

## 16.

## Nervová soustava

*V tomto oddílu se vracíme k základním poznatkům o funkcích neuronů a přenosu informace nervovými membránami podanými v kapitole Obecná neurofyziologie. Můžeme tedy navázat fylogenezi nervových soustav, doprovázenou vývojem komplexních nervových schopností od řízení motoriky, vegetativních pochodů až k řeči nebo paměti.*

Nervová soustava (NS) představuje vedle endokrinní soustavy druhý integrační, řídicí systém. Jak již víme, stavební jednotkou nervového systému je nervová buňka – **neuron**. V nervových soustavách živočichů zprostředkovávají motorickou odpověď na senzorický podnět skupiny různě propojených neuronů. Příkladem takového nejjednoduššího propojení je monosynaptický reflexní oblouk. Všeobecně jsou ale tyto řídicí okruhy mnohem složitější a s mnoha interneurony.

**Důležitost nervové soustavy v průběhu evoluce roste** a stává se dominantní řídicí a integrační soustavou umožňující dokonalou a rychlou motoriku, komplexní zpracování smyslových informací spolu se složitým chováním. Svých vrcholných schopností dosahuje v takových asociačních funkcích, jako je paměť, řeč nebo vědomí.

### 16.1. Vývoj nervových soustav

#### 16.1.1. Bezobratlí

S první schopností **integrace pohybu** se setkáváme už u jednobuněčných živočichů, kde pohyby brv, uvádějící do pohybu vodní médium s lokomoční nebo potravní funkcí, musejí být synchronizovány do určitého rytmu. U vývojově nejdokonalejších jednobuněčných, kam patří např. treпка velká (*Paramecium caudatum*) z kmene nálevníků (Ciliophora), se vzruch přenáší pomocí tzv. **neuromotorického aparátu**, který má ústředí v ekto-plazmě kolem buněčného jícnu, jež je spojeno vlákenky s bazálními tělisky pohybových brv. Činností tohoto aparátu je zajištěn koordinovaný pohyb brv.

Za předchůdce NS lze považovat **myoepiteliální buňky** žahavců a houbovců, které na podráždění reagují stahem. Z nich se pak diferencovaly specializované smyslové, spojovací nervové a svalové buňky.

Za nejjednodušší stavební plán NS lze pak pokládat **difuzní nervové síť** žahavců tvořené podle počtu výběžků bi- nebo multipolárními **protoneurony** (obr. 16.1.). Tyto výběžky jsou na rozdíl od normálních nervových

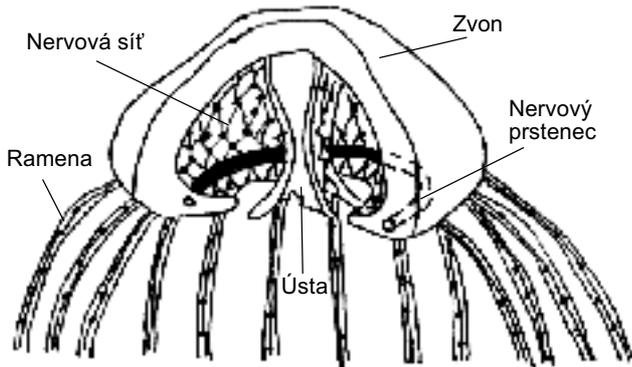
buněk (neuronů) stejnocenné, nejsou rozlišeny na neurit a dendrity. Spojení mezi jednotlivými bipolárními a multipolárními buňkami má charakter synapsí, podráždění se šíří stejně rychle všemi směry.



Obr. 16.1. Nervový systém nezmara představuje výchozí typ difuzní, nediferencované nervové sítě.

Nervové dráhy mají tendenci vytvářet **rychlejší spoje** mezi místy s dominantní senzorickou nebo motorickou aktivitou a v původní difuzní nervové síti se objevují některé modifikace vedoucí k tomu, že jednotlivé části této soustavy již nejsou rovnocenné. Proto u dalších dvou tříd žahavců, medúzovců (Scyphozoa) a korálnatců (Anthozoa), vznikají prstence např. kolem zvonu (obr. 16.2.) spojující první smyslové orgány jako **statocysty** detekující zemskou tíži, první **chemoreceptory** a jednoduché **foto- a mechanoreceptory** se svaly včetně **pacemakerů** (vzrušičů) řídicích rytmus pohybu. Progresivními znaky plovoucích medúz jsou také již **polarizované dráhy** vedoucí vzruchy jen jedním směrem, dále první shluky nervových buněk, primitivní nervová centra – **ganglia**. Radiální symetrie však ještě nedovolila vzniknout skutečně centralizované NS.

**Pětípráscitá radiální souměrnost** a stejně tak i podobné uspořádání nervové soustavy se uplatňuje i u dospělých **ostnokožců**. Příslušníci tohoto kmene jsou jednou z nejstarších živočišných skupin a fosilní formy žily již v prvohorních mořích. Jejich původ není dosud uspokojivě vysvětlen. Předpokládá se, že pětípráscitou souměrnost získali druhotně, neboť larvy všech ostnokožců jsou bilaterálně souměrné. Sumýši z původně radiální souměrnosti získali zpětně bilaterální souměrnost, jejich nervová soustava však zůstala radiální. Centrální koordinace pohybu je nízká, jednotlivé části těla mají stále velkou autonomii.



Obr. 16.2. Nervový systém medúzy. Kombinace nervové sítě s prstencem koncentrovanych vláken kolem ústí zvonu.

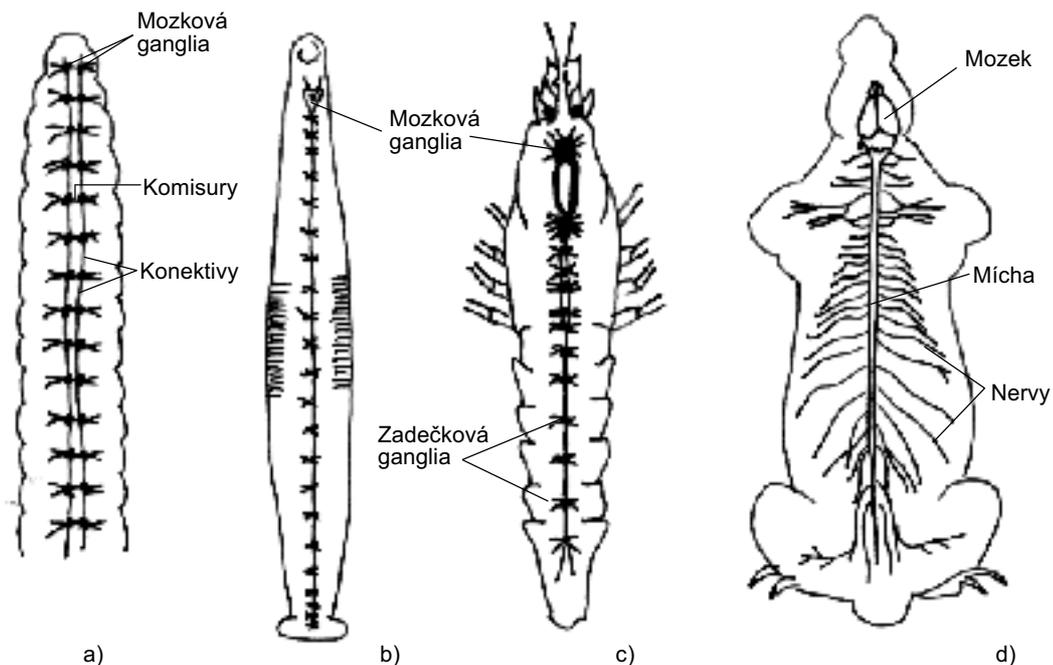
K centrálnímu řízení došlo až s **bilaterálně** symetrickou tělesnou stavbou, kde sledujeme procesy **agregace** neuronů seskupujících se v ganglia spolu s procesem **cefalizace** – tedy posilováním role hlavových ganglií. To má svůj důvod, protože to byl hlavový konec těla,

kteřý nesl nároky na zpracování informací ze zrakových, čichových a hmatových čidel a na odpovídající pohybovou reakci kusadel a celého těla. Hlavové uzliny postupně přebírají integrační funkce z hlediska celého organismu a řídí (nejčastěji tlumí) aktivitu tělních uzlin, i když jejich autonomie je stále velmi vysoká.

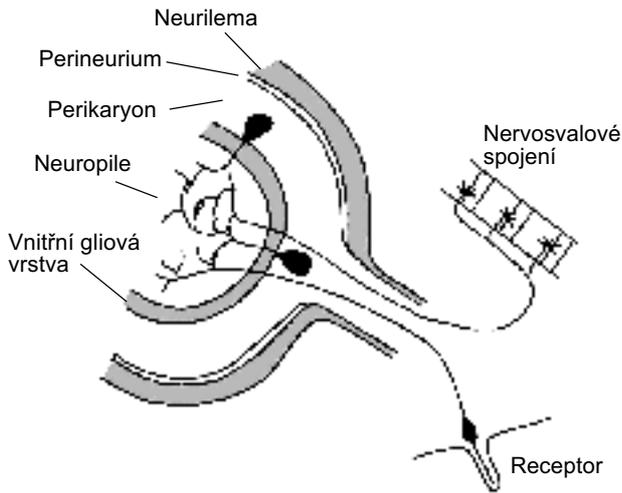
Z původní nervové sítě tedy sledujeme shlukování neuronů do **obhltanového prstence** na přídí těla, který spojuje jednotlivé nervové uzliny. Z nich vedou nervy zejména k miskovitým očím a čichovým lalokům. Dále pak 1–3 páry pruhů nervových buněk po celé délce těla (**žebernatky, ploštěnci**) až k jedinému, na ventrální straně probíhajícímu pásu vzájemně spojených párových ganglií – **břišní nervové pásce kroužkoců a členoců** (obr. 16.3.a,b,c). Jednomu tělnímu segmentu odpovídá zpravidla jeden pár ganglií. Jsou však výjimky: u pijavek je počet segmentů těla sekundárně zmnožen, u členoců ganglia několika segmentů splývají.

Na řezu gangliem hmyzu (obr. 16.4.) nalezneme v jádru zvaném **neuropile** mnohočetné synaptické spoje, těla interneuronů a motorických neuronů jsou vytlačena k povrchu ganglia (obdobá šedá a bílá hmota NS obratlovců, srv. obr. 4.12.). **Gliové buňky** doprovázející neurony vytvářejí ochranné, vyživující a izolační obaly ganglia.

Nervová soustava členoců je odvozena od **žebríčkové** soustavy kroužkoců. U larev a některých primitivních skupin přísluší každému segmentu pár ganglií, která jsou mezi sebou spojena příčně i podélně. Postupně však dochází k rozmanitému stupni **splyvání ganglií**. U výše postavených členoců vzniklo splynutím a zvětšením **nadjičnové, supraesofageální ganglion**, které nabylo charakteru regulačního **mozkového centra** a lze

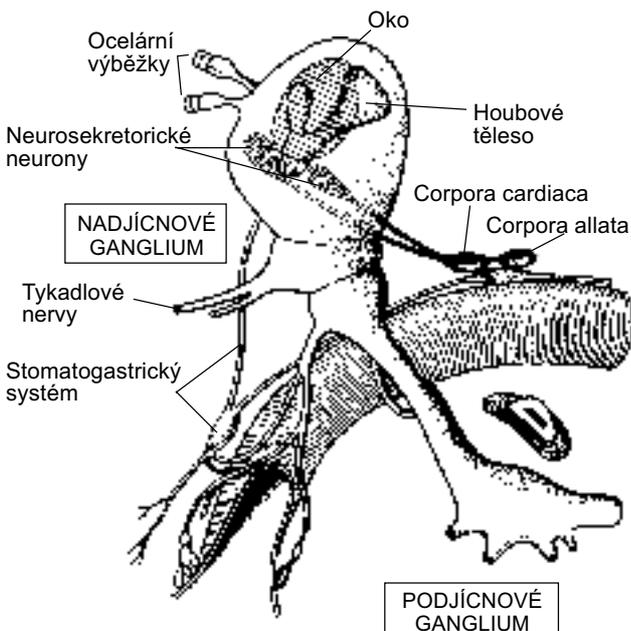


Obr. 16.3. Nervové soustavy a) žilžaly, b) pijavky, c) raka, d) potkana. Je patrná segmentální architektura ventrálně ležící nervové pásky bezobratlých i dorzálního míšního provazce obratlovců.



