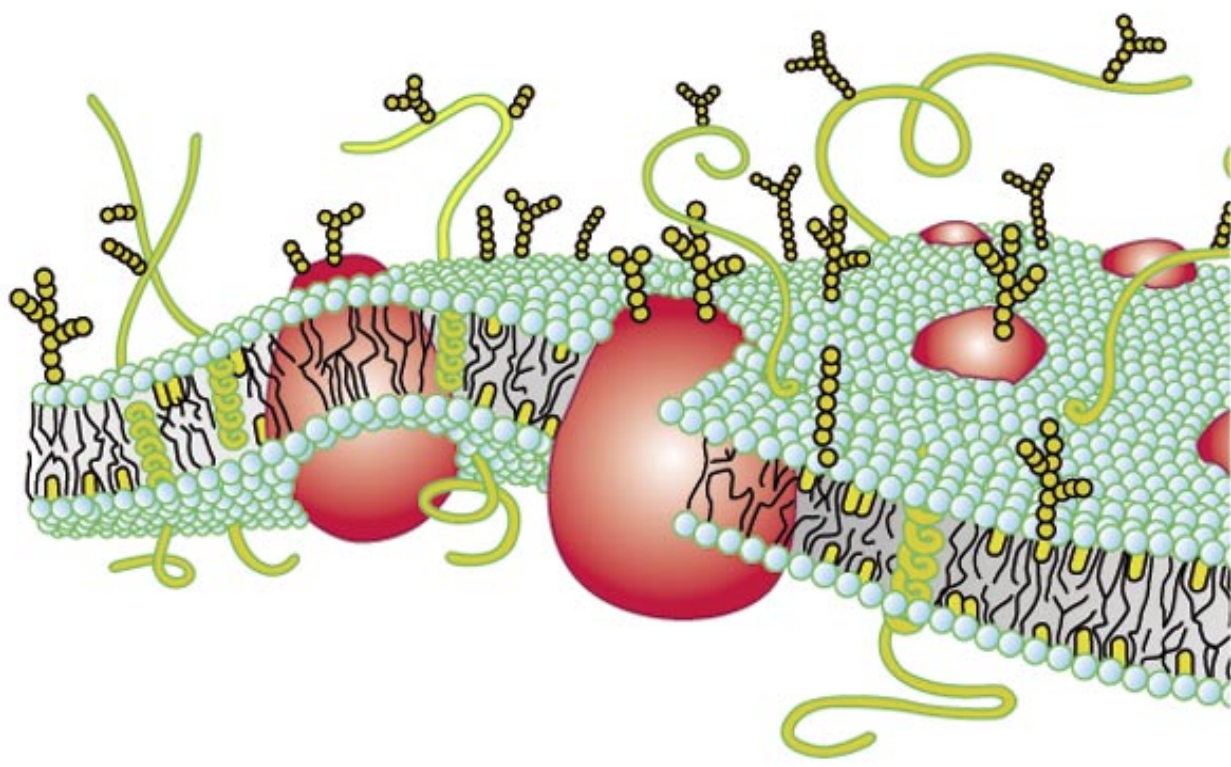


Miloš Langmeier a kolektiv

---

# Základy 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**.

*Používání elektronické verze knihy je umožněno jen osobě, která ji legálně nabyla a jen pro její osobní a vnitřní potřeby v rozsahu stanoveném autorským zákonem. Elektronická kniha je datový soubor, který lze užívat pouze v takové formě, v jaké jej lze stáhnout s portálu. Jakékoliv neoprávněné užití elektronické knihy nebo její části, spočívající např. v kopírování, úpravách, prodeji, pronajímání, půjčování, sdělování veřejnosti nebo jakémkoliv druhu obchodování nebo neobchodního šíření je zakázáno! Zejména je zakázána jakákoliv konverze datového souboru nebo extrakce části nebo celého textu, umístování textu na servery, ze kterých je možno tento soubor dále stahovat, přitom není rozhodující, kdo takovéto sdílení umožnil. Je zakázáno sdělování údajů o uživatelském účtu jiným osobám, zasahování do technických prostředků, které chrání elektronickou knihu, případně omezují rozsah jejího užití. Uživatel také není oprávněn jakkoliv testovat, zkoušet či obcházet technické zabezpečení elektronické knihy.*





Copyright © Grada Publishing, a.s.



Univerzita Karlova v Praze, 1. lékařská fakulta, Fyziologický ústav

**Prof. MUDr. Miloš Langmeier, DrSc., a kolektiv**

## **ZÁKLADY LÉKAŘSKÉ FYZIOLOGIE**

### **Pořadatel díla:**

Prof. MUDr. Miloš Langmeier, DrSc.

