
Fyziologie nervového systému

Kamil Ďuriš

Brno 2020

**MUNI
MED**

Obsah

01 Význam a regulační povaha nervového systému	5
02 Evoluce nervového systému	7
03 Stavba centrálního nervového systému.....	11
04 Membránové děje a synapse.....	15
05 Somatosenzitivita I	19
06 Somatosenzitivita II	23
07 Čich a chuť.....	27
08 Sluch a rovnováha	31
09 Zrak I	35
10 Zrak II	39
11 Motorika I.....	43
12 Motorika II.....	49
13 Autonomní nervový systém.....	53
14 Limbický systém	57
15 Neokortex I.....	61
16 Neokortex II.....	65
Literatura	68

01 Význam a regulační povaha nervového systému

Nervový systém představuje vrchol organizace živé hmoty. Lidský mozek představuje nejsložitější známou strukturu ve vesmíru. Pochopení hlavních rysů tak komplexního systému vyžaduje na jedné straně značnou míru zjednodušení, což nezbytně vede k určitému zkreslení, na druhé straně je však třeba k nervovému systému přistupovat v širším kontextu, tj. v kontextu celého organismu a ještě lépe v kontextu vztahu organismu k prostředí a společenství, v němž žije. K základnímu pochopení významu a hrubých strukturních rysů nervového systému, je vhodné porozumět základní logice vývoje mnohobuněčných organismů a evoluce nervového systému. Tomu se budeme věnovat v této a v následující kapitole.

Nervový systém je vázán na existenci mnohobuněčných organismů, které se volně pohybují. Organizace buněk do mnohobuněčných organismů byl velký evoluční skok, který poskytoval organismům řadu výhod. Za další významný skok v evoluci můžeme považovat přechod od přisedlého způsobu života k volnému pohybu.

Význam vzniku mnohobuněčných organismů nejlépe vyplyne ze srovnání jednobuněčných a mnohobuněčných organismů. Jednobuněčný organismus je vystaven vlivu okolního prostředí, zatímco mnohobuněčný organismus je od vnějšího prostředí oddělen, čímž vzniká vnitřní prostředí, které je udržováno v optimálním rozmezí. Jednobuněčný organismus je vystaven daleko vyšší míře stresu, což je ve svém důsledku spojeno s kratší dobou přežití. V případě jednobuněčného organismů musí jedna buňka vykonávat všechny činnosti, zatímco v mnohobuněčném organismu se mohou jednotlivé buňky specializovat, což vede k vyšší efektivitě vykonávaných procesů. Buněčná specializace mnohobuněčných organismů vede ke kompartmentalizaci, vymezení tkání, orgánů a orgánových systémů, které jsou od sebe odděleny bariérami. Bariéry umožňují uvnitř jednotlivých kompartmentů udržet rozdílné podmínky (optimální prostředí v CNS bude naprosto odlišné od prostředí v játrech). Základním předpokladem přežití mnohobuněčného organismu je udržení stálosti vnitřního prostředí (homeostázy) v rámci organismu i v jednotlivých kompartmentech. Udržení homeostázy závisí na zachování integrity orgánových nebo tělesných bariér a na fyziologických mechanismech, které stálost vnitřního prostředí udržují. Dalším zásadním procesem umožňujícím přežití mnoho buněčných organismů je koordinace tělesných funkcí tak, aby organismus fungoval jako jeden celek a nedocházelo ke kolizím.

Nervový systém hraje zásadní roli v řízení procesů spojených s udržováním homeostázy i koordinací tělesných funkcí. Organismus přijímá signály z vnějšího i vnitřního prostředí, zpracovává informace obsažené v těchto signálech a odpovídá na ně, což je principem regulace. Základními charakteristikami regulace jsou tedy vstup, integrace a výstup. V živých organismech jsou regulace vícestupňový proces zahrnující širokou škálu regulačních procesů od buněčné až po systémovou úroveň, přičemž v hierarchii jsou nejnižší regulace lokální a nejvyšší, nejdokonalejší formu regulace zajišťuje nervový systém.

Komplexnost nervového systému

Nervový systém, mnohobuněčné organismy, pohyb v prostředí

Jednobuněčné organismy versus mnohobuněčné organismy

Stres

Efektivita

Kompartimentalizace

Homeostáza

Koordinace tělesných funkcí

Nervový systém řídí koordinaci tělesných funkcí i homeostázu

Regulace

Vstup, integrace, výstup

Hierarchické uspořádání

Nervové a humorální regulace

Řízeny CNS

Navzájem komplementární

V hierarchii regulačních procesů stojí nejvýše regulace nervové a humorální, které jsou řízeny centrálním nervovým systémem. Nervové a humorální regulace jsou navzájem komplementární, na regulaci tělesných funkcí se podílí oba typy regulací současně (tělesné procesy jsou řízeny součinností autonomního nervového systému a endokrinního systému). Komplementarita nervové a humorální regulace vyplývá ze srovnání obou systémů.

Humorální regulace

Malé energetické nároky

Nespecifický informační kanál

Specifita dána receptory cílových buněk

Efekt pomalý, difusní

Mediátorem humorální regulace je hormon, který se v případě endokrinní regulace dopravuje k cílové struktuře krví, která představuje nespecifický informační kanál (krev proudí po celém těle). Odpověď na humorální podnět závisí na vlastnostech cílových buněk, které musí být vybaveny specifickými receptory. Použití nespecifického kanálu vedení je spojeno s malou energetickou náročností, neboť není třeba udržovat specifické struktury zajišťující komunikaci. Ve srovnání s nervovým přenosem je pro endokrinní regulaci charakteristický difusnější efekt, pomalejší nástup a delší trvání účinku, neboť hormon cirkuluje po celém těle a postupně je vychytáván cílovými strukturami. Nervová regulace je naproti tomu zajištěna specifickým kanálem vedení, kterým je nervové vlákno. To je spojeno s vysokými energetickými nároky, neboť je potřeba udržovat infrastrukturu, která neslouží ničemu jinému než přenosu informace. Specifický kanál vedení však zajišťuje přímý kontakt mediátoru (neurotransmitteru) s cílovou strukturou, což umožňuje specifickou a rychlou komunikaci s krátkým trváním účinku.

Nervová regulace

Velké energetické nároky

Specifický informační kanál

Specifita dána anatomicky

Efekt rychlý, lokální

Z obecných charakteristik humorálních a nervových regulací vyplývá, že humorálně budou s výhodou řízeny především procesy, u kterých nebude prioritou čas, a u kterých bude potřeba koordinovat činnost mnoha buněk najednou (například trávení). Nervově budou naproti tomu řízeny především procesy, u kterých bude prioritou rychlá a specifická odpověď (například interakce organismu s vnějším prostředím). Je však třeba mít stále na paměti, že centrální nervový systém paralelně užívá obou způsobů regulace, které fungují současně.

Využití humorálních a nervových regulací v organismu

Regulace zpětnou vazbou

Regulace dopřednou vazbou (anticipace)

Intelligence

Paměť

Výše popsané regulace jsou zpětnovazebné, založené na tom, že podnět předchází (a vyvolává) odpověď. Centrální nervový systém je však schopen zajistit i regulace dopřednou vazbou (anticipaci), kdy odpověď předchází potenciálnímu podnětu. Regulace dopřednou vazbou je nejdokonalejším typem regulace, díky které organismus předchází potenciálnímu podnětu nebo narušení homeostázy a tím je schopen vyvarovat se obtížím. Příkladem anticipace může být omezení příjmu tekutin v situaci, kdy není možnost použití toalety, jiným příkladem je vyhýbání se nebezpečným místům, na kterých hrozí zranění. Regulace dopřednou vazbou vyžaduje vstupní informace a inteligenci systému tyto informace adekvátně zpracovat v reálném čase. Vstupní informace mohou být získány předchozí zkušeností přímou, zprostředkovanou, nebo odvozenou a musí být uloženy v paměti. Anticipace je natolik sofistikovaný proces, že jej může zajistit pouze relativně dobře vyvinutý mozek.

02 Evoluce nervového systému

Složitost nervového systému a zejména mozku odráží nesmírně dlouhou dobu, po kterou se vyvíjí. Miliardy let trvá postupné zdokonalování nervového systému, které navíc probíhá specifickým způsobem. V průběhu evoluce totiž nedochází k nahrazení starých struktur novými, ale staré je zachováno a nové struktury přidány. To má za následek vrstvení struktur, které je patrné z pohledu anatomie i fyziologie (například dráhy pomalé a rychle bolesti). Evolučně mladší struktury zajišťují buď stávající funkce na vyšší úrovni, nebo funkce nové. Zachováním starých struktur si příroda ponechává pojistku pro případ, že by se nové neosvědčilo. Evoluce není revoluce, která by staré zavrhla a spoléhala výhradně na nově vzniklé. To by z hlediska přežití představovalo zbytečný hazard. Rámcová znalost evoluce a evoluční logiky může pomoci v pochopení struktury a funkce nervového systému.

Nervový systém vzniká u mnohobuněčných organismů aktivně se pohybujících v daném prostředí, avšak kořeny nervového systému sahají dále do minulosti a souvisí s pohybem v širším kontextu. Pohyb můžeme považovat za základní charakteristikou života. V nejabstraktnější rovině můžeme celý život považovat za pohyb organismu v čase. V konkrétnější rovině můžeme za formu pohybu považovat nitrobuněčné procesy, metabolismus, či růstu a vývoj organismu. Nejkonkrétnější je pohybem prostorem, který je charakteristický pro všechny živočichy.

Předchůdcem buněk nervového systému jsou myoepitelie, kontraktilní buňky schopné reagovat na podráždění. Myoepitelie kombinují senzory i motorickou funkci. Větší množství myoepitelíí tvoří pletivo (tkáň rostlin), ve které sousední myoepiteliální buňky navzájem komunikují prostřednictvím elektrických synapsí (gap junction). To umožňuje synchronizovat činnost myoepiteliálního pletiva jako jednoho celku. Myoepiteliální buňky můžeme nalézt v květech rostlin, ve kterých zajišťují otevírání a zavírání květů v závislosti na světle. Myoepiteliální buňky se však nachází i u člověka jako součást některých exokrinních žláz (slinných, slzných). V průběhu evoluce dochází k postupnému oddělování senzory i motorické funkce, které jsou postupně vázány na oddělené buněčné struktury.

Neurony vznikají v okamžiku, kdy jsou senzory i motorické buňky odděleny od buněk kontraktilních, přičemž neurony typicky nemají ani senzory i motorickou funkci, ale zajišťují komunikaci mezi oběma komponentami. V dalším průběhu evoluce vznikají neurony, které komunikují výhradně s jinými neurony a tak vznikají interneurony. Interneurony představují základní charakteristiku centrálního nervového systému, ve kterém dochází ke komplexnímu zpracování signálu. Evolučně zralý nervový systém se tedy skládá z centrálního nervového systému, pro který je charakteristická přítomnost interneuronů a z periferního nervového systému, který spojuje centrální nervový systém se senzory i motorickým aparátem nebo efektor (svalové a žlázy buňky).

Evoluční logika

Staré struktury zachovány,
nové přidány

Evoluce není revoluce

Nervový systém a pohyb

Myoepitelie

Nejstarší předchůdce buněk NS

Senzory i motorická funkce

Oddělení senzory i motorické funkce vede ke vzniku neuronů

Neurony

Interneurony

CNS

PNS

Retikulární nervový systém

Nejjednodušší forma NS

Nespecifická reakce

Žebříčkový nervový systém

Koordinace pravé a levé strany

Mozkové ganglion

Příjem potravy

Sofistikovaný NS u hmyzu

Přesný pohyb

Dobré smysly

Společenstva

Nejjednodušší formou nervového systému je retikulární nervový systém, který se nachází například u polypů (první životní stádium žahavců). V retikulárním nervovém systému tvoří neurony homogenní síť, aniž by byla patrna nějaká diferenciací. Reakce polypu na podráždění je proto nespecifická a uniformní: stáhne chapadla, čímž se zavře. Taková reakce je použita v případě obrany (krytí) i v případě útoku (zachycení potravy). Polypy žijí přisedlým způsobem života a nespecifická reakce na podráždění je v daných podmínkách dostačující. Druhým životním stádiem žahavců jsou medúzy, které vznikají z polypů za účelem rozmnožování. Medúzy se pohybují a s tím patrně souvisí složitější organizace nervového systému. V těle medúzy je nervový systém organizován retikulárně, podobně jako u polypu, avšak v oblasti propulsní části, sloužící k pohybu, je nervový systém organizován cirkulárně, což umožňuje symetrické kontrakce a koordinovaný pohyb. U kroužkovců se nachází žebříčkový nervový systém, který je symetricky uspořádaný, což umožňuje koordinaci pohybu pravé a levé strany těla. V hlavové části se nachází mozkové ganglion, které se vyvíjí v souvislosti s příjmem potravy (analýza potravy, koordinace pohybů zajišťujících příjem potravy atd.). Relativně sofistikovaný nervový systém můžeme pozorovat již u hmyzu, který je schopen velmi koordinovaného a přesného pohybu, má relativně dobře vyvinuté smysly, a některý hmyz tvoří i společenstva.

Rozvoj mozkové kůry u člověka

Vliv prostředí

Život ve skupině

Nejvyššího rozvoje dosahuje nervový systém u savců a především u člověka, u kterého je vyvinutá zejména mozková kůra. Na základě archeologických nálezů se předpokládá, že tak výrazný rozvoj kůry souvisí s vlivem prostředí, s používáním nástrojů a se životem ve skupině. To u předků člověka, kteří byli ve srovnání s jinými živočichy relativně slabí a pomalí, umožnilo nejen přežít, ale i adaptovat se a posléze si podmanit jakékoliv prostředí na Zemi.

Univerzální behaviorální schémata

Lokomoce

Orientace

Motivace

Pro přežití organismu je nezbytné udržet integritu organismu a zajistit udržovací procesy (např. respirace), k čemuž je nezbytné adekvátně reagovat na podněty z vnějšího prostředí (např. nedýchat pod vodou a včas se vynořit). Za tím účelem vznikla univerzální behaviorální schémata, kterými jsou lokomoce, orientace a motivace. Tato schémata mohou být modifikována dle aktuálních potřeb a požadavků. Lokomoce slouží k realizaci smysluplného pohybu, k přiblížení se/vyhnutí se živému/neživému objektu a to buď záměrně či bezděčně. Orientace a motivace umožňují záměrnou lokomoci za konkrétním účelem, jako je například hledání potravy, zkoumání prostředí a preference či vyhýbání se určité potravě nebo místu (preferujeme potravu, která nám nepůsobí potíže a místa, která jsou bezpečná).

Evoluce mozku

Expanze zadního mozku

Lokomoce směrem vpřed

Expanze předního mozku

Čich

Lokomoce směrem vpřed (hlavový konec trávicí trubice) podmínila postupné zdokonalení hlavových receptorů a expanzi zadního mozku (rhombencephalon – medulla oblongata), což představuje první fázi evoluce mozku. Současně se vyvíjí motorický aparát dané oblasti umožňující lepší orientaci hlavového konce, navigaci za účelem lokomoce a dále vznikají okruhy zprostředkovávající instinktivní chování (příjem potravy). V druhé fázi evoluce mozku došlo v souvislosti s rozvojem čichu k expanzi předního mozku (prosencephalon – diencephalon, telencephalon) a s rozvojem souvisejícího motorického aparátu dochází k rozvoji corpus striatum (ventrální striatum), jehož spoje jsou plastické a to umožnilo vznik paměti. Čich je z hlediska evoluce mozku zcela výjimečný, neboť umožňoval dokonalejší

analýzu potravy a místa. To však vyžadovalo uchovávat v paměti předchozí zkušenosti související s konkrétními pachovými informacemi. Následné setkání se známým pachem pak mohlo vyvolat požadovanou reakci (přijmutí či odmítnutí potravy, vyhnutí se určitému místu). Tato fáze představuje klíčový bod evoluce mozku. Třetí fází evoluce mozku je expanze středního mozku, ke které došlo pod vlivem informace ze zrakového a sluchového ústrojí. Tyto informace byly zprvu využívány k reflexní aktivitě a střední mozek by se dal proto označit za „centrum reflexní aktivity“. Ve čtvrté fázi dochází k druhé expanzi předního mozku pod vlivem informace z neolfaktorických systémů, zejména zraku, sluchu a somatosenzitivity, které se sekundárně napojují na přední mozek. Tyto systémy využívají výhod předního mozku, kterými jsou plasticita umožňující učení a tvorbu paměťových stop. Současně dochází k rozvoji thalamu, který zajišťuje filtrování informací vstupujících do mozku, čímž chrání mozek před zahlcením. Od této etapy vývoje mozku začínají dominovat sluch a zrak, ze kterých se postupně stává hlavní zdroj poznání okolního světa. V páté fázi evoluce mozku došlo k další expanzi předního mozku, zejména neokortexu, s paralelní expanzí neostriata a neocerebella. Tím se značně navýšil výpočetní výkon mozku, což umožnilo zpracovat více informací a výrazně zlepšit asociační funkce mozku.

Paralelně s expanzí neokortexu docházelo k rozvoji thalamu a mozečku. Thalamus slouží k předzpracování informace směřující do kůry, s čímž je spojena filtrace informace a tímto mechanismem je mozek chráněn před zahlcením. Thalamus je také nezbytný pro funkci kůry. Myšlení typicky probíhá ve smyčkách, kdy se vzruchy cyklicky šíří mezi kůrou, thalamem a mozečkem. O mozečku se dá zjednodušeně říci, že je jeho funkce koordinační. Mozeček zajišťuje nejen koordinaci pohybovou, ale i koordinaci sensorických informací (např. vstup zrakových a sluchových informací do CNS je asynchronní a funkcí mozečku je spárovat informace týkající se stejného podnětu). Mozeček má také velký význam při kognitivních procesech, s určitou nadsázkou by se dalo říci „v koordinaci myšlenek“.

Evolučnímu pohledu plně odpovídá i hierarchické uspořádání centrálního nervového systému. Spinální úroveň představuje nejnižší úroveň organizace centrálního nervového systému zajišťující nejnižší regulační stupeň (např. spinální reflexy). Úroveň mozkového kmene představuje vyšší úroveň nervové činnosti, která je spojena se složitými reflexními vzorci (např. dýchací reflex, polykací reflex). Oblast mozkového kmene je také oblastí jader hlavových nervů a v tomto případě je její funkce podobná spinální úrovni. Nejvyšší a nejdokonalejší úroveň nervové činnosti představuje neokortex, který je spojen s vědomou činností, avšak je třeba si uvědomit, že neokortex se neuplatňuje v „kritických situacích“, kdy je důležitá rychlost reakce. V takových situacích převládne evolučně stará reflexní aktivita, která byla v tomto ohledu dotažena k dokonalosti (v tom smyslu, že novější systémy nezajistí v dané situaci lepší reakci).

Evoluce mozku

Expanze středního mozku

Zrak a sluch

Druhá expanze předního mozku

Neolfaktorické systémy

Vznik thalamu

Třetí expanze předního mozku

Asociační funkce

Thalamus

Filtrování informace

Kognitivní smyčky

Cerebellum

Koordinace

Kognitivní smyčky

Hierarchie CNS

Spinální úroveň

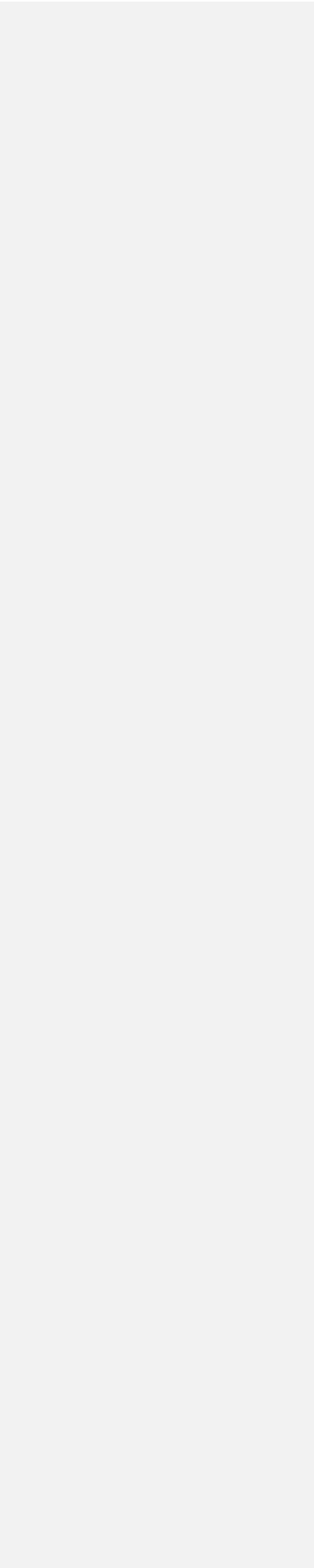
Lokální reflexy

Kmenová úroveň

Vyšší reflexy

Kortikální úroveň

Kognitivní procesy



03 Stavba centrálního nervového systému

V předchozí kapitole jsme se zabývali evolucí nervového systému a viděli jsme, jak metodou postupného přidávání vznikl velmi složitý systém. V této a následující kapitole se budeme zabývat obecnou stavbou a funkcí nervové soustavy a naopak uvidíme, že v obecné rovině je základní princip fungování nervového systému až geniálně jednoduchý.

Unikátnost centrálního nervového systému je patrná již makroskopicky a to díky kompartmentalizaci. Bariéry CNS vymezují mozkový, míšňní a krevní kompartment, které jsou izolovány od okolních struktur i od sebe navzájem, díky čemuž může být homeostáza CNS udržována ve velmi úzkém rozmezí. Na udržování homeostázy se také podílí podpůrná činnost neuroglie, zejména astrocytů, které též spoluvytváří hematoencefalickou bariéru. Specifická homeostáza CNS umožňuje neuronům přežít po celý život jedince, což je zásadní, neboť zralé neurony již nemohou být nahrazeny.

Centrální nervový systém je uložen v kostěném obalu (lebka, páteř), který poskytuje mechanickou ochranu. Další stupeň ochrany tvoří tři mozkové pleny, dura mater, arachnoidea a pia mater, mezi nimiž se nachází subdurální a subarachnoidální prostor. Pleny mozkové izolují mozek a míchu od okolí a tvoří bariéry pro přestup mikroorganismů i makromolekul.

Nitrolební kompartment vyplňuje mozek (cca 80%), likvor (cca 10%) a krev v cévách (10%). Jednotlivé kompartmenty jsou navzájem odděleny meningeální (mozek-likvor), hematolikvorovou (krev-likvor) a hematoencefalickou (mozek-krev) bariérou. Významnou je zejména bariéra hematoencefalická, která se významně podílí na regulaci přestupu látek z krve do mozkového kompartmentu. Hematoencefalická bariéra je vysoce organizovaná struktura, kterou tvoří endotel cév s nízkou propustností (zonulae occludentes), bazální membrána, výběžky astrocytů a pericyty. Anatomicky i funkčně je tedy hematoencefalická bariéra spolutvořena kompartmentem cévním i mozkovým a obecně platí, že volně mohou procházet malé nepolární molekuly a plyny (zejména O₂, CO₂), zatímco transport velkých a polárních molekul (včetně glukózy) probíhá výhradně prostřednictvím transportních mechanismů. Existují i oblasti, kde je hematoencefalická bariéra modifikovaná a více propustná. Souhrnně se tyto oblasti označují jako cirkumventrikulární orgány a obecně slouží jako senzory, nebo jako sekretorický aparát. Mezi cirkumventrikulární orgány patří lamina terminalis (termoregulace, osmoregulace), zadní lalok hypofýzy (neurosekrece), eminentia mediana (sekrece hypotalamických hormonů – liberiny, statiny), area postrema (detekce toxinů, centrum zvracení), epifýza (cirkadiální aktivita), subkomisurální orgán (kontrola likvoru, možná role v osmoregulaci), subfornikální orgán (regulace tlaku, osmoregulace).

Kompartmentalizace CNS umožňuje udržovat homeostázu v úzkém rozmezí

Bariéry CNS

Kost

Dura mater

Pia mater

Arachnoidea

Nitrolební kompartment

Obsah

Mozek

Likvor

Krev v cévách

Bariéry

Meningeální

Hematolikvorová

Hematoencefalická

Cévní stěna

Bazální membrána

Výběžky astrocytů

Pericyty

Cirkumventrikulární orgány

Senzorický aparát

Sekretorický aparát

Likvor

- Choroidní plexy
- Arachnoidální granule
- Funkce
 - Ochrana
 - Transportní
 - Metabolická
 - Imunologická

Významnou součástí nitrolebního kompartmentu tvoří likvor, který má složení podobné plazmě (vysoký obsah sodíku, nízký obsah draslíku) a neobsahuje téměř žádné buňky (max. 5/ml). Mozkomíšní mok je z převážné části tvořen choroidními plexy (asi 70% produkce), menší díl připadá na buněčný metabolismus, kapilární ultrafiltrát a filtraci přes Virchowův – Robinův prostor (prostor mezi pia mater a cévou všude mimo kapiláry). Mozkomíšního moku se denně vytvoří až 750ml, přičemž objem likvorového prostoru je asi 250ml. Je tedy důležité, aby byla zajištěna adekvátní resorpce mozkomíšního moku, o což se starají arachnoidální granule drénující mozkomíšní mok do mozkových splavů. Převážná část moku je tvořena choroidními plexy v postranních komorách a na stropu čtvrté komory. Z postranních komor mok proudí přes třetí komoru a Sylviovův kanál do komory čtvrté, dále přechází do subarachnoidálního prostoru, odkud je arachnoidálními granulacemi drénován do mozkových splavů. Cirkulace mozkomíšního moku tedy probíhá „zevnitř (komory) směrem ven (subarachnoidální prostor)“. Hlavní funkcí mozkomíšního moku je nadlehčování CNS a ochrana před otřesy, mozkomíšní mok má však i funkci transportní, metabolické a imunologické.

Intrakraniální tlak

- Determinuje mozkovou perfuzi
- $CPP = MAP - ICP$

Kritický fyziologický parametr představuje intrakraniální tlak (ICP), který spolu se středním arteriálním tlakem (MAP) určuje cerebrální perfuzní tlak (CPP) podle vztahu $CPP = MAP - ICP$. CPP reprezentuje tlakový gradient, díky kterému teče krev do nitrolebí, MAP sílu, která žene krev do nitrolebí a ICP sílu, která proudění krve do nitrolebí brání. Kritický nárůst ICP omezí CPP a povede k mozkové ischemii.

Buněčný podklad NS

- Neuron
 - Práce se signálem
- Neuroglie
 - Podpůrná funkce

Buněčný podklad nervového systému tvoří neurony a neuroglie. Neurony slouží k příjmu, integraci a propagaci signálu. Neurony jsou po skončení neurogeneze nenahraditelné, což pravděpodobně není dáno ojedinelostí buněk samotných, ale spíše unikátností sítí, které neurony vytváří. Neuroglie má funkci podpůrnou a na rozdíl od neuronů je plně nahraditelná. Neuronů je v lidském mozku asi sto miliard, zatímco otázka množství neurologie nebyla doposud dořešena. Starší zdroje uvádí poměr neuron / neurologie 1 / 10 - 50, novější literatura uvádí poměr podstatně menší a některé zdroje dokonce uvádí poměr jedna ku jedné.

Neuron

- Dendritická část
 - Vstup signálu
- Tělo neuronu
 - Integrace signálu
- Axon
 - Výstup signálu

Neuron je tvořen tělem buňky a nervovými výběžky. Dendrity představují vstupní část zajišťující příjem signálu, integrace signálu probíhá na těle neuronu a výstupní částí je axon, který je napojen na jiné neurony nebo efektorové buňky (svalové, žláznové). Počet spojů připadající na jeden neuron je v průměru asi 10 000, přičemž počet spojů v jednotlivých částech mozku kolísá od asi 4 000 do 50 000, což názorně ukazuje, jak komplexní je nervový systém. V mozku jsou těla neuronů lokalizována v šedých hmotách mozkových a to buď na povrchu hemisfér (kortikální) nebo v hlubokých partiích mozku, kde tvoří jednotlivá jádra (subkortikální neurony). Výběžky neuronů tvoří bílé hmoty, které vyplňují zbylé prostory, a jejichž celková délka je podobně úctyhodná jako počet neuronů, neboť se uvádí, že délka axonů v lidském mozku dosahuje asi 160 000 km. V míše je organizace šedých a bílých hmot poněkud jednodušší. Šedá hmota, tvořená těly asi 100 milionů neuronů, se nachází v centrální oblasti a bílá hmota je lokalizována na povrchu míchy.

