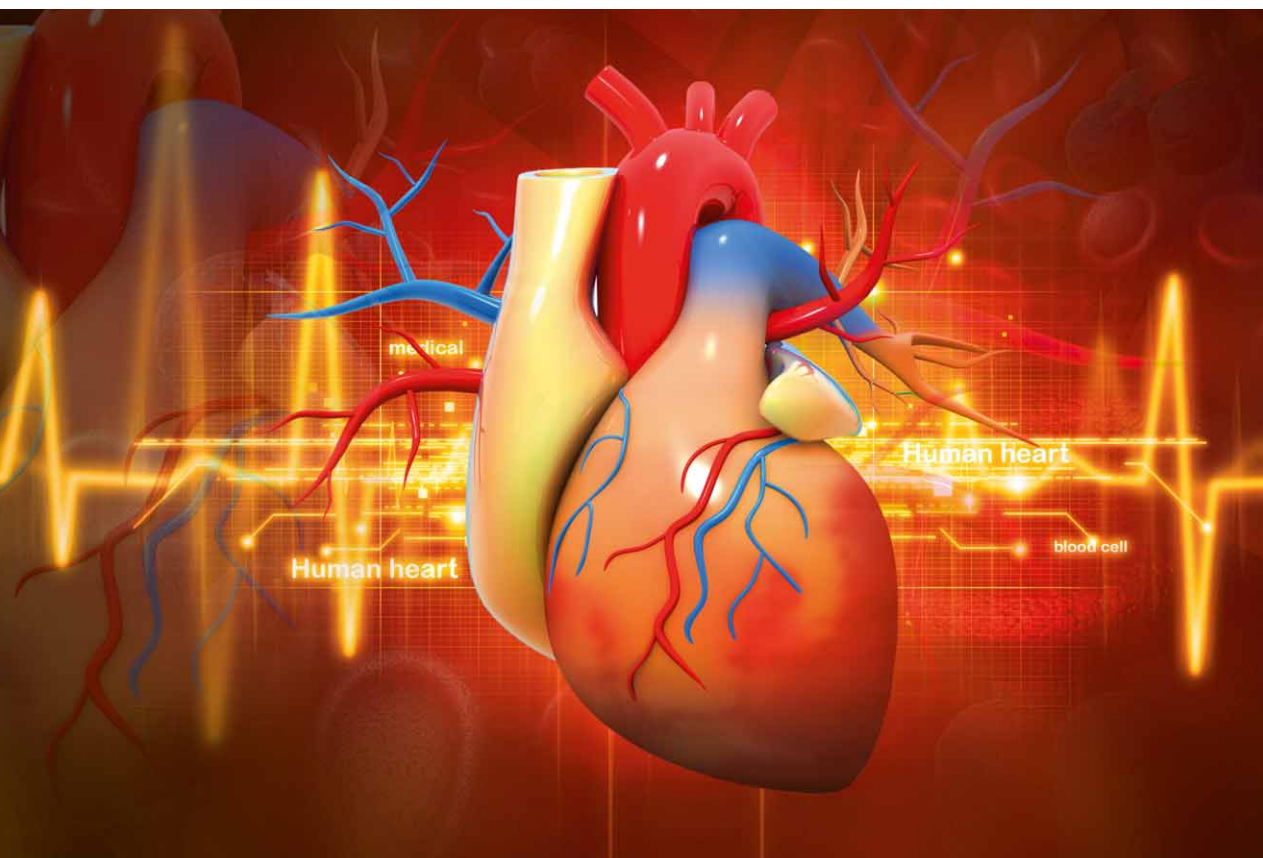


Otomar Kittnar a kolektiv

Přehled lékařské fyziologie





Otomar Kittnar a kolektiv

Přehled lékařské fyziologie

Upozornění pro čtenáře a uživatele této knihy

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

Prof. MUDr. Otomar Kittnar, CSc., MBA a kolektiv

PŘEHLED LÉKAŘSKÉ FYZIOLOGIE

Pořadatel díla:

Prof. MUDr. Otomar Kittnar, CSc., MBA

Autorský kolektiv:

MUDr. Kateřina Jandová, Ph.D.

Prof. MUDr. Otomar Kittnar, CSc., MBA

MUDr. Eduard Kuriščík, Ph.D.

Prof. MUDr. Miloš Langmeier, DrSc.

Doc. MUDr. Dana Marešová, CSc.

MUDr. Mikuláš Mlček, Ph.D.

Prof. MUDr. Jaromír Mysliveček, Ph.D.

Prof. MUDr. Jaroslav Pokorný, DrSc.

Doc. MUDr. Vladimír Riljak, Ph.D.

†Prof. MUDr. Stanislav Trojan, DrSc.

Pracoviště autorů: Univerzita Karlova v Praze, 1. lékařská fakulta, Fyziologický ústav

Recenze:

Prof. MUDr. Martin Vízek, CSc.

Vydání odborné knihy schválila Vědecká redakce nakladatelství Grada Publishing, a.s.

© Grada Publishing, a.s., 2021

Cover Photo © depositphotos.com 2021

Cover Design © Grada Publishing, a.s., 2021

Vydala Grada Publishing, a.s.

U Průhonu 22, Praha 7

jako svou 7891. publikaci

Odpovědná redaktorka Mgr. Helena Vorlová

Sazba a zlom Jan Šístek

Obrázky dle předloh autorů překreslili (pro publikaci Lékařská fyziologie, 1. vydání, Grada Publishing 2011) MgA. Radek Krédl (kap. 1, 4, 8, 15, 16) a Jana Řeháková, DiS. (kap. 12, 14 a 17), část obrázků převzata z publikace Miloš Langmeier a kol. Základy lékařské fyziologie, Grada Publishing 2009.

Schémata a podklady k obrázkům dodali autoři.

Počet stran 336

1. vydání, Praha 2021

Vytiskla tiskárna PBtisk s.r.o., Příbram

Názvy produktů, firem apod. použité v této knize mohou být ochrannými známkami nebo registrovanými ochrannými známkami příslušných vlastníků, což není zvláštním způsobem vyznačeno.

Postupy a příklady v knize, rovněž tak informace o lécích, jejich formách, dávkování a aplikaci jsou sestaveny s nejlepším vědomím autorů. Z jejich praktického uplatnění ale nevyplývají pro autory ani pro nakladatelství žádné právní důsledky.

Všechna práva vyhrazena. Tato kniha ani její část nesmějí být žádným způsobem reprodukovány, ukládány či rozšiřovány bez písemného souhlasu nakladatelství.