### **Autorský kolektiv:**

Prof. MUDr. Otomar Kittnar, CSc., MBA

Prof. MUDr. Miloš Langmeier, DrSc.

Doc. MUDr. Dana Marešová, CSc.

Prof. MUDr. Jaroslav Pokorný, DrSc.

### **Pracoviště autorů:**

Univerzita Karlova v Praze, 1. lékařská fakulta, Fyziologický ústav

### **Recenzenti:**

Prof. MUDr. Pavel Sobotka, DrSc.

Prof. MUDr. Martin Vízek, CSc.

© Grada Publishing, a.s., 2009

Obrázek na obálce a ilustrace v knize podle návrhů autorů překreslila Miloslava Krédlová.

Cover Design © Grada Publishing, a.s., 2009

Vydala Grada Publishing, a.s.

U Průhonu 22, Praha 7

jako svou 3780. publikaci

Odpovědný redaktor Mgr. Luděk Neužil

Sazba a zlom Jan Šístek

Počet stran 320

1. vydání, Praha 2009

Vytiskly Tiskárny Havlíčkův Brod, a. s.

Husova ulice 1881, Havlíčkův Brod

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

*Postupy a příklady v této 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 978-80-247-2526-0** (tištěná verze)

**ISBN 978-80-247-7024-6** (elektronická verze ve formátu PDF)

© Grada Publishing, a.s. 2011

# Obsah

Seznam zkratk	11
Předmluva (M. Langmeier)	13
<b>1 Fyziologie buňky (M. Langmeier, J. Pokorný)</b>	<b>15</b>
1.1 Buněčné organely	15
1.1.1 Buněčné jádro	15
1.1.2 Endoplazmatické retikulum	18
1.1.3 Golgiho aparát	19
1.1.4 Lyzosomy a peroxisomy	19
1.1.5 Mitochondrie	19
1.1.6 Cytoskelet	20
1.2 Buněčné membrány	22
1.2.1 Plazmatická membrána	22
1.2.2 Mezibuněčné kontakty	23
1.2.3 Intracelulární membrány	23
1.2.4 Celulární transportní systémy	23
1.3 Vývoj a obnova tkání	29
1.3.1 Vývoj tkání	29
1.3.2 Zánik buněk	29
1.3.3 Obnova tkání	31
<b>2 Tělní tekutiny (O. Kittnar, D. Marešová, M. Langmeier)</b>	<b>35</b>
2.1 Extracelulární a intracelulární tekutina	35
2.1.1 Složení tělních tekutin	36
2.1.2 Regulace osmolarity tělních tekutin	37
2.1.3 Regulace objemu extracelulární tekutiny	39
2.2 Krev	44
2.2.1 Tvorba krve (hematopoéza)	44
2.2.2 Červené krvinky (erytrocyty)	45
2.2.3 Krevní skupiny	46
2.2.4 Bílé krvinky (leukocyty)	46
2.2.5 Krevní destičky (trombocyty)	48
2.2.6 Hemostáza	48
2.2.7 Krevní plazma	50
2.3 Likvor	51
2.3.1 Tvorba mozkomíšního moku	51
2.3.2 Reabsorpce likvoru	51
2.3.3 Složení mozkomíšního moku	52
2.3.4 Likvorový tlak	53

2.3.5	Ochranná funkce mozkomíšního moku	53
2.3.6	Stálost intrakraniálního objemu	53
<b>3</b>	<b>Oběh krve a lymfy (O. Kittnar)</b>	<b>55</b>
3.1	Funkční organizace srdečně-cévního systému	55
3.2	Funkční morfologie srdce	56
3.3	Typologie cév	56
3.4	Hemodynamika krevního oběhu	58
3.5	Obecné uspořádání systémového oběhu	59
3.6	Čerpací práce srdce	59
3.6.1	Elektrická aktivita srdce	59
3.6.2	Mechanická činnost srdce	67
3.7	Systémové krevní řečiště	71
3.7.1	Arteriální část systémového krevního řečiště	71
3.7.2	Mikrocirkulace	72
3.7.3	Lymfatický systém	75
3.7.4	Venózní část systémového oběhu	76
3.8	Řídicí mechanismy srdečně-cévního systému	76
3.8.1	Místní regulační mechanismy	77
3.8.2	Celkové regulační mechanismy	79
3.9	Zvláštnosti průtoku krve v některých orgánech	85
3.9.1	Plicní cirkulace	85
3.9.2	Koronární cirkulace	86
3.9.3	Mozková cirkulace	86
3.9.4	Fetální cirkulace	86
3.10	Zevní projevy srdeční činnosti	87
3.10.1	Srdeční ozvy	87
3.10.2	Arteriální a venózní pulz	87
3.10.3	Elektrokardiogram	88
<b>4</b>	<b>Respirace (D. Marešová)</b>	<b>91</b>
4.1	Ventilace plic	91
4.1.1	Mechanika dýchání	92
4.1.2	Statické objemy plic	92
4.1.3	Statické kapacity	93
4.1.4	Dynamické plicní objemy	94
4.1.5	Pneumotorax	94
4.2	Alveolární vzduch	95
4.2.1	Výměna dýchacích plynů mezi alveoly a krví	95
4.2.2	Plicní cirkulace	97
4.2.3	Poměr průtok krve a ventilace plic	97
4.3	Transport dýchacích plynů mezi plicemi a tkáněmi	97
4.3.1	Transport kyslíku	98
4.3.2	Transport oxidu uhličitého	99
4.4	Vnitřní dýchání	100
4.5	Řízení dýchání	101

