

MUNI
MED

FYZIOLOGIE
NERVOVÉHO
SYSTEMU

KOLEKTIV AUTORŮ

Editoři

MUDr. Kamil Ďuriš, Ph.D. (KD) ¹

prof. MUDr. Marie Nováková, Ph.D. (MN) ²

Autorský kolektiv

prof. PharmDr. Petr Babula, Ph.D. (PB) ²

doc. MUDr. Markéta Bébarová, Ph.D. (MB) ²

doc. MUDr. Pavel Fadrus, Ph.D. (PF) ³

RNDr. Miriam Nývltová Fišáková, Ph.D. (MNF) ²

Mgr. et Bc. Matyáš Jelínek (MJE) ¹

MUDr. Michal Jurajda, Ph.D. (MJU) ¹

MUDr. Ondřej Navrátil, Ph.D. (ON) ³

MUDr. Ing. Eduard Neuman, Ph.D. (EN) ³

MUDr. Zuzana Nováková, Ph.D. (ZN) ²

MUDr. Andrej Mrlian, Ph.D. (AM) ³

prof. MUDr. Martin Smrčka, Ph.D., MBA (MS) ³

MUDr. Tibor Stračina, Ph.D. (TS) ²

MUDr. Václav Vybíhal, Ph.D. (VV) ³

¹ Ústav patologické fyziologie, Lékařská fakulta, Masarykova univerzita, Brno

² Fyziologický ústav, Lékařská fakulta, Masarykova univerzita, Brno

³ Neurochirurgická klinika, Lékařská fakulta, Masarykova univerzita a Fakultní nemocnice Brno

Recenzenti

prof. MUDr. Přemysl Jiruška, Ph.D., Ústav fyziologie, 2. lékařská fakulta, Univerzita Karlova, Praha

prof. MUDr. Vladimír Riljak, Ph.D., Fyziologický ústav, 1. lékařská fakulta, Univerzita Karlova, Praha



Kniha je šířená pod licencí

CC BY-NC-ND 4.0 Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0

Obsah

Předmluva	4
Úvod.....	6
01 Význam a regulační povaha nervového systému (MN, KD)	7
02 Logika vývoje nervového systému (MNF, KD).....	11
03 Stavba centrálního nervového systému (MS, KD)	15
04 Membránové děje a synapse (MB, KD)	19
05 Somatosenzitivita a bolest I (TS, KD).....	25
06 Somatosenzitivita a bolest II (EN, KD)	29
07 Čich a chuť (AM, KD).....	35
08 Sluch a rovnováha (MJU, KD).....	39
09 Zrak I (VV, KD).....	43
10 Zrak II (ON, KD)	47
11 Motorika I (PF, KD)	51
12 Motorika II (ZN, KD)	57
13 Autonomní nervový systém (MJE, KD)	61
14 Limbický systém (KD)	67
15 Neokortex I (KD).....	71
16 Neokortex II (KD).....	75
17 Psychologické, sociální a filozofické aspekty mozkové činnosti (PB, KD)	79
Literatura	82

Předmluva

Vážení čtenáři,

do rukou se Vám dostávají skripta, která komplexně a zároveň srozumitelně pojednávají o relativně složité problematice fyziologie nervového systému. Čtenář se zde seznámí s významem, vývojem a obecným anatomickým uspořádáním nervového systému, podrobněji jsou zde popsány somatosenzitivní systém, jednotlivé smyslové dráhy, motorické dráhy, autonomní nervový systém, limbický systém a dále i mozková kůra jako vrchol evoluce nervového systému. Na závěr jsou zmíněny i psychologické, sociální a filozofické aspekty mozkové činnosti.

Unikátní na těchto skriptech je skutečnost, že autoři jsou jak z preklinických oborů, tak i z oboru klinického, a to neurochirurgie, což vedlo k tomu, že skripta obsahují informace, které jsou důležité pro vlastní klinickou praxi. Je zde kladen velký důraz na pochopení souvislostí, což je pro zapamatování informací velmi důležité. Ráda bych vyzvedla i přehlednost skript, ke které přispívá vypsání důležitých pojmů v bočním sloupci podél každé stránky skript.

Věřím, že tato skripta budou cennou a oblíbenou učební pomůckou nejen pro mediky, ale se zájmem si je přečtou i neurologové, neurochirurgové, psychiatři či psychologové.

Prof. MUDr. Blanka Adamová, Ph.D.

Přednostka Neurologické kliniky FN Brno

Vážení kolegové,

skripta Fyziologie nervového systému je velmi moderní publikace, která zcela první svého druhu komplexně zpracovává známé informace o fungování nervového systému člověka. Jedná se v podstatě o inteligentní syntézu znalostí z oblasti embryologie, biochemie, biofyziky, anatomie a fyziologie jako takové. Říká se, že nervový systém a speciálně jeho centrální část (mozek, mícha) je nejsložitější živá hmota. Myslím, že to platí i pro hmotu neživou. Jedná se o nejsložitější systém na zeměkouli. Je výrazem celé fylogeneze člověka jako druhu. Je to právě CNS, který odlišuje člověka od ostatních živočichů. Organizace CNS je natolik dokonalá, že umožnila nejen přežití jedince, ale i dokonalé komunikační schopnosti člověčího druhu, které vedly k tvorbě civilizace, jak ji známe.

K pochopení fungování nervového systému je nutno přistoupit již s dostatečnými znalostmi z předmětů, o kterých jsem psal na začátku. Embryologie a histologie jsou nutné pro pochopení fylogenetického vývoje CNS. Jeho hluboko uložené struktury nás propojují s vývojem nižších živočichů a jsou především výrazem ochrany a přežití jednotlivce a druhu. Biochemie je naprosto nezbytná pro pochopení přenosu informací v nervovém systému a k pochopení energetických pochodů. Taktéž biofyzika je nutná pro pochopení přenosu informací a membránových dějů v podstatě na úrovni teorie proudu, odporu a napětí. Anatomie tvoří infrastrukturu pro CNS jako hmotu a je v podstatě sekundárně odvozeným fenoménem od vývojových jevů, které předcházely. Znalost celkového fyziologického fungování CNS v tomto poměrně složitém rámci je nutným předpokladem pro další studium nemocí CNS a jejich klinických projevů.

Přestože tato publikace sdružuje poměrně velké množství informací, je velmi čtivá a věřím, že studentům medicíny přinese spoustu poučení i zábavy.

Prof. MUDr. Martin Smrčka, Ph.D., MBA
Přednosta Neurochirurgické kliniky FN Brno

Úvod

Skripta, která otevíráte, odpovídají přednáškám z neurověd, jak jsou prezentovány v rámci výuky fyziologie na Lékařské fakultě Masarykovy univerzity. Předkládaný text je doplňkem k prezentacím, které jsou dostupné v Informačním systému Masarykovy univerzity, a které je vhodné použít jako obrazový doprovod. Oblast neurověd prodělala s nástupem moderních molekulárně biologických metod a funkční magnetické rezonance informační boom, který pro každého zájemce o tuto problematiku představuje zlatý věk poznání i nových výzev. Neurovědy se stávají interdisciplinárním oborem, který se na jedné straně otevírá technickým oborům za účelem zdokonalování systémů využívajících umělé inteligence a automatizovaných analýz dat, na druhé straně neurovědy vstupují do oblasti společenských věd za účelem propojení znalostí o funkci mozku s poznatky z psychologie a sociologie. Neurovědy prostupují také do filozofie, která je odrazem činnosti lidského mozku, a která nabývá na významu s ohledem na rostoucí množství vědomostí a možnosti jejich zneužití. Proto věříme, že základní pochopení principů neurověd a fungování lidského mozku má nejen rozměr medicínský, ale i lidský, neboť nám může pomoci pochopit sebe sama i druhé.

01 Význam a regulační povaha nervového systému

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

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

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

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

Komplexnost nervového systému

Nervový systém, mnohobuněčné organismy, pohyb v prostředí

Jednobuněčné organismy versus mnohobuněčné organismy

**Stres
Efektivita
Kompartimentalizace
Homeostáza
Koordinace tělesných funkcí**

Nervový systém řídí koordinaci tělesných funkcí i homeostázu

**Regulace
Vstup, integrace, výstup
Hierarchické uspořádání**

Nervové a humorální regulace Řízeny CNS Navzájem komplementární	<p>V hierarchii regulačních procesů stojí nejvýše regulace nervové a humorální, které jsou řízeny centrálním nervovým systémem. Nervové a humorální regulace jsou navzájem komplementární, na regulaci tělesných funkcí se podílí oba typy regulací současně (tělesné procesy jsou řízeny součinností autonomního nervového systému a endokrinního systému). Komplementarita nervové a humorální regulace vyplývá ze srovnání obou systémů.</p>
Humorální regulace Malé energetické nároky Nespecifický informační kanál Specifita dána receptory cílových buněk Efekt pomalý, difusní	<p>Mediátorem humorální regulace je hormon, který se v případě endokrinní regulace dostává k cílové struktuře krví. (Termínem hormon dnes označujeme jakoukoliv chemickou látku, která nese informaci, tvořenou jak v živočišných, tak rostlinných buňkách. Humorální komunikace se mohou odehrávat na několika úrovních, které se liší způsobem transportu chemického signálu – intrakrinie, autokrinie, parakrinie, juxtakrinie a endokrinie.) V případě endokrinní regulace krev představuje nespecifický kanál vedení (proudí po celém těle). Odpověď na humorální podnět vykazují tzv. cílové buňky, tedy buňky vybavené specifickými receptory pro daný hormon. Použití nespecifického kanálu vedení je spojeno s malou energetickou náročností, neboť není třeba udržovat specializované struktury zajišťující komunikaci. Ve srovnání s nervovým přenosem je pro endokrinní regulaci charakteristický difuznější efekt, pomalejší nástup a delší trvání účinku, neboť hormon cirkuluje po celém těle a postupně je vychytáván cílovými buňkami. Nervová regulace je naproti tomu zajištěna specifickým kanálem vedení, kterým je nervové vlákno. Tento způsob komunikace je spojen s vysokými energetickými nároky, neboť je potřeba udržovat infrastrukturu, která neslouží ničemu jinému než přenosu informace. Specifický kanál vedení však zajišťuje přímý kontakt mediátoru, neurotransmiteru, s cílovou buňkou, což umožňuje specifickou a rychlou komunikaci s krátkým trváním účinku.</p>
Nervová regulace Velké energetické nároky Specifický informační kanál Efekt rychlý, lokální	
Využití humorálních a nervových regulací v organismu	<p>Z obecných charakteristik humorálních a nervových regulací vyplývá, že humorálně budou s výhodou řízeny především procesy, u kterých nebude prioritou čas a u kterých bude potřeba koordinovat činnost mnoha buněk najednou (například trávení). Nervově budou naproti tomu řízeny především procesy, u kterých bude prioritou rychlá a specifická odpověď (například interakce organismu s vnějším prostředím). Je však třeba mít stále na paměti, že centrální nervový systém paralelně využívá obou způsobů regulace, které fungují vždy současně, navzájem se doplňují a na několika místech jsou i integrovány (chemická synapse představuje ve své podstatě parakrinní přenos informace, některé části CNS produkují hormony, stejně jako dřeň nadledvin).</p>
Regulace zpětnou vazbou	<p>Výše popsané regulace jsou zpětnovazebné, založené na tom, že podnět předchází (a následně vyvolává) odpověď. Centrální nervový systém je však schopen zajistit i regulace dopřednou vazbou (anticipaci), kdy odpověď předchází potenciálnímu podnětu. Regulace dopřednou vazbou je nejdokonalejším typem regulace, díky které organismus předchází potenciálnímu podnětu nebo narušení homeostázy, a tím je schopen vyvarovat se obtíží. Dobře známá je například anticipace výkonu, kdy ještě před začátkem fyzické aktivity organismus reaguje zvýšenou srdeční frekvencí (a následnou změnou celé řady parametrů kardiiovaskulárního systému) v důsledku zvýšeného tonu sympatiku. Jiným příkladem anticipace může být omezení příjmu tekutin v situaci, kdy není možnost použití toalety nebo vyhýbání se</p>
Regulace dopřednou vazbou (anticipace) Intelligence Paměť	

nebezpečným místům. Regulace dopřednou vazbou vyžaduje vstupní informace a schopnost systému tyto informace adekvátně zpracovat v reálném čase (intelligence). Vstupní informace mohou být získány předchozí zkušeností přímou („už jsem se v životě párkrát spálil“), zprostředkovanou („někdo mě upozornil, co se může stát“), nebo odvozenou („dokážu si představit, co se stane“) a musí být uloženy v paměti. Anticipace je natolik sofistikovaný proces, že jej může zajistit pouze dobře vyvinutý mozek.

02 Logika vývoje nervového systému

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

Nervový systém vzniká u mnohobuněčných organismů aktivně se pohybujících prostředím. Pohyb můžeme považovat za základní charakteristiku života. V nejabstraktnější rovině můžeme celý život považovat za pohyb organismu v čase. V konkrétnější rovině můžeme za formu pohybu považovat nitrobuněčné procesy, metabolismus, či růst a vývoj organismu. Nejkonkrétnější formou je pohyb prostorem, který je charakteristický pro všechny živočichy.

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

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

Nejjednodušší formou nervového systému je retikulární nervový systém, který se nachází například u polypů (první životní stádium žahavců). V retikulárním nervovém systému vytváří neurony homogenní síť, aniž by byla patrná nějaká diferenciace.