Obr. 16.4. Reflexní oblouk a vrstvy ganglia hmyzu. V jádře – neuropile – jsou nervové výběžky a synaptické spoje, těla neuronů leží blíže povrchu. Vnější gliová vrstva – perineurium – hraje roli nepropustné, krevně mozkové bariéry.

v něm rozlišit tři části – **protocerebrum**, **deutocerebrum** a **tritocerebrum**. Zpracovává původně hlavně senzoricke vstupy z očí a tykadel (obr. 16.5.). Mozkové ganglion je také centrem instinktivního chování i podmíněných reakcí. Zvláště **houbová tělesa** (dobře vyvinutá u společenského hmyzu) jsou pro tyto schopnosti důležitá. **Uzlina podjícnová (subesofageální g.)** vzniká splnutím několika následujících párů ganglií s hlavní původní funkcí řízení motoriky kusadel a čelistí, ale i lokomoce celého těla.



Obr. 16.5. Mozek hmyzu neboli nadjícnová uzlina vzniká splnutím 3 ganglií s původní funkcí zpracování smyslových vstupů z očí a tykadel. Houbová tělesa jsou asociačními centry chování a učení. Neurosekretorické buňky jsou ve spojení s corpora cardiaca a allata. Stomatogastrický systém je typem vegetativní inervace.

Mozek zajišťuje účelnost chování celého organismu navzdory převládající autonomii segmentálních ganglií. Koordinace dýchacích pohybů nebo motoriky různých segmentů je výsledkem většinou inhibičního vlivu mozkových uzlin.

Kromě typické CNS (mozek + břišní nervová páska) mají kroužkovci a členovci také vcelku samostatnou vegetativní nervovou soustavu, která inervuje u hmyzu zejména trávicí trubici (stomatogastrický systém) nebo stigmata.

Podobné shlukování známe také u **klepítkatců** (Chelicerata) a **měkkýšů**, kde místo nervové pásky s mnoha ganglii nalezneme již jen několik málo párově propojených ganglií. U hlavonožců (i když jde o slepou vývojovou linii) dosahuje koncentrace neuronů nejvyššího stupně u bezobratlých. Vysoká úroveň funkčních schopností mozku hlavonožců (který je chráněn chrupavčím pouzdem) je dána především složitostí spojů mezi neurony. Hlavonožci jsou vybaveni dokonalými smysly a schopnost učení daleko převyšuje schopnosti jiných bezobratlých.

Pro bezobratlé je typický také výskyt tzv. **obřích axonů** – nervových vláken velkého průměru. Vezme-li v úvahu, že nervy bezobratlých nemají myelinovou pochvu, je zvětšování průměru vlákna jedinou cestou ke **zrychlení vedení** vzruchu. Obří axony zajišťují únikové reakce, při nichž je rychlost odpovědi zásadním požadavkem. Podobným znakem typickým pro bezobratlé je bohatý výskyt neurosekrečních orgánů a nervových zakončení vylučujících do oběhu neurohormony, dokumentující vývojově původnější velmi těsnou vazbu mezi nervovým a hormonálním řízením.

### 16.1.2. Obratlovci

Organizace nervového systému obratlovců je odlišná. Základem jejich nervové soustavy je trubice s centrálním kanálem, probíhající tělem na hřbetní straně, **nad trávicí trubicí a chordou**. Předky strunatců je nutno hledat mezi mořskými bezobratlými živočichy příbuznými kmeni ostnokožců a zejména kmeni polostrunatců (Hemichordata), jehož příslušníci mají tzv. **notochord**, což je zpevňující vychlípění hlitanu a má histologickou stavbu podobnou struně hřbetní. K polostrunatcům patří např. třída žaludovců, jejichž nervová soustava je vyvinuta v podobě duté nervové uzliny (mozku), ze které vystupují dva podélné nervové pruhy. Silný nerv, procházející při hřbetní straně k zadnímu konci těla, má náznak několika dutinek za sebou. Lze v tom spatřovat základ budoucí trubcové nervové soustavy.

Anatomicky i funkčně dělíme NS obratlovců na složku **periferní** a **centrální**. Periferní sestává z mozkomíšních nervů. Centrální NS je tvořena mozkem a míchou (obr. 16.3.d).

Z jiného pohledu lze NS rozdělit na **vegetativní (autonomní)** a **motorickou (somatickou)**. U obou můžeme rozlišit centrální a periferní složku, stejně jako dráhy vzestupné a sestupné. Vegetativní NS zahrnuje především **viscerální** (útrobní) nervy inervující zejména

srdce a hladkou svalovinu vnitřních orgánů. Přívlástek **autonomní** získal pro svou relativní nezávislost na vůli a vědomí – to ovšem u primitivních živočichů ztrácí opodstatnění. Motorický systém je tvořen **somatickými** (soma = tělo) nervy, inervujícími především kosterní svalovinu.

K řízení motoriky i k řízení vegetativnímu se ještě vrátíme v samostatných odstavcích.

## 16.2. Centrální nervový systém (CNS)

### 16.2.1. Mícha

Je trubice nervové tkáně uložená v podélné ose těla s kanálkem uprostřed. Centrální **šedá hmota**, kde převažují těla nervových buněk, vytváří u většiny obratlovců na řezu charakteristického motýlka s předními a zadními míšními kořeny (obr. 4.12. na str. 26). Protože jde ale o prostorovou strukturu, mluví se o dorzálních a ventrálních míšních sloupcích. Periferní část míchy tvoří **bílá hmota** z myelinizovaných nervových vláken. Uspořádání je tedy opačné než v telencefalu.

Ve ventrálních sloupcích jsou těla **eferentních motorických neuronů**. Těla **aférentních senzorických** nervů ale leží mimo míchu, a to ve **spinálních gangliích**. V dorzálních sloupcích jsou pak uložena těla interneuronů, jejichž výběžky umožňují propojení senzorického vstupu a motorického výstupu.

Seskupení jednotlivých neuronů je však ve skutečnosti poněkud složitější a do jisté míry odlišné u jednotlivých živočišných skupin. Z míchy totiž vycházejí a do míchy přicházejí nervy jak z útrobních (viscerálních) orgánů, tak ze somatických orgánů (jež jsou na rozdíl od viscerálních primárně segmentovány). Obecně lze říci, že na každé straně můžeme směrem z dorzální na ventrální stranu rozlišit v šedé hmotě míchy čtyři oblasti: somaticko-senzorickou, viscerálně-senzorickou, viscerálně-motorickou a somaticko-motorickou.

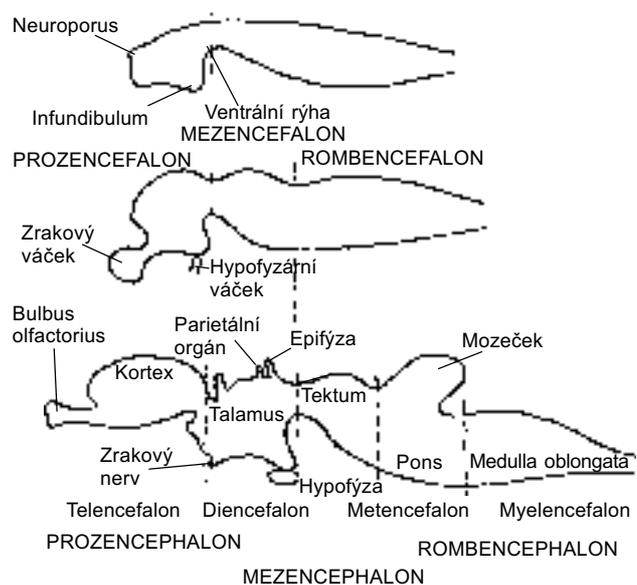
Senzorické vstupy se tedy připojují k motoneuronům na téže nebo i druhé straně nebo se dostávají do dalších pater míchy a dále až do mozku. Naopak, z mozku vedou motorické dráhy do nižších pater míchy a odtud motoneurony ke svalům.

Mícha představuje poměrně samostatné ústředí pro **reflexní řízení** řady fyziologických dějů. Významná jsou zde zejména centra pro vyprazdňování močového měchýře, vyprazdňování střev, regulaci šířky zornice, regulaci pohlavních funkcí i centra některých **postojových reflexů**, a to monosynaptických (např. patelárního u člověka) i polysynaptických (odtahování končetin).

Po přerušení spojení s mozkiem však nastává útlum všech míšních reflexů (spinální šok), který trvá tím déle a má tím fatálnější následky, čím výše ve fylogenetické řadě živočichů stojí.

### 16.2.2. Mozek

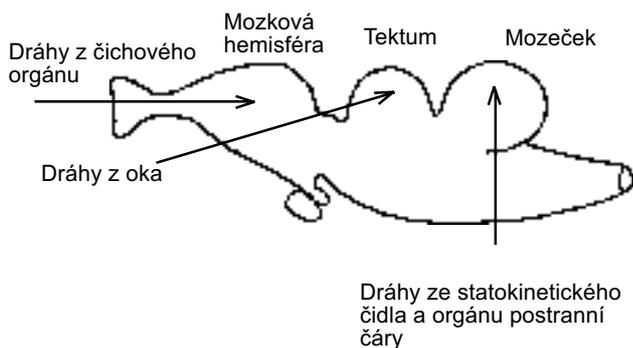
Celkovou organizaci mozku a jeho částí lze nejlépe pochopit na základě jeho ontogenetického vývoje, který je i zde jistou zkratkou vývoje fylogenetického. V nejranějším stádiu je budoucí mozek pouze rozšířeným úsekem nervové trubice (obr. 16.6.). S postupujícím růstem se jeho přední část ohýbá směrem dolů a vznikají dvě zaškrcení. Tak jsou od sebe odděleny tři části – **proencefalon**, **mezeencefalon** a **rombencefalon**. U primitivních obratlovců jsou tyto tři segmenty spojeny s **třemi hlavními smyslovými orgány**: čichovým orgánem, okem a uchem a orgánem postranní čáry.



Obr. 16.6. Vývoj mozku savců. Původní nervová trubice se zaškrcuje a dává vznik trojdílnému, později pětídílnému mozku. Další vývoj se soustředí na kůru telencefala a metencefala, které ostatní části shora úplně překryjí.

Trojdílný mozek se dále rozdělil na mozek pětídílný. Z proencefala vznikl **koncový** neboli velký **mozek (telencefalon)** a **mezimozek (diencefalon)**. Střední mozek (mezeencefalon) se dále nedělil. Rombencefalon se rozdělil na **metencefalon** (k němuž náleží mozeček – **cerebellum** a u savců **most Varolův** – **pons Varoli**) a **myelencefalon (medula oblongata – prodloužená mícha)** přecházející plynule v míchu

Současně s podélným členěním nervové trubice – budoucího mozku – probíhá vývoj na jeho dorzální straně za vzniku masivních výrůstků šedé hmoty. Dorzálním výrůstkem proencefala je právě telencefalon, z mezecefala vyrůstá **tektum** a z rombencefala cerebellum. Víme již, že telencefalon se vyvíjel původně jako čichové centrum, tektum jako centrum zrakové, cerebellum jako centrum sluchových a vestibulárních (rovnovážných) informací (obr. 16.7.). U savců se větší část zrakového centra přesunula ze středního mozku do hemisfér telencefala, jakožto hlavního zrakového centra.



