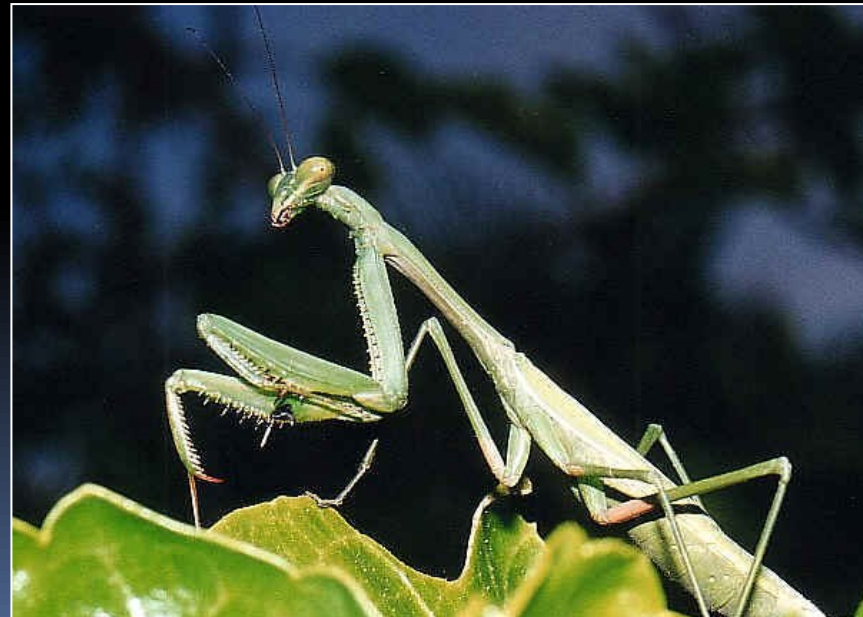


Svaly a pohybový systém

Pohyb je jedna ze základních vlastností života

Pro lokomoci zásadní spolupráce kostry těla a svalů



Tvar těla, pohyb a opora

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

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

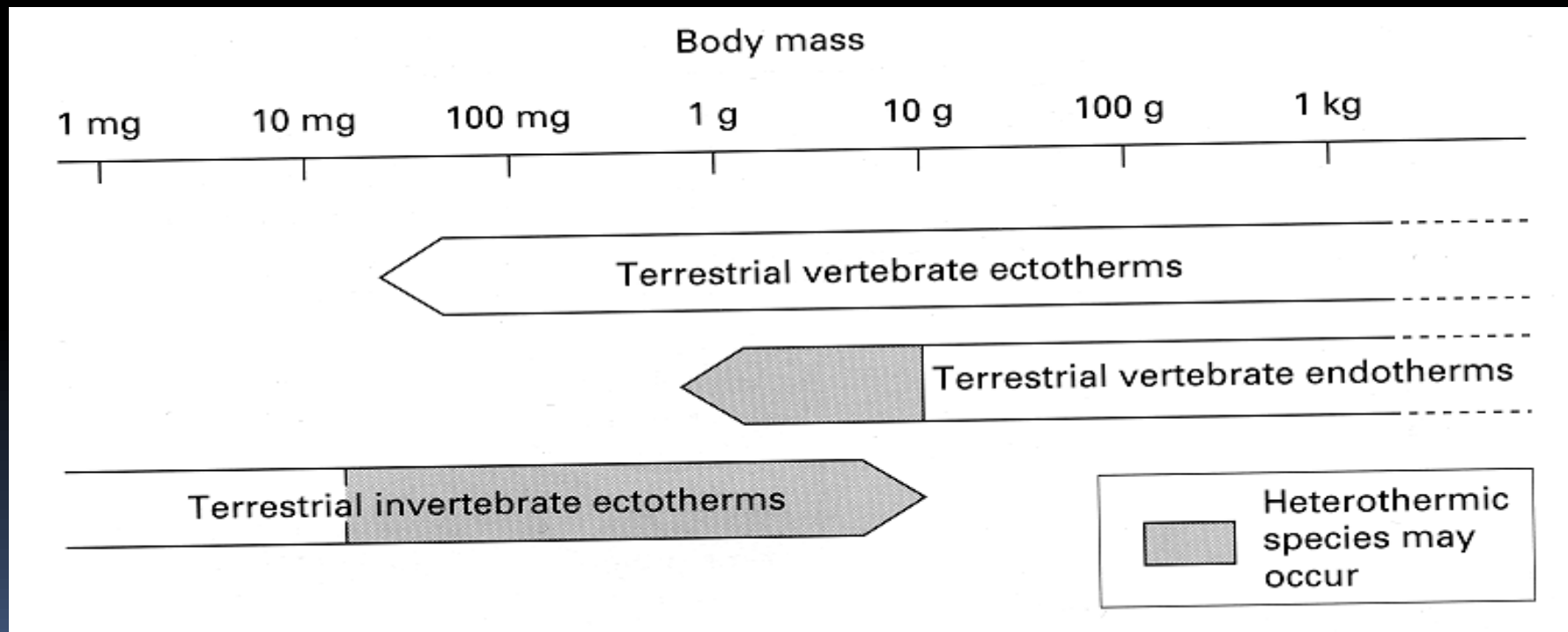
Suchozemští a létající tvorové musí odolávat zejména gravitačním silám. Vodní živočichové zase vodním proudům a gravitace nemá tak zásadní důležitost.

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

Jednotící faktor bezobratlých: Velikost těla

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

V zásadě jsou malí.

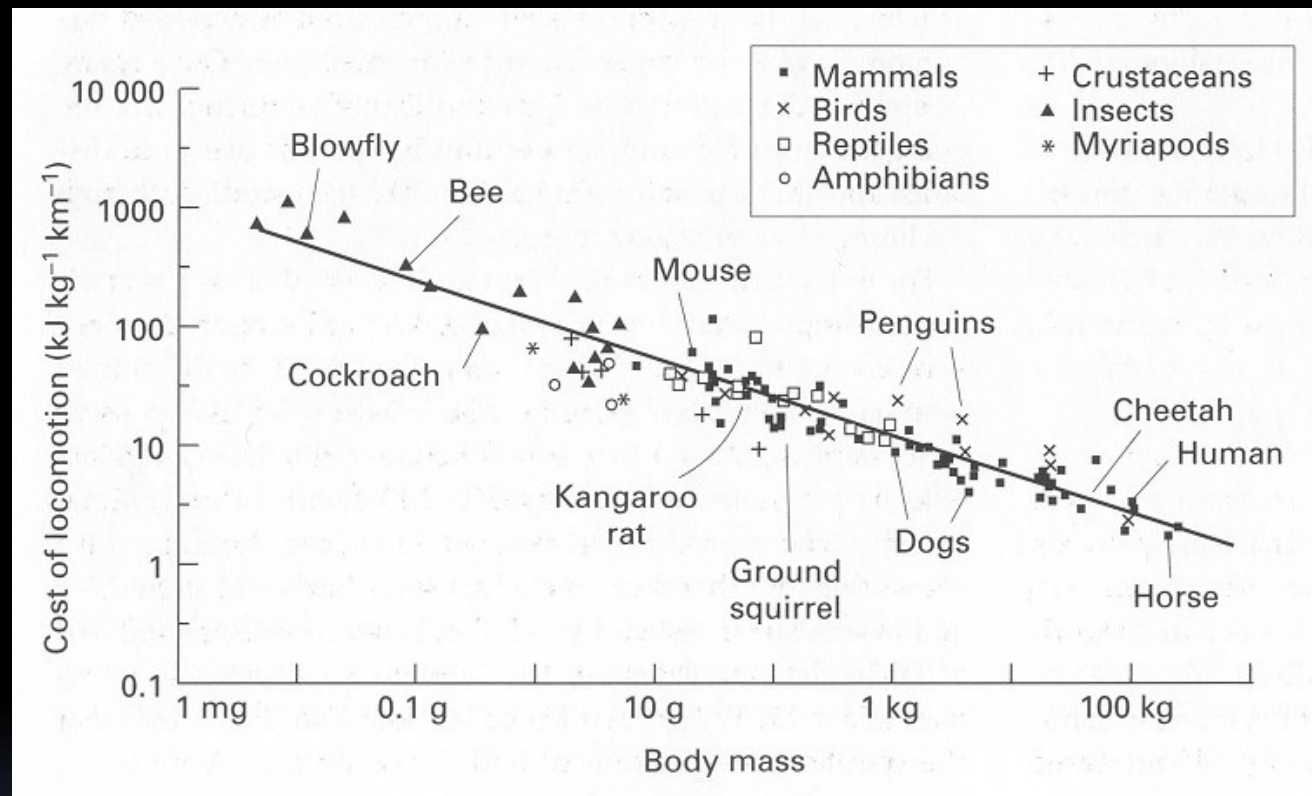


Jednotící faktor bezobratlých: Velikost těla

Relativní svalový výkon klesá s velikostí svalu – Pro malé velká výhoda.

Nároky na opornou soustavu rostou s velikostí těla – nižší investice u malých.

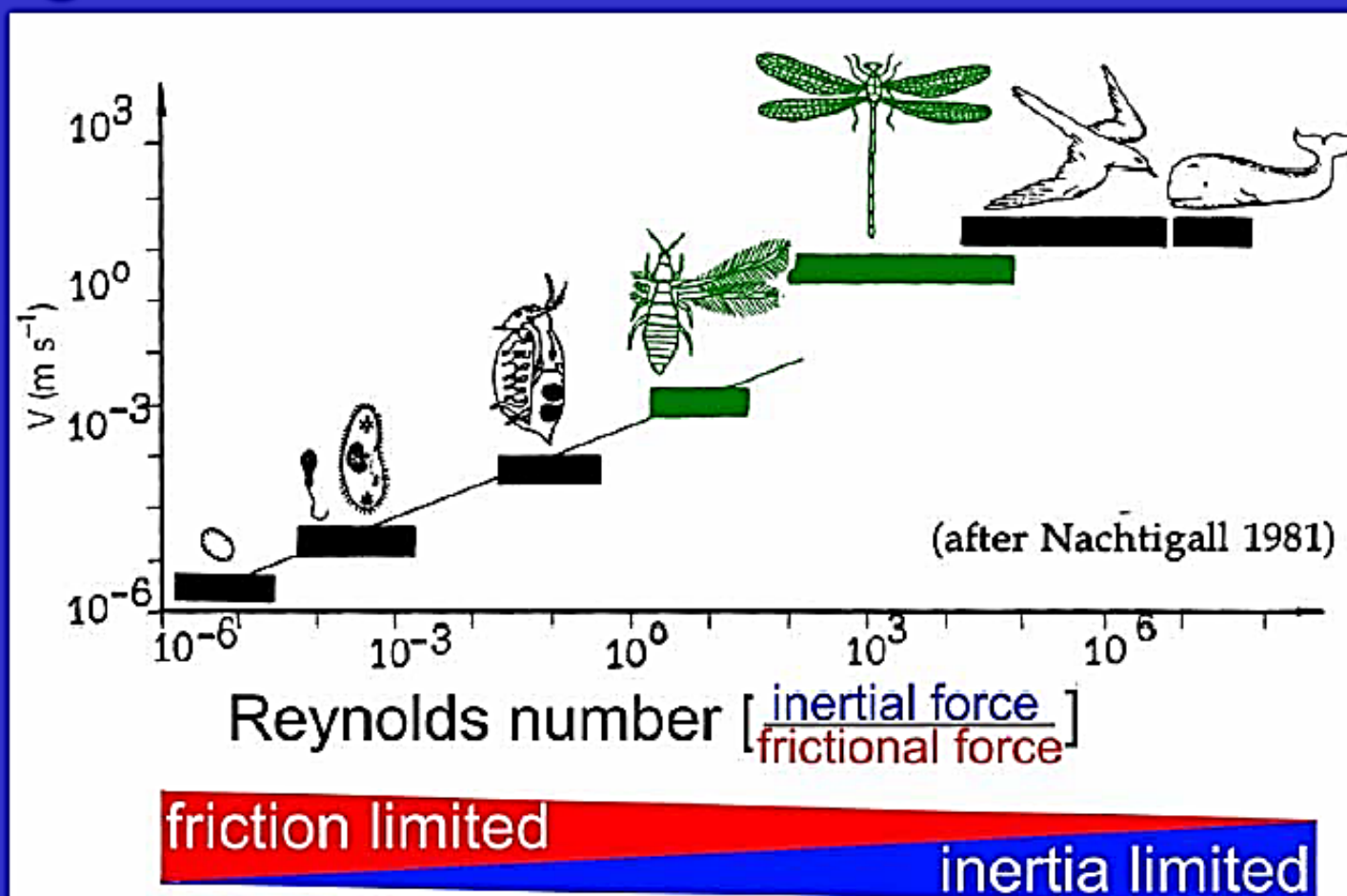
Náklady na lokomoci na jednotku hmotnosti a kilometr klesají s rostoucí hmotností bez ohledu na taxon nebo počet nohou díky větším odporům – pro malé tedy nevýhoda vysokých nákladů.



Jednotící faktor bezobratlých: Velikost těla

Větší si mohou dovolit vyšší rychlosti letu nebo plavání.

Flight requirements are different for large and small insects



Setrvačnost/odpor prostředí

Skelet bezobratlých:

- Hydrostatický skelet:

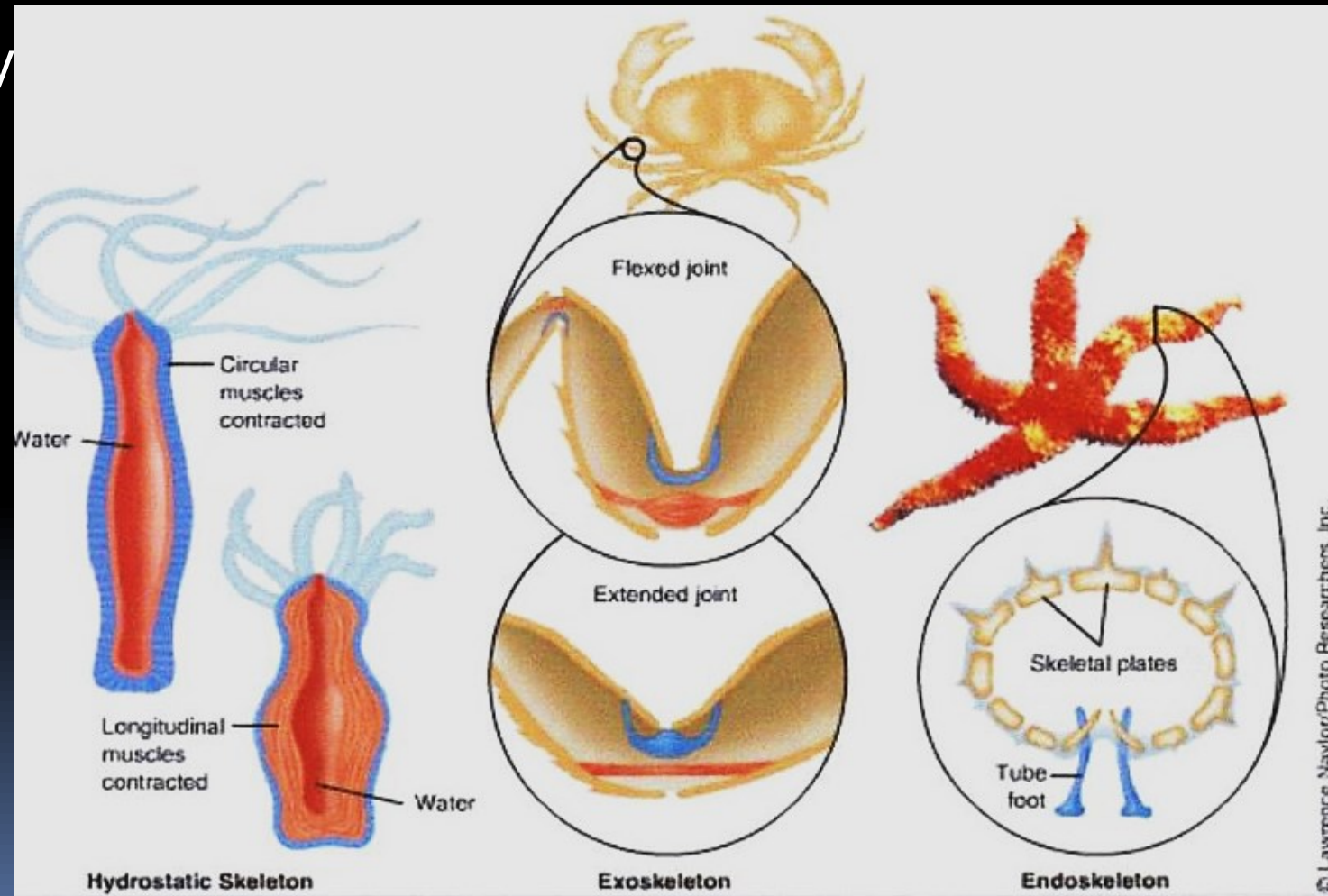
Tekutina – měkká stěna (láčkovci, ploštěnci, hlístice, kroužkovci, larvy hmyzu, panožky ostnokožců)

Tekutina – tuhá stěna (noha pavouka)

Svalový vak – noha, chapadla měkkýšů

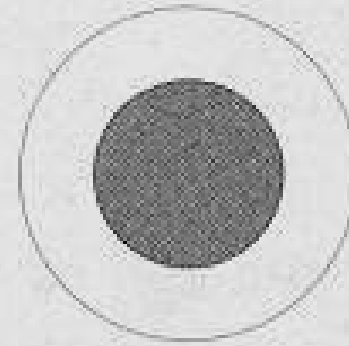
- Exoskelet – měkkýši, členovci

- Endoskelet – ostnokožci

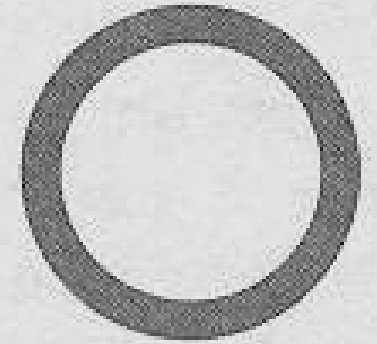


Většina bezobratlých využívá exoskelet.

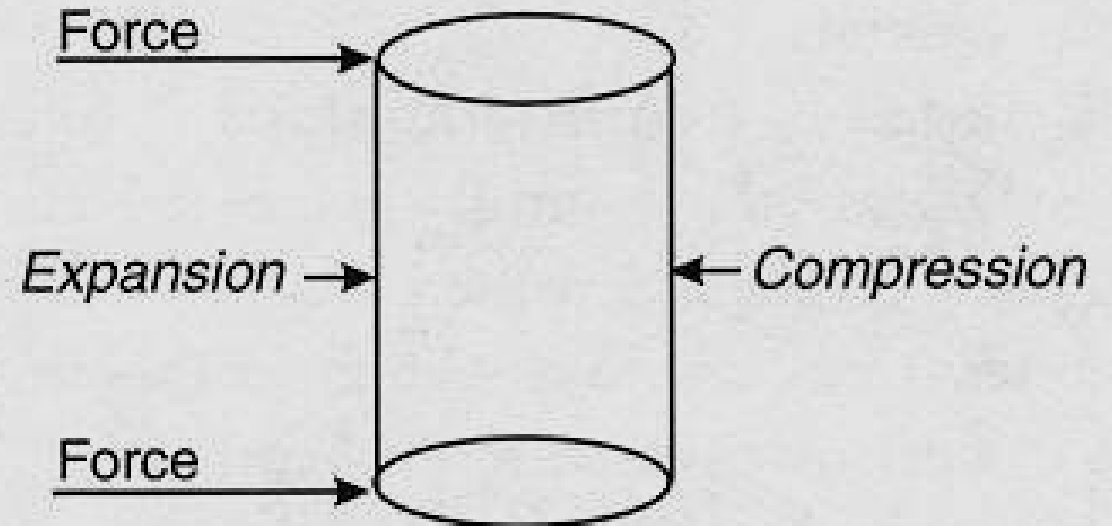
Výhody exoskeletu –
3x pevnější při stejné
ploše - šetří hmotnost



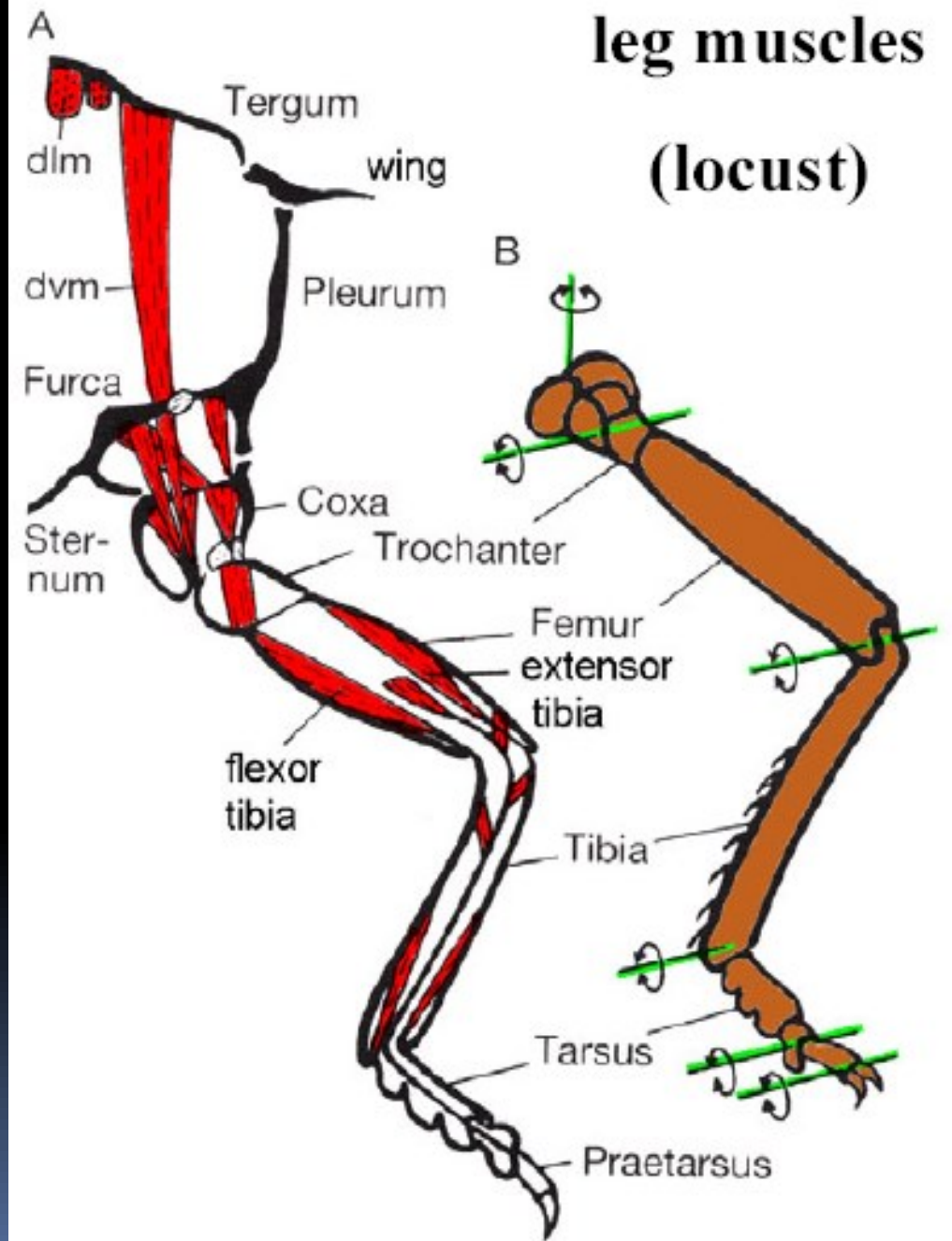
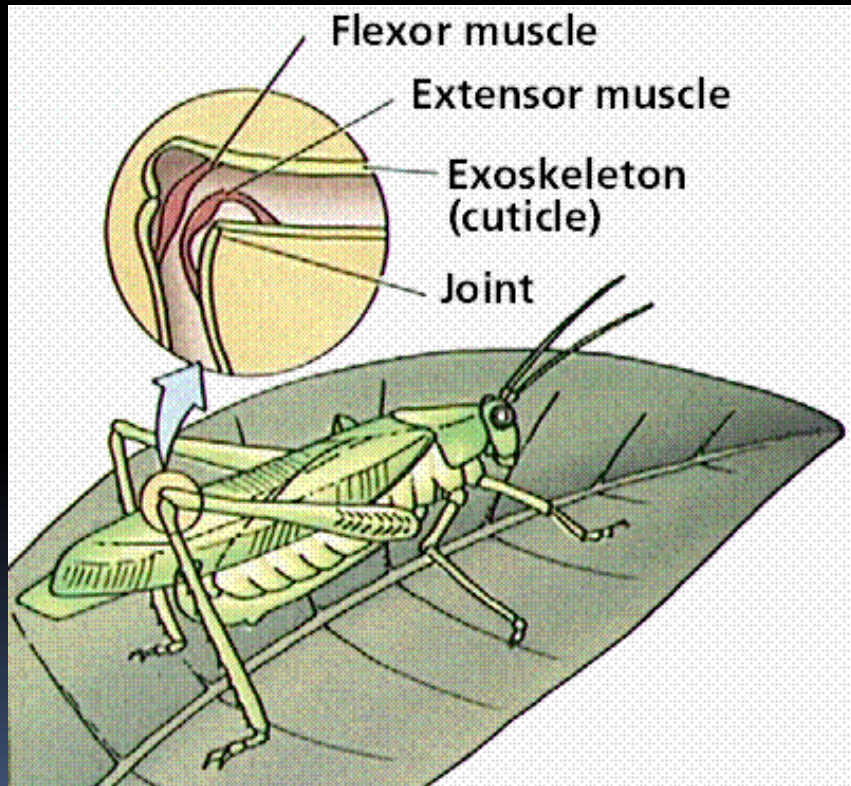
Endoskeletal
appendage



Exoskeletal
appendage



Svaly uchyceny zevnitř



Výhody exoskeletu

Upevnění svalů: Exoskelet tvoří místo, kde se upínají vnitřní svaly potřebné k pohybu, a tím poskytuje lepší pákový efekt pro svalovou akci.

Ochrana: Exoskelet chrání měkké vnitřní tkáně a orgány.

Opora: Exoskelet poskytuje strukturální oporu a tvar.

Zabraňuje vysychání: Exoskelet zabraňuje vysychání na souši.

Lehký: Exoskelet hmyzu má nízkou hustotu, a proto je lehký, což umožňuje let.

Rozmanitost: Ústní části mohou být upraveny pro kousání, sání, pronikání a uchopování, což organismům s exoskeletem umožňuje rozmanitou stravu ve srovnání s těmi, které exoskelet nemají.

Nevýhody exoskeletu

Omezení velikosti: Konečná velikost těla je omezená, protože s rostoucí velikostí těla klesá poměr povrchu k objemu. Čím je živočich větší, tím je exoskelet těžší, což ztěžuje pohyb.

Neživá kostra neroste spolu se zvířetem: Celkový růst živočicha je omezen v důsledku pravidelného svlékání. Protože exoskelet omezuje růst, je nutné svlékání, aby se zvíře mohlo zvětšit.

Zranitelnost během svlékání: Zvíře je v průběhu svlékání zranitelné, protože nová kostra je velmi měkká, dokud nový exoskelet neztvrdne.

Exoskelet je slabší v místech kloubů.

Výhody endoskeletu

Životnost: Endoskelet se skládá z živé tkáně, takže je schopen v živočichovi neustále růst, což některým umožňuje dosáhnout velkých rozměrů.

Struktura a opora: Endoskelet poskytuje tvar a strukturální oporu.

Strukturní rozmanitost a přizpůsobení: Kostí se mohou lišit velikostí a tvarem, aby udržely hmotnost živočicha.

Pružnost: Endoskelet je kloubovité, což umožňuje pružný pohyb a oporu.

Připojení svalů: Svaly se upínají přímo na kosterní kosti, což umožňuje pohyb a oporu.

Ochrana: Endoskelet chrání životně důležité orgány, jako je srdce a plíce, které jsou chráněny hrudním košem.

Diverzifikovaný pohyb: Vývoj endoskeletu umožnil živočichům úspěšně se přizpůsobit pohybu v prostředí, ve kterém žijí. Obratlovci (organismy s páteří a endoskeletem) se adaptovali na řadu různých způsobů pohybu, např. běh, skoky, plavání a létání.

Nevýhody endoskeletu

Zranitelnost vůči vnějšímu prostředí: Endoskelet neposkytuje živočichovi žádnou ochranu před vnějším prostředím, ať už jde o fyzický útok nebo změny podmínek prostředí. Zvíře je proto velmi zranitelné.

Náchylnost k nemocem: Kostra se skládá z živé tkáně, takže je náchylná k infekcím a nemocem.

Vznášení ve vodě – využívání vztlaku

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

1. Redukcí těžkých oporných struktur (tvořených uhličitany, fosforečnany, Ca).
2. Nahrazením těžkých iontů v tělních tekutinách (Mg, Ca a SO₄) lehčími Na, Cl, nebo dokonce H⁺ a NH₄⁺) – např medúza Aurelia.
3. Odstraněním iontů bez náhrady (bezobratlí nepoužívají, ryby ano – dopad na pH).
4. Zvýšením množství lehkých látek – tuků a olejů.
5. Užitím plynových plováků jako je měchýř ryb.

