

OSTRAVSKÁ UNIVERZITA  
Přírodovědecká fakulta



## **Fyziologie živočichů**

Petr Kočárek

OSTRAVA 2005

Recenzenti:

RNDr. Jan Kantorek, CSc. - katedra biologie a ekologie PřF OU, Ostrava

RNDr. Aleš Dolný, Ph.D. - katedra biologie a ekologie PřF OU, Ostrava

## OBSAH

PŘEDMLUVA .....	7
VYSVĚTLIVKY K POUŽÍVANÝM SYMBOLŮM .....	8
1. ZÁKLADNÍ FYZIOLOGICKÉ PRINCIPY .....	9
1.1. Fyziologie buňky .....	9
1.1.1. Jádro .....	9
1.1.2. Ribozomy .....	10
1.1.3. Endoplazmatické retikulum a Golgiho aparát .....	10
1.1.4. Lyzozomy a peroxizomy .....	11
1.1.5. Mitochondrie .....	11
1.1.6. Centrioly .....	12
1.1.7. Cytoskelet .....	12
1.1.8. Plazmatická membrána .....	13
1.2. Fyziologické děje na plazmatické membráně .....	14
1.2.1. Mechanismy přenosu látek .....	14
1.2.1.1. Pasivní transport .....	14
1.2.1.2. Aktivní transport .....	15
1.2.2. Membránový potenciál .....	17
1.2.3. Prvky vnější regulace na membráně .....	17
1.3. Mezibuněčné kontakty .....	18
1.4. Mimobuněčná hmota .....	19
1.5. Tělní voda .....	19
1.6. Homeostáza, regulace a zpětná vazba .....	20
2. METABOLIZMUS A VÝŽIVA .....	24
2.1. Metabolizmus .....	24
2.1.1. Intermediární metabolizmus .....	26
2.1.1.1. Metabolizmus sacharidů .....	26
2.1.1.2. Metabolizmus lipidů .....	27
2.1.1.3. Metabolizmus proteinů .....	29
2.1.1.4. Metabolizmus nukleových kyselin .....	30
2.1.1.5. Metabolizmus v absorpčním a postabsorbčním stavu .....	30
2.1.2. Energetický metabolizmus .....	31
2.1.2.1. Spalné teplo .....	32
2.1.3. Regulace metabolizmu .....	32
2.2. Základní složky potravy a jejich význam .....	33
2.2.1. Výživa .....	33
2.2.1.1. Sacharidy .....	34
2.2.1.2. Lipidy .....	34
2.2.1.3. Proteiny .....	35
2.2.1.4. Minerální a stopové prvky .....	35
2.2.1.5. Vitaminy .....	37
3. TERMOREGULACE .....	41
3.1. Termoregulační strategie v průběhu fylogeneze .....	42
3.1.1. Poikiloternní živočichové .....	42
3.1.2. Homoioternní živočichové .....	44
3.1.2.1. Fyzikální termoregulace .....	44
3.1.2.2. Chemická termoregulace .....	45
3.1.3. Heteroternní živočichové .....	46
4. FYZIOLOGIE POHYBU .....	49

4.1. Mechanismy pohybu živočichů .....	49
4.1.1 Pohyb pomocí brv nebo bičíků .....	50
4.1.2. Améboidní pohyb .....	50
4.1.3. Svalový pohyb .....	50
4.2. Příčně pruhované svaly .....	51
4.2.1. Kontraktilní aparát svalu .....	51
4.2.2. Mechanismus svalové kontrakce .....	52
4.2.3. Typy příčně pruhovaných svalů .....	53
4.2.4. Motorická jednotka a nervosvalové spojení .....	54
4.2.5. Energetika svalové činnosti .....	55
4.3. Hladké svaly .....	55
4.4. Srdeční sval .....	56
4.5. Projevy činnosti svalstva .....	57
4.5.1. Mechanické projevy .....	57
4.5.2. Elektrické projevy .....	58
4.5.3. Tepelné projevy .....	59
4.6. Svalová síla a práce .....	59
4.7. Opěrné systémy .....	60
5. TĚLNÍ TEKUTINY .....	63
5.1. Intracelulární a extracelulární tekutina .....	64
5.2. Typy tělních tekutin .....	64
5.3. Krev .....	65
5.3.1. Krevní plazma .....	66
5.3.2. Krevní elementy .....	67
5.3.2.1. Červené krvinky .....	68
5.3.2.2. Bílé krvinky .....	69
5.3.2.3. Trombocyty .....	70
5.3.3. Srážení krve .....	70
5.3.4. Obranný imunitní systém .....	71
5.3.4.1. Nespecifická imunita .....	71
5.3.4.2. Specifická imunita .....	72
5.3.4. Krevní skupiny .....	73
5.3.4.1. Systém AB0 .....	73
5.3.4.2. Systém Rh .....	75
6. OBĚHOVÉ SOUSTAVY .....	78
6.1. Fylogeneze oběhových soustav .....	78
6.1.1. Otevřené cévní soustavy .....	79
6.1.2. Uzavřené cévní soustavy .....	80
6.2. Oběhový systém savců .....	81
6.2.1. Srdce .....	81
6.2.1.1. Činnost srdce .....	83
6.2.1.2. Krevní tlak a frekvence srdečního tepu .....	84
6.2.1.3. Regulace srdečního výkonu .....	85
6.2.2. Kardiovaskulární systém .....	85
6.2.2.1. Oběh krve v cévách .....	86
6.2.2.2. Regulace průtoku krve .....	88
6.2.3. Lymfatický systém .....	88
6.2.3.1. Slezina .....	89
7. DÝCHÁNÍ .....	92
7.1. Dýchání v různých prostředích .....	92

7.2. Vývoj dýchacích orgánů v průběhu fylogeneze .....	93
7.2.1. Vodní prostředí .....	93
7.2.2. Suchozemské prostředí .....	94
7.2.2.1. Dýchací orgány bezobratlých .....	95
7.2.2.2. Dýchací orgány obratlovců .....	96
7.3. Plicní ventilace .....	96
7.4. Přenos plynů mezi alveolami, krví a tkáněmi .....	98
7.4.1. Přenos plynů v plicích .....	98
7.4.2. Přenos kyslíku krví .....	98
7.4.2.1. Ostatní krevní barviva .....	100
7.4.3. Přenos oxidu uhličitého krví .....	100
7.5. Regulace dýchání .....	101
8. TRÁVENÍ A VSTŘEBÁVÁNÍ .....	104
8.1. Fylogeneze trávicí soustavy bezobratlých .....	104
8.2. Fylogeneze trávicí soustavy obratlovců .....	105
8.3. Trávení u obratlovců .....	106
8.3.1. Obecná anatomie trávicí soustavy .....	106
8.3.2. Trávení v ústech .....	107
8.3.3. Trávení v žaludku .....	108
8.3.4. Slinivka břišní .....	110
8.3.5. Játra .....	111
8.3.6. Trávení v tenkém střevě .....	112
8.3.7. Tlusté střevo .....	114
8.4. Trávení u bezobratlých .....	114
9. VYLUČOVÁNÍ A OSMOREGULACE .....	118
9.1. Vývoj exkrečních orgánů v průběhu fylogeneze .....	119
9.2. Ledviny a jejich funkce .....	120
9.2.1. Funkce ledvin a děje v savčím nefronu .....	121
9.2.2. Funkce ledvin při zajišťování homeostázy .....	123
9.2.2.1. Osmoregulace a regulace objemu tělních tekutin .....	123
9.2.2.2. Udržování acidobazické rovnováhy .....	125
9.3. Moč .....	125
9.3.1. Vylučování dusíkatých látek .....	126
9.4. Kůže a její funkce v osmoregulaci .....	127
10. HUMORÁLNÍ REGULACE .....	129
10.1. Hormony .....	129
10.1.2. Způsoby přenosu hormonů .....	130
10.1.2. Chemická charakteristika hormonů .....	130
10.1.3. Přenos hormonů .....	131
10.2. Humorální regulace bezobratlých živočichů .....	131
10.3. Humorální regulace obratlovců .....	132
10.3.1. Hypotalamo-hypofyzární systém .....	133
10.3.2. Šišinka (pineální žláza) .....	134
10.3.3. Štítná žláza .....	135
10.3.4. Příštítná tělíska .....	136
10.3.5. Nadledviny .....	136
10.3.6. Slinivka břišní .....	137
10.3.7. Hormony pohlavních žláz .....	138
10.3.7.1. Reprodukční systém samců .....	138
10.3.7.2. Reprodukční systém samic .....	139

10.3.8. Tkáňové hormony .....	142
11. NERVOVÉ REGULACE .....	146
11.1. Stavba a funkce neuronu .....	147
11.1.1. Vznik akčního potenciálu a vedení vzruchu .....	148
11.1.2. Synapse .....	150
11.1.3. Reflex .....	151
11.2. Vývoj nervových soustav .....	152
11.3. Centrální nervový systém .....	154
11.3.1. Mícha .....	154
11.3.2. Mozkový kmen .....	155
11.3.3. Mozeček .....	156
11.3.4. Mezimozek .....	157
11.3.5. Koncový mozek .....	157
11.3.6. Limbický systém .....	158
11.3.7. Mozková kůra .....	159
11.3.8. Vegetativní nervový systém .....	160
12. FYZIOLOGIE SMYSLŮ .....	164
12.1. Chemorecepce .....	166
12.1.1. Chut' .....	166
12.1.2. Čich .....	167
12.2. Mechanorecepce .....	167
12.2.1. Somatosenzorické vnímání .....	168
12.2.2. Statokinetické vnímání .....	169
12.2.3. Proudový smysl .....	170
12.2.4. Sluch a vnímání vibrací .....	170
12.3. Radiorecepce .....	173
12.3.1. Termorecepce .....	173
12.3.2. Fotorecepce .....	174
12.3.2.1. Stavba a funkce složeného oka .....	174
12.3.2.2. Stavba a funkce komorového oka .....	176
12.3.2.3. Stavba sítnice a fotochemie vidění .....	178
13. POUŽITÁ A DOPORUČENÁ LITERATURA .....	183

## PŘEDMLUVA

Termín fyziologie byl poprvé použit před více než 400 lety (Fernel 1555) pro označení nauky o projevech živé přírody. Název pochází z řeckých výrazů physis (příroda) a logos (slovo, nauka). V současné době je fyziologie chápána jako věda o základních funkcích živého organismu. Z této definice je zřejmé, že fyziologie je jednou ze stěžních disciplín biologie.

Studium fyziologie je specifické v mnoha ohledech. Výklad fyziologických funkcí se opírá o základní znalosti chemie, fyziky, molekulární biologie a anatomie. Orientace v těchto oborech je proto předpokladem pro úspěšné zvládnutí probírané látky. Dále je pro fyziologii typická její komplexnost a vnitřní provázanost. Při studiu bývá mnohdy obtížné pochopit jednu látku bez dobré znalosti látky jiné. Např. při studiu funkce ledvin potřebujete vědět, co je antidiuretický hormon. Naopak, když se budete učit nejprve hormony, bude obtížnější pochopit funkci téhož hormonu bez podrobné znalosti funkční anatomie ledvin, protože se dočtete, že ovlivňuje propustnost stěny sběrného kanálku. Z uvedeného zároveň vyplývá, že když se jako u maturity naučíte polovinu otázek a budete u zkoušky spoléhat na 50% pravděpodobnost úspěšnosti, zřejmě budete mít i v případě „štěstí“ na otázku potíže.

Až se budete postupně probírat tímto učebním textem a vyvstane výše uvedená situace, tzn. pro pochopení právě probíraného učiva bude potřebná znalost učiva následujícího, budete na to vždy upozorněni formou odkazu na příslušné místo skript (→ str. ...), kde Vám bude dosud neznámá skutečnost vysvětlena. Buďte proto připraveni, že občas bude nezbytné zalistovat dopředu a naučit se část látky budoucí pro dobré pochopení látky právě studované. Ze stejného důvodu Vám více než v jiných učebnicích nebo učebních textech doporučuji postupovat od první kapitoly po poslední a ne na přeskáčku.

V rámci každé kapitoly se nejprve seznámíte s vývojem a změnami příslušné orgánové soustavy v průběhu fylogeneze. Poté následují podkapitoly věnované jednotlivým jejím funkčním součástem a dílčím fyziologickým dějům. Rozsah skript je limitován počtem hodin předmětu Fyziologie živočichů přednášených biologickým oborům na PřF Ostravské univerzity v rámci prezenčního studia. Nebyly proto zařazeny některé neméně významné fyziologické procesy, jako např. biorytmy, stresové reakce či mechanismy adaptací, které jsou zájemcům přednášeny v rámci volitelného předmětu Ekofyziologie živočichů.

Již na první pohled je zřejmé, že tento učební text nemá klasickou podobu, ale je účelně strukturovaný. Členění vychází z faktu, že text je primárně určen frekventantům distančních kurzů a až v druhé řadě jako pomocná studijní opora pro studenty studia prezenčního. Celkové uspořádání je záměrně v souladu s koncepcí dnes již široké řady skript určených studentům distančních forem studia biologie a ekologie.

Díky shrnutím, klíčovým slovům a kontrolním úlohám by jste měli vždy sami poznat, zda jste danou problematiku pochopili, nebo by bylo dobře se k některým pojmům ještě vrátit. Nezapomeňte, že ve fyziologii platí více než jinde: naučit se znamená především pochopit!

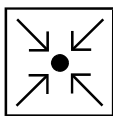
Přeji Vám mnoho zdaru při studiu (nejen) tohoto skriptu.

Petr Kočárek

## VYSVĚTLIVKY K POUŽÍVANÝM SYMBOLŮM



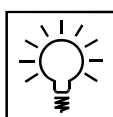
**Průvodce studiem** - bývá zde naznačen okruh problému související s tématem. Obsahuje rady, jak danou kapitolu studovat, vlastní zkušenosti, komentáře k pojetí lekce; občas by měl působit motivačně. V Průvodci se dále objevují odkazy na daný děj či pojem nacházející se také v jiných kapitolách. Průvodce je oddělen od hlavního textu rámečkem s plnou čarou.



**Příklad** - cílem je konkretizovat uvedené definice a pojmy na praktických příkladech. Příklady mají menší velikost písma.



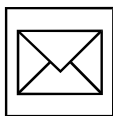
**Část pro zájemce** - přináší látku rozšiřující úroveň základního kurzu nebo osvětlující probírané skutečnosti. Pasáže jsou dobrovolné, jsou psány menší velikostí písma.



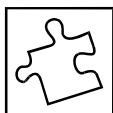
**Otázky k zamyšlení** - podněcují k přemýšlení nad probranou látkou a aplikacemi získaných vědomostí.



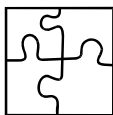
**Kontrolní otázky** - jde o opakovací otázky, navazující na předchozí informace; ověřují, zda byl text prostudován dostatečně důkladně



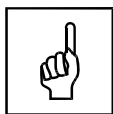
**Korespondenční úkoly** - tento typ úkolů bude dle podrobnějších instrukcí zasílán elektronickou poštou tutorovi oboru, resp. distančního studia.



**Test** - ke kterým řešení, odpovědi a výsledky jsou uvedeny v rámci studijní opory.



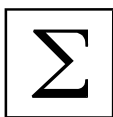
**Řešení testu** - vážou se na testy a jsou uvedeny na konci kapitoly.



**Pojmy k zapamatování** - nejdůležitější pojmy dané kapitoly. Od hlavního textu jsou odděleny rámečkem s přerušovanou čarou.



**Slovník** - vysvětluje některé důležité pojmy. Od hlavního textu je oddělen rámečkem s přerušovanou čarou.



**Shrnutí** - podává stručný obsah kapitoly s vypíchnutím nejvýznamnějších poznatků. Nepostačuje k tomu, aby dané téma mohlo být považováno za zvládnuté. Shrnutí je odděleno od hlavního textu rámečkem s plnou čarou.



**Literatura** - použitá ve studijním materiálu, pro doplnění a rozšíření poznatků.



# 1. ZÁKLADNÍ FYZIOLOGICKÉ PRINCIPY

## Cíle

Po zvládnutí kapitoly budete umět:

- popsat stavbu živočišné buňky
- vysvětlit děje probíhající na plazmatické membráně
- popsat distribuci a význam vody v živočišném těle
- definovat pojmy homeostáza, regulace a zpětná vazba

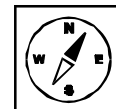
## Klíčová slova

fyzilogie buňky, buněčné organely, jádro, ribozomy, endoplazmatické retikulum, Golgiho aparát, lyzozomy, mitochondrie, centrioly, cytoskelet, buněčná membrána, transport látek, pasivní transport, aktivní transport, iontové kanály, membránový potenciál, mezibuněčné kontakty, mimobuněčná hmota, tělní voda, homeostáza, regulace, zpětná vazba



## Průvodce

*Základním stavebním kamenem veškerých organismů na Zemi jsou buňky. Přestože stavbou buňky a funkcemi jejich organel se zabývá buněčná a molekulární biologie, jejich základní znalost je nezbytná pro pochopení řady fyziologických procesů probíhajících na úrovních tkání, orgánů i celého organismu. Proto neuškodí, když si hned na úvod této kapitoly stručně zopakujete stavbu buňky, kterou by jste již měli z předchozího studia dobře znát. Velká část této kapitoly je zaměřena na děje probíhající na buněčné membráně. Této látce věnujte zvýšenou pozornost, protože se s těmito ději setkáte ještě na řadě míst tohoto skriptu a od jejich znalosti se bude odvíjet další učivo. V závěrečné části kapitoly se stručně dotknete problematiky tělních tekutin, kterým je dále věnována celá samostatná kapitola, a objasníte si pojmy homeostáza, regulace a zpětná vazba. Kapitola je to poměrně dlouhá, avšak více než z poloviny by měla sloužit pouze ke zopakování již známých skutečností.*



## 1.1. Fyziologie buňky

Veškeré živé organismy jsou složeny z buněk. Jako základní strukturální i funkční jednotka dovede buňka přijímat živiny z okolí, odvádět zplodiny svého metabolismu, a tím udržovat svou strukturu i funkce. Buňku definujeme jako **nejmenší jednotku živého organismu schopnou samostatné existence**.

Během vývoje se v buňkách vytvořily funkční struktury, tzv. **buněčné organely**, jejichž stavbu a funkce si ve stručném přehledu zopakujeme.

### 1.1.1. Jádro

Buněčné jádro je přítomno ve všech buňkách schopných reprodukce (chybí např. v savčích erythrocytech). Tvar a velikost jádra závisí na tvaru a funkci buňky. Oproti buněčné cytoplazmě je ohraničeno jaderným obalem.

Základními funkcemi jádra jsou: 1. **replikace a přenos genetické informace** do nové buňky, 2. **syntéza informační RNA** (mRNA, tRNA, rRNA) a její transport do cytoplazmy, 3. **regulace diference, maturace a funkcí buňky**.

Z funkčního a morfologického hlediska lze jádro rozdělit na 3 základní komponenty: 1. **jaderný obal**, 2. **chromatin** a 3. **jadérko**.

**Jaderný obal** je tvořen dvěma listy jaderné membrány. Mezi nimi je perinukleární prostor, neboli **perinukleární cisterna**. Zevní jaderná membrána místy přechází do membrány endoplazmatického retikula buňky a jsou na ní lokalizovány ribozomy. Toto uspořádání umožňuje transport genetické informace do cytoplazmy. Vnitřní jaderná membrána komunikuje s perinukleární cisternou několika tisíci póry.

**Chromatin** je substance viditelná ve světelném mikroskopu jako nepravidelné nahromadění bazofilního materiálu během interfáze. Základní složkou chromatinu je **komplex DNA-protein**. Během mitózy je chromatin uspořádán do specifických jaderných struktur - **chromozomů**, jež jsou nositeli genetické informace. Tak je buňka připravena k dělení. Chromozomy mají dvě základní funkce: **řídí metabolické a diferenciační pochody** v buňce a připravují se na další dělení **replikací své hmoty**. Dochází k rovnoměrnému rozdělení hmoty chromozomů, a tím genetické informace do dceřiných buněk.

**Jadérko** je patrné v jádře jako kulatá, membránou neohraničená organela, viditelná během interfáze buněčného cyklu. Jadérko tvoří část chromatinu, jenž syntetizuje - rRNA (ribosomální ribonukleové kyseliny), na které se navazují ribosomální proteiny. rRNA se kondenzují do granulárních „podjednotek“ ribozomů (nezralých). Tyto částice jsou transportovány do cytoplazmy, kde se jako „zralé“ ribozomy účastní syntézy proteinů.

### 1.1.2. Ribozomy

**Ribozomy** jsou granulární organely o průměru 15-25 nm, složené ze dvou podjednotek. V buňce se vyskytují buď volně v cytoplazmě, nebo vázané na membránu endoplazmatického retikula či zevní jadernou membránu. Ribozomy představují složitý komplex více než sta molekul, který se posunuje po řetězci mRNA a přitom podle informace zapsané v této molekule syntetizuje peptidový řetězec.

### 1.1.3. Endoplazmatické retikulum a Golgiho aparát

**Endoplazmatické retikulum** je tvořeno nepravidelným systémem cisteren, lamel a váček. Celková plocha povrchu této organely může být 30-40x větší než plocha povrchu buňky. Vnitřní prostor je vyplněn endoplazmatickou matrix a komunikuje s perinukleární cisternou. Rozlišujeme **granulární** a **agranulární** retikulum podle přítomnosti či absence na povrch vázaných ribozomů.

**Granulární (drsné) endoplazmatické retikulum** má na cytoplazmatickém (vnitřním) povrchu membrány vázané četné ribozomy, ve kterých probíhá proteosyntéza. Peptidové řetězce při průchodu membránou retikula jsou glykolysovány na glykoproteiny a ty jsou distribuovány transportními vezikulami (váčky) do Golgiho aparátu.

**Agranulární (hladké) endoplazmatické retikulum** nese na svém povrchu vázané ribozomy. Syntetizuje lipidy (převážně fosfolipidy a cholesterol), které jsou rychle využívány ke stavbě membrány, což je příčinou neustálého zvětšování povrchu této organely. Zároveň se však z endoplazmatického retikula odštěpují váčky, malé **transportní vezikuly**, jež migrují do Golgiho aparátu. Schopností retikula je také koncentrovat  $Ca^{2+}$  ionty a udržovat jejich homeostázu. To se uplatňuje především u

svalových a nervových buněk. U vláken kosterního svalu či myokardu mluvíme o **sarkoplazmatickém retikulu** (→ str. 52). U endokrinních buněk jsou v endoplazmatickém retikulu syntetizovány hormony.

**Golgiho aparát** je ve velmi úzkém funkčním vztahu k endoplazmatickému retikulu. V typické formě je tvořen shlukem srpkovitých cisteren propojených lamelami. Funkcí Golgiho aparátu je úprava produktů syntetizovaných na ribozómech endoplazmatického retikula. Z endoplazmatického retikula se odštěpují transportní váčky, které splývají s povrchem Golgiho aparátu. Upravené látky jsou v sekrečních váčkách odškrncených z okrajů cisteren dopraveny mimo buňku, nebo vkládány do cytoplazmatických organel - lyzozomů či peroxizomů a využity v buňce na jiném místě.

#### 1.1.4. Lyzozomy a peroxizomy

**Lyzozomy** jsou sférické organely s membránou, které se v buňce uplatňují jako tzv. trávicí aparát. Jejich obsah tvoří především kyselé hydrolytické enzymy, vnitřní pH lyzozomu je 5 až 6. Hydrolytické enzymy - hydrolázy - odbourávají bílkoviny, nukleové kyseliny, polysacharidy i lipidy. Přijme-li buňka cizí látku, fagocytyje-li ji, pak primární lyzozomy transponují hydrolytické enzymy do fagolytických vakuol a vytvářejí sekundární lyzozomy, které jsou schopné fagocytovanou látku rozložit. Lyzozomy obsahují také baktericidní látky, jež zlikvidují bakterii dříve, než poškodí buňku. Dále obsahují enzymy, které rozpouštějí kapénky lipidů a granula glykogenu.

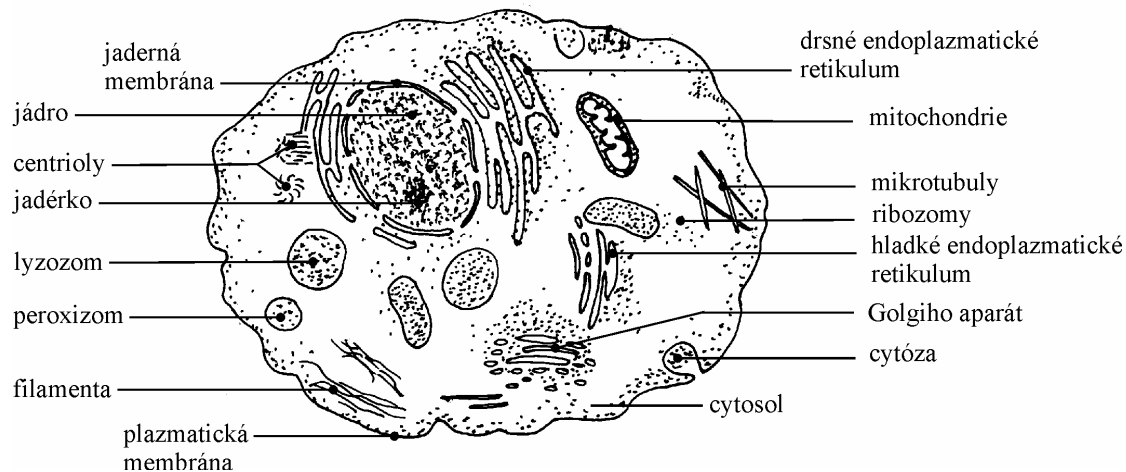
**Peroxisomy** jsou to malé sférické organely obklopené membránou. Účastní se oxidativních reakcí s použitím molekulárního kyslíku. Obsahují oxidativní enzymy peroxidázu, dehydrogenázu D-aminokyselin, katalázu a urikázu. Enzymy zároveň tvoří i rozkládají peroxidy, redukují  $H_2O_2$ , ale oxidují i jiné, buňce nebezpečné látky. Příkladem může být alkohol, jenž je většinou detoxikován v peroxizomech jaterních buněk.

#### 1.1.5. Mitochondrie

**Mitochondrie** jsou oválné až vláknité útvary přítomné ve všech typech buněk (s výjimkou zralých erytrocytů savců). Tvar není stálý, může se měnit a liší se obecně s typem buňky; velikost se pohybuje mezi 0,1-10  $\mu m$ . V jedné buňce se jejich počet pohybuje od několika set po několik set tisíc. Mitochondrie obsahují bohatý enzymatický aparát a jejich funkce spočívá v **oxidaci a fosforylaci základních živin**, čímž se získává energie akumulovaná do energeticky bohatých fosfátových vazeb.

Každá mitochondrie sestává ze dvou do sebe usazených membránových váček. Mezi zevní a vnitřní membránou je zevní prostor (8-10 nm). Vnitřní membrána vytváří **krity**, z jejího povrchu vyčnívají pravidelné kulovité částice, viditelné v elektronovém mikroskopu. Základnu částice tvoří enzymy pro aerobní fosforylaci (→ str. 27), kulovitá hlavička obsahuje ATP spolu s enzymy pro jeho syntézu a metabolismus. Vnitřní prostor mitochondrie je vyplněn gelovitou mitochondriální matrix. Matrix obsahuje mitochondriální DNA a granula, ribozomy, různé enzymy, krystaloidy, kapénky lipidů a glykogenová granula. Do vnitřní mitochondriální membrány jsou zabudovány složky respiračního řetězce společně s enzymy pro produkci ATP, který je syntetizován během aerobní fosforylace. Enzymy Krebsova cyklu (→ str. 27) jsou lokalizovány v mitochondriální matrix.

Mitochondrie obsahují také mitochondriální DNA, jež představuje druhý, poněkud odlišný genetický kód, vzhledem ke genetické informaci uložené v jádru buňky. Pro autonomní dělení mitochondrie není její DNA informace dostatečná. Proto hovoříme o **semiautonomní organele**.



Obr. 1.1. Idealizovaná živočišná buňka s buněčnými organelami viditelnými v elektronovém mikroskopu

### 1.1.6. Centrioly

**Centrioly** jsou membránou neohrazená cylindrická tělíska, jež leží volně v cytoplazmě zpravidla v blízkosti jádra. Jsou uspořádána do dvojic. Každé tělísko je tvořeno 9 tripletů mikrotubulů v podobě válce, podélné osy tělísek svírají pravý úhel. Každá centriola obsahuje malé množství DNA, takže jsou schopny autoreplikace. Centrioly mají v buňce dvě základní funkce:

- **Účastní se buněčného dělení.** Na začátku mitózy se zdvojují a každý pár postupuje na opačný pól jádra. Dvojice centriol zůstává po rozdělení jádra v nově vzniklých dceřiných buňkách.
- Při **ciliogenezi** dochází rovněž k autoreplikaci centriol, které pak putují k povrchu buňky a stávají se **bazálními tělisky**, která plní funkci pohybového centra nově se tvořících cilií (brv).

### 1.1.7. Cytoskelet

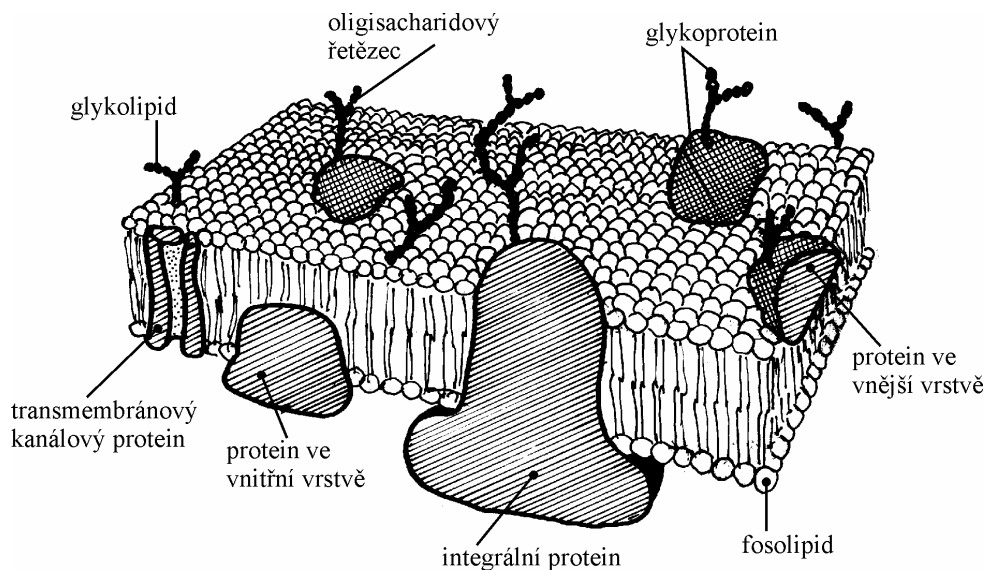
**Cytoskelet buňky** je systém mikrofilament, mikrotubulů, intermediálních filament a mikrotrabekulů procházející celou buňkou. Systém zajišťuje dynamickou organizaci cytoplazmy a přenos některých informací (tlak, pohyb) tělem buňky, fixuje tvar buňky a umístění jejích organel, zároveň umožňuje změny tvaru buňky a její aktivní pohyb.

- **Mikrotubuly** jsou podélné cylindrické organely, jejich stěnu tvoří spirálově stočená proteinová filamenta - tubulin. Mikrotubuly jsou přítomny ve všech buňkách, účastní se dělení buňky, udržování jejího tvaru a pohybu, uplatňují se při endocytóze i exocytóze, při intracelulárním transportu a distribuci organel.

- **Mikrofilamenta** jsou jemná proteinová vlákna lokalizovaná v cytoplazmě buď jednotlivě, nebo ve svazcích. Část mikrofilament je kontraktálních - **aktinová filamenta**, jež jsou odpovědná za motilitu buňky. **Myofilamenta** tvoří morfologický podklad svalové kontrakce (→ str. 52). **Intermediální filamenta** jsou nekontraktální a podílejí se především na stavbě cytoskeletu. Obklopují jádro a udržují je v určité pozici.
- **Mikrotrabekuly** jsou proteinová vlákna tvořící nepravidelnou mříž - konstrukci uvnitř cytoplazmy. Mikrotrabekuly jsou spojeny jednak s mikrotubuly, mikrofilamenty a buněčnými organelami, jednak s vnitřní stěnou plazmatické membrány. Koordinují pohyb a orientaci buněčných organel během pohybu buňky.

### 1.1.8. Plazmatická membrána

Buňky jsou ohraničeny a odděleny od vnějšího prostředí **plazmatickou membránou**, která svými hydrofobními vlastnostmi brání samovolnému nekontrolovatelnému smísení vodných roztoků vně a uvnitř buňky. Orgány uvnitř buňky jsou rovněž ohraničeny membránami, jejichž celková plocha je až 10x větší než plocha membrány obklopující buňku. Charakteristickou vlastností plazmatické membrány je její **semipermeabilita** (polopropustnost) pro různé složky kapalin. Naopak pro plyny je plazmatická membrána dobře propustná, což je výhodné pro životně důležitou výměnu  $O_2$  a  $CO_2$ .



Obr. 1.2. – Schéma současné představy plazmatické membrány. Do fosfolipidové dvojvrstvy jsou zabudovány proteiny, část z nich prostupuje celou dvojvrstvou, část je zakotvena pouze v jedné vrstvě.

Plazmatická membrána je tvořena **dvěma vrstvami fosfolipidů, uspořádaných k sobě nepolárními konci a s polárními konci „hlavičkami“ orientovanými vně dvojvrstvy**. Do této fosfolipidové dvojvrstvy jsou nepravidelně a různě hluboko zanořeny molekuly proteinů, vázané hydrofobními interakcemi k molekulám lipidů. **Integrální proteiny** prostupují celou dvojvrstvou, **periferní proteiny** prostupují jen částí dvojvrstvy. Zastoupení proteinů v membráně se liší podle typu buňky. V membráně neustále probíhají aktivní procesy a proteiny jsou v membráně vysoce mobilní (tzv. **model tekuté mozaiky**). Membránové proteiny fungují jako tunely, přes které buňky

komunikují s okolím, vpouštějí do buňky potřebné látky a vypouštějí nebezpečné látky ven z buňky. Kromě toho vytvářejí buněčné receptory a jsou sídlem enzymů pro aktivní transport. Na vnější vrstvu membrány jsou kovalentními vazbami navázány molekuly **glykolipidů, glykoproteinů a oligosacharidů**, které tvoří tzv. **plášť membrány**. Na dlouhé řetězce **oligosacharidů** se mohou reverzibilně vázat ionty  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  a  $\text{Ca}^{2+}$ , což způsobuje konformační změny v membráně a vyvolává koncentrační změny v mimobuněčném prostoru. **Glykoproteiny** vytvářejí na povrchu membrány **receptory**, které zachycují signály přicházející z okolí a následně přenášejí informace dovnitř buňky.

## 1.2. Fyziologické děje na plazmatické membráně

Fyziologické děje probíhající na plazmatické membráně mají v organismu nesmírně významnou úlohu. Hlavní fyziologické funkce plazmatické membrány, tedy mimo samotné ohraničování buněk a buněčných organel, spočívají v:

- zajišťování transportu živin a produktů buněčného metabolismu
- udržování koncentračních a elektrochemických gradientů
- je nositelem antigenů buněk
- v rámci buněk izolují v ohraničených vesikulách biologicky silně účinné látky (např. enzymy nebo mediátory)
- v nervových a svalových buňkách umožňují vznik a vedení vzruchu

### 1.2.1. Mechanismy přenosu látek

Plazmatická membrána odděluje dvě kapalně fáze, které obsahují různé složky. Již jste si zopakovali, že tato membrána není stejně propustná pro všechny složky, je semipermeabilní. Komunikaci mezi buňkou a jejím okolím obstarávají **receptory, přenašeče, kanály, pumpy**, případně **procesy exo- a endocytózy**. Podle toho, zda musí být na přechod látek přes membránu vynaložena energie, rozlišujeme transporty na **pasivní a aktivní**.

U mnohobuněčných živočichů (v jejich tkáních) není transport látek omezen jen na výměnu mezi buňkou a okolím, ale objevuje se také tzv. **transcelulární transport**. Látky v tomto případě putují přes plazmatickou membránu do buňky a na jiném místě zase z buňky ven. V tkáních totiž často hrají roli bariéry buňky jako celek (tj. ve spolupráci se sousedními buňkami). Funkci oddělování dvou prostředí, kterou u jednotlivé buňky zastává plazmatická membrána, přejímají celá buněčná seskupení. Typickým příkladem jsou epitely.

Kromě transcelulárního transportu existuje v tkáních také transport **paracelulární**, tedy transport mezibuněčnými prostory. Paracelulární transport se objevuje v závislosti na charakteru mezibuněčného kontaktu (viz níže). V případě těsného spojení buněk (tight junction) tento typ transportu není možný.

#### 1.2.1.1. Pasivní transport

Základním transportním procesem látek je **prostá difúze**. Látka přechází díky náhodnému pohybu molekul z místa o vyšší koncentraci do místa s koncentrací nižší.

Prostou difúzí pronikají do a z buňky přes fosfolipidovou dvojvrstvu především látky rozpustné v tucích (lipofilní látky) prakticky volně. Příkladem takových látek jsou steroidní hormony. Také některé malé, neutrální molekuly ( $\text{CO}_2$  a  $\text{O}_2$ ) procházejí difúzí. Na rychlost difúze má vliv řada faktorů, jako teplota, vlastnosti prostředí a procházející látky, transportní vzdálenost, plocha pro difúzi atd.

**Usnadněná difúze** se předpokládá pro většinu biologicky důležitých látek (glukóza). Mají natolik polární charakter, že by jejich prostá difúze membránou probíhala příliš pomalu. Podstatou usnadněné difúze je to, že látka se navazuje na **membránový přenašeč (protein)** a na druhé straně membrány se zase oddělí (po rotaci nebo změně prostorové konformace přenašeče). Tím se přechod usnadní a zrychlí, ale odehrává se, stejně jako předchozí, bez spotřeby energie, jen po koncentračním spádu.

Základ **iontových kanálů** tvoří rovněž transportní proteiny plovoucí ve plazmatické membráně. Jedná se o specifické proteiny, často s pohyblivou doménou, umožňující otevírání nebo zavírání kanálu jako odpověď na různé podněty. Ke změnám propustnosti kanálu dochází díky konformační změně proteinu, který jej tvoří. Iontové kanály tedy hrají roli specifických „brank“, ale k samotnému toku iontů dochází stejně jako v případě usnadněné difúze pasivně. Podle toho, co vede k otevření kanálu („branky“) rozlišujeme několik typů iontových kanálů.

- **iontové kanály stále otevřené** - uvnitř transportního proteinu je vodou naplněný kanál, kterým mohou difundovat malé molekuly. Selektivita kanálu závisí na jeho průměru, tvaru a charakteru elektrického náboje.
- **iontové kanály řízené chemicky** - k otevření kanálu vede vazba chemicky aktivní látky (ligandu) na receptor proteinu tvořícího iontový kanál
- **iontové kanály řízené napětím** - podnětem k otevření je změna membránového potenciálu. Např. kanály pro  $\text{Na}^+$  na vnitřní straně membrány udržuje zavřené silný negativní náboj. Pokud začne náboj klesat, kanály se otevřou a umožní kationtům  $\text{Na}^+$  pronikat membránou.
- **iontové kanály řízené mechanicky** - zpravidla reagují na „napnutí“ cytoskeletu a jsou nezbytnou součástí mechanoreceptorů (např. vestibulární aparát). Natažení buněčné membrány přímo mechanicky otevírá iontový kanál. Jiným příkladem jsou reakce iontových kanálů na světelnou energii, které se objevují v optickém systému.

Zvláštním typem kanálu jsou **akvaporiny** (vodní kanály). Jedná se o proteiny v membráně s póry, které jsou selektivní pouze pro vstup vody. Selektivita je tak vysoká, že kanálem neprocházejí ani soluty, ani malé molekuly (např. močovina) a dokonce ani  $\text{H}^+$ ,  $\text{H}_3\text{O}^+$  či  $\text{OH}^-$ . Takto vysoké selektivity je dosaženo průměrem kanálu menším než 0,2 nm. Některé z těchto kanálů jsou řízeny chemicky, u jiných regulace dosud není známa.

### 1.2.1.2. Aktivní transport

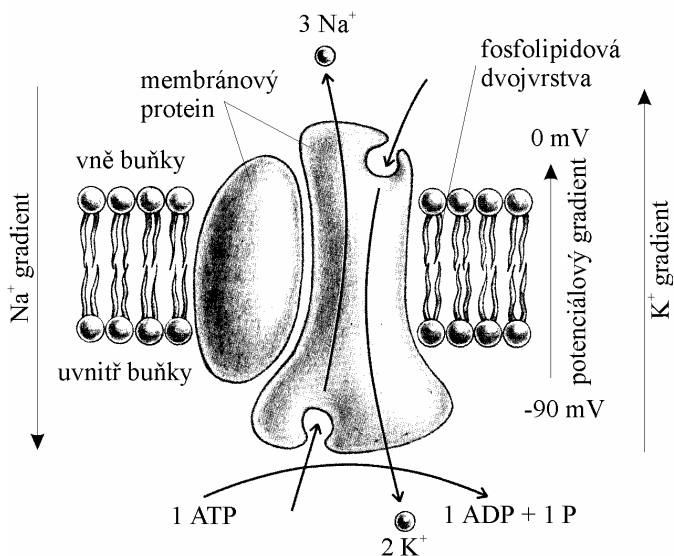
**Aktivní transport** probíhá proti elektrochemickému nebo koncentračnímu gradientu, což vyžaduje přísun energie. K aktivnímu transportu přes cytoplazmatickou membránu dochází prostřednictvím **aktivních membránových přenašečů - pump**. Aktivní transport je jedním ze základních mechanismů udržování homeostázy.

Rozlišujeme **primární aktivní transport**, při kterém je energie uvolňovaná z ATP spotřebovávána přímo transportní pumpou a **sekundární aktivní transport**, při kterém

je látka čerpána proti elektrochemickému gradientu, ale přenašeč sám energii nespotebovává.

Pumpy **primárního aktivního transportu** jsou označovány jako **ATPázy** (adenozintrifosfatázy) (Pozn.: termínem ATPáza je obecně označován jakýkoliv enzym štěpící ATP). Nejrozšířenějším typem aktivního transportu je **Na/K pumpa**, která je přítomna ve všech buněčných membránách. Přispívá ke stabilizaci klidového rozložení iontů, a tím ke stabilizaci klidového membránového potenciálu (viz dále). Tento systém neustále transportuje ionty  $\text{Na}^+$  z buňky a  $\text{K}^+$  do buňky (tj. proti jejich koncentračnímu gradientu) a spotřebovává přitom velké množství metabolické energie (ca 1/3 energie buňky). Přenos iontů probíhá prostřednictvím membránového proteinu, který má ATPázovou aktivitu (v membráně je 1 ATP štěpena na 1 ADP a fosfát). Získaná energie umožňuje transport 3  $\text{Na}^+$  iontů ven z buňky a současně 2  $\text{K}^+$  iontů do buňky. Na/K pumpa má **elektrogenní účinek**, činí totiž klidový membránový potenciál o 10 mV negativnější oproti rovnovážné hodnotě (protože vyměňuje 2 kationty draslíku za 3 kationty sodíku). Výměna  $\text{Na}^+$  a  $\text{K}^+$  iontů na obou stranách membrány rovněž vyrovnává osmotický tlak uvnitř a napomáhá tak udržení konstantního objemu buňky. Při blokádě Na/K pumpy (např.

v důsledku nedostatku kyslíku) dochází k narušení iontové dynamické rovnováhy a zvýšení osmotického tlaku uvnitř buňky. To vyvolá vtékání vody do buňky, která zvětšuje svůj objem příp. praská. Na ustanovení membránového potenciálu se také podílejí  $\text{Cl}^-$  ionty, jejichž rovnováha se pasivně přizpůsobuje danému stavu. Obdobným typem aktivního transportu je například:  **$\text{Mg}^{2+}$ -ATPáza** v mitochondriích,  **$\text{Ca}^{2+}$ -ATPáza** ve svalových vláknech a v buňkách střeva,  **$\text{H}^+$ -ATPáza** v buňkách žaludeční sliznice.



Obr. 1.3. Na/K pumpa je elektrogenní, protože na jednu molekulu ATP vymění  $3\text{K}^+$  za  $3\text{Na}^+$ . Tím vytváří uvnitř buňky záporný náboj. Podle Rokyty a kol. (2000).

**Sekundární aktivní transport** funguje na jiném principu, kdy přenašeč energii ATP nespotebovává. Hybnou silou je v tomto případě gradient jiné látky, která může projít membránou, ale s tím, že „vezme s sebou“ také látku určenou k transportu. Protože však připravenost hnacího gradientu (většinou gradientu  $\text{Na}^+$ , který je generován na jiném místě membrány výše zmíněnou Na/K pumpou) stálo určitou energii, řadíme jej do skupiny transportů aktivních. Pokud je příslušná látka transportována stejným směrem, jako hybný ion, hovoříme o **symportu** (nebo také kotransportu), pokud jdou proti sobě, hovoříme o **antiportu**. Příkladem symportu může být symport  $\text{Na}^+$  iontů a glukózy, který probíhá v poměru 1:1 - tj. současně s jedním iontem  $\text{Na}^+$  je do buňky přenášena jedna molekula glukózy. Příkladem antiportu je  $\text{Ca}^{2+}$ - $\text{Na}^+$  antiport, kde je přenos jednoho iontu  $\text{Ca}^{2+}$  z buňky spřažen s transportem 3 iontů  $\text{Na}^+$  do buňky (poměr 1:3).

Řada látek nemůže pronikat přes fosfolipidovou dvojvrstvu ani procházet transportními proteiny, zpravidla z důvodu své velikosti. Pro transport těchto látek buňky využívají **cytózy**. Cytóza je založena na tvorbě **vezikul** (váčků), které vznikají



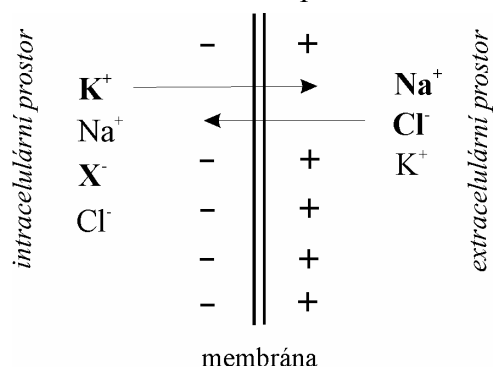
oddělováním kousků plazmatické membrány nebo membrány jiných organel. Při procesu **endocytózy** jsou látky dopravovány dovnitř buňky. Plazmatická membrána se vchlípí dovnitř a přitom uzavře obsah mimobuněčné tekutiny do nitra buňky. Při **exocytóze** dochází ke kontaktu buněčné transportní vezikuly s plazmatickou membránou, přičemž obě membrány vzájemně splynou, čímž se plazmatická membrána otevře do extracelulárního prostoru. Cytózou jsou přes plazmatickou membránu dopravovány např. volné transportní bílkoviny, které dopravují vodnými roztoky nepolární lipidické látky (např. cholesterol), ale i látky jiné povahy (např. hem, železo atd.). Jiným příkladem cytózy je fagocytóza bakterií. Procesy exo- a endocytózy probíhají prakticky ve všech biologických membránách.

### 1.2.2. Membránový potenciál

Obecnou vlastností buněk je, že si udržují různou koncentraci kationtů a aniontů mezi intra- a extracelulárním prostředím. Uvnitř buněk většiny mnohobuněčných živočichů je koncentrace  $K^+$  kationtů podstatně vyšší, než koncentrace  $Na^+$  kationtů, zatímco v extracelulární tekutině jsou poměry opačné. Hlavními extracelulárními anionty jsou chloridy  $Cl^-$ , intracelulárními anionty jsou především rozpustné sloučeniny fosforu a jiné organické látky včetně cytoplazmatických proteinů. Z těchto iontů  $K^+$  a  $Cl^-$  snadno prostupují cytoplazmatickou membránou, naopak  $Na^+$  prostupují velmi obtížně a organické anionty neprostupují prakticky vůbec. Tak vzniká na cytoplazmatické membráně **potenciálový rozdíl - membránové napětí**, které je v klidu v **nitru buňky vždy záporné** proti kladnému extracelulárnímu prostoru.

Vznik klidového membránového potenciálu je tedy podmíněn odlišnou prostupností plazmatické membrány pro jednotlivé ionty a rovněž aktivními přenašečovými systémy. Hodnota klidového membránového potenciálu je značně odlišná u jednotlivých typů buněk a závisí především na koncentračním gradientu výše uvedených iontů a intenzitě jejich aktivního transportu. V lidském těle se jeho hodnota pohybuje přibližně od -50 do -90 mV.

Posun v hodnotě membránového potenciálu má za následek mimo jiné také konformační změny transmembránových proteinů, především ovlivňuje - zavírá nebo otvírá - kanály. Zároveň aktivuje membránové pumpy. Pro nervové buňky slouží změny hodnot membránového potenciálu jako informace, jež jsou zpracovány a předávány dál (→ str. 148).



Obr. 1.4. Schéma rozložení iontů a nábojů na membráně. Tučná písmena – vyšší koncentrace,  $X^-$  – organické ionty. Podle Paulova (1980).

### 1.2.3. Prvky vnější regulace na membráně

Informace z extracelulárního prostoru se také předávají pomocí zvláštních látek (**poslů**), které se vážou na specifická místa plazmatické membrány - **receptory**. Mezi tyto látky zahrnujeme:

- **synaptické přenašeče (transmitery)**, které řídí přenos mezi neurony, mezi neuronem a svalovou buňkou
- **látky s lokálním účinkem**
- **látky, jež kolují v krvi**, jako endokrinní hormony a cytokiny (nosiče imunitní informace).

**Transmitery** jsou látky o malé molekule, které se uvolňují z presynaptických nervových zakončení na synapsích. Po přechodu synaptickou štěrbinou vyvolají vazbou na specifické receptory postsynaptické membrány elektrický signál - změnu potenciálu této membrány. Protože se vyskytují v nervovém systému, říká se jim také **neurotransmitery**.

**Látky s lokálním účinkem** jsou uvolňované specifickými buňkami. Volně difundují, ale jsou rychle rozkládány, proto mají jen omezený akční rádius. Mezi ně řadíme např. histamin, prostaglandiny a mnoho dalších látek.

**Hormony** jsou transportovány krví do celého organismu. Některé hormony jako inzulin nebo thyroxin mohou ovlivňovat většinu buněk, jiné (např. pohlavní hormony) jen určité typy buněk. Jde o humorální regulaci. **Parakrinní hormony** působí na sousední buňky ve tkáni, ve které vznikají (difúze), **autokrinní** - působí na vlastní, hormon produkující buňky (→ str. 130).

Neurotransmitery a peptidové hormony působí jako „**první poslové** - primary messengers“ na odpovídajících receptorech plazmatických membrán. Změnou konformace intracelulární části receptoru, který je tvořen transmembránovým (tj. integrálním) proteinem, se aktivuje **G-protein** (intracelulární regulační protein). Ten mění aktivitu „**druhých poslů** - second messengers“. Jejich prostřednictvím je informace přenášena do nitra buňky až k buněčným organelám. Ke druhým poslům řadíme  $Ca^{2+}$  ionty, cAMP (cyklický adenosinmonofosfát), cGMP (cyklický guanosinmonofosfát) a  $IP_3$  (inozitoltrifosfát). Mechanismy přenosu informace pomocí poslů se podrobně zabývá buněčná a molekulární biologie, pro potřeby fyziologie živočichů vystačí s informací o jejich existenci a funkci.

### 1.3. Mezibuněčné kontakty

Buňky mezi sebou navzájem vytvářejí rozličné **mezibuněčné kontakty**. Podle jednotlivých kritérií, např. styčných vrstev kontaktu, šířky a symetrie mezibuněčného prostoru, je lze z morfologického hlediska rozdělit do 3 základních kategorií:

- **těsné spojení** (zonula occludens). Dochází k těsnému přiblížení obou zevních vrstev membrán. Rozlišujeme dvě skupiny:
  - **skulinové spojení** (gap junction). Mezi zevními membránami zůstává štěrbinu 3-25 nm, v membránách sousedních buněk se vytvářejí proteinové kanály - **konexony** (tvořené bílkovinou konexinem), které umožňují volný pohyb iontů, aminokyselin a sacharidů.
  - **pravé těsné spojení** (tight junction). Nerozlišíme prostor mezi buňkami, protože sousední zevní membrány vzájemně splynou. Těsná spojení nacházíme např. u buněk epitelu střevní sliznice nebo ledvinových kanálů.
- **zpevňující kontakt** (zonula adhaerens). Jedná se o volnější přiblížení obou membrán. Mezi membránami je uložen jemný vláknitý materiál. V epitelálních

buňkách nacházíme tento typ kontaktu u bazálních membrán. Zpevňující kontakt slouží pro uchycení intracelulárních aktinových vláken buňky.

- **desmozom** (macula adherens). Nejsložitější typ kontaktu, kdy je vláknitý materiál ve štěrbině symetricky upořádan - jedná se o víceméně bodový spoj. Intercelulární prostor je široký průměrně 40-50 nm. Na cytoplazmatické straně membrány lze pozorovat přesně uspořádaný systém aktinových filament.

#### 1.4. Mimobuněčná hmota

Tkáně se neskládají pouze z buněk, ale podstatnou část jejich objemu tvoří **mimobuněčný prostor**. Ten je vyplněn tzv. **mimobuněčnou hmotou** tvořenou složitou strukturou makromolekul, která obsahuje velké množství různorodých polysacharidů a proteinů tvořících organizovanou síť. Mimobuněčná hmota vzniká činností fibroblastů (chondroblastů, osteoblastů) a sama je i ovlivňuje.

Můžeme rozlišit dvě skupiny extracelulárních molekul: základní substanci tvoří **proteoglykany** a do nich jsou zapuštěny **vláknité proteiny**. Ty existují ve dvou funkčních typech: převážně strukturní (kolagen, elastin) a převážně adhezivní (fibronectin, laminin). Vodní fáze polysacharidového gelu umožňuje difuzi živin a metabolitů mezi krví a buňkami, vlákna **kolagenu** napomáhají zpevnění a organizaci matrix a vlákna **elastinu** umožňují svou pružností její reaktivnost. **Adhezivní proteiny** pak pomáhají buňkám udržet se v mimobuněčné hmotě.

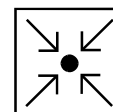
Ve spojovacích tkáních je mezibuněčné hmoty více než buněk, a tak určuje fyzikální vlastnosti těchto tkání. Nejvíce jí je v chrupavce, kostech a v kůži, nejméně v centrálním nervovém systému. Matrix mezibuněčné hmoty může být kalcifikovaná (kosti, zuby), spletena v provazce (šlachy), ale i průhledná (rohovka).

#### 1.5. Tělní voda

Hlavní součástí vnitřního prostředí organismu je voda, ve které probíhají všechny důležité životní děje. Pokud budeme zjišťovat množství vody v těle živočichů, zjistíme, že voda tvoří největší část jejich tělního objemu. Průměrné množství **celkové tělní vody** u dospělého muže činí asi 60 %, u ženy 50 % tělesné hmotnosti. U dětí je podíl celkové tělní vody na jejich tělesné hmotnosti vyšší, u novorozence činí okolo 77 %. Množství vody v těle závisí na celé řadě faktorů, jako na věku, hmotnosti a pohlaví jedince a individuálně fyziologicky kolísá podle příjmu a výdeje. Na základě porovnávání obsahu tělní vody u různých skupin živočichů a v různých částech jejich těl byly stanoveny tři obecně platná pravidla (jako každá pravidla mají samozřejmě řadu výjimek):

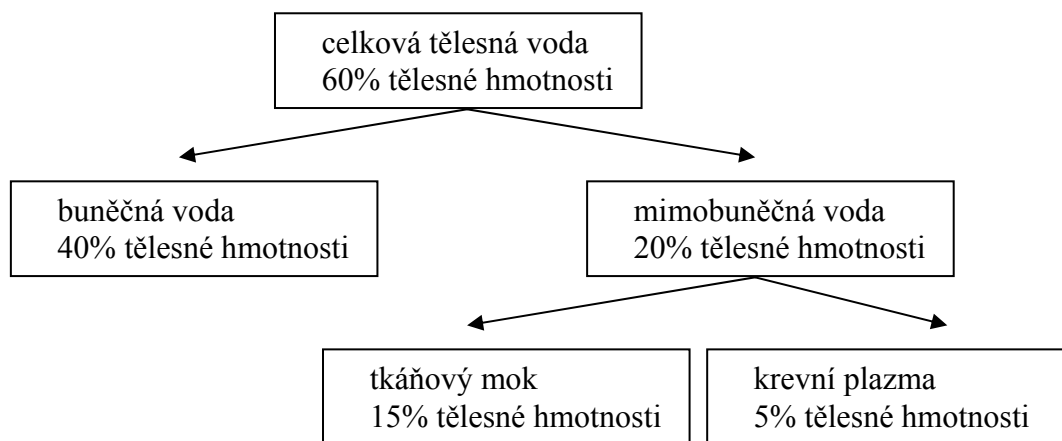
- s fylogenetickým vývojem obsah vody v těle živočichů klesá
- v rámci organismu mají aktivní tkáně větší obsah vody, než tkáně pasivní
- s ontogenetickým vývojem (tj. stárnutím) se obsah vody v těle zmenšuje

Organismus	obsah vody v %	orgán, tkáň člověka	obsah vody v %
<i>žížala</i>	88	<i>kůra mozku</i>	84
<i>pstruh</i>	84	<i>ledviny</i>	82
<i>skokan</i>	80	<i>plice</i>	79
<i>rak</i>	74	<i>svaly</i>	76
<i>myš</i>	67	<i>játra</i>	70
<i>člověk</i>	60	<i>kosti</i>	16-45



Tab. 1.1. Podíl vody na celkové hmotnosti vybraných druhů živočichů a člověka; obsah vody ve vybraných lidských orgánech a tkáních

Voda je v organismu uložena jednak v buňkách - tzv. **buněčná voda**, která s rozpuštěnými koloidy a krystaloidy tvoří **intracelulární tekutinu**, jednak mimo buňky - tzv. **mimobuněčná voda**, která s rozpuštěnými látkami tvoří **extracelulární tekutinu**. Na intracelulární tekutinu připadá u muže 40 %, na extracelulární tekutinu 20 % tělesné hmotnosti. Voda s elektrolyty, zejména poměr  $\text{Na}^+:\text{Cl}^-$ , tvoří tzv. chemickou kostru tělních tekutin, která rozhoduje o osmotickém tlaku a pH vnitřního prostředí. Extracelulární tekutina má  $\text{pH} = 7,4$ , u intracelulární  $\text{pH}$  kolísá mezi 6,8-7,4, a to v závislosti na metabolických dějích probíhajících v buňkách.



Obr. 1.5. Schéma rozdělení tělních tekutin v lidském těle

Živočichové udržují za normálních okolností velmi přísně rovnováhu mezi příjmem a výdejem vody. Dospělý člověk (70 kg) vydává denně průměrně 2,5 l, kojeneček (7 kg) 700 ml tekutin. Zatímco v dospělosti je příjem a výdej vody v poměru k extracelulární tekutině pouze 14 %, u kojence představuje plných 50 %.

Voda má tendenci pronikat nebo unikat z buněk v závislosti na koncentraci vnitřního a vnějšího prostředí. Pokud má okolní prostředí stejnou koncentraci rozpuštěných látek jako prostředí vnitřní (tj. stejný osmotický tlak), hovoříme o **izotonickém prostředí**. V **hypertonickém prostředí** je osmotický tlak v okolním prostředí vyšší a voda má tendenci odvádět vodu ven z buňky, tedy vyrovnat osmotické poměry. V opačném případě, tedy v **hypotonickém prostředí**, buňky vodu naopak přijímají.

Další podrobnosti se o tělních tekutinách dozvíte v kapitole 5 (→ str. 63).

## 1.6. Homeostáza, regulace a zpětná vazba

Všechny prapůvodní jednobuněčné organizmy obývaly moře. Mořská voda jim zajišťovala přísun živin a přijímala jimi vytvářené odpadní látky. Tím mořská voda zajišťovala relativní stálost prostředí. Dodnes buňky k životu potřebují - stejně jako dříve - prostředí prvotního moře. Toto konstantní prostředí musí nyní u mnohobuněčných živočichů vytvářet vnitřní extracelulární tekutina, ale její objem už není nekonečně veliký, jako u moře. Buňky by svou metabolickou aktivitou velmi rychle vyčerpaly zásobu kyslíku a živin a zaplavily by své okolí odpadními produkty, kdyby se nevyvinuly orgánové soustavy specializované na příjem živin, jejich úpravu, přeměnu a ukládání látek, odstraňování odpadních látek, příjem  $\text{O}_2$  a výdej  $\text{CO}_2$  atd. Pro

tuto funkční dynamickou rovnováhu složení vnitřního prostředí zajišťovanou řadou fyziologických funkcí používáme termín **homeostáza**.

Se vznikem mnohobuněčnosti a většími rozměry těla přestávají pro výměnu látek stačit difúzní síly, proto zároveň vznikají specializované orgánové soustavy. Soustava dýchací zajišťuje výměnu dýchacích plynů, soustava trávicí je specializovaná na příjem živin, soustava oběhová zajišťuje cirkulaci tělní tekutiny a ve spolupráci s předešlými dopravu látek a plynů mezi buňkami a vnějším světem, stejně jako mezi buňkami navzájem, a soustava vylučovací čistí tělní tekutiny od přebytečných a škodlivých látek. S lokalizací jednotlivých funkcí do určitých specializovaných orgánů vznikl požadavek **koordinace** nebo **integrace** těchto funkcí. Difúzní šíření látkových povelů je omezeno jen v rámci buňky nebo do jejího bezprostředního okolí. Musely se tedy vyvinout **centrální integrační a komunikační kanály**. Pro přenos **hormonálních** (látkových) povelů organizmy využívají neustále cirkulující hemolymfu nebo krev. Aby buňka mohla na příslušný povel „doručený“ k ní touto cestou zareagovat, musí být vybavená specifickými receptory ve formě chemických molekul, které povel zachytí a příslušným způsobem zareagují. Odpověď pak má podobu aktivace určitých enzymů nebo spuštění exprese určitých genů. Tento **endokrinní systém** řídí v úzké spolupráci s vegetativním nervstvem výživu, růst, vývoj, rozmnožování, metabolismus a udržování homeostázy organismu.

Druhým informačním a řídicím kanálem je **nervový přenos**. Ten je na rozdíl od pomalého hormonálního přenosu nesmírně rychlý a zcela přesně časově a prostorově ohraničený a zacílený. Jeho význam ve fylogenezi roste. Už od kroužkoců a členoců lze rozlišit **somatický** a **vegetativní nervový systém**. První přivádí informace ze smyslových buněk do centrálních nervových struktur a naopak vede povely z centra určené pro kosterní svaly. Druhý řídí hlavně oběhovou soustavu, vnitřní orgány, sexuální funkce apod.

Za **regulaci** obecně považujeme děj, který zmenšuje rozdíl mezi skutečnými a žádanými hodnotami systému na základě zjištěné existence tohoto rozdílu. Regulace se vyskytují na všech úrovních organizace živých soustav. Každý řídicí proces vyžaduje ke své funkci zpětné hlášení, tj. informace o tom, jaký dopad mají regulační zásahy. Setkáváme se tak s obecně rozšířeným principem **zpětné vazby**, kdy jednotlivé orgány či jejich soustavy mění intenzitu své činnosti v závislosti na dopadu jejich působení. Pokud řídicí zásah směřuje proti zjištěné změně a tím kompenzuje odchylky od normálu, hovoříme o **negativní zpětné vazbě**. Např. překročení určité teploty vyvolá zásah směřující k jejímu snížení a naopak. Vzácněji se v organizmech setkáváme s **pozitivní zpětnou vazbou**, kdy řídicí zásah ještě více podporuje zaznamenanou změnu („čím více, tím ještě více“). S pozitivní zpětnou vazbou se za fyziologických podmínek setkáváme v případech, kdy je cílem reakce nějakou hodnotu co nejrychleji změnit (např. změny elektrického napětí na membránách nervových buněk). Princip pozitivní zpětné vazby obvykle není regulační, nesměruje k udržení homeostázy a často doprovází patologické stavy. V některých případech je zpětnovazební systém nastaven tak, aby fungoval jako **oscilátor**, tj. aby regulovaná veličina periodicky kolísala. Jedná se např. o vnitřní biologické hodiny řídicí 24hodinovou periodicitu některých tělesných funkcí nebo generátory rytmické aktivity srdce.

#### **Pojmy k zapamatování**

*fosfolipidová dvojvrstva*

*integrální proteiny*

*periferní proteiny*

*iontové kanály*

*akvaporiny*

*ATPáza*

*transmitery*

*první/druhý posel*

*G-protein*



<i>transcelulární transport</i>	<i>Na/K pumpa</i>	<i>homeostáza</i>
<i>paracelulární transport</i>	<i>symport/antiport</i>	<i>regulace</i>
<i>pasivní/aktivní transport</i>	<i>membránový potenciál</i>	<i>zpětná vazba</i>



## Souhrn

Veškeré živé organizmy jsou složeny z buněk. Buňku definujeme jako **nejmenší jednotku živého organismu schopnou samostatné existence**. Během vývoje se v buňkách vytvořily funkční struktury, tzv. **buněčné organely**. Mezi základní buněčné organely řadíme: jádro, jadérko, ribozomy, endoplazmatické retikulum, Golgiho aparát, lyzozomy, peroxizomy, mitochondrie, centrioly, cytoskelet a buněčnou membránu.

Z hlediska fyziologie mnohobuněčných živočichů hraje velmi významné úlohy **buněčná (plazmatická) membrána**. Charakteristickou vlastností plazmatické membrány je její **semipermeabilita** (polopropustnost) pro různé složky kapalin, naopak pro plyny je plazmatická membrána dobře propustná. Je tvořena **dvěma vrstvami fosfolipidů, uspořádaných k sobě nepolárními konci a s polárními konci „hlavičkami“ orientovanými vně dvojvrstvy**. Do této fosfolipidové dvojvrstvy jsou nepravidelně a různě hluboko zanořeny molekuly proteinů, vázané hydrofóbními interakcemi k molekulám lipidů. Na vnější vrstvu membrány jsou kovalentními vazbami navázány molekuly **glykolipidů, glykoproteinů a oligosacharidů**, které tvoří tzv. **plášť membrány**. Hlavní fyziologické funkce plazmatické membrány spočívají v zajišťování transportu živin a produktů buněčného metabolismu, v udržování koncentračních a elektrochemických gradientů, v přítomnosti antigenů buněk, v izolaci biologicky silně účinných látek ve vezikulách a v umožňování vzniku a vedení vzruchu v nervových a svalových buňkách. Komunikaci mezi buňkou a jejím okolím obstarávají **receptory, přenašeče, kanály, pumpy, případně procesy exo- a endocytózy**. Podle toho, zda musí být na přechod látek přes membránu vynaložena energie, rozlišujeme transporty na **pasivní a aktivní**. Mezi pasivní typy transportu řadíme **prostou difúzi, usnadněnou difúzi** a transport **iontovými kanály**. Aktivní transport probíhá proti elektrochemickému nebo koncentračnímu gradientu a dochází k němu prostřednictvím **aktivních membránových přenašečů - pump**. Rozlišujeme **primární aktivní transport**, při kterém je energie uvolňovaná z ATP spotřebovávána přímo transportní pumpou a **sekundární aktivní transport**, při kterém je látka čerpána proti elektrochemickému gradientu, ale přenašeč sám energii nespotebovává.

Obecnou vlastností buněk je, že si udržují různou koncentraci kationtů a aniontů mezi intra- a extracelulárním prostředím. Uvnitř buněk většiny mnohobuněčných živočichů je koncentrace  $K^+$  kationtů podstatně vyšší, než koncentrace  $Na^+$  kationtů, zatímco v extracelulární tekutině jsou poměry opačné. Vznik **klidového membránového potenciálu** je podmíněn odlišnou prostupností plazmatické membrány pro jednotlivé ionty a rovněž aktivními přenašečovými systémy. **Membránové napětí** je v klidu **v nitru buňky vždy záporné** proti kladnému extracelulárnímu prostoru.

Buňky mezi sebou navzájem vytvářejí rozličné **mezibuněčné kontakty**. Podle jednotlivých kritérií, např. styčných vrstev kontaktu, šířky a symetrie mezibuněčného prostoru, je lze z morfologického hlediska rozdělit do 3 základních kategorií: **těsná spojení** (zonula ocludens), **zpevňující kontakt** (zonula adherens) a **desmozom** (macula adherens). **Mimobuněčný prostor** je vyplněn tzv. **mimobuněčnou hmotou** tvořenou složitou strukturou makromolekul, která obsahuje velké množství různorodých polysacharidů a proteinů tvořících organizovanou síť.

Voda je v organizmu uložena jednak v buňkách - tzv. **buněčná voda**, která s rozpuštěnými koloidy a krystaloidy tvoří **intracelulární tekutinu**, jednak mimo buňky - tzv. **mimobuněčná voda**, která s rozpuštěnými látkami tvoří **extracelulární tekutinu**. Množství vody v těle závisí na celé řadě faktorů, jako na věku, hmotnosti a pohlaví jedince a individuálně fyziologicky kolísá podle příjmu a výdeje.

Pro funkční dynamickou rovnováhu složení vnitřního prostředí zajišťovanou řadou fyziologických funkcí používáme termín **homeostáza**. Za **regulaci** obecně považujeme děj, který zmenšuje rozdíl mezi skutečnými a žádanými hodnotami systému na základě zjištěné existence tohoto rozdílu. Každý řídicí proces vyžaduje ke své funkci zpětné hlášení, tj. informace o tom, jaký dopad mají regulační zásahy. Setkáváme se tak s obecně rozšířeným principem **zpětné vazby**, kdy jednotlivé orgány či jejich soustavy mění intenzitu své činnosti v závislosti na dopadu jejich působení.

### Kontrolní otázky

1. Popište stavbu a funkci buněčného jádra.
2. Jak funkčně souvisí endoplazmatické retikulum s Golgiho aparátem?
3. Popište stavbu plazmatické membrány.
4. V čem spočívají hlavní fyziologické funkce buněčné membrány?
5. Co jsou iontové kanály a jaká je jejich funkce?
6. Co je Na/K pumpa? Jaká je její funkce a význam?
7. K čemu slouží cytóza a jakými mechanismy probíhá?
8. Jak vzniká na buněčné membráně klidový potenciál? Vysvětlete.
9. Co rozumíte pod pojmem transmitter?
10. Definujte princip zpětné vazby ve fyziologii. Uveďte příklad negativní a pozitivní zpětné vazby.

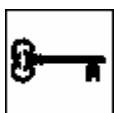


## 2. METABOLIZMUS A VÝŽIVA

### Cíle

Po zvládnutí kapitoly budete umět:

- definovat pojem metabolismus a popsat základní metabolické pochody
- popsat a vysvětlit intermediární metabolismy základních živin
- popsat a vysvětlit principy energetického metabolismu
- objasnit požadavky na optimální složení potravy živočichů
- popsat význam jednotlivých složek potravy včetně minerálních prvků, stopových prvků a vitaminů



### Klíčová slova

metabolizmus, metabolické dráhy, intermediární metabolismus, energetický metabolismus, sacharidy, lipidy, proteiny, nukleové kyseliny, anaerobní glykolýza, pentózový cyklus, Krebsův cyklus, absorpční a postabsorpční stav, ATP, spalné teplo, kalorimetrie, výživa, minerální a stopové prvky, vitaminy



### Průvodce

*Každý živý tvor potřebuje pro zachování své existence přijímat energii. Živočichové přijímají veškerou svoji energii z potravy, ve které je vázána v chemické formě, a to v molekulách cukrů, bílkovin a tuků. Kromě energie každý živočich potřebuje v potravě přijímat také stavební látky pro růst a obnovu buněk svého těla, případně pro látkové zajištění funkcí některých tkání a orgánů.*

*Je důležité, aby jste kapitolu, kterou se právě chystáte začít studovat, dobře pochopili. Bude v ní totiž objasněna řada základních principů, o jejichž znalost se budete nuceni opírat v průběhu dalšího studia fyziologie živočichů. Soustřeďte se zejména na intermediární metabolismus živin, tedy na způsoby, jakými se v organismu nakládá s přijatými látkami a jaké jsou jejich další osudy při průchodu organizmem. Předpokladem pochopení studované látky je alespoň základní (tedy středoškolská) orientace v chemickém názvosloví a principech chemických reakcí. Na objasňování těchto principů zde nejen není dostatek prostoru, ale ani to není cílem tohoto textu. Pokud se stane, že při studiu narazíte na problémy s pochopením podstaty některých reakcí, zkuste se obrátit na některou z učebnic biochemie.*

### 2.1. Metabolizmus

Veškeré pochody probíhající v živočišných organizmech jsou poháněny energií. Tuto energii živočichové získávají výhradně z **chemických vazeb látek přijatých potravou**. Jen menší část přijatých látek je využita pro syntetické pochody potřebné pro stavbu a udržování buněčných struktur. Organické látky potravy tedy slouží zároveň jako energetický zdroj a zároveň jako substráty pro syntézu makromolekul vlastního těla.

Pod pojmem **metabolizmus** rozumíme souhrn veškerých vnitřních i vnějších aktivit organismu, orgánu nebo buňky, neboli **přeměnu látek a energií**. Přeměna živin pro trávení a vstřebávání představuje děje, kterým říkáme **intermediární metabolismus**. **Energetický metabolismus** je metabolismus, ve kterém z chemické energie živin vzniká energie biologická, využitelná v organismu. Celková přeměna látek se skládá z množství intermediárních metabolismů, vzájemně koordinovaných a na sobě závislých. Reakce přeměn látek na sebe navazují, produkt jedné reakce tvoří substrát reakce druhé. Takto se vytváří tzv. **metabolické dráhy**. Metabolické děje jsou jako



celek **jednosměrné**, protože se při nich část energie přemění na energii tepelnou, kterou nelze zcela převést na jiné formy energie. Metabolické procesy zároveň směřují k vyšší uspořádanosti soustavy nebo ji udržují.

Metabolické pochody lze podle molekulárních transformací látek rozdělit do tří typů:

- **anabolické pochody** (asimilace) vedou ke vzniku nových sloučenin (biosyntéza). Dochází k syntéze a obnově stavebních látek, k vytváření energetických zásob a k vytváření látek potřebných k řízení (hormony, enzymy, mediátory). Anabolické pochody energii spotřebovávají, takže je k nim potřeba energie, která vzniká při pochodech katabolických.
- **katabolické pochody** (disimilace) slouží ke štěpení složitějších organických látek na jednodušší za uvolňování energie. Příkladem jsou oxidativní procesy.
- **amfibolické** jsou děje, při kterých se neoddělitelně stýkají děje anabolické i katabolické (např. Krebsův cyklus).

Obecně lze celkový metabolismus rozdělit do tří stupňů:

- **1. stupeň** probíhá ve střevě při trávení, kde dochází k hydrolytickému štěpení složitých živin na jednoduché vstřebatelné složky: jednoduché cukry, aminokyseliny, glycerol a mastné kyseliny.
- **2. stupeň** probíhá v cytoplazmě buněk tkání, kde dochází k další degradaci vstřebatelných složek. Z glukózy vzniká pyruvát a z mastných kyselin a aminokyselin kyselina acetoctová.
- **3. stupeň** probíhá v mitochondriích, kde jsou pyruváty a kyselina acetoctová odbourávány na společný meziprodukt - acetylkoenzym A, který pak vstupuje do Krebsova cyklu a dýchacího řetězce. Dochází v něm k úplné oxidaci za vzniku energie, která je využita k syntéze adenosintrifosfátu (ATP) a konečných produktů: vody a oxidu uhličitého.

Naprostá většina recentních živočichů žije v atmosféře bohaté na kyslík a uvolňuje energii ze substrátů **aerobně**, tedy oxidací kyslíkem. **Anaerobní** štěpení má nižší energetický výnos a setkáváme se s ním u skupin živočichů, u kterých jsou základní životní cykly spojené s nedostatkem kyslíku (např. u střevních parazitů). U některých živočichů se setkáváme také s dočasným anaerobním metabolismem. Jedná se o strategie spojené s přežíváním určité životní fáze v nedostatku kyslíku (např. u larev hmyzu žijících v bahně). Produktem jejich anaerobní glykolýzy není jen kyselina mléčná, ale i jiné organické kyseliny (jantarová), vyšší i nižší mastné kyseliny a oxid uhličitý. Syntéza mastných kyselin probíhá u anaerobů jinými cestami, než u vyšších organismů. U fylogeneticky vyšších skupin se anaerobní metabolismus uplatňuje stále méně v souvislosti s rostoucími energetickými nároky. U obratlovců je anaerobní glykolýza omezena jen na situace vznikající při rychlém nástupu svalové činnosti.

Celková úroveň metabolismu živočicha, který je ve stacionárním stavu se nazývá **klidový metabolismus**. Zahrnuje energii potřebnou zejména na udržení stálého iontového složení, na resyntézu „opotřebovaných“ bílkovin a na udržení funkce orgánů zabezpečujících životní funkce (stahy srdeční, činnost dýchacích svalů, zpětná resorpce v ledvinách atd.). Na **celkovém metabolismu** se však největším procentem podílí kosterní svalovina. U homoiotermních živočichů je základní hodnotou celkového metabolismu **metabolismus bazální**. Jedná se o energetické toky potřebné k udržení základních životních funkcí, včetně teploty těla. Bazální metabolismus se měří v tělesném klidu, v zóně termoneutrality (→ str. 44) a nalačno. Hodnoty bazálního metabolismu se u různých homoiotermů liší.



## Pro zájemce

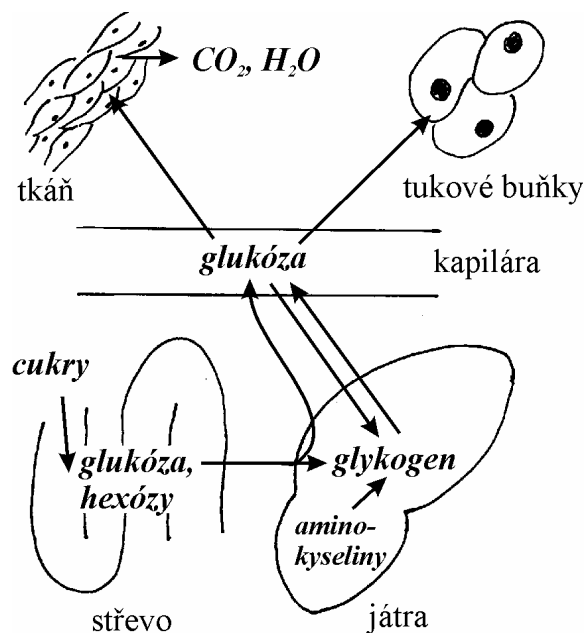
Hodnota bazálního metabolismu se u jednotlivých druhů homoiotermů liší ve vztahu k tělesné hmotnosti, přičemž těžší jedinci mají relativně nižší úroveň metabolismu. Tento fakt platí nejen mezidruhově, ale i vnitrodruhově. Vztáhne-li se ale hodnota bazálního metabolismu na jednotku povrchu těla (tj. na  $m^2$ ), vychází prakticky shodně. Platí zde tzv. **Rubnerův povrchový zákon**, který říká, že s relativním zvětšováním povrchu těla homoiotermních živočichů se zvětšuje jejich metabolismus.

### 2.1.1. Intermediární metabolismus

**Intermediárním metabolismem** nazýváme biochemické děje v organizmech související s přeměnou živin pro trávení a jejich následným vstřebáváním. Při látkové přeměně dochází k tvorbě řady meziproductů, které vznikají jako sled koordinovaných a cyklicky probíhajících reakcí. Živý organismus nutno chápat jako otevřený dynamický systém, který udržuje svou vnitřní dynamickou rovnováhu neustálou přeměnou látek a energií. Dynamickou rovnováhou rozumíme stálé obnovování vnitřního prostředí organismu při současném příjmu látek a energií z vnějšího prostředí a jejich opětovném výdeji do něj, tj. organismus se neustále nachází v **dynamickém katabolicko-anabolickém ustálené stavu**. Plynulost přeměny látek vyžaduje neustálou **metabolickou hotovost (pool)** základních látek, ze které si organismus odčerpává potřebné látky, ale do které jsou také stále přiváděny.

#### 2.1.1.1. Metabolismus sacharidů

**Sacharidy** nejčastěji vstupují do organismu ve formě monosacharidu **glukózy**, což je základní molekula, ke které se vztahuje metabolismus sacharidů. Ve formě glukózy rovněž sacharidy cirkulují v tělních tekutinách jako **základní energetický substrát**. Z plazmy vstupuje glukóza do mezibuněčné tekutiny a následně do buněk. Glukóza v krevní plazmě pochází ze dvou zdrojů: z potravy přijaté do zažívacího traktu a z jater, kde vzniká štěpením **glykogenu**, který je zásobní formou sacharidů. Organismus svými regulačními mechanismy (především hormonálně) udržuje hladinu krevní glukózy (**glykémii**) (→ str. 137) konstantní (zvýšená hladina v krvi se nazývá **hyperglykémie**). Nadbytek glukózy se z krve vychytává a přeměňuje v játrech na zásobní glykogen v procesu **glykogenosyntézy**.



Obr. 2.1. Schéma metabolismu sacharidů

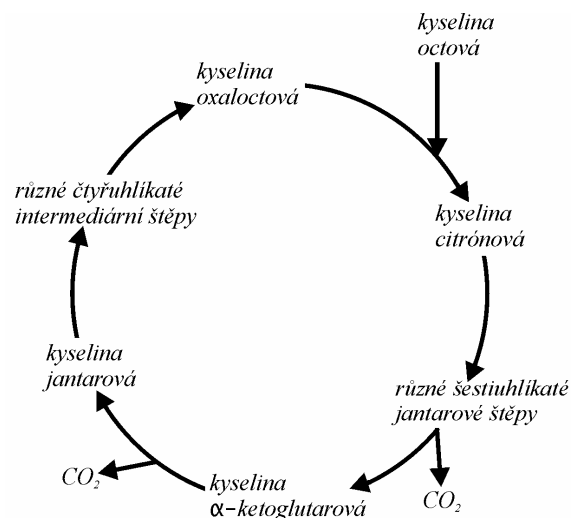
Podle potřeb organismu se v játrech mění na glykogen nejen glukóza, ale i fruktóza, manóza, kyseliny pyrohroznová a mléčná, stejně jako metabolity vznikající při štěpení tuků (glycerol) a glukogenní aminokyseliny. Pokud sacharidové molekuly vznikají z nesacharidových zdrojů, hovoříme o **glukoneogenezi**.

V živočišných buňkách můžeme rozlišit tři základní typy štěpení sacharidů: **anaerobní glykolýzu (glykogenolýzu)**, **aerobní pentózový cyklus** a **aerobní Krebsův (citrátový) cyklus**.

**Anaerobní glykolýza** je fylogeneticky velmi starou formou anaerobního štěpení glykogenu a glukózy za vzniku různých metabolitů a energie. U recentních aerobních organismů je anaerobní glykolýza využívána pouze jako počáteční proces využití energie glukózy. Významná je především v **kosterních svalech** (→ str. 50). Při intenzivní svalové činnosti často nestačí zásobování svalů kyslíkem a svalové buňky pracují na tzv. **kyslíkový dluh**. Při anaerobní glykolýze se sice glukóza v cytoplasmě buněk přeměňuje na kyselinu pyrohroznovou, ale nevstoupí do mitochondrií a dále se přeměňuje na **kyselinu mléčnou** (laktát). Tento mechanismus vzniku energie je rychlejší, ale energeticky méně výhodný. Kyselinu mléčnou částečně využívá jako zdroj energie srdce, ale hromadění v organismu způsobuje pokles pH a způsobuje svalovou únavu a bolest. V následující klidové fázi se splácí kyslíkový dluh a nahromaděná kyselina mléčná je odbourána na kyselinu pyrohroznovou. Kromě kosterních svalů probíhá anaerobní glykolýza také v embryonálních tkáních, v sítnici oka, ale rovněž v nádorových tkáních.

**Pentózový cyklus** je aerobní přeměnou šestiuhlíkatých molekul sacharidů (také se nazývá **přímou oxidací sacharidů**), při které se řetězce postupně zkracují o jeden atom uhlíku. Význam tohoto cyklu tkví v tom, že poskytuje velké množství vodíku (ve formě redukovaného nikotinamidadeninukleotidu, tedy NADH) pro nejrůznější redukční a syntetické pochody. Aktivita pentózového cyklu byla u obratlovců zjištěna mimo jaterní tkáň také ve tkáni tukové, kůře nadledvinek, štítné žláze, erytrocytech a dalších tkáních. Tento cyklus slouží rovněž k syntéze pentóz, které buňka potřebuje ke tvorbě nukleových kyselin.