Evoluční logika

Staré struktury zachovány

Nové struktury přidány

Evoluce není revoluce

Nervový systém a pohyb

Myoepitelie

Nejstarší předchůdce buněk NS

Senzorická i motorická funkce

Oddělení senzorické a motorické funkce vede ke vzniku neuronů

Neurony

Interneurony

CNS

PNS

Retikulární nervový systém

Nejjednodušší forma NS

Nespecifická reakce

Žebříčkový nervový systém Koordinace pravé a levé strany	<p>Reakce polypu na podráždění je nespecifická a uniformní: stáhne chapadla, čímž se zavře. Taková reakce je použita v případě obrany (krytí) i v případě útoku (zachycení potravy). Polypy žijí přisedlým způsobem života a nespecifická reakce na podráždění je v daných podmínkách dostačující. Druhým životním stádiem žahavců jsou medúzy, které vznikají z polypů za účelem rozmnožování. Medúzy se pohybují a s tím patrně souvisí složitější organizace nervového systému. V těle medúzy je nervový systém organizován retikulárně, podobně jako u polypu, avšak v propulsní části, sloužící k pohybu, je nervový systém organizován cirkulárně, což umožňuje symetrické kontrakce a koordinovaný pohyb. U kroužkovců se nachází žebříčkový nervový systém, který je symetrický, což umožňuje koordinaci pohybu pravé a levé strany těla. V hlavové části se nachází mozkové ganglion, které se vyvíjí v souvislosti s příjmem potravy (analýza potravy, koordinace pohybů zajišťujících příjem potravy atd.). Relativně sofistikovaný nervový systém a dobře vyvinuté mozkové ganglion můžeme pozorovat již u hmyzu, který je schopen velmi koordinovaného a přesného pohybu, má relativně dobře vyvinuté smysly, a některý hmyz již tvoří společenstva. U strunatců je již nervový systém vyvinut velmi dobře. Pro strunatce je typická přítomnost mozku v pravém slova smyslu a dále chrupavčitých či kostěných struktur chránících CNS. Vysoká úroveň vývoje nervového systému u obratlovců umožňuje obratlovcům jemnou koordinaci pohybů, vysokou úroveň smyslového vnímání, emoční aktivitu (již u plazů), tvorbu společenstev (již u ryb), vysokou míru inteligence (již u ryb, ale hlavně u ptáků a savců).</p>
Mozkové ganglion Příjem potravy	
Sofistikovaný NS u hmyzu Přesný pohyb Dobré smysly Společenstva	
Obratlovci Ochrana CNS (chrupavka/kost) Mozek v pravém slova smyslu Dokonalá koordinace pohybu Dokonalé smysly Tvorba společenstev Emoce Intelligence	
Rozvoj mozkové kůry	<p>Nejvyššího rozvoje dosahuje nervový systém u savců, a především u člověka, u kterého je vyvinutá zejména mozková kůra. Na základě paleoantropologických a archeologických nálezů se předpokládá, že tak výrazný rozvoj kůry souvisí s vlivem prostředí, s používáním nástrojů a se životem ve skupině. To u předků člověka, kteří byli ve srovnání s jinými živočichy slabí a pomalí, umožnilo nejen přežít, ale i adaptovat se a posléze si podmanit jakékoliv prostředí na Zemi.</p>
Univerzální behaviorální schémata Lokomoce Orientace Motivace	<p>Pro přežití organismu je nezbytné udržet integritu organismu a zajistit udržovací procesy (např. respirace), k čemuž je nezbytné adekvátně reagovat na podněty z vnějšího prostředí (např. nedýchat pod vodou a včas se vypořádat). Za tím účelem vznikla univerzální behaviorální schémata, kterými jsou lokomoce, orientace a motivace. Tato schémata mohou být modifikována dle aktuálních potřeb. Lokomoce slouží k realizaci smysluplného pohybu, k přiblížení se/vyhnutí se živému/neživému objektu, a to buď záměrně či bezděčně. Orientace a motivace umožňují záměrnou lokomoci za konkrétním účelem, jako je například hledání potravy, zkoumání prostředí a preference či vyhýbání se určité potravě nebo místu (preferujeme potravu, která nám nepůsobí potíže a místa, která jsou bezpečná).</p>
Evoluce mozku Expanze zadního mozku Lokomoce směrem vpřed Expanze předního mozku Čich	<p>Vývoj mozku můžeme rozdělit do pěti pomyslných etap. Lokomoce směrem vpřed (hlavový konec trávicí trubice) podminila postupné zdokonalení hlavových receptorů a expanzi zadního mozku (rhombencephalon – meduna oblongata), což představuje první fázi evoluce mozku. Současně se vyvíjí motorický aparát dané oblasti umožňující lepší orientaci hlavového konce, navigaci za účelem lokomoce a dále vznikají okruhy zprostředkovávající instinktivní chování (příjem potravy). V druhé fázi evoluce mozku došlo v souvislosti s rozvojem čichu k expanzi předního mozku (prosencephalon – diencephalon, telencephalon) a s rozvojem souvisejícího</p>

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

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

Evolučnímu pohledu plně odpovídá i hierarchické uspořádání centrálního nervového systému. Spinální úroveň představuje nejnižší úroveň centrálního nervového systému, která zajišťuje nejnižší regulační stupeň (např. spinální reflexy). Úroveň mozkového kmene představuje vyšší úroveň nervové činnosti, která je spojena se složitými reflexními vzorci (např. regulace dýchání, polykací reflex). Oblast mozkového kmene je také oblastí jader hlavových nervů a v tomto případě je její funkce podobná spinální úrovni. Nejvyšší a nejdokonalejší úroveň nervové činnosti představuje neokortex, který je spojen s vědomou činností, avšak je třeba si uvědomit, že neokortex se neuplatňuje v „kritických situacích“, kdy je důležitá rychlost reakce. V takových situacích převládne evolučně stará reflexní aktivita, která byla v tomto ohledu dovedena k dokonalosti v tom smyslu, že novější systémy nezajistí v dané situaci rychlejší reakci (viz kapitola 14).

Evoluce mozku

Expanze středního mozku

Zrak a sluch

Druhá expanze předního mozku

Neolfaktorická senzorika

Vznik thalamu

Třetí expanze předního mozku

Asociační funkce

Thalamus

Filtrování informace

Kognitivní smyčky

Cerebellum

Koordinace

Kognitivní smyčky

Hierarchie CNS

Spinální úroveň

Lokální reflexy

Kmenová úroveň

Vyšší reflexy

Kortikální úroveň

Kognitivní procesy

03 Stavba centrálního nervového systému

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

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

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

Nitrolební kompartment vyplňuje mozek, likvor a krev v cévách. Jednotlivé kompartmenty jsou vzájemně odděleny meningeální (mozek-likvor), hemato-likvorovou (krev-likvor) a hematoencefalickou (mozek-krev) bariérou. Významnou je zejména bariéra hematoencefalická, která se významně podílí na regulaci přestupu látek z krve do mozkového kompartmentu. Hematoencefalická bariéra je vysoce organizovaná struktura, kterou tvoří endotel cév s nízkou propustností (zonulae occludentes), bazální membrána, výběžky astrocytů a pericyty. Anatomicky i funkčně je tedy hematoencefalická bariéra spolu tvořena kompartmentem cévním i mozkovým a obecně platí, že volně mohou procházet malé nepolární molekuly a plyny (zejména O_2 , CO_2), zatímco transport velkých a polárních molekul (včetně glukózy) probíhá výhradně prostřednictvím specifických transportních mechanismů.

Existují i oblasti, kde je hematoencefalická bariéra modifikovaná a více propustná. Souhrnně se tyto oblasti označují jako cirkumventrikulární orgány a obecně slouží jako senzory, nebo jako sekretorický aparát. Mezi cirkumventrikulární orgány patří lamina terminalis (termoregulace, osmoregulace), zadní lalok hypofýzy (neurosekrece), eminentia mediana (sekrece hypothalamických hormonů – liberiny, statiny), area postrema (detekce toxinů, centrum zvracení), epifýza (cirkadiánní aktivita), subkomisurální orgán (kontrola likvoru, možná role v osmoregulaci) a subfornikální orgán (regulace tlaku, osmoregulace).

Významnou součást nitrolebního kompartmentu tvoří likvor, který má složení podobné plazmě (vysoký obsah sodíku, nízký obsah draslíku) a neobsahuje téměř žádné buňky (max. 5/ml). Mozkomíšní mok je z převážné části tvořen choroidními plexy (asi 70% produkce), menší díl připadá na buněčný metabolismus, kapilární

Kompartmentalizace CNS
umožňuje udržovat homeostázu
v úzkém rozmezí

Bariéry CNS
Kost
Dura mater
Pia mater
Arachnoidea

Nitrolební kompartment
Obsah
Mozek
Likvor
Krev v cévách
Bariéry
Meningeální
Hematolikvorová
Hematoencefalická
Cévní stěna
Bazální membrána
Výběžky astrocytů
Pericyty

Cirkumventrikulární orgány
Senzorický aparát
Sekretorický aparát

Likvor
Choroidní plexy
Arachnoidální granulace

Likvor Funkce Ochrana Transportní Metabolická Imunologická	<p>ultrafiltrát a filtraci přes Virchowův – Robinův prostor (prostor mezi pia mater a cévou všude mimo kapiláry). Mozkomíšního moku se denně vytvoří až 750 ml, přičemž objem likvorového prostoru tvoří maximálně 250 ml. Je tedy důležité, aby byla zajištěna adekvátní resorpce mozkomíšního moku, o což se starají arachnoidální granule drénující mozkomíšní mok do mozkových splavů. Převážná část moku je tvořena choroidními plexy v postranních komorách a na stropu čtvrté komory. Z postranních komor mok proudí přes třetí komoru a Sylviov kanál do komory čtvrté, dále přechází do subarachnoidálního prostoru, odkud je arachnoidálními granulacemi drénován do mozkových splavů. Cirkulace mozkomíšního moku tedy probíhá „zevnitř (komory) směrem ven (subarachnoidální prostor)“. Hlavní funkcí mozkomíšního moku je nadlehčování CNS a ochrana před otřesy, mozkomíšní mok má však i funkce transportní, metabolické a imunologické.</p>
Lymfatická drenáž CNS Cervikální lymfatické uzliny Nazální lymfatická drenáž Durální lymfatická drenáž Podél nervových vláken Podél cév (ne APC) Lumbální lymfatické uzliny Podél nervových kořenů	<p>Na drenáži mozkomíšního moku se také podílí lymfatická drenáž CNS, která je také důležitá pro vstřebávání intersticiální tekutiny a zcela zásadní pro odvádění vysokomolekulárních sloučenin a antigen prezentujících buněk. Z mozkovny lymfu odvádí nazální lymfatický systém, durální lymfatický systém, drenáž podél nervových vláken a drenáž podél cév (tento systém nezajišťuje drenáž antigen prezentujících buněk). Tyto čtyři systémy odvádí lymfu do cervikálních lymfatických uzlin. Lumbální lymfatický systém zajišťuje drenáž lymfy podél nervových kořenů do lumbálních lymfatických uzlin.</p>
Krevní zásobení mozku Willisův okruh A. cerebri anterior Přední a mediální část hem. A. cerebri media Laterální část hemisféry A. cerebri posterior Zadní a spodní část hem.	<p>Dodávku krve do mozku zajišťují pravá a levá a. carotis interna a a. basilaris vznikající spojením dvou aa. vertebrales. Všechny tři cévy se na bázi lebny napojují na Willisův okruh, který napájí. Existence Willisova okruhu má velký význam, neboť napojení třech přírodních cév představuje funkční rezervu, která zajistí dostatečné krevní zásobení mozku i v případě výpadku jedné z přírodních cév. Z Willisova okruhu vystupuje vlevo a vpravo a. cerebri anterior, zásobující přední a mediální část příslušné hemisféry, a. cerebri media, zásobující laterální část hemisféry a a. cerebri posterior, zásobující spodní a zadní část hemisféry.</p>
Autoregulace průtoku Udržení konstantního průtoku Systémová hypertenze Vazokonstrikce cév CNS Systémová hypotenze Vazodilatace cév CNS	<p>Průtok krve podléhá autoregulaci, která udržuje konstantní průtok krve mozkem i při změnách systémového tlaku, což je klíčové pro udržení mozkové homeostázy. Autoregulace funguje tak, že při zvýšení systémového tlaku dochází v CNS ke kompenzatorní vazokonstrikci a při poklesu systémového tlaku dochází v CNS ke kompenzatorní vazodilataci, což stabilizuje cerebrální perfuzní tlak (CPP). Autoregulace funguje ve fyziologickém rozmezí CPP, které činí cca 50 až 160 mmHg, při poklesu CPP pod 50 mmHg dochází mozkové ischemii, zatímco při nárůstu nad 160 mmHg dojde k poškození hematoencefalické bariéry a vzniku mozkového edému.</p>
Cerebrální perfuzní tlak $CPP = MAP - ICP$ Kritický nárůst ICP – ischemie	<p>Cerebrální perfuzní tlak (CPP) je dán intrakraniálním tlakem (ICP) a středním arteriálním tlakem (MAP) podle vztahu $CPP = MAP - ICP$. MAP reprezentuje sílu ženoucí krev do nitrolebí, ICP sílu opačnou a CPP výsledný tlakový gradient. ICP představuje klíčový fyziologický parametr, protože nárůst ICP nad kritickou mez povede k mozkové ischemii.</p>
Buněčný podklad NS Neuron Práce se signálem Neuroglie Podpůrná funkce	<p>Buněčný podklad nervového systému tvoří neurony a neuroglie. Neurony slouží k příjmu, integraci a propagaci signálu. Neurony jsou po skončení neurogeneze nenahraditelné, což pravděpodobně není dáno ojedinělostí buněk samotných, ale</p>

spíše unikátností sítí, které neurony vytváří. Neuroglie má funkci podpůrnou a na rozdíl od neuronů je plně nahraditelná. Neuronů je v lidském mozku asi sto miliard, zatímco otázka množství neuroglie nebyla doposud dořešena. Starší zdroje uvádí poměr neuron / neuroglie 1 / 10–50, novější literatura uvádí poměr podstatně menší a některé zdroje dokonce uvádí poměr jedna ku jedné.

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

Fyziologické procesy, které probíhají v neuronech, můžeme rozdělit na procesy zajišťující základní buněčné funkce (dále je budeme označovat jako bazální aktivity), které jsou vázané na cytoplazmu a na příjem/zpracování/vedení signálu, což je vázáno na membránu. O problematice membránových dějů bude pojednáno v následující kapitole a bazální aktivitám se budeme věnovat ve zbytku této kapitoly.

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

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

Neuron

Dendritická část
Vstup signálu
Tělo neuronu
Integrace signálu
Axon
Výstup signálu

Neuron

Bazální aktivity – Cytoplazma
Práce se signálem – Membrána

Bazální aktivity neuronu

Tělo neuronu
Veškerá syntéza
Axonální zakončení
Recyklace neurotransmiterů

Axonální transport

Rychlý
Vyžaduje energii
Obousměrný
Pomalý
Nevyžaduje energii
Pouze anterogradní

fakt, že rychlost pomalého axonálního transportu je asi 5 mm/den, což zhruba odpovídá rychlosti růstu axonu při jeho regeneraci.

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

Neuroglie
Centrální nervový systém
Astrocyty
Podpůrná činnost
Oligodendrocyty
Myelinový obal
Mikroglie
Imunita
Ependymální buňky
Výstelka
Periferní nervový systém
Satelitní buňky
Podpůrná činnost
Schwanovy buňky
Myelinový obal

04 Membránové děje a synapse

V předchozí kapitole jsme se věnovali procesům zajišťujícím základní buněčné funkce v neuronu, které jsou nezbytné pro přežití neuronu a pro jeho správnou funkci, kterou je příjem, integrace a vedení signálu. Zatímco se tyto bazální aktivity odehrávají v neuronální cytoplazmě a v ní uložených organelách, práce se signálem probíhá na membráně formou změn membránového napětí.