ISBN 978-80-271-4037-4 (ePub)

ISBN 978-80-271-4036-7 (pdf)

ISBN 978-80-271-1025-4 (print)

Obsah

Předmluva	7
1 Fyziologické principy (<i>Otomar Kittnar, Miloš Langmeier, Jaromír Mysliveček</i>)	9
1.1 Uspořádání lidského těla	9
1.2 Buňka	9
1.2.1 Buněčné organely	10
1.2.2 Receptory	17
1.2.3 Celulární transportní systémy	20
1.3 Tkáň, orgán, orgánový systém	25
1.3.1 Vývoj tkání	25
1.4 Vnitřní prostředí organismu	30
1.5 Homeostáza	32
2 Obecná neurofyziologie (<i>Dana Marešová, Miloš Langmeier</i>)	37
2.1 Reflex	37
2.2 Neuron	38
2.2.1 Membrána neuronu	40
2.2.2 Synapse a mimosynaptická komunikace	44
2.2.3 Nervosvalová ploténka	47
2.2.4 Mediátory a mediátorové systémy	47
2.2.5 Vzájemné vztahy mezi neurony	50
2.2.6 Wallerova degenerace a regenerace	52
3 Fyziologie svalstva (<i>Eduard Kuriščák</i>)	55
3.1 Struktura kosterní svaloviny	55
3.1.1 Molekulární struktura kontraktálního aparátu, podstata kontrakce, spřažení kontrakce a excitace	58
3.1.2 Nervosvalová ploténka, motorická jednotka, motorická inervace, zevní projevy svalové činnosti	60
3.1.3 Síla kosterního svalu a mechanika pohybu, energetika svalové kontrakce	62
3.2 Hladký sval	62
3.2.1 Struktura hladké svaloviny, kontraktální mechanismus	63
3.2.2 Řízení kontrakce hladkého svalu	64
4 Fyziologie krve (<i>Vladimír Riljak</i>)	67
4.1 Krevní plazma	67
4.1.1 Anorganické složky krevní plazmy	67
4.1.2 Organické složky krevní plazmy	67
4.2 Červené krvinky (erytrocyty)	70
4.2.1 Kvantitativní parametry červených krvinek	70
4.2.2 Hemoglobin	70
4.2.3 Transport oxidu uhličitého	73
4.2.4 Metabolismus červených krvinek, řízení jejich tvorby a jejich zánik	73
4.2.5 Krevní skupiny	75
4.3 Bílé krvinky	76
4.3.1 Granulocyty	76
4.3.2 Agranulocyty	76
4.4 Krevní destičky	77
4.5 Hemostáza – zástava krvácení	78

4.5.1	Vazokonstrikce	78
4.5.2	Reakce destiček	79
4.5.3	Hemokoagulace	80
4.5.4	Odstraňování krevního trombu	83
4.6	Fyziologie sleziny	84
4.6.1	Produkce, uchovávání a destrukce krevních elementů	84
4.6.2	Úloha sleziny v imunitní obraně organismu	84
5	Fyziologie krevního oběhu (Otomar Kittnar)	85
5.1	Funkční organizace srdečně-cévního systému	85
5.1.1	Funkční morfologie srdce	85
5.1.2	Funkční morfologie cév	86
5.2	Hemodynamika krevního oběhu	88
5.3	Obecné uspořádání systémového oběhu	89
5.4	Čerpací práce srdce	90
5.4.1	Elektrická aktivita srdce	90
5.4.2	Mechanická činnost srdce	96
5.5	Systémové krevní řečiště	100
5.5.1	Arteriální část systémového krevního řečiště	100
5.5.2	Mikrocirkulace	101
5.5.3	Lymfatický systém	103
5.5.4	Venózní část systémového oběhu	103
5.6	Řídicí mechanismy srdečně-cévního systému	104
5.6.1	Místní regulační mechanismy	104
5.6.2	Celkové regulační mechanismy	105
5.7	Zvláštnosti průtoku krve v některých orgánech	110
5.7.1	Plicní cirkulace	110
5.7.2	Koronární cirkulace	111
5.7.3	Mozková cirkulace	111
5.7.4	Fetální cirkulace	112
5.8	Zevní projevy srdeční činnosti	113
5.8.1	Srdeční ozvy	113
5.8.2	Arteriální a venózní pulz	114
5.8.3	Elektrokardiogram	114
6	Fyziologie dýchání (Otomar Kittnar, Mikuláš Mlček)	117
6.1	Význam a funkce dýchacího ústrojí	117
6.1.1	Dýchací plyny a vzduch	118
6.1.2	Tlak a parciální tlak	119
6.2	Funkční morfologie dýchacího ústrojí	120
6.3	Plicní objemy a kapacity	121
6.4	Základní mechanismy respirace	124
6.4.1	Mechanika dýchání	125
6.4.2	Dechový cyklus	128
6.5	Perfuze a poměr ventilace-perfuze	129
6.6	Transport plynů krví, zásobování tkání	130
6.6.1	Transport kyslíku	130
6.6.2	Transport CO ₂	132
6.7	Řízení dýchání	133
7	Fyziologie vylučování (Otomar Kittnar)	137
7.1	Význam a funkce vylučovacího systému	137
7.1.1	Funkční morfologie ledvin	138
7.1.2	Základní procesy tvorby moči	142