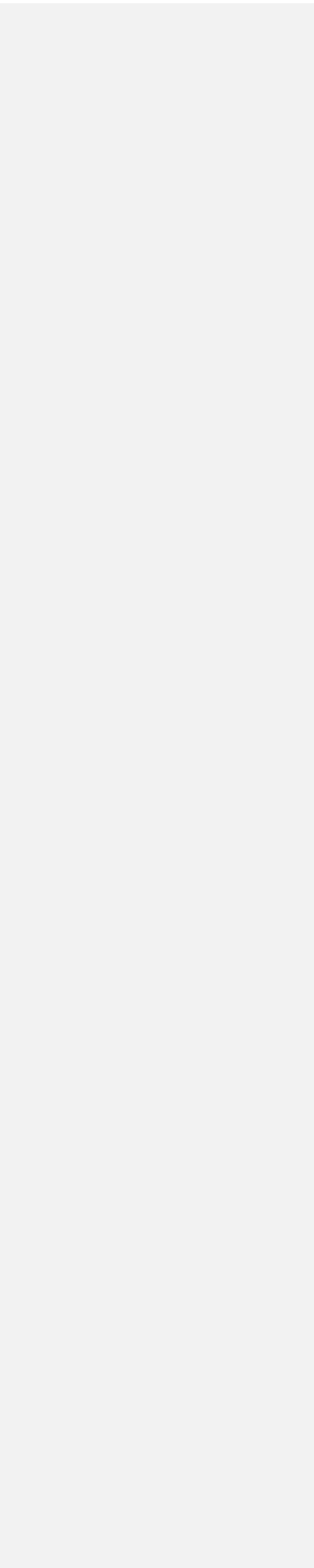
Fyziologické procesy, které probíhají v neuronech, můžeme rozdělit na udržovací aktivity (vázané na cytoplazmu) a na příjem/zpracování/vedení signálu (vázané na membránu). Problematika membránových dějů bude pojednána v následující kapitole, udržovacím aktivitám se budeme věnovat ve zbytku této kapitoly.

Udržovací aktivity jsou společné pro všechny živé buňky, neboť jsou potřebné k udržení strukturální a funkční integrity. Většina těchto procesů probíhá v těle neuronů, kde se nachází jádro, mitochondrie a všechny buněčné organely. Druhou významnou oblastí neuronu je axonální zakončení, kde probíhá uvolňování neurotransmiteru, zpětné vychytávání a recyklace neurotransmiteru. Všechna syntéza probíhá v těle neuronů, neboť zde je přítomen kompletní syntetický aparát. V axonálním zakončení dochází k recyklaci neurotransmiterů, avšak všechny mitochondrie i potřebné enzymy pochází z těla neuronu, odkud jsou do axonálního zakončení dopravovány axonálním transportem.

Rozlišujeme dva typy axonálního transport – rychlý a pomalý. Rychlý axonální transport je obousměrný, závislý na ATP a je realizován molekulárními motory kinesinem (anterográdní transport s rychlostí asi 400 mm/den), nebo dyneinem (retrográdní transport s rychlostí asi 200 mm/den). Rychlým transportem jsou z těla do axonálního zakončení dopravovány všechny potřebné elementy (enzymy, strukturální proteiny, prekurzory neurotransmiterů, mitochondrie atd.). Z axonálního zakončení do těla je dopravován materiál určený k recyklaci a signální molekuly z postsynaptických struktur (např. neurotrofní faktory). Pomalý axonální transport je pouze anterográdní, není závislý na ATP a molekulových motorech. Mechanismus pomalého axonálního transportu není plně objasněn a je možné, že se jedná o recyklaci axonálního skeletu, se kterou je spojen pohyb strukturálních součástí axoskeletu (aktin, myozin, tubulin). Této hypotéze by mohl nasvědčovat fakt, že rychlost pomalého axonálního transportu je asi 5 mm/den, což zhruba odpovídá rychlosti růstu axonu při jeho regeneraci.

Neurologie má funkci podpůrnou. V centrálním nervovém systému jsou nejvýznamnější populací neurogliálních buněk astrocyty, jejichž podpůrná činnost je pro správnou funkci neuronů nezbytná. Astrocyty jsou strukturální komponentou hematoencefalické bariéry, podílí se na udržování homeostázy, na metabolismu neurotransmiterů a nezastupitelnou roli hrají také při vývoji mozku. V periferním nervovém systému plní obdobnou úlohu satelitní buňky, které jsou lokalizovány v periferních gangliích. Oligodendrocyty tvoří myelinový obal nervových vláken v CNS, přičemž jeden oligodendrocyt tvoří obal více vláken. V periferním nervovém systému tvoří myelinový obal Schwanovy buňky, přičemž jedna Schwanova buňka vždy tvoří myelinový obal jediného axonu. Mikroglie reprezentují buňky imunitního systému a dá se říci, že mikroglie reprezentuje tkáňový makrofág v CNS. Posledním představitelem neuroglie jsou buňky ependymální, které vystylají komorový systém a jsou také součástí choroidních plexů. Ependymální buňky se podílí na tvorbě likvoroencefalické bariéry, hematolikvorové bariéry a na tvorbě likvoru.

Neuron
Udržovací aktivity - Cytoplazma
Práce se signálem - Membrána
Udržovací aktivity neuronu
Tělo neuronu
Veškerá syntéza
Axonální zakončení
Recyklace neurotransmiterů
Axonální transport
Rychlý
Vyžaduje energii
Obousměrný
Pomalý
Nevyžaduje energii
Pouze anterográdní
Neurologie
Centrální nervový systém
Astrocyty
Podpůrná činnost
Oligodendrocyty
Myelinový obal
Mikroglie
Imunita
Ependymální buňky
Výstelka
Periferní nervový systém
Satelitní buňky
Podpůrná činnost
Schwanovy buňky
Myelinový obal



04 Membránové děje a synapse

V předchozí kapitole jsme se věnovali udržovacím aktivitám uvnitř neuronů, které zajišťují vše potřebné pro přežití neuronu a pro jeho správnou funkci, kterou je příjem, integrace a vedení signálu. Zatímco se udržovací aktivity odehrávají v cytoplazmě neuronu, práce se signálem probíhá na membráně jako změny membránového napětí.

Membránové napětí vzniká vlivem rozdílných koncentrací iontů na opačných stranách semipermeabilní membrány, tedy uvnitř a vně buňky (ve fyziologii se místo pojmu membránové napětí běžně užívá termínu membránový potenciál a myslí se tím totéž, i když membránové napětí je, striktně vzato, dáno rozdílem potenciálů intracelulárně a extracelulárně). Hlavní podíl na vzniku a udržování membránového napětí má Na/K ATPáza, která působí elektrogenně (pumpuje tři kladné ionty z buňky výměnou za dva kladné ionty, které směřují do buňky). Klidové membránové napětí neuronu je udržováno na hodnotě okolo -70mV.

Přenos signálu představuje postupující vlnu změny membránového napětí z jedné části neuronu do části jiné. Změna membránového napětí představující signál trvá velmi krátkou dobu. Charakter signálu může určovat velikost výchylky membránového napětí (amplitudové kódování) nebo frekvence konstantních výchylek membránového napětí, akčních potenciálů (frekvenční kódování).

Amplitudové kódování v zásadě odpovídá analogovému signálu, intenzitě signálu odpovídá velikost výchylky membránového napětí. Má vyšší rozlišovací schopnost než kódování frekvenční, avšak signál se šíří s dekrementem, se vzdáleností amplituda klesá a signál může vyhasnout. Amplitudové kódování se uplatňuje na receptorech, na dendritech a na těle neuronu, tedy tam, kde se signál přenáší na krátkou vzdálenost a kde dochází k sumaci signálu (viz níže).

Frekvenční kódování odpovídá digitálnímu signálu, velikost výchylky membránového napětí je vždy stejná a intenzita signálu je kódována frekvencí pulzů – akčních potenciálů. Akční potenciál vzniká na principu vše nebo nic, z toho důvodu je amplituda pulzu konstantní a signál se šíří bez dekrementu. Frekvenční kódování se uplatňuje v axonálním přenosu, který zpravidla probíhá na velkou vzdálenost.

Šíření signálu je umožněno napětově řízenými iontovými kanály, které podmiňují vysokou propustností membrán, a které zároveň zaručují okamžitou připravenost membrány k vedení vzruchu. Vezmeme-li v úvahu množství neuronů, celkovou plochu jejich membrán a požadavek stálé připravenosti k vedení vzruchu (aby byla zaručena rychlost odpovědi), nemohou být překvapující vysoké energetické nároky nervového systému. Lidský mozek, který představuje asi 2% tělesné hmoty, spotřebuje asi 20% celkové tělesné spotřeby kyslíku a 25% celkové tělesné spotřeby glukózy.

Membránové napětí (potenciál)

Semipermeabilní membrána

Rozdílné koncentrace iontů

Na/K ATPáza

Přenos signálu

Změna membránového napětí

Kódování signálu

Amplitudové

Frekvenční

Amplitudové kódování

Intenzitě odpovídá amplituda

Šíří se s dekrementem

Receptory, dendrity, těla neuronů

Frekvenční kódování

Intenzitě odpovídá frekvence

Šíří se bez dekrementu

Axony

Napětově řízené iontové kanály

Šíření signálu

Okamžitá připravenost

Vysoké energetické nároky

Akční potenciál

Depolarizace

Repolarizace

Hyperpolarizace

Refrakterní perioda

Princip vše nebo nic

Uniformní charakter

Konstantní amplituda

Konstantní trvání

Akční potenciál vzniká na iniciálním hrbolu a axonem postupuje směrem k axonálnímu zakončení, ve kterém vyvolá uvolnění neurotransmiteru do synaptické štěrbin. Akční potenciál vznikne při vzestupu membránového napětí na prahovou úroveň, která odpovídá asi -60 mV. Při klidovém membránovém napětí kolem -70 mV, tedy prahový podmět představuje výchylku odpovídající asi 10mV. Dosažení prahového napětí způsobí otevření napěťově řízených sodíkových kanálů, což vede k depolarizaci, vtoku sodíku (kladných iontů) do buňky a přechodnému vzestupu membránového napětí až do oblasti kladných hodnot. Následuje otevření napěťově řízených draslíkových kanálů a únik draslíku (kladných iontů) z buňky, což je podkladem repolarizace a návratu membránového napětí do záporných hodnot. Hodnoty membránového napětí dokonce klesají do zápornějších hodnot než je klidové napětí, membrána je hyperpolarizovaná. Hyperpolarizace membrány představuje refrakterní periodu (díky zápornějšímu napětí by prahový podmět musel být větší), která má velký význam pro anterográdní šíření signálu (viz dále). Díky existenci napěťově řízených sodíkových kanálů vzniká akční potenciál na principu vše nebo nic, akční potenciál buď vznikne, nebo nevznikne, ale pakliže vznikne, má vždy stejný charakter – stejnou amplitudu a stejnou dobu trvání (typický akční potenciál trvá asi 1ms). Je třeba mít na paměti, že při membránových dějích jsou (jak již název napovídá) přesuny iontů omezeny na úzkou oblast membrány a v žádném případě není narušena iontová rovnováha v cytoplazmě ani v axoplazmě.

Nemyelinizovaná vlákna

Lokální proudy

Anterográdní směr vedení

Akční potenciál se šíří nemyelinizovanými nervovými vlákny díky lokálním proudům, což jsou posuny hodnot membránového napětí v přilehlých částech membrány. V anterográdním směru dosahuje výchylka membránového napětí prahové úrovně a dochází ke vzniku akčního potenciálu, zatímco retrográdně akční potenciál nevzniká neboť membrána je v refrakterní fázi díky hyperpolarizaci po již proběhlém akčním potenciálu. Anterográdní mechanismus vedení zajišťuje, že vzruch v nervovém vlákně neosciluje (signál se přenesse a vyhasne), což je z hlediska vedení signálu zcela zásadní.

Myelinizovaná vlákna

Saltatorní vedení

Rychlost vedení

Ekonomičnost

Myelinizace umožnila nárůst průřezu nervových vláken

Velký evoluční pokrok představuje myelinizace nervových vláken. Myelin působí izolaci nervového vlákna, která je přerušena Ranvierovými zářezy, přičemž membránové procesy spojené s šířením signálu probíhají pouze v Ranvierových zářezích. Akční potenciál se tedy u myelinizovaných vláken nešíří membránou kontinuálně, ale přeskakuje za jednoho Ranvierova zářezu na druhý – saltatorní vedení. Saltatorní vedení zvyšuje rychlosti vedení a díky tomu, že změny membránových potenciálů probíhají pouze v omezených okřscích membrány, dochází k významnému snížení energetické náročnosti. Snížení energetických nároků umožnilo zvětšení průřezu vlákna, což vedlo k dalšímu nárůstu rychlostí vedení (elektrický odpor vlákna je nepřímo úměrný průřezu vodiče). Srovnáme-li rychlost vedení evolučně starých nemyelinizovaných vláken o průměru asi 1 μm , majících rychlost vedení okolo 1m/s, s evolučně nejmladšími silně myelinizovanými vlákny s průměrem asi 20 μm , s rychlostí vedení kolem 170 m/s (asi polovina rychlost zvuku), vidíme, k jak dramatickému vývoji v průběhu evoluce došlo. U savců, a tedy i u člověka, tvoří většinu vláken myelinizovaná, přičemž v centrálním nervovém systému jsou myelinizovaná vlákna všechna.

Nemyelinizovaná vlákna reprezentují pouze evolučně nejstarší vlákna typu A dedikovaná vedení „pomalé“ bolesti.

Komunikaci mezi neurony zajišťují synapse, přičemž rozlišujeme dva typy synapsí, elektrické a chemické.

Elektrické synapse jsou evolučně staré, v CNS se nachází ubikvitárně, je jich však méně než synapsí chemických. Podkladem elektrických synapsí jsou gap junctions, které jsou komplexními mezibuněčnými spoji umožňující přenos iontů mezi sousedními buňkami. Elektrické synapse umožňují obousměrný přenos signálu (iontů) s vysokou rychlostí vedení a jejich hlavní funkce je synchronizační. Díky gap junctions mohou celé buněčné populace fungovat jako funkční syncytium.

Evolučně mladší jsou synapse chemické, které jsou u savců většinovým typem synapsí, a které umožňují přenos signálu pouze jedním směrem. Chemickou synapsi tvoří axonální zakončení presynaptického neuronu, synaptická štěrbina a membrána postsynaptického neuronu. Přenos signálu je realizován pomocí neurotransmiteru, který je uvolněn do synaptické štěrbiny. Neurotransmitter se uvolňuje Ca dependentním mechanismem následkem depolarizace membrány axonálního zakončení. V synaptické štěrbině se neurotransmitter váže na specifické receptory membrány postsynaptického neuronu.

Z chemického hlediska představují neurotransmitery heterogenní skupinu, od látek anorganických, přes jednoduché organické sloučeniny až po neuropeptidy. Z fyziologického hlediska jsou nejvýznamnější neurotransmitery acetylcholin, dopamin, noradrenalin, adrenalin, serotonin a dále aminokyseliny glutamát a GABA. Neurotransmitery mohou působit excitačně (glutamát, acetylcholin) nebo inhibičně (GABA, glycin). Zvláštní typ synapsi představuje neuromuskulární spojení, u kterých je neurotransmiterem acetylcholin.

Zatímco axonem se signál šíří v podobě frekvenčně kódovaného akčního potenciálu, v dendritické zóně vznikají amplitudově kódované excitační /inhibiční postsynaptické potenciály. Postsynapticky tedy dochází k mírnému vychýlení membránového napětí pozitivním směrem (aktivační postsynaptický potenciál) nebo směrem k zápornějším hodnotám (inhibiční postsynaptické potenciál). Amplitudové kódování má význam z hlediska integrace signálu, neboť jednotlivé vychýlky membránového napětí se šíří na tělo neuronu, kde dochází k sumaci signálu (součtu vychylek). Sumace může být prostorová (signály z různých dendritických zón) nebo časová (řada za sebou následujících signálů z jedné dendritické zóny). V případě, že výsledný posun membránového napětí dosáhne prahové úrovně, vznikne akční potenciál. Sumace vrcholí na těle neuronu v oblasti axonového hrbolu a na tuto oblast navazuje iniciální segment axonu, kde vzniká akční potenciál. Iniciální segment je predilekčním místem vzniku akčních potenciálů, neboť je zde nejvyšší koncentrace sodíkových kanálů.

Integrace signálu na těle neuronu má velký význam z hlediska neuronových sítí, které podmiňují komplexnost nervového systému. Podkladem nervové činnosti, od nejjednodušší inhibice až po nejvyšší mozkovou činnost, je konvergence a divergence signálu. Při konvergenci dochází ke sbíhání signálu z jednoho, nebo různých zdrojů. Konvergence signálu z jednoho zdroje je podkladem zesílení signálu a vzniká tak, že se axon preterminálně rozvětví (diverguje, viz níže)

Elektrické synapse
Evolučně staré
Menšina
Gap junctions
Obousměrný přenos iontů
Synchronizace
Chemické synapse
Evolučně mladé
Většina
Struktura
Axonální zakončení
Synaptická štěrbina
Postsynaptická membrána
Neurotransmitery
Různá chemická povaha
Excitační
Inhibiční
Postsynaptický potenciál
Dendritická zóna
Aktivační
Inhibiční
Sumace signálu
Tělo neuronu
Prostorová
Časová
Axonový hrbol
Maximální sumace
Iniciální segment
Vznik akčních potenciálů
Konvergence signálu
Z jednoho zdroje
Zesílený signál
Z různých zdrojů
Integrace informace

Divergence signálu

V rámci jednoho traktu

Zesílení signálu

V rámci různých traktů

Asociační procesy

a kontaktuje postsynaptický neuron prostřednictvím více synapsí. Konvergence z různých zdrojů umožňuje integraci informací. Počet synapsí na jeden neuron se pohybuje v rozmezí 4 000 (primární zrakový kortex, area 17) až po 60 000 (primární motorický kortex, are 4), přičemž průměrná hodnota je asi 10 000 synapsí na jeden neuron. Divergence je opakem konvergence, jde o rozbíhání signálu, jehož podkladem je větvení axonu. Divergence může vznikat v rámci jednoho traktu, což slouží k zesílení signálu, jak bylo popsáno výše. Signál také může divergovat v rámci více traktů, čímž dochází k poslání signálu do různých oblastí, což je zásadní pro asociační procesy.

Neuronální sítě

Nejjednodušším příkladem neuronálních sítí jsou spinální inhibiční interneurony, které při aktivaci agonistických svalů inhibují antagonisty. Dalším jednoduchým příkladem je ipsilaterální zpětná inhibice, která zamezuje přehnané aktivaci příslušná svalové skupiny. Složitějším typem neuronových sítí jsou oscilační okruhy, které se skládají z neuronů zapojených do okruhu, který umožňuje udržovat spontánní aktivitu. Jeden signál z vyšších center spustí aktivitu, která spontánně probíhá do doby, než přijde z vyšších center signál inhibiční. Na opačném pólu jsou neuronové sítě CNS, které dosahují značné komplexnosti.

Neurotransmise

Specifická

Přenos informace

Rychlý účinek

Důležité je rozlišovat mezi neurotransmisí a neuromodulací, což někdy může splývat, neboť neurotransmisí i neuromodulaci zajišťují stejné chemické sloučeniny (např. acetylcholin může být neurotransmiterem, nebo neuromodulátorem v závislosti na tom, jakým systémem je použit). Neurotransmise slouží k přenosu informace, je tedy specifická, spojuje dvě nebo více konkrétních oblastí. Receptory postsynaptických neuronů jsou typicky iontové kanály, které jsou spojeny s krátkým účinkem (změnami membránového potenciálu). Neuromodulace, označována jako volume neurotransmission, slouží k regulaci aktivity nervového systému, k funkčnímu nastavení systému. Neuromodulace je difusní, ovlivňuje rozsáhlé oblasti nervového systému. Neuromodulační systémy jsou typicky vázány na receptory spojené G-proteiny s déletrvajícím účinkem. Funkční nastavení systému si můžeme například představit jako různé stavy psychického rozpoložení, přičemž molekulárním podkladem mohou být dočasné změny vlastností membrány, synapsí atd.

Neuromodulace

Difusní

Nastavení systému

Déletrvajcí účinek

Neuromodulátory působí společně

V lidském mozku se nachází několik neuromodulačních systémů, které působí společně. Výsledný funkční stav nervového systému závisí na tom, jak je namíchán výsledný „koktejl neuromodulátorů“. Mezi nejvýznamnější neuromodulátory patří acetylcholin, který se podílí na regulaci bdění/spánku, kognitivních funkcích, chování a emocí. Dalším významným neuromodulátorem je noradrenalin, který je důležitý pro bdění, rezpozivitu na nečekané podněty, učení a paměť. Dopamin je důležitým regulátorem hypothalamo-fypofyzárního systému, je důležitý pro funkci bazálních ganglií a je také hlavním mediátorem systému odměny. Serotonin reguluje spánek, impulzivitu, relaxaci/úzkostlivost. Poruchy neuromodulačních systémů jsou nejen podkladem neurologických problémů (např. Alzheimerova choroba), ale především problémů psychiatrických (např. deprese).

05 Somatosenzitivita I

V následujících šesti kapitolách budeme probírat systémy, které zajišťují příjem a zpracování signálů z vnějšího prostředí. To je jedním ze základních předpokladů přežití organismu. Signály z vnějšího prostředí zachycují receptory, které fungují jako měniče energie, mění energii stimulu na generátorový potenciál (amplitudové kódování). Generátorový potenciál je přímo na úrovni receptoru, nebo prvním neuronem transformován na akční potenciál, prostřednictvím kterého je informace poslána do CNS. (Místo pojmu receptory se někdy užívá pojmu senzory, aby se předešlo nedorozumění vyplývajícím ze záměny s membránovými receptory. Přestože považujeme pojem senzory za dobrý, budeme se v tomto textu držet pojmu receptory, neboť se na tento termín váže zažitá názvosloví, jako např. receptorový potenciál)

Můžeme rozlišit receptory nespécializované a specializované. Nespécializované receptory jsou polymodální, mohou přijímat široké spektrum signálu. Jsou jednoduché, mají malou rozlišovací schopnost jak kvantitativně (zachytí pouze podnět vysoké intenzity), tak kvalitativně (intenzivní teplotu i tlak vnímáme jako bolest). Specializované receptory jsou unimodální, jsou tedy primárně nastaveny na určitý typ podnětu (energie), dle toho rozlišujeme mechanoreceptory, termoreceptory, chemoreceptory a fotoreceptory. Specializované receptory jsou komplexní nebo jsou součástí smyslových orgánů, přičemž přidružené struktury usnadňují příjem specifického podnětu (např. obalové struktury taktilních mechanoreceptorů umožňují lépe zachytit tlakové podněty, ale pro podněty chemické povahy představují bariéru). Adekvátní podnět je podnět, pro který je receptor primárně navržen, a pro který má receptor nejvyšší rozlišovací schopnost (např. fotoreceptor je primárně navržen pro detekci světla). Receptory však mohou zachytit i podněty, na které nejsou primárně stavěny, neadekvátní podněty, v případě, že jsou tyto podněty vysoké intenzity (např. podráždění fotoreceptorů mechanickým podnětem o vysoké intenzitě vyvolá zrakový vjem - vidíme hvězdičky, když nás někdo udeří do oka). Obecné atributy podnětu jsou kvalita („co a kde“), kvantita („jak moc“), a trvání v čase („jak dlouho“).

Kvantitativním parametrem je intenzita („jak moc“), která určuje velikost amplitudy generátorového potenciálu. Vedle toho může podnět aktivovat více receptorů, což má také významnou informační hodnotu. Závislost mezi receptorovým a akčním potenciálem má obvykle logaritmický charakter, díky čemuž má receptor vyšší rozlišovací schopnost pro signál o nízké intenzitě, zatímco při vysoké intenzitě se křivka oproštuje. Zesílení recepce signálu o nízké intenzitě je bezesporu výhodou umožňující zachycení podnětů vzdálených, počátek působení podnětu, nebo podnět ve špatných podmínkách. Snížení rozlišovací schopnosti v oblastech vysoké intenzity naopak velký problém nepředstavuje, neboť podnět o vysoké aktivitě je vnímán i bez nutnosti signál „zesilovat“ a snížení receptivity při vysokých intenzitách může mít i projektivní charakter (ochrana receptoru před poškozením nadměrnou stimulací).

Receptor (senzor)

Měníč energie

Generátorový potenciál

Receptory

Polymodální - nespécializované

Unimodální - specializované

Dle typu podnětu

Mechanoreceptory

Termoreceptory

Chemoreceptory

Fotoreceptory

Podnět

Adekvátní

Neadekvátní

Obecné atributy podnětu

Kvalita

Kvantita

Trvání v čase

Kvantitativní parametry

Intenzita stimulu

Amplituda GP

Počet aktivovaných receptorů

Logaritmická závislost mezi GP a AP

Kvalitativní parametry

Modalita

Lokalizace

Pravidlo specifické nervové energie – labeled line coding

Kvalitativními parametry jsou modalita („co“) a lokalizace („kde“). Kvalitativní parametry jsou dány stavbou nervového systému a platí pro ně pravidlo specifické nervové energie – labeled line coding. Labeled line coding znamená, že je informace vedena od receptoru specifickým kanálem do specifické primární senzické oblasti, kde je neuron komunikující výhradně s daným receptorem. Aktivitu příslušného neuronu pak mozek hodnotí jako důsledek stimulace odpovídajícího receptoru, který má určitou funkci (modalita), a který leží v určité oblasti (lokalizace). Zpracování signálu z celého souboru receptorů umožňuje komplexní a detailní interpretaci podnětu. Pravidlo specifické nervové energie podmiňuje existenci somatotopických map v oblastech primárních senzických kortexů (např. senzitivní homunkulus). Pravidlo specifické nervové energie má klinické důsledky v tom, že dráždění nervu vyvolá odpovídající vjem (např. útlak nervu způsobí bolest šířící se do inervované oblasti).

Receptivní pole

Malá – velké rozlišení

Velká – malé rozlišení

Laterální inhibice – zvýšení kontrastu

Skupina receptorů většinou funguje jako jeden funkční celek, taková skupina sbírá informace z oblasti, která se nazývá receptivní pole. Receptivní pole mají různou velikost a do jisté míry se překrývají. Malá receptivní pole mají vysokou rozlišovací schopnost (např. kožní citlivost na prstech) a receptivní pole velká mají naopak rozlišovací schopnost malou (např. kožní citlivost v oblasti zad). Funkce receptivního pole je navíc modulovaná okolními receptivními poli. Rozlišovací schopnost může být zvýšená laterální inhibicí, což je inhibice okolních polí receptivním polem v centru působení podnětu, kde podnět působí nejsilněji. Výsledkem je zvýšení kontrastu signálu a lepší lokalizace podnětu.

Adaptace receptoru

Tonické receptory

Pomalá adaptace

Informace o stavu

Fazické receptory

Rychlá adaptace

Informace o dynamice

Tonicko – fazické receptory

Další charakteristikou receptorů je adaptace, což je úbytek aktivace navzdory trvání podnětu. Z tohoto hlediska rozlišujeme receptory tonické, fazické a tonicko-fazické. Tonické receptory se adaptují pomalu, jsou aktivní po celou dobu trvání podnětu. Fazické receptory se adaptují rychle, jsou aktivní při změně podnětu (začátek a konec stimulace), avšak při konstantní intenzitě podnětu jejich aktivita postupně vyhasíná. Tonicko - fazické receptory kombinují výše popsané vlastnosti v rámci jednoho receptoru. Tonické receptory poskytují informaci o stavu / přítomnosti podnětu, zatímco fazické o dynamice / změně podnětu. Většina receptorů je tonicko-fazických. Příkladem tonických receptorů jsou polohové receptory a příkladem fazických receptorů jsou taktilní mechanoreceptory zprostředkávající informace o vibracích.

Základními systémy senzitivity jsou somatosenzitivita (informace z povrchu těla), viscerosenzitivita (informace z viscerální oblasti) a propiocepce (informace z pohybového aparátu). Propriocepce bude probrána v rámci motoriky, viscerosenzitivita u autonomního nervového systému a zde se budeme věnovat pouze somatosenzitivitě.

Evoluce somatosenzitivity

Bezprostřední přežití

Informace o bolesti

Informace o teplotě

Dlouhodobé přežití

Ostatní somatosenzitivita

Somatosenzitivní systém patří k evolučně nejstarším systémům a je na něm jasně patrné, jak v průběhu evoluce docházelo k postupnému zdokonalování přidáváním nových struktur a jím odpovídajících funkcí. Z evolučního pohledu je nejdůležitější informace o potenciálním poškození organismu, která může mít význam pro bezprostřední přežití. Takovou informaci představují zejména podněty bolestivého charakteru a eventuálně informace o teplotě. Somatosenzitivní informace nebolestivého charakteru význam pro bezprostřední přežití nemají, ale umožňují lepší adaptaci v daném prostředí (např. jemná manipulace, výroba předmětů

a podobně). Evolučně starší systémy tedy usnadňují bezprostřední přežití, zatímco evolučně mladší systémy usnadňují přežití dlouhodobé díky lepší adaptaci v určitém prostředí. Tomu odpovídá struktura receptorů, nervových vláken i drah.