**Krebsův (citrátový) cyklus** má ústřední postavení v aerobním metabolismu sacharidů. Vstupují do něj nejen sacharidy, ale i aminokyseliny a mastné kyseliny prostřednictvím acetylkoenzymu A. Celý cyklus tvoří řada dílčích enzymatických dějů při nichž se odštěpuje  $\text{CO}_2$ . Krebsův cyklus je uzavřený, výchozí kyselina oxaloctová může neustále reagovat s molekulami „aktivní“ kyseliny octové. Výchozí látkou celého cyklu je kyselina citrónová (odtud pojmenování cyklu). Průběh Krebsova cyklu je lokalizován do **matrix mitochondrií** (→ str. 11). Při metabolismu sacharidů vzniká velké množství intermediárních metabolitů a je uvolňováno značné množství energie.



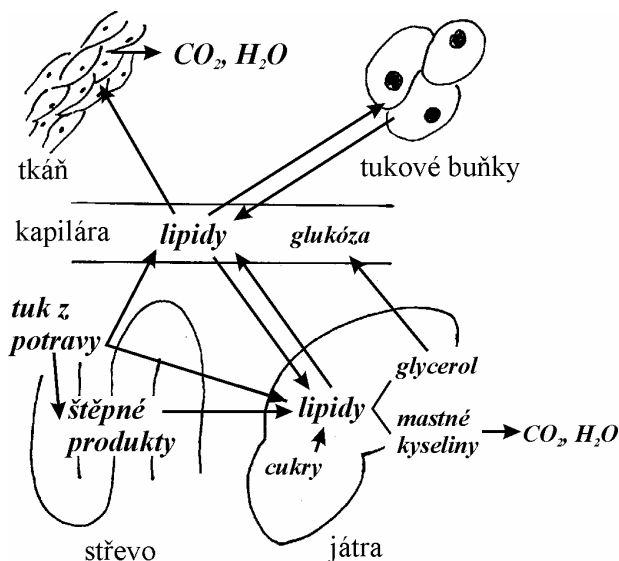
Obr. 2.2. Některé významné intermediární metabolity Krebsova cyklu. Upraveno podle Šimka & Petráska (1996).

### 2.1.1.2. Metabolismus lipidů

Tukové zásoby představují největší rezervu energie pro organismus. Oxidací 1 g triglyceridů je možno získat více než 2 krát větší množství energie ve srovnání s bílkovinami nebo sacharidy. Organismem vstřebaný tuk je 1. **komplexně oxidován** ve

tkáních za uvolnění energie, 2. **ukládá se jako triglyceroly** v buňkách tukové tkáně a 3. je **začleňován do struktur všech tkání** (fosfolipidy). Zdroje zásobního tuku pocházejí z tuku přicházejícího v potravě a ze sacharidů. U dospělého člověka tvoří tuk desetinu až pětinu tělesné hmotnosti.

Tuk přijatý potravou se objevuje v lymfě ve formě tukových kapének (chilomikronů), které obsahují především **triglyceridy**. Z lymfy se dostává krevním oběhem do **tukové tkáně** v podkoží a v břišní dutině, kde se ukládá. Část tuků se také vrátnicovou žílou dostává z trávicí trubice do jater, kde se dočasně ukládá. Tuk v tukové tkáni pochází celkem ze 3 zdrojů. Je to jednak tuk, který přichází ze zažívacího traktu, dále pak vzniká tuk v tukové tkáni z glukózy a konečně je do tukové tkáně ukládán tuk syntetizovaný v játrech a dopravený z jater krevním oběhem do tukové tkáně.



Obr. 2.3. Schéma metabolismu lipidů

V případě potřeby se tuk v tukové tkáni a v játrech štěpí na své základní složky: **glycerol** a **mastné kyseliny**, které se dostávají do oběhu. V tkáních **glycerol** vstupuje do metabolické cesty sacharidů. Mastné kyseliny se katabolizují zejména v játrech, ale i v dalších orgánech (např. kosterních svalech, mozku, slezině, plicích, ledvinách). **Oxidací mastných kyselin** vzniká **acetylkoenzym A**. Ten může být za vzniku energie ve formě ATP oxidován v mitochondriích na  $CO_2$  a  $H_2O$  v Krebsově cyklu. Kromě toho spojením 2 molekul acetylkoenzymu A může v játrech vznikat kyselina acetoctová. Redukcí kyseliny acetoctové vzniká kyselina  $\beta$ -hydroxymáselná, která se dále může dekarboxylovat na aceton. Tento proces se nazývá **ketogeneze** a dochází k němu hlavně v plicích a močovém měchýři. Všechny 3 uvedené látky se označují jako **ketolátky**.



### Pro zájemce

Ketolátky vznikají zejména při nedostatku glukózy vlivem hladovění a dále pak při onemocnění cukrovkou, kdy se glukóza nedostává dostatečně z krve do buněk a potřebná energie se musí získávat výhradně oxidací mastných kyselin. Pokud se ketolátky v organismu dostatečně neoxidují, jejich hladina se v krvi zvyšuje a vylučují se močí. Tento stav se nazývá **ketóza**.

**Biosyntéza mastných kyselin** probíhá v podstatě opačným pochodem než jejich štěpení zejména v játrech, tukové tkáni, ale i ve střevech a plicích. Lipidy pak vznikají esterifikací těchto mastných kyselin s glycerolem.

Významný je **metabolismus cholesterolu**, který je výchozí sloučeninou pro mnohé biologicky aktivní látky (steroidní hormony). Cholesterol se do organismu dostává také hotový v potravě (cholesterol exogenního původu). Biosyntéza endogenního cholesterolu probíhá v játrech, ale také ve sliznici tenkého střeva, ledvinách, nadledvinách, pohlavních a mléčných žlázách. Odbourávání cholesterolu probíhá hlavně v játrech jeho přeměnou na žlučové kyseliny, v nadledvinkách jejich přeměnou na kortikoidy, v pohlavních žlázách na steroidní hormony.

Tuky představují **energetickou zásobu** pro organismus, které se využívá při nedostatku sacharidů. Pro výživu má dále velký význam příjem nenasycených mastných

kyselin, které si náš organizmus nedovede syntetizovat. Mezi tyto tzv. esenciální mastné kyseliny patří nenasycené mastné kyseliny, které obsahují dvojný vazby v molekule: kyselina linolová, linolenová a arachidonová. Nenasycené mastné kyseliny se vyskytují hlavně v rostlinných olejích a rybím mase a tuku.

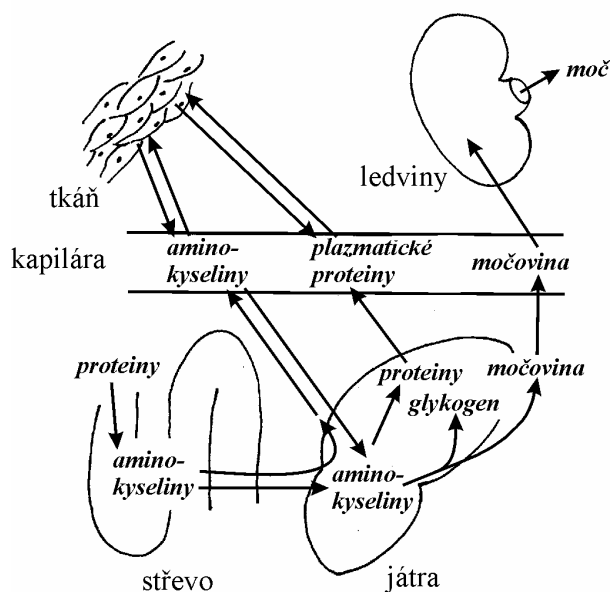
Obecnou vlastností lipidických látek je jejich **špatná rozpustnost ve vodě**. Z tohoto důvodu je jejich transport možný pouze prostřednictvím jiných, polárních látek. Triglyceroly musejí být transportovány krví a lymfou pohromadě s transportními částicemi (především proteiny). Tak vznikají tzv. **lipoproteiny plazmy**.

### 2.1.1.3. Metabolismus proteinů

**Proteiny** tvoří základní stavební strukturu všech buněk a jako enzymy a některé hormony jsou nezbytné pro celkový metabolismus i funkci buněk. Proteiny mají také zásadní význam pro obranu a imunitu organismu; také protilátky jsou svojí chemickou strukturou proteiny. Základní jednotkou proteinů jsou **aminokyseliny**, které se navzájem spojují v **peptidové řetězce**. Jejich terciální struktura - jedinečné prostorové uspořádání bílkovin - je základem přenosu informace. K procesu **proteosyntézy**, tedy tvorbě proteinů, dochází na ribozomech v buňkách celého organismu. Sled aminokyselin v syntetizovaném polypeptidovém řetězci je programován sledem nukleotidů (bází) v kódující sekvenci mRNA.

Aminokyseliny, uvolněné v průběhu trávení (→ str. 112) **hydrolýzou** bílkovin a peptidů přijatých v potravě, jsou vstřebávány do střevních kapilár odtud portální žílou (vrátnicí) do jater. V játrech dochází k jejich **deaminaci** (odštěpení aminoskupiny), čímž vznikají z aminokyselin odpovídající **ketokyseliny** (nikoliv ketolátky). Deaminace probíhá prostřednictvím cyklického systému enzymových reakcí v **ornitinovém cyklu** (=Krebsův močovinový cyklus). Při něm se uvolňuje amoniak, který je v játrech přeměněn na močovinu. Ta difunduje z jater do krve a z krve je odstraňována ledvinami z těla ven. Po deaminaci se vzniklé ketokyseliny mohou zapojovat do energetického metabolismu. Ketokyseliny vstupují do **Krebsova cyklu**, kde jejich oxidací v mitochondriích vzniká ATP, CO<sub>2</sub> a H<sub>2</sub>O. Aminokyseliny po jejich deaminaci mohou být také přeměněny na mastné kyseliny, z nichž se pak mohou syntetizovat tuky.

Aminokyseliny, které nejsou biochemicky zpracovány v játrech, vstupují z krevního oběhu do tkání, kde jsou využity ke tvorbě bílkovin sloužících k udržení a obnově buněčných struktur, syntéze enzymů a tvorbě mnoha dalších fyziologicky aktivních proteinů. Značná část aminokyselin vstupuje do kosterních svalů a slouží k tvorbě svaloviny, která tvoří většinu tělesné hmotnosti obratlovců. Nedostatečný přísun aminokyselin potravou vede k převaze odbourávání bílkovin ve svalech a ke ztrátám



Obr. 2.4. Schéma metabolismu proteinů

svalové hmoty. Za hladovění se totiž mohou uvolněné aminokyseliny ze svalů po jejich deaminaci přeměňovat na glukózu v procesu zvaném **glukoneogeneze**.

#### 2.1.1.4. Metabolismus nukleových kyselin

**Nukleové kyseliny** jsou makromolekulární látky, jejichž stavebními jednotkami jsou **nukleotidy** (fosforylované nukleozidy); jsou to **polynukleotidové řetězce**. Rozlišujeme dva typy nukleových kyselin: **kyselinu deoxiribonukleovou (DNA)** a **kyselinu ribonukleotidovou (RNA)**, které se liší v cukerné složce a v pirimidinové bázi. Základ polynukleotidového řetězce tvoří sacharid pentóza a fosfátová skupina vázaná na hydroxyly pentózy; báze (purin nebo pyrimidin) jsou vázány na sacharid.

V organizmech živočichů dochází ke specifické **biosyntéze nukleových kyselin**, které jsou syntetizovány ze sloučenin endogenního původu. Ribóza a dezoxyribóza se získávají přeměnou glukózy v pentózovém cyklu, rovněž puriny a pyrimidiny si organizmus syntetizuje sám a není nutné je přijímat v potravě.

**Katabolismus nukleových kyselin** je založen na jejich štěpení pomocí enzymů **nukleáz** (ribonukleáz a dezoxynukleáz) na mononukleotidy. Mononukleotidy jsou dále štěpeny nukleotidázami na nukleozidy a kyselinu fosforečnou. Následně jsou nukleozidy štěpeny nukleozidázami na dusíkaté báze a pentózy. Ty potom vstupují do metabolických dějů prostřednictvím aerobní glykolýzy. Puriny jsou štěpeny na různé katabolity specifické podle určitých živočišných skupin (např. kyselina močová, močovina, amoniak, xantin, alatonin a CO<sub>2</sub>); pyrimidiny se po deaminaci štěpí na močovinu a CO<sub>2</sub>.



#### Pro zájemce

V trávicím ústrojí živočichů se sice nacházejí enzymy, které rozkládají DNA (dezoxynukleázy), ale to pouze v situaci, kdy je DNA součástí buněk potravy a je jí tedy relativně málo. Při pokusu, kdy byly myši „krmeny“ pouze DNA, se zjistilo, že enzymů rozkládajících DNA zřejmě není tolik, aby dokázaly rozložit takové množství DNA, a proto se DNA dostávala přes buňky zažívacího ústrojí do krve. Některá DNA zůstala v buňkách zažívacího ústrojí, jiná byla dokonce nalezena i v krevních buňkách a buňkách sleziny a jater. V některých případech obsahovala tuto DNA dokonce až jedna buňka z tisíce. Zdá se tedy, že organizmy dokáží účinně včleňovat cizí DNA do svého genomu, i když jejich přednostní snahou je cizí DNA inaktivovat.

#### 2.1.1.5. Metabolismus v absorpčním a postabsorbčním stavu

U živočichů jsou zdrojem energie živiny přicházející do krve a následně do tkání ze zažívacího traktu. Pro tuto fázi přeměny látek se používá označení **absorpční stav**. Pokud je dodávka živin zažívacím traktem nedostatečná nebo zastavena, jsou zdroje energie získávány z vnitřních, endogenních zdrojů. Tato fáze přeměny látek se pak označuje jako **postabsorpční stav**.

Organismus se nachází v absorpčním stavu tehdy, pokud tráví přijatou potravu. Obecně v absorpčním stavu slouží jako hlavní zdroj energie glukóza z potravy, přičemž pouze malá část aminokyselin a lipidů se rovněž využije jako zdroj energie. Větší část aminokyselin a tuků se využívá k resyntéze odbouraných tělních bílkovin a k resyntéze strukturálních tuků. Velká část aminokyselin, tuků i sacharidů nezpracovaných v oxidačních pochodech se přemění na tuk, který se ukládá v tukové tkáni.

Jakmile je veškerá přijatá potrava strávena a živiny zužitkovány, organizmus přechází do stavu postabsorpčního. Během něj je využití sacharidů jakožto hlavního zdroje energie značně sníženo a hlavním zdrojem energie se stává oxidace endogenního tuku. Syntéza tuků a bílkovin je omezena, naopak dochází k úbytku tuku v tukové tkáni

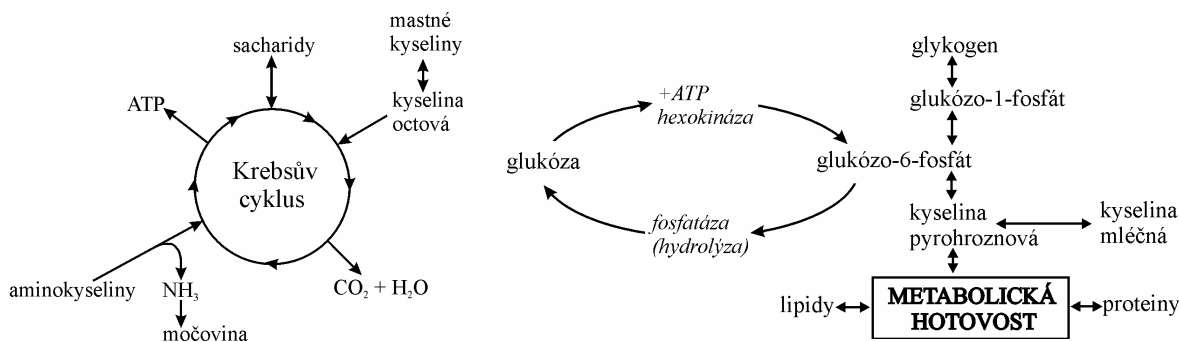
a případně také bílkovin ve svalech. Protože v těle nejsou velké zásoby sacharidů a organismus se bez glukózy neobejde, vytváří se při hladovění glukóza z nesacharidových zdrojů. Tomuto procesu se říká glukoneogeneze (viz výše). Proces glukoneogeneze probíhá především v játrech a glukóza příp. glykogen se při něm mohou tvořit z glycerolu, z aminokyselin po jejich deaminaci a také z kyseliny pyrohroznové a mléčné.

### 2.1.2. Energetický metabolismus

Potřeba energie je základní vlastností živé hmoty. Živočišné organismy energii nezbytnou pro zajištění životních procesů získávají z potravy, konkrétně rozpadem získaných živin. Takto získaná energie se přenáší na místo určení ve formě energeticky bohaté sloučeniny, nejčastěji fixovaná formou fosfátové vazby. Takovýmto univerzálním přenašečem energie založeným na bázi energeticky bohatých (makroergních) fosfátových vazeb je **adenozintrifofát (ATP)**, který je použitelný pro všechny životní děje. Chemicky vázaná energie je pomocí něj v rámci organismu přenášena beze ztrát a na místě určení může být převáděna na jiné druhy energie. Přeměna chemické energie živin na jiné formy energie probíhá obousměrně. Prvním krokem je syntéza ATP uvolněná oxidací živin vzdušným kyslíkem, obráceným pochodem je štěpení ATP a uvolňování různých druhů energie potřebné pro životní pochody. Výhodnost této dvousměrnosti je, že uvolněná energie se převádí na energii jediné látky. Nevýhodou je, že při každé transformaci energie se část energie vždy ztrácí ve formě vyzařeného tepla. Organismy tak v jistém smyslu „utrácí“ cennou energii při četných transformacích, na druhé straně uvolněnou tepelnou energii dovedou využít při termoregulaci. Energie, pro kterou není v daném okamžiku využití, se ukládá do nově syntetizovaných zásobních energeticky bohatých látek pro pozdější využití.

Energie uvolněná štěpením ATP slouží tělu jako bezprostřední zdroj energie pro svalovou práci, aktivní transport látek přes membránu a pro syntézu nových molekul. ATP obsahuje 3 makroergní vazby (označované ~P). Rozštěpením jedné vazby vzniká **ADP (adenozindifosfát)**, který se dále může štěpit na **AMP (adenozinmonofosfát)**. Energie se uvolňuje při obou krocích.

Nejsnáze mobilizovatelným zdrojem energie pro tvorbu ATP jsou sacharidy. Zásobním zdrojem sacharidů v těle je glykogen. Aktivace fosforylázy vyvolá štěpení glykogenu na glukózu. Její odbourávání v glykolýze vede k tvorbě kyseliny pyrohroznové (pyruvátu) a relativně malého množství ATP. Mnohem více ATP (až 95% celkového ATP z aerobního štěpení glukózy) pak vzniká z kyseliny pyrohroznové v mitochondriích v průběhu Krebsova cyklu.



Obr. 2.5. Vstup různých druhů energie do Krebsova cyklu (vlevo); vztah mezi glukózou a ostatními energetickými zdroji organismu. Podle Váchy et al. (2002)

Biologická oxidace glukózy je kaskádovitým dějem, kdy je energie uvolňována po malých dávkách a pomalu. Glukóza a ostatní sacharidy nejsou jediným zdrojem energie uvolňované v Krebsově cyklu. Ve skutečnosti jsou na Krebsův cyklus napojeny také mastné kyseliny a aminokyseliny. Podle momentálního stavu organismu je energie buď aktuálně využívána, nebo ukládána do rezerv na pozdější využití. Mezi všemi druhy živin existuje metabolické propojení (obr. 2.5.).

Molekuly ATP mohou sloužit jako zdroj energie pro tvorbu další makroergní molekuly, kterou je **kreatinfosfát**. Kreatinfosfát se vytváří při nadbytku ATP, při jeho nedostatku se rozkládá. Kreatinfosfát tak slouží v organismu jako zásoba energie (hlavně ve svalech).

### 2.1.2.1. Spalné teplo

**Spalné teplo** definujeme jako množství energie, která se uvolní při úplném spálení jednoho gramu živiny. Spalné teplo nám tedy říká, kolik energie je v jednotlivých živinách chemicky vázáno. **Fyzikální spalné teplo** je dáno pouze chemickou povahou dané látky, je to vlastně maximálně uvolnitelná energie za standardních podmínek mimo organismus. Fyzikální spalné teplo sacharidů je 17 kJ, proteinů 23 kJ a lipidů 38 kJ. Tyto hodnoty však nejsou zcela totožné s hodnotami spalného tepla substrátů, které se uvolní v organismu - ty označujeme jako **fyzilogické spalné teplo**. V případě sacharidů a lipidů jsou hodnoty víceméně totožné, avšak u proteinů je jeho hodnota zřetelně nižší (ca 16,7 kJ). Tento rozdíl připadá na vrub skutečnosti, že katabolity proteinového metabolismu obsahují ještě určité množství energie.

Množství energie uvolněné organismem je možno stanovit tzv. kalorimetricky. **Přímá kalorimetrie** vychází z faktu, že celkový energetický výdej se rovná součtu vytvořeného tepla a mechanické energie. **Nepřímá kalorimetrie** vychází z toho, že veškerá energie využívaná aerobionty je uvolňována oxidací kyslíkem, tzn. spočívá v měření spotřeby kyslíku. V humánní fyziologii se v současnosti používá téměř výhradně měření pomocí nepřímé kalorimetrie, která je technicky mnohem jednodušší.

### 2.1.3. Regulace metabolismu

Obecně je aktivita metabolických procesů v organismu řízena tak, aby byl zajištěn dostatečný přísun energie pro jeho životní pochody. Kontrola metabolismu v organismu je proto zajišťována řadou **hormonů**. Činnost hormonů tak způsobuje, že v absorpčním stavu převládají v těle anabolické pochody a v postabsorpčním stavu dochází k aktivaci dějů katabolických. Účinky hormonů jsou zodpovědné za to, že v absorpčním stavu tkáň metabolizují převážně glukózu a přijaté aminokyseliny jsou v játrech přeměňovány na mastné kyseliny nebo vstupují do Krebsova cyklu, ve kterém jsou oxidovány za zisku energie. Hormony také způsobují, že v postabsorpčním stavu tkáň využívají jako zdroj energie tuk a především z něj uvolněné mastné kyseliny.

Nejdůležitějším hormonem, který ovlivňuje pochody v absorpčním stavu, je **inzulin**. Inzulin snižuje hladinu glukózy v krvi a umožňuje její přestup z krve do tkání (→ str. 137). V postabsorpčním stavu organismu metabolismus ovlivňují antagonisté inzulínu - **adrenalin, glukagon, kortizol a růstový hormon**. Tyto hormony podporují glukoneogenezi a zvyšují hladinu glukózy v krvi. O účincích výše zmíněných hormonů se dozvíte více v kapitole „Hormonální regulace“ na str. 128-144.



Samotný příjem potravy je řízen z **hypotalamu** v mozku. Centrum pro příjem potravy se nachází v laterální části hypotalamu, mediálně od něj se nachází centrum sytosti. Obě tato centra jsou ovlivňována celou řadou faktorů, jako je hodnota glykémie, stres, chuť, podmíněnými reflexy a hormony jako např. tyroxinem, leptinem a neuropeptidy. Leptin je hormon, který informuje hypotalamus o stavu tukových zásob v těle.

## 2.2. Základní složky potravy a jejich význam

Mezi základní složky živočišné potravy náleží sacharidy, lipidy, proteiny, vitaminy a minerální a stopové prvky a voda. Z hlediska obsahu energie se mohou jednotlivé živiny vzájemně zastupovat (tzv. **izodynamie**). Jednotlivé živiny se však nemohou zastupovat stavebně, tj. z hlediska přívodu různých biologicky důležitých látek. Esenciální aminokyseliny, vitaminy a mastné kyseliny nemohou být ničím jiným nahrazeny. Celkově se např. v lidském těle vyskytuje nejméně 78 prvků v množství alespoň 1 atom na buňku. Mnohé prvky jsou významné pro fungování organismu a musí se tedy do organismu v potřebném množství dostávat v potravě.

### 2.2.1. Výživa

Pro zajištění životních funkcí živočichů je nezbytný přísun energie ve formě organických živin (tuků, cukrů a bílkovin). Příjem živin, jejich utilizace a skladování jsou řízeny a ovlivňovány velmi komplexním způsobem, hladinou glukózy v krvi a napětím stěny žaludku počínaje a genetickými faktory, stravovacími zvyklostmi a dostupností živin konče. Dostatečná výživa musí dodat živočišnému organismu dostatek energie pro životní pochody a látky pro stavbu i funkci jeho těla.

Požadavky na optimální složení potravy živočichů jsou vzhledem k obrovské pestrosti typů potravních adaptací velmi rozmanité. Např. mezi hmyzem nalezneme specializace na substráty jako např. dřevo, vosk, savčí srst nebo výkaly. O specializacích trávicích soustav na rozmanité druhy potravy se dozvíte více v kapitole o trávení (→ str. 104-117). Obecně platí, že spektrum trávicích enzymů odpovídá spektru živin. V případech, kdy živočichové nejsou sami vybaveni příslušnými enzymy (např. pro trávení celulózy), využívají často trávicích schopností endosymbiotických mikroorganismů. Není-li živočich schopen určitou látku, která je pro jeho životní funkce důležitá, syntetizovat sám nebo s pomocí mikrosymbiontů, nazýváme takovou složku potravy **esenciální**.

V průběhu fylogeneze můžeme pozorovat různé typy a způsoby výživy, charakteristické pro určité skupiny živočichů. Některé jednobuněčné organizmy mají ještě částečnou schopnost využívat dusík a uhlík z anorganických látek, podobně jako rostliny (někteří bičíkovci). Většina jednobuněčných však již potřebuje ve své výživě organické látky. Vyšší živočichové mají velmi rozmanité nároky na potravu, i když ta z hlediska výživového obsahuje v zásadě stejné látky. Podle převládající složky přijímané potravy dělíme živočichy na **býložravce** (herbivora), **masožravce** (carnivora) a **všežravce** (omnivora). Podle charakteru potravy lze dále diferencovat organizmy na **biofágní** a **nekrofágní**. První se živí živými organizmy, a to buď rostlinami (**fytofágové**) nebo živočichy (**zoofágové**), druhí odumřelými organizmy. Z hlediska rozmanitosti přijímané stravy dělíme živočichy na **monofágní** a **polyfágní**. Většina organismů je polyfágních, tedy schopných přijímat více typů potravy. **Monofágní výživa**

(tedy specializace pouze na určitý typ potravy) nebo se vyskytuje nepoměrně vzácněji, zejména u hmyzu (např. motýlů), ale i u obratlovců (např. panda velká).

Výživa má dvě funkce: **stavební** a **energetickou**. Stavební spočívá v tvorbě a výstavbě tkání, energetická je důležitá pro jejich metabolismus. U lidí se nesprávné stravování podílí na vzniku mnoha nemocí. Např. nadměrný přísun tuků a cukrů vede ke vzniku civilizačních chorob (obezita, vysoký krevní tlak, ischemická choroba srdeční, infarkt myokardu a mozková mrtvice); nedostatek vápníku způsobuje osteoporózu, nedostatek vitamínu C oslabuje imunitní systém atd.

### 2.2.1.1. Sacharidy

**Sacharidy (cukry)** jsou velmi důležitou složkou všech organismů. Do organismu se dostávají zejména ve formě **polysacharidů**, méně disacharidů a monosacharidů. Jsou to nejnázve dosažitelné látky pro výrobu energie a jsou součástí některých makromolekulárních látek (např. glykolipidů, nukleových kyselin, glykoproteinů). V organismu se sacharidy vstřebávají nejčastěji ve formě **glukózy**. Fyziologicky nejdůležitějšími cukry v těle jsou, kromě glukózy, její zásobní forma **glykogen**, dále **fruktóza** a **galaktóza**.

Hladina glukózy v krvi se nazývá **glykémie** a je udržována systémem řídicích látek - hormonů. Hlavními savčími hormony jsou inzulin a glukagon, ale zasahují také glukokortikoidy, mineralokortikoidy, pohlavní hormony a všechny metabolické hormony.

**Glykogen** můžeme rozdělit a **jaterní** a **svalový glykogen**. **Jaterní glykogen** slouží jako zásoba glukózy, a tím i energie pro organismus, a obnovuje se přeměnou sacharidů, lipidů i bílkovin. **Svalový glykogen** vzniká jen z glukózy a slouží jako zdroj energie pro svaly.

U člověka sacharidy kryjí 50-80 % energetické potřeby a jejich největším zdrojem je škrob (z obilnin, brambor, luštěnin atd.).

Význam sacharidů pro organismus lze shrnout takto:

- jsou pohotovým zdrojem energie
- jsou jediným zdrojem energie pro mozek a erytrocyty
- jsou složkou některých významných makromolekul
- regulují metabolismus v játrech (na zásobě glykogenu závisí, zda se začnou užívat tuky a bílkoviny)

### 2.2.1.2. Lipidy

**Lipidy (tuky)** se v organismu vyskytují v mnoha podobách: **triglyceridy**, **volné mastné kyseliny**, **fosfolipidy**, **cholesterol**. Obecně rozlišujeme tuky s aminokyselinami dvojího typu - s nasycenými a nenasycenými vazbami. Organismus nedovede syntetizovat **mastné kyseliny s nenasycenými vazbami**, a proto je považujeme za esenciální (kyselina linolová, linoleová a arachidonová). Mají podobné účinky jako vitamíny, pouze s tím rozdílem, že jejich účinek je obecnějšího charakteru. Spotřeba tuků a mastných kyselin organismem závisí na jeho fyzické zátěži.

Lipidy jsou v organismu významné jako:

- energetická zásoba (aktivovaná při nedostatku sacharidů)
- stavební složka buněk a zejména jejich membrán
- ochrana před ztrátami tepla (termoizolace)
- rozpouštědlo pro různé látky (např. vitaminy rozpustné v tucích)
- volné mastné kyseliny jsou nezbytné pro normální funkci metabolismu
- z cholesterolu se tvoří steroidní hormony

### 2.2.1.3. Proteiny

Zdrojem **proteinů (bílkovin)** pro živočichy a člověka je rozmanitá potrava rostlinného a živočišného původu. V organismu se vyskytují v mnoha formách, které jsou v dynamické rovnováze a během života buňky jsou neustále obměňovány. Nejdůležitější je dostatečný přísun esenciálních (nepostradatelných) aminokyselin, jejichž širší spektrum se vyskytuje v bílkovinách živočišných než rostlinných. Při jejich nedostatku dochází k vážným funkčním poruchám organismu. Spektrum esenciálních aminokyselin se u různých živočišných druhů liší.

Ukazatelem stupně metabolismu proteinů je **dusíková bilance**, kterou charakterizujeme jako rozdíl mezi celkovým množstvím dusíku přijatého v potravě (proteiny jsou hlavní látky v potravě obsahující dusík) a množství vyloučeného dusíku (v podobě močoviny). Za normálních okolností je bilance vyrovnaná. Pozitivní dusíková bilance znamená, že organismus přijímá více dusíku než vylučuje, tzn. že přijímá více proteinů než za normálních okolností potřebuje (např. při růstu nebo rekonvalescenci). Negativní dusíková bilance je dána zvýšeným odbouráváním vlastních bílkovin a nastává při jejich nedostatečném příjmu, vstřebávání nebo poruše metabolismu bílkovin (např. absenci esenciálních aminokyselin). Nedostatek bílkovin v potravě je obvykle spojen s nedostatečným přívodem energie. Nadměrný přísun bílkovin v potravě vede k některým orgánovým funkčním změnám (např. k vzestupu krevního tlaku).

Proteiny jsou v živočišném organismu významné jako:

- základní stavební struktura všech buněk
- součást regulačních (enzymy, hormony) a obranných (protilátky) mechanismů
- zdroj energie (nouzový, zejména při hladovění)

### 2.2.1.4. Minerální a stopové prvky

Živočišné organismy jsou složeny zejména z **biogenních prvků** (uhlík, vodík, dusík, kyslík), které tvoří obvykle 99 % veškerých atomů v organismu. Kromě toho se v tělech organismů vyskytují **minerální prvky** v množstvích od stovek do desítek gramů (sodík, draslík, vápník, fosfor, hořčík, síra). V řádově nižších koncentracích než hlavní minerály se v živočišných organizmech nacházejí **stopové prvky** (železo, zinek, jod, selen, fluor, hliník, měď, mangan, kobalt, chrom, cín). Zastoupení a význam některých

prvek	hmotnost (g)	% tělesné hmotnosti
kyslík	45 500	65,00
uhlík	12 600	18,00
vodík	7 000	10,00
dusík	2 100	3,00
vápník	1 350	1,93
fosfor	785	1,12
draslík	245	0,35
síra	175	0,25
sodík	105	0,15
chlór	105	0,15
hořčík	35	0,05
celkem	70 000	100,00

Tab. 2.1. Přibližný obsah prvků v těle 70 kg muže. Podle Schmidt-Nielsena (1997)

minerálních a stopových prvků se u různých organismů poněkud liší, v zásadě ale mají všechny shodný nebo velmi podobný účinek a jejich množstevní zastoupení je odlišné díky různým životním strategiím, jako aktivitě, přijímané potravě, obývaném prostředí, produkci speciálních obranných či jiných sekretů apod. Absence, nebo naopak nadbytek, některé minerální látky v organismu má negativní vliv na různé životní děje.

Tab. 2.2. Přehled minerálních a stopových prvků a jejich význam v lidském těle.

Prvek	Význam
sodík	hlavní kationt extracelulární tekutiny, jehož hlavní funkcí je udržování stálého osmotického tlaku v těle a udržování homeostázy. Důsledkem zvýšeného příjmu je hypertenze.
draslík	hlavní kationt intracelulární tekutiny. Společně se sodíkem se podílí na udržování stálého osmotického tlaku tělních tekutin a udržování acidobazické rovnováhy. Významný je také pro správnou činnost svalů, zejména svalu srdečního. Nedostatek se projevuje zrychlením srdeční činnosti a poruchami srdečního rytmu.
vápník	kromě toho, že je stavební součástí kostí a zubů, zastává celou řadu funkcí. Nezbytný je pro srážení krve, snižuje nervosvalovou dráždivost, umožňuje funkci převodního systému srdce. Intracelulární vápník zprostředkovává stažitelnost svalu. Při nedostatku vzniká osteoporóza a zvyšuje se nervosvalová dráždivost.
fosfor	anorganický fosfor je stavebním prvkem kostí a zubů; organický fosfor je součástí fosfolipidů, fosfoproteinů, nukleových kyselin a ATP. Nedostatek se projevuje zejména svalovou slabostí.
hořčík	se vyskytuje v kostech a ve svalech, kde snižuje nervosvalovou dráždivost.
železo	je součástí hemoglobinu a myoglobinu a jeho hlavní úlohou je účast na transportu kyslíku. Nedostatek se projevuje jako anémie a zároveň je snížena obranyschopnost organismu.
chlór	nachází se v žaludeční šťávě (HCl), tvoří 2/3 všech aniontů v krvi - většinou ve vazbě na sodíkové ionty. Nezbytný pro základní životní funkce.
zinek	je obsažen v pojivových tkáních, v sítnici, pankreatu a prostatě, součást mnoha desítek enzymů. Podílí se na tvorbě inzulínu a je nezbytný pro správný vývoj a fungování mužských pohlavních orgánů. Příznivě ovlivňuje hojení, růst a vývoj tkání.
síra	se nachází zejména v pojivových tkáních a chrupavkách (v podobě cysteinu a methioninu). V játrech se podílí na detoxikaci cizorodých látek.
jod	je součástí hormonů štítné žlázy. Nedostatek se projevuje sníženou činností štítné žlázy.
selen	je významný při odstraňování volných radikálů z buněk.
fluor	je nezbytný pro správnou stavbu kostí a zubů. Nedostatek se projevuje zvýšenou kazivostí zubů a špatným ukládáním vápníku do kostí.

měď	je součástí řady enzymů, které se podílejí na buněčném dýchání. Význam má při krvetvorbě, kdy napomáhá vstupu železa do prostetické skupiny hemu, při tvorbě pigmentu a vlasů. Nedostatek se projevuje opožděním růstu a osteoporózou, nadbytek může vést ke křečím, demenci, cirhóze jater
mangan	podílí se na správné funkci mnoha metabolických systémů. Nezbytný je při mineralizaci kostí a pro funkci nervového systému.
chrom	stimuluje účinek inzulínu a tím zvyšuje glukózovou toleranci
kobalt	hraje úlohu v krvetvorbě, je součástí vitamínu B <sub>12</sub>
cín	podílí se na regulaci růstu

### 2.2.1.5. Vitaminy

**Vitaminy jsou biokatalyzátory** - jejich nejdůležitější funkcí je katalytický účinek při řadě reakcí látkové přeměny, některé vitaminy působí přímo jako koenzymy. Jejich dostačující denní dávky pro organismus se pohybují v rozmezí jen několika desítek miligramů. Důležité jsou zejména pro přeměnu základních živin - cukrů, tuků a bílkovin a také pro energetický metabolismus.

Organizmy zpravidla nedokáží vitaminy přímo syntetizovat a musí se jim proto dostávat v potravě hotové nebo v inaktivní formě jako **provitaminy**. Vitamin K je vytvářen střevními bakteriemi v tlustém střevě. Jiné vitaminy jako např. vitaminy A a D jsou syntetizovány z provitaminů: vitamin A je vytvářen z karotenoidů přijatých potravou, vitamin D vzniká v kůži z provitaminů vlivem ultrafialového světla fotochemickou reakcí (dnes je považován za hormon → str. 133) .

Potřeba vitaminů je pro určité živočišné skupiny specifická. Fylogeneticky nejdříve postavené skupiny živočichů musí všechny vitaminy nebo provitaminy dostávat v potravě. Např. hmyz si dovede sám syntetizovat vitamin C a na rozdíl od obratlovců vůbec nepotřebuje vitaminy A, D a B<sub>12</sub>. Člověk a primáti (společně s morčetem) jsou mezi obratlovci výjimkou v esenciální potřebě vitamínu C. Ostatní dosud zkoumané druhy jej syntetizují.

Při nedostatku vitaminů vzniká **hypovitaminóza** až **avitaminóza**, která se projevuje četnými poruchami činnosti organismu. Nadbytečný přísun vitaminů může naopak vyvolat **hypervitaminózu**, a to zejména předávkováním vitaminů rozpustných v tucích (vitaminy A a D), které může vést až k toxickým a patologickým stavům.

Vitaminy se rozlišují na dvě základní skupiny. Jednou skupinou jsou **vitaminy rozpustné v tucích (liposolubilní)** a druhou skupinou jsou vitaminy **rozpustné ve vodě (hydrosolubilní)**. Mezi vitaminy rozpustné v tucích patří vitaminy A, D, E a K. Vitaminy rozpustné ve vodě zahrnují skupinu vitaminů B a vitamin C.

Tab. 2.3. Přehled vitaminů rozpustných v tucích a jejich význam pro člověka (podle Trojana 2003).

<b>vita- min</b>	<b>chemický název</b>	<b>funkce</b>	<b>symptomy avitaminózy</b>	<b>nemoci avitaminózy</b>	<b>zdroje</b>	<b>denní dávka (mg)</b>
<b>A</b> (A <sub>2</sub> )	retinol	epiteliální tkáň, zrak	suchost kůže, šroslepost	xerofthalmie, slepota	mrkev, rajčata, meruňky, listová zelenina, játra, mléko, vejce	1-2
<b>D</b> (D <sub>2</sub> , D <sub>3</sub> )	skupina steroidních látek	zvyšování resorpce Ca a P ze střeva, kalcifikační proces	rachitis, osteomalacie	deformace kostí, zlomeniny, rachitis	játra, vejce, rybí vnitřnosti, máslo, mateřské mléko	0,025
<b>E</b>	tokoferol	antioxidační vlastnosti	poruchy růstu, svalová dystrofie, poruchy nerv. systému, sterilita	nervové poruchy, opožděný růst	rostlinné klíčky, rostlinné oleje, libové maso, vejce, oves, vločky, zelenina	25-30
<b>K</b>	fytochinon	katalýza syntézy koagulačních faktorů v játrech	hemorhagie u novorozenců	krvácivost, špatná srážlivost	zelenina, obiloviny	0,001

Tab. 2.4. Přehled vitaminů nerozpustných v tucích a jejich význam pro člověka (podle Trojana 2003).

<b>vita- min</b>	<b>chemický název</b>	<b>funkce</b>	<b>symptomy avitaminózy</b>	<b>nemoci avitaminózy</b>	<b>zdroje</b>	<b>denní dávka</b>
<b>B<sub>1</sub></b>	thiamin	kofaktor pro aerobní dekarboxylaci pyruvátu a ketoglutarátu	únava, nechutenství, podrážděnost	beri-beri, neuritidy	droždí, obilné klíčky, vnitřnosti, luštěniny	1,5-2 mg
<b>B<sub>2</sub></b>	riboflavin	kofaktor enzymatického systému flavoproteinů	nervozita, slzení, kožní změny	zánět jazyka, stomatitida, dermatitida	ryby, játra, mléko	1,5-2 mg
<b>B<sub>5</sub></b>	kyselina pantoténová	součást koenzymu A	poruchy trávicí soustavy	alopecie, gastritida, dermatitida	obilí, luštěniny, žloutek, droždí, vnitřnosti	5-10 mg
<b>B<sub>6</sub></b>	pyridoxin	koenzym v metabolismu proteinů	křeče, deprese, nevolnost	anémie, nervové poruchy	obilné klíčky, mléko, vejce, maso, zelenina	2 mg
<b>B<sub>12</sub></b>	kobalamin	stimuluje erytropoézu a činnost nervové soustavy	příznaky anémie, nervozita	perniciózní anémie	játra, ledviny, mléko, vejce; produkce střevní flóry	2-3 µg
<b>BC</b> (M)	kyselina listová	má vliv na tvorbu červených krvinek a syntézu nukleových	příznaky anémie, neurologické poruchy	příznaky anémie, nervové poruchy, opožděný růst	obilné klíčky, zelenina, vnitřnosti, sýry, vejce	200-500 µg

<b>H</b>	biotin	kyselin vliv na celkový metabolizmus	kožní poruchy, nechutenství	poruchy metabolizmu, kožní poruchy	kvasnice, játra, ledviny, žloutky	200 µg
<b>PP</b>	niacin	vliv na celkový metabolizmus	kožní poruchy, nechutenství, bolesti hlavy	poruchy kůže (pelagra), deprese, anorexie	ryby, kvasnice, libové maso, obiloviny	20 µg
<b>C</b>	kyselina askorbová	tvorba kolagenu, vstřebávání Fe, antioxidační účinky	únava, nespavost, podrážděnost	kurděje, oslabená imunita	ovoce, šípky, citrusy, zeleniny	70-100 µg

### Pojmy k zapamatování

<i>intermediární metabolismus</i>	<i>Krebsův cyklus</i>	<i>kolorimetrie</i>
<i>energetický metabolismus</i>	<i>ketogeneze, ketolátky</i>	<i>esenciální látky</i>
<i>bazální metabolismus</i>	<i>proteosyntéza</i>	<i>izodynamie</i>
<i>metabolická hotovost</i>	<i>deaminace</i>	<i>glykémie</i>
<i>glykogenosyntéza</i>	<i>ornitinový cyklus</i>	<i>dusíková bilance</i>
<i>glukoneogeneze</i>	<i>absorpční, postabsorpční</i>	<i>provitamin</i>
<i>glykolýza</i>	<i>kreatinfosfát</i>	<i>liposolubní</i>
<i>pentózový cyklus</i>	<i>spalné teplo</i>	<i>hydrosolubní</i>



### Souhrn

Pod pojmem **metabolizmus** rozumíme souhrn veškerých vnitřních i vnějších aktivit organismu, orgánu nebo buňky, neboli **přeměnu látek a energií**. Přeměna živin pro trávení a vstřebávání představuje děje, kterým říkáme **intermediární metabolismus**. **Energetický metabolismus** je metabolismus, ve kterém se chemická energie obsažená v živinách přeměňuje v organizmech na jiné formy energie. Při látkové přeměně se organismus neustále nachází v **dynamickém katabolicko-anabolickém ustáleném stavu**.

Sacharidy cirkulují v tělních tekutinách jako **základní energetický substrát** ve formě **glukózy**. Glukóza v krevní plazmě pochází jednak z potravy přijaté do zažívacího traktu a jednak z jater, kde vzniká štěpením **glykogenu**, který je zásobní formou sacharidů a vzniká v procesu **glykogenosyntézy**. V živočišných buňkách můžeme rozlišit tři základní typy štěpení sacharidů: **anaerobní glykolýzu (glykogenolýzu)**, **aerobní pentózový cyklus** a **aerobní Krebsův (citrátový) cyklus**. Ústřední postavení v aerobním metabolismu sacharidů má Krebsův cyklus.

Tukové zásoby představují největší rezervu energie pro organismus. Organismem přijatý tuk je 1. **komplexně oxidován** ve tkáních za uvolnění energie, 2. **ukládá se jako triglyceroly** v buňkách tukové tkáně a 3. je **začleňován do struktur všech tkání** (fosfolipidy). V případě potřeby se tuk v tukové tkáni a v játrech štěpí na své základní složky: **glycerol** a **mastné kyseliny**, které se dostávají do oběhu. V tkáních obě složky vstupují do metabolické cesty sacharidů prostřednictvím Krebsova cyklu.

**Proteiny** tvoří základní stavební strukturu všech buněk a jako enzymy a některé hormony jsou nezbytné pro celkový metabolismus i funkci buněk. Základní jednotkou proteinů jsou **aminokyseliny**, které se navzájem spojují v **peptidové řetězce**. V játrech probíhá deaminace hydrolyzovaných proteinů prostřednictvím **ornitinového cyklu**. Při něm se uvolňuje amoniak, který je v játrech přeměněn na močovinu. Po deaminaci se



mohou vzniklé **ketokyseliny** zapojovat do energetického metabolismu prostřednictvím Krebsova cyklu.

Univerzálním přenašečem energie založeným na bázi energeticky bohatých (makroergních) fosfátových vazeb je **adenozintrifofát (ATP)**, který je použitelný pro všechny životní děje. Nejvíce ATP vzniká z kyseliny pyrohroznové v mitochondriích v průběhu Krebsova cyklu.

Pro zajištění životních funkcí živočichů je nezbytný přísun energie ve formě organických živin (tuků, cukrů a bílkovin). Dále je pro organismus významný přísun další látek, jako vitaminů, iontů, vody aj. (např. vlákniny). **Vitaminy** jsou biokatalyzátory - jejich nejdůležitější funkcí je katalytický účinek při řadě reakcí látkové přeměny, některé vitaminy působí přímo jako koenzymy. Rozlišujeme dvě základní skupiny vitaminů: vitaminy **rozpustné v tucích** (liposolubilní) a vitaminy **rozpustné ve vodě** (hydrosolubilní).



### Kontrolní otázky

1. Jaký je rozdíl mezi anabolickými a katabolickými pochody?
2. Co je bazální metabolismus?
3. Jak se nazývá zásobní forma sacharidů a kde se v organismu ukládá?
4. Co znamená pojem glykémie?
5. Při jakém metabolickém procesu vzniká kyselina mléčná a jaký je její vliv na organismus?
6. Jaký je význam Krebsova cyklu pro organismus a kde v buňkách probíhá?
7. Stručně popište metabolismus lipidů.
8. Jakým způsobem je napojen metabolismus proteinů na Krebsův cyklus?
9. Popište rozdíly v metabolismu v absorpčním a postabsorpčním stavu?
10. Jaký význam má pro organismus ATP a jak vzniká?
11. Co znamená pojem fyziologické spalné teplo?
12. Jaký význam mají pro organismus lipidy?
13. Co nám říká dusíková bilance?
14. Čím je pro organismus významný dostatečný přísun vápníku?
15. Co znamená pojem provitamin?



### 3. TERMOREGULACE

#### Cíle

Po zvládnutí kapitoly budete umět:

- popsat způsoby výměny tepla mezi živočichy a jejich okolím
- charakterizovat termoregulační strategie živočichů v průběhu fylogeneze
- vysvětlit způsoby termoregulace poikilotermních a homiootermních živočichů

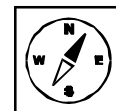
#### Klíčová slova

termoregulace, kondukce, konvekce, radiace, evaporace, poikilotermie, homiootermie, heterotermie, endotermie, ektotermie, diapauza, kryptobióza, tělesné jádro, tělesná slupka, třesová termogeneze, netřesová termogeneze, hnědý tuk, hibernace



#### Průvodce

*Naše planeta je, co se týká teploty a jejího kolísání, pro život mimořádně příznivá. Organismy se na Zemi vyskytují v rozmezí teplot mezi -80 °C a cca 100 °C. Pro metabolické děje v organismu je však příznivé jen velmi úzké rozmezí teplot. Proto jsou živočichové nuceni teplotu svého vnitřního prostředí udržovat v optimálních mezích, tedy termoregulovat. K takovému udržování optimální teploty živočichové využívají několik odlišných strategií s celou řadou regulačních mechanismů. V této kapitole se dozvíte, jakým způsobem živočichové termoregulují a jaké fyziologické mechanismy se na termoregulaci a jejím řízení podílejí.*



Během fylogenetického vývoje dochází v souvislosti s postupujícím zdokonalováním různých fyziologických funkcí také k vývinu mechanismů, které udržují tělesnou teplotu na stálé úrovni. Stálá tělesná teplota, udržovaná v určitém rozmezí, je jednou ze základních podmínek pro fungování složitých metabolických pochodů. Ustálení vnitřní tělesné teploty na vyšší úrovni než je teplota prostředí je výslednicí působení dvou protichůdných fyzikálních dějů - **tepelných ztrát z těla do prostředí a produkce tepla uvnitř organismu.**

Teplu je forma energie, kterou otevřený systém živého organismu od okolí přijímá a zpět ji odevzdává. Do celkové tepelné bilance, která musí být v zásadě vyrovnaná, přispívá teplo unikající jako vedlejší produkt metabolických životních dějů.

K výměně tepla mezi organismy a jejich okolím dochází:

- **kondukcí** - vedením přímým kontaktem s pevným materiálem (nejčastěji podkladem). Velikost přenosu tepla touto cestou závisí na teplotním rozdílu mezi tělem a prostředím, na velikosti vodivé plochy a její vodivosti
- **konvekcí** - prouděním pohyblivých molekul tekutého prostředí (voda, vzduch). Velikost přenosu tepla závisí na rychlosti proudění a teplotním rozdílu mezi tělem a prostředím
- **radiací** - sáláním nebo vyzařováním elektromagnetické energie. Ztráty tepla sáláním závisí na teplotním rozdílu mezi tělem a prostředím
- **evaporací** - vypařováním. Pohyb molekul vodních částic ve vzduchu sebou strhává spolu s tepelnou energií vzniklou při přeměně skupenského stavu vody. Evaporace je jedním z nejvýznamnějších mechanismů, jimiž živočichové odvádějí tepelnou energii. Ztráty tepla evaporací závisí především na pohybu vzduchu, relativní vlhkosti, teplotním rozdílu mezi tělem a prostředím a na atmosférickém tlaku

### 3.1. Termoregulační strategie v průběhu fylogeneze

V průběhu fylogeneze lze sledovat vývoj živočichů od těch, jejichž teplota kolísá s teplotou okolí, tj. **poikilotermů**, k těm, kteří mají schopnost tělesnou teplotu udržovat na konstantní hodnotě - **homiootermům**. Dělení živočichů na poikilotermní a homiootermní neodráží skutečnost, zdali živočich umí teplo produkovat sám, nebo využívá tepla okolního prostředí. Z tohoto pohledu definujeme živočichy **endotermní**, tedy ty které mají schopnost teplo sami generovat a **ektotermní**, kteří přebírají teplotu z okolí. V přírodě se můžeme setkat s živočichy, kteří svou tělesnou teplotu udržují víceméně konstantní (homiootermové), nicméně nikoliv vlastní produkcí tepla, ale řízeným využíváním vnějších teplotních zdrojů (jsou tedy ektotermové). Pro zjednodušení budeme v následujícím textu považovat homiootermny vždy za endotermní a poikilotermny vždy za ektotermní.

**Poikilotermie** je jednodušší a vývojově starší. Jedná se o strategii sázející na akceptování vnějších podmínek za celkově menších energetických nákladů. Poikilotermní jsou všechny vývojově nižší skupiny živočichů: bezobratlí a z obratlovců ryby, obojživelníci a plazi.

**Homiootermie** je vývojově pokročilejší a udržování tělesní teploty je u ní spojeno s aktivní regulací. Homiootermní živočich je schopen regulačními zásahy do intenzity metabolismu, změnami tepelné izolace kůže nebo chováním udržet teplotu v poměrně úzkém rozmezí. Díky této schopnosti mohou homiootermové obsazovat prostředí, ve kterých poikilotermové nejsou schopni přežít (polární oblasti, pouště apod.) a být aktivní v teplotně nepříznivých obdobích dne a roku. Cenou za výše zmíněné výhody je však vysoká energetická náročnost udržování stálé tělesní teploty vyžadující dostatečný příjem energeticky bohaté potravy. Relativně dokonalá homiootermie je vlastní až vyšším obratlovcům - ptákům a savcům.

Energeticky náročná homiootermie je zpravidla vázána na živočichy s větší velikostí těla, která je výhodnější z hlediska poměru povrch/objem. Povrch totiž roste s druhou mocninou poloměru, zatímco objem roste s mocninou třetí. Z toho vyplývá, že malí živočichové mají relativně velký povrch, zatímco velcí naopak. Povrch přitom určuje míru výměny látek a energií mezi organizmem a okolím. Velký živočich proto snadněji udržuje svou tělesnou teplotu než živočich malý, který je na termoregulaci nucen vydávat daleko větší množství energie.

Kromě poikilotermních a homiootermních živočichů rozlišujeme také přechodnou skupinu **heterotermních** živočichů. Tito živočichové (někteří savci a ptáci) v nepříznivých teplotních a současně i výživových podmínkách snižují tělesnou aktivitu a teplotu těla (podle druhu obvykle na 3-5 °C) a při normalizaci teploty prostředí a dostatku potravy teplotu opět zvýší. Tento proces je charakteristický zejména pro **hibernanty** (zimní spáče).

#### 3.1.1. Poikilotermní živočichové

Tělesná teplota **poikilotermů** kolísá s teplotou jejich okolí. Nicméně i tito živočichové jsou většinou schopni toto kolísání do určité míry ovlivňovat, tedy termoregulovat. Mezi významné prostředky termoregulace poikilotermů patří chování (vyhledávání míst s optimální teplotou) a metabolické tvoření tepla (zahřátí třesem).

Sezónní nízké teploty okolního prostředí přežívají homiootermové zpravidla v klidovém stavu (**diapauze**). Při dlouhodobějším vystavení teplotám pod bodem mrazu je vážným problémem tvorba ledových krystalků uvnitř buňky, které mohou trvale

poškodit intracelulární struktury. Kromě toho ledové krystalky aktivně absorbují vodu, takže zvyšují koncentrace roztoků.

Proto živočichové, kteří se během života setkávají s mrazem (resp. zmrznutím), vyvinuli strategie umožňující přežití teplot hluboko pod bodem mrazu. Rozlišujeme: 1. druhy **vyhýbající se zmrznutí** a 2. **zmrznutí tolerující** druhy.

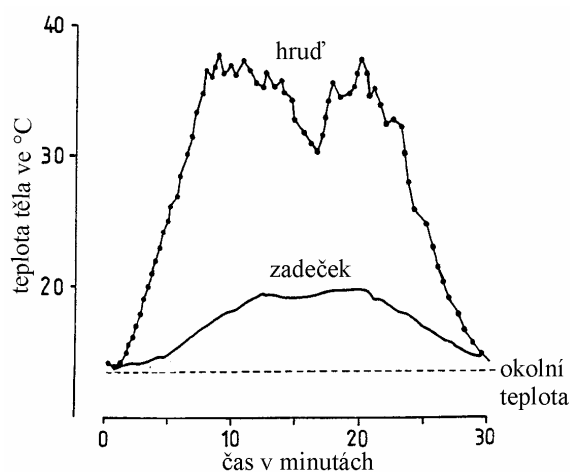
U druhů **vyhýbajících se zmrznutí** dochází k nahromadění **kryoprotektantů**, tj. látek zabraňujících zmrznutí intra- a extracelulárních tekutin. Díky nim se snižuje teplotní bod, kdy dojde ke zmrznutí až na  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ . U bezobratlých je nejčastějšími kryoprotektanty glycerol, vyšší alkoholy zvané polyoly, nebo zvýšení koncentrace solí. U obratlovců (ryby, obojživelníci) zastávají stejnou funkci kryoproteiny.

U druhů **tolerujících zmrznutí** dochází k rychlému zmrznutí extracelulárních tekutin (hemolymfy) tak, že nedojde k poškození buněčných struktur. Krystalky ledu přitom vznikají v extracelulárních prostorech, nikoliv intracelulárně. V extracelulárních prostorech jsou přitom obsaženy **nukleační látky** (proteiny), kolem kterých se postupně tvoří krystalky. Uvnitř buněk jsou, podobně jako u druhů vyhýbajících se zmrznutí, syntetizovány **kryoprotektanty**, které zvyšují osmotickou koncentraci a zabraňují intracelulární vodě zmrznout. Díky této strategii mohou poikilotermové přežívat teplotu do  $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Tato strategie se objevuje zejména u hmyzu, měkkýšů, kroužkovců a hlístů, u obratlovců je vzácná (několik druhů obojživelníků a plazů).

Zvláštní strategií umožňující přežití extrémních teplot, ať již nízkých nebo vysokých, je upadnutí do stavu tzv. **kryptobiózy**. Principem je extrémní snížení obsahu tělesné vody. Příkladem může být pakomár rodu *Polypedilum* z Nigérie, jehož larvy jsou schopny přežít při obsahu vody v těle pod 8 % teploty od  $-190\text{ }^{\circ}\text{C}$  do  $+104\text{ }^{\circ}\text{C}$  po dobu 3 let. Přitom bez stavu kryptobiózy je pro něj letální teplota  $+43\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

Některé druhy hmyzu jsou schopny udržovat tělesnou teplotu vyšší oproti okolnímu prostředí prostřednictvím **zvýšení metabolismu**. Aktivně létající druhy potřebují pro intenzivní svalovou činnost při letu zvýšit svou tělesnou teplotu. K tomu využívají intenzivní svalovou činnost často spojenou s vibrací křídel. Např. velcí motýli potřebují před vzlétnutím zahřát létací svaly na teplotu nad  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Intenzivně létající blanokřídlý hmyz využívá pro šetření teplem v hrudi, tolik potřebným pro létací svaly, **tepelného výměníku**. V místě stopky oddělující hrud' od zadečku je hřbetní céva zatočena do několika smyček. Proud teplé hemolymfy směřující do zadečku předává teplo opačnému proudu ze zadečku do hrudi. Díky tomu se udržuje teplejší hrud' na úkor teploty zadečku, ve kterém je teplota o několik stupňů chladnější. Aktivně létající druhy bývají často ochlupené (čmeláci, motýli apod.) - chlupy nebo šupinky fungují jako izolace umožňující udržet vysokou teplotu těla za letu.

Co se týká vysokých teplot, je z fyziologického hlediska jasně dána nejvyšší teplota, při které již organizmus není schopen fungovat a umírá - tzv. **horní kritická teplota**. Při této teplotě dochází k denaturaci a koagulaci proteinů - tedy inaktivaci enzymů.



Obr. 3.1. Teplota hrudi a zadečku čmeláka během předeřívání, následné aktivity a odpočinku. Teplota okolního vzduchu  $13,5\text{ }^{\circ}\text{C}$  (upraveno podle Hendricha (1975) ex Petrásek et al. (1992))

Krátkodobě se některé druhy mohou vyrovnávat s vysokými teplotami produkce tzv. heat shock proteinů, které za vysokých teplot zabraňují denaturaci bílkovin.

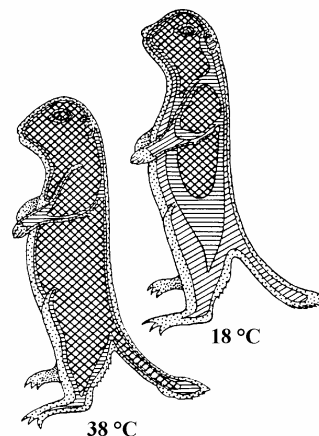
Proti možnému přehřívání se poikilotermové brání několika způsoby: ukrývají se ve stínu, zdržují se na chladnějším podkladu, odpařují vodu, zrychlují respiraci nebo zrychlují cirkulaci hemolymfy. Ochlazování těla prostřednictvím odpařování vody využívají např. některé druhy hmyzu. Včely při vysokých teplotách vylučují ústy kapičku tekutiny, kterou drží na ústních výrůstcích a jejím odpařováním se ochlazují.

### 3.1.2. Homoiotermní živočichové

Homoiotermní živočichové regulují tělesnou teplotu vytvářením tepla ve vlastním těle. Jejich tělesná teplota kolísá v poměrně úzkém rozmezí, většinou mezi 36-42 °C. U savců se průměrná teplota pohybuje okolo 37 °C, u ptáků okolo 40 °C. Takováto tělesná teplota je výhodná hned z několika důvodů. Při této teplotě má voda nejnižší specifické teplo, takže zachování tělesné teploty je spojeno s nejmenšími nároky na energii. Zároveň při této teplotě má optimum účinnosti většina enzymů, které katalyzují biologické reakce.

Teplota těla je různá v jeho různých částech. Nejstabilnější je uvnitř těla v dutině břišní, hrudní a lebeční - tzv. teplota **tělesného jádra**. Teplota **tělesné slupky** (kůže, podkoží, povrchové svalstvo) je více závislá na teplotě okolí. Tělesná slupka funguje jako teplotní nárazník při kontaktu s vnější teplotou. Rozdíly teplot mezi tělesným jádrem a slupkou jsou impulsem pro termoregulační mechanismy, aby zvýšily nebo snížily produkci tepla v tělesném jádře. Při nižších okolních teplotách se oblast tělesného jádra zmenšuje. Pokud se homoiotermní živočich nachází v takové optimální okolní teplotě, že existuje rovnováha mezi výdejem a tvorbou tepla, nachází se v tzv. **zóně termoneutrality**.

Termoregulační mechanismy můžeme rozdělit na 1. **fyzikální** a 2. **chemické**.



Obr. 3.2. Změny v rozsahu tělesného jádra a tělesné slupky při různých teplotách okolí (Raths (1980) ex Petrásek et al. (1992))



#### Pro zájemce

Homoiotermní živočichové mají v ranném postnatálním vývoji do různé míry vyvinutou schopnost termoregulace. Podle toho rozlišujeme 1. druhy s dobře vyvinutou termoregulací (např. hrabaví ptáci nebo sudokopytníci), 2. druhy s méně dokonale vyvinutou termoregulací, která je odlišná od termoregulace dospělých (např. člověk nebo pes) a 3. druhy s velmi omezenou termoregulací, které jsou plně závislé na udržování teploty v noře nebo hnízdě (např. myši, pěvci atd.). U lidí je termoregulace dokončena v prvním roce věku.

#### 3.1.2.1. Fyzikální termoregulace

**Fyzikální termoregulace** zahrnuje pochody výdeje tepla do vnějšího prostředí a v menší míře i procesy, jimiž naopak tělo z vnějšího prostředí teplo získává. Podle zákonů termodynamiky má teplo tendenci přecházet z teplejšího tělesa na chladnější. Velikost přenosu tepla u živočichů závisí na charakteru prostředí, ve kterém organismus žije (voda, vzduch), na velikosti tělesného povrchu, na velikosti teplotního rozdílu mezi

tělem a prostředím a na typu izolace povrchu těla. U většiny živočichů se teplo ztrácí hlavně povrchem těla. Výdej tepla do prostředí je u homoiotermů uskutečňován především vyzařováním (radiací) - asi 60 %, méně prouděním (konvekcí) a vedením (kondukcí).

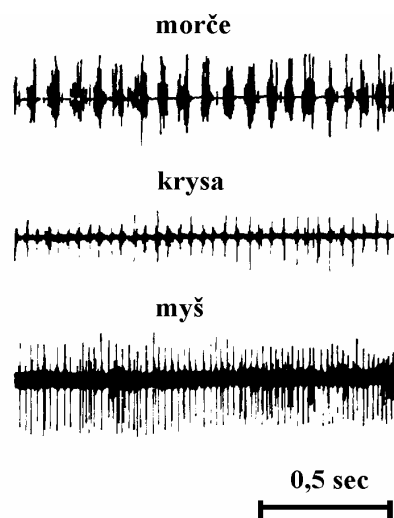
Povrch těla (kůže) disponuje několika mechanismy, jakými může regulovat únik tepla z organismu. V kůži reagují na teplotu periferní cévy - při požadavku organismu na odvádění většího množství tepla (např. při přehřátí) dochází k **vazodilataci** (roztažení) **periferních cév** a tím ke zvětšení tepelných ztrát povrchem (→ str. 88). V chladu naopak dochází k **vazokonstrikci**, čímž se teplotní ztráty omezují. Dalším způsobem ochlazování kůži je **pocení**, které se však vyskytuje jen u několika skupin homoiotermů (např. kopytníků nebo lidí). U většiny homoiotermů pocení není vyvinuto případně jsou potní žlázy soustředěny jen na některá místa těla (např. tlapky koček a psů). K nejvýkonnějším mechanismům bránícím tepelným ztrátám patří různé **izolační vrstvy** (chlupy, peří, podkožní tuk atd.). Mocnost izolační vrstvy, a tudíž i její účinnost, však nelze pohotově měnit, jako je tomu u předešlých mechanismů. Ke změnám v ochlupení a opeření (línání a pelichání) nebo změnám rozvrstvení tukových vrstev dochází zejména při změnách ročních období.

K fyzikální termoregulaci patří také změny v **chování živočichů**. Ty buď zabraňují tepelným ztrátám (shlukování, choulení do klubíčka, stavba nebo vyhledávání úkrytů), nebo tepelné ztráty zvětšují (mávání uší u slonů apod.)

### 3.1.2.2. Chemická termoregulace

**Chemická termoregulace** udržuje tepelnou rovnováhu tvorby tepla v těle změnami probíhajícími metabolickými ději. Nejvýraznější zvýšení úrovně metabolismu nastává v důsledku svalové aktivity. Ta je principem **třesové termogeneze**, při které je energie uvolňována rytmickými stahy příčně pruhované svaloviny. Dochází k ní téměř ve všech kosterních svalech, hlavní podíl však mají svaly končetin, krku, prsní, zádové a žvýkací svalstvo (známé „drkotání“ zubů). Třesová termogeneze probíhá v rytmických „výbuších“. Frekvence stahů se pohybuje mezi 10-35 Hz a je do značné míry druhově specifická. Účelem třesové termogeneze je uvolnit co největší množství energie ze svalového glykogenu. Stoupá u ní spotřeba kyslíku, takže stoupá i minutový srdeční objem, zároveň ale dochází k omezení prokrvení kůže (omezení ztrát tepla).

Podstatou **netřesové termogeneze** je maximální využívání metabolizované energie pro tvorbu tepla. Principem je rozštěpení (odpojení) fosforylace od oxidace, které vede k zastavení tvorby ATP a uvolňování energie ve formě tepla. K tomuto ději dochází v mitochondriích a je řízen hormonálně prostřednictvím adrenalinu a noradrenalinu. K netřesové termogenezi může docházet v kosterní svalovině, v játrech a v tzv. hnědém tuku. **Hnědý tuk** je zvláštní typ tukové tkáně, která se vyskytuje u novorozenců, hibernujících a chladově aklimovaných jedinců. V buňkách hnědé tukové tkáně se nachází velké množství mitochondrií. V hnědém tuku byl také lokalizován



Obr. 3.3. Druhová specifická třesová termogeneze (elektromyogramy). Podle Spaan & Klussmann (1970) ex Jánský (1977)

„rozpojovací protein“ - **termogenin**, který je odpovědný za rozpražení fosforylace a uvolňování tepla bez vazby na ATP. Netřesová termogeneze se vyskytuje jen u některých druhů živočichů, a i u těch zejména v ranném postnatálním vývoji. U dospělých savců může být netřesová termogeneze znovu indukována několikátýdenním pobytem v chladu. U jedinců schopných netřesové termogeneze se tato vzájemně doplňuje s termogenezi třesovou.

Zvláštní význam při řízení termoregulace mají termoregulační oblasti v **hypotalamu**, které získávají informace z receptorů o teplotě těla a v případě potřeby zapínají nebo vypínají tvorbu nebo výdej tepla a optimalizují tepelnou bilanci mezi jádrem a slupkou. Termoregulační oblasti hypotalamu tedy fungují jako termostat, který v případě člověka udržuje teplotu na 37,1 °C.



### Pro zájemce

Horečka je stav, kdy v důsledku infekce vznikají v organismu látky, kterým říkáme **pyrogeny**. Ty posunují hodnotu hypotalamického termostatu (37,1 °C) směrem nahoru a organismus začne „regulovat“ svou tělesnou teplotu na vyšší úrovni (objevuje se „třesavka“, tj. chladový třes). Při následném poklesu horečky dochází k velkému pocení, tj. velkým ztrátám tepla (rychlý odvod tepla a obnova tepelné bilance).

### 3.1.3. Heterotermní živočichové

**Heterotermní živočichové** představují přechodnou formu mezi poikilotermními a homoiotermními živočichy s aktivní schopností měnit tělesnou teplotu podle potřeby a udržovat homeostázu v podmínkách podchlazení. Jedná se tedy o endotermny - mají schopnost teplo generovat, ale přechodně svou teplotu snižují až na teplotu okolí. Heterotermní živočichové tak přežívají široké rozmezí tělesných teplot od ca 3 °C do 37 °C. Stav za snížené teploty se nazývá, podle období, ve kterém k němu dochází, zimní spánek - **hibernace** nebo letní spánek - **aestivace** (termín hibernace se ve fyziologii, na rozdíl od ekologie, často používá v širším slova smyslu pro oba stavy, mezi kterými z fyziologického hlediska není žádný významný rozdíl).

Mezi heterotermní živočichy patří různé skupiny vyšších obratlovců, bez ohledu na stupeň jejich fylogenetického vývoje. Nejvíce zástupců nacházíme mezi hlodavci a letouny. Z hmyzožravců hibernují ježci, z šelem jezevec a s nepravou hibernací se setkáváme u medvěda. Z ptáků jsou heterotermní např. kolibříci a lelkové.

Pro většinu heterotermů je důležité přípravné období před nástupem hibernace, jejíž nástup je primárně závislý na endogenních faktorech (ale určité faktory prostředí ji mohou ovlivnit). V tomto období si heterotermové hromadí zásobní látky a vytváří se specifická hnědá tuková tkáň. Začátek hibernace je spojen s poklesem aktivity fyziologických dějů. Dochází k pozvolnému poklesu teploty těla, až teplota dosáhne teploty prostředí. Tento proces, který trvá 8 i více hodin, je způsoben nervovou inhibicí termogeneze, snížením srdeční frekvence a dýchání. Výsledkem je celkový útlum metabolických procesů na 1-5 % normálu. Za rozhodující regulátor hibernace je považován zvláštní **spouštěcí hibernační faktor**. Jedná se o specifický peptid, který se tvoří v mozku a je uvolňován do oběhu. Podobně jako usínání, je i probouzení ze zimního nebo letního spánku komplikovaným a regulovaným fyziologickým procesem. Probouzení probíhá podstatně rychleji než usínání (obvykle 2-3 hod.) a je spojeno s intenzivní produkcí tepla. Teplo je uvolňováno kombinací třesové a netřesové termogeneze.

### Pojmy k zapamatování

<i>kondukce, konvekce</i>	<i>diapauza</i>	<i>třesová termogeneze</i>
<i>radiace, evaporace</i>	<i>kryoprotektanty</i>	<i>netřesová termogeneze</i>
<i>poikilotermní</i>	<i>nukleační látky</i>	<i>hnědý tuk</i>
<i>homoiotermní</i>	<i>kryptobióza</i>	<i>termogenin</i>
<i>ektotermní</i>	<i>tělesné jádro</i>	<i>hibernace</i>
<i>endotermní</i>	<i>tělesná slupka</i>	<i>aestivace</i>



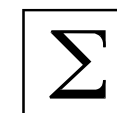
### Souhrn

Stálá tělesná teplota, udržovaná v určitém rozmezí, je jednou ze základních podmínek pro fungování složitých metabolických pochodů. Ustálení vnitřní tělesné teploty na vyšší úrovni než je teplota prostředí je výslednicí působení dvou protichůdných fyzikálních dějů - **tepelných ztrát z těla do prostředí** a **produkce tepla uvnitř organismu**. K výměně tepla mezi organismy a jejich okolím dochází kombinací čtyř fyzikálních dějů: **kondukcí, konvekcí, radiací a evaporací**. V průběhu fylogeneze lze sledovat vývoj živočichů od těch, jejichž teplota kolísá s teplotou okolí, tj. **poikilotermů**, k těm, kteří mají schopnost tělesnou teplotu udržovat na konstantní hodnotě - **homoiotermům**.

**Poikilotermie** je jednodušší a vývojově starší. Jedná se o strategii sázející na akceptování vnějších podmínek za celkově menších energetických nákladů. Poikilotermní jsou všechny vývojově nižší skupiny živočichů: bezobratlí a z obratlovců ryby, obojživelníci a plazi. Sezónní nízké teploty okolního prostředí přežívají homoiotermové zpravidla v klidovém stavu (**diapauze**). U poikilotermů se vyvinuly dvě strategie umožňující přežití teplot pod bodem mrazu. Rozlišujeme: 1. druhy **vyhýbající se zmrznutí** a 2. **zmrznutí tolerující** druhy. Zvláštní strategií umožňující přežití extrémních teplot, ať již nízkých nebo vysokých, je upadnutí do stavu tzv. **kryptobiózy**, jejímž principem je extrémní snížení obsahu tělesné vody.

**Homoiotermie** je vývojově pokročilejší a udržování tělesné teploty je u ní spojeno s aktivní regulací vytvářením tepla ve vlastním těle. Tělesná teplota homoiotermů kolísá v poměrně úzkém rozmezí, většinou mezi 36-42 °C. Nejstabilnější je uvnitř těla v tzv. **tělesném jádře**, teplota **tělesné slupky** je pak více závislá na teplotě okolí a funguje jako teplotní nárazník při kontaktu s vnější teplotou. Termoregulační mechanismy homoiotermů můžeme rozdělit na 1. **fyzikální** a 2. **chemické**. Fyzikální termoregulace je založena zejména na regulaci úniku tepla z organismu pomocí izolačních vrstev, změn průsvitu periferních cév, pocení a specifického chování. Chemická termoregulace udržuje tepelnou rovnováhu tvorby tepla v těle změnami probíhajícími metabolických dějů. Rozlišujeme **třesovou termogenezi**, při které je energie uvolňována rytmickými stahy příčně pruhované svaloviny a **netřesovou termogenezi** jejíž podstatou je využívání metabolizované energie pro tvorbu tepla. Principem netřesové termogeneze je rozštěpení (odpojení) fosforylace od oxidace, které vede k zastavení tvorby ATP a uvolňování energie ve formě tepla.

Kromě poikilotermních a homoiotermních živočichů rozlišujeme také přechodnou skupinu **heterotermních** živočichů. Tito živočichové (někteří savci a ptáci) v nepříznivých teplotních a současně i výživových podmínkách snižují tělesnou aktivitu a teplotu těla (podle druhu obvykle na 3-5 °C) a při normalizaci teploty prostředí a dostatku potravy teplotu opět zvýší. Tento proces se souhrnně nazývá **hibernace**.





### **Kontrolní otázky**

1. Vyjmenujte a stručně charakterizujte fyzikální děje podílející se na výměně tepla mezi živočichy a okolím.
2. Stručně charakterizujte rozdíl mezi poikilotermy, homoiothermy a heterothermy. Které živočišné skupiny jednotlivé strategie využívají?
3. Jakým způsobem se poikilothermní živočichové brání zmrznutí?
4. Co je kryptobióza?
5. Je teplota těla homoiothermů všude stejná? Jaký to má význam pro termoregulaci?
6. Co je principem tepelného výměníku? Vysvětlete.
7. Jmenujte mechanismy fyzikální termoregulace homoiothermů.
8. Co je třesová termogeneze, jaký je její význam a ve kterých orgánech k ní dochází?
9. Co je hnědý tuk?
10. Popište průběh hibernace?



## 4. FYZIOLOGIE POHYBU

### Cíle

Po zvládnutí kapitoly budete umět:

- charakterizovat základní typy pohybu živočichů
- popsat stavbu svalu a definovat základní typy svalů
- vysvětlit mechanismy svalové kontrakce

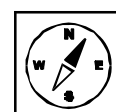
### Klíčová slova

pohyb bičíky, pohyb brvami, améboidní pohyb, kosterní sval, hladký sval, srdeční sval, myoblast, myofibrily, sarkomera, aktin, myozin, tropomyozin, troponin, akční potenciál, acetylcholin, červené svaly, bílé svaly, motorická jednotka, nervosvalová ploténka, izotonický stah, izometrický stah, svalová síla, svalový stah, opěrné systémy



### Průvodce

*Pohyb je jedním ze základních projevů života. Umožňuje živočichům vyhledávat optimální prostředí pro život, získávat potravu, přijímat a zpracovávat živiny, setkat se s opačným pohlavím, uniknout nepřátelům atd. V této kapitole se dozvíte, že fyziologické principy aktivního pohybu živočichů, který může být tak rozmanitý, jsou založeny na víceméně jednotném principu. Tím principem je interakce bílkovinných vláken cytoskeletu, která se k sobě dočasně uchycují a vzájemně se do sebe zasouvají – tedy kontrahují. Specializované buňky s velkou schopností stažitelnosti se shlukují a vytvářejí základní jednotku pohybu mnohobuněčných živočichů - sval.*



Obecně rozlišujeme dva základní typy pohybu: pasivní a aktivní pohyb. **Pasivní pohyb** lze charakterizovat jako pohyb s využitím vnějších faktorů prostředí, tedy bez jakékoliv vlastní pohybové aktivity. Řada živočichů využívá pro vlastní pohyb fyzikálně vyvolaný pohyb vody (vlny, proudy) nebo vzduchu (konvekce, kondukce). Další možností je přemísťování s využitím jiných živočichů - exo- a endoparazitů, foretičtí živočichové (uchycení na jiném druhu pouze z důvodu přemístění). **Aktivní pohyb** je výsledkem vlastní pohybové činnosti živočicha v prostoru. Tento typ, který umožňuje aktivně a efektivně regulovat pozici a polohu živočicha v prostoru je zdaleka nejběžnější. Velmi často se oba typy pohybu vzájemně doplňují a podporují. Např. živočichové využívají fyzikální nadlehčování pomocí plynových dutin, ale optimální polohu zajišťují aktivním pohybem.

Způsoby, jakými se živočichové pohybují v prostoru jsou velmi rozmanité. Existuje nepřeberné množství adaptací na co neoptimálnější způsob pohybu v rozličných typech prostředí (voda, půda, vzduch, vnitřní prostředí jiných organismů atd.) a za rozličných podmínek. Rozdílná je také rychlost pohybu živočichů. Nejrychlejší létající druhy hmyzu z řádu dvoukřídlých běžně překonávají rychlost zvuku. Velká rychlost pohybu však není vždy evolučně výhodná a některým druhům pro jejich životní strategii naopak vyhovuje rychlost velmi pomalá (např. lenochod).

### 4.1. Mechanismy pohybu živočichů

Podle mechanismu, jakými pohyb vzniká, rozlišujeme základní tři typy pohybů. První dva typy, **pohyb pomocí bičíků nebo brv** a **améboidní pohyb**, se vyskytují u jednobuněčných živočichů, příp. u některých specializovaných buněk mnohobuněčných

živočichů. Všichni mnohobuněční živočichové se pohybují principiálně jednotným způsobem - **pomocí svalů**.

#### 4.1.1 Pohyb pomocí brv nebo bičíků

Pohyb pomocí brv nebo bičíků se vyskytuje zejména u jednobuněčných organismů, setkáme se s ním však také u specializovaných buněk mnohobuněčných živočichů (např. spermie, epitelové buňky apod.). Tento typ pohybu funguje pouze v tekutém prostředí, ať již se jedná o vodní prostředí nebo o vnitřní prostředí organismů. Struktura brv i bičíků je podobná a principiálně se pohyb bičíky a brvami neliší. Bičíky bývají zpravidla větší a delší a vyskytují se jednotlivě nebo v malých shlucích; brvy jsou krátké a zpravidla se vyskytují ve větších množstvích. V ose bičíku či brvy se nachází 11 bílkovinných vláken, přičemž dvě jsou centrální a zbytek (9) jsou obvodová. Centrální vlákna tvoří vodivou soustavu, obvodová vlákna jsou odpovědná za pohyb. Okolo vláken je pevný obal a na bázi každého bičíku či brvy se nachází bazální tělísko.

#### 4.1.2. Améboidní pohyb

Stejně jako pohyb pomocí brv a bičíků, také améboidní pohyb je typický pro jednobuněčné živočichy a zároveň se uplatňuje u některých specializovaných buněk živočichů mnohobuněčných. Setkáváme se s ním např. u bílých krvinek obratlovců, které používají améboidní pohyb, když opouštějí krevní řečiště a vstupují do tkání jako makrofágy (→ str. 69). Také v průběhu ranné ontogeneze živočichů se mnoho buněk pohybuje k místu svého konečného určení právě améboidním pohybem. Améboidní pohyb jednobuněčných živočichů spočívá ve vytváření **pseudopodií** a je založen na kontrakcích aktino-myozinového cytoskeletu buňky.

Většina cytoplazmy buňky je tekutá (tzv. plazmasol), při okrajích buňky je viskóznější a tužší (tzv. plazmagel). Vnější vrstva je bohatá na aktinová filamenta. Interakcí mikrofilament je v určitém místě vytvářen pozitivní hydrostatický tlak cytoplazmy. Ten tlačí plazmasol na plazmagel, který se v tomto místě rozpadá a vytvoří se výduť navenek buňky v místě tvorby pseudopodia. Když plazmasol vstoupí do pseudopodia, mění se v plazmagel a popsaná změna se opakuje na jiném místě buňky.

#### 4.1.3. Svalový pohyb

Svalový pohyb je nejrozšířenějším pohybem živočichů. Svalový pohyb představuje základ pro lokomoci většiny živočichů, ať už se jedná o lokomoci pomocí nohou, křídel, ploutví či jiných specializovaných orgánů. Stejně tak veškeré tvarové změny, ohyby, posuny či kontrakce orgánů vznikají pomocí svalového pohybu. Buňky svalů jsou specializovány na to, aby transformovaly energii ATP na kontraktilní pohyb. Svalová buňka má podobně jako neuron membránu schopnou generovat a vést akční potenciály (viz dále).

Svalový pohyb je uskutečňován různě diferencovanou svalovinou, kterou podle její histologické stavby dělíme na tři typy:

- **příčně pruhované (kosterní) svaly**, které tvoří různě diferencované svalové skupiny připojené na kostru. U obratlovců jsou řízeny vůlí.

- **hladké svaly** vystýlající stěny tělních dutin a vnitřních orgánů. U obratlovců nejsou řízeny vůlí.
- **srdeční sval** je zvláštní kontraktilní svalovinou, která se stavbou podobá svalovině příčně pruhované, ale vyznačuje se zvláštnostmi, které jsou typické pro svaly hladké. Činnost nelze přímo ovlivnit vůlí.

## 4.2. Příčně pruhované svaly

Základní strukturní jednotkou svalu je **svalové vlákno**. Svalové vlákno vzniká splnutím více svalových buněk - **myoblastů**, díky čemuž obsahuje **více jader**. Svalové vlákno je ohraničeno **sarkolemou**, semipermeabilní membránou stejnou jako u jiných buněk, která má na povrchu plášť tvořený vrstvou polysacharidů a kolagenních vláken, přecházejících ve šlachy. Sarkolema se místy vchlipuje a tvoří **transverzální tubuly** (T-tubuly), které umožňují rychlejší přenos akčního potenciálu dovnitř buněk (viz dále). Vlastním **kontraktilním aparátem** buňky jsou **myofibrily**, dlouhá vlákna tvořená aktinem a myozinem, jichž je ve svalové buňce velké množství. Jedna myofibrila obsahuje asi 1 500 aktinových vláken a 3 000 vláken myozinových. Jsou uloženy v **sarkoplasmě**, buněčné matrix, svým složením odpovídající cytoplasmě ostatních buněk.