7.2	Zahušťovací a zředovací funkce ledvin	152
7.3	Vývodné cesty močové	155
7.4	Clearance	157
8	Fyziologie trávení a vstřebávání (Kateřina Jandová, Vladimír Riljak, Jaroslav Pokorný)	159
8.1	Sekrece	159
8.1.1	Sekrece slin	160
8.1.2	Žaludeční sekrece	160
8.1.3	Sekrece pankreatické šťavy	163
8.1.4	Sekrece žluči	165
8.1.5	Sekrece střevní šťavy	165
8.1.6	Sekrece v tlustém střevě	166
8.2	Trávení a vstřebávání	166
8.2.1	Trávení a vstřebávání sacharidů	168
8.2.2	Trávení a vstřebávání tuků	169
8.2.3	Trávení a vstřebávání proteinů	169
8.2.4	Vstřebávání vody a elektrolytů	170
8.2.5	Vstřebávání vitaminů a minerálů	171
8.3	Motilita zažívacího traktu	171
8.3.1	Funkční morfologie svaloviny zažívacího traktu	172
8.3.2	Druhy pohybů gastrointestinálního traktu	172
8.3.3	Peristaltická vlna	172
8.3.4	Bazální elektrická aktivita	174
8.3.5	Význam a funkce svěračů trávicí trubice	175
8.3.6	Polykání	175
8.3.7	Motilita jícnu	175
8.3.8	Motilita žaludku	175
8.3.9	Motilita tenkého střeva	176
8.3.10	Motilita tlustého střeva	176
8.4	Řízení funkcí trávicího traktu	176
8.4.1	Neuronální řízení	177
8.4.2	Humorální řízení	177
8.5	Činnost jednotlivých oddílů trávicího traktu	179
8.5.1	Dutina ústní	179
8.5.2	Hltan, jícen	179
8.5.3	Žaludek	179
8.5.4	Duodenum a tenké střevo	180
8.5.5	Tlusté střevo	180
8.6	Krevní oběh v trávicím systému	180
8.7	Játra	180
9	Fyziologie kůže (Jaroslav Pokorný)	183
9.1	Stavba kůže	183
9.2	Funkce kůže	185
10	Termoregulace (Jaroslav Pokorný)	187
10.1	Výkyvy tělesné teploty	187
10.2	Výměna tepla s prostředím v povrchových vrstvách těla	187
10.2.1	Potní žlázy	188
10.2.2	Piloerекce	189
10.3	Termoregulační mechanismy	189
10.4	Řízení tělesné teploty	190
10.4.1	Termoreceptory	191

10.4.2	Hypotalamická řídicí centra (termostat)	191
10.4.3	Termoregulační efektorové mechanismy	191
10.5	Horečka	192
11	Acidobazická rovnováha (Otomar Kittnar)	193
11.1	Pufrovací systémy	193
11.2	Respirační kompenzace	194
11.3	Renální kompenzace	195
12	Fyziologie žláz s vnitřní sekrecí (Dana Marešová)	199
12.1	Základní charakteristiky humorálního systému	199
12.2	Rozdělení hormonů	202
12.3	Obecné mechanismy tvorby hormonů	203
12.4	Transport hormonů	204
12.5	Receptory	204
12.6	Nástup a trvání účinků hormonů	206
12.7	Tvorba hormonů periferními endokrinními žlázami	207
12.7.1	Hormony řízené složitou zpětnou vazbou	207
12.7.2	Hormony řízené jednoduchou zpětnou vazbou	211
12.7.3	Nervově řízené uvolňování hormonů	214
12.7.4	Produkce hormonů jinými typy buněk (tkáňové hormony)	217
13	Fyziologie reprodukčního systému (Dana Marešová)	219
13.1	Reprodukční systém muže	219
13.1.1	Tvorba pohlavních buněk – spermatogeneze	219
13.1.2	Produkce pohlavních hormonů – steroidogeneze	221
13.1.3	Pohlavní spojení	223
13.2	Reprodukční systém ženy	223
13.2.1	Tvorba pohlavních buněk – oogeneze	223
13.2.2	Produkce pohlavních hormonů	224
13.3	Těhotenství	227
14	Fyziologie centrální nervové soustavy (CNS) (Miloš Langmeier, Dana Marešová, Jaroslav Pokorný)	231
14.1	Organizace a funkce CNS	231
14.1.1	Vlastnosti CNS	231
14.1.2	Vývoj CNS	232
14.2	Vnitřní prostředí CNS	235
14.2.1	Hematoencefalická bariéra	235
14.2.2	Mozkomíšní mok (cerebrospinální tekutina, likvor)	238
14.2.3	Extracelulární prostor CNS	241
14.3	Biologické rytmy	242
14.4	Spánek	245
14.5	Integrační funkce centrálního nervového systému	246
14.5.1	Páteřní mícha	246
14.5.2	Mozkový kmen a mezimozek	247
14.5.3	Limbický systém	248
14.5.4	Mozková kůra	249
14.6	Fyziologie chování a paměti	253
14.6.1	Mechanismy řídicí chování na základě vrozených informací	254
14.6.2	Mechanismy řídicí chování na základě získaných informací	255
14.6.3	Neuronální mechanismy učení a paměti	260
14.6.4	Specifické rysy nervové činnosti u člověka	260
15	Senzorický nervový systém (Jaroslav Pokorný)	263
15.1	Buněčné mechanismy senzorických funkcí	263
15.2	Vnímání vlastního těla	268

15.2.1	Kožní čítí	268
15.2.2	Vnímání polohy a pohybu	274
15.3	Zrak	278
15.3.1	Optický aparát oka	278
15.3.2	Sítnice	279
15.3.3	Přenos a zpracování zrakové informace	280
15.3.4	Přídavné orgány oka	281
15.4	Sluch	281
15.4.1	Funkce zevního a středního ucha	282
15.4.2	Funkce vnitřního ucha	282
15.5	Chuť a čich	284
15.5.1	Chuť	285
15.5.2	Čich	286
16	Motorický nervový systém (<i>Miloš Langmeier, Stanislav Trojan, Otomar Kittnar</i>)	289
16.1	Spinální mícha	289
16.1.1	Monosynaptické reflexy	289
16.1.2	Polysynaptické reflexy	292
16.1.3	Míšní šok	296
16.2	Mozkový kmen	296
16.3	Mozeček	299
16.4	Bazální ganglia	302
16.5	Mozková kůra	304
17	Autonomní nervový systém (<i>Jaromír Mysliveček</i>)	309
17.1	Autonomní ústředí	309
17.1.1	Mozkový kmen	309
17.1.2	Hypothalamus	310
17.2	Periferní oddíly	312
17.2.1	Oddíly autonomního nervového systému	313
17.2.2	Sympatikus	313
17.2.3	Parasympatikus	314
17.3	Neurochemie autonomního nervového systému	314
17.4	Enterický nervový systém	317
	Seznam zkratk	319
	Rejstřík	325
	Souhrn	331
	Summary	332

Předmluva

Fyziologie je svojí nejnvtitnější podstatou vědou o životě. Ačkoliv je slovo „fyziologie“ více než 2500 let staré, jeho původně spíše filozofický význam dostal svoji současnou náplň teprve před pěti sty lety. Dnes fyziologii chápeme jako obor, jehož cílem je objevit, pochopit a popsat základní mechanismy zajišťující a udržující život v živých organismech, a to počínaje procesy na molekulární a buněčné úrovni až po chování organismu jako celku včetně pochodů, které jsou za toto chování zodpovědné. Přitom nejde jen o poznání toho, jak tělo funguje ve zdraví, ale také, jak je schopné se adaptovat na měnící se podmínky zevního prostředí. To vše pak usnadňuje pochopit, jak vznikají a probíhají patologické procesy, které živé organismy ohrožují, a současně i terapeutické postupy, které mohou tyto procesy zastavit a obnovit stav zdraví.