Obr. 16.7. Fylogeneticky původní specializace mozkových částí pro zpracování hlavních smyslových vstupů obratlovců.

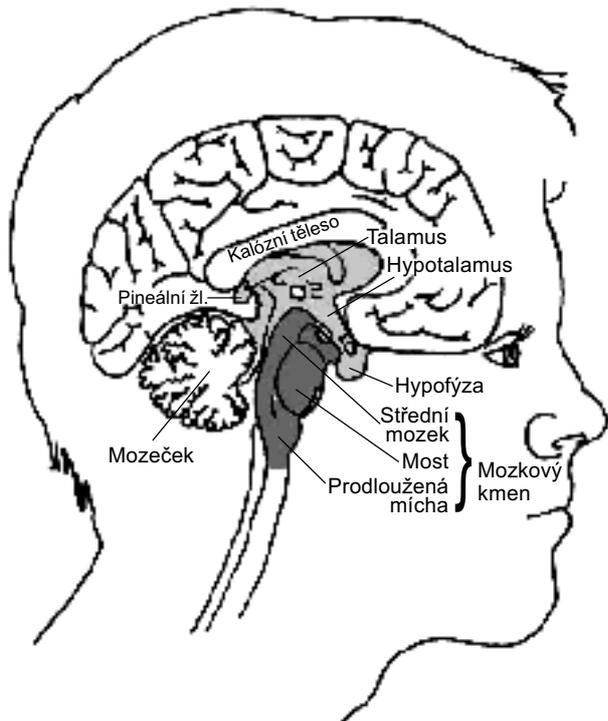
Mišní kanálek se v průběhu vývoje mozku rozšířil ve **čtyři mozkové komory**, obsahující mozkomíšni mok. První dvě jsou v párových polokoulích (**hemisférách**) koncového (velkého) mozku, třetí je v mezimozku a čtvrtá v prodloužené míše.

Původní tři části mozku je možno rozlišit ještě i u dospělého savčího mozku jako tzv. **mozkový kmen**.

### 16.2.2.1. Mozkový kmen

Je to anatomické pokračování míchy – ventrální, bazální strana mozku, je však přerostlá nahoře kůrou hemisfér telencefala a mozečku (obr. 16.8.).

Je to fylogeneticky nejstarší část mozku a u všech živočišných skupin jsou zde uložena centra jednoduchých, ale životně důležitých funkcí.



Obr. 16.8. Mozkový kmen člověka. Tvoří fylogeneticky nejstarší část mozku, v níž sídlí řízení základních životních funkcí. Dorzálně je přerostlý mladšími strukturami, kůrou mozečku a koncového mozku.

Po délce mozkového kmene se v jeho vnitřní části táhne pruh nervové tkáně tvořený sítí nervových buněk. Pro svůj síťovitý charakter se nazývá **retikulární formace**. Síťovitý charakter představuje pozůstatek primitivní architektury, protože jinak se buňky v mozku seskupují do jasně ohraničených center – **jader** a drah. Retikulární formace je významnou složkou v pohybové koordinaci – je nezbytná pro udržení vzpřímeného postroje tím, že řídí míšní reflexy. U savců má navíc důležitý význam nejen směrem dolů – k míše, ale aktivuje i vyšší centra v kůře – **vzestupný retikulární aktivující systém (RAS)**.

V topografii vyvíjejícího se mozku obratlovců sledujeme tedy dvě tendence: jednak **vývoj dorzálních struktur a jednak posilování role jeho kraniálního oddílu** – telencefala.

\* \* \*

Proberme si ještě jednou podrobněji hlavní oddíly mozku, včetně jejich funkcí.

### 16.2.2.2. Prodloužená mícha – medulla oblongata

Tvoří zadní, kaudální část mozkového kmene. Je to oddíl mozku, který se fylogeneticky mění minimálně. Jsou zde struktury v podstatě podobné míšním až na to, že míšní kanál je rozšířen do IV. mozkové komory. V její **retikulární formaci** jsou uložena **integrační centra životně důležitých vegetativních funkcí** (dýchání, krevní oběh, slinění, zvracení). Zničení retikulární formace prodloužené míchy vede k zástavě dýchání a selhání oběhu.

V prodloužené míše se nacházejí primární oblasti receptce pro orgán postranní čáry ryb a statoakustického aparátu. Podílí se na regulaci rytmických projevů chování, jako je spánek a aktivita a společně s mozečkem a středním mozkiem se účastní udržování rovnováhy těla. Zprostředkovává i mimiku tváře, tvorbu zvuků a řeči.

Nalézáme zde jádra, ze kterých (ve shodě s popsanými funkcemi) vychází 8 párů hlavových nervů s různým zastoupením motorických, senzitivních a vegetativních vláken (od V. po XII.) inervujících vnitřní ucho, dále svaly hlavy, šije, tváře a jazyka nebo slinné žlázy.

### 16.2.2.3. Mozeček – cerebellum

Vzniká ze zadního mozku jako zvláštní nervové centrum na dorzální straně přední části prodloužené míchy. U všech obratlovců je důležitým centrem v koordinaci **motorické aktivity a udržování postroje**.

Primárním zdrojem informací týkajících se rovnováhy je **vestibulární aparát** a **orgán postranní čáry**. Informace pro pohybovou koordinaci přicházejí také ze **svalových a šlachových proprioreceptorů, očí a taktilních receptorů**. Třetím zdrojem informací jsou motorická centra v retikulární formaci, tektu a kůře (u ptáků v žíhaném tělese).

Mozeček má u savců rozsáhlé reciproční spoje s kůrou koncového mozku. K bázi mozečku se připojuje **most Varolův (pons Varoli)**, který zprostředkovává toto přímé spojení. Kůra obou hemisfér je (podobně jako u koncového mozku) uspořádána do vrstev a je bohatě zvrásněna. Platí pravidlo, že čím složitější pohyby daný živočich vykonává, tím větší a vyvinutější má mozeček.

Při poškozeních a poruchách mozečku nastávají vážné poruchy v pohybové koordinaci, souborně označované jako **ataxie**. Pohyby jsou nepřesné, živočich chodí s roztaženými nohama, klopýtá. Často pozorujeme nepřiměřenost v rozsahu pohybů (dysmetrie), postižený jedinec nedosáhne cíl (hypometrie) nebo jej přesáhne (hypermetrie). Někdy se objevuje tremor (třes), který se zpravidla zvětšuje během provádění volního pohybu.

#### 16.2.2.4. Střední mozek – mezencefalón

Ve středním mozku je šedá hmota, která nad mozkovým kanálem bytí a tvoří **tektum – střechu**. Ve spodní části obklopující kanálek – v **tegmentu** – je uložena přední část retikulární formace. Mezencefalón tvoří u **nižších obratlovců hlavní zrakové a integrační (asociační) centrum (tektum)** a je také **nejvyšším integračním centrem pro motorickou činnost (tegmentum)**. Během evoluce obratlovců funkční význam středního mozku **klesá**.

U savců je funkce tektu převzata vyvíjejícími se týlními hemisférami telencefala, zůstávají zde však (v tzv. čtverhrboly) reflexní reakce očí a hlavy na vizuální pohyblivé podněty nebo i sluchové reflexní motorické reakce. Střední mozek **integruje vstupy různých smyslů** a vytváří „mapy“ prostoru. V tegmentu se sbíhají dráhy z kůry, mozečku, talamu a míchy a po syntéze sensorických vstupů zde dochází k vytváření složitých motorických programů.

Z báze mezencefala vychází III. a IV. pár mozkových nervů, nerv okohybný (nervus oculomotoricus) a nerv kladkový (nervus trochlearis). Oba inervují oční svaly.

#### 16.2.2.5. Mezimozek – diencefalón

Diencefalón vzniká ze zadní části proencefala. Je to poměrně malý oddíl, který bývá překryt hemisférami velkého mozku. Podstatnou část mezimozku tvoří stěny III. mozkové komory. Boční stěny mezimozku označujeme jako **thalamus**, dorzální část **epitalamus**, ventrální **hypotalamus**.

Embryonálně vzniká vychlípáním bočních stěn mezimozku **sítnice** očí, ale také dorzální strana – epitalamus – má schopnost vnímání světla (viz dále). Ze stopkovitých spojek sítnice s mezimozkem zůstává II. pár mozkových nervů (nerv zrakový – nervus opticus).

**Talamus** u nižších obratlovců funguje v podstatě jako přední část tektu mezencefala, na něž navazuje. Role tektu však s vývojem klesá a thalamus se stává hlavní přepojovací stanicí mezi kůrou telencefala a podkorovými strukturami. Je jakousi branou do vědomí organizmů, která propouští a kontroluje všechny smyslové informace.

Talamus obsahuje několik skupin jader: **a) Speci-  
fická jádra sensorických systémů** – zde dochází ke konečné úpravě smyslových signálů (kromě čichu) před jejich vstupem do kůry. K původním zrakovým drahám přibývají zejména u savců dráhy ze sluchového orgánu, hmatových receptorů a proprioreceptorů. **b) Jádra s ne-  
specifickou projekcí** – vedou do nich nespecifické vze-  
stupné dráhy z retikulární formace. Výstupy z těchto jader pak difúzně zasahují do kortexu a zprostředkují budivý vliv z RAS. **c) Jádra motorických funkcí** – spolupracují s koncovým mozkiem a mozečkem a mají význam při přípravě a provádění pohybů (zejména u plazů a ptáků). **d) Jádra spojená se složitými asociačními funkcemi kůry** – např. řečí.

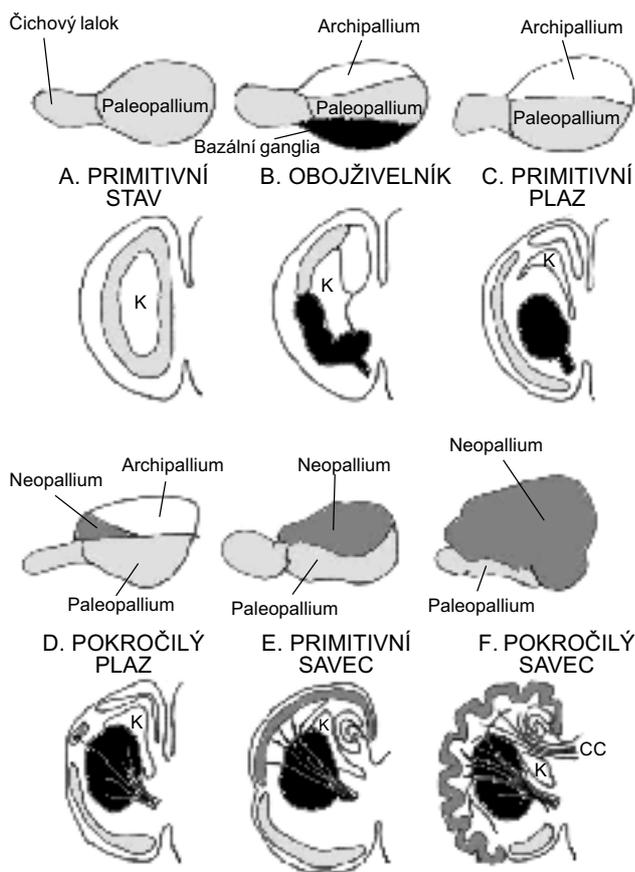
**Hypotalamus**. Je v těsném spojení s hypofýzou, se kterou tvoří **hypotalamo-hypofyzární komplex**. U všech obratlovců je oblastí, která představuje **hlavní integrační centrum útrobních a vegetativních funkcí** – ovulační cyklus, udržování homeostázy (příjmu potravy, osmolality, glykémie, teploty, tlaku krve, obsahu O<sub>2</sub>, atd.). Má četná zpětnovazebná spojení s vyššími i nižšími oblastmi, z nichž získává informace o vnitřním a vnějším prostředí. Představuje strukturu využívající a **sjednocující oba integrační řídicí systémy**: hormonální – prostřednictvím hypotalamo-hypofyzálního komplexu a nervový (vegetativní). Přes hypotalamus se také uskutečňuje koordinace mezi vegetativním (autonomním) řízením a vědomě řízenými ději z koncového mozku.