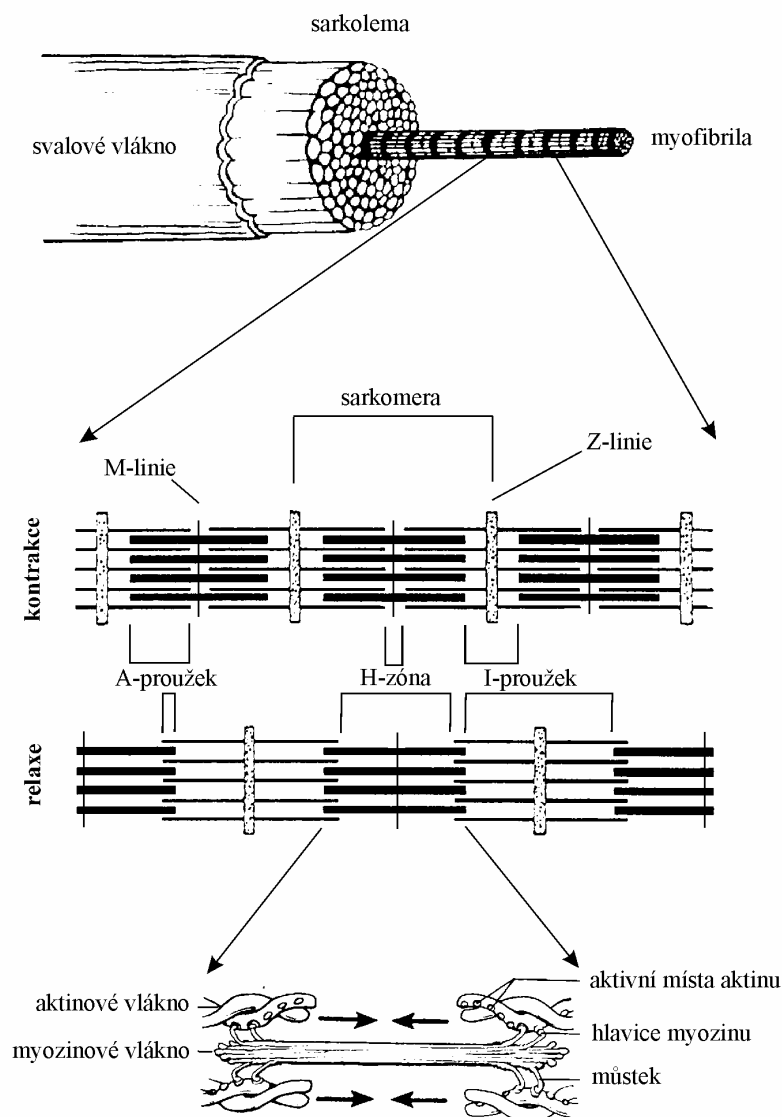
Výrazným znakem je **příčné pruhování** svalových vláken viditelné v optickém mikroskopu, které dalo tomuto svalu název příčně pruhovaný sval. Příčné pruhování nacházíme pouze u kosterního a srdečního svalu, nikoliv u svalu hladkého. Příčné pruhování je omezeno pouze na myofibrily a je způsobeno uspořádáním aktinových a myozinových vláken.

### 4.2.1. Kontraktilní aparát svalu

Funkční jednotkou příčně pruhovaného svalu je **sarkomera**, ohraničená dvěma tzv. **Z-liniami**. Každá Z-linie je součástí dvou vedlejších sarkomer a je tvořena silnou vazivovou přepážkou, do níž se ukotvují aktinová vlákna. Rovnoběžně s aktinovými vlákny, a tedy paralelně s podélnou osou svalové buňky, jsou uložena myozinová vlákna, která přecházejí přes střed sarkomery a jsou v něm fixována bílkovinou tvořící jemnou **M-linii**. Aktinová a myozinová vlákna se částečně překrývají a vytvářejí tak proužkování typické pro příčně pruhovaný sval. V místě, kde se vyskytují jen aktinová vlákna, je zóna stejnorodá (izotropní, proto **I-proužek**). Uprostřed je předělena Z-linií. Pás, kde se překrývají aktinová a myozinová vlákna, je nestejnorodý, anizotropní, proto se tato část nazývá **A-proužek**. V místě, kde jsou přítomna pouze vlákna myozinová, mluvíme o **H-zóně**. H-zóna je součástí A-proužku a uprostřed je rozdělena M-linií. Strukturu sarkomery nejlépe pochopíte z obrázku (obr. 4.1.).

**Myozinové vlákno** tvoří myozinové molekuly, které jsou jedna do druhé zapleteny jako květiny ve věnečku. Jedno vlákno tvoří více než 200 myozinových molekul. Hlavice odstupující z myozinového vlákna mají ATPázovou aktivitu (jsou schopné štěpit ATP) a zajišťují energii pro svalový stah. Je-li sval v klidu, nejsou hlavice ve spojení s molekulami aktinu. Kloubovitá pohyblivost hlavice spolu s možností reverzibilní vazby na vlákna aktinu umožňuje vzájemný posuv filament.

**Aktinové vlákno** je tvořeno komplexem aktinu, tropomyozinu a troponinu. **Aktin** je dvojšroubovice s aktivními místy, krytými (tj. blokovanými) vlákny **tropomyozinu**, která se otáčí mezi vlákny aktinu. **Troponin** je regulační bílkovina spojující aktinové a



Obr. 4.1. Kontraktilní aparát kosterní svaloviny. Nahoře příčný řez svalovým vláknem, uprostřed schéma sarkomer při kontraxi a relaxi, dole detailní uspořádání molekul aktinu a myozinu v průběhu kontrakce (upraveno podle Reece, 1998).

tropomyozinové vlákno a umožňující po navázání  $\text{Ca}^{2+}$  iontů aktivaci celého komplexu (viz níže).

Velice důležitou organelou svalové buňky je **sarkoplazmatické retikulum**. Je to velmi bohaté endoplazmatické retikulum, jehož hlavní funkcí je skladovat vápenaté ionty, nezbytné pro činnost svalu. Čím rychleji je svalové vlákno schopno reagovat, tím více má sarkoplazmatického retikula a tím více také vápenatých iontů.

#### 4.2.2. Mechanismus svalové kontrakce

Podnětem vyvolávajícím svalový stah je **akční potenciál**; spojovacím článkem mezi akčním potenciálem a kontraktilním aparátem jsou **ionty vápníku**. Akční potenciál, který se přenesse na svalovou buňku, putuje po membráně, **depolarizuje ji** a dostává se

vehlípeninami sarkolemy hluboko do vlákna. Tam způsobuje depolarizaci sarkoplazmatického retikula, které uvolní velké množství iontů vápníku a vyplaví je do sarkoplazmy. V aktivovaném svalu se ionty navážou na **troponin**. To způsobí jeho konformační změnu, která vede k **zanoření vláken tropomyozinu** mezi vlákna aktinu a **odkrytí jeho aktivních vazebných míst**, která byla v klidu tropomyozinem blokována. Po těchto aktivních místech se „natahují“ hlavy myozinu, kloužou po nich a vytvářejí spojení neboli **můstky** mezi aktinem a myozinem. V hlavici myozinu dochází po navázání na aktin ke **konformační změně**. Na aktin se primárně hlavice naváže v úhlu přibližně 90°, poté se v krčku ohne asi o 45°. Ohyb hlavice působí jako páka a myozinové vlákno tak aktivně přitahuje dvě aktinová vlákna zakotvená do protilehlých Z-proužků, a tím k sobě tyto proužky přitahuje. Výsledkem je zkrácení sarkomery, zkrácení myofibrily, a tím i zkrácení svalu čili svalový stah. Vazba normálně trvá jen několik setin sekundy, pak se uvolní, hlava se vrátí do původního úhlu, případně se opět naváže na aktin. Tento děj lze přirovnat k činnosti veslice, kdy se vesla (hlavice myozinu) opřou o vodu (aktin) a tahem veslařů mění úhel k lodi a tím způsobují pohyb. Frekvence znovuvytváření spojení hlavice s aktinem je přibližně 5-50 Hz.

Čím více hlavice myozinu se spojilo s aktivním místem aktinu, tím větší je síla kontrakce. Čím více se k sobě přiblíží dva vedlejší Z-proužky, tím více se sval zkrátí. Aktinová vlákna se však nesmějí překrývat, pak by se síla stahu výrazně snížila. Sval se může maximálně zkrátit na 50-70 % své klidové délky (je to dáno velikostí sarkomer a přesahováním aktinu) a prodloužit až na 180 % klidové délky.

#### 4.2.3. Typy příčně pruhovaných svalů

Příčně pruhované svaly je možno makroskopicky rozdělit na dva typy: **červené svaly** a **bílé svaly**.

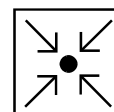
**Červené svaly** obsahují velké množství myoglobinu (bílkoviny vázající ve svalu kyslík), který je červený, a červená barva dává tomuto svalu jméno. Velké množství mitochondrií a bohaté prokrvení je důkazem, že se tento typ svalu specializuje na **aerobní metabolismus** (metabolismus probíhající v podmínkách dostatečného přívodu kyslíku). Aerobní metabolismus je energeticky výhodnější než metabolismus anaerobní, takže červené svaly šetří energii, ale pracují poměrně pomalu, proto se jim také říká pomalé svaly. Vyskytují se hlavně tam, kde je třeba spíše udržovat tonus (např. šíjové svaly).

**Bílé svaly** mají poměrně málo myoglobinu, jsou relativně méně prokrvené a mají méně mitochondrií. Mají však velmi bohaté sarkoplazmatické retikulum a velké množství glykolytických enzymů. Proto u nich převládá hlavně **anaerobní metabolismus** a jsou schopné velmi rychlých pohybů. Nevýhodou je, že spotřebují velké množství energie a velice snadno se unaví.

Většina kosterních svalů v těle je směsí červených a bílých vláken, některé svaly však mají výraznou převahu vláken určitého typu: šíjové svaly - červená vlákna, okohybné svaly - bílá vlákna.

#### Příklad

Zastoupení jednotlivých typů vláken ve svalovině je dáno geneticky. Takže podle podílu jednotlivého typu vláken např. v lýtkových svalech jsou do určité míry předurčeny rychlostní a vytrvalostní schopnosti jedince. Při lehkootletických závodech si můžete všimnout, že se běžci dělí na sprintery (s převahou bílých vláken) a maratonce (s převahou vláken červených), přičemž se neseťkáte s běžcem úspěšným v obou disciplínách.



#### 4.2.4. Motorická jednotka a nervosvalové spojení

Příčně pruhovaný sval je řízen motorickými nervovými vlákny z předních míšních rohů. Jeden **motoneuron** inervuje několik svalových vláken a vytváří **motorickou jednotku**. Motorická jednotka je soubor svalových snopců, které jsou funkčně závislé na jediném motoneuronu. Podle počtu inervovaných svalových snopců rozlišujeme **malé a velké motorické jednotky**, které se liší účinností a vytrvalostí. **Malé motorické jednotky** jsou tvořeny 3-8 vlákny. Impuls z motoneuronu se rychle převede na celou motorickou jednotku a ta rychle zareaguje stahem. Tento typ jednotek je častý u svalů, které mají pracovat rychle a jemně (například okohybné svaly nebo drobné svaly ruky). **Velké motorické jednotky** obsahují 1 500 až 2 000 svalových snopců na jeden motoneuron. Vyskytují se hlavně tam, kde se jedná především o dlouhodobé udržování napětí (svalového tonu) k zajištění vzpřímené polohy těla (např. antigravitační svaly). Většina svalů obsahuje oba typy motorických jednotek, ale podle funkce svalu vždy jeden typ převládá. Motoneurony malých motorických jednotek jsou menší než motoneurony velkých jednotek a jsou citlivější ke změnám vnitřního prostředí. Důkazem jsou například křeče rukou a nohou (karpopedální spazmy) při snížené hladině vápníku v krvi (hypokalcémii).

Stahy různých motorických jednotek mohou probíhat buď postupně, nebo střídavě. Při postupném zapojování se nejdříve aktivuje malý motoneuron malé motorické jednotky, protože je excitabilnější (snadněji se aktivuje). Při přibývání vzruchů se postupně zapojují další a větší motorické jednotky. Větší jednotky mají až padesátkrát větší sílu stahu než jednotky malé, takže sval s přibývajícím zapojenými jednotkami zvyšuje sílu svého stahu (gradace svalové aktivity). Střídavé zapojování jednotlivých motorických jednotek vede k dlouhodobému udržování tonu (hlavně antigravitačních svalů) bez známek únavy.

Podněty, které přicházejí po motoneuronu, končí na svalovém vlákně ve zvláštním útvaru zvaném **nervosvalová ploténka**, což je vlastně modifikovaná synapse (→ str. 149). Během vývoje ploténky se dostává motorické vlákno ke svalu a indukuje změny - vchlípení (invaginaci) membrány (tím se zvětší aktivní povrch synapse) a vznik receptorů pro mediátor. V nervové části ploténky se hromadí váčky s mediátorem, které se při průchodu akčního potenciálu nervovým vláknem otevrou do synaptické štěrbině. Mediátor se vyplaví a naváže na postsynaptické receptory. V kosterním svalu je mediátorem **acetylcholin**. Navázání mediátoru na receptor způsobí v postsynaptické membráně otevření kanálů pro **Na<sup>+</sup> ionty**, a vyvolá tak vznik **akčního potenciálu svalové buňky**. Tento akční potenciál se aktivně šíří podél sarkolemy na celé svalové vlákno. Po aktivaci sarkoplazmatického retikula se do sarkoplazmy vylejí ionty **Ca<sup>2+</sup>**, které se navážou na troponin a tím umožní kontrakci. Asi po jedné vteřině jsou **Ca<sup>2+</sup> ionty** aktivně pumpovány zpět do sarkoplazmatického retikula, kde zůstávají uskladněny do příchodu dalšího akčního potenciálu. Acetylcholin je po přenosu impulzu v synaptické štěrbině velmi rychle štěpen **acetylcholinesterázou**, což umožňuje rychlou repolarizaci a tím pádem i účinný přenos po sobě jdoucích podnětů.



#### Pro zájemce

Nervosvalové spojení je citlivé na různé vlivy a může být ovlivněno množstvím látek. Vybavení svalového vzruchu lze zabránit podáním jedu kurare (alkaloid), který se pevně váže na receptory na postsynaptické membráně, na něž se normálně váže acetylcholin, a tak je zablokuje. Podobně nevratně blokuje cholin-recepční systém také některé hadí jedy. Nervosvalový přenos je také možné zablokovat inhibičními acetylcholinesterázami. Synapse je pak v trvale aktivovaném stavu a tedy nefunkční. Tak účinkují např. některé organofosfáty (bývají součástí bojových plynů a pesticidů). Toxin botulin blokuje

uvolňování acetylcholinu při akčním potenciálu a brání tak excitaci svalové membrány. To vede ke křečím a může vést až k smrti udušením.

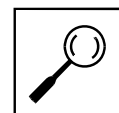
U **bezobratlých** se motorické neurony mnohonásobně rozvětvují a vytvářejí mnoho synapsí. Důvodem je neschopnost svalových membrán bezobratlých generovat aktivně se šířící akční potenciály. Sval tedy musí být drážděn prostřednictvím mnohem hustší sítě synapsí.

#### 4.2.5. Energetika svalové činnosti

Svaly převádějí energii chemicky vázanou přímo na mechanickou. Bezprostředním zdrojem energie pro sval je **ATP**. Jeho zdrojem pro trvalou svalovou činnost je **aerobní oxidativní fosforylace**. Krátkodobé (do 40 s) vysoké výkony (např. sprint) jsou možné také **anaerobně** (glykolýza). Zásoba ATP ve svalu je poměrně malá (asi na 10 kontrakcí) a může být doplněna reakcí ADP s **kreatinfosfátem**, který je při tom defosforylován. Jeho zásoba je však také malá (asi na 50 kontrakcí). Při práci je kreatinfosfát doplňován převážně odbouráváním volných mastných kyselin z krve. Při krátkodobých vysokých výkonech je důležitým zdrojem energie **glukóza**. Teprve při extrémních nárocích začíná sval využívat vlastní **glykogen** (zásobní polysacharid). Při **anaerobní glykolýze** jsou glukóza z krve a glykogen ve svalu odbourávány na **kyselinu mléčnou**. Déletrvající svalové výkony jsou možné pouze prostřednictvím **aerobního uvolňování energie** z glukózy a tuků. Energetické potřeby svalu při práci jsou závislé na dostatečném zásobení kyslíkem - tedy na prokrvení svalů, na srdečním výkonu, dýchání. Určitou rezervu kyslíku přímo ve svalech poskytuje barvivo **myoglobin** (→ str. 100).

#### Pro zájemce

Po smrti organismu svaly ztrácejí svou dráždivost, začnou se zkracovat a tuhnout. Příčinou tohoto stavu je zastavení krevního oběhu, tj. přerušení dodávky ATP a současné hromadění produktů katabolismu. Tato tzv. posmrtná ztuhlost (rigor mortis) postihuje orgány a části těla v určitém pořadí (tzv. Nystenův zákon). Nejdříve tuhne srdce, poté bránice, hlava, krk, trup, horní a dolní končetiny. Pokud byl organismus před smrtí uštváný, dostavuje se posmrtná ztuhlost dříve, protože se v těle nachází velké množství produktů intermediálního metabolismu. Ztuhlost začíná po určité době ochabovat, a to ve stejném pořadí, v jakém nastupovala (u člověka po 1-5 dnech). Stupeň posmrtné ztuhlosti se využívá v kriminalistické praxi pro orientační stanovení doby uplynulé od smrti.



#### 4.3. Hladké svaly

Hladká svalovina savců tvoří pouze ca 3 % tělesné hmotnosti, ale má velký význam pro fungování vnitřních orgánů. Základní jednotkou hladkého svalu je vřetenovitá svalová buňka s jedním jádrem, která je podstatně menší než buňka svaloviny kosterní. Je prostoupená rozptýlenými aktinovými a myozinovými vlákny, takže se netvoří proužkování. Aktinová vlákna v buňce hladkého svalu neobsahují troponin a jsou zakotvena do pevných **aktinových tělísek**, která nahrazují Z-proužek příčně pruhovaného svalu. Tato tělíčka jsou buď volně rozptýlena v cytoplazmě, nebo jsou spojena se sarkolemou.

Po aktivaci myozinu (regulační funkci troponinu zde zastává kalmodulin) se myozinové hlavy navážou na aktivní místa aktinu, přitahují k sobě aktinová tělíčka, a tak uskutečňují stah buňky. Protože tolik potřebné  $\text{Ca}^{2+}$  ionty mohou prostupovat do buněk hladkých svalů přímo iontovými kanály přes membránu, má hladký sval téměř

neznatelné sarkoplazmatické retikulum. Je to však také důvod, proč je hladký sval (a také myokard) daleko výrazněji závislý na extracelulární hladině vápníku.

Rozlišujeme dva typy hladkého svalu:

**Vícejednotkový hladký sval** je složen z několika na sobě vzájemně nezávislých buněk, které mají každá zvláštní inervaci a které se mohou kontrahovat každá zvlášť. Vícejednotkový hladký sval se vyskytuje hlavně tam, kde je třeba jemný a cílený pohyb (např. ciliární svaly oka). Tyto svaly jsou vůlí neovlivnitelné, nemají automacii (schopnost pohybu bez nervového podnětu) a řízeny mohou být jen vegetativním (autonomním) nervovým systémem.

**Jednotkový (útrobní) hladký sval** je tvořen sty až miliony buněk, které jsou velmi těsně spojeny a chovají se jako jeden celek - vytvářejí tzv. **syncytium** (soubuní). Jsou uloženy hlavně ve stěnách dutých orgánů: v děloze, cévách, trávicím ústrojí a v močovém měchýři. Buňky tohoto typu svalu k sobě přiléhají tak těsně, že z jedné buňky na druhou přecházejí ionty i akční potenciál. Mají schopnost automacie - v mnoha orgánech se vyskytují **pacemakerové buňky**, které rytmicky vytvářejí akční potenciály, čímž je udržován trvalý tonus svaloviny. Hladké svaly mohou být kromě vegetativního systému řízeny i hormonálně (hlavně adrenalinem a noradrenalinem z dřeně nadledvin), látkovými vlivy (např. změnou pH, parciálním tlakem kyslíku) a reflexně (reakcí na mechanické napětí).

Nervosvalový přenos impulzu se u hladkého svalu liší od svalu příčně pruhovaného. Na hladkých svalech **nejsou vytvořeny speciální struktury pro přenos impulzu**. Vegetativní (autonomní) vlákna, jež hladké svaly inervují, se v blízkosti hladkých svalových buněk mohutně větví a na zakončeních vytvářejí **terminální zduření** (varikozity), která obsahují vesikuly s mediátorem. Receptory pro mediátory jsou přítomny na celé membráně hladkého svalu a při průchodu akčního potenciálu se vyplavený mediátor rozlije po celém jeho povrchu. Navázáním mediátoru na receptory vznikne akční potenciál na hladkém svaly. Mediátory vegetativního nervstva, které výhradně inervují hladké svaly, jsou **noradrenalin** a **acetylcholin**. Noradrenalin je mediátorem sympatiku a acetylcholin parasympatiku.

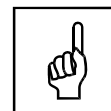
#### 4.4. Srdeční sval

Srdeční sval má některé vlastnosti jak kosterní, tak i hladké svaloviny. Podobně jako kosterní sval vykazuje srdeční sval **příčné pruhování** a obsahuje myofibrily s pravidelně uspořádanými silnými a slabými filamenty. Dobře vyvinuté je i **sarkoplazmatické retikulum** a mechanismus kontrakce je stejný jako v kosterním svaly. Hladkému svaly je srdeční sval podobný v tom, že má vlastní rytmicitu a že buňky vytvářejí **syncytium**. Tím vytváří celé srdce jedinou funkční jednotku, která se vždy stahuje jako celek. Zvláštností srdeční svalové buňky je dlouhé trvání akčního potenciálu a tedy i dlouhá refrakterní fáze. Zatímco akční potenciál nervového vlákna, nebo vlákna kosterního svalu po krátké vzestupné fázi opět rychle klesá a klidový potenciál se obnoví za asi 1-3 ms, u vláken myokardu je k tomu zapotřebí až 300 ms (viz dále). Tato pomalá repolarizace má důležitý význam pro pravidelnou srdeční činnost. Srdeční sval zůstává po delší dobu v refrakterní periodě a nemůže být podrážděn v časových intervalech kratších než 250 ms. Není proto možné sčítání stahů vedoucí k tetanu, které by znamenalo zastavení pravidelné činnosti srdce.



Tab. 4.1. Srovnávací přehled vlastností hladké, srdeční a kosterní svaloviny.

stavba/funkce	Hladký sval	Srdeční sval	Kosterní sval
motorická ploténka	ne	ne	ano
vlákna	fusiformní, krátká	rozvětvená	cylindrická, dlouhá
mitochondrie	málo	mnoho	mnoho
počet jader/vlákno	1	málo	mnoho
sarkomera	ne	ano, max. délka 2,60 $\mu\text{m}$	ano, max. délka 3,65 $\mu\text{m}$
syncytium	ano (konexony)	ano (disky)	ne
sarkoplazmat. retikulum	málo vyvinuté	dobře vyvinuté	silně vyvinuté
pacemaker	ano - pomalý	ano - rychlý	ne, nutný nervový podnět
odpověď na podnět	odstupňovaná	„vše nebo nic“	odstupňovaná
tetanický stah	ano	ne	ano



## 4.5. Projevy činnosti svalstva

Činnost svalů provázejí různé děje, které jsou buď podmínkou svalové práce (např. strukturální, mechanické a elektrické změny), nebo následkem práce svalů (tepelné změny). Projevy činnosti svalstva můžeme rozdělit do několika základních typů: projevy mechanické, elektrické, tepelné, chemické a strukturální. O chemických změnách (tj. energetice svalové činnosti) a strukturálních změnách (tj. svalové kontrakci) jste se již dozvěděli výše, nyní se něco dozvíte o zbylých projevech svalové činnosti.

### 4.5.1. Mechanické projevy

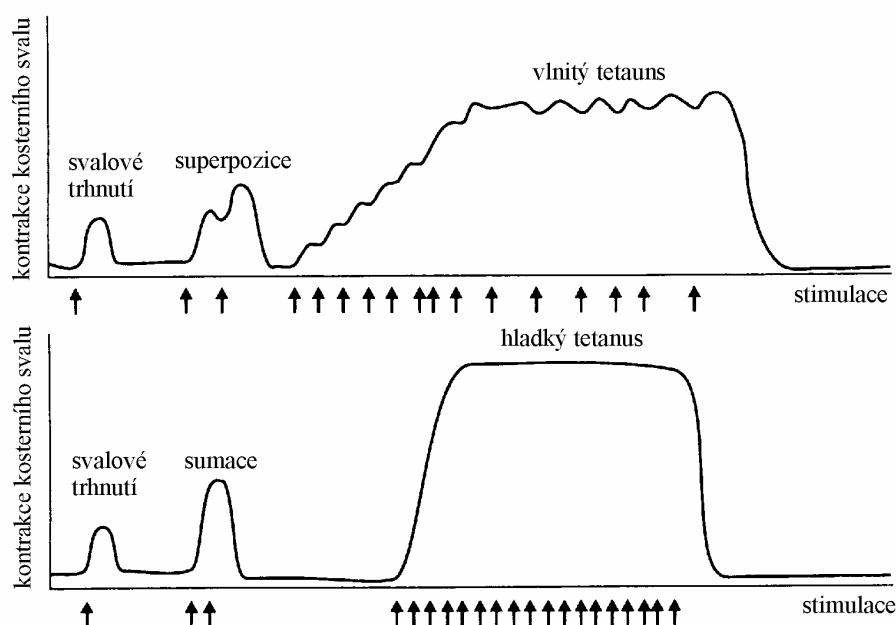
Mechanické projevy svalů jsou na první pohled nejmarkantnější. Při pohybu dochází ke zkrácení a posléze ochabnutí svalu, tedy **stahu** a **relaxi**. Stah může být **izotonický** - to znamená, že se při něm nemění tonus (napětí) vláken, ale jejich délka. Příkladem může být lýtkový sval při chůzi, který se střídavě protahuje a zkracuje a nemění své napětí. **Izometrický** stah naproti tomu znamená, že se nemění délka vláken, ale jejich napětí. Izometricky pracují např. všechny antigravitační svaly. Svaly živočichů jsou obvykle uspořádány v antagonistických párech tak, že se jedna svalová skupina kontrahuje a ostatní zároveň relaxují. Mechanické činnosti svalu lze zaznamenat myograficky.

Sval je **pružný (elastický)** i v neaktivovaném stavu - klade odpor deformaci při prodlužování nad tzv. **klidovou délku**. Přestane-li deformující síla působit, sval se rychle vrací do původní (klidové) délky. Při zvětšování síly působící protažení narůstá s protažením elastická síla stále strměji a při překročení jisté hodnoty se sval trhá. **Pevnost** není u všech svalů stejná a pohybuje se mezi 4 až 12  $\text{kg/cm}^2$ .

Sarkomera (a tudíž i celý sval) působí největší silou, když se mezi aktinem a myozinem vytvoří optimální počet můstků, tj. v závislosti na délce překrytí aktinových a myozinových vláken. Když je sarkomera příliš protažena, vytvoří se můstků málo; je-li překrytí vláken příliš velké, uplatňují se další mechanismy, které omezí účinnost interakce myozinových hlav a aktinem a celková síla se zmenšuje. Z uvedeného vyplývá, že sval vyvíjí největší sílu přibližně při **střední délce**, nikoliv při největším protažení (tzv. Gordonův vztah).

Na jediný akční potenciál motoneuronu odpovídá sval tzv. **svalovým trhnutím**. K tomu dochází zejména za experimentálních podmínek při jednorázovém podráždění.

Přirozená kontrakce svalu má formu **tetanického stahu**. Při dostatečné frekvenci opakovaného dráždění (salvy akčních potenciálů) nasedá na zbytek kontrakce z předchozího trhnutí další kontrakce a každý následující stah je intenzivnější. Důvodem je skutečnost, že se nestačí znovu uložit všechny vápník do zásobáren a jeho koncentrace postupně narůstá a stah sílí. Pokud další impuls přijde v sestupné fázi záškubu, dochází k **superpozici** stahů a vzniká tzv. **vlnitý tetanus**. Pokud podněty přicházejí ještě za vzestupné fáze kontrakce, dochází k **sumaci** - vzniká **hladký tetanus**. Síla stahu svalu je u tetanu až troj- i vícenásobná. Svaly savců pracují formou hladkého tetanu (při frekvenci impulsů nad 30 Hz obvykle dochází k maximálně možné kontrakci).



Obr. 4.2. Grafické zobrazení superpozice a sumace těsně za sebou přicházejících podnětů (podle Trojana et al. 2003)



### Pro zájemce

Bakteriální tetanus je choroba, způsobovaná silným neurotoxinem produkovaným bakterií *Clostridium tetani*. Neurotoxin se dostává do centrální nervové soustavy a vyvolává generalizované svalové stahy (tetanii). Při tetanu jsou čelisti pevně sevřeny, protože žvýkácí svaly svírající čelisti jsou silnější než svaly, které čelisti rozevírají.

### 4.5.2. Elektrické projevy

Membrána každého svalového vlákna je stejně jako u jiných buněk polarizována z vnitřní strany buňky negativně a na povrchu pozitivně. Takto vzniklý **klidový potenciál** se po stimulaci mění na **akční potenciál**, který se pak šíří po svalovém vlákně a vyvolává kontrakci. Příčinou vzniku akčního potenciálu ve svalovém vlákně jsou změny v propustnosti membrány pro ionty sodíku, draslíku a případně vápníku v závislosti na podnětu.

Klidový potenciál **kosterního svalu** je přibližně -80 až -90 mV a akční potenciál dosáhne hodnoty kolem +20 až +30 mV; hodnota akčního potenciálu kosterního svalu je tedy přibližně 120 mV. Hodnota klidového potenciálu je dána aktivně udržovanou nerovnováhou iontů na membráně. Po příchodu impulsu se otvírají kanály pro rychlý vstup  $\text{Na}^+$  dovnitř buňky, a tím se mění vnitřní elektronegativita na elektropozitivitu

(dochází k **depolarizaci** membrány). Před dosažením vrcholu se však pomalu otevírají kanály pro  $K^+$ , který vystupuje z buněk ven, a tím buňce nebezpečnou elektropozitivitu vrací zpět do negativních hodnot (**repolarizace**). Akční potenciál kosterního svalu trvá přibližně 10 ms a svým průběhem se velmi podobá akčnímu potenciálu nervového vlákna, který je však kratší (1 až 2 ms).

Hodnota klidového potenciálu **hladkého svalu** neustále mírně kolísá, průměrná hodnota se pohybuje okolo -50 mV. Akční potenciál má hodnotu přibližně 60 mV a délka jeho trvání je poměrně značná: několik desítek milisekund až 3 sekundy.

Klidový potenciál **srdečního svalu** se pohybuje kolem -80 až -90 mV, akční potenciál je 120 mV a délka trvání 200 až 300 ms. Otevřením sodných kanálů dochází k rychlé depolarizaci. Otevřením kanálů pro vápenaté ionty a průnikem iontů  $Ca^{2+}$  do buňky se prodlouží fáze depolarizace a repolarizace nastane až po úplném otevření kanálů pro  $K^+$ . Tato pomalá repolarizace má význam pro pravidelnou srdeční činnost (→ str. 84).

### 4.5.3. Tepelné projevy

Mechanická účinnost sarkomer se pohybuje okolo 40-50%, zbytek energie ze svalu uniká ve formě tepla. Celková účinnost svalové práce je nízká, přibližně jen 20 až 25 %. Teplo ve svalech vzniká v okamžicích, kdy ve svalu probíhá nějaký aktivní děj, při němž se spotřebovává energie. Podle toho rozlišujeme teplo **iniciační** (vzniká při strukturálních změnách ve svalu - tj. při zasouvání vláken aktinu mezi vlákna myozinu) a teplo **opožděné** neboli zotavovací (objevuje se při aktivním uvádění svalu do výchozího stavu - při čerpání iontů  $Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  proti koncentračnímu gradientu a při regeneraci ATP).

Schopnosti kosterního svalstva vyprodukovat velké okamžité množství tepla živočišné využívají při termoregulaci - tzv. třesová termogeneze (→ str. 45).

### 4.6. Svalová síla a práce

Výsledkem činnosti svalu je svalový stah, jehož základní charakteristikou je **svalová síla**. Svalovou sílu definujeme jako maximální hmotnost, kterou sval udrží v rovnováze proti gravitaci. Měří se **dynamometry** (siloměry) a udává se v  $kg/cm^2$  (tj. v kg zvednuté hmotnosti na jeden  $cm^2$  příčného průřezu svalem), případně Newtonech (N). Svalová síla je u muže i ženy přibližně stejná (asi 3-4  $kg/cm^2$ ). Tréninkem se nezvětšuje svalová síla, ale svalový objem.

**Svalová práce** je definována jako svalová síla působící po určité dráze. Její jednotkou je Joule (J). Práci lze dělit na práci **statickou**, při níž se mění svalový tonus aktivních vláken, nemění se však délka svalu (stah je izometrický), a na práci **kinetickou**, při které se mění délka svalu, ale nemění se svalový tonus (stah je izotonický).

## 4.7. Opěrné systémy

Aby mohly svaly odpovědné za pohyb a držení těla vykonávat svou činnost, je nezbytné, aby byly upnuty k pevnému podkladu. U živočichů jsou proto vyvinuty různé formy opěrných systémů. Rozeznáváme tři základní typy opěrných systémů: hydrostatický skelet, exoskelet a endoskelet.

**Hydrostatický skelet** se vyskytuje u bezobratlých živočichů s měkkými těly, jako jsou např. kroužkovci nebo larvy hmyzu. Principem jsou určité oddíly těla naplněné tekutinou (většinou hemolymfou) pod vysokým tlakem. Tlak tekutiny je udržován, případně měněn tonusem tělní svaloviny. Pohybu je zpravidla dosahováno střídáním kontrakce a relaxe svalových vrstev v různých segmentech, které se oproti jiným více zužují nebo prodlužují. Pohyb živočichů s hydrostatickým skeletem je zpravidla pomalý a málo koordinovaný.

**Exoskelet** (vnější kostra) je pevná opěrná soustava na povrchu živočicha a kromě pevné opory pro svaly má exoskelet významnou úlohu při ochraně měkkého těla. Vyskytuje se u členovců a měkkýšů. U členovců je svalovina připevněna na exoskelet, a jelikož jejich tělo je segmentováno a jednotlivé segmenty jsou volně spojeny, kontrakce svalů umožňuje živočichovi pohyb. Vnější skelet (kutikula) je chemicky složen z cukerné složky (chitinu) a bílkovinné složky (sklerotinu) a poskytuje pevný, ale přitom pružný materiál. Takový exoskelet však neumožňuje živočichovi růst a zvětšovat své tělo. Proto je nutno staré kutikuly se zbavovat. Nově vytvořený skelet je měkký a je slabou ochranou těla a do doby jeho úplného ztvrdnutí je omezen i pohyb jedince. Kutikula hmyzu však také v záhybech nebo lištách vybíhá i do nitra těla a poskytuje tak svalům oporu i zevnitř - podobně jako pravé endoskelety.

**Endoskelet** (vnitřní kostra) je opěrná soustava uvnitř těla živočicha. Vyskytuje se zejména u obratlovců, i když určité formy endoskeletu existují také u některých bezobratlých (např. ostnokožců). Základní funkce endoskeletu je vytvářet pevnou konstrukci proti které se mohou svaly kontrahovat a tak realizovat pohyb. U obratlovců je endoskelet tvořen kloubně spojenými kostmi, jejichž stavebním základem je převážně fosforečnan vápenatý. U některých obratlovců (žraloci) je kostra tvořena chrupavkou, často inkrustovanou uhličitánem vápenatým.



### Pojmy k zapamatování

<i>myoblast</i>	<i>sarkoplazmatické retikulum</i>	<i>acetylcholin</i>
<i>sarkoplazma</i>	<i>myozin, aktin</i>	<i>acetylcholinesteráza</i>
<i>sarkolema</i>	<i>tropomyozin, troponin,</i>	<i>kreatinfosfát</i>
<i>myofibrily</i>	<i>akční potenciál</i>	<i>myoglobin</i>
<i>sarkomera</i>	<i>červený sval</i>	<i>aktinová tělíska</i>
<i>transverzální tubuly</i>	<i>bílý sval</i>	<i>syncytium</i>
<i>Z-linie, M-linie,</i>	<i>motorická jednotka</i>	<i>izotonický, izometrický stah</i>
<i>I-proužek, A-proužek</i>	<i>nervosvalová ploténka</i>	<i>tetanický stah</i>



### Souhrn

Podle mechanismů, jakými pohyb vzniká, rozlišujeme **pohyb pomocí bičíků nebo brv, améboidní pohyb**, a pohyb **pomocí svalů**. Svalový pohyb je uskutečňován různě diferencovanou svalovinou, kterou podle její histologické stavby dělíme na tři typy: **příčně pruhované (kosterní) svaly**, které tvoří různě diferencované svalové skupiny připojené na kostru, **hladké svaly** tvořící stěny tělních dutin a vnitřních orgánů a

**srdeční sval**, který se stavbou podobá svalovině příčně pruhované, ale vyznačuje se znaky typickými pro svaly hladké.

Vlastním **kontraktilním aparátem** svalové buňky (**myoblastu**) jsou **myofibrily**, dlouhá vlákna tvořená aktinem a myozinem, jichž je ve svalové buňce velké množství. **Myozinové vlákno** tvoří myozinové molekuly, které jsou jedna do druhé zapleteny. **Hlavice** odstupující z myozinového vlákna mají ATPázovou aktivitu a zajišťují energii pro svalový stah. Kloubovitá pohyblivost hlavice spolu s možností reverzibilní vazby na vlákna aktinu umožňuje vzájemný posuv filament. **Aktinové vlákno** je tvořeno komplexem aktinu, tropomyozinu a troponinu. **Aktin** je dvojšroubovice s aktivními místy, blokovanými dvojšroubovicí **tropomyozinu**. **Troponin** je regulační bílkovina spojující aktinové a tropomyozinové vlákno a umožňující po navázání  $\text{Ca}^{2+}$  iontů aktivaci celého komplexu. Podnětem vyvolávajícím svalový stah je **akční potenciál**; spojovacím článkem mezi akčním potenciálem a kontraktilním aparátem jsou **ionty vápníku**. V aktivovaném svalu se ionty  $\text{Ca}^{2+}$  navážou se na **troponin**. To způsobí jeho konformační změnu, která vede k **zanoření vláken tropomyozinu** mezi vlákna aktinu a **odkrytí jeho aktivních vazebných míst**. Po těchto aktivních místech se „natahují“ hlavy myozinu, kloužou po nich a vytvářejí dočasná spojení neboli **můstky** mezi aktinem a myozinem.

Uspořádání kontraktilního aparátu se liší podle typu svalu. Funkční jednotkou příčně pruhovaného svalu je **sarkomera**, ohraničená dvěma tzv. **Z-liniemi**. Každá Z-linie je součástí dvou vedlejších sarkomer a je tvořena silnou vazivovou přepážkou, do níž se ukotvují aktinová vlákna. Rovnoběžně s aktinovými vlákny jsou uložena myozinová vlákna, která přecházejí přes střed sarkomery a jsou v něm fixována bílkovinou tvořící jemnou **M-linii**. Aktinová a myozinová vlákna se částečně překrývají a vytvářejí tak proužkování typické pro příčně pruhovaný sval. Příčně pruhovaný sval je řízen motorickými nervovými vlákny z předních míšních rohů. Jeden **motoneuron** inervuje několik svalových vláken a vytváří tzv. **motorickou jednotku**. Podněty, které přicházejí po motoneuronu, končí na svalovém vlákně ve zvláštním útvaru zvaném **nervosvalová ploténka**. V nervové části ploténky se hromadí váčky s mediátorem, které se při průchodu akčního potenciálu nervovým vláknem otevřou do synaptické štěrbině. V kosterním svalu je mediátorem **acetylcholin**.

Základní jednotkou hladkého svalu je vřetenovitá svalová buňka s jedním jádrem, která je podstatně menší než buňka svaloviny kosterní. Je prostoupená rozptýlenými aktinovými a myozinovými vlákny, takže se netvoří proužkování. Aktinová vlákna v buňce hladkého svalu neobsahují troponin a jsou zakotvena do pevných **aktinových tělísek**, která nahrazují Z-proužek příčně pruhovaného svalu. Tato tělíška jsou buď volně rozptýlena v cytoplazmě, nebo jsou spojena se sarkolemou. Ve většině hladkých svalů jsou buňky spojeny v jeden celek - **syncytium**, takže ionty i akční potenciál přecházejí volně z jedné buňky na druhou. Hladké svaly mají schopnost automacie - v mnoha orgánech se vyskytují **pacemakerové buňky**, které rytmicky vytvářejí akční potenciály, čímž je udržován trvalý tonus svaloviny. Receptory pro mediátory jsou přítomny na celé membráně hladkého svalu a při průchodu akčního potenciálu se vyplavený mediátor rozlije po celém jeho povrchu (nevyskytuje se tedy nervosvalová ploténka). Mediátory vegetativního nervstva, které výhradně inervuje hladké svaly, jsou **noradrenalin** a **acetylcholin**.

Srdeční sval má některé vlastnosti jak kosterní, tak i hladké svaloviny. Podobně jako kosterní sval vykazuje srdeční sval **příčné pruhování** a obsahuje myofibrily s pravidelně uspořádanými silnými a slabými filamenti. Hladkému svalu je srdeční sval podobný v tom, že má vlastní rytmicitu a že buňky vytvářejí **syncytium**. Tím vytváří celé srdce jedinou funkční jednotku.

Výsledkem činnosti svalu je svalový stah, jehož základní charakteristikou je **svalová síla**. **Svalová práce** je definována jako svalová síla působící po určité dráze. Její jednotkou je Joule (J). Aby mohly svaly odpovědné za pohyb a držení těla vykonávat svalovou práci, je nezbytné, aby byly upnuty k pevnému podkladu. U živočichů jsou proto vyvinuty různé formy opěrných systémů: **hydrostatický skelet**, **exoskelet** a **endoskelet**.



### Kontrolní otázky

1. Jaké rozlišujeme tři základní typy pohybu podle mechanismu jejich vzniku? Stručně je charakterizujte.
2. Popište hlavní rozdíly mezi hladkou, srdeční a kosterní svalovinou.
3. Jaké jsou funkční rozdíly mezi červenými a bílými kosterními svalovými vlákny?
4. Je svalové vlákno totéž co svalová buňka? Vysvětlete.
5. Popište stavbu sarkomery.
6. Co je nervosvalová ploténka a co motorická jednotka?
7. Popište mechanismus svalové kontrakce.
8. Co spouští uvolňování  $\text{Ca}^{2+}$  ze sarkoplazmatického retikula?
9. Jaká je na molekulární úrovni posloupnost dějů při zkracování a prodlužování svalových vláken?
10. Jaké jsou základní typy opěrných systémů živočichů? Stručně je charakterizujte.

## 5. TĚLNÍ TEKUTINY

### Cíle

Po zvládnutí kapitoly budete umět:

- vysvětlit význam a funkce tělních tekutin
- charakterizovat typy tělních tekutin u různých skupin živočichů
- popsat složení savčí krve
- rozlišit typy krevních buněk a definovat jejich funkce
- popsat obranný imunitní systém savců

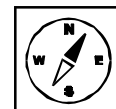
### Klíčová slova

krev, hydrolymf, hemolymfa, tkáňový mok, extracelulární tekutina, intracelulární tekutina, hemocyty, erytrocyty, leukocyty, trombocyty, hematokrit, krevní plazma, albuminy, globuliny, fibrinogen, granulocyty, agranulocyty, fibrin, trombin, specifická imunita, nespecifická imunita, monocyty, T-lymfocyty, B-lymfocyty, krevní skupiny, AB0, Rh



### Průvodce

*Jistě dobře víte, jak velký význam mají pro živočišný organizmus tělní tekutiny se všemi jejich funkcemi. Bez přenosu látek uskutečňovaným jejich prostřednictvím by nemohl fungovat žádný mnohobuněčný živočich větší než několik centimetrů. K jeho vnitřním buňkám by se totiž v dostatečné míře a včas nemohly dostávat komponenty potřebné k zabezpečení jejich metabolismu. Krev obratlovců pak kromě této základní „zprostředkovací“ funkce plní celou řadu dalších úkolů. Jakých se dozvíte v této kapitole. Dozvíte se také, jak krev vzniká a zaniká, jak se organizmy brání riziku vykrvácení při banálních poraněních a jak se imunitní systém vypořádává s patogeny. Jedná se o kapitolu poměrně rozsáhlou, avšak významnou, jejíž znalost je potřebná pro dobré chápání následujícího učiva.*



Tělní tekutiny vytvářejí životní prostředí buněk mnohobuněčných organismů. Jejich fyziologickou funkcí je přenos látek do tkání a transport odpadních produktů metabolismu z tkání do vnějšího prostředí. Tělní tekutiny jsou vodné, krystaloidní a koloidní roztoky anorganických a organických látek. V jejich složení převládá chlorid sodný a svým celkovým anorganickým složením připomínají mořskou vodu, oproti které jsou však více zředěné. Tělní tekutiny jsou tedy odrazem původního mateřského prostředí praoceánů, v nichž vznikaly a vyvíjely se první jednoduché organizmy. Během dlouhého vývoje si živočišné organizmy zachovaly toto své vnitřní osmotické prostředí poměrně nezměněné.

Pro život organismu má zásadní význam udržování relativní stálosti vnitřního prostředí, ve kterém probíhají veškeré základní životní pochody. Udržování stálého vnitřního prostředí je zajišťováno pomocí řady mechanismů. Skutečnost, že životní pochody uvnitř organismu mohou probíhat jen v prostředí přesně kontrolovaném, se označuje jako **homeostáza**. Udržování homeostázy zajišťuje řada kompenzačních mechanismů. Přestože se mění složení vnějšího prostředí ve značném rozmezí, stálost vnitřního prostředí zůstává zachována.

## 5.1. Intracelulární a extracelulární tekutina

Tělní tekutiny se obvykle dělí na tekutinu **extracelulární** (mimobuněčnou) a **intracelulární** (nitrobuněčnou). Intracelulární tekutinu, která se nachází uvnitř buněk, však z fyziologického hlediska nepovažujeme za součást tělesných tekutin. Kvantitativně největší podíl tekutin v těle představuje právě tato intracelulární tekutina. Např. u člověka zaujímá intracelulární tekutina objem cca 30 litrů oproti 15 cca litrům tekutiny extracelulární. Intracelulární tekutina obsahuje ve srovnání s extracelulární méně sodných, vápenatých a chloridových iontů a ve srovnání s krevní plazmou asi 4 krát více bílkovin.

**Extracelulární tekutina** se rozlišuje na dva hlavní oddíly, na **intersticiální (mezibuněčnou) tekutinu** neboli tkáňový mok a **intravaskulární tekutinu** (krev, lymfa, příp. hemolymfa). Intersticiální tekutina obklopuje buňky a tkáně, zatímco intravaskulární tekutina se pohybuje v uzavřeném cévním systému (→ str. 80). Z extracelulární tekutiny přechází do buněk veškeré živiny a kyslík, naopak do extracelulární tekutiny přecházejí odpadní látky buněčného metabolismu. Z hlediska obsahu solí se intersticiální a intravaskulární tekutina liší jen málo. Na rozdíl od intersticiální tekutiny, intravaskulární tekutina obsahuje krevní buňky (krvinky) a velké molekuly bílkovin jako jsou albumin, globuliny a fibrinogen (viz dále).

Koncentrace látek rozpuštěných v tělních tekutinách vytvářejí **osmotický tlak** a tak určují směr pohybu vody přes membrány a mají tak vliv na udržování stálého objemu a velikosti buněk. V místě vyššího tlaku dochází k přesunu vody do tkání. Za normálních fyziologických podmínek jsou osmotické tlaky na membránách v rovnováze a extracelulární tekutina je isotonická s tekutinou intracelulární. Liší se však v zastoupení jednotlivých iontů a proteinů.

Osmotický tlak v tělních tekutinách nevytvářejí však jenom ionty. Také bílkoviny přítomné v krevní plazmě jsou osmoticky aktivní a vytvářejí tlak, který se nazývá **onkotický tlak**. Ten je definován jako koloidně osmotická savá síla bílkovin, kterou molekuly bílkovin vážou vodu. Onkotický tlak je součástí celkového osmotického tlaku a hraje významnou úlohu při výměně látek a tekutiny mezi kapilární krví a extracelulární tekutinou (→ str. 87).

## 5.2. Typy tělních tekutin

Během fylogeneze se u živočichů vyvinulo několik typů extracelulárních tekutin. Nejjednodušší tělní tekutinou je **hydrolymfa**, která se vyskytuje u nejnižších skupin mnohobuněčných živočichů s gastrovaskulární soustavou. Tato gastrovaskulární soustava plní zároveň funkci trávicího a cévního systému a hydrolymfa slouží k transportu látek. Hydrolymfa obsahuje zejména soli, malé množství jednoduchých bílkovin a volně plovoucí améby. Nejsou vyvinuty specializované bílkoviny s transportní funkcí.

V **otevřených cévních soustavách** bezobratlých cirkuluje fylogeneticky mladší a mnohem dokonalejší extracelulární tekutina - **hemolymfa**. Ta již obsahuje větší množství anorganických a organických látek a především jsou zde již přítomny i první krevní buňky - **hemocyty**. Objevují se dýchací barviva (chlorokruoriny, hemerytriny hemocyaniny, hemovanadiny a hemoglobiny) (→ str. 100).

V **uzavřených cévních soustavách** můžeme již zřetelně odlišit **tkáňový mok**, ve kterém žijí buňky a **krev** cirkulující v uzavřené síti cév. Tkáňový mok vytváří prostředí, ve kterém se nacházejí samotné buňky a k látkové výměně mezi krví a buňkami dochází



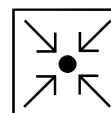
prostřednictvím tkáňového moku. Tkáňový mok tedy přináší buňkám z krve látky potřebné pro jejich metabolismus a zároveň odvádí zplodiny zpět do krve nebo proniká do slepě zakončených mizních kapilár. Jelikož v této fázi tkáňový mok přechází do cévního systému, stává se tekutinou intravaskulární - **mízou (lymfou)**. S mízou se dostávají do krevního oběhu zplodiny látkové přeměny s velkými molekulami, které nemohou projít stěnou vlásečnic. Složení mízy je velmi podobné složení krevní plazmy s tím, že obsahuje menší množství bílkovin a obsahuje také bílé krvinky a některé enzymy (→ str. 88).

### 5.3. Krev

Krev se skládá z tělísek (buněk a krevních elementů) a z krevní plazmy. Krevní buňky jsou **erythrocyty (červené krvinky)** a **leukocyty (bílé krvinky)**, krevní tělíska (viz dále) představují **trombocyty (krevní destičky)**. Plazma je tekutá složka krve, ve které jsou krevní elementy suspendovány a jsou zde přítomny také koloidní látky a rozpuštěné přepravované látky. Vzájemný poměr objemu krvinek a krevní plazmy se nazývá **hematokrit**.

#### Příklad

Hematokrit je klinicky velmi užitečné a běžně prováděné vyšetření. U zdravého muže se hodnota hematokritu pohybuje okolo 44 (tedy 44 % krvinek ku 56 % krevní plazmy), u žen, které mají méně erythrocytů, okolo 40. Zjištění hematokritové hodnoty se provádí odstředěním sloupce nesrážlivé krve, který se rozdělí na jednotlivé složky podle specifických hmotností. Červené krvinky se nahromadí nejnižší, na nich leží tenká vrstvička leukocytů a trombocytů a nejvýše je krevní plazma. V současné době se vyšetření provádí pomocí standardizované metody (mikrometody) pomocí tenkých skleněných kapilár, které se odstředí při 13 000 otáčkách za minutu.



Barva krve je způsobena **hemoglobinem**, který je obsažen v červených krvinkách. Může být od jasně červené až po modravě fialovou v závislosti na nasycení hemoglobinu kyslíkem. Větší saturace kyslíkem má za následek jasnější červenou barvu krve. Krevní plazma je žlutavá až bezbarvá tekutina podle druhu živočicha a míra jejího zabarvení je v zásadě dána přítomností bilirubinu, což je degradační produkt hemoglobinu.

Množství krve je pro určitý živočišný druh konstantní. Celkový objem krve je závislý na tělesné hmotnosti a představuje z ní přibližně 6-10 %. U dospělého člověka to představuje 4,5-6 l krve, přičemž jsou rozdíly mezi pohlavími a věkovými skupinami. Ženy mají ve vztahu k tělesné hmotnosti méně krve, děti více než dospělí. Zmenšení objemu krve nastává při hladovění, intenzivním pocení, průjmech a krvácení. Normální objem krve se nazývá normovolémie, snížený hypo- a zvýšený hypervolémie. Člověk snáší bez větších problémů ztrátu do 10 % objemu krve. Menší ztráty krve se aktuálně vyrovnávají přesunem z krevních zásobáren (játra, slezina) a převedením tkáňového moku do krve. Poté se urychlí tvorba nových krvinek. Denně se takto obnovuje asi 50 ml krve. To znamená, že za rok se celkový objem krve u člověka vymění 3-3,5 krát.

Krev má hodnotu pH okolo 7,4, přičemž kyslíkem nenasyčená krev je mírně kyselejší než nasycená. Vyšší acidita odkysličené krve je způsobena větším obsahem oxidu uhličitého. Reakce oxidu uhličitého s vodou v žilní krvi dává vznik volným vodíkovým iontům ( $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$ ), které zvyšují její kyselost. Výše zmíněná rovnice je základem **pufračního systému krve**. Velký význam pufračního systému  $\text{CO}_2/\text{HCO}_3^-$  v krvi spočívá v tom, že může nejen vázat ionty  $\text{H}^+$ , ale navíc mohou být koncentrace obou složek systému nezávisle na sobě změněny:  $\text{CO}_2$

dýcháním a  $\text{HCO}_3^-$  činností jater a ledvin. Udržování stálého pH krve (na kterém se kromě výše zmíněného systému podílí i další pufrý vč. hemoglobinu) je pro organismus velmi důležité, protože i při poměrně malých odchylkách dochází k poruchám metabolismu, změnám účinnosti enzymů, změnám v propustnosti membrán atd. Hodnoty pH krve pod 7,0 a nad 7,8 již nejsou slučitelné s životem.

Krev má pro organismus několik zásadních významů:

- zabezpečuje rozvod kyslíku z plic do tkání a odvod oxidu uhličitého zpět do plic
- přivádí živiny a ostatní látky resorbované v trávicím traktu ke tkáním a odvádí z nich odpadní zplodiny metabolismu
- transportuje hormony, organické i anorganické látky z místa jejich sekrece nebo resorpce k cílovým orgánům a tkáním
- řízeným překrvením či odkrvením se podílí na termoregulaci.
- účastní se udržování konstantních fyzikálně-chemických poměrů v organismu (pufrovací schopnost udržení pH, zásobárna vody na regulaci osmotického tlaku atd.)
- plní imunitní funkce
- u některých bezobratlých plní hydrostatický tlak hemo- a hydrolymfy roli hydrostatického skeletu (stejný je také princip erekce u savců)

### 5.3.1. Krevní plazma

**Krevní plazma** je vodný roztok bílkovin, elektrolytů a malých organických molekul. V plazmě člověka je obsaženo ca 92 % vody a ca 8 % rozpuštěných látek. Na nižším fylogenetickém stupni je procento rozpuštěných látek nižší, např. u obojživelníků asi 2,5 %, u plazů a ptáků kolem 4,5 %. Objem plazmy dospělého člověka činí asi 5 % tělesné hmotnosti, což odpovídá asi 2,8-3,5 litrům. Reakce krevní plazmy je **slabě zásaditá** (pH u savců je 7,3-7,5). Kromě trvalých součástí krevní plazmy se v ní některé látky vyskytují jen přechodně nebo jen za určitých okolností.

**Z anorganických látek je** v krevní plazmě zastoupena řada iontů, z nichž nejvýznamnější jsou  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{HPO}_4^{2-}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ . Hlavní kationty jsou ionty **sodíku**, které se významně podílejí na udržování osmotického tlaku. Z ionizovaného NaCl pocházejí ionty **chloru**, který je důležitý i pro tvorbu HCl žaludeční šťávy. **Vápenaté** ionty mají význam při srážení krve, kontrakci svalů a mají vliv na propustnost membrán. Spolu s **fosforem** je vápník také důležitým prvkem při tvorbě kostí a zubů. **Draselné** ionty spolu s ionty sodíku hrají významnou roli při přenosu nervového vzruchu. Ionty **železa** jsou v plazmě vázané na bílkovinu transferin. Jsou nezbytné pro oxidační děje a představují důležitou součást hemoglobinu i cytochromů. **Měď** je důležitá pro syntézu mnoha enzymů. Z anorganických složek krevní plazmy se dále vyskytují anionty **bikarbonátové**, **fosfátové**, **sulfátové** a přechodně i řada dalších anorganických látek, které jsou krví transportovány zejména z trávicího traktu k cílovým orgánům.

**Z organických látek je** v plazmě přítomna hlavně glukóza. Její hladina v plazmě (glykémie) je udržována řadou různých mechanismů (zejména hormonů) poměrně stálá. Její hodnoty se u člověka nalačno pohybují mezi 4,5-6,2 mmol/l, po jídle může dočasně stoupnout. Z organických látek je v plazmě přítomna také močovina, která vzniká v játrech jako konečný produkt metabolismu bílkovin, a je poté odstraňována z plazmy v ledvinách. Z ostatních organických látek se v plazmě vyskytují tuky, které jsou krevní plazmou transponovány ve vazbě na bílkoviny jako rozpustné **lipoproteiny**, a to hlavně z tenkého střeva do tkání, které je metabolizují a do tkání zásobních. Ve formě lipoproteinů je

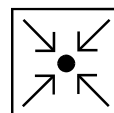
transportován i **cholesterol**, který je součástí membrán, prekurzorem žlučových kyselin a steroidních hormonů a jeho deriváty jsou zdrojem vitamínu D. Jestliže se však hromadí v cévní stěně (často v kombinaci s vápníkem), může vyvolávat obávanou arteriosklerózu. V plazmě jsou také přítomny aminokyseliny a mastné kyseliny, které jsou transportovány ve vazbě na bílkoviny, zejména albumin. Dále jsou v plazmě přítomny hormony a vitamíny.

Z bílkovin jsou v plazmě nejvýznamnější **albuminy**, **globuliny** a **fibrinogen**. Nejvíce je albuminu a fibrinogenu, které se syntetizují v játrech, méně je globulinů, které vznikají v B-lymfocytech v mízních uzlinách. **Plazmatické bílkoviny** díky své rozpustnosti ve vodě mohou vázat a transportovat některé ve vodném prostředí krve nerozpustné a tedy těžko transportovatelné látky: hormony, vitamíny, tuky, léky, bilirubin (je vázán na albuminy) i ionty některých prvků. Nejvýznamnější transportní úlohu mají albuminy. Fibrinogen se účastní procesu srážení krve (viz dále). Globulinové frakce plazmatických bílkovin mají také význam v imunitních reakcích organismu (viz dále).

Za určitých okolností (hladovění) mohou mít plazmatické bílkoviny i nutriční význam, protože jejich odbouráváním lze získat aminokyseliny pro syntézu jiných životně důležitých bílkovin.

### Příklad

Necháme-li stát nesrážlivou krev v nádobě nebo zkumavce, rozdělí se její součásti podle své hustoty - sedimentují. Bílkovinné složení krevní plazmy a velikost či množství erytrocytů mohou ovlivnit rychlost, s jakou červené krvinky ve vzorku sedimentují. Určování této sedimentační rychlosti je velmi významné pro posouzení celkového stavu organismu. Patologicky se sedimentace zrychluje při zánětlivých a některých nádorových onemocněních, kdy přibývají v plazmě  $\gamma$ -globuliny. U zdravých mužů se hodnoty sedimentace pohybují mezi 2-8 mm/hodinu, u žen 4-11 mm/hodinu.



## 5.3.2. Krevní elementy

Krevní elementy rozdělujeme do tří hlavních skupin: **erytrocyty - červené krvinky**, **leukocyty - bílé krvinky** a **trombocyty - krevní destičky**. Všechny mají omezenou životnost, opotřebovávají se a hynou. Proto musejí být neustále nahrazovány. Nové krevní buňky a jejich elementy vznikají z tzv. **kmenových buněk**. Jedná se o nediferencované buňky, které se zachovaly schopnost dělení. Z kmenových buněk vznikají všechny skupiny krevních buněk - říkáme, že kmenová buňka je **pluripotentní**. Z této dosud nediferencované krevní buňky vznikají nejprve **unipotentní** (tzv. **progenitorové**) **buňky**, které jsou ještě stále schopné dělení, ale již jen směrem k určitému typu krevní buňky. Regulace počtu buněk určených ke zrání a rozdělení do různých řad je složitým systémem s řadou zpětných vazeb. Stoupne-li potřeba některého druhu krvinek, vzroste i koncentrace příslušného látkového faktoru, který její tvorbu ovlivňuje.

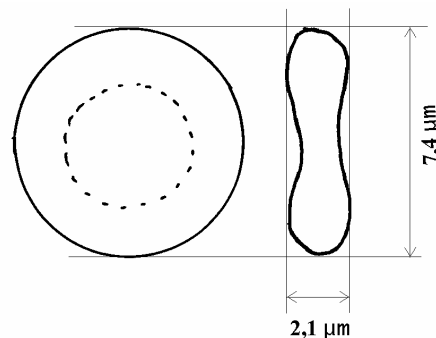
Proces vzniku červených krvinek se nazývá **erythropoéza** a je řízena hormonem **erythropoetinem** ( $\rightarrow$  str. 142) vznikajícím v ledvinách (90%) a játrech (10%). Ten stimuluje nejen proliferaci časných stadií **erytroblastů** (nezralých červených krvinek) ale i uvolňování zralých erytrocytů do oběhu. Výdej erythropoetinu závisí hlavně na parciálním tlaku kyslíku v krvi protékající ledvinami. Při jeho poklesu dojde ke stimulaci výdeje erythropoetinu a zvýšení erytrocytů v krvi.

V procesu **trombopoézy** vznikají z kmenových buněk tzv. **megakaryocyty**. Z těch se pak oddělují úlomky (elementy) tvořící krevní destičky. Jednotlivé typy bílých krvinek vznikají z kmenových buněk v procesech **granulopoézy**, **monocytopoézy** a **lymfocytopoézy**.

U ptáků a savců probíhá krvetvorba během embryonálního vývoje ve **slezině** a v **játrech**, v dospělosti pak téměř výhradně v **kostní dřeni**. U ryb, obojživelníků a plazů probíhá krvetvorba z největší části ve slezině. V případě bezobratlých vznikají krvinky v mezenchymu a pak se množí přímo v krvi.

### 5.3.2.1. Červené krvinky

**Červené krvinky (erythrocyty)** tvoří zdaleka největší část krevních buněk a jejich úloha v organismu spočívá v přenosu dýchacích plynů mezi dýchacími orgány a jednotlivými buňkami. Tvar a počet erythrocytů se v průběhu fylogeneze výrazně měnil. V zásadě je můžeme rozdělit na **bezjaderné** a **s jádrem**. Erythrocyty s jádrem, které se vyskytují u obratlovců mimo savce, mají mnoho společných znaků se somatickými buňkami a probíhá v nich intenzivní látková výměna. Bezjaderné erythrocyty savců mají snížený metabolismus a probíhají v nich pouze některé enzymatické reakce. Erythrocyty jsou zpravidla kulovité a mají **dvojdutý** (bikonkávní) tvar (obr. 5.1). Ten zvětšuje povrch erythrocytů pro difúzi kyslíku o 30 % oproti kouli stejného objemu. Ve tvaru erythrocytů však existují rozdíly, např. u kozy jsou více kulovité, u velblouda více eliptické, u jelena srpkovité. Uvnitř a v membráně erythrocytů je vyvinut cytoskelet, který zajišťuje tzv. **deformabilitu červených krvinek** (tj. pružnost a ohebnost) při jejich průchodu krevním řečištěm.



Obr. 5.1. Tvar a velikost lidského erythrocytu

Velikost erythrocytů je také různá, většinou platí, že čím má živočich více erythrocytů, tím jsou relativně menší. U lidí se velikost erythrocytů pohybuje okolo 7,4 μm, jejich tloušťka 2,1 μm. Počet erythrocytů je u jednotlivých druhů živočichů poměrně stálý. Např. u bezocasých obojživelníků je počet erythrocytů v 1 mm<sup>3</sup> 0,5 mil., u slepic 3 mil., u lidí ca 5 mil. (průměrně 4,5 mil. u žen a 5 mil. u mužů), u velbloudů a lam až 15 mil. Zmnožení erythrocytů nad fyziologické meze se nazývá hyperetrocytóza (polyglobulie), úbytek hypoetrocytóza. Za fyziologických podmínek dochází k polyglobulii při delším pobytu ve vysokých nadmořských výškách, kde je nižší parciální tlak O<sub>2</sub>.

#### Pro zájemce



Zvýšený počet erythrocytů mají novorozenci, u kterých dosahuje až 7 mil v 1 mm<sup>3</sup>. Už koncem 1. týdne však klesá na ca 5 mil. Rychlý úbytek krvinek v prvním týdnu po narození je příčinou tzv. novorozenecké žloutenky. Z hemoglobinu rozpadajících se erythrocytů se vytváří velké množství bilirubinu a játra novorozence ještě nejsou schopna jej dostatečně odbourávat.

Při přenosu plynů se uplatňuje v erythrocytech obsažený **hemoglobin** (tzv. červené krevní barvivo). O jeho struktuře a funkcích se dozvíte podrobnosti v kapitole dýchání na str. 95. Množství hemoglobinu je pro jednotlivé druhy živočichů charakteristické. U mužů je v krvi průměrně 140-180 g/l hemoglobinu, u žen asi 120-160 g/l.

O vzniku erythrocytů (**erythropoéze**) jste se již něco málo dozvěděli v minulé podkapitole. Již víte, že je řízena hormonem **erythropoetinem**. Kromě něj je nezbytná přítomnost dalších katalyzátorů, jako mědi, vitaminů B<sub>12</sub>, B<sub>2</sub>, B<sub>6</sub>, kyseliny listové a askorbové. Rychlost rozpadu a tvorby erythrocytů se vyjadřuje hodnotou biologických poločasů. Lidské erythrocyty mají poločas rozpadu 100-120 dní. Staré krvinky jsou ve slezině a v játrech pohlcovány fagocytujícími buňkami. Přitom se z nich uvolňuje

hemoglobin, který se štěpí na **hem** a **globin**, které jsou dále přeměňovány. Bílkovina globin se rozkládá na aminokyseliny, které organismus využívá pro tvorbu nových bílkovin. Z hemu se v játrech a slezině odštěpí **železo** a rozklad zbylé části pokračuje přes **biliverdin** a **bilirubin**. Z jater se bilirubin konjugovaný s kyselinou glukuronovou dostává do střeva jako součást **žlučových barviv** (→ str. 111). Uvolněné železo vychytává **transferin**. Ten přenáší železo zpět do kostní dřeně, kde se účastní erythropoézy, nebo jej odsouvá do zásobárny železa, kde je vázáno na **feritin** (v játrech, slezině, střevní sliznici, kostní dřeni, kosterních svalech a srdečním svalu). Funkcí feritinu není jen tvořit rezervu železa v organismu, ale také chránit buňky proti toxickému účinku volných železitých iontů (→ str. 68).

### 5.3.2.2. Bílé krvinky

**Bílé krvinky (leukocyty)** jsou součástí obranného systému organismu - jejich hlavním úkolem je chránit organismus před choroboplodnými zárodky (viry, plísněmi, bakteriemi, parazity), případně proti cizorodým strukturám vznikajícím přímo v organismu (např. nádory). Na obranných reakcích se podílejí buď samy (**buněčná imunita**), nebo produkcí protilátek (**humorální imunita**). Počet bílých krvinek v krvi je méně stálý, než počet krvinek červených, a kolísá i v průběhu dne (ráno nejméně, večer nejvíce). Např. u člověka kolísá počet mezi 4000-12000 v mm<sup>3</sup>, zvýšení nebo naopak úbytek nastává za chorobných stavů. Bílé krvinky obsahují jádro a mohou se dělit. Život bílých krvinek je podstatně kratší, než život krvinek červených, a většina granulocytů (viz dále) žije jen několik dní.

Bílé krvinky mají schopnost **améboidního pohybu** a mohou bez problémů procházet stěnami kapilár (diapedéza). K cíli (např. choroboplodným zárodkům) se pohybují na základě chemotaktických signálů (chemotakticky). Chemotakticky působí látky uvolňované přímo některými mikroorganismy, nebo látky které organismus produkuje v místě postižení sám.

Podle přítomnosti nebo nepřítomnosti granul v cytoplazmě, které jsou pozorovatelné po obarvení bílé krvinky eosinem nebo methylenovou modří, rozlišujeme dvě základní skupiny - **granulocyty** a **agranulocyty**.

**Granulocyty** představují z funkčního hlediska první obranu organismu s rychlou odezvou. Granulocyt může fagocytózou uzavřít cizorodou částici uvnitř buňky ve **fagozómu**, ke kterému se připojí **granula** (lyzozómy) a svůj obsah do fagozómu vyprázdní. Uvnitř vzniklého **fagolyzozómu** může být částice rozložena. Doba života granulocytů je velmi krátká - maximálně několik dní. Podle barvitelnosti, tvaru, velikosti a množství granul se dělí na **neutrofilní**, **eozinofilní** a **bazofilní** granulocyty.

- **neutrofilní leukocyty** tvoří většinu granulocytů (u člověka 50-60 %). Mají schopnost fagocytózy, proto jsou označovány jako mikrofágy. Jsou důležitou součástí nespecifického imunitního systému. Jejich poločas života v krvi je pouze 6 hodin, v tkáních žijí 4-5 dní.
- **eozinofilní leukocyty** nefagocytují. Jejich množství stoupá při alergických stavech (astma, senná rýma) a autoimunitních onemocněních. Počet eosinofilních leukocytů se také zvyšuje při onemocněních způsobených parazity.
- **bazofilní leukocyty** jsou označovány jako tzv. žírné buňky. Účastní se alergických reakcí a uvolňují z granulí v cytoplazmě histamin a heparin. Kromě toho podporují agregaci trombocytů a napomáhají tak srážení krve. Počet basofilních leukocytů se výrazně zvyšuje při alergiích a délka jejich života je asi 1 den.

**Agranulocyty** mají cytoplazmu bez granulí. Dělí se na **monocyty** a **lymfocyty**.

- **monocyty** jsou největší bílé krvinky. V krvi kolují ca 72 hodin, poté vstupují do tkání (např. plic, jater, mozku, kůže, sleziny, lymfatických uzlin atd.), kde z nich vznikají **makrofágy**. Ty jsou schopny velmi účinné fagocytózy. Při obranné reakci nastupují po „první vlně“ granulocytů a mají výrazně větší účinnost. Fagocytóza starých a poškozených buněk probíhá zejména ve slezině, kde makrofágy odstraňují staré erythrocyty. Kromě fagocytózy vylučují okolo 100 různých látek.
- **lymfocyty** jsou vedle neutrofilních leukocytů druhou nejpočetnější skupinou bílých krvinek. Vyskytují se nejen v krvi, ale i lymfě a lymfatických tkáních. Produkují protilátky, které jsou základem specifické obrany (viz podkapitola Specifická imunita). Rozlišujeme **T-lymfocyty** a **B-lymfocyty** podle lymfatických orgánů, v nichž dochází k jejich proliferaci, diferenciaci a dozrávání (T - thymus, tj. brzlík; B - bursa fabricii - lymfoidní orgán ptáků, u člověka dozrávají v kostní dřeni, příp. játrech).

### 5.3.2.3. Trombocyty

Poslední skupinou krevních elementů jsou **trombocyty**, neboli **krevní destičky**. Jsou to bezjaderná tělíška různého tvaru a velikosti. Krevní destičky vznikají oddělováním z tzv. **megakaryocytů** v kostní dřeni. Po vyplavení z kostní dřene přezívají asi 8-12 dní a jejich počet se v lidské krvi pohybuje okolo 150-400 tisíc v 1 mm<sup>3</sup>. Nejdůležitější funkcí trombocytů je ochrana před ztrátami krve při poranění cév - srážení krve. Počet trombocytů je humorálně ovlivňován **trombopoetinem**, který se tvoří převážně v játrech.

### 5.3.3. Srážení krve

Krev živých organismů cirkuluje v krevním řečišti v tekutém stavu. Za určitých okolností však může dojít k poškození oběhu (např. poraněním), čímž vzniká nebezpečí úniku krve z organismu. Proto se u organismů vyvinuly mechanismy, které takovéto ztráty krve omezují.

Nejjednodušším a fylogeneticky nejstarším mechanismem zamezujícím ztrátám krve je **stáhnutí svaloviny kolem poranění**, který se vyskytuje u živočichů s otevřenou cévní soustavou. U členovců a obratlovců obsahuje již sama krev mechanismy pro vytvoření dočasné zátky bránící krvácení a usnadňující hojení.

Zástava krvácení (**hemostáza**) je u obratlovců souhrnem účinků plazmatických a tkáňových faktorů spolu s činností trombocytů. Výsledkem těchto interakcí je ucpání trhlín v cévách v průběhu několika málo minut. Např. u zdravého člověka dochází při drobném poranění ke srážení krve do 5 minut.

Při poškození cévy přijde krev do kontaktu s subendotelovými vlákny kolagenu. Krevní destičky se pak přichycují (adhezí) na kolagen a následně exocytózou vylévají obsah svých granul. Tento vylitý obsah pozitivně zpětnovazebně ovlivňuje agregaci dalších destiček a stimuluje vazokonstrikci poškozené cévy. Výsledkem je masivní shlukování destiček kolem poraněného místa za vzniku zátky, tzv. **bílého trombu**. Ten zajistí provizorní ucpání trhlíny, zejména u drobnějších poranění.

Zároveň je zahájeno i vlastní srážení krve, jehož podstatou je přeměna rozpustné bílkoviny krevní plazmy **fibrinogenu** na nerozpustný **fibrin**. Polymerací molekul

fibrinogenu se vytvoří **fibrinová síť** vláken, ve které se zachycují krevní buňky i plazma. Vznikne tzv. krevní koláč (**červený trombus**), který se časem smrští a vytlačí nažloutlou tekutinu - krevní sérum. Celý proces srážení krve je složitý enzymatický pochod, který zahrnuje celou řadu faktorů ovlivňujících srážení krve (jedná se o nejméně 13 faktorů, tradičně označovaných římskými číslicemi). Proces hojení rány je zahájen prorůstáním pojiva do krevního koláče, nakonec se původní defekt zcela zacelí a na vnitřní ploše cévy se obnoví endotel.

**Fibrinogen** je přítomen v krevní plazmě. Aktivní enzym **trombin** vzniká z inaktivního **protrombinu** a aktivuje se v přítomnosti **vápenatých iontů** a **tromboplastinů** z rozpadlých destiček i z poškozené tkáně. Protrombin se syntetizuje v játrech a jeho tvorba závisí na dostatečném přísunu vitamínu K z tlustého střeva (jeho nedostatek vede k snížení srážlivosti krve).

Přirozenými látkami vyskytující se v organismu, které brání srážení krve jsou **heparin** a **antitrombin** (→ str. 142) vznikající v žírných buňkách plic a jater. Působí tak, že zabraňují aktivaci neaktivního enzymu protrombinu na aktivní trombin. Jedná se o přirozenou obranu organismu proti nastartování nadměrné koagulace v krevním systému. V důsledku poranění cévy nebo degenerativní změny může dojít také ke vzniku sraženiny (trombu) na stěně cév. Trombus, který se uvolní do krevního oběhu se nazývá **embolus** - vmetek (embolus může ale být tvořen také tukem nebo vzduchovou bublinou). Jeho usazení ve stěně cév obvykle zamezí průtoku krve a dochází k tzv. embolii.

Snížení množství některého z hemokoagulačních faktorů vede k hemofilii, poruše srážlivosti krve spojené se zvýšenou krvácivostí.

### 5.3.4 Obranný imunitní systém

Schopnost organismu bránit se napadení patogenními nebo parazitujícími organismy či působení cizorodých látek se nazývá **imunita**. Živočichové mají v různé míře vyvinuty mechanismy pro rozeznání vlastních tkání a buněk od cizích a pro obranu proti invazi cizorodého materiálu různé povahy: anorganické, virové, mikrobiální, rostlinné nebo živočišné.

Rozlišujeme imunitu **specifickou** a **nespecifickou**. **Nespecifická imunita** je vrozená a je založena na celé řadě mechanismů, jako jsou fagocytóza krevními nebo tkáňovými buňkami, rozrušení cizorodých látek enzymy (zejména trávicími), kožní nebo kutikulová bariéra a přítomnost látek v krvi, které napadají a likvidují cizí materiály. **Specifická imunita** se vyskytuje pouze u obratlovců a jedná se o systém, který dovede specificky rozeznávat cizí buňky a částice od vlastních.

#### 5.3.4.1. Nespecifická imunita

Nespecifická imunita je evolučně starší. Její součástí jsou i kůže a sliznice, sliny, slzy, žaludeční šťáva, které vytvářejí rovněž zábrany pronikání cizorodých částic. Mechanické bariéry, které představují kůže (případně kutikula) a sliznice, představují hlavní zábranou infekcím. Při jejich porušení reaguje organismus **zánětem**, který vzniká jako lokální reakce na infekci nebo na mechanické či chemické podráždění tkání. Fagocytující buňky (většinou se jedná o granulocyty) v místě poškození tkáně požírají odumřelé buňky a cizorodé částice a ze zbytků všech buněk se tvoří **hnis**.



### Pro zájemce

Při zánětu dochází ke zvýšenému prokrvení, otoku a bolestivosti postiženého místa a k horečce. Horečka je vyvolána látkami, tzv. pyrogeny, které uvolňují leukocyty ve formě cytokinů. Pyrogeny působí na termoregulační centrum v předním hypotalamu a vyvolávají horečku. Horečku také vyvolávají bakteriální toxiny a tzv. sfingolipidy, které jsou vázány na plazmatické membrány bakterií.

Základem nespecifické obrany jsou jak u bezobratlých tak i u obratlovců fagocyty buňky - fagocyty. Fagocytovaná částice může být v nitru fagocytu rozložena působením enzymů. Některé z nich, jako např. **lyzozym**, mohou narušovat povrch bakterií. Jinou látkou vylévanou do fagozómu je např. **peroxid vodíku**, který se podílí na zabíjení fagocytovaných bakterií.

**Monocyty**, resp. **tkáňové makrofágy**, ničí nespecificky řadu mikroorganismů také vylučováním látek přímo poškozujících bakterie. Baktericidní jsou např. peroxid vodíku, kyslíkové radikály, oxid dusnatý, lyzozym nebo bakteriální membránu perforující komplement. Podílejí se na produkci látky zvané **interferon**. Ten vyvolává syntézu mnoha proteinů bránících replikaci virů.

Významnou součástí nespecifické imunity je soubor plazmatických bílkovin nazývaný **komplement**. Jedná se o složitý systém složený z řady prekurzorů enzymů. Jejich aktivace probíhá kaskádovitě (produkt jednoho štěpení štěpí prekurzor dalšího faktoru) na membránách mikroorganismů nebo komplexu antigen-protilátka. Výsledkem je cytolytický komplex enzymů („enzymatická vrtačka“) schopný perforovat membránu cizorodého mikroorganismu. Význam komplementu tkví v 1. chemotaxi fagocytujících buněk (v průběhu postupného navazování enzymů se uvolňují chemotaktické látky, které upozorňují další složky imunitního systému na průnik cizorodých částic), 2. přímé destrukci membrány cizorodých buněk a 3. v opsonizaci (značkování) cizorodých substancí či poškozených buněk (z důvodu jejich snadnějšího rozpoznání fagocytujícími buňkami).

#### 5.3.4.2. Specifická imunita

Obratlovci mají kromě výše popsaných nespecificky fagocytujících buněk vyvinut ještě také složitější obranný systém, který umožňuje specificky rozpoznávat cizí buňky a částice od vlastních. Tohoto rozpoznávání dosahuje imunitní systém pomocí povrchových glykoproteinových membránových struktur cizorodých látek - **antigenů**. Specifická imunita se označuje také jako získaná. Získaná proto, že se s ní živočichové nerodí, ale formuje se až v době jejich narození. Všechny antigeny, se kterými se živočich v té době setká, rozeznává po celý další život jako vlastní, tzn. že je toleruje. Antigeny, se kterými se setká později pak považuje za cizí a zahajuje proti nim imunitní reakci. Obrannoschopnost proti antigenu vždy vzniká až po prvním setkání s ním.

Specifickou imunitu zajišťují dva druhy lymfocytů, **T-lymfocyty** a **B-lymfocyty** (viz výše). **Látkovou (humorální) imunitu** zajišťují B-lymfocyty prostřednictvím uvolňovaných protilátek kolujících v krevní plazmě - tzv. **imunoglobulinů**. Při kontaktu B-lymfocytu s cizí buňkou dochází nejprve k jejímu „rozpoznání“, které funguje na základě rozlišení značky (tj. antigenu) na povrchu této buňky. Antigen pak reaguje s vazebnými místy (receptory) na plazmatických membránách B-lymfocytů. Reakce s receptory vyvolá namnožení lymfocytů a jejich přeměnu na **plazmatické buňky (plazmocyty)**, které jsou schopné vytvářet **protilátky**. Tyto protilátky se pak dostávají do krevní plazmy a jsou hlavním obranným mechanismem proti bakteriální infekci. Část B-lymfocytů přetrvává v organismu jako tzv. **paměťové buňky** a při opětovném vniknutí stejného antigenu do organismu se pak protilátky vytvářejí rychleji



a ve větším množství. V takovém případě nemusí vůbec dojít k vnějším projevům onemocnění. Toho se využívá při **imunizaci očkováním**.

**Buněčná imunita**, která chrání organismus proti virovým infekcím a nádorovým bujáním (a je také zodpovědná za případné odvržení transplantovaných tkání), je zajišťována prostřednictvím T-lymfocytů. Aktivace T-lymfocytů může vést k produkci **cytotoxických** (tzv. killer) **T<sub>C</sub>-lymfocytů**, které likvidují buňky pomocí cytotoxických látek nebo enzymů. Vedle T<sub>C</sub>-lymfocytů se účastní specifické odpovědi také tzv. T<sub>H</sub>-lymfocyty (tzv. helpers - pomahačské lymfocyty). Ty rozeznávají antigeny a zprostředkovávají látkovou komunikaci mezi různými imunitními buňkami. T<sub>S</sub>- (surpresor) lymfocyty kontrolují a udržují cytotoxické imunitní reakce, které mohou utlumit ovlivněním činnosti T- i B- lymfocytů.

Imunitní systém pracuje v organismu jako jeden celek, proto škatulkování jednotlivých funkcí není přesné. Systém specifické imunity při imunitní reakci velmi úzce spolupracuje se systémem imunity nespecifické. Specifický systém je schopný nepřítele přesně identifikovat a označit, přičemž likvidační práce je již z větší části přenechána fagocytům. Makrofágy (fagocytující monocyty) nejenom fagocytují patogenní organismy, ale mohou na svém povrchu vystavit fragmenty rozložených buněk, včetně jejich antigenů. Takto nabídnuté antigeny mohou být snáze rozpoznány specifickým systémem, T- a B- lymfocyty, které jsou kontaktem s nimi aktivovány. Specifický systém je na oplátku vybaven mechanismy zpětné stimulace makrofágů k ničení rozeznaného „nepřítele“. Komunikace mezi různými druhy lymfocytů vzájemně a mezi lymfocyty a makrofágy je možná díky parakrinně produkováným látkám - **lymfokinům** (→ str. 142), které leukocyty produkují.

Významnou úlohu při řízení imunity mají také účinky některých hormonů. Imunitu snižují steroidní hormony kůry nadledvin a zvýšená aktivace sympatické nervové soustavy stresem. Imunitu ovlivňuje také horečka, která urychluje tvorbu protilátek.

### 5.3.4 Krevní skupiny

Erytrocyty mají, podobně jako všechny buňky těla, na svých membránách celou škálu antigenů. Je-li specifickým imunitním systémem zjištěna přítomnost cizího antigenu, je proti takové krvince zahájena obranná reakce. Důsledkem obranné reakce rozpad erytrocytů a jejich shlukování (**aglutinace**) jako důsledek změny povrchového náboje. Erytrocytární antigen, který může vyvolat aglutinaci, se nazývá **aglutinogen**, pro shlukující protilátku se užívá termín **aglutinin**.

U člověka existuje několik krevních skupinových systémů, významné jsou však pouze dva - systém AB0 a systém Rh. U ostatních studovaných obratlovců byla popsána celá řada dalších krevních skupin, které nacházejí svůj význam zejména ve veterinární medicíně.

#### 5.3.4.1. Systém AB0

Krevní skupiny náležející k systému AB0 jsou známy nejdéle a mají značnou důležitost při transfúzích. Skupiny tohoto systému označujeme podle přítomnosti či nepřítomnosti **aglutinogenů A** nebo **B** v krvinkách a **aglutininů anti-A** nebo **anti-B** v plazmě (Tab. 1.1.) Přitom platí, že v krevní plazmě jednoho člověka nejsou aglutininy proti vlastním aglutinogenům (Landsteinerovo pravidlo). Protilátky anti-A nebo anti-B

proti chybějícím antigenům se vytvářejí již v ranném postembryonálním vývoji, protože A a B jsou antigeny běžné i u mikroorganismů a imunitní systém se s nimi setkává již záhy po porodu.