Tento stručný přehled fyziologie člověka navazuje na úspěšnou učebnici prof. M. Langmeiera a kol. „Základy lékařské fyziologie“ a jeho cílem je aktualizovat uvedenou knihu tak, aby odpovídala současnému stavu poznání v lékařských vědách. Jako učební text by měl Přehled lékařské fyziologie sloužit jako zdroj pro opakování základních znalostí fyziologie člověka pro studenty všeobecného lékařství, ale především jako hlavní učebnice lékařské fyziologie pro studenty zubního lékařství a studenty nelékařských zdravotnických oborů.

Každopádně bychom byli rádi, kdyby každý, kdo vezme tuto knihu do ruky, z ní pochopil funkce a pochody v lidském organismu, jejichž poznání je klíčové pro porozumění dalších preklinických a klinických oborů studia na lékařské fakultě. Ale kromě pochopení jednotlivých procesů a pochodů v lidském těle by tato kniha měla u svých čtenářů vyvolat zamyšlení nad smyslem a cílem těchto pochodů, protože právě integrace jednotlivých dějů od úrovně molekul, buněk, tkání a orgánů až po úroveň celého těla a pochodů, tyto děje řídících, je vlastní specifickou náplní fyziologie.

*Praha, květen 2020
Otomar Kittnar*

1 Fyziologické principy

Otomar Kittnar, Miloš Langmeier, Jaromír Mysliveček

1.1 Uspořádání lidského těla

Lidský organismus má neuvěřitelně komplexní a důmyslnou strukturu počínaje umístěním jednotlivých orgánů či tkání a konče chemickým složením buněčných organel. Tato mimořádná složitost však přestává být nepochopitelnou, jestliže si uvědomíme funkční vztahy mezi jednotlivými strukturami.

Můžeme si pro názorný příklad představit činnost v našem životě zcela běžnou – chůzi. Fázičké svaly dolních končetin a pletence pánevního zajišťují svými rytmickými kontrakcemi pohyb, jehož rozsah a možnosti jsou dány skeletem a vlastnostmi kloubů zúčastněných na pohybu. Tonické svaly trupu a fázičké svaly horních končetin pak pomáhají udržet vzpřímenou polohu a rovnováhu. Svaly ovšem pro svoji činnost nutně potřebují energii. Tu získávají v pochodech buněčného metabolismu, při kterých se spotřebovává kyslík a živiny. Ty se do svalů dostávají díky krevnímu oběhu, který obsahuje tekutinu – krev, jež je mimo jiných funkcí vhodně uzpůsobena pro transport látek. Transport kyslíku je zajišťován červenými krvinkami obsahujícími látku specializovanou pro tuto funkci – hemoglobin. Aby se ale červené krvinky obsahující kyslík a plazma s živinami dostaly k pracujícím svalům, musí rytmicky pracovat srdce, a aby byl kyslík v krevním oběhu neustále doplňován, musí se v plicích procesem dýchání neustále obnovovat vzduch. Živiny se do krevního oběhu dostávají jednak z vlastních zásob a jednak z potravy, kterou však musí pro tyto účely zpracovat a upravit zažívací ústrojí. Toto vše ale musí probíhat v relativně velmi stálých fyzikálních i chemických podmínkách vnitřního prostředí, o což se mimo jiné starají kůže, ledviny a imunitní systém. A konečně celý tento proces musí být mimořádně pečlivě řízen, koordinován a uzpůsoben okamžitým podmínkám vnějšího a vnitřního prostředí. O to se starají nervový a endokrinní systém.

Z uvedeného příkladu je zřejmé, že přestože každá tkáň vykonává své vlastní specifické funkce, jsou ve skutečnosti všechny tyto funkce propojeny a řízeny tak, aby v konečném výsledku splnily společný úkol.

1.2 Buňka

Základní stavební jednotkou každého živého organismu je buňka. V lidském těle je dohromady více než 200 různých druhů buněk, pokud však pomineme histologickou podobu nebo embryologický původ, pak z čistě funkčního hlediska máme ve svém organismu pouze pět základních typů buněk:

1. nervové buňky
2. svalové buňky

3. epitelové buňky
4. buňky pojivových tkání
5. krevní elementy

Neurony jsou specializovány na získávání, přenos, zpracovávání a ukládání informací. Základní formou informace v nervovém systému je elektrický signál. Některé neurony se specializují na získávání informací o vlastnostech našeho vnějšího i vnitřního prostředí, jejich zakódování do elektrických signálů a přenos do integračních center. Jiné neurony naopak přenášejí informaci z integračních center do orgánů a tkání lidského těla a řídí jejich činnost. Integrační centra (centrální nervový systém) pak informace zpracovávají, podle potřeby je ukládají a vypracovávají plán reakce organismu na získané informace včetně jeho realizace.

Svalové buňky jsou stejně jako neurony dráždivými buňkami, jsou tedy schopné odpovědět na adekvátní podnět elektrickým signálem. Navíc jsou na rozdíl od neuronů také buňkami schopnými kontrakce. Jsou proto specializované na generování mechanické síly a pohybu. Buňky kosterního svalu jsou pod volní kontrolou, zatímco buňky hladkých svalů a buňky srdečního svalu pod volní kontrolou nejsou.

Epitelové buňky vytvářejí souvislé plochy sestávající z jedné nebo více buněčných vrstev na tzv. bazální membráně. Jejich úkolem je vytvářet bariéry mezi intersticiální tekutinou (tkáňovým mokem) a buď okolním prostředím, nebo obsahem dutých orgánů (např. krevních cév, močového měchýře, střeva, ledvinných tubulů apod.), a tak pomáhají udržet rozdílné chemické a/nebo fyzikální vlastnosti takto oddělených prostředí. Některé epitelové buňky vytvářejí žlázy, které syntetizují a secernují látky do zevního prostředí (exokrinní žlázy) nebo do vnitřního prostředí (endokrinní, parakrinní a autokrinní žlázy).

