

17.

Speciální fyziologie smyslů

Od obecných základů transdukce smyslových podnětů na membránách receptorů, podaných v kapitole o obecné fyziologii smyslů, můžeme přejít k funkční anatomii celých smyslových orgánů a k tomu, jak se v evoluci vyvíjely v těsném spojení s CNS.

17.1. Receptorové buňky – receptory

Prostřednictvím smyslových orgánů získávají živočišné informace o **vnějším světě** nebo o svém **vnitřním prostředí**. Buňky specializované pro příjem určité modalit se nazývají receptorové buňky nebo **receptory** a o některých obecných zákonitostech transdukce na jejich membránách již bylo pojednáno v obecné části (viz str. 27). Kromě **exteroreceptorů** monitorujících okolní vnější prostředí (např. čich, zrak), rozeznáváme i **interoreceptory** sledující stavy uvnitř těla (např. polohy končetin, pH krve). Tato kapitola je přednostně věnována fyziologii exteroreceptorů – tedy pěti hlavním smyslům v obvyklém smyslu slova a smyslu pro rovnováhu.

Úkolem receptorových buněk je převést působení podnětu určité modalit do řeči akčních potenciálů. Senzitivními aferentními nervy je pak informace vedena do CNS, kde může vzniknout efektorová odpověď. Vlastní subjektivní **smyslový vjem vzniká až v mozku**, a to jen v případech, že signál z receptorů má přímé spoje s oblastmi mozkové kůry. Řada podnětů z těla – např. vegetativních informací z interoreceptorů – se vůbec do vědomí nedostane.

17.2. Úloha CNS při vzniku smyslového vjemu

CNS hraje při smyslové recepci naprosto zásadní roli. Samotné receptory jsou jen vstupními brankami a na cestě ke konečnému smyslovému vjemu je informace z nich zásadně zpracovávána v CNS. Existuje ovšem široká škála komplexnosti různých podnětů. Například bolestivý podnět v noze vyvolá na několika málo míšních synapsích příslušnou obrannou motorickou odpověď – ucuknutí. S tím však kontrastuje tak složitá smyslová operace jako je např. individuální vizuální rozeznání příslušníka stáda.

Nejlépe je prozkoumáno smyslové vnímání primátů, dá se ovšem předpokládat, že zejména u savců budou základní principy zpracování smyslové informace podobné.

Na příkladu zraku, jehož důležitost ve fylogenezi roste, si demonstrujeme úlohu CNS při smyslovém vnímání. Zraková informace je na mnoha úrovních smyslové dráhy mnohonásobně zpracovávána, než ve vědomí vznikne finální smyslový vjem. S jistou nadsázkou by se dalo říci, že to, co je nakonec vnímáno, je spíše dílem mozku než očí. K prvnímu zpracování dochází již na úrovni receptorů. Již zmíněný princip laterální inhibice (str. 29) zvyšuje kontrast přechodů a tím zvyšuje i rozlišovací schopnost receptce. Další zpracování se odehrává v mozku, kde jsou **oddělenými kanály zpracovávány různé kvality** vstupující informace. V jiné části mozku je například lokalizováno rozeznání tvaru, barvy a přesné rozeznání viděného objektu, jiná mozková oblast reaguje a vyhodnocuje směr a rychlost pohybu viděného. Také emocionální náboj, doprovázející mnoho smyslových vjemů, je dodáván ze samostatných mozkových struktur. Toto paralelní, modulární zpracování různých smyslových kvalit různými kanály má zřejmě svůj původ v nezávislém vzniku různých schopností během fylogeneze. V běžném životě je nepostřehnutelné – smyslový vjem je vnímán jako celek. Vyjde však překvapivě najevo při úrazech mozku nebo experimentálních zásazích, postihujících jen některý z paralelních kanálů. Výsledkem může být např. neporušená schopnost vidět, doprovázená však ztrátou schopnosti viděné identifikovat.

Komplexní smyslová informace je postupně **sestavována** z jednodušších prvků do složitějších celků v odpovídajících, hierarchicky uspořádaných smyslových centrech mozku. Až na vrcholu mnohapatrové pyramidy skládající mozaiku smyslového vjemu nalezneme oblasti mozku zprostředkovávající komplexní vjem, který je přístupný vědomí. Zajímavý je princip dělby práce a specializace korových neuronů smyslových drah. Víme už, že oddělené oblasti kůry zpracovávají různé smysly, ale dokonce v rámci jednoho smyslu nalézáme neurony „nabíjené“ a reagující jen na jedinou určitou variantu podnětu. Konkrétní smyslové kvality tak odpovídá přesně lokalizovaná oblast nebo dokonce jediný neuron mozku. Byly nalezeny neurony – specialisté – reagující aktivitou na poslech tónu jediné určité výšky, čichání určité jedinečné vůně, na pozorování konkrétního obrazce nebo

spatření určitého počtu objektů atd. Tento princip platí zřejmě na všech úrovních zmíněné smyslové pyramidy. Na jejím vrcholu můžeme, v případě zrakové dráhy, najít jediný neuron specializovaný na tak komplexní podnět jako je např. tvář známého člověka.

Je zřejmé, že mezi salvami akčních potenciálů z receptorů a výsledným smyslovým vjemem je kvalitativní rozdíl. Smyslové vjemy pro svou komplexnost, a zejména u člověka pro svou subjektivní složku, se už mohou vymykat z rámce exaktního biologického popisu a stávají se objektem zájmu psychologických přístupů.

17.3. Chemorecepce

Chuť a čich lze pokládat za patrně **nejstarší a nejuniverzálnější** smyslové modalit v živočišné říši. Schopnost mezibuněčné chemické signalizace je obecnou vlastností buněk, které reagují na hormonální stimuly odpovídající enzymatickými kroky (str. 114 nebo obr. 4.8.). Schopnost reagovat pohybem (chemotaxí) na chemické podněty z okolí signalizující ať už přítomnost potravy, sexuálního partnera nebo naopak predátora, je vlastní už jednobuněčným organismům. Prvoci odpovídají unikovou reakcí na kyselé, alkalické nebo slané podněty. Draví nálevníci jsou lákáni ke kořisti její specifickou chutí. Oddělení chuti a čichu od původní jednotné chemorecepční schopnosti nastává s přechodem mnohobuněčných živočichů na souš, podstata transdukce však zůstává velmi podobná. U některých živočichů je toto dělení diskutabilní – očichává mravenec stopu ke hnízdu anebo ji ochutnává? Kontaktní (chuť) nebo distanční (čich) chemorecepce je tedy životně důležitým smyslem pro všechny vyšší taxony až k obratlovcům. Vrcholu selektivity a citlivosti dosahuje u feromonové komunikace hmyzu nebo obratlovců.

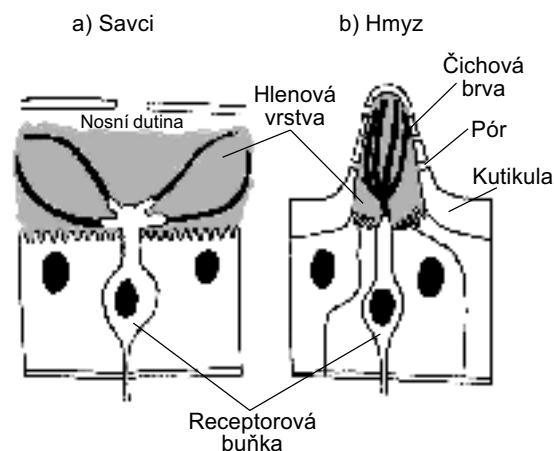
17.3.1. Chuť

Citlivost na sladké je široce rozšířená jak u bezobratlých tak u obratlovců. Vnímání hořké chuti je také obecnou, tudíž fylogeneticky velmi starou smyslovou schopností (odmítavá reakce na chinin). Všichni živočichové také dobře reagují na kyselou chuť, tedy na zvýšenou koncentraci H^+ iontů. Vnímání kyselosti je však spíše obecnou vlastností mnoha buněk ve srovnání se specifickými membránovými receptory např. pro sacharidy.

Receptorové buňky mají rozličný tvar. Mohou být opatřeny **vlásky**, jejichž membrány nesou zpravidla proteinové **receptory**. Receptory mohou reagovat na celou paletu látek anebo jsou specifické – například čichové sensily tykadla některých motýlů reagují pouze na jedinou látku, a to dokonce jen v určité stereoisomerní formě *trans* nebo *cis*.

Hmyzí kontaktní chemoreceptory mohou být lokalizovány kdekoli na těle, převažují však u úst a na chodidlech. Chemoreceptivní sensily bzučivky jsou zpravidla tenkostěnné kutikulární chlupy, uvnitř se třemi až čtyřmi smyslovými buňkami, které vysílají oddělené výběžky

(obr. 17.1.). Ty pak slouží zprostředkování různých počtů (sladka, slana, vlhka a pod.). Podobné uspořádání najdeme na tykadlech.



Obr. 17.1. Čichové receptory savců a hmyzu jsou analogické. Molekuly látek nesené vzduchem jsou zachyceny a rozpustí se ve vrstvě hlenu. Pak se vážou na receptory prstovitých výběžků receptorových buněk.

Hlemýžď má chemoreceptory na kratších hlavových tykadlech, jiní bezobratlí v různých smyslových jamkách a hrbolcích.

Základní funkční strukturou chuťového orgánu obratlovců je **chuťový pohárek**. Obojživelníci a ryby mají chuťové pohárky v celé ústní dutině, některé druhy ryb i na hlavových přívěscích a v kůži po celém těle. Plazi mají chuťové pohárky podél vnitřního okraje dolní čelisti, na jazyku, podnebí a na dně ústní dutiny. Ptáci, kteří mají horní plochu jazyka zrohovatělou, mají chuťové pohárky při kořenu jazyka a ve sliznici hltanu.

Člověk má přibližně 9.000 chuťových pohárků. Jsou rozmístěny v jazykových papílách pod povrchem sliznice jazyka a hltanu.

Chuťové buňky **čtyř základních typů** detekují odpovídající chuťové kvality: především sladkost, kyselost, slanosť a hořkost. Hořká chuť varující zpravidla před toxickými látkami má nejvyšší práh citlivosti.

17.3.2. Čich

Čichové smyslové buňky obratlovců jsou především v horních částech dýchacích orgánů uloženy v **čichové sliznici**, která je neustále navlhčována produktem Bowmanových žláz. Hadi čichají chemoreceptorovými buňkami jazyka. Počet čichových smyslových buněk bývá ve sliznici různý (např. u psa je to asi 250 milionů, člověka 20 milionů smyslových buněk). Někteří obojživelníci, plazi i savci mají vyvinutou speciální dutinu komunikující s dutinou ústní, **vomeronasální** – Jakobsonův orgán, vystlaný čichovým epitelem. Tento orgán slouží přednostně k feromonové komunikaci mezi pohlavími daného druhu.

Čichový epitel člověka je součástí nosní sliznice. Do vrstvičky povrchového hlenu vysílají čichové buňky

vlásky s membránovými receptory (obr. 17.1.). Vzhledem k tomu, že člověk dokáže rozeznat asi 3 tisíce čichových kvalit, usuzuje se, že typů receptorových buněk bude až několik tisíc. Výsledný čichový vjem vzniká mísením podnětů z různě vyladěných receptorových buněk.

Čichové receptory člověka se rychle **adaptují**. Jsme-li vystaveni po delší dobu nepříjemnému pachu, jeho vnímání se snižuje a nakonec zastaví. Přitom nastává adaptace právě jen na pach, jemuž jsme vystaveni. Práh citlivosti pro ostatní pachy zůstává nezměněn.

Zvláštní význam v chemoreceptci mají již zmiňované **feromony**. Byly nalezeny u různých živočišných skupin: u bezobratlých (hmyzu, pavouků, měkkýšů a dalších), obratlovců (ryb, hlodavců), ale i u člověka. Mají důležitý význam zejména ve vnitrodruhové komunikaci. Ovlivňují chování a tedy i sociální nebo sexuální vztahy mezi jedinci, hustotu populace, ale mohou také řídit rychlost vývoje nebo reprodukční schopnost aj.

17.3.3. Transdukce chemických podnětů

Navázání voňavé molekuly na specifický receptor vede v mnoha případech k odstartování kaskády membránových dějů analogických hormonální signalizaci. Opět máme co do činění s jednotným molekulárním schématem chemické komunikace buněk společným pro nervové synapse, endokrinní řízení a teď dokonce pro dálkovou signalizaci mezi organizmy. Na konci řetězce reakcí je opět konformační změna kanálu a tedy i permeability membrány pro určitý iont vedoucí k depolarizaci (nebo někdy hyperpolarizaci) a vzniku receptorového potenciálu. Některé hmyzí čichové receptory jsou tak citlivé, že i jediná molekula látky může vyvolat akční potenciál a tedy přenos informace do CNS.