Krevní skupina	Procent populace v ČR	Aglutinogen (v krvinkách)	Aglutinin (v plazmě)
<b>0</b>	<b>36</b>	—	<b>anti-A, anti-B</b>
<b>A</b>	<b>41</b>	<b>A</b>	<b>anti-B</b>
<b>B</b>	<b>16,5</b>	<b>B</b>	<b>anti-A</b>
<b>AB</b>	<b>6,5</b>	<b>A, B</b>	—

Rozlišujeme tedy čtyři krevní skupiny:

- **skupina 0** - na membránách erytrocytů nejsou aglutinogeny A ani B, v plazmě jsou aglutininy anti-A a anti-B. Nejčastější skupina amerických indiánů, kde u některých kmenů dosahuje až 100 %. U nás se jedná o druhou nejčetnější skupinu.
- **skupina A** - na membránách erytrocytů jsou aglutinogeny A, v plazmě jsou aglutininy anti-B. Vyskytuje se hlavně u Eskymáků a Laponců. U nás se jedná o nejčastější skupinu.
- **skupina B** - na membránách erytrocytů jsou aglutinogeny B, v plazmě jsou aglutininy anti-A. Nejčastější je v jihovýchodní Asii u Korejců, Indů a Indonézánů.
- **skupina AB** - na membránách erytrocytů jsou aglutinogeny A a B, v plazmě nejsou aglutininy anti-A ani anti-B. Jedná se o všude nejvzácnější a nejméně četnou krevní skupinu.

Ve skupinovém systému AB0 jsou tři základní alely: A, B a 0. Geny A a B mají charakter dominantních genů, gen 0 je ve vztahu k oběma předcházejícím recesivní. Projevuje se pouze tehdy, když se nachází v genotypu v homozygotní formě (00). Při dědičném přenosu je však gen 0 úplně rovnocenný s genem A nebo B. Při oplodnění vajíčka odevzdává otec i matka do vznikajícího plodu jednu ze svých párových vlastností (alelu). Tak je tomu i u krevních skupin, které se mohou vyskytovat v 6 genotypech: AA, A0, BB, B0, 00 a AB. Nový dceřiný genotyp obsahuje jen takové alely, které se vyskytují v genotypech obou rodičů. Proto se krevní skupiny systému AB0 využívají při určování otcovství. Na základě zjištění krevních skupin matky a dítěte můžeme některé otcovské fenotypy s jistotou vyloučit, v jiných případech přichází v úvahu všechny fenotypové kombinace otce. Určování krevních skupin se provádí odečtením aglutinace po smíchání erytrocytů testované krve s testovacími séry, u nichž je známý aglutinin.



#### Otázka k zamyšlení

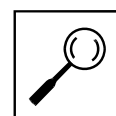
Znáte svou krevní skupinu? Znáte krevní skupiny Vašich rodičů či partnerů? Pokuste se na základě dostupných informací zjistit, jaké by jste Vy, jako potomek svých rodičů, mohl teoreticky mít krevní skupiny. Pokuste se o totéž u Vašich potomků (ať potenciálních či reálných).

### 5.3.4.2. Systém Rh

Rh-faktor jako krevní systém byl u člověka objeven poměrně nedávno (v roce 1940) Landsteinerem a Weinerem, kteří studovali krevní skupiny u makaka rhesuse (odtud název Rh). Přitom zjistili, že králíčí sérum s protilátkami proti krvinkám makaků shluškovalo také lidské krvinky. Později bylo zjištěno, že u člověka je v erytrocytární membráně 6 Rh-antigenů, označují se C, D, E, c, d, e. Klinický význam má zejména **antigen D**. Ve střední Evropě má 85 % populace D-antigen. Tito lidé jsou označeni jako **Rh-pozitivní (Rh<sup>+</sup>)**. 15 % populace tento antigen nemá, a jsou tedy **Rh-negativní (Rh<sup>-</sup>)**. Na rozdíl od systému AB0 nejsou protilátky anti-D v krvi přirozené, ale jsou vytvářeny Rh<sup>-</sup> osobami imunizací až poté, kdy se setkají s antigenem D. Nejčastěji dochází k imunizaci při porodu, kdy se dětské erytrocyty s D-antigeny setkají s krví matky. Obdobně je tomu po transfuzi inkompatibilní Rh<sup>+</sup> krve lidem Rh<sup>-</sup>.

#### Pro zájemce

Jestliže je matka Rh<sup>-</sup> a plod Rh<sup>+</sup>, může při druhém těhotenství nastat Rh-inkompatibilita, která může vyústit až v tzv. fetální erytroblastózu (hemolytická nemoc novorozenců). Většinou k této situaci při prvním těhotenství nedochází, protože se krev matky a plodu nemísí. Ke kontaktu krve dochází většinou až při porodu a poté dochází u matky k vytvoření protilátek proti antigenu D na erytrocytech dítěte. Při druhém těhotenství protilátky (aglutininy) prostupují placentou a způsobují hemolýzu erytrocytů plodu. Plod vyplavuje do řečiště nezralé erytroblasty, proto fetální erytroblastóza. V současné době se po prvním porodu u Rh<sup>-</sup> matek a provádí anti-D profylaxe anti-D globulinem, takže u ní nenastane tvorba protilátek anti-D a další těhotenství může probíhat zcela normálně.



#### Pojmy k zapamatování

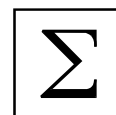
<i>hydrolymfá</i>	<i>erytropoetin</i>	<i>červený trombus</i>
<i>hemolymfá</i>	<i>trombopoéza</i>	<i>fibrinogen, fibrin</i>
<i>hemocyty</i>	<i>transferin</i>	<i>protrombin, trombin</i>
<i>erytrocyty</i>	<i>granulocyty</i>	<i>tromboplastiny</i>
<i>leukocyty</i>	<i>agranulocyty</i>	<i>hematokrit</i>
<i>trombocyty</i>	<i>neutrofilní leukocyty</i>	<i>onkotický tlak</i>
<i>albuminy</i>	<i>eozinofilní leukocyty</i>	<i>plazmocyty</i>
<i>globuliny</i>	<i>bazofilní leukocyty</i>	<i>paměťové buňky</i>
<i>fibrinogen</i>	<i>monocyty</i>	<i>T<sub>C</sub>-lymfocyty</i>
<i>kmenové buňky</i>	<i>T-lymfocyty</i>	<i>aglutinace</i>
<i>erytropoéza</i>	<i>B-lymfocyty</i>	<i>aglutinin, aglutinogen</i>
<i>erytroblastin</i>	<i>bílý trombus</i>	<i>AB0, Rh</i>



#### Souhrn

Tělní tekutiny vytvářejí životní prostředí buněk mnohobuněčných organismů. Jejich fyziologickou funkcí je přenos látek do tkání a transport odpadních produktů metabolismu z tkání do vnějšího prostředí. Tělní tekutiny dělíme na **extracelulární** (mimobuněčnou) a **intracelulární** (nitrobuněčnou). Během fylogeneze se u živočichů vyvinulo několik typů extracelulárních tekutin. Nejjednodušší tělní tekutinou je **hydrolymfá**, která se vyskytuje u živočichů s gastrovaskulární soustavou. V otevřených cévních soustavách bezobratlých cirkuluje **hemolymfá**, ve které jsou již přítomny i první krevní buňky - **hemocyty**.

V uzavřených cévních soustavách rozlišujeme **tkáňový mok**, ve kterém žijí buňky, a **krev** cirkulující v uzavřené síti cév. Krev se skládá z krevních elementů a z krevní



plazmy. Krevní buňky jsou **erythrocyty (červené krvinky)** a **leukocyty (bílé krvinky)**. **Trombocyty (krevní destičky)** jsou pouze fragmenty buněk zvaných megakaryocyty. Plazma je tekutá složka krve, ve které jsou krevní elementy suspendovány a jsou zde přítomny také koloidní látky a rozpuštěné přepravované látky. Jedná se o vodný roztok bílkovin, elektrolytů a malých organických molekul. Z bílkovin jsou v plazmě nejvýznamnější **albuminy**, **globuliny** a **fibrinogen**. Všechny krevní buňky mají omezenou životnost, opotřebovávají se a hynou. Proto musejí být neustále nahrazovány buňkami novými. Ty vznikají z tzv. **kmenových buněk**. U savců probíhá krvetvorba během embryonálního vývoje ve **slezině** a v **játrech**, v dospělosti pak téměř výhradně v **kostní dřeni**.

**Erythrocyty** tvoří zdaleka největší část krevních buněk a jejich úloha v organismu spočívá v přenosu dýchacích plynů mezi dýchacími orgány a jednotlivými buňkami. **Leucocyty** jsou součástí obranného systému organismu - jejich důležitým úkolem je chránit organismus před choroboplodnými zárodky. Na obranných reakcích se podílejí buď samy (**buněčná imunita**), nebo produkcí protilátek (**humorální imunita**). Podle přítomnosti nebo nepřítomnosti granul v cytoplazmě, rozlišujeme dvě základní skupiny - **granulocyty** a **agranulocyty**. **Granulocyty** představují z funkčního hlediska první obranu organismu s rychlou odezvou. **Agranulocyty** se dělí na **monocyty** a **lymfocyty**. **Monocyty** nastupují při obranné reakci po „první vlně“ granulocytů a mají výrazně větší účinnost. **Lymfocyty** jsou vedle neutrofilních leukocytů druhou nejpočetnější skupinou bílých krvinek. Rozlišujeme **T-lymfocyty** a **B-lymfocyty**. Nejdůležitější funkcí jsou **trombocytů**, neboli **krevních destiček**, je ochrana před ztrátami krve při poranění cév - srážení krve. Celý proces srážení krve je složitý enzymatický pochod, který zahrnuje celou řadu faktorů ovlivňujících srážení krve.

Schopnost organismu bránit se napadení patogenními nebo parazitujícími organismy či působení cizorodých látek se nazývá **imunita**. Rozlišujeme imunitu **specifickou** a **nespecifickou**. **Nespecifická imunita** je vrozená a je založena na celé řadě mechanismů, jako jsou fagocytóza krevními nebo tkáňovými buňkami, rozrušení cizorodých látek enzymy (zejména trávicími), kožní nebo kutikulová bariéra a přítomnost látek v krvi, které napadají a likvidují cizí materiály. **Specifická imunita** se vyskytuje pouze u obratlovců a jedná se o systém, který dovede specificky rozeznávat cizí buňky a částice od vlastních. Specifickou imunitu zajišťují dva druhy lymfocytů, **T-lymfocyty** a **B-lymfocyty**. **Látkovou (humorální) imunitu** zajišťují B-lymfocyty prostřednictvím uvolňovaných protilátek kolujících v krevní plazmě - tzv. **imunoglobulinů**; **buněčná imunita**, která chrání organismus proti virovým infekcím a nádorovým bujením, je zajišťována prostřednictvím T-lymfocytů.

Erythrocyty mají, podobně jako všechny buňky těla, na svých membránách celou škálu antigenů. Je-li specifickým imunitním systémem zjištěna přítomnost cizího antigenu, je proti takové krvince zahájena obranná reakce. U člověka existuje několik krevních skupinových systémů, významné jsou dva - systém **AB0** a systém **Rh**. Skupiny systému AB0 označujeme podle přítomnosti či nepřítomnosti **aglutinogenů A** nebo **B** v krvinkách a **aglutininů anti-A** nebo **anti-B** v plazmě a rozlišujeme čtyři krevní skupiny A, B, 0 a AB. Podle systému Rh se u člověka v erytrocytární membráně vyskytuje 6 Rh-antigenů, které se označují C, D, E, c, d, e. Klinický význam má zejména **antigen D**. Lidé s tímto antigenem jsou označováni jako **Rh-pozitivní (Rh<sup>+</sup>)**, ti co jej nemají **Rh-negativní (Rh<sup>-</sup>)**.

### **Kontrolní otázky**

1. Popište význam krve pro organizmus
2. Co je hematokrit?
3. Proč je žilní krev kyslejší než tepenná?
4. Jaký mají lidské erytrocyty tvar a proč?
5. Mají delší dobu života granulocyty nebo erytrocyty?
6. Jak se označuje tvorba erytrocytů a čím je řízena?
7. Jaká složka plazmy se podílí nejvíce na vzniku onkotického tlaku?
8. Stručně popište proces srážení krve.
9. Co brání srážení krve v krevním oběhu?
10. Jaké rozlišujeme typy lymfocytů a k čemu slouží?



## 6. OBĚHOVÉ SOUSTAVY

### Cíle

Po zvládnutí kapitoly budete umět:

- vysvětlit význam a funkce oběhových soustav
- charakterizovat vývoj oběhových soustav v průběhu fylogeneze
- popsat oběhový systém savců
- vysvětlit jak funguje srdce a jak je jeho funkce řízena
- popsat kardiovaskulární systém, oběh krve v cévách, vysvětlit přenos látek v kapilárách

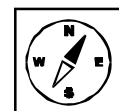
### Klíčová slova

cévní systém, gastrovaskulární soustava, otevřená cévní soustava, uzavřená cévní soustava, hemolymfa, srdce, tepny, tepénky, žíly, kapiláry, velký krevní oběh, malý krevní oběh, systola, diastola, chlopně, srdeční ozvy, myofibrily, srdeční automacie, srdeční převodní soustava, krevní tlak, baroreceptory, minutový srdeční objem, kardiovaskulární centrum, vazokonstrikce, vazodilatace, lymfatický systém, mízní uzliny, slezina



### Průvodce

*Srdce je odedávna považováno za symbol života. Tato skutečnost je odrazem významu srdce pro organismus. Svou činností vhání krev do tepen, ve kterých jsou společně s krví rozváděny živiny, kyslík a řada dalších látek do všech zákoutí těla. Dokud nám tluč srdce - žijeme! V minulé kapitole jste se seznámili s tělními tekutinami, které jsou zodpovědné za kontakt mezi buňkami mnohobuněčných organismů a okolním světem. Aby k tomuto kontaktu mohlo docházet, je nezbytná existence mechanismů, které zajišťují koloběh nebo alespoň pohyb tělních tekutin. Proto oběh tělních tekutin je jedním ze základních předpokladů tvořících z mnohobuněčného organismu funkční celek.*



Tělní tekutiny mohou plnit své funkce jedině tehdy, jestliže se dostanou do všech částí těla. Aby se zabezpečila neustálá cirkulace tělních tekutin, vyvinuly se u živočichů oběhové soustavy s hnacím mechanismem, které se během fylogeneze různě modifikovaly a zdokonalovaly. Hlavním účelem oběhové soustavy je transport živin získaných trávením po celém těle a distribuce plynů (přívod kyslíku do tkání a odvod oxidu uhličitého zpět k dýchacím orgánům). Na oběhovou soustavu navazuje soustava vylučovací, protože tekutiny oběhové soustavy sbírají a transportují produkty metabolismu k vylučovacím orgánům. Vedle toho oběhový systém rozvádí po těle živočichů produkty žláz s vnitřní sekrecí.

Mezi oběhovými soustavami živočichů existují značné rozdíly. Co však mají všechny společné je: **koluje v nich tělní tekutina** (hemolymfa nebo krev), obsahují **srdce** - „pumpu“ uvádějící tekutinu do pohybu a **cévní systém** (nebo systém sinů), kterým krev nebo hemolymfa obíhá.

### 6.1. Fylogeneze oběhových soustav

Nižší mnohobuněční živočichové ještě nemají vyvinutou tělní dutinu, tudíž nepotřebují ani žádnou oběhovou soustavu. U mnohobuněčných živočichů v nejjednodušším

případě speciální oběhová soustava rovněž chybí a zmíněné funkce zajišťuje voda přijímaná z okolního vodního prostředí, příp. **hydrolymfa** (→ str. 63). Tak je tomu v případě **žahavců, žebnatek a ploštěnců**, jejichž **gastrovaskulární soustava** zajišťuje kromě trávení i rozvod živin a transport nestravitelných zbytků mimo tělo. U houbovců navíc transportují živiny amébovité pohyblivé buňky (**archeocyty**).

Zároveň se vznikem pseudocoelové a coelomové dutiny vzniká i vnitřní tělní tekutina. V nejprimitivnější podobě ještě nemusí existovat srdce a cévy, protože např. u **hlístic** je pseudocoelová tekutina uváděna do dostatečného pohybu pouhými lokomočními pohyby těla.

Se složitější strukturou těla, doprovázenou především vznikem coelomu a jeho členěním, se objevuje tendence kanalizovat tekutinu oběhové soustavy do cév tak, aby ji mohly rychle a cíleně předávat na delší vzdálenosti. U **členovců** (Arthropoda) poprvé vzniká srdce a soustava cév. Ty ovšem zatím netvoří uzavřený celek, nýbrž jen propojují různé tělní dutiny (siny, lakuny), ve kterých se nacházejí zásobované orgány. Hovoříme o **otevřené cévní soustavě**, protože dosud jediná cirkulující tekutina - **hemolymfa** - volně protéká mezibuněčnými prostory a bezprostředně omývá všechny tkáně. V **uzavřené cévní soustavě** se odděluje **tkáňový mok**, ve kterém žijí buňky a **krev** cirkulující v uzavřené síti cév.

Otevřené cévní soustavy se vyskytují zpravidla u živočichů s nižším metabolismem (s výjimkou hmyzu); uzavřené cévní soustavy jsou typické pro aktivnější skupiny živočichů, neboť umožňují nárazově a efektivně zintenzívnit zásobení namáhaných tkání.

#### Rozdíly mezi otevřenými a uzavřenými cévními soustavami:

- tělní tekutiny u otevřených cévních systémů neproudí plynule a styčná plocha mezi tělními tekutinami a tkáněmi je menší
- energetická náročnost otevřeného cévního systému je menší, ale je také méně výkonný
- periferní odpor je u otevřených cévních malý, s tím souvisí také menší srdeční výkon
- rozdíl mezi systolickým a diastolickým tlakem (viz dále) je u otevřených cévních systémů výrazně menší

### 6.1.1. Otevřené cévní soustavy

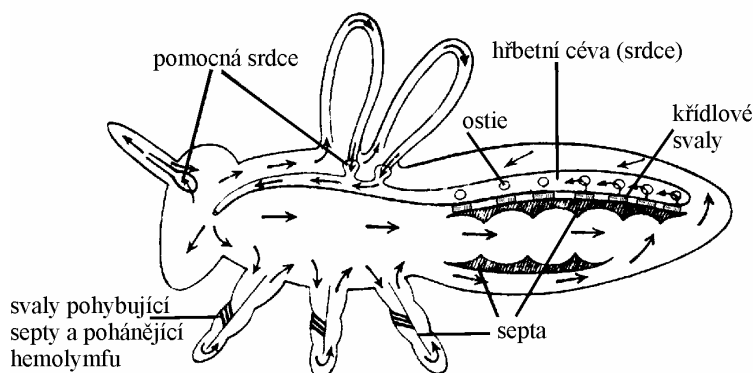
V otevřených cévních soustavách bezobratlých zastává transportní funkci jediná tělní tekutina - **hemolymfa** (případně hydrolymfa) (→ str. 63). Cirkulace hemolymfy je vyvolávána stahy srdce a dráhy proudění záleží na stupni vývoje cév.

Srdce **měkkýšů** bývá rozlišeno na komoru a předsíň, jejichž počet obvykle odpovídá počtu žaber. Hemolymfa je rozváděna po těle řadou cév a vylévá se do **tělních dutin - sinů**, kde zásobuje příslušné orgány. Odtud je nasávána do žil s pulsující svalovinou, dostává se do žaber či plic, kde protéká sítí vlásečnic a vrací se zpět do srdce. V prostorech mezi orgány klesá tlak hemolymfy na velmi nízké hodnoty a nestačil by zajistit průtok žaberním cévním řečištěm. Stěny žil jsou proto vybaveny svalovinou, která umožňuje jejich pulsování a vhánění hemolymfy do žaberních cév. Okysličená a odkysličená hemolymfa jsou u měkkýšů vedeny částečně odděleně. U **hlavonožců** se setkáváme s velmi dokonalou, téměř uzavřenou cévní soustavou s pomocnými žaberními srdci, malým a velkým oběhem. Siny jsou u nich redukovány a nahrazovány sítí vlásečnic. Srdce je arteriální, hemolymfa do něj přichází okysličená

z žaber a pokračuje k jednotlivým orgánům (velký krevní oběh). Malý krevní oběh se skládá z žaberních srdcí, která vhánějí hemolymfu chudou na kyslík do žaber.

Cévní soustava **členovců** do značné míry závisí na vývoji dýchacích orgánů. U perlooček (Cladocera) se vyskytuje pouze srdce v hřbetní části těla; buchankám (Copepoda) srdce zcela chybí. U **vyšších korýšů** (např. rakovců), kteří dýchají žabrami, nebo u **pavouků** a **štírů** dýchajících plicními vaky, jsou cévy dobře vyvinuty. U skupin, které mají silně vyvinutou tracheální soustavu plnicí funkci přenosu plynů (→ str. 95) je oběhový systém velmi jednoduchý s redukovanou soustavou cév. To se týká především hmyzu.

**Hmyzí trubicovité srdce** je, jako u všech členovců, uloženo na hřbetní části těla a nemá předsíně. Uloženo je v dutině - **perikardu**, do které se sbírá hemolymfa z těla. Do srdce je nasávána bočními otvůrkami (**ostii**), které jsou v zadečkové části opatřeny záklopkami (**chlopněmi**). Cévní systém je redukován na aortu (hrudní úsek hřbetní trubice), vedoucí hemolymfu směrem k hlavě. Zde se vylévá do dutin (sinů) mezi jednotlivými orgány. Směr proudění hemolymfy je usměrňován a vymežován blanitými **septy**, která se objevují i v končetinách. Na bázích tykadel, křídel a končetin se objevují **pomocné pulsační orgány (srdce)**, které usnadňují proudění. Při diastole je trubicovité srdce roztahováno zvláštními **křídlovitými svaly**.



Obr. 6.1. Oběhový systém hmyzu. Šipky označují tok hemolymfy. Při diastole je srdce roztahováno křídlovými svaly a hemolymfa proudí ostiemi dovnitř; při systole je hemolymfa tlačena k hlavě. Cirkulaci podporují pomocná srdce, proud je usměrňován septy v těle i v končetinách.

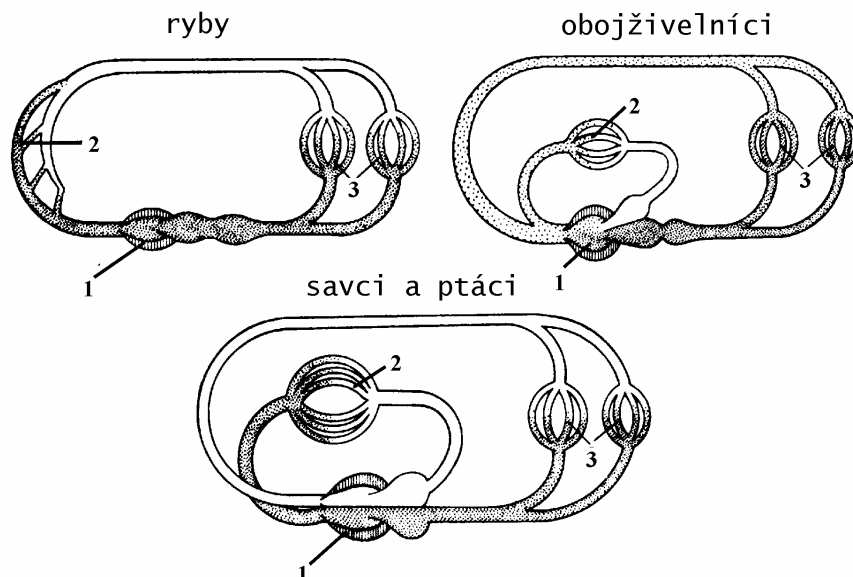
### 6.1.2. Uzavřené cévní soustavy

U uzavřeného oběhu se odděluje **tkáňový mok** - relativně stojaté prostředí, ve kterém žijí buňky, od **cirkulující krve** obíhající v souvislé síti cév. Krev nepřichází s buňkami do kontaktu přímo, ale komunikuje s nimi přes stěny kapilární sítě. Takový systém vyžaduje přítomnost výkonné pumpy - **srdce**, které je schopno dosáhnout dostatečného tlaku zajišťujícího průtok celým řečištěm.

První uzavřený oběh zaznamenáme z bezobratlých u **kroužkovců** a **pásnic**. Hemolymfa se u těchto skupin pohybuje spíše peristaltickými stahy cévních stěn než činností nějakého centrálního srdce. **Hřbetní céva** pulzuje směrem k hlavě, v **břišní cévě** proudí krev směrem k zadnímu konci těla. Hřbetní a břišní céva jsou spojeny **příčnými spojkami**, které mohou rovněž pulzovat. Další postranní spojky se větví v síť jemných vlásečnic v tělní stěně a vnitřních orgánech. Z nich se pak hemolymfa sbírá do břišní cévy. Cévní soustava hlavonožců je podobná obratlovců, i když zde nejde o žádnou fylogenetickou návaznost.



Dokonale uzavřené cévní soustavy s jediným centrálním srdcem mají až **obratlovci**, u nichž je krev tlačena ze srdce systémem cév označovaných jako **tepny (arteriae)** až do terminálních kapilár, kde látky difundují z krve přes jejich stěny do intersticiální tkáňové tekutiny (nebo naopak) a krev se opět vrací k srdci systémem cév, které se nazývají **žily (venae)**. Cévní soustava obratlovců vychází ze základu, kterým je cévní soustava **kopinatce**. Ta je tvořena uzavřenou soustavou trubic a krev udržují v pohybu stažlivé orgány na bázi žaberních cév. Diferencované srdce tady ještě není vyvinuto.



Obr. 6.2. Schémata oběhové soustavy obratlovců. 1 – srdeční komora, 2 – oběh v síti vlásečnic dýchacích orgánů, 3 – oběhy v ostatních orgánech. Krev s nízkým obsahem kyslíku je znázorněna tečkovaně. Podle Kubišty (1978).

Ve vývoji obratlovčího oběhu lze jasně sledovat tendenci k oddělení okysličené krve (bohaté na kyslík) od odkysličené (chudé na kyslík), s čímž je spojeno postupné rozdělení srdce od dvojdílného rybího, po čtyřdílné srdce savců a ptáků.

Cévní systém **ryb** a **larev obojživelníků** je jednoduchým okruhem, kde srdce s jednou předsíní a jednou komorou žene krev do žaber, odkud je okysličená krev vedena do tkání a zpět do srdce. **Obojživelníci** mají srdce s dvěma předsíněmi a jednou komorou. Ze srdce vychází tepna, která se rozvětjuje na dva kmeny. Jeden vede do plic, druhý do těla. V srdeční komoře se mísí okysličená (arteriální) krev s krví odkysličenou (venózní). U **plazů** se již objevuje mezi komorami přepážka, která však není zcela uzavřená (s výjimkou krokodýlů). Vývoj vrcholí u **savců a ptáků** se čtyřdílným srdcem (dvě předsíně, dvě komory) a dvěma zcela oddělenými okruhy: **malým plicním a velkým tělním**.

## 6.2. Oběhový systém savců

### 6.2.1. Srdce

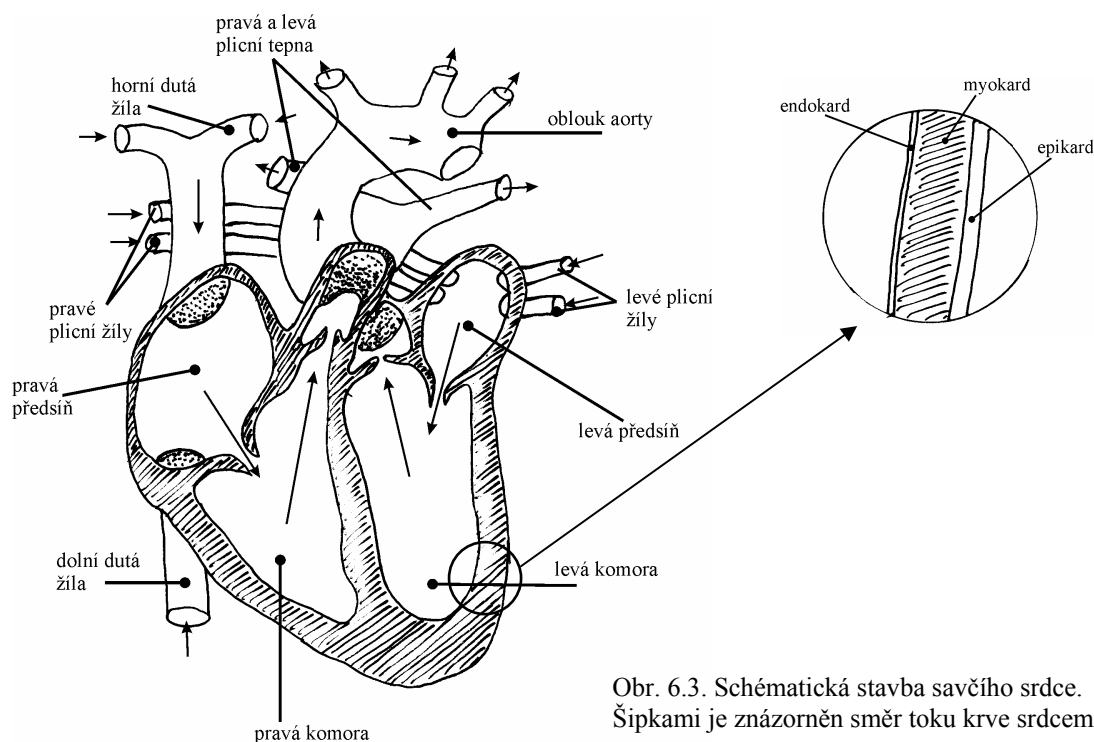
**Srdce** je dutý orgán uložený v hrudní dutině. Od ostatních orgánů hrudníku je odděleno blanitým perikardem. Mezi perikardem a povrchem srdce je **perikardiální dutina** vyplněná tekutinou, která snižuje tření při srdeční kontrakci. Srdce savců (a ptáků)

představuje dvě anatomicky a funkčně spojená čerpadla - pravou a levou polovinu srdce, jejichž spojení do jednoho orgánu je výhodné zejména z hlediska synchronizace jejich činnosti. Existují tedy dva oběhové okruhy, které fungují jako sériově zapojené pumpy.

Z levé poloviny srdce je okysličená krev čerpána do **aorty** a následně všech tkání těla. Poté se odkysličená krev vrací zpět do pravé poloviny srdce **dolní a horní dutou žilou**. Tento oběh se nazývá **velký**, tělní nebo také systémový. Z pravé poloviny srdce je odkysličená krev čerpána do plic **plicními tepnami** a vrací se zpět **plicními žilami** do levé poloviny srdce. Tento oběh se nazývá **malý** neboli plicní.

Levá část srdce, která zajišťuje velký krevní oběh má mnohem výrazněji vyvinutou svalovinu, než pravá část ženoucí krev do plic. Svalovina srdce je tvořena třemi vrstvami:

- **endokardem** - poměrně tenkou vnitřní vrstvou vystýlající vnitřní plochy srdce
- **epikardem** - vnější vrstvou bohatě protkanou cévami, nervy a tukovou tkání
- **myokardem** - nejsilnější střední vrstvou tvořenou zejména svalovými buňkami a sítí opěrných tkání.



Obr. 6.3. Schématická stavba savčího srdce. Šipkami je znázorněn směr toku krve srdcem.

Čerpací činnost srdce je založena na **rytmickém střídání** kontrakce (**systoly**) a relaxe (**diastoly**) svaloviny předsiň a komor. Systola předsiň předchází systole komor, takže předsiň fungují jako pomocná čerpadla, napomáhající plnění komor. Aby byla zajištěna čerpací funkce srdce a krev proudila pouze správným směrem, je srdce opatřeno **chlopněmi**. Mezi předsiňemi a komorami se nacházejí **chlopně cípaté**, které se při stahu komor uzavírají přetlakem krve a při diastole se otevírají. Mezi pravou síní a pravou komorou je chlopeň **trojcípá**, mezi levou síní a levou komorou se nachází chlopeň **dvojcípá**. Velké tepny, tj aortu a plicní tepny, uzavírají proti komorám **chlopně poloměsíčitě**. Ty se otevírají přetlakem krve při stahu komor a uzavírají se na počátku diastoly, tj. při poklesu tlaku v komoře.

Činnost srdce doprovázejí zvukové projevy, tzv. **srdeční ozvy**. Systolická ozva je silnější, hlubší a delší. Vzniká nárazem zavírajících se cípatých chlopní a vibrací

napínající se stěny na začátku systoly. Diastolická ozva, která je kratší, slabší a vyšší, je výsledkem uzavření poloměsíčitých chlopní a vibrací krevního sloupce ve velkých cévách.



### Pro zájemce

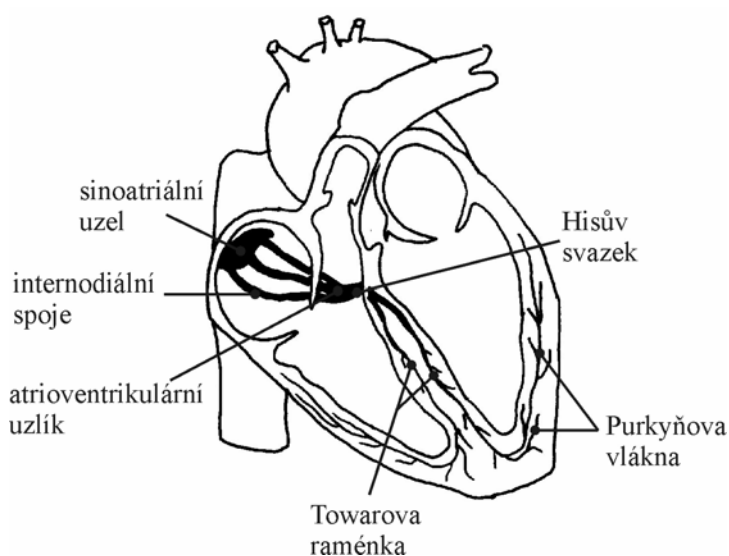
Krevní oběh plodu (fetální oběh) savců je poněkud odlišný od výše popsaného postembryonálního krevního oběhu. Vyznačuje se zejména tím, že plicní oběh nefunguje a velký oběh není důsledně oddělen od oběhu malého. V srdci plodu jsou obě předsíně vzájemně propojeny otvorem (foramen ovale). K obohacení krve plodu kyslíkem dochází v placentě. Odtud proudí krev obohacená kyslíkem a živinami do pravé srdeční předsíně. Přes otvor v předsíňové přepážce se dostává do levé předsíně, následně do levé komory a odtud tepnami do důležitější hlavové části plodu. žilní krev z hlavové části těla teče do pravé předsíně a následně pravé komory. Plíce jsou nefunkční, takže krev se proto dostává z plicnice do aorty a následně placenty zkratkou zvanou ductus arteriosus. Po porodu průchod krve placentou zaniká, zvýšená hladina oxidu uhličitého uvede reflexně přes dýchací centrum v prodloužené míše v činnost dýchací pohyby. Foramen ovale a ductus venosus zanikají a srdce je tak již dokonale rozděleno obě poloviny.

### 6.2.1.1. Činnost srdce

Kontraktální aparát srdeční svaloviny tvoří **myofibrily** a srdeční kontrakce se uskutečňuje stejně jako u kosterního svalu zasouváním aktinových vláken mezi vlákna myozinu (→ str. 51). Na rozdíl od kosterní svaloviny jsou jednotlivé svalové buňky v srdci propojeny pomocí **interkalárních disků** (plazmatických můstků), díky nimž se vzruchy rychle šíří z místa vzniku podráždění na celé srdce. Srdce tedy nemá žádné motorické jednotky a na podráždění neodpovídá buď vůbec, nebo reaguje úplným stahem (tedy bez možnosti regulace síly stahu).

Srdce všech živočichů se pravidelně stahuje a stahy (kontrakce) srdeční svaloviny se cyklicky opakují. Kontrakce (systoly) vypuzují krev do těla a střídají se s obdobími klidu (diastoly) při nichž se srdce opět plní krví. Podle původu srdečních vzruchů rozlišujeme srdce neurogenní a myogenní. **Neurogenní srdce** je fylogeneticky starší a stahuje se, podobně jako kosterní svaly, při nervovém dráždění z vnějšku. U obratlovců, pláštěnců, plžů a některého hmyzu se vyvinulo **myogenní srdce**, u něhož podněty vedoucí k srdečním stahům vznikají přímo v srdci v tzv. **centrech srdeční automacie**. Tato centra jsou tvořena pozměněnou svalovou tkání, která má schopnost samovolně generovat a vést vzruchy.

Tvoří tzv. **srdeční převodní soustavu**, která zajišťuje časově a prostorově koordinovaný cyklus srdečních stahů. Primární centrum srdeční automacie je uloženo při ústí horní duté žíly v pravé předsíni a nazývá se **sinoatriální** nebo také sinusový **uzel**. Z tohoto uzlu se šíří vzruchy do druhého centra automacie - **atrioventrikulárního** (neboli síňokomorového) uzlu, ze kterého vychází vodivý **Hisův svazek**.



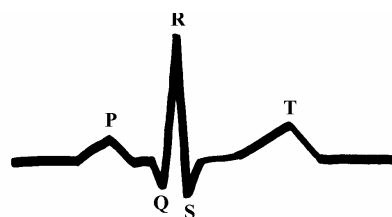
Obr. 6.4. Srdeční převodní soustava savčího srdce

Ten vede vzruchy vznikající v centrech srdeční automacie a zajišťuje jejich přenos přes nevodivou vazivovou přepážku, která rozděluje srdce na levou a pravou polovinu. Hisův svazek se dále ve svalovině srdečních komor rozvětluje na dvě **Towarova raménka**, která přecházejí ve vodivá vlákna (tzv. **Purkyňova vlákna**).

Vznik vzruchů spočívá v rytmické **depolarizaci a repolarizaci** shluků buněk tvořících centrum automacie. Rytmus srdeční činnosti udává Sinoatriální uzel. Je proto označován jako primární centrum srdeční automacie a je nadřazen uzlu atroventrikulárnímu (tzv. sekundární centrum automacie). V případě zastavení činnosti primárního centra, označovaného také jako „pacemaker“ pokračuje rytmická tvorba vzruchů v sekundárním centru.

### Pro zájemce

Každý stah srdce je doprovázen elektrickými změnami. Jelikož vlna podráždění se šíří postupně, existují v srdci v určitém okamžiku oblasti již podrážděné (depolarizované) mající opačný náboj, než oblasti ve fázi klidového potenciálu. Mezi různě nabitými oblastmi srdce tečou elektrické proudy měřitelné z povrchu těla pomocí tzv. elektrokardiografie (EKG). EKG dnes patří mezi základní kardiologické vyšetřovací metody a na základě ní lze získat informace o poruchách srdečního rytmu a o morfologických nebo funkčních změnách srdeční činnosti. Na typické křivce rozlišujeme: vlnu P (depolarizace předsíní), komplex QRS (depolarizace komor) a vlnu T (repolarizace komor).



Obr. 6.5. Elektrokardiogram



### 6.2.1.2. Krevní tlak a frekvence srdečního tepu

**Krevní tlak** definujeme jako laterální hydrostatický tlak působící na cévní stěny v průběhu srdečního cyklu. Jedná se o fyziologicky velmi významnou veličinu, na jejímž řízení se podílí celá řada mechanismů. Jeho nejdůležitější funkcí je udržování stability hladin významných látek (kyslíku atd.). Proto při tělesné námaze a zátěži tlak roste ve snaze zajistit intenzivnější transport látek z míst produkce do míst spotřeby. **Baroreceptory** monitorující tlak v krevním řečišti se nacházejí jak ve vysokotlaké části oběhu - v **oblouku aorty**, tak nízkotlaké - v **dutých žilách**.

Díky periodické činnosti srdce tlak rovněž periodicky kolísá. Nejvyšší dosažená hodnota tlaku během systoly se nazývá **systolický tlak**, nejnižší hodnota na níž tlak klesne během diastoly, je **tlak diastolický**. Čím dále od srdce, tím tlakové nárazy v krevním řečišti klesají a v kapilárách se již vůbec neprojevují. Tlak ve velkých žilách se blíží nule.

Tlak krve se mění s věkem v závislosti na pohlaví. Kojenci mají systolický tlak okolo 13,3 kPa (tj. 100 mm Hg, neboli torrů), v pubertě se tlak krve zvyšuje, a to více u chlapců než dívek. V pažní tepně člověka se systolický tlak pohybuje mezi 16,6 - 18,6 kPa (125-140 torrů), diastolický mezi 10,6-11,9 kPa (80-90 torrů). S věkem stoupá hodnota tlaku systolického, což je odrazem ztráty pružnosti tepen.

Velikost krevního tlaku závisí na:

- **minutovém srdečním objemu** (tj. je množství krve přečerpáné jednou komorou za 1 minutu). U člověka je klidový minutový srdeční objem cca 5 litrů. Výrazně se zvyšuje při zátěži (u netrénované osoby až 30 l), což je zajištěno především zvýšením tepové frekvence.
- **odporu v krevním řečišti**. Při nižším průsvitu a pružnosti cév se zvyšuje odpor krevního řečiště a krevní tlak stoupá. Snížená pružnost velkých tepen ovlivňuje

zejména systolický tlak (je potřeba většího tlaku na roztažení tepny v rázové vlně), zvýšený odpor periferního řečiště ovlivňuje především diastolický tlak (během diastolické fáze krev z velkých tepen hůře odtéká do periferního řečiště a tlak v nich klesá pomaleji).

- **viskozitě krve** - s vyšší viskozitou (např. při dehydrataci nebo vysokém obsahu krvinek) krevní tlak stoupá. Velikost krevního tlaku ovlivňuje také množství krve v krevním řečišti (např. po ztrátě krve tlak klesá).

Periodické změny krevního tlaku, synchronizované se systolickou a diastolickou srdeční fází, se projevují na stěně arterií jako objemový a tlakový **puls (tep)**, který souhlasí s **frekvencí srdeční činnosti**. Frekvence arteriálního pulsu je typická pro každý živočišný druh. U teplokrevných živočichů je frekvence pulsu v úzkém vztahu s velikostí těla, přičemž klesá se stoupající velikostí živočichů (např. rejsek 550-850 tepů/min., slon 20-30 tepů/min.). Puls klesá během postnatálního vývoje živočichů. Kromě toho je puls ovlivňován celou řadou faktorů, jako svalovou činností, vnější teplotou, zátěží, trávením potravy nebo denní dobou.

### 6.2.1.3. Regulace srdečního výkonu

Srdce musí pružně reagovat na okamžité potřeby organismu - tedy regulovat přívod kyslíku a živin, odvod metabolitů a tepla vznikajících při svalové aktivitě. Regulační mechanismy lze rozdělit na **nervové, humorální a celulární**.

Nervová centra pro řízení nervové činnosti jsou umístěná především v **prodloužené míše**, kde se nachází tzv. **kardiovaskulární centrum**. Jedná se o integrační centrum, které přijímá celou řadu informací z baroreceptorů, chemoreceptorů, periferních receptorů pro bolest a chlad a také z vyšších center nervové soustavy, zvláště z hypotalamu a mozkové kůry. Na srdeční činnosti se mohou tedy projevit i emoční stavy. Hlavní vliv na srdeční činnost mají informace z **interoreceptorů** (baroreceptorů, chemoreceptorů a osmoreceptorů) uložených zejména v karotickém sinu, oblouku aorty a ústí horní duté žíly. Řídící povely působí na srdce prostřednictvím **sympatických a parasympatických** nervů. Mediátorem sympatiku je noradrenalin, parasympatiku acetylcholin (→ str. 150). Obecně platí, že sympatikus srdeční výkon zvyšuje a parasympatikus snižuje.

Srdeční činnost ovlivňuje také celá řada **hormonů**. Kromě interoreceptorů má srdce také receptory pro hormony kolující v krvi. Jedná se tzv. muskarinové receptory na acetylcholin a adrenergní receptory reagující na adrenalin a noradrenalin. Účinky takto dopravených hormonů jsou podobné účinkům nervového řízení.

Vedle centrálních regulačních mechanismů má srdce ještě jeden, zcela autonomní regulační systém, fungující na **úrovni buněk**. Jeho účinek popisuje tzv. **Starlingův srdeční zákon**, který říká, že čím více se svalová vlákna protáhnou při diastole, tím větší silou se pak stáhnou při systole. Takže, pokud do komory v diastole nateče více krve než obvykle, zareaguje srdce zvýšením síly kontrakce, tedy větším systolickým výdejem.

### 6.2.2. Kardiovaskulární systém

Srdce spolu s cévami vytváří jednotný krevní oběh, neboli **kardiovaskulární oběhový systém**. Krev je poháněna dvěma sériově zapojenými pumpami (srdečními komorami)

do dvou rovněž sériově seřazených oběhů: **velkého** (systémového, tělního) krevního oběhu poháněného levou komorou a **malého** (plicního) oběhu poháněného pravou komorou. **Velký krevní oběh** je složen z řady paralelně zapojených okruhů, vyživujících jednotlivé orgány — srdce, mozek, ledviny, svalstvo atd. Z velkého krevního oběhu je zásobeno krví také samotné srdce prostřednictvím **koronárních (věčičtých) cév**, které odstupují z aorty v těsné blízkosti srdce. Do velkého krevního oběhu jsou včleněny také tzv. **vrátnicové (portální) oběhy**, ve kterých je krev po průchodu kapilárním řečištěm svedena do větší cévy a odtud opět do kapilární sítě. Portální oběhy se vyskytují zejména v játrech a hypofýze. **Malý krevní oběh** sloužící k okysličování krve a je s velkým zapojen do série.

Jednotlivé vyživované orgány nejsou všechny zásobeny krví stejně. Míru jejich zásobení můžeme vyjádřit v procentech minutového srdečního objemu (MSO), což je množství krve, které jedna srdeční komora přečerpá za 1 minutu. Přednostně je krví zásobován mozek, který spotřebovává asi 13 % klidového MSO. Jedná se nejen o životně důležitý orgán, ale také je zvláště citlivý na nedostatek O<sub>2</sub>. Ledvinami protéká okolo 25 % MSO, který neslouží jen pro samotné metabolické potřeby ledvin, ale hlavně je zde krev filtrována. Při těžké tělesné práci protékají až 3/4 MSO kosterními svaly. Vysoký podíl MSO využívá během trávení trávicí ústrojí. Proto je logické, že oba tyto orgány nemohou být maximálně prokrvovány současně. Průtok krve kůží (v klidu asi 10 % MSO) slouží především pro termoregulační účely. Také prokrvení srdečního svalu koronárními cévami nesmí poklesnout, protože by to způsobilo selhání celého oběhového systému. V klidu srdce odebírá 5 % MSO, při velmi namáhavé práci to může být i desetinásobek.

### 6.2.2.1. Oběh krve v cévách

Krev proudící z levé části srdce do organismu se nazývá **arteriální** (tepenná) a odevzdává kyslík a potřebné látky jednotlivým tkáním. V tkáních pak nabírá oxid uhličitý a produkty intermediálního metabolismu a mění se na krev **venózní** (žilní). Vlastní prokrvení tkání obstarávají **cévy spojovací (vlásečnice, kapiláry)**.

Z funkčního, ale i anatomického hlediska, dělíme cévy na **artérie (tepny)**, **arterioly (tepénky)**, **kapiláry**, **venuly (žilky)** a **vény (žily)**. Z anatomického pohledu rozlišujeme ve stěnách cév tři vrstvy, jejichž zastoupení a mocnost se liší podle typu cévy:

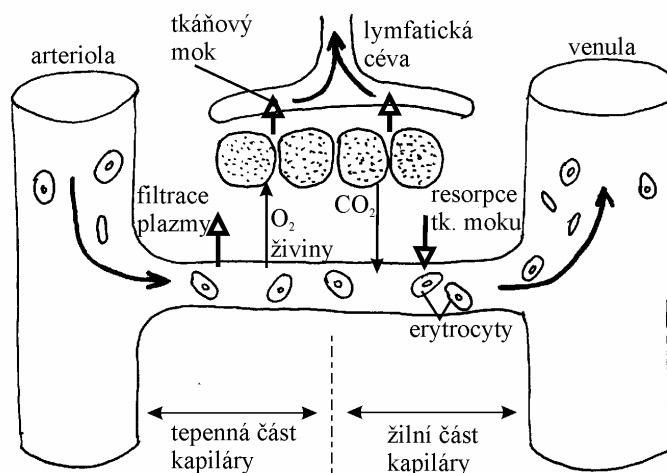
- **vnější vrstva** (tunica externa) je tvořena hladkými svalovými a zejména elastickými vlákny a podmiňuje roztažení cévy.
- **střední vrstva** (tunica media) je nejsilnější, je tvořena vlákny hladké svaloviny a kolagenem. Podmiňuje pružnost cév a kontraktilitu.
- **vnitřní vrstva** (tunica intima) je polopropustná endotelová výstelka z plochých epitelových buněk a napomáhá zejména laminárnímu proudění krve v cévách.

**Artérie (tepny)** vedou krev z aorty do těla a jejich stěny obsahují všechny tři vrstvy. Jsou velmi pružné a tato jejich pružnost zajišťuje plynulost toku krve i přesto, že je do nich krev vytryskována ze srdce nárazově. Je to dáno skutečností, že tepny se při diastole chovají jako pružné gumové hadice, které poddajností stěn utlumí nárůst tlaku při systole a naopak udržují tlak v diastole.

Artérie se dále dělí na **arterioly (tepénky)**, které se skládají z endotelové výstelky a střední vrstvy s převahou okružní hladké svaloviny a malým množstvím elastické tkáně. Arterioly mají schopnost výrazně měnit svůj průměr díky aktivitě hladké svaloviny ve stěnách a tím aktivně zasahovat do řízení prokrvení (**vazomotorické řízení**). Při

**vazokonstrikci** dochází k stažení arterioli a zmenšení jejich průměru, při **vazodilataci** dochází k uvolnění a roztažení cévy. Tím arterioly ovlivňují aktuální průtok krve v navazující kapilární síti a tedy i finální prokrvení jednotlivých orgánů a distribuci krve v těle. Arterioly se nejvýznamněji podílejí na **periferním odporu** a proto v nich krevní tlak (viz dále) význameně klesá.

**Kapiláry** se skládají pouze jednou vrstvou endotelových buněk a jejich průřez se pohybuje okolo 5-20  $\mu\text{m}$ . Tento průřez je postačující právě proto, aby erythrocyty mohly v „jedné řadě“ za sebou postupovat kapilárou. Délka jedné kapiláry činí 0,4-0,7 mm. Funkčně představují kapiláry styčnou plochu mezi krví a tkáněmi a na jejich úrovni probíhá přesun látek z krve do **intersticiální (mezibuňčné) tekutiny** a naopak. Průtok krve je v kapilárách již plynulý, což je pro výměnu optimální. Na



Obr. 6.6. Schéma průtoku krve kapilárou a výměny tekutin a plynů. Krevní tlak v tepenné části kapiláry způsobuje, že se část krevní plazmy filtruje stěnou kapiláry do tkáňového moku. Osmotický tlak krevní plazmy v žilní části kapiláry způsobuje nasávání části tkáňového moku zpět do kapiláry.

počátku kapilár jsou prekapilární svěrače, které mohou být otevřené nebo uzavřené a tudíž určují průtok krve kapilárami. Doprava látek z kapilár k buňkám se děje především pouhou **difúzí** na základě koncentračního spádu mezi krví a intersticiem. K difúzi dochází jak přes samotnou kapilární membránu, tak přes štěrby mezi jednotlivými endotelovými buňkami. Kromě difúze se na výměně vody, látek a plynů mezi krevní plazmou a intersticiem podílejí také mechanismy **filtrace** a **resorpce**. Na začátku kapiláry (na jejím arteriálním konci) je vyšší krevní tlak převyšující svou silou onkotického tlaku plazmatických bílkovin a část tekutiny je proto filtrována ven do intersticia (tkáňového moku). Stěna kapiláry je přitom nepropustná pro krvinky a krevní bílkoviny. Část moku odchází jako lymfa do lymfatického systému, ale většina (ca 90%) se resorbuje zpět do následující části kapiláry (venulární konec), kde již onkotické sání bílkovin převyšuje hydrostatický tlak. Za normálních podmínek je mezi filtraací a resorpcí rovnováha. Např. u člověka je délka kapilárního řečiště asi 90 km a povrch kapilár 6300  $\text{m}^2$ . Z toho vyplývá, že obsah kapilár je mnohonásobně větší než celkový objem krve, průtok krve kapilárami musí být proto neustále regulován a usměrňován podle okamžitých potřeb organismu.

**Venuly (žilky)** a **vény (žíly)** odvádějí krev z kapilár zpět k srdci. Jejich stěny jsou tenké a snadno ochabují. Také tlakový spád v žilním systému je malý. Pro transport krve v žilách mají proto velký význam žilní chlopně, které zajišťují jednosměrný tok krve v žilách směrem k srdci. Významnou úlohu pro průtok krve v žilách má také mechanická funkce kosterního svalstva. Kontrakce kosterních svalů mechanicky (tlakem na žíly) napomáhá překonávat působení hydrostatického tlaku v žilách, a to zejména v končetinách.



#### Pro zájemce:

Při ochabnutí funkce žilních stěn se žíly nadměrně rozšiřují a hromadí se v nich krev. Díky tomu se celý oběh krve zpomaluje. V rozšířených místech pak vznikají tzv. varixy (městky), ve kterých se mohou

vytvářet krevní sraženiny. Sražená krev (trombus) se může uvolnit (vzniká embolus) a cirkulaci může být zanesena do krevního řečiště v orgánech, kde v daném místě zamezí průtok krve. Zamezením průtoku krve krevní sraženinou vzniká embolie.

### 6.2.2.2. Regulace průtoku krve

Úkolem regulace krevního oběhu je dostatečné zásobování organismu a jeho částí krví i za měnících se podmínek zevního prostředí a změn zatížení. Musí být zajištěno minimální prokrvení všech orgánů a zároveň musí být krevní proud přerozdělován do právě aktivních orgánů na úkor těch, které jsou v té době v klidu. Neustálé maximální prokrvení všech orgánů by nejen nebylo účelné, ale nebylo by ani možné z důvodu omezeného množství krve a omezeného srdečního výkonu.

Řízení prokrvení orgánů se uskutečňuje především **vazomotoricky**, změnou průsvitu cév. Napětí (tonus) svaloviny cév přitom může být ovlivněno místními vlivy nebo vlivy centrálními, přičemž rozlišujeme nervové signály a signály hormonální.

**Místní řízení krevního oběhu (autoregulace)** slouží k tomu, aby udrželo prokrvení orgánu při proměnlivém krevním tlaku konstantní. Hladká svalovina cév reaguje na pasivní roztažení samovolnou kontrakcí (tzv. **myogenní efekt**), takže zvýšení krevního tlaku na stěnu vyvolává v samotné cévě stažení, tj. snížení průtoku. Dalším úkolem autoregulace je přizpůsobit prokrvení, tj. změnám metabolismu jednotlivých orgánů (**metabolická autoregulace**). Krevní průtok aktivních orgánů může přitom stoupnout na mnohonásobek klidových hodnot. Nedostatek kyslíku působí obecně vazodilataci, proto při rostoucí spotřebě kyslíku stoupá prokrvení orgánu a tím i přívod kyslíku. Uplatňuje se také vliv vznikajících metabolitů v tkáních (CO<sub>2</sub>, adenosin, kyselina mléčná, H<sup>+</sup> ionty atd.), které vyvolávají v cévách vazodilataci. Důvodem je potřeba zrychleného odvádění produktů metabolismu.

Při **centrálním řízení** prokrvení převažují vegetativní nervové mechanismy. **Baroreceptory** monitorují aktuální stav vysokotlakého i nízkotlakého systému a předávají signály do vazomotorických center v **prodloužené míše** a **mozkovém kmeni**. Ty pak dávají pokyny do srdce a hladkých svalů cév. Obecně platí, že **sympatikus** mobilizuje organismus ke svalovým výkonům, proto dilatuje cévy ve svalech a stahuje cévy v útrobních orgánech a kůži. **Parasympatikus** má opačné účinky. Takže při svalové práci se zvyšuje množství krve ve svalových kapilárách na úkor oběhu ve vnitřních orgánech. Přitom je z centra řízena přednostní distribuce krve do tkání, jejichž metabolická aktivita je potřebná pro zachování organismu. Pokud se organismus přehřívá, povrchové cévy v kůži se rozšiřují a teplá krev je přiváděna do periferie. Naopak v chladu se kožní průtok omezuje a krev se přesouvá do útrobních orgánů.

Ve spolupráci s vegetativním nervovým řízením se uplatňuje také **hormonální řízení**. **Adrenalin** z dřeně nadledvin vyvolává snížení periferního odporu a změny v distribuci krve. V kosterních svalech prokrvení stoupá, v kůži a břišní dutině klesá (jedná se o přípravu na svalový výkon). **Noradrenalin** zvyšuje krevní tlak zvýšením periferního odporu. Vasodilatační účinek mají také lokálně působící hormony **bradykinin** a **histamin**, které ovlivňují také permeabilitu cév a srážení krve.

### 6.2.3. Lymfatický systém

Důležitou přídatnou složkou krevního oběhu je **mízní** neboli **lymfatická soustava**. **Mízní cévy** začínají slepě (lymfatické kapiláry) v intersticiálních prostorech téměř většiny orgánů. Mízní cévy se navzájem spojují a nakonec vytvářejí několik velkých



mízních cév (mízovodů), které se vyprazdňují do velkých žil v dolní oblasti krku. Mízní cévy jsou opatřeny chlopněmi a míza se v nich pohybuje jednosměrně pomocí hladkých svalů ve stěnách cév a za pomoci kosterních a dýchacích svalů. U některých obratlovců pomáhají pohybu mízy zvláštní mízní srdce (např. obojživelníci a plazi).

Složení mízy je podobné složení krevní plazmy s tím, že obsahuje výrazně menší množství bílkovin. Vstup tkáňového moku do lymfatických kapilár je zabezpečován tlakem intersticiální tekutiny, který roste s jejím hromaděním v mezibuněčném prostoru (→ str. 87). Stěny mízních kapilár se vyznačují vysokou propustností - propouštějí všechny látky přítomné v intersticiu včetně bílkovin. S mízou se dostávají do krevního oběhu kromě bílkovin, také zplodiny látkové přeměny s velkými molekulami, které nemohou projít stěnami krevních kapilár.

Mízní systém se podílí také na metabolismu tuků, když lymfatické cévy odvádějí většinu tuků v podobě tukových kapének (chilomikronů) z tenkého střeva do horní duté žíly (→ str. 27). Emulgovaný tuk způsobuje mléčné zbarvení mízy.

Významnou úlohu v imunitním systému mají **mízní uzliny**. Na lymfatických cévách se nacházejí drobné **lymfatické uzlíky**, které jsou tvořeny síťovitou tkání retikulárních buněk a vaziva. Velké lymfatické uzliny se u lidí nacházejí na krku, v tříslech a v podpaží. V uzlinách jsou přítomny monocyty a T i B-lymfocyty. Monocyty se v uzlinách přeměňují na fixní makrofágy, které mají schopnost fagocytózy. Cizorodé antigeny jsou dopravovány z tkání do uzlin, kde dochází k jejich kontaktu s monocyty a lymfocyty. Protilátky a lymfocyty opouštějí mízní uzliny a s mízou se dostávají do krve, s níž cirkulují.



#### Pro zájemce:

Infekce a záněty některé části těla mají často za následek zvětšení mízních uzlin, kterými prochází míza z postižené části těla. Je to z toho důvodu, že tyto mízní uzliny fungují jako filtrační stanice a antigeny stimulují proliferaci lymfocytů. Rakovinné buňky se mohou dostat z místa svého vzniku do mízních uzlin, kde jsou zachyceny a mohou se zde dále množit a pronikat do dalších mízních uzlin. Porucha nebo ucpání mízní uzliny může mít za následek hromadění intersticiální tekutiny v částech těla, např. končetinách. Abnormální zvětšení částí těla známé jako elephantiasis je způsobeno parazitickým červem *Wuchereria bancrofti*, který se usadí v mízní uzlině a způsobí její ucpání.

### 6.2.3.1. Slezina

**Slezina** je největší lymfatický orgán v těle, na rozdíl od mízních uzlin jí však neprotéká míza, ale krev. Parenchym sleziny se skládá z červené a bílé dřene. **Červená dřeň** převažuje a obsahuje krev zadržovanou sítí retikulárních vláken. Tato část sleziny funguje jako filtr a obsahuje četné přisedlé makrofágy. **Bílá dřeň** je lymfatická tkáň roztroušená ve slezině jako lymfatické uzlíky. Při průchodu krve slezinou jsou z ní zachycovány a likvidovány přestárlé a porušené erytrocyty. Slezina je místem, kde se skladuje železo získané z destruovaných červených krvinek. Slezina je také významnou zásobárnou krve, zvláště pak červených krvinek. Kontrakce sleziny umožňuje hladká svalovina ve vazivovém pouzdře a nastávají tehdy, když je potřeba více červených krvinek (např. při zvýšené aktivitě).

#### Pojmy k zapamatování

*gastrovaskulární soustava*  
*hemolymfa*  
*trubicovitě srdce*

*myofibrily*  
*interkalární disky*  
*neurogenní srdce*

*minutový srdeční objem*  
*Starlingův srdeční zákon*  
*kardiovaskulární centrum*



<i>hřbetní céva</i>	<i>myogenní srdce</i>	<i>interoreceptory</i>
<i>perikardiální dutina</i>	<i>srdeční převodní soustava</i>	<i>portální oběh</i>
<i>endo-, epi-, myokard</i>	<i>centrum srdeční automacie</i>	<i>vazokonstrikce</i>
<i>systola, diastola</i>	<i>sinoatriální uzel</i>	<i>vazodilatace</i>
<i>chlopeň dvojcípá, trojcípá</i>	<i>atrioventrikulární uzel</i>	<i>prekapilární svěrače</i>
<i>chlopeň poloměsíčitá</i>	<i>Hisův svazek</i>	<i>intersticiální tekutina</i>
<i>srdeční ozvy</i>	<i>Purkyňova vlákna</i>	<i>mízní cévy, uzliny</i>

## Souhrn

V rámci fylogeneze živočichů rozlišujeme tři základní typy oběhových soustav: **gastrovaskulární soustavy**, **otevřené** a **uzavřené cévní soustavy**. V případě otevřené cévní soustavy jediná cirkulující tekutina - **hemolymfa** - volně protéká mezibuněčnými prostory a bezprostředně omývá tkáň. V **uzavřené cévní soustavě** se odděluje **tkáňový mok**, ve kterém žijí buňky a **krev** cirkulující v uzavřené síti cév. Otevřené cévní soustavy se vyskytují u živočichů s nižším metabolismem (s výjimkou hmyzu); uzavřené cévní soustavy jsou typické pro aktivnější skupiny živočichů, protože umožňují nárazově a efektivně zintenzívnit zásobení namáhaných tkání.

Dokonale uzavřené cévní soustavy s jediným centrálním srdcem mají **obratlovci**, u nichž je krev tlačena ze **srdce** systémem cév označovaných jako **tepny (arteriae)** až do terminálních kapilár, kde látky difundují z krve přes jejich stěny do intersticiální tkáňové tekutiny (nebo naopak) a krev se opět vrací k srdci systémem cév, které se nazývají **žilky (venae)**. Srdce savců (a ptáků) představuje dvě anatomicky a funkčně spojená čerpadla - pravou a levou polovinu srdce. Z levé poloviny srdce je okysličená krev čerpána do **aorty** a následně všech tkání těla. Poté se odkysličená krev vrací zpět do pravé poloviny srdce **dolní a horní dutou žilou**. Čerpací činnost srdce je založena na **rytmickém střídání** kontrakce (**systoly**) a relaxe (**diastoly**) svaloviny předsíní a komor. Systola předsíní předchází systole komor, takže předsíně fungují jako pomocná čerpadla, napomáhající plnění komor. Aby byla zajištěna čerpací funkce srdce a krev proudila pouze správným směrem, je srdce opatřeno **chlopněmi**. Činnost srdce doprovázejí zvukové projevy, tzv. **srdeční ozvy**. U obratlovců, pláštěnců, plžů a některého hmyzu existuje tzv. **myogenní srdce**, u něhož podněty vedoucí k srdečním stahům vznikají přímo v srdci v tzv. **centrech srdeční automacie**. Primární centrum srdeční automacie je uloženo v pravé předsíní a nazývá se **sinoatriální uzel**.

Srdce spolu s cévami vytváří jednotný krevní oběh, neboli **kardiovaskulární oběhový systém**. **Velký krevní oběh** je složen z řady paralelně zapojených okruhů, vyživujících jednotlivé orgány — srdce, mozek, ledviny, svalstvo atd; **malý krevní oběh** sloužící k okysličování krve a je s velkým zapojen do série. Z funkčního, ale i anatomického hlediska, dělíme cévy na **artérie (tepny)**, **arterioly (tepénky)**, **kapiláry**, **žilky (venuly)** a **žilky (vény)**. Kapiláry představují styčnou plochu mezi krví a tkáněmi a pouze na jejich úrovni probíhá přesun látek z krve do **intersticiální (mezibuňčné) tekutiny** a naopak. Přesun látek se děje především pouhou **difúzí** na základě koncentračního spádu mezi krví a intersticiem, ale také mechanismy **filtrace** a **resorpce**. Řízení prokrvení orgánů se uskutečňuje především **vazomotoricky**, změnou průsvitu cév. Napětí (tonus) svaloviny cév přitom může být ovlivněno místními vlivy nebo vlivy centrálními, přičemž rozlišujeme nervové signály a signály hormonální.

Důležitou přídatnou složkou krevního oběhu je **mízní** neboli **lymfatická soustava**. S mizou se dostávají do krevního oběhu zplodiny látkové přeměny s velkými molekulami, které nemohou projít stěnami krevních kapilár. Dále se mízní systém podílí na odvádění tuků z tenkého střeva. Významnou úlohu v imunitním systému mají **mízní**



**uzliny.** Cizorodé antigeny jsou dopravovány z tkání do těchto uzlin, kde dochází k jejich kontaktu s monocyty a lymfocyty.



### **Korespondenční úkol**

Proveďte měření tepové frekvence osoby ve vašem okolí. Hodnotu tepové frekvence zjišťujte přiložením konečků tří prstů na vřetenní tepnu v blízkosti výběžku vřetenní kosti. Tep počítejte ve 30 sekundovém intervalu a výsledek vynásobte dvěma (tj. přepočtete na 1 minutu). Zjistěte tepovou frekvenci vyšetřované osoby ve stoje, vsedě a vleže. Vysvětlete zjištěné rozdíly. Poté změřte vyšetřované osobě tep bezprostředně po fyzickém výkonu (20 dřepů), každou minutu sledujte jeho postupný návrat k normálu a údaje zakreslete do grafu. Jedná se o jednoduchý test zdatnosti. Za fyziologických podmínek by rozdíl mezi klidovými hodnotami a po výkonu neměl být větší než 50 % a k návratu k výchozím hodnotám by mělo dojít do 4 minut. Výsledky si запиšte a zpracujte formou protokolu.



### **Kontrolní otázky**

1. Popište cirkulaci hemolymfy u hmyzu.
2. Jaký je rozdíl ve stavbě srdce ryb, obojživelníků, plazů a savců?
3. Popište fáze srdečního cyklu.
4. Kde jsou uloženy v savčím srdci poloměsíčitá a kde cípaté chlopně?
5. Jaká je funkce elastických vláken ve stěně velkých tepen?
6. Na jakých faktorech závisí velikost krevního tlaku?
7. Proč krev v krevním oběhu proudí plynule a nikoliv přerušovaně v důsledku systoly a diastoly komor?
8. Co je Starlingův srdeční zákon?
9. Popište výměnu plynů a tekutin v kapilárách.
10. Jaké funkce plní v organismu lymfatická soustava?

## 7. DÝCHÁNÍ

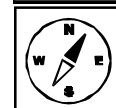
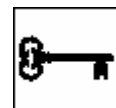
### Cíle

Po zvládnutí kapitoly budete umět:

- charakterizovat způsoby dýchání živočichů v různých prostředích
- popsat vývoj dýchacích orgánů v průběhu fylogeneze
- vysvětlit přenos plynů mezi alveolami, krví a tkáněmi

### Klíčová slova

dýchání, respirace, vnější dýchání, vnitřní dýchání, žábry, plíce, vzdušnice, alveoly, plicní ventilace, vitální kapacita plic, dýchací barviva, hemoglobin, oxygenace



### Průvodce

*Neustálý přívod kyslíku do organismu je stejně důležitý, jako přívod živin potravou. Energie uložená v chemických vazbách je totiž většinou živočichů uvolňována právě pomocí atmosférického nebo ve vodě rozpuštěného kyslíku za vzniku oxidu uhličitého. Není-li v prostředí dostatek kyslíku, jsou již v krátké době ohroženy životní funkce organismu. Bez potravy může člověk žít asi měsíc, bez vody asi pět dnů, ale bez kyslíku jen několik minut! V této kapitole naleznete odpovědi na základní otázky týkající se dýchání, jako: Proč a jak vůbec organismy dýchají? Jak dýchají organismy, které na rozdíl od nás nemají plíce? A co vodní organismy? A jak se vlastně dostane kyslík z plic k jednotlivým tkáním a buňkám?*

*Pozornost věnujte zejména pochopení přenosu plynů mezi alveolami, krví a tkáněmi. V případě problémů s pochopením této látky doporučuji nahlédnout do učebnic lékařské fyziologie - Silbernagl & Despopoulos (2004) nebo Trojan a kol. (2003).*

Energie uložená v chemických vazbách živin je u většiny živočichů uvolňována v buňkách s pomocí kyslíku za vzniku oxidu uhličitého. Pod pojmem **dýchání (respirace)** v širokém slova smyslu rozumíme souhrn fyziologických dějů potřebných pro průběžné přijímání kyslíku z prostředí a odvádění oxidu uhličitého a vodních par z organismu. Jedná se tedy o výměnu plynů mezi organismem a vnějším prostředím.

V užším slova smyslu pod pojmem dýchání rozumíme dva procesy:

- **vnější dýchání** je komunikace mezi buňkou a prostředím
- **vnitřní dýchání** jsou metabolické procesy uvolňující energii v buňce

### 7.1. Dýchání v různých prostředích

Živočichové mohou přijímat kyslík ze dvou odlišných prostředí - vzduchu a vody, přičemž každé z těchto prostředí má odlišné fyzikální a chemické vlastnosti.

Vzduch je směsí několika plynů, přičemž největší podíl má dusík (ca 78,08 %), následuje kyslík (20,94 %) a argon (0,93 %). Dále je přítomen oxid uhličitý (asi 0,03 %), a ve stopových množstvích celá řada dalších prvků a sloučenin (vodík, ozón, oxidy dusíku, vodní pára, metan, vzácné plyny atd.). Parciální tlaky jednotlivých složek se výrazně mění se změnou barometrického tlaku (tj. nadmořské výšky).

Voda obsahuje rozpuštěný vzduch se stejným procentuálním složením, ale s nižšími parciálními tlaky ( $p_{O_2}$ ,  $p_{CO_2}$ ). Množství kyslíku obsaženého ve vodě je ovlivňováno celou řadou faktorů, z nichž nejdůležitější jsou teplota, přirozené provzdušňování, tlak

vzduchu, organické znečištění vody rozkládajícími se látkami, proudění vody apod. Zatímco v 1 dm<sup>3</sup> (litru) vzduchu je průměrně asi 210 cm<sup>3</sup> O<sub>2</sub>, obsahuje 1 dm<sup>3</sup> říční vody při normální teplotě asi 8 cm<sup>3</sup> O<sub>2</sub> a 1 litr mořské vody asi 6,8 cm<sup>3</sup> O<sub>2</sub>. Při teplotě vody 25 °C je množství O<sub>2</sub> rozpuštěného ve vodě jen asi poloviční než při teplotě 0 °C.

Vodní živočichové využívají ke zvětšení plochy kontaktu s rozpuštěným vzduchem **žábry**, což jsou bohatě členěné vychlípeniny tělesného povrchu do vnějšího vodního prostředí. Pro účinnější výměnu O<sub>2</sub> a CO<sub>2</sub> bývá zvýšený průtok žábry zajišťován pumpovacími pohyby, vířením brv, pohybem žaber nebo celého živočicha. Dýchání ve vodním prostředí je proto relativně náročnější než při dýchání na souši a vodní živočichové mají relativně menší metabolický výkon než suchozemští.

Suchozemské organizmy mají přístup ke kyslíku relativně snazší, při nižší metabolické náročnosti. Roli žaber na souši přebírají **plice**, které jsou také bohatě členěné a prokrvené, ale jsou uzavřené v dutině uvnitř těla. Jako doplňkové dýchání funguje dýchání kožní, jehož význam během fylogeneze klesá. Jiným řešením dýchání jsou tracheje, které jsou založeny na principu rozvodu vzduchu přímo k jednotlivým buňkám.

Suchozemské a vodní prostředí přinášejí naprosto odlišné podmínky, od energetické náročnosti pohybu, přes různou nabídku kyslíku, hydrostatické síly až k rozdílné dostupnosti vody. Souhrnem je vodní prostředí co se týká dýchatelného kyslíku mnohem méně stabilní než prostředí suchozemské, což u vodních živočichů přináší potřebu celé řady adaptací. Přejít živočichů z prvotního vodního prostředí na souš znamenal dalekosáhlé změny ve způsobech dýchání.

## 7.2. Vývoj dýchacích orgánů v průběhu fylogeneze

### 7.2.1. Vodní prostředí

Nejjednodušší způsobem dýchání, které využívají organizmy s malým povrchem těla a nízkou úrovní metabolismu je výměna plyných látek **difúzí přes povrch těla**. Tímto způsobem dýchají např. prvoci, houby, láčkovci a kroužkovci.

První **žábry** (což jsou jak již bylo řečeno výše, bohatě členěné vychlípeniny těla) nacházíme na různém stupni vývoje počínaje některými kroužkovci. U mořských mnohoštětinatců se setkáváme s žábry umístěnými na postranních nečláňovaných přívěscích (parapodiích). U měkkýšů se vyvinuly nejrůznější typy žaber, přičemž u mlžů jsou uzpůsobeny k filtrování potravy. U kmene ostnokožců je vyvinuta soustava vodních cév (**ambulakrální systém**). Tenká stěna ambulakrálních nožek umožňuje vedle funkce přidržovací a pohybové i výměnu plynů. Výjimku tvoří sumýši, u nichž se vyvinul ojedinělý orgán - vodní plíce. Jsou to dvě mnohonásobně větvené trubice vybíhající z konečníku do tělní dutiny, do nichž je činností svalů nasávána mořská voda.

Nejrozmanitějších systémů dýchání využívají členovci. Některé drobné druhy dýchají celým povrchem těla (např. buchanky). U třídy pavoukoců se setkáváme s **plicními vaky**, které komunikují se vzduchem zpravidla dvěma průduchy po stranách pohlavního otvoru. Ze spodní stěny vaku vybíhají lupénky naplněné hemolymfou, do níž se dostává kyslík. Korýši dýchají nejčastěji členitými peříčkovitými nebo vláknitými dýchacími výrůstky umístěnými na krunýři nebo na končetinách, jejichž pohyb zajišťuje ventilaci.

Hmyz je skupinou suchozemskou, nicméně některé druhy sekundárně přešly do vodního prostředí. Dýchání hmyzu ve vodním prostředí si vynutilo vznik určitých

modifikací vzdušnicového dýchání. Ty lze rozdělit podle toho, zda se jedná o tracheální systém uzavřený nebo otevřený.

Vodní hmyz s uzavřeným tracheálním systémem má vzdušnice vůči vnějšku zcela uzavřeny. Ty pak vytvářejí síť pod kutikulou, přes kterou do nich plyny z vody a zpět difundují - **tracheální žábry**. Tak mohou být vzdušnicemi protkány vnější výrůstky po stranách zadečku (např. larvy jepic), na konci zadečku (např. larvy vážek), na hrudi či jiných částech těla (např. larvy pošvatek nebo chrostíků). Zajímavostí jsou rektální tracheální žábry anisopterních vážek, jejichž střevo je opatřeno výstupky s tracheálním vlášením. Ventilace rektálních žaber je zajištěna nasáváním vody do rekta a jejím vypuzováním.

Otevřený tracheální systém mají druhy vodního hmyzu, které využívají atmosférický kyslík. Tyto skupiny mají tracheální systém i průduchy utvářeny stejně jako hmyz suchozemský a kyslík čerpají buďto přímo ze vzduchu, anebo ze vzduchové bubliny, kterou si pomocí různých struktur udržují na svém těle i při ponoření. Příkladem mohou být brouci potápníci, kteří uzavírají vzduchovou bublinu do prostoru pod krovkami.

### Pro zájemce

U druhů hmyzu, které se potápějí se vzduchovou bublinou nebo vytvářejí na svém povrchu vzduchovým film (tzv. **plastron**), se ustaluje rovnováha mezi plynným obsahem bubliny a plyny rozpuštěnými ve vodě. Když se dýcháním sníží obsah  $O_2$  v bublině, difunduje  $O_2$  rozpuštěný ve vodě opět do bubliny až se obnoví rovnováha. Toto fyzikální dýchání může poskytovat v době nízké aktivity ve vodě bohaté na kyslík dostačující množství kyslíku na poměrně dlouhou dobu. Na principu fyzikální výměny plynů probíhá i dýchání našeho jediného pod vodou žijícího pavouka vodoucha stříbritého (*Argyroneta aquatica*), který si staví pod hladinou zvonovité hnízdo naplněné vzduchem. Do něho pavouk přináší na svém chlupatém těle bublinky vzduchu.



Řada primitivních obratlovců ještě do značné míry využívá kožní dýchání. Dosti významnou úlohu tento způsob hraje i u vyspělejších skupin, např. mnohé druhy ryb dýchají v prvních dnech života jen povrchem těla. Dýchacím orgánem ryb jsou žábry, odvozené od stěn hltanu. Uloženy jsou v žaberní dutině kryté skřelemi. Řady žaberních plátek upevněných na žaberních obloucích, vytvářejí jakési síto, kterým musí voda protékat. Tenké stěny, přes které se uskutečňuje výměna dýchacích plynů, jsou silně prokrveny. Dýchací pohyby ryb se uskutečňují nasáváním vody do úst následkem poklesu spodní čelisti. Při otevření úst se současně odchlípí žaberní víčko a zvětší se prostor dutiny ústní. Nasátá voda potom proudí k žábrám, odkud po uzavření úst a otevření žaberního víčka vytéká.

U některých druhů ryb (např. piskořů nebo sekavců) se vyskytuje také **střevní dýchání**. Ryba polyká atmosférický vzduch, ze kterého kyslík odčerpává bohatě prokrvenou sliznicí střeva. Vychlípeniny střeva - plicní vaky - hrají zásadní roli v dýchání dvojdyšných ryb u kterých vzniká již malý krevní oběh, zasahující do vaků. Odtud jde částečně okysličená krev do hlavy a žaber. Jedná se o vývojový přechod k dýchání na vzduchu.

### 7.2.2. Suchozemské prostředí

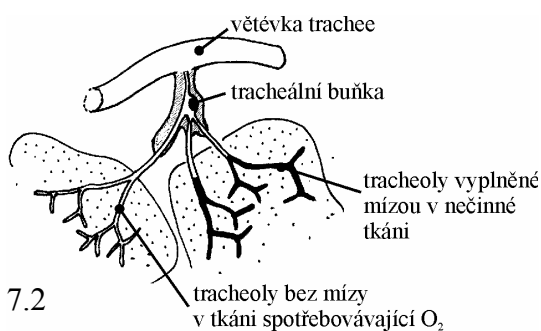
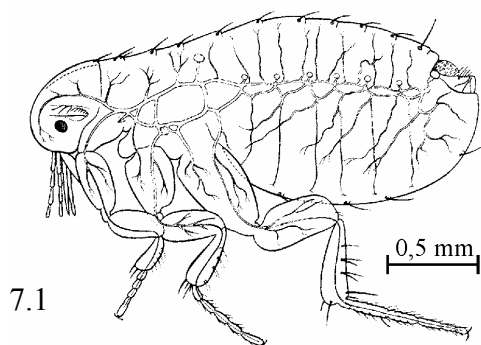
V suchozemském prostředí se vyvinuly dva základní způsoby dýchání - **dýchání vzdušnicové** a **dýchání plicní**, přičemž všechny ostatní způsoby jsou od těchto dvou odvozené. Vzdušnicové dýchání se vyskytuje u členovců, dýchání plicní zejména u obratlovců, i když dýchání na bázi plicních dutin se vyskytuje i u některých bezobratlých. Jako doplňkové dýchání přetrvává u všech živočichů kožní dýchání, které

však zpravidla hraje (s výjimkou některých skupin - např. obojživelníků) jen minoritní roli.

### 7.2.2.1. Dýchací orgány bezobratlých

**Vzdušnicové (tracheální) dýchání** se vyvinulo jako modifikace difúzního povrchového dýchání, přičemž došlo k vchlípení pokožky dovnitř těla. Tento typ dýchání se vyskytuje zejména u hmyzu (ale i u jiných skupin členovců). Jedná se o rozvětvenou síť **vzdušnic (trachejí)** vedoucích vzduch přímo k jednotlivým buňkám. Na povrch ústí vzdušnice otvory (**stigmaty**) opatřenými svěrači, které umožňují řízené otevírání stigmat. Veškerá výměna plynů je poháněna difúzními silami. Pouze u neaktivnějších druhů hmyzu (např. blanokřídlých) je pohyb plynů ve vzdušnicích poháněn pohyby tělní stěny, buď vzájemným zasouváním a vysouváním zadečkových článků nebo jejich zplošťováním. Uvnitř těla se vzdušnice postupně větví a do tkání vstupují v podobě velmi tenkých vzdušnicových větévek. Na jejich koncích se nachází hvězdčovitě **tracheální buňky**, z jejichž výběžků vybíhají kapilární trubičky zvané **tracheoly**, propustné jak pro plyny, tak tekutiny. Tracheoly pronikají mezi buňky a vytvářejí zde tracheolární síť. Objem tracheální soustavy hmyzu se pohybuje mezi 5-50 % tělního objemu, v závislosti na způsobu života jednotlivých druhů.

V základním klidovém stavu jsou tracheoly vyplněny - serózní tekutinou. Obsah tekutiny v tracheolách je výsledkem rovnováhy mezi kapilárními silami, které udržují tekutinu v tracheolách a mezi bobtnací osmotickou silou koloidálních látek v cytoplasmě zásobované tkáně, která vysává tekutinu z tracheol. V době klidu kdy je osmotický tlak nízký, převládají kapilární síly, a proto jsou tracheoly vyplněny tekutinou.



Obr. 7.1. Tracheální systém hmyzu na příkladě blechy. Zobrazeny jsou pouze hlavní větve; stigmata jsou viditelná jako podélná řada kroužků (podle Wiggleswortha 1972). Obr. 7.2. Schéma koncové části tracheálního systému s tracheální buňkou rozvětvenou v tracheoly (podrobnosti v textu).

V době zvyšujícího se metabolismu, např. u pracujícího svalu, je tekutina nasáta do tkáně. Vzduch postupující za tekutinou se tak dostává do přímého styku s tkání (svalem) a kyslík tak může být osmoticky odebírán buňkami přímo z konečků tracheol. Oxidačním procesem v tkáni pak dojde k poklesu osmotického tlaku a tekutina je kapilaritou nasávána zase zpět do tracheol. Potom se celý proces opakuje a probíhá stále dokola.

Řízení výměny plynů je zajištěno jednak otevíráním a zavíráním stigmat a jednak řízením případných dýchacích pohybů. Oba způsoby regulace dýchání jsou řízeny nervově.

## Pro zájemce

U hmyzu je intenzita dýchání vždy výsledkem kompromisu mezi potřebou kyslíku v tkáních a ztrátou vody vydechaným vzduchem. V období bez pohybu jsou většinou stigmata uzavřena a otevírají se pouze občas, aby co nejvíce omezily ztráty vody. U druhů přizpůsobených suchému prostředí jsou stigmata velmi malá, hluboko zapuštěná do kutikuly a opatřena kutikulárními výrůstky, které ztráty vody snižují na minimum.



U některých bezobratlých se vyskytují bohatě prokrvené tkáně, zanořené do těla, kde vytvářejí dutiny s dýchací funkcí. Přejdem k samostatným dýchacím orgánům je např. **plášťová dutina měkkýšů**. U skupiny plicnatých plžů byly redukovány keříčkovité žábry a stěna plášťové dutiny je bohatě protkána vlasečnicemi. Tak se dostává velké množství krve do styku se vzduchem, který vniká do plášťové dutiny dýchacím otvorem. Také mnozí korýši a pavoukovci mají plicní dutiny vchlípené z povrchu těla (**plicní vaky**).