4.5.1	Nervová regulace dýchání	101
4.5.2	Chemická regulace dýchání	101
4.6	Poruchy dýchání	102
4.7	Hypoxie	103
4.8	Vliv zvýšeného barometrického tlaku	103
4.9	Nemoc z dekomprese	103
<b>5</b>	<b>Vylučování (O. Kittnar, J. Pokorný)</b>	<b>105</b>
5.1	Význam a funkce vylučovacího systému	105
5.1.1	Funkční morfologie ledvin	106
5.1.2	Základní procesy tvorby moči	111
5.1.3	Zahušťovací a zředovací funkce ledvin	123
5.1.4	Vývodné cesty močové	126
5.1.5	Clearance	129
5.2	Význam a funkce kůže	131
5.2.1	Stavba kůže	131
5.2.2	Funkce kůže	134
<b>6</b>	<b>Funkce trávicího traktu (J. Pokorný)</b>	<b>137</b>
6.1	Trávení a vstřebávání	137
6.2	Sekrece	141
6.2.1	Sliny	141
6.2.2	Žaludeční šťáva	141
6.2.3	Šťáva slinivky břišní	142
6.2.4	Buňky sliznice duodena a tenkého střeva	145
6.3	Pohyby trávicího traktu	146
6.3.1	Žvýkání	146
6.3.2	Polykání	147
6.3.3	Pohyby žaludku	148
6.3.4	Pohyby tenkého střeva	148
6.3.5	Pohyby tlustého střeva	149
6.4	Vylučování	151
6.5	Obrana organismu	151
6.6	Řízení funkcí trávicího traktu	152
6.6.1	Neuronální řízení	153
6.6.2	Humorální řízení	153
6.7	Skladování potravy	155
6.8	Činnost jednotlivých oddílů trávicího systému	156
6.8.1	Dutina ústní	156
6.8.2	Hltan, jícen	156
6.8.3	Žaludek	156
6.8.4	Duodenum a tenké střevo	157
6.8.5	Tlusté střevo	157
6.8.6	Krevní oběh trávicího systému	157
6.8.7	Játra	158
6.8.8	Rovnováha příjmu potravy	159



<b>7</b>	<b>Acidobazická rovnováha</b> ( <i>O. Kittnar</i> ) .....	<b>163</b>
7.1	Pufrovací systémy .....	163
7.2	Respirační kompenzace .....	164
7.3	Renální kompenzace .....	164
<b>8</b>	<b>Termoregulace</b> ( <i>J. Pokorný</i> ) .....	<b>167</b>
8.1	Výkyvy tělesné teploty .....	167
8.2	Systém izolace těla .....	167
8.3	Výměna tepla s prostředím v povrchových vrstvách těla .....	168
8.3.1	Potní žlázy .....	169
8.3.2	Piloerекce .....	169
8.4	Termoregulační mechanismy .....	169
8.5	Řízení tělesné teploty .....	171
8.5.1	Termoreceptory .....	171
8.5.2	Hypotalamická řídicí centra (termostat) .....	171
8.5.3	Termoregulační efektorové mechanismy .....	171
8.6	Horečka .....	171
<b>9</b>	<b>Humorální regulace</b> ( <i>D. Marešová</i> ) .....	<b>173</b>
9.1	Základní charakteristiky humorálního systému .....	173
9.2	Rozdělení hormonů .....	176
9.3	Obecné mechanismy tvorby hormonů .....	176
9.4	Transport hormonů .....	177
9.5	Receptory .....	177
9.5.1	Rozdělení receptorů .....	177
9.6	Nástup a trvání účinků hormonu .....	177
9.7	Ukončení působení hormonů .....	178
9.8	Tvorba hormonů periferními endokrinními žlázami .....	178
9.8.1	Řízení složitou zpětnou vazbou .....	178
9.8.2	Produkce hormonů endokrinními žlázami – řízení jednoduchou zpětnou vazbou .....	182
9.8.3	Nervově řízené uvolňování hormonů .....	185
9.8.4	Produkce hormonů jinými typy buněk (tkáňové hormony) ...	187
<b>10</b>	<b>Reprodukční systém</b> ( <i>D. Marešová</i> ) .....	<b>189</b>
10.1	Reprodukční systém muže .....	189
10.1.1	Tvorba pohlavních buněk – spermatogeneze .....	189
10.1.2	Produkce pohlavních hormonů – steroidogeneze .....	191
10.1.3	Pohlavní spojení .....	193
10.2	Reprodukční systém ženy .....	193
10.2.1	Tvorba pohlavních buněk – oogeneze .....	193
10.2.2	Produkce pohlavních hormonů .....	194
10.3	Těhotenství .....	196