17.4. Vnímání vzdušné vlhkosti – hygromorecepce

Některé skupiny živočichů mají vyvinut zvláštní smysl na vnímání vzdušné vlhkosti (RH). Hygromorecepce umožňuje zvláště malým a v extrémních podmínkách žijícím živočichům vyhledávat vhodnější podmínky a nalézt zdroje vody. Někteří brouci dokáží rozeznat rozdíly už 2 % RH. Zatím však není zcela jasné, je-li transdukce založena na mechanoreceptci prostřednictvím detekce změn rozměrů nějakého hygroskopického materiálu pohlcujícího vlhkost anebo spíše na chemoreceptci kolísajících osmotických poměrů receptní buňky daných různou dostupností atmosférické vody.

17.5. Mechanorecepce

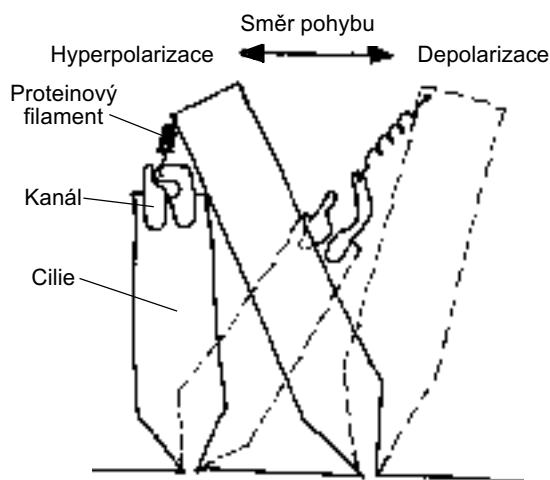
Mechanoreceptory reagují na působení **síly** nebo na **pohyb**. Jejich struktura je velmi rozmanitá od jednoduchých **volných nervových zakončení** v kůži reagujících na tlak

nebo bolest, přes membrány opatřené různými **přídavnými strukturami** jako jsou např. Paciniho hmatová tělíska nebo receptorové buňky bezobratlých napojené na chlup na povrchu těla až k tak složitým sensorickým strukturám jako je např. ucho. Mnoho mechanoreceptivních buněk je opatřeno mikroskopickými **vlásky** převádějícími mechanický podnět na membránu.

Mechanoreceptory slouží jako vstup do CNS pro velmi rozdílné druhy informací. Dokáží detekovat bolest, dotek, svalové napětí, pohyb tekutiny, zvuk nebo směr gravitace. Modifikací mechanoreceptorů mohly vzniknout orgány hygrom-, elektro- a magnetoreceptní.

17.5.1. Transdukce mechanických podnětů

Podstata transdukce mechanického podnětu na receptorový potenciál spočívá v převedení stimulu – tentokrát mechanického – na změnu membránové iontové propustnosti. Vlásokovým buňkám, např. statokinického nebo sluchového aparátu, je společný **mechanicky vrátkovaný kanál** jehož pohyblivá doména se může jako poklop otevírat a zavírat (obr. 17.2.). Kanál je lokalizován na vrcholku jednoho vlásku (**cilie**) a jeho vrátkovaná doména spojena proteinovým **filamentem** k sousednímu vlásku. Vzájemný pohyb cilií vede k otevírání a zavírání kanálu a vzniku receptorového potenciálu.



Obr. 17.2. Transdukce mechanického podnětu na vláskových buňkách. Pohyblivá doména kationtového kanálu jednoho vlásku (cilie) je spojena se sousedním vláskem. Vzájemný pohyb cilií vede k otevírání a zavírání kanálu a vzniku receptorového potenciálu. Pohyb doprava depolarizuje, doleva hyperpolarizuje.

17.5.2. Somatosenzorické vnímání

K mechanoreceptorům patří velká skupina receptorů, podmiňujících citlivost kůže – **taktilní receptory**. V kůži je množství smyslových buněk, které jsou citlivé na dotek, tlak, chlad i teplo (obr. 17.3.).

U **bezobratlých** jsou uloženy na zvlášť exponovaných místech těla, např. u nezmarů na chapadlech a v okolí ústního otvoru, u medúz na spodní straně klobouku.



Obr. 17.3. Různé typy kožních receptorů savců. Slouží k transdukci a) doteku a pomalých vibrací; b) doteku a tlaku, c) tlaku a rychlých vibrací, d) jemného doteku a pomalých vibrací, e) doteku a tlaku, f) bolesti.

U ploštěnců a máloštětinatců se vedle volných nervových zakončení objevují zejména na přídi těla smyslové štětiny a kožní pupeny s tyčinkovitými výběžky smyslových buněk.

U **členovců** s tuhou kutikulou se vyskytují roztroušeně po celém těle zvláštní **hmatové brvy** upevněné kloubně v kutikulárních jamkách. Do jejich dutiny proniká čivý výběžek primární smyslové buňky, který je při každém ohnutí chlupu mechanicky drážděn.

U **ptáků a savců** jsou nervová vlákna napojena na bázi peří a chlupů, z nichž některé mohou být specializovány jako **hmatová peříčka** nebo **hmatové chlupy**. Orientace hmatovými chlupy je důležitá zejména pro savce obývající úzké tmavé chodby a dutiny. U některých savců (např. kočka) jsou sinusové chlupy charakteristicky rozmístěny kolem ústního otvoru.

Dotykovými receptory jsou citlivé buňky v horních pyscích úst, na tvářích a nad očima savců, Meissnerova tělíska na dlani, tlapkách a konečcích prstů. Tlak registrují i Vater-Pacciniho tělíska v hlubších vrstvách kůže.

Mechanoreceptory, které umožňují detekovat vzájemnou polohu a pohyby jednotlivých částí těla patří mezi tzv. **proprioceptory**. Nejznámějšími jsou **svalová vřeténka** registrující změny v natažení svalů a **šlachová tělíska** kontrolující svalové napětí a tonus. K útrobním mechanoreceptorům patří kardiovaskulární **baroreceptory**, které reagují na změny krevního tlaku a jsou umístěny např. v oblouku aorty. **Pulmonární receptory** reagují na změny objemu plic, **gastrointestinální receptory** jsou stimulovány náplní žaludku a střev, **renální receptory** reagují na náplň ledvin a močového měchýře.

Bolest má na rozdíl od jiných počítků především význam ochranný. Specifickými receptory pro bolest jsou rovněž **volná nervová zakončení**, jež lze nalézt ve většině tělních tkání. Některé tělesné tkáně však na působení bolestivých podnětů nereagují (plíce, játra, slezina, ledviny, mozková tkáň). **Svědění** (pruritus) vzniká lehkým drážděním receptorů pro bolest, a to zpravidla při hojení ran a při mírném poškození kůže, z níž se uvolňuje zejména histamin.

17.5.3. Proudový smysl

Základem proudového orgánu jsou skupiny kožních mechanoreceptorů zvané **neuromasty**. V nejjednodušším

případě jsou uloženy v mělkých brázdách tělního povrchu (kruhoústí, některé paryby). U vývojově pokročilejších živočichů leží hlouběji pod kůží ve váčcích nebo kanálcích ústících na povrch těla. U ryb je sídlem tohoto dalekohmatného smyslu ústrojí zvané **postranní čára**, skládající se ze dvou, po bocích těla probíhajících kanálků, které se na hlavovém konci větví ve **složitý labyrint chodbiček**. Navenek tyto kanálky vyúsťují krátkými vývody, kterými do nich vniká voda.

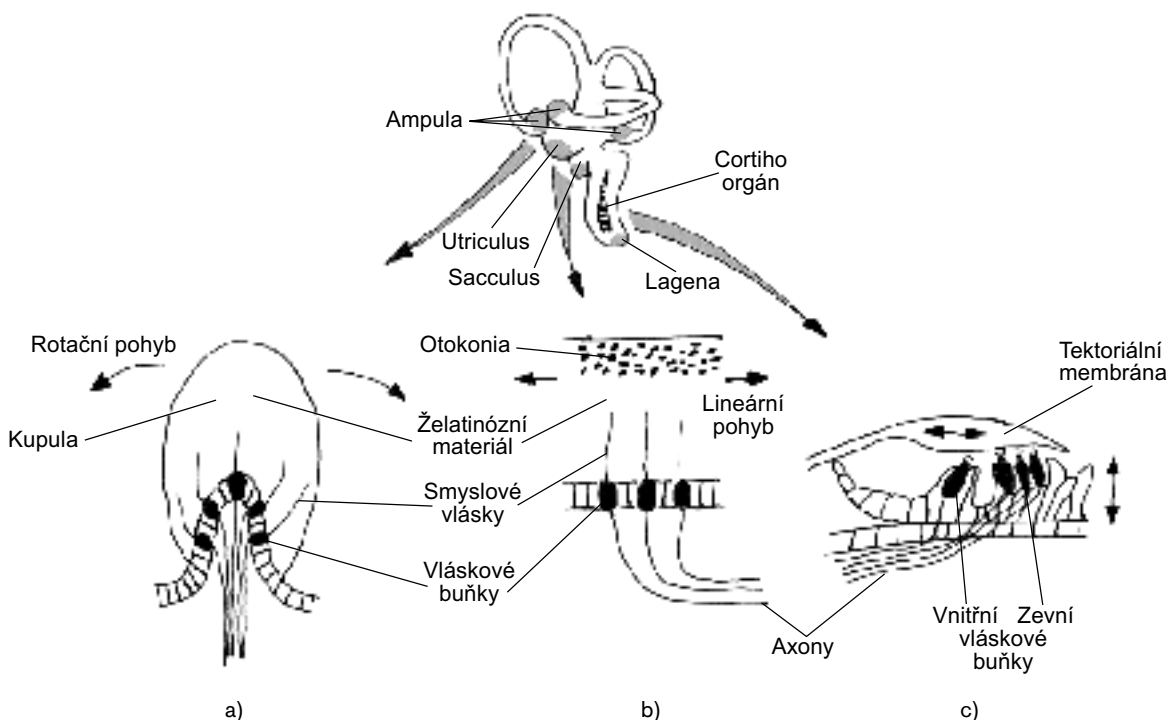
Každý neuromast je tvořen sekundárními smyslovými buňkami s vláskovitými výběžky, které jsou obaleny rosolovitým sloupcem zvaným **kupula**. Vodní proud ohýbá kupulu a dráždí tak vlásky smyslových buněk, napojených především na jednu z větví bloudivého nervu. Ryba si tak uvědomuje polohu těla v proudící vodě, zjišťuje překážky, je informována o kořisti, o poloze sousedních jedinců při pohybu v hejnech atp.

Z vývojového hlediska je důležité, že **neuromasty** proudového orgánu jsou **velmi podobné smyslovým buňkám vnitřního ucha** (obr. 17.4.a). Vzhledem k tomu, že mohou vnímat i vlnění vody o nízkém kmitočtu, mohou se podle některých autorů podílet i na vnímání zvuku. Přední část postranní čáry lze považovat za strukturu, z níž se vyvinul vestibulární a sluchový aparát vnitřního ucha obratlovců.

Jistá analogie proudového smyslu se vyskytuje i u létajících živočichů. Vnímají jím rychlost proudění nebo vibrace vzduchu. U hmyzu se nazývá Johnstonův orgán. Překročil-li rychlost větru určitou hranici (např. pro druhy rodu *Lucilia* více jako 2,5 m/s), hmyz nelétá. Pavoukům se vyvinuly zvláštní mechanoreceptory – seizmoseptory reagující na vibrace sítě. Pavouk jimi reaguje na nejjemnější záchvěvy.

17.5.4. Smysl pro rovnováhu

Volně a aktivně se pohybující živočichové potřebují být přesně a rychle informováni o své pozici, poloze a pohybu těla. Tyto informace přicházejí z různých smyslů. Proprioceptivní informace přicházejí ze šlach a svalů a informují o poloze a pohybu částí těla. K tomu přispívají receptory v pokožce. Důležitá je také vizuální informace. Nicméně ani tyto všechny informační vstupy nestačí a většina zvířat má vyvinutý **statokinetický orgán** – **vestibulární aparát**, který je specializovaným smyslem pro rovnováhu. Detekuje polohu a pohyb v prostoru.



Obr. 17.4. Vlásokové buňky a stavba vnitřního ucha obratlovců (ptáka). Sluchové ústrojí je ve spojení se statokinetickým. Polokruhové chodby s váčky (ampulami), v nichž se pohybuje želatinózní kupula, detekují rotační zrychlení (a). Lineární zrychlení a gravitaci detekují tři políčka vláskových buněk (utricleus, sacculus, lagena) s krystalky v želatinózní čepičce (b). Třetí orgán – Cortiho – slouží jako sluchový (c).

Vestibulární orgány bývají obvykle uloženy v hlavové části organismu. Jejich význam je především v reflexní reakci udržující hlavu a trup ve vzpřímené a vyvážené poloze vůči gravitaci.

Všeobecně tento orgán existuje ve dvou modifikacích. Jednou je **statocysta**, která je charakteristicky tvořena kapalinou naplněným váčkem, který má na svém vnitřním povrchu políčko senzoričkových buněk (zvané **makula**). Tyto buňky mají jemné vlásky, které na svých konečcích nesou pevné krystalky (**otokonía**) spleené dohromady želatinózním materiálem (obr. 17.4.b). Když se statocysta nachýlí na stranu nebo vpřed, vlásky se ohýbají a na axonech naměříme salvy akčních potenciálů. Toto zařízení je citlivé na **lineární zrychlení** nebo směr **gravitace**, zajišťuje tedy **statickou rovnováhu**. Statocystu ve funkci gravireceptoru nalezneme s výjimkou hmyzu u všech bezobratlých živočichů. Raci mají otevřené statocysty na bázi prvního páru tykadel. Funkci statolitů zde mají zrnka písku. Medúzy mají statocysty umístěné paprskovitě na okraji zvonu. Za orgán rovnováhy dvoukřídlého hmyzu jsou považovány **haltery** (kyvadélka) – zakrnělý druhý pár křídel.

Druhou variantou smyslu pro rovnováhu je kanál naplněný tekutinou s políčky smyslových buněk na stěně. U obratlovců nalezneme tři (u kruhoústých dva) polokruhové kanálky vnitřního ucha, kolmo na sebe postavené, rozšířené do baňky (**ampula**) vyplněné endolymfou (obr. 17.4.a). Jsou to opět vláskové buňky, jejichž vlásky trčí do dutiny kanálku a jsou kryty želatinózní **kupulou** – podobnou té, kterou známe z proudového orgánu, a která se rozpíná přes celou dutinu. Při pohybech hlavy se po-

hyb endolymfy opožďuje za pohybem stěn kanálku, přičemž se kupula vychyluje jako létací dveře a dráždí receptorové buňky na bázi ampuly. Tento orgán detekující **rotační zrychlení** a zajišťující **dynamickou rovnováhu** nalezneme vzácně u některých bezobratlých (humr, chobotnice), naopak pro obratlovce je charakteristický.

Statokinetické receptory patří mezi **tonické** receptory – neadaptují se. Statokinetický orgán zprostředkovává řadu polohových a pohybových reflexů. Např. otočíme-li zvíře hlavou dolů, připraví si přední končetiny na skok. Při vzpřímení natáhne zadní končetiny, jako by hledalo oporu.

17.5.5. Sluch, sluchové receptory

Adekvátním podnětem pro sluchové receptory je zvuk – periodické kmitání přenášené vzduchem nebo vodou. Jsou ze všech mechanoreceptorů nejcitlivější. Z bezobratlých živočichů je na rozmanité zvuky nejcitlivější **hmyz**. Některé druhy využívají **Johnstonův orgán** na bázi mohutně větvených tykadel – např. samečci komárů. Jiné druhy mají na vnímání zvuku vyvinut **tympanální orgán**. Je uložen po straně těla nebo např. u kobylek a cvrčků v holeních předních kočetin. Chvění membránovitého **hubínku** se zde přenáší na řadu tonotopicky uspořádaných (podobně jako u savců) sensil. Hmyz reaguje na frekvence, které vnímá i člověk. Některé druhy jsou však citlivé i na ultrazvuk.

Obratlovci mají sluch různě vyvinutý. Zvukové projevy ryb jsou velmi rozmanité a jsou vydávány např. rychlou vibrací svalů upevněných na zvláštních kostičkách,

vibracemi plovacího měchýře, prudkým vystřikováním vody. Plazi nemají dobře vyvinutý sluch. Hadům chybí bubínek a jsou téměř hluchí. Někteří obojživelníci a plazi mají na povrchu hlavy vyvinuto střední ucho uzavřené bubínkem.

U ptáků a savců tvoří sluchové orgány dohromady s polohovým ústrojím společný sluchově-polohový orgán. Všechny druhy savců včetně člověka mají dobře vyvinutý sluch. Zvukové signály jsou zachycovány ušním **boltcem a zvukovodem** jsou vedeny **na bubínek** – membránu oddělující vnější a střední ucho (obr. 17.5.).

Středním uchem je zvuk u savců přenášén **sluchovými kůstkami** (kladívko, kovadlinka a třmínek) na membránu **oválného okénka** vnitřního ucha. U obojživelníků, plazů a ptáků je ve středním uchu vyvinuta pouze jediná kůstka (kolumela). Smyslem tohoto převodu je zvýšit účinnost přenosu energie ze vzduchu do kapaliny zvýšením síly vibrací, a to jednak mechanismem nerovnoramenné páky sluchových kůstek, jednak soustředěním energie z velké plochy bubínku na malou plošku oválného okénka. Prostor středního ucha je vyplněn vzduchem, jehož tlak se vyrovnává s atmosférickým Eustachovou trubicí.

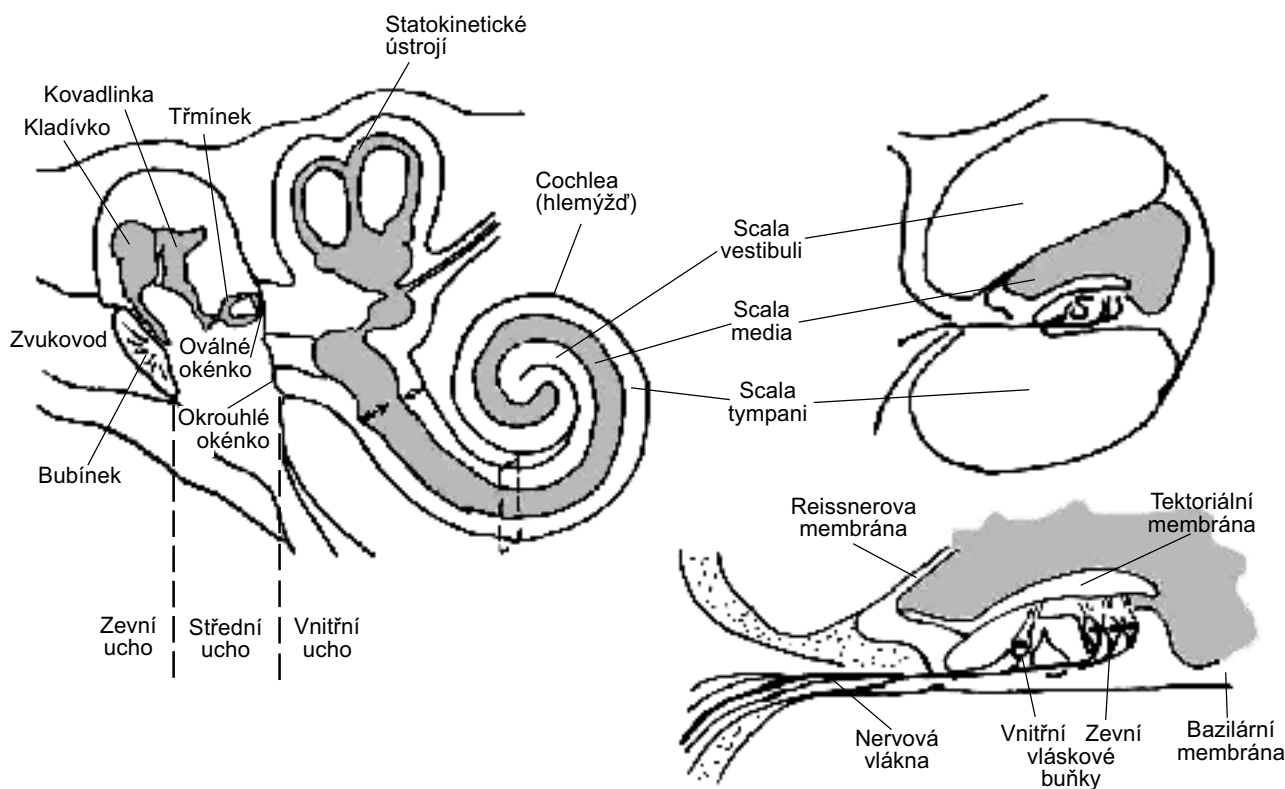
Vlastní receptory zvukové energie jsou uloženy ve vnitřním uchu v **hlemýždi**. Je to spirálovitě stočený kanál ve spánkové kosti, v němž je po celé délce uchycen dvěma membránami vymezený kanál nebo chodbička (blanitý hlemýžď). Horní stěna blanitého kanálu se nazývá **Reissnerova membrána**, spodní **bazilární mem-**

brána. Tímto dvojitým přepažením vznikají shora dolů tři chodby: **scala vestibuli, scala media a scala tympani**. Media je na konci hlemýžďe slepá – uzavírá blanitou chodbičku do tvaru jakéhosi váčku vyplněného **endolymfou**, zatímco vestibuli a tympani vyplněné **perilymfou** spolu v hrotu hlemýžďe komunikují.

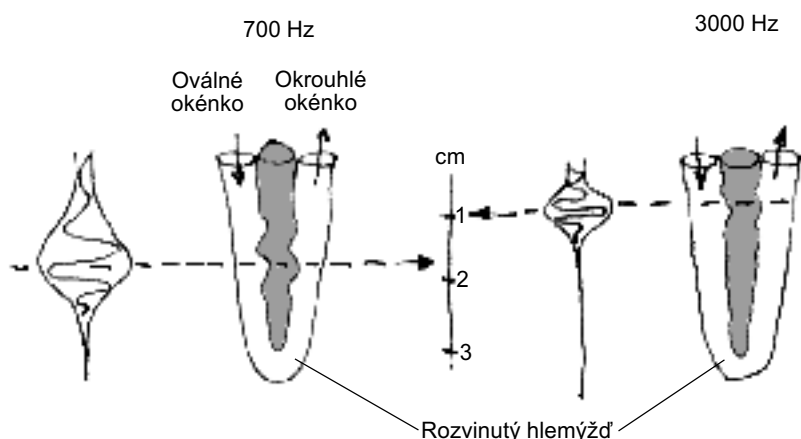
Na bazilární membráně je po celé délce hlemýžďe uložen **Cortiho orgán**, který mezi opornými buňkami obsahuje vlastní **recepční vláskové sluchové buňky**. Každá je vybavena asi 100 stereociliemi, které shora kryje blána – **membrana tectoria**.

Sledujme nyní cestu zvukové vlny od třmínku, zasaženém v oválném okénku. Pohyb třmínku se přenáší na perilymfu hlemýžďe. Jelikož tekutina je nestlačitelná, musí zde být zařízení, které by tlakovým změnám uhýbalo. Je jím blanka v **okrouhlém okénku**, která se může vyklenout do středního ucha. Pohyb tekutiny rozechvěje na určitém místě celou blanitou chodbičku. Tím se i bazilární membrána posouvá vůči membráně tektoriální – jako listy sem a tam prohýbaného telefonního seznamu – přičemž ohýbá cilie vláskových buněk (obr. 17.4.c). Tím je vyvolán vznik receptorového potenciálu.

Čím nižší je frekvence kmitů, tím bližší je místo maximálních vibrací bázi hlemýžďe (obr. 17.6.). Vzruch, který tímto podrážděním vznikne, je veden nervovými vlákny sluchového nervu do CNS. Rozsah vnímaných zvukových frekvencí není u všech savců stejný. Některé druhy slyší i ultrazvuky. Potkani pomocí ultrazvuků



Obr. 17.5. Stavba a funkce savčího sluchového orgánu. Zvuk postupující zvukovodem rozechvěje bubínek. Tři sluchové kůstky převedou vibrace na endolymfu hlemýžďe. Tím se v určitém místě rozvíbruje i hlemýžď, bazilární membrána se pohybuje vůči tektoriální. Tektoriální membrána pak tře o vlásky vláskových buněk a dráždí je.



Obr. 17.6. Vibrace hlemýždě. Na rozvinutém (pro přehlednost) hlemýždi je patrné, jak různě vysoké tóny vyvolávají jeho vibrace v různých místech. Schopnost ucha rozlišovat tóny je založena na schopnosti lokalizovat co nejpřesněji místo maximálních vibrací.

signalizují agresivitu, sexuální aktivitu, emoční stavy (úlek, bolest). Některé druhy suchozemských (netopýři) a vodních (delfini) savců využívají ultrazvukovou echolokaci. Pomocí ultrazvukových signálů se orientují, komunikují a loví.

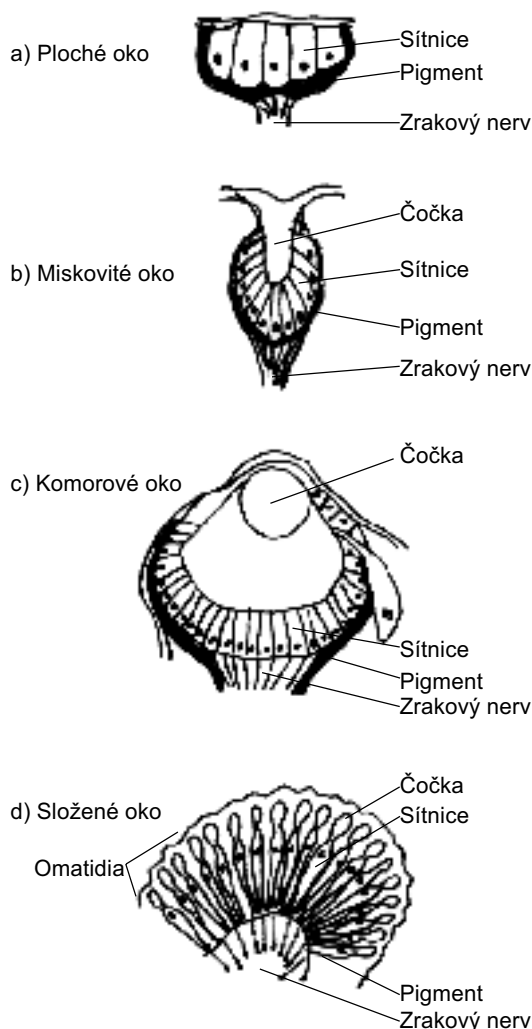
17.6. Fotorecepce

Světlo a jeho periodické změny jsou významným biologickým faktorem, podmiňujícím **orientaci** živočichů v **prostoru a čase**. Detekce světla umožňuje existenci za nejvýhodnějších životních podmínek. Význam zraku ve fylogenezi roste (samozřejmě ve vazbě na prostředí). Pro člověka je nejdůležitějším smyslem. Udává se, že až 85 % veškerých informací se získává jeho prostřednictvím.

Světlo ovlivňuje řadu pochodů i v nesenzorických buňkách a dokonce i cytoplazmu. Citlivost povrchu těla na světlo – dermální citlivost – byla popsána u všech živočišných kmenů. Umožňuje však vnímat pouze difuzní přítomnost světla a tím tedy střídání noci a dne a jeho délku, případně zareagovat na stín predátora. Světlo je patrně detekováno volnými nervovými zakončeními v kůži prostřednictvím **fotosenzitivních pigmentů** jako jsou karotenoidy. Takovou funkci mají i **fotosenzitivní skvrny** v plazmě jednobuněčných živočichů.

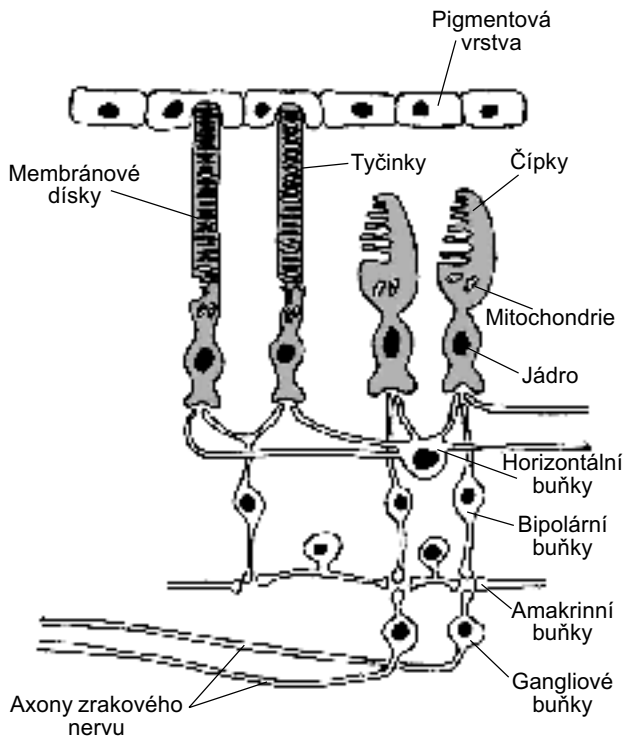
Specializovanější fotorecepční orgány už přinášejí informaci také o tvaru pozorovaného předmětu, směru, intenzitě a barvě světla. To by nebylo možné bez vývoje **pomocných struktur**, především **světlolomného aparátu – čočky**, zaostřující obraz na vrstvu **fotoreceptorů v sítnici**. Stínící pigmentové vrstvy zajišťují ostrost obrazu bez rozptylu a odrazů. Z obr. 17.7. je patrné, jak od **plochých očí** (např. ploštěnců nebo kroužkovců) zanořováním pod povrch vedl vývoj k dokonalejším **miskovitým očím** (např. ploštěnek), až nakonec k **váčkovitým (komorovým) očím** hlavonožců nebo obratlovců. Jakousi paralelní cestou vývoje jsou **složené oči** některých kroužkovců, měkkýšů a členovců. Jednotlivá ra-

diálně uspořádaná omatidia jsou individuální fotorecepční jednotky a mají každé svou vlastní čočku, stínící pigment a fotorecepční buňky.



Obr. 17.7. Vývoj oka. Od plochých očí kroužkovců ke komorovému oku obratlovců se vyvíjí světlolomný aparát – čočka – soustředící paprsky na vrstvu fotoreceptorů – sítnici. Pigmentové stínící vrstvy zvyšují ostrost. Složené oko je tvořeno mnoha samostatnými jednotkami – omatidii.

Samotné fotoreceptory bezobratlých i obratlovců se vyznačují bohatě zprohýbanou a zřasenou membránou ať už do **vnitřních disků** nebo vnějších **mikrovilů** maximalizujících plochu styku se světlem (obr. 17.8.).



Obr. 17.8. Fotoreceptory a vrstvy propojovacích neuronů v sítnici. Tyčinky i čípky mají bohatě členěné membrány zachycující světelnou energii. Několik vrstev propojovacích neuronů ještě v sítnici upravuje zrakovou informaci předtím, než odejde zrakovým nervem do mozku. U tzv. inverzních očí obratlovců světlo na cestě k receptorům projde všemi přepojovacími vrstvami.

17.6.1. Složené oko

Složené oko, nejcharakterističtější pro **hmyz**, je tvořeno množstvím jednotlivých oček – omatidií (obr. 17.7.d). Obraz vnímaný složeným okem je proto mozaikový. Počet omatidií je u různých hmyzích druhů různý. Např. složené oko mouchy má 400, oko motýla 12.000–17.000, vážky 10.000–30.000 omatidií. Na vnějším, distálním konci omatidia tvoří kutikula **průsvitnou rohovku** (faceta nebo cornea). Pod ní je **krystalinní kuželík**, který má funkci čočky a zaostřuje světlo na **rabdom**. Rabdom je tyčinkovitá struktura v ose omatidia, kterou vytváří na svém styku 7 nebo 8 do kruhu uspořádaných **sítnicových buněk**. Ty mají, podobně jako tyčinky obratlovců, bohatě členěnou membránu s fotopigmenty orientovanou do rabdomu.

Každé omatidium je odděleno od sousedních omatidií dvěma prstenci **pigmentových buněk**, takže omatidium představuje trubici izolovanou proti vnikání světla ze stran. U nejjednodušších typů složených očí je jen malý počet omatidií a oko tohoto typu nevytváří skutečný obraz. Zaznamenává jen změny v podobě větších

světlych, či tmavých skvrn. U pokročilejších typů očí (např. u vážek) je již počet omatidií velký, avšak schopnost tohoto složeného oka vytvářet obraz je na daleko nižší úrovni ve srovnání s okem lidským.

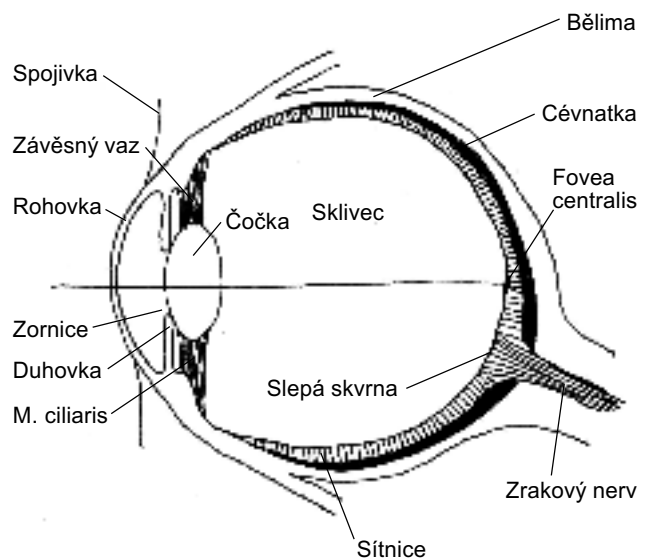
Hmyz má na hlavové části těla i jednoduchá očka (**ocelli**). Některým druhům (např. včelám) umožňují přesně registrovat intenzitu světla. Mají tedy funkci jakéhosi expozimetru.

* * *

Pro většinu **obratlovců** a některých bezobratlých (**hlavonožců**) je typické oko **komorové**. Jde o dokonalé optické zařízení, vytvářející na sítnici nezkreslený obraz.

17.6.2. Komorové oko – oční koule (bulbus)

Vnější obal se nazývá **bělíma** (sclera), která přechází vpředu do **rohovky** (cornea) (obr. 17.9.). Prostor za rohovkou (přední oční komora) vyplňuje komorový mok. Za přední oční komorou je **duhovka** (iris) s otvorem – **zornicí** (pupilla), upravující množství světla vnikajícího do oka. Za duhovkou je **čočka** (lens cristalina) zaostřující obraz dopadající na sítnici. Vnitřní část oční koule je vyplněna **sklivcem**. Na bělímě těsně přiléhá **cévnatka**, která oko vyživuje. Vnitřní vrstvou oční koule je **sítnice**. V ní jsou dva typy světločivných buněk – **tyčinky**, umožňující černobílé (skotopické) vidění a **čípky**, umožňující barevné (fotopické) vidění. Počet tyčinek a čípků v sítnici živočichů je druhově odlišný a je podmíněn způsobem života v rozmanitých světelných podmínkách. Jejich distribuce se liší i v rámci sítnice. Nejcenějším místem co do ostrosti a barevného rozlišování je **žlutá skvrna** (macula lutea) uložená v **centrální jamce** (fovea centralis). Tam, kde vystupuje z oka zrakový nerv, je naopak sítnice na světlo necitlivá – **slepá skvrna**.



Obr. 17.9. Schéma savčího oka a jeho součástí.

Zrakové orgány některých živočišných druhů mají zvláštní stavbu. Ryba rodu *Anableps* („čtyřoká ryba“) má sice jen dvě oční bulvy, ale každá je rozdělena na dvě zobrazovací části. V každém oku jsou dvě sítnice, ale jedna zvlášť vytvarovaná čočka na současném pozorování předmětů ve vzduchu a ve vodě. V oku ptáků je zvláštní útvar – hřebínek (pecten), který ční do sklivce. Má pravděpodobně funkci jakéhosi sextantu při přesném přeměrování polohy Slunce a jiných vesmírných těles podle stínu vrhaného na sítnici. Hřebínek může být průhledný, nebo tmavý (chrání sítnici před velmi intenzivním osvětlením). Dravcům umožňuje hřebínek lépe pozorovat a zaměřovat kořist na jednotvárném pozadí oblohy.

Čočka se pomocí jemných vláček připojuje na akomodační sval řasnatého tělesa. Probíhají v ní složité fyziologické děje. Je tvořena transparentními buňkami, které se stále obnovují, ale jen na vnější straně čočky.

V optickém aparátu oka mohou nastat tyto základní poruchy: **a) Dalekozrakost** (hyperopie, hypermetropie) je porucha, kdy se světelné paprsky spojují za sítnicí. Dalekozraký člověk tuto chybu koriguje tak, že předměty, které má v ruce, dává dál od oka. Chyba se odstraňuje spojnými čočkami. Dalekozraké oko má zploštělejší oční bulvu proti normálu. **b) Krátkozrakost** (myopie) vzniká při velké lomivosti optického systému oka, případně prodloužením oční koule. Obraz předmětu dopadá před sítnici. Myopii lze korigovat čočkami rozptylnými. **c) Stařecké vidění** (presbyopie) je ztráta akomodační schopnosti oka vyvolaná ztrátou přirozené pružnosti čočky (viz výše). Oko nedovede akomodovat na blízko a stává se dalekozrakým. K odstranění této chyby se používají čočky spojky.

17.6.3. Fotochemie vidění

Vlastní proces vidění probíhá v sítnici. Její metabolismus v mnohém připomíná metabolismus CNS (jde

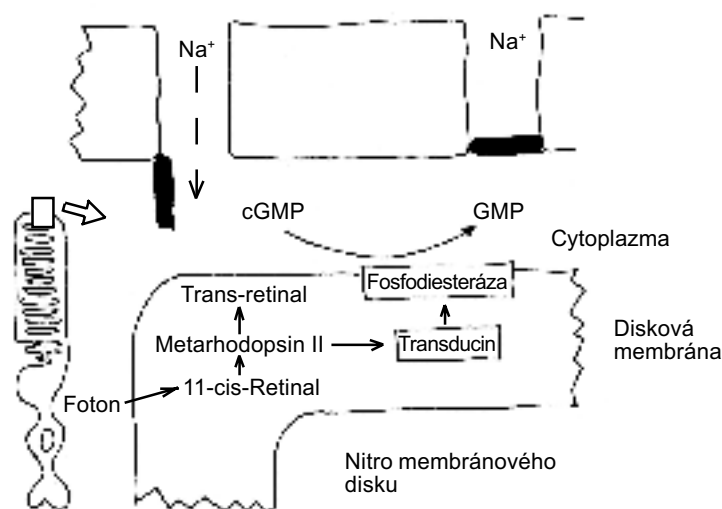
vlastně o část CNS extrémně vychlípenou do periferie). Z histologického hlediska je sítnice složitý desetivrstevný epitel. Nejdůležitější struktury jsou zde čípky a tyčinky – u **inverzních očí** savců jsou odvráceny od zdroje světla. Na membránách čípku a tyčinek jsou obsaženy **zrakové pigmenty**, které zprostředkovávají transdukcii světelného podnětu v elektrické podráždění.

Nejprozkoumanější je situace u tyčinek (obr. 17.10.). Disková membrána obsahuje fotonový pigment **rhodopsin**. Ten má dvě komponenty: **11-cis-retinal**, což je **izomer aldehydu vitamínu A**. Chronický nedostatek tohoto vitamínu nebo jeho prekurzorů (karotenoidy) vede následkem nedostatečné tvorby rhodopsinu k šerosleposti.

Druhou složkou je **opsin**, transmembránový protein se sedmi doménami. Absorpce světelného záření fotonovým pigmentem způsobí změnu ve struktuře molekuly cis-retinalu, jeho uhlíkatý skelet se narovná do pozice trans. V této formě ale nemůže vázat opsin a oddělí se od něho. Reakce proběhne ve zlomku sekundy přes několik meziproductů. Vzniklý trans-retinal je transportován speciálním proteinovým přenašečem z cytoplazmy do buňky přilehlého pigmentového epitelu. Zde se, bez přístupu světla, uskutečňuje regenerace rhodopsinu.

Rozpad fotonového pigmentu je doprovázen vznikem receptorového potenciálu, který má u **obratlovců charakter hyperpolarizace**. V povrchové membráně tyčinky jsou kanály selektivní hlavně pro Na^+ , které jsou za tmy udržovány v otevřeném stavu. Membránové napětí za tmy je proto relativně málo negativní, pouze asi -30 mV. Účinkem světla se kanály uzavřou a nastane hyperpolarizace na -70 mV. Ta hraje roli receptorového potenciálu a na synaptické terminále moduluje vylévání mediátoru.

Jak souvisí uzavření Na^+ kanálů v povrchové membráně zevního segmentu s rozpadem rhodopsinu v diskové membráně? Přímá molekulární interakce není možná pro přílišnou vzdálenost obou systémů. Spojovacím



Obr. 17.10. Membránové děje při fotorecepci na tyčince. Na vnitřních membránových discích je vázán pigment rhodopsin. Dopad světla vyvolá jeho rozpad. Meziproduct metarhodopsin II spouští aktivační kaskádu završenou hydrolyzou cytoplazmatického cGMP na GMP. Pokles koncentrace cGMP zavírá u obratlovců Na^+ kanály za vzniku hyperpolarizačního receptorového potenciálu.

článkem je cyklický nukleotid **cGMP**. Ten vzniká v zevním segmentu z GTP a jeho přítomnost v cytoplazmě udržuje kanály v otevřeném stavu. Jeden z meziproductů fotoizomerace retinalu z cis na trans formu – **metarhodopsin II** způsobí aktivaci enzymu **fosfodiesterázy**. Ta je uložena v diskové membráně a po aktivaci hydrolyzuje cGMP na GMP. Aktivaci zprostředkovává **transducin** patřící do skupiny G-proteinů. Jedna molekula rhodopsinu hydrolyzuje 10^5 cGMP za sekundu.

Mechanismus **barevného vidění** je založen na existenci čípků s **třemi druhy fotopigmentu** citlivými na různé barvy spektra: červenou, zelenou a modrou. Studium chování zvířat (zejména metodou diskriminačního učení) ukázalo, že barevné vidění se vyskytuje častěji u ryb, obojživelníků, plazů a ptáků než u savců. Mnozí soumráční a noční savci nemají vůbec v sítnici čípků (např. krtek, jezek, netopýr) nebo je jejich množství nepatrné (myšovití, plchovití). Největší a nejdokonalejší savci (Placentalia) se vyvinuli z hmyzožravců (Insectivora). Ti se vyvíjeli celé miliony let jako živočichové s noční aktivitou a rozlišování barev se proto u nich neuplatnilo. Plnohodnotné vnímání barev se objevuje zase až u vývojově nejpokročilejších savců – vyšších primátů, včetně člověka.

17.6.4. Zraková dráha

Začíná na fotoreceptorech, pokračuje ještě v sítnici navazujícími **bipolárními buňkami** propojujícími vertikálně receptory s **gangliovými buňkami**, jejichž axony tvoří **zrakový nerv** (obr. 17.8.). V sítnici jsou i horizontální spoje – **horizontální a amakrinní buňky**, umožňující první syntézu informace: konvergenci (zejména na pe-

riferii sítnice) nebo laterální inhibici (viz str. 29). Zrakové nervy z obou očí se v oblasti pod hypotalamem překříží (chiasma opticum) než vstoupí do mozku. Cestou do zrakových oblastí v kůře projde ještě vizuální informace zpracováním v řadě podkorových jader. O hierarchickém skládání obrazu z jednodušších elementů do složitějších v optické kůře jsme se již zmínili v úvodu.

17.7. Termorecepce

Termoreceptory bývají rozmístěny po celém povrchu těla. Podle převažující aktivity se dělí na **chladové a teplotní**. Povrchové termoreceptory se poměrně rychle adaptují. Naproti tomu v hypotalamu jsou receptory hlídající tělesnou teplotu a udržující odpověď časově konstantní.

Existují však důkazy o schopnostech zvířat vnímat nejenom teplotu prostředí, tedy teplo vedené kondukcí či konvekcí (str. 43), ale i **infračervené elektromagnetické záření** – tedy teplo sálavé, radiační. Takové infračervené receptory mají mnozí **hadí** a někteří bezobratlí. Hadům, např. chřestýšům, usnadňují lokalizování homoiotermních živočichů – ptáků a hlodavců, kteří jim slouží za kořist. Párové orgány (termoreceptory) jsou u chřestýšů lokalizovány mezi očima a nozdry. Základní uspořádání je takové, že mezi dvěma dutými a vzduchem naplněnými komorami, fungujícími jako tepelné izolátory, je napnutá jemná membránka s velkým množstvím volných nervových zakončení citlivých na změny teploty. Změna teploty membrány o pouhých $0,003$ °C už může být detekována. Bilaterální lokalizace infrareceptorů umožňuje hadům podobně přesné stereoskopické lokalizování kořisti jako zrak.

18.

Biorytmy

Prostředí na Zemi, v němž se život vyvíjel, nebylo nikdy neměnné. Všechny živé organizmy jsou od počátku vystaveny fluktuacím vnějších podmínek majícím různou periodicitu. Vnitřní odezvou těchto vnějších rytmů jsou periodické změny celé řady fyziologických funkcí – život probíhá v cyklech. „Vnitřní hodiny“ organismů však dokáží tělesné rytmy udržet i bez přímého řízení zvnějšku a jsou životně důležitou adaptací, sladující vnitřní stav organismu se stavem okolních podmínek. Molekulární principy biologických hodin jsou odhalovány teprve v posledních letech.

18.1. Biorytmy jako vývojová adaptace

Původní biochemie života na Zemi byla ovlivněna Sluncem a zůstala na něm závislá. Adaptabilita k cyklu střídání světla a tmy (přibližně 24hodinového) naší planety byla nezbytnou podmínkou života. **Cirkadiánní** (circa = asi, dies = den) **rytmy**, ale i řada dalších rytmů, jsou adaptačním fenoménem společným pro všechny úrovně biologické organizace, od exprese genů až po komplikované děje na úrovni populační biologie, od jednobuněčných živočichů po člověka.

Znalost rytmických změn a jejich regulace má velký význam v celé řadě oblastí důležitých pro člověka, např. v medicíně (včetně změny citlivosti na léky), v zemědělství, ale také při adaptaci na různě změněné podmínky, ať již na Zemi či v kosmu.

18.2. Základní údaje o rytmických změnách

Nejprve bude užitečné stručně uvést některé základní údaje o biorytmech. Pod pojmem **rytmus** rozumíme pravidelné kolísání hodnot (fyzikální veličiny stejně jako životní funkce) vyznačující se periodickým opakováním. Rytmický děj můžeme znázornit sinusoidální vlnou. **Perioda** je čas, který vyžaduje daný cyklus k jednomu proběhnutí (může to být zlomek vteřiny, 1 den, měsíc, rok nebo jiná doba). **Frekvence** udává počet cyklů, které proběhly za daný časový úsek. **Amplituda** udává rozdíl mezi výchozím stavem a maximem či minimem cyklu. **Fáze** označuje polohu cyklu – její posun může být vyjádřen v stupních kruhové výseče (např. při změně fázování o 180° u 24hodinového cyklu se přesune maximum z 7.00 h na 19.00 h).

18.3. Externí rytmy, jejich periodicitu a vliv na organismus

Ve skutečnosti neznáme počet všech externích vlivů, které na organismus působí. Jasná je situace pokud jde o takové vlivy, u kterých známe smyslové orgány. Takto jsme schopni zaznamenávat světlo, zvuk a vibrace, podněty čichové i chuťové, teplotu, tlak a také gravitaci. U jiných vlivů a jejich rytmicit víme, že na organismus působí, neznáme však cestu, kterou se tak děje.

18.3.1. Dělení synchronizátorů podle síly působení

Určování důležitosti jednotlivých externích rytmů, tj. jednotlivých synchronizátorů (časovačů) pro vývoj biorytmů je jednou z důležitých cest chronobiologického výzkumu. Některé příčinné spojitosti se nabízely již od samých začátků výzkumu v této oblasti – zejména u cca 24hodinových biorytmů resp. biorytmů sezónních. Tak byl od začátku sledován vliv dvou v přírodě se rytmicky měnících externích vlivů – **světla a teploty**.

18.3.1.1. Silné synchronizátory

Fotoperiodizmus. Světlo působí na celou řadu orgánů resp. funkcí v organismu. Fotoperiodizmus přitom zahrnuje jiný aspekt vnímání světla než vidění. Zatímco vidění zajišťuje orientaci v prostoru, fotoperiodizmus se týká **orientace v čase**. Této orientace v čase se docílí synchronizací tělesných funkcí se změnami v intenzitě osvětlení v průběhu dne a se změnami v délce světelné periody v průběhu různých sezón ročního období. U obratlovců hraje jednoznačně hlavní roli ve fotoperiodických dějích **zrakový analyzátor**, i když zůstává zachována i určitá **kožní fotosenzitivita**. Retinohypotalamický

system se zdá být informačním kanálem pro fotoperiodické jevy u obratlovců, které např. kontrolují úroveň metabolismu, aktivitu, sexuální cykly atd. Hypotalamus hraje u obratlovců stěžejní roli při regulaci rytmických dějů, což se týká i barvoměny.

Termoperiodizmus. Vnější teplota, obdobně jako světlo, vykazuje zřetelné 24hodinové a sezónní změny, rovněž se výrazně liší její intenzita (v závislosti od denní doby, sezóny či zeměpisného pásma). Proto se teplo, podobně jako světlo, uplatňuje jako významný a silný synchronizátor biorytmů v organismu.

Ostatní silné synchronizátory. Příjem potravy se může stát za určitých podmínek silným synchronizátorem, zejména za jinak stabilních ostatních podmínek prostředí (u člověka např. v nemocnici, ve vězení apod.) či v podmínkách snížení přívodu potravy. Organismus – ať již rostlina, zvířete či člověka – je vázán mnoha pouty ke svému prostředí. Do tohoto pojmu patří i vliv tzv. společenství (u zvířat např. stádo, roj včel, mraveniště apod.). Rovněž člověka společenství výrazně ovlivňuje.

18.3.1.2. Slabé synchronizátory

U tohoto typu jde především o **vlivy meteorologické**, které na organismus evidentně působí. Problematická a nepřiliš jasná je otázka, pomocí jakých receptorů jsme schopni zachycovat meteorologické vlivy. Je zde řada možností, jakým způsobem se to děje. Tak např. vlhkost vzduchu či jeho tlak mohou působit na plicní funkce, některé teorie dokonce předpokládají přímé působení elektrostatického náboje a magnetického pole atmosféry na buněčné membrány či buněčné koloidy (zejména v nervových buňkách!).

18.3.1.3. Jemné synchronizátory

Do tohoto typu synchronizátorů se řadí **kosmické vlivy**, o jejichž působení na organismus se ví ještě méně, než se ví o tzv. slabých synchronizátorech. Cyklické změny těchto vlivů (např. magnetického či elektrického pole, slunečního či kosmického záření apod.) se odrážejí i ve změnách atmosféry. Takto se tedy i jemné synchronizátory účastní synchronizace biorytmů, v daném případě však nepřímo. Otázkou je, do jaké míry mohou kosmické vlivy působit na organismus také přímo.

18.3.2. Synchronizátory podle délky periody

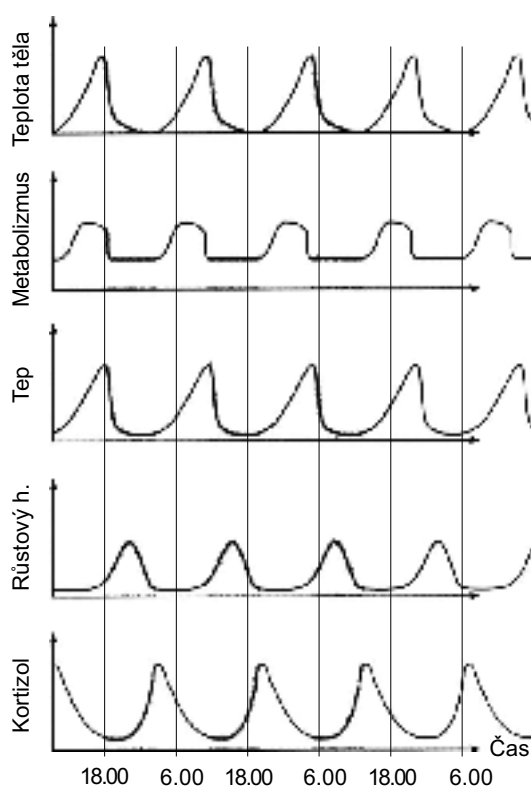
Externí periodicita je ovládána astronomickými jevy, tj. pohyby Země, Měsíce, Slunce a hvězd. Těchto externích rytmů je obrovské množství, s velmi odlišnou dobou trvání jednoho cyklu – od zlomků tisícin sekund až po desítky tisíc let.

Nejnápadnější a nejvýznamnější jsou rytmy cca **24hodinové**, vyplývající z pohybu Země kolem své osy. Cirkadiánní rytmus se odráží v působení jak silných, tak

slabých či jemných synchronizátorů. Tak např. v důsledku 24hodinového střídání délky a intenzity světla (ve skutečnosti může jít i o jeho kvalitu, tj. změnu světelného spektra!) dochází v organismu k ovlivnění řady biorytmů.

18.4. Příklady cirkadiánních, lunárních a sezónních rytmů

Jmenujme zde heslovitě několik příkladů 24hodinových cyklů (viz obr. 18.1.). Základní rytmus aktivita – spánek, chování, mentální výkonnost, teplota těla, počty lymfocytů, cykly hormonální (kortizol, tyreotropní hormon, růstový hormon, prolaktin), růst nádorů.



Obr. 18.1. Cirkadiánní rytmy různých tělesných funkcí člověka.

Další v pořadí významnosti jmenujme cykly cca roční a z toho odvozené **změny sezónní**. Sezónní rytmy (např. v reprodukční aktivitě, migraci, podzimní hyperfágii apod.), jsou jasně determinovány prostředím a jejich podmíněnost endogenními cirkaanálními rytmy je předmětem diskuse. Jednoznačně je však dokázána účast cirkadiánních rytmů v **měření času** a tím i úzké propojení mezi cirkadiánními a sezónními rytmy. Tímto způsobem biologické rytmy umožňují **predikci změn** podmínek prostředí a umožňují organismům připravit se v předstihu na nepříznivé období.

Snad nejznámějším příkladem **lunárního cyklu** je jedlý mořský mnohoštětinaec palolo (*Eunice viridis*), jehož rozmnožování probíhá 2krát do roka, a to v říjnu a listopadu, vždy v poslední čtvrti měsíce.

Mezi rytmicitou vyplývající ze střídání přílivu a odlivu a cirkadiánní rytmicitou, může existovat interakce. V některých případech může dokonce cirkadiánní rytmus úplně vytlačit rytmicitu přílivovou. Obecně je možné říci, že se lunární externí cykly uplatňují v synchronizaci exogenních biorytmů zejména u bezobratlých, zatím co u vyšších organismů se diskutuje o tom, zda u nich ještě přetrvávají rezidua přímého vlivu lunárních rytmů či nikoliv. Týká se to např. sexuálních cyklů.

18.5. Vztah biorytmů k prostředí

Již první skutečně vědecká sledování ukázala, že některé rytmy setrvávají i za měnících se podmínek, a to nejen u daného jedince, ale i u jeho potomků po řadu generací. Jiné biorytmy se naproti tomu měnily poměrně rychleji a přizpůsobovaly se tak změnám vnějších podmínek. Od té doby také začal mezi vědci boj o to, zda biorytmy mají svoji regulaci uvnitř či vně organismu, tj. zda jsou endogenní či exogenní.

18.5.1. Endogenní biorytmy

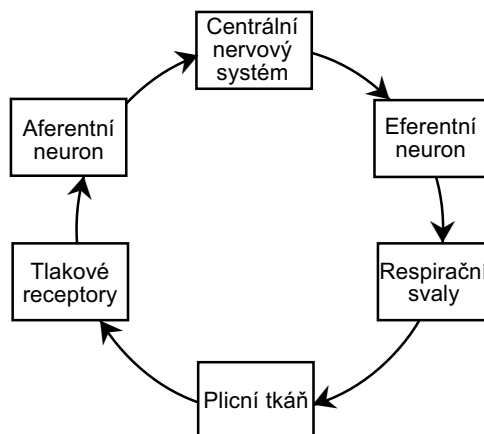
Endogenní rytmy se vyznačují širokou škálou frekvencí. Část z nich má přítom frekvence, které neodpovídají žádné známé frekvenci externích rytmů – tyto endogenní biorytmy **bez vnějšího korelátu** jsou někdy nazývány také spontánní rytmy. Jiné biorytmy rovněž patří mezi endogenní, délka jejich periody však připomíná některé známé periody externích rytmů, zejména cirkadiánní nebo lunární či cirkaanuální. Tento druh biorytmů se nazývá **s vnějším korelátem** a od prvního typu se liší některými dalšími vlastnostmi, jako např. stabilitou proti změnám teploty, proti chemickým vlivům atd.

18.5.1.1. Endogenní biorytmy bez vnějších korelátů

Všechny živé organismy, ať již jde o rostliny, nižší či vyšší živočichy (včetně člověka), mají řadu spontánních biorytmů v trvání od milisekund až do roků. V živém organismu jde u nejkratších rytmů maximálně o 2.000 cyklů za sekundu, jak to přichází v úvahu při přenosu nervového vzruchu. Pokud jde o tvorbu nervového vzruchu v jedné nervové buňce, jde o frekvenci maximálně 1.000 cyklů za sekundu. U systému tvořeného několika neurony a případně s účastí svalové tkáně, klesá frekvence až na 20 cyklů za sekundu. Se zapojením dalších složek mimo nervovou soustavu se frekvence dále zmenšuje – u příčně pruhovaných svalů na 0,3–8 cyklů za sekundu, u hladké svaloviny trvají jednotlivé rytmy od 10 sekund až po 40 dnů.

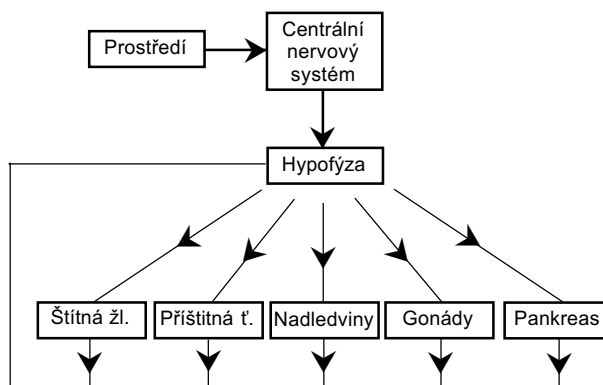
Většina přirozených spontánních biorytmů je regulována. Jako příklad může sloužit regulace rytmicity dýchání. Jde o uzavřenou **zpětnou vazbu** reflexu,

kde jednotlivé kroky řetězce ovlivňují následující krok (obr. 18.2.).



Obr. 18.2. Zpětnovazebný systém řízení rytmicity dýchání.

To, že jednotlivé rytmy jsou spontánní, nevylučuje skutečnost, že mohou být kontrolovány, ať již z center v organismu či zvenčí. Srdeční tep nebo frekvence dýchání proto narůstají následkem tělesné námahy či emočních podnětů, a to v zájmu toho, aby byly pokryty zvýšené nároky na dodávku kyslíku. Znamená to, že regulace prostřednictvím nervového systému je nadřazena nad primární autoregulaci příslušného biorytmu (obr. 18.3.).



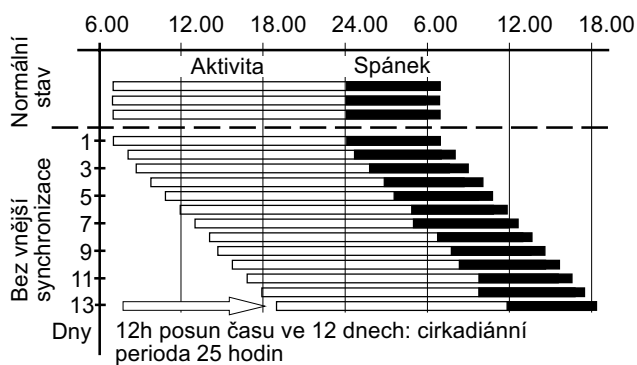
Obr. 18.3. Regulace nervovým systémem je nadřazená nad autoregulaci biorytmů.

18.5.1.2. Endogenní rytmy s externími koreláty

Tento druh endogenních rytmů se na rozdíl od spontánních rytmů bez korelátů vyznačuje určitou nezávislostí na teplotě a také na chemických podnětech. Do této kategorie rytmů patří také nejvíce studované biorytmy – přibližně 24hodinové – a dále rytmy např. lunární či roční (a odvozené sezónní).

24hodinové biorytmy jsou velice často sledovány u nejrůznějších rostlinných a živočišných druhů. Řada nálezů svědčí pro to, že některé cirkadiánní rytmy jsou

skutečně relativně stálé, s individuálními variacemi pouze kolem 4 %. Endogenní charakter cirkadiálních rytmů neznamená, že jsou na vnějších vlivech zcela nezávislé. Nejsnadněji se mohou změnou světelného a tmavého období posunout fáze cyklu, tj. že maximum určité rytmické funkce se posune např. o cca 12 hodin (obr. 18.4.). Celková délka cyklu, jak nasvědčuje řada pozorování, však zůstává kolem 24 hodin, s určitým rozptylem (např. 22–26 hodin).



Obr. 18.4. Rytmus aktivity a spánku člověka je synchronizován světlem. Je-li člověku znemožněna synchronizace s vnějšími podmínkami (např. izolaci v jeskyni), rytmsus spánku je řízen jen endogenním rytmem s periodou zhruba 25 hodin.

18.6. Vývojové biorytmy

Protože se embrya vyvíjejí v určité izolaci, dá se očekávat, že ty biorytmy, které se za těchto podmínek objeví, musí být endogenní a jsou další generaci vždy předávány geneticky. S největší pravděpodobností tomu tak skutečně je, i když je třeba si uvědomit, že izolace embrya od vnějšího prostředí není úplná, ať již jde např. o relativně tenkou skořápku vajíček plazů či ptáků, nebo o propojení vyvíjejícího se zárodku s matkou u savců.

Navíc se některé biorytmy objevují až za určitou dobu po narození, po styku s vnějšími podmínkami. To však není dáno jednoduše tím, že by bylo zapotřebí skutečně přímého působení různých synchronizátorů, ale (zejména u organismů ve fylogenezi výše postavených) spíše tím, že nejsou ještě plně vyvinuty všechny mechanismy, jejichž prostřednictvím se biorytmy vyvolávají a udržují. Zejména u savců se jedná o stupeň vývoje centrální nervové soustavy, konkrétně např. retinohypotalamické soustavy.

Do určité míry je s problémem vývoje biorytmů spjata i otázka jejich dědičnosti. Jednou z nejvíce zkoumaných otázek v chronobiologii bylo, do jaké míry jsou endogenní rytmy skutečně zafixovány geneticky, či zda nejsou spíše odrazem denních oscilací vnějšího prostředí v prvních stádiích vývoje.

18.7. Molekulární podstata chodu vnitřních hodin a lokalizace oscilátoru

Molekulární mechanismy generování cirkadiálních rytmů jsou odhalovány až v současnosti. Z výsledků transplantčních pokusů a z pokusů s mutantními kmeny živočichů můžeme dnes konstatovat, že podstata vzniku a řízení endogenních cirkadiálních rytmů savců představuje systém propojených pozitivních a negativních zpětnovazebných smyček cyklické exprese „hodinových genů“ a jejich proteinových signálních produktů v buňkách **suprachiasmatického jádra hypotalamu**. To je lokalizováno – jak název napovídá – bezprostředně nad optické chiasma.

Zopakujeme, že rytmy jsou ve své podstatě oscilacemi určitých veličin. O oscilacích jsme se již zmínili v kapitole o zpětnovazebném řízení. Každá **negativní regulační smyčka generuje oscilace** kolem střední hodnoty s určitou periodou. Pokud tedy produkt genové exprese tlumí, např. prostřednictvím cytoplazmatických „poslů“ transkripci svého vlastního genu a tedy svou vlastní syntézu, je položen základ oscilujícího systému, jehož rytmus je v případě hodinových genů zhruba 24hodinový.

Původní molekulárně-biologické výzkumy u octomilky (*Drosophila*) a houby *Neurospora crassa* přinesly překvapivě homologické výsledky. Z toho se usuzuje, že molekulární mechanismy řídící cirkadiální rytmy jsou fylogeneticky vysoce konzervativní (stálé), což svědčí o obecně biologické důležitosti této adaptace.

Suprachiasmatické jádro je synchronizováno s okolními podmínkami působením světla. Pro to, aby byly oscilace vnitřních signálů přesně sladěny s astronomickým cyklem světla a tmy, má zásadní roli sítnice a navazující mozkové dráhy retino-hypotalamického traktu. Chemickými prostředníky této synchronizace mohou být oxid dusnatý (**NO**) nebo **melatonin**. O melatoninu již byla řeč jako o hormonu z dorzálních struktur diencefála (pineální orgán – epifýza) vybavených světločivnými receptory (temenní oko) na str. 119.

24hodinový chod oscilátoru suprachiasmatického jádra hypotalamu je určující pro ostatní fyziologické rytmy organismu. Synchronizuje totiž rytmy periferních buněčných oscilátorů, které mají na starosti lokální rytmická řízení. Kolísající hladiny molekulárních signálů SJ mohou vyvolat oscilace potenciálů nervových nebo neurosekretorických buněk hypotalamu. Tak je prostřednictvím **hypotalamo-hypofyzární osy** řízen časový chod celého organismu.

18.8. Chronopatologie

Biorytmy v organismu se mohou měnit v průběhu nemoci. Disciplína, která se uvedenými problémy zabývá, se nazývá **chronopatologie**. Rytmy vyskytující se při nemoci lze odvodit od rytmu za normálních podmínek.

Ke změně rytmu přitom dochází pokud jde o tvar křivky, frekvenci či rozmezí výchylek. V nemocném organismu je obecná **tendence k nestabilitě**, ať již v důsledku přetížení regulačních soustav či z jejich vyčerpání. Tato nestabilita pak vede k tomu, že se buď vytvářejí nové rytmy či se mění frekvence již existujících oscilací.

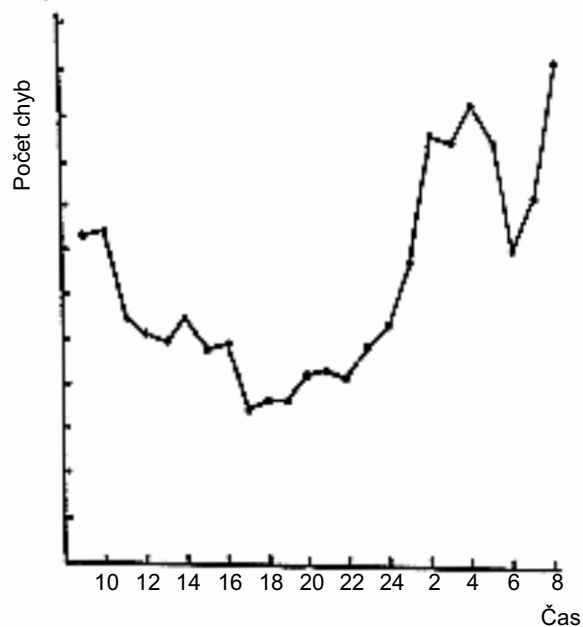
18.9. Význam studia biorytmů

Studium biorytmů není pouze zajímavou otázkou základního výzkumu. Dobrá znalost biorytmů je předpokladem veskrze praktických činností – např. jde o otázku výnosu důležitých rostlin, boje proti hmyzím škůdcům, zajištění vhodného rozsahu rybolovu apod.

Biorytmy se nesporně uplatňují jako „biologické hodiny“, které umožňují nejen orientovat se v místním čase (resp. čase univerzálním!), ale určovat i délku určitého časového období, týkajícího se např. délky osvětlení. Tato představa z poloviny třicátých let minulého století se zprvu zdála tak absurdní, že byla převážnou částí vědců odmítána. Význam biorytmů pro orientaci, a to **nejen v čase ale i v prostoru**, dokázala již řada vědců.

Pokud jde o člověka, znalosti z **chronobiologie** přispívají k diagnostice a léčbě různých onemocnění, správnému dávkování léčiv, schopnosti života v extrémních podmínkách, v otázkách pracovní výkonnosti atd. Řada sledování patřících na rozhraní fyziologie, hygieny práce a psychologie prokazuje, že se rytmicita uplatňuje i v oblasti mentální výkonnosti, resp. vyšší nervové čin-

nosti. Tak např. byl zjištěn rozdíl v mentální výkonnosti v různých částech 24hodinového cyklu, což se týká různých směn (ranní, odpolední a noční) – viz obr. 18.5. Stejně tak byla prokázána existence dvou základních lidských typů podle maxima výkonnosti – buď v průběhu dne či naopak večer až v noci (lidé „kohouti“ resp. „sovy“).



Obr. 18.5. Denní kolísání kvality práce člověka.

19.

Použitá a doporučená literatura

- Abbas, A. K. a kol. (2003): Cellular and Molecular Immunology. Elsevier Science.
- Bičík, V. (1997): Základy hematologie a imunoematologie. Učební texty vysokých škol. Univerzita Palackého v Olomouci.
- Cooper E. L. a kol. (2003): Comparative Immunology. Current Pharmaceutical Design, 8 (2), 99–110.
- Eckert, R. (1989): Animal Physiology. Harper and Row Publishers. New York.
- Gaisler, J. (1983): Zoologie obratlovců. Academia. Praha.
- Ganong, W. F. (1985): Přehled lékařské fyziologie. HaH.
- Halliday, T. (1998): The senses and communication. Springer, The Open University.
- Holinka, J. a Bičík, V. (2003): Cvičení z fyziologie živočichů. Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého.
- Jánský, L. (1988): Fysiologie živočichů a člověka I. Univerzita Karlova. SPN. Praha.
- Jílek, L a Trávníčková, E. (1972): Biologie člověka. SPN. Praha.
- Králíček, P. (1995): Úvod do speciální neurofyziologie. Univerzita Karlova.
- Nečas, O. a kol. (1989): Biologie. Avicenum.
- Novotný, I. (1988): Fyziologie nervového systému. Univerzita Karlova. Praha.
- Paulov, Š. (1995): Fyziológia živočíchov a človeka. Univerzita Komenského. Bratislava.
- Robinson, D. (1998): Neurobiology. Springer. The Open University.
- Romanovský, A. a kol. (1985): Obecná biologie. SPN.
- Shepherd, G. M. (1994): Neurobiology. Oxford University Press.
- Schmidt, D. O. a kol. (2003): Blood Groups in Animals. Pabst Science Publishers.
- Silbernagl, S. a Despopulos, A. (1993): Atlas fyziologie člověka. Grada. Avicenum. Praha.
- Silverthorn D. U. a kol. (2001): Human Physiology. Prentice-Hall, New Jersey.
- Šimek, V. a Petrásek, R. (1996): Fyziologie živočichů a člověka. Masarykova univerzita. Brno.
- Trojan, S. (1999): Lékařská fyziologie. Grada. Avicenum. Praha.
- Vácha, J. (1993, 1993, 1994): Pathologická fyziologie. I.– III. díl. Masarykova univerzita. Brno.
- Willmer, O., Stone, G. a Johnston, I. (2000): Environmental Physiology of Animals. Blackwell Science.
- Withers, P. C. (1992): Comparative Animal Physiology. Saunders College Publishing.

Pro většinu obrázků byly jako předlohy použity obrázky z uvedené literatury.

Obsah

1. POSTAVENÍ FYZIOLOGIE MEZI OSTATNÍMI VĚDAMI	5
1.1. Prostor pro fyziologii a příbuzné vědy	5
1.2. Srovnávací přístup	6
1.3. Výpadek funkce může ozřejmit vazby mezi funkcemi	6
2. FYZIOLOGICKÉ PRINCIPY	7
2.1. Vnitřní a vnější prostředí	7
2.2. Buněčná membrána a membránové struktury	7
2.3. Transport jako základní životní proces	8
2.3.1. Transport skrze buňky a kolem buněk	9
2.3.2. Pasivní transport	9
2.3.3. Aktivní transport	10
2.3.4. Transport vody přes membrány	11
2.4. Membránový potenciál	11
2.4.1. Klidový potenciál	11
2.4.2. Na/K pumpa	12
2.5. Ionty vápníku	12
2.6. Funkce bílkovin	13
2.7. Biologický pohyb a cytoskelet	13
2.8. Topografické termíny	14
3. HOMEOSTÁZA, ADAPTACE A REGULACE	15
3.1. Buňky musí reagovat na změny vnějších podmínek	15
3.2. Adaptace	15
3.2.1. Různé adaptační strategie	16
3.3. Mnohobuněčnost a vznik orgánových soustav	16
3.3.1. Centrální regulační systémy	17
3.4. Regulace a zpětná vazba	18
4. OBECNÁ NEUROFYZIOLOGIE	20
4.1. Úvod	20
4.2. Neuron	20
4.2.1. Vzrušivá membrána a vznik akčního potenciálu	21
4.2.2. Vedení vzruchu	22
4.2.3. Synapse	23
4.2.4. Kódování a integrace informace na synapsích, sumace	25
4.2.5. Reflex	26
4.3. Obecná fyziologie smyslů	27
4.3.1. Základní pojmy	27
4.3.2. Specifita receptorových membrán	27
4.3.3. Vztah síla podnětu – odpověď receptoru	28

4.3.4. Receptorová adaptace	28
4.3.5. Laterální inhibice	29
5. PŘEMĚNA LÁTEK A ENERGIÍ – METABOLIZMUS	30
5.1. Přeměny energie	30
5.2. Osud energie v těle	30
5.3. Aerobní a anaerobní metabolismus	30
5.4. Přeměny látek	31
5.4.1. Intermediární metabolismus	31
5.4.1.1. Intermediární metabolismus sacharidů	31
5.4.1.1.1. Glykolýza (glykogenolýza)	31
5.4.1.1.2. Pentózový cyklus	31
5.4.1.1.3. Citrátový cyklus (Krebsův cyklus)	32
5.4.1.2. Vznik ATP a dýchací řetězec	32
5.4.1.3. Intermediární metabolismus lipidů	33
5.4.1.4. Intermediární metabolismus bílkovin	34
5.4.1.5. Metabolismus nukleových kyselin	34
5.5. Regulace metabolismu	35
5.6. Energetický ekvivalent	35
5.7. Spalné teplo	35
5.8. Klidový metabolismus	35
5.9. Metabolismus a velikost těla	35
5.10. Faktory ovlivňující intenzitu metabolismu	36
5.11. Požadavky na potravu – výživa	37
5.11.1. Základní složky potravy obratlovců	37
5.11.1.1. Sacharidy	37
5.11.1.2. Lipidy	37
5.11.1.3. Bílkoviny	37
5.11.1.4. Voda, minerální látky a stopové prvky	38
5.11.1.5. Vitaminy	38
5.11.1.6. Využitelnost živin	39
5.11.2. Látková bilance	39
6. TEPLOTA, JEJÍ VLIV A UDRŽOVÁNÍ	40
6.1. Výměna tepla	40
6.2. Adaptace na kolísající teplotu prostředí	40
6.2.1. Poikiloternní živočichové	41
6.2.1.1. Adaptace na chlad	41
6.2.1.2. Adaptace proti přehřátí	41
6.2.1.3. Hmyz	41
6.2.2. Homoio termní živočichové	42
6.2.2.1. Fyzikální termoregulace	43
6.2.2.2. Chemická termoregulace	43
6.2.2.3. Centrální termoregulace	43
6.2.2.4. Vývoj termoregulace v ontogenezi u homoio termů	44
6.2.3. Hetero termní organizmy	44
7. PROBLÉM VELIKOSTI A PROPORCÍ TĚLA	45

8. FYZIOLOGIE POHYBU	47
8.1. Buněčný pohyb a cytoskelet	47
8.1.1. Mikrotubuly	47
8.1.2. Mikrofilamenta	47
8.2. Typy pohybu	48
8.2.1. Pohyb brvami nebo bičíky	48
8.2.2. Améboidní pohyb	48
8.2.3. Pohyb svalový	48
8.3. Fyziologie příčně pruhaných svalů	48
8.3.1. Struktura kosterního svalu	48
8.3.2. Mechanismus svalové kontrakce	49
8.3.3. Nervosvalové spojení	51
8.3.4. Odstupňování kontrakce	52
8.3.5. Energetické zdroje svalové kontrakce	52
8.4. Hladký sval	52
8.5. Srdeční sval	54
8.6. Lokomoce a opěrné systémy	54
9. FUNKCE TĚLNÍCH TEKUTIN	56
9.1. Difuze, její účinnost a velikost těla	56
9.2. Typy tělních tekutin	56
9.3. Krev	57
9.3.1. Obecné vlastnosti krve	57
9.3.1.1. Krevní plazma	57
9.3.1.1.1. <i>Bílkoviny krevní plazmy</i>	57
9.3.1.2. Krevní elementy	58
9.3.1.2.1. <i>Erytrocyty (červené krvinky)</i>	58
9.3.1.2.2. <i>Leukocyty (bílé krvinky)</i>	60
9.3.1.2.3. <i>Trombocyty (krevní destičky)</i>	60
9.3.2. Krvetvorba (hemopoeza)	60
9.3.2.1. Kmenové buňky	60
9.3.2.2. Řízení krvetvorby	60
9.3.2.3. Vývojová lokalizace krvetvorby	61
9.4. Acidobazická rovnováha krve	61
9.5. Srážení krve (hemokoagulace)	61
9.6. Množství krve	63
10. IMUNITNÍ SYSTÉM	64
10.1. Složky imunitního systému savců	64
10.1.1. Lymfatické orgány	64
10.1.2. Cirkulující buňky imunitního systému	64
10.1.3. Mediátory imunitního systému	65
10.2. Nespecifická imunita	66
10.3. Specifická imunita	66
10.3.1. B-lymfocyty a látková imunita	67
10.3.2. T-lymfocyty a buněčná imunita	68
10.3.3. Antigen prezentující buňky a MHC systém	68
10.3.4. Aktivní a pasivní imunizace	69
10.4. Antigenní systém erytrocytů – krevní skupiny	69

10.4.1. Krevní skupiny u člověka	69
10.4.1.1. Skupinový systém AB0	69
10.4.1.2. Skupinový systém Rh	70
10.4.1.3. Další antigenní systémy erytrocytů u člověka	71
10.4.2. Krevní skupiny zvířat	71
10.5. Poruchy (anomálie) imunitního systému	71
10.6. Fylogeneze imunitních systémů	72
10.6.1. Bezobratlí	72
10.6.2. Obratlovci	73
11. CIRKULACE	74
11.1. Úkoly oběhové soustavy	74
11.2. Fylogeneze oběhových soustav	74
11.2.1. Otevřené cévní soustavy	74
11.2.2. Uzavřené cévní soustavy	76
11.3. Srdce savců	77
11.3.1. Chlopně	77
11.3.2. Krevní oběh plodu (fetální oběh)	77
11.3.3. Velikost srdce	77
11.4. Srdeční automacie	78
11.5. Elektrická aktivita srdce	78
11.6. Kardiovaskulární systém	79
11.6.1. Funkce a anatomie cév	79
11.6.2. Výměna tekutiny v kapilárách	80
11.6.3. Řízení krevního oběhu	80
11.6.3.1. Krevní tlak	81
11.6.3.2. Frekvence srdečního tepu	81
11.6.3.3. Regulace srdečního výkonu	81
11.6.3.4. Regulace průtoku krve	82
11.6.3.4.1. Místní regulace krevního průtoku	82
11.6.3.4.2. Centrální regulace krevního průtoku	82
11.7. Lymfatický (mízní) systém	83
12. FYZIOLOGIE DÝCHACÍHO SYSTÉMU	84
12.1. Prostředí pro dýchání	84
12.2. Respirační systémy v různých prostředích	84
12.2.1. Voda	84
12.2.2. Souš	85
12.3. Protiproudá výměna plynů	85
12.4. Fylogeneze dýchacích systémů	85
12.4.1. Dýchání ve vodě	85
12.4.2. Dýchání na vzduchu	86
12.4.2.1. Vzdušnicové dýchání	86
12.4.2.1.1. Dýchání vodního hmyzu	87
12.4.2.2. Dýchání plicemi	87
12.4.2.2.1. Povrchové napětí v alveolách	88
12.4.2.2.2. Ventilace	88
12.5. Dýchací barviva	89
12.5.1. Hemoglobiny	89

12.5.1.1. Faktory ovlivňující afinitu Hb ke kyslíku	90
12.5.1.2. Transport kyslíku krví	90
12.5.1.3. Transport oxidu uhličitého krví	90
12.5.1.3.1. Chemická vazba CO ₂ v erytrocytech	91
12.5.2. Ostatní dýchací barviva	92
12.6. Regulace dýchání	92
12.7. Terminologie a výskyt zátěžových stavů	93
13. FYZIOLOGIE TRÁVENÍ A VSTŘEBÁVÁNÍ	94
13.1. Způsoby přijímání potravy	94
13.2. Intracelulární a extracelulární trávení	94
13.3. Trávicí trubice	95
13.3.1. Přizpůsobení trávicích dějů způsobu výživy	95
13.3.2. Symbionti trávicích soustav	95
13.4. Trávicí soustava bezobratlých	96
13.5. Trávení u obratlovců	96
13.5.1. Funkční anatomie trávicí soustavy	96
13.5.2. Trávení v ústech	97
13.5.3. Polykání	97
13.5.4. Trávení v žaludku	97
13.5.5. Sekreční činnost žaludku	98
13.5.6. Řízení žaludeční sekrece	98
13.5.7. Žaludek přežvýkavců	98
13.5.8. Trávení v tenkém střevě	99
13.5.9. Motilita tenkého střeva	99
13.5.10. Slinivka a její sekrece	99
13.5.11. Játra a jejich funkce	100
13.5.12. Střevní šťáva	101
13.5.13. Vstřebávání	101
13.5.14. Tlusté střevo (tračník, colon)	102
13.5.15. Regulace činnosti trávicí soustavy	102
14. EXKRECE A OSMOREGULACE	103
14.1. Vylučování jako udržování koncentrací	103
14.2. Dostupnost vody určuje formu exkrece	103
14.3. Výměna vody a iontů u suchozemských živočichů	104
14.4. Fylogenetický vývoj exkrečních orgánů	104
14.5. Tubulární exkreční orgány	105
14.5.1. Produkce primární moči	105
14.5.2. Úpravy primární moči	106
14.5.3. Stavba ledvin obratlovců	106
14.5.3.1. Oddíly nefronu	106
14.5.4. Vznik hyperosmotické moči	107
14.5.4.1. Protiproudý multiplikační mechanismus	107
14.5.5. Děje v savčím nefronu	108
14.5.5.1. Sekundární aktivní kotransport	108
14.5.5.2. Multiplikační dřevňový systém	108
14.5.6. Rektální koncentrační systém hmyzu	109
14.6. Vodní hospodářství a řízení exkreční činnosti ledvin	110
14.7. Ledviny a acidobazická rovnováha	110

14.8. Juxtaglomerulární aparát	111
14.9. Moč	111
14.10. Pomocné exkreční systémy	111
15. HORMONÁLNÍ ŘÍZENÍ	112
15.1. Obecná chemorecepční schopnost buněk	112
15.2. Příbuznost a propojení nervového a endokrinního řízení	112
15.2.1. Neurosekrece	113
15.3. Přenos hormonů	114
15.4. Předání hormonálního signálu buňce	114
15.5.1. Hmyzí endokrinní systém	116
15.6. Soustava žláz s vnitřní sekrecí u obratlovců	117
15.6.1. Systém hypotalamo-hypofyzární	118
15.6.1.1. Adenohypofýza	118
15.6.1.2. Neurohypofýza	119
15.6.2. Šišinka (pineální žláza, glandula pinealis, dříve epifýza)	119
15.6.3. Štítná žláza (glandula thyroidea)	119
15.6.4. Příštítná tělíska (glandula parathyroidea)	119
15.6.5. Slinivka břišní (pankreas)	119
15.6.6. Nadledviny (glandulae suprarenales)	120
15.6.6.1. Dřeň nadledvin	120
15.6.6.2. Kůra nadledvin	120
15.6.7. Brzlík (thymus)	121
15.6.8. Jiné orgány s endokrinní funkcí	121
15.6.9. Hormony pohlavních žláz a jejich význam pro rozmnožování	121
15.6.9.1. Samčí pohlavní žlázy a pohlavní systém samců	121
15.6.9.2. Samičí pohlavní žlázy a pohlavní systém samic	122
15.6.9.2.1. Hormony samičích pohlavních žláz	122
15.6.9.2.2. Menstruační cyklus	122
15.6.9.2.3. Fyziologie těhotenství a porod	124
15.6.10. Tkáňové hormony	124
15.6.10.1. Gastrointestinální tkáňové hormony	125
15.6.10.2. Další tkáňové hormony	125
15.6.11. Hormonální řízení a imunitní systém	125
16. NERVOVÁ SOUSTAVA	126
16.1. Vývoj nervových soustav	126
16.1.1. Bezobratlí	126
16.1.2. Obratlovci	128
16.2. Centrální nervový systém (CNS)	129
16.2.1. Mícha	129
16.2.2. Mozek	129
16.2.2.1. Mozkový kmen	130
16.2.2.2. Prodloužená mícha – medulla oblongata	130
16.2.2.3. Mozeček – cerebellum	130
16.2.2.4. Střední mozek – mezencefalon	131
16.2.2.5. Mezimozek – diencefalon	131
16.2.2.6. Koncový mozek – telencefalon	131
16.2.2.7. Limbický systém	132
16.2.2.8. Neopallium	133

16.3. Nervové řízení kosterního svalstva, motorika	134
16.3.1. Fylogeneze	134
16.3.2. Nervové řízení pohybu je vždy organizováno hierarchicky	135
16.4. Vegetativní – autonomní nervový systém	135
16.4.1. Funkční antagonismus	137
16.5. Neuroimunitní souvislosti	138
16.6. Chování	138
16.6.1. Formy vrozeného chování	138
16.6.1.1. Taxe a nepodmíněné reflexy	138
16.6.1.2. Motivace a instinktivní chování	139
16.6.1.3. Emoce	139
16.6.2. Formy získaného (naučeného) chování	139
16.6.2.1. Učení	139
16.6.2.2. Paměť	140
16.6.2.2.1. Typy paměti	140
16.6.2.2.2. Neuronální mechanismy učení a paměti	140
16.7. Specifické rysy mozku člověka	141
17. SPECIÁLNÍ FYZIOLOGIE SMYSLŮ	142
17.1. Receptorové buňky – receptory	142
17.2. Úloha CNS při vzniku smyslového vjemu	142
17.3. Chemorecepce	143
17.3.1. Chuť	143
17.3.2. Čich	143
17.3.3. Transdukce chemických podnětů	144
17.4. Vnímání vzdušné vlhkosti – hygromorecepce	144
17.5. Mechanorecepce	144
17.5.1. Transdukce mechanických podnětů	144
17.5.2. Somatosenzorické vnímání	144
17.5.3. Proudový smysl	145
17.5.4. Smysl pro rovnováhu	145
17.5.5. Sluch, sluchové receptory	146
17.6. Fotorecepce	148
17.6.1. Složené oko	149
17.6.2. Komorové oko – oční koule (bulbus)	149
17.6.3. Fotochemie vidění	150
17.6.4. Zraková dráha	151
17.7. Termorecepce	151
18. BIORYTMY	152
18.1. Biorytmy jako vývojová adaptace	152
18.2. Základní údaje o rytmických změnách	152
18.3. Externí rytmy, jejich periodičita a vliv na organismus	152
18.3.1. Dělení synchronizátorů podle síly působení	152
18.3.1.1. Silné synchronizátory	152
18.3.1.2. Slabé synchronizátory	153
18.3.1.3. Jemné synchronizátory	153
18.3.2. Synchronizátory podle délky periody	153

18.4. Příklady cirkadiánních, lunárních a sezónních rytmů	153
18.5. Vztah biorytmů k prostředí	154
18.5.1. Endogenní biorytmy	154
18.5.1.1. Endogenní biorytmy bez vnějších korelátů	154
18.5.1.2. Endogenní rytmy s externími koreláty	154
18.6. Vývojové biorytmy	155
18.7. Molekulární podstata chodu vnitřních hodin a lokalizace oscilátoru	155
18.8. Chronopatologie	155
18.9. Význam studia biorytmů	156
POUŽITÁ A DOPORUČENÁ LITERATURA	157

SROVNÁVACÍ FYZIOLOGIE ŽIVOČICHŮ

**RNDr. Martin Vácha, Ph.D.
Prof. RNDr. Vítězslav Bičík, CSc.
Prof. RNDr. Richard Petrásek, CSc.
Prof. RNDr. Vladimír Šimek, CSc.
RNDr. Ivana Fellnerová**

Vydala Masarykova univerzita v Brně roku 2004

2. vydání, 2004

Náklad 450 výtisků

Typografie a sazba Studio ARX, Venhudova 17, Brno

Tisk Reprocentrum, Blansko

Pořadové číslo 3909/Př-5/04-17/37

ISBN 80-210-3379-7

***Tato publikace neprošla redakční ani jazykovou úpravou
v redakci vydavatele***