**Epitalamus**. Na dorzální straně mezimozku jsou dva stopkaté výběžky. První je **parietální orgán** (zachován u hatérie novozélandské, náznaky jsou ještě u kruhoústých, žab, ještěrek). Druhý výběžek (také u savců a ptáků) je **pineální žláza**, zvaná také epifýza (šišinka). Fylogeneticky jde o světločivné orgány (temenní oko) a pineální žláza produkuje neurohormon **melatonin** má u savců dosud vztah k synchronizaci 24hodinového rytmu.

#### 16.2.2.6. Koncový mozek – telencefalón

Je to přední oddíl nervové trubice párově založený v podobě **čichových laloků** sloužící původně patrně hlavně ke zpracování čichových informací. U nejnižších strunatců (pláštěnců a bezlebečných), kteří získávají potravu pouhou filtrací, není telencefalón vyvinut vůbec a úlohu hlavního mozkového centra získává jen postupně. Čichovými laloky však u všech obratlovců vstupuje do mozku I. pár mozkových nervů (nerv čichový – nervus olfactorius).

Bílá hmota ležící nejprve na povrchu – jako v míše – je zatlačována šedou a klesá do hlubších vrstev. Šedá tvořila původně jen prstenec kolem mozkových komor (I. a II.), který se postupně diferencuje, vystupuje k povrchu hemisfér a dává vznik kůře (**kortex** neboli **pallium**). Tak vzniká **paleopallium, archipallium a bazální ganglia** (obr. 16.9.).



Obr. 16.9. Vývoj mozkové kůry obratlovců. Nejstarší šedá hmota s čichovou funkcí – paleopallium – ustupuje postupné expanzi neopallia. K – I a II. mozková komora, CC – corpus callosum

Nejstarší je **paleopallium** (paleokortex), které si od počátku podrželo funkci centra čichového vnímání, ale z původní struktury zbyl jen malý oddíl na ventrální straně savčího mozku. **Archipallium** (archikortex) zůstává dorzálněji a odvozuje se od něj **hipokampus** a **amygdala**.

Struktury odvozené od paleo- a archipallia tvoří u savců základ tzv. **limbického systému**. Je to heterogenní soustava vývojově starých oblastí telencefala, ale i diencefala, které jsou spojeny v jeden funkční celek. Tvoří kolem mozkového kmene limb (lem, okraj). Zastavíme se u něj v následující podkapitole.

Významnou integrační oblastí koncového mozku savců zůstávají **bazální ganglia** (corpus striatum – žíhané těleso). Jde o nižší podkorové oblasti důležité pro regulaci pohybu.

Mimořádného rozvoje dosahuje striatum u kostnatých ryb a zejména u ptáků (neostriatum). U těchto skupin živočichů převažuje striatum nad kůrou, obsahuje zřejmě i důležitá integrační centra pro instinktivní chování a nahrazuje vlastně funkci neokortexu u savců.

Nejvyvinutější část mozku představuje nově se diferencující **neopallium** (neokortex), které expanduje, přerůstá všechny starší části telencefala, zatlačuje je bazálněji a dominuje nakonec celému savčímu mozku. První

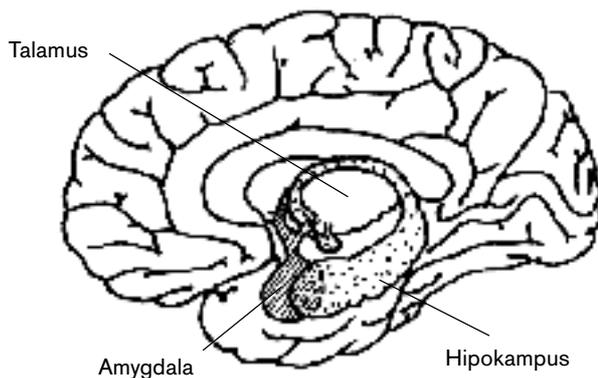
názna vývoje neopallia nacházíme u vývojově pokročilejších skupin plazů. Vzniká mezi paleokortexem a archikortexem jako povrchově uložená šedá hmota.

### 16.2.2.7. Limbický systém

Významná část života člověka a ostatních vyšších savců je spojena s existencí subjektivních pocitů, jako je radost, zlost, strach, příjemnost nebo nepříjemnost dané situace nebo stavu. Na základě studia mozkových lézí či stimulací mozkových oblastí bylo zjištěno, že hlavním centrem regulujícím zmíněné emoce je limbický systém.

Dostává informace z autonomních nervů, z korových sensorických oblastí a je citlivý na hormonální faktory. Jeho výstupy naopak vedou do kůry, retikulární formace a přes hypothalamus je napojen i na autonomní nervový systém. Je odpovědný za vznik **emocí, emočního náboje smyslových vjemů** a těch prvků chování, které emoce doprovázejí, stejně jako za **vegetativní doprovod emocí**. Podílí se tak na fyziologických a behaviorálních mechanismech udržení homeostázy a života. Nepříjemné pocity hladu nebo žízně motivují jedince k pití nebo žraní, strach z predátora ho motivuje k obranným reakcím atp. Limbický systém má také vztah k procesům učení a paměti.

Jeho nejdůležitější součásti jsou **hipokampus** (obr. 16.10.), **gyrus dentatus** (závit vroubkovaný), **gyrus cinguli** (závit opaskový) a **area septalis** (septum, přepážka), u nichž dochází k oboustrannému propojení. Někteří autoři řadí k limbickým strukturám z funkčního hlediska i některá jádra talamu, hypothalamu a jádro mandlové (**amygdala**).



Obr. 16.10. Limbický systém. Je souborem různých částí lidského mozku, tvořícím okraj, lem kolem mozkového kmene.

**Hipokampus** vývojově patřil k čichovému analyzátoru koncového mozku. Na základě čichové informace se zde tvořila závažná rozhodnutí určující **vztah** k určitému objektu jakožto zdroji potravy, cíli sexuálního chování, zdroji nebezpečí apod. Postupně hipokampus převzal úlohu rozpoznávat **novost** případně **důležitost** všech signálů a řídit reakci na přicházející podnět. Jak-

mile byla schopnost hipokampu určovat **význam** signálů vytvořena, začala se zde tvořit i rozhodnutí týkající se přenosu informace z krátkodobé paměti do jejich trvalejších složek. Jen ta informace, které je uznána za významnou z hlediska subjektu, postupuje do vyšších paměťových pater. Reverberační okruhy hipokampu (viz dále) pravděpodobně opakují novou a také závažnou informaci tak dlouho, až je zapsána do synaptických okruhů dlouhodobějších paměťových stop.

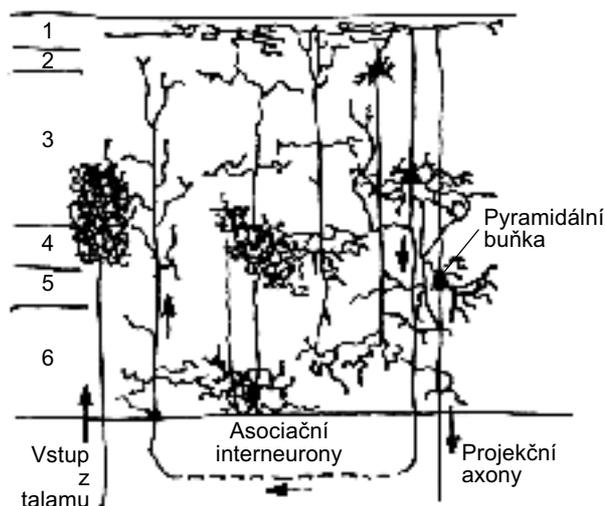
**Amygdala** je párová struktura ovlivňující řadu prvků chování. Umožňuje těsné **vztahy mezi čichem, chováním** a řízením výdeje reprodukčních hormonů (např. reprodukční chování ovlivňované pachovými signály). Na základě hodnotících mechanismů dodává emoční náboj sensorickým informacím zpracovávaným v asociačních oblastech kůry. Na polovědomé úrovni uvádí v soulad skutečné postavení a možnosti konání jedince s jeho vlastními představami a motivačním úsilím. Soulad či nesoulad těchto sfér může vyvolávat celé spektrum emocí od pocitu libosti až ke strachu a hněvu. Odstranění amygdaly vede ke ztrátě emocí, naopak jejím drážděním lze vyvolat pocity zuřivosti nebo radosti.

Připomeňme si, že hypotalamus je řídicím centrem homeostázy a homeostatického chování. Kromě řízení základních vegetativních funkcí, má vztah k jejich emočnímu doprovodu. Je spoluzodpovědný za pocity libosti při naplnění určitého motivačního úsilí – ukojení žízně, nebo za pocity nelibosti či odporu, které naopak teprve určité úsilí vyvolávají. Tyto pocity odměny a trestu představují jeden z významných hnacích mechanismů řízení chování.

### 16.2.2.8. Neopallium

Ve fylogenetickém vývoji obratlovců se naopallium začíná formovat až u plazů. Zatláčuje postupně všechny ostatní struktury dolů a překrývá je. Je strukturou typickou pro savce. Mozková kůra člověka obsahuje přibližně 15 miliard neuronů. Ty jsou v kůře uspořádány do vzájemně kolmých **sloupců a vrstev**. Vrstev tvořících tzv. **horizontální členění** je u savců 6.

Do kůry vedou dva typy vzestupných, aferentních drah: **a)** projekční dráhy ze smyslových orgánů přes talamus **b)** dráhy nespecifické, z retikulární formace rovněž přes talamus. Neokortex je dále organizován jako mozaika **vertikálních sloupců – modulů**, orientovaných kolmo k povrchu kůry – **vertikální členění**. Vnitřní struktura těchto sloupců je u všech savců velmi podobná. Aferentní informace vstupuje zespodu do sloupce. Schopnost jejího zpracování závisí na počtu interneuronů v hořejších vrstvách kůry (obr. 16.11.). **Gyrifikace** – zvrásnění povrchu mozku, patrné však až od pokročilejších savců, je znak umožňující zvětšení plochy horních vrstev a tedy i počtu spojů. Eferentní výstupy směřují opět do spodních vrstev. Zdokonalování nervové činnosti bývá dosaženo také zmnožováním počtu modulů.



Obr. 16.11. Šest vrstev horizontálního členění kůry savců. Do sloupce – modulu – vstupuje aferentní informace z talamu, po zpracování asociačními interneurony eferentní motorický výstup odchází opět do spodních vrstev.

U **hemisfér** rozlišujeme laloky: **čelní** (frontální), **temenní** (parietální), **týlní** (okcipitální) a po stranách **spánkové** (temporální). Motorické, sensorické a asociační oblasti mozkové kůry bývají uváděny v tzv. **cytoarchitektonických mapách** (obr. 16.12.).



Obr. 16.12. Funkční specializace mozkové kůry člověka.

Z funkčního hlediska kůra v přední části hemisfér představuje oblast motorickou, zadní sensorickou. V obou oblastech se uplatňuje tzv. **somatotopická organizace** – určitému svalu těla odpovídá určité místo motorické kůry a analogicky určitému ostrůvku somatosenzorické oblasti mozku odpovídá skupina receptorů určité oblasti těla. Plocha určité oblasti mozkové kůry odpovídá významu příslušejících svalových nebo receptorových skupin pro život druhu. V týlních lalocích je např. centrum zrakové, ve spánkových sluchové.