<b>11</b>	<b>Neurofyzilogie</b> ( <i>M. Langmeier, J. Pokorný, D. Marešová, O. Kittnar</i> )	<b>199</b>
11.1	Neuron	200
11.1.1	Membrána neuronu	201
11.1.2	Synapse	206
11.1.3	Mediátory	208
11.1.4	Nervosvalová ploténka	210
11.1.5	Vzájemné vztahy mezi neurony	211
11.1.6	Mediátorové systémy	215
11.1.7	Wallerova degenerace a regenerace	217
11.2	Neuroglie	217
11.2.1	Neuroglie v CNS	217
11.2.2	Neuroglie v PNS	219
11.2.3	Regulace extracelulární koncentrace draslíku	219
11.3	Hematoencefalická bariéra	219
11.3.1	Regionální rozdíly v hematoencefalické bariéře	220
11.4	Senzorické funkce	221
11.4.1	Buněčné mechanismy senzorických funkcí	221
11.4.2	Vnímání vlastního těla	227
11.4.3	Zrak	235
11.4.4	Sluch	239
11.4.5	Chuť a čich	243
11.5	Motorické funkce	246
11.5.1	Spinální mícha	248
11.5.2	Mozkový kmen	254
11.5.3	Mozeček	258
11.5.4	Bazální ganglia	261
11.5.5	Mozková kůra	263
11.6	Autonomní funkce	265
11.6.1	Periferní vegetativní nervový systém	265
11.6.2	Centrální část vegetativního nervstva	268
11.7	Biologické rytmy	271
11.8	Bioelektrická aktivita mozku	274
11.8.1	Bioelektrická aktivita mozkových okruhů	274
11.8.2	Spánek a bdění	274
11.9	Integrační funkce centrálního nervového systému	275
11.9.1	Páteřní mícha	276
11.9.2	Mozkový kmen a mezimozek	277
11.9.3	Limbický systém	279
11.9.4	Mozková kůra	280
11.10	Fyzilogie chování a paměti	283
11.10.1	Mechanismy řídicí chování na základě vrozených informací	284
11.10.2	Mechanismy řídicí chování na základě získaných informací	285
11.10.3	Specifické rysy nervové činnosti u člověka	290

<b>12</b>	<b>Fyziologie svalstva</b> ( <i>D. Marešová, O. Kittnar</i> ) .....	<b>293</b>
12.1	Kosterní sval .....	293
12.1.1	Funkční morfolgie svalového vlákna .....	293
12.1.2	Spřažení excitace s kontrakcí .....	295
12.1.3	Mechanika svalové kontrakce .....	296
12.1.4	Odlišnosti srdečního svalu .....	297
12.2	Hladký sval .....	299
	<b>Rejstřík</b> .....	<b>303</b>