Membránové napětí vzniká vlivem rozdílných koncentrací iontů na opačných stranách buněčné membrány, tedy uvnitř a vně buňky (Poznámka: Ve fyziologii se místo pojmu membránové napětí běžně užívá termínu membránový potenciál a myslí se tím totéž, i když membránové napětí je, striktně vzato, dáno rozdílem potenciálů intracelulárně a extracelulárně. V rámci tohoto textu budeme také používat pojem potenciál, protože je častěji užíván v ustálených spojeních – klidový membránový potenciál, akční potenciál, postsynaptický potenciál atd.).

Lipidová dvojvrstva buněčné membrány představuje elektrický izolátor, přičemž pohyb iontů přes membránu je zprostředkován výhradně iontově specifickými kanály. Koncentrace K^+ je v cytoplazmě asi 30krát vyšší než vně buňky, což je podmíněno činností Na/K ATPázy (viz následující odstavec). Buněčná membrána je dobře propustná pro K^+ , takže dochází k významnému přesunu K^+ po koncentračním gradientu směrem ven, tedy k efluxu K^+ .

Eflux K^+ však vede i k přesunu + náboje z buňky, tedy proti elektrickému gradientu, neboť vnější strana membrány je elektropozitivní. Koncentrační gradient tedy žene K^+ z buňky ven, zatímco elektrický gradient působí opačně a když se tyto protichůdné tendence vyrovnají nastane rovnováha. Rovnovážný potenciál pro jeden iont je vyjádřen Nernstovou rovnicí, která udává napětí, při kterém ustane pohyb příslušného iontu přes buněčnou membránu. Nernstův potenciál je dán nábojem a koncentracemi daného iontu uvnitř a vně buňky, neboť ostatní parametry (propustnost, teplota, molární plynová konstanta, Faradayova konstanta) jsou za daných podmínek konstantní. Příspěvek více iontů (typicky Na^+ , K^+ a Cl^-) k tvorbě klidového membránového potenciálu vyjadřuje Goldmanova rovnice, která, oproti rovnici Nernstově, bere navíc v úvahu různou propustnost membrány pro příslušné ionty (propustnost membrány je daná množstvím kanálů, které jsou v daný okamžik pro příslušný iont otevřené, což v klidovém stavu membrány činí zhruba 3% pro Na^+ , 90% pro K^+ a 7% pro Cl^-).

Výše uvedené mechanismy vedou k ustavení klidového membránového potenciálu, přičemž udržení stavu dynamické rovnováhy nerovnoměrné distribuce pozitivně nabitých iontů podmiňují dva mechanismy. Extracelulární koncentrace Na^+ a K^+ je udržována ledvinami, intracelulární Na^+/K^+ ATPázou. Na^+/K^+ ATPáza aktivně pumpuje tři kladné ionty Na^+ z buňky výměnou za dva kladné K^+ do buňky, čímž udržuje koncentrační gradienty a působí elektrogeně. Činnost Na^+/K^+ ATPázy je také významná z osmotického hlediska, neboť Na^+ je osmoticky aktivní kationt, jehož hromadění v cytoplazmě by vedlo ke vzniku intracelulárního edému (cytotoxický edém). Klidový membránový potenciál neuronů se pohybuje mezi

Membránové napětí (potenciál)
Rozdílné koncentrace iontů na opačných stranách membrány

Buněčná membrána
Semipermeabilita
Lipidová dvojvrstva – izolátor
Iontové kanály – pohyb iontů

Eflux K^+
Po koncentračním gradientu
Proti elektrickému gradientu

Rovnovážný potenciál (napětí)
Jednoho iontu
Nernstova rovnice
Více iontů
Goldmanova rovnice

Homeostáza Na^+/K^+
Extracelulární
Ledviny
Intracelulární
 Na^+/K^+ ATPáza
Elektrogenní
 $3Na^+$ ven/ $2K^+$ dovnitř

Klidový membránový potenciál
Neuron
-70 mV
Sval
-90 mV

-40 a -80 mV (jako typický klidový membránový potenciál se udává -65 až -70 mV), v případě svalové buňky dosahuje klidový membránový potenciál hodnoty -90 mV.

Přenos signálu
Změna membránového napětí
Kódování signálu
Amplitudové
Frekvenční

Přenos signálu představuje postupující vlnu změny membránového napětí z jedné části neuronu do části jiné. Změna membránového napětí trvá velmi krátkou dobu. Signál může být kódován buď velikostí výchylky membránového napětí v případě lokální změny membránového napětí, např. excitačního či inhibičního post-synaptického potenciálu (amplitudové kódování), nebo frekvencí konstantních výchylek membránového napětí – akčních potenciálů (frekvenční kódování).

Amplitudové kódování
Intenzitě odpovídá amplituda
Šíří se s dekrementem
Receptory, dendrity, těla neuronů

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

Frekvenční kódování
Intenzitě odpovídá frekvence
Šíří se bez dekrementu
Axony

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

Napětově řízené iontové kanály
Šíření signálu
Okamžitá připravenost
Vysoké energetické nároky

Šíření signálu je umožněno napětově řízenými iontovými kanály. Distribuci iontů, která zajišťuje okamžitou připravenost membrány k vedení vzruchu, zajišťují zejména Na^+/K^+ ATPázy. Vezmeme-li v úvahu množství neuronů, celkovou plochu jejich membrán a požadavek stálé připravenosti k vedení vzruchu (aby byla zaručena rychlost odpovědi), nemohou být překvapující vysoké energetické nároky nervového systému. Nervový systém, který u lidí představuje asi 2 % tělesné hmoty, spotřebuje asi 20 % celkové tělesné spotřeby kyslíku a 25 % celkové tělesné spotřeby glukózy.

Akční potenciál
Depolarizace
Repolarizace
Hyperpolarizace
Refrakterní perioda
Princip vše nebo nic
Uniformní charakter
Konstantní amplituda
Konstantní trvání

Akční potenciál vzniká na axonovém hrbolu a v přilehlém iniciálním segmentu, odkud se šíří směrem k axonálnímu zakončení, ve kterém vyvolá uvolnění neurotransmiteru do synaptické štěrbin. Akční potenciál vznikne při vzestupu membránového napětí na prahovou úroveň, která odpovídá asi -60 mV. Při klidovém membránovém napětí kolem -70 mV, tedy prahový podnět představuje výchylku odpovídající asi 10 mV. Dosažení prahového napětí způsobí otevření napětově řízených sodíkových kanálů, což vede k depolarizaci, vtoku kladných Na^+ do buňky a přechodnému vzestupu membránového napětí až do oblasti kladných hodnot. Následuje otevření napětově řízených draslíkových kanálů a únik kladných K^+ z buňky, což je podkladem repolarizace a návratu membránového napětí do záporných hodnot. Membránové napětí dokonce přechodně klesá do zápornějších hodnot, než je klidové napětí, membrána je hyperpolarizovaná (tzv. následná hyperpolarizace). Následná hyperpolarizace membrány představuje relativní refrakterní periodu, kdy, ve srovnání s klidovým stavem membrány, může akční potenciál vzniknout pouze díky prahovému podnětu o větší intenzitě. Následná hyperpolarizace má velký význam pro anterográdní šíření signálu (viz dále). Relativní refrakterní periodě předchází absolutní refrakterní perioda, kdy není žádný podnět

schopen vyvolat vznik akčního potenciálu. Absolutní refrakterní perioda spadá do období depolarizace a repolarizace (v průběhu trvání akčního potenciálu není žádný podnět schopen vyvolat další akční potenciál). Díky existenci napěťově řízených sodíkových kanálů vzniká akční potenciál na principu *vše nebo nic*, akční potenciál buď vznikne, nebo nevznikne, ale pakliže vznikne, má vždy stejný charakter, tedy stejnou amplitudu a stejnou dobu trvání (typický akční potenciál neuronu trvá asi 1 ms). Je třeba mít na paměti, že při membránových dějích jsou (jak již název napovídá) přesuny iontů omezeny na úzkou oblast membrány a v žádném případě není narušena iontová rovnováha v cytoplazmě ani v axoplazmě.

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

Velký evoluční pokrok představuje myelinizace nervových vláken. Myelin představuje izolaci nervového vlákna, která je přerušena Ranvierovými zářezy, přičemž membránové procesy spojené s šířením signálu probíhají pouze v Ranvierových zářezech. Akční potenciál se tedy u myelinizovaných vláken nešíří membránou kontinuálně, ale přeskakuje z jednoho Ranvierova zářezu na druhý – saltatorní vedení. Saltatorní vedení zvyšuje rychlost vedení a díky tomu, že změny membránových potenciálů probíhají pouze v omezených okresech membrány, dochází k významnému snížení energetické náročnosti. Snížení energetických nároků umožnilo zvětšení průřezu vlákna, což vedlo k dalšímu nárůstu rychlosti vedení (elektrický odpor vlákna je nepřímo úměrný průřezu vodiče).

Srovnáme-li rychlost vedení evolučně starých nemyelinizovaných vláken o průměru asi 1 μm , majících rychlost vedení okolo 1 m/s, s evolučně nejmladšími silně myelinizovanými vlákny s průměrem asi 20 μm , s rychlostí vedení kolem 170 m/s (asi polovina rychlosti zvuku), vidíme, jak dramatickému vývoji v průběhu evoluce došlo.

U savců, a tedy i u člověka, jsou myelinizovaná vlákna většinovým typem, přičemž v centrálním nervovém systému jsou všechna vlákna myelinizovaná. V rámci periferního nervového systému je většina vláken také myelinizovaných. Nemyelinizovaná vlákna reprezentují pouze evolučně nejstarší vlákna typu C (IV) tvořící postgangliová vlákna sympatiku a dále vlákna dedikovaná vedení „pomalé“ bolesti. Evolučně mladší B-vlákna jsou pregangliová vlákna autonomního nervového systému. Evolučně nejmladší A-vlákna tvoří vlákna A δ (III) určená pro vedení „rychlé bolesti“ a informaci o teplotě, A γ (II) inervující intrafusální svalová vlákna, A β (II) zprostředkávající jemné taktilní informace a konečně evolučně nejmladší vlákna A α (I) určená pro propriocepci a somatickou hybnost.

Komunikaci mezi neurony zajišťují synapse, přičemž rozlišujeme dva typy synapsí, elektrické s obousměrným vedením a chemické, zajišťující jednosměrný přenos signálu.

Nemyelinizovaná vlákna
Lokální proudy
Anterográdní směr vedení

Myelinizovaná vlákna
Saltatorní vedení
Rychlost vedení
Ekonomičnost

Myelinizace umožnila nárůst
průřezu nervových vláken

Nervová vlákna
Nemyelinizovaná
Typ C (IV)
Postgangliová vlákna SNS
„Pomalá bolest“
Myelinizovaná
Typ A δ (III)
„Rychlá bolest“
Teplota
Typ A γ (II)
Inervace intrafusálních
svalových vláken
Typ A β (II)
Jemné taktilní cití
Typ A α (I)
Propriocepcie
Somatická hybnost

Elektrické synapse
Evolučně staré
Menšina
Gap junctions
Obousměrný přenos iontů
Synchronizace

Chemické synapse
Evolučně mladé
Většina
Struktura
Axonální zakončení
Synaptická štěrbina
Postsynaptická membrána

Neurotransmise
Ca²⁺ dependentní mechanismus

Postsynaptická membrána
Receptory specifické pro neurotransmitter
Ukončení synaptického procesu
Odbourání neurotransmiteru
Rozptýlení neurotransmiteru

Neurotransmitery
Excitační
Inhibiční
Různá chemická povaha
Acetylcholin
Monoaminy
Noradrenalin
Histamin
Dopamin
Serotonin
Aminokyseliny
Glutamát
Glycin
Peptidy
Endorfiny
Oxytocin
Puriny
Adenosin
ATP
Anorganické sloučeniny
NO

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

Chemické synapse jsou evolučně mladší a u savců jsou většinovým typem synapsí. Umožňují jednostranný přenos signálu, což je klíčová vlastnost umožňující specifické vedení signálu a z toho vyplývající možnost evoluce komplexních neuronových sítí. Chemickou synapsi tvoří axonální zakončení presynaptického neuronu, synaptická štěrbina a membrána postsynaptického neuronu.

Přenos signálu je realizován pomocí neurotransmiteru, který je uvolněn do synaptické štěrby. Depolarizace membrány axonálního zakončení vede k otevření napěťově řízených Ca²⁺ kanálů a influxu Ca²⁺, který působí jako druhý posel aktivující proteiny aktivní zóny z rodiny SNARE proteinů. SNARE proteiny umožňují vezikulární transport, což v případě nervového zakončení vede k uvolnění neurotransmiteru do synaptické štěrby. Kalcium dependentní mechanismus neurotransmise představuje základní charakteristiku chemické synapse. V synaptické štěrbině se neurotransmitter váže na specifické receptory membrány postsynaptického neuronu.

Pro postsynaptickou membránu je charakteristická vysoká hustota specifických receptorů, které představují velmi dynamickou strukturu. V závislosti na charakteru stimulace mohou být receptory v dynamické rovnováze, up, nebo down regulovány. Receptory postsynaptické membrány mohou být spřaženy s iontovým kanálem, G-proteinem nebo enzymem. Synaptický přenos je ukončen inaktivací neurotransmiteru, na které se podílí tři mechanismy: odbourání neurotransmiteru specifickým enzymem, rozptýlení neurotransmiteru z okolí receptoru a zpětné vychytávání neurotransmiteru presynaptickým zakončením přímo nebo zprostředkovaně pomocí neuroglie.