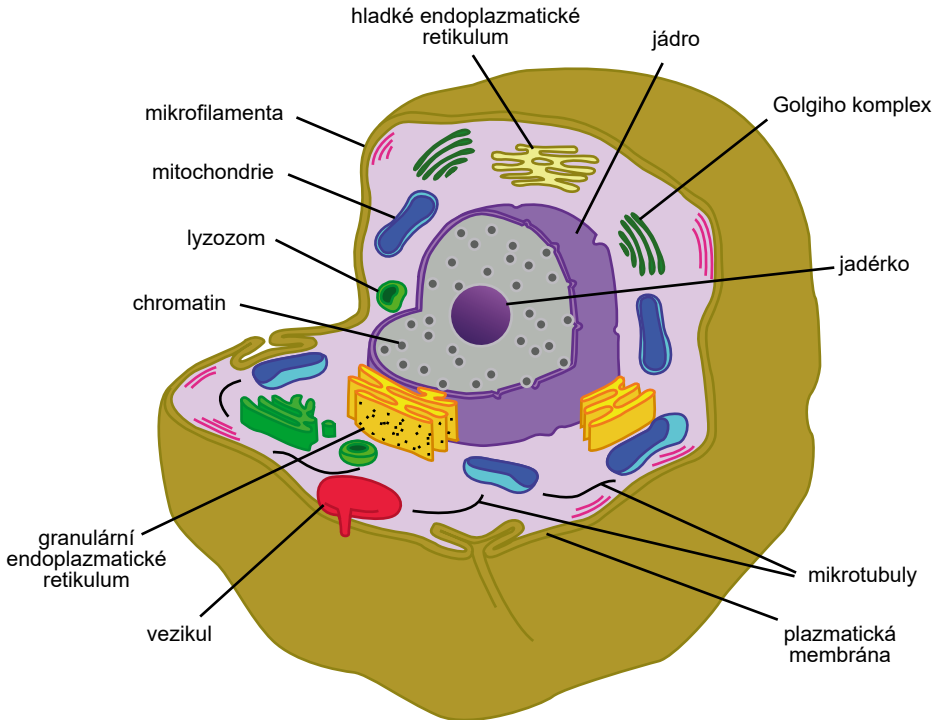
Buňky pojivových tkání (např. osteocyty, chondrocyty, fibrocyty nebo adipocyty) vytvářejí tkáň, které slouží jako opěrné a zpevňující struktury (kosti, chrupavky, bazální membrány apod.), spojují různé orgány a tkáň (např. šlachy a vazy) nebo představují tepelnou či mechanickou izolaci a současně zásobárnu energie (tuková tkáň). Pro většinu z těchto tkání jsou proto důležité jejich mechanické vlastnosti, které jsou určovány složením mezibuněčné hmoty obklopující buňky a obsahem proteinů (elastinu a kolagenu) v této hmotě.

Krevní elementy mají různé specializace. Leukocyty jsou specializovány na zprostředkování imunitní odpovědi organismu na cizorodé materiály a mikroorganismy. Erytrocyty (bezjaderné buňky) transportují v těle kyslík a částečně také oxid uhličitý. Trombocyty (v podstatě úlomky „mateřské“ buňky) se pak významnou měrou podílejí na pochodech vedoucích k zástavě krvácení.

1.2.1 Buněčné organely

Každá buňka je obalena plazmatickou membránou, která odděluje vlastní obsah buňky od extracelulárního prostředí. Během vývoje se v buňkách vytvořily funkční struktury, tzv. buněčné organely (obr. 1.1), které jsou uloženy v cytosolu (intracelulární tekutině). Organely vykonávají specifické funkce v buňce, podobně jako orgány vykonávají specifické funkce v lidském těle.

Buněčné jádro (*nucleus*) obsahuje všechny buňky schopné reprodukce. Jádrem rozumíme oblast buňky, kde je deponována převážná část její genetické informace.



Obr. 1.1 Schéma buňky a jejích nejdůležitějších organel

Z toho vyplývají tři základní úlohy jádra: 1. regulace diferenciace a maturace buňky, 2. replikace a přenos genetické informace do nové buňky a 3. syntéza informační RNA (messenger RNA, mRNA), transferové RNA (tRNA) i ribozomální RNA (rRNA) a jejich transport do cytoplazmy.

Jaderný obal tvoří dva listy jaderné membrány. Prostor mezi nimi nazýváme perinukleární prostor neboli perinukleární cisterna. Zevní jaderná membrána přechází na mnoha místech v membránu granulárního endoplazmatického retikula. Vnitřní jadernou membránu a perinukleární cisternu prostupuje několik tisíc jaderných pórů překrytých velmi tenkou membránou.

Chromatin, chromozomy. Chromatinem rozumíme substanci viditelnou ve světelném mikroskopu jako nepravidelné nahromadění bazofilního materiálu během interfáze buněčného cyklu. Základní složku chromatinu tvoří komplex deoxyribonukleová kyselina (DNA)-protein. Během mitózy dochází k uspořádání chromatinu do specifických jaderných struktur, chromozomů. Ty nesou genetickou informaci a během interfáze mají dvě základní funkce. Řídí metabolismus i diferenciaci buňky a replikaci svého materiálu se připravují na příští mitózu.