Redukce těžkých struktur (uhličitany, fosforečnany Ca).

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

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



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



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

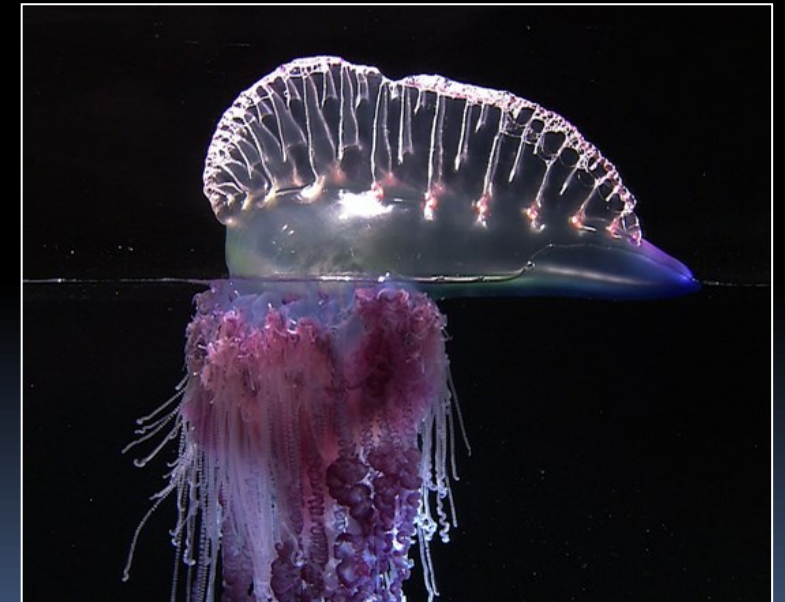


Tuky a oleje – Mnoho planktonních organismů obsahuje tuky. Je to zásobárna energie, ale také zajišťuje nadnášení. Planktonní rostliny raději používají tuk než škrob – ačkoliv ten je u rostlin běžnější.

Plynové plováky

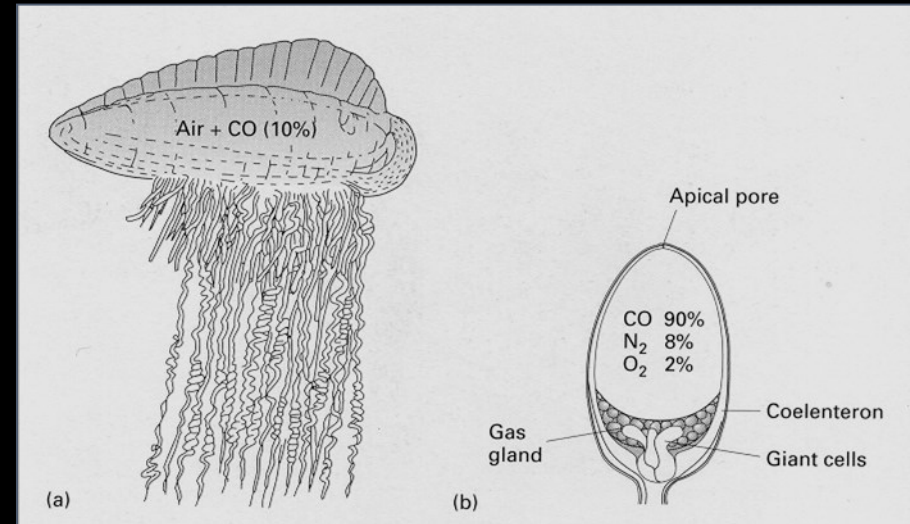
Toto řešení má ale nedostatky: záleží na tom, jestli je v měkkém nebo pevném obalu. Při potápění se totiž smršťuje. Jak se zvíře potápí, ztrácí výtlač a může klesnout. Kromě toho je těžké udržet plyn pod takovým tlakem proti difuzi. Při vynořování bez možnosti upouštění plynu by se měchýř mnohonásobně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

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



Physalia měchýřovka portugalská (portugalská galéra)

Tlak v plováku je stejný jako atmosférický, ale je složen z 90% z CO. O₂ je méně než na vzduchu, CO₂ je zanedbatelně, dusík tvoří zbytek. Plyn je produkován plynovou žlázou (podobně jako ryby), která používá AK serin jako substrát pro tvorbu CO.



Také např. plž vorenka křehká (*Jathina jathina*)

Bubliny tvořené hlenem na spodku nohy – hlavou dolů.

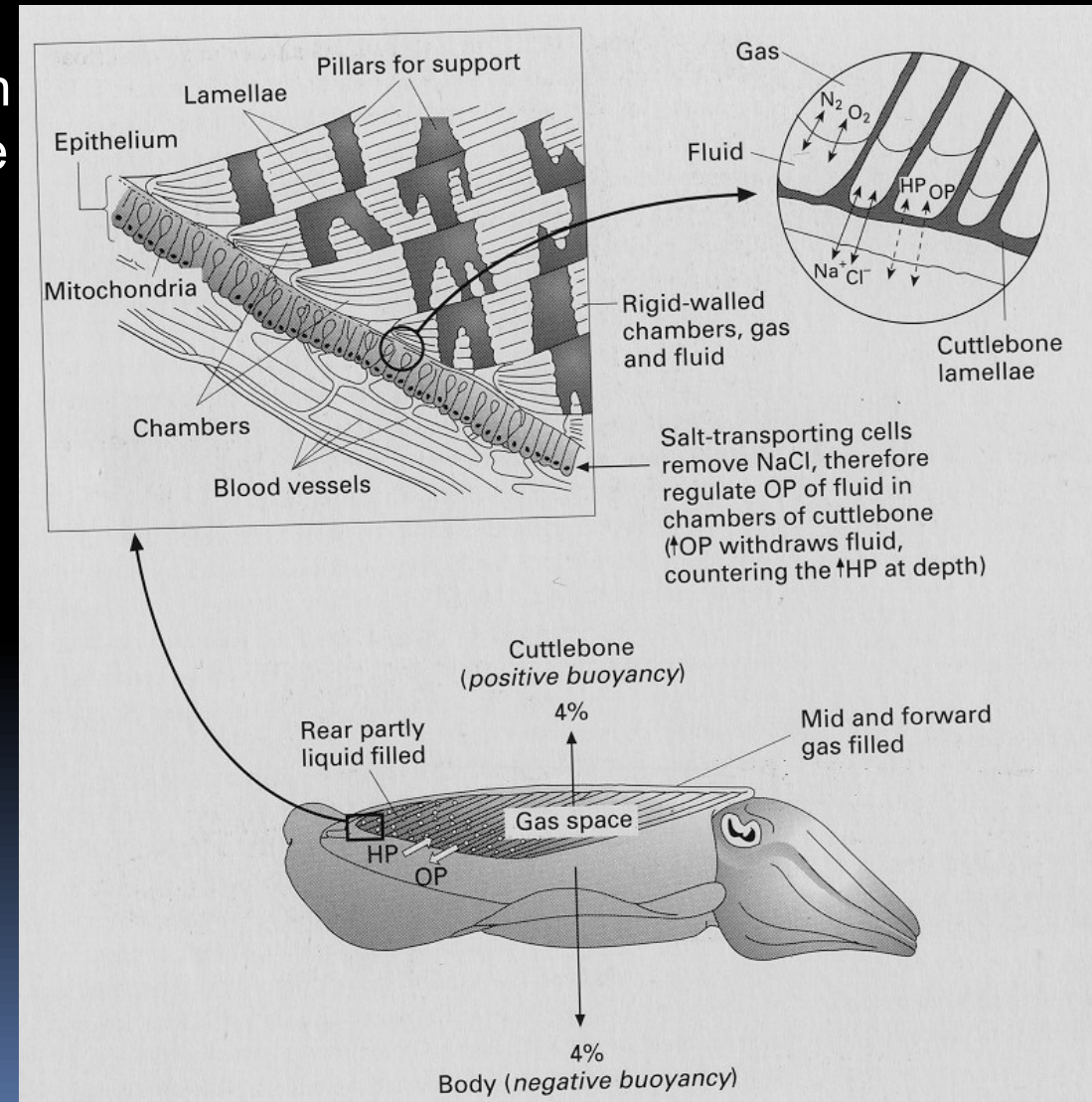
Loví měchýřovky.

Rafty vorenek vznikly modifikací hmoty obalující vajíčka, která postupně zachycovala čím dál víc vzduchu.

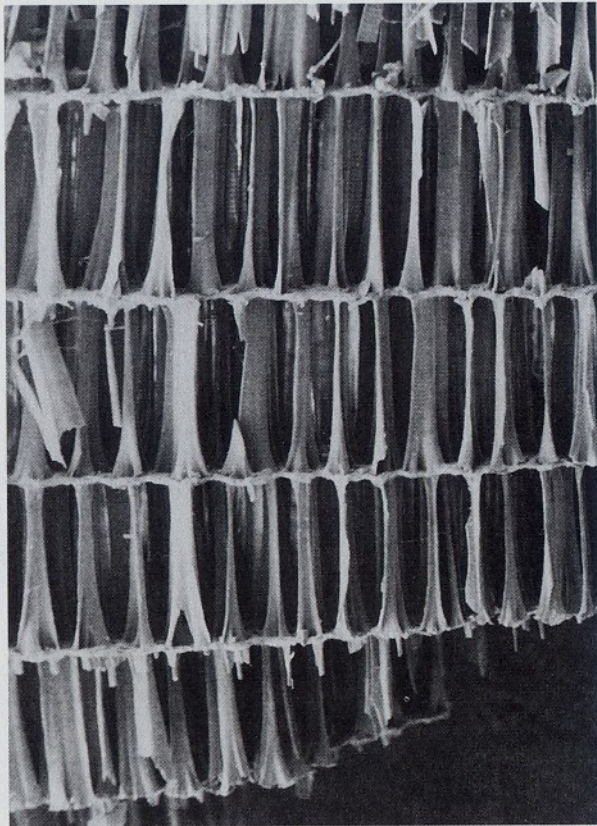


Pokud je plyn uzavřen v tuhé schránce, potíže se rozepínáním nejsou a živočich může jezdit nahoru i dolů. Navíc slouží i jako skelet. To využívá sépie – skoro 1/10 objemu těla je tvořena sépiovou kostí vyplněnou komůrkami s plynem, která nadnáší. Kost je z CaCO_3 a chitinu.

Jak regulovat difuzi plynů z vody do komůrek v různých hloubkách když plynovou žlázu nemají? Vodu tlačí se v hloubce vysaje ionty transportující epitel a plyn už dodifunduje. Podobně i loděnka Nautilus plní komůrky plynem pomocí vodního transportu a tak kompenzuje tlakové rozdíly.



Vznášení ve vodě



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

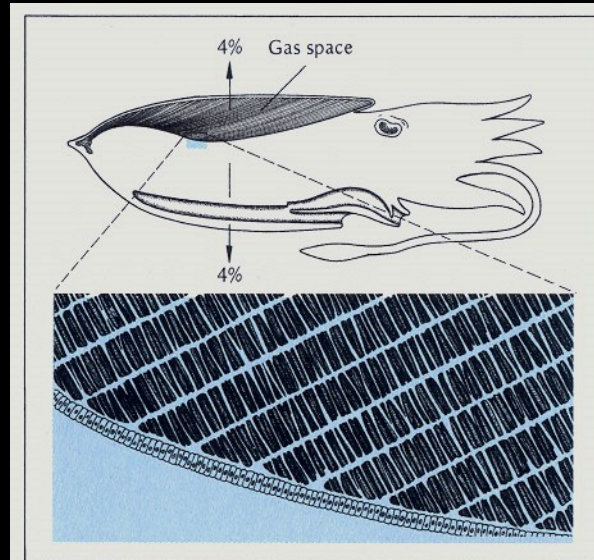


Figure 10.35 Diagram of a cuttlefish, a marine cephalopod that uses a gas-filled rigid structure called the cuttlebone to achieve neutral buoyancy in water. The posterior part of the cuttlebone (shown in black) is filled with liquid. In sea water the cuttlebone gives a net lift of 4% of the animal's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

Sepia

Nautilus

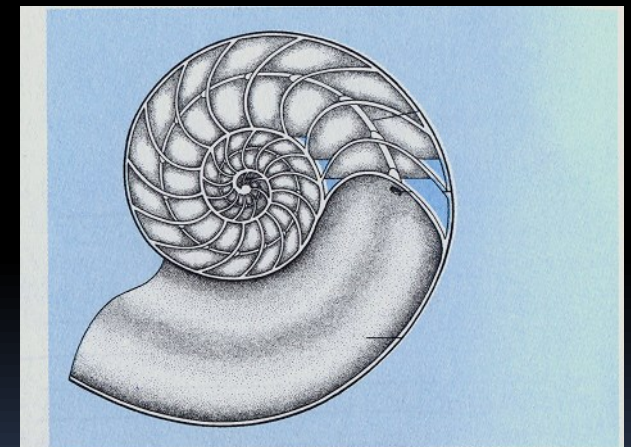


Figure 10.36 The shell of the chambered nautilus. Section of the shell of *Nautilus macromphalus*, oriented in its natural position. The chambers are gas-filled, and new chambers are added as the animal grows. A new chamber is initially filled with fluid, which is withdrawn osmotically and replaced by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

Vznášení ve vodě

Srovnání různých řešení

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

Hydroskelet tekutina, svaly +měkká stěna



Hydroskelet tekutina+měkká stěna

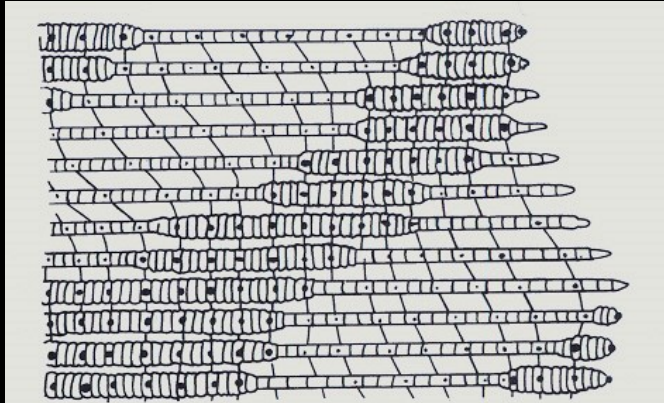


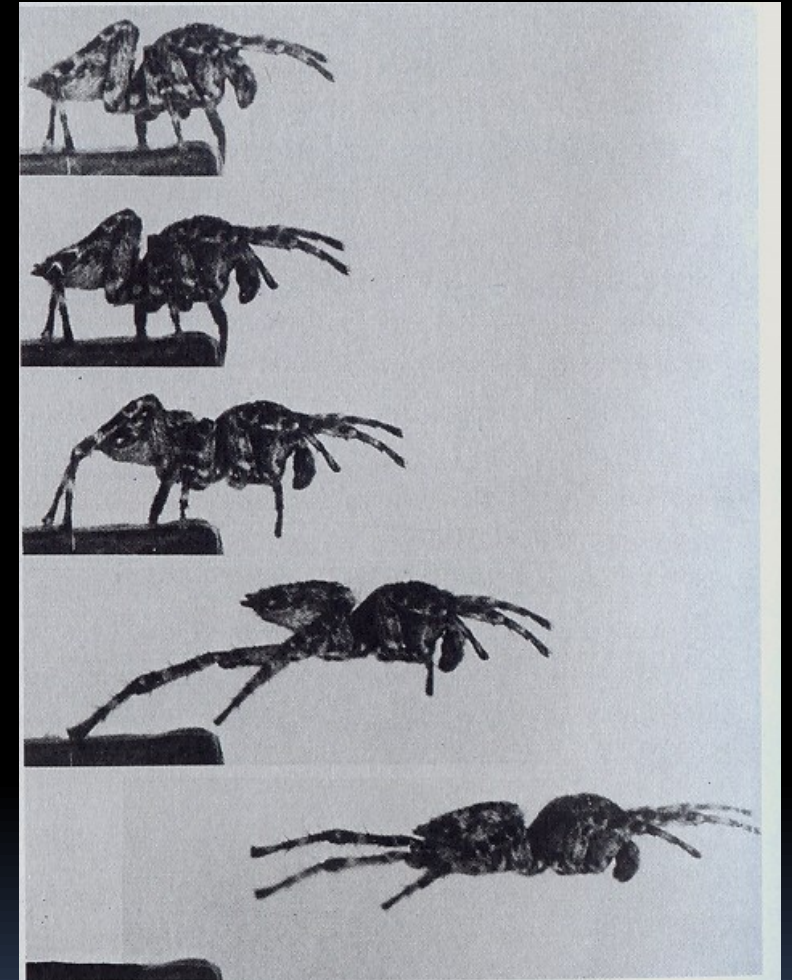
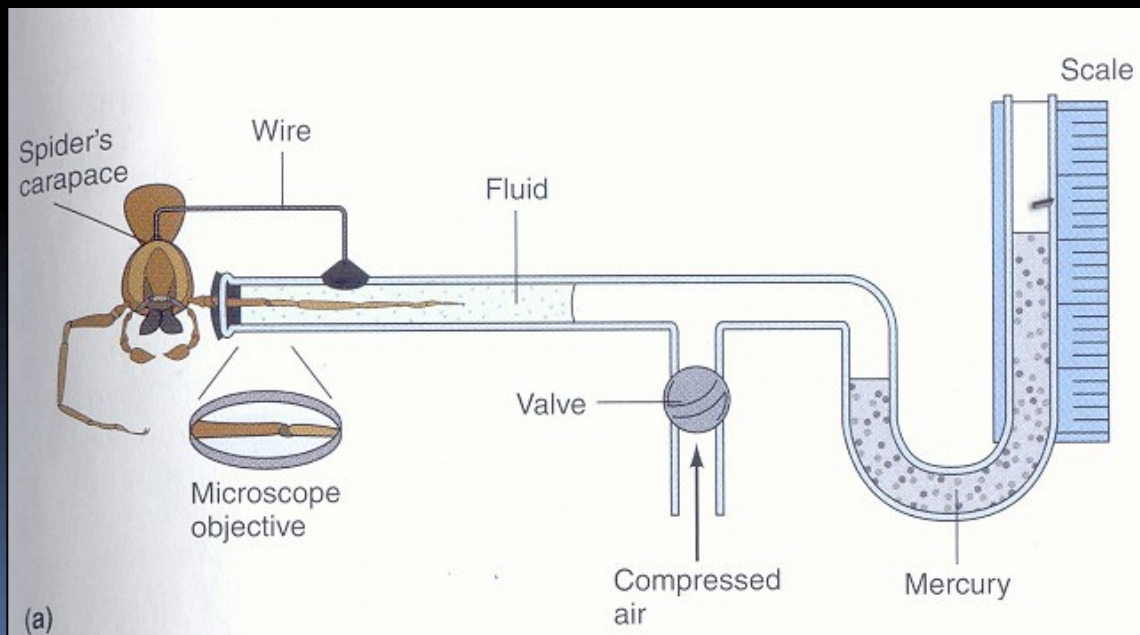
Figure 10.25 The crawling earthworm uses its body fluids as an internal hydrostatic skeleton. Contraction of circular muscles pushes the front end forward and is followed by a contraction in longitudinal muscles that thickens the body. The thickened segments remain in place relative to the ground as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



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

Hydroskelet tekutina + tuhá stěna

Pavouci nemají extenzory. Rozevření se dá dosáhnout buď pružným pantem – jako mají lastury nebo hydraulickým tlakem. Když svěrač lastury relaxuje, lastura se otevírá. Ale utržená noha pavouka nedělá nic. Ztratí-li pavouk při zranění tlak, není schopen pohybu. Tlak v noze je až 400 Torrů.

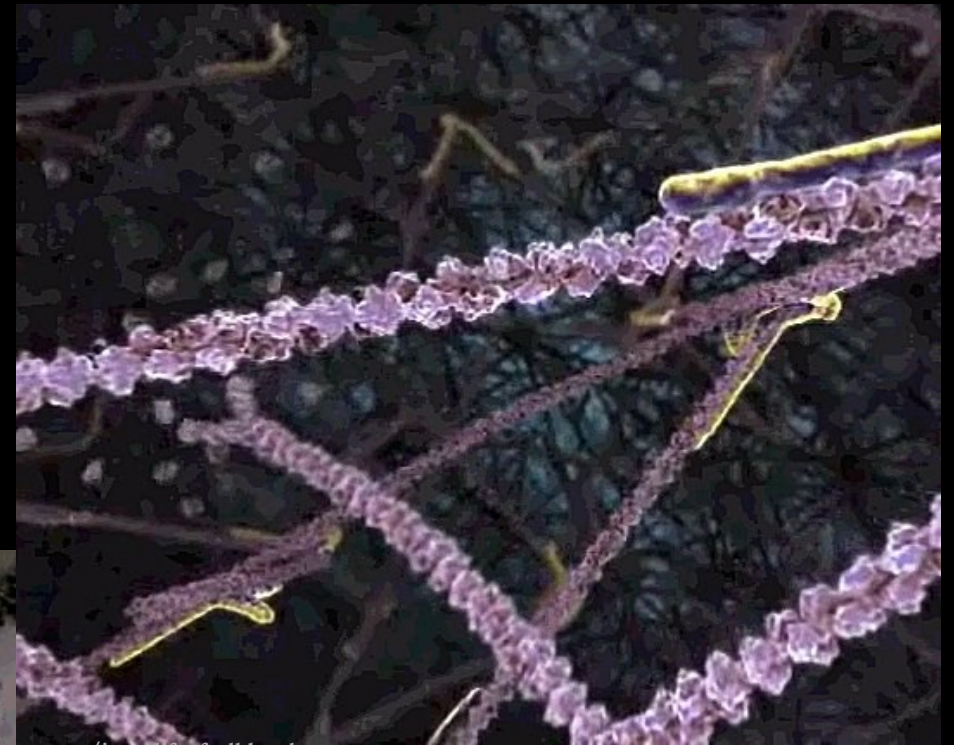


JUMPING SPIDER The jumping spider (*Sitticus pubescens*), like other spiders, lacks muscles for extension of its legs. When this spider leaps on its prey, it uses the hind pair of legs, which are extended hydraulically by blood pressure. [Courtesy of G. A. Parry, Cambridge University]

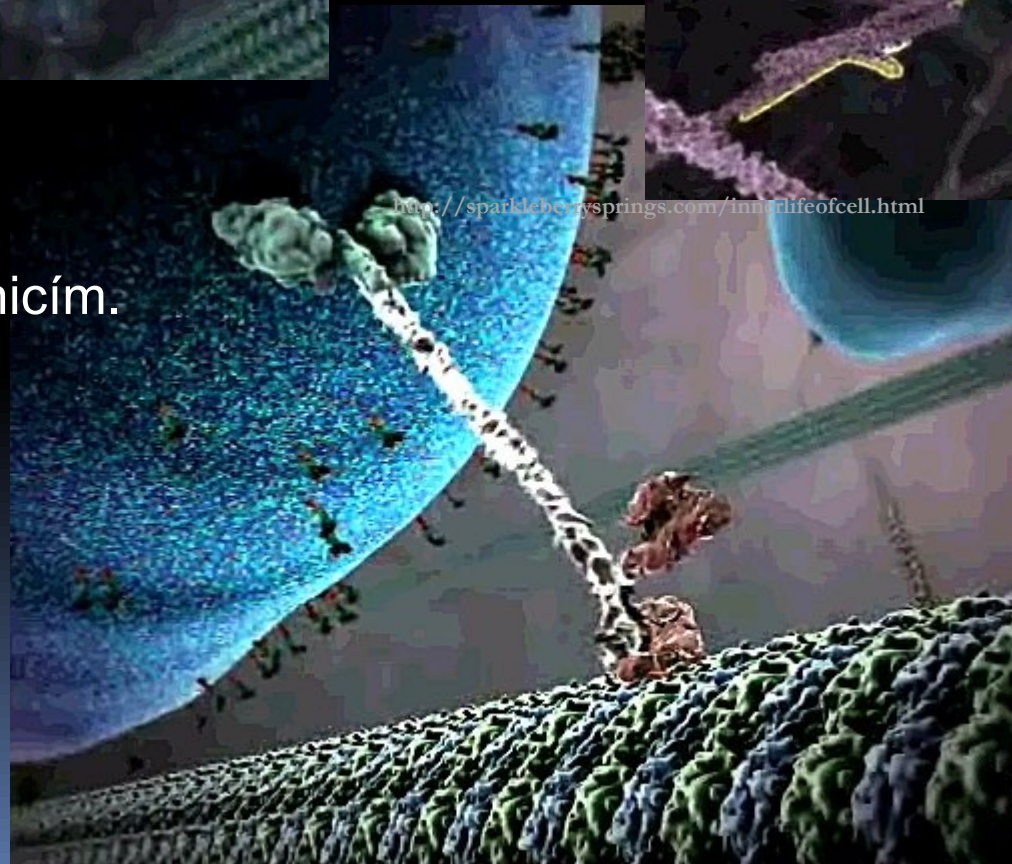
Svíravé pojivo.

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



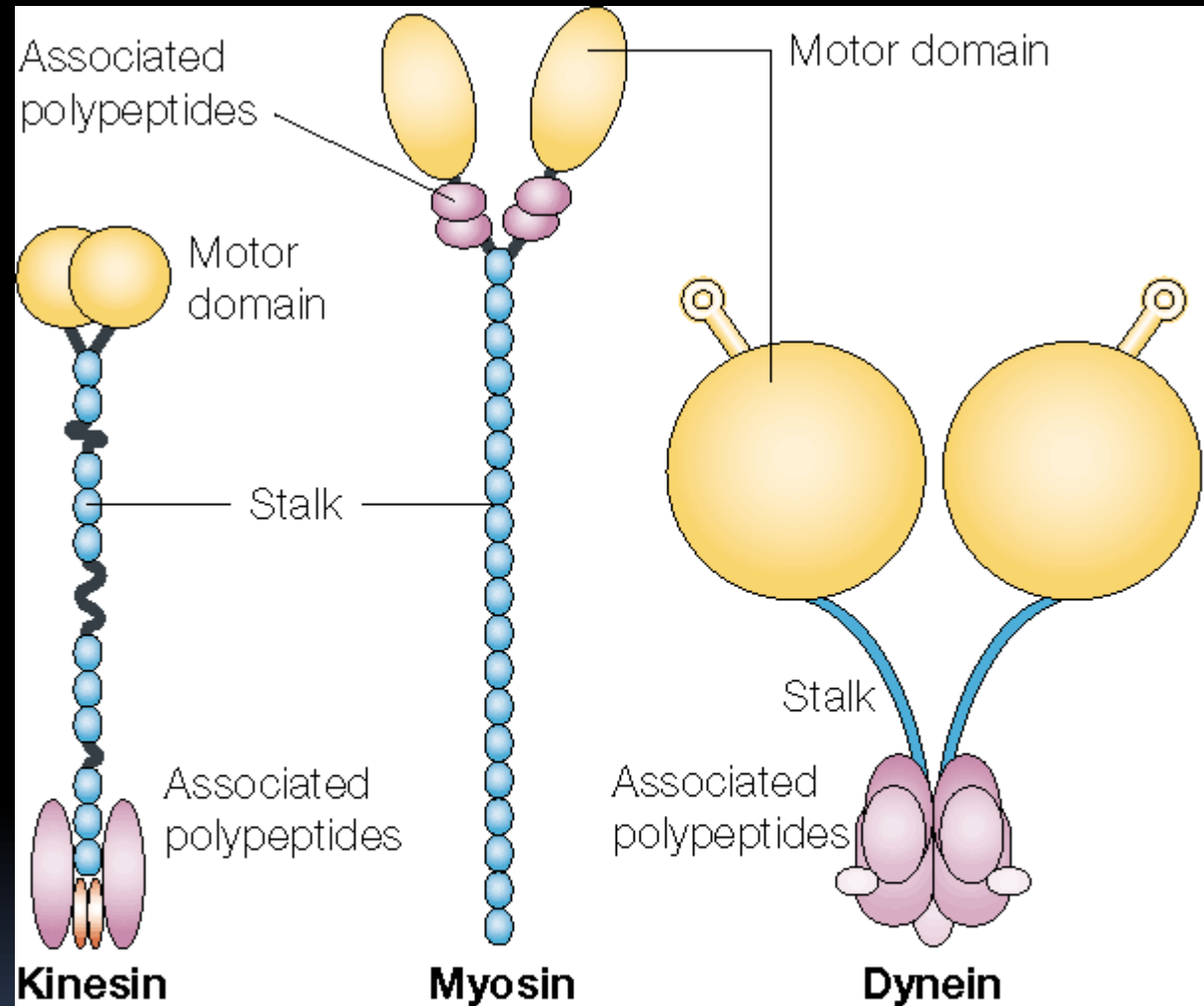


Pohyb v buňce je možný díky cytoskeletu: motorům a kolejnicím.