Z biochemického hlediska představují neurotransmitery heterogenní skupinu sloučenin od látek anorganických, přes jednoduché organické sloučeniny, až po neuropeptidy. Neurotransmitery mohou být excitační nebo inhibiční a dělíme je do šesti základních skupin. První skupinu představuje acetylcholin, který je spojen s motorickými funkcemi, pamětí a učením. Druhou skupinu jsou monoaminy, kterou tvoří noradrenalin (aktivace, bdění), adrenalin (jedná se spíše o stresový hormon, ale působí i jako neurotransmitter s podobnou funkcí jako noradrenalin), histamin (regulace cyklu spánků – bdění, regulace příjmu potravy), dopamin (systém odměny, koordinace pohybů) a serotonin (relaxace, modulace nálady, sexuality, příjmu potravy a spánku). Třetí skupinou jsou aminokyseliny. Do této skupiny patří glutamát (hlavní excitační neurotransmitter nervového systému klíčový pro kognitivní funkce, učení a paměť) a GABA (hlavní inhibiční neurotransmitter nervového systému důležitý pro motorické funkce, zrak a modulaci chování – regulace úzkosti, navození pocitu klidu a relaxace). Čtvrtou skupinu představují peptidy. Mezi peptidy řadíme například endorfiny (tlumení vedení bolesti, navození pocitu euforie) nebo oxytocin (vedle klíčových humorálních funkcí při porodu a ejekci mléka hraje významnou úlohu v modulaci chování, zejména při socializaci). Pátou skupinou jsou puriny, mezi něž patří například adenosin (regulace spánku) nebo ATP (modulace senzitivity,

modulace percepce bolesti, modulace zánětu). Šestou skupinou tvoří anorganické sloučeniny/plyny. Do této skupiny řadíme NO a CO, které mají komplexní regulační efekt, zejména se jedná o regulaci neuronálního metabolismu, regulaci dodávky krve neuronům a regulaci zánětu.

Zvláštním typem chemické synapse je neuromuskulární spojení, u kterého je postsynaptickou částí sarkolema. Neurotransmiterem je acetylcholin, který je do synaptické štěrby uvolňován kalcium dependentním mechanismem. Acetylcholin se na sarkolemě váže na nikotinový receptor, což je sodíkový kanál zodpovědný za depolarizaci membrány svalové buňky – ploténkový potenciál. Depolarizace membrány svalové buňky je spojena s uvolněním kalcia ze sarkoplasmatického retikula, přičemž kalcium vyvolá aktivaci kontraktilního aparátu.

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

Integrace signálu na těle neuronu má velký význam z hlediska neuronových sítí, které podmiňují komplexnost nervového systému. Podkladem nervové činnosti, od nejjednodušší inhibice až po nejvyšší mozkovou činnost, je konvergence a divergence signálu. Při konvergenci dochází ke sbíhání signálu z jednoho, nebo z různých zdrojů. Konvergence signálu z jednoho zdroje je podkladem zesílení signálu a vzniká tak, že se axon preterminálně rozvětví (diverguje, viz níže) a kontaktuje postsynaptický neuron prostřednictvím více synapsí. Konvergence z různých zdrojů umožňuje integraci informací. Divergence je opakem konvergence, jde o rozbíhání signálu, jehož podkladem je větvení axonu. Divergence může vznikat v rámci jednoho traktu, což slouží k zesílení signálu, jak bylo popsáno výše. Signál také může divergovat v rámci více traktů, čímž dochází k transmissi signálu do různých oblastí, což je zásadní pro asociační procesy. Počet synapsí na jeden neuron se pohybuje v rozmezí 4 000 (primární zrakový kortex, area 17) až po 60 000 (primární motorický kortex, area 4), přičemž průměrná hodnota je asi 10 000 synapsí na jeden neuron.

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

Neuromuskulární junkce
Acetylcholin
Nikotinový receptor

Postsynaptický potenciál
Dendritická zóna
Aktivační
Inhibiční

Sumace signálu
Tělo neuronu
Prostorová
Časová

Axonový hrbol
Maximální sumace
Iniciální segment
Vznik akčních potenciálů

Konvergence signálu
Z jednoho zdroje
Zesílení signálu
Z různých zdrojů
Integrace informace
Divergence signálu
V rámci jednoho traktu
Zesílení signálu
V rámci různých traktů
Asociační procesy

Neuronální sítě

Neurotransmise
Specifická
Přenos informace
Rychlý účinek
Neuromodulace
Difuzní
Nastavení systému
Děletrvající účinek

Je velmi důležité rozlišovat mezi neurotransmisí a neuromodulací, což někdy může být matoucí, neboť neurotransmisi i neuromodulaci zajišťují stejné chemické sloučeniny (acetylcholin, noradrenalin, dopamin a další). Neurotransmise slouží k přenosu informace, je tedy specifická, spojuje dvě nebo více konkrétních oblastí. Receptory postsynaptických neuronů jsou typicky iontové kanály, které jsou spojeny s krátkým účinkem (změnami membránového potenciálu). Neuromodulace, označovaná také jako volume neurotransmission, slouží k regulaci aktivity nervového systému, k funkčnímu nastavení systému. Neuromodulace je difuzní, ovlivňuje rozsáhlé oblasti nervového systému. Neuromodulační systémy jsou typicky vázány na receptory spojené G-proteiny s děletrvajícím účinkem. Funkční nastavení systému si můžeme například představit jako různé stavy psychického rozpoložení, přičemž molekulárním podkladem mohou být dočasné změny vlastností membrány, synapsí atd.

Neuromodulátory působí společně

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

05 Somatosenzitivita a bolest I

V následujících šesti kapitolách budeme probírat systémy, které zajišťují příjem a zpracování signálů z vnějšího prostředí, což je jedním ze základních předpokladů přežití.

Signály z vnějšího prostředí zachycují receptory, které fungují jako měniče energie. (Místo pojmu receptory se někdy užívá pojmu senzory, aby se předešlo nedorozumění vyplývajícím ze záměny s membránovými receptory. Přestože považujeme pojem senzory za dobrý, budeme se v tomto textu držet pojmu receptory, neboť se na tento termín váže zažité názvosloví, jako např. receptorový potenciál). Podrážděním receptoru vzniká receptorový potenciál. Generátorový potenciál je termín označující fenomén spouštějící akční potenciál. Receptorový potenciál je zároveň generátorovým, pokud receptor akční potenciál tvoří nebo pokud je napojen na primární sensorický neuron, který je zdrojem akčního potenciálu. To platí pro většinu receptorů, avšak ne pro komplexní systémy, jakým je například zrakové ústrojí. V tomto případě je receptorový potenciál tvořen receptory, tedy tyčinkami/čípky, signál je „předzpracován“ navazujícími vrstvami sítnice a generátorový potenciál vzniká až na úrovni buněk gangliových.

Receptorový/generátorový potenciál je odstupňován podle intenzity stimulu, velikost energie stimulu odpovídá velikosti depolarizace membrány receptoru (amplitudové kódování). Ve většině případů je depolarizace membrány receptoru podmíněna vtokem sodíku do buňky, ale neplatí to vždy. Vlásokové buňky sluchového aparátu se depolarizují vtokem kalia. V případě akčního potenciálu je však depolarizace membrány vždy podmíněna vtokem sodíku, jak bylo popsáno v předchozí kapitole. Akční potenciál také funguje na principu vše nebo nic, tedy akční potenciál buď vznikne nebo ne, ale pokud vznikne, má konstantní amplitudu, tedy depolarizace membrány je vždy stejná, a intenzita signálu je kódována frekvencí akčních potenciálů (frekvenční kódování). Jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole, na úrovni receptorového/generátorového potenciálu tedy dochází ke zpracování signálu „analogově“ a akční potenciál představuje „digitalizaci“ signálu. Analogový signál je výhodnější pro zpracování signálu, neboť obsahuje více informace, avšak není vhodný pro přenos signálu, neboť s vedením dochází k vyhasínání signálu – signál se šíří s dekrementem. Problém dekrementu řeší právě transformace generátorového potenciálu na potenciál akční, neboť „digitalizace signálu zaručuje přenos signálu bez dekrementu (princip vše nebo nic – 1/0).

Můžeme rozlišit receptory nesespecializované a specializované. Nesespecializované receptory jsou polymodální, mohou přijímat široké spektrum signálu. Jsou jednoduché, mají malou rozlišovací schopnost jak kvantitativně (zachytí pouze podnět vysoké intenzity), tak kvalitativně (intenzivní teplotu i tlak vnímáme jako bolest). Specializované receptory jsou unimodální a jsou primárně nastaveny na určitý typ podnětu (energie). Podle toho rozlišujeme mechanoreceptory, termoreceptory, chemoreceptory a fotoreceptory. Specializované receptory jsou komplexní nebo jsou součástí smyslových orgánů, přičemž přidružené struktury usnadňují příjem specifického podnětu (např. obalové struktury taktilních

Receptor (senzor)

Měnič energie

Receptorový potenciál

Generátorový potenciál

Receptorový potenciál

Amplitudové kódování

Mechanismus depolarizace

Ne vždy vtok Na^+

Akční potenciál

Frekvenční kódování

Mechanismus depolarizace

Vždy vtok Na^+

Receptory

Polymodální – nesespecializované

Unimodální – specializované

Dle typu podnětu

Mechanoreceptory

Termoreceptory

Chemoreceptory

Fotoreceptory

Podnět Adekvátní Neadekvátní	<p>mechanoreceptorů umožňují lépe zachytit tlakové podněty, ale pro podněty chemické povahy představují bariéru). Adekvátní podnět je podnět, pro který je receptor primárně uzpůsoben, a pro který má receptor nejvyšší rozlišovací schopnost (např. fotoreceptor je primárně uzpůsoben pro detekci světla). Receptory však mohou zachytit i podněty, na které primárně stavěny nejsou, neadekvátní podněty, v případě, že jsou tyto podněty vysoké intenzity (např. podráždění fotoreceptorů mechanickým podnětem o vysoké intenzitě vyvolá zrakový vjem – vidíme hvězdičky, když nás někdo udeří do oka). Obecné atributy podnětu jsou kvalita („co a kde“), kvantita („jak moc“) a trvání v čase („jak dlouho“).</p>
Obecné atributy podnětu Kvalita Kvantita Trvání v čase	
Kvantitativní parametry Intenzita stimulu Amplituda GP Počet aktivovaných receptorů Logaritmická závislost mezi GP a AP	<p>Kvantitativním parametrem je intenzita („jak moc“), která určuje velikost amplitudy generátorového potenciálu. Vedle toho může podnět aktivovat více receptorů, což má také informační hodnotu. Závislost mezi receptorovým a akčním potenciálem má obvykle logaritmický charakter, díky čemuž má receptor vyšší rozlišovací schopnost pro signál o nízké intenzitě, zatímco při vysoké intenzitě signálu se křivka oprostuje. Zesílení recepce signálu o nízké intenzitě je bezesporu výhodou umožňující zachycení podnětů vzdálených, počátku působení podnětu nebo podnětu ve špatných podmínkách. Snížení rozlišovací schopnosti v oblastech vysoké intenzity naopak velký problém nepředstavuje, neboť podnět o vysoké aktivitě je vnímán i bez nutnosti signál „zesilovat“ a snížení receptivity při vysokých intenzitách může mít i protektivní charakter (ochrana receptoru před poškozením nadměrnou stimulací).</p>
Kvalitativní parametry Modalita Lokalizace Pravidlo specifické nervové energie – labeled line coding	<p>Kvalitativními parametry jsou modalita („co“) a lokalizace („kde“). Kvalitativní parametry jsou dány stavbou nervového systému a platí pro ně pravidlo specifické nervové energie – labeled line coding. Labeled line coding znamená, že je informace vedena od receptoru specifickým kanálem do specifické primární sensorické oblasti, kde se nachází neuron komunikující výhradně s daným receptorem. Aktivitu příslušného neuronu pak mozek hodnotí jako důsledek stimulace odpovídajícího receptoru, který má určitou funkci (modalita) a který leží v určité oblasti (lokalizace). Zpracování signálu z celého souboru receptorů umožňuje komplexní a detailní interpretaci podnětu. Pravidlo specifické nervové energie podmiňuje existenci somatotopických map v oblastech primárních sensorických kortexů (např. senzitivní homunkulus). Pravidlo specifické nervové energie má klinické důsledky v tom, že dráždění nervu vyvolá odpovídající vjem (např. útlak nervu způsobí bolest šířící se do inervované oblasti).</p>
Receptivní pole Malá – velké rozlišení Velká – malé rozlišení Laterální inhibice – zvýšení kontrastu	<p>Skupina receptorů většinou funguje jako jeden funkční celek a sbírá informace z oblasti, která se nazývá receptivní pole. Receptivní pole mají různou velikost a do jisté míry se překrývají. Malá receptivní pole mají vysokou rozlišovací schopnost (např. kožní citlivost na prstech) a receptivní pole velká mají naopak rozlišovací schopnost malou (např. kožní citlivost v oblasti zad). Funkce receptivního pole je navíc modulovaná okolními receptivními poli. Rozlišovací schopnost může být zvýšená laterální inhibicí, což je inhibice okolních polí receptivním polem v centru působení podnětu (zde podnět působí nejsilněji). Výsledkem laterální inhibice je zvýšení kontrastu signálu a lepší lokalizace podnětu.</p>
Adaptace receptoru Tonické receptory Fázické receptory Tonicko-fázické receptory	<p>Další charakteristikou receptorů je adaptace, což je úbytek aktivace navzdory trvání podnětu. Z tohoto hlediska rozlišujeme receptory tonické, fázické a tonicko-fázické. Tonické receptory se adaptují pomalu, jsou aktivní po celou dobu trvání podnětu.</p>

Fázické receptory se adaptují rychle, jsou aktivní při změně podnětu (začátek a konec stimulace), avšak při konstantní intenzitě podnětu jejich aktivita postupně vyhasíná. Tonicko-fázické receptory kombinují výše popsané vlastnosti v rámci jednoho receptoru. Tonické receptory poskytují informaci o stavu/přítomnosti podnětu, zatímco fázické o dynamice/změně podnětu. Většina receptorů je tonicko-fázických. Příkladem tonických receptorů jsou polohové receptory, zatímco příkladem fázických receptorů jsou taktilní mechanoreceptory zprostředkovávající informace o vibracích.

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

Somatosenzitivní systém patří k evolučně nejstarším systémům a je na něm jasně patrné, jak v průběhu evoluce docházelo k postupnému zdokonalování přidáváním nových struktur a jim odpovídajících funkcí. Z evolučního pohledu je nejdůležitější informace o potenciálním poškození organismu, která může mít význam pro bezprostřední přežití. Takovou informaci představují zejména podněty bolestivého charakteru a také informace o teplotě. Somatosenzitivní informace nebolestivého charakteru význam pro bezprostřední přežití nemají, ale umožňují lepší adaptaci v daném prostředí (např. jemná manipulace, výroba předmětů a podobně). Evolučně starší systémy tedy usnadňují bezprostřední přežití, zatímco evolučně mladší systémy usnadňují přežití dlouhodobé díky lepší adaptaci v určitém prostředí. Tomu odpovídá struktura receptorů, nervových vláken i drah.