Nejjednodušším a evolučně nejstarším typem receptorů jsou volná nervová zakončení, která jsou prostým zakončením nervu v tkáni. Volná nervová zakončení jsou nesespecializovaná a mohou reagovat na širokou škálu podnětů (nocicepce, termorecepce, mechanorecepce), jsou tedy polymodální. Volná nervová zakončení však reagují na podněty vysoké intenzity a tím, že jsou nespecifická, neumožňují rozlišení charakteru podnětu. Poškození tkáně, silný tlak, vysoká teplota (nad 45°C), nízká teplota (pod 10°C), či velmi nízké pH (např. při nahromadění laktátu) budou díky tomuto systému vnímány uniformě, jako bolest. Volná nervová zakončení jsou přítomna na evolučně starších vláknech, na nemyelinizovaných vláknech typu C (pomalá, tupá, špatně lokalizovaná bolest), nebo tenkých myelinizovaných A delta vláknech (rychlá, ostrá, dobře lokalizovaná bolest).

Termoreceptory můžeme považovat za volná nervová zakončení, u kterých již dochází ke specializaci na úrovni buněčné membrány, což umožňuje specializaci na vnímání teploty (vlákno má vyšší sensitivitu k termickým podnětům než k ostatním modalitám). Specializace je podmíněna přítomností specifických kanálů v membráně – TRP kanály (transient receptor potential). Existuje několik subtypů TRP kanálů, přičemž každý subtyp je citlivý na určitou teplotu a zároveň na určitou chemickou substanci (viz kapitola čich a chuť).

Vnímání teploty je komplexní počitek, který není dán signalizací pouze jednoho subtypu receptorů, ale poměrem aktivit různých receptorů. Dolní mez vnímání teploty / bolesti je individuální a je dána otužilostí jedince. Obecně lze říct, že pod hranici 10°C jsou aktivována volná nervová zakončení (což je vnímáno jako bolest), v rozmezí 10 až 45°C jsou aktivovány chladové receptory, v rozmezí 30 až 50°C termické receptory a nad 45°C jsou to opět volná nervová zakončení. V běžném rozmezí teplot je vnímání teploty dáno poměrem aktivit chladových a termických receptorů, v extrémních podmínkách jsou aktivována volná nervová zakončení a výsledným počitkem je bolest. U termoreceptorů převažuje fazická odpověď (voda v bazénu se může zdát zprvu studená, avšak po adaptaci pocit chladu mizí).

Kožní mechanoreceptory představují specializovaný typ receptorů. Kožní mechanoreceptory mohou být jednoduché i komplexní a můžeme je dělit dle umístění na povrchové/hluboké a dle typu odpovědi na tonické/fazické. Povrchové mechanoreceptory mají poměrně malá, ostře ohraničená receptivní pole, což je dáno i jejich polohou. K povrchovým mechanoreceptorům patří Meissnerova tělíska (fazická odpověď) a Merkelovy disky (tonická odpověď). Hluboké mechanoreceptory mají méně ohraničené velké receptivní pole a patří sem Paciniho tělíska (fazická odpověď) a Ruffiniho tělíska (tonická odpověď). Taktilní počitek je dán integrací informace přicházející od různých mechanoreceptorů. Ta probíhá v CNS a umožňuje poznávání pomocí hmatu (charakter, textura, tvar předmětu) i jemnou motoriku.

Nociceptory

Volná nervová zakončení

Polymodální

C vlákna

Pomalá, tupá bolest

A delta vlákna

Rychlá, ostrá bolest

Termoreceptory

TRP kanály

Detekce teploty

Detekce chemické substance

Termorecepce

Komplexní počitek

Chladové receptory

Termické receptory

Nociceptory

Převážně fazická odpověď

Kožní mechanoreceptory

Povrchové

Meissnerova tělíska

Fazická odpověď

Merkelovy disky

Tonická odpověď

Hluboké

Paciniho tělíska

Fazická odpověď

Ruffiniho tělíska

Tonická odpověď

Dermatomové mapy

Receptivní pole

Pravidlo specifické nervové energie

Organizace kožních mechanoreceptorů do receptivních polí a pravidlo specifické nervové energie umožnily sestavení dermatomových map, které mají velký význam diagnostice neurologických obtíží. Jak již bylo uvedeno výše, dráždění nervu vyvolá stejný vjem jako stimulace příslušného receptoru, neboť primární somatosenzitivní kortex interpretuje informaci přivedenou nervem a není schopen rozlišit zdroj stimulace. Příkladem může být komprese nervového kořene vyhřezlou meziobratlovou ploténkou, která povede k bolesti projikující se do příslušného dermatomu. Znalost dermatomových map pak umožní odhadnout míšní etáž, ve které ke kompresi došlo.

06 Somatosenzitivita II

Dráhy somatosenzitivita reprezentují čtyři systémy, přičemž evolučně nejstarší archispinotalamický systém má význam spíše pro lokální spinální aktivitu. Důležité jsou především tři evolučně mladší systémy: paleospinotalamický trakt, neospinotalamický trakt a systémem zadních provazců.

Archispinotalamický systém (tractus spinothalamicus) propojuje sousední míšní segmenty. Informace se přepojuje segment po segmentu a teoreticky se může dostat až do mozku, avšak tento způsob vedení je velmi pomalý a velmi nespolehlivý, neboť mnohonásobným přepojováním může dojít ke zkreslení nebo utlumení signálu. Tento systém tedy není významný z hlediska informace směřující do mozku, avšak význam archispinotalamického systému spočívá v integraci informace na míšní úrovni, tedy na přepojování informace mezi sousedními segmenty, což je důležité pro spinální reflexní aktivitu. Archispinotalamický trakt můžeme považovat za obdobu segmentálního nervového systému, které je přítomen již u kroužkoců. U nich hraje lokální reflexní aktivita hlavní roli v koordinaci pohybu a mozkové ganglion spíše slouží ke zpracování informací spojených s příjmem potravy. Evoluční stáří archispinotalamického traktu odráží i fakt, že nekříží střední rovinu.

Paleospinotalamický systém (tractus spinoreticularis, tractus spinotectalis) vzniká u živočichů, u nichž je již vyvinutý mozek, ale není vyvinutá kůra a primární napojení na podkorové struktury zůstává i u člověka. Se vznikem neokortexu dochází k sekundárnímu napojení na korové oblasti – tractus spino-reticulo-thalamicus, avšak kapacita paleospinotalamického systému je malá, neboť není primárně navržen na tak výkonný „procesor“, jakým je neokortex. Paleospinotalamický systém do mozku přivádí informace o tupé a obtížně lokalizovatelné bolesti. Asi polovina vláken traktu kříží střední rovinu.

Neospinotalamický systém (tractus spinothalamicus) je mladší systém, který je již primárně napojen na neokortex. V porovnání s předchozím systémem má tento systém vysokou kapacitu a vede detailní informace o bolesti (ostrá, dobře lokalizovaná bolest), informace o teplotě a informace o hrubé kožní citlivosti. Kříží střední rovinu na úrovni vstupního segmentu.

Systém zadních provazců (tractus spinobulbaris) je evolučně nejmladší systém o vysoké kapacitě, který vede detailní informace o taktilním čítí, vibracích a propriocepci. Nervová vlákna kříží střední rovinu na úrovni prodloužené míchy.

Somatosenzitivní informace z oblasti hlavy je vedena trigeminálním systémem, který tvoří dva subsystémy. Spinální trigeminální systém (napojen na nucleus tractus spinalis nervi trigemini) funkčně odpovídá neospinotalamickému traktu a převádí informace o bolesti, teplotě a hrubé kožní citlivosti. Hlavní trigeminální systém (napojen na nucleus sensorius principalis nervi trigemini) funkčně odpovídá systému zadních provazců a vede informace o jemné kožní citlivosti a propriocepci.

Archispinotalamický systém

Tractus spinothalamicus

Propojení sousedních segmentů

Lokální reflexní aktivita

Nekříží střední rovinu

Paleospinotalamický systém

Tractus spinoreticularis

Tractus spinotectalis

Tupá bolest

Střední rovinu kříží polovina traktu

Neospinotalamický systém

Tractus spinothalamicus

Ostrá bolest, hrubá citlivost

Kříží střední rovinu na úrovni míchy

Systém zadních provazců

Tractus spinobulbaris

Jemné čítí, propriocepci

Kříží střední rovinu na úrovni prodloužené míchy

Trigeminální systém

Spinální trigeminální systém

Hrubá citlivost

Hlavní trigeminální systém

Jemné čítí, propriocepci

Poznámka: Nucleus mesencephalicus nervi trigemini není jádro, ale součást gangliové lišty.

Existence několika systémů, jejichž funkce se do jisté míry překrývají, názorně demonstruje několikrát zmíněný základní evoluční princip, že nedochází k nahrazení starých struktur novými, ale staré je zachováno a jsou přidány struktury nové, které zajišťují stávající funkce na vyšší úrovni nebo funkce nové. Při srovnání systémů je také patrné, že evolučně starší struktury zajišťují funkce spojené s bezprostředním přežitím, zatímco evolučně mladší systémy zajišťují lepší adaptaci v prostředí a potenciální přežití v dlouhodobém horizontu. Archispinotalamický trakt představuje systém, který se vyvinul jako systém míšni a na mozek byl napojen až poté, co se mozek vyvinul. Paleospinotalamický trakt představuje nejstarší systém primárně napojený mozek, vznikl však dříve než neokortex, na který se napojil až sekundárně. Paleospinotalamický trakt má tedy nízkou rozlišovací schopnost a slouží k převádění informace o bolesti – pomalá bolest. Neospinotalamický trakt potom představuje trakt, který byl primárně napojen na neokortex. Má vyšší kapacitu a je schopen vést informaci o bolesti s vysokým rozlišením – rychlá bolest a teplota. Vedle toho má ještě kapacitu, aby zajistil převod informace o kožní citlivosti s nízkou rozlišovací schopností. Systém zadních provazců potom reprezentuje evolučně nejmladší systém, který vede informace s vysokým rozlišením kožní citlivosti a propriocepce. Systém zadních provazců již nevede informaci o bolesti, což pravděpodobně souvisí s tím, že informace o bolesti je dostatečně pokryta evolučně staršími systémy.

Informace ze somatosenzitivního systému jsou zpracovávány na všech úrovních CNS (spinální úroveň, kmenová úroveň, kortikální úroveň). Spinální a kmenová úroveň slouží reflexní aktivitě (bezprostřední přežití), zatímco kortikální úroveň zajišťuje nejvyšší analytické a asociační procesy (adaptace v prostředí). Informace směřující do mozkové kůry se přepojuje v talamu. Talamus představuje zásadní strukturu, která se vyvíjela spolu s neokortexem, a která slouží k filtrování informace. Talamická inhibice může být považována za specifický typ reflexní aktivity, které funguje aferentně (filtrování informací) i eferentně (např. suprese aktivity motoneuronů, viz bazální ganglia). V talamu se přepojují téměř všechny aferentní informace směřující do neokortexu a filtrování brání zahlcení neokortexu informacemi. Výjimku představuje čich, který talamus obchází (viz kapitola čich a chuť). Spojení mezi talamem a kůrou jsou komplexní, takže talamus je zapojen nejen v aferentní a eferentní inhibici, ale také v korové aktivitě cestou talamokortikálních smyček, které jsou podkladem myšlenkových procesů (viz bazální ganglia).

Primární somatosenzorický kortex (area 1,2,3) má, stejně jako ostatní primární korové oblasti, somatotopické uspořádání. Uspořádání primárních korových oblastí je u všech jedinců daného druhu stejné, na rozdíl od asociačních oblastí, které jsou uspořádané vysoce individuálně. Uspořádání primárního somatosenzitivního kortexu znázorňuje sensorický homunkulus. Mediálně jsou lokalizovány oblasti reprezentující dolní končetinu, laterálním směrem potom od nich trup, krk, hlava (kromě obličeje), dále horní končetina a nejlaterálněji obličejová část. Oblasti kůry nerepresentují jednotlivé oblasti těla proporcionálně (velikost korové oblasti není úměrná velikosti příslušné části těla), ale odrážejí hustotu receptorů/velikost

Shrnutí drah somatosenzitivního systému z pohledu evoluce

Zpracování somatosenzitivní inf.

Reflexní aktivita

Spinální úroveň

Kmenová úroveň

Analytické a asociační procesy

Kortikální úroveň

Talamus

Talamická inhibice

Aferentní

Eferentní

Talamokortikální smyčky

Primární somatosenzorický kortex

Somatosenzorický homunkulus

Kortikální zvětšení

receptivních polí. Velká hustota receptorů je na ruce, chodidlech a obličeji (zejména oblast úst a jazyka), proto zaujímají poměrně velkou oblast primárního somatosenzorického kortexu, což se nazývá kortikální zvětšení.

Mikroskopicky se primární somatosenzitivní kortex skládá z šesti vrstev, přičemž spoje jednotlivých vrstev jsou uniformní, tj. každá vrstva dostává/vysílá informace z/do konkrétní oblasti mozku. První tři vrstvy komunikují s neurony v okolních oblastech primárního somatosenzorického kortexu a dále s neurony v sekundárním somatosenzorickém kortexu. Vrstvy 4-6 komunikují se strukturami subkortikálními. Vrstva 4 dostává informace z talamu, vrstva 6 posílá informace do talamu a vrstva 5 vysílá informace do bazálních ganglií, mozkového kmene a míchy. Vedle vrstev je neokortex organizován do sloupců (kolumnární organizace), kde každý sloupec reprezentuje určitou modalitu (například povrchové, nebo hluboké mechanoreceptory), přičemž sloupce k sobě přiléhají tak, že reprezentují určitou oblast (např. sloupce pro povrchové mechanoreceptory třetího prstu leží vedle sloupce pro hluboké mechanoreceptory stejného prstu). Na vyšší úrovni pak bude oblast reprezentující třetí prst ležet mezi oblastí reprezentující druhý prst na jedné straně a oblastí reprezentující čtvrtý prst na straně druhé. Tímto způsobem je možné přiřazovat další oblasti, až by byl sestrojen celý sensorický homunkulus.

Bolest je nepříjemný vjem spojený s reálným nebo potenciálním poškozením organismu. Informace týkající se poškození organismu má zásadní roli pro přežití. Bolestivý vjem kombinuje sensorickou a psychologickou komponentu. Sensorická komponenta (somatosenzitivní kortex) informuje o lokalizaci, intenzitě a charakteru stimulu. Psychologická komponenta (limbický systém) je spojená s aktivací organismu k obranné reakci (stresová reakce) a s učením (příště se podobné situaci vyhnout).

Fyziologická bolest je podmíněna stimulací nociceptorů, zatímco bolest patologickou působí dráždění struktur podílejících se na vedení a zpracování informace o bolesti (nerv, míšní kořen, talamus atd.). Patologická bolest se projikuje do oblasti příslušného nociceptoru, ale v dané oblasti problém není, problém je na vyšší úrovni. Akutní bolest trvá méně než cca. 6 měsíců a je spojena s aktivací sympatického nervového systému, chronická bolest trvá déle než 6 měsíců, aktivace sympatického nervového systému již není přítomná, avšak chronická bolest má výrazný vliv na psychiku. Zatímco akutní bolest odezní po odstranění příčiny, léčba chronické bolesti může být obtížná. Velmi zjednodušeně se dá říct, že čím vyšší etáž je zodpovědná za vznik patologické bolesti, tím je problematika komplexnější a léčba patologické bolesti obtížnější (talamická bolest může být léčitelná velmi obtížně).

Bolest má subjektivní charakter, který je dán individuální dispozicí a kulturními návyky. Vnímání bolesti je modulováno na několika úrovních (somatosenzorický kortex, hypotalamus, talamus, retikulární formace, spinální úroveň). Modulace bolesti na spinální úrovni byla popsána pomocí modelu vrátkování. Tento model předpokládá, že aktivita projekčního neuronu, který převádí informaci o bolesti cestou C vláken je utlumena aktivitou A beta vláken, která vedou detailnější informaci somatosenzitivního charakteru. To může mít svůj význam, neboť nociceptory informují o bolesti, aktivují mozek (C vlákna), a poté je

Mikroskopická stavba

Šest vrstev

Uniformní spoje jednotlivých vrstev

Kolumnární uspořádání

Každý sloupec reprezentuje modalitu v určité oblasti

Bolest

Senzorická komponenta

Psychologická komponenta

Fyziologická bolest

Stimulace nociceptorů

Patologická bolest

Problém nad nociceptory

Akutní bolest

Méně než 6 měsíců

Aktivace sympatiku

Chronická bolest

Nad 6 měsíců

Výrazný vliv na psychiku

Modulace bolesti

Kortex

Hypotalamus

Talamus

Retikulární formace

Spinální úroveň

Vrátkování bolesti

somatosenzorickým systémem dodána informace umožňující detailní analýzu podnětu (A beta vlákna).

Přenesená bolest

Projekce z viscerální oblasti do souvisejícího dermatomu

Fantomová bolest

Projekce bolesti do amputované končetiny

Přenesená bolest je bolest z viscerální oblasti, která se projikuje do dermatomu stejného spinálního segmentu. Většinou se oblasti viscerální a somatosenzitivní inervace překrývají, takže příslušný dermatom leží zhruba nad příslušnou viscerální oblastí, ale neplatí to úplně. Velký klinický význam má přenesená bolest při infarktu myokardu, která se, vedle bolesti na hrudi, typicky šíří do levé horní končetiny. Přenesená bolest se nesmí zaměňovat s fantomovou bolestí, což je bolest v amputované končetině. Fenomén fantomové bolesti, tedy bolesti v neexistující končetině, je vysvětlován několika modely, které popisují například útlak pahýlu nervu v jizvě, denervační hypersenzitivitu až po kompletní přestavbu okruhu na úrovni talamu a kůry mozkové. V každém případě dochází k projekci bolesti do amputované končetiny (pravidlo specifické nervové energie).

07 Čich a chuť

V předchozích dvou kapitolách jsme se zabývali somatosenzitivitou, která patří k systémům evolučně nejstarším. Olfaktorický systém je také velmi starý systém, který navíc sehrál bezprecedentní roli v evoluci mozku. Chuť je derivátem čichu, oba smysly jsou chemorecepčními systémy fungujícími ve vzájemné součinnosti.

Čich je schopnost vnímat pachy, chemické látky rozpuštěné ve vzduchu. Pachové signály trvají v čase, což umožňuje přijímat informace, i když zdroj již není přítomen. Čich hraje důležitou roli při identifikaci potravy (pach dobré nebo zkažené potravy), identifikaci místa, ať již ve smyslu orientace nebo bezpečnosti (pachová stopa predátora), a čich je také součástí evolučně starého systému komunikace (feromony, identifikace partnera, mláďat atd.).

Zatímco akustické a optické signály zpočátku sloužily k čistě reflexní odpovědi (únikové reakce), využití pachových signálů vyžadovalo informaci zpracovat, uchovat v paměti a následně použít v procesu rozhodování (Mohu toto místo, na základě předchozí zkušenosti, považovat za bezpečné? Je toto dobrá potrava nebo mi po tom minule bylo špatně?). Tyto impulsy podnítily evoluci mozku a úzkou souvislost mezi olfaktorickým systémem a mozkovou kůrou ukazuje přímé propojení obou struktur, zatímco ostatní sensorické systémy jsou na kůru napojeny nepřímo, prostřednictvím talamu.

Člověk je tvor mikroolfaktorický, čichové schopnosti jsou u něj, v porovnání s jinými savci, velmi omezené. To může mít evoluční souvislost s přechodem k bipedální lokomoci, kdy došlo ke vzdálení čichového orgánu od země (omezení působení pachových signálů). Naproti tomu se zlepšily možnosti využití zraku a sluchu, které se postupně stávají dominantními smysly. Úbytek analytických schopností čichu je u člověka spojen s relativním zvýrazněním psychologické komponenty. Výrazné pachové podměty jsou spojeny s psychologickými projevy (odpor/náklonnost) a v extrémních případech i s vegetativní odpovědí (zvracení při extrémním zápachu).

Člověk je schopen rozlišit až 80 chemických látek, které se mohou kombinovat a tvořit komplexnější počitky, vůně. Schopnost rozlišovat vůně je individuálně variabilní a udává se, že vůně je člověk schopen rozlišit 44 až 10 000. Pro čich je také charakteristické, že s věkem výrazně degeneruje, takže vedle interindividuální variability může být zdrojem výše uvedeného širokého intervalu i tato skutečnost. Vyšší citlivost je vůči liposolubilním molekulám, neboť čichová sliznice je chráněna vrstvou hlenu, která má hydrofobní charakter. V nedávné době byla vytvořena nová klasifikace vůní, která obsahuje 10 základních kategorií, které se dále dělí na asi 140 podkategorií (detaily viz prezentace).

Čichová sliznice je tvořena čichovým epitelem a nachází se na stropě dutiny nosní. Čichový epitel tvoří buňky čichové (receptory), podpůrné, bazální (obnova čichového epitelu) a přidružené žlázy, které produkují ochranný hlen. Životnost čichových buněk je asi 60 dní a tyto buňky se obnovují po celý život jedince, přestože se jedná o neurony (tvoří generátorový i akční potenciál). Nutnost

Role čichu

- Identifikace potravy
- Identifikace místa
- Komunikace

Práce s pachovými signály

- Zpracování informace
- Uchování v paměti
- Použití k rozhodování

Vliv olfaktorického systému na evoluci mozku

- Přímé napojení olfaktorického systému na kůru

Člověk je mikroolfaktorický tvor

- Úbytek analytické komponenty
- Zvýraznění psychologické k.

Čich

- 80 chemických látek
- 44 – 10 000 vůní
- S věkem degeneruje
- Vyšší citlivost k liposolubilním molekulám
- Klasifikace
 - 10 kategorií
 - 140 podkategorií

Čichová sliznice

- Čichové buňky (neurony)
 - Regenerují
- Podpůrné buňky
- Bazální buňky
- Přidružené žlázy

neustálé obměny pravděpodobně souvisí s tím, že se receptorové buňky nacházejí v zevním prostředí („extrémní podmínky“). Jsou sice chráněny hlenovou vrstvou a činností podpůrných buněk, to však může eliminovat škodlivé faktory pouze v omezené míře. Aktivní dělení receptorových buněk také může souviset s dříve zmíněnou skutečností, že dělení neuronů v CNS nemusí být determinováno ani taky schopností dělit se, ale spíše schopností vytvořit unikátní spoje. Receptorové buňky čichové sliznice tvoří relativně jednoduché spoje, proto je možné, že se se aktivně dělí po celý život jedince.

Příjem signálu

Cilie

Specializovaná oblast

Buněčné tělo

Receptorové buňky čichové sliznice mají nejvyšší citlivost ke stimulaci v oblasti cílů, které představují specializovanou oblast k příjmu signálu, a které vybíhají do hlenové vrstvy. Receptorové buňky jsou schopny odpovědi i při podráždění těla, avšak pouze při intenzivnější stimulaci. Schopnost detekce signálu je tedy ještě zachována na celé membráně, což odráží evoluční stáří buněk s neúplným vyjádřením diference funkce membrány.

Signalizační kaskáda

G-protein - adenylátcykláza

Tvorba generátorového potenciálu vede k otevření kanálů řízených druhým poslem. Po navázání molekuly odorantu na receptor dojde k aktivaci komplexu G protein – adenylátcykláza s produkcí cAMP, který, jakožto druhý posel, vyvolá depolarizaci otevřením spřažených sodíkových a kalciových kanálů. Kalcium také potencuje depolarizaci otevřením chloridových kanálů, čímž dojde k úniku záporně nabitých iontů z buňky.

Mechanismus chemorecepce

Detekce tvaru molekuly?

Detekce funkční skupiny?

Přesný mechanismus chemorecepce na úrovni receptoru není plně objasněn. Předpokládá se, že základní mechanismus představuje detekce struktury molekuly, i když není zřejmé, zda je klíčovým mechanismem detekce tvaru molekuly, funkční skupiny, nebo obojí. Tato teorie však není plně dostačující, neboť podobné molekuly mohou vyvolat rozdílný čichový vjem a naopak existují molekuly, které jsou odlišné, avšak vyvolávají podobný čichový vjem. Tento problém se snaží odstranit kvantová teorie čichu, která předpokládá, že vedle struktury molekul, která podmiňuje navázání molekuly, mohou být receptory schopny detekovat i energii vazeb molekuly a ta podmiňuje vznik generátorového potenciálu. Teoreticky by, dle kvantové teorie, mohl být jeden receptor schopen rozlišit více molekul (na základě rozdílných energií vazeb) a tvořit více druhů, různých, generátorových potenciálů i signálů (kvantitativně odstupňovaných). Sumace signálu z cílů probíhá na buněčném těle s eventuálním vznikem akčního potenciálu na začátku axonu. Kvantovou teorii čichu podporují spektroskopická měření.

Čichová dráha

Nervus olfactorius

Bulbus olfactorius

Tractus olfactorius

Cílové struktury

Piriformní kortex

Orbitofrontální kortex

Tuberculum olfactorium

Orbitofrontální kortex

Entorhinální kortex

Hippocampus

Amygdala

Hypotalamus, talamus

Axony receptorových buněk tvoří nekompaktní nervus olfactorius, který proniká přes lamina cribrosa do bulbus olfactorius. Zde dochází k přepojení informace a výstupem je tractus olfactorius vedoucí informaci do různých částí mozku a to cestou piriformního kortexu, tuberculum olfactorium, entorhinálního kortexu či amygdaly. Přes piriformní kortex/tuberculum olfactorium se informace dostává přímo (bez přepojení v talamu) do kortexu, konkrétně do orbitofrontálního kortexu, který významně ovlivňuje exekutivní funkce (zejména rozhodování). Přes entorhinální kortex se informace dostává do hippocampu a tato dráha je důležitá k budování paměťových stop. Napojení čichové dráhy na amygdalu proběhlo sekundárně a touto cestou se informace dostává hypotalamu a talamu,

čímž ovlivňuje funkci limbického systému a vědomou čichovou percepci (osa talamus-neokortex).

Chuť je schopnost vnímat chemické látky rozpuštěné ve slinách. Chuť má úzkou souvislost čichem, neboť oba systémy se spolupodílí na identifikaci potravy a postižení nosní sliznice, například rýmou, je spojeno se změnami chuti. Chuť je napojena na systém odměny, slastné pocity spojené určitým druhem potravy jsou spojeny s preferencí této potravy. Slast spojena s příjmem potravy se také v dnešní době, době všeobecného nadbytku, podílí na epidemii obezity. Zvýšený příjem potravy a specifické chuťové preference také mohou reprezentovat podvědomou reakci na stres (větší konzumace sladkého ve stresových situacích přináší organismu potenciální palivo pro boj nebo útek a zároveň může krátkodobým navozením pocitu slasti dočasně zmírňovat psychologický dopad stresu). Příjem potravy představuje základní předpoklad přežití a je nutné přijímat potravu „dobrou“, tj. potravu, která nepůsobí obtíže (není toxická), a která má dostatek živin (přirozená preference potravy bohaté na cukry a tuky se zdá být z perspektivy evoluce logická).

Tradičně rozlišujeme 4 základní modalities chutě: sladká, slaná, kyselá a hořká, k nimž se nově připojily dvě další modalities: umami (počitek zprostředkovaný „taste mGluR4“ receptory, které jsou citlivé k L-glutamátu) a chuť pálivá (zprostředkovaná nociceptory a termoreceptory). Vnímání chuti je komplexní počitek daný kombinací výše zmíněných modalit.

Chuťovou sliznici tvoří chuťové pohárky, které jsou přítomny v dutině ústní, na tvrdém i měkkém patře, epiglottis a v horní třetině hltanu. Největší koncentrace dosahují chuťové pohárky v chuťových papílkách jazyka. Chuťové pohárky obsahují chuťové buňky, buňky podpůrné a buňky bazální, ze kterých se chuťová sliznice obnovuje. Podobně jako v případě čichové sliznice je i chuťová buňka v kontaktu se zevním prostředím a to prostřednictvím mikroklků, které přes porus gustatorius zasahují na povrch sliznice. Životnost chuťových buněk je asi 10 dní a podkladem obnovy chuťové sliznice jsou buňky bazální.

Chuťové buňky jsou výhradně buňkami receptorovými, nejedná se o neurony, neboť chuťové buňky tvoří pouze generátorový potenciál. Mechanismus vzniku generátorového potenciálu závisí na chuťové modalitě, přičemž receptory mohou být jak iontové kanály (slaná, kyselá a částečně hořká chuť), tak receptory spřažené G-proteiny (sladká a částečně hořká chuť). Široké spektrum mechanismů je dáno velkými rozdíly v detekovaných látkách (od iontů po molekuly).

Informace z chuťových pohárků jsou vedeny prostřednictvím n. VII. (přední dvě třetiny jazyka), n. IX. (zadní třetina jazyka) a n. X. (tvrdé a měkké patro, epiglottis, orofarynx) do nucleus tractus solitarii, které projikuje cestou talamu do primárního chuťového kortexu (area 43) a dále do limbického systému (zejména do hypotalamu).

Role chuti

Identifikace potravy
Psychologická role

Modalities chuti

Tradiční
Sladká, slaná, kyselá, hořká
Nové
Umami, pálivá

Chuťové pohárky

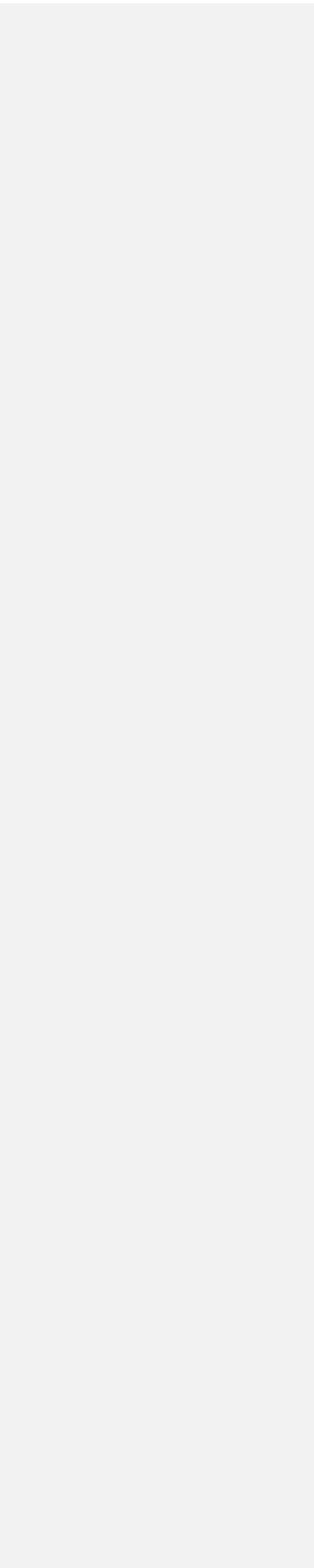
Chuťové buňky
Podpůrné buňky
Bazální buňky

Signalizační kaskáda

Iontové kanály
Slaná, kyselá, hořká
G-proteiny
Sladká, hořká

Chuťová dráha

n. VII, IX, X
Nucleus tractus solitarii
Talamus
Cílové struktury
Primární chuťový kortex
Limbický systém



08 Sluch a rovnováha

V předchozích třech kapitolách jsme se zabývali systémy, které stály na počátku vývoje nervového systému, v následujících třech kapitolách probereme sluch a zrak. Jejich základ je také velmi starý, zpočátku tyto smysly sloužily reflexní aktivitě a posléze se u vyšších organismů vyvinuly v dominantní sensorické systémy. Sluchový systém se vyvinul v návaznosti na systém vestibulární, který zajišťuje polohocit, jeden ze základních mechanismů orientace v prostoru.

Zvuk je mechanické vlnění pružného prostředí s frekvencí v mezích slyšitelnosti. Zvuk vzniká vibracemi pevného objektu vyvolávající vlnění pružného prostředí (vzduch, voda), které se tímto prostředím šíří. Základními charakteristikami zvuku jsou frekvence, která udává výšku tónu, amplituda, která určuje intenzitu a barva, která je dána zastoupením harmonických kmitočtů, a která charakterizuje „druh“ zvuku (klavír versus kytara). Lze rozlišit zvuk jednoduchý (tón) a složený (soubor tónů), přičemž složený zvuk může být buď hudební, periodický, nebo nehudební, neperiodický, který představuje hluk. Spektrum slyšitelnosti je u různých živočichů odlišné. Pro člověka je zvuk slyšitelný ve frekvenčním pásmu 20Hz až 20 kHz, zatímco delfíni jsou schopni vnímat frekvence až do 150 kHz. Intenzita zvuku je dána amplitudovou a dá se objektivizovat. Šepotu odpovídá asi 20 dB tryskový motor má intenzitu asi 100 dB a práh bolesti je kolem 120 dB. Hlasitost je naproti tomu subjektivně vnímána intenzita zvuku a je vysoce individuální (hlasitost, která je pro jednoho normální, může být vysoká pro někoho jiného).

Sluchový aparát se skládá z vnějšího, středního a vnitřního ucha. Nejprve je mechanické vlnění prostředí převedeno na vlnění endolymfy. Vlnění endolymfy vede k mechanické stimulaci sluchových buněk tvořících generátorové a akční potenciály. Ty jsou sluchovou dráhou převedeny do mozku, kde je provedeno zpracování, interpretace a vyhodnocení významu zvuku pro organismus.

Zevní ucho slouží k převedení mechanického vlnění vzduchu na bubínek. Boltec zachycuje, zesiluje a převádí zvukové vlny do zvukové trubice, která je uzavřena bubínkem. Střední ucho převádí vibrace bubínku na oválné okénko a endolymfu, což je zajištěno pákovým mechanismem středoušní kůstek (osikulární vedení). Vedle dominantního osikulárního vedení jsou zvukové vlny v menší míře přenášeny také vibracemi kostí lebky (kostní vedení).

Mezi vzduchem a endolymfou existuje značný rozdíl akustických impedancí, proto je nutné signál zesílit a to je zajištěno dvěma mechanismy. Prvním je pákový mechanismus středoušních kůstek a druhým je poměr velikosti plochy bubínků k ploše oválného okénka. Druhým mechanismem je chvění velké plochy bublinku převáděno na chvění malé plochy oválného okénka, čímž dojde ke zvýšení tlaku, který rozechvívá endolymfou. K dokonalé funkci systému přispívají také dva ochranné mechanismy. Prvním jsou středoušní svaly (m.stapedius a m. tensor tympani), které zajišťují jednak optimální napětí mezi středoušními kůstkami, bubínkem a oválným okénkem a dále reflexní ochranu před vysokými intenzitami. Druhým ochranným mechanismem je Eustachova trubice, která zajišťuje vyrovnávání tlaku mezi zevním prostředím a středoušní dutinou. V případě, že tyto

Zvuk

- Mechanické vlnění pružného prostředí
- Frekvence
 - Výška tónu
 - Meze slyšitelnosti u člověka
 - 20Hz – 20kHz
- Amplituda
 - Intenzita
 - Objektivní (dB)
 - Hlasitost
 - Subjektivní
- Barva
 - Druh zvuku
- Jednoduchý (tón)
- Složený (soubor tónů)
 - Hudební (periodický)
 - Nehudební (neperiodický)

Zevní ucho

- Převod zvukových vln na bubínek

Střední ucho

- Převod vibrací bubínku na oválné okénko a endolymfu
- Osikulární vedení
- Kostní vedení

Zesílení signálu

- Pákový mechanismus středoušních kůstek
- Poměr plochy bubínku a oválného okénka
- Ochranné mechanismy
 - Středoušní svaly
 - Eustachova trubice

tlaky stejné nejsou (například při rýmě), dochází k jednostrannému tlaku na bubínek, který omezí převodní funkci (zalehlé uši) a může vyvolat bolest.

Vnitřní ucho slouží k převedení mechanického vlnění endolymfy na elektrický signál. Endolymfa rozechvívá struktury blanitého hlemýždě, což vede ke stimulaci receptorových (vláskových) buněk. Blanitý labyrint se skládá ze scala vestibuli, scala media a scala tympani, které jsou navzájem odděleny, přičemž scala media je od scala tympani oddělena pružnou bazilární membránou. Vlnění se šíří cestou scala vestibuli přes vrchol blanitého labyrintu (helicotrema) do scala tympani, kde dle frekvence vlnění dojde k rozechvění určitého úseku bazilární membrány a to vede k podráždění vláskových buněk. Tonotopické uspořádání blanitého hlemýždě je takové, že vysoké frekvence rozechvějí bazilární membránu u báze hlemýždě (zvuková vlna dojde nejdále – přes helicotremu celým hlemýžděm až zpět k bázi) a nízké frekvence rozechvívají bazilární membránu poblíž helicotremy.

Vlastním smyslovým orgánem je Cortiho orgán tvořený vnitřními (asi 3500) a vnějšími (asi 12 000) vláskovými buňkami, které jsou v kontaktu s tektoriální membránou. Vnitřní vláskové buňky jsou vlastními smyslovými buňkami, jedná se o mechanoreceptory, které jsou prostřednictvím vibrací bazilární membrány drážděny tektoriální membránou. Při jejich podráždění dojde k otevření draslíkových kanálů a vtok draslíku je podkladem vzniku generátorového potenciálu (koncentrace draslíku v endolymfě je fyziologicky vyšší než ve vláskových buňkách). Přenos impulzu na aferentní nervové vlákno je zprostředkováno Ca dependentním mechanismem. Vnější vláskové buňky slouží k modulaci signálu tím, že amplifikují signál požadovaných frekvencí. Vnější vláskové buňky jsou kontraktilními elementy, přičemž kontrakce vnějších vláskových buněk pomáhá vibracím tektoriální membrány. To zvyšuje stimulaci vnitřních vláskových buněk. Počet vnějších vláskových buněk roste směrem od báze k apexu, při nižších frekvencích se tedy mechanismus zesílení signálu uplatňuje více. Činnost vnějších vláskových buněk je detekovatelná pomocí otoakustických emisí. Chvění vnějších vláskových buněk se přenáší přes endolymfu, oválné okénko, a středoušní kůstky na bubínek, který v tomto případě funguje jako malý reproduktor. Aktivitu je možné zachytit citlivým mikrofonem zavedeným do zevního zvukovodu a toto se provádí k vyšetření funkčnosti středního a vnitřního ucha.

Aferentní inervace Cortiho orgánu (senzorická inervace z vláskových buněk do CNS) převažuje od vnitřních vláskových buněk, tedy od buněk smyslových. Od každé jednotlivé vnitřní vláskové buňky vede řada nervových výběžků, které se přepojují v četných spirálních kochleárních gangliích. Aferentní inervace ze zevních vláskových buněk je naproti tomu méně četná, jedno nervové vlákno vede informaci z několika vnějších vláskových buněk a tato informace je přepojována pouze v jedné buňce spirálního ganglia. Eferentní informace (z CNS do Cortiho orgánu) je naproti tomu vedena převážně do zevních vláskových buněk, přičemž jedno nervové vlákno přímo inervuje několik vláskových buněk a tak je zajištěna modulace jejich činnosti vyššími etážemi CNS. Eferentní inervace vnitřní vláskových buněk je podstatně skromnější než inervace aferentní, přičemž opět dochází k přepojení v nucleus spiralis cochleae.

Vnitřní ucho

Převedení mechanického vlnění na elektrický signál

Postup vlnění endolymfy přes scala vestibuli, helicotremu do scala tympani

Vibrace bazilární membrány a podráždění vláskových buněk

Tonotopie blanitého hlemýždě

Vibrace bazilární membrány

Báze – vysoké frekvence

Apex – nízké frekvence

Cortiho orgán

Tektoriální membrána

Vnitřní vláskové buňky

Mechanoreceptory

Generátorový potenciál podmíněn vtokem Kalia do buňky

Vnější vláskové buňky

Kontraktilní elementy

Zesílení signálu podporou vibrací tektoriální m.

Množství roste směrem k apexu

Otoakustické emise

Inervace Cortiho orgánu

Aferentní (do CNS)

Hlavně od vnitřních vl. b.

Eferentní (z CNS)

Hlavně do zevních vl. b.

N. cochlearis ventralis
Hodnocení intenzity
Směrová analýza dle časové prodlevy
N. cochlearis dorsalis
Analýza výšky tónu
N. olivaris superior medialis
Směrová analýza dle časové prodlevy
Hlavně frekvence pod 2 kHz
N. olivaris superior lateralis
Směrová analýza dle rozdílu intenzity vpravo a vlevo
Hlavně frekvence nad 2 kHz
Colliculi inferiores
Centrum akustických reflexů
Primární sluchový kortex
Temporální lalok
Somatotopické uspořádání
Colliculi superiores a inferiores
Vestibulární systém
Utriculo-saculární systém
Poloha
Lineární zrychlení
Makula
Vláskové b. + otolitová m.
Horizontálně (utriculus)
Vertikálně (saculus)

Další zpracování a přepojení signálu probíhá v jádrech nucleus cochlearis ventralis, ve kterém je zpracovávána informace o intenzitě a na základě časové prodlevy pravé a levé strany dochází k interpretaci ve smyslu směrového slyšení. Nucleus cochlearis dorsalis naproti tomu zpracovává informace o výšce tónu. Z kochleárních jader je informace vedená do jader olivárních, kde také dochází k směrové analýze.

Nucleus olivaris superior medialis provádí lokalizaci zvuku na základě analýzy časového zpoždění signálu z levé a pravé strany (podobně jako nucleus cochlearis ventralis). Tento mechanismus se uplatňuje zejména při frekvencích pod 2 kHz. Nucleus olivaris superior lateralis provádí směrovou analýzu na základě porovnání intenzit vpravo a vlevo. Tato analýza se uplatňuje u frekvencí nad 2 kHz. Olivární jádra jsou také centrem, kde dochází k modulaci citlivosti zevních vláskových buněk.

Další úroveň ve zpracování signálu představují colliculi inferiores, kde dochází k integraci informace z nižších etáží a colliculi inferiores jsou důležitým centrem akustických reflexů. Z colliculi inferiores je informace vedená do talamu a cestou corpus geniculatum medialis do primárního sluchového kortexu. Primární sluchový kortex (area 41,42) se nachází v temporální oblasti a má somatotopické uspořádání na základě frekvence – umístění vnitřních vláskových buněk labyrintu odpovídá frekvenci tónů.

Colliculi superiores a inferiores jsou důležitými centry optoakustických reflexů. Colliculi superiores jsou vyhrazeny zrakové dráze, zatím colliculi inferiores dráze sluchové. Jedná se o oblasti, které byly primárními centry zpracování sluchové a zrakové informace (primární využití bylo pro reflexní aktivitu). S rozvojem neokortexu došlo k sekundárnímu napojení na mozkovou kůru, která se posléze stává nejvyšší etáží zpracovávající sluchové/zrakové informace. Podle poměru velikosti colliculi superiores a inferiores je možné určit, zda je u příslušného živočišného druhu dominantním smyslem zrak (větší kolik colliculi superiores, např. antilopa), nebo sluch (větší colliculi inferiores, např. delfín). U primátů jsou sluch i zrak obdobně důležité, přičemž poněkud dominantnějším je zrak.

Sluchový systém anatomicky souvisí s vestibulárním systémem, z evolučního hlediska je však vestibulární systém starší, neboť polohocit je jedním ze základních mechanismů orientace těla v prostoru. Vestibulární systém spojuje se systémem sluchovým anatomická lokalizace a mechanismus recepce signálu. Vestibulární systém poskytuje informace o poloze a zrychlení, lineárním či úhlovém. Vestibulární systém má nezastupitelnou roli v udržování rovnováhy, což obnáší zejména modifikace svalového tónu a udržování „rovnováhy pohledu“ – vestibulookulární reflexy.

Utriculo- saculární systém poskytuje informace o poloze a lineárním zrychlení, přičemž vlastním smyslovým orgánem je makula. V utriculu je makula uložena horizontálně, v saculu vertikálně. Makula se skládá z vláskových buněk, které jsou stereociliemi zanořeny v otolitové membráně. Na povrchu otolitové membrány jsou krystalky uhličitanu vápenatého. Vlásokové buňky jsou drážděny pohybem otolitové membrány, ke kterému dochází vlivem setrvačnosti (detekce pohybu) a gravitace (detekce polohy).

Vlastní mechanorecepční funkce je vázána na stereocilie. Největší stereocilie je dominantní a vychýlení ostatních stereocilií směrem k ní vede k otevření mechanicky aktivovaných draslíkových kanálů a k depolarizaci membrány. Vychýlení směrem od dominantní stereocilie naopak vede k uzavření draslíkových kanálů a hyperpolarizaci membrány.

Informace o úhlovém zrychlení poskytuje ampula vázaná na semicirkulární kanálky, které jsou horní, horizontální, a zadní. Ampula se skládá z vláskových buněk zanořených v kupule. Proudění endolymfy v semicirkulárních kanálkách působí vychýlení kupuly a podráždění vláskových buněk.

Hlavní funkcí vestibulárního systému je udržení rovnováhy těla a pohledu, a to v klidu i během pohybu, což je úkol velmi komplexní. Se značnou mírou zjednodušení by se dal říct, že integraci informací z vestibulárního systému provádí vestibulární jádra, která dále využívají zrakové informace, somatosenzitivní informace i proprioceptivní informace. Vestibulární jádra projikují do mozečku, motorických jader v mozkovém kmeni i míše (okulomotorická jádra, n. accessorius, míšní motoneurony) a cestou talamu do neokortexu. Problematika vestibulookulárních reflexů bude probrána v rámci zrakového systému.

Stereocilie

Systém semicirkulárních kanálků

Úhlové zrychlení

Semicirkulární kanálek

Horní

Horizontální

Zadní

Ampula

Vláskové b. + kupula

Vestibulární jádra

Vstupy

Vestibulární systém

Zrak

Somatosenzitivní systém

Propriocepce

Výstupy

Mozeček

Mozkový kmen

Mícha

Neokortex

09 Zrak I

Zrak jedním z nejkompexnějších a nejdůležitějších smyslů, neboť zrak je u vyšších živočichů dominantním smyslem sloužícím k poznávání okolního prostředí.

Zrakový systém umožňuje detekovat světlo, což je elektromagnetické vlnění o vlnové délce v rozmezí cca. 400 až 700 nm. Hodnota vlnové délky určuje barvu světla a pochopení teorie míchání barev je důležité pro porozumění fyziologie zraku. Existují dva modely míchání barev, míchání světla a míchání pigmentů. Při míchání světla (aditivní systém, adice barev, RGB model) se míchají základní barvy, kterými jsou červená, zelená, modrá a výsledkem smíchání všech 3 barev je barva bílá – světlo. Při míchání pigmentu (subtrahční systém, CMYK model), se míchají základní pigmenty, kterými jsou žlutý, azurový a purpurový, přičemž smícháním všech 3 základních pigmentů vznikne černá. Mícháním tří základních barev ať už v RGB nebo CMYK modelu je možné emulovat jakoukoliv barvu. Oba modely jsou navzájem komplementární, smícháním dvou základních barev vznikají barvy komplementární, které jsou základními barvami opačného druhého modelu. Smícháním červené a zelené (základní barvy RGB modelu) vznikne komplementární barva žlutá (základní barvou CMYK modelu), analogicky vznikne smícháním žluté s azurovou (základní barvy CMYK modelu) zelená (základní barva RGB modelu). Obdobně funguje míchání ostatních barev CMYK a RGB modelu (smícháním zelené a modré, vznikne azurová, červené a modré purpurová, azurové s purpurovou modrá a purpurové se žlutou červená). Pochopení zákonitostí míchání barev je z hlediska fyziologie důležité, neboť tento princip je využíván pro barevné vidění, jak bude popsáno dále.

Zrak vznikl na základě evolučně starého mechanismu detekce světla. Reakce na světlo je jedním ze základních atributů života a téměř všechny živé organismy na světlo reagují. Detekce světla slouží hlavně k regulaci cirkadiální aktivity. Určitá forma cirkadiálních aktivity je prokazatelná u všech prokaryontních i eukaryontních organismů. Cyklus den / noc je nejvlivnějším a nejstabilnějším biorytmem, což může souviset s kolísáním teploty prostředí (den = teplo, noc = zima). Teplota okolního prostředí ovlivňuje aktivitu enzymů a tím i základní biochemické procesy živých organismů. Dá se předpokládat, že primárně byly organismy nastaveny na vyšší aktivitu v průběhu dne a organismy s noční aktivitou se vyvinuly sekundárně, což byla evoluční strategie umožňující vyhnout se predátorům s denní aktivitou. Cirkadiální aktivita osciluje s periodou asi 24 hodin i při absenci zevních stimulů (zejména světla). Zevní stimuly a obzvláště světlo jsou důležité pro synchronizaci cirkadiální aktivity. Vedle cirkadiální aktivity jsou důležité i další biorytmy, například cyklus léto – vyšší aktivita, zima – nižší aktivita nebo hormonálně podmíněné oscilace umožňující menstruační cyklus, popřípadě březost u nižších živočichů.

Světlo

Elektromagnetické vlnění o vlnové délce 400 – 700 nm

Míchání barev

Míchání světla (RGB)

Červená

Zelená

Modrá

Bílá (smíchání všech)

Míchání pigmentů (CMYK)

Azurová

Purpurová

Žlutá

Černá (smíchání všech)

RGB a CMYK model jsou komplementární

Cirkadiální aktivita

Cyklus den/noc je nejvýznamnějším biorytmem

Role teploty prostředí

Další biorytmy

Cyklus léto / zima

Menstruační cyklus

Biologické hodiny

Buněčná úroveň

Periferní clock protein

Periferní oscilátory

Tkáňová úroveň

Centrální pacemaker

Nucleus suprachiasmaticus

Centrální clock protein

Synchronizace gangliovými buňkami sítnice

Vliv na sekreci melatoninu

Vliv na sekreci kortizolu

Vliv na aktivitu ANS

Cirkadiální aktivitu řídí biologické hodiny, které jsou na všech úrovních organizace živých systémů. Nejnižší je úroveň buněčná, nejvyšší úroveň představují oscilace hormonů, zejména melatoninu a glukokortikoidů. Na buněčné úrovni tvoří biologické hodiny expresní vzorce periferních clock proteinů, což jsou cyklicky exprimované proteiny, jejichž exprese je vzájemně propojena. Vyšší úroveň je tkáňová, na které představují biologické hodiny periferní oscilátory. Těmi jsou například nadledviny, plíce, játra, pankreas či kůže. Dá se předpokládat, že i ostatní orgánové systémy mohou mít tkáňovou úroveň řízení cirkadiální aktivity, která však zatím nebyla popsána. Periferní oscilátory využívají k synchronizaci aktivity rozličné signály, jako je například rytmus příjmu potravy, fyzické aktivity a podobně. Úroveň centrálního pacemaku je nejvyšší, nejdůležitější a nejpřesnější způsobem řízení cirkadiální aktivity. Centrální pacemaker tvoří nucleus suprachiasmaticus v hypotalamu, které exprimuje centrální clock protein. Centrální pacemaker je synchronizován informací ze sítnice, kterou poskytují specializované gangliové buňky. Hypotalamus ovlivňuje sekreci melatoninu v epifýze, sekreci kortizolu (cestou adenohipofýzy) a také přímo řídí aktivitu autonomního nervového systému.

Cirkadiální rytmus

Hlavním hormonem regulujícím cirkadiální aktivitu je melatonin, jehož sekrece vrcholí kolem 2. hodiny po půlnoci a k ránu ustává. Se snižováním sekrece melatoninu narůstá sekrece kortizolu, jejíž vrchol spadá do časných ranních hodin (kolem 6 hodiny ráno). Vlivem těchto hormonálních změn a vlivem autonomního nervového systému dochází ke zvýšení motility gastrointestinálního traktu a k aktivaci organismu, včetně zvýšení stavu bdělosti (cestou neuromodulačních okruhů), která dosahuje vrcholu v dopoledních hodinách. Vrchol pohybové aktivity (nejlepší koordinace, nejrychlejší reakční časy) spadá do období mezi 14 a 15 hodinou, největší efektivita kardiovaskulárního a svalového systému je kolem 17 hodiny a krevní tlak i tělesná teplota vrcholí kolem 19. hodiny. Sekrece melatoninu začíná fyziologicky kolem jednadvacáté hodiny, dochází k utlumení motility gastrointestinálního traktu a sekrece melatoninu vrcholí kolem druhé hodiny po půlnoci, kdy je spánek nejhlubší. O něco později dochází ke snížení tělesné teploty na minimum a kolem šesté hodiny ráno nastupuje sekrece kortizolu, čímž dochází k uzavření celého cyklu, který se poté opakuje.

Stavba oka

Princip dírkové komory, spojné čočky a irisové clony

V průběhu evoluce došlo ke zdokonalení fotorecepčního orgánu do takové míry, že vznikl orgán umožňující reprodukovat obraz viděného. Reprodukcí obrazu umožňuje zařízení splňující několik základních předpokladů. Nejjednodušším zařízením je dírková komora, což je tmavá komora, do které malým otvorem proniká světlo. Na protější straně se promítá převrácený a stranově otočený obraz. Čím je otvor menší, tím je obraz ostřejší, avšak tím méně světla do komory proniká. Zvětšením otvoru se zvýší průnik světla, avšak klesá ostrost obrazu. Zajistit ostrost obrazu a zároveň dostatečný průnik světla umožňuje použití spojené čočky do otvoru.

V oku funkci spojné čočky zajišťuje vyklenutí rohovky (fixní spojka) a čočka (dynamická spojka). Oplošťováním čočky kontrakcí ciliárních svalů dochází ke zmenšování optické mohutnosti a zaostření na dálku, zatímco vyklenování čočky při relaxaci ciliárních svalů zvětšuje optickou mohutnost, což vede k zaostření do blízka. S věkem pružnost čočky klesá, což je spojeno se zhoršením akomodačních schopností. Před čočkou je předsunutá duhovka, která reguluje množství světla procházejícího do oka. Vytvoření obrazu zahrnuje zprostředkování informace o tvaru, barvě, umístění v prostoru a o pohybu. Zpracování obrazové informace probíhá částečně na úrovni sítnice, převážně však v CNS, na úrovni podkorové (reflexní) a korové (zrakový vjem). Nejvyšší úrovní zpracování obrazové informace je interpretace významu viděného (asociace).

Fotosenzitivními elementy jsou tyčinky a čípky, umístěné v sítnici. Tyčinky mají vysokou senzitivitu ke světlu (odpověď tyčinek vyvolá i jediný foton). Tyčinky obsahují pouze jeden pigment, jsou monochromatické. Vytváření obrazu založené na tyčinkách je monochromatické s malou ostrostí a rozlišovací schopností, neboť tyčinky nejsou přítomné v oblasti fovey. Tyčinky jsou zapojeny tak, že dochází k vysoké konvergenci signálu, což signál amplifikuje. Systém tyčinek má však nízké časové rozlišení – pomalá responsivita a dlouhý interval integrace signálu.

Čípky jsou ve srovnání s tyčinkami méně senzitivní ke světlu, neboť mají méně fotopigmentu. Vidění založené na čípcích je chromatické, existují tři typy čípků, z nichž každý obsahuje jiný fotopigment, který je senzitivní ke specifickým vlnovým délkám. Čípky mají vysokou obrazovou ostrost, neboť jsou koncentrovány v oblasti fovey a jsou zapojeny tak, že dochází k malé konvergenci signálu, díky čemuž je signál méně zesilován. Čípky jsou nejvíce koncentrovány v oblasti fovey, kde se naopak nenachází žádné tyčinky. Čípky v oblasti fovey jsou nejmenší, směrem k periférii čípků ubývá a buňky se zvětšují. To podmiňuje nejvyšší rozlišovací schopností v oblasti fovey. Velikost i množství tyčinek od centra směrem k periférii sítnice roste.

Vidění založené výhradně na tyčinkách je skotopické, nemá velkou rozlišovací schopnost (rozlišní pouhých obrysů), je monochromatické a uplatňuje se za ve velmi špatných světelných podmínkách (v téměř úplné tmě, například při svitu hvězd). Mesopické vidění je založené na tyčinkách i čípcích, je převážně monochromatické a uplatňuje se za špatných světelných podmínkách (například při měsíčním světle). Fotopické vidění je založené výhradně na čípcích, má dobré rozlišení barev a dobré obrazové rozlišení. Toto vidění se uplatňuje za běžných světelných podmínek. Vysoká intenzita světla může vést k poškození zraku, které může být přechodné (sněžná slepota) nebo trvalé (dlouhotrvající pohled to slunce).

Fotopigment tyčinek je rodopsin, skládá z opsinu, což je transmembránový G – proteinu a dále z retinalu, což je aldehyd retinolu (vitamín A). Retinal má fotoizomerizační vlastnosti, cis-retinal účinkem světla izomerizuje na trans -retinal,

Tyčinky

Vysoká senzitivita ke světlu
Jeden typ pigment

Obraz založený na tyčinkách

Monochromatický
Vysoká konvergence signálu
Malá ostrost
Malá rozlišovací schopnost

Čípky

Nižší senzitivita ke světlu
Tři typy fotopigmentu

Obraz založený na čípcích

Chromatický
Malá konvergence signálu
Vysoká ostrost
Vysoká rozlišovací schopnost

Skotopické vidění

Pouze tyčinky

Mesopické vidění

Tyčinky i čípky

Fotopické vidění

Pouze čípky

Fotopigment tyčinek

Rodopsin

Fotopigmenty čípků

- Modrý
- Zelený
- Červený

což spouští signální kaskádu. Fotopigment čípků je trojího typu s různou citlivostí k různým vlnovým délkám a tomu odpovídají 3 typy čípků. Modrý fotopigment má absorpční maximum pro vlnovou délku kolem 420 nm, zelený pro 530 nm a červený pro 560 nm. Výsledný barevný vjem je dán poměrem aktivace jednotlivých typů čípků. Oranžové světlo například aktivuje 99% červených, 42% zelených čípků a žádné modré čípky.

Fotorecepce

Tma

Kontinuální vylučování neurotransmiteru

Světlo

Snížení vylučování neurotransmiteru

Fotorecepce je specifická tím, že fotoreceptory ve tmě kontinuálně vylučují excitační neurotransmitter, zatímco vlivem světla dojde k hyperpolarizaci membrány a snížení vylučování neurotransmiteru. Význam této zdánlivě nelogičnosti může spočívat v tom, že při klidové aktivitě fotoreceptorů jsou gangliové buňky informovány o funkčnosti sítnice, tzn. význam je kontrolní (kdyby fotorecepce fungovala standardním způsobem, tak by v klidu nedostávaly gangliové buňky žádné informace, podobně jako při poškození fotoreceptorů).

Fototransdukcce – tma

Guanylátcykláza

cGMP dependentní Na kanály

Napěťově řízené Ca kanály

Depolarizace

Uvolnění glutamátu

Eflux K z buňky

Ve tmě je kontinuálně aktivní guanylátcykláza produkující cGMP, což vede k otevření cGMP dependentních sodíkových kanálů a kontinuálnímu proudění sodíku do buňky. Tím je membránový potenciál udržován na hodnotě -40mV, to je spojeno s kontinuální aktivací napěťově řízených Ca kanálů a uvolňováním glutamátu Ca dependentním mechanismem. Udržení iontové rovnováhy při kontinuálním toku kladně nabitých částic do buňky je kompenzováno efluxem draslíku z buňky a činností sodíko-draslíkové pumpy. Při interakci fotonu s fotopigmentem dojde k izomerizaci subjednotek fotopigmentu a následně ke kaskádě reakcí, jejichž výsledkem je aktivace cGMP fosfodiesterázy a snížení hladiny cGMP. Dojde k uzavření cGMP dependentních sodíkových kanálů, přičemž eflux draslíku pokračuje. Tím se membrána hyperpolarizuje a dojde k deaktivaci napěťově řízených vápníkových kanálů a následnému snížení vylučování glutamátu.

Fototransdukcce – světlo

Izomerizace fotopigmentu

cGMP fosfodiesteráza

Uzavření cGMP dependentních Na kanálů

Hyperpolarizace díky pokračujícímu efluxu K

Snížení vylučování glutamátu

Pro správnou funkčnost zrakového systému jsou též důležité mechanismy adaptace na světlo a na tmu, neboť intenzita světla kolísá ve značném rozmezí. Adaptace probíhá jednak na úrovni zornic a jednak na úrovni fotoreceptoru. Optická adaptace – fotoreakce zornic mění množství světla propuštěného do oka, a tedy množství světla dopadajícího na sítnici (analogie clony fotoaparátu).

Adaptace na světlo a na tmu

Zornice

Fotoreceptor

Adaptace na úrovni fotoreceptorů mění citlivost fotoreceptoru v závislosti na intenzitě okolního světla (analogie změny hodnoty ISO u digitálního fotoaparátu). Adaptace fotoreceptoru je spojena s aktivitou kalciových iontů, které vedle uvolňování glutamátu, inhibují guanylátcyklázy. Působením světla dochází ke snížení hladiny kalcia, to vede ke desinhibici guanylátcyklázy, zvýšené produkci cGMP, většímu vtoku sodíku do buňky a větší depolarizaci, což vede ke snížení citlivosti. Ve tmě se hladina kalcia naopak zvyšuje, což vede ke snížení množství cGMP, menšímu vtoku sodíku do buňky a k větší hyperpolarizaci membrány, čímž se citlivost fotosenzitivních elementů zvyšuje.

Adaptace na úrovni fotoreceptoru

Světlo

Snížení hladiny Ca působí desinhibice guanylátcyklázy

Tma

Zvýšení hladiny Ca působí inhibici guanylátcyklázy

10 Zrak II

Vytváření obrazu je komplexní proces, který začíná již na úrovni sítnice a dále pokračuje ve vyšších etážích na úrovni CNS. Zpracování na úrovni sítnice je dáno anatomickou stavbou. Sítnice je histologicky uspořádána do deseti vrstev, zevní (desátou) vrstvu tvoří pigmentové buňky a devátá vrstva je tvořena fotoreceptory. Světlo dopadající na sítnici tedy musí projít všemi vrstvami a detekováno je až vrstvou předposlední, kterou tvoří tyčinky a čípky. Signál z fotoreceptorů je zpracováván interneurony sítnice, kterými jsou horizontální buňky (zajišťují horizontální propojení), bipolární buňky (zajišťují vertikální propojení) a amakrinní buňky (zajišťují horizontální i vertikální propojení). Zpracování signálu ve výše popsaných elementech probíhá na úrovni generátorového potenciálu („analogové“ zpracování dat), přičemž dopadající světlo působí hyperpolarizaci membrány tyčinek a čípků, avšak signalizace z tyčinek čípků vede k depolarizaci membrány bipolárních buněk, od této úrovně tedy již membránové děje probíhají standardním způsobem (singlaizace – depolarizace). Akční potenciály („digitalizace signálu“) vznikají na úrovni gangliových buněk, které představují výstupní oblast a tvoří třetí vrstvu sítnice. Axony gangliových buněk formují druhou vrstvu sítnice, sbíhají se v oblasti slepé skvrny, kde pronikají stěnou oka ven a jako nervus opticus vedou informaci do vyšších etáží CNS.

Funkční jednotkou sítnice je receptivní pole, které tvoří jedna gangliová a na ní napojené tyčinky a čípky. Receptivní pole má tvar terče, který tvoří centrální část ve tvaru kruhu a navazující periferní část ve tvaru mezikruží. Fotosenzitivní elementy v centru a periférii se chovají antagonisticky. V případě ON-receptivních polí je centrum světlem aktivováno a periférie inhibována, u OFF- receptivních polí světlo vyvolá inhibici centra a aktivaci periférie. Jednotlivá receptivní pole se překrývají, takže jeden fotosenzitivní element může patřit do více receptivních polí a zároveň může být ON buňkou jednoho receptivního pole a OFF buňkou jiného receptivního pole. Mechanismus laterální inhibice zvyšuje kontrast a rozlišovací schopnost.

Fovea je oblast sítnice, kde jsou přítomny výhradně čípky, receptivní pole jsou zde malá, dochází tedy k malé konvergenci signálu a výsledkem je vysoká rozlišovací schopnost. Malá konvergence signálu a výhradní přítomnost čípků jsou však spojeny s nižší senzitivitou ke světlu. V periférii sítnice je situace opačná, přítomnost tyčinek i čípků a velká receptivní pole spojena s vysokou konvergencí signálu, činí tuto oblast ke světlu vysoce senzitivní, avšak rozlišovací schopnost je nízká.

Sítnice

Pigmentové buňky

Vnější vrstva

Fotoreceptory

Tyčinky

Čípky

Horizontální buňky

Horizontální propojení

Bipolární buňky

Vertikální propojení

Amakrinní buňky

Horiz. i vert. Propojení

Gangliové buňky

Tvorba akčních potenciálů

Nervus opticus

Receptivní pole

Jedna gangliová buňka a na ni napojené elementy sítnice

Tvar terče

Centrum

Periferie

ON-receptivní pole

Centrum světlem aktivováno

Periferie světlem inhibována

OFF-receptivní pole

Centrum světlem inhibováno

Periferie světlem aktivována

Fovea

Výhradně čípky

Malá konvergence signálu

Nižší senzitivita ke světlu

Periferie zorného pole

Tyčinky a čípky

Vysoká konvergence signálu

Vyšší senzitivita ke světlu

Magnoceleulární systém

Hlavně tyčinky

M gangliové buňky (asi 10%)

Dobrá senzitivita na jas a nízký kontrast

Nízká senzitivita na barvu

Vedle ON/OFF receptivních polí rozlišujeme receptivní pole magnoceleulární a parvoceleulární. Převažujícími fotosenzitivními elementy magnoceleulárního systému jsou tyčinky a informace je do CNS vedena M gangliovými buňkami (asi 10% gangliových buněk). Pro magnoceleulární systém je charakteristická vysoká rychlost vedení, dobrá senzitivita na jas i nízký kontrast, avšak malá citlivost na barvu. Magnoceleulární systém bez zbytku odpovídá popisu ON a OFF receptivních polí, jak bylo uvedeno výše.

Parvoceleulární systém

Hlavně čípky

P gangliové buňky (asi 80%)

Dobrá senzitivita na barvu

Nízká senzitivita na jas a nízký kontrast

Organizace receptivního pole

R versus G

B versus Y (R + G)

Parvoceleulární systém tvoří malá receptivní pole, která jsou tvořena převážně čípky, a která jsou na CNS napojena prostřednictvím P gangliových buněk (asi 80% gangliových buněk). Pro parvoceleulární systém je typická nižší rychlost vedení, horší senzitivita na nízký kontrast, avšak dobrá senzitivita na barvu. Organizace ON a OFF receptivních polí je u parvoceleulárního systému založena na komplementaritě barev, konkrétně červená vs. zelená a žlutá vs. modrá. Vzhledem k tomu, že čípky obsahují pouze 3 typy fotopigmentu, červený (R), zelený (G) a modrý (B), je vnímání žluté (Y) barvy založeno na kombinaci informací z červených a zelených čípků. V případě barevného vidění je tedy třeba brát v úvahu, vedle ON (+) a OFF (-) polí, také barvu. Počet možných kombinací je tudíž větší. Receptivní pole R/G varianty mohou být R+ centrum proti G- periférii, analogicky G+ centrum oproti R- periférii, anebo R- centrum proti G+ periférii, či G- centrum oproti R+ periférii. Receptivní pole B/Y varianty pak může být analogicky B+ centrum oproti Y- periférii, Y+ centrum oproti B- periférii, B- centrum proti Y+ periférii a Y- proti B+ periférii.

Zraková dráha

Nervus opticus

Axony gangliových buněk

Informace z celého ZP

Chiasma opticum

Tractus opticus

Informace z poloviny ZP

Jak již bylo uvedeno výše, akční potenciál vzniká na úrovni gangliových buněk (digitalizace signálu) a axony gangliových buněk tvoří nervus opticus. Na úrovni chiasma opticum dochází ke křížení optických nervů tak, že informace z temporální části sítnice (reprezentuje zorné pole nazálně) přechází do ipsilaterálního tractus opticus a informace z nazální části sítnice (reprezentuje zorné pole temporálně) přechází do tractus opticus kontralaterálně. Nervus opticus tedy vede informace pouze z jednoho oka, které reprezentuje celé zorné pole, zatímco každý tractus opticus vede informace z obou očí, avšak vždy jen z poloviny zorného pole.

Projekce zrakové dráhy

Talamus

N. corporis geniculati lat.

Radiatio optica

Neocortex

Hypotalamus

Řízení cirkadiální aktivity

Střední mozek

Colliculi superiores

Optické reflexy

Informace se přepojuje na několika úrovních CNS, dominantní je talamické jádro nucleus corporis geniculati lateralis, odkud jde informace cestou radiatio optica do neokortexu, tato dráha bude popsána dále. Část informace nesměřuje do talamu, ale je vedena do hypotalamu, především ze specializovaných fotosenzitivních gangliových buněk, které slouží k synchronizaci centrálního pacemakeru a řízení cirkadiální aktivity. Další část informace směřuje do colliculi superiores, kde je centrum optické reflexní aktivity – reflexní pohyby očí a hlavy, úlekové reflexy. Colliculi superiores spolu s colliculi inferiores řídí optoakustické reflexy. Poblíž colliculi superiores je pretektální oblast, která slouží k řízení pupilárního reflexu.

Hlavní část zrakové dráhy směřuje přes nucleus corporis geniculati lateralis thalami do neokortexu, kde dochází k rekonstrukci a interpretaci obrazu. Zraková dráha je organizována retinotopicky (labeled line coding) a retinotopicky je také organizováno jádro nucleus corporis geniculati lateralis. Má 6 jaderných vrstev a každá vrstva dostává informace pouze z jednoho oka, přičemž vrstvy jedna (kontralaterální oko - Cont) a dvě (ipsilaterální oko - Ips) náleží magnoceleulárnímu systému, jsou tedy napojeny na M gangliové buňky (velká receptivní pole, reakce

Retinotopická organizace

N. corporis geniculati lat.

Šest vrstev

Dvě vrstvy M systém

na jas). Tento systém dobře zprostředkovává informaci o lokalizaci objektu v rámci zorného pole a o pohybu objektu v zorném poli. Vrstvy 3 (Ips), 4 (Cont), 5 (Ips) a 6 (Cont), náleží parvocelulárnímu systému a jsou napojeny na P gangliové buňky (malá receptivní pole, reakce na barvu). Tento systém zajišťuje informace o tvaru, barvě a detailech objektu.

Díky křížení zrakových drah na úrovni chiasma opticum dostává každá mozková hemisféra informace pouze z jedné, kontralaterální, poloviny zorného pole. Primární zrakový kortex (area 17), který se nalézá v okcipitální laloku, má „somatotopické“ uspořádání a v „optickém homunkulu“ je obraz převrácen horizontálně i vertikálně. To znamená, že například primární zrakový kortex v pravé hemisféře zpracovává informace z levé části zorného pole a horní část příslušné poloviny zrakového pole je analyzována pod sulcus calcarinus. Zároveň je informace z centrální části zrakového pole zpracována v zadní části primárního zrakového laloku a informace z periferie v přední části. Položíme-li projekci zorného pole pravé a levé hemisféry vedle sebe dostaneme celé zorné pole převrácené horizontálně a vertikálně.

Vertikálně je primární zrakový kortex organizován do navzájem přilehlých sloupců (kolumnární organizace). Jeden typ sloupců analyzuje orientaci a směr (orientační sloupce, interblobs) a dovnitř těchto oblastí jsou vnořené sloupce analyzující barvu (blobs). Oblasti blobs a interblobs reprezentují jednotlivé části sítnice a na vyšší úrovni tvoří sloupce oční dominance, kdy je oblast reprezentující určitou část sítnice pravého oka lokalizovaná vedle odpovídající oblasti oka levého. Horizontální organizace primárního zrakového kortexu odpovídá obecné organizaci neokortexu, pro kterou je charakteristické, že každá vrstva tvoří spoje se specifickými oblastmi (například magnocelulární systém tvoří spoje s vrstvou IV).

Velký evoluční význam má schopnost prostorového vidění. Ta pomáhá orientaci v prostoru, umožňuje lokalizaci objektu v prostoru a odhad vzdálenosti (predátora či kořisti). Dominantním mechanismem prostorového vidění je binokulární vidění, které je podmíněno rozstupem očí. Každé oko sleduje objekt z trochu jiné perspektivy a integrace obou obrazů umožňuje rekonstrukci prostorových vztahů. Díky křížení zrakových drah v chiasma opticum se příslušné části zorného pole dostávají vedle sebe a jsou zpracovávány v přilehlých oblastech primárního zrakového kortexu, což je výhodné z hlediska rychlosti zpracování informace. Prostorové vidění je možné i monokulárně. Tento mechanismus využívá zkušenost a učení (intuitivní vnímání perspektivy – bližší objekty jsou větší než vzdálené). Monokulární mechanismus doplňuje schopnost binokulárního vidění, čímž zlepšuje schopnost prostorového vidění a umožňuje prostorové vidění v případě, že člověk během života ztratí jedno oko.

Vedle prostorového vidění je důležitá také schopnost detekce pohybu v zorném poli. Při fixovaných očích detekci pohybu zajišťuje především magnocelulární systém, kdy je pohyb detekován v periférii zorného pole (pohyb obrazu napříč sítnicí). Při sledování pohybujícího se předmětu je objekt fixován v oblasti fovey a informace o pohybu je interpretována z pohybu očních svalů, event. z pohybu hlavy a z analýzy vztahu mezi objektem a pozadím. Fixace obrazu na sítnici závisí na vizuálním vstupu a neměla by být zaměňována se stabilizací obrazu, kterou zajišťují vestibulookulární reflexy (VOR). U těch spolupráce vestibulárního aparátu

Retinotopická organizace

N. corpori geniculati lat.

Šest vrstev

Čtyři vrstvy P systém

Neokortex

Každá hemisféra dostává informace z kontralaterální poloviny ZP

Optický homunkulus

Obraz převrácen

Horizontálně

Vertikálně

Kolumnární organizace

Interblobs

Orientace a směr

Blobs

Barva

Prostorové vidění

Binokulární

Monokulární

Detekce pohybu

Pohyb obrazu napříč sítnicí

Pohyb očí při fixaci obrazu na sítnici

Vestibulookulární reflexy

a okohybných svalů stabilizuje obraz během pohybu hlavy, přičemž souhyb očí je převážně zajištěn informací z vestibulárního aparátu. VOR zajišťují pohyb očí proti směru pohybu hlavy, přičemž rotační VOR (při rotaci hlavy) využívá informací ze systému semicirkulárních kanálků a translační VOR (při pohybu hlavy) je řízen informací z utriculo – saculárního systému.

Nystagmus

Periferní

Vestibulární systém

Centrální

Většinou porucha CNS

Fyziologický

Patologický

Nystagmus je mimovolní rytmický, konjugovaný pohyb očí, který se vyskytuje za fyziologických i patologických stavů. Může být podmíněn vestibulárním systémem (periferní nystagmus) nebo na vestibulární systém vázán není (centrální nystagmus – nejčastěji podmíněn poruchou CNS). Fyziologický nystagmus je součástí VOR a je charakteristický pro sakadické pohyby očí (viz dále), pro fixaci pohybujících se předmětů (optokinetický nystagmus), nebo po skončení déletrvajících rotace těla (postrotační nystagmus). Patologicky se nystagmus vyskytuje při poruchách vestibulárního systému a při poruchách CNS (střední mozek, mozeček). Příčinou patologických procesů mohou být například intoxikace, cévní mozkové příhody, neurodegenerativní onemocnění nebo traumata. Při hodnocení nystagmu je důležitá forma (horizontální, vertikální, diagonální), frekvence (rychlá, pomalá), stupeň (dle směru rychlé složky) a amplituda (jemná, hrubá).

Sakadické pohyby

„Scanování scény foveou“

„Přeskakování mezi obrazově významnými body“

Sakadické pohyby umožňují komplexní hodnocení viděného. Při sledování se získá komplexní informace o zorném poli tak, že se obraz promítá do oblasti fovey. Tato oblast sítnice je však malá a umožňuje zachytit pouze zlomek okolní scény. Sakadické pohyby zajišťují pohyb oka tak, aby se obrazově významné body postupně promítaly na foveu jeden po druhém. To je do jisté míry podobné scanneru, u kterého má scanovací hlava také omezené rozměry a postupně zachycuje předlohu místo po místu a následně se předloha rekonstruuje jako celek. Na rozdíl od scanneru, však sakadické pohyby nescanují předlohu bod po bodu, ale zachycují obrazové dominanty scény, které umožňují identifikaci objektu. Takovými body jsou například v případě obličeje oči, nos, ústa, linie vlasů. Sakadický pohyb je tedy skokový pohyb očí v mezidobí mezi fixacemi bodů zájmu. Sakády jsou spouštěny jádry optokinetických reflexů (colliculi superiores), přičemž řízení činnosti těchto jader je zajištěno zadním parietálním kortexem v případě reflexního sledování a frontálním očním polem v případě záměrného sledování.

Pupilární reflex

Bilaterální

Parasympatikus – miosis

Sympatikus – mydriasis

Pretektální jádra

Edinger-Westphalovo jádro

Pupilární reflex zajišťuje adekvátní osvit retiny stažením (miosis) či roztažením (mydriasis) zornic. Pupilární reflex je zajištěn autonomním nervovým systémem, osvit sítnice registrují gangliové buňky, které posílají informaci do pretektálních jader ipsi- i kontralaterálně (střední mozek). Pretektální jádra aktivují parasympatickou část okulomotorického jádra (Edinger-Westphalovo jádro), které cestou ganglion ciliare inervuje musculus sphincter pupillae. Miosu tedy zprostředkovává parasympatikus, přičemž reakce je oboustranná díky křížení drah na úrovni pretektálních (světlo dopadající do jednoho oka vyvolá kontrakci zornice na osvětlené i neosvětlené straně). Aktivace sympatického nervového systému pak vede k mydriáze (m. dilator pupillae). Vyšetření pupilárního reflexu a symetrie zornic poskytuje v klinické praxi důležité informace o stavu mozku.

11 Motorika I

Motorická akce je výsledkem aktivity dolního motoneuronu, který má výhradní odpovědnost za aktivaci svalu. Dolní motoneuron integruje informace z různých vstupů a je součástí lokálního reflexního okruhu, pomocí kterého dostává informace z proprioceptivního aparátu (informace o aktuálním stavu). Dolní motoneuron dále dostává informace z vyšších etáží centrálního nervového systému (informace o požadovaném stavu), zejména od horního motoneuronu (volní pohybová aktivita), mozečku a z nucleus ruber v mozgovém kmeni (reflexní pohybová aktivita). Funkce dolního motoneuronu spočívá v tom, že integruje informace z výše zmíněných vstupů, porovná aktuální stav se stavem požadovaným a v případě potřeby upraví aktivitu lokálního reflexního okruhu (změna svalového tonu/kontrakce) v souladu s aktuálními požadavky.

Existuje několik typů dolních motoneuronů podle typu svalových vláken, která inervují. Alfa motoneuron je zodpovědný za inervaci extrafuzálních vláken kontraktálního aparátu a výsledkem jeho aktivity je svalová kontrakce. Gama motoneuron je součástí proprioceptivního aparátu, inervuje intrafuzální vlákna svalových vřetének a slouží k adjustaci délky svalového vřeténka. Evolučně starší jsou alfa motoneurony, zatímco gama motoneurony jsou evolučně mladé. Relikt evoluce představuje zcela minoritní populace beta motoneuronů, které jsou přechodným typem motoneuronů a inervují jak intrafuzální, tak extrafuzální vlákna.

Dolní motoneurony jsou lokalizovány v předním rohu míšním a jsou uspořádány somatotopicky. Motoneurony inervující proximální svaly (svaly axiální, svaly pletenců) jsou mediálně a motoneurony svalů distálních jsou laterálně (čím distálnější sval, tím laterálnější lokalizace motoneuronu). Somatotopika dolních motoneuronů odpovídá evoluci, neboť vývoj svalů probíhal proximálně-distálním směrem.

Z funkčního hlediska je pro pohyb klíčová motorická jednotka. Průměrný sval je inervován asi 100 motoneurony, které tvoří motorické jádro. Každý motoneuron inervuje asi 100 až 1000 svalových vláken a každé svalové vlákno je inervováno pouze jedním motoneuronem. Motorickou jednotku tvoří soubor svalových vláken inervovaných jedním motoneuronem spolu s tímto motoneuronem. Funkční význam motorické jednotky spočívá v tom, že intenzita svalové kontrakce odpovídá množství aktivovaných motorických jednotek (nábor motorických jednotek). Nábor motorických jednotek umožňuje odstupňovat sílu kontrakce dle aktuálních potřeb.

Dolní motoneuron
Aktivace svalu
Lokální reflexní oblouk
Integrace signálu
Propriocepce
Vyšší etáže CNS
Horní motoneuron
Mozeček
Nucleus ruber

Alfa motoneuron
Extrafuzální vlákna
Gama motoneuron
Intrafuzální vlákna
Beta motoneurony
Minoritní přechodový typ

Somatotopika dolních motoneuronů
Mediálně
Inervace proximálních svalů
Laterálně
Inervace distálních svalů

Motorická jednotka
Motoneuron a soubor svalových vláken jím inervovaných
Nábor motorických jednotek určuje sílu kontrakce

Svalová vlákna

Rychlá

Stavěná na výkon

Odolná vůči únavě

Běžný výkon

Unavitelná

Vysoký výkon

Pomalá

Stavěná na výdrž

Kosterní svaly obsahují několik typů svalových vláken. Rychlá svalová vlákna jsou stavěná na výkon, přičemž lze rozlišit rychlá svalová vlákna odolná vůči únavě, ta jsou stavěná na běžný výkon (chůze), a rychlá vlákna unavitelná, která jsou stavěná na vysoký krátkodobý výkon (sprint). Pomalá vlákna jsou stavěná na relativně nízký výkon, ale jsou velmi odolná vůči únavě (pomalá chůze). Zapojení jednotlivých typů svalových vláken je dáno nábořem motorických jednotek a záleží na intenzitě požadovaného výkonu. První jsou aktivovány motorické jednotky pro pomalá vlákna, posléze motorické jednotky pro rychlá vlákna odolná vůči únavě a nakonec motorické jednotky pro rychlá, unavitelná vlákna. V praxi to funguje tak, že například při pomalé chůzi stačí z hlediska výkonu pomalá vlákna, ale při zrychlování a přechodu v běh je již potřeba zapojit vlákna stavěná na vyšší výkon, avšak vyšší výkon bude možné podávat po kratší dobu (jít můžeme hodiny, běžet minuty, sprintovat sekundy). Poměr rychlých a pomalých vláken v konkrétním svalu je dán anatomicky a závislí na funkci příslušného svalu (jiný poměr rychlých a pomalých vláken bude u svalů zapojených do chůze a jiný poměr bude svalů zodpovědných za jemnou motoriku).

Nervosvalová ploténka

Acetylcholin

T- tubuly

Ryanidové receptory

Sarkoplazmatické retikulum

Uvolnění Ca do cytoplazmy

Spřažení excitace s kontrakcí

Dolní motoneuron aktivuje sval prostřednictvím nervosvalové ploténky, která představuje zvláštní typ synapse, jejímž neurotransmiterem je acetylcholin. Akční potenciál se z oblasti nervosvalové ploténky šíří membránou svalové buňky, prostřednictvím T-tubulů se dostane i „hlouběji“ do cytoplazmy, kde dochází prostřednictvím ryanidových receptorů k uvolnění kalcia ze sarkoplazmatického retikula. Kalcium se váže na troponin C a spouští kaskádu reakcí v kontraktiním aparátu, jejichž výsledkem je svalová kontrakce. Existují dva typy svalové kontrakce, izometrická a izotonická.

Izometrická kontrakce

Konstantní délka

Mění se tonus

Izotonická kontrakce

Konstantní tonus

Mění se délka

Koncentrická

Sval se zkracuje

Excentrická

Sval se prodlužuje

Při izometrické kontrakci je délka konstantní a mění se svalový tonus. Zjednodušeně si můžeme představit, že izometrická kontrakce slouží nastavení požadovaného tonu, který je v průběhu následné izotonické kontrakce udržován (uvažujeme-li rovnoměrný pohyb). Při izotonické kontrakci se mění délka svalu a svalový tonus je konstantní. Při koncentrické izotonické kontrakci se sval zkracuje, zatímco při excentrické izotonické kontrakci se prodlužuje. Izotonická kontrakce je podkladem pohybové aktivity. Jak již bylo naznačeno výše, oba typy kontrakcí spolu úzce souvisí a jsou realizovány stejnými vlákny. Představíme-li si, že chceme zvednout břemeno, tak jej uchopíme a v první fázi zvyšujeme svalový tonus, aniž bychom s břemenem pohybovali (izometrická kontrakce). Je-li tonus dostatečný ke zdvižení břemena, izometrická kontrakce přechází v kontrakci izotonickou a těleso plynule zvedáme, přičemž dochází ke zkracování svalů (koncentrická izotonická kontrakce). Chceme-li následně břemeno položit, plynule je spouštíme a délka svalu se zvětšuje (izotonická excentrická kontrakce). Pokoušíme-li se zvednout těleso, které neuzvedneme, izometrickou kontrakcí zvýšíme tonus na maximální možnou míru, avšak ani maximální tonus není dostatečný ke zvednutí břemena, izotonickou kontrakci není možné zahájit a před případným poškozením svalu nás uchrání obranné proprioceptivní reflexy.

Proprioceptivní aparát poskytuje informace o vzájemné poloze jednotlivých částí těla (suma informací o délkách jednotlivých svalů) a také informace o pohybu (o síle a dynamice svalové kontrakce). Propriocepce je zásadní pro reflexní regulaci svalové činnosti. Proprioceptivní aparát tvoří v svalová a šlachová vřeténka. Svalová vřeténka jsou uložena paralelně s exafuzálními svalovými vlákny a poskytují informace o délce svalového vlákna. Šlachová vřeténka jsou zapojena v sérii s extrafuzálními svalovými vlákny a informují o napětí ve svalu. Informace za svalových a šlachových vřetének jsou prostřednictvím dorzálního kořene přiváděny do míchy, kde jsou zpracovány a použity zejména k regulaci aktivity lokálního reflexního oblouku.

Délka svalových vřetének je nastavovaná aktivitou gama motoneuronu. Svalová vřeténka jsou kontraktální struktury, které neslouží ke konání práce. Kontraktilita slouží adjustaci délky svalového vlákna. Strukturně jsou svalová vřeténka opouzdřené struktury vyplněné tekutinou a uvnitř se nachází intrafuzální vlákna. Svalová vřeténka jsou uložena paralelně s vlákny extrafuzálními, takže změna délky v extrafuzálních vláknech je spojena se změnou napětí ve vláknech intrafuzálních a naopak. To je podstatou signalizace a regulace délky svalového vlákna. Eferentní spoje (do svalového vřeténka) jdou od gama motoneuronů, zatímco aferentní spoje (ze svalového vřeténka) poskytují informace o délce / natažení svalu a slouží zejména k reflexní regulaci aktivity alfa motoneuronu. Svalová vřeténka obsahují statická a dynamická intrafuzální vlákna. Evolučně starší jsou vlákna statická, která poskytují informace o klidové délce, tedy o poloze. Evolučně mladší jsou vlákna dynamická, která poskytují informace o kontrakci, tedy o pohybu. Na evoluční stáří usuzujeme podle typu aferentních spojů. Evolučně starší, tenčí a méně myelinizovaná nervová vlákna II zásobují pouze statická intrafuzální vlákna, zatímco evolučně mladší, silně myelinizovaná nervová vlákna Ia zásobují statická i dynamická intrafuzální vlákna.

Gama motoneurony adjustují délku intrafuzálních svalových vláken a to umožňuje udržet jejich senzitivitu během svalové kontrakce (v případě, že by zkrácení extrafuzálních vláken nebylo doprovázeno zkrácením intrafuzálních vláken, došlo by ke snížení tonu v intrafuzálních vláknech a to by bylo doprovázeno výpadkem signalizace). Proto dochází za fyziologických podmínek alfa-gama koaktivaci, při které jsou skupiny alfa a gama motoneuronů aktivovány společně a to vede k synchronizované kontrakci extrafuzálních i intrafuzálních vláken. Extrafuzální se kontrahují za účelem konání práce, zatímco intrafuzální za účelem udržení senzitivity proprioceptivního aparátu a dále za účelem nastavení požadované délky extrafuzálních vláken (kdyby se extrafuzální vlákna kontrahovala více, tak by signalizace z intrafuzálních vláken tuto nadbytečnou kontrakci utlumila).

Golgiho šlachová vřeténka jsou nekontraktální struktury, které se skládají ze sítě kolagenních vláken, mezi nimiž jsou umístěny nervová senzitivní vlákna Ia. Jedná se o mechanoreceptory, které jsou vůči extrafuzálním vláknům umístěna sériově, vedou tedy informace o napětí ve svalech a o síle svalové kontrakce. Informace z Golgiho šlachových vřetének slouží k reflexní ochraně před přetížením a poškozením svalových vláken. Při nadměrné kontrakci svalu dojde na základě signalizace z Golgiho šlachových vřetének k inhibici příslušného alfa motoneuronu.

Propriocepce

Informace o poloze

Informace o pohybu

Svalová vřeténka

Paralelní uložení vůči sval. vl.

Informace o délce

Šlachová vřeténka

Sériové uložení vůči sval. vl.

Informace o napětí

Svalová vřeténka

Eferentní spoje (do vřeténka)

Nastavení délky vřeténka

Gama motoneuron

Aferentní spoje (z vřeténka)

Informace o délce/natažení

Reflexní regulace aktivity

Alfa motoneuron

Statická intrafuzální vlákna

Informace o délce

Dynamická intrafuzální vlákna

Informace pohybu

Alfa-gama koaktivace

Synchronizovaná kontrakce extrafuzálních a intrafuzálních vláken

Udržení senzitivity intrafuzálních vláken

Udržení požadované délky extrafuzálních vláken

Golgiho šlachová vřeténka

Nekontraktální elementy

Informace o napětí

Regulace aktivity alfa motoneuronů

Ochrana před přetížením

Součinnost svalových a šlachových vřetének

Svalová vřeténka a Golgiho šlachová vřeténka jsou komplementárními součástmi propioceptivního systému. Při kontrakci extrafuzálních vláken vzrůstá aktivita Golgiho šlachových vřetének, což zprostředkovává informaci o napětí. Aktivita ve svalových vřeténkách klesá, neboť díky kontrakci dochází ke snížení tonu. V případě, že kontrakce extrafuzálních vláken není v dané chvíli požadována, pokles aktivity ve svalových vřeténkách reflexně zajistí aktivaci antagonistických alfa motoneuronů a inhibici alfa motoneuronů agonistických, čímž se obnoví původní délka svalu. V případě, že kontrakce extrafuzálních vláken požadována je, tak se prostřednictvím alfa-gama koaktivace kontrahují extrafuzální i intrafuzální vlákna současně, díky čemuž je tonus v intrafuzálních vláknech konstantní. Při relaxaci extrafuzálních vláken je odpověď Golgiho šlachových i svalových vřetének opačná než při kontrakci, přičemž agonistické a antagonistické svalové skupiny jsou navzájem funkčně propojeny. Souhra agonistických a antagonistických svalových skupin zajišťuje svalový tonus a přesnou motorickou akci, kdy antagonisté „doladují a dobržďují“ kontrakci agonistů.

Hierarchická organizace motorického systému

Lokální reflexní oblouk

V hierarchii nejnižší

Rychlý

Uniformní

Energeticky úsporný

Volní pohybová aktivita

V hierarchii nejvyšší

Pomalá

Unikátní

Energeticky náročná

Rytmické pohybové vzorce

V hierarchii uprostřed

Opakující se aktivita

Uniformní

Energeticky výhodné

V hierarchii motorického systému stojí nejnižší lokální reflexní oblouk, který zajišťuje rychlou, uniformní a energeticky úspornou akci. Na opačném pólu leží volní pohybová aktivita, kdy je pohybový vzorec připraven mozkovou kůrou v součinnosti s bazálními ganglii a mozečkem dle aktuální potřeby. Pohybový vzorec je originální a unikátní, avšak ve srovnání s reflexní aktivitou je tato akce relativně pomalá a energeticky náročná. V hierarchii pohybu leží mezi volní a reflexní pohybovou aktivitou rytmické pohybové vzorce, které zajišťují opakující se pohyby jako např. dýchání, chůze či polykání. Reflexní pohybové vzorce zajišťují relativně složitou pohybovou aktivitu, která je však uniformní. Rytmické pohybové vzorce jsou energeticky výhodné, neboť do jisté míry odpadá příprava pohybových vzorců mozkovou kůrou. Rytmické pohybové vzorce mohou být do určité míry kontrolovány volně, což bude diskutováno v následující kapitole. Srovnání funkce rytmických pohybových vzorců s volní motorickou aktivitou můžeme demonstrovat na příkladu chůze. V případě chůze po známé cestě za dobrých povětrnostních podmínek, vykonáváme tuto činnost téměř automaticky. Jdeme-li po stejné cestě, která je však zledovatělá, soustředíme se na každý krok, abychom neuklouzli, a taková chůze je jednak pomalá a jednak vyčerpávající.

Klasifikace reflexů

Dle aferentace

Proprioceptivní

Exteroceptivní

Viscerální

Dle počtu synapsí

Monosynaptické

Disynaptické

Polysynaptické

Dle počtu míšních etází

Monosegmentální

Polysegmentální

Reflexní motorická odpověď je mimovolní a stereotypní, tzn. předvídatelná. Reflexy můžeme dělit z několika úhlů pohledu. Dle typu aferentace rozlišujeme reflexy propioceptivní (informace z propioceptivního aparátu), exteroceptivní (informace ze somatosenzitivního aparátu) a reflexy viscerální, které patří k autonomnímu nervovému systému. Podle počtu synapsí můžeme reflexy dělit na monosynaptické, disynaptické a polysynaptické. Podle počtu míšních etází rozlišujeme reflexy monosegmentální a polysegmentální.

Reflexy mají ochranný charakter, chrání organismus před poškozením. Z toho důvodu je důležité, aby byla dráha reflexního oblouku co nejkratší, tj. aby se informace přepojovala co nejbližší cílové struktuře a zároveň aby se přepojovala co nejméně. Z tohoto pohledu lze považovat za ideální řešení nejjednodušší možné zapojení, tj. monosynaptický reflex.

Příkladem monosynaptického reflexu je myotatický reflex, který je monosegmentální a patří mezi propioceptivní reflexy. Funkcí myotatického reflexu je „hlídat“ požadovanou délku svalu a reflex se uplatňuje dvojnásobným způsobem. Reflex jednak chrání extrafuzální vlákna před nadměrným protažením („jednorázová“ fazická odpověď – vlákna Ia) a reflex také slouží k udržování svalového tonu. Udržování svalového tonu je podmíněno udržováním délky agonistických svalových skupin při současném protitahu antagonistů, čímž vznikne požadované napětí registrované šlachovými vřetenky („dlouhodobá“ tonická odpověď – vlákna Ia a II). Myotatickým reflexem je například reflex patelární. Poklepání na ligamentum patellae způsobí protažení svalu a podráždění svalového vřetenka. Reflexní odpovědí je aktivace agonistických a inhibice antagonistických svalových skupin, což způsobí extenzi bérce (výkopu). V případě patelárního reflexu se jedná o fazickou (jednorázovou) odpověď. Tonickou odpověď můžeme demonstrovat na příkladu sklenice, kterou držíme a zároveň do ní naléváme tekutinu. I bez zrakové kontroly jsme schopni sklenici udržet v rovnovážném stavu, neboť narůstající hmotnost zátěže je kompenzována nárůstem svalového tonu při nezměněné délce svalu. Konkrétně dochází při nárůstu zátěže k mírnému protažení svalu. To registrují intrafuzální vlákna, která zpětnovazebně zvýší aktivitu alfa motoneuronů agonistických svalových skupin.

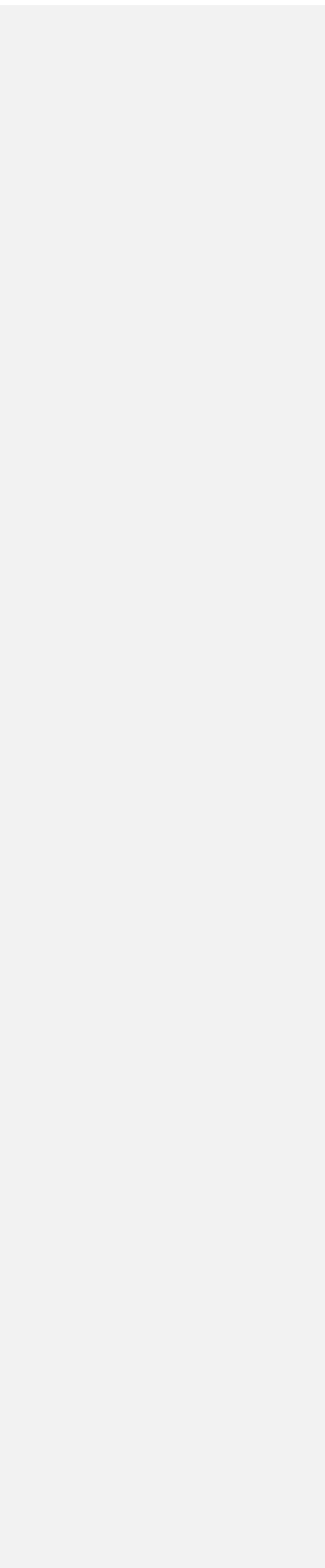
Inverzní myotatický reflex je dalším propioceptivním reflexem, který je di/polysynaptický a monosegmentální. Je vázán na Golgiho šlachová vřetenka a jeho funkcí je chránit sval před poškozením nadměrným napětím. Budeme-li pokračovat v předchozí úvaze se sklenicí a vodou, je jasné, že udržení sklenice v rovnovážném stavu při nárůstu hmotnosti je možné díky tomu, že ve svaly narůstá napětí. Napětí ve svaly, při zvyšující se zátěži, nemůže narůstat do nekonečna, neboť by hrozilo poškození. V takové situaci zajistí inverzní myotatický reflex, že břemeno o kritické hmotnosti reflexně upustíme. Inverzní myotatický reflex vyvolá inhibici agonistických svalových skupin (přepojení přes inhibiční interneurony, které utlumí aktivitu příslušných alfa motoneuronů) a aktivaci antagonistických skupin. Celkový efekt je tedy opačný (inverzní) než u myotatického reflexu (myotatický reflex – aktivace agonistů, inverzní myotatický reflex – inhibice agonistů).

Exteroceptivní reflexy jsou spojeny se somatosenzitivní aferencí. Nejdůležitějšími modalitami jsou informace o bolesti a o teplotě, neboť tyto signály nesou informaci o potenciálním poškození organismu. Uplatňuje se však i mechanorecepce (např. kožní břišní reflexy, kdy podráždění mechanoreceptorů kůže břicha vyvolá reflexní stah příslušných svalových skupin). Funkcí exteroceptivních reflexů je ochrana před poškozením „z vnějšku“. Dotkneme-li se horkého tělesa, reflexně ucukneme, šlápneme-li na něco ostrého, reflexně přeneseme váhu na druhou končetinu. Exteroceptivní reflexy jsou polysynaptické a polysegmentální, neboť jsou relativně komplexní (přenesení váhy těla z jedné končetiny). Zapojené svalové skupiny mají alfa motoneurony lokalizované v jiných segmentech, než jsou uloženy interneurony somatosenzitivních drah (např. bolest v oblasti dlaně vyvolá reflexní pohyb v oblasti lokte a ramena).

Myotatický reflex
Monosynaptický
Monosegmentální
Proprioceptivní
Ochrana svalu před nadměrným protažením
Fazická odpověď
Udržování svalového tonu
Tonická odpověď
Patelární reflex

Inverzní myotatický reflex
Di/polysynaptický
Monosegmentální
Proprioceptivní
Ochrana svalu před nadměrným napětím

Exteroceptivní reflex
Polysynaptické
Polysegmentální
Ochrana před vnějším poškozením



12 Motorika II

Spojení mozku s dolním motoneuronem zajišťují systémy extrapyramidový a pyramidový. Extrapyramidový systém tvoří subkortikální motorické dráhy, které kontrolují reflexní motorickou aktivitu. Pyramidový systém představují kortikální motorické dráhy, které kontrolují motoriku volní.

Subkortikální motorické dráhy zajišťují reflexní motorickou aktivitu, jako je regulace svalového tonu či reflexní kontrola rovnováhy, dále se podílejí na koordinaci pohybu a jsou také součástí rytmických pohybových vzorců. Subkortikální motorické dráhy začínají v podkorových oblastech a končí na dolním motoneuronu. Rozlišujeme dva systémy mediální a laterální. Mediální systém kontroluje axiální svaly a je zodpovědný za reflexní kontrolu rovnováhy a posturální motorky (tractus vestibulospinalis), za regulaci svalového tonu (tractus reticulospinalis), či koordinaci souhybu hlavy a očí (tractus tectospinalis). Laterální systém zajišťuje kontrolu distálních svalů a zajišťuje svalový tonus a reflexní motoriku končetin (tractus rubrospinalis, tractus rubrobulbaris). Funkce laterálního systému byla do značné míry nahrazena kortikospinálním traktem. Za fyziologických podmínek patrně nehraje laterální systém příliš významnou roli, aktivitu mediálního systému však můžeme pozorovat za stavů patologických a u novorozenců, u kterých není funkčně vyvrácený kortikospinální trakt.

Subkortikální kmenové dráhy jsou napojeny na kmenové neuronové sítě zajišťující komplexní motorickou akci – fixed action patterns (FAP). Ty zajišťují komplexní reflexy jako je například polykací reflex nebo reflex kašlací. Ještě vyšší formu reflexní aktivity zajišťují central pattern generators (CPG), což jsou neuronové sítě kontrolující rytmickou pohybovou aktivitu, jako je například dýchání nebo chůze. Lokalizace FAP a CPG neuronové sítě je především v mozgovém kmeni (chůze, dýchání, polykání), avšak součástí těchto okruhu jsou lokalizovány i v nižších etážích, především v oblastech dolních motoneuronů (polykání - prodloužená mícha, chůze - dolní hrudní a lumbální mícha). Voní kontrola FAP a CPG vzorců může být vyjádřena různě. Chůze je možné plně kontrolovat, dýchání je možné kontrolovat částečně (na chvíli je možné dech zadržet, ale není možné mít dech zadržet libovolně dlouho), polykání je možné zahájit, avšak poté již reflex proběhne mimovolně (přerušení polykacího reflexu by mohlo být nebezpečné – aspirace). Velkou výhodou FAP a CPG sítě je jejich fixní („hardwarové“) zapojení, což je spojeno a rychlostí a ekonomičností.

Kortikální dráhy pro kontrolu dolního motoneuronu, tractus corticospinalis a tractus corticobulbaris, zajišťují volní pohybovou aktivitu, která je výsledkem složitěho komplexu plánování a přípravy pohybu. Pohybový vzorec je vždy připravován de novo dle aktuálních požadavků, je tedy unikátní. Na začátku volní pohybové aktivity stojí proces plánování, kdy vznikne idea pohybu. Idea je vytvořena a zpracována neokortikálními asociačními oblastmi v součinnosti s bazálními ganglii a mozečkem. Na plánování navazuje příprava pohybových vzorců, která je zajištěna premotorickým a motorickým kortexem, opět v součinnosti s bazálními ganglii (motorický gating) a mozečkem (koordinace).

Extrapyramidový systém

Subkortikální motorické dráhy

Reflexní motorika

Pyramidový systém

Kortikální motorické dráhy

Volní motorika

Subkortikální motorické dráhy

Mediální systém

Kontrola axiálních svalů

Laterální systém

Kontrola distálních svalů

Fixed action patterns

Komplexní reflexy

Polykací reflex

Kašlací reflex

Central pattern generators

Rytmická reflexní aktivita

Dýchání

Chůze

Kortikální motorické dráhy

Tractus corticospinalis

Tractus corticobulbaris

Volní pohybová aktivita

Unikátní pohybový vzorec

Plánování pohybu

Příprava vzorce

Struktury spojené s plánováním a přípravou pohybového vzorce Asociační oblasti Bazální ganglia Mozeček Premotorický kortex Motorický kortex	<p>V rámci přípravy pohybu jsou vybrány svalové skupiny, které pohyb uskuteční a je připraven algoritmus jejich aktivace (pořadí, časování atd.). Dle vytvořeného algoritmu je pohyb realizován aktivací horních motoneuronů a ty koordinovaně aktivují dolní motoneurony v předním rohu míšním. Průběh pohybu je průběžně hodnocen na základě informací z proprioceptivního aparátu, ze zrakového systému i somatosenzitivního systému.</p>
Pyramidová dráha Tractus corticospinalis lateralis Tractus corticospinalis anterior Tractus corticobulbaris	<p>Spojení mezi horním a dolním motoneuronem zajišťuje pyramidová dráha, kterou tvoří tractus corticospinalis lateralis (90%), křížící střední rovinu na úrovni medulla oblongata, a tractus corticospinalis anterior (10%), který kříží střední rovinu na úrovni inervovaného segmentu a nezasahuje níže než do horních torakálních segmentů. Motoriku v oblasti hlavy zajišťuje tractus corticobulbaris, který je analogií tractus corticospinalis.</p>
Primární motorický kortex Horní motoneurony Motorický homunkulus	<p>Primární motorický kortex (area 4) obsahuje horní motoneurony a je lokalizován před primárním somatosenzitivním kortexem. Obě oblasti odděluje sulcus centralis, který tvoří hranici mezi frontálním a parietálním lalokem. Somatotopické uspořádání primárního motorického kortexu (motorický homunkulus) je podobné senzoričkému homunkulu. Předpokládá se, že se původně jednalo o jeden funkční celek a k rozdělení na oblasti motorickou a somatosenzitivní došlo sekundárně.</p>
Premotorický kortex Příprava pohybových vzorců Senzomotorická transformace	<p>Před primárním motorickým kortexem se nachází premotorický a suplementární motorický kortex. Premotorický kortex (area 6 laterálně) se podílí na přípravě strategie pohybu (výběr pohybových vzorců) a na senzomotorické transformaci (kontrola motorické akce na základě senzoričké informace). Suplementární motorický kortex (area 6 mediálně) je přídavná oblast, která je využívána při plánování komplexních pohybů v případě, že kapacita nemotorického kortexu není dostatečná. Suplementární motorická oblast se uplatňuje při plánování složitých pohybových sekvencí, pohybů obou končetin a podobně. Suplementární motorická oblast je aktivována i při pouhém představení si komplexního pohybu.</p>
Suplementární motorický kortex Podílí se při plánování složitých pohybových sekvencí	
Bazální ganglia Struktury Corpus striatum Globus pallidus Nucleus subthalamicus Substantia nigra Motorická jádra thalamu Funkce Motorický gating Přímá dráha Aktivace motorických jader t. Nepřímá dráha Inhibice motorických jader t.	<p>Stěžejní roli při plánování a iniciaci pohybu hrají bazální ganglia, která tvoří corpus striatum, globus pallidus, nucleus subthalamicus, substantia nigra a motorická jádra thalamu. Bazální ganglia provádějí motorický gating, tedy iniciaci žádoucích a inhibici nežádoucích pohybů. Vstupní část bazálních ganglií je corpus striatum, které dostává informace ze všech korových oblastí s výjimkou primární zrakové a primární sluchové kůry (zrakové a sluchové informace jsou z primárních oblastí nejprve posílány do asociačních oblastí ke komplexnímu zpracování a použity jsou až informace zpracované). Asi nejvíce informací přichází do bazálních ganglií z frontální, parietooccipitotemporální asociační oblasti a z oblastí motorických.</p> <p>Řízení motorky je realizováno dvěma okruhy. Přímá dráha má na premotorický kortex vliv aktivační a nepřímá dráha inhibiční. Vstupní oblast bazálních ganglií, corpus striatum, představuje integrační oblast, do které přicházejí impulzy z mnoha směrů (viz výše). Převáží-li impulzy „pro-motorické“ (aktivace žádoucích pohybů), je aktivována přímá dráha a naopak při převaze „proti-motorických“ signálů (inhibice nežádoucích pohybů), dojde k aktivaci nepřímé dráhy. Výsledkem je aktivace či inhibice motorických jader thalamu, na kterých se obě dráhy scházejí. Motorická jádra thalamu příslušným způsobem modulují aktivitu premotorického kortexu a představují výstupní zónu bazálních ganglií. Pohybová aktivita je dána</p>

poměrem aktivity přímé a nepřímé dráhy, přičemž nepřímá dráha může být považována za brzdu, která doladuje akcelerační efekt dráhy přímé.

Přímou dráhu představuje smyčka corpus striatum - globus pallidus internus – motorická jádra talamu – premotorický kortex. Za klidových podmínek jsou motorická jádra talamu tonicky tlumena cestou globus pallidus internus a v případě, že je žádoucí vykonat pohyb, corpus striatum přechodně inhibuje globus pallidus internus, čímž odpadne jeho inhibiční efekt na motorická jádra talamu. Desinhibice motorických jader talamu vede k aktivaci premotorického kortexu, což je podkladem facilitace pohybu.

Nepřímou dráhu tvoří smyčka corpus striatum - globus pallidus externus - nucleus subthalamicus - globus pallidus internus. Nucleus subthalamicus má aktivační efekt na globus pallidus internus, čímž podporuje jeho inhibiční efekt na motorická jádra talamu. Nucleus subthalamicus je však za klidových podmínek tonicky inhibováno cestou globus pallidus externus. V případě, že je potřeba zvýšit inhibici talamických jader, corpus striatum přechodně inhibuje globus pallidus externus, čímž odpadne jeho inhibiční efekt na nucleus subthalamicus. Desinhibice nucleus subthalamicus zvýší inhibiční aktivitu globus pallidus na motorická jádra talamu. Existuje také méně významná přímá inhibice globus pallidus internus cestou globus pallidus externus.

Pro činnost bazálních ganglií jsou zcela zásadní dopaminergní projekce ze substantia nigra pars compacta. Dopamin aktivuje přímou dráhu prostřednictvím D1 receptorů a inhibuje dráhu nepřímou prostřednictvím D2 receptorů. Efekt dopaminu jak tedy prokinetický a nedostatek dopaminu, který je charakteristický pro Parkinsonovu nemoc, je spojen s výraznými poruchami hybnosti.

Vedle výše popsané motorické smyčky existují i smyčky, které se podílí na gatingu nemotorických informací. Asociační smyčka hraje roli v procesu myšlení a limbická v procesu rozhodování.

Dalším významným centrem je mozeček, který má zejména funkce koordinační a synchronizační. Předpokládá se, že mozeček se vyvíjel společně s neokortexem za účelem časové synchronizace informací, které přicházely různými dráhami různou rychlostí (různá rychlost vedení odlišných vláken, různá rychlost vstupu informace z různých systémů – zrak vs. sluch atd.). Nejstarší částí je vestibulární mozeček, který je důležitý pro zajištění tělesné rovnováhy a koordinaci očních pohybů. Evolučně mladší částí je spinální mozeček, který se podílí na regulaci svalového tonu a koordinaci pohybové aktivity. Nejmladší, neocerebellum, hraje nezastupitelnou roli v kognitivních procesech.

Přímá dráha

Corpus striatum
Globus pallidus internus
Motorická jádra talamu

Nepřímá dráha

Corpus striatum
Globus pallidus externus
Nucleus subthalamicus
Globus pallidus internus
Motorická jádra talamu

Dopaminergní projekce

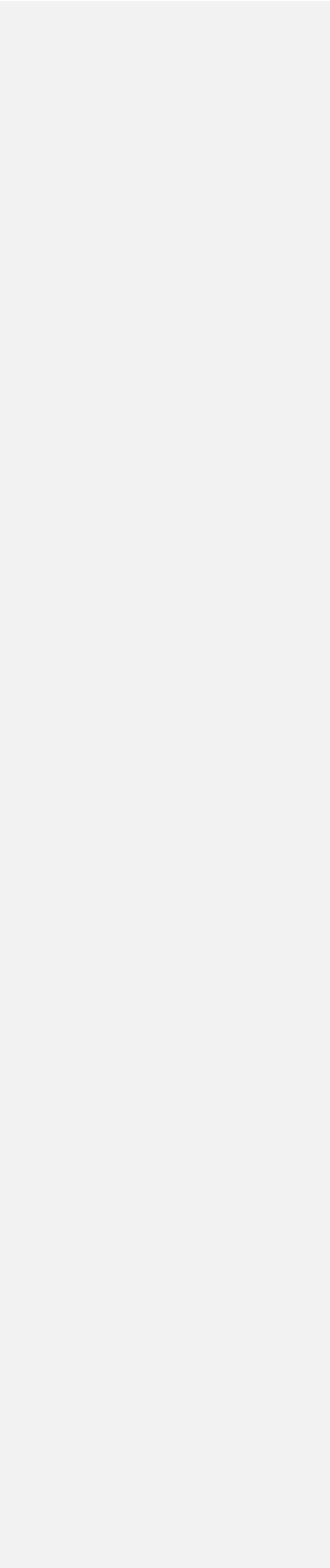
D1 receptory
Aktivace přímé dráhy
D2 receptory
Inhibice nepřímé dráhy

Asociační smyčka

Limbická smyčka

Mozeček

Koordinační funkce
Vestibulární
Rovnováha
Spinální
Koordinace svalového tonu a pohybové aktivity
Neocerebellum
Kognitivní funkce



13 Autonomní nervový systém

Autonomní nervový systém reguluje činnost jednotlivých orgánových systémů a zároveň koordinuje činnost různých orgánových systémů navzájem. Názorným příkladem regulační i koordinační funkce je regulace distribuce krve během fyzické aktivity a během zažívání. Celkový objem krve není dostatečný k tomu, aby byla stále zajištěna maximální dodávka do všech tkání. Svalový systém a gastrointestinální trakt představují systémy, které mají vysoké nároky na dodávku krve k výkonu své funkce, avšak v klidu jsou požadavky na dodávku krve podstatně nižší. Představují tak vhodný pár, u kterého může docházet k alternaci krevního zásobení dle aktuální potřeby organismu. Během pohybu je krevní tok přeměrován do svalů na úkor gastrointestinálního traktu, takže je možné zvýšit výkon, avšak není možné zajistit vstřebávání živin v maximální možné míře. Během trávení je naopak krevní tok přeměrován do gastrointestinálního traktu na úkor svalů, takže je umožněno rychlé vstřebávání živin do oběhu, avšak není možné podávat maximální fyzický výkon. Fyziologicky je tok krve regulován tak, aby byly pokryty aktuální požadavky tam, kde je to potřeba, přičemž se doplňují regulace autonomním nervovým systémem, endokrinním systémem i lokálními mechanismy.

Autonomní nervový systém funguje mimovolně a jeho efekty jsou buňky hladkého svalu, žlázy, nebo kardiomyocytu. Informace směřující z CNS do periferie se přepojuje v autonomním gangliu. Ve srovnání se somatickým nervovým systémem vykazují synapse autonomního nervového systému určité odlišnosti. U somatického nervového systému synapse směřují ke konkrétní cílové struktuře a mají terminální charakter, což znamená, že jsou na konci nervových vláken nebo na konci jejich větví. U autonomního nervového systému synapse terminální charakter nemají, ale jsou průběžné (en passant) a mikroskopicky se jeví jako periodicky se opakující zduření v průběhu nervového vlákna. Synapse en passant umožňuje vyvolat efekt difusně, což je u řízení systému jako celku velmi výhodné. Příkladem může být vazokonstrikce, kdy synapse en passant vyvolá zúžení průsvitu cévy jako celku a ne strikturu v jednom místě.

Základní funkční jednotkou autonomního nervového systému je viscerální reflex. Prostřednictvím viscerosenzitivního nervu je monitorován stav vnitřního prostředí. Viscerosenzitivita je vázána na sympatikus i parasympatikus, přičemž zjednodušeně se dá říci, že parasympatikus je především spojen vedením a zpracováním provozních, „fyziologických“ informací (například informace o krevním tlaku, pO₂, pCO₂), zatímco aktivita sympatiku je spíše spojena s potenciálním nebezpečím (tlak, bolest, chlad). Viscerosenzitivní informace je přivedena do příslušného segmentu míchy, kde dochází v n. intermediomedialis k integraci signálu. Poté je informace poslána do vyšších etáží CNS a zároveň předána do n. intermediolateralis, což je výchozí bod eferentního raménka. Eferentní raménko viscerálního reflexu vede informaci cestou pregangliových vláken do autonomních ganglií, kde je informace přepojena a prostřednictvím postgangliových vláken je signál převeden k cílovým strukturám (hladký sval, žlázová buňka, kardiomyocyt).

Funkce ANS

Regulace systémů

Koordinace činnosti systémů

Synapse

Terminální

Somatický nervový systém

Efekt lokální

Průběžné

Autonomní nervový systém

Efekt difusní

Viscerální reflex

Aferentace

Parasympatikus

Provozní informace

Sympatikus

Informace o nebezpečí

N. intermediomedialis

Integrace informace

Eferentace

N. intermediolateralis

Pregangliová vlákna

Autonomní ganglia

Postgangliová vlákna

Sympatikus
Odpověď „Fight or flight“
Spotřeba energie
Thorako-lumbární systém
Ganglia
Paravertebrálně
Prevertebrálně
Efekt spíše difuzní
Odpověď „Freezing“
Parasympatikus
Odpověď „Rest and digest“
Tvorba zásob
Kranio-sakrální systém
Ganglia
Blízko cílových orgánů
Intramurálně
Efekt spíše lokální
Neurotransmitery
Acetylcholin
Pregangliová vlákna
Postgangliová vlákna PNS
Noradrenalin
Postgangliová vlákna SNS
Adrenalin
Dřeň nadledvin
Sympatické ganglion
Cholinergní receptory
Nikotinové
Pregangliová signalizace
Excitační efekt
Nervový typ (ANS, CNS)
(Svalový typ - nervosval. pl.)
Muskarinové
Postgangl. signalizace PNS
Excitační (M1, M3, M5)
Inhibiční (M2, M4)
Adrenergní receptory
Postgangliová signalizace SNS
Alfa receptory
Obecně efekt excitační
Výjimka - GIT
Beta receptory
Obecně efekt inhibiční
Výjimka - srdce

Autonomní nervový systém má dva oddíly, sympatikus a parasympatikus, jejichž efekt je do značné míry protichůdný, avšak oba oddíly pracují v součinnosti, přičemž výsledná odpověď je dána tím, zda převažuje tonus sympatiku nebo parasympatiku.

Převaha aktivace sympatiku souvisí s reakcí typu „fight or flight“ - boj nebo útěk, což je spojeno s katabolismem, který je logickou přípravou na zvýšený energetický výdej. U sympatického nervového systému jsou pregangliové neurony v torakální nebo lumbální oblasti (torakolumbální systém). Lokalizace ganglií je paravertebrální (většina) nebo prevertebrální (menší část tvořící plexus aorticus). Ganglia sympatického nervového systému se nachází poblíž míchy, jsou vzájemně propojena a tvoří funkční celek, takže aktivace sympatického nervového systému má efekt „difusní“. To má svoji logiku, neboť, reakce typu fight or flight musí představovat reakci organismu jako celku a „difusní“ reakce je v takovém případě výhodná. Vedle reakce „fight or flight“ může sympatikus spustit reakci typu „freezing“ – ztuhnutí. Tato reakce většinou nastává v bezvýchodné situaci a jejím cílem je splynout s prostředím. Zrak je lépe uzpůsoben k detekci pohybu než k rozlišování detailů statické scény a tak může nehybný objekt snáze přehlédnout.

Převaha aktivace parasympatického nervového systému je spojena s reakcí typu „rest and digest“ – klid a trávení, která je spojená anabolismem, tvorbou zásob a s šetřením energie. Pregangliové neurony jsou u parasympatického systému lokalizované v mozkovém kmeni a v sakrálních segmentech míšních (kraniosakrální systém). Ganglia se jsou lokalizovaná poblíž cílových orgánů, nebo přímo v jejich stěně (intramurální ganglia), takže efekt parasympatické aktivace má spíše lokální charakter. To je výhodné k řízení běžných procesů za klidových (nestresových) podmínek, kdy není potřeba mobilizovat celý organismus.

Významnou kapitolu autonomního nervového systému tvoří problematika neurotransmiterů. U sympatiku i parasympatiku je neurotransmiterem pregangliových vláken acetylcholin. Acetylcholin je také neurotransmiterem postgangliových vláken parasympatiku, zatímco u sympatiku tuto roli plní noradrenalin. Určitou zvláštnost představuje dřeň nadledvin, která může být považována za modifikované sympatické ganglion, které vlivem sympatické stimulace vylučuje do krve adrenalin a v menší míře také noradrenalin. Adrenalin je stresový hormon a dřeň nadledvin reprezentuje oblast propojení nervové (rychlé) a humorální (pomalé) regulace, čímž je „difusnost“ stresové reakce dovedena k dokonalosti.

Acetylcholin uvolňovaný pregangliovými vlákny sympatiku i parasympatiku působí prostřednictvím nikotinových receptorů, které jsou ligandem řízené iontové kanály pro sodík, draslík, nebo vápník. Nikotinový receptor existuje ve formě nervové (Nn), která se nachází v ANS a CNS a dále ve formě svalové (Nm), která se nachází na nervosvalové ploténce. Obecně platí, že obě formy cholinergních receptorů mají excitační funkci. Acetylcholin je také neurotransmiterem postgangliových vláken parasympatiku a v tomto případě účinkuje přes receptory muskarinové, které jsou spřaženy s G proteiny. Rozlišujeme receptory excitační: M1, M3 z M5 (liché) a inhibiční: M2, M4 (sudé). Neurotransmiterem postgangliových vláken sympatiku je noradrenalin, který působí přes adrenergní receptory spřažené s G-proteiny.

Rozlišujeme alfa a beta adrenergní receptory. Alfa receptory mají obecně vliv excitační (kontrakce), výjimkou je GIT, kde mají vliv inhibiční. Beta receptory mají obecně vliv inhibiční (relaxace), s výjimkou srdce, kde mají beta receptory vliv excitační.

Centra kontrolující autonomní nervový systém se nachází hypotalamu a v mozkovém kmeni. Hypotalamus je nejvyšším centrem řízení sympatického i parasympatického nervového systému a hypotalamus také kontroluje endokrinní systém cestou adenohypofýzy. V hypotalamu jsou dále lokalizovaná jádra kontrolující nejdůležitější životní funkce – příjem potravy, vodní a minerálové hospodářství, termoregulace a porod (porod představuje kritickou životní periodu pro matku i pro plod). Vedle toho je hypotalamus ústředním centrem řízení cirkadiální aktivity. Hypotalamus moduluje i chování a to krátkodobé (nervozita při hladu), dlouhodobé (mateřské chování) i pudové (sexualita). Zatímco hypotalamus představuje klíčové integrační centrum, kmenová řídicí centra spadají spíše do kategorie autonomní reflexní aktivity, zajišťují tedy reflexy typu fix action patterns a central pattern generator. Tvoří je pneumotaktické a respirační centrum (dýchací reflexy), centrum kardiovaskulárních reflexů (řízení akce srdeční a kontrola vasokonstrikce), centrum pro kontrolu reflexů močového měchýře (mikční reflex).

Autonomní regulace probíhají na kmenové a hypotalamické úrovni, informace nejsou posílány do neokortexu a z toho důvodu si tyto procesy neuvědomujeme. Neokortexu jsou předávány pouze informace signalizující potenciální nebezpečí (např. bolest, hlad), tedy informace, které mohou mít vliv na chování organismu (úniková reakce, vyhledání potravy). Neokortex může na druhou stranu spustit reakci autonomního nervového systému a to cestou amygdaly a hypotalamu (viz kapitola o limbickém systému). Jedná se zejména o silné emocionální zážitky nebo vzpomínky, které mohou spustit sympatickou autonomní odpověď a to v případě pozitivních i negativních vjemů (ať se člověk naštve nebo dojíme, výsledkem je tachykardie).

Enterický nervový systém (ENS) představuje významnou a velmi specifickou součást autonomního nervového systému. Obsahuje asi 500 milionů neuronů organizovaných do dvou plexů (myentericus a submucosus). Enterický nervový systém obsahuje komponentu senzickou (senzory), integrační (interneurony) i exekutivní (efektory). Díky přítomnosti interneuronů splňuje ENS kritéria CNS, a proto bývá označován jako mozek ve střevě. ENS má značnou míru autonomie, která však má lokální reflexní charakter – kontrola motility, kontrola sekrece, lokální kontrola krevního zásobení. Vyšší centra autonomního nervového systému však řídí GIT jako celek v kontextu fungování celého organismu. Vzájemná koordinace činnosti všech orgánových systému může být zajištěna pouze nadřazenou strukturou, která integruje informace ze všech systémů dle aktuální potřeby organismu (vyšší centra musí rozhodnout, zda je čas trávit nebo utíkat před predátorem).

Detaily autonomní ho řízení jednotlivých orgánových systémů budou probrány v rámci popisu příslušných systémů, avšak v rámci této kapitoly uvedeme obecný přehled funkce autonomního nervového systému v kontextu hlavních orgánových systémů. V rámci kardiovaskulárního systému se autonomní nervový systém uplatňuje především v řízení srdečního výdeje a vazomotoriky za účelem adekvátní

Centra kontrolující ANS
Hypotalamus
Mozkový kmen
Hypotalamus řídí
Autonomní nervový systém
Endokrinní systém
Přijem vody a potravy
Termoregulaci
Cirkadiální aktivitu
Moduluje chování
Kmenová centra
Dýchací reflexy
Kardiovaskulární reflexy
Mikční reflex
Enterický nervový systém
Komponenty
Senzorická
Integrační
Exekutivní
Značná míra autonomie
Lokální
Reflexní
ANS řídí GIT jako celek a ve vztahu k ostatním orgánovým systémům
Vazomotorika
Sympatikus
Kontrakce cév v kůži
Dilatace ve svalech
Parasympatikus
Dilatace cév v GIT

Kardiovaskulární systém

Sympatikus

- Zvýšení srdeční frekvence
- Zvýšení kontraktility
- Zvýšení převodní rychlosti

Parasympatikus

- Opačný efekt

Baroreflex

Baroreceptory

- Oblouk aorty
 - Reakce na hypertenzi
- Sinus caroticus
 - Reakce na hyper/hypotenzi

Reakce na hypertenzi

- Snížení tonu sympatiku
 - Vazodilatace
 - Snížení srdečního výdeje

Opačná reakce na hypotenzi

Chemorecepce

Řízení ventilace

Periferní chemoreceptory

- Oblouk aorty
 - Karotická tělíska
 - Reakce primárně na pCO₂
 - Reakce na výrazně nízký pO₂

Centrální chemoreceptory

- Mozkový kmen
 - Reakce pouze na pCO₂

Cushingova triáda

- Známka kritického nárůstu ICP
 - Hypertenze
 - Bradykardie
 - Deprese dýchání

Močový systém

Sympatikus

- Relaxace detrusoru
- Kontrakce sfinkteru

Parasympatikus

- Opačný efekt

Mužské pohlavní ústrojí

Parasympatikus

- Erekce

Sympatikus

- Ejakulace

distribuce krve. Pro vazomotoriku mají významnou roli lokální regulační mechanismy, jako například přítomnost metabolitů, či pCO₂. Sympatikus obecně působí kontrakci cév v kůži a dilataci ve svalech, zatímco parasympatikus působí dilataci cév v gastrointestinálním traktu. V případě srdce působí sympatikus zvýšení srdeční frekvence, zvýšení kontraktility a zvýšení převodní rychlosti, čímž zvyšuje srdeční výdej a parasympatikus má vliv opačný.

Součinnost řízení vazomotoriky a srdce zajišťuje baroreflex. Baroreceptory jsou vázány na parasympatikus a nachází se v oblouku aorty a v sinus caroticus. Baroreceptory v oblouku aorty monitorují tlak na výstupu z levé komory a reagují pouze na tlak zvýšený. Baroreceptory v sinus caroticus hlídají adekvátní přísun krve do mozku a reagují na zvýšený i snížený tlak. Při vychýlení tlaku reguluje baroreflex poměr tonu sympatiku a parasympatiku tak, aby došlo návratu do požadovaného rozmezí. Při zvýšení tlaku dojde k posunu vegetativní odpovědi ve směru snížení tonu sympatiku a zvýšení tonu parasympatiku, což vede na úrovni cév k vazodilataci, na úrovni srdce ke snížení srdečního výdeje, tedy k hypotenzní reakci. Konkrétně způsobí podráždění baroreceptorů inhibici vazomotorických center a stimulaci kardiinhibičních center. Při nízkém tlaku reflex funguje opačně, zvýšení tonu sympatiku vede k vazokonstrikci a zvýšení srdečního výdeje, což vede ke zvýšení tlaku.

Vedle baroreceptorů jsou důležitým zdrojem viscerosenzitivní informace chemoreceptory. Ty monitorují základní chemické/fyziologické parametry krve (pO₂, pCO₂, pH) a poskytují klíčové informace pro potřeby řízení ventilace. Periferní chemoreceptory se nalézají oblouku aorty a v karotických tělísčích, zatímco centrální chemoreceptory jsou lokalizovány v oblasti mozkového kmene. Chemoreceptory primárně monitorují pCO₂, neboť tento parametr neodráží pouze ventilační poměry, ale zároveň poskytuje informaci o stavu acidobazické rovnováhy. Na snížený pO₂ nereagují centrální chemoreceptory vůbec a periferní chemoreceptory reagují až na výrazně patologické hodnoty. Centrální chemoreceptory jsou také zodpovědné za Cushingovu reakci, která je důležitým klinickým projevem kritického zvýšeného intrakraniálního tlaku při počínající mozkové herniaci a při dalších urgentních stavech. Zvýšení ICP vede k mozkové ischemii, která vyvolá silnou aktivaci sympatické nervové odpovědi. To vede k hypertenzní reakci, která vyvolá reflexní bradykardii a depresi dýchání (v obou případech rebound koaktivace parasympatiku). Cushingovu triádu tedy tvoří hypertenze, bradykardie a deprese dýchání.

Na závěr zmíníme obecná pravidla autonomní kontroly v urogenitální oblasti, detaily budou opět probrány v rámci příslušných kapitol. V případě močového systému působí sympatikus relaxaci detrusoru a kontrakci sfinkteru, zatímco efekt parasympatiku je opačný. V rámci mužského pohlavního ústrojí pracují oba systémy v návaznosti, parasympatikus je zodpovědný za erekci a sympatikus navazuje řízením ejakulace. Autonomní řízení funkcí ženského pohlavního ústrojí je podstatně komplexnější a bude probráno v rámci příslušné kapitoly.

Pupilární reflex, který je také autonomním reflexem, byl popsán v rámci kapitoly věnované zraku.

14 Limbický systém

Limbický systém tvoří hypotalamus a na něj napojené struktury, kterými jsou gyrus cinguli, hippocampus, amygdala a přední talamická jádra. Limbický systém (limbus - latinsky okraj) představuje anatomicky i funkčně rozhraní mezi neokortexem, který reprezentuje somatický nervový systém a subkortikálními oblastmi, které patří především k autonomnímu nervovému systému. Zjednodušeně se dá říci, že somatický nervový systém představuje volní systém, jehož vstupy jsou převážně z vnějšího prostředí, zatímco autonomní nervový systém reprezentuje mimovolní systém, jehož vstupy jsou převážně z prostředí vnitřního. Existence dvou systémů je však spojena s možností vzniku konfliktu. Limbický systém potenciální konflikt řeší, neboť limbický systém propojuje somatický a autonomní nervový systém, patří de facto k oběma systémům a oba systémy svým způsobem řídí.

Ústřední strukturou limbického systému je hypotalamus. Hypotalamus je nejvyšším řídicím centrem autonomního nervového systému a hypotalamus zároveň moduluje funkci somatického systému. V případě autonomního nervového si hypotalamus podržel přímé řízení funkcí, které jsou zásadní pro přežití (viz předchozí kapitola). Modulační vliv hypotalamu na somatický systém, potažmo, neokortex, zahrnuje vliv na motorický systém (drive) i somatosenzorický systém (emocionální ladění). Vzhledem k užší vazbě hypotalamu na autonomní nervový systém (hypotalamus přímo řídí autonomní nervový, kdežto vliv na neokortex je „pouze“ nepřímý, modulační), bývá ve funkčním popisu CNS tradičně používán název limbické oblasti pro ty oblasti, které souvisí s autonomním nervovým systémem. Při funkčním dělení CNS se tedy dle tradice hovoří o somatických a limbických oblastech.

Ve středním mozku patří k limbickým oblastem ventrální tegmentální area („systém odměny“ - mesocorticolimbický trakt tvořený dopaminergními jádry) a periaqueductální šed' (modulace činnosti retikulární formace a neuromodulace). V oblasti diencefala k limbickým oblastem patří hypotalamus (hlavní centrum) a epitalamus (regulace cirkadiální aktivity, vliv na motoriku a emoce). Somatické oblasti na úrovni mesencephala reprezentují retikulární formace a dále jádra somatomotorická, branchiomotorická a somatosenzitivní. Na úrovni diencephalu k somatickým oblastem patří talamus, který je v úzké vazbě s neokortexem.

Somatické a limbické oblasti jsou podkladem stejnojmenných aktivačních systémů, které jsou vzájemně propojené. Obecně platí, že projevem stimulace bude v případě obou systémů zvýšení EEG aktivity a aktivace sympatiku. Somatický aktivační systém – ascendentní retikulární aktivační systém (ARAS) dostává informace ze somatosenzitivního, zrakového, sluchového, vestibulárního systému a z mozečku. ARAS projikuje do corpus striatum a cestou talamu do neokortexu (primární somatosenzitivní kortex, primární zrakový kortex atd.) a má na tyto oblasti aktivační efekt. Stimulace ARAS souvisí s přenosem „věcné“ informace, není spojená s významnou emoční odpovědí (aktivací systému odměny/trestu) a opakovaná stimulace vede k habituaci (oslabení až vymizení efektu při opakované stimulaci). Limbický aktivační systém dostává informace z viscerosenzitivní oblasti

Limbický systém

Struktury

- Hypotalamus
- Gyrus cinguli
- Hippocampus
- Amygdala
- Přední talamická jádra

Funkce

- Koordinace somatického a autonomního nervového s.

Ústřední role hypotalamu

Limbické oblasti

- Patří k autonomnímu n.s.
- Řízeny hypotalamem
- Mesencefalon
 - Ventr. tegment. Area
- Diencephalon
 - Hypothalamus
 - Epithalamus

Somatické oblasti

- Patří k somatickému n.s.
- Řízeny neokortexem
- Modulovány hypotalamem
- Mesencephalon
 - Retikulární formace
 - Somato/branchio jádra
- Diencephalon
 - Talamus
- Neokortex

Aktivační systémy

Somatický (ARAS)

- Bez výrazné emoční odpovědi
- Habituace

Limbický

- Emoční odpověď
- Systém odměny/trestu
- Není habituace

a od nociceptorů, přičemž projikuje do limbického systému a zejména do hypotalamu. Efekt stimulace je spojen se silnou aktivací systému odměny/trestu (stimulace periaqueduktální šedi vyvolává negativní pocity, zatímco stimulace ventrální tegmentální šedi vyvolá pozitivní pocity) a opakovaná stimulace je rezistentní vůči habituaci.

ARAS a limbický aktivační retikulární jsou úzce propojené, což může být, při značné míře zjednodušení, demonstrováno na příkladu otužování. Expozice studené vodě vede zpočátku k „aktivaci“ z pocitu chladu (somatosenzitivní systém), který je velmi nepříjemný (limbický systém - potenciální nebezpečí). Opakovanou expozicí dochází k habituaci (somatosenzitivní systém) a nebude docházet ani aktivaci limbického systému. Habituace je komplexní proces, který zahrnuje adaptaci na úrovni receptoru i integraci informace z vyšších etází CNS. Velmi zjednodušeně si to můžeme představit tak, že organismus na základě zkušenosti s opakovanou expozicí zjistí, že podmět nepředstavuje reálné nebezpečí, tj. že chlad nebude představovat destruktivní podmět, a že expozice chladu nebude trvat tak dlouho, aby došlo k poškození organismu. Postupně tak dojde k „odfiltrování“ informace o chladu, která přestane být vnímána jako něco neobvyklého a nepříjemného.

Souhra ARAS a limbického aktivačního systému je klíčová k udržení vědomí a to cestou neuromodulačních systémů. Jádra neuromodulačních systémů (acetylcholin, noradrenalin, serotonin, dopamin) jsou roztroušená od mozkového kmene až po bazální telencefal, jsou pod vlivem obou aktivačních systémů a zejména pod vlivem hypotalamu. Neuromodulační systémy ovlivňují nekortikální činnost. Mají vliv na kognitivní funkce (například učení a paměť), emoční ladění, responsivitu, cyklus spánek/bdění, včetně střídání fází spánku.

Funkci neuromodulačních systémů lze názorně demonstrovat na řízení cyklu bdění/spánek, avšak nejdříve je však potřeba seznámit se s fyziologií spánku. Rozlišujeme dvě fáze spánku, REM spánek a Non REM spánek. REM spánek je spojen s vysokou mozkovou aktivitou, sněním a rychlými pohyby očí (REM - Rapid Eyes Movement). Non-REM spánek je charakterizován snížením mozkové aktivity a dělí se na následující 4 fáze. Spánkový cyklus začíná fázemi 1 a 2, které představují lehký spánek. Ve fázi 1 Non-REM spánku, trvajícím 4 až 5% doby trvání spánku, ustává svalová aktivita a příležitostně se vyskytují svalové záškuby. Fáze 2 Non-REM spánku tvoří 45 až 55% doby trvání spánku a je charakteristická zpomalením dýchání, zpomalením akce srdeční a poklesem tělesné teploty. Následují fáze 3 a 4, které reprezentují spánek hluboký. Fáze 3 non REM spánku, která trvá 4 až 6% doby spánku, je začátkem hlubokého spánku, při které se zpomaluje mozková činnost, na EEG jsou patrné pomalé delta vlny. Fáze 4 Non-REM spánku, tvořící 12 až 15% doby trvání spánku, představuje velmi hluboký spánek, pro který jsou charakteristické rytmické dýchání, omezení svalové aktivity a na EEG jsou přítomny delta vlny. Fáze 5 představuje REM spánek, který trvá 20 až 25% doby trvání spánku, a je pro něj charakteristická vysoká mozková aktivita, roste srdeční frekvence, dýchání je rychlé a povrchní. V této fázi spánku se objevují rychlé pohyby očí, přičemž ostatní kosterní svaly jsou relaxované. Po fázi 5 přichází opět fáze 1 a celý cyklus se opakuje. Jeden spánkový cyklus trvá 90 až 120 min a pro kvalitní vyspání by mělo během noci proběhnout alespoň 4 – 5 cyklů.

ARAS a limbický systém fungují v úzké součinnosti

ARAS a limbický systém udržují vědomí cestou neuromodulačních systémů

Bdění / spánek

Bdění

Neuromodulační systémy aktivní

Spánek

Činnost neuromodulačních systémů utlumena

Aktivace/deaktivace jednotlivých neuromodulačních systémů řídí střídání fází spánku

Fáze spánku

Non-REM

Snížení mozkové akt.

Lehký spánek

Fáze 1 a 2

Hluboký spánek

Fáze 3 a 4

REM spánek

Vysoká mozková akt.

Fáze 5

Cyklus bdění a spánku, stejně jako střídání jednotlivých fází spánku je řízen aktivitou neuromodulačních systémů. Pro bdělý stav je charakteristická aktivita cholinergního, noradrenergního i serotoninergního systému. V Non-REM fázi spánku je aktivita všech výše uvedených systémů snížena, přechod do REM-fáze provází zvýšení aktivity cholinergního systému a ukončení REM-fáze navozuje aktivace noradrenergního systému.

V předchozí kapitole byla popsána role hypotalamu, avšak je třeba doplnit mechanismy jeho modulačního vlivu ve vztahu k neokortexu. Hypotalamus ovlivňuje neokortex cestou neuromodulačních systémů, talamu a přes Papézův okruh. Problematika neuromodulačních okruhů byla popsána výše v souvislosti s udržováním vědomí. Cestou talamu ovlivňuje hypotalamus neokortex ve smyslu modulace činnosti orbitofrontálního kortexu, což má vliv na rozhodování a dále ve smyslu modulace činnosti talamických jader, což má vliv na úroveň vnímání (gating). Třetí způsob, jak hypotalamus ovlivňuje neokortex, je cestou Papézová okruhu. Nejdůležitějšími strukturami Papézova okruhu jsou hypotalamus, talamus, gyrus cinguli a hippocampus. Napojení na neokortex zajišťují jednak gyrus cinguli a také amygdala. Papézův okruh byl popsán již v třicátých letech minulého století a již tehdy se předpokládalo, že funkce bude spojena s emocionalitou. Komplexní teorie popisující funkci Papézova okruhu v širším kontextu byla vytvořena teprve nedávno na základě dlouholetého výzkumu prováděného v MIT. Stávající koncept Papézova okruhu byl obohacen o vstupy ze zrakového a vestibulárního ústrojí a na základě specifických experimentů bylo postulováno, že aktivita Papézova okruhu souvisí s orientací v prostoru a s vyvoláním emocí, které jsou spojeny s určitým místem. Dle této teorie se, na základě zrakové a vestibulární informace, kontinuálně obnovuje „vnitřní mapa“ známého prostoru, což umožňuje orientaci a cílený pohyb z jednoho místa na druhé, přičemž emoce ovlivňují motivaci v daném místě setrvat nebo je opustit.

„Vnitřní mapa“, kognitivní mapa reprezentující vnější svět, je uložena v hippocampu, což jsou, spolu se striatem, dvě oblasti mozku odpovědné za učení a paměť. Spoje striata i hippocampu jsou plastické a plasticita je podkladem učení, které můžeme definovat jako formování dlouhodobé paměti (vedle dlouhodobé paměti, kterou se zabýváme, a kterou můžeme chápat jako „harddisk“, existuje i paměť krátkodobá, kterou zjednodušeně můžeme přirovnat k operační paměti počítače). Deklarativní (explicitní) paměť je závislá na hippocampu a v zásadě se jedná o tvorbu kognitivních map, map vztahů, ať již prostorových nebo abstraktních. Ty jsou ukládány a dle potřeby vědomě vybavovány součinností hippocampu a všech asociačních oblastí (limbické, frontální i parietooccipitotemporální). Procedurální (implicitní) paměť je závislá na striatu a v zásadě se jedná o tvorbu algoritmů, které jsou podkladem dovedností, motorických schopností, ale i sociálních návyků. V původním kontextu je deklarativní paměti orientovaná na místo, řeší tedy otázku: kde to jsem a co se tady stalo, kdežto procedurální paměť je orientovaná na objekt, tedy řeší otázku: dá se to jíst a jak to zpracovat aby to bylo jedlé.