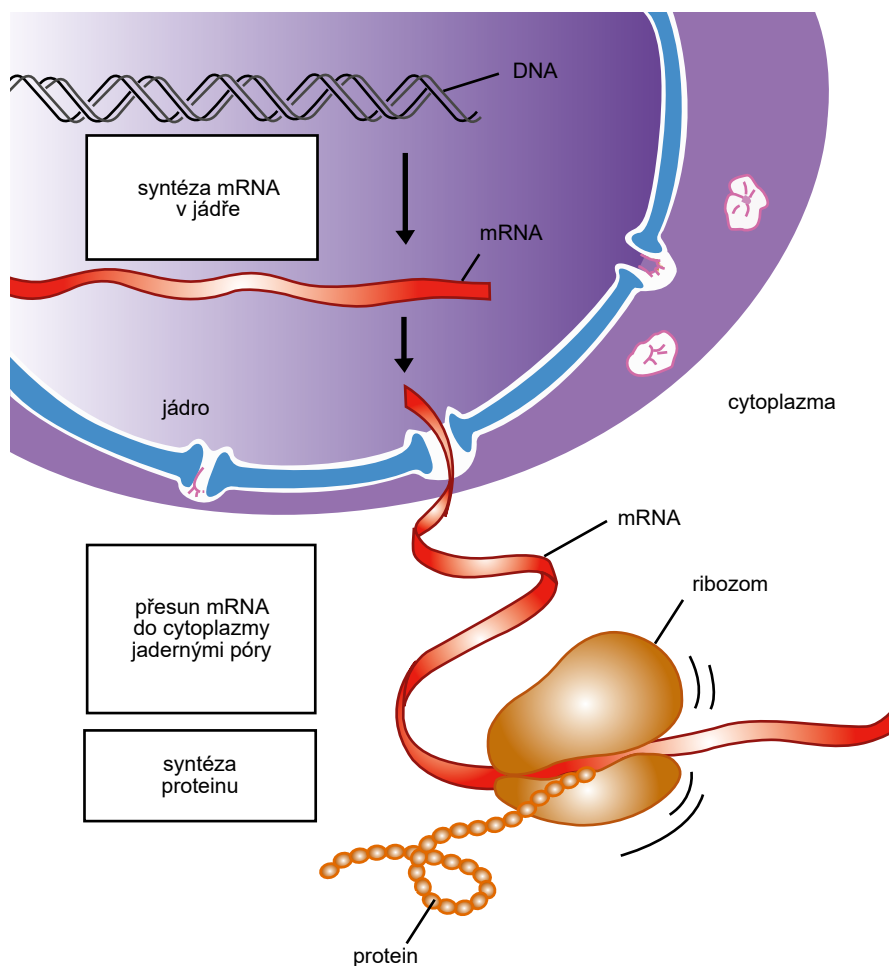
Jádérko (nucleolus). Jaderná organela neohraňovaná membránou a viditelná během interfáze buněčného cyklu se nazývá jádérko. Je lokalizováno buď volně v karyoplazmě, anebo nasedá na vnitřní jadernou membránu. Jádérko představuje část chromatinu syntetizujícího ribozomální RNA, na níž se navazují ribozomální proteiny. Fibrilární RNA se kondenzuje do tvaru granulárních podjednotek – ribozomů. Ty jsou posléze

transportovány prostřednictvím jaderných pórů do cytoplazmy, kde hrají zásadní roli při syntéze proteinů (obr. 1.2).

Ribozomy jsou denzní granulární organely tvořené rRNA a proteiny zúčastněnými na proteosyntéze. Tvoří složitý komplex, skládající se z malé a velké podjednotky, jenž se posunuje po řetězci mRNA a přitom podle informace zapsané v této molekule syntetizuje peptidový řetězec. Po jednom vlákně mRNA se současně pohybuje několik ribozomů. Tyto skupiny ribozomů se označují jako polyribozomy (polyzomy).

Ribozomy se v buňce vyskytují jako volné v cytoplazmě nebo vázané na membránu granulárního endoplazmatického retikula či na zevní jadernou membránu.

Endoplazmatické retikulum (ER). Organelu tvořenou nepravidelným systémem membrán uspořádaných do anastomózujících cisteren, lamel a sakulů nazýváme ER. Vnitřní prostor cisteren vyplňuje endoplazmatická matrix. Podle přítomnosti či nepřítomnosti ribozomů vázaných na cytoplazmatický povrch rozlišujeme granulární



Obr. 1.2 Jaderné řízení proteosyntézy

a agranulární ER. Vnitřní prostor endoplazmatického retikula komunikuje s perinukleární cisternou.

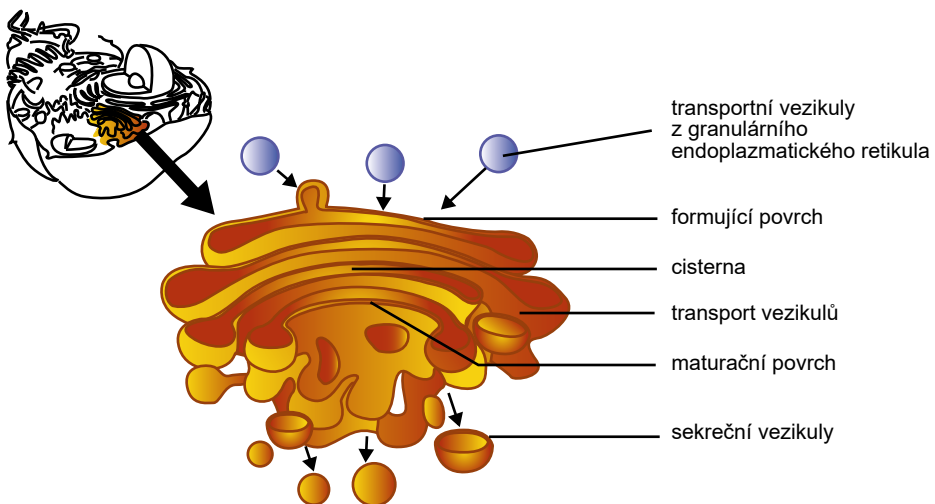
Granulární endoplazmatické retikulum má na svém povrchu obráceném do cytoplazmy vázány četné ribozomy a polyribozomy, jež jsou zapojeny do proteosyntézy. Vzniklé proteiny jsou inkorporovány do plazmatických membrán nebo jiných organel buňky, nebo jsou cestou Golgiho aparátu secernovány ven z buňky. Nově tvořené řetězce polypeptidů penetrují přes membránu do nitra cisteren, tedy do endoplazmatické matrix. Zde jsou téměř všechny molekuly glykosylovány na glykoproteiny. Ty jsou pak distribuovány transportními vezikuly do Golgiho aparátu (obr. 1.3).

Agranulární endoplazmatické retikulum. Na povrch agranulárního ER se nevážou ribozomy. Toto ER nejen syntetizuje lipidy, především fosfolipidy, triglyceridy a cholesterol, ale zajišťuje ještě celou řadu dalších funkcí. Jsou v něm lokalizovány enzymy kontrolující glykogenolýzu a v játrech také detoxikační enzymy, které se zapojují do procesů detoxikace některých endogenních a exogenních látek. Další významnou funkci agranulárního endoplazmatického retikula představuje akumulace Ca^{2+} iontů.

Golgiho aparát (obr. 1.3) spojuje velmi úzký vztah s endoplazmatickým retikulem. Tvoří ho lamely nebo cisterny orientované konvexitou směrem k jádru. Od endoplazmatického retikula se stále odštěpují malé transportní vezikuly, které posléze splývají s „formujícím povrchem“ Golgiho aparátu.