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

Termoreceptory můžeme považovat za volná nervová zakončení, u kterých došlo k modifikaci buněčné membrány umožňující specializaci na vnímání teploty (vlákno má vyšší senzitivitu k termickým podnětům než k ostatním modalitám). Specializace je podmíněna přítomností specifických kanálů v membráně – TRP kanály (transient receptor potential). Existuje několik subtypů TRP kanálů, přičemž každý subtyp je citlivý na určitou teplotu a zároveň na určitou chemickou substanci (viz kapitola čich a chuť). Napojení termoreceptorů je inverzní v případě mírných a extrémních teplotních pásem. Chladové receptory reagující na mírný chlad (teplota kůže < 25 °C) jsou inervována vlákny typu Aδ (vjem „cool“ dobře lokalizovaný), zatímco chladové nociceptory reagující na extrémní stimuly (teplota kůže < 5 °C)

Adaptace receptoru
Tonické receptory
 Pomalá adaptace
 Informace o stavu
Fázické receptory
 Rychlá adaptace
 Informace o dynamice
Tonicko-fázické receptory

Evoluce somatosenzitivity
Bezprostřední přežití
 Informace o bolesti
 Informace o teplotě
Dlouhodobé přežití
 Ostatní somatosenzitivita

Volná nervová zakončení
Nociceptory
 Polymodální
 C vlákna
 Pomalá, tupá bolest
 A delta vlákna
 Rychlá, ostrá bolest

Termoreceptory
 TRP kanály
 Detekce teploty
 Detekce chemické substance
 Inverzní napojení
 A delta vlákna
 Vjemy „cool a burning heat“
 C vlákna
 Vjemy „freezing cold a heat“
 Kosignalizace z nociceptorů
 Extrémní teploty

jsou napojeny na C vlákna (vjem v rozmezí „freezing cold“ až bolest je difuzní). U tepelných receptorů je situace opačná. Tepelné receptory reagující na mírné zahřátí (teplota kůže > 35 °C) jsou napojeny na C vlákna (vjem „heat“ je difuzní), zatímco tepelné nociceptory reagující na extrémní podněty (teplota kůže > 45 °C) jsou napojeny na vlákna typu Aδ (vjem rozmezí „burning heat“ až bolest je dobře lokalizovaný). V extrémních teplotních pásmech (pod 5 °C a nad 45 °C) se přidává i signalizace z volných nervových vláken typu C, „pomalá bolest“ difuzního charakteru (viz výše).

Vnímání teploty je komplexní počitek, který není dán signalizací pouze jednoho subtypu receptorů, ale poměrem aktivit různých typů termoreceptorů a v extrémních pásmech i polymodálních nociceptorů (volná nervová zakončení). V běžném rozmezí teplot je vnímání teploty dáno poměrem aktivit chladových a termických receptorů, v extrémních podmínkách jsou aktivovány termální nociceptory a volná nervová zakončení, přičemž výsledným počtkem je bolest. U termoreceptorů převažuje fazická odpověď. Příkladem komplexní odpovědi termoreceptorů mohou být vjemy, které postupně cítíme, když vstupujeme do bazénu, ve kterém je „studená“ voda. Při vstupu pociťujeme „ostře lokalizovaný“ chlad ponořených částí těla s jasnou hranicí v úrovni hladiny, avšak po adaptaci pocit chladu mizí.

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

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

Termorecepce
Komplexní počitek
 Chladové receptory
 Termické receptory
 Nociceptory
 Převážně fazická odpověď

Kožní mechanoreceptory
Povrchové
 Meissnerova tělíska
 Fazická odpověď
 Merkelovy disky
 Tonická odpověď
Hluboké
 Paciniho tělíska
 Fazická odpověď
 Ruffiniho tělíska
 Tonická odpověď

Dermatomové mapy
 Receptivní pole
 Pravidlo specifické nervové energie

06 Somatosenzitivita a bolest II

Dráhy somatosenzitivity reprezentují čtyři systémy, přičemž evolučně nejstarší archispinothalamický systém má význam spíše pro lokální spinální aktivitu. Důležité jsou především tři evolučně mladší systémy: paleospinothalamický trakt, neospinothalamický trakt a systém zadních provazců.

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

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

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

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

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

Archispinothalamický systém
Tractus spinothalamicus
Propojení sousedních segmentů
Lokální reflexní aktivita
Nekříží střední rovinu

Paleospinothalamický systém
Tractus spinoreticularis
Tractus spinotectalis
Tupá bolest
Střední rovinu kříží polovina traktu

Neospinothalamický systém
Tractus spinothalamicus
Ostrá bolest, hrubá citlivost
Kříží střední rovinu na úrovni míchy

Systém zadních provazců
Tractus spinobulbaris
Jemné čítí, propriocepce
Kříží střední rovinu na úrovni prodloužené míchy

Trigeminální systém
Spinální trigeminální systém
Hrubá citlivost
Hlavní trigeminální systém
Jemné čítí, propriocepce

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

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

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

Primární somatosenzitivní kortex (area 1,2,3) má, stejně jako ostatní primární korové oblasti, somatotopické uspořádání. Uspořádání primárních korových oblastí je u všech jedinců daného druhu stejné, na rozdíl od asociačních oblastí, které jsou uspořádané individuálně. Uspořádání primárního somatosenzitivního kortexu demonstuje senzitivní homunkulus. Mediálně jsou lokalizovány oblasti reprezentující dolní končetinu, laterálním směrem trup, krk, hlava (kromě obličeje), horní končetina a nejlaterálněji obličejová část. Oblasti kůry nereprezentují jednotlivé oblasti těla proporcionálně (velikost korové oblasti není úměrná velikosti

Shrnutí drah somatosenzitivního systému z evolučního pohledu

Zpracování somatosenzitivní inf.
Reflexní aktivita
Spinální úroveň
Kmenová úroveň
Analytické a asociační procesy
Kortikální úroveň
Thalamus
Thalamická inhibice
Aferentní
Eferentní
Thalamokortikální smyčky

Primární somatosenzitivní kortex
Somatosenzitivní homunkulus
Kortikální zvětšení

příslušné části těla), ale odrážejí hustotu receptorů/velikost receptivních polí. Velká hustota receptorů je na ruce, chodidlech a obličeji (zejména oblast úst a jazyka), proto zaujmají poměrně velkou oblast primárního somatosenzitivního kortexu, což se označuje jako kortikální zvětšení.

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

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

Za fyziologických podmínek, tedy za podmínek kdy „vše funguje, jak má“, vzniká bolest výhradně stimulací nociceptorů. Problematika nociceptorů byla nastíněna v předchozí kapitole u popisu receptorů, aby vynikly souvislosti evoluční logiky. Nyní informace, které jsou výše rozptýleny na různých místech, shrneme a doplníme. Rozlišujeme tři typy nociceptorů: polymodální, termální a mechanosenzitivní nociceptory. Základním typem nociceptorů jsou volná nervová zakončení, která jsou polymodálními receptory reagujícími na široké spektrum podnětů fyzikální (mechanické a tepelné) a chemické povahy. Volná nervová zakončení reagují nespecificky, nejsou schopna rozlišit tepelné poškození od mechanického. Druhým typem jsou termální nociceptory, které reagují na extrémní podněty termického charakteru. Třetím typem jsou mechanosenzitivní nociceptory, které jsou tlakovými receptory zprostředkovávající informaci o mechanických stimulech vysoké intenzity.

Vedle kůže se nociceptory hojně vyskytují ve viscerální oblasti, konkrétně se volná nervová zakončení nachází ve všech pojivových tkáních kromě mozkového parenchymu. Vedle podkoží, kloubních pouzder, šlach, periostu, svalu a svalových fascií, se jedná o vazivové obaly orgánů, výstelky tělních dutin, cévy (s výjimkou kapilár), vazivové obaly cév i nervů a v meningeálních obalech.

Mikroskopická stavba neokortexu
Šest vrstev
Uniformní spoje jednotlivých vrstev
Kolumnární uspořádání
Každý sloupec reprezentuje modalitu v určité oblasti

Bolest
Senzorická komponenta
Psychologická komponenta

Nociceptory
Polymodální (volná n. zakončení)
Termální
Mechanosenzitivní

Viscerální nociceptory
Volná nervová zakončení
Všechny pojivové tkáně
Výjimka
Mozkový parenchym
Kapiláry

C-vlákná
Paleospinothalamický systém
A delta vlákna
Neospinothalamický systém
Modulace bolesti
Senzitizace receptorů
Bradykinin, histamin, subst. P
Segmentální úroveň
Senzitizace zadního m. rohu
Vrátkování bolesti
Retikulární formace
Desc. antinoc. systém
Desc. facilitace. nociceptorů
zadního m. rohu
Hypothalamus
Thalamus
Kortex
Modulce cestou
Retikulární formace
Kortikospinálního traktu

Část volných nervových zakončení a termoreceptorů je prostřednictvím C vláken napojena na paleospinothalamický systém (pomalá, difuzní, obtížně lokalizovatelná bolest). Další část volných nervových zakončení, termoreceptorů a mechano-senzitivní receptory jsou pomocí Aδ vláken napojeny na neospinothalamický systém (rychlá, dobře lokalizovaná bolest).

Jak bylo uvedeno výše, bolest je komplexní vjem, který zahrnuje senzorickou komponentu vázanou na somatosenzitivní kortex (informace o bolesti) a psychologickou komponentu vázanou na limbický systém (emoční odpověď spojená se stresovou reakcí a (po)učením). Bolest má vysoce subjektivní charakter, který je dán individuální dispozicí a kulturními návyky.

Komplexnost a individuální charakter vnímání bolesti jsou dány i tím, že percepce i transmise bolesti jsou modulovány na několika úrovních. Senzitivita nociceptorů je zvyšována řadou působků (H⁺, bradykinin, histamin) a retrográdních neuromediátorů (substance P). Modulace na segmentální míšní úrovni může být dána senzitivací zadního míšního rohu, kdy se senzitivní aferentace aktivitou interneuronů zadního míšního rohu přepojí do kontralaterálních drah, které signál z příslušných oblastí za normálních okolností nevedou. Hlavními neuromodulačními mechanismy nociceptivního signálu jsou však segmentální inhibice neuronů zadních rohů míšních (vrátkování bolesti – Gate-Control Theory), modulace retikulární formací (descendentní antinociceptivní systém retikulární formace mozkového kmene a descendentní facilitace nociceptivních neuronů zadních míšních rohů) a kortikální modulace s vlivem na míšní vstup. Významnou roli v modulaci bolesti hraje také thalamus (senzorická složka) a hypothalamus (limbická složka).

Klíčový mechanismus modulace bolesti na segmentální úrovni byl popsán pomocí modelu vrátkování bolesti (Gate-Control Theory). Tento model předpokládá, že aktivita projekčního neuronu, který převádí informaci o bolesti cestou C vláken je utlumená aktivitou Aβ vláken, která vedou detailnější informaci somatosenzitivního charakteru. To může mít svůj význam, neboť nociceptory informují o bolesti, aktivují mozek (C vlákna), a poté je somatosenzitivním systémem dodána informace umožňující detailní analýzu podnětu (Aβ vlákna). K detailní analýze informace z Aβ vláken je však účelné blokovat vstup informace s nízkým rozlišením (C vlákna), která v dané situaci v zásadě představuje šum. Ačkoliv je model vrátkování v dnešní době považován za obsoletní, umožňuje získání základní představy o logice modulace bolesti.

Descendentní antinociceptivní systém retikulární formace mozkového kmene je založen na aktivitě buněk nucleus raphe magnus a periaquedukální šedi mesencefala, které tonicky inhibují aktivitu tractus spinothalamicus na míšní úrovni.

Descendentní facilitace nociceptivních neuronů zadních míšních rohů je podmíněna aktivitou neuronů, které jsou také lokalizované ve stejných oblastech retikulární formace jako u předchozího systému. Na rozdíl od něj však může mít descendentní facilitace vliv inhibiční i facilitační.

Vliv mozkové kůry na modulaci bolesti je komplexní, anticipace, předchozí zkušenosti i další kortikální vstupy hrají v neuromodulaci významnou roli. Cestou retikulární formace/retikulospinálního traktu moduluje nocicepci zejména frontální

kortex. Mozková kůra může také cestou kortikospinálního traktu ovlivňovat aktivitu thalamu, míšních drah i vrátkového systému.

Významnou roli v modulaci bolesti hrají také endogenní opioidy, zejména endorfiny a dynorfiny, přičemž otázka role enkefalinů není zatím dořešena. Zatímco β -endorfin bolest tlumí, dynorfiny mohou mít efekt tlumivý i facilitační.

V modulaci bolesti hraje důležitou roli také autonomní nervový systém. Bolest stejně jako faktory působící bolest (tkáňové poškození, zánět) jsou silnými aktivátory sympatického nervového systému. Ten za fyziologických podmínek bolest inhibuje, ale za patologických stavů nocicepci facilituje. Aktivita parasympatiku na bolest působí inhibičně.

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

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

Endogenní opioidy
Beta endorfiny
Tlumení bolesti
Dynorfiny
Tlumení i facilitace bolesti
Enkefaliny
Nedořešeno

Sympatikus
Aktivován bolestí
Tlumivý vliv na bolest
za fyziologických stavů
Facilitační vliv na bolest
za patologických stavů
Parasympatikus
Tlumivý vliv na bolest

Fyziologická bolest
Stimulace nociceptorů
Patologická bolest
Stimulace nad nociceptory
Akutní bolest
Méně než 6 měsíců
Aktivace sympatiku
Chronická bolest
Nad 6 měsíců
Výrazný vliv na psychiku

Přenesená bolest
Projekce z viscerální oblasti do
souvisejícího dermatomu
Fantomová bolest
Projekce bolesti do amputované
končetiny

07 Čich a chuť

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

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

Zatímco akustické a optické signály zpočátku sloužily k čistě reflexní odpovědi (únikové reakce), využití pachových signálů vyžadovalo informaci zpracovat, uchovat v paměti a následně použít v procesu rozhodování (Mohu toto místo, na základě předchozí zkušenosti, považovat za bezpečné? Je toto dobrá potrava, nebo mi minule po požití bylo špatně?). Tyto impulsy pravděpodobně podnítily evoluci mozku, což naznačuje přímé napojení olfaktorického systému na mozkovou kůru struktur, zatímco ostatní senzorické systémy jsou na kůru napojeny nepřímo, prostřednictvím thalamu.

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

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

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

Role čichu

- Identifikace potravy
- Identifikace místa
- Komunikace

Práce s pachovými signály

- Zpracování informace
- Uchování v paměti
- Použití k rozhodování

Vliv olfaktorického systému na evoluci mozku

- Přímé napojení olfaktorického systému na kůru

Člověk je mikroolfaktorický tvor

- Úbytek analytické komponenty
- Zvýraznění psychologické k.