<http://sparkleberryssprings.com/innerlifeofcell.html>

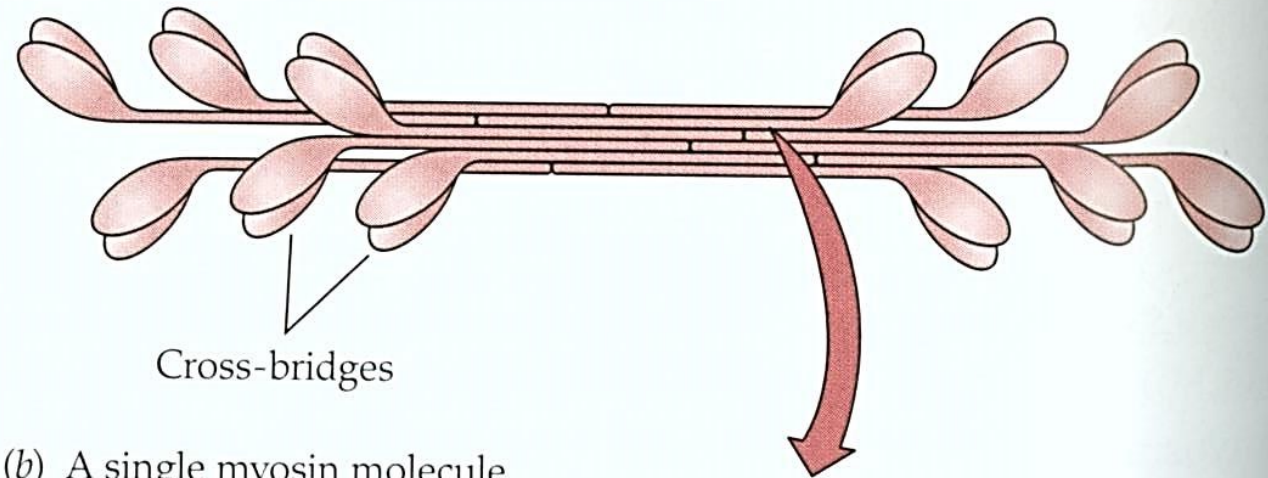
Motorové proteiny



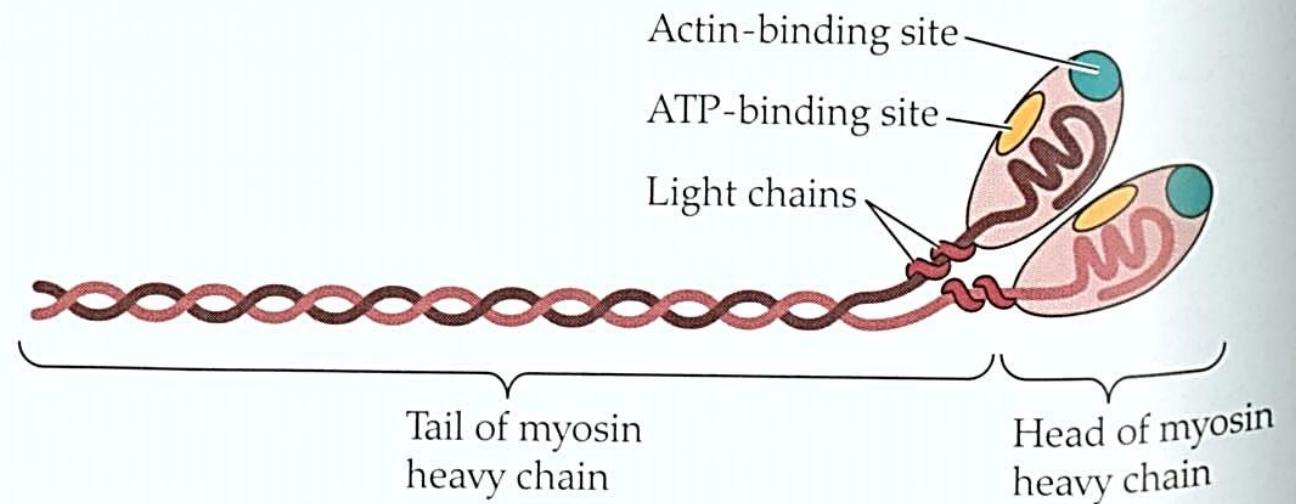
Stavba myosinové fibrily

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

(a) Myosin molecules of a thick filament

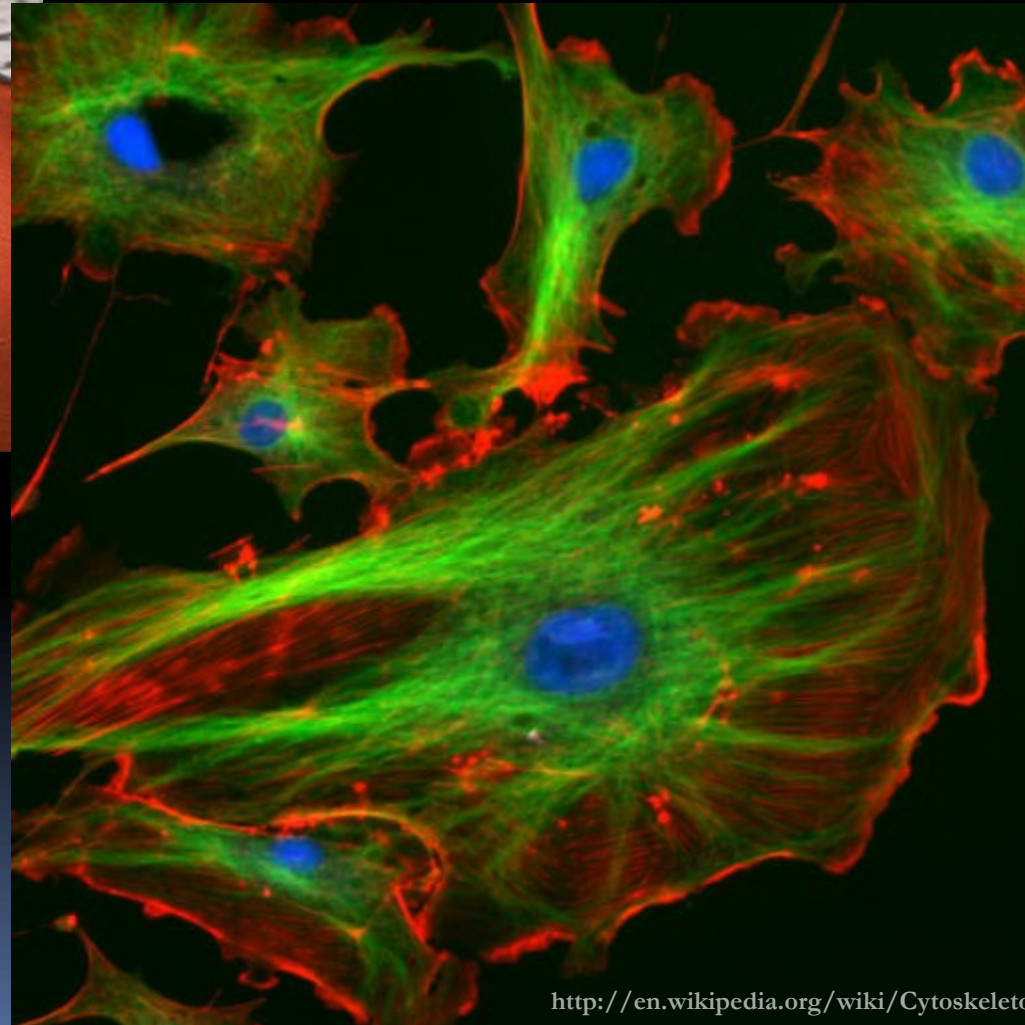


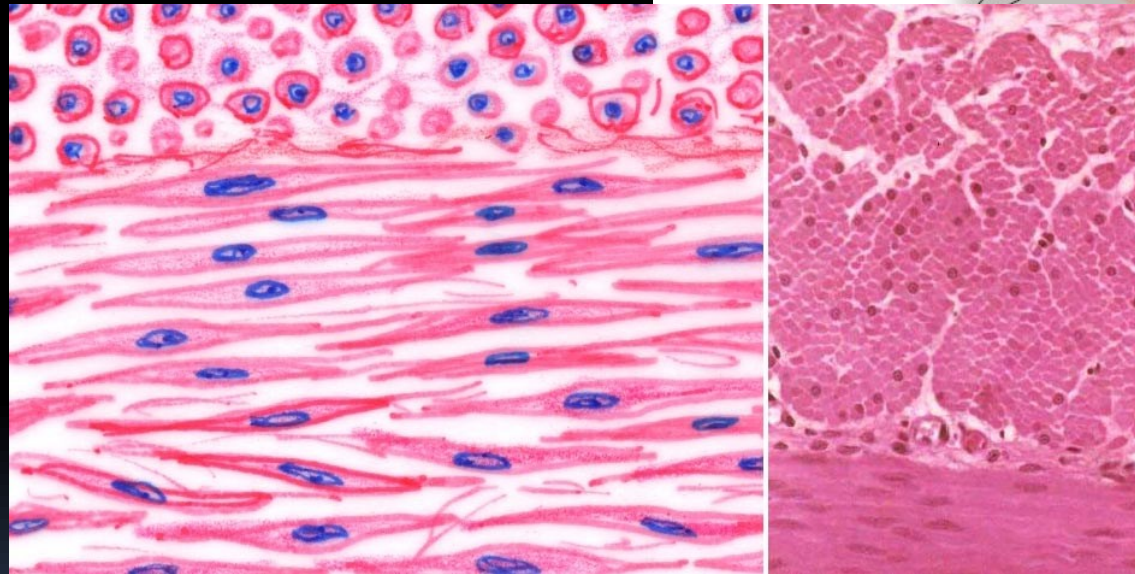
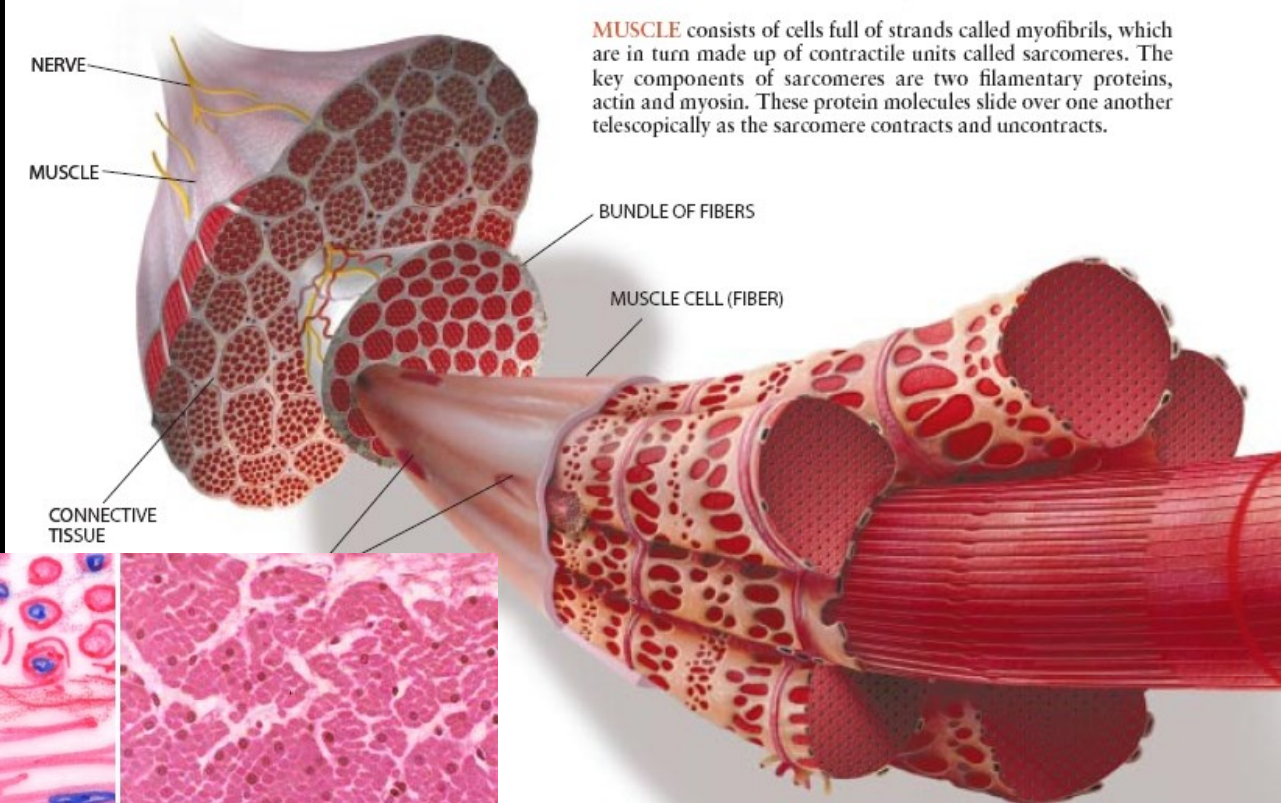
(b) A single myosin molecule





Pohyb celých buněk díky
cytoskeletu





Pohyb svalů díky uspořádané stažlivosti spolupracujících buněk.

Svaly

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

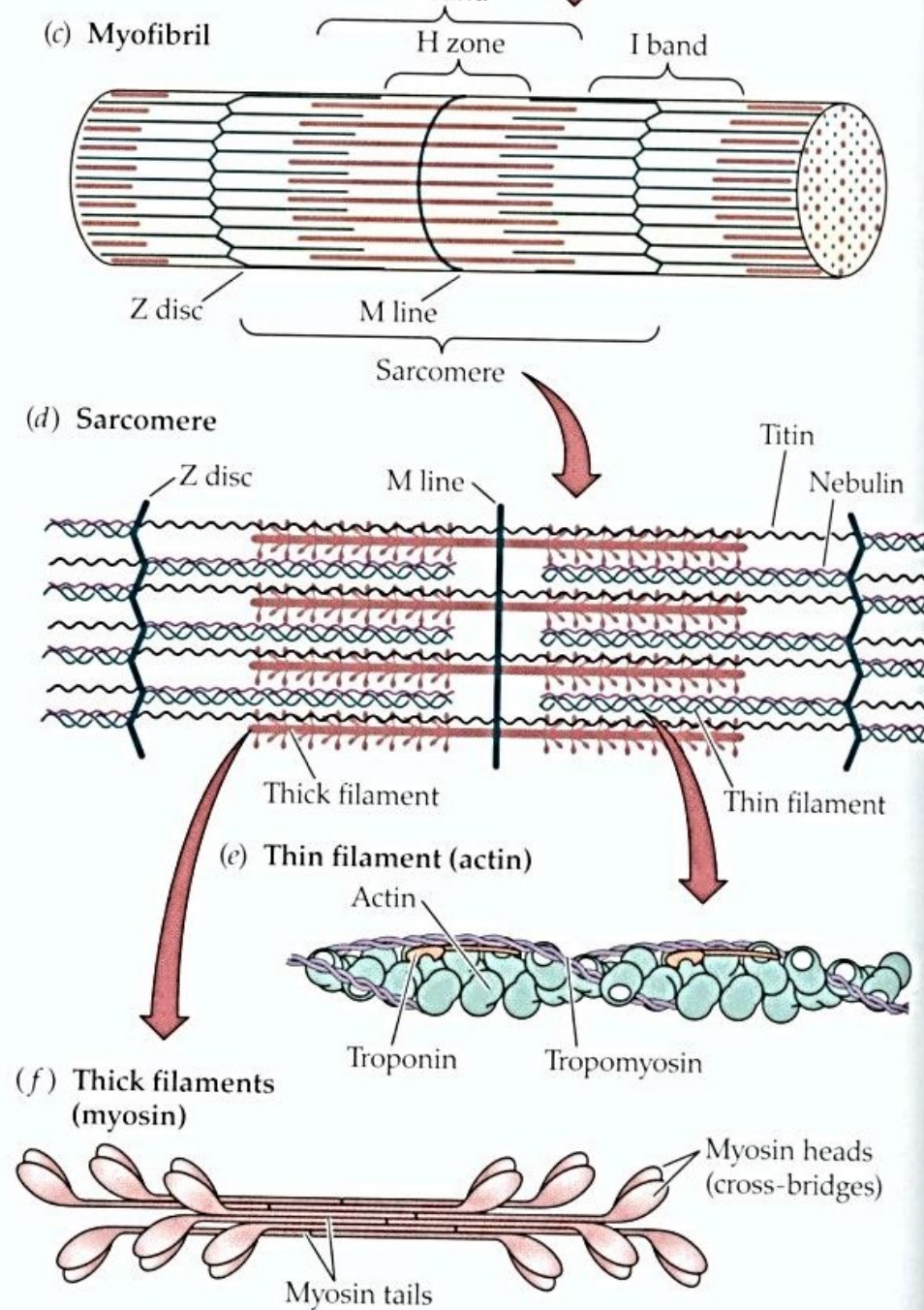
Univerzální mechanismus stahu

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

Hmyz má pouze žíhanou
Měkkýši pouze hladkou

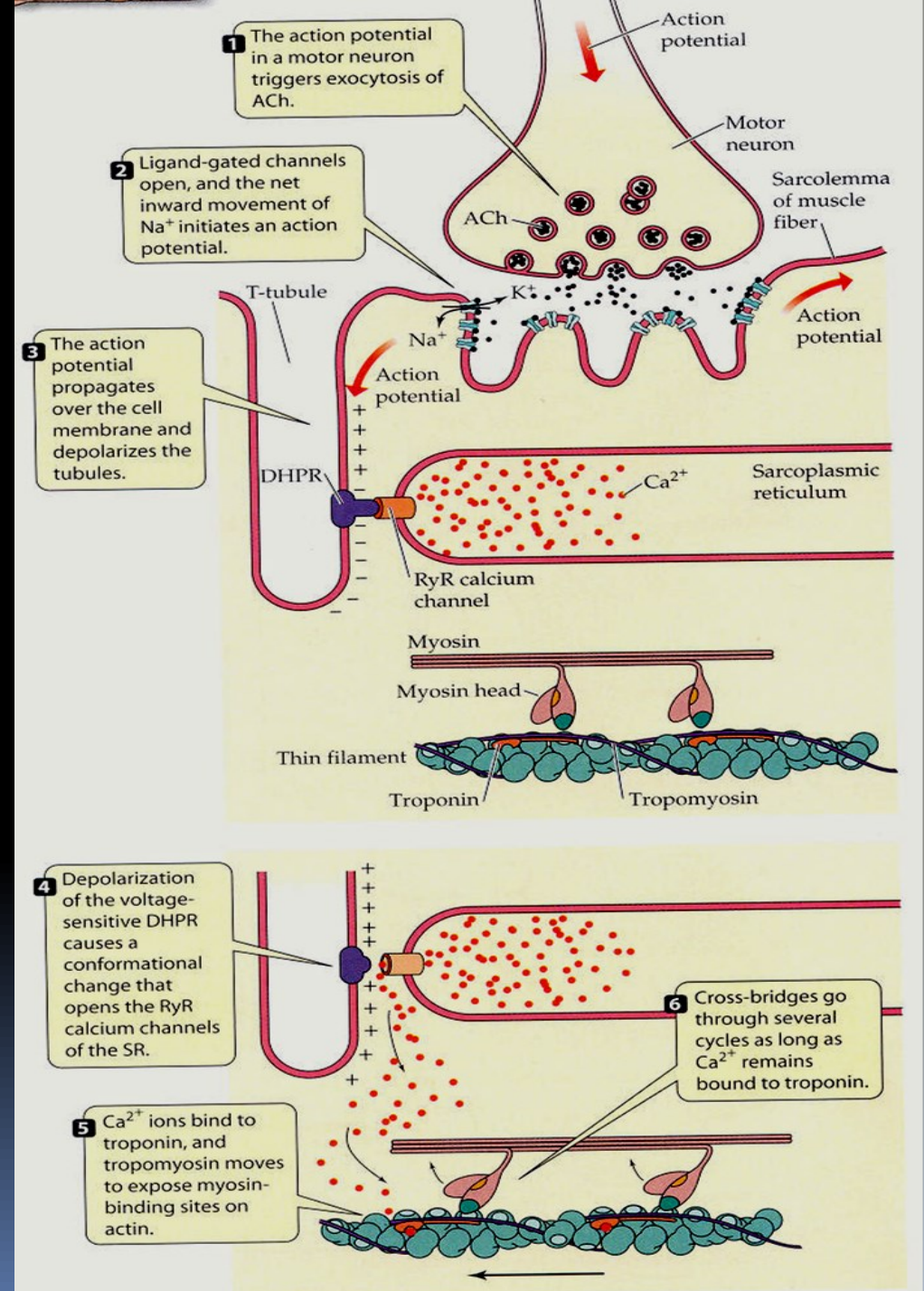


Stavba myofibrily žíhaného svalu



Žíhaná svalovina - stimulace

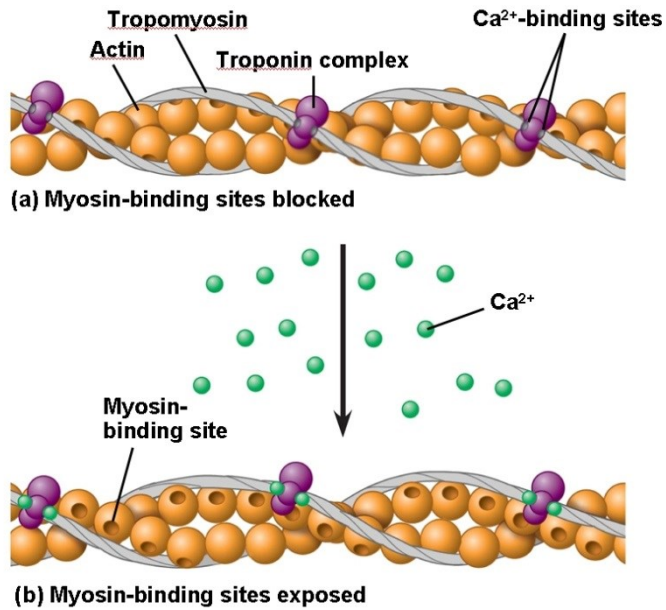
Od elektrického stimulu po pohyb cytoskeletu



Ca spouští interakci myosinu s aktinem

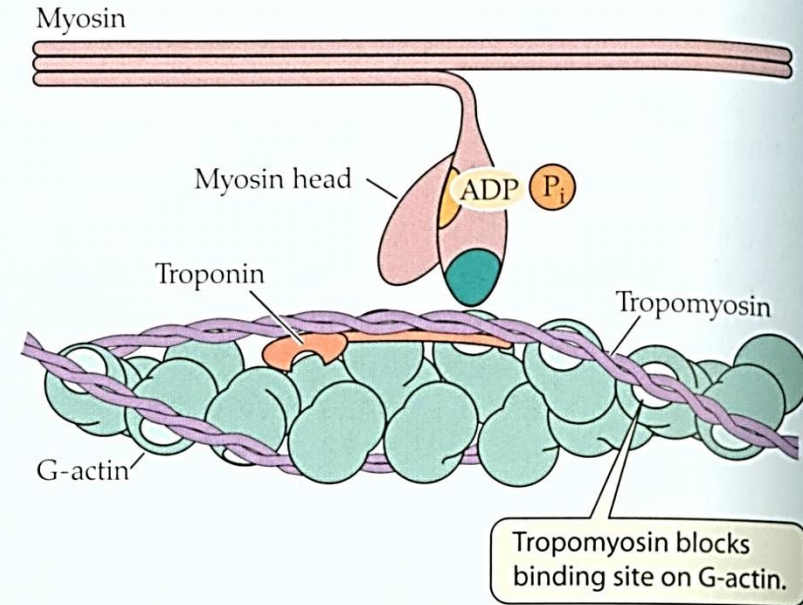
Vápník iniciuje setkání Myosinu s Aktinem

Fig. 50-28

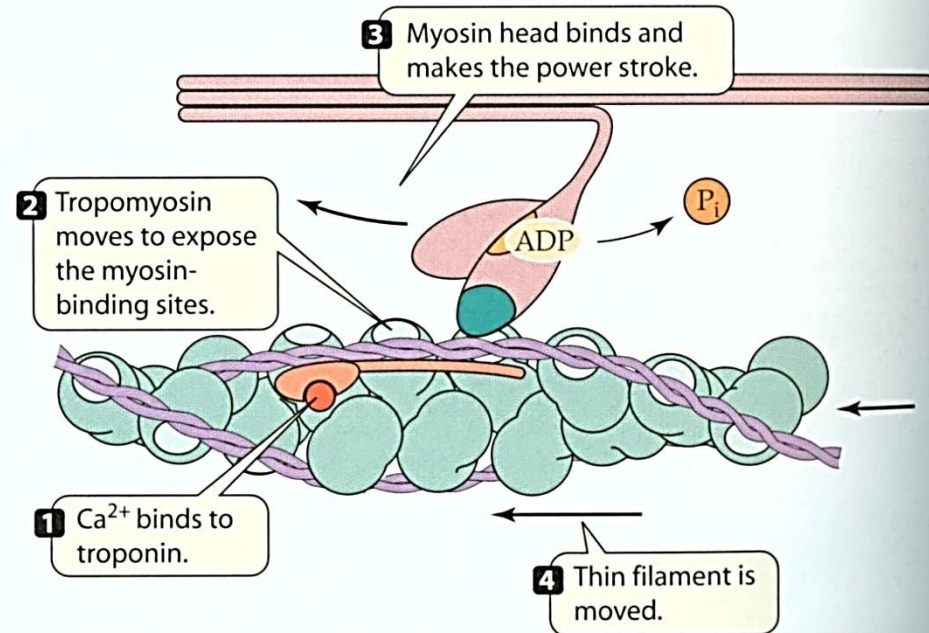


Copyright © 2008 Pearson Education, Inc., publishing as Pearson Benjamin Cummings.

(a) No Ca^{2+} ions present in cytoplasm (relaxed)



(b) Ca^{2+} ions released from the sarcoplasmic reticulum



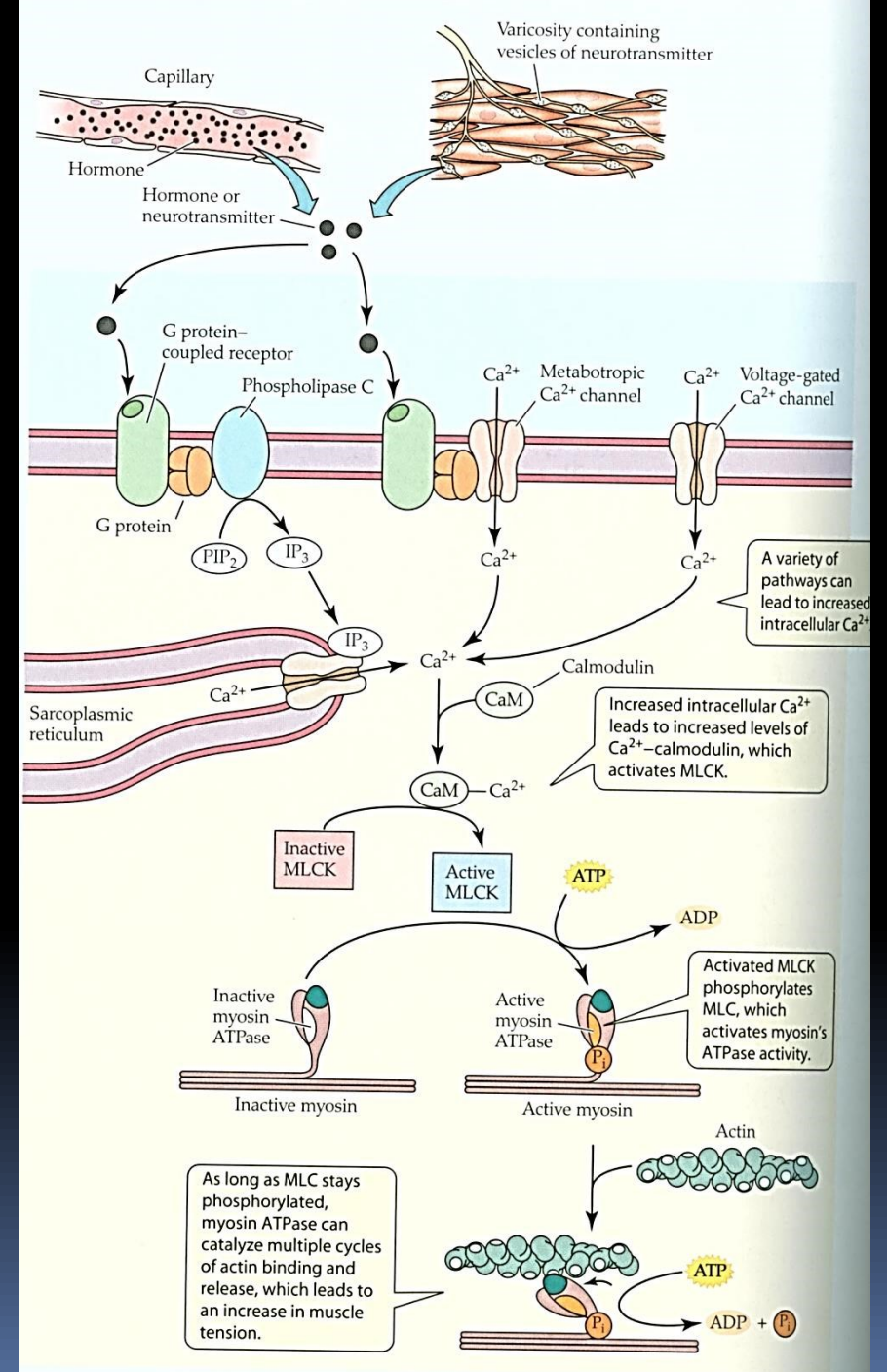
Hladká svalovina - kontrakce

Řízení stahu je opět přes Ca, ale jinak:
Metabotropně i ionotropně.

Ca-kalmodulinový komplex potom aktivuje MLCK
(myosin light chain kinase).