## Seznam zkratk

ACTH	adrenokortikotropní hormon
ADH	antidiuretický hormon
ADP	adenozindifosfát
AMK	aminokyselina
AMP	adenozinmonofosfát
ANP	atriální natriuretický peptid
AP	akční potenciál
ARAS	ascendentní retikulární aktivační systém
ATP	adenozintrifosfát
AV	arteriovenózní
BMI	index tělesné hmotnosti (body mass index)
cAMP	cyklický adenosinmonofosfát
CCK	cholecystokinin
cGMP	cyklický guanozinmonofosfát
CNS	centrální nervový systém
CoA	koenzym A
CRH	adrenokortikotropin stimulační hormon
CYP	cytochrom P <sub>450</sub>
DA	prolaktin inhibující hormon (dopamin)
DAG	diacylglycerol
DHT	dihydrotestosteron
DIT	dijódtyronin
DNA	kyselina deoxyribonukleová
DNES	difuzní neuroendokrinní systém
DPG	difosfoglycerát
ECT	extracelulární tekutina
EEG	elektroencefalogram
EM (MP)	membránový potenciál
EP	ploténkový potenciál
EPSP	excitační postsynaptický potenciál
ERV	expirační rezervní objem
FEV <sub>1</sub>	jednovteřinová vitální kapacita
FRC	funkční reziduální kapacita
FSH	folikulostimulační hormon
G-proteiny	GTP vázající regulační proteiny
GABA	kyselina $\gamma$ -aminomáselná
GFP	glomerulární filtrační tlak
GHIH	somatotropin inhibující hormon
GHRH	somatotropin stimulační hormon
GIP	žaludeční inhibiční peptid (gastric inhibitory peptide – enterogastron)
GIT	gastrointestinální trakt
GnRH	gonadotropin stimulační hormon
GPe	globus pallidus externus

GPI	globus pallidus internus
GTH	hormony gastrointestinálního traktu
GTP	guanozintrifosfát
hCG	lidský choriový gonadotropin
HTK	hematokrit
IDL	lipoproteiny střední hustoty
IGF	inzulinu podobný růstový faktor
IP <sub>3</sub>	inozitoltrisfosfát
IPSP	inhibiční postsynaptický potenciál
IRV	inspirační rezervní objem
KP	kreatinfosfát
LDL	lipoproteiny nízké hustoty
LH	luteinizační hormon
MIF	Müllerův inhibiční faktor
MIT	monojódtyronin
MK	masné kyseliny
PAH	kyselina paraaminohippurová
PNS	periferní nervový systém
PRL	prolaktin
PTH	parathormon
RDS	syndrom respirační tísně novorozenců (respiratory distress syndrome)
REM	druh spánku (rapid eye movements)
RER	poměr respirační výměny (respiratory exchange ratio)
RF	retikulární formace
RH	růstový hormon
RNA	kyselina ribonukleová
RQ	respirační kvocient
RV	reziduální objem
SA	sinoatriální
SCN	nucleus suprachiasmaticus
SNARE	komplex nutný pro Ca <sup>2+</sup> aktivovanou exocytózu
STH	růstový hormon
T3	trijódtyronin
T4	tetrajódtyronin
TGB	globulin vážící tyroxin
TLC	celková plicní kapacita (total lung capacity)
TRH	tyreotropin stimulující hormon
TSH	tyreotropní hormon
VC	vitální kapacita (vital capacity)
VGCC	napětově řízený kalciový kanál
VIP	vazoaktivní intestinální peptid
VLDL	lipoproteiny s velmi nízkou hustotou
V <sub>T</sub>	dechový objem (volume tidal)

## Předmluva

„Trojanova Lékařská fyziologie“, která od roku 1993 dosud vyšla ve čtyřech vydáních, se plně osvědčila ve výuce studentů všeobecného lékařství, v postgraduálním studiu fyziologie a patofyziologie člověka, a dokonce i ve výuce lékařství veterinárního. V současné době se připravuje vydání páté. Nicméně její objem během opakovaných reedíci značně vzrostl a postupně přesáhl rozsah tzv. „učebnice středního typu“. To jistě není na škodu věci, zejména v postgraduálním studiu, a lze předpokládat, že vydání páté bude ještě podrobnější a stane se tak klasickou „velkou“ učebnicí. Nicméně, v některých studijních programech, kde je omezen rozsah a počet hodin výuky fyziologie, již tento typ studijní literatury ne zcela vyhovuje. Zejména nedávno nově vzniklý studijní program zubní lékařství si o stručnější učební text přímo říká.

Uvítali jsme proto nabídku nakladatelství GRADA Publishing připravit novou učebnici menšího rozsahu. Námí předkládaný text je tedy určen především pro studenty zubního lékařství, ale i studenty celé řady bakalářských a navazujících magisterských programů. V neposlední řadě, jak doufáme, může tento text s určitou rezervou posloužit jako tzv. „basic“ učebnice i pro studenty všeobecného lékařství. Věříme, že nově koncipovaný text, který je dílem úzkého kolektivu spoluautorů, bude dostatečně srozumitelný, čemuž by měly napomoci i graficky sjednocené plnobarevné obrázky, grafy a schémata.