Čich

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

Čichová sliznice

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

pravděpodobně souvisí s tím, že se receptorové buňky nacházejí v zevním prostředí („extrémní podmínky“). Jsou sice chráněny hlenovou vrstvou a činností podpůrných buněk, to však může eliminovat škodlivé faktory pouze v omezené míře. Aktivní dělení receptorových buněk také může souviset s dříve zmíněnou skutečností, že dělení neuronů v CNS nemusí být determinováno ani tak schopností dělit se, jako spíše schopností vytvořit unikátní spoje, přičemž receptorové buňky čichové sliznice tvoří spoje relativně jednoduché.

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

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

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

Axony receptorových buněk tvoří nekompaktní nervus olfactorius, který proniká přes lamina cribrosa do bulbus olfactorius. Zde dochází k přepojení a výstupem je tractus olfactorius, který informaci přenáší do následujících pěti oblastí: nucleus olfactorius anterior, tuberculum olfactorium, amygdala, piriformní kortex a entorhinální kortex. Nucleus olfactorius anterior reguluje aktivitu ostatních čichových oblastí. Tuberculum olfactorium je napojeno na limbický systém, konkrétně na systém odměny a ovlivňuje rozhodování, chování i lokomoci. Podobnou funkci má amygdala, která je součástí limbického systému a která hraje významnou roli při rozhodování, v emocionálním nastavení, ale hlavně je důležitá pro paměťové funkce. Piriformní kortex zprostředkovává čichovou percepci (identifikace odorantu a kategorizace/diskriminace vůní). Entorhinální kortex má komplexní funkci ve vztahu k limbickému systému zahrnující emocionální/autonomní reakci, motivaci a paměť.

Příjem signálu
Cilie
Specializovaná oblast
Buněčné tělo

Signalizační kaskáda
G-protein – adenylátcykláza

Mechanismus chemorecepce
Detekce tvaru molekuly?
Detekce funkční skupiny?
Kvantová teorie čichu
Detekce struktury a energie vazeb?

Čichová dráha
Nervus olfactorius
Bulbus olfactorius
Tractus olfactorius
Cílové struktury
Nucleus olfactorius anterior
Regulační funkce
Tuberculum olfactorium
Systém odměny
Amygdala
Paměť
Piriformní kortex
Čichová percepcie
Entorhinální kortex
Emoce/autonomní reakce

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

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

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

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

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

Role chuti
Identifikace potravy
Psychologická role

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

Chuťové pohárky
Chuťové buňky
Podpůrné buňky
Bazální buňky

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

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

08 Sluch a rovnováha

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

Zvuk je mechanické vlnění pružného prostředí s frekvencí v mezích slyšitelnosti. Zvuk vzniká vibracemi pevného objektu vyvolávajícími vlnění pružného prostředí (vzduch, voda), které se tímto prostředím šíří. Základními charakteristikami zvuku jsou frekvence, která udává výšku tónu, amplituda, která určuje intenzitu a barva, která je dána zastoupením harmonických kmitočtů, a která charakterizuje „druh“ zvuku (např. klavír versus kytara). Lze rozlišit zvuk jednoduchý (tón) a složený (soubor tónů), přičemž složený zvuk může být buď hudební, periodický, nebo nehudební, neperiodický, který představuje hluk. Spektrum slyšitelnosti je u různých živočichů různé. Pro člověka je zvuk slyšitelný ve frekvenčním pásmu 20 Hz až 20 kHz, zatímco například delfíni jsou schopni vnímat frekvence až do 150 kHz. Intenzita zvuku je dána amplitudou a dá se objektivizovat. Intenzitu zvuku vyjadřujeme jako výkon vztažený na plochu, typicky v jednotkách W/cm^2 . Jelikož jsme schopni vnímat zvuk ve velkém rozsahu intenzit (10^{14}), používáme k vyjádření hladiny intenzity zvuku poměrnou logaritmickou škálu s jednotkou bel. Šepotu odpovídá asi 20 dB, což je stonásobek prahové intenzity zvuku, tryskový motor má intenzitu asi 100 dB a práh bolesti je kolem 120 dB. Hlasitost je naproti tomu subjektivně vnímaná intenzita zvuku a je vysoce individuální (hlasitost, která je pro jednoho normální, může být vysoká pro někoho jiného).

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

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

Mezi vzduchem a endolymfou existuje značný rozdíl akustických impedancí, proto je nutné signál zesílit, a to je zajištěno dvěma mechanismy. Prvním je pákový mechanismus středoušních kůstek a druhým je poměr velikosti plochy bubínků k ploše oválného okénka (chvění velké plochy bubínku působí na malou plochu oválného okénka, čímž dojde ke zvýšení tlaku, který rozechvívá perilymfu).

Zvuk

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

Zevní ucho

- Převod zvukových vln na bubínek

Střední ucho

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

Zesílení signálu

- Pákový mechanismus středoušních kůstek
- Poměr plochy bubínku a oválného okénka

Ochranné mechanismy
Středoušní svaly
Eustachova trubice

K dokonalé funkci systému přispívají také dva ochranné mechanismy. Prvním jsou středoušní svaly (m. stapedius a m. tensor tympani), které zajišťují optimální napětí mezi středoušními kůstkami, bubínkem a oválným okénkem, a dále reflexní ochranu před vysokými intenzitami zvuku. Druhým ochranným mechanismem je Eustachova trubice, která zajišťuje vyrovnávání tlaku mezi zevním prostředím a středoušní dutinou. V případě, že tyto tlaky stejné nejsou (například při rýmě), dochází k jednostrannému tlaku na bubínek, který omezí převodní funkci (zalehlé uši) a může vyvolat i bolest.

Vnitřní ucho
Převedení mechanického vlnění
na elektrický signál
Postup vlnění endolymfy přes
scala vestibuli, helicotrema
do scala tympani
Vibrace bazilární membrány
a podráždění vláskových
buněk
Tonotopie blanitého hlemýždě
Vibrace bazilární membrány
Báze – vysoké frekvence
Apex – nízké frekvence

Vnitřní ucho slouží k převedení mechanického vlnění perilymfy na endolymfu a k mechanoreceptci. Vibrace struktur blanitého hlemýždě vede ke stimulaci receptorových (vláskových) buněk. Blanitý labyrint se skládá ze scala vestibuli, scala media a scala tympani, které jsou navzájem odděleny, přičemž scala media je od scala tympani oddělena pružnou bazilární membránou. Vlnění se šíří cestou scala vestibuli přes vrchol blanitého labyrintu (helicotrema) do scala tympani. V závislosti na frekvenci dojde k vibracím určitého úseku bazilární membrány a k podráždění vláskových buněk. Tonotopické uspořádání blanitého hlemýždě je organizované tak, že vysoké frekvence rozechvějí bazilární membránu u báze hlemýždě (zvuková vlna dojde nejdále – přes helicotrema celým hlemýžděm až zpět k bázi) a nízké frekvence rozechvěvají bazilární membránu poblíž helicotrema.

Cortiho orgán
Tektoriální membrána
Vnitřní vláskové buňky
Mechanoreceptory
Generátorový potenciál
podmíněn vtokem Kalia
do buňky
Vnější vláskové buňky
Kontraktilní elementy
Zesílení signálu podporou
vibrací tektorální m.
Množství roste směrem
k apexu
Otoakustické emise

Vlastním smyslovým orgánem je Cortiho orgán tvořený vnitřními (asi 3 500) a vnějšími (asi 12 000) vláskovými buňkami, které jsou v kontaktu s tektorální membránou. Vnitřní vláskové buňky jsou vlastními smyslovými buňkami, jedná se o mechanoreceptory, které jsou prostřednictvím vibrací bazilární membrány drážděny tektorální membránou. Při jejich podráždění dojde k otevření draslíkových kanálů a vtok draslíku je podkladem vzniku generátorového potenciálu (koncentrace draslíku v endolymfě je fyziologicky vyšší než ve vláskových buňkách). Přenos impulzu na aferentní nervové vlákno je zprostředkován Ca^{2+} dependentním mechanismem. Vnější vláskové buňky amplifikují signál požadovaných frekvencí, slouží tedy k modulaci signálu. Vnější vláskové buňky jsou kontraktilními elementy, kontrakce vnějších vláskových buněk pomáhá vibracím tektorální membrány, což zvyšuje stimulaci vnitřních vláskových buněk. Počet vnějších vláskových buněk roste směrem od báze k apexu, u nižších frekvencí se tedy mechanismus zesílení signálu uplatňuje více. Činnost vnějších vláskových buněk je detekovatelná pomocí otoakustických emisí. Aktivita vnějších vláskových buněk se zpětně přenáší přes endolymfu, perilymfu, oválné okénko, středoušní kůstky až na bubínek, který v tomto případě funguje jako malý reproduktor. Aktivitu je možné zachytit citlivým mikrofonem zavedeným do zevního zvukovodu a toto se provádí k vyšetření funkčnosti středního a vnitřního ucha.

Inervace Cortiho orgánu
Aferentní (do CNS)
Hlavně od vnitřních vl. b.
Eferentní (z CNS)
Hlavně do zevních vl. b.

Aferentní inervace Cortiho orgánu (z vláskových buněk do CNS) převažuje od vnitřních vláskových buněk, tedy od buněk smyslových. Od každé jednotlivé vnitřní vláskové buňky vede řada nervových výběžků, které se přepojují v četných spirálních kochleárních gangliích. Aferentní inervace ze zevních vláskových buněk je naproti tomu méně četná, jedno nervové vlákno vede informaci z několika vnějších vláskových buněk a tato informace je přepojována pouze v jedné buňce spirálního ganglia. Eferentní informace (z CNS do Cortiho orgánu) je naproti tomu vedena převážně do zevních vláskových buněk, přičemž jedno nervové vlákno přímo

inervuje několik vláskových buněk, a tak je zajištěna modulace jejich činnosti vyššími etážemi CNS. Eferentní inervace vnitřních vláskových buněk je podstatně skromnější než inervace aferentní, přičemž opět dochází k přepojení v nucleus spiralis cochleae.

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

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

Další úrovní ve zpracování signálu představují colliculi inferiores, kde dochází k integraci informace z nižších etáží. Colliculi inferiores jsou důležitým centrem akustických reflexů. Z colliculi inferiores je informace vedená do thalamu a cestou corpus geniculatum medialis do primárního sluchového kortexu. Primární sluchový kortex (area 41,42) se nachází v temporální oblasti a má tonotopické uspořádání podle frekvence.

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

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

Utriculo-saculární systém poskytuje informace o poloze a lineárním zrychlení, přičemž vlastním smyslovým orgánem je makula. V utriculu je makula uložena horizontálně, v saculu vertikálně. Makula se skládá z vláskových buněk, které jsou stereociliemi zanořeny v otolitové membráně. Na povrchu otolitové membrány jsou

N. cochlearis ventralis
Hodnocení intenzity
Směrová analýza dle časové prodlevy
N. cochlearis dorsalis
Analýza výšky tónu

N. olivaris superior medialis
Směrová analýza dle časové prodlevy
Hlavně frekvence pod 2 kHz
N. olivaris superior lateralis
Směrová analýza dle rozdílu intenzity vpravo a vlevo
Hlavně frekvence nad 2 kHz

Colliculi inferiores
Centrum akustických reflexů

Primární sluchový kortex
Temporální lalok
Somatotopické uspořádání

Colliculi superiores a inferiores

Vestibulární systém

Utriculo-saculární systém
Poloha
Lineární zrychlení
Makula
Vláskové b. + otolitová m.
Horizontálně (utriculus)
Vertikálně (saculus)

krystalky uhličitanu vápenatého. Vlásokvé buňky jsou drážděny pohybem otolitové membrány, ke kterému dochází vlivem setrvačnosti (detekce pohybu) a gravitace (detekce polohy).

Stereocilie

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

Systém semicirkulárních kanálků

Úhlové zrychlení

Semicirkulární kanálek

Horní

Horizontální

Zadní

Ampula

Vlásokvé b. + kupula

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

Vestibulární jádra

Vstupy

Vestibulární systém

Zrak

Somatosenzitivní systém

Propriocepce

Výstupy

Mozeček

Mozkový kmen

Mícha

Neokortex

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

09 Zrak I

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

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

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

Světlo

Elektromagnetické vlnění
o vlnové délce 400–700 nm

Míchání barev

Míchání světla (RGB)

Červená

Zelená

Modrá

Bílá (smíchání všech)

Míchání pigmentů (CMYK)

Azurová

Purpurová

Žlutá

Černá (smíchání všech)