Kromě řádu ptakořitných (ptakopysk, ježura) a vačnatců jsou u savců obě hemisféry telencefala spojeny pruhem nervové tkáně označované jako **corpus callosum**

(kalózní těleso). Levá hemisféra je u člověka sídlem **motorického centra řeči (Brocovo centrum** v čelní oblasti) a **senzorického centra řeči** (Wernickeovo centrum ve spánkové oblasti). Pravá hemisféra umožňuje registraci časoprostorových vztahů, rozpoznávání tvarů, vnímání melodií i symbolů vizuální komunikace (výrazy obličeje, tvar těla). Hovoříme zde o **lateralizaci**, která souvisí i s pravorukostí nebo levorukostí. Je známo, že asi 30 % leváků má sídlo řeči v pravé hemisféře. U ptáků pozorujeme analogickou lateralizaci, neboť sídlem zpěvu je levá část žíhaného tělesa (neostriata).

Mozek člověka se vyznačuje proti mozku jiných savců, kde povrch neokortexu představuje pouze centra motorická nebo senzorická, mohutným rozvojem **asociačních oblastí**. Ty jsou zejména v čelním laloku před motorickou kůrou – **prefrontální** a také ve spánkovém – **temporální**. Jsou centrem nejsložitějších nervových pochodů.

Specializace korových oblastí ale není neměnná a zcela provždy daná. Složitý systém spojující všechny části kůry z ní činí jednotnou soustavu schopnou vykonávat jakoukoli nervovou funkci. Z pokusů a popisů následků zranění mozku je patrné, že funkci zničené části mozku může do značné míry přebrat část jiná.

Zrekapitulujme, že ve vývoji obratlovců **roste význam koncového mozku a mozečku na úkor původně dominantního středního mozku a mozkového kmene**. Během evoluce se do telencefala přesunují integrační a asociační centra z jiných částí mozku nebo tam vznikají centra nová.

Současné uspořádání si lze představit jako hierarchickou organizaci. První úroveň, fylogeneticky nejstarší, tvoří mozkový kmen včetně retikulární formace. Do druhé úrovně patří limbický systém a hypotalamus. Třetí úroveň, nejvyšší a nejmladší, tvoří neokortex. Vykonává nejsložitější nervovou činnost a je zvláště vyvinut u člověka. Řízení organismu se účastní kůra spolu s ostatními strukturami a tvoří vzájemně mnohočetně propojený systém.

## 16.3. Nervové řízení kosterního svalstva, motorika

Motorika neboli hybnost zajišťuje komplex dějů od udržování vzpřímeného postoje, po změnu místa – **lokomoci**, zprostředkovává veškeré chování a je v úzké vazbě na psychickou činnost – mimiku, řeč, písmo. Složka nervového systému řídící motorickou činnost kosterního svalstva se označuje jako **somatická** na rozdíl od **vegetativní**, která řídí činnost hladkého svalstva a žláz.

Řada jednoduchých pohybů má **reflexní charakter** – jde o stereotypní odpověď na určitý podnět – a sám pojem **reflex** byl poprvé použit pro popis svalových reakcí. Bylo ovšem také prokázáno, že určité, zvláště rytmické pohybové děje (jako je let nebo chůze) nejsou odpovědí na periferní stimulaci a nemají tedy reflexní charakter. Spíše jde o uskutečnění **endogenního moto-**

**rického programu**, modifikovatelného ovšem zpětnovazebně signály z okolí i z vlastních proprioreceptorů.

### 16.3.1. Fylogeneze

U **bezobratlých** existuje značná **autonomie segmentálních ganglií** řídících pohyby příslušných končetin, i ty jsou ovšem podřízeny centrálnímu vlivu mozkového centra (hlavně inhibičnímu). Rolí mozku je sladit pohybové aktivity končetin a tělních segmentů podle situace, v níž se celý organizmus nachází. **Zpětnovazebná kontrola** z exteroceptorů i proprioreceptorů ve svalech a šlachách je nezbytnou podmínkou účelně provedeného pohybu.

Pro **hmyz**, jehož celková životní strategie je spojena s malou tělesnou velikostí a musí tedy extrémně šetřit místem v těle, je právě zajištění dostatečného počtu zpětnovazebných nervových spojů problematickou záležitostí. Problém je o to obtížnější, že hmyz patří mezi velmi rychle se pohybující živočichy, kteří jsou na rychlém nervovém zpravodajství životně závislí. Rychlost vedení lze zvýšit pouze větším průměrem nervu nebo myelinovou pochvou. Té se ovšem bezobratlým nedostává a zdá se, že výsledné nutné kompromisní řešení si vynutilo snížení počtu zpětnovazebných drah, což má za následek někdy až udivujícím způsobem mechanické, strojové a „slepé“ vykonávání motorických programů při neočekávané změně podmínek. Například moucha vykonává čistící pohyby neexistujících křídel, jichž byla předtím zbavena.

Kompenzační, zpětnovazebné kontroly pohybu se u **obratlovců** ujímá mozeček, a s jejich fylogenezí postupně probíhá přesouvání jak senzoričkových, tak motorických center do vyšších oblastí mozku. Někteří autoři proto rozlišují několik soustav řízení hybnosti:

**Tektoretikulární soustava.** Vývojově nejstarší motorická centra nižších obratlovců jsou uložena v retikulární formaci a středním mozku. **Tektum** zde hraje roli senzoričkového centra integrujícího signály zrakové, staticko-akustické a somato-senzoričkové. Eferentní inervace odchází z **retikulárního jádra tegmenta** k motoneuronům v míše.

**Talamostriatová soustava.** U **plazů a ptáků** přebírá roli smyslového integračního centra **talamus**. Z něho pak vedou spoje do **bazálních ganglií (corpus striatum)**, která přes střední mozek vysílají motorické výstupy.

**Soustavy vycházející z neopalía.** U **savců** vycházejí nejvýznamnější motorické dráhy již z **neopalía**. Nejdříve víceneuronové (**extrapyramidová dráha**), s rozvojem kůry však vznikají **přímé kortikospinální dráhy (pyramidové)** vedoucí bez přerušení z kůry do míchy. Prvně zmíněná dráha představuje starší koordinační aparát začínající v kůře a pokračující celým komplexem struktur v mozkovém kmeni, zajišťující stereotypní pohyby a postoj. Je vedoucí soustavou hybnosti všech savců kromě primátů. Druhá, maximálně vyvinutá u primátů, obsahuje přímé spoje z kůry do motorických jader hlavových nervů (svaly obličeje, jazyka) nebo k míšním motoneuronům. Pyramidová dráha řídí nejsložitější pohybovou aktivitu, jemně diferencované pohyby založené na zkušenosti.

### 16.3.2. Nervové řízení pohybu je vždy organizováno hierarchicky

Základem veškeré hybnosti je svalový **tonus**, zajišťovaný činností páteřní míchy. Na něm je vybudován systém **postojových a vzpřimovacích reflexů – opěrná motorika**, při jejímž řízení se účastní retikulární formace, statokinetické čidlo a mozeček. Opěrná motorika je pak základem složité soustavy úmyslných pohybů – **cílené motoriky**, řízené mozkovou kůrou, bazálními ganglii a korovým mozečkem. Přitom všechny nervové vlivy, které způsobují svalovou kontrakci, se uplatňují ve své konečné podobě prostřednictvím motoneuronů z jader hlavových nervů nebo z páteřní míchy.

**Opěrná motorika** má reflexní charakter. Na úrovni míchy probíhají nejjednodušší reflexy udržující svalové napětí. Nejjednodušším reflexem a jakýmsi základním elementem spinální motoriky je **monosynaptický napínavací reflex**. Receptorem mohou být **svalová vřeténka nebo šlachová tělíska**. Vyšším stupněm míšní reflexní motoriky mohou být reflexy s mnoha synaptickými kontakty na tomtéž segmentu míchy nebo zasahující do vyšších nebo nižších míšních pater – **polysynaptické**. Některé synapse musí být přitom inhibiční jiné excitační. Například při obranných reflexech na bolestivý podnět se reflexně zkracuje postižená končetina, zatímco druhá se napíná, aby udržela váhu těla. Podobně je tomu při chůzi, kdy se přenáší váha z jedné nohy na druhou. Musí být tedy zajištěna souhra svalových skupin. **Při aktivaci flexorů** musí být **tlumeny extenzory** na jedné končetině a na druhé opačně. Ještě složitější vzpřimovací reflexy, do nichž je zapojen i mozeček a statokinetické čidlo, zajišťují udržení vzpřímeného postoje v klidu i při pohybech.

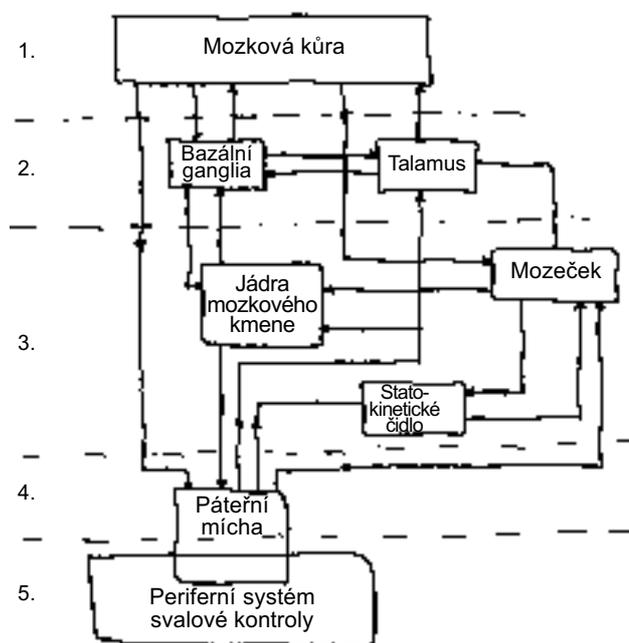
**Cílená motorika** je volně řízená činnost, vychází tedy z mozkové kůry. Na druhou stranu je možná jen díky nevědomě probíhající komunikaci mezi mozkovou kůrou a podkorovými strukturami, připravujícími pohyb včetně složité koordinace práce svalových skupin a díky zpětnovazebné kontrole pohybu zpracováváním informací z čidel. Nejvýznamnější roli při tom vedle zraku hrají mechanoreceptory: vestibulární aparát zjišťující pohyb a polohu hlavy, kloubní receptory podávají informace o pohybu a poloze kloubů, svalová vřeténka a šlachová tělíska registrují změny v délce a napětí svalu nebo kožní cití.

Rytmická pohybová aktivita (chůze, let) se utváří ve zvlášť organizovaných neuronech podle motorických programů. U obratlovců se uskutečňuje především řízením z mozkového kmene a míchy.

Pro cílenou motoriku je rozhodující **korové motorické centrum**. Motorická kůra má, podobně jako senzorická, **somatotopickou** reprezentaci jednotlivých skupin kosterního svalstva. Určitým svalům odpovídá určitá oblast kůry.

Bez motorické kůry by nebyl možný úmyslný pohyb, ale bez nižších oblastí mozku by nebylo možné jeho

přesné a jemné řízení. Postupnou účast centrálních struktur a mechanismů na provedení pohybu si je možno popsat jako sled těchto kroků: **1) Idea, popud** k pohybu, jejímž výsledkem je vůle pohyb vykonat. Vzniká pravděpodobně v podkorových oblastech mozku (limbický systém). Tento signál je předán asociální mozkové kůře. **2) Taktika – plán** provedení pohybu pochází z asociálních korových oblastí, odkud se dostává k podkorovým generátorům pohybu (bazální ganglia) a mozečku, které předprogramují svalové řízení. **3) Start** pohybu náleží motorické kůře, která přijala programy cestou talamu. **4) Zpětnovazebná kontrola** pohybu na níž se opět podílí mozeček a kůra zajišťuje bezchybné provedení programu. Jde tedy sice o volně ovládanou motoriku, ale na obrovskou část přípravy vůbec není třeba obracet pozornost – probíhá nevědomě. Několikapatrové řízení motoriky lze zachytit schématicky (obr. 16.13.).