Funkce Golgiho aparátu kontroluje buněčné jádro, které s ním mj. komunikuje cestou transportních vezikul odštěpovaných z jaderné perinukleární cisterny. V Golgiho aparátu se syntetizují polysacharidy a pokračuje zde i syntéza glykoproteinů. Především ale v Golgiho aparátu dochází k hromadění produktů endoplazmatického retikula a k jejich ukládání do vysoce koncentrovaných sekrečních vezikul. Tyto vezikuly posléze získají obal z nově vytvořených membrán a nakonec se z Golgiho aparátu uvolní.

Lysozomy vznikají v Golgiho aparátu a představují intracelulární „trávicí aparát“. Jedná se o malé sférické organely obklopené jednoduchou membránou, v nichž bylo dosud popsáno více než 40 kyselých hydroláz, jež jsou schopné štěpit prakticky všechny



Obr. 1.3 Golgiho aparát

makromolekuly. Potřebnou aktivitu kyselých hydroláz zajišťuje vnitřní kyselé prostředí lyzozomů udržované protonovou pumpou v membráně lyzozomu.

Peroxisomy se tvoří nejčastěji v endoplazmatickém retikulu a mají formu sférických buněčných organel obklopených jednoduchou membránou. Obsahují peroxidázu, katalázu, dehydrogenázu D-aminokyselin a urikázu. Jejich hlavní funkcí je degradace některých organických molekul, jako aminokyselin, mastných kyselin a toxických cizorodých materiálů, redukce H_2O_2 na vodu a kyslík a oxidace řady látek, jež by mohly být buňce nebezpečné.

Mitochondrie jsou membránou ohraničené semiautonomní organely obsahující enzymatické systémy produkující základní energii buňky ve formě makroergních fosfátových vazeb. Nacházejí se prakticky ve všech buňkách a ve všech oblastech buňky. Základní strukturu mitochondrií tvoří dvě lipidoproteinové membrány, přičemž vnitřní z nich je zřasena v krusty. Vnitřní prostor mitochondrie vyplňuje gelovitá mitochondriální matrix obsahující řadu enzymů, mitochondriální DNA, mitochondriální granula, ribozomy, kapénky lipidů a glykogenová granula.

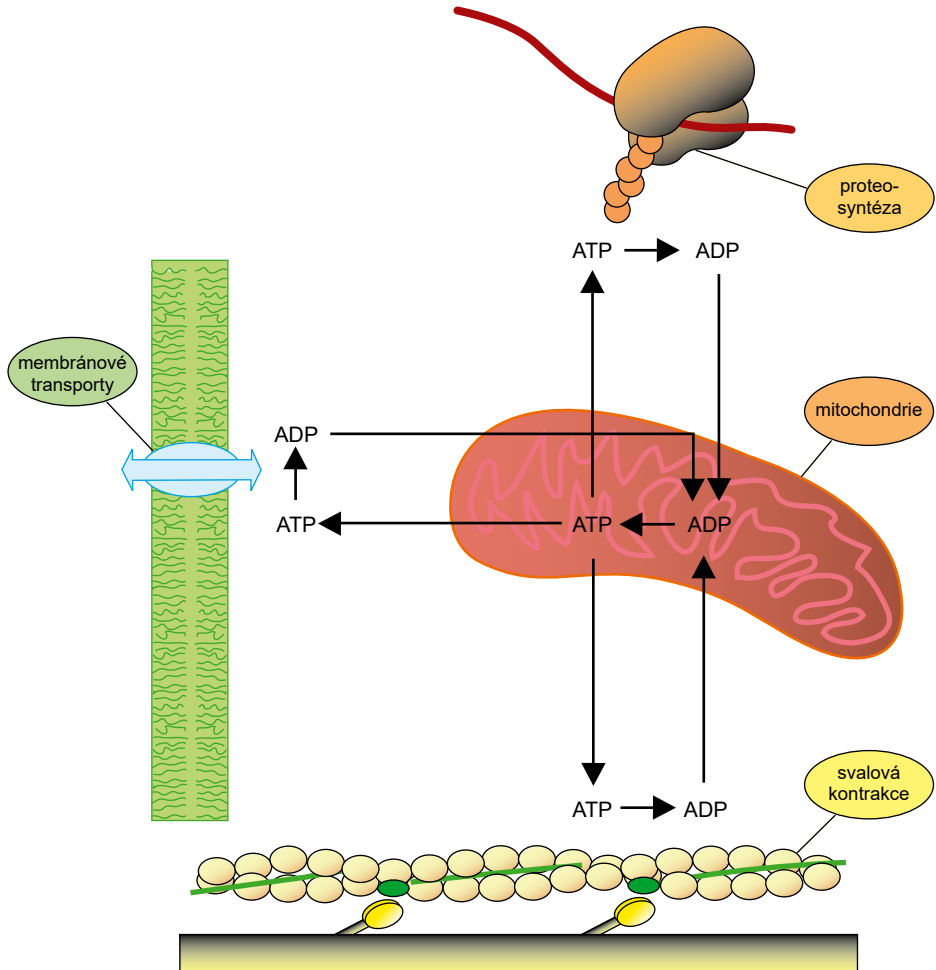
Hlavní úloha mitochondrií spočívá v získávání a uvolňování energie pro činnost buňky. Tuto funkci mitochondrie uskutečňuje spráženým systémem biologických oxidací, což jsou tři na sebe navazující pochody: Krebsův cyklus, oxidace vodíku v dýchacím řetězci a oxidativní fosforylace. V Krebsově cyklu se z organických látek uvolňuje vodík oxidovaný dále v dýchacím řetězci na vodu. Při této reakci dochází k akumulaci energie získané z přenosu elektronů do makroergních fosfátových vazeb. Tento proces se označuje jako oxidativní fosforylace. Při něm nastává přeměna adenosindifosfátu (ADP) na energii bohatý adenosintrifosfát (ATP). Ten je transportován translokací extramitochondriálně a difunduje buňkou do potřebných oblastí. ATP představuje dárce energie pro celou řadu buněčných pochodů. Po odevzdání energie se ATP mění na ADP, jenž vstupuje znovu do oxidativní fosforylace, kde se opět přeměňuje na ATP.

Adenosintrifosfát (ATP) zajišťuje potřebnou energii zejména pro tři zásadní procesy (obr. 1.4): Jedná se o **transportní práci**, tj. přenos látek přes buněčné membrány, o **mechanickou práci**, energie zajišťuje svalovou kontrakci všech typů svalů a slouží i pro funkci cytoskeletu a cílií a o **práci chemickou**, tedy při energetickém pokrytí syntézy mnoha tisíc typů makromolekul.

