

UNIVERZITA HRADEC KRÁLOVÉ

FYZIOLOGIE

živočichů a člověka

pro učitele

**NOVÉ,
AKTUALIZOVANÉ a DOPLNĚNÉ VYDÁNÍ**

II. díl

Michal Hruška

2012

První vydání recenzovali:

Prof. RNDr. Ivan Novotný, DrSc. Přírodovědecká fakulta UK v Praze

Doc. MUDr. Jiří Sedláček, CSc. Lékařská fakulta UK v Hradci Králové

Druhé vydání recenzovali:

Adresa autora:

michal.hruska@wo.cz

Tato publikace prošla jazykovou úpravou

Přehled kapitol prvního a druhého dílu

DÍL I.		DÍL II.	
STRANA		STRANA	
1.	Úvod do fyziologie živočichů a člověka	17	8. Úvod do fyziologie řídicích systémů organismu
2.	Fyziologie výživy	63	9. Fyziologie žláz s vnitřní sekrecí a fyziologie rozmnožování
3.	Fyziologie dýchání	109	10. Úvod do neurofyziologie
4.	Přeměna látek a energií	141	11. Fyziologie nervové soustavy a její funkční organizace
5.	Fyziologie cévního systému	177	12. Receptory a smyslové orgány
6.	Homeostáza, exkrece, vylučovací soustava	227	13. Fyziologie svalů a pohybu
7.	Obranný systém organismu	259	14. Neurofyziologické principy chování, paměť a učení

Logické a obsahové členění textu kapitol

Každá ze čtrnácti kapitol je rozčleněna až do pěti úrovní (v obsahu jsou uvedeny pouze první dvě úrovně). Označení všech úrovní, používané jednotně v obou dílech, je patrné z následujícího schématu:

1 Kapitola

1.1 Klíčová část kapitoly

(1. úroveň textu kapitoly)

1.1.2 Druhá úroveň kapitoly

(podrobnější rozčlenění 1. úrovně)

A) Třetí úroveň kapitoly

(podrobnější rozčlenění 2. úrovně)

a) Čtvrtá úroveň kapitoly

(podrobnější rozčlenění 3. úrovně)

a1) Pátá úroveň kapitoly

(podrobnější rozčlenění 4. úrovně)

Každá z pěti úrovní může obsahovat v každém odstavci textu **KLÍČOVÉ POJMY** a tučně zvýrazněné části textu a dále obsahuje základní text, který není dále rozlišen.

Při studiu textu je možné látku redukovat, podle vlastního uvážení od odstavců základního textu přes některé klíčové pojmy, směrem k vyšším úrovním.

Rejstřík klíčových pojmů je uveden v úvodu každé kapitoly v přirozeném pořadí. Pořadí pojmů v rejstříku odpovídá pořadí pojmů v textu kapitoly.

8 Úvod **do fyziologie** **řídících** **systemů** **organismu**

Přehled klíčových částí kapitoly:

8.1 Řídící systémy organismu

8.2 Kybernetické principy regulací

8.3 Charakteristika nervových a humorálních regulací

- ❖ 8.3.1 Nervové regulace
- ❖ 8.3.2 Humorální regulace
- ❖ 8.4 Enzymy a vitaminy
- ❖ 8.4.1 Enzymy
- ❖ 8.4.2 Vitaminy

8.5 Srovnávací fyziologie humorálních a neurohumorálních regulací

8.6 Systémové hormony obratlovců

8.7 Podstata transportu informace přenášené hormonem do buňky

8.8 Inaktivace hormonů

Klíčové pojmy kapitoly:

- řídicí systémy organismu
- řídicí jednotka
- čidla
- výkonná jednotka
- kybernetika
- zpětná vazba pozitivní a negativní
- zpětná vazba jednoduchá a složitá
- reflex
- buněčná odpověď
- porovnání nervových a humorálních regulací
- intracelulární humorální regulace
- mezibuněčná humorální regulace
- neurotransmiter
- tkáňový hormon
- neurohormon
- první, druhý a třetí posel
- neuromodulátor
- systémový hormon
- efektorový hormon
- hormony endokrinních žláz
- hierarchie hormonů
- induktory
- lokální hormony
- feromony
- cytokiny
- enzym
- vitaminy rozpustné v tucích
- vitaminy rozpustné ve vodě
- metabolický obrat enzymů
- hypervitaminóza
- neurosekreční buňka
- srovnávací fyziologie humorálních regulací

- podstata transportu informace přenášené hormonem do buňky
- adenylátcykláza
- amplifikační princip
- inaktivace hormonů

8.1 Řídící systémy organismu

ŘÍDÍCÍ SYSTÉMY (regulační soustavy, řídicí soustavy) udržují funkčnost, jednotu a akceschopnost organismu v konkrétním čase a v určitých, měnících se podmínkách prostředí.

Řídícími systémy organismu jsou:

- **NERVOVÁ SOUSTAVA**
- **HUMORÁLNÍ SOUSTAVA**, tj. soustava žláz s vnitřní sekrecí
Endokrinologie je nauka o homeostatických aj. aktivitách hormonů v organismu – **podobor vnitřního lékařství zabývající se anatomii, fyziologií a patologií žláz s vnitřní sekrecí.**

Obě soustavy mají schopnost kódovat, přenášet a přijímat informace, koordinovat a zajišťovat všechny potřebné regulace v organismu. Bez možnosti regulací by nebyl život možný. **Regulace existují v rámci každé organizační úrovně organismu** a navíc jsou různé úrovně regulací hierarchicky uspořádané. Nejvyšším řídicím, integračním a kontrolním ústředím člověka je centrální nervový systém (CNS).

NERVOVÁ SOUSTAVA zpracovává informace v podobě akčních potenciálů a různých chemických látek (mediátorů v nejširším slova smyslu, např. neurotransmiterů, neuromodulátorů, neurohormonů aj.).

HUMORÁLNÍ SOUSTAVA pracuje s informacemi v podobě chemických látek (zpravidla steroidních a nesteroidních hormonů).

Podrobnější údaje o hormonech a žlázách s vnitřní sekrecí jsou uvedeny v kapitole 9 a o nervovém systému v kapitolách 10 a 11.

8.2 Kybernetické principy regulací

BIOKYBERNETIKA se zabývá řízením a přenosem informací v živých organismech a některých strojích. Velmi těsně souvisí s **KYBERNETIKOU**, která studuje na obecné úrovni řídicí a regulační systémy.

Ve fyziologii máme na mysli takové **ŘÍDÍCÍ SYSTÉMY**, které **řídí činnost celku**, tzv. **regulované soustavy (systému, organismu)** prostřednictvím komplexních regulací dílčích **REGULOVANÝCH VELIČIN** (např. tlaku, teploty, pH, koncentrací iontů apod.) **a udržují hodnoty regulovaných veličin na nastavené optimální úrovni.** Každá veličina má přitom v systému svoji kritickou dolní mez a kritickou horní mez (hranici). Za těmito hranicemi je již provádění regulace obtížné nebo systém (organismus) není vůbec schopen regulaci provádět

a hrozí poškození celku nebo poškození jeho částí.

V běžných životních podmínkách je však u živočichů trvale aktivní komplex regulačních mechanismů, které zajišťují jednotu všech funkcí celého organismu, což např. u člověka znamená zajištění koordinace a regulace činnosti pro téměř nepředstavitelných přibližně 30 až 40 (75) biliónů buněk (tj. 30–40 (75)·10¹²).

A) Podmínky regulace systémů

Základními podmínkami regulace (řízení) je **existence vzájemně propojených čidel (receptorů, senzorů), řídicí jednotky a výkonných jednotek.**

ČIDLA (SENZORY) reagují na různé podněty, ale určité čidlo je vždy optimálně nastaveno na měření změn jedné konkrétní regulované veličiny (např. Golgiho šlachové tělíčko měří změnu napětí šlachy). Čidla slouží k měření tzv. okamžité hodnoty a nebo častěji její změny. Jestliže dojde ke změně regulované veličiny (obvykle na tzv. prahovou hodnotu), čidlo zaznamená rozdíl a informace o změně je vyslána v kódované podobě do řídicí jednotky (*podrobněji viz kapitola 12*).

ŘÍDÍCÍ (REGULAČNÍ) JEDNOTKA (např. CNS) zpracuje nejenom tuto, ale komplexně všechny další dostupné související informace (např. informace z jiných čidel a také z paměti). Výsledkem činnosti řídicí jednotky je vytvoření kódované informace pro výkonnou jednotku, která může být

vyslána přes další systémy (např. z mozku přes míchu apod.).

VÝKONNÁ JEDNOTKA (jednotky) systému dekóduje informaci, přicházející z řídicí jednotky a zajistí provedení požadované změny (např. hrozilo-li přetržení šlachy, dojde k povolání napětí svalu).

B) Rozdíl mezi regulací a řízením

V řadě prací oba pojmy často splývají a jsou srovnatelné. Schmidt R. F. (1992) však uvádí následující rozdíl: "Charakteristickým znakem regulace je uzavřený okruh působnosti, kde je vyrovnávána každá porucha automaticky, pomocí negativní zpětné vazby. Při jinak srovnatelném řízení chybí negativní zpětná vazba pro automatickou korekci chyb. Pomocí řízení může být vyrovnána předem známá porucha, např. ztráta tepla při konstantní zevní teplotě, ale nikoli nepředvídatelné poruchy proměnlivého rozsahu."

Pozn.: V organismu se uplatňují velice významně negativní zpětné vazby. Z uvedených důvodů by proto bylo vhodnější mluvit o regulaci.

C) Negativní a pozitivní zpětná vazba

ZPĚTNOU VAZBOU rozumíme návrat produktu (např. hormonu a v rozšířeném slova smyslu návrat informace o výsledku určité činnosti) zpět do vstupní části systému. Přítomnost produktu (analýza informací o výsledku činnosti) zesiluje nebo brzdí

procesy v regulační jednotce, směřující k nové syntéze produktu (k nové činnosti).

Při **NEGATIVNÍ ZPĚTNÉ VAZBĚ** stoupající koncentrace produktu **snižuje** aktivitu procesů vedoucích k jeho nové syntéze nebo uvolňování. Např. vlivem hormonu FSH (foliotropinu) adenohypofýzy stoupá v krvi hladina inhibinu z pohlavních orgánů, který zpětně negativně ovlivňuje sekreci FSH (tj. **čím více** inhibinu – **tím méně** FSH nebo také čím méně inhibinu – **tím více** FSH). Dalším příkladem může být, že při **poklesu** tělesné teploty **narůstá** intenzita signálů a aktivita procesů, které zajišťují zvýšení tělesné teploty. Negativní zpětná vazba brání plýtvání – buňka obvykle nesyntetizuje více produktu než kolik je opravdu potřebné.

POZITIVNÍ ZPĚTNÁ VAZBA nemá bezprostřední regulační vliv (účinek), neboť se obě veličiny současně snižují nebo naopak zvyšují (jedna veličina v závislosti na druhé). Např. čím více vzniká v žaludku pepsinu – tím více pepsinogenu se přeměňuje na pepsiny (kyselina chlorovodíková a poté pepsin sám urychluje aktivaci neaktivních pepsinogenů na pepsiny).

Dále rozlišujeme **ZPĚTNOU VAZBU JEDNODUCHOU A SLOŽITOU**. Při jednoduché zpětné vazbě produkt (výsledek) určité činnosti zpětně ovlivňuje přímo tuto činnost. Např. buňky Langerhansových ostrůvků slinivky břišní, produkující inzulín, jsou přímo ovlivňované hladinou glukózy v krvi. V případě složité zpětné vazby produkt (výsledek) činnosti

ovlivňuje nejprve jinou činnost a teprve produkt této jiné činnosti působí na počáteční činnost (např. informace o koncentraci hormonů T_3 a T_4 štítné žlázy v krvi a výsledcích jejich vlivu nepůsobí přímo na činnost štítné žlázy, ale nejprve dojde k ovlivnění hypothalamu (produkce tyreoliberinu), následně hypofýzy (produkce TSH, tyreotropinu) a teprve působením TSH adenohypofýzy na štítnou žlázu je zajištěna změna produkce T_3 a T_4 ve štítné žláze. *Podrobněji viz kapitola 9.*

8.3 Charakteristika nervových a humorálních regulací

Nervové i humorální regulace probíhají v organismu současně. V některých životních obdobích nebo reakcích může výrazně převažovat pouze jeden typ. Např. tvorbu sekundárních pohlavních znaků a změny v období puberty (jako dlouhodobého děje) vyvolávají převážně hormony. Naopak při hrozícím poranění ruky by bylo nevhodné čekat na syntézu, uvolnění a transport hormonu, který by zajistil obrannou reakci – účinnější je nervový obranný reflex (např. ucuknutí, obranné dýchací reflexy aj.).

REFLEXY byly definovány na nervovém systému (*viz kapitola 14.4.2*) jako funkční jednotky nervového systému – základní zákonité odpovědi organismu na podněty (změny) vnějšího a vnitřního prostředí.

Vzhledem k funkčnímu provázání nervové soustavy a soustavy humorální, chápeme nyní reflexy šířeji – **rozlišujeme**:

- **REFLEXY** – odpovědi zprostředkované nervovou drahou
- **NEURONEDOKRINNÍ REFLEXY** – odpovědi zprostředkované nervovou a současně hormonální soustavou
- **ENDOKRINNÍ REFLEXY**, odpovědi zprostředkované převážně chemickými látkami (humorálně)

Podle produkce různých látek rozlišujeme reflexy **POZITIVNÍ**, (zvyšují produkci určité látky v organismu, ne-regulují) a **NEGATIVNÍ** (snižují produkci, regulují).

Další typy reflexů: viz 14.4.2

8.3.1 Nervové regulace

Znaky, kterými se liší nervové regulace od humorálních regulací, jsou:

A) Struktury nervového systému jsou **více organizované** (na několika úrovních) a **nadřazené humorálním regulacím**. Struktury nervového systému zpracovávají informace, které přicházejí z receptorů nebo jsou uložené v paměti – součástí nervových regulací je **vyšší využití paměti**.

B) Informace mezi buňkami a tělními strukturami – přenášené nervovým systémem – **mají formu AKČNÍCH POTENCIÁLŮ a mezer** (viz kapitola 10). Přenos informací z jedné buňky na druhou zajišťují **NEURO-TRANSMITERY** (transmitery, neu-

rotransmitery, přenašeče, mediátory). Zpravidla nejsou uvolňované do krve a jejich aktivita trvá řádově milisekundy. Tyto látky se uplatňují především v chemických synapsích (viz také kapitoly 1 a 10.4.3). Pozn.: *Hormonální regulace spočívají na přenosu informací v chemické podobě (hormony a jiné fyziologicky účinné látky)*.

Spojení s výkonnými orgány těla zajišťují sestupné nervové dráhy **SOMATICKEHO ODDÍLU NERVOVÉHO SYSTÉMU**, řídicího volní pohyby příčně pruhovaných svalů a **NERVY AUTONOMNÍHO ODDÍLU**, řídicího funkce orgánů, které nejsou pod volní kontrolou.

C) Nervové regulace v těle **působí vždy** lokálně na přesně ohraničenou strukturu těla (*podrobněji viz kapitola 11*).

Pozn.: Hormony mohou působit současně i na všechny buňky organismu – pokud mají odpovídající membránové receptory.

D) Prostřednictvím nervů jsou možné **pohotové a rychlé odpovědi**, které ale mívají většinou **obecně kratší trvání** (než je tomu v případě humorálních regulací, které jsou pomalejší).

8.3.2 Humorální regulace

Humorálními regulacemi rozumíme ovlivňování fyziologických aj. reakcí v těle – působením molekul chemických látek. Ve starších učebnicích byly hormony chápány především jako produkty žláz s vnitřní sekrecí uvolňované do krve. Termín **hormon** zavedl **Ernest H. Starling** v roce 1908. V současné době je tento termín

chápán mnohem šířeji a hormonem může být každá látka, která zprostředkovává nějaké biochemické poselství – zejména mezi dvěma či více buňkami.

Fyziologicky aktivní látky nejsou syntetizovány a uvolňovány pouze ze specializovaných žláz s vnitřní sekrecí (endokrinních žláz), tj. samostatných orgánů produkujících hormony, ale rovněž ze samostatných buněk a shluků buněk, difúzně rozmístěných v různých orgánech a tkáních téměř celého organismu. Tyto látky působí i v malých koncentracích (nmoly) v buňkách, mezi buňkami i mezi organismy a jejich velké množství.

Pozn.: Použité rozdělení nemůže být jednoznačné a ostré. Jeden a týž hormon může být lokální i systémový současně. Např. adrenalin, který je syntetizován dření nadledvin i některými neurony – se může uplatňovat při endokrinních a současně při nervových regulacích. Hranice mezi endokrinními a nervovými regulacemi nejsou ostré.

V následujícím přehledu uvádíme látky a skupiny látek, které mají nebo mohou mít regulační funkce:

I) látky zajišťující

INTRACELULÁRNÍ humorální regulace a komunikaci

a) ENZYMY, viz *biochemie a obecná biologie a kapitola 8.4.1*

b) intracelulární poslové – zejména tzv. **2. POSEL**, viz *dále*, např. Ca^{2+} , cAMP (cyklický adenosinmonofosfát), cGMP (cyklický guanosinmonofosfát)

tu), NO (oxid dusnatý), DAG (diacylglycerol), IP_3 (inositol-1,4,5-trifosfát) aj. Přítomnost těchto látek je jedním z konečných podnětů, které vyvolávají charakteristickou buněčnou odpověď

c) regulace na úrovni buněčného jádra, zejména ovlivňování realizace genetické informace, **3. POSEL**, viz *genetika*

d) regulace buněčného cyklu, viz *obecná biologie*

II. látky (tzv. PARAKRINNÍ) zajišťující MEZIBUNĚČNOU HUMORÁLNÍ REGULACI

a) komunikaci – působí lokálně na sousední buňky a okolní tkáň

a) induktory

INDUKTORY mají zvláště důležitý význam v průběhu ontogenetického vývoje, při němž probíhá determinace, diferenciaci a organizace buněk. Buňky vyvíjejícího se jedince (v prenatálním i postnatálním období) se vzájemně ovlivňují přímými kontakty a specifickými látkami (induktory). Induktory jsou syntetizovány podle genetické informace DNA, usměrňují diferenciaci a řídí vznik funkční organizace buněk v rámci organismu.

b) NEUROTRANSMITERY (nervové přenašeče, přenašeče, transmitery, neuromediátory) – **synaptická komunikace**

Syntéza neurotransmiterů probíhá v neuronech, jsou nepostradatelné v chemických synapsích – umožňují přenos informace z presynaptické na postsynaptickou biomembránu. *Přehled těchto látek – viz kapitola 10.4.3*

c) neuromodulátory

NEUROMODULÁTORY produkují buňky nervového systému – ovlivňují např. aktivitu neuronů a zajišťují optimální podmínky pro přenos nervových signálů.

d) tkáňové hormony

Za **TKÁŇOVÉ HORMONY** považujeme látky, které jsou produkovány buňkami orgánů, které obecně nepovažujeme za endokrinní žlázy. Látky pronikají do tělních tekutin mimo buňku a působí na vzdálenější cílové buňky téhož orgánu nebo blízkých orgánů. Tkáňovými hormony jsou např. hormony produkovány buňkami duodena, ovlivňující pankreas, žlučník, žaludek aj.

Důležité místo mezi látkami s lokálním účinkem (lokálními tkáňovými hormony) zauímají **produkty metabolismu kyseliny arachidonové** $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_4(\text{CH}_2)_2\text{COOH}$ (látky tzv. humorálního prostaglandin – tromboxanového systému). Dvacetihlíkatá kyselina arachidonová (arachidonát) je prekurzorem **EIKOSANOIDŮ (IKOSANOIDY, z řec. eikosi – dvacet)**, které jsou uvolňovány vlivem řady fyziologických i patologických podnětů. Jedná se zejména o **prostaglandiny a jejich deriváty: prostacykliny** (např. endotelu kapilár), **tromboxany** (z trombocytů) podporují srážení krve a **leukotrieny**. Eikosanoidy jsou syntetizovány téměř ve všech orgánech a ovlivňují **funkční elementy orgánů** (viz kapitola 1). Jsou vysoce nestálé – působí v podstatě v místě vzniku, ale mají mimořádné fyziologické účinky i v extrémně nízkých koncentracích, např. regulují biocykly spánku a bdění, ovlivňují srážení krve,

zánětlivé reakce, vnímání bolesti, krevní tlak, porodní stahy, horečnaté stavy aj.

Lokálně působí také např. histamin při zánětlivé reakci. *Další informace o tkáňových hormonech jsou uvedeny v kapitole 9.*

III. neurohormony

Jsou produkovány **NEUROSEKREČNÍMI BUŇKAMI**, což jsou (při určitém zjednodušení) neurony specializované k produkci hormonů. Tyto buňky jsou velmi časté u bezobratlých (viz dále v této kapitole). U člověka známe např. neurohormony ADH, oxytocin, IH a RH hypothalamu.

IV. hormony (látky) produkovány „klasičnými“ žlázami s vnitřní sekrecí – hormonální (buněčná) komunikace

O těchto látkách bude podrobněji pojednáno v následující kapitole 9.

Jako **SYSTÉMOVÉ HORMONY** označujeme látky, které jsou uvolněny do cévního systému a poté přímo působí na cílový orgán na jiném místě v těle – a **zajistí požadovaný přímý efekt = EFEKTOROVÝ HORMON** (např. ADH po uvolnění v neurohypofýze působí přímo na kanálky nefronů v ledvině – požadovaný efekt se projeví pouze v tom případě, pokud mají cílové buňky **membránové receptory** pro daný hormon).

Velmi časté je i zprostředkované působení přes jiné žlázy (orgány) – viz **HORMONÁLNÍ OSY** v kapitole 9.1.2. Existuje tzv. **HIERARCHIE HORMONŮ**, kterou rozumíme skutečnost, že existují **řídící a podřízené** struktury,

kteřé uvolňují *nadřízené* a *podřízené* (*silnější* a *slabší*) hormony. K hormonální ose mohou patřit i orgány (a látky jimi produkované), které obecně neřadíme mezi endokrinní žlázy. Např. STH (růstový hormon) uvolňovaný z adenohipofýzy pod vlivem somatoliberinu hypothalamu, vyvolává nejprve v **játrech** syntézu tzv. **somatomedinů**, které teprve následně ovlivňují cílové orgány.

INAKTIVACE většiny systémových **HORMONŮ** probíhá pomaleji (i několik minut) než inaktivace neurotransmiterů (milisekundy).

Pozn.: Syntéza konečné účinné podoby hormonu probíhá v buňce přes řadu meziproductů. Z tohoto pohledu jsou např. mužské pohlavní hormony v podstatě meziproducty při syntéze ženských pohlavních hormonů. Při podrobnějším zkoumání je v řadě případů zjišťováno, že látky dříve považované pouze za "meziproducty" při syntéze konečné podoby hormonu mají také různé fyziologické funkce nebo "konečná podoba" hormonu je nyní považována pouze za prohormon či prekursor jiné účinné látky.

Aktivita hormonů se může rovněž dramaticky měnit v průběhu dne, roku apod., vlivem podnětů z vnitřního a vnějšího prostředí (např. vlivem stresorů).

První domněnku, že endokrinní žlázy ovlivňují celý organismus, vyslovil Angličan **Thomas Addison** v roce 1855 po zjištění, že ztráta nadledvin způsobuje smrt. Jednou z prvních zmínek o praktickém využití poznatků endokrinologie bylo léčení,

kteřé prováděl anglický praktický lékař **Murray**, když úspěšně léčil ženu se zničenou štítnou žlázou do 74 let jejího věku injekcemi výtažku ze štítných žláz celkem 870 ovcí.

Vliv konkrétních hormonů je podrobněji popsán v následující kapitole 9.

V. feromony – komunikační látky

FEROMONY jsou látky s komunikačními a informačními funkcemi, které výrazně ovlivňují chování. Uplatňují se při vzájemné komunikaci mezi jedinci bezobratlých živočichů (např. sociální hmyz), ale také mezi obratlovci – *Vertebrata* (např. sexuální dorozumívání v období páření aj.)

VI. cytokiny

Termínem **CYTOKINY** označujeme několik desítek různých polypeptidů se specifickými funkcemi. Některé jejich funkce jsou analogické hormonům, neurohormonům a neurotransmiterům.

Cytokiny mohou být produkovány v podstatě ve všech tkáních – bývají definovány jako **biologicky aktivní signální molekuly** („molekulární SMS“) produkované převážně jinými buňkami než buňkami žláz a často mají pleiotropní účinky (tj. mají více biologických účinků).

Cytokiny mohou modulovat zánetlivou reakci – ovlivňují migrační vlastnosti zúčastněných buněk a biochemickou aktivitu buněk v místě **zánetu**, dále mění např. také fyzikálně-chemické vlastnosti buněčných povrchů, ovlivňují hematopoezu apod.

Do skupiny cytokinů patří:

- **interleukiny (IL–1 až IL–27...)**, číslování odpovídá pořadí, v jakém byly objeveny (popsány)
- **interferony (IFN) α , β , γ , ω**
- **chemokiny**, látky s chemotaktickými účinky (navádějí na potřebná místa – především do míst zánětů, ve kterých jsou produkovány – další a další bílé krvinky)
- **růstové faktory**, např. faktory stimuluji růst kolonií (CSF, colony stimulating factors), transformující růstové faktory (TGF, transforming growth factors) – podporují diferenciaci a množení fagocytujících buněk, ale mohou např. zlepšovat kvalitu synapsí mezi neurony v mozku dospělého člověka a také ovlivňovat krvetvorbu (IL–3, erythropoetin – EPO aj.)
- **pluripotentní prozánětlivé látky** – TNF α (alfa faktor nekrotizující nádory – tumor necrosis factor alfa) aj.

Jiné rozdělení cytokinů může být na **lymfokiny** (cytokiny produkované lymfocyty), **monokiny** (cytokiny produkované monocyty) aj.

Interleukiny (IL) ovlivňují zejména imunitu, ale ovlivňují např. i krvetvorbu (zejména IL–3).

INTERLEUKIN–1 produkují určité makrofágy v poškozených, nekrotických a zanícených tkáních při fagocytóze bakterií a stimuluji obranné reakce. Makrofágy současně prezentují („vystavují“) části antigenů bakterií na svém povrchu. Do kontaktu s makrofágem vstupují (přes prezentované – na povrchu makrofága vystavené – části antigeny) T_H–lymfocyty, které – mimo

jiné – syntetizují **růstový faktor B–lymfocytů (B–cell growth factor)**. Za jeho přispění se B–lymfocyty mění na **aktivní plazmatické buňky**, které uvolňují protilátky cíleně proti určité bakterii, která řetězec reakcí vyvolala (byla fagocytována na počátku). Navázání protilátky na bakterii má současně **opsonizační efekt** a takto označené bakterie jsou poté snadněji fagocytovány.

Pozn.: Kromě růstového faktoru B–lymfocytů existuje i růstový faktor T–lymfocytů (T–cell growth factor = interleukin 2, IL–2).

Znaky, kterými se liší humorální (hormonální, látkové, endokrinní) regulace od nervových regulací, jsou:

A) EXISTUJÍ SPECIFICKÉ CHEMICKÉ LÁTKY, které jsou uvolňované do krve (tělních tekutin) a přenášejí informace mezi buňkami organismu. Látky mají vysokou účinnost (např. fyziologické koncentrace hormonů v extracelulárních tekutinách obvykle činí 10^{-8} do 10^{-12} mmol/l).

B) Molekuly fyziologicky aktivních látek PŮSOBÍ CÍLENĚ A SPECIFICKY jen na ohraničené skupiny buněk (např. na část určitého orgánu), což je obvyklé i v případě nervových regulací. Hormony však mohou navíc současně ovlivňovat i všechny buňky organismu – pokud mají **membránové receptory** pro daný hormon.

C) ODPOVĚDI BUNĚK (organismu) na přítomnost hormonů – zejména hormonů endokrinních žláz –

jsou (ve srovnání s nervovým systémem) **POMALEJŠÍ**, ale **DLOUHODOBĚJŠÍ**.

Pozn.: Regulační funkci nemají uvnitř buňky pouze a jen hormony. V řadě případů regulaci zajišťuje sám produkt regulovaného procesu, či přítomnost nebo nepřítomnost určité látky v buňce (např. ATP), zpravidla ovlivňující aktivitu různých enzymů.

Regulace mohou přímo zajišťovat i látky, které nejsou syntetizovány živočišným organismem (např. volné ionty Ca^{2+} ve svalu regulují vznik vazby mezi aktinem a myozinem). Celá řada dalších látek a iontů reguluje buněčné funkce nepřímo. Např. nedostatek Fe ovlivňuje vznik funkčních červených krvinek, vitaminy tvoří důležité části molekul enzymů a ovlivňují jejich aktivitu apod.

Termínem autokrinní sekrece bývá označován humorální systém, který vytváří hormony (látky s regulačními funkcemi), které působí na tentýž systém, který je vyprodukoval, což se týká některých látek intracelulárních i extracelulárních.

8.4 Enzymy a vitaminy

8.4.1 Enzymy

ENZYMY jsou biologické biochemické katalyzátory (biokatalyzátory, bílkovinné katalyzátory), které buňka syntetizuje nebo aktivizuje v případě potřeby.

Při určitém zjednodušení a funkčním pohledu – podle typu katalyzované reakce – rozlišujeme:

- **enzymy s katabolickou aktivitou** – výsledkem katabolické reakce je rozštěpení molekuly substrátu na více částí (např. trávicí enzymy)
- **enzymy s anabolickou aktivitou** – výsledkem anabolické reakce je syntéza molekuly produktu z několika částí.
- **jiné typy enzymů**

Enzymy se účastní chemické reakce, v průběhu reakce podléhají změnám (např. fyzikálním, konformačním) – vzniká komplex enzym–substrát (Michaelisův komplex) a nakonec opět samostatná molekula enzymu a produkt (produkty). Po ukončení reakce se molekula enzymu vrací do svého původního konformačního stavu a tím je připravena pro novou reakci. Molekula enzymu se však funkčně "opotřebovává" a po určitém počtu reakcí je vyměněna. Bílkovinný enzym je rozložen na aminokyseliny a z aminokyselin jsou opět syntetizovány např. nové molekuly enzymu, tzv. **METABOLICKÝ OBRAT ENZYMU**.

Důležité vlastnosti ENZYMŮ jsou:

- **umožňují chemické reakce**, enzym výrazně snižuje potřebnou aktivizační energii
- **urychlují (katalyzují) průběh chemických reakcí až o 6 – 12 řádů** (při srovnání s rychlostmi reakcí bez enzymů), např. lysozym slepičího bílku – HEWL = protein složený ze 129 aminokyselin, katalyzuje hydrolýzu substrátu 10^{10} rychleji než nekatalyzovaná reakce), ka-

talytický účinek enzymů může být v buňce i prostorově směřován

- **mají vysokou aktivitu i v normálních podmínkách prostředí**, teploty pod 100 °C, normální atmosférický tlak (101, 32 kPa), při pH = 7
- **specifické působení**, reakce probíhají velmi přesně bez nežádoucích meziproductů, každý enzym katalyzuje pouze jednu reakci (popř. malý počet reakcí)
- **snadná možnost specifické regulace aktivity enzymu**, např. změnou konformace jeho vlastní molekuly („přepnutím na neaktivní stav“) – působením jiných molekul než je zpracováváný substrát, přítomností či nepřítomností jiných látek, iontů, ale také hodnotou pH, koncentrací substrátu, teplotou aj.

Enzymy jsou nejčastěji proteiny (např. ribonukleáza, lipáza), proteiny s navázaným iontem kovu (např. s Cu^{2+} , Mg^{2+}) nebo je obecně enzym složen z neaktivní bílkoviny – termolabilního **APOENZYMU** a nebílkovinné látky – termostabilního **KOENZYMU**. Apoenzym a koenzym vytvářejí společně **HOLOENZYM** (= enzymově aktivní molekula enzymu). Významnými koenzymy jsou **vitaminy**, **acetylCoA** a **ubichinony** (např. koenzym Q, CoQ), které jsou součástí mitochondriálních dýchacích řetězců. *Další informace o enzymech jsou uvedeny např. v kapitole 1.*

8.4.2 Vitaminy

VITAMINY nejsou pro tělo živočicha zdrojem energie ani zdrojem stravebních látek, ale jako **koenzymy enzymů** (kofaktory enzymů) – nebo su-

roviny, ze kterých mohou koenzymy vznikat – mají pro tělo živočichů nezapomenutelný význam. Chemicky se jedná o velmi různorodé látky. Syntézu všech vitaminů zajišťují buňky vyšších rostlin, ale také např. bakterie a kvasinky.

Živočichové již nedokáží aparátem svých buněk syntetizovat všechny potřebné vitaminy a musejí je dostávat v hotové podobě nebo jako provitaminy s přijímanou potravou (např. vitamin A v podobě β -karotenu), tzn. vitaminy jsou pro živočichy a člověka **esenciálními látkami**. Schopnost syntetizovat vitaminy je různá, např. vitamin C (kyselinu askorbovou) je syntetizován v tělech většiny živočichů, ale nedokáží ho syntetizovat primáti (člověk), morčata, někteří ptáci a hadi. Přibližně platí, že čím výše v zoologickém systému je živočich, tím méně vitaminů je schopen syntetizovat a tím větší počet vitaminů musí přijímat s potravou. Potřeba vitaminů je tedy vyšší u člověka než např. u prvoků. **DEFICIT VITAMINŮ (HYPOVITAMINÓZA)** se v organismu projeví vždy nežádoucím způsobem.

Tradiční je rozdělení vitaminů na VITAMINY ROZPUSTNÉ V TUCÍCH (lipofilní) a **VITAMINY ROZPUSTNÉ VE VODĚ**.

Do skupiny vitaminů rozpustných v tucích patří **VITAMINY A, D, E, K**, které je živočich schopen skladovat v těle ve větším množství (např. v játrech). U vitaminů rozpustných v tucích má nežádoucí účinky nejen nedostatek, ale také nadbytek vitaminů (tj. je možné jejich předávkování s nežádoucími až toxickými účinky).

Do druhé skupiny vitaminů rozpustných ve vodě patří především **KOMPLEX VITAMINŮ B** a **VITAMIN C** (kyselina askorbová). Vitaminy rozpustné ve vodě není organismus schopen ukládat v těle ve větším množství.

Pozn.: Vzhledem ke skutečnosti, že většina vitaminů se dnes podrobněji člení (např. vitamin a na A₁, A₂ apod.), používáme rovněž označení vitaminy A místo pojmu vitamin A atp.

A) Přehled vitaminů rozpustných v tucích

a) Vitaminy A

VITAMINY A (retinal, retinol, axeroftol, antixerofthalmický v., antiinfekční v.) se podrobněji člení (např. A₁, A₂) a jsou významné pro udržení zdraví i života, normálního růstu bez poruch, pro proces vidění a rozmnožování. Deficit vitamínu A působí poruchy vidění (šeroslepost), špatnou činnost jater, změny kostí, nežádoucí změny sliznic a epitelů (např. snížení odolnosti epitelů vůči infekci), šupinovitou pokožku (rohovatění kůže), podrážděnost i zvracení a úbytek vlasů.

Nadbytek vitamínu (hypervitaminóza) způsobuje např. bolesti kloubů, ale i ztrátu ochlupení a vlasů.

Minimální potřeba vitamínu A pro člověka je 1, 7 – 3, 0 mg za den.

Větší množství tohoto vitamínu je obsaženo v rybím tuku, játrech savců, barevné zelenině, barevných plodech a mléce. Provitamin (β -karoten) je obsažen např. v mrkvi a kukuřici.

b) Vitaminy D

VITAMINY D (kalciferoly, anti-rachitické vitaminy) jsou nezbytné pro správný růst a vývoj kostí.

Vitaminy D mají funkce podobné více hormonům než vitaminům. Buňky těla člověka je dokáží syntetizovat. K aktivaci vitaminů D dochází v kůži vystavené slunečnímu záření. Na metabolismu vitaminů D se podílí játra, ledviny i střeva. Po chemické stránce se jedná o steroly, z nichž nejdůležitější jsou D₂ (ergosterol, ergokalciferol) a D₃ (cholecalciferol).

Deficit vitaminů D vyvolává deformace kostí: v dětství **křivici (rachitis)**, v dospělosti **měknutí kostí** (osteomalacie). Při nedostatku vitaminů D dochází k demineralizaci kostí, snižuje se resorbce vápníku a fosforu v kostech, je narušena kalcifikace zubní skloviny, jsou možné poruchy nervového systému, funkcí krve aj.

Nadbytek vitamínu D vyvolává poruchy činnosti ledvin a ztrátu tělesné hmotnosti.

Denní potřeba je přibližně 0, 001 – 0, 01 mg/den a stoupá u dětí a těhotných žen. *Pozn.: O přesných denních dávkách vitaminů se vedou spory a nelze je jednoznačně univerzálně určit (kromě věku a těhotenství je třeba přihlídnout např. ke hmotnosti, ročnímu období, vykonávané práci, k celkovému životnímu stylu aj., obecně se jedná o množství od 0,01 do 100 mg/den).*

Větší množství vitaminů D je v živočišném tuku (např. rybí tuk), játrech savců a kvasnicích, v krvi, žloutku aj.

c) Vitaminy E

VITAMINY E (antisterilní vitaminy, tokoferoly, tokotrienoly, alfatoferol) ovlivňují pohlavní orgány, mají vliv na průběh těhotenství a podílejí se na udržování stability biomembrán.

Deficit vitaminů E vede k poruchám tvorby gonadotropních hormonů, k atrofii semenných kanálků a následně k zastavení spermiogeneze, narušuje průběh těhotenství a může vyvolat potrat.

Dalším projevem deficitu jsou poruchy růstu, degenerace svalů, do jater je ukládán tuk, objevují se poruchy nervového systému (např. narušení tvorby myelinu) atp.

Denní potřeba vitamínu E je u člověka 10 – 30 mg/den. *Pozn.: Např. kočka vitamin E nepotřebuje.*

Vitaminy E obsahují klíčky obilí, mléko, ořechy, vejce, listová zelenina a rostlinné oleje.

d) Vitaminy K

VITAMINY K (antihemoragický vitamin, koagulační vitaminy, filochinony, manadiony) ovlivňují vlastnosti krve. Nejčastější formou jsou K₁ a K₂.

Deficit vitaminů zhoršuje srážení krve, neboť narušuje např. syntézu protrombinu (faktoru II) v játrech, ale narušena je i tvorba faktorů VII, IX, X a XIV. Deficit kromě toho vyvolává spontánní krvácení a chudokrevnost.

Denní potřeba vitaminů K je až 0, 1 mg/den.

Větší obsah vitaminů K je v zelených částech rostlin (kapustě, špenátu), játrech. Vitaminy K mohou vznikat také činností bakterií v tlustém střevě.

B) Přehled vitaminů rozpustných ve vodě

a) Komplex vitaminů B

KOMPLEX VITAMINŮ B obsahuje více než 20 faktorů ovlivňujících přeměnu sacharidů, bílkovin, krve tvorbu apod.

Jednotlivé vitaminy komplexu se uplatňují především jako koenzymy. Do B-komplexu řadíme např. vitaminy B₁, B₂, B₆, B₁₂, biotin, kyselinu listovou, kyselinu pantothenovou.

Vitamin B₁ (aneurin, thiamin)

VITAMIN B₁ ovlivňuje uvolňování CO₂ v Krebsově cyklu, nervovou a srdeční činnost aj.

Deficit vyvolává svalovou atrofii, únavu, slabost, poruchy vedení vzruchů v periferních nervech, srdeční nedostatečnost, obrny, nedoslýchavost a vede i k psychickým poruchám. Souhrn příznaků nedostatečnosti vitamínu B₁ byl označován jako onemocnění **BERI-BERI**, které doprovázejí nechutenství, nauzea, zvracení (nezdravé snižování hmotnosti).

Minimální denní potřeba vitamínu B₁ je 1, 6 – 1, 8 mg/den.

Větší množství vitamínu obsahují obilniny, droždí, játra, srdce, ledviny,

mozek, chleba, brambory, luštěniny, arašídý, vepřové maso aj.

Derivátem vitamínu B₁ je také **THIAMINDIFOSFÁT** (TPP, thiaminpyrofosfát), který je součástí multienzymového komplexu, přeměňujícího pyruvát na acetyl CoA.

Vitamin B₂ (laktoflavin, riboflavin)

VITAMIN B₂ je součástí koenzymů FMN (flavinmononukleotid), FAD (flavinadenindinukleotid) a jeho nedostatek ovlivňuje transport H⁺ a energie v buňce (FADH₂ je jedním z výstupů citrátového cyklu, který vstupuje do konečných oxidací).

Deficit vitamínu narušuje buněčné dýchání. Při deficitu může dojít k zastavení růstu, poškození rohovky a sítnice a onemocnění sliznic, které se projeví např. "bolavými" ústními koutky, ale také záněty v dutině ústní, záněty jazyka nebo kůže. Mohou rovněž vznikat deprese, bolesti hlavy a může se zvyšovat zapomnětlivost.

Denní potřeba tohoto vitamínu je 1,6 – 2,6 mg.

Zvýšený výskyt vitamínu B₂ je v droždí, obilí, vaječných bílcích, ledvinách, játrech, mléce, zelenině, mase.

Kyselina pantothenová

Kyselina pantothenová (vitamin B₅, část vitamínu B₂) ovlivňuje buněčný metabolismus. Ve své aktivní formě je součástí koenzymu A (CoA). Ovlivňuje tvorbu hemu, má vliv na aktivaci a odbourávání mastných kyselin beta-

oxidací a jako součást koenzymu A zasahuje do řady dalších reakcí.

Deficit vyvolává porušení nervové koordinace, únavu, necitlivost, brnění (pálení) rukou a chodidel, svalové křeče, záněty žaludku a kůže.

Denní potřeba vitamínu je 5 až 10 mg. Bohatším zdrojem vitamínu B₅ jsou kvasnice, játra a srdce, maso, mléčné výrobky, obilí.

Vitamin B₆

VITAMIN B₆ (pyridoxin, adermin) má rovněž různé formy. Jedná se zejména o tři účinné látky, kterými jsou pyridoxol (alkohol), pyridoxal (aldehyd) a pyridoxamin (amin).

Vitamin ovlivňuje metabolismus aminokyselin (např. transaminace) a jejich resorpci ze střeva do buněk. Významný je jeho vliv na metabolismus neuronů CNS.

Deficit narušuje buněčný metabolismus, způsobuje zastavení růstu, záněty kůže (dermatitidu), poruchy tvorby hemoglobinu (chudokrevnost), podrážděnost, křeče, necitlivost chodidel atp.

Denní potřeba je 2 – 4 mg. Větší výskyt vitamínu je v droždí, obilí, játrech, mase a mléce.

Niacin

NIACIN (nikotinamid, vitamin PP, amid kyseliny nikotinové, PP-faktor Goldbergerův, protipelagrový vitamin, B₃) je součástí pyridinových koenzymů NAD⁺ a NADP⁺ a jejich redukovaných forem. Nikotinamidová

část koenzymu přenáší vodíkový atom (přechodem mezi oxidovanou a redukovanou formou). Koenzymy se uplatňují při buněčné respiraci (NAD^+) a také při fotosyntéze (NADP^+).

Nikotinamid brání vzniku **pelagry** (pelagra je chronický druh avitaminózy projevující se vyrážkou a nervovými poruchami), dále je potřebný pro metabolismus aminokyselin a rovněž je součástí dehydrogenáz ovlivňujících transport elektronů a protonů (tj. vodíků).

Deficit vitamínu vyvolává např. dermatitidu osvětlených částí těla (poruchy kůže a sliznic, červenání kůže na rukách a v obličeji), zánět žaludku a tenkého střeva (gastroenteritida) až anorexie, poruchy činnosti jater, záněty dásní a silný deficit může vést až ke ztrátě vědomí.

Minimální potřeba vitamínu je přibližně 20 mg/den.

Vyšší obsah vitamínu má droždí, obilí, rajčata, játra, mléko, ořechy, libová masa, rýže a ovoce.

Pozn.: v některých případech není uváděn niacin, ale kyselina nikotinová.

Kyselina listová

KYSELINA LISTOVÁ (kyselina pteroylglutamová, skupina kyseliny listové, **vitamin M**, vitamin Bc, folacin) podporuje růst, je součástí enzymů, štěpících některé aminokyseliny.

Deficit vyvolává nervové poruchy, poruchy krvetvorby a anemii (chudokrevnost). Nežádoucí změny se objevují v erytrocytech a v krevních destičkách – do oběhu jsou uvolňová-

ny červené krvinky v dostatečném počtu, ale mají výrazně nižší životnost (podobně se projevuje i deficit vitamínu B₁₂).

Minimální potřeba vitamínu je 0, 25 – 0, 5 mg/den.

Vitamin obsahují zelené listy rostlin, luštěniny, obilniny, pomeranče, droždí, játra, ořechy, mikroorganismy střevní flóry a živočišné tkáně obecně.

Kyselina lipoová

KYSELINA LIPOOVÁ (thiooktová kyselina) je nutná pro aerobní dekarboxylace pyruvátu a kyseliny alfa-ketoglutarové v citrátovém cyklu. Je také růstovým faktorem mikroorganismů.

Biotin

BIOTIN (vitamin H) má význam jako koenzym karboxyláz, dále je růstovým faktorem mikroorganismů (např. kvasinek) a podporuje dělení buněk. Ovlivňuje průběh dekarboxylací, deaminací a dehydrogenací a syntézu aminokyselin, tuků a glykogenu.

Deficit biotinu vyvolává dermatitidu (šupinatá kůže) a nervosvalové poruchy.

Jeho denní potřeba je přibližně 0, 3 mg.

Větší množství tohoto vitamínu je v játrech, žaludku, mléce a droždí.

*Pozn.: V syrovém bílku je protein **avidin**, který již ve střevech váže velmi silně biotin a významným způsobem omezuje jeho vstřebávání, což při zvý-*

šené konzumaci syrových bílků může navodit deficit tohoto vitamínu.

Vitamin B₁₂

VITAMIN B₁₂ (cyanokobalamin, kobalamin, kobalamid, faktor proti zhoubné anémii, vnější faktor Castlův) ovlivňuje zejména krvetvorbu (podporuje růst a dozrávání erytrocytů) a má vliv na metabolismus nukleových kyselin. Důležitou součástí vitamínu B₁₂ je kobalt.

Deficit působí **anemie** – zhoubnou chudokrevnost (makrocytární anémii, zhoubnou anémii). Při poruše vstřebávání vitamínu jsou vyplavovány nezralé červené krvinky neobvyklých tvarů (rovněž je snížený počet červených krvinek). Při deficitu vitamínu mohou degenerovat míšní nervy, může docházet ke změnám sliznice trávicího ústrojí apod.

Minimální denní potřeba vitamínu je 1, 2 – 1, 6 mg.

Větší množství vitamínu je v játrech, ledvinách, mase, mléčných výrobcích, ale také např. v zažívacím traktu, kde vitamin vzniká jako produkt činnosti mikroorganismů a je vstřebáván z ilea. U býložravců tento vitamin syntetizují bakterie v jejich trávicí soustavě.

b) Vitamin C

VITAMIN C (kyselina askorbová, antiskorbutický vitamin) ovlivňuje redoxní systémy a krvetvorbu, usměrňuje výměnu kyslíku. Vitamin má vliv na tvorbu hydroxyprolinu (tj. integrální součásti kolagenu). Buňky živočichů

vitamin C mohou syntetizovat, ale syntézu neprovádějí buňky člověka, primátů, morčete aj., kteří vitamin C musejí získávat z potravy, popř. z nápojů.

Deficit se projevuje slabostí, narušením imunity – sníženou odolností a obranou organismu vůči infekcím, zpomaleným hojením ran (poškození), může se projevit sklon ke krvácivosti z dásní, kůže, kloubů apod., nastávají poruchy vstřebávání železa a anemie. Při přetrvávajícím deficitu dochází k selhání tvorby nebo poruchám funkčního stavu mezibuněčného pojiva a následně až např. k uvolňování zubů a lámavost kostí. Onemocnění – projevy velkého deficitu vitamínu C – nazýváme **KURDĚJE (SKORBUT)**.

Minimální denní potřeba vitamínu je 80 mg.

Vyšší zastoupení vitamínu C je v citrusových plodech, paprice, šípku, petrželi, černém rybízu, brokolici, kapustě, zeleném pepři aj.

8.5 Srovnávací fyziologie humorálních a neurohumorálních regulací

Rozlišujeme ŽLÁZY:

A) EXOKRINNÍ

Produkují **SEKRET** (tj. látku, která ještě plní určitou funkci) nebo **EXKRET** (jedná-li se např. jen o odpadní produkt metabolismu) na povrch epitelu. *Podrobněji – viz 9. 12.*

B) ENDOKRINNÍ

Produkují **HORMONY** do tělních tekutin (krve). V některých případech označujeme produkty žláz s vnitřní sekrecí termínem **INKRET**.

Bezobratlí živočichové (např. členovci) mají převážně **NEUROHUMORÁLNÍ REGULACE**. Fyziologicky účinné látky jsou uvolňovány přímo z nervových buněk nebo v bezprostřední závislosti na nervových buňkách.

Korýši (Crustacea) mají v hlavové části těla několik shluků buněk (tzv. **neurokrinní buňky očního stvolu**), které tvoří **NEUROSEKREČNÍ** (neurosekretonický) **KOMPLEX OČNÍHO STVOLU**. Nejnápadnějším útvarem komplexu je **X-ORGÁN**. Hormony komplexu jsou převáděny nervovými vlákny do **SPLAVOVÉ (SINUSOVÉ) ŽLÁZY**, kde dochází k jejich ukládání

a podle potřeby k postupnému uvolňování do hemolymfy. Gonadotropní hormony očních stvolů regulují např. rozmnožovací cykly.

Dále u korýšů existuje **POSTKOMISURÁLNÍ** a **SUBEZOFAGEÁLNÍ SOUSTAVA**. Hormony uvolňované z této soustavy ovlivňují např. barvoměnu, pohlavní funkce, metabolismus látek, hospodaření s vodou, svlékání apod. V blízkosti srdce korýšů najdeme ještě **PERIKARDIÁLNÍ SOUSTAVU** ovlivňující srdeční činnost.

Základem endokrinní (neuroendokrinní) soustavy hmyzu jsou neurosekreční a specializované buňky v:

- **mozku**
- **corpora cardiaca**
- **corpora allata**
- **prothorakální žláze aj.**

Hormony hmyzu se liší od hormonů obratlovců a ovlivňují např. metamorfózu (svlékání larev mezi jednotlivými instary, přeměnu kukly v dospělce), dospívání, tvrdnutí kutikuly, diapauzu aj. V mozku hmyzu (v pars intercerebralis) najdeme **NEUROSEKREČNÍ BUŇKY**, syntetizující hormony. Tyto buňky jsou svými axony spojené s párovými kardiálními tělísky (**CORPORA CARDIACA**) a s párovými přilehlými tělísky mozku (**CORPORA ALLATA**). Podobně jako u obratlovců se některá nervová vlákna kříží a přecházejí na opačnou polovinu těla. V těliscích dochází k uvolňování hormonů do hemolymfy buď přímo ze zakončení axonů neurosekrečních buněk, např. v případě **PROTHORATI-**

KOTROPINU, nebo pod vlivem neurosekrečních buněk vznikají v corpora allata teprve efektorové hormony (např. juvenilní hormon) a teprve ty jsou uvolňovány do hemolymfy.

JUVENILNÍ HORMON (JH, NEOTENIN) uvolňovaný z corpora allata působí již přímo na cílové struktury. Jeho vyšší koncentrace oddaluje metamorfózu hmyzu a prodlužuje jeho larvální vývoj. Nedostatek juvenilního hormonu působí předčasné dospívání a naopak při nadbytku juvenilního hormonu hmyz pohlavně nedospívá (pohlavní hormony hmyzu tedy nevznikají v pohlavních žlázách).

PROTHORATIKOTROPIN (PTTH) ovlivňuje samostatnou **PROTHORAKÁLNÍ ŽLÁZU** v předohrudí hmyzu. V prothorakální žláze vzniká steroid **alfa-ekdyson (svlékací hormon, MH, metamorfózní hormon)**. V cílových buňkách se **α-EKDYSON** mění na **β-EKDYSON (20-hydroxy-ekdyson)**.

Hormony hmyzu tedy významně ovlivňují rozmnožování, vývoj a metamorfózu. Pokles produkce JH a vzestup produkce ekdysonu je nutnou podmínkou pro vznik dospělce (imaga) z kukly.

U hmyzu jsou známy i další hormony (např. peptid **bursikon**, produkováný neurosekrečními buňkami "mozku" vyvolává tvrdnutí kutikuly).

Chování hmyzu ve značné míře ovlivňují **feromony**. Feromony hmyzu jsou organické látky, které mají zpravidla 5 – 20 uhlíků a plní komunikační (vábení jedinců opačného pohlaví) a jiné funkce mezi jedinci.

U kroužkoců existují **NEUROSEKREČNÍ BUŇKY** (nervové uzliny) v zadním protostomiu. Odtud přecházejí neurohormony do uzavřené cévní soustavy.

8.6 Systémové hormony obratlovců

Obratlovci (Vertebrata) mají většinou samostatné, k produkci hormonů specializované, žlázy a buňky. Produktem jejich činnosti je u člověka přibližně 50 různých, převážně systémových hormonů.

Hormony je možné z chemického hlediska rozdělit např. následujícím způsobem:

A) polypeptidy a proteiny

Do této skupiny patří látky většinou sestavené pouze z aminokyselin. Jedná se o: **ACTH, ADH, ENDORFINY, GLUKAGON, HORMONY HYPOTHALAMU, INZULÍN, KALCITONIN, LTH, MSH, OXYTOCIN, PARATHORMON, STH, THYMOSIN**, lipotropiny aj.

B) glykoproteiny

Mezi glykoproteiny patří **FSH, ICSH, TSH** aj.

C) deriváty aminokyselin

Deriváty aminokyselin jsou **T₃, T₄, NORADRENALIN, ADRENALIN, MELATONIN** aj.

D) steroidy

Do skupiny steroidů řadíme **POHLAVNÍ HORMONY** (estrogeny, gestageny (progesteron), testosteron a jiné androgeny), **MINERALOKORTIKOIDY** (aldosteron), **GLUKOKORTIKOIDY** (kortikosteron) aj.

E) deriváty mastných kyselin

K derivátům mastných kyselin patří **PROSTAGLANDINY, TROMBOXANY, PROSTACYKLINY, LEUKOTRIENY** aj.

V česky psané literatuře se obvykle setkáváme s rozdělením hormonů na **STEROIDNÍ** a **NESTEROIDNÍ HORMONY**. Nesteroidní hormony (ponejvíce aminokyselinové hormony) se dále člení na **peptidové** a **nepeptidové** hormony.

Každý hormon má obvykle jeden účinek specifický, hlavní a nejobtížněji napodobitelný jinou látkou. V povrchových membránách cílových buněk existují specifická receptorová místa (buněčné receptory, "rozpoznávací místa") pro určitý hormon. **Buněčná odpověď se projeví pouze u buněk, které mají odpovídající buněčné receptory.** Jinými slovy je možné říci, že např. enzym lipáza může být v buňce aktivován různými hormony, ale skutečná aktivace lipázy uvnitř buňky závisí na tom, má-li buňka receptorová místa pro daný konkrétní hormon a existuje-li mechanismus přenosu informace přenášené hormonem v tělní tekutině až na konkrétní buněčný enzym.

8.7 Podstata transportu informace přenášené hormonem do buňky

Podle dvou základních způsobů průniku informace do buňky **můžeme rozlišit dvě skupiny hormonů:**

A) hormony první skupiny

Hormony první skupiny (např. **STEROIDNÍ HORMONY**, ale také některé hormony štítné žlázy) jsou převážně malé a menší molekuly, zpravidla rozpustné v tucích (**lipofilní**), které vstupují v kontakt s cílovými buňkami a difúzí pronikají přes jejich povrchové membrány do cytoplazmy. Molekula hormonu je v cytoplazmě navázána **na cytoplazmatický receptor** a cytoplazmou transportována do jádra buňky, kde existují další specifické receptory pro hormon (nehistionové bílkoviny jádra).

Komplex hormon–receptor je poté připojen na určité úseky jaderné DNA, tzv. **HORMONÁLNÍ ELEMENTY ODPOVĚDI na DNA** (HRE – hormonálně responzivní elementy – z angl. hormone response element). Důsledkem připojení informace přenášené hormonem je **transkripce** (tj. tvorba určitého typu mRNA podle řetězce DNA – viz *genetika*), současně stoupá syntéza tRNA a rRNA. Po transportu nových molekul RNA do cytoplazmy nastává intenzivní **translace** (viz *genetika*) určité bílkoviny nebo jednoduššího peptidu.

Pozn.: Pokud výše popsané děje vyvolají např. estrogeny, je možné mís-

to obecnějšího HRE použít označení ERE apod.

Výše popsaným způsobem dochází k řetězci navzájem souvisejících a vzájemně se podmiňujících reakcí, na jejichž počátku (vzhledem k buňce) bylo zachycení hormonem přenášené informace a na jejím konci syntéza určitého peptidu v cílové buňce (tj. objevila se tzv. **BUNĚČNÁ ODPOVĚĎ**).

B) hormony druhé skupiny

Hormony druhé skupiny (např. **PROTEINY**) jsou převážně velké molekuly, zpravidla nerozpustné v tucích, nepronikající do cílových buněk.

V povrchové membráně cílových buněk existuje aktivační a transportní systém pro přenos informace z povrchu membrány do nitra buňky, tzv. **ADENYLÁT-CYKLÁZOVÝ SYSTÉM**, spojený s tvorbou adenosin-3, 5-cyklického monofosfátu (**cyklického adenosinmonofosfátu, cAMP**).

Systémový hormon endokrinní žlázy je v tomto případě tzv. **1. POSEL**, který přenáší informaci pouze na povrch cílové buňky, kde se navazuje na specifické **membránové receptory**.

Při kontaktu hormonu s *membránovým* receptorem cílové buňky může dojít k částečnému zanoření receptorového proteinu s hormonem do nitra buňky (hormon sám však do buňky neproniká). Na vnitřní straně povrchové biomembrány buňky je aktivován enzym adenylátcykláza. Pod vlivem adenylátcyklázy, v přítomnosti dalších látek (např. Mg^{2+}), vzniká uvnitř buňky

cAMP (cyklický adenosinmonofosfát), tzv. **2. POSEL**. Druhý posel ovlivňuje aktivitu buněčných enzymů, přeměňujících substráty na produkty, popř. ještě vyvolává syntézu specifických buněčných regulačních proteinů. Výsledkem řetězce reakcí je opět syntéza určitého peptidu (tj. vzniká **BUNĚČNÁ ODPOVĚĎ** na přítomnost určitého hormonu).

Cyklický AMP a jiné cyklické nukleotidmonofosfáty (cNMPs) řadíme mezi látky, které obecně fungují jako sekundární poslové. Cyklické nukleotidy ovlivňují např. proteinkinasy (fosforylují proteiny) a jsou nejčastěji allosterickými efektory. Např. **cAMP** se uplatňuje jako aktivátor a **cGMP** (tj. guanosin-3, 5-cyklický monofosfát) jako inhibitor.

DRUHÝM POSLEM mohou být i jiné látky, Např. volné ionty Ca^{2+} , pronikající do buňky Ca^{2+} kanály. Transport iontů zajišťuje Ca^{2+} pumpa (Ca^{2+} -ATPasa).

Velmi podobný až shodný princip transportu informací se uplatňuje také v postsynaptickém neuronu (tj. existuje druhý posel a neurotransmitery se navazují jen na povrchové receptory postsynaptické membrány).

Protože je **DRUHÝ POSEL** zpravidla, svým způsobem, univerzální pro více hormonů a více cílových struktur, je třeba doplnit, že specifická (selektivita) účinku různých hormonů na jednu buňku je dána tím, zda v povrchové membráně buňky existují různé membránové receptory, vždy pro určitý hormon (např. se liší receptory pro

ACTH, inzulín, glukagon, adrenalin, sekretin apod.).

Od příjmu informace do vzniku buněčné odpovědi zpravidla v buňce probíhá celý řetězec reakcí. Existuje **AMPLIFIKAČNÍ (zesilovací) PRINCIP**, kdy působením jedné molekuly hormonu na receptorovou strukturu vzniká molekula 1. enzymu a pod jejím vlivem několik stovek molekul 2. enzymu (tj. "zesílení" $\times 100$). Vlivem 2. enzymu proběhne opět "zesílení" $\times 100$. Konečným výsledkem je syntéza např. $10^8 - 10^9$ molekul, což je značně mohutná odpověď.

Hormony lze samozřejmě rozdělit také jinými způsoby. Např. na **hormony s převážně katabolickým účinkem** (např. kortizol, katecholaminy – viz 10.4.3, hormony štítné žlázy, parathormon, glukagon) a **hormony s převážně anabolickým účinkem** (např. androgeny, estrogeny, gestageny, inzulín, STH). Další rozdělení je možné např. na **hormony s převážně hypoglykemizujícím vlivem** a **hormony převážně s hyperglykemizujícím vlivem** aj.

8.8 Inaktivace hormonů

Hormony jsou vždy po určité době od uvolnění do krve inaktivovány. Doba jejich aktivní přítomnosti v krvi může být několik minut, hodin, ale i dní. Nesteroidní hormony jsou zpravidla inaktivovány po předání nesené informace na cílové buňky. Druhý posel (např. cAMP) je rovněž po předání

informace odbouráván fosfodiesterázou, která současně blokuje nepřiměřeně vysoký vliv cAMP v buňce.

INAKTIVNÍ HORMONY a produkty jejich katabolismu se vylučují močí. Vylučováno je i malé množství hormonů v účinné formě.

Některé hormony jsou vylučovány i jinými cestami než močí. Např. estrogeny odcházejí žlučí, i když větší část takto uvolněných estrogenů je opět vstřebávána ve střevech a použita pro syntézu nových molekul (tzv. **ENTEROHEPATÁLNÍ OBĚH ESTROGENŮ**).

Shrnující a kontrolní úlohy osmé kapitoly:

1) Charakterizujte podstatu (shody a rozdíly) nervových a humorálních regulací. Jaké jsou výhody a nevýhody obou způsobů řízení funkcí živých organismů?

2) Z následující nabídky vyberte všechny látky (mechanismy), které po svém uvolnění a transportu z místa syntézy nebo „skladování“ působí přímo uvnitř buněk: A) feromon, B) fibrinogen, C) 2. posel, D) enzym, E) 3. posel, F) steroidní hormon, G) STH, H) ATP, I) interleukin–1, J) H_2O

3) Buněčnou odpovědí na zachycení signálu – přenášeného hormonem – rozumíme obecně zejména: A) vznik akčního potenciálu, B) replikaci, která by bez přítomnosti hormonu neprobíhala, C) transkripci, která by bez přítomnosti hormonu neprobíhala,

D) translaci, která by bez přítomnosti hormonu neprobíhala

4) Upravte pravý sloupec tabulky tak, aby levý a pravý sloupec tabulky obsahoval dvojice pojmů, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

1) čím více inhibinu – tím méně FSH	A) vitamin E
2) antirachitický vitamin	B) vitamin B ₂
3) thiamin	C) pozitivní zpětná vazba
4) antisterilní vitamin	D) vitamin B ₁
5) riboflavin	E) vitamin C
6) čím více glukózy – tím více inzulínu	F) negativní zpětná vazba
7) antiskorbutický vitamin	G) vitamin D

5) Esenciální látky jsou takové, které: A) v těle živočicha se vyskytují v nepatrném množství, např. většina stopových prvků, B) buňky těla živočicha je nedokáží syntetizovat v dostatečném množství, např. aminokyseliny, C) buňky těla živočicha je nedokáží syntetizovat vůbec, např. vitaminy, D) žádná z uvedených možností není pravdivá

6) Z následující nabídky vyberte takové děje (procesy), jejichž průběh závisí především (převážně) na enzymech, tzn. jde o biochemické reakce: A) Calvinův cyklus, B) bobtnání, C) Krebsův (citrátový) cyklus, D) fotolýza vody, E) primární procesy fotosyntézy C₃ rostlin, F) návrat axolemy po projití akčního potenciálu (AP) ke KMP, G) činnost středního ucha, H) konečné oxidace na vnitřní membráně mitochondrií a vznik ATP, I) vytvoření převráceného obrazu na sítnici oka

medvěda, J) přeměna potravy na tráveninu

7) S aktivní adanylátcyklázou se můžeme setkat v těle člověka: A) uvnitř střeva, B) uvnitř pravé srdeční síně, C) v mozkomíšním moku – při syntéze ATP, D) v buňkách – při syntéze cAMP

8) Upravte pravý sloupec tabulky tak, aby levý a pravý sloupec tabulky obsahoval dvojice pojmů, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

1) ekdyson	A) pohlavní steroidní hormon člověka
2) ADH	B) ovlivňuje metamorfózu hmyzu
3) inzulín	C) zadržuje v těle člověka vodu a reguluje sůl
4) aldosteron	D) zadržuje v těle člověka sůl a reguluje vodu (objem tělních tekutin)
5) estradiol	E) neuroendokrinní hormon člověka
6) neotenin	F) polypeptid v krvi člověka původem z Langerhansových ostrůvků
7) kortikosteron	G) svlékací hormon hmyzu

9) Kterými vitaminy je možné se předávkovat? Vysvětlete, proč je to možné a jaké jsou důsledky předávkování.

10) Většina inaktivních hormonů a metabolitů, které z těla člověka vylučována: A) v moči, B) ve stolici, C) ve vydechaném vzduchu, D) kůží

9 Fyziologie žláz s vnitřní sekrecí a fyziologie rozmnožování

Klíčové části kapitoly:

9.1 Fyziologie hypothalamu a hypofýzy

- ❖ 9.1.1 Efektorové hormony hypothalamu (hormony neurohypofýzy)
- ❖ 9.1.2 Řízení sekrece hormonů – uvolňovací a inhibující hormony hypothalamu – hormonální osy
- ❖ 9.1.3 Hormony adenohipofýzy
- ❖ 9.1.4 Hormony středního laloku hypofýzy

9.2 Fyziologie šišinky

9.3 Fyziologie štítné žlázy

- ❖ 9.3.1 Hormony T_3 a T_4
- ❖ 9.3.2 Kalcitonin

9.4 Fyziologie příštítných tělísek

9.5 Fyziologie brzlíku

9.6 Fyziologie nadledvin

- ❖ 9.6.1 Hormony kůry nadledvin
- ❖ 9.6.2 Hormony dřeně nadledvin

9.7 Fyziologie Langerhansových ostrůvků slinivky břišní

- ❖ 9.7.1 Glukagon
- ❖ 9.7.2 Inzulín

9.8 Fyziologie rozmnožování

- ❖ 9.8.1 Pohlavnost živočichů
- ❖ 9.8.2 Rozmnožování živočichů
- ❖ 9.8.3 Pohlavní žlázy a pohlavní hormony – úvod
- ❖ 9.8.4 Fyziologie vaječnicků. Menstruační cyklus a těhotenství
- ❖ 9.8.5 Fyziologie varlat
- ❖ 9.8.6 Živorodost, vejcorodost a vejcoživorodost

9.9 Tkáňové hormony člověka

- ❖ 9.9.1 Tkáňové hormony trávicí soustavy
- ❖ 9.9.2 Tkáňové hormony ledvin
- ❖ 9.9.3 Tkáňové hormony jater
- ❖ 9.9.4 Tkáňové hormony plic
- ❖ 9.9.5 Hormony přítomné v tělních tekutinách

a produkované krevními elementy

- ❖ 9.9.6 Hormony a jiné látky produkované neurony
- ❖ 9.9.7 Tkáňové hormony srdce a cév
- ❖ 9.9.8 Hormony v sekretech potních a slinných žláz a závěrečné poznámky

9.10 Řízení endokrinních žláz

9.11 Analoga hormonů

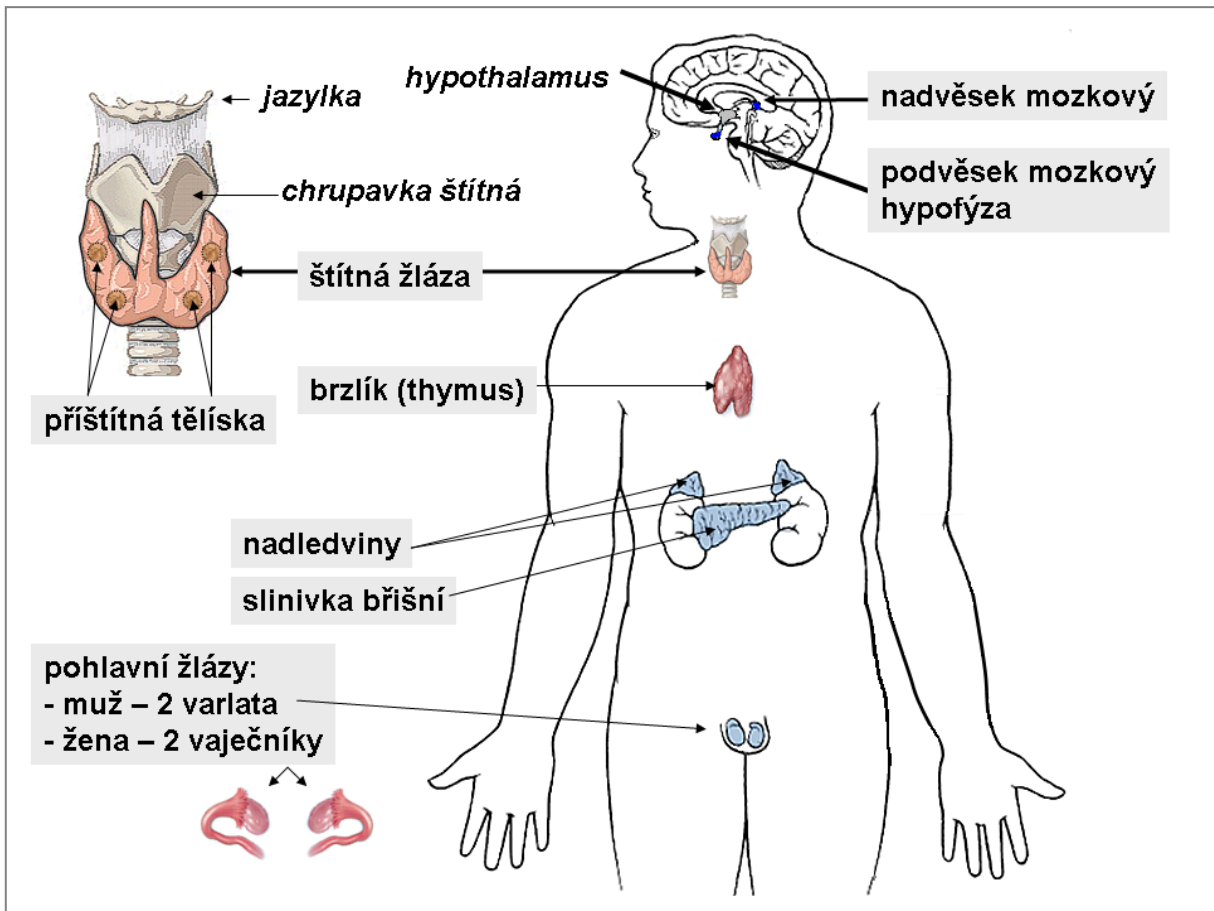
9.12 Žlázy s vnější sekrecí

Klíčové pojmy kapitoly:

- RH a IH hormony hypothalamu
- efektorové hormony hypothalamu
- proopiomelanokortin
- hormony neurohypofýzy, ADH, oxytocin
- hormony adenohipofýzy, ACTH, TSH, FSH, ICSH (LH), STH, MSH
- hormonální osy
- význam hormonů T_3 a T_4
- význam kalcitoninu
- význam parathormonu
- kalcémie
- význam thymozinů
- význam mineralokortikoidů
- význam glukokortikoidů
- adrenalin a noradrenalin
- endokrinní a exokrinní pankreas
- hormony Langerhansových ostrůvků slinivky břišní (inzulín, glukagon, ...)
- pohlavnost živočichů
- pohlavní a nepohlavní rozmnožování
- gonochorismus a hermafroditismus
- srovnávací fyziologie rozmnožování
- rodozměna
- pohlavní žlázy a pohlavní hormony
- estrogeny a progesteron
- menstruační cyklus
- folikulární a luteální fáze
- menstruační, proliferační, sekreční a ischemická fáze
- antikoncepce
- potrat
- oplození a těhotenství (gravidita, zabřeznutí)
- nidace a rýhování vajíček
- zárodečné obaly (ektoderm, mezoderm, entoderm) – funkce
- plodové obaly (amnion, chorion, alantois) – funkce
- hormony placenty
- porod
- mlád'ata nidikolní a nidifugní
- testosteron
- Sertoliho buňky
- intersticiální (Leydigovy) buňky
- mužské přídatné žlázy
- tkáňový hormon
- gastrointestinální peptidy
- gastrin
- somatostatin
- sekretin
- cholecystokinin
- kininy
- endorfiny a enkefaliny
- ANP
- endoteliny
- význam NO
- adipokiny, leptin
- ektohormon

- analoga hormonů
- chemický komunikační systém

- endokrinní a exokrinní žlázy živočichů a člověka



Obr. č. 18: Hlavní endokrinní žlázy člověka

9.1 Fyziologie hypothalamu a hypofýzy

HYPOTHALAMUS a **HYPOFÝZA** mají v endokrinním systému klíčový význam (viz také kapitola 11). Systém hypothalamu a hypofýzy je funkčně nadřazen ostatním žlázám s vnitřní sekrecí.

HYPOTHALAMUS je oddílem mezimozku (tj. částí mozku, částí centrálního nervového systému) a nikoliv

žlázou s vnitřní sekrecí. Hypothalamus mezimozku je však také rozhodujícím ústředím celého endokrinního systému, zajišťujícím koordinaci a efektivní propojení nervového systému se soustavou žláz s vnitřní sekrecí a současně regulujícím produkci mnoha různých hormonů endokrinních žláz – bývá nazýván **neuroendokrinní orgán**. V systému hypothalamu a hypofýzy je v bezprostředním funkčním kontaktu nervový systém a systém žláz s vnitřní sekrecí.

Hypothalamus má nervová spojení s vyššími strukturami nervové sou-

stavy, plní řadu důležitých regulačních funkcí a ovlivňuje autonomní i somatické funkce (viz kapitola 11).

Nervové buňky určitých jader hypothalamu (jádra hypothalamu, viz kapitola 11) produkují:

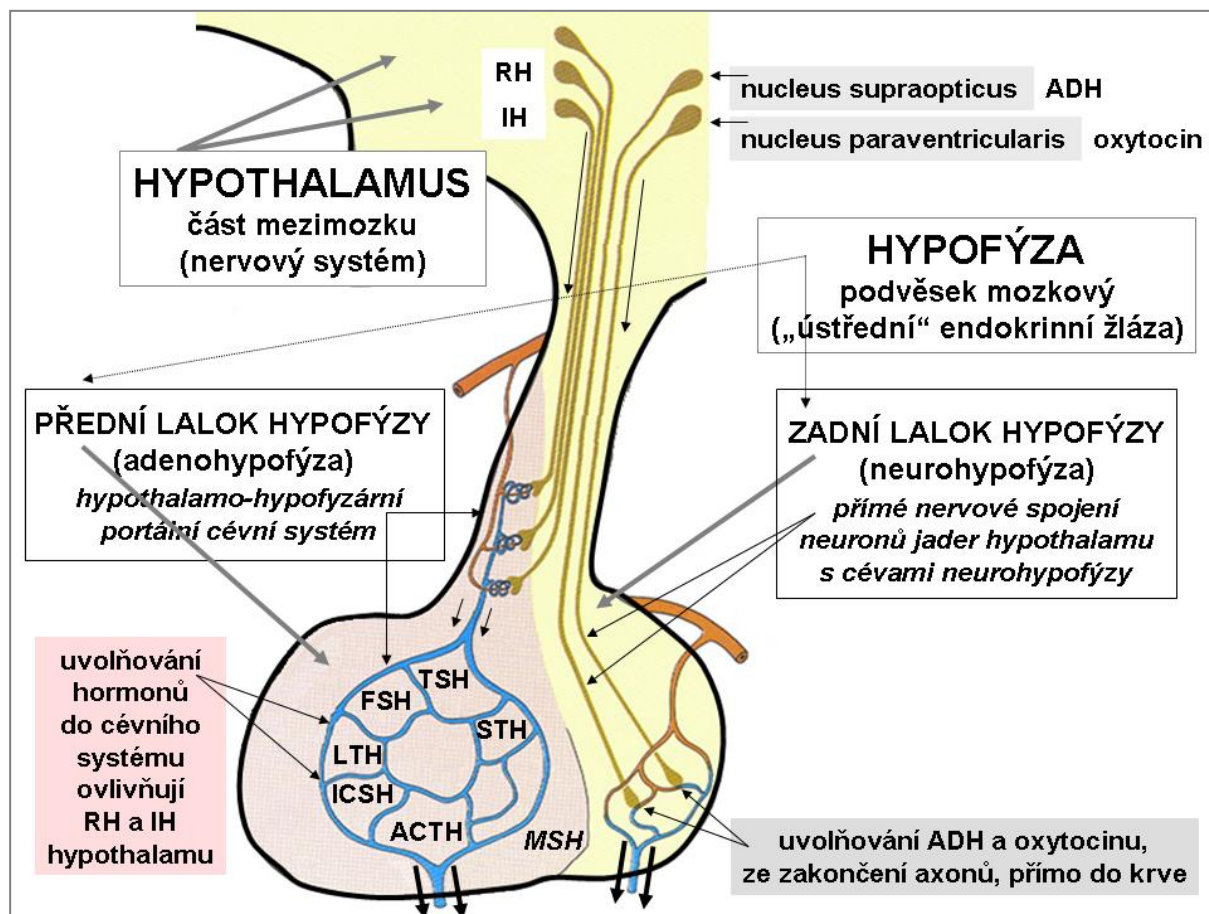
A) EFEKTOROVÉ HORMONY

- **ADH**
- **OXYTOCIN** (viz dále)

Efaktorové hormony působí (po uvolnění a transportu cévním systémem) přímo na cílové buňky.

B) UVOLŇOVACÍ (uvolňující, regulační) **HORMONY (RH, "releasing hormones"**, RF, "releasing factors"), vyvolávají sekreci a uvolňování jiných hormonů (především z adenohypofýzy) do krve. Obvyklá koncovka v jejich názvu je **liberin**.

C) INHIBUJÍCÍ (TLUMIVÉ) HORMONY (IH, IF), které inhibují, zpomalují syntézu a brzdí uvolňování jiných hormonů (především z adenohypofýzy) do krve. Obvyklá koncovka v jejich názvu je **statin**.



Obr. č. 19: Vztah hypothalamu a hypofýzy – klíčové fyziologické propojení některých funkcí hypothalamu (nervového systému) a hypofýzy (důležité žlázy s vnitřní sekrecí), upraveno podle různých autorů, Silbernagl, S., Despopoulos, A., 1995.

HYPOFÝZA (hypophysis cerebri) obratlovců má zpravidla tři části (lalo-ky). Hypofýza člověka má v podstatě dvě hlavní části. Jedná se o **ZADNÍ LALOK HYPOFÝZY (NEUROHYPOFÝZA)** a **PŘEDNÍ LALOK HYPOFÝZY (ADENOHYPOFÝZA)**.

V **NEUROHYPOFÝZE** člověka jsou skladovány a z ní podle potřeby uvolňovány efektorové hormony **ADH** a **OXYTOCIN**, vznikající v hypothalamu. **Neurohypofýza je spojena s hypothalamem nervovými drahami** (tj. soustavou axonů nervových buněk).

Buňky **ADENOHYPOFÝZY** produkují do krve hormony, které ovlivňují činnost jiných ("závislých") žláz nebo působí přímo na cílové orgány. Produkce většiny hormonů adenohypofýzy je regulována (tj. je spouštěna nebo inhibována) prostřednictvím IF a RF hormonů hypothalamu. **Adenohypofýza obdobně nervové spojení jako neurohypofýza s hypothalamem nemá.** Uvolňovací a inhibující hormony hypothalamu jsou do adenohypofýzy transportovány krví přes zvláštní kapilární síť (tzv. **HYPOTHALAMO-HYPOFYZÁRNÍ PORTÁLNÍ SYSTÉM**).

9.1.1 Efektorové hormony hypothalamu

Buňky, produkující ADH a oxytocin, je možné označit za **neurosekreční buňky**. Neurosekreční buňky nejen syntetizují fyziologicky účinné látky, ale také je uvnitř svých axonů

transportují a poté uvolňují přímo do krevních kapilár.

A) ADH

HORMON ADH (vasopressin, vazopresin, antidiuretický hormon, adiuretin) vzniká v neuronech **supraoptického jádra (NUCLEUS SUPRAOPTICUS)** hypothalamu.

Po ukončení syntézy dochází k navázání ADH na **neurofyzin I** a následnému transportu do neurohypofýzy axony hypothalamohypofyzárních neuronů. V zakončeních axonů těchto neuronů v neurohypofýze je hormon skladován a podle potřeby uvolňován přímo do krve. Zakončení axonů dosedají nikoliv na neurony, ale přímo na kapiláry cévního systému.

Hlavní funkcí ADH je zadržování vody v těle (*viz kapitola 6*), ale také kontrakce hladkých svalů v arteriolách a zvyšování krevního tlaku. Bylo zjištěno, že koncentrace hormonu v těle stoupá při působení stresorů a zvyšování krevního tlaku je dáváno do souvislosti s únikovými a obrannými reakcemi.

Rovněž bylo zjištěno, že ADH působí jako neuromodulátor a usnadňuje vybavování a tvorbu paměťových stop. Obecně lze říci, že učení se výrazně zhoršilo u jedinců, kterým chyběla hypofýza.

U nižších obratlovců (než savci) je používán název **AVT (arginine vasotocin)** – má pomocnou roli při zajišťování osmoregulace. U ptáků ovlivňuje kladení vajec a má i jiné funkce.

B) Oxytocin

OXYTOCIN vzniká v neuronech paraventriculárního jádra (nucleus paraventricularis) hypothalamu.

Oxytocin je transportován nervovými drahami (ve vazbě na **neurofyzin II**) do neurohypofýzy. V ní je skladován a podle potřeby uvolňován do krve.

Oxytocin vyvolává stahy svalů v děloze a po porodu i v mléčné žláze (tj. vyvolává ejekci mléka). Dále také např. oslabuje tvorbu a vybavování paměťových stop.

Axony neuronů, kterými je transportován oxytocin, jsou rovněž synapticky zakončeny na krevních kapilárách a nikoliv na jiném neuronu.

Chemickou strukturu obou hormonů zjistil **V. du Vigneaud** (1953) a provedl také jejich první syntézu. Oba hormony jsou malé cyklické peptidy. V případě ADH se jedná o řetězec osmi zbytků aminokyselin uzavřených v cyklické struktuře. Oxytocin je peptid z 9 aminokyselinových zbytků.

V hypothalamu jsou produkovány i jiné látky s funkčním významem (např. již uvedený **NEUROFYZIN**).

9.1.2 Řízení sekrece hormonů – uvolňovací a inhibující hormony hypothalamu – hormonální osy

UVOLŇOVACÍ (RH) A INHIBUJÍCÍ HORMONY (IH) jsou na "vrcholku pyramidy" hierarchie hormonů.

Z hlediska struktur je možné říci, že nejvyšším ústředím regulací v těle je CNS. Nejvyšším ústředím humorálních regulací je hypothalamus, funkčně podřízený limbickému systému a jiným strukturám CNS (*viz kapitola 11*). Hypothalamus řídí sekreci hormonů hypofýzy. Hypofýza prostřednictvím svých hormonů uvolňovaných do krve ovlivňuje jiné endokrinní žlázy a teprve efektorové hormony těchto endokrinních žláz působí přímo na cílové buňky.

Sérii (nezaměnitelnou posloupnost) různých – vzájemně nadřazených a podřízených – hormonů (látek), nazýváme **HORMONÁLNÍ OSA**. Z následujícího příkladu je zřejmý způsob ovlivnění cílového orgánu hormonem, který je uvolňován „na konci“ **hormonální osy**:

- nervové informace přicházející z mozku v **neuronech hypothalamu uvolní hormon TRH**
- **pod vlivem TRH** (po transportu portálním systémem) **adenohypofýza uvolní hormon TSH**
- **působením hormonu TSH** (po jeho transportu cévním systémem – krví) **začnou být do krve produkovány hormony štítné žlázy, které ovlivňují cílové buňky vybavené membránovými receptory.**

Pozn.: Vysvětlení zkratk názvů hormonů je uvedeno dále v textu této kapitoly.

Látky, vznikající v hypothalamu, se kromě regulačních a inhibičních funkcí uplatňují také jako neurotransmitery a mohou plnit i jiné funkce (např. somatostatin v žaludku a slinivce břišní).

Některé hormony hypofýzy nepůsobí přes jiné žlázy, ale mohou působit také přes tkáňové hormony (např. somatomediny jater) nebo působí i přímo na cílové orgány.

Stručný přehled hlavních RH a IH hormonů hypothalamu:

A) Uvolňovací hormony

Níže je vždy uveden **NÁZEV HORMONU**, (jeho synonyma) a hlavní funkce.

a) KORTIKOLIBERIN

(CRH, CRF, kortikotropin uvolňující hormon), stimuluje sekreci POMC a ACTH.

b) TYREOLIBERIN

(TRH, thyrotropin, TRF), stimuluje sekreci TSH, je mediátorem v CNS, ovlivňuje chování a projevy nálady.

c) GONADOLIBERIN

(FSH/LH–RH), stimuluje sekreci hormonů ICSH, LH a FSH, je mediátorem v nervovém systému.

d) SOMATOLIBERIN (GHRH, STH, SRH, somatokrinin), stimuluje sekreci STH

e) gonadotropin uvolňující hormon (GnRH) je označení pro **luliberin** a současně **foliberin**. Luliberin (LRH, LH–RH), stimuluje sekreci LH. Foliberin (FRS, FSH–RH) stimuluje sekreci FSH.

f) PROLAKTOLIBERIN

(PRH), stimuluje sekreci LTH (PRL).

g) MELANOLIBERIN

(MRH,MSH–RH), stimuluje sekreci MSH.

B) Inhibující hormony

a) PROLAKTOSTATIN

(PIH, PIF), inhibuje uvolňování LTH (PRL) a jako dopamin má i jiné účinky

b) SOMATOSTATIN

(STH–IH, GHIH, SRIF), inhibuje uvolňování STH, je mediátorem v CNS, ovlivňuje chování a projevy nálady a plní i další funkce, např. v trávicím systému

c) MELANOSTATIN

(MSH–IH, MIH, MIF) inhibuje uvolňování MSH.

Pozn.: Zkratky hormonů adenohipofýzy jsou uvedeny na str. 329 a následujících.

9.1.3 Hormony adenohipofýzy

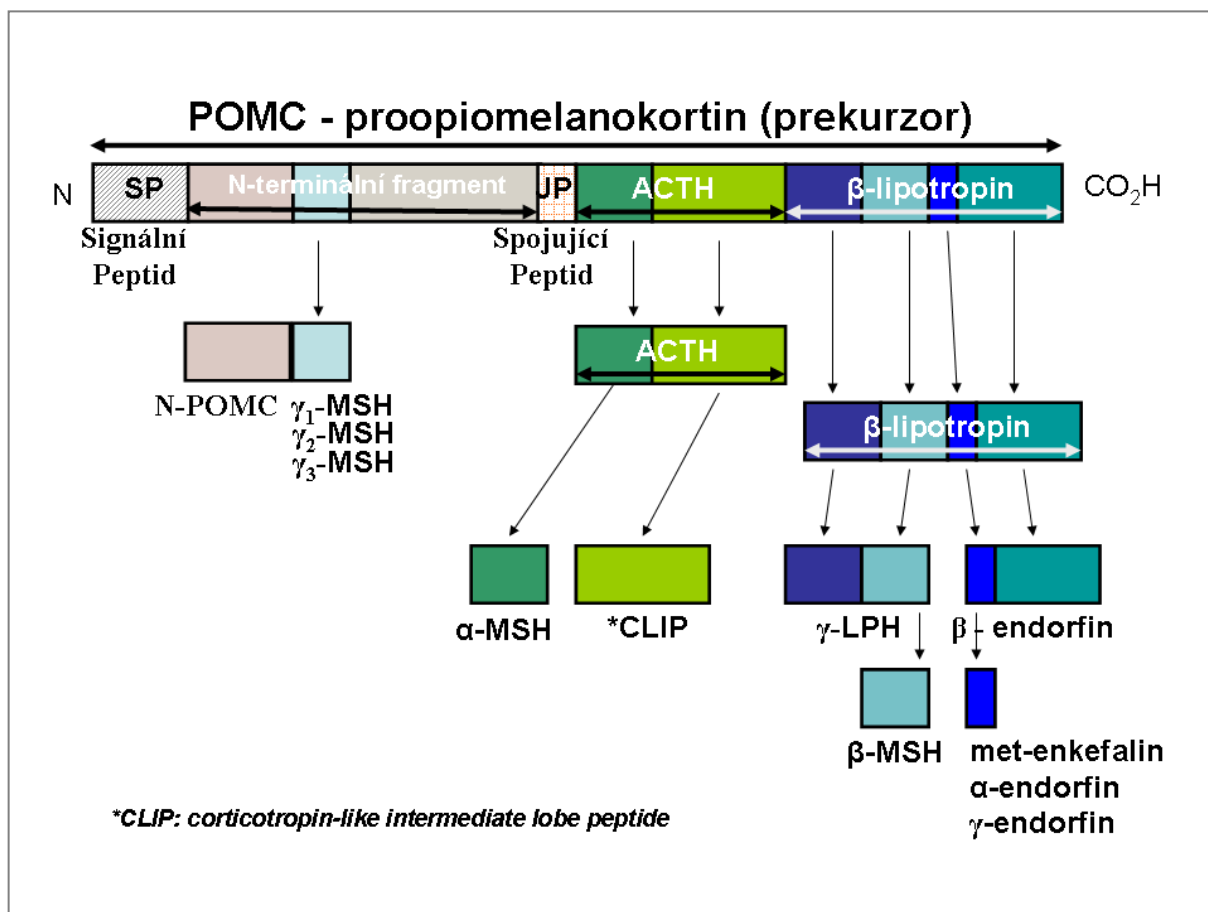
Syntéza hormonů adenohipofýzy probíhá přímo v buňkách adenohipofýzy působením RH hormonů hypothalamu. **ADENOHYPOFÝZA** obsahuje několik typů specializovaných buněk, které syntetizují a do krve uvolňují řadu fyziologicky aktivních látek. **Prekurzorem** (tj. látkou, která je metabolismem buňky převoditelná na konkrétní cílový produkt) důležité skupiny peptidů adenohipofýzy je **PROOPIOMELANOKORTIN (POMC)**.

Pozn.: POMC vzniká v buňkách adenohipofýzy i v jiných buňkách mozku, ale také např. v buňkách střevní sliznice a placenty nebo např. i lymfocytů. Existují i jiné "komplexní" prekurzory než POMC. Ve fylogenezi se setkáváme s obdobou POMC a jeho produkty např. i u kroužkovců.

Proopiomelanokortin je polypeptid, složený z přibližně 265 aminokyselin. Jeho sekrece je ovlivňována produkcí CRH z hypothalamu. Štěpením "základní" molekuly POMC vznikají různé účinné látky, přibližně podle následujícího schématu:

Z molekuly POMC mohou být odštěpeny β -LPH, ACTH a α -MSH. Dalším štěpením beta lipotropinu vznikají např. ENDORFINY a ENKEFALINY. Podobně z ACTH i beta-lipotropinu vznikají MSH.

Pozn.: **LIPOTROPINY** (beta a gama-LPH) vyvolávají např. zvětšování tukové tkáně. **ENKEFALINY** lze prokázat v nervových zakončeních, ale také ve střevech aj. Metabolickou přeměnou z nich vznikají endorfiny. **ENDORFINY** (alfa, beta a gama), tzv. endogenní morfiny – působí především v mozku – chrání organismus před nepřiměřeně silnou bolestí aj. Účinky některých endorfinů napodobují účinky morfinu (také potlačuje bolest), heroinu a dalších opiátových drog.



Obr. č. 20: Schématické znázornění souvislostí mezi některými peptidy, vznikajícími v adenohypofýze (uvedené látky mají odpovídající si pořadí aminokyselin) (upraveno podle Šterzla, J., 1988 a dalších autorů)

Přehled hlavních hormonů adenohypofýzy

A) ACTH (adrenokortikotropní hormon, kortikotropin)

Je uvolňován pod vlivem kortikoliberinu hypothalamu. **ACTH** je peptid, složený ze 39 (41) aminokyselinových zbytků. Syntetická účinná náhrada je peptid obsahující 23 aminokyselinových zbytků. Produkce ACTH výrazně stoupá při působení stresorů. ACTH u lidí zvyšuje pozornost a koncentraci, snižuje úzkost, deprese a zvyšuje pocit sebevědomí.

ACTH stimuluje růst kůry nadledvin a uvolňování hormonů z kůry nadledvin (zejména mineralokortikoidů a kortizolu), dále stimuluje pohlavní orgány a sekreci žaludeční šťávy.

ACTH zvyšuje permeabilitu biomembrán pro cholesterol a glukózu a aktivizuje enzymy (např. aktivizuje adenylátcyklázový systém a cAMP a tkáňovou lipázu).

B) TSH (thyreotropní hormon, tyreotropin, tyreoidu stimulující hormon, thyrotropní hormon)

Hormonem je glykoprotein uvolňovaný z adenohypofýzy pod vlivem tyreoliberinu hypothalamu.

Hormon pozitivně působí na štítnou žlázu. Ovlivňuje příjem jodidů touto žlázou, vyvolává syntézu a uvolňování hormonů štítné žlázy do krve. Pod vlivem TSH dochází k růstu štítné žlázy a zvyšování její aktivity. Hormon dále např. aktivizuje tkáňovou lipázu.

C) FSH (folikuly stimulující hormon, folikulizační hormon, folikulostimulační hormon, folitropin)

Jedná se o glykoprotein, který řadíme, spolu s následujícím ICSH, mezi tzv. **GONADOTROPINY**.

Hlavní funkcí hormonu FSH je aktivizace činnosti pohlavních orgánů. U žen tento hormon stimuluje zrání folikulů a růst Graafova folikulu ve vaječnících a tím i sekreci estrogenů. Vaječníky dívek před pubertou na hormon nereagují, přestože je v té době již uvolňován. U mužů FSH stimuluje spermatogenezi ve varlatech.

D) ICSH (hormon stimulující vmezežené – intersticiální buňky varlete, intersticiální buňky stimulující hormon, luteinizační hormon, LH, lutropin)

Hormonem je glykoprotein uvolňovaný pod vlivem gonadoliberinu hypothalamu.

Hlavní funkcí hormonu u žen je **stimulace žlutého tělíska a podpora tvorby progesteronu**. Hormon ICSH stimuluje u žen konečné stádium zrání Graafova folikulu a následné vypuzení vajíčka. Současně má hormon vliv i na syntézu estrogenů (zejména přeměnu testosteronu na estrogeny).

ICSH mužů stimuluje intersticiální (tj. Leydigovy) buňky varlete k produkci mužského pohlavního hormonu testosteronu.

E) **LTH** (luteotropní hormon, PL, PRL, **prolaktin**, laktogenní hormon, mamotropin)

Produkce hormonu je stimulována prolaktoliberinem a inhibována prolaktostatinem hypothalamu.

Po ukončení gravidity hormon LTH **stimuluje laktaci** a **ovlivňuje ejekci mléka** (uvolňování mléka zajišťuje také oxytocin). Kromě toho LTH brání další ovulaci v období těhotenství a jeho zvýšená hladina v době mimo těhotenství může být příčinou neplodnosti.

*Pozn.: Zajímavý účinek má LTH u holubů v době líhnutí holoubat, kdy pod jeho vlivem vzniká ve voleti holubů kašovitá hmota, kterou jsou krmena mláďata po vyklubání. Podobně je u některých ryb uvolňováno velké množství slizu, kterým se živí plůdek (např. u jihoamerické cichlidy *Symphysodou discus*).*

F) **STH** (**somatotropin**, růstový hormon, GH – z angl. growth hormone)

Produkce hormonu je regulována somatostatinem a somatoliberinem hypothalamu. Růstový hormon je druho- vě specifický bílkovinný hormon ze 181 (188) zbytků aminokyselin (AK).

STH působí na cílové tkáně přímo nebo dochází v játrech a ledvinách k přeměně STH na **SOMATOMEDINY** (sulfatační faktory, SOME), které teprve cíleně působí jako efektorové látky a zajišťují vliv STH na tkáně těla zprostředkovaně.

Účinky STH jsou velmi rozmanité a komplexní. Hormon stimuluje růst a metabolismus. Pod vlivem STH dochází ke zvyšování počtu buněk dělením (**HYPERPLAZII**), ke zvětšování jejich objemu (**HYPERTROFII**) a k jejich diferenciaci. Růstový hormon působí stimulačně na růst kostí, ovlivňuje kalcifikaci chrupavčitých tkání i celý proces zpevňování kostí, stimuluje transport a utilizaci živin.

STH má vliv na metabolismus tuků, cukrů i bílkovin. Anabolický účinek STH spočívá v pozitivním ovlivňování transportu aminokyselin do buněk (např. do příčné pruhovaných svalů) a následné proteosyntézy.

STH iniciuje v játrech štěpení glykogenu a následné uvolňování glukózy do krve. STH současně omezuje vstup glukózy do buněk, což je účinek opačný ve srovnání s inzulínem. Z uvedeného vyplývá, že obsah glukózy v krvi vlivem STH stoupá (hormon má **hyperglykemizující vliv**). Současně např. v buňkách svalů množství glukózy klesá.

Další účinek STH je **katabolický** – spočívá v aktivizaci buněčné lipázy a lipolýzy v tukové tkáni (tj. probíhá lipomobilizace, inhibice lipogeneze).

Kromě již uvedeného hormon STH rovněž např. podporuje sekreci gastrinu, stimuluje erytropoezu, zvyšuje průtok krve ledvinami, zvyšuje filtraci krve v glomerulech ledviny a má vliv na produkci mléka.

RŮST ORGANISMŮ může být **ukončený (uzavřený)**, např. u hmyzu, ptáků a savců. U savců přestávají v určitém věku růst dlouhé kosti

do délky a výška (délka) těla se již dále nezvyšuje – např. růst člověka do výšky (délky) normálně ustává do 23. roku života. Naopak při růstu **neukončeném** se velikost těla stále zvyšuje až do smrti živočicha (např. **ryby**). Imaga řady hmyzích řádů (**brouci, motýli**) naproti tomu již **vůbec nerostou**.

Rychlost růstu většiny živočichů není nijak mimořádná, např. při porovnání s houbami, jejichž jediné mycelium může za příznivých podmínek prostředí celkově přirůst až o 1 km (jeden kilometr) za den a ještě se následně větvit.

Při poruchách syntézy a uvolňování hormonu **STH** u člověka je vážně narušen růst. Při nedostatku **STH** v mládí tělo neroste do délky a vzniká tzv. **NANISMUS**.

*Pozn.: Růst do délky je rovněž zpomalen nebo zastaven, pokud mají cílové buňky narušeny **membránové receptory** pro příjem informace nesené **STH**.*

Naopak **nadbytek STH** vyvolává **GIGANTISMUS**. Při nadbytku hormonu u dospělých lidí dochází k prodlužování a mohutnění chrupavčitých částí těla (např. ušní boltce, nos apod. – tzv. **AKROME GALIE**).

9.1.4 Hormony středního laloku hypofýzy

Ve středním laloku hypofýzy vzniká u vyšších obratlovců hormon **MSH** (melanoforový hormon, intermediate, melanotropin, melanocyty stimulující hormon). Pokud střední lalok chybí, vzniká **MSH** v adenohypofýze.

Bývá rozlišován funkční **α -MSH** složený ze 13 zbytků aminokyselin, jejichž pořadí je shodné s částí molekuly **ACTH** a **β -MSH** z osmnácti aminokyselinových zbytků.

Hormon zajišťuje barvoměnu a ovlivňuje změny zbarvení živočicha v závislosti na osvětlení. Ovlivňovány jsou specializované buňky s pigmentem **MELANINEM**. V kůži ryb, obojživelníků a plazů jsou tzv. **MELANOFORY**, tj. buňky obsahující melanin a další zvláštní buňky tzv. **iridofory**.

Také u člověka, savců a ptáků má tento hormon vliv na pigmentaci kůže, ale chybí pigmentové buňky obdobného typu, jaké známe u obojživelníků. U člověka a u ostatních savců melanin obsahují tzv. **MELANOCYTY**.

Proti hormonu **MSH** působí melatonin z šišinky.

9.2 Fyziologie šišinky

Pojmem **ŠIŠINKA** (epifýza, nadvěsek mozkový, corpus pineale) označujeme výběžek stropu třetí mozkové komory v oblasti mezimozku. Termín epifýza je méně vhodný, protože stejným názvem je označována koncová část dlouhých kostí.

U **ptáků** existují v šišince tzv. "**vnitřní hodiny**" (u savců jsou ve ventrálním hypothalamu), které ovlivňují průběh a délku trvání biorytmů. Ptáci umístění do tmy si uchovávají např. rytmus střídání dne a noci pouze

v případě, že jim nebyla odstraněna šišinka.

Šišinka produkuje ze serotoninu, vlivem enzymu N-acetyltransferázy (NAT), hormon **MELATONIN** s antigonadotropním účinkem (melatonin brzdí tvorbu pohlavních hormonů). Serotonin současně působí v šišince jako neuromodulátor.

Melatonin se podílí na biorytmech. Je syntetizován především v noci. Na jaře, v souvislosti s delším dnem, dochází k inhibici tvorby melatoninu, což vyvolává zvýšenou tvorbu pohlavních hormonů a následně páření a rozmnožování ptáků, ale i savců. Šišinka reaguje na intenzitu osvětlení. Informace o změnách osvětlení se do šišinky dostávají přímo z kolem ní procházející zrakové dráhy.

V dalších částech roku opět zvyšující se produkce melatoninu brzdí produkci pohlavních hormonů. Z uvedeného vyplývá, že v průběhu roku produkce melatoninu víceméně pravidelně kolísá podle intenzity osvětlení (tj. zejména vlivem střídání dne a noci).

U člověka melatonin dále např. brání předčasně dospělosti.

9.3 Fyziologie štítné žlázy

ŠTÍTNÁ ŽLÁZA (glandula thyroidea) je považována za fylogeneticky nejstarší žlázu. Najdeme ji u všech obratlovců. U kostnatých ryb není jednotným anatomickým orgánem. U pla-

zů je již tato žláza nepárová. Savci mají nepárovou žlázu rozdělenou na dva laloky spojené můstkem. Hormony štítné žlázy hrají **klíčovou roli při vývoji a dospívání obratlovců (např. žáby i člověka).**

Štítná žláza je tvořena malými váčky (alveoly, folikuly), jejichž stěnou je jednovrstevný epitel z **folikulárních buněk**. Vzhled váčků se mění podle aktivity žlázy. Aktivní žláza má buňky alveol větší. V alveolách jsou skladovány hormony štítné žlázy T_3 a T_4 ve vazbě na bílkovinu **tyreoglobulin**.

Buňky štítné žlázy vyžadují pro svoji činnost **jód**, který aktivně vychytávají z krve, kam se vstřebává v tenkém střevě. Z krve je jód vychytáván buňkami folikulů štítné žlázy v podobě jodidů. Jedná se o aktivní transport označovaný jako jodidová pumpa. Činnost štítné žlázy je narušována v případě nadbytečného úniku jódu z těla a nadměrných požadavcích na množství uvolňovaných hormonů. Ve vnitrozemských státech je obsah jódu v potravě nedostatečný a je prováděna jodizace kuchyňské soli.

Pozn.: V případě havárie jaderné elektrárny Černobyl bylo obyvatelstvu v zasažené oblasti podáváno zvýšené množství jódu. Tím došlo k určitému „nasyčení“ potřeby a tělo člověka nevychytávalo jeho ozářenou formu z havárií narušeného životního prostředí.

Štítná žláza produkuje **hormony štítné žlázy: T_4** (tetrajodtyronin, tyroxin, thyroxin), který je dnes považován za prohormon efektorového hormonu **T_3** (trijodtyroninu).

Dále je produkován také **kalcitonin** z parafolikulárních buněk (buněk rozmístěných mezi folikuly).

9.3.1 Hormony T₃ a T₄

Sekrece hormonů T₃ a T₄ je řízena hormonem TSH z adenohypofýzy. Zvyšující se sekrece hormonů T₃ a T₄ inhibuje uvolňování TSH z adenohypofýzy, TRH z hypothalamu a opačně (tzv. negativní zpětná vazba).

Hormony T₃ a T₄ mají vliv na růst a vývoj mozku, svalů, kostí a pohlavních orgánů, ovlivňují krvetvorbu a normální průběh funkcí celého organismu – včetně podílu na udržování homeostázy. Sekrece hormonů se zvyšuje také např. v době těhotenství.

Hormony významně stimulují spotřebu kyslíku v řadě tkání a zvyšují rychlost biochemických procesů v buňkách.

Hormony T₃ a T₄ jsou nezbytné pro normální činnost nervové soustavy a zkracují reakční doby reflexů, jsou potřebné pro normální metabolismus a proteosyntézu. Mají silný proteoanabolický vliv.

Snížená funkce štítné žlázy může být vyvolána (příčiny lze zobecnit i na jiné žlázy):

- primární vývojovou vadou struktur
- chybným řízením produkce hormonů (nedostatek TRH, TSH nebo obou)
- nedostatkem zdrojů nezbytných pro syntézu – v tomto případě jódu

Snížená funkce štítné žlázy u živočichů znamená vážné poruchy růstu a vývoje. U obojživelníků např. nenastává proměna (metamorfóza) pulce na dospělého jedince, plazi se nesvlékají apod. U žab tyroxin stimuluje vstřebávání ocásku, přeměnu pulce v dospělého aj.

Při nedostatku hormonů štítné žlázy (hypothyroidismus) se u člověka objevuje zvýšená spavost až apatie. Při deficitu vznikají poruchy metabolismu nukleových kyselin a bílkovin a patologicky je poznamenána např. mozková kůra. Těla nervových buněk jsou menší a neurony mají snížený počet synapsí.

Při nefunkční štítné žláze a nedostatku hormonů štítné žlázy není přímo ohrožen život člověka, ale pokud je v nitroděložním a novorozeneckém období její činnost nedostatečná, dojde k velmi vážným změnám psychického a fyzického vývoje (tzv. kongenitální **KRETENISMUS**). Osoby trpící kretenismem jsou mentálně méněcenné, malého vzrůstu, s různými až degenerativními změnami v obličeji a s vysokou kůží.

Při nadbytku hormonů štítné žlázy (hyperthyroidismus) vzrůstá dráždivost a objevuje se nespavost. Dochází k nápadnému **zvýšení metabolismu a zvýšené spotřebě kyslíku** v řadě tkání, např. všech orgánů dutiny břišní, kromě sleziny – a také kromě varlat a zejména mozku. Může se objevit zvýšené pocení, vysoká tělesná teplota, vysoký krevní tlak aj.

Při velkém nadbytku mohou mít hormony naopak proteokatabolický

vliv. Důsledkem je úbytek hmotnosti, přestože člověk přijímá dostatečné množství potravy nebo osteoporóza.

9.3.2 Kalcitonin

KALCITONIN (TCT) produkují některé roztroušené buňky (tzv. C-buňky) ve stěnách alveol štítné žlázy savců. U jiných obratlovců produkují kalcitonin ultimobranchiální tělíska, tj. párová žláza, vznikající z buněk pátého žaberního oblouku.

KALCITONIN je polypeptid složený ze 32 aminokyselinových zbytků a je uvolňován zejména v případě zvyšující se hladiny vápníku (ale i P a Mg) v krevní plazmě.

Kalcitonin **snižuje** vysokou hladinu vápníku v krvi (**HYPERKALCÉMII**), která může vyvolávat poruchy srdeční činnosti a dokonce i zástavu srdce. Uvolňování kalcitoninu je regulováno jednoduchou zpětnou vazbou. Zjednodušeně je možné říci, že při zvyšující se koncentraci vápníku v krvi se zvyšuje také hladina kalcitoninu v krvi a opačně (tzn. uvolňování kalcitoninu odpovídá hladině vápníku v krvi).

Hormon zajišťuje zvýšené ukládání vápníku v kostech a inhibuje jeho odbourávání z kostí. Ukládáním vápníku v kostech při kalcifikaci kostí, popř. i ukládáním Ca v jiných tkáních, se snižuje kalcémie krve (tzn. klesá koncentrace vápníku, ale také fosforu a hořčíku v krevní plazmě). Vlivem kalcitoninu je rovněž oslabeno zpětné vstřebávání vápníku (ale také P a Mg) v trávicí soustavě a v tubulech ledvin.

Vápník i fosfor odcházejí se stolicí a močí ve zvýšeném množství z těla a není dále zvyšována nežádoucí vysoká hladina vápníku v krvi.

Kalcitonin je antagonistou parathormonu příštítných tělísek.

Kalcitonin byl prokázán i v jiných orgánech (např. v brzlíku).

9.4 Fyziologie příštítných tělísek

PŘÍŠTÍTNÁ TĚLÍSKA (glandula parathyroidea) jsou tvořena čtyřmi souměrnými, vzájemně nesouvisejícími, shluky buněk v zadní části štítné žlázy a někdy i mimo ni (např. i hluboko v hrudníku).

Příštítná tělíska jsou pro život nezbytná a produkují **PARATHORMON (PTH, parathyrin)**, tj. polypeptid z 84 AK.

Hlavní funkcí hormonu je zvýšit množství vápníku v krvi, v případě jeho příliš nízké hladiny (tj. při **HYPOKALCÉMII**), která zvyšuje nervosvalovou dráždivost a vyvolává křeče svalů.

Nízká hladina Ca^{2+} v krvi vyvolává zvýšené uvolňování PTH do krve. Pod vlivem PTH je uvolňován (vybouráván) vápník z kostí. Současně jsou ovlivněny tubuly ledvin a buňky střev, ve kterých se aktivizuje zpětná resorpce vápníku (tj. s močí a stolicí odchází snížené množství vápníku a hladina vápníku v krvi stoupá).

Existuje úzká vazba mezi vlivem kalcitoninu, parathormonu a derivátu

vitaminu D₃ (choleokalciferolu), který je hydroxylován v játrech a ledvinách na 1, 25-(OH)₂D₃ (**KALCITRIOL, D-HORMON** aktivní vitamin D, 1,25-dihydroxyvitamin D₃), který rovněž ovlivňuje hladinu Ca, Mg a P v krvi. Jestliže koncentrace D₃ stoupá, dochází rovněž ke zvyšování resorpce Ca²⁺ a PO₄³⁻ ve střevě.

9.5 Fyziologie brzlíku

BRZLÍK (THYMUS) je umístěn po stranách trachey. Brzlík má většina čelistnaticů (*Gnathostomata*). Vzniká z endodermální výstelky žaberních štěrbin (z epitelu, který vystýlá embryonální hltan).

Žláza je aktivní zejména v mládí. U novorozenců je dobře patrný, během dětství se stále zvětšuje a významně ovlivňuje imunitní a obranné mechanismy organismu. V pozdějším věku nahrazuje aktivní tkáň brzlíku vazivo a tuk. Aktivní funkční tkáň ve dvaceti letech činí 80 % původní tkáně brzlíku, ve čtyřiceti letech již jen přibližně 5 % a ve stáří maximálně 2 %.

V brzlíku vznikají **THYMOVÉ HORMONY** (např. **thymoziny** a **thymopoetin**) ovlivňující a podmiňující vývoj a diferenciaci obranného systému organismu proti infekcím. V brzlíku dochází k diferenciaci prekurzorových buněk v T-lymfocyty a k jejich "optimálnímu nastavení" na různé antigeny. T-lymfocyty v něm získávají imunokompetenci, tj. získávají schopnost rozlišovat specifický antigen.

Na řezu brzlíkem lze u člověka rozlišit lalůčky, které mají **kůru a dřev**. V kůře probíhá **pozitivní selekce T-lymfocytů**, kdy z téměř neomezeného množství různých skupin antigen-specifických T-lymfocytů jsou vybírány takové skupiny, které nejlépe odpovídají na přítomnost cizích antigenů v těle nebo nejlépe reagují na buňky vlastního těla (pozměněné přítomností virových nukleových kyselin nebo mutacemi). Ve dřevu pravděpodobně probíhá **negativní selekce T-lymfocytů** – jsou ničeny takové skupiny, které by mohly vyvolat autoimunní reakce (tzn. likvidovat vlastní zdravé buňky s tělu vlastními antigeny). Aby nedocházelo k předčasné aktivaci ještě nenastavených lymfocytů, tkáň brzlíku je do značné míry izolována bariérou od krve (podobně jako hematoencefalická bariéra mezi krví a CNS).

U **ptáků** plní obdobné funkce jako brzlík i **FABRICIOVA BURSA** (kloakální váček, dorzální kapsa na přechodu konečníku a kloaky).

9.6 Fyziologie nadledvin

NADLEDVINY (glandulae suprarenales) jsou umístěny na horním pólu ledviny a můžeme na nich rozlišit kůru a dřev. **KŮRA** a **DŘEV** byly původně oddělenými shluky buněk. U **ryb** např. existují dva zcela oddělené orgány, tzv. **nepárový interrenální orgán** a **párový adrenální orgán**.

Obojživelníci (*Amphibia*) a **plazi** (*Sauropsida, Reptilia*) mají již obě části vzájemně prorůstající.

U savců kůra obrůstá dřevnou část, ale obě části zůstávají nadále funkčně samostatné. Zajímavé také je, že u plodu člověka (ve 4. měsíci těhotenství) je nadledvina větší než ledvina.

9.6.1 Hormony kůry nadledvin

Kůra (cortex, kortex) **nadledvin** uvolňuje **steroidní hormony**. Čtyři hlavní steroidní efektorové hormony kůry nadledvin jsou součástí komplexu více než třiceti steroidních látek, které je možné lokalizovat v kůře nadledvin.

Pozn.: Zajímavým motivem pro výzkum steroidů v USA byla za druhé světové války domněnka rozvědky, že piloti německého letectva dostávají před startem injekci nadledvinových výtažků, které je potom chrání před mdlobou v prudkých zatáčkách. Přestože se domněnka ukázala chybnou, byla příčinou rozsáhlého výzkumu a zájmu o vliv steroidních látek na organismus.

Pokud bychom chtěli stručně charakterizovat účinky hormonů kůry nadledvin na organismus, bylo by možné použít charakteristiku, že **hormony kůry nadledvin ovlivňují METABOLISMUS (proteiny), CUKR, SŮL (minerály), VODU, STRES a SEX.**

Zvýšená hladina hormonů kůry nadledvin (zejména kortizolu) je v organismu při působení stresorů

a umožňuje organismu vyrovnat se se zátěží.

Kůru nadledvin savců je možné rozdělit do tří zón

A) Zona glomerulosa (povrchová)

ZONA GLOMERULOSA obsahuje buňky nahloučené do kulovitých shluků – glomerulů. Uvolňuje **MINERALOKORTIKOIDY**, které ovlivňují transport elektrolytů a vody. Hlavním hormonem, vznikajícím v buňkách této části kůry nadledvin, je **ALDOSTERON**, kterého je u člověka denně syntetizováno přibližně 0, 2 g.

Produkce aldosteronu je ovlivňována angiotenzinem II (*viz systém RAAS v kapitole 6*).

Aldosteron ovlivňuje metabolismus minerálů a zadržuje v těle sůl – hormon zvyšuje zpětnou resorpci Na^+ a chloridů v distálních i proximálních tubulech ledvin, v potních a slinných žlázách a trávicí trubici.

Při **zadržování solí v těle** je současně zadržována i voda a zvyšuje se objem extracelulárních tekutin (*viz kapitola 6*). **Hlavní funkcí aldosteronu je udržování hladiny sodíku v krvi a tím objemu tělních tekutin.**

Hormon dále zvyšuje exkreci K^+ , H^+ , NH_4^+ a Mg^{2+} iontů trávicím systémem.

Sekrece aldosteronu je regulována podle biochemických změn krve. Zpracovávají jsou např. informace buněk juxtaglomerulárního aparátu, reagujících na změny koncentrace Na^+ v ledvinách. Kromě této regulace je

syntéza a uvolňování hormonů z kůry nadledvin řízena z hypothalamu (hormon CRH) přes hormon ACTH z adenohipofýzy. Tato "vyšší" úroveň regulace se uplatňuje zejména při stresu.

B) Zona fasciculata (střední)

ZONA FASCICULATA je největší částí kůry nadledvin – její buňky jsou uspořádané do provazců (fasciculů), sloupců.

Do krve produkuje dva hlavní **GLUKOKORTIKOIDY (KORTIZOL a KORTIKOSTERON)**.

Glukokortikoidy jsou v krvi vázány na alfa 1 globulin krevní plazmy (tzv. **transkortin**). Dále je 5 – 10 % glukokortikoidů absorbováno na povrchu erytrocytů a zpravidla jen asi 10 % tvoří volná aktivní forma hormonů.

Glukokortikoidy ovlivňují metabolismus bílkovin, sacharidů i lipidů. Hlavním místem katabolismu glukokortikoidů jsou játra.

a) Kortikosteron

KORTIKOSTERON se významně uplatňuje hlavně u ptáků, ale také např. u krysa a myší. Kombinuje aktivitu kortizolu a aldosteronu. Hlavní vliv má na trávicí soustavu, na metabolismus sacharidů, proteinů apod.

b) Kortizol

KORTIZOL ovlivňuje metabolismus sacharidů (např. v játrech sti-

muluje glukoneogenezi), lipidů (aktivizuje tkáňovou lipázu a **zvyšuje lipolýzu**, ale ovlivňuje i lipogenezi) i bílkovin (ve svalích, svým katabolickým účinkem, zvyšuje štěpení bílkovin). **Stimulační nebo inhibiční účinky jsou odlišné v různých orgánech.**

Kortizol zvyšuje hladinu glukózy v krvi (má **hyperglykemizující účinek**). Ovlivňuje svalové buňky, které sníží příjem glukózy z krve a glukóza je šetřena pro neurony mozku.

Kortizol má **proteokatabolické účinky**. Štěpením bílkovin svalů dochází k určité degradaci svalů, která se více projevuje u žen.

Hormon snižuje hladinu sodíku v extracelulární tekutině, tím také množství vody v těle a krevní tlak, ovlivňuje průtok krve ledvinou a zasahuje i do glomerulární filtrace. Může snižovat počet některých leukocytů a tím i odolnost vůči infekcím.

Kortizol tlumí zánětlivé a alergické procesy (má protizánětlivý a imunosupresivní účinek), ale v kůži zpomaluje hojení ran a má i jiné účinky.

Kortizol má stále určitý KLI-DOVÝ VÝDEJ, ale během dne se jeho koncentrace v těle mění (maximum je mezi 6 – 10 hodinou a minimum mezi 24 – 4 hodinou). Podobně jako kortizol má tzv. klidový výdej řada jiných hormonů a podobně jako u kortizolu dochází ke kolísání jejich hladiny během dne – vzhledem ke složité zpětné vazbě s hormonem ACTH z adenohipofýzy. Podobně kolísá v průběhu 24 hodin i koncentrace ACTH (**CIRKADIÁNNÍ RYTMUS**).

Kortizol je rovněž antistresovým hormonem. V případě působení stresorů je narušena přirozená **cirkadiánní sekrece** a sekrece hormonu je **pulzní (epizodická)** nebo **stresová**.

C) Zona reticularis (vnitřní)

Buňky této části kůry jsou uspořádány do rozvětvlující se sítě a produkují **ANDROGENY** (tj. **dehydroepiandrosteron**, dehydroepiandrosteronsulfát a **androstendion**). Androgeny mají účinky podobné účinkům hormonů pohlavních orgánů. Zejména u mužů se jedná např. o formování a zvýraznění mužských znaků – růst svalů a typicky mužského ochlupení, u žen hormony řídí růst typicky ženského ochlupení aj. Hlavním hormonem je **DEHYDROEPIANDROSTERON (DHEA)**, který má proteoanabolický účinek a zejména u dívek se uplatňuje jako protiváha kortizolu, poškozujícího svaly. U chlapců je protiváhou kortizolu mnohem silnější vliv testosteronu z varlat.

*Pozn.: Nadměrná produkce androgenů může u žen navodit až **virilizaci**, při které lze již u dívek pozorovat ústup ženských znaků a rozvoj druhotných mužských pohlavních znaků – **pseudohermafroditismus**, tzv. **adrogenitální syndrom (hirsutismus, zesílení svalů, rozvoj mužského ochlupení aj.)**. U chlapců může probíhat (vzniknout) **atrofie varlat a hypertrofie penisu**. U obou pohlaví předčasně ustává růst (rychleji se uzavírají růstové chrupavky, mohou probíhat **demineralizace a dehydratace atp.**).*

9.6.2 Hormony dřeně nadledvin

Ve dření nadledvin najdeme dva typy samostatně inervovaných buněk, které produkují, uskladňují a uvolňují **ADRENALIN (EPINEFRIN)**, přibližně 80 % produkce a **NORADRENALIN (NOREPINEFRIN)**, přibližně 20 % produkce.

Produkce hormonů dřeně nadledvin se výrazně zvyšuje v případě přímo hrozícího nebezpečí a náhlém působení stresorů. Vlivem adrenalinu dochází k mobilizaci zásob a celkové přípravě organismu na akci (např. útok, útek). Dřeň nadledvin zajišťuje neuroendokrinní spojení a je součástí SAS.

Noradrenalin a adrenalin řadíme chemicky mezi katecholaminy. **Syntéza katecholaminů vychází z aminokyselin fenylalaninu nebo tyrozinu a probíhá podle následujícího schématu:** z fenylalaninu nebo tyrozinu hydroxylací vzniká **L-DOPA (3,4-dihydroxyfenylanin)**. Z DOPA dekarboxylací vznikne **DOPAMIN** a z něho β -oxidací **NORADRENALIN** a dále metylací **ADRENALIN**. Za studie metabolismu noradrenalinu získali B. Katz, V. von Euler a J. Axelrod v roce 1970 Nobelovu cenu.

Zejména vlivem adrenalinu dochází ke zvýšení frekvence a síly srdečních kontrakcí a také k vazokonstrikci cév ve střevech (ve dření nadledvin převažuje syntéza adrenalinu; syntéza noradrenalinu převažuje v některých oblastech mozku). Vasokonstrikce obecně zvyšují systolický tlak. Diastolický tlak se vlivem adrenalinu téměř nemění. Noradrenalin však

zvyšuje systolický i diastolický tlak. Oba hormony snižují průtok krve ledvinou a glomerulární filtraci. Ve sva-
lech a některých jiných částech těla naopak dochází jejich vlivem k vasodi-
lataci.

Oba hormony zvyšují tvorbu glukózy glykogenolýzou v jaterních buňkách i v buňkách svalů. Mají hyperglykemizující vliv. Kromě zvyšující se hladiny glukózy dochází jejich vlivem také ke zvýšení hladiny laktátu, pyruvátu a volných mastných kyselin (zejména aktivizací lipolýzy v tukové tkáni).

Celkově v krvi (tělních tekutinách) organismu stoupá **NABÍDKA METABOLIZOVATELNÝCH A PŘÍMO VYUŽITELNÝCH SUBSTRÁTŮ** pro tvorbu energie, která je potřebná k provedení obranné či útočné reakce. Nabídka "energie" v podobě snadno metabolizovatelných substrátů v organismu vzrůstá, ale současně je inhibována produkce inzulínu, čímž dojde ke snížení příjmu glukózy svalovými buňkami a glukóza je šetřena pro CNS. Jsou však známé i mechanismy působení katecholaminů, umožňující transport glukózy přes membrány nezávisle na inzulínu. Protože se současně zrychlí průtok krve svaly a játry na úkor periferie a trávicí soustavy, výsledný efekt je "injekce" cukru před výkonem. Tím je organismus připravován na výkon, má dostatek energie pro svaly i CNS a zvyšuje se jeho celková akceschopnost.

NORADRENALIN, kromě společných popisovaných funkcí s adrenalinem, ovlivňuje také produkci tepla u mláďat savců. Zejména noradrenalin,

ale i adrenalin, se významně uplatňují také jako neurotransmitery (mediátory) v nervovém systému, např. noradrenalin jako neurotransmiter na sympatických postgangliových zakončeních.

9.7 Fyziologie Langerhansových ostrůvků slinivky břišní

SLINIVKU BŘIŠNÍ (PANKREAS) můžeme označit za žlázu s vnější sekrecí (**EXOKRINNÍ PANKREAS**) a současně s vnitřní sekrecí (**ENDOKRINNÍ PANKREAS**). Slinivka břišní má vývod do duodena, kam uvolňuje pankreatickou šťávu s trávicími enzymy (*viz kapitola 4*).

V této kapitole se budeme věnovat funkci slinivky jako endokrinní žlázy.

PANKREAS existuje u žraloků v podobě skupiny buněk. U kostnatých ryb je tvořen malým počtem hrbolovitých útvarů (Stanniusova tělíska). U téměř všech savců nacházíme ve tkáni slinivky shluky buněk – **LANGERHANSOVY OSTRŮVKY** – s několika typy buněk: A(alfa), B(beta) a (D)delta, F aj. Rozměry Langerhansových ostrůvků se s postupujícím vývojem organismů zmenšují a jejich počet vzrůstá. Člověk má 200 000 až 1 700 000 ostrůvků o průměru 0,1 – 0,8 mm. Ve slinivce břišní vznikají

dva hlavní hormony, **GLUKAGON** a **INZULÍN**.

9.7.1 Glukagon

GLUKAGON je polypeptid obsahující 29 AK, je uvolňován z A(alfa)–buněk slinivky břišní (20 – 25 % všech buněk slinivky břišní), ale také z buněk žaludku a tenkého střeva.

Glukagon mobilizuje zásoby (především sacharidů) v období mimo příjem a vstřebávání potravy a zvyšuje hladinu glukózy v krvi. Je tedy rovněž hyperglykemizujícím hormonem.

Hladina glukózy je zvyšována štěpením glykogenu na glukózu hlavně v játrech (**glykogenolýza**) a přechodem této glukózy do krve (glykogen ve svalech glukagon neštěpí). Dále glukagon stimuluje štěpení tuků v tukové tkáni na mastné kyseliny (**lipolýza**) aktivací tkáňové lipázy přes systém adenylátcyklázy a cAMP.

Kromě toho glukagon např. zvyšuje sílu a velikost srdečních stahů (tzn. má inotropní účinek) a také zvyšuje exkreci Na^+ a v ledvině má vasodilatační účinky.

Sekrece glukagonu je řízena **hladinou glukózy v plazmě – jednoduchou NEGATIVNÍ ZPĚTNOU VAZBOU**. Při snižování hladiny krevní glukózy dochází ke zvyšování sekrece glukagonu. Tím dojde ke zvýšení hladiny krevní glukózy a současně se zvyšující se koncentrací glukózy a glukagonu v krvi je stimulována sekrece inzulínu, jehož působení je jakoby "zrcadlové" ke glukagonu.

9.7.2 Inzulín

INZULÍN člověka je polypeptid z 59 AK. Jedná se o dvojici řetězců aminokyselin, spojených přes cystein disulfidickými můstky. Inzulín uvolňují B(beta)–buňky slinivky břišní (až 75 % buněk slinivky břišní), které současně fungují jako **chemoreceptory** i efekторы. Objev inzulínu učinil Kanadaňan **Banting** a inzulín byl poprvé izolován v roce 1922. Inzulín snižuje hladinu glukózy v krvi – má **HYPOGLYKEMIZUJÍCÍ ÚČINEK** – usnadňuje (facilituje) transport glukózy do buněk. Inzulín má také **anabolické účinky** – stimuluje proteosyntézu a vstup aminokyselin do buněk tukové, svalové a jaterní tkáně. V tukové tkáni vyvolává také lipogenezi (**stimuluje tvorbu tuku**), dále inhibuje systém adenylátcyklázy a cAMP a aktivitu lipázy (tj. má antilipolytický účinek). Inzulín je podmínkou normální syntézy proteinů, lipidů, sacharidů a nukleových kyselin ve většině savčích buněk. V játrech inzulín inhibuje ketogenezi, zesiluje tvorbu glykogenu aj.

Hlavním podnětem pro uvolňování inzulínu je hladina cukrů v těle. Jako chemoreceptory se uplatňují přímo B(beta)–buňky. Čím více glukózy je v krvi, tím více je do krve vyplavováno inzulínu. Inzulín příznivě ovlivňuje transport glukózy přes povrchové membrány buněk (zejména kosterních svalů), stimuluje přenos krevní glukózy do buněk a také utilizaci glukózy ve svalových buňkách. Inzulín aktivizuje proteiny, které transportují glukózu. Bez inzulínu svalové buňky "hladoví", přestože v krvi je nadbytek glukózy. Inzulín současně stimuluje přenos

glukózy také do tukových buněk a různých orgánů (zejména jater), ale již nikoliv např. do neuronů a buněk ledvin. **Změněnou aktivitou buněk (jater) a zvýšeným odběrem glukózy z krve, např. buňkami svalové tkáně, dojde ke snížení hladiny glukózy v krvi.**

Normální hladina glykémie (přibližně 3,6 – 5,9 (6,7) mmol/l) je pod trvalou kontrolou CNS a podle potřeby dochází k vyplavování mnoha různých hormonů a látek, které mají vztah k sekreci inzulínu a hladině cukrů v těle (např. katecholaminů ze dřeně nadledvin, které inhibují další sekreci inzulínu a mají hyperglykemizující účinek). Hyperglykemizující účinek mají i glukagon, STH, kortizol aj. Stimulační vliv na sekreci inzulínu mají i některé aminokyseliny (např. lysin, arginin, leucin) apod.

Při nízké sekreci inzulínu vzniká **DIABETES MELLITUS (CUKROVKA) I. TYPU**, např. při poškození B buněk vlastními protilátkami (forma autoimunní nemoci, při které imunitní systém útočí na buňky vlastního těla). **Diabetes mellitus II. typu** (na inzulínu nezávislý) vzniká při „ztrátě“ a snižování membránových receptorů pro inzulín – hlavními faktory vzniku jsou dědičnost a obezita.

Projevem cukrovky je **glykosurie** (cukr v moči), narušení metabolismu buněk, štěpení tuků (lipolýza), změna metabolismu mastných kyselin a aminokyselin při vzniku ketolátek (ketóza), vyčerpání pufrací kapacity pro H^+ , nadměrná exkrece H^+ , Na^+ , P_i , K^+ , a vody. Nedostatek inzulínu **vede k dehydrataci a nadměrné žízni**. Dochází k vylučování velkého množství

moči (neboť cukr v moči „zadržuje“ vodu). Může dojít k závažnému snižování objemu krve, k ohrožení života, popř. i úmrtí.

Nebezpečné je i předávkování inzulínem, neboť může dojít k náhlému prudkému snížení hladiny glukózy v krvi, což vyvolává koma, vede až k nevratnému poškození mozku a smrti.

Další hormony slinivky břišní

Ve slinivce břišní jsou syntetizovány a z ní uvolňovány i další hormony. Delta (D) – buňky (přibližně 5 % všech buněk slinivky) produkují **somatostatin** (inhibuje sekreci glukagonu, inzulínu i PP) a gastrin a F–buňky (PP buňky) **pankreatický polypeptid** (PP), který např. po určité době po jídle inhibuje sekreci pankreatické šťávy.

9.8 Fyziologie rozmnožování

9.8.1 Pohlavnost živočichů

POHLAVÍ ČLOVĚKA (a také savců, většiny druhů hmyzu s výjimkou motýlů aj.) je určeno již při oplození kombinací mateřských a otcovských chromozomů, tj. splynutím neoplozeného vajíčka s chromozomem X se spermií s chromozomem X nebo Y.

Jádro zygoty (a většiny tělních buněk) obvykle obsahuje sudý počet chromozomů (chromozomové páry), např. buňky člověka obsahují 46

chromozomů. Obvykle je v jádře jeden pár pohlavních chromozomů (buď XX nebo XY) – ostatní chromozomy označujeme jako autozomy (např. v buňkách člověka jde o 22 párů autozomů). Člověk má **typ pohlaví Drosophila** (savčí typ), u kterého určuje sestava XX ženu (♀) a sestava XY muže (♂). *Pozn.: Do 5. až 6. týdne nitroděložního života je vývoj pohlavních orgánů muže a ženy shodný. Diferenciace pohlavních orgánů probíhá teprve v 7. až 9. týdnu.*

U ptáků má naopak samec vždy sestavu pohlavních chromozomů XX a vajíčko sestavu XY, tzv. **typ pohlaví Abraxas**.

Tvorba samčích nebo samičích gamet a jejich odolnost a realizace genetické informace je (zejména u nižších živočichů) závislá na vnějších (popř. i vnitřních) podmínkách. Jsou známé změny pohlavnosti např. vlivem stáří jedince, teploty a vlhkosti prostředí, velikosti živočicha, přítomnosti (nepřítomnosti) jiných jedinců apod. Rovněž vlivem chemických látek (přirozených ektohormonů nebo syntetických látek) může dojít k tomu, že mládě dospívá místo v samečka v samičku. Např. plž *Crepidula* produkuje v izolaci vajíčka (tj. dospívá v samičku), ale v prostředí, ve kterém již je samička, dospívá v samečka. U rypohlavce dvouhlavého (*Bonellia viridis*) je známé, že larvy, které se dotknou chobotu dospělé samičky, dospívají v samečky. Larvy, které se chobotu nedotknou, klesají ke dnu a dospívají v nové samičky.

9.8.2 Rozmnožování živočichů

Smyslem ROZMNOŽOVÁNÍ (REPRODUKCE) je zachování druhu. Při rozmnožování je přenesena genetická informace rodičů na potomky. Živočichové se zpravidla rozmnožují pouze v optimálních podmínkách prostředí.

Na molekulární a buněčné úrovni dochází k replikaci DNA, syntéze organických látek, zmnožení vnitřních struktur buňky a dělení jádra (karyokinezi) – poté následuje rozdělení buňky (cytokineze).

Na úrovni jedné buňky hovoříme o dělení buňky. Na úrovni organismu rozlišujeme **NEPOHLAVNÍ A POHLAVNÍ ROZMNOŽOVÁNÍ**.

A) Nepohlavní rozmnožování

Při **NEPOHLAVNÍM ROZMNOŽOVÁNÍ** vzniká nový jedinec z jedné buňky nebo více buněk rodičovského organismu. V dceřinných buňkách všech potomků je vždy identická genetická informace (nedojde-li k mutacím). **Při nepohlavním rozmnožování nedochází k rekombinaci genetické informace (nesplývají pohlavní buňky – gamety).** Rozmnožovat se může i jeden jedinec (tj. bez páření s jiným jedincem).

Prvoci (Protozoa) se rozmnožují dělením nebo se množí rozpadem, tzv. polytomií (např. kokcidie, zimničky), kdy dojde ke zmnožení jader a následně k rozpadu mateřského jedince na více dceřinných jedinců (tzv. **fisipa-**

rie). Dělení může být **podélné** (např. u bičíkovců) nebo **příčné** (např. u nálevníků). Při nepohlavním způsobu dělení vznikají z jedné mateřské („rodičovské“) buňky dvě buňky dceřinné.

Množení dělením existuje u živočichů s obecně značnou regenerační schopností. Může se objevovat u **žahavců, ploštěnců a kroužkovců**.

Dalším způsobem nepohlavního rozmnožování je např. inekvální pučení (gemiparie) vnější (např. u žahavců, houbovců, pláštěnců, mnohoštětinatců) a nebo inekvální pučení vnitřní (u houbovců, chapadlovců, mechovek, některých tasemnic apod.). Příčným dělením je také strobilace (tj. nepohlavní vznik medúzy u mořských polypů).

POLYEMBRYONIÍ rozumíme rozmnožování vývojových stádií a je ji možné považovat za formu fisiparie, kdy se z mateřského organismu oddělí část těla, která dorůstá do normální velikosti a dospívá. Polyembryonií se rozmnožují vývojová stádia některých druhů parazitického blanokřídlého hmyzu, ale např. je za ni považován také obvyklý způsob rozmnožování jihoamerického pásowce (mohou se např. rodit až jednovaječná osmerčata). Rovněž za polyembryonii je možné považovat i vznik jednovaječných dvojčat u savců a člověka.

B) Pohlavní rozmnožování

Pohlavně se rozmnožují pouze dospělí jedinci – schopní produkovat zralé pohlavní buňky (gamety).

Podstatou pohlavního rozmnožování je splnutí samčí gamety se

samičí gametou v jedinou zygotu při procesu OPLOZENÍ (fertilizace).

Gamety živočichů jsou haploidní – vznikají meiozou v pohlavních orgánech. U **gonochoristů** existuje oddělené pohlaví – tzn. samec a samice (otec a matka). Varlata samců produkují spermie. Vaječníky samic produkují neoplozená vajíčka. U **hermafroditů** (obojetníků) jsou varlata i vaječníky v těle jednoho jedince.

Ke splnutí vajíčka a spermie dojde buď mimo tělo živočicha, tzv. **OPLOZENÍ VNĚJŠÍ** (např. **ryby**) nebo uvnitř těla živočicha, tzv. **OPLOZENÍ VNITŘNÍ**. Vnitřní oplození mají např. **žraloci** (části břišních ploutví samců jsou přeměněny na pářící orgán) a **ptáci**. Samci ptáků při kopulaci (páření) přikládají (přitisknou) ústí své kloaky na ústí kloaky samice a vstříknou sperma do kloaky, ale mohou mít i vyvinutý penis, např. pštrosi.

Pozn.: V případě vnějšího oplození dochází většinou k větší nadprodukcii gamet, vzhledem k tomu, že místo kontaktu spermie s vajíčkem je zcela náhodné a vnější prostředí je vůči gametám mnohem agresivnější, než pohlavní orgány matky.

Při pohlavním rozmnožování dochází k rekombinaci genů a větší variabilitě potomků v kvantitativních i kvalitativních znacích, což umožňuje přežití části jedinců druhu i při značně změněných podmínkách prostředí. Pohlavním způsobem se rozmnožují někteří prvoci a všichni mnohobuněční živočichové (i když někteří nepravidelně).

Rozlišujeme **VÝVIN** (ontogene-
tický vývoj „po narození“) **PŘÍMÝ** –
pokud chybí stádium larvy a **NEPŘÍ-
MÝ** – pokud existuje larva. V případě
nepřímého vývinu dále rozlišujeme
(zejména u hmyzu) **PROMĚNU DO-
KONALOU** – existuje stádium kukly
(např. brouci a motýli) a **PROMĚNU
NEDOKONALOU** – neexistuje stádi-
um kukly (např. vážky).

Prvoci (*Protozoa*) se rozmnožují
např. **gamogonií** (za vzniku makroga-
met a mikrogamet) a **konjugací**.

Většina **houbovců** (*Porifera*) jsou
hermafroditi. Pohlavní buňky (samčí
a samičí gamety) vznikají z amoebocy-
tů nebo choanocytů. Vajíčka zůstávají
v mezenchymu houbovce, spermie
opouštějí tělo houbovce oskulem
a jsou nasáty ostiemi do jiného jedince.
Z oplozeného vajíčka vzniká plovoucí
larva, která (po přisednutí k podkladu)
dorůstá v nového jedince.

U **polypovců** ze skupiny **žahavců**
(*Cnidaria*) vznikají z polypů nepo-
hlavním způsobem hydromedúzy.

Medúzy mají oddělené pohlaví.
Oplození je vnější, vývin probíhá přes
morulu, blastulu a gastrulu (vzniká
imigrací buněk a ne invaginací). Exis-
tuje stádium larvy – mají vývin nepří-
mý. Larva (**planula**) je pohyblivá
a obrvená, po určité době plave, poté
klesne ke dnu, přisedá a zpravidla se
mění v polypa.

Korálnatci mají oddělené pohlaví
nebo jsou obojetníci (hermafroditi).
Oplození je vnitřní, vývin nepřímý –
rovněž existuje zprvu pohyblivá planu-
la.

Ostnokožci – *Echinodermata*
jsou většinou gonochoristi. Gamety
vypouštějí do vody. Ze zygoty vzniká
dvojstranně souměrná larva, např. u je-
žovky ji nazýváme **pluteus** („druhotně
vzniklá“ paprscitá souměrnost dospěl-
ců je adaptací na přisedlý způsob živo-
ta). Zajímavostí u ostnokožců je, že –
vzhledem k pětičetné souměrnosti –
mohou mít jedinci pět varlat nebo pět
vaječníků.

Obratlovci (*Vertebrata*) mají od-
dělené samčí a samičí pohlaví. Sper-
mie a vajíčka vznikají na různých je-
dincích, kteří se často již na první po-
hled liší charakteristickými pohlavními
znaky. Nový jedinec vzniká vývojem
z oplozeného vajíčka (po splynutí
spermie s neoplozeným vajíčkem).

Mihule (*Cephalaspidomorphi*)
mají nepřímý vývoj (existuje larva –
minoha). Dospělí jedinci mořských
mihulí žijí v moři, ale třou se ve sladké
vodě. Larvy žijí až několik let ve slad-
ké vodě – poté se vracejí do moře.

Obojživelníci (*Amphibia*) se
rozmnožují velmi rozmanitými způso-
by. Jsou to gonochoristi, většina z nich
má larvu – vývin nepřímý. Larvy na
konci svého vývoje prodělávají nápad-
nou metamorfózu (narůstají jim konče-
tiny, žábám mizí ocas atp.). U někte-
rých mloků je známá **neotenie**, při kte-
ré i v období pohlavní dospělosti pře-
trvávají dospělcům některé znaky larev.
Malé žabky se mohou vyvíjet v těle
nebo na těle samice. Obojživelníci ma-
jí i typické chování, např. vydávání
různých zvuků v období páření nebo
rodičovské chování a specifickou péči
o potomky.

Většina **ptáků** zahřívá svá vejce v hnízdech – zpravidla hnízdu i mladým věnuje více péče samička, naopak u pštrosů jsou to samci. Zvláštní způsob péče o snůšku vajec má přibližně 10 druhů tabonů – na vejcích nesedí, ale snášejí je a zahrabávají do tlejících materiálů (nebo využívají vulkanického tepla, popř. slunečního záření). Vejce jsou zahrabána např. v tlejícím rostlinném materiálu i 1 m pod povrchem. Vejce zahřívá teplo uvolňované z rozkladných procesů. Čas od času samec zastrčí hlavu do otvoru v hromadě, citlivými buňkami na jazyku a v zobáku „změří“ teplotu a podle potřeby odhrabe nebo přihrabe další materiál. Tím udržuje stálou teplotu 32 až 35 °C.

Mnozí **tučňáci** „hnízdí“ i při minus 60 °C, např. u tučňáka císařského se rodiče střídají v péči o jediné vejce, které zahřívají v kožním záhybu mezi dolními končetinami.

U **člověka** vznikají první zralá vajíčka a spermie v pubertě, tzn. u některých dívek již v jedenácti (9) letech a u chlapců o něco později. Samice **goril** dospívají v šesti až v sedmi letech a samci přibližně o jeden rok později. Naopak mláďata **hraboše polního** (*Microtus arvalis*) pohlavně dospívají již 13. den po narození.

Většina druhů **hlístic** (*Nematoda*) jsou gonochoristi – samičky jsou větší.

Členovci (*Arthropoda*) jsou převážně gonochoristi. Většina druhů hmyzích řádů je schopná létat, což jim umožňuje (při srovnání s bezkřídlými druhy) pohyb ve výrazně větším prostoru (a také snadnější únik před predátory nebo efektivnější vyhledávání po-

travy). K vyhledání partnera – na relativně rozsáhlém území – hmyzu slouží informace zachycované:

- chemoreceptory – chemické látky – **feromony** (např. kůrovci, noční motýli)
- **mechanoreceptory** – **akustické informace** – zvukové (saranče)
- radioreceptory (fotoreceptory) – **zrakové informace** (denní motýli) nebo světelné informace (světlušky) **aj.**

Péče o potomky není výsadou obratlovců. U určitého druhu vodního hmyzu (rod *Belostoma*) např. samička lepí vajíčka na záda samce, který je ošetřuje, někteří pavouci krmí mláďata atp.

Parazitičtí **ploštěnci** mají velmi rozvinuté pohlavní orgány (patří k nejsložitějším v živočišné říši), vyplňují značnou část těla. Jejich způsoby oplození a ontogenetický vývoj (často přes mezipřímý vývoj) jsou rovněž složité. Přestože nadprodukce gamet i oplozených vajíček je typická pro většinu živočichů – u parazitů obecně je ještě vyšší. Přesto se dospělého věku a nového pohlavního rozmnožování dožívá pouze nepatrná část potomků parazitů.

Pásnice (*Nemertea*) mají oddělené pohlaví, vnější oplození, vývin nepřímý – z vajíčka se nejčastěji vyvíjí obrvená larva (**pilidium**). Uvnitř pilidia – v amnionové dutině – vzniká malá pásnice, tzn. existují zárodečné obaly. Mladá pásnice začíná žít samostatně po protržení obalů.

Oddělené pohlaví s vnitřním oplozením je typické pro obratlovce, ale je známé např. i u **vrtejšů**. Samec

vrtejše má dvě oválná varlata. Z nich vycházející chámovody splývají v chámomet, zakončený svalnatým penisem.

Mořští **korýši** mají většinou nepřímý vývin. **Larva krabů** se nazývá zoëa, larvu drobných korýšů nazýváme nejčastěji nauplius vyvíjející se i v jiné typy larev (např. cyprisová larva lasturnatek) atp. **Raci mají naopak vývin přímý.**

Většina vodních **měkkýšů** (*Mollusca*) jsou gonochoristi. Larvu mořských plžů nazýváme veliger. Suchozemští plži (např. hlemýžď) jsou naopak často hermafrodité a mají přímý vývin. Sladkovodní plži, např. škeble, mají vývin nepřímý – jejich larvy nazýváme glochidie (parazitují na žábkách ryb). Samcům chobotnic se jedno z příústních ramen mění v tzv. **hektokotylové rameno**, jímž přenášejí spermatofory (schránky se spermii) do plášťové dutiny poblíž vývodu pohlavního otvoru (vejcovodu) samice. Vývoj mají přímý. Chobotnice pobřežní (*Polypus vulgaris*) hlídá svoje nakladená vajíčka.

U savců **S VNITŘNÍM OPLOZENÍM** se vyvinuly specializované orgány (pyj, pochva apod.), které umožňují a usnadňují kontakt vajíčka a spermie. Proniknutí penisu samce do pochvy samice umožňují topořivá tělesa penisu, která se plní krví (**EREKCE**), což je vyvoláno vasodilatací přírodních arteriol vlivem parasymptiku. Průběh erekce závisí na odpovídajících mechanických, zrakových, čichových a psychických podnětech. U některých savců je penis zpevněn také zvláštní kůstkou (os penis, bacu-

lum), např. u psovitých šelem, některých hlodavců, mrožů aj.

Při kopulaci savců vniká penis samce do pochvy (vaginy) samice. Přední část penisu – u člověka tzv. **žalud penisu** (glans penis) – má tenkou pokožku citlivou na mechanické stimuly. U řady savců je kryta kožním záhybem, např. u člověka **předkožkou** (preaetium). *Pozn.: Chirurgické odstranění předkožky (obřízka) nemá žádné hygienické ani vědecké zdůvodnění.*

Vlivem stupňovaných mechanických, zrakových, čichových a psychických podnětů dojde u samce savce k **EJAKULACI** = vstříknutí ejakulátu do pochvy samice. Ejakulát obsahuje spermie a hlenovité sekrety buněk nadvarlete, prostaty aj. menších žláz. K ejakulaci dochází při jedné kopulaci (např. turoviti) nebo až při opakovaných kopulacích. U psovitých šelem dochází k plnému ztopoření penisu až uvnitř pochvy a po ejakulaci mohou být obě pohlaví svázána až 40 minut.

Po ejakulaci existuje u samce období klidu, kdy nová ejakulace není možná (tzv. **REFRAKTERNÍ PERIODA**). Velmi krátká refrakterní perioda je známá u vačnatců. Krátkou periodu mají také ptáci (např. u kohouta kura domácího trvá asi 4 minuty).

IMPOTENCE znamená neschopnost muže (savce) dosáhnout erekce, obecně jde u samce savce o neschopnost se pářit (termínu se používá i pro jiné živočichy). **Dočasná (vratná) impotence** vzniká při předávkování některými látkami (drogy, alkohol) a také při citových problémech a konfliktech.

U člověka se setkává **SPERMIE**, při dokončeném pohlavním styku, se zralým vajíčkem ve vejcovodu, přibližně za 30 – 60 minut po ejakulaci. Spermie člověka a dalších savců vykazují **CHEMOTAKTICKÝ POHYB** (tj. spermie se pohybuje směrem k vajíčku, přes dělohu do vejcovodu, pod vlivem chemických látek, tzv. gamónů uvolňovaných z vajíčka).

Po vzniku zygoty dochází k vývoji vajíčka buď mimo tělo dospělého jedince (např. většina ryb, obojživelníků a ptáků) nebo na těle živočicha a u placentálních savců zpravidla v **DĚLOZE** (uterus) samice. Spolu s vyvíjejícím se vajíčkem se v děloze savců rozrůstá **PLACENTA**. Placenta plní funkci plic, tenkého střeva, ledvin, jater a endokrinní žlázy.

Vývoj oplozeného vajíčka pokračuje blastogenezí a organogenezí, při kterých probíhá diferenciaci a růst jednotlivých tělních struktur. U placentálních savců vzniká rýhováním a následnou diferenciací buněk embrya, z něho plod a nakonec dojde k porodu mláděte (novorozence).

Od placentálních savců se odlišuje většina vačnatců tím, že se mládě v okamžiku porodu příliš nepodobá dospělému jedinci. Mládě má nepatrnou velikost a bezprostředně po porodu se samo vyšplhá do vaku, kde se velice pevně přichytí mléčné bradavky. Svůj vývoj dokončí uvnitř vaku.

U **HERMAFRODITŮ** (obojetníků) existují jak samčí tak i samičí pohlavní orgány, ve kterých dozrávají samčí i samičí pohlavní buňky na jednom jedinci. K dozrávání zpravidla

dochází v časovém posunu, který má zabránit samooplození (tzv. **AUTOFEKONDACI**). Výjimečně se setkáváme i s "čistým" samooplozením, např. u některých tasemnic. Hermafroditismus je známý u pohyblivých i přisedlých jedinců a některých parazitů s malou pravděpodobností střetu s jiným jedincem. U hermafroditů s vnitřním oplozením (např. hlemýžď) dochází k páření, při kterém si dva jedinci předávají spermie.

Dalšími modifikacemi je například přirozeně existující **PARTENOGENEZE** (tj. vývoj vajíčka bez oplození). Vajíčko může být diploidní (perloočky, mšice, hlístice) nebo haploidní (např. trubci včel). U perlooček (*Daphnia sp.*) dochází k přepínání mezi pohlavním způsobem rozmnožování a nepohlavní partenogenezí vlivem podmínek v průběhu roku (partenogenezi se perloočky rozmnožují v příznivých obdobích roku). Partenogenezi lze vyvolat také uměle (např. změnami teploty, pH, vlivem CO₂, narkotik, UV záření apod.). Partenogenezi se rozmnožují i některé druhy ještěrek rodu *Cnemidophorus* (*C. uniparens*) – samicím po ovulaci se zmenší vaječníky, stoupne hladina progesteronu a po určité době hrají roli samců. Poté se dostávají opět do nové fáze ovulačního cyklu a roli si vymění s jinou samicí.

Modifikací rozmnožování je také **RODOZMĚNA** (tzv. **METAGENEZE**), tj. střídání pohlavní a nepohlavní (vegetativní) generace. Např. **metagenezí žahavců** (*Cnidaria*) rozumíme vývoj od polypa (nepohlavní generace), přes medúzu (pohlavní generace), oplozené

vajíčko až k volně plovoucí larvě (**planela**) a zpět k polypu.

Při **HETEROGONII** se po několika nepohlavních generacích objevuje jedna pohlavní. Pohlavní a nepohlavní generace se podobají (např. mšice).

Průběh sexuálních funkcí organismu, aktivita tělních soustav a systémů je při rozmnožování přesně regulována nejen u jednoho jedince. Úspěšná reprodukce živočichů je v řadě případů závislá na koordinaci fyziologických funkcí dvou (nebo i více jedinců). Již při páření musí dojít ke **kooperativnímu chování** a k **synchronizaci fyziologických funkcí partnerů** (tj. např. vyhledání partnera, sblížení, kopulace – schopnost produkce spermií u samce musí odpovídat produkci vajíček u samice, postkopulační chování). **Synchronizace (např. hormonální)** se dále výrazně uplatňuje např. při hnízdění ptáků v koloniích (stavění hnízd, snášení vajec) a u mnoha obratlovců jsou nepostradatelné při péči o mláďata.

Sexuální chování člověka je kromě hormonálních vlivů ovlivňováno i rozumovými úvahami. Podstatný vliv mají:

- **mužské nebo ženské nastavení centrálního nervového systému a odpovídající mužské nebo ženské vzorce chování**, určované – v průběhu ontogenetického vývoje – existencí a formováním mužských nebo ženských pohlavních znaků a nejen jimi navozeným pocitem příslušnosti k jednomu z obou pohlaví (tzv. **sexuální identifikace**)

- intenzivní vnímání fyzických a sekundárních pohlavních znaků mužů nebo žen (tzn. **sexuální orientace**)
- **další faktory** (zejména sexuální *emoce* prožívané v blízkosti jedinců určitého pohlaví, při intimním styku aj. kontaktech s nimi – určených a doplňovaných vrozenými i naučenými reakcemi)

U lidí má tedy sexualita i jiné rozměry a neslouží pouze k rozmnožování. Kromě čistě fyziologického, zoologického (biologického) aspektu zrození nového jedince, je třeba mít na zřeteli i hlediska morální, psychická, sociální aj., která nejsou součástí tohoto textu.

9.8.3 Pohlavní žlázy a pohlavní hormony – úvod

POHLAVNÍMI ŽLÁZÁMI člověka jsou **VAJEČNÍKY** (ovaria) žen a **VARLATA** (testes) mužů.

Pohlavní žlázy živočichů produkují **GAMETY** (pohlavní buňky, vajíčka nebo spermie) a **POHLAVNÍ HORMONY**. Pohlavní hormony významně ovlivňují vývoj a dospívání jedince. Navozují změny pohlavních orgánů, pod jejich vlivem dochází k rozvoji **sekundárních pohlavních znaků**, tzv. **pohlavního fenotypu** (např. ochlupení, vousy, změna hlasu, barevné peří, paroží jelenů, hřiva lva, hřeben kohouta apod.).

Pozn.: Fenotypové znaky související s pohlavím a pohlavností (s rozdíl-

nou mírou projevu u samce a samice) jsou projevem:

a) dědičnosti vázané na pohlaví (geny jsou umístěné na pohlavních chromozomech X a Y)

b) dědičnosti pohlavně ovládané (sekundární pohlavní znaky) a dědičnosti pohlavně ovlivněné (např. předčasná plešatost člověka) – geny jsou umístěné na autozomech

Pokud je možné dobře rozlišit samičku od samečka – hovoříme o **pohlavním dimorfismu** (pohlavní dvojtvárnosti). U některých živočichů je velmi výrazná, např. lev, kur domácí, páv korunkatý, ale také rypohlavec dvouhlavý (*Bonellia viridis*) – sameček tohoto rypohlavce je velký max. 2 mm a žije na těle nebo v metanefridiích 10–15 cm velké samičky. Naopak např. u některých druhů papoušků je velmi obtížné rozlišit pohlaví – jistotu je možné mít až po genetickém vyšetření.

Aktivita pohlavních žláz úzce souvisí s řadou hormonů jiných endokrinních žláz např. s gonadotropními hormony (FSH a LH), hormonem ACTH adenohypofýzy a hormony nadledvin. Vlivem hormonů dochází ke vzniku zralých pohlavních buněk. Přítomnost pohlavních hormonů **navozuje chování dospělého jedince**. Pohlavní hormony formují typický projev samčího fenotypu i samičího fenotypu, vztahy mezi jedinci opačného pohlaví a – v určitých obdobích roku – vyvolávají typické pohlavní chování směřující ke kopulaci, přípravě hnízd (brlohů, doupat apod.), péči o mláďata apod.

Pohlavní hormony zasahují významným způsobem do funkcí většiny

tkání organismu, např. u člověka ovlivňují uzavírání chrupavčitých plotének (růstových chrupavek) dlouhých kostí, což vyvolá ukončení růstu do výšky (délky). V případě nefunkčnosti nebo i nepřítomnosti pohlavních žláz (pohlavních hormonů) v organismu není narušena samotná existence organismu. Z tohoto pohledu nejsou pro život jednoho jedince nezbytné, ale u člověka mohou být příčinou následných psychických poruch.

Pozn.: U obou pohlaví člověka vznikají shodné pohlavní hormony (tzn. v těle muže najdeme tytéž hormony jako v těle ženy), což vyplývá ze skutečnosti, že mužské pohlavní hormony jsou v podstatě meziprodukty při syntéze ženských pohlavních hormonů. Rozdíl mezi mužem a ženou jsou po hormonální stránce zejména v koncentracích jednotlivých hormonů, jejich vzájemném poměru a dále v způsobu jejich uvolňování.

9.8.4 Fyziologie vaječnicků. Menstruační cyklus a těhotenství

VAJEČNÍKY (OVARIA) patří k ženským (samičím) pohlavním orgánům. Kromě vaječnicků k nim řadíme také **vejcovody, dělohu a pochvu**. Vstup do pochvy ohraničují **zevní pohlavní orgány**, kterými jsou **velké stydké pysky, malé stydké pysky, vestibulární žlázy a topořivé tkáně (klitoris – poštváček a topořivé těleso po obou stranách poševního vchodu)**.

Vaječníky živočichů plní dvě základní funkce:

- produkují vajíčka procesem oogeneze
- jsou místem produkce samičích pohlavních hormonů

Pohlavními hormony žen jsou **ESTROGENY** a gestageny. Hlavním gestagenem je **PROGESTERON**.

VAJEČNÍKY mají kůru a dřev a zakládají se již v raném stádiu embryogeneze (u člověka v 7. týdnu). **Vajíčka** se začínají vyvíjet ze základů pohlavních buněk, tzv. **oogonií**, kterých je mezi 20. – 24. týdnem nitroděložního života dívky maximum (6 – 7 miliónů) a jejich počet poté klesá (již se nezvyšuje). Oogonie se formují v **oocyty I. řádu**. Oocyty – obklopené dalšími buňkami – tvoří tzv. **PRIMORDIÁLNÍ FOLIKUL**. Oocyty v primordiálním folikulu (**primární oocyty, oocyty I. řádu**) vstupují mezi 8. až 13. týdnem nitroděložního života do **meiózy**.

Při prvním redukčním dělení postupně vznikne oocyt II. řádu a pólóvé (polární) tělísko. Dělení je ale zastaveno již v profázi vlivem inhibičních látek. – ve folikulu každého vaječníku je takto již při narození připraveno asi 200 000 **oocytů I. řádu**. První redukční dělení je dokončeno až zráním oocytů I. řádu v Graafově folikulu vaječníku před ovulací (tzn. u pohlavně dospělé ženy) a z Graafova folikulu je uvolněn **oocyt II. řádu** a pólóvé (polární) tělísko.

Při druhém redukčním dělení postupně vznikne **vajíčko (ovum)**

a další polární tělísko. Dělení oocyty II. řádu je zastaveno v metafázi a pokračuje až po kontaktu se spermií. Celou meiózu dokončí pouze oplozená vajíčka. **Počet ovulací v průběhu celého života** ženy je odhadován na 400, tzn. celkem je z Graafových folikulů uvolněno přibližně 400 oocytů II. řádu, ale pouze několik z nich meiózu zcela dokončí. Bezprostředně poté vzniká **oplozené vajíčko**, které se může vyvíjet v **embryo**.

*Pozn.: V průběhu oogeneze se při I. redukčním dělení cytoplazma zárodečných buněk rozděluje **nerovnoměrně** do dvojice dceřinných buněk. Vzniká menší buňka – **PÓLOVÉ TĚLÍSKO** a **VAJÍČKO**. Při homeotypickém dělení v závěru meiózy vzniká **oplozené vajíčko** a **druhé pólóvé tělísko** (je možné, že i první pólóvé tělísko se rozdělí). Celkem mohou vzniknout až tři pólóvá tělíška a jedno oplozené vajíčko s dostatkem cytoplazmy – nezbytné pro vývoj embrya (pólóvá tělíška zanikají). Je zřejmé, že k vývoji embrya nestačí pouze jádro – bylo prokázáno, že také cytoplazma má výrazný vliv na embryonální vývoj. Vývoj oplozeného vajíčka – viz dále v této kapitole.*

A) Estrogeny

Nejdůležitější tři estrogény, produkované buňkami vaječníků jsou **ESTRADIOL** (hlavní ženský pohlavní hormon), **ESTRON** a **ESTRIOL**.

Vnější vrstva kůry vaječníku je tvořena jednovrstevným zárodečným epitelem. Z povrchu vaječníku ženy se vyklenuje zpravidla střídavě v pravém a levém vaječníku Graafův folikul (viz

dále), uzavírající vajíčko. Buňky stěny Graafova folikulu produkují při dozrávání vajíčka ve zvýšené míře **ESTROGENY**, které může lékař kontrolovat i v moči.

Zvýšená sekrece estrogenů je zjištělná až před pubertou, v pubertě a v dospělosti. **ESTROGENY podporují (ovlivňují):**

- **růst a diferenciaci tkání** (včetně feminizace genitálu, děložní sliznice a mléčné žlázy)
- **ovlivňují sexuální chování**, viz *tabulka 9.8.2* (tzv. samičí diferenciacie centrálního nervstva)
- **rozvoj ženských (samičích) sekundárních pohlavních znaků** (růst ochlupení, např. typického pro ženu, typické ukládání podkožního tuku, podílejí se na dřívějším uzavírání růstových chrupavek než testosteron u chlapců – ženy mívají nižší tělesnou výšku atp.)
- **průběh menstruačního cyklu** (navozují proliferační fázi, ovlivňují sexuální chování)
- **další funkce**
 - snižují hladinu cholesterolu v plazmě
 - zvyšují počet receptorů pro progesteron v cílových tkáních
 - příznivě ovlivňují mineralizaci kostí tím, že omezují vylučování Na, Ca a P močí
 - inhibují tvorbu erythropoetinu
 - zvyšují libido při pohlavním styku apod.

Pozn.: anabolický vliv estrogenů není příliš silný

U samic živočichů estrogeny vyvolávají **ŘÍJI (ESTRUS)**. Většinou

pouze v tomto období jsou samice ochotné se pářit a uvolňují specifické feromony (látky), které mají pro samce informační funkce. Podle počtu říjí za rok rozlišujeme **MONOESTRICKÉ ŽIVOČICHY**, mající říjí jednou ročně (páří se jednou ročně) a **POLYESTRICKÉ ŽIVOČICHY**, mající říjí vícekrát ročně. S říjí souvisejí různé typy cyklu.

Ženy a samice primátů mají **menstruační cykly**.

Lidé jsou sexuálně aktivní celoročně, což u řady živočichů není obvyklé. U samic savců obecně rozlišujeme **estrické cykly**, u ptáků **období hnízdění**, kdy pouze v určité části cyklu (roku) jsou samice ochotné se pářit. Výjimkou jsou např. slepice ve šlechtitelských velkochovech – jejich páření probíhá v podstatě celoročně (při uměle nastaveném režimu svícení).

Někteří živočichové se páří v obdobích roku, která jsou pro vývoj zárodku nepříznivá (např. chybí dostatečný zdroj potravy apod.). Tak je tomu např. u srnčí zvěře, u které říje a páření probíhá v červenci a srpnu (kdy jsou dospělá zvířata v nejlepší fyzické kondici), ale až do prosince je vývoj embrya zastaven, aby se mládě narodilo opět až do nejpříznivějšího ročního období. Podobně u některých netopýru, kteří se páří na podzim nebo dokonce v zimě, dochází k oplodnění až na jaře (přestože spermie samce jsou v těle samice), tzn. oplození nebo vývoj zárodka jsou opět fyziologicky pozastaveny, což označujeme termínem **utajená březost**.

B) Progesteron (hormon žlutého tělíska)

Sekrece **PROGESTERONU** je stimulována LH adenohipofýzy.

Po prasknutí Graafova folikulu a uvolnění vajíčka (tj. po ovulaci) se na stěně vaječníku (v místě uvolnění vajíčka) formuje skupina buněk, tzv. **ŽLUTÉ TĚLÍSKO**. Žluté tělísko produkuje **PROGESTERON**, jehož koncentrace po ovulaci převažuje nad estrogény.

Progesteron dále působí na tkáně, které jsou již připraveny estrogény na jeho vliv.

Progesteron:

- **zajišťuje ochranu vajíčka, dokončuje přípravu děložní sliznice v sekreční fázi cyklu pro přijetí vajíčka** (např. zvyšuje průtok krve a kypří sliznici)
- **podporuje uchycení vajíčka v děložní sliznici**
- **tlumí stahy gravidní dělohy** (svalovina dělohy se stává pod jeho vlivem téměř necitlivá na oxytocin)
- **podporuje růst mléčné žlázy a vyvolává sekreci mléka**
- **má i jiné funkce** (např. působením na žlázky děložního hrdla tlumí sekreci jimi produkovaného hlenu atp.)

Kromě uvedených hormonů existují také další účinné látky s vazbou na pohlavní orgány ženy (např. **RELAXIN**, který ovlivňuje vazy pánve).

C) Menstruační cyklus

MENSTRUAČNÍM CYKLEM

rozumíme cyklické změny pohlavních orgánů samic primátů a člověka v průběhu přibližně třiceti dnů (jestliže nedojde k oplození vajíčka, *těhotenství – viz dále D*). Změny úzce souvisejí se změnou hladin (koncentrací) **hormonů FSH a LH adenohipofýzy a ženských pohlavních hormonů** produkovaných buňkami vaječníků a v případě těhotenství také placentou (při těhotenství dojde k přerušení cyklických změn vaječníků a děložní sliznice).

Přestože změny v těle ženy jsou komplexní a velmi těsně provázané, povšimneme si cyklických změn vaječníků a děložní sliznice, které probíhají od pohlavní dospělosti (prvního menstruačního krvácení) do menopauzy (do posledního normálního cyklu).

Vaječníky v podstatě procházejí dvěma fázemi, které se střídají:

- **folikulární fáze**
- **luteální fáze**

Děložní sliznice prochází opakovaně čtyřmi fázemi:

- **menstruační fáze**
- **proliferační fáze**
- **sekreční fáze**
- **ischemická fáze**

Hormonální a jiné změny zajistí, že **k ovulaci** (probíhá mezi folikulární a luteální fází) **dojde obvykle v proliferační fázi sliznice a v případě oplození přichází oplozené vajíčko do dělohy se sliznicí v sekreční fázi**, tj. v době, kdy je nejlépe připravena pro přijetí vajíčka. *Pozn.: Změny hormonálních koncentrací ovlivňují také psychiku.*

MENSTRUAČNÍ FÁZE

Každý cyklus, nedojde-li k oplodnění, začíná krvácením z pochvy (tj. menstruací). Začátek krvácení je prvním dnem, od kterého počítáme délku trvání jednotlivých fází. Krvácení a odstraňování odumřelých částí děložní sliznice trvá přibližně 5 (3 až 7) dní.

FOLIKULÁRNÍ FÁZE

Ve folikulární fázi se ve vaječnicích vyvíjejí primordiální folikuly. Při potřebné velikosti a za určitých podmínek reaguje některý z nich na FSH adenohipofýzy. Pod vlivem tohoto hormonu dochází k růstu a zrání tzv. Graafova folikulu. Zralý Graafův folikul má průměr přibližně 2 cm a tvoří vej (zjednodušeně řečeno) zrající vajíčko v dutince kůry vaječníku vyplněné tekutinou, kterou obklopují buňky, produkující estrogény.

PROLIFERAČNÍ FÁZE

Vlivem zvyšující se produkce estrogenu, v průběhu zrání vajíčka, dochází k regeneraci, růstu, bujení a zbytnování děložní sliznice, tzv. proliferační fáze probíhající 5. až 12. den cyklu. Zvyšování hladiny estrogenu v krvi má vliv na hypofýzu pozitivní zpětnou vazbou, což znamená, že vyšší produkce estrogenu vyvolává vyšší produkci FSH (a také LH) a opačně. V závěru proliferační fáze produkce FSH a zejména LH prudce stoupá (přibližně **12. až 15. den od začátku cyklu**), což vyvolá uvolnění vajíčka z folikulu (**OVULACI**). Formuje se **žluté tělísko** (corpus luteum), které není pouhým zbytkem folikulu, ale je endokrinní žlázou – viz dále luteální fáze. Bez zvýšení produkce FSH a LH ovulace ne-

nastává. Produkci těchto hormonů inhibuje (tzn. snižuje produkci FSH) hormon **inhibin**, produkováný buňkami žlutého tělíska.

LUTEÁLNÍ FÁZE

V luteální fázi buňky žlutého tělíska intenzivně produkují estrogény a progesteron, což je stimulováno působením LH adenohipofýzy. Produkce progesteronu postupně převládne nad estrogény a buňky žlutého tělíska produkují progesteron přibližně deset dnů po ovulaci.

Estrogény a progesteron tlumí sekreci LH a FSH a tím je po určitou dobu a do jisté míry zabráněno zrání dalšího Graafova folikulu a také následné ovulaci. Dojde-li k těhotenství může být progesteron produkován buňkami žlutého tělíska až do 6. měsíce těhotenství (aktivitu žlutého tělíska v tomto případě udržuje choriogonadotropin, produkováný buňkami placenty).

SEKREČNÍ FÁZE

Vlivem progesteronu je děložní sliznice dále kypřena a překrvena zvýšeným průtokem krve, čímž vstupuje do sekreční (progestační) fáze. Sekreční fáze probíhá přibližně od 12. do 27. dne cyklu. Děložní sliznice je silná až 5 mm a obsahuje žlázy děložní sliznice.

ISCHEMICKÁ FÁZE

Bez oplodnění dochází na konci sekreční fáze k útlumu produkce hormonu LH, který stimuluje žluté tělísko k produkci progesteronu. Žluté tělísko se zmenšuje a degraduje, klesá produkce estrogenu a progesteronu, což vyvolá zvýšenou produkci FSH a (po ischemické fázi) postupné zahájení nového cyklu.

V ischemické fázi (trvá přibližně 24 hodin) je zrušena hormonální ochrana zbytnělé děložní sliznice. Dojde v ní ke stažení cév a následně, vlivem zastavení přívodu živin a kyslíku, k odumření jejích zbytnělých částí. Po zrušení vasokonstrikce cév dojde ke krvácení a odplavování odumřelých částí sliznice (tj. proběhne menstruace).

Pozn.: Žluté tělísko se mění v corpus albicans (bělavé tělísko – jizva). Postupně se zmenšuje a jeho zbytek odstraní makrofágy.

Celý cyklus se u žen pravidelně opakuje a trvá přibližně 30 dnů. Jinými slovy, každých třicet dnů je zpravidla uvolněno z vaječníků ženy jedno vajíčko a proběhne menstruace, projevující se krvácením. Poslední normální menstruační cyklus nazýváme **MENOPAUZA**. Období po menopauze je tzv. **KLIMAKTÉRIUM** (přibližně mezi 45. až 55. rokem života ženy). V tomto období již všechny primordiální folikuly zdegenerovaly a vaječníky přestaly tvořit pohlavní hormony. Z tohoto důvodu se u žen v období menopauzy (i později) objevují velmi často fyzické i psychické změny.

U některých živočichů existuje **PROVOKOVANÁ OVULACE** (např. králík), což znamená, že u samic těchto živočichů je možné na vaječnicích lokalizovat "trvalé" folikuly, vytvářející estrogenu a obsahující zralá vajíčka. Podrážděním nervového systému samice při kopulaci nebo jen přítomností samce jsou přes hypothalamus aktivovány buňky adenohipofýzy, které uvolňují LH. Hormon LH vyvolá konečné dozrání a ovulaci vajíček "trva-

lých" folikulů. U ptáků jsou popsány případy, kdy k ovulaci došlo dokonce i spatřením vlastního obrazu v zrcadle (např. holubi).

U savců a člověka lze cyklus sexuálních odpovědí v průběhu intimního styku rozdělit na:

- **vzrušení (excitaci)**
- **plató**
- **orgasmus**
- **uvolnění**

ANTIKONCEPCI rozumíme zabránění početí a vzniku těhotenství. Následující velmi stručný přehled není návodem – nejvhodnější metodu je vždy nutné konzultovat s lékařem (gynekologem). Mezi veřejností koluje řada polopravd a nepravd o nevhodnosti antikoncepce, ale je pravdou, že každá z metod může mít u některé ženy či muže nežádoucí vedlejší účinky.

K hlavním metodám antikoncepce patří:

- **bariérové metody**, brání kontaktu spermií s vajíčkem, např. kondom (jako jediná metoda do značné míry chrání před pohlavními chorobami včetně AIDS) pro muže, popř. i pro ženy nebo diafragma pro ženy
- **nitroděložní tělíska z plastu nebo kovu** (často doplněna hormony) – brání nidaci vajíček aj.
- **chemická a hormonální antikoncepce**, např. spermicidní gel nebo pěna (mohou vhodně doplňovat bariérové metody), antikoncepční pilulky s obsahem syntetických estrogenů a progestinu (napodobuje progesteron) nedovolí zvýšení hladiny ICSH (LH), která je nutná pro ovu-

laci, tzn. nedojde k ovulaci nebo se nevyvíjejí folikuly; aplikace progestinu je možná i injekčně nebo jako podkožní implantát.

Existují také metody („tablety“), které ženu chrání před nežádoucím otěhotněním po náhodném neuváženém či vynuceném nechráněném intimním styku (znásilnění), které ale nelze zaměňovat s antikoncepcí nebo dokonce jimi antikoncepci nahrazovat.

- **přerušeni intimního styku (koitus interruptus)** ještě před ejakulací (velmi málo spolehlivá)
- **dočasná pohlavní zdrženlivost** v období, kdy je pravděpodobnost oplození vysoká – v tzv. **plodných dnech** (je možná při pravidelném menstruačním a ovulačním cyklu)
Pozn.: Ke stanovení plodných a neplodných dnů je možné použít např. symptotermální metodu (symptom = příznak a termální = teplotní), která je založena na vyhodnocování pravidelných záznamů sledovaných příznaků změn hlenu děložního krčku a bazální tělesné teploty.

*Pozn.: Je možná rovněž sterilizace (trvalé zneplodnění) muže nebo i ženy. Vzhledem k nevratnosti většinou není mužům ani ženám doporučována. Metody sterilizace jsou využívány u domácích zvířat. Jedná se o **podvázání vejcovodů (tubální ligaci)** u samic a **přetěti chámovodů (vasektomii)** u samců.*

POTRATEM nazýváme ukončení těhotenství (gravidity, vývoje embrya či plodu) před normálním ukončením vývoje (vývinu). V genetice aj. považujeme za potrat i ukončení vývoje

zygoty či některé fáze rozrýhovaného vajíčka. **Přirozených potratů** je značný počet (i více než jedna třetina oplozených vajíček), např. v důsledku přítomnosti letálních (smrtících) kombinací genů či jejich alel. **Uměle vyvolané potraty** (chirurgický zákrok, potratová pilulka) jsou v odůvodněných případech zákonně povolovány přibližně do 7 týdne nitroděložního vývoje zárodku. Hlavním důvodem pozdějšího termínu může být zjištění závažných mutací.

D) Oplození (oplodnění) a těhotenství

Hlavní pochody, které umožňují oplození vajíčka jedinou spermií, jsou:

- **změny vlastností spermií v pohlavním systému ženy (kapacitace)**, např. sekrety dělohy a vejcovodu postupně odstraňují váčky s cholesterolem na povrchu hlavičky, které brání vylití enzymů z akrozomu
- **schopnost spermie projít až k povrchové membráně vajíčka** (přes buňky corona radiata oocyty) – probíhá **akrozomální reakce** – z akrozomu se uvolňují proteolytické enzymy a rozrušují spojení mezi buňkami obklopujícími vajíčko – hlavním enzymem je hyaluronidáza

*Pozn.: Na povrchu vajíčka i hlavičky spermie existují **membránové receptory**, které si v rámci druhu odpovídají jako zámek a klíč, tzn. obvykle je vyloučeno mezidruhové splývání spermií a vajíček, což je obzvláště důležité u vnějšího oplo-*

zení a možného kontaktu vajíčka se spermii jiných druhů.

- splývají povrchové biomembrány oocyty a spermie
- mikrotělička pod povrchem oocyty se přibližují k jeho povrchu a vylévají svůj obsah mezi zona pellucida a povrch vajíčka, nastává **kortikální reakce**, při které jsou zničena vazebná místa pro další spermie – tím je znemožněn průnik dalším spermii do téhož vajíčka

V průběhu oplození dojde k průniku hlavičky jedné spermie do vajíčka (bičík je odhozen). Po splnutí spermie s vajíčkem vzrůstá metabolismus vajíčka, vajíčko dokončí meiózu. Velmi rychle, ale také po několika minutách či desítkách minut splývá jádro spermie s jádrem vajíčka. Vzniká **OPLOZENÉ VAJÍČKO** – u člověka zpravidla ve vejcovodu, do kterého jsou spermie naváděny chemickými látkami uvolňovanými z vajíčka (tekutina je uvnitř vejcovodu uváděna do pohybu řasinkami ve směru od vaječníku do dělohy – tím dochází k pohybu vajíčka).

Pozn.: Podmínkou úspěšného oplození je dostatečné množství ejakulátu a enzymů uvolňovaných spermii. Jestliže je spermii při jedné ejakulaci méně než přibližně 20 až 50 milionů a ejakulátu je malé množství nebo jsou spermie málo pohyblivé – je muž prakticky neplodný, přestože oplození je ještě možné.

Po oplození dochází u vajíček člověka během prvních 24 až 36 hodin k prvnímu rozdělení vajíčka (zygota ukončuje buněčný cyklus), ale např.

u ježovek je první dělení ukončeno do 1, 5 hodiny. Rýhováním vzniklá dvojice buněk se dále určitou dobu synchronizovaně dělí přibližně dvakrát za den. Původní velikost vajíčka se téměř nemění, ale buňky se zmenšují.

Do dělohy přichází, 12 – 15 cm dlouhým vejcovodem o průměru 0, 5 – 1 mm, již **morula** ze 16 – 32 buněk nebo **blastula** – **blastocysta**, složená ze 64 buněk (shodných blastomer), zpravidla 3. až 4. den od oplození. V přítomnosti oplozeného vajíčka se nadále zvyšuje produkce estrogenu a progesteronu. V případě, že bylo oplozené vajíčko zachyceno v děložní sliznici a pokračují změny směřující ke vzniku nového jedince hovoříme o **těhotenství (gestaci)**. Nejsou-li narušeny normální fyziologické funkce ženy, dojde přibližně 5. až 7. den k **NIDACI** (uchycení, zahnízdění, zanoření) vajíčka do děložní sliznice. K bezpečnému uchycení vajíčka v děložní sliznici ženy dojde do konce třetího týdne od oplození. Další vývoj vajíčka pokračuje v přímém kontaktu s děložní sliznicí.

Při mimoděložním těhotenství (končí vždy potratem) se může vajíčko vyvíjet např. i ve vejcovodu. Mimoděložní těhotenství ohrožuje život ženy a je nutné včasné klinické odstranění vyvíjejícího se vajíčka.

Pozn.: U embryí živočichů zajišťují určitou ochranu zárodku vaječné obaly. U vodních živočichů setrvává embryo v tzv. vitelinní membráně a slizových obalech. U suchozemských živočichů zajišťují příznivé prostředí pro vývoj embrya dokonalejší mechanismy. U plazů, ptáků a savců (tzv. amniota)

je zárodek chráněn zpravidla třemi zárodečnými obaly (**AMNION**, **CHORION** a **ALANTOIS**) a žloutkovým váčkem.

*Pozn.: U plazů a ptáků jsou všechny tři zárodečné obaly plně diferencovány. U plazů nejprve přerůstá přes embryo kruhová řasa tvořená buňkami z ektoblastu a mezoblastu (tzv. amnion, amnionový vak s amnionovou tekutinou). Další řasou stejného původu je vnější řasa (obal), tj. chorion (serosa). **CHORION** v konečné podobě obaluje celý zárodek i s amniem a žloutkovým váčkem a společně s alantoisem slouží k výměně plynů (O_2 , CO_2), které volně procházejí skořápkou a chrání zárodek před nežádoucími mechanickými vlivy. Vytvořený prostor mezi amniem a chorionem je tvořen tzv. exocelomem. Do exocelomu proniká vychlípenina zadní části střeva embrya (tj. alantois). Alantois se postupně zvětšuje až na konci vývoje zárodku vyplní celý exocelom. **ALANTOIS** plazů a ptáků slouží jako embryonální močový měchýř (zárodek je uzavřen ve vajíčku zpravidla mimo tělo matky), je protkán cévami a zprostředkovává rovněž výměnu plynů (dýchání). U ptáků srůstá alantois s částí choria a vzniká **ALANTOCHORION** (přiložený ke skořápce), který umožňuje výměnu plynů, uplatňuje se jako exkretční orgán a podílí se i na zprostředkování výživy. Při líhnutí zůstávají zárodečné obaly ve skořápce. **AMNION** vytváří dutinu pouze kolem zárodku – tekutina uvnitř zejména tlumí otřesy a brání vyschnutí (vysušování).*

Na povrchu blastocyty je vnější epitel (**trofoblast**), který produkuje látky, jež dovolují zanoření blastocyty do děložní sliznice. Z trofoblastu vzniká **chorion**.

U většiny savců a člověka vytváří vnější část **chorionu** klky, které jsou zaklíněny do děložní sliznice (a opačně) a vzniká **PLACENTA**. Zjednodušeně je možné říci, že placentu tvoří spojení klků chorionu, buněk rozbujelé děložní sliznice a na jejím vzniku se podílí rovněž alantois (např. některými cévami, které zprostředkovávají výživu embrya). Placenta se začíná vyvíjet od 16. dne po oplození. Plně vyvinutá placenta člověka má miskovitý (diskovitý) tvar o průměru 15 – 20 cm a hmotnost 0,3 – 0,6 kg. **PLACENTA zajišťuje pro plod funkce plic, trávicí soustavy, ledvin, jater, a její buňky produkují důležité hormony. Placenta má i imunologické funkce (z krve matky do krve plodu přestupují pouze protilátky IgG).**

Placenta produkuje:

- **ESTROGENY**, produkované placentou jsou částečně odlišné od estrogenů produkovaných pohlavními orgány, zajišťují rozvoj pohlavních orgánů (dělohy, prsů – mléčné žlázy). Hlavním placentárním estrogenem je **estriol**.
- **PROGESTERON**, udržuje těhotenství, má imunosupresivní účinek (tj. děloha toleruje embryo) a podporuje růst mléčné žlázy. Zvýšená hladina progesteronu v poslední třetině těhotenství může u žen vyvolávat depresi.

- **CHORIOGONADOTROPIN** (HCG, hCG, choriongonadotropin, lidský choriový gonadotropin), má podobné účinky jako hypofyzární hormon ICSH, uchovává aktivní žluté tělísko v těhotenství – stimuluje sekreci estrogenů a progesteronu ve žlutém tělísku a následně i ve vlastní placentě, ovlivňuje růst mléčné žlázy a laktaci. Stanovení množství HCG v moči (přibližně od 7. dne od oplodnění) tvoří podstatu řady těhotenských testů.
- **SOMATOMAMOTROPIN** (placentární růstový hormon, těhotenský růstový hormon, placentární STH, lidský choriový somatomammotropin). Ovlivňuje růst a laktaci ve druhé fázi těhotenství.
- **další látky s fyziologickými funkcemi** (např. laktogen a GM-CSF) a také hormon **RELAXIN**, produkováný placentou ke konci těhotenství, se podílí na uvolňování vaziva děložního hrdla

Pozn.: Buňky nidující blastocyty a placenty mohou produkovat i jiné látky, např. syncytiotrofoblast (mnohoaderná cytoplazmatická hmota) – tvořící zevní vrstvu blastocyty při její nidaci – produkuje enzym schopný utlumit imunitní systém matky. Tím může být výrazně sníženo riziko odvržení embrya (i plodu) atp.

Plod je k placentě připojen přibližně 50 cm dlouhým **PUPEČNÍKEM**, kterým prochází **trojice cév** (dvě tepny plodu přivádějí krev plodu do placenty a jedna žíla, která přivádí krev z placenty do dolní duté žíly plodu). Krevní oběhy matky a plodu nejsou v placentě propojeny. **Přestup ži-**

vin, kyslíku, protilátek typu IgG, minerálních látek, vitaminů, hormonů, imunoglobulinů, vody aj. z těla matky do krve plodu probíhá přes stěnu kapilár plodu omývaných krví matky uvnitř klků placenty zanořených do děložní sliznice. **Opačným směrem odcházejí z těla plodu odpadní produkty metabolismu (např. močovina, kyselina močová, oxid uhličitý a voda).** Placenta tvoří překážku pro většinu bakterií, ale pronikají přes ní z matky na plod některé viry (např. planých neštovic, zarděnek a v některých případech i HIV). Protože přes placentu procházejí z matky na plod léky, jedy a drogy – musí těhotné ženy vyloučit jejich vědomý i náhodný příjem.

Pozn.: Pupečnicková (placentární) krev je zdrojem kmenových buněk, vhodných pro některé transplantace, které mohou nahradit transplantaci kostní dřeně. Placenta obsahuje kmenové buňky po celou dobu těhotenství, určité množství krve je možné získat z pupečnickové šňůry (krátce po porodu). První transplantace užitím buněk pupečnickové krve byla provedena v roce 1988.

PRŮBĚH TĚHOTENSTVÍ

Při **TĚHOTENSTVÍ** (graviditě, gestaci, u savců březosti) dochází k výrazným změnám v těle matky (např. ke zvýšení hmotnosti těla, zvětšení a většímu prokrvení prsů, objevuje se nevolnost apod.).

V **osmém týdnu** těhotenství nabývá **ZÁRODEK** zřetelněji lidského tvaru. V této době je přibližně 2, 5 cm

dlouhý a dále se vyvíjí v **PLOD**, který má v jednoduché formě vyvinuty již všechny hlavní vnitřní orgány. Podmínkou udržení plodu je dostatečná hladina pohlavních hormonů (tj. estrogenů a progesteronu).

Normální průběh těhotenství končí **PORODEM**. Od prvního dne posledního menstruačního cyklu je normální délka těhotenství 240 – 310 dní (průměrně 280 dní – 40 týdnů, medicínsky 284 dnů), od oplodnění je to průměrně 266 dní (38 týdnů) – medicínsky pak 270 dnů.

Pozn.: Délka gestace (březosti) u myši je přibližně 21 dní, u žirafy 420 dnů a u slonů 600 dnů (až 22 měsíců). Vývoj ptačích embryí je obvykle mnohem kratší, např. vajíčko kura domácího se vyvíjí (inkubuje) 21 dní.

Porod (u placentálních savců) vyvolávají mechanické vlivy, zejména ze spodní části dělohy a vlivy hormonální. Porodní stahy spouští většinou plod sám – v určitém okamžiku, když mu placenta nezajišťuje dostatečnou výživu. **Stresové hormony**, které začne plod uvolňovat, zvyšují produkci oxytocinu a prostaglandinů. Vlivem těchto látek dochází ke stále intenzivnějším stahům dělohy a za pomoci dalších svalů k porodu.

Rozlišujeme tři doby porodní:

- **první (otevírací)**, od prvních pravidelných děložních stahů do otevření děložního hrdla, trvá 6 až 12 hodin, ale i déle
- **druhá (vypuzovací)**, trvá od úplného otevření (asi na 10 cm v průměru) čípku děložního hlavičkou plodu do narození dítěte, trvá

20 minut – u druhých a dalších porodů až 50 minut (i 3 hodiny) u prvorodiček (v průměru 10 až 30 minut)

- **třetí (placentární, lůžková)**, dojde k porodu placenty – do 15 (30) minut od narození dítěte, trvá až 2 hodiny

V důsledku mechanického narušení děložní sliznice zpravidla dochází ke ztrátě 200 – 400 ml krve a normální stav děložní sliznice se obnovuje přibližně 4 – 6 týdnů po porodu (tzv. šestinedělí). V průběhu **šestinedělí** se organismus ženy navrácí do původního stavu jako před těhotenstvím a obnovují se i normální menstruační cykly.

MLÁDATA savců (i ptáků) lze rozdělit na **NIDIKOLNÍ** (rodící se holá, s uzavřenýma očima, s nedokonalou termoregulací, která musejí být zahřívána a nejsou schopná se sama živit) a **NIDIFUGNÍ** (rodící se s vyvinutými smyslovými orgány, schopná brzy po porodu následovat matku a schopná se samostatně živit). U ptáků uvedené členění odpovídá rozdělení na ptáky krmivé (např. holub) a ptáky nekrmivé (např. kuře).

Po porodu je spuštěna sekrece mléka (**LAKTACE**). Mláďata savců jsou **kojena**. Produkce mléka je udržována mechanickými podněty při kojení, které stimulují produkci LTH. Produkce LTH také do značné míry brání další ovulaci po dobu kojení. Produkce mléka je celkově sladěna s průběhem a ukončením gravidity matky, závisí na pravidelnosti a délce kojení aj.

KOJENÍ příznivě ovlivňuje **nervový a imunitní systém**, např. ma-

teřské mléko kojící ženy plně odpovídá potřebám stále ještě se formujícího nervového systému jejího dítěte a nemůže být zcela plnohodnotně nahrazeno umělou stravou. K jeho hlavním funkcím u člověka patří **přímá obrana těla novorozence** v mléku obsaženými protilátkami, **podpora správné (přirozené) kolonizace těla mikroflórou**, **modulace imunitního systému** aj. Minimální délka kojení by měla být asi 6 – 8 měsíců.

Počet mléčných bradavek souvisí s počtem mláďat. U **MULTIPARNÍCH SAVCŮ** (např. šelmy) existuje více bradavek ve dvou řadách na břišní straně hrudi až po slabiny. U **UNI-PARNÍCH SAVCŮ** existují dvě bradavky v oblasti horní části hrudníku (např. člověk, primáti a sloni) nebo v oblasti slabin (např. lichokopytníci, někteří sudokopytníci a kytovci). U přežvýkavců vytvářejí dvě nebo čtyři mléčné žlázy veneno.

9.8.5 Fyziologie varlat

Varlata (testes) živočichů plní dvě základní funkce:

- jsou místem tvorby spermií procesem spermiogeneze
- jsou místem produkce samčích pohlavních hormonů
Hlavním mužským pohlavním hormonem je **TESTOSTERON**.

VARLATA muže jsou umístěna v šourku, tj. jsou vysunuta z tělních dutin, neboť zrání spermií vyžaduje teplotu asi o 3 °C nižší než je normální teplota tělesného jádra (37°C). Šourek reaguje na změny vnější teploty. Při pobytu v chladu jsou varlata tažena

nahoru k tělní stěně (kde jsou zahřívána), kůže šourku se zvrásní – tepelné ztráty klesnou. Při pobytu v horku a při zvýšené tělesné teplotě se varlata vzdalují od zahřátého trupu, kůže je uvolněná (má větší povrch – pocení dále snižuje teplotu). Pohyb varlat v šourku zajišťují dva hladké svaly – zdvihač varlete (m. cremaster) a tunica dartos (m. dartos).

Pozn.: Ne všichni savci mají varlata v šourku. V břišní dutině je mají uloženy např. velryby a také sloni.

Ve varlatech jsou umístěny semenné kanálky, stočené v několika lalůčcích (tj. určitých částech varlete). Stěna kanálků je tvořena vícevrstevným **ZÁRODEČNÝM EPITELEM** se **SERTOLIHO** (podpurnými) **BUŇKAMI**, ze kterého vznikají spermie.

Sertoliho buňky:

- aktivně ovlivňují tvorbu spermií, přivádějí k buňkám zárodečného epitelu živiny, posunují spermatocyty a spermatidy „skrze vlastní cytoplazmu“ směrem do dutiny sementvorných kanálků varlete; pohlucují přebytečnou cytoplazmu spermií při zrání aj.
- do dutiny kanálku vylučují testikulární tekutinu, která transportuje spermie směrem ven z varlete
- produkují bílkoviny schopné vázat a zadržovat testosteron poblíž kmenových zárodečných buněk
- mohou produkovat **inhibin**, který v případě potřeby utlumí tvorbu a uvolňování hormonu FSH z adenohipofýzy a tím i utlumí tvorbu spermií

Ve varlatech dospělého muže vzniká od puberty (téměř až do konce života) denně přibližně 30 miliard spermií. Od začátku meiózy do vytvoření zralé pohyblivé spermie, která vzniká přes spermatogonie, spermatocyty I. řádu a II. řádu a spermatidy, však uplyne 9 – 12 týdnů (u člověka přibližně 64 až 75 dní). Kromě produkce spermií jsou buňkami stěn semenných kanálků syntetizovány také estrogény.

Ve vazivu, mezi lalůčky varlat, najdeme skupiny **INTERSTICIÁLNÍCH (LEYDIGOVÝCH) BUNĚK**, ve kterých jsou syntetizovány androgeny. Nejdůležitějším androgenem je hlavní mužský pohlavní hormon – **TESTOSTERON** s následujícími hlavními funkcemi:

- v období puberty ovlivňuje růst **vnějších pohlavních orgánů** (varlata, penis, šourek). Je známo, že při odstranění varlat mužské pohlavní orgány atrofují (zakrní).
 - vyvolává **zrání spermií** v semenných kanálcích varlete
 - **podporuje růst a vývoj pomocných pohlavních struktur**, (nadvarle, předstojná žláza – prostata)
 - **podporuje růst**, tvorbu bílkovin, ovlivňuje růst a mohutnění svalové hmoty mužů, ale také kostní hmoty, ukončuje růst kostí
- Pozn.: Již v závěru prenatálního vývoje nastává sestup varlat do šourku. Nadbytek testosteronu obvykle v pubertě vyvolává vznik akné (s možným poškozením kůže).*

V menším množství Leydigovy buňky produkují např. **ESTRADIOL**.

Zralé spermie jsou shromažďovány v **NADVARLETI (EPIDIDYMISS)**, kde se mísí s hlenovitým sekretem buněk nadvarlete. Spermie procházejí nadvarletem obvykle 20 až 40 dní – v nadvarletu získávají rovněž pohyblivost, nutnou pro oplození vajíčka. Z nadvarlete se dostávají při kontrakcích svaloviny stěn chámovodu, tj. 45 cm dlouhé trubice vedoucí od nadvarlete do pánevní dutiny a ústící v oblasti prostaty pod močovým měchýřem do močové trubice.

MUŽSKÉ PŘÍDATNÉ ŽLÁZY jsou nepárová **prostata**, párové **semenné vázky** a párové **bulbouretrální žlázy**. Produktem **přídatných žláz** je hlenovitý sekret, který se mísí se spermii – vzniká ejakulát (semeno, sperma).

PROSTATA (PŘEDSTOJNÁ ŽLÁZA) obklopuje močovou trubici těsně po výstupu z močového měchýře, má velikost a tvar jedlého kaštanu. Při ejakulaci dochází ke stahování hladké svaloviny prostaty a uvolňování výměšku, který tvoří přibližně 30 % objemu ejakulátu. Tekutina produkovaná prostatou plní obdobné funkce jako tekutina produkovaná semennými váčkami.

Pozn.: Při některých onemocněních (nebo i ve stáří) prostata zduří a ztvrdne, což výrazně omezuje možnosti mikce.

SEMENNÉ VÁČKY tvoří přibližně 60 % objemu ejakulátu. **Produkována tekutina:**

- vyživuje spermie (obsahuje fruktózu) a podporuje jejich pohyblivost

- obsahuje enzymy, které následně umožní vyvázání spermií z ejakulátu
- obsahuje látky, které tlumí uvnitř ženských pohlavních orgánů imunitní reakce ženy
- obsahuje prostaglandiny, které navozují stahy dělohy a usnadňují pohyb spermií v pohlavních orgánech ženy

Pozn.: Tekutina semenných váčků obsahuje žluté barvivo, které světélkuje pod ultrafialovým světlem. Tohoto poznatku je využíváno v kriminalistice.

BULBOURETRÁLNÍ ŽLÁZY

uvolňují hlenovitý výměšek do močové trubice před vlastní ejakulací a připravují ji (zvlhčují) na průchod spermií (včetně neutralizace zbytků moči).

Pozn.: S výměškem bulbouretrálních žláz mohou pronikat do pochvy ženy i některé spermie, což je příčinou otěhotnění při užití přerušované soulože jako – v tomto úhlu pohledu – rizikové metodě antikoncepce.

Zralé spermie se dostávají mimo tělo při ejakulaci při dráždění erogenních oblastí těla, při sexuálním vzrušení a vyvrcholení intimního styku. Podmínkou intimního styku je u savců a člověka erekce. **EREKCE** je složitý reflexní děj, řízený z bederní oblasti páteřní míchy a u člověka výrazně ovlivňovaný psychikou muže (tj. podněty z CNS). Průběh erekce závisí na celé řadě podnětů hmatových, zrakových, čichových aj. Fyziologickou podstatou erekce penisu je **vasodilatace arteriol vlivem NO** (oxidu dusnatého) nebo i působením látek, které napodobují jeho účinek a současně

vasokonstrikce některých žil. Erekcce je řízena převážně parasymptikem.

Pozn.: Podstata prokrvení a řízení je obdobná i u erektilních tkání ženy.

EJAKULACÍ rozumíme reflexní stah svalů chámovodu, který uvolní zadržované spermie z nadvarlat – a při pohlavním vzrušení vystříkne ejakulát mimo tělo muže (samce). Úniku moči z močové trubice brání při ejakulaci reflexní kontrakce vnitřního svěrače močové trubice. Ejakulace je řízena symptikem z oblasti L₁ a L₂ míchy.

Erekce po ejakulaci do 1–2 minut vymizí.

*Pozn.: Zvlhčení vstupu do poševního otvoru (a tím usnadnění pohlavního styku) umožňují sekrety různých žláz ženy (samice), např. u člověka jsou to **Bartholiniho žlázy**.*

Pozn.: Sexuální vzrušení žen odeznívá pomaleji než u mužů.

Při jedné ejakulaci muže je uvolněno 2 – 6 ml ejakulátu (průměrně 2, 5 až 3, 5 ml), obsahujícího 35 (40) – 200 (výjimečně 400 i více) miliónů spermií, které v pochvě a vejcovodu (při pH 7, 2 – 7, 8) mohou přežít až 70 hodin (tři dny). Vajíčka ovšem mohou být oplozena pouze 10 až 12 hodin po ovulaci.

Pozn.: Velmi negativním zjištěním v některých lidských populacích je skutečnost, že se počet a kvalita spermií a možnosti přirozeného vzniku těhotenství až výrazně snižují.

Pro možnost porovnání uvádíme, že u **pstruha** s vnějším oplozením žijí spermie po vypuštění do vody přibliž-

ně 30 sekund a naopak u matky **včely medonosné** v **receptaculum seminis** (spermatéce – vāčku na uchování funkčních spermií po páření) se zvláštěními výživnými žlázami, přežívají funkční spermie i několik let.

Samovolné uvolnění ejakulátu (např. při erotickém snu) nazýváme **poluce**. U dospělých mužů (bez erotických příležitostí) mohou být spermie v nadvarlatech zadržovány („skladovány“) i několik měsíců – poté jsou pohlceny některými buňkami výstelky nadvarlat. *Pozn.: Spermie jsou pohlcovány i v případě vasektomie – často nevratné metodě antikoncepce, kdy dojde k chirurgickému přetěti a následnému podvázání nebo uzavření přetáých chámovodů popálením (kauterizací).*

Produkce hormonů varlat je řízena hormonálně z hypothalamu. Hypothalamus uvolňuje hormon FSH/LH–RH. Podle produkce tohoto hormonu dochází v adenohipofýze k uvolňování hormonů FSH a ICSH (tj. pokles koncentrace testosteronu aktivizuje sekreci ICSH a FSH a opačně).

Hormon FSH ovlivňuje zárodečný epitel semenných kanálků varlete a podporuje tvorbu a zrání spermií. Hormon ICSH stimuluje intersticiální buňky k produkci testosteronu aj.

9.8.6 Živorodost, vejcorodost a vejcoživorodost

Savci (včetně člověka) patří k **ŽIVORODÝM (VIVIPARNÍM)** živočichům, u kterých je vývoj zárodeč-

ných obalů značně urychlen oproti zárodku a souběžně se zárodkem se vyvíjející placenta se stává významným orgánem komunikace mezi matkou a embryem a později mezi matkou a plodem. Placenta plní funkce vyživovací, dýchací, vylučovací a produkuje hormony.

Existují živorodé **ryby** a také jeden druh živorodé **žáby** – **ropucha živorodá** (*Pseudophryne vivipara*), rodí plně vyvinutá živá mláďata (až na velikost). V těle samičky může být až několik desítek zárodků.

Několik živorodých druhů existuje např. i mezi **žraloky**, u kterých se zárodek vyvíjí ve specifické děloze a je vyživován placentou.

VEJCORODOST (OVIPARIE) je způsob rozmnožování živočichů, kdy se zárodek vyvíjí mimo tělo samice (živočicha). Zárodek není vyživován prostřednictvím placenty, ale žloutkem (i bílkem) vajíčka. Vejcorodí jsou všichni ptáci, některé druhy žraloků (vajíčka chrání ochranné obaly) aj.

Rozmnožování **ptáků** je v naší zeměpisné šířce ovlivňováno fotoperiodicitou. Prodlužující se den na počátku roku vyvolává zvýšení produkce LH (a také FSH). Tím dojde k růstu ovaria a zrání folikulů. K ovulaci potom dochází spontánně nebo je třeba kontaktu se samcem.

Při průchodu vajíčka vejcovodem jsou inhibovány další ovulace a vlivem estrogenů dochází k tvorbě fosfolipoproteinů bílku a žloutku a vzniku vaječných obalů. Snášení vajec u ptáků ovlivňuje **OXYTOCIN**, vyvolávající stahy vejcovodu.

Termínem **vejcoživorodost (ovoviviparie)** označujeme způsob rozmnožování, kdy se vajíčka v těle po oplození vyvíjejí v těle samice (vyživují se např. ze žloutku) a mláďata se líhnou v průběhu snášení vajec. Ovoviviparie se vyskytuje u některých druhů hmyzu a také např. u některých žraloků.

U hmyzu je rozlišována i **larviparie** (líhnou se larvy, ale brzy po vyhlínutí se kuklí) a **pupiparie** (téměř okamžitě vzniká kukla). Např. samice bodalky tse–tse (*Glossina palpalis*) klade jedinou velmi vyspělou larvu, která se během jedné až několika hodin od „porodu“ zakuklí. Moucha přenáší prvoky – trypanosoma spavičná (*Trypanosoma gambiense*), kteří vyvolávají spavou nemoc.

Shrnutí a doplnění některých souvislostí

Hypothalamus je částí nervového systému a současně nejvyšším ústředím humorálních regulací u obratlovců – je funkčně nadřazen nad hypofýzu. **Hypofýzu** najdeme již u ryb a dále u všech obratlovců.

Štítná žláza existuje již u kruhoústých a paryb a dále u všech obratlovců.

Příštítná tělíska jsou dobře vyvinutá u plazů, ptáků a savců.

Brzlík najdeme téměř u všech čelistnaticů – *Gnathostomata* (včetně paryb). U ptáků (*Aves*) se kromě produkce hormonů uplatňuje významně jako krvetvorný orgán.

Nadledviny známe u kruhoústých, paryb a dále u všech obratlovců. Morfologické oddělení kůry a dřene existuje až u savců (ptáci nemají kůru a dřevě morfoloicky zřetelně oddělené).

Slinivka břišní jako samostatný orgán je vytvořena až u čelistnaticů (u kruhoústých existují pouze shluky buněk s obdobnými funkcemi na začátku střeva). Endokrinní pankreas známe u kruhoústých, paryb a dále u všech obratlovců.

Pohlavní žlázy (gonády) obratlovců (*Vertebrata*) jsou původně nepárové a tvoří je varlata samců a vaječníky samic. U ptáků se mohou varlata v době rozmnožování až 360 krát zvětšit (mimo dobu rozmnožování jsou malá). Nepárový **vaječník** mají kruhoústí (*Cyclostomata*), někteří žraloci a ptáci (ze dvou vaječníků je u samic ptáků funkční a dobře vyvinutý obvykle pouze levý vaječník, u některých dravců a papoušků mohou být funkční oba vaječníky). Ostatní obratlovci mají vaječník párový. Pohlavní žlázy produkují pohlavní hormony (např. u kura domácího androgeny i estrogeny).

Pohlavní žlázy savců odpovídají pohlavním žlázám člověka. Největší odlišnosti existují u vejcorodých a vačnatců. Placentálové mají dobře vyvinutá nadvarlata a přídatné pohlavní žlázy (např. prostatu).

Principy, vazby a souvislosti hlavních účinků hormonů jsou u jednotlivých tříd obratlovců obdobné jako u savců a člověka.

LIDSKÁ SEXUALITA má – jak již bylo uvedeno, kromě čistě fyziologické složky a pohlavního aktu, jehož smyslem je plození nové bytosti, také složky citové, emocionální, psychické, sociální, právní, medicínské aj., které by neměla zanedbávat společnost (např. péče o těhotné ženy, sledování rizik – Rh faktor apod.) ani rodina. V tomto textu jsou uvedeny pouze některé biologické souvislosti, ostatní související složky nejsou probírány.

9.9 Tkáňové hormony člověka

V souvislosti s poznatky o hormonech a látkách jim podobných je nezbytné chápat hormony značně širěji než jen jako produkty specializovaných endokrinních žláz, což již bylo uvedeno i v tomto textu (viz kapitola 8).

V tomto pojetí je **HORMONEM každá látka, která vykonává jakékoliv biochemicky zprostředkované poselství mezi buňkami**. Hormonů v uvedeném pojetí je značné a jejich vlivů nepřehledné množství.

Pozn.: V dalších odstavcích uvádíme stručný přehled hlavních tkáňových hormonů podle míst jejich vzniku (popř. prokázané vyšší přítomnosti) a přehled jejich hlavních funkcí. Pro přesnější představu připomínáme, že neurohormony a neuromodulátory jsou uvedeny zejména v kapitole 10 a "klasické" hormony žláz s vnitřní sekrecí jsou náplní této kapitoly. Další roztržení (skupin fyziologicky aktivních

chemických látek) je uvedeno v kapitole 8.3.2.

Přes snahu o roztržení a zpřehlednění různých látek podle místa vzniku, nebylo ani v tomto textu možné rozdělení provést bezkonfliktně a uváděné látky jsou syntetizovány i jinými tkáněmi. Ještě komplikovanější situace nastává, pokud mapujeme místa s vyšší koncentrací těchto látek v těle (např. prostaglandiny se vyskytují v nepatrných množstvích ve všech tkáních a tělních tekutinách člověka apod.).

9.9.1 Tkáňové hormony trávicí soustavy

Buňky tkání trávicí trubice syntetizují a uvolňují řadu látek, které upravují, aktivizují nebo inhibují motilitu jednotlivých částí trávicí soustavy a řídí procesy trávení a vstřebávání látek. Většina z těchto látek jsou peptidy, syntetizované v žaludku a střevech, tzv. gastrointestinální peptidy. Všechny rozptýlené epitelové buňky produkující hormony nazýváme **difúzní neuroendokrinní soustava (DNES)**.

Pozn.: K DNES bývají řazeny také buňky Langerhansových ostrůvků a některé buňky štítné žlázy.

A) Tkáňové hormony žaludku

a) **GASTRIN**, je syntetizován buňkami antra žaludku, ale také např. duodena a slinivky břišní. Tzv. mini gastrin má 14 AK, střední gastrin 17 AK a velký gastrin 34 AK. **Působí na:**

- **trávicí soustavu jako celek**, např. zprostředkovává vliv STH na trávicí systém, stimuluje pohybovou aktivitu (motilitu) trávicí soustavy
- **žaludek**, např. má vliv na metabolismus a růst sliznice žaludku, stimuluje všechny žaludeční funkce včetně sekrece žaludeční šťávy, produkce HCl a pepsinů a zvyšuje průtok krve žaludeční sliznicí
- **střeva**, např. stimuluje sekreci střevní šťávy
- **slinivku břišní**, stimuluje endokrinní pankreas k produkci inzulínu, somatostatinu a pankreatického polypeptidu

b) **BOMBESIN**, stimuluje tvorbu a uvolňování gastrinu, dále stimuluje sekreci pankreatické a žaludeční šťávy, motilitu tenkého střeva a kontrakce žlučového měchýře.

c) **PANKREATICKÝ POLYPEPTID**, je sestaven ze 36 AK, je produkován buňkami sliznice trávicí soustavy, ale také slinivky břišní a mozku, kde se tato látka uplatňuje jako neurotransmiter. Pankreatický polypeptid stimuluje motilitu trávicího ústrojí a při nízké koncentraci také sekreci pankreatické šťávy.

d) **SOMATOSTATIN**, cyklický peptid, 14 AK, je syntetizován nejen buňkami žaludku, ale také např. hypothalamu, tenkého střeva a slinivky břišní (D-buňky Langerhansových ostrůvků). **Ovlivňuje:**

- **sekreci jiných hormonů**, např. inhibuje tvorbu CCK-PZ,

gastrinu, sekretinu, pankreatického polypeptidu a GIP

- **motilitu trávicího systému**, např. inhibuje žaludeční peristaltiku
- **sekreční aktivitu v trávicím systému**, inhibuje sekreci žaludeční, střevní a pankreatické šťávy
- **exokrinní aktivitu slinivky břišní**, inhibuje tvorbu a sekreci glukagonu i inzulínu

B) Tkáňové hormony tenkého střeva

Zejména buňky duodena produkují celou řadu látek. Z již uvedených látek je z buněk trávicí soustavy uvolňován **SOMATOSTATIN**.

Dále, téměř v celém průběhu trávicí trubice, některé její buňky produkují **VIP (vasoaktivní intestinální polypeptid)** a další látky. VIP je složen ze 28 aminokyselinových zbytků. VIP stimuluje sekreci střevní a pankreatické šťávy a produkci hormonů slinivky břišní. V játrech stimuluje glykogenolýzu. Současně také zvyšuje průtok krve střevem. VIP naopak inhibuje uvolňování gastrinu, motilitu žaludku a žlučového měchýře.

a) Tkáňové hormony duodena

Látky uvolňované v duodenu ovlivňují zejména žaludek, slinivku břišní, střevo a žlučník.

Trávenina (chymus) – přicházející ze žaludku do duodena – je v duodenu neutralizována a je prová-

děna její analýza (např. stav pH, množství lipidů aj.). Podle podnětů, které získávají buňky duodena při kontaktu s přicházejícím chymem, jsou uvolňovány **DUODENÁLNÍ TKÁŇOVÉ HORMONY**.

Tkáňové hormony regulují a upravují aktivitu všech souvisejících systémů tak, aby procesy trávení a vstřebávání byly co nejefektivnější.

CHOLECYSTOKININ-PANKREOZYMIN (CCK-PZ) je peptid, složený zpravidla ze 33 AK (8 až 58 aminokyselin). Podnětem pro uvolňování cholecystokininu jsou mastné kyseliny v chymu.

Cholecystokinin působí na:

- **žlučník**, např. aktivizuje žlučník a vyvolává kontrakce hladkých svalů žlučníku
- **střeva a žaludek**, např. stimuluje motilitu střev a trávicího ústrojí, stimuluje sekreci žaludeční šťávy
- **slinivku břišní**, např. stimuluje sekreci pankreatické šťávy, stimuluje endokrinní pankreas, tj. sekreci inzulínu a glukagonu. V kombinaci s gastrinem má inhibiční účinek a inhibuje např. sekreci HCl a pepsinů.

CHYMODENIN, stimuluje sekreci pankreatické šťávy.

ENTEROGLUKAGON, inhibuje sekreci pankreatické šťávy, stimuluje růst střevní sliznice a motilitu tenkého střeva.

GIP (enterogastron, gastric inhibitory peptide, **žaludeční inhibiční peptid, 42 AK**), je uvolňován při zvýšeném obsahu lipidů v chymu.
GIP:

- **inhibuje uvolňování gastrinu**, inhibuje motilitu a sekreční aktivitu žaludku a peristaltiku v celé trávicí soustavě
- **má vliv na vstřebávání vody a snižuje tonus dolního jícnového svěrače**
- **stimuluje endokrinní pankreas** (k sekreci inzulínu) a např. i sekreci střevní šťávy

MOTILIN (peptid, 22 AK), stimuluje motilitu žaludku a trávicího ústrojí a stimuluje tvorbu pepsinogenů.

SEKRETIN (27 AK) řadíme mezi indolalkylaminy. Vzniká v duodenu a podnětem pro jeho uvolňování je příliš kyselý obsah tráveniny. **Funkce:**

- **inhibuje sekreci gastrinu a žaludeční šťávy (pepsinů) – inhibuje motilitu žaludku**
- **stimuluje endokrinní a exokrinní pankreas**
- **stimuluje tvorbu žluči v játrech**
- **stimuluje tvorbu erytropoetinu**
- **podporuje vstřebávání vody**
- **zprostředkovává zánětlivou reakci**

BOMBESIN (= gastrin uvolňující hormon, peptid, 27 AK), viz *tkáňové hormony žaludku*

VILLIKININ zvyšuje intenzitu stahů střevních klků

HEPATOKININ zvyšuje sekreci řídké žluči v játrech

Kromě výše uvedených hormonů je buňkami duodena produkován také

GASTRIN (viz 2.4.3 C) a další hormony.

b) Tkáňové hormony jejunu

Buňkami jejunu je produkován **MOTILIN** a **CHOLECYSTOKININ**.

c) Tkáňové hormony ilea

Buňky ilea produkují **NEURO-TENZIN**, který tlumí sekreci žaludeční HCl, stimuluje motilitu tenkého střeva a celé trávicí soustavy a podílí se na stimulaci endokrinního pankreatu.

9.9.2 Tkáňové hormony ledvin

V juxtaglomerulárním aparátu ledvin je produkován **RENIN**. Kromě toho renin produkují i jiné buňky (např. v mozku), ovlivňuje koncentraci solí v organismu. *Jeho vliv byl již popsán (viz systém RAAS kapitola 6).*

ANGIOTENZIN, **angiotenzin I** vzniká z **angiotenzinogenu** (tj. alfa₂-globulinu krevní plazmy) vlivem reninu. Po zkrácení angiotenzinu I vzniká účinná molekula **ANGIOTENZIN II**. Angiotenzin zužuje periferní cévy (= vasokonstrikce) a zvyšuje krevní tlak. Uplatňuje se v systému RAAS, který reguluje objem tělních tekutin. Dále angiotenzin stimuluje tvorbu erythropoetinu aj.

ERYTROPOETIN, stimuluje syntézu nukleových kyselin v erytroblastech a zvyšuje příjem železa těmito buňkami, stimuluje tvorbu erytrocytů a jejich uvolňování do oběhu. Je zneužíván ve vrcholovém sportu.

KALCITRIOL, ovlivňuje vstřebávání Ca a P ve střevech, má vliv na zpětnou resorpci Ca a P v ledvině (viz také 9.4). Kalcitriol (D-hormon) je derivát vitamínu D.

V buňkách ledvin jsou syntetizovány rovněž enzymy **kininogenázy (kallikreiny) aj.**

9.9.3 Tkáňové hormony jater

Jaterní buňky produkují a uvolňují **KININY**, **ERYTROPOETIN** (ovlivňující tvorbu erytrocytů), **SOMATOMEDINY** (zprostředkovávající vliv STH adenohypofýzy na buňky celého organismu) a **ANGIOTENZIN I**.

9.9.4 Tkáňové hormony plic

V plicích dochází ke vzniku **ANGIOTENZINU II**, který mimo jiné zvyšuje hladinu aldosteronu – zadržuje v těle soli – navozuje pocit žízně. Konečným důsledkem je zvýšení objemu tělních tekutin (zadržením a doplněním odpovídajícího množství vody). Dále plíce produkují **HISTAMIN**, **SEROTONIN** a **PROSTAGLANDINY**.

PROSTAGLANDINY jsou metabolity **kyseliny arachidonové**, patřící mezi **eikosanoidy** (viz také kapitola 10). Jsou to hydroxyderiváty a ketoderiváty cyklopentanu s celkovým počtem dvaceti uhlíkových atomů. Tyto látky aktivují nebo inhibují činnost adenylát-cyklázového systému a lipolýzu, mají

vasomotorické účinky (např. zvyšují průtok krve ledvinou a střevní sliznicí). Prostaglandiny inhibují sekreci žaludeční šťávy. Působením v mozku ovlivňují sexuální chování apod.

9.9.5 Hormony přítomné v tělních tekutinách a produkované krevními elementy

Krev a jiné tělní tekutiny jsou transportním prostředím pro většinu hormonů. Trvalou součástí plazmy je řada neaktivních a také aktivních látek (faktorů). Jde např. o **PROTILÁTKY (IMUNOGLOBULINY), SLOŽKY KOMPLEMENTU a FAKTORY KREVNÍ SRÁŽLIVOSTI.**

Mnoho látek je produkováno do krve (nebo do jiných tělních tekutin) přímo krevními elementy a to zejména lymfocyty, makrofágy a mastocyty v případě poškození tkání a průniku cizorodých látek do těla.

MASTOCYTY (žírné buňky) nacházíme v pojivové tkáni a ve sliznicích. Napomáhají rozvoji zánětlivé odpovědi. Při aktivaci komplementem nebo např. komplexem antigen-IgE se z mastocytů vylévají sekrety – zejména **HISTAMIN**, který vyvolává **vasodilataci** a v zánětlivých procesech je jedním z prvních faktorů, který se uvolňuje v místě zánětu. Kromě jiných vlivů přitahuje neutrofilní granulocyty, zvyšuje propustnost cév a v místě poškození vyvolává otok. Histamin se uplatňuje při alergických reakcích, ovlivňuje sekreci HCl v žaludku, objevuje se v živočišných jidech a je také mediáto-

rem nervové soustavy (např. je produkován v substantia nigra nebo je budi-
vou látkou pro receptory bolesti).

Mastocyty produkují SEROTONIN, LEUKOTRIENY, hydrolytické enzymy, cytokiny a další látky. Prokázány byly také např. VIP, ACTH a endorfiny. Aktivované neutrofilní granulocyty uvolňují ze své cytoplazmatické membrány kyselinu arachidonovou, sloužící jako substrát pro tvorbu eikosanoidů (tj. prostaglandinů, tromboxanů a leukotrienů), vyvolávajících podle potřeby např. vasokonstrikce průdušinek nebo vasodilatace cév, „přivolávání“ dalších buněk podílejících se na imunitních obranných reakcích apod.

V krevní plazmě se tvoří biologicky aktivní peptidy – **KININY**. Vytvářejí je enzymy **kallikreiny (kininogenázy)** štěpením prekurzorů – plazmatických bílkovin – **kininogenů**. Místem syntézy kallikreinů jsou, kromě ledvin, také játra a slinivka břišní. Hlavními kininy jsou **KALLIDIN** a z něho konvertovaný **BRADYKININ**, který vyvolává vasodilataci a tím snížení krevního tlaku.

Pozn.: Bradykinin významně ovlivňuje permeabilitu buněčných membrán (např. buněk kapilár).

Kininy vznikají a uvolňují se při mechanickém poškození tkáně, při zánětu a např. také při šoku. Uvolněné kininy pokračují v zánětlivé reakci po histaminu. Kininové produkty aktivují lymfocyty (zejména bradykinin má až 100x vyšší aktivační účinek než histamin a kallidin).

9.9.6 Hormony a jiné látky produkované neurony

Neurony syntetizují a uvolňují velmi různorodé chemické látky s řadou účinků.

Zjednodušeně rozlišujeme **NEUROTRANSMITERY, NEUROMODULÁTORY, NEUROHORMONY** aj.

NEUROTRANSMITERY (neuromediátory) působí místně – především v synapsích, umožňují přenos informací přes synaptickou štěrbinu. Jejich inaktivace je mnohem rychlejší než u neurohormonů.

NEUROMODULÁTORY upravují aktivitu jiných látek (struktur) v nervové soustavě.

NEUROHORMONY jsou neuropeptidy uvolňované do krve nebo mozkomíšního moku. Jsou transportovány na větší vzdálenost a jejich inaktivace trvá až několik minut (např. hormon ADH).

Mezi neurohormony je možné zařadit endorfiny, enkefaliny, prostaglandiny i substanci P (látku P) aj. (viz dále 10.4.3 D).

ENDORFINY modulují spánek, dále např. sekreci PRL a gonadotropinů. Na nervový systém mají vliv jako morfin (tj. tlumivý).

ENKEFALINY (met-enkefalin, leu-enkefalin) jsou peptidy složené z pěti aminokyselinových zbytků. Mají tlumivý vliv na endokrinní pankreas, zpomalují vyprazdňování žaludku a vyvolávají zpomalení postupu tráveniny střevy s možností vzniku zácpy.

Kromě mozku jsou syntetizovány také buňkami trávicího systému

9.9.7 Tkáňové hormony srdce a cév

ANP (atriální natriuretický peptid, ANF, atriový natriuretický faktor, atriopeptin) je složen z 28 aminokyselinových zbytků, je syntetizován v srdečních síních podle změn objemu krve v srdci a roztažení srdce při plnění komor, při zvýšení krevního tlaku atp. Jednou z funkcí tohoto peptidu je v případě potřeby zabránit přetížení srdce (tj. zajišťuje ochranu srdce) tím, že vyvolá vasodilataci a tím pokles krevního tlaku. Kromě toho působí proti systému renin-angiotenzin II – aldosteron. Ovlivňuje sekreci aldosteronu, reninu a ADH (inhibice produkce ADH) takovým způsobem, že (pod jejich vlivem) **ubývá z krve Na⁺** a následně voda. Tzn., že dochází ke zvýšení Na⁺ v moči a zvyšování množství H₂O v moči (voda se ztrácí z těla – dojde ke snížení objemu tělních tekutin a k poklesu krevního tlaku).

Endotel cév produkuje **ENDOTELINY** (peptidy s přibližně 20 AK) se silným vasokonstrikčním vlivem a také **NO (oxid dusnatý)**, který je rovněž nazýván **EDRF (z endotelu odvozený relaxační faktor)**. Oxid dusnatý působí relaxačně na hladké svalové buňky stěny cév (působí vaso-relaxačně) a má vasodilatační účinky.

9.9.8 Hormony v sekretech potních a slinných žláz a kůže aj., závěrečné poznámky

V produktech slinných a potních žláz najdeme např. **BRADYKININ** a tzv. **EPIDERMÁLNÍ RŮSTOVÝ FAKTOR (EGF)**, který stimuluje proliferaci buněk, inhibuje sekreci HCl v žaludku, ovlivňuje embryonální vývoj apod.

V kůži vystavené UV záření slunce dochází k přeměnám cholesterolu na prekurzor vitamínu D (= steroidní hormon) nezbytný pro přeměny Ca aj.

Tuková tkáň savců vylučuje „hormon“ – **adipokin LEPTIN**, jehož množství v krvi je úměrné množství tuku v těle. Více leptinu může vyvolávat sníženou chuť k jídlu (leptin aktivuje centrum sytosti), vést k vyšší produkci tepla i vyšší svalové aktivitě (při snížené koncentraci leptinu v krvi poté opačně). Adipokiny ovlivňují katabolické i anabolické reakce a mají prozánětlivé aj. účinky.

Hormony jsou produkovány buňkami zhoubných nádorů.

Kromě steroidních látek, peptidů a jiných organických látek vyvolávají charakteristickou odpověď i některé látky anorganické. Např. již zmíněný **oxid dusnatý (NO)**, vznikající v buňkách endotelu cév, vlivem enzymu NO-syntázy a aminokyseliny argininu. Má silné vasodilatační účinky (vasorelaxační účinky). U mužů je uvolňování NO – z některých zakončených neuronů do topořivé tkáně penisu – základem erekce. Některé léky

(např. Viagra) ovlivňují právě aktivitu NO. Rovněž nitroglycerin používaný při léčbě anginy pectoris se v cévách srdečního svalu přeměňuje na NO, který následně způsobí úlevu rozšířením (vasodilatací) cév.

Kromě produkce hormonů extracelulárně do tělních tekutin, živočišné produkují hormony do okolního prostředí (**EKTOHORMONY**) – řada hormonů je součástí sekretů různých žláz s vnější sekrecí.

9.10 Řízení endokrinních žláz

Endokrinní žlázy jako celek jsou pod trvalou kontrolou CNS. Komplexní řízení a regulace žláz jsou zajišťovány přímo, prostřednictvím neuronů a nervových drah, zpravidla přes několik regulačních obvodů (*viz kapitola 11*).

Druhou úrovní řízení žláz je řízení "nezávislé" na CNS (*viz předcházející informace této kapitoly a také kapitoly 8 a 11*). Připomínáme např. systém **RH a IH hormonů hypothalamu ovlivňujících hypofýzu, dále negativní zpětné vazby a regulační vliv různých produkováných hormonů a produktů metabolismu buněk**.

Důležité regulace produkce konkrétních hormonů žláz s vnitřní sekrecí byly již popsány a odkazujeme např. na tyto související části textu (kapitola 6, ADH a aldosteron, v této kapitole kalcitonin a parathormon aj.). Příklady regulací tkáňových hormonů jsou uvedeny např.

v kapitole 2 v souvislosti s činností duodena aj.

9.11 Analoga hormonů

Za **ANALOGA HORMONŮ** považujeme uměle připravené látky s příznivým vlivem na organismus, které se zpravidla liší od hormonu chemicky, ale působí na tytéž receptory a vykonávají tytéž (obdobné) funkce jako hormon. Pojmem **INTHORMON** označujeme látky, které blokují buněčný receptor pro hormon apod.

9.12 Žlázy s vnější sekrecí

ŽLÁZY S VNĚJŠÍ SEKRECÍ (EXOKRINNÍ ŽLÁZY) produkují látky do okolí těla živočicha nebo do jeho tělních dutin (obecně na povrch epitelu). Produkty exokrinních žláz se podílejí na činnosti různých tělních soustav (např. slinné žlázy, pankreas), zvyšují ochranu těla živočicha, zajišťují kontakt živočichů s podkladem a mají komunikační aj. funkce.

Dále uvádíme jen některé příklady exokrinních žláz.

Exokrinní žlázy obratlovců jsou jednobuněčné i mnohobuněčné a jsou značně specializované. Někteří **rejnoci** mají na bičovitém ocase trn s jedovou žlázou – jed využívají k obraně (může mít smrtelné následky i pro člověka).

Ryby (paprskoploutví – Actinopterygii) a většina obratlovců žijících trvale ve vodě – mají KOŽNÍ SLIZOVÉ ŽLÁZY produkující sliz, který jim usnadňuje pohyb ve vodě. Látky obsažené ve slizu chrání povrch těla ryby a mají např. antimykotický účinek.

Pozn.: Na povrchu těl živočichů (organismů obecně) lze lokalizovat látky, které mají antibakteriální, antimykotické, antivirové aj. účinky – srovnatelné např. s antibiotiky. Tyto látky jsou předmětem výzkumů a není vyloučeno, že se s nimi setkáme nebo již setkááme v medicínské praxi.

Produkty exokrinních žláz **oobjivelníků (Amphibia)** udržují jejich kůži vlhkou. Vlhký povrch těla se významně uplatňuje při kožním dýchání, které doplňuje funkce plic (v zimním období mohou kůže a epitel činnost plic i nahradit).

Krokodýli mají čelistní žlázu.

Ptáci (Aves) mají kostrčovou žlázu – s pomocí jejích sekretů si mohou mastit peří, které tak lépe odolává vodě. Ptáci, ale i někteří plazi mají i další typy žláz – např. již byl popsán význam **SOLNÝCH ORGÁNŮ (ŽLÁZ)** na hlavě. V rámci tělních soustav již byly také popsány produkty slinných žláz, exokrinní pankreas, potní žlázy, pachové žlázy, mazové žlázy aj. – *odkazujeme zejména na kapitoly 2, 6 a 7.*

U **vrtejšů** existuje zajímavá – tzv. **CEMENTOVÁ ŽLÁZA**, jejíž produkty po kopulaci zalepují samičí pohlavní vývody.

U **měkkýšů** najdeme v pokožce **HLENOVÉ (SLIZOVÉ) ŽLÁZY**. Sliz

je vylučován mohutnou slizovou žlázou. Mořští mlži mají **BYSSOVU ŽLÁZU**, jejíž sekret tuhne v elastická vlákna, kterými se někteří mlži přichycují k podkladu a i další žlázy. Např. staří Féničané získávali z výměšku nachové žlázy ostranky jaderské (*Murex brandaris*) purpurovou barvu, kterou barvili ve středověku látky.

Savci (*Mammalia*) používají rozsáhlý systém chemické komunikace, při kterém se uplatňují výměšky různých **SPECIALIZOVANÝCH PACHOVÝCH ŽLÁZ**, ale také látky v moči a trusu. Systém chemické komunikace je savci využíván v době říje (např. samci vyhledávají podle pachu samici), ke značkování teritoria, k výstraze, k obraně aj.

U člověka (kromě již uvedeného) existují pohárkové buňky – jednobuněčné **hlenové žlázy** – roztroušené mezi epiteliálními buňkami trávicí a dýchací trubice (produkují mucin), **potní a mazové žlázy** kůže, **slinné žlázy** úst, pankreatická šťáva slinivky břišní, žluč vylučovaná játry aj.

Různé chemické látky, zachycované čichovými nebo chuťovými orgány, podstatnou měrou ovlivňují chování živočichů. Hovoříme o **CHEMICKÉM KOMUNIKAČNÍM SYSTÉMU**, který existuje mezi jedinci téhož druhu (např. v rodině), ale i mezi jedinci různých druhů. U živočichů, kteří mají citlivější čich než člověk, jsou mechanismy chemické komunikace mnohem významnější než u člověka. Látky s komunikačními funkcemi označujeme jako feromony.

Velmi významné jsou feromony **hmyzu**. Patří k nim např. **ATRAKTANTY (SEXUÁLNÍ VÁBÍČÍ LÁTKY)**, zpravidla vylučované samicemi a lákající samečky (u hmyzu i na vzdálenost mnoha kilometrů). Hmyz (např. některé plošnice) produkuje v případě nebezpečí **LÁTKY S VÝSTRAŽNÝMI FUNKCEMI** – s cílem odradit predátora (útočníka) atp.

Shrnující a kontrolní úlohy deváté kapitoly:

1) Přerovnejte údaje v pravém sloupci tabulky tak, aby na jednom řádku tabulky byly pojmy, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

název hormonu	hlavní klíčové místo syntézy hormonu
1) ADH	A) tuková tkáň
2) kalcitonin	B) hypofýza
3) ANP	C) ledvina
4) STH	D) štítná žláza
5) adipokiny	E) srdce
6) renin	F) hypothalamus
7) aldosteron	G) játra
8) choriogonadotropin	H) nadledviny
9) somatomediny	I) placenta

2) Opravte tři chyby v následující posloupnosti na sebe navazujících procesů:

Objem krevní plazmy je nízký → v nadledvinách je produkován renin → vlivem reninu se v krvi mění adrenalin na angiotenzin II → vlivem angiotenzinu II je ze dřeně nadledvin uvolňován aldosteron → více aldosteronu vy-

volává v ledvinách zvýšenou zpětnou resorpci iontů → více iontů v těle znamená zadržování více vody v těle (objem krevní plazmy roste)

3) Jakým způsobem se změní průběh ovulačního a menstruačního cyklu, jestliže v jeho průběhu:

A) NEDOJDE k prudkému zvýšení hladiny hormonů FSH a LH?

B) Dojde k nidaci vajíčka?

4) Na vytečkovaná místa v textu doplňte odpovídající termíny (hodnoty):

Dlouhé kosti člověka rostou do délky přibližně do roku života. Poté přestávají mezi diafýzou a epifýzami reagovat na adenohipofýzy. Ale ani po výše uvedeném roce nepřestávají kosti růst do tloušťky činností Ve stáří mohou opět reagovat některé části těla (např. nos nebo ušní boltce) na hormon a pod jeho vlivem se zvětšovat. Tyto hormonem vyvolané změny v obličejové části hlavy nazýváme

5) V těle člověka existují dva důležité portální cévní systémy. Uveďte jejich názvy; místo, ve kterém je najdeme a jejich základní funkce.

6) Z nabídky vyberte faktory, na které v těle člověka NEMAJÍ vliv hormony nadledvin: a) voda, b) cukr, c) sůl, d) stres, e) sex, f) minerální látky (ionty).

7) Z následující nabídky vyberte všechny živočichy, kteří mají nepřímý vývin: kapr, žížala, úhoř říční, rak,

krab, hadilov, surikata, potápka roháč, roháč obecný, mihule, čolek, krokodýl

8) Závodník dlouhodobě zneužíval hormon erythropoetin. Uveďte alespoň některé změny, ke kterým došlo v jeho těle.

9) Přerovnejte údaje v pravém sloupci tabulky tak, aby na jednom řádku tabulky byly pojmy, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

skutečná nebo hypotetická změna	důsledek nebo příčina změny
1) dlouhodobý nedostatek hormonů štítné žlázy u dětí	A) glykosurie, dehydratace, nadměrná žízeň
2) předávkování inzulinem	B) nedostatek vápníku v krvi
3) nedostatečná produkce thymosinů u dětí	C) stahy dělohy
4) nedostatečná produkce inzulinu	D) obranné reakce proti antigenům
5) produkce imunoglobulinů	E) kretenismus
6) přirozená přítomnost aglutininů anti-A i anti-B v tělních tekutinách	F) těhotenství
7) předávkování kalci-toninem	G) krevní skupina AB
8) vyšší hladina oxytocinu	H) nadbytek vápníku v krvi
9) předávkování parathormonem	I) krevní skupina 0 (nula)
10) přirozená přítomnost aglutinogenů A i B v tělních tekutinách	J) snížená schopnost rozlišovat antigeny
11) přítomnost chorionogonadotropinu v krvi	K) hypoglykemický šok

10) Vysvětlete vždy alespoň na jednom příkladu – jaké důsledky by pro tělo člověka nebo živočicha mělo zničení:

- A) Sertoliho buněk
- B) Graafova folikulu
- C) Leydigových buněk
- D) Purkyňových vláken
- E) Langerhansových ostrůvků
- F) Bartholiniho žláz
- G) Mauthnerových buněk
- H) Fabriciovy bursy
- I) Kupferových buněk

10 Úvod do neurofyziologie

Přehled klíčových částí kapitoly:

10.1 Nervová tkáň

10.2 Neuron

- ❖ 10.2.1 Struktura neuronu
- ❖ 10.2.2 Klidový membránový potenciál
- ❖ 10.2.3 Prahový podnět a prahový potenciál
- ❖ 10.2.4 Akční potenciál
- ❖ 10.2.5 Vzestupné a sestupné neurony a interneurony

10.3 Glie

- ❖ 10.3.1 Neuroglie
- ❖ 10.3.2 Mikroglie

10.4 Synapse

- ❖ 10.4.1 Elektrické synapse
- ❖ 10.4.2 Chemické synapse
- ❖ 10.4.3 Neurotransmitery a mediátory

Klíčové pojmy kapitoly:

- nervová tkáň
- neuron multipolární, bipolární a unipolární
- tělo neuronu
- dendrit
- axon

- axonový hrbol
- telodendrion
- axolema
- Schwannova buňka
- myelinizace axonů
- bílá a šedá nervová tkáň (hmota)
- Wallerovy zákony
- klidový membránový potenciál (KMP)
- iontové kanály
- sodíko–draslíková pumpa
- podnět
- depolarizace a hyperpolarizace
- prahový podnět
- účinnost podnětu
- prahový potenciál
- vzruch
- akční potenciál (AP)
- zákon "vše nebo nic"
- saltatorní šíření vzruchu
- refrakterní periody
- vzestupné a sestupné neurony
- senzorická jednotka
- motorická jednotka
- interneurony
- glie
- neuroglie
- mikroglie
- elektrické a chemické synapse
- sumace časová a prostorová
- synapse budivé a tlumivé
- inhibice periferní a centrální
- chemické mediátory
- neurotransmitery (neuromediátory)
- receptory pro mediátor
- acetylcholin
- noradrenalin
- aminokyseliny – uplatňující se jako neurotransmitery
- neuropeptidy
- neuromodulátory (endorfiny, enkefaliny, eikosanoidy)

10.1 Nervová tkáň

NERVOVÁ TKÁŇ se skládá **Z NERVOVÝCH A GLIOVÝCH BUNĚK** (včetně všech jejich výběžků). Součástí nervové tkáně jsou také produkty těchto buněk (např. myelinové pochvy), systém cév (v periferních nervech najdeme i cévy lymfatické), vazivové vrstvy (zejména epineurium, endoneurium, perineurium a mozkomíšní obaly), extracelulární tekutiny a u vzdušnicovců také vzdušnice. Základní funkční složkou nervové tkáně jsou **NERVOVÉ BUNĚKY (NEURONY)**.

10.2 Neuron

NEURON (NERVOVÁ BUNĚKA) je vysoce specializovaný typ buňky schopný přijímat, zpracovávat, vysílat a přenášet informace. Počet neuronů u člověka se během života nezvyšuje – v těle jednou funkčně začleněné *neurony se nedělí a nemohou nahradit samy sebe při poškození nebo zničení, jsou extrémně dlouhověké* (žijí i více než 100 let) a *velmi náročné na zásobení kyslíkem a glukózou* (živinami).

Pozn.: 1) laboratorně bylo i u neuronů vyvoláno dělení, 2) v mozku dospělého člověka místy existují nervové kmenové buňky (specifické ependymální buňky, tj. určitý typ glií), které mohou za určitých okolností tvořit nové neurony (bylo pozorováno např. v bulbus olfactorius a hippocampu mozku lidí, kteří v letech 1998 – 2001 zemřeli na rakovinu).

Obecnou vlastností nervové buňky je **DRAŽDIVOST (IRITABILITA)**, tj. schopnost buňky reagovat na podněty. Nervová buňka má navíc také **SCHOPNOST VÉST INFORMACE O PODRÁŽDĚNÍ** z místa jejich působení na jiné místo těla. Obdobnou schopnost mají svalové a receptorové (smyslové) buňky.

10.2.1 Struktura neuronu

Neuron je zpravidla možné rozčlenit na:

- **DENDRITY** (aferentní vlákna)
- **TĚLO** (soma, perikaryon, cyton)
- **AXON** (neurit, nervové vlákno = každý dlouhý axon, eferentní vlákno, osová vlákna)

Podle počtu výběžků rozlišujeme **NEURONY**:

- **MULTIPOLÁRNÍ** (mají axon a více dendritů), jsou nejčastější – v lidském těle 99 %
- **BIPOLÁRNÍ** (mají axon a jeden dendrit), např. ve vestibulárním systému, čichová oblast, sítnice
- **UNIPOLÁRNÍ** mají pouze jeden krátký výběžek, který se v určité vzdálenosti větví na „axon“ a „dendrit“, časté u některých receptorů (senzitivní buňky), buňky ve spinálních gangliích aj., starší název **PSEUDOUNIPOLÁRNÍ**

Pozn.: Existují i buňky bez axonu (např. amakrinní buňky sítnice oka).

Jak již bylo uvedeno, neurony vyžadují dostatečný přívod živin, dosta-

tek glukózy a zejména kyslíku. Nedostatek glukózy (což může nastat např. při dávkování inzulínem) nebo nedostatek kyslíku v krvi vyvolává bezvědomí a může přivodit smrt. Především v těle neuronu probíhá intenzivní metabolismus s výraznou proteosyntézou a tvorbou ATP v mitochondriích.

Ze sacharidů obsahuje neuron převážně glukózu, která je nepřetržitě doplňována z krve a je hlavním energetickým substrátem nervové tkáně.

Lipidy tvoří až 54 % sušiny a mají převážně stavební funkci.

Peptidy (včetně volných aminokyselin) tvoří 38–40 % sušiny a v nervové tkáni se uplatňují rovněž jako fyziologicky aktivní látky. Proteiny tvoří součást sodíko–draslíkové pumpy, iontových kanálů a dalších membránových struktur (např. receptorů na postsynaptické membráně). V membránách se proteiny uplatňují jako enzymy nebo součásti enzymů a plní strukturální (stavební) funkci.

Energie ve formě ATP je využívána nervovými buňkami pro činnost sodíko–draslíkové pumpy, pro syntézu bílkovin a tvorbu RNA i další procesy.

A) Dendrity neuronu

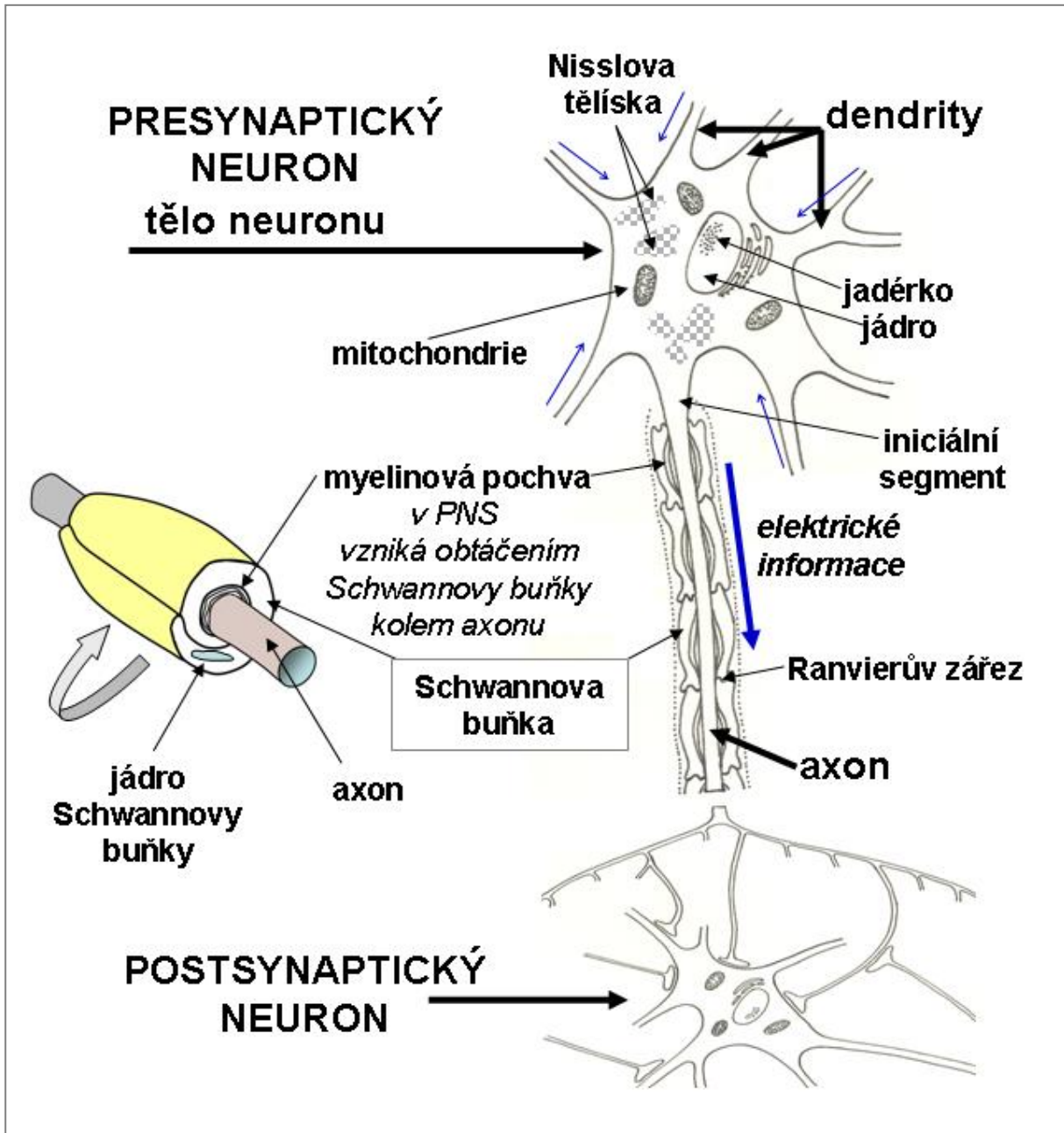
DENDRITY jsou výběžky neuronu, přizpůsobené k vedení vzruchu směrem k tělu neuronu. Je jich zpravidla větší počet, ale neuron může mít dendrit také pouze jeden nebo žádný. Dendrity se s rostoucí vzdáleností od těla neuronu ztenčují a rozvětvují. Jsou zásobovány potřebnými látkami z těla

neuronu **dendroplazmatickým transportem**. Vyvýšená místa na povrchu dendritu, která jsou zpravidla místem synapse, ve kterých dendrit přijímá informace a vznikají zde lokální potenciály, se nazývají **DENDRITICKÉ TRNY**. Počet dendritických trnů se zvyšuje s kvalitou a množstvím podnětů, které přicházejí k dendritům a tělům nervových buněk (např. Purkyňova buňka v mozečku má přibližně 100 000 dendritických trnů)

B) Tělo neuronu

TĚLO NEURONU má různý tvar a jeho velikost je zpravidla pouze několik mikrometrů. Tělo neuronu obsahuje neuroplazmu s jádrem a se strukturami, které obecně odpovídají živočišné buňce (např. ribozomy, endoplazmatické retikulum, Golgiho komplex aj.). V cytoplazmě neuronu jsou nápadná grana bílkovinné hmoty související s drsným endoplazmatickým retikulem a volnými ribozomy, tzv. **tygroidní substance** (Nisslova substance, **Nisslova tělíska**, chromatofilní tělíska). Bílkoviny substance doplňují a obměňují buněčné struktury neuronů. Přítomnost bílkovin této hmoty je mimo jiné dávana do souvislosti i s tvorbou podmíněných reflexů a nových paměťových vzorců. Lyzosomy neuronu obsahují lipofuscin.

Cytoskelet neuronu tvoří **NEUROFIBRILY**, které lze zhruba rozdělit na **neurotubuly** (průměr 20–30 nm) a **NEUROFILAMENTY** (průměr 6–10 nm).



Obr. č. 21: Významné struktury multipolárního neuronu (upraveno podle různých autorů)

C) Axon neuronu

AXON je přizpůsobený k přenosu informací od těla nervové buňky k jiné struktuře (např. jiný neuron, svalová buňka, žláznová buňka). Axon začíná na těle neuronu v rozšířeném místě (tzv. **AXONOVÝ HRBOL, AXONÁLNÍ HRBOLEK**), který přechází zúžením – **INICIÁLNÍ SEGMENT** – v axon. Na

membráně axonového hrbolu vzniká vzruch. V případě, že vzruch vznikne, šíří se dále (ve stejné velikosti) po celém axonu až na jeho koncové části, ve kterých se axon silně rozvětjuje v tzv. **TELODENDRION**. Rozvětvení často připomíná spleť síť, jejíž jednotlivá vlákna jsou zpravidla zakončena synaptickým knoflíkem (ani deset tisíc „konečků“ jednoho axonu není ni-

čím neobvyklým). Od axonu místy odstupují silnější postranní výběžky (**KOLATERÁLY**), které se rovněž dále rozvětvují a mohou se i vracet k tělu neuronu. Každý neuron má obvykle pouze jeden axon. Délka axonu může být až desítky centimetrů (např. motorický míšň neuron může být u člověka dlouhý až 90 cm, u žirafy i přes 1 m). **Vzhledem k tomu jsou některé neurony nejdelšími buňkami těla.**

Axon vyplňuje axoplazma a probíhá v něm obousměrný transport látek. V axonech chybí řada organel typických pro tělo neuronu, např. ribozomy. Díky transportu látek nitrem axonu mohou být obnovovány jeho struktury a může být zajišťován základní metabolismus. Látky z těla neuronu se dostávají až na konec axonu tzv. **AXOPLAZMATICKÝM (AXONOVÝM, AXONÁLNÍM) TRANSPORTEM**. Bylo vypočítáno, že průměrně velká molekula bílkoviny by pasivně difundovala 1m dlouhým axonem až desítky let. Transport látek uvnitř axonu je značně urychlen existencí axonálního cytoskeletu, popř. i membránového cytoskeletu, tj. aktivitou různých proteinů cytoskeletu neuronu, které představují až polovinu všech bílkovin neuronu. Rychlost transportu je přibližně 1 – 400 mm/den. Směrem od těla neuronu k synapsím axonu probíhá tzv. **anterográdní (ortográdní) transport látek**. V opačném směru (tj. k tělu neuronu) probíhá **retrográdní transport látek**, který mimo jiné přenáší informace zpět k tělu neuronu a plní tak funkci zpětné vazby o dějích probíhajících v synapsích. Z tohoto pohledu připomíná je-

den axon celou síť telefonních kabelů, kterými procházejí hovory současně oběma směry – **vzruch se však po axonu šíří vždy od těla neuronu směrem k jeho synaptickým knoflíkům.**

Axony tvoří podstatnou část periferních nervů. Povrchová membrána axonu se nazývá **AXOLEMA**.

Pro funkce neuronu jsou podstatné vlastnosti jeho povrchové cytoplazmatické membrány a přesuny iontů přes tuto membránu. **Na povrchu neuronu je možné podle vlastností rozlišit nejméně dva typy membrán.** Bývá rozlišována **DRÁŽDIVÁ** a **VODIVÁ MEMBRÁNA**. Mezi oběma typy membrán není ostrá hranice. Jde spíše jen o vyjádření skutečnosti, že povrchové membrány neuronu nemají v celém rozsahu povrchu neuronu vždy shodné vlastnosti. Z hlediska funkce také mohou být rozlišovány **části vstupní** (zejména v oblasti dendritů a těla neuronu), **části vodivé** (zejména membrána axonu) a **části výstupní** biomembrány (presynaptické membrány, viz dále).

Pro povrchovou membránu těla neuronu, dendritů a oblastí povrchové membrány s receptory pro mediátory je charakteristická DRÁŽDIVÁ MEMBRÁNA. Dráždivá membrána je schopna ovlivňovat struktury neuronu ve svém okolí. Membrána není výrazně dráždivá elektricky, ale je dráždivá především chemicky (tj. vhodným neuromediátorem). Membrána reaguje na chemický podnět tzv. místním potenciálem (tj. relativně pomalou stupňovanou lokální změnou, trvajícím přibližně 10 ms). **Změny sa-**

motné membrány jsou tedy lokální, stacionární a nešíří se na větší vzdálenosti.

Druhým typem jsou **VZRUŠIVÉ MEMBRÁNY**, charakteristické pro oblast axonového hrbolu, celý povrch axonu a také např. i svalových buněk. Tyto membrány jsou elektricky dráždivé s typem odpovědi "vše nebo nic". **Překročí-li změny na dráždivé membráně a jejím okolí určitou prahovou hodnotu, vzniká na axonovém hrbolu VZRUCH** (viz dále), který se rychle šíří po vzrušivé membráně celého axonu (od axonového hrbolu až k zakončení axonu v nezměněné velikosti) a **projevuje se elektricky, chemicky a tepelně** (viz dále).

Pro správnou funkci neuronu je důležitý systém dalších obalů (vazivových vrstev) a myelinové pochvy, které plní ochranné, izolační aj. funkce. **Myelinizovaný axon pokrývá KOMPLEX MYELINOVÉ A SCHWANNOVY POCHVY** (myelinová pochva a neurilema). Myelinové pochvy začínají vznikat již v prenatálním období a jejich tvorba pokračuje ještě v prvním (i druhém) roce života. Myelinová pochva vzniká tak, že se Schwannova buňka kolem axonu opakovaně omotává, čímž vzniká na axonu „buněčná rulička“, ze které je postupně vytlačena cytoplazma – na povrchu axonu zůstane mnoho vrstev soustředně uspořádaných buněčných membrán Schwannovy buňky, jejímž základem jsou lipoproteiny = myelinová pochva. Organely Schwannovy buňky včetně jádra skončí na vnějším povrchu myelinové pochvy, kde tento buněčný materiál

vytvoří neuronovou pochvu. Na axonech v centrální nervové soustavě **MYELIN** vytvářejí **OLIGODENDROGLIE** (Schwannovy buňky v CNS chybějí). Mimo centrální nervovou soustavu však zajišťují myelinizaci právě **SCHWANNOVY BUŇKY**.

MYELINOVÉ POCHVY zlepšují a zrychlují vedení informací axonem a pokrývají povrch axonu v opakujících se úsecích přibližně 1 mm dlouhých (tzv. **INTERNODIA**). Mezi jednotlivými internodii jsou mezery (**RANVIEROVY ZÁŘEZY**, neurofibrální uzly). V Ranvierových zářezech myelin chybí, ale jsou zde ve vzájemném kontaktu Schwannovy buňky.

Místa CNS, ve kterých je vysoká koncentrace myelinizovaných axonů, jsou světlá (tzv. **BÍLÁ HMOTA, BÍLÁ NERVOVÁ TKÁŇ**). Nervová vlákna na periferii mohou pokrývat a obklopovat jen výběžky Schwannových buněk bez myelinu (např. postgangliová vlákna obratlovců). V centrální nervové soustavě (CNS) obklopují vlákna glie (zpravidla oligodendroglie). Vlákna bez myelinové pochvy (**nemyelinizovaná**) bývají také označována jako **šedá vlákna (Remakova vlákna)**. Místa v CNS s vyšší koncentrací těl neuronů a šedých vláken mají šedou barvu (tzv. **ŠEDÁ HMOTA, ŠEDÁ NERVOVÁ TKÁŇ**).

Nervová vlákna (axony) savčích nervů byla rozdělena na typy podle histologické stavby, myelinizace, rychlosti vedení vzruchu, stupně dráždivosti, odolnosti k anoxii a dalších ukazatelů. Rozlišujeme různé typy nervových vláken, neboť bylo zjištěno, že i mezi

stejně silnými a stejně myelinizovanými vlákny různých částí nervové soustavy jsou značné funkční rozdíly

Přehled typů nervových vláken – viz následující tabulka.

VLÁKNA TYPU A – myelinizované axony senzitivních a motorických nervů, slouží k rychlému vedení vzruchů, 72 – 120 (150) m/s		
VLÁKNA TYPU A	aferentní	eferentní
alfa	skupina Ia, vedou z anulospirálních zakončení svalových vřetének	inervují extrafuzální svalová vlákna
	skupina Ib, vedou z Golgiho šlachových tělísek	
beta	vedou z mechanoreceptorů kůže (dotyk, tlak)	
gama	skupina II, vedou ze sekundárních senzitivních svalových zakončení, z mechanoreceptorů v kůži; rychlost přenosu informací 36 – 72 m/s	inervace intrafuzálních svalových vláken
delta	skupina III, vedou z kožních receptorů (teplo, tlak, dotyk, bolest), rychlost přenosu informací 6 – 36 m/s	
VLÁKNA TYPU B, např. eferentní pregangliové axony autonomního nervového systému		
VLÁKNA TYPU C – nemyelinizovaná vlákna, pomalé vedení vzruchů – rychlost přenosu 0,2 – 2,0 m/s		
VLÁKNA TYPU C	aferentní	eferentní
	skupina IV, vedou z receptorů citlivých na bolest, teplo a dotyk	postgangliové axony autonomního nervového systému

Tab. č. 5: Některé typy nervových vláken (upraveno podle různých pramenů)

V případě zničení těla neuronu nejsou dendrity ani axon schopné žít samostatně. Po oddělení výběžků od těla neuronu dojde zejména v **periferní části** nervového systému k autolýze oddělené periferní části nervového vlákna (nebo dendritů), tzv **1. WALLERŮV ZÁKON** (Wallerova degenerace). Druhá část výběžku, spojená

s tělem neuronu, se v místě přerušení rozvětví, jednotlivé výběžky mohou růst rychlostí 1 – 44 mm/den. Je možné, že hlavní výběžek prorůstá a proroste místy, kterými vedl původní axon, tzv. **2. WALLERŮV ZÁKON** (Wallerova regenerace). Postupně je možné i určité obnovení "původní" inervace, popř. i funkčnosti inervované

tkáň. Na obnově přerušovaných nervů se mohou v centrální nervové soustavě podílet gliové buňky (ependymové buňky) a na periférii Schwannovy buňky. V periferní části nervové soustavy, jak již bylo uvedeno, dochází i k prorůstání nervových vláken tkáňmi.

10.2.2 Klidový membránový potenciál

Na povrchové membráně buněk (tj. nejen nervových buněk) je v klidovém stavu ustaven **klidový membránový potenciál (KMP)** o hodnotě mínus 50 mV až mínus 100 mV (u typických neuronů mínus 70 mV). **Membrána je POLARIZOVÁNA – záporný pól je uvnitř a kladný vně (zdůvodnění tohoto stavu je uvedeno dále v této kapitole).** Julius Bernstein v souladu se skutečností popsal (1902) klidový membránový potenciál jako důsledek nestejného rozdělení iontů vně a uvnitř buňky. **KLIDOVÝM MEMBRÁNOVÝM POTENCIÁLEM** rozumíme membránový potenciál v klidovém stavu vzrušivé buňky (tj. nervové nebo svalové).

Potenciálový rozdíl je možné změřit milivoltmetrem tak, že intracelulárně zanoříme jednu mikroelektrodu (tj. např. skleněnou kapiláru o průměru hrotu 1 mikrometr) a druhou elektrodu ponecháme vně buňky v extracelulární tekutině (vnitřek buňky je v klidovém stavu vždy negativní proti extracelulárnímu prostoru). Říkáme, že membrána je polarizována.

MEMBRÁNOVÝ POTENCIÁL

je výchozí pojem pro všechny elektrické potenciálové rozdíly, vznikající na buněčné membráně, mezi intracelulárním a extracelulárním prostorem. Jeho vznik, trvání a změny vyplývají ze zastoupení některých iontů vně a uvnitř buňky.

A) Koncentrace iontů v neuronu a extracelulární tekutině

Rozhodující význam pro funkci neuronů mají ionty K^+ , Cl^- , Na^+ , ale také Ca^{2+} , Mg^{2+} aj.

KONCENTRACE IONTŮ vně povrchové biomembrány neuronu a pod ní se výrazně liší. Z nerovnoměrného rozložení iontů vyplývají směry koncentračních a elektrických gradientů napříč povrchovými biomembránami buněk.

a) Ionty draslíku

IONTY K^+ jsou hlavními kationty cytoplazmy neuronu i ostatních živočišných buněk. Klidová koncentrace iontů draslíku, která existuje uvnitř nervových buněk člověka a živočichů, je více než desetkrát vyšší než vně buňky neuronu, tzn. **směr koncentračního gradientu K^+ je ven z neuronu.**

Protože K^+ ionty procházejí (podobně také Cl^- ionty) snadno povrchovou biomembránou. Díky existenci několika typů draslíkových kanálů unikají po koncentračním gradientu ven z buňky. Uvnitř buňky jsou kladné

náboje iontů K^+ v dynamické rovnováze se zápornými náboji objemných aniontů (např. ATP, kreatinfosfát, aminokyseliny, peptidy apod.), které je však nemohou přes biomembránu následovat. Vzhledem ke skutečnosti, že nitro buňky (obdobně extracelulární prostor) má tendenci k elektroneutralitě, vzniká úbytkem kationtů uvnitř buňky a jejich nadbytkem v extracelulárním prostoru v těsném sousedství povrchové biomembrány (ionty nemohou volně difundovat) elektrický gradient. Vzniká měřitelné elektrické napětí (nebo se snižuje již existující napětí) mezi vnitřkem a vnějškem buňky. Záporný pól je uvnitř buňky pod membránou. Elektrické napětí (mimo jiné) brzdí pohyb K^+ iontů a omezuje jejich další unikání z neuronu. V klidu vzniká dynamický rovnovážný stav, ovlivňovaný dalšími ionty.

b) Ionty chlóru a sodíku

IONTY Na^+ a Cl^- jsou hlavními ionty extracelulární tekutiny. Koncentrace Na^+ a Cl^- je v klidu v okolí neuronu (v extracelulární tekutině) výrazně vyšší než uvnitř buňky.

Směr koncentračního gradientu Cl^- iontů je dovnitř buňky, ale pohybu iontů v klidu brání záporný náboj (převaha aniontů) pod membránou neuronu (na vnitřní straně).

Směr koncentračního gradientu pro Na^+ ionty je dovnitř buňky. Povrchová membrána neuronu je však v klidu pro ionty Na^+ méně propustná než pro ionty K^+ (celkově v klidu málo propustná). Ionty Na^+ pronikají v klidu

pouze omezeně do buňky. Koncentrace Na^+ vně buňky je přibližně 10 krát vyšší než uvnitř neuronu.

KMP je určován převážně ionty K^+ a Cl^- , ale na jeho přesnou velikost mají vliv i ionty Na^+ aj.

c) Iontové kanály a pumpy

Ionty mohou selektivně pronikat přes biomembrány jen iontovými kanály nebo mohou být přenášeny přenašečovými enzymy (tzv. pumpy). **IONTOVÉ KANÁLY** jsou uzavíratelné "tunely" v buněčné membráně, propojující za určitých podmínek extracelulární a intracelulární prostor. Struktura iontového kanálu obsahuje senzor (čidlo), který reaguje např. na elektrické nebo chemické změny. Kanály jsou poté ovládány elektrickými nebo chemickými látkami. Při určité intenzitě elektrické změny nebo po navázání určité chemické látky je kanál otevřen nebo zavřen. Otevřeným kanálem dochází v průběhu zlomků milisekund k lavinovitému selektivnímu průniku iontů membránou ve směru koncentračního a elektrického gradientu.

V případě elektrického (napětového) ovládní kanálu vyvolává změněný potenciál změnu prostorové orientace specifické bílkoviny (tzv. iontového hradla se senzorem elektrických změn) a dojde k otevření iontového kanálu. Podle iontů, které v největším množství pronikají tímto typem otevřeného iontového kanálu, hovoříme např. o K^+ kanálech, Na^+ kanálech apod.

Druhým způsobem otevírání kanálů je otevírání kanálu pod vli-

vem chemických látek, např. neurotransmiterů na postsynaptické membráně. Receptory na postsynaptické membráně např. mají dvě části. První část zachycuje neurotransmiter a druhá obsahuje iontový kanál, který pod vlivem navázaného neurotransmiteru mění tvar i velikost a umožňuje selektivní průnik iontů přes membránu. Podle látky, která zpravidla tímto způsobem otevírá kanál, hovoříme např. o acetylcholinovém kanálu, noradrenalinovém kanálu apod.

Pozn.: Některé kanály mohou být OVLÁDANÉ NAPĚTÍM I CHEMICKY a jsou známé rovněž KANÁLY STÁLE OTEVŘENÉ. Kromě toho existují iontové KANÁLY OVLÁDANÉ MECHANICKY – připojené na struktury cytoskeletu. Jsou součástí např. receptorových buněk – kanály otevírají mechanické podněty, které ohýbají vlásky specifických buněk (viz vestibulární systém – 12.3).

V membránách téměř všech buněk, tj. také neuronů, je **SODÍKO-DRASLÍKOVÁ PUMPA** (enzym přenašeč, $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{ATPasa}$). Pumpa při spotřebě ATP, potřebného k aktivaci (fosforylaci) enzymu a v přítomnosti Mg^{2+} iontů zpravidla během jednoho cyklu transportuje 3 ionty Na^+ z buňky a současně 2 ionty K^+ dovnitř buňky, ale může pracovat i v jiných režimech, např. 1:1 nebo 1:2 (Na:K). Aktivita pumpy je regulována vnitřní koncentrací Na^+ . Přibližně při koncentraci 10 mmol Na^+ /l (uvnitř buňky) je pumpa neaktivní. Sodíko–draslíková pumpa se podílí na udržování klidového membránového potenciálu buněk, tj. na zajišťování klidového nerovnoměr-

ného rozložení iontů. Pumpa (tj. jedna přenašečová struktura) při maximální činnosti transportuje průměrně až 200 iontů Na^+ a 130 iontů K^+ za sekundu.

Většina neuronů obsahuje 100 – 200 sodíko–draslíkových pump na jednom mikrometru čtverečním biomembrány, ale také až 2000. Tzn., že jeden malý neuron může obsahovat až 1 milion pump. Na 1 mm^2 by mohlo být až 200 miliónů těchto struktur (sodíko–draslíkových pump).

Enzym sodíko–draslíkové pumpy je možné zablokovat, např. ouabainem (strofantinem G).

10.2.3 Prahový podnět a prahový potenciál

PODNĚTEM označujeme změnu (změny) uvnitř nebo vně organismu, která působí na buňky. V této kapitole nás zajímá především vliv na buňky nervové, receptory (senzory), popř. i buňky svalové.

O účinnosti podnětu rozhoduje:

- **MODALITA**

- **A KVALITA PODNĚTU**

- **MODALITA** je možný způsob, jakým vnímáme podněty specializovanými receptory (např. chemoreceptory, mechanoreceptory, tyčinky a čípky sítnice apod.). Základní modalitty vznikaly v průběhu fylogenetického vývoje a odpovídají možnému způsobu vnímání různými smysly, tj. počet základních modalit přibližně odpovídá počtu smys-

lů. Člověk však nemá jen pět smyslů (viz kapitola 12).

- **KVALITU PODNĚTU** rozlišujeme v rámci jedné určité modality, např. u modality sluchu rozlišujeme tóny, u modality čichu různé vůně apod.
- **KVANTITA A INTENZITA PODNĚTU** rozhoduje o tom, zda neuron (nebo modifikovaná receptorová buňka) bude nebo nebude na podnět reagovat. Při plynulých změnách nemusí dojít k očekávané reakci neuronu.
- **DÉLKA TRVÁNÍ PODNĚTU** má význam zejména při slabších podnětech. Čím slabší podnět působí, tím déle musí působit než vyvolá odpověď.

Podněty, působící na neuron, vyvolávají změny klidového membránového potenciálu. **Velikost klidového membránového potenciálu se pozvolna nebo stupňovitě mění** a teprve při určitém **PRAHOVÉM PODNĚTU** vzniká nový typ odpovědi, tzv. **akční potenciál**. Hodnotu membránového potenciálu, kdy vzniká akční potenciál, nazýváme **PRAHOVÝ POTENCIÁL**. Velikost prahového potenciálu je zpravidla o **+5 mV až +20 mV větší než klidový membránový potenciál**.

Podněty nižší intenzity než prahový podnět se nazývají podprahové podněty (v souladu s tím používáme pojem **PODPRAHOVÉ POTENCIÁLY**). Obdobně nadprahový podnět je silnější než prahový podnět a pro hodnoty membránového potenciálu používáme pojmu **NADPRAHOVÝ POTENCIÁL**.

*Pozn.: **DEPOLARIZACÍ** rozumíme zvyšování hodnoty membránového potenciálu (např. z minus 80 mV na hodnotu minus 70 mV). Vzruch pak může být vyvolán slabším podnětem, neboť se hodnota membránového potenciálu přibližuje prahovému potenciálu. Opačný proces označujeme termínem **REPOLARIZACE**, zejména ve smyslu návratu do klidového stavu.*

HYPERPOLARIZACÍ označujeme naopak snižování hodnoty membránového potenciálu na hodnotu matematicky nižší (např. z minus 80 mV na minus 90 mV). Jestliže pro vznik vzruchu postačuje např. hodnota minus 60 mV, znamená hyperpolarizace oddálení vzniku vzruchu (při stejně silném podnětu) nebo také jinak, že pro vznik vzruchu je třeba silnější podnět. K hyperpolarizaci může dojít např. transportem K^+ iontů ven z buňky a Cl^- iontů dovnitř buňky.

10.2.4 Akční potenciál

Při dosažení prahového podnětu vzniká **VZRUCH**. V daném místě biomembrány se velikost membránového potenciálu (napětí) prudce změní až na hodnotu přibližně +30 mV (+40 mV). V čase zlomků milisekund dojde k přesunu iontů Na^+ (viz dále) přes biomembránu a změně její polarity. Elektrickým projevem šířícího se vzruchu v daném místě axonu je **AKČNÍ POTENCIÁL** (hrotový potenciál, hrot, spike).

Hypotézu o pohybu iontů při depolarizaci membrány neuronu a vzniku akčního potenciálu vyslovili ve 40. le-

tech A.L.Hodgkin, A.F.Huxley (Nobelova cena, 1963).

Děje – probíhající při podráždění nervové buňky prahovým podnětem – **na povrchové biomembráně axonu nervové buňky a v jejím bezprostředním okolí, lze shrnout do následujících bodů:**

1. Dojde k podráždění neuronu prahovým podnětem

2. Prahový podnět vyvolá otevření dostatečného počtu Na^+ kanálů a významné množství Na^+ iontů pronikne do buňky (propustnost membrány se pro ionty Na^+ zvyšuje až 600 krát). Krátkodobá lokální **DEPOLARIZACE** membrány dosáhne spouštěcí úrovně – a polarita membrány se náhle obrátí (např. z mínus 55 mV na plus 30 mV) – tzv. **TRANSPOLARIZACE**. Vzniklá změna (= **AKČNÍ POTENCIÁL**, vzruch) postupuje po axonu až na jeho konec. *Pozn.: Pohyb akčního potenciálu po axonu (změny na povrchu axonu) lze zjednodušeně přirovnat k prstenu, který stahujeme z prstu.*

3. V místě membrány za akčním potenciálem se otvírají K^+ kanály; pohyb iontů K^+ přes membránu ven z buňky napomáhá návratu membrány do klidového stavu (se záporným nábojem uvnitř)

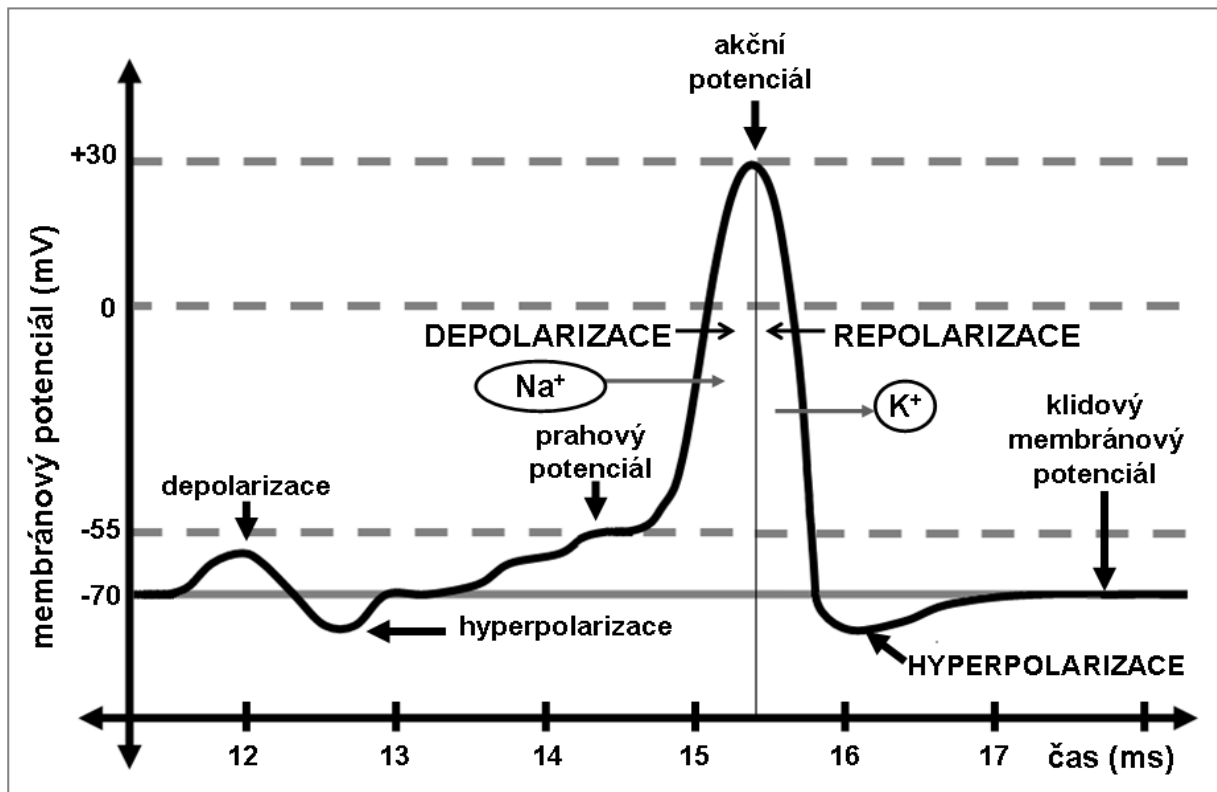
4. Membrána je uváděna do původního klidového stavu činností sodíko–draslíkových pump

Děje, spojené s návratem do klidového stavu, označujeme pojmem **REPOLARIZACE**. Sodíko–draslíková

pumpa není nutná a nehraje roli při vlastním průběhu akčního potenciálu, ale bez sodíko–draslíkových pump by po určité době nevznikaly nové akční potenciály, neboť by nebyl udržován potřebný iontový gradient.

Pozn.: Zastoupení iontů se při výše uvedených dějích mění zejména v okolí biomembrány, vzniká pohyb iontů především podél biomembrány a mnohem méně uvnitř axonu nebo ve větší vzdálenosti vně.

Biofyzika vysvětluje **ŠÍŘENÍ (VEDENÍ) AKČNÍHO POTENCIÁLU** z místa podráždění mechanismem tzv. **MÍSTNÍCH PROUDŮ**. V místě podráždění dochází ke změně polarity části biomembrány. Výsledkem této změny je nejen změna rozdílu potenciálů mezi vnitřkem a vnějškem buňky, **ale současně také rozdíl potenciálů (na povrchu i uvnitř buňky pod biomembránou) mezi podrážděným a nepodrážděným místem biomembrány**, který vede ke vzniku místních proudů. Místní proud má dráždivé účinky na sousední element membrány. Při dosažení prahového podnětu vzniká akční potenciál v tomto sousedním elementu (úseku) biomembrány a celý proces se opakuje v tomto místě. **Mechanismem místních proudů se takto šíří akční potenciál po biomembránách nervového (a také svalového) vlákna bez tlumení.**



Obr. č. 22: Schéma průběhu některých změn v daném úseku membrány neuronu

Rychlost vedení vzruchů

Ve fylogenezi známe dva vývojové trendy, které urychlují vedení vzruchu po biomembránách. **Prvním trendem je zvětšování průměru nervového vlákna.** Čím je průměr nervového vlákna větší, tím rychleji je vzruch veden. U většiny kroužkoců, měkkýšů a členovců existují tzv. **OBŘÍ NERVOVÁ VLÁKNA**, která mají u hlavonožců průměr až 1 mm a slouží k rychlejšímu vedení AP do svalů. Rovněž informace k vykonání únikových pohybů korýšů (např. pohyby ocasní ploutvičky raků) přenášejí obří axony.

Druhým vývojovým trendem je MYELINIZACE, kdy činností Schwannových buněk nebo oligodendroglíí vzniká na axonech myelinová pochva tvořená myelinem. Myelin je

složitá směs lipidů (značný obsah fosfolipidů) a bílkovin (cca 20 %), má dobré izolační vlastnosti a je elektricky nevodivý. **MYELINOVÁ POCHVA** zrychluje a z hospodárňuje vedení vzruchů v periferních nervech a CNS.

Na **nemyelinizovaných vláknkách** dochází při podráždění prahovým podnětem vždy k ovlivňování nejbližšího okolí místa podráždění. Proud běží vždy nejprve do nejbližšího okolí podrážděné části membrány nervového vlákna a teprve potom se šíří na další nejbližší místo. Jestliže bychom např. přirovnali šíření podráždění po nemyelinizovaném nervovém vláknku k běhu po schodech, museli bychom říci, že "podráždění na nemyelinizovaném vláknku musí každou nohou došlápnout vždy na každý schod" v přesném a neměnném pořadí, což vyžaduje určitý čas.

U **MYELINIZOVANÝCH VLÁKEN** přechází proud pouze mezi Ranvierovými zářezy a k depolarizacím (stejně tak i k polarizaci membrány) může na myelinizovaných vláknech docházet pouze v Ranvierových zářezích. Použijeme-li přirovnání k běhu po schodech je možné říci, že "podráždění může a současně musí na myelinizovaném vlákně došlapovat jen např. na každý 4. schod". To znamená, že se vzruch na myelinizovaných vláknech přesunuje skokem z jednoho Ranvierova zářezu do druhého (tzv. **SALTA-TORNÍ ŠÍŘENÍ VZRUCHU**, saltační vedení podráždění, z lat. saltare – skákat) a jeho šíření je přibližně desetkrát rychlejší než na nemyelinizovaných vláknech. V CNS připadá asi 60 % nervových vláken na myelinizované axony a přibližně 40 % na axony bezmyelinové. Rovněž pro myelinizované i nemyelinizované axony člověka platí, že **rychlost přenosu podráždění se zvyšuje se zvyšováním průměru nervových vláken** (větší průřez axonu má nižší vnitřní odpor).

Na jemných nemyelinizovaných (bezmyelinových) vláknech činí rychlost vedení podráždění 0,5 až 15 m/s. Rychlost vedení podráždění po myelinizovaných axonech je až 120 (150) metrů za sekundu, tj. 432 (540) km/h, např. axony tr. spinocerebellaris posterior. V elektrickém kabelu probíhá pohyb elektronů (nikoliv iontů) rychlostí přibližně 300 000 kilometrů za sekundu. Rychlost nervových drah je tedy nepoměrně pomalejší, přesto i rychlost 120 m za sekundu znamená, že nervová informace z hlavy k prstům nohy

dorazí asi za 16 milisekund (tj. 0,016 s).

Podstata kódování informací na axonu

Neuron reaguje na odpovídající prahový potenciál vznikem vzruchu podle zákona **"VŠE NEBO NIC"**. To znamená, není-li dosaženo prahového potenciálu, vzruch nevzniká vůbec a dochází pouze k lokálním změnám. Je-li dosaženo potřebné depolarizace, vzniká vzruch, který se šíří až na konec axonu. Současně platí, že akční potenciál má při svém šíření po celém axonu stále stejnou měřitelnou velikost – depolarizační vlna má stále stejnou velikost. Velikost amplitudy jednoho akčního potenciálu je většinou 110 mV až 120 mV (tj. změna např. z -80 mV na +30 mV) v daném místě povrchové biomembrány axonu.

Po axonech tedy neprobíhají malé a velké, menší a větší akční potenciály. Informace, které akční potenciály přenášejí, nemohou tedy být kódovány velikostí potenciálů. Jak bylo zjištěno, jsou informace kódovány počtem a frekvencí akčních potenciálů (tj. sledem akčních potenciálů a různě velkými pauzami). Vzniká tak **binární kód**, odpovídající např. dvojkové soustavě v matematice.

Zjednodušeně vyjádřeno, je možné v daném mikročase v určitém úseku axonu změřit akční potenciál (tj. pouze jeden ze dvojice možných stavů) nebo klidový membránový potenciál (tj. druhý a žádný další ze dvou možných stavů). Daným mikročasem rozumíme délku trvání akčního potenciálu. Tato

délka je přibližně 0,4 ms až 2,0 milisekundy. Pro většinu akčních potenciálů pak méně než jedna milisekunda.

stav, zjištěný v daném úseku axonu, v daném mikročase	matematické vyjádření (binární kód)
akční potenciál	1
akční potenciál	1
klidový potenciál	0
klidový potenciál	0
klidový potenciál	0
akční potenciál	1
klidový potenciál	0
akční potenciál	1

Tab. č. 6: Způsob „binárního kódování“ nervových informací na axonech

Refrakterní periody

Nový akční potenciál může proběhnout po témže axonu až po určitém čase (ve kterém probíhají procesy návratu struktur do klidového stavu). Rozlišujeme absolutní a relativní refrakterní periody (fáze).

ABSOLUTNÍ REFRAKTERNÍ PERIODA je časový interval trvající přibližně 1 milisekundu (0,5 před a 0,5 po akčním potenciálu), ve kterém není možné ani nadprahovým podnětem vyvolat nový akční potenciál, protože nedošlo ani částečně k potřebnému obnovení klidového stavu.

RELATIVNÍ REFRAKTERNÍ PERIODA je časový interval o velikosti přibližně do pěti až deseti milisekund, ve kterém nový akční potenciál vyvolá pouze nadprahový podnět.

Jestliže by pro axon platilo, že jeho relativní refrakterní perioda je 10 ms, mohlo by po něm proběhnout

až 100 akčních potenciálů za sekundu. U savců může v přirozených podmínkách probíhat po axonu 150 až 180 vzruchů za sekundu.

Pozn. Pro srdeční sval jsou používány termíny s obdobným významem: absolutní refrakterní fáze – ARF a relativní refrakterní váze – RRF.

10.2.5 Vzestupné a sestupné neurony a interneurony

VZESTUPNÉ (AFERENTNÍ, ASCENDENTNÍ) NEURONY vedou akční potenciály z receptorů do CNS – jinak také **SENZITIVNÍ (SMYSLOVÉ) NEURONY**. Všechny smyslové neurony jsou unipolární, jejich buňková těla leží v gangliích mimo CNS. Informace jsou vedeny z receptorů směrem k tělu neuronu **periferním výběžkem** (míjejí tělo neuronu) a pokračují **centrálním výběžkem** (odpovídá definici axonu) do CNS (oba výběžky tedy fungují jako jeden a tělo neuronu leží mírně stranou). Aferentní vlákna, která vedou do CNS vzruchy teploty, tlaku a bolesti ze všech částí organismu, se označují pojmem **SENZITIVNÍ VLÁKNA. VLÁKNA SENZORICKÁ** vedou vzruchy ze specializovaných smyslových orgánů (chuti, sluchu, zraku apod.). *Podrobněji viz nervové dráhy, kapitola 11.*

Na jedno aferentní nervové vlákno je zpravidla současně napojeno 1 až 200 receptorů a celý komplex nazýváme tzv. **SENZORICKOU (SENZITIVNÍ) JEDNOTKOU**.

SESTUPNÉ (DESCENDENTNÍ, EFERENTNÍ) NEURONY vedou AP z CNS k efektorům. Eferentní neurony jsou multipolární. Vlákná (axony) eferentních neuronů rozdělujeme na **motorická a vegetativní**:

- **MOTORICKÁ VLÁKNA** jsou axony motoneuronů mozku a míchy, vedoucí k příčně pruhovaným svalům. Vlákná míšních motorických neuronů nejsou přerušena a procházejí až přímo k inervovaným příčně pruhovaným svalům. Jedno eferentní nervové vlákno inervuje 5 – 1000 svalových vláken a celý komplex představuje tzv. **MOTORICKOU JEDNOTKU**.
- **VEGETATIVNÍ VLÁKNA** (vlákna autonomní) vedou AP z CNS do hladkých svalů, srdečního svalu a do žláz. Vegetativní dráhy se skládají alespoň ze dvou neuronů (pregangliového a postgangliového). Nervová vlákna, vedoucí z centra ke žlázám, bývají označována jako sekreční.

Spojení mozku a míchy s tkáněmi celého těla zajišťují **PERIFERNÍ (OBVODOVÁ) VLÁKNA**.

INTERNEURONY (ASOCIAČNÍ NEURONY, PŘIDRUŽENÉ NEURONY) zajišťují spojení mezi neurony navzájem – výhradně v CNS. Jsou unipolární. Je uváděno, že tvoří 97 až 99,98 % všech neuronů (např. v lidském mozku). Se vzrůstající složitostí nervových pochodů se zvyšuje počet interneuronů, které se pochodu účastní.

10.3 Glie

GLIE (PODPŮRNÉ BUŇKY, neurogliové buňky) mají menší velikost než neurony, dělí se po celý život jedince a v CNS člověka je jich přibližně desetkrát více než neuronů.

Glie se přímo neúčastní vedení vzruchů, ale vykazují membránový potenciál jako neurony a **zajišťují řadu důležitých funkcí**:

- vytvářejí **mechanickou oporu** v nervové tkáni
- zajišťují **tvorbu myelinu** (myelinogeneze)
- mají **vyživovací (nutritivní) úlohu**
- **účastní se růstu, regenerace (i degenerace) výběžků neuronů**
- **účastní se exkrece** – vzhledem k tomu, že se v nervové tkáni nevyskytují lymfatické cévy (výjimkou jsou periferní nervy)
- **ovlivňují rozmístění (zastoupení) iontů** v nervové tkáni
- některé gliové buňky **fagocytují**

Ke **gliovým buňkám** řadíme v **periferních nervech**:

- **SCHWANNOVY BUŇKY**, vytvářejí Schwannovy pochvy a myelin na myelinizovaných axonech
- **SPECIALIZOVANÉ SCHWANNOVY BUŇKY**, tzv. **SATELITNÍ BUŇKY** (amficyty), na povrchu těl senzitivních unipolárních neuronů a nervových ganglií, obklopují těla nervových buněk jako satelity na oběžné dráze. Ovlivňují metabolické procesy gangliových buněk a netvoří myelin.

V centrálním nervovém systému rozlišujeme neuroglie a mikroglie.

10.3.1 Neuroglie

NEUROGLIE jsou ektodermového původu, vyvíjejí se ze spongioblastů přibližně od 3. měsíce nitroděložního života. Neuroglie jsou rozvětvené buňky, rozmístěné ve tkáni centrálního nervstva. Jsou považovány za hlavní kostru (zejména tzv. **neuronové sítě**) nervové tkáně. Mezi neuroglie řadíme **EPENDYMOVÉ BUŇKY, ASTROCYTY** a **OLIGODENDROGLIE**.

EPENDYMOVÉ BUŇKY (epitellové buňky choroideálních plexů, ependym, ependymální buňky) vystylají dutiny mozkových komor (jsou epiteliálně uspořádané), podílejí se na tvorbě mozkomíšního moku a svými dlouhými klky a řasinkami napomáhají pohybu mozkomíšního moku. Některé jejich funkce jsou podobné funkcím astrocytů.

ASTROCYTY (astroglie, makroglie) jsou rozvětvené hvězdicovité buňky, které pokrývají částí svých výběžků povrch nervových buněk a jinými výběžky mohou pokrývat až 80 % plochy kapilár. Mezi zakončením glie a neuronem je mezera asi 20 nm (mezi glií a kapilárou 30 – 50 nm). Astrocyty čerpají živiny z kapilár krve, zásobují jimi neurony, regulují zastoupení iontů v nervové tkáni a podílejí se na hematoencefalické bariéře a na zpětném vychytávání a recyklaci neurotransmiterů. Některé výběžky astro-

cytů se dotýkají navzájem a tvoří strukturu podobnou síti, která vyplňuje mezibuněčné prostory. Do této sítě jsou vloženy ostatní části nervové tkáně. Astrocyty převažují v šedé hmotě míchy a mohou komunikovat s neurony prostřednictvím chemických látek.

OLIGODENDROGLIE (OLIGODENDROCYTY) napomáhají metabolismu neuronů, obklopují těla některých nervových buněk a určité úseky axonů – zajišťují na axonech v CNS tvorbu myelinové pochvy (oligodendroglie převažují v bílé hmotě míchy a mají méně výběžků než astrocyty).

10.3.2 Mikroglie

MIKROGLIE (mikrocyty, mezo- glie, Hortegovy glie) jsou pohyblivé buňky mezodermového původu v nervové tkáni odvozené od monocytů – jsou **schopné fagocytózy**. V ontogenezi se objevují v době, kdy mezi neurony prorůstají cévy. Ve větším počtu až na konci nitroděložního života. Mikroglie se aktivují poškozením nervové tkáně, fagocytují poškozené části nervové tkáně a vyplňují poškozená místa (gliová jizva).

10.4 Synapse

Pojem synapse zavedl sir Charles Scott Sherrington již v r. 1897.

SYNAPSE zajišťují funkční spojení mezi neurony v nervové tkáni, popř. i mezi dvěma buňkami, z nichž jen jedna je neuron (např. nervosvalo-

vé spojení). V synapsích se přenášejí „elektrické“ informace – obsažené ve sledu akčních potenciálů a mezer – na další buňku. Počet synapsí v jednom reflexním oblouku je od jedné do několika set.

Přenos vzruchů může v synapsi probíhat přímo – bez přispění neurotransmiteru, tzv. **ELEKTRICKÁ SYNAPSE** (viz dále 10.4.1) – u člověka příležitostně. Elektrické synapse a také **SMÍŠENÉ SYNAPSE** s možností elektrického a chemického přenosu informací jsou typické především pro nižší obratlovce, např. ryby.

U vyšších obratlovců a u člověka jsou nejčastějším typem **CHEMICKÉ SYNAPSE** – viz dále 10.4.2), ve kterých přenos vzruchu přes synaptickou štěrbinu zajišťují chemické molekuly neurotransmiteru.

V každé synapsi dochází ke zpomalování přenosu vzruchů. Čím více synapsí převádí informace, tím je rychlost přenosu pomalejší. Zpoždění, **SYNAPTICKÉ ZDRŽENÍ**, v místě synapse při převádění vzruchu je menší u elektrických synapsí (např. u raka je zpoždění v místě spojení jen 0,05 ms, kdežto v případě chemických synapsí je to přibližně 0,3 ms, ale i 2 ms). Odpověď na podnět při monosynaptických reflexech se projeví po 0,6 – 0,9 ms, což ukazuje, že přenos skutečně probíhá zpravidla přes jednu synapsi.

10.4.1 Elektrické synapse

ELEKTRICKÁ SYNAPSE označuje funkční spojení mezi dvěma neurony – umožňuje přímé vedení vzruchu. Informace přecházejí z jedné buňky na druhou bez působení mediátorů. Tento přenos je možný vzhledem k tomu, že mezi povrchovými membránami buněk je mezibuněčný prostor nejvýše 2 – 3 nm a neurony jsou navíc často i přímo spojeny kanálky, ve kterých dochází ke splývání cytoplazmy buněk (typ buněčného spojení gap junction). Elektrické synapse spojují např. neurony s obřími axony, které ovládají únikové pohyby korýšů. Rovněž u některých ryb byly v mozku zjištěny elektrické synapse – jako součást motorických drah, které ovládají únikové pohyby ocasní ploutve. Celkově jsou mnohem častější chemické synapse. Přímé „elektrické“ spoje existují např. také mezi buňkami srdečního svalu, tzv. **interkalární disky**, které převádějí informace ke kontrakcím přímo (přímým kontaktem) z jedné buňky srdečního svalu na sousední.

10.4.2 Chemické synapse

Chemické synapse jsou vysoce specializované struktury v nervové tkáni, které převážně zajišťují přenos informací (přenos akčních potenciálů) mezi povrchovými cytoplazmatickými membránami dvou neuronů (presynaptickým a postsynaptickým) nebo i mezi membránami dvou buněk, z nichž jen jedna je neuron.

V místě synapse je zakončení axonu presynaptického neuronu rozší-

řené v **SYNAPTICKÝ KNOFLÍK** (terminální buton, synaptický uzlík) a je přiloženo k membráně postsynaptického neuronu, zpravidla k dendritickému trnu. Mezi membránami obou neuronů v místě synapse je **SYNAPTICKÁ ŠTĚRBINA** (intersynaptická štěrbin) o velikosti 15 – 20 nm (v případě nervosvalové ploténky až 50 nm).

Jestliže do synaptického knoflíku axonem dorazí odpovídající informace v podobě akčních potenciálů:

1. otvírají se napětově ovládané Ca^{2+} kanály, ionty Ca^{2+} vstupují dovnitř synaptických knoflíků a iniciují pohyb váčku s **NEUROTRANSMITERY** k presynaptické membráně
2. neurotransmitter se vylévá **exocytózou** do synaptické štěrbin
3. molekuly neurotransmiteru **difúzně překonávají synaptickou štěrbinu a navazují se na specifické membránové receptory** na postsynaptické membráně
4. **na subsynaptické membráně postsynaptického neuronu se otevírají (chemicky ovládané) iontové kanály – přenášená informace mění aktivitu postsynaptického neuronu**

*Pozn.: Synapse, ve kterých je neurotransmiterem acetylcholin, se označují jako **CHOLINERGNÍ** se dvěma typy cholinergních receptorů pro acetylcholin (nikotinové a muskarinové)*

*Podobně, je-li neurotransmiterem noradrenalin, hovoříme o **ADRENERGNÍCH SYNAPSÍCH** s adrenergními receptory α_1 , α_2 , β_1 , β_2 -receptory.*

*Podle místa spojení rozlišujeme **SYNAPSE AXODENDRITICKÉ**, které přenášejí informace z axonu presynaptického neuronu na dendrit a **SYNAPSE AXOSOMATICKÉ**, přenášející informace z axonu na tělo postsynaptického neuronu. Známe jsou i (presynaptické) **SYNAPSE AXOAXONÁLNÍ**, viz dále (např. s inhibičním vlivem). V těchto případech je zakončení jednoho axonu synapticky připojeno přímo na jiný axon (před synapsí) atp.*

V případě, že je neurotransmiterem acetylcholin, otevírají se v postsynaptické membráně iontové kanály přímo jeho vlivem. Jestliže je neurotransmiterem noradrenalin, dochází (po jeho navázání na receptory) nejprve k tvorbě cAMP a teprve prostřednictvím cAMP dojde k otevření iontových kanálů (podobně jako u nesteroidních hormonů při humorálních regulacích).

Otevřenými iontovými kanály v postsynaptické membráně proudí ionty ve směru koncentračních a elektrických gradientů. Na postsynaptické membráně vzniká měřitelná změna membránového potenciálu, vyvolaná změněným rozložením iontů vně a uvnitř buňky. Velikost této změny je při jednom vzruchu 2 – 4 mV a označujeme ji jako **POSTSYNAPTICKÝ POTENCIÁL (PSP)**. Vliv jednotlivých PSP se v jednom neuronu sčítá (dochází k sumaci PSP). Rozlišujeme **PROSTOROVOU SUMACI** a **ČASOVOU SUMACI**.

Dochází-li k **prostorové sumaci**, znamená to, že se v jednom okamžiku na jednom neuronu sčítá vliv PSP z více synapsí (často přicházejících i z různých neuronů). Při **časové sumaci** dochází ke sčítání vlivu něko-

lika AP, které přicházejí bezprostředně za sebou do jedné synapse.

Vliv PSP na postsynaptický neuron může být:

- **excitační, tzv. excitační postsynaptický potenciál, EPSP**
- **inhibiční, tzv. inhibiční postsynaptický potenciál, IPSP**

Při **excitačním ovlivnění** postsynaptické membrány dochází k depolarizaci. Napětí se změní o + 2 mV až + 4 mV, tj. klidová hodnota např. minus 70 mV se změní na minus 68 mV až minus 66 mV. Jestliže je pro vznik AP potřebná změna o + 5 mV až + 20 mV, je zřejmé, že ke vzniku AP může dojít až při současném působení (sumaci) několika EPSP. Jednotlivý EPSP působí tedy pouze podprahově, ale vzhledem ke skutečnosti, že se pod jeho vlivem přiblíží práh nutný pro vznik AP, usnadňuje vybavení vzruchu (usnadnění = **FACILITACE**). Synapse, ve kterých dochází k EPSP, označujeme jako **EXCITAČNÍ (BUDIVÉ) SYNAPSE**. Excitace vyvolávají např. acetylcholin, noradrenalin, serotonin apod.

V **případě inhibičního ovlivnění** dochází k hyperpolarizaci subsynaptické membrány (tj. klidová hodnota potenciálu se např. změní z minus 70 mV na minus 74 mV). Z této skutečnosti a předcházejícího odstavce vyplývá, že se možnost vzniku AP snižuje. Synapse, ve kterých dochází k IPSP, označujeme jako **INHIBIČNÍ (TLUMIVÉ) SYNAPSE**.

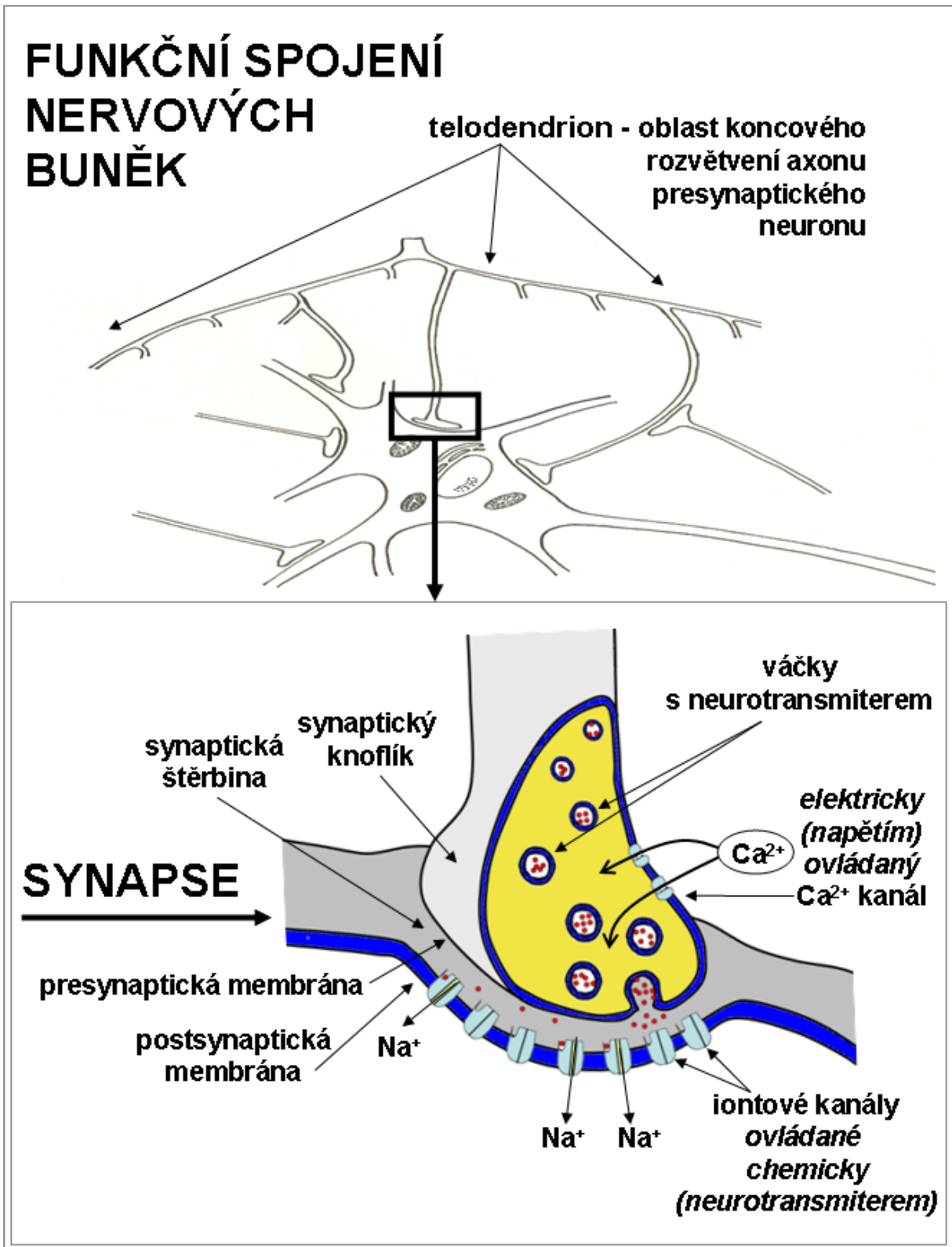
Inhibice rozlišujeme periferní a centrální. PERIFERNÍ INHIBICE existují mezi eferentním neuronem a efektořem (např. zakončení vláken parasymptiku a buněk srdečního svalu, aktivita parasymptiku tlumí srdeční činnost). **CENTRÁLNÍ INHIBICE** existují v synapsích na zakončeních interneuronů v centrálním nervstvu (např. **Renshawovy buňky**).

Zvláštním případem centrálního inhibičního vlivu je **presynaptická inhibice** (např. axo-axonální synapse v míše), kdy před synapsí axonu Ia-vláknů (z anulospirálního zakončení svalového vřetenka) a motoneuronu je na axon vláknů Ia napojeno zakončení jiného axonu interneuronu s inhibičním vlivem.

Neurotransmitterem interneuronů je např. kyselina 4-gamaaminomáselná (GABA). Receptory pro **GABA** jsou různé a na postsynaptické membráně jsou jimi v podstatě iontové kanály pro Cl^- , které se po navázání GABA otevírají a Cl^- pronikají přes postsynaptickou membránu do nitra postsynaptické buňky, což má za následek hyperpolarizaci postsynaptické membrány.

Na jednom neuronu je možné lokalizovat několik tisíc synapsí. Purkyňova buňka v mozečku mívá 150 000 až 200 000 synapsí. Středně velký neuron může vytvořit 1 000 až 10 000 synapsí. Z toho vyplývá, že na každý neuron nepřetržitě působí značný počet různých vlivů a informací, které neurony analyzují a "vyhodnocují". Tzn., že již na úrovni buňky jsou tříděny informace. Nepodstatné "slabé" informace nevyvolávají vznik AP na postsynaptickém neuronu, a proto přes syna-

pse a celou nervovou dráhu procházejí
pouze podstatné informace.



Obr. č. 23: Funkční spojení neuronů – synapse (upraveno podle různých zdrojů)

Pozn.: Z uvedeného textu by mělo být zřejmé, že na postsynaptickou membránu nepřechází z presynaptické membrány AP automaticky.

Výsledné ovlivnění postsynaptického neuronu a vznik AP na postsynaptickém neuronu závisí na součtu vlivů mnoha (100 a více současně nebo v těsném sledu za sebou působících) jednotlivých PSP.

10.4.3 Neurotransmitery a mediátory (messengers – poslové, „kurýrní spojky“)

MEDIÁTORY jsou specifické chemické látky, které funkčně ovlivňují buňky.

NEUROTRANSMITERY – **neuromediátory** jsou syntetizovány neurony a uvolňovány v synaptických spojích. Pokud k jejich syntéze nedochází v místě synapse, dostávají se do prostoru synaptického knoflíku axoplazmatickým transportem, který je podporován cytoskeletem buňky (*viz cytoskelet v kapitole 1*). Neurotransmitery jsou uvolňovány podle potřeby z váčků (vezikul) presynaptického neuronu do synaptické štěrbině a po jejím difúzním překonání působí cíleně na receptory membrány cílové buňky a předávají jí informace. Většina neurotransmiterů je v synaptické štěrbině (po předání informace) rychle (bleskově) degradována. Jejich včasná degradace je důležitá pro rychlé vedení informací a obnovení funkčního stavu nervových spojů. Je odhadováno, že např. jedna molekula acetylcholineste-

ráza může štěpit za jednu sekundu i více než 25 000 molekul acetylcholinu. Cholinesterázu produkuje presynaptický i postsynaptický neuron.

"Odpadní" produkty štěpení neurotransmiterů mohou být ze synaptické štěrbině neuronem opět vycytávány a využívány (po transportu zpět do těla neuronu) pro syntézu nových molekul.

Bylo zjištěno, že neurony, využívající určitý neurotransmitter (mediátor), je v mozku možno relativně snadno lokalizovat v určitých místech (tzn. nejsou náhodně rozptýleny). Obdobně byly zjištěny dráhy, ve kterých se uplatňuje v celém rozsahu jeden neurotransmitter).

Přehled důležitých látek, které se uplatňují jako neurotransmitery (mediátory):

A) Acetylcholin (ACH)

ACETYLCHOLIN (ACH) působí u bezobratlých i obratlovců excitačně i inhibičně. V těle člověka působí excitačně v CNS i v autonomním nervstvu (např. na zakončeních axonů neuronů parasimpatiku, pregangliových neuronů sympatiku, motoneuronů v nervosvalových ploténkách aj.). Způsobuje pronikání Na^+ iontů do buněk, čímž je vyvolána depolarizace jejich membrán. V centrálních synapsích působí acetylcholin prostřednictvím cyklického guanozinmonofosfátu (cGMP).

Acetylcholin je na postsynaptické membráně vázán specifickými receptory. Existují **dva typy acetylcholinových receptorů**. Jsou to **nikotinové**

a muskarinové receptory. **NIKOTINOVÉ RECEPTORY** (N–receptory) najdeme např. mezi pregangliovými a postgangliovými neurony a v nervo-svalové ploténce. Název receptoru souvisí se skutečností, že účinek ACH lze napodobit nikotinem (nízká koncentrace nikotinu stimuluje a vysoká inhibuje). Nikotinové receptory pro ACH není možné zablokovat atropinem. Lze je zablokovat např. alkaloidem kurare (např. v motorické ploténce) a jemu podobnými látkami. Účinek nikotinu se označuje pojmem nikotinový efekt. **MUSKARINOVÉ RECEPTORY** (M–receptory) existují např. v hladkých svalech, žlázách a v srdci obratlovců a reagují na ACH i na muskarin. Receptory muskarinového typu lze zablokovat např. atropinem. Účinek muskarinu se označuje jako muskarinový efekt.

Acetylcholin je syntetizován z cholinu a acetylCoA. Reakce je katalyzována enzymem cholinacetyltransferázou. Acetylcholin uvolněný z vezikul se velmi rychle rozkládá vlivem acetylcholinesterázy v synaptické štěrbině, na cholin a acetát (tj. kyselinu octovou). Část uvolněného cholinu je aktivním transportem dopravena zpět do neuronu a znovu využita pro tvorbu acetylcholinu. Acetát je přeměňován na acetylCoA.

Účinek ACH může být narušen např. inhibitory acetylcholinesterázy, kterými jsou i určité bojové chemické látky.

B) Monoaminy

Monoaminy (biogenní aminy) rozdělujeme na:

a) Katecholaminy

- **adrenalin (epinefrin)**
- **noradrenalin (norepinefrin)**
- **dopamin**

b) Indolalkylaminy

- **serotonin**

a) Katecholaminy

NORADRENALIN (NA) se uplatňuje jako neuromediátor většiny sympatických postgangliových zakončení, dále na zakončení axonů v mozkové kůře, limbickém systému, v hypothalamu, prodloužené míše a mozečku. Působí i jako neuromodulátor. Vysoká koncentrace byla zjištěna v šišince.

Noradrenalin je syntetizován také buňkami dřeně nadledvin. Tvoří 10–20 % hormonu dřeně nadledvin. **Noradrenalin působí na cílové buňky prostřednictvím 2. posla**, kterým je cAMP (popř. cGMP). Noradrenalin ovlivňuje koncentraci cAMP v buňce (tj. přeměnu buněčného ATP na cAMP aktivací adenylátcyklázy). Adrenalin uvádí organismus do stavu pohotovosti.

Nemyelinizovaná sympatická postgangliová vlákna tvoří na svých terminálních zakončeních komplex zduření (tzv. **VARIKOZITŮ**). V těchto místech je zvýšený počet váčků s NA, který se podle potřeby vylévá a ovlivňuje buňky v okolí varikozitu.

Pro NA existují **RECEPTORY ALFA** a **BETA**, které mohou být současně i v jedné synapsi. Při podráždění alfa receptorů dochází převážně k aktivaci (např. vasokonstrikce) a naopak při podráždění beta receptorů dochází převážně k inhibicím (např. vasodilataci).

Syntéza noradrenalinu v neuronu vychází z aminokyselin a byla již uvedena v kapitole 9. Aminokyseliny se dostávají z krevních kapilár do extracelulární tekutiny a dále do neuronu aktivním transportem. Enzym tyrosin-3-mono-oxygenáza (hydroxyláza) mění v přítomnosti kyslíku L-tyrosin na L-DOPA (3, 4-dihydroxyfenylalanin), který se enzymem dopadecarboxyláza mění na dopamin. Další enzym dopamin BETA-monooxygenáza, za účasti vitamínu C a kyslíku, mění dopamin na noradrenalin. Regulace je zajišťována koncentrací noradrenalinu, která ovlivňuje aktivitu hydroxylázy.

Většina uvolněného NA (až 80 %) je aktivně transportována zpět do nervového vlákna a opět použita nebo inaktivována na vnější membráně mitochondrie účinkem monoaminoxidázy (MAO). Volný noradrenalin je také odbouráván v buňkách efektorů periferního autonomního systému (např. v buňkách hladkých svalů). Třetí část NA je odváděna z místa působení krví.

ADRENALIN je také syntetizován ve dřeni nadledvin. Tvoří 80–90 % hormonu dřene nadledvin. Jako hormon napodobuje velkou část účinků sympatiku. Neurony, produkující adrenalin, jsou známé v menším počtu z CNS. Adrenalin udržuje bdělost

a oddaluje spánek. Jeho vliv byl již popsán (*viz také např. kapitola 9*). V synapsích se uplatňuje především noradrenalin. Rovněž rozlišujeme receptory alfa a beta.

DOPAMIN působí na cílové buňky rovněž prostřednictvím 2. posla a je přímým prekurzorem NA. S dopaminem (dihydroxyfenyletylaminem) se setkáváme ve středním mozku (např. v substantia nigra) i na axonech v předním mozku (limbický systém, basální ganglia). Dopamin např. usnadňuje průběh podmíněných únikových reflexů. Nedostatek dopaminu vyvolává Parkinsonovu nemoc („obrna třeslavá“).

Katecholaminy zajišťují transport glukózy do svalových buněk nezávisle na inzulínu, což má význam při stresu (*viz také kapitola 7*), kdy je inhibována produkce inzulínu.

b) Indolalkylaminy

SEROTONIN nebo jinak také enteramin (5-hydroxytryptamin) – působí na cílové buňky prostřednictvím druhého posla cAMP. Serotoninové neurony jsou v mozkovém kmeni, retikulární formaci, thalamu, hypothalamu, šišince a v plexus myentericus trávicí trubice. Serotonin má vasokonstrikční účinky a účastní se regulace teploty, zasahuje do průběhu **spánku** (jeho metabolity vyvolávají ospalost a spánek, v nadměrném množství naopak dlouhotrvající bdění). Serotonin a dopamin ovlivňují také pozornost a učení, ale i emoce.

Poruchy jejich syntézy mohou vyvolávat halucinace. Je známé, že ur-

čité halucinogenní látky se podobají svým vlivem i složením některým neurotransmiterům (např. LSD je podobné serotoninu).

Velké množství serotoninu je také v krevních destičkách a buňkách trávicího systému.

Serotonin je rovněž důležitým neuromediátorem bezobratlých.

C) Aminokyseliny

Aminokyseliny se jako neuromediátory uplatňují významně v CNS. Na periférii mají mnohem větší uplatnění ACH a NA.

a) aminokyseliny s budivým účinkem a z nich odvozené látky

a1) KYSELINA GLUTAMOVÁ (glutamát)

Má excitační vliv na synapsích v CNS. Na savcích neuronech vyvolává depolarizaci. Jsou známy nejméně tři podtypy jejích receptorů.

a2) KYSELINA ASPARAGOVÁ

Je známá svým excitačním vlivem v synapsích CNS (např. hypothalamus, mícha).

a3) HISTAMIN

Vzniká dekarboxylací aminokyseliny histidin. V receptorech bolesti má excitační účinky. Působí prostřednictvím cAMP. V hypothalamu tlumí spontánní aktivitu neuronů. Větší množství histaminu je i v hladké svalovině. *Více o histaminu – viz 9.9.5.*

b) aminokyseliny s tlumivým účinkem

b1) GABA, KYSELINA GAMA-AMINOMÁSELNÁ

(4-aminomáselná kyselina)

Je syntetizována z kyseliny glutamové až na místě působení. Je nejčastějším útlumovým neuromediátorem v CNS. Předpokládá se, že až jedna třetina synapsí v CNS člověka využívá této kyseliny jako neuromediátoru. Kyselina má tlumivý účinek v centrálních synapsích (*viz IPSP*) v kůře koncového mozku, mozečku a basálních gangliích. Receptory této kyseliny na postsynaptické (subsynaptické) membráně jsou součástí Cl^- kanálu, který selektivně propouští Cl^- .

b2) GLYCIN

Je inhibičním neuromediátorem interneuronů páteřní míchy, prodloužené míchy a mostu. Vyvolává hyperpolarizaci jako GABA.

D) Neuropeptidy

NEUROPEPTIDY jsou látky složené ze 2 – 14 zbytků aminokyselin. Uplatňují se jako neurotransmitery, neuromodulátory a také jako hormony. Jejich zařazování bývá různé a nejednotné a podle různých hledisek. Mezi neuropeptidy patří:

- **SUBSTANCE P** (látka P), polypeptid složený z 11 aminokyselin, působící ve střevech (pravděpodobně jako neuromediátor myenterického reflexu střev), hypothalamu,

substantia nigra, mostu, míše apod. V zadních míšních rozích se uplatňuje jako neuromediátor při přenosu informací o bolesti.

Pozn.: Substance P a jiné molekuly krátkých neuropeptidů jsou řazeny i do zvláštní skupiny tachykinů (dříve byly některé z nich popsány jako neurotransmitery).

- **TRH, GnRH** hypothalamu (viz dále 9.1.2)
- **ACTH, MSH, prolaktin (LTH)** adenohypofýzy (viz dále 9.1.3)
- **ADH a oxytocin** hypothalamu (viz dále 9.1.1)
- **inzulín, glukagon** (viz dále 9.7)
- **somatostatin, VIP, CCK, gastrin, bombesin, neurotenzin, motilin** (viz dále 9.9.1)
- **angiotenzin II** (viz dále 9.9.2)
- **β-ENDORFIN, ENKEFALINY** (viz dále E v této kapitole)
- **bradykinin** (viz dále 9.9.5)
- **epitermální růstový faktor**
- **interleukiny, interferony, thymosin** aj.

E) Neuromodulátory

NEUROMODULÁTORY regulují aktivitu neuronů, mění jejich citlivost k podnětům apod. Kromě již uvedených látek, řadíme mezi neuromodulátory především enkefaliny a endorfiny.

ENDORFINY a **ENKEFALINY** (endogenní morfíny) jsou chemicky také peptidy složené z 5 až 31 zbytků aminokyselin. Tyto látky byly izolovány z mozku (např. z limbického systému) a mají podobné účinky jako morfin, tj. potlačují bolest, ale také ovlivňují náladu a mají i jiné funkce. **NEURO-**

MODULÁTORY peptidové povahy ovlivňují např. aktivitu neurosekrečních neuronů.

EIKOSANOIDY (ikosanoidy) jsou biologicky aktivní látky, metabolity vzniklé oxidací mastných kyselin (především dvacetiuhlíkaté kyseliny arachidonové).

Patří mezi ně **prostaglandiny (PG)** objevené v lidském ejakulátu (prostatické tekutině), v mozku, v plících aj. Jejich deriváty jsou **tromboxany** a **prostacykliny**. Tyto látky byly izolovány rovněž z mozku (např. retikulární formace) i z míchy a ovlivňují např. centra koordinující sexuální chování. Mohou modulovat i jiné orgány (např. plíce) a ovlivňovat např. kontrakce hladkých svalů, žaludeční sekreční aktivitu, zvyšovat citlivost k bolesti, urychlovat hojení ran apod.

Pozn.: Jako neurotransmiter při přenosu paměťových stop aj. se uplatňuje také oxid dusnatý (NO).

Shrnující a kontrolní úlohy desáté kapitoly:

1) Uveďte alespoň jeden důsledek následujících poškození:

- A) přetětí axonu motoneuronu v levé horní končetině
- B) ztráta myelinové pochvy na konkrétním axonu
- C) znemožnění transportu látek nitrem axonu
- D) ireversibilní obsazení receptorů pro neurotransmiter na postsynaptické membráně postsynaptické buňky tělu cizí molekulou

2) Upravte následující výroky (škrtnutím nesprávných – nepravdivých – částí textu) tak, aby vznikly pravdivé výroky:

A) vznik klidového membránového potenciálu ovlivňují zejména ionty K^+ , NH_4^+ , HCO_3^- , Na^+ , Cl^- , OH^-

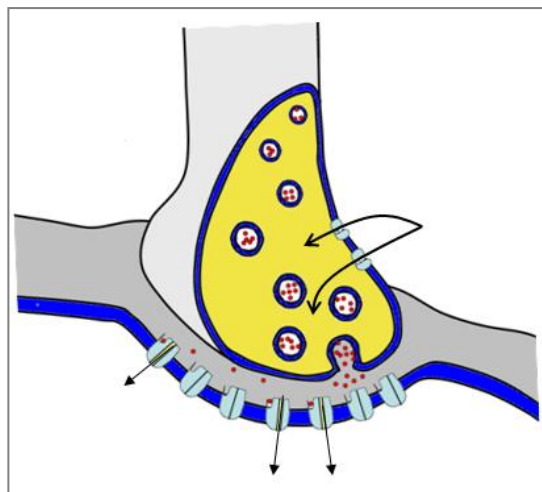
B) součástí membrány axonu (axolemy) NEJSOU: K^+ – kanály, F_0-F_1 komplexy, Na^+ – kanály, centrioly, Na^+-K^+ ATPasy, fosfolipidy

3) Vysvětlete pojmy „relativní refrakterní perioda membrány neuronu“, „absolutní refrakterní fáze srdečního svalu“, „refrakterní perioda ejakulace“.

4) Přerovnejte údaje v pravém sloupci tabulky tak, aby na jednom řádku tabulky byly pojmy, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

tabulka platí pro tělo člověka	
1) Schwannovy buňky	A) saltatorní šíření vzruchu
2) myelinizovaný axon	B) produkce myelinu v CNS
3) depolarizace	C) rychlost vedení vzruchu 2 m/s
4) oligodendroglie	D) přenos AP z buňky na buňku
5) ependymové buňky	E) průnik Na^+ do buňky
6) Ranvierovy zářezy	F) fagocytóza
7) počátek repolarizace	G) podíl na tvorbě mozkomíšního moku
8) Nemyelinizovaný axon	H) produkce myelinu v PNS
9) interkalární disk	I) rychlost vedení vzruchu 120 m/s
10) mikroglie	J) únik K^+ z buňky

5) Popište hlavní struktury chemické synapse a procesy, které na ní probíhají – podle následujícího obrázku:



6) Přerovnejte údaje v pravém sloupci tabulky tak, aby na jednom řádku tabulky byly pojmy, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

molekula (látka)	místo v těle člověka, ve kterém jsou molekuly uvolňovány do tělních tekutin (extracelulárně)
1) ADH	A) postgangliová zakončení sympatiku
2) HCl	B) adenohipofýza
3) acetylcholin	C) hlavní buňky žaludku
4) ACTH	D) místo sání parazita
5) surfaktanty	E) parietální buňky žaludku
6) noradrenalin	F) alveolární buňky
7) mozkomíšní mok	G) neurohipofýza
7) pepsinogeny	H) zakončení motoneuronů v nervosvalových motorických ploténkách
8) imunoglobuliny	I) ependymové buňky
9) hirudin	J) B-lymfocyty

7) Vysvětlete význam synapsí. Jaký je rozdíl mezi elektrickou a chemickou synapsí?

8) Vysvětlete následující pojmy z biochemického a fyziologického úhlu pohledu:

- aminokyselina
- peptidová vazba
- polypeptid
- esenciální aminokyselina
- proteinogenní aminokyselina
- neproteinogenní aminokyselina
- aminokyselina s budivým účinkem
- aminokyselina s tlumivým účinkem

9) Přerovnejte údaje v pravém sloupci tabulky tak, aby na jednom řádku tabulky byly pojmy, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

nervové vlákno v těle člověka	směr vedení AP
1) ascendentní senzitivní	A) vede z CNS – ke gangliím
2) motorické	B) vede do CNS ze smyslových orgánů
3) pregangliové vlákno sympatiku	C) vede do CNS z receptorových buněk
4) postgangliové vlákno sympatiku	C) vede z CNS ke svalovým buňkám kosterních svalů
5) axon (vlákno) interneuronu	E) spojuje neurony v CNS
6) senzorické	F) vede z ganglií ke žlázám nebo do hladké svalové tkáně

10) Vysvětlete následující pojmy z anatomického a fyziologického úhlu pohledu:

- A) multipolární neuron
- B) bipolární neuron
- C) unipolární neuron
- D) ascendentní neuron
- E) descendentní neuron
- F) interneuron

11

Fyziologie nervové soustavy a její funkční organizace

Přehled klíčových částí kapitoly:

11.1 Nervová soustava

11.2 Srovnávací fyziologie nervové soustavy

- ❖ 11.2.1 Nervová soustava bezobratlých (bezestranných)
- ❖ 11.2.2 Nervová soustava obratlovců

11.3 Ontogeneze nervové soustavy

11.4 Periferní část nervové soustavy

- ❖ 11.4.1 Nervová vlákna a periferní nervy
- ❖ 11.4.2 Organizace neuronů v nervové tkáni
- ❖ 11.4.3 Ganglia

11.5 Centrální nervový systém – mícha

- ❖ 11.5.1 Hřbetní mícha
- ❖ 11.5.2 Prodloužená mícha

11.6 Centrální nervový systém – mozek

- ❖ 11.6.1 Mozek – funkční uspořádání
- ❖ 11.6.2 Mozek – ontogenetický (a fylogenetický) úhel pohledu
- ❖ 11.6.3 Hlavní části mozku dospělého člověka
- ❖ 11.6.4 Mozkový kmen
- ❖ 11.6.5 Retikulární formace mozkového kmene
- ❖ 11.6.6 Most Varolův
- ❖ 11.6.7 Střední mozek
- ❖ 11.6.8 Mezimozek
- ❖ 11.6.9 Mozeček
- ❖ 11.6.10 Koncový mozek
- ❖ 11.6.11 Mozkové a míšní obaly a mozkomíšní mok

11.7 Vzestupné a sestupné nervové dráhy

- ❖ 11.7.1 Přehled hlavních vzestupných drah míchy
- ❖ 11.7.2 Senzitivní dráhy hlavových nervů
- ❖ 11.7.3 Sestupné systémy drah

11.8 Některá onemocnění a možná poškození nervového systému

Klíčové pojmy kapitoly:

- charakteristika CNS (centrální část nervové soustavy)
- charakteristika PNS (periferní část nervové soustavy)
- rozptýlená nervová soustava
- gangliová nervová soustava
- trubcovitá nervová soustava
- cefalizace a kortizace
- nervy
- vazivové obaly nervu
- konvergence a divergence
- neuronové okruhy
- ganglia
- páteřní a prodloužená mícha
- hlavové (mozkové) nervy
- mozek (encephalon)
- členění mozku z ontogenetického, funkčního a anatomického úhlu pohledu
- mozkový kmen
- vyšší nervové funkce
- retikulární formace
- retikulární aktivační systém
- most Varolův
- střední mozek (mesencephalon)
- čtverohrbolí
- motorická jádra středního mozku
- senzitivní jádra středního mozku
- mezimozek (diencephalon)
- metathalamus
- epithalamus
- hypothalamus
- jádra hypothalamu
- centrum řízení příjmu potravy
- hypofýza
- cerebellum
- pallium
- čichový mozek (rhinencephalon)
- corpus callosum
- limbický systém
- centrum odměny a trestu
- hippocampus
- basální ganglia
- corpus striatum
- mozková kůra
- gyrus centralis
- regio precentralis
- regio postcentralis
- dráhy komisurální, projekční a asociační
- centra řeči
- komplexní funkce hemisfér koncového mozku
- porovnání funkcí hemisfér koncového mozku
- mozkové a míšní obaly
- mozkomíšní mok
- ascendentní dráhy míchy
- somatický motorický systém
- posturální reflex
- motoneurony
- motorické centrum člověka
- soustava tektoretikulární
- soustava thalamostriatová
- somatotopická organizace
- motorické dráhy korové
- motorické dráhy kmenové
- okruhy basálních ganglií
- vegetativní systém
- sympatikus a parasympatikus
- truncus sympaticus
- pregangliová vlákna
- postgangliová vlákna
- varikozit
- onemocnění, poškozující nervový systém

11.1 Nervová soustava

Pojmem **NERVOVÁ SOUSTAVA** rozumíme všechny nervové buňky v těle živočicha a jejich vzájemné uspořádání spolu se všemi podpůrnými tkáněmi (např. gliové buňky apod.).

NERVOVÁ SOUSTAVA je **HLAVNÍ ŘÍDÍCÍ (REGULAČNÍ) JEDNOTKOU ORGANISMU**. Spolu s humorální soustavou zajišťuje integritu organismu jako celku. **Rozhodujícím centrem, integračním a kontrolním soustavou je mozek, který nepřetržitě:**

- **přijímá informace** (prostřednictvím receptorů) o stavu vnitřního a vnějšího prostředí organismu
- **analyzuje, zpracovává a vyhodnocuje přijímané informace**
- **vydává signály** a spouští mechanismy, které zajistí odpovídající reakci výkonných jednotek (tj. efektorů), kterými jsou např. svaly nebo žlázy. Zpětné vazby současně zajišťují, že se informace o výsledcích činnosti bezprostředně dostávají zpět do CNS
- **některé přijaté a zpracovávané informace se v centrální části nervového systému (CNS) ukládají do paměti.** Podstatné informace se ukládaly v průběhu fylogenetického vývoje, ukládají se také v průběhu ontogenetického vývoje a života jedince a mají, v případě podobné aktivity, vliv na nové reakce výkonných jednotek a celého organismu (tzn. projeví se např. změny v chování jedince)

Nervová soustava může zajišťovat výše uvedené funkce zejména proto, že její struktury mají **schopnost vytvářet a vést vzruchy v podobě akčních potenciálů**. Výběžky neuronů mohou růst – mají schopnost vytvářet nové a nové synapse a samotné neurony syntetizují řadu velmi specifických látek.

V průběhu fylogeneze docházelo k výrazné funkční diferenciaci samotných nervových buněk. Zejména se zkvalitnily možnosti šíření akčních potenciálů, zvyšoval se počet a kvalita receptorů a regulační mechanismy.

Rozvoj nervové soustavy výrazně ovlivnila bilaterální souměrnost těla a také soustředování smyslových orgánů v přední části těla. U živočichů s dvojstranně souměrným tělem **získávají postupně rozhodující význam ganglia** v přední (hlavové) části těla. Probíhá hierarchizace a centralizace struktur nervové tkáně. Vznikají **CENTRALIZOVANÉ nervové soustavy**.

Jednodušším typem centralizované nervové soustavy je **NERVOVÁ SOUSTAVA GANGLIOVÁ** (uzlinová). Uzliny gangliové nervové soustavy jsou v oblasti hlavy umístěné nad začátkem trávicí trubice (v dalších částech obvykle pod trávicí trubicí). Ze skupin ganglií v hlavové části těla (tzv. **mozkových uzlin**) se formuje **mozek**.

Pozn.: Značně komplikovanou strukturu i funkce plní mozkové uzliny zejména u hlavonožců a hmyzu, pro které se již používá pojmu mozek.

Rozsáhlejším splýváním ganglií a nervových buněk, rozsáhlejší dife-

renciací, centralizací a hierarchizací, vzniká u obratlovců **TRUBICOVITÁ NERVOVÁ SOUSTAVA** (trubicová) s nervovou trubicí umístěnou na dorzální (hřbetní) straně těla. Přední část trubice je umístěna v lebce a v průběhu ontogeneze z ní vzniká **MOZEK**.

Živočichové mohou mít značně rozvinutý CNS (např. hlavonožci mezi bezobratlými a mezi obratlovcí delfín). Nervová soustava člověka však má některé struktury a zejména funkce mozku, které jsou vlastní jenom jí a umožňují člověku např. logické a tvůrčí myšlení, řeč apod.

11.2 Srovnávací fyziologie nervové soustavy

11.2.1 Nervová soustava bezobratlých (bezestranných)

Prvoci (*Protozoa*) nemají nervovou soustavu. V těle **prvoků** existují neurofibrily, které se mohou podílet na vedení informací z oblasti buněčné membrány do nitra buňky (a opačně) nebo mohou regulovat pohyb brv (např. trepka).

U některých **houbovců** (*Porifera*) jsou již známé nervové buňky (neurocyty) nebo (díky spojení s receptorovými a efektorovými buňkami) i primitivní nervové soustavy.

Žahavci (*Cnidaria*), zejména ve stádiu polypa, mají **ROZPTÝLENOU (DIFÚZNÍ) NERVOVOU SOUSTA-**

VU. Nervové buňky žahavců jsou vzájemně propojené a rozptýlené rovnoměrně po celém těle. U medúz, vzhledem k jejich pohyblivosti, obvykle najdeme náznak nervových center na okraji jejich zvonu v podobě ganglií (uzlin) a existují u nich také tzv. rychlé nervové dráhy (rychlost vedení vzruchu je až 90 cm/s), které synchronizují pohyby medúzy. Nervová centra existují i u některých sasanech.

U **hlístic** (*Nematoda*) vytváří nervová soustava na přední těla prstenek, na který jsou napojeny dva motorické a tři páry senzitivních provazců.

Členovci (*Arthropoda*) a také **kroužkovci** mají v přední části těla zvláštní sympatickou nervovou soustavu, tvořenou několika uzlinami a dvěma tenkými nervovými provazci. Již u členovců řídí sympatické nervstvo činnost vnitřních orgánů.

Nervová soustava **členovců** je odvozena od žebříčkovité nervové soustavy. Ganglia nabývají na důležitosti. Nadhltnová (nadjícnová) tříčlenná mozková zauzlina (mozek) se stala důležitým koordinačním centrem, inervujícím také oči a tykadla a umožňující provedení nepodmíněných reflexů (instinktů) i jednoduchých podmíněných reflexů. **Mozkovou uzlinu hmyzu tvoří protocerebrum, deutocerebrum a tritocerebrum**. Zvětšena je i podjícnová uzlina a došlo ke splynutí ganglií v tělních člancích, které nesou končetiny a křídla. Podhltnová zauzlina inervuje ústní ústrojí. **Členovci mají značně rozvinuté smysly a jsou schopni složitého chování (např. sociální hmyz, včela medonosná).**

Ploštěnci mohou mít difúzní nervovou soustavu, ale zpravidla mají v hlavové části jeden pár ganglií (tzv. párové mozkové uzliny), ze kterých vybíhají směrem dozadu dva silné nervové provazce (tzv. **PROVAZCOVITÁ NERVOVÁ SOUSTAVA**), tvořené neurony a axony neuronů, ale neobsahující ganglia. Přestože je nervová soustava jednoduchá, mohou se ploštěnky naučit reagovat na určité předem definované podněty.

U většiny **měkkýšů** se nervové buňky soustředily do několika párů uzlin vzájemně propojených dvěma páry nervových provazců. Jde o páry **MOZKOVÝCH (CEREBRÁLNÍCH) UZLIN** nad hltanem, nožních (pedálních) uzlin v noze, pleurálních uzlin v plášti, útrobních (viscerálních) uzlin, popř. ještě bukálních uzlin blízko ústního otvoru a parietálních uzlin v zadní části pláště. Uvedené uzliny mohou i splývat. **Měkkýši** mají nejdokonalejší **GANGLIOVOU NERVOVOU SOUSTAVU**. Zejména u některých hlavonožců najdeme v mozkových uzlinách téměř stejný počet neuronů jako v mozku savců. Mozek hlavonožců se 14 laloky vznikl splynutím supraezofageálního a subezofageálního ganglia. Díky rozvinuté nervové soustavě – a také dokonalým očím (smyslům) a existenci obřích axonů – jsou hlavonožci schopní složitého chování a mají i určitou schopnost se učit, např. mladé sépie lze naučit, aby – za předkládanou potravu – na svém těle vytvářely různé neobvyklé barevné vzory.

U **kroužkoců** (*Annelida*) leží v hlavové části těla nadhltanová a pod-

hltanová uzlina, které jsou navzájem propojené obhltanovou smyčkou a představují **MOZKOVOU UZLINU (ZAUZLINU)**. Z ní vychází pravý a levý břišní nervový provazec. Provazce podélně propojují, jako podélné spojky (tzv. konektivy), párové uzliny (ganglia), nacházející se v každém tělním článku. Ganglia tělních článků jsou spojena i příčnými spojkami (komisurami). Podle uspořádání ganglií v těle živočicha je nervová soustava označována jako **ŽEBŘÍČKOVÁ (žebříčkovitá) NERVOVÁ SOUSTAVA**. U pokročilejších kroužkoců splývají některá ganglia v jednotlivých člancích, čímž vzniká **BŘIŠNÍ NERVOVÁ PÁSKA**.

11.2.2 Nervová soustava obratlovců

Obratlovci mají **CENTRALIZOVANOU (TRUBICOVITOU) NERVOVOU SOUSTAVU** (nejdokonalejší je u savců a člověka).

Rozdělujeme ji na **CENTRÁLNÍ** (ústřední) a **PERIFERNÍ** (obvodovou) část, tzv. centrální nervový systém a periferní část nervové soustavy. **CENTRÁLNÍ NERVOVÝ SYSTÉM (CNS)** je tvořen **MOZKEM** a **MÍCHOU** a představuje nejvyšší integrující útvar organismu. K **PERIFERNÍ ČÁSTI NERVOVÉ SOUSTAVY (PNS)** řadíme systém míšních a mozkových nervů, systém autonomních nervů (parasymptikus a symptikus), ganglia a receptorové buňky.

11.3 Ontogeneze nervové soustavy

Základem nervové soustavy většiny **strunatců** (*Chordata*) je nervová trubice s centrálním kanálem, která vzniká během ontogenetického vývoje z ektodermu. U embrya člověka se vytváří nervový systém již od třetího týdne od oplození, kdy se začíná formovat nervová trubice jako dutý válec s otevřenými konci. Čtyři a půl týdne po vzniku zygoty již existuje trojvrstevná mícha. **NEUROEPITELIÁLNÍ BUŇKY MÍCHY** produkují dovnitř trubice **NEUROBLASTY** a po vytvoření určitého počtu neuronů CNS produkují také glie. V rozšiřující se přední části trubice vzniká mozek (*viz dále*). Současně probíhá růst a tvorba nervových spojení a **MYELINIZACE** nervových vláken mozkového kmene. Většina nervových vláken mozkového kmene, míchy a mozečku je dostatečně funkčně myelinizována teprve až ve dvou letech po narození. Z nedostatečné myelinizace vyplývají omezení některých činností u velmi malých dětí (např. v motorické oblasti).

Při narození je počet neuronů v nervové soustavě člověka již definitivní a dále se nezvyšuje. Přibližně do dvaceti let (i později) hmotnost mozku stále roste. Nezvyšuje se však počet neuronů, ale pouze jejich velikost. Rostou výběžky neuronů a vznikají nové synapse. Mohutní také podpurné tkáně, které tvoří u dvacetiletého člověka přibližně 40 % objemu mozku.

Pozn.: Jak jsme již uvedli, i v mozku dospělého člověka existují

kmenové buňky, které jsou za určitých okolností schopné tvořit nové neurony.

V prvním roce života se hmotnost mozku zvýší přibližně 2,5 krát. Již hmotnost mozku šestiletého dítěte dosahuje téměř hmotnosti mozku dospělého člověka. Plné hmotnosti však dosahuje lidský mozek až v období puberty, ale celkově se hmotnost mozku ještě zvyšuje do 25 (30) let.

Celkový počet neuronů v CNS je odhadován až na 100 miliard a neurogliových buněk je až desetkrát více. Počet neuronů se v průběhu života snižuje (od dvaceti až třiceti let průměrně o 100 000 neuronů denně). Po 60. roce věku se výrazně snižuje také hmotnost mozku.

11.4 Periferní část nervové soustavy

Části nervové soustavy vně povrchu mozku a míchy označujeme jako **PERIFERNÍ ČÁST NERVOVÉ SOUSTAVY** (*systema nervosum periphericum*). U obratlovců k ní patří:

- **NERVY**
- **GANGLIA**
- **NERVOVÉ SÍTĚ (PLETENĚ) TRÁVICÍ TRUBICE**

Nervem rozumíme soubor nervových vláken v periferní části nervového systému. Ganglia jsou shluky těl nervových buněk mimo CNS. Nervové pleteně – viz trávicí soustava a struktura střevní stěny.

Periferní část nervové soustavy lze např. také jinak rozčlenit (překrý-

vající se rozdělení) na **nervy mozkové a nervy míšní** nebo na **nervy senzitivní (senzorické), nervy motorické a nervy vegetativního nervového systému** (včetně ganglií).

11.4.1 Periferní nervy

PERIFERNÍ NERVY jsou převážně složeny z axonů neuronů (nervových vláken) a zpevňujících vazivových struktur (obalů). V menší míře najdeme v periferním nervu také dendrity, krevní a lymfatické cévy, popř. také neurony (u člověka výjimečně).

Struktura a obaly nervových vláken („dlouhých“ axonů), které tvoří základ nervů, byla popsána – v kapitole 10. 2. Povrch jednotlivých nervových vláken (nad myelinovou a Schwannovou pochvou) tvoří vazivový obal **ENDONEURIUM** (vláknité řídké vazivo), které také „spojuje“ vždy více vláken v nervový svazek. Kolem nervového svazku je vytvořen další obal – **PERINEURIUM**. Celý periferní nerv pokrývá třetí obal **EPINEURIUM**. Zvláště do epineuria a do perineuria mezi svazky axonů pronikají krevní cévy a lze v něm prokázat také cévy lymfatické. Endoneurium, perineurium a epineurium plní zejména ochranné funkce, izolují nervová vlákna a brání nežádoucímu ovlivňování funkčnosti nervových drah.

11.4.2 Organizace neuronů v nervové tkáni

Neurony v nervové tkáni jsou svojí strukturou i funkcemi přizpůsobeny k vedení AP, jednosměrnému přenášení informací (nervovým

vlákнем vždy směrem od těla neuronu) a zpracovávání těchto přenášených informací. Funkčnost přenosu informací v nervové tkáni je kromě toho dále dána příznivým vlivem neurotransmiterů v synapsích, působením neuromediátorů a neuromodulátorů, schopností sumace potenciálů, existencí podpůrných tkání, aktivitou gliových buněk apod.

Vzájemná spojení mezi neurony a buňkami v nervové tkáni jsou značně komplikovaná. Dendrity a axony neuronů vytvářejí v mozku člověka nepředstavitelně komplikovanou a současně dokonalou síť. Celková délka všech dendritů a axonů neuronů v mozku je odhadována od 400 000 do 1 500 000 kilometrů (tj. např. větší vzdálenost než 10 krát kolem zeměkoule na rovníku) a celkový počet synapsí je odhadován až na 300 biliónů (tj. 300 000 000 000 000). Počet různých možných kombinací synaptických spojení neuronů v mozku je však v podstatě téměř nevyčerpatelný.

Funkční strukturu neuronů, kdy na jeden neuron jsou synapsemi napojeny stovky až tisíce jiných neuronů a přiváděny z nich vzruchy do tohoto jednoho neuronu (nebo nižšího počtu neuronů), označujeme pojmem **KONVERGENCE (SBÍHAVOST)**. Na všech synaptických vstupech jednoho neuronu může působit až 100 000 PSP za jednu sekundu.

Pojmem **DIVERGENCE (ROZBÍHAVOST)** označujeme funkční strukturu neuronů, kdy je z axonu jednoho neuronu vzruch převeden na jiné neurony (často až na stovky nebo i tisíce jiných neuronů).

Z hlediska napojení jednotlivých neuronů dále rozlišujeme např. **OTEVŘENÉ NERVOVÉ OBVODY**, kdy se axon žádné nervové buňky nevrací k předcházející a **UZAVŘENÉ NERVOVÉ OBVODY**, kdy také existuje řetězec neuronů, ale axon určitého neuronu v řetězci je spojen s některým předcházejícím neuronem.

11.4.3 Ganglia

GANGLIA jsou shluky těl nervových buněk mimo centrální část nervové soustavy (shluky těl nervových buněk v mozku a míše označujeme pojmem **JÁDRA**). Ganglia jsou pokryta **MODIFIKOVANÝMI SCHWANNOVÝMI BUŇKAMI** (tzv. **SATELITNÍMI BUŇKAMI**), zajišťujícími např. výživu neuronů apod.

U člověka rozlišujeme:

- **SPINÁLNÍ GANGLIA** na zadních míšních kořenech (*viz dále*)
- **AUTONOMNÍ GANGLIA** vegetativního nervového systému (tj. sympatická a parasympatická). Ganglia sympatická vytvářejí podél páteře řetězec (**sympatický kmen, truncus sympaticus**). Ganglia parasympatická jsou umístěna často až v jednotlivých inervovaných orgánech (*podrobněji viz dále*).

11.5 Centrální nervový systém – mícha

11.5.1 Hřbetní mícha

HŘBETNÍ (PÁTEŘNÍ) MÍCHA (MEDULLA SPINALIS) má tvar trubice (přibližně 45 cm dlouhé), je uložena v páteřním kanálu. Podélně ji dělíme na úseky (segmenty) podle typu obratlů, kterými prochází (tj. krční, hrudní, bederní a křížovou část). Uprostřed míchy je míšní kanálek, vyplněný mozkomíšním mokem a propojený s mozgovými komorami.

A) Šedá hmota míchy a míšní nervy

Na příčném řezu míchou můžeme zjistit, že střední část míchy tvoří převážně těla neuronů, jejich výběžky (ponejvíce nemyelinizované) a hustší síť krevních kapilár. Tato část míchy má šedou barvu (tzv. **ŠEDÁ HMOTA MÍCHY**). V určitých místech šedé hmoty tvoří neurony se svými výběžky zřetelné shluky, které nazýváme **JÁDRA (NUCLEI)**. Na řezu plocha šedé hmoty míchy připomíná motýlí křídla (obrysy se však liší podle místa řezu).

Zřetelně je možné rozlišit **ZADNÍ (DORSÁLNÍ)** a **PŘEDNÍ (VENTRÁLNÍ) SLOUPCE (ROHY) MÍCHY**. Mezi nimi je možné vyčlenit středovou oblast (zona intermedia) šedé hmoty míchy.

Zatímco v jednotlivých periferních nervech je možné najít aferent-

ní a eferentní vlákna, která vedou velmi různorodé informace, je již na úrovni míchy (dále v mozku) patrná tendence ke třídění přenášených informací, která se projevuje koncentrací (soustředěním) odpovídajících si vláken do rozlišitelných svazků a **DRAH**.

Do **ZADNÍCH MÍŠNÍCH SLOUPCŮ** jsou aferentními (senzitivními) vlákny přiváděny informace z receptorů velké části těla (např. z proprioreceptorů svalů a šlach, mechanoreceptorů kůže apod.). Aferentní vlákna, vstupující do míchy, jsou vlákna neuronů míšních (spinálních) ganglií, tj. drobných shluků buněk, ležících v páteřním kanálu mimo míchu. **SPINÁLNÍ GANGLIA** obsahují tzv. **pseudounipolární buňky**, jejichž výběžek se v určité vzdálenosti od těla neuronu větví. Jedna jeho část (aferentní vlákno, dendrit) přivádí informace z receptorů periferie cestou senzitivního nervu nebo vegetativním systémem. Druhá část výběžku (eferentní vlákno = axon) vstupuje do zadních míšních sloupců. Tyto buňky vznikají v průběhu ontogeneze jako bipolární a teprve později se buňka "vysunuje ke straně" a mění se na pseudounipolární.

Vlákna aferentních neuronů vytvářejí 62 svazků (tzv. **ZADNÍ SENZITIVNÍ KOŘENY MÍCHY**).

Senzitivní informace mícha sama zpracovává nebo je převádí do vyšších struktur CNS.

Z předních míšních sloupců vycházejí:

- **AXONY MOTONEURONŮ** (eferentní nervová vlákna motorických neuronů), převádějící informace ke kosterním svalům
- **AXONY VEGETATIVNÍ** (eferentní nervová vlákna pregangliových neuronů autonomního oddílu nervové soustavy), které převádějí informace v autonomních gangliích na postgangliové neurony a inervují hladké svaly a žlázy (zejména vegetativní vlákna sympatická a parasympatická; viz *dále*)

Axony eferentních neuronů vycházejících z předních míšních sloupců míchy člověka vytvářejí 62 svazků (tzv. **PŘEDNÍ MOTORICKÉ KOŘENY MÍCHY**).

Vždy jeden přední a odpovídající zadní kořen tvoří společně **MÍŠNÍ NERV**. U člověka existuje 31 párů míšních nervů, které (kromě prvních dvou) vycházejí meziobratlovými otvory (foramina intervertebralia). Jedná se o 8 párů krčních, 12 párů hrudních, 5 párů bederních, 5 párů křížových a 1 pár kostrčových nervů. Každý míšní nerv obsahuje vlákna senzitivní i motorická a inervuje určitou část těla. Jde o části těla, které v průběhu vývoje vznikají z buněk jednoho tzv. prvosegmentu. Hranice segmentální inervace nejsou vždy ostré a např. každé místo kůže je inervováno ze tří nervů.

V nevelké vzdálenosti od páteřního kanálu se míšní nerv rozděluje na čtyři větve (**ramus dorsalis, ramus**

ventralis, ramus meningeus, ramus communicans). Určitý počet větví ramus ventralis vytváří zpravidla pletěň, tzv. **PLEXUS NERVORUM**. Ze spleti nervových vláken pleteně se formují vlastní **periferní nervy**, které inervují velkou většinu těla. Např. v krční oblasti míchy vzniká z prvních tří a části čtvrtého nervu krční pletěň. Nervy této pleteně mají senzitivní i motorická vlákna, inervují části kůže, hlavy a krku a dávají vznik také bráničnímu nervu, který ovládá dýchací pohyby bránice.

B) Bílá hmota míchy

Šedou hmotu míchy obklopuje **BÍLÁ HMOTA MÍCHY** tvořená převážně myelinizovanými, ale i nemyelinizovanými (bezmyelinovými) nervovými vlákny. Bílá hmota míchy člověka neobsahuje nervové buňky.

Nervová vlákna v míše jsou orientována převážně podélně. Nejstarší míšní spoje jsou krátké a spojují pouze jednotlivé segmenty míchy (tzv. **DRÁHY SPINOSPINÁLNÍ**). Fylogeneticky mladší dráhy jsou však dlouhé a vedou vzruchy do mozku nebo opačným směrem. Rozlišujeme intersegmentové neurony a intrasegmentové neurony, které spojují neurony v jednom segmentu nebo navzájem v různých segmentech míchy, dále komisurální neurony, zajišťující součinnost obou polovin míchy jejich spojením apod.

V každé polovině míchy jsou **TŘI PROVAZCE (funiculi, fasciculi) BÍLÉ HMOTY**. Je to **zadní, přední**

a boční provazec (funiculus posterior, anterior a lateralis). Uvnitř provazců jsou axony neuronů uspořádány do svazků. Tyto svazky představují **NERVOVÉ DRÁHY** (tr. nervosi). Rozlišujeme **DRÁHY ASCENDENTNÍ (z míchy do mozku)** a **DRÁHY DESCENDENTNÍ (z mozku do míchy)**.

Řídící centra a některé funkce řízené (spouštěné) z míchy

- reflexy při bolestivých podnětech
- patelární reflex
- ústředí pro inervaci bráničních svalů, pro svaly hrudníku, páteře a břicha
- **AUTONOMNÍ CENTRA** pro:
 - močení
 - defekaci
 - erekci
 - ejakulaci aj.

Řízení uvedených funkcí probíhá přes relativně uzavřené nervové okruhy, informace o nich je předávána rovněž do vyšších oblastí v mozku.

11. 5. 2. Prodloužená mícha a hlavové nervy

PRODLOUŽENÁ MÍCHA, MEDULLA OBLONGATA, je přibližně 3 cm dlouhé rozšířené pokračování přední části páteřní míchy, tvořící zadní část mozkového kmene. Má podobnou strukturu jako páteřní mícha a zajišťuje spojení mezi dalšími částmi CNS a periférií. V prodloužené míše jsou důležitá centra řízení některých životně důležitých funkcí (např. dý-

chání, činnost kardiovaskulárního systému). Rozlišujeme **DECHOVÉ (DÝCHACÍ, RESPIRAČNÍ) CENTRUM** v retikulární formaci prodloužené míchy (tzv. pre-Botzingerův komplex, rostrální ventrolaterální mícha – RVLM), které udává základní frekvenci (rytmus) dýchání. **Centrum je podřízeno hypothalamu a limbickému systému** (tím jsou např. „propojeny“ dýchání a emoce) **a také mozkové kůře**, prostřednictvím které zasahujeme do dýchání vědomě (změny frekvence a hloubky dýchání, vědomé zadržování dechu atp.).

Dalším důležitým centrem prodloužené míchy je **KARDIOVASKULÁRNÍ (SRDEČNĚCÉVNÍ) CENTRUM** nebo také jinak **centrum srdeční práce**, tzv. **kardioinhibiční a kardioexcitační centrum** a **centrum vasomotorické** (tzv. centrum krevního tlaku).

Z prodloužené míchy jsou rovněž ovládány některé orgány (struktury) hlavy a počáteční části trávicí trubice a jejich funkce (např. při reflexní činnosti sání, žvýkání, zvracení, polykání, kašláni, kýchání a rohokový reflex). Viz dále – hlavové nervy.

Ocasatí obojživelníci (Caudata) mají v prodloužené míše v oblasti retikulární formace tzv. **MAUTHNEROVY BUŇKY**, které mají motorickou a koordinační funkci.

Hlavové nervy

HLAVOVÝCH (MOZKOVÝCH) NERVŮ má člověk celkem 12 párů. Podobně jako ve hřbetní míše vstupují do prodloužené míchy senzitivní (senzorická) nervová vlákna, přivádějící informace z receptorů a vycházejí z ní vlákna motorická a vegetativní. Rozmanitá vlákna motorická, senzitivní (senzorická) a vegetativní se sdružují v hlavové nervy. V šedé hmotě prodloužené míchy jsou vlákna celkem osmi párů **mozkových** (hlavových, kraniálních) **nervů** (V. až XII. nerv). Jádra těchto nervů jsou uložena v prodloužené míše a mostu. Jednotlivé nervy vystupují z prodloužené míchy, z rozhraní mezi prodlouženou míchou a mostem a nerv trojklanný z mostu. Nervy jsou označeny a očíslovány římskými číslicemi od předu dozadu a odshora dolů.

Aferentní vlákna mozkových nervů přivádějí informace ze smyslových orgánů (zrak, sluch, čich, chuť, tzv. **SENZORICKÁ VLÁKNA**) a receptorů (např. proprioreceptorů svalů, tzv. **SENZITIVNÍ VLÁKNA**, viz dále).

Eferentní vlákna hlavových nervů jsou vlákna motorická, směřující k příčně pruhovaným svalům a autonomní (vegetativní parasymptická), inervující hladké svaly a žlázy. **Motorická vlákna** vyrůstají z **NEURONŮ MOTORICKÝCH JADER MOZKOVÉHO KMENE**. Nervová vlákna autonomní (tj. parasymptiku) obsahují VII., VIII., IX., a X. nerv. *Podrobnější informace jsou uvedeny dále v této kapitole.*

Přehled mozkových nervů vycházejících z prodloužené míchy

V. TROJKLANNÝ NERV (*nervus trigeminus*) má u vyšších obratlovců tři větve: **nervus ophthalmicus**, **nervus maxillaris**, **nervus mandibularis**. Inervuje kůži obličeje, nosní a ústní sliznice, zuby, slzné žlázy a žvýkací svaly. V nervu převažují senzitivní vlákna. Ke třetí větvi se připojují i motorická vlákna, směřující ke žvýkacím svalům.

VI. ODTAHOVACÍ (odtahující) NERV (*nervus abducens*) obsahuje motorická vlákna a inervuje zevní okoohybné svaly.

VII. LÍCNÍ (obličejový) NERV (*n. facialis*) inervuje mimické svaly, slinné žlázy a jazyk. Najdeme v něm motorická, autonomní i senzitivní vlákna.

VIII. STATICKO – SLUCHOVÝ (sluchově rovnovážný) **NERV** (*n. statoacusticus*, *n. vestibulocochlearis*) vychází ze statoakustického ústrojí, tj. obsahuje výhradně senzitivní (či senzitivní) vlákna, vedoucí z hlemýžďe vnitřního ucha od sluchových buněk Cortiho orgánu (ústrojí) a dále vlákna z váčku vejčitého (*utricle*), váčku kulovitého (*sacculus*) a polokruhovitých kanálků (*ductus semicirculares*).

IX. JAZYKOHLTANOVÝ NERV (*n. glossopharyngeus*) obsahuje motorická vlákna (vedoucí do hltanu, zadní třetiny jazyka a měkkého patra), senzitivní vlákna (z chuťových pohárků) a autonomní vlákna (inervují příušní žlázy). U nižších obratlovců je tento nerv jen motorickou větví bloudivého nervu.

X. BLOUDIVÝ NERV (*nervus vagus*) inervuje vnitřní části a hlavní orgány krku, hrudníku a břicha (např. orgány dýchací soustavy, trávicí soustavy, jeho vlákna směřují do jater, sleziny, ledvin a srdce). Nerv obsahuje motorická, senzitivní (např. vedení informací o bolesti z většiny orgánů dutiny hrudní a břišní) i vegetativní nervová vlákna (např. k hladkým svalům trávicí trubice).

U některých nižších obratlovců končí hlavové nervy X. nervem. U vyšších organismů nacházíme XI. a XII. nerv.

XI. PŘÍDATNÝ NERV (*n. accessorius*) obsahuje výhradně motorická vlákna a inervuje svaly krku a šíje.

XII. PODJAZYKOVÝ NERV (*n. hypoglossus*) obsahuje výhradně motorická vlákna a inervuje svaly jazyka.

Pro úplnost je třeba doplnit informace o zbývajících mozkových nervech.

I. ČICHOVÝ NERV (*nervus olfactorius*) tvoří výběžky (senzitivní vlákna) neuronů čichových buněk, které jsou **součástí koncového mozku** a převádějí informace z čichové sliznice do čichových center v koncovém mozku.

II. ZRAKOVÝ NERV (*n. opticus*) je **výběžek mezimozku** (*ophthalmencephalon*), obsahuje eferentní vlákna gangliových buněk optické části sítnice oka a na svém povrchu má tři vrstvy mozkových obalů.

III. NERV OKOHYBNÝ (n. oculomotorius) a **IV. NERV KLADEKOVÝ** (n. trochlearis) vycházejí z jader tegmenta středního mozku a ovládají reflexy zužování zornice, akomodace oční čočky a pohyby očí. Obsahují vlákna motorická a vegetativní.

U obratlovců, kromě kruhoústých a ptáků, existuje také **NERV 0, NERV KONCOVÝ** (nervus terminalis) vedoucí z nosní dutiny k mezi-mozku.

11.6 Centrální nervový systém – mozek

MOZEK (ENCEPHALON) je vysoce organizovaný funkční celek, tvořený přibližně třiceti až čtyřiceti pěti miliardami neuronů a podpůrnými strukturami (tkáněmi) s velkým počtem gliových buněk. Dnes je možné mozek přirovnat k velmi složité hierarchicky uspořádané počítačové síti, kdy tělo každého neuronu je samo o sobě malým „mikropočítačem“ a mozek jako celek lze považovat za nejdokonalější „superpočítačovou síť“, jejíž funkce se v řadě případů zatím nedají vysvětlit a s určitou mírou nadsázky překonávají všechny lidské představy.

V průběhu fylogeneze se mozek formoval v přední části nervové trubice, která se rozšiřovala, diferencovala a docházelo ke specializaci, centralizaci a hierarchizaci jednotlivých struktur.

Mozek je velmi citlivý na nedostatečné zásobování kyslíkem a živinami. Spotřeba kyslíku mozkem člověka činí přibližně **20 až 25 % spotřeby kyslíku celého těla**. Kyslík umožňuje aerobní štěpení substrátů a tvorbu ATP – zejména pro činnost sodíko–draslíkových pump. Cévní zásobení mozku je posíleno („zálohováno“). Celkem čtyři tepny ve spodní části mozku tvoří **WILLISŮV OKRUH** (cyklicky uspořádané tepny), ze kterého poté odstupují cévy zásobující krev mozek). Krev odtékající z mozku sbírají žilní splavy (siny).

Nejdokonalější mozek mají savci a člověk. Mozek muže má hmotnost 1375 g až 1470 g. Mozek ženy 1250 – 1280 g.

Průměrná hmotnost mozku slona je přibližně 5440 g a průměrná hmotnost mozku velryby je 7 000 g. Hmotnost mozku samozřejmě téměř nic nevypovídá o inteligenci – pro kterou je mnohem důležitější struktura a počet funkčních spojení mezi neurony.

Činnost mozku lze sledovat např.:

- pozorováním (např. chování) – u člověka při úrazech a poškozeních mozku (u živočichů lze využít i experimenty)
- pozitronovou emisní tomografií
- magnetickou rezonancí
- počítačovou tomografií, modelováním aj.

11.6.1 Mozek – funkční uspořádání

Mozek člověka je funkčně uspořádán horizontálně a vertikálně přibližně na třech spojitě se prolínajících hlavních úrovních:

- **1. MOZKOVÝ KMEN** („nejníže“) včetně retikulární formace, zejména v oblasti středního mozku, Varolova mostu a v prodloužené míše
- **2. LIMBICKÝ SYSTÉM** (viz 11.6.10 A) a **HYPOTHALAMUS**
- **3. MOZKOVÁ KŮRA (NEOCORTEX)** – nejvyšší úroveň (největší a fylogeneticky nejmladší)

V průběhu vývoje (fylogeneze i ontogeneze) se centra řízení v samotném nervovém systému přesouvají z míchy do mozku a dále do jeho fylogeneticky mladších částí. Přesouvání řídicích (regulačních) center organismu do mozku označujeme jako **CEFALIZACE**. V případě, že se centra přesouvají až do kůry koncového mozku, jde o **KORTIZACI**.

Mozek člověka není jen hlavním centrem analyzujícím informace přicházející z receptorů a smyslových orgánů ani jen "nejvyšším" ústředím regulací a centrální řídicí (regulační) jednotkou pro všechny tělní soustavy, ale je také sídlem specifický lidských funkcí a rozumu.

Schmidt (1992) uvádí: "Výrazu integrační – činnosti centrálního nervového systému (CNS) – se používá

pro všechny výkony CNS, které nejsou bezprostředně podřízeny motorickým, senzitivním nebo vegetativním funkcím."

K integračním činnostem CNS řadíme zejména následující funkce (viz dále také kapitola 14):

- **VĚDOMÍ** (tj. zejména vědomí ve smyslu bdělý stav a vědomí sebe sama)
- **ŘEČ** (schopnost používat **SLOVA** jako nosiče informací a schopnost zpracovávat informace v podobě slov, tzv. **druhá signální soustava**)
Pozn. Mozek nezpracovává písmena, ale slova jako celek. Proto následující text přečtete a pochopíte jeho smysl, přestože jeho čtení po jednotlivých písmenech a slabikách smysl postrádá: Na pořdai pšiemn ve solvě zelca nzeáelží, pkuod josu pnvri a psoelndí pímesna na srpváénm mstíe.
- **MYŠLENÍ** (rozum)
- **PAMĚŤ** (učení a vybavování paměťových stop)
- **MOTIVACE** (viz kapitola 14)
- **EMOCE** (viz kapitola 14)
- **BIORYTMY** (např. cirkadiánní periodicitu v průběhu 24 hodin, střídání spánku a bdění) aj.

VYŠŠÍ NERVOVÉ FUNKCE (např. paměť, porovnávání, rozhodování) člověku umožňují myslet a komunikovat s ostatními. Člověk je díky mozku schopen tvořit umělecká díla (sochařství, malířství, hudba), vědecky pracovat, vyrábět složitá technická zařízení (raketoplán, laser, mikroelektronika) a poznávat sám sebe i samu podstatu života.

Na funkce a význam mozku pro člověka a pro život existovaly různé názory. Již nejuznávanější lékař starověku **Hippokrates** (460 – 377 př. n. l.) řekl: " Tvrdím, že mozek je nejmocnější orgán lidského těla... Oči, jazyk, uši, ruce a nohy pracují podle různých příkazů mozku ... Mozek je zprostředkovatelem vědomí." V současné době existují na samu podstatu vědomí a života nadále nejrůznější názory. Dohady existují zejména v případě mozku a o dějích, které v mozku probíhají máme i na počátku 21. století příliš málo informací k tomu, abychom je mohli dokonale objasnit.

V současné době je možné objasnit většinu funkcí, které mozek provádí, ale již nikoliv všechny procesy, jakými je provádí.

11.6.2 Mozek – ontogenetický (a fylogenetický) úhel pohledu

Členění mozku člověka je možno nejlépe provést, pozorujeme-li ontogenetický vývoj mozku. Rozšířený přední úsek nervové trubice se nejprve rozčlení na **PROSENCEPHALON** (přední mozek), **MESENCEPHALON** (střední mozek) a **RHOMBENCEPHALON** (zadní mozek). Další členění předního, středního a zadního mozku je patrné z následujícího přehledu:

PROSENCEPHALON

(PŘEDNÍ MOZEK)

• **TELENCEPHALON**

(hemisféry koncového mozku)

• **DIENCEPHALON** (mezimozek)

◦ **THALAMENCEPHALON**

– **THALAMUS**

– **METATHALAMUS**

– corpus geniculatum mediale

– corpus geniculatum laterale

– **EPITHALAMUS**

◦ **HYPOTHALAMUS**

MESENCEPHALON

(STŘEDNÍ MOZEK)

• **TEKTUM**

• **TEGMENTUM**

RHOMBENCEPHALON

(ZADNÍ MOZEK)

• **METENCEPHALON**

◦ **CEREBELLUM** (mozeček)

◦ **PONS VAROLI**

(most Varolův)

◦ **MEDULA OBLONGATA**

(prodloužená mícha 1. část)

• **MYELENCEPHALON**

◦ **MEDULLA OBLONGATA**

(prodloužená mícha 2. část)

11.6.3 Hlavní části mozku dospělého člověka

Hlavními částmi mozku dospělého člověka – z anatomického hlediska – jsou (směrem od míchy ke kůře koncového mozku):

- prodloužená mícha
- most Varolův
- střední mozek
- mezimozek
- hemisféry koncového mozku
- *mozeček*

Všechny části mozku jsou vzájemně propojeny a tvoří jednotný funkční systém, jehož nejvýznamnějšími funkčními strukturami jsou **mozková kůra, limbický systém, thalamus a hypothalamus, retikulární formace, mozkový kmen a mozeček**.

Podobně jako v míše rozlišujeme v mozku šedou a bílou hmotu. Šedá hmota tvoří např. kůru koncového mozku, basální ganglia, limbický systém apod. Větší shluky neuronů v CNS nazýváme **JÁDRA** (např. jádra hypothalamu nucleus supraopticus a nucleus paraventricularis). Shluk nervových buněk mimo CNS se nazývá **GANGLIUM** (např. spinální ganglia).

11.6.4 Mozkový kmen

MOZKOVÝ KMEN (truncus encephalicus) je souborné označení pro fylogeneticky nejstarší části prosencephala, mesencephala a rhombencephala. Do mozkového kmene patří oblasti prodloužené míchy, mostu, středního mozku a částečně i mezimozku. Mozkový kmen má spojení s míchou i s vyššími částmi (fylogeneticky mladšími) centrální nervové soustavy a jsou v něm uložena **CENTRA pro ŘÍZENÍ ŽIVOTNĚ DŮLEŽITÝCH FUNKCÍ** (např. polykání, střídání dechu a výdechu, regulace srdeční činnosti a krevního oběhu, sekrece pankreatické a žaludeční šťávy). Motorická centra v mozkovém kmene kontroly opěrnou motoriku a svalový tonus a zajišťují jejich koordinaci s cílenými pohyby.

11.6.5 Retikulární formace mozkového kmene

RETIKULÁRNÍ FORMACI (RF) najdeme v oblastech mozkového kmene. Prostupuje krční míchou, prodlouženou míchou, mostem, středním mozkem i mezimozkem (až do oblasti hypothalamu). Retikulární formaci tvoří rozsáhlá síť nervových buněk (často s „primitivní“ difúzní organizací neuronů a dále přibližně 90 relativně samostatných jader).

Retikulární formace je velmi důležitým integračním funkčním systémem (senzorických, motorických i autonomních dějů), vzhledem ke spojitému propojení s mnoha oblastmi CNS. Zejména jde o spojení s mozkovou kůrou, s míchou, s jádry hlavových nervů, s pyramidovými a dalšími sestupnými a vzestupnými drahami, mozečkem, thalamem, basálními ganglii apod.

Retikulární formace má významná spojení směrem k páteřní míše (tzv. **SESTUPNÝ SYSTÉM RETIKULÁRNÍ FORMACE**) i směrem k mozkové kůře (**VZESTUPNÝ SYSTÉM RETIKULÁRNÍ FORMACE**). U jednotlivých neuronů je patrná značná konvergence i divergence jejich spojů (a to až s několika desítkami tisíc jiných neuronů).

SESTUPNÝ SYSTÉM RETIKULÁRNÍ FORMACE má vliv na míšní reflexy a je schopný měnit motorickou aktivitu neuronů (inhibice i facilitace). Neurony tohoto systému jsou schopné modifikovat motorické

informace, určené pro příčně pruhované svaly, které jsou nezbytné např. pro udržování vzpřímeného postoje. Výstupní signály mozku jsou upravovány tak, aby se organismus projevoval jako funkční celek.

VZESTUPNÝ SYSTÉM RF je vějířovitě napojen (přes thalamus) na celý rozsah kůry koncového mozku a je důležitý pro celkovou aktivaci mozkové kůry. Retikulární formace má vliv na probouzení ze spánku, stav bdělosti i na udržení pozornosti. Její aktivita je nezbytně nutná pro vědomou činnost a cití. Pro odpovídající aktivitu retikulární formace je potřebná určitá míra její aktivizace z receptorů. Impulzy, které neustále procházejí retikulární formací v bdělém stavu, nás udržují při vědomí. Tyto impulzy ve spánku, v bezvědomí nebo při poškození nervové soustavy ochabují.

Celá struktura retikulární formace včetně vzestupných spojů (zejména s kůrou předního mozku) se vzhledem k jejím funkcím označuje **RAS – RETIKULÁRNÍ AKTIVAČNÍ SYSTÉM (retikulární ascendentní systém)**. Kromě výše uvedeného, **RAS třídí informace** přicházející do mozku a v daném čase dále propouští pouze naléhavé informace (např. zápach unikajícího plynu si uvědomíme přednostně před jinými vjemy). RAS neobvyklé jevy identifikuje jako poplachové a aktivizuje organismus k obraně. Proto nás zápach plynu nebo nepříjemný zvuk nejprve poleká a ke zklidnění dochází až po jeho analýze, kdy RAS dostává pokyn z mozku, aby byla zastavena poplachová reakce (nastává adaptace, habituace). RAS nejen

v případě potřeby spouští poplachový mechanismus, ale také umožňuje, že se dokážeme soustředit právě na jedinou aktivitu a "nevnímáme" ostatní (např. je možné číst knihu a neslyšet, že na nás někdo mluví).

Všechny informace z periferie přicházející do RF jsou RF neustále tříděny a o RF je možné říci, že se podílí významně na ochraně oblastí kůry koncového mozku před zahlcením přemírou informací. RF přispívá k tomu, že organismus je orientován v daném čase zejména na hlavní aferentaci (tzn. jedna činnost, jedno ohnisko pozornosti).

11.6.6 Most Varolův

MOST VAROLŮV (PONS VAROLI) je pokračováním prodloužené míchy a je u savců vyčleněn jako samostatný oddíl mozku. Hmotu mostu tvoří dostředivé a odstředivé nervové dráhy, které spojují míchu se středním mozkiem, mozečkem až mozkovou kůrou. Rovněž most obsahuje četná roztroušená jádra mostu. Most poprvé popsal profesor anatomie a chirurgie v Bologni **Constanzo Varolio** (1542 – 1575).

11.6.7 Střední mozek

STŘEDNÍ MOZEK (mesencephalon) najdeme mezi prodlouženou míchou a mezimozkem. Neurony středního mozku mají vliv na udržení vzpřímené polohy a na koordinaci pohybů těla. Středním mozkiem procházejí vzestupné i sestupné nervové dráhy.

Důležitými strukturami středního mozku jsou **TEKTUM, TEGMENTUM** a **MOZKOVÁ RAMENA (CRURA CEREBRI, nohy mozkové)**.

TEKTUM (STŘECHA) je značně ztlustlá část středního mozku nad rovinou centrálního mozkového kanálku. Je považováno za jedno z řady hlavních center nervové regulace. Součástí tekta na zadní straně středního mozku je struktura nazývaná **ČTVEROHRBOLÍ**, která je přepojovací stanicí pro sluchové a zrakové vjemy (u **nejjednodušších obratlovců** existuje pouze jako tzv. **dvouhrbolí**, ve kterém končí primární optické dráhy, nervy z postranní čáry, vnitřního ucha apod.).

V předních hrbolech čtverohrbolí (**COLLICULI SUPERIORES**) u člověka končí část vláken zrakového nervu. U obratlovců (s výjimkou savců) obsahuje tektum zrakové ústředí v párových postranních zrakových lalocích. U savců je zrakové centrum "přeloženo" a umístěno v hemisférách koncového mozku. Zrakové informace z očí člověka jsou převáděny přes **přední hrbole čtverohrbolí**, pokračují přes **corpus geniculatum laterale metathalamu** (viz dále) do kůry týlního laloku koncového mozku.

Do zadních hrbolů (**COLLICULI INFERIORES**) vedou axony sluchového nervu. Eferentní vlákna pak pokračují do **CORPUS GENICULATUM MEDIALE** mezimozku a dále do mozkové kůry spánkového laloku. Ve čtverohrbolí mají své centrum rovněž některé obranné reflexy, vyvolané podněty zrakovými a sluchovými.

TEGMENTUM a **CRURA CEREBRI** leží pod rovinou centrálního kanálku. **Tegmentum** obsahuje síť neuronů, spojujících všechny části mozku a z větší části ho vyplňuje již popsaná (část) retikulární formace. **Crura cerebri** se skládají pouze z bílé hmoty (tj. nervových vláken) a najdeme je na obou stranách ventrální části středního mozku. Středem crus cerebri prochází **tr. corticospinalis** (pyramidová dráha).

V tegmentu středního mozku rozlišujeme **MOTORICKÁ A SENZITIVNÍ JÁDRA**.

Mezi **MOTORICKÁ JÁDRA** řadíme **ČERVENÉ JÁDRO (NUCLEUS RUBER)**, **ČERNOU HMOTU (SUBSTANTIA NIGRA)** a **JÁDRA III. A IV. HLAVOVÉHO NERVU**. Uvedená jádra mají vliv např. na napětí svalů, rovnováhu a pohyb. U **nižších obratlovců je střední mozek nejvyšším motorickým ústředím**.

SENZITIVNÍ JÁDRA jsou ve čtverohrbolí (viz již uvedené o přepojování sluchových a zrakových vjemů).

Nad středním mozkiem najdeme **SVOROVÉ TĚLESO (CORPUS CALOSUM, svalek, vazník)**, které spojuje obě polokoule koncového mozku a procházejí jím nervová vlákna z jedné hemisféry do druhé.

11.6.8 Mezimozek

MEZIMOZEK (DIENCEPHALON) vzniká ze zadní části původního předního mozku a leží mezi hemisférami koncového mozku a středním

mozkem. Mezimozek v sobě uzavírá III. mozkovou komoru.

Jednotlivé struktury mezimozku jsou vnitřně vzájemně propojeny a mají vnější funkční spojení zejména s retikulární formací, basálními ganglii i kůrou koncového mozku.

Mezimozek vykonává koordinační a integrační funkce. Zasahuje např. do regulace tělesné teploty, má vliv na dýchání, ovlivňuje metabolismus živin, oběh krve, činnost ledvin a také instinktivní chování. Mezimozkem prochází a i v něm končí část vláken zrakové a sluchové dráhy. Značně široký vliv na celý organismus mají centra neurohumorální a humorální regulace v komplexu hypothalamu a hypofýzy (viz již uvedené v kapitole 9). Popisované funkce jednotlivých struktur mezimozku se značně prolínají a nelze je chápat izolovaně pouze pro danou strukturu.

Mezimozek je členěn na dorsální část (**THALAMENCEPHALON**) a bazální část (**HYPOTHALAMUS**).

A) Thalamencephalon

Hlavní tři struktury thalamencephalonu jsou:

a) Thalamus

THALAMUS má vejčitý tvar, leží po stranách III. mozkové komory, představuje největší část mezimozku (80%) a v jeho strukturách najdeme velký počet jader. Drážďením thalamu je možné ovlivňovat citlivost a psychiku organismu.

Do thalamu směřují ascendentní dráhy míchy, které přivádějí informace z receptorů. V thalamu probíhá především syntéza signálů ze všech interoceptorů i exteroceptorů (kromě čichu).

THALAMUS je spojen nervovými drahami s mozkovou kůrou (tzv. přepojovací brána do mozkové kůry), basálními ganglii, retikulární formací a ovlivňuje motorické a autonomní děje v organismu. Podobně jako retikulární formace **zajišťuje třídění informací, které směřují do mozkové kůry**. Význam thalamu jako přepojovací stanice je o to větší, že mnohá jádra z více než padesáti jader thalamu jsou posledním přepojovacím a vyhodnocovacím centrem před vstupem informací do mozkové kůry. **Struktury thalamu jsou součástí motorického systému organismu ovládajícího pohyb příčně pruhovaných svalů**. Činnost thalamu je pod kontrolou mozkové kůry a je nejrozvinutější u savců a zvláště u primátů. Hlavním motorickým jádrem thalamu je **NUCLEUS VENTRALIS LATERALIS**, propojený nervovými vlákny s motorickou kůrou koncového mozku, basálními ganglii a mozečkem. Hlavním úkolem motorického thalamu je propojit vnímání a pohyby.

b) Metathalamus

METATHALAMUS představují dva malé hrbolky (corpora geniculata). Prvním z nich je **CORPUS GENICULATUM MEDIALE**, který má nervové spojení se zadními hrbolky čtverohrbolí a funguje jako přepojovací místo

sluchové dráhy, která začíná ve sluchové části vnitřního ucha. Druhým hrbolkem je **CORPUS GENICULATUM LATERALE**, spojený s předním párem čtverohrbolů. Vzhledem k tomu, že v něm končí 80 % vláken zrakové dráhy (tractus optici), je pro corpus geniculatum laterale možné použít označení primární zrakové centrum. Po přepojení pokračuje zraková dráha jako vlákna radistko optici (tr. geniculocorticalis) do kůry koncového mozku v týlním laloku.

c) Epithalamus

Epithalamus leží při zadním okraji III. mozkové komory a jeho hlavní struktury jsou **trigona habenularum** (obsahuje nucleus habenulae), **habenula** (commisura habenularum) a **corpus pineale** (šišinka).

HABENULA je nepárová spojka mezi trigona habenularum, je považována za **CENTRUM INSTINKTIVNÍHO CHOVÁNÍ** nižších obratlovců. Přes **TRIGONA HABENULARUM** je vedena část informací z čichových buněk. **ŠÍŠINKA (CORPUS PINEALE)** vytváří hormon **melatonin** a řadíme ji mezi endokrinní žlázy (viz kapitola 9).

K epithalamu řadíme i jednu ze sítí krevních kapilár, které produkují mozkomíšní mok (tzv. **plexus choroideus**).

B) Hypothalamus

HYPOTHALAMUS je hlavním podkorovým ústředím **parasympatické, sympatické i humorální regulace**. Funkčně (zejména ve vztahu k chování organismu) je hypothalamus podřízen limbickému systému. **K hlavním funkcím hypothalamu patří:**

- **kontrola endokrinního systému** prostřednictvím hypofýzy včetně kontroly autonomního nervového systému
- **udržování homeostázy** (např. regulace vody a elektrolytů, zprostředkování pocitu hladu a žízně)
- **ovlivňování termoregulace**
- **ovlivňování osmoregulace** (viz kapitola 6)
- **kontrola chování** (např. potravní a sexuální chování)
- **kontrola emocionálních odpovědí** (vzteky, strach aj.)
- **ovlivňování biorytmů**
- **podíl při tvorbě paměti** – paměťových informačních stop

Hypothalamus kromě toho reguluje činnost orgánů podle aktuálních potřeb (např. regulace motility žaludku a trávicí trubice, činnost oběhového a dýchacího systému, pohlavní aktivita apod.). Hypothalamus najdeme na přední stěně a spodině III. mozkové komory.

a) Jádra hypothalamu

V hypothalamu bylo zjištěno více než třicet (uvádí se např. 32) jader. Pro hrubou orientaci stačí rozlišovat skupiny jader.

Hlavními skupinami jader jsou:

- **area preoptica**
v jádrech této skupiny končí některá vlákna čichové a zrakové dráhy.
- **přední skupina jader, supraoptická skupina** (např. *nucleus supraopticus*, *nucleus paraventricularis*, *nucleus hypothalamicus anterior*)
- **střední skupina jader**
tuberální skupina (*nuclei hypothalamici*, *nuclei tuberis*, *nucleus infundibularis*)
Jádra střední skupiny mají vliv např. na spánek a metabolismus.
- **mamilární skupina** (*nuclei mamillaris*) v *corpora mamillaria* (zadní skupina jader)
Celkem čtyři mamilární jádra jsou přepojovacími stanicemi limbických drah. Např. *nucleus mamillaris medialis* má vzhledem ke spojení s vlákny fornixu (které začínají v hippocampu) vliv na paměť.

Hlavní nervové dráhy přivádějí do hypothalamu informace z předního mozku. Zejména z limbického systému (*nuclei septi*, hippocampus), basálních ganglií (*globus pallidus*, *corpus amygdaloideum*) a retikulární formace. Úzká vazba hypothalamu byla zjištěna s hypofýzou a také s čichovými podněty (z *bulbus olfactorius*), které výrazně ovlivňují např. i emoční sféru.

Hlavní nervové dráhy vystupují z hypothalamu do středního mozku, retikulární formace, k jádrům mozkových nervů, do čelního laloku koncového mozku, k limbickému systému (*nuclei septi*) aj.

b) Komplexní neuronové okruhy hypothalamu

Hypothalamus a thalamus jsou součástí neuronových okruhů ovlivňujících komplexně motorické a vegetativní funkce orgánů i celého organismu.

Hypothalamus ovlivňuje cyklus spánku a bdění. Předpokládá se, že v jádrech ventrálního hypothalamu jsou lokalizovány "vnitřní hodiny organismu" nebo alespoň jejich důležitá část zodpovídající za průběh 24 hodinového cirkadiánního rytmu.

Hypothalamus zasahuje do celkového metabolismu organismu a je v něm např. **CENTRUM ŘÍZENÍ PŘÍJMU POTRAVY** (tj. centra hladu a sytosti, žízně a chuti). **CENTRUM SYTOSTI** je funkčně nadřazeno **centru hladu** a při jeho poškození je přijímáno nadměrné množství potravy (např. husy s poškozeným centrem sytosti přijímají až trojnásobek potravy ve srovnání s husami s neporušeným centrem).

Hypothalamus iniciuje stresovou reakci, podílí se na mechanismech, které integrují složité formy chování (útok – únik, sexuální chování – koordinace při pohlavním aktu, porodu, laktaci apod.) a – jak již bylo uvedeno – zasahuje i do sféry emocí.

Experimentální stimulací částí hypothalamu lze vyvolat některé primitivní negativní a pozitivní pocity (hněv, strach). Jemnější a složitější emoce jsou zajišťovány limbickým systémem (*viz dále*). Elektrickým drážděním určitých oblastí hypothalamu

jsme schopni u zvířat vyvolat útočné chování (tzv. **SYSTÉM BOJ-ÚNIK**). **Rozlišujeme tři druhy útočného chování: afektivní agrese, kořistní reakce a úniková agrese.** Při **afektivní agresi** např. laboratorní krysa útočí proti jiným živočichům i neživým předmětům. **Kořistní reakce** může být nezávislá na hladu, kdy zvíře např. podle chování možné kořisti v určitém okamžiku "chladnokrevně" zaútočí. **Úniková agrese** souvisí s možností úniku živočicha z ohroženého prostoru a objevuje se v případě, že se při úniku objeví nečekaná překážka. Při únikové agresi potom např. i kočka zaútočí na psa.

Složitá nervová spojení hypothalamu společně s dalšími popisovanými strukturami zajišťují celkovou integraci a soulad somatických a autonomních funkcí organismu. Např. při stresové únikové reakci organismu je v souladu pohyb s dalšími projevy (mimika, zblednutí, zrudnutí, gestikulace, dechová frekvence, srdeční činnost, u zvířat naježení srsti, změna postoje apod.). **Hypothalamus programuje celkovou odpověď organismu tak, aby byla v souladu s minulými senzitivními (senzorickými) podněty zakódovanými v paměti (tj. v souladu s individuálními zkušenostmi jedince).**

c) Termoregulační funkční okruhy hypothalamu

Další okruh činnosti hypothalamu by mohl být srovnáván s termostatem. Jádra přední skupiny (včetně area preoptica) jsou citlivá na vzestup teploty a pouštějí mechanismy, které vedou

ke snížení teploty (např. vasodilatace periferních cév, pocení, zprostředkovaný vliv na motorické neurony, které inervují dýchací svaly apod.). Jádra střední a zadní skupiny jsou citlivá na pokles teploty a mají vliv na termoregulaci prostřednictvím sympatiku (tj. zvyšování metabolismu a zvyšování produkce tepla). Oblast v zadním hypothalamu lze označit za **TERMOREGULAČNÍ CENTRUM**, které samo již teplotu neměří, ale vyhodnocuje informace z termoreceptorů a vysílá odpovídající signály ke strukturám podléhajícím se na korekci teploty.

d) Neurohumorální funkční okruhy hypothalamu

Do přední skupiny jader hypothalamu patří také **NUCLEUS SUPRAOPTICUS** a **NUCLEUS PARAVENTRICULARIS**.

V neuronech **nucleus supraopticus** vzniká **ANTIDIURETICKÝ HORMON**. Neurony **paraventrikulárního jádra** syntetizují hormon **OXYTOCIN**. Oba efektorové hormony jsou nitrem axonů neuronů těchto jader transportovány do neurohypofýzy. Axony supraoptického a paraventrikulárního jádra (v počtu asi 100 000) jsou výjimečné tím, že **nekončí na neuronech, ale na kapilárách**. Obě jádra plní funkci osmoreceptorů a podle aktuální okamžité potřeby zajišťují uvolňování hormonů přímo do krve (např. ADH uvolňovaný přímo do krve v neurohypofýze, působí na ledvinu tak, že dochází ke zvýšenému zadržování vody v těle a tím k regulování ob-

sahu solí v tělních tekutinách, viz *kapitola 6*).

V hypothalamu vznikají uvolňující (RH, RH) a inhibující (IH, IF) hormony (hypothalamické regulační hormony), které mimo jiné významným způsobem ovlivňují přední část hypofýzy (adenohypofýzu) umístěnou pod hypothalamem (viz *kapitola 9*).

e) Ophthalmencephalon

K hypothalamu řadíme také optickou část hypothalamu **OPTHALMENCEPHALON**. Jde o **NERVOVÝ ODDÍL OČNÍ KOULE, ZRAKOVÁ CENTRA** a **ZRAKOVÝ NERV** (*nervus opticus*), který je ve skutečnosti součástí mozku, neboť zejména za chorobných stavů reaguje a projevuje se jako část CNS a ne jako nerv (na jeho povrchu najdeme rovněž např. tři mozkové obaly). Zrakové nervy, vycházející z očí, se částečně kříží v chiasma opticum a po překřížení vytvářejí zrakovou dráhu (*tractus optici*). U člověka se kříží 62 % nervových vláken a 38 % zůstává nezkříženo.

f) Hypofýza

Hypofýza je nejdůležitější žláza s vnitřní sekrecí. Je funkčně propojená s hypothalamem.

HYPOFÝZU (podvěsek mozkový, *hypophysis cerebri*) najdeme na spodní straně hypothalamu. Je uložena v tureckém sedle kosti klínové. Hypofýza je dlouhá 1 cm, široká 1 – 1,5 cm a vysoká 0,5 cm. Má hmotnost asi 0,5 g – 0,7 g (u žen až 1,0 g). Hypofýza se obvykle skládá ze tří částí (přední-

ho, středního a zadního laloku). U člověka obvykle rozlišujeme dvě části: **přední lalok (lobus anterior, adenohypofýza)** a **zadní lalok (lobus posterior, neurohypofýza)**. Střední lalok téměř zcela „splývá“ s předním lalokem.

NEUROHYPOFÝZA je tvořena třemi oddíly (*eminentia mediana*, *infundibulum*, vlastní *neurohypofýza*) a je umístěna na vychlípenině spodiny mezimozku.

Prostřední lalok u člověka splývá s adenohypofýzou a tvoří asi 2 % objemu hypofýzy. Podle intenzity světla je ve střední části hypofýzy ovlivňována tvorba MSH (je produkován převážně v noci). Zejména u nižších obratlovců je velmi dobře vyvinuté spojení mezi sítnicí oka, hypothalamem a hypofýzou. Pravidelné střídání světla a tmy, délka dne a noci a střídání ročních období ovlivňuje podstatně např. reprodukční cyklus zvířat. Střední část hypofýzy mají mohutně vyvinutou **ryby (paprskoploutví – *Actinopterygii*)** a **obojživelníci (*Amphibia*)**. **Ptákům** (např. kachnám) a savcům již střední část chybí.

ADENOHYPOFÝZA je tvořena třemi oddíly (vlastní přední lalok, tj. *pars distalis*, dále *pars infundibularis*, *pars intermedia*). V *pars distalis* je možné rozlišit:

CHROMAFINNÍ TYP BUNĚK

- **eozinofilní (acidofilní, alfa) buňky s menší granulací, produkují **STH****
- **eozinofilní (acidofilní, alfa) buňky s větší granulací, produkují **LTH****
- **bazofilní beta buňky, produkují **TSH****

- bazofilní delta buňky, produkují **GONADOTROPINY (FSH, ICSH)**

CHROMOFOBNI TYP BUNĚK

- nesourodá skupina buněk s cytoplazmou – obvykle bez granulace

Prostřednictvím hormonů adenohipofýzy je výrazně ovlivňován celý organismus, např. metabolické dráhy a intenzita metabolismu. Funkce a hormony hypofýzy byly již podrobně popsány u hormonů (viz kapitola 9). Kromě uvedeného mají hormony adenohipofýzy i **imunomodulační účinky**.

11.6.9 Mozeček

MOZEČEK (CEREBELLUM) je důležitým integračním a koordinačním centrem mimovolní hybnosti i úmyslných pohybů. Mozeček je umístěn nad prodlouženou míchou a mostem (mírně „mimo“ základní osu nervové trubice).

Základy mozečku se poprvé objevují u ryb. Nepatrný mozeček mají obojživelníci a většina plazů. Nejsložitější stavbu má u ptáků a savců (značně vyvinut je např. také u žraloků). U ryb existuje tzv. **VESTIBULÁRNÍ MOZEČEK** (archicerebellum) jako příčný val v oblasti metencephalonu, do kterého přicházejí informace z vestibulárního aparátu. V dalším vývoji vzniká přibližně uprostřed vestibulárního mozečku **SPINÁLNÍ MOZEČEK**, který rozděluje vestibulární mozeček postupně na dvě části a dochází k dalšímu rozvoji jejich struktur v tzv. paleocerebellum (hlavní část mozečku ryb, plazů a ptáků). Ještě později se

dostává paleocerebellum pod vliv mozkové kůry a formuje se **KORTIKÁLNÍ (KOROVÝ) MOZEČEK**, tzv. **NEOCEREBELLUM** (savci a člověk). Postupně se z bočních částí vytvářejí **mozečkové polokoule (hemisféry)** a na jejich povrchu **mozečková kůra**. Střední část (spojující hemisféry mozečku) tvoří **červ mozečkový (vermis cerebelli)**, jehož struktury ovlivňují např. opěrnou motoriku.

Mozeček obsahuje čtyři páry **MOZEČKOVÝCH JADER** (nuclei dentati; nuclei fastigii; nuclei emboliformes; nuclei globosi – interpositi). **KŮRU MOZEČKU** tvoří tři vrstvy buněk (stratum moleculare; stratum gangliosum, ganglionare; stratum granulosum). V prostřední vrstvě jsou nápadně značně rozvětvené **Purkyňovy buňky**. Jejich počet je odhadován na 7 až 25 miliard. Mnohem více (přibližně 40 miliard) je v kůře mozečku malých zrnitých buněk (tj. více buněk než neuronů v mozkové kůře). Hmotnost mozečku u dospělého člověka je 130–150 gramů.

Mozeček je spojen třemi páry **MOZEČKOVÝCH RAMEN (CRURA CEREBELLI)**, končících v kůře červa nebo v kůře mozečkových hemisfér, s míchou a mozkovým kmenem. Mozečková ramena jsou crus medullo cerebellare, crus pontocerebellare, crus cerebellocerebrale.

Název ramen i mozečkových drah je dvojslovný a je složen z názvu struktury, ve které dráha začíná a končí.

Do mozečku směřují např. tyto dráhy:

- **dráhy spinocerebellárního systému** (*viz závěr této kapitoly*)
- **tractus vestibulocerebellaris**
- **tractus reticulocerebellaris** (z retikulární formace)

Důležité mozečkové dráhy najdeme přímo v mozečku samotném (zejména spojení kůry mozečku s mozečkovými jádry, tzv. spoje kortikonoúkleární).

A) Vestibulární mozeček, spinální mozeček a červ mozečkový

Převážně starší části mozečku ovlivňují např. tonus antigravitačních svalů, zajišťují koordinaci cílených a opěrných pohybů, postoj a rovnováhu. Vestibulární mozeček a také červ mozečkový se podílejí rovněž na kontrole očních pohybů.

Převažující **aferentní dráhy** přicházejí **do vestibulárního mozečku** ze statokinetického čidla. Primárním zdrojem informací je vestibulární aparát (popř. orgán postranní čáry), tj. informace o poloze těla v prostoru.

Převažující **aferentní dráhy** přicházejí **do spinálního mozečku** z receptorů a zejména proprioreceptorů svalů a šlach přes míchu, prodlouženou míchu a střední mozek (tzn. např. informace o vzájemné poloze částí těla v prostoru). Do spinálního mozečku přichází také kopie signálů z pyramidové dráhy.

Převažující **eferentní dráhy** směřují z vestibulárního mozečku k prodloužené míše, k míšním motoneuronům, k efektorům na periférii tě-

la, k okohybným nervům. Ze spinálního mozečku vycházejí eferentní dráhy k retikulární formaci, nucleu ruber a rovněž k motoneuronům míchy.

B) Kortikální mozeček

KORTIKÁLNÍ (KOROVÝ) MOZEČEK ovlivňuje komplexně všechny funkce mozečku přes kůru koncového mozku a má výrazný podíl při řízení rychlých cílených (naučených) pohybů. V kůře neocerebella byla prokázána také somatotopická organizace neuronů. (*viz dále 11.7.3 A – motorické oblasti kůry koncového mozku*).

Převažující aferentní dráhy přicházejí do kortikálního mozečku z motorických center kortexu přes most a retikulární formaci (z corpus striatum u ptáků, z kůry koncového mozku savců). Převažující eferentní dráhy směřují k thalamu a přes thalamus k mozkové kůře koncového mozku. Hlavní směr přenosu informací tedy probíhá z kůry koncového mozku přes most, kůru mozečku, thalamus, zpět do kůry koncového mozku. Hlavním (ne-li jediným) výstupem z kortikálního mozečku jsou axony Purkyňových buněk, které se přepojují v mozečkových jádrech na vlastní eferentní dráhy mozečku.

Celkově je možné shrnout, že mozeček optimalizuje hybné reflexy, koordinuje provedení rychlých cílených pohybů "navržených" mozkovou kůrou, koriguje pomalé pohyby, tvoří pohybové programy pro cílenou motoriku. Mozeček má vztah k řízení svalového tonusu, k reflexům postojovým a úmyslným

rychlým a naučeným pohybům. Hemisféry mozečku ovlivňují mluvení, pohyby očí, sportovní výkony, psaní na stroji apod. Předpokládáme, že mozková kůra spouští naučené pohyby. Motorická centra mozkového kmene upravují postoj a rovnováhu. Mozeček pak koordinuje podněty, aby výsledná aktivita byla plynulá. Tzn. **MOZEČEK PŘÍMO NEŘÍDÍ POHYBY**, ale v koordinaci pohybů má rozhodující vliv.

V kůře mozečku pravděpodobně nezůstávají žádné paměťové stopy, ale mozeček se zcela jistě podílí na učení se pohybům (motorickým reakcím).

Činnost mozečku lze významným způsobem narušit alkoholem. Tím dojde ke ztrátě plynulosti a synchronizovanosti pohybů – až ke ztrátě kontroly nad vůlí ovládanými pohyby vůbec. Narušeny jsou mechanismy rovnováhy a např. také řeči.

11.6.10 Koncový mozek

KONCOVÝ MOZEK (TELENCEPHALON) člověka má v embryonálním vývoji nepárovou střední část a dvě části laterální. Z laterálních částí rychle rostou **DVĚ HEMISFÉRY KONCOVÉHO MOZKU**. Hemisféry jsou spojené **SVOROVÝM TĚLESEM (CORPUS CALLOSUM)** a příčným vlákněním **FORNIXU** (fornix patří k čichovým útvarům a tvoří oblouk pod corpus callosum). Jak bylo zjištěno, **SVOROVÉ TĚLESO** spojuje pozornost a vědomí, podstatnou měrou zajišťuje souhru činností obou hemi-

sfér a umožňuje oběma hemisférám podílet se na procesech učení a zapamatování.

Hemisféry koncového mozku (zejména komplex neuronů kůry) jsou nejvyšším koordinačním ústředím koncového mozku a ovlivňují všechny funkce organismu. Hemisféry kontrolují správnost funkcí jednotlivých soustav, regulačních mechanismů a regulují vztahy celého organismu k vnějšímu prostředí.

Základy hemisfér se v průběhu ontogeneze diferencují na dvě části. Na spodní straně vznikají z šedé hmoty **BASÁLNÍ GANGLIA**, na vrchní straně se vyvíjí **MOZKOVÝ PLÁŠŤ (PALLIUM)**, který basální ganglia překrývá a u člověka postupně překryje i další části mozku. Nejstarší část pallia (tzv. **RHINENCEPHALON, ČICHOVÝ MOZEK**) se vyvíjí v závislosti na vláknech čichového nervu a je centrem korového čichového analyzátoru (oblasti kolem trigonum olfaktorium). Většina savců má dobrý čich (tzv. makrosomatičtí savci, viz také kapitola 12) a čichový mozek je u nich často nápadný velikostí (např. pes). Člověk, vyšší primáti a kočkovité šelmy jsou tzv. mikrosomatičtí savci s relativně slabým čichem. U člověka a opic je čichový mozek v podstatě redukován na dva relativně malé výběžky **BULBI OLFACTORII**, ležící na dírkované ploténce kosti čichové.

PALLIUM se nejprve rozčlení na **PALEOPALLIUM** a **ARCHIPALLIUM**. Mezi těmito dvěma částmi u savců a zejména u člověka mohutní neopallium (poprvé se objevuje u vývojo-

vě pokročilejších plazů) zejména tím, že dochází k přesunu (migraci) neuronů uložených hlouběji do povrchových částí hemisfér a dále k přesunům center pro řízení různých funkcí do "nových" povrchových částí koncového mozku. **Koncový mozek má na povrchu šedou hmotu. Vnitřek hemisfér až k I. a II. mozkové komoře tvoří bílá hmota, ve které jsou okrsky šedé hmoty – zejména LIMBICKÝ SYSTÉM, BASÁLNÍ GANGLIA** a menší jádra. Povrchové vrstvy pallia se formují v mozkovou kůru. Na starších částech pallia (aleopallium, archipallium) hovoříme o **ALLOCORTEXU** (na rhinencephalu o **PALEOCORTEXU**). Na neopallium se rozvíjí unikátní struktura savců – **NEOCORTEX** (isocortex). **Paleocortex a allocortex dávají základ limbickému systému.**

A) Limbický systém

LIMBICKÝ SYSTÉM je společný název pro některé vývojově staré korové a zejména podkorové okrsky šedé hmoty. Limbický systém je nadřazen hypothalamu. Zajímavé je, že u člověka má velmi málo přímých spojů s neokortexem.

Struktury limbického systému jsou vnitřními drahami vzájemně spojeny ve funkční celek a vnějšími drahami limbického systému propojeny s některými jádry mezimozku a středního mozku. U člověka se na celkové aktivitě limbického systému výrazně podílí neocortex. Korovou část limbického systému nazýváme archicortex. **Limbický systém netvoří souvislou anatomickou jednotku. Lze říci, že**

(v užším slova smyslu) k limbickému systému řadíme tyto struktury:

- **HIPPOCAMPUS** (hippocampální formace) je vytvořen od obojživelníků výše.
- **GYRUS CINGULI** (cingulární závit + gyrus parahippocampalis = gyrus limbicus) Gyrus cinguli je v podstatě dlouhý závit kůry v oblasti čelního laloku, který se stáčí z povrchu do nitra mozku a zahýbá okolo a nad corpus callosum (=jakýsi pátý lalok koncového mozku).
- **NUCLEUS AMYGDALAE** (amygdala. Tvoří ji část jader thalamu a hypothalamu, která anatomicky patří k basálním gangliím.
- **AREA SEPTALIS, SEPTÁLNÍ JÁDRA** (nuclei septi)

K limbickému systému bývá řazena i část basálních ganglií (např. Meynertovo jádro) a kůra čichového mozku.

Limbický systém ovlivňuje senzorické, motorické i autonomní oblasti CNS. Je jednou ze struktur, ve které vzniká idea (koncepte) vědomých pohybů jejímž výsledkem je vůle vykonat pohyb a následně určité chování. Vsruchy z limbického systému jsou vedeny přes thalamus a některé až do motorické oblasti mozkové kůry. Limbický systém funkčně propojuje vědomí, motivaci k činnosti, city, vlastní provedení činnosti a ovlivňuje vnější projevy organismu (chování) tak, že je zajištěna jednota chování, endokrinních

reakcí a pocitování vjemů **PŘI EMOČNÍCH STAVECH** apod.

U zvířat dochází ve strukturách limbického systému k analýze feromonů a pachů apod., které následně modifikují např. sexuální chování.

Prostřednictvím limbického systému se uskutečňuje **komplexní instinktivní a emocionální chování**. Při pokusech (např. s krysami) bylo zjištěno, že v limbickém systému existují oblasti (skupiny neuronů), které je možné označit za **CENTRA ODMĚNY A TRESTU**. Jejich drážděním jsou u pokusného organismu vyvolávány příjemné a nepříjemné pocity a určité reakce, při kterých se živočich spontánně snaží o nové dráždění nebo se snaží vyhnout nepříjemným pocitům. V případě příjemných pocitů a uspokojení z prováděné činnosti bude krysa, které jsou drážděna centra odměny, při stisknutí páčky opakovaně stlačovat páčku (často i více než 20 krát za sekundu) až i do úplného vyčerpání a neuvědomuje si ani hlad.

Přirozené funkční vlivy na tato centra limbického systému (v závislosti na propojení s dalšími strukturami) vedou např. k **instinktu péče o mláďata nebo vyhledání životního partnera** a mohou zajišťovat prožívání uspokojení po úspěšném provedení určité pro jedince "obtížné" činnosti.

U člověka, při pokusném dráždění např. **NUCLEUS AMYGDALAE**, vzniká strach, hněv, veselost. U zvířat (např. opic a koček) při jeho dráždění vznikají různé projevy (stupně) agresivity. Nucleus amygdalae pravděpodobně reguluje i nejprudší projevy

emocí a jeho vlivem jsou emoční projevy v souladu s vnějším okolím. Z oblasti amygdal vycházejí impulzy, mobilizující organismus k fyzickému výkonu, k útoku a boji – podnětem k těmto reakcím může být neverbální citový obsah výrazu tváře (přečtení mimiky).

HIPPOCAMPUS savců je považován za centrum instinktivního chování (u nižších obratlovců stoupá podíl habenuly v epithalamu). Hippocampus člověka je přes mezimozek propojen s většinou sestupných a vzestupných nervových drah a systémů. Při reakcích organismu se uplatňuje jako přídatná motorická zóna (mimika, krčení ramen apod.) a obsahuje i vyšší asociační centra. Při poškození hippocampu člověka je výrazně narušena paměť. Osoba s poškozeným hippocampem normálně konverzuje, ale za 5 – 10 minut zapomíná o čem hovořila. Je možné říci, že **hippocampus se podílí na transformaci informací z krátkodobé do dlouhodobé paměti**. Podle některých autorů hippocampus porovnává signály smyslů s již prožitými smyslovými vjemy a impulzy po vstupu do hippocampu dlouho cirkulují. Při poškození hippocampu nejsou obíhající informace převedeny do dlouhodobé paměti. Hippocampus pravděpodobně vrací opakovaně obíhající informaci na stejné místo (tzn. při učení "obnovuje" záznam). Podle jiných autorů hippocampus ovlivňuje "přepisy paměti" ve všech směrech.

Limbický systém rovněž propojuje emoční sféru a učení. Z vlastní zkušenosti každý víme, že v případě emočních podnětů při učení jsou vý-

sledky učení kvantitativně i kvalitativně vyšší.

Limbický systém (zejména **CORPUS AMYGDALOIDEUM** a **HIPPOCAMPUS**) se podílí na ukládání a vybavování paměťových vzorců, které ovlivňují nové reakce v chování organismu (např. radost, sexuální aktivita).

B) Basální ganglia

BASÁLNÍ GANGLIA jsou podkorové okrsky šedé hmoty (jádra) ve spodní části koncového mozku poblíž první a druhé mozkové komory.

V každé hemisféře koncového mozku (telencephalon) jsou čtyři jádra. Jejich názvy a společné názvy jsou uvedeny v následujícím schématu:

- **NUCLEUS CAUDATUS** (ocasaté jádro)
- **NUCLEUS LENTIFORMIS** (čočkovité jádro, nucleus lenticularis)
 - **PUTAMEN** (lusk)
 - **PALLIDUM (GLOBUS PALLIDUS** = bledá koule, paleostriatum)

*Pozn.: Pro nucleus caudatus a putamen je používáno společné označení **STRIATUM** (neostriatum).
Pro nucleus caudatus a nucleus lentiformis je používáno i společné označení **corpus striatum** (žíhané těleso).*
- [**CLAUSTRUM** (přehrada)]
- **AMYGDALA [CORPUS AMYGDALOIDEUM** (amygdala = mandlovité jádro, nucleus amygdalae, archistriatum)]

U živočichů, kteří nemají dostatečně rozvinutou mozkovou kůru, jsou **striatum, pallidum** a **mozkový kmen** nejdůležitějšími centry řízení hybnosti a plní funkce obdobné motorické kůře. Striatum je nejvyšším centrem hybnosti např. u **plazů** a **ptáků**.

Basální ganglia jsou propojena v podstatě se všemi oblastmi kůry koncového mozku.

Basální ganglia spolu se substantia nigra středního mozku vypracovávají některé pohybové programy, generují tzv. časoprostorové vzorce (programy) pro řízení velikosti, síly, rychlosti a směru pohybu. Mají vliv na svalový tonus i na motorickou kontrolu svalových pohybů. Z globus pallidus např. vychází vlákna, která zajišťují přenos informací mezi motorickými drahami mozkového kmene a limbickým systémem.

V rozšířeném funkčním slova smyslu (zejména s ohledem na dráhy ovládající pohyb kosterních svalů) je mezi basální ganglia řazen také **nucleus subthalamicus** (corpus Luysii) v mezimozku a také **jádra středního mozku (nucleus ruber a substantia nigra)**, která jsou považována za integrální součást motorických drah.

C) Mozková kůra

MOZKOVOU KŮROU rozumíme oblasti povrchově uložené šedé hmoty nového typu (**NEOCORTEX**). Mozková kůra člověka na povrchu hemisfér má tloušťku přibližně 1,5 – 4,5 (5) milimetrů, obsahuje 10 –

16 miliard nervových buněk a asi 50 miliard (neuro)gliových buněk. Neurony kůry savců jsou uspořádány do funkčních sloupců a až do šesti vrstev (např. u člověka), které se při vývoji formují ve třech migračních vlnách od hlubokých vrstev přes prostřední k povrchovým vrstvám kůry. Celková plocha mozkové kůry je asi 0,5 m².

Pozn.: Rozsáhlý neokortex (srovnatelný s člověkem) mají delfini a značně složitý je i u velryb a jiných kytovců.

V mozkové kůře bylo rozlišeno více než 60 typů buněk. Nejpočetnějšími buňkami kůry jsou **PYRAMIDOVÉ BUŇKY** (5,5 miliardy), mající tvar pyramidy, která je otočená hrotem k povrchu mozku. Do hrotu vstupuje hlavní dendrit buňky. Axon vychází ze spodní části (base) buňky a může spojit neuron s jinými buňkami kůry, s buňkami basálních ganglií, středního mozku nebo až s neurony míchy.

Druhé nejpočetnější buňky mozkové kůry jsou **BUŇKY HVĚZDICOVITÉ** (modifikované pyramidové buňky). Počet hvězdicovitých buněk je odhadován na 4,5 miliardy.

Dalšími nejčastějšími typy jsou vřetenovité Cajalovy horizontální buňky, Martinottiho buňky multiformní buňky aj. Malé nepravidelné nervové buňky se někdy označují jako zrnité buňky.

V **neocortexu** zpravidla rozlišujeme šest vrstev (**lamin**) neuronů. V případě, že je všech 6 vrstev dobře rozlišeno, nazývá se kůra **HOMOTYP**. Jestliže není všech šest vrstev dobře

rozlišitelných, nazývá se kůra **HETEROTYP**. Vrstvy jsou označeny římskými číslicemi (I. až VI. vrstva). Povrchová vrstva má označení I.

- **VRSTVA I** – lamina zonalis (molecularis) – **VRSTVA MOLEKULÁRNÍ**, obsahuje málo buněk – výrazné jsou Cajalovy horizontální buňky
- **VRSTVA II** – lamina granularis externa – **VRSTVA ZEVNÍ GRANULÁRNÍ**, obsahuje hustě seskupené malé nervové buňky
- **VRSTVA III** – lamina pyramidalis – **VRSTVA PYRAMIDOVÁ**, v dolní části jsou zřetelné obrovské hvězdicovité buňky
- **VRSTVA IV** – lamina granularis interna – **VRSTVA VNITŘNÍ GRANULÁRNÍ**, obsahuje hustě seskupené drobné nervové buňky
- **VRSTVA V** – lamina ganglionaris – **VRSTVA PYRAMIDOVÁ**, obsahuje středně velké a velké pyramidové buňky – včetně Becových buněk, dále v ní najdeme buňky hvězdicovité
- **VRSTVA VI** – lamina multiformis – **VRSTVA MULTIFORMNÍ**, je tvořena z kolmo postavených vřetenitých buněk

Šestá vrstva se někdy člení na vrstvu VIa a VIb, která postupně přechází do bílé hmoty koncového mozku. Uspořádání vrstev se v různých místech povrchu liší, např. typy nervových buněk, jejich hustotou, uspořádáním apod. Na povrchu hemisfér je možné rozlišit více než 50 míst s různou laminární strukturou, tzv. **mozkové, cytoarchitektonické mapy**, např. Kor-

binian Brodmann popsal již v roce 1909 52 strukturálně odlišných míst.

U vyšších savců (v témže řádu) je u malých druhů povrch hemisfér trvale hladký, např. vačice. U větších druhů je gyrifikován (např. klokan). Zvrásnění, gyrifikace, umožňuje zvýšení plochy kůry. U dospělého člověka má celkový povrch kůry koncového mozku velikost 20 dm² až 30 dm² (tj. plocha např. 50 cm x 50 cm). V 1 mm³ hmoty kůry je přibližně až 150 000 neuronů, asi 50 m axonů a 150 m dendritů. Na povrchu mozku rozlišujeme **ZÁVITY (GYRI CEREBRI)** a **RÝHY (BRÁZDY, SULCI CEREBRI)**. Všechny hlavní závity a brázdy se dají u člověka rozpoznat od sedmého fetálního měsíce.

V mozkové kůře je možné rozlišit:

- **OBLASTI SENZORICKÉ**, do kterých jsou přiváděny **informace z receptorů**
- **OBLASTI EFEKTOROVÉ**, ze kterých jsou vysílány informace k efektorovým orgánům (např. motorické informace pro příčně pruhované svaly – odtud také **oblasti motorické**)
- **OBLASTI ASOCIAČNÍ**, u kterých nebyla prokázána sensorická ani efektorová funkce, a které jsou komplikovaným způsobem propojené vzájemně a dále i s jinými oblastmi mozku. Asociační oblasti se s fylogenetickým vývojem rozšiřují a u člověka jsou velmi rozsáhlé. **Nejrozsáhlejší asociační oblastí člověka je prefrontální kůra čelního laloku. Oblasti jsou nutné**

pro paměť, abstraktní myšlení a ryze lidské projevy jako vcítění se, sebekontrola, smysl pro humor, svědomí aj.

Spojení neuronů (oblastí) zajišťují DRÁHY PROJEKČNÍ, ASOCIAČNÍ a KOMISURÁLNÍ.

DRÁHY PROJEKČNÍ spojují obousměrně části mozku a míchy mezi sebou i s jinými tělními strukturami (receptory nebo efektory). V mozkové kůře označujeme jako **projekční centra** takové okrsky kůry, do kterých vedou přes nižší nervová ústředí informace z receptorů prostřednictvím projekčních drah (např. zrakové centrum, sluchové centrum apod.) nebo naopak vycházejí motorická vlákna směrem k nižším ústředím (např. **korové centrum motorické**). Mozková kůra člověka pro svou činnost nezbytně vyžaduje informace ze smyslových orgánů a z receptorů, ale vzhledem k paměti není její činnost závislá pouze na nich (na rozdíl např. od mozečku).

DRÁHY ASOCIAČNÍ spojují vzájemně různá místa v jedné hemisféře (např. centrum sluchu a řeči). Obecně spojují různá místa kůry v téže hemisféře. V rozšířeném slova smyslu jde o interneurony hemisféry koncového mozku.

DRÁHY KOMISURÁLNÍ tvoří část asociačních drah a přenášejí informace mezi homotypickými (homologními) místy obou hemisfér (např. mezi zrakovými centry levé a pravé hemisféry). Obecně spojují určité oblasti mezi oběma hemisférami vzájemně. Největší komisura (komisurální

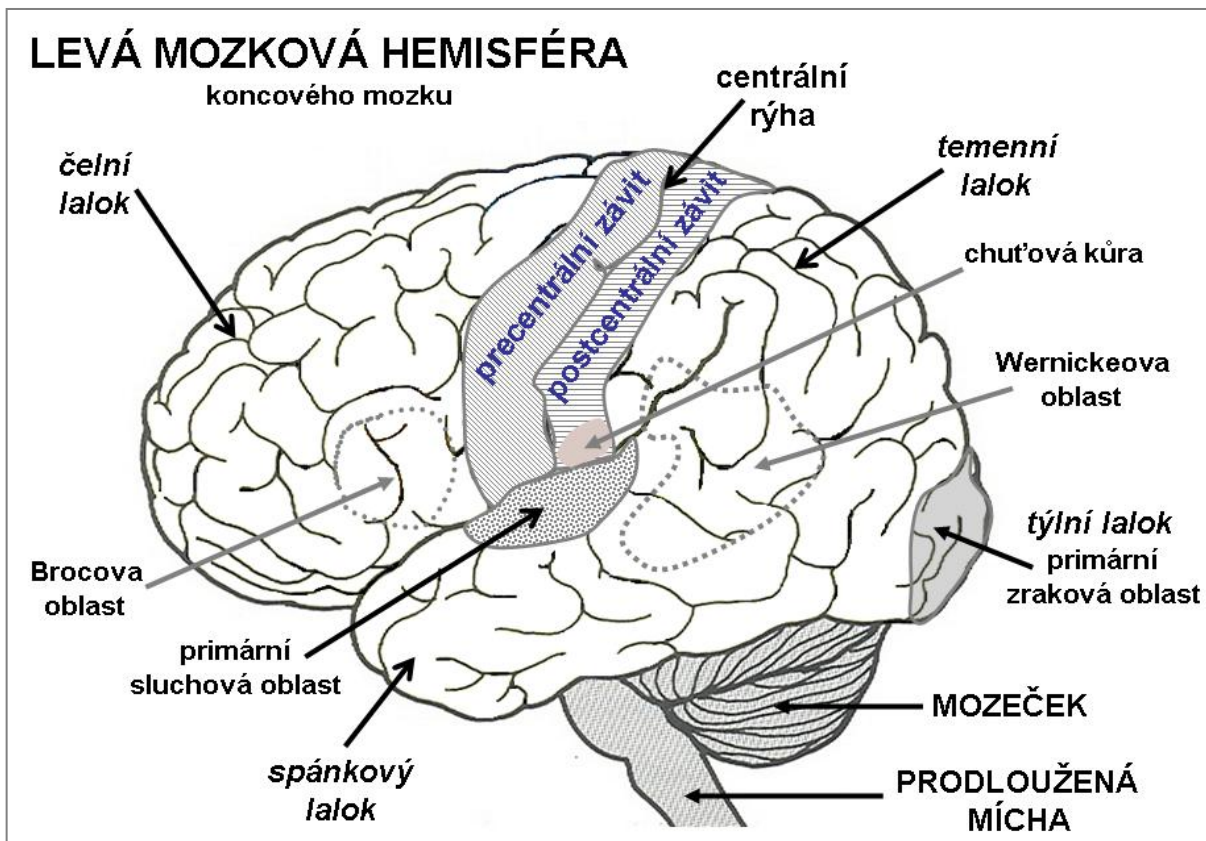
dráha) prochází svorovým tělesem (corpus callosum) přes střední (předozadní, mediánní) rovinu těla (mozku).

Většina informací, které přijímají korové neurony přichází z jiných korových neuronů téže korové vrstvy a nebo jiné vrstvy (tj. od interneuronů).

Podle tvaru hemisfér a hlavních rýh mozkové kůry rozlišujeme na každé hemisféře čtyři laloky. Rozlišujeme **ČELNÍ, TEMENNÍ, SPÁNKOVÝ A TÝLNÍ LALOK** (lobus frontalis, lobus parietalis, lobus occipitalis, lobus temporalis). Následuje charakteristika hlavních oblastí laloků

s ohledem na motorické a senzitivní oblasti.

- **ČELNÍ (FRONTÁLNÍ) LALOK** obsahuje horní frontální motorickou oblast, ovládající pohyby některých svalů (např. jazyka) a dolní frontální oblast, ve které je např. sídlo intelektu, rysů osobnosti a myšlení. V čelním laloku je rovněž umístěno **BROCOVO MOTORICKÉ CENTRUM ŘEČI** (objevil je Pierre de Broca, 1861), nezbytné k vytváření slov. Drážděním čelních laloků je možné také např. měnit peristaltiku žaludku a střev, působit změny v činnosti srdce apod.



Obr. č. 24: Vnější povrch levé hemisféry člověka

- **TEMENNÍ (PARIETÁLNÍ) LALOK** je centrem hmatu, chuti

a obsahuje také **MOTORICKOU OBLAST** odkud jsou vysílány in-

formace k příčně pruhovaným svalům a ovládány volní pohyby.

- Ve spánkové části hemisféry je nápadná **CENTRÁLNÍ RÝHA (GYRUS CENTRALIS)**.

V části neocortexu před centrální rýhou (*regio precentralis*) jsou motorické oblasti kůry (tj. místa odkud jsou spouštěny pohyby, tzv. **KOROVÉ CENTRUM MOTORICKÉ**). V této oblasti začíná *tractus corticospinalis* (motorická korová dráha, pyramidová dráha), jejíž hlavní úkol je podíl na plánování pohybů, řízení jemných pohybů a tvorba programů cílené motoriky.

V části neocortexu za centrální rýhou (*regio postcentralis*) je možné lokalizovat **SOMATOSENZITIVNÍ (SOMATOSENZORICKÉ) OBLASTI KŮRY** (tj. místa, kam jsou vedeny informace z receptorů).

Na horním okraji **SPÁNKOVÉHO LALOKU** je **CENTRUM SLUCHOVÉ**, ve kterém dochází k analýze signálů z vnitřního ucha a existují v něm oblasti s funkcí "klíče", které na základě sluchové podobnosti odemykají paměťové stopy v dalších strukturách mozku (asociace). V horní části spánkového laloku bylo zjištěno **WERNICKEOVO CENTRUM ŘEČI** (objevil 1864 **Karl Wernicke**, 1848 – 1905), umožňující rozumět řeči.

- V **TÝLNÍM (OKCIPITÁLNÍM) LALOKU** je zrakové centrum, které

přijímá a analyzuje zrakové informace (např. čtený text).

- Na spodní části hemisféry je umístěno **ČICHOVÉ CENTRUM** (čichové informace však zpracovávají rovněž další struktury mozku, viz kapitola 12). Čichové korové oblasti jsou ve vývojově starých částech kůry (paleokortex, archikortex). Poblíž čichového je chuťové centrum.

Shrnutí hlavních motorických a senzitivních oblastí laloků hemisfér koncového mozku:

Motorické oblasti:

- **primární motorická a premotorická kůra** v oblasti centrálního závitů před centrální rýhou
- **frontální zrakové pole** – kontroluje cílené pohyby očí
- **Brocovo motorické centrum** – řídí tvorbu řeči a pohyby svalů nezbytných pro mluvení

Senzitivní oblasti

- **primární somatosenzitivní kůra** za centrální rýhou
- **primární a asociační zrakové oblasti** (zejména v týlním laloku)
- **sluchové oblasti** (obvykle v jedné hemisféře uprostřed Wernickeova centra porozumění řeči)
- **oblasti kůry přijímající informace o rovnováze, čichu a chuti**

Z uvedeného stručného přehledu je zřejmé, že v mozkové kůře byla přesně lokalizována centra a také dráhy přenášející konkrétní informace, např. zraku, sluchu, čichu, chuti, pro pohyb apod. Kromě toho bylo zjištěno, že (podle současných vědomostí) existují funkce mozku, pro které není

možné jednoznačně lokalizovat jednu rozhodující oblast zodpovídající za danou aktivitu (např. paměť).

Jsou známé i hlavní dráhy mezi klíčovými centry zpracovávajícími určité aktivity. Např. v případě slyšené nebo přečtené otázky musí – k jejímu porozumění, sestavení odpovědi a jejímu vyslovení – v mozkových hemisférách probíhat sledy procesů zpracovávajících v určitém pořadí informace v různých strukturách mozku.

Odpovídáme-li, např. ústně, na ústní dotaz probíhají rozhodující nervové informace po následující dráze za současné aktivizace paměti: vnitřní ucho → centrum sluchu → Wernickeovo centrum → Brocovo centrum → motorická oblast kůry (pokyn svalům)

Při písemné nebo ústní odpovědi na písemnou otázku je do dráhy včleněno zrakové centrum. Informace ze zrakového centra postupují do Wernickeova centra přes obloukovitý závit (gyrus angularis), který se podílí na transformaci zrakových vjemů písma do zvukové podoby a naopak.

Člověk je schopen díky neuronům mozkové kůry **ABSTRAKTNĚ MYSLET, kontrolovat chování, analyzovat minulost i plánovat budoucí činnost.**

Z výzkumů vědeckého týmu Kalifornského technologického institutu vedeného **Rogerem Sperrym** (Nobelova cena, 1981) vyplývá, že **obě hemisféry koncového mozku člověka se liší a funkčně ani anatomicky nejde o přesnou bilaterální souměrnost.**

Z výzkumů týmu R. Sperryho vyplývá, že myšlenkové procesy probíhající v hemisférách lze charakterizovat u 90 – 95 % lidí podle toho, kde převažují.

LEVÁ HEMISFÉRA zajišťuje a má výrazný vliv na:

- **analytické procesy** (tj. postup od celku k částem)
- **lineární procesy** (tj. schopnost zpracovávat více informací lineárně – sériově – jednu za druhou, práce s malými detaily a jejich logické vysvětlování)
- **verbální (řečové, jazykové) funkce** (mluvená a psaná řeč, tvorba vět)
- **matematické a logické myšlení**
- **vědecké schopnosti**
- **racionální uvažování**
- **sebeuvědomění**
- **pohyby pravé poloviny těla**

PRAVÁ HEMISFÉRA zajišťuje a má výrazný vliv na:

- **syntetické procesy** (tj. postup od částí k celku) a procesy paralelní (tj. zpracovávání více informací souběžně)
- **holistické procesy** (schopnost včleňovat dílčí procesy do širších souvislostí – „velký obraz“)
- **schopnost trojrozměrné prostorové představivosti**
- **schopnost předvídání, neverbální představivost**
- **vnímání hudby**
- **vnímání uměleckých děl a např. i lidských tváří**
- **emoce (pocity), intuice**

- **pohyby levé poloviny těla**

Uvedené rozdělení vlivu hemisfér platí pro dospělého člověka. U dětí, např. v případě poškození, může dojít ke změnám (např. řečové funkce se více formují v pravé hemisféře).

Pozn.: Při některých formách onemocnění (např. nekontrolovatelná epilepsie) byla dokonce některým dětem odoperována celá jedna hemisféra koncového mozku – a zbylá polovina poté „převzala“ většinu funkcí a „pracovala za obě“.

Zpravidla se u člověka levá hemisféra a řečové funkce jeví jako dominantní. Levá hemisféra je obvykle spojena s pravorukostí.

V průměrné populaci je přibližně 88 % praváků a přibližně 12 % leváků (tzv. skrytých leváků je však více než 12 %).

11.6.11 Mozkové a míšní obaly a mozkomíšní mok

Na povrchu mozku a míchy najdeme u savců tři **VAZIVOVÉ BLÁNY** (obaly, pleny, meninges), které chrání mozkovou tkáň. **Jsou to:**

- **OMOZEČNICE** (cévnatka, měkká plena, **pia mater**)
Těsně přiléhá k povrchu mozku a míchy a kopíruje jejich povrch. Je bohatě prokrvena hustým systémem cév a je spojena s pavučnicí jemnými vlákny. Pod omozečnicí nacházíme souvisle uspořádané rozšířené výběžky astrocytů.
- **PAVUČNICE** (**arachnoidea**)

Je bezcévná, oddělená od omozečnice dutinou (**cavum subarachnoideale**, extracerebrální prostor) s množstvím ohraničených malých dutinek vyplněných **MOZKOMÍŠNÍM MOKEM** (cerebrospinnální tekutina, **likvor**)

- **TVRDÁ PLENA** (**dura mater**)
Částečně srůstá s lebečními kostmi. Je silná a neohebná.

MOZKOMÍŠNÍ MOK vyplňuje nejen **cavum subarachnoideale**, ale také čtyři mozkové komory včetně propojovacích kanálků (tzv. komorový systém mozku, intracerebrální prostor).

Funkce mozkomíšního moku jsou:

- **ochrana mozku a míchy před nadměrnými otřesy** – mozek v podstatě plave v mozkomíšním moku, což snižuje jeho hmotnost a vytváří ochranu před poškozením vlastní hmotností
- **zajišťování homeostázy** – **fyzilogicky stálého prostředí** pro funkce neuronů
- **transport živin**
- **odstraňování odpadních produktů**
- **vyrovnávání určitých objemových změn mozku** (i míchy)
- **další funkce** včetně podílu na přenosu chemických signálů

Mozkomíšní mok vzniká selektivní filtrací a aktivní sekrecí buněk v **plexus choroideus** čtyř mozkových komor a také z intersticiální tekutiny mozkové tkáně. Plexus choroideus se vyvíjí jako tkáň vmáčknutá do mozkové komory a obsahuje tepny, kapiláry a rozšířené žíly s dutinkami. Kapiláry

v CNS člověka obvykle pokrývají rozšířené výběžky astrocytů. Kolem cév jsou řídká kolagenní vlákna, pokrytá vrstvou epitelových buněk (**ependymové buňky**, viz 10.3.1).

Mezi krví a mozkomíšním mokem nedochází k volné výměně látek. Mezi krví a mokem existuje **HEMATOENCEFALICKÁ BARIÉRA** (krevně–mozková bariéra), což znamená, že krev je od mozkomíšního moku oddělena endotelem krevních kapilár – kapiláry v mozku mají jinou strukturu než na jiných místech těla. Přes bariéru neprostupují z krve do mozku toxiny z krve, z potravy a z bakterií, močovina aj. Naopak dobře prostupují látky rozpustné v tucích – nikotin, anestetika, alkohol.

Na bariéře se podílí také epitel chorioideálních (chorioidních, chorioidálních) plexů. Bariéra je nepropustná pro vysokomolekulární látky. Pouze v hypothalamu je volnější spojení buněk v místech, kde do krve pronikají regulační hormony a také v chemorecepční oblasti (tzv. area postrema).

Pozn.: Při dlouhodobě působícím emočním vypětí může dojít k uvolnění hematoencefalické bariéry – škodlivé látky z krve potom pronikají do mozkové tkáně a ovlivňují funkce neuronů.

Hematoencefalická bariéra kontroluje přísun a odsun metabolitů i koncentrace iontů. Z toho vyplývají prokázané rozdíly ve složení krve a mozkomíšního moku. Mozkomíšní mok obsahuje značné množství vody a dále méně bílkovin, např. jen 0,2 – 0,45 g bílkovin/l (v krevní plazmě je to 60 – 80 g/l), glukózy 3 – 5 mmol

v litru, iontů Cl^- 120 – 180 mmol/l (v krevní plazmě je to 98 – 106 mmol/l). Naopak obsahují více iontů Na^+ a Cl^- .

MOZKOMÍŠNÍ MOK protéká od buněk stěn **I. a II. mozkové komory** (v hemisférách koncového mozku) otvorem foramen interventriculare do **III. mozkové komory** v mezimozku. Dále protéká kanálkem aqueductus cerebri (a. c. mesencephali, Sylviiův kanálek, Sylviiin kanálek) ze **III.** do **IV. mozkové komory** v zadním mozku (cévnaté pleteně stropu IV. mozkové komory produkují většinu moku). Ze čtvrté mozkové komory mozkomíšní mok vytéká otvůrkou (foramen Magendii a foramina Luschkae) do subarachnoideálního prostoru a dále se vstřebává do venózní krve **párovými postranními otvory** (apertura laterales) a **středovým otvorem** (apertura mediane) na stropu komory.

Celkové množství moku v komorách a subarachnoideálním prostoru je 125 ml až 200 ml. Obměna moku je dosti rychlá, neboť za 24 hodin vzniká a také se vstřebává 500 – 650 ml moku (tj. výměna přibližně za každých 4 až 6 hodin).

Pozn.: Při nadměrné produkci a hromadění mozkomíšního moku u dětí vzniká hydrocefalie.

11.7 Vzestupné a sestupné nervové dráhy

Pro odpovídající řízení systémů a struktur organismu (např. příčně pruhovaných svalů, hladkých svalů, srdečního svalu, žláz) jsou pro řídicí jednotku (např. mozkovou kůru) nezbytné signály z receptorů a smyslových orgánů.

Signály přicházejí do regulačních a řídicích center **VZESTUPNÝMI (odstředivými, ascendentními, aferentními) DRÁHAMI**. Bývají rozlišovány **DRÁHY SENZITIVNÍ** (vedou informace např. z receptorů bolesti, tlakových, tepelných a chladových receptorů) a **DRÁHY SENZORICKÉ – smyslové** (vedou informace ze smyslových orgánů). V řadě publikací však oba pojmy dosti často splývají. Je možné říci, že v obou případech jsou dráhy složeny z nervových vláken, která převádějí informace z jednotlivých receptorů (receptorových buněk). Současně však platí, že téměř všechny senzorní neurony přijímají informace z více a často i většího počtu receptorů (tzv. **konvergence**), který se ještě může dynamicky měnit (např. počet receptorových buněk v oku předávající informaci jedné gangliové buňce se mění v závislosti na osvětlení, viz kapitola 12).

Téměř všechna aferentní vlákna se po vstupu do CNS rozdělují a předávají informace na více a často mnoho jiných neuronů (tzv. **divergence**, viz kapitola 10). Konvergence a divergence zvyšují "provozní jistotu" systémů, na

kterých se tak většinou neprojeví výpadek jedné receptorové buňky nebo i výpadek jednoho neuronu.

Signály k výkonným jednotkám (svalům a žlázám) pak procházejí z CNS **SESTUPNÝMI (odstředivými, descendentními, eferentními) DRÁHAMI**.

Neurony nervových drah tvoří otevřené a uzavřené obvody, které se skládají většinou z několika na sebe navazujících neuronů umístěných v různých částech CNS. Značný počet axonů a drah se v určitém místě těla kříží (tj. vlákna přecházejí z jedné poloviny těla do druhé podle předozadní roviny bilaterální souměrnosti). **Z toho vyplývá, že např. levá polovina mozku zodpovídá za řadu smyslových a motorických funkcí pravé poloviny těla a naopak.**

Většina velkých senzitivních drah má **SOMATOTOPICKÉ USPOŘÁDÁNÍ (somatotopickou organizaci, somatotopickou projekci)** nervových vláken. Tento pojem označuje skutečnost, že již na úrovni míchy (dále v mozku) dochází ke sdružování nervových vláken a struktur přenášejících podobné nebo stejné informace. Lze tedy přesně lokalizovat nervová vlákna konkrétních receptorů z jednotlivých částí těla, **přesnou oblast a velikost oblasti** (např. mozkové kůry), ve které jsou zakončena senzitivní vlákna z určité části těla (**princip somatotopické projekce receptorů**).

Podobně platí také pro motorické systémy, že **v části mozkové kůry před centrální rýhou lze přesně rozlišit místa odkud vycházejí vlákna iner-**

vující konkrétní svaly a rovněž lze přesně zjistit celkovou **velikost oblasti kůry, která odpovídá za provádění určitého pohybu.** (např. svalů dolní končetiny, svalů horní končetiny, úst, rtů apod.). Velikost korové oblasti pro jednotlivé části těla je úměrná biologickému významu dané části těla (např. u člověka je oblast kůry ovládající svaly ruky a svaly nutné pro mluvidla mnohem větší než oblast pro motorickou inervaci trupu a nohy).

Následující stručný přehled hlavních **NERVOVÝCH DRAH** poskytuje pouze hrubou orientaci ve značně komplikované problematice. V zájmu srozumitelnosti je třeba provádět určitá zobecnění, která ne vždy plně odpovídají skutečnosti. **Z pohledu fyziologie nelze např. funkci nervové dráhy chápat zjednodušeně jako kabel, který má jeden přesný začátek a jeden přesný konec. NERVOVÁ DRÁHA** je svazek stovek a tisíců axonů (pyramidová dráha má až 1 milion axonů), které zpravidla nezačínají ani nekončí společně v jedné struktuře. Navíc existují axony a kolaterály, které přecházejí z jedné dráhy do druhé a vystupují nebo vstupují do dráhy v jejím průběhu. Většina nervových drah CNS spolupracuje na různých úrovních. Přestože dráha může určitým způsobem v určitých funkčních podmínkách vykazovat relativně samostatnou činnost, **projevují se struktury a dráhy CNS jednoznačně jako hierarchicky uspořádaný jednotný funkční celek.**

V rámci mozku i míchy existují značně komplikovaná vnitřní spojení. Kromě dále popisovaných dlouhých

drah existuje značný počet lokálních spojení a krátkých drah (např. **spinospinální dráhy** spojující jednotlivé segmenty míchy apod.).

Název dráhy je většinou vytvořen, jak je dále patrné, z názvů výchozí a cílové struktury.

11.7.1 Přehled hlavních vzestupných drah míchy

ASCENDENTNÍ (VZESTUPNÉ) DRÁHY MÍCHY vedou informace z míchy do mozkové a mozečkové kůry. Převážně se jedná o informace z receptorů, které do míchy přicházejí zadními míšními kořeny po vláknkách neuronů spinálních ganglií nebo ganglií hlavových nervů (tzv. **NEURONY 1. ŘÁDU**). Axon neuronu prvního řádu směřuje k neuronu míchy nebo neuronu senzitivních jader mozkového kmene. Neurony míchy nebo mozkového kmene (**NEURONY 2. ŘÁDU**) převádějí informace do thalamu. Jejich axony se většinou kříží. Neurony thalamu (**NEURONY 3. ŘÁDU**) vysílají axony do mozkové kůry.

A) Anterolaterální systém drah

Dráhy tohoto systému vedou informace z mechanoreceptorů, termoreceptorů a receptorů bolesti přes míchu do mozkové kůry.

- **TRACTUS SPINOTHALAMICUS ANTERIOR** a **TRACTUS SPINOTHALAMICUS LATERALIS**

Dráhy obsahují vlákna přenášející informace z termoreceptorů a receptorů bolesti.

• **TRACTUS SPINORETICULO-THALAMICUS**

Dráha vede informace o hluboké bolesti z receptorů přes míchu a retikulární formaci mozkového kmene do jader thalamu a až do hypothalamu (některé axony končí již dříve v mezimozku, prodloužené míše a mostu). Přes thalamická jádra má dráha spojení s limbickým systémem. Touto vazbou je možné vysvětlit např. některé projevy emocionálního chování a změnu mimiky při bolesti.

- **TRACTUS SPINORETICULARIS (SPINOBULBARIS)** je částí předcházející dráhy. Dráha začíná v míšních segmentech a celá končí v retikulární formaci mozkového kmene. Jde o část vzestupného systému retikulární formace.

• **TRACTUS SPINOCERVICO-THALAMICUS**

Dráha vede informace z mechanoreceptorů (o dotykových a tlakových podnětech), z receptorů bolesti a z termoreceptorů do horní části krční míchy a přes prodlouženou míchu do thalamu.

• **TRACTUS SPINOTECTALIS**

Dráha je u člověka silně zredukována. Nejrozvinutější je u obojživelníků (*Amphibia*) a převádí informace o některých zrakových a somatických funkcích (např. orientace očí na pohybující se objekt).

B) Systém drah zadních míšních provazců

(TRACTUS SPINOBULBOTHALAMOCORTICALIS)

Dráhy vedou z míchy a některá vlákna směřují až do kůry koncového mozku. Začátek drah je v proprioreceptorech šlach a kloubů a v kožních mechanoreceptorech. Informace vedené tímto systémem umožňují rozlišovat jemné dotykové podněty. Získáváme představu o vibracích, poloze a pohybu kloubů, včetně informací o orientaci končetin v prostoru. Axony

neuronů prvního řádu najdeme ve spinálních gangliích. Axony druhého řádu patří k neuronům míšních jader *nucleus gracilis* a *nucleus cuneatus* a kříží se. Axony třetího řádu patří do thalamu a jejich axony směřují do kůry koncového mozku a mají somatotopické uspořádání.

• **TRACTUS SPINOBULBOTHALAMICUS**

Axony neuronů prvního řádu této dráhy jsou uspořádány ve:

- **a) fasciculus gracilis Golli**
Axony této části dráhy vedou informace z dolní části těla (přibližně pod 6. hrudním obratlem a oblasti dolních končetin).
- **b) fasciculus cuneatus Burdachi**
Axony této části dráhy vedou informace z horní části těla (oblasti horních končetin).

Axony neuronů druhého řádu tvoří:

• **TRACTUS BULBOTHALAMICUS**

V různých úrovních kmene mají svazky vláken této dráhy různý název. Např. spojení jader *nucleus gracilis* a *nucleus cuneatus* s thalamem nazýváme **LEMNISCUS MEDIALIS**

Axony neuronů třetího řádu tvoří:

• **TRACTUS THALAMOCORTICALIS**

Dráha spojuje thalamus s kůrou koncového mozku. Při poškození této poslední části dráhy nejsme např. schopni rozlišit předmět držený v ruce (při zavřených očích) ani polohu končetin v prostoru.

C) Spinocerebelární systém drah

Systém tvoří dráhy vedoucí z míchy do mozečku. Dráhy vedou informace z proprioreceptorů. Proprioreceptory neustále vysílají informace o napětí ve šlachách a o intenzitě svalové kontrakce. Část informací pochází také z exteroceptorů kůže.

- **TRACTUS SPINOCEREBELLARIS ANTERIOR (DORSALIS)**

Dráha vede informace přes neurony s velkým recepčním polem z dolních končetin a dolní poloviny těla.

- **TRACTUS SPINOCEREBELLARIS ROSTRALIS (CERVICALIS)**

Dráha vede informace přes neurony s velkým recepčním polem z horní poloviny těla. U člověka se předpokládá spojení mezi krčními segmenty míchy a mozečkem.

- **TRACTUS SPINOCEREBELLARIS POSTERIOR (VENTRALIS)**

Dráha vede informace ze svalových vřetének, Golgiho šlachových tělísek, z dotykových a tlakových receptorů z dolní poloviny těla.

- **TRACTUS CUNEOCEREBELLARIS**

Dráha vede informace z horní poloviny těla ze stejných receptorů jako předcházející.

11.7.2 Senzitivní dráhy hlavových nervů

Pro vedení **senzitivních informací z oblasti hlavy** jsou využívány již výše uvedené dráhové systémy. K prvnímu přepojování informací však zpravidla dochází v jádrech trojklanného nervu (tj. V.), kde se přepojují i vlákna nervů VII., IX., a X.

Pozn.: Informace z vnitřních orgánů jsou vedeny stejnými dráhovými systémy (viz 11.7.1 a 11.7.2). Periferní neuron však patří k systému sympatiku nebo parasympatiku.

11.7.3 Sestupné systémy drah

Přes různě komplikovanou síť interneuronů sestupné dráhy ovlivňují zejména:

➤ **A) činnost příčně pruhovaných svalů (motorickou aktivitu)**

MOTONEURONY jejichž axony tvoří sestupné systémy drah jsou rozmístěny v podstatě ve všech částech mozku (viz dále) a vysílají informace z jednotlivých mozkových struktur do míchy, na buňky jader hlavových nervů a dále na svalová vlákna kosterních (příčně pruhovaných) svalů (viz kapitola 13).

➤ **B) činnost hladkých svalů, srdečního svalu a žláz – přes pregangliové neurony vegetativního (autonomního) nervového systému (SYMPATIKUS A PARASYMPATIKUS)**

Oba systémy pracují společně a komplexně ovlivňují celý organismus. **Popisovat systémy odděleně je z funkčního hlediska zkreslující.** Je však používané a přispívá k srozumitelnosti výkladu.

A) Somatický motorický systém organismu

SOMATICKÝ MOTORICKÝ SYSTÉM řídí (spouští, reguluje a koordinuje) činnost příčně pruhovaného (kosterního) svalstva. Činnost kosterních svalů umožňuje organismu pohyb z jednoho místa na jiné místo v životním prostředí (tj. **LOKOMOCI**), cílené pohyby částí těla a zaujetí postoje (statická, tonická činnost svalů).

Nutností pro činnost příčně pruhovaného svalu je neporušená inervace a určité základní napětí. Určité napětí (**TONUS**) má většina kosterních svalů a tonická činnost svalů je v podstatě nepřetržitá (viz kapitola 13).

Základnu pohybu (výchozí polohu pro lokomoční pohyb) tvoří postoj (u člověka VZPŘÍMENÝ POSTOJ) zajišťovaný reflexně posturálními reflexy, které ovlivňují tonus souboru svalových skupin (zejména tzv. antigravitačních svalů).

Odpovídající polohu těla v prostoru řídí a kontrolují neurony mozkové kůry, basálních ganglií, středního mozku, retikulární formace, míchy a mozečku. Nutné informace přicházejí zejména ze statoakustického aparátu, zraku, svalových vřetenek, Golgiho šlachových tělísek a kloubních receptorů.

Vývojově nejstarší centra řízení pohybů jsou u obratlovců uložena v tektu a retikulární formaci (**soustava tektoretikulární**). Např. u ptáků je nejvyšším centrem koordinujícím pohyb **thalamus a striatum** (tzv. **soustava thalamostriatová**).

Na řízení motoriky člověka se podílejí téměř všechny části centrální nervové soustavy (zejména mozková kůra, basální ganglia, thalamus, mozeček, mozkový kmen, páteřní mícha) a činnost kosterního svalstva je vždy řízena jako jediný funkční celek.

Úmyslné (volní) pohyby člověka jsou řízeny z mozkové kůry. **HLAVNÍ MOTORICKÉ CENTRUM ČLOVĚKA** je v mozkové kůře v zadní části čelního laloku před hlavní (centrální) mozkovou rýhou (v regio precentralis), odkud jsou informace o pohybu vedeny do mozkového kmene, prodloužené a páteřní míchy. V primární (hlavní) motorické oblasti kůry leží nápadné velké pyramidové buňky.

Přímé ovládání kosterního svalstva pak probíhá přes **MOTONEURONY** (motorické neurony) míchy (jejichž axony vycházejí z předních míšních sloupců) nebo přes **MOTONEURONY JADER HLAVOVÝCH NERVŮ**. Motorické dráhy jsou v CNS jednoneuronové i víceneuronové. Vlastní koncovou dráhou k buňkám příčně pruhovaného svalu je axon motoneuronu míchy nebo motoneuronu jádra hlavového nervu, který vede bez přerušení až ke svalovým vláknům kosterních svalů. Axon motoneuronu se v cílové oblasti svalu větví a jeho výběžky jsou přiloženy k povrchové biomembráně svalového vlákna (svalové buňky). Místo spojení označujeme pojmem **nervosvalová motorická ploténka příčně pruhovaného svalu** (tzv. **nervosvalové spojení**, viz také kapitola 13).

Bývá rozlišován např. motorický systém pohybu a motorický systém polohy (opěrná motorika) – většina pohybů zajišťovaných systémy příčně pružovaných svalů má složku volní (ovládanou vůlí) a mimovolní (např. při běhu udržujeme rovnováhu). Výsledné pohyby živočichů a člověka ovlivňuje také učení a paměť. Nové podněty jsou neustále porovnávány s informacemi uloženými v paměti. Podle těchto informací o v minulosti prováděných aktivitách a jejich důsledcích dojde v případě potřeby ke korigování nových pohybů. V tomto porovnávání je také část klíče k vysvětlení proč různí lidé (i živočichové) reagují na tytéž podněty různým způsobem (např. různým způsobem úniku v případě nebezpečí) podle toho s čím se v průběhu života setkali.

Motorické dráhy člověka

DESCENDENTNÍ DRÁHY

ČLOVĚKA, které zpracovávají, vysílají a přenášejí výstupní motorické informace, byly označovány jako pyramidové a mimopyramidové. Tzv. pyramidové a mimopyramidové dráhy jsou však spjaté vývojově, morfologicky i funkčně a nelze je považovat za dva vzájemně nezávislé motorické systémy. Na řízení volních pohybů se podílejí téměř vždy současně různé motorické struktury mozku, které jsou propojeny rovněž s nemotorickými strukturami. „Ostré“ rozdělení na pyramidové a mimopyramidové dráhy považuje za zastaralé, přestože pojem pyramidová dráha je používán.

Motorické dráhy dělíme na:

- **MOTORICKÉ DRÁHY KOROVÉ**, vycházejí z oblastí mozkové kůry, dělíme je na:
 - **PŘÍMÉ**
 - **NEPŘÍMÉ**
- **MOTORICKÉ DRÁHY KMENOVÉ**, vycházejí z mozkového kmene

a) Motorické dráhy korové

Hlavní přímou motorickou korovou dráhou je

- **TRACTUS CORTICOSPINALIS** (pyramidová dráha)

Dráha přenáší informace z mozkové kůry přímo k motorickým buňkám jader hlavových nervů a motorickým neuronům předních míšních sloupců – odkud procházejí axony motoneuronů přímo a bez přerušení do jednotlivých míšních segmentů k motoneuronům.

Dráha je vytvořena až u savců a je hlavní motorickou dráhou opic a člověka. Neurony pyramidových drah zajišťují nejsložitější pohybovou aktivitu ovládanou vůlí (včetně jemných a přesných pohybů ruky). Pro přesné a jemné řízení pohybů je však také u savců a člověka potřebná součinnost s nižšími strukturami mozku.

Z mozkové kůry každé hemisféry vychází jedna pyramidová dráha. Axony dráhy vycházejí z těl neuronů rozsáhlých oblastí mozkové kůry (asi 50 % vláken z regio precentralis), koncentrují se vějířovitě v capsula interna, pokračují do crura cerebri a procházejí přes pyramides medullae oblongatae

(odtud název pyramidová dráha), na úrovni které se část vláken obou pyramidových drah kříží (přibližně 80 % vláken) na hranici prodloužené míchy a hřbetní míchy (tzv. **DECUSATIO PYRAMIDUM**) a přechází na opačnou polovinu těla.

Zkřížená vlákna poté tvoří v bočních míšních provazcích bílé hmoty míchy **TRACTUS CORTICOSPINALIS LATERALIS** a nezkřížená vlákna v předních míšních provazcích vytvářejí **TRACTUS CORTICOSPINALIS ANTERIOR**. Přímé axony pyramidové dráhy se v míše zpravidla přes interneurony přepojují na neurony předních míšních rohů. Kolaterály axonů dráhy zajišťují spojení pyramidové dráhy např. s retikulární formací, motorickými jádry hlavových nervů, nucleus ruber, substantia nigra a také míšními segmenty přes které prochází.

V každé pyramidové dráze je 600 000 až 1 milion axonů. Axony pyramidových drah vycházejí z pyramidových buněk – zejména z oblasti před centrální rýhou (gyrus precentralis) a z kůry čelního laloku. Přitom pouze část všech axonů (30 000 až 35 000) vychází z Becových (Betzových) buněk (ruský anatom Bec je objevil v roce 1874), které mají pro řízení úmyslných pohybů největší význam a najdeme je v V. vrstvě mozkové kůry (jedná se o zvláště velké pyramidové buňky). Rychlost vedení vzruchu pyramidovou dráhou je 120 metrů za sekundu.

Motorická kůra v regio precentralis odkud vede přibližně polovina axonů pyramidové dráhy má somatotopickou organizaci (**SOMATOTOPICKÉ**

USPOŘÁDÁNÍ). Motorické informace jsou zpracovávány buňkami kůry především ve směru kolmém na povrch hlavy. Pyramidové buňky kůry v jednom sloupci nad sebou odpovídají za pohyb jednoho kloubu (tedy ne svalů). *Pozn.: Somatotopie = mapování těla.*

Druho přímou motorickou korovou dráhou je:

- **TRACTUS CORTICONUCLEARIS**

Dráha převádí motorické informace z kůry k motorickým jádrům hlavových nervů.

Motorické funkce jsou přímo řízené z obou hemisfér, ale z hlediska řízení pohybů nemusí být jejich vliv rovnocenný.

Pozn.: Jako mimopyramidové byly označovány dráhy, které nevedou motorické informace z kůry koncového mozku přímo ke svalům. U tzv. mimopyramidových drah dochází před vysláním výstupní motorické informace k různě složitému přepojování a zpracování motorických informací na různých úrovních mozku (např. neurony basálních ganglií, motorických jader středního mozku apod.).

Nepřímé motorické dráhy

NEPŘÍMÉ MOTORICKÉ KOROVÉ DRÁHY propojují mozkovou kůru s motorickými strukturami mozkového kmene (tj. oblasti, ve kterých je počátek korových nebo kmenových drah). Tyto dráhy v podstatě plní kontrolní funkce. Jsou to např. **tractus**

corticoreticularis, tr. corticorubralis, tr. corticotectalis aj.

b) Motorické dráhy kmenové

MOTORICKÉ DRÁHY KMENOVÉ začínají v retikulární formaci, ve středním mozku (nucleus ruber), dále v mostu a prodloužené míše (i motorické dráhy kmenové však mají funkční spojení s kůrou koncového mozku). Dráhy zajišťují řízení svalů nutných pro vzpřímený postoj těla a ovládají i další rozsáhlé pohybové aktivity. Mají hlavní a rozhodující význam pro řízení pohybu u všech savců kromě primátů a člověka (např. kočka je schopna se pohybovat s těmito funkčními drahami i po přetnutí pyramidových drah, ale člověk ne).

b1) dráhy začínající ve středním mozku

• **TRACTUS RUBROSPINALIS**

Dráha vychází z nucleus ruber a po výstupu z něho se ihned kříží. Nucleus ruber je funkčně spojen s kůrou (tr. corticorubralis) a mozečkem (tr. cerebellorubralis). Dráha vede informace o svalovém napětí, aktivuje ohýbače (flexory) a inhibuje natahovače (extenzory). Působí přes interneurony v míše.

• **TRACTUS TECTOSPINALIS**

Dráha začíná v tektu. V horní části středního mozku se kříží a její vlákna končí na interneuronech prvních čtyř krčních míšních segmentů. Zajišťuje motoriku hlavy a krku. Zejména má vliv na reflexní pohyby hlavy související se zrakovými a sluchovými vjemy.

• **TRACTUS INTERSTITIOSPI- NALIS**

Dráha vychází z nucleus interstitialis a pokračuje bez překřížení do míšních segmentů (zejména krční míchy).

b2) dráhy začínající v mostu a v prodloužené míše

V dolní části mozkového kmene začínají **tr. vestibulospinalis** a **tr. reticulospinalis**.

• **TRACTUS VESTIBULOSPINALIS (VESTIBULOSPINÁLNÍ DRÁHA)**

Dráha dostává hlavní aferentní informace vlákny z utriculu vnitřního ucha. Vestibulospinální dráha ovlivňuje napětí svalů, podporuje míšní reflexní aktivity, má vliv na postoj, rovnováhu, chůzi apod.

○ **TRACTUS VESTIBULOSPINALIS MEDIALIS**

Má inhibiční vliv na extenzory. Vlákna této dráhy jsou jediná, která působí inhibičně přímo na alfa-motoneurony.

• **TRACTUS RETICULOSPINALIS (RETIKULOSPINÁLNÍ DRÁHA)**

Dráha je **nejdůležitější motorickou kmenovou dráhou savců**. Převádí do míchy impulzy z pallida, thalamu, epithalamu, corpora mamillaria, mozečku a kůry koncového mozku. Dráha zprostředkovává vliv retikulární formace na reflexní úmyslné pohyby a na autonomní funkce organismu (např. dýchání), reguluje svalové napětí a postoj. Vlákna s facilitačním vlivem na motorické buňky vytvářejí **tr. reticulospinalis lateralis (medullaris)** a vlákna s inhibičním vlivem na motorické buňky **tr. reticulospinalis medialis**.

Okruhy basálních ganglií (striatové neuronové okruhy)

Významná spojení výše uvede-
ných struktur ovlivňujících motori-
ku existují s mozečkem (viz moze-
ček) a basálními ganglii. Téměř celý
rozsah neokortexu má spojení s ba-
sálními ganglii.

Basální ganglia dostávají ze
všech oblastí kůry informace o chysta-
ném (zamýšleném) pohybu. Informace
jsou po zpracování vysílány z basál-
ních ganglií přes motorické struktury
thalamu zpět do mozkové kůry. Při
přechodu těmito **STRIATOVÝMI
NEURONOVÝMI (ZPRACOVACÍMI)
OKRUHY** dochází ke koncentraci, vy-
hodnocování a optimalizaci motoric-
kých informací. Modulované informa-
ce se vracejí zpět do mozkové kůry
(zejména do motorických oblastí
v gyrus precentralis) a zajišťují (včetně
účinné korekce mozečkem) optimální
provedení pohybu.

**HLAVNÍ STRIATOVÝ NEU-
RONOVÝ OKRUH** zajišťuje spojení
mozkové kůry opět s mozkovou ků-
rou po dráze: → mozková kůra →
striatum (nucleus caudatus, puta-
men) → pallidum → thalamus →
opět mozková kůra →

Tento okruh představuje základní
okruh pro motoriku končetin a trupu.

Kromě hlavního existují další
striatové okruhy basálních ganglií,
např.: → mozková kůra → striatum
→ pallidum (a substantia nigra) →
thalamus → opět striatum →
mozková kůra →

Vedlejšími okruhy basálních ganglií
jsou např.:

- spojení: globus pallidus → nucleus
subthalamicus
- obousměrné propojení: striatum ↔
substantia nigra

**Některé odlišnosti řízení motoriky
u bezobratlých živočichů**

U řady bezobratlých živočichů
existují kromě excitačních motoneuro-
nů (jak je obvyklé u obratlovců) také
INHIBIČNÍ MOTONEURONY a **PE-
RIFERNÍ INHIBICE** (u obratlovců
jsou známé centrální inhibice). Na sva-
lovou buňku členovců bývá obvykle
připojen inhibiční a současně excitační
motoneuron, tzv. **POLYNEURÁLNÍ
(multineurální) INERVACE**. Počet
všech excitačních a inhibičních míst,
ve kterých jsou na jedno svalové vlák-
no tyto neurony připojeny, může být až
desítky ve vzdálenostech ne větších
než 100 mikrometrů (tzv. multitermi-
nální inervace). Polyneurální a multi-
terminální inervaci mají např. **korýši**
a **hmyz**. Neuromediátorem v nervosva-
lových spojeních členovců je **kyselina
glutamová** (u obratlovců je jím zpra-
vidla **acetylcholin**).

**B) Vegetativní (autonomní)
systém organismu**

VEGATATIVNÍ SYSTÉM (sys-
tém nervosum autonomicum) ovládá
činnost hladkých a srdečních svalů (tj.
útrobní nebo také viscerální svaloviny)
a žláz, zajišťuje dynamickou rovnová-
hu vnitřního prostředí a nelze ho

ovlivňovat vůlí (odtud autonomní systém).

Vegetativní systém rozdělujeme z hlediska funkčního a morfologického na:

- **SYMPATIKUS** (pars symphatica)
- **PARASYMPATIKUS** (pars parasympathica)

Vegetativní funkce organismu jsou řízené přímo prostřednictvím nervových vláken a kromě toho také hormonálně.

VEGETATIVNÍ NERVOVÝ SYSTÉM má **centrální část** (oddíl) jehož struktury jsou součástí mozku, míchy a **periferní část** (oddíl), tj. autonomní ganglia a eferentní vlákna vegetativního nervového systému, která jsou součástí periferních nervů (*viz dále*).

K perifernímu oddílu autonomního nervového systému řadíme rovněž **střevní nervový systém** s hlavními částmi **plexus myentericus** a **plexus submucosus** (*viz kapitola 2*).

a) Centrální část vegetativního nervového systému

Jednoduché koordinace vegetativních funkcí probíhají již na úrovni hřbetní míchy (např. některé pohlavní funkce, vyprazdňování močového měchýře a střev). **Složitější vegetativní funkce** jsou ovládány z mozkové kůry (např. emoční stavy, soulad organismu s prostředím), mezimozku, retikulární formace (např. dýchací centrum, trávicí centrum, ovlivňování příjmu potravy a vody, funkcí pohlavních orgánů, termoregulace) a prodloužené míchy.

Hlavním podkorovým ústředím parasympatické, sympatické i humorální regulace je hypothalamus mezimozku. Hypothalamus bezprostředně ovlivňuje celou řadu vegetativních funkcí (např. řízení příjmu tekutin a potravy, sexuální rytmy, kontrola stahů dělohy při porodu) a reaguje na změny v organismu. Obsahuje centrum do jisté míry nadřazené sympatiku (**ERGOTROPNÍ ZÓNA**), které se podílí na přípravě organismu ke komplexní činnosti při zátěži (např. při stresu). Dále obsahuje centrum nadřazené parasympatiku (**TROFOTROPNÍ ZÓNA**), které se podílí na regeneraci organismu po zátěži.

Podobně jako mají některé hormony regulující vegetativní funkce klidový výdej, jsou také některé neurony a jejich autonomní vegetativní vlákna trvale aktivní. Probíhají po nich neustále akční potenciály a z jejich zakončení se vylévá určité množství neuromediátorů (tzv. **tonický vliv autonomních nervů**). Vegetativní inervace vykazuje na úrovni míchy (opět podobně jako inervace somatická) segmentální organizaci.

b) Periferní část vegetativního nervového systému

Periferní část vegetativního nervového systému tvoří **GANGLIA** a **EFERENTNÍ NERVOVÁ VLÁKNA**.

Pozn. č. 1: Ganglia jsou popsána na jiných místech textu (viz 11.4.3 a také dále v této kapitole).

Pozn. č. 2: Nutností pro odpovídající řízení hladkých svalů vnitřních orgánů a žláz jsou informace přicházející z receptorů (viz kapitola 12). Afe-

rentní vlákna (senzorická vlákna) z receptorů vnitřních orgánů a proprioreceptorů (nebo jen přenášené informace) směřují přes zadní míšní sloupce do mozečku a přes thalamus až do mozkové kůry v oblasti gyrus postcentralis.

Eferentní vlákna vycházejí a vedou informace (po jejich zpracování v CNS) z předních míšních sloupců a také jsou součástí některých hlavových nervů. Vlákna směřují k hladkému svalstvu, srdečnímu svalu a žlázám.

Vegetativní eferentní dráhy z míchy směřující k výkonným jednotkám se skládají nejméně ze dvou neuronů synapticky propojených v autonomním gangliu vegetativního nervového systému. Je to rozdíl – ve srovnání s jednoneuronovými motorickými drahami somatického systému, kdy motorické neurony míchy (nebo jader mozkových nervů) vedou vzruchy bez přerušování až k motorickým ploténkám inervovaných svalů.

První neuron ve vegetativní eferentní dráze (tzv. **PREGANGLIOVÝ NEURON**) má myelinizovaný axon a vychází z CNS. V autonomním gangliu dochází k přepojení pregangliového neuronu na jeden nebo více **postgangliových neuronů**. Axony **POSTGANGLIOVÝCH NEURONŮ** jsou často nemyelinizované.

aa) Sympatikus (thorakolumbální systém)

Označení systému pochází již z 18. století a znamená schopnost koordinovat tělesné funkce v jeden celek – sympathia.

SYSTÉM SYMPATIKU připravuje organismus na zátěž. K výrazné aktivaci sympatiku dochází při tělesné námaze a ve stresových situacích (viz kapitola č. 7). Vlivem sympatiku dochází ke zvyšování průtoku krve příčně pruhovanými svaly na úkor některých vnitřních orgánů (např. trávicí soustavy). Dále dochází k obohacování tělních tekutin metabolizovatelnými substráty (tzn. jsou mobilizovány zásoby) atp.

Sympatická vlákna vycházejí ze všech hrudních a horních dvou až čtyř bederních segmentů míchy. Procházejí přes sympatické kmene (sympatické řetězce). **SYMPATICKÉ KMENY** tvoří dva podélné řetězce párových ganglií (paravertebrální ganglia) po obou stranách páteře. Uspořádání ganglií je možné považovat za náznak původní segmentální tělní organizace. Sympatický kmen (**TRUNCUS SYMPATICUS**) člověka má tři krční ganglia, deset až jedenáct hrudních, čtyři až pět bederních a čtyři křížová ganglia (tj. více ganglií než je hrudních a bederních míšních segmentů).

PREGANGLIOVÁ VLÁKNA SYMPATIKU končí v gangliích sympatického kmene nebo v nepárových gangliích (tzv. prevertebrální ganglia) a jsou relativně krátká. Výjimkou je inervace dřeně nadledvin. V tomto případě pregangliová vlákna přímo spouštějí uvolňování hormonů dřeně nadledvin. Buňky dřeně nadledvin totiž svým původem odpovídají postgangliovým neuronům sympatiku přízpusobeným ve dření nadledvin k uvolňování adrenalinu a noradrenalinu.

POSTGANGLIOVÁ VLÁKNA SYMPATIKU vycházejí z ganglií a inervují cílové orgány. Postgangliová vlákna sympatiku inervují oči (musculus dilator pupillae, jeho kontrakce rozšiřuje zornice), dýchací orgány (dojde k rozšiřování plicních váčků), trávicí systém, játra, slinivku břišní, srdce, hladké svaly cév (převážně vazokonstrikce), potní žlázy, žlázy v oblasti očí, nosní a ústní dutiny, pohlavní orgány (ejakulace), močový měchýř a ledviny.

bb) Parasympatikus (kraniosakrální systém)

K parasympatiku počítáme všechna vlákna autonomního systému organismu, která se nedostávají do sympatických kmenů.

SYSTÉM PARASYMPATIKU obnovuje rezervy organismu a uvolňuje tělo po námaze, popř. před spánkem. Dochází např. k inhibici srdeční činnosti a aktivaci trávicí soustavy. Parasympatikus tedy vykazuje zvýšenou činnost, když organismus v námaze polevuje.

PREGANGLIOVÁ VLÁKNA parasympatiku bývají dlouhá, začínají v jádrech III., VII., IX. a X. hlavového nervu a v křížové části páteřní míchy a pokračují do tzv. parasympatických ganglií.

GANGLIA PARASYMPATIKU leží v blízkosti cílových orgánů a vycházejí z nich již poměrně krátká **POSTGANGLIOVÁ VLÁKNA** parasympatiku, která končí v cílových orgánech.

Vlákna parasympatiku probíhající se III. mozkovým nervem inervují musculus ciliaris (akomodace oční čočky) a musculus sphincter pupillae (zúžení zornice). Vlákna probíhající v VII. hlavovém nervu inervují slznou žlázu (řízení sekrece slz) a podjazykovou a podčelistní slinnou žlázu (zvýšení sekrece slin). Vlákna ve IV. hlavovém nervu inervují příušní slinnou žlázu. Nejvíce parasympatických vláken (75 %) probíhá s X. nervem a inervuje vnitřní orgány (srdce, dýchací orgány, trávicí systém, slinivku břišní, játra, ledviny, pohlavní orgány). Z křížové části páteřní míchy směřují vlákna parasympatiku k tlustému střevu, močovému měchýři a pohlavním orgánům (defekace, vyprazdňování močového měchýře, erekce).

Postgangliová vlákna nervů se v hladkých svalech cílových orgánů větví a na jejich vláknech je možné zjistit v nepravidelných vzdálenostech **VARIZOZITY** ("zduřeniny"). Zejména v těchto místech jsou umístěny **vezikuly s neurotransmiterem** (tj. s **ACETYLCHOLINEM**), který se při podráždění vylévá a aktivuje buňky hladkých svalů (popř. žláz). Na jednom axonu může být až 25 000 varikozitů.

SHRNUTÍ NĚKTERÝCH VLIVŮ SYMPATIKU A PARASYMPATIKU

Eferentní nervová vlákna **sympatiku (nervy)** vycházejí z hrudních a bederních segmentů míchy a procházejí sympatickým kmenem.

Eferentní nervová vlákna parasimpatiku (nervy) vycházejí z různých jader v mozkovém kmeni a z křížových segmentů míchy a neprocházejí sympatickým kmenem.

NEUROTRANSMITEREM SYMPATIKU I PARASYMPATIKU – na zakončeních axonu pregangliového neuronu je **ACETYLCHOLIN**.

NEUROTRANSMITEREM SYMPATIKU – na zakončeních axonu postgangliového neuronu – je **NORADRENALIN**.

NEUROTRANSMITEREM PARASYMPATIKU – na zakončeních axonu postgangliového neuronu – je **ACETYLCHOLIN**.

Většina orgánů je inervována parasymptikem i sympatikem. Přitom platí, že každý orgán, který je inervovaný parasymptikem je inervovaný také sympatikem, ale již nikoliv opačně (tj. více orgánů je inervováno sympatikem). Podle Schmidta (1993) zejména neexistuje parasymptická inervace cév.

orgán	efekt stimulace orgánu sympatikem	efekt stimulace orgánu parasymptikem
plíce	rozšíření (uvolnění) průdušinek	zúžení průdušinek
srdce	rychlejší kontrakce	podlejší kontrakce
krevní cévy	vasokonstrikce	vasodilatace – pouze cévy penisu a klitorisu –
trávicí soustava	podlejší motilita	rychlejší motilita
slinné žlázy	inhibice	stimulace
žlučník	relaxace	kontrakce
močový měchýř	relaxace (inhibice vyprazdňování)	kontrakce (podpora vyprazdňování)
tukové buňky	lipolýza (uvolňování mastných kyselin)	žádný
játra	glykogenolýza	žádný
oči	rozšíření zornic	zúžení zornic
exokrinní aktivita pankreatu	inhibice exokrinní sekrece	stimulace exokrinní sekrece
endokrinní aktivita pankreatu	inhibice sekrece inzulínu stimulace sekrece glukagonu	stimulace inzulínu i glukagonu
mozková aktivita	zvýšení bdělosti	žádný
pohlavní orgány	podpora ejakulace a stahů pochvy	podpora erekce

Tab. č. 7: Příklady inervace orgánů systému sympatiku a parasymptiku

Vliv sympatiku a parasympatiku na inervovaný orgán může být následující:

- **sympatikus a parasympatikus mají antagonistickou funkci**, např. trávicí soustavu sympatikus inhibuje a parasympatikus aktivizuje, naopak srdce sympatikus aktivizuje a parasympatikus inhibuje
- **jeden systém inervace převažuje**, např. v močovém měchýři parasympatikus
- **souběžný vliv** (synergistický), např. sekreci hustého sekretu slin stimuluje sympatikus a sekreci vodnatých slin, která je obvykle v popředí, rovněž stimuluje parasympatikus
- **není antagonismus nebo působí jen sympatikus**, např. dřevň nadledvin, potní žlázy, vzpřimovač chlupek.

VEGETATIVNÍ SYSTÉM je pomalejší než somatický (např. díky přepojování informací v gangliích a nemyelinizovaným axonům postgangliových vláken).

SOMATICKÝ SYSTÉM reaguje zpravidla rychleji, což je dáno přímým vedením vzruchů myelinizovanými vlákny.

VEGETATIVNÍ A SOMATICKÝ SYSTÉM nejsou ostře oddělené a jejich funkčnost má plný význam pouze v rámci jednoty celého organismu. Existují vazby mezi oběma systémy i dalšími strukturami. Např. s určitým chováním a pohyby jsou spojené emocionální projevy (zblednutí, zčer-

venání), pocení, změny funkcí některých vnitřních orgánů apod. K ještě výraznějšímu propojení dílčích aktivit dochází při stresových situacích, kdy jsou spuštěny celé komplexy reakcí a aktivit (*viz kapitola 7*). Sladění somatické a vegetativní aktivity a uvedení těchto aktivit do souladu v rámci celého organismu, zajišťují u člověka struktury neokortexu.

11.8 Některá onemocnění a možná poškození nervového systému

DĚTSKÁ OBRNA

Onemocnění vyvolává skupina virů, které ničí motoneurony míchy a mozku, čímž může dojít až k úplnému ochrnutí celého těla. Viry se dostávají do těla nosem nebo ústy, množí se ve střevech a pronikají přes hematoencefalickou bariéru do CNS. Postiženy jsou zejména motoneurony v předních míšních rozích (po replikaci viru dojde k zániku motoneuronu).

VZTEKLINA

Onemocnění způsobují RNA viry rodu *Lyssavirus* (skupina *Rhabdoviridae*), které rovněž poškozují a likvidují nervové buňky mozku a míchy. Zdrojem nákazy může být liška, pes, kočka, ale i kuna, srnčí zvěř, netopýři, ovce, koně a další zvířata. Z místa poranění, pokousání nemocným zvířetem (virus

však obsahují i sliny, slzy, moč), proniká vir podél nervů do CNS, který postupně nevratně poškozuje. Nemocné zvíře je zuřivé nebo naopak nezvykle krotké!

TETANUS

Onemocnění působí bakterie *Clostridium tetani* (grampozitivní sporulující tyčinka) produkující neurotoxin (tetanospazmin), který poškozuje dolní motorické neurony. *Pozn.: grampozitivní bakterie jsou barvitelné violetí.* Dochází ke strnulosti, křečím a nastávají poruchy vegetativního nervstva (v důsledku toho např. kolísání krevního tlaku a poruchy činnosti dechového centra).

SYFILIS

Onemocnění vyvolává bakterie *Treponema pallidum*, která v plně rozvinutém třetím stádiu napadá rovněž nervový systém.

ZÁNĚTY MOZKU (např. záněty mozkových blan, klíšťová encefalitida – v ČSR tzv. středoevropská klíšťová encefalitida)

Různé formy **klíšťové encefalitidy** vyvolávají viry ze skupiny *Flaviviridae* přenášené klíšťaty (infekční jsou jen asi 3 % klíšťat). Viry opět poškozuji CNS.

K poškození mozku může dojít při ontogenetickém vývoji při chybné nebo neúplné realizaci genetické informace (např. neschopnost číst nebo psát – **AFÁZIE**) nebo vlivem různých nepřiměřených podnětů a účinkem jedovatých látek. Jako doprovodné symptomy při afáziích a na začátku některých onemocnění se mohou objevit **alexie** (poruchy čtení), **agrafie** (po-

ruchy psaní) nebo **akalkulie** (poruchy počítání).

Neurony poškozuji také např. těžké kovy (např. olovo ze starého vodovodního potrubí), **produkty bakterií** – neurotoxiny, botulotoxiny (ničí je var po 15 minutách) vyvolávající dvojité vidění, křeče, ochrnutí dýchacích svalů až smrt zadušením. Známa jsou **poškození alkoholem a řadou rostlinných jedů a alkaloidů** (např. strychnin, atropin, kokain, opium, nikotin, kurare, muskarin a další).

Shrnující a kontrolní úlohy jedenácté kapitoly:

1) Z následující nabídky vyberte struktury, které NEJSOU obvyklou součástí mozku dospělého člověka:

A) ganglia, B) Hisův svazek, C) macula densa, D) cévice a sítkovnice, E) oligodendroglie, F) foramen Magendii, G) zona reticularis, H) foramen ovale, I) Schwannovy buňky, J) pyramidální buňky, K) hepatocyty, L) ductus thoracicus M) hippocampus, N) nucleus caudatus, O) přechodný epitel, P) pecten

2) Přerovnejte údaje v pravém sloupci tabulky tak, aby na jednom řádku tabulky byly pojmy, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

typ (některé znaky) nervové soustavy	živočich
1) mozek a mícha, 12 párů mozkových nervů, první signální soustava	A) trypanosoma
2) difúzní	B) aligátor
3) provazcovitá	C) treska
4) mozek a mícha, 10 párů mozkových nervů	D) člověk
5) mozek a břišní nervová páska	E) nezmar
6) mozek a mícha, most Varolův, první signální soustava	F) saranče
7) nemá nervovou soustavu	G) lemur
8) mozek a mícha, 12 párů mozkových nervů, první a druhá signální soustava	H) ploštěnka

3) Uspořádejte oddíly (struktury) těla člověka v takovém pořadí – v jakém jimi obvykle protéká mozkomíšní mok **z místa produkce** do mezer mezi mozkomíšními obaly:

A) aquaeductus cerebri, B) foramen interventriculare, C) plexus choroideus I. a II. mozkové komory, D) III. mozková komora, E) venózní krev, F) subarachnoideální prostor G) plexus choroideus IV. mozkové komory, H) foramen Magendii,

4) Do prázdných polí následující tabulky – sestavené pro dospělého člověka – doplňte buď **S**–sympatikus nebo **P**–parasympatikus tak, aby vznikly pravdivé řádky.

funkce	je aktivována
zrychlení srdeční činnosti	
zvýšení motility žaludku	
podpora vyprazdňování močového měchýře	
zvýšení bdělosti	
snížení aktivity žaludku	
inhibice cévního systému	
zvyšování nabídky metabolizovatelných substrátů v krvi	

5) Všechny očíslované pojmy – uvedené v závorce na konci úlohy – po jednom přiřaďte (**některé opakovaně**) na vytečkovaná místa tak, aby vznikly pravdivé výroky:

A) V průběhu ontogenetického vývoje mozku nejprve vznikají v přední části nervové trubice:

- A)
 B)
 C)

B) Hlavními částmi mozku dospělého člověka jsou:

- a)
- b)
- c)
- d)
- e)
- f)

Hlavní tři funkční úrovně mozku dospělého člověka představují:

- I) a
- II) a
- III)

[1) mozkový kmen, 2) přední mozek, 3) mozeček, 4) střední mozek, 5) prodloužená mícha, 6) limbický systém, 7) hemisféry koncového mozku, 8) mezimozek, 9) zadní mozek, 10) most Varolův, 11) hypothalamus, 12) kůra koncového mozku (neocortex), 13) retikulární formace, 14) bazální ganglia]

6) Uveďte několik konkrétních příkladů, jak se na člověku a zejména na činnosti a stavu nervového systému projeví:

- působení kofeinu
- poškození týlního laloku hemisféry koncového mozku
- působení alkoholu
- působení nikotinu
- účinky drog (např. marihuany, pervitinu, heroinu apod.)
- otrava houbami
- příjem vyšších koncentrací dusičnanů s vodou nebo v zelenině
- vdechování CO
- poškození oblasti mozkové kůry před centrální rýhou

- předávkování inzulinem
- apnoe
- srdeční zástava
- poškození hippocampu

7) Přerovnejte údaje v pravém sloupci tabulky tak, aby na jednom řádku tabulky byly pojmy, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

řídící centrum v těle člověka	místo v mozku (v těle)
1) dýchací centrum	A) limbický systém
2) centrum termoregulace	B) týlní lalok
3) centrum hladu a sytosti a žízně	C) spánkový lalok
4) Brocovo motorické centrum řeči	D) spodní část hemisfér koncového mozku
5) zrakové centrum	E) některá jádra hypothalamu
6) čichové centrum	F) hypothalamus
7) centrum pro mikci	G) kůra hemisféry – před centrální rýhou
8) centrum odměny a trestu	H) kůra hemisféry – za centrální rýhou
9) korové centrum motorické	I) most Varolův
10) sluchové centrum	J) mozkový kmen, prodloužená mícha
11) korové centrum senzitivní	K) čelní lalok

8) PŘEROVNEJTE údaje z levého sloupce tabulky do pravého a opačně tak, aby tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

funkce převažují v levé hemisféře člověka	funkce převažují v pravé hemisféře člověka
analytické procesy	pohyby kosterních svalů levé poloviny těla
syntetické procesy	pohyby kosterních svalů pravé poloviny těla
schopnost vnímání umění	logické uvažování
emoce, intuice	vědecké schopnosti
psaná řeč	mluvená řeč
holistické procesy	lineární procesy

9) Přerovnejte údaje v pravém a prostředním sloupci tabulky tak, aby na jednom řádku tabulky byly pojmy, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

název nervové dráhy	prochází přes	inervuje (funkce)
I) senzitivní dráha	1) decusatio pyramidum	A) tlumení aktivity žaludku
II) motorická dráha	2) zadní míšní kořeny	B) pohyby kosterních svalů
III) sympatikus	3) ganglia podél páteře	C) bolesti nohy
IV) parasympatikus	4) ganglia v blízkosti cílových orgánů	D) dřevň nadledvin

10) Přerovnejte údaje v pravém sloupci tabulky tak, aby na jednom řádku tabulky byly pojmy, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

organismus – původce onemocnění (postižení)	nemoc (postižení)
1) vir rodu Lyssavirus	A) tetanus
2) bakterie rodu Clostridium	B) kapavka
3) spirocheta rodu Treponema	C) žaludeční vředy
4) HIV viry	D) klíšťová encefalitida
5) Flaviviridae	E) vzteklna
6) bakterie rodu Neisseria	F) syfilis
7) bakterie rodu Helicobacter	G) AIDS

Pro každý řádek uveďte alespoň jeden příklad změny fyziologických funkcí v případě nemoci (postižení).

12 Receptory a smyslové orgány

Přehled klíčových částí kapitoly:

12.1 Význam receptorů a smyslových orgánů

- ❖ 12.1.1 Rozdělení receptorů
- ❖ 12.1.2 Způsob kódování informace v receptoru
- ❖ 12.1.3 Adaptace

12.2 Kožní mechanoreceptory

12.3 Vestibulární systém

- ❖ 12.3.1 Polokruhovitě kanálky
- ❖ 12.3.2 Orgány se statolity

12.4 Sluch

- ❖ 12.4.1 Echolokace

12.5 Termoreceptory

12.6 Proprioreceptory

12.7 Receptory vnitřních orgánů (visceroreceptory)

12.8 Chemoreceptory

- ❖ 12.8.1 Čich
- ❖ 12.8.2 Chuť

12.9 Fotoreceptory

- ❖ 12.9.1 Složené oči členovců
- ❖ 12.9.2 Komorové oči

12.10 Vnímání bolesti

12.11 Smyslové informace

Klíčové pojmy kapitoly:

- receptor
- membránový receptor
- smyslový orgán
- adekvátní podnět
- vjem
- komunikační systémy živočichů
- recepční pole
- rozdělení receptorů
- smyslová zkušenost jedince
- adaptace
- receptorový potenciál
- mechanoreceptory
- hmatová tělíska
- vestibulární systém
- statocysta
- polokruhovitě kanálky
- utriculus a sacculus
- podstata vnímání zvuků
- zvuková vlna
- sluch
- práh slyšení
- sonová stupnice
- vnější, střední a vnitřní ucho
- Eustachova trubice
- endolymfa a perilymfa
- Cortiho orgán
- membrány a kanálky ve vnitřním uchu
- tympanální orgán
- proudový orgán
- postranní čára
- echolokace
- termoreceptor
- proprioreceptor
- Golgiho šlachové tělísko
- receptory vnitřních orgánů
- chemoreceptory

- amplifikační princip
- vzorec nervové aktivity
- Jacobsonův orgán
- čichový mozek
- receptorové buňky čichu
- živočich mikrosomatický a makrosomatický
- chuť
- chuťový pohárek
- fotoreceptory
- zrak
- složené oči
- komorové oči
- optická soustava oka
- akomodace oční čočky
- vady vidění
- černobílé a barevné vidění
- rhodopsin
- žlutá a slepá skvrna
- zorné pole
- receptorové buňky oka (tyčinky, čípky)
- mechanismy adaptace na různou intenzitu osvětlení
- pomocné a ochranné struktury oka
- pohyby očí
- vnímání bolesti
- receptor bolesti (nociceptor)
- smyslové informace

12.1 Význam receptorů a smyslových orgánů

RECEPTORY (senzory, "recepční buňky", "smyslové buňky", **ČIDLA**) jsou struktury specializované na příjem podráždění. Většinou se jedná o **specializo-**

vané epitelové buňky nebo neurony (zpravidla aferentní části nervové buňky).

*Pozn.: V této kapitole chápeme receptory jako buňky, popř. větší části receptorových buněk. Je však potřebné si uvědomovat, že pojmem **MEMBRÁNOVÝ RECEPTOR** označujeme také struktury biomembrán zachycující informace přenášené hormony dále rovněž receptory pro neurotransmitery (neuromediátory) na postsynaptické membráně synapsí (viz kapitoly 8 a 10) aj. Kromě membránových receptorů jsou rozlišovány **CYTOPLAZMATICKÉ RECEPTORY** (uvnitř buněk) a **KARYOPLAZMATICKÉ RECEPTORY** (uvnitř jádra).*

Podráždění receptorů zajišťují **podněty**. Podnětem označujeme v podstatě změnu (změny) uvnitř nebo vně organismu, která (které) působí na buňky (viz také kapitola 10). Konkrétní receptor v určité části těla je vždy nejcitlivější na určitou formu energie (tj. reaguje optimálně pouze na jednu formu dráždění), kterou označujeme jako **ADEKVÁTNÍ PODNĚT** (např. v případě sluchu jsou to zvukové vlny – u člověka od 16,00 do 20 000 Hz). Při dosažení prahového podráždění (**PRAHOVÉHO PODNĚTU**), jsou z receptoru vyslány informace směrem do CNS.

Ve **SMYSLOVÝCH ORGÁNECH** najdeme větší až značně vysoký počet dokonale funkčně uspořádaných receptorů. **Základní funkční a strukturální jednotkou** schopnou přijímat a vysílat informace o změnách ve vnitřním nebo vnějším prostředí do CNS však zůstávají i u komplikovaných orgánů **funkčně jednobuněčné receptory**.

Všechny významné podněty působící na struktury organismu z vnějšího nebo vnitřního prostředí se v organismu projeví určitým způsobem (např. změnou produkce hormonů, změnou svalové aktivity a dalších fyziologických funkcí). **Změny jsou zaznamenány** (zachyceny) receptory strukturami. Informace o změnách jsou senzoryckými neurony odeslány do mozku jako **POČITKY** – série akčních potenciálů. Po rozpoznání a interpretaci informací mozkem vzniká **VJEM**.

Informace z receptorů jsou pro řídicí jednotku nepostradatelné pro účinné regulace na všech organizačních úrovních organismu. **Informace přicházející do CNS z exteroceptorů i interoreceptorů se mohou podílet např. na vytvoření pocitu ohrožení, hladu nebo žízně, mohou vyvolat potřebu komunikace s jiným jedincem a celkově MOTIVOVAT organismus k určité činnosti.** Organismus může být podněcován k určité činnosti nebo naopak i současně tlumen v rámci jednoho motivačního cyklu tak, aby určité činnosti nekonal (motivace, viz kapitola 14).

Receptory umožňují organismu:

- **vnímat nebezpečí** hrožící z vnějšího životního prostředí i z vnitřního prostředí organismu (tj. všechny vlivy, které by mohly poškodit struktury a funkce jeho těla) a **chránit se před nebezpečím** (např. před nepohodou, nepřítelem) a **bolestí**
- **vnímat únavu, pociťovat potřebu spánku a odpočinku**
- **analyzovat vdechovaný vzduch** (např. zjistit přítomnost škodlivin, nedostatek kyslíku v prostředí apod.)

- **vyhledávat a analyzovat potravu**
- **orientovat se v životním prostředí – v prostoru i v čase**
- **vyhledávat jiné jedince včetně jedinců opačného pohlaví**
- **páření (sexualitu)**
- **komunikaci v rámci druhu**
- **komunikaci s jinými organismy atp.**

KOMUNIKAČNÍ SYSTÉMY ŽIVOČICHŮ velmi úzce souvisejí se smyslovými orgány a závisejí na možnostech živočichů vnímat různé podněty. Rozlišujeme **KOMUNIKAČNÍ SYSTÉMY: chemický, hmatový, dotykový, vibrační, zvukový, zrakový apod. CHEMICKÁ KOMUNIKACE** závisí na kvalitách receptorů čichu a chuti. **HMATOVÉ, DOTYKOVÉ, ULTRAZVUKOVÉ, ZVUKOVÉ, VIBRAČNÍ aj. KOMUNIKAČNÍ SYSTÉMY** závisejí na kvalitách mechanoreceptorů, stejně jako zvuková komunikace. **ZRAKOVÁ KOMUNIKACE** je možná díky zraku.

Bezobratlí živočichové komunikují např. dotyky tykadel nebo využívají ke komunikaci vibrací (např. u pavouků samec vysílá při pohybu po síti jiné vibrace než kořist). Známé jsou i zvukové projevy hmyzu, u kterého rozlišujeme přibližně 30 různých typů hlasových orgánů apod. Významným způsobem se při komunikaci uplatňují také feromony (viz kapitoly 8 a 9). U **obratlovců** může jít rovněž o zrakovou, sluchovou, chemickou (pachovou) komunikaci, mechanorecepci (např. hmatová pera, tzv. vibrisy, na hlavě ptáků, hmatové vousy savců) apod.

Receptory jsou součástí regulačních (řídicích) systémů a obvodů všech tělních soustav jsou součástí důležitých

reflexních oblouků (viz kapitola 14), jsou nezbytné pro udržování optimální úrovně (velikosti, hladiny, koncentrace, počtu) mnoha fyziologických charakteristik. Informace jsou nepostradatelné při řízení buněk, udržování optimálního funkčního stavu orgánů i celého organismu.

Navenek se dráždění receptorů projevuje v řadě případů také jako **ZMĚNA CHOVÁNÍ ŽIVOČICHA**.

RECEPTORY vysílají směrem do CNS nepřetržitě informace a současně je jejich činnost kontrolována CNS, který nejen aktivně přijímá informace, ale může také modifikovat úroveň odpovědi receptoru (např. regulací průtoku krve oblastí receptorů, vlivem hormonů apod.). Tzn. citlivost určitého receptoru se může měnit v průběhu života, týdne, dne apod. Receptory jsou rozmístěny po celém těle a najdeme je téměř ve všech tkáních. Části některých orgánů mají jen jeden typ receptoru (např. oční rohovka jen receptory bolesti). Zpravidla je však v dané části těla vždy větší počet různých receptorů (např. v kůži člověka receptory bolesti, mechanoreceptory, termoreceptory nebo ve svalch anulospirální zakončení svalového vřeténka, šlachová tělíska, receptory bolesti apod.).

PRIMÁRNÍ SMYSLOVÉ BUŇKY

zakončené brvami s funkcí světločivnou, chemoreceptorickou a mechanoreceptorickou najdeme již u žahavců (*Cnidaria*), ale i u prvoků (*Protozoa*) existují **hmatové orgány** (např. brvy, bičík). V průběhu fylogeneze došlo k funkční koncentraci jednotlivých receptorů ve specializovaných smyslových orgánech v přední části těla. Tyto orgány umožňují vnímat zvukové, čichové, chuťové, zra-

kové a jiné informace. Přitom neplatí, že by ve fylogeneticky (přirozeně) uspořádaném zoologickém systému měla vždy vyšší systematická jednotka dokonalejší receptory a smyslové orgány (např. komorové oko sépie je svou stavbou velice podobné oku obratlovců, pouze ostrost vidění je pravděpodobně nižší, neboť sépie má v sítnici menší počet buněk; velmi dokonalé komorové oči mají obecně všichni hlavonožci). Živočichové mohou mít v některém směru rovněž vyšší citlivost vnímání než člověk a vnímají např. magnetismus, reagují změnou chování na počátek zemětřesení apod. Pokud však provádíme celkovou analýzu všech receptorů a smyslových orgánů živočicha, možnosti vnímání různých podnětů, ukládání vjemů do paměti a jejich vybavování, dospíváme zákonitě k závěru, že např. savci mají systém receptorů mnohem dokonalejší (po stránce kvantitativní a především kvalitativní) než např. již uvedená sépie, což přímo souvisí zejména s rozvojem mozku. V těchto komplexních souvislostech je třeba zdůraznit, že výsledný vjem (např. hmatový) nezávisí na jedné receptorové buňce nebo jednom senzitivním neuronu (senzitivní, sensitivní = vedoucí podráždění z receptoru z místa působení podnětu směrem do CNS), ale pouze na činnosti větší skupiny receptorů.

Pro vyšší organismy a pro člověka většinou platí, že v dané oblasti těla z níž může být drážděn určitý receptor (tzv. RECEPČNÍ POLE) je celý komplex receptorů stejné kvality (funkce) spolu s receptory jiné kvality (funkce). Přitom různé senzitivní neurony mohou mít různá, ale i stejná zakončení a mohou se i navzájem ovlivňovat (např. dráždění jednoho receptoru

může tlumit podráždění okolních receptorových struktur). Jeden stimul normálně dráždí mnoho receptorů (např. více než 1000).

Uspořádání receptorových struktur v těle a nepřetržitě komplexní zpracovávání jejich informací mozkem umožňuje člověku vnímat postupně intenzivně množství různých kombinací dílčích počítků.

Např. při silnějším přitisknutí břicha prstu na předmět nevnímáme jen „prostý“ hmat, ale můžeme při zavřených očích vnímat (v různém pořadí):

- **rozsah kontaktu** (tj. velikost plochy pokožky, která je přitisknutá na předmět)
- **kvalitu povrchu** (drsňý, hladký, s otvory, hrbolatý, vlhký, suchý aj.)
- **teplotu** (rozpálený, chladný, zmrzlý)
- **bolest** (drobné píchnutí, říznutí, úder)
- **vibrace** (malé, velké, nepravidelné...)
- **pohyb, velikost a směr pohybu**
- **polohu předmětu a břicha prstu v prostoru**

Kromě toho můžeme současně vnímat (při využití naučených informací – paměti) velikost a hmotnost předmětu, tvary, nebezpečný nebo neškodný, u živočichů živý nebo mrtvý aj. Někteří živočichové jsou schopni vnímat teplo (hadi), ultrazvuky (netopýři, kytovci), zemský magnetismus (někteří tažní ptáci) apod.

POSTUP při **ZKOUMÁNÍ** předmětů v okolním prostředí může být **SYNETICKÝ** (např. vnímáme nejprve tvar nosu, barvu očí, účes, vůni parfému a teprve potom poznáme člověka, které-

mu tvář patří) nebo **ANALYTICKÝ**, kdy poznáme přímo o koho jde a teprve potom si všimneme nového účesu, zabarvení hlasu apod.

V ucelený komplex se doplňují také informace, vnímané různými specializovanými orgány. Např. jsou propojeny vjemy vůně oběda, jeho zrakové vnímání a sluchové vjemy spojené s jeho konzumací. Při žvýkání a polykání můžeme následně vnímat chuť a teplotu jídla, bolest, jsme schopni analyzovat cizí předměty v ústech (kamínek, kost) i organismu škodlivé látky. Přitom jsou informace, které přicházejí z receptorů, nepřetržitě tříděny podkorovými strukturami mozku tak, že si v daném čase intenzivně a "naplno" uvědomujeme přednostně vždy jediný "nejdůležitější" vjem. Další současně přicházející informace jsou zpracovávány CNS a intenzivně vnímány postupně (tzv. **PŘESOUVÁNÍ POZORNOSTI**). Tento děj může být přerušen novými informacemi, které mozek přijal a přednostně analyzoval (bolest, nebezpečí apod.).

Při zpracování informací CNS má podstatný význam také smyslová zkušenost jedince. **SMYSLOVOU ZKUŠENOST JEDINCE** tvoří informace o podnětech zpracovaných CNS v minulosti, které byly vybrány (ze všech přicházejících informací) podle stupně jejich biologického a emočního významu a uloženy v paměti. Tyto informace zpětně ovlivňují nové vnímání stejných nebo podobných podnětů a také funkce a chování organismu. Právě vnímané informace z receptorů porovnává mozek člověka nepřetržitě s informacemi v paměti a nové informace jsou rovněž do paměti ukládány. Činnost mozku nám umožňuje doplnit

chybějící část informací o již známých předmětech. Např. při pohledu na polovinu bankovky nebo poslechu hudebního nástroje je možno "vnímat" celý jejich tvar, barvu apod., přestože je vidíme neúplně nebo je nevidíme vůbec. Současně mohou být aktivovány a spouštěny různé motorické programy (např. si prohlížíme barvy podzimní krajiny a současně jedeme na kole).

Každý sensorický neuron sbírá zpravidla informace z více receptorů (tzv. **KONVERGENCE INFORMACÍ RECEPTORŮ**). Komplex všech receptorů, ze kterých informace konvergují na jeden sensorický neuron, spolu s tímto neuronem nazýváme **SENZITIVNÍ JEDNOTKA**.

Většina aferentních vláken z receptorů se po vstupu do CNS opět větví a předává současně informace většímu počtu neuronů (tzv. **DIVERGENCE INFORMACE RECEPTORŮ**). Konvergence a divergence zvyšují "provozní jistotu" receptorových struktur, tzn. existuje "duplicita" struktur a proto se neprojeví poškození či nefunkčnost jedné receptorové buňky nebo i jednoho neuronu.

Neurony a jejich axony přenášející směrem do mozku informace stejné nebo podobné kvality se již v bílé hmotě míchy sdružují do společných **ascendentních drah** (tzn. např. v bílé hmotě míchy lze najít svazek nervových vláken, která přenášejí převážně informace o bolesti apod.) Konečným místem příjmu většiny informací je kůra hemisfér koncového mozku – viz kapitola 11.

12.1.1 Rozdělení receptorů

Rozdělení receptorů není možné provést jednoznačně. Většinou jednotlivé body rozdělení různě intenzivně splývají.

A) Podle zdroje podnětu:

- **EXTERORECEPTORY**

(exterosenzory)

Reagují na podněty, přicházející převážně z vnějšího prostředí. Mimo jiné k nim řadíme receptorové buňky pěti "klasických" smyslů (tj. zraku, sluchu, chuti, čichu a hmatu).

- **PROPRIORECEPTORY**

(interoreceptory v užším slova smyslu)

Registrují polohu a pohyb částí těla, např. svalů, kloubů, končetin (zejména Golgiho šlachová tělíska a svalová vřetenka).

- **INTERORECEPTORY**

(enteroreceptory, enterosenzory, visceroreceptory)

Reagují na mechanické a chemické podněty z vnitřního prostředí organismu. Jejich drážděním je vyvoláván např. pocit žízně a hladu.

B) Podle typu podnětu

- **CHEMORECEPTORY**

Reagují na chemické dráždění, např. receptory čichu, chuti; B(beta) buňky Langerhansových ostrůvků

- **MECHANORECEPTORY**

Reagují na mechanické deformace (např. v kůži, svalech, vnitřním uchu, orgánech rovnováhy)

- **RADIORECEPTORY**
Reagují na záření. Specifickou podskupinou jsou fotoreceptory – reagují na světlo (fotony).
- **TERMORECEPTORY**
Reagují na zvýšení či snížení teploty.
- **BARORECEPTORY**
Reagují na změny tlaku
- **NOCICEPTORY**
Reagují na bolest, tj. na fyzikální a chemické podněty (dráždění) působící v poškozené či poškozované tkáni.
- **další typy**, např. magnetoreceptory – reagují na magnetismus

B) Podle lokalizace (umístění) receptoru v těle a dále podle druhu podnětu (při určitém zjednodušení)

- **POVRCHOVÉ MECHANORECEPTORY, receptorové struktury vestibulárního systému a sluchu**
Jedná se převážně o povrchové mechanoreceptory a termoreceptory na povrchu těla, v kůži a těsně pod ní, čidlo kinetické a čidlo statické a orgány sluchu.
Zvláštní postavení mají mechanoreceptory u živočichů s kutikulou (např. hmyz nebo žabernatí). Jsou většinou v kontaktu s chlupy (výrůstky) na povrchu těla a zaznamenávají mechanické podněty, kterými hmyz může vnímat i rychlost letu (např. podle velikosti ohnutí chloupků na hlavě a prohnutí tykadel).

- **RECEPTORY HLUBOKÉHO ČITÍ**
Zejména proprioreceptory ve šlachách, svalech a kloubech, visceroreceptory ve vnitřních orgánech.
- **RECEPTORY SPECIALIZOVANÝCH ORGÁNŮ**
U člověka zejména receptory čichu, chuti a zraku.
- **RECEPTORY BOLESTI**
Je možné je lokalizovat ve všech částech těla.

V této kapitole se budeme přibližně orientovat podle tohoto rozdělení receptorů, které je v souladu s rozdělením kapitoly.

12.1.2 Způsob kódování informací v receptoru

Receptorové buňky mají v klidu na své povrchové (tzv. senzorické, senzitivní) biomembráně klidový membránový potenciál. Při působení odpovídajícího podnětu na receptor, dochází k postupným (stupňovaným) změnám klidového membránového potenciálu. Změny potenciálu jsou důsledkem změny permeability senzitivní membrány pro ionty a především důsledkem otevření Na^+ kanálů. Nejprve vzniká tzv. **RECEPTOROVÝ** (senzorický, generátorový, budivý) **POTENCIÁL**, neboť změny klidového membránového potenciálu jsou pro vznik akčního potenciálu příliš malé (tj. není dosaženo prahového potenciálu). Receptorový potenciál trvá tak dlouho jako podráždění a vzrůstá se silou podráždění. Při dráždění prahovým či nadprahovým podnětem se receptorový potenci-

ál bezprostředně převádí na AP. Při dráždění receptorů podprahovým podnětem dochází k **ČASOVÉ SUMACI** (obdobně jako při EPSP, viz kapitola 10) a teprve po dosažení určitého stupně dráždění vzniká akční potenciál (AP). Potřeba sumací způsobí, že nepodstatné informace "zaničkají" a nejsou dále přenášeny (tj. slabé podněty nemají informační význam).

Proces přeměny podráždění na receptorový potenciál označujeme jako **TRANSDUKCE**. Vyvolání AP vlivem receptorového potenciálu (na aferentních vláknech receptorové buňky) nazýváme **TRANSFORMACE**. Přitom na první synapsi v CNS dochází ke **KONDUKCI**, tj. překódování informací do podoby AP, přepojovaných na synapsích nervového systému (*podrobněji viz kapitola 10*). U **primárních receptorů** probíhá transformace přímo na receptoru (tzn. AP vznikají přímo na receptoru, kterým je v podstatě různě modifikovaná část neuronu). U **sekundárních receptorů** vzniká AP až v oblasti první synapse, tj. v místě připojení receptorové buňky na aferentní vlákna neuronu (např. receptorové buňky sítnice oka, sluchové vláskové buňky, vláskové buňky vestibulárního orgánu).

12.1.3. Adaptace receptorů

ADAPTACE se po určité době vytváří u většiny receptorů, jestliže na ně působíme podnětem stejné síly. Podstatou adaptace je, že při stejné velikosti podnětu klesá frekvence akčních potenciálů (vysílaných z receptoru do CNS) vznikajících v receptoru nebo vzniká dočasná ztráta schopnosti receptoru vytvářet akční potenciály. V důsledku adaptace si

např. přestaneme uvědomovat zápach v místnosti nebo po přechodu z prudkého světla do tmy "začínáme vidět" až po určité době.

Rozlišujeme **RECEPTORY S POMALOU ADAPTACÍ** (slabou adaptací) a **RECEPTORY S RYCHLOU ADAPTACÍ**. Rychlá adaptace je známá z receptorů sítnice oka, při ohýbání vlasů a dotycích na povrchu těla, kdy vzruchy vznikají pouze při pohybu. Pomalou adaptací mají např. anulospirální zakončení svalových vřetének, receptory plicních alveol, receptory aorty apod. **Téměř bez adaptace jsou receptory bolesti.**

12.2 Kožní mechanoreceptory

MECHANORECEPTORY umožňují živočichům vnímat jemné dotyky (tzv. taktilní receptory) včetně celé šíře hmatových podnětů (tlak, vibrace, lechtání). Mechanoreceptory najdeme také ve vnitřních orgánech (např. mechanoreceptory v pravé srdeční síni a srdečních komorách).

U **prvoků** (např. nálevníků) existují hmatové orgány (např. bičík nebo tuhé brvy). Mechanoreceptorem je také smyslová brva (**knidocil**), která je součástí žahavých buněk (knidocytů) žahavců. U mnohobuněčných bezobratlých živočichů reagují na dotyk volná nervová zakončení a primární smyslové buňky (např. na tykadlech hmyzu).

U **obratlovců** existují zpravidla celé uspořádané skupiny specializovaných buněk. Např. u ptáků jsou důležitými mechanoreceptory **Grandryho tělíska** umís-

těná v zobáku a na patře. Základem mechanoreceptorů člověka (ale i dalších savců) jsou **HMATOVÁ TĚLÍSKA**. V podstatě jde o různě modifikované dendrity (vzájemně propletené, rozvětvené, popř. v koncových částech rozšířené).

V následujícím přehledu uvádíme hlavní rozlišovaná tělíska:

MERKELOVY DISKY (terče, buňky) nacházíme v místech, kde není ochlupení (např. dlaně). Disky reagují na dlouhodobější dotek a to tím více, čím větší je intenzita podnětu (zpravidla tlaku).

WAGNER-MEISSNEROVÝMI

TĚLÍSKY rozlišujeme charakter dotýkaného předmětu a registrujeme rychlost pohybu více než jeho intenzitu. Pro bližší představu uvádíme, že počet těchto tělísek je např. na špičkách prstů ruky až 140 na 1 cm².

VATER-PACINIHO TĚLÍSKA reagují na tlak a vibrace. Kromě povrchu je v menším množství najdeme také ve vazivu vnitřních orgánů (tzv. Golgi-Mazzoniho tělíska, paciniformní tělíska). Větší počet těchto mechanoreceptorů je v mezenteriu (*viz kapitola 2*).

Za mechanoreceptory jsou nyní považována i **RUFFINIHO** a **KRAUSEHO TĚLÍSKA** jejichž aktivita je modulována teplem. Tělíska byla původně popsána jako tepelné a chladové receptory.

Mechanoreceptory zajišťují rovněž **VOLNÁ NERVOVÁ ZAKONČENÍ** a **RECEPTORY VLASOVÝCH FOLIKULŮ** (tzv. peritrichiální zakončení). Receptory vlasových folikulů reagují na tlak, dotyk a vibrace v ovlášené kůži.

Receptory v lidské kůži selektivně odpovídají čtyřem základním modalitám (tj. **dotek, teplo, chlad, bolest**). Další pocity (např. svědění, sucha, vlhka, šimrání, ale i vibrací a rychlosti) vznikají jako výsledek komplexní kvalitativní a kvantitativní analýzy informací z více receptorů v CNS.

Vhodným uspořádáním jednotlivých mechanoreceptorů je zajišťováno také vnímání zrychlení, vnímání celkové polohy těla a jeho částí v prostoru, vnímání rovnováhy, zvuku (sluch), vnímání tlakových vln ve vodě (proudový smysl – orgán, postranní čára) a také orientace netopýrů (echolokace).

12.3 Vestibulární systém (orgán)

Vnímání zrychlení při pohybech těla, vnímání změn polohy hlavy a těla v prostoru (včetně změn např. při chůzi), porušení rovnováhy a vzpřímeného postoje, umožňuje **VESTIBULÁRNÍ SYSTÉM**.

Základními strukturami vestibulárního systému obratlovců jsou:

- **POLOKRUHOVITÉ KANÁLKY**
- **VÁČKY SE STATOLITY**, u člověka existuje váček vejčitý (*utricleus*) a váček kulovitý (*sacculus*)

Vestibulární systém je umístěn ve vnitřním uchu společně s orgány sluchu (tzv. statoakustický aparát, statoakustické orgány, orgán rovnovážně sluchový). Činnost vestibulárního systému je však na sluchu nezávislá.

Na přesném zjištění probíhajících pohybů hlavy a těla v prostoru se dále podílejí **proprioreceptory** (viz *dále*) a **periferní mechanoreceptory** mimo vnitřní ucho, ale také orgány zraku apod. Rovnoměrný pohyb nejsme schopni vestibulárním orgánem registrovat a při jeho analýze je potřebná kontrola sluchem, zrakem, vnímání vibrací v průběhu pohybu (např. při letu letadlem).

Informace z komplexu všech při pohybu aktivovaných receptorů jsou zpracovávány v CNS odkud dochází podle potřeby k reflexní úpravě postoje, rovnováhy, polohy a reflexní koordinaci volních pohybů organismu.

12.3.1 Polokruhovitě kanálky

Adekvátním podnětem pro **POLOKRUHOVITÉ KANÁLKY** je úhlové (rotační) zrychlení (tj. pohyb hlavy po kružnici). Tři polokruhovitě (polokruhové, polookružné) kanálky (chodby) jsou vzájemně prostorově orientovány **ve třech téměř na sebe kolmých rovinách**. Kanálky jsou vyplněny **ENDOLYMFOU** a obklopeny **PERILYMFOU**. V každém kanálku najdeme rozšířené místo označované termínem **AMPULA**. V tomto místě přehrazuje průsvit kanálku **KUPULA**, tj. rosolovitý útvar do kterého jsou zanořeny **vlásky (cilie) receptorových vláskových buněk**. K bázi **VLÁSKOVÝCH BUNĚK** jsou přiložena nervová zakončení aferentních, ale také eferentních neuronů (viz *dále*).

Při pohybu hlavou neproudí endolymfa v kanálcích v souladu s pohyby těla (průtok endolymfy se opoždí nebo

vykazuje určitou setrvačnost v průtoku kanálkem). Vláškové buňky kupul (stereocilie a knidocil) jsou drážděny deformováním cilií při pohybu endolymfy v kanálcích. Zvláště intenzivně jsou drážděny při změně pohybu po křivce (např. při rychlém stoupání nebo klesání, při pádu, rotaci apod.). V závislosti na dráždění receptorových buněk kupul dochází rovněž ke "stabilitě pohybu" okolí při pohybech těla.

12.3.2 Orgány se statolity

ORGÁNY SE STATOLITY se významně podílejí na vnímání změn polohy. Vnímání změn polohy těla je zajišťováno u většiny živočichů na podobném principu. Zpravidla jsou v určitém omezeném prostoru (váček, **STATOCYSTA**) soustředěny citlivé buňky se smyslovými brvami a pohyblivá tělíska – **STATOLITY** (statokonie), která se přesouvají **v závislosti na gravitaci** (zemské přitažlivosti) **a nebo v případě lineárního** (pozitivního i negativního) **zrychlení**. Při přesouvání působí tělíska dráždivě na smyslové brvy (řasinky, vlásky) receptorových buněk, které jsou uvnitř váčku a může je překrývat vrstva rosolovité hmoty. Podráždění brv pohybem statolitů (např. krystalků uhličitanu vápenatého, kalcitu) je z receptorové buňky převáděno na synapticky připojené aferentní nervové vlákno.

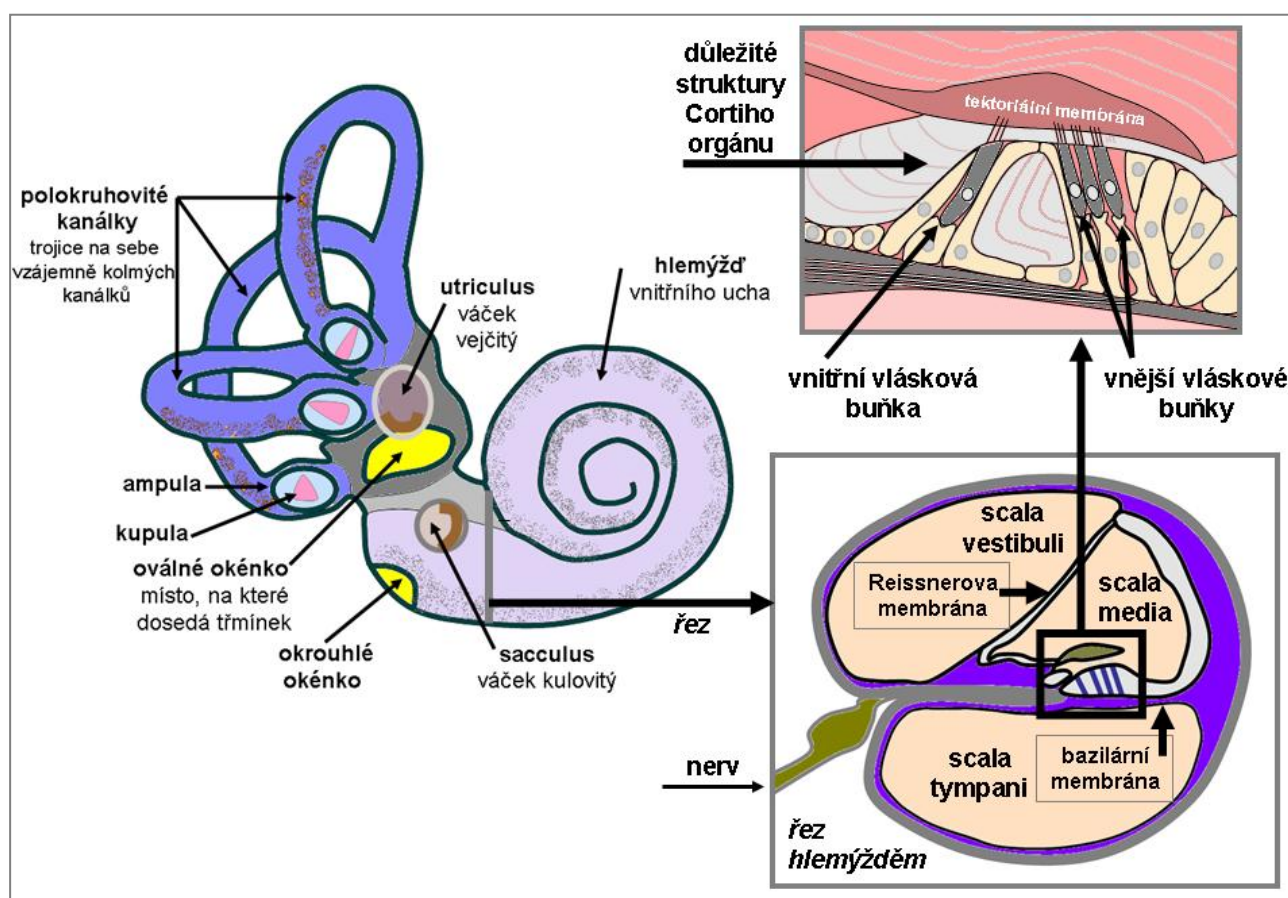
Žebernatky (*Ctenophora*) mají statický orgán na horním pólu svého těla.

Žahavci (*Cnidaria*) – medúzy mají zpravidla jednu statocystu a až několik jednoduchých „očí“ v ropalích na okrajích zvonu.

Orgány se statolity mají **obratlovci** (*Vertebrata*) – včetně **ryb a obojživelníků**. Chybí jim hlemýžď, ale mají utriculus, sacculus a semicirkulární kanálky.

U **korýšů** existuje tento orgán na bázi tykadel. Bezobratlí živočichové mají často ve statocystě vodu jejíž proudění rovněž dráždí vlásky smyslových buněk a funkci statolitů mohou plnit i cizí tělíska (obvykle drobná zrnka písku, která např. korýši i vyměňují).

Orgánem se statolity u člověka je **váček vejčitý (UTRICULUS, utrikulus)** a **váček kulovitý (SACCULUS, sakulus)**. Oba váčky vyplňuje endolymfa s určitým množstvím rosolovité hmoty, která obsahuje krystalky CaCO_3 dlouhé v průměru 0,01 mm. Rosolovitá hmota s krystalky se v případě změny polohy těla (hlavy) v prostoru přesouvá po citlivých vláscích receptorových buněk.



Obr. č. 25: Významné struktury vestibulárního systému – vnitřní ucho (upraveno podle různých zdrojů)

Každá **VLÁSKOVÁ RECEPTOROVÁ BUŇKA** má celý svazek výběžků. Nejdelší je jeden "hlavní" vlásek (tzv. **KNIDOCILIUM**). Směrem od něho je uspořádáno 60 – 80 menších stále se zmenšujících "vlásků" tzv. **STEREOCILIÍ**. Nejúčinnější dráždění receptorové

buňky nastává při přesouvání rosolovité hmoty s otolity směrem od stereocilií ke knidociliu. V opačném směru (tj. od knidocilia ke stereociliím je dráždění receptorové buňky slabší). Boční dráždění (k oběma uvedeným směrům) je zcela bez účinku. Hlavním důvodem je přítom-

nost **MECHANICKY OVLÁDANÝCH IONTOVÝCH KANÁLŮ**, které se otevírají při ohybu stereocilií ke knidociliu (při napínání membrány stereocilií na straně vzdálenější od knidocilie). Ve vestibulárním orgánu je knidocilium jednotlivých vláskových buněk orientováno různými směry. Z tohoto důvodu dochází při určité formě zrychlení nebo určité poloze těla k různě intenzivnímu dráždění různých buněk a určitou skupinu buněk je možné označit za nejúčinněji drážděnou.

Vláskové buňky statického orgánu (ale i kupul) k sobě mají synapticky připojené **aferentní a současně také eferentní nervové vlákno**. Význam eferentní inervace je nejasný.

Aferentní nervová vlákna mají těla v ganglion vestibuli (ganglion vestibulare (Scarpae)) a tvoří nervus vestibularis, který se spojuje s nervus acusticus (sluchový nerv), čímž vzniká VIII. hlavový nerv. Osmý nerv vstupuje do mozkového kmene (retikulární formace) a jeho vlákna většinou končí ve vestibulárních jádrech mostu (nuclei vestibulares), tj. v jádrech nucleus medialis (Schwalbei), nucleus lateralis (Deitersi), nucleus superior (Bechtěrevi), nucleus inferior (Rolleri), do kterých směřují také informace z proprioreceptorů. Informace z vestibulárních jader jsou vysílány do míchy (ke gamamotoneuronům natahovačů), do mozkové kůry (oblast za centrální rýhou, regio postcentralis), do jader okohybných nervů a do mozečku.

Mozek analyzuje informace vyslané z receptorových buněk všech tří kupul, váčku vejčitého i kulovitého, proprioreceptorů, mechanoreceptorů, ale také zra-ku apod. Z této analýzy vyplynou autonomní korekce pohybů, vzpřímeného po-

stoje a chůze, očí a také vědomé vnímání zrychlení, směru, rychlosti a velikost pohybu. Pro podrobnou informaci a analýzu pohybů jsou využívány i informace o předcházejících pohybech, které jsou uloženy v paměti.

Pro úplnost je třeba dodat, že vnímání polohy těla v prostoru a změny polohy nám přednostně umožňuje zrak a také informace o poloze svalových skupin a kloubů, hmat aj., tzn. uvědomování si polohy a změny polohy nezávisí pouze na strukturách vnitřního ucha.

12.4 Sluch

A) Zvuk a citlivost sluchových orgánů

Vnímání **ZVUKY** umožňují živočichům **SLUCHOVÉ ORGÁNY**. Při objasňování podstaty sluchu se neobejdeme bez některých pojmů z biofyziky. **Kmitočet (FREKVENCE, f)** je počet (n) pravidelně se opakujících dějů v nějakém časovém intervalu (t) dělený tímto časovým intervalem (tj. $f = n:t$). Číselně frekvence vyjadřuje počet kmitů (opakujících se periodických dějů, cyklů) za jednotku času. Jednotkou frekvence je 1 Hz (1 hertz). Frekvenci 1 Hz má periodický děj, který proběhne právě za 1 sekundu. Pojmem **ZVUKY** označujeme ty **frekvence**, které můžeme slyšet (nebo mohou živočichové zachytit svými orgány).

V případě, že se v prostředí nešíří zvuk, působí na sluchové orgány (bubínek člověka) v daném okamžiku statický tlak (tj. např. normální barometrický atmosférický tlak 101,32 kPa). **AKUSTICKÝM TLAKEM** pak rozumíme změ-

ny (kolísání) tohoto tlaku při šíření zvuku.

Graficky můžeme toto kolísání zobrazit formou víceméně pravidelně se opakujících vln (u čistých tónů má průběh podobu sinusoidy). Pojmem **VLNOVÁ DÉLKA** označujeme vzdálenost, kterou urazí vlna za dobu jednoho kmitu. Výška vlny se označuje jako **AMPLITUDA**. Vyšší tóny mají kratší vlnovou délku, nižší tóny delší vlnovou délku. Častěji používané je vyjádření závislosti výšky tónu a frekvence (tj. se zvyšováním frekvence se zvyšuje výška tónu). Dále platí, že se zvyšující se hlasitostí zvuků (tónů) se zvyšuje také výška zvukových vln (amplituda) a opačně.

Hlavní jednotkou akustického tlaku je Pa (pascal). Lidské ucho nevnímá hlasitost tónu úměrně s akustickým tlakem, ale logaritmicky. Proto zavádíme jinou veličinu charakterizující hlasitost zvuku a to tzv. hladinu akustického tlaku L_p definovanou výrazem $L_p = 20 \cdot \log(p:p_0)$. Veličina p ve vzorci je akustický tlak vnímaného zvuku a p_0 je referenční akustický tlak, tj. nejnižší akustický tlak, který je lidské ucho ještě schopno vnímat. Jeho hodnota je:

$$p_0 = 2 \cdot 10^{-5} \text{ Pa}$$

(tzv. **PRÁH SLYŠENÍ**)

Této hodnotě tlaku odpovídá hladina $L_p = 0 \text{ dB}$ (tj. **0 dB odpovídá $2 \cdot 10^{-5} \text{ Pa}$**), která vyjadřuje práh slyšení a neznamená tedy, že na sluchový orgán působí nulový akustický tlak.

Při šepotu jde asi o 20 dB a při běžném rozhovoru o 60 dB. Škodlivě působí intenzita zvuku přes 90 dB a poškození s trvalými následky může vyvolat 100 dB a více (tedy např. i nevhodně zesílený

koncert rockové skupiny). Při 100 dB a více také nepomáhají chrániče zvuku, neboť je zvuk přenášen do vnitřního ucha kostí.

Pro bližší představu uvádíme, že při zvýšení akustického tlaku na dvojnásobek vzrůstá hladina akustického tlaku o 6 dB, což znamená, že při 100 dB se matematicky jedná pouze o +2, 62 Pa (velikost normálního atmosférického tlaku je 101 325 Pa).

Ve skutečnosti neslyšíme dva zvuky se stejným akustickým tlakem stejně hlasitě jestliže mají různou frekvenci. Subjektivně vnímaná tzv. **HLADINA HLASITOSTI** závisí nejen na hladině akustického tlaku, ale současně také např. na frekvenci. Jednotkou **SUBJEKTIVNÍ HLADINY HLASITOSTI** je 1 Ph (fón). Při frekvenci 1000 Hz se fónová stupnice kryje s decibelovou (jestliže se změni frekvence v Hz je třeba pro shodný počet vyjádřený ve fónech měnit současně také hladinu akustického tlaku v dB).

Jak již bylo uvedeno vnímáme sluchem zvuk různé intenzity podle hodnot v logaritmické stupnici – podle Weberova–Fechnerova psychofyzického zákona. Protože však ani tento zákon neplatí pro vnímání všech zvuků s dostatečnou přesností byla zvolena další veličina zvaná hlasitost. Jednotkou hlasitosti je 1 son. **SONOVÁ STUPNICE (HLASITOST)** je zkonstruována podle výsledků statistického měření a vyhodnocení velkého počtu měření subjektivních počitků normálního lidského ucha. Sonová stupnice znázorňuje kolikrát hlasitější se jeví zvuk o stejné frekvenci, je-li srovnáván se standardním zvukem 1 sonu (hlasitost 1 sonu má jednoduchý zvuk o frekvenci 1 000 Hz a hladině intenzity rovné 40 dB,

který dopadá zpředu rovinnými vlnami nebo jednoduchý zvuk 40 fónů, který vnímá normální lidské ucho stejně hlasitě).

Počet všech uchem rozlišitelných zvuků je u člověka odhadován na několik set tisíc rozličných zvuků (400 000).

Šíření zvuků z místa vzniku umožňuje vzduch (ve vakuu se zvuk nešíří), popř. také kapaliny a pevné látky. Sluchové orgány reagují na mechanický účinek zvukových vln a jejím prostřednictvím můžeme analyzovat zvuky kvantitativně i kvalitativně. Obratlovci, hmyz, a jiné organismy reagují komplexně na frekvenci, amplitudu a směr šíření zvukových vln.

SLUCH umožňuje živočichům vnímat zvuky a také komunikovat prostřednictvím zvuků. Sluchové orgány jsou umístěny na různých částech těla (u obratlovců na hlavě). Zvukové podněty jsou těmito orgány převáděny do podoby elektrické nervové informace (sled vzruchů, elektrické nervové impulzy), kterou v konečné fázi analyzuje mozek.

Již u ryb (**paprsoploutví** – *Actinopterygii*) existuje **VNITŘNÍ UCHO**, které je překryto kostí. Vnitřní ucho obratlovců tvoří kostěný labyrint vyplněný perilymfou. Uvnitř kostěného labyrintu je uložen blanitý labyrint vyplněný perilymfou. Původně bylo vnitřní ucho spojeno s povrchem těla kanálky obdobně jako proudový orgán. Spojení je zachováno u některých **paryb**, např. žraloci.

Obojživelníci (*Amphibia*) mají **STŘEDNÍ UCHO** (bubínkovou dutinu) a Eustachovu trubicí, která spojuje střední ucho s hltanem a zajišťuje vyrovnání tlaku za bubínkem s atmosférickým tlakem.

Bubínek je na povrchu hlavy (žáby, ale i někteří plazi). Sluchové kůstky v uchu obojživelníků jsou zpravidla dvě (kromě columelly je to pro obojživelníky specifická kůstka - operculare). Mnoho **plazů, včetně krokodýlů** má již **VNĚJŠÍ UCHO** v podobě krátkého vnějšího zvukovodu. Sluchová kůstka hadů (columella) je napojena na nepohyblivou kost (os quadratum) – hadi nejlépe slyší pokud přitisknou dolní čelist na zem.

U **ptáků** je zvukovod prodloužen. Vnější okraj zvukovodu může vytvářet i náznak ušního boltce nebo být lemovaný pírky. Chvění bubínku se přenáší na vnitřní ucho jedinou kůstkou (columella). "Hlemýžď" (cochlea) ptáků nevytváří spirály, ale je pouze prohnutý. Ptáci dobře slyší přibližně v rozsahu frekvencí 40 až 30 000 Hz (optimum je mezi 1000 až 3000 Hz).

Vnitřní ucho savců pokleslo hlouběji do hlavy, existuje **VNITŘNÍ a STŘEDNÍ UCHO** s Eustachovou trubicí a zformovalo se navíc **VNĚJŠÍ UCHO** s boltcem a zvukovodem. Boltce a zvukovod zajišťují dokonalejší nasměrování zvukových vln na bubínek. U některých savců existují také funkční svaly, které ušní boltce co nejvýhodněji natáčejí, aby zachycování zvukových vln bylo optimální (např. u koně je každý boltce ovládan až sedmnácti svaly). Zvukové vlny zachycují vláskové buňky Cortiho orgánu v hlemýždi vnitřního ucha (*viz dále*). Nejdokonalejší sluch mají netopýři a kytovci využívající k orientaci echolokace. Kytovci mají zevní zvukovod zarostlý a zvukové vlny jsou přenášeny přes kosti (uplatňují se i dutiny a tukové výplně v hlavové části těla).

Psi slyší zvuky o frekvenci až 40 000 Hz, netopýři vnímají (i vysílají) zvuky i o vyšší frekvenci.

Zdravé lidské ucho mladých lidí vnímá zvukové vlny v rozsahu frekvencí od **16,00 Hz do 20 000 Hz** (v některých případech až 24 000 Hz). Nejvyšší citlivost má sluchový orgán člověka od 1 000 Hz do 5 000 Hz kam spadá také mluvené slovo.

Ucho člověka můžeme rozdělit na tři hlavní části. Je to vnější ucho (zevní ucho), střední ucho a vnitřní ucho. Boltce a zevní zvukovod **vnějšího ucha** zachycují, shromažďují a usměrňují zvukové vlny na bubínek. Tvar ušního boltce a zakřivení zvukovodu rovněž napomáhá lokalizaci zvuků – pružnost umožňuje elastická chrupavka, která tvoří základ ušního boltce.

Jako střední ucho označujeme u člověka část ucha za **BUBÍNKEM**, ve které jsou umístěny miniaturní kůstky (**KLADÍVKO, KOVADLINKA, TŘMÍNEK**), přenášející mechanické vibrace bubínku na membránu oválného okénka. Protože bubínek vzduchotěsně odděluje prostor středního ucha od vnějšího zvukovodu, docházelo by působením atmosférického tlaku vzduchu k trvalému prohnutí bubínku. Středoušní dutina je však propojena v dolní části přibližně 4 cm dlouhou **EUSTACHOVOU TRUBICÍ** (tuba auditiva – **Eustachi**) s dutinou nosohltanu. Tím je zajištěno, že tlak vzduchu působí na bubínek rovnoměrně a z obou stran stejně. Nevýhodou tohoto propojení je, že se trubicí mohou šířit bakterie a viry a vyvolávat např. záněty (tzv. zánět středního ucha).

B) Struktura vnitřního ucha

VNITŘNÍ UCHO člověka tvoří dutiny (váčky), systém kanálků a receptorových buněk, které jsou umístěny za oválným a okrouhlým okénkem stěny středního ucha. **Trojice tří hlavních kanálků** je svinuta podobně jako ulita hlemýžďe a označujeme ji **BLANITÝ HLEMÝŽĎ**. Blanitý hlemýžď vnitřního ucha člověka je 35 mm dlouhý, má 2 a 3/4 závitů a je uložen ve tvarem odpovídající dutině kosti skalní (tzv. kostěnný hlemýžď). Kost skalní (pars petrosa) je jednou ze tří částí kosti spánkové.

Na příčném řezu závitem hlemýžďe je možno rozlišit **tři chodby** (chodbičky, schody), **tři membrány** a **různé typy buněk**. Jedná se o **SCALA VESTIBULI** (vestibulární prostor, horní chodba, horní kanálek, předsíňové schody, třmínkové schody), **SCALA MEDIA** (střední chodba, ductus cochlearis – kochleární kanálek, střední schody, střední blanitý kanálek, hlemýžďová chodbička) a **SCALA TYMPANI** (dolní chodba, dolní kanálek, scala tympani – tympanický prostor, bubínkové schody). Vzhledem k velké nejednotnosti českých pojmů používáme převážně latinské termíny.

SCALA VESTIBULI má počátek v **oválném okénku**, do kterého je pružně připojen třmínek a končí v hrotu hlemýžďe propojovacím otvorem (helicotrema, helikotrema) vedoucím do scala tympani.

SCALA TYMPANI začíná ve hrotu hlemýžďe v místě helicotremy a končí membránou **okrouhlého okénka** ve stěně středního ucha (tj. membránou mezi koncem kanálku scala tympani a dutinou středního ucha).

SCALA MEDIA je vyplněna **ENDOLYMFU** a její vnitřní prostor je spojen s vnitřními dutinami vestibulárního aparátu (včetně utriculu a sacculu). Zbývající dvě chodby jsou vyplněny tekutinou (**PERILYMFU**) částečně odlišného složení od endolymfy.

Vlastními receptory zvuků je u člověka komplex receptorových vláskových (vlasových) buněk, které jsou umístěny na bazilární membráně hlemýždě vnitřního ucha. Citlivé vlásky (zvukocitlivé řasinky) těchto buněk směřují do středního kanálku scala media. Pro přesnou funkci vláskových buněk jsou nutné další struktury vnitřního ucha. Komplex všech receptorových buněk a souvisejících struktur, které umožňují vznik akčních potenciálů na zvukové podněty, nazýváme **CORTIHO ORGÁN**. Funkčním základem Cortiho orgánu je zejména 20 000 vnějších receptorových buněk uspořádaných ve třech řadách a 3 500 vnitřních receptorových buněk, uspořádaných v jedné řadě. Buňky jsou umístěny na **BAZILÁRNÍ MEMBRÁNĚ** (membrana basilaris, základní blána), která tvoří podélnou hranici mezi scala media a scala tympani.

Druhou membránou vnitřního ucha je velmi tenká **REISSNEROVA MEMBRÁNA** (pouze jedna vrstva buněk), která podélně odděluje scalu vestibuli a scalu media.

Třetí membránou je krycí membrána (**TEKTORIÁLNÍ MEMBRÁNA**, krycí blána, membrana tectoria), která překrývá vláskovitá zakončení receptorových buněk ve scala media. Každá vlásková receptorová buňka má 80 – 100 smyslo-

vých řasinek (stereocilií) a žádné knidocilium.

C) Funkce sluchového orgánu člověka

Zvuková informace je zpravidla vedena do sluchových center v mozku takto:

- **vedení zvukové informace** vzduchem, popř. i kapalinou nebo i přes pevnou látku (vibrace), **do sluchového orgánu**
- **vedení zvukové informace mechanicky** z bubínku přes kladívko, kovádlíku a třmínek **na membránu oválného okénka**
- **vedení zvukové informace tekutinou** uvnitř hlemýždě vnitřního ucha (perilymfou a endolymfou) a dráždění vláskových buněk Cortiho orgánu
- **uvolnění neuromediátoru** (např. kyseliny glutamové) **z receptorových vláskových buněk – podráždění nervových buněk**
- **vedení zvukových informací elektricky** v podobě AP aferentními nervovými drahami (větším počtem nervových vláken) do sluchového centra ve spánkovém laloku

ZVUKOVÉ VLNY nasměrované ušním boltcem a zvukovodem na **BUBÍNEK** rozkmitávají membránu bubínku. Bubínek je oválná membrána s tuhými okraji a pružným povrchem. Membrána bubínku vzduchotěsně uzavírá vnější zvukovod a v napjatém stavu ji udržuje sval napínače bubínku.

Pohyb bubínku je v souladu se zvukovými podněty přenášen přes systém kůstek (kladívko, kovádlíka, třmínek) na

oválné okénko. Při přenosu vibrací bubínku přes kůstky středního ucha dochází k jejich až dvacetinásobnému zesílení, což je dáno zejména pákovým přenosem přes kůstky a zmenšením plochy kontaktu třmínku s membránou oválného okénka v porovnání s plochou membrány bubínku, která je v kontaktu s kladívkem. Třmínek přenáší přijaté mechanické podněty na membránu oválného okénka na začátek scala vestibuli. Poškození středního ucha nadměrnou intenzitou zvuku **brání svaly (sval třmínkový a sval napínače bubínku)**, které při nadměrné intenzitě zvuku (od 80 dB) částečně blokují pohyb kůstek středního ucha.

Chvění membrány oválného okénka (kam dosedá třmínek) se přenáší na perilymfu ve scala vestibuli a na další struktury vnitřního ucha. Největší část zvukové vlny se šíří perilymfou ve scala vestibuli směrem k hrotu hlemýždě přes tenkou Reissnerovu membránu také na endolymfu ve scala media a dále endolymfou směrem ke hrotu hlemýždě. Ve hrotu hlemýždě procházejí zbývající vibrace perilymfy otvorem (helicotrema) do scala tympani, kterou se vracejí zpět k bázi hlemýždě. Na konci scala tympani se nadbytečná energie "vybíjí" na membráně oválného okénka.

Hlemýžděm postupuje ve spirálách vlna vibrací od oválného okénka do hrotu hlemýždě. Vlna vibrací vyvolává příčné chvění vláken a vlnění bazilární membrány s receptorovými buňkami **Cortiho orgánu**. Vlázky receptorových buněk při pohybu bazilární membrány narážejí na krycí membránu a tím dochází k jejich různě intenzivnímu podráždění.

Příjem a zpracování zvukových informací závisí na vlastnostech zachycova-

vaných zvuků, na délce vláken a na nesčetně tloušťce bazilární membrány (blíže oválnému okénku je úzká a nehybná; blíže hrotu hlemýždě je volnější a širší). Zvuk určité kvality vyvolává maximální vibrace vždy jen určité odpovídající části bazilární membrány, neboť základem bazilární membrány je velké množství různě dlouhých a vzájemně srostlých vláken. **Převaha velice krátkých vláken (u novorozence 0,04 – 0,5 mm) v bazilární membráně v ústí hlemýždě slouží k zachycování vysokých tónů (20 000 Hz). Prodlužující se vlákna bazálních buněk v bazilární membráně směrem k hrotu hlemýždě a měnící se vlastnosti tektoniální membrány jsou lépe přizpůsobeny k zachycování nízkých tónů.**

Podráždění citlivých zakončení receptorových buněk (vlázky, řasinky) se přenáší na celé receptorové buňky. Odpovědí receptorových buněk na podráždění je vznik **RECEPTOROVÝCH POTENCIÁLŮ** a následně akčních potenciálů. Podstatou změn potenciálů je ohnutí stereocilií a otevírání iontových kanálů na jejich vrcholech. Dovnitř vlásků proudí především K^+ ionty, na které je velmi bohatá endolymfa ve scala media. Vlaskové buňky jsou synapticky připojeny na aferentní vlákna sluchového nervu. Receptorový potenciál je převeden přes neuromediátor na AP.

SLUCHOVÁ DRÁHA je čtyřneuronová. Podráždění vláskových buněk Cortiho orgánu uvolňuje z jejich bazálních částí neuromediátor, kterým je obvykle glutamát. Neuromediátor dráždí vlákna připojených bipolárních senzitivních buněk a jeho vlivem vzniká AP. Informace se šíří sluchovým nervem a dále společně s VIII. hlavovým nervem přes ganglion

spirale (Corti) a dále nucleus cochlearis dorsalis a ventralis v mostu. Odtud pokračuje již jako tzv. **CENTRÁLNÍ SLUCHOVÁ DRÁHA** přes lemniscus lateralis ve středním mozku a končí v colliculi inferior a corpus geniculatum mediale v thalamu (viz kapitola 11). Odtud vedou axony do sluchového centra mozkové kůry ve spánkovém laloku. Signály přicházejí z obou uší. Pro přesnou lokalizaci zvuků v prostoru má význam vyhodnocování akčních potenciálů, které určují časový rozdíl mezi příjmem téže zvukové informace v obou Cortiho orgánech (obvykle je jedno ucho vzdálenější od zvukového zdroje).

Zvuky se mohou do vnitřního ucha dostávat rovněž přes kosti. Možnost funkčního vedení zvuku přes kosti lebky je využíváno diagnosticky a je možné ho demonstrovat i ve škole Rinného a nebo Weberovou zkouškou s rozkmitanou ladičkou. V případě **RINNÉHO ZKOUŠKY** nejprve opřeme znějící ladičku o bradavkový výběžek kosti spánkové. V této poloze ji držíme tak dlouho dokud ještě slyšíme její zvuk. Potom ladičku vzdálíme od kosti a otočíme před ucho, aby znějící ramena byla stejně vzdálena od ucha. U lidí se zdravým sluchovým ústrojím (nepoškozený bubínek a sluchové kůstky) je ladička ještě slyšet i po otočení (tzn. vedení zvuku vzduchem je lepší než vedení kostmi). Při **WEBEROVĚ ZKOUŠCE** se znějící ladička umístí na temeno hlavy do střední čáry. Zvuk je (kromě přenosu vzduchem) veden také kostmi a je hlasitěji slyšet na nemocné straně, kde je porušen přenos zvuku z prostředí přes kůstky středního ucha. Jestliže je sluch normální, není při této zkoušce ve slyšení ladičky rozdíl. Rozdíl

v citlivosti přenosu vzduchem a kostí je asi 40 dB.

D) Některé zvláštnosti vnímání zvuků u živočichů

Již u ploštěnek existují **POVRCHOVÉ RECEPTOROVÉ BUŇKY** reagující na změny tlaku a proudění vody, které vyvolávají jejich podráždění a následně odpovídající reakci celého živočicha.

Medúzy vnímají infrazvuky o velikosti 8 – 13 Hz, které se dobře šíří vodou. Vzhledem k tomu reagují např. na bouřku mnohem dříve než opravdu začne.

U **hmyzu** (*Insecta*) rozlišujeme **TYMPANÁLNÍ ORGÁNY**, které jsou tvořené bubínkem (napjatým v chitinovém rámečku). Pod bubínkem nacházíme v rezonančním prostoru (obvykle tvořeném zduřelou vzdušnicí) vlastní receptorové buňky. Tympanální orgány mají pouze imaga (tj. dospělci hmyzu). Vždy se jedná o jeden pár orgánů („uší“), citlivých na vibrace a zvuky. **TYMPANÁLNÍ ORGÁNY hmyzu jsou umístěny na hrudi, na končetinách nebo v přední části zadečku.** Např. u kobytek jsou tympanální orgány na holeních prvního páru noh, u sarančat po stranách prvního zadečkového článku, u křísů na rozhraní hrudi a zadečku, u některých motýlů na křídlech apod. Hmyz slyší zvuky do frekvence 50 000 Hz (výjimečně až do 200 000 Hz u některých nočních motýlů) a zvuky také vyluzují (= **stridulují**), např. saranče, cvrček, ale např. i lišaj smrtihlav. Hmyz je také celkově velice citlivý na **vibrace** (např. švábi, cvrčci, kobyčky, pavouci, čmeláci apod.).

Kromě tympanálních orgánů existují u **hmyzu ATYMPANÁLNÍ ORGÁNY** (tzn. že jejich součástí není bubínek – tympanum, membrana tympani). Atympanální orgány jsou hojné u larev hmyzu a kromě vnímání zvuků se uplatňují jako receptory vibrací i jako proprioreceptory. K atympanálním orgánům patří také **Johnstonův orgán** hmyzu, který je umístěn ve druhém tykadlovém článku (výrazně vyvinutý je např. u komárů a vírníků). Johnstonův orgán zaznamenává pohyby tykadel, zvukové vlny a vibrace, např. vírníci vnímají změny v povrchové blance vody. Tyto informace, jak bylo zjištěno, jsou u vírníků nutné pro vyhýbání se překážkám při rychlém plavání po hladině (vírníci bez těchto orgánů do předmětu na hladině narážejí) apod.

Kromě toho se u **hmyzu a jeho larev** podílejí na vnímání zvuků také některé chloupky na povrchu jejich těla.

U **paryb** (*Chondrichthyes*), tj. u rejnoků a žraloků, existují pod kůží hlavy tzv. **LORENZINIHO AMPULE**, elektroreceptory registrující změny elektrického pole a teploty – vznikající při pohybu potenciální kořisti. Žraloci mají po stranách těla **proudový orgán. PROUDOVÝ ORGÁN** existuje u většiny vodních obratlovců (**ryby, obojživelníci a jejich larvy**) – registruje proudění vody a rozdíl tlaku vody působící na tělo živočicha. U **ryb (paprskoploutví – Actinopterygii)** se jedná o systém kanálků, neuromastů a otvůrků na boku těla, tzv. **POSTRANNÍ ČÁRA**. Kanálky se otevírají do okolního vodního prostředí malými otvůrkami (např. šupiny kapra mají v místě postranní čáry malý otvor). **NEUROMASTY** mají určitá místa uvnitř kanálků vystlána receptorovými buňkami

s citlivými výběžky (vlásky) navzájem spojenými rosolovitou hmotou. Tlakové vlny pronikající do kanálků působí přes rosolovitou hmotu na smyslové vlásky receptorových buněk. Vznikající receptorové potenciály jsou převáděny na akční potenciály a nervy vedeny do CNS.

Rybovití obratlovci (ryby, paryby) nemají bubínek, zvukové vlny se do vnitřního ucha přenášejí různými tkáněmi těla. U některých ryb (např. sekavcovití a **kaprovití**) známe **Weberovy kůstky – WEBEROVO ÚSTROJÍ**, které funkčně propojuje plynový měchýř s vnitřním uchem. Zvukové vlny, které se šíří vodou, narážejí na tělo ryby a spolu s mikrodeformacemi těla deformují také plynový měchýř. Weberovy kůstky pak přenášejí pohyby měchýře do vnitřního ucha, kde jsou analyzovány jako zvuky.

Dospělí **obojživelníci žijící na souši** mají bubínkovou membránu na povrchu těla. Přenos informací do k vnitřnímu uchu zajišťuje u obojživelníků, plazů a ptáků jednu kůstka (třmínek) vnitřního ucha. Jako sluchový orgán slouží žábám **sacculus**, ptáci již mají hlemýžď vnitřního ucha.

12.4.1 Echolokace

Po zjištění, že netopýr je schopen se orientovat ve tmě i v případě, že mu znemožníme vidění (tj. zakryjeme oči), byla konána řada pokusů, které prokázaly, že netopýr se orientuje sluchem podle odražených ultrazvukových vln (funkce na podobném principu jako **radar a sonar**). Tento způsob orientace, ale také vyhledávání potravy, označujeme jako **ECHOLOKACI**. **Netopýři** za letu vydávají ultrazvukové impulzy (frekvence 20 kHz až 200 kHz) v intervalech při-

bližně milisekundy (např. 0,011 ms). Tyto zvuky jsou po odrazu i od velmi malých předmětů zachycovány boltci uší. Po analýze odražených zvukových vln jsou vyslány pokyny pro svaly, např. pro změnu směru letu. Při analýze je vyhodnocován interval, který uplynul mezi vydáním zvuku a příjmem jeho odrazu a také vlnová délka (malé předměty odrážejí krátké vlny, podobně velké předměty odrážejí delší vlny). Netopýři mají rovněž vysokou schopnost odladění svého zvuku při pohybu více netopýřů na malé ploše.

Podobným způsobem jako netopýři se orientují také např. **delfini** využívající frekvenci až 300 kHz (např. delfin skákavý 170 kHz). Delfin získává informace o objektech vzdálených od něho až 720 m a naopak ve svém nejbližším okolí je schopný zjistit předměty o velikosti 3 – 5 mm.

S echolokací se setkáváme i u některých ryb a ptáků, např. **gvacharo (gvačaro) jeskynní** (*Steatornis caripensis*) – pták (příbuzný našemu lelkovi lesnímu) s noční aktivitou – žijící v severních oblastech Jižní Ameriky se v jeskyních orientuje také pomocí echolokace.

Podle mého názoru a podle mých pozorování se s pomocí principů echolokace orientují také někteří **zástupci hmyzu se soumráchnou a noční aktivitou, např. chrousti**. Zdrojem zvuku je v tomto případě vibrace krovky vytvářené pomocí lamely na krovce a trnu umístěného na vrchní straně u kořene blaniťového křídla. Trn může „hrát“ na krovku podobně jako trsátka na strunu kytary.

Celkově je možné říci, že zvuky jsou téměř u všech živočichů provázány s pohyby těla s lokomocí, tzn. že živoči-

chové zvuky trvale vyhodnocují a mění podle nich pohyby a chování.

12.5 Termoreceptory

TERMORECEPTORY reagují na změny teploty. Bývají rozlišovány **centrální a periferní termoreceptory**, dále **tepelné a chladové receptory**.

CENTRÁLNÍMI TERMORECEPTORY jsou u člověka např. neurony některých jader hypothalamu. **PERIFERNÍMI TERMORECEPTORY** jsou volná nervová zakončení lokalizovaná především v kůži a sliznicích tělních otvorů (tj. např. na počátku trávicí trubice).

Prostřednictvím termoreceptorů si uvědomujeme oteplení či ochlazení. Přitom v oblasti termoneutrální zóny (pro nahé tělo jako celek v rozmezí teplot 33 až 35 °C) se rychle dostavuje adaptace.

TEPELNÉ RECEPTORY kůže jsou zastoupeny v množství 0,3 – 1 bod na 1 cm². Intenzita vysílání odpovědi na tepelný podnět (tvorba AP) u člověka v těchto receptorech vzrůstá od 36 °C do 43 °C. Při teplotách kůže od 43 °C do 45 °C pociťujeme již tzv. bolesti z horka. Nejvíce termoreceptorů najdeme na chodidle nohy, hlouběji ve škáře, na čele, ale i v kloubech apod.

CHLADOVÝCH RECEPTORŮ je v kůži více než tepelných (cca 3 – 19 bodů na 1 cm²). Intenzita vysílání odpovědi na tepelný podnět u člověka je největší v rozmezí teplot 27 °C – 30 °C. Bolest z chladu se projevuje při teplotách

kůže rovné nebo menší než 17 °C. Nejvíce chladových receptorů najdeme na jazyku, rtech, spojivkách, ale také hrudi a čele.

Termoreceptory vykazují rychlou adaptaci (např. při vstupu do bazénu cítíme vodu jako studenou, ale po chvíli může vnímání pocitu chladu mizet).

Vzruchy z termoreceptorů jsou vedeny do hypothalamických jader a dále do mozkové kůry (např. V. mozkový nerv vede informace o teplotě v dutině nosní).

Aktivitu termoreceptorů ovlivňují různé látky (hormony, neuromediátory, pyrogeny apod.).

Jsou známé rovněž citlivé termoreceptory (termolokátory) u hadů umístěné v horní čelisti a registrující infračervené světlo (had zbavený zraku zaútočí na ještě teplou žárovku, ale studenou ignoruje). Orgán registrující infračervené světlo má u hadů podobu jamky ústící na povrch hlavy otvorem o průměru přibližně 3 mm. V jamce je napnutá membrána s přibližně 150 000 citlivými nervovými buňkami. Citlivost těchto buněk na teplo (tepelné, infračervené záření) je velmi vysoká (někteří hadi, např. chřestýši zaznamenávají rozdíl teplot předmětů nebo prostředí i 0,002 °C), což jim umožňuje "vidět" a ulovit např. i králíka zcela ukrytého v trávě.

12.6 Proprioreceptory

PROPRIORECEPTORY (receptory hlubokého čítí) jsou receptory ve svalech, šlachách a kloubních pouzdrech. Informace z proprioreceptorů procházejí přes

zadní míšňní kořeny a míchu až do mozečku a mozkové kůry. Jsou nezbytné pro koordinované řízení a odpovídající činnost příčně pruhovaných (kosterních) svalů. Informace z proprioreceptorů jsou potřebné pro uvědomování si polohy těla a jeho částí v prostoru (např. úhlová poloha kloubů, vzájemná poloha končetin), rychlosti a rozsahu pohybu kloubů apod. Extrémně silné podněty vypínají již na úrovni míchy určité svalové skupiny a tím brání jejich poškození. Pro vytvoření počítka je nutné komplexní zpracování informací z mnoha proprioreceptorů.

A) proprioreceptory svalů – svalová vřeténka

SVALOVÉ VŘETÉNKO je popsáno v kapitole 13. Vlákny typu Ia a II se dostávají informace ze svalů do míchy zadními míšňními kořeny

B) proprioreceptory šlach – Golgiho šlachová tělíska

Z **GOLGIHO ŠLACHOVÝCH TĚLÍSEK** vycházejí nervová vlákna typu Ib. Těla buněk těchto vláken jsou ve spinálních gangliích. Na jedno tělísko připadá 3 – 25 svalových vláken. Šlachová tělíska spolupracují se svalovými vřeténky a vysílají informace stále. Tělíska jsou drážděna při kontrakci i natažení svalu (i svalu v klidovém stavu), neboť většina svalů má i v klidu určité napětí. Při nadměrné kontrakci svalu jejich zvýšená aktivita prostřednictvím inhibičního inter-neuronu inhibuje kontrakci tohoto svalu (tzv. autogenní inhibice).

C) kloubní receptory, (kloubní nervová zakončení)

Mechanoreceptory kloubů zajišťují senzitivní inervaci v kloubních pouzdech, signalizují pohyb kloubu a také bolest. Jedná se např. o tělíska podobná Paciniho nebo Ruffiniho tělískům v kůži nebo podobná Golgiho šlachovým tělískům.

Kloubní receptory plní pravděpodobně jen pomocnou funkci, neboť vnímání polohy kloubu (končetiny) není v některých případech narušeno ani v případě totální náhrady kloubu endoprotézou.

12.7 Receptory vnitřních orgánů (visceroreceptory)

Vnitřní orgány neobsahují proprioreceptory, ale najdeme v nich celou řadu jiných specializovaných typů receptorů (např. receptory bolesti, baroreceptory, osmoreceptory, chemoreceptory a další typy receptorů), které se významně uplatňují při regulacích činnosti vnitřních orgánů, soustav a systémů organismu. Chemoreceptory jsou např. důležitou součástí regulačních obvodů zajišťujících stálost vnitřního prostředí organismu (*viz kapitola 6*). Receptory vnitřních orgánů označujeme jako **VISCERORECEPTORY** (útrobní receptory, útrobní senzory). Informace z nich jsou zpravidla vedeny z volných nervových zakončení, tj. vláken bez myelinové pochvy kryté pouze Schwannovými buňkami (nemají přímý kontakt s extracelu-

lární tekutinou) systémem sympatiku a parasympatiku.

Příklady umístění visceroreceptorů v těle

A) kardiovaskulární systém

V cévním systému existují **BARORECEPTORY** (presoreceptory), které se významně podílejí na regulacích, např. při změnách tlaku. Najdeme je např. v oblouku aorty a v tepnách směřujících od aorty k mozku. Jsou rozlišovány také **volumoreceptory** v oblasti vyústění dutých žil a pravé síně **citlivé na změny objemu krve** aj.

B) plíce

Významné jsou zejména mechanoreceptory a chemoreceptory citlivé na CO₂ a O₂ a nociceptory (jejich dráždění vyvolává kašlací reflex).

C) žaludek a střeva

Také v trávicí soustavě jsou významně zastoupeny mechanoreceptory, chemoreceptory, termoreceptory a nociceptory.

D) hypothalamus

V hypothalamu leží např. osmoreceptory, které se podílejí na tvorbě a uvolňování hormonu ADH.

E) další orgány

V ledvinách existují buňky juxtaglomerulárního aparátu (*viz kapitola 6*). Ve slinivce břišní najdeme např. D buňky Langerhansových ostrůvků atp.

12.8 Chemoreceptory

CHEMORECEPTORY jsou nejčastěji specializované nervové nebo neuroepitelové buňky, které reagují na chemické podněty zpravidla tvorbou akčních potenciálů. Akční potenciály vznikají při podráždění přímo v receptorové buňce nebo zprostředkovaně (tzn. uvolňují neurotransmitter a vyvolávají vznik akčních potenciálů až v synapticky připojeném neuronu).

Chemoreceptory přijímají podněty z vnějšího prostředí (čich, chuť) nebo **z vnitřního prostředí** (např. tělíska glomus aorticum a glomus caroticum, receptory v mozku reagující v těle člověka na změny koncentrace CO₂, buňky v trávicí trubici apod.).

Největší počet chemoreceptorů nacházíme na hlavě. Najdeme je však i na jiných místech těla. Např. **chemoreceptory měkkýšů (OSPHRADIA)** najdeme u plžů v blízkosti dýchacího otvoru nebo v blízkosti žaber, popř. na tykadlech, **chemoreceptory klíšťat** (tzv. **HALLERŮV ORGÁN**) na tarzu prvního páru kráčivých noh apod. **U bezobratlých živočichů** mohou působit látky přítomné ve vzduchu přímo na receptor. Známy je příklad citlivosti receptorů čichu **u bource morušového (*Bombyx mori*)**, kdy sameček vnímá samičku až na vzdálenost několika kilometrů. V těchto případech již jedna molekula zachyceného feromonu může vyvolává odpověď samečka.

Chemoreceptory savců reagují na látky rozpuštěné ve slinách nebo v přijímané tekutině. V případě čichu jsou látky ze vzduchu nejprve převáděny do hlenu, který překrývá sliznice s receptorovými

buňkami a teprve následně vstupují do interakcí s molekulami proteinů v membráně receptorových buněk.

Obdivuhodná citlivost chemoreceptorů některých živočichů je vysvětlována ZESILOVACÍM (AMPLIFIKAČNÍM) PRINCÍPEM, což znamená, že např. jedna molekula vnímané látky způsobí při kontaktu s receptorovým místem molekuly nepatrnou konformační změnu membránového proteinu (peptidu). Podobně jako při řetězové dopravní nehodě následují další a další změny sousedících látek a struktur až je dosaženo prahového podnětu pro první aferentní neuron (např. čichové dráhy) a jsou vyslány akční potenciály do CNS.

Jako chemoreceptor se tedy mohou uplatňovat a v jistém smyslu se vždy uplatňují i jednotlivé buňky, ale funkční koncentrace chemoreceptorových struktur (zejména čichu a chuti) na určitých místech těla umožňuje mnohonásobně vyšší účinnost chemorecepce.

Každá látka, která působí odpovídajícím způsobem na receptory chuti nebo čichu, vyvolává vznik určitých kombinací akčních potenciálů, které přicházejí do mozku. Hovoříme o **VZORCÍCH NERVOVÉ AKTIVITY**. Mozek při analýze podnětů pak přiřazuje určitý současně působící komplex vzorců nervové aktivity z mnoha různých receptorových buněk k určité látce. Makrosomatičtí živočichové jsou schopní identifikovat konkrétní jedince podle pachu podobně jako lidé rozlišují osoby pomocí fotografií – pes poté rozlišuje osoby podle „**pachových fotografií**“ uložených v paměti.

Informace se ukládají do paměti často i s dalšími vazbami (např. na příjemné

nebo nepříjemné pocity) a je možné i porovnávání neobvyklých podnětů ("chutná to a voní to jako").

Relativně rychlá adaptace čichu je vysvětlována obsazením receptorových míst molekulami vnímané látky. Toto tvrzení podporuje i skutečnost, že adaptace čichu bývá specifická, tzn. adaptace na jednu látku nemusí současně vyvolat (nevvolá) adaptaci na jiné látky.

Chemoreceptory uvnitř organismu (např. v trávicí nebo cévní soustavě) mají význam pro správnou funkci těchto soustav a nemusejí vždy odpovídat přímo vznikem akčních potenciálů (mohou např. vyvolat uvolňování tkáňových hormonů v buňkách duodena apod.).

12.8.1 Čich

ČICHOVÉ ORGÁNY reagují na různé látky, které se šíří vzduchem (nejčastěji v plynné formě). U mnohých zvířat má čich prvořadou úlohu jako základní zdroj informací při vyhledávání a kontrole potravy, při vyhýbání se nepřátelům, při vyhledávání jedinců opačného pohlaví apod.

Hmyz vnímá čichové informace pomocí čichových chloupků na tykadlech.

U **obratlovců** vytvářejí čichové buňky přímé výběžky mozku. Formují se jako **ČICHOVÝ MOZEK, RHINENCEPHALON** (u člověka zůstal tzv. **čichový lalok – bulbus olfactorius** na spodině hemisfér koncového mozku, viz také kapitola 11).

U **paryb (Chondrichthyes)** jsou čichovým orgánem slepě zakončené čichové otvory s receptorovými buňkami.

U **ryb (paprskoploutví – Actinopterygii)** existují slepé čichové jamky nebo trubičky (choany) s receptorovými buňkami, které propojují povrch těla s dutinou ústní.

Žijící (šupinatí) plazi (tj. plazi kromě želv a krokodýlů) mají kromě vlastního čichového orgánu zvláštní **JACOBSONŮV ORGÁN** tvořený slepými kapsami (s čichovou sliznicí), které jsou otevřené do dutiny nosní nebo ústní. U hadů dochází pomocí orgánu k analýze čichových podnětů v dutině ústní a také látek z okolního prostředí, které ulpívají na jazyku při hledání potravy – a had poté jazyk přikládá k patru právě na kanálky Jacobsonova orgánu.

Jacobsonův (vomeronazální) orgán je spojeným orgánem chuti a čich. U některých savců slouží k rozpoznávání říje u samic nebo k pachovému rozlišování jedinců stejného druhu. Při nasávání vzduchu přes Jacobsonův orgán mají zvířata sraštlý čenich, typický výraz a pootevřenou tlamu, tzv. **flémování** – např. u lvů, jelenů aj.

Pouze někteří ptáci (Aves) mají dobře vyvinutý čich, např. kondoři. Přestože je u většiny ptáků čich zredukován, řada ptáků čich využívá při navigaci za letu, např. poštovní holub, tažní ptáci aj.

Pozn.: Kromě většiny ptáků je čich zredukován např. také u kostnatých ryb a u kytovců.

Redukce (snížení citlivosti čichu) je však u živočichů druhotná. Čich hraje obecně u všech živočichů, tzn. také u savců (včetně člověka), velmi důležitou roli.

Rozlišujeme savce s jemným čichem (**MAKROSOMATICKÉ** – psovitě

šelmy, přežvýkavci) a savce s málo citlivým čichem (**MIKROSOMATICKÉ** – opice, člověk).

Receptorové buňky čichového orgánu **člověka** leží v horní části dutiny nosní (regio olfactoria). Čichový epitel pokrývá horní skořepu nosní a horní část nosní přepážky. Receptorové buňky jsou současně i první neurony čichové dráhy. Při normálním dýchání jsou receptorové buňky mimo hlavní oblast proudění přijímaného vzduchu. Jestliže chceme lépe cítit, intenzivně vdechujeme a přivádíme tak více vzduchu přímo k řasinkám receptorových buněk. Kromě toho skořepu obvykle zajišťují, že vzduch proudí jednou nosní dírkou rychleji než druhou, což zvyšuje kvalitu vnímání čichových vjemů.

RECEPTOROVÉ BUŇKY ČICHU (čichové buňky) v počtu 10 až 20 milionů (doplněné podpůrnými buňkami) zaujímají u člověka plochu 2, 5 cm² až 5 cm² (čichová membrána s čichovým epitelem). *Pozn.: Německý ovčák má na ploše až 150 cm² přibližně 220 milionů čichových buněk.*

Receptorové čichové buňky čichového epitelu žijí 4 – 5 týdnů a pro jejich činnost je nezbytná přítomnost karotenů s volným vitamínem A a fosfolipidy. Jsou nepřetržitě obnovovány jen málo diferencovanými bazálními buňkami.

Každá **čichová buňka** je zakončena výběžkem a vyvýšeninou (čichovým knoflíkem) z něhož vyrůstá 10 – 20 kusů řasinek dlouhých až 0, 25 mm. Řasinky se na povrchu čichového epitelu vzájemně proplétají a leží trvale ve vrstvě hlenové tekutiny produkované Bowmanovými (čichovými) žlázkami.

Axony čichových buněk procházejí vrstvou pojivové tkáně (lamina propria). Před kostí čichovou se značný počet axonů spojuje v základ čichového nervu a po projití kostí čichovou dochází k jejich napojení na bulbus olfactorius. **ČICHOVÁ DRÁHA** je tedy dvouneuronová. Vlákná čichových receptorových buněk směřují do výběžku předního mozku (bulbus olfactorius), který spočívá na dírkované ploténce čichové kosti (což je tenká síť podobná destička). Neurony bulbu jsou uspořádány do dvou hlavních skupin a dále do menších skupin po 24 buňkách a vzájemně propojeny tak, že vždy jedna skupina buněk vede informace do dalších oblastí mozku téže poloviny těla a druhá skupina zajišťuje spojení s opačnou polovinou mozku. Existuje rovněž propojení čichových a zrakových drah, dále existují spoje s retikulární formací a významná jsou propojení čichových struktur s limbickým systémem (např. hippocampus, corpus amygdaloideum) a prostřednictvím limbického systému s hypothalamem a hypofýzou.

Informace z orgánů sluchu (a také zraku) se zpracovávají v mozkové kůře a pak teprve postupují dále. **Průchod čichových informací mozkem je jakoby opačný.** Čichové dráhy jsou nejprve složitě přepojovány (čichové informace zpracovány) a teprve následně se dostávají až do mozkové kůry.

U čichových buněk rozlišujeme **práh pro vnímání** (rozlišíme změnu, ale neurčíme přesně příčinu, tzv. nespecifický vjem) a dále **práh pro rozeznání** (tj. poznáme vůni).

Člověk je schopen čichem rozlišovat přibližně několik tisíc (4 – 10 tisíc) různých pachů a vůní z nichž mnohé se

v přírodě běžně nevyskytují. Ženy mají zpravidla citlivější čich než muži (zejména v době ovulace). Rozpoznáváme **až deset základních druhů vůní** (např. sladce voňavá, květinová – růže, kyselá – citron, spálená – dým, hnilobná – sirovodík, zkažená vejce, bodavá – kyselina mravenčí, ocet, pižmová – pižmo, kafrová – kafr a éterická – vonící jako hrušky). Dále každou z nich vnímáme různě silně. Pro vyjádření síly vůně bývá používána osmibodová stupnice (od 0 do 8).

Čichové informace mají **důležitou roli v komunikaci, ovlivňují chování** (např. vymezování teritoria pachovými značkami, emoční a sexuální chování aj.). Skutečností, že čich působí na chování a sexualitu, využívá i kosmetický průmysl. Čichem rozeznáváme škodliviny (zkažené jídlo, dým při požáru apod.), rozlišujeme a vybíráme vhodnou potravu atp.

12.8.2 Chuť

CHUŤOVÉ RECEPTORY reagují na látky rozpuštěné ve slinách nebo v tekutinách a u obratlovců jsou zkoncentrovány v dutině ústní. Chuťové receptory v podobě chuťových pupenů nebo **CHUŤOVÝCH POHÁRKŮ** se vyskytují u všech obratlovců. Velká většina z celkem přibližně 10 000 pohárků člověka je umístěna na jazyku.

Chuť vnímají např. i **žahavci** (Cnidaria). Polykací pohyby nezmarů začínají, když se z kořisti uvolní např. glutathion.

Hmyz vnímá chuťové informace pomocí smyslových chloupků (chuťových senzil), které jsou rozmístěny

v okolí ústního otvoru a také na končetinách. Smyslové chloupky jsou duté a až do otvůrků (pórů) na jejich konci zasahují přibližně čtyři chemoreceptorové buňky.

U **ryb (paprskoploutví – Actinopterygii)** byla prokázána výborná schopnost vnímat chuťové podněty. Např. losos před třením a mladí úhoři při návratu z moře poznávají "svoji rodnou řeku" také podle chuťových (čichových) vjemů. U ryb jsou receptory chuti umístěné nejen v dutině úst a hltanu, ale také na hlavě a vouscích kolem úst. *Pozn.: V roce 1939 označil W. A. Clemens v jednom z přítoků Frazer–River v Kanadě téměř 470 tisíc mladých lososů. Po několika letech bylo při návratu dospělých ryb z Tichého oceánu uloveno téměř 11 tisíc označovaných ryb – a to pouze v řece, ve které byly označeny a v žádné jiné.*

Plazi a ptáci mají relativně málo receptorů chuti. U **savců** jsou místem příjmu chuťových informací chuťové receptory v dutině ústní.

RECEPTORY CHUTI člověka jsou protáhlé neuroepitelové buňky uspořádané na jazyku ve skupinách po 20 – 25 buňkách. Skupina receptorových (chuťových) buněk doplněná podpurnými a bazálními buňkami vytváří strukturu, kterou označujeme jako **chuťový pohárek**, tj. soubor 40 – 60 (100) buněk. Místo, ve kterém se pohárek otevírá do dutiny ústní je **CHUŤOVÝ PÓR**. – do póru trčí dlouhé jemné výběžky (štětinky, mikrokilky) receptorových a podpurných buněk. Na opačné (proximální) části vytváří receptorová buňka synapse s neurony. Synaptická spojení neuroepitelových receptorových a nervových buněk mohou být také na bočních částech receptorových

buněk. Bylo zjištěno, že každá neuroepitelová buňka je propojena s více než jedním neuronem. Neuroepitelové chuťové buňky pohárku nejsou funkční celý život jedince, ale obměňují se přibližně po 200 – 300 hodinách (i v případě spálení a jiného poškození).

Sliznice hřbetu jazyka vybíhá v tzv. **PAPILY** (papillae linguales). Jedná se o papily nitkovité, houbovitě, listovité a hrazené. Chuťové pohárky najdeme na papilách houbovitých (po celé ploše jazyka) na papilách listovitých (vzadu po stranách jazyka) a také na papilách hrazených (tvoří řadu ve tvaru v na bázi jazyka). Jednotlivé receptorové buňky se vzájemně příliš neliší (jsou jednoho typu). Často je uváděno, že uspořádání chuťových pohárků dovoluje sladké nejlépe vnímat špičkou jazyka, hořké naopak oblastmi blíže ke kořenu jazyka, kyselá a slaná pak nejlépe okrajovými částmi jazyka. Každá papila je však citlivá většinou na všechny čtyři základní kvality chuti, kterými jsou **SLADKO, SLANO, KYSELO a HOŘKO**. Bývá rozlišována také pátá chuť: **LAHODNOST** (lahodná chuť, jap.: *umami*, chuť hovězího steaku) vyvolávaná látkou glutamát. Kromě pěti výchozích jsou rozlišovány i další, např. chuť zásaditá, kovová aj.

Chuť je jen obtížné si představit bez dalšího obsahu (konkrétní jídlo, látka, vůně, místo vnímání apod.). Při některých onemocněních dochází k přechodnému porušení čichu a "inhibici vnímání chuti". Jídlo se nám v těchto případech zdá mdlé a bez chuti, přestože chuťové pohárky jsou neporušené.

Chuťové podněty působí na mikroklky receptorových buněk chuťového pohárku. Konkrétním místem příjmu chuťové informace jsou peptidy v povrchových membránách mikroklků chuťových receptorových buněk chuťového pohárku. Molekuly peptidů povrchové membrány těchto buněk vstupují do interakcí s vnímanými látkami. Prostřednictvím chuti si ihned uvědomíme působení většiny škodlivých látek (kromě např. CO a podobných látek) a to tím výrazněji, čím více máme spojenou tuto chuť např. s dřívější nevolností, nemocí apod. Podobně je tomu i u jiných savců, např. při neúplné a neodborné deratizaci někteří jedinci přežívají a úzkostlivě se vyhýbají dalším nástrahám.

CHUŤOVÁ DRÁHA je tříneuronová. Chuťové pohárky nemají vlastní axony, vyvíjejí se však v těsném spojení se senzoryckými vlákny aferentních nervových buněk. Chuťová informace je z receptorové buňky přenášena přímo na související buňku nervovou. Těla těchto neuronů jsou v jádrech tří hlavových nervů (VII., IX., X.). Vznikající komplexy akčních potenciálů postupují těmito nervy přes prodlouženou míchu (dráhou lemniscus medialis) do mozkového kmene, chuťového centra v hypothalamu, thalamu a dále do podkorových oblastí předního mozku a mozkové kůry (v regio postcentralis).

12.9 Fotoreceptory

FOTORECEPTORY reagují na světlo (fotony). Máme-li na mysli vnímání záření, tj. podle obecné definice šíření zářivé energie prostorem, hovoříme o **radioreceptorech**. Na změny intenzity světla (záření) určitým způsobem reaguje většina živočišných buněk. Pro přesnější

vnímání světla a **VIDĚNÍ** jsou však nutností specializované receptory. **VIDĚNÍM** biofyzika označuje příjem a zpracování informací o vnějším světě zprostředkované fotony viditelného světla, tj. elektromagnetickým zářením o vlnových délkách přibližně 380 nm až 780 nm.

Nejdokonaleji uspořádané fotoreceptory (spolu s dalšími specializovanými strukturami – viz *dále*) umožňují obrazové vidění. V případě **OBRAZOVÉHO VIDĚNÍ** umožňuje systém očí, optických drah a zrakových center v CNS vytváření vjemu (obrazu) vnějšího světa a živočichové reagují nejen na zdroj a intenzitu světla, ale také např. na předměty v prostoru, jsou schopní rozlišovat jejich tvar, barvu, velikost apod. **Obrazové vidění umožňují pouze SLOŽENÉ OČI některých členovců (vzniká nepřevrácený mozaikový obraz) a KOMOROVÉ OČI hlavonožců a obratlovců (vzniká převrácený obraz).**

Fotoreceptory existují již u **prvoků**. Stigma krásnooček (*Euglena sp.*) je pigmentovanou organelou, která funguje jako clona usměřující světelné paprsky – přicházející pouze z určitého směru – na zduřeninu v blízkosti ukotvení bičíku. Krásnoočko je tak schopno se pohybovat cíleně za světlem a vyhledávat pro něho „ekologicky“ nejvhodnější místo.

Nejjednodušší formou fotoreceptorů živočichů jsou tzv. **SVĚTLOČIVNÉ BUŇKY** rozptýlené v pokožce, např. u žížaly, která prostřednictvím těchto buněk vnímá **pouze změny intenzity světla** (a částečně pravděpodobně také směr odkud světlo přichází).

Dokonalejší fotoreceptory tvoří již více specializované buňky (umístěné

v jiné tzv. pigmentové buňce pohárkovitého tvaru) umožňující živočichovi lépe rozlišit směr dopadajícího světla (tzv. **směrové vidění**). Soustředěním receptivních buněk na určitých místech těla vznikají zrakové skvrny (ploché oči) a vchlípením části buněk zrakové skvrny pod povrch těla dochází k vytvoření **MISKOVITÝCH OČÍ** (např. **ploštěnky**) nebo **POHÁRKOVITÝCH OČÍ**, např. u **medúz** vybavených čočkou. Oči vybavené čočkou mají i někteří mnohoštětinatci, pavoukovci a měkkýši.

Oči ploštěnců jsou zpravidla miskovité.

Pásnice (*Nemertea*) mají pár (i více) jednoduchých očí.

Měkkýši mají oči miskovité nebo váčkovité. Nejdokonalejší formy **měkkýšů** (tj. hlavonožci) mají oči komorové. Naopak většina mlžů, paplžů a kelnatek nemá oči vůbec.

U **členovců** (*Arthropoda*) najdeme všechny tři typy fotoreceptorů známé u většiny živočišných kmenů (tj. oční skvrny, miskovité oči i váčkovité oči). Nejvýznamnější postavení u hmyzu mají oči složené.

Nejdokonalejším typem očí jsou **OČI KOMOROVÉ obratlovců (ale i hlavonožců) a člověka** (dokonalé obrazové vidění umožňují i **SLOŽENÉ OČI HMYZU**).

Paryby (*Chondrichthyes*) – žraloci vidí velmi dobře, ale pravděpodobně pouze černobíle.

Zrak patří k nejdůležitějším smyslům a např. člověk získává prostřednictvím zraku přibližně 80 % všech informací.

12.9.1 Složené oči členovců

SLOŽENÉ OČI (FACETOVÉ OČI)

členovců (*Arthropoda*) tvoří systém šesti až několika desítek tisíc **OMATIDIÍ**, tj. jednoduchých očí ve tvaru kuželíku, ze kterých je sestaveno složené oko hmyzu. Hmyz, který má ve složených očích více omatidií (např. vážky mají přibližně 28 000 omatidií) vidí lépe (přesněji) než druhy s malým počtem omatidií.

Základnu kuželíku omatidia tvoří (na povrchu těla) průhledná **zchitinizovaná faceta**. Pod facetou je **krystalinní kužel** (křišťálový kužel, krystalické tělísko) tvořený čtyřmi krystalinními buňkami (křišťálovými buňkami) s funkcí čočky (zaostřovací aparát podobný komorovému oku však chybí). Krystalinní kužel ze stran obklopují **primární irisové buňky**. Pod krystalinním kuzelem leží **retinula**, tj. dlouhý, ale ke hrotu kuželíku se zužující útvar, složený ze 7 (8) **sítňičkovitých buněk, tj. receptorových buněk**, přecházejících ve hrotu kuželíku ommatidia v **nervové vlákno**. Sítňičkovité buňky jsou uspořádány do kruhu jehož středem prochází **rhabdom**, složený z tolika částí (rhabdomerů) kolik je sítňičkovitých buněk. Na vnějším povrchu kuželíku tvořeného sítňičkovitými buňkami je vrstva **sekundárních irisových buněk**. Soubor všech retinul vytvářejících složené oko bývá označován jako **retina**.

Druhy hmyzu s denní aktivitou mají **OČI APOZIČNÍ**. Retinuly jednotlivých ommatidií jsou u těchto očí obklopeny dokonalou pigmentovou izolací od retinul sousedních omatidií. Světelné paprsky,

které nedopadají po odrazení od předmětů v prostředí kolmo do omatidia, jsou pigmentem pohlčovány. Vzhledem ke svému protáhlému tvaru zachycuje každé jednotlivé omatidium pouze světelný paprsek (světelnou informaci), která dopadá přesně kolmo až na dno ommatidia. **Výsledný obraz je poskládán z informací mnoha omatidií.**

SUPERPOZIČNÍ OČI jsou takové, u kterých je pigmentem izolovaná vždy jen část omatidia. Tyto oči jsou charakteristické pro soumravné a noční druhy hmyzu. **Světelné paprsky (informace) mohou přecházet z jednoho omatidia do sousedních.** Mnohem menší část světelných paprsků je pohlčována pigmentovou izolací a oči jich mnohem více zachytí. Pigmenty izolace se navíc i pohybují (stahují) dopředu nebo dozadu ve stěnách omatidia, čímž dochází také ke zvyšování citlivosti vidění (probíhá adaptace superpozičních očí, která u apozičních očí není možná). Citlivost vidění může být dále zvýšena přítomností **odrazné vrstvičky (tzv. tapetum)** tvořené ze silně světlo odrážejících stříbřitých, velice tenkých a nahromaděných trubiček vzdušnic uložených na dně omatidia pod retinou.

Výsledný obraz složených očí je mozaikový a nepřevrácený.

Složené oči umožňují hmyzu dostatečně přesné obrazové vidění, rozlišování předmětů i barev, ale i značné možnosti orientace. Např. u včel podle Slunce a to i v případě, že je Slunce zakryto mraky a včely se v tomto případě orientují podle tzv. polarizovaného světla.

12.9.2 Komorové oči

KOMOROVÉ OČI umožňují obrazové vidění. Typické komorové oči mají hlavonožci a obratlovci.

OKO (oční koule, bulbus oculi) člověka má průměr přibližně 25 mm a hmotnost 7 g. Stěnu oka tvoří a tvar oční koule určuje 0,4–2 mm silná **BĚLI-MA** (sclera) a nitrooční tlak sklivce 2–3 kPa. Směrem dovnitř následuje **CĚV-NATKA** (choroidea) obsahující značný počet vyživujících cév a dále **SÍTNICE** s několika vrstvami nervových buněk (včetně buněk receptorových). V přední části oka je velmi přesně tvarovaná **průhledná ROHOVKA** (cornea). Za rohovkou je dobře viditelná duhovka (iris) se **zornicí (panenka, pupila)**. Zbarvení duhovky je způsobeno různým množstvím jediného pigmentu (**melaninu**). Podle intenzity pigmentace je duhovka zbarvena od modré přes šedou do hnědé. Mezi rohovkou a duhovkou je **přední oční komora** vyplněná komorovým mokem (komorovou vodou). Za duhovkou (před čočkou a jejími závěsnými vazy) je tzv. **zadní oční komora**, do které je uvolňována komorová voda. Obě komory spolu souvisejí zornicí. **Komorová voda** neustále protéká po povrchu čočky ze zadní do přední oční komory, kde se vstřebává, čímž dochází k její obměně přibližně za 1 hodinu.

ČOČKA (LENS) je těsně přitisknuta na vnitřní stranu duhovky (iris), je zavěšena na závěsných vazech řasnatého tělesa a obkružuje ji drobný sval (musculus ciliaris). Čočka je tvořena transparentními buňkami, které se obnovují na vnější straně čočky. Uprostřed oční čočky jsou buňky nejstarší, jsou nejdále od výživy

a s přibývajícím věkem odumírají a tuhnou (přibližně od 50. roku života).

Kruhový otvor duhovky (**ZORNICE, oční panenka, pupila**) mění v závislosti na osvětlení průměr v rozmezí od 1 mm do 8 mm. Regulace velikosti průměru zornice a tím i množství světla, které přichází do oka, je zajišťováno reflexně z centra ve středním mozku. Obě zornice reagují současně (tzv. konsenzuální reakce), i když působíme jen na jedno oko (např. nadměrným osvětlením). Duhovka obsahuje dva hladké svaly (musculus sphincter pupillae, inervovaný parasympaticky a musculus dilator pupillae, inervovaný sympaticky). K rozšíření zornice tedy dochází vlivem činnosti sympatiku, ale také např. při podání některých látek.

Vnitřek oční koule za čočkou a jejím závěsným aparátem (zadní oční segment) je vyplněn **SKLIVCEM (humor vitreus, vitreus = skleněný)**. **Hlavní funkce sklivce jsou:**

- udržování nitroočního tlaku
- udržování sítnice u stěny oka (u pigmentového epitelu sítnice)
- propouštění světla od čočky k sítnici

Základní struktury každého komorového oka jsou:

- **OPTICKÁ SOUSTAVA OKA** (světlolomné zařízení, optický světlolomný systém, umístěný v oční kouli, tj. rohovka, čočka, sklivec)
- **RECEPTOROVÉ BUŇKY OKA** (receptorové buňky sítnice, tyčinky a čípky)

A) Optická soustava oka

Anatomické struktury oka jsou uspořádány jako optická soustava a zajišťují, že se přesně na sítnici zobrazuje převrácený a zmenšený obraz vnímaných předmětů (podobně jako ve fotoaparátu). Důležitou funkci přitom plní oční čočka, která usměrňuje nejostřejší obraz předmětu přesně na receptorové buňky sítnice. Nejcitlivějším místem sítnice je mělká prohloubenina s vysokým počtem čípků (**FOVEA, ŽLUTÁ SKVRNA**).

Okohybné svaly jsou horní a dolní šikmý sval, horní a dolní přímý sval, zevní a vnitřní přímý sval. Svaly reflexně zajišťují, že se střed zorného pole zpravidla zobrazuje do žluté skvrny.

ZAOSTŘOVÁNÍ se děje u komorového oka obratlovců buď **posunem celé čočky zvláštním svalem (ryby, obojživelníci, hadi) nebo změnou (zvětšením) jejího zakřivení (AKOMODACE OČNÍ ČOČKY) u ostatních plazů, ptáků a savců.**

Klidový stav zaostření oka **ryb** je na blízko, kdežto oko vyšších obratlovců je zaostřeno v klidu na dálku. U většiny plazů a všech ptáků vyvolává vyklenutí čočky pouze kontrakce kruhovitěho ciliárního svalu (*musculus ciliaris*). Ptáci mají dvě až tři žluté skvrny. U savců a člověka existuje navíc závěsný aparát čočky.

Při pozorování předmětů vzdálených méně než přibližně 5 m dochází ve zdravém oku člověka k vyklenutí oční čočky, která je normálně udržována plochá tahem řasnatého tělesa a nitroočním tlakem (přibližně 2 – 3 kPa). **Vyklenutí čočky** vyvolává kontrakce akomodačního svalu (**MUSCULUS CILIARIS**) vlivem para-

sympatiku. Kontrakcí tohoto svalu dojde k uvolnění tahu závěsného vazů (tzv. řasnaté těleso, 70 řasnatých tělísek, ciliárních tělísek) a čočka se vlastním pnutím vyklene (zejména v přední části). Pro každé oko existují dva základní **FIXAČNÍ BODY. BOD DALEKÝ** je viděn bez akomodace (u normálně vidícího oka leží v nekonečnu). **BOD BLÍZKÝ** je viděn ostře s maximální akomodací. Pozorování blízkých předmětů (minimální vzdálenost je 15 cm až 17 cm) vyžaduje trvalou kontrakci akomodačního svalu a je pro oko únavnější než pozorování předmětů vzdálenějších. Čočka lidí stárnutím ztrácí pružnost – tím je narušena její akomodační schopnost (tj. blízký bod se vzdaluje od oka, vzdálený bod je nezměněn). S přibývajícím věkem je běžné, že ztrácíme schopnost ostře vidět blízké předměty.

Jednotkou **LOMIVOSTI (D)** čočky nebo soustav čoček v normálním prostředí (tj. čistý suchý vzduch při teplotě 20 °C a normálním atmosférickém tlaku) je **DIOPTRIE (Dp, reciproká hodnota v metrech)**. Čím je kratší ohnisková vzdálenost (*f*) spojky, tím vyšší je její lomivost. Např. při ohniskové vzdálenosti 0,5 m je $D=1/0,5=2Dp$. Lomivost čočky v klidu (tj. zploštělé čočky, akomodace na dálku) je 19,1 Dp (čočka uvnitř oka 21,7 Dp).

Oční koule obsahuje optický systém oka tvořený rohovkou, komorovou vodou v přední oční komoře, čočkou a sklivcem. Celková lomivost tohoto optického systému je 58,6 Dp (oko jako celek 60,5 Dp). **Akomodační šíře** (maximální vzrůst lomivosti čočky, rozdíl blízkého a vzdáleného bodu, vyjádřený v Dp) je v deseti letech 14 Dp, kdežto v 70 letech

již jen 0,5 Dp. Rozptylky (bifokální čočky, "dvojstranně vyduté") mají záporné dioptrie. Při soustředěném pohledu a při dostatečném osvětlení je optická soustava oka nastavena reflexně tak, že obraz středu zorného pole dopadá do místa žluté skvrny. Nastavení očí však není statické. I při zdánlivě nehybném pohledu dochází nepřetržitě k jemným pohybům očí tak, aby byly rovnoměrně využívány různé receptorové buňky sítnice a nedocházelo k lokálnímu "vyčerpání" jejich citlivosti.

Schopnost ostře vidět může být z různých příčin narušena v podstatě v každém věku (i od narození). Hovoříme o **VADÁCH VIDĚNÍ**. Nejčastějšími z nich jsou krátkozrakost a dalekozrakost. Při **KRÁTKOZRKOSTI (myopie)** dobře vidíme blízké předměty, ale ostrý obraz vzdálenějších předmětů vzniká před sítnicí (myopické oko). Vadu je možno odstranit brýlemi (čočka rozptylka). Při **DALEKOZRKOSTI (hyperopie, hypermetropie)** dobře vidíme vzdálené předměty, ale ostrý obraz blízkých předmětů by vznikal až za sítnicí. Tuto vadu lze také odstranit brýlemi (čočka spojka). Staří lidé mohou využívat i brýle s čočkou bifokální (tj. půlenou), kdy horní polovina čočky brýlí je určena k vidění na dálku a dolní polovina k vidění na blízko. Čočka (spojka) této dolní poloviny kompenzuje ztrátu elasticity oční čočky (tzv. brýle na čtení). Uvedené zhoršování zraku nazýváme **PRESBYOPIE (vetchozrakost)**. Presbyopie vzniká již mezi 40. až 45. rokem života a hovoříme o ní, poklesne-li akomodační šíře pod 4 Dp. Schopnost akomodace zpravidla úplně vymizí mezi 70. až 80. rokem života člověka.

Je známá celá řada dalších případů, které **porušují optické vlastnosti oka** a někdy i znemožňují vidění. Např. nemusí mít správný tvar vyklenutí rohovky, změní se průhlednost oční čočky (tzv. **zákal oční čočky**, tj. zneprůhledňování čočky ve stáří především ukládáním vody a tvorbou mezer v čočce). U dětí může dojít také k narušení koordinace pohybu očí. Při **tupoizrakosti (amblyopie)** se jedno oko "zatoulává" a nevyvíjí se správně. Tím dochází také k nežádoucímu vývoji souvisejících struktur CNS.

U komorových očí obratlovců se setkáváme s různými funkčními úpravami. Např. v ptačím oku, které nemá kulovitý tvar, ale např. kuželovitý nebo čočkovitý, bývá "**hřebínek**" ("**vějířek**", **pecten**, výrůstek cévnatky), tj. zvláštní vlnitý útvar s kolagenními vlákny. "Hřebínek" začíná poblíž výstupu zrakového nervu, ční do vnitřního prostoru oka (vyplněného sklivcem) a plní speciální funkce (např. zajišťuje výživu sítnice, stíní nadměrné sluneční záření, umožňuje lépe stanovit směr a rychlost letu apod.). Obdobný výrůstek (*cornus papillaris*) mají i plazi.

B) Receptorové buňky oka

Receptorovými buňkami komorových očí jsou **TYČINKY** a **ČÍPKY**.

V oku člověka se jedná o přibližně 120 – 130 miliónů **TYČINEK** a 6 až 7 miliónů **ČÍPKŮ**. Na 1 mm² sítnice má člověk (ale i další savci) až 400 000 zrakových receptorových buněk. Pro možnost srovnání uvádíme, že mlok má 2500, želva 76 000 a ptáci 40 000 až 360 000

(1 000 000) zrakových receptorových buněk na 1 mm².

Všechny axony gangliových buněk vycházející z jednoho oka tvoří **zrakový nerv**, který obsahuje 800 000 až 1 milion nervových vláken (axonů gangliových buněk). Protože počet receptorových buněk v jednom oku je odhadován na 130 milionů je zřejmé, že dochází ke značné konvergenci zachycovaných informací a jejich integraci, která je tím větší, čím více se vzdalujeme po sítnici od žluté skvrny a v jednotlivých částech sítnice se zvětšuje rovněž při klesajícím osvětlení.

Na jedné receptorové buňce rozlišujeme **VNĚJŠÍ SEGMENT** (část receptorové buňky citlivá na světlo) a **VNITŘNÍ SEGMENT** (část receptorové buňky s jádrem a presynaptickým zakončením). Oba segmenty jsou spojené zeslabeným místem (**SPOJOVACÍ VLÁKNO, cili-um**). Vnější segment obsahuje až 2 000 pravidelně uspořádaných membránových disků. V membránách každého disku je pak až 800 000 molekul fotopigmentu. Ve vnitřním segmentu je nápadné jádro, značný počet mitochondrií a další struktury živočišné buňky.

Receptorové buňky jsou rozmístěny po celé sítnici. Jejich rozmístění je však nerovnoměrné. Místem nejostřejšího vidění člověka je **STŘED ŽLUTÉ SKVRNY** (macula lutea). Jako žlutá se skvrna jeví při vyšetření očního pozadí ve světle červených paprsků. Jinak je naopak červenější než okolí. Macula člověka má oválný nebo kruhový tvar a průměr přibližně 3 mm. Střed žluté skvrny (místo nejostřejšího vidění) je u člověka prohlouben ve fovea centralis (je-li u živoči-

chů rovný označujeme ho area centralis) a najdeme zde v podstatě pouze čípků.

Z obratlovců nemají žlutou skvrnu např. **hadi. Ptáci** mají žlutou skvrnu rovněž kruhovitou, ale i pásovitou a mohou mít i dvě (i tři) žluté skvrny, z nichž jedna (centrální) slouží monokulárnímu a druhá (postranní) binokulárnímu vidění.

V místě výstupu zrakového nervu naopak nejsou žádné receptorové buňky (tzv. **SLEPÁ SKVRNA**). Pro správné barevné vidění je důležitý také správný poměr tří základních typů čípků. V případě nesprávného poměru vzniká nesprávné vidění barev (např. jasně červená barva je vnímána jako oranžová apod.).

C) Umístění receptorových buněk v oku člověka

Směrem dovnitř oka tvoří sítnici tři základní vrstvy buněk doplněné horizontálními a amakrinními buňkami.

Rozlišujeme buňky:

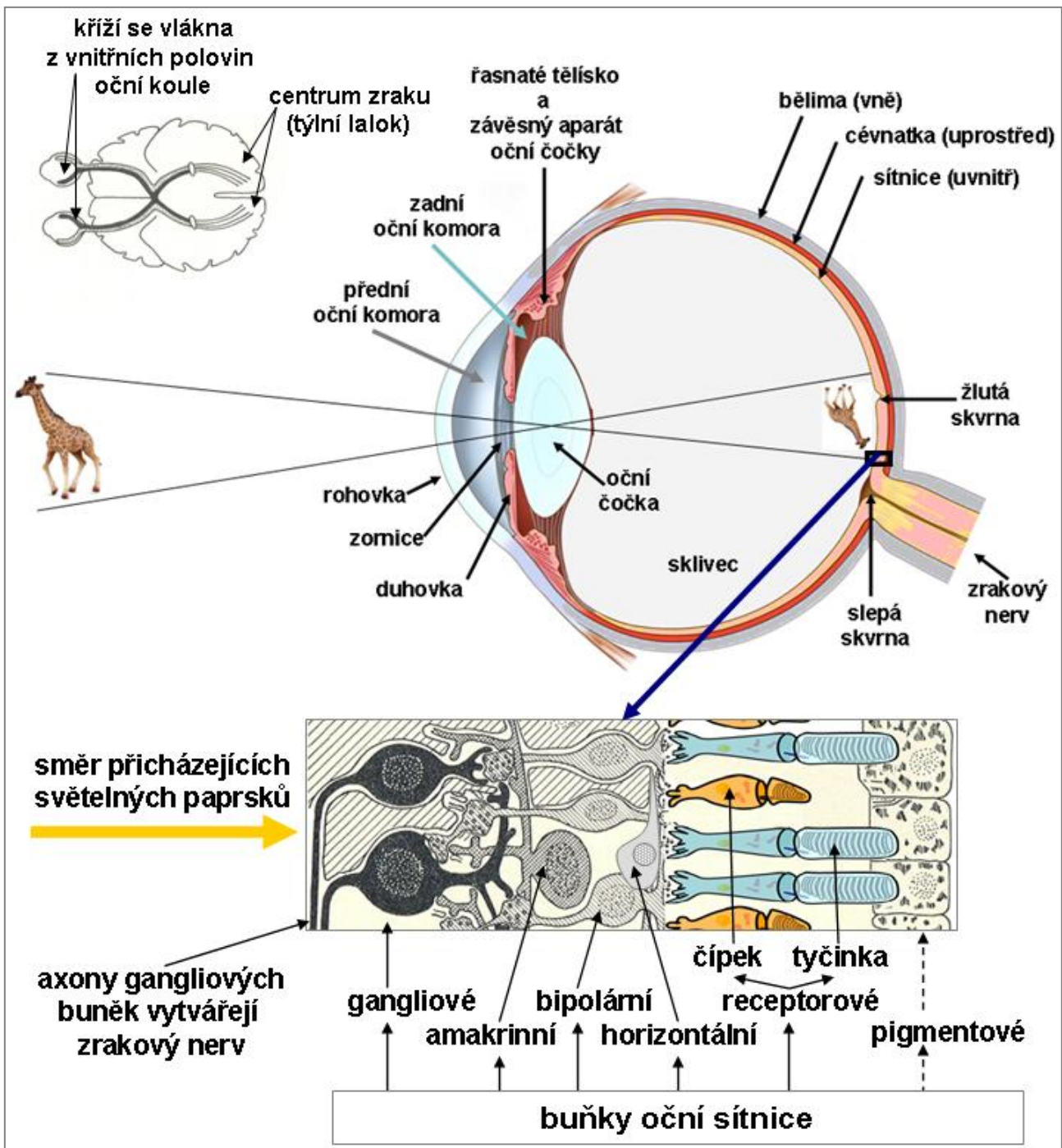
- 1. RECEPTOROVÉ (ZRAKOVÉ), tj. TYČINKY a ČÍPKY**
2. horizontální
- 3. BIPOLÁRNÍ**
4. amakrinní
5. **GANGLIOVÉ**, axony gangliových buněk jsou vedeny po vnitřní stěně oční koule – vycházejí z ní v místě slepé skvrny a tvoří zrakový nerv

Vnější segment receptorových buněk (tj. tyčinek nebo čípků) s uspořádanými vnitřními membránami (membránovými disky) a vysokým obsahem fotopigmentu je u člověka odvrácen od směru odkud přichází do oka světlo (tj. od zornice). Jednotlivé tyčinky jsou zaklesnuty

12 RECEPTORY A SMYSLOVÉ ORGÁNY

vnějším segmentem do povrchové membrány pigmentovaných epitelových bu-

něk, které oddělují buňky sítnice od cévnatky.



Obr. č. 26: Významné struktury oční koule člověka

Vnitřní segment receptorových buněk otočený směrem k zornici má četné synapse převážně s bipolárními buňkami. A jakkoli je toto umístění nelogické sku-

tečností zůstává, že zrakové receptorové buňky člověka mají vnější segment receptorových buněk s fotonpigmentem **ODVRÁCENÝ** od zdroje světla.

Receptorové buňky očí živočichů jsou buď přivrácené ke zdroji světla (obrazu), což je případ většiny bezobratlých, (včetně komorových očí hlavonožců) nebo jsou odvrácené od zdroje podráždění obdobně jako v očích člověka (např. některé ploštěnky, pavouci a většina obratlovců).

Světelný paprsek, který dopadá na sítnici, nejprve prochází kolem axonů gangliových buněk, dále vrstvou gangliových buněk, vrstvou bipolárních buněk až konečně působí na fotoropigment receptorových buněk, který obsahuje vnitřní membrány vnějšího segmentu receptorových buněk. Na molekuly fotoropigmentu vzhledem k uvedené skutečnosti dopadá jen asi 10 % intenzity světla přicházejícího do oka.

Základní synaptická spojení jsou mezi receptorovými a bipolárními buňkami a dále mezi bipolárními a gangliovými buňkami sítnice. Propojení receptorových, bipolárních a gangliových buněk (včetně konvergence vznikajících potenciálů) zajišťují ještě další typy buněk (zejména buňky amakrinní mezi gangliovými buňkami a buňky horizontální mezi receptorovými buňkami).

Sítnice obratlovců je obecně složitě utvářena. Je rozlišováno až 11 vrstev buněk. První vrstvu tvoří pigmentové buňky na hranici s cévnatkou a až 10 dalších vrstev tvoří neurony. Sítnice pomáhá zpracovávat zrakové informace.

D) Podstata černobílého a barevného vidění

Dopadá-li světlo na sítnici, dochází k následujícím dějům:

- **zachycení energie fotonů** dopadajících do oka od světelného zdroje nebo po odrazu od pozorovaných předmětů (změny v chemické struktuře fotoropigmentu)
- **změna propustnosti povrchové membrány tyčinek a čípků pro ionty a přesuny iontů** (pasivní transport) ve směru existujících gradientů
- **vznik receptorového potenciálu** a při určitém stupni podráždění **uvolnění neuromediátoru**
- **zachycení neuromediátorů** receptory bipolárních buněk, **vznik akčních potenciálů**
- **vedení akčních potenciálů** nervovými drahami do zrakových center v CNS a **dekódování salv akčních potenciálů v CNS**

Při **ČERNOBÍLÉM VIDĚNÍ** (za **soumraku**, tzv. skotopické vidění) jsou aktivní pouze tyčinky (světločivé tyčinky). Při **BAREVNÉM VIDĚNÍ** ve dne (tzv. fotoropické vidění) jsou aktivní především čípky (barvočivé čípky), které umožňují barevné vidění, ale aktivní jsou také tyčinky. Člověk rozlišuje více než 500 stupňů jasu, 150 různých barevných tónů, přibližně 30 – 40 stupňů šedi a je schopen vnímat několik set tisíc až milióny barevných kombinací. Některé barvy mohou být u jednice spojené s příjemnými či nepříjemnými pocity. Vzhledem k tomu, že za šera a v noci jsou čípky neaktivní, má každé oko v podstatě "dvě slepé skvrny", neboť v centrální části žluté skvrny oka jsou pouze čípky.

Základním fotopigmentem v tyčinkách oka je **RHODOPSIN (RHODOPSIN)**. Fotopigmenty čípků jsou známy jen neúplně. Molekulu rhodopsinu tvoří transmembránový protein **OPSIN** (tj. bílkovinná část molekuly rhodopsinu složená z 348 AK) a aldehydová forma vitamínu A (**11-cis-RETINAL**). Tyčinky jsou citlivé na světlo o vlnové délce od 390 do 640 nm s vrcholem citlivosti 495–507 nm (tj. zelenomodré světlo). Čípky jsou citlivé na světlo o vlnové délce od 420 do 730 nm s maximem 555 nm (tj. žlutozelená část spektra). Pro jednoznačné určení barevného vjemu se používá mezinárodní trichromatický systém. Systém spočívá v možnosti napodobení kterékoli barvy směsí různých poměrů tří základních barev světelného spektra (tj. červené – 700 nm., zelené – 546 nm a modré – 435 nm). Předpokládá se existence tří hlavních skupin čípků, reagující nejvíce na červenou, žlutozelenou a modrou část spektra bílého denního světla. Mísením a analýzou informací přicházejících ze tří skupin čípků jsou pak vytvářeny vjemy všech barev (=základ tzv. **trichromatické teorie**).

Existují však i jiné teorie vysvětlující podstatu barevného vidění, neboť trichromatická teorie např. nevysvětluje vznik kovových barev (zlatá, stříbrná). Tyto barvy nelze úspěšně namíchat z jednotlivých barev spektra (tzv. monochromatických spektrálních složek). Existují i trichromatické teorie, které označují jiné barvy za tři základní (např. červená, žlutá, modrá).

PODSTATU ČINNOSTI FOTOPIGMENTU si vysvětlíme na rhodopsinu. Při nárazu i pouze jednoho fotonu na tyčinku (až 100 fotonů na čípek) na mo-

lekulu 11-cis-retinalu dojde k izomeraci této látky na 11-trans-retinal.

Pro pochopení dalších dějů je třeba znát přirozené zastoupení iontů Na^+ , Ca^{2+} a cGMP (cyklického guanosinmonofosfátu). Ionty Na^+ pronikají do receptorové buňky otevřenými Na^+ iontovými kanály. Dynamickou rovnováhu udržuje sodíko-draslíková pumpa. Ionty Ca^{2+} jsou ve vysoké koncentraci uvnitř membránového disku vnějšího segmentu. Molekuly cGMP jsou ve vysoké koncentraci v prostoru mezi disky.

Ve tmě se mezi intracelulárním a extracelulárním prostorem receptorové buňky vytvoří (ustaví) díky nerovnoměrnému zastoupení a pohybu iontů **KLIDOVÝ MEMBRÁNOVÝ POTENCIÁL** (přibližně jen mínus 20 mV).

Na světle dochází k izomeraci 11-cis retinalu (nebílkovinné části molekuly fotopigmentu), který hydrolyzuje molekuly cGMP (štěpí cGMP na necyklický GMP). Dále dojde k uzavírání Na^+ kanálů a ionty Na^+ přestávají pronikat do buňky z extracelulární tekutiny. Důsledkem toho je pokles receptorového potenciálu. V celé receptorové buňce dochází při osvětlení k **HYPERPOLARIZACI** (např. z –20 mV na –40 mV), která se šíří od vnějšího segmentu směrem k synapsím vnitřního segmentu, kde způsobí uvolnění neurotransmiteru do synapsí mezi receptorovou a bipolární buňkou (bipolárními buňkami). U bezobratlých živočichů nedochází k hyperpolarizacím, ale dojde k obvyklé depolarizaci.

Zpětná izomerace 11-trans-retinalu na 11-cis-retinal je zajišťována zpravidla enzymaticky. Nový 11-cis-retinal vzniká z vitamínu A, který je dopravován krví

do sítnice oka. Nedostatek vitamínu A narušuje činnost očí a způsobuje šeroslepotu. Opsin (bílkovinná část molekuly rhodopsinu) je využit opakovaně.

Každý čípek je vždy napojen na jednu bipolární buňku, kdežto v případě tyčinek je zpravidla 5 – 30 tyčinek napojeno na jednu bipolární buňku. Soubor všech bipolárních buněk je nazýván **ganglion retinae**. Z bipolárních buněk se akční potenciály šíří přes systém dalších buněk sítnice. **Zrakové informace opouštějí sítnici oka** (v podobě akčních potenciálů) **AXONY GANGLIOVÝCH BUNĚK**, které nejprve probíhají po vnitřní straně sítnice oka, vycházejí v místě slepé skvrny a vytvářejí zrakový nerv. Soubor všech gangliových buněk sítnice oka nazýváme **ganglion opticum**.

Výšeč okolního světa, kterou vidíme při pohledu fixovaným okem, je **ZORNÉ POLE**. Jednotlivé předměty v zorném poli se zobrazují do různých částí sítnice i do místa slepé skvrny, a protože v místě slepé skvrny nejsou žádné receptorové buňky, mělo by být v této části zorného pole prázdné místo. Ucelený vjem pozorovaného zorného pole však není žádnými takovými "dírami" narušen, neboť mozek doplňuje a rekonstruuje chybějící část zrakové informace (tu která se zobrazuje do slepé skvrny). Dopadá-li obraz pozorovaného předmětu do místa slepé skvrny, nemusí být předmět viděn ani po "rekonstrukci" CNS. Tak je např. možné, že přehlédneme při přecházení silnice jedoucí auto, podíváme-li se krátce do jeho směru pouze očima a nepootočíme při tom hlavu.

Rovněž každý zrakový vjem člověka je tedy porovnáván se známými vjemy a skutečnostmi. Mozek tak pokračuje

v činnosti, kterou započalo oko. Výsledkem je, že např. pes je pro dítě psem v libovolné poloze, na obrazovce televizoru i v omalovávce. Informace přiváděné ze sítnice nejsou v některých případech ani po zpracování CNS jednoznačné a jejich význam "skáče" mezi různými možnostmi řešení (tzv. zrakové nebo optické klamy).

Oko člověka pracuje relativně pomalu, neboť 24 obrázků (vzájemně se mírně lišících) vysílaných za sebou v průběhu jedné sekundy vnímáme jako pohyb (= podstata filmové projekce). Kočka a pes potřebují 30 – 40 obrázků za sekundu a rychle létající hmyz dokonce až 300 obrázků za sekundu pro stejný "efekt filmu". Živočichové tedy zpravidla vnímají promítaný "lidský" film jen jako sérii diapozitivů.

E) Adaptace oka na slabé a nadměrné světelné podněty

Za šera a v noci se oko adaptuje na tmou a jeho citlivost se během adaptace může zvýšit 25 000 – 30 000 krát. Podstatou **ADAPTACE OKA** jsou následující zjištění. Za dostatečného osvětlení, např. za jasného dne, fungují převážně čípky a umožňují **BAREVNÉ VIDĚNÍ**. Čípky se uplatňují při **adaptaci oka na světlo**, která trvá přibližně 20 – 60 sekund.

Po přechodu do tmy se aktivizuje v tyčinkách regenerace rhodopsinu, který zvyšuje citlivost vidění. **Při adaptaci oka na tmou** mají rozhodující úlohu tyčinky. Umožňují rozeznávání tvarů i při velmi nedostatečném osvětlení (pouze **ČERNOBÍLÉ VIDĚNÍ**). Obnova rhodopsinu je přitom pomalejší než jeho štěpení.

Adaptace na tmu je celkově mnohem pomalejší než na světlo. Úplná adaptace čípků trvá přibližně 8 minut a tyčinek asi 30 minut.

Mechanismy adaptace na různě intenzivní osvětlení a jeho průběh (plynulé zvyšování, náhlý záblesk světla) jsou značně široké a **zahrnují zejména:**

- **reflexní odvrácení hlavy**
- **reflexní přivření očních víček**
- **zornicový reflex**
- **změny v množství aktivního fotopigmentu**
 - **ve tmě je v oku nejvíce rhodopsinu**
 - **na světle se rhodopsin rozkládá a ubývá ho**
 - **za šera rhodopsinu opět přibývá**
- **změny ve funkčním propojení buněk sítnice**
 - **prostorová a časová sumace**
 - **konvergence buněk se zvětšuje s tím, jak ubývá intenzita osvětlení** (tzn. při zvyšování intenzity osvětlení se zmenšuje plocha sítnice, která je propojována přes jeden axon gangliové buňky s CNS nebo jinak – sítnice se automaticky přizpůsobuje intenzitě dopadajícího světla)

Adaptační a regulační mechanismy vidění (zraku) jsou tak účinné, že nám umožňují zrakovou orientaci téměř v úplné tmě i na sněhu za plného slunečního svitu.

ZRAKOVÉ NERVY jsou druhým párem hlavových nervů a tvoří je axony gangliových buněk sítnice. Informace se

do gangliových buněk dostávají z receptorových buněk oční sítnice a přes bipolární buňky. **ZRAKOVÝ NERV** vystupuje ze zadního pólu oka. Oba zrakové nervy se po vstupu do dutiny lební spojují a částečně kříží na spodině mezimozku (tzv. **CHIASMA OPTICUM**). **Kříží se pouze vlákna, která vedou informace z vnitřních (mediálních) polovin očních sítnic. Vlákná vnějších polovin očních sítnic se nekříží.** Po překřížení pokračuje nervová dráha přes **přední hrbolky čtverohrbolí** a přes **crura cerebri** (ve středním mozku) do **corpus geniculatum laterale** v mezimozku. Většina axonů gangliových buněk zde končí, je přepojena na 4. neuron v pořadí (1. receptorové buňky, 2. bipolární buňky, 3. gangliové buňky) a dráha pokračuje paprscitě do mozkové kůry v týlním laloku. Kromě tohoto základního schématu je známá řada odboček zrakové dráhy do jiných struktur CNS. Celkové komplexní vyhodnocování a zpracovávání zrakových informací provádí přibližně 1/10 mozkové kůry.

F) Pomocné a ochranné struktury oka

Pomocné a ochranné struktury očí se podílejí na jejich přesné a správné funkci. Pomocné orgány oka jsou např. **OKOHYBNÉ SVALY, OČNÍ VÍČKA, SLZNÉ ŽLÁZY**, ale také **MŽURKA u ptáků** apod.

Oči jsou v neustálém pohybu. Koordinované pohyby očí člověka a zajištění pozice očí provádí v každém oku **6 OKOHYBNÝCH SVALŮ** (zevní přímý sval, vnitřní přímý sval, horní přímý sval, dolní přímý sval, dolní šikmý sval, horní

šikmý sval). Oko je uloženo v pouzdru oka, tj. vazivové bláně až 3 mm silné, překrývající vně oční kouli s výjimkou rohovky. Od bělimy je pouzdro odděleno řídkým vazivem (se štěrbinami), které neklade pohybům oka odpor. Svaly očí jsou inervované III., IV. a VI. hlavovým nervem a zajišťují pohyby očí všemi směry.

Rozlišujeme např. následující pohyby očí:

- **konjugační pohyby** (synchronní při normálním vidění)
- **sakadické pohyby** (čtení, např. se 4 – 5 fixacemi na řádek)
- **pomalé sledovací pohyby** (sledování pohybujícího se objektu)
- **vergenční pohyby** (pohled z blízka do dálky nebo opačně)
- **rotační pohyby** (při pohybu hlavy)

Kromě uvedených pohybů existují komplexnější pohyby (třes, posun, kmit), které zajišťují, aby obraz dopadal na stále nová místa sítnice (s méně "vyčerpaným" ftopigmentem) a podílejí se rovněž na plynulém zaostřování očí např. při čtení jen několika málo fixacemi očí na jeden řádek.

OČNÍ VÍČKA obratlovců jsou vždy alespoň dvě (dolní víčko bývá větší, ale u savců je větší horní víčko). Plazi a ptáci mají i třetí víčko, tzv. mžurku, která je nejbližší rohovce a zatahuje se z vnitřního koutku do vnějšího koutku oka (např. u ptáků kryje mžurka rohovku za letu a u některých druhů i při potápění). Plazi, ptáci a savci mají víčka pohyblivá (u hadů jsou však víčka srostlá, průhledná

a nepohyblivá). Vnitřní plochu víček očí člověka kryje **SPOJIVKA** (tunica conjunctiva, spojivková blána). Spojivka má charakter sliznice a přechází záhybem až na bělimu oční koule (kromě rohovky, kam pokračuje pouze její epitel). Mezi víčkovou a oční spojivkou je štěrbin, do které jsou uvolňovány slzy ze slzných žláz. V koutku oka člověka spojivka vytváří poloměsíčitou řasu považovanou za pozůstatek mžurky.

SLZNOU ŽLÁZU člověka najdeme za horním víčkem na vnější straně hlavy každého oka. Slzy, které žláza produkuje (přibližně 1 ml/den), neustále omývají a zvlhčují povrch oka a jsou roztírány po jeho povrchu mrkajícími víčky. Obsahují protilátky, hlen a baktericidní enzymy (např. lysozym, viz *také kapitoly 7 a 1*), které rozrušují buněčné stěny zejména četných GRAM–pozitivních bakterií ze vzduchu (tyto enzymy jsou dále také např. v nosním sekretu, slinách, žaludeční šťávě, mléku a vaječném bílku). Uvolňování slz se zvyšuje reflexně při podráždění rohovky nebo nosní sliznice (např. cizím předmětem) nebo emočně vlivem parasympatiku. Přebytek slz odtéká slznými kanálky ve vnitřním koutku oka do slzného váčku a dále nazolakrimálním vývodem do nosní dutiny a to i v případě podráždění, např. při strouhání křenu (tím dojde k vyplavení dráždivé látky).

K **OCHRANNÝM STRUKTURÁM OČÍ** patří také **obočí a řasy** a ochrana očí je zajištěna rovněž jejich umístěním v prohlubni lebky.

12.10 Vnímání bolesti

Vnímáním bolesti získává CNS informace o vzniklém nebo hrozícím poškození celého organismu nebo jeho částí. Bolest vnímáme jako nepříjemný smyslový zážitek.

BOLEST je vnímána pomocí volných nervových zakončení, která prorůstají téměř všemi tkáněmi. Počet bodů pro vnímání bolesti je 100 – 200/cm². Receptory bolesti jsou na některých místech jedinými receptory (např. zubní dřev, rohovka oka). Zajímavé je, že nervových zakončení specializovaných pro vnímání bolesti je relativně málo v samotném mozku. Tkáň koncového mozku můžeme např. krájet skalpelem a nejsou vyvolávány bolestivé podněty.

RECEPTORY BOLESTI (algoreceptory, **NOCICEPTORY**) lze považovat za specializované chemoreceptory, neboť zpravidla reagují na různé chemické látky (prostaglandin E, histamin, serotonin, bradykinin) uvolňované v tkáních při nepřiměřených podnětech. Kromě na vnímání bolesti specializovaných **volných nervových zakončení** se na vnímání bolesti podílejí téměř všechny ostatní typy receptorů, působí-li na ně silně nadprahový podnět (např. tlak, teplota vyšší než 45 °C apod.). Akční potenciály z receptorů bolesti postupují do mozku myelinovými (A–delta vlákny, 12 – 30 m/s) a bezmyelinovými vlákny (C vlákny, 0,5 – 2 m/s), tzv. **RYCHLÁ** a **POMALÁ BOLEST** (podle typu vlákna). Jednotlivá vlákna jsou uspořádána do společných drah.

Rozlišujeme bolest kožní (povrchovou), viscerální (útrobní, žlučová, ledvinová) a hlubokou (např. bolest hlavy).

KOŽNÍ BOLEST se objevuje jako následek patogenních procesů na periférii a je zpravidla přesně lokalizovatelná v určitých oblastech kůže. **VISCERÁLNÍ BOLEST** je bolest vznikající při poškození vnitřních orgánů (např. žlučník, žaludeční vředy, zánět slepého střeva). **HLUBOKOU BOLEST** pociťujeme např. ve šlachách, kloubech a v hlavě. Bolest viscerální a hlubokou jen obtížně přesně lokalizujeme. Používá se také pojem zničitující bolest (např. při infarktu). Pojmem **PŘENESENÁ BOLEST** označujeme jev, kdy se onemocnění či poškození vnitřních orgánů projevuje bolestí na povrchu těla (např. podráždění žlučníku se může projevit bolestí pod pravým dolním okrajem lopatky nebo poškození srdce bolestí na vnitřní straně levé paže apod.). Oblasti povrchu těla mající tuto "vazbu" na vnitřní orgány jsou tzv. Headovy zóny. Také po amputaci (např. dolní končetiny) může pacient pociťovat "bolest v amputované končetině" i po zhojení (tzv. **"FANTÓMOVÁ" BOLEST**). Existují i další typy bolesti.

Různí lidé pociťují bolest různě intenzivně. V náročných životních situacích zpravidla snáší člověk bolest lépe (např. vojáci na frontě).

Intenzitu pociťované bolesti je nutno regulovat a tak chránit vyšší nervová centra. K inhibicím dochází na různých úrovních. Vnímání bolesti v CNS tlumí přirozeně vzniklé látky podobné morfinu, tzv. endogenní opiáty (např. **dynorfin**, **beta–endorfin**, **methionin–enkefalin**, **leucin–enkefalin**). Podobně tlumí bolest

také podání morfia. Emotivní složku bolesti tlumí i chirurgický zákrok do čelního laloku koncového mozku. Bolest lze překonat také vůlí, i když receptory bolesti mají jen velmi malou až žádnou schopnost adaptace.

Jedním ze způsobů inhibice v míše je např. inhibice **T-BUNĚK** (tzv. přenosových buněk míchy, transmisních buněk míchy) přenášejících informace o bolesti. Aktivita těchto buněk se zvyšuje podle intenzity podnětu (bolesti). **Neohraničené a nežádoucí rozšíření podráždění zajišťuje tzv. útlum prostřednictvím negativní zpětné vazby (= podstata tzv. laterální inhibice).** Aktivita T-buněk je inhibována SG-buňkami míchy, které vedou vjemy z mechanoreceptorů a receptorů polohy a čím je jejich aktivita vyšší (což záleží na převáděných informacích), tím více je inhibován přenos informací o bolesti přenášených T – buňkami. Vzhledem k existenci těchto inhibicí může např. tření v okolí poranění způsobit tzv. "zavírání brány pro náhle vyvolanou bolest" (např. říznutí se do prstu) a tlumit tak její vnímání. Existují i další vzestupné a sestupné systémy bolesti tlumících drah s neuromediátory, např. serotoninem a noradrenalinem. Komplexní mechanismy inhibičních vazeb tlumících bolest nejsou dostatečně známy. Z některých poznatků však vychází a využívá jich např. akupunktura.

Bolest doprovázejí fyziologické změny v činnosti některých nebo i všech orgánů (např. změna v činnosti srdce, zrychlení dechu) a emotivní reakce (strach, úzkost). S bolestí jsou propojeny celkové komplexní obranné reakce organismu při stresu (např. při dopravní nehodě).

12.11 Smyslové informace

Na závěr kapitoly o receptorech a smyslových orgánech je nezbytné opět **ZDŮRAZNIT EXISTUJÍCÍ INTEGRITU ORGANISMU JAKO CELKU.** Pro přesné vnímání podnětů z vnějšího a vnitřního prostředí je potřebný nepřetržitý tok informací z celého organismu do CNS. V rámci přesného vnímání dějů a procesů jednoho orgánu pak tok informací až z tisíců jeho receptorových struktur do CNS současně.

Následně a pouze díky přesnému zpracování a přesné analýze těchto informací CNS je nám umožněno vnímat zvuk a siluetu letadla letícího zprava a nejenom dráždění pravého labyrintu vnitřního ucha. Vnímáme předměty okolního světa trojrozměrně, přestože se zobrazují v podstatě jen na dvojrozměrné sítnici oka. V kterémkoli okamžiku si můžeme uvědomit polohu každé části našeho těla v prostoru a díky paměti dávat do souvislosti vjemy dávno vnímané s právě pociťovanými.

Z těchto pohledů je možno říci: "Není pravda, že člověk (ale i řada živočichů) má jen pět smyslů." Bylo by možno říci, že kromě zraku, sluchu, čichu, chuti a hmatu, máme také smysl pro čas a pro orientaci v prostoru, smysl pro směr, smysl pro vibrace, pro zrychlení, svalové napětí, arteriální tlak, elektromagnetické i jiné vlny a někteří z nás i smysl pro různé další modality.

U živočichů je známé také vnímání magnetismu, elektřiny, ultrazvuku apod.

Na druhé straně je však třeba také připomenout, že přes dokonalost vnímání receptorovými strukturami i specializovanými smyslovými orgány mohou nastat případy, kdy lidské smysly klamou a analýza vjemů neodpovídá skutečnosti (např. **zrakové klamy**).

Shrnující a kontrolní úlohy dvanácté kapitoly:

1) Stručně popište anatomickou stavbu (anatomii) a funkce (fyziologii) uvedených struktur. U orgánů, které mohou náležet více druhům (taxonům) – si pro popis zvolte konkrétního živočicha.

- A) cílový orgán
- B) Cortiho orgán
- C) čichový (chuťový) orgán
- D) dýchací orgán
- E) elektrický orgán
- F) exkretční orgán
- G) Hallerův orgán
- H) hlasový orgán
- I) hydrostatický orgán
- J) Jacobsonův orgán
- K) Johnstonův orgán
- L) krvetvorný orgán
- M) neuroendokrinní orgán
- N) orgány se statolity
- O) pohlavní orgán
- P) pomocný orgán oka
- Q) proudový orgán
- R) sluchový orgán
- S) solný orgán
- T) tympanální orgán
- U) vestibulární orgán
- V) výkonný orgán
- W) X–orgán
- X) zrakový orgán

2) Vysvětlete změny chování – změny pomocných orgánů oka a adaptaci zraku –, které probíhají, jestliže ze sněhové pláně ozářené sluncem postupně vstupujeme do velmi tmavé jeskyně, kde nám v naprosté tmě kamarád náhle a nečekaně posvítí do očí silnou baterkou.

3) Stručně popište anatomickou stavbu (anatomii) a funkce (fyziologii) uvedených struktur. U tělísek, která mohou náležet více druhům (taxonům) si pro popis zvolte konkrétního živočicha.

- A) cizí tělíska ve statocystě
- B) Golgiho šlachové tělísko
- C) Grandryho tělísko
- D) hmatové tělísko
- E) Krauseho tělísko
- F) ledvinné tělísko
- G) Nisslovo tělísko
- H) nitroděložní tělísko
- I) pólové tělísko
- J) příštítné tělísko
- K) Ruffiniho tělísko
- L) Stanniusovo tělísko
- M) tělíska glomus aorticum
- N) Vater–Paciniho tělísko
- O) Wagner–Meissnerovo tělísko
- P) žluté tělísko

4) Uspořádejte níže uvedené struktury související se sluchem člověka v takovém pořadí, jak se jimi (přes ně) šíří z vnějšího prostředí zvukové vlny (zvukové informace):

A) kladívko, B) bubínek, C) mozková kůra spánkového laloku, D) scala vestibuli, E) okrouhlé okénko, F) helikotrema, G) sluchový nerv, H) třmínek, I) scala tympani, J) colliculi inferiores středního mozku, K) zvukovod, L) ušní boltec, M) oválné okénko, N) corpus ge-

niculatum mediale mezimozku, O) Cortiho orgán, P) VIII. hlavový nerv

5) Uspořádejte níže uvedené struktury – související se zrakem člověka v takovém pořadí, jak se jimi (přes ně) šíří z vnějšího prostředí zrakové informace:

A) zrakový nerv, B) sklivec, C) oční čočka, D) crura cerebri, E) gangliové buňky, F) týlní lalok hemisféry koncového mozku, G) komorová voda, H) colliculi superiores, I) tyčinky a čípky, J) corpus geniculatum laterale, K) zornice, L) rohovka, M) bipolární buňky

6) Uved'te některé souvislosti mezi všemi následujícími pojmy: olympijská soutěž vzpěračů, nepodmíněný „obraný“ reflex, Golgiho šlachové tělísko, anulospirální nervová zakončení, svalové vřetenko kosterního svalu.

7) V každé z následujících dvojic organismů označte jednoho, který má – z uvedené dvojice – lepší čich:

- A) sameček bource morušového – samička bource morušového
- B) gorila – vlk
- C) člověk – jelen
- D) láčkovka – jezevec
- E) kondor – volavka
- F) velryba – vydra

8) Přerovnejte údaje v pravém sloupci tabulky tak, aby na jednom řádku tabulky byly pojmy, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

charakteristika sluchového orgánu	živočich
A) pouze vnitřní ucho Weberovy kůstky	1) skokan
B) pouze vnitřní a střední ucho, bubínek	2) kobyłka

na povrchu hlavy	
C) vnitřní, střední a vnější ucho bez boltce	3) kuň
D) vnitřní, střední a vnější ucho s boltcem	4) krokodýl
E) tympanální orgány	5) cejn

9) Stručně popište anatomickou stavbu (anatomii) a funkce (fyziologii) uvedených struktur. U kanálků, které mohou náležet více druhům (taxonům), si pro popis zvolte konkrétního živočicha.

- A) polokruhovitě kanálky
- B) semenotvorné kanálky
- C) kanálky Jacobsonova orgánu
- D) slzné kanálky
- E) Haversovy kanálky
- F) kanálky nefronů
- G) radiální kanálky gastrovaskulární soustavy
- H) žlučové kanálky
- I) intracelulární kanálky vzdušnic

10) Princip echolokace často využívají při svém pohybu:

- A) velryby, B) meruzalky, C) krokodýli, D) ponorky, E) holubi, E) lidé, F) vrápenci, G) gvacharové, H) motýli

Pozn.: případné sporné případy upřesněte vlastním komentářem

13 Fyziologie svalů a pohybu

Přehled klíčových částí kapitoly:

13.1 Pohyb živočichů

13.2 Srovnávací fyziologie pohybu

- ❖ 13.2.1 Améboidní pohyb a pohyb s pomocí brv a bičíků
- ❖ 13.2.2 Pohyb pomocí svalů
- ❖ 13.2.3 Lokomoce – aktivní cílený pohyb živočichů
- ❖ 13.2.4 Řízení pohybů

13.3 Vnější kostra

13.4 Vnitřní kostra

13.5 Funkční organizace a fyziologie příčně pruhovaných svalů

- ❖ 13.5.1 Struktura příčně pruhovaných svalů
- ❖ 13.5.2 Bílkoviny kontraktilního systému sarkomery
- ❖ 13.5.3 Nervosvalová motorická ploténka a motorická jednotka svalu
- ❖ 13.5.4 Svalové vřeténko

- ❖ 13.5.5 Aktivace svalového vlákna
- ❖ 13.5.6 Blokáda přenosu informací v nervosvalové ploténce
- ❖ 13.5.7 Činnost kontraktilního aparátu sarkomery
- ❖ 13.5.8 Energetické zdroje svalových buněk
- ❖ 13.5.9 Kontrakce svalů

13.6 Hladké svaly

- ❖ 13.6.1 Činnost hladkých svalů a jejich řízení
- ❖ 13.6.2 Mechanismus kontrakce hladkých svalů

13.7 Srdeční sval

Klíčové pojmy kapitoly:

- pohyb a jeho význam
- taxe
- kinéze
- améboidní pohyb
- brvy
- bičíky
- svalová tkáň
- sval příčně pruhovaný
- svalovina somatická
- svalovina viscerální
- svalovina kožní
- kožně–svalový vak
- asynchronní svaly
- lokomoce
- faktory, souvislosti a předpoklady lokomočních pohybů
- vnější kostra
- vnitřní kostra
- fyziologický význam kostí
- motorický program

- řízení pohybů
- svalový snopeček
- svalové vlákno – svalová buňka
- T–tubulární systém
- sarkoplazmatické retikulum
- myofibrila
- sarkomera
- silné filamentum – myozin
- slabé filamentum – aktin
- titin
- regulační bílkoviny (troponiny, troponomyozin)
- nervosvalová motorická ploténka
- svalové vřetenko
- intrafuzální svalová vlákna
- extrafuzální svalová vlákna
- anulospirální nervové zakončení
- alfa–motoneurony
- gama–motoneurony
- kontraktilní aparát sarkomery
- časová a prostorová sumace ve svalu
- energetické zdroje svalových buněk
- blokáda nervosvalového přenosu
- svalový tonus
- izometrický a izotonický stah
- pomalá a rychlá svalová vlákna
- elektromyografie
- hladká svalová tkáň
- varikozity
- srdeční svalová tkáň

13.1 Pohyb živočichů

POHYB je jednou ze základních vlastností živé hmoty.

Většina živočichů vykazuje obdivuhodné schopnosti pohybů (např. rychlost plavání delfinů v moři, frekvence srdeční činnosti a dechu některých malých ptáků

a savců, pohyby křídel hmyzu apod.). Při dostatečném zvětšení je dokonce i na úrovni jediné buňky možné pozorovat téměř nepředstavitelně komplikovaný pohyb (přelévání cytoplazmy u měňavky, pohyb nálevníků, mitóza apod.). Vysoký stupeň dokonalosti dosahují také pohyby člověka (např. mimika, práce, sportovní gymnastika).

Pohyb má pro živočichy význam např. při:

- lokomoci
- příjmu a zpracování potravy
- dýchání
- kopulaci
- při nechemické komunikaci
- při zpracování informací (např. řeč, písmo) – u člověka
- termoregulaci – u homoiotermních živočichů, kosterní svalovina je také významným zdrojem tepla.

Strukturálním a funkčním základem všech typů pohybů je aktivita kontraktilních bílkovin, která je podrobně popsána u pohybů příčně pruhovaných svalů.

U všech živočichů má velký význam aktivní pohyb z místa na místo (tzv. **LOKOMOCIE**). Orientované lokomoční pohyby organismu nazýváme **TAXE**. Podle směru působení podnětu, který pohyb vyvolal, rozlišujeme u živočichů **POZITIVNÍ TAXE** (tj. pohyby ke zdroji podnětů) a **NEGATIVNÍ TAXE** (tj. pohyby od zdroje podnětu).

Při **fototaxích** je podnětem světlo (např. u mravenců nebo termitů), při **chemotaxích** chemické látky (např. gamóny pro spermie), při **geotaxi** zemská přitažlivost (např. housenky motýlů lezoucí po kmeni stromu). Jako **reotaxi** označujeme pohyb **ryb** v proudu. **Nega-**

tivní klinotaxe je nepravidelný pohyb živočicha unikajícího před nepřítelem (např. srny před vlkem), kdy kořist střídavě přiklání oči směrem k nepříтели a do směru pohybu.

Pohyby, které nezávisí na směru podnětu, ale pouze na jeho síle jsou tzv. **KINÉZE** (např. **ortokinéze** je přímý pohyb ze sluncem přehřátého prostoru do stínu a **klinokinéze** je klikatý pohyb čmeláka při sběru nektaru plný "zbytečných" obrátů a kliček).

13.2 Srovnávací fyziologie pohybu

U organismů můžeme rozlišit tři následující základní typy pohybů:

- pohyb améboidní
- pohyb pomocí řasinek a bičíků
- pohyb pomocí svalů

13.2.1 Améboidní pohyb a pohyb s pomocí brv a bičíků

AMÉBOIDNÍM POHYBEM se pohybují některé jednobuněčné organismy (např. měňavky). Podstatou améboidního pohybu je aktivní přelévání cytoplazmy za vzniku panožek (pseudopodií). Hlavní podíl na améboidním pohybu mají mikrofilamenta. V těle měňavek (a jiných prvoků) existují různé cytoskeletární proteiny, jejichž aktivitou dochází k pohybům prvoka. Jedná se o **kontraktilní a regulační bílkoviny známé z příčně pruhovaných svalů** (např. aktin, myozin, tropomyozin, troponin). Základem amé-

boidního pohybu je rovněž systém aktin a myozin – obdobně jako v příčně pruhovaných svalech (*viz dále*).

Kromě **prvoků** se setkáváme s různými buňkami vykazujícími améboidní pohyb téměř **u všech kmenů mnohobuněčných živočichů** (např. u makrofágů nebo při migraci buněk v průběhu ontogeneze obratlovců). "Měňavkovitým" pohybem, kdy se přesouvají celé skupiny buněk a mění se tvar těla celého živočicha, se pohybují mořští **vločkovci** (*Placozoa*) apod.

Ostnokožci (*Echinodermata*) se mohou pohybovat s pomocí panožek – mají pedicellarie – **AMBULAKRÁLNÍ PANOŽKY**. Jejich ambulakrální soustava (soustava kanálků naplněná vodou) do panožek střídavě pumpuje vodu z malé ampuly pod každou ze stovek panožek – tím dochází k jejich opakovanému zpevňování (napouštění a vypouštění vody) a živočich se s pomocí ambulakrálních panožek (a také svalů) pohybuje. Voda do ambulakrální soustavy vtéká otvůrkou v **madreporitové destičce**. Kromě toho mají panožky dýchací funkci a podílejí se na získávání potravy.

S pomocí **BRV, BIČÍKŮ** nebo jejich modifikací se pohybuje řada **prvoků**. Největšími živočichy, kteří se pohybují s pomocí brv, jsou **žebernatky** (*Ctenophora*) – mají kulovitý tvar (v průměru až 10 cm) nebo tvar pásovitý (až 1 m). Osm pásů brv na jejím těle připomíná žebra (odtud termín žebernatky).

BRVY (CILIE) mohou pokrývat rovnoměrně povrch těla prvoka nebo splývají a např. řady brv tvoří membranelly, svazečky brv kuželovité útvary (cirry) apod. Každá brva vychází z **BAZÁLNÍ-**

HO TĚLÍSKA (KINETOSOM) a existuje **NEUROMOTORICKÝ NEUROTUBULÁRNÍ APARÁT** propojující bazální tělíska brv jemnými neurotubuly, které zajišťují převádění impulzů pro pohyb a zajišťují rovněž koordinaci pohybu všech brv. Trepky kmitají brvami přibližně desetkrát za sekundu, což vyvolává rychlost pohybu 1, 3 mm/s (tj. 4, 68 m/h). Rovněž s pomocí brv se ve vodním prostředí pohybují i jiní živočichové (např. někteří drobní ploštěnci). Pohyby řasinek napomáhají čištění trubic dýchacího systému obratlovců apod.

BIČÍK (FLAGELLUM) má na svém povrchu biomembránu. Uvnitř je vyztužen tubuly a rovněž je zakotven v povrchové vrstvě plazmy (tzv. ekto-plazmě) **BAZÁLNÍM TĚLÍSKEM**. Na příčném řezu lze uprostřed bičíku najít **dvojici centrálních tubulů** a při obvodu bičíku **devět obvodových dvojic dutých tubulů** složených z jednotek alfa a beta tubulinu. **Bičík funguje jako tažný šroub** (tzn. prvek se pohybuje za bičíkem).

Hlavní podíl na pohybu bičíku má nerovnoměrný posun mikrotubulů. Jednotlivé mikrotubuly vzájemně klouzají (tzv. klouzavý model).

Příčinou a podstatou pohybu bičíku jsou rovněž kontraktilní bílkoviny. **Kromě bílkovin známých z kosterních svalů se při pohybu pomocí bičíků a řasinek uplatňují i jiné kontraktilní a regulační bílkoviny, např. dynein, kinesin, kalmodulin aj.** Systém převádějící chemickou energii na mechanickou při řasinkovém a bičíkovém pohybu je označován jako systém **mikrotubul – dynein (popř. mikrotubul – kinesin)**. Funkce systému je obdobná jako u sys-

tému aktin –myozin (*viz dále*). Existují rovněž různé modifikace bičíků (např. u trypanozom bičík přirůstá k tělu jemnou, tzv. **undulující membránou**).

S pomocí bičíků se pohybují také spermie živočichů – včetně savců a člověka.

13.2.2 Pohyb pomocí svalů

Pohyb pomocí svalových buněk a svalů je typický pro mnohobuněčné živočichy. Typické pravé svaly mají až živočichové, kteří mají tři zárodečné listy, neboť pravé svaly vznikají z mezodermy.

Přesto již u **žahavců (Cnidaria)** existují v entodermu i v ektodermu smršťitelná vlákna (svalové buňky), která umožňují aktivní pohyb. Skyfomedúzy (např. čtyřhranky) plavou smršťováním zvonu (počet smrštění až 140 krát za minutu).

Celkový makroskopicky pozorovatelný aktivní pohyb mnohobuněčného živočicha (včetně pohybů částí jeho těla) je výsledkem součtu (sumace) mikropohybů kontraktilních bílkovin zpravidla umístěných ve specializovaných svalových buňkách.

Jednotlivé svalové buňky často vzájemným splýváním vytvářejí **VÍCEJADERNÉ STRUKTURY** (soubuní, syncytia, **SVALOVÁ VLÁKNA**). V těle živočicha jsou tyto struktury dále uspořádány do vzájemně spolupracujících funkčních skupin buněk (svalových snopečků, svalů).

Funkčními charakteristikami svalů jsou schopnosti dráždivosti, aktivní kontrakce, pasivního natažení a elasticity.

Podle funkce a mikroskopické stavby rozdělujeme svaly na **SVALY PŘÍČNĚ PRUHOVANÉ** (žíhané) a **SVALY HLADKÉ**. Příčně pruhované svaly dále dělíme na kosterní svaly a **SRDEČNÍ SVAL (MYOKARD)**. Srdeční sval bývá také vyčleňován jako samostatný typ svalové tkáně.

Dále bývá u obratlovců rozlišována svalovina somatická, viscerální a kožní.

SOMATICKÁ SVALOVINA vzniká z myotomů somitů (tj. mezodermu po stranách chordy). Každý myotom má část dorsální a ventrální. K těmto dvěma částem vždy směřují motorická vlákna míšních nervů a tato inervace je zachována u všech obratlovců (včetně většiny z nich u kterých došlo ke vzniku mnoha samostatných svalů). **Somatická svalovina tvoří aktivní složku pohybového ústrojí (kostra je pasivní složka).**

K **VISCERÁLNÍ SVALOVINĚ** patří především hladká svalovina vnitřních orgánů. Viscerální svalovina vzniká z mezenchymu splachnopleury.

Ke **KOŽNÍ SVALOVINĚ**, která je plně vyvinuta jen u suchozemských obratlovců, jsou řazeny drobné hladké svaly (tzv. napřimovače chlupů nebo peří) vznikající z mezoblastové vrstvy integumentu.

Pozn.: U člověka bývá rozlišován také myoepitel.

U nižších živočichů existuje **buď pouze jeden typ svalové tkáně** (např. u členovců je žíhaná svalová tkáň jediným druhem svaloviny) **nebo existuje více typů svalové tkáně přičemž žíhaná svalová tkáň je součástí motorického**

aparátu (např. žahavci, kroužkovci, měkkýši).

U žahavců (*Cnidaria*) existují svalové buňky, ve kterých najdeme (v jejich cytoskeletu) **SVALOVÉ MYOFIBRILY**. Nejvýraznější pohyb mají **hadice** (*Ophiuroidea*), které se pohybují mrskáním svých ramen.

Kopinatci (*Cephalochordata*) se pohybují pomocí svalů, které jsou uspořádané ve tvaru písmena V, jsou segmentované (vznikly z částí mezodermu – tzv. **somitů**). Způsob pohybu kopinatců připomíná pohyb ryb. *Pozn.: Zkameněliny nejstarších známých obratlovců objevených u města Haikou v jižní Číně v roce 1999 připomínaly kopinatce (chyběla jim lebka). Podobný rod Haikouichtys již pravděpodobně měl lebku – je považován za jednu z prvních forem obratlovců. Žil již v kambriu (tj. na počátku prvohor).*

V těle **obratlovců** jsou svalové buňky uspořádány do samostatných svalů (např. mohutné létací svaly ptáků, tj. zejména svaly prsní a podklíčkový).

Většina ptáků létá – nelétají např. běžci (pštros, emu, kiwi aj.) a také tučňáci (jejich tělo je výborně přizpůsobeno plavání a také extrémně nízkým teplotám). **Orgány téměř celého těla většiny ptáků jsou přizpůsobeny k létání, např. tím, že:**

- ptáci mají aerodynamický tvar těla
- existují k letu dokonale adaptovaná křídla a celé uspořádání povrchu těla je přizpůsobeno letu
- nemají potní žlázy a močový měchýř (moč je upravována do formy bílé kašovitě hmoty, což je výhodnější než kapalina)

- existují mohutné létací svaly upnuté na výrazně zvětšenou hrudní (prsí) kost; klíční kosti jsou srostlé v „sánky“
- mají systém plicních vaků, které zasahují i do dlouhých kostí a odlehčují tělo ptáka
- v očích mají pecten („hřebínek“) umožňující ostřejší vidění. Kromě toho se podílí na výživě oka, snižuje možnosti oslňování slunečními paprsky za letu a má i další funkce.

Pozn.: Maximální rychlostí létají rorýsi – až 170 km/hod.

Savci (*Mammalia*) se pohybují nejčastěji chůzí a během, ale také plaváním (kytovci, tuleni apod.) a létáním (netopýři). Energeticky úsporným pohybem se pohybují klopání. Při doskoku se jim napínají svaly a šlachy jako pružiny – kinetická energie v nich uložená je využita při následujícím skoku.

Členovci (*Arthropoda*) mají specializované svazky příčně pruhované svaloviny (svaly).

U **ploštěnců, pásnic, hlístů, vrtejšů a kroužkovců** existuje **KOŽNĚSVALOVÝ VAK** tvořený v jednodušších případech dále nerozlišenou okružní a podélnou svalovinou. Později dochází k rozdělení nerozlišené svaloviny do souvislých polí (např. u některých hlístů a kroužkovců). Mimo to se objevují již u kroužkovců samostatné svaly ovládající např. zatáhování hltanu apod.

U **měkkýšů** se většina lokomočního svalstva soustředila do svalnaté "nohy" na břišní straně těla. "**Noha**" jako **pohybový aparát měkkýšů je tvořena hladkou svalovinou. U hlavonožců známe tzv. REAKTIVNÍ HNACÍ ÚSTROJÍ.**

Hlavonožci mohou periodicky nasávat vodu široce otevřenou plášťovou štěrbinou do části plášťové dutiny. Po nasátí vody je štěrbinu utěsněna chrupavčitými záklopkami a činností svalů. Kontrakcí dalších svalů v břišní stěně pláště dojde k prudkému vytlačení vody zúženým otvorem ("tryskou nálevky"), což vyvolává rychlý únikový pohyb živočicha. Někteří hlavonožci mohou rovněž "trysku" natáčet a pružně tak měnit směr pohybu. Celý cyklus trvá přibližně jednu sekundu. V průběhu únikové reakce mohou hlavonožci současně uvolňovat z tzv. inkoustového vaku přes konečník do plášťové dutiny tmavou tekutinu.

Svalová vlákna bezobratlých živočichů mají **multineurální a multiterminální inervaci** (viz kapitola 11) a stupňovanou svalovou kontrakci (viz dále). **Kromě excitačních vláken (excitačních axonů) existují u bezobratlých také inhibiční vlákna.**

V lidském těle je asi 600 hlavních kosterních svalů (většina z nich je párová), které představují 30 – 40(50) % hmotnosti našeho těla (více svalové hmoty mají trénovaní jedinci). **KOSTERNÍ SVALY ČLOVĚKA** zajišťují volní pohyby (tzn. jsou vůlí ovladatelné), **HLADKÉ SVALY** a **SRDEČNÍ SVAL** zajišťují mimovolní pohyby. **SVALOVÁ TKÁŇ** obsahuje přibližně 75 % vody, dále např. 20 % bílkovin a 1 % anorganických látek. Významnými látkami svalů jsou svalový glykogen, ATP, kreatinfosfát (fosfagen) a myoglobin.

13.2.3 Lokomoce – aktivní cílený pohyb živočichů

Přestože lze uměle vyvolat kontrakci svalu nebo jen změnit jeho mechanické napětí (např. elektrickým nebo chemickým podnětem), což zjistil již profesor anatomie v Bologni Ital Luigi Galvani (1737 – 1798) při pokusech a dráždění svalů žab. Tato informace však není ani zdaleka postačující pro vysvětlení aktivního cíleného pohybu živočicha.

Lokomoční pohyb ptáků a savců (tj. přemísťování se v prostoru) vyžaduje existenci komplexního motorického aparátu a zejména:

A) na úrovni buněk

- dokonalé funkční uspořádání kontraktilních bílkovin a dalších souvisejících mikrostruktur
- dostatečný přívod látek potřebných pro činnost svalových buněk krevním oběhem (např. kyslík, glukóza)
- dostatečnou tvorbu ATP mitochondriemi svalových buněk
- schopnost svalové buňky zvyšovat a snižovat koncentraci iontů Ca^{2+} mezi slabými a silnými filamenty (aktivní transport Ca^{2+} přes membrány)
- odvod odpadních metabolitů (např. kyseliny mléčné)

B) na úrovni tkání, orgánů a celého organismu

a) existuje uspořádaný komplex sensorických jednotek vysílající

- informace z proprioreceptorů o svalovém napětí a poloze končetin (části těla v prostoru)
- informace z mechanoreceptorů a smyslových orgánů o směru, rychlosti a výsledcích pohybu
- informace o prováděných změnách v průběhu pohybu a výsledcích provedených korekcí

b) existuje řídicí jednotka, tj. u vyšších živočichů zejména CNS, která:

- nepřetržitě zpracovává informace (např. o svalovém napětí, poloze těla v prostoru, stavu vnitřního a vnějšího prostředí, o následcích minulých pohybů aj.)
- má široké možnosti rychlého vyslání příkazů (přes motoneurony) k provedení pohybu nebo k okamžité korekci pohybu

c) existuje uspořádaný komplex výkonných aj. jednotek, tím máme na mysli zejména:

- souhru většího počtu svalů a svalových skupin (často antagonistických)
- upnutí svalů nejčastěji na vnější nebo vnitřní kostru (popř. připojení kontraktilních bílkovin na cytoskelet)
- existenci pohyblivých (např. kloubních) spojení mezi částmi těla tak, že např. u obratlovců vytvářejí kosti, klouby a svaly vzájemně spolupracující systémy pák

- pohyb zpravidla vyžaduje přítomnost končetin, včetně jejich modifikací (např. ploutve, nohy, křídla, ruce)
- zásobování kyslíkem zajišťují plíce doplněné plicními vaky, kdy vzduch plicí v případě potřeby prochází pouze jednou v systému rovnoběžných kanálků a nemísí se s jiným vzduchem v dýchací soustavě

RYTMICKÉ a OPAKOVANÉ POHYBY (např. při dýchání, chůzi, letu, plavání) a **NAUČENÉ RYTMICKO-AUTOMATICKÉ POHYBY** (např. při jízdě na kole) vznikají střídavou kontrakcí antagonistických svalů a jejich skupin a jsou řízené centrálně vytvářenými rytmy (salvami akčních potenciálů (**motorickými programy**)). Některé z těchto **MOTORICKÝCH PROGRAMŮ** jsou geneticky zakódovány (např. také schopnost řady ptáků létat).

K vytvoření celé funkční struktury ovládající naučené rytmicko-automatické pohyby je často třeba mnoho času, učení i usilovné námahy (např. psaní na stroji všemi deseti, některé prvky gymnastiky, krasobruslení apod.). V průběhu učení se v částech mozku ovládajících motoriku objevují nové synapse a jsou syntetizovány různé chemické látky. Současně dochází k funkčním změnám ve svalech a kostech apod. Jednou naučené rytmicko-automatické pohyby je možné následně plynule provádět i bez výraznějšího vědomého úsilí. Nervové řízení naučených pohybů je plně zautomatizované opakováním a nácvikem, zoptimalizované, a proto i velmi rychlé (v porovnání s jedincem, který stejnou činnost provádí poprvé).

13.2.4 Řízení pohybů

CENTRA PRO ŘÍZENÍ A KOREKCI POHYBŮ u obratlovců jsou umístěna v CNS a byla již popsána, včetně motoneuronů a sestupných motorických drah (*viz kapitola 11*).

Nejjednodušší pohyby mohou být spouštěny jednoduchým reflexním obloukem z míchy. Na rozdíl od jednoduchých pohybů se na řízení složitějších a koordinovaných pohybů komplexně podílejí systémy neuronů mozkového kmene, retikulární formace, basálních ganglií a mozkové kůry. Na koordinaci pohybů má rozhodující vliv mozeček.

Spouštění pohybů (včetně rytmicko-automatických) může probíhat v podstatě třemi způsoby:

- **neurony se spontánní aktivitou** (fungují podobně jako pacemaker v srdci)
- **víceneuronovými dráhami (okruhy)**, které jsou schopné po počátečním podnětu převádět cyklické (krouživé) shodné vzruchy a zajišťovat opakovaně výstup těchto vzruchů k cílovým strukturám
- **vůli spouštěné pohyby s programovým cílem** včetně sdružených pohybů, např. chůze, při které lze pohyby rukou potlačit vůlí

SLOŽITÉ MOTORICKÉ PROGRAMY ovládající pohyby se uplatňují při celkových reakcích organismu (např. stres, útok, únik). Jejich průběh je v těchto situacích "dopředu předdefinován" a probíhá po spuštění "klíčovým" podnětem do jisté míry spontánně.

Po spuštění **MOTORICKÉHO PROGRAMU** je jeho realizace kontrolována CNS podle signálů z receptorů. Odchyly od programu jsou koordinovány. Významnou úlohu při koordinaci pohybů má mozeček (viz kapitola 11). Podstatný vliv na pohyb mohou mít také zdánlivě nepodstatné signály z periferie. Např. čich nebo lépe vůně jídla může spouštět různě intenzivní cílené pohyby.

Nutnou podmínkou pohybů vyšších živočichů je existence **KOSTRY**, na kterou se upínají svaly. Rozlišujeme **kostru hydrostatickou, vnější a vnitřní**.

HYDROSTATICOU KOSTRU tvoří uzavřená dutina, která obsahuje tekutinu pod určitým tlakem – díky opoře v hydrostatické kostře je možný pohyb pomocí svalů u **žahavců, některých ploštěnců, hlístů a kroužkovců**.

13.3 Vnější kostra

VNĚJŠÍ KOSTRU má řada bezobratlých živočichů. Významně se uplatňuje zejména u korýšů a hmyzu. Vnější kostra v podstatě představuje povrch těla živočicha. Kostru tvoří nebuněčná **vrstevnatá KUTIKULA**, která je na vnější straně (tj. na povrchu těla) ztvrdlá a na vnitřní straně plastická. Složky kutikuly produkuje zejména jednovrstevný povrchový epitel, na který kutikula dosedá. Stavební složkou kutikuly jsou bílkoviny (např. vlákna kolagenu) a sacharidy – u hmyzu je součástí kutikuly strukturní polysacharid **CHITIN**, který je v čisté formě kožovitě měkký a později tvrdne ukládáním uhličitánu vápenatého (významné u korýšů) a solí.

*Pozn.: Pohyb mnohoštětinatců zajišťují parapodia (na každém tělním článku jeden pár) nesoucí štětinky z polysacharidu **chitin**.*

Pozn.: Z chitinu jsou vyráběny chirurgické nitě, které se po zhojení rány samy rozkládají a vstřebávají.

Základní funkce kutikuly jsou:

- obrana a mechanická ochrana těla
- upevnění svalů (podíl na lokomočních pohybech) a upevnění orgánů
- ochrana před ztrátami vody výparem (u suchozemských druhů)

Na vnější kostru se svaly nebo skupiny svalů upínají zevnitř, působí proti sobě a dovolují např. hmyzu pohybovat končetinami, hlavou, tykadly, křídly i celým tělem. Vnější kostra neroste, a proto ji živočich čas od času svléká. Svlečání je řízeno nervovými i humorálními mechanismy (viz kapitola 9).

Pozn.: Za vnější kostru mohou být považovány i schránky plžů a mlžů.

13.4 Vnitřní kostra

VNITŘNÍ KOSTRA živočichů je nejčastěji tvořena systémem kostí, které jsou doplněny chrupavkami a vazivem (např. úpony tvořené vazivovými šlachami). Pohyblivá spojení kostí zajišťují především **KLOUBY (SYNOVIÁLNÍ KLOUBY)**. Kloub tvoří kloubní pouzdro s obsahem synoviální tekutiny (kloubního mazu). Povrch kostí je v oblasti kloubu kryt hyalinními chrupavkami. Nepříznivé důsledky tření omezují a riziko poškození snižují při vzájemném překrývání vazů, šlach, kostí aj. **TÍHOVÉ VÁČKY** a **ŠLA-**

CHOVÉ POCHVY, které se uplatňují jako „ložiska“ zkvalitňující pohyby.

Pozn.: Různá zpevnění uvnitř těla mají i nižší živočichové, např.:

- *osní vlákno (axostyl) některých prvoků*
- *sépiová kost*
- *ostnokožci – Echinodermata (pod povrchem těla – pod kůží – mají vnější kostru z tvrdých destiček z krystalů uhličitanu vápenatého a hořečnatého – spojení zajišťují bílkoviny))*

Vnitřní kostru člověka tvoří více než 200 kostí. Uvádí se 206 – 209, ale i 233. V průběhu ontogeneze některé kosti srůstají. Kostí nejsou neměnnou strukturou – jejich struktury se obměňují. Obsahují přibližně 21 – 25 % vody, 27 – 35 % organických látek a 52 – 65 % látek anorganických.

Základem kostní tkáně (ale i chrupavek) jsou vlákna organické hmoty **KOLAGENU** posetá na povrchu anorganickými krystaly $[\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2]$ hydroxyapatitu (= hydroxylapatitu), který se primárně skládá z fosforečnanu vápenatého – $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$. Jednotlivá vlákna **KOLAGENU** jsou spletena jako prameny lana a jejich pevnost je větší než ocelového vlákna o stejném průměru.

Součástí hmoty kostí jsou i další látky, např. uhličitan vápenatý, ionty Ca^{2+} , NaCl apod. Nejtvrdějším materiálem v těle je sklovina zubů. Základním materiálem skloviny je hydroxylapatit s obsahem přibližně jen 2 % organických látek (podobnou tkání jsou např. i šupiny žralokovitých).

V průběhu života dochází ke změnám poměru organických a anorganických látek (bez anorganických látek by

byly kosti "plastické") a opakovaně k výměnám jednotlivých kosterních elementů. Kompletní kostra člověka se vymění nejméně pětkrát za život. V kostech starých lidí je více anorganických látek a méně organických (kosti jsou tvrdší, ale křehčí). Mikrostruktura kostní tkáně se také mění podle aktuálního zatěžování kostí.

Podstatnou strukturální jednotkou hutných kostí je podélně uspořádaná válcovitá struktura, tzv. Haversův systém (osteon). Válcovitá struktura Haversova systému je na průřezu tvořena malými destičkami (lamelami) uspořádanými do kruhů podobných letokruhům stromů. Výživu a inervaci dlouhých kostí zajišťují cévy a nervy procházející nitrem každého osteonu v tzv. centrálním kanálku (Haversův kanálek) – je vystlaný endostem. Kolmo na Haversovy kanálky leží pronikající kanálky (Volkmannovy kanálky) – cévy a nervy v nich uložené spojují Haversovy kanálky s okosticí i s kostní dřeví.

KOSTNÍ DŘEVÍ tvoří vnitřek kosti. V mládí je kostní dřeví červená. V dospělosti dojde zejména v diafýzách dlouhých kostí konečtin a v některých kostech lebky ke změně **červené kostní dřevě** (ve které vznikají krevní elementy) ve **žlutou kostní dřeví** – **morek** (ve které již krvetvorba neprobíhá).

Růst kostí probíhá do tloušťky činností **OKOSTICE**, která tvoří povrch kosti (s výjimkou kloubních plošek pokrytých hyalinní chrupavkou) je ke kosti přichycena Sharpeyovými vlákny (tzv. pronikající vlákna). **Do délky rostou kosti** (těla savců) aktivitou **chrupavčitých epifyzárních plotének** dlouhých

kostí (u člověka osifikují do 23. roku života – tím je růst do výšky ukončen).

Kostra živočichů nemusí být tvořena z kostí, např. **kruhoústí** (*Cyclostomata*) a **parýby** (*Chondrichthyes*) mají kostru jen z chrupavek. Neplatí také, že by chrupavčitá kostra byla vývojově původní, neboť jsou známé kostěnné pancíře živočichů žijících např. v siluru.

Kosti nejsou strukturou vytvořenou „jednou pro vždy“. Kompaktní kosti se kompletně nahradí každých 10 let, houbovitá kost za 3 – 4 roky.

Kostní tkáň je „ničena“ (odbourávána) **OSTEOKLASTY**. Tvorbu kosti zajišťují **OSTEOBLASTY**. Zralé kostní buňky jsou **OSTEOCYTY**. Přetváření kostí významně přispívá k udržování koncentrací Ca^{2+} a PO_4^{3-} v tělních tekutinách – je ovlivňováno hormonálně. Druhým důvodem je měnící se namáhání kostí v průběhu života, např. v důsledku změny hmotnosti těla změnou tělesnou aktivitou apod. Cvičení a fyzická aktivita podporuje také zesilování kostí – růst kostí do šířky.

Kromě nezastupitelného významu při pohybu mají kosti řadu dalších důležitých funkcí:

- tvoří v těle významný zdroj (zásobárnu) minerálních látek, které jsou do kostí průběžně ukládány a v případě jejich zvýšené potřeby opět uvolňovány
- chrání důležité orgány (např. mozek, srdce) před mechanickým poškozením
- červená kostní dřeň je místem tvorby krevních elementů

Pozn.: Existence vnitřní kostry umožnila pohyb větším živočichům než jsou živočichové s vnější kostrou.

Možná poškození kostí a kostry:

- **zlomeniny** – úplné nebo částečné přerušení kosti, kosti poté srůstají – nejprve se vytvoří v místě zlomu krevní sraženina, po několika dnech síť nové vazivové tkáně, po 1 až 2 týdnech se vytvoří nová houbovitá kostní tkáň (vzniká svalek), která vyplní mezeru a později se mění na obnovenou kompaktní kostní tkáň – současně se obnovuje kostní dřeň a cévní zásobení kostí
- **osteoporóza** (řidnutí kostí) – pokles množství kostní hmoty – je nápadný zejména u žen po menopauze. Příčinou bývá pokles hladiny estrogenu v těle (často také nedostatek bílkovin a minerálních látek v potravě a snížený pohyb). Kosti jsou poté mnohem více náchylné ke zlomeninám.
- **křivice** vznikán při nedostatku vitamínu D nebo fosforečnanu vápenatého u dětí, kosti měknou a deformují se
- **vybočení páteře** – skolióza
- **kostní ostruha**, přehnaným růstem vzniká u starších lidí na některých kostech dosti často abnormální výběžek
- **artritida**, více než 100 druhů zánětlivých nebo degenerativních změn kloubů, např. revmatoidní artritida, dna, dna artritida (dna)
- **Lymská borelioza**, zánětlivé onemocnění může vyústit v bolesti kloubů, onemocnění vyvolávají spirochety (přenášejí je klíšťata)

13.5 Funkční organizace a fyziologie buněk příčně pruhovaných svalů

Svaly (svalové buňky) mají schopnost:

- **kontrakce**, kontraktilní aparát svalové buňky dokáže aktivně táhnout, tj. zkracovat se při vzniku síly, tedy nikoliv tlačit. Po ukončené kontrakci a uvolnění dojde činností antagonistických svalů k jeho roztažení do původní délky, popř. může mít i určitou elasticnost a může se sám pasivně smrštít. *Pozn.: Rovněž vypláznutí jazyka u člověka nebo jeho vysunutí, např. u šplhavců (datel), je závislé na kontrakcích a nikoli na „tlačení“.*
- **vzrušivosti** – vytvářet a udržovat na svých povrchových biomembránách (sarkolema, T-tubulární systém) měřitelný klidový membránový potenciál (přibližně minus 90 mV)
- **přijímat podněty od okolních buněk nebo od zakončení axonů motoneuronů** (tj. reagují na neuromediátor – acetylcholin)
- **vést akční potenciály po svých vnějších membránách**

K hlavním funkcím svalů patří:

- pohyb
- podíl na zpevnění částí těla (páteř – vzpřímený postoj a držení těla) a kloubů
- zpevnění kloubů
- produkce tepla

13.5.1 Struktura příčně pruhovaných svalů

PŘÍČNĚ PRUHOVANÉ SVALY (KOSTERNÍ SVALY) se upínají na kosti, zpevňují tělo živočicha a svojí činností umožňují pohyb organismu.

Na příčném řezu, postupujeme-li od větších struktur k menším, lze rozlišit **SVÁL** jako celek, dále **SVALOVÉ SNOPEČKY**, složené ze **SVALOVÝCH VLÁKEN (= SVALOVÝCH BUNĚK)**. Na příčném řezu svalovým vláknem rozlišíme **SVAZKY MYOFIBRIL** obklopené cytoplazmou s mitochondriemi, buněčnými jádry a dalšími organelami živočišné buňky.

Myofibrily lze podélně rozčlenit na SARKOMERY.

Strukturní a funkční jednotkou příčně pruhovaných svalů je **SVALOVÉ VLÁKNO**. Svalové vlákno (svalová buňka příčně pruhovaného svalu) vzniklo splynutím většího počtu buněk a je vícejaderné. Jednotlivá jádra jsou původními jádry myoblastů (tj. menších buněk, ze kterých vznikají při ontogenezi svalová vlákna).

Celkový počet svalových vláken v konkrétním svalu bývá určen geneticky a v průběhu života se mění relativně málo nebo vůbec. V jednom středně velkém svalu je 104 – 106 svalových vláken, která mají průměr 10 – 100 mikrometrů a délku odpovídající délce svalu, tj. i více než 30 cm.

Celý příčně pruhovaný sval je zpravidla obalen hustým neuspořádaným vazivem – **EPIMYSIUM** („vně svalu“). Sval je tvořen větším počtem svalových snopečků (snopců svalových vláken, fas-

cikulů). Okolo svalového snopečku je vrstva vazivové pojivové tkáně **PERIMYSIUM** („okolo svalu“). Uvnitř snopečku je každé svalové vlákno obaleno jemnou pochvou z pojivové tkáně **ENDOMYSIUM** („uvnitř svalu“). Vazivovými obaly probíhají nervy, drobné artérie a žíly a intenzivně rozvětvené kapiláry obklopující každé svalové vlákno.

Vlastní povrch vlákna tvoří vzrušivá a současně vodivá membrána **SARKOLEMA**. Sarkolemu kryje ještě tenká vrstva vaziva. Významné funkční postavení mají ve svalových vláknech **sarkoplazmatické retikulum, kontraktilní bílkoviny a mitochondrie**.

SARKOPLAZMATICKÉ RETIKULUM (tj. v podstatě endoplazmatické retikulum buněk příčně pruhovaných svalů) plní funkci zásobníku Ca^{2+} iontů a významně ovlivňuje koncentraci Ca^{2+} v sarkomeře (tj. v prostoru mezi aktinovými a myozinovými filamenty) tím, že je schopno hromadit, uvolňovat a opět vychytávat **IONTY Ca^{2+}** (tzv. Ca^{2+} -pumpou). Ionty Ca^{2+} mají podstatný vliv na mechanismus svalové kontrakce (viz dále).

SARKOLEMA přechází z povrchu svalového vlákna také do jeho vnitřku a vytváří systém dutinek a trubic vedoucích z povrchu do nitra svalového vlákna. Hovoříme o tzv. **T-TUBULÁRNÍM SYSTÉMU** (příčné **T-tubuly**, T-systém, hluboké vchlípeniny – invaginace sarkolemy), který funkčně komunikuje se sarkoplazmatickým retikulem.

Jednotlivé T-tubuly procházejí až těsně k sarkoplazmatickému retikulu, ale morfologicky s ním nesouvisí. Sarkoplazmatické retikulum a T-systém spo-

lečně tvoří tzv. **SARKOTUBULÁRNÍ SYSTÉM**.

Každé svalové vlákno je vyplněno přibližně z 80 % až 2000 menšími vláknitými strukturami – **MYOFIBRILAMI**, které procházejí podélně celým svalovým vláknem. Zbývající část vnitřního prostoru svalového vlákna vyplňují cytoplazma, mitochondrie, sarkoplazmatické retikulum, jádra a další buněčné organely.

Při mikroskopickém pozorování jsou na jednotlivých svalových vláknech dobře patrné příčné tmavé proužky, což vyplývá z velice pravidelného uspořádání kontraktilních bílkovin v myofibrilách svalových buněk (např. silná myozinová filamenta jsou vzájemně v celém svalovém vlákně uspořádána na stejné úrovni vedle sebe).

Podélně se na myofibrile střídají tmavé **A-PROUŽKY** – **anizotropní proužky** a světlé **I-PROUŽKY** – **izotropní proužky**. Střed světlého proužku tvoří **Z-LINIE (Z-destička)** tvořená **alfa-aktinem**. Z-linie tvoří relativně pevnou část myofibrily a jsou v ní zakotvena slabá aktinová filamenta. Do blízkosti Z-linie nedosahují myozinová filamenta a právě tuto část obsahující "pouze" aktinová filamenta vidíme v mikroskopu jako výrazný světlý proužek.

Zbývající části myofibril vidíme jako tmavší úseky (tj. oblasti, ve kterých jsou umístěna myozinová filamenta). Jde o dvě vzájemně související části, ve kterých jsou buď pouze vlákna myozinu (**H-PROUŽEK**, tj. světlejší středová část A-proužku) nebo se překrývají vlákna aktinu a myozinu (ve zbývajících okrajových částech A-proužku).

Střed mezi dvěma Z–liniemi a současně střed A–proužku bývá také označován jako **M–LINIE**. V M–linii jsou části silných myozinových filament, která nejsou zasunuta mezi slabá aktinová filamenta.

Myofibrily jsou podélně sestaveny z funkčně shodných za sebou se opakujících kontraktilních jednotek – **SARKOMER**. Jedna sarkomera zaujímá oblast mezi dvěma Z–liniemi (tj. jeden celý A–proužek a vždy polovinu sousedících I–proužků). Pravidelné uspořádání kontraktilních struktur má podstatný vliv na činnost a také na pevnost příčně pruhovaných svalů, která se udává mezi 4 – 12 kg/cm² kolmého průřezu svalu. V jedné myofibrile je uspořádáno v sérii za sebou přibližně 4000 sarkomer na každém 1 cm její délky (délka jedné sarkomery je 2,3 + 0,05 mikrometru).

13.5.2 Bílkoviny kontraktilního systému sarkomery

KONTRAKTILNÍ APARÁT příčně pruhovaných svalů tvoří **KONTRAKTILNÍ** a **REGULAČNÍ BÍLKOVINY**. Kontraktilní bílkoviny (**AKTIN** a **MYOZIN**) vytvářejí ve svalech polymerní řetězce sestavené ze stavebních jednotek, kterými jsou monomerní formy aktinu a myozinu. **Aktin je hlavním stavebním materiálem pro FILAMENTA SLABÁ** (5 – 8 nm). **Myozin je hlavním stavebním materiálem pro FILAMENTA SILNÁ** (12 – 18 nm). **Součástí aktinového (slabého) filamenta jsou regulační bílkoviny. Celé aktinové filamentum omotává TROPOMYOZIN**, na kterém

jsou pravidelně v určitých vzdálenostech rozmístěny **bílkoviny troponinového komplexu – TROPONIN–C, TROPONIN–T, TROPONIN–I**. Kontraktilní bílkoviny mají schopnost regulovat vazby mezi aktinem a myozinovými hlavicemi.

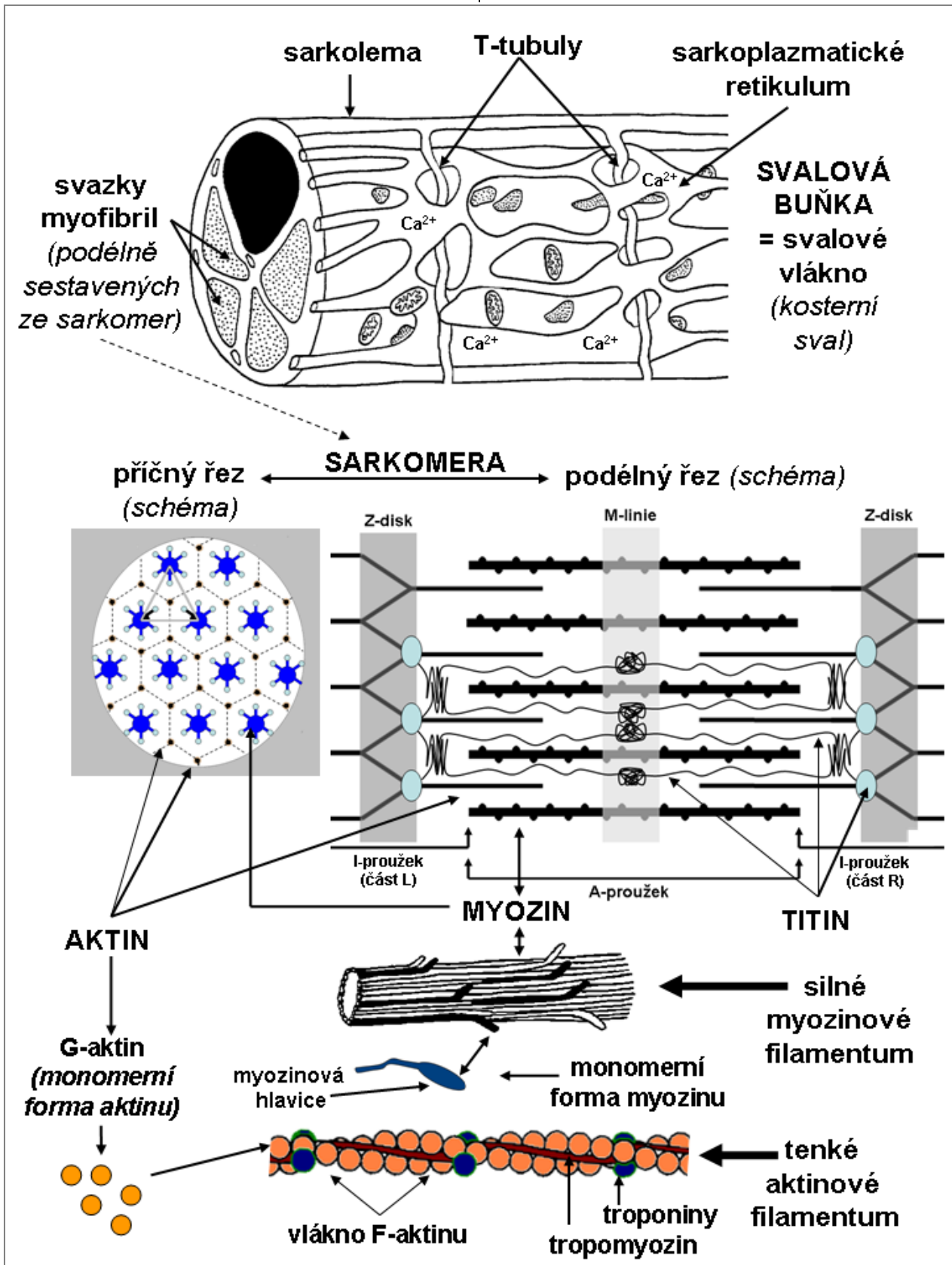
K největším molekulám lidského těla patří molekuly titinu. **TITIN** je uvnitř sarkomery na jedné straně připevněn v Z–disku (linii) a na druhé straně v M–linii. Molekula připomíná pružinu, která brání nadměrnému napínání svalů a to tím více – čím více je sval natahován. Kromě toho titin fixuje silná myozinová filamenta na odpovídajícím místě uvnitř sarkomery

A) Slabá aktinová filamenta

Stavební jednotkou slabého filamenta je monomerní forma aktinu, kterou je globulární protein **G–AKTIN** (tj. bílkovina s prostorovou strukturou podobnou kouli). Zřetěžením (polymerací) vždy přibližně 400 těchto stavebních jednotek vzniká funkční fibrilární **F–AKTIN** (základ slabého aktinového filamenta). V sarkomeře probíhá polymerace od Z–linií směrem do středu sarkomery. Vlákna F–aktinu zůstávají upevněna v myofibrile v místě její Z–linie a druhým koncem vyčnívají volně do sarkomery.

Slabé filamentum je po ukončení polymerace tvořeno ze dvou spirálně stočených vláken (každé z molekul G–aktinu), která jsou navázána na nosnou fibrilární strukturu molekul **TROPOMYOZINU**. Izolovaná molekula tropomyozinu na sebe váže sedm dvojic monomerního G–aktinu. Ve svalech jsou

však jednotlivé molekuly tropomyozinu navázány za sebou a celé slabé filamentum je takto zpevněno.



Obr. č. 27: Struktury kosterního svalu (upraveno podle více autorů)

Vazby mezi tropomyozinem a aktinem brání "vytahování" jednotlivých stavebních kamenů (tj. molekul G-aktinu) ze slabého aktinového filamenta v průběhu kontrakce a vytvářejí z filamenta pevný celek.

Na aktinovém filamentu jsou ve vzdálenostech 40 nm troponinové komplexy.

Hlavní funkce vždy tří vzájemně spojených jednotek troponinového komplexu jsou následující:

- **TROPONIN-C** váže ionty Ca^{2+} a má k nim vysokou afinitu
- **TROPONIN-T** připojuje troponinový komplex k tropomyozinu
- **TROPONIN-I** v klidovém stavu sarkomery blokuje tvorbu můstků (vazeb) mezi aktinem a myozinem, inhibuje aktivitu ATPázy tak, že se prostorově ukládá mezi hlavicí myozinu, aktin a troponin-C

TROPONINY celkově vytvářejí společně funkční jednotku a celá struktura v místě vazby troponinového komplexu (tj. tropomyozin, G-aktin a troponiny) funguje jako přepínač, který podle obsahu Ca^{2+} v prostoru mezi filamenty buď uvolní nebo zablokuje vazebné místo pro hlavicí myozinu na monomerní jednotce G-aktinu.

Celková délka aktinového filamenta je přibližně jeden mikrometr a jeho průměr 8 nm.

B) Silná myozinová filamenta

MYOZIN (MYOSIN) je asymetrický protein (tzn. uspořádání konců jeho mo-

lekuly se navzájem liší). Molekulu myozinu (jeho monomerní formu) je možno rozčlenit na několik peptidových řetězců a částí (ocas, krk, hlavice–hlava), které jsou vzájemně spojeny. Na jednom konci molekuly najdeme dvojšroubovici lehkého meromyozinu (LMM), která po 93 nm od počátku pokračuje jako dvojšroubovice těžkého meromyozinu (HMM). Oba těžké řetězce mají z 90 % strukturu dvojšroubovice. Zbývající část molekuly těžkého řetězce (10 %) tuto strukturu nemá a vytváří připojený globulární útvar, který nazýváme **MYOZINOVÁ HLAVICE** (angl. *head*–hlava, hlavička).

Uspořádání aminokyselin bílkoviny těžkého řetězce v místě připojení hlavice ("krk", "obrtlík") umožňuje volné otáčení hlavice vzhledem k podélné ose molekuly. Součástí hlavic jsou molekuly dalších dvou lehkých řetězců a také látky enzymatické povahy, zejména aktin-dependentní ATPáza, tj. na aktinu závislá adenosintrifosfatáza, která bleskově štěpí ATP na ADP + P_i a uvolňuje energii jeho makroergních vazeb při vytvoření vazby myozinové hlavice aktin. Navázáním molekuly ATP na myozin vzniká "nabitý" meromyozin s vysokou afinitou k aktinu.

Laboratorně bylo prokázáno, že jednotlivé monomerní molekuly myozinu spontánně vytvářejí větší komplexy – a to tak, že se nejen vzájemně napojují, ale také vzájemně překrývají. Nová monomerní molekula se částečně zasune do "hotové" části silného filamenta. Celé tímto způsobem vzniklé **SILNÉ MYOZINOVÉ FILAMENTUM** je tvořeno z přibližně 350 monomerních jednotek, které jsou spirálně uspořádané. Na jednu otáčku připadá šest z 350 hlavic. Celé fi-

lamentum je dlouhé 1,5 mikrometru a má průměr 12 nm.

V sarkomeře jsou vlákna myozinu vsunuta mezi vlákna aktinu. Na příčném řezu sarkomerou je zpravidla každé myozinové filamentum obklopeno (sousedí se) šesti aktinovými filamenti a současně kolem každého aktinového filamenta jsou tři myozinová filamenta. Dále (jak již bylo uvedeno) jsou ve svalech i jiné bílkoviny, např. myoglobin a myogen, v množství až 10 hmotnostních procent. Tyto bílkoviny se uplatňují jako enzymy a podílejí se na zajišťování dostatečného množství energie pro svalovou činnost. Zvětšování objemu svalů (např. u kulturistů) je způsobeno akumulací právě těchto bílkovin.

13.5.3 Nervosvalová motorická ploténka a motorická jednotka svalu

Nervová vlákna motoneuronů a vlákna příčně pruhovaných svalů jsou spojena synapsí (viz *definice synapse kapitola 10*).

Myelinizovaný axon motoneuronu z předních míšních kořenů nebo motorických jader mozkového kmene se ve svalu rozvětňuje a jeho zakončení (již bez myelinové pochvy) jsou přiložena k jednotlivým svalovým vláknům. Místo připojení, ve kterém je koncová část axonu rozšířena a přiložena ke svalovému vlákně, nazýváme **nervosvalová MOTORICKÁ PLOTÉNKA (destička)**. Biomembrány axonu a svalového vlákna jsou různě zprohýbané, zapadají do sebe a existuje mezi nimi obdoba synaptické štěrbin. Do této štěrbin jsou uvolňovány

a působí zde neuromediátory. Nervosvalová ploténka zajišťuje komunikaci neuronu se svalem a přenos informací z neuronu na sval (*podrobněji viz dále*).

Komplex všech svalových vláken, která jsou přes ploténky inervována jedním motoneuronem, označujeme jako **MOTORICKÁ (HYBNÁ) JEDNOTKA**. Počet vláken jedné motorické jednotky se značně liší a závisí např. na jemnosti prováděného pohybu (menší motorická jednotka umožňuje jemnější pohyb). Např. v okohybných svalech je počet vláken inervovaných jedním neuronem 4–8 kusů, u svalů ruky přibližně 100, kdežto u svalů dolní končetiny se jedná až o 1500 (2000) svalových vláken v jedné motorické jednotce.

13.5.4 Svalové vřetenko

Svalové vřetenko řadíme mezi proprioreceptory (viz *kapitola 12*).

Jako **SVALOVÉ VŘETÉNKO** je označována skupina 2–10 svalových vláken uzavřených v pojivovém pouzdře, kterou je možné zjistit (odlišit) uvnitř kosterních svalů, např. podle méně výrazného příčného pruhování a jiného způsobu inervace. Svalová vlákna vřetenka jsou označována jako **INTRAFUZÁLNÍ SVALOVÁ VLÁKNA**. Zbývající vlákna kosterního svalu tvoří vlastní motorické kontraktilní jednotky a označujeme je jako **EXTRAFUZÁLNÍ SVALOVÁ VLÁKNA**.

Konce intrafuzálních vláken se mohou kontrahovat a jsou zpravidla připojeny ze strany k extrafuzálním vláknům nebo ke šlachám. Kolem intrafuzálních vláken jsou omotána tzv. **ANULOSPI-**

RÁLNI (PRIMÁRNÍ) NERVOVÁ ZAKONČENÍ, ze kterých vycházejí aferentní receptorové dráhy (vlákna typu Ia) do zadních míšních kořenů. V okolí anulospirálních zakončení najdeme **sekundární (větvičkovitá) nervová zakončení** (nervová vlákna typu II).

Motorická (eferentní) inervace svalových vřetének je zajišťována vlákny GAMA-MOTONEURONŮ, jejichž axony jsou zakončeny motorickými ploténkami na intrafuzálních svalových vláknech a zajišťují kontrakce konců těchto vláken (svalová vlákna vřeténka však nemohou pohybovat svalem).

Motorickou inervaci extrafuzálních vláken zajišťují ALFA-MOTONEURONY. Alfa-motoneuronů je větší počet a jejich nervová vlákna jsou zakončena na extrafuzálních svalových vláknech rovněž motorickými ploténkami.

Informace přicházející ze svalových vřetének do CNS přinášejí informace, které jsou nutné pro analýzu úhlové polohy kloubů, rychlosti a množství (rozsahu) aktivních i pasivních pohybů příčně pruhovaných svalů. Citlivost svalových vřetének je při protažení či stlačení anulospirálních zakončení vždy nastavena (přestavena) na novou délku svalu.

13.5.5 Aktivace svalového vlákna

Při činnosti svalu dochází ke změnám struktury svalu, změnám tepelným, chemickým, elektrickým i dalším.

Příčně pruhované svaly jsou aktivovány ke stahům akčními potenciály, které do svalu vysílají prostřednictvím svých

axonů koncové neurony motorických drah nervové soustavy (**MOTONEURONY**). Axony motoneuronů vycházejí z motorických jader mozku nebo ventrálních (předních) míšních sloupců. Klinické označení pro tyto "koncové" motoneurony je **dolní motoneurony**. Jako **horní motoneurony** je pak označován soubor všech ostatních neuronů zapojených do motorických systémů.

Akční potenciály přicházejí do svalu zpravidla současně alfa-motoneurony i gama-motoneurony. Gama-motoneurony vyvolávají kontrakce konců intrafuzálních vláken a protahování centrální části svalového vřeténka. Anulospirální zakončení jsou drážděna protažením a informace z nich se dostává zadními míšními kořeny do míchy až na alfa-motoneurony. Dráždění alfa-motoneuronů může vyvolat kontrakci téhož svalu na úrovni míchy (tzv. gama-klička, **monosynaptický reflexní oblouk**). Některá vlákna Ia končí rovněž na inhibičních interneuronech inhibujících aktivitu alfa-motoneuronů a inervujících antagonistické svaly. Při kontrakci extrafuzálních svalů (svalové kontrakci) je svalové vřeténko stlačeno (tzn. protažení vřeténka je opět uvolňováno). Informace ze svalových vřetének jsou dále zpracovávány v CNS (*viz kapitola 12*).

Každý funkční sval má **SVALOVÝ TONUS** (tj. klade odpor proti napnutí). Spastický (hypertonický) sval je takový, který klade zvýšený odpor. Nepatrný odpor klade ochablý sval (např. v případě přerušení motorického nervu pro tento sval).

Při aktivaci kontraktálního aparátu a kontrakci svalu probíhají následující děje:

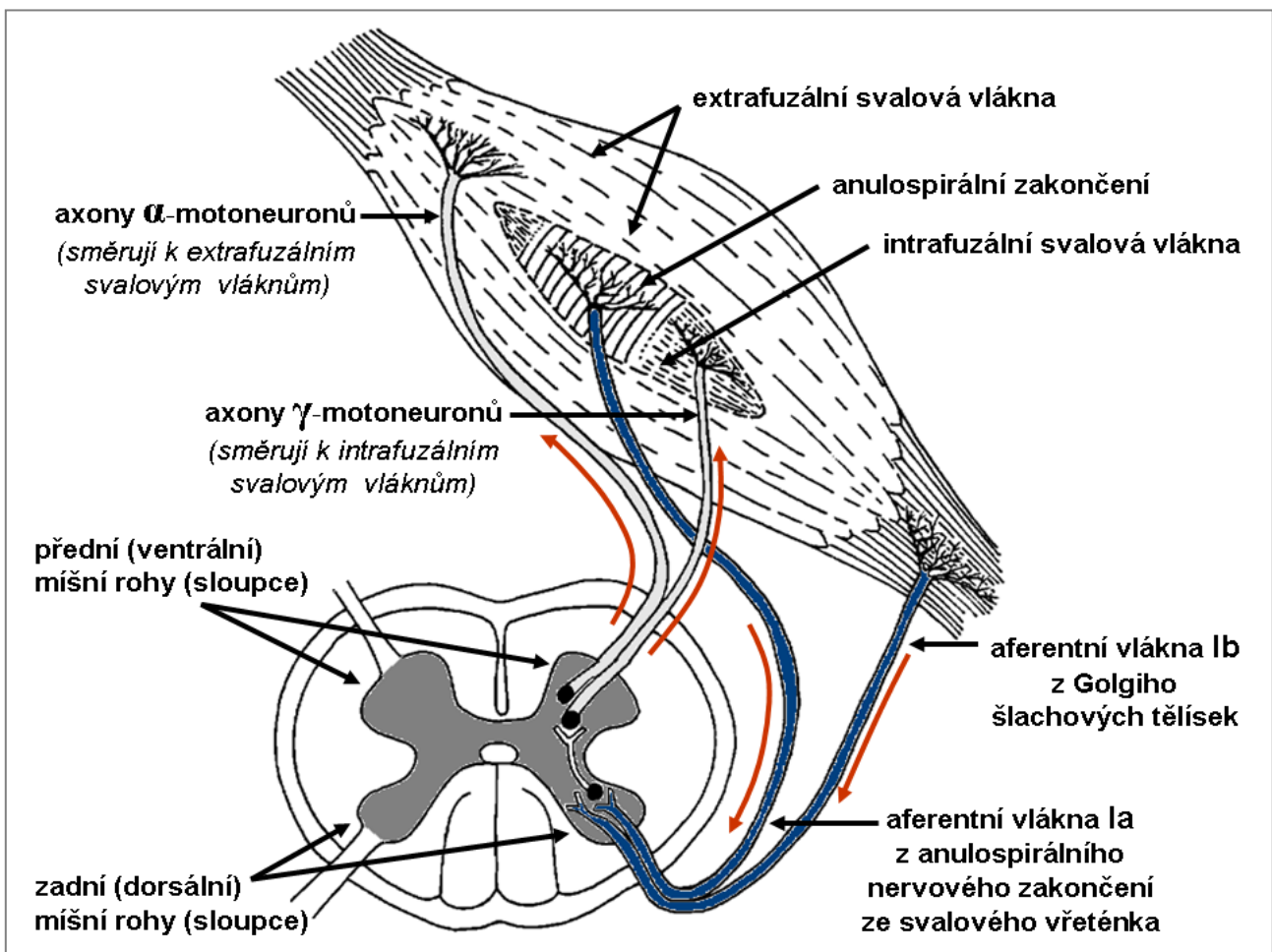
A) vstup řídicích informací

K povrchové cytoplazmatické membráně svalových vláken příčně pruhované svalové tkáně přicházejí řídicí informace – po nervovém vlákně motoneuronu v podobě akčních potenciálů

B) aktivita presynaptických struktur a membrány nervového vlákna motorické ploténky

Akční potenciály vyvolávají na všech zakončeních axonů motoneuronů v motorické ploténce (tj. ve všech motorických ploténkách celé motorické jednotky) **uvolňování neuromediátoru** (ve svalech člověka je jím **ACETYLCHOLIN**).

Uvolňování neuromediátoru je závislé na Ca^{2+} , který aktivizuje v zakončeních nervových vláken kontraktální bílkoviny jejichž vlivem se váčky s neuromediátory dostávají do kontaktu s povrchem presynaptické membrány a acetylcholin se vylévá do synaptické štěrbině přibližně až z 200 vezikulů při jednom AP.



Obr. č. 28: Schéma řízení a regulace činnosti kosterních svalů (upraveno podle více autorů)

C) aktivita postsynaptické membrány a dalších struktur svalového vlákna

a) působení neurotransmiteru

Po difúzním překonání synaptické štěrby se molekuly acetylcholinu váží na acetylcholinové receptory sarkolemy v oblasti motorické ploténky, mění její propustnost pro ionty (Na^+ , K^+). Ionty Na^+ intenzivně pronikají dovnitř svalové buňky (svalového vlákna) v místě nervosvalové ploténky. Dochází k depolarizaci a vzniká nejprve **PLOTÉNKOVÝ** (plátový, talířový) **POTENCIÁL**.

b) změna membránového potenciálu sarkolemy

Při dostatečné depolarizaci vzniká na sarkolemě svalového vlákna akční potenciál (v místě kontaktu terminálního zakončení axonu a sarkolemy svalového vlákna).

c) transport informace pro kontrakci po povrchu svalového vlákna a T-tubuly

Vzniklý akční potenciál se šíří z místa nervosvalového spojení všemi směry po povrchu svalového vlákna a T-tubulárním systémem také směrem dovnitř vlákna. Velikost membránového potenciálu se z klidové hodnoty -90 mV mění až na $+50$ mV (stah se začíná rozvíjet při -60 mV a je maximální při -25 mV).

d) změna koncentrace Ca^{2+}

Motorická informace se šíří z membrán T-tubulárního systému na membrány sarkoplazmatického retikula a vyvolává otevírání sodíkových kanálů.

Ionty Ca^{2+} se dostávají do prostoru mezi aktin a myozin, kde se mění klidová koncentrace těchto iontů z hodnoty 10^{-7} mol.dm⁻³ na aktivní koncentraci přibližně 10^{-6} mol.dm⁻³. Další děje – viz 13.5.7 B).

13.5.6 Blokáda přenosu informací v nervosvalové ploténce

Šířový jed kurare a podobné látky, např. bungarotoxin nebo hadí jed, se velmi pevně a nevratně (irreverzibilně) navazují na receptory sarkolemy místo acetylcholinu. Vazba znemožňuje navázání acetylcholinu (kompetitivní typ blokády). Tzn., že po zasažení těmito jedy nervy vedou akční potenciály, z jejich zakončení se vylévá neuromediátor, ale receptory jsou blokovány jedem a informace nemůže být dále přenášena. Smrt je důsledkem blokády v dýchacích příčně pruhovaných svalech.

Jiný typ blokády zajišťují látky, které **přímo blokují uvolňování acetylcholinu** z presynaptických zakončení. Např. botulotoxin obsažený ve zkažených potravinách (konzervy, maso).

Třetím typem blokády jsou **látky tlumící cholinesterázu, tj. prodlužují odbourávání acetylcholinu**. Déletrvající depolarizace a aktivace acetylcholinových receptorů vede k inaktivaci Na^+ kanálů až ke svalové obrně.

Nervové (bojové) plyny vyvolávají až trvalou depolarizaci a působí na svalové vlákno i v jiných místech než v receptorech pro neurotransmiter (tzv. **nekompetitivní blokáda**).

13.5.7 Činnost kontraktilního aparátu sarkomery

KONTRAKCI PŘÍČNĚ PRUHOVANÉHO SVALU chápeme jako zkracování vzdáleností mezi Z–liniemi sarkomery a předávání vzniklé síly ze sarkomery přes šlachy na kostru.

13.5.7 A) Klidový stav

SVALOVÁ BUŇKA V KLIDOVÉM STAVU má dostatek volně dostupné energie ve formě ATP a také dostatek substrátů pro tvorbu ATP (glukóza, kreatinfosfát). Převažuje transport Ca^{2+} směrem do zásobníků (tj. zejména do sarkoplazmatického retikula, ale i do extracelulárního prostoru) a koncentrace iontů Ca^{2+} mezi filamenty (aktin, myozin) je relativně nízká.

U sarkomery v klidovém stavu nejsou hlavice myozinu připojeny k aktinu (ve svalu jsou však vždy některé sarkomery aktivní – existuje svalové napětí, tonus). Filamenta aktinu a myozinu nejsou spojena a volně po sobě kloužou. V hlavicích myozinu jsou navázány molekuly ATP, existuje komplex ATP–myozin (tzv. "nabitý" meromyozin), který je v dané konformaci stabilní a má vysokou afinitu k aktinu. Připojení hlavic myozinu na vazebná místa G–aktinu brání vazba mezi troponinem–I a aktinem, poloha tropomyozinu a také troponinu–T. Tato "blokující" poloha tropomyozinu a troponinu vzniká při snižování koncentrace volných iontů Ca^{2+} (jejich aktivním transportem zpět do sarkoplazmatického

retikula a také extracelulárního prostoru). Při poklesu koncentrace iontů mezi filamenty jsou uvolněny dva ionty Ca^{2+} z troponinu–C a troponin–I se prostorově ukládá mezi vazebné místo na G–aktinu a hlavici myozinu.

13.5.7 B) Kontrakce sarkomery

Akční potenciál šířící se po T–tubulech vyvolá prudké uvolnění iontů Ca^{2+} ze sarkoplazmatického retikula do prostoru mezi filamenty. Ionty Ca^{2+} (mimo dále uvedené) aktivují enzymy ovlivňující štěpení glykogenu.

g) aktivace vazebného místa pro myozinové hlavice na aktinu

Volné ionty Ca^{2+} jsou navázány na troponin–C (předpokládá se, že postačují dva ionty na jeden troponin–C). Po navázání dvou iontů (z nichž první zvyšuje afinitu vazebného místa pro druhý iont) **postupně dochází ke konformačním (strukturálním) změnám v celém tenkém filamentu (tj. komplexu aktin – troponiny – tropomyozin). Výsledkem KONFORMAČNÍCH ZMĚN tenkého filamenta je odkrytí (do té doby blokováných) vazebných míst pro hlavice myozinu.**

h) základní princip kontrakce příčně pruhovaných svalů

Základním principem je zasouvání myozinových vláken mezi aktinová (a současně zasouvání aktinových vláken mezi myozinová).

Ihned po odkrytí vazebných míst na aktinu nastává připojení hlavic myozinu na aktin. Vznikají příčné můstky (*cross bridge*) spojující pod úhlem 90° myozin s aktinem.

V sérii dalších dějů dochází k **ZASUNOVÁNÍ MYOZINOVÝCH FILAMENT MEZI AKTINOVÁ** (tzn. Z–linie se k sobě přibližují)) a je převedena energie ATP v myozinových hlavicích sarkomery na mechanickou energii přibližně následujícím způsobem:

h1) aktivita ATP

Pod vlivem vznikající vazby myozinové hlavičky na G–aktin se mnohonásobně zvyšuje aktivita ATPázy v hlavicích myozinu, čímž dochází k hydrolytickému štěpení ATP na ADP a P_i .

h2) konformační změny myozinových hlavic

Důsledkem těchto změn je pootočení hlavičky myozinu pod úhlem 45° ve směru osy kontrakce. Pootočení hlavičky při jednom akčním potenciálu probíhá v sarkomere podle zákona "vše nebo nic", což znamená, že v případě napojení hlavičky dojde k jejímu plnému maximálnímu pootočení, tj. k jednomu šklubnutí (trhnutí). Na každý pohyb (tzn. jedno šklubnutí) hlavičky myozinu je tedy rozštěpena 1 molekula ATP.

h3) uvolnění produktů štěpení ATP

Všechny produkty štěpení ATP (tj. ADP a P_i) jsou v průběhu pootočení hlavičky uvolněny z vazeb.

h4) navázání nové molekuly ATP = odpojení hlavičky myozinu od aktinu

na uvolněné místo se váže nová molekula ATP (vzhledem ke změněné konformaci molekul je afinita hlavičky myozinu k ATP vyšší než k aktinu). Vazba ATP s myozinovou hlavičkou (v dané konformaci) je příčinou odpojení myozinové hlavičky od aktinu.

h5) další pohyb myozinových hlavic

Po odpojení se struktury vracejí do původní konformace (jde zejména o hlavičky myozinu a oblast troponinového komplexu na aktinu).

Trvá-li příznivá (tj. zvýšená) koncentrace iontů Ca^{2+} v prostoru mezi filamenty (což závisí na přicházejících AP) a sval má dostatek energie ve formě ATP, zůstávají nejen odkrytá vazebná místa na aktinu pro myozinové hlavičky, ale po návratu hlavičky do výchozí polohy (opět se mění konformace) následuje ihned nové připojení – rychlostí přibližně 5 příčných můstků za 1 vteřinu. Celý sled dějů se cyklicky opakuje (tj. **NAPOJENÍ, POSUN, UVOLNĚNÍ**) pokud trvá stimulace motoneuronem (je dostatek ATP a Ca^{2+}). Pohyb myozinových hlavic bývá přirovnáván k "úderu veslem" na vodní hladinu. Jedním cyklem se myozin posune asi o 7 nm a délka sarkomery se zkrátí přibližně o 0,3 % své délky. Pro maximální kontrakci svalu "každé veslo vykoná přibližně až 50 úderů". Podle některých pramenů dochází i k rotaci silného myozinového filamenta. Klesne-li koncentrace volných iontů Ca^{2+} (tj. nepřicházejí AP) dojde k zakrytí vazebného místa pro myozinové hlavičky na tenkém aktinovém filamentu a vazba troponinu–I ukončuje sled dějů blokujících vazebné místo.

Také u svalových buněk (podobně jako u nervových) **rolišujeme prostorovou a časovou sumaci**. O **PROSTOROVÉ SUMACI** hovoříme v případě, kdy je do činnosti svalu zapojován stále větší počet motorických jednotek (tzv. nábor, recruitment, motorických jednotek).

Při **ČASOVÉ SUMACI** se sčítá vliv série akčních potenciálů, které přicházejí do jedné motorické ploténky v těsném sledu za sebou. Při nižší frekvenci přicházejících potenciálů (přibližně 8 – 30 Hz) jsou jednotlivá škrubnutí ještě rozpoznatelná (tzv. **neúplný, vlnitý tetanus**). Mají-li přicházející akční potenciály vhodnou frekvenci (zpravidla více než 30 Hz), výsledný stah svalu trvá relativně nejdelší dobu a jednotlivá škrubnutí (trhnutí) spojitě splývají, neboť nová škrubnutí plynule nasedají na zbytek kontrakce ze škrubnutí předcházejícího.

Série akčních potenciálů vyvolává plynulé cyklické napojování myozinových hlavic na aktin, pootočení a opět uvolnění myozinových hlavic. Dochází k tzv. **HROMADNÉ SUMACI**, která se navenek projeví jako **PLYNULÝ STAH SVALU (hladký tetanus, tetanický stah)**.

C) Relaxace

Po skončení stahu dochází k aktivnímu transportu iontů Ca^{2+} (**PŘI SPO-TŘEBĚ 1 ATP na každé dva ionty Ca^{2+}**) zpět do vezikul sarkoplazmatického retikula (kde jsou navázány na proteiny a uloženy) a také do extracelulárního prostoru. Při snižování koncentrace Ca^{2+} se uvolňují z troponinu–C navázané ionty Ca^{2+} . Struktury se postupně vracejí do původní konformace (např. tropomyozin se natáčí mezi vazebné místo na aktinu a myozinovou hlavici – a tím znemožní vytváření spojení mezi myozinovou hlavici a aktinem). Dochází k rozpojování všech vazeb aktinu s myozinem v sarkomere (při napojení ATP na myozinovou hlavici) a uvolnění svalu.

Funkční koncentrace iontů Ca^{2+} kolísá od $10^{-8} \text{ mol.dm}^{-3}$ (ustává vznik vazeb Ca^{2+} na troponin C, aktivita ATPázy je nejmenší) do více než $10^{-6} \text{ mol.dm}^{-3}$ (tj. funkční koncentrace při které dochází k připojování hlavic myozinu na aktin, aktivita ATPázy je největší).

Při nedostatku ATP je narušen proces "nabíjení" myozinových hlavic a aktivní transport iontů Ca^{2+} z prostoru mezi filamenti do sarkoplazmatického retikula a tím i celá činnost svalu, neboť nedochází ke zrušení vazby mezi myozinem a aktinem a k potřebnému odčerpávání volných iontů Ca^{2+} . Nedostatek ATP je charakteristický vysokým obsahem Ca^{2+} v prostoru mezi filamenti, což znamená, že nejsou blokována vazebná místa. Hlavice myozinu zůstávají trvale připojeny na aktin (chybí ATP pro zrušení vazby aktin–myozin). Trvalé vazby jsou charakteristické pro **RIGOR MORTIS** (ztuhnutí svalů, posmrtná strnulost). Posmrtná strnulost trvá přibližně 12 hod. Po 15 – 25 hodinách rigor mortis vymizí. Příčinou je destrukce svalových mikrostruktur.

Velikost napětí svalů je řízena zejména celkovým počtem aktivovaných motorických jednotek a také frekvencí AP v motorických neuronech. Vzhledem k tomu, že každý příčně pruhovaný sval má určité klidové napětí (tonus) je ve svalu vždy určitý počet sarkomer aktivován.

Zvyšování počtu aktivovaných motorických jednotek účastnících se stahu bývá označováno jako **NÁBOR (recruitment) MOTORICKÝCH JEDNOTEK**. Kromě počtu motorických jednotek má na činnost celého svalu přímý vliv také pořadí jejich náboru.

13.5.8 Energetické zdroje svalových buněk

Jedním z nezbytných předpokladů pro činnost kontraktálního aparátu v sarkomerech kosterních svalů je dostatečné zásobení svalových buněk energií ATP. ATP vzniká uvnitř každé svalové buňky v mitochondriích z energeticky bohatých substrátů (*viz kapitola 4*). Molekula ATP je dostatečně malá, aby mohla být volně transportována uvnitř buňky, ale také dostatečně velká, takže nemůže samovolně přecházet mimo buňku do extracelulárního prostoru. Základní energetické zdroje jsou ve svalových buňkách sacharidy (glukóza) a lipidy.

Muž o hmotnosti 70 kg má v těle uloženo v tucích přibližně 260 000 – 520 000 kJ energie, v sacharidech přibližně 8500 kJ a v bílkovinách 12 500 – 32 000 kJ energie. Obvykle využívaným substrátem pro tvorbu ATP je ve svalových buňkách fosfokreatin a glukóza. Glukóza vzniká ve svalech z glykogenu (živočišného škrobu) a při nadbytku se na glykogen opět přeměňuje.

Bezprostředně (okamžitě) a nejrychleji využitelným zdrojem energie (substrátem) pro tvorbu ATP je ve svalové buňce člověka **fosfokreatin**.

FOSFOKREATIN („pufř“ ATP, **KREATINFOSFÁT**, fosfagen) vzniká ve svalech z kreatinu (reakci katalyzuje enzym kreatinkináza). Kreatin je syntetizován v jaterních buňkách (syntézou a následnou přeměnou z aminokyselin). Z kreatinu pak syntetizují kreatinfosfát svalové buňky. Syntéza fosfokreatinu probíhá v klidu – energie z ATP je převáděna do fosfokreatinu. Tato energie může být v případě potřeby (sílicí fyzické

a metabolické aktivitě) opět pohotově uvolněna. Množství zásob kreatinfosfátu ve svalech závisí na velikosti svalové hmoty a postačuje asi na 50 – 100 škubnutí (trhnutí). Uvedená reakce je vratná:



Základním substrátem, který se dostává do buněk kosterních svalů z krve, je **GLUKÓZA**. Glukóza je transportována do nitra svalových buněk z krve přes stěnu (endotel) vlásečnic, interstitiální tekutinu a povrchovou membránu svalových buněk. Normální transport glukózy probíhá pouze v přítomnosti inzulínu. **INZULÍN** příznivě ovlivňuje povrchové membrány buněk a mnohonásobně zvyšuje příjem glukózy do cytoplazmy svalových buněk (*viz podrobněji kapitola 9*).

Tvorba ATP z glukózy probíhá v cytoplazmě a mitochondriích buněk při katabolických procesech respirace (např. glykolýza, Krebsův cyklus). Pro tvorbu ATP jsou však využívány i jiné energeticky bohaté substráty (pyruvát, acetyl CoA, laktát, mastné kyseliny, aminokyseliny). Uvolňování energie v procesech respirace a tvorba ATP probíhá v cytoplazmě a mitochondriích buněk, a to postupně přes řadu meziproductů, za aerobních nebo anaerobních podmínek (*viz kapitola 4*).

V aerobních podmínkách probíhají tyto hlavní děje:

- **glykolýza** – probíhá v cytoplazmě
- **tvorba** aktivní kyseliny octové (**acetylkoenzymu A**) – probíhá v okolí vnější membrány mitochondrií

- **citrátový (Krebsův) cyklus** – probíhá uvnitř mitochondrií
- **konečné oxidace v dýchacích řetězcích** – probíhají na vnitřní membráně mitochondrií

Z jednoho molu glukózy je možno za aerobních podmínek získat 36 – 39 ATP. Kyslík potřebný pro buněčnou respiraci je uvolňován z oxyhemoglobinu červených krvinek v krevních kapilárách nebo oxymyoglobinu uvnitř svalové buňky a je dopravován do mitochondrií. Myoglobin je červené barvivo svalů (organická látka odpovídající jedné podjednotce hemoglobinu) vázající určité množství kyslíku, který se v případě zvýšené potřeby opět uvolňuje (např. pro respirační procesy spojené s tvorbou ATP).

V ANAEROBNÍCH PODMÍNKÁCH a po vyčerpání zdrojů kyslíku jsou procesy respirace omezeny (např. na glykolýzu). Kyselina pyrohroznová (konečný produkt glykolýzy) je přeměňována na kyselinu mléčnou (tedy ne na aktivní kyselinu octovou). Celkový zisk ATP z jednoho molu glukózy je výrazně nižší a činí pouze 2 ATP. Část energie uniká v podobě tepla a většinu zbývající energie obsahuje kyselina mléčná. Zúžitkování této energie je možné až po ukončení činnosti a nahrazení tzv. kyslíkového dluhu (viz kapitola 3.9.3). Ke zpracování kyseliny mléčné dochází zejména činností jaterních buněk, do kterých je kyselina mléčná odváděna krví. Anaerobní podmínky pro činnost svalů nastávají např. při krátkodobém vysokém výkonu (např. sprint na 100 m).

Energetické požadavky svalu (při stále stejném výkonu) jsou kryty takto:

- **štěpením dostupného ATP**
- **štěpením fosfokreatinu**
- **oxidativním metabolismem (aerobně)** – ATP vzniká oxidativní fosforylací
- **štěpením glukózy (vznikající z glykogenu) aerobně nebo i anaerobně** (při nedostatku kyslíku)
- **štěpením triacylglycerolů (viz 4. 3. 3.)**

Energie ATP je podle potřeby přímo přeměňována na energii mechanickou (tj. nedochází k prvotnímu mezipřevedení na tepelnou energii, jak je obvyklé např. u strojů vytvořených člověkem). Mechanická účinnost sarkomery je poměrně vysoká (40 – 50(60) %). Zbývající část energie se ztrácí jako teplo (viz kapitola 4.4.2).

ATP není ve svalových buňkách využit přímo pro pohyb samotný, ale pro navazující odpojení hlavic myozinu od aktinu. Energie ATP se dále spotřebovává při aktivním transportu iontů Ca^{2+} zpět do sarkoplazmatického retikula a pro "nabití" hlavic myozinu (jak již bylo uvedeno).

13.5.9 Kontrakce svalu

Vyvolání kontrakce svalu a její síla závisí na podmínkách, za kterých sval pracuje (např. má vliv velikost zdvihaného předmětu, požadovaná rychlost pohybu s předmětem apod.).

Rozlišujeme dva krajní případy (extrémní případy) svalové kontrakce a to stah izometrický a izotonický. Při **IZO-**

METRICKÉ KONTRAKCI se nemění délka svalu – nedochází ke zkracování nebo k prodlužování svalových vláken, zvyšuje se svalové napětí („sval se brání zkrácení“). Při **IZOTONICKÉ KONTRAKCI** zůstává svalové napětí konstantní, ale mění se délka svalových vláken.

Dále rozlišujeme např. **PODPŮRNÉ TRHNUTÍ**, tj. nejprve izometrická a pak izotonická kontrakce (např. v případě zdvihu těžkého předmětu).

Svalová vlákna téměř každého kosterního svalu rozdělujeme přibližně do tří kategorií podle rychlosti kontrakce, stálosti a síly kontrakce:

- **a) červená vlákna (typ I)** – pomalu se smršťující
Obsahují *velké množství myoglobinu a mitochondrií*, mají zejména *aerobní (oxidační) metabolismus a bohatou kapilární síť* (až 2000 km na 1 kg svalové tkáně). Ve svalu vytvářejí tato vlákna tmavé pruhy. Jsou *až extrémně odolná vůči únavě a mohou pracovat dlouhodobě, stejnoměrně a vytrvale* – pokud mají dostatečné zásobené kyslíkem. Nemohou vytvářet velkou sílu (mají malý průměr), ale jsou důležité např. u zádočných svalů, které se podílejí na udržování vzpřímeného postojení. U živočichů převažují např. v létacích svalech tažných ptáků.
- **b) bílá** – rychle se smršťující
Obsahují *menší množství myoglobinu*, jejich metabolismus je převážně anaerobní (glykolýza). Mají kolem sebe *řidší kapilární síť, menší množství mitochondrií* a mnoho glykozomů obsahujících glykogen. Díky většímu průměru jsou *schopna krátko-*

době vytvořit větší sílu i pevnost stahu než červená vlákna, ale rychleji se unaví. U živočichů převažují např. v létacích svalech domácích (šlechtěných) krůt a slepic.

- **c) přechodná** – rychle se smršťující
Jejich vlastnosti jsou kombinací červených a bílých vláken.

Počet vláken jednotlivých typů je podstatnou měrou určen geneticky a jejich vzájemná přeměna (např. při změně životního stylu nebo cvičení) je sporná a nejasná – zatím bylo prokázáno u některých laboratorních zvířat. Nervová vlákna velkých alfa-motoneuronů (axony s rychlým vedením) směřují k **BÍLÝM (RYCHLÝM) SVALOVÝM VLÁKNŮM.**

Nervová vlákna malých alfa-motoneuronů (axony s pomalým vedením) směřují k **ČERVENÝM (POMALÝM) SVALOVÝM VLÁKNŮM.**

Bývají rozlišovány i metabolické subtypy příčně pruhovaných vláken (svalů). Jsou odlišitelné biochemickými, metabolickými a histochemickými kritérii, např. pomalé tonické, **pomalé fazické oxidativní** (typ Ia), **rychlé fazické glykolytické** (typ IIb, IIc, IIx, IIc), **rychlé fazické oxidativní** (IIa) svaly apod.

Svaly vykazují během činnosti měřitelné elektrické změny. Záznam, který jsme schopni měřit se nazývá **ELEKTROMYOGRAM** a celkovou problematikou se zabývá **ELEKTROMYOGRAFIE.**

Při intenzivní svalové činnosti ubývá ve svalech ATP, dochází k vyčerpání pohotových rezerv ATP (glukóza, fosfokreatin), klesá obsah dostupného kyslíku, aerobní získávání ATP je převáděno na anaerobní, ve svalech se hromadí meta-

bolity katabolických reakcí, např. kyselina mléčná. Při hromadění kyseliny mléčné (i dalších produktů metabolismu) jsou drážděny receptory, což vyvolává pocit bolesti. Odstraňování produktů metabolismu, vyrovnání kyslíkového dluhu, doplnění metabolizovatelných substrátů a celkový návrat svalu do původního klidového stavu, probíhá až po ukončení intenzivní činnosti.

Některé odlišnosti a zajímavosti svalové činnosti u živočichů

Svaly členovců (*Arthropoda*) jsou inervované několika excitačními a jedním nebo i více inhibičními neurony současně (tzv. **MULTINEURÁLNÍ INERVACE**). Nervová vlákna excitačních a inhibičního neuronu (nebo inhibičních neuronů) vytvářejí mnoho synaptických zakončení na jednom svalovém vlákně. Nervosvalová spojení najdeme v určitých vzdálenostech na svalovém vlákně (tzv. **MULTITERMINÁLNÍ INERVACE**, viz také kapitola 10). Nervový systém členovců se skládá z relativně malého počtu neuronů a rovněž malého počtu motorických jednotek. Rozmanité pohyby (např. hmyzu), počínaje od velmi jemných pohybů končetin či tykadél až po velmi silné kontrakce svalů, nemohou být např. zajišťovány rozsáhlým nábořem motorických jednotek. U řady svalových vláken členovců je velikost kontrakce svalu závislá na "řetězu" akčních potenciálů působících opakovaně v místech multiterminálních synaptických spojů. Čím více akčních potenciálů přes tato spojení probíhá, tím více je stupňována kontrakce svalu. Jestliže v příčně pruhovaných

svalech člověka dochází ke kontrakcím podle principu "všechno nebo nic" a jednotlivá svalová škubnutí mají stále stejnou velikost, u členovců se velikost jednotlivých trhnutí liší podle toho, kterým "článkem řetězu" nervových impulzů jsou kontrakce vyvolávané (např. třetí impulz vyvolává větší kontrakci než první).

Kromě svalů, ve kterých jsou synchronizovány motorické impulzy (motoneuronů) s individuálními kontrakcemi svalu (jak je tomu u příčně pruhovaných svalů obratlovců, ale i řady bezobratlých), existují např. u včel, vos a brouků, tzv. **ASYNCHRONNÍ LETOVÉ FIBRILÁRNÍ SVALY**, u kterých tato synchronizace chybí. Na jeden akční potenciál připadá přibližně 5 – 20 stahů. U letových svalů hmyzu rozlišujeme elevátory (zdvihají křídla nahoru) a depresory (stlačují křídla dolů). U synchronních svalů jsou elevátory a depresory ve svislé poloze, jejich aktivita se střídá, čímž dochází k pohybu křídel. U asynchronních svalů jsou elevátory umístěné svisle a depresory podélně. Rovněž se střídají v aktivitě a na pohyb křídel má vliv rovněž pokles a zdvih horních oblastí hrudi hmyzu, které elevátory stahují dolů za současného zdvihu křídel nahoru. Rychlost pohybu křídel hmyzu je obdivuhodná. U blanokřídlých (*Hymenoptera*) a motýlů (*Lepidoptera*) kmitají křídla např. 100 – 300 krát za sekundu, u sarančat 20 – 40 krát za sekundu a u komára dokonce až 1000 krát za sekundu. Rychlost letu je rovněž značná (např. vážka vyvine rychlost až 30 km/h a střechek (krátkodobě) pravděpodobně i více než 50 km/h).

Možnost rychlého kmitání křídel vyplývá i ze struktury celého kontraktálního aparátu (tj. způsobu připojení křídel, struktury vnější kostry hrudi v místě připojení křídel apod.). Vždy skupiny svalů pracují pravidelně střídavě proti sobě a pohybu napomáhají také modifikované struktury vnější kostry. Na pohybu končetin a křídel hmyzu se může podílet i tzv. hydraulický tlak hemolymfy.

Svalové buňky umožňují rovněž larvám hmyzu rozmanité, přesné a vytrvalé pohyby. Např. housenky domestikovaných forem bource morušového (produkující přírodní hedvábí) se při vytváření zámotku otočí před vlastním kuklením uvnitř základu zámotku přibližně 70 000 krát v průběhu tří dnů, tj. v průměru 16 krát za minutu.

Přeměnou příčně pruhovaných svalových vláken vznikají u živočichů i **elektrické orgány** (např. parejnoka, paúhoře elektrického a sumce elektrického) složené ze specializovaných destiček (tzv. elektroplaxy).

13.6 Hladké svaly

HLADKÉ SVALY tvoří jen přibližně 3 % tělesné hmotnosti člověka. Jsou však aktivní složkou mnoha vnitřních orgánů a regulují průsvit cév (kromě kapilár, které nemají žádnou svalovinu).

Hladké svaly netvoří jednotnou skupinu a reagují kontrakcí na podněty mechanické, tepelné, humorální (hormony, neurotransmitery, CO₂) popř. i jiné.

BUŇKA HLADKÉHO SVALSTVA je malá (v porovnání s vláknem kosterního svalu), má vřetenovitý tvar a jediné

jádro přibližně uprostřed. Délka buňky hladkého svalu je 20 – 500 mikrometrů. S výjimkou některých malých svalů (neovladatelných vláčí – např. m. ciliaris) je možné hladkou svalovinu řady orgánů v dutině břišní označit za **SYNCYTIUM (soubuní)**, neboť jednotlivé buňky hladkého svalu jsou vzájemně propojeny kanálky (viz *spojovací komplexy buněk, kapitola I*) a také elektricky. Současně – podobně jako v srdci – existují v hladkých svalech orgánu dutiny břišní **pacemakerové buňky** se spontánní rytmicky se opakující aktivitou – díky ní dochází k pohybům orgánů a udržování tonusu hladkých svalů.

Při mikroskopickém pozorování buněk nepozorujeme v buňkách hladkých svalů příčné pruhování. Buňkám chybí myofibrily. **Tenká filamenta (F-AKTIN)** vycházejí paprscitě z relativně pevných bodů (dense body, denzní tělíska) z **aktininu**. Vláknata aktinu k sobě mají navázán **KALMODULIN** (strukturální obdoba troponinu C).

Mezi svazky paprsků tenkých filament jsou vložena filamenta silná – jistá forma myozinu (lehký myozinový řetězec, který se částečně liší od myozinu kosterního svalstva). Části myozinu musí být pro připojení k aktinu fosforylovány (obdoba „nabití“ myozinových hlavic ATP u příčně pruhovaných svalů).

Celá struktura pak tvoří v buňce vzájemně provázanou síť, která je propojena i s vlákny cytoskeletu.

Poměr aktinových a myozinových filament je v kosterních svalech přibližně 2:1, kdežto v hladkých svalech je tento poměr vyšší (přibližně až 16:1 ve prospěch aktinu).

Jsou popsány různé způsoby kontrakce hladké svalové buňky

- **způsob A**
 - buňka hladkého svalu přijme signál ke kontrakci
 - uvolněné Ca^{2+} ionty se naváží na kalmodulin (přenašeč Ca^{2+})
 - komplex Ca^{2+} –kalmodulin aktivuje do té doby neaktivní myozinovou kinázu
 - kináza otočí myozin do vhodné polohy, dojde k fosforylaci do té doby neaktivního myozinu (tím je umožněna vazba na aktin)
 - ukončení kontrakce opět spočívá na odčerpání iontů Ca^{2+}
- **způsob B**
 - V některých případech působí komplex Ca^{2+} –**kalmodulin** na regulační bílkovinu **CALDESMON** tenkého filamenta a posune ji mimo blokující pozici (caldesmon hraje obdobnou roli jako tropomyozin a troponiny v příčně pruhovaných svaích).
- **způsob C**
 - Byly zjištěny i případy, ve kterých přímo Ca^{2+} aktivuje myozin (nezávisle na počáteční fosforylaci).

Buňky hladkých svalů nemají T-tubuly a mají špatně rozvinuté sarkoplazmatické retikulum, které uvolňuje pouze část pro kontrakci potřebných iontů Ca^{2+} . Další ionty se do buňky hladkého svalu dostávají Ca^{2+} iontovými kanály z extracelulární tekutiny. Takový mechanismus je účinný v buňkách hladkých svalů – v buňkách kosterních svalů by byl neúčinný vzhledem k jejich mnohem vět-

ším rozměrům a požadavku na rychlejší kontrakce (v porovnání s hladkými svaly).

Nervová vlákna inervující hladké svaly vytvářejí mezi buňkami hladkého svalu složitě uspořádanou síť. Vlákna nejsou stejně silná v celém průběhu svalu. Na jednom axonu se předpokládá existence až 25 000 **VARIKOZITŮ** ("zduřenin") obsahujících neuromediátory.

Buňky hladké svaloviny jsou schopné se pasivně (tahem) prodlužovat, aniž by došlo k jejich výraznějšímu poškození (např. buňky dělohy až desetinásobné prodloužení).

13.6.1 Činnost hladkých svalů a jejich řízení

Buňky hladkých svalů jsou aktivovány ke kontrakci vegetativními neurony hormonálně a některé z nich mají schopnost autorytmicity.

A) Vyvolání kontrakce autonomními vegetativními nervy parasymptiku a symptiku

Z varikozitů je na zakončeních vláken postgangliových neuronů uvolňován acetylcholin, který vyvolává např. kontrakce svalstva střevní stěny. Ze sympatických zakončení je uvolňován noradrenalin (vyvolává např. kontrakce hladkého svalstva cév a relaxaci hladkého svalstva střevní stěny).

Akční potenciály procházející přes varikozity vyvolávají uvolňování neuromediátorů z váček varikozitů. Neuromediátory vyvolávají depolarizaci povrcho-

vé biomembrány hladkých svalů, což dále aktivizuje kontraktilní aparát buňky. Mezi buňkami hladkých svalů existují **TĚSNÁ SPOJENÍ** umožňující přímý přenos elektrických potenciálů z jedné buňky na okolní svalové buňky již bez nutnosti neurotransmiterů. Podnět ke kontrakci se tedy dále přenáší z jedné buňky hladkého svalstva na druhou nezávisle na inervaci.

B) Hormonální řízení hladkých svalů

Membrány hladkých svalů mohou také přímo reagovat na přítomnost fyziologicky aktivních látek (např. hormonů) v extracelulární tekutině, do které se tyto látky dostávají z krve. Hormony, které ovlivňují hladké svaly jsou např. serotonin, angiotenzin a estrogeny. Např. u hladkých svalů dělohy vyvolává estrogen kontrakce hladkých svalů a progesteron tlumí jejich aktivitu.

C) Autorytmicita hladkých svalů

Kromě těchto způsobů existují také buňky hladkých svalů se spontánní autorytmicitou (vzrušiče, buňky s pacemakerovou aktivitou, pacemaker cells), které spontánně spouštějí vlastní kontraktilní aparát. Podnět se rovněž šíří na okolní svalové buňky. Vzniká stahová vlna, která se pomalu šíří celým orgánem a postupně odezní.

13.6.2 Mechanismus kontrakce hladkých svalů

Základní mechanismy kontrakce (tj. "úder veslem") jsou shodné jako u příčně pruhovaných svalů, ale kontraktilní bíl-

koviny jsou ve větším kontaktu s cytoskeletem než je tomu u jiných svalů.

V hladkých svalech byly zjištěny obdobné bílkoviny jako ve svalech příčně pruhovaných (tzn. aktin, myozin). Ionty Ca^{2+} pronikají ke kontraktilním bílkovinám ze sarkoplazmatického retikula, které je v těsném kontaktu s povrchovou sarkolemou. Ionty Ca^{2+} se v hladkých svalech váží opět na regulační bílkoviny (např. **calmodulin, caldesmon**), tzn. nikoliv na troponin C. Calmodulin je však látka podobná strukturálně a funkčně troponinu.

Kontrakce hladkého svalstva jsou podstatně pomalejší než u svalstva příčně pruhovaného (maximální rychlost kontrakce je u hladkých svalů 20 krát až 20 000 krát pomalejší než u kosterních příčně pruhovaných svalů). Vzhledem k pomalosti kontrakcí je dosaženo hladkého tetanu již při frekvenci dráždění, která je i menší než 1 Hz.

13.7 Srdeční sval

SRDEČNÍ SVAL se podobá příčně pruhovanému a některými znaky i hladkému svalstvu. Buňky srdeční svaloviny jsou jednojaderné a dvoujaderné, rozvětvené, morfologicky i funkčně vzájemně propojené **interkalárními disky (nexy)**. Buňky vytvářejí vlákna, která jsou tvořena dlouhou řadou spojených buněk.

V interkalárních discích splývají povrchové membrány svalových vláken (desmozomy a facie adhaerens podobné desmozomům) nebo jsou k sobě přiloženy na vzdálenost až 3 nm (spoje typu "gap junctions", viz kapitola 1). Spoje umožňují přenos akčních potenciálů pří-

mo z jedné buňky na druhou. Srdeční sval (podobně jako kosterní) obsahuje myofibrily (tj. můžeme na něm vidět příčně pruhování, existují Z–linie apod.) a také sarkoplazmatické retikulum. Akční potenciál srdečního svalu však trvá přibližně stokrát déle než u kosterního svalu.

Některé buňky srdečního svalu mají současně schopnost vlastní autorytmicity a spojovací komplexy mezi buňkami umožňují šíření podráždění z jedné buňky na druhou (*viz kapitoly 5 a 1*).

Pro koncentrace iontů v srdečním svalu platí obdobný stav jako u svalů příčně pruhovaných. Koncentrace K^+ iontů uvnitř svalových buněk je až 30 krát vyšší než vně buňky. Naopak koncentrace Na^+ iontů je uvnitř buňky 5 – 10 krát menší než vně buňky. Ionty Ca^{2+} mají obdobný vliv jako v příčně pruhovaných svalech. Uvolňovány jsou ze sarkoplazmatického retikula, které ale není tak vyvinuté jako v příčně pruhovaných svalech.

Srdeční sval je v průběhu života v podstatě neunavitelný, je-li dostatečně zásobován živinami z krve a současně má zajištěn plynulý odvod metabolitů vlastním vyživovacím systémem cév (tzv. koronární tepny).

Buňky srdečního svalu využívají pro tvorbu ATP glukózu, ale také laktát, pyruvát a až 67 % využívané energie může pocházet z oxidace mastných kyselin. V průběhu diastoly dochází k tvorbě ATP z ADP. Při systole se z ATP uvolňuje energie a vzniká ADP.

Shrnující a kontrolní úlohy třinácté kapitoly:

1) Výrazný lokomoční pohyb je v nebezpečí typický pro: A) larvu sumky, B) dospělou sumku, D) dospělou araukárii, E) gaster, F) pankreas, G) žížalu, H) tygra, I) pětidenní mládě kura domácího, J) pětidenní mládě pěnkavy, K) pětidenní mládě králíka, L) pětidenní mládě zajíce, M) ruku člověka

Pozn.: případné sporné případy upřesněte vlastním komentářem

2) Uspořádejte pojmy, které mají vztah ke kosterním svalům, od nejmenší struktury po největší – v rámci jednoho svalu: A) monomerní forma aktinu, B) svalový snopeček, C) titin, D) myofibrila, E) myozin, F) sarkomera, G) svalová buňka, H) svalové bříško, I) svalové vlákno, J) sval

3) Z pojmů A až N vyberte potřebné pojmy a sestavte z nich reflexní obloky nepodmíněného obranného reflexu pravé paže: A) receptory bolesti palce, B) barevné světlo žárovky, C) oko, D) svalový tonus, E) eferentní nervové vlákno, F) aktivita těla neuronu před centrální rýhou, G) interneuron, H) aktivita těla neuronu míchy, I) kost pažní, J) výbuch, K) aferentní nervové vlákno, L) kontrakce svalových vláken, M) strnulost, N) aktivita mozečku

4) Porovnejte práci svalu v aerobních a anaerobních podmínkách na příkladech změněných metabolických drah. Uveďte nejméně tři rozdíly.

5) Přerovnejte údaje v pravém sloupci tabulky tak, aby na jednom řádku tabulky byly pojmy, které k sobě logicky

patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

pohyb zajišťuje(i)	živočich, orgán nebo buňka
A) jiné – než v pravém sloupci uvedené – buněčné struktury nebo abiotické faktory	1) ježovka
B) panožky	2) žaludek
C) jeden bičík	3) krásnoočko
D) více bičíků	4) jazyk
E) hladké svaly	5) buňka epitelu průdušnice
F) kosterní svaly	6) makrofág
G) brvy	7) erytrocyt
H) řasinky	8) savčí spermie
I) ambulakrální panožky	9) žebernatka

6) Uspořádejte procesy týkající se kosterního svalu lidského těla v takovém pořadí, v jakém probíhají při spouštění kontrakce sarkomery – od okamžiku, ve kterém axon motoneuronu míchy přivádí akční potenciály (informace pro stah) na povrch svalového vlákna:

A) informace se šíří po sarkolemě, B) dojde k odpojení ADP a P_i a připojení ATP, C) jsou odblokována vazebná místa pro myozinové hlavice, D) do synaptické štěrbině se vylévá acetylcholin, E) ze sarkoplazmatického retikula se vylévají Ca^{2+} , F) T-tubuly převádějí informace do nitra svalové buňky, G) hlavice myozinu se odpojují od aktinu a opakují pohyb, H) otvírají se iontové kanály v postsynaptické membráně, I) myozinové hlavice se připojují na slabé filamentum a pootočí se, J) Ca^{2+} aktivizuje kontraktilní bílkoviny v zakončeních motoneuronů, K) Ca^{2+} se navazují na troponin–C

7) Proč při úmrtí člověka nastává rigor mortis? Proč rigor mortis po určité době odezní?

8) Jakým způsobem reaguje sarkomera na snižování koncentrace Ca^{2+} v prostoru mezi aktinem a myozinem? Jaký může být důvod křeče v dolní končetině? Z jakých důvodů je svalová křeč nebezpečnější pro plavce ve vodě (při porovnání s osobou na souši)?

9) Uveďte nejméně tři vzájemné rozdíly mezi kosterní svalovou tkání, srdeční a hladkou svalovou tkání.

10) Do pravého sloupce tabulky doplňte jedno ze tří písmen: **H** – „hladká“, **K** – „kosterní“, **S** – „srdeční“ tak, aby na jednom řádku tabulky byly pojmy, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

část těla člověka	typ svalové tkáně
musculus biceps brachii	
přední část střeva	
přední část jícnu	
napřimovač chlupu	
bránice	
vnitřní svěrač konečníku	
zdvíhač řitní	
svaly střevních klků	
svalovina uvnitř plic – v okolí průdušek a průdušinek	

14

Neurofyziologické principy chování, paměť a učení

Přehled klíčových částí kapitoly:

14.1 Chování

14.2 Motivace

14.3 Biorytmy

14.4 Reflexy

- ❖ 14.4.1 Reflexní oblouk
- ❖ 14.4.2 Rozdělení reflexů

14.5 Vrozené formy chování

- ❖ 14.5.1 Nepodmíněné reflexy
- ❖ 14.5.2 Instinkty a instinktivní chování
- ❖ 14.5.3 Drivy
- ❖ 14.5.4 Emoce
- ❖ 14.5.5 Řízení instinktivního a emocionálního chování

14.6 Duše a tělo

14.7 Bdění a spánek

14.8 Paměť

14.9 Získané formy chování

- ❖ 14.9.1 Učení
- ❖ 14.9.2 Učení a chování, formy učení

14.10 Vyšší nervové funkce

Klíčové pojmy kapitoly:

- chování
- biologická motivace
- motivační cyklus
- fyziologické potřeby organismu
- potřeby psychické
- motivace
- biorytmy
- cirkadiánní rytmus
- reflexy
- reflexní oblouk
- reflexy monosynaptické
- reflexy polysynaptické
- obranný reflex
- reflexy centrální a extracentrální
- reflexy somatické a autonomní
- vrozené formy chování
- reflexy podmíněné a nepodmíněné
- instinkty
- drivy
- emoce
- vědomí
- spánek
- klidová fáze spánku
- paradoxní fáze spánku
- elektroencefalografie
- paměť
- zkušenostní paměť
- paměť pojmová a slovní
- paměťový vzorec
- paměť okamžitá
- paměť krátkodobá a dlouhodobá
- dočasné a trvalé funkční spojení v CNS
- získané formy chování
- vtištění (imprinting)
- učení
- typ
- vtištění

- habituace
- senzitivace
- učení pokusem a chybou
- podmíněný reflex
- pozitivní a negativní podmiňování
- dynamický stereotyp
- operativní podmiňování
- usuzování
- učení napodobováním
- senzomotorické učení člověka
- zásady efektivního učení
- únava
- drogy a aktivita jedince
- nižší nervové funkce
- vyšší nervové funkce
- řeč
- druhá signální soustava
- význam poznatků z oborů fyziologie živočichů a fyziologie člověka

14.1 Chování

CHOVÁNÍM rozumíme všechny pozorovatelné a často specifické aktivity a projevy organismů při jejich interakci s biotickými a abiotickými faktory životního prostředí. **Chování z fyziologického pohledu chápeme jako celkový výsledek somatické a vegetativní aktivity tělních struktur a celého organismu živočicha.**

Chování zahrnuje úroveň jedince (např. adaptace na prostředí, aktivity související s udržováním homeostázy) **a úroveň sociální (u člověka společenskou)**, tzn. chování jedince při vzájemných interakcích s jinými jedinci určité skupiny (společnosti).

Chování určují možnosti řídicích systémů organismu (viz kapitola 8) a jejich aktivita. Informace využívané

a zpracovávané při určitém chování jsou **vnitřní (vrozené, zděděné) a vnější**, přicházející z receptorů a smyslových orgánů. Centrální nervový systém při zpracování informací využívá tzv. **FUNKČNÍ STAVEBNICOVÝ PRINCIP** („stromovou strukturu podprogramů či vzájemně provázaných procedur), což znamená, že nervový systém nepracuje pouze s jednotlivými vzruchy a nesestavuje je v příkaz až v případě potřeby, ale využívá celé řetězce funkčních stavebních prvků, kterými jsou opakující se, různě komplikované sledy akčních potenciálů. Nervové informace probíhají po vytvořených (existujících) nervových drahách a spojeních, které jsou při častém spouštění (užívání) stále zdokonalované, např. novými synapsemi. Řídicím systémem organismu tak často stačí i "nepatrný impulz" pro spuštění i značně komplikovaných reakcí. Celková složitost nervových struktur umožňuje v podstatě neomezené množství různých kombinací těchto v nervovém systému připravených (do jisté míry hotových) a připravovaných nervových drah a sledů akčních potenciálů (*viz také dynamický stereotyp, dále v této kapitole*). Důležitou integrující funkcí pro tyto procesy mají neurony a struktury mozkové kůry, limbického systému, hypothalamu a na jiných místech v CNS (*viz kapitola 11*).

V průběhu života jedince nejsou existující hotové programy v CNS jen pasivně spouštěny. Při každém opakovaném spuštění určitého pohybu (reakce i chování) dochází pod vlivem nových podnětů automaticky k **OPTIMALIZACI ČINNOSTI** nervové i humorální soustavy. **Chování a zejména opakované**

chování živočicha je tak efektivnější, rychlejší a současně úspornější.

Chování zvířat studují vědy **ETOLOGIE** (tj. biologická věda o chování zvířat) a **PSYCHOLOGIE ZVÍŘAT**. Etologie popisuje (mimo jiné) konkrétní projevy chování živočichů (např. potravní chování, sexuální chování, sociální chování, péči o mláďata, hru apod.).

K zakladatelům etologie patří **Rakušan Konrad LORENZ**, **Holand'an Nikolas TINBERGEN** a **Němec Karl von FRISCH**.

Metody zkoumání fyziologické podstaty chování nejsou snadné. V praxi se uplatňuje zejména:

- pozorování živých organismů
- analýza struktury těla mrtvých živočichů (pitva)
- experiment (např. dráždění určité části těla při znecitlivění na dekapitovaném živočichovi apod.)
- využití mikroelektroniky (např. umístění mikroelektrod nebo miniaturního vysílače na živočicha)
- výzkum reflexů zvířat a lidí
- kombinace různých metod

CHOVÁNÍ ŽIVOČICHŮ je značně mnohotvárné, rozmanité i komplikované. Často jen obtížně analyzujeme, která jeho složka je jednoznačně vrozená a která naučená. V řadě případů rovněž obtížně analyzujeme přesný význam určitého chování a všechny podněty, které určité chování vyvolávají.

Následující třídění motivů, potřeb, forem učení a chování je třeba chápat volně.

14.2 Motivace

MOTIVACE (z latinského *movere* – hýbati, pohybovati) považujeme za souhrn podnětů, které jedince stimulují, podněcují k činnosti nebo naopak i tlumí, aby určité činnosti nekonal. Základem motivace je tedy pohnutka (z angl. *drive*), např. hlad nebo sex.

Pojem **BIOLOGICKÁ MOTIVACE** vyjadřuje a zahrnuje nejen **potřebu organismu (aktivizující podnět činnosti)**, ale **současně i procesy spojené s vyhledáním a spuštěním programu** v podobě sledu akčních potenciálů v CNS a v návaznosti na AP i uvolnění hormonů, tj. **zahrnuje podněty i komplexní fyziologické procesy v organismu, které celý organismus usměrňují k dosažení cíle a k uspokojení potřeby.**

POTŘEBY ŽIVOČICHŮ jsou **biologické, fyziologické**, např. odpovídající faktory prostředí – viz kapitola 7, kyslík, potrava, voda, mikce, spánek, odpočinek, sexuální potřeba (*sexuální chování člověka* – viz např. 9.8.2), pocit bezpečí. Zejména u člověka hrají velkou roli i **psychologické (psychické) a sociální potřeby**, např. úspěch, citová účast, verbální a neverbální komunikace, hra, uznání, učení, splnění životního cíle apod. Potřeby jsou dány fyzickým a psychickým stavem organismu, ale současně mají zpravidla úzký vztah k něčemu objektivně existujícímu (tj. např. potrava, voda, jiný jedinec, určitá konkrétní činnost). Psychické procesy člověka ovlivňují fyziologické po-

třeby a opačně, neboť uspokojování psychických potřeb může být fyziologickým strádáním (např. hladověním) značně narušeno. Pořadí uspokojování potřeb je u zdravých lidí pod kontrolou CNS (zejména mozkové kůry). Přitom fyziologická a psychická složka chování musí být v dynamické rovnováze.

K určitému chování je tedy živočich i člověk **MOTIVOVÁN**. Motivací dojde ke změně chování v závislosti na stavu uvnitř organismu. Motivací může být např. potrava, určitá činnost, pocit ohrožení, bolest, pozitivní či negativní vztah k jinému jedinci apod. Všechny motivy a podněty pro danou činnost však nejsou vždy zřejmé (např. vliv uvolňovaných hormonů, psychiky apod.).

Vazba mezi potřebou, motivem a chováním je u živočichů velice těsná a podněty působící na živočicha se zpravidla bezprostředně projeví (např. charakteristickým chováním, které může mít pro jiné jedince i komunikační význam). U člověka se mohou významně uplatňovat inhibice a psychické vlivy (regulace), omezující zřetelné vnější projevy motivací.

Jako **MOTIVAČNÍ CYKLUS** označujeme sled reakcí probíhajících uvnitř organismu, které se navenek projevují určitým chováním. **Motivační cyklus začíná vznikem a pocíťováním potřeby, pokračuje komplexem aktivit živočicha (tj. snahou, tendencí dosáhnout určitý cíl) a končí zpravidla uspokojením z dosažení cíle.** Po ukončení jednoho motivačního cyklu je obvykle bezprostředně pocíťována nová potřeba a začíná jiný motivační cyklus (např. u zvířat po nasycení vznikne potřeba spánku, u mláďat potřeba hry apod.).

Motivace souvisejí zejména s centry (systémy) odměny a trestu v limbickém systému (viz kapitola 11), s oslabením dynamické homeostatické rovnováhy (viz kapitoly 6 a 4), s kolísáním hladiny hormonů (např. pohlavních) v těle (viz kapitola 9) aj.

14.3 Biorytmy

BIORYTMY (biologické rytmy) jsou opakující se děje a změny ve funkcích živých organismů a opakující se změny v chování organismů, které souvisejí se střídáním dne a noci, se střídáním ročních období apod. Existují geny (**clock genes**) produkující do cytoplazmy – v závislosti na denní době – specifické látky (**clock proteins**). Přítomnost těchto látek úzce souvisí s metabolickými změnami v buňkách i s aktivitou organismu

Denní rytmus nazýváme také **CIRKADIÁNNÍM RYTMEM** (circa=asi, okolo, za), který odpovídá době 24 hodin. Cirkadiánní rytmy jsou vrozené, ale jejich délka se může prodlužovat i zkracovat (např. živočich umístěný trvale do tmy si udržuje cirkadiánní rytmus, ale jeho délka může být kratší i delší než 24 hodin). U člověka se vyvíjejí a formují cirkadiánní rytmy asi 15 týdnů po narození a teprve přibližně od 20. týdne jsou obvykle synchronizovány s rytmem rodičů.

S biorytmy se můžeme setkat na všech organizačních úrovních. Týkají se celého živočicha včetně činnosti orgánů i buněk, produkce hormonů apod.

Obecně mohou být biorytmy kratší i delší než 24 hodin.

ULTRADIÁNNÍ RYTMY jsou biorytmy kratší než den. Někteří mořští živočichové se řídí přílivem a odlivem (tzv. **CIRKATIDÁLNÍ RYTMUS**) s periodicitou přibližně 12,5 hodin (např. skalnaté pobřeží jižní Anglie 12 h 25 min).

Biorytmy delší než den jsou např. **CIRKALUNÁRNÍ** (lunární) **RYTMY** ovlivňované měsícem a trvající 29,5 dne.

V rámci tzv. **CIRDANNUÁLNÍHO RYTMU (ROČNÍ RYTMUS)** probíhá např. říje jelenů, svlékání kůže u některých plazů, pelichání ptáků, línání savčí srsti, tah ptáků, hibernace, estivace (viz také kapitola 4) apod. Z fyziologického pohledu jsou velmi zajímavé biochemické procesy, např. příprava medvědů na hibernaci a spotřeba energie v jejím průběhu nebo pelichání ptáků (tučňáci a jiní ptáci, kteří mají v době pelichání omezený příjem potravy – využívají pro tvorbu nového peří aminokyselin získaných štěpením některých bílkovin svalových buněk) atp.

BIORYTMY jsou geneticky zakódovány, což např. způsobuje, že tažní ptáci odlétají mnohem dříve než jsou klimatické podmínky a podmínky pro získání potravy opravdu nepříznivé (např. kukačka odlétá z našich lesů již v srpnu). Biorytmy jsou řízeny z určitých jader hypothalamu i z dalších oblastí mozku (viz kapitola 11).

V některých případech bývají rozlišovány kromě **EXOGENNÍCH** také **ENDOGENNÍ BIORYTMY**. Mezi **ENDOGENNÍ BIORYTMY** řadíme pravidelný rytmus dýchání a srdeční činnosti, pravidelně se opakující nervovou aktivitu apod.

14.4 Reflexy

REFLEX je ve fyziologii zpravidla chápán jako zákonitá odpověď organismu na podnět (komplex podnětů) z vnějšího nebo vnitřního prostředí zprostředkovaná nervovou drahou. **Reflexy probíhající vždy po drahách reflexního oblouku je možné považovat za funkční jednotky nervové soustavy.** Pojem reflex používal již R. Descartes (1596 – 1650). Do fyziologie ho zavedl moderní definicí J. Procházka 1784. Reflexní teorii o vytváření nových reflexů učením rozpracovali I. P. Pavlov, Ch. S. Sherington (1861 – 1954) a další autoři.

REFLEXY JSOU STEREOTYPNÍ, tj. určitý podnět vzbuzuje určitou a do značné míry stereotypní odpověď.

14.4.1 Reflexní oblouk

Reflexy probíhají po drahách **REFLEXNÍHO OBLOUKU**. Součástí jednoduchého reflexního oblouku je:

- receptor (čidlo)
- dostředivá (aferentní) dráha tvořená senzitivním neuronem
- řídicí a integrační ústředí (=integrační centrum, kterým může být jediný neuron nebo až velmi složitá struktura – síť neuronů CNS) s jednou nebo až mnoha synapsemi
- odstředivá (eferentní) dráha, např. motorické vlákno motoneuronu
- výkonný orgán (efektor) – sval

Receptory reagují na podněty z vnějšího a z vnitřního prostředí. Informace o podráždění jsou z nich převá-

děny aferentními nervovými drahami do centrálního nervového systému, který informace zpracovává (viz kapitola 11). Eferentní dráha pak přivádí informace z centra k výkonnému orgánu (např. ke svalu).

V reflexním oblouku dochází k určitému časovému zpoždění (tzv. synaptické zpoždění) při zpracování informací v CNS. Toto zpoždění je tím větší, čím více synapsí je součástí reflexního oblouku.

14.4.2 Rozdělení reflexů

Reflexy rozdělujeme podle různých hledisek. V následujícím přehledu uvádíme hlavní používaná členění reflexů.

A) Reflexy monosynaptické a polysynaptické

Podle počtu synapsí (počtu neuronů) v reflexním oblouku rozlišujeme **REFLEXY MONOSYNAPTICKÉ, BISYNAPTICKÉ** a **POLYSYNAPTICKÉ**.

MONOSYNAPTICKÉ REFLEXY mají nejjednodušší reflexní oblouk s jednou centrální synapsí (např. patelární reflex). V případě patelárního reflexu dojde klepnutím (např. kladívkem) ke krátkému protažení patelární šlachy, která jde přes koleno a připojuje stehenní sval ke kosti holenní. Vlivem klepnutí pod kolenem (patelou, česčkou) dojde u zdravých osob ke krátkému mimovolnému natažení nohy v koleně. K monosynaptickým reflexům patří také napínací reflexy, které zajišťují při určité aktivitě odpovídající vzpřímenou polohu (postoj) a rovnováhu.

Vzhledem k jediné zúčastněné synapsi jsou velmi rychlé.

POLYSYNAPTICKÉ REFLEXY

jsou přepojovány ve více než jedné synapsi. Součástí reflexního oblouku mezi aferentním a eferentním neuronem je jeden nebo více interneuronů. Nejjednodušší polysynaptické reflexy jsou bisynaptické – probíhají po strukturách tří neuronů (senzitivní – aferentní neuron, interneuron, eferentní – motorický neuron), např. **OBRANNÉ (ODTAHUJÍCÍ) REFLEXY**. Tyto reflexy lze vybavit bolestivým podnětem (poškozujícím podnětem = nocicepčním podnětem), působícím na svaly, kůži nebo podkožní tkáň. Vlivem působení bolestivého podnětu dojde ke stahu flexorů a útlumu extenzorů (flexor = ohybač, extenzor = natahovač). **FLEXOROVÝ OBRANNÝ REFLEX** je vyvoláván bolestivým podnětem (např. spálení, šlápnutí na hřebík apod.). Při obranném reflexu dochází k relativně jednoduchým pohybům příčně pruhovaných svalů, které jsou řízeny přímo z míchy (do jisté míry uzavřenými víceneuronovými nervovými drahami), např. dotkne-li se horkého předmětu a je třeba rychlého ucuknutí ruky. Základ nejjednoduššího reflexního oblouku může tvořit pouze aferentní vlákno typu Ia ze svalového vřeténka, které končí přímo na alfa-motoneuronu, jehož eferentní vlákno směřuje do svalů. Informace o kontaktu s horkým předmětem je vyslána také do mozku, ale reflexní oblouk na úrovni míchy zajišťuje v podobných případech o několik tisícín sekundy rychlejší reakci. Rychlejší reakce snižuje rozsah poškození tkání. Polysynaptické reflexy vyvolávají ve svalech vždy tetanickou svalovou kontrakci (viz kapitola 13).

Neurony jsou v reflexním oblouku polysynaptické nervové dráhy propojeny v sérii za sebou, ale na určitou část oblouku může paralelně působit více jiných "samostatných" i monosynaptických reflexních oblouků (např. i při ovlivňování aktivity motoneuronů).

Shrneme-li uvedené, lze říci, že eferentní dráhy převádějící informace o reflexním pohybu se v míše rozvětvují a vedou informace v několika základních funkčních směrech:

- přímo k motoneuronům míchy zajišťujícím např. kontrakci extenzoru
- k motoneuronům souvisejících flexorů, čímž dojde k potlačení tonusu antagonistických svalů
- k interneuronům a dále motoneuronům zajišťujícím součinnost synergických svalů
- k interneuronům vysílajícím informace o pohybu do mozku

Synapse účastníci se přímo určitého reflexního oblouku tedy tvoří pouze nepatrnou část synapsí zúčastněných neuronů (na motoneuronech bývá vytvořeno 5 – 6 tisíc synapsí), přes které mohou být i reflexy např. vědomě ovlivňovány. **Reflexy tedy probíhají sice spontánně, ale současně jsou pod velmi účinnou kontrolou CNS.**

B) Reflexy centrální a extracentrální

Podle centra řízení rozlišujeme **REFLEXY CENTRÁLNÍ (míšní a mozkové)** a **EXTRACENTRÁLNÍ**.

CENTRÁLNÍ REFLEXY (u savců a člověka neznáme extracentrální reflexy) probíhají nejčastěji na úrovni míchy a je možné je dále dělit např. podle místa působení podnětů a receptorů, ze kterých vychází aferentní dráha reflexního oblouku, na **PROPRIORECEPTIVNÍ REFLEXY** (vlastní, propriorecepční, napínací reflexy) a **EXTERORECEPTIVNÍ REFLEXY**.

a) Proprioreceptivní reflexy

Tyto reflexy se uplatňují např. při ovládání délky a napětí svalů. **Podněty k nim vycházejí přímo z receptorů svalů samotných** (svalová vřeténka, šlachová tělíska) a základní reflexní oblouk může být i monosynaptický (*viz již uvedený patelární reflex, napínací reflex čtyřhlavého stehenního svalu*). Reflexní oblouk v těchto případech začíná a (po projití míchou) **končí ve stejném svalu.**

b) Exteroreceptivní reflexy

Aferentní dráhy pro exteroreceptivní reflexy (flexorový obranný reflex, reflex sací a polykací) vycházejí zejména z mechanoreceptorů v kůži a receptorů bolesti. Reflexy jsou spouštěny podněty z vnějšího prostředí. Exteroreceptivní reflexy jsou polysynaptické a podněty k aktivitě výkonných orgánů vycházejí z více míšních segmentů. **Re-**

flexní oblouk často začíná v jednom orgánu a končí v jiném.

Rozlišovány jsou i **interoreceptorické reflexy**. Součástí jejich reflexního oblouku jsou interoreceptory atp.

REFLEXY EXTRACENTRÁLNÍ existují zejména u bezobratlých živočichů. Rozlišujeme extracentrální **reflexy axonové nebo gangliové – uzlinové** (tzn. součástí základního reflexního oblouku není neuron CNS, ale např. neuron ganglia).

C) Reflexy somatické (tělové) a autonomní (vegetativní)

Podle efektoru rozlišujeme **REFLEXY SOMATICKÉ** (tělesné) – součástí reflexního oblouku jsou kosterní svaly a **REFLEXY AUTONOMNÍ (viscerální, útrobní)** – součástí reflexního oblouku jsou hladké svaly, srdeční sval nebo žlázy.

Mezi reflexy somatické patří např. také **REGULACE VZPŘÍMENÉ POLOHY (POSTOJE)** těla člověka. Postoj je regulován nervovými drahami automaticky pod vlivem zpracování informací z kožních receptorů, pohybového aparátu, vestibulárního systému, zrakového systému i proprioreceptorů. Přitom jednotlivé skupiny svalů pracují koordinovaně a v případě potřeby dochází k posílení stahu synergických svalových skupin (působí stejným směrem) a uvolňování antagonistických svalových skupin.

Postojové reflexy rozlišujeme posturální (udržují svalový tonus) a **vzpřimovací** (umožňují návrat do kli-

dového stavu). Posturální reflexy zajišťují odpovídající polohu těla a hlavy (zejména očí) v prostoru podle širokého spektra impulzů, které přicházejí z receptorů a čidel (*viz kapitola 12*).

Ve speciálních případech hovoříme např. o statokinetických reflexech (např. při skocích z můstku) aj.

Autonomní reflexy se uplatňují při řízení vnitřních orgánů.

D) Reflexy podmíněné (získané) a nepodmíněné (vrozené)

Reflexy související s učením dělíme podle podmínek vzniku a pevnosti spojení na **REFLEXY PODMÍNĚNÉ** (získané, naučené) a **REFLEXY NEPODMÍNĚNÉ** (vrozené).

Všechny reflexy jsou kontrolovány (popř. regulovány) mozkiem. Bez této kontroly je jejich průběh často nepřiměřený podnětům, které je vyvolaly. Rozhodujícím způsobem se na kontrole podílí neokortex, který nejen zpracovává informace z receptorů, ale také vyhodnocuje následky předcházejících reakcí, využívá paměť apod. Reflexní činnost tak může být v případě potřeby u zdravých jedinců potlačena centrální inhibicí z vyšších oddílů CNS.

14.5 Vrozené formy chování

14.5.1 Nepodmíněné reflexy

NEPODMÍNĚNÉ REFLEXY jsou vrozené formy chování, tzn. jsou v podstatě stejné u všech jedinců téhož druhu. Pro jejich správný průběh není třeba nácviku, tj. nepodmiňuje je učení. **Reflexy podmíněné (získané) naopak vyžadují nácvik (tj. podmiňování).**

NEPODMÍNĚNÉ REFLEXY jsou nutné pro zachování života (např. potravní reflex, dýchací reflex, obranné reflexy apod.) a mají stereotypní charakter. Již i novorozenec má systém nepodmíněných reflexů, které mu umožňují přežití (např. pláč, sací reflex, uchopovací reflex). Reakce živočichů při nepodmíněných reflexech vyplývají z pevně vytvořených a geneticky určených reflexních oblouků. **Předpokládáme, že v průběhu ontogeneze existuje mechanismus biochemického rozpoznávání jednotlivých neuronů reflexního oblouku, což umožní správné funkční spojení odpovídajících neuronů nervového systému.** Tímto spojováním se vytvářejí základní funkční okruhy neuronů, které se formují v průběhu ontogeneze.

14.5.2 Instinkty a instinktivní chování

Jako **INSTINKTY** většinou označujeme vrozené programy nervové činnosti (zjednodušeně je možné říci, že jde o geneticky zakódované systémy nepodmíněných reflexů) spouštějící se při určitých,

tzv. **KLÍČOVÝCH PODNĚTECH**, stimulech, kterými mohou být např. fyzikální podněty, chemické podněty, kontakt s nepřítelem. Rada instinktů potřebuje i vnitřní klíčové podněty (např. pocit strachu, určitou hladinu fyziologicky aktivních látek apod.). **Instinkty mohou být např. potravní, obranné, pohlavní, rodičovské aj.** Jsou jen velmi málo modifikovatelné zkušeností jedince.

Tzv. **homeostatické instinkty** velice úzce souvisejí se změnami homeostatických hodnot (např. souvisejí se změnami hladiny glukózy v tělních tekutinách). Změny homeostázy se navenek rovněž projevují změnami chování. Specifickou aktivitou živočicha a aktivizací regulačních mechanismů organismu zpravidla dojde k návratu změněných fyziologických hodnot do klidového stavu.

Instinkty existují v téměř shodné formě u všech jedinců téhož druhu. Často se jedná o celý řetězec reakcí spouštěných klíčovým podnětem, přičemž každá další část řetězce reakcí musí být spuštěna dalším novým podnětem. Obzvláště vyvinutý komplex instinktů mají bezobratlí živočichové. Např. včela vyhledává květ zejména podle barvy a tvaru (zraková informace je prvním klíčovým podnětem). Před dosednutím na květ přistupuje druhý klíčový podnět, kterým je vůně květu. Třetím klíčovým podnětem je mechanický a chemický kontakt s nektarem květu. Jestliže např. papírová atrapa květu nevoní, včela na ni zpravidla neusedá (tj. činnost nepokračuje) a nalétává na jiný květ. Pořadí jednotlivých klíčových podnětů a úkonů musí být dodrženo. Po-

dobně pavouk je schopný vystavět celou síť, ale není schopen ji "jen" opravit. Samečci australských ptáků tabonů pečují o svá hnízda i v případě, že jim z nich odebereme vejce apod. U obratlovců obecně existují zděděné instinktivní reakce, které můžeme pozorovat a naopak u řady bezobratlých živočichů (např. u hmyzu) můžeme vytvářet učením jednoduché podmíněné reflexy.

Instinkty mohou být vázány na učení, motorické programy nebo podmíněné reflexní reakce. Např. řada ptáků má instinkt tahu, ale k přesnému provedení tohoto instinktu nesmí mít omezenou schopnost létat.

14.5.3 Drivy

DRIVY jsou rovněž vrozené programy, ale již ve větší míře modifikovatelné zkušeností. U každého jedince se mohou lišit v závislosti na individuálních životních zkušenostech.

Drivy mohou být **vegetativní**, kdy je cílem aktivity organismu získání potravy nebo vody. Dále můžeme rozlišit **drivy v ohrožení**, např. strach, vztek. Tyto drivy úzce souvisejí s emocemi a jsou důležité pro přežití organismu. Živočich se snaží uniknout z ohrožení nebo se ohrožení zbavit silou.

Značně komplikované jsou také **drivy reprodukční nebo sexuální**, které souvisejí s **pohlavním a sexuálním chováním**, péčí o potomstvo. V průběhu vývoje se u obratlovců snižuje vliv pouze hormonálních regulací a zvyšuje se vliv smyslových podnětů a CNS (mozkové

kůry). Drivy (např. reprodukční) mají rovněž silnou emocionální stránku.

Vzhledem k tomu, že drivy jsou vrozené a současně modifikovatelné zkušeností je možné např. účinně ovlivňovat organismus tak, aby došlo k maximálnímu využití jeho schopností.

14.5.4 Emoce

EMOCE jsou subjektivní prožitky, tj. citové procesy, citové stavy, city. K emocím patří i emoční stavy (nálady). V případě nálad je spuštění a průběh reakcí zdržován (i více hodin) a je pravděpodobné, že bude vyvolána emoce. Emoce vystupují bez zásahu vědomí. Mezi emoční stavy řadíme subjektivně pocíťované specifické intenzivní pocity (např. strach, nadšení, žal, překvapení, hněv, štěstí, radost, smutek, zlost, vztek, láska).

Emoce mohou vést člověka k určité činnosti, mohou být mobilizující (zlost), demobilizující (smutek) aj. Jsou tedy i hybnými činiteli a je možné je řadit i k motivacím.

U emocí člověka rozlišujeme:

- **SLOŽKU PSYCHICKOU**, příjemné (radost, láska), nepříjemné (strach, hněv)
- **SLOŽKU FYZIOLOGICKOU**, tj. nespecifické zvýšení aktivity organismu v oblasti somatické i vegetativní, tzv. vzrušení – zvýšená bdělost a ostražitost
 - **změny vegetativní** (např. pocení, červenání, změny srdeční frekvence, ...)

- **změny somatické** (např. zvýšení svalového tonu, choulení, ...)

EMOCE se navenek projevují také činností mimickou (výraz obličeje) a pantomimickou (celkový motorický projev organismu, např. gestikulace, postoj, pohyby, včetně mimiky). **POCITY člověka jsou většinou směsicí emocí.**

14.5.5 Řízení instinktivního a emocionálního chování

Instinktivní a emocionální chování je pod kontrolou koncového mozku. Centra řízení instinktivního a emocionálního chování najdeme u savců v limbickém systému (např. **CENTRUM AGRESIVITY** a centra tlumení agresivity v amygdale).

Autostimulací hypothalamu a limbického systému je možné dospět k zajímavým výsledkům. Bylo zjištěno, že existuje **SYSTÉM ODMĚNY** a **SYSTÉM TRESTU**, kdy např. při dráždění centra odměny, krysa opakovaně mačká páčku a nepřijímá potravu až i do úplného vyčerpání (viz kapitola 11).

14.6 Duše a tělo

Od nepaměti se lidé snaží popsat a vysvětlit podstatu života.

Již staří pisatelé bible vysvětlují, že duší míní život sám.

Názory a představy jednotlivých lidí se však velice různily a nadále různí. Je možné se setkat s mnoha nejrozličnějšími názory a až i extrémními teoriemi (např.

že jen duševní svět je reálný a svět kolem nás je jen iluzí, že náš mozek je dopředu někým nebo něčím "naprogramován" a k čemusi předurčen nebo, že jsme schopni všechno pochopit jen na principu hmoty).

Oprostíme-li se od různých filozofických teorií je možné konstatovat, že mozek existuje jako hmotný orgán a psychika je projevem jeho činnosti. Současně mezi tělesnými a duševními funkcemi panuje vzájemná souhra a závislost a každé poškození nervového systému (i částí těla) má nebo může mít pro organismus kritické následky (včetně nevratných změn duševní činnosti).

14.7 Bdění a spánek

A) Vědomí

Pojem vědomí označuje:

- **stav vědomí ve smyslu bdělého stavu** – bdění (= vigilita, může mít několik úrovní, např. relaxované bdění, aktivní bdění aj.)
- **vědomí sebe samého** (tj. vědomá, uvědomělá činnost ve smyslu „já“, ze všech živočichů pouze člověk je při pohledu do zrcadla schopen říci „já“ a uvědomovat si sám sebe; zvířata vidí „cizí bytost“)

Jednoznačnou definici vědomí však není možné vyslovit, neboť existují různé formy vědomí.

Vědomí je výsledkem činnosti organizovaného systému neuronů CNS člověka. Vědomí výrazně ovlivňuje retikulární formace (viz kapitola 11).

Vědomí je fyziologicky vyraženo při spánku.

B) Spánek

SPÁNEK je významný fyziologický stav, který je nutný a nepostradatelný pro regeneraci organismu (lze jej přirovnat jakoby k natažení pera hodin). Při spánku se regenerují fyziologické i psychické funkce. Zpravidla tím více, čím je pravidelnější střídání spánku a bdění.

I ve spánku zůstávají aktivní centra účastníci se učení – z tohoto důvodu se předpokládá, že spánek se může podílet i na upevňování paměťových stop a celkovém učení, ale proč vlastně spíme a proč je způsob našeho spánku odlišný od řady ostatních živočichů – zůstává zatím neobjasněno.

Rozlišujeme klidovou a paradoxní fázi spánku, které se v průběhu noci střídají:

1) klidová fáze spánku

Při této fázi probíhá **POMALÝ SPÁNEK (NREM** – non rapid eye movement, telencephalický, synchronní spánek, spánek pomalých vln – SWS). Pomalý spánek má přibližně čtyři stádia a je i navenek charakteristický tím, že se nepohybují oči pod očními víčky. Při tomto spánku dochází k útlumu neuronů kůry koncového mozku. NREM spánek nastává 4x – 5x za noc.

2) paradoxní fáze spánku

Ve fázi paradoxní probíhá **rychlý spánek (REM** – rapid eye movement, aktivní spánek, rhombencephalický spánek, desynchronizovaný). Název je odvo-

zen ze skutečnosti, že při této fázi spánku dochází k rychlým pohybům očí pod očními víčky.

REM spánek tvoří u novorozenců asi 80 % celého spánku. U dospělých lidí pak již jen přibližně 25 % celkové doby spánku. Spánek REM trvá vždy 5 – 20 minut a opakuje se přibližně po 90 minutách spánku.

Ve fázi REM se většinou zdají **SNY**, ale i v NREM spánku je mozek psychicky aktivní. Ze všech snů, které se nám zdají v průběhu noci, si pamatujeme jen takové, při nichž se probudíme do pěti minut po REM-periodě nebo si pamatujeme poslední sen před probuzením. Přitom je známé, že večer po usnutí se nám zdají sny mající vztah ke skutečnosti a že více k ránu přibývá ve snech nereálných situací. Psychika člověka sny potřebuje. Spánek bez snů vede během několika dnů k naprosté vyčerpanosti s vidinami (halucinacemi) i během dne.

V období rychlého paradoxního spánku se výrazně aktivují receptory. V tomto smyslu je rychlý spánek "strážce", který brání nadměrnému prohloubení spánku a umožňuje probouzení v nebezpečí (např. při nepřirozeném "cizím" zvuku).

U ptáků najdeme REM spánek přibližně jen v 0, 5 % případů. Výrazné zastoupení tohoto spánku bylo zjištěno až u savců.

Délka spánku je různá. Obecně platí, že čím mladší je jedinec, tím déle spí. Novorozenci spí i více než 12 hodin. Dospělý člověk zpravidla 6 – 9 hodin. Řada zvířat spí mnohem kratší dobu. Např. slon spí 2 – 2, 5 h, dospělý hřebec koně Převalského asi jednu hodinu, divoké

kachny v průběhu 24 hodin i několik hodin, ale opakovaně, vždy maximálně po dobu 5 minut atp.

Tuleni a lachtani spí pod vodou. Vynořování, nadechování a zanořování je řízeno automaticky, aniž by se zvíře probouzelo.

Rorýsi mohou spát za letu ve výškách okolo 1000 – 3000 metrů.

Odlišnosti najdeme rovněž v případě zimního spánku (hibernace), viz kapitola 4.

Zvířata spí v různých polohách. Např. slon leží na boku, staří koně a zebry, ale i jiná zvířata, neuléhají vůbec a spí pouze ve stoje, kdy se mohou opírat např. o strom nebo skálu apod.

C) Elektroencefalografie

Podobně jako při srdeční činnosti lze měřit z povrchu hlavy, ale také přímo z povrchu mozku nebo i jeho částí, bioelektrické děje bipolárními a unipolárními svody **ELEKTROENCEFALOGRAFU**. Na záznamu EEG, tzv. **ENCEFALOGRAMU**, tohoto přístroje lze mezi nepravidelnými vlnami zjistit přinejmenším tři základní typy víceméně pravidelných vln.

Rozlišujeme různé vlny (rytmy), např.:

- **ALFA**, 7 – 13 Hz (změřit je můžeme v klidu, při bdění a zavřených víčkách, jestliže se měřená osoba na nic nesoustředí)
- **BETA**, 14 – 30 Hz (tyto vlny se např. mohou objevit při záznamu v klidu při otevřených očích)
- **GAMA**, 30–50 Hz (bdění)

- **DELTA**, 0,5 – 3,5 Hz, vlny v hlubokém spánku, v bdělém stavu u dětí nebo při ospalosti (objeví-li se u dospělých mimo spánek, může to svědčit o patologickém stavu)
- **THETA**, 4 – 7 Hz, zejména u zdravých dětí v bdělém stavu a u dospělých v počátečních fázích spánku, vzrušení nebo při stresu
- **DALŠÍ TYPY** (spánková vřetena, lambda, K–komplex aj.)

Spánek může být vyvolán nebo přerušen i chemickými látkami endogenního původu (tzv. endogenní spánkové faktory) i látkami exogenního původu (tj. látkami synteticky připravenými), ale trvalé nadměrné omezování spánku je rizikové.

D) Bezvědomí

Bezvědomí nastává např. při úrazech a různých nežádoucích fyziologických stavech.

Zejména při úrazech a dopravních nehodách je třeba zajistit, aby postižený dýchal a měl hmatnou srdeční akci. Pokud tomu tak není, je třeba poskytnout první pomoc, která spočívá v umělém dýchání a v masáži srdce (vždy 2 vdechy na 30 masáží srdce).

14.8 Paměť

PAMĚŤ umožňuje ukládat informace zachycené receptorovými strukturami a jejich řízené vybavování podle aktuální potřeby. Jedna ze současných definic paměti říká: "**Paměť je schopnost organismu modifikovat své chování na základě předchozí zkušenosti.**" Rozlišu-

jeme **PAMĚŤ ZKUŠENOSTNÍ, POJMOVOU** a **SLOVNÍ**:

Se **ZKUŠENOSTNÍ PAMĚTÍ** se můžeme setkat i u vývojově mnohem nižších organismů než je člověk. Již u ploštěnek bylo zjištěno, že je lze naučit určitým pohybům. Hmyz (např. včely) lze naučit rozeznávat geometrické tvary apod.

Zkušenostní paměť mají všichni obratlovci a člověk.

Ne všechny podněty působící na organismus si však uvědomujeme. Mozek neustále třídí a vybírá informace podle jejich důležitosti a ukládá je do paměti. Do paměti je možné ukládat informace vědomě, ale současně se do ní ukládají i informace další, které si neuvědomujeme. V paměti je vždy uloženo mnohem více informací než běžně využíváme a než si můžeme vybavit při obvyklých podnětech. Tyto informace se později mohou objevit náhle např. při "neobvyklém" podráždění, ve snu apod. Celková kapacita paměti mozku člověka je přitom využívána jen velmi nedokonale (odhaduje se, že běžné využití kapacity mozku je přibližně jen z 5 – 10 %).

Kromě zkušenostní paměti, např. o nepříjemné bolesti – včetně okolností, za jakých k ní došlo, existuje **PAMĚŤ POJMOVÁ**, kdy se např. dítě naučí pod pojem pes řadit všechny různé rasy živých psů, včetně např. jejich vyobrazení v knize nebo i hraček, které se mohou jen vzdáleně podobat psu.

Paměť vlastní pouze člověku je **PAMĚŤ SLOVNÍ**, kdy již jsou v mozku vytvořeny komplexní asociační spojení

mezi zkušenostmi, pojmy a slovy a je uložena informace o těchto spojeních v tzv. paměťových vzorcích.

Položíme-li si otázku: "Které místo mozku je centrem paměti a kde jsou uloženy paměťové vzorce?", je nutné doplnit, že paměťové vzorce nemají přesně určené místo. **Podle současných znalostí je paměť funkcí celého mozku.** Přesto ale předpokládáme, že konkrétní informace je uložena vždy po určitou dobu na stále stejném místě. Existuje však nepřehledné množství možností pro její zpracování a vybavení. Z hlediska učení má význam opakování a prohlubování již existujících znalostí. V případě dostatečného množství informací o určitém problému dochází k vazbám na související a již známé pojmy. Vybavování informací a jejich využití je potom rychlejší a spolehlivější. Mozek má schopnost optimalizovat svoji vlastní činnost.

Pořadí procesů při kterých probíhá tvorba dočasných a trvalých funkčních spojení v CNS je následující:

- **změny biomembrán vlivem procházejících akčních potenciálů** (převážně fyzikální podstata)
- **změny biochemických dějů v neuronech** (převážně chemická podstata)
- **strukturální změny** (změna regulačního aparátu a změna struktury synapsí, včetně změn biomembrán zúčastněných neuronů)

Paměť lze rozdělit např. podle délky jejího trvání:

- **OKAMŽITÁ PAMĚŤ** (ultrakrátká, epizodická, bezprostřední)
Informace, které se dostávají do této paměti, přežívají pouze zlomky sekundy, např. letmý pohled na předmět.
- **KRÁTKODOBÁ PAMĚŤ, PRIMÁRNÍ**, pracovní, zranitelná, jejíž podstatou jsou tzv. **reverberační okruhy**. Představujeme si, že určitý řetězec neuronů je aktivní a probíhá v něm opakovaně sledy akčních potenciálů. V této paměti jsou informace ponechávány sekundy až minuty (např. o čísle, právě vyhledaném v telefonním seznamu).
- **STŘEDNÍ (OPERATIVNÍ) PAMĚŤ**
Délka uchování informace je minuty až hodiny.
- **DLOUHODOBÁ PAMĚŤ, SEKUNDÁRNÍ PAMĚŤ**
Tato paměť je výsledkem chemických pochodů, které probíhají jako odezva na opakovaný průchod shodných nervových vzruchů určitými spojeními mezi mozkovými buňkami). Informace se při častějším procvičování uchovávají i několik let (např. znalosti různých vědních oborů).

Vnímané jevy se nejprve dostávají do krátkodobé paměti, tj. informace obíhají po vytvořených nervových obloucích (obvodech, cyklických drahách). Tyto informace bez vědomého úsilí nebo vlivu emočních stavů přibližně v průběhu jedné minuty vymizí.

Při vědomém úsilí nebo emočních stavech (tj. doplňujícím stimulujícím podnětu) dochází v neuronech (nervové tkáni) ke zvýšené aktivitě vlivem zvýšeného počtu akčních potenciálů a probíhá

intenzivní tvorba mRNA a bílkovin. Přitom současně probíhá třídění informací (např. při učení) a podstatné vybrané informace jsou postupně přesouvány z krátkodobé paměti (jejíž podstatou jsou **řetězce akčních potenciálů**) do tzv. dlouhodobé paměti, která je již charakteristická nově **vytvořenými synapsemi a novými organickými látkami bílkovinné povahy** prokazatelnými v neuronech.

Podstatnou roli zde plní např. **HIPPOKAMPUS**. Při poškození hippocampu dojde ke ztrátě paměti z poslední doby.

Pozn.: Pokusná osoba bez hippocampu (tzv. H. M. pacient) nebyla schopna převést informace z krátkodobé paměti do dlouhodobé a např. i při pozorném čtení novin nebyla schopna na konci stránky říci, co četla na začátku.

Přenos (přesunutí) informací z krátkodobé do dlouhodobé paměti nazýváme KONSOLIDACE. Zvláště dobře konsolidované informace a procesy umožňující práci s nimi řadíme do tzv. **PAMĚTI TERCIÁLNÍ**. V paměti terciální jsou uloženy běžné profesionální úkony v podstatě nezapomenutelné, např. psaní, čtení v mateřském jazyce, ale také znalost vlastního jména apod.

Rozlišujeme i jiné typy paměti, např. paměť sensorickou, smyslovou, časoprostorovou, motorickou apod.

14.9 Získané formy chování

14.9.1 Učení

Pojmem **UČENÍ** označujeme získávání zkušeností jedince v průběhu života. Učení patří mezi **poznávací (kognitivní) funkce mozku** – společně s vědomím, jednotným smyslovým vnímáním okolí, ale také rozhodováním aj.

Poznávání je definováno např. jako proces vnímání, posuzování a uvědomování si.

Učení jedince probíhá v kontaktu s faktory životního prostředí. Je zřejmé, že ho ovlivňují nejen např. genetické dispozice a momentální psychický a fyzický stav organismu, ale i faktory prostředí (*viz také kapitola 7*), včetně faktorů působících v rámci sociální skupiny (tj. vliv jiných jedinců) – a to v podstatě od narození a v některých případech i v průběhu prenatálního vývoje jedince

Učení člověka dále významně ovlivňují i faktory společenské (kromě vlivu jiných jedinců, učení ovlivňuje dosažená úroveň vzdělání, umění, technika, tradice apod.). Učením si organismus osvojuje řadu reakcí, které nezískal prostřednictvím genetické informace (tj. nezdědil je), a které jsou výhodné pro jeho život a přežití v daných podmínkách. Učením dochází k modifikaci chování jedince v závislosti na všech těchto skutečnostech.

Podstatu učení, jeho průběh a výsledky studují zejména **PSYCHOLOGIE** a **ETOLOGIE**.

Projevy zvířat a lidí se v konkrétních životních situacích velice liší. Podobně, jako v případě nesmírné variability obranného systému organismu (*viz kapitoly 5 a 7*), platí mnohem více i v této oblasti, že **nenajdeme dva jedince, kteří by reagovali naprosto shodně ve stejné situaci ani shodně ve shodných za sebou jdoucích situacích**. Projeví se fyzické a psychické dispozice (vlohy, předpoklady) jedince, zkušenosti získané učením v průběhu dosavadního života, ale také celkový okamžitý stav organismu, únava apod. **ÚNAVA** a **PŘETĚŽOVÁNÍ** jsou nežádoucí v každém věku, tzn. je třeba nacházet vhodné metody relaxace a obnovy fyzických a psychických sil. *Pozn.: Únava je obvykle vyvolána snížením pH z obvyklého pH = 7 (u krve přesně 7, 4 ± 0,04) až např. na 6,4. Zvýšení laktátu nad běžné hodnoty nevede, pokud je zachováno normální pH.*

Učením se na jedné straně posilují a dále prohlubují individuální rozdíly mezi jedinci vzájemně a na straně druhé dochází k posilování určitého znaku (skupiny znaků) společného pro danou skupinu jedinců (nebo znaku "požadovaného" v určité skupině jedinců). U zvířat se jedná o znaky společné jedincům rodiny, smečky, tlupy, hejna, části populace i celé populaci. U lidí jde o znaky společné všem lidem nebo společné např. pro pracovní, zájmovou nebo sociální skupinu, národ apod.

Jedinec je nezaměnitelný originál svými strukturami a v těsné vazbě na ně nezaměnitelný i svými funkcemi.

Přesto již od nepaměti byly i jsou vyhledávány znaky nebo skupiny znaků společné více (mnoha) jedincům. Psychologie a pedagogika používá pojmu typ

pro obecné označení určité skupiny lidí nebo zvířat (ale i předmětů) majících nějaký společný znak, který je pro skupinu charakteristický. **Vědou o typech je typologie.**

Klasické rozdělení typů (temperamentů) vyšší nervové činnosti člověka je následující:

- **MELANCHOLIK**
(typ slabý, vážný, důkladný, pomalý, disciplinovaný, plachý, nejistý, uzavřený, se sklonem ke smutné náladě)
- **CHOLERIK** typ silný, nevyrovnaný
(typ prudký, živý v projevu, obtížně zvládnutelný, energický, vznětlivý, výbušný až agresivní)
- **SANQUINIK**
typ silný, vyrovnaný, pohyblivý
(typ živý, vnímavý, podnikavý, společenský, aktivní, rozhodný, nestálý v prožívání, méně sebekritický)
- **FLEGMATIK**
typ klidný, silný, vyrovnaný, nepohyblivý
(trpělivý, pohodlný, lhostejný, disciplinovaný, nespolečenský)

Jak se jedinec projevuje v konkrétních životních situacích nezáleží jen na temperamentu – vliv mají motivace, pohnutky, emoce, konkrétní fyziologický a zdravotní stav jedince, výchova – naučené vzorce chování aj.

Uvedené rozdělení typů v podstatě stanovil již Hippokrates (5. až 4. stol. př. n. l.), který se domníval, že typické chování lidí uvedených čtyř typů závisí na převládající "tělní šťávě", tj. sanguis – krev, chólé – žluč, phlegma – sliz, melanchólé – černá žluč. Podle I. P. Pavlova se jedná o projevy nervové činnosti (dané

vzruchy, útlumy, reflexy). Podle jiných autorů pouze o projev závislosti koncentrací a poměrů hormonů v těle (např. pohlavních) apod.

Existují i jiné typologie, např. J. K. Lavattera (podle výrazu tváře), E. Kretschmera (podle vztahů mezi stavbou těla a vlastnostmi člověka). Typologie W. H. Sheldona vychází rovněž z tělesných tvarů a byla zpracována podle fotografií 4000 posluchačů harwardské university. Každý posluchač byl fotografován zřepředu, z boku a zezadu. Z analýzy fotografií vyplynulo rozdělení na tři tělesné typy.

Všechny **TYPY (TYPOLOGIE)** je třeba chápat pouze jako modely. Konkrétní lidé se od těchto typů (modelů) vždy liší a přílišné zdůrazňování rozdílů a znaků „typických“ skupin může vést až k zavrženíhodným rasovým teoriím.

14.9.2 Učení a chování, formy učení

Na základě zkušeností a učení dochází k modifikaci chování jedince. Rozlišujeme různé formy (typy) učení. Kritéria pro třídění typů učení jsou např. způsob učení, průběh učení, výsledek učení, povaha nejčastěji používaného experimentu apod.

Důležité pro učení také je – **NAUČIT SE UČIT V PRŮBĚHU ŽIVOTA.** Současně hrají velkou roli **ŽIVOTNÍ ZKUŠENOSTI.**

Rychlým typem učení již u právě narozených mláďat je **VTIŠTĚNÍ (IMPRINTING, vpečetování).** Vtištěním se mládě pevně a stabilně naučí rozpoznávat např. rodiče. Známý je imprinting u mlá-

d'at kachen a nebo nosorožců. Např. u kachen je vtištění nejrychlejší mezi 13. až 16. hodinou po vylíhnutí. Kachně, které uvidí v této době jako první po narození, např. jen pohybující se krabici nebo dřevěnou atrapu, ji považuje za matku. Imprintingem může u živočichů dojít rovněž k pamatování a pevnému jedinečnému zafixování místa narození, obvyklé potravy, typického chování rodičů nebo i životního partnera apod.

A) habituace (návyk, neasociativní paměť)

HABITUACE je speciální formou paměti, kdy se člověk nebo zvíře učí ignorovat podněty bez signálního významu.

Habituace je nejznámější rovněž u mláďat živočichů. Většina mláďat se po narození bojí téměř všeho a teprve postupně se odnaučují bát podnětů, kterých se bát nemusejí.

Podobně si člověk v místnosti při čtení knihy neuvědomuje tikání hodin, ale každý "cizí" zvuk vnímá přednostně (např. zabouchání na dveře). Pokud tento "cizí" zvuk není intenzivní a trvá "příliš dlouho" může dojít k nové habituaci.

B) senzitivace

SENZITIZACE je opakem habituace, kdy citlivost a projevy reakcí živočichů a člověka stoupají (např. při nočním sledování hororu se někteří lidé stále více bojí apod.).

C) klasické podmiňování (I. P. Pavlova) – podmíněné reflexy

PODMÍNĚNÉ REFLEXY vznikají učení (podmiňováním, nácvikem, posilováním). Učení probíhá tím rychleji, čím více je živočich motivován, např. hladem, odměnou a člověk i vnitřním uspokojením po ukončení činnosti apod.

POZITIVNÍM PODMIŇOVÁNÍM rozumíme odměnu za určitou aktivitu (činnost). Při klasickém podmiňování se stává neutrální podnět (např. pískání na píšťalku) v důsledku odměny (např. oblíbená potrava) za vykonané chování klíčovým podnětem pro určitou **podmíněnou reakci (podmíněný reflex)**. Vznikají asociace mezi podnětem, činností a odměnou. Pokud vytváříme asociace spojené s trestem, jde o tzv. **NEGATIVNÍ PODMIŇOVÁNÍ**, kterým lze dosáhnout rovněž žádoucího chování, i když se jedná o méně vhodný postup u zvířat i u člověka.

Rozlišit můžeme rovněž **nepodmíněný podnět** (např. maso, které podáváme psovi) a **podmíněný podnět** (např. zvuk zvonu, který předchází podání masa).

Bez opakování a podmiňování nastává **VYHASÍNÁNÍ PODMÍNĚNÉHO REFLEXU**, které je zpočátku velice rychlé a později dochází k jeho zpomalení. Jednou vytvořený podmíněný reflex (i po vyhasnutí) lze rychleji obnovit, tzn. podmíněný reflex není zcela zapomenut. Vyhasínání je příkladem tzv. **PODMÍNĚNÉHO ÚTLUMU** získaného v průběhu života, tzn. i podmíněnému útlumu se živočich učí. Kromě podmíněných útlumů existují nepodmíněné, vrozené, útlumy. **NEPODMÍNĚNÝ ÚTLUM** se uplatňuje

při současném působení např. dvou podnětů. Při současném působení dvou podnětů proběhne "odpověď" pouze na silnější z nich, přestože normálně by proběhla odpověď i na slabší podnět (jeho vliv je však inhibován). Podmíněný a nepodmíněný útlum patří mezi inhibice. Podobně jako v případě bolesti lze říci, že i tyto inhibice chrání nervový systém před přepětím a poškozením. Kromě toho mohou být (v případě potřeby a v důsledků útlumu mnoha jiných neuronů) v určité oblasti nervového systému převáděny i jemné a přesně cílené vzruchy.

Podmíněné reakce jsou známy např. již u mořských sasanek. Daleko významnější a rozmanitější jsou však až podmíněné reflexy ptáků a savců. Podmíněně se v přírodě mohou např. ptáci naučit nejíst určité druhy hmyzu, které se podobají vosám apod.

Pojmem **DYNAMICKÝ STEREOTYP** označujeme dočasnou relativně neměnnou sestavu podmíněných, ale i nepodmíněných reflexů, které u živočicha nebo člověka v určitém časovém období "obvykle" probíhají a zajišťují provedení konkrétní činnosti. Dynamický stereotyp je tedy v podstatě rovněž nervová struktura umožňující převádění specifických vzruchů – struktura zformovaná opakovaným působením podnětů v určitém sledu, tzn. nejčastěji vzniklá nácvikem, tzv. vnějším stereotypem. Dynamické stereotypy umožňují (po jejich naučení) přesné provádění řady záměrných pohybů a jejich další zdokonalování (opakováním a učením).

D) operativní (instrumentální) podmiňování –

E. L. Thorndike, B. F. Skinner, učení pokusem a chybou

Učení probíhá při nedokonale známých vstupních informacích o požadovaném výsledku. Pokusem a výběrem z mnoha možných výsledků se živočich nebo člověk postupně dopracuje k požadovanému výkonu.

Např. v případě, že zvíře zavřeme do klece, kterou je možné zevnitř otevřít stisknutím jedné z několika páček a zvíře ji náhodně otevře, postupně stále rychleji otevírá klec až se naučí ji otevřít bez menších problémů.

U operativního podmiňování se totiž chování (aktivita, činnost) znovu opakuje a tím dochází k učení správného postupu. Odměnou při operačním podmiňování je činnost směřující k úspěchu (kterou odměníme, např. u zvířat oblíbenou potravou).

E) učení vzhledem (usuzování), řešení problémů

V tomto případě postupně jedinec shromažďuje informace o problému, člověk přemýšlí a potom náhle a spontánně vytvoří z dílčích zkušeností nový závěr. Podobné učení je popisováno i u zvířat (např. šimpanzů, havranovitých pěvců aj.).

F) učení napodobováním a hrou

UČENÍ NAPODOBOVÁNÍM je známé u ptáků i savců (např. napodobování hlasových projevů, způsobů získávání potravy). Napodobováním se děti učí řeči, gestikulaci, projevení či neprojevení citů apod.

Učení napodobováním je mnohem efektivnější v případě, že učící se jedinec může činnost provádět současně s jiným jedincem, který tuto činnost již umí (dokonale ji zvládl). V případě, že se zvíře (např. šimpanz) pouze dívá, je učení pomalé a po ukončení pozorování činnosti dochází u takovýchto zvířat i k rychlému zapomínání.

UČENÍ HROU nemá žádný vnější cíl, ale zdokonaluje chování, např. mladých delfínů, velkých šelem (lvi).

G) senzorické učení

Živočichové se učí tím lépe čím více podnětů dostávají v mládí.

Děti a podobně i mláďata savců vyžadují pro správný psychický vývoj nejen optické, ale např. i další časté kontakty s rodiči a blízkými lidmi (např. slovní komunikace, hra, pohlazení, pomazlení). Bez dostatečných kontaktů dojde k tzv. **SOCIÁLNÍMU VYKOLEJENÍ** s řadou nežádoucích projevů.

Bylo zjištěno, že savci chovaní v zajetí (včetně domácích zvířat) mají až o 20 – 30 % nižší hmotnost mozku než divoké formy, což zřejmě souvisí s menšími smyslovými podněty a omezením některých nervových drah a spojení v průběhu domestikace a vývoje.

H) senzomotorické učení člověka

SENZOMOTORICKÝM UČENÍM získáváme předpoklady pro vykonávání činností, náročných na vnímání (senzorický = smyslový, vjemový) a pohyby (motorický = hybný, pohybový). Takovýchto činností je velice mnoho (libovolná fyzická práce, manipulace s předměty, ovládání strojů, psaní, kreslení, rýsování, sportovní výkony,...). Výsledek senzomotorického učení si uvědomí každý v případě, že srovná činnost začátečníka a jedince, který dokonale zvládl danou aktivitu (např. jízda na kole, řízení automobilu, skok na lyžích, krasobruslení apod.).

Učení "začátečníků" však neprobíhá u člověka jako prosté pozorování a napodobování, pokus a omyl apod. Při učení jsou využívány všechny jedinci známé vědomosti, dovednosti a návyky, dochází k sebekontrolě a předcházení chybám, k analýze příčin chyb (i při učení se tedy významně uplatňuje zpětná vazba). Jsou využívány již naučené dynamické stereotypy, dojde k pochopení principu činnosti, vzájemných souvislostí, důsledků nesprávného postupu apod. Při senzomotorickém učení člověka se uplatňují všechny tři složky poznání: tj. **názorné poznání, slovní myšlení a praktická činnost.**

Pro efektivní učení člověka je potřebné zajistit optimální podmínky a dodržovat i určité zásady.

Mezi hlavní zásady efektivního učení patří:

- vytrvalost a pravidelnost
- učení se s chutí, tj. přesvědčujeme sami sebe o potřebnosti se učit
- dobrá organizace učení a přestávek
- pečlivost při učení
- pořádek v místě učení
- náročnost na sebe sama
- optimální využívání času
- dokončení činností, které jsme nedokončili před učením nebo jsme je měli dokončit (jiná nedodělaná či očekávaná činnost rozptyluje)
- dostatečný spánek
- učit se v pro nás příjemném prostředí
- správně dýchat, zdravě jíst, udržovat příjemnou teplotu v prostoru, kde se učíme
- učme se ve skupině
- samostatně přemýšlejme a formulujeme vlastními slovy naučené

Učení probíhá zpravidla v pořadí: osvojování, upevňování, vybavování a reprodukce informací. Člověk také formuluje nové vlastní závěry, navrhuje vlastní postupy apod.

Schopnost vybavování naučených informací se po určitou dobu (těsně po učení) zvyšuje (informace se "vstřebává"). Vybavování pak bez opakování prudce klesá.

Dobrý postup učení, z tištěných nebo zvukových textů, je:

- čtení (poslech) textu
- vlastní záznam zapamatovaného (během 20 – 40 minut)
- přestávka (10 minut)
- porovnávání záznamu s původním textem (tím dojde k částečné optimalizaci paměťových programů v mozku, kterou je nutno posílit opakováním)

Paměť lze posilovat např. tak, že si pozorně přečteme osvojovaný text. V příštím dnu během 2 – 4 minut tutéž látku znovu a pak stejným způsobem ještě jednou v průběhu následujícího týdne. **Tzn. text, který se máme naučit, je třeba vidět (studovat) nejméně třikrát.**

Nutnou a nepostradatelnou podmínkou úspěšného učení z tištěných textů je samozřejmě výborná dovednost čtení. Rychlejší čtení již jednou podrobně přečtených textů umožňuje člověku celistvější vnímání jejich obsahu, pochopení souvislostí a vazeb. Vhodné je rovněž čtení a současné psaní vlastních poznámek a vlastní písemné třídění nových informací. Při psaní poznámek využíváme klíčových slov nebo slovních spojení a s jejich pomocí shrnujeme různorodé informace do souvislých celků.

V průběhu učení a následném provádění složitých, vědomých a náročných činností (fyzicky i psychicky) existuje úzká vazba na celkový stav organismu, celkovou koordinaci a správnou funkci tělních systémů a soustav (vazba např. na činnost receptorů a smyslových orgánů, nervových obvodů a částí nervového sys-

tému, příčně pruhované svaly, srdeční sval, žlázy i metabolismus buněk). Tělo člověka nesmí být poškozeno (poraněno) ani nesmí být významněji narušena homeostáza a extrémně aktivizován obranný systém. Obdobně hrají roli i psychické faktory, stresory apod.

Při učení i práci dochází k **ÚNAVĚ**. Oddálení únavy zajišťuje výrazně vliv sympatického nervstva. K oddálení únavy přispívají pozitivní motivace, radost z výsledků práce, příznivé mikroklima, vhodný režim činností, učení, odpočinku, spánku apod. **Částečné nebo úplné odstranění únavy je možné také pasivním a aktivním odpočinkem a tzv. přirozenými stimulacemi** (např. omytí obličeje studenou vodou, sprcha, lehký pohyb).

Převážně negativní vliv na učení a práci mají některé emoce, strach, vztek. Zvýšená unavitelnost se také projeví při silném pocení, nedostatku spánku a při působení různých drog, tj. přírodních i synteticky připravovaných látek a mnoha léků.

Drogy (halucinogeny) mají pouze dočasně povzbuzující účinky na organismus, mohou dočasně oddálit pocit únavy nebo potřebu spánku (nebo naopak tyto a jiné stavy vyvolávat). Řada drog je chemicky řazená k alkaloidům a v surovém stavu se vyskytují v rostlinách. Jedná se o návykové látky s vysokým stupněm nebezpečnosti pro každého člověka i pro společnost. K nejznámějším z nich patří LSD, heroin, opium, kokain, ale i nikotin a další látky. Z nejobecnějšího pohledu mají drogy zhoubný vliv na fyzický i psychický stav jedince a každý člověk, který je používá, provádí **intenzivní, systematickou a nevratnou au-**

todestrukci struktur a funkcí svého těla i vlastní osobnosti.

Kromě uvedených typů učení je rozlišováno také např. **učení hrou a učení sociální**, kdy se jedinec učí žít ve skupině (člověk ve společnosti). Tzv. **SOCIÁLNÍM ZPEVŇOVÁNÍM** rozumíme případy, kdy rodiče chválí (odměňují) dítě za činnost, která se jim líbí nebo naopak kárají, pokud se jim činnost nelíbí. **Pro děti je kontakt s rodiči a s dospělými (např. slovní komunikace, hra, mazlení) jedinečný, nenahraditelný a v řadě případů neopakovatelný (vzhledem k růstu a vývoji dítěte).**

Specificky lidská je **IDENTIFIKACE** (ztotožnění), kdy se dítě ztotožní se svým vzorem (např. sportovcem, zpěvákem, narkomanem). Je zřejmé, že je žádoucí, aby se jednalo převážně o pozitivní vzory.

Odlišnosti v průběhu a kvalitě výsledků učení je možné najít v průběhu dne, týdne, roku, v průběhu věkových období apod.

14. 10. Vyšší nervové funkce

CHOVÁNÍ ŽIVOČICHŮ je plně závislé na činnosti řídicích systému organismu a bezprostředně souvisí zejména s činnostmi nervové soustavy.

Rozlišujeme **NIŽŠÍ** a **VYŠŠÍ NERVOVÉ FUNKCE**.

NIŽŠÍ NERVOVÉ FUNKCE převažují u zvířat. U člověka jde o vrozené reakce podmíněné dědičností, které mají

stále stejný průběh a zajišťují základní životní funkce (např. nepodmíněné reflexy mrkací, patelární apod.).

VYŠŠÍ NERVOVÉ FUNKCE (DUŠEVNÍ ČINNOST, MYŠLENÍ) je označení pro asociační a integrační činnost CNS člověka využívající **SLOVO** jako **nosič informace**. O mnoha funkcích bylo již pojednáno (*zejména viz kapitola 11*). Na tomto místě uvádíme již jen některá doplnění.

Elementární rozumovou činnost bez slov jsou schopni provádět i někteří živočichové (např. havranovití pěvci, vlci aj.).

Vyšší nervové funkce souvisejí se schopnostmi nervového systému ukládat do paměti informace zachycené receptory strukturami, dále souvisejí se schopnostmi člověka učit se, vybavovat si předcházející zkušenosti v podobě slov a reagovat různým způsobem podle okamžitého rozboru situace. Tyto schopnosti jsou možné díky dokonalému uspořádání neuronů a struktur mozku. Vrcholem vyšší nervové činnosti je abstraktní myšlení člověka, zpracovávání a vybavování informací v podobě slov, ukládání informací v mozku v podobě symbolů, možnost pracovat se symboly (např. se slovy, čísly apod.) a schopnost reakce na tyto symboly, neboť pouze člověk je schopen i velmi složitě chování na "nepatrný" slovní podnět (např. sportovec na slovo start).

Člověk má tzv. **PRVNÍ SIGNÁLNÍ SOUSTAVU** stejně jako živočichové (tzn. jedinec získává informace z interoreceptorů i exteroceptorů a smyslových orgánů – kromě řeči).

ŘEČ A POUŽÍVÁNÍ SLOV JE VLASTNÍ POUZE ČLOVĚKU. Řeč a slova (dle I. P. Pavlova) označujeme jako **DRUHÁ SIGNÁLNÍ SOUSTAVA**. Všichni lidé mají geneticky zakódovanou schopnost osvojit si **ŘEČ (SLOVA)**, ale musí dojít k rozvoji odpovídajících struktur mozku, nesmí být poškozen sluch, fonační ústrojí apod. Geneticky zakódována již není konkrétní řeč (např. čeština, angličtina). Osvojení konkrétní řeči má charakter učení (tj. tvorby dočasných spojů). Křik má v prvních třech týdnech reflexní základ, později je stále více posilován signální význam řeči.

Tvorba řeči souvisí především s centry v prodloužené míše, středním mozku, limbickém systému a center v mozkové kůře (*viz kapitola 11*).

Člověk je schopen provádět asociální činnosti, tj. shromažďovat velice různorodé informace, komplexně s nimi pracovat, třídít je (např. podle relativní významnosti) a porovnávat, formulovat odpovědi a vlastní závěry. K nejdokonalším funkcím nervového systému člověka dále patří abstrakce, fantazie, imaginace (obrazotvornost), vytváření symbolů a tvůrčí myšlení.

Celkové uspořádání řídicích systémů organismu a jejich funkční možnosti umožňují člověku vysoce produktivní myšlenkové procesy, které mu dovolují pochopit mnoho skutečností v okolním světě, přírodě i vesmíru a v konečném důsledku poznání i pochopení sebe sama.

Shrnující a kontrolní úlohy
čtrnácté kapitoly:

1) Doplňte následující text: Věda, která zkoumá chování zvířat se jmenuje K jejím zakladatelům (uved'te nejméně tři jména). K základním metodám studia chování zvířat patří:

2) Vysvětlete podstatu (příčiny) následujících dějů a jejich vliv na chování a fyziologické aktivity živočichů:

- A) příliv a odliv
- B) synchronizovaná stavba hnízd
- C) páření, snášení vajec a hnízdění
- D) v ptačí kolonii na jaře
- E) menstruační cykly samic primátů
- F) hibernace medvědů v rámci roku
- G) tah ptáků
- H) tah úhořů
(rozmnožovací migrace)
- I) tah lososů
(rozmnožovací migrace)

3) Vysvětlete termín „podmíněný reflex na příkladu „Pavlovových psů“, aktivity jejich žaludků vyvolávané světlem žárovky jako podmíněným podnětem, který s příjmem potravy nesouvisel. Popište stav organismu, jestliže došlo k vyhasnutí podmíněného reflexu a reflex chceme zvíře znovu naučit.

4) Z následující nabídky vyberte všechny situace, které mají pozitivní vliv na učení – příprava na státní zkoušku:

- A) vhodná denní doba, B) učím se, protože musím, C) mírná bolest, D) jiné – nesplněné úkoly, které se zkouškou ne-

souvisejí, E) je jedno, kde se učím – hlavně, že se učím, F) poloha vleže, G) učíme se ve skupině, H) učím se, protože chci, I) hlad, J) přejedení, K) přiměřená únava po sportovním tréninku

Pozn.: Případné sporné situace doplňte a vysvětlete.

5) Přerovnejte pravý sloupec tabulky tak, aby na jednom řádku tabulky byly pojmy, které k sobě logicky patří, a tabulka neobsahovala nepravdivé údaje.

projev chování	název
A) hledání potravy nebo vody	1) imprinting
B) REM	2) habituace
C) narozené mládě zebry si zapamatuje pruhování matky	3) nepodmíněný reflex
D) mládě se bojí téměř všeho – postupně se přestává bát skutečností, které nejsou nebezpečné	4) podmíněný reflex
E) po sledování hororu odmítneme jít do tmavého sklepa, do kterého běžně chodíme	5) vegetativní drive
F) mrknutí levým okem jako odpověď na náhlé prudké fouknutí do oka	6) senzitivace
G) mrknutí pravým okem jako odpověď na zvuk píšťalky	7) rychlý spánek

6) Z následujících pojmů (situací) vyberte všechny, které označují naučené formy chování: A) dýchání, B) křížák staví síť, C) jelen uniká před vlkem, D) včela staví plást, E) ucuknutí v případě bolestivého podnětu, F) jízda na kole, G) losos migruje na místo tření

Pozn.: případné sporné případy upřesněte vlastním komentářem.

7) Jaké důsledky pro správný rozvoj první a druhé signální soustavy, fyziologické funkce a chování člověka budou mít následující postižení: A) dítě je od narození postižené hluchotou, B) dospělý člověk ztratil sluch

8) Co je to vědomí, pozornost a schopnost se soustředit a jak tyto pojmy souvisejí s aktivitou retikulární formace?

9) Vysvětlete, jaký je vztah mezi chováním, homeostázou a fyziologickými funkcemi v následujících modelových situacích: A) mezi prvky v kapce vody vhodíme zrno NaCl, B) ichtyolog a herpetolog zjistili, že do rybníka byl vypuštěn zbytek herbicidu, C) člověk omylem vypil zředěnou kyselinu sírovou, D) v průběhu letní teplé noci se v rybníce zarostlém rostlinami snižuje množství kyslíku k 0 ml/l., E) ve včelím úlu zahyne matka, F) pomalu se přibližujete ke zmiji, G) nečekaně se dostanete do těsné blízkosti bachyně se selaty

10) Uveďte nejméně deset konkrétních příkladů, které prakticky zdokumentují a doloží význam fyziologie pro člověka.

Literatura

ANDĚRA, M., HORÁČEK, I.: Poznáváme naše savce. Mladá fronta, Praha, 1982.

BENIAK, M. a kol.: Zdravoveda. Osveta, Martin, 1989.

BOROVANSKÝ, L. a kol.: Soustavná anatomie člověka. Avicenum, Praha, 1976.

BÓZNER, A. a kol.: Všeobecná biologie pre farmaceutov. Osveta, Martin, 1990.

BUCHAR, J. a kol.: Život. Mladá fronta, Praha, 1987.

BUCHAR, J.: Stručný přehled zoologie bezobratlých. Karolinum, Universita Karlova, Praha, 1990.

BURNIE, D.: Zvíře, Knižní klub, Praha, 2002.

CAMPBELL, N., A, REECE, J. B.: Biologie, Computer Press, a. s., Brno, 2006.

CAROLA, R., HARLEY, J. P., NOBACK, CH. R.: Human Anatomy and Physiology. McGraw–Hill. Inc., New York, 1990.

ČÁP, J.: Psychologie pro učitele. SPN, Praha, 1980.

Československá fyziologie, biomedicínský časopis, č. 41/1992. Česká lékařská společnost J. Ev. Purkyně, Praha, 1992.

ČIHÁK, R.: Anatomie 1. Avicenum, Praha, 1987.

ČIŽMÁROVÁ, E.: Arytmie v detstvom veku. Osveta, Martin, 1990.

DOGEL, V., A.: Zoologie bezobratlých. SPN, Praha, 1961.

DOUBRAVA, J., KOŠTÍŘ, J., POSPÍŠIL, J.: Základy biochemie. SPN, Praha, 1984.

DRÖSCHER, V. B.: Magie smyslů v říši zvířat, Orbis Praha, 1970.

DYLEVSKÝ, I., TROJAN, S., KAPRAS, J.: Somatologie 1. Avicenum, Praha, 1990.

DYLEVSKÝ, I., TROJAN, S.: Somatologie 2. Avicenum, Praha, 1990.

ECKERT, R., RANDALL, D.: Animal Physiology, Mechanisms and adaptations. W. H. Freeman and Company, New York, 1988.

FELDHAMER, G. A., C. D. Lee, C. D., S. H. Vessey, S. H., Merrit, J. F.: Mammalogy., WCB, McGraw–Hill, New York, 1999.

FENEIS, H.: Anatomický obrazový slovník. Avicenum, Praha, 1981.

FENWICKOVÁ, E.: Velká kniha o matce a dítěti. Perfekt, Bratislava, 1992.

FÜLLER, H.: Buňka a život. Orbis, Praha, 1976.

GAISLER, J.: Zoologie obratlovců. Academia, Praha, 1983.

GANONG, W., F.: Přehled lékařské fyziologie. Avicenum, Praha, 1976.

GLASER, R.: Biologie trochu jinak. Panorama, Praha, 1979.

HARPER, H., A.: Přehled fyziologické chemie. Avicenum, Praha, 1977.

- HAVLÍK, J. a kol.:** Infektologie. Avicenum, Praha, 1990.
- HELLER, J. a kol.:** Poznámky k přednáškám z fyziologie. 2. díl. 2. LF UK, Praha, 1992.
- HELLER, J., HERGET, J., VÍZEK, M.:** Poznámky k přednášce z fyziologie. 2. LF UK ve spolupráci s H & H nakladatelstvím, Praha, 1991.
- HESS, D.:** Fyziologie rostlin. Academia, Praha, 1983.
- HOŘEJŠÍ a spol.:** Základy klinické biochemie ve vnitřním lékařství. Avicenum, Praha, 1989.
- HRAZDIRA, I.:** Biofyzika. Avicenum, Praha, 1990.
- HRAZDIRA, I.:** Biofyzika. Osveta, Martin, 1986.
- JANOŮŠEK, V.:** Patologická fyziologie pro stomatology. Avicenum, Praha, 1990.
- JANSKÝ, L., NOVOTNÝ, I.:** Fyziologie živočichů a člověka. Avicenum, Praha, 1988.
- JANSKÝ, L.:** Ekologická fyziologie živočichů a člověka. SPN, Praha, 1978.
- JANSKÝ, L.:** Fyziologie adaptací. Academia, Praha, 1979.
- JANSKÝ, L.:** Fyziologie živočichů a člověka. SPN, Praha, 1988.
- JANSKÝ, L.:** Vývojová fyziologie. SPN, Praha, 1990.
- JÍLEK, L. a kol.:** Základy fyziologie člověka. Avicenum, Praha, 1971.
- JINDRA, A. a kol.:** Biochémiá. Osveta, Martin, 1985.
- KAPELLER, K., STRAKELE, H.:** Cytomorfológia. Osveta, Martin, 1990.
- KAPRÁLEK, F.:** Fyziologie bakterií. SPN, Praha, 1986.
- KARLSON, P.:** Základy biochemie. Academia, Praha, 1965.
- KEIDEL, W. D. a kol.:** Stručná učebnice fyziologie. Vydavatelstvo SAV, Bratislava, 1973.
- KITTNAR, O.:** Fyziologické regulace ve schématech, GRADA Publishing, spol. s r. o., Praha, 2000.
- KLEMENTA, J., MACHOVÁ, J., MALÁ, H.:** Somatologie a antropologie. SPN, Praha, 1981.
- Knihovna domácího lékaře:** Praktický domácí lékař. Osveta, Martin, 1991.
- KREJSEK, J., KOPECKÝ, O.:** Klinická imunologie, NUCLEUS HK, Hradec Králové 2004.
- KREJSEK, J.:** Ústní sdělení a přednášky, Hradec Králové, 2005 – 2007.
- Kolektiv:** Postgraduální kurs biologie pro středoškolské učitele. Praha, SPN, 1983.
- Kolektiv:** Encyklopedie zvířata od A do Z, Elsevier Trading, překlad Vydavatelství a nakladatelství Blesk Ostrava, 1993.
- KUBIŠTA, V.:** Fyziologie živočichů. SPN, Praha, 1979.
- LANG, J. a kol.:** Zoologie 1. SPN, Praha, 1974.
- LAPČÍK, L., PELIKÁN, P., ČEPPAN, M.:** Fotochemické procesy. Alfa, Bratislava, 1989.
- LÁZNIČKOVÁ, L. a CENAP:** Přirozené plánování rodičovství – Průvodce

symptotermální metodou, CENAP, Brno, 2003.

LEAKEY, R., E.: Darwinův původ druhů v ilustracích. Panorama, Praha, 1989.

LEDVINA, M.: Přehled biochemie pro stomatology. SPN, Praha, 1989.

Lidské tělo (The Human Body, Marshall Editions LTD, London, 1989). Albatros, Praha, 1988.

LITINECKIJ, I., B.: Bionika. SPN, Praha, 1982.

LOEWY, A. G., SIEKEVITZ, P., MENNIGER, J., R., GALLANT, J., A. N.: Cell structure a function an integrated approach. Saunders College Publishing, a division of Holt, Rinehart and Winston, Inc., Philadelphia, 1991.

LOSOS, B. a kol.: Ekologie živočichů. SPN, Praha, 1985.

MÁČEK, M. a kol.: Fyziologie a patofyziologie tělesné zátěže. Avicenum, Praha, 1988.

MACHOVÁ, J.: Biologie člověka pro speciální pedagogy. SPN, Praha, 1993.

SCHMIDT, R. F.: Memorix, Fyziologie. Scientia Medica, spol. s r. o., Praha, 1993.

MALÁ, H., KLEMENTA, J.: Biologie dětí a dorastu. SPN, Bratislava, 1989.

MARIEB E. N., MALLAT, J.: Anatomie lidského těla, Vydavatelství a nakladatelství CP Books, a. s., Brno 2005

MARIEB E. N., MALLAT, J., HUTCHINSON, R. T.: Lidské tělo, obrazový atlas latinsko-česko-

anglický, Vydavatelství a nakladatelství CP Books, a. s., Brno 2005.

MARŠALA, J.: Systematická a funkční neuroanatomia. Osveta. Martin, 1985.

MASON, S., A.: Člověk a hormony. Panorama, Praha, 1980.

MIHOLOVÁ, B., LIPSKÝ, D.: Anatomie a fyziologie hospodářských zvířat. SZN, Praha, 1976.

MUSIL, J., NOVÁKOVÁ, O.: Biochemie v obrazech a schemech. Avicenum, Praha, 1990.

NEČAS, O. a kol.: Biologie. Avicenum, Praha, 1989.

NEČAS, O. a kol.: Cytoskelet. Academia, Praha, 1991.

NEČAS, O. a kol.: Všeobecná biologie. Osveta, Martin, 1974.

NILSON, L. a kol.: Ako sa nepoznáme. Osveta, Martin, 1989.

NOVACKÝ, M., CZAKO, M.: Základy etologie. SPN, Bratislava, 1987.

NOVOTNÝ, I.: Fyziologie nervového systému. Universita Karlova, Praha, 1988.

NOVOTNÝ, I.: Rovnovážné ústrojí. Přírodní vědy ve škole, 41. roč., 1989–90, str. 162–165.

OBENBERGER, J.: Entomologie I. Přírodovědecké vydavatelství, Praha, 1952.

PACÁK, J.: Úvod do studia organické chemie. SNTL, Praha, 1982.

PAULOV, Š.: Fyziológia živočíchov a človeka, Slovenské pedagogické nakladateľstvo, Bratislava, 1980.

PAVLOVKIN, M., MACHOVÁ, Z.: Žiak a učebnica. SPN, Bratislava, 1989.

PERSON, R. J., THIES, R.: Physiology. The University of Oklahoma, Oklahoma City, 1989.

PETROVICKÝ, P.: Malá neuroanatomie. Universita Karlova. Karolinum, Praha 1993.

PFLEGER, V.: Měkkýši. Artia, Praha, 1988.

PRAVDA, O. a kol.: Zoologie 3. SPN, Praha, 1982.

RAVEN, P., H., JOHNSON, G., B.: Understanding Biology. Mosby–Year Book, St. Louis, 1991.

RICHTER, W., WERNER, E., BÄHR, H.: Zdraví zvířat. SZN, Praha, 1983.

ROMANOVSKÝ A. a kol.: Obecná biologie. SPN, Praha, 1988.

ROSICKÝ, B., DANIEL, M.: Lékařská entomologie a životní prostředí, Academia, Praha, 1989.

ROSYPAL, S. a kol.: Obecná bakteriologie. SPN, Praha, 1981.

ROSYPAL, S. a kol.: Přehled biologie. SPN, Praha, 1987.

SEELEY, R., STEPHENS, T., TATE, P.: Anatomy and physiology. St. Louis, Missouri, 1989.

SELIGER, V., VINAŘICKÝ, R., TREFNÝ, Z.: Fyziologie člověka pro fakulty tělesné výchovy a sportu. SPN, Praha, 1983.

SELIGER, V., VINAŘICKÝ, R.: Přehled fyziologie člověka. Avicenum, Praha, 1970.

SELIGER, V.: Praktika z fyziologie. SPN, Praha, 1972.

SHERMAN, J. H., VANDER, A. J., LUCIANO, D. S.: Human physiology the mechanisms of body function, McGraw–Hill Publishing Company, New York, 1990.

SHERWOOD, L., KLANDORF, H., YANCEY, P., H.: Animal Physiology, From Genes to Organisms, Thomson Brooks/Cole, Belmont, 2005.

SCHREIBER a kol.: Funkční somatologie, Nakladatelství a vydavatelství H&H, Jinočany, 1998.

SCHREIBER a kol.: Stres. Avicenum, Praha, 1985.

SILBERNAGL, S., DESPOPOULOS, A.: Atlas fyziologie člověka. Avicenum, Praha, 1984.

SILBERNAGL, S., DESPOPOULOS, A.: Atlas fyziologie člověka, Grada Avicenum Publishing, Praha 1995

SLÁDEČEK, F.: Rozmnožování a vývoj živočichů. Academia, Praha, 1986.

SOVA, Z.: Fyziologie hospodářských zvířat. SZN, Praha, 1990.

SUCHÝ, J.: Biologie dítěte pro pedagogické fakulty. SPN, Praha, 1970.

ŠEBÁNEK, J., PROCHÁZKA, S., LAŠTŮVKA, Z.: Fyziologie rostlin, VŠZ, Brno, 1989.

ŠIMEK, J.: Fyziologické hodnoty u člověka. Avicenum, Praha, 1986.

STANĚK, V. J.: Velký obrazový atlas zvířat, SPN, Praha 1965.

ŠTERZL, I.: Vývoj a indukce imunitní odpovědi. Academia, Praha, 1988.

- ŠVIHRA, J. a kol.:** Fyziológia rastlín. Príroda, Bratislava, 1989.
- THOMPSON, J. S., THOMPSONOVÁ, M. W.:** Klinická genetika. Osveta, Martin, 1988.
- TOMAN, J.:** Jak dobře mluvit. Svoboda, Praha, 1981.
- TRÁVNÍČEK, T. a kol.:** Patologická fyziologie. Avicenum, Praha, 1987.
- TROJAN, S., SCHREIBER, M.:** Atlas fyziologie člověka, Scientia, spol. s r. o., Pedagogické nakladatelství, Praha, 2002.
- TROJAN, S. a kol.:** Fyziologie. Učebnice pro lékařské fakulty. Avicenum, Praha, 1987.
- TROJAN, S. a kol.:** Lékařská fyziologie, 4. vydání, Grada avicenum Publishing, a. s., Praha 2003.
- TROJAN, S. a kol.:** Nárys fyziologie člověka. Universita Karlova, Karolinum, Praha, 1991.
- TROJAN, S. a kol.:** Nárys fyziologie člověka. Universita Karlova, Praha, 1991–1993.
- TROJAN, S., SCHREIBER, M.:** Atlas biologie člověka, Scientia, spol. s r. o., pedagogické nakladatelství Praha 2002.
- VACÍK, J.:** Přehled středoškolské chemie. SPN, Praha, 1990.
- VOKURKA, M., HUGO, J.:** Praktický slovník medicíny, MAXDORF s.r.o., Praha, 2002.
- VELÍŠEK, L. a kol.:** Kapitoly z moderní neurofyziologie a epileptologie. Universita Karlova, Karolinum, Praha, 1992.
- VELÍŠEK, L. a kol.:** Směry moderní fyziologie. Universita Karlova, Karolinum, Praha, 1992.
- VESELOVSKÝ, Z.:** Chováme se jako zvířata?. Panorama, Praha, 1992.
- VODRÁŽKA, Z., KRECHL, J.:** Bioorganická chemie. SNTL, Praha, 1991.
- VOET, D., VOETOVÁ, G. J.:** BIOCHEMIE, Victoria Publishing, Praha 1990.
- WENIG, K., KUBIŠTA, V.:** Fysiologie člověka a živočichů, SPN, Praha, 1967.
- WINSTON, R. a kol.:** Člověk, Knižní klub, Praha, 2005.
- ZIELKE, W.:** Jak racionálně studovat. Svoboda, Praha, 1984.

Název:

Fyziologie živočichů a člověka
NOVÉ, AKTUALIZOVANÉ A DOPLNĚNÉ VYDÁNÍ, II. díl

Autor: **Michal Hruška**
Kontakt na autora: michal.hruska@wo.cz

Grafická úprava: **Michal Hruška**
Výběr klíčových pojmů,
jejich uspořádání
a grafické zvýraznění v textu: **Michal Hruška**
Zpracování a konečná úprava obrázků: **Michal Hruška**
Obálka: **Michal Hruška**
Jiří Hušek,
Jazyková úprava textu: **Hana Šrollová**
Monika Zavřelová
Obrázky včely a trepky převzaty z Dogel, A. (1961)

Přírodovědecká fakulta
Univerzita Hradec Králové
2012