RGB a CMYK model jsou
komplementární

Cirkadiánní aktivita

Cyklus den/noc je

nejvýznamnějším biorytmem

Role teploty prostředí

<p>Biologické hodiny</p> <ul style="list-style-type: none"> Buněčná úroveň <ul style="list-style-type: none"> Periferní clock protein Periferní oscilátory <ul style="list-style-type: none"> Tkáňová úroveň Centrální pacemaker <ul style="list-style-type: none"> Nucleus suprachiasmaticus Centrální clock protein Synchronizace gangliovými buňkami sítnice Vliv na sekreci melatoninu Vliv na sekreci kortizolu Vliv na aktivitu ANS 	<p>Cirkadiánní aktivitu řídí biologické hodiny, které jsou patrné na všech úrovních organizace. Nejnížší je úroveň buněčná, nejvyšší úroveň představují oscilace hormonů, zejména melatoninu a glukokortikoidů. Na buněčné úrovni tvoří biologické hodiny expresní vzorce periferních clock-proteinů, což jsou cyklicky exprimované proteiny, jejichž exprese je vzájemně propojena. Vyšší úroveň je tkáňová, na které představují biologické hodiny periferní oscilátory. Těmi jsou například nadledviny, plíce, játra, pankreas či kůže. Dá se předpokládat, že i ostatní orgánové systémy mohou mít tkáňovou úroveň řízení cirkadiánní aktivity, která však zatím nebyla popsána. Periferní oscilátory využívají k synchronizaci aktivity rozličné signály, jako je například rytmus příjmu potravy, fyzické aktivity a podobně. Úroveň centrálního pacemakeru je nejvyšším, nejdůležitějším a nejpřesnějším způsobem řízení cirkadiánní aktivity. Centrální pacemaker tvoří nucleus suprachiasmaticus v hypothalamu, které exprimuje centrální clock-protein. Centrální pacemaker je synchronizován informací ze sítnice, kterou poskytují specializované gangliové buňky. Hypothalamus ovlivňuje sekreci melatoninu v epifyze, sekreci kortizolu (cestou adenohypofýzy) a také přímo řídí aktivitu autonomního nervového systému.</p>
<p>Regulace cirkadiánní aktivity</p> <ul style="list-style-type: none"> Melatonin Kortizol 	<p>Hlavním hormonem regulujícím cirkadiánní aktivitu je melatonin, jehož sekrece vrcholí kolem 2. hodiny po půlnoci a k ránu ustává. Se snižováním sekrece melatoninu narůstá sekrece kortizolu, jejíž vrchol spadá do časných ranních hodin (kolem 6 hodiny ráno). Vlivem těchto hormonálních změn spolu s aktivací autonomního nervového systému dochází ke zvýšení motility gastrointestinálního traktu a k aktivaci organismu, včetně zvýšení stavu bdělosti (cestou neuro-modulačních okruhů), která dosahuje vrcholu v dopoledních hodinách. Vrchol pohybové aktivity (nejlepší koordinace, nejrychlejší reakční časy) spadá do období mezi 14 a 15 hodinou, největší efektivita kardiovaskulárního a svalového systému je kolem 17 hodiny a krevní tlak i tělesná teplota vrcholí kolem 19. hodiny. Sekrece melatoninu začíná fyziologicky kolem 21. hodiny, dochází k utlumení motility gastrointestinálního traktu a sekrece melatoninu vrcholí kolem 2. hodiny po půlnoci, kdy je spánek nejhlubší. O něco později dochází ke snížení tělesné teploty na minimum a kolem 6. hodiny ráno nastupuje sekrece kortizolu, čímž dochází k uzavření celého cyklu, který se opakuje.</p>
<p>Stavba oka</p>	<p>V průběhu evoluce došlo ke zdokonalení fotorecepčního orgánu do takové míry, že vznikl orgán umožňující reprodukovat obraz viděného okolí. Projekci obrazu umožňuje zařízení splňující několik základních předpokladů. Nejjednodušším zařízením je dírková komora, což je tmavá komora, do které malým otvorem proniká světlo. Na protější straně se promítá převrácený a stranově otočený obraz. Čím je otvor menší, tím je obraz ostřejší, avšak tím méně světla do komory proniká. Zvětšením otvoru se zvýší průnik světla, avšak klesá ostrost obrazu. Zajistit ostrost obrazu a zároveň dostatečný průnik světla umožňuje použití spojné čočky. V oku</p>

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

Fotosenzitivními elementy jsou tyčinky a čípky, které se nacházejí v sítnici. Tyčinky mají vysokou senzitivitu ke světlu (odpověď tyčinek vyvolá i jediný foton). Tyčinky obsahují pouze jeden pigment, jsou monochromatické. Vytváření obrazu založené na tyčinkách je monochromatické s malou ostroť a rozlišovací schopností, neboť tyčinky nejsou přítomné v oblasti fovey. Tyčinky jsou zapojeny tak, že dochází k vysoké konvergenci signálu, což signál amplifikuje. Systém tyčinek má však nízké časové rozlišení – pomalá responzivita a dlouhý interval integrace signálu. Velikost tyčinek i jejich množství roste od centra směrem k periférii sítnice.

Čípky jsou ve srovnání s tyčinkami méně senzitivní ke světlu, neboť mají méně fotopigmentu. Vidění založené na čípcích je chromatické, existují tři typy čípků, z nichž každý obsahuje jiný fotopigment, který je senzitivní ke specifickým vlnovým délkám. Obraz založený na čípcích má vysoké rozlišení, neboť čípky jsou koncentrovány v oblasti fovey a jsou zapojeny tak, že dochází k malé konvergenci signálu, díky čemuž je signál méně zesilován. Čípky v oblasti fovey jsou nejmenší, směrem k periférii čípků ubývá a buňky se zvětšují. To podmiňuje nejvyšší rozlišovací schopnost v oblasti fovey.

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

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

Tyčinky

Vysoká senzitivita ke světlu
Jeden typ pigment

Obraz založený na tyčinkách

Monochromatický
Vysoká konvergence signálu
Malá ostrost
Malá rozlišovací schopnost

Čípky

Nížší senzitivita ke světlu
Tři typy fotopigmentu

Obraz založený na čípcích

Chromatický
Malá konvergence signal
Vysoká ostrost
Vysoká rozlišovací schopnost

Skotopické vidění

Pouze tyčinky

Mesopické vidění

Tyčinky i čípky

Fotopické vidění

Pouze čípky

Fotopigment tyčinek

Rhodopsin

Fotopigmenty čípků

Modrý

Zelený

Červený

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

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

Ve tmě je kontinuálně aktivní guanylátcykláza produkující cGMP, což vede k otevření cGMP-dependentních sodíkových kanálů a kontinuálnímu proudění sodíku do buňky. Tím je membránový potenciál udržován na hodnotě -40mV , což je spojeno s kontinuální aktivací napěťově řízených Ca^{2+} kanálů a uvolňováním glutamátu Ca^{2+} dependentním mechanismem. Udržení iontové rovnováhy při kontinuálním toku kladně nabitých částic do buňky je kompenzováno efluxem draslíku z buňky a činností sodíko-draslíkové pumpy. Při interakci fotonu s fotopigmentem dojde k izomerizaci subjednotek fotopigmentu a následně ke kaskádě reakcí, jejichž výsledkem je aktivace cGMP fosfodiesterázy a snížení hladiny cGMP. Dojde k uzavření cGMP dependentních sodíkových kanálů, přičemž eflux draslíku pokračuje. Tím se membrána hyperpolarizuje a dojde k deaktivaci napěťově řízených vápníkových kanálů a následnému snížení vylučování glutamátu.

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

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

Fotorecepce
Tma
Kontinuální vylučování neurotransmiteru
Světlo
Snížení vylučování neurotransmiteru
Fototransdukcce – tma
Guanylátcykláza
cGMP dependentní Na kanály
Napěťově řízené Ca kanály
Depolarizace
Uvolnění glutamátu
Eflux K z buňky
Fototransdukcce – světlo
Izomerizace fotopigmentu
cGMP fosfodiesteráza
Uzavření cGMP dependentních Na kanálů
Hyperpolarizace díky pokračujícímu efluxu K
Snížení vylučování glutamátu
Adaptace na světlo a na tmu
Zornice
Fotoreceptor
Adaptace na úrovni fotoreceptoru
Světlo
Snížení hladiny Ca působí desinhibice guanylátcyklázy
Tma
Zvýšení hladiny Ca působí inhibici guanylátcyklázy

10 Zrak II

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

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

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

Sítnice

- Pigmentové buňky
 - Vnější vrstva
- Fotoreceptory
 - Tyčinky
 - Čípky
- Horizontální buňky
 - Horizontální propojení
- Bipolární buňky
 - Vertikální propojení
- Amakrinní buňky
 - Horiz. i vert. propojení
- Gangliové buňky
 - Tvorba akčních potenciálů
- Nervus opticus

Receptivní pole

- Jedna gangliová buňka a na ni napojené elementy sítnice
- Tvar terče
 - Centrum
 - Periferie
- ON-receptivní pole
 - Centrum světlem aktivováno
 - Periferie světlem inhibována
- OFF-receptivní pole
 - Centrum světlem inhibováno
 - Periferie světlem aktivována

Fovea

- Výhradně čípky
- Malá konvergence signálu
- Nižší senzitivita ke světlu
- Periferie zorného pole
 - Tyčinky a čípky
 - Vysoká konvergence signálu
 - Vyšší senzitivita ke světlu

Magnocelulární systém
Hlavně tyčinky
M gangliové buňky (asi 10 %)
Dobrá senzitivita na jas
a nízký kontrast
Nízká senzitivita na barvu

Parvocelulární systém
Hlavně čípky
P gangliové buňky (asi 80 %)
Dobrá senzitivita na barvu
Nízká senzitivita na jas
a nízký kontrast
Organizace receptivního pole
R versus G
B versus Y (R + G)

Zraková dráha
Nervus opticus
Axony gangliových buněk
Informace z celého ZP
Chiasma opticum
Tractus opticus
Informace z poloviny ZP

Projekce zrakové dráhy
Thalamus
N. corporis geniculati lat.
Radiatio optica
Neocortex
Hypothalamus
Řízení cirkadiální aktivity
Střední mozek
Colliculi superiores
Optické reflexy

Retinotopická organizace
N. corporis geniculati lat.
Šest vrstev
Dvě vrstvy M systém

Neokortex

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

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

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

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

Hlavní část zrakové dráhy směřuje přes nucleus corporis geniculati lateralis thalami do neokortexu, kde dochází k rekonstrukci a interpretaci obrazu. Zraková dráha je organizována retinotopicky (labeled line coding) a retinotopicky je také organizováno jádro nucleus corporis geniculati lateralis. Má 6 jaderných vrstev a každá vrstva dostává informace pouze z jednoho oka, přičemž vrstvy jedna (kontralaterální oko – Cont) a dvě (ipsilaterální oko – Ips) náleží magnocelulárnímu

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

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

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

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

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

Retinotopická organizace
N. corpori geniculati lat.
Šest vrstev
Čtyři vrstvy P systém

Neokortex
Každá hemisféra dostává
informace z kontralaterální
poloviny ZP
Optický homunkulus
Obraz převrácen
Horizontálně
Vertikálně

Kolumnární organizace
Interblobs
Orientace a směr
Blobs
Barva

Prostorové vidění
Binokulární
Monokulární

Detekce pohybu
Pohyb obrazu napříč sítnicí
Pohyb očí při fixaci obrazu na
sítnici

Vestibulookulární reflexy

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

Nystagmus
Periferní
 Vestibulární systém
Centrální
 Většinou porucha CNS
 Fyziologický
 Patologický

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

Sakadické pohyby
 „Scanování scény foveou“
 „Přeskakování mezi obrazově významnými body“

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

Pupilární reflex
 Bilaterální
 Parasymptikus – miosis
 Sympatikus – mydriasis
 Pretéktální jádra
 Edinger-Westphalovo jádro

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

11 Motorika I

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

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

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

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

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

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

Somatotopika dolních motoneuronů
Mediálně
Inervace proximálních svalů
Laterálně
Inervace distálních svalů

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

Svalová vlákna	Kosterní svaly obsahují několik typů svalových vláken. Rychlá svalová vlákna jsou stavěná na výkon, přičemž lze rozlišit rychlá svalová vlákna odolná vůči únavě, ta jsou stavěná na běžný výkon (chůze), a rychlá vlákna unavitelná, která jsou stavěná na vysoký krátkodobý výkon (sprint). Pomalá vlákna jsou stavěná na relativně nízký výkon, ale jsou velmi odolná vůči únavě (pomalá chůze). Zapojení jednotlivých typů svalových vláken je dáno nábořem motorických jednotek a záleží na intenzitě požadovaného výkonu. Nejprve jsou aktivovány motorické jednotky pro pomalá vlákna, posléze motorické jednotky pro rychlá vlákna odolná vůči únavě, a nakonec motorické jednotky pro rychlá, unavitelná vlákna. V praxi to funguje tak, že například při pomalé chůzi stačí z hlediska výkonu pomalá vlákna, ale při zrychlování a přechodu v běh je již potřeba zapojit vlákna stavěná na vyšší výkon, přičemž vyšší výkon bude možné podávat po kratší dobu (jít můžeme hodiny, běžet minuty, sprintovat sekundy). Poměr rychlých a pomalých vláken v konkrétním svalu je dán anatomicky a závisí na funkci příslušného svalu (jiný poměr rychlých a pomalých vláken bude u svalů zapojených do chůze a jiný poměr bude u svalů zodpovědných za jemnou motoriku).
Rychlá	
Stavěná na výkon	
Odolná vůči únavě	
Běžný výkon	
Unavitelná	
Vysoký výkon	
Pomalá	
Stavěná na výdrž	
Nervosvalová ploténka	Dolní motoneuron aktivuje sval prostřednictvím nervosvalové ploténky, která představuje zvláštní typ synapse, jejímž neurotransmiterem je acetylcholin. Akční potenciál se z oblasti nervosvalové ploténky šíří membránou svalové buňky, prostřednictvím T-tubulů se dostane i „hlouběji“ do cytoplazmy, kde dochází prostřednictvím ryanodinových receptorů k uvolnění kalcia ze sarkoplazmatického retikula. Kalcium se váže na troponin C a spouští kaskádu reakcí v kontraktiním aparátu, jejichž výsledkem je svalová kontrakce. Existují dva typy svalové kontrakce, izometrická a izotonická.
Acetylcholin	
T-tubuly	
Ryanidové receptory	
Sarkoplazmatické retikulum	
Uvolnění Ca do cytoplazmy	
Spřažení excitace s kontrakcí	
Izometrická kontrakce	Při izometrické kontrakci je délka svalu (sarkomery) konstantní a mění se svalový tonus. Zjednodušeně si můžeme představit, že izometrická kontrakce slouží nastavení požadovaného tonu, který je v průběhu následné izotonické kontrakce udržován (uvažujeme-li rovnoměrný pohyb). Při izotonické kontrakci se mění délka svalu a svalový tonus je konstantní. Při koncentrické izotonické kontrakci se sval zkracuje, zatímco při excentrické izotonické kontrakci se prodlužuje. Izotonická kontrakce je podkladem pohybové aktivity. Jak již bylo naznačeno výše, oba typy kontrakcí spolu úzce souvisí a jsou realizovány stejnými vlákny. Představíme-li si, že chceme zvednout břemeno, tak jej uchopíme a v první fázi zvyšujeme svalový tonus, aniž bychom s břemenem pohybovali (izometrická kontrakce). Je-li tonus dostatečný ke zdvižení břemene, izometrická kontrakce přechází v kontrakci izotonickou a těleso plynule zvedáme, přičemž dochází ke zkracování svalů (koncentrická izotonická kontrakce). Chceme-li následně břemeno položit, plynule je spouštíme a délka svalu se zvětšuje (izotonická excentrická kontrakce). Pokoušíme-li se zvednout těleso, které neuzvedneme, izometrickou kontrakcí zvýšíme tonus na maximální možnou míru, avšak ani maximální tonus není dostatečný ke zvednutí břemene, tak izotonickou kontrakci není možné zahájit a před případným poškozením svalu nás uchrání obranné proprioceptivní reflexy.
Konstantní délka	
Mění se tonus	
Izotonická kontrakce	
Konstantní tonus	
Mění se délka	
Koncentrická	
Sval se zkracuje	
Excentrická	
Sval se prodlužuje	

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

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

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

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

Propriocepce
 Informace o poloze
 Informace o pohybu
Svalová vřeténka
 Paralelní uložení vůči sval. vl.
 Informace o délce
Golgiho šlachová tělíska
 Sériové uložení vůči sval. vl.
 Informace o napětí

Svalová vřeténka
 Eferentní spoje (do vřeténka)
 Nastavení délky vřeténka
 Gama motoneuron
 Aferentní spoje (z vřeténka)
 Informace o délce/natažení
 Reflexní regulace aktivity
 Alfa motoneuron
 Statická intrafuzální vlákna
 Informace o délce
 Dynamická intrafuzální vlákna
 Informace pohybu

Alfa-gama koaktivace
 Synchronizovaná kontrakce
 extrafuzálních a intrafuzálních
 vláken
 Udržení senzitivity
 intrafuzálních vláken
 Udržení požadované délky
 extrafuzálních vláken

Golgiho šlachová tělíska
 Nekontraktilní elementy
 Informace o napětí
 Regulace aktivity alfa
 motoneuronů
 Ochrana před přetížením

Součinnost svalových a šlachových vřetének

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

Regulace svalového tonu
Retikulární formace
Bazální ganglia
Mozeček
Svalová vřeténka

Svalový tonus je regulován řadou mechanismů. Nejdůležitější roli hraje retikulární formace, přičemž snížení svalového tonu ve spánku je spojeno se sníženou aktivitou retikulární formace. Dalšími strukturami regulujícími svalový tonus jsou bazální ganglia, mozeček a svalová vřeténka.