Obr. 16.13. Pět pater řízení motoriky. Na vykonání pohybu a jeho bezchybném provedení se podílí několik úrovní nervového systému s mnoha kontrolními zpětnými vazbami.

U člověka se při vypracovávání pomalých, ustálených motorických programů uplatňuje spolupráce kůry s **bazálními ganglii** (nejvyšší centrum hybnosti u plazů a ptáků) po jiné dráze zahrnující mozeček se připravují programy pro pohyby úmyslné a rychlé.

## 16.4. Vegetativní – autonomní nervový systém

S nervovými drahami a ganglii, které se specializovaly na řízení vnitřních orgánů a vegetativních funkcí se poprvé setkáváme u kroužkovců a členovců. U vyšších skupin a zejména u obratlovců je vegetativní systém jasně funkčně i stavebně odlišen od somatického a postupně

nabývá smyslu označení „autonomní“ – nezávislý na vůli. Přes veškerou autonomii však nikdy nejsou nervové systémy somatický (ovládaný vůlí) a vegetativní na sobě zcela nezávislé. Naopak, jsou mnohočetně propojeny a významně spolupracují. Vegetativní systém je tedy na jedné straně napojen na motorický systém řízení, na straně druhé sdílí řadu úkolů, struktur a prostředků při řízení vnitřních dějů se systémem **endokrinním** (např. noradrenalin ve funkcích mediátoru i hormonu). Provázanost těchto řídicích procesů svědčí o společném původu řídicích a komunikačních mechanismů.

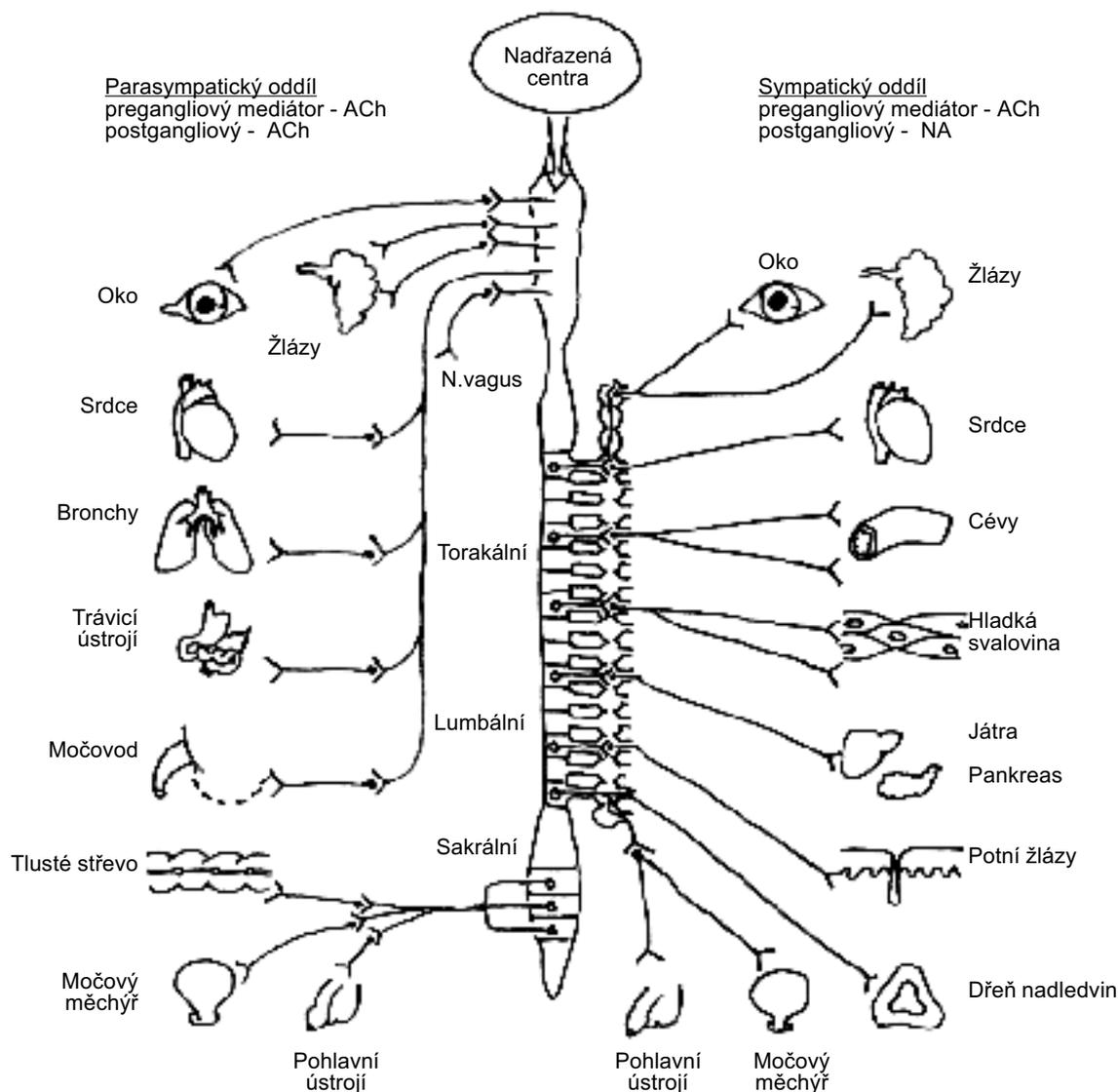
Vegetativní nervový systém (VNS) tedy zajišťuje řízení funkcí **vnitřních orgánů**, přizpůsobuje je aktuálním potřebám a kontroluje **vnitřní prostředí organizmu**. Reguluje tak např. činnost srdce, hladké svaloviny cév, plic, trávicího a vylučovacího ústrojí, pohlavních orgánů, svalů vlasů a chlupů, duhovky, žláz endokrinních, slzných, potních.

Ve fylogenezi obratlovců lze morfologicky i funkčně vysledovat vzrůstající důležitost a samostatnost vegeta-

tivního nervového řízení. Vždy se však odehrává ve spolupráci se somatickým i endokrinním pod centrálním řízením **hypotalamu**.

Od somatické NS se odlišuje stavebně i funkčně: **a)** Vegetativní nervová vlákna jsou tenčí, takže vedou pomalu. **b)** Vegetativní eferentní dráhy jsou vždy přerušeny synaptickým gangliem, které leží mimo CNS. **c)** Vegetativní reflexy mají delší dobu trvání a nelze je přímo ovlivnit vůlí.

VNS se stejně jako motorický systém skládá z části centrální a periferní. Periferní složku vegetativního nervstva tvoří aferentní senzorká a eferentní motorická vlákna. VNS funguje většinou na principu reflexního oblouku. Aferentní vlákna hlásí bolestivé podněty a dráždění vnitřních receptorů, eferentní řídí reflexní odpověď hladké svaloviny. Řízení VNS probíhá na několika úrovních. Jednoduché reflexy se odvíjejí uvnitř příslušného orgánu, do komplexnějších reakcí (koordinovaných často se somatickým nervstvem – např. kašel, zvracení) už vstupuje CNS. Zatímco na periférii je VNS savců



Obr. 16.14. Schéma vegetativního systému člověka. Výstupy sympatiku vycházejí z hrudní a bederní míchy, procházejí paravertebrálními ganglii (ty tvoří sympatický kmen). Na gangliích je mediátorem acetylcholin (ACh), na cílových orgánech noradrenalin (NA). Parasympatikus vychází z mozku a z míchy křížové, přepojovací ganglia leží u cílových orgánů, mediátorem je vždy acetylcholin.

anatomicky i funkčně zcela oddělen od somatického, v CNS jsou mezi oběma těsná spojení, a to už na úrovni páteřní míchy, významněji potom v prodloužené míše a zejména v hypothalamu. Nejvyšší úroveň integrace obou systémů představuje **kůra**.

Eferentní vlákna vstupují do tzv. **přeřazovacích ganglií**, kde na ně navazuje další neuron, který pokračuje směrem k příslušným orgánům (obr. 16.14.). Odstředivé dráhy mají tedy část pregangliovou a postgangliovou – na rozdíl od eferentních drah somatických.

Z funkčního a morfologického hlediska se periferní eferentní nervy dělí na **a) adrenergní sympatický systém** a **b) cholinergní parasympatický systém**.

Eferentní neurony **sympatiku** vycházejí z **hrudní a bederní míchy** a cestou k výkonným orgánům procházejí **paravertebrálními ganglii**, uloženými v souvislém řetězci podél míchy (sympatický kmen). Naproti tomu **parasymphatikus** vychází z různých **jader v mozkovém kmeni** a z **míchy křížové** a přepojovací ganglia leží až v blízkosti nebo dokonce uvnitř cílových orgánů.

Mediátorem na přepojovacích synapsích je vždy **acetylcholin**. Větev sympatická a parasympatická se však liší mediátory koncové synapse na cílové tkáni. U většiny sympatických nervových zakončení je to **noradrenalin**, u zakončení parasympatických **acetylcholin**.

Vegetativní nervy často pronikají stěnou do tkáně inervovaného orgánu, kde se ze zduřenin – **varikozit na pleteni terminálních vláken** vylévá do blízkosti buněk

mediátor, jak jsme to už viděli u hladké svaloviny (obr. 8.9. na str. 52).

### 16.4.1. Funkční antagonismus

Většina vnitřních orgánů je inervována jak sympatikem, tak parasympatikem; u některých orgánů mají obě složky zcela jasně **antagonistickou funkci**. Tak je tomu např. u srdce a u hladkého svalstva zažívací trubice. U srdce vede aktivita v *nervus vagus* ke zpomalení srdeční činnosti, zatímco zvýšená aktivita sympatiku má za následek zrychlení srdeční činnosti (*n. accelerans cordis*). Jiné orgány mají sice také dvojí inervaci, ale jedna z vegetativních složek hrává významnější roli (tab. 16.1.).

Obecně lze říci, že **ve spánku, trávení** a při zotavování převládá **tonus parasymphatiku**, zatímco při svalové práci, vystavení chladu, **stresu** (příprava na „útek či boj“) nebo při nemoci převažuje **tonus sympatiku**. Obě větve tedy podle vnějších i vnitřních okolností přepínají celkový stav organismu z klidového do mobilizovaného.

**Dřeň nadledvin** je z vývojového hlediska **kombinací nervového ganglia a endokrinní žlázy**: pregangliová vlákna sympatiku zde uvolňují přímo do krevního řečiště **adrenalin a noradrenalin**. Zvýšená sekrece při stresu zapojuje do poplachové reakce i ty buňky, které vlastní sympatickou inervaci nemají.

Orgán	Vliv sympatiku	Vliv parasymphatiku
<b>1. Orgány s dvojí inervací:</b>		
Srdce	Zrychlení tepu	Zpomalení tepu
Hladké svaly:		
Trávicí trubice	Snížení hybnosti	Zvýšení hybnosti
Sfinktery trávicí trubice	Stah	Uvolnění
Bronchy	Uvolnění	Stah
Zornice oka:		
m. sphincter pupillae		Stah – zúžení zornice
m. dilatator pupillae	Stah – rozšíření zornice	
<b>2. Orgány inervované hlavně sympatikem:</b>		
Hladké svaly:		
Arterioly kůže a ledvin	Vazokonstrikce	
m. arrectores pilorum	Stah – ježení chlupů	
Žlázy:		
Dřeň nadledvin	Sekrece	
Potní žlázy	Sekrece	
<b>3. Orgány inervované hlavně parasymphatikem:</b>		
Hladké svaly:		
Cévy vnějších pohl. org.		Vazodilatace – erekce
m. ciliaris		Stah – akomodace
Žlázy:		
Slinné		Sekrece
Žaludeční		Sekrece
Pankreas		Sekrece

Tab 16.1. Přehled účinků sympatiku a parasymphatiku.