### 7.2.2.2. Dýchací orgány obratlovců

Plíce obratlovců jsou zpravidla párový vakovitý orgán uložený v hrudní dutině (u hadů a červorů levá plíce druhotně chybí). Fylogeneticky jsou plíce odvozeny od plicních vaků dvojdyšných ryb, tedy původně vychlípenin trávicí trubice. Vzduch se do plic dostává nozdrami a ústy a prochází **dýchacími cestami** (průdušnice, průdušky, průdušinky) až do **plicních alveol**. Plicní alveola (plicní sklípek) je základní strukturní a funkční jednotkou plic, v níž se uskutečňuje vlastní výměna plynů mezi organizmem a prostředím. Alveoly jsou obklopeny vlasečnicemi. K vrstvě epitelálních buněk alveol těsně přiléhají endoteliální buňky krevních kapilár. Výměna plynů probíhá přes **alveolokapilární stěnu** o síle asi 1  $\mu\text{m}$ . Děje se tak difúzí podle koncentračního spádu. Plocha tvořená alveolami činí u člověka asi 90  $\text{m}^2$ , což je 40krát více než je plocha povrchu těla.

Plíce žab jsou poměrně jednoduché vaky. Dýchací pohyby zajišťují svaly ve spodní části ústní dutiny, takže žáby plní plíce přetlakem „polykaného“ vzduchu. Ptákům se vyvinul komplikovaný systém vzdušných vaků, které vybíhají až do dutých kostí a mají vedle nadlehčovací funkce také funkci dýchací. Protáhlý tvar hadů je příčinou toho, že mají levou plíci redukovanou a dýchání zajišťuje pouze plíce pravá. Plíce savců jsou vždy pně vyvinuté, bohatě vnitřně členité, protože musí zabezpečovat dostatek kyslíku pro intenzivní metabolické děje.

Plíce jsou houbovitá, elastická a pružná tkáň, která spontánně kolabuje, není-li udržována přetlakem uvnitř nebo podtlakem vně. Mezi poplicnicí (viscerální pleura) a pohrudnicí (parietální pleura) je v tzv. pleurální štěrbině tenká vrstvička tekutiny. Ačkoli plíce mají díky elasticitě a povrchovému napětí v alveolech tendenci se smršťovat, nemohou, protože jim to okolní podtlak nedovolí.

## 7.3. Plicní ventilace

**Plicní ventilací** označujeme výměnu vzduchu mezi plicemi a okolním prostředím. Je uskutečňována pravidelným střídáním **vdechu** (inspirium) a **výdechu** (expirium). Vdech se uskutečňuje stahem mezižeberních svalů a bránice. Stah zevních mezižeberních svalů způsobuje zvětšení hrudníku nahoru a dopředu, stah bránice zvětšuje objem hrudníku směrem dolů. Pohyby hrudníku a bránice pasivně sleduje



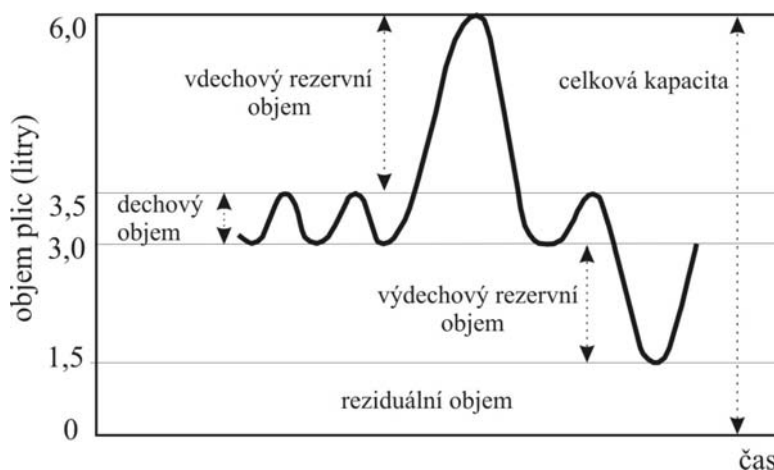
pružná plicní tkáň a vzduch se nasává do plic. Vdech je děj aktivní. Výdech se děje zpětným účinkem elastických tkání plic po uvolnění svalů po vdechu. Výdech je děj pasivní (v klidovém stavu).

Významnou funkční charakteristikou plic je **frekvence dýchání** (tj. počet dechů za minutu). Počet klidových dýchacích pohybů je u malých savců větší, než u velkých, což souvisí s rychlostí metabolismu živočichů. U prasete činí v průměru 3 vdechy za minutu, u člověka 15-20, u myši až 200 vdechů. Frekvenci dýchání však ovlivňuje celá řada faktorů, jako např. stáří, zdravotní stav, fyzická zátěž, vzrušení, teplota okolního prostředí atd. **Minutová plicní ventilace** (minutový objem plic) je objem vzduchu, který prošel plicemi za jednu minutu při klidovém dýchání. U člověka činí v klidu asi 7,5 l za minutu (průměrný dechový objem = 500 ml x 15 dechů/min).

Množství vzduchu vstupujícího do plic (nebo vystupujícího z plic) během jednoho klidového vdechu se označuje **dechový (respirační) objem**. U člověka je to přibližně 500 ml vzduchu. Objem vzduchu, který můžeme nabrat nad tento objem označujeme jako **vdechový rezervní objem** (u člověka je to až 3 000 ml vzduchu). Po klidovém výdechu lze z plic maximálním vydechnutím vypudit ještě asi 1 000 ml vzduchu, což je **expirační rezervní objem**. Po intenzivním vydechnutí zůstává stále určité množství vzduchu v plicích. Toto množství o objemu ca 1 500 ml se nazývá **reziduální objem**. Maximální množství vzduchu, které je možno vyměnit při jednom usilovném vdechu a výdechu se nazývá **vitální kapacita plic**. Jedná se tedy o součet dechového objemu + vdechového rezervního objemu + výdechového rezervního objemu. U mužů činí okolo 4,5 l, u žen okolo 2,3 l a závisí na zdatnosti, trénovanosti a věku jedince.

Při vdechu vniká vzduch nejprve do nosu a úst, odkud prochází do **hrtanu** (larynx) a dále do **průdušnice** (trachea). Průdušnice se dělí na 2 hlavní **průdušky** (bronchy), které vedou vzduch do pravé a levé plice. Bronchy se větví na **průdušinky** (bronchioly) a ty se dělí na **respirační bronchioly**, které vstupují do plicních alveolů.

V alveolách dochází k výměně plynů přes **alveolokapilární stěnu**, která probíhá rychlou difúzí. Krev je zde nasycena kyslíkem a zbavena oxidu uhličitého. Alveolární vzduch obsahuje proti vzduchu atmosférickému mnohem více CO<sub>2</sub> (asi 100 x) a méně O<sub>2</sub> (asi 0,7 x). Složení alveolárního vzduchu je konstantní, což zajišťuje přiměřené a stále dýchání.



Obr. 7.3. Diagram znázorňující plicní objemy



### Pro zájemce

Na jednotlivé alveoly působí jejich vnitřní tlak, který vytváří povrchové napětí. Toto povrchové napětí v plicích je snižováno přítomností tzv. **surfaktantu**, který se jako tenký povlak nachází na povrchu alveol. Surfaktant vylučují alveolární epitelální buňky a je tvořen převážně fosfolipidy. Způsobuje stabilizaci objemu alveolu, což ve svém důsledku snižuje dechovou práci. Surfaktant snížením povrchového napětí také zabraňuje průniku plazmatické tekutiny z kapilár přes alveolární membránu do alveolu a hromadění tekutiny v alveolech.

## 7.4. Přenos plynů mezi alveolami, krví a tkáněmi

Pro přenos dýchacích plynů mezi plícemi, krví a ostatními tkáněmi těla a obráceně má podstatný vliv chemická vazebnost kyslíku a oxidu uhličitého s tělními tekutinami.

### 7.4.1. Přenos plynů v plicích

V plicních alveolách přechází kyslík i oxid uhličitý přes alveolární membránu do plicních kapilár prostou difúzí. Velikost difúze je přitom závislá, kromě množství vdechnutého vzduchu, na difúzní ploše. Dále je difúze přímo úměrná koncentračnímu gradientu (rozdílu koncentrace a parciálních tlaků na obou stranách membrány) a závisí také na vlastnostech přenášených plynů. Zejména závisí na jejich rozpustnosti v prostředí. Rozpustnost pro CO<sub>2</sub> je mnohem větší než pro kyslík.

Krev se sytí kyslíkem v plicních kapilárách z alveolárního vzduchu. Parciální tlak pO<sub>2</sub> v alveolárním vzduchu činí 14 kPa, tj. 105 mm Hg oproti 20 kPa tj. 150 mm Hg v atmosférickém vzduchu. Nasycení krve kyslíkem v alveolách je v rovnováze s alveolárním vzduchem a činí asi 13,3 kPa (100 mm Hg). Ve tkáních v těle je pO<sub>2</sub> 5,3 kPa tj. (asi 40 mm Hg) a kyslík proto difunduje z arteriální krve po koncentračním spádu do buněk tkání. V žilní krvi, která opouští kapiláry, zůstává množství kyslíku odpovídající asi 5,3 kPa. Pouze u velmi činných kosterních svalů dochází k odebrání téměř veškerého kyslíku z krve.

Kyslík je transportován krevním oběhem do kapilárního řečiště ve tkáních. Oxid uhličitý je přenášen směrem opačným z tkání do žilního oběhu. Silou, která určuje směr a rychlost difúze obou plynů, je především jejich parciální tlak.

### 7.4.2. Přenos kyslíku krví

Kyslík se krví přenáší ve dvou formách - rozpuštěný v plazmě a chemicky vázaný na molekuly dýchacích barviv. Množství kyslíku v rozpuštěné formě v krvi je zanedbatelně malé, proto se u většiny živočichů vyvinuly v tělních tekutinách bílkoviny schopné chemicky vázat kyslík. Tyto bílkoviny označujeme jako **dýchací barviva** - s těmi jste se již měli možnost seznámit v kapitole pojednávající o složení krve (→ str. 65). Společnou vlastností dýchacích barviv je přítomnost atomu kovu, na který se reverzibilně váže molekulární O<sub>2</sub>. Převážná část kyslíku (u lidí okolo 98 %) je vázána na dýchací barviva.

Na nižším stupni fylogenetického vývoje byla dýchací barviva pouze rozpuštěna v tělní tekutině, později se vážou na speciální krevní buňky - červené krvinky.

Nejrozšířenějšími dýchacími barvivy jsou **hemoglobiny**. Hemoglobiny jsou makromolekuly, které se skládají z bílkovinné složky - **globinu**, na který je vázán nebílkovinný pigment - **hem**. Barvivo hem je po chemické stránce protoporfyrin, který obsahuje železo v dvojmocné Fe<sup>2+</sup> formě. Hemoglobiny jednotlivých živočišných skupin nemají stejnou strukturu. V hemoglobinech bezobratlých se počty polypeptidů globinu a tedy i počet hemů různí. U obratlovců se globin skládá ze čtyř polypeptidů, přičemž každý váže jeden hem. U obratlovců se hemoglobin nalézá v erytrocytech, u některých bezobratlých je volně rozpuštěný v tělních tekutinách.

Každý atom železa v molekule hemoglobinu reverzibilně váže jednu molekulu kyslíku v procesu **oxygenace**. Oxygenace hemoglobinu je fyziologickým dějem, při které se mocenství centrálního dvojmocného atomu železa nemění a vzniká derivát

hemoglobinu nazývaný **oxyhemoglobin** (HbO, oxyHb). Za určitých okolností však oxidací může vzniknout derivát **methemoglobin** (MetHb), kde dvojmocné železo se mění na trojmocné a ztrácí schopnost další kyslíkové vazby. Methemoglobin vzniká např. při otravách oxidačními činidly (např. peroxidem vodíku). Vazebnost kyslíku na trojmocné železo je ireversibilní, organismus se „dusí“ nedostatkem kyslíku.

Vazbou oxidu uhelnatého s hemoglobinem vzniká **karbonylhemoglobin** (HbCO). Tato vazba je až 300krát pevnější, než vazba kyslíku s hemoglobinem. Proto již při nízkých koncentracích CO ve vdechovaném vzduchu je blokována značná část hemoglobinu a klesá transportní schopnost krve pro kyslík. Zdrojem CO ve vzduchu jsou dnes převážně výfukové plyny, v minulosti byl CO důvodem otrav svítiplynem. Vazbou CO<sub>2</sub> s NH<sub>2</sub>-skupinami deogenovaného hemoglobinu vzniká **karbonát (karbaminohemoglobin - HbNHCOOH)** (viz níže).

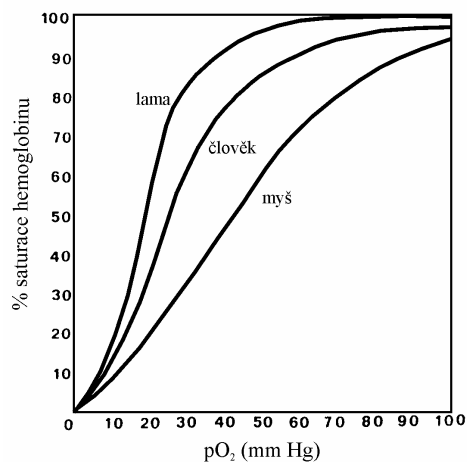


### Pro zájemce

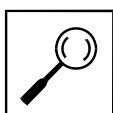
U dospělého člověka je přítomen adultní hemoglobin (HbA), plod má fetální hemoglobin (HbF). Fetální hemoglobin se liší od adultního dvěma polypeptidovými řetězci, což zvyšuje jeho afinitu ke kyslíku. Proto se může sytit fetální krev kyslíkem při jeho nižším parciálním tlaku.

Množství transportovaného kyslíku vázaného na hemoglobin závisí především na parciálním tlaku kyslíku a na koncentraci hemoglobinu v krvi. Vztah nasycení hemoglobinu kyslíkem nazýváme **disociační křivkou hemoglobinu**. Množství kyslíku vázaného na hemoglobin není lineárně závislé na jeho parciálním tlaku - disociační křivka má sigmoidní tvar. Tento tvar je dán postupnými změnami afinity všech 4 hemů molekuly hemoglobinu k O<sub>2</sub>. Jakmile se naváže O<sub>2</sub> na první hem, zvýší afinitu k O<sub>2</sub> u druhého atd. Esovitý průběh má své pozitivní fyziologické důsledky. Např. klesne-li při pobytu ve vysokých nadmořských výškách parciální tlak kyslíku z normálních 100 mm Hg na 60 mm Hg, množství HbO klesne jen asi o 10 %.

Průběh disociační křivky je specifický pro jednotlivé živočišné druhy. Menší živočichové mají křivky posunuté více vpravo, protože spotřebovávají relativně více kyslíku na gram hmotnosti těla. Živočichové žijící trvale ve vyšších nadmořských výškách (lama) mají křivku strmější, posunutou doleva. Čím je vyšší teplota těla, tím méně kyslíku hemoglobin může vázat a disociační křivka se posouvá vpravo.



Obr. 7. 4. Srovnání disociačních křivek člověka, lamy a myši (platí pro normální teplotu těla a optimální pH).



### Pro zájemce

V prostředí s nižším parciálním tlakem kyslíku, než živočich běžně obývá, dochází k tzv. **hypoxii**. Vzniklý nedostatek kyslíku organismus kompenzuje zvýšeným provzdušňováním plic - **hyperventilací**, intenzivnější cirkulací krve a efektivnějším vychytáváním kyslíku hemoglobinem. Citlivost k hypoxii je u jednotlivých druhů živočichů různá. Je-li organismus vystaven hypoxickým podmínkám prostředí delší dobu, postupně se adaptuje na snížený parciální tlak kyslíku - zefektivní se plicní ventilace a srdeční činnost, zvýší se počet erytrocytů, zlepší se zásobování tkání kyslíkem apod.

Dostanou-li se organismy do prostředí s vyšším barometrickým tlakem, tedy do prostředí s vyšším parciálním tlakem kyslíku (např. při potápění), vzniká u nich stav nazývaný **hyperoxie**. Toxicita kyslíku se pak projevuje prostřednictvím tvorby volných kyslíkových radikálů. Při potápění se parciální tlaky dýchacích plynů zvyšují každých 10 m hloubky v mořské vodě o 110,3 kPa. Při rychlém vynoření hrozí

uvolnění plynů (zejména dusíku) z tkání přesaturovaných během expozice vysokému tlaku do krevního oběhu ve formě bublinek, které mohou způsobit plynovou embolii (tzv. kesonová nemoc).

#### 7.4.2.1. Ostatní krevní barviva

Jak už jste se dozvěděli, není hemoglobin jediným existujícím krevním barvivem. Co však mají všechna krevní barviva společné, je přítomnost atomu kovu, na který se reverzibilně váže molekulární O<sub>2</sub>. U některých bezobratlých živočichů jsou dýchací barviva pouze rozpuštěna v tělní tekutině, nejsou tedy vázána na červené krvinky.

Druhým dýchacím barvivem známým u obratlovců jsou **myoglobiny** (červená svalová barviva). Stavebně se jedná o modifikaci hemoglobinu - monomerní hemoglobiny s jedním hemem a jednoduchým globinem. Jedná se o dýchací barvivo tkání vyšších skupin živočichů, kterými si zabezpečují dostatek kyslíku za situací, kdy je omezena jeho dodávka z vnějšího prostředí. Myoglobin má význam zejména pro potápějící se živočichy (např. delfíny).

**Chlorokruoriny** jsou dýchací barviva obsahující železo. Jsou volně rozpuštěny v krvi a jejich afinita ke kyslíku je poměrně malá. Vyskytují se u některých mnohoštetinatců.

**Hemerytriny** jsou krevní barviva červenofialové barvy s iontem železa, které slouží k udržování zásob kyslíku u živočichů žijících v nepříznivých podmínkách (kroužkovci, mořští sumýšovci).

**Hemocyaniny** jsou dýchací barviva rozpuštěná v hemolymfě a obsahující ion mědi vážící se přímo na globin. V oxidované formě se jeví jako modře zbarvené, v redukované formě jsou bezbarvé. Nacházejí se v hemolymfě korýšů a měkkýšů.

**Hemovanadiny** mají v prostetické skupině vanad. V živočišné říši se vyskytují velmi ojediněle (např. u pláštěnců).

#### 7.4.3. Přenos oxidu uhličitého krví

Přenos oxidu uhličitého v krvi se děje 3 způsoby:

1. malé množství (ca 10 %) CO<sub>2</sub> se přenáší jako rozpuštěný v plazmě a erytrocytech
2. největší část (80-90 %) se přemění na HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>
3. zbylá část se váže na Hb za vzniku karbamátu (karbaminohemoglobinu- HbNHCOOH)

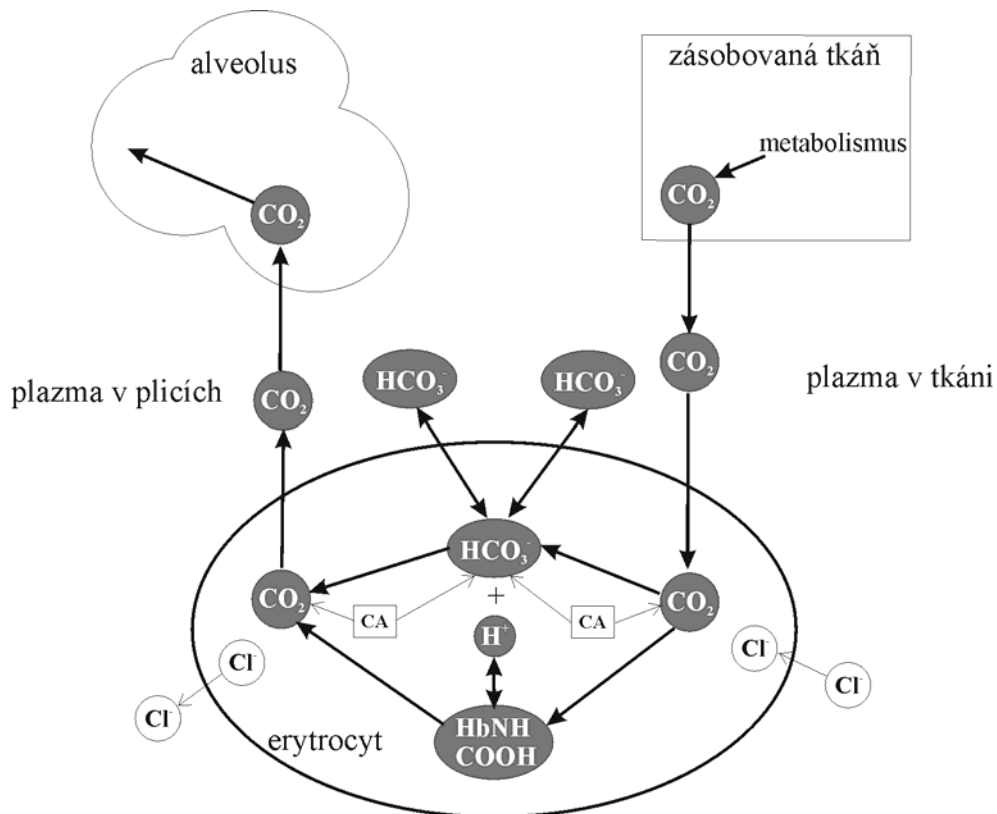
Z buněk vystupující CO<sub>2</sub> difunduje po koncentračním spádu do krevních kapilár. V krvi zůstává v malém množství fyzikálně rozpuštěn, z největší části je však následně vázán chemicky. Menší část reaguje s hemoglobinem za vzniku karbaminohemoglobinu, větší část je vázána do HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> podle reakce:



Při reakci CO<sub>2</sub> s vodou vzniká kyselina uhličitá disociující na hydrogenuhličitánové a vodíkové ionty. K této reakci dochází v erytrocytech. Tvorba H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> je pomalá, proto je tato reakce v erytrocytech katalyzována enzymem **karboanhydráza** (= karbonátdehydrogenáza - CA). Tento enzym zrychluje průběh reakce asi 250krát. Enzym však nemění rovnovážnou konstantu reakce, ale urychluje tvorbu kyseliny uhličitě a následně urychluje její disociaci. Vzniklé ionty H<sup>+</sup> jsou zachycovány hemoglobinem

jako pufrem, takže okyselení krve je velmi malé a v krvi přibude pouze více hydrogenuhličitanových iontů. Aby se udržela iontová rovnováha při přesunu  $\text{HCO}_3^-$  z krvinek do plazmy, přecházejí do krvinek v opačném směru  $\text{Cl}^-$  (tzv. chloridový posun).

Když žilní krev přichází plicními kapilárami, začnou výše zmíněné děje probíhat opačně. Nejprve difunduje  $\text{O}_2$  z alveol do krve, kde reaguje s karbaminohemoglobinem za vzniku oxyhemoglobinu a uvolňování vodíkových iontů. Ty reagují s  $\text{HCO}_3^-$  za vzniku  $\text{CO}_2$  a  $\text{H}_2\text{O}$  (reakce je opět podporována karboanhydrázou). Plynný  $\text{CO}_2$  pak difunduje z krvinek přes krevní plazmu a přes alveolokapilární membránu do plic.



Obr. 7.5. Diagram znázorňující transport  $\text{CO}_2$  krví.  $\text{CO}_2$  vznikající ve tkáních přechází do erytrocytů, kde je jeho většina za katalytického účinku enzymu karboanhydrázy (CA) přeměněna na  $\text{HCO}_3^-$ .  $\text{HCO}_3^-$  je pak transportováno krví. Část  $\text{CO}_2$  se naváže na hemoglobin za vzniku karbamátu ( $\text{HbNHCOOH}$ ). Vznikající ionty  $\text{H}^+$  jsou pufrovány hemoglobinem (Hb). V plicích se sníží pufrovací schopnost Hb, reakce probíhají opačně a plynný  $\text{CO}_2$  odchází difúzí do plic.

## 7.5. Regulace dýchání

Pro trvalé a dostatečné zásobení organismů dýchajících plicemi kyslíkem je nezbytná pravidelnost - **rytmicita dýchacích pohybů**. Vzhledem k měnícím se potřebám organismu v závislosti na změnách metabolismu je nezbytné, aby dechová frekvence a ventilace svojí rychlostí a hloubkou vdechu byla ve shodě s potřebami organismu.

Vdechové svaly se proto rytmicky stahují. Řízení těchto rytmických stahů je **nervového původu**. Brániční a mezižeberní svaly inervují nervy vycházející z krční a hrudní míchy. Ty jsou aktivovány neurony, jež označujeme jako vdechové a výdechové neurony (**dýchací centrum**). Tyto neurony se nacházejí v oblasti prodloužené míchy a Varolova mostu. Vdechové neurony mají schopnost samostatné a cyklické tvorby

vzruchů - mají vlastní automacii a rytmicitu. Autonomní řízení ventilace prostřednictvím dýchacího centra je ale ještě pod nadřazeným vlivem vyšších mozkových struktur včetně kůry. Proto se na intenzitě a rytmu dýchání projevuje celá řada dalších vlivů, jako např. různé emoční stavy, kašel, tělesná teplota atd.

Receptory přítomné ve sliznici dýchacích cest, reagují na převážně chemické, ale i mechanické podráždění. Tyto receptory jsou inervovány bloudivým nervem (nervus vagus).

Hlavní vliv na řízení plicní ventilace však mají parciální tlaky  $\text{CO}_2$  nebo  $\text{O}_2$  v krvi. Vdechové neurony reagují na zvýšení parciálního tlaku ( $\text{pCO}_2$ ) zvýšením svojí aktivity. Zvýšenou aktivitu vdechových neuronů stimuluje změna koncentrace  $\text{H}^+$  v plazmě podle Vám již dobře známe rovnice  $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 \leftrightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$ . Jakákoliv změna  $\text{pCO}_2$  je tedy doprovázena změnou pH (která je důsledkem změny koncentrace  $\text{H}^+$  v plazmě). Zvýšení koncentrace  $\text{H}^+$  stimuluje vdechové neurony buď přímo, nebo přes **chemosenzitivní buňky**. Pokles koncentrace  $\text{H}^+$  má za následek pokles aktivity vdechových neuronů. **Centrální chemoreceptory** jsou umístěny ve ventrolaterální části prodloužené míchy.

Na velikost ventilace má také vliv parciální tlak  $\text{O}_2$  v plazmě. V oblouku aorty a v karotidách se nacházejí **periferní chemoreceptory**, které reagují na pokles kyslíku. Oba kontrolní systémy citlivé na změny  $\text{O}_2$  i  $\text{CO}_2$  vzájemně spolupracují. Odpověď na změny  $\text{CO}_2$  v plazmě se dostavuje dříve. Tyto periferní chemoreceptory stimuluje také snížení průtoku krve a zvýšení tělesné teploty.

Dýchací pohyby jsou nezávislé na naší vůli. Není proto možné zadusit se zadržením dechu. Dýchání můžeme zadržet jen na krátkou dobu. Nahromaděný  $\text{CO}_2$  v krvi ovlivní dýchací centrum a zcela potlačí vůli navozenou zástavu dýchání.

### Pojmy k zapamatování

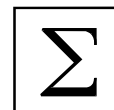
<i>respirace</i>	<i>oxyhemoglobin</i>	<i>minutová plicní ventilace</i>
<i>plicní dýchání</i>	<i>karbaminohemoglobin</i>	<i>dýchací centrum</i>
<i>hemoglobin</i>	<i>alveolokapilární stěna</i>	<i>tracheální buňky</i>
<i>vnější dýchání</i>	<i>dýchání žábry</i>	<i>vitální kapacita plic</i>
<i>plicní cesty</i>	<i>vzdušnicové dýchání</i>	<i>chemosenzitivní buňky</i>
<i>oxygenace</i>	<i>plicní ventilace</i>	<i>stigmata</i>
<i>vnitřní dýchání</i>	<i>disociační křivka</i>	<i>dýchací barviva</i>
<i>alveoly</i>	<i>tracheje</i>	



### Souhrn

Pod pojmem **dýchání (respirace)** v širokém slova smyslu rozumíme souhrn fyziologických dějů potřebných pro průběžné přijímání kyslíku z prostředí a odvádění oxidu uhličitého a vodních par z organismu. Rozlišujeme **vnější dýchání** (komunikace mezi buňkou a prostředím) a **vnitřní dýchání** (aerobní metabolické procesy v buňce). Živočichové mohou přijímat kyslík ze dvou odlišných prostředí - vzduchu a vody, přičemž každé z těchto prostředí má odlišné fyzikální a chemické vlastnosti. Vodní živočichové využívají ke zvětšení plochy kontaktu s rozpuštěným vzduchem **žábry**. V suchozemském prostředí se u členovců uplatňuje **vzdušnicové dýchání**, u obratlovců a některých bezobratlých **plicní dýchání**. Jako doplňkové dýchání funguje **dýchání kožní**, jehož význam během fylogeneze postupně klesá.

**Vzdušnicové (tracheální) dýchání** se vyvinulo jako modifikace difúzního povrchového dýchání, přičemž došlo k vchlípení pokožky dovnitř těla. Jedná se o



rozvětvenou sít' **vzdušnic (trachejí)** vedoucích vzduch přímo k jednotlivým buňkám. **Pľíce** obratlovců jsou zpravidla párový vakovitý orgán uložený v hrudní dutině. Vzduch se do plic dostává nozdrami a ústy a prochází **dýchacími cestami** (průdušnice, průdušky, průdušinky) až do **plicních alveol**. Výměna plynů zde probíhá přes **alveolokapilární stěnu** a děje se tak difúzí podle koncentračního spádu. Difúze je přímo úměrná koncentračnímu gradientu - rozdílu koncentrace a parciálních tlaků na obou stranách membrány. Kyslík je krví přenášen zejména chemicky vázaný na molekuly **dýchacích barviv**, jejichž společnou vlastností je přítomnost atomu kovu, na který se reverzibilně váže molekulární  $O_2$ . Nejvýznamnějším dýchacím barvivem je **hemoglobin**, který obsahuje železo v dvojmocné  $Fe^{2+}$  formě. Na každý atom železa se v procesu **oxygenace** váže jedna molekula  $O_2$  za vzniku **oxyhemoglobinu**.  $CO_2$  je přenášen krví ve dvou formách - v podobě  $HCO_3^-$  v krevní plazmě a v podobě **karbonylhemoglobinu** v erytrocytech.

**Plicní ventilací** označujeme výměnu vzduchu mezi plicemi a okolním prostředím. Je uskutečňována pravidelným střídáním **vdechu** (inspirium) a **výdechu** (expirium). Dýchání je řízeno vdechovými a výdechovými neurony v **dýchacím centru** v oblasti prodloužené míchy a Varolova mostu a je pod nadřazeným vlivem vyšších mozkových struktur včetně kůry. Regulováno je na základě monitoringu aktuálních parciálních tlaků  $CO_2$  a  $O_2$  v krvi pomocí chemoreceptorů.



### Kontrolní otázky

1. Definujte žábry, popište jakým způsobem fungují a uveďte příklady živočichů, u kterých se vyskytují.
2. Popište vzdušnicové dýchání.
3. Jak fungují tracheální žábry?
4. Co znamená pojem frekvence dýchání? Co ji může ovlivňovat?
5. Definujte vitální kapacitu plic. Jak se dá zjistit a na co poukazuje?
6. Objašněte význam různých parciálních tlaků při výměně plynů v plicích a tkáních.
7. Na jakém principu fungují dýchací barviva? Popište strukturu a funkci hemoglobinu.
8. Co je disociační křivka hemoglobinu a co vyjadřuje?
9. Jakým způsobem je krví transportován oxid uhličitý?
10. Jak je regulováno dýchání u suchozemských obratlovců?

## 8. TRÁVENÍ A VSTŘEBÁVÁNÍ

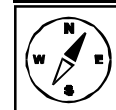
### Cíle

Po zvládnutí kapitoly budete umět:

- charakterizovat vývoj trávicích soustav bezobratlých a obratlovců v průběhu fylogeneze
- definovat oddíly trávicích trubice a jejich funkce v trávicím procesu
- popsat mechanismy umožňující příjem, zpracování a vstřebávání potravy

### Klíčová slova

trávení, vstřebávání, zpracování potravy, trávicí trubice, sekrece, resorpce, trávicí enzymy, štěpení, peristaltika



### Průvodce

*Životní funkce orgánových soustav i funkce jednotlivých buněk mohou probíhat pouze za dostatečného přísunu energie. Také syntetické pochody nezbytné pro udržení a obnovu buněčných struktur vyžadují energii. Zdrojem této energie jsou látky přijaté v potravě. Jejich trávení a vstřebávání je věnována tato kapitola. Osvojíte si v ní mechanismy, jimiž se látky dostávají do těla a kde a jak jsou rozštěpeny, než vstoupí do metabolických řetězců v buňkách. Jedná se o kapitolu poměrně obtížnou, ve které budete nuceni zvládnout množství nových pojmů. Je možné, že se Vám ji nepodaří vstřebat celou naráz. Nevadí, prostudujte si ji po částech, ale nezapomeňte na závěrečnou syntézu nově získaných poznatků.*

Každý živočišný organizmus přijímá z vnějšího prostředí živiny na stavbu svého těla, stejně jako na metabolické a energetické procesy. Aby však byl přijaté živiny schopen využít, je nezbytné je nejprve upravit do takové podoby, v jaké mohou přecházet přes stěny trávicí soustavy. Fyzikální a chemické vlastnosti přijímané potravy jsou velmi rozmanité, čemuž odpovídá i rozmanitost trávicích orgánů, jejich funkčních částí, stejně jako enzymatické vybavy používané pro štěpení živin.

Z funkčního hlediska rozlišujeme dva způsoby úpravy přijaté potravy: 1. mechanické zpracování a 2. chemické zpracování. Principem **mechanického zpracování potravy** je její postupné drcení či rozmělnění, její navlhčování až přeměna na kašovitou hmotu. K mechanickému zpracování dochází zejména v předních částech trávicí soustavy, případně v jejích středních oddílech. **Chemické zpracování potravy** (vlastní trávení) má za úkol chemicky rozložit přijaté látky do takové podoby, aby se štěpné produkty mohly resorbovat a přejít do tělních tekutin. V podstatě se jedná o hydrolytické štěpení složitých látek na menší molekuly. Pro tuto činnost organizmy produkují trávicí enzymy, případně využívají trávicí enzymy symbiotických mikroorganismů. Chemické zpracování potravy probíhá buď uvnitř buněk (**intracelulárně**), nebo mimobuněčně (**extracelulárně**).

### 8.1. Fylogeneze trávicí soustavy bezobratlých

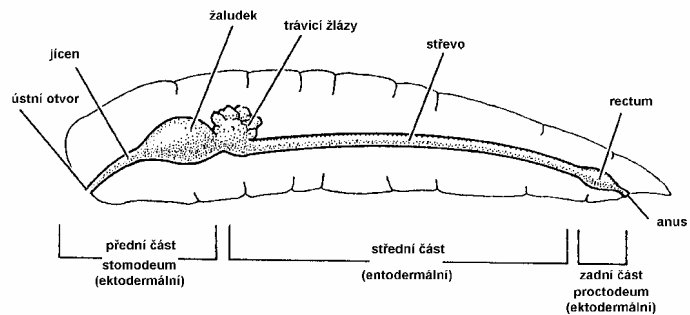
Fylogeneticky nejstarší je **intracelulární trávení**, které se vyskytuje u **prvoků** a jednoduchých mnohobuněčných organismů (např. želvušky), u kterých jsou drobné částice potravy fagocytovány buňkami. Nejprimitivnější způsob příjmu potravy je **difúzí** - celým povrchem těla (bičíkovci). U trepky se okolo potravy přijaté přes



cytostoma (buněčná ústa) vytvoří **potravní vakuola** putující uvnitř buňky. Při pohybu potravní vakuoly (tzv. cyklóze) je reakce nejprve kyselá (dosud živá potrava je usmrcena), později se mění na zásaditou (nastává vlastní trávení). Po určitém čase se nestrávené částičky vyloučí z organismu a strávené potřebné látky přecházejí do cytoplazmy. Améby přijímají potravu kteroukoli částí povrchu těla. Mnoho jednobuněčných živočichů obsahuje symbiotické bakterie nebo řasy. Parazitické jednobuněčné organismy přijímají tekutou potravu z hostitele osmoticky přímo povrchem těla.

**Žahavci** přijímají potravu do jednoduchého vaku, kde se rozloží na jednodušší složky, které poté přecházejí do těla. Příjímací otvor funguje zároveň jako vyvrhovací. U **ploštěnců** je potrava rozmělněna silnou svalovinou hltanu na menší částice. U **pásnic** se trávicí soustava poprvé otevírá dvěma otvory, přijímacím (ústa) a vyvrhovacím (řit'). **Měkkýši** mají už poměrně diferencovanou trávicí soustavu podle typu přijímané potravy s hepatopankreatem a se smíšeným intra- a extracelulárním trávením.

Trávicí soustava **hmyzu** je tvořena jednoduchou trubicí. Přední a zadní část je původu ektodermálního, střední část entodermálního a je vybavena množstvím trávicích žláz specializovaných podle převládajících živin v potravě. Vzhledem k širokému spektru přijímané potravy se trávicí soustava hmyzu dosti liší podle potravní specializace. Zpravidla se vyskytuje **vole**, **žvýkačí** a **žláznatý žaludek**. Ve střední části střeva se tvoří **peritrofická membrána**, která obaluje zpracovávanou potravu a zamezuje tak jejímu kontaktu se sliznicí (tj. chrání sekreční a resorpční epitel).



Obr. 8.1. Obecné schéma trávicí trubice u členovců. Podle Brusca & Brusca 1990.

Při srovnání trávicích soustav bezobratlých a obratlovců můžeme vypořádat řadu zásadních rozdílů:

- u bezobratlých je rozšířeno zejména intracelulární trávení
- v trávicí soustavě bezobratlých nejsou odděleny oblasti secernující od oblastí resorbujících, zatímco u obratlovců jsou tyto části výrazně diferencovány
- všechny štěpící enzymy se u bezobratlých většinou vyskytují v jediné trávicí šťávě, kdežto u obratlovců se vylučují různé trávicí šťávy obsahující specifické enzymy (i v různých částech zažívací trubice)
- štěpení bílkovin probíhá u bezobratlých při neutrální reakci, nikoliv kyselá jako u obratlovců, a neexistuje u nich proteolytický enzym podobný pepsinu obratlovců

## 8.2. Fylogeneze trávicí soustavy obratlovců

Trávicí soustavu obratlovců může z funkčního hlediska rozdělit na tři části. První část tvoří **ústní dutina**, **hltan** a **jícen** s převážně mechanickou funkcí. Druhou část tvoří **žaludek** a **tenké střevo** s převážně chemickým zpracováním potravy a třetí část je **tlusté střevo** a **konečník**. O funkcích a činnosti jednotlivých částí se dozvíte v následujících podkapitolách.

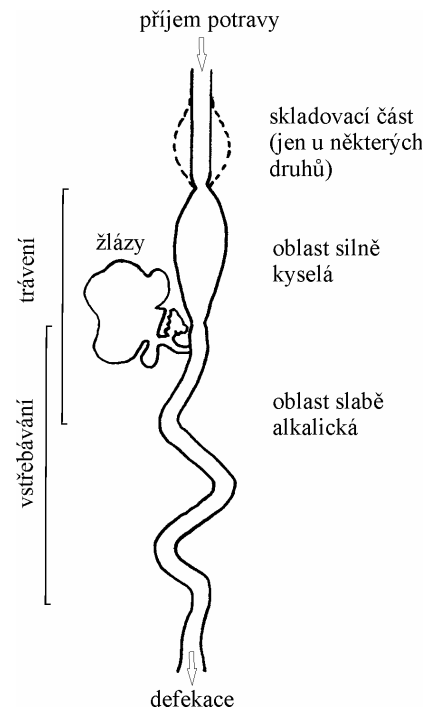
**Ryby** mají trávicí soustavu krátkou a poměrně jednoduchou. U řady kostnatých ryb není diferencován žaludek a jícen přechází přímo v tzv. postpylorickou část střeva, do níž ústí slepé pylorické výběžky s trávicí funkcí.

**Obojživelníci** mají střevo rozdělené víceméně na tenké střevo a konečník, který je krátký a ústí do kloaky. Zajímavostí je, že při polykání potravy hrají svou roli oční bulvy, které bývají smrštěním okohybných svalů ponořeny hlouběji do ústní dutiny a zatlačují tak potravu směrem do hltanu.

Trávicí trubice **plazů** je členěna na hltan, jícen, žaludek a na zpravidla dlouhé střevo, ústící do kloaky. U hadů je hltan a jícen značně roztažitelný a celá trávicí trubice je silně svalnatá, což umožňuje polykání kořisti vcelku a její transport do žaludku. V ústní dutině plazů se poprvé objevují slinné žlázy, které bývají u hadů modifikované na jedové žlázy.

Pro trávicí soustavu **ptáků** je charakteristické vole, svalnatý a žlaznatý žaludek. Vole slouží k shromažďování, změkčování nebo i natrávení potravy. U některých druhů je tvořeno jednoduchým vakem, u některých má složitější stavbu. V žlaznatém žaludku se do potravy dostávají trávicí látky, ve svalnatém žaludku se potrava drtí a rozmílá. Tlusté střevo je velmi krátké a ústí do kloaky.

Trávicí soustava **savců** odpovídá obecnému schématu popsanému v úvodním odstavci, bývá však různě modifikovaná, zejména co se týká žaludku. Zpravidla je členěn na několik oddílů (podle typu sliznice), u mnohých skupin se specializovanými potravními nároky může být vytvořen jeden nebo více předžaludků (např. přežvýkavci).



Obr. 8.2. Obecné schéma trávicí trubice obratlovců.

### 8.3. Trávení u obratlovců

V této podkapitole probereme trávicí procesy u obratlovců v krocích, jak za sebou následují při průchodu trávicí trubicí. Po zopakování obecné anatomie trávicí soustavy se budeme věnovat dějům v jednotlivých jejích částech. Vzhledem k tomu, že obratlovcí jsou skupina značně různorodá s mnoha odchylkami, zaměříme se především na děje doprovázející zpracování potravy u člověka jakožto zástupce třídy savců.

#### 8.3.1. Obecná anatomie trávicí soustavy

**Trávicí soustava** obratlovců je obecně tvořena dlouhou svalnatou trubicí vystlanou sliznicí, do které na různých místech ústí vývody žláz produkující trávicí šťávy. Jednotlivé části trubice jsou různě specializovány a liší se i produkcí trávicích šťáv.

**Trávicí trubice** začíná **ústním otvorem**, kde se potrava mechanicky rozmělnuje a zvlhčuje **slinami**. **Hltanem** a **jícnem** se potrava dopravuje do **žaludku**, který slouží jako zásobárna potravy, která se zde dále rozmělnuje. **Tenké střevo** je hlavním místem trávení potravy a absorpce živin. Ústí do něj žlázy produkující trávicí enzymy (játra,

slinivka). **Tlusté střevo** je místem absorpce vody, nestrávené zbytky potravy a odpadní látky jsou odváděny z těla v procesu defekace.

Potrava přijatá vytváří v ústní dutině sousto, které je polknutím dopraveno do žaludku. V následujících oddílech trávicí trubice je potrava posouvána **peristaltickými pohyby**, které jsou výsledkem činnosti svaloviny stěn. Přední a zadní část střeva je tvořena příčně pruhovanou svalovinou, zbytek je svalovina hladká. Svalová tkáň vytváří ve stěně celé trávicí trubice dvě vrstvy. V zevní vrstvě probíhají svalová vlákna podélně, ve vnitřní vrstvě kruhovitě. Mezi podélnou a kruhovitou vrstvou hladkých svalů leží nervová **myenterická (Auerbachova) pletěň**, pod sliznicí je uložena nervová **submukozní (Meissnerova) pletěň**. Pletěně jsou vytvářeny vegetativními nervy, jsou vzájemně propojeny a podílejí se na mechanických pohybech tenkého střeva (viz dále).

### 8.3.2. Trávení v ústech

Potrava je do těla přijímána ústním otvorem, který je přizpůsoben typu a celkovému charakteru přijímané potravy. V ústní dutině dochází k přípravě potravy pro zpracování v dalších částech gastrointestinální soustavy. Především je zde potrava mechanicky rozmělněována vzájemnými pohyby čelistí (**žvýkání = mastikace**) opatřenými většinou zuby. Vzniklá sousta, jsou smíšena se slinami a obalována do ochranné vrstvy **mucinu**. **Sliny (salives)** vznikají především ve velkých žlázách ústicích do ústní dutiny zvláštními vývody. **Žlázy příušní** jsou největší a produkují řídké serózní sliny; **žlázy podčelistní** a **podjazykové** produkují husté sliny s velkým obsahem mucinu. U vodních živočichů, kteří přijímají potravu s velkým množstvím vody, jsou slinné žlázy zakrnělé, nebo chybějí. Naopak u živočichů přijímajících suchou potravu jsou slinné žlázy mohutné a vytvářejí mnoho slin.

Sliny obsahují asi 99 % vody, dále organické látky (bílkovinný **mucin**, **lysozym** - ničící patogenní organizmy, **imunoglobuliny A**) a látky anorganické (hydrogenuhlíčitanové ionty: jódu, draslíku, chloru, sodíku, vápníku, fosforu a další). U některých savců (včetně člověka) se vyskytuje ve slinách  **$\alpha$ -amyláza** (ptyalin), štěpící škrob na maltózu. Člověk vylučuje denně průměrně asi 1,5 l slin, kráva 100-200 l!

Sliny mají několik důležitých funkcí:

- zvlhčují ústní dutinu
- změkčují a navlhčují potravu, čímž brání poškrábání trávicí soustavy
- obalují sousto hlenem, čímž usnadňují polykání
- mají trávicí funkci
- neutralizují kyseliny a ředí zásady
- odstraňují zbytky potravy z úst, čímž brání rozmnožování bakterií a plísní v ústech
- mají desinfekční funkci (lysozym)
- mají termoregulační význam (např. u psů)

Nepodmíněně **reflexní sekrece slin** je vyvolána žvýkacími pohyby, mechanickým drážděním ústní sliznice a chemickým drážděním chuťových receptorů. Podněty jsou přenášeny do slinného ústředí v prodloužené míše. Parasymptická inervace se uskutečňuje prostřednictvím nervů lícního a jazykohltanového.

**Polykání** má za úkol transport sousta do žaludku a je výsledkem koordinovaného souboru několika dílčích dějů. Rozlišujeme tři fáze polykání: 1. ústní, která je

ovlivnitelná vůlí, 2. hltanovou a 3. jícnovou, které jsou reflexní. Polykání tedy začíná jako vědomá činnost a pokračuje jako činnost reflexní. Při průchodu sousta přes hltan dochází k reflexnímu uzavření vstupu do dýchací trubice. Jícen se kruhovitě peristalticky stahuje a posouvá sousto do žaludku.

### 8.3.3. Trávení v žaludku

Morfologicky je savčí žaludek tvořen několika částmi (obr. 8.3.). Horní část nazývaná **fundus** se vyklenuje proti bránici. Střední část, tělo neboli **corpus**, má tenkou a roztažitou stěnu, která slouží jako zásobárna potravy. Střední část se zužuje na část vrátníkovou neboli **pylorickou**, která má silnější svalovinu.

Žaludek slouží ke **skladování potravy** (zejména horní část - tzv. **proximální žaludek**) a k jejímu **mechanickému i chemickému zpracování (distální žaludek)**. V klidu a na lačno je objem lidského žaludku jen asi 50 ml, může se však zvětšit až na 1,5 l. Stěny prázdného žaludku jsou ochablé, s přicházející potravou se roztahují. Přijátá potrava se v žaludku nejprve koncentricky ukládá směrem od periferie do středu. Přijaté tekutiny protékají podél malého zakřivení do tenkého střeva. Po určité době označované jako **žaludeční peristola**, která trvá u člověka 20 min. až 1 hodinu, dochází k rozměňování a promíchávání potravy **žaludeční peristaltikou**. Peristaltický stah začíná v oblasti fundu a postupuje až k vrátníku. Vrátník je uzavřen svěračem, obsah žaludku tedy nevniká do dvanáctníku, ale když stah povolí, vrací se zpět. Tím se obsah hnete a promíchává a tak vzniká kašovitá hmota - trávenina - zvaná **chymus**. Po určité době stah svěrače vrátníku povolí a část chymu se vytlačí do **dvanáctníku (duodena)**. Potrava se zdržuje v žaludku různě dlouhou dobu, v závislosti na jejím složení. Krátkou dobu zůstává v žaludku potrava s převahou sacharidů (ca 3 hod.) a nejpomaleji potrava bohatá na tuky (až 7 hod.).

#### Pro zájemce

Všichni dobře známe žaludeční nevolnost, ať již způsobenou přejedením, požitím něčeho zkaženého nebo třeba přemírou alkoholu (obzvláště v nevhodné kombinaci), která často vyvrcholí vyprázdněním žaludku ústní dutinou - **zvracením** (emesis, vomitus). Zvracení se vyvinulo jako ochranný reflex, který má odstranit ze žaludku nebezpečné látky. Je vyvoláno silným stahem břišního svalstva po mechanickém či chemickém dráždění trávicí trubice, nebo je vyvoláno podněty z centra pro zvracení, které je v prodloužené míše. Činnost tohoto centra je aktivována vzruchy z různých částí trávicí trubice, ze statokinetického čidla („mořská nemoc“), z mozkové kůry (např. při čichových nebo chuťových podnětech) a je aktivováno např. hypoxií („horská nemoc“).

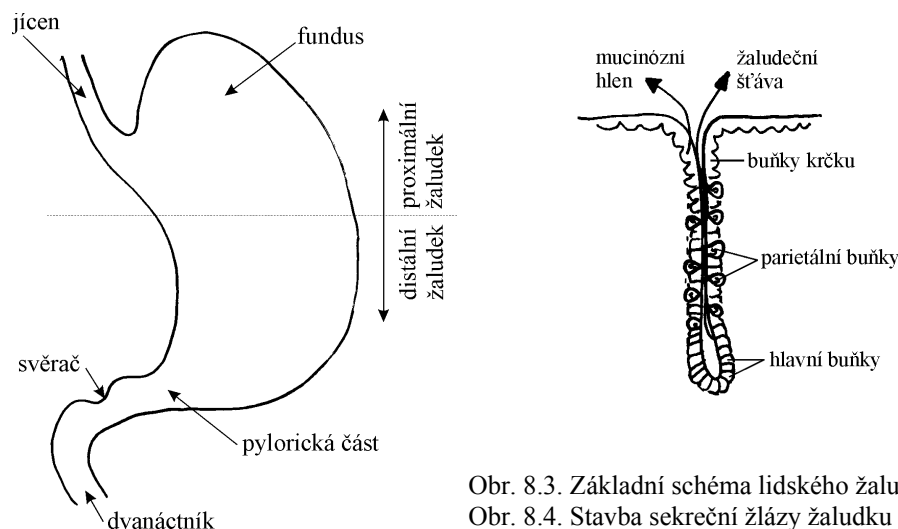


Pro trávicí procesy v žaludku je nezbytná produkce **žaludeční šťávy**. Ta obsahuje kromě vody řadu organických a anorganických látek. Z organických sloučenin jsou to **enzymy** (pepsin, katepsin, chymozin, lipázu) a **bílkoviny** (albuminy, globuliny, mucin). Z anorganických sloučenin se jedná především o **kyselinu chlorovodíkovou**, chloridy, sírany a fosforečnany. Žaludeční šťávy mají silně kyselou reakci, pH až 1-2. Na tvorbě žaludeční šťávy se podílejí **sekreční buňky** žláz žaludeční sliznice. Ty jsou uloženy poměrně hluboko v sliznici a na povrch ústí v žaludečních jamkách. Na 1 mm<sup>2</sup> povrchu žaludeční sliznice je asi 100 jamek a u člověka denně produkují 3-4 l žaludeční šťávy.

Sekreční buňky jsou trojího typu:

- **krycí (parietální) buňky** produkující **HCl**
- **hlavní (adenomorfní) buňky** produkují proenzym **pepsinogen** (viz dále)
- **buňky krčků (mucinózní buňky)** produkující **mucin**

Vylučování kyseliny chlorovodíkové probíhá v krycích buňkách **aktivním transportem iontů  $H^+$  a  $Cl^-$**  přes buněčnou membránu.



Obr. 8.3. Základní schéma lidského žaludku (vlevo).

Obr. 8.4. Stavba sekreční žlázy žaludku (vpravo).



### Pro zájemce

Zároveň při vyloučení iontu  $H^+$  do dutiny žaludku je transponován do krve  $HCO_3^-$ .  $H^+$  se tvoří v buňkách podle hydratační rovnice:  $CO_2 + H_2O \leftrightarrow H_2CO_3 \leftrightarrow H^+ + HCO_3^-$ .  $H^+$  přechází do dutiny žaludku a  $HCO_3^-$  přestupuje do krve výměnou za  $Cl^-$ . Chloridový iont je následně vyloučen do dutiny žaludku společně s  $H^+$  za vzniku  $HCl$ . Zvýšení koncentrace hydrogenuhličitanu v krevní plazmě, které se objeví po příjmu potravy, je známo jako **alimentární alkalóza**, při níž se zvyšuje pH krve. Je to přechodný stav, který trvá do zahájení sekrece  $HCO_3^-$  slinivkou břišní. Ekvivalentní množství  $HCO_3^-$ , které vstoupilo do krve ze žaludečních žlázových buněk, se totiž vrací do dvanáctníku přes buňky pankreatu. Vzhledem k vysoké koncentraci  $H^+$  v žaludku existuje bariéra, která brání zpětné difúzi  $H^+$  do krve.

**Kyselina chlorovodíková** má v žaludku několik funkcí: 1. základní význam kyseliny chlorovodíkové tkví v **aktivaci proenzymu pepsinogenu na proteolytický enzym pepsin** a zajišťování vhodného pH pro jeho činnost, 2. má **baktericidní význam**, zabraňuje bakteriálnímu rozkladu tráveniny a jejímu kvašení, 3. vytváří **roztoky minerálních látek, redukuje vápník a železo** na dvojmocné ionty a tím usnadňuje jejich vstřebávání, umožňuje **resorpci některých vitaminů** ( $B_1$ ,  $B_2$ ,  $C$ ) a 4. koaguluje bílkoviny a způsobuje bobtnání vaziva v mase - rozvolňuje jeho strukturu a tím umožňuje působení pepsinu.

**Proteolytický enzym pepsin** je vylučován do dutiny žaludku v jeho neaktivní formě - **pepsinogenu**. Jeho aktivní forma vzniká odštěpením části polypeptidu pepsinogenové molekuly, k čemuž je zapotřebí  $HCl$ . Tvorba pepsinu z neaktivního pepsinogenu probíhá až přímo v dutině žaludku. Pokud by se pepsin aktivoval již v sekreční žláze, hrozilo by strávením bílkovinných struktur samotné sekretující žlázy. Proteolytická účinnost tohoto enzymu je velmi vysoká a spočívá v katalyzování **štěpení peptidických vazeb** mezi určitými typy aminokyselin. Makromolekuly bílkovin se mění na menší molekuly - **peptidy**.

Kromě pepsinu se v žaludeční šťávě vyskytuje také enzym **lipáza**. V malém množství je přítomna v žaludeční šťávě u masožravců a hlodavců, téměř chybí v žaludku ryb a ptáků a úplně chybí u přežvýkavců. Štěpí emulgované tuky na glycerol a mastné kyseliny. Při štěpení tuků v žaludku nemá příliš velký význam, protože optimum jejího působení je při pH 6-7. Významná je zejména u sajících mláďat, kde štěpí mléčný tuk.

Žaludeční šťáva mláďat savců obsahuje enzym **chymozin**, který sráží mléko a umožňuje tak jeho trávení již v žaludku. Bez jeho účinku by mléko snadno protéklo přes žaludek do střeva.

Proti peptidickému trávení a proti působení HCl je žaludeční sliznice chráněna vrstvou **mucinózního hlenu**. Jeho vrstva musí být neustále obnovována, protože průběžně přechází do žaludeční šťavy.

Žaludeční sekrece, tedy vylučování HCl a pepsinogenu probíhá ve třech fázích:

1. **Reflexní (cefalická) fáze** vyvolává žaludeční sekreci dříve než potrava vstoupí do žaludku. Stimulaci vylučování vyvolávají zrakové, čichové a chuťové vjemy, které aktivují činnost parasympatického nervu vagu.
2. **Gastrická fáze** je vyvolána přímo podněty působícími na žaludek, jako je jeho roztažení. Zvýšení sekrece vyvolávají dále také chemické podněty vycházející z přijaté potravy. Gastrická sekrece vyvolaná podněty ze žaludku reflexně aktivuje bloudivý nerv (n. vagus) i interní nervovou pletěň. Důsledkem této aktivity pak dochází ke zvýšení výdeje **gastrinu**. Gastrin je tkáňový hormon, který se tvoří v dolní části žaludku, vylučuje se do krve a krví se dostává k žaludečním žlázám, u kterých stimuluje sekreci.
3. **Intestinální (střevní) fáze** řídí žaludeční sekreci pomocí regulačních peptidických hormonů. Kyselá trávenina vyvolá sekreci tkáňového hormonu **sekretinu**, který sníží tvorbu žaludeční šťavy, zpomalí vyprazdňování žaludku a zvýší sekreci pankreatické šťavy, která neutralizuje kyselost tráveniny.

#### 8.3.4. Slinivka břišní

**Slinivka břišní (pankreas)** je nejvýznamnější trávicí žlázou savců. Je uložena v břišní dutině pod žaludkem a vyúsťuje do společného vývodu se žlučovodem. Má **zevně sekretorickou (exokrinní) a vnitřně sekretorickou (endokrinní funkci)** (→ str. 135). Buňky označované jako  $\alpha$  a  $\beta$  buňky Langerhansových ostrůvků vylučují hormony insulin a glukagon, které se účastní řízení metabolismu cukrů (→ str. 26) a do trávení se nezapojují. Exokrinní žlázy vylučují **pankreatickou šťávu**, která obsahuje **hydrogenuhlíčan sodný** sloužící k neutralizaci žaludeční HCl, dále bílkoviny, nukleoproteidy, mucin, cholesterol, lipidy, močovinu a zejména **pankreatické trávicí enzymy**, což je soubor všech enzymů a jejich prekurzorů potřebných pro trávení bílkovin, tuků a sacharidů (**pankreatická  $\alpha$ -amyláza, pankreatická lipáza, fosfolipáza, trypsin, chymotrypsin, karboxypeptidáza, elastáza a nukleázy**). Na rozdíl od žaludku mají pankreatické enzymy optimum účinnosti mezi pH 7-8, tedy v zásaditém prostředí.

**Pankreatická  $\alpha$ -amyláza** je vyměšována v aktivní formě a štěpí glykosidické vazby polysacharidů (škrobu, glykogenu) a mění je na maltózu, což je disacharid.

**Pankreatická lipáza** hydrolyzuje neutrální tuky na glycerol a mastné kyseliny. Pro účinnost pankreatické lipázy jsou zapotřebí soli žlučových kyselin (viz dále).

Z enzymů štěpících bílkoviny (proteolytických enzymů) jsou v pankreatické šťávě zastoupeny **trypsin, chymotrypsin, karboxypeptidáza, elastáza**. Všechny tyto enzymy jsou vylučovány v inaktivní formě prekurzorů, čímž je zabráněno trávení tkáně pankreatu. **Trypsin** vzniká z inaktivního trypsinogenu v tenkém střevě působením střevní **enteropeptidázy**; **chymotrypsin** vzniká z inaktivního chymotrypsinogenu působením aktivního trypsinu. Oba štěpí polypeptidy na peptidy až aminokyseliny. **Karboxypeptidáza**, vznikající z inaktivní prokarboxypeptidázy rovněž působením

trypsinu, odštěpuje z peptidového řetězce postupně jednu aminokyselinu za druhou. **Elastáza** štěpí polypeptidy elastických vláken, která odolávají působení trypsinu a chymotrypsinu. Nukleové kyseliny jsou štěpeny pankreatickými **nukleázami** (ribonukleázy, deoxyribonukleázy) na nukleotidy.

Složení pankreatické šťávy výrazně ovlivňuje složení přijaté potravy. Např. zvýšený obsah tuků vyvolá zvýšení obsahu lipázy a žluče. Vyměšování trávicí šťávy vyvolávají zejména chemické podněty působící na sliznici dvanáctníku a lačníku. Sekrečním nervem pankreatu je bloudivý nerv. Humorální řízení je zajišťováno hormony **sekretinem** a **cholecystokininem** z tenkého střeva.

### 8.3.5. Játra

Játra jsou největší žlázou v organismu a jsou velmi důležitým centrem metabolických pochodů. Mají dvojitý cévní zásobení: k výživě jaterní tkáně slouží tzv. **nutriční cévní systém** tvořený **jaterní tepnou** (arteria hepatica) a **funkční systém**, který tvoří žíla **vrátnice** (vena portae). Jaterní tepna přivádí kyslík a výživné látky potřebné pro jaterní buňky, stěny žlučovodů a vazivo mezi jaterními lalůčky. Vrátnicová žíla přivádí do jater výživnými látkami obohacenou krev z trávicího traktu od žaludku po střevo.

Funkční jednotkou jater jsou **jaterní lalůčky**, které se skládají z **jaterních buněk**. Jaterní buňky jsou uspořádány tak, že na jednom jejich pólu je žlučová kapilára a na opačném pólu krevní kapilára. Toto uspořádání umožňuje transport látek z krve do žluči.

**Žlučovody** jsou tvořeny kanálky, které jsou tvořeny rýhami dvou vzájemně přiléhajících jaterních buněk. Ty se sbíhají do společného vývodu, který společně s vývodem žlučového měchýře vytváří jediný kanál (ductus choledochus) vedoucí do dvanáctníku.

Játra plní v organismu celou řadu funkcí:

- vytvářejí žluč, která je emulgátorem tuků a má zásadní význam při trávení tuků
- přetvářejí se v nich všechny živiny přicházející vrátnicovou žílou ze střeva
- ukládá se zde glykogen a vytvářejí ketolátky
- tvoří se zde bílkoviny krevní plazmy
- při rozpadu aminokyselin zde vzniká močovina
- rozkládají se tady steroidní a bílkovinné hormony
- detoxikuje se zde množství škodlivých látek
- mají význam při termoregulaci organismu - při exotermních reakcích vzniká teplo
- ve fetálním období jsou významným krvetvorným orgánem

**Žluč**, která je produktem jater, je vylučována přes ductus choledochus do tenkého střeva. U některých druhů se žluč před vypuzením do dvanáctníku shromažďuje ve **žlučníku** (vesica fellea), kde se žluč zpětnou resorpcí vody koncentruje. Žlučník chybí např. koňům, velrybám, slonům, potkanům, naopak myši žlučník mají. Žluč je směs celé řady organických a anorganických látek, **neobsahuje však žádné trávicí enzymy!** Z organických látek jsou ve žluči důležité **žlučové kyseliny** a jejich soli, **žlučová barviva**, **cholesterol**, lecitin, tuky, mastné kyseliny, močovina, alkalická fosfatáza, mucin. Některé organické látky (zejména žlučové kyseliny) ze střeva zpětně resorbují, vrací se vrátnicovou žílou do jater a znova se do žluče vylučují. Jedná se o tzv.

**enterohepatální oběh.** Z anorganických látek žluč obsahuje chlorid sodný a draselný, fosforečnan hořečnatý a vápenatý, ionty železa a mědi. Nejvýznamnější anorganickou složkou je **hydrogenuhlíčan sodný**, který snižuje aciditu chymu ve dvanáctníku.

**Žlučové kyseliny snižují povrchové napětí v roztocích** a umožňují tak vytváření emulze. To je velmi významné při vstřebávání lipidů.

**Žlučová barviva** jsou **bilirubin** a **biliverdin**. Obě tato barviva vznikají po rozpadu hemoglobinu. Bilirubin je sám o sobě toxický, proto se váže s kyselinou glukuronovou na glukuronid, který je vylučován do žluči.

**Cholesterol** je přítomen v poměrně velkém množství ve žluči všech živočichů. Nemá přímý význam při trávení, ale spolupůsobí při vytváření emulze tuků.

Hlavní funkce žluči jsou:

- společně s pankreatickou šťávou neutralizuje tráveninu
- emulguje tuky
- umožňuje vstřebávání tuků tím, že vytváří ve vodě rozpustné komplexy mezi mastnou kyselinou a žlučovými kyselinami
- stupňuje peristaltiku střeva

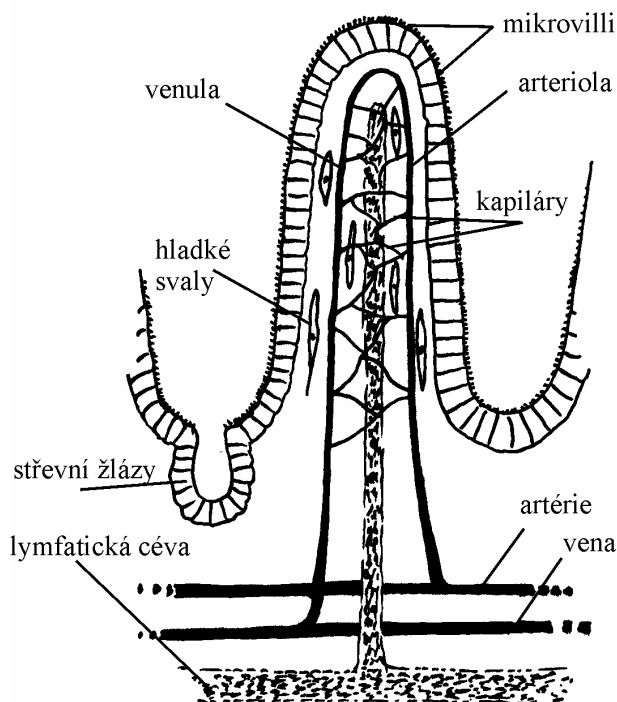
Žluč se uvolňuje na podněty přicházející z bloudivého nervu nebo jako odpověď na hormon cholecystokinín produkovaný tenkým stěvem. Člověk vyloučí denně asi 0,7 l žluči, kuň ca 4 l.

### 8.3.6. Trávení v tenkém střevě

V tenkém střevě dochází ke **konečnému trávení potravy** trávicími enzymy. Přijaté živiny se zde rozkládají na nejjednodušší, základní složky. V tenkém střevě jsou také vstřebávány a transponovány do krve a mízních cév.

Anatomicky v rámci tenkého střeva rozlišujeme 3 oddíly. Kratší úsek nacházející se za žaludkem je označován jako **dvanáctník (duodenum)** a následující dva delší úseky jsou vlastní střevo **lačník (jejunum)** a **kyčelník (ileum)**. Sliznice tenkého střeva má množství záhybů, které mají na svém povrchu mnoho výběžků zvaných **klky (villi)** (obr. 8.5.). Buňky těchto klků vytvářejí na povrchu další malé výběžky zvané **mikrovilli**. Do klků vnikají tepénky a žilky, rozvětřující se na četné kapiláry. Vnitřek každého klku vyplňuje jedna cévka mízní soustavy - míznice. Všechny výběžky zvětšují absorpční plochu tenkého střeva, která např. u člověka činí asi 40 m<sup>2</sup>.

Střevní žlázy (v tzv. Lieberkühnových kryptách) jsou skupiny nediferencovaných buněk uspořádaných do prohluběnin mezi sousedními klky. Jedná se o jediné buňky klku, které se dělí. Obnova



Obr. 8.5. Anatomická stavba klků tenkého střeva



buněk klků se uskutečňuje migrací nových buněk z kryp směrem k vrcholu klku. Mechanická nebo funkční ztráta buněk klků je tak nahrazována dělicími se buňkami v kryptách.

Promíchávání tráveniny (chymu) s trávicími šťávami zajišťují pohyby tenkého střeva. **Kývavé pohyby** vznikají kontrakcí okružní a podélné svaloviny střeva. Střevo se při nich zužuje a protahuje, poté zkracuje a rozšiřuje. Tyto pohyby probíhají oběma směry. **Peristaltický pohyb** probíhá vždy kaudálním směrem a vzniká mohutnými kontrakcemi okružní svaloviny, pomocí nichž je chymus posouván níže. Kromě těchto dvou pohybů celého tenkého střeva je významný také **pohyb klků**, který zajišťuje dokonalejší vstřebávání trávených látek. Na mechanických pohybech tenkého střeva se podílejí nervové pleteně (Auerbachova a Meisnerova - viz výše). Parasymptikus povzbuzuje pohyby střeva, sympatikus je tlumí. Pohyby tenkého střeva ovlivňují také hormony, zejména acetylcholin (povzbuzující účinek) a adrenalin (tlumící účinek). Pohyby klků jsou ovládány hormonem villikininem.

V tenkém střevě se dokončuje trávení štěpením živin až na vstřebatelné součásti a probíhá zde převážná část resorpčních dějů. **Střevní šťáva** je vylučována tenkým střevem nepřetržitě při jeho chemickém nebo mechanickém dráždění potravou a obsahuje chloridy, hydrogenuhličitan sodný, mucin a směs proteolytických enzymů.

Dokončuje se zde trávení **sacharidů**. To bylo zahájeno v dutině ústní trávením škrobů slinnou  $\alpha$ -amylázou a pokračovalo pankreatickou  $\alpha$ -amylázou na disacharid maltózu. Ta je zde, stejně jako disacharidy přijaté přímo potravou (sacharóza, laktóza) štěpena specifickými enzymy na monosacharidy. Jedná se o enzymy **maltázu**, štěpící maltózu na dvě molekuly glukózy, **sacharázu** štěpící sacharózu na glukózu a fruktózu a **laktázu** štěpící laktózu na glukózu a galaktózu. Všechny tyto monosacharidy jsou přes stěnu tenkého střeva aktivně transportovány do krevního oběhu.

**Bílkoviny** natrávené žaludečním pepsinem jsou dále tráveny pankreatickými proteolytickými enzymy na peptidy. Působením enzymu **enteropeptidázy** produkovaného tenkým střevem vzniká z inaktivního **trypsinogenu** aktivní proteolytický enzym **trypsin**. Ten aktivuje přeměnu dalších pankreatických proteolytických enzymů z jejich neaktivních forem na formy aktivní (**chymotrypsinogen**→**chymotrypsin**, **proelastáza**→**elastáza**). Jejich působením vznikají tri- a dipeptidy, které jsou dále tráveny peptidázami (aminopeptidázami a dipeptidázami) epitelu tenkého střeva až na aminokyseliny. Ty jsou aktivně nebo pasivně transportovány do krve.

**Tuky** jsou tráveny v tenkém střevě působením pankreatické **lipázy**, která štěpí triglyceroly na monoglyceroly a mastné kyseliny. Aby docházelo k trávení tuků je nutné, aby ve vodě rozpustné enzymy lipázy byly ve styku s kapénkami ve vodě nerozpustných tuků. Zvětšení styčné plochy tuků a lipáz je zajištěno emulgací tuků působením žlučových solí - vznikají tzv. **micely**, což jsou komplexy žlučových solí, mastných kyselin a monoglycerolů, jejichž hydrofóbní části molekul jsou obráceny dovnitř micely. Micely se poté dostávají do těsného kontaktu se sliznicí tenkého střeva, přes kterou prostupují uvolněné monoglyceroly a mastné kyseliny. Uvnitř epitelových buněk střevní sliznice dochází k resyntéze triglycerolů (v endoplazmatickém retikulu), které opět vytvářejí tukové kapénky (**chylomikrony**). Ty jsou pak odváděny do lymfatických cév.

V tenkém střevě se kromě živin vstřebává také voda, ionty sodíku, draslíku, vápníku a hořčíku a resorbují vitamíny rozpustné i nerozpustné v tucích.

### 8.3.7. Tlusté střevo

Tlusté střevo má dvě hlavní funkce: 1. slouží jako **rezervoár střevního obsahu** a 2. **vstřebává vodu a elektrolyty** mechanismy shodnými s tubulem ledvin. Čím déle zůstává potrava v tlustém střevě, tím více vody je absorbováno. Vstřebávají se zde také žlučové kyseliny, které se enterohepatálním oběhem vracejí z asi 80 % do jater. V tlustém střevě se také vstřebává vitamin K, který zde vzniká činností střevních mikroorganismů. Činností mikroorganismů dochází také k fermentaci některých složek bílkovin, které unikly působení trávicích šťáv. Při těchto pochodech vzniká určité množství plynu.

Tlusté střevo se nepohybuje tak výrazně, jako střevo tenké. Důležitá jsou zejména tzv. velké pohyby, které u lidí vznikají 2-3 krát denně v závislosti na příjmu potravy. Jedná se o mohutné kontrakce, které projdou celým tlustým střevem a tlačí obsah dále do konečníku. Vyprazdňování tlustého střeva se nazývá **defekací**.

#### Pro zájemce

Některé léky se pacientům podávají jako tzv. čípky, které se aplikují do konečníku. Účinné látky difundují střevní stěnou do krve a mají tu výhodu, že jsou chráněny proti vlivu trávicích enzymů a žaludeční kyseliny a navíc obcházejí játra.



Tab. 8.1. Souhrnný přehled funkcí a míst působení hlavních enzymů gastrointestinálního traktu savců.

Místo vzniku	Enzym	Funkce: štěpení živin
<b>Sliny</b>	slinná $\alpha$ -amyláza	škroby na dextriny
<b>Žaludek</b>	pepsin	bílkoviny a polypeptidy
	žaludeční lipáza	tuky (malý význam)
<b>Pankreas</b>	pankreatická $\alpha$ -amyláza	dextriny, disacharidy
	pankreatická lipáza	tuky (zásadní význam)
	trypsin	bílkoviny, polypeptidy na peptidy až aminokyseliny
	chymotrypsin	
	karboxypeptidázy	
<b>Tenké střevo</b>	laktáza	laktóza na galaktózu a glukózu
	sacharáza	sacharóza na glukózu a fruktózu
	maltáza	maltóza na 2 glukózy
	peptidázy	peptidy na aminokyseliny
	nukleázy	nukleové kyseliny na volné nukleotidy



### 8.4. Trávení u bezobratlých

Bezobratlí jsou nesmírně rozmanitou skupinou živočichů obývajících všechna prostředí a využívající všechny existující zdroje potravy. S tím je spojena i obrovská rozmanitost trávicích soustav nejen v rámci fylogenetických skupin ( $\rightarrow$  viz str. 104-105), ale i mezi

příbuznými skupinami nebo dokonce druhy v rámci jednoho řádu. Trávení bezobratlých si proto budeme ilustrovat na druhově nejpočetnější skupině bezobratlých - hmyzu.

Hmyz má, stejně jako všichni členovci, trávicí trubici rozdělenou na tři části: **stomodeum** (přední střevo), **mesenteron** (střední střevo) a **proctodeum** (zadní střevo).

Úkolem **stomodea** je přijmout potravu, případně ji mechanicky zpracovat a připravit na chemické trávení. Stomodeum se skládá z **ústní dutiny**, **hltanu**, **jícnu**, **volete** a **žvýkacího žaludku**, který se vytváří zejména u druhů přijímajících tuhou potravu. V dutině ústní se nacházejí slinné žlázy, které bývají často modifikované (např. snovací žlázy). **Sliny** mají za úkol, podobně jako u obratlovců, zvlhčovat potravu, upravovat její pH a obecně připravovat vhodné prostředí pro působení enzymů. Zvláště významná je činnost slin u druhů s **extraintestinálním** (mimotělním) trávením. Trávicí enzymy jsou v tomto případě transportovány do potravy, která je ztekucována a poté nasávána zpět.

Z funkčního hlediska nejdůležitější část představuje **mesenteron**, protože zde dochází k chemickému trávení a vstřebávání živin. Mesenteron se skládá z trubicovitého **ventricula** (žaludku) a často také slepých výběžků, které zvětšují plochu epitelu. Membrána na povrchu **epiteliálních buněk** vytváří výběžky - **mikrovilli**. Epiteliální buňky produkují trávicí enzymy a také resorbují základní živiny. Obecně platí, že enzymatická výbava odpovídá typu přijímané potravy, která je u hmyzu velmi rozmanitá. **Trávení bílkovin** zajišťují nejčastěji **trypsin** a **chymotrypsin**. U některých masožravých a mrchožravých druhů se objevuje enzym kolagenáza štěpící kolagen a cystein-desulhydráza štěpící keratin. **Trávení polysacharidů** zajišťují **endo- a exoamylázy**. Složitější je trávení celulózy, hlavního stavebního komponentu zelených rostlin. **Trávení celulózy** je schopno jen malé množství hmyzu, a i tak je vždy závislé na **symbiotických organizmech** (bakteriích, bičíkatých prvocích nebo jednobuněčných houbách), které se nacházejí zejména ve fermentačních komorách a tzv. mycetomech. **Trávení tuků** je založeno na produkci esteráz a hydroláz a obecně je u hmyzu nejméně prozkoumáno.

Na rozhraní mesenteronu a proctodea se tvoří tzv. **peritrofická membrána**, která obaluje zpracovávanou potravu a zamezuje tak jejímu přímému kontaktu se sliznicí středního střeva. Jedná se o jemnou blánu s podobným složením jako kutikula - obsahuje chitin, bílkoviny a glykoproteiny. Většina trávicího procesu probíhá uvnitř prostoru ohraničeného peritrofickou membránou. Peritrofická membrána je perforována drobnými póry, kterými prochází malé molekuly, zatímco velké molekuly, bakterie a částičky potravy zůstávají uvnitř.

**Proctodeum** je různě utvářené a slouží k resorpci vody a solí. U některých druhů hmyzu se zde nachází rovněž fermentační komory, které dokončují trávení těžce stravitelné potravy. Proctodeum ústí řitním otvorem z těla ven.

Důležitou funkci v metabolismu živin hraje **tukové těleso** - funkční analog jater obratlovců, ve kterém probíhají všechny důležité metabolické děje. Tukové těleso je obvykle největší orgán hmyzího těla a vyplňuje zadeček i hrud' a zasahuje i do hlavy a končetin. Hlavními funkcemi tukového tělesa jsou 1. **syntéza a sekrece proteinů a cukrů** a 2. **mobilizace a ukládání rezerv**. Významnou úlohou tukového tělesa larev je syntetizovat a ukládat rezervy pro růst, svlékání a období kukly, tukové těleso dospělců slouží hlavně jako místo syntézy materiálu nutného pro reprodukci a létání.



#### Pojmy k zapamatování

*intracelulární trávení*

*chymozin*

*villi a mikrovilli*

*extracelulární trávení*

*mucin*

*Lieberkühnovy žlázy*

*trávicí trubice*

*amyláza*

*micely*

<i>peristola</i>	<i>trypsin</i>	<i>stomodeum</i>
<i>peristaltika</i>	<i>žlučové kyseliny</i>	<i>mesenteron</i>
<i>sekreční buňky</i>	<i>žlučová barviva</i>	<i>proctodeum</i>
<i>pepsin</i>	<i>cholesterol</i>	<i>peritrofická membrána</i>
<i>lipáza</i>	<i>enterohepatální oběh</i>	<i>tukové těleso</i>

## Souhrn

Z funkčního hlediska rozlišujeme **mechanické** a **chemické** zpracování potravy. Principem mechanického zpracování potravy, které probíhá zejména v předních částech trávicí trubice, je její postupné drcení či rozměňování, její navlhčování až přeměna na kašovitou hmotu. **Chemické zpracování potravy** (vlastní trávení) má za úkol chemicky rozložit přijaté látky do takové podoby, aby se štěpné produkty mohly resorbovat a přejít do tělních tekutin. Pro tuto činnost organizmy produkují trávicí enzymy. Chemické zpracování potravy probíhá buď uvnitř buněk (**intracelulárně**), nebo mimobuněčně (**extracelulárně**).

**Trávicí trubice** obratlovců začíná **ústním otvorem**, kde se potrava mechanicky rozměňuje a zvlhčuje **slinami**. **Hltanem** a **jícnem** se potrava dopravuje do **žaludku**. Žaludek slouží ke **skladování potravy** (zejména horní část - tzv. **proximální žaludek**) a k jejímu **mechanickému** i **chemickému zpracování** (**distální žaludek**). Rozměňováním a promícháváním potravy **žaludeční peristaltikou** vzniká **trávenina - chymus**, která přechází dále do dvanáctníku. K chemickému trávení slouží v žaludku **žaludeční šťáva**, produkovaná **sekrečními buňkami**. Pro trávení má význam zejména proteolytický enzym **pepsin**, produkovaný jako inaktivní **pepsinogen**, a **kyselina chlorovodíková**, která koaguluje bílkoviny a připravuje je na další enzymatické štěpení a zejména aktivuje pepsinogen na pepsin. Nejvýznamnější trávicí žlázou je **slinivka břišní (pankreas)**, která produkuje **pankreatickou šťávu** obsahující zejména **pankreatické trávicí enzymy** ( **$\alpha$ -amyláza, lipáza, trypsin, chymotrypsin** a další), využívané ke štěpení škroňů, tuků a bílkovin, a **hydrogenuhlíčan sodný** sloužící k neutralizaci žaludeční HCl. **Játra** se podílejí na trávení produkcí **žluči**, která sice neobsahuje trávicí enzymy, ale **žlučové kyseliny**, které snižují povrchové napětí tuků a usnadňují tak jejich vstřebávání. Kromě toho umožňuje vstřebávání tuků tím, že vytváří ve vodě rozpustné komplexy mezi mastnou kyselinou a žlučovými kyselinami a společně s pankreatickou šťávou neutralizuje tráveninu. Játra vyústí společně se slinivkou do dvanáctníku. Ke **konečnému trávení potravy** trávicími enzymy dochází v **tenkém střevě**. Sliznice tenkého střeva má množství záhybů, které mají na svém povrchu mnoho výběžků zvaných **klky**. Buňky těchto klků vytvářejí na povrchu další malé výběžky zvané **mikrovilli**. Všechny tyto výběžky zvětšují absorpční plochu tenkého střeva. Promíchávání tráveniny (chymu) s trávicími šťávami zajišťují pohyby tenkého střeva - **kývané pohyby** a **peristaltické pohyby**. **Střevní šťáva** je vylučována tenkého střeva nepřetržitě při jejich chemickém nebo mechanickém dráždění potravou a obsahuje **chloridy, uhlíčan sodný, mucin a směs proteolytických enzymů**. Dokončuje se zde trávení **sacharidů**, které jsou štěpeny na monosacharidy a aktivně transportovány do krevního oběhu. **Bílkoviny** jsou zde tráveny peptidázami až na aminokyseliny, které jsou aktivně nebo pasivně transportovány do krve. **Tuky** jsou tráveny v tenkém střevě působením pankreatické lipázy. V tenkém střevě se kromě živin vstřebává také voda, ionty sodíku, draslíku, vápníku a hořčíku a resorbují vitamíny rozpustné i nerozpustné v tucích. **Tlusté střevo** je místem absorpce vody, nestrávené zbytky potravy a odpadní látky jsou odváděny z těla v procesu defekace.



U bezobratlých existuje velká rozmanitost trávicích soustav nejen v rámci fylogenetických skupin, ale i mezi příbuznými skupinami nebo dokonce druhy v rámci jednoho řádu. Členovci mají trávicí trubici rozdělenou na tři části: **stomodeum** (přední střevo), **mesenteron** (střední střevo) a **proctodeum** (zadní střevo). Úkolem **stomodea** je přijmout potravu, případně ji mechanicky zpracovat a připravit na chemické trávení. Z funkčního hlediska nejdůležitější část představuje **mesenteron**, protože zde dochází k chemickému trávení a vstřebávání živin. Na rozhraní mesenteronu a proctodea se u hmyzu tvoří tzv. **peritrofická membrána**, která obaluje zpracovávanou potravu a zamezuje tak jejímu přímému kontaktu se sliznicí středního střeva. **Proctodeum** slouží k resorpci vody a solí. Důležitou funkci v metabolismu živin hraje u hmyzu **tukové těleso** - funkční analog jater obratlovců, ve kterém probíhají všechny důležité metabolické děje.



### Korespondenční úkol

Vypracujte seminární práci v rozsahu 3 stran na téma, jakým způsobem živočichové (bezobratlí i obratlovci) tráví celulózu.



### Kontrolní otázky

1. Popište hlavní rozdíly mezi trávicími soustavami bezobratlých a obratlovců.
2. Co jsou peristaltické pohyby a ve kterých částech trávicí trubice obratlovců se objevují?
3. Jaké funkce mají sliny obratlovců?
4. Proč je žaludeční enzym pepsin vylučován v inaktivní formě pepsinogenu a jaká je jeho trávicí funkce?
5. Jaké typy sekrečních žaludečních buněk znáte a co produkují?
6. Popište význam slinivky břišní a jater při trávení obratlovců.
7. Jaké enzymy obsahuje pankreatická šťáva?
8. Ve které části trávicí trubice obratlovců jsou tráveny tuky a které orgány se trávení svými produkty podílejí?
9. Popište stavbu trávicí soustavy hmyzu.
10. Co je peritrofická membrána a jaká je její funkce?