Cytoskelet tvoří síť mikrofilament, mikrotubulů, intermediárních filament a mikrotrabekul procházející celou buňkou a zodpovídající za dynamickou organizaci cytoplazmy, mechanickou oporu organel, vytváření spojů se sousedními buňkami i transport substancí tělem buňky. Fibrózní proteiny, které jsou chemickou podstatou cytoskeletu, tak vytvářejí velmi dynamický systém, jehož některé části jsou neustále syntetizovány a současně jiné zanikají, cytoskelet spojuje organely a plazmatickou membránu, fixuje tvar buňky i pozici organel a vytváří podklad pro změny tvaru buňky a případně i její aktivní pohyb.

Plazmatická membrána (PM). Plazmatickou membránou rozumíme strukturu zajišťující integritu buňky jako základní jednotky tkáně ohraničením těla této buňky včetně jejích výběžků. Do značné míry buňku chrání před zevními vlivy a podílí se na zachování jejího tvaru. Membrána nemá rigidní charakter – je tekutá. Z funkčního i morfologického hlediska představuje jednu z nejdůležitějších buněčných organel.

Základní matrix PM tvoří lipidy – především fosfolipidy, glykolipidy a cholesterol. V dvojvrstvě jsou hydrofilní části molekul lipidů orientovány vně. Na ně se



Obr. 1.4 Role adenosintrifosfátu (ATP) v buňce

váží glykolipidy a oligosacharidy. Hydrofobní části molekul lipidů vytvářejí dva hydrokarbonové řetězce a orientují se dovnitř. Cholesterol mj. reguluje (redukuje) fluiditu membrány. Proteiny tvoří pouze povrch PM, ale jsou do lipidové vrstvy též zanořeny. Hydrofilní konce proteinů mají orientaci shodnou se stejnou částí molekuly lipidů, tedy vně na povrch membrány. Zastoupení proteinů v membránách se výrazně liší podle typu tkáně i buňky a činí přibližně 25–75 % hmotnosti membrány. Proteiny představují strukturální základ iontových kanálů i akvaporinů a zajišťují facilitovanou difuzi i aktivní transport látek přes membránu a jsou základem receptorových systémů.

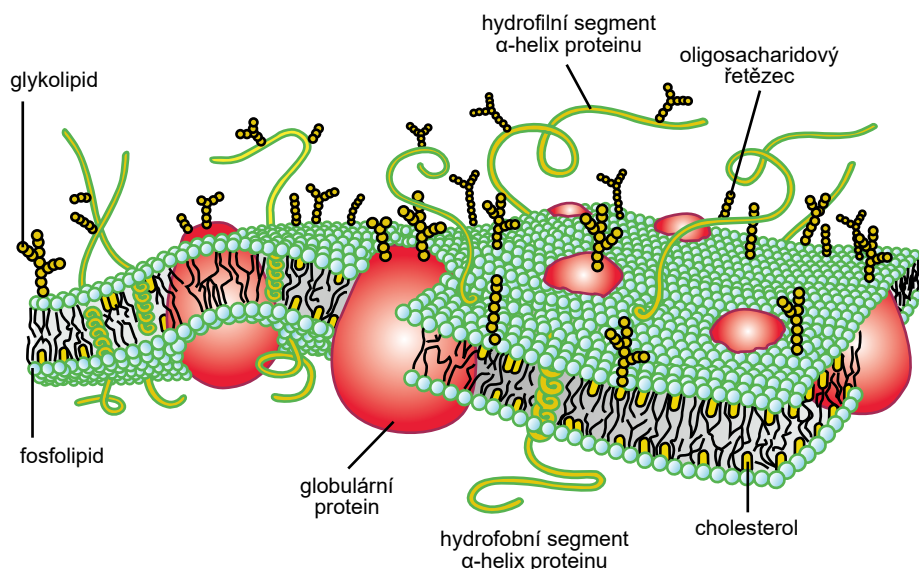
Dynamickou strukturu membrány dokumentuje tzv. „model tekuté mozaiky“ (obr. 1.5). V něm vytváří membránu tekutá fáze lipidů s mozaikovitě zabudovanými globulárními proteiny. Tyto proteiny, jejichž část je na povrchu lipidové matrix (**periferní proteiny**) a část membránou prostupuje (**integrální proteiny**), jsou často v rámci membrány vysoce mobilní. Řadu proteinů naopak fixuje na místě cytoskelet

nebo tight junctions. Kromě lipidoproteinové struktury bývá k širší membráně počítán ještě „plášť membrány (glykokalyx)“, což je síť molekul oligosacharidů, glykolipidů a glykoproteinů, kterou kovalentní vazby spojují se základní strukturou membrány.

Mezibuněčné kontakty lze podle počtu vrstev kontaktu, šířky mezibuněčného prostoru a jeho symetrie rozdělit do tří hlavních kategorií:

1. *Zonula occludens*, v níž dochází k těsnému přiblížení obou zevních listů membrán a tím k utěsnění mezibuněčného prostoru. Z tohoto spojení se podle počtu listů vydělují dvě skupiny gap junctions, kde dochází k výraznému přiblížení zevních listů, ale bez úplného uzavření štěrbin, a které především zajišťují metabolické a elektrické propojení buněk, jejich kooperaci a předávání informací. Druhou skupinou jsou tight junctions (pravé těsné spojení), což jsou místa zvýšené soudržnosti buněk. Tento typ spojení se typicky vyskytuje v endotelových tkáních specializovaných na molekulární transport.
2. *Zonula adhaerens*, v níž se obě membrány přibližují pouze volně. Na vnitřní strany membrán tohoto kontaktu zasahují symetricky uložená tonofilamenta (cytoskelet).
3. *Macula adhaerens (desmozom)* představuje diskoidní útvar s relativně širokým intercelulárním prostorem, v němž mezi membránami uložený denzní materiál symetricky rozděljuje štěrbinu. Desmozom zajišťuje především bodové, obzvláště pevné mechanické spojení buněk, proto se nachází zejména tam, kde je tkáň vystavena mechanickým stresům.

Intracelulární membrány. Zhruba polovinu objemu buňky vyplňují orgány také ohraničené membránami (což jsou všechny uvedené orgány s výjimkou ribozomů a cytoskeletu).



Obr. 1.5 Plazmatická membrána – model tekuté mozaiky