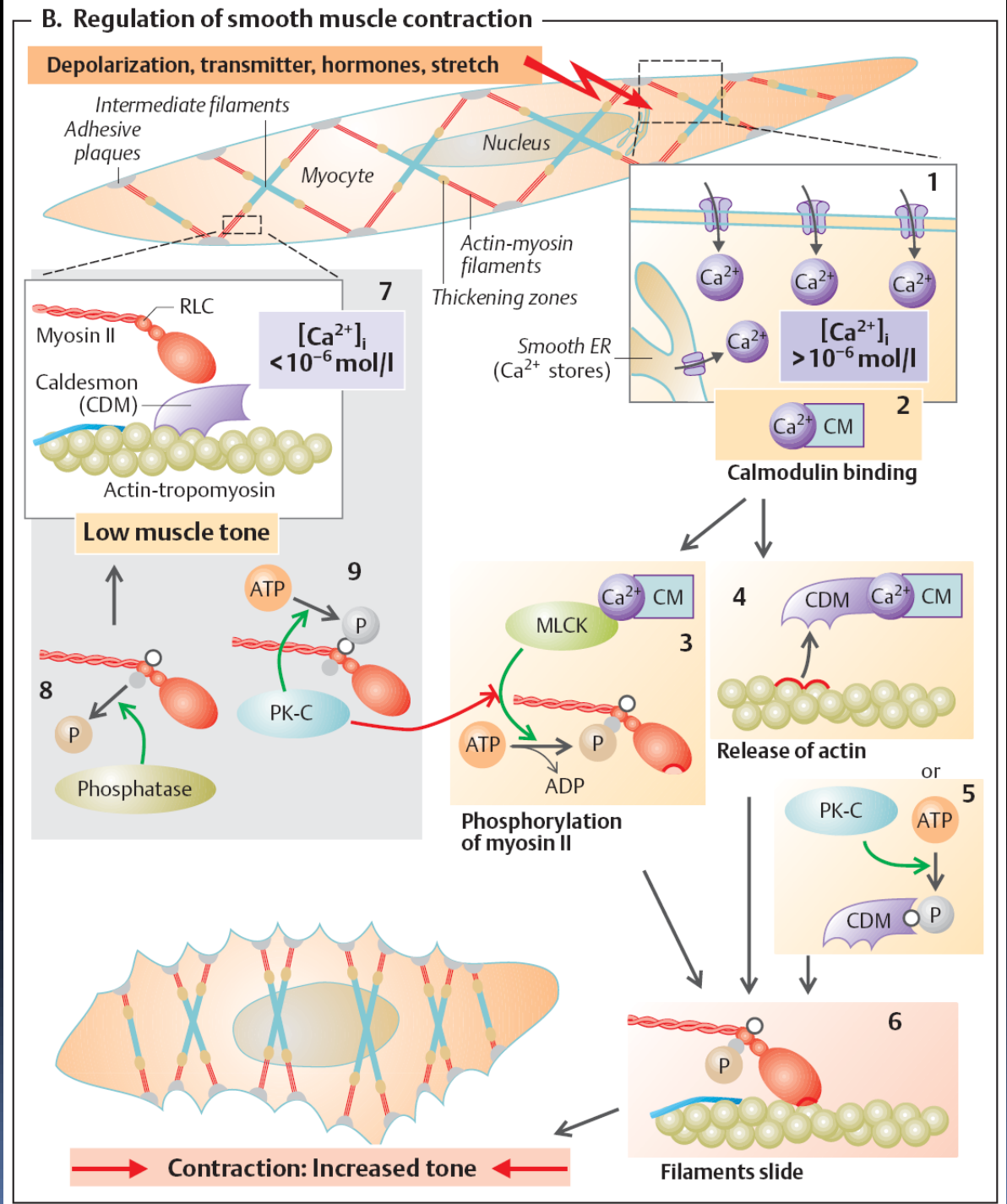
MLCK fosforyluje myosinovou hlavičku, což vede k
hydrolýze ATP a spustí se její navázání na aktin a
stah.

Citlivé na hormony i mediátory. Avšak různě podle
typu receptorů.

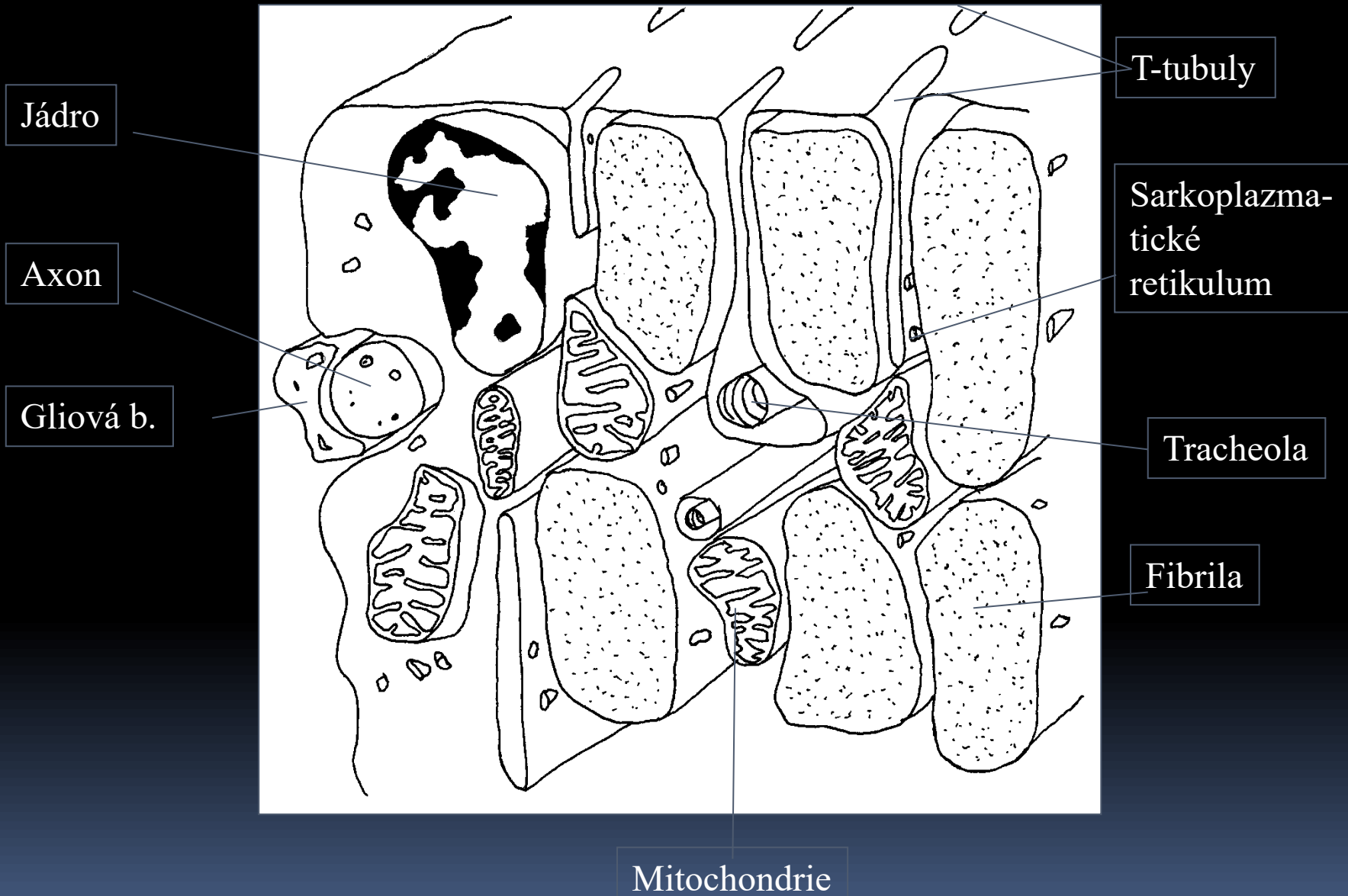


Hladká svalovina - kontrakce

Podněty: depolarizace, transmitter, hormony, mechanické natažení

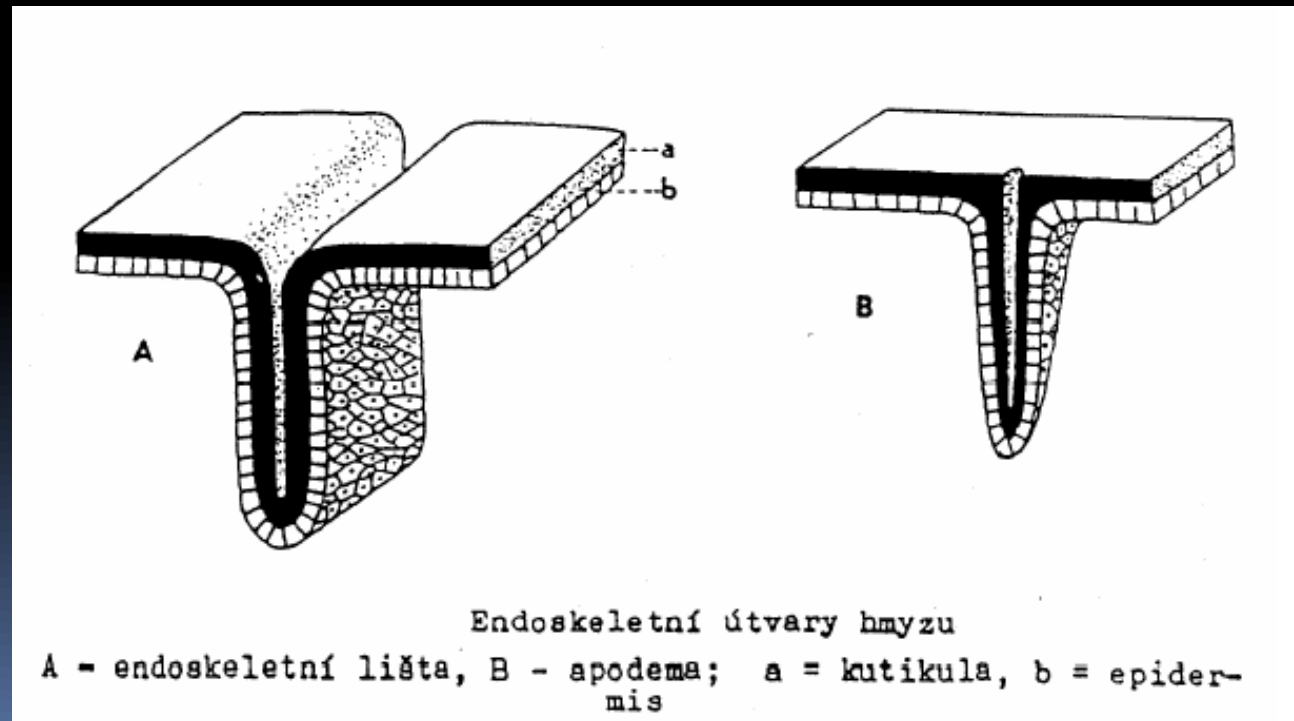


Sval hmyzu – tracheola zasahující do nitra vlákna



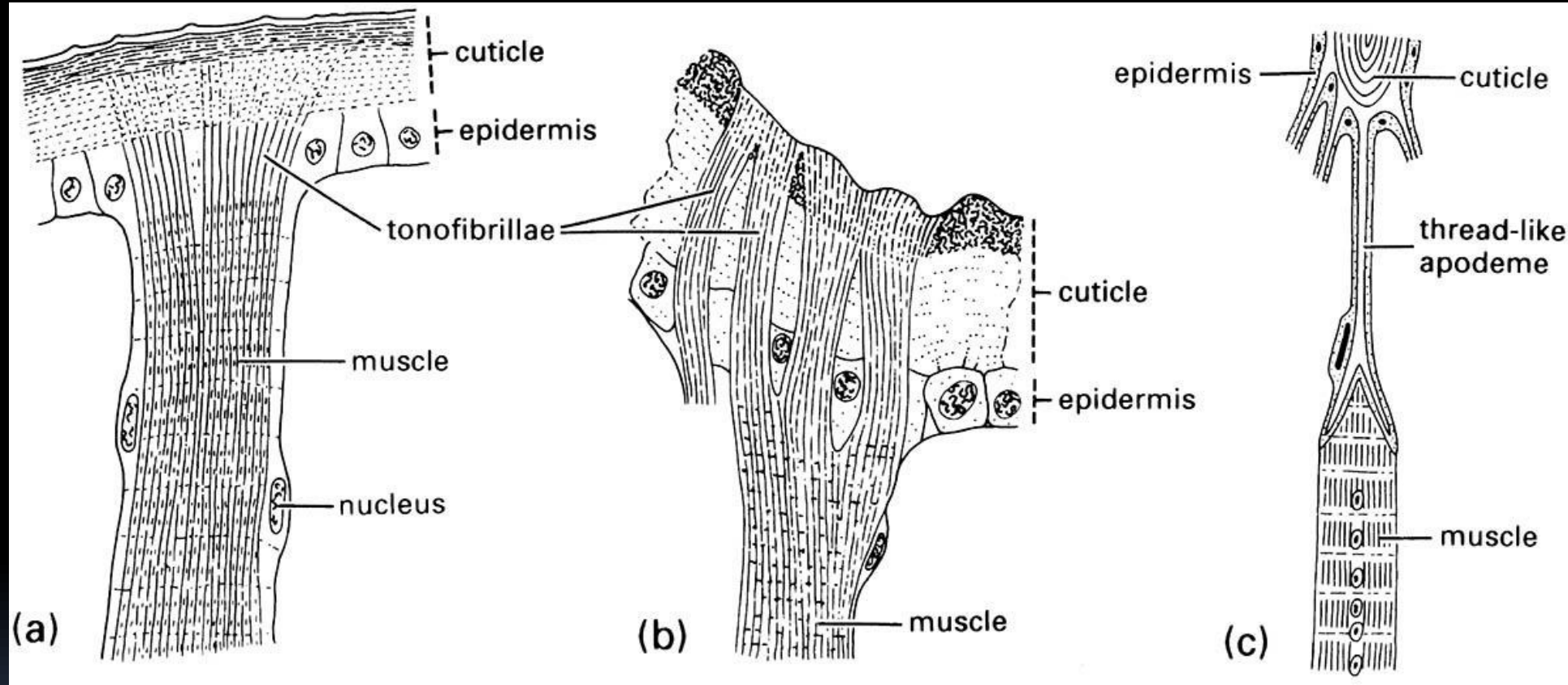
Jak předkové hmyzu opustili vodní prostředí, bylo pro ně nezbytné vyvinout prostředky pro pohyb na suchu. Investice do pohybového aparátu mohou být velmi velké. Letové svaly u některých druhů mohou představovat až 65% váhy těla. Svalové výkony hmyzu jsou udivující (skok, nosnost) takže by se mohlo zdát,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

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



Tonofibrily skeletálních svalů

Musejí zesponu projít epidermis až ke kutikule.



(a) tonofibrily procházející epidermis od svalu ke kutikule; b) úpon svalu u dospělého brouka *Chrysobothrus femorata* (Coleoptera: Buprestidae); c) mnohobuněčný apodém se svaem připojeným k jedné z jeho nitkovitých kutikulárních "šlach" nebo apofýz.

Elasticita kutikuly

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

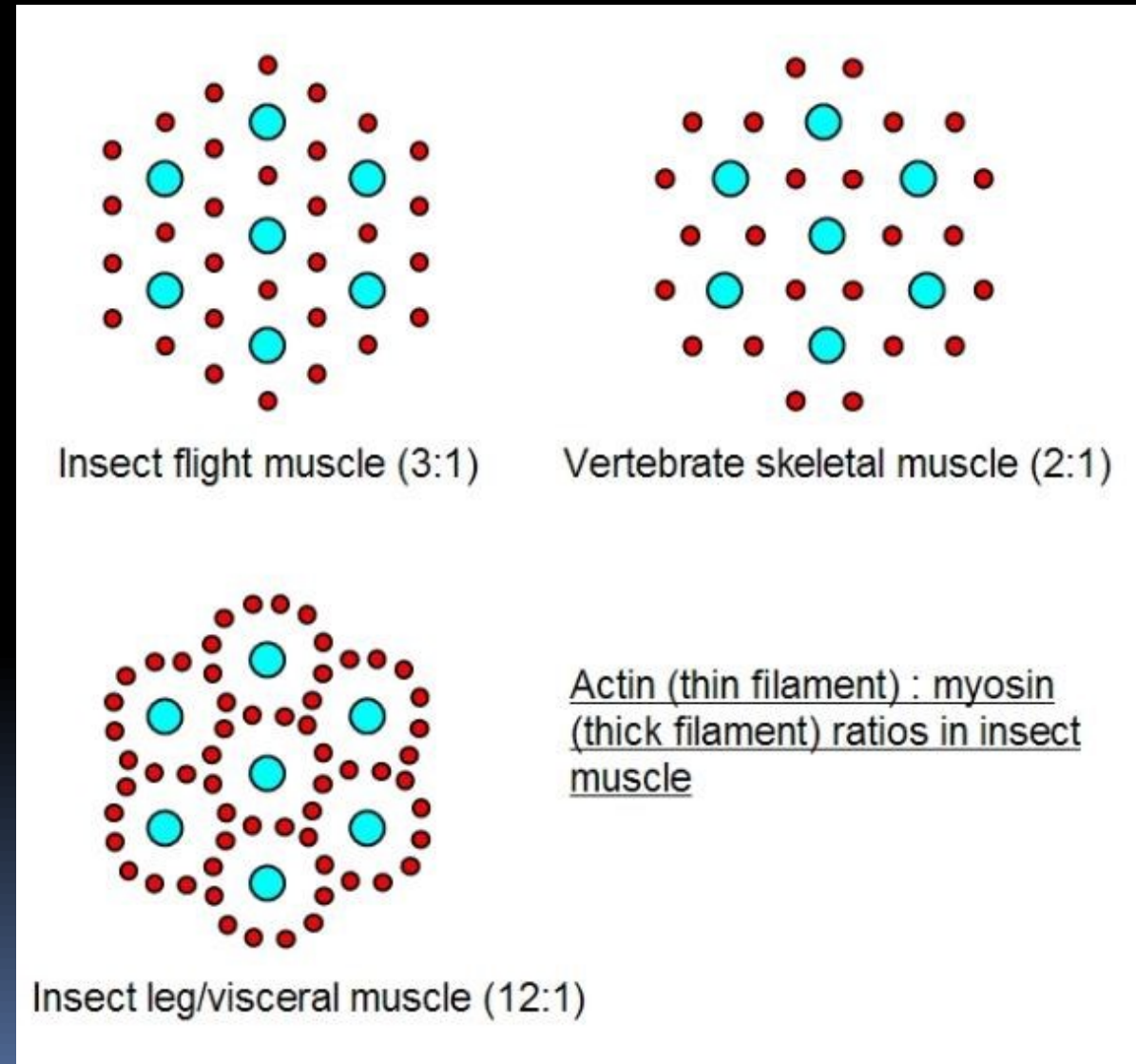
Velká část energie, která byla nutná pro pohyb křídel shora dolů je uchována v napětí pružných stěn hrudníku a je znovu využita při pohybu křídla zdola nahoru.

Svaly členovců – různý poměr Aktin / Myosin

U hmyzu se dělí se na synchronní a asynchronní.

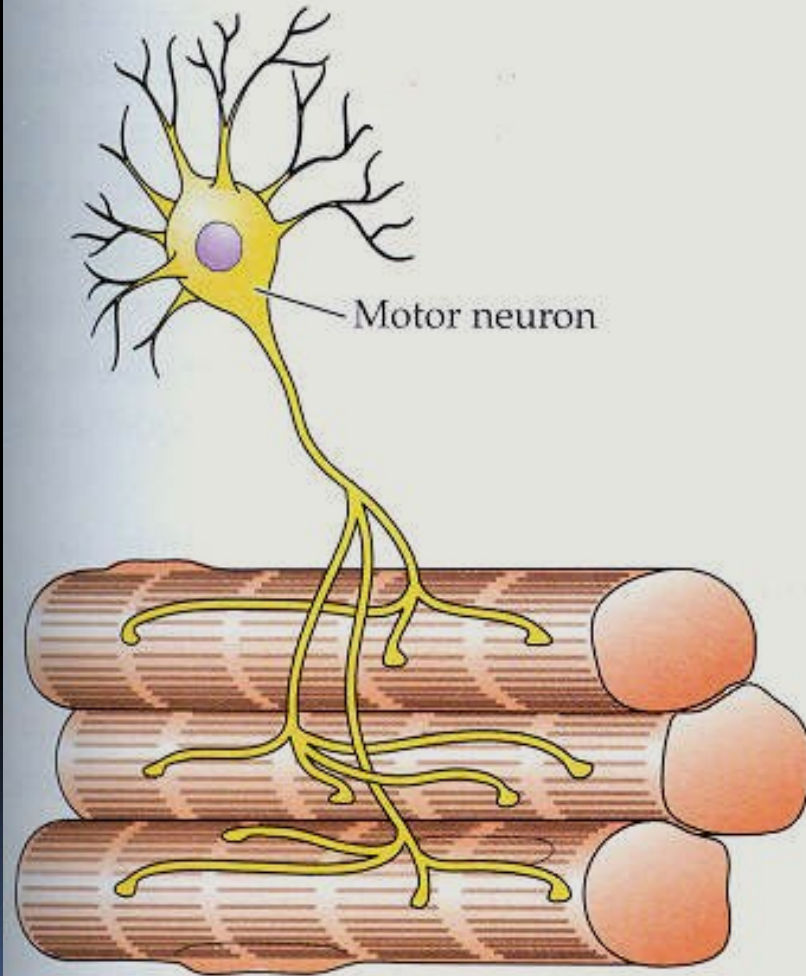
Synchronní: rychlá a pomalá svalová vlákna. Rychlá (prolet) mají kratší sarkomery, více sarkoplazmatického retikula, a poměr aktinu a myosinu 3:1. Inervovány excitačními rychlými neurony, na synapsi vyléváno velké množství mediátoru.

Pomalé (pro stání) 12:1 aktin/myosin. Málo sar. retikula. Vápník zůstává déle a mají pomalejší relaxaci. Často inervovány pomalými neurony.



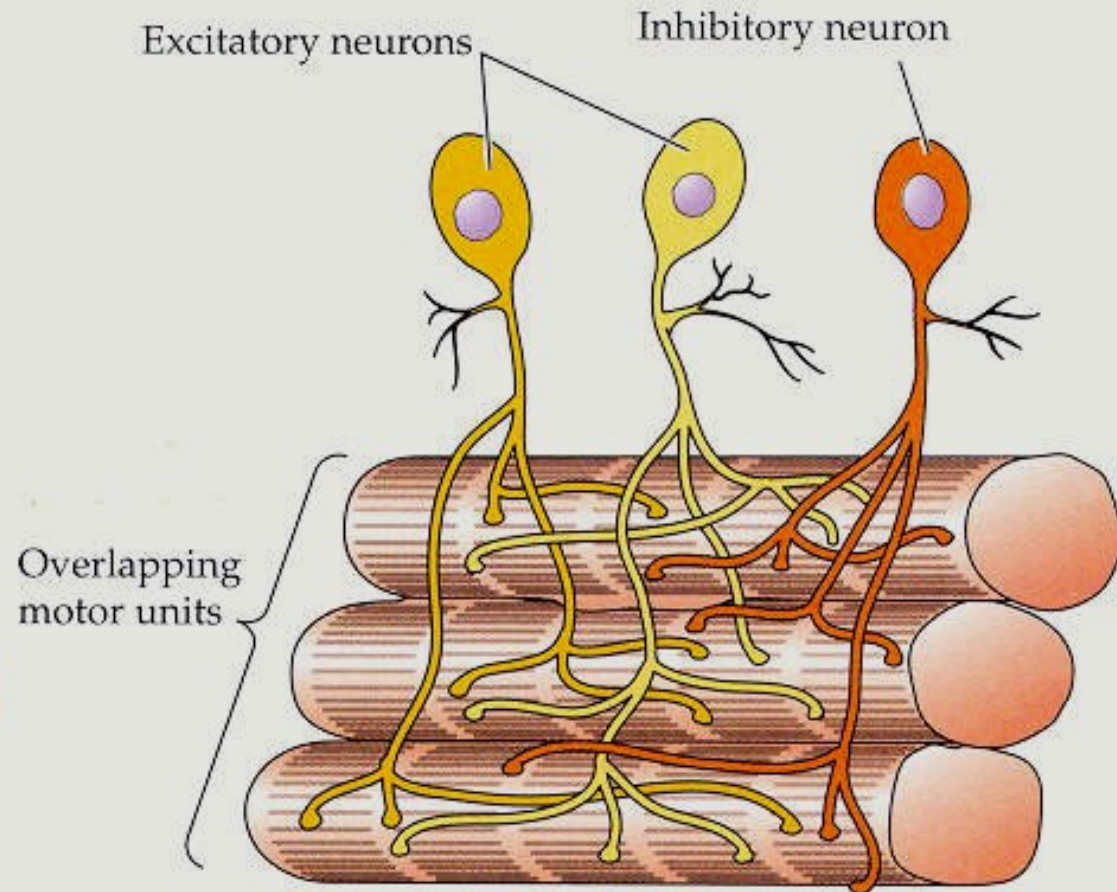
Nejen různé svaly, ale různá inervace k jednomu svalu bezobratlých - 3 typy neuronů
Excitační: pomalé a rychlé, ale i Inhibiční

(a) Vertebrate tonic muscle fibers



Multiterminal innervation

(b) Arthropod muscle fibers



Overlapping
motor units

Polyneuronal, multiterminal innervation

Mnohočetná inervace svalů členovců

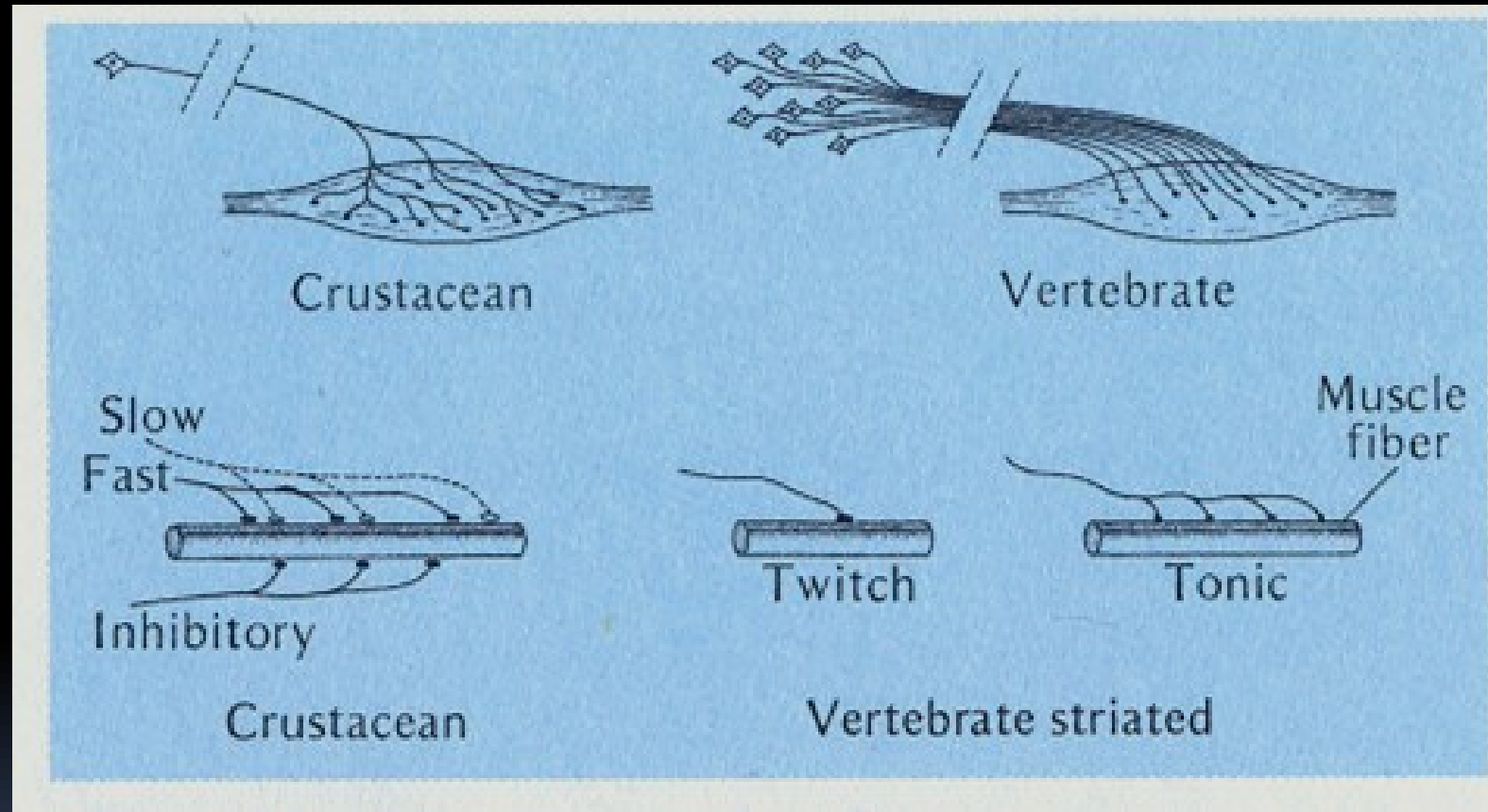
Sval obratlovců je inervován mnoha neurony, každý axon jde k malé skupině vláken. Korišši naopak málo neuronů, ale multiterminální inervace. Hmyzí svalová membrána, v

kontrastu se svalovou membránou obratlovců, nemá schopnost propagovat akční potenciály, a tak potřebuje pro aktivaci celého svalu synapsi na každých 20-80um.

