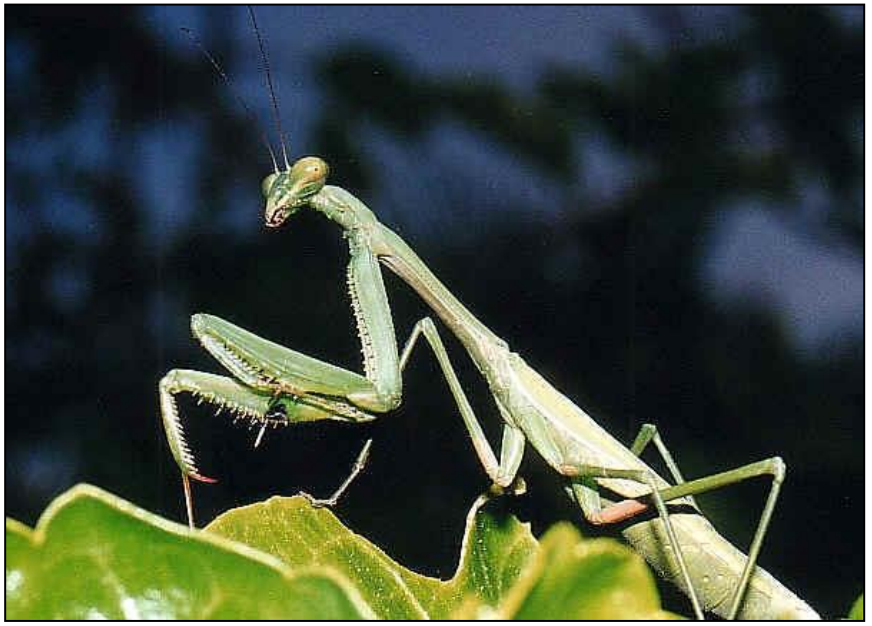
Svaly a pohybový systém

Pohyb je jedna ze základních vlastností života

Pohyb x lokomoce

Pro lokomoci zásadní spolupráce kostry těla a svalů



Tvar těla, pohyb a opora

Tvar zvířete je velmi důležitý. Morfologie těla je vždy adaptována na konkrétní způsob lokomoce.

Při udržování stálého tvaru těla tkáně musí odolávat dvěma deformujícím silám - externím (gravitace, tlaky) a silám interním (vlastních svalů).

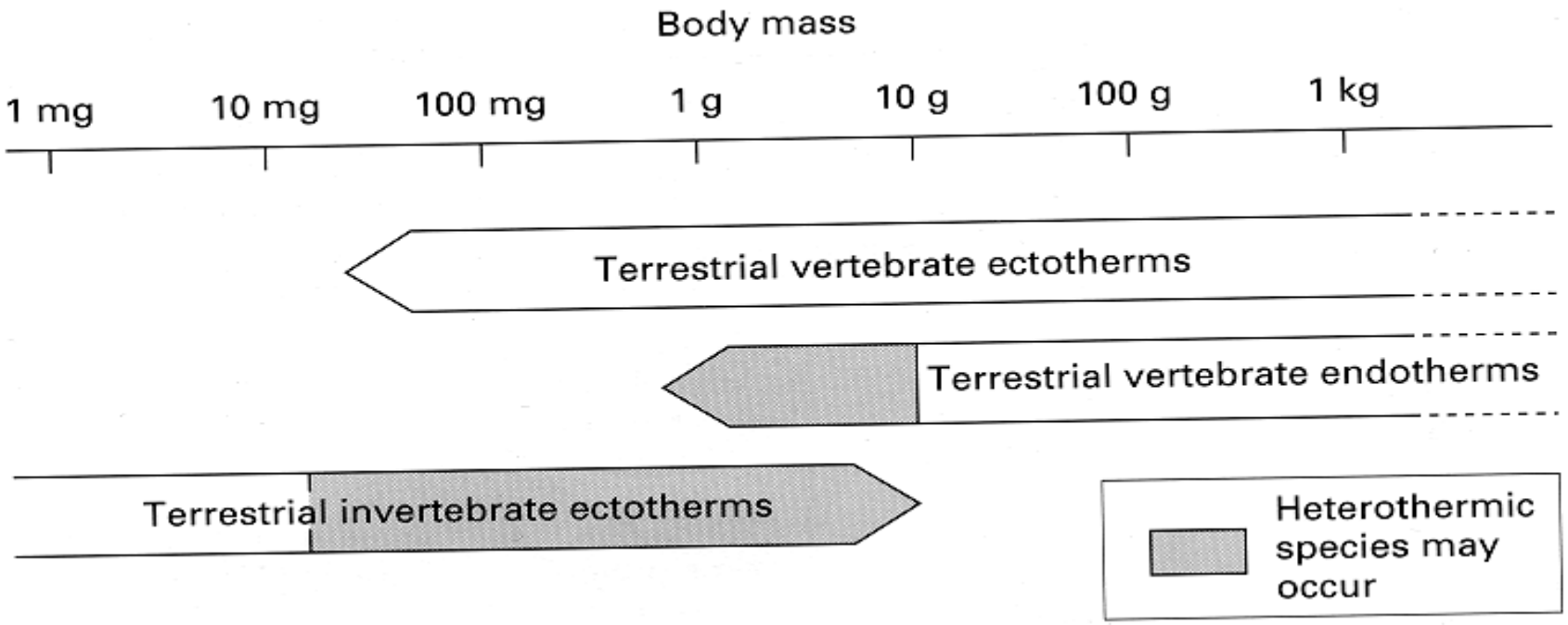
Suchozemští a létající tvorové musí odolávat zejména gravitačním silám. Vodní živočichové zase vodním proudům a gravitace nemá tak zásadní důležitost.

Velikost těla má zásadní vliv na stavbu oporné a svalové soustavy.

Jednotící faktor bezobratlých: Velikost těla

Bez obratlů – na souši musí být malí, pokud velcí, tak vázáni na vodu.

V zásadě jsou malí.



Jednotící faktor bezobratlých: Velikost těla

Relativní svalový výkon klesá s velikostí svalu – Pro malé velká výhoda.
Nároky na opornou soustavu rostou s velikostí těla – nižší investice u malých.
Náklady na lokomoci na jednotku hmotnosti a kilometr klesají s rostoucí hmotností bez ohledu na taxon nebo počet nohou díky větším odporům. - Pro malé tedy nevýhoda vysokých nákladů.

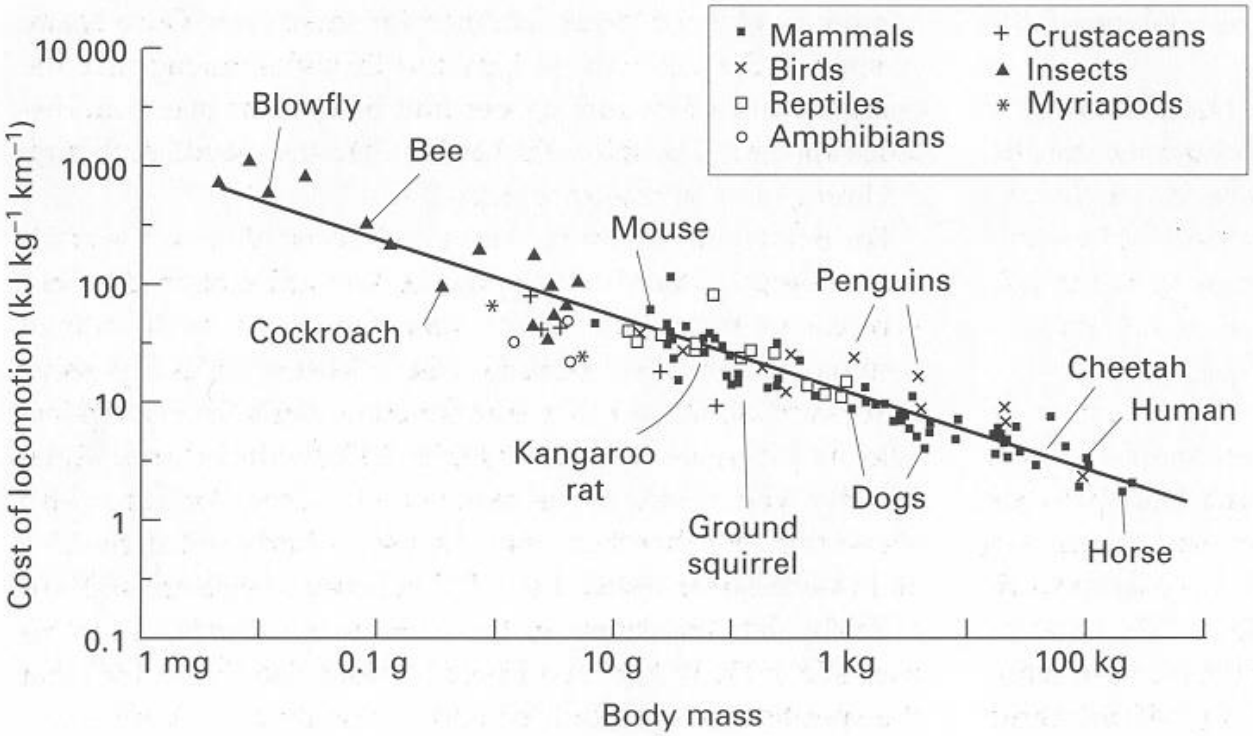
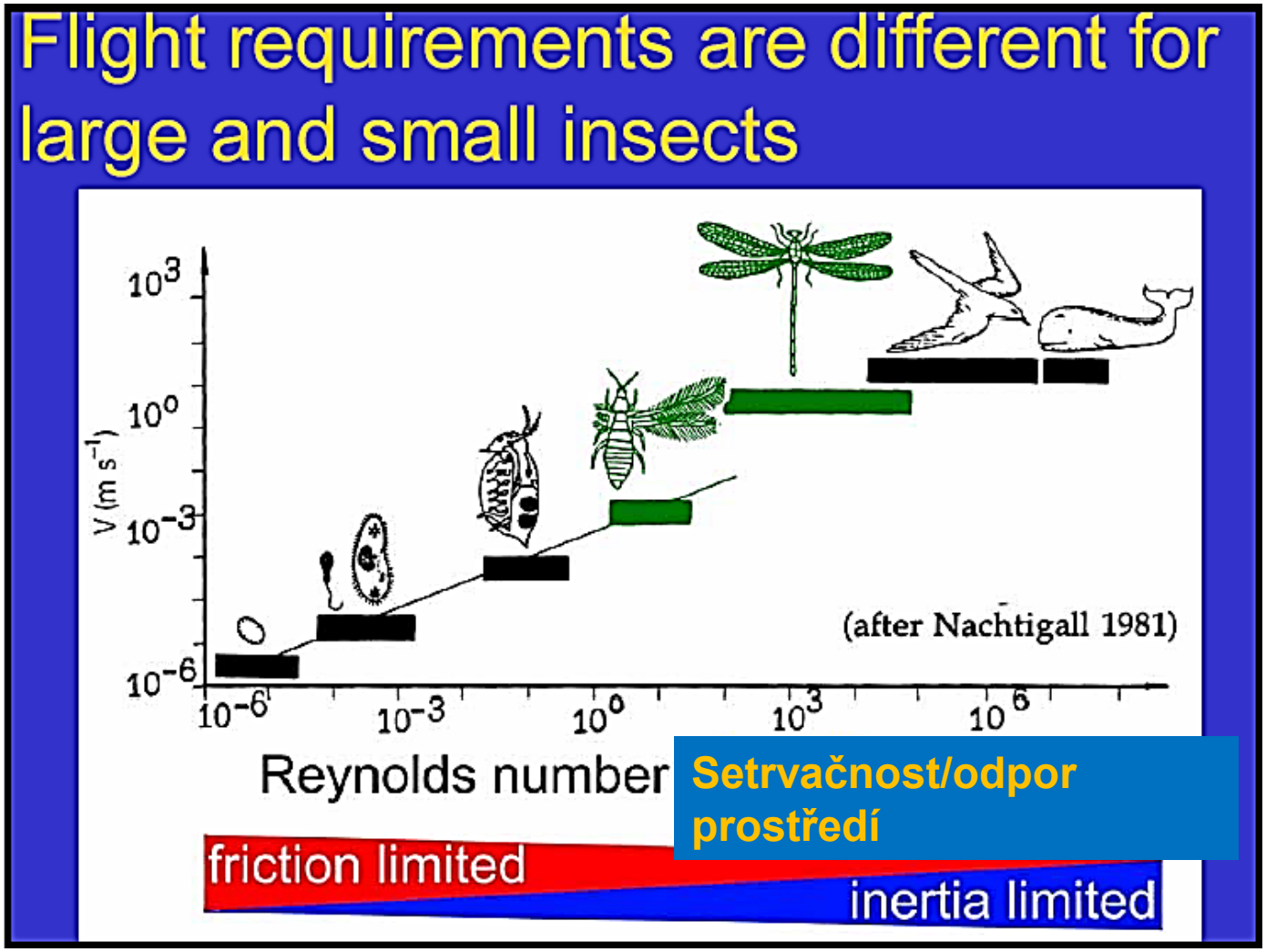


Fig. 3.10 The specific cost of transport in running mode for animals of various kinds, on a double logarithmic plot. To move a unit mass of their tissue a given distance is more expensive for small animals regardless of their taxon or the number of legs they may have. Differences in slope between taxa are slight.

Jednotící faktor bezobratlých: Velikost těla

Větší si mohou dovolit vyšší rychlosti letu nebo plavání.

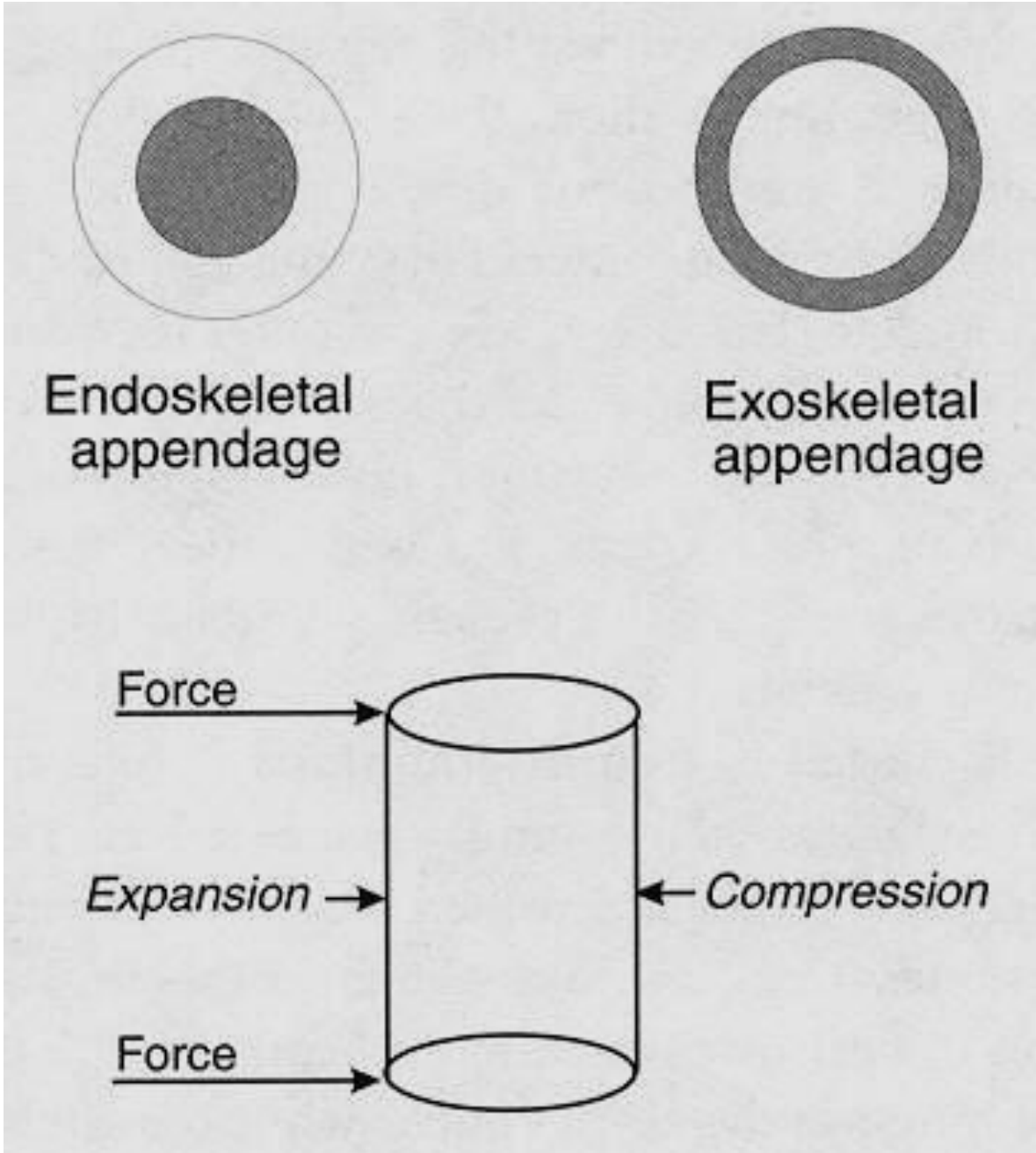


Skelet bezobratlých:

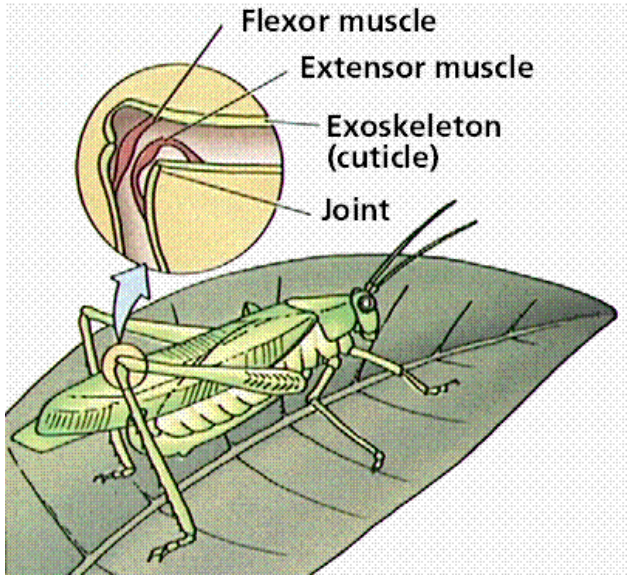
- Hydrostatický skelet:
  - tekutina – měkká stěna (ploštěnci, hlístice, kroužkovci, larvy hmyzu)
  - tekutina – tuhá stěna (noha pavouka)
  - Svalový vak – noha, chapadla měkkýšů
- Exoskelet – měkkýši, členovci
- Endoskelet – ostnokožci

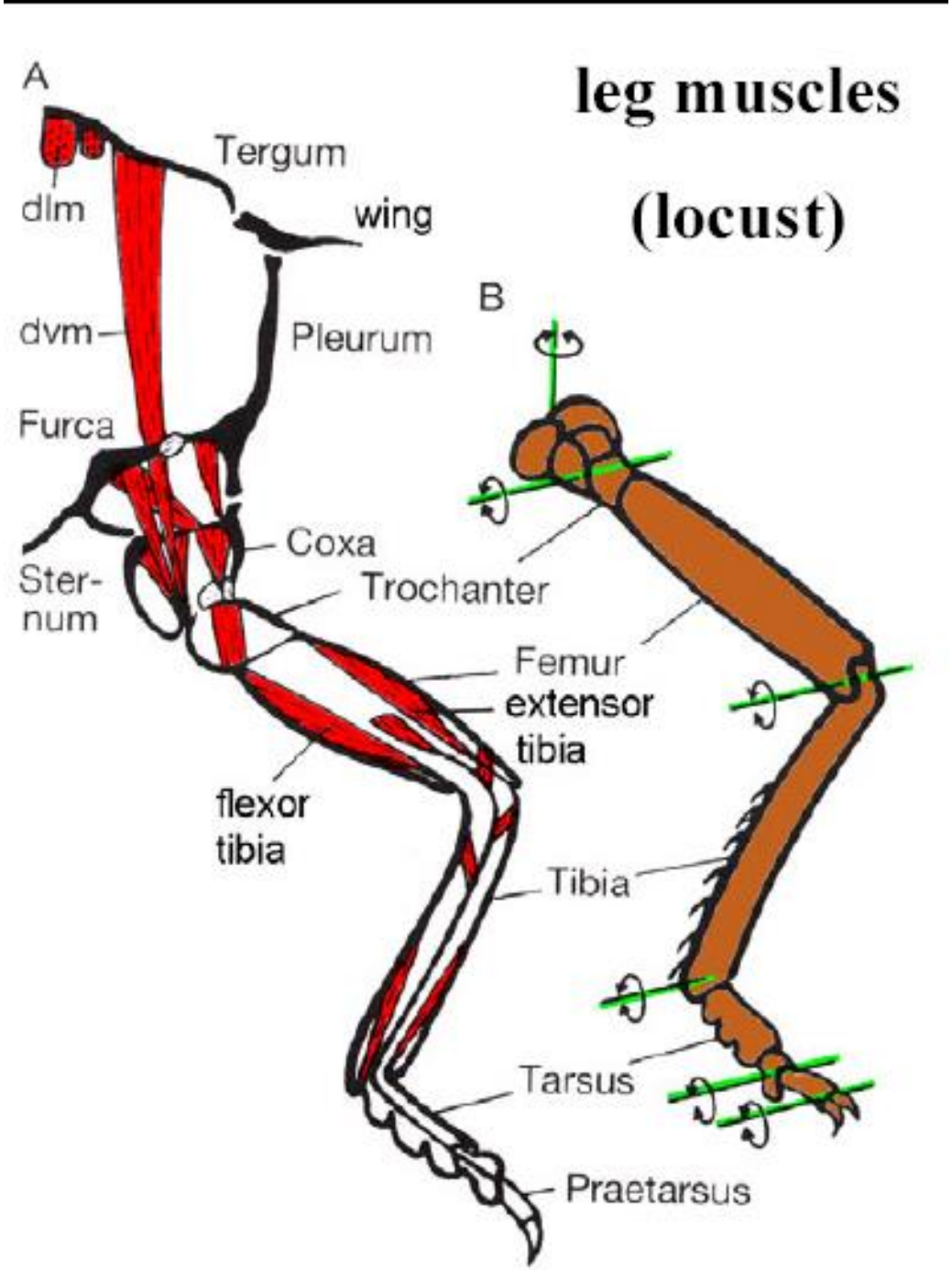
Většina bezobratlých využívá exoskelet.

Výhody exoskeletu –
3x pevnější při stejné
ploše - šetří hmotnost



Svaly uchyceny zevnitř





Vznášení ve vodě – využívání vztlaku

Jestliže je vodní živočich těžší než voda, část energie padne na zabránění klesnutí ke dnu. Pro větší zvířata je tento problém palčivější než pro malá. Buď musí stále plavat nebo redukovat hustotu. To lze:

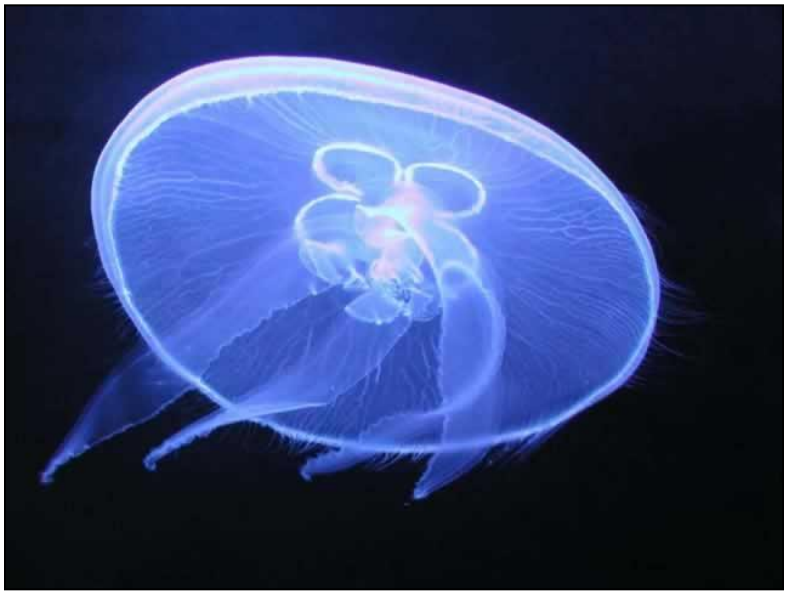
1. Redukcí těžkých oporných struktur (tvořených uhličitany, fosforečnany, Ca).
2. Nahrazením těžkých iontů v tělních tekutinách (Mg, Ca a SO_4) lehčími Na, Cl, nebo dokonce H^+ a NH_4^+) – např medůza *Aurelia*.
3. Odstraněním iontů bez náhrady (bezobratlí nepoužívají, ryby ano – dopad na pH).
4. Zvýšením množství lehkých látek – tuků a olejů.
5. Užitím plynových plováků jako je měchýř ryb.

Redukce těžkých struktur (uhličitany, fosforečnany Ca).

Plži, kteří se pohybují pelagicky (vznáší se), postrádají schránky. Podobně i láčkovci (medúza) nemá $CaCO_3$ skelet, charakteristický naopak pro usedlé formy jako jsou koráli. Krab *Callinectes* nešel příliš daleko v redukci skeletu – musí stále plavat aby se nepotopil.

Při redukci je ovšem velká nevýhoda ztráta mechanické opory- Proto tolerovatelná spíše u malých živočichů. Alternativou je vybudování kostry z lehčích materiálů. Například chobotnice nahradila $CaCO_3$ kostru její příbuzné sépie lehčí strukturou z chitinu (tzv. péro).

Nahrazením těžkých iontů (Mg, Ca a SO_4) lehčími Na, Cl, nebo dokonce H^+ a NH_4^+) – např medůza *Aurelia*.



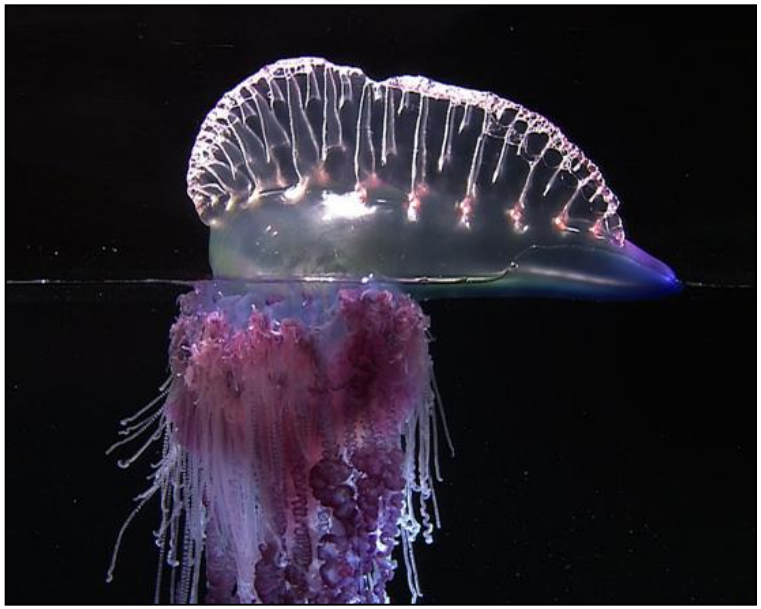
I velcí živočichové užívají náhradu těžších iontů lehčími. Jako např. skupina hlubokomořských chobotnic *Cranchiidae*. Tekutinou vyplněná coelomová dutina je velmi velká a tvoří až 2/3 zvířete. Pokud je volně otevřena, zvíře ztrácí svou vznášivost a klesá. Normálně tedy vylučuje těžké SO_4, Ca a Mg ionty a nahrazuje je NH_4. pH je pak kyselé – 5.2

Tuky a oleje – Mnoho planktonních organismů obsahuje tuky. Je to zásobárna energie, ale také zajišťuje nadnášení. Planktonní rostliny raději používají tuk než škrob – ačkoliv ten je u rostlin běžnější.

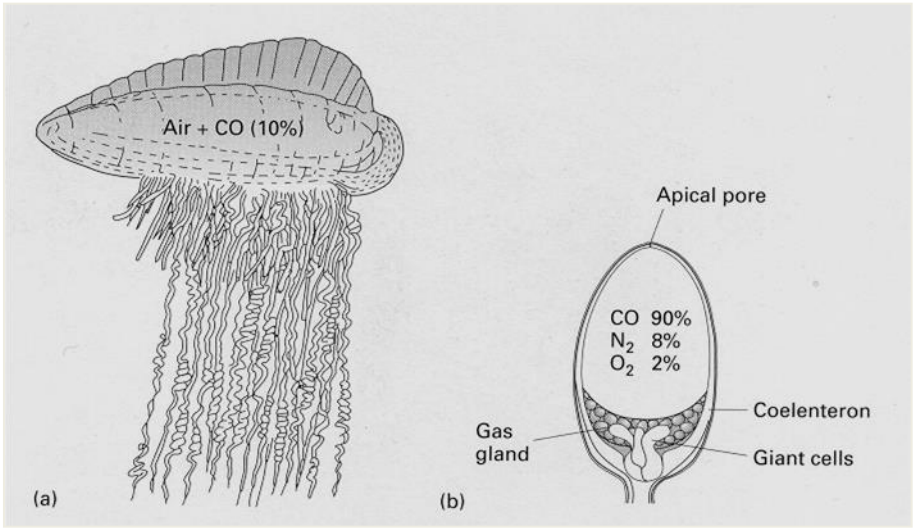
Plynové plováky

Toto řešení má ale nedostatky: záleží na tom, jestli je v měkkém nebo pevném obalu. Při potápění se totiž smršťuje. Jak se zvíře potápí, ztrácí výtlak a může klesnout. Kromě toho je těžké udržet plyn pod takovým tlakem proti difuzi. Při vynořování bez možnosti upouštění plynu by se měchýř mnohonásobně rozepnul, což by mohlo pro zvíře být fatální.

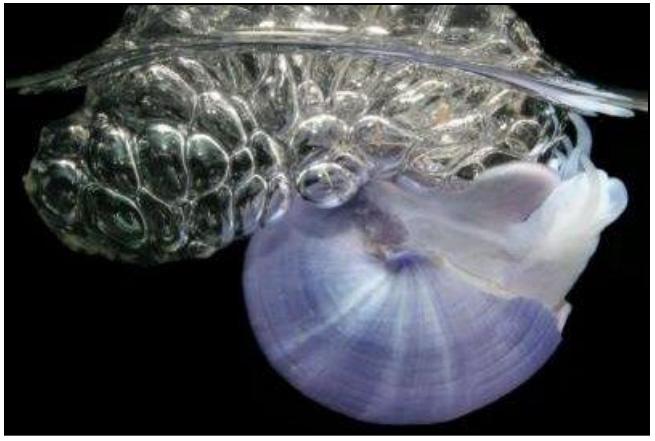
Physalia měchýřovka portugalská - Svým vzhledem připomíná příbuzné medúzy. Je to ale seskupení stovek jednotlivých trubýšů. Žijí pod společným zvonem, který je naplněný plynem a vznáší se na hladině. Kolonii tvoří několik typů trubýšů, které plní různé úlohy - některé loví kořist, jiní vytvářejí vajíčka. Jed ve vláknech je podobný jedu kobry. Pro člověka žahnutí nebezpečné jen výjimečně. Plave na hladině moře a driftuje ve větru.



Physalia měchýřovka portugalská (portugalská galéra)
Tlak v plováku je stejný jako atmosférický, ale je složen z 90% z CO. O_2 je méně než na vzduchu, CO_2 je zanedbatelně, dusík tvoří zbytek. Plyn je produkován plynovou žlázou (podobně jako ryby), která používá AK serin jako substrát pro tvorbu CO.



Také např. plž vorenka křehká (*Jathina jathina)*
Bubliny tvořené hlenem na spodku nohy – hlavou dolů.
Loví měchýřovky.
Rafty vorenek vznikly modifikací hmoty obalující vajíčka, která postupně zachycovala čím dál víc vzduchu.



http://www.rozhlas.cz/leonardo/priroda/_zprava/jak-sneci-prisli-k-bublinovym-raftum--961078

Pokud je plyn uzavřen v tuhé schránce, potíže se rozepínáním nejsou a živočich může jezdit nahoru i dolů. Navíc slouží i jako skelet. To využívá sépie – skoro 1/10 objemu těla je tvořena sépiovou kostí vyplněnou komůrkami s plynem, která nadnáší. Kost je z $CaCO_3$ a chitinu.
Jak regulovat difuzi plynů z vody do komůrek v různých hloubkách když plynovou žlázu nemají? Vodu tlačící se v hloubce vysaje ionty transportující epitel a plyn už dodifunduje. Podobně i loděnka *Nautilus* plní komůrky plynem pomocí vodního transportu a tak kompenzuje tlakové rozdíly.

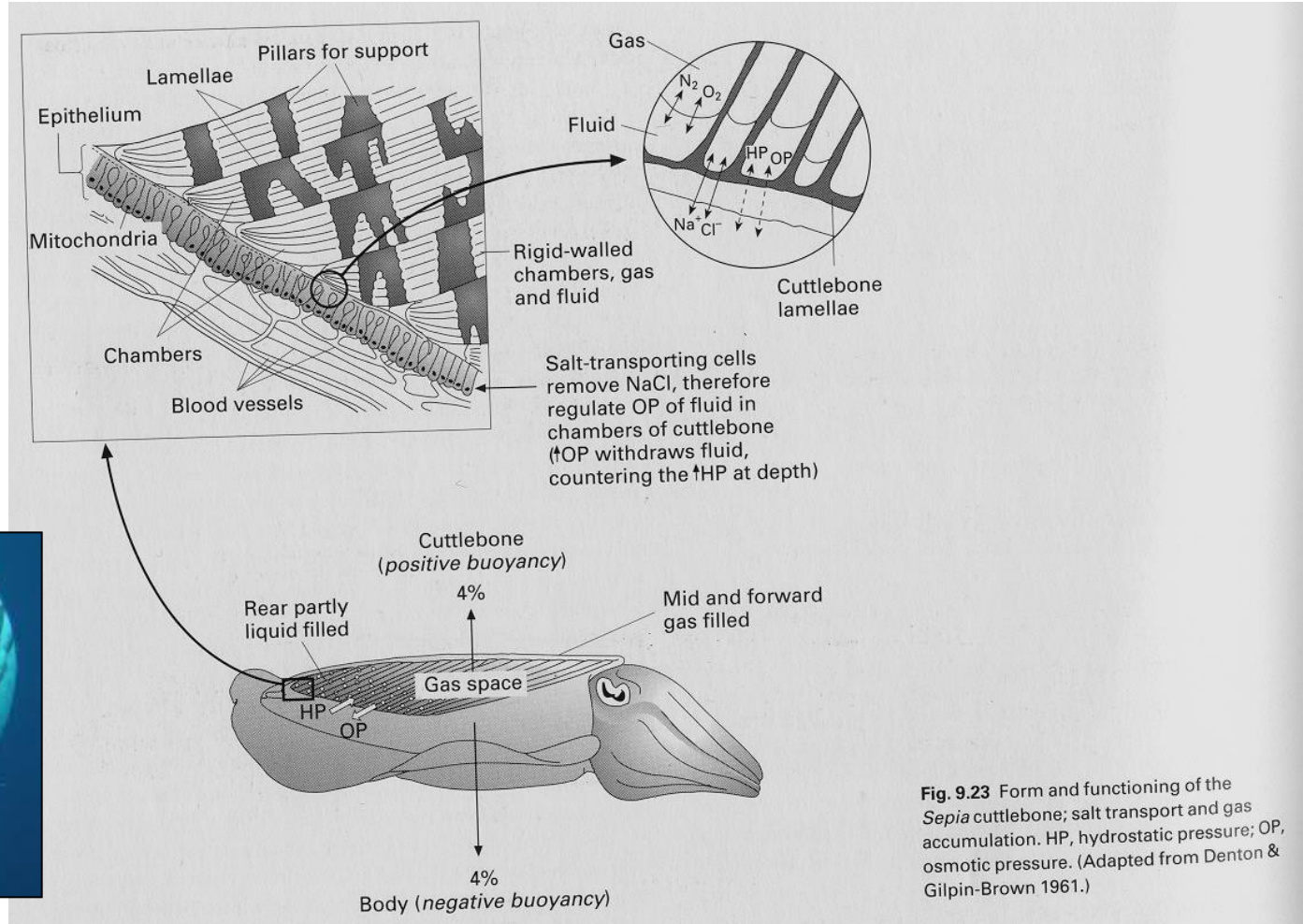
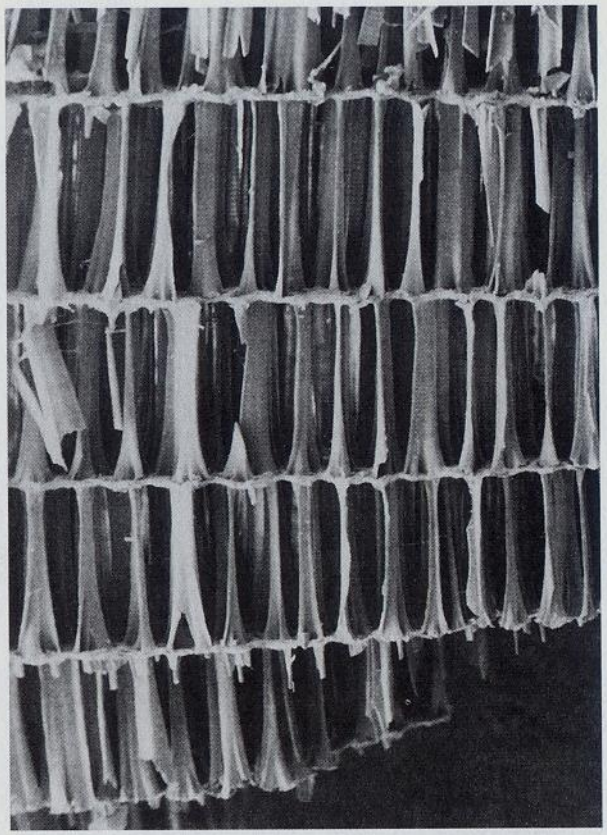


Fig. 9.23 Form and functioning of the *Sepia* cuttlebone; salt transport and gas accumulation. HP, hydrostatic pressure; OP, osmotic pressure. (Adapted from Denton & Gilpin-Brown 1961.)