## 16.5. Neuroimunitní souvislosti

Spojení mezi **nervovým a imunitním systémem** savců bylo dlouho opomíjeno, navzdory tomu, že existuje řada důkazů svědčících o vzájemných interakcích obou systémů. Po mnoho let je již známo, že **psychologický stres působí tlumivě na imunitní reakce** – např. na proliferaci lymfocytů. Prostředníkem komunikace (pravděpodobně oboustranné) mezi nervovým a imunitním systémem, se zdá být právě hypotalamo-hypofyzální komplex (viz str. 118). Jiným důkazem vzájemných vztahů je to, že na membránách leukocytů byly nalezeny receptory pro všechny transmittery a neuropeptidy využívané nervovým systémem – bílé krvinky jsou tedy citlivé na podněty z NS. Platí i obrácená závislost: virová infekce nevyvolá jen proliferaci lymfocytů a sekreci protilátek, ale i produkci hormonů, na něž je citlivý hypotalamus. Dále bylo zjištěno, že lymfocyty mají napětově vratkové kanály a – stejně jako excitabilní membrány nervové – dokáží generovat elektrické impulzy.

Podle některých autorů není podobnost mezi oběma systémy náhodná: jednak jsou si embryonálně blízké, jednak jsou tu analogie (možná homologie) ve funkcích: imunitní systém připomíná jakýsi cirkulující smyslový orgán vybavený pamětí. Četnost propojení obou systémů dala vznik termínu **neuroimunitní systém**. Další výzkum v tomto směru možná odhalí další fylogenetické souvislosti.

\* \* \*

Studium neurofyziologické problematiky nás přivedlo před finální oddíl související s takovými projevy nervové činnosti jako jsou reflexy, instinkty, chování, emoce, učení, paměť nebo řeč. Tyto fenomény jsou vzájemně a na různých úrovních provázány a jejich třídění není snadné. Pokusme se jejich vlastnosti a vztahy postupně nastínit.

## 16.6. Chování

Na studium chování zvířat se specializovala zvláštní zoologická disciplína – **etologie**. Etologové sami definují chování jako výsledek různých pohybových (motorických) aktivit, resp. jejich časoprostorového uspořádání. Z této definice plyne, že k podstatě řady etologických projevů (pohyb, biologické rytmy, termoregulační chování, sociální chování, biokomunikace atd.) bude moci mnoho podstatného říci i fyziologie a obě vědy tu úzce spolupracují. Připomeňme si opět i obrácený vztah, že totiž chování je důležitá adaptivní složka v celém komplexu vlastností a adaptací, určujících životní strategii organismu.

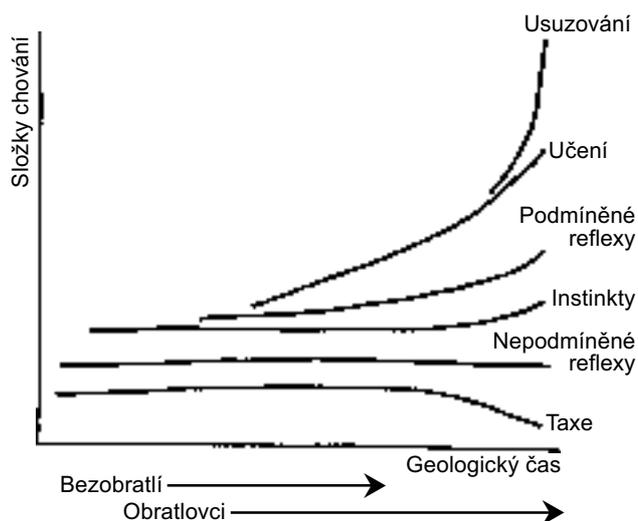
Živé organismy jsou vybaveny schopností přizpůsobovat své životní projevy změnám zevního a vnitřního prostředí. **Chování** živočichů a člověka obsahuje jak **prvky vrozené**, geneticky určené, tak **získané**, naučené během života. Na výsledném chování se obě složky

podílejí různou měrou. Je to **učení**, které může vrozené tendence modifikovat nebo kombinovat do nových forem a vyvolat adaptivní změnu chování na základě zkušeností.

Vrozenými mechanismy řídícími chování jsou: **kinéze, taxe, nepodmíněné reflexy, motivace, emoce, instinkty**. Naproti tomu **učení a paměť** jsou příkladem schopnosti ukládat a využívat informace získané v průběhu života.

Etologie bere na vědomí tyto prvky nervové činnosti, pokud ovlivňují chování živočichů, fyziologie se snaží popsat jejich podstatu. Tyto dva pohledy se nám budou v dalším výkladu stále prolínat.

Ve stoupající řadě složitosti nervových soustav během vývoje živočichů lze analogicky sledovat i vývoj od nejjednodušších prvků chování ke složitějším. Hrubý pokus znázornit relativní důležitost různých komponent chování – jak se v historii vyvíjely – představuje obr. 16.15. V kategorizaci prvků chování nepanuje mezi autory jednoznačná shoda, v každém případě však lze konstatovat, že s vývojem organizovanosti roste význam získaného chování na úkor vrozeného.



Obr. 16.15. Schématická představa relativní důležitosti různých forem chování v průběhu fylogeneze. Význam získaného chování během vývoje narůstá.

### 16.6.1. Formy vrozeného chování

#### 16.6.1.1. Taxe a nepodmíněné reflexy

**Taxe** jsou pohybové reakce orientované na směr působení podnětu. Nejjednodušší jsou tzv. **fobotaxe**, kdy se jedinec při setkání s gradientem zhoršujících se podmínek zastaví, pootočí a postupuje novým směrem. Fobotaxemi odpovídají převážně prvoci jen na nepříznivé podněty. **Topotaxe** jsou reakce, při nichž se organismus pohybuje ke zdroji podnětu (pozitivní) nebo od něho (negativní). Rozlišujeme **tigmotaxe** (reakce na dotyk), **reotaxe** (na vodní proud), **geotaxe** (na zemskou tíži), **chemotaxe** (na podněty chemické), **fototaxe** (na světlo),

**termotaxe** (na tepelné podněty), **galvanotaxe** (na stejnosměrný proud).

**Nepodmíněné reflexy**, jako základní funkční projev nervové soustavy založený na reflexním oblouku, jsme si již definovali v kapitole o obecné neurofyzilogii. S nejjednoduššími nepodmíněnými reflexy jsme se také potkali u vegetativního nebo motorického řízení. Zopakujme, že jde o relativně jednoduché, stereotypní, dědičně fixované odpovědi organismu na určitý podnět nepodléhající významnému vlivu zkušenosti. Takto řízeným chováním může být například uhýbavá reakce na bolest.

Může však také jít o celý komplex nebo vzorec motorických aktivit, fixně naprogramovaných a spouštěných určitým podnětem. Existují celé **programy motorické aktivity**, např. zaujímání určité polohy těla vůči gravitaci nebo fototaxe. Při lokomoci jsou tak prostřednictvím polysynaptických spojů a pacemakerů rytmicky a koordinovaně aktivovány nebo naopak tlumeny svalové skupiny končetin.

Ačkoli jsou svou podstatou vrozené, nelze už i stereotypním programům upřít určitý stupeň adaptability na vnější podmínky.

### 16.6.1.2. Motivace a instinktivní chování

Instinkty se uplatňují při řízení rozmnožování, péče o potomstvo, obrany proti predátorům nebo získávání potravy – tedy v kriticky důležitých situacích pro zachování života a druhu. Instinktivní chování není ve své podstatě naučené a je druhově typické. Existuje vrozené spouštěcí schéma, které jako klíč otevře – uvede do chodu fixní motorický projev. Důležitou podmínkou však je jisté **vnitřní** (fyziologické) **vyladění, motivace**. Tou tedy rozumíme vnitřní stav organismu, vyvolávající na základě dříve vytvořených programů určitou cílenou aktivitu. Vnitřním vyladěním je například stav hladu (vyvolaný hypoglykemií) nebo sexuální nutkání (podmíněné působením specifických hormonů). Vnitřní vyladění nutí nejprve jedince k aktivitě směřující k nalezení objektu uspokojujícího potřebu – tzv. **apetenční** (vyhledávací) **chování**. Vede k vyhledávání tzv. **klíčového podnětu**. Při tomto vyhledávání probíhá neurosenzorická **analýza podnětové situace**. Po nalezení **klíčového podnětu** dojde k uvolnění **spouštěcího** mechanismu. To vede k **závěrečnému motorickému projevu** (např. ulovení a požívání kořisti, páření, ale také např. úniku před predátorem). Nakonec následuje fáze **klidu**. Klid se však může vztahovat pouze k jednomu typu chování a zvíře může začít hned vyvíjet aktivitu k jinému cíli.

Vnitřní vyladění k jednotlivým druhům chování se navzájem vylučují. Hladová liška není např. vyladěna ke spánku. Obranné chování je nadřazeno ostatní činnosti a jiné vyladění pozbývá svoji účinnost.

Spouštěcí schéma má zpravidla určitou prahovou hodnotu, která postupně klesá, není-li potřeba dlouho uspokojena. Tak např. samci ptáků chování dlouho v zajetí se mohou z nedostatku samic dvořit rohu klece nebo úplně

doprázdna – **vakuové děje**. Analogicky existují **nadnormální klíčové podněty**, které stimulují chování ještě více než přirozeně se vyskytující. Známým příkladem je péče pěvců o mládě kukačky, které je svou velikostí a chováním podněcuje k daleko intenzivnějšímu krmení než vlastní mláděta.

Instinktivní chování je nejen variabilní, ale může být u vyšších živočichů modifikováno zkušeností, učením. Zkušená šelma směřuje své hledání do určitých míst, kde je více potravy. Podstata chování zůstává však vrozená. U jednoduchých nebo u krátce žijících bezobratlých je instinktivní chování modifikováno učením jen výjimečně.

### 16.6.1.3. Emoce

Emoce blíže souvisejí s motivacemi. O důležitosti propojení smyslového vjemu s určitým emočním doprovodem jsme již mluvili v souvislosti s limbickým systémem. Zároveň si připomeňme klíčovou roli hypotalamu, který zprostředkovává obousměrné spojení mezi vegetativní složkou řízení organismu a emočními stavy. Emočně bohaté pocity libosti při příjmu potravy nebo rozmnožování, stejně jako prožitky strachu, napětí nebo agrese při setkání s predátorem lze tedy chápat ne jako přepychy vyspělých živočichů, ale jako motivační stimuly k životně důležitému chování směřujícímu k udržení života a jeho kontinuitě.

### 16.6.2. Formy získaného (naučeného) chování

Nervové systémy vyspělejších a déle žijících organismů umožňují **výrazně modifikovat chování podle** individuální **zkušenosti**. Tak se relativně rychle vytváří mezi jedincem a prostředím zcela nové vztahy, přinášející svému nositeli významnou adaptivní hodnotu. Základním předpokladem jsou mechanismy **učení a paměti**, což jsou dvě nerozlučně spojené stránky téhož procesu. Nepřekvapí nás, že svých vrcholných výkonů dosahují u savců, ale základní prvky učení – v podobě modifikace obranné reakce na nevýznamný nebo naopak na bolestivý stimul – byly popsány na několika málo synapsích bezobratlých živočichů.

