

8.

Fyziologie pohybu

Pohyb je jedním ze základních projevů existence života. Bez pohybu na všech úrovních: subcelulární, celulární a organizmální je život těžko představitelný. Zdrojem veškerého aktivního pohybu v živočišném světě jsou interakce bílkovinných vláken cytoskeletu. Shlukováním buněk specializovaných na stažlivost vznikají svaly – biologické motory konvertující energii ATP na pohyb. Jejich prostřednictvím a v těsné spolupráci s opěrnými systémy se pohybují mnohobuněční živočichové.

8.1. Buněčný pohyb a cytoskelet

Živočišné buňky mají vnitřní stabilní strukturu zajišťující oporu a udržující tvar – **cytoskelet**. Jeho proteinová vlákna tvořící **mikrotubuly** a **mikrofilamenta** (definují se ještě střední filamenta) jako vnitřní kostra cytoplazmy určují **vnější tvar, ale také vnitřní architekturu buněk** – pozice a rozmístění membránových organel, které jsou cytoskeletem fixovány. Cytoskelet ale není jen tuhou výztuží, je to **dynamický a pohyblivý aparát**, který všem vnitřním buněčným strukturám a látkám zde syntetizovaným může zajistit **subcelulární pohyb**. Jde o takové děje, jako je např. transport syntetizovaných látek do místa určení a jejich exocytóza, pohyb chromozómů při buněčném dělení, fagocytóza, pohyb mikroklků atd. Nadán schopností pohybu, může cytoskelet **měnit i tvar celé buňky**, kterou vyplňuje, stejně jako zprostředkovat různé druhy pohybu celých buněk. V zásadě existují tři druhy buněčného pohybu: pomocí řasinek a bičíků, améboidní pomocí pseudopodií a svalový.

* * *

Definujme nejprve elementy cytoskeletu.

8.1.1. Mikrotubuly

Jsou součástí cytoskeletu všech eukaryotních buněk. Jsou jimi tvořeny různé buněčné výběžky (axony, dendrity), bičíky a řasinky, dělicí vřetenko atd. Mikrotubuly mají tvar trubiček složených z mnoha filament. Filamenta mají podobu řady kuliček sférické bílkoviny **tubulinu**. Celé trubičky (mikrotubuly) se pomocí příčných spojek z asociovaných proteinů (např. dyneinu) spojují do vyšších celků pro každou strukturu charakteristických. Např. v řasinkách a bičících je 9 párů mikrotubulů obklopujících dva mikrotubuly centrální (9+2). V pravidelných odstupech se na mikrotubuly po celé jejich délce připojují molekuly dyneinu.

Mechanismus pohybu je pak založen na tom, že **dynein je schopen transformovat energii ATP na svou**

konformační změnu. To vede ke spojení dvou sousedních párů a jejich vzájemnému posunu. Synchronizovaná aktivace dyneinu pak vede ke šroubovicovitému pohybu bičíku nebo kmitání řasinek.

Byly také nalezeny proteiny (např. **kinezin**), které translokují membránové organely nebo jiné částičky cytoplazmou podél mikrotubulů. Kinezin je schopen se za **spotřeby ATP pohybovat po vlákněch mikrotubulů** jako lokomotiva po kolejnicích a takto „rozvázet“ připojené částičky. Tento typ pohybu byl prokázán u axonálního transportu mediátorů do synaptických terminál.

8.1.2. Mikrofilamenta

Vytvářejí v cytoplazmě souvislou síť, občas soustředěnou do specializovaných pohybových struktur. Základní bílkovinou je **aktin**, asociovaných proteinů je mnohem více než u tubulů, nejznámějším je – pro svou roli ve svalovém stahu – **myozin**. O tvaru jejich molekul a o interakcích generujících pohyb si řekneme vzápětí při popisu svalového stahu.

Mikrofilamenta mají v buňce strukturní i statickou funkci. Zajišťují většinu pohybů v buňce i její lokomoci. Jsou v mikroklcích epiteliálních buněk, ve stereociliích vláskových buněk Cortiho aparátu (str. 147) a jinde. Mikrofilamenta, vždy připojená na plazmatickou membránu, jsou základem struktur, které mají vysloveně pohybové funkce. Například **stresová vlákna** představující jakési cytoplazmatické svaly umožňující tvorbu a pohyb lokomočních výběžků buňky (pseudopodií) při **améboidním pohybu**.

Pro subbuněčný i pro buněčný pohyb platí, že je založen na **spolupráci v zásadě dvou typů bílkovinných vláken. Jedno vlákno funguje jako motor** nebo „lokomotiva“, která se za spotřeby energie posouvá po vlákně druhém, které slouží **jako pasivní mechanická podložka** – „kolejnice“. Bez vzájemné spolupráce těchto složek by nebyl pohyb možný. Nejznámějšími dvojicemi jsou z mikrofilament **aktin** (kolejnice) s **myozinem** (motor)

a z mikrotubulů **tubulin** (kolejnice) s **dyneinem** nebo **ki-nezinem** v roli motorů. Mikrofilamentární pohyb se liší od mikrotubulárního v tom, že svazky mikrofilament se mohou aktivně pouze zkracovat, zatímco mikrotubuly i roztahovat.

8.2. Typy pohybu

8.2.1. Pohyb brvami nebo bičíky

Vyskytuje se především u **jednobuněčných organizmů**, ale rovněž u **epitelových buněk a spermií** vývojově výše postavených skupin živočichů. Mezi pohybem bičíky a brvami není podstatného rozdílu. Mohou se však pohybovat pouze v tekutém prostředí. Struktura brv i bičíků je podobná (9+2). Okolo vláken je pevný obal a na bázi každého útvaru bazální tělísko.

8.2.2. Améboidní pohyb

Je charakteristickým pohybem některých jednobuněčných živočichů např. kořenonožců (*Amoeba*) a také některých buněk mnohobuněčných živočichů. Například bílé krvinky obratlovců používají améboidní pohyb, když opouštějí krevní řečiště a vstupují do tkání jako makrofágy a také během rané ontogeneze živočichů se mnoho buněk pohybuje k místu svého konečného určení právě tímto pohybem.