*V Praze v září 2009  
Miloš Langmeier*



# 1 Fyziologie buňky

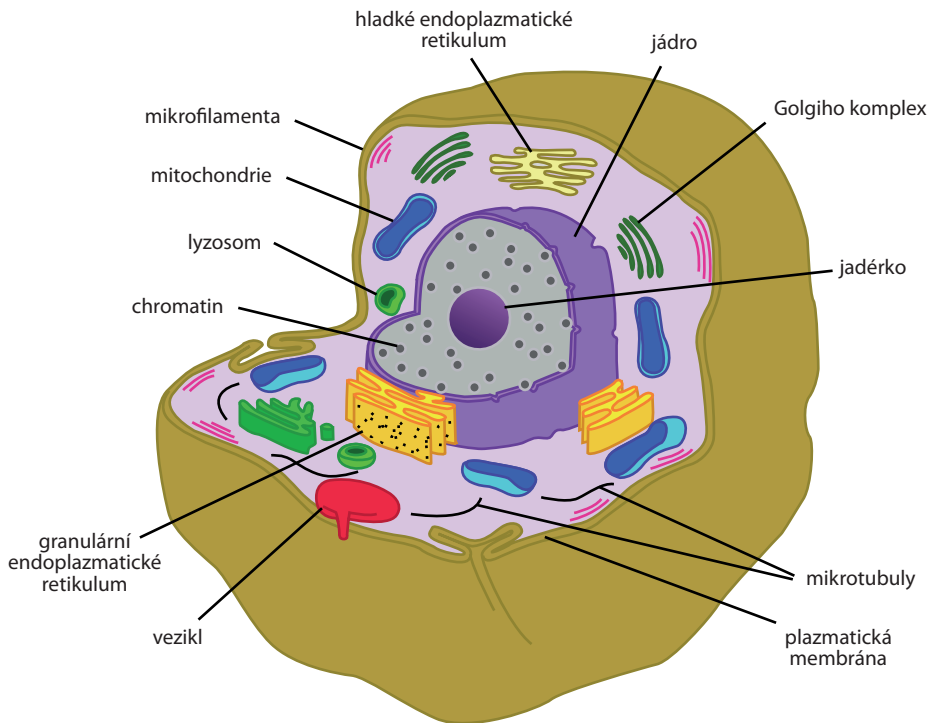
## 1.1 Buněčné organely

Buňka je nejmenší jednotkou živého organismu schopnou nezávislé existence. Během vývoje se v buňkách vytvořily funkční struktury, tzv. buněčné organely (obr. 1.1).

### 1.1.1 Buněčné jádro

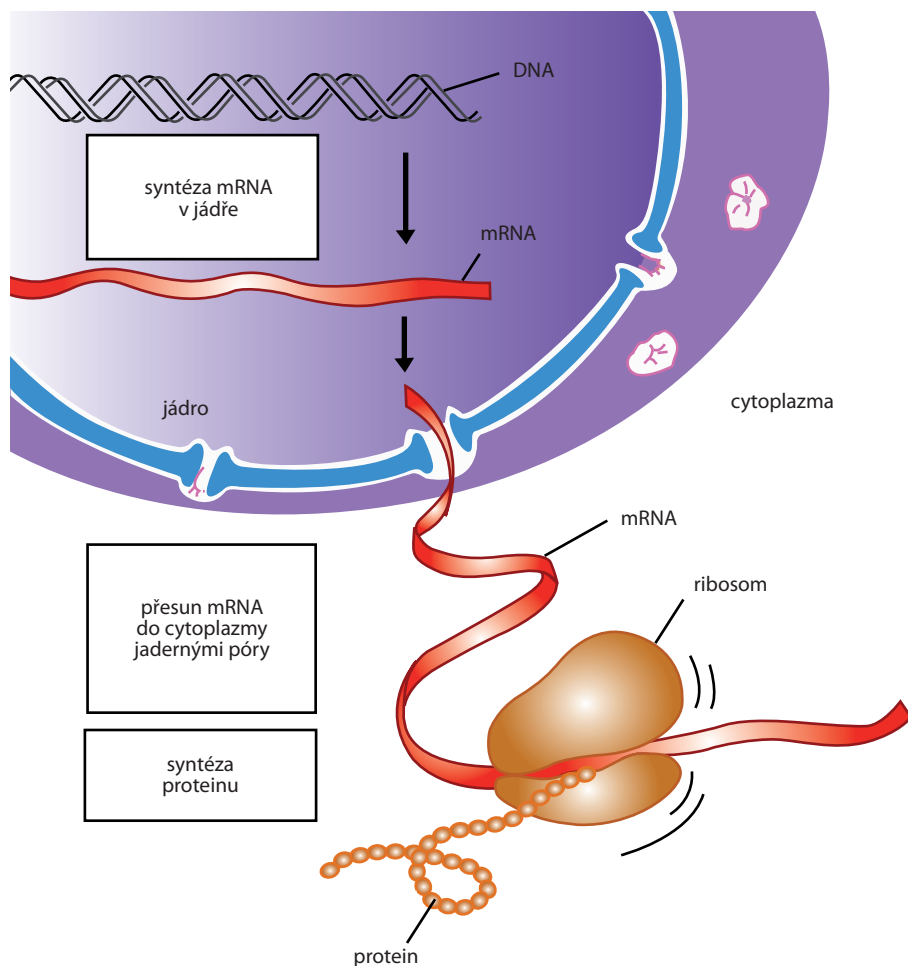
Buněčné jádro (nucleus) je přítomno ve všech buňkách schopných reprodukce. Jádro je oblast buňky, kde je deponována převážná část její genetické informace. Z toho vyplývají tři základní úlohy jádra:

1. regulace diferenciaci a maturace buňky,
2. replikace a přenos genetické informace do nové buňky,
3. syntéza informační RNA (messenger RNA, mRNA), transferové RNA (tRNA) a ribosomální RNA (rRNA) a jejich transport do cytoplazmy (obr. 1.2).



**Obr. 1.1** Schéma buňky a jejích nejdůležitějších organel





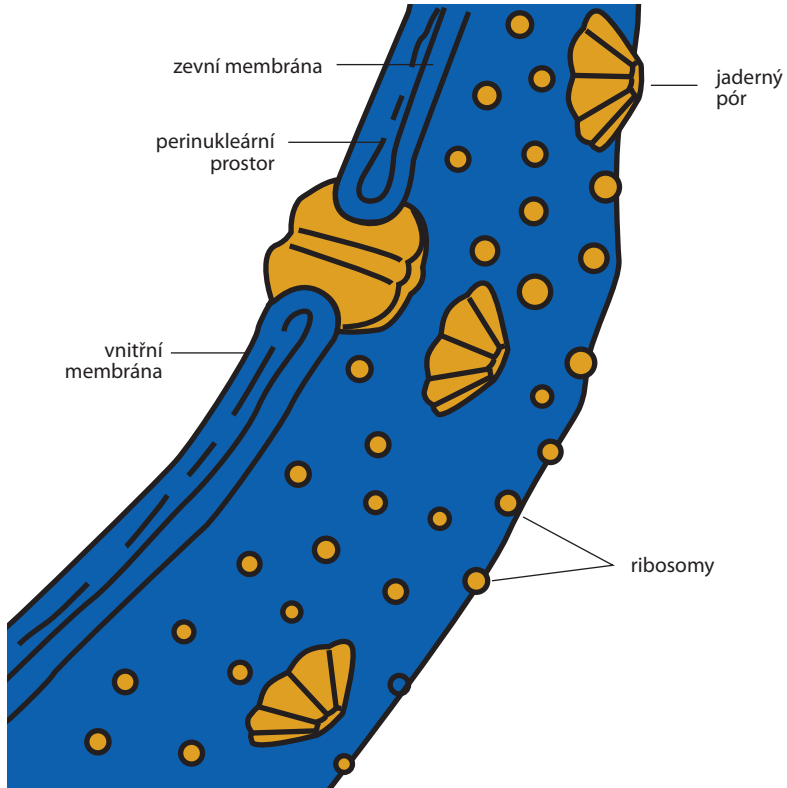
Obr. 1.2 Jaderné řízení proteosyntézy

### Jaderný obal

Jaderný obal je tvořen dvěma listy jaderné membrány. Mezi nimi je perinukleární prostor neboli perinukleární cisterna (obr. 1.3). Zevní jaderná membrána přechází na mnoha místech v membránu granulárního endoplazmatického retikula. Vnitřní jaderná membrána a perinukleární cisterna je přerušena několika tisíci jadernými póry, překrytými velmi tenkou membránou.

### Chromatin, chromosomy

Chromatin je substance viditelná ve světelném mikroskopu jako nepravidelné nahromadění bazofilního materiálu během interfáze. Základní složkou chromatinu je komplex deoxyribonukleová kyselina (DNA)-protein. Během mitózy je chromatin uspořádán do specifických jaderných struktur, chromosomů. Chromosomy nesou



**Obr. 1.3** Perinukleární cisterna a jaderné póry

genetickou informaci a během interfáze mají dvě základní funkce. Řídí metabolismus a diferenciaci buňky a replikaci svého materiálu se připravují na příští mitózu.