Vedle toho jsou excitační (rychlé a pomalé) a inhibiční vlákna. Inhibiční u obratlovců nejsou.

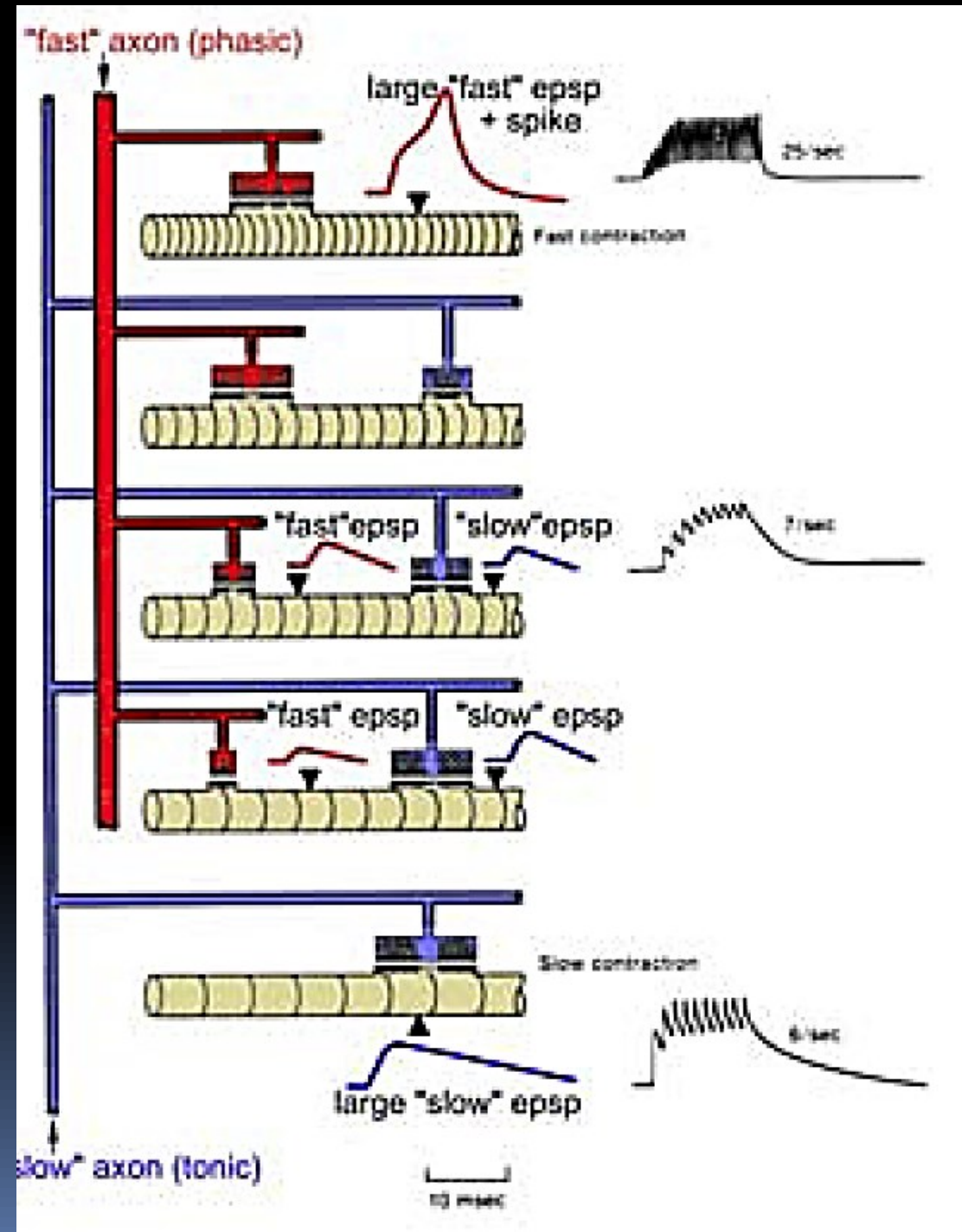
Inhibice se u obratlovců odehrává na úrovni motoneuronů a ne na úrovni svalu. Celkově je axonů bezobratlých vedoucích od motoneuronů ke svalu málo – na rozdíl od obratlovců.

Až axony se větví k mnoha svalovým vláknům. Sval se tak chová jako jednotka. Gradace stahu je proto dána balancováním mezi excitačními a inhibičními impulzy. Trojí inervací je umožněna široká škála odstupňování stahu.



Rychlý (fázický) a pomalý (tonický) excitační axon

Chování svalů závisí na tom, kolik pomalých a rychlých synapsí mají a v jakém poměru

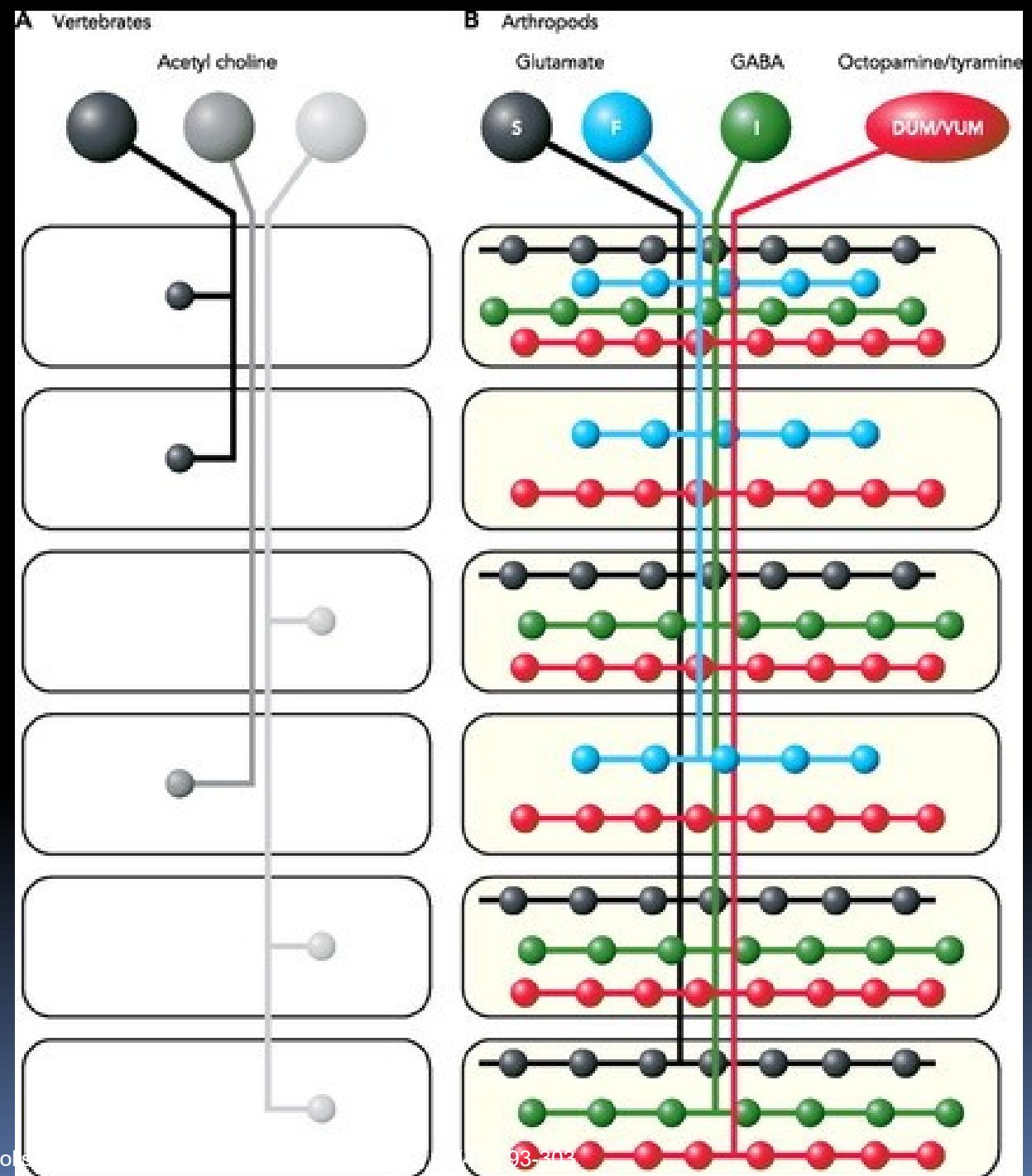


Transmittery a myotropní látky:

L-glutamát aktivační (pomalé i rychlé), GABA inhibiční.

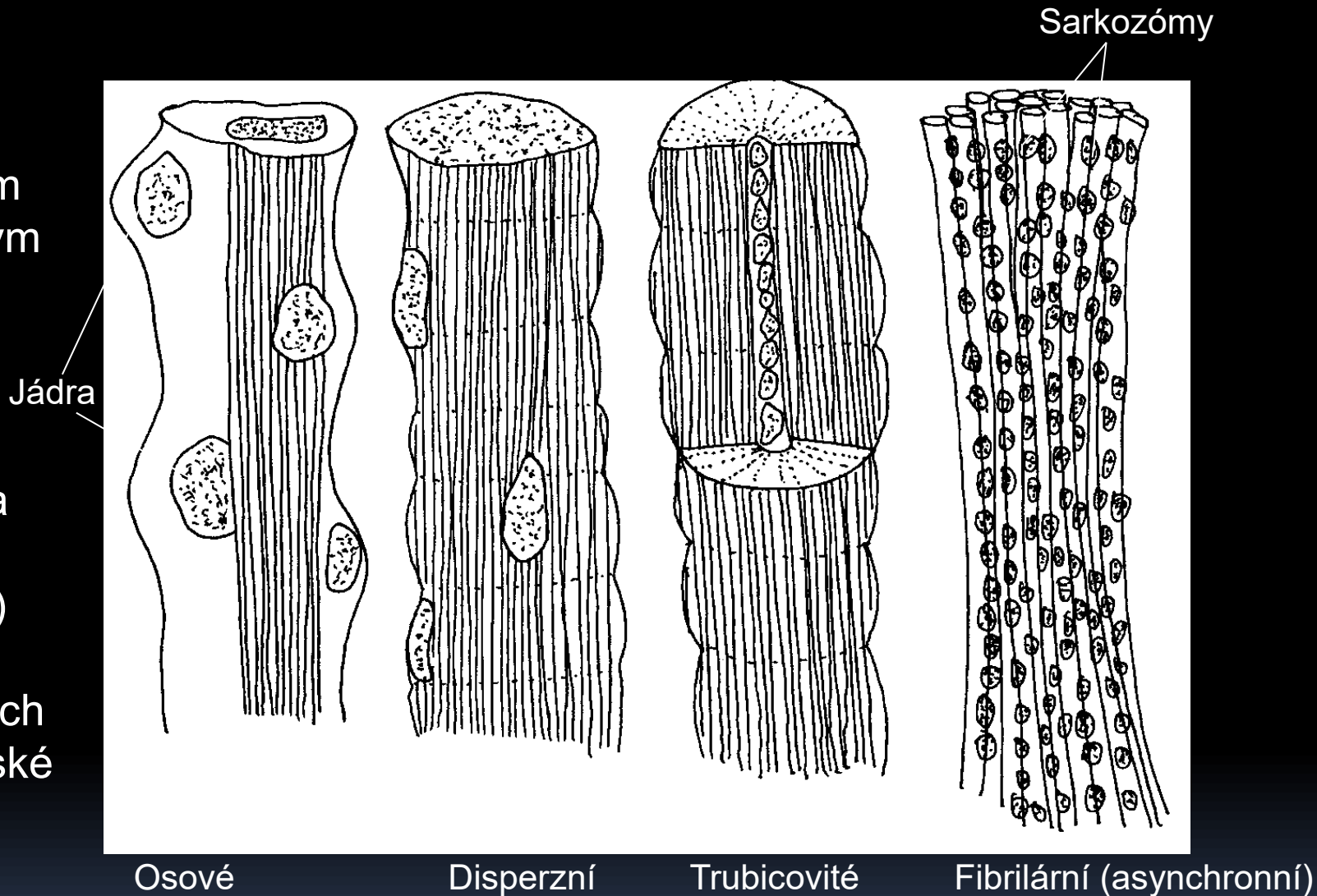
Některé skeletální svaly mohou být inervovány neurony samostatného NS (DUM dorsal unpaired medial), které uvolňují octopamin, který je schopen modulovat účinky jiných mediátorů. U saranče zvyšuje výkon svalů po začátku letu a stimuluje adipokinetický h., který také mobilizuje lipidy.

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



Typy žíhané svaloviny.

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



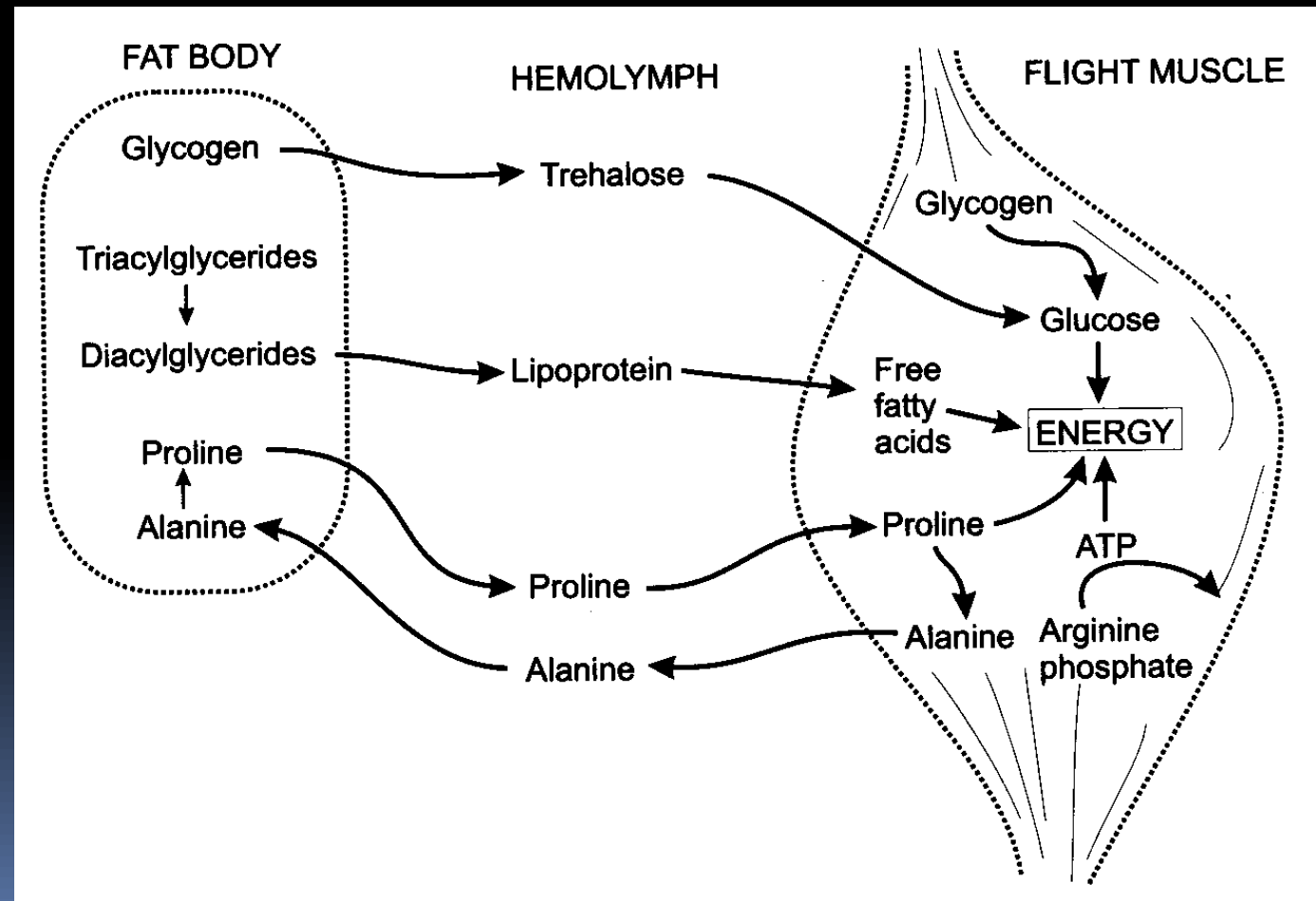
Typy lokomoce: Stání, chůze, lezení, let

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

Letový metabolismus: mimořádné množství energie – Malé Reynoldsovo číslo malých organismů a neúčinnost konverze energie limitují výkon. Letové svaly musí být vysoce výkonné a přitom pracovat s vysokou frekvencí. To je také ve fyziologii rozpor – známe rychlé anaerobní, které ale nemohou pracovat stále a ne s vysokou frekvencí.

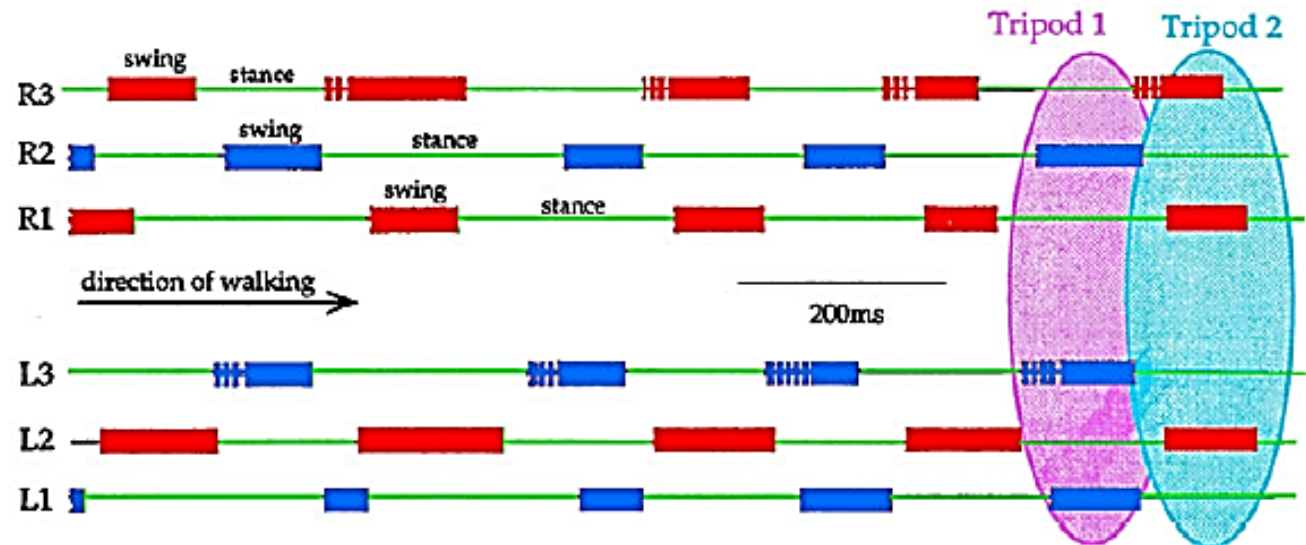
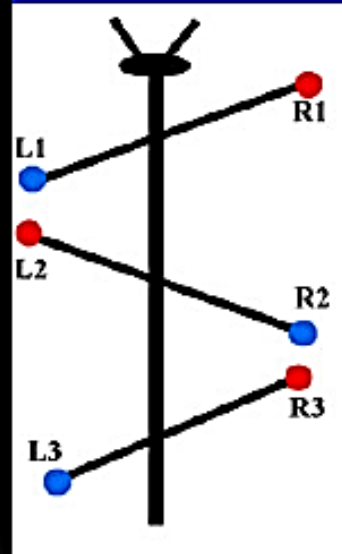
Možná řešení: Jeden faktor, který zvyšuje rychlost je teplota. Zvýšení tělesné teploty ze 30 na 40°C vede k 2,2x zvýšení syntézy ATP. Tomu odpovídá vyšší tělesná teplota ptáků než savců. Hmyz se musí pro let zahřát. Také rychleji pracují Ca pumpy, které jsou nutné pro Ca pulzy. Ptáci a hmyz mají až 2x větší vnitřní plochu mitochondrií než savci. Tak mitochondrie konzumují místo 4-5 mlO₂/cm³min 7-10 mlO₂/cm³min.

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



Šváb: Alternující tripodní krok pro pomalou chůzi. Při běhu se počet kontaktů se zemí změní.

Gaits in insect walking: tripod gait

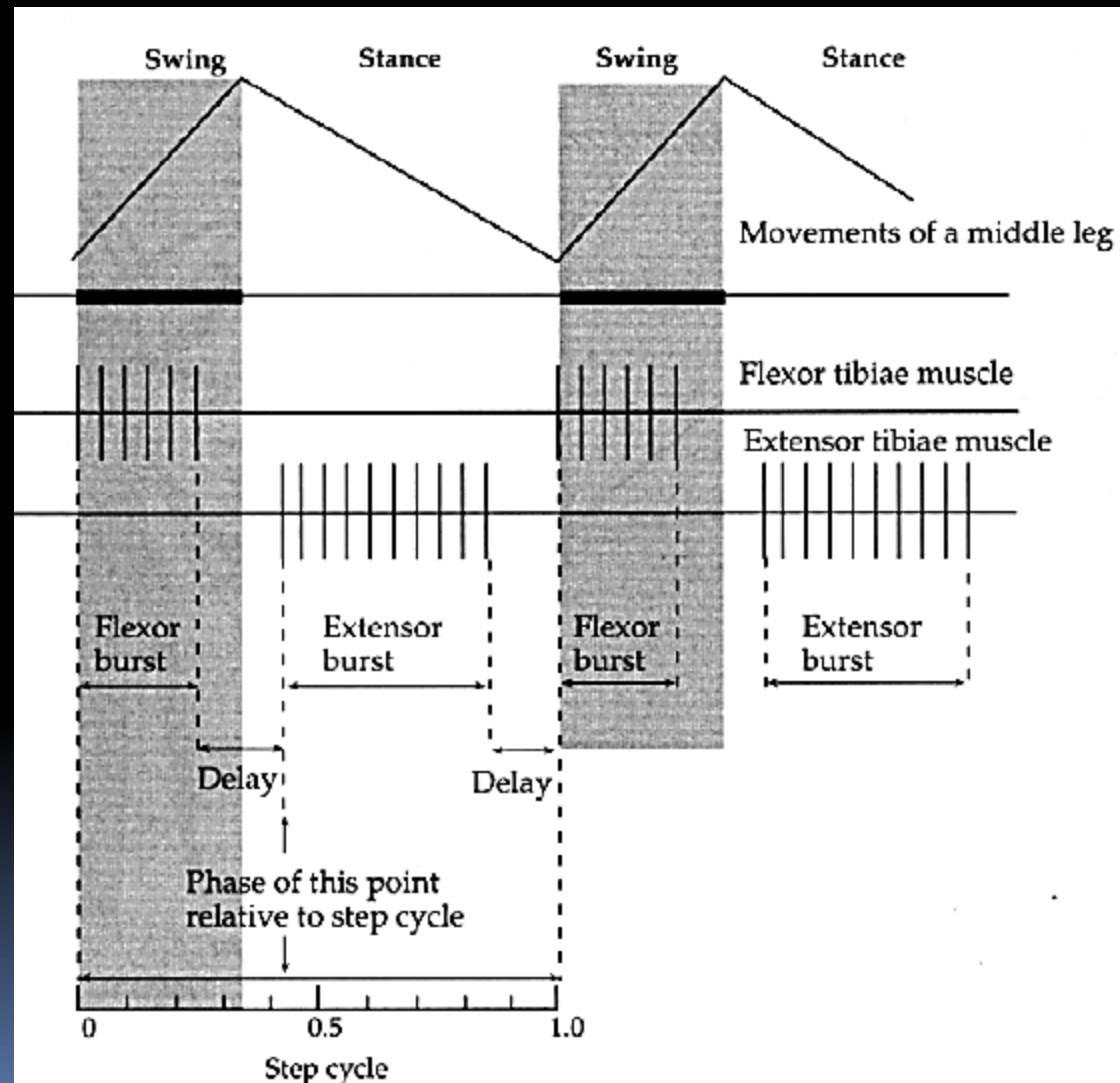


cockroach (*Periplaneta americana*)

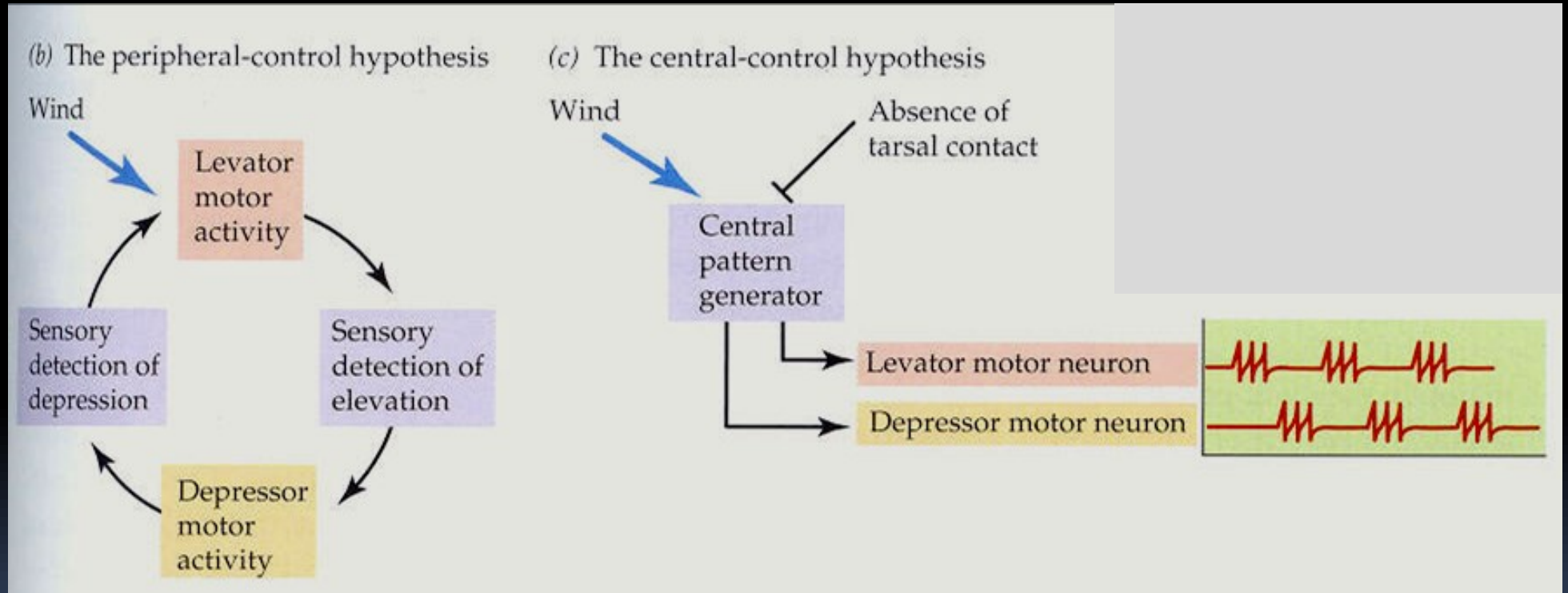
0.44-1m/s alternating tripod gait

1-1.5 m/s quadruped gait or bipedal

Stání (noha nese váhu) se střídá se švihem. Koordinace dávek vzruchů.



Jde o periferní řízení oscilací nebo centrální řízení?



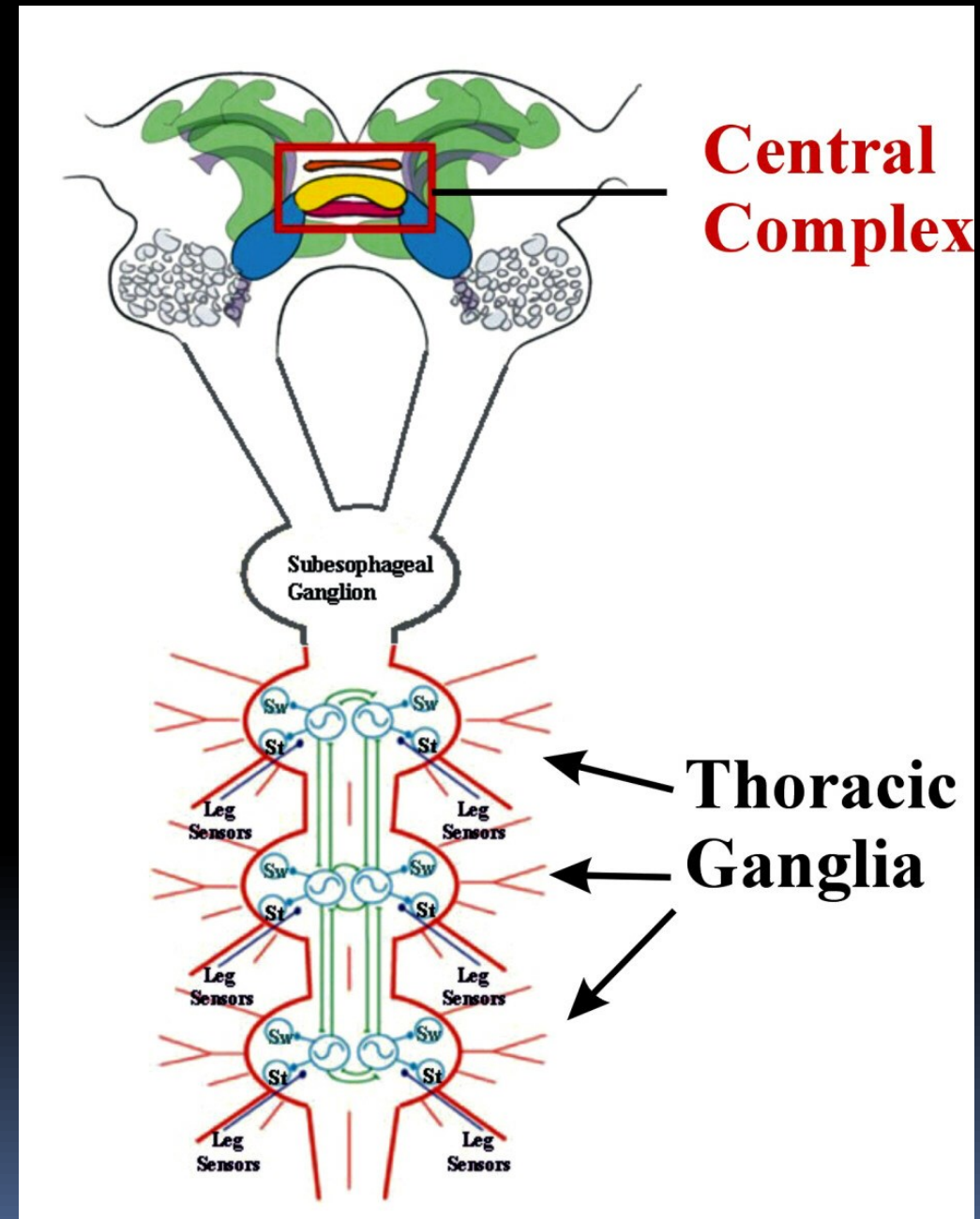
Interakce nervových obvodů v různých oblastech CNS hmyzu.

V hrudních gangliích lokální generátory rytmů generují základní pohyby nohou. Reflexy také zodpovídají za změny v síle motorické aktivity ve vhodných okamžicích, například při chůzi do svahu nebo ze svahu nebo po úpravě postoje.

Když se však hmyz přiblíží k předmětu, který je příliš velký na to, aby jej bylo možné překonat jednoduchými reflexními sekvencemi, vyhodnotí to senzory na hlavě a výsledné informace jsou integrovány do mozku (např. CC).

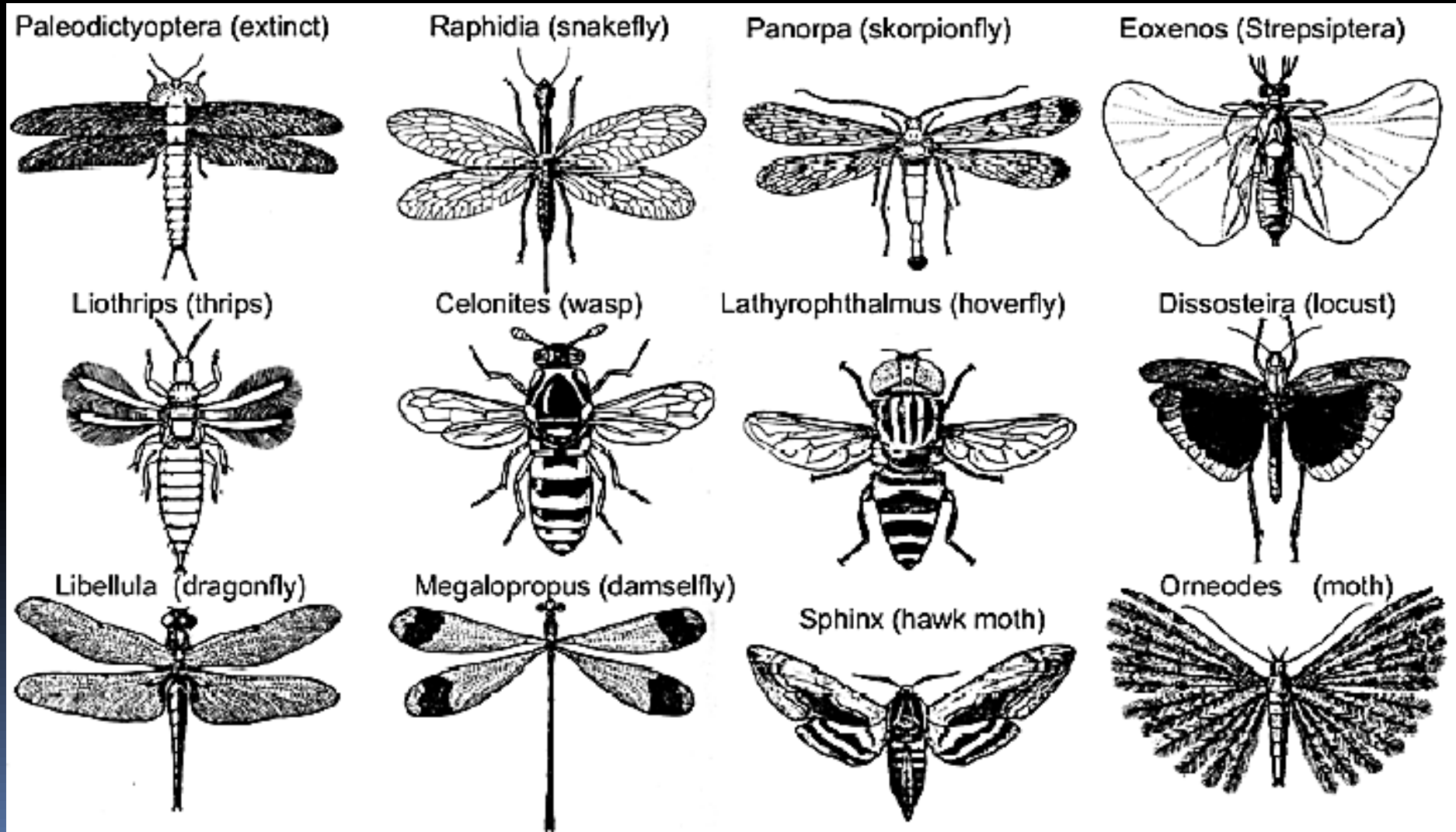
Sestupné povely do hrudních ganglií mohou usměrnit pohyb nohou změnou reflexů.

Hmyz má obojí: lokální reflexní obvody, které mohou rychle upravit pohyb podle potřeby, ale má také sofistikovaný mozek, který dokáže přijímat velké množství dat z množství senzorů umístěných na hlavě a následně tyto informace využít.



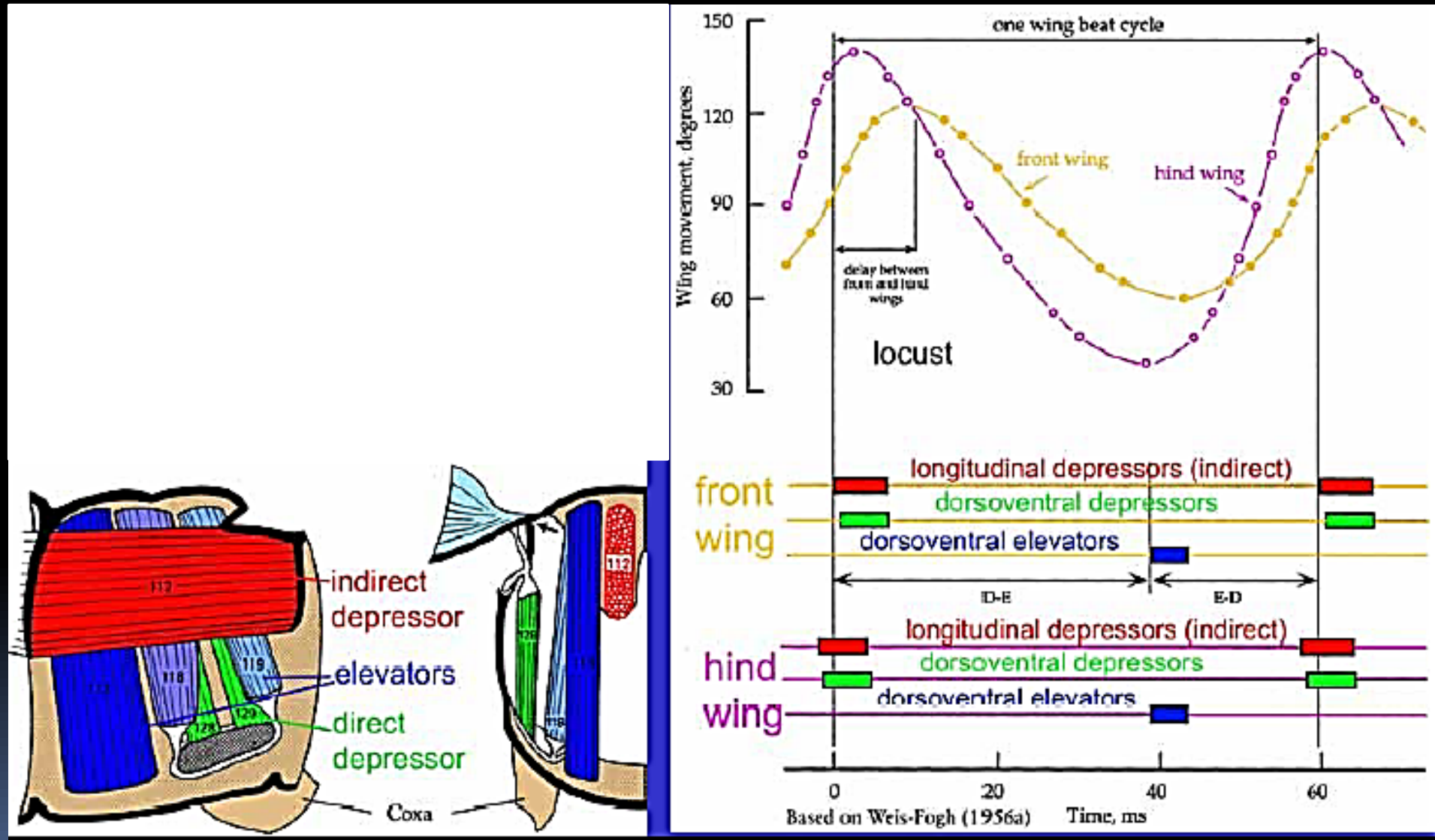
Let

Většina hmyzu má 2 páry křídel. Ty jsou původně podobné, později se liší a dvoukřídlost je pokročilým znakem.



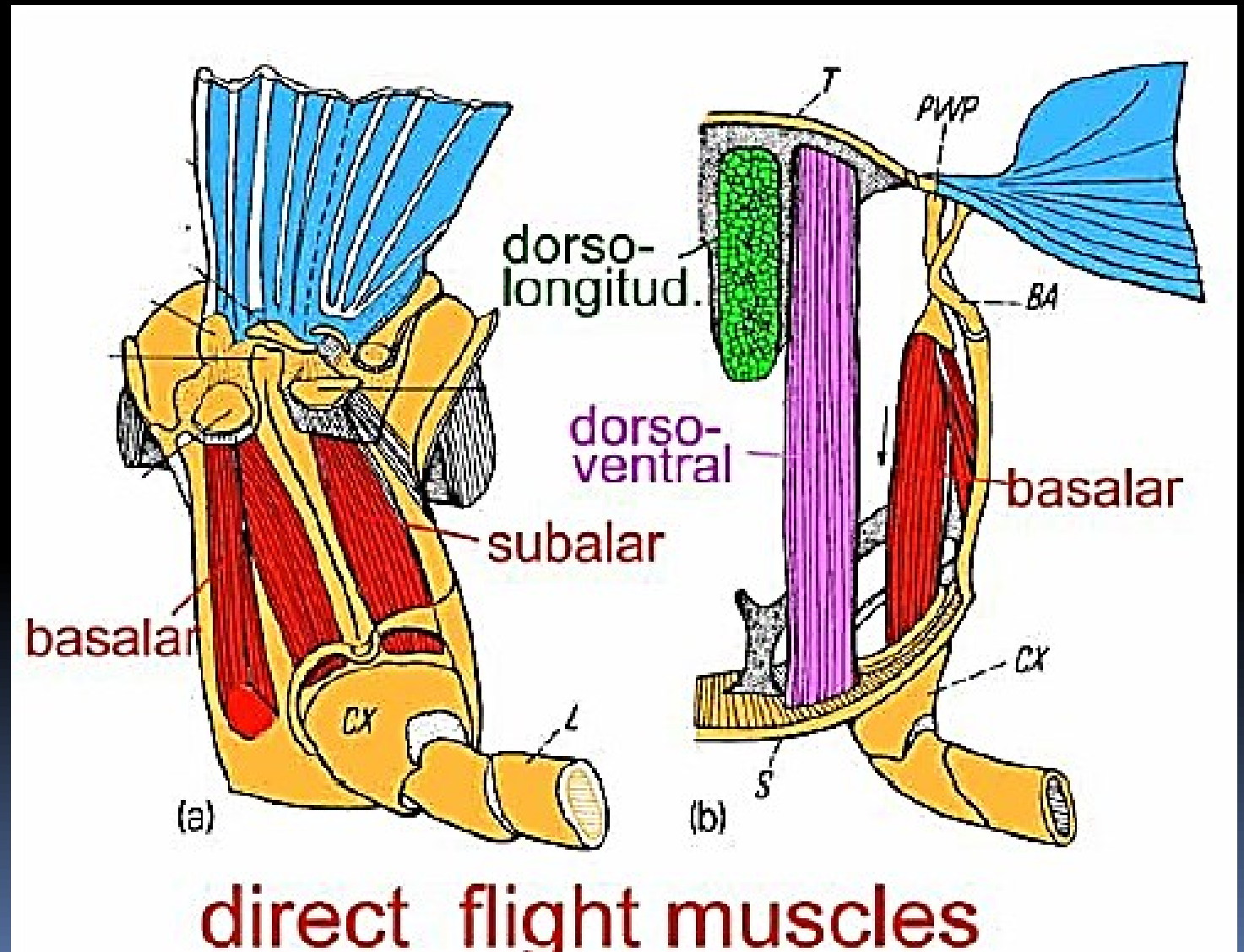
Křídla

Přední a zadní pár
bývá fázově posunutý
a má i jinou amplitudu.



Přímé svaly

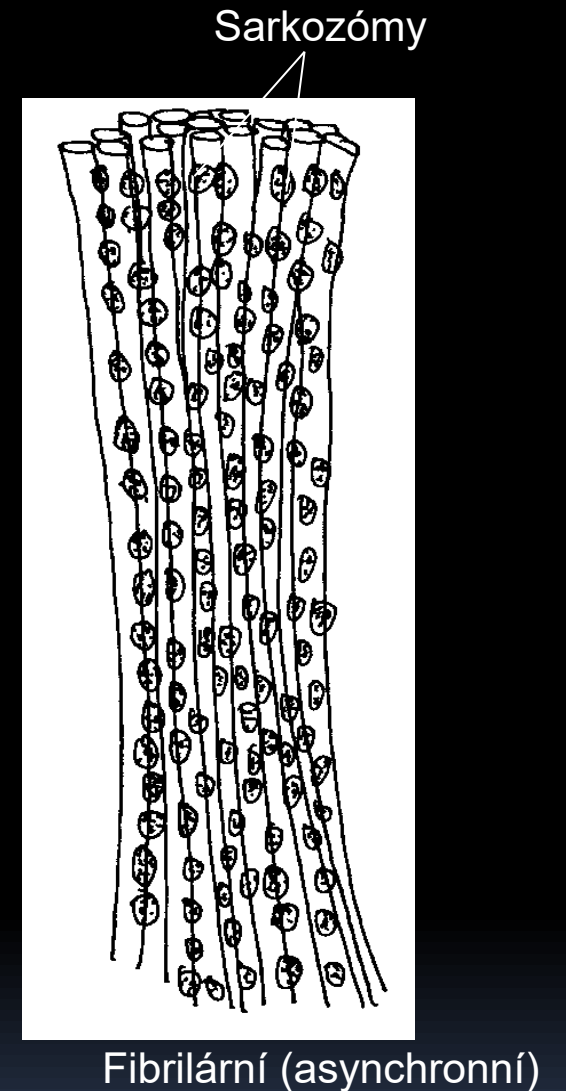
Tzv. přímé letové svaly se přímo uchycují na křídla u kloubů. Buď dávají křídlu hlavní sílu anebo řídí jeho rotaci, deformaci, náklon atd.



Nepřímá inervace u asynchronních letových svalů

Během letu švába, vážek, motýlů a pod. je frekvence pohybů křídel stejná jako frekvence změn elektrického potenciálu. Každá kontrakce svalů při pohybu křídel je tedy vybavována nervovým vzruchem. Synchronní svaly se mohou stahovat do 100Hz. U jiných druhů hmyzu (Diptera, Hymenoptera) mají však svalové kontrakce mnohem vyšší frekvenci (100-200Hz) než jakou mají změny elektrického potenciálu. Mají tzv asynchronní svaly. $\frac{3}{4}$ známých druhů hmyzu je používá pro let.

Předpokládá se, že nervové vzruchy o poměrně nízké frekvenci přicházejí prostřednictvím nervů ke svalovým vláknům, mají v tomto případě za úkol pouze uvést létací svaly (fibrilární svaly) do aktivního stavu. V tomto stavu jsou pak fibrilární svalová vlákna schopna velmi rychlých oscilačních kontrakcí. Zvláštním mechanismem je umožněno náhlé uvolnění kontrahovaného svalu, což má za následek okamžitý přechod do stavu klidu a relaxaci. V témže okamžiku se však natahuje jiný, antagonistický sval, a to zpětně vyvolá novou kontrakci uvolněného svalu atd.

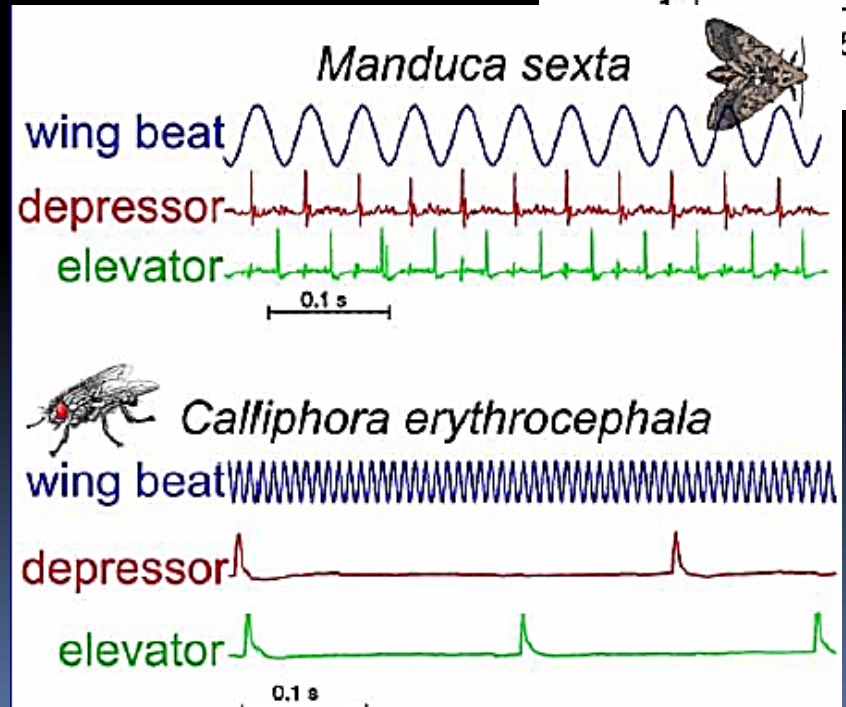
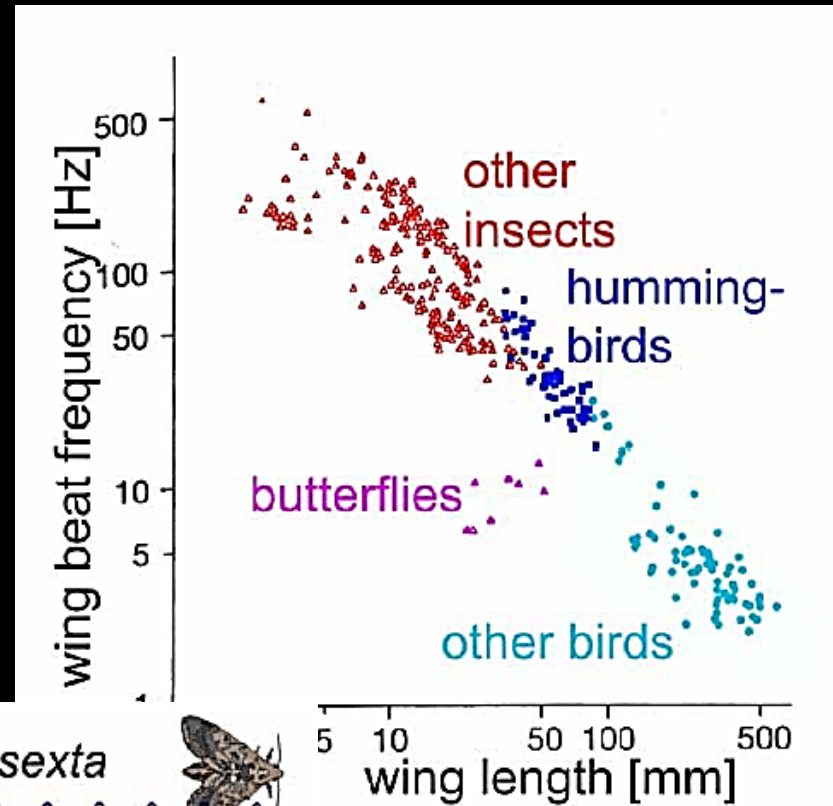


Nepřímá inervace u asynchronních letových svalů

Frekvence úderů křídel mnoha druhů hmyzu dosahuje hodnot stovek maximálně až tisíc Hz (Bombus 100-200, Apis 250, Culex 300, Musca 150-220, Drosophila potřebuje k vzletu 240 úderů za sekundu).

Calliphora odpovídá frekvenci křídel 120Hz pouze nízká frekvence vzruchů nervů: kolem 3Hz. Rezonanční aparát celé hrudi, která se předožadně deformuje, určuje frekvenci.

Vypreparovaný létací sval fibrilárního typu se za izotonických podmínek chová jako každý jiný příčně pruhovaný sval, t.j. reaguje na jednotlivé podněty izometrickou kontrakcí, která je delší než doba úderu křídel. Při zvyšování frekvence podnětů pak dochází již poměrně brzy k hladkému tetanu (u Bombus 40-60Hz).



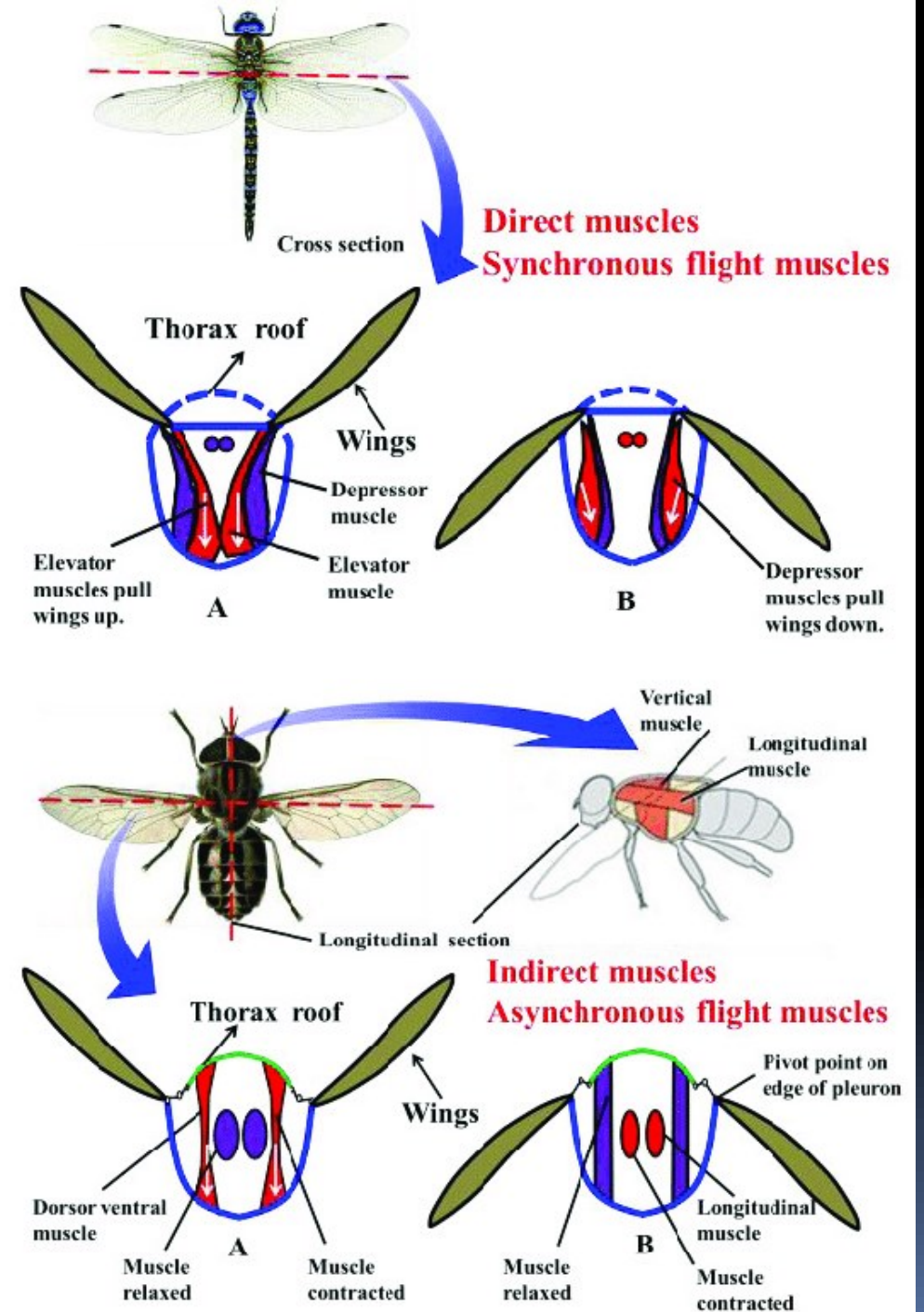
Asynchronní svaly

Klikový mechanismus přepíná křídla mezi dvěma stabilními pozicemi.

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

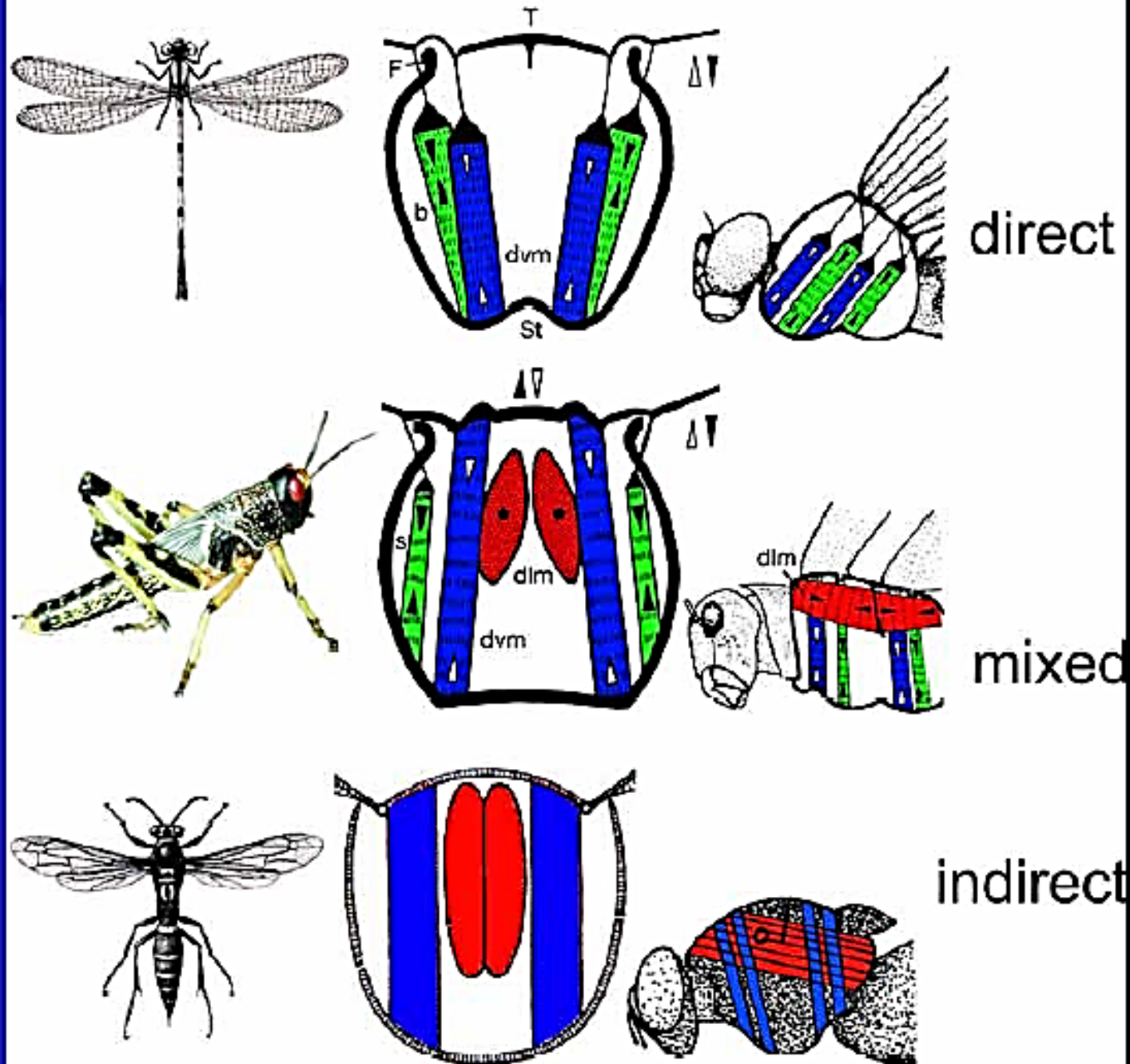
Šetří se prostor svalu, protože mají menší sarkoplasmatické retikulum. Např. u zvuk produkujících synchronních svalů cikády zabírá SR 34%, u asynchronních pouze 4%.

Není potřeba tolik mitochondrií, které by zásobovaly energií pumpu recyklující Ca zpět do retikula. Tím se do svalových vláken vejde větší počet myofibril.



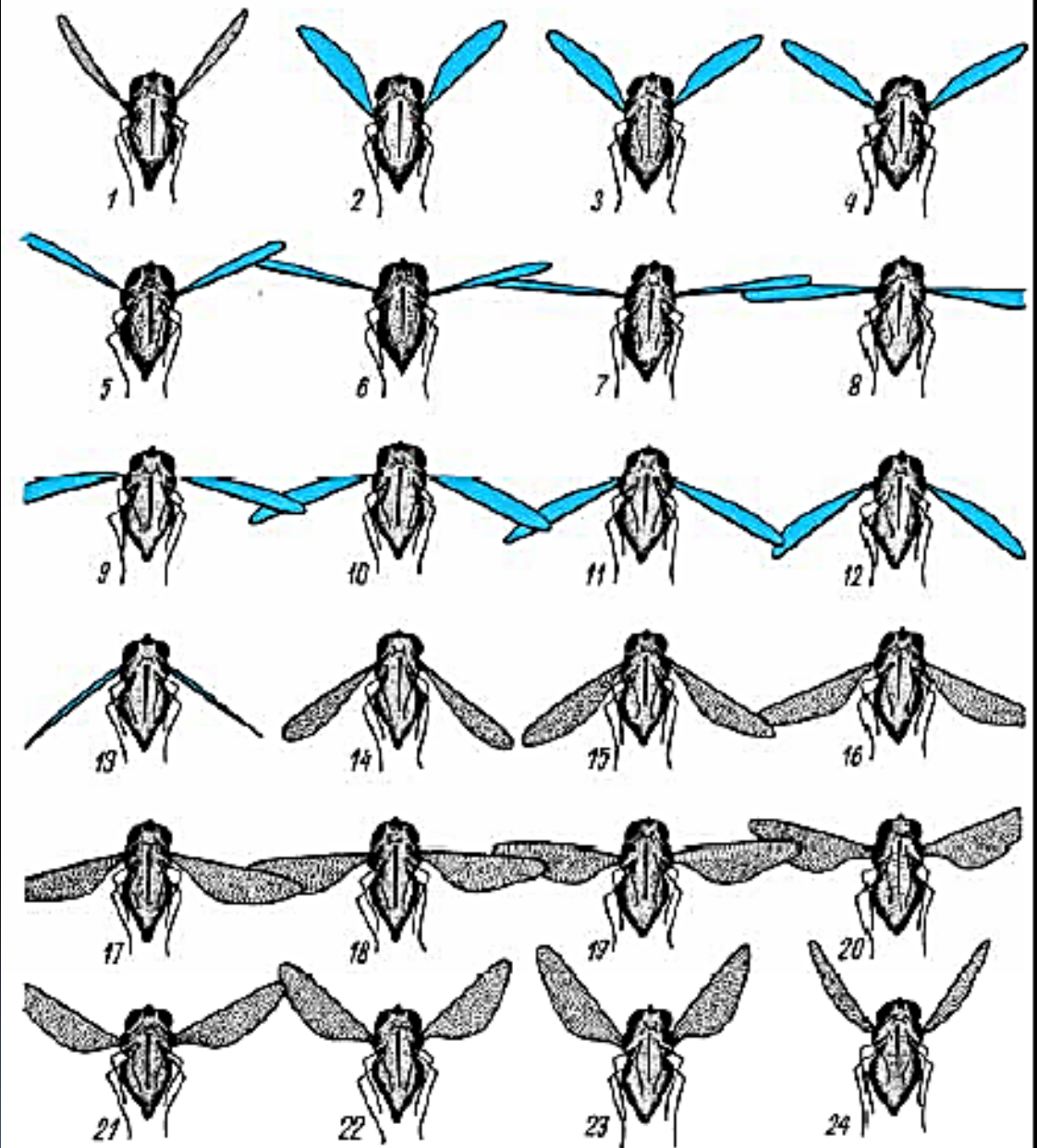
Asynchronní svaly

Různé kombinace



Rotace křídla mouchy

Křídlo se překlápí spodní stranou nahoru.



10 mm

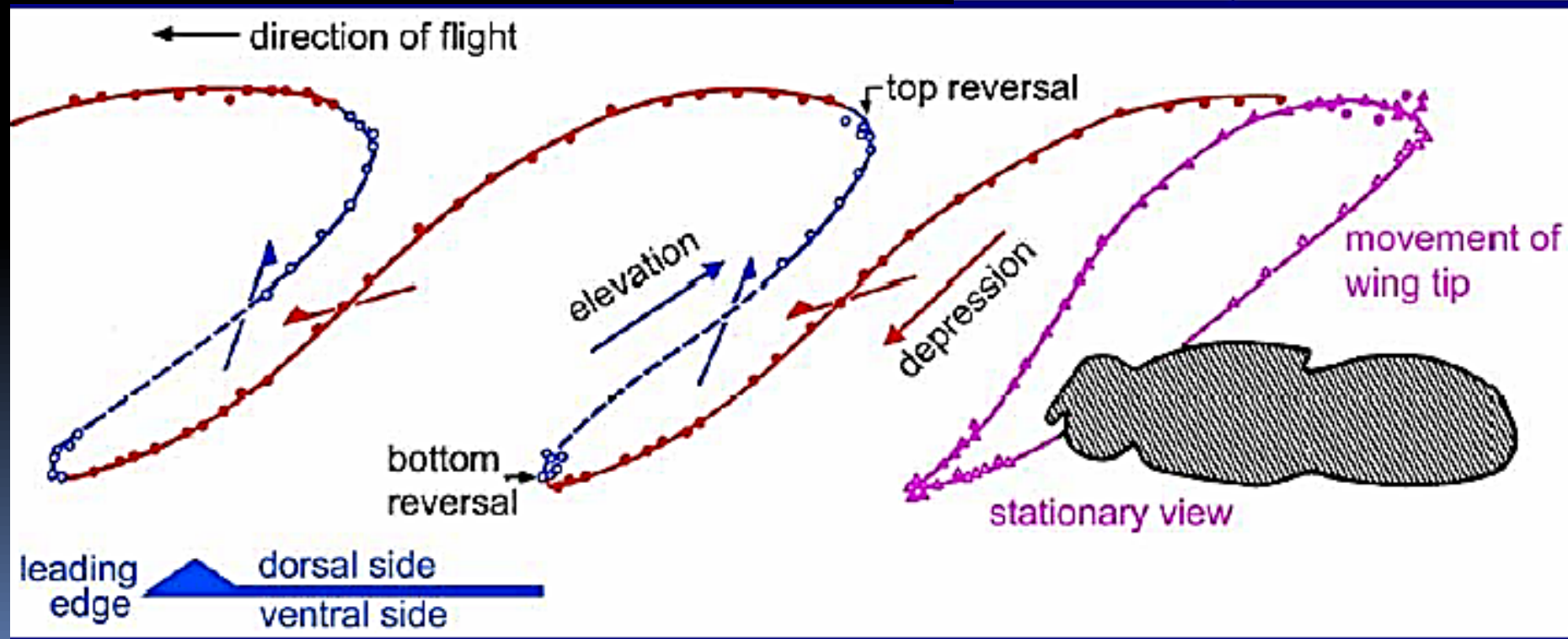
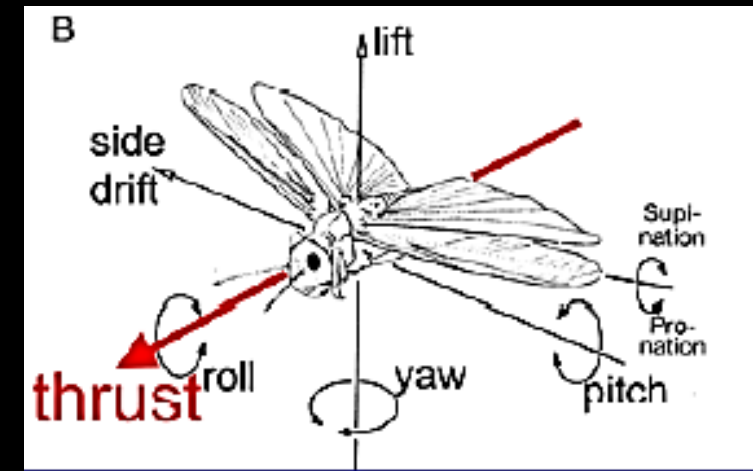
Nemestrino capito

A. Brodsky 1994

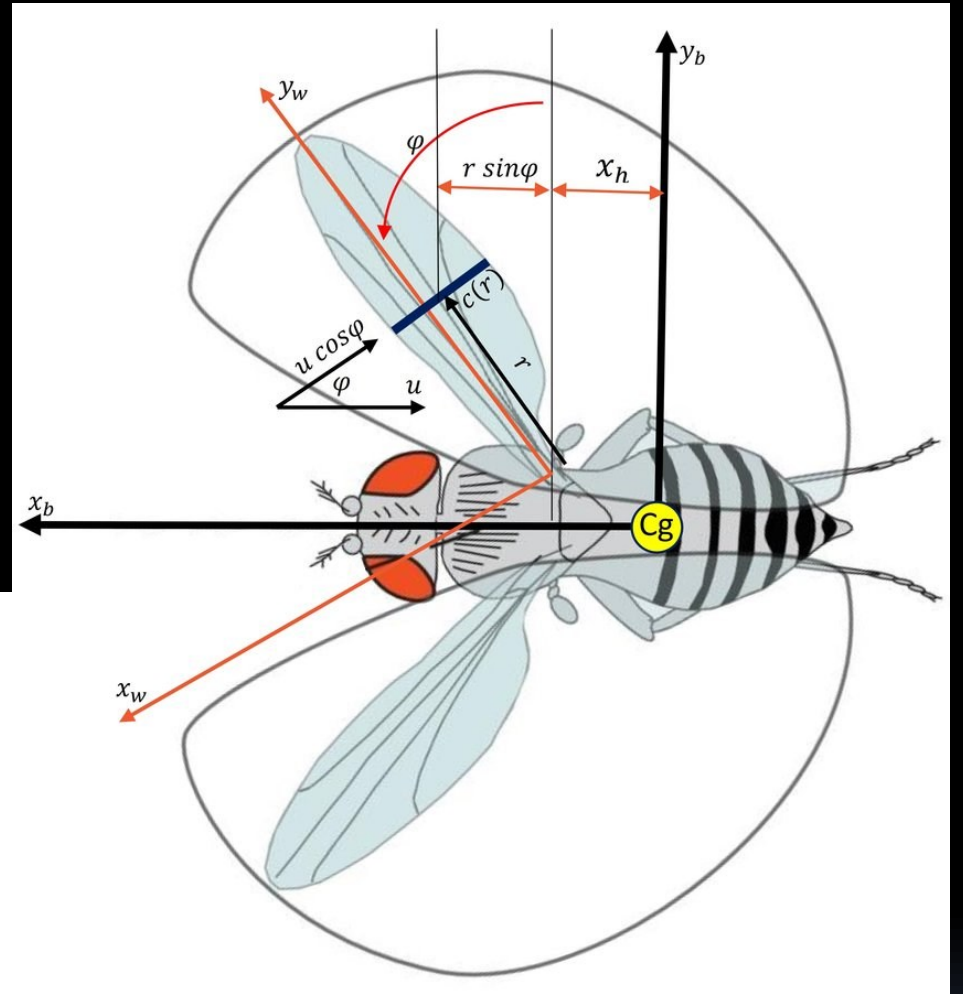
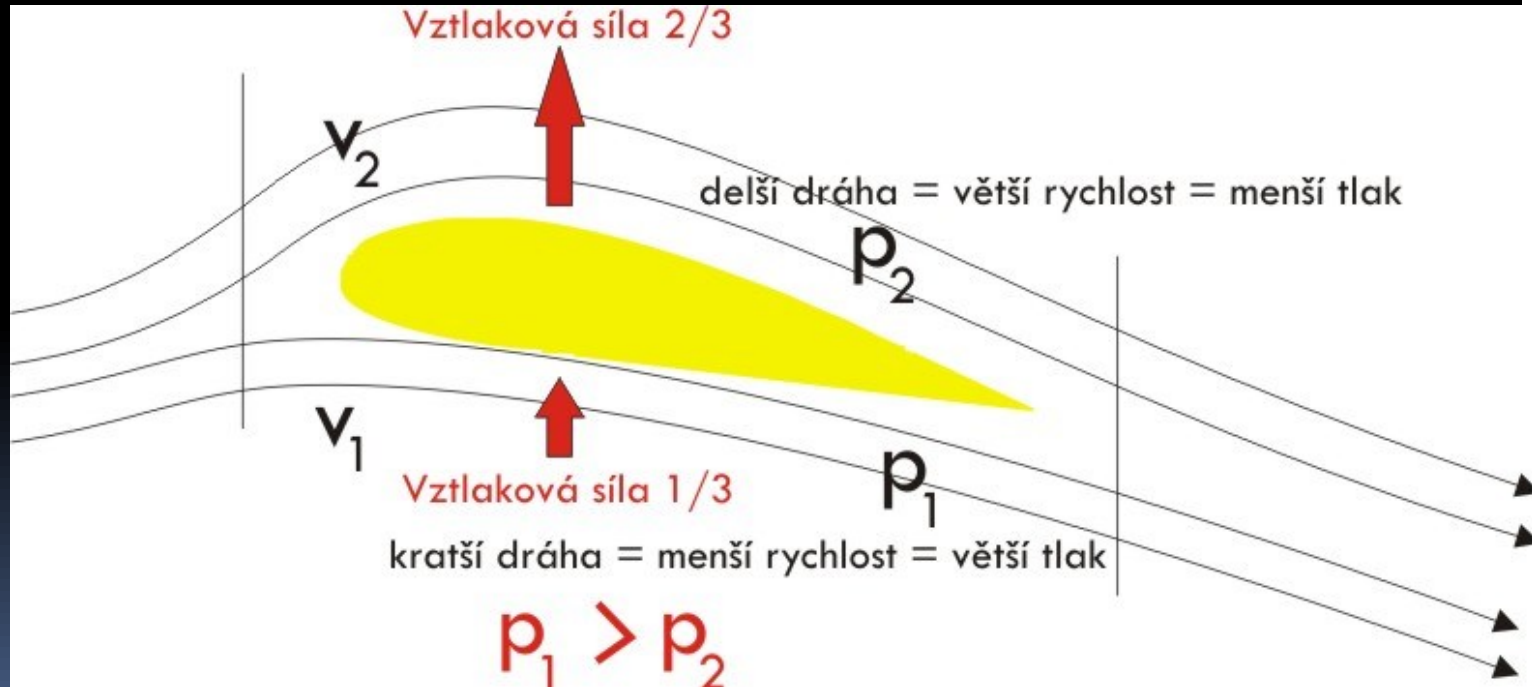
undersurface shaded; wing beat frequency 143 Hz

Rotace křídla mouchy

Rotace zvyšuje
dopředný tah



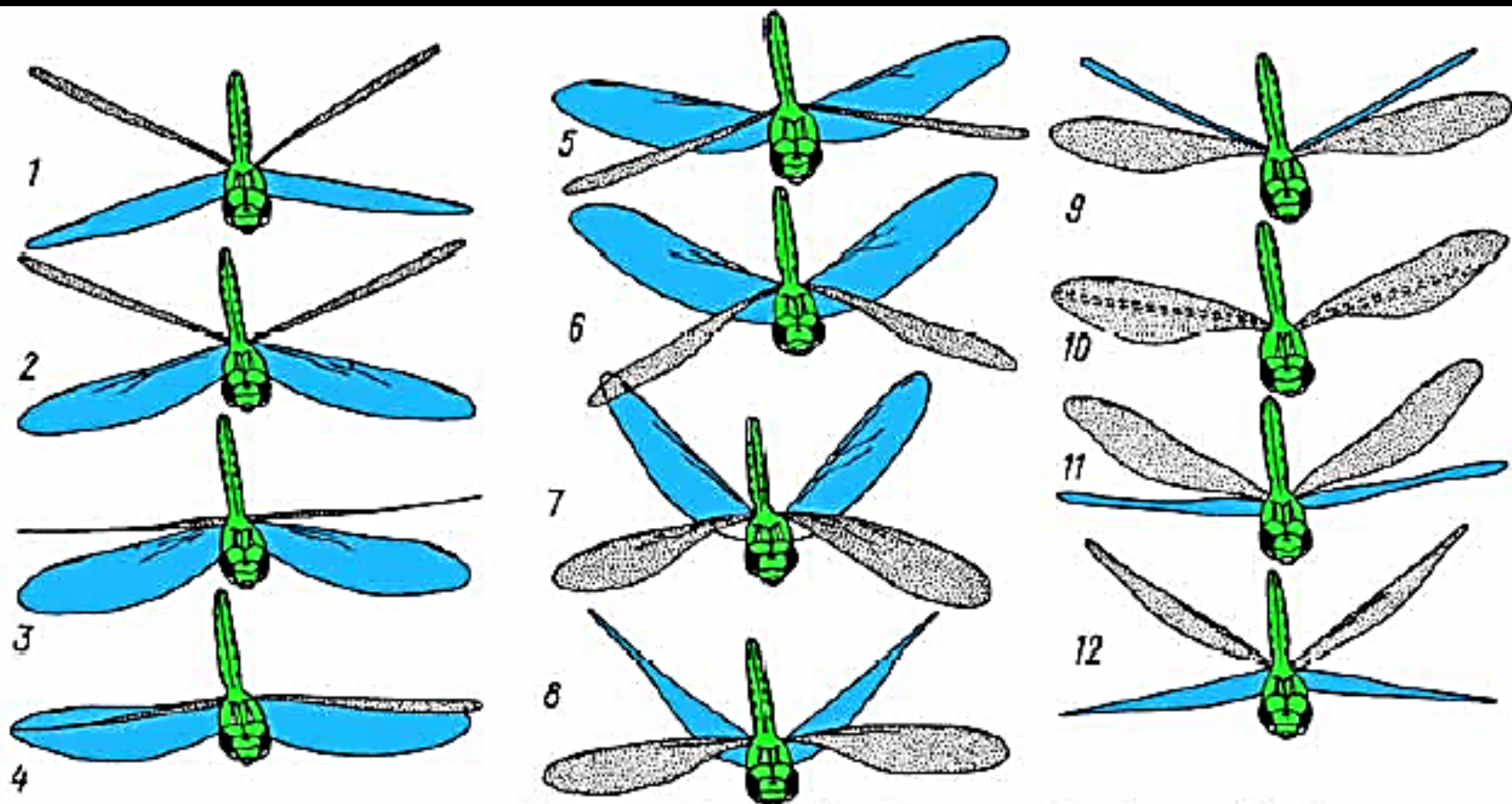
Vztlak křídla a proudnice



Vznášení

Vážky mají přední a zadní křídla v antifázi.

Jiný hmyz rotuje křídly a vytváří vztlak bez tahu



Aeschna junacea hovering flight

Norberg 1975

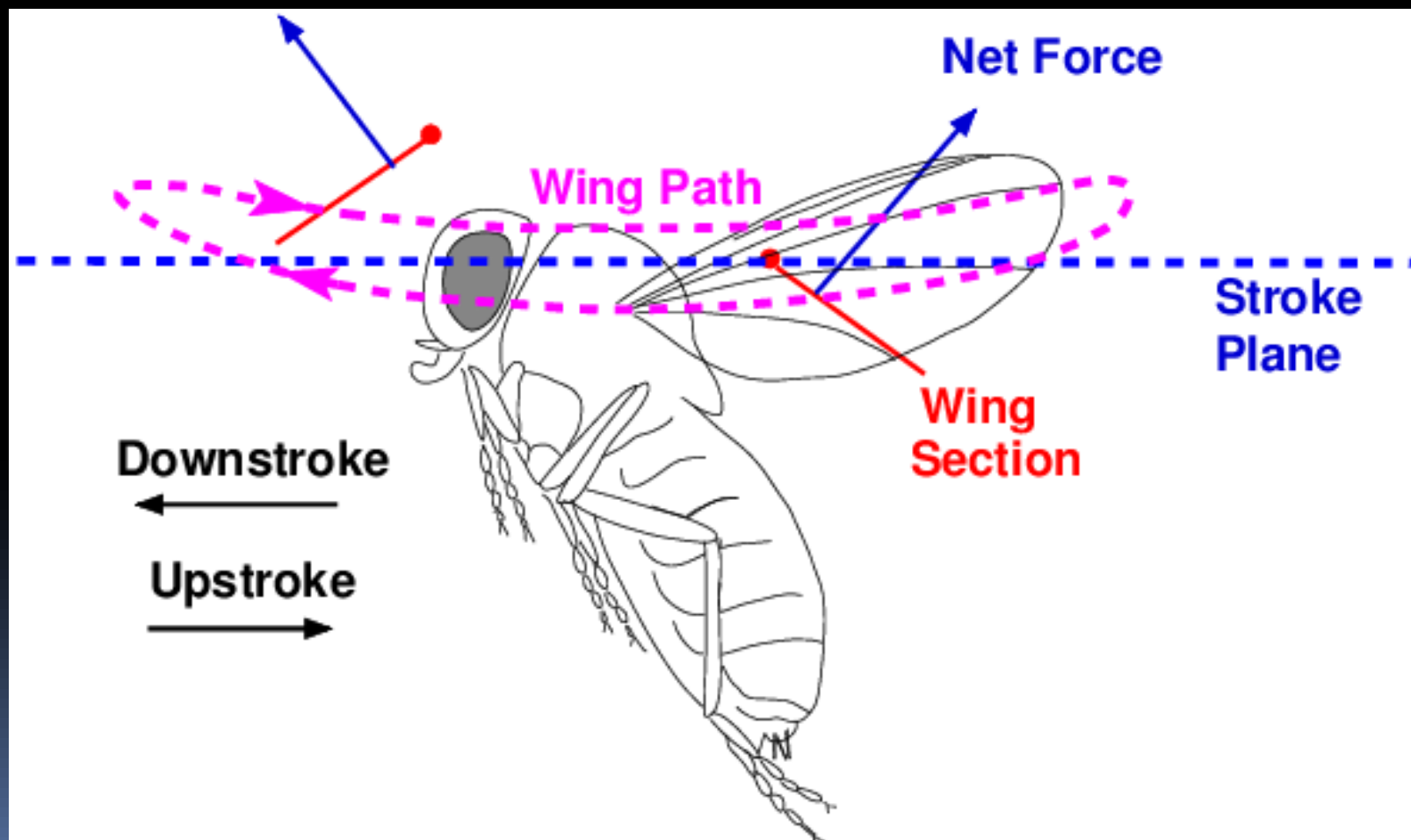
forewings shaded; wing beat frequency 17 Hz

Vznášení



Vznášení

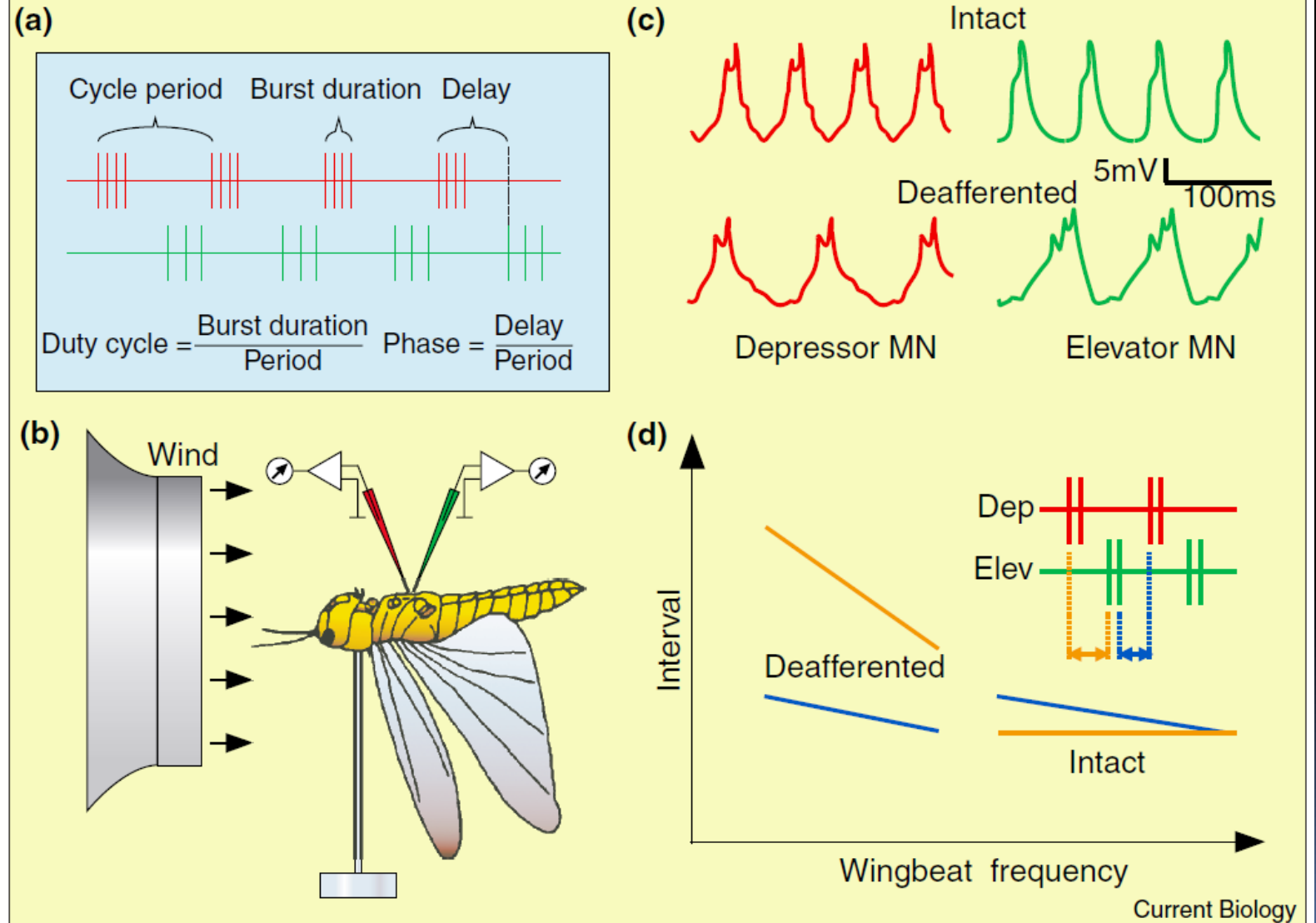
vztlak – vzestupná síla působí při pohybu křídla před i vzad. Horizontální vektor se střídá, takže zvíře stojí ve vzduchu.



Letový generátor

Vzestupné vstupy z proprioreceptorů z periferie mění centrálně generované sekvence.

Elevace střídá depresi, zpomalí se po přetění aferentace (vzestupného vlákna).

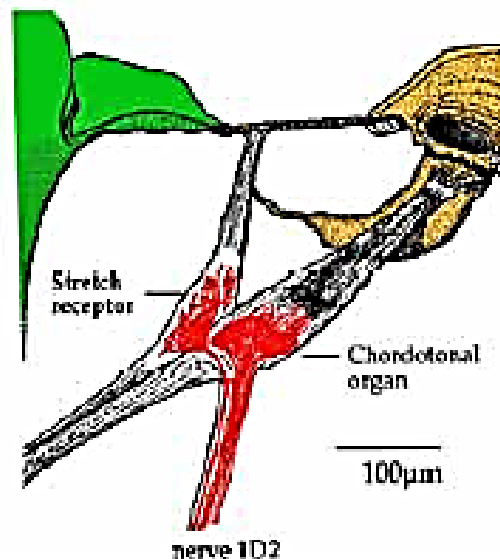
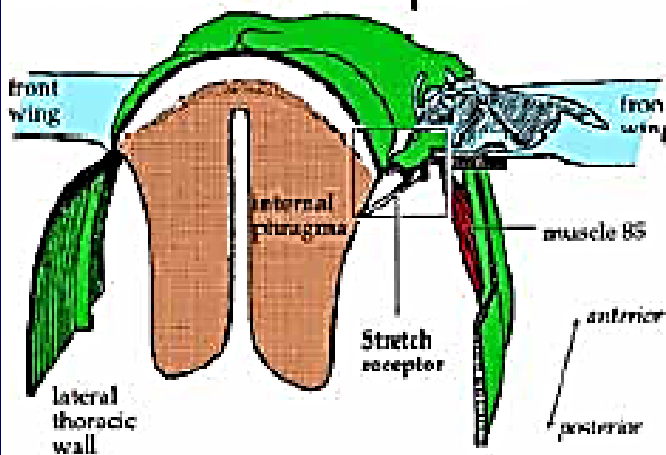


Propriorecepce v křídelním kloubu

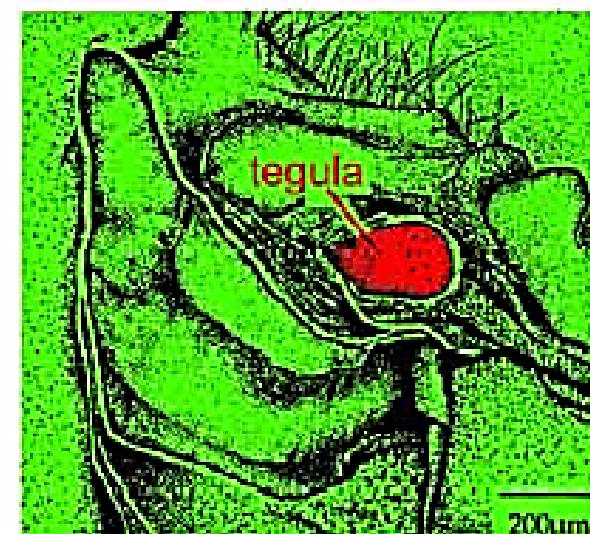
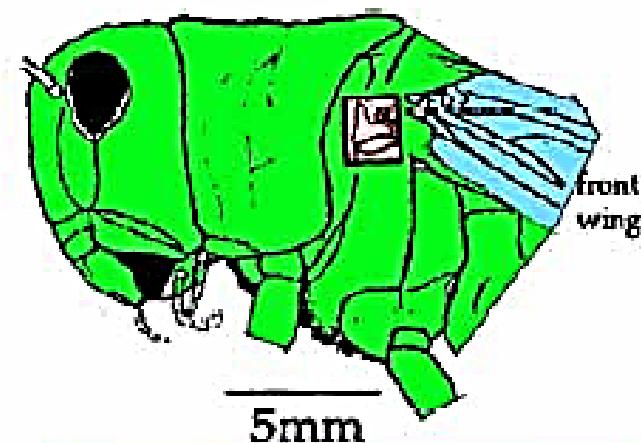
Tegula - malá ploška kutikuly (sklerit) která měří napětí kutikuly při pohybu křídel.

Receptory napětí měří pohyby a pozici křídel a ovlivňují frekvenci.

wing hinge stretch receptor



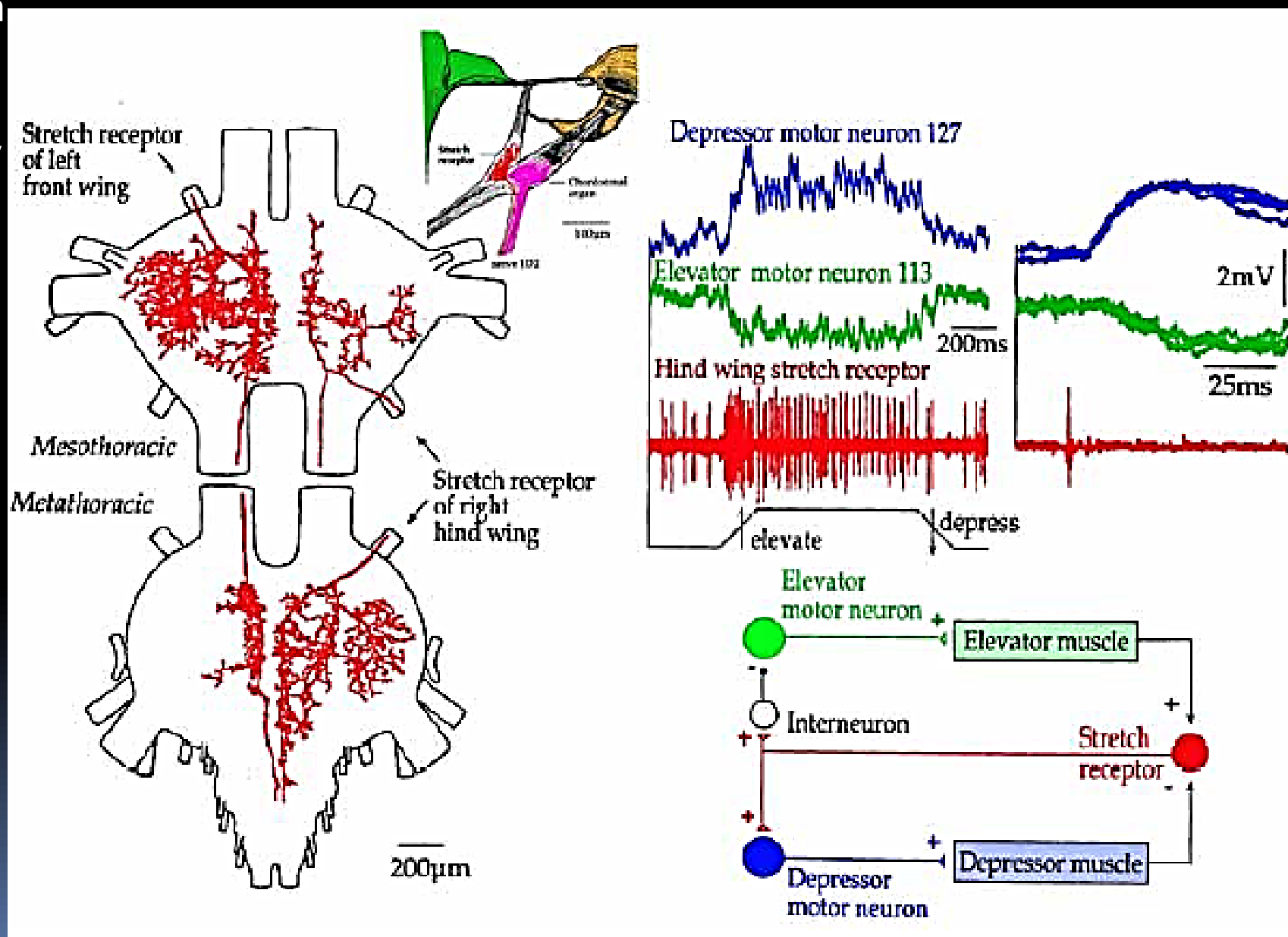
tegula receptors



Propriorecepce v křídelním kloubu

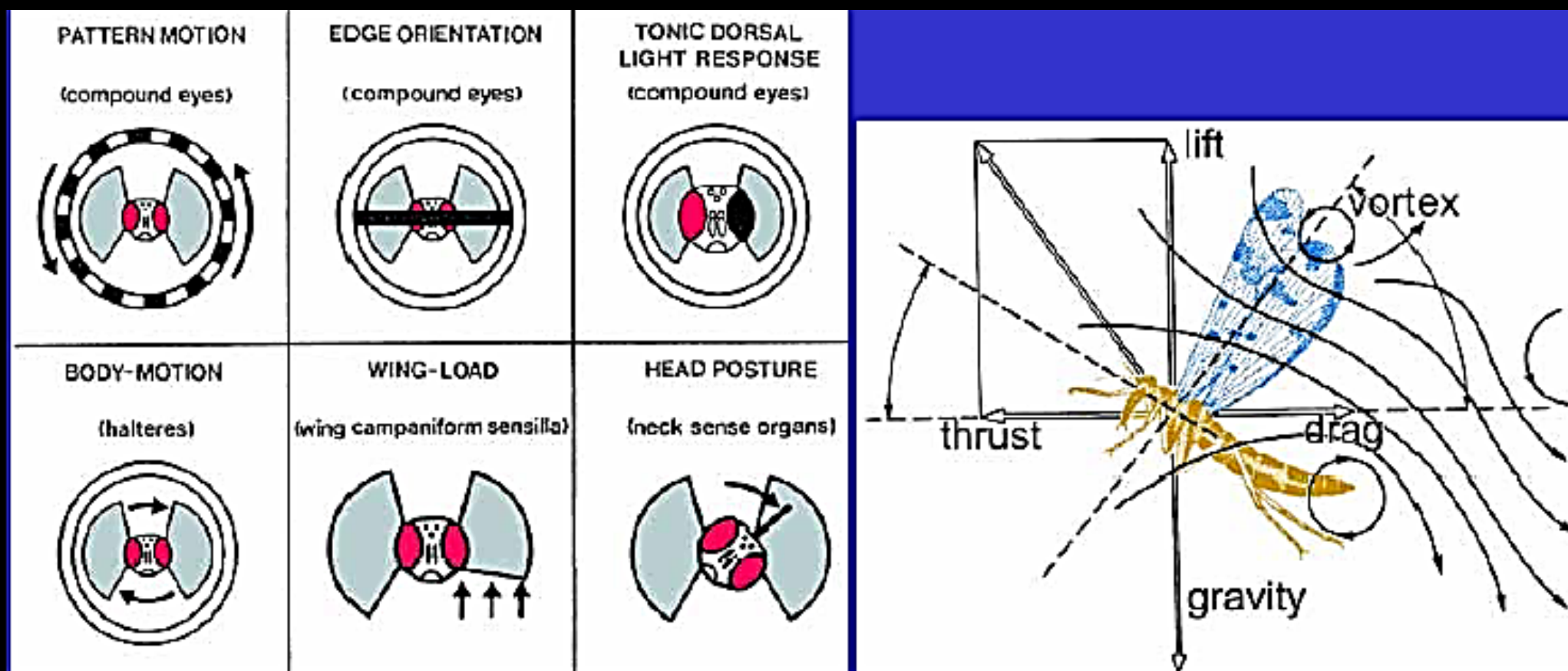
Receptory tahu jsou aktivní v horní pozici křídla. Inhibují neurony elevátorů a aktivují depresory.

Tegula naopak.



Kontrola letu

Zátěž křídel, rychlost větru, směr větru, turbulence a další mechanické parametry jsou integrovány s gravitací a vizuální informací.

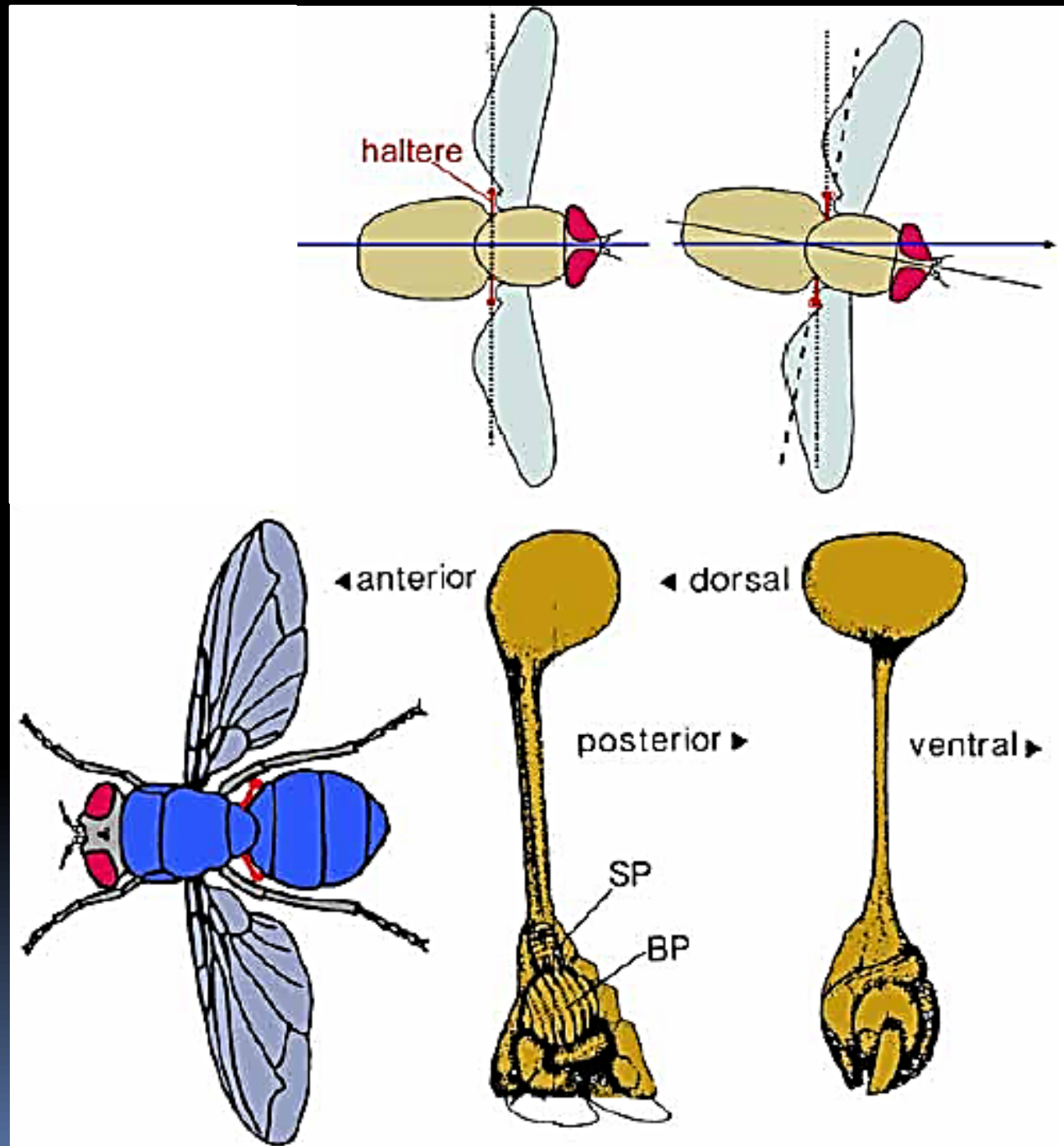


Halteres

Umělý horizont, gyroskop, ale i akcelerometr.

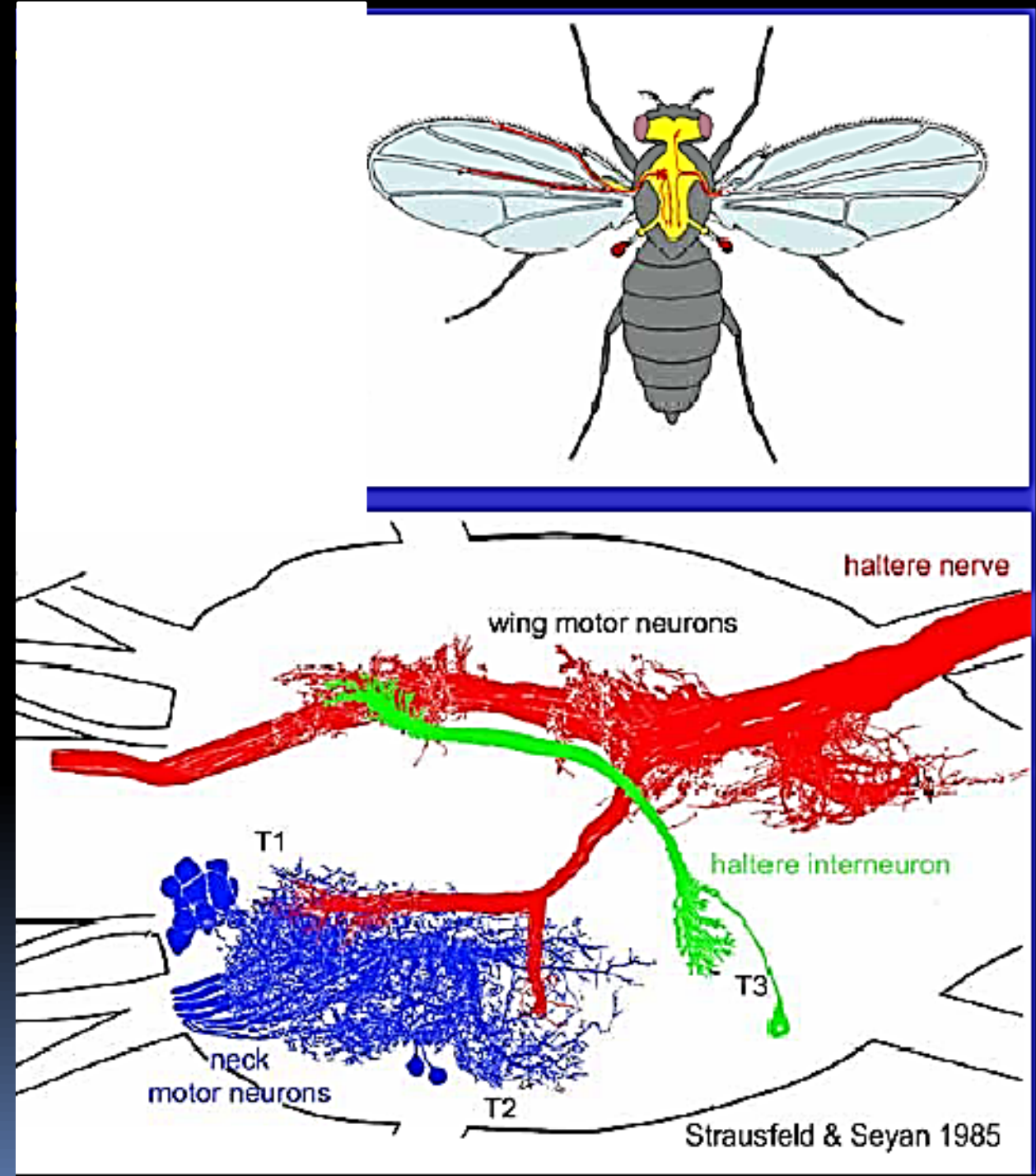
Jsou to modifikovaná zadní křídla.

[Video haltery dvoukřídých](#)



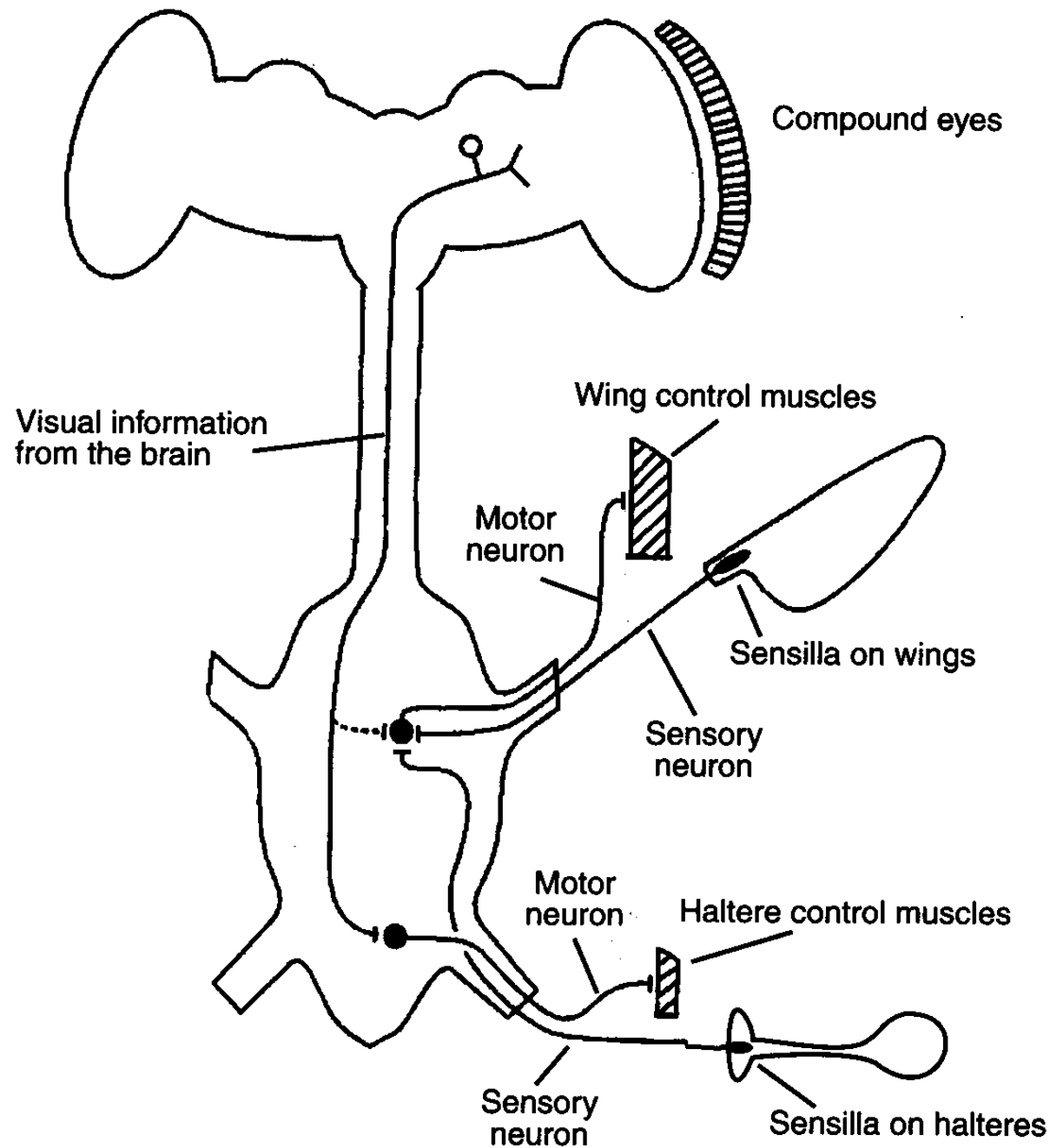
Haltery

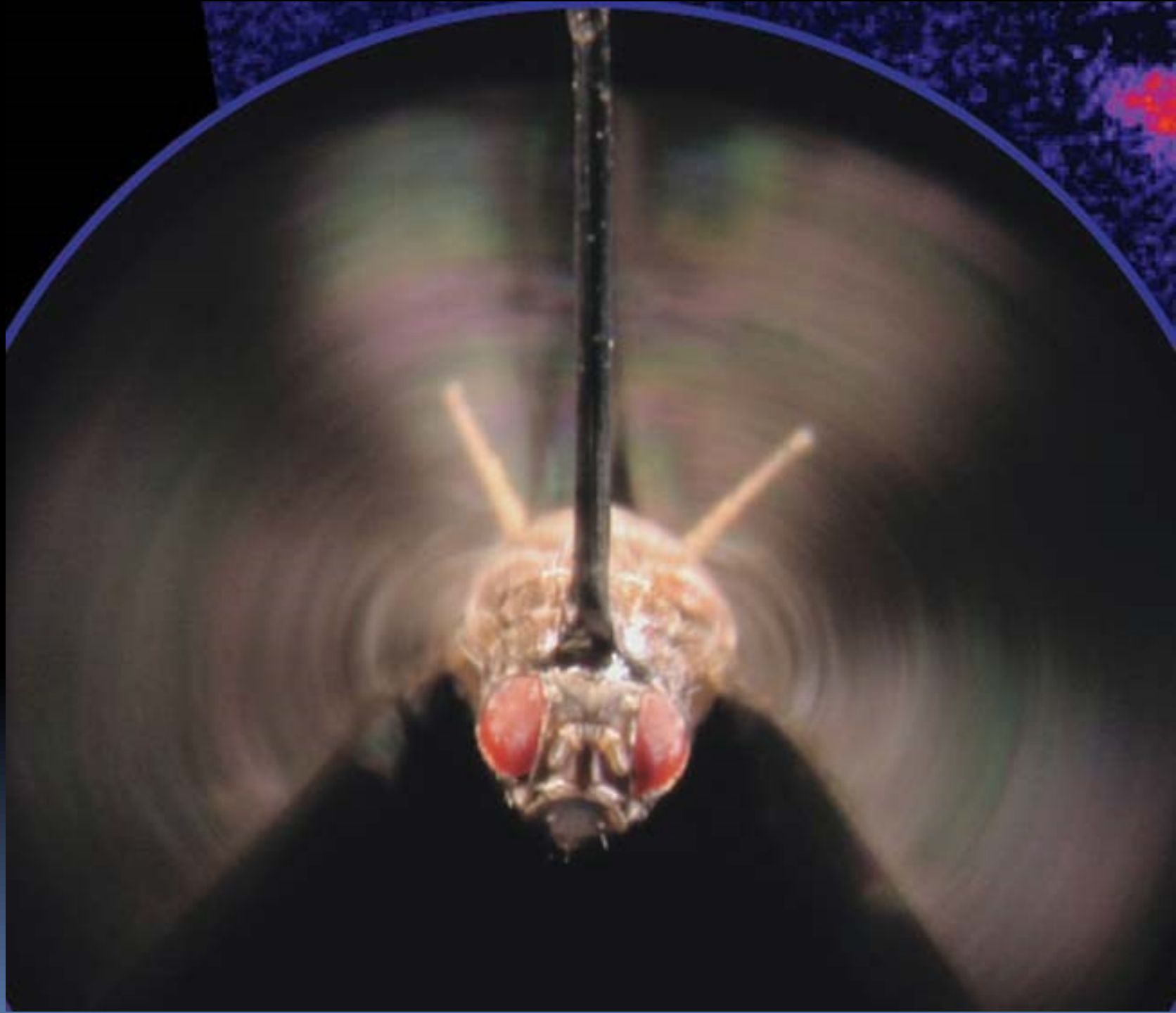
Informace z halter jde přímo na neurony v hrudi (v gangliu), které řídí pohyb křídel.



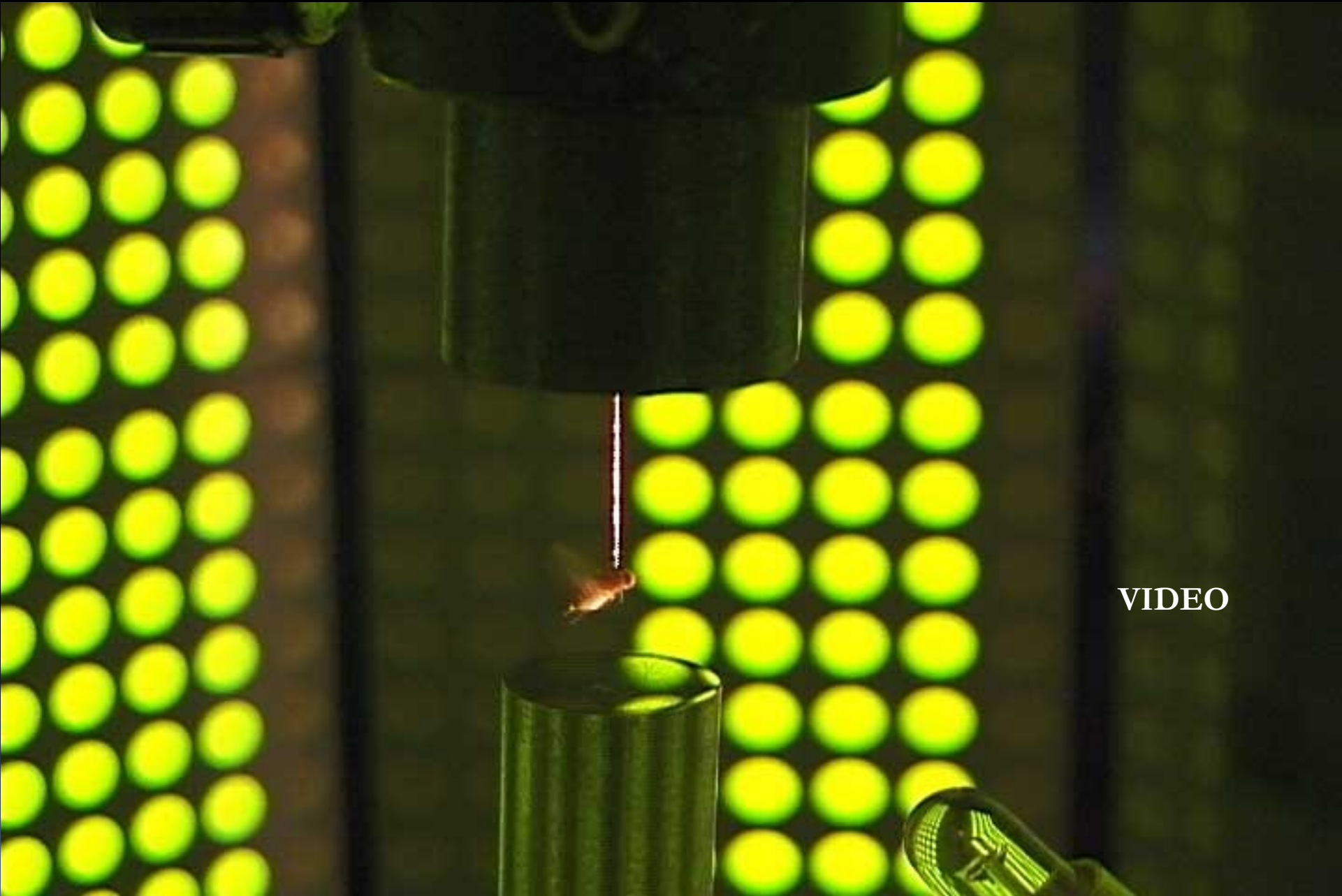
Propojení zraku, pohybu křídel a halter

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









VIDEO