Vznášení ve vodě



CUTTLEBONE The buoyancy mechanism of the cuttlefish (a relative of the squid and octopus) depends on a gas-filled structure, the cuttlebone, made of calcium carbonate. The cuttlebone consists of thin layers of calcium carbonate, spaced about 0.66 mm apart, and supported by pillars of the same material. [Courtesy of M. L. Blankenship, Duke University]

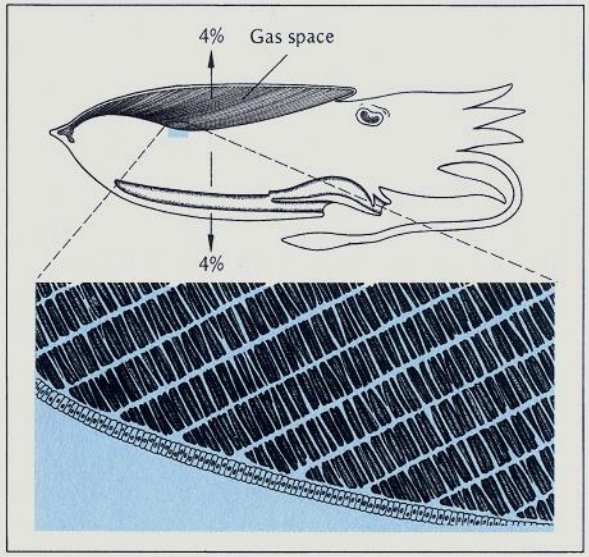


Figure 10.35 Diagram of a cuttlefish, a marine cephalopod that uses a gas-filled rigid structure called the cuttlebone to achieve neutral buoyancy in water. The posterior part of the cuttlebone (shown in black) is filled with liquid. In sea water the cuttlebone gives a net lift of 4% of the animal's weight in air and thus balances the excess weight of the rest of the animal. [Denton and Gilpin-Brown 1961]

Sepia

Nautilus

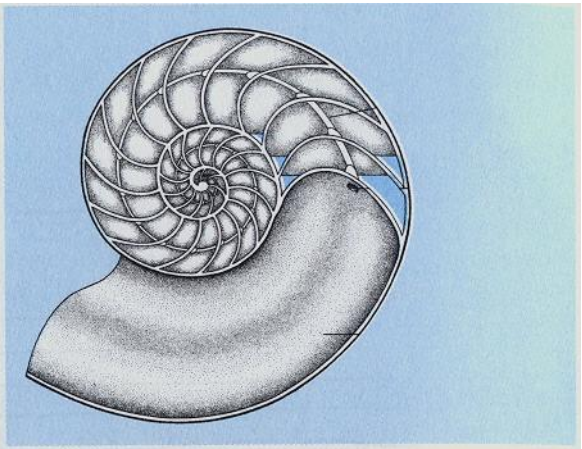


Figure 10.36 The shell of the chambered nautilus. Section of the shell of *Nautilus macromphalus*, oriented in its natural position. The chambers are gas-filled, and new chambers are added as the animal grows. A new chamber is initially filled with fluid, which is withdrawn osmotically and replaced by gases. A small amount of liquid remains in the most recently formed chambers. [Denton and Gilpin-Brown 1966]

Vznášení ve vodě
Srovnání různých řešení

Mechanism	Approx. volume needed (% of remaining body)	Buoyancy effectiveness		Pressure independence	Structural qualities	Energy requirement
		Sea water	Fresh water			
Reduction of heavy structures	0	Fair	Poor	Excellent	Poor	No maintenance
Replacement of heavy ions	200	Good	Poor	Excellent	Fair	Needs continuous maintenance
Fat	50	Good	Good	Excellent	Good	High initial cost, no maintenance
Squalene	35	Good	Good	Excellent	Good	High initial cost, no maintenance
Soft-walled gas float	5	Excellent	Excellent	Poor	Excellent	Needs continuous maintenance
Rigid-walled gas float	10	Excellent	Excellent	Good	Excellent	Probably needs maintenance

Table 10.9 Advantages and disadvantages of various mechanisms used by aquatic organisms to improve buoyancy.

Hydroskelet tekutina+měkká stěna

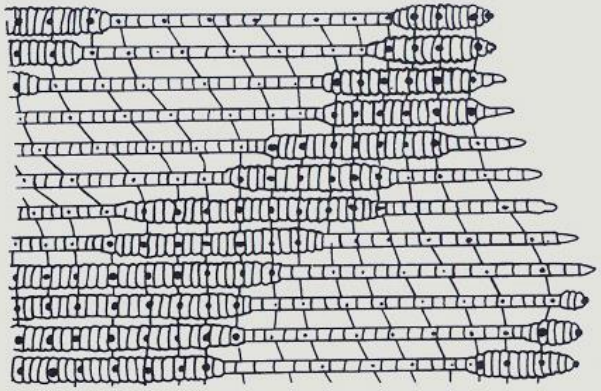


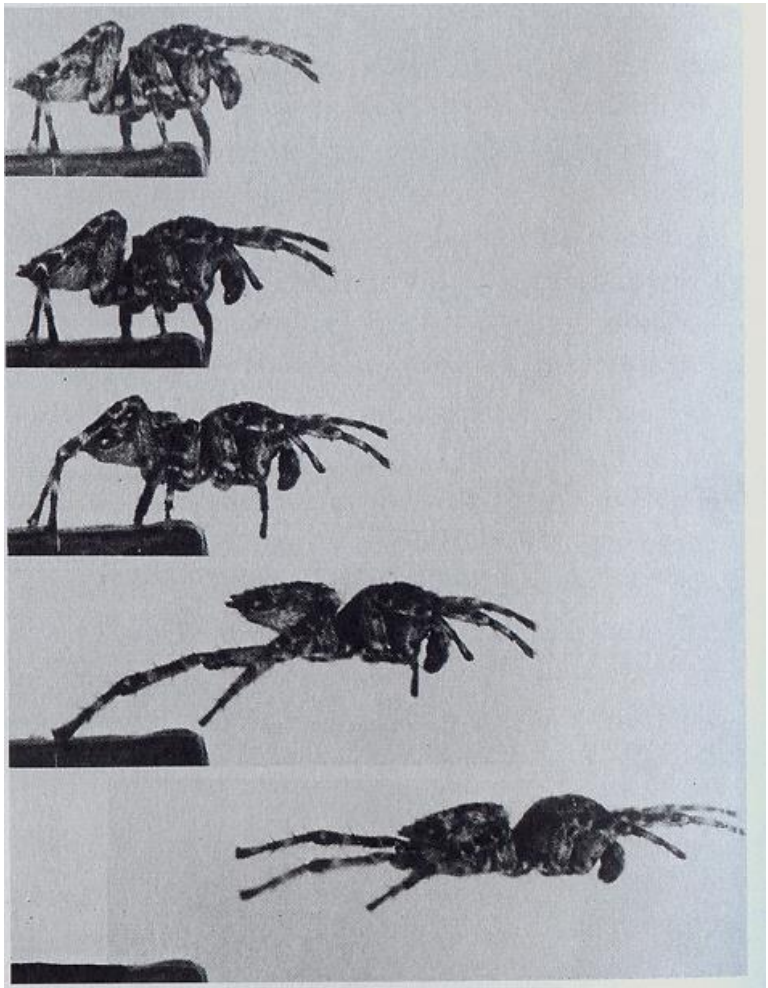
Figure 10.25 The crawling earthworm uses its body fluids as an internal hydrostatic skeleton. Contraction of circular muscles pushes the front end forward and is followed by a contraction in longitudinal muscles that thickens the body. The thickened segments remain in place relative to the ground as the other parts move forward. The track of individual points on the worm's body and their movements relative to each other are shown by the lines running obliquely forward from left to right of the diagram. Diagram was prepared from a movie film. [Gray and Lissmann 1938]

Arenicola

Pohyb žížaly. Tělo je rozděleno septy na kompartmenty. Díky tomu jsou části těla nezávislé, což velmi napomáhá lokomoci. Při zranění bez sept (*Arenicola,* pískovník, *Polychaeta*) je pohyb nemožný. Naproti tomu i rozpůlená žížala se dobře pohybuje.

Hydroskelet tekutina + tuhá stěna

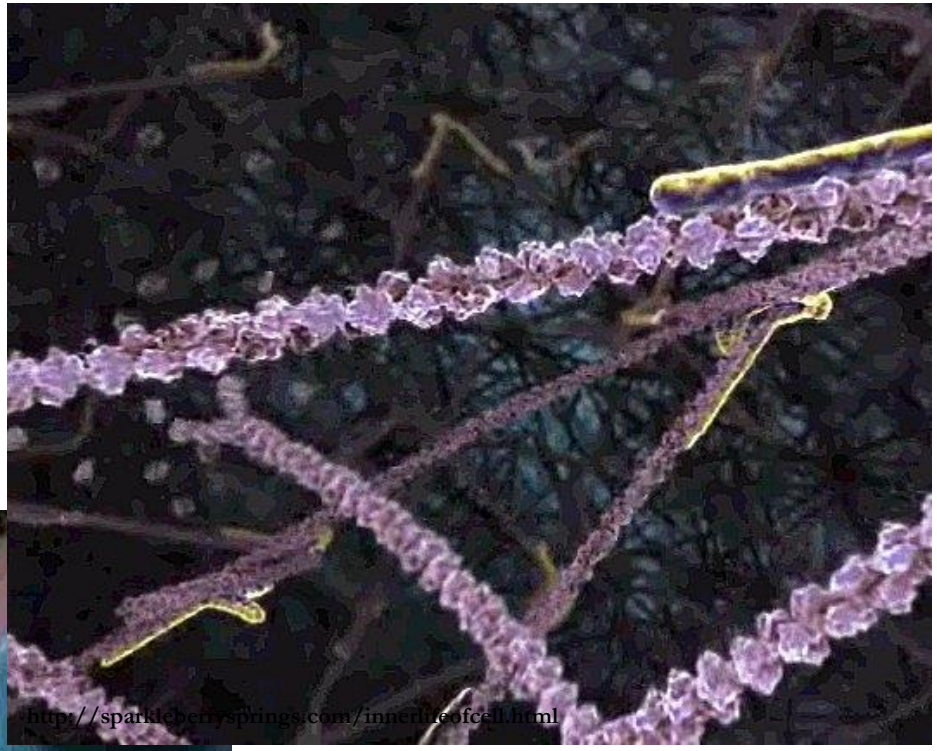
Pavouci nemají extenzory. Rozevření se dá dosáhnout buď pružným pantem – jako mají lastury nebo hydraulickým tlakem. Když svěrač lastury relaxuje, lastura se otevírá. Ale utržená noha pavouka nedělá nic. Ztratí-li pavouk při zranění tlak, není schopen pohybu.

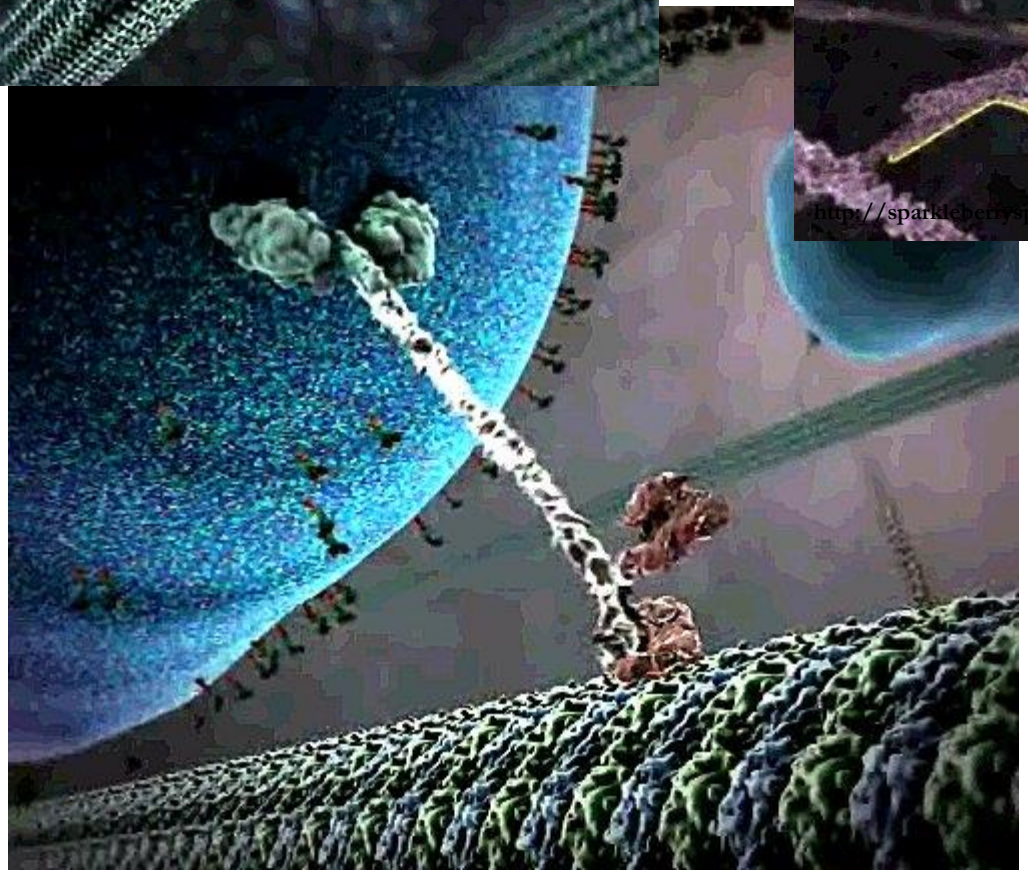


JUMPING SPIDER The jumping spider (*Sitticus pubescens*), like other spiders, lacks muscles for extension of its legs. When this spider leaps on its prey, it uses the hind pair of legs, which are extended hydraulically by blood pressure. [Courtesy of G. A. Parry, Cambridge University]

Svíravé pojivo.

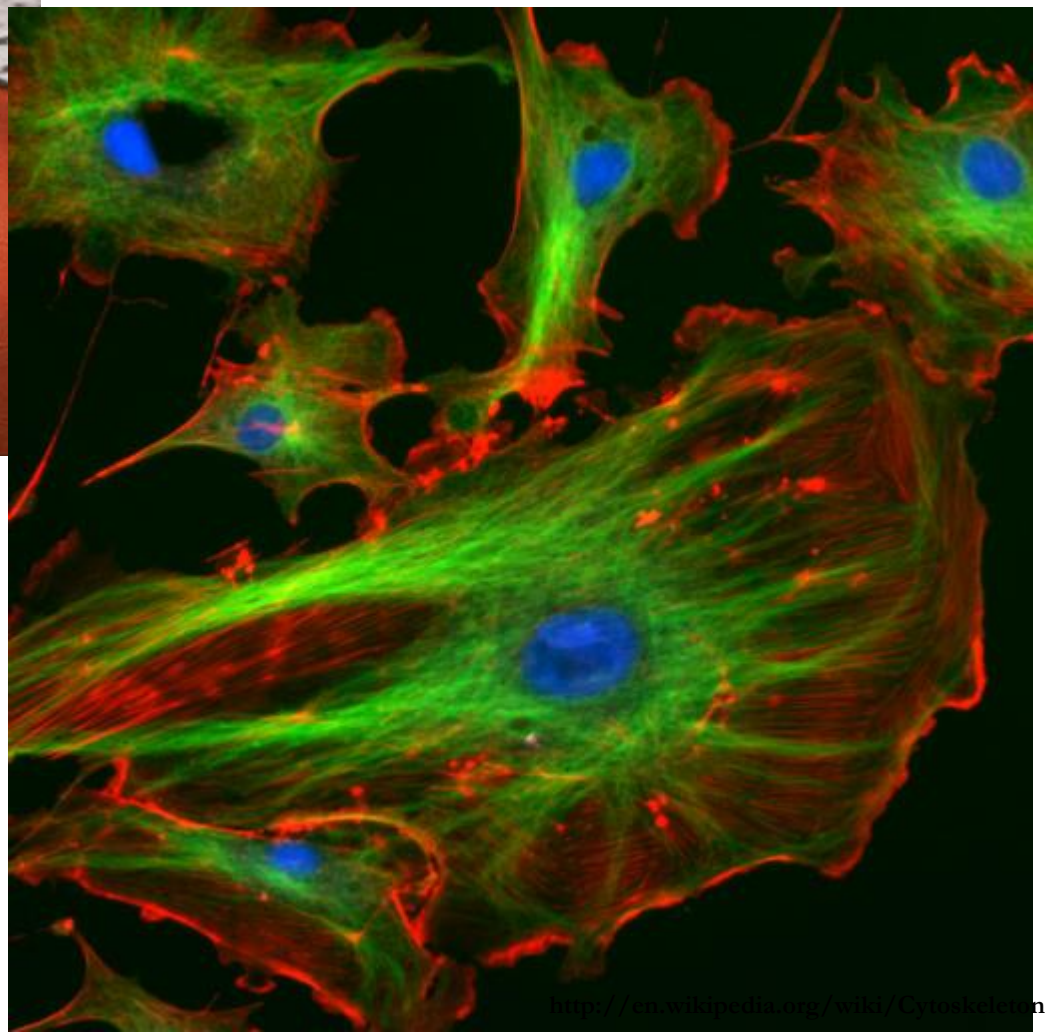
Pojivová tkáň jako jsou šlachy a vazy má zpravidla pasivní vlastnosti a nemění své vlastnosti. Ale u ostnokožců jsou unikátní kolagenní pojivová vlákna, která mají variabilní tuhost, která je pod nervovou kontrolou. Když je zvíře vyrušeno, stane se pojivo velmi tuhým. Spoje mezi kosterními elementy se stanou imobilní. Je to podobně jako u mlžů uzavírajících lastury bez vynaložení energie. Při doteku na ježovku se ostny vztyčí a zůstanou tuhé.





Pohyb v buňce je možný díky cytoskeletu.

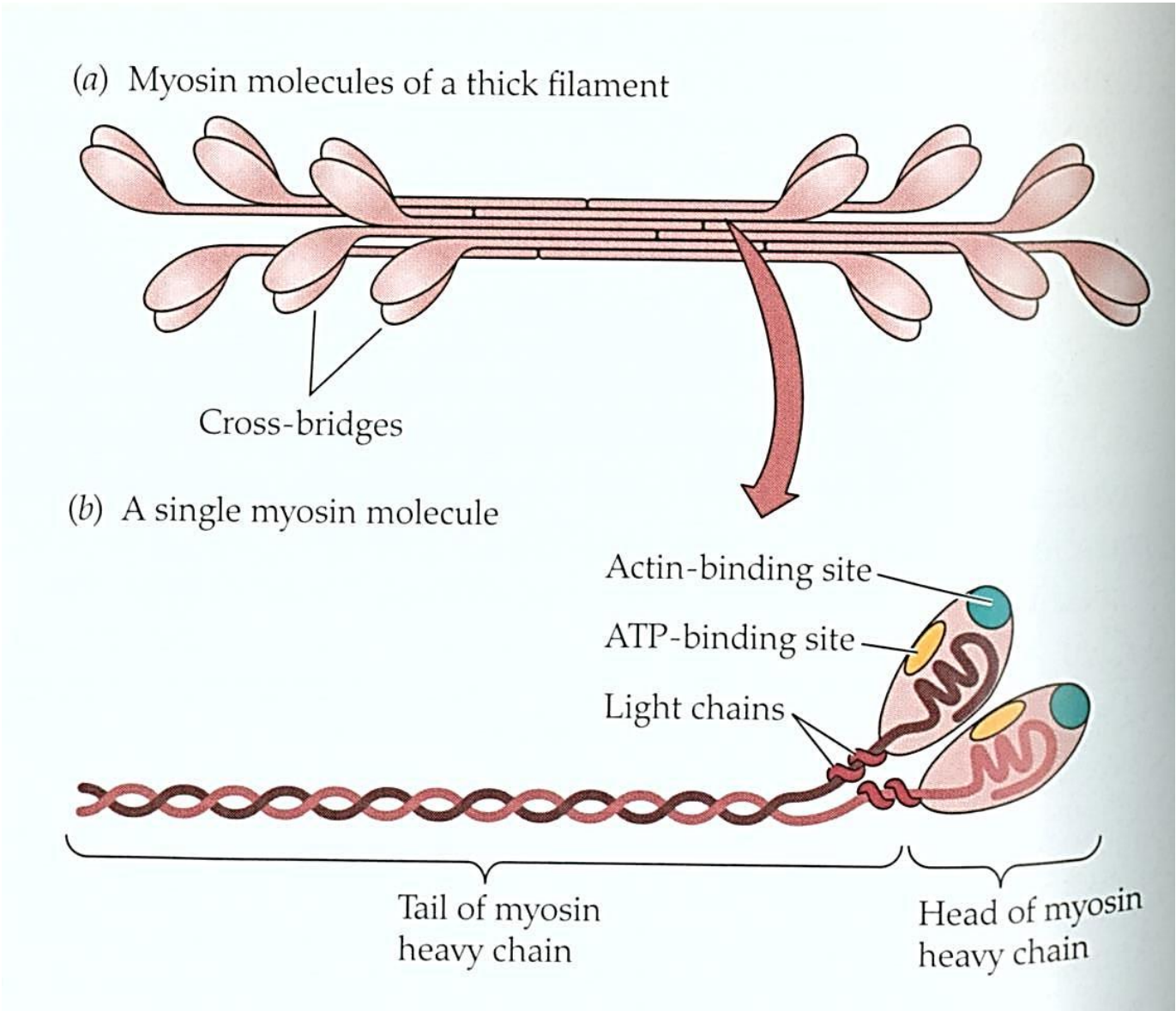
Pohyb celých buněk díky cytoskeletu

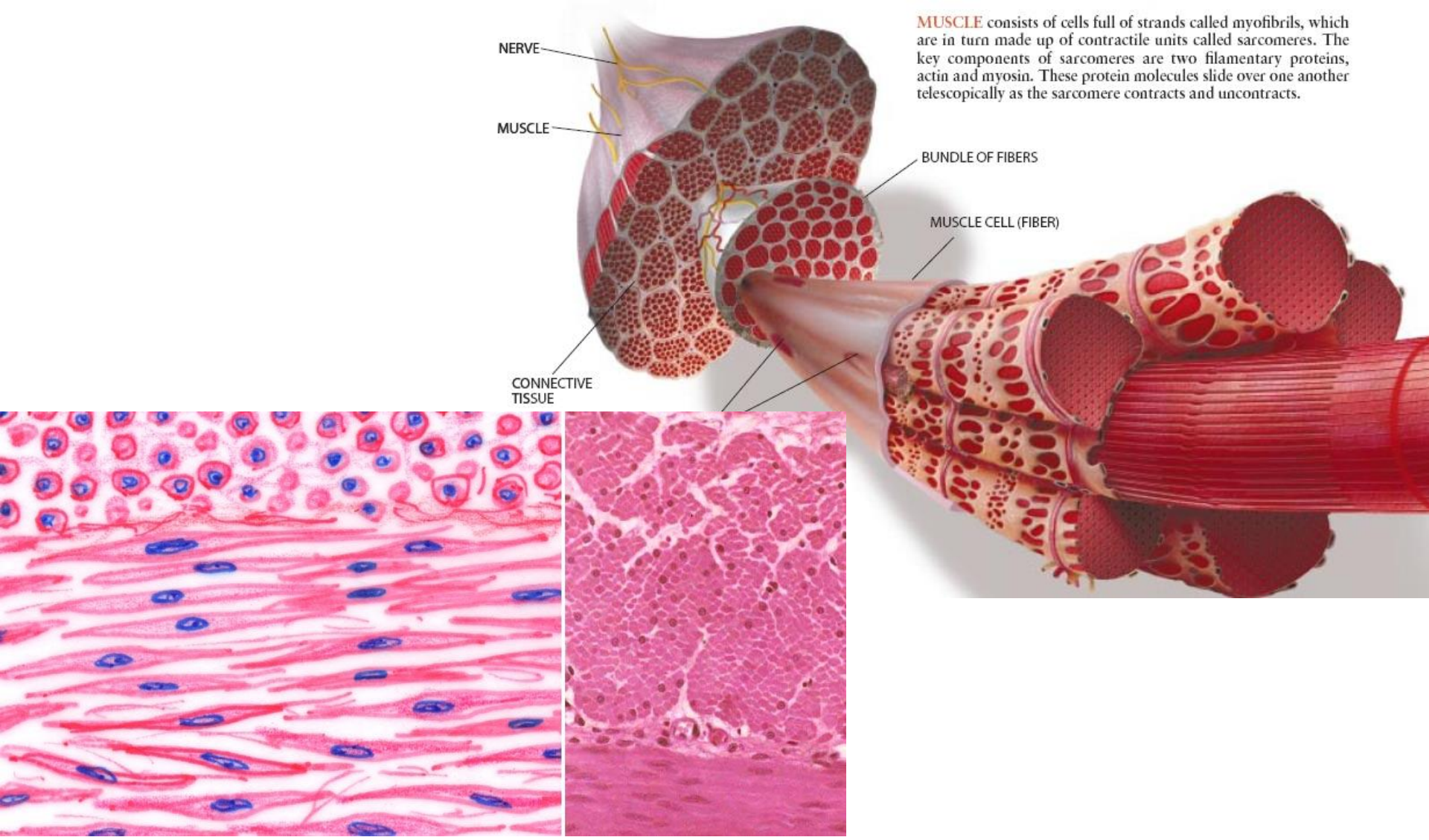


http://cn.wikipedia.org/wiki/Cytoskeleton

Stavba myosinové fibrily

Myosinové hlavy mají dvě vazebná místa. Jedno pro ATP s ATPázovou aktivitou, druhé pro aktin.





Pohyb svalů díky uspořádané stažlivosti spolupracujících buněk.

Svaly

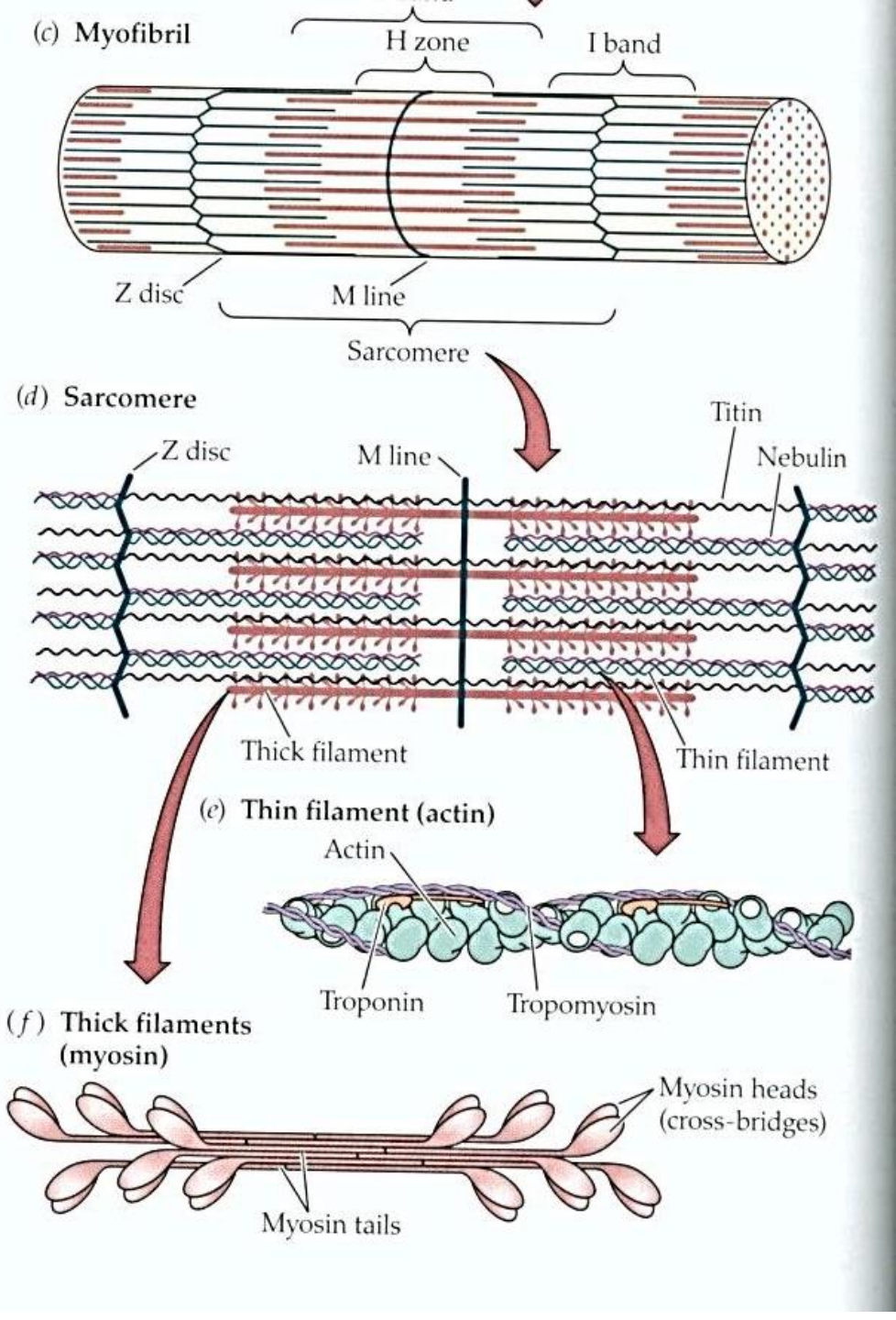
Svaly jsou biologické stroje, které konvertují chemickou energii na mechanickou práci a teplo.

Univerzální mechanismus stahu

Rozdělení: hladká (vnitřní orgány) a žíhaná svalovina (lokomoce) u bezobratlých neplatí

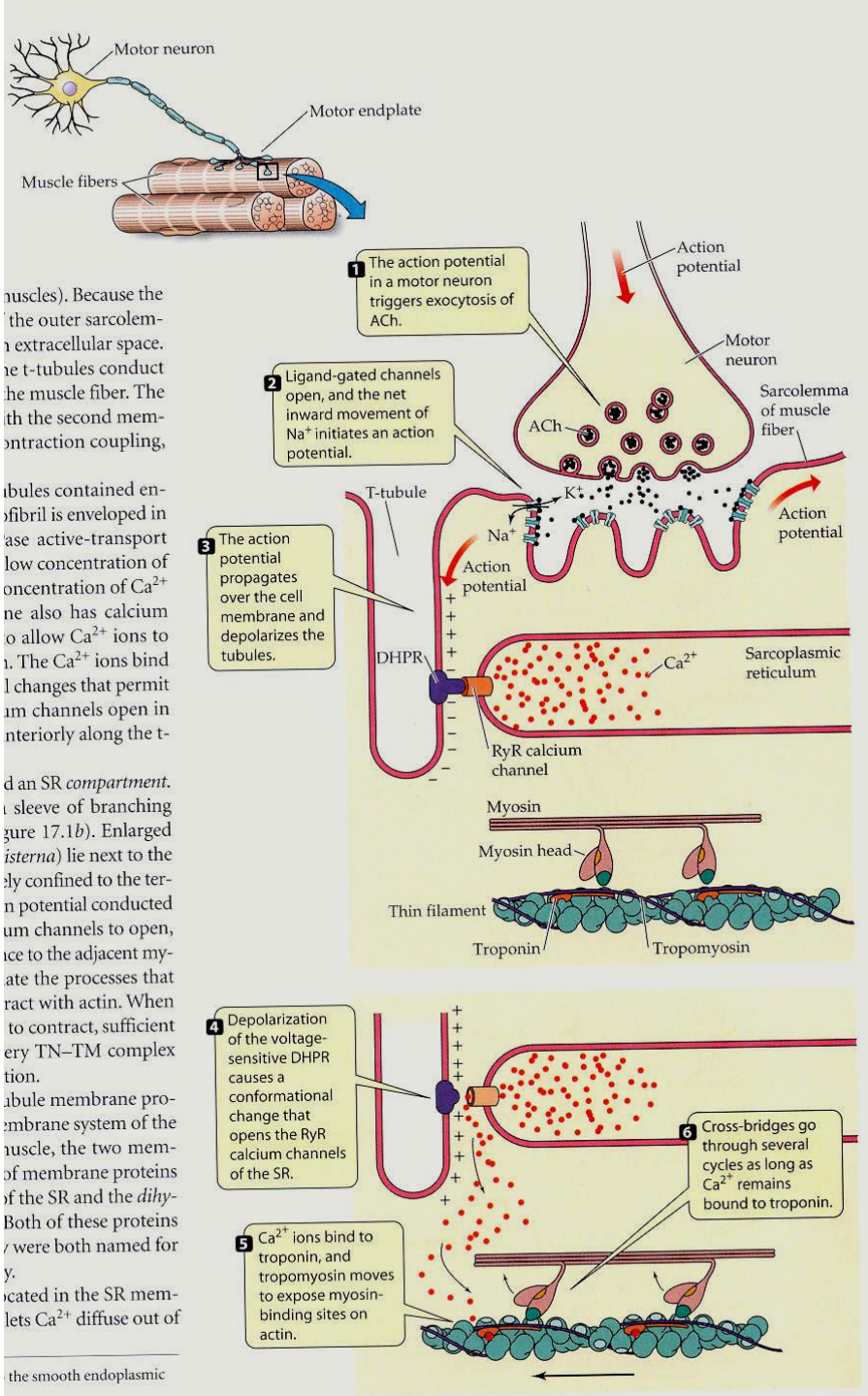
Hmyz má pouze žíhanou
Měkkýši pouze hladkou