## 9. VYLUČOVÁNÍ A OSMOREGULACE

### Cíle

Po zvládnutí kapitoly budete umět:

- vysvětlit principy exkrece a osmoregulace
- popsat vývoj exkrečních orgánů v průběhu fylogeneze
- objasnit funkci ledvin a děje probíhající v savčím nefronu

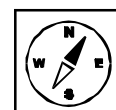
### Klíčová slova

vylučování, exkrece, osmoregulace, osmolalita, homeostáza, exkreční orgány, exkreční látky, nefron, filtrace, acidobazická rovnováha, moč



### Průvodce

*V předešlých kapitolách jste se dozvěděli, jakým způsobem se do živočišných organizmů dostávají nejrůznější látky, jakým způsobem s nimi organizmus nakládá a co z nich využívá. Zároveň s látkami užitečnými a potřebnými se však do těla dostávají také látky pro tělo zbytečné nebo přímo škodlivé. Také při metabolismu vzniká řada látek nejen dále nepotřebných, ale i toxických. Jakým způsobem se tyto látky dostávají z organizmu ven se dozvíte v této kapitole. Kromě toho se dozvíte, jakým způsobem tělo hospodář s tekutinami a solemi tak, aby bylo schopno udržovat stálost vnitřního prostředí. Jedná se o průměrně náročnou kapitolu.*



Pro fungování jakéhokoliv organismu je nezbytné udržovat koncentrace látek ve svém těle v optimálním množství. Odstraňování látek, které překročily fyziologické koncentrace zabezpečují **vylučovací (exkreční) orgány**. Kromě vylučování škodlivých látek mají tyto orgány však ještě jednu zásadní funkci, a sice udržování osmotického tlaku (**osmolality**) vnitřního prostředí a objemu tělních tekutin - tedy hospodaření s vodou a solemi (**osmoregulace**). Oba tyto pochody spolu velmi úzce souvisejí a proto i my se jimi budeme zabývat společně. Obecně lze říci, že osmoregulační pochody upravují v organismu především obsah solí a exkreční pochody snižují koncentrace látek, jež jsou odpadním produktem metabolismu.

Exkreční látky můžeme definovat jako:

- již dále nevyužitelné zplodiny a zbytky metabolismu
- látky organizmem dále využitelné, ale v daném okamžiku pro svoji koncentraci nadbytečné
- nosiče vylučovaných látek
- látky organizmu cizorodé (toxiny, léky, drogy apod.)

Na zajištění osmoregulace a exkrece se svojí činností podílejí zejména orgány vylučovací soustavy (u obratlovců ledviny), ale mimo je tuto funkci větší či menší měrou vykonávají také orgány primárně sloužící k zajištění jiných fyziologických funkcí. Např. kůže transportuje z těla potními žlázami močovinu, kyselinu mléčnou, soli a vodu; u ryb se na osmoregulaci zásadní měrou podílí žábry.

## 9.1. Vývoj exkrečních orgánů v průběhu fylogeneze

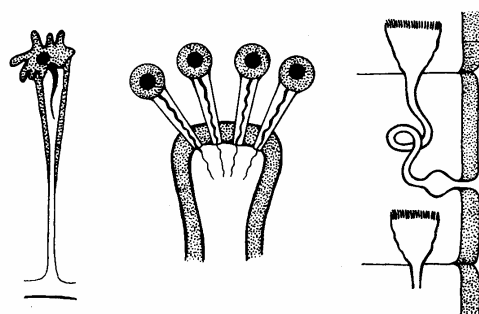
Původní, fylogeneticky nejstarší, způsob exkrece je vylučování látek a tekutin **povrchem těla živočicha**. Tento způsob je typický zejména pro jednobuněčné a některé mnohobuněčné vodní živočichy. Odvozeným typem exkrece prostřednictvím povrchu těla je např. pocení, které plní pomocnou exkreční funkci u řady druhů obratlovců. U některých živočichů je exkreční funkce soustředěna jen do specializovaných epiteliálních struktur, jako je tomu např. u rybích žaber nebo análních papil hmyzu.

U mnohých jednobuněčných organizmů žijících v prostředí o nižším osmotickém tlaku plní osmoregulační funkci tzv. **pulzující vakuola**, která odstraňuje exocytózou přebytečnou vodu i odpadní látky z buňky. U bezobratlých mohou být exkreční látky vychytávány a odstraňovány z těla buď specializovanými buňkami, nebo již prvními exkrečními orgány. Specializovanými buňkami jsou například **chlorakogenní buňky** máloštětinatců nasedající na střevo a cévy nebo **bloudivé amoeboidní buňky** ostnokožců plnící exkreční funkci spolu s ambulakrální soustavou.

Speciální vnitřní exkreční orgány jsou vyvinuty od hlístů, přes kroužkovce, pásnice, měkkýše a členovce a samozřejmě také u obratlovců. Jde opět o specializované transportní epitely, organizované nyní ovšem jako vnitřní povrch uzavřeného tubulu, který na jedné straně nasává tělní tekutinu a na druhé straně se otevírá ven z těla. Přestože se jedná o celou škálu orgánů různé složitosti od protonefridií, přes matanefridie, Malpighické trubice až k savcím ledvinám, můžeme si všimnout celé řady společných principů.

Nejjednodušším a fylogeneticky nejstarším exkrečním orgánem jsou **protonefridie**. Jedná se o trubičkovité útvary vyúsťující z těla nebo navazujících sběrných kanálků. Na opačném konci trubiček je bičík, který svým vířením vyvolává podtlak umožňující nasávání extracelulární tekutiny (obr. 9.1.). Podle charakteristického pohybu tohoto bičíku se takovéto exkreční soustavě někdy říká „plaménková“. Vyskytuje se u drobných kroužkovců, ploštěnců, pásnic, vírníků aj. Jednoduché protonefridie s jedním bičíkem se nazývají **solenocyt** (obr. 9.2.), protonefridie s více bičíky **plaménkové buňky** (typické pro vírníky – Rotifera).

U kroužkovců se poprvé objevují **metanefridie**. Jejich existence je primárně spojena s existencí uzavřené cévní soustavy u coelomát. Hemolymfa nebo krev je filtrována do coelomu tlakem udržovaným hnacím mechanismem (srdcem) v cévním systému (přes cévní stěnu). Obrvená nálevka nebo tubulus (metanefridium) pak odvádějí filtrát z coelomu mimo tělo. U kroužkovců kanálek s obrvenou nálevkou odvádí filtrát do následujícího tělního článku, kde se nachází rezervoár ústící z těla ven (obr. 9.3.). Za odvozené od metanefridií se považují např. antenální žlázy korýšů, kyčelní žlázy pavoukoců a zejména ledviny obratlovců (viz. dále).



Obr. 9.1. - 9.3. Exkreční orgány bezobratlých. Obr. 9.1. protonefridie - solenocyt; obr. 9.2. protonefridie - plaménková buňka; obr. 9.3. metanefridie kroužkovců (podle Paulova 1980).

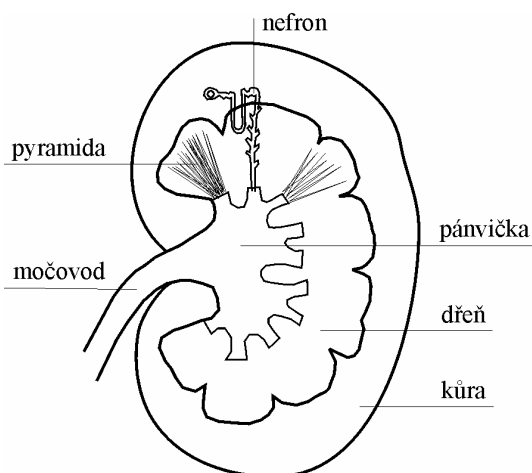
Jiný je nasávací mechanismus u **malpighických trubic** hmyzu, které se jako slepé tubuly spojené na jedné straně se střevem, volně vznášejí v tělní dutině. Do nich je voda s rozpuštěnými odpadními látkami strhávána spolu s aktivně čerpanými ionty, motorem filtrace tedy není hydrostatický tlak.

Exkreční soustava obratlovců je tvořena **ledvinami (renes)**. Za nejprimitivnější typ ledviny se považuje **holonephros** larev mihulí. Ten je tvořen párem tubulů v každém tělním segmentu, které se spojují ve společný vývod ústící do kloaky. Původně kraniální část holonephrosu vytváří u obojživelníků a ryb tzv. **předledvinu (pronephros)**. Kaudální část holonephrosu se u amniot diferencuje na **prvoledvinu (mesonephros)**, která je funkční pouze embryonálně a pravou ledvinu - **metanephros**. Základní funkční jednotka ledvin je **nefron**, s jehož stavbou a funkcí se podrobně seznámíte v následující podkapitole. O evoluci nefronu obratlovců se soudí, že se vyvinul ze systému metanefridiálních tubulů, které byly v otevřeném kontaktu s coelomovou dutinou (vnější glomerulus), z níž původně odčerpávaly nadbytečné množství vody. Teprve později se vyvinulo vychlípěním stěny coelomu v coelomodukt a jeho rozšířením v Bowmanův váček - specializovaný vnitřní glomerulus recentních obratlovců. Ten se nakonec od coelomu úplně izoloval a převzal i exkreční funkci odpadních látek.

## 9.2. Ledviny a jejich funkce

Exkrečním orgánem obratlovců jsou ledviny. Jedná se o párový orgán, který je zpravidla uložen podél páteře v dorsální části břišní dutiny. Na podélném řezu ledvinou vyšších obratlovců lze rozlišit **vnější kůru** a **vnitřní dřev** (obr. 9.4). V dřev jsou viditelné ledvinové pyramidy tvořené svazky sběracích kanálků. Pyramidy ústí do ledvinové pánvičky, odkud moč odvádí močovodem z ledviny do močového měchýře.

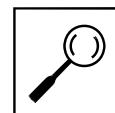
Jak jste se dozvěděli v předchozí podkapitole, ledviny jsou odvozeny od metanefridií. Původní stavební plán metanefridiální nálevky příkládající se ke krevní cévě se však mění. Céva vytváří v místě styku **Malpighiovo tělísko** tvořené klubičkem vlásečnic (**glomerulus**) a nálevkou (**Bowmanův váček**). Bowmanův váček toto klubičko vlásečnic obklopí a hermeticky uzavře. Navazující tubulární oddíly podobně jako u metanefridií vytvářejí mnohočetné kličky. Tak je organizována základní strukturní a funkční jednotka ledvin - **nefron** (obr. 9.5).



Obr. 9.4. Schematický podélný řez lidskou ledvinou s uložením nefronu (zvětšená velikost vzhledem ke kůře, dřevu a pánvičce).

### Pro zájemce

Druhově typický je počet nefronů v ledvinách obratlovců. V ledvině člověka by jste napočítali okolo 1 mil. nefronů, v ledvině hovězího dobytka asi 4 mil., v ledvině slepice asi 200 tis., u vrabce asi 30 tis. a u myši asi jen okolo 5 tis. nefronů.



Nefron se skládá z **části cévní - glomerulu** a z **části tubulární**. Glomeruly jsou uloženy v ledvině v kůře, blízko pod jejím povrchem. Krev přivádí do glomerulu přívodná - **afferentní céva** (vasa afferens), která přechází v kapilární smyčky tvořící glomerulus. Z glomerulu je krev odváděna **eferentní cévou** (vasa efferens). Toto uspořádání cév tvoří v ledvině tzv. vysokotlaké krevní řečiště, ve kterém je udržován dostatečně vysoký tlak krve, potřebný pro glomerulární filtraci. Odvodná céva, která odvádí krev z glomerulu, se v dřev ledviny znovu druhotně rozpadá v síť kapilár -



peritubulární kapilární pletěň (vasa recta). Tyto kapiláry vytvářejí síť okolo nefronových tubulů ve dřeni ledviny a tvoří tzv. nízkotlaké cévní řečiště v ledvině a kromě výživy ledviny je jeho funkcí odvádění vody, solí a živin (např. glukózy), které se resorbovaly z tubulů nefronů zpět do krevního oběhu.

**Tubulární část** nefronů a **sběrné kanálky** přecházejí z kůry hlouběji do dřene ledviny. Nefrony začínají jako váčky, tzv. **Bowmanovy váčky**, které přiléhají ke glomerulu. Mezi glomerulem a Bowmanovým váčkem se nachází prostor, do něhož je filtrována primární moč. Bowmanovy váčky dále přecházejí do tubulárního systému nefronů. Počáteční část tubulů se několikrát stáčí a nazývá se proto proximální vinutý kanálek. Následující část tubulů tvoří tzv. Henleovu kličku (obr. 9.5), která se vyskytuje pouze u savců.

Henleova klička sestupuje do dřene ledviny. Anatomicky na ní rozeznáváme tenkostěnnou část sestupnou a silnostěnnou část vzestupnou. Vzestupná část Henleovy kličky přechází v distální vinutý kanálek, který se nachází opět v kůře ledviny. Několik vinutých distálních kanálků ústí do jednoho sběrného kanálku, který sestupuje zpět do dřene ledviny. Sběrné kanálky se spojují a tvoří ledvinné pyramidy.



Pro lepší zapamatování funkční anatomie nefronu, která je nezbytná pro pochopení dalšího učiva, si jednotlivé části ještě jednou zopakujte:

**glomerulus** - klubičko vlásečnic, ze kterého je filtrována primární moč

**Bowmanův váček** - pouzdro, ve kterém je uložen glomerulus

**Malpighiovo tělísko** - Bowmanův váček + glomerulus

**aferentní céva** - céva přivádějící krev do glomerulu

**eferentní céva** - céva odvádějící krev z glomerulu

**peritubulární kapilární pletěň** - síť okolo nefronových tubulů ve dřeni ledviny, vyživují ledvinu a odvádí vodu, soli a živiny zpětně resorbované zpět do krevního oběhu

**proximální tubulus** - nejdelší část nefronu, nejprve je stočený a pak přechází v přímou část

**Henleova klička** - je uložena ve dřeni, má sestupnou tlustou část (směřující do dřene), tenké sestupné raménko a tenkou část vzestupnou a tlustý segment vzestupného raménka.

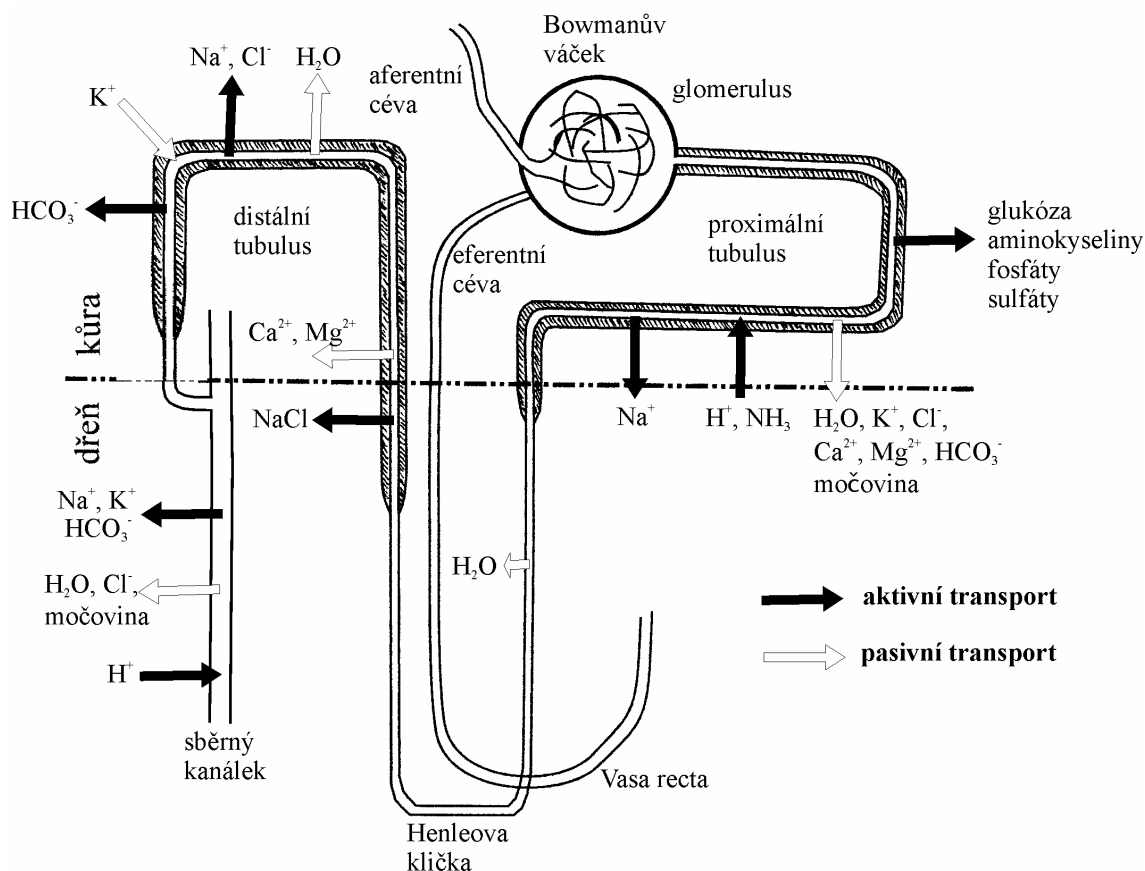
**distální tubulus** - začíná tlustým segmentem, který přechází ve stočenou část, která ústí do sběrného kanálku.

### 9.2.1. Funkce ledvin a děje v savcím nefronu

Ledviny kontrolují prostřednictvím proměnlivé resorpce vylučování solí a vody a tím udržují konstantní objemu a osmolalitu extracelulární tekutiny. Ledviny se rovněž podílejí na regulaci acidobazické rovnováhy, jsou schopny měnit vylučování iontů  $H^+$  a  $HCO_3^-$  podle toho, kolik jich bylo přijato do těla a přizpůsobovat vylučované množství dýchání a metabolismu. Ledviny dále eliminují konečné produkty látkové přeměny a cizorodé látky (např. močovinu, kyselinu močovou, léky, toxiny), ale zadržují nepostradatelné látky obsažené v krvi (např. glukózu, aminokyseliny).

Pro zajištění dostatečné filtrace krevní plazmy ledvinou musí být ledviny hojně zásobeny krví. Proto např. u lidí oběma ledvinami proteče za den asi 1500 litrů krve. Z tohoto množství se přibližně 150 l tekutiny ledvinou přefiltruje. Ledvinné kanálky však 99 % přefiltrované tekutiny vracejí zpět do oběhu, proto objem vylučované moče činí

jen 1,5 litrů denně. Jestliže objem plazmy je asi 3 litry, znamená to, že její celkový objem je v ledvinách denně filtrován asi 50 až 60 krát.



Obr. 9.5. Schéma stavby savčího nefronu a transportních dějů při tvorbě moči.

V **glomerulech** se protékající krev vlivem krevního tlaku filtruje v procesu **glomerulární filtrace** a filtrát vstupuje do tubulů. Při filtraci v glomerulech přecházejí do tubulu všechny složky plazmy kromě velkých molekul krevních bílkovin. Vzniklá tekutina se nazývá **glomerulární filtrát**. Koncentrace látek v glomerulárním filtrátu je stejná (isoosmotická) jako v krevní plazmě. Za minutu bývá přefiltrováno až 25 % krve.

Hlavním mechanismem, kterým se uskutečňuje přesun látek z tubulů do vmezeřené tkáně - **intersticia ledviny** - je resorpce látek v ledvinných tubulech. Resorbované látky se pak vstřebávají do peritubulárních kapilár a z kapilár se vrací do systémového oběhu. Tato resorpce do peritubulárních kapilár je velmi intenzivní. Většina látek obsažených v glomerulárním filtrátu se tak vrací zpět do krevní plazmy. Např. glukóza se resorbuje ze 100 %, NaCl z 99,5 % a voda z 99 %.

V proximálním tubulu nefronu dochází k vstřebávání iontů  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ , hydrobenuhličitanových a fosfátových iontů, ale také glukózy a aminokyselin. Z tubulu jsou látky transportovány převážně **pasivně**, po koncentračním a elektrochemickém spádu. Pasivně je za ionty vstřebávána voda, takže se osmotický tlak tekutiny v proximálním tubulu nemění - tekutina zůstává izoosmotická s krví.

Z proximálního tubulu vzniklá tekutina odchází do **Henleovy kličky** ve dřeni ledviny. Sestupné raménko Henleovy kličky obsahuje epitel bez významnějších transportních funkcí. Jinak je tomu ale v tlustém segmentu vzestupného raménka. Zde se nacházejí pumpy a přenašeče vyčerpávající NaCl z tubulu do intersticia. Epitel tohoto

segmentu je nepropustný pro vodu, která tedy nemůže iontový tok doprovázet. Výsledkem je vznik hypoosmotické moči a hyperosmotického intersticia dřeně.

V **distálním tubulu** dochází k převážně aktivní resorpci sodíkových iontů, chloridových iontů, hydrogenuhličitanových a fosfátových iontů a celkovému jemnému doladování objemu moči a iontové rovnováhy moči. Ve sběrném kanálku dochází k úniku vody do intersticia a k finálnímu zahuštění a vzniku hypertonické moči, která má až 4x vyšší osmolalitu ve srovnání s plazmou.



### Pro zájemce

Podle délky Henleovy kličky rozlišujeme dva typy nefronů - nefrony **kortikální** a **juxtamedulární**. Kortikální nefrony mají krátkou Henleovu kličku a jsou téměř celé umístěny v kůře ledviny. Juxtamedulární nefrony mají Henleovu kličku dlouhou, která zasahuje hluboko do dřeně ledviny. U člověka připadá přibližně sedm kortikálních nefronů na jeden juxtamedulární. Podíl obou typů nefronů se liší podle potřeby hospodaření živočicha s vodou. U živočichů obývajících pouště a suché oblasti, kteří musí velmi úzkostlivě hospodařit s vodou, převažují juxtamedulární nefrony.

Pro vysvětlení, v čem spočívá funkční rozdíl mezi oběma typy nefronů je nezbytné se zmínit o tzv. **protiproudovém multiplikačním systému**. Základem je obecný princip protiproudové výměny, se kterou se ve fyziologických soustavách setkáváme při několika různých příležitostech (→ např. str. 43).

Principem je, že dva proudy libovolných tekutin si budou po koncentračním spádu nejučinněji vzájemně vyměňovat látky (ale také např. teplo), budou-li jejich toky obrácené, tj. antiparalelní. Čím delší je takovéto vzájemně antiparalelní vedení, tím větších rozdílů mezi koncentrací vyměňovaných látek nebo teplot lze dosáhnout. Díky tomu čím je Henleova klička delší, tím větší osmolality v ní lze dosáhnout a zároveň více vody odčerpat.

## 9.2.2. Funkce ledvin při zajišťování homeostázy

Ledviny se zásadní měrou podílejí na zajišťování stálosti vnitřního prostředí (homeostázy organismu), a to prostřednictvím:

- osmoregulace a regulace objemu tělních tekutin
- udržováním acidobazické rovnováhy

### 9.2.2.1. Osmoregulace a regulace objemu tělních tekutin

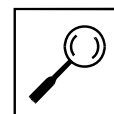
Pro fungování jakéhokoliv organismu je nezbytné udržování optimálního osmotického tlaku - **osmolality**. Jakýkoliv zásah do vodního hospodaření organismu představuje potenciální ohrožení vyžadující regulační zásah. Když stoupne příjem vody, ledviny začnou vylučovat větší množství hypotonické (řidké) moči, když příjem vody poklesne, organismus začíná vodou šetřit a produkuje hypertonickou moč. Takováto moč má vyšší osmotický tlak, který je podmíněn zejména vysokým obsahem sodíku. Regulace tohoto děje probíhá prostřednictvím hormonálního nebo nervového vegetativního povelu.

Hormonální regulace probíhá prostřednictvím **antidiuretického hormonu ADH** (→ str. 134). Osmoreceptory vnitřního prostředí v hypotalamu informují neurohypofýzu, která sníží nebo zvýší produkci ADH. Ten reguluje velikost resorpce v tubulech prostřednictvím změn propustnosti stěn sběrného kanálku. Při nedostatku vody se zpět resorbují více vody, při jejím přebytku se resorpce snižuje. Kromě ADH ovlivňuje diurézu také **aldosteron**, který je produkován při žízní a zvyšuje retenci  $\text{Na}^+$  a tím i retenci vody. Osmoreceptory v hypotalamu vyvolávají při nedostatku vody v těle zároveň s vylučováním ADH také hyperosmotickou žízeň, která je pro organismus pobídkou, aby doplnil vodu v těle (tj. aby se napil).

Nervově je krevní průtok řízen tak, že sympatickým nervovým systémem se snižuje glomerulární filtrace a tedy i diuréza. Parasympatikem se naopak zvyšuje.

### Pro zájemce

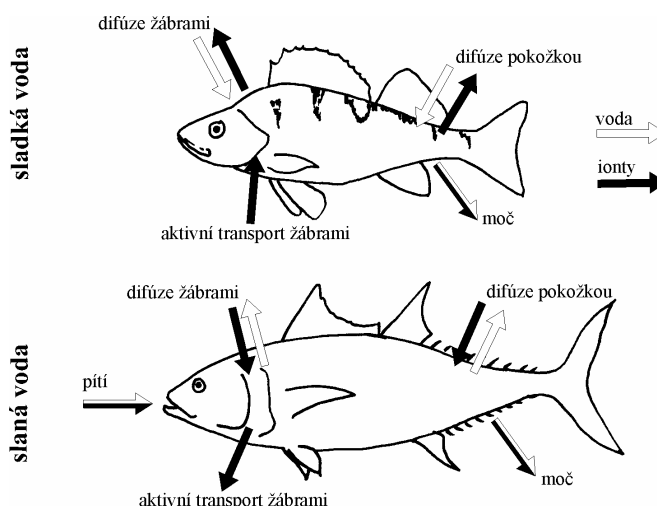
Jestliže člověk vypije velmi rychle příliš velké množství vody, může nastat tzv. **intoxikace vodou**, provázená nevolností, zvracením až šokem. Příčinou je osmolalita, která silně klesne ještě dříve, než se může uplatnit utlumení výdeje ADH.



Vývoj osmoregulace je výsledkem evoluce živočichů. Předpokládáme, že všechny živé organizmy mají svůj původ v mořském prostředí, které bylo pro ně izoosmotické. Izoosmóza podmínila také stálost vnitřního prostředí - homeostázu. Jednou z podmínek života organismu je zajistit stálost jeho vnitřního prostředí, tedy vyvinout mechanismy, které budou tuto stálost udržovat. Pro udržení osmolality tělních tekutin je u vodních živočichů zásadní, žijí-li ve sladké vodě nebo slané vodě.

Sladká voda představuje prostředí vůči tělním tekutinám hypotonické, slaná zpravidla hypertonické. U sladkovodních živočichů má proto voda tendenci osmoticky pronikat do těla a soli naopak difúzí z těla ven (obr. 9.6.). Proto bylo v rámci evoluce přechodu do sladké vody nezbytné vyvinout orgány umožňující aktivní transport iontů z vody proti koncentračnímu spádu. U sladkovodních ryb tuto funkci zajišťuje žaberní epitel s velkým povrchem a výkonnými transportními pumpami. U larev vodního hmyzu tuto funkci obstarávají tzv. anální papily. Přebytečná voda odchází u sladkovodních živočichů močí.

Mořští živočichové žijí naopak v prostředí vůči tělu hypertonickém (případně izotonickém - viz dále), musí se proto vyrovnávat s opačným problémem. Voda má tendenci z těla uniknout, naopak soli v nadměrném množství do těla pronikat. Mořské ryby proto, na rozdíl od sladkovodních, přijímají aktivně vodu pitím. Nadbytečné ionty solí jsou z těla vylučovány aktivními pumpami žaber a vysoce koncentrovanou močí.

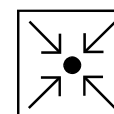


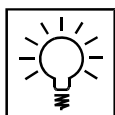
Obr. 9.6. Hospodaření s vodou a solemi u vodních živočichů

Některé skupiny mořských živočichů (např. žraloci) řeší problém homeostázy vnitřního prostředí poněkud jiným způsobem. Jejich tělní tekutiny jsou totiž vůči okolnímu prostředí izotonické, a to díky udržování vysoké koncentrace močoviny. Žraloci tudíž nemusí v takovém množství přijímat vodu a ani v takovém množství vylučovat přebytečné ionty. Zato jsou nuceni neustále udržovat koncentraci močoviny v těle.

### Příklad

Jistě Vás už někdy napadlo, co se stane, když se člověk napije slané mořské vody. Podaří se mu uhasit žízeň? To tedy nikoliv! Po vypití vody nastane rozdíl osmotického tlaku mezi solným roztokem v žaludku a krvi. Proto z tkání začne krví pronikat voda do žaludku ve snaze vyrovnat osmotický tlak. Tělo se začne odvodňovat a člověk dostane ještě větší žízeň, která se s vypitím další mořské vody ještě zvyšuje. V těle bude náhle velký přebytek solí, kterou začnou ledviny intenzivně vylučovat. Na to je ale potřeba další voda, kterou organismus čerpá z tkání vlastního těla. Takže čím více člověk pije mořské vody, tím větší a větší má žízeň a při dalším pití mořské vody by organismus zkolaboval v důsledku dehydratace.





### Otázka k zamyšlení

Jaký by podle Vás byl důsledek opakovaného pití destilované vody? Pokuste se vysvětlit.

#### 9.2.2.2. Udržování acidobazické rovnováhy

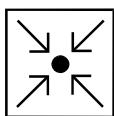
Ledviny mají zásadní úlohu v řízení iontového složení krve a podílejí se proto významně i na funkcích **udržování acidobazické rovnováhy**. V nejdůležitějším otevřeném pufrovacím systému savců  $\text{CO}_2/\text{HCO}_3^-$  zajišťují udržování hydrogenuhličitanových aniontů a (spolu s plicemi) vylučování iontů  $\text{H}^+$ .

Sekrece iontů  $\text{H}^+$  do tubulu probíhá jako sekundární aktivní transport (antiport) výměnou za ionty sodíku především v proximálním tubulu. Ionty  $\text{HCO}_3^-$ , bohatě obsažené v primárním filtrátu, musejí být z tubulu resorbovány zpět. To se děje pomocí reakce s  $\text{H}^+$  na  $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$ .  $\text{CO}_2$  už snadno difunduje do buňky tubulu. Vzestup (nebo pokles)  $\text{CO}_2$  v plazmě vede ke zvýšení (nebo snížení) sekrece  $\text{H}^+$  a tím i zpětné resorpce  $\text{HCO}_3^-$ , což je důležité pro kompenzaci výkyvů pH.

### 9.3. Moč

Konečným produktem exkrece je **moč**, která z těla odplavuje většinu odpadních látek. Její chemické složení je výrazně odlišné od složení krevní plazmy a tkáňového moku. Obsahuje především vodu (průměrně 95 %), zbytek tvoří organické a anorganické látky. Z anorganických převládají chloridy, dále bývají přítomny sírany, fosforečnany a uhličitany. Z organických látek je v moči nejvíce sloučenin dusíku. Ty bývají vylučovány u různých skupin živočichů v různých sloučeninách. O tom se podrobněji dočtete v následující podkapitole. Vzhledově je moč savců čirá, slabě žlutá tekutina (barvu způsobuje urochrom). Rovněž moč ryb a obojživelníků je čirá. Moč plazů je hustá, kašovitá, bělavé barvy. Moč ptáků obsahuje mnoho mukoidních látek a urátů, proto bývá hustá a hlenovitá.

Dospělý člověk vyloučí denně 0,6-1,6 litrů moče. Během dne existuje ve vylučování moče (**diuréze**) určitý biorytmus. Největší množství se vyloučí večer, nejméně ráno.



#### Příklad

Jistě jste se již u lékaře setkali s tím, že po Vás požadoval na rozbor ranní moč. Za patologických stavů se totiž v moči objevují ve větším množství látky, které se zde za normálních okolností vyskytují jen ve velmi malém množství nebo vůbec. Rozborem moči tudíž můžeme zjistit mnoho důležitých informací o fyziologickém stavu organismu. Jedním z významných ukazatelů je přítomnost bílkovin v moči. Jejich množství bývá zvýšené při infekčních nebo parazitárních onemocněních, ale i při poškození oběhových cest nebo nedokonalé filtrační schopnosti ledvin. Z cukrů se v moči vyskytuje nejčastěji glukóza (nemoc diabetes), méně často fruktóza a laktóza. Cukry se mohou přirozeně objevit v moči i po požití značného množství cukru (mimo jiné se také proto se dělají rozborů z ranní krve a nikoliv třeba po obědě). Při větší poruše metabolismu cukrů se v moči objevují ketonové látky (nemoc ketonurie). Při některých patologických stavech se v moči objevují také žlučové kyseliny, lipidy aj.

pH moči zase může ukázat na naše stravovací návyky. Za normálních okolností je pH lidské moče slabě kyselé, pH = 4,5-6,5. Znatelně klesá při masité potravě, při namáhavé práci, při horečkách a hladovění. Naopak vegetariáni mají moč zásaditou.

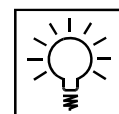
K hromadění moči slouží u obratlovců **močový měchýř**. K vyprazdňování močového měchýře (kterému se říká **mikce**) dochází po dosažení určitého tlaku tekutiny

působícího na jeho stěny. Zvýšený obsah tekutiny v měchýři vytváří tlak na jeho stěny a baroreceptory v jeho stěně tyto tlakové změny registrují. Informace z baroreceptorů jsou vedeny do sakrální (křížové) míchy a odtud do mozkové kůry. Vytváří se tak pocit nucení na moč. Z mozkové kůry vychází k sakrální míše zpět informace, které spouští mikční reflex. Dojde k stahům hladké svaloviny ve stěnách měchýře a k uvolnění stahu zevního svěrače močové trubice. U lidí je prahový tlak překročen (okolo 1kPa) při objemu náplně měchýře nad 0,3-0,4 l při němž je vyvolán mikční reflex.

Močení mohou lidé kontrolovat (zejména blokovat) vůlí. To je však možné jen do určité náplně měchýře. Při náplni měchýře nad 400 ml je mikční reflex bez ohledu na situaci spuštěn. Také emoční stres zvyšuje tonus hladké svaloviny měchýře a vede k aktivaci mikčního reflexu již při nižší náplni měchýře.

### Otázka k zamyšlení

Traduje se historka o astronomovi Tycho de Brahe. Údajně zemřel na prasknutí močového měchýře při pozorování zatmění Slunce (podle jiné verze, když ze společenských důvodů nemohl vstát od hostiny dříve než císař). Je podle Vás něco takového možné?



### 9.3.1. Vylučování dusíkatých látek

V kapitole zabývající se metabolismem bílkovin a nukleových kyselin jste se dozvěděli, že při jejich odbourávání vznikají dusíkaté odpadní látky, z nichž nejvýznamnější je amoniak. Ten je pro všechny organizmy extrémně toxický a je proto důležité jej z těla už při malých koncentracích rychle odstraňovat. Jelikož je amoniak ve vodě velmi dobře rozpustný, vodní bezobratlí živočichové mohou amoniak vylučovat difúzí povrchem těla přímo do vody. Suchozemští živočichové ale mají omezený přísun vody a proto nemohou amoniak vylučovat průběžně. Proto amoniak přeměňují na netoxické látky, jako močovinu nebo kyselinu močovou. Dostupnost vody je tedy určující pro způsob, jakým se živočichové zbavují toxického odpadu.

Podle toho, v jaké formě jsou odpadní dusíkaté látky z těla odstraňovány, rozlišujeme tři typy živočichů:

- **amonotelní** (vylučují amoniak)
- **ureotelní** (vylučují močovinu)
- **urikotelní** (vylučují kyselinu močovou)

Mezi **amonotelní** živočichy náleží většina vodních bezobratlých a řada ve vodě žijících obratlovců (např. kostnaté ryby, vodní želvy)

Do skupiny **ureotelních** živočichů patří koryši, ostnokožci, paryby, většina měkkýšů a savci včetně člověka. Amoniak je u nich přeměněn na močovinu. Ta je méně toxická než amoniak, dobře rozpustná a odchází s koncentrovanou, vůči krvi hyperosmotickou močí.

Mnoho suchomilných členovců, plžů, plazů a ptáků extrémně šetřících vodou konvertuje amoniak na kyselinu močovou nebo jiné deriváty purinu. Ty jsou nerozpustné a mohou být vylučovány ve vysokých koncentracích s minimálními ztrátami vody ve formě husté pasty. Jedná se o živočichy **urikotelní**.



### Pro zájemce

U některých skupin může docházet ke změně ve způsobu exkrece. Např. larvy vodního hmyzu jsou během své vodní fáze amonotelní, dospělí suchozemští jedinci jsou urikotelní. Některé vodní želvy při přechodu na suchozemský způsob života upravují také způsob vylučování dusíkatých odpadních látek. Ve vodě vylučují amoniak a močovinu, přejdou-li na souš, vylučují především kyselinu močovou a jen malé množství močoviny. Způsob exkrece se také mění v průběhu ontogeneze, kdy např. u ptáků se postupně vystřídají všechny typy exkrece dusíkatých látek.

## 9.4. Kůže a její funkce v osmoregulaci

Kůže má pro organizmus celou řadu funkcí. Tvoří především mechanickou ochranu těla proti fyzikálním a chemickým vlivům, je sídlem smyslových orgánů, zúčastňuje se termoregulace, dýchání a v neposlední řadě má také významnou funkci při exkreci a osmoregulaci.

Exkrekční a osmoregulační funkci plní systém potních žláz. Jejich produktem je pot, což je čirá, bezbarvá tekutina. Pomocí potu jsou z těla odstraňovány, kromě vody, také bílkoviny, močovina, amoniak, mastné kyseliny, aminokyseliny, soli a v menším množství celá řada dalších látek. Kožní potní žlázy jsou po těle rozptýleny nebo seskupeny do určitých oblastí.

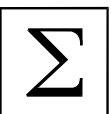
Za obvyklých okolností bývá aktivní jen určitý počet potních žláz. Produkci potu může organizmus ovlivňovat změnou poměru aktivních a neaktivních žláz. Stejný princip je uplatňován při termoregulaci, o tom se ale více dozvíte v samostatné kapitole.

Specifický vztah k exkreci a homeostáze organismu mají také slzné žlázy. Jejich produkt - slzy, mají zvlhčovací funkci a očišťují oko od mechanických částic i bakterií.



### Pojmy k zapamatování

<i>exkrece</i>	<i>Malpighické trubice</i>	<i>proximální tubulus</i>
<i>osmoregulace</i>	<i>nefron</i>	<i>distální tubulus</i>
<i>osmolalita</i>	<i>Malpighiovo tělísko</i>	<i>amonotelie</i>
<i>homeostáza</i>	<i>glomerulus</i>	<i>ureotelie</i>
<i>protonefridie</i>	<i>Bowmanův váček</i>	<i>urikotelie</i>
<i>matanefridie</i>	<i>Henleova klička</i>	



### Souhrn

Vylučovací (**exkrekční**) orgány zabezpečují v organizmu odstraňování látek, které překročily fyziologické koncentrace, zároveň se vylučovací orgány podílejí na udržování osmotického tlaku (**osmolality**) vnitřního prostředí a objemu tělních tekutin - tedy hospodaření s vodou a solemi (**osmoregulace**). Kromě vylučovacích orgánů se na zajištění osmoregulace a exkrece podílejí také orgány primárně sloužící k zajištění jiných fyziologických funkcí - např. kůže a žábra.

Nejjednodušším a fylogeneticky nejstarším exkrekčním orgánem jsou **protonefridie**; u kroužkocvů se poprvé objevují **metanefridie**. U hmyzu zastávají exkrekční funkci **Malpighické žlázy**. Exkrekčním orgánem obratlovců jsou **ledviny**, které jsou odvozeny od metanefridií. Základní funkční jednotka ledvin je **nefron**, který se skládá z **části cévní - glomerulu** a z **části tubulární**. Glomeruly jsou uloženy v ledvině v kůře, tubulární část nefronů přechází z kůry hlouběji do dřene ledviny. Nefrony začínají jako tzv. **Bowmanovy váčky**, které přiléhají ke glomerulu. Mezi glomerulem a Bowmanovým váčkem se nachází prostor, do něhož je filtrována **primární moč**. Ta je

dále upravována - látky které jsou nadále užitečné jsou v tubulární části resorbovány zpět do oběhu, odpadní látky v tubulu zůstávají a nakonec odcházejí se **sekundární močí** z těla ven.

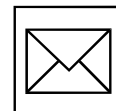
Ledviny eliminují konečné produkty látkové přeměny a cizorodé látky (např. močovinu, kyselinu močovou, léky, toxiny) a zadržují nepostradatelné látky obsažené v krvi (např. glukózu, aminokyseliny). Zároveň ledviny kontrolují vylučování solí a vody a udržování konstantního objemu a osmolality extracelulární tekutiny prostřednictvím proměnlivé resorpce.

Podle toho, v jaké formě jsou odpadní dusíkaté látky z těla odstraňovány, rozlišujeme tři typy živočichů: **amotelní** (vylučují amoniak), **ureotelní** (vylučují močovinu), **urikotelní** (vylučují kyselinu močovou).

Ledviny mají také zásadní úlohu v řízení iontového složení krve a podílejí se proto významně i na funkcích **udržování acidobazické rovnováhy** pomocí udržování hydrogenuhličitanových aniontů a vylučování iontů  $H^+$ .

### Korespondenční úkol

Vyhledejte v literatuře nebo na internetu informace o dialýze. Zjistěte, na jakém principu funguje přístroj nazývaný „umělá ledvina“. Zpracujte písemně v rozsahu min. 2 stránek.



### Kontrolní otázky

1. Co jsou protonefridie, u kterých skupin se s nimi setkáváme, jak fungují.
2. Popište rozdíly mezi proto- a metanefridiemi. U který skupin živočichů se vyskytují?
3. Definujte rozdíly v hospodaření se solemi u sladkovodních a mořských živočichů.
4. Popište jak vzniká v savčím nefronu glomerulární filtrát a jaké je jeho složení.
5. Z čeho se skládá savčí nefron? Popište jeho stavbu.
6. Vysvětlete pojmy: amotelní, ureotelní, urikotelní. Ve kterém prostředí jsou výhodné jednotlivé vylučovací strategie a proč?
7. Jaká je funkce antidiuretického hormonu?
8. Vysvětlete rozdíl mezi pojmy mikce a diuréza.
9. Co je základní dusíkatou složkou savčí moči?
10. Jakým způsobem se podílí kůže na osmoregulaci?





## 10. HUMORÁLNÍ REGULACE

### Cíle

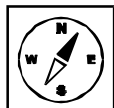
Po zvládnutí kapitoly budete umět:

- vysvětlit principy humorálního řízení a přenosu hormonů
- popsat hormonální regulace u bezobratlých živočichů a obratlovců
- definovat funkce jednotlivých endokrinních žláz a tkáňových hormonů obratlovců



### Klíčová slova

hormony, endokrinní, exokrinní, neurokrinní, parakrinní, hormony bezobratlých, hormony obratlovců, endokrinní žlázy, hypotalamo-hypofyzární systém, neurohypofýza, adenohypofýza, hypofýzotropní hormony, šišinka, štítná žláza, příštitná tělíska, nadledviny, slinivka břišní, spermatogeneze, oogeneze, pohlavní hormony, menstruační cyklus, oplodnění, těhotenství, porod, tkáňové hormony



### Průvodce

*Během dosavadního studia tohoto skriptu jste se seznámili se základními poznatky o vegetativních funkcích živočišných organismů. Již při probírání jednotlivých fyziologických dějů jste se o jejich řízení ledacos dozvěděli, případně jste byli odkazováni na další kapitoly. V této a následující kapitole se budeme věnovat řídicím a integračním mechanismům, které zajišťují optimální činnost jednotlivých orgánů a jejich vzájemnou koordinaci. Po prostudování těchto kapitol by vám mělo být ledacos jasnější, zejména co se týká vzájemných vztahů mezi jednotlivými funkcemi organismů a jejich propojení v jeden dobře fungující celek. Nejprve se budeme věnovat látkovému řízení, tedy systému humorálnímu. Jedná se o kapitolu náročnou na studium, vzhledem k množství nových pojmů, zato ale velmi významnou, co do jejího obsahu.*

Každá buňka má na svém povrchu struktury (receptory), kterými přijímá informace o přítomnosti látek ve svém okolí. Výskyt určitých látek je vlastně informace o dostupných živinách, výskyt jiných látek může být pro buňku signálem, že je potřeba určitým způsobem zareagovat. Tato schopnost reagovat na chemické podněty z okolí (chemorecepce) je obecnou vlastností všech živočišných buněk a je fylogeneticky velmi stará.

Se vznikem mnohobuněčnosti se chemorecepce stává obecnou řečí buněk těla, která umožňuje přijímat a vysílat informace o potřebách organismu. Chemické stimuly ze vzdálených či sousedních tkání zasahují do vnitřního stavu buněk, tj. aktivizují či blokují enzymatický aparát nebo spouštějí expresi některých genů a tím určují, co bude buňka syntetizovat. O velkém fylogenetickém stáří látkové komunikace svědčí skutečnost, že tytéž látky jsou využívány velmi širokým spektrem organismů. Řadu látek používají k přenosu signálů jak obratlovci, tak bezobratlí či dokonce i jednobuněční živočichové. Odlišnosti ve složení těchto látek nebývají velké, rozdíly však bývají v poselství jaké nesou.

### 10.1. Hormony

**Hormony** byly klasicky definovány jako chemické substance, produkované specializovanými žlázami bez vývodu, které jsou uvolňovány do krve, přenášeny do

ostatních částí těla a mají specifické regulační efekty. V současnosti je za hormony považováno mnoho látek, které vykazují regulační efekty, přestože nespĺňují jedno nebo více kritérií z uvedené definice (např. jsou vylučovány většinou tělních buněk, nikoliv pouze buňkami specializovanými). Některé takovéto látky jsou navíc do mezibuněčné tekutiny přenášeny spíše difúzí než cirkulací v krvi. Lépe je proto považovat hormony za **chemické regulátory** a připustit, že mohou být produkovány buď buňkami se specifickým umístěním ve zvláštních žlázách, nebo buňkami roztroušenými v mnoha tkáních těla.

Hormony mají **cílený účinek**. Působí vždy na určitou tkáň, látku nebo děj a jsou nezastupitelné. Mají vysokou **účinnost** - k vyvolání činnosti stačí velmi malé množství hormonu. Některé se tvoří stále, jiné podle potřeby. Mají **omeznou trvanlivost** a po určité době se odbourávají (poločas rozpadu je několik minut až několik dnů). Hormony se podílejí na řízení mnoha dějů a navzájem se ovlivňují. Udržují stálost vnitřního prostředí, umožňují růst a vývin, pohlavní dospívání a zásobování buněk živinami.

### 10.1.2. Způsoby přenosu hormonů

Tradiční koncepce uznávala způsob přenosu hormonů pouze cirkulující krví. V současné době rozlišujeme několik způsobů přenosu, označované jako epikrinní, neurokrinní, parakrinní, endokrinní a exokrinní přenos.

**Epikrinní přenos** - hormony prostupují přes buněčné spoje typu „gap junction“ - tj. skulinová spojení (→ str. 18) sousedících buněk bez vstupu do extracelulární tekutiny.

**Neurokrinní přenos** - hormony difundují přes synaptické štěrby mezi neurony podobně, jako neurotransmitery. Tak jsou hormony, jako je např. oxytocin, syntetizovány v neuronech, přenášeny axony (axonální proudění) a mohou být uvolňovány do krve.

**Parakrinní přenos** - hormony difundují do dalších buněk přes tkáňový mok, jako to dělají prostaglandiny. Má-li produkováná látka regulační efekt přímo na zdrojovou buňku, hovoříme o **autokrinní regulaci**.

**Endokrinní přenos** - hormony jsou transponovány krevním oběhem. To je typické pro většinu hormonů.

**Exokrinní přenos** - regulační agens (hormon) je secernován ven z těla. Lumen střeva je považován za vnější prostředí těla a hormony, secernované do lumenu, mohou ovlivňovat buněčnou aktivitu distálněji od místa sekrece. Přesto, že jsou **feromony** chemickými komunikátory mezi jedinci, mohou být považovány za látky s exokrinním přenosem (dříve byly nazývány **ektohormony**). Poté, co jsou exkretovány do vnějšího prostředí, jsou přijímány jinými zvířaty stejného druhu (přes čichové ústrojí).

### 10.1.2. Chemická charakteristika hormonů

Z hlediska chemického složení se hormony tradičně dělí na aminy, peptidy a steroidy. **Aminové hormony** zahrnují hormony štítné žlázy (tyreoidní hormony) a katecholaminy nadledvin. Ke katecholaminům patří adrenalin a noradrenalin. Všechny aminové hormony jsou odvozeny z aminokyseliny **tyrozinu**. **Peptidické hormony** zahrnují peptidy, polypeptidy a proteiny. Všechny hormony hypotalamu a hypofýzy, stejně jako

inzulín a glukagon z pankreatu, patří do třídy peptidů. **Steroidní hormony** zahrnují hormony kůry nadledvin, hormony pohlavních žláz a aktivní metabolity vitamínu D. Společným prekurzorem steroidních hormonů je **cholesterol**. **Prostaglandiny** (skupina tkáňových hormonů) jsou odvozeny od arachidonové kyseliny (polynenasycená mastná kyselina). Některé další podrobnosti, týkající se molekulární struktury, jsou uvedeny dále v této kapitole.

### 10.1.3. Přenos hormonů

Pro buněčnou chemorepci, a tedy i pro hormonální řízení, je charakteristická **selektivita**: cílové buňky reagují pouze na ty látky, pro něž má buňka specifické, komplementární vazebné místo - **receptor** (vždy bílkovinné povahy). Tak je určitý povel, často ve směsi mnoha jiných, doručen pouze těm buňkám, kterým byl určen. Na druhou stranu může existovat více tkání reagujících na jeden hormon a přitom jejich reakce mohou být, v důsledku odlišných drah dalšího předávání signálu, naprosto odlišné.

V cílových buňkách hormony zasahují do buněčného metabolismu přes ovlivnění **enzymatického aparátu** buňky. Hormon může aktivovat již přítomné enzymy (změnou jejich konfigurace), může ovlivnit dostupnost substrátu pro enzymatické reakce (např. změnou propustnosti membrány pro substrát) a nebo může vyvolat nebo zablokovat expresi genů kódujících enzymy nebo i strukturní proteiny.

Způsob předání signálu cílové buňce se liší podle chemické charakteristiky hormonu. **Steroidní hormony** jsou lipofilní, mohou tedy procházet fosfolipidovou dvojrůstvou membrány a jejich receptorové molekuly se proto nacházejí intracelulárně v cytoplazmě cílových buněk. Komplex **hormon-receptor** vstupuje do jádra, kde indukuje transkripci a proteosyntézu enzymů či bílkovin. **Proteinové hormony** jsou naopak hydrofilní a plazmatická membrána je pro ně nepropustná. Jejich receptory se proto nacházejí na vnějším povrchu membrány. Tyto membránové receptory jsou aktivovány vazbou s hormonem a předávají signál dovnitř buňky, kde vyvolávají produkci tzv. **druhého posla**, látky, do jejíž koncentrace v cytoplazmě je povel „přeložen“. Samotný hormon je pak „**prvním poslem**“ (→ str. 17-18).

Některé hormony (např. tyroxin, steroidy) se v krvi vyskytují ve dvou frakcích: jednak **volné** - tedy biologicky účinné a jednak **vázané na vazebné proteiny**, kterými jsou bílkoviny krevní plazmy (globuliny, albuminy). Vázaná část představuje zásobu hormonu a je v dynamické rovnováze s volnou frakcí.

Endokrinní systém obratlovců je **nápojen prostřednictvím hypotalamu** především na vegetativní nervový systém a úzce s ním spolupracuje při řízení homeostázy: výživy, metabolismu, vodního a iontového hospodářství, krevního oběhu a dýchání. Dále řídí procesy růstu, tělesného i psychického vývoje, reprodukce atd.

## 10.2. Humorální regulace bezobratlých živočichů

U bezobratlých živočichů převažuje, na rozdíl od obratlovců, neurosekrece nad klasickou endokrinní sekrecí. Rozvoj endokrinního řízení souvisí s rozvojem oběhového systému, tedy účinností dopravy hormonů. U nižších bezobratlých živočichů (např. žahavců a ploštěnců) nacházíme jen malý počet neurohormonů řídících především morfogenetické procesy: růst, vývoj, regeneraci a funkci gonád. S nejdokonalejším

humorálním řízením se setkáváme u členovců. Nejlépe jsou popsány popsány hormonální systémy korýšů a hmyzu.

U **korýšů** je popsáno několik komplexů, kde se tvoří hormony. Existují zde dva protichůdně působící hormony, ovlivňující svlékání kutikuly: **svlékání inhibující hormon** produkovaný neurosekretorickými buňkami **optického laloku mozku** (tzv. **X-orgán**) a vylévaný z **orgánu oční stopky** - tzv. **sinusové žlázy**. **Svlékání indukující hormon** je produkován klasickou endokrinní žlázou bez inervace (**Y-orgán**) v antenálním segmentu. Y-orgán produkuje svlékání indukující hormon do hemolymfy a spustí svlékání jen tehdy, přestane-li působit inhibiční vliv svlékání inhibujícího hormonu. Dalším důležitým komplexem je **podjícnová (subezofageální) soustava**. Hormony těchto endokrinních soustav řídí u korýšů barvoměnu (shlukování a rozptylování pigmentů v chromatoforech), pohlavní funkce a metabolismus. Z perikardiálního orgánu jsou vylučovány látky ovlivňující srdeční tep.

Nejvíce poznatků má fyziologie o hormonech **hmyzu**. Ovlivňují především vývoj a rozmnožování. Hmyz má jednak **neurosekretorickou ústřední nervovou soustavu** propojenou s drobnými žlázkami v hlavové části a dále **samostatné prothorakální endokrinní žlázy**. Neurosekreční buňky leží na povrchu protocerebra a vytvářejí **aktivační hormon**. Neurony jej převádějí svými neurity do párových **kardiálních tělísek (corpora cardiaca)**. Další **tělíska přilehlá (corpora allata)** jsou s nimi spojena párem nervů. Corpora allata vylučují **juvenilní hormon**. Prothorakální žlázy vylučují **svlékací hormon**. Aktivační hormon, mozkový neurosekret, se dostává do corpora cardiaca. Zde se hromadí a přechází do hemolymfy. Jedná se o hormon regulující činnost ostatních endokrinních žláz. Stimuluje činnost corpora allata k vytváření juvenilního hormonu a prothorakální žlázy k vytváření svlékacího hormonu.

**Svlékací hormon (ekdyson)** vyvolává v určitých obdobích sekreční činnost u epidermálních buněk (tvorbu nové kutikuly) a stimuluje buňky pokožky larev a kukel vylučovat svlékací látky. Ty obsahují enzym **chitinázu**, která rozpouští nesklerotizovanou, měkkou spodní vrstvu kutikuly a tím umožňuje oddělení tvrdé chitinózní vrstvy - exuvie. Pokud se hormon ekdyson přestane vylučovat, hmyz se přestane vyvíjet, upadá do diapauzy. Při dosažení dospělosti (imago) žláza zaniká. **Juvenilní hormon (neotenin)** vzniká v přilehlých žlázkách. Chemicky patří mezi terpeny. Neotenin působí na vývoj hmyzu přímo, jde o morfogenetický účinek. Jeho nedostatek je vlastně podnětem pro zahájení metamorfózy. U dospělých samic je nutný k tomu, aby byla vytvářena zralá vajíčka. Absence neoteninu může vyvolat předčasnou metamorfozu hmyzu a vznik trpasličích forem. Nadbytečné množství hormonu vede k oddálení metamorfozy a prodloužení larválního stádia, respektive k úplnému potlačení metamorfozy. Pak vznikají velké larvy nebo přechodné juvenilní formy.

Hmyzí hormony jsou v posledních letech velmi intenzivně studovány a kromě výše uvedených hormonů byla nalezena řada dalších. Ukazuje se, že škála neurohormonů je v rámci hmyzu velmi pestrá.

### 10.3. Humorální regulace obratlovců

U obratlovců převažuje **endokrinní sekrece** nad neurosekrecí. Většina hormonů je vylučována **žlázami s vnitřní sekrecí (endokrinními žlázami)**, což jsou anatomicky ohraničené orgány nebo skupiny buněk, které hormony syntetizují a odvádějí je do krve. Kromě endokrinních žláz produkují hormony také buňky jiných tkání (**tkáňové hormony**), které však většinou působí parakrinně (tj. jejich signály jsou určeny bezprostřednímu okolí). Zvláštní postavení mezi endokrinními žlázami má tzv.

**hypotalamo-hypofyzární systém**, který má nadřazenou koordinační funkci vůči ostatním endokrinním žlázám. Jak již název vypovídá, jedná se o žlázu bezprostředně napojenou na ústřední nervovou soustavu, která řídí jeho činnost a umožňuje tak těsné propojení nervových a humorálních regulací.

### 10.3.1. Hypotalamo-hypofyzární systém

Důležitou spojkou mezi nervovou soustavou a žlázami s vnitřní sekrecí je **podvěsek mozkový (hypofýza)**. Je to drobná žláza (u člověka o hmotnosti ca 1 g), ale významově nesmírně důležitá. Je umístěna na spodině lebeční na kosti klínové (v tureckém sedle - sella turcica) a spojena stopkou s hypotalamem, se kterým tvoří jeden funkční celek. Stopkou prochází cévy a vlákna neuronů, která spojují hypofýzu s hypotalamem.

V hypotalamu se analyzují a konfrontují informace o vegetativním stavu organismu (včetně imunitního) s informacemi o bolesti, emocích, stresu, čichových vjemech a s podněty z kůry. Tyto informační vstupy jsou hormonálního i nervového charakteru. Hypotalamus pak odpovídá přímým nervovým řízením vegetativního nervstva nebo **sekrecí neurohormonů**. Ty mají dvě cesty dalšího působení: 1. stékají po neuritových vláknech do zadního laloku hypofýzy - **neurohypofýzy**, kde vlákna končí v cévních stěnách, hormony se zde hromadí a podle potřeby vylévají do krevního řečiště, anebo 2. krátkou cévní spojkou jsou dopraveny do předního laloku hypofýzy - **adenohypofýzy**, ve které stimulují nebo tlumí sekreci **glandotropních - řídicích** hormonů. Adenohypofýza je tedy pravou endokrinní žlázou reagující bez inervace na látkové stimuly z krve sekrecí jiných aktivních látek.

**Adenohypofýza (přední lalok hypofýzy)** je tvořena několika sloupci (skupinami) žlázočných buněk. Jednotlivé kapiláry tzv. **primární kapilární pleteně** obtékají neurony v hypotalamu, spojují se do portální žíly a přivádějí krev s regulačními hormony k buňkám adenohypofýzy. Každá ze skupiny buněk tak dostává informace a pokyny přímo z mozkových buněk. Dnes je prokázáno 6 hypotalamických **stimulujících** (liberiny) a **inhibujících** (statiny) hormonů, z nichž každý vyvolává v adenohypofýze sekreční reakce ve specifických sekrečních buňkách. Jedná se o:

1. somatotropin inhibující hormon (GHIH, somatostatin)
2. somatotropin stimulující hormon (GHRH, somatoliberin)
3. prolaktin inhibující hormon (PIH, dopamin)
4. adrenokortikotropin stimulující hormon (CRH, kortikoliberin)
5. tyreotropin stimulující hormon (TRH)
6. gonadotropiny stimulující hormon (GnRH)

Přepokládá se izolování dalších secernovaných řídicích faktorů. Většina hypofyzotropních hormonů ovlivňuje sekreci více než jednoho hormonu předního laloku hypofýzy. Hormony se rovněž uplatňují jako neuromediátory v jiných oblastech mozku.

**Adenohypofýza** produkuje hormony bílkovinného charakteru. Podle informací chemických látek z mozku vytváří každá skupina sekrečních buněk svůj hormon. Jsou to hormony, které řídí činnost dalších žláz s vnitřní sekrecí - štítnou žlázu, nadledvinky, pohlavní žlázy muže a ženy. Jedná se o tyto hormony:

**Somatotropin (růstový hormon - STH)** ovlivňuje růst organismu, a to především délkovým růstem kostí. Nedostatečná tvorba STH se projevuje trpasličím vzrůstem (nanismem); nadměrná tvorba nadměrným vzrůstem (gigantismem).

**Adrenokortikotropin (ACTH)** působí na kůru nadledvin a zvyšuje především produkce glukokortikoidů a částečně i mineralokortikoidů (viz dále)

**Tyreotropin (TSH)** řídí tvorbu a sekreci hormonů štítné žlázy. Podporuje vychytávání jodidů štítnou žlázou.

**Foliotropin (FSH)** podporuje u samic růst folikulů ve vaječnicích před ovulací a tvorbu estrogenů. U samců podporuje tvorbu spermií v semenotvorných kanálcích varlat.

**Lutropin (LH)** stimuluje u obou pohlaví sekreci pohlavních hormonů. U samců podporuje sekreci testosteronu a u samic stimuluje sekreci estrogenů a vyvolává ovulaci.

**Prolaktin (PRL)** připravuje během těhotenství mléčnou žlázu ke kojení. Stimuluje růst alveolů mléčné žlázy, odpovídá za tvorbu mléka po porodu, blokuje ovulaci a přerušuje menstruační cyklus během kojení.

**Melanotropin (MSH)** - ovlivňuje barvoměnu některých živočichů. Výkonným orgánem jsou melanofory obsahující barvivo melanin - při shlukování pigmentových srníček dochází k zesvětlení živočicha (např. ryby, obojživelníci a plazi), při jejich rozptýlení k jeho ztmavění. Savci nemají melanofory s pigmentovými granulami, ale mají melanocyty, které obsahují melanosomy a tvoří melanin. Melanocyty předávají melanosomy do kožních buněk (keratinocytů) ve vlasových follikulech a jiných částech kůže. To je princip pigmentace kůže a vlasů. MSH hormon vyvolává barvivo v kůži, což je ochrana proti UV záření.

**Neurohypofýza** vylučuje do krve dva hormony vytvořené neurosekretorickými buňkami hypotalamu:

**Antidiuretický hormon (ADH, vazopresin)** řídí zadržování vody v těle ledvinami (→ str. 123). Konkrétně reguluje propustnost epitelu sběrného kanálku pro vodu a tím i míru její zpětné resorpce. Rozhoduje tedy o tom, kolik vody se vstřebá z primární moči v kanálcích nefronu. Sekrece ADH je řízena osmolalitou tělesných tekutin, která je registrována osmoreceptory v hypotalamu. Při nedostatku H<sub>2</sub>O se vyloučí ADH, který sníží její vylučování močí. Moč se pak stává koncentrovanější a její objem klesá. Při nedostatku hormonu vzniká onemocnění žíznivka (diabetes insipidus), kdy je tvořeno velké množství hypotonické moči (polyurie) a člověk pije velké množství tekutin (10-15 l denně).

**Oxytocin** podněcuje na konci těhotenství (kdy je citlivost dělohy na tento hormon maximální) stahy hladkých svalů dělohy a urychluje tak porod. Jeho působením se kontrahují také buňky hladké svaloviny vystylající vývody mléčné žlázy a dochází k eejkci mléka. Podnětem je neuroendokrinní reflex (dráždění dotykových receptorů na bradavkách při kojení) nebo vizuální podnět (přítomnost mláďete). Předpokládá se, že u samčího pohlaví usnadňuje ejakulaci.

### 10.3.2. Šišinka (pineální žláza)

**Šišinka (glandula pinealis)** (= pineální žláza, dříve epifýza) je nepárový výběžek stropu třetí komory mezimozku. Jedná se o vývojový zbytek třetího temenního (parietálního) oka a u některých nižších obratlovců má ještě **foreceptční funkci**. Třetí temenní oko je např. zachováno u novozélandského ještěra haterie. U ryb, obojživelníků, plazů a částečně i ptáků registruje šišinka světelné podněty a podává mozku informace o intenzitě dopadajícího světla. U vyšších obratlovců převládá funkce endokrinní. Hormonem šišinky je **melatonin**, který vzniká ze serotoninu. Světlo tlumí tvorbu tohoto hormonu, vzniká proto převážně v noci a zlepšuje kvalitu spánku. Denní

světlo snižuje jeho hladinu a organismus je připraven k aktivitě. Hladina melatoninu cirkulujícího v těle je proto základní informací pro buňky o fotoperiodě. Melatonin má také účinek na vývoj ovaríí a varlat, potlačuje pohlavní činnost. Hraje proto důležitou roli v činnosti **vnitřních hodin** obratlovců. V jarním období, kdy se prodlužuje délka světelné části dne, dochází u ptáků (i u některých savců) vlivem zvýšené produkce melatoninu k rozvoji pohlavních orgánů a k zintenzivnění jejich funkce, která byla v zimním období snížena.

### 10.3.3. Štítná žláza

**Štítná žláza (glandula thyreoidea)** je umístěna na přední straně krku podél hrtanu a trachey. Jedná se o největší endokrinní žlázu (u člověka ca 30 g), která je u ptáků a savců tvořena dvěma laloky spojenými můstkem (isthmem). Štítná žláza produkuje tři hormony **tyroxin, trijodtyronin** a **kalcitonin**. Sekrece prvních dvou je řízena jednak nabídkou jodu a jednak řídicími hormony z hypotalamu a hypofyzy (tyreotropin - TSH a tyreotropin stimulačním hormonem - TRH).

Buňky štítné žlázy vytvářejí folikuly, které jsou vyplněny jimi produkováným koloidem (zásobní forma hormonu - hormon je vázán na bílkovinu tyreoglobulin). Velikost buněk i folikulů se mění podle funkčního stavu žlázy. Pro činnost štítné žlázy je nezbytný **jod**, který je součástí hormonů štítné žlázy. Jod je ve štítné žláze aktivně vychytáván z krve jodidovou pumpou, je oxidován na molekulární jod a poté je začleněn do organické vazby v molekule tyrozinu. Cílovou tkání jsou všechny buňky organismu, kde se hormony vážou na intracelulární receptory.

**Tyroxin a trijodtyronin** zvyšují metabolismus tím, že zvyšují počet mitochondrií a jejich vnitřní povrch. Jejich hlavní funkce jsou: zvyšování úrovně tkáňových oxidací, stimulace metabolismu cukrů, mobilizace a oxidace tuků, stimulace proteosyntézy a růstu, ovlivňování produkce tepla (prostřednictvím zvýšení metabolismu).



#### Pro zájemce

Poruchy sekrece tyroxinu a trijodtyroninu se většinou projeví vznikem **strumy** (volete). Struma může vzniknout při hypofunkci (pak je velká, měkká a chladná), nebo při hyperfunkci (malá, tvrdá a horká ze zvýšeného překrvení). **Hypertyreóza** (hyperfunkce štítné žlázy, např. Basedowova-Gravesova choroba) se projevuje nesnášenlivostí tepla, pocením, úbytkem hmotnosti, průjmy, nervozitou, jemným třesem, svalovou slabostí, vzestupem srdeční frekvence (tachykardií) a exoftalmem (vystouplé oční bulby). U mladých nemocných jsou hlavními příznaky nervové, u starších nemocných především příznaky srdeční. **Hypotyreóza** se projevuje odlišným klinickým obrazem v dětství a v dospělosti. V raném dětství vede nedostatek hormonů štítné žlázy ke **kretenizmu**, který se projevuje nevratnými (ireverzibilními) poruchami růstu a intelektu. Příčinou může být nedostatek jodu v potravě nebo nedostatek hormonů štítné žlázy během těhotenství matky. Nedostatek hormonů štítné žlázy vzniklý v dospělosti je většinou způsoben autoimunitními záněty. Projevuje se slabostí a spavostí, nesnášenlivostí chladu, sníženým metabolismem, otýlostí, zácpou, bradykardií, zpomalenými reflexy i myšlením (otupělostí) a změnami na kůži připomínajícími pomerančovou kůži.

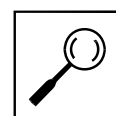
**Kalcitonin** vzniká v **parafolikulárních buňkách** štítné žlázy, které u paryb (a pravděpodobně i ryb a objživelníků) fungují jako samostatné endokrinní žlázy (utimobranchiální tělíška). U savců došlo k jejich inkorporaci do štítné žlázy. Funkcí kalcitoninu je snižování množství vápníku v krvi a podporování jeho ukládání do kostí. Hlavní úlohou kalcitoninu je ochrana kostní tkáně matky během těhotenství. Je to antagonist parathormonu z příštinných tělísek (viz dále). Sekrece je řízena jednoduchou negativní zpětnou vazbou podle kalcémie a může být stimulována glukagonem a estrogeny (zvýšení jeho sekrece v těhotenství).

#### 10.3.4. Příštitná tělíska

**Příštitná tělíska (glandula parathyroidea)** jsou čtyři malé žlázy uložené na horním a dolním pólu obou laloků štítné žlázy, nebo jsou zanořeny přímo do ní. Jejich hlavní buňky secernují **parathormon (PTH)**, jehož hlavní účinky jsou zaměřeny na **zvyšování hladiny vápníku**. Vápník se uvolňuje z kostní tkáně (společně s fosforem), dále je snižováno vylučování vápníku ledvinami (a zvyšováno vylučování fosforu) a naopak je zvyšován příjem vápníku trávicí soustavou. Sekrece parathormonu je řízena jednoduchou negativní zpětnou vazbou podle hladiny kalcia v krvi (receptor se nachází přímo v buňkách příštitných tělísek). Funkčním antagonistou je kalcitonin vylučovaný štítnou žlázou.

#### Pro zájemce

Na vápníkové rovnováze se podílí také D-hormon (kalcitriol, vitamin D → str. 35), dříve řazený k vitaminům. Provitamin D (cholecalciferol, kalciool) vzniká v kůži účinkem UV-paprsků a v játrech je přeměňován na kalcidiol. Ten koluje v plazmě a teprve v ledvinách je přeměňován na vlastní účinnou látku D-hormon (kalcitriol). Jeho působením je podporována resorpce vápníku ze střeva a ukládání vápníku do kostí. Při jeho nedostatku nastává demineralizace kostí - rachitis (křivice).



#### 10.3.5. Nadledviny

**Nadledviny (glandulae suprarenales)** jsou párové vnitřně sekretorické žlázy, které se nacházejí nad horním pólem ledvin. U vyšších obratlovců (včetně člověka) jsou nadledviny tvořeny ze dvou částí různého původu. **Kůra nadledvin** (interrenální tkáň) je žláza mesodermálního původu, produkuje jako všechny žlázy vzniklé z mesodermu hormony steroidního charakteru. **Dřeň nadledvin** je naopak původu ektodermálního (adrenální tkáň) a uvolňuje se zde katecholaminy. Zatímco dřeň se objevuje např. již u hlavonožců, kůra vznikla až ve fylogenezi obratlovců. U nižších obratlovců (paryby, mihulovci) jsou od sebe obě části odděleny, jako párové anatomické celky jsou vytvořeny nadledviny poprvé u žab, ale funkční samostatnost je zachována i u všech vyšších skupin.

**Kůru nadledvin** tvoří tři vrstvy buněk, které produkují okolo 30 steroidních hormonů. V zevní vrstvě se vytvářejí **mineralokortikoidy**, v prostřední vrstvě **glukokortikoidy** a ve vnitřní vrstvě **glukokortikoidy** a **nadledvinové pohlavní hormony** (zejména androgeny). Nejvýznamnějším mineralokortikoidem je **aldosteron**, který se velmi významně podílí na řízení metabolismu minerálů (zejména Na a K). Zejména zadržuje v těle sodík tím, že zvyšuje jeho zpětnou resorpci v distálních tubulech ledvin (a také v potních a slinných žlázách a ve střevě) a zároveň ovlivňuje retenci vody a zvyšuje objem extracelulární tekutiny. Na ionty draslíku působí aldosteron tak, že zvyšuje jejich vylučování do moči. Sekrece aldosteronu je tedy stimulována poklesem koncentrace Na a vzrůstem koncentrace K v extracelulární tekutině. Druhý mechanismus řízení je stimulace systému renin-angiotenzin. Nedostatek iontů sodíku vyvolává tvorbu a výdej **reninu** v juxtaglomerulárních buňkách nefronu, renin působí na **angiotenzinogen** v plazmě a způsobí jeho přeměnu na **angiotenzin**. Angiotenzin kromě vasodilatace působí i na kůru nadledvin a vyvolává tvorbu aldosteronu. Nejdůležitějším glukokortikoidem je **kortizol**, který má celou řadu účinků. Nejdůležitější jsou účinky metabolické, jejichž cílem je udržení normální hladiny glukózy v krvi. Mechanismem tohoto účinku je inhibice spotřeby glukózy tkáněmi,



podněcování štěpení svalových bílkovin a přeměna aminokyselin na glukosu v játrech. Kromě toho zesiluje srdeční stah a působí periferní vazokonstrikci, stimuluje produkci žaludeční šťávy, podporuje retenci vody v ledvinách a má protizánětlivý, protialergický a imunosupresivní účinek. Sekrece kortizolu je řízena negativní zpětnou vazbou adrenokortikotropin z hypofýzy a je také stimulována stresem. **Androgeny** jsou anabolické hormony s maskulinizačním účinkem, stimující tvorbu bílkovin a růst. Bývají součástí anabolik zneužívaných ve sportu.

**Dřeň nadledvin** se skládá z původně nervových buněk patřících k vegetativní nervové soustavě. Syntetizovány jsou zde dva **katecholaminy** - **adrenalin** a **noradrenalin**. Oba jsou masivně vylučovány zejména při fyzické a psychické zátěži, proto také bývají označovány jako poplachové nebo stresové hormony. Oba působí na kardiovaskulární systém, hladké svalstvo, metabolismus a jejich účinek je dosti podobný. Společně mobilizují energetické rezervy organismu (lipolýza, glykogenolýza v játrech i svalech) a podporují příjem glukózy buňkami. Zvyšují srdeční výkon, zvyšují krevní tlak (adrenalin systolický, noradrenalin jak systolický, tak diastolický) a působí vazodilatačně na koronární arterie. Omezují prokrvení střev a pokožky ve prospěch kosterního svalstva a mozku, rozšiřují bronchy.

### 10.3.6. Slinivka břišní

**Slinivka břišní (pankreas)** je zároveň exokrinní žláza vylučující pankreatickou šťávu do dvanáctníku (→ str. 110) a zároveň žláza endokrinní. Svoji stavbou slinivka připomíná slinnou žlázu (odtud český název). Její endokrinní funkci obstarávají **Langerhansovy ostrůvky** rozptýlené ve tkáni žlázy. Jsou tvořeny třemi typy buněk: buňkami A produkujícími hormon **glukagon**, buňkami B produkujícími **inzulin** a buňkami D, ve kterých vzniká **somatostatin**. Inzulin a glukagon regulují hladinu glykémie tak, aby se udržovala ve fyziologickém rozmezí (u člověka 3,9-6,7 mmol/l).

Hlavní funkcí **inzulinu** je snižovat glykémii a zvyšovat využití a upotřebitelnost glukózy usnadňováním jejího vstupu do buněk přes plazmatickou membránu. Kromě toho aktivuje tvorbu glykogenu v játrech a ve svalech a zvyšuje tvorbu tuků z glukózy (tj. lipogenezi) a snižuje glukoneogenezi. Sekrece inzulínu je řízena jednoduchou zpětnou vazbou - zvýšená hladina glukózy v plazmě (glykémie) zvyšuje sekreci inzulínu. Kromě toho sekreci inzulínu zvyšuje stimulace vagu, somatotropin a tkáňové hormony gastrin a sekretin. Zvýšená sekrece inzulínu se projevuje snížením glykémie (hypoglykemií); snížená sekrece inzulínu vede k hyperglykémii a projevuje se souborem příznaků nazývaných diabetes mellitus. Kromě snížené produkce inzulínu (diabetes mellitus I. typu) může být příčinou tohoto stavu také necitlivost tkání na inzulín (diabetes mellitus II. typu)

**Glukagon** se vyplavuje do krve při snížení hladiny glukózy a jeho sekrece je inhibována její zvýšenou hladinou. Hlavní funkcí glukagonu je zvyšování glykémie (je tedy antagonistou inzulínu) stimulací štěpení glykogenu v játrech a aktivace tvorby glukózy z glycerolu a aminokyselin (glukoneogeneze).

**Somatostatin** tlumí uvolňování inzulínu i glukagonu a snižuje tak využívání živin. Jeho sekrece je zvyšována hladinou krevní glykémie a tlumena adrenalinem a noradrenalinem. Kromě tohoto endokrinně tlumí motilitu a sekreci žaludku, tenkého střeva a žlučníku - je součástí zpětnovazebního okruhu zabraňujícímu nadměrnému přísunu živin.

### 10.3.7. Hormony pohlavních žláz

Pohlavní hormony řídí děje spojené s jednou ze základních vlastností organismů, s jejich rozmnožováním. Po chemické stránce jsou to steroidy a u každého pohlaví nalezneme jak samčí, tak samičí hormony, ale v jiných poměrech. Pohlavní hormony ovlivňují dospívání jedince a vývoj pohlavních orgánů, tvorbu pohlavních buněk a rozvoj typického pohlavního chování vedoucího ke kopulaci. Po oplodnění ovlivňují vývoj vajíčka, embrya a plodu a později také usměrňují procesy související s péčí o mláďata.

#### 10.3.7.1. Reprodukční systém samců

Mužské pohlavní hormony se nazývají **androgeny** a jejich ústředním představitelem je **testosteron**. Vzniká v intersticiálních **Leydigových buňkách** samčích pohlavních žláz, **varlat (testes)**. Další androgeny vznikají v nadledvinách (→ str. 136), konkrétně v jejich střední vrstvě. U mužů je v nadledvinách produkována 1/3 androgenů, 2/3 jsou produkovány ve varlatech. U žen jsou nadledviny hlavním zdrojem androgenů, testosteron však u nich vzniká také v ovariu. V krvi kolují androgeny vázané na globulin (SHBG - sexuální hormony vázící globulin).

**Testosteron** má účinek na mužské pohlavní žlázy (embryonální vývoj a růst určuje vývoj mužského fenotypu), zodpovídá za vývoj sekundárních pohlavních znaků muže, má vliv na mužské pohlavní chování, řídí spermatogenezi (viz dále) a zintenzivňuje růst a sekreci přídatných pohlavních žláz (prostata, měchýřkovité žlázy). Kromě těchto účinků má testosteron také účinky anabolické (zvyšuje biosyntézu bílkovin - proteosyntézu). Stimulací tvorby bílkovin zesiluje tvorbu kostí a stimuluje růst svalové tkáně.

Sekreci androgenů ovlivňuje zejména **lutropin**, který je produkován předním lalokem hypofýzy. Ten stimuluje Leydigovy buňky, řídí produkci androgenů vůbec a zejména pak testosteronu. Produkce lutropinu je řízena **gonadotropiny stimulačním hormonem** z hypotalamu (→ str. 133). Ten se uvolňuje každé dvě až čtyři hodiny a mění hladinu testosteronu v krvi.

Samčí pohlavní buňky - **spermie**, vznikají v průběhu **spermatogeneze**. V první fázi spermatogeneze se vytvářejí **spermatogonie** ze zárodečných buněk stěn semenných kanálků varlete (vývoj ukončen do puberty). Spermatogonie se poté mitoticky dělí na jednu inaktivní rezervní buňku a jednu aktivní spermatogonii. Opakovaným mitotickým dělením spermatogonií vznikají **primární spermatocyty** a z každého z nich následně první meiózou (tedy redukčním dělením) vznikají dva **sekundární spermatocyty** s poloviční sadou chromozomů (u lidí 22 somatických + 1 pohlavní). Následuje druhé meiotické dělení, při kterém se od sebe oddělí chromatidy chromozomů a vytvoří se tak dva duplicitní soubory genů. Tato stadia se nazývají **spermatidy**. Spermatidy dozrávají, aniž by se dále dělily, na **spermatozoa** neboli spermie. Vytvářející se spermie jsou v těsném kontaktu s tzv. **Sertoliho buňkami**, které zajišťují přísun živin. Kromě toho působí jako bariéra průniku látek, které by mohly spermatogenezi nepříznivě ovlivnit, a fagocytují cytoplazmu vyloučenou během spermatogeneze. Zrání spermií od jejich redukčního dělení trvá 70 dní a jejich dozrávání se uskutečňuje v **nadvarletí** (epididymis), které se nachází na horním pólu každého varlete a je řízeno hormonem **testosteronem** a **folikulostimulačním hormonem** z hypofýzy. Spermie se skladují částečně v nadvarletí a v ductus deferens (chámovodu). Varle je i s nadvarletem uloženo

ve fibromuskulárním vaku - šourku. Aby zrání spermií dobře probíhalo, musí být teplota v šourku (skrotu) nižší než teplota těla (o 2-3 °C).

Spermie se spermatickou tekutinou vytvářejí **ejakulát**. Spermatická tekutina pochází z prostaty, z měchýřkovitých žláz (= semenné vāčky) a chāmovodu. Při ejakulaci je sekret z jednotlivých částí pohlavních orgānů dopravován mimo organismus.

### 10.3.7.2. Reprodukční systém samic

Samičími pohlavními žlāzami jsou **vaječníky (ovaria)**, které produkují pohlavní buňky (vajíčka) a samičí pohlavní hormony. Vajíčka se vyvíjejí v korové vrstvě vaječníků z tzv. **oocytů** a jsou uložena ve vāčcích, tzv. **Graafových folikulech**. Při zrání Graafova folikulu se v něm zvětšuje množství tekutiny, folikul tím roste, jeho stěna se ztenčuje až nakonec tlakem tekutiny praskne. Vyplavení zralého vajíčka se nazývá **ovulace**. Po ovulaci vznikne na místě prasklého folikulu malá krvācející ranka, v níž se rychle množí epitelové buňky, ve kterých se hromadí tuk a vzniká tzv. **žluté tělísko (corpus luteum)**, které produkuje hormon progesteron (viz dále). Za života ženy se vytvoří až 500 Graafových folikulů, to znamená uvolnění 500 vajíček. V jednom cyklu se zpravidla uvolňuje jedno vajíčko. Nenastane-li oplození vajíčka, žluté tělísko pozvolna zaniká a mění se v nepatrnou vazivovou jizvičku na povrchu vaječníku. Nastane-li oplození, rozvíjí se ve žluté tělísko těhotenské. **Vejcovody** připomínají nálevku s roztrepeným okrajem, která je přiložena k vaječníku. Vecovody zachycují vajíčko ze zralého Graafova folikulu a transportují jej do **dělohy**. Při tomto transportu dochází obvykle k oplození vajíčka spermií. V děloze dochází k zachycení rozrýhovaného vajíčka a k jeho dalšímu vývoji.

Nejvýznamnějšími samičími pohlavními hormony jsou **estrogeny** (estradiol, estron, estriol) a **gestageny**. Estrogeny produkují zejména buňky **Graafova folikulu**, kromě něj se tvoří také ve žlutém tělísku, v placentě, v nadledvinách a u mužů ve varlatech. Estrogeny působí na vývoj tkání souvisejících s rozmnožováním, vývoj sekundárních pohlavních znaků a utváření samičího sexuálního chování, dále navozují prliferační fázi menstruačního cyklu a podporují výstavbu děložní sliznice. V mléčné žláze vyvolávají tvorbu mléčných kanálků a působí i na děložní svaly tím, že zvyšují jejich stahy a citlivost vůči působení oxytocinu. Kromě toho mají rovněž anabolický účinek, ale nesrovnatelně menší než testosteron.

Dalším důležitými samičími hormony jsou **gestageny**, z nichž je nejvýznamnější **progesteron**. Ten je produkován zejména **žlutým tělískem**. Připravuje děložní sliznici (endometrium) k nidaci (zahníždění) vajíčka tím, že ji převádí do sekreční fáze. Podporuje růst mléčné žlázy, snižuje citlivost hladkých svalů dělohy vůči oxytocinu, zabraňuje zrání dalších folikulu a tím i ovulaci, zvyšuje teplotu v sekreční fázi menstruačního cyklu asi o 0,5 °C. Řada jeho účinků je podmíněna předchozím působením estrogenů.

Z dalších samičích pohlavních hormonů můžeme jmenovat **relaxin**, který je secernován corpus luteum graviditatis (viz dále) a placentou a způsobuje relaxi vaziva pánve a symfýzy a tím usnadňuje porod.

## Menstruační cyklus

Pro pohlavní činnost samic je charakteristické, že probíhá cyklicky díky několika zpětnovazebným smyčkám hormonální stimulace nebo inhibice mezi vajíčkem a adenohipofýzou. Příkladem takovéto cyklické oscilace je **menstruační cyklus**, který u člověka představuje přibližně 28 dní. S podobnými cykly zrání gamet se lze setkat i u bezobratlých.

V první polovině menstruačního cyklu se uplatňují **estrogeny**, v druhé **gestageny**. Cyklické změny během menstruačního cyklu jsou patrné hlavně ve třech orgánech: ve vaječnicích, v děloze a v pochvě.

Děložní cyklus začíná **fází menstruační** doprovázenou krvácením (trvá průměrně 3 - 5 dní). Po ní následuje **fáze proliferační**, kdy proliferuje děložní sliznice - od 5. do 14. dne cyklu. V tomto období dozrává pod vlivem **folikulostimulačního hormonu** hypofýzy **Graafův folikul**. Sám Graafův folikul produkuje **estrogeny** (viz výše), které zpětnovazebně pozitivně ovlivňují produkci **folitropinu** a **lutropinu** hypofýzy. Vysoká koncentrace lutropinu posléze vyvolává ovulaci - tj. prasknutí folikulu a vznik **corpus hemorrhagicum**. Pokud nedojde k oplození, corpus hemorrhagicum se přeměňuje na **corpus luteum** - žluté tělísko, které obsahuje hodně tuku, a 24. den se vytvoří **corpus albicans**, což je vlastně vazivová jizva. Při oplodnění vzniká **corpus luteum graviditatis** (gravidarum) a menstruační cyklus se zastavuje, protože se mění produkce hormonů. Po ovulaci nastupuje **sekreční fáze**, při níž se zkypruje děložní sliznice vlivem progesteronu a zvětšují se děložní žlázy - je to příprava k **nidaci vajíčka**. Když nedojde k uchycení vajíčka, spirální arterioly se stahují (vazokonstrikce) a dojde k ischemické nekróze. Po následném rozšíření arterioly je odumřelá sliznice po částech odplavována po dobu 3-5 dnů.