Hierarchická organizace motorického systému
Lokální reflexní oblouk
V hierarchii nejnižší
Rychlý
Uniformní
Energeticky úsporný
Volní pohybová aktivita
V hierarchii nejvyšší
Pomalá
Unikátní
Energeticky náročná
Rytmické pohybové vzorce
V hierarchii uprostřed
Opakující se aktivita
Uniformní
Energeticky výhodné

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

Klasifikace reflexů
Dle aferentace
Proprioceptivní
Exteroceptivní
Viscerální
Dle počtu synapsí
Monosynaptické
Disynaptické
Polysynaptické
Dle počtu míšních etází
Monosegmentální
Polysegmentální

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

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

Příkladem monosynaptického reflexu je myotatický reflex, který je monosegmentální a patří mezi proprioceptivní reflexy. Funkcí myotatického reflexu je „hlídat“ požadovanou délku svalu a reflex se uplatňuje dvojím způsobem. Reflex jednak chrání extrafuzální vlákna před nadměrným protažením („jednorázová“ fazická odpověď – vlákna Ia) a reflex také slouží k udržování svalového tonu. Udržování svalového tonu je podmíněno udržováním délky agonistických svalových skupin při současném protitahu antagonistů, čímž vznikne požadované napětí registrované šlachovými vřeténky („dlouhodobá“ tonická odpověď – vlákna Ia a II).

Myotatickým reflexem je například reflex patelární. Poklepání na ligamentum patellae způsobí v m. quadriceps femoris protažení svalových vláken (včetně intrafuzálních), což vyvolá podráždění svalového vřeténka. Informace je aferentním dráhou přivedena do příslušného míšního segmentu, který je v případě patelárního reflexu lokalizován na úrovni L2 až L4. Zde je informace přepojena na motoneuron aktivující m. quadriceps femoris a výsledkem je kontrakce za účelem návratu svalu na výchozí délku. Reflexní odpovědí je tedy aktivace agonistických svalových skupin, což způsobí extenzi bérce (výkop).

V případě patelárního reflexu se jedná o fazickou (jednorázovou) odpověď. Tonickou odpověď můžeme demonstrovat na příkladu sklenice, kterou držíme a zároveň do ní naléváme tekutinu. I bez zrakové kontroly jsme schopni sklenici udržet v rovnovážném stavu, neboť narůstající hmotnost zátěže je kompenzována nárůstem svalového tonu při nezměněné délce svalu. Konkrétně dochází při nárůstu zátěže k mírnému protažení svalu. To registrují intrafuzální vlákna, která zpětnovazebně zvýší aktivitu alfa motoneuronů agonistických svalových skupin.

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

Exteroceptivní reflexy jsou spojeny se somatosenzitivní aferencí. Nejdůležitějšími modalitami jsou informace o bolesti a o teplotě, neboť tyto signály nesou informaci o potenciálním poškození organismu. Uplatňuje se však i mechanorecepce (např. kožní břišní reflexy, kdy podráždění mechanoreceptorů kůže břicha vyvolá reflexní

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

Patelární reflex

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

Exteroceptivní reflex
Polysynaptický
Polysegmentální
Ochrana před vnějším poškozením

stah příslušných svalových skupin). Funkcí exteroceptivních reflexů je ochrana před poškozením „z vnějšku“. Dotkneme-li se horkého tělesa, reflexně ucukneme, šlápneme-li na něco ostrého, reflexně přeneseme váhu na druhou končetinu. Exteroceptivní reflexy jsou polysynaptické a polysegmentální, neboť jsou relativně komplexní (např. přenesení váhy těla z jedné končetiny na druhou). Zapojené svalové skupiny mají alfa motoneurony lokalizované v jiných segmentech, než jsou uloženy interneurony somatosenzitivních drah (např. bolest v oblasti dlaně vyvolá reflexní pohyb v oblasti lokte a ramene).

Ještě komplexnější formu reflexní aktivity představuje regulace posturální motoriky. Posturální kontrola je komplexní mechanismus regulace svalového tonu za účelem stabilizace a stability těla, tedy k udržení rovnováhy těla v klidu a během pohybu. Posturální kontrola je také nezbytná pro orientaci těla v prostoru a ke stabilizaci pohledu, což je předpokladem pro správné fungování motorického systému.

Regulace posturální motoriky je založena na integraci informace z četných vstupů, mezi něž patří zejména propioceptory, exteroceptory, vestibulární systém a zrak. Zpracování informace probíhá kooperací retikulární formace, vestibulárních jader, bazálních ganglií a mozečku. V případě volní motoriky je celý systém pod plnou kontrolou mozkové kůry. Eferentní dráhy posturální kontroly představují zejména tractus reticulospinalis, vestibulospinalis a tectospinalis, které zajišťují regulaci svalového tonu a reflexní kontrolu rovnováhy, posturální motoriky i koordinaci souhybu hlavy očí. Tyto dráhy jsou hlavními složkami mediálního systému (viz následující kapitola).

Posturální kontrola
Udržení rovnováhy
 V klidu
 Během pohybu
Orientace těla
Stabilizace pohledu

Regulace posturální motoriky
Vstupy
 Propriocepce
 Exteroceptory
 Vestibulární systém
 Zrak
Zpracování informace
 Retikulární formace
 Vestibulární jádra
 Bazální ganglia
 Mozeček
 Kortex (volní motorika)
Výstupy
 Tr. reticulospinalis
 Tr. vestibulospinalis
 Tr. tectospinalis

12 Motorika II

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

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

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

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

Extrapyramidový systém
Subkortikální motorické dráhy
Reflexní motorika
Pyramidový systém
Kortikální motorické dráhy
Volní motorika

Subkortikální motorické dráhy
Mediální systém
Kontrola axiálních svalů
Laterální systém
Kontrola distálních svalů

Fixed action patterns
Komplexní reflexy
Polykací reflex
Kašlací reflex
Central pattern generators
Rytmická reflexní aktivita
Dýchání
Chůze

Kortikální motorické dráhy
Tractus corticospinalis
Tractus corticobulbaris
Volní pohybová aktivita
Unikátní pohybový vzorec
Plánování pohybu
Příprava vzorce

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

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

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

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

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

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

Bazální ganglia jsou funkčně napojena na cerebellum, které hraje významnou roli koordinační a synchronizační. Předpokládá se, že se cerebellum vyvíjelo společně s neokortexem za účelem časové synchronizace informací, které přicházejí různými drahami různou rychlostí (různá rychlost vedení odlišných vláken, různá rychlost vstupu informace z různých systémů – zrak vs. sluch atd.).

Nejstarší částí je vestibulocerebellum, které je důležité pro zajištění tělesné rovnováhy a koordinaci očních pohybů. Evolučně mladší je spinocerebellum, které se podílí na regulaci svalového tonu a koordinaci pohybové aktivity. Nejmladší, neocerebellum, hraje nezastupitelnou roli v kognitivních procesech.

Vestibulární funkce mozečku jsou vázány na vstupy z vestibulárních jader. Vestibulocerebellum zpracovává informace o poloze a pohybech hlavy a vydává eferentní spoje do vestibulárních jader a retikulární formace, což má význam pro udržení rovnováhy těla a souhyby očí.

Motorické funkce mozečku zahrnují komplexní integraci senzorických vstupů za účelem zpřesnění motorických výstupů. Pro zajištění hladkosti a koordinovanosti pohybu je klíčové zpracovávání senzorických informací, přičemž zpřesnění

Přímá dráha

Corpus striatum
Globus pallidus internus
Motorická jádra thalamu

Nepřímá dráha

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

Dopaminergní projekce

D1 receptory
Aktivace přímé dráhy
D2 receptory
Inhibice nepřímé dráhy
Asociační smyčka
Limbická smyčka

Mozeček

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

Feedback error learning

motorických výstupů probíhá pomocí zpětnovazebného učení (feedback error learning). Při zpětnovazebném učení cerebellum zasahuje do pohybového vzorce tak, že senzorickou chybu (odchylku od požadovaného stavu) převede na chybu příkazu motorického vzorce, který je následně vykonán (pokud s daným motorickým vzorcem minu cíl o 10 cm, cerebellum posune pohybový vzorec o 10 cm, tedy vnese do původního pohybového vzorce chybu o velikosti 10 cm). Stejná neuronální síť také zajišťuje anticipaci pohybu a zvyšuje rychlost regulace motoriky. To vše velmi zefektivňuje hladkost a koordinaci pohybu i motorické učení. Pro tyto funkce jsou důležité spoje s bazálními ganglii/thalamem, míchou i mozkovou kůrou.

Neocerebellum hraje významnou roli v modulaci chování ovlivňováním kognitivních a emočních procesů. Cerebellum se podílí na nejvyšších kognitivních procesech, jakými jsou například řečové funkce, pracovní paměť či sociální chování a v rámci emočních regulací hraje významnou roli při zpracovávání emocí. Pro tyto funkce jsou důležité spoje s prefrontální kůrou a amygdalou. I v případě neocerebella lze zjednodušeně říct, že je jeho funkce koordinační, v tomto případě se jedná o „koordinaci myšlenek“.

13 Autonomní nervový systém

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

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

Základní funkční jednotkou autonomního nervového systému je viscerální reflex. Prostřednictvím viscerosenzitivního nervu je monitorován stav vnitřního prostředí. Viscerosenzitivita je vázána na sympatikus i parasympatikus, přičemž zjednodušeně se dá říci, že parasympatikus je především spojen se signalizací za „fyziologických“ podmínek (například provozní informace o krevním tlaku, pO_2 , pCO_2), zatímco aktivita sympatiku je spojena s potenciálním nebezpečím (tlak, bolest, chlad). Viscerosenzitivní informace je přivedena do příslušného segmentu míchy, kde dochází v n. intermediomedialis k integraci signálu. Poté je informace odeslána do vyšších etáží CNS a zároveň předána do n. intermediolateralis, což je výchozí bod eferentního raménka. Eferentní raménko viscerálního reflexu vede informaci cestou pregangliových vláken do autonomních ganglií, kde je informace přepojena a prostřednictvím postgangliových vláken je signál převeden k cílovým strukturám (hladký sval, žlázová buňka, kardiomyocyt).

Funkce ANS

Regulace systémů
Koordinace činnosti systémů

Synapse

Terminální
Somatický nervový systém
Efekt lokální
Průběžné
Autonomní nervový systém
Efekt difúzní

Viscerální reflex

Aferentace
Parasympatikus
Provozní informace
Sympatikus
Informace o nebezpečí
N. intermediomedialis
Integrace informace
Eferentace
N. intermediolateralis
Pregangliová vlákna
Autonomní ganglia
Postgangliová vlákna

Autonomní nervový systém má dva oddíly, sympatikus a parasympatikus, jejichž efekt je do značné míry protichůdný, oba oddíly však vždy fungují v součinnosti a výsledná odpověď je dána tím, zda převažuje tonus sympatiku nebo parasympatiku. Třetí část periferního autonomního systému představuje enterický nervový systém.

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

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

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

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

Sympatikus
Odpověď „Fight or flight“
Spotřeba energie
Thorako-lumbální systém
Ganglia
Paravertebrálně
Prevertebrálně
Efekt spíše difuzní

Parasympatikus
Odpověď „Rest and digest“
Tvorba zásob
Kraniosakrální systém
Ganglia
Blízko cílových orgánů
Intramurálně
Efekt spíše lokální

Neurotransmitery
Acetylcholin
Pregangliová vlákna
Postgangliová vlákna PNS
Noradrenalin
Postgangliová vlákna SNS
Adrenalin
Dřeň nadledvin
Sympatické ganglion

Cholinergní receptory
Nikotinové
Pregangliová signalizace
Excitační efekt
Nervový typ (ANS, CNS)
Svalový typ (nervosval. pl.)
Muskarinové
Postgangl. signalizace PNS
Excitační (M1, M3, M5)
Inhibiční (M2, M4)

Neurotransmitterem postgangliových vláken sympatiku je noradrenalin, který působí přes adrenergní receptory spřažené s G-proteiny. Rozlišujeme α a β adrenergní receptory.

Alfa receptory jsou dvojího typu. α_1 receptory jsou spřaženy s G_q proteiny aktivujícími fosfolipázu C, což vede ke zvýšení hladiny Ca^{2+} v cytoplazmě a ke kontrakci hladké svaloviny. α_1 receptory se vyskytují zejména v cévách, kde působí vasokonstrikci. α_2 receptory jsou spřaženy G_i proteiny inhibujícími adenylátcyklázu, což vede ke snížení cAMP a ke kontrakci hladké svaloviny. α_2 receptory se také v nemalém množství nachází presynapticky, kde snižují hladiny Ca^{2+} v cytoplazmě nervového zakončení a tím autoregulačně snižují uvolňování noradrenalinu. α_2 receptory hrají mimo jiné roli v metabolismu glukózy (inhibují uvolňování inzulínu a stimulují uvolňování glukagonu).

Beta receptory jsou trojího typu β_1 až β_3 a všechny jsou spřaženy s G_s proteiny stimulujícími adenylátcyklázu. To vede ke zvýšení cAMP a k relaxaci hladké svaloviny. β_1 jsou především v srdci, kde zvyšují tepovou frekvenci a kontraