

Obsah kapitoly

1. Buňka – základní funkční jednotka organismu

1.1 Stavba eukaryotní živočišné buňky

1.1.1. Biologické membrány a jejich základní složky

1.1.2 Membránové organely buňky

1.1.3. Nemembránové buněčné struktury

2. Transport jako základní buněčný proces

2.1. Vnitřní a vnější prostředí buňky a organismu

2.2. Membránový transport bez účasti transportních proteinů

2.3. Membránový transport prostřednictvím akvaporinů a kanálů

2.4. Transport prostřednictvím přenašečů

2.4.1 Pasivní transport

2.4.2 Aktivní transport

2.5. Cytóza - transport prostřednictvím membránových váčků

2.6. Transcelulární a paracelulární transport

pracovní

1. Buňka – základní funkční jednotka organismu

Až na výjimky – tzv. nebuněčné organismy¹ - je buňka základní stavební a funkční jednotkou všech živých organismů. Především na základě odlišné struktury jádra, ale i řady dalších rozdílů (tab. 1.1) definujeme dvě základní formy buněk:

- **prokaryotní (prokaryotická)** buňka; vyskytuje se výhradně jednobuněčných organismů, které proto řadíme do skupiny Prokaryota (bakterie)
- **eukaryotní (eukaryotické)** buňka s pravým jádrem je základní stavební jednotkou všech mnohobuněčných a řady jednobuněčných organismů, které společně řadíme do skupiny Eukaryota (prvoci, houby, rostliny a živočichové).

Tab. 1.1 Srovnání základních vlastností Prokaryot a Eukaryot

	PROKARYOTA	EUKARYOTA
organizace	obvykle samostatné buňky	jednobuněčné, koloniální, mnohobuněčné
velikost	0,3–6 μm	5 μm – několik cm
stavba	jednodušší	složitější
organely	pouze nemembránové	membránové i nemembránové
jádro	NE, pouze nukleoid bez ohraničení membránou	ANO, ohraničeno 2 membránami
chromozomy	pouze jeden kruhový	1-více lineárních
histony	NE	ANO
geny	bez intronů	introny i exony
počet genů	6 - 8 tisíc	více než 10 tisíc
ploidie	pouze haploidní	haploidní i diploidní
jadérko	NE	ANO
nejaderná DNA	plazmidy	DNA plastidů a mitochondrií
ribozomy	70s	80s
mitochondrie a plastidy	NE	ANO
respirační enzymy	v plazmatické membráně	v mitochondriích
chloroplasty	žádné	u řas a rostlin
syntéza RNA	v cytoplazmě	uvnitř jádra
bičik	z flagelinu	z tubulinu
buněčné dělení	prosté dělení	mitóza a meióza
endocytóza a exocytóza	NE	ANO
taxony	Bacteria, Archea	Protozoa, Animalia, Plantae, Fungi

¹ Vedle virů také viroidy (částice menší než virus, tvořená jednovláknovou kruhovou RNA a parazitující na rostlinách) a priony (proteiny vyvolávající infekční onemocnění mozku savců)

1.1 Stavba eukaryotní živočišné buňky

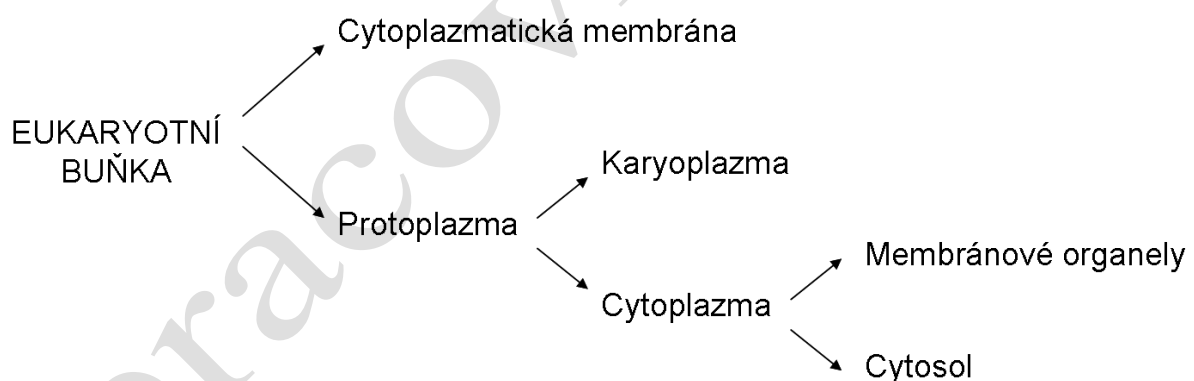
Jak už napovídá název, jedná se o **buňku s tzv. pravým buněčným jádrem**. Dalším významným aspektem eukaryotických buněk je **členění intracelulárního prostoru buňky dalšími membránami** na složitý systém váčků a membránových organel, důležitých pro buněčné fyziologické procesy. Existence membránových organel, které rozdělují intracelulární prostor na jednotlivé kompartmenty, umožňuje eukaryotickým buňkám lépe organizovat a regulovat biologické procesy jak na molekulární a buněčné, tak organismální úrovni. Pomocí vnitřních membrán vznikají v buňce oblasti významně se lišící obsahem i funkcí.

Buňka je na povrchu ohraničena **cytoplazmatickou membránou**. Vnitřní živý obsah buňky označujeme obecným termínem **protoplasma** (**obr. 1.1.**). Ta se u eukaryotních buněk dělí na **cytoplazmu** (živý obsah buňky kromě jádra) a **karyoplazmu** (tekutý obsah jádra).

Cytoplazma má slabě kyselou až neutrální povahu ($\text{pH} = 6,8-7$) a její látkové složení je do určité míry proměnlivé; skládá se z těchto složek:

- **Cytosol** je tekutá gelovitá substance tvořící přibližně 70% objemu buňky. Obsahuje vodu a v ní rozpuštěné anorganické i organické látky vč. proteinů cytoskeletu a malých nemembránových struktur jako jsou ribozómy nebo proteazómy.
- **Membránové organely** jsou rozptýleny v cytosolu (např. mitochondrie, endoplazmatické retikulum, Golgiho aparát, lysozomy aj. (viz dále). Organely neplavou v cytosolu volně, ale jsou spolu většinou propojeny membránami a ukotveny vlákny cytoskeletu.

Cytoplazma udržuje tvar buňky a spolu s cytoplazmatickou membránou zajišťuje výměnu látek mezi buňkou a vnějším prostředím a přesuny živin uvnitř buňky. V cytoplazmě probíhá řada biochemických pochodů.

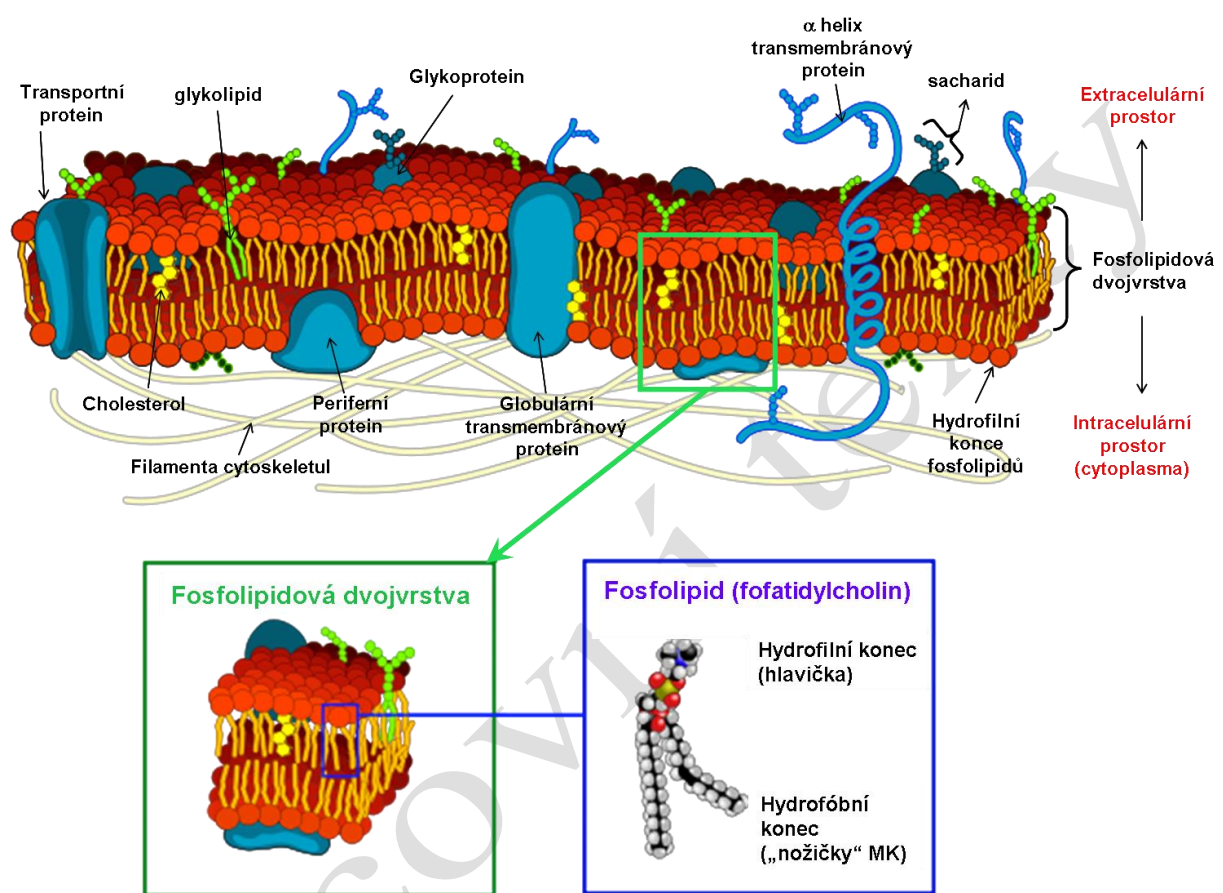


Obr. 1.1. Kompartmentalizace eukaryotní buňky

1.1.1. Biologické membrány a jejich základní složky

Jak již bylo uvedeno, je každá buňka ohraničena **cytoplazmatickou (plazmatickou) membránou** (označována také jako plazmalema), která má tloušťku 5-10 nm. Většina membránových povrchů je však skryta uvnitř buňky, kde vytváří více či méně vzájemně propojený systém prostorů, váčků a cisteren (membránové organely a vezikuly). Plazmatická membrána tak **tvoří většinu buněčných organel**. Některé buněčné organely mají membránu dvojitou (jádro a mitochondrie). Plazmatická membrána je místem řady metabolických, regulačních a elektrických dějů. Děje na membránách, ať už na povrchu buňky nebo na membránách organel uvnitř, hrají proto v životě buňky zásadní roli.

I když se membránové struktury jednotlivých buněk, resp. organel mohou lišit v poměru i kvalitě dílčích složek, jsou **všechny plazmatické membrány vystavěny podle stejného principu (obr. 1.2)**: základní kostru a fyzikálně chemickou bariéru tvoří **fosfolipidová dvojvrstva**. Hlavní funkční vlastnosti membrány jsou pak určovány především spektrem a četností **membránových protein**. Vnější vrstva **sacharidů** se uplatňuje při rozpoznávání a mechanické ochraně buněk.



Obr. 1.2. Stavba cytoplazmatické membrány.

Všechny biologické membrány jsou tvořeny dvěma vrstvami fosfolipidů orientovaných polárními konci do vnějšího prostředí. Součástí membrány jsou bílkoviny, které mohou procházet napříč celou membránou (transmembránové, integrální) nebo jsou zanořeny do membrány jen z jedné strany (periferní proteiny). Membránové proteiny mohou mít funkci transportní, receptorovou, informační, enzymatickou aj. Na vnější straně membrány se pak nacházejí sacharidové řetězce, které mohou být navázány jak na membránové lipidy (tzv. glykolipidy), tak na proteiny (glykoproteiny). (upraveno podle: Public domain LadyofHat, autor: Mariana Ruiz Villarreal).

Membránové fosfolipidy

Základní kostru biologických membrán tvoří **fosfolipidová dvojvrstva** s polárními konci („hlavičkami“ kyseliny fosforečné) orientovanými vně a hydrofobními „ocásky“ mastných kyselin orientovanými do středu dvojvrstvy. Hydrofobní charakter membrány zajišťuje velmi účinnou bariéru proti neregulovanému průchodu většiny látek rozpuštěných ve vodném prostředí organismu. Volně se mohou přes membránu pohybovat jen malé nepolární i polární nenabitě molekuly (např. O₂, CO₂, glycerol, mastné kyseliny, steroidní hormony, omezeně

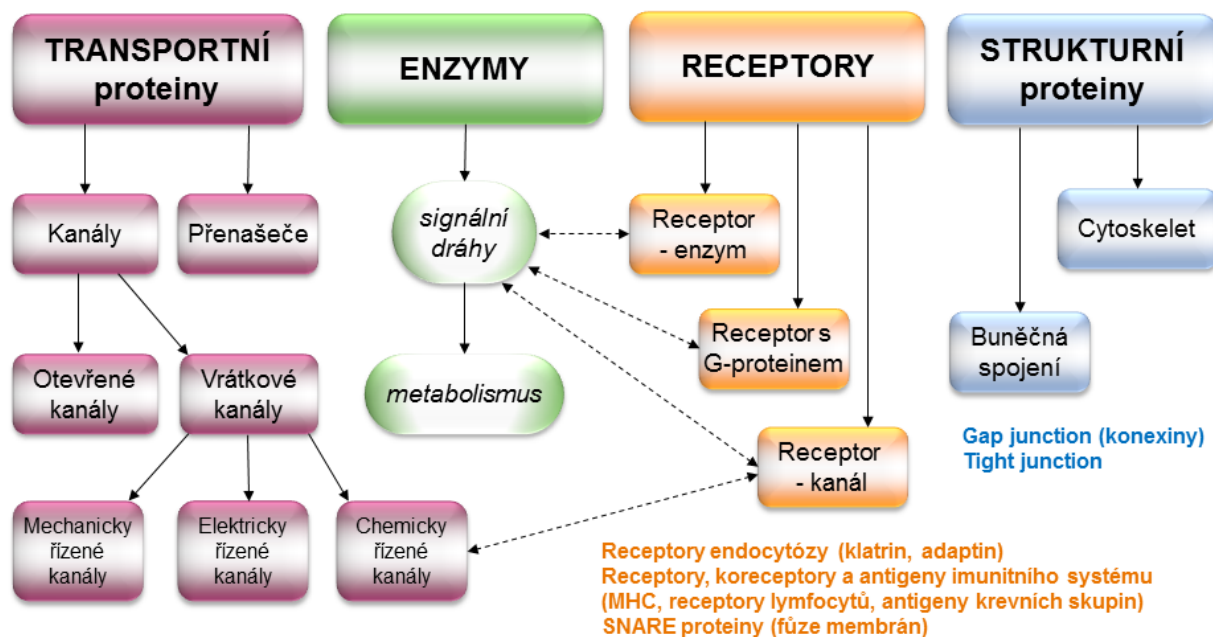
voda v nedisociovaném stavu). Pro většinu látek volně nepropustná fosfolipidová bariéra plazmatických membrán tak může udržovat rozdílné koncentrace látek vně i uvnitř buňky, ale i v jednotlivých buněčných organelách. Gradient látek (např. iontů) v jednotlivých oblastech buňky hraje významnou roli ve fyziologických procesech (např. tvorba nervových vzruchů, iniciace svalové kontrakce, procesy tvorby ATP na membráně mitochondrií aj.).

Nedílnou součástí fosfolipidové dvojvrstvy jsou také **molekuly cholesterolu**, které rovněž mají polární a nepolární konec a snadno se tak zařazují do této dvojvrstvy. Cholesterol zvyšuje pevnost ale i křehkost membrány. Do jisté míry je proto pro membránu nezbytný; při vyšších koncentracích však příliš zvyšuje její rigiditu a omezuje tím pohyby jednotlivých složek membrány

Membránové proteiny

Další významnou složkou buněčných membrán jsou **proteiny** (popř. glykoproteiny, lipoproteiny), které jsou k molekulám lipidů vázány hydrofóbními interakcemi. Zastoupení proteinů v membráně se liší podle typu buňky resp. tkáně; průměrně ale proteiny tvoří 30 - 70% objemu membrány. Podle polohy v membráně rozlišujeme dva základní typy proteinů:

- **Integrální (transmembránové) proteiny** prostupují celou fosfolipidovou dvojvrstvou
- **Periferní proteiny** prostupují jen částí dvojvrstvy, ze které vystupují buď jen na vnitřní, nebo jen na vnější straně membrány.



Obr 1.3. Přehled hlavních funkčních kategorií membránových proteinů

Zatímco fosfolipidová dvojvrstva představuje především fyzikální bariéru pro většinu látek, **proteiny jsou nositeli specifických membránových funkcí (obr.1.3)**. Výskyt, množství a kvalita konkrétních proteinů předurčuje základní vlastnosti konkrétní membrány resp. buňky a následně tkání. Z funkčního hlediska můžeme v membránách rozlišit tyto základní typy proteinů:

- **Transportní proteiny:** zajišťují **selektivní transport látek**, pro které je jinak fosfolipidová dvojvrstva nepropustná. **Kanály** umožňují pasivní transport látek (zejména iontů) a mají zásadní význam při mezibuněčné komunikaci (vznik akčního potenciálu – ∞

kap. x-mezibuněčná kom., kap. xx-neurofyziol). Tzv. **přenašeče** zajišťují jak pasivní transport usnadněnou difúzí, tak aktivní transport proti koncentračnímu spádu, Takové přenašeče označujeme jako **pumpy**. (∞ kap. xx-Transport)

- **Receptory**: umožňují buňce reagovat na změny a signály z okolního prostředí. Uplatňují se při nervové a hormonální regulaci (receptory neurotransmiterů a hormonů), při imunitních reakcích (např. receptory lymfocytů, TLR², receptory pro interleukiny³, podílejí se na procesech exo- a endocytózy (SNARE proteiny, clatrin aj.).
- **Enzymy**: podílí se na metabolických a signálních dráhách
- **Strukturní transmembránové proteiny**: Jsou propojené s cytoskeletem buňky. Tzv. integrity kontrolují tvar a pohyb buněk, zajišťují polohu popř. pohyb buněčných organel, ukotvují buňku k extracelulární matrix, zajišťují spojení se sousedními buňkami (těsné spoje - tight junctions, mezerové spoje - gap junctions).

Membránové sacharidy

Extracelulární strana membrány je pokryta molekulami **sacharidů**, vázaných na membránové lipidy (glykolipidy) nebo proteiny (glykoproteiny). Objemově sacharidy představují nejmenší podíl membrány. Plní však také důležité funkce: vnější sacharidová vrstva – tzv. **glykokalyx**, představuje mechanickou ochranu buňky. Sacharidy vázané na membránu jsou součástí řady receptorů (regulační funkce), adhezních molekul a antigenů (struktury rozpoznávané imunitním systémem).

Fluidní model membrány

Biologické membrány zdaleka nepředstavují statickou rigidní strukturu; většina membránových komponent je v neustálém pohybu. Fosfolipidy vykonávají pohyby horizontální, vertikální i rotační. Membránové proteiny se pohybují z místa na místo („plují v moři lipidů“), jsou do membrány nově zabudovány, nebo naopak degradovány či z membrány transportovány do jiné části buňky. Mluvíme o tzv. **fluidním modelu membrány** (model „tekuté mozaiky“). Fluidita je vlastností plazmatické membrány každé buňky a nezbytnou podmínkou jejich správné funkce. Fluiditu membrán ovlivňuje řada faktorů, např.:

- typ mastných kyselin obsažených v membránových fosfolipidech - nenasycené MK fluiditu zvyšují, nasycené mastné kyseliny fluiditu snižují
- teplota - fluidita roste přímo úměrně s teplotou
- obsahu cholesterolu; cholesterol je nezbytnou součástí plazmatických membrán, protože zajišťuje jejich pevnost. Při vyšší koncentraci však snižuje fluiditu membrány

Jak již bylo uvedeno dříve, membrány tvoří nejen vnější obal buněk, ale také většinu organel V živočišné eukaryotní buňce jsou to: jádro, endoplazmatické retikulum, Golgiho aparát, membránové vezikuly a mitochondrie. K nemembránovým buněčným strukturám naopak patří ribozómy, proteazómy a cytoskelet.

1.1.2 Membránové organely buňky

² Toll Like Receptor-receptory rozpoznávající struktury patogenů

³ mediátory imunitního systému

Buněčné jádro⁴ a jadérko

Jádro je nedílnou součástí téměř všech buněk. Jen u vysoce specializovaných buněk dochází výjimečně k jeho vymizení (např. erythrocyty savců). Jádro kryje **dvouvrstvá jaderná membrána (karyolema)**, která odděluje jaderný obsah (karyoplazmu) od základní cytoplazmy. Vnější jaderná membrána plynule přechází v endoplazmatické retikulum (viz dále). Vnitřní membrána je spojena se sítí proteinových vláken (jaderná lamina), která interagují s jaderným skeletem, podílí se na tvaru jádra, ale také na rozpadu a opětovném složení jaderné membrány v průběhu buněčného dělení. Karyolema je opatřena póry, jimiž se uskutečňuje řízená výměna makromolekulárních látek (RNA, bílkoviny) mezi nitrem jádra a cytoplazmou. Uvnitř jádra je jaderná tekutina tzv. **karyoplazma**. Většinu jaderné hmoty představuje **DNA**, která je spolu s **proteiny** uspořádána do **chromozomů**⁵, jejichž počet je druhově specifický.