Stavba myofibrily žíhaného svalu



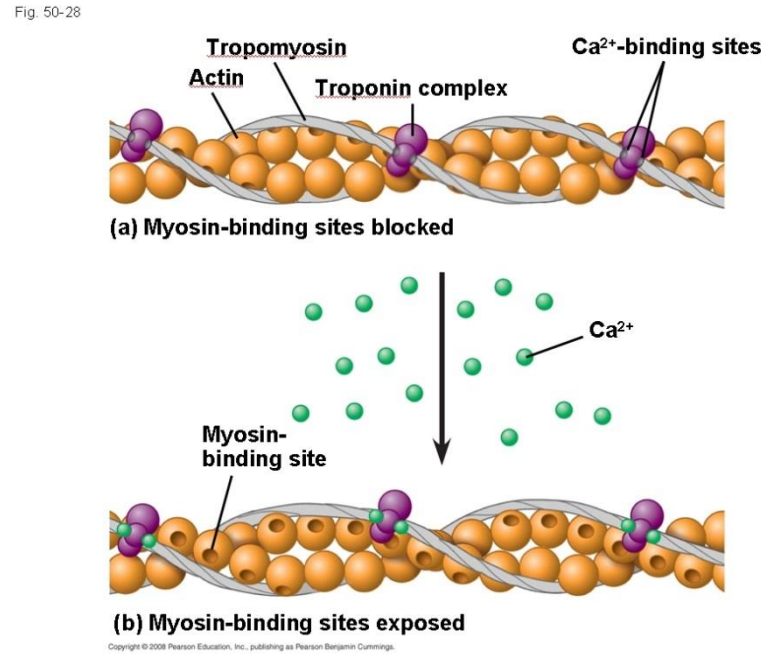
Žíhaná svalovina - stimulace

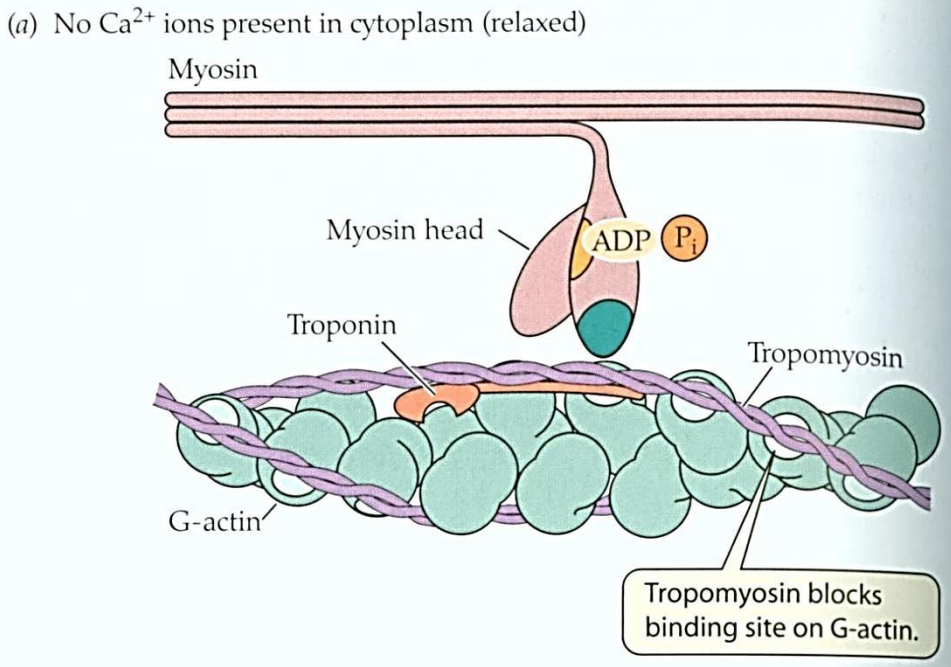
Od elektrického stimulu po pohyb cytoskeletu

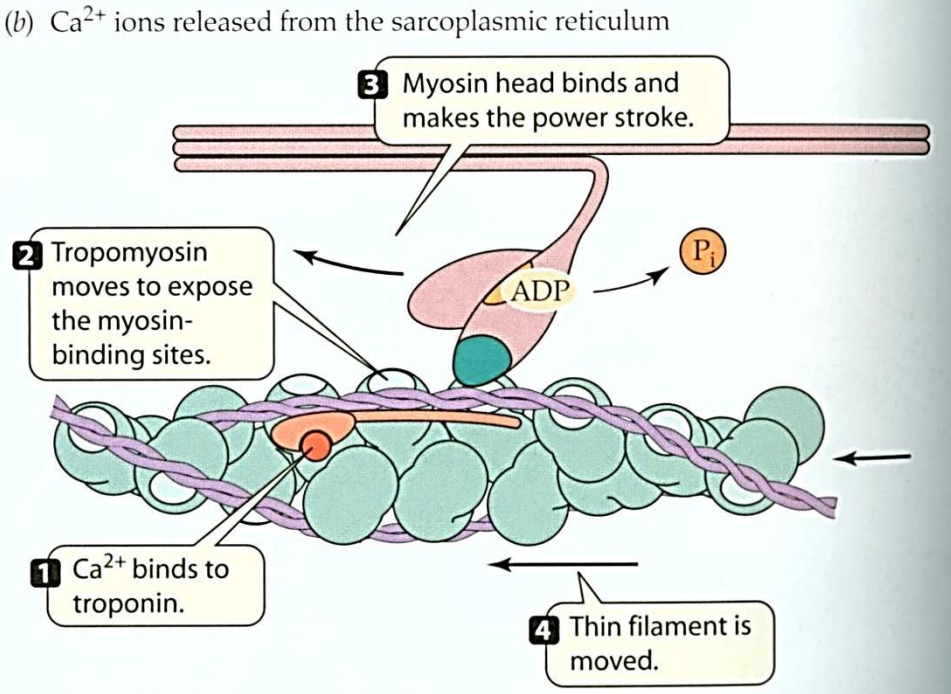


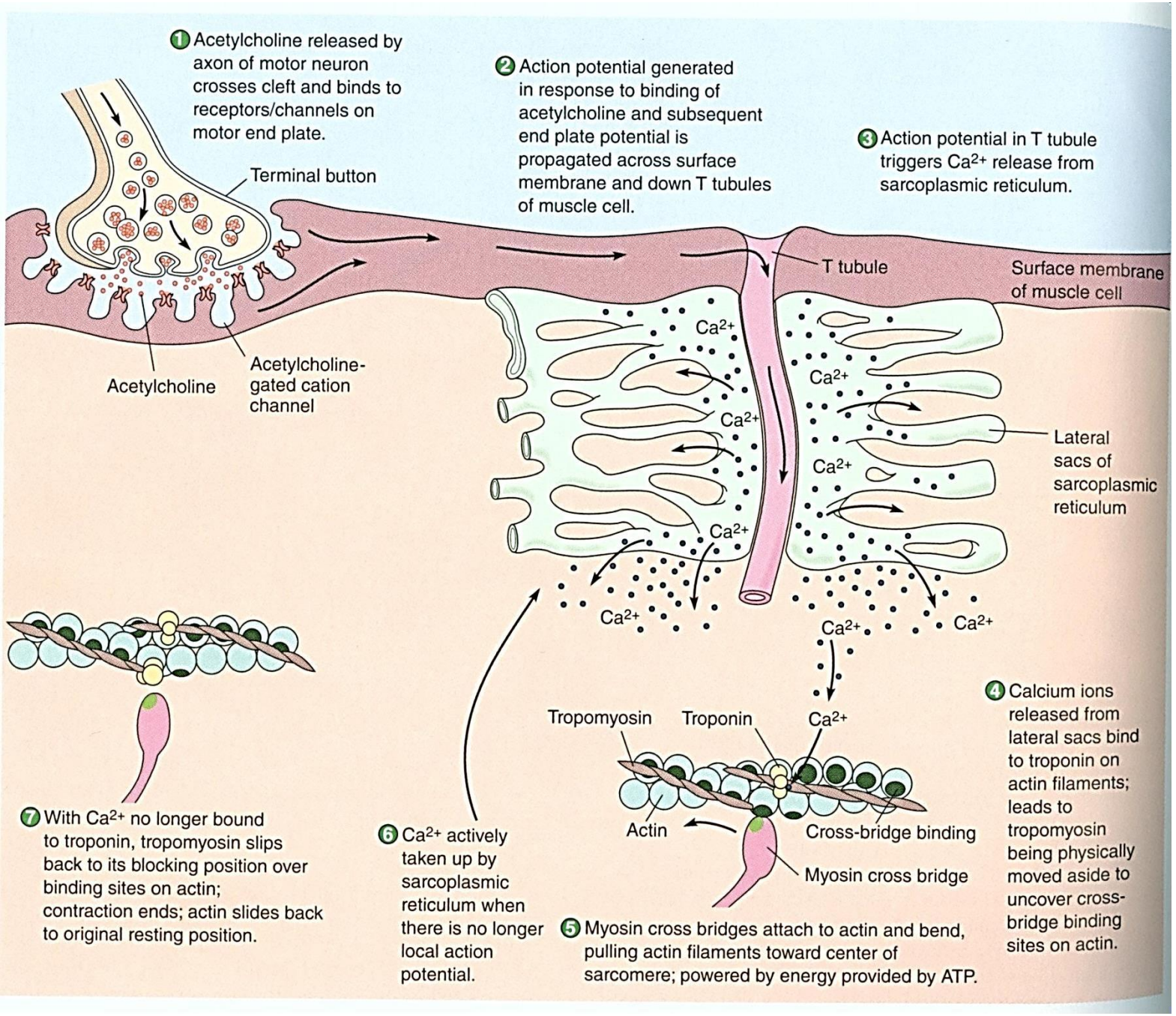
Ca spouští interakci myosinu s aktinem

Vápník iniciuje setkání Myosinu s Aktinem



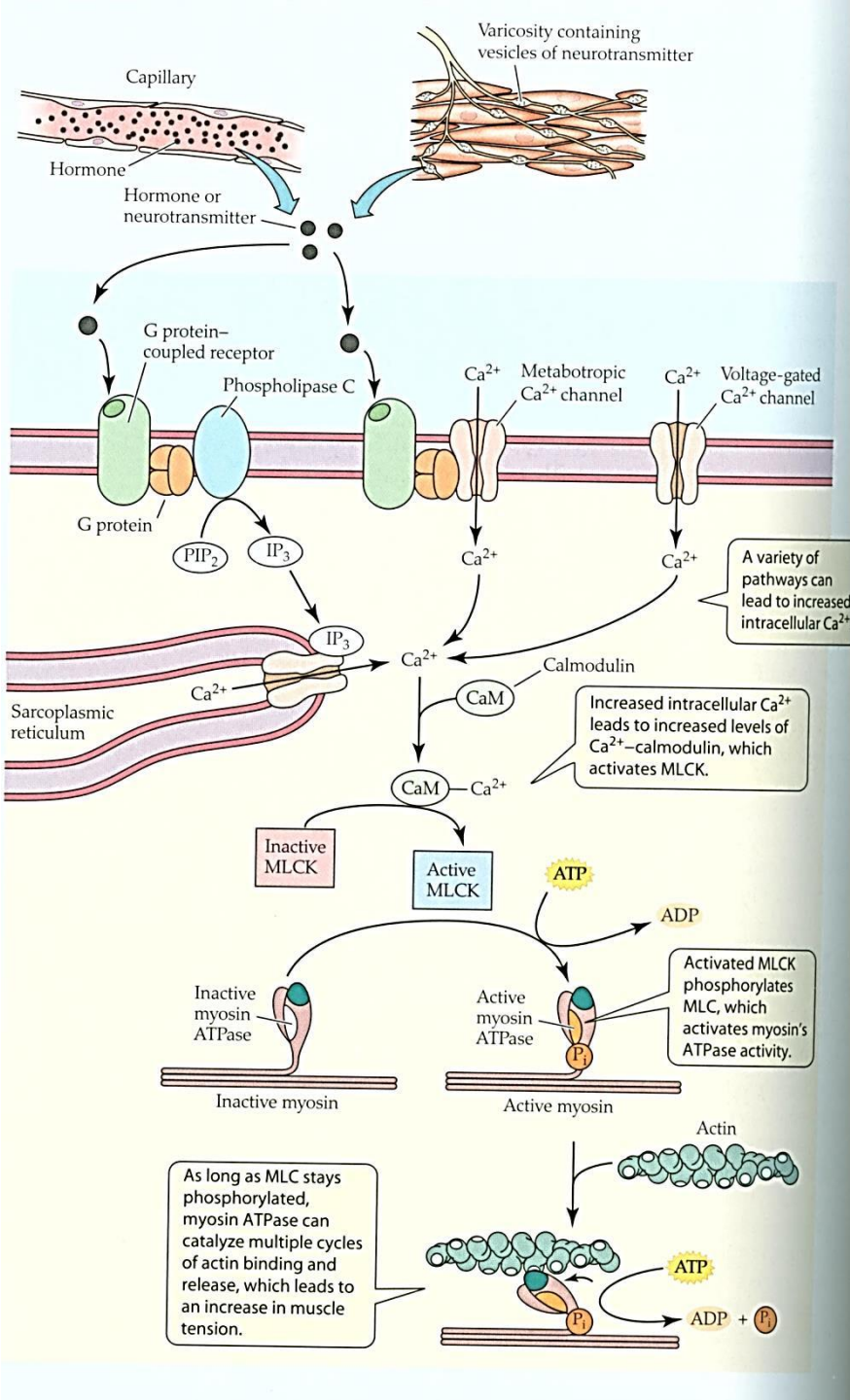




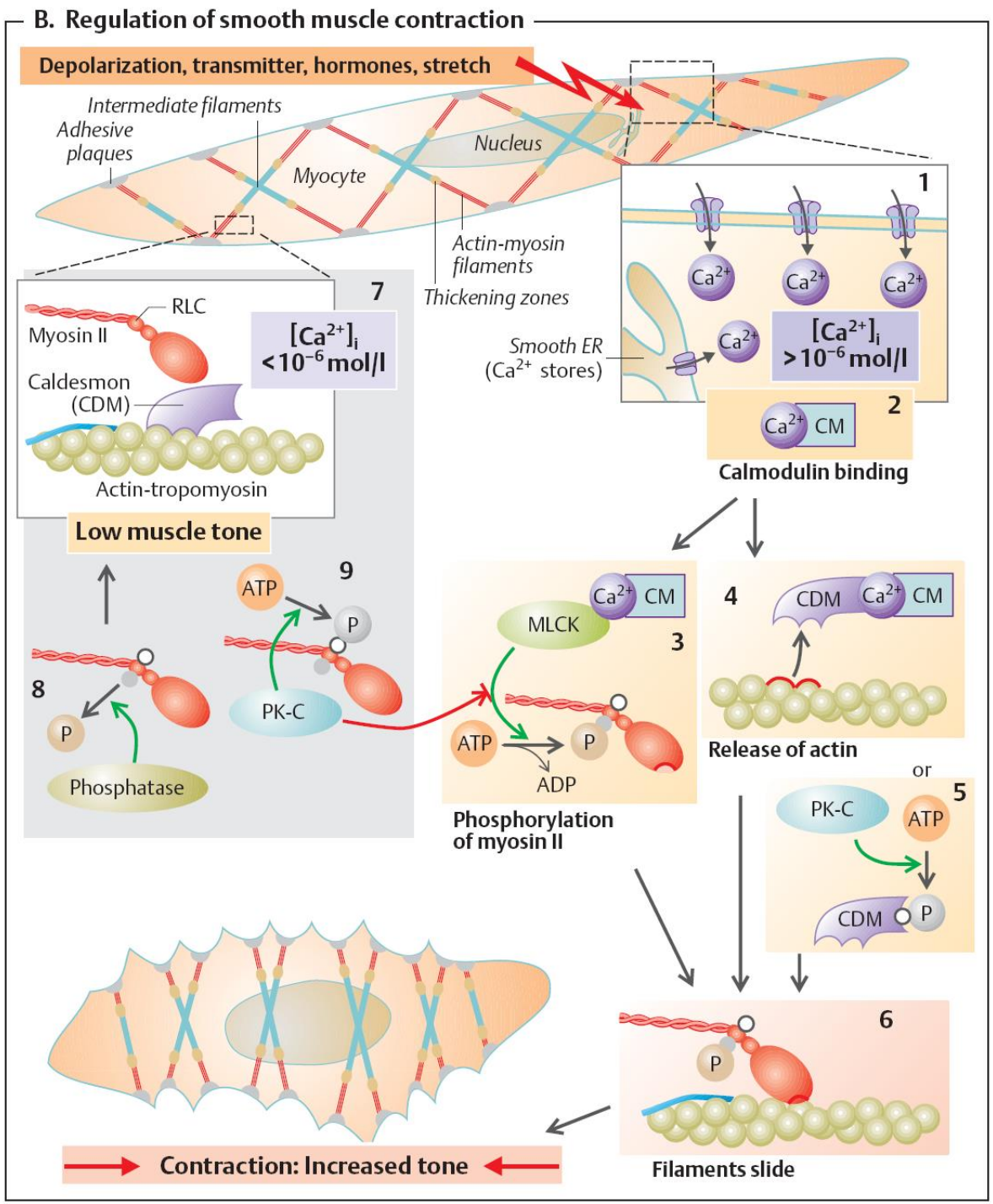

1 Acetylcholine released by axon of motor neuron crosses cleft and binds to receptors/channels on motor end plate.
Terminal button
Acetylcholine
Acetylcholine-gated cation channel
2 Action potential generated in response to binding of acetylcholine and subsequent end plate potential is propagated across surface membrane and down T tubules of muscle cell.
3 Action potential in T tubule triggers Ca2+ release from sarcoplasmic reticulum.
T tubule
Surface membrane of muscle cell
Ca2+
Lateral sacs of sarcoplasmic reticulum
4 Calcium ions released from lateral sacs bind to troponin on actin filaments; leads to tropomyosin being physically moved aside to uncover cross-bridge binding sites on actin.
Tropomyosin
Troponin
Actin
Cross-bridge binding
Myosin cross bridge
5 Myosin cross bridges attach to actin and bend, pulling actin filaments toward center of sarcomere; powered by energy provided by ATP.
6 Ca2+ actively taken up by sarcoplasmic reticulum when there is no longer local action potential.
7 With Ca2+ no longer bound to troponin, tropomyosin slips back to its blocking position over binding sites on actin; contraction ends; actin slides back to original resting position.

Hladká svalovina - kontrakce

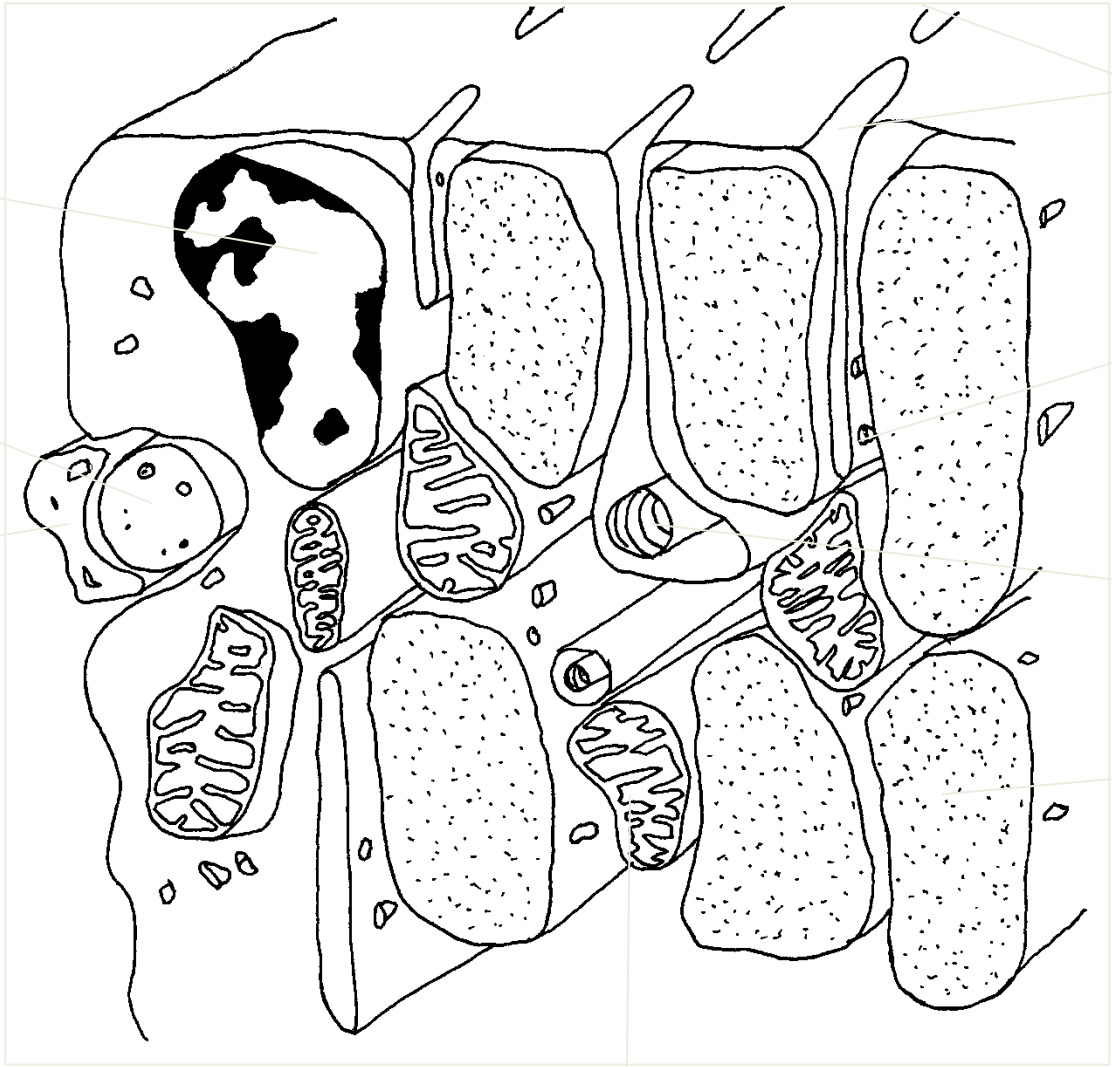
Řízení stahu je opět přes Ca, ale jinak, spíše přes tlusté (myosinové) vlákno. MLCK (myosin light chain kinase). Fosforyluje jednu myosinovou hlavičku, což vede ke zvýšení ATPázové aktivity a spustí navázání na aktin.
Citlivé na hormony i mediátory. Avšak různě podle typu receptorů.



Hladká svalovina - kontrakce



Sval hmyzu – tracheola zasahující do nitra vlákna



Jádro

Axon

Gliová b.

T-tubuly

Sarkoplazma-
tické
retikulum

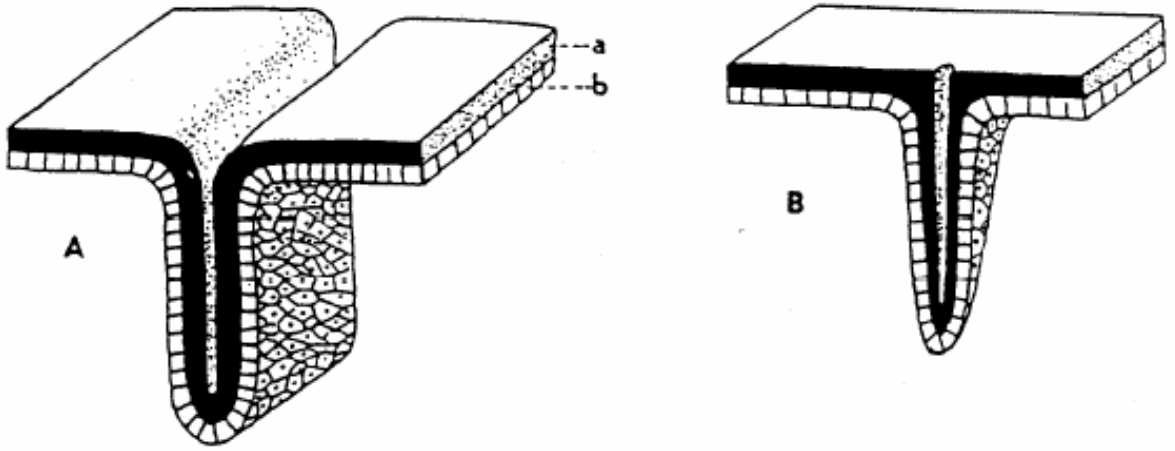
Tracheola

Fibrila

Mitochondrie

Jak předkové hmyzu opustili vodní prostředí, bylo pro ně nezbytné vyvinout prostředky pro pohyb na suchu. Investice do pohybového aparátu mohou být velmi velké. Letové svaly u některých druhů mohou představovat až 65% váhy těla. Svalové výkony hmyzu jsou udivující (skok, nosnost) takže by se mohlo zdát, že jsou jinak konstruovány. Nejsou, jsou v podstatě shodné. Relativní síly je dána allometrií. Snad jen počet svalů u některých druhů hmyzu převyšuje člověka.

Hmyz má dva hlavní typy svalů: viscerální a skeletální. Viscerální obklopují vnitřní orgány, ale nepřipojují se k tělní stěně. Skeletální jsou ukotveny do exoskeletu. Hmyz nemá hladkou svalovinu, a tak v obou případech jde o svalovinu příčně pruhovanou, která však může být z histologického hlediska dosti odlišně utvářena.



Endoskeletní útvary hmyzu

A - endoskeletní lišta, B - apodema; a = kutikula, b = epidermis

Tonofibrily skeletálních svalů

Musejí zespodu projít epidermis až ke kutikule.

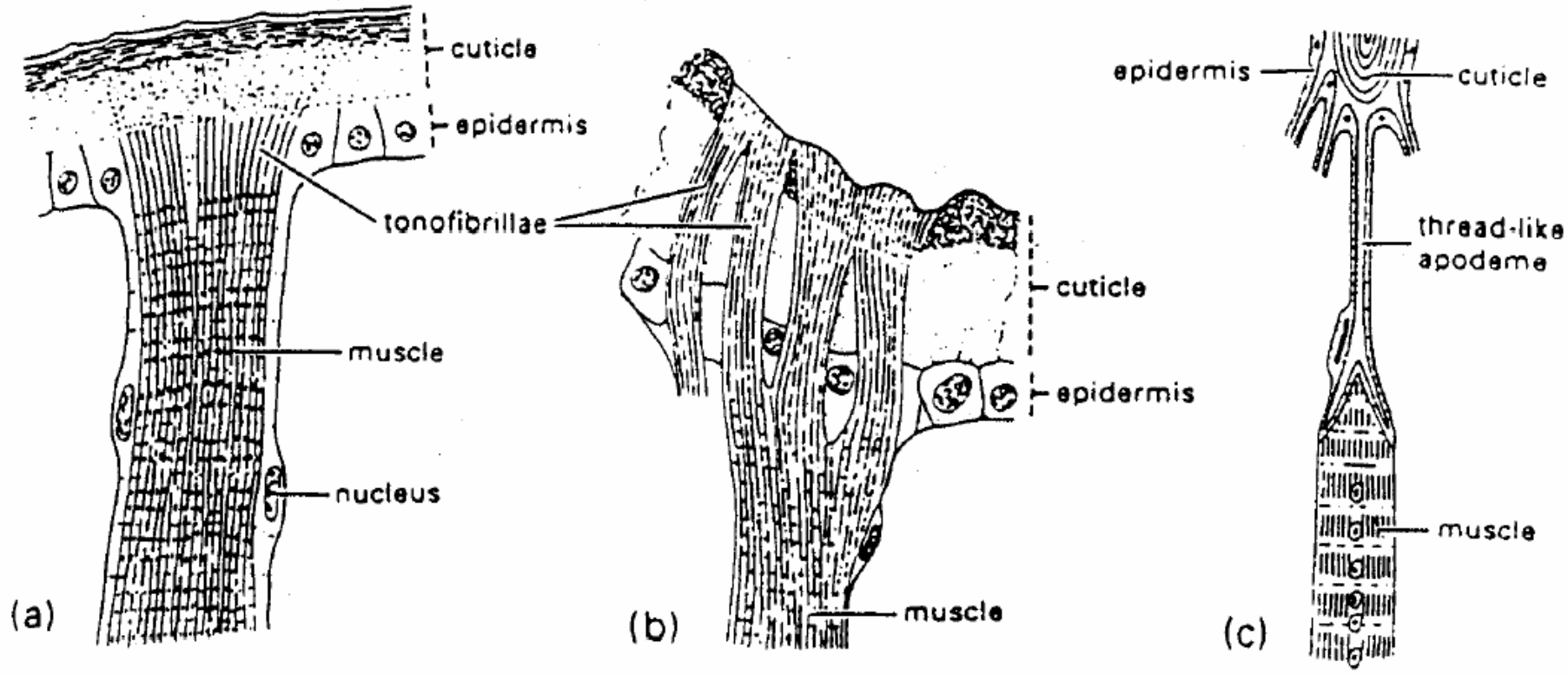


Fig. 3.2 Muscle attachments to body wall: (a) tonofibrillae traversing the epidermis from the muscle to the cuticle; (b) a muscle attachment in an adult beetle of *Chrysobothrus femorata* (Coleoptera: Buprestidae), (c) a multicellular apodeme with a muscle attached to one of its thread-like, cuticular 'tendons'. (After Snodgrass, 1935.)

Elasticita kutikuly

Kutikula bohatá na resilin je pružná a může fungovat jako akumulátor energie. Malý sval nemůže vyvinout takovou relativní rychlost jako sval velký a dosáhnout stejného zrychlení. Může ale energii uložit do napnuté kutikuly a pak vystřelit. Jak z praku, jak lusknutí prstů nebo šprtnutí prsty. Blecha startuje rychlostí 2000ms-2, což je zrychlení 200g. Jedině resilin ji může takto katapultovat. Podobně kovařík – prohnutím těla dosahuje zrychlení 400g.

Velká část energie, která byla nutná pro pohyb křídel shora dolů je uchována v napětí pružných stěn hrudníku a je znovu využita při pohybu křídla zdola nahoru.

Elasticita kutikuly

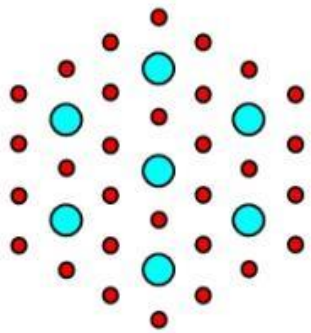
Kutikula bohatá na resilin je pružná a může fungovat jako akumulátor energie. Malý sval nemůže vyvinout takov Může ale energii uložit d o šprtnutí prsty. Blecha st e takto katapultovat. P

Velká část ener í pružných stěn hrudníku

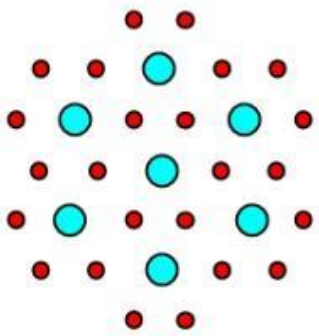
Svaly členovců

U hmyzu se dělí se na synchronní a asynchronní.

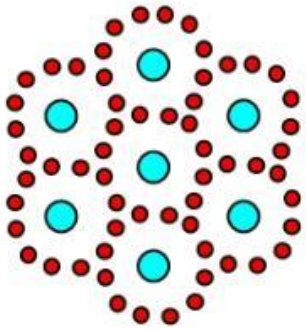
Synchronní: rychlá a pomalá svalová vlákna. Rychlá mají kratší sarkomery, více sarkoplazmatického retikula, a poměr aktinu a myosinu 3:1. Inervovány excitačními rychlými neurony, na synapsi vyléváno velké množství mediátoru. Pomalé 12:1 aktin/myosin. Málo sar. retikula. Vápník zůstává déle a mají pomalejší relaxaci. Často inervovány pomalými neurony.



Insect flight muscle (3:1)



Vertebrate skeletal muscle (2:1)

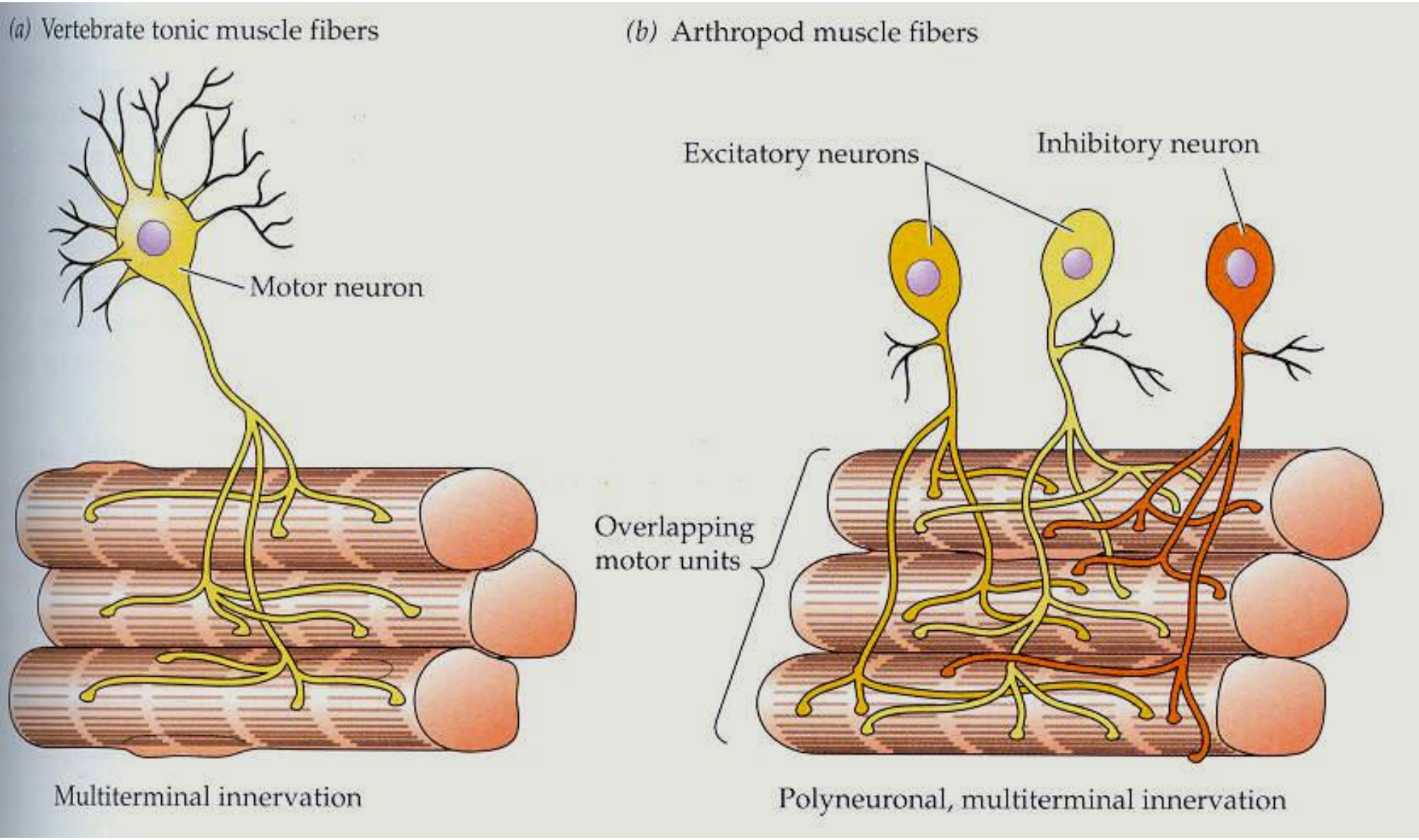


Insect leg/visceral muscle (12:1)

Actin (thin filament) : myosin (thick filament) ratios in insect muscle

Inervace -3 typy neuronů bezobratlých

Excitační: pomalé a rychlé, ale i Inhibiční



Mnohočetná inervace svalů členovců

Sval obratlovců je inervován mnoha neurony, každý axon jde ke malé skupině svalů. Korýši naopak málo neuronů, ale multiterminální inervace. Vedle toho jsou excitační (rychlé a pomalé) a inhibiční vlákna. Inhibiční u obratlovců nejsou.

Inhibice se u obratlovců odehrává na úrovni motoneuronů a ne na úrovni svalu. Celkově je axonů bezobratlých vedoucích od motoneuronů ke svalu málo – na rozdíl od obratlovců. Až axony se větví k mnoha svalovým vláknům. Sval se tak chová jako jednotka. Gradace stahu je proto dána balancováním mezi excitačními a inhibičními impulzy. Trojí inervací je umožněna široká škála odstupňování stahu.

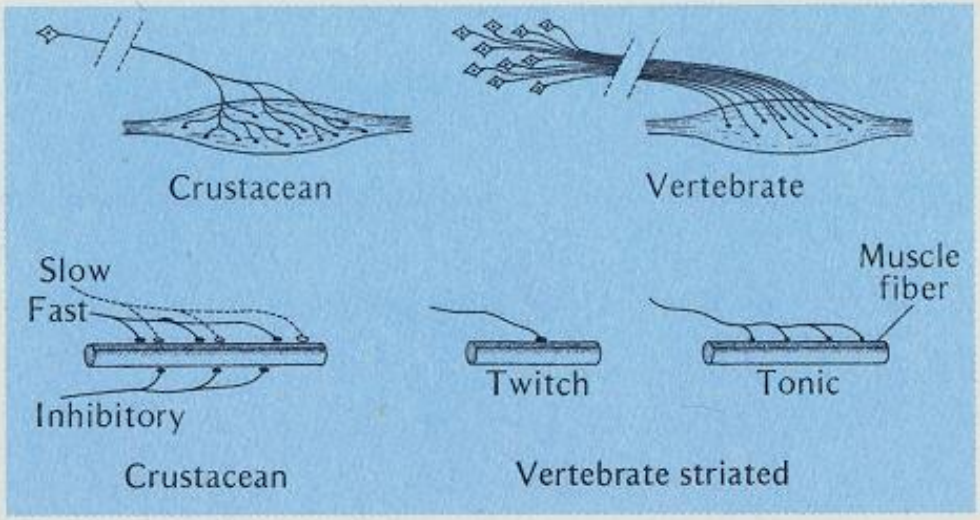
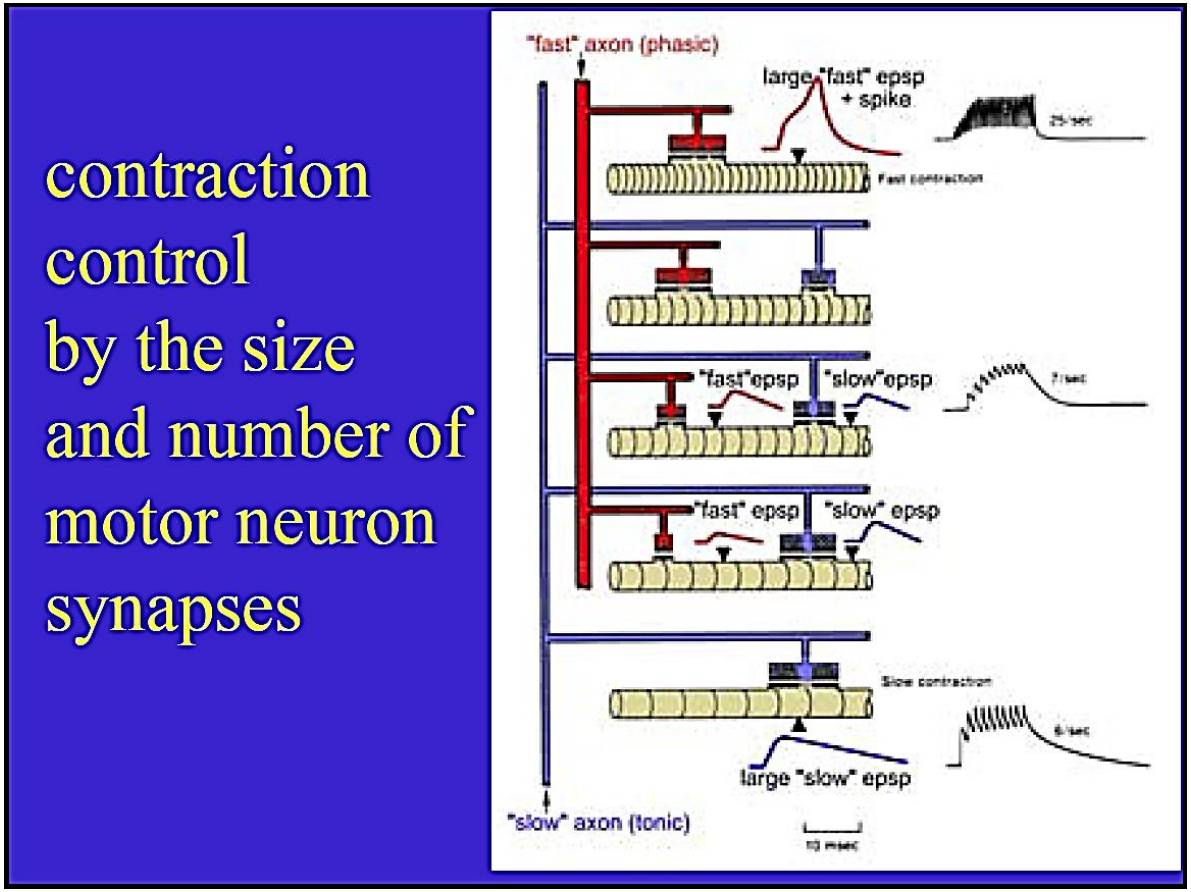


Figure 10.22 Top: a crustacean muscle is innervated from a few neurons, and the nerve fibers branch extensively and supply the entire muscle. Vertebrate muscle is innervated from a large number of neurons in the spinal cord, each one supplying a relatively small number of muscle fibers. Bottom: a crustacean muscle fiber supplied by three different nerve fibers, one for fast contraction, one for slow contraction, and one for inhibition.

Například sval ve stehně kobylky je inervován dvěma motorickými neurony, z nichž každý má 4.000-5.000 axonových terminál. Každá terminála má ještě 5-30 synaptických plošek, takže mezi svalem a nervem existuje asi 100.000 synaptických kontaktů. Hmyzí svalová membrána, v kontrastu se svalovou membránou obratlovců, nemá schopnost propagovat akční potenciály, a tak potřebuje pro aktivaci celého svalu synapsi na každých 20-80um.

Řízení kontrakce závisí na typu, počtu a velikosti synapsí



Transmittery a myotropní látky:

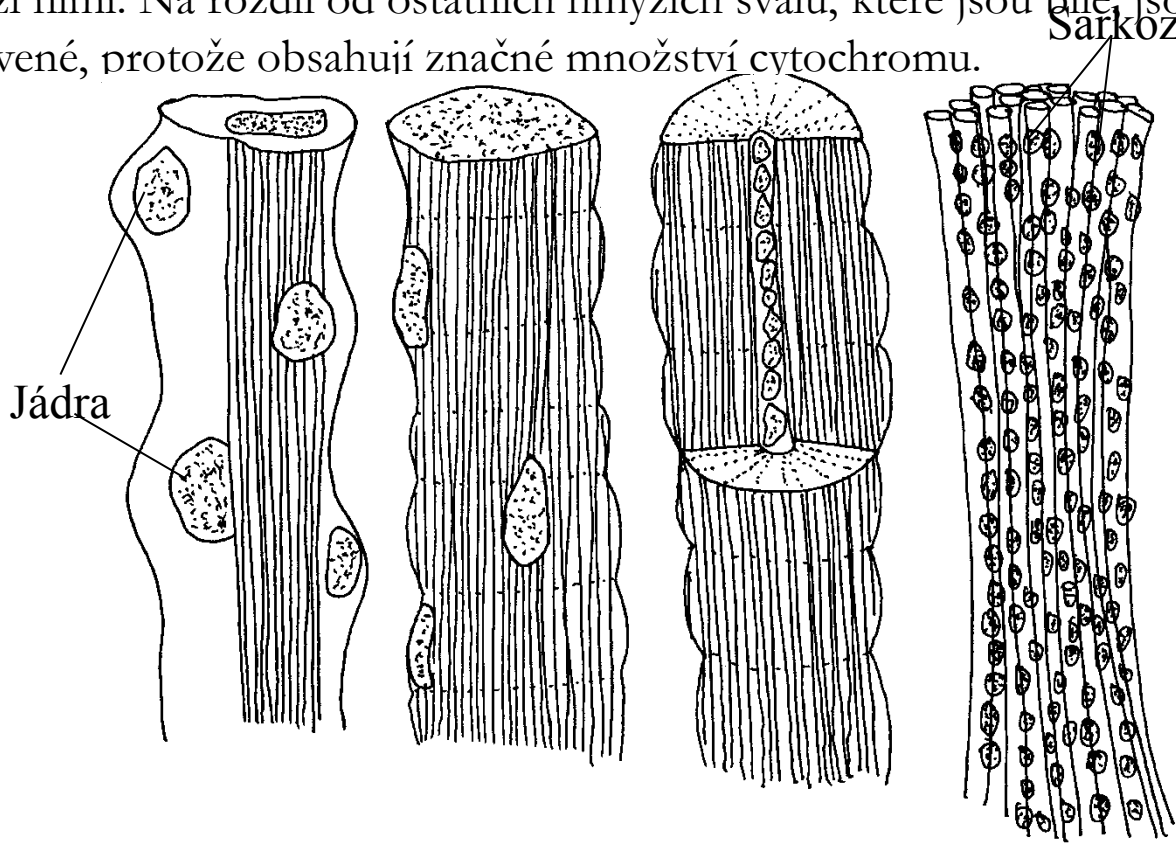
L-glutamát aktivační, GABA inhibiční.

Některé skeletální svaly mohou být inervovány neurony samostatného NS (DUM dorsal unpaired medial), které uvolňují **octopamin**, který je schopen modulovat účinky jiných mediátorů. U saranče zvyšuje výkon svalů po začátku letu a stimuluje **adipokinetický h**. , který také mobilizuje lipidy.

Myotropní peptidy: jak skeletální tak viscerální svaly mohou být modulovány myotropními neuropeptidy. **Proctolin**, **kardioakcelerační** peptid, **myokininy**, **tachykininy**.

Typy žíhané svaloviny.

1. svazky fibril s málo zřetelným žíháním obklopených cytoplasmou - vlákno osové 2. podobná svalovým vláknům obratlovců s velmi zřetelným žíháním a s rozptýlenými nebo periferně uloženými jádry - vlákno disperzní 3. mohou mít svalová vlákna tvar trubičky u nichž jádra tvoří axiální řetězec po délce vlákna jeho středem - trubicovitá svalová vlákna 4. zvláštní vláknitá (fibrilární) svalová vlákna, v létacích („nepřímých“, asynchronních) svalech Hymenopter a Dipter. Každé obrovské „vlákno“ tohoto typu je složeno ze svazku velmi hrubých fibril (nebo sarkostylů) o tloušťce 2.5-3μ s řadami velkých mitochondrií (nebo sarkozómů) ležícími mezi nimi. Na rozdíl od ostatních hmyzích svalů, které jsou bílé, jsou létací svaly nažloutlé nebo červené, protože obsahují značné množství cytochromu.

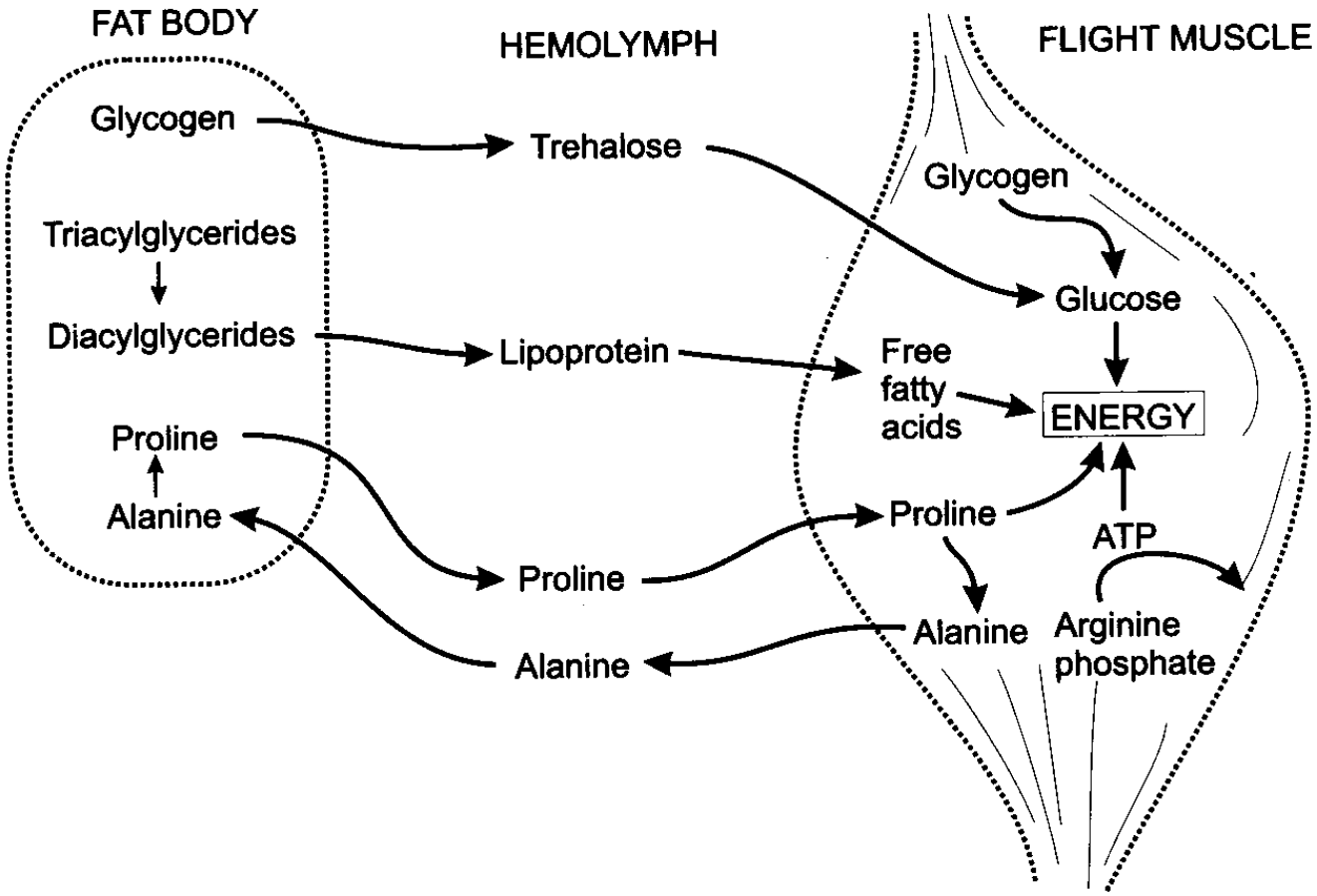


Typy lokomoce: Stání, chůze, lezení, let

Let se u živočichů vyvinul nezávisle alespoň 4x: u hmyzu, plazů, ptáků a savců. Zdvih a tah jsou dvě komponenty síly. Jedna drží ve vzduchu, druhá žene vpřed.

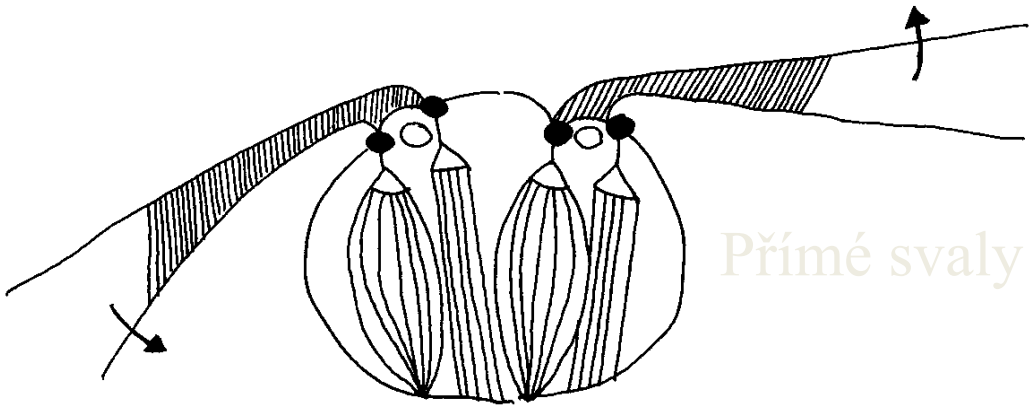
Letový metabolismus: mimořádné množství energie – Malé Reynoldsovo číslo malých organismů a neúčinnost konverze energie limitují výkon. Letové svaly musí být vysoce výkonné a přitom pracovat s vysokou frekvencí. To je také ve fyziologii rozpor – známe rychlé anaerobní, které ale nemohou pracovat stále a ne s vysokou frekvencí.
Možná řešení: Jeden faktor, který zvyšuje rychlost je teplota. Zvýšení tělesné teploty ze 30 na 40°C vede k 2,2x zvýšení syntézy ATP. Tomu odpovídá vyšší tělesná teplota ptáků než savců. Hmyz se musí pro let zahřát. Také rychleji pracují Ca pumpy, které jsou nutné pro Ca pulzy. Ptáci a hmyz mají až 2x větší vnitřní plochu mitochondrií než savci. Tak mitochondrie konzumují místo 4-5 mlO_2/cm^3min 7-10 mlO_2/cm^3min.

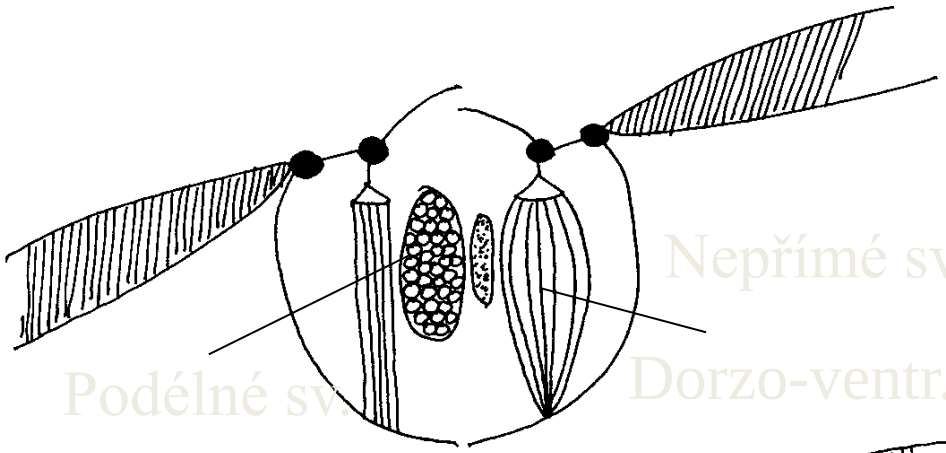
Hmyzí svaly pracují kompletně aerobně, avšak jen 10% chemické energie je konvertováno na mechanickou, zbytek uniká jako teplo. Zásoby energie z různých zdrojů: nejlépe, uvnitř svalu samotného. ATP uvnitř svalu stačí na pár sekund letu. Arginin fosfát. Také malá množství prolinu, glykogenu, triacylglycerolu. Potom čerpají z hemolymfy, trehalóza ve vysoké koncentraci pro ranou fázi letu. Také diacylglycerol a prolin v hemolymfě. Jsou mobilizovány z tukového tělesa.

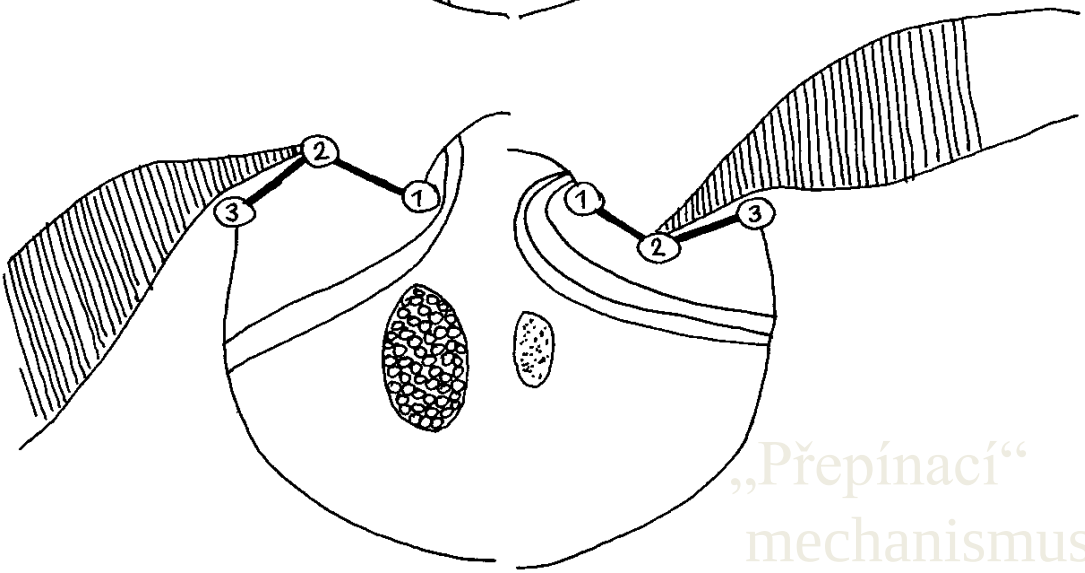


Nepřímá inervace u asynchronních letových svalů

Během letu švába, vážek, motýlů a pod. je frekvence pohybů křídel stejná jako frekvence změn elektrického potenciálu. Každá kontrakce svalů při pohybu křídel je tedy vybavována nervovým vzruchem. Synchronní svaly se mohou stahovat do 100Hz. U jiných druhů hmyzu (Diptera, Hymentoptera) mají však svalové kontrakce mnohem vyšší frekvenci (100-200Hz) než jakou mají změny elektrického potenciálu. Mají tzv asynchronní svaly. ¾ známých druhů hmyzu je používá pro let. Předpokládá se, že nervové vzruchy o poměrně nízké frekvenci přicházejí prostřednictvím nervů ke svalovým vláknům, mají v tomto případě za úkol pouze uvést létací svaly (fibrilární svaly) do aktivního stavu. V tomto stavu jsou pak fibrilární svalová vlákna schopna velmi rychlých oscilačních kontrakcí. Zvláštním mechanismem je umožněno náhlé uvolnění kontrahovaného svalu, což má za následek okamžitý přechod do stavu klidu a relaxaci. V témže okamžiku se však natahuje jiný, antagonistický sval, a to zpětně vyvolá novou kontrakci uvolněného svalu atd.
Frekvence úderů křídel mnoha druhů hmyzu dosahuje hodnot stovek maximálně až tisíc Hz (*Bombus* 100-200, *Apis* 250, *Culex* 300, *Musca* 150-220, D*rosophila* potřebuje k vzletu 240 úderů za sekundu).
Calliphora odpovídá frekvenci křídel 120Hz pouze nízká frekvence vzruchů kolem 3Hz.
Vypreparovaný létací sval fibrilárního typu se za izotonických podmínek chová jako každý jiný příčně pruhovaný sval, t.j. reaguje na jednotlivé podněty izometrickou kontrakcí, která je delší než doba úderu křídel. Při zvyšování frekvence podnětů pak dochází již poměrně brzy k hladkému tetanu (u *Bombus* 40-60Hz).







Asynchronní svaly šetří prostor svalu, protože mají menší sarkoplasmatické retikulum. Např. u zvuk produkujících synchronních svalů cikády zabírá SR 34%, u asynchronních pouze 4%.
Prostor v buňkách dále šetří fakt, že není potřeba tolika mitochondrií, které by zásobovaly energií pumpy recyklující Ca zpět do retikula. Tím se do svalových vláken vejde větší počet myofibril. Tím je celý proces letu efektivnější.

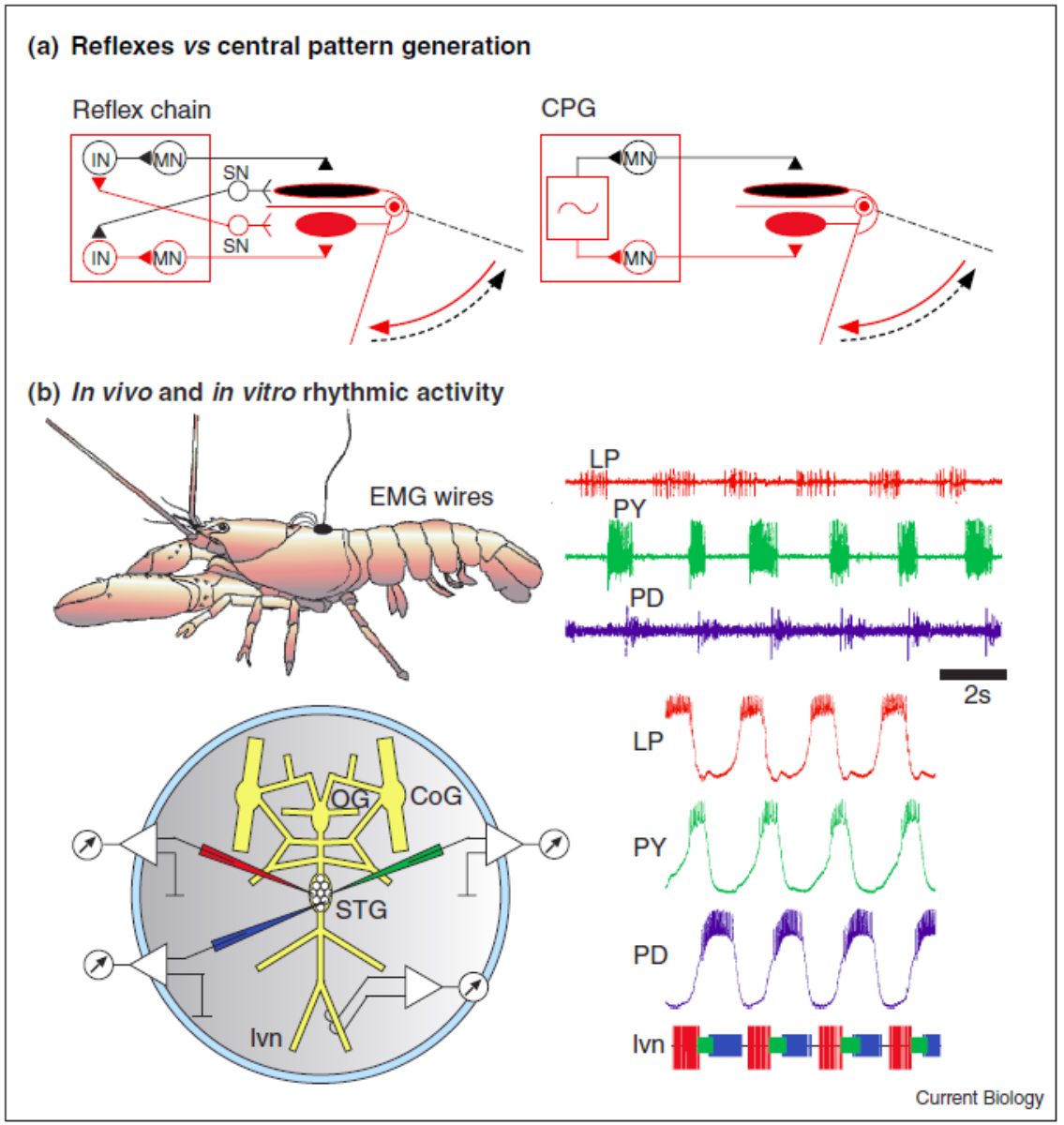
U vyvinutějších skupin hmyzu jsou silové svaly odděleny od těch, které jemně regulují parametry pohybu křídel a letu, U *Calliphora* existuje mimo letový motor ještě 17 párů svalů, které mohou ovlivňovat amplitudu, frekvenci a úhel záběru křídel.

Walking

Central Pattern Generation

Hypotéza centrálního generátoru vs. reflexní řetězec reakcí.

Central pattern generators. **(a)** Early work suggested two hypotheses for the generation of rhythmic and alternating movements. In the reflex chain model (left) sensory neurons innervating a muscle fire and excite interneurons that activate motor neurons to the antagonist muscle. Right, in a central pattern generator (CPG) model a central circuit generates rhythmic patterns of activity in the motor neurons to antagonist muscles. **(b)** Fictive motor patterns resemble those recorded *in vivo*. Top left, picture of a lobster with electromyographic recording (EMG) wires implanted to measure stomach motor patterns in the behaving animal. Top right, EMG recordings showing that triphasic motor pattern generated by the LP, PY, and PD neurons. Modified from [34]. Bottom left, *in vitro* preparation, showing the dissected stomatogastric nervous system in a saline-filled dish with extracellular recording electrodes on the motor nerves and intracellular recordings from the somata of the stomatogastric ganglion motor neurons. Bottom right, unpublished recordings by V. Thirumalai made *in vitro* from the stomatogastric ganglion of the lobster, *Homarus americanus*. The top three traces are simultaneous intracellular recordings from the somata of the LP, PY, and PD neurons, and the bottom trace is an extracellular recording from the motor nerve that carries the axons of these neurons. Note the similarity of the *in vivo* recordings and the fictive motor patterns produced *in vitro* in the absence of sensory inputs. STG, stomatogastric ganglion; OG, esophageal ganglion; CoG, commissural ganglion; lvn, lateral ventricular nerve.



Generátory rytmu
Biologické oscilátory

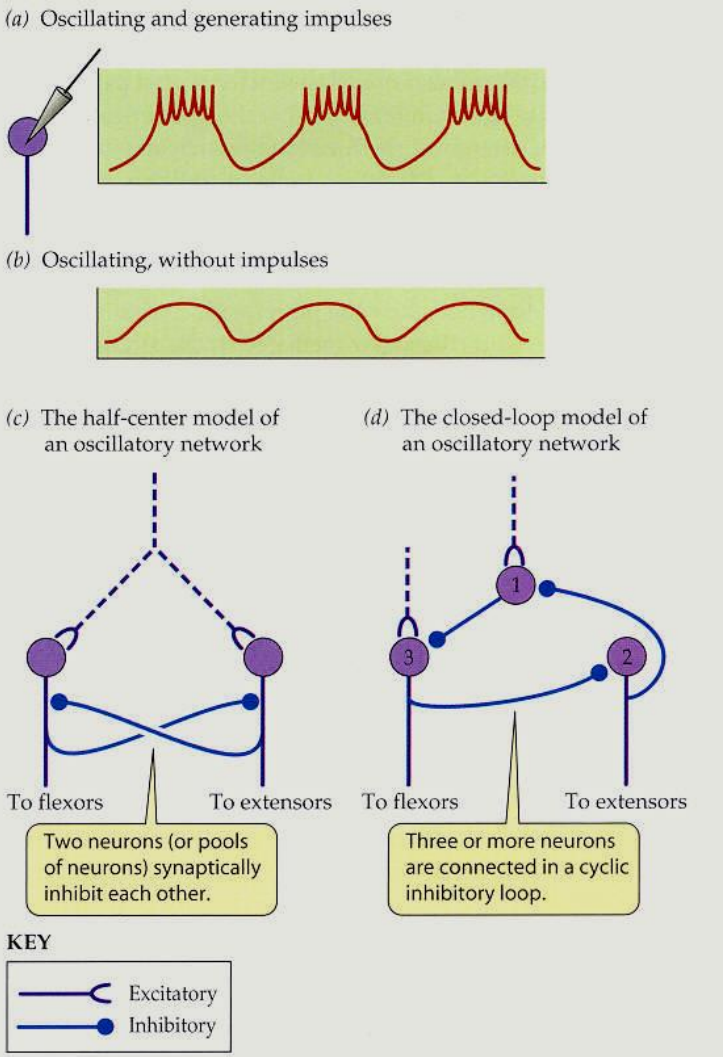
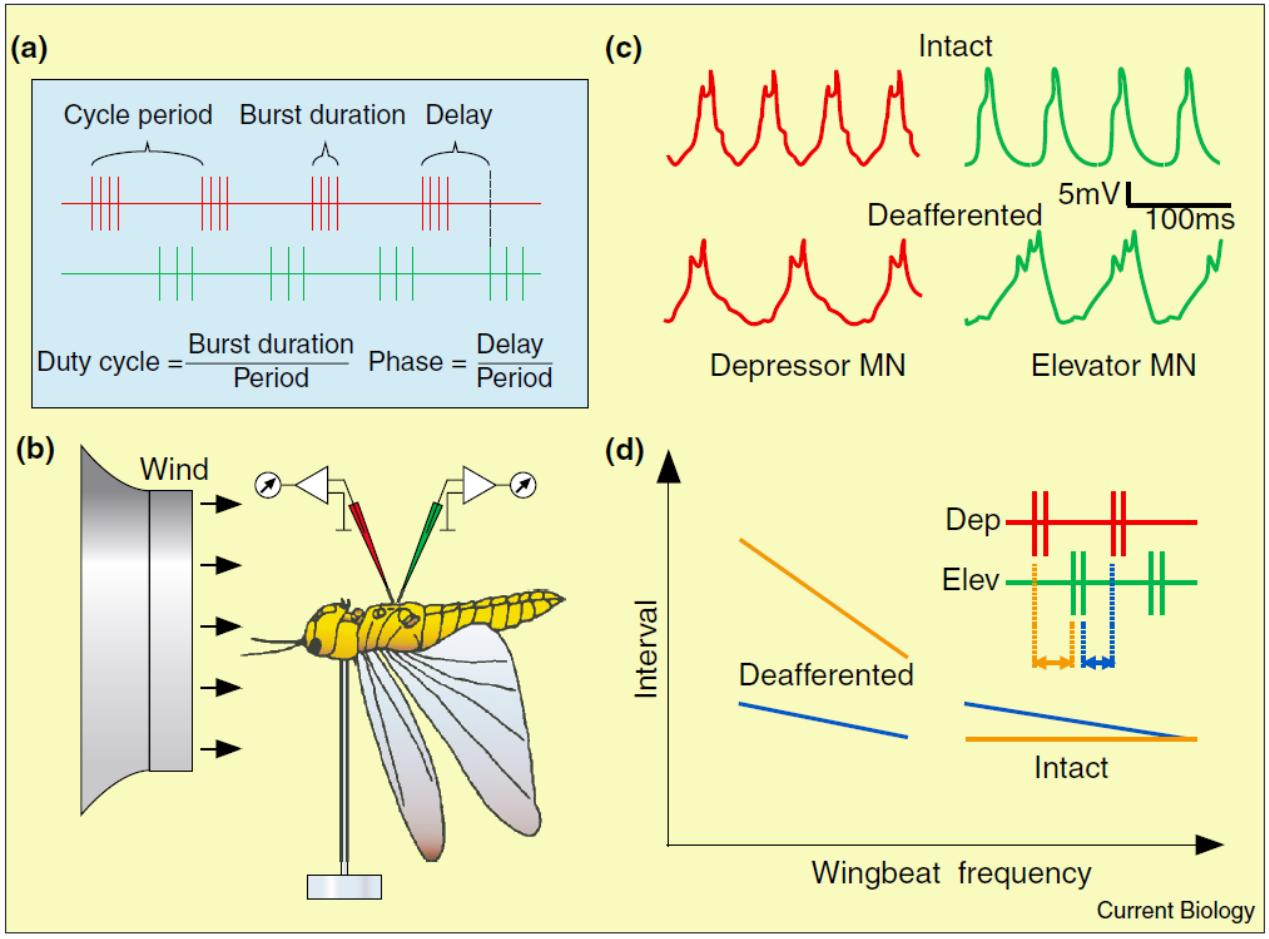


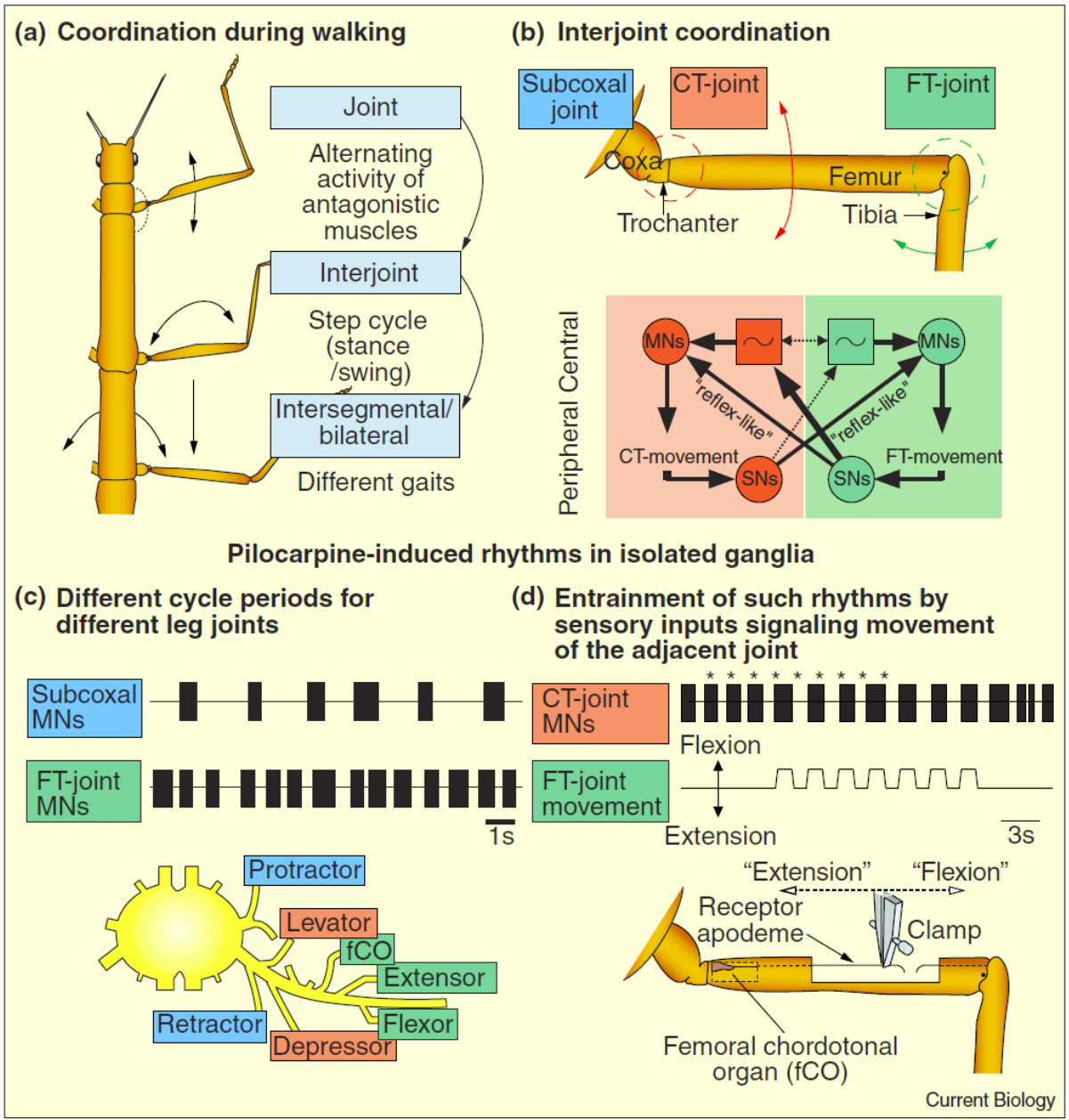
Figure 18.9 Models of oscillators underlying central pattern generators *(a)* An oscillator neuron generating bursts of impulses (e.g., in *Aplysia*). *(b)* A neuron with membrane-potential oscillation but without impulses (e.g., a neuron controlling pumping of the crustacean scaphognathite, or gill bailer). *(c)* A network oscillator composed of reciprocal inhibitory half-centers. *(d)* A network oscillator composed of closed-loop cyclic inhibition. All three cells may be spontaneously active or may receive unpatterned excitatory input (dashed lines). If cell 1 is active first, its activity inhibits cell 3, but this inhibition prevents cell 3 from inhibiting cell 2. Cell 2 can now be active, inhibiting cell 1 and thus releasing cell 3 from inhibition. Cell 3 can then be active, inhibiting cell 2 and releasing cell 1 from inhibition, and so forth.

Smyslové vstupy z periferie mění vlastnosti centrálně generované sekvence.
Elevace střídá depresi, zpomalí se po přetětí aferentace (vzestupného vlákna).



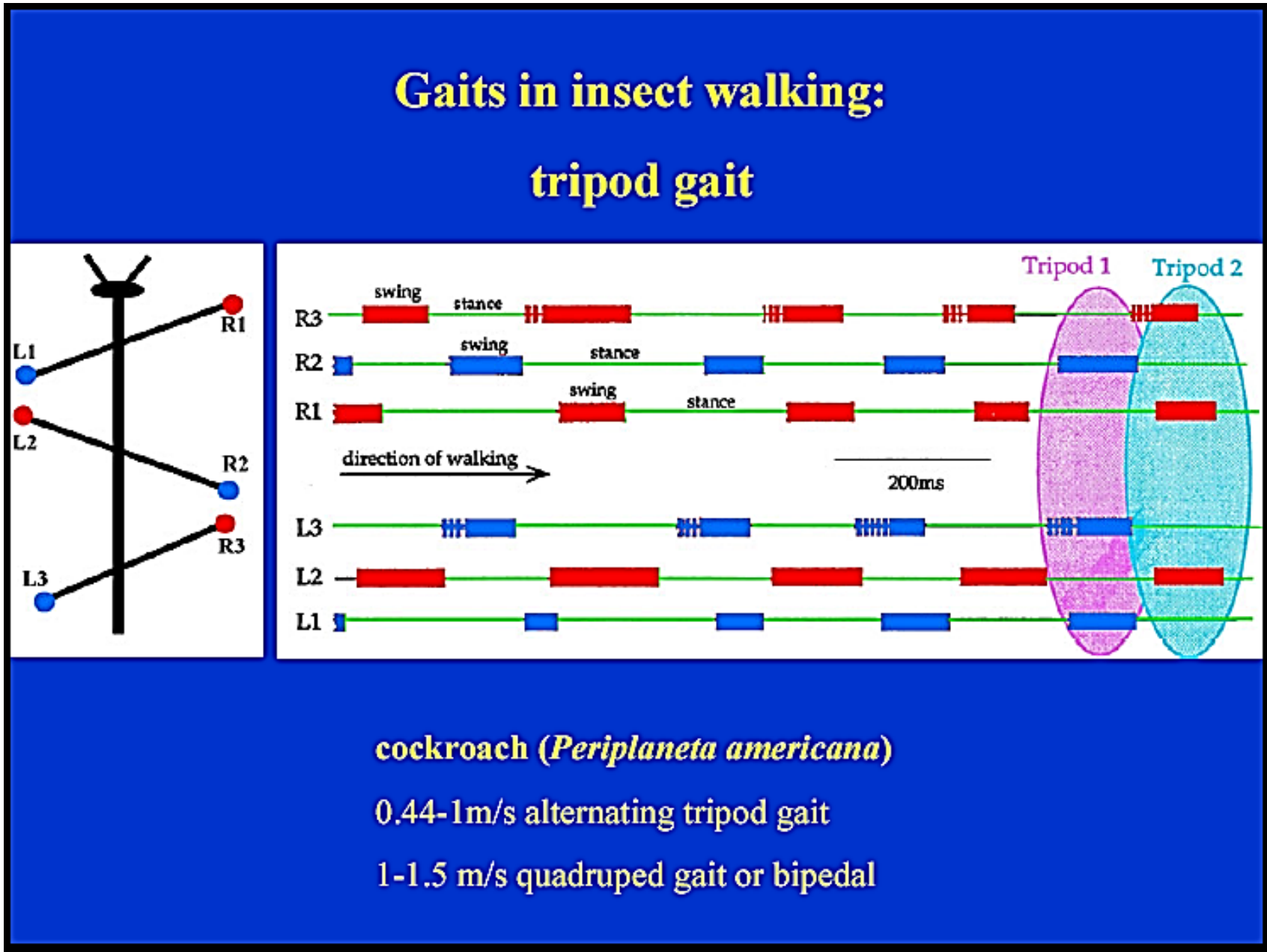
Sensory input can alter the properties of a centrally generated motor pattern. **(a)** Measures used to quantify rhythmic motor patterns include the cycle period, burst duration, duty cycle, and phase of firing of an individual element, as illustrated and defined here. **(b)** Preparation used to study insect flight. A locust is attached to a stick and placed in a wind tunnel while intracellular recordings are made from the thoracic ganglia. **(c)** Recordings from the depressor motor neuron (red) and elevator motor neuron (green) in the intact (top) and deafferented (bottom) showing the frequency drops after deafferentation. **(d)** Plots of the interval between onset of depressor and elevator bursts as a function of wingbeat frequency for both the intact and deafferented preparations. (b–d) modified from [17,139].

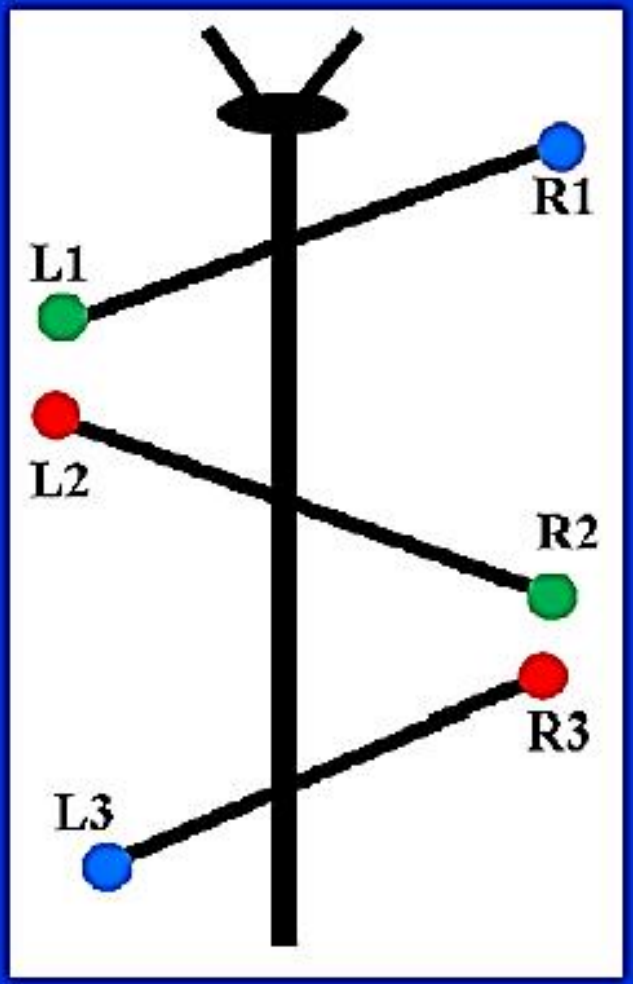
Několikaúrovňové řízení: antagonisté jednoho kloubu, jedné nohy, všech nohou.



Stick insect walking: coordination and sensory input. **(a)** The control of movement occurs at numerous levels: the control of antagonistic muscles of a single joint, the coordinate regulation of multiple joints in a single step, and control of many legs to produce different gaits. **(b)** Interjoint coordination. The activity of motor neurons controlling two adjacent leg joints in the middle leg is coordinated by multiple interactions between sensory feedback, central rhythm generating networks, and reflex-like pathways. Modified from [113] and an unpublished figure from A. Büschges. **(c)** Pharmacologically induced rhythmicity in the isolated mesothoracic ganglion reveals a widely independent pattern generation for individual leg joints. Different motor neuron pools can readily be recorded from separate peripheral nerves. Modified from [115,117]. **(d)** Pilocarpine-induced rhythmic activity of motor neurons of one leg joint can be entrained by sensory feedback from adjacent joints. The receptor apodeme of the femoral chordotonal organ is moved to mimic flexion and extension of the femur-tibia joint. The ganglion is denervated except for the nerve carrying fCO afferents. Modified from [118].

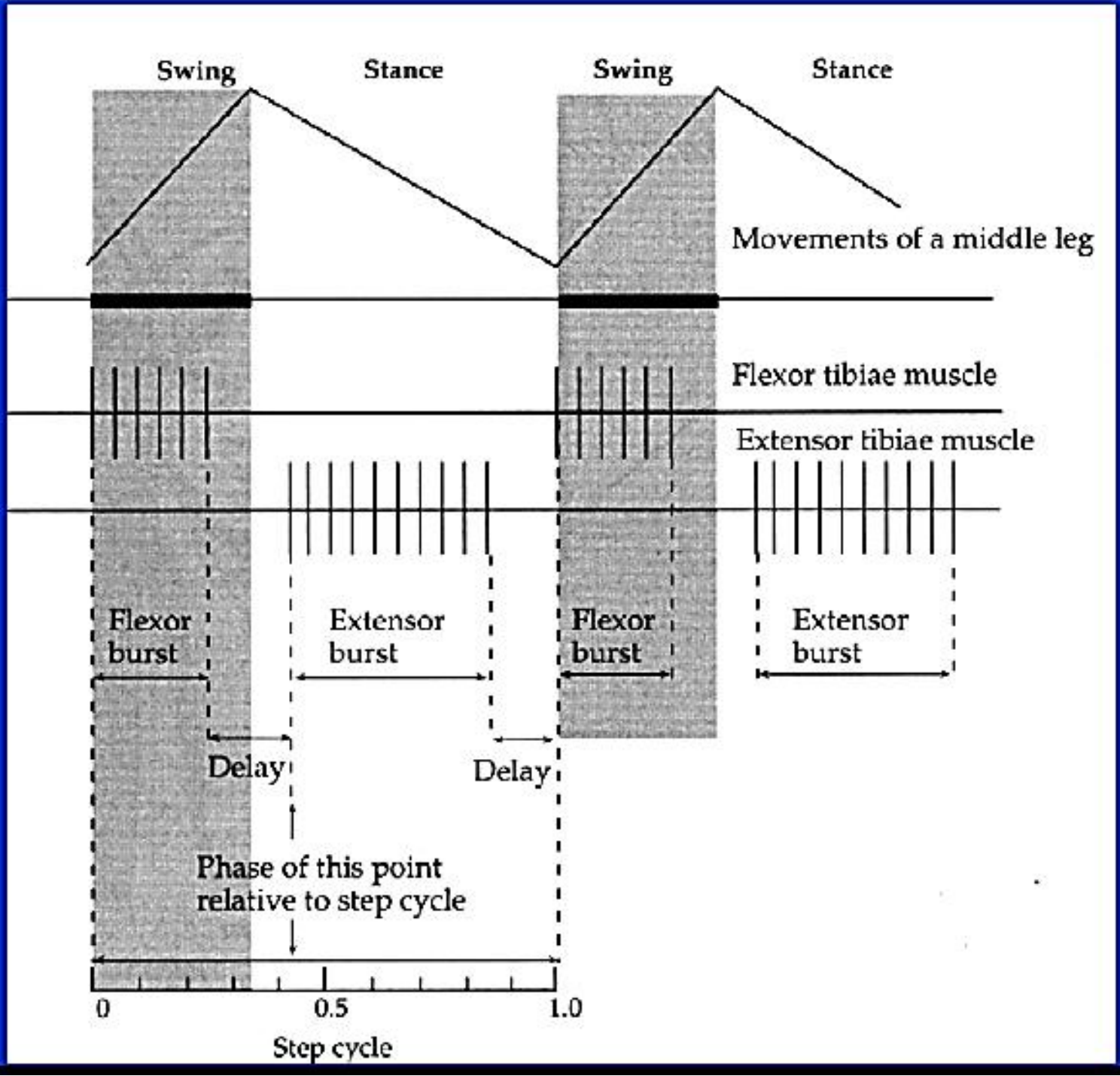
Šváb: Alternující tripodní krok pro pomalou chůzi.





adult stick insects use tetrapod gait

(like “walk”, tripod gait like “trot”)


Swing
Stance
Swing
Stance
Movements of a middle leg
Flexor tibiae muscle
Extensor tibiae muscle
Flexor burst
Extensor burst
Flexor burst
Extensor burst
Delay
Delay
Phase of this point relative to step cycle
0
0.5
1.0
Step cycle

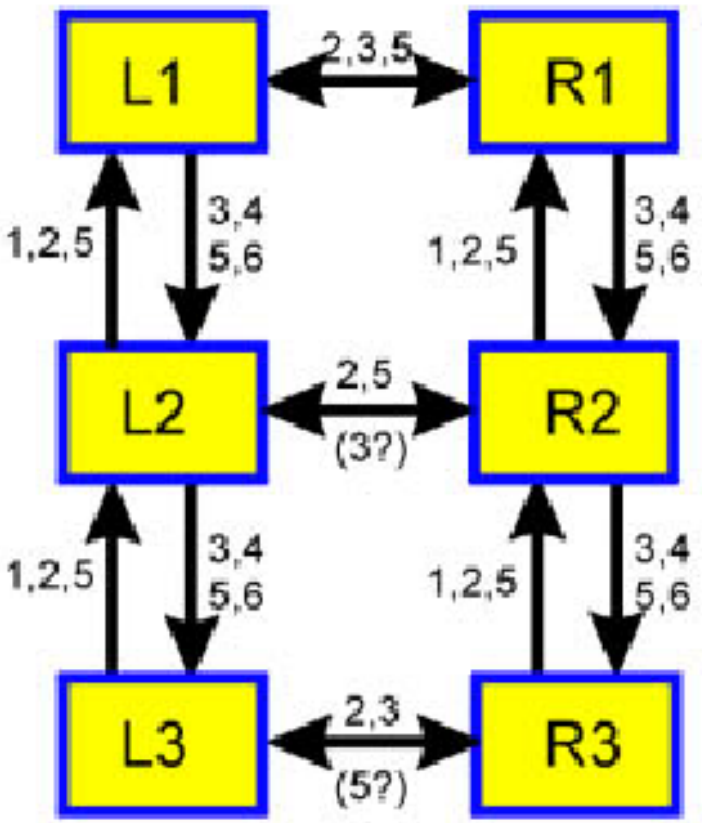
Pattern generators in walking

alternative hypotheses:

one central pattern generator for all legs?

one central pattern generator for each leg?

Coordination between legs in the stick insect



1. swing phase inhibits swing (anterior)
2. start of stance excites start of swing (anterior, lateral)
3. caudal positions excite start of swing (posterior, lateral)
4. targeting (tarsi go to last position of anterior tarsi, lateral)

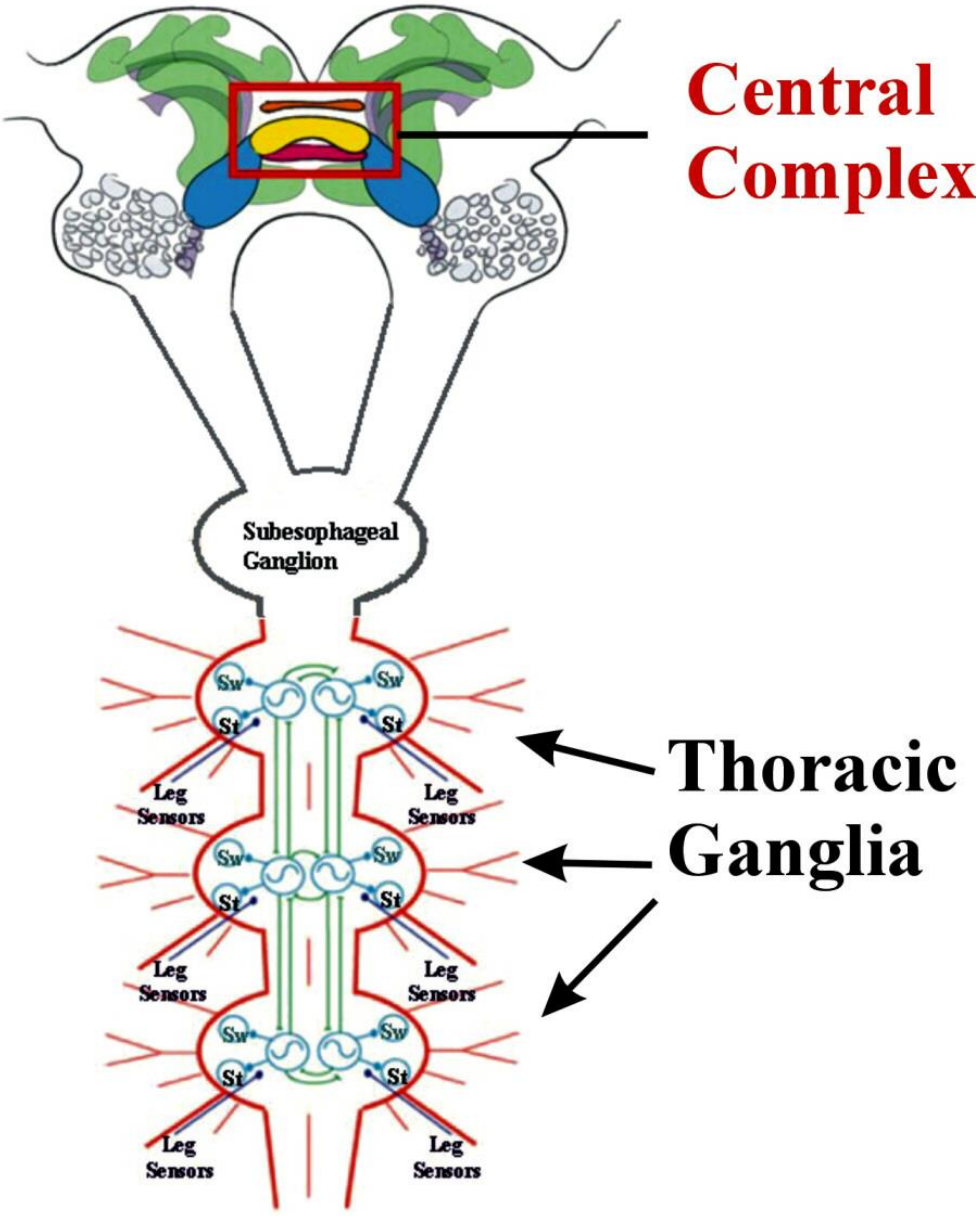
5a. increased resistance increases force (coactivation; all directions)

5b. increased load prolongs stance (all directions)

6. do not step on your own toes

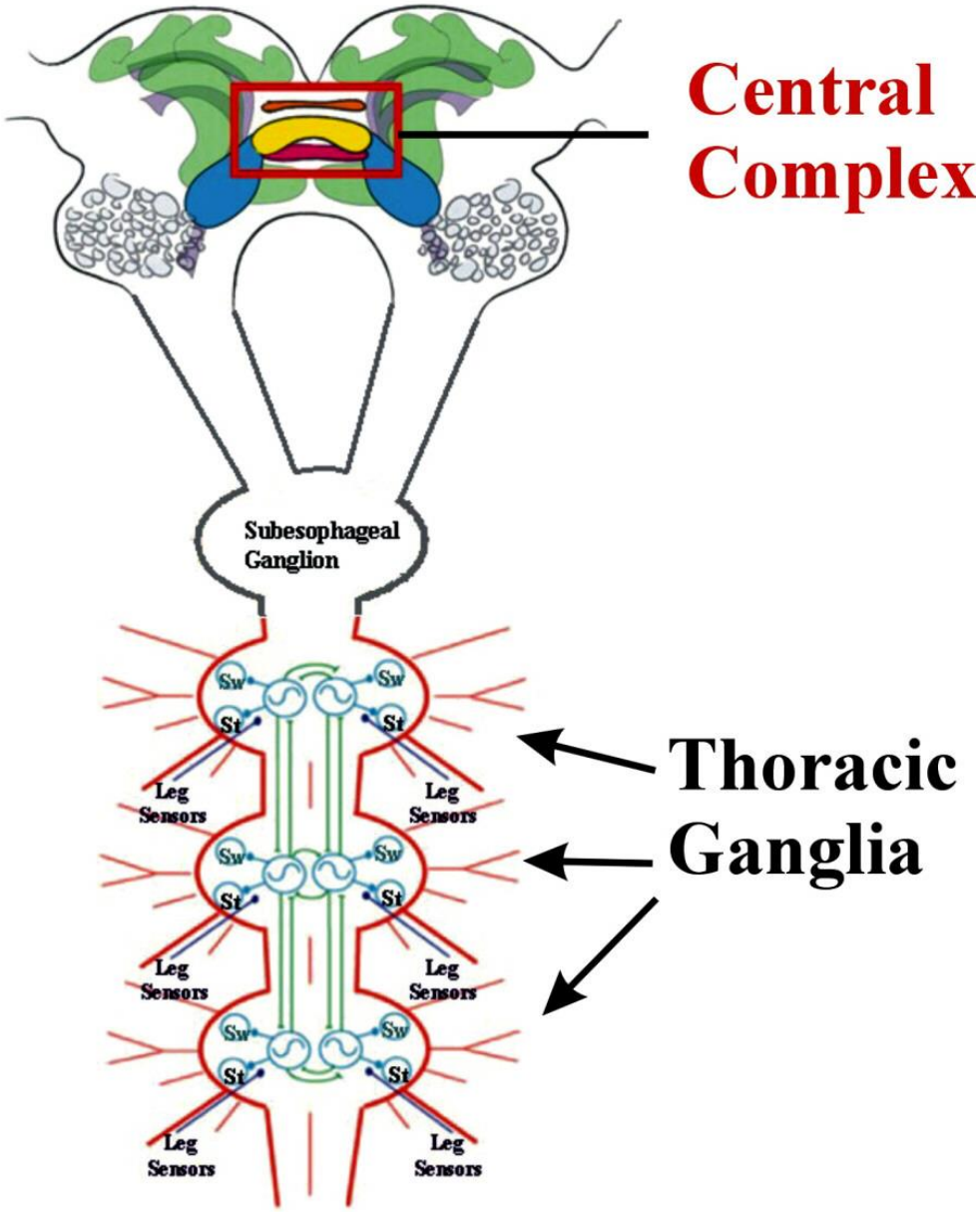
"The temporal sequence of the movements of all legs can be explained by the actions of a distributed command structure consisting of six more or less independent walking-pattern generators and at least three different kinds of coordinating pathways between them. " (Bassler, Buschges 1998)

The image that arises from the observations that are described above is one that includes complex interactions of neural circuits that reside in different regions of the insect CNS. Local reflexes and CPGs interact in thoracic ganglia to generate basic leg movements. Reflexes also account for changes in strength of motor activity at appropriate times, such as when walking up or down inclines or after postural adjustments to rear up in preparation for climbing over blocks. When the insect approaches an object that is too large to be negotiated with simple reflex adjustments, sensors on the head evaluate it and the resulting information is integrated within brain circuits such as those that reside in the CC. Here appropriate commands are formulated that descend to the thoracic ganglia where they can redirect leg movement by altering the strength of competing

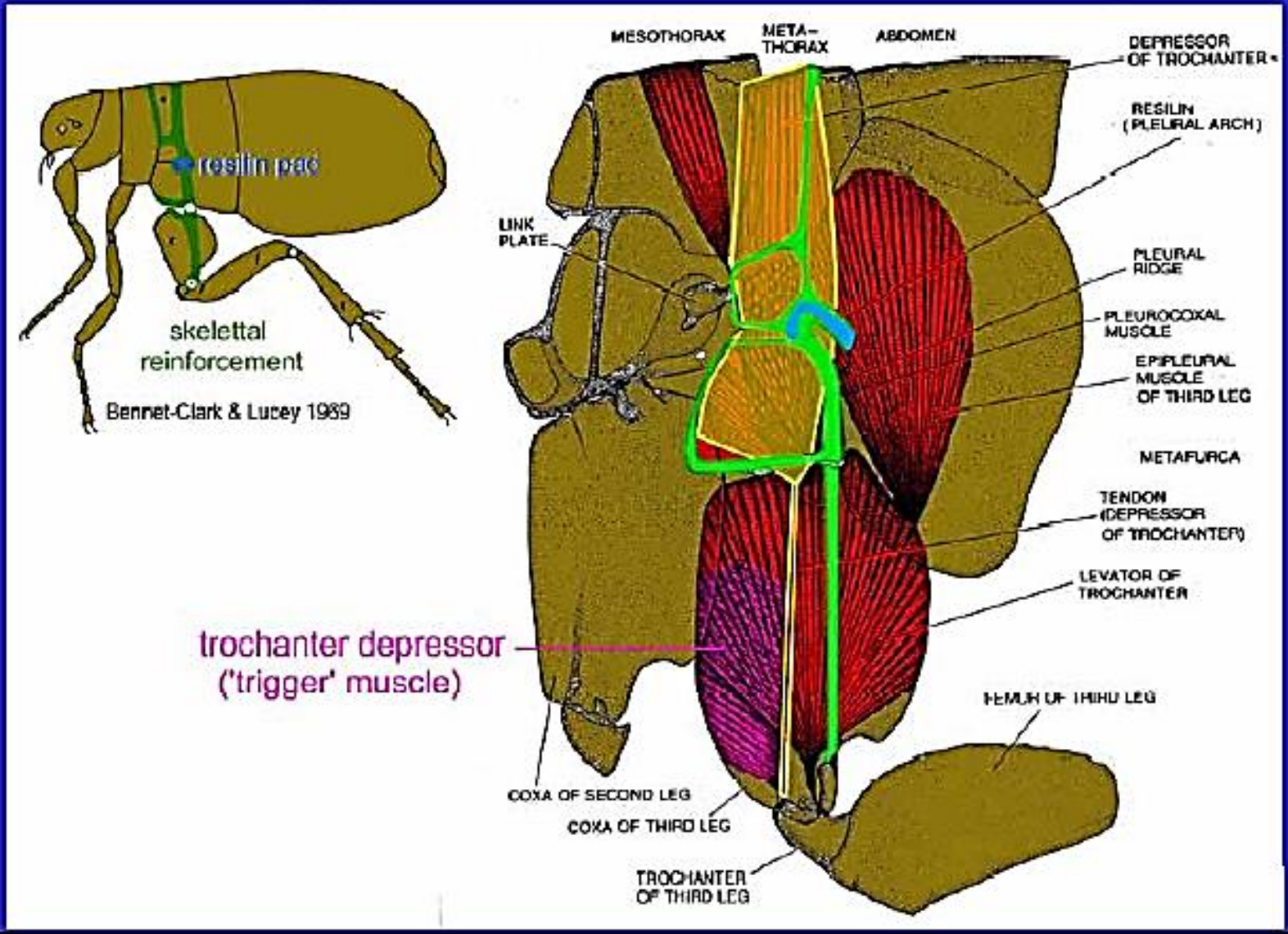


Mozek nadřazený hrudním gangliím.
Ta zase koordinují pohyby nohou a křídel.

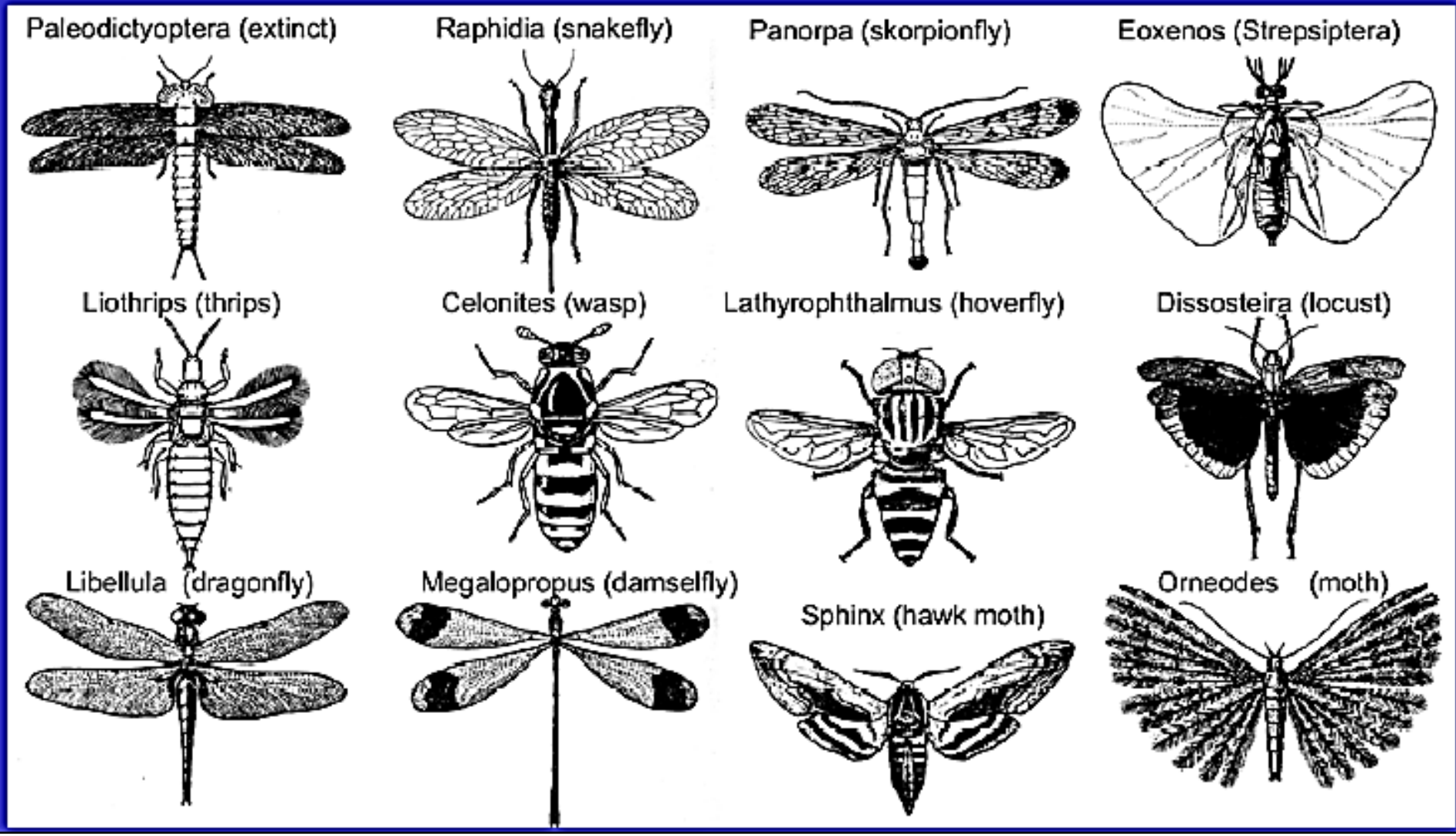
Reflexní pohyby, ale odlišné podle okolností (a zkušenosti).



Muscles contract before the jump. Energy is stored elastically



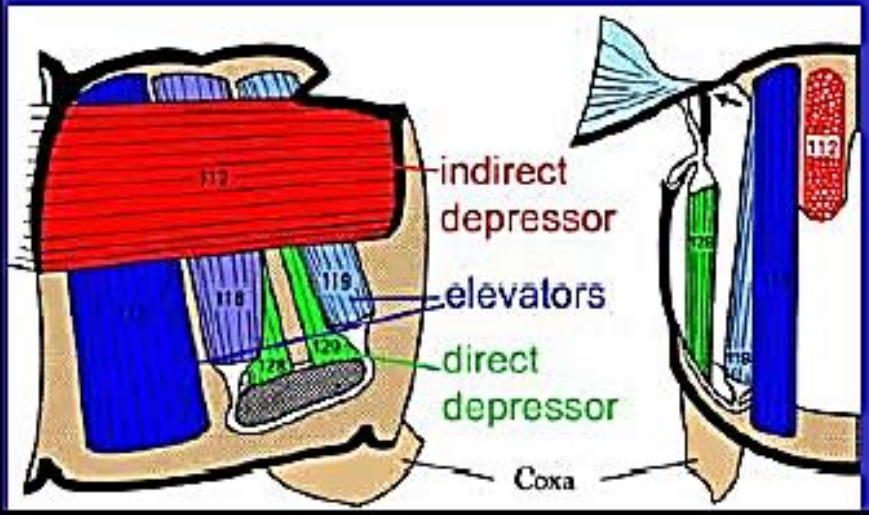
Most pterygote insects have 4 wings. Wings can have different shapes.

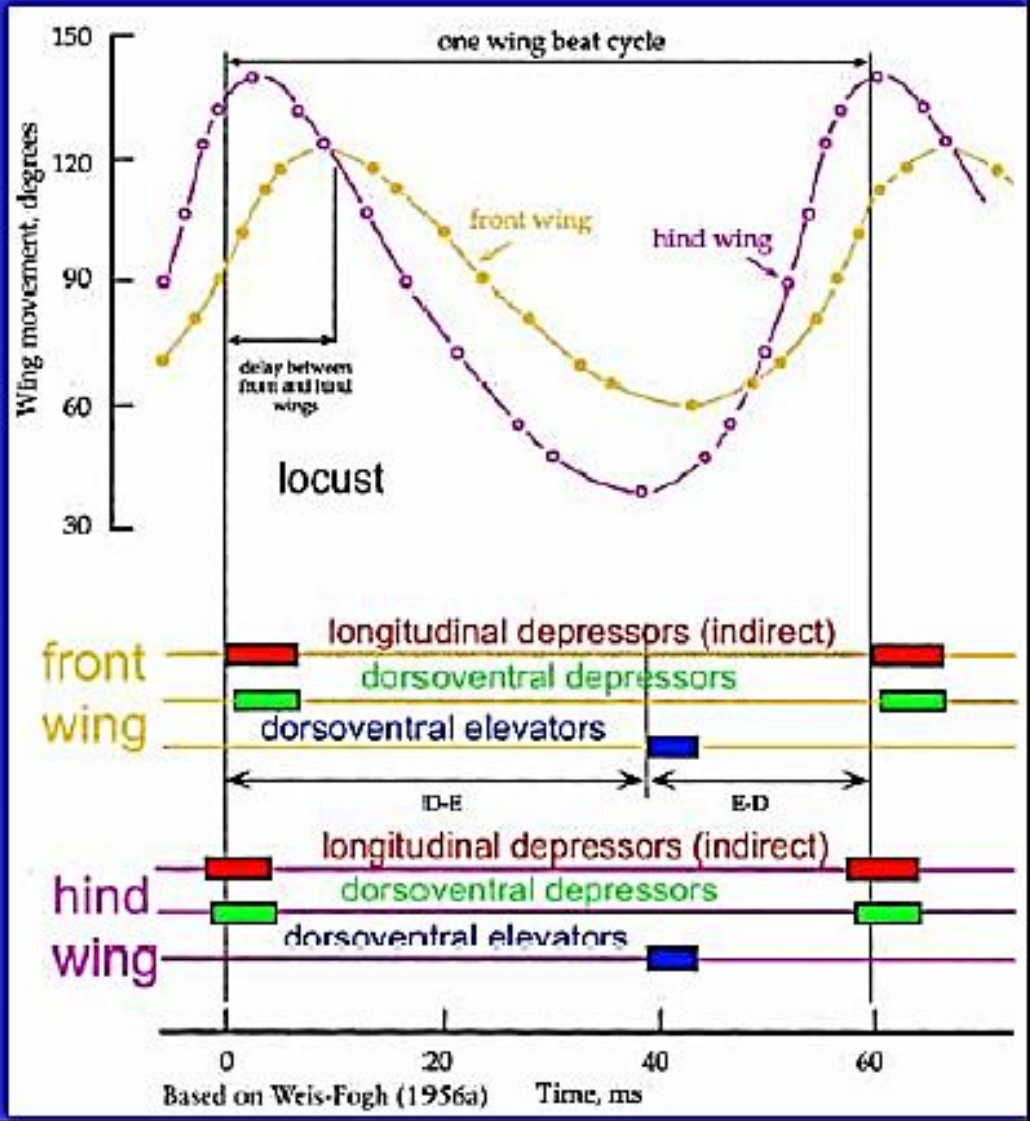


In basal insect taxa, fore and hind wings are similar

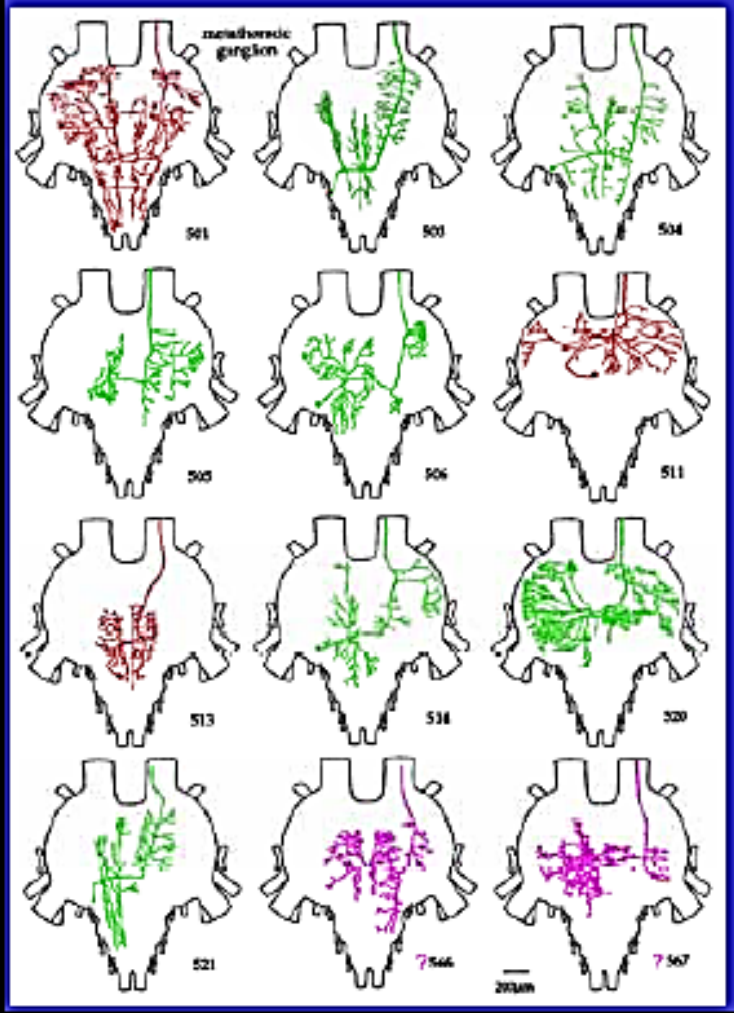
The evolutionary trend is towards different fore and hind wings and towards functional two-winged-ness

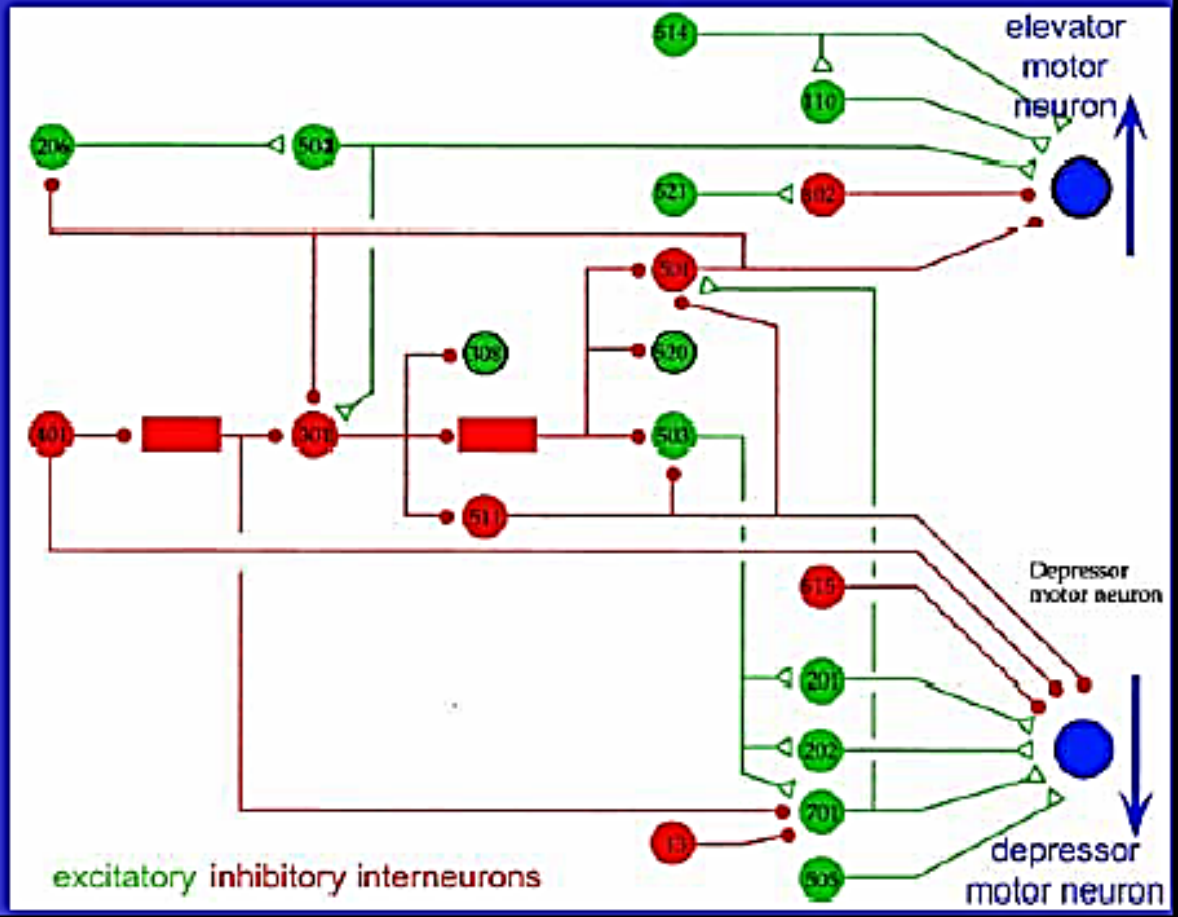
Fore wings and hind wings may be phase-shifted and may differ in stroke amplitude





The flight oscillator comprises feedback loops and many inhibitory interneurons





that can generate the sequential, patt
rons to antagonistic muscles that unc
out requiring sensory feedback to tri
in central control of locust flight, the
levator and depressor mo
an intrinsic central patter
from a chained reflex (Fi

How would one deter
trol or central control is
motor activity underlyin
swer is to remove the rel
termed *deafferentation* (*a*
the locust, most if not all
moved by cutting of the

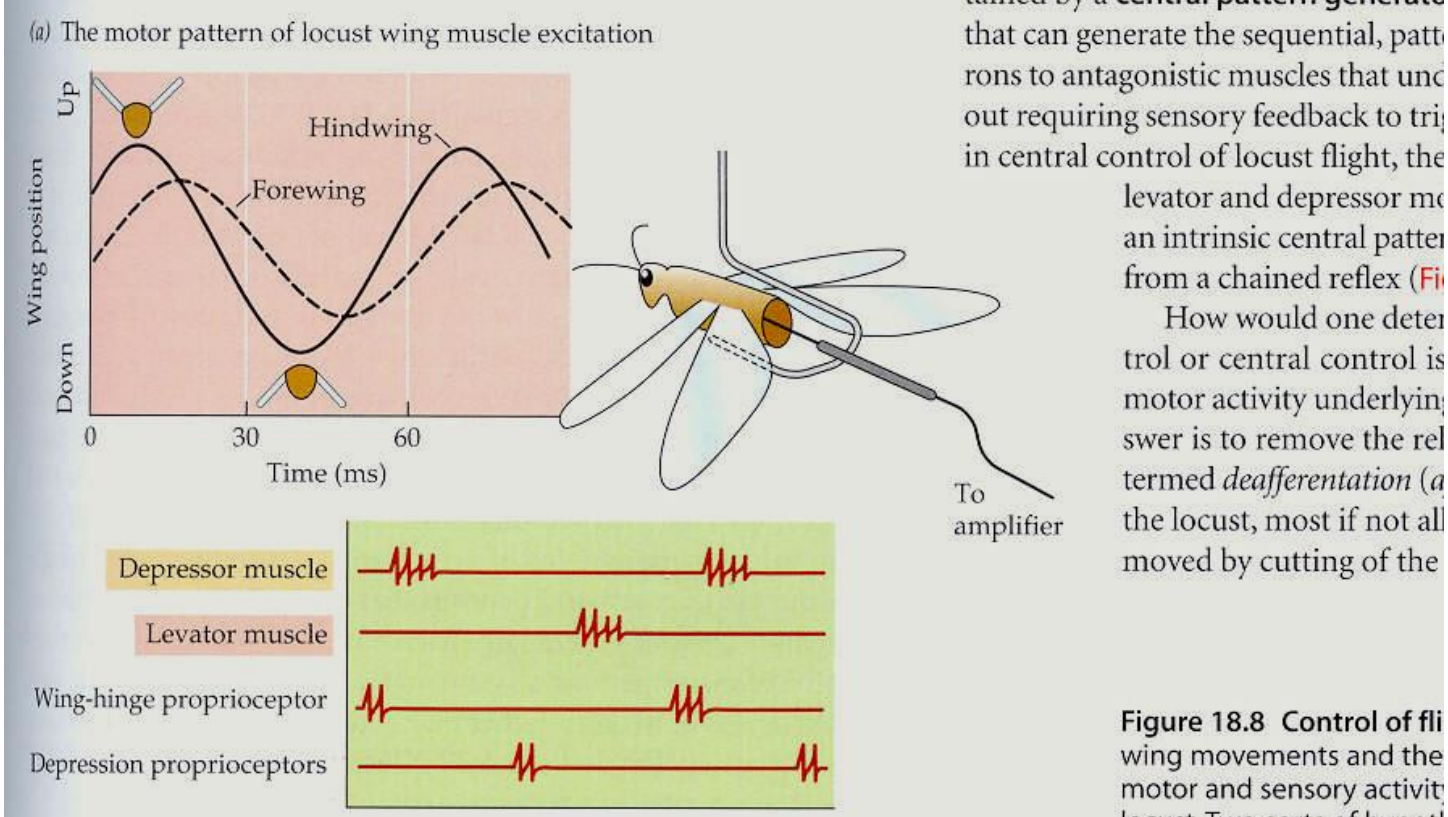
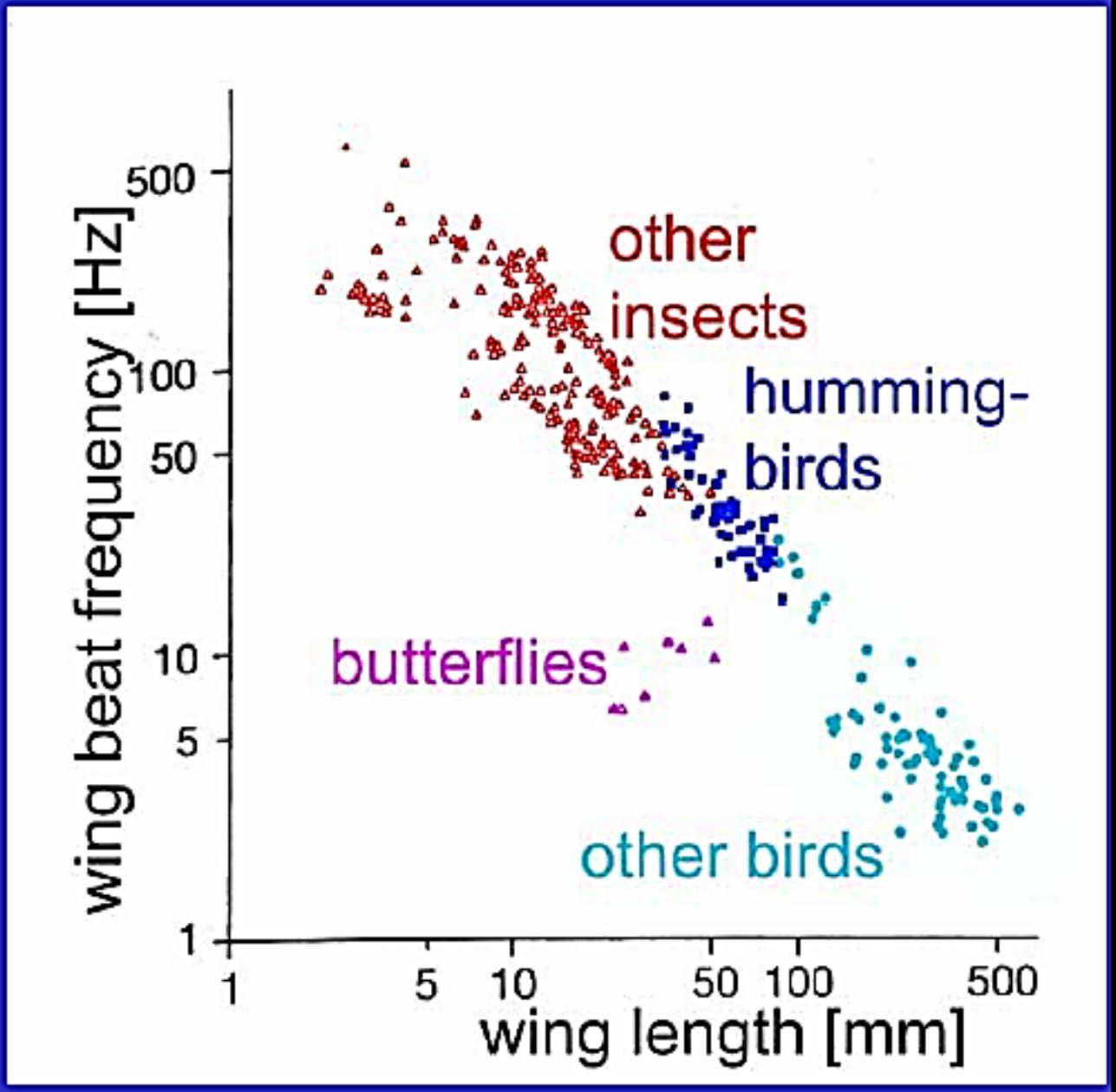


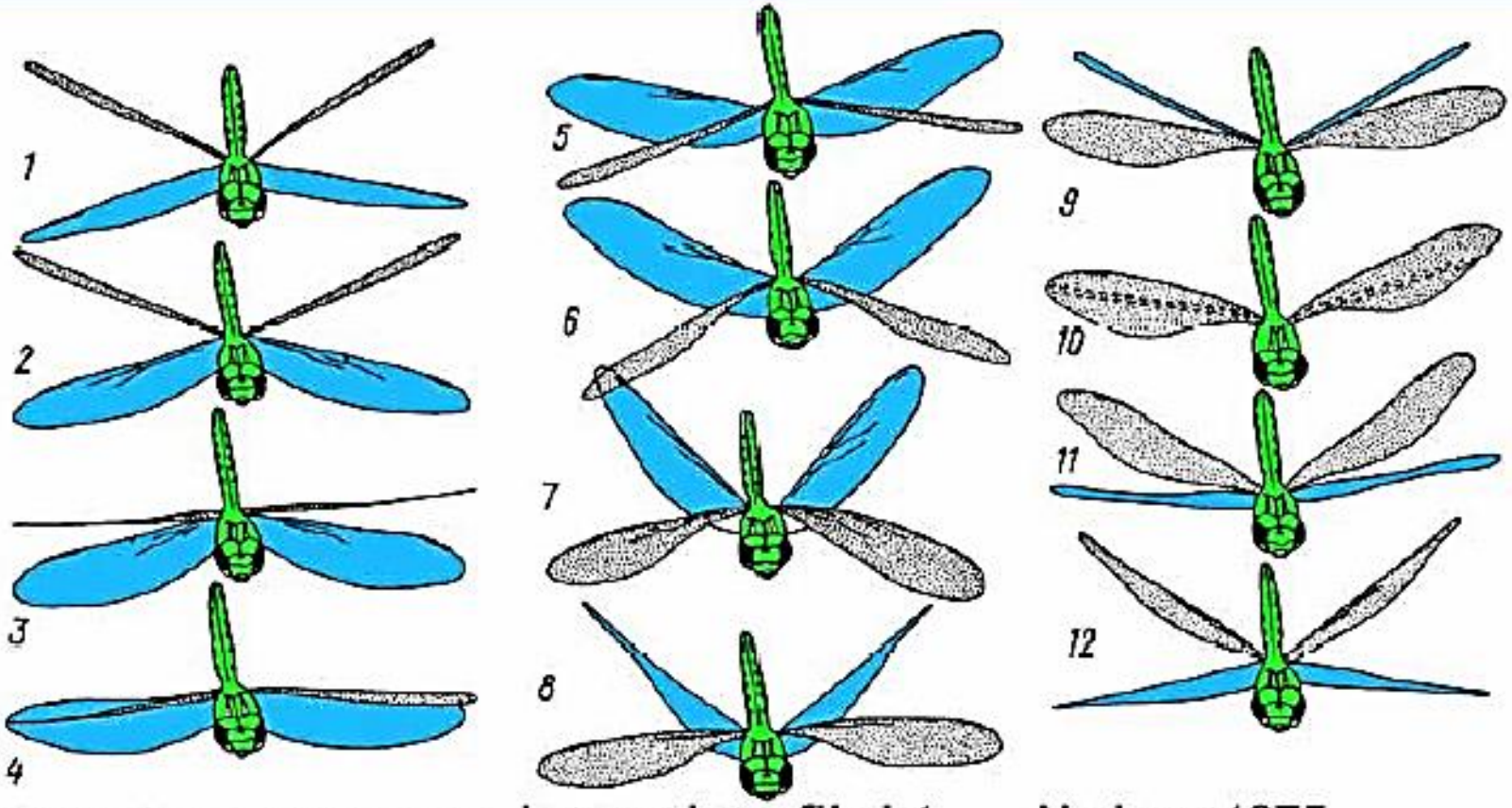
Figure 18.8 Control of fli
wing movements and the
motor and sensory activit
locust. Two sorts of hypot
tion of the motor pattern
peripheral-control hypoth
back resulting from a mov
ment; and a central-contro
tral pattern generator pro
out requiring moment-to-
central pattern generator
wind on the head and the

Small animals beat their wings at higher frequencies



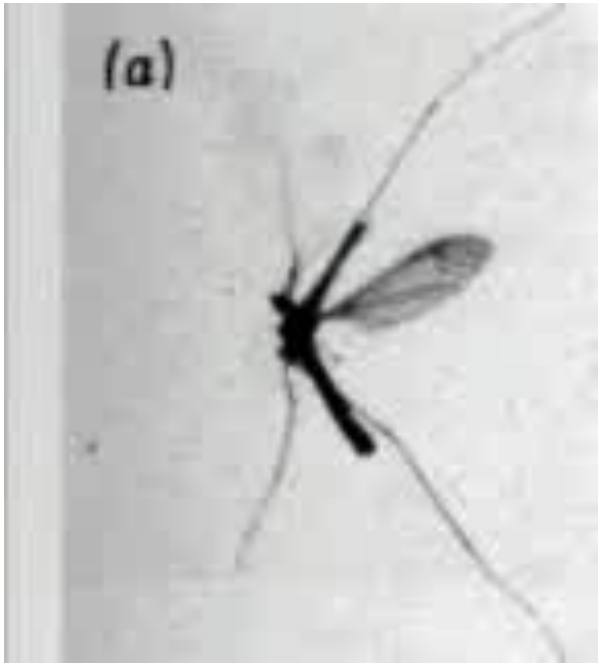
Some insects can hover. Dragonflies beat fore wings and hind wings in anti-phase.

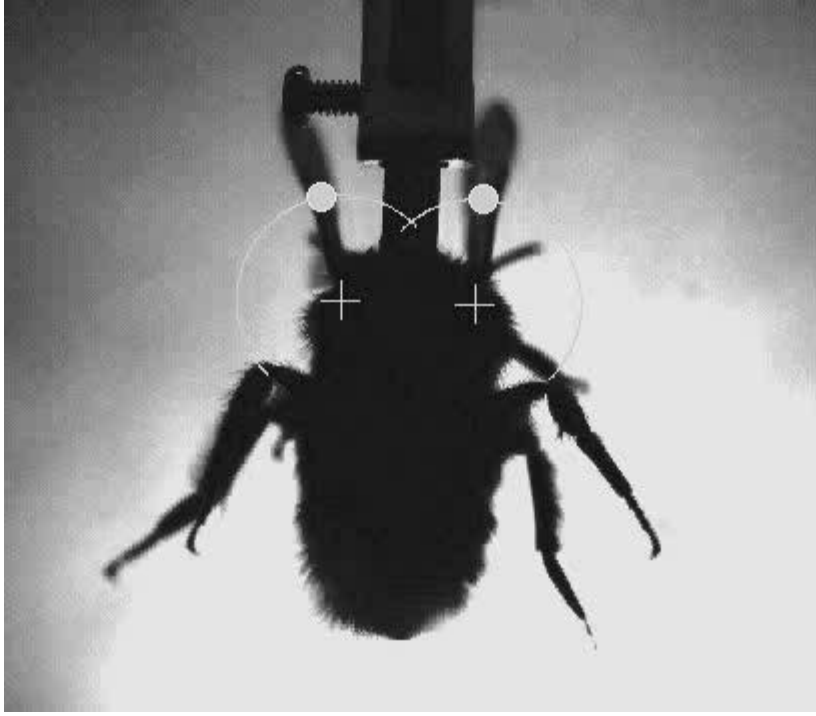
Other insects change the angles of wings and body axis and produce lift without thrust.



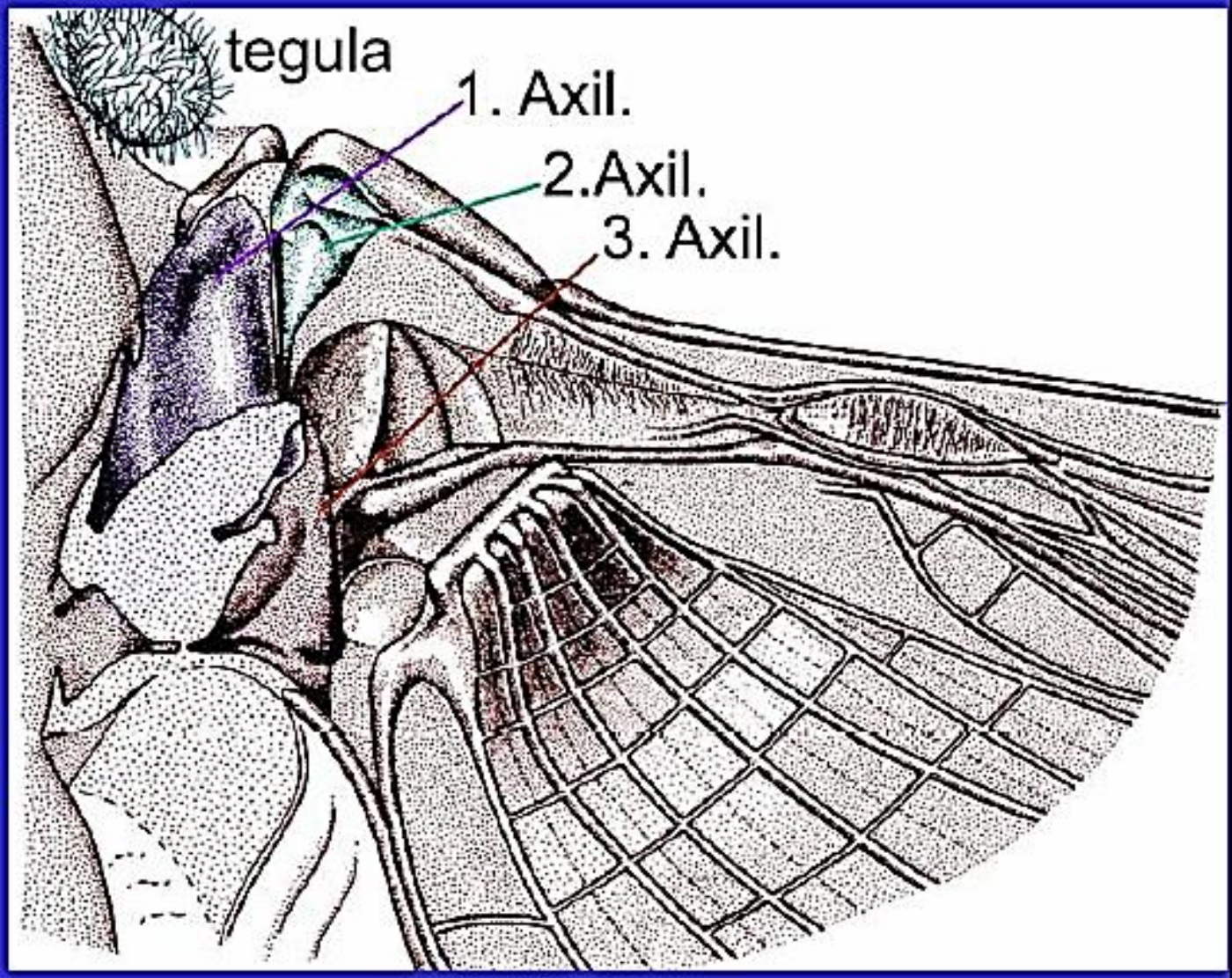
Aeschna junacea hovering flight Norberg 1975

forewings shaded; wing beat frequency 17 Hz

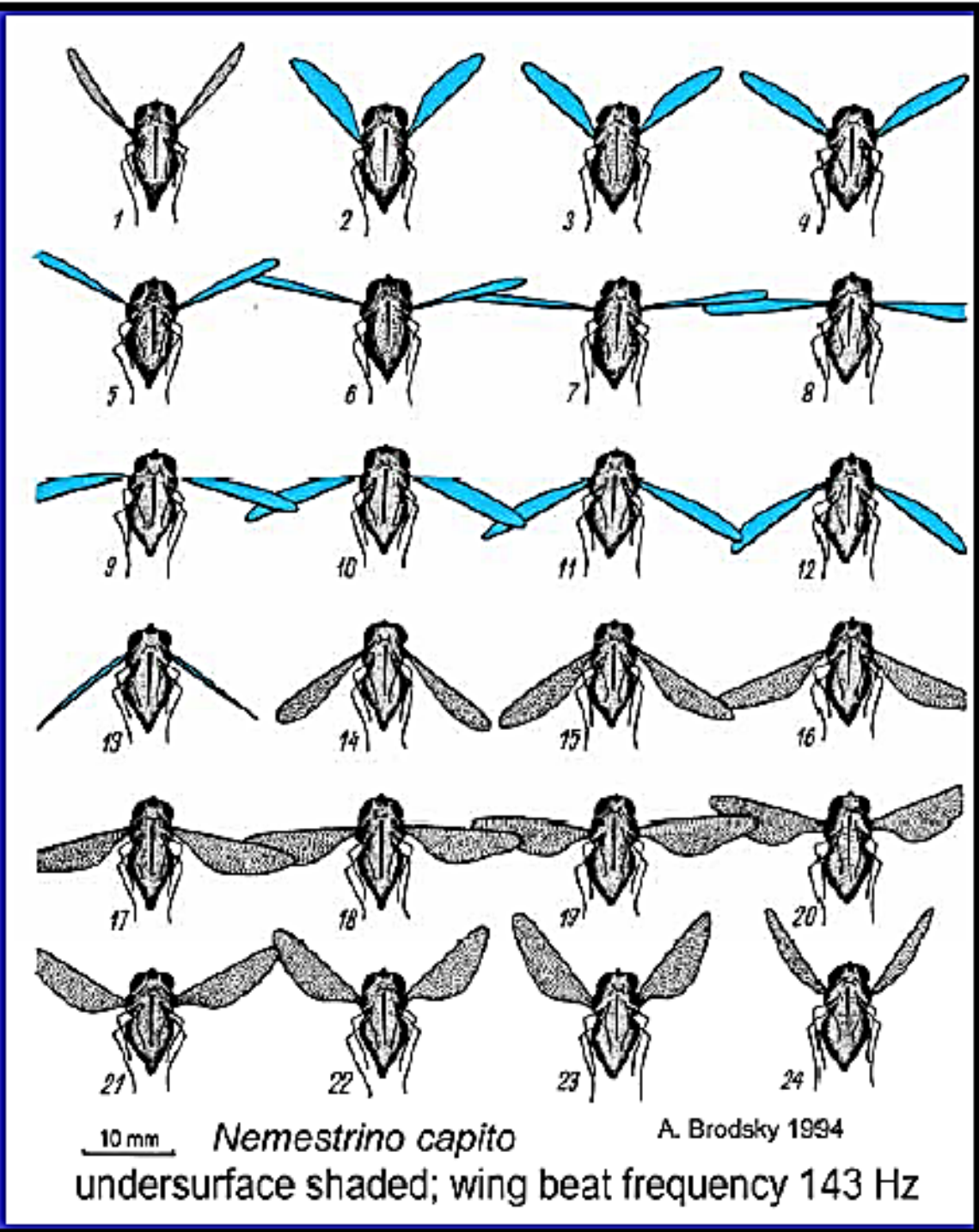

(a)

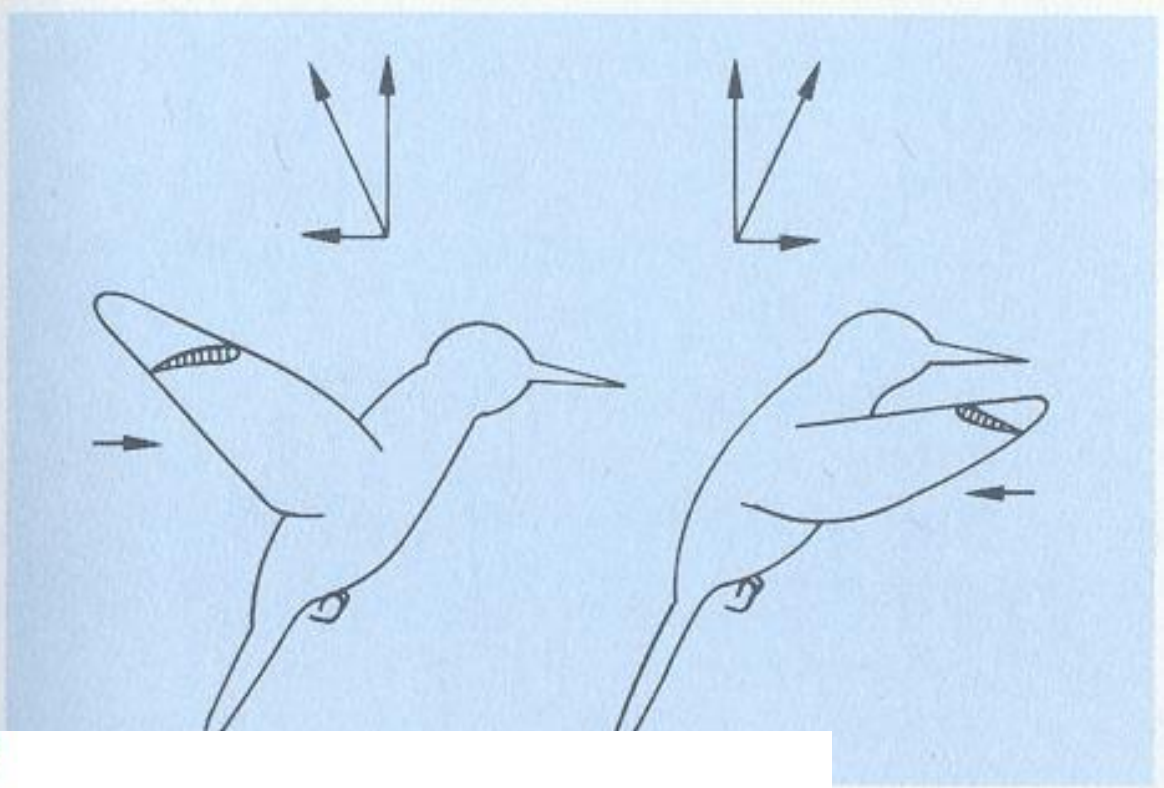


Muscles attach to the wing base and control wing beat, rotation and torsion



during the upstroke the wing is rotated ventral side up





tains lift during
. The down-
in the return
the airfoil, thus
vector is
in place.

Vztlaková síla 2/3

v_2

delší dráha = větší rychlost = menší tlak

p_2

v_1

Vztlaková síla 1/3

p_1

kratší dráha = menší rychlost = větší tlak

$p_1 > p_2$

Vznášení

lift – vzestupná síla působí při pohybu před i vzad. Horizontální vektor se střídá, takže zvíře stojí ve vzduchu.

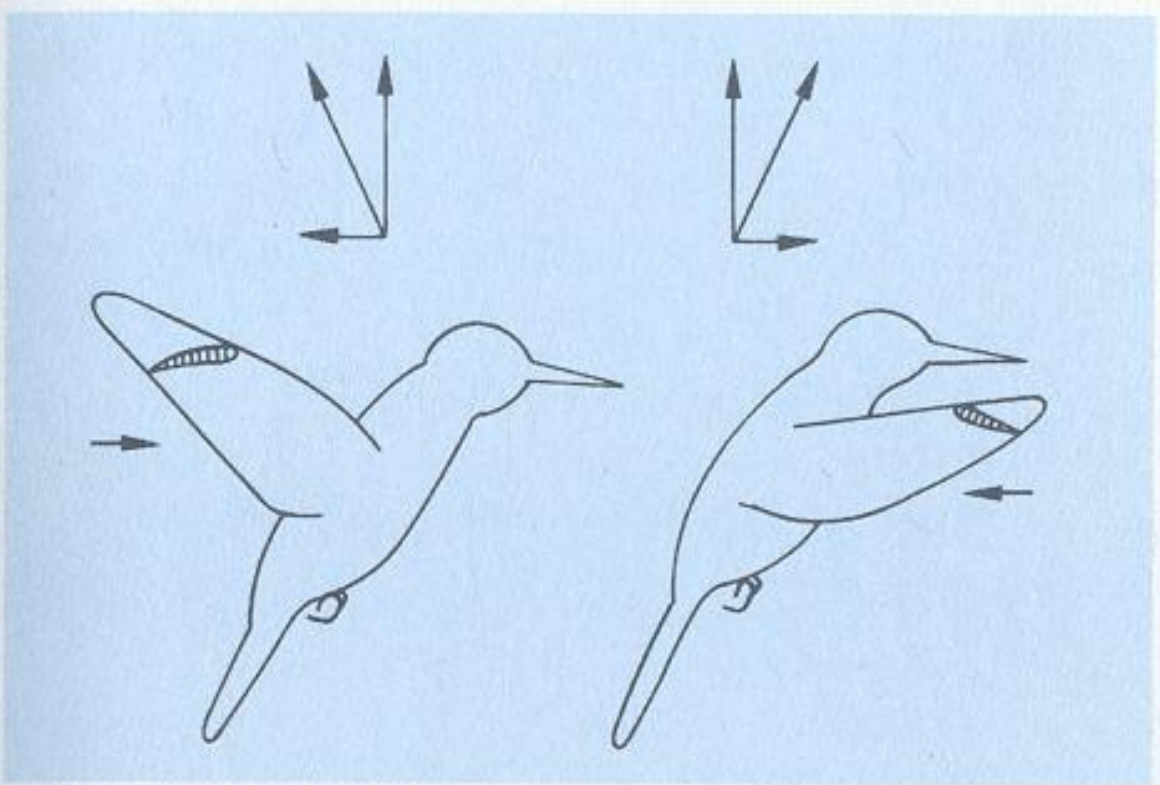
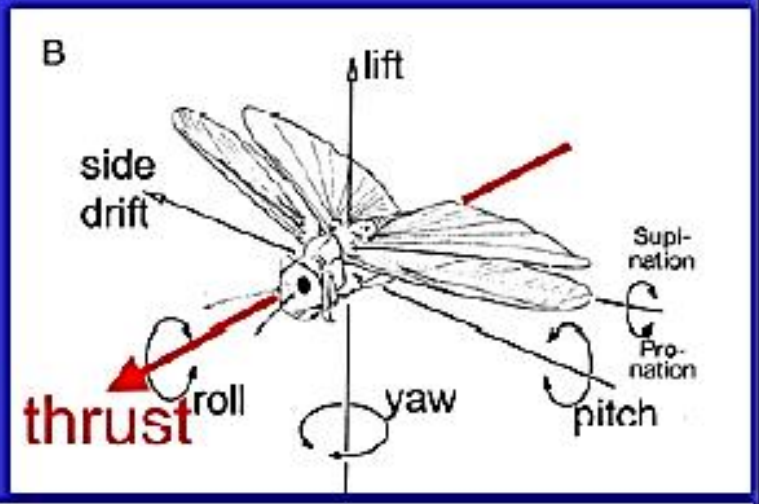
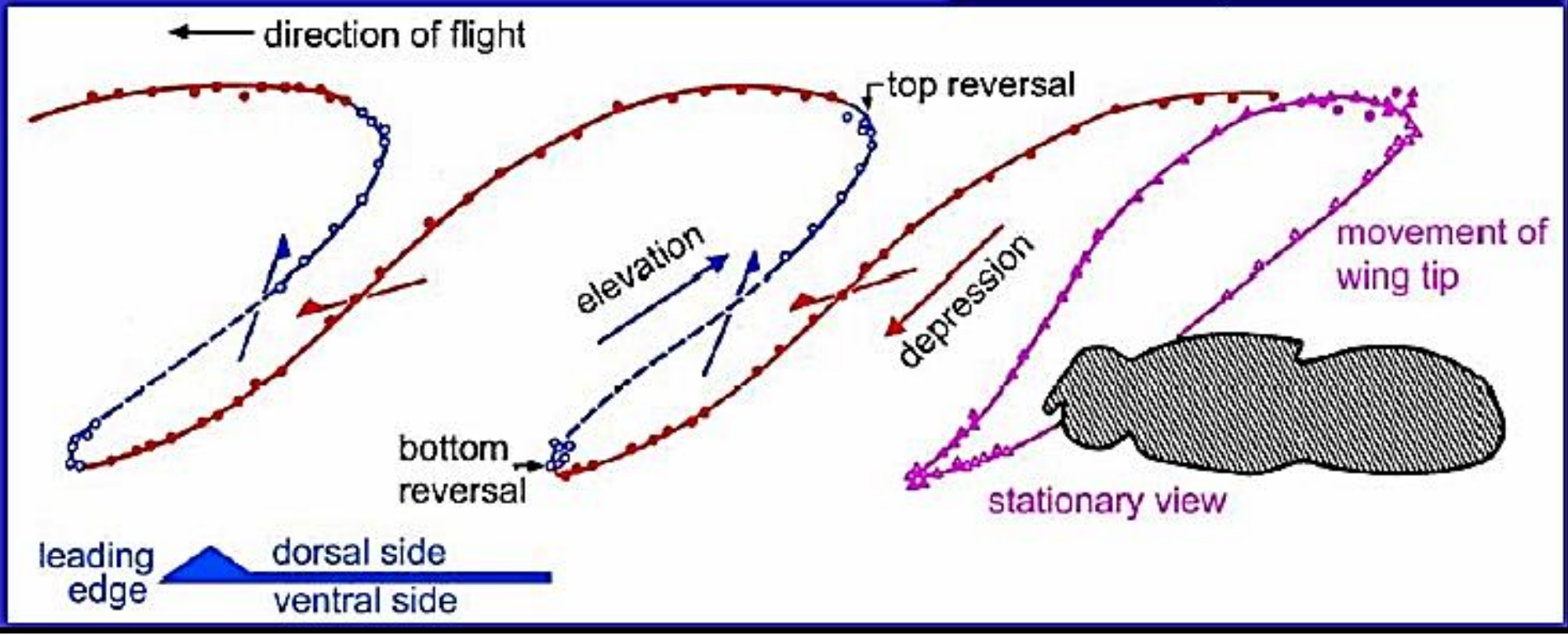


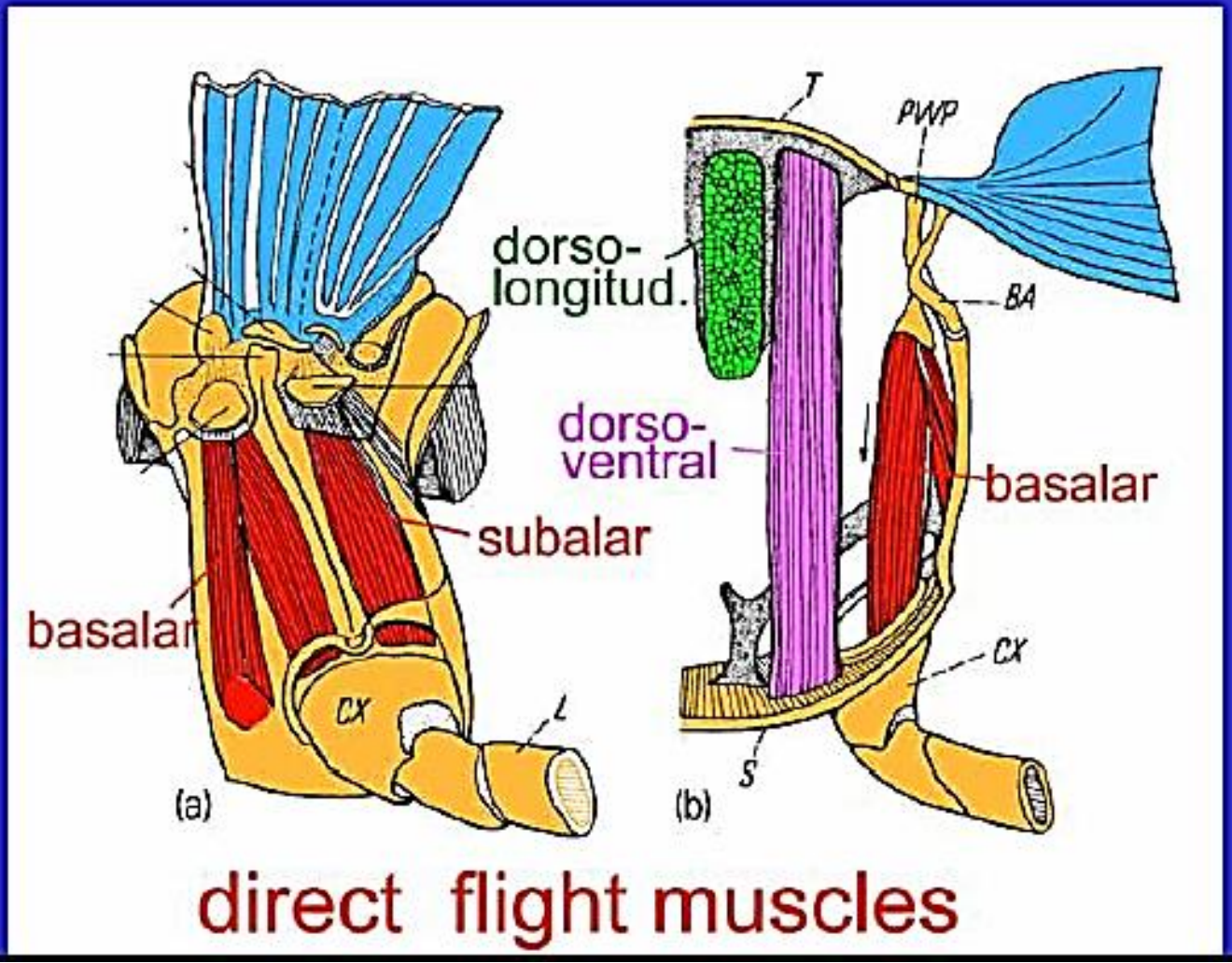
Figure 10.33 The hovering hummingbird obtains lift during both upstroke and downstroke of the wings. The down-stroke is actually a forward stroke (left), and in the return stroke (right) the wing is twisted, reversing the airfoil, thus providing lift in both strokes. The horizontal vector is reversed so that the hovering bird remains in place. [Stolpe and Zimmer 1939]

Wing rotation increases thrust



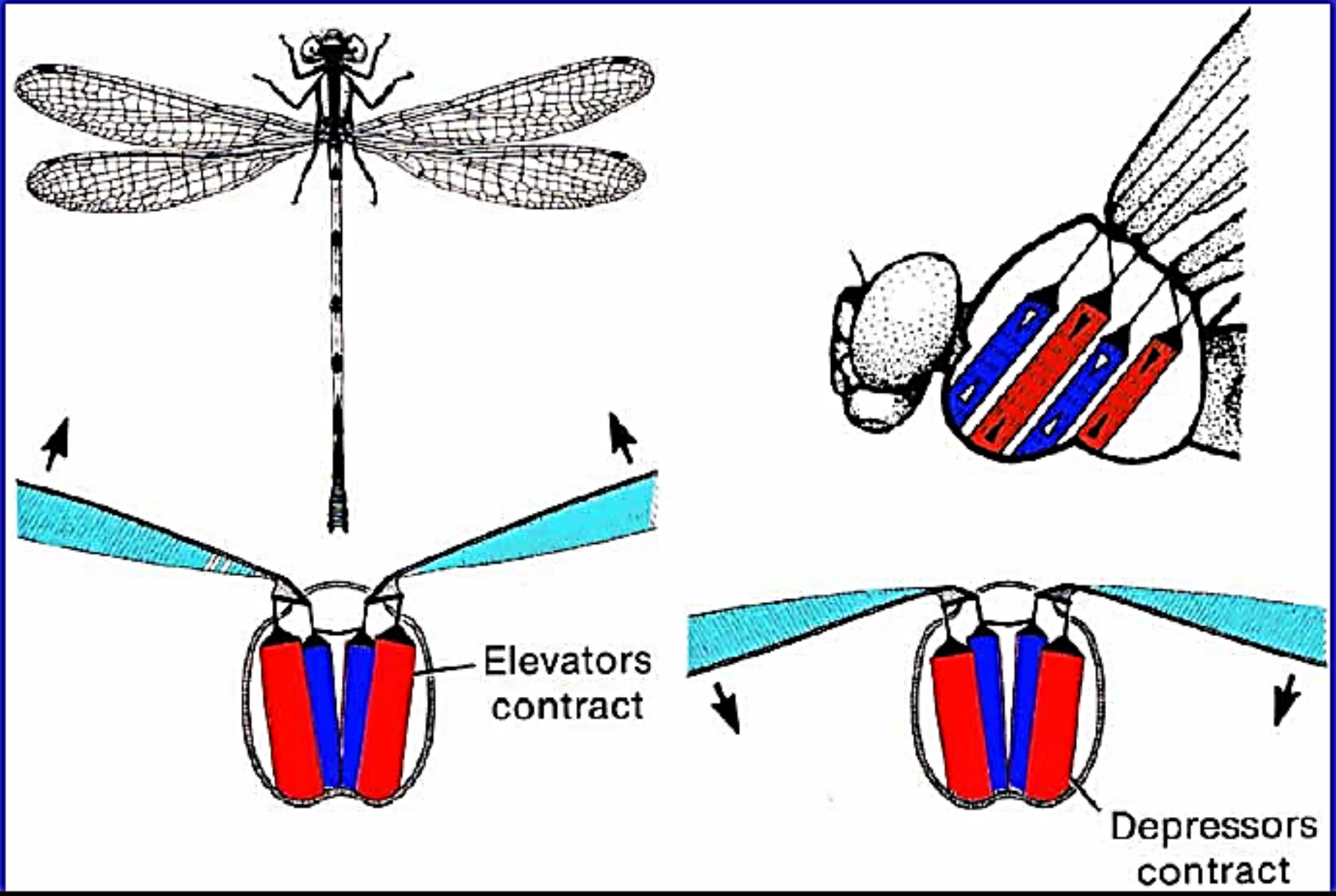


Direct flight muscles directly attach to the wing joint. They may power the wing or control wing rotation, deformation etc.

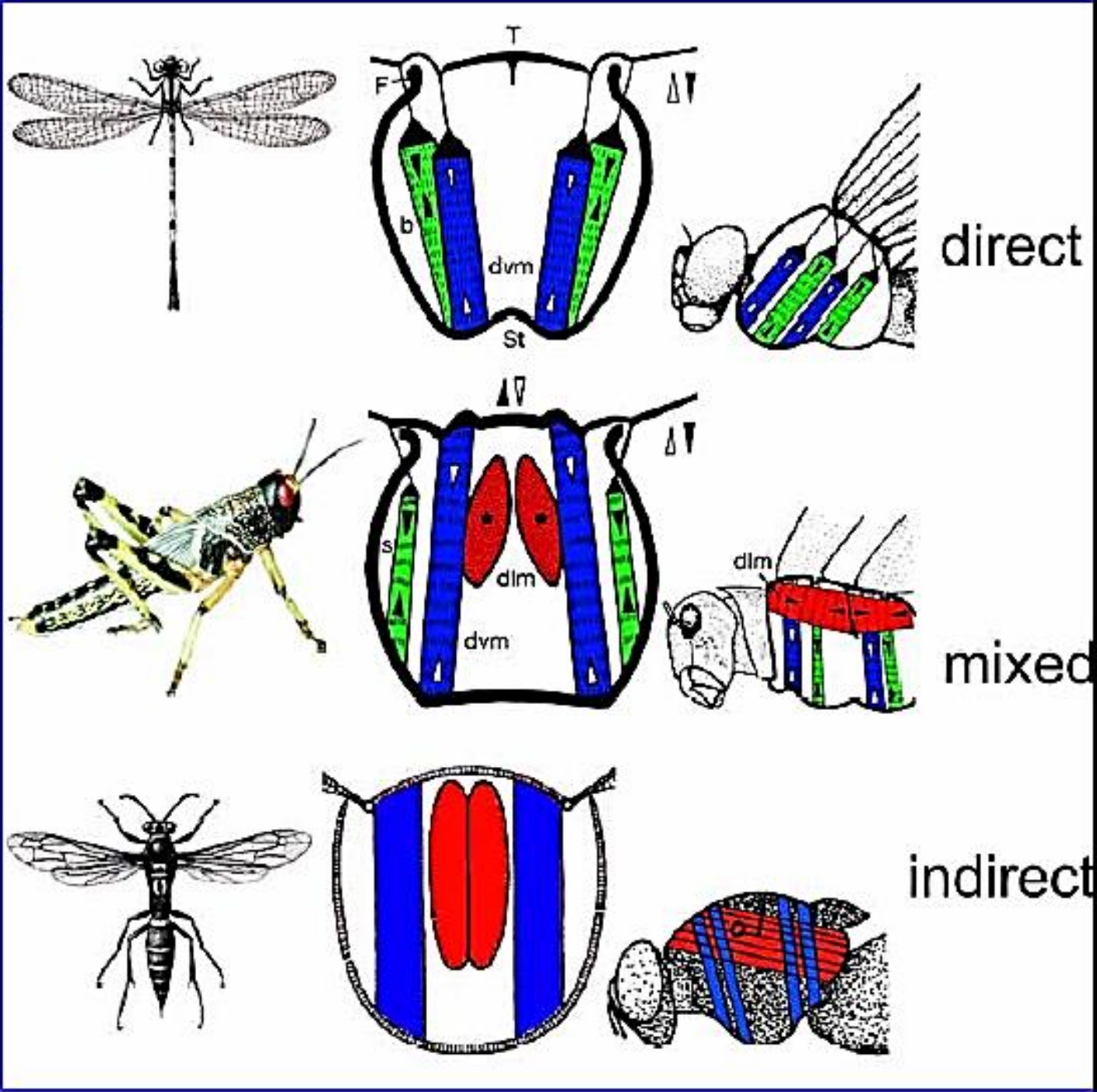


direct flight muscles

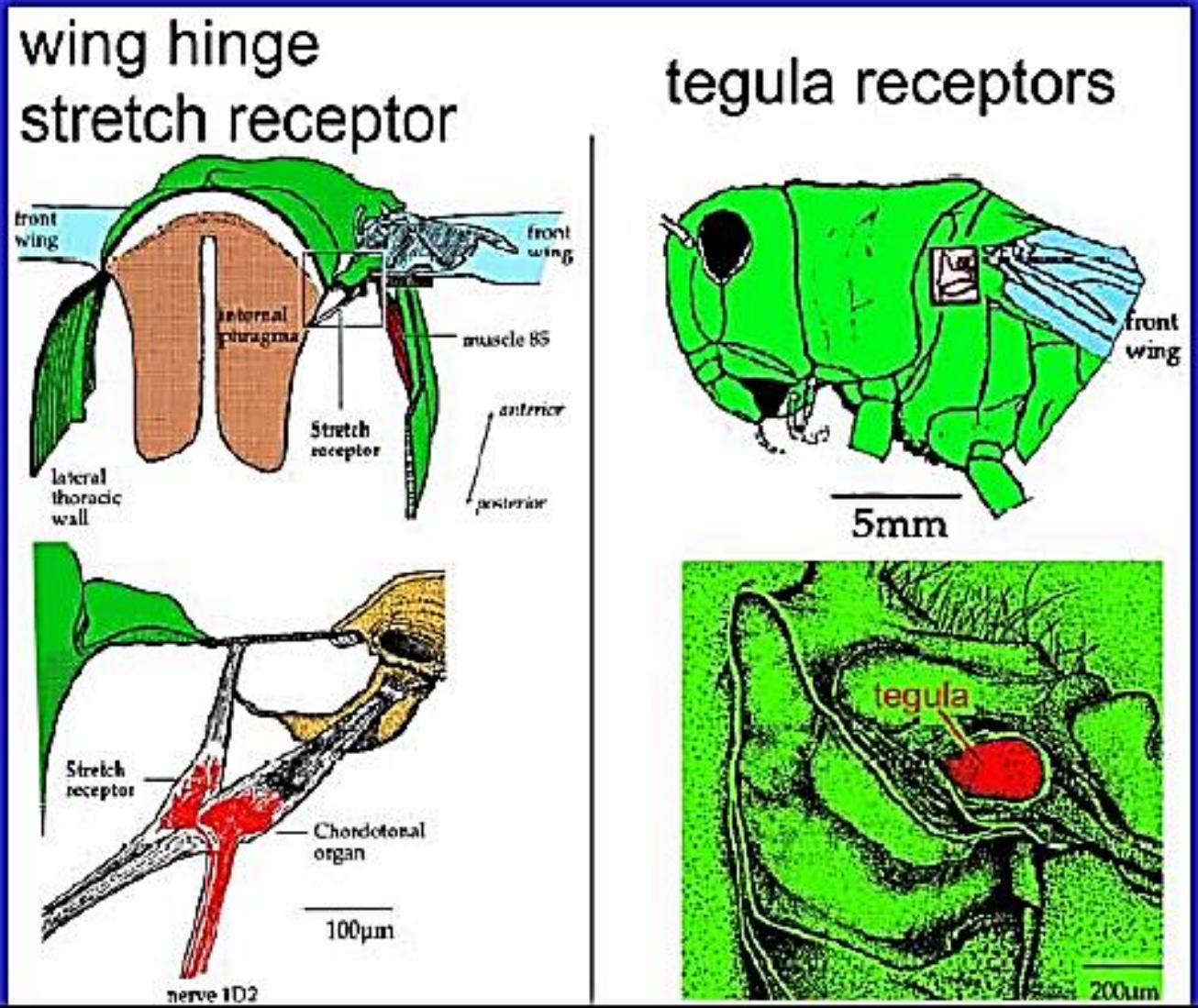
Odonata and Blattodea use direct muscles for wing upstroke and downstroke



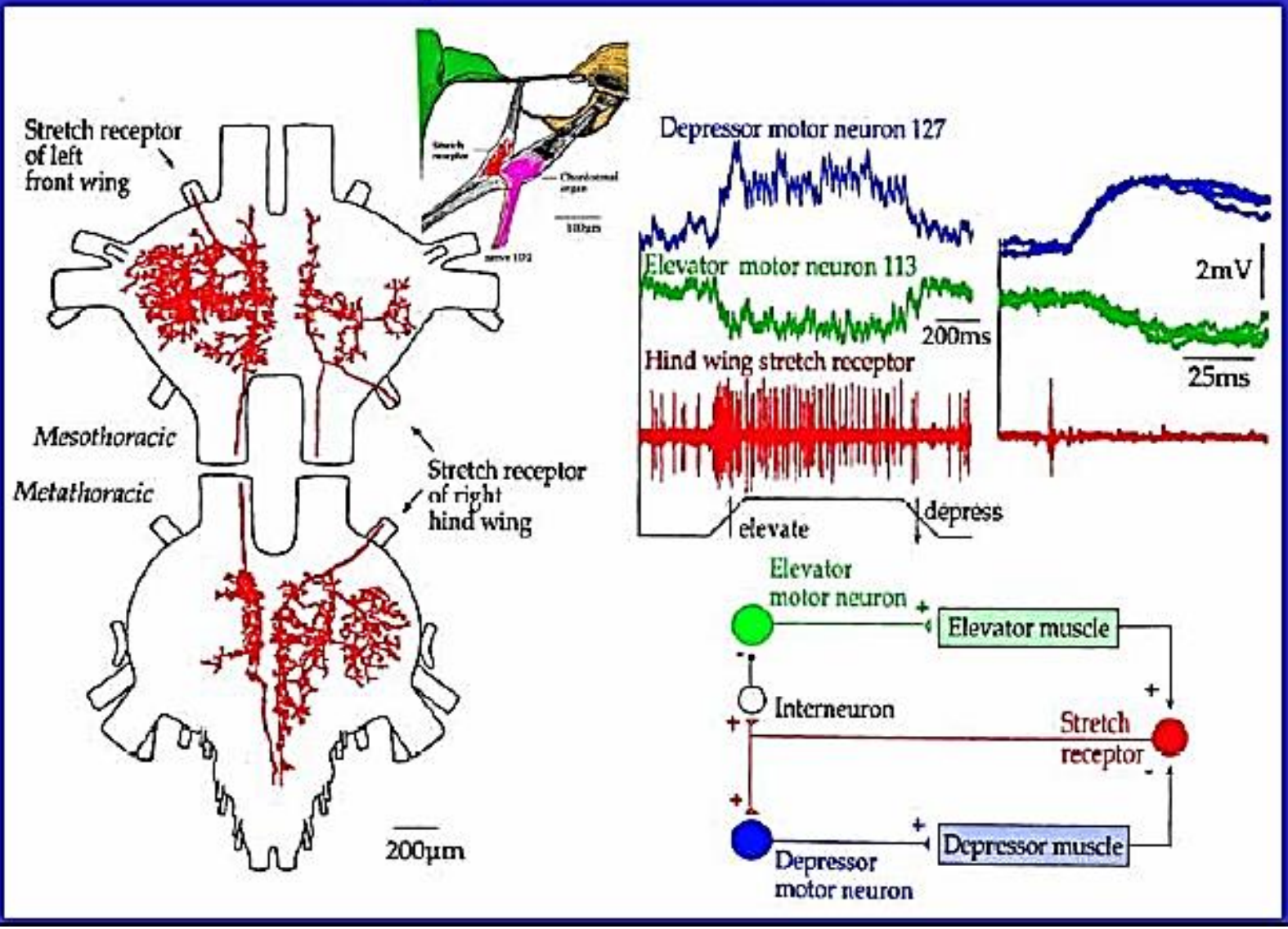
Many insects generate flight power using indirect flight muscles



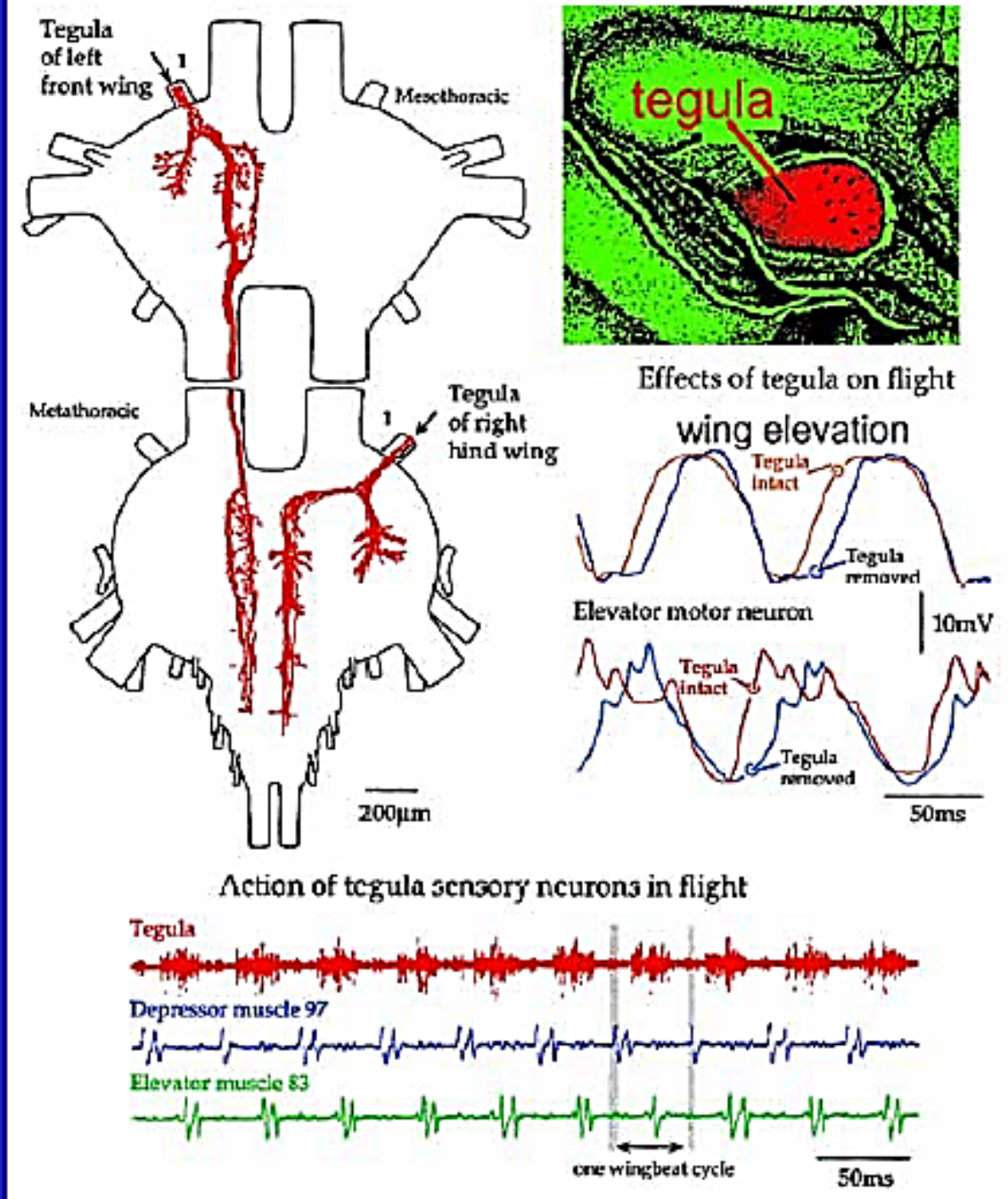
Stretch receptors and tegula receptors measure movement and position of the wings. Their action increases the wing beat frequency.



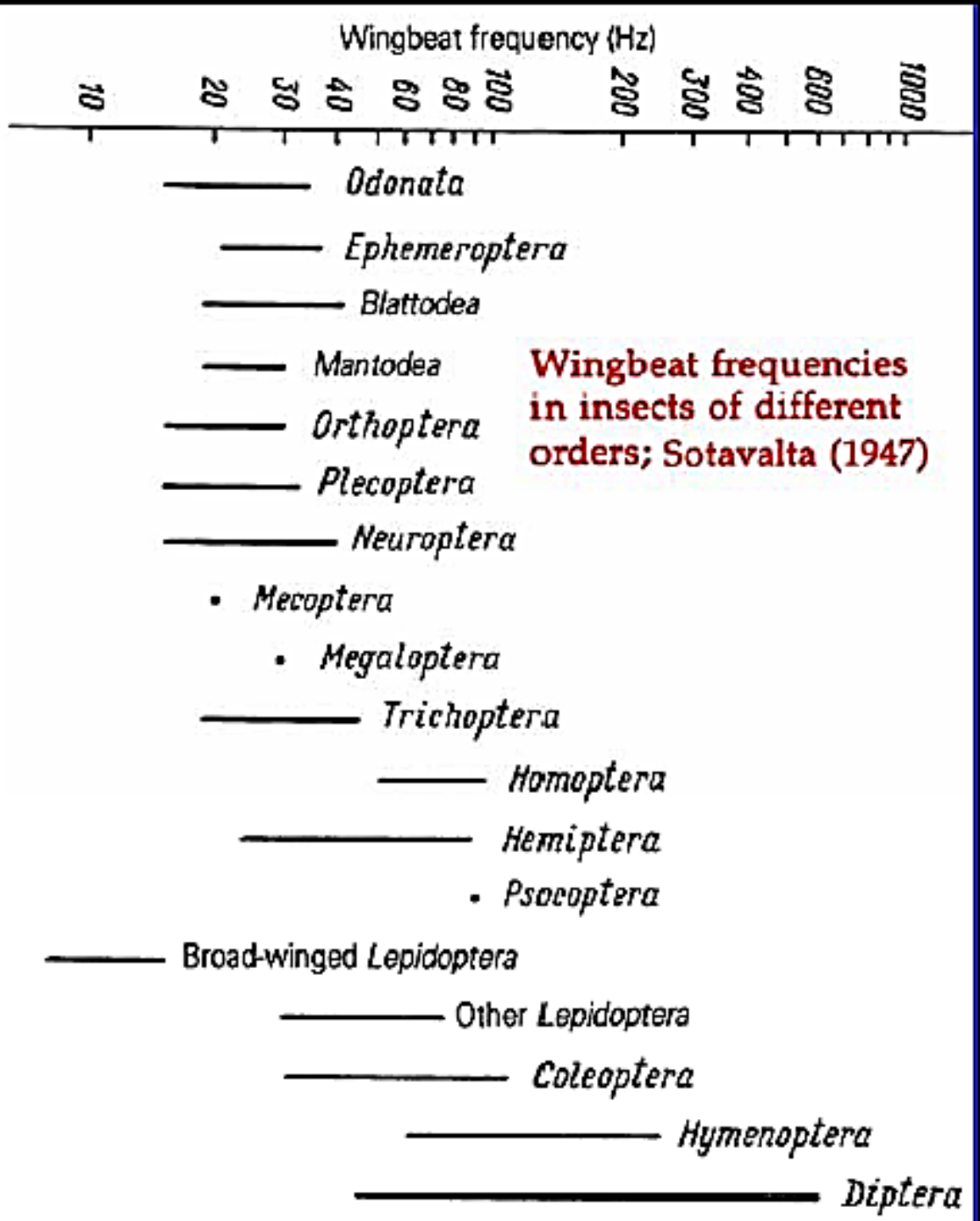
Stretch receptors are active during the upstroke. They inhibit elevator motor neurons and activate depressor neurons



Tegular receptors are active during the downstroke. They excite elevator motor neurons.

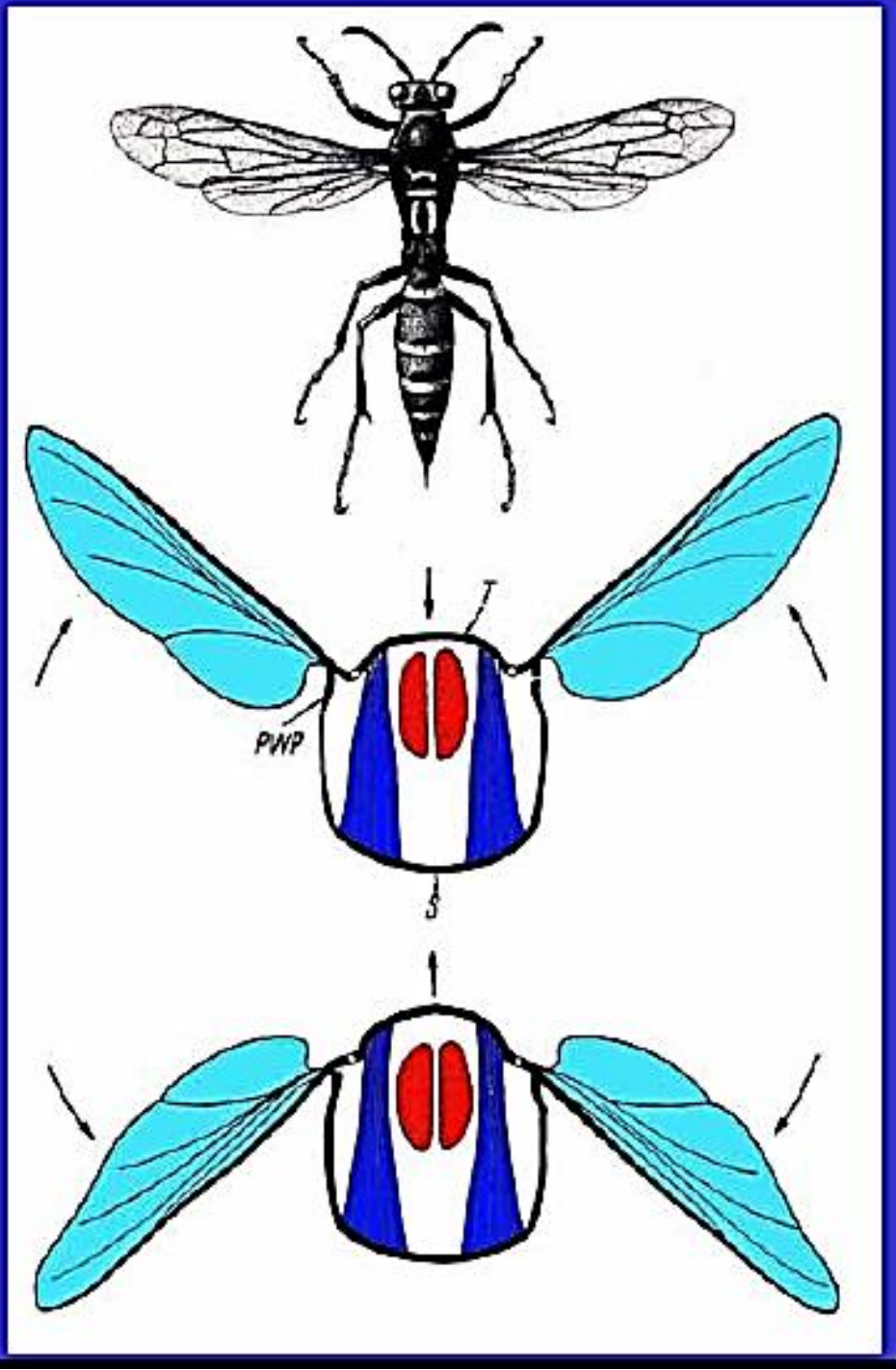


How do small insects (e.g. diptera, wasps) generate high wingbeat frequencies?

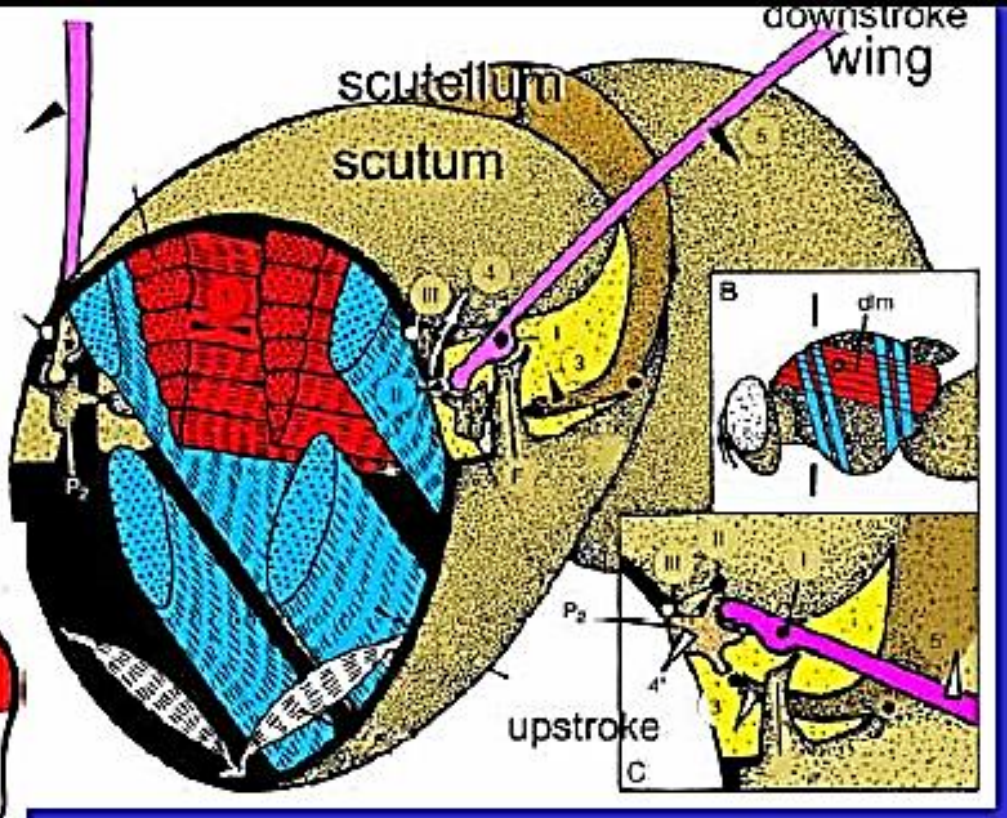


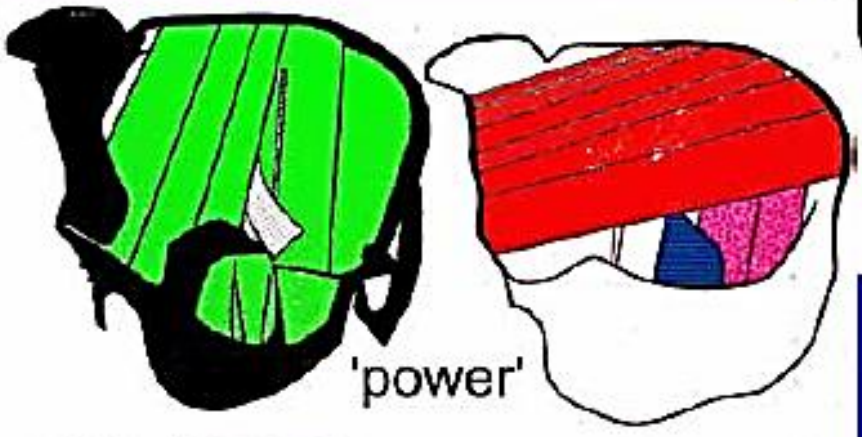
The indirect flight muscles of Diptera and Hymenoptera vibrate the thorax "box" at resonance frequencies.