Améboidní pohyb jednobuněčných živočichů spočívá ve vytváření **pseudopodií**. Přesný mechanismus tohoto pohybu není doposud zcela objasněn, ale je pravděpodobně založen na kontrakcích aktino-myozinového cytoskeletu buňky. Obecně je cytoplazma buňky tekutá a je známa jako plazmasol. Na obvodu buňky je viskóznější, tužší a je označována jako plazmagel nebo **kortex**. Tato vrstva je bohatá na aktinová filamenta (a řadu navázaných proteinů). Interakcí mikrofilament je v určitém místě vytvářen pozitivní hydrostatický tlak cytoplazmy. Ten tlačí plazmasol na plazmagel, který se v tomto místě rozpadá a vytvoří se výduť navenek buňky v místě tvorby pseudopodia. Když plazmasol vstoupí do pseudopodia, mění se v plazmagel (řízeným influxem vápníku) a popsaná změna se opakuje na jiném místě buňky.

Podle jiné představy, která ovšem není s předchozí v konfliktu, se putování buněk po podložce uskutečňuje tak, že buňka na zadní straně (vzhledem k cíli) endocytózou „odtrhává kousičky“ své membrány, vzniklé vezikuly intracelulárně transportuje k přednímu konci, kde je naopak zabudovává do buněčné stěny. Tím se celá membrána postupně jako housenkový pás přelévá po podložce daným směrem.

Za zvláštní případ lze pokládat pohyb jednobuněčných, ve vodě žijících hromadinek (*Gregarina*), které jsou schopny výtryskem určitého buněčného obsahu uvést celé tělo do reaktivního, „raketového“ pohybu.

8.2.3. Pohyb svalový

Je nejběžnější formou makroskopického pohybu živočichů. Na svalovém pohybu jsou vybudovány základní ži-

vot udržující děje mnohobuněčných: vyhledávání potravy nebo pohlavního partnera, útek před predátorem, ale také komunikace, řeč nebo psaní. Svalový pohyb představuje **základ pro lokomoci živočichů**, ať už jde o lokomoci pomocí nohou, křídel, ploutví, ambulakrálních nožek ostnokožců nebo o tzv. reaktivní pohyb medúz nebo larev vážek. **Buňky svalů jsou specializovány na to, aby konvertovaly energii ATP na kontraktlní pohyb**. Za předchůdce svalových buněk lze pokládat myoepiteliální stažlivé buňky žahavců a houbovců (viz str. 126). Svalová buňka má podobně jako neuron excitabilní membránu s napětově vrátkovanými kanály schopnou generovat a vést akční potenciály. Svalový pohyb je nejvšeobecnějším typem pohybu, který se uskutečňuje různě diferencovanou svalovinou.

Podle histologické stavby a funkce rozlišujeme tři typy svalů:

Příčně pruhované (kosterní) svaly, které tvoří různě diferencované svalové skupiny připojené na kostru.

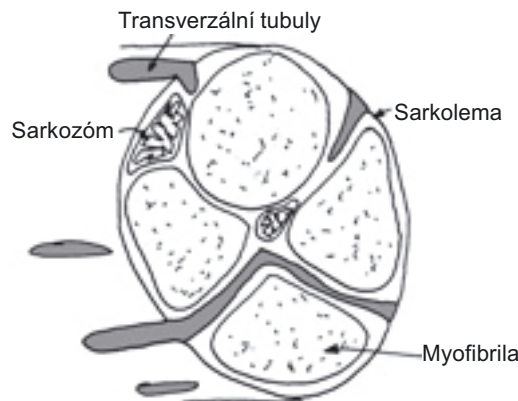
Hladké svaly vystylající stěny tělních dutin a vnitřních orgánů s výjimkou např. hmyzu.

Srdeční sval je zvláštní kontraktlní svalovinou, která se stavbou podobá svalovině příčně pruhované, ale vyznačuje se zvláštnostmi, které jsou typické pro svaly hladké.

8.3. Fyziologie příčně pruhovaných svalů

8.3.1. Struktura kosterního svalu

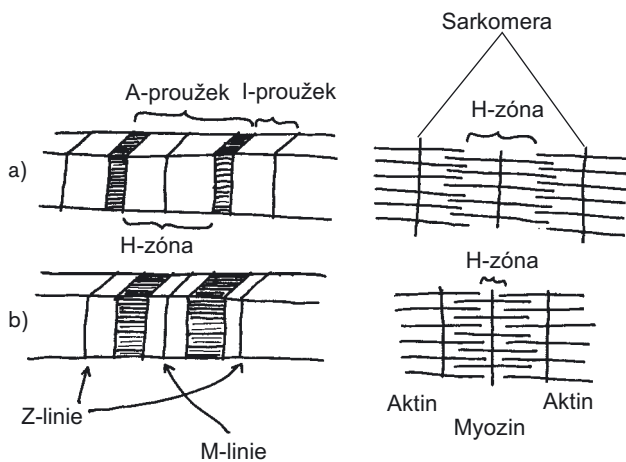
Základní strukturální jednotkou svalu je **svalová buňka – svalové vlákno**. Více svalových vláken spojených vazivovou tkání vytváří sval (obr. 8.1.). Svalové vlákno vzniká splynutím více buněk, tzv. myoblastů a proto obsahuje **více jader**. Na povrchu svalového vlákna je semipermeabilní membrána – **sarkolema**. Ta se zanořuje do nitra vláken tzv. **transverzálními tubuly**. Vlákno obsahuje kromě myofibril **sarkoplazmu** (cytoplazmu), svalové **mi-**



Obr. 8.1. Sarkotubulární systém svalové buňky (svalového vlákna). Transverzální tubuly jsou invaginace vnější membrány (sarkolemy) do hloubky svalového vlákna. Sarkozómy jako specializované svalové mitochondrie zajišťují energetické potřeby svalu.

tochondrie – sarkozómy. Modifikované endoplazmatické retikulum svalu nese název **sarkoplazmatické retikulum** nebo také longitudinální tubuly (L-tubuly).

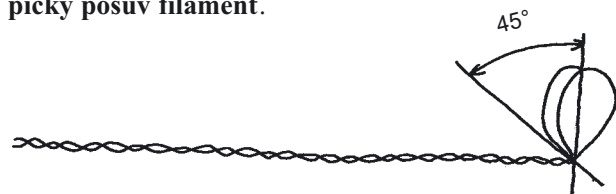
Nejvýraznějším znakem je příčné pruhování, které nacházíme jen u kosterního a srdečního svalu. Příčné pruhování je omezeno na cylindrické jednotky zvané **myofibrily**, které jsou od sebe oddělené. Jedno svalové vlákno obsahuje několik set myofibril. Z hlediska struktury a funkce se myofibrily člení podélně na podjednotky zvané **sarkomery** (obr. 8.2.). Je to vlastně část myofibrily vymezená příčnými liniemi „Z“. Sarkomera je tak funkční jednotkou a při mikroskopickém pozorování na ní zpozorujeme střídavé světlé a tmavé pruhy, které vznikají uspořádáním myozinových a aktinových filament.



Obr. 8.2. Sarkomera a) v klidu a b) při kontrakci. Obraz proužkování, patrný ve světelném mikroskopu, se stahem svalu změní.

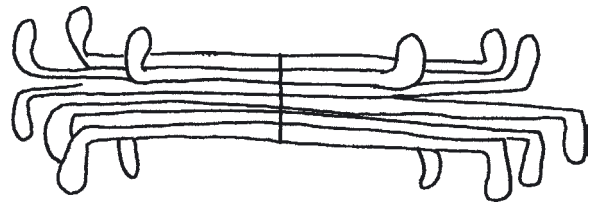
Aktinová filamenta jsou ve střední části připevněna k Z-disku, takže polovinou trčí do jedné a druhou do druhé sarkomery. V blízkosti Z-disků je sarkomera tvořena jen aktinovými filamenti (pokud se sval nezkrátí) a je označována jako **I-proužek**. Oblast, kde se aktinová a myozinová vlákna překrývají, je viditelná jako **proužek A**. Ta část sarkomery, kterou tvoří pouze myozinová filamenta, je **zóna H**.

Ze silných filament myozinu vycházejí směrem k tenkým filamentům příčné **myozinové můstky**, jež se periodicky opakují po 37 nm. Jedna molekula myozinu má dvojdílnou hlavu kloubovitě spojenou s krčkem, která obsahuje enzym adenzinotriposfatázu, štěpící ATP (obr. 8.3.). Je-li sval v klidu, nejsou hlavice příčných můstků ve spojení s molekulami aktinu. **Kloubovitá pohyblivost hlavice** spolu s možností reverzibilní vazby hlavice na vlákna aktinu **umožní vzájemný – teleskopický posuv filament**.



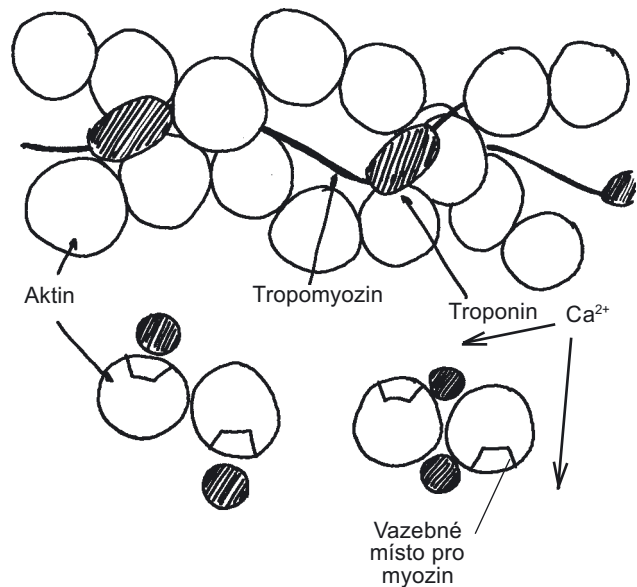
Obr. 8.3. Molekula myozinu s dvojitou pohyblivou hlavici.

Celé myozinové filamentum sestává asi ze 150–300 takových molekul spojených do svazku (obr. 8.4.).



Obr. 8.4. Myozinové filamentum je tvořeno svazkem molekul.

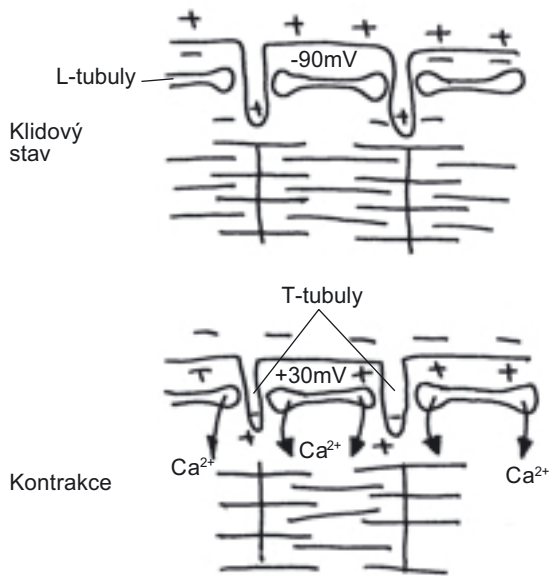
Aktinové vlákno je dvoušroubovice tvořená globulárními monomery aktinu, které vytvářejí řetězec na způsob šňůry perel. Vždy dva takové vzájemně spirálovitě stočené řetězce tvoří **aktinové filamentum**. Po obou stranách této dvoušroubovice, ve vzniklých štěrbinách, se táhnou vlákna **tropomyozinu**. Na těchto vláknech nalezneme v pravidelných odstupech navázané molekuly **troponinu** (obr. 8.5.).



Obr. 8.5. Úloha Ca²⁺ ve svalové kontrakci. Vápenaté ionty způsobí konformační změnu troponinu vedoucí k zasunutí celého tropomyozinového vlákna hlouběji do štěrbině mezi aktinovými řetězci. Obnaží se tak vazebná místa pro myozinovou hlavici.

8.3.2. Mechanismus svalové kontrakce

Primárním podnětem pro svalový stah je akční potenciál. Spojovacím článkem mezi akčním potenciálem a kontraktilem aparát jsou **ionty vápníku**. V povrchové membráně svalového vlákna (sarkolema) je složitý systém **příčných (transverzálních) tubulů (T-tubulů)** – vychlípenin povrchové membrány zasahující hluboko do nitra svalového vlákna (obr. 8.6.). Při depolarizaci povrchové membrány při akčním potenciálu se příčné tubuly rovněž depolarizují a **jejich prostřednictvím vniká vlna depolarizace rychle do hloubky vlákna**. Uvnitř jsou **podélné (longitudinální) tubuly (L-tubuly)** sarkoplazmatického retikula obklopující myofibrily po celé jejich délce.

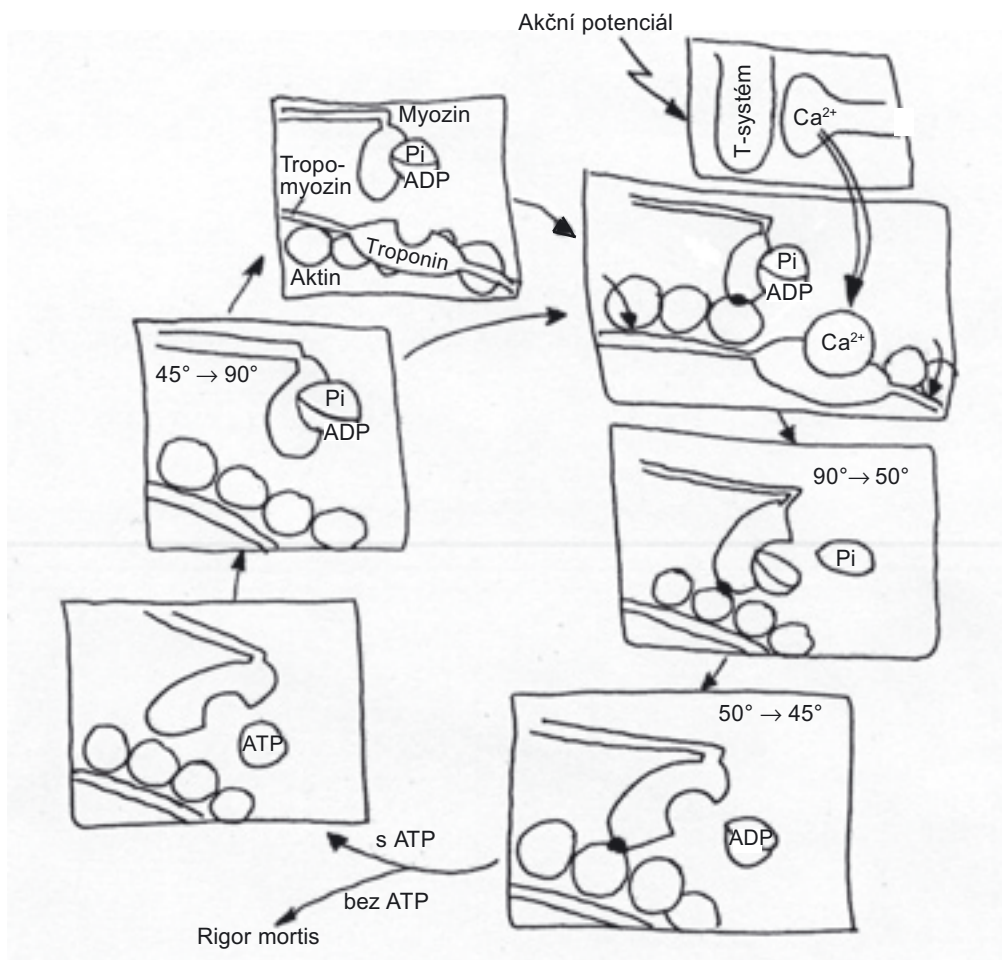


Obr. 8.6. Úloha tubulů při svalové kontrakci. Při příchodu akčního potenciálu na svalovou membránu transverzální tubuly (T-tubuly) zavádějí depolarizaci do hloubky svalového vlákna. Přilehlé longitudinální tubuly (L-tubuly) reagují vylitím vápenatých iontů. Ty pak iniciují svalový stah.

Nepředstavují však pokračování povrchové membrány tak jako příčné tubuly, a nejsou s ní ani v přímém spojení. Fungují jako **rezervoár vápenatých iontů uvolňující je do cytoplazmy v reakci na depolarizaci povrchové membrány**. Za tuto reakci jsou odpovědné napětově citlivé Ca^{2+} kanály podélných tubulů. Klidová vysoká koncentrace Ca^{2+} v tubulech musí být udržována výkonnými pumpami čerpajícími je ze sarkoplazmy (antiport s Mg^{2+}).

Jaká je představa **elektromechanického spřažení** při příchodu vzruchu? Koncentrace vápníku v sarkoplazmě, která je v relaxovaném svalu velmi nízká, se s příchodem akčního potenciálu pronikavě zvýší. V aktivovaném svalu se **vápník naváže na molekulu troponinu**. To způsobí jeho **konformační změnu**, která vede k **zasunutí celého tropomyozinového vlákna hlouběji do štěrbinu aktinové dvoušroubovice** (obr. 8.5.). **Změna polohy tropomyozinu pak odhalí vazebná místa aktinu pro hlavy myozinu**, která byla v klidu tropomyozinem blokována. Uvolněné Ca^{2+} jsou okamžitě čerpány zpět do longitudinálních tubulů, přičemž se na dva ionty Ca^{2+} spotřebuje jedna molekula ATP.

Obě hlavy myozinu jedné myozinové molekuly vážou po jednom ADP (obr. 8.7.). V této formě (komplex



Obr. 8.7. Molekulární mechanizmy posunu svalových filament. Kontrakce je odstartována vylitím Ca^{2+} a interakcí myozinu s aktinem. Při uvolnění anorganického fosforu se myozinová hlavička sklápí a odevzdává akumulovanou energii. Sklopení je dokončeno uvolněním ADP. Teprve vazba s novým ATP uvolňuje myozinovou hlavičku z vazby s aktinem. ATP se přitom štěpí myozinovou ATPázou, ale zůstává vázáno na hlavičku. Uvolněnou energii myozin absorbuje a hlavička se narovná.

M-ADP-Pi) svírají se svými krčky úhel 90° . Při vysoké intracelulární koncentraci Ca^{2+} se hlavy myozinu spojují s aktinem. Vzniká komplex A-M-ADP-Pi. Uvolní-li se z tohoto komplexu anorganický fosfor Pi, myozinové hlavy se překlopí z polohy 90° do polohy 50° a filamenta se proti sobě posunou. Odevzdání ADP uvede nakonec myozinové hlavy do konečné polohy 45° , čímž se posuv ukončí. Zbývající komplex A-M tvoří stabilní tzv. **rigorový komplex** a může být uvolněn pouze změkčující vazbou ATP. Snadná protažitelnost svalu v klidu je důležitá např. při plnění srdce nebo pro snadnou poddajnost natahovačů.

Ve svalu mrtvého organismu (3–6 hodin po zástavě dodávky kyslíku) se ATP již netvoří. To má na svalovou práci dva důsledky: Ca^{2+} nemůže být čerpáno zpět do tubulů a ani není k dispozici ATP pro rozštěpení stabilního komplexu A-M – nastává mrtvolná ztuhlost.

Přítomnost ATP však vede k **uvolnění myozinu** z vazby na aktin a k současnému zvonarovnění myozinových hlav. ATP-áza myozinových hlav štěpí ATP na ADP a Pi (zůstávají ale navázané). Uvolněná energie je **absorbována myozinem**, ten se dostává do aktivovaného stavu a jeho hlavičky se **narovnávají**. Spotřeba ATP tedy provází relaxaci, nikoli kontrakci svalu. Je-li intracelulární koncentrace ATP i Ca^{2+} nadále dostatečně vysoká, což závisí zejména na frekvenci přicházejících vzruchů, začíná celý cyklus znovu od začátku a hlavičky se opětovně připojí v jiném bodě. Délka posunu aktinových vláken při jedné kontrakci s myozinem je velmi malá (5–10 mikronů), proto dochází k opakovanému připojení hlaviček příčných můstků v dalších bodech. Všechny myozinové hlavy vlákna „veslují asynchronně“ a kontrakce je proto plynulá. Při izometrickém stahu, kdy se sval nemůže zkrátit, je síla vyvolávána pouze tendencí hlav k překlopení, aniž by se od aktinu odpoutávaly.

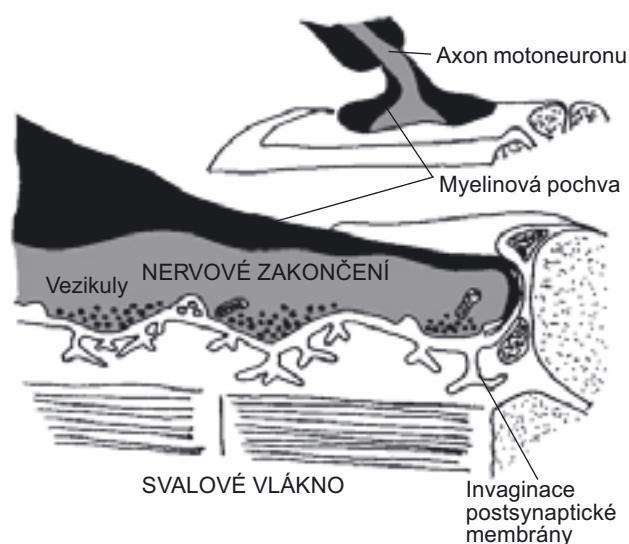
Pokles intracelulárního Ca^{2+} nakonec ukončí cyklus posuvu.

Při kontrakci se slabá (tenká) aktinová vlákna zasouvají mezi silná (tlustá) filamenta myozinová. Přitom délka slabých ani silných filament se nemění.

8.3.3. Nervosvalové spojení

Podněty, které vyvolávají kontrakci svalu se šíří nejprve po motorickém neuronu a končí na svalovém vlákně ve zvláštním útvaru zvaném **nervosvalová ploténka** (obr. 8.8.). Tato má stavbu a vlastnosti jednoduché synapse. Nervové **akční potenciály uvolňují na motorické ploténce acetylcholin** a indukují zde **místní ploténkový potenciál**. Podobně jako na postsynaptické membráně nervové, i na sarkolemě převažují chemicky řízené kanály generující místní potenciály. Při nadprahovém podnětu vzniká – díky napěťově řízeným kanálům již mimo ploténku – akční potenciál, který se aktivně šíří podél sarkolemy na celé svalové vlákno. Důsledkem **vazby acetylcholinu na receptory**, které jsou lokalizovány v místech záhybů svalové membrány, je **otevření příslušného Na^+ kanálu**

a depolarizace. Kvanta Ach se uvolňují i spontánně a vytvářejí miniaturní ploténkový proud, ten ale k vytvoření AP nestačí. Teprve několik set kvant Ach může generovat vznik AP na svalu. Ach je v synaptické štěrbině velmi rychle **štěpen cholinesterázou**, což umožňuje rychlou repolarizaci, a tak umožňuje účinný přenos všech po sobě jdoucích podnětů.



Obr. 8.8. Nervosvalová ploténka. Je specializovaným synaptickým spojením mezi nervem a svaem. Mediátorem je acetylcholin.

Nervosvalové spojení je velmi citlivé na různé vlivy a může být ovlivňováno různými látkami. Vybavení svalového vzruchu lze zabránit parenterálním podáním **kurare** (alkaloid), který se pevně **váže na receptory na postsynaptické membráně**, na něž se normálně váže acetylcholin a tak je zablokuje. Ireverzibilní blokádu cholinrecepčního systému způsobují také **hadí jedy α -bungarotoxin** a najatotoxin (jde o polypeptidy). Nervosvalový přenos je možné také **zablokovat inhibiční acetylcholinesterázy**. Synapse je pak v trvale aktivovaném stavu a tedy nefunkční. Tak účinkují např. některé organofosfáty (bývají součástí pesticidů). Toxin **botulin** blokuje uvolňování acetylcholinu při akčním potenciálu a brání tak excitaci svalové membrány.

U **bezobratlých** má spojení nervových vláken se svaly určité zvláštnosti. Např. mnoho typů svalů bezobratlých má velké množství excitačních a inhibičních spojení v jednom svalovém vlákně. Motorické neurony se mnohonásobně rozvětvují a vytvářejí mnoho synapsí. Důvodem je neschopnost svalových membrán bezobratlých generovat aktivně se šířící akční potenciály – sval tedy musí být drážděn mnohem hustější sítí synapsí.

Motorický neuron a všechna jím inervovaná svalová vlákna tvoří tzv. **motorickou jednotku (MJ)**. Lze rozlišit MJ rychlého a pomalého typu. Pomalé jsou citlivější na nedostatek O_2 , mají však vyšší oxidativní metabolismus, mají více myoglobinu (zásoba O_2) a méně se unaví než rychlé. Svaly s těmito jednotkami jsou specializovány na výdrž – postoj. Rychlé převažují v „bílých“ svaech a slouží k rychlým pohybům.

Motorické neurony bezobratlých jsou fázické a tonické. Fázické motoneurony vyvolávají rychlé svalové kontrakce. Aktivita tonických motoneuronů naopak trvalý svalový tonus. Ve většině nervosvalových spojení bezobratlých je mediátorem acetylcholin, ale rovněž kyselina glutamová a kyselina γ -aminomáselná.

8.3.4. Odstupňování kontrakce

Přirozená kontrakce kosterního svalu má podobu **hladkého tetanického stahu**. Je to odpověď na dráždění o frekvenci nad 30 Hz, při které zůstává koncentrace Ca^{2+} trvale zvýšená, protože se nestačí ukládat zpět do zásobáren. Při nižší frekvenci lze experimentálně dosáhnout tzv. vlnitého tetanu.

Stupňování svalové aktivity je možné díky tomu, že je aktivováno někdy víc, jindy méně motorických jednotek svalu – **prostorová sumace**. Jeden sval může mít pouze 100 MJ nebo až 2.000 MJ (okohybné svaly). Čím větší počet, tím jemnější odstupňování kontrakce. Síla každé MJ může být navíc stupňována zvyšováním frekvence nervových impulzů – **časová sumace**.

8.3.5. Energetické zdroje svalové kontrakce

Svaly konvertují energii chemicky vázanou přímo na mechanickou. Viděli jsme již, že ATP je bezprostředním zdrojem dodávajícím energii. Přitom se štěpí na ADP a anorganický fosfát. Toto štěpení může probíhat i anaerobně. Spotřebovaný ATP je ihned regenerován. K tomu jsou k dispozici tři procesy: **1) štěpení kreatinfosfátu (KrP), 2) anaerobní glykolýza, 3) aerobní spalování glukózy (Glc) a tuků** na CO_2 .

Ve svalu je obsaženo ATP asi na 10 kontrakcí. Štěpením kreatinfosfátu se získá energie na dalších asi 50 kontrakcí, než je i tato zásoba vyčerpána. KrP tedy představuje rychle využitelnou energetickou rezerva

vu svalu a s využitím jeho energie lze dosahovat krátkodobých špičkových výkonů.

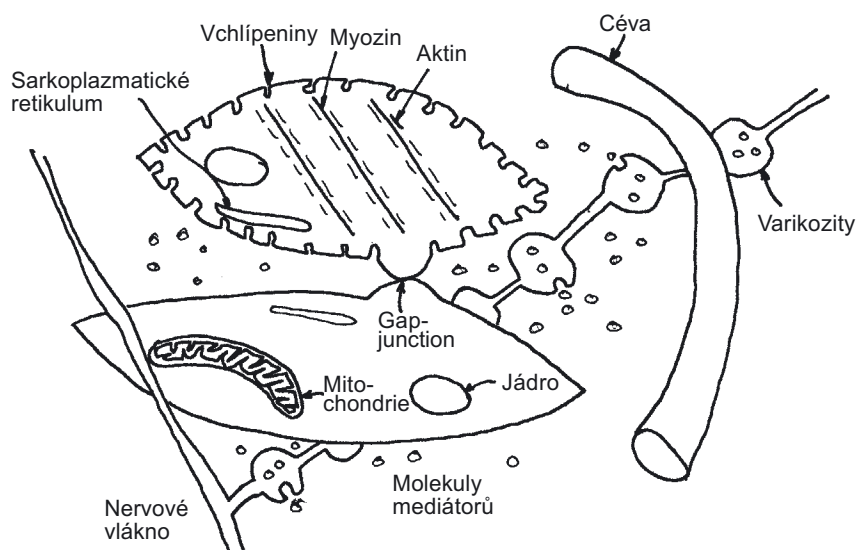
Anaerobní glykolýza se rozběhne s malým zpožděním. Přitom jsou glukóza z krve a glykogen (zásobní polysacharid) ve svalu odbourávány na **kyselinu mléčnou**. Při lehké práci je tato energeticky málo výnosná produkce ATP vystřídána po asi 1 min aerobním odbouráváním Glc. Jestliže to ale při déletrvajícím práci nestačí, anaerobní glykolýza probíhá paralelně vedle aerobního štěpení. Organismus tak může přechodně po dobu asi 40 s podávat výkon 3x vyšší než za ustálených aerobních podmínek. Tento způsob ovšem nemůže pokračovat dlouhodobě, díky hromadění kyseliny mléčné a reakcím vedoucím k únavě svalu.

Déletrvajícím svalovým výkonům jsou možné pouze prostřednictvím **aerobního uvolňování energie z Glc a tuků**. Energetické potřeby svalu při práci jsou závislé na dostatečném zásobení kyslíkem – tedy na prokrvení svalů, na srdečním výkonu, dýchání. Určitou rezervu kyslíku přímo ve svalech poskytuje barvivo **myoglobin**. I tak vzniká díky anaerobní fázi **kyslíkový dluh**, jehož splátka O_2 může být vyšší než původní půjčka – na zvýšenou činnost srdce, dýchacích svalů atd.

8.4. Hladký sval

Obraz platný u obratlovců – že totiž kosterní svalovina je somatická, motorická, řízená vůlí a naproti tomu hladká je vegetativní a autonomní nemá u **bezobratlých** platnost. Trávicí trubice členovců je obvykle pruhoaná a mnoho lokomočních svalů kroužkovců a hlavonožců je naopak tvořeno hladkou svalovinou.

Hladká svalovina **savců** tvoří pouze asi tři procenta tělesné hmotnosti, ale má velký význam, protože se uplatňuje při funkci zejména vnitřních orgánů (žaludek, střevo, močový měchýř, žlučník, děloha, průdušky atd.) a v cévách přispívá k regulaci krevního oběhu. Hladká svalovina



Obr. 8.9. Buňky hladké svaloviny a jejich inervace. Aktin s myozinem netvoří viditelné proužkování. Mediátory se vylévají z varikozit vegetativních nervů do prostoru kolem svalových buněk.

vina obratlovců je vedle žláz hlavním efektořem vegetativního řízení.

Buňky hladkých svalů jsou proti buňkám svalů kosterních podstatně **menší**, zpravidla vřetenovitého tvaru s centrálně uloženým jádrem (obr. 8.9.).

Existují dva základní typy hladkých svalů. V tzv. **jednotkovém hladkém sval** umožňují vzájemná spojení svalových buněk spojení typu **gap junctions** elektrickou vazbu membrán a tím přenos depolarizace z jedné buňky na druhou. Svalovina orgánů tak tvoří funkční soubuní (syncytium). Ve svalovině mnoha orgánů jsou **pacemakerové buňky**, které rytmicky vytvářejí akční potenciály, šířící se do okolních buněk, čímž je udržováno trvalé napětí – **tonus** svaloviny. Svalovina arteriál a chámovodů pacemakery nemá a uplatňuje se tu autonomní nervové řízení.

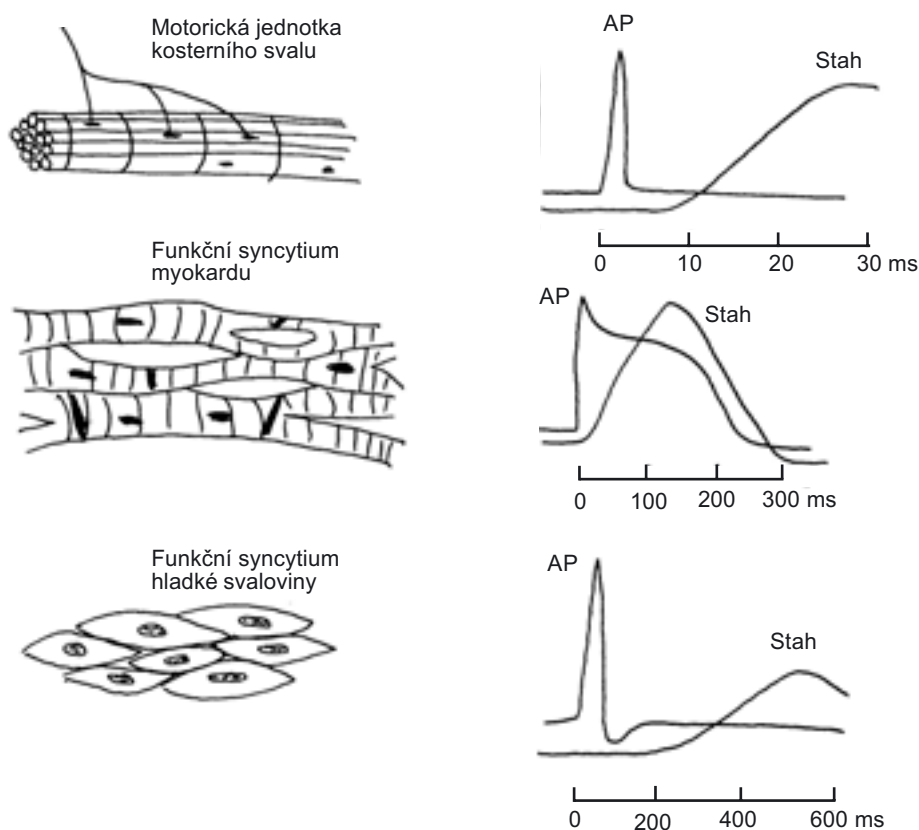
Druhý typ hladké svaloviny je tzv. **vícejednotkový hladký sval** jehož buňky nejsou vzájemně propojeny, takže kontrakce se v něm prakticky nešíří. Vyskytuje se tam, kde je potřeba jemného pohybu – duhovka, ciliární svaly oka. Podobá se kosternímu, ale je velmi citlivý na mediátory a hormony.

Aktivita hladké svaloviny je vyvolávána rozličnými způsoby: **1)** nervově – zejména vegetativní inervací, s čímž souvisí i citlivost na **2)** endokrinně ale i parakrinně dopravené hormony. **3)** Hladká svalovina také reaguje na mechanické podněty – protažení svalu vyvolá depolarizaci a zvyšuje tonus, např. u krevních cév. A nakonec jsou schopny i **4)** autonomní aktivity.

Morfologický obraz spojení mezi vegetativními nervovými vlákny a vlákny hladké svaloviny je jiný než u kosterního svalu. **Není tu motorická ploténka**. V průběhu nervových vláken, kde již nejsou kryta pochvami, se vytvářejí ztlustěny (**varikozity**), vyplněné synaptickými vezikuly. Z nich se uvolňují různé mediátory (acetylcholin a noradrenalin) do štěrbin mezi nimi a svaly, které jsou ovšem mnohem širší než na ploténce. Účinky mediátorů jsou však na různé hladké svaly odlišné. Např. noradrenalin vyvolává kontrakci hladkých svalů cév, ale relaxaci hladkých svalů střeva (viz také tab. 16.1. účinků sympatiku a parasympatiku na str. 137).

Mediátory pak mohou vyvolat svalový stah. Šíření podráždění je tedy možné jednak spoji typu gap junction – elektricky, anebo postupným šířením vlny zvýšené koncentrace mediátoru v mezibuněčném prostoru následované vlnou postupující kontrakce – **peristaltické pohyby**.

V buňkách hladké svaloviny nalezneme jak aktin tak myozin, ale v jiném poměru a i jiné struktury. Podstata kontrakce je sice stejná, ale existují odlišnosti např. v tom, že většina aktivit hladké svaloviny je podstatně **pomalejší** než u pruhořaných svalů. Také přesuny Ca^{2+} jsou pomalejší, takže **kontrakce nastupuje pomaleji a také déle přetrvává**. **Hladkého tetanu** lze dosáhnout už **při malé frekvenci dráždění** a reakce na jeden AP je mnohem slabší než na salvu – velmi **výrazná časová sumace**. Význačuje se mimořádnou roztažností – až desetinásobně u dělohy nebo močového měchýře.



Obr. 8.10. Hlavní typy svalů se záznamem akčního potenciálu a odpovídajícího stahu. U srdečního svalu trvá depolarizace téměř stejně dlouho jako mechanický stah. Hladká svalovina na depolarizaci reaguje stahem s velkým zpožděním.

8.5. Srdeční sval

Svémi vlastnostmi se podobá kosternímu svalu v tom, že svalové buňky mají příčné pruhování, obsahují myofibrily s pravidelně uspořádanými silnými a slabými filamenti a mechanismus jejich kontrakce je stejný jako v kosterním svalu. Dobře vyvinuté je i sarkoplazmatické retikulum. Hladkému svalu je srdeční sval podobný v tom, že má **vlastní rytmicitu** a že mezi buňkami jsou těsná spojení typu **gap junction**. Tím vytváří celé srdce jedinou funkční jednotku, která se vždy stahuje jako celek. Zvláštností srdeční svalové buňky je **dlouhé trvání akčního potenciálu** a tedy i dlouhá **refrakterní fáze** (obr. 8.10.). Zatímco akční potenciál nervového vlákna, nebo vlákna kosterního svalu po krátké vzestupné fázi opět rychle klesá a klidový potenciál se obnoví za asi 1–3 ms, u vláken myokardu je k tomu zapotřebí až 300 ms. Tato pomalá repolarizace má důležitý význam pro pravidelnou srdeční činnost. Srdeční sval zůstává po delší dobu v refrakterní periodě a nemůže být podrážděn v časových intervalech kratších než 250 ms. Není proto možné sčítání stahů vedoucí k tetanu, které by znamenalo zastavení pravidelné činnosti srdce.

Zatímco u obratlovců impulzy k srdečním rytmickým a automatickým stahům vznikají přímo v myokardu (jde o tzv. myogenní srdce), původ srdeční činnosti řady bezobratlých živočichů (např. krabů, pavouků) je neurogenní (neurogenní srdce). Původ rytmů neurogenního srdce je ve spontánní aktivitě neuronů uložených v srdečním gangliu. Některá srdce bezobratlých (např. měkkýšů, hmyzu) mají však rytmus myogenní.

Srovnání některých základních vlastností všech třech typů svalů je v tabulce 8.1.

	Hladký sval	Srdeční sval	Kosterní sval
Motorická ploténka	Ne	Ne	Ano
Vlákna	Krátká	Rozvětvená	Dlouhá
Mitochondrie	Málo	Mnoho	Mnoho
Počet jader/vlákno	1	Málo	Mnoho
Sarkomera	Ne	Ano	Ano
Syncytium	Ano (konexony)	Ano (disky)	Ne
Sarkoplazmat. ret.	Málo	Málo	Hodně
Pacemaker	Ano – pomalý	Ano – rychlý	Ne
Odpověď na podnět	Odstupňovaná	Vše nebo nic	Odstupňovaná
Tetanický stah	Ano	Ne	Ano

Tab. 8.1. Srovnání vlastností třech základních typů svalů.

8.6. Lokomoce a opěrné systémy

Organizmy si pohybem zabezpečují takovou polohu v prostoru, která je optimální při vyhledávání potravy, ukrytí se před nepřítelem nebo nebezpečným vnějším faktorem, při vyhledávání druhého pohlavního partnera apod.

Tvar zvířete je velmi důležitý z mnoha důvodů. Morfologie těla je vždy adaptována na konkrétní způsob

lokomoce. Při udržování stálého tvaru těla musí tkáň odolávat dvěma deformujícími silám – externím a interním (z vlastních svalů). Suchozemští a létající živočichové musí odolávat i gravitačním silám. Vodní živočichové zase silám a odporům vodního proudění, zatímco gravitace nemá tak zásadní důležitost. Kostra je struktura poskytující oporu pro udržení tvaru těla. Většinou nejde jen o statickou oporu, ale o dynamickou strukturu pohybující se v odpověď na činnost svalů. **Muskuloskeletární systém** zvířat je tedy zodpovědný jednak za **udržení tvaru těla, jednak za lokomoci** a lokomoce je způsob, jakým zvířata užívají svou kostru a svaly k pohybu.

Svaly živočichů jsou obvykle uspořádány v **antagonistických párech** tak, že se jedna svalová skupina kontrahuje a provádí práci, ostatní relaxují (**flexory a extenzory**). Aby sval mohl konat svou činnost, je nutné, aby byl upnut k pevnému podkladu. U živočichů jsou proto vyvinuty různé typy opěrných systémů.

Rozeznáváme tři základní typy skeletárních systémů:

- 1) Hydrostatický skelet** může být tvořen oddílem těla naplněným tekutinou pod vysokým tlakem. Jiný typ skeletu je tvořen tuhými elementy – kostmi, chitinem, vápenitými nebo křemitými strukturami. Ty pak tvoří buď **2) endoskelet** nebo **3) exoskelet**.

Hydrostatické kosterní systémy. Setkáme se s nimi u bezobratlých živočichů s měkkými těly, jako jsou např. kroužkovci nebo larvy hmyzu. V podstatě je tento opěrný a pohybový systém založen na tlaku hemolymfy udržovaném tonem tělní svaloviny. Tělo kroužkovců je segmentováno a svou tělní dutinu mají obklopeny vrstvami kruhové a podélné svaloviny. Při kontrakci se některé partie okružní svaloviny v segmentu zužují a více prodlužují, kdežto díky kontrakci podélné svaloviny se některé segmenty stávají kratšími a širšími. Pohybu je u těchto zvířat dosaženo střídáním kontrakce a relaxace těchto svalových vrstev v různých segmentech. Některé segmenty jsou opatřeny štětinami (setae), které z nich vyčnívají a zabezpečují zachycení těla na podkladu a tím zabraňují zpětnému pohybu.

Exoskelety. Jsou to kostry na vnějším povrchu těla, vyskytující se u měkkýšů a členovců. V případě plžů je to ulita, u mlžů lastura. Jejich prvotní význam je obranný – ochrana měkkého těla. U členovců je svalovina připravena na exoskelet, a jelikož jejich tělo je segmentováno a jednotlivé segmenty jsou volně spojeny, kontrakce svalů dovoluje živočichovi se pohybovat. Vnější skelet – kutikula – je chemicky složen ze složky cukerné (chitinu) a bílkovinné (sklerotinu). Obě složky dohromady poskytují pevný, ale přitom pružný materiál. Na povrchu je kutikula pokrytá voskovým povrchem, který zabraňuje odpařování vody. Takový exoskelet však neumožňuje živočichovi růst a zvětšovat své tělo. Proto je nutno staré kutikuly se zbavovat. V tomto období jsou nejzranitelnější. Nově vytvořený skelet je měkký a je slabou ochranou těla a do doby jeho úplného ztvrdnutí je omezen i pohyb jedince.

Kutikula hmyzu však také v záhybech nebo lištách vybíhá i do nitra těla a poskytuje tak svalům oporu i zevnitř – podobně jako pravé endoskelety.

Endoskelety. Jsou nejlépe vyvinuty u obratlovců, i když existují i u některých bezobratlých (např. ostnokožců), u kterých jsou tvořeny vápenatými solemi. U obratlovců slouží kostra stejné funkci jako exoskelet – pevnou konstrukci proti které se svaly mohou kontra-

hovat a tak realizovat pohyb živočicha. U většiny obratlovců je kostra tvořena kostmi, jejichž základem je fosforečnan vápenatý. U některých živočichů (žraloci a rejnoci) je kostra tvořena chrupavkou, často inkrustovanou uhličitanem vápenatým. Hlavní výhodou endoskeletu ve srovnání s exoskeletem je to, že **endoskelety rostou současně s růstem celého těla**, což eliminuje potřebu svlékání a problémy s tím spojené.