Buněčné jádro má funkci **metabolickou** (probíhají zde některé anabolické pochody např. syntéza RNA, některých enzymů, ATP aj.), ale především **genetickou**. V jádře je uchovávána a kopírována genetická informace (zapsaná v pořadí nukleotidů v DNA). Ta je následně přenášena z mateřské buňky na buňku dceřinou.

Jádra všech buněk každého mnohobuněčného jedince obsahují stejnou skladbu genů (jsou genotypově shodné). Přesto se jednotlivé buňky od sebe morfologicky i funkčně liší (fenotypová odlišnost), protože ne všechny přítomné geny jsou vždy aktivní. V různých buňkách, v různých fázích ontogenetického vývoje i v závislosti na vlivech okolního prostředí jsou totiž spouštěny rozličné transkripční programy řízené složitým proteinovým aparátem⁶. Vědní obor, který studuje změny v genové expresi, vyvolané jinými vlivy než změnami v pořadí nukleotidů, se nazývá **epigenetika**.

Jadérko (nucleolus) je membránou neohrazená struktura vznikající uvnitř jádra, kolem části chromozomu (DNA), kódující ribozomální RNA (rRNA). Buňka má většinou jedno jadérko, vzácně je jader více nebo žádné. Jadérko je místem transkripce genů do molekuly rRNA.

Endoplazmatické retikulum

Jedná se o složitou dynamickou soustavu vzájemně propojených zploštělých váčků a kanálků, která je přímo napojena na vnější vrstvu jaderné membrány. Endoplazmatické retikulum (ER) plní v buňce dvě základní funkce:

- **Biosyntéza** membrán, proteinů, peptidů i lipidů popř. jejich skladování
- **Transport** syntetizovaných látek do jiných organel

Pokud jsou na povrchu ER ribozomy, označujeme jej jako drsné ER, v opačném případě se jedná o hladké ER.

Drsné endoplazmatické retikulum se nachází v blízkosti jádra a dokáže na svém povrchu vázat ribozomy. Na ribozomech drsného ER probíhá **translace mRNA do proteinů**. Nově syntetizované proteiny jsou transportovány do lumenu ER, kde dochází k jejich kontrole a vytvoření terciární a kvartérní struktury pomocí speciálních proteinů, tzv. chaperonů. Vytvořené látky jsou pak prostřednictvím váčků ER a Golgiho komplexu transportovány do cílových míst buňky, popř. i vně buňky. Drsné endoplazmatické retikulum není s ribozomy spojeno trvale, ale po ukončení translace jsou ribozomy uvolněny zpět do cytoplazmy.

⁴ lat. *nucleus*, řec. *karyon*

⁵ Eukaryotní chromozom je chromatinovým vláknem, tvořeným spiralizovanou DNA a strukturálními a funkčními proteiny. Chromatinové vlákno dosahuje v prostoru různý stupeň spiralizace v závislosti na fázi buněčného cyklu. V metafázi dosahuje nejvyšší spiralizace až do podoby kondenzovaných, v mikroskopu dobře viditelných cylindrický útvarů se dvěma chromatidami.

⁶ transkripční faktory, histon acetylázy, aktivátory a represory transkripce, atd.

Hladké endoplazmatické retikulum je významným **metabolickým centrem buňky**. Součástí jeho membrán jsou enzymy pro metabolismus cukrů, tuků i xenobiotik⁷. Je místem **syntézy většiny buněčných membrán a také steroidních látek** (např. steroidních hormonů). Hladké ER přímo navazuje na drsné ER, propojuje ho Golgiho aparátem a zajišťuje tak **vezikulární transport** různých makromolekul mezi těmito dvěma systémy. Transportované vezikuly neplují cytoplazmou volně, ale jsou ukotveny na cytoskelet a pohybují se pomocí tzv. molekulárních motorů⁸. Lumen hladkého ER může obsahovat aktivním transportem udržované vysoké koncentrace Ca^{2+} . Vápenaté ionty mohou být na specifický signál uvolněny do cytoplazmy a iniciovat buněčnou odpověď, např. svalový stah.

Golgiho aparát

Golgiho aparát⁹ (GA) plynule navazuje na endoplazmatické retikulum. Jedná se o dynamicky se měnící systém plochých cisteren a váčků (tzv. diktyozómů). Váčky odštěpené od hladkého ER neustále tvoří nové cisterny Golgiho aparátu, zatímco ty starší se postupně posouvají na druhou stranu GA, kde se rozpadají na menší vezikuly. **Funkcí GA je posttranslační úprava a transport proteinů syntetizovaných v ER**. Hlavním enzymatickým procesem probíhajícím v Golgiho komplexu je glykosylace proteinů¹⁰. Takto upravený protein (enzym, hormon) je potom připraven k „expedici“ a v malém váčku se oddělí od Golgiho aparátu a je dopraven na místo určení. V případě, že je látka určena k vyloučení do okolí (např. hormon inzulin), váček splývá s plazmatickou membránou a vylévá svůj obsah do okolí. Tento děj se označuje jako **exocytóza**. Stejným způsobem mohou být z buňky vylučovány i odpadní látky. Vezikuly ale mohou být také navraceny zpět do endoplazmatického retikula, nebo splýnout s jinou membránovou organelou.

Odškrabáním váčků z GA mohou vznikat samostatné organely - např. lysozomy nebo peroxizomy.

Membránové vezikuly

Jedná se o drobné váčky ohraničené jednoduchou fosfolipidovou membránou, která umožňuje udržet **ve vezikule často velmi specifické prostředí**, odlišné od okolní cytoplazmy. Vezikuly vznikají zaškrbením některých organel (ER, GA), nebo vchlípení plazmatické membrány. Vykonnávají řadu funkcí:

- **Transportní funkce vezikul:** V buňce transportují do cílového místa stavební látky, trávicí enzymy, signální molekuly (např. neurotransmitery), ale i pohlčené částice. Pohyb transportních váčků v buňce není náhodný - pohybují se po vlákněch cytoskeletu za účasti tzv. molekulárních motorů. Přesnou navigaci vezikul k cílové organelě resp. membráně zajišťují tzv. SNARE¹¹ proteiny: Na transportním váčku se nachází vSNARE protein který se v cílové membráně páruje s tSNARE proteinem (je jakousi „adresou“, označením přesného místa „doručení“) ∞ kap. Xy-transport.
- **Rozkladná, štěpící popř. neutralizační funkce vezikul:** Vezikuly mohou obsahovat řadu reaktivní látek a trávicích enzymů, schopných štěpit popř. inaktivovat různé, mnohdy i škodlivé látky.

Podle vzniku, funkce a obsahu rozeznáváme několik typů membránových vezikul:

⁷ látky organismu cizí, např. léky, drogy; při zvýšeném užívání těchto látek dochází k výraznému zvětšení hladkého ER

⁸ Buněčné proteiny zodpovědné za pohyb jak subbuněčných struktur, tak i buněk a následně tkání, popř. celého organismu

⁹ Svoje označení dostala tato organela podle italského anatoma Camilla Golgiho, který ji objevil a popsal v nervových buňkách již v roce 1898..

¹⁰ vazba molekul sacharidů na AMK proteinů

¹¹ Soluble N-ethylmaleimide-sensitive factor Activating protein Receptor

Endozom vzniká **vchlípením** cytoplazmatické membrány a pohlcením částice procesem zvaným **endocytóza**. Při procesu se uplatňují speciální proteiny (např. klatriny, adaptiny aj.), které rozpoznají a vážou endocytovanou částici a uplatňují se při tvorbě vezikuly. Endozom nakonec splývá s lysozomem (dalším typem vezikuly). Ve fúzovaném endolysozomu dochází k rozkladu pohlcených částic (fagozom, autozom).

Lysozom je typ vezikuly specializované k buněčnému trávení. Obsahuje řadu hydrolytických enzymů (proteázy, lipázy, fosfatázy, glykosidázy aj.) a udržuje uvnitř nízké pH, optimální pro funkci těchto enzymů.

Peroxisomy jsou vezikuly obsahující oxidační enzymy, které rozkládají mastné kyseliny, AMK, kyselinu močovou, puriny, metanol aj. za vzniku peroxidu vodíku.

Vakuoly jsou membránové váčky typické pro rostliny. Ve srovnání s vezikulami živočišných buněk jsou rostlinné vakuoly mnohem větší a skladují často nerozložené odpadní látky.

Mitochondrie

Mitochondrie je samostatná organela, obklopena dvojitou membránou a obsahující vlastní DNA. Jedná se o významnou multifunkční organelu, která je však především **energetickým centrem buňky** (tzv. „buněčná elektrárna“). Mitochondriální matrix a vnitřní membrána obsahuje složitý enzymatický aparát, který umožňuje získat energii postupnou přeměnou látek s využitím kyslíku přijímaného dýcháním. Získaná energie je vázána do energeticky bohaté sloučeniny ATP a následně využitelná k pokrytí všech energetických potřeb buňky.

Proces oxidace a fosforylace základních živin za vzniku ATP označujeme jako tzv. **buněčné dýchání** (∞ kap. xx.).

1.1.3. Nemembránové buněčné struktury

Ribozomy

Jedná se o kulovité nemembránové organely, tvořené hlavně **rRNA** a **bílkoviny** v poměru 1 : 1. Nacházejí se jednak volně v cytoplazmě a dočasně mohou také asociovat s povrchem endoplazmatického retikula, přičemž tímto spojením dochází ke vzniku tzv. **drsného endoplazmatického retikula**.

Ribozomy jsou místem **syntézy polypeptidů** (translace mRNA do polypeptidů).

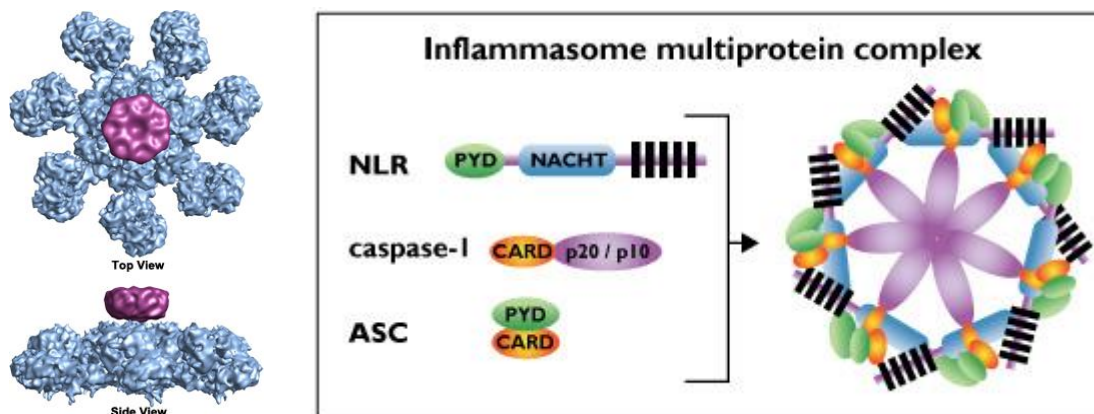
Proteazom

Je to válcovitá nemembránová organela, která přímo v cytoplazmě rozkládá poškozené nebo nadbytečné proteiny. Proteiny, které jsou určeny k degradaci v proteazomu, musí být nejprve „označeny“ **proteinem ubikvitinem**. Navázání ubikvitinu pak iniciuje štěpení označeného proteinu až na krátké oligopeptidy popř. aminokyseliny.

Apoptozóm a imflamatozóm

V obou případech se jedná o nemembránové sližité proteinové komplexy nacházející se v cytoplazmě některých buněk (**obr. 1.4**)

- *Apoptozóm* je velký proteinový complex v cytoplazmě, který se v buňkách formuje při aktivaci programové buněčné smrti, tzv. apoptóze. Pokud dojde k vážnému poškození buňky, které by mohlo mít nepříznivý vliv na celý organismus (poškození DNA, virová infekce aj.) je v buňce aktivován několikastupňový proces regulovaného sebezničení buňky. Součástí tohoto procesu je také zformování apoptozómu, který prostřednictvím proteolytických enzymů (např. kaspázy 9) iniciuje konečnou fázi buněčné smrti.
- *Imflamatozóm* je proteinový komplex vytvářený v cytoplazmě některých imunitních buněk (myeloidní řada nespecifické imunity) jako reakce na infekci. Imflamatozóm je zodpovědný za aktivaci zánětlivých procesů, především uvolnění zánětlivých cytokinů IL-18 a IL-1β.



Obr. 1.4: a) apoptozóm, b) inflamatozóm

Cytoskelet

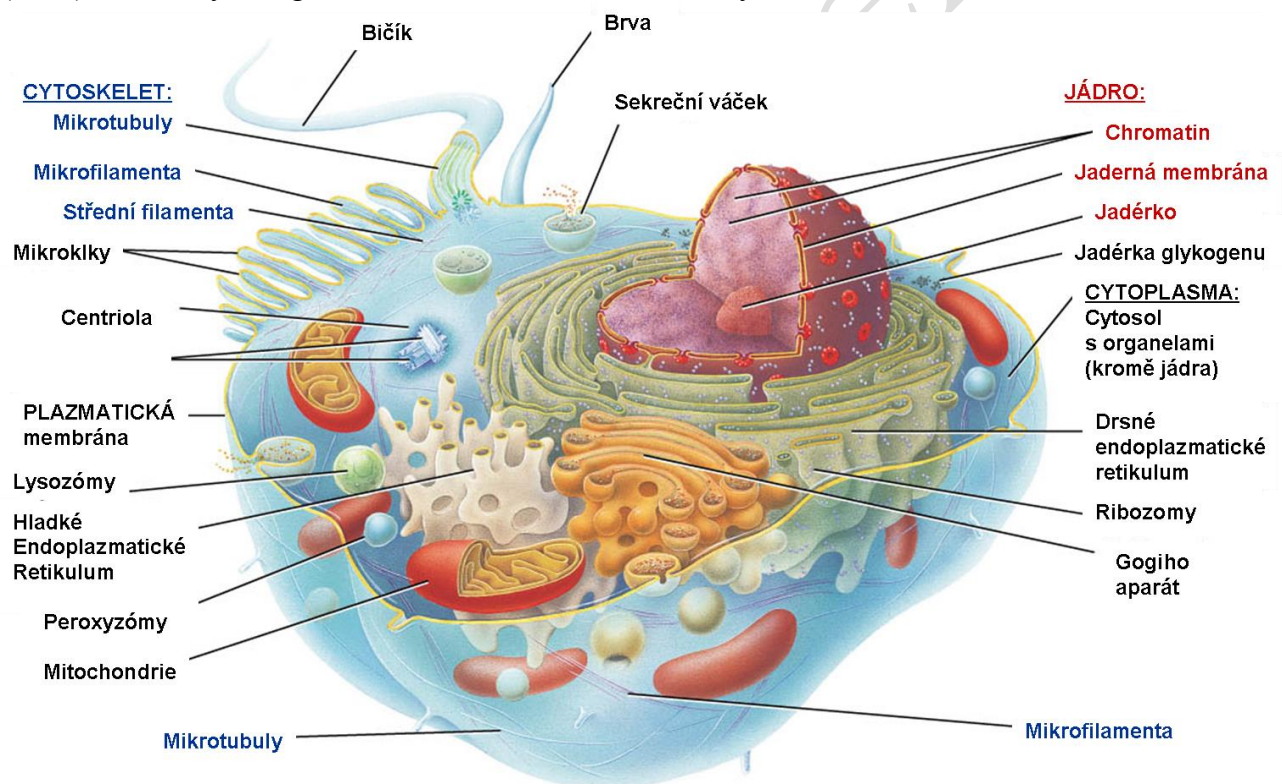
Cytoskelet je soustava vláknitých bílkovinných útvarů v buňce, které vytvářejí složitou mikroskopickou síť. Základem cytoskeletu jsou tři typy proteinových vláken (polymerů), ze kterých jsou vystavěny všechny komplexní cytoskeletární útvary. (1) **Mikrotubuly** jsou největším typem cytoskeletárního vlákna. Jedná se o dlouhé duté válečky o průměru 25 nm, tvořené proteinem **tubulinem** (ve formě dimeru). (2) **Mikrofilamenta** jsou tvořena dvěma šroubovitě zavínutými polymery bílkoviny **aktinu** (monomer). Aktinová vlákna měří v průměru 4 - 6 nm a jsou kratší a pružnější než mikrotubuly. Pod buněčnou membránou tvoří hustou síť, která buňku zevnitř vyztužuje a zároveň umožňuje změnu tvaru buňky. Aktin může také asociovat s proteinem myozinem a tím tvořit stažitelná vlákna, která zprostředkovávají svalový pohyb. (3) **Střední filamenta** jsou třetím typem cytoskeletálních vláken. Měří v průměru 10 nm a jsou tvořena hlavně z **keratinu**, ale i jiných proteinů (složení je tkáňově specifické). Charakteristickou vlastností středních filament je pevnost – chrání buňku před mechanickým poškozením. Velké množství těchto vláken se vyskytuje u epitelových a nervových buněk. Cytoskelet představuje velmi dynamický proměnlivý systém; v závislosti na potřebách buňky se mění délka i pozice jednotlivých vláken. Kvůli přehlednosti nebývá často cytoskelet na obrázcích buněk znázorněn. Je však pro buňku nepostradatelnou strukturou, která zajišťuje řadu životně důležitých funkcí:

- **Podpůrná funkce:** Jak již název napovídá, cytoskelet tvoří jakousi **buněčnou kostru** - buňku vyztužuje, dává jí tvar a udržuje orgány na svém místě.
- **Pohyb:** Cytoskelet hraje klíčovou roli v **pohybu buňky**, resp. celých tkání, orgánů až organismu (lokomoce). Je nezbytný pro tvorbu flexibilních buněčných výběžků – **panožek**, které umožňují buňkám améboidní pohyb nebo pohlcování větších částic (endocytóza, fagocytóza). Cytoskelet také tvoří hlavní strukturní podklad stálých organel pohybu - **bičků a řasinek**. Řasinky a bičíky mají velmi podobnou stavbu. **Řasinky (brvy, cilie)** jsou vláknité, 5-10 μm dlouhé výběžky směřující ven z buňky. Na povrchu jsou ohraničeny jednotkovou membránou. Základní stavební látkou řasinek je protein tubulin, který vytváří prostorově charakteristický soubor mikrotubulů: středem řasinky prochází jeden pár centrálních mikrotubulů kolem kterého je devět párů periferních mikrotubulů. Tento mikrotubulární útvar lze zapsat vzorcem $9 \times 2 + 2$. **Bičík (flagellum)** je struktura obdobná řasinkám. Ve srovnání s řasinkami má větší velikost, většinou se vyskytuje v buňce jen jeden a slouží k lokomoci buňky. Kromě mikrotubulů může obsahovat i další zesilující struktury. Slouží k pohybu jednobuněčných bičíkovců, některých menších

mnohobuněčných organismů a některých samostatných buněk mnohobuněčných živočichů. Typický bičík mají u živočichů samčí pohlavní buňky - spermie.

- **Nitrobuněčný transport** látek a organel. Pomocí tzv. molekulových motorů¹² je zajišťován transport vezikul s látkami (např. neurotransmitery) po vláknech cytoskeletu mezi vzdálenějšími částmi buněk.
- **Dělení buněk.** Cytoskeletální vlákna tvoří také tzv. **centriolu** (též centriol), která je stálou strukturou živočišných buněk kde hraje důležitou roli zejména při dělení buněk. Leží poblíž jádra a je to dvojice kolmo k sobě postavených válečků, jejichž plášť je tvořen devíti sadami tří mikrotubulů. Centriola představuje organizační centrum, ze kterého vyrůstají další dlouhé mikrotubuly, tvořící **astrosféru**. Kolem centrioly je zvláštní zrnitá cytoplazma – **centrosféra**. Centriola s centrosférou a astrosférou tvoří společně útvar zvaný **centrozom**. V průběhu dělení z centrioly vyrůstá dělicí vřetenko, které separuje chromozomy během anafáze mitózy.

Obecná **stavba živočišné eukaryotní buňky** je na **obr. 1.5**. Podrobněji k základním chemickým složkám živé hmoty a ke stavbě a funkci eukaryotní buňky: Fellnerová I. a kol. (2014) Obecná fyziologie I. – chemické a buněčné základy, ISBN970-80-244-4019-9.



Obr. 1.5 Stavba eukaryotní živočišné buňky

Upraveno podle zdroje: <http://classroom.sdmesa.edu/eschmid/announcementsZoo145.htm>

¹² Např. proteiny dynein, kinezin