Cyklus bdění/spánku řídí koordinovaná aktivace/inhibice neuromodulačních systémů

Modulační vliv hypotalamu na neokortex

Neuromodulační systémy

Kognitivní funkce

Emoční ladění

Spánek/bdění

Thalamus

Rozhodování

„Gating“

Papézův okruh

Papézův okruh

Struktury

Hypotalamus

Talamus

Gyrus cinguli

Hippocampus

Vstupy

Zrak

Vestibulární systém

Pravděpodobně i další somatosenzorické syst.

Funkce

Orientací v prostoru

Kontinuální obnova „vnitřní mapy“ známého prostoru

Vyvolání emocí spojených se známým místem

Učení a paměť

Podkladem učení je plasticita

Učení je formování dlouhodobé paměti

Deklarativní paměť

Hippocampus

Kognitivní mapy

Procedurální paměť

Corpus striatum

Algoritmy

Amygdala

Modifikované corpus striatum

Zprostředkování vlivu informace z vnějšího prostředí na limbický systém

Afektivní štítky

Amygdala hijack

Zkratové (afektivní) jednání

Amygdala je modifikovaná část corpus striatum a je napojena na všechny významné kortikální a subkortikální struktury. Spoje amygdaly jsou, podobně jako spoje jinde v corpus striatum, plastické, amygdala je tudíž také zapojena v tvorbě paměťových stop. Význam amygdaly spočívá v tom, že zprostředkovává napojení neokortikálních asociačních oblastí na limbický systém, čímž zajišťuje vliv informací z vnějšího prostředí na limbický systém. Zjednodušeně se dá říci, že amygdala přiřazuje somatosenzorickým informacím (zejména zrak a sluch) pozitivní či negativní „afektivní štítky“, které mají prostřednictvím limbického systému vliv na emoční ladění (dobrá zpráva nám udělá radost a špatná nás naštvě, i když se bezprostředně nemusí týkat našeho života; vliv umění, vliv kýče, vliv bulvární žurnalistiky). Mozek má přirozeně vyšší vnímavost (a tendenci přednostně vyhledávat) negativní informace, neboť mohou být důležité pro přežití (tuto skutečnost zneužívá bulvární žurnalistika). Z hlediska přežití hraje důležitou roli „amygdala hijack“, zkratovitá odpověď. Sensorická aferentace je přepojována v talamu, který informaci posílá paralelně do amygdaly a neokortexu. V případě, že amygdala vyhodnotí situaci jako kritickou, může amygdala zablokovat zpracování informace neokortexem (což je proces v dané chvíli pomalý) a spustit reflexní (bezmyšlenkovitou) odpověď – afektivní odpověď.

15 Neokortex I

Mozková kůra představuje vrchol evoluce CNS, mozková kůra posunula možnosti organismu na bezprecedentní úroveň. Evolučně nejstarší část kůry představuje paleokortex tvořený rhinencephalem, který má tři vrstvy a tvoří asi 1% mozkové kůry. Mladší oblastí je archikortex tvořený hippokampem, který má vrstvy čtyři a představuje asi 4% mozkové kůry. Zbýlých 95% kůry tvoří neokortex, který je evolučně nejmladší a nejdokonalejší částí kůry, a který má šest vrstev. Organizace neokortexu má daná pravidla, každá vrstva má specifické vstupy a výstupy, každá vrstva má vertikální i horizontální spoje a buňky s podobnou funkcí se zpravidla nachází ve stejné vrstvě. V různých oblastech existují lokální rozdíly v denzitě buněčných populací, což bylo podkladem tvorby Brodmannových map.

Z funkčního hlediska tvoří neokortex oblasti primární (asi 5 %) a oblasti asociační (asi 95%). Primární oblasti mají somatotopické uspořádání, to znamená, že každý neuron je dedikován určité oblasti v periférii, má pevné spoje s odpovídajícími neurony v míše (labeled line coding), přičemž struktura i zapojení primárních oblastí je u všech jedinců téhož druhu stejná. Asociační oblasti, které tvoří většinu neokortexu, somatotopické uspořádání nemají, jsou tedy vysoce individuální. Se značnou mírou zjednodušení se dá říci, že unikátnost každého jedince je dána unikátností asociačních oblastí, které jsou podkladem rozdílných mentálních schopností a dále unikátností kognitivních map vztahů (hippocampus) a algoritmů (striatum), které jsou dány učením a rozdílnou životní zkušeností.

Asociační oblasti jsou unimodální a polymodální. Unimodální asociační navazují na primární oblasti a pracují se stejnou modalitou jako primární oblast. Po úvodním zpracování v unimodální asociační oblasti je informace zpracována v polymodální asociační oblasti, která pracuje se všemi modalitami, informace je tedy zpracována v celé své komplexnosti. Například při pohledu na obrázek šálku s čajem vytvoří primární zraková oblast rekonstrukci obrazu promítnutého na sítnici. Obraz je poslán do unimodální asociační oblasti, kde je porovnán s databází obrazů v paměti, na základě čehož dojde k rozpoznání, že se jedná o šálek čaje. Po identifikaci objektu je informace poslána do polymodální asociační oblasti, kde jsou přidány další modalities (vůně, chuť, teplota čaje) i abstraktní asociace (atmosféra spojená s pitím čaje, atmosféra čajovny, pocity relaxace). Činnost asociačních oblastí je vázána na paměť, tedy hippocampus, kde je uložena samotná „databáze“ a odkud jsou informace asociačními oblastmi dle potřeby „vytahovány“.

Činnost neokortexu je závislá na spolupráci s talamem (talamo-kortikální systém), přičemž spoje s talamem jsou oboustranné. Několikrát již bylo zmíněno, že téměř všechny aferentní informace se přepojují v talamu, který slouží jako filtr chránící neokortex před zahlcením informací. Talamus hraje také významnou roli v neokortikální činnosti (kortikální smyčky, viz. bazální ganglia). Struktura talamu ve smyslu rozložení jednotlivých jaderných skupin odpovídá organizaci neokortexu.

Mozková kůra

Paleokortex (1%)

Rhinencephalon

Archikortex (4%)

Hippocampus

Neokortex (95%)

Pravidla organizace

Specifické vstupy/výstupy do/z každé vrstvy

Vertikální i horizontální spoje

Buňky s podobnou funkcí obvykle ve stejných vrstvách

Brodmannovy mapy

Funkční členění neokortexu

Primární oblasti (5%)

Somatotopické uspořádání

Interindividuálně shodné

Rekonstrukce

Asociační oblasti (95%)

Nejsou somatotopické

Interindividuálně variabilní

Interpretace vjemu

Vazba na paměť

Unimodální

Navazují na primární obl.

Stejná modalita

Polymodální

Integrace různých modalit

Talamus

Aferentní informace

Filtrování

Neokortikální činnost

Kortikální smyčky

Primární oblasti

Recepční

Prim. somatosenzorický kort.

Primární zrakový kortex

Primární sluchový kortex

Efektorové

Primární motorický kortex

Lokalizaci jednotlivých funkcí neokortexu uvádí obrázek v prezentaci. Primární oblasti jsou recepční (primární somatosenzorický, zrakový, sluchový kortex), nebo efektorové (primární motorický kortex). Asociační oblasti nejsou ani recepční ani efektorové, funkce asociační oblastí je integrační. Rozlišujeme tři asociační oblasti parietookcipitotemporální (P-O-T) asociační oblast, jejíž funkce je zjednodušeně řečeno analytická, frontální asociační oblast, jejíž funkce by se dala označit jako exekutivní a limbická asociační oblast, která integruje informace z vnitřního a vnějšího prostředí.

Asociační oblasti

Analytická

P-O-T asociační oblast

Exekutivní

Frontální asociační oblast

Integrační

Limbická asociační oblast

Algoritmus zpracování signálu je v P-O-T asociační oblasti a ve frontální asociační oblasti zrcadlově obrácený.

Informace ze zevního prostředí je nejdříve zpracována primární senzorkou oblastí, dále unimodální a nakonec polymodální asociační oblastí. V případě aferentace tedy vstupy z unimodálních oblastí divergují do oblastí polymodálních, jinými slovy je senzorká informace zpracovávána od konkrétního vjemu (vidím obrázek šálku čaje) k obecným asociacím (vybavím si atmosféru čajovny).

Algoritmus zpracování signálu

P-O-T asociační oblast

Divergence informace

Od konkrétního k obecnému

Frontální asociační oblast

Konvergence informace

Od obecného ke konkrétnímu

Zpracování informace ve frontální asociační oblasti probíhá opačně, vstupy z polymodálních oblastí konvergují do oblastí unimodálních a eventuálně do primárního motorického kortexu. Zpracování informace tedy probíhá od obecného (idea pohybu) ke konkrétnímu (aktivace určité svalové skupiny). Idea se tvoří v prefrontální oblasti, kde vznikne obecná představa, obecný plán. Následně je plán konkretizován v premotorické oblasti, kde je připraven algoritmus pohybu a vytvoření pohybového vzorce „on demand“. Nakonec je pohyb realizován primární motorickou oblastí, která je zodpovědná za konkrétní akci (aktivaci příslušných motoneuronů v předním rohu míšním). Obdobně probíhá proces myšlení, který si můžeme zjednodušeně představit jako nemotorické plánování, u kterého práce s idejemi nevede k motorické akci.

Součinnost asociačních oblastí

Je nutné také podotknout, že asociační oblasti pracují v úzké součinnosti. Analytické zpracování informace (P-O-T asociační oblast) se neobejde bez exekutivních funkcí, tj. bez práce s idejemi (frontální asociační oblast). Exekutivní funkce jsou na druhé straně závislé na funkcích analytických, kdy například v průběhu plánování i během pohybu, dochází k neustálému hodnocení a korekci na základě senzorkých vstupů. Spolupráci P-O-T a frontální asociační oblasti doplňuje asociační oblast limbická, která odpovídá limbickému systému probranému v předchozí kapitole. Limbický systém obsahuje struktury neokortikální (gyrus cinguli), paleokortikální (hippocampus) i podkorové (hypotalamus a thalamus). Vliv limbického systému na neokortex byl popsán v předchozí kapitole.

P-O-T asociační oblast

Obklopena primárními senzitivními/senzorickými oblastmi

Funkce

Identifikace

Interpretace

Asociace

Kategorizace

Analytická funkce P-O-T asociační oblasti umožňuje interpretaci významu signálu z primárních oblastí, které ji obklopují (primární somatosenzorický kortex zepředu, primární zrakový kortex zezadu a primární sluchový kortex zesponu). Algoritmus zpracování informace byl popsán výše, avšak je důležité ještě doplnit, že vedle rozpoznání (pojmenování), je důležitou funkcí také kategorizace (zařazení na správné místo v rámci příslušného systému). Toto je důležité jednak z hlediska řečových funkcí, které budou probrány v následující kapitole, dále z hlediska tvorby paměťových stop, kdy je třeba informaci zařadit na správné místo vztahové

(kognitivní) mapy. Funkce P-O-T asociační oblast je také důležitá pro směřování pozornosti v rámci kognitivní činnosti. Funkce P-O-T asociační oblasti jsou lateralizovány. Přestože je koncept lateralizace někdy zpochybňován, má význam pro rámcové pochopení vzniku neurologických poruch při poškození P-O-T asociačních oblastí. Dle konceptu lateralizace, jsou v levé hemisféře lokalizovány funkce analyticko-logicko- matematické a v pravé hemisféře funkce holistické, jako kreativita, estetické cítění atd.

Frontální asociační oblast je lokalizována ve frontálním laloku, avšak tvoří pouze asi jednu třetinu frontálního laloku a neměla by s ním být ztotožňována. Vedle frontální asociační oblasti se ve frontálním laloku nachází oblast premotorická, suplementární motorická, frontální zrakové pole, primární motorický kortex a Brocova řečová oblast (vlevo).

Exekutivní funkce frontální asociační oblasti představují motorické plánování, nemotorické plánování a chování. Frontální asociační oblast dosáhla nejvyššího rozvoje člověka. Relativní velikost frontálně asociační oblasti také souvisí s velikostí skupiny a socializačními funkcemi. Funkce frontální asociaci oblasti byla rámcově popsána již v polovině 19. století díky případu Phinease Gage, který v roce 1848 utrpěl ztrátové poranění frontálního laloku vlevo a jen zázrakem přežil. Po úrazu však u něj došlo k vážným psychickým změnám, kdy se ze spolehlivého, přátelského a zodpovědného člověka stal jedinec nespolehlivý, nezodpovědný, sprostý a agresivní.

Frontální asociační oblast je evolučně nejmladší oblastí neokortexu, která zraje dlouho i v rámci ontogeneze. Diferencuje se během prvního roku života a zraje zhruba do 6. roku života, kdy jsou již sociální funkce natolik vyzrálé, že dítě může zahájit skupinovou školní docházku. Definitivní ukončení vývoje spadá do období kolem dvacátého roku života, kdy by měl být jedinec natolik zralý, že je schopen vytvořit funkční rodinu.

Frontální asociační oblast má vstupy z obou asociačních oblastí a zejména z P-O-T oblasti. Spoje jsou oboustranné, prefrontální zpracování informace má vliv na následnou percepci i činnost limbické asociační oblasti, které zase zpětně ovlivňují činnost frontální asociační oblasti (kortikální smyčky). Výstupy z frontální asociační oblasti směřují do oblasti premotorické. Exekutivní funkce frontální asociační oblasti zahrnují motorické plánování, nemotorické plánování (myšlení), směřování pozornosti a regulaci chování. Motorické plánování zahrnuje přípravu pohybových vzorců součinností frontální asociační oblasti, premotorické oblasti, bazálních ganglií, mozečku a P-O-T asociační oblasti. Nemotorické plánování je myšlení, což je práce s mentálními modely, které mohou být konkrétní i abstraktní. Myšlení si můžeme zjednodušeně představit jako organizaci mentálních modelů do smysluplných celků, které mohou (ale nemusí) mít konkrétní výstup. Pro myšlení je zásadním procesem „orientace“ pozornosti, což si můžeme zjednodušeně představit jako „filtrování“ informace a směřování myšlení požadovaným směrem. Výstup myšlení může být abstraktní (idea), ale i konkrétní „akce“ na základě anticipace, což vede k facilitaci žádoucího a inhibici nežádoucího chování.

P-O-T asociační oblast

Lateralizace funkcí

Levá hemisféra

Analyticko-logické funkce

Pravá hemisféra

Holistické funkce

Frontální lalok

Frontální asociační oblast

Premotorická oblast

Suplementární motorická obl.

Primární motorická oblast

Brocovo řečové centrum (vlevo)

Frontální asociační oblast

Největší rozvoj u člověka

Dlouhá doba zrání

Kortikální spoje

Ostatní asociační oblasti

Kortikální smyčky

Premotorická oblast

Funkce

Motorické plánování

Příprava pohybových vzorců

Nemotorické plánování

Práce s mentálními modely

Směřování pozornosti

Filtrování informace

Chování a socializace

Lateralizace funkcí

Pravá hemisféra

Oboustranný vliv

Inhibice

Levá hemisféra

Ipsilaterální vliv

Aktivace

Podobně jako P-O-T asociační oblast je i frontální asociační oblast funkčně lateralizovaná. Pravá strana má vliv oboustranný a inhibiční, zatímco levá má vliv ipsilaterální a aktivační. Poškození levého frontálního laloku vede k převaze inhibiční funkce pravé strany, což se projeví snížením spontaneity a zároveň inhibicí regulace chování s převahou pudového chování.

16 Neokortex II

V předchozí kapitole jsme viděli, jak komplexní je činnost asociačních oblastí v oblasti myšlení a chování. Z předchozích kapitol také čím dál jasněji vyplývá, a několikrát již to bylo zmíněno, že myšlenkové pochody probíhají ve smyčkách a funkce jednotlivých asociačních oblastí nelze vnímat izolovaně, nýbrž jako jeden funkční celek. Také již bylo zmíněno, že zjednodušeně představuje limbická asociační oblast paměť (kognitivní mapy) a motivaci, P-O-T asociační oblast část analytickou (zpracování sensorické informace) a frontální asociační oblast část exekutivní (motorické a nemotorické plánování). V rámci kognitivních smyček hrají významnou roli také bazální ganglia, talamus (facilitace/inhibice) a mozeček (koordinace).

Analytická činnost P-O-T asociační oblasti je spojena s kategorizací a hierarchizací informací, což je funkce, která ve své evolučně vrcholné podobě umožnila vznik řeči. Řeč je nejosofistikovanější nástroj komunikace a představuje jeden z vrcholů funkce mozkové kůry. Komunikace je výměna signálů mezi jedinci téhož i různých druhů. Signály jsou nejčastěji pachové, vizuální nebo zvukové, přičemž kódování může být různě složité. Jednoduché kódování je srozumitelné obecně (např. demonstrace velikosti těla), zatímco složité kódování je mezidruhově nepřenositelné (tanec včel) a nemusí být srozumitelné ani v rámci jednoho druhu (cizí jazyk). Komunikace v lidské společnosti zahrnuje stránku non-verbální, která je pod vlivem limbického systému a je kontrolovatelná obtížně, a stránku verbální, která je pod vlivem mozkové kůry a je plně kontrolovatelná. Produkci řeči předchází myšlení a v rámci komunikace hraje také důležitou roli naslouchání. Řeč je specifická pro lidský rod, neboť neexistuje lidské společenství bez řeči a žádný jiný živočišný druh nepoužívá řeč v takové podobě jako lidé. Řeč byla také podmínkou vzniku složitých společenských systémů (kultur).

Lidská řeč je artikulovaný projev člověka, jehož podkladem je složitý, hierarchicky organizovaný kód. Základní stavební jednotkou tohoto kódu, je hláska, která představuje nejjednodušší konkrétní zvuk (fón) i nejmenší abstraktní funkční jednotku jazyka (foném). Skupina hlásek tvoří slovo, které má kulturně daný význam. Skupina slov řazená dle syntaktických pravidel tvoří větu, která je základní jednotkou komunikace, sdělování informací. Hierarchická organizace jazyka spočívá v tom, že pomocí malé skupiny hlásek jsme schopni vytvořit velké, avšak omezené množství slov, ze kterých jsme schopni vytvořit nekonečné množství vět a díky tomu sdělit libovolnou informaci. Malé množství hlásek, které používáme je dáno limity artikulacních schopností, neboť lidský hlas je schopen artikulovat maximálně asi třicet zvuků. Tomu odpovídá i množství hlásek, kterých se v různých jazycích používá (mezi dvaceti a třiceti). Slovní zásoba čítá desítky tisíc slov a je limitována velikostí paměti. Takové množství slov však stačí k vytvoření prakticky nekonečného množství potenciálních vět a jazykových nuancí, což umožňuje sdělit prakticky jakoukoliv informaci.

Komunikace

Výměna signálů

Pachové

Vizuální

Zvukové

Kódování

Jednoduché

Mezidruhově přenosné

Složité

Mezidruhově nepřenositelné

Komunikace v lidské společnosti

Non-verbální

Obtížně kontrolovatelná

Verbální

Plně kontrolovatelná

Řeč

Artikulovaný projev člověka

Složitý hierarchický kód

Hláska

Fón

Foném

Asi 30

Slovo

Skupina hlásek

Daný význam

Desítky tisíc

Věta

Skupina slov

Syntaktická pravidla

Nekonečně mnohá

Osvojování si řeči je náročný proces

Slovní zásoba

Aktivní

3000 – 10000

Pasivní

3 – 6 krát větší než aktivní

Řečová centra

Brocovo

Motorické

Wernickeovo

Senzorické

Fasciculus arcuatus

Propojení center

Fatická porucha

Expresivní

Percepční

Kondukční

Dysartrie

Brocovo řečové centrum

Area 45

Sémantické zpracování

Area 44

Fonologické zpracování

Produkce řeči

Wernickeovo řečové centrum

Area 22

Podoblast 1

Aktivovaná zvuky

Podoblast 2

Akt. mluveným slovem

Akt. naučenou sekv. slov

Podoblast 3

Zapojena do produkce řeči

Lobulus parietalis inferior

Gyrus supramarginalis (area 40)

Analýza fonologické a artikulační stránky slyšeného

Gyrus angularis (area 39)

Zpracování sémantické stránky slyšeného

Funkce

Přiřazování významu slyšenému/čtenému/viděnému...

Tvorba klasifikačních systémů

Osvojování si řeči je časově náročný proces zahrnující senzoryckou (porozumění) i motorickou (slovní produkce) stránku. Mezi sedmým a dvanáctým měsícem začíná dítě rozumět jednoduchým pokynům, v jednom roce používá dítě několika slov a syntax ovládá mezi druhým a pátým rokem života. Kolem šestého roku života jsou řečové funkce vyzrálé a dítě ovládá asi 2 500 slov. Kultivace jazykových schopností probíhá, v ideálním případě, po celý život jedince, přičemž v dospělosti čítá aktivní slovní zásoba (slova běžně používaná) asi 3 000-10 000 slov a pasivní slovní zásoba (slova srozumitelná, ale která běžně nepoužívaná) je asi 3 – 6 krát vyšší.

Řečová centra tvoří Brocovo motorické centrum navazující na primární motorický kortex a Wernickeovo senzorycké centrum, které je součástí P-O-T asociační oblasti, a které navazuje na oblast sluchovou. Obě centra pracují v součinnosti a jsou propojena prostřednictvím fasciculus arcuatus. Poškození Brocova centra vede k Brocově afázii, což je motorická (expresivní) porucha řeči, při které pacient rozumí mluvenému slovu, ale sám není schopen artikulovaně mluvit. Wernickeova afázie je percepční (senzorycká) porucha řeči, při které pacient nerozumí mluvenému slovu, řeč je plynulá, avšak není smysluplná. Kondukční afázie vzniká při poškození fasciculus arcuatus, pacient rozumí i mluví, avšak má problém rychle zopakovat slyšené. Afázie nesmí být zaměňována za dysartrii, při které má pacient problém s artikulací způsobenou problémem na úrovni hlasivek, jazyka, měkkého patra atd.

Brocovo řečové centrum tvoří area 45, která je zodpovědná za sémantické zpracování (výběr vhodných slov a manipulace s nimi v kontextu dané úlohy) a dále area 44, která má na starosti fonologické zpracování a produkci řeči (výběr a aktivace příslušných částí primárního motorického kortexu). Wernickeovo řečové centrum tvoří area 22, která má tři podoblasti. První podoblast je aktivována zvuky i mluveným slovem (cizím i vlastním), druhá podoblast je aktivována cizím mluveným slovem a při vybavování si naučené sekvence slov a třetí podoblast je zapojena do produkce řeči. Struktura Wernickeova centra reflektuje funkční stránku zpracování slyšeného a produkci řeči. Algoritmus zpracování slyšeného zahrnuje rozeznání lidského hlasu, identifikaci slabik a na nejvyšším stupni rozpoznání jednotlivých slov, přičemž v celém procesu hraje vedle Wernickeova centra významnou roli také Brocovo centrum a k Wernickeovu centru přilehlá část parieto-okcipito-temporální asociační oblasti, lobulus parietalis inferior.

Lobulus parietalis inferior tvoří gyrus supramarginalis (Area 40), který zpracovává fonologickou a artikulační stránku slyšeného slova a dále gyrus angularis (Area 39), který zpracovává sémantickou stránku slyšeného slova. Činnost lobulus parietalis inferior zdánlivě dubluje činnost Wernickeova centra, avšak dá se předpokládat, že činnost Wernickeova centra souvisí více s jazykovou stránkou, zatímco činnost lobulus parietalis inferior má funkci asociační. To znamená na jedné straně přiřazování významu slyšeným zvukům, stejně jako přiřazování významu mluvenému/čtenému slovu (představení si slyšeného/čteného) a na straně druhé přiřazování významu viděným objektům či somatosenzitivním vstupům (pojmenování viděného, event. držěného). Tato integrační funkce lobulus parietalis inferior představuje další z vrcholů evoluce lidského mozku. Lobulus parietalis inferior je jednou z posledních oblastí, které se vyvíjí v průběhu evoluce i individuálního vývoje. V rámci individuálního vývoje dozrává mezi 5.-6. rokem

života a důsledkem toho nemůže dítě dříve aktivně číst. Dokud není zralý lobulus parietalis inferior, není dítě schopné pochopit význam textu, který čte (asociovat čtenou informaci). Asociační algoritmy podmíněné činností lobulus parietalis inferior souvisí nejen s řečovými funkcemi, ale pravděpodobně se také podílí na tvorbě vnitřních klasifikačních systémů, které tvoří podklady pro konstrukci kognitivních map (tvorba vnitřních klasifikačních systémů umožňuje zařadit informaci do kontextu příslušné kognitivní mapy). Úzké propojení řečových funkcí s asociačními funkcemi na úrovni lobulus parietalis inferior činí tedy řeč odrazem myšlení a podmiňuje to, že myšlení probíhá v řeči, přičemž „mluvená i vnitřní“ řeč umožnila vznik kultury.

V souladu s lateralizací funkcí parieto-okcipito-temporálních asociačních oblastí jsou lateralizované i funkce řečové. Drtivá většina populace (97%) má Brocovo a Wernickeovo centrum lokalizováno v levé hemisféře. Lokalizace řečových center v levé hemisféře není sice absolutně závislá na tom, zda je člověk pravák nebo levák, existuje však silná provázanost. Drtivá většina praváků a většina leváků má řečová centra lokalizována vlevo. Na základě skutečnosti, že drtivá většina lidí jsou praváci (dominantní levá hemisféra) a že jsou řečová centra převážně lokalizována vlevo, můžeme předpokládat, že dominance pro řeč se vyvinula v motoricky dominantní hemisféře, neboť řeč je na motoriku velmi náročná. Levá hemisféra také vyvrává dříve než pravá, což může být dalším důvodem, proč jsou řečová centra lokalizovaná převážně vlevo. Lateralizace řečových center vlevo je také v souladu s tím, že řeč i klasifikační činnost lobulus parietalis inferior odpovídá analytickým a logickým funkcím levé hemisféry. Pravá hemisféra se v souvislosti s řečí podílí na funkcích holistických, jako je hodnocení neverbální stránky projevu, hodnocení zvukové stránky projevu, hodnocení přeneseného významu a nezbytná je také činnost pravé hemisféry k pochopení složitě organizovaného projevu, jako je přednáška nebo diskuse.

Existují také pohlavní rozdíly v řečových funkcích. Ženská řeč je fluentnější (produkce většího množství slov v daném čase) a ženy jsou také schopny mluvit i poslouchat a zároveň. Zpracování a produkce řeči je v ženském mozku více rozšířeno do obou hemisfér, neboť ženský mozek má větší množství spojení mezi hemisférami, je tedy méně vyjádřená lateralizace. Chlapci začínají mluvit později, neboť testosteron opoždí vývoj levé hemisféry a z toho důvodu je také dyslexie 4x častější u mužů.

Lateralizace řečových funkcí

Levá hemisféra

Řečová centra (97% populace)

Pravá hemisféra

Holistické funkce

Neverbální stránka

Přenesený význam

Pohlavní rozdíly v řeči

Ženská řeč

Fluentnější

Méně vyjádřená lateralizace

Testosteron opoždí vývoj levé hemisféry včetně řeči

Literatura

Dubový P, Jančálek R. Základy neuroanatomie a nervových drah – I. 2. vydání. MUNI Press; 2014

Dubový P, Klusáková I. Základy neuroanatomie a nervových drah – II. 1. vydání. MUNI Press; 2013

Koukolík F., Lidský mozek. 3. Vydání. Galén; 2012

Schneider GE. Brain Structure and Its Origins: in Development and in Evolution of Behavior and the Mind. 1 edition. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press; 2014.

Mtui E. Fitzgeralds Clinical Neuroanatomy & Neur. 7 edition. Philadelphia, PA: Elsevier; 2015.

Vanderah T, Gould DJ. Nolte's The Human Brain E-Book: An Introduction to its Functional Anatomy. 7 edition. Elsevier; 2015.

Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, Siegelbaum SA, Hudspeth AJ, editors. Principles of Neural Science, Fifth Edition. 5th edition. New York: McGraw-Hill Education / Medical; 2012.

Haines DE. Neuroanatomy in Clinical Context: An Atlas of Structures, Sections, Systems, and Syndromes. Ninth, North American edition. Philadelphia: LWW; 2014.

Neuroscience Online: An Electronic Textbook for the Neurosciences | Department of Neurobiology and Anatomy - The University of Texas Medical School at Houston [Internet]. [cited 2020 Apr 7]; Available from: <https://nba.uth.tmc.edu/neuroscience/>

© 2020 Kamil Ďuriš

© 2020 Masarykova Univerzita