#### 16.6.2.1. Učení

Jeho nejjednodušší a fylogeneticky nejstarší formou je změna odpovědi na stále stejný druh podnětu – **neassociativní učení**. To je široce přítomné v celé živočišné říši počínaje jednobuněčnými živočichy. Má svoje adaptivní zdůvodnění: **habituace** (přivykání) znamená snižování reakce na opakující se nevýznamný podnět (zvuk letadla). Lze ji definovat poklesem až vymizením reakce (orientačního reflexu) při opakované prezentaci stejného, neposilovaného podnětu – organismus se učí neodpovídat. Při tzv. **senzitivaci** dochází naopak k nespecifickému zvýšení citlivosti. Např. když po sérii silných

podnětů, které vyvolávají určitou odpověď, náhle aplikujeme podnět slabší (nebo jiné kvality), může být odpověď jedince dokonce silnější, než byly reakce předcházející.

Na určitém stupni vývoje nervových soustav se objevuje schopnost vyhodnotit a využít pro modifikaci chování informace o úspěchu nebo neúspěchu předchozího pokusu vyhodnocené v souvislosti s okolnostmi, které akci provázely. **Asociativním učením** si tedy živočich vytváří spoje mezi sice různými, ale souvisejícími podněty, což zvyšuje úspěšnost jeho další akce. Lze vymezit několik hlavních forem asociativního učení:

**Podmíněné reflexy** – vznikají při časové a prostorové souhře **nepodmíněného podnětu** (potrava) s dalším z počátku indiferentním podnětem (např. vrznutí branky). Nepodmíněný reflexní děj (skákání, štěkání, slinění) se může navázat na původně indiferentní podnět (vrznutí), který tak převezme signální úlohu nepodmíněné reakce stává se **podnětem podmíněným**.

**Napodobování** je druh učení, při kterém jedinec pozoruje úspěšné řešení určitého úkolu a jeho napodobením získá dovednost problém řešit.

**Hrou** nacvičuje jedinec prvky chování použitelné při životně důležitých příležitostech. Zároveň se hrou vytvářejí sociální kontakty.

**Učení vhladem** představuje nejvyšší formu učení vyšších obratlovců, která spočívá v pochopení vnitřních vztahů mezi různými podněty a ději. Získané zkušenosti se pak uplatňují při řešení zcela nových úkolů pouze úsudkovou schopností mozku. Příkladem vhladu (insight learning) jsou např. pokusy se šimpanzy, kdy testování jedinci náhle naskládali na sebe několik beden, aby dosáhli na banán zavěšený u stropu, nebo zasunuli několik tyčí do sebe tak, aby na něj dosáhli.

**Vtíštění** (imprinting) je druh učení, ke kterému dochází jen během krátkého období po narození, ale s trvalými důsledky. Nejznámější je příklad některých ptačích mláďat, která si vtisknou podobu rodičů (i kdyby šlo o pohyblivý atrap) na celý život. Imprinting je zpravidla považován za přechodnou formu mezi vrozeným a naučeným chováním. Vrozená je predispozice k němu, avšak informační obsah je získaný, naučený.

## 16.6.2.2. Paměť

### 16.6.2.2.1. Typy paměti

Schopnost nervového systému ukládat informace nazýváme učením. Podle doby, po kterou je informace uložena jako **paměťová stopa** a je tedy přístupná **vybavení**, se rozlišuje **a) krátkodobá paměť** s dobou uložení po sekundy až minuty. Pracuje jako zásobník vjemů bezprostředně nutných pro aktuálně vykonávanou činnost. Nové podněty vytlačují staré vjemy – pokud ovšem nejsou přesunuty do trvalejší paměti. Má poměrně malou kapacitu. Paměťová stopa je asi součástí příslušné senzorické dráhy v podobě přetrvávající aktivace (viz dále).

**b) střednědobá paměť** – informace je podržena po dobu minut až hodin. Vymizí však spontánně nebo přesunutím do dlouhodobé paměti. Její kapacita je rovněž omezená. Uchovává komplexnější vjemy, včetně jejich časového průběhu. Pro uložení a vybavení má velký význam hipokampus jako součást limbického systému, rozhodující o důležitosti dané informace. **c) dlouhodobá paměť** přetrvává roky, případně celý život. Kapacita je prakticky neomezená. Trvalé uložení, stejně jako rychlost zpětného vybavování jsou podporovány **procvičováním**, ale také např. emočním nábojem dané situace („...na tu chvíli nikdy nezapomenu...“) – hovoříme o **konsolidaci paměťových stopy**. Tento přesun z krátkodobějších (zásobníkových) typů paměti však potřebuje určitý čas. Je-li proces konsolidace přerušen např. bezvědomím, informace z krátkodobého registru, které dosud nebyly trvale zapsány, se ztratí. Postižený je ve stavu **retrogradní amnézie** (zpětné ztráty paměti) – nepamatuje si události předcházející bezvědomí (desítky minut, hodiny).

Dlouhodobá paměť bývá také někdy podle typu uložené informace a podle zapojených mozkových struktur tříděna na:

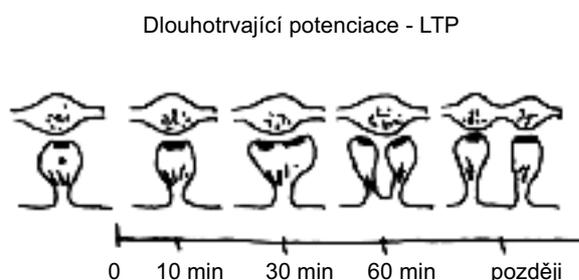
**a) Paměť nedeklarativní (procedurální)**, která je fylogeneticky starší, mimo vědomí, nezbytná k získávání jednoduchých dovedností. Bývá lokalizována do primárních korových oblastí, mozečku, talamu a bazálních ganglií. Paměťové stopy a jejich rychlá vybavitelnost se zlepšují mnohonásobným opakováním. Jde například o **podmíněné reflexy** nebo **tvorbu pohybových vzorců (motorickou paměť)** např. pro chůzi, let nebo tvorbu **percepčních schémat**, které ukládají vzorce postupů pro zpracování určitých smyslových vjemů, např. pro čtení.

**b) Jako deklarativní** je označována dokonalejší paměť, kterou je možné verbálně vyjádřit – deklarovat. V jejím rámci se rozlišují složky: **dějová paměť** zaznamenávající časový a prostorový sled událostí. Umožňuje orientaci v čase a prostoru. Bývá lokalizována do kůry koncového mozku, hipokampu nebo středního mozku. **Rozpoznávací paměť** umožňuje individuální rozeznávání příslušníků druhu, ale i míst a objektů. Hlavními centry jsou asociální korové oblasti, zejména zraku. **Sémantická paměť** obsahuje abstraktní informace jako jsou např. jména osob, věcí, čísla. Tento typ paměti je svázán s vývojem mozkové kůry primátů se vztahem ke schopnostem řeči.

**16.6.2.2.2. Neuronální mechanismy učení a paměti**  
Schopnost učit se a pamatovat si je vysvětlována **plasticitou nervového systému** – tedy schopností přijmout a udržet „otisk“ informace. Nervový systém musí vystačit s omezeným počtem již se nedělících neuronů. Čas je důležitým faktorem v úvahách o uložení paměťové stopy. V případě vstupu do krátkodobých forem paměti jde o sekundy a nelze tedy předpokládat žádnou morfologickou přestavbu nervové sítě. Jde spíše o krátkodobé změny funkční. Předpokládá se udržení přetrvávající

aktivity určitých neuronálních **reverberačních** okruhů nebo poměrně rychlé zvýšení účinnosti synaptického přenosu (v řádu minut). Jsou známy případy **synaptické plasticity**, kdy je opakovanou stimulací dosaženo buď **dlouhotrvající potenciace (LTP)** nebo naopak **deprese (LTD)** synaptického přenosu. Předpokládá se zde změna v řetězcích buněčné signalizace předávané druhými a třetími posly.

Úpravy přenosových vlastností synapse může být také poměrně rychle dosaženo zvýšením množství vylévaného mediátoru, změnou synaptické štěrbinu, zmnožením počtu receptorů nebo dokonce morfologickou **přestavbou architektury dendritických trnů**, což změni účinnou plochu synapse (obr. 16.16.). To vše jsou procesy založené na expresi určitých genů a syntéze enzymatických či stavebních bílkovin. Tím jsme v časové úrovni desítek minut a hodin a jde tedy už o procesy vyhrazené spíše pro dlouhodobou paměť.



Obr. 16.16. Synaptická plasticita. Základem ukládání dlouhodobé paměti jsou patrně morfologické přestavby synapsí měnící účinnost přenosu. Již několik minut po umělém vysokofrekvenčním dráždění se zvyšuje počet postsynaptických receptorů. Potom se zmnožují i dendritické trny a presynaptická část synapse.

Aniž bychom byli schopni vést ostré hranice mezi jednotlivými mechanismy paměti, dá se závěrem předpokládat, že pro rychlé, ale krátkodobé zachycení informace, slouží **změny funkční**. Dlouhodobé uložení bude otázkou morfologicko-funkční **přestavby synapsí**.

Podle některých autorů je konsolidace paměťových stop a tedy jakási přestavba mozkových struktur časově a funkčně vázána na zvláštní stav mozku – **spánek**. Ten by pak nebyl dobou pasivity, ale obdobím zpracovávání získaných informací.

Během spánku se mění obraz celkové elektrické aktivity mozku měřitelný z povrchu hlavy jako tzv. EEG –

elektroencefalogram. V průběhu spánku se střídají dvě charakteristická období EEG spánkových vln: období REM a non-REM. Období REM je doprovázeno očními pohyby a výskytem snů. V každém případě se zdá být spánek obdobím, kdy se mozek nachází ve funkčně zvláštním, rozhodně však aktivním stavu.

## 16.7. Specifické rysy mozku člověka

V mnoha funkcích se mozek člověka neliší od mozku vyšších savců. Platí to např. o kontrole pohybu nebo analýze smyslových informací. Člověk je vybaven řadou schopností, které se vymykají možnostem zvířat. Ponechme stranou otázku, zda jde o rozdíly kvalitativní či jen kvantitativní a zmiňme alespoň dvě odlišnosti: **schopnost řeči** a funkční **specializaci mozkových hemisfér** (lateralizace).

Mechanismy, které mají vztah k řeči, jsou lokalizovány do dvou oblastí neopalia. Jednou je **Wernickeovo senzorické centrum řeči**, které je nutné pro pochopení významu slyšené a psané řeči. Je také propojeno se sluchovou a zrakovou korovou oblastí. Vizuálně sledovaná grafická podoba textu zde musí být nejprve transformována do podoby slovní, fonetické. Druhou klíčovou strukturou je **Brocovo motorické centrum řeči**, které umožňuje slovní i písemné vyjádření myšlenek (obr. 16.12).

Předpokládá se, že základní myšlenková struktura, kterou chceme slovně či písemně vyjádřit, vzniká ve Wernickeově poli. Odtud je přenášena do Brocova pole, kde se sestavuje gramatická struktura slov a vět. Jejich fonetická podoba je zakódována do určitého vzorce neuronální aktivity a převedena do motorické kůry, která nakonec kontroluje artikulaci.

Co se týče specializace hemisfér, u většiny lidské populace jsou řečové funkce řízeny levou hemisférou mozku, zatímco odpovídající oblasti pravé hemisféry umožňují vnímání a interpretaci neverbálních jevů jako je hudba, emoce nebo slovy těžko popsateľné vizuální vzorce, např. tváře lidí. Jazyková specializace levé hemisféry většinou koreluje s přednostním používáním pravé ruky. Funkční asymetrii doprovází i jistá asymetrie morfologická, nalezená již u neandertálského člověka a z živočichů pouze u lidoopů.

Nutno ovšem poznamenat, že jistá funkční specializace hemisfér byla popsána i u ptáků.