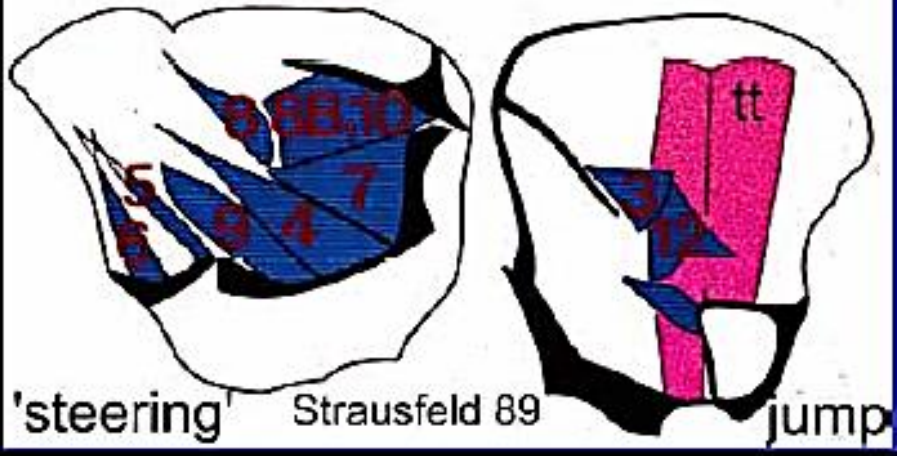
These muscles are morphologically and functionally specialized ('fibrillar muscles')



Flies have prominent indirect flight muscles

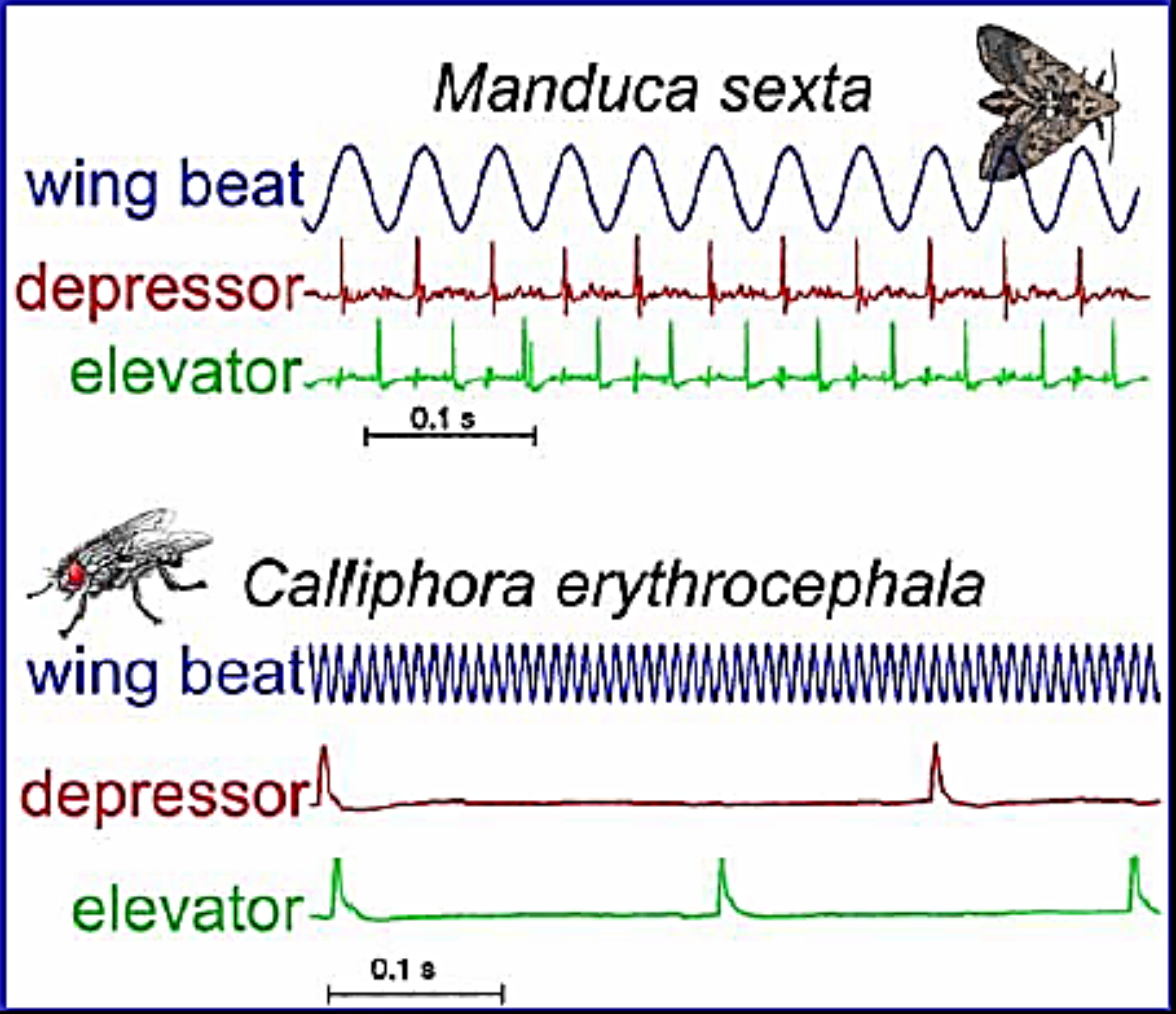




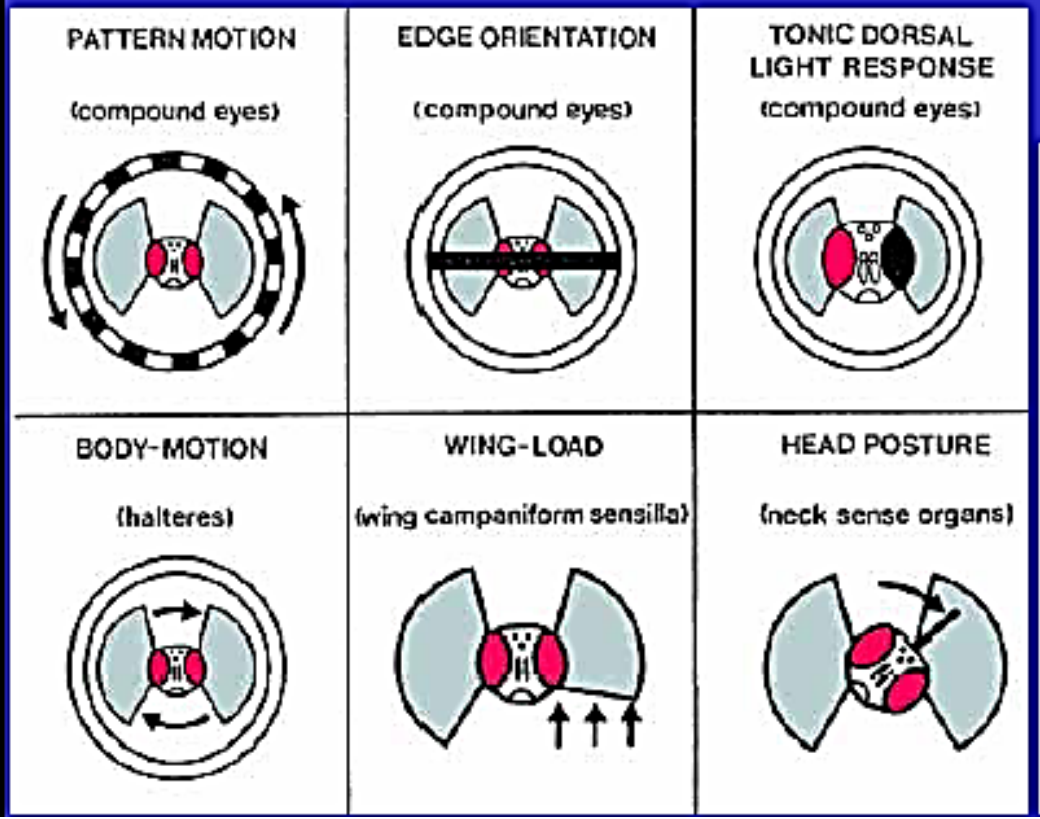


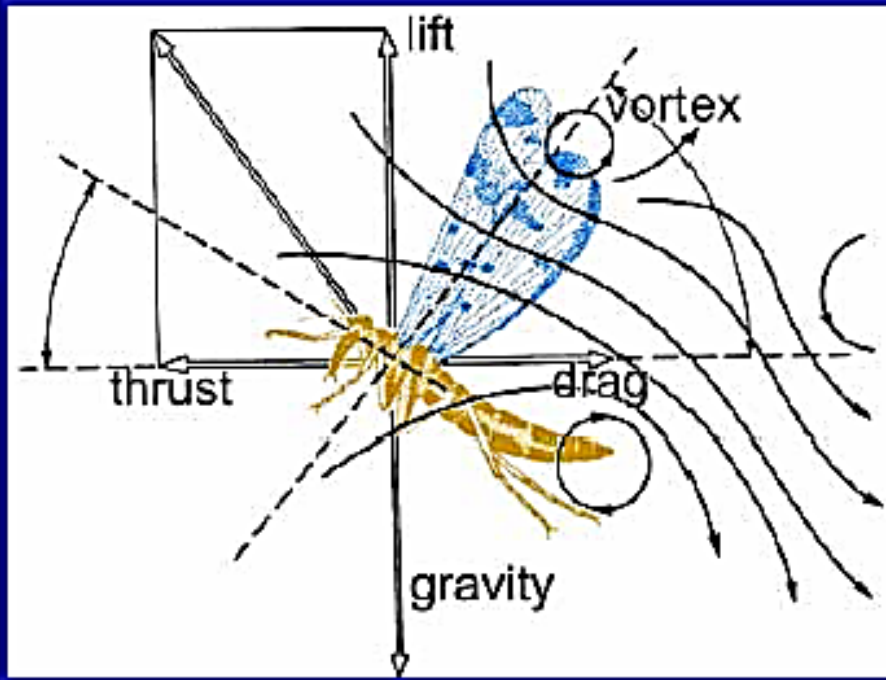
The wing joint comprises a ‘click’ mechanism that drives the wings

Fibrillar muscles are also called ‘asynchronous’ or ‘myogenic’ because they do not contract in synchrony with the motor neurons that supply them

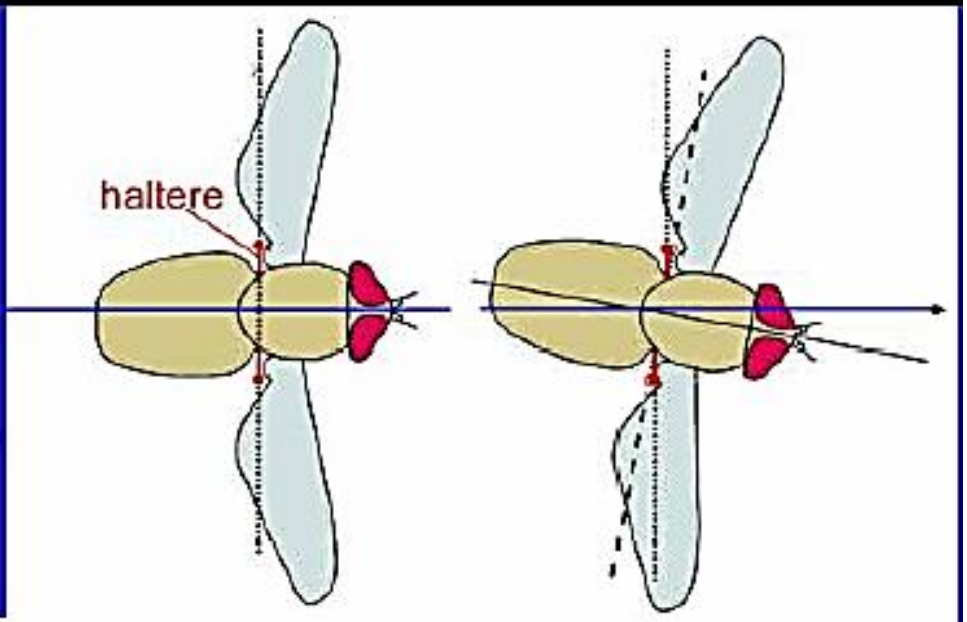


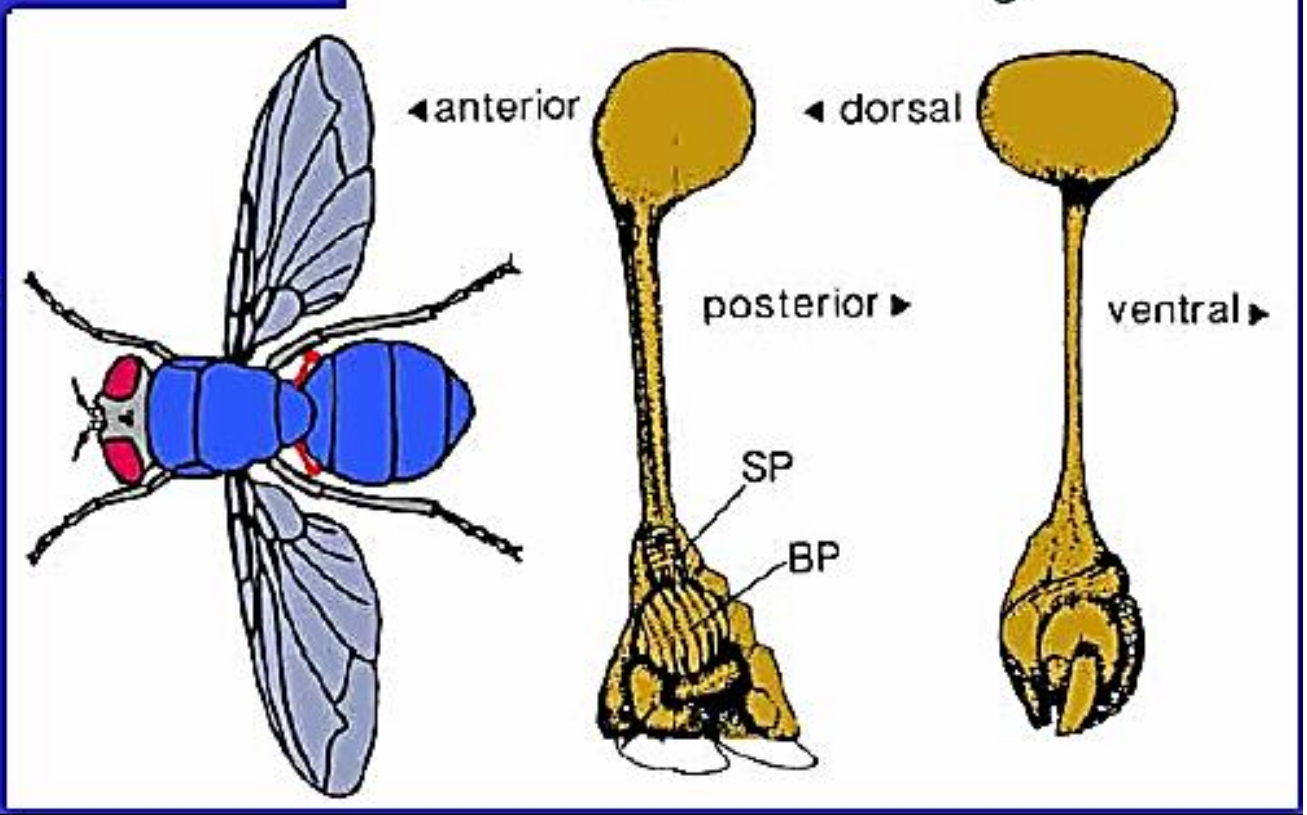
Wing load, air speed, wind direction, turbulence and other mechanical parameters are integrated with visual information (flow-fields, landmarks, targets)





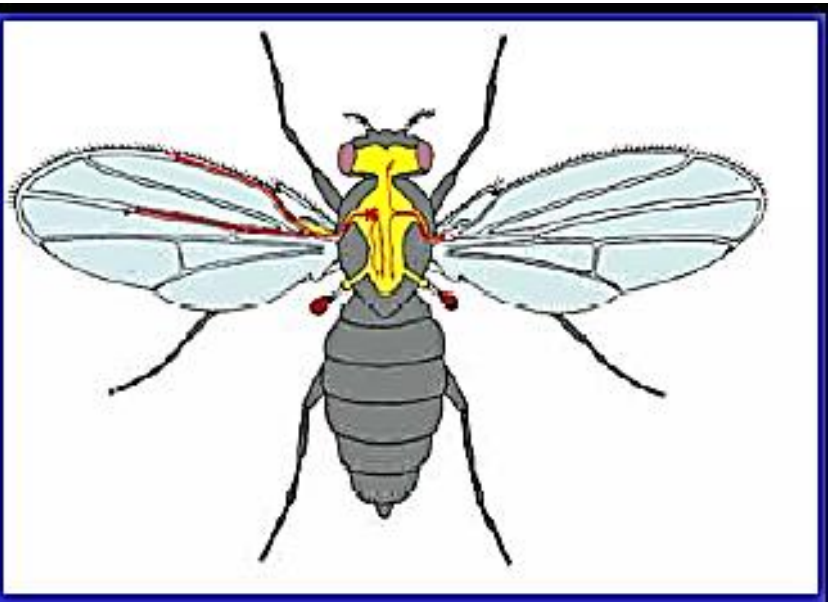
Diptera (flies) have halteres, modified hind wings that serve as sensory structures. They work like **gyroscopes** and measure accelerations.

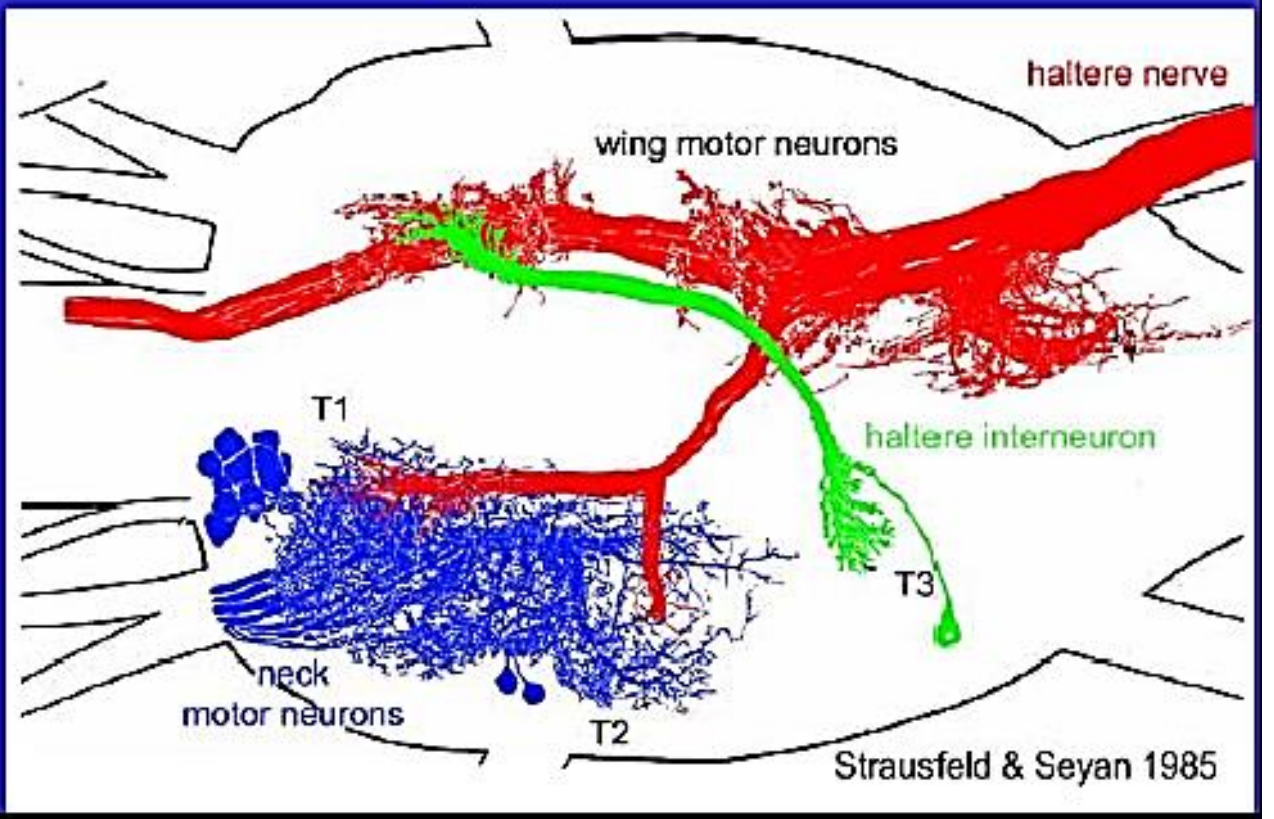




Video haltery dvoukřídlých

Information from the halteres directly feeds to the wing motor neuropil





Propojení zraku, pohybu křídel a halter

Zrakové stimuly z oka aktivují svaly halter. Pohyb halter dráždí jejich sensily, což má vliv na motorické neurony svalů.

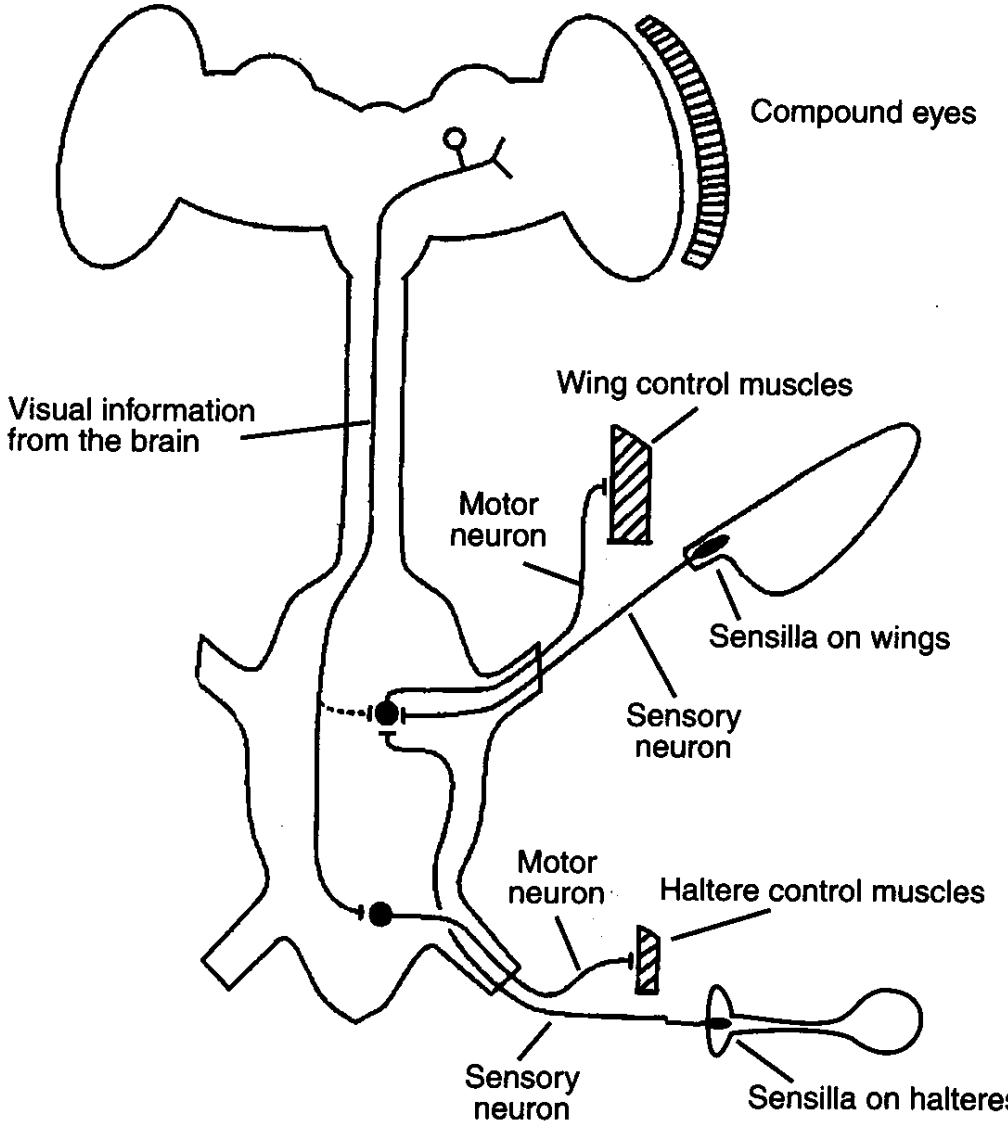
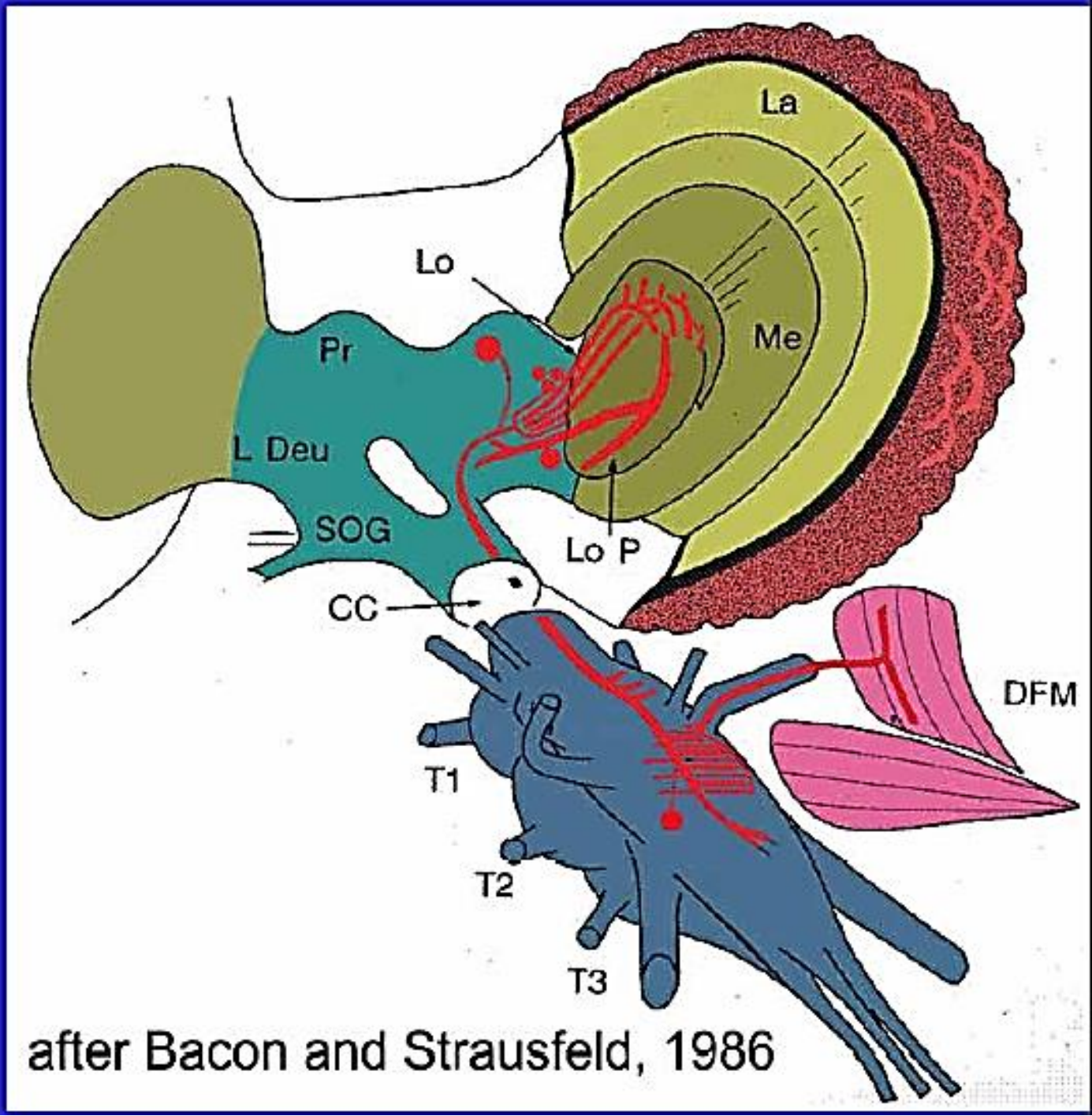
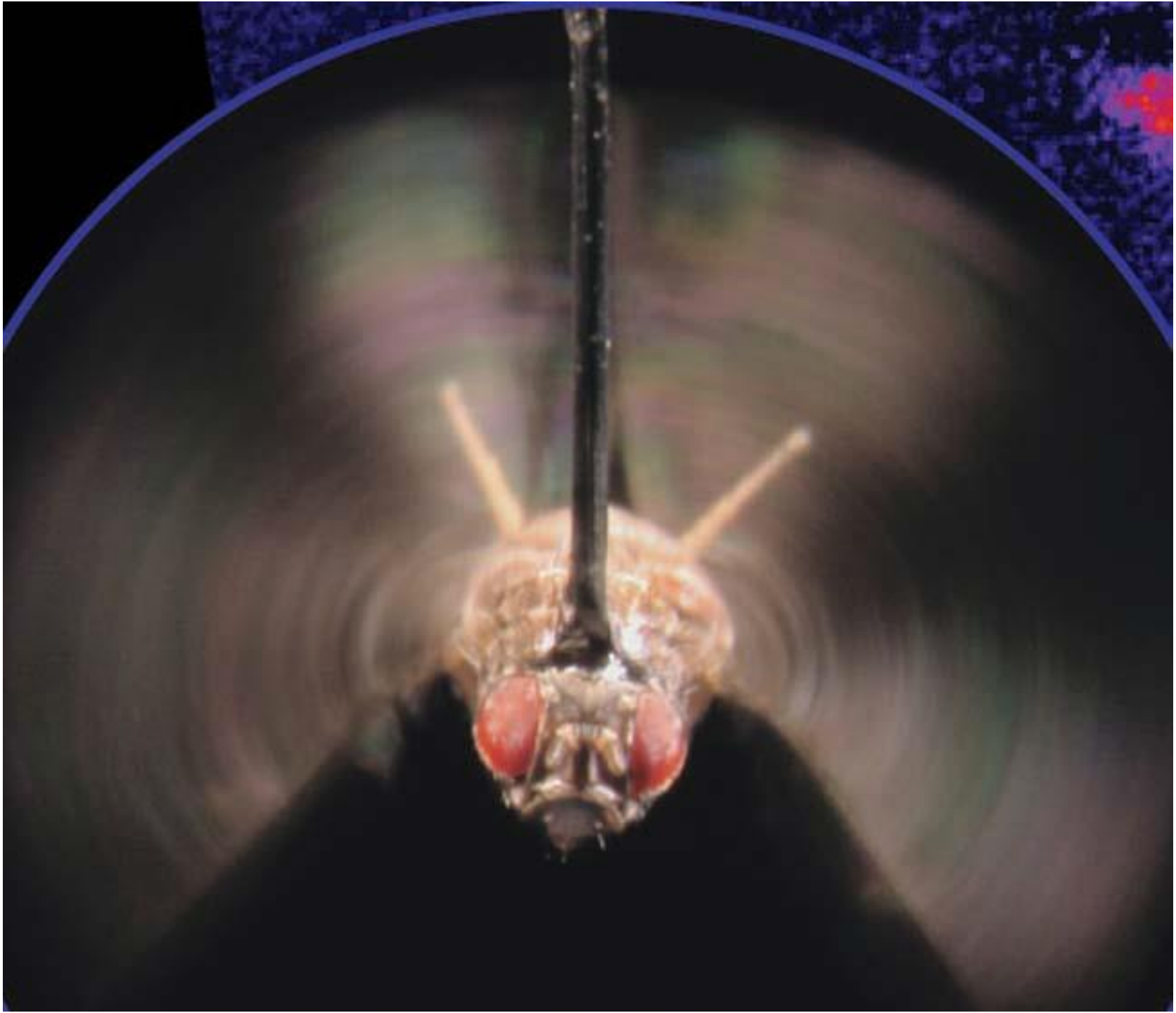
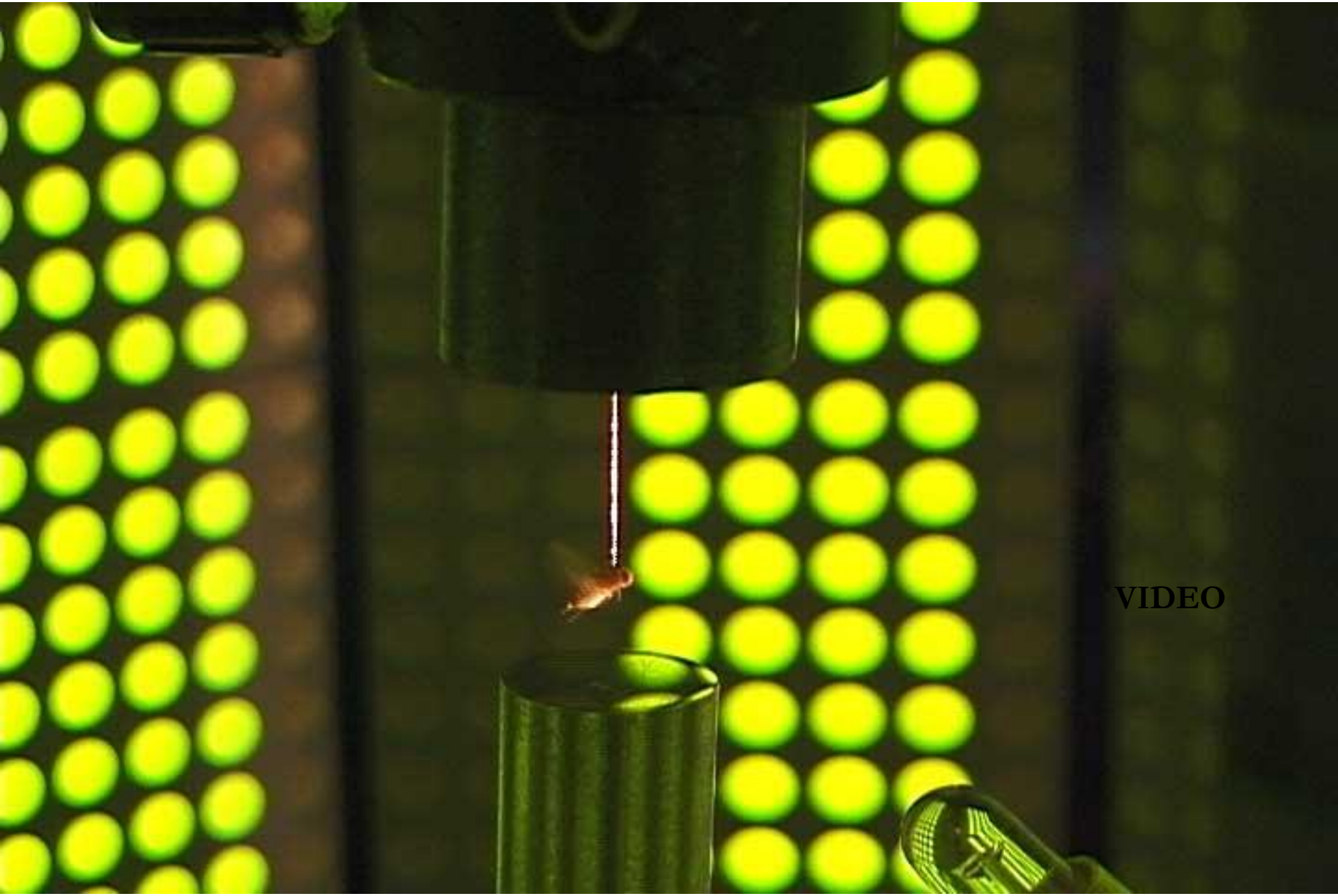


FIGURE 10.24 The mechanism of direct haltere control in the blowfly, *Calliphora*. The visual interneurons from the compound eyes activate the haltere control muscles. Twisting movements of the halteres activate their sensilla that feed to the wing muscle motor neurons and modulate their control. Reprinted with permission from Chan, W. P., F. Prete, and M. H. Dickinson. Visual input to the efferent control system of a fly's "gyroscope." *Science* **280:** 289–292. Copyright 1998. American Association for the Advancement of Science.

Visual input is required for flight control






VIDEO