Menstruační krev obsahuje nekrotickou sliznici. Nesrazí se, protože v nekrotické tkáni jsou aktivátory plazminogenu, které urychlují tvorbu plazminu a fibrinolýzu (→ str. 71). Největší krvácení je většinou první den. Ztráta krve při menstruaci by neměla přesáhnout 1 ml/1 kg tělesné hmotnosti (tj. asi 1% z celkového množství cirkulující krve), za celou dobu menstruace se ztrácí 30-60 ml arteriální krve. Pokud se ztrácí krve více, může jít o **hypermenoreu** (60-80 ml); **menoragie** znamená prodloužené krvácení na 7-8 dní. Chybění menstruace se nazývá **amenorea**.

V děložním krčku se mění během menstruačního cyklu **vazkost hlenu a větvení (arborizace) cév**. Estrogeny snižují viskozitu hlenu a mají arborizační účinek, progesteron způsobuje zahuštění hlenu a brání arborizaci. Na vazkosti hlenu závisí schopnost průniku spermií do dělohy.

Během menstruačního cyklu se mění i bazální teplota (teplota měřená v pochvě nebo v rektu). Ve druhé fázi (po ovulaci) se zvyšuje o 0,5 °C vlivem progesteronu. Na změnách bazální teploty je založena teorie tzv. neplodných dnů podle Oginy a Knauseho, která ovšem není příliš spolehlivá.

## Oplodnění, těhotenství a porod

Vznik nového jedince začíná spojením dvou pohlavních buněk - zralé samičí pohlavní buňky (vajíčka) a zralé samčí pohlavní buňky - spermií. Před oplozením jak vajíčko, tak spermií procházejí sérií změn, které oplodnění umožňují. U člověka může být vajíčko oplodněno spermií pouze během 10-12 h po ovulaci (v pohlavním systému ženy přežívá spermií až tři dny).

Při ovulaci jsou fimbrie (třásně) vejcovodu v těsném kontaktu s vaječníky. Kontraktilní aktivita fimbrií směřuje uvolněné oocyty do nálevky vejcovodu. Ve vejcovodu je oocyt činností řasinek a motilitou vejcovodu posouván směrem k děloze. Ejakulované spermie jsou transportovány do vejcovodu zvýšenou motilitou dělohy, která je způsobena uvolněním oxytocinu v době koitu a přítomností prostaglandinů v semeni. Za další faktor, který napomáhá transportu, je považován podtlak (vakuum) v děloze. U ženy spermie dorazí z děložní dutiny k zevnímu ústí vejcovodu za ca hodinu po pohlavním styku. K setkání vajíčka a spermie dochází v dutině vejcovodu. V samičím pohlavním ústrojí prodělávají spermie některé funkční změny. **Kapacitace** zahrnuje změny vlastnosti spermií, které umožňují oplodnění vajíčka. Sekret vylučovaný dělohou a vejcovodem ruší vliv inhibičních faktorů nutných k potlačení enzymové aktivity spermií v mužském pohlavním systému. Dochází k tzv. **akrosomální reakci**, která vede k uvolnění proteolytických enzymů obsažených v akrosomu spermií. Hlavním enzymem je **hyaluronidáza**, který umožňuje proniknout spermii povrchovou membránou vajíčka do jeho nitra. Po proniknutí spermií k vajíčku, obemknou mikroklky vajíčka hlavičku jedné ze spermií a jejich povrchové membrány se během ca 30 min spojí s membránou spermie. Tento děj, zvaný **fúze**, vyvolává změnu povrchových vlastností membrány vajíčka, která zamezí pronikání dalších spermií. Splynutím hlavičky spermie s jádrem vajíčka vzniká nová fyziologická jednotka a první buňka nového jedince - **zygota**.

V následujících dnech se zygota začne dělit a za 4-7 dnů se vajíčko dostává z vejcovodu do dělohy (jako morula nebo již blastula). Povrchové buňky (**trofoblast**) začínají vrústat do prokrvené a zbytnělé děložní sliznice, resorbují výživné látky a účastní se tvorby **placenty**. Tento proces se nazývá **nidace** a je ukončen asi 12. den po ovulaci. Od okamžiku nidace rozrýhovaného vajíčka hovoříme o **graviditě (těhotenství)**. Placenta je společný orgán matky a plodu, odděluje jejich krevní oběhy a procházejí přes ní látky nutné k výživě plodu a jeho katabolity. Placenta má také imunologickou (zabraňuje vstupu cizorodých látek a patogenů) a endokrinní funkci.

Prvním hormonem produkovaným placentou je **choriový gonadotropin (choriongonadotropin)**. Zpočátku je produkován buňkami trofoblastu a v moči těhotných žen je přítomen již od 7. dne po oplodnění (jeho zjišťování patří k základním těhotenským testům). Choriongonadotropin je nutný k udržení činnosti žlutého tělíska, které v této fázi zajišťuje produkci progesteronu a estrogeneru (ty udržují děložní sliznici v sekreční fázi). Později dojde plně produkci těchto hormonů placentou. Maximální sekrece choriongonadotropinu placentou je v 9. týdnu těhotenství, pak jeho tvorba klesá. Od druhého měsíce těhotenství začíná placenta sama v dostatečné míře produkovat **progesteron** i **estrogeny** (zejména estriol) a postupně přebírá funkci žlutého tělíska, které zaniká (protože ustává tvorba choriongonadotropinu). **Progesteron placenty** především snižuje kontraktilitu svaloviny dělohy (snižuje riziko spontánního potratu) a podporuje rozvoj mléčných žláz. **Estrogeny placenty** rovněž podněcují růst mléčných žláz a jejich vývodů, zvyšují retenci vody a elasticitu symfýzy. Dalším hormonem vylučovaným placentou je **choriový somatotropin**, který pozitivně ovlivňuje růst a vývin plodu a vývoj mléčných žláz.

Porod vyvolávají hormonální změny a mechanické vlivy (tj. velikost plodu) na spodní část dělohy. Klesá hladina **progesteronu**, tím se zvýší citlivost na **oxytocin**, který vyvolává děložní stahy. Účinkem děložních stahů se otevírají pohlavní porodní cesty a plod je vypuzován směrem do malé pánve a pochvou opouští tělo matky. Porod usnadňuje také skupina hormonů placenty nazvaná **relaxin**, které způsobují relaxi vaziva pánve a stydké spony.

Příprava na kojení (**laktaci**) začíná již během těhotenství za působení placentárních hormonů (viz výše), které zvětšují mléčné žlázy a připravují celou tkáň na produkci mléka. Na tomto procesu se účastní i další hormony hypofýzy (zejména růstový hormon). Při řízení kojení se uplatňují některé hormony, zejména **prolaktin** (hormon adenohypofýzy) řízený z hypotalamu dopaminem (prolaktin inhibičním faktorem → str. 134). Ten již od 4. dne po porodu ovlivňuje sekreci mateřského mléka. V prvních 3-4 dnech po porodu je produkována mléku podobná látka bohatá na bílkoviny zvaná **kolostrum**.

### Pro zájemce

Ovariální cyklus ptáků je ovlivňován zejména fotoperiodou, kdy prodloužení délky světelného dne zvyšuje hladinu lutropinu a folitropinu. Tyto hormony vyvolávají růst vaječnicku, zrání folikulů a ovulaci. Hormon prolaktin ovlivňuje u ptáků chování související s péčí o mláďata. U holubů zabezpečuje navíc tvorbu kašovitě hmoty ve voleti, kterou jsou krmena čerstvě vyklubaná mláďata.



### 10.3.8. Tkáňové hormony

Místem vzniku hormonů nejsou pouze endokrinní žlázy, ale hormony mohou potenciálně vznikat v jakékoliv tkáni těla. Takovýmto hormonům říkáme **tkáňové hormony** a mezi jejich charakteristické vlastnosti patří zejména parakrinní působení (tj. ovlivňování pouze bezprostředního okolí) a krátký poločas rozpadu. Co se týká chemické struktury, jedná se o velmi různorodou skupinu.

Řada tkáňových hormonů je produkována trávicí soustavou a jejich společným účinkem jsou zpětnovazebné reakce spojené s příjmem a trávením potravy. Ve sliznici vrátníku žaludku (pylorus) a v duodenu vzniká tkáňový hormon **gastrin**. Jeho účinkem je zvyšování sekrece žaludeční šťávy (HCl, pepsinogenu), žluče a pankreatické šťávy. Stimuluje také stahy hladké svaloviny žaludku. **Enterogastron** je antagonistou gastrinu - tlumí vylučování žaludeční šťávy a peristaltiku žaludku. Je produkován sliznicí duodena a jejuna a podnětem pro jeho tvorbu je vyprázdnění žaludku. **Sekretin** vzniká ve sliznici duodena a následně přechází do krve. Zvyšuje množství hydrogenuhličitanů v pankreatické šťávě a sekreci žluči. Jeho účinkem je zvyšování pH tráveniny a podnětem pro jeho tvorbu je přechod kyselého žaludečního obsahu do duodena. **Cholecystokinin** je produkován sliznicí celého tenkého střeva. Podněcuje žlučník ke kontrakcím a tlumí vyprázdnění žaludku. **Vilikinin** je rovněž duodenální hormon a zvyšuje intenzitu a frekvenci stahů střevních klků.

**Serotonin** se vyskytuje v krevních elementech, konkrétně v trombocytech a erytrocytech. Má vazokonstrikční účinky a podílí se na srážecích reakcích a vzniku trombu (podporuje agregaci trombocytů). V různých částech mozku působí také jako mediátor v tzv. serotoninových neuronech. V šišince z něho vzniká hormon melatonin.

**Bradykinin** je uvolňován z  $\alpha$ -globulinové frakce krevní plazmy. Působí silně vazodilatačně a je proto důležitý pro místní regulaci krevního tlaku, který snižuje. Při zvýšené teplotě okolí se kožní cévy rozšiřují, čemuž napomáhá bradykinin, uvolňující se při činnosti potních žláz. Podobně jako bradykinin vznikají z  $\alpha$ -globulinu **angiotenziny**. Výrazně zužují periferní cévy a zvyšují tak krevní tlak.

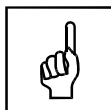
**Histamin** se vyskytuje v tzv. žírných buňkách, které jsou přítomné v různých tkáních (zejména ve vazivu). Uvolňuje se při alergických a parazitárních onemocněních a způsobuje vazodilataci prekapilárních svěračů. **Heparin** se vyskytuje rovněž v žírných buňkách. Působí protisrážlivě, prostřednictvím inaktivace trombokinázy (tromboplastin) a urychluje účinky antitrombinu (→ str. 71).

**Erythropoetin** je významný tkáňový hormon vznikající v ledvinách. Významnou měrou reguluje erythropoézu prostřednictvím vlivu na tvorbu červených krvinek a syntézu hemoglobinu v kostní dřeni (→ str. 67). Dalším hormonem ledvin je renin jehož zdrojem jsou juxtaglomerulární buňky.

**Lymfokiny** jsou tkáňové hormony produkované proliferujícími se lymfocyty. Jejich prostřednictvím leukocyty koordinují imunitní odpověď organismu (→ str. 72).

**Prostaglandiny** ovlivňují adenylátcyklázový systém nitrobuněčné signalizace, takže mohou stimulovat účinky různých hormonů a mediátorů, zejména prostřednictvím cAMP. Hrají roli signalizačních a modulačních molekul obecně používaných prakticky ve všech tělních buňkách. Mají také velmi rozmanité spektrum účinků podle typu buněk, ve kterých jsou produkovány.

Endokrinní funkci má i **srdeční sval**. Prvním izolovaným hormonem byl atriový natriuretický peptid, který se vylučuje při zvýšeném objemu extracelulární tekutiny (a tím zvýšením předsíňového tlaku). Působí zejména na glomerulární filtraci a jeho účinkem je zvýšení vylučování sodíku ledvinami.



### Pojmy k zapamatování

<i>epikrinní přenos</i>	<i>choriongonadotropin</i>	<i>Leidigovy buňky</i>
<i>neurokrinní přenos</i>	<i>somatotropin</i>	<i>Graafovy folikuly</i>
<i>parakrinní přenos</i>	<i>melatonin</i>	<i>corpus luteum</i>
<i>endokrinní přenos</i>	<i>tyroxin, trijodtyronin</i>	<i>estrogeny, gestageny</i>
<i>exokrinní přenos</i>	<i>kalcitonin</i>	<i>progesteron</i>
<i>svlékací inhibující hormon</i>	<i>parathormon</i>	<i>kapacitace</i>
<i>svlékací indukující hormon</i>	<i>mineralokortikoidy</i>	<i>akrozomální reakce</i>
<i>aktivační hormon</i>	<i>glukokortikoidy</i>	<i>relaxin, prolaktin</i>
<i>juvenilní hormon</i>	<i>katecholaminy</i>	<i>gastrin, sekretin</i>
<i>svlékací hormon</i>	<i>Langerhansovy ostrůvky</i>	<i>cholecystokinin, vilikin</i>
<i>gonadotropin</i>	<i>inzulin, glukagon</i>	<i>serotonin, bradykinin</i>
<i>lutropin</i>	<i>somatostatin</i>	<i>histamin, prostaglandiny</i>
<i>folitropin</i>	<i>testosteron</i>	<i>lymfokiny, erythropoetin</i>



### Souhrn

Hormony jsou **chemické regulátory** a mohou být produkovány buď buňkami se specifickým umístěním ve zvláštních endokrinních žlázách, nebo buňkami roztroušenými v mnoha tkáních těla (tkáňové hormony). Hormony mají **cílený účinek**, působí vždy na určitou tkáň, látku nebo děj a jsou nezastupitelné. Mají vysokou **účinnost** - k vyvolání činnosti stačí velmi malé množství hormonu. Některé se tvoří stále, jiné podle potřeby. Mají **omezenou trvanlivost** a po určité době se odbourávají. Mezi jejich hlavní funkce patří udržování stálosti vnitřního prostředí (hospodaření s nejrůznějšími látkami), ovlivňování tělesného růstu a vývinu, pohlavního dospívání a rozmnožování a zásobování buněk živinami. Podle způsobu přenosu rozlišujeme hormony **epikrinní, neurokrinní, parakrinní, endokrinní a exokrinní**.

Z hlediska chemického složení se hormony tradičně dělí na aminy, peptidy a steroidy. **Aminové hormony** zahrnují hormony štítné žlázy (tyreoidní hormony) a katecholaminy nadledvin. Ke katecholaminům patří adrenalin a noradrenalin. **Peptidické hormony** zahrnují peptidy, polypeptidy a proteiny. Všechny hormony hypotalamu a hypofýzy, stejně jako inzulin a glukagon z pankreatu, patří do třídy peptidů. **Steroidní hormony** zahrnují hormony kůry nadledvin, hormony pohlavních

žláz a aktivní metabolity vitamínu D. Společným prekurzorem steroidních hormonů je **cholesterol**.

U bezobratlých živočichů převažuje, na rozdíl od obratlovců, neurosekrece nad klasickou endokrinní sekrecí. U **korýšů** existují dva protichůdně působící hormony ovlivňující svlékání kutikuly: **svlékání inhibující hormon** a **svlékání indukující hormon**. Hormony **podjícnové (subezofageální) soustavy** korýšů řídí barvoměnu, pohlavní funkce a metabolismus. **Hmyz** má jednak **neurosekretorickou ústřední nervovou soustavu** propojenou s drobnými žlázkami v hlavové části a dále samostatné **prothorakální endokrinní žlázy**. Významné jsou zejména hormony ovlivňující svlékání (**svlékací hormon**) a metamorfozu (**juvenilní hormon**).

U obratlovců převažuje **endokrinní sekrece** nad neurosekrecí a většina hormonů je vylučována **žlázami s vnitřní sekrecí (endokrinními žlázami)**. Zvláštní postavení mezi endokrinními žlázami má tzv. **hypotalamo-hypofyzární systém**, který má nadřazenou koordinační funkci vůči ostatním endokrinním žlázám. Jedná se o žlázu bezprostředně napojenou na ústřední nervovou soustavu, která řídí jeho činnost a umožňuje tak těsné propojení nervových a humorálních regulací. Hypotalamus produkuje **neurohormony**, které mají dvě cesty dalšího působení: 1. stékají po neuritových vláknech do zadního laloku hypofýzy - **neurohypofýzy**, anebo 2. krátkou cévní spojkou jsou dopraveny do předního laloku hypofýzy - **adenohypofýzy**. Neurohypofýza vylučuje do krve dva hormony vytvořené neurosekretorickými buňkami hypotalamu: **antidiuretický hormon** řídící zadržování vody v těle ledvinami a **oxytocin** ovlivňující stahy hladkých svalů dělohy. Adenohypofýza produkuje hormony bílkovinného charakteru, které řídí činnost dalších žláz s vnitřní sekrecí - štítnou žlázu, nadledvinky, pohlavní žlázy muže a ženy.

**Šišinka (pineální žláza)** produkuje **melatonin**, který hraje roli v činnosti vnitřních hodin a zprostředkuje buňkám informace o fotoperiodě. **Štítná žláza** produkuje tři hormony: **tyroxin**, **trijodtyronin** zvyšující metabolismus a **kalcitonin**, který snižuje množství vápníku v krvi. **Příštítná tělíska** secernují **parathormon**, jehož hlavní účinky jsou zaměřeny na **zvyšování hladiny vápníku**.

**Nadledviny (gandulae suprarenales)** jsou párové vnitřně sekretorické žlázy, které se skládají z **kůry nadledvin** mesodermálního původu a **dřeň nadledvin** původu ektodermálního. Kůra nadledvin produkuje zejména **mineralokortikoidy (aldosteron** podílející se na řízení metabolismu minerálů), **glukokortikoidy** (zejména **kortizol** s metabolickými účinky) a **androgeny**, což jsou anabolické hormony s maskulinizačním účinkem. **Dřeň nadledvin** syntetizuje dva **katecholaminy - adrenalin** a **noradrenalin**. Oba jsou masivně vylučovány zejména při fyzické a psychické zátěži (stresové hormony).

**Slinivka břišní (pankreas)** je zároveň exokrinní žláza vylučující pankreatickou šťávu do dvanáctníku a zároveň žláza endokrinní. Endokrinní funkci obstarávají **Langerhansovy ostrůvky** rozptýlené ve tkáni žlázy, které produkuje hormony **glukagon**, **inzulin** a **somatostatin**. Všechny tyto tři hormony ovlivňují glykémii a utilizaci glukózy.

Mužské pohlavní hormony se nazývají **androgeny** a jejich ústředním představitelem je **testosteron**. Vzniká v intersticiálních **Leydigových buňkách** samčích pohlavních žláz, **varlat (testes)**. Testosteron má zejména účinek na mužské pohlavní žlázy a řídí spermatogenezi. Nejvýznamnějšími samičími pohlavními hormony jsou **estrogeny** (estradiol, estron, estriol) a **gestageny (progesteron)**. Estrogeny produkuje zejména buňky **Graafova folikulu** a působí především na vývoj tkání souvisejících s rozmnožováním. **Progesteron** je produkován zejména **žlutým tělískem** a připravuje děložní sliznici k nidaci (zahníždění) vajíčka tím, že ji převádí do sekreční fáze. Kromě



toho má řadu dalších funkcí souvisejících rozmnožováním a graviditou. Pro pohlavní činnost samic je charakteristické, že probíhá cyklicky díky několika zpětnovazebným smyčkám hormonální stimulace nebo inhibice mezi vajíčkem a adenohipofýzou (menstruační cyklus lidí a primátů). Hormony přechodně produkuje také placenta vznikající v době gravidity. Významný je **choriongonadotropin (choriový gonadotropin)**, který v první fázi gravidity zajišťuje produkci progesteronu a estrogeneru prostřednictvím udržování činnosti žlutého tělíska. Později placenta funkci žlutého tělíska přejímá a sama produkuje **progesteron** i **estrogeny** nezbytné pro další vývoj, porod a funkci mléčných žláz.

Místem vzniku hormonů nejsou pouze endokrinní žlázy, ale hormony mohou potenciálně vznikat v jakékoliv tkáni těla. Takovýmito hormonům říkáme **tkáňové hormony** a mezi jejich charakteristické vlastnosti patří zejména parakrinní působení (tj. ovlivňování pouze bezprostředního okolí) a krátký poločas rozpadu. Řada tkáňových hormonů je produkována trávicí soustavou (gastrin, enterogastron, sekretin), krevními buňkami či bílkovinami (bradykinin, serotonin), ledninami (erythropoetin, renin) aj.



### Kontrolní otázky

1. Jaké typy hormonů rozlišujeme podle způsobu jejich přenosu?
2. Popište hormonální systém hmyzu.
3. Co je hypotalamo-hipofyzární systém? Jaká je jeho funkce?
4. Jaké jsou hormony neurohypofýzy a co ovlivňují?
5. Co je melatonin, kde vzniká a jaké má funkce?
6. Jaké jsou funkce tyreoidních hormonů?
7. Vyjmenujte hormony pankreatu a popište jejich funkce.
8. Jaké jsou hlavní funkce glukokortikoidů a mineralokortikoidů?
9. Popište průběh menstruačního cyklu ženy.
10. Jaké jsou hormony placenty a co ovlivňují?

## 11. NERVOVÉ REGULACE

### Cíle

Po zvládnutí kapitoly budete umět:

- popsat stavbu neuronu a vysvětlit vznik a šíření nervového vzruchu
- popsat vývoj nervových soustav v průběhu fylogeneze
- definovat jednotlivé části savčí centrální nervové soustavy a popsat jejich funkce
- vysvětlit funkce vegetativní nervové soustavy

### Klíčová slova

neuron, gliové buňky, akční potenciál, vedení vzruchu, synapse, mediátory, reflex, ganglia, cefalizace, centrální nervový systém, mícha, mozkový kmen, retikulární formace, prodloužená mícha, Varolův most, střední mozek, tektum, tegmentum, mozeček, mezimozek, talamus, epitalamus, hypotalamus, koncový mozek, bazální ganglia, limbický systém, hipokampus, amygdala, mozková kůra, gyrifikace, laterizace, vegetativní nervový systém

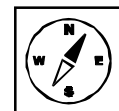


### Průvodce

*U obratlovců a vyšších bezobratlých má nervové řízení rozhodující význam pro veškerou činnost organismu. Zajišťuje jak vztahy k zevnímu prostředí, tak i stálost prostředí vnitřního a vzájemnou souhru všech jednotlivých funkčních soustav. Stavební jednotkou nervové soustavy je nervová buňka (neuron) a základem veškerého nervového řízení je vznik vzruchu (který je využíván jako informace) a jeho vedení po neuronech a mezi nimi. V centrálním nervovém systému vznikají neobyčejně složitá a rozmanitá spojení mezi neurony, která umožňují celý organismus velmi přesně a rychle řídit a dávat vznikat složitým funkcím vedoucím až k duševní činnosti člověka.*

*Tato kapitola je tvořena třemi obsahově na sebe navazujícími podkapitolami. První podkapitola je věnována obecné neurofyzilogii, tzn. obecným vlastnostem nervové tkáně a fyziologickým principům souvisejícím s vznikem vzruchu a jeho přenosem mezi neurony. V následující podkapitole se budete mít možnost seznámit s nervovými soustavami a jejich fylogenezí, a ve třetí podkapitole s centrální nervovou soustavou a principy nervového řízení.*

*Nervové regulace mají ve fyziologii mimořádný význam a jejich znalost je proto elementární. Díky rozsahu této studijní opory zde ale nebylo možno zabíhat do velkých podrobností. Vězte proto, že pro detailnější rozbor centrálního nervového řízení by nestačilo ani mnohonásobně více stránek. Probíranou látku proto berte jako hrubý přehled, který je při hledání hlubších souvislostí potřeba doplnit studiem další odborné literatury.*



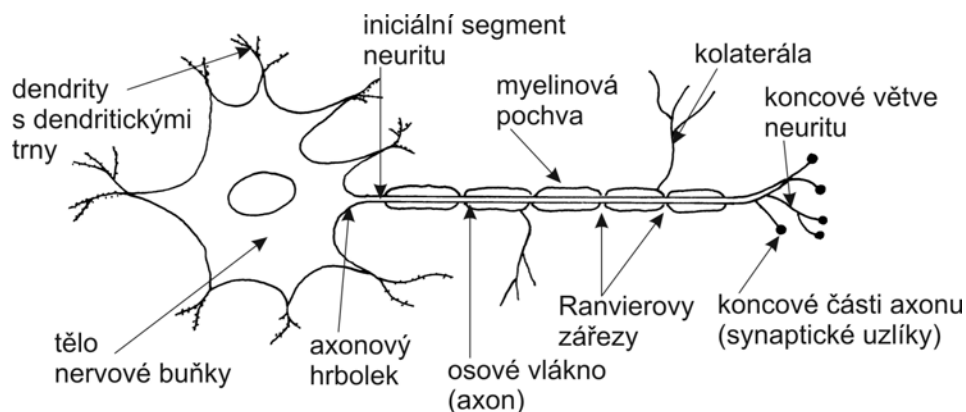
Nervový systém je hlavním řídicím a integrujícím systémem živočišného organismu a ve svém účinku je nadřazen systému humorálnímu. Jeho základní funkcí je rychlý a přesný přenos informací z receptorů, jejich centrální zpracování a vysílání nových signálů na efekторы. Činnost nervové soustavy je podmíněna stavbou a funkcí jednotlivých nervových buněk a jejich vzájemnými vztahy. Význam nervové soustavy v průběhu evoluce roste a svých vrcholných schopností dosahuje v takových asociačních funkcích, jako je paměť, řeč nebo vědomí.

## 11.1. Stavba a funkce neuronu

Základní funkční a anatomickou jednotkou nervové soustavy je **neuron**. Neuron má, podobně jako svalové buňky, **vzrušivou (excitabilní) membránu**, která je specializovaná na vedení signálů elektrického charakteru. Prostřednictvím **synapsí** se neurony spojují ve složité sítě, což umožňuje, že tyto elektrické signály jsou předávány z buňky na buňku, zesilovány nebo zeslabovány, sčítány nebo odčítány.

Neuron se skládá z těla nervové buňky (**cyton**) ohraničené plazmatickou membránou a jejích výběžků. Výběžky nervové buňky jsou dvojího druhu. Výběžky, které přijímají vstupní informaci (receptivní segment neuronu), označujeme jako **dendrity**. Dendritů má neuron zpravidla větší počet, bývají kratší a bohatě se větví. Na jejich povrchu se většinou nacházejí dendritické trny, jejichž účelem je tvořit přijímací stranu synapse. Jako **neurit (axon)** označujeme zpravidla dlouhý výběžek neuronu, jehož úkolem je vést nervové vzruchy v podobě akčních potenciálů na velké vzdálenosti. Kromě toho axony dovedou transportovat také látky syntetizované v těle neuronu (např. mediátory) - jedná se o tzv. **axonální transport**. Místo odstupu axonu, tzv. **axonový hrbolek**, má spolu s iniciálním segmentem neuritu rozhodující význam pro vznik vzruchu v neuronu.

Neurity jsou obvykle opatřeny obaly jako elektrickou izolací (kromě neuronů bezobratlých a některých interneuronů v mozku). V periferním systému obratlovců jsou přítomny dvě pochvy: vnější **pochva Schwannova** a vnitřní **pochva myelinová** (myelin je lipid). Obě vznikají v histogenezi působením **Schwannových buněk**, což je typ gliových buněk (viz dále), které svými výběžky obklopí neurit a několiknásobně se kolem něj obtočí. Cytoplazma je přitom ze vznikajícího obalu vypuzována a pochva je tvořena jen vrstvenými plazmatickými membránami. Nad takto vzniklou myelinovou pochvou zůstává zbytek Schwannovy buňky s jádrem jako pochva Schwannova. Hranice mezi Schwannovými buňkami tvoří **Ranvierovy zářezy**, ve kterých je myelinová pochva přerušena. Ty umožňují skoky akčních potenciálů a umožňují tak jejich vedení. Vlákná vegetativního systému obratlovců (viz dále) jsou opatřena pouze Schwannovou pochvou, nemají Ranvierovy zářezy a pochva obvykle obaluje i více vláken. Myelinová pochva chybí jen na začátcích axonu a tenkých větvích terminálního větvení. Myelinová pochva umožňuje rychlejší vedení impulsů axonem. Její hlavní úloha spočívá v elektrické izolaci jednotlivých částí axonu, tj. izolaci axoplazmy od mimobuněčné tekutiny. Čím je myelinová pochva silnější, tím rychleji vede vzruchy. V centrální nervové soustavě myelinovou pochvu vytváří jiný typ gliových buněk - **oligodendroglie** (viz dále).



Obr. 11.1. Schéma nervové buňky - neuronu.

Podle svého postavení ve směru vedení informace rozlišujeme neurony **aférentní** (vzestupné), **eférentní** (sestupné) a **interneurony** (vmezežené). Aférentní neurony vedou informace z receptorů do centrální nervové soustavy (CNS), eférentní obráceně - z CNS k efektorům. Interneurony se nacházejí zejména v CNS a jsou základem veškeré složitější nervové činnosti.

V okolí neuronů jak v centrální, tak periferní nervové soustavě se nacházejí buňky, které kromě podpůrné funkce („kostry“ nervové tkáně) zajišťují výživu nervových buněk, chrání je a fagocytují poškozené neurony. Tyto buňky označujeme jako **gliové (neuroglie)**. Tři hlavní typy gliových buněk jsou mikroglie, astrocyty (též ozn. jako astroglie) a oligodendrocyty (též oligodendroglie). **Mikroglie** jsou nejmenší gliové buňky v CNS. Díky vysoké pohyblivosti a schopnosti fagocytovat slouží jako úklidové buňky. **Astrocyty** lze rozdělit na vláknité (fibrózní), vyskytující se hlavně v bílé hmotě CNS, a protoplazmatické, lokalizované zvláště v šedé hmotě. Pro astrocyty je typická existence mnoha výběžků z buněčného těla. Jednotlivé astrocyty jsou propojeny přes těsná spojení („gap junction“). **Oligodendroglie (oligodendrocyty)** tvoří kolem axonů v CNS myelinovou pochvu; v periferním nervovém systému mají tuto úlohu **Schwannovy buňky**, které jsou další třídou gliových buněk.

### 11.1.1. Vznik akčního potenciálu a vedení vzruchu

Stejně jako v jiných tkáních i v nervové buňce existuje v klidu potenciálový rozdíl mezi jejím vnitřkem a povrchem. Vnitřek je negativní, povrch pozitivní - potenciálový rozdíl (-50 až -90 mV) se označuje jako **klidový potenciál**. Klidový potenciál vzniká nerovnoměrným rozložením iontů  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$  a fixních aniontů bílkovin na obou stranách membrány (→ str. 17). V klidu je membrána mírně prostupná pro  $K^+$  a  $Cl^-$  na obou stranách membrány a nepropustná pro  $Na^+$ . Koncentrace  $K^+$  uvnitř je mnohonásobně (30x) vyšší než zevně a naopak koncentrace  $Na^+$  a  $Cl^-$  je zevně mnohonásobně vyšší. Rozdíl koncentrací vysvětluje **klidový potenciál**. Selektivní permeabilita musí být udržována klidovým metabolismem nervové buňky nebo nervového vlákna. Aktivní transport iontů membránou zabezpečuje sodíko-draslíková pumpa. Permeabilita membrány, tj. propustnost iontových kanálů pro jednotlivé ionty, je významně ovlivňována intracelulární koncentrací  $Ca^{2+}$  iontů. Tyto ionty však velikost potenciálu ovlivňují především zprostředkovaně - regulací permeability iontových kanálů pro  $K^+$ ,  $Na^+$  a  $Cl^-$ .

Na membráně tedy existuje potenciálový rozdíl - **membránový potenciál**. Mluvíme o tom, že membrána je **polarizována**. Při působení podnětu vzniká vzruch, který se projeví změnou polarity (vnitřek pozitivní a povrch negativní). Obrácená polarizace se označuje jako **depolarizace** a její maximální úroveň přesahuje až do kladných hodnot (+30 až +40 mV). **Akční potenciál**, který takto vzniká, má hodnotu 110-120 mV a trvá 1-3 ms. Při působení podnětu a vzniku vzruchu se rychle zvýší permeabilita membrány pro  $Na^+$  (otevírají se rychlé  $Na^+$  kanály),  $Na^+$  vniká do buňky, a tím se obrací polarizace membrány (vrchol hrotu akčního potenciálu). Pak se  $Na^+$  kanály uzavírají. Po přesunu  $Na^+$  se zvyšuje permeabilita pro  $K^+$  (otevírají se  $K^+$  kanály) a  $K^+$  proudí ven a vyrovnává změnu membránového potenciálu - nastává **repolarizace**. Elektrické poměry se vrátí do téměř původního stavu, avšak iontové koncentrace se od původního rozložení ještě liší. Počáteční rovnováha se navozuje aktivitou sodíko-draslíkové pumpy. Polarizace nervového vlákna je po proběhnutí vzruchu ještě krátkou dobu snížena - tzv. **následná depolarizace**. Potenciálová změna probíhá dále, ale pomaleji a

polarizace převýší původní úroveň negativního potenciálu - **následná hyperpolarizace**. Tyto změny souvisejí se změnami dráždivosti.

Změny membránového potenciálu závisí na vlastnostech iontových kanálů (tj. jaký proud  $\text{Na}^+$  dovolí). Rozlišujeme dva základní typy kanálů: **napětově** a **chemicky řízené** a dva odpovídající typy reakcí membrány. Tam, kde převažují **chemicky řízené**, tam je membrána drážditelná pouze chemicky, ale ne elektricky - reaguje na přítomnost ligandu nebo mediátoru. V oblasti, kde tyto kanály převažují, nedochází k odpálení akčního potenciálu a membrána se neřídí zákonem „vše nebo nic“. Odpověď bude pouze **místní, pasivní** a pomalá depolarizace nebo hyperpolarizace šířící se do okolí chemicky podrážděného místa s velkým úbytkem (**dekrementem**) a zasahující tedy jen do bezprostředního okolí od podrážděného místa. Zda má tato vlna charakter depolarizace nebo hyperpolarizace je dáno tím, zda se otevřel kanál  $\text{Na}^+$  nebo  $\text{K}^+$  (otevření  $\text{Na}^+$  - depolarizace, otevření  $\text{K}^+$  nebo  $\text{Cl}^-$  - hyperpolarizace). Odpověď je odstupňovaná, odpovídající velikosti podráždění (chemického stimulu). Chemicky řízené iontové kanály převažují v **membráně dendritů a těla neuronů** v místech, kde nasedají synapse (postsynaptická membrána) a také v místě nervosvalového spojení.

Tam, kde v neuronální membráně převažují **napětově řízené** iontové kanály, je membrána dráždivá elektricky. Po překročení určité prahové depolarizace odpovídá aktivně vybavením vlastního akčního potenciálu - reaguje podle zákona **vše nebo nic**. Buď akční potenciál vůbec nevznikne nebo vzniká s maximální amplitudou, která už je na velikosti podnětu nezávislá a nemění se. Akční potenciál generovaný v jednom místě vyvolá podráždění membrány v sousedství a odpálení dalšího akčního potenciálu. Tak vznikají akční potenciály stále znovu a znovu jeden od druhého, jde o aktivní šíření bez poklesu napětí (**dekrementu**). Napětově řízené kanály převažují v **membráně axonu a v membráně svalového vlákna** s výjimkou nervosvalového zakončení.

Aby mohl být po jednom proběhlém akčním potenciálu vyvolán další, musí se  $\text{Na}^+$  kanály dostat zase do připraveného, aktivovaného stavu. Jen z něho mohou zase zareagovat na depolarizaci a otevřít se. K tomu je ale nezbytný pokles membránového napětí - repolarizace zpět na klidovou, dostatečně negativní úroveň. Jsou-li kanály ještě inaktivované, hovoříme o **refrakterním stavu** membrány, během kterého není možné vyvolat žádný akční potenciál. Frekvence vzruchů je tedy limitovaná.

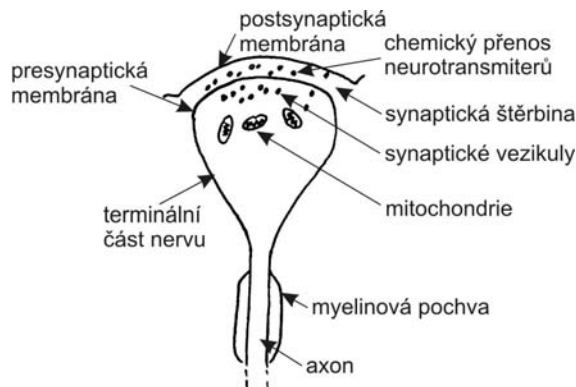
Akční potenciál se šíří především centrifugálně po axonu, ale rovněž na tělo nervové buňky a hlavní kmene dendritů. V místě vybavení vzruchu vzniká na základě selektivní propustnosti membrány v okamžiku depolarizace **místní elektrický proud**. Místní proud dráždí sousední úsek axonu, aktivuje napětově řízené iontové kanály, membrána se v tomto úseku depolarizuje a vzruch se začne šířit. Přitom v každém dalším sousedním úseku membrány je akční potenciál vybaven stejným elektrochemickým mechanismem a proto se jeho amplituda nemění: vzruch se šíří **bez dekrementu**. Proud má tendenci se šířit z depolarizované oblasti axonu oběma směry, tedy i zpět tam, kde vzruch již prošel. V této oblasti je však membrána refrakterní, neboť napětově řízené  $\text{Na}^+$  kanály jsou v inaktivovaném stavu, a vzruch se tedy šíří pouze **jedním směrem**. K tomuto procesu dochází u nemyelinizovaných nervových vláken, kde se sice vzruch šíří bez dekrementu, avšak relativně pomalu.

Po myelinizovaných vláknech se vzruch šíří skokem, tzv. **saltatorním vedením vzruchu**, protože myelinová pochva působí jako izolátor a výměna iontů nastává pouze v obnažených úsecích Ranvierových zářezů (**nodech**). Zde, na rozdíl od **internodia**, je membrána bohatě osazena napětově řízenými iontovými kanály a také proto pouze v nodiu dochází k depolarizaci. Tím, že vzruch přeskakuje značné úseky nervového vlákna (0,3-1,2 mm) se jeho vedení zrychluje a zhrubněňuje. Myelinová pochva rovněž brání přeskokování vzruchu v nervu z jednoho axonu na sousední.

Rychlost vedení vzruchu rovněž významně ovlivňuje průměr nervového vlákna. Obecně platí, že čím je nervové vlákno silnější, tím i rychleji vede vzruch. Maximální rychlost nervového vedení dosahuje 120 m/s.

### 11.1.2. Synapse

**Synapse** zajišťují funkční kontakt mezi neurony nebo mezi neuronem a buňkou jiného typu (např. svalovou nebo smyslovou). Prostřednictvím synapsí se neurony spojují do složitých sítí, umožňujících přenos informací mezi neurony, zpracovávání informací, paměť atd. Synapse se uskutečňuje mezi dvěma neurony, z nichž jeden vytváří **presynaptickou** a druhý **postsynaptickou část** synapse; mezi nimi je **synaptická štěrbin**a (průměrná šířka 20 nm). Podle místa kontaktu axonu vysílacího neuronu s neuronem přijímacím rozlišujeme **axosomatickou** synapsi (synapse na těle přijímacího neuronu), **axodendritickou** synapsi (synapse na dendritu přijímacího neuronu) a **axoaxonální** synapsi (spojení axonů dvou neuronů). Rozšířená presynaptická část axonu obsahuje u chemických synapsí (viz dále) **synaptické váčky** (vezikuly), v nichž se soustřeďuje **neurotransmitter** (přenašeč). Synaptické váčky mají různý tvar a velikost podle druhu transmitteru, který obsahují. Část buněčné membrány, kudy prochází transmitter, je ztlustělá (zvýšená denzita) a označuje se jako **presynaptická membrána**, rovněž část membrány kontaktního neuronu má větší denzitu a nazýváme ji **subsynaptickou membránou**.



Obr. 11.2. Schéma synaptického komplexu.

12. U vyšších obratlovců je synaptický přenos zprostředkováván převážně chemickou cestou prostřednictvím **mediátoru (transmitteru)**. Tyto synapse označujeme jako **synapse chemické**. U bezobratlých a méně často u obratlovců (např. v sítnici) nacházíme také **synapse elektrické** (umožňují velmi rychlý přenos vzruchu) a u některých nižších obratlovců také **synapse smíšené**. **Presynaptický útvar** je obvykle vakovité rozšíření axonu, které mimo mitochondrii a dalších organel obsahuje především **synaptické váčky (vezikuly)**. Ty se hromadí u synaptické štěrbin, tedy v oblasti, kterou označujeme jako **aktivní zónu** synapse. Poté, co vzruch dosáhne presynaptického útvaru, zvyšuje se propustnost presynaptické membrány pro vápník (otevřením napětím řízených  $\text{Ca}^{2+}$  kanálů). Vápenaté kationty přecházejí dovnitř buňky, což aktivuje přesun synaptických váček do aktivní zóny a následnou exocytózu jejich obsahu (**mediátoru**) do synaptické štěrbin. Po uvolnění ze synaptického váčku putuje mediátor synaptickou štěrbinou a váže se na receptor lokalizovaný na membráně **postsynaptického útvaru**. Vazbou mediátoru na receptor je často spuštěna kaskáda následných reakcí, které zpravidla prostřednictvím druhého posla (obvykle cAMP) vedou k otevření iontových kanálů a změně membránového napětí postsynaptické membrány. Jsou však známy i jiné mechanismy interakce mezi receptorem a iontovým kanálem, a to jak zprostředkované enzymatickou cestou, tak především přímou strukturální vazbou mezi receptorem a iontovým kanálem.

Podle typu uvolněného mediátoru (a funkčního typu synapse) dojde buď ke zvýšení propustnosti membrány pro sodík (otevření  $\text{Na}^+$  kanálů), nebo ke zvýšení propustnosti membrány pro draselné a chloridové ionty (otevření  $\text{K}^+$  a  $\text{Cl}^-$  kanálů). Otevření  $\text{Na}^+$  kanálů vede k depolarizaci a tedy ke vzniku **excitačního postsynaptického potenciálu**, který z funkčního hlediska charakterizuje excitační synapsi. Na inhibiční synapsi oproti tomu vede mediátorem vyvolané otevření  $\text{Cl}^-$  a  $\text{K}^+$  kanálů k hyperpolarizaci a ke vzniku **inhibičního postsynaptického potenciálu**.

**Mediátory (transmitery)** jsou specifické látky, které na chemických synapsích zprostředkují cíleně (prostřednictvím receptorů na postsynaptické membráně) převod nervové aktivity humorální cestou. Nejdůležitější mediátory obratlovců i bezobratlých jsou **acetylcholin, noradrenalin, dopamin, serotonin, kyselina gama-amino máselná, glycin, glutamát**. Finální mediátory nebo jejich prekurzory jsou zpravidla syntetizovány už v těle neuronu a axonálním transportem dopraveny až k synaptickému zakončení, kde může být syntéza dokončena. Zde jsou až do vylití skladovány ve synaptických váčcích. Pro správnou funkci synapse musí existovat mechanismus, který již použitý mediátor ze šterbiny rychle odstraní, protože jinak by trvale blokoval receptorová místa postsynaptické membrány. Principem těchto mechanismů je **rozložení na inaktivní formu** (např. cholinesteráza štěpící acetylcholin v nervosvalové ploténce), **zpětná resorpce do presynaptické membrány** a zpětné **vychytávání pomocí specifických přenašečů**.

Prostřednictvím koncentrace mediátoru jsou na postsynaptických membránách vyvolány místní napěťové změny, které jsou tím větší a šíří se tedy dál, čím intenzivnější byl stimul. Jediná depolarizační změna excitačního postsynaptického potenciálu odpovídá malému počtu kvant mediátoru a je hluboce podprahová (2-4 mV). Tyto podprahové potenciály se však mohou ve svém účinku sčítat až do spouštěcí úrovně (7,5-15 mV). Při ní se v eferentní části synapse vybavuje vzruch. Naopak inhibiční postsynaptický potenciál (2-5 mV) je podstatou synaptického útlumu (inhibice). Oba postsynaptické potenciály vykazují časovou i prostorovou sumaci, tj. více podprahových akčních potenciálů vyvolaných rychle za sebou nebo přicházející z více synapsí se sčítají a při překročení spouštěcí úrovně vyvolají vzruch. Jsou-li současně aktivní excitační a inhibiční synapse, jejich účinky na postsynaptickou membránu se sčítají.

V mnohočetně propojené nervové síti lze rozlišit dva základní stavební a funkční principy - **konvergenci** a **divergenci**. Při **konvergenci** se sbíhá více axonů na jeden neuron - všechny neurony tedy vedou informaci k jednomu cílovému (např. dráhy vedoucí ze smyslových orgánů). **Divergence** naopak znamená větvení axonů jednoho neuronu na neurony další. Vzruch jednoho neuronu tedy vyvolá podráždění mnoha neuronů následujících (např. vzestupné motorické dráhy).

### 11.1.3. Reflex

**Reflex** je základní funkční jednotkou nervové soustavy. Jedná se o zákonitou odpověď organismu na dráždění receptorů, která je zprostředkována centrální nervovou soustavou. Nejjednodušší reflexní oblouk je tvořen dvěma neurony. Receptor zaregistruje nějakou změnu prostředí. Vzniká vzruch, který se z receptoru šíří dostředivým (aferentním) vláknem do centrální nervové soustavy (centrum reflexu). V CNS (na synapsi) se vzruch z dostředivého vlákna jednoho neuronu převede na druhý neuron a tedy na jeho odstředivé (eferentní) vlákno. Po eferentním vlákně se vzruch šíří

k výkonnému orgánu (efektoru). Reflexní oblouk se tedy skládá z pěti základních částí: receptor - aferentní dráha - centrum - eferentní dráha - efektor.

Reflexní oblouky, které mají mezi aferentním a eferentním neuronem pouze jednu synapsi označujeme jako monosynaptické. Reflexní oblouky se zařazenými interneurony nazýváme polysynaptické. Interneurony (vmezežené neurony) mohou být dva, tři, ale také až několik tisíc. Přesto je vrozená reflexní činnost stereotypní a specifická: určitý podnět vzbudí určitou odpověď.

Reflexy jsou nezbytným předpokladem k zachování života vyšších organismů, protože jsou prostředníky adaptace na změny životních podmínek a udržování stálosti životního prostředí. Pojmem reflexní reakce se běžně rozumí jednoduchá, geneticky fixovaná odpověď nepodléhající složitému zpracování vyššími patry nervového řízení. Takovýmto jednoduchým reflexům říkáme **nepodmíněné**. Pokud se vytvoří funkční spoje mezi původně nesouvisejícími podněty, vznikají tzv. **reflexy podmíněné**.

## 11.2. Vývoj nervových soustav

Nervová soustava u nejprimitivnějších mnohobuněčných živočichů (Porifera) není ještě morfologicky diferencována, a to ani na buněčné úrovni. Za předchůdce nervové soustavy lze považovat **myoepiteliální buňky** žahavců a houbovců, které na podráždění reagují stahem. Šíření podnětů v těle houby se pravděpodobně děje chemickou cestou nebo mechanickými stimuly sousedních buněk. Ke kontrakcím myocytů dochází buď autonomně (tzn. že myocyty fungují zároveň jako receptory i efekторы) nebo prostřednictvím plasmatických výběžků, kterými se tyto buňky vzájemně dotýkají.

Nejjednodušší nervovou soustavou je **nervová soustava difúzní**, která se objevuje u žahavců. Vznikají první **nervové sítě** tvořené bi- nebo multipolárními **protoneurony**. Jejich výběžky jsou na rozdíl od klasických neuronů (viz výše) stejnocenné, nejsou rozlišeny na neurit a dendrity. Spojení mezi jednotlivými bipolárními a multipolárními buňkami má charakter synapsí, podráždění se šíří stejně rychle všemi směry. V této původní difúzní nervové síti se ještě u žahavců, medúzovců a korálnatců začínají objevovat některé modifikace vedoucí k tomu, že jednotlivé části této soustavy již nejsou rovnocenné. Vznikají např. prstence kolem zvonu spojující statocysty detekující zemskou tíži, chemoreceptory a jednoduché foto- a mechanoreceptory se svaly včetně pacemakerů řídících rytmus pohybu. U plovoucích medúz je již pro jejich způsob pohybu nezbytné, aby zde existovaly polarizované nervové dráhy vedoucí jedním směrem. Objevují se zde také první shluky nervových buněk, primitivní nervová centra - **ganglia**. Radiální symetrie však ještě nedovolila vzniknout skutečně centralizované nervové soustavě.

U bilaterálně souměrných živočichů, kteří se aktivně pohybují jedním směrem se však část sítě kumuluje do podoby jednoho či více **nervových center**, která zpracovávají informace přicházející v podobě vzruchů a koordinují reakci organismu. Tato centra se tedy vkládají mezi receptory a efekторы. Nervová soustava, jejíž některá část je kumulována do podoby nervových center se nazývá **centralizovaná**. Dochází zde k **agregacím** neuronů, které se seskupují v ganglia. Následuje proces **cefalizace**, tedy posilování role hlavových ganglií. Hlavový konec těla vždy nesl větší nároky na mechaniku příjmu a zpracování potravy, stejně jako zpracování informací ze zrakových, čichových a hmatových čidel. Hlavové uzliny proto postupně přebíraly integrační funkce z hlediska celého organismu, i když autonomie dalších tělních ganglií byla ještě stále velmi vysoká. Z původní nervové sítě sledujeme shlukování neuronů do **obhltanového prstence** na přední části těla, který spojuje jednotlivá ganglia. Na ventrální



straně těla se postupně diferencuje pás vzájemně spojených párových ganglií - **břišní nervová páska** (kroužkovci a členovci). Jednomu tělnímu segmentu pak obvykle odpovídá jeden pár ganglií (tzv. **žebříčkovitá nervová soustava** kroužkovců).

### Pro zájemce:

Velmi pozoruhodná je centrální nervová soustava hlavonožců, která se bezpochyby vyvinula z původní párové žebříčkové soustavy, ale došlo zde k výrazné kumulaci neurální hmoty v hlavové části, takže většina ganglií je lokalizována zde. Vytváří se tak orgán, který již lze označit jako **mozek** (je dokonce uložen ve schránce z chrupavčité substance, takže je zde vytvořeno jakési "chondrocranium"). Na původ tohoto orgánu (a na jeho odlišný charakter od mozku obratlovců) však ukazuje skutečnost, že jím prochází jícen. Uvádí se, že hlavonožci jsou schopni jako jediní bezobratlí vytvářet podmíněné reflexy.



Nervová soustava členovců je odvozena od žebříčkové soustavy. U některých primitivních skupin (nebo např. larev hmyzu) přísluší každému tělnímu segmentu pár ganglií, která jsou mezi sebou spojena příčně i podélně. Postupně však dochází k jejich splývání. U výše postavených členovců splnutím vznikly dvě **ústřední uzliny** (ganglia) - **nadjícnová (supraesofageální)** a **podjícnová (subaesofageální) uzlina**. Nadjícnová uzlina je výrazně větší a lze na ní rozlišit tři části - protocerebrum, deutocerebrum a tritocerebrum. Funkčně se jedná o regulační mozkové centrum, které kromě toho, že zpracovává sensorické vstupy ze smyslů, tak je centrem instinktivního chování a podmíněných reflexů. Podjícnová uzlina řídí zejména lokomoci těla a motoriku kusadel a čelistí. U bezobratlých jsou na ganglia často navázány neurosekreční orgány a nervová zakončení, která vylučují do oběhu neurohormony (→ str. 131).

Základem nervové soustavy obratlovců je trubice s centrálním kanálem, probíhající tělem na hřbetní straně nad trávicí trubicí a chordou. Fylogenetickým základem centrální nervové soustavy obratlovců je jednoduchý silný nerv **polostrunatců** (Hemichordata) procházející při hřbetní straně těla. Tento nerv má již náznak několika dutinek. U **kopinatců** (Acrania) se na podélné nervové trubici dají rozlišit dvě části - **mícha** s poměrně silnými stěnami a úzkým nervovým kanálkem a **mozkový oddíl** tvořený **váčkem** (dutinou), přičemž se vnější průměr nervové trubice výrazně nemění. Od tohoto mozkového oddílu je odvozován mozek obratlovců a váček je homologizován s třetí mozkovou komorou obratlovců.

Vývoj mozku obratlovců lze nepřímo sledovat prostřednictvím ontogenetického vývoje, který je odrazem vývoje fylogenetického (viz Haeckelův biogenetický zákon). V nejranějším stádiu ontogenetického vývoje je mozek pouze rozšířeným úsekem nervové trubice. Později se jeho přední část ohýbá směrem dolů a vznikají dvě zaškrcení. Tak jsou od sebe odděleny tři základní části, odpředu: **proencefalon**, **mezecefalon** a **rombencefalon**. U primitivních obratlovců jsou tyto tři segmenty spojeny s hlavními smyslovými orgány: čichovým orgánem, zrakem, sluchem a orgánem postranní čáry. Trojdílný mozek se později rozdělil na mozek pětídílný. Z proencefala vznikl **koncový** neboli **velký mozek (telencefalon)** a **mezimozek (diencefalon)**. **Střední mozek (mezecefalon)** se dále nedělil. Rombencefalon se rozdělil na **metencefalon** (ke kterému náleží mozeček - **cerebellum** a u savců **most Varolův - pons Varoli**) a **myelencefalon (prodloužená mícha)** přecházející plynule v **míchu**.

Současně s podélným členěním nervové trubice probíhá vývoj na jeho dorzální straně za vzniku masivních výrůstků šedé hmoty. Dorzálním výrůstkem proencefala je právě telencefalon, z mezecefala vyrůstá **tektum** a z rombencefala **cerebellum**. U

savců se větší část zrkového centra přesunula ze středního mozku do hemisfér telencefala, jakožto hlavního zrkového centra. Míšní kanálek se v průběhu vývoje mozku rozšířil ve **čtyři mozkové komory**, obsahující mozkomíšní mok. První dvě jsou v párových polokoulích (**hemisférách**) koncového (velkého) mozku, třetí je v mezimozku a čtvrtá v prodloužené míše. Původní tři části mozku je možno rozlišit ještě i u dospělého savčího mozku jako tzv. **mozkový kmen**.

### 11.3. Centrální nervový systém

Centrální nervová soustava (CNS) je nejvýše postaveným řídicím a integrujícím systémem v organismu. CNS řídí nebo alespoň zasahuje do funkce všech orgánů a koordinuje jejich činnost a vzájemné vztahy tak, aby odpovídaly potřebám celého organismu. Přestože tvoří z hlediska **regulace** funkcí organismu nedílný funkční celek se systémem humorálním (viz kapitolu 10), řada jejích základních vlastností ji předurčuje do čela tohoto komplexního neurohumorálního systému. Charakteristikou CNS je schopnost registrace obrovského kvanta informací o stavu vnitřního a zevního prostředí organismu. Další významnou vlastností CNS je preciznost a rychlost zpracování těchto vstupních údajů a jejich další analýza za využití předchozích informací akumulovaných v **paměťových stopách**. Následná syntéza umožňuje vytvoření konečné výstupní informace či instrukce pro výkonné orgány (včetně řízení systému humorálního).

Specifickou vlastností CNS je také její **identita**. Třebaže je funkce každé CNS založena na jednotných a přesně specifikovaných principech, je výsledná činnost CNS každého jedince jedinečná a nezaměnitelná. Výrazné rozdíly ve fenotypu CNS jsou výsledkem působení obrovského množství vlivů a informací na genotyp během vývoje. Variabilita fenotypu je kromě rozdílnosti genetických faktorů dána především funkční a morfologickou komplikovaností CNS. **Plasticita** CNS označuje dvě základní skupiny funkčních změn. První skupina charakterizuje přizpůsobení změnám prostředí (**adaptace**), jejímž výsledkem je změna exprese genotypu ve fenotyp. Tento typ plasticity se tedy výrazně podílí na **utváření jedinečnosti** CNS. Druhým typem jsou projevy plasticity, vyplývající z funkční zátěže systému. Zde je podstatná především rychlost nástupu funkčních změn a jejich reverzibilita.

#### 11.3.1. Mícha

Mícha je trubice nervové tkáně uložená v podélné ose těla v páteřním kanálu. Centrální **šedá hmota**, kde převažují těla nervových buněk, vytváří u většiny obratlovců na řezu charakteristického motýlka s předními a zadními míšními kořeny (hovoříme o dorzálních a ventrálních míšních sloupcích). Periferní část míchy tvoří **bílá hmota** z myelinizovaných nervových vláken. Uspořádání je tedy opačné než v telencefalu (viz dále).

Ve ventrálních sloupcích jsou těla **eferentních motorických neuronů**. Těla **aferentních sensorických** nervů leží mimo míchu, a to ve **spinálních gangliích**. V dorzálních sloupcích jsou pak uložena těla **interneuronů**, jejichž výběžky umožňují propojení sensorického vstupu a motorického výstupu. Z míchy vycházejí a do míchy přicházejí nervy jak z **útrobních (viscerálních)** orgánů, tak z orgánů **somatických**. Obecně můžeme říci, že na každé straně můžeme směrem z dorzální na ventrální stranu rozlišit v šedé hmotě míchy čtyři oblasti: somaticko-senzorickou, viscerálně-

senzorickou, viscerálně-motorickou a somaticko-motorickou. Bílá hmota tvoří vzestupné a sestupné dráhy spojující míchu s vyššími oddíly centrálního nervového systému.

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

V míše se nacházejí např. centra pro vyprazdňování močového měchýře, vyprazdňování střev, regulaci šířky zornice, regulaci pohlavních funkcí aj. Kromě toho mícha představuje centra některých postojových reflexů. Míšní reflexy dělíme na **proprioceptivní** (monosynaptické) a **exteroreceptivní** (polysynaptické).

K **proprioceptivním reflexům** patří napínací reflexy, které vznikají buď při stimulaci svalového vřeténka (tj. aktivace reflexního okruhu se uskutečňuje protažením svalu), nebo při stimulaci Golgiho šlachového tělíska (nastává aktivace reflexního oblouku růstem napětí - protažení svalu bez izometrické kontrakce a působí útlum motoneuronů téhož svalu). Proprioceptivní reflexy mají velice krátkou reakční dobu (25 ms), nepodléhají únavě, uplatňuje se u nich sumace a nepodléhají činnosti mozkové kůry (nelze je vůlí potlačit). Projevují se jako nekoordinovaný pohyb - trhnutí. Příkladem je patelární reflex a reflex Achillovy šlachy na dolních končetinách.

**Exteroreceptivní reflexy** se vyvolají stimulací receptorů mimo vlastní motorickou nervosvalovou jednotku. Patří k nim reflex flexorový (většinou obranný) a reflex extenzorový. Exteroreceptivní reflexy mají ve srovnání s proprioceptivními delší reakční dobu, jsou závislé na mozkové kůře, podléhají únavě a projevují se jako koordinovaný pohyb. Při pohybu musí být mezi svalovými skupinami souhra, která uskutečňuje koordinovaný děj. Když se jedna svalová skupina kontrahuje (agonista), druhá relaxuje (antagonista). Podstatou tohoto děje je útlum při reciproční inervaci.

Při porušení páteřní míchy celé nebo její části zraněním nebo nádorem nastává míšní šok. Při něm se zastaví reflexní činnost, což je způsobeno vyřazením vlivu vyšších částí CNS. Míšní šok trvá tím déle a má horší následky, čím výše ve fylogenezi živočichů stojí (u žáby trvá 1-3 minuty, u laboratorního potkana 1-3 hodiny, u člověka může trvat 1-4 týdny i déle). Míšní šok odeznívá postupně. Nejprve se objevují vegetativní reflexy, později flexorové. Extenzorové reflexy se obnovují nejpozději nebo vůbec ne.

### 11.3.2. Mozkový kmen

**Mozkový kmen** tvoří fylogeneticky nejstarší část mozku, ve které se nachází ústředí pro řízení základních životních funkcí. Z anatomického hlediska se jedná o pokračování míchy ležící na ventrální straně mozku, které je tvořeno **prodlouženou míchou**, **Varolovým mostem** a **středním mozkem**. Dorzálně je mozkový kmen přerostlý fylogeneticky mladšími strukturami, kůrou hemisfér koncového mozku (telencefala) a mozečku (cerebella).

Vnitřní částí mozkového kmene se táhne pruh nervové tkáně tvořený sítí nervových buněk, **retikulární formace**. Jak název vypovídá, má retikulární formace síťovitý charakter, který je pozůstatkem primitivní architektury (jinak se buňky v mozku seskupují do jasně ohraničených center - jader a drah). Retikulární formace je významnou složkou v pohybové koordinaci - je nezbytná pro udržení vzpřímeného postoje tím, že řídí míšní reflexy. U savců má navíc důležitý význam nejen směrem k míše, ale aktivuje i vyšší centra v kůře - tzv. **vzestupný retikulární aktivující systém** (RAS).

**Prodloužená mícha (myelencefalon)** začíná kaudálně jako pokračování páteřní míchy a kraniálně přechází ve Varolův most. Obsahuje jádra, která jsou součástí **retikulární formace** a jsou zapojena do řízení autonomních funkcí: řídí činnost srdce - kardioexcitační a kardioinhibiční centra, činnost cév - vazokonstrikční a vazodilatační centra, dýchání - vdechové a výdechové neurony, trávení - přijímání potravy (žvýkání, polykání). Prodloužená mícha se účastní řízení obranných reflexů spojených s dýcháním (kašel, kýchání, apnoe) a s pohyby žaludku (zvracení). V prodloužené míše jsou uložena rovněž motorická centra, primární oblasti receptce pro orgán postranní čáry ryb a statoakustického aparátu. Podílí se také na regulaci rytmických projevů chování, jako je spánek a aktivita a společně s mozečkem a středním mozkem se účastní udržování rovnováhy těla. Zprostředkovává i mimiku tváře, tvorbu zvuků a řeči. Z prodloužené míchy vychází 8 párů hlavových nervů s různým zastoupením motorických, senzitivních a vegetativních vláken inervujících vnitřní ucho, dále svaly hlavy, šije, tváře a jazyka nebo slinné žlázy.

Prodloužená mícha přechází plynule ve **Varolův most (pons Varoli)**, kde jsou uložena další nakupení neuronů, náležející retikulární formaci a účastníci se nervové **regulace dýchání** - apneustické centrum (dolní část mostu) a pneumotaxické centrum (horní část mostu). Apneustické centrum má tonizující vliv na neurony vdechového centra a nadřazené pneumotaxické centrum je tlumeno jednak vagovou aferencí, jednak samo tlumí apneustické centrum.

Hlavní části **středního mozku (mesencephalon)** jsou **tektum** a **tegmentum**. Tektum je tvořeno člverhrbolím (corpora quadrigemina); pod tektem je uloženo tegmentum s navazujícím nakupením čedé hmoty – substantia nigra (viz. dále – koncový mozek). Střední mozek tvoří u nižších obratlovců hlavní **zrakové a integrační (asociační) centrum** (tektum) a je také nejvyšším **integračním centrem pro motorickou činnost** (tegmentum). Během evoluce obratlovců funkční význam středního mozku klesá. U savců je funkce tekta z větší části převzata týlními hemisférami telencefala, zůstávají zde však reflexní reakce očí a hlavy na vizuální pohyblivé podněty nebo i sluchové reflexní motorické reakce. V tegmentu se sbíhají dráhy z kůry, mozečku, talamu a míchy. Po syntéze sensorických vstupů zde dochází k vytváření složitých motorických programů. Z báze mezencefala vychází třetí a čtvrtý pár mozkových nervů, nerv okohybný (nervus oculomotoricus) a nerv kladkový (nervus trochlearis), které inervují oční svaly.

### 11.3.3. Mozeček

**Mozeček (cerebellum)** leží v týlní části lebky nad prodlouženou míchou a Varolovým mostem. Je tvořen dvěma hemisférami, které jsou uprostřed spojeny útvarem označovaným jako červ (vermis). Mozeček má spojení s mozkovou kůrou, s mozkovým kmenem i s páteřní míchou. Přímé spojení s kůrou koncového mozku zajišťuje **most Varolův** (pons Varoli).

Mozeček zpracovává informace ze svalových a šlachových čidel a z čidla polohového a pohybového. U všech obratlovců se podílí na zajišťování souhry (koordinace) většiny hybných funkcí. Účastní se řízení svalového napětí a tím i vzpřímené polohy těla a udržení rovnováhy a umožňuje, aby pohyby byly plynulé, přesně směřované a aby byly vykonávány s přiměřenou silou.

Funkčně rozdělujeme mozeček na **spinální** (paleocerebellum), **vestibulární** (archicerebellum) a **korový** (neocerebellum). **Spinální mozeček** dostává aferentace z páteřní míchy, z proprioreceptorů a exteroceptorů. Integruje činnost motoneuronů,

aktivuje descendentní inhibiční část retikulární formace. Účastní se pomalých cílených pohybů. **Vestibulární mozeček** zpracovává aferentace z vestibulárního ústrojí (příp. orgánu postranní čáry). Účastní se řízení orientace v prostoru, udržování svalového tonu a rovnováhy. **Korový mozeček** přijímá rovněž informace z proprioreceptorů a exteroceptorů a účastní se rychlých cílených pohybů. Mozeček se uplatňuje při podmíněném pohybovém učení (hra na hudební nástroje, sport). Obecně platí, že čím složitější pohyby živočichů vykonává, tím větší a vyvinutější má mozeček.

#### 11.3.4. Mezimozek

**Mezimozek (diencefalon)** je anatomicky poměrně malý oddíl mozku, který bývá překryt hemisférami velkého mozku. Podstatnou část mezimozku tvoří stěny III. mozkové komory. Boční stěny mezimozku označujeme jako **talamus**, dorzální část **epitalamus**, ventrální **hypotalamus**. Funkcí mezimozku je propouštění a kontrola všech smyslových vjemů.

**Talamus** funguje u nižších obratlovců v podstatě jako přední část tekta středního mozku, na který navazuje. Role tekta však s vývojem klesá a talamus se stává hlavní přepojovací stanicí mezi kůrou telencefala a podkorovými strukturami. Talamus obsahuje několik skupin jader. Jedná se o 1. **Specifická jádra senzorických systémů** - zde dochází ke konečné úpravě smyslových signálů (kromě čichu) před jejich vstupem do kůry. K původním zrakovým drahám přibývají zejména u savců dráhy ze sluchového orgánu, hmatových receptorů a proprioreceptorů. 2. **Jádra s nespecifickou projekcí** - vedou do nich nespecifické vzestupné dráhy z retikulární formace do kůry. 3. **Jádra motorických funkcí** - spolupracují s koncovým mozkem a mozečkem a mají význam při přípravě a provádění pohybů (zejména u plazů a ptáků). 3. **Jádra spojená se složitými asociačními funkcemi kůry** - např. řeč.

**Hypotalamus** (→ str.133) Je v těsném spojení s hypofýzou, se kterou tvoří **hypotalamo-hypofyzární systém**. Představuje strukturu využívající a **sjednocující oba integrační řídicí systémy**: hormonální - prostřednictvím hypotalamo-hypofyzálního komplexu a nervový (vegetativní). Jedná se o oblast, která představuje **hlavní integrační centrum útrobních a vegetativních funkcí** - ovulační cyklus, udržování homeostázy (příjmu potravy, osmolality, glykémie, teploty, tlaku krve, obsahu kyslíku atd.). Přes hypotalamus se také uskutečňuje koordinace mezi vegetativním (autonomním) řízením a vědomě řízenými ději z koncového mozku.

Na dorzální straně mezimozku jsou dva stopkaté výběžky, které dohromady tvoří **epitalamus**. První je tzv. **parietální orgán** (zachován u hatérie novozélandské - tzv. „třetí oko“). Druhý výběžek (také u savců a ptáků) je **pineální žláza**, zvaná také epifýza (šišínska) (→ str. 134).

#### 11.3.5. Koncový mozek

**Koncový mozek (telencefalon)** se ve své fylogeneticky původní podobě skládá z **čichových laloků** sloužících patrně hlavně ke zpracování čichových informací. Bílá hmota leží původně na povrchu (tj. jako v míše), ale postupně je zatlačována šedou hmotou a klesá do hlubších vrstev. Šedá hmota tvořila původně jen prstenec kolem mozkových komor (I. a II.), který se postupně diferencuje, vystupuje k povrchu hemisfér a dává vznik kůře (**kortex** neboli **pallium**). Tak vzniká **paleopallium**, **archipallium** a **bazální ganglia**.

Nejstarší je **paleopallium**, které si od počátku podrželo funkci centra čichového vnímání, ale z původní struktury zbyl jen malý oddíl na ventrální straně savčího mozku. **Archipallium** zůstává dorzálněji a odvozuje se od něj **hipokampus** a **amygdala**. Struktury odvozené od paleo- a archipallia tvoří u savců základ tzv. **limbického systému** (viz dále). Jedná se o heterogenní soustavu vývojově starých oblastí telencefala, ale i diencefala, které jsou spojeny v jeden funkční celek.

Významnou integrační oblastí koncového mozku savců jsou **bazální ganglia**. Ta jsou tvořena **jádry**, která jsou uložena v podkoří obou mozkových hemisfér. Anatomicky je tvoří **ocasaté těleso (nucleus caudatus)** a **čočkovité těleso (nucleus lentiformis)**. Čočkovité těleso se skládá z **žíhaného tělesa (corpus striatum)** a **pallia (globus pallidus)**. K bazálním gangliím funkčně patří také substantia nigra ve středním mozku. Do **žíhaného tělesa** přicházejí především aferentní dráhy z celé mozkové kůry a ze smyslových orgánů; z něj jsou vedeny inhibiční impulzy do **substantia nigra** ve středním mozku a do globus pallidus. V substantia nigra se tvoří **dopamin** – hlavní mediátor bazálních ganglií. Hlavním úkolem bazálních ganglií je převádění plánovaných pohybů do pohybových programů. Jedná se o impulzy, které stanovují pohybové parametry, jako jsou síla, směr a amplituda pohybu.



### Pro zájemce

Produkce dopaminu chybí při Parkinsonově chorobě. Hlavními klinickými příznaky Parkinsonovy choroby jsou: akinéze, především porucha začátku pohybu a jeho dokončení, jakési zamrznutí volných pohybů. K tomu přistupuje maskovitý, bezvýrazný obličej a špatně modulovaná řeč. Chybí souhyb paží a chůze je charakterizována drobnými krůčky v předklonu. Dalším symptomem je svalové ztuhnutí (rigor), při němž vzniká svalová hypertonie, zvyšují se tonické, ale ne fázikové reflexy. U parkinsonismu se vyskytuje klidový třes, na rozdíl od třesu intenzivního při arteriosklerotických onemocněních (ruka nebo noha se začne třást při dosahování nějakého cíle). Klidový třes je charakterizován především na ruce frekvencí 4-7 Hz, ale může se vyskytovat i na rtech a jiných částech těla. Přestává při cílené aktivní motorice, ale po jejím skončení znovu nastupuje.

Nejvyvinutější část mozku představuje nově se diferencující **neopallium** (viz dále), které expanduje, přerůstá všechny starší části telencefala, zatlačuje je bazálněji a dominuje nakonec celému savčímu mozku. První náznak vývoje neopallia nacházíme u vývojově pokročilejších skupin plazů.

### 11.3.6. Limbický systém

**Limbický systém** je vyšších savců a člověka spojen se vznikem emocí a subjektivních pocitů (radost, zlost, strach, příjemnost nebo nepříjemnost nějakého stavu). Podílí se také na fyziologických mechanismech udržování homeostázy. Limbický systém má také vztah k procesům učení a paměti. Informace limbický systém získává z autonomních nervů, z korových sensorických oblastí a je citlivý na hormonální faktory. Jeho výstupy naopak vedou do kůry, retikulární formace a přes hypotalamus je napojen i na autonomní nervový systém.

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

**Hipokampus** vývojově patřil k čichovému analyzátoru koncového mozku. Na základě čichové informace se zde tvořila rozhodnutí určující vztah k určitému objektu jakožto zdroji potravy, cíli sexuálního chování, zdroji nebezpečí apod. Postupně

hipokampus převzal úlohu rozpoznávat **novost** případně **důležitost** všech signálů a řídit reakci na přicházející podnět. Později se zde začala tvořit i rozhodnutí týkající se přenosu informace z krátkodobé paměti do jejich trvalejších složek. Jen ta informace, které je uznána za významnou z hlediska subjektu, postupuje do vyšších paměťových pater.

**Amygdala** je párová struktura ovlivňující řadu prvků chování. Umožňuje těsné vztahy mezi čichem, chováním a řízením výdeje reprodukčních hormonů. Na základě hodnotících mechanismů dodává emoční náboj senzoričtým informacím zpracovávaným v asociačních oblastech kůry. Na polovědomé úrovni uvádí v soulad skutečné postavení a možnosti konání jedince s jeho vlastními představami a motivačním úsilím. Soulad či nesoulad těchto sfér může vyvolávat celé spektrum emocí od pocitu libosti až ke strachu a hněvu.

### 11.3.7. Mozková kůra

**Mozková kůra (neopallium, neokortex)** zastává v rámci regulačních struktur vyšších savců zcela výjimečné postavení, protože integruje naprostou většinu motorických a senzoričtých funkcí CNS. Z hlediska fylogenetického vývoje se mozková kůra začíná formovat až u plazů. Postupně zatlačuje ostatní struktury mozku směrem dovnitř a překrývá je. Jedná se o strukturu typickou pro savce. Neurony jsou v mozkové kůře uspořádány do vzájemně kolmých **sloupců** a **vrstev**. Vrstev tvořících tzv. **horizontální členění** je u savců 6. Do kůry vedou dva typy vzestupných, aferentních drah: 1. projekční dráhy ze smyslových orgánů přes talamus; 2. nespecifické dráhy z retikulární formace, které vedou rovněž přes talamus. Kůra je dále členěna do mozaiky **vertikálních sloupců - modulů**, orientovaných kolmo k povrchu kůry. Vnitřní struktura těchto sloupců je u všech savců velmi podobná. Aferentní informace vstupuje zespodu do sloupce a schopnost jejího zpracování závisí na počtu interneuronů v hořejších vrstvách kůry. Zvrásnění povrchu mozkové kůry (tzv. **gyrifikace**) se zřetelně objevuje až u pokročilejších savců. Důvodem zvrásnění je zvětšení plochy horních vrstev a tedy i počtu spojů. Mozková kůra člověka je složena z 15-25 miliard nervových buněk

V rámci mozkových **hemisfér** rozlišujeme laloky: **čelní (frontální)**, **temenní (parietální)**, **týlní (okcipitální)** a **spánkové (temporální)**. Motorické, senzoričké a asociační oblasti mozkové kůry bývají zobrazovány v tzv. cytoarchitektonických mapách (definováno bývá 17 okrsků).

Z funkčního hlediska kůra v zadních částech hemisfér představuje oblast senzoričtí, v zadních částech oblast motorickou. Určitému svalů těla odpovídá určité místo motorické kůry a analogicky určitému ostrůvku somatosenzoričké oblasti mozku odpovídá skupina receptorů určité oblasti těla (tzv. **somatotopická organizace**). Plocha určité oblasti mozkové kůry odpovídá významu příslušejících svalových nebo receptorových skupin. V týlních lalocích je např. centrum zrakové, ve spánkových sluchové.

U savců jsou obě hemisféry telencefala spojeny pruhem nervové tkáně označované jako **corpus callosum** (kalózní těleso). Levá hemisféra je u člověka sídlem **motorického centra řeči** (Brocovo centrum v čelní oblasti) a **senzoričkého centra řeči** (Wernickeovo centrum ve spánkové oblasti). Pravá hemisféra umožňuje registraci časoprostorových vztahů, rozpoznávání tvarů, vnímání symbolů vizuální komunikace (výrazy obličeje, tvar těla). Hovoříme zde o **lateralizaci**, která souvisí i s pravorukostí nebo levorukostí.



Obr. 11.3. Funkční specializace mozkové kůry člověka (cytoarchitektonická mapa).

Lidský mozek se vyznačuje (oproti mozku jiných savců) mohutným rozvojem **asociačních oblastí**. Ty přijímají polymodální informace, nevykonávají žádné senzorycké nebo motorické funkce a jsou centry nejsložitějších nervových pochodů. V mozku člověka jsou 3 velké asociační oblasti: 1. **oblast parietotemporookcipitální** – přijímá akustické a vizuální podněty a plní vyšší senzorycké úlohy. Je v ní uloženo výše zmíněné senzorycké centrum řeči; 2. **oblast prefrontální** – účastní se na vyšších motorických aktivitách (např. kontrola chování) a 3. **limbická asociační oblast** – má vliv na řízení motivace a emocí a na afektivní aspekty chování.

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

### 11.3.8. Vegetativní nervový systém

V průběhu fylogeneze se setkáváme s tendencí specializace části nervových drah na řízení vnitřních orgánů a jejich vegetativních funkcí. Poprvé se s takovou specializací setkáváme u kroužkoců a členoců. U obratlovců je tento **vegetativní systém** zřetelně funkčně i stavebně oddělen od somatického a postupně se stává „autonomním“ – tj. nezávislým na vůli. Nicméně i nyní jsou oba tyto systémy (somatický a autonomní) vzájemně propojeny a významně spolupracují. Vegetativní systém je na jedné straně napojen na motorický systém řízení, na druhé straně významně spolupracuje se systémem humorálním (např. noradrenalin ve funkcích mediátoru i hormonu).

Hlavní funkcí vegetativního nervového systému je zajišťování řízení funkcí **vnitřních orgánů**, jejich přizpůsobování aktuálním potřebám a kontrola vnitřního prostředí organismu. Reguluje tak např. činnost srdce, plic, trávicího a vylučovacího ústrojí, pohlavních orgánů endokrinních žláz atd.



Od somatické nervové soustavy se vegetativní odlišuje stavebně i funkčně. Vegetativní nervová vlákna jsou tenčí, takže vedou vzruchy pomaleji, vegetativní eferentní dráhy jsou vždy přerušeny synaptickým gangliem, které leží mimo CNS a vegetativní reflexy mají delší dobu trvání a nelze je přímo ovlivnit vůlí. Vegetativní nervový systém se stejně jako motorický systém skládá z části centrální a periferní. Periferní složku vegetativního nervstva tvoří aferentní senzorká a eferentní motorická vlákna (tedy reflexní oblouky). Aferentní vlákna hlásí dráždění vnitřních receptorů, eferentní řídí reflexní odpověď hladké svaloviny. Řízení vegetativní nervové soustavy probíhá na několika úrovních. Jednoduché reflexy se odbývají uvnitř příslušného orgánu, do komplexnějších reakcí (koordinovaných často se somatickým nervstvem - např. kašel, zvracení) vstupuje také CNS (zejména hypotalamus). Zatímco na periférii je vegetativní nervový systém savců anatomicky i funkčně zcela oddělen od somatického, v CNS jsou mezi oběma těsná spojení, a to už na úrovni páteřní míchy, významněji potom v prodloužené míše a zejména v hypotalamu. Nejvyšší úroveň integrace obou systémů představuje **kůra**.

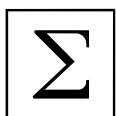
Eferentní vlákna vstupují do tzv. **přeřazovacích ganglií**, kde na ně navazuje další neuron, který pokračuje směrem k příslušným orgánům. Odstředivé dráhy mají tedy část pregangliovou a postgangliovou - na rozdíl od eferentních drah somatických. Obě části se liší i stavbou neuronů – pregangliová vlákna mají myelinovou pochvu, postgangliová vlákna ji nemají (a proto vedou vzruchy pomaleji).

Z funkčního a morfoložického hlediska se periferní eferentní nervy dělí na 1. **adrenergní sympatický systém** a 2. **cholinergní parasympatický systém**. Eferentní neurony **sympatiku** vycházejí z **hrudní a bederní míchy** a cestou k výkonným orgánům procházejí **paravertebrálními ganglii**, uloženými v souvislém řetězci podél míchy (sympatický kmen). Naproti tomu **parasymphatikus** vychází z různých **jader v mozkovém kmeni a z míchy křížové** a přepojovací ganglia leží až v blízkosti nebo dokonce uvnitř cílových orgánů. Mediátorem na přepojovacích synapsích je vždy **acetylcholin**. Větev sympatická a parasymphatická se však liší mediátory koncové synapse na cílové tkáni. U většiny sympatických nervových zakončení je to **noradrenalin**, u zakončení parasymphatických **acetylcholin**.



#### Pojmy k zapamatování

<i>excitabilní membrána</i>	<i>refrakterní stav membrány</i>	<i>exteroreceptivní reflexy</i>
<i>neurit, dendrity, axon</i>	<i>saltatorní vedení</i>	<i>retikulární formace</i>
<i>Schwannova pochva</i>	<i>synapse</i>	<i>gyrifkace</i>
<i>myelinová pochva</i>	<i>neurotransmitter</i>	<i>somatotropická organizace</i>
<i>Ranvierovy zářezy</i>	<i>cefalizace</i>	<i>lateralizace</i>
<i>neuroglie</i>	<i>supraesofageální uzlina</i>	<i>domamin</i>
<i>repolarizace, depolarizace</i>	<i>subaesofageální uzlina</i>	<i>cholinergní systém</i>
<i>dekrement</i>	<i>proprioceptivní reflexy</i>	<i>adrenergní systém</i>



#### Souhrn

Nervový systém je hlavním řídícím a integrujícím systémem organismu. Základní funkční a anatomickou jednotkou nervové soustavy je **neuron**, který má **vzrušivou (excitabilní) membránu** specializovanou na vedení signálů elektrického charakteru. Výběžky, které přijímají vstupní informaci označujeme jako **dendrity**, jako **neurit (axon)** označujeme dlouhý výběžek neuronu, jehož úkolem je vést nervové vzruchy v podobě akčních potenciálů na velké vzdálenosti. Neurity jsou obvykle opatřeny obaly

(izolací) - v periferním systému obratlovců jsou přítomny dvě pochvy: vnější **pochva Schwannova** a vnitřní **pochva myelinová**. Hranice mezi Schwannovými buňkami tvoří **Ranvierovy zářezy**, ve kterých je myelinová pochva přerušena. V okolí neuronů se nacházejí **gliové buňky (neuroglie)**, které kromě podpůrné funkce zajišťují výživu nervových buněk, chrání je a fagocytují poškozené neurony.

Na membráně existuje potenciálový rozdíl - **membránový potenciál**, tj. membrána je **polarizována**. Při působení podnětu vzniká vzruch, který se projeví změnou polarity. Stav obrácené polarizace se označuje jako **depolarizace**. Při působení podnětu a vzniku vzruchu se rychle zvýší permeabilita membrány pro  $\text{Na}^+$ , které vnikají do buňky, a tím se obrací polarizace membrány (vzniká **akční potenciál**). Pak se  $\text{Na}^+$  kanály uzavírají. Po přesunu  $\text{Na}^+$  se zvyšuje permeabilita pro  $\text{K}^+$ , které proudí ven a vyrovnávají změnu membránového potenciálu - nastává **repolarizace**. Místní elektrický proud dráždí sousední úsek axonu, aktivuje napěťově řízené iontové kanály odpovědné za přesuny iontů, membrána se v tomto úseku rovněž depolarizuje a vzruch se začne šířit. Funkční kontakty mezi neurony nebo mezi neuronem a buňkou jiného typu (např. svalovou nebo smyslovou) zajišťují **synapse**. U vyšších obratlovců je synaptický přenos zprostředkováván převážně chemickou cestou prostřednictvím **mediátoru (transmiteru)**. **Presynaptický útvar** je obvykle vakovité rozšíření axonu, které obsahuje především **synaptické váčky**. Ty se hromadí u synaptické štěrbině, tedy v oblasti, kterou označujeme jako **aktivní zónu** synapse. Poté, co vzruch dosáhne presynaptického útvaru, dochází k exocytóze jejich obsahu (**mediátoru**) do synaptické štěrbině. Mediátor putuje synaptickou štěrbinou a váže se na receptor lokalizovaný na membráně **postsynaptického útvaru**, což vede k depolarizaci tohoto útvaru a tedy ke vzniku **excitačního postsynaptického potenciálu**.

Nejjednodušší nervovou soustavou je **nervová soustava difúzní**, která se objevuje u žahavců. U bilaterálně souměrných živočichů dochází postupně k centralizaci a ke vznikům **agregací** neuronů, které se seskupují v **ganglia**. Tato centra se tedy vkládají mezi receptory a efekторы. Pokud každému tělnímu segmentu obvykle odpovídá jeden pár ganglií, hovoříme o tzv. **žebříčkovité nervové soustavě** (kroužkovci). Nervová soustava členovců je odvozena od žebříčkové soustavy. Postupně dochází ke splývání ganglií vedoucím ke vzniku dvou **ústředních uzlin (ganglií) - nadjícnové (supraesofageální) a podjícnové (subaesofoagelní) uzliny**. Základem nervové soustavy obratlovců je trubice s centrálním kanálem, probíhající tělem na hřbetní straně nad trávící trubicí a chordou. V nejrannějším stádiu ontogenetického vývoje je mozek pouze rozšířeným úsekem nervové trubice. Později se jeho přední část ohýbá směrem dolů a vznikají dvě zaškrčení. Tak jsou od sebe odděleny tři základní části, odpředu: **proencefalon, mezencefalon a rombencefalon**. Trojdílný mozek se později rozdělil na mozek pětídílný. Z proencefala vznikl **koncový neboli velký mozek (telencefalon) a mezimozek (diencefalon)**. **Střední mozek (mezencefalon)** se dále nedělil. Rombencefalon se rozdělil na **metencefalon** (ke kterému náleží mozeček - **cerebelum** a u savců **most Varolův - pons Varoli**) a **myelencefalon (prodloužená mícha)** přecházející plynule v **míchu**.

**Mozkový kmen** tvoří fylogeneticky nejstarší část mozku, ve které se nachází ústředí pro řízení základních životních funkcí. Vnitřní částí mozkového kmene se táhne pruh nervové tkáně tvořený sítí nervových buněk - **retikulární formace**, která je významnou složkou v pohybové koordinaci. **Mozeček** zpracovává informace ze svalových a šlachových čidel a z čidla polohového a pohybového. U všech obratlovců se podílí na zajišťování souhry (koordinace) většiny hybných funkcí. **Mezimozek (diencefalon)** je anatomicky poměrně malý oddíl mozku, který bývá překryt hemisférami velkého mozku. Boční stěny mezimozku označujeme jako **talamus**, dorzální část **epitalamus**,

ventrální **hypotalamus**. Funkcí mezimozku je propouštění a kontrola všech smyslových vjemů. Významnou integrační oblastí **koncového mozku** (telencefala) savců jsou **bazální ganglia**. Jejich hlavním úkolem je převádění plánovaných pohybů do pohybových programů. Nejvyvinutější část mozku představuje nově se diferencující **mozková kůra (neopallium)**, které expanduje, přerůstá všechny starší části telencefala, zatlačuje je bazálněji a dominuje nakonec celému savčímu mozku. U vyšších savců mozková kůra zastává v rámci regulačních struktur zcela výjimečné postavení, protože integruje naprostou většinu motorických a sensorických funkcí CNS. Objevuje se zde zvrásnění povrchu (tzv. **gyrifikace**), jehož důvodem je zvětšení plochy horních vrstev a tedy i počtu spojů. V rámci mozkových **hemisfér** rozlišujeme laloky: **čelní (frontální)**, **temenní (parietální)**, **týlní (okcipitální)** a **spánkové (temporální)**. Určitému svalu těla odpovídá určité místo motorické kůry a analogicky určitému ostrůvku somatosenzorické oblasti mozku odpovídá skupina receptorů určité oblasti těla (tzv. **somatotopická organizace**). Motorické, sensorické a asociační oblasti mozkové kůry bývají zobrazovány v tzv. cytoarchitektonických mapách. Lidský mozek se vyznačuje (oproti mozku jiných savců) mohutným rozvojem **asociačních oblastí**. Ty přijímají polymodální informace, nevykonávají žádné sensorické nebo motorické funkce a jsou centry nejsložitějších nervových pochodů. **Limbický systém** je heterogenní soustava vývojově starých oblastí telencefala a diencefala, které jsou spojeny v jeden funkční celek. U vyšších savců a člověka je spojen se vznikem emocí a subjektivních pocitů.

Hlavní funkcí vegetativního nervového systému je zajišťování řízení funkcí **vnitřních orgánů**, jejich přizpůsobování aktuálním potřebám a kontrola vnitřního prostředí organismu. Reguluje tak např. činnost srdce, plic, trávicího a vylučovacího ústrojí, pohlavních orgánů, endokrinních žláz atd. Z funkčního a morfologického hlediska se periferní eferentní nervy dělí na 1. **adrenergní sympatický systém** a 2. **cholinergní parasympatický systém**. Eferentní neurony **sympatiku** vycházejí z **hrudní a bederní míchy** a cestou k výkonným orgánům procházejí **paravertebrálními ganglii**, uloženými v souvislém řetězci podél míchy (sympatický kmen). Naproti tomu **parasympatikus** vychází z různých **jader v mozkovém kmeni** a z **míchy křížové** a přepojovací ganglia leží až v blízkosti nebo uvnitř cílových orgánů. Větev sympatická a parasympatická se však liší mediátory koncové synapse na cílové tkáni. U většiny sympatických nervových zakončení je to **noradrenalin**, u zakončení parasympatických **acetylcholin**.



### Kontrolní otázky

1. Popište stavbu neuronu. Jakým způsobem jsou izolovány neurity?
2. Jak vzniká akční potenciál a jak se šíří? Popiště, vysvětlete.
3. Co jsou synapse, k čemu slouží a jak fungují?
4. Popiště nervovou soustavu členovců.
5. Jaký je rozdíl mezi proprioreceptivními a exteroceptivními reflexy?
6. Co je mozkový kmen, z čeho se skládá a jaké funkce řídí?
7. Co jsou bazální ganglia, v jaké části savčího mozku se nacházejí a jaké jsou jejich funkce?
8. Popište funkční uspořádání mozkové kůry. Co znamená pojem gyrifikace?
9. Co jsou asociační oblasti, jaké jsou jejich funkce a kde v mozku se nacházejí?
10. Definujte vegetativní nervový systém a jeho funkce?

## 12. FYZIOLOGIE SMYSLŮ

### Cíle

Po zvládnutí kapitoly budete umět:

- objasnit význam smyslového vnímání pro živočišný organizmus
- definovat základní mechanismy mechanorecepce, chemorecepce a radiorecepce
- popsat fylogenezi jednotlivých smyslových orgánů a jejich vývojové modifikace

### Klíčová slova

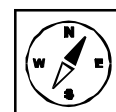
exteroreceptor, interoreceptor, fyzický receptor, tonický receptor, počitek, vjem, chemorecepce, mechanorecepce, radiorecepce, chuť, čich, somatosenzorické vnímání, bolest, statokinetický orgán, vestibulární aparát, statocysta, sluch, tympanální recepce, netympánální recepce, Cortiho orgán, propriorecepce, termorecepce, fotorecepce, zrak, fotopigment



### Průvodce

*Jednou ze základních charakteristik živé hmoty je její dráždivost, tj. schopnost odpovídat na podněty přicházející z vnějšího či vnitřního prostředí. Tyto podněty představují pro organizmus zásadní informace o prostředí - zda je toto prostředí optimální z hlediska jeho nároků na biotické a abiotické podmínky, zda je bezpečné atd. Z původně primitivních „senzorů“ registrujících pouze změny faktorů se postupně vyvíjely orgány, mající vysokou rozpoznávací schopnost. Vrcholem dokonalosti smyslových orgánů jsou komorové oči obratlovců schopné registrovat stovky odstínů barev, registrovat jejich okamžité změny, velikosti a tvary objektů, jejich prostorové uspořádání či rychlost pohybu. Smyslové orgány detekují veškeré potřebné (a zpracovatelné) informace a po jejich vyhodnocení v centrální nervové soustavě poskytují živočichům smyslový obraz skutečnosti. Ten je vlastně výběrem určitých složek smyslových počitků v souladu s tím, co je v dané situaci pro organizmus důležité v konfrontaci s dosud získanými zkušenostmi.*

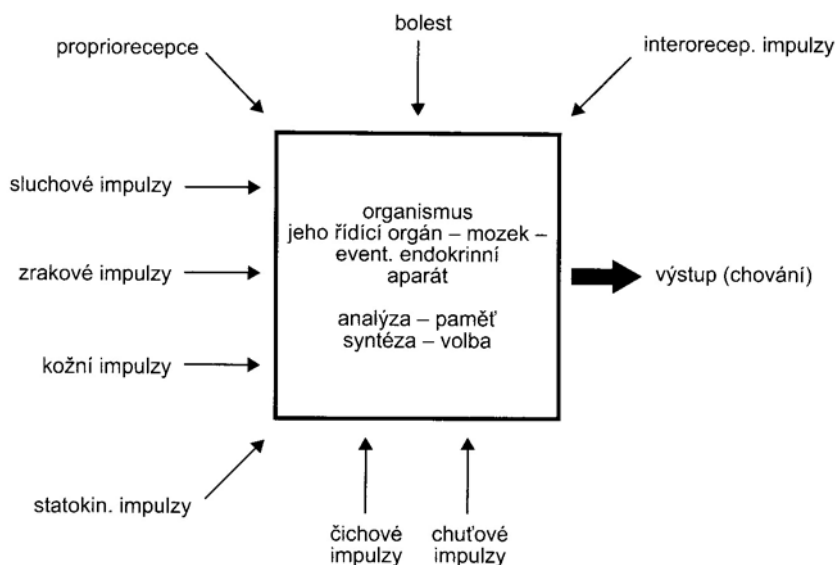
*Přestože se jedná o závěrečnou kapitolu tohoto skriptu (a tudíž již mohou být Vaše smysly poněkud unaveny), zkuste ještě zmobilizovat síly a dotáhnout studium do řádného konce ke spokojenosti Vaší i vašeho examinátora ☺.*



Úkolem smyslových orgánů je podávat živočichům informace o okolním světě nebo o stavu a změnách jejich vnitřního prostředí. Buňky specializované pro příjem určité informace se nazývají receptorové buňky nebo **receptory**. Všeobecně platí, že stimulací receptorů adekvátní energií (stimulem, podnětem) dochází k odpovědi, kterou nazýváme **receptorový potenciál**. Smyslové orgány vykazují specifitu, tj. jsou drážditelné pouze určitým charakterem a druhem informací. U všech ale rozlišujeme několik základních vlastností: intenzita podnětu musí dosáhnout prahové hodnoty (**senzorického prahu**), aby se uplatnila. Smyslové orgány rovněž umožňují určit délku trvání podnětu, lokalizovat jej příp. získat další specifické informace (např. určovat tvary, pohyb apod.). Receptory (čidla) a smyslové orgány můžeme třídit podle různých hledisek. Nejběžnější je členění podle druhu vnímaného podnětu na **mechanoreceptory**, **chemoreceptory**, **radioreceptory** (tj. **fotoreceptory** a **termoreceptory**) atd. – viz dále. Kromě **exteroreceptorů** monitorujících okolní vnější prostředí (např. čich, zrak), rozeznáváme **interoreceptory** sledující stavy uvnitř těla (např. pH krve), obvykle dělené ještě na proprioreceptory (ve svalech, kloubech, šlachách) a vlastní interoreceptory (útrobní receptory). Základní prvek vnímání je

**počitek**, který zobrazuje jednotlivou vlastnost vnímaného předmětu (např. počtek barvy nebo vůně) a nemůže být dále již dělen. **Vjem** je komplex počitků, do kterého se promítá také zkušenost a emotivita.

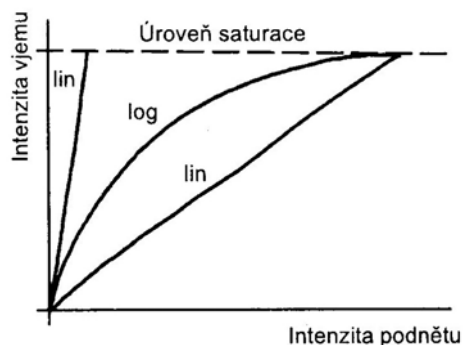
Úkolem receptorových buněk je převést působení podnětu určité modality do **akčních potenciálů**. Senzitivními aferentními nervy je pak informace vedena do CNS, kde může vzniknout efektorová odpověď (obr. 12.1). Vlastní subjektivní **smyslový vjem vzniká až v mozku**, a to jen v případě, že signál z receptorů má přímé spoje s oblastmi mozkové kůry. Řada podnětů z těla - např. vegetativních informací z interoreceptorů - se vůbec do vědomí nedostane. CNS hraje při smyslové recepci naprosto zásadní roli. Finální smyslová informace je postupně sestavována z jednodušších prvků do složitějších celků v příslušných hierarchicky uspořádaných smyslových centrech mozku. Vědomí je pak přístupný až výsledný komplexní vjem.



Obr. 12.1. Schéma vstupů a výstupů při vzniku smyslových vjemů (podle Mourka 2005).

Velmi důležitá je schopnost **adaptace** receptorů (myslů). Jedná se o fyziologický děj, při kterém receptory smyslových orgánů při déletrvajícím působení podnětu snižují amplitudu receptorového potenciálu. Vedle adaptace receptorů (periferní) existuje i adaptace centrální, tj. na úrovni mozkových center příslušných sensorických drah. **Habituací** obecně nazýváme snížení citlivosti smyslových orgánů (nebo intenzity vjemu), která souvisí s adaptací na déletrvající změnu v intenzitě působení nějakého podnětu (např. chladu). Podle schopnosti receptorů se adaptovat rozlišujeme receptory **fázické** (rychle se adaptují) – např. čich, sluch, zrak a **tonické**, které se adaptují jen velmi pomalu nebo se neadaptují vůbec (např. receptory na bolest).

Zajímavou a velmi užitečnou vlastností většiny receptorů je jejich schopnost lépe rozlišovat změny malých intenzit než změny intenzit velkých. Např. jsme schopni rozlišit váhu dvou předmětů (tedy rozeznat, který je těžší) o hmotnostech 10g a 11g, ale nerozlišíme váhu předmětů o hmotnosti 500g



Obr. 12.2. Weber-Fetchnerovo pravidlo. Intenzita vjemu se mění s intenzitou podnětu logaritmicky.

a 501g, přestože je mezi nimi stejný váhový rozdíl. Mezi intenzitou podnětu a receptorovou odpovědí totiž nejde o lineární vztah, ale logaritmický (**Weber-Fetchnerovo pravidlo**) – obr. 12.2. Jedná se o kompromis mezi potřebnou citlivostí receptoru a schopností zaznamenávat velký rozsah intenzit podnětů.

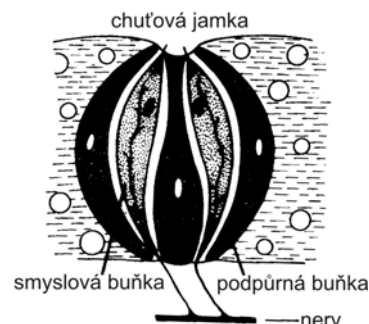
## 12.1. Chemorecepce

Schopnost reagovat na chemické podněty z okolí je obecnou vlastností všech živých buněk – chemorepceci proto pokládáme za nejstarší a nejuniverzálnější smysl v živočišné říši. Chemorepce je rovněž principem schopnosti buněk reagovat na hormonální stimuly (→ str. 129). Oddělení chuti a čichu od původní jednotné chemorepční schopnosti nastává s přechodem mnohobuněčných živočichů na souš, podstata transdukce však zůstává velmi podobná – chuť je **chemorepce kontaktní**, čich naopak **distanční**. Význam chuti spočívá především v posuzování kvality potravy před jejím přijetím. Význam čichové repce je indikace kvality ovzduší na straně jedné a přítomnost či nepřítomnost biologicky významného odorantu na straně druhé (přítomnost potravy, sexuální informace, nebezpečí). Některé látky mohou být velmi specifickým nositelem sexuální informace (feromony). Apokrinní potní žlázy (podpaží, pubická oblast) svým sekretem také podávají velmi významnou čichovou informaci a hrají významnou roli v chování většiny savců (teritorialita, identifikace jedince, sexuální signály apod.). Prudkým drážděním čichové sliznice, dochází k reflexní zástavě dechu (reflexní apnoe) s ochranným významem.

### 12.1.1. Chuť

Chuťové receptorové buňky mají rozličný tvar. Zpravidla jsou opatřeny vlásky (chemorepční senzily), jejichž membrány nesou specifické, zpravidla proteinové receptory. Receptory mohou reagovat na celou paletu různých látek, nebo jsou vysoce specifické a registrují třeba jen jednu jedinou látku.

Bezobratlí mají chemoreceptory kdekoli na těle, bývají však zpravidla soustředěny na určitá exponovaná místa – okolí úst, tykadla, chodidla apod. Základní funkční jednotkou chuťového orgánu obratlovců je **chuťový pohárek** (obr. 12.3.). Jedná se o oválný útvar, uložený těsně pod povrchem sliznice ústní dutiny. V chuťovém pohárku se nachází chuťové buňky opatřené mikrovilárními útvary, kterými se chuťové látky rozpuštěné ve slinách dostávají k jejich chuťovým pórům.



Obr. 12.3. Schéma chuťového pohárku (Paulov 1980).

Obecně rozlišujeme čtyři základní kvality chuti: **sladko, slano, kyselo a hořko**, kterým odpovídají také čtyři různé typy chuťových buněk. Ty bývají u obratlovců rozmístěny na různých místech ústní dutiny. U člověka se chuťové buňky citlivé na sladko nacházejí na špičce jazyka, na slano na špičce a po stranách jazyka vpředu, na kyselo po stranách jazyka vzadu a na hořko na kořeni jazyka. Člověk má přibližně 9 000 chuťových pohárků. Nejnížší práh citlivosti má hořká chuť, která zpravidla varuje před toxickými látkami.

### 12.1.2. Čich

Čichové orgány registrují chemické podněty přítomné ve formě plynů ve vzduchu – patří tedy k dálkovým (distančním) chemoreceptorům. Čichové orgány jsou u obratlovců umístěny v horních částech dýchacích orgánů, tedy v místech, které se nejdříve setkávají s příchozím vzduchem. U bezobratlých živočichů se čichové receptory nachází rovněž nejčastěji okolo úst, ale mimoto také často na jiných místech těla – na kladélku, kde se využijí při hledání vhodného substrátu pro kladení vajíček, na tykadlech, která jsou opatřena celou řadou chemo- i mechanoreceptorů, na nohách, které jsou v kontaktu se substrátem apod.

Hlavní recepční oblast se u obratlovců nachází v nosní sliznici na horní skořepě dutiny nosní. Vlastní **čichový receptor** je tvořen zakončením nervových bipolárních buněk a plocha, kterou tyto buňky inervují, se liší svou velikostí u různých druhů. Např. u psů je velká a obsahuje cca 250 milionů čichových smyslových buněk, naopak u člověka, u něhož je čichová funkce spíše v regresivní fázi vývoje, je malá a obsahuje jen asi 20 milionů smyslových buněk. Senzorické (recepční) buňky mají **vláskovitá zakončení** (cilie) obklopená hlenem, který je neustále produkován **Bowmanovými žlázami**. Molekuly plyných látek, kterými jsou stimulovány (odoranty), se dostávají k ciliím prostřednictvím vazných proteinů obsažených v hlenu. Čichové receptory člověka jsou schopné rozeznat až 3 tisíce různých počitků – odhaduje se, že se o to zaslouhuje více než tisíc různých typů receptorových buněk. Výsledný čichový vjem vzniká mísením podnětů z různě vyladěných receptorových buněk. Koncentrace chemických látek potřebná k vyvolání vzruchu v čichových orgánech je velmi malá. Psi jsou schopni detekovat dokonce jedinou molekulu chemické látky v jednom litru vzduchu.

Někteří plazi, obojživelníci a savci (hlodavci a kopytníci) mají vyvinutou speciální dutinu propojenou s dutinou ústní, která je vystlaná čichovým epitelem – **vomeronasální (Jacobsonův) orgán**. Tento orgán slouží především k feromonové komunikaci mezi pohlavími daného druhu. Hadí čichají chemorecepčními buňkami jazyka.

Typický hmyzí chemoreceptor je **čichová senzila**, která je opatřena jedním nebo větším množstvím pórů. Póry ústí do vnější komůrky vyplněné tekutinou, která navazuje na dendritickou komůrku s dendrity nervové buňky. Největší koncentrace čichových senzil je na tykadlech. Např. samec bource morušového jich má na tykadlech asi 17 000, každou až s 3 000 póry (tj. dohromady 45 - 50 milionů pórů na jednoho jedince). Takový orgán pak dovede zaregistrovat opravdu nepatrné množství feromonu.

### 12.2. Mechanorecepce

Mechanorecepce je založena na vnímání působení síly nebo pohybu. Nejjednoduššími mechanoreceptory jsou **volná nervová zakončení** v kůži, schopná reagovat na tlak nebo bolest. Odvozenými složitějšími strukturami jsou různá **tělíska** opatřená přídavnými strukturami (např. hmatová tělíska v kůži) nebo receptorové buňky napojené na senzily. Mezi nejsložitější mechanoreceptory pak náleží sluchové nebo statokinetické orgány. Díky mechanoreceptorům jsou živočichům zprostředkovávány velmi rozdílné informace o vnitřním a vnějším prostředí. Dokáží detekovat bolest, dotek, pohyb tekutiny, gravitaci, zvuk nebo míru svalového napětí.

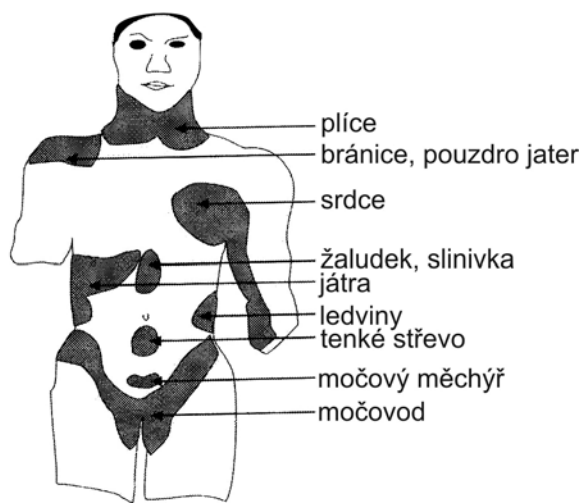
Mechanorecepční buňky jsou často vybaveny vlásky (**vláskové buňky**), které umožňují zachytit mechanický podnět a převést jej na změnu membránové iontové propustnosti, tj. změnu membránového napětí. Principem jsou **mechanicky vrátkované**

**iontové kanály**, jejichž pohyblivá doména se může jako poklop otevírat a zavírat. Domény bývají obvykle spojeny proteinovým vláknem, které se při pohybu cilie napíná a otevírá příslušný kanál.

### 12.2.1. Somatosenzorické vnímání

Volná nervová zakončení odpovídají za vnímání **bolesti - nocicepci**. Vnímání bolesti má pro živočichy zejména ochranný význam – je to fyziologická informace o tom, že s organizmem není něco v pořádku. Volná nervová zakončení (nocireceptory) lze nalézt ve většině tkání. Podle místa vzniku bolesti rozlišujeme bolest somatickou, viscerální (útrobní) a centrální.

**Bolest somatická** je bolest, která vychází z podráždění nocireceptorů kůže, event. sliznic (tedy z povrchu těla). Povrchní bolest je většinou přesně lokalizovatelná, je náhlá a je zprostředkována volnými nervovými zakončeními myelinizovaných vláken. Špatně lokalizovatelná (tzv. druhá bolest) následuje většinou po bolesti první. Jestliže první bolest vedla k obranným či únikovým reakcím, druhá bolest vede postiženého spíše k tomu, aby zaujímal výhodnou, úlevnou pozici. Svědění (pruritus) vzniká slabým drážděním receptorů pro bolest (např. při hojení či mírném poškození kůže). **Útrobní (viscerální) bolest** rozdělujeme podle jejího vzniku na bolest vznikající drážděním zevní pobřišnice, plicní pleury nebo perikardu. Inervace těchto struktur pochází z povrchových nervů a proto je velmi dobře lokalizovatelná (nepravá viscerální bolest). Pravá viscerální bolest se projeví při patologickém dráždění břišních orgánů (např. nadýmání střeva), při působení toxických látek (např. v žaludku) apod. Viscerální bolest se často promítá jako tzv. přenesená bolest do určitých míst na povrchu těla. Tato místa se označují jako tzv. **Headovy zóny** (např. bolest vznikající v srdci při infarktu myokardu je často lokalizována do levého ramene a na vnitřní stranu levé končetiny – obr. 12.4.). **Centrální bolest** může vznikat nejen drážděním vlastních nocireceptorů, ale také nervových vláken či center jejich výše položené dráhy, tzv. projekční bolest. Tak jsou známy kruté bolesti při postižení některých částí CNS, při vyhřezlých meziobratlových ploténkách nebo je známa fantomová bolest, kdy pacienta bolí např. amputovaná končetina.



Obr. 12.4. Headovy zóny (Králíček 2004).

Na povrchu těla živočichů se nachází velké množství smyslových buněk, odpovědných za vnímání doteku a tlaku – **taktilní receptory**. Tyto receptory se již objevují u nejnižších mnohobuněčných, jako např. polypců, u kterých se soustřeďují zejména na exponovaných místech těla (chapadla, ústní otvor). U členovců s vnější kostrou se vyskytují roztroušeně po celém těle zvláštní **hmatové brvy** upevněné kloubně v kutikulárních jamkách. Do jejich dutiny proniká čivý výběžek primární smyslové buňky, který je při každém ohnutí chlupu mechanicky drážděn. U ptáků a savců jsou nervová vlákna napojena na bázi peří a chlupů, z nichž některé mohou být specializovány jako **hmatová peříčka** nebo **hmatové chlupy**. **Dotykovými receptory**



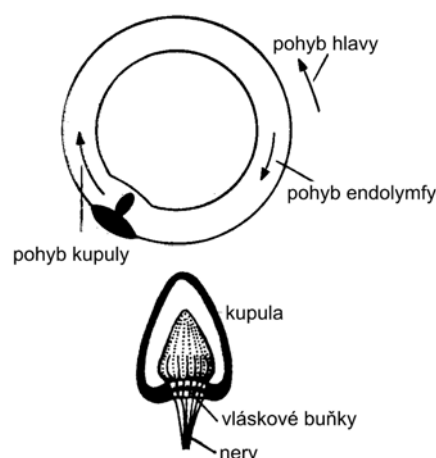
jsou citlivé buňky v kůži, které vnímají mechanickou energii, která v různém rozsahu deformuje kůži. Počet mechanoreceptorů na různých místech povrchu těla se různí. Vysoký počet existuje např. na dlani, bříškách prstů, na rtech či víčkách, naopak relativně nízký počet je na zádech a hýždích. U člověka nacházíme v neochlupené kůži směrem od povrchu do hloubky čtyři typy taktilních receptorů: **Merkelovy disky** - jsou uloženy v epidermis, optimálním podnětem pro jejich podráždění je dotek nebo lehký tlak působící na kůži a nemají směrovou citlivost; **Meissnerova tělíska** - se nacházejí v papilách škůry (coria), adekvátním podnětem je jemné mechanické chvění v rozsahu do 80 Hz a mají směrovou citlivost; **Ruffiniho tělíska** - jsou lokalizována v hlubokých vrstvách coria, optimálně reagují na napínání kůže (např. vlivem pohybů končetiny nebo prstů – vnímají směr napínání kůže); **Vater-Paciniho tělíska** - jsou uložena v těle subcutanea, reagují na krátce působící dotyk nebo vibrace s optimální reakcí na frekvence 100 až 300 Hz, avšak nemají směrovou citlivost.

### 12.2.2. Statokinetické vnímání

Specializovaným smyslem pro detekci polohy těla a jeho pohybu v prostoru je **statokinetický orgán - vestibulární aparát**. Vestibulární orgány bývají obvykle uloženy v hlavové části organismu a jejich význam spočívá především v reflexní reakci udržující hlavu a trup ve vzpřímené a vyvážené poloze vůči gravitaci.

Jednoduchým typem statokinetického orgánu je **statocysta**, která je typická pro bezobratlé živočichy mimo hmyz. Statocysta je tvořena váčkem naplněným kapalinou, který má na svém vnitřním povrchu políčko senzoričkových buněk (zvané **makula**). Tyto buňky mají jemné vlásky, které na svých konečcích obvykle nesou pevné krystalky (**otokonie**) spleené dohromady rosolovitým materiálem. Když se statocysta nachýlí na stranu nebo vpřed, vlásky se ohýbají a vyvolávají vznik akčních potenciálů. Statocysta je citlivá na lineární zrychlení nebo směr gravitace, zajišťuje tedy **statickou rovnováhu**. Raci mají otevřené statocysty na bázi prvního páru tykadél, ve kterých mají funkci statolitů zrnka písku. Za orgán rovnováhy dvoukřídlého hmyzu jsou považovány **haltery** (kyvadélka) - zakrnělý druhý pár křídel.

U obratlovců zastává funkci statokinetického vnímání vestibulární aparát. Jedná se o kanál naplněný tekutinou s políčky smyslových buněk na stěně. U obratlovců nalezneme obvykle tři polokruhové kanálky vnitřního ucha, kolmo na sebe postavené, rozšířené do baňky (**ampula**) vyplněné endolymfou. Do dutiny kanálu ční vláskové buňky, které jsou kryty rosolovitým sloupcem zvaným **kupula**. Při pohybech hlavy se pohyb endolymfy opožďuje za pohybem stěn kanálku, přičemž se kupula vychyluje a dráždí receptorové buňky na bázi ampuly (obr. 12,4.). Vzácně se velmi podobný vestibulární aparát nachází také u bezobratlých živočichů (např. chobotnice). Statokinetické receptory patří mezi **tonické** receptory, tj. neadaptují se.



Obr. 12.4. Schéma pohybu ampuly s kupulou a struktura kupuly. Podle Paulova (1980)

### 12.2.3. Proudový smysl

Proudový smysl se vyskytuje u vodních živočichů a umožňuje registraci změn vlnění proudící vody. Získané informace pak slouží k vyhodnocení polohy těla v proudící vodě, zaznamenávání překážek, registraci polohy sousedních jedinců v hejnu apod.

Smyslovými buňkami pro vnímání proudu jsou kožní mechanoreceptory zvané **neuromasty**. Neuromasty proudového orgánu jsou velmi podobné smyslovým buňkám vnitřního ucha. Každý neuromast je tvořen sekundárními smyslovými buňkami s vláskovitými výběžky, které jsou obaleny rosolovitou **kupulou** (viz vestibulární aparát). Vodní proud ohýbá kupulu a dráždí tak vlásky smyslových buněk, napojených zejména na jednu z větví bloudivého nervu. Vzhledem k tomu, že mohou neuromasty vnímat i vlnění vody o nízkém kmitočtu, mohou se zřejmě podílet také na vnímání zvuku.

U primitivnějších strunatců (kruhoústí a některé paryby) jsou neuromasty uloženy v mělkých kožních brázdách. U ryb je sídlem tohoto dalekohmatného smyslu ústrojí zvané **postranní čára**, skládající se ze dvou, po bocích těla probíhajících kanálků, které se na hlavovém konci větví ve složitý labyrint chodbiček. Navenek tyto kanálky vyúsťují krátkými vývody, kterými do nich vniká voda. Přední část postranní čáry lze považovat za strukturu, z níž se v průběhu fylogeneze vyvinul vestibulární a sluchový aparát vnitřního ucha obratlovců.

### 12.2.4. Sluch a vnímání vibrací

Specializované orgány umožňující vnímání zvuků se objevují až u kmene Arthropoda. U nižších bezobratlých se vyskytují jen jednoduché formy netympanální receptce (viz níže) umožňující vnímání vibrací okolního prostředí. Z obratlovců vnímají zvuky nejdokonaleji ptáci a savci. Schopnost rozlišovat zvuky, jejich frekvenci, intenzitu a směr odkud přicházejí se vyskytuje zejména u skupin s vyspělou vnitrodruhovou akustickou komunikací – tj. u druhů vybavených specializovaným zvukotvornými orgány.

**Bezobratlí** vnímají zvuky dvěma způsoby:

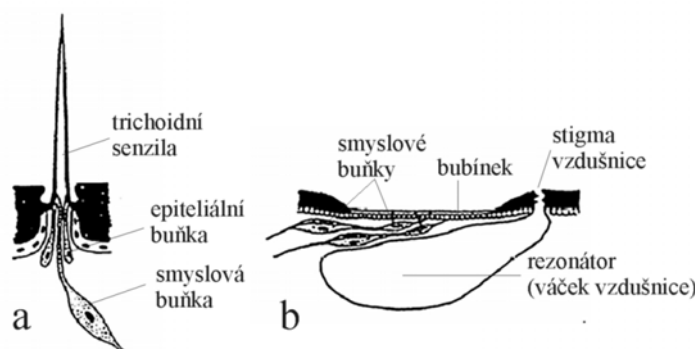
**a) netympanální receptce** - je primitivní forma vnímání zvuku pomocí **trichoidních senzil** (chloupků). Ty jsou schopny vnímat vibrace okolního prostředí způsobené zvuky (zpravidla pouze nízkofrekvenčními). Tyto vibrace se přenášejí na chloupky, jejichž pohyb je pak živočichem registrován a analyzován (obr. 12.5a). U suchozemských druhů tento mechanismus funguje pouze na krátké vzdálenosti. Ve viskóznějším vodním prostředí je taková senzila drážděna i na delší vzdálenosti.

Specializované útvary schopné dobře vnímat zvuky se nazývají **chordotonální orgány**. Jsou to strunovité útvary napnuté napříč tělními dutinami, které jsou svými konci připevněny na vnitřní plochy ohebných částí kutikuly. S nimi jsou propojeny dendrity nervových senzoriálních buněk, které vnímají vibrace těchto útvarů. Toto základní schéma je často modifikováno. U hmyzu se chordotonální orgány vyskytují nejčastěji v člancích tykadel, končetin a u bází křídel. Modifikací chordotonálního orgánu je také Johnstonův orgán, který leží v druhém tykadlovém článku a slouží ke zjišťování pasivního pohybu tykadel (při letu) - tedy jako gyroskopický smysl.

Vnímání vibrací substrátu umožňuje subgemální orgán, což je chordotonální orgán umístěný v holeni nohy u většiny druhů hmyzu vyjma brouků a dvoukřídleho hmyzu.

Obsahuje řadu senzoryckých buněk spojených s kutikulou holeně a procházejících tracheou.

**b) tympanální receptce** - je zajištěna specializovanými orgány dobře přizpůsobenými ke vnímání zvuku, které se nazývají **tympanální orgány** (obr. 12.5b). Skládají se z bubínku, rezonátoru a sluchových buněk. Bubínek je vyvinut v podobě tenké blány napnuté na chitinovém rámečku umístěném na dně krátké chodby. Rezonátor představuje vakovitě rozšířená vzdušnice, na kterou bubínek naléhá. Mezi bubínkem a rezonátorem jsou hřebenovitě uspořádané smyslové buňky. Zvuk prochází otvorem k tympanálnímu orgánu, rozechvívá bubínek a jeho chvění dráždí smyslové buňky. Tympanální orgány se vyskytují u hmyzu, který má schopnost vyluzovat zvuky a najdeme je na hrudi, holeních předního páru nohou, zadečku a křídlech.



Obr. 12.5. Sluchové receptory hmyzu. a – schéma trichoidní senzily; b – schematické znázornění tympanálního orgánu (saranče). Podle Kodříka (2000).

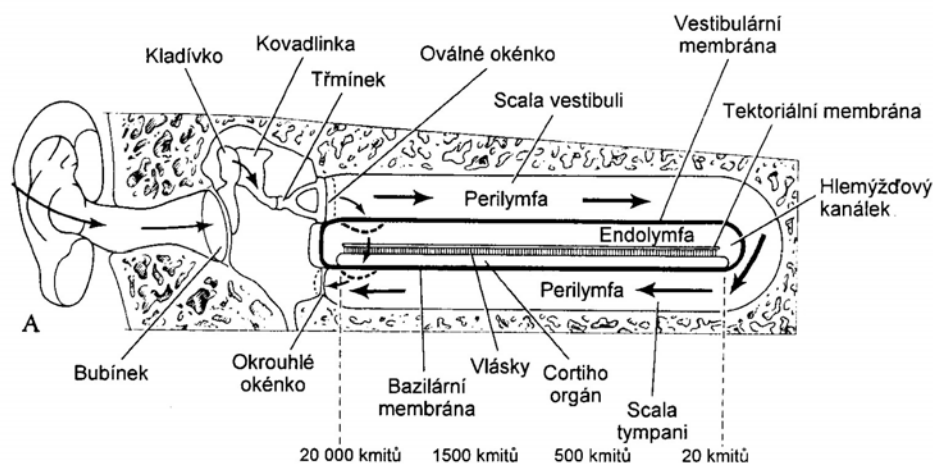
**Obratlovci** vnímají zvuky na základě snímání vibrací pomocí specializovaných **recepčních vláskových sluchových buněk**, které jsou součástí **Cortiho orgánu**. Tyto receptory zvukové energie jsou uloženy ve vnitřním uchu v hlemýždi.

Schopnost vnímat zvuky se vyskytuje u všech tříd obratlovců. Všechny druhy savců včetně člověka mají sluch vyvinutý velmi dobře; nejhůře je sluch vyvinut u hadů, kteří jsou téměř hluchí. U ptáků a savců tvoří sluchové orgány dohromady s polohovým ústrojím společný sluchově-polohový orgán. Zvukové signály jsou zachycovány ušním boltcem a zvukovodem jsou vedeny na bubínek - membránu oddělující vnější a střední ucho.

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

Vlastní receptory zvukové energie jsou uloženy v **hlemýždi** vnitřního ucha. Jedná se o spirálovitě stočený kanál, v němž je po celé délce uchycen tzv. **blanitý hlemýžď**, což je kanál vymezený dvěma membránami. Horní stěna blanitého kanálu se nazývá **Reissnerova membrána**, spodní **bazilární membrána**. Na bazilární membráně je po celé délce hlemýždě uložen **Cortiho orgán**, který mezi opornými buňkami obsahuje vlastní recepční **vláskové sluchové buňky** (obr. 12.6.). Každá je vybavena asi 100 ciliemi, které shora kryje blána – (membrana tectoria).

Pohyb sluchových kůstek se přenáší na perilymfu hlemýždě. Pohyb tekutiny rozechvěje na určitém místě celou blanitou chodbičku. Tím se i bazilární membrána posouvá vůči membráně tektoriální, přičemž ohýbá cilie vláskových buněk. Tím je vyvolán vznik receptorového potenciálu.



Obr. 12.6. Schematická znázornění lidského sluchového aparátu. Šipky znázorňují přenos vibrací a pohyb perilymfy vyvolávající zvukové vjemy. Na bazilární membráně jsou znázorněna místa, na kterých dosahují maxima vlnění o určité frekvenci. Podle Reece (1998).

Čím nižší je frekvence kmitů, tím bližší je místo maximálních vibrací bázi hlemýždě. Při zaznění určitého tónu se rozkmitávají jen vlákna určitých recepčních buněk. V lidském uchu je v Cortiho orgánu přítomno ca 3 500 recepčních buněk, přičemž jsme schopni rozeznávat ca 850 tónů. Vlásokové buňky Cortiho orgánu jsou tak citlivé, že mohou zachytit výchylky vlásků blížíci se průměru atomu vodíku. Velikost vychylování bazální membrány a tím i pohyb vlásků se různí podle frekvence vibrací zvukového zdroje a má proto zásadní význam pro rozlišování výšky tónů. Hluboké tóny rozechvívají delší, vysoké tóny kratší vlákna. Vsruch, který tímto podrážděním vznikne, je veden nervovými vlákny sluchového nervu do centrální nervové soustavy. Rozsah vnímaných zvukových frekvencí se u různých druhů liší, přičemž řada druhů slyší ultrazvuky do frekvence 300 kHz (delfini).

### 12.2.5. Propriorecepce

Receptory umístěné v šlachách, kloubních pouzdrech a v příčně pruhovaném svalstvu poskytují neustále informace o poloze těla a postavení kloubů (proprioreceptory). Je jimi registrován rozsah, síla a adekvátnost (přiměřenost) pohybu. Anatomické struktury zajišťující tyto informace jsou **svalová vřeténka**, **Golgiho šlachová tělíska**, mechanoreceptory v pojivu kolem kloubů a v kůži nad klouby.

**Svalová vřeténka** jsou umístěna v příčně pruhované svalovině paralelně s jednotlivými svalovými snopci. Registrují délku svalového vlákna - dráždí se jejich protažením. **Golgiho šlachová tělíska** jsou umístěna ve šlachách (úponech svalů a v úponech na kloubní pouzdra) tak, že se aktivují jejich zvyšujícím se napětím. Aferentní vlákna ze šlachových tělísek, stejně jako vlákna ze svalových vřetének vedou informaci do zadních míšních rohů. Odtud se vede informace eferentními vlákny do příslušného svalu, kde dojde k odpovědi ve formě svalové kontrakce na podnět, který podráždění receptorů způsobil.

## 12.3. Radiorecepce

Radiorecepce je založena na schopnosti vnímat vlnění (záření). Fotoreceptory registrují záření v oblasti vlnové délky viditelného záření – světla (260-760 nm) a jsou podstatou zrakového vnímání. Termoceptory jsou drážděny tepelnými a chladovými podněty vč. bezdotykového vnímání infračerveného záření.

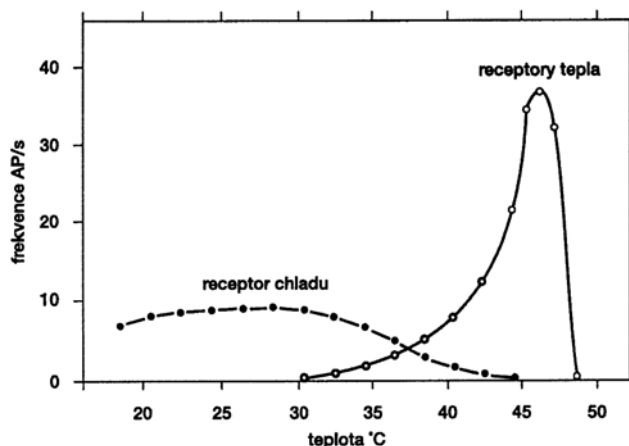
Živočichové nemají žádné receptory pro registraci neviditelného záření (mimo ultrafialové záření u některých skupin). Ultrafialové záření (100 – 400 nm) lidé nejsou schopni vnímat, nicméně jeho určitá pravidelná dávka je nezbytná pro tvorbu vitamínu D z jeho prekurzorů. Naopak vysoké dávky ultrafialového záření mají významný biologický účinek (narušení DNA - mutace, kancerogenní účinek; poškození zraku). Sensoricky nerozlišitelné je rovněž ionizující (gama) záření s negativním genetickým i somatickým účinkem a neionizující (rádiové) záření, které se při průchodu tělem živočichů mění na tepelné záření a může vést až k termickému poškození tkání. Rádiové záření je však výhradně antropogenního původu (vlnová délka >0,3 mm).

### 12.3.1. Termorecepce

Termoreceptory zprostředkovávají vnímání teplotních změn a také behaviorálních a autonomních reakcí, které se podílejí na regulaci tělesné teploty. Většina termoreceptorů je rozmístěna na povrchu těla v kůži, ale termoreceptory se nachází rovněž v útroběch a CNS (hypotalamus). Útrobní termoreceptory se však nepodílejí na vědomém vnímání teploty, tj. na termoreceptci v užším slova smyslu.

Povrchová kožní termorecepce zahrnuje dvě kvality: **vnímání tepla** a **chladu**. S tím souvisí existence vzájemně oddělených tepelných a chladových **receptorů**; kromě toho existují nespecifické receptory, které reagují na bolestivé teplo i chlad. Chladové i tepelné receptory tvoří volná nervová zakončení, která nás informují nepřímo o teplotě okolního prostředí a předmětů dotýkajících se kůže prostřednictvím změn teploty kůže ve vrstvě, kde jsou lokalizovány. Lidské receptory na chlad reagují v rozmezí 10 až 44°C s maximem mezi 10 až 30°C. Receptory na teplo reagují v rozmezí 30 - 48°C s maximem kolem 45°C.

V rozsahu 30 - 40°C (tedy v zóně termoneutrality kůže) se obě křivky vzájemně překrývají (obr. 12.7.) - při normální tělesné teplotě 37°C jsou drážděny stejně jak tepelné, tak chladové receptory. Teplota nad 48 °C je již vnímána jako bolest.



Obr. 12.7. Statická funkce chladových a tepelných receptorů člověka při konstantní teplotě. Účinnost receptorů je vyjádřena četností vznikajících akčních potenciálů (AP/s) při dané teplotě. Trojan a kol. (2003).



### Pro zájemce

Pokud ponoříme ruku do přiměřeně teplé vody, po určité době se zdá voda méně teplá, avšak neutrální pocit se nedostavuje. Tehdy hovoříme o **neúplné adaptaci**. Sem patří např. i dlouhodobý pocit studených nohou. Když při nižší výchozí teplotě se pocit neutrální teploty nakonec dostaví, jde o **úplnou adaptaci**. V závislosti na výchozí teplotě se mění práh pro vnímání tepla a chladu. Máme-li jednu ruku v teplé a

druhou ve studené vodě, ponoření obou do vlažné vody je vnímáno každou rukou rozdílně. Vnímání tepla odráží také míru vedení tepla předmětem – kovové předměty se zdají chladnější než dřevěné. Při vysokých teplotách (cca 55 °C) lze pozorovat přechodnou reakci chladových receptorů (paradoxní pocit chladu) a při ochlazení odpověď receptorů tepla.

Mnohé druhy živočichů dovedou účinně registrovat také radiační teplo - **infračervené elektromagnetické záření**. Takovéto infračervené receptory mají mnohé druhy hadů, ale také někteří bezobratlí. Hadi tyto receptory využívají k lokalizování endotermní kořisti (ptáků a savců). Párové termoreceptory jsou u hadů lokalizovány mezi očima a nozdry. Základní uspořádání je takové, že mezi dvěma dutými a vzduchem naplněnými komorami, fungujícími jako tepelné izolátory, je napnuta jemná membránka s velkým množstvím volných nervových zakončení citlivých na změny teploty. Detekována může být dokonce změna teploty o pouhé tři tisícinny °C.

### 12.3.2. Fotorecepce

Vnímání světla je pro živočichy významné ze dvou hledisek: 1. umožňuje orientaci v prostoru a efektivní vyhledávání prostředí o nejvhodnějších podmínkách, 2. umožňuje získávat cenné časové informace o denní a roční době (tedy detekovat periodické změny).

Nejjednodušší a fylogeneticky nejstarší je schopnost **vnímání difúzní přítomnosti světla** nebo jeho **intenzity** (střídání dne a noci, reakce na stín predátora apod.). Světločivné buňky bývají rozptýlené po těle nebo soustředěné do určitých oblastí. Tato **dermální citlivost**, tj. citlivost povrchu těla na světlo, je známa u zástupců všech živočišných kmenů. Světlo je patrně detekováno volnými nervovými zakončeními v kůži prostřednictvím fotosenzitivních pigmentů. Takovou funkci mají i fotosenzitivní skvrny (stigmata) v plazmě jednobuněčných živočichů (např. bičíkovci). Dokonalejší je **směrové vnímání světla**, kdy je skupina světločivných buněk uspořádána do polokulovitého pohárku obaleného pigmentem, který umožňuje dopad světla na smyslové buňky jen z určitého směru. Takovéto směrové vnímání světla se vyskytuje např. u ploštěnek (**miskovité oko**) a umožňuje již určitou orientaci v prostoru. Specializovanější fotorecepční orgány přinášejí informaci také o tvaru pozorovaného předmětu, intenzitě a barvě světla. To by nebylo možné bez vývoje **pomocných struktur**, především světlolomného aparátu - **čočky**, zaostřující obraz na vrstvu **fotoreceptorů v sítnici**. Stínící pigmentové vrstvy zajišťují ostrost obrazu bez rozptylu a odrazů. Takovýto typ oka s vyvinutým optickým aparátem nazýváme **komorové oko** (obratlovci, hlavonožci). Podobně fungují také **složené oči** některých kroužkovců, měkkýšů a členovců (viz dále).

#### 12.3.2.1. Stavba a funkce složeného oka

**Složené (facetové) oči** jsou typické zejména pro hmyz. Skládají se z desítek až tisíců jednoduchých oček - **omatidií**, které představují základní stavební a funkční jednotku složeného oka. Omatidia kuželovitého tvaru jsou zevně překryta 5- až 6-bokým terčkem z průhledné kutikuly zvaným **faceta**, která plní funkci rohovky. Faceta je tvořena pevnou průhlednou hmotou a jejím úkolem je ochrana vnitřních částí oka. Hraje také roli v optickém aparátu omatidia, protože se podílí na koncentraci světla na smyslové (sítnicové) buňky. Pod ní jsou 4 křišťálotvorné buňky, které vytváří ve středu omatidia **krystalinní kuželík** - ten plní funkci čočky o stále ohniskové vzdálenosti. Krystalinní

kuželík je obalen dvěma vrstvami pigmentových buněk, které plní funkci clony - propouští jen světlo vhodné intenzity a pod správným úhlem jej směřuje na sítnicové buňky. Pod křišťálovými buňkami se nachází **rhabdom** – tyčinkovitá struktura s mikrovilli na povrchu, která obsahuje zrakové pigmenty. Rhabdom se spolu se sítnicovými buňkami označuje jako **sítnička (retinula)**. Z báze buněk sítničky vybíhají dostředivá nervová vlákna napojená na zrakový nerv.

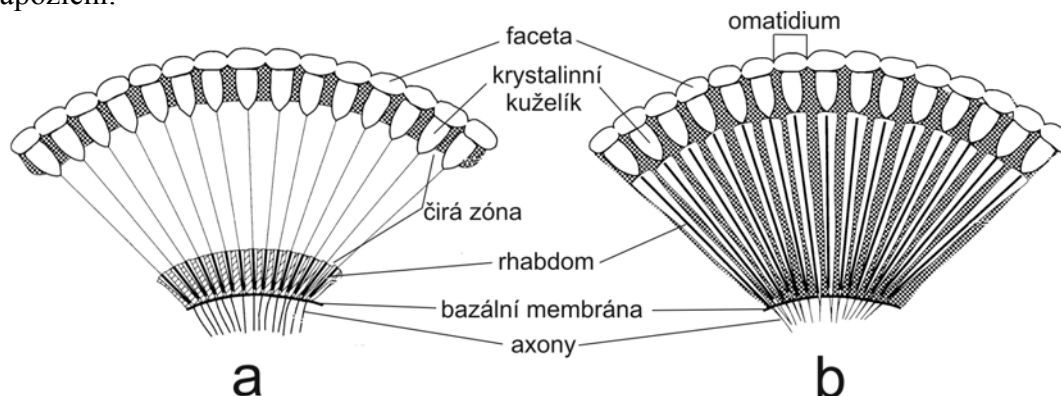
Stavba očí umožňuje hmyzu obrazové vidění - obraz je však **mozaikový** tj. roztržštěn na drobná políčka představující obraz jednoho omatidia. Ve srovnání s okem obratlovce je rozlišovací schopnost složeného oka mnohem nižší. Avšak přítomnost mnoha omatidií umožňuje velmi dobrou percepci především při pohybu hlavy. Pár složených očí umožňuje značně dokonalé binokulární vnímání vzdáleností, což je nepostradatelné hlavně u predátorů při lovu kořisti.

Složené oko není schopno akomodace, proto se u některých druhů hmyzu vyskytují 2 typy omatidií různých velikostí: makroomatidia, která zajišťují vidění do dálky a mikroomatidia, která zajišťují vidění na blízko.

Podle adaptace dioptrického aparátu na světelné podmínky dělíme omatidia na (obr. 12.8.):

**1. Apoziční** - sítnička a celý dioptrický aparát je izolován pigmentovými buňkami, ve kterých jsou pigmentová zrna rovnoměrně rozptýlena. Do omatidia může pronikat jen světlo kolmé či mírně šikmé, ostatní je pohlceno pigmentem. Toto světlo je však ostré. Tento typ je charakteristický pro denní hmyz, protože umožňuje ostré vidění za jasného světla, při setmění za šera však není schopno světlo vnímat.

**2. Superpoziční** - pigmentová zrna jsou pohyblivá a při snížené viditelnosti se soustředí jen v okolí dioptrického aparátu. Tím jsou pigmentové buňky propustné pro paprsky směřující k sítničce i jiných facet. Takové uspořádání umožňuje vnímat i světlo nízké intenzity, což je typické pro noční hmyz, kdy ke vnímání obrazu stačí málo světla. Ve dne může dojít k rovnoměrnému rozptýlení pigmentu a omatidium pak funguje jako apoziční.



Obr. 12.8. Schematická znázornění uspořádání superpozičního (a) a apozičního (b) hmyzího oka. Podle Chapmana (1998).

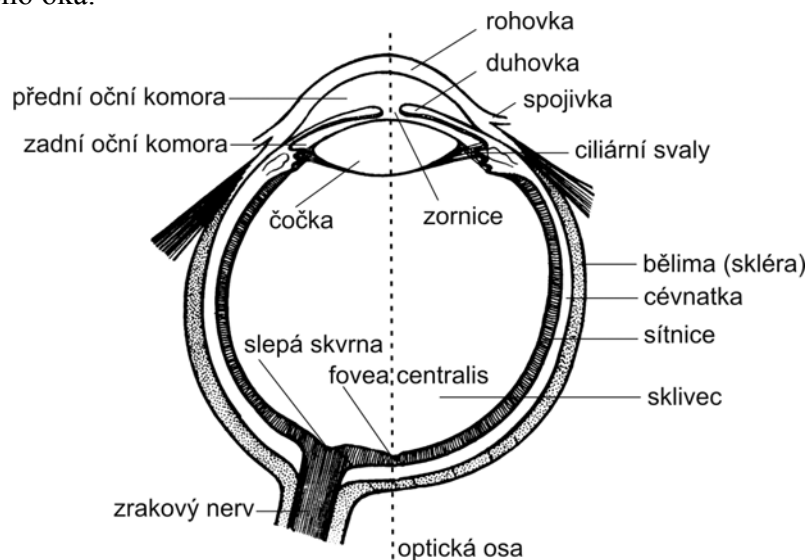
Mnoho larev hmyzu s proměnou nedokonalou (Hemimetabola), ale především dospělců většiny druhu hmyzu má kromě složených očí také jednoduchá očka zvaná **ocelli**. Ve většině případů se jedná o trojici oček ležících na dorzální straně hlavy. Ocelli neumožňují vidění v pravém slova smyslu, ale jsou citlivé na změny intenzity světla. Zdá se, že zvyšují schopnost vnímat světlo složenýma očima a mají schopnost registrovat cyklické změny v jeho intenzitě. Podílí se tak na registraci cirkadiálních rytmů.

**Stemata** jsou světločivné orgány larev hmyzu s proměnou dokonalou (Holometabola). Nachází se na hlavě a jsou velmi různorodé - od jednoduchých pigmentových skvrn na každé straně hlavy až po několik větších stemat s množstvím nervových buněk. U jednoduchých stemat kryje vnější kutikulární čočka vnitřní krystalinní čočku sekretovanou třemi specializovanými buňkami. Paprsek usměrněný těmito strukturami dopadá na rhabdom(y), který je opatřen mikrovilli se zrakovým pigmentem. Vnímání „obrazu“ se realizuje jako sumace vjemu ze všech stemat, z nichž každé zobrazuje jinou část světelného obrazu - obraz je tedy mozaikový. Protože stemata nezajišťují kompletní světelný obraz, je vnímání roztrženo podle počtu stemat. Pohybem hlavy je pak zajištěno „skenování“ okolí, čímž je umožněno vnímání tvaru a snad i vzdáleností a velikostí. Celkový obraz je ale primitivní i proto, že čočky nejsou schopny rádně soustředit světlo na zrakové buňky.

### 12.3.2.2. Stavba a funkce komorového oka

Komorové oči obratlovců jsou uloženy v očnicích a jsou tvořeny **oční koulí** a **přídavnými očními orgány** (víčka, očnicové svaly, slzné ústrojí).

Oční koule (bulbus oculi) je kryta vnějším obalem, který se nazývá **bělíma** (sclera). Ta přechází vpředu do čiré **rohovky** (cornea), která je spolu s čočkou, komorovou vodou a sklívcem součástí optického aparátu oka. Prostor za rohovkou (přední oční komora) vyplňuje komorový mok. Za přední oční komorou je **duhovka** (iris) s otvorem - **zornicí** (pupilla), která upravuje množství světla vnikajícího do oka. Její průsvit se mění v závislosti na intenzitě osvětlení – při velkém osvětlení dochází k zúžení zornice (mióza), naopak v přítmí se zornice rozšiřuje (mydriáza). Za duhovkou se nachází **čočka** (lens cristalina) zaostřující obraz dopadající na sítnici, kde leží ohnisko optické soustavy zdravého oka.



Obr. 12.9. Schématický průřez savčím okem.

Čočka představuje velmi pružné těleso, které může měnit podle potřeby svůj tvar a tím i svoji lomivost. Tento děj, který vede ke změně dioptrické mohutnosti čočky, se nazývá **akomodace**. Závěsný aparát čočky je ovládán ciliárními svaly. Při pohledu do blízka dojde reflexně ke stahu tohoto svalu a tím k uvolnění závěsného aparátu čočky, která se tak vlastní pružností vyklene, a tím se zvýší její dioptrická mohutnost. Tento děj je nezbytný při pohledu do blízka (tj. bližší vzdálenosti od oka než je 5 m, protože



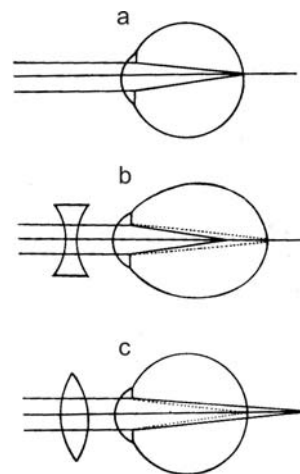
odtud již paprsky vstupují do oka nikoli rovnoběžně, jako při pohledu do dálky, ale rozbíhavě).



### Pro zájemce

Příčinami sférických dioptrických vad oka jsou snížené či zvýšené zakřivení lomných ploch oka (rohovka, přední a zadní strana čočky) nebo krátká či dlouhá oční koule (délka ohniskové vzdálenosti). Je-li oko krátké nebo je méně zakřivená lomná plocha, jde o tzv. **dalekozrakost (hypermetropii)**, kdy ohnisko lomné soustavy leží za sítnicí a na sítnici tak dopadá rozmazaný obraz předmětu. V praxi se koriguje brýlemi se spojnými čočkami. V případě zvýšené lomivosti oka a nebo prodloužené oční koule se jedná o **krátkozrakost (myopii)**, při které ohnisko leží před sítnicí. Tato vada se koriguje rozptylnými čočkami. Pokud zakřivení rohovky má více os lomivosti, jedná se o asferickou optickou vadu oka, tzv. **astigmatismus**. V tomto případě se bod nejeví jako bod, ale jako čárka. Vada se koriguje cylindrickými čočkami.

Schopnost akomodace čočky posuzujeme podle tzv. **blízkého bodu**. Je to nejkratší vzdálenost bodu (nebo předmětu) od oka, kdy ho vidíme při maximální akomodaci ještě ostře. S věkem se vzdálenost prodlužuje vlivem klesající pružnosti čočky a tedy i schopnosti akomodace. Tomuto procesu „stárnutí“ čočky říkáme **presbyopie** (vetchozrakost, stařecké vidění), která se koriguje spojky. U dětí je blízký bod ca 8-10 cm, u 50ti letých může být již ve vzdálenosti 30-40cm i delší.



Obr. 12.10. Sférické dioptrické vady oka a způsob jejich redukce čočkami. a – zdravé oko, b – krátkozraké oko, c – dalekozraké oko. Podle Paulova (1980).

Vnitřní část oční koule je vyplněna **sklívcem**. Na bělimu těsně přiléhá cévnatka, která oko vyživuje. Vnitřní vrstvou oční koule je **sítnice**, která je funkčně nejvýznamnější vrstvou stěny oční koule. Nacházejí se zde dva typy světločivných buněk - **tyčinky**, umožňující černobílé (skotopické) vidění a **čípky**, umožňující barevné (fotopické) vidění (viz dále). Počet tyčinek a čípků v sítnici živočichů je druhově odlišný a je podmíněn způsobem života v rozmanitých světelných podmínkách. Distribuce světločivných buněk se liší i v rámci sítnice. Nejcennějším místem co do ostrosti a barevného rozlišování je **žlutá skvrna** (macula lutea) uložená v **centrální jamce** (fovea centralis). Tam, kde vystupuje z oka zrakový nerv, je naopak sítnice na světlo necitlivá - **slepá skvrna**.

Pohyblivost oka v různých směrech je dána **okohybnými svaly**. Oko není nikdy v absolutním klidu. Během fixace pozorovaných předmětů vykonává drobné pohyby – pomalé **klouzání očí**. Úkolem těchto pohybů je návrat očí do základního postavení. Při pohybu se obraz na sítnici posouvá v rozsahu 10-15 čípků. Jestliže experimentálně stabilizujeme obraz objektu na sítnici, objeví se po 1-3 s vypadávání jednotlivých obrázků. K obnovení obrazu na sítnici je nutný právě klouzavý oční pohyb, který obraz neustále přesouvá na ploše ca 30-50 čípků. Pohyby očí jsou navzájem propojeny - jsou párově spřaženy. Při pohybu týmž směrem jde o **konjugované pohyby**, při pohybu v protisměru (divergence, konvergence) jde o **disjugované pohyby**. Sledovací pohyby jsou přítomny v případě, že se v zorném poli pohybuje předmět a nejsou ovladatelné vůlí. Konjugované pohyby sakadické (trhavé) mají za úkol zachytit a udržet obraz rychle se pohybujícího předmětu ve fovea centralis. Pomalé (sledovací) konjugované pohyby očních koulí mají za úkol uchovat fixaci pomalu se pohybujícího předmětu ve fovea centralis.

Zrak zprostředkuje **trojrozměrné vnímání prostoru**. Základem prostorového odhadu je **binokulární vidění**, tedy schopnost nahlížet na předměty zároveň oběma očima. I když každým okem nahlížíme na nějaký předmět samostatně a v každém oku

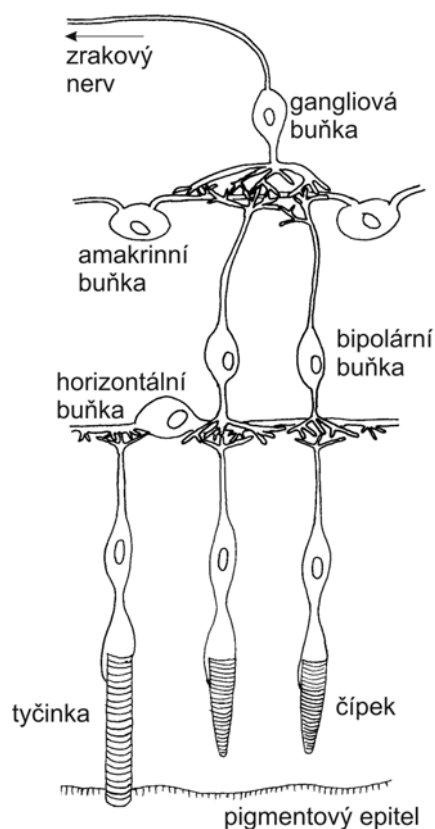
vzniká separátní obrázek, vjem vidění je nakonec jednotný. Tato fúze se uskutečňuje v mozkové kůře. Prostorový vjem vzniká také při monokulárním vidění, je ale velice nepřesný. Pomáhá mu zejména zkušenost (perspektivní zkrácení, znalost velikosti objektů, změny kontrastu, vržené stíny apod.). Obrazy vytvářené optickou soustavou oka jsou na sítnici převrácené a teprve v mozku z nich vniká korektní zrakový vjem.

### 12.3.2.3. Stavba sítnice a fotochemie vidění

Mikroskopická stavba sítnice je velmi složitá - tvoří ji celkem 11 vrstev. **Zevní vrstva**, která přiléhá k cévnatce, je tvořena jednovrstevným epitelem s buňkami obsahujícími mnoho pigmentu. Tato vrstva spolu s pigmentovou vrstvou cévnatky působí jako světelná izolační vrstva, která pohlcuje dopadající světelné paprsky a zabraňuje jejich odrazu uvnitř oka. Do pigmentové vrstvy jsou zanořeny světločivé výběžky **smyslových buněk sítnice**.

**Vnitřní vrstva** obsahuje vlastní primární smyslové buňky - **fotoreceptory** a **neurony**, které sbírají informace z fotoreceptorů a odvádějí je prostřednictvím zrakového nervu z oka do mozku. Smyslové buňky sítnice tvoří ve svém souboru **smyslový epitel oka**. Smyslové buňky se v sítnici mohou vyskytovat ve dvojí podobě: **tyčinky (bacilli)** a **čípky (coni)**. Tyčinky registrují množství dopadajícího světla a představují většinu smyslových buněk lidské sítnice - jejich celkový počet je asi 130 milionů. Čípky slouží k vnímání barev a je jich v lidském oku mnohem méně (asi 7 milionů). Jsou uloženy ve žluté skvrně, kde představují jediný typ smyslových buněk. Vodivé výběžky smyslových buněk navazují synapsemi na vrstvu drobných **bipolárních neuronů**. Na vodivé výběžky těchto bipolárních neuronů navazuje vrstva velkých **multipolárních neuronů** (gangliové buňky). Jejich neurity tvoří nejvnitřnější vrstvu sítnice, vzájemně se sbíhají a jako zrakový nerv (nervus opticus) vystupují z oka. Mezi uvedenými nervovými buňkami jsou uloženy četné **buňky podpůrné** a drobné **asociační neurony**. Vrstvy lidské sítnice jsou uspořádány tak, že světelný paprsek musí projít celou sítnicí, nežli se dostane ke světločivým výběžkům tyčinek a čípků, které jsou odvráceny od zdroje světla – takovouto sítnici nazýváme **inverzní**.

Na membránách čípků a tyčinek jsou obsaženy **zrakové pigmenty**, které zprostředkovávají přeměnu energie fotonu na elektrickou energii nervové soustavy (tj. elektrické podráždění). Světlo, které vstupuje do oční koule, vyvolá v tyčinkách a čípcích **chemické reakce** - látky obsažené v tyčinkách i čípcích se účinkem světla rozkládají. Látka nacházející se v tyčinkách se nazývá **rodopsin** (tzv. zrakový purpur). Látky citlivé na světlo obsažené v čípcích jsou mu velmi podobné (viz dále) a rodopsin se nachází také v rhabdomech omatidií složených očí hmyzu. U tyčinek se rodopsin



Obr. 12.11. Stavba sítnice komorového oka.

nachází v jejich vnější části zanořené v pigmentovaném epitelu. Skládá se z **11-cis-retinalu** (což je cis- izomer aldehydu vitamínu A) a bílkoviny **opsinu**. Vystavení rodopsinu světelné energii bezprostředně vyvolává jeho rozklad. Absorpce světelného záření fotopigmentem způsobí změnu ve struktuře molekuly cis-retinalu, jeho uhlíkatý skelet se narovná do pozice trans. V této formě ale nemůže vázat opsin a oddělí se od něho. Reakce proběhne ve zlomku vteřiny přes několik meziproductů. Vzniklý **trans-retinal** je transportován speciálním proteinovým přenašečem z cytoplazmy do buněk přilehlého pigmentového epitelu. Zde se, bez přístupu světla, uskutečňuje zpětná přeměna na cis-retinal, který může opět výtaz opsin.

Stimulace tyčinek probíhá pravděpodobně ihned po excitaci molekuly rodopsinu světlem. Podráždění vzniklé zábleskem světla může přetrvávat po dobu 0,05 až 0,5 sekundy, a to podle intenzity světla (rychlé následné světelné záblesky s proměnlivou intenzitou splývají a zdají se být nepřerušovaným světlem - tento efekt se uplatňuje při sledování televizní obrazovky nebo promítaného filmu).

Existuje vztah mezi biochemismem vidění a **vitaminem A**. Nedostatek vitamínu A má za následek nedostatečnou tvorbu rodopsinu. Noční vidění vyžaduje optimální množství rodopsinu a jeho nedostatek v důsledku deficiencie vitamínu A se označuje jako **šeroslepost** (hemeralopie, xeroftalmie).

Lidské oko je citlivé na světelné paprsky v oblasti spektra **400-760 nm**. Paprsky kratší než 400 nm jsou za normálních okolností pohlcovány čočkou. Mechanismus barevného vidění je založen na existenci čípků s třemi druhy fotopigmentu citlivými na různé barvy spektra: červenou, zelenou a modrou. Čípkový fotopigment je velmi podobný tyčinkovému – všechny tři druhy pigmentů obsahují 11-cis retinal a opsin. Jednotlivé opsiny se ale liší aminokyselinovým složením a strukturou své bílkovinné složky. To způsobuje, že každý z pigmentů je citlivý pro jiný vlnový rozsah. Lidský zrak je schopen rozeznat rozdíl vlnové délky 1 nm. Schopnost barevného vidění mají pouze čípky, které k tomu potřebují určitou hladinu osvětlení. Při nižší hladině oko barvy nevnímá, jedná se o tzv. **skotopické pásmo vidění**. Barevné vidění se uskutečňuje ve **fotopickém pásmu**. Intenzita osvětlení, kdy fungují jak čípky, tak tyčinky, se nazývá **mezopické pásmo**. Za fotopických podmínek je zrak nejcitlivější na žluto-zelenou barvu o vlnové délce 555 nm. Při skotopickém vidění je citlivost největší okolo 500 nm, tedy na modrozelenou barvu. Přítomnost tří různých fotoreceptorů v sítnici s citlivostí pro tři základní barvy podmiňuje trichromatické barevné vidění. Smíšením tří základních barev - červené, zelené a modré, lze vytvořit jakoukoliv jinou barvu. Většinou pozorujeme část barevného spektra o různé vlnové délce. Tyto barvy nazýváme odstíny. Jestliže je k barvě přimícháno bílé světlo, hovoříme o odstínech nenasyčených. Barvy základní - červená, zelená a modrá, jsou nasycené.

U obratlovců se barevné vidění vyskytuje mnohem častěji u ryb, obojživelníků a plazů než u savců. Vychází to ze skutečnosti, že většina savců má noční nebo soumráčnou aktivitu a barevné vidění nepotřebují. Některé skupiny savců čípky nemají vůbec vyvinuty (např. hmyzožravci, netopýři), jiné jich mají jen omezený počet (např. hlodavci). U hmyzu se nachází hlavní fotopigment citlivý na modrou-zelenou část spektra (490-540 nm). Většina druhů disponuje ještě dalšími dvěma fotopigmenty citlivými na vlnové délky pod 400 nm (ultrafialové světlo) a nad 600 nm (oranžové světlo). Většina hmyzu tedy má, podobně jako člověk, trichromatické vidění s tím rozdílem, že vnímá ultrafialovou barvu. Jsou ale známy druhy hmyzu, které mají dokonce 5 různých fotopigmentů (někteří motýli a vážky).



### Pojmy k zapamatování

<i>senzorický práh</i>	<i>taktilní receptory</i>	<i>faceta, rhabdom</i>
<i>exteroreceptor</i>	<i>statocysta</i>	<i>apoziční, superpoziční oko</i>
<i>interoreceptor</i>	<i>kupula</i>	<i>ocelli, stemata</i>
<i>počitek</i>	<i>vestibulární aparát</i>	<i>akomodace</i>
<i>vjem</i>	<i>neuromasty</i>	<i>komorové oko</i>
<i>fázický receptor</i>	<i>netympanální receptce</i>	<i>rodopsin,</i>
<i>tonický receptor</i>	<i>tympanální receptce</i>	<i>opsin, 11-cis-retinal</i>
<i>Weber-Fetchnerovo pravidlo</i>	<i>chordotonální orgány</i>	<i>fotopické pásmo</i>
<i>chuťový pohárek</i>	<i>Cortiho orgán</i>	<i>skotopické pásmo</i>
<i>nocicepce</i>	<i>svalová vřeténka</i>	<i>tyčinky, čípky, sítnice</i>
<i>somatická bolest</i>	<i>Golgiho tělíska</i>	<i>žlutá skvrna</i>
<i>viscerální bolest</i>	<i>omatidium</i>	<i>slepá skvrna</i>

### Souhrn

Úkolem smyslových orgánů je podávat živočichům informace o okolním světě nebo o stavu a změnách jejich vnitřního prostředí. Buňky specializované pro příjem určité informace se nazývají receptorové buňky neboli **receptory**. Receptory (čidla) a smyslové orgány můžeme třídít podle druhu vnímaného podnětu na **mechanoreceptory**, **chemoreceptory**, **radioreceptory** (tj. **foto**receptory a **termoreceptory**). Kromě **exteroreceptorů** monitorujících okolní vnější prostředí, rozeznáváme **interoreceptory** sledující stavy uvnitř těla. Základní prvek vnímání je **počitek**, který zobrazuje jednotlivou vlastnost vnímaného předmětu; **vjem** je pak komplex počitků, do kterého se promítá také zkušenost a emotivita. Úkolem receptorových buněk je převést působení podnětu určité modalitě do **akčních potenciálů**. Senzitivními aferentními nervy je pak informace vedena do CNS, kde může vzniknout efektorová odpověď. Podle schopnosti receptorů se adaptovat rozlišujeme receptory **fázické** (rychle se adaptují) a **tonické**, které se adaptují jen velmi pomalu nebo vůbec.

Mezi **chemorecepční** smysly řadíme **chuť** (kontaktní chemorecepce) a **čich** (distanční chemorecepce). Chemorecepční buňky jsou zpravidla opatřeny vlásky (chemoreceptivní senzily), jejichž membrány nesou specifické, především proteinové receptory. Základní funkční jednotkou chuťového orgánu obratlovců je **chuťový pohárek**. Rozlišujeme čtyři základní kvality chuti: **sladko**, **slano**, **kyselo** a **hořko**. Čichové orgány registrují chemické podněty přítomné ve formě plynů ve vzduchu. U obratlovců se hlavní recepční oblast nachází v nosní sliznici. Molekuly plyných látek se dostávají k ciliím senzoriálních buněk prostřednictvím vazných proteinů obsažených v nosním hlenu.

**Mechanorecepce** je založena na vnímání působení síly nebo pohybu - mechanorecepční buňky jsou často vybaveny vlásky (**vláskové buňky**), které umožňují zachytit mechanický podnět a převést jej na změnu membránové iontové propustnosti, tj. změnu membránového napětí. Nejjednoduššími mechanoreceptory jsou **volná nervová zakončení** v kůži, schopná reagovat na tlak nebo bolest (**nocicepce**). Odvozenými složitějšími strukturami jsou různá **tělíska** opatřená přídatnými strukturami (např. hmatová tělíska v kůži) nebo receptorové buňky napojené na senzily. Specializovaným smyslem pro detekci polohy těla a jeho pohybu v prostoru je **statokinetický orgán - vestibulární aparát**. U vodních živočichů se vyskytuje **proudový smysl**, který umožňuje registraci změn vlnění proudící vody. Smyslovými



buňkami pro vnímání proudu jsou kožní mechanoreceptory zvané **neuromasty**, které jsou u ryb zanořeny do orgánu zvaného **postranní čára**. Vnímání zvuku a vibrací je u bezobratlých založeno na 1. vnímání zvuku pomocí **trichoidních senzil** nebo specializovaných **chordotonálních orgánů** napnutých napříč tělními dutinami (**netympanální receptce**) nebo 2. na přítomnosti specializovaných **tympanálních orgánů**, které se skládají z bubínku, rezonátoru a sluchových buněk (**tympanální receptce**). Obratlovci vnímají zvuky na základě snímání vibrací pomocí specializovaných **recepčních vláskových sluchových buněk**, které jsou součástí **Cortiho orgánu**. Tyto receptory zvukové energie jsou uloženy ve vnitřním uchu v hlemýždi. **Proprioreceptory** umístěné v šlachách, kloubních pouzdrech a v příčně pruhovaném svalstvu poskytují neustále informace o poloze těla a postavení kloubů. Anatomické struktury zajišťující tyto informace jsou **svalová vřeténka**, **Golgiho šlachová tělíška**, mechanoreceptory v pojivu kolem kloubů a v kůži nad klouby.

**Radioreceptce** je založena na schopnosti vnímat vlnění (záření). **Termoreceptory** zprostředkovávají vnímání teplotních změn a také behaviorálních a autonomních reakcí, které se podílejí na regulaci tělesné teploty. Většina termoreceptorů je rozmístěna na povrchu těla v kůži, ale termoreceptory se nachází rovněž v útrokách a CNS. Povrchová kožní termoreceptce zahrnuje dvě kvality: **vnímání tepla** a **chlada**. Mnohé druhy živočichů dovedou účinně registrovat také **infračervené elektromagnetické záření**. **Fotoreceptory** registrují záření v oblasti vlnové délky viditelného záření a jsou podstatou zrakového vnímání. **Složené (facetové) oči** jsou typické pro hmyz. Skládají se z desítek až tisíců **omatidií**. Podle adaptace dioptrického aparátu na světelné podmínky dělíme omatidia na **apoziční** a **superpoziční**. Nejdokonaleji jsou vyvinuty **komorové oči** obratlovců. Optický aparát komorového oka je tvořen rohovkou, čočkou, komorovou vodou a sklivcem. Ostré vidění na blízku i na dálku umožňuje čočka, která je velmi pružná a může měnit podle potřeby svůj tvar a tím i svoji lomivost (**akomodace**). **Duhovka** s otvorem (**zornicí**) upravuje množství světla vnikajícího do oka. Vnitřní vrstvou **oční koule** je **sítnice** se smyslovým epitelem. Smyslové buňky se v sítnici mohou vyskytovat ve dvojí podobě: **tyčinky** umožňující černobílé (**skotopické**) vidění a **čípky** umožňující barevné (**fotopické**) vidění. Na membránách čípků a tyčinek jsou obsaženy **zrakové pigmenty**, které zprostředkovávají přeměnu energie fotonu na elektrickou energii nervové soustavy. Nejvýznamnějším zrakovým barvivem je **rodopsin**, který se skládá z 11-cis-retinalu a opsinu. Vystavení rodopsinu světelné energii bezprostředně vyvolává jeho rozklad (vzniklý trans-retinal nemůže vázat opsin a oddělí se od něho). Vzniklý **trans-retinal** je transportován speciálním proteinovým přenašečem do buněk přilehlého pigmentového epitelu, kde se uskutečňuje zpětná přeměna na cis-retinal, který může opět vázat opsin. Lidské oko je citlivé na světelné paprsky v oblasti spektra **400-760 nm**. Mechanismus barevného vidění je založen na existenci čípků s třemi druhy fotopigmentu citlivými na různé barvy spektra: **červenou**, **zelenou** a **modrou**.



### Kontrolní otázky

1. Vysvětlete rozdíl mezi fázickým a tonickým receptorem a uveďte příklady obou typů receptorů?
2. V čem spočívá rozdíl mezi chutí a čichem? Vysvětlete.
3. Co jsou neuromasty?
4. Jak funguje a co registruje chordotonální orgán? U které skupiny živočichů se vyskytuje?
5. Popište stavbu a funkci Cortiho orgánu.

6. Popište stavbu složeného oka hmyzu. Jaký je rozdíl mezi apozičními a superpozičními omatidii?
7. Stručně popište anatomickou stavbu komorového oka obratlovců. Které anatomické struktury jsou součástí optického aparátu oka?
8. Jaká chemická reakce je základem vnímání světla? Kde je lokalizovaná?
9. Co znamená pojem akomodace? Jaké znáte základní sférické dioptrické vady oka a jak se korigují?
10. Jaký je mechanismus barevného vidění?

### 13. POUŽITÁ A DOPORUČENÁ LITERATURA



- BARTUŇKOVÁ S. 2006: Fyziologie člověka a tělesných cvičení. Univerzita Karlova v Praze, Karolinum, Praha, 285 pp.
- BEGON M., HARPER J.L., TOWNSEND C.R. 1997: Ekologie - jedinci, populace společenstva. Vydavatelství UP, Olomouc, 949 pp.
- BIČÍK V. 1992: Základy hematologie a imunoematologie. Učební texty vysokých škol, Univerzita Palackého, Olomouc.
- BRAVENÝ P. & NOVÁKOVÁ M. 2005: Fyziologie krevního oběhu. Nadace Universitas v Brně, Akademické nakladatelství CERM v Brně, Masarykova univerzita v Brně, Nakladatelství a vydavatelství NAUMA v Brně, 76 pp.
- ČIHÁK R. 1997: Anatomie 3. Grada, Praha, 655 pp.
- ČIHÁK R. 2001: Anatomie 1. Grada, Praha, 497 pp.
- ČIHÁK R. 2002: Anatomie 2. Grada, Praha, 470 pp.
- EZEILO G.C. 2004: Textbook of Physiology. Oxford University Press, Oxford, 557 pp.
- GANONG W.F. 1995: Přehled lékařské fyziologie. Nakladatelství a vydavatelství H&H, Jinočany, 681 pp.
- HILL R.W., WYSE G.A. & ANDERSON M. 2004: Animal Physiology. Sinauer Associates, Sunderland, 770 pp.
- CHAPMAN R.F. 1998: The Insects: Structure and Function. Cambridge University Press, Cambridge, 788 pp.
- JÁNSKÝ L. 1977: Ekologická fyziologie živočichů a člověka. SPN, Univerzita Karlova, Praha, 229 pp.
- JIRÁK Z. A KOL. 2005: Fyziologie pro bakalářské studium na ZSF OU. Ostravská Univerzita v Ostravě, Ostrava, 250 pp.
- KODRÍK D. 2004: Fyziologie hmyzu. Učební texty. Entomologický ústav AVČR a Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice, 220 pp.
- KRÁLÍČEK P. 2002: Úvod do speciální neurofyziologie. Karolinum, Praha, 230 pp.
- KUBIŠTA V. 1977: Fyziologie živočichů. SPN, Praha, 142 pp.
- MOUREK J. 2005: Fyziologie. Učebnice pro studenty zdravotnických oborů. Grada Publishing, Praha, 204 pp.
- NOVOTNÁ R. 2004: Úvod do fyziologie savců a člověka. I. díl. Vegetativní funkce. Karolinum Praha, 137 pp.
- NOVOTNÝ L. 1988: Fyziologie živočichů a člověka I. Skripta PřF Karlovy University, SPN, Praha.
- PAULOV Š. 1980: Fyziológia živočichov a človeka. Slovenské Pedagogické Nakladateľstvo, Bratislava, 484 pp.
- PETRÁSEK R., ŠIMEK V. & JANDA V. 1992: Fyziologie adaptací u živočichů a člověka. Masarykova univerzita, Brno, 162 pp.
- POCOCK G. & RICHARDS C.D. 2006: Human Physiology. The Basis of Medicine. Oxford University Press, Oxford, 638 pp.
- RAJCHARD J. 1999: Základy ekologické fyziologie obratlovců. Jihočeská Univerzita, České Budějovice, 161 pp.
- REECE W. O. 1998: Fyziologie domácích zvířat. Grada Publishing, Praha, 449 pp.
- ROKYTA R. A KOL. 2000: Fyziologie pro bakalářská studia v medicíně, přírodovědných a tělovýchovných oborech. ISV nakladatelství, Praha, 359 pp.
- RUPPERT E.E. & BARNES R.D. 1994: Invertebrate zoology. Saunders College Publishing, Fort Worth et al., 1056 pp.

- SCHMIDT-NIELSEN K. 1997: *Animal Physiology. Adaptation and Environment.* Cambridge University Press, Cambridge, 612 pp.
- SIGMUND L., HANÁK V. & PRAVDA O. 1992: *Zoologie strunatců.* Univerzita Karlova, Praha, 501 pp.
- SILBERNAGL S. & DESPOPOULOS A. 2004: *Atlas fyziologie člověka.* Grada Publishing, Praha, 435 pp.
- SYKA J., VOLDŘICH L. & VRABEC F. 1981: *Fyziologie a patofyziologie zraku a sluchu.* Avicenum, Praha, 322 pp.
- SYNEK S. & SKORKOVSKÁ Š. 2004: *Fyziologie oka a vidění.* Grada Publishing, Praha, 93 pp.
- ŠIMEK V. & PETRÁSEK R. 1996: *Fyziologie živočichů a člověka.* Masarykova Univerzita, Brno, 259 pp.
- ŠIMÍČEK J., RYDLO M., URBAN O. & BUŽGA M. 2006: *Vybrané kapitoly z patofyziologie pro bakaláře.* Ostravská Univerzita v Ostravě, Ostrava, 98 pp.
- ŠÍPAL Z. 1992: *Biochemie.* SPN, Praha.
- TROJAN S. & LANGMEIER M. 1998: *Kontrolní otázky z fyziologie.* Triton, Praha, 127 pp.
- TROJAN S. A KOL. 2003: *Lékařská fyziologie.* Grada Publishing, Praha, 771 pp.
- VÁCHA M., BIČÍK V., PETRÁSEK R. & ŠIMEK V. 2002: *Srovnávací fyziologie živočichů.* Přírodovědecká fakulta MU, Brno, 166 pp.
- WIGGLESWORTH V.B. 1972: *The principles of insect physiology.* Chapman & Hall, London, 827 pp.
- WILLMER P., STONE G. & JOHNSTON I.A. 1999: *Environmental Physiology of Animals.* Blackwell Publishers, Oxford, 644 pp.