### Jadérko

Jadérko (nucleolus) je jaderná organela, neohrazená membránou, viditelná během interfáze. Je lokalizováno buď volně v karyoplazmě, nebo nasedá na vnitřní jadernou membránu. Jadérko je část chromatinu syntetizujícího ribosomální RNA, na kterou se navazují ribosomální proteiny. Fibrilární RNA se kondenzuje do tvaru granulárních podjednotek – ribosomů. Ty jsou posléze transportovány prostřednictvím jaderných pórů do cytoplazmy, kde vznikají „zralé“ ribosomy hrající zásadní roli při syntéze proteinů (viz obr. 1.1).

### Ribosomy

Ribosomy jsou denzní granulární organely. Představují složitý komplex, který se posunuje po řetězci mRNA a přitom podle informace zapsané v této molekule syntetizuje peptidový řetězec. Po jednom vlákně mRNA se současně pohybuje několik ribosomů. Tyto skupiny ribosomů se označují jako polyribosomy (polysomy).

Ribosomy se v buňce vyskytují jako volné v cytoplazmě, nebo vázané na membránu granulárního endoplazmatického retikula či na zevní jadernou membránu (viz obr. 1.3).

### 1.1.2 Endoplazmatické retikulum

Endoplazmatické retikulum je organela tvořená nepravidelným systémem anastomozujících cisteren, lamel a sakulů. Celková plocha povrchu této organely může být 30krát až 40krát větší než plocha povrchu buňky. Vnitřní prostor cisteren je vyplněn endoplazmatickou matrix. Podle přítomnosti, či nepřítomnosti ribosomů vázaných na cytoplazmatický povrch je rozlišováno granulární a agranulární endoplazmatické retikulum. Vnitřní prostor endoplazmatického retikula komunikuje s perinukleární cisternou.

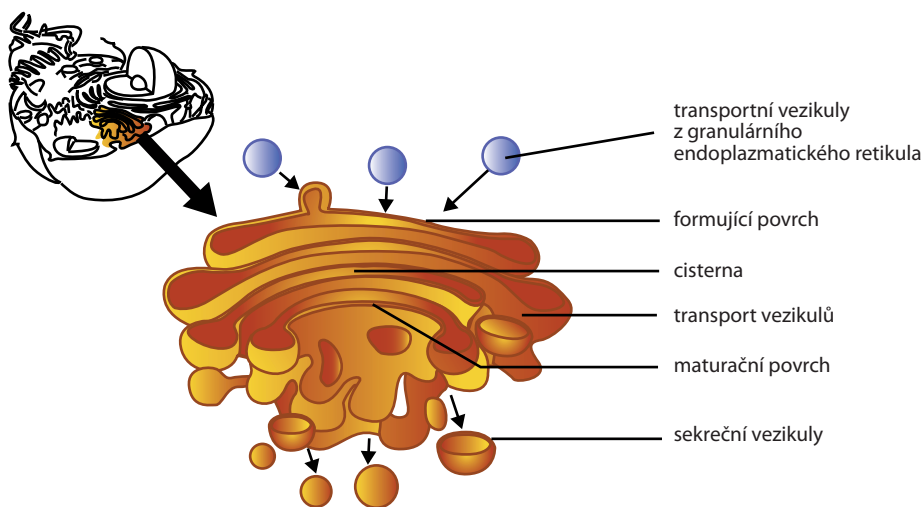
#### Granulární endoplazmatické retikulum

Granulární endoplazmatické retikulum má na svém povrchu obráceném do cytoplazmy vázané četné ribosomy a polyribosomy, jež jsou zapojeny do proteosyntézy.

Nově tvořené řetězce polypeptidů penetrují přes membránu do nitra cisteren, tj. do endoplazmatické matrix. Téměř tak rychle, jak rychle proteiny pronikají do matrix, jsou jejich molekuly měněny enzymy vázanými na stěnu cisteren. Především téměř všechny molekuly jsou glykozylovány na glykoproteiny. Z granulárního endoplazmatického retikula jsou potom distribuovány transportními vezikuly do Golgiho aparátu (obr. 1.4).

#### Agranulární endoplazmatické retikulum

Na povrch agranulárního endoplazmatického retikula nejsou vázané ribosomy. Endoplazmatické retikulum syntetizuje lipidy, především fosfolipidy a cholesterol,



Obr. 1.4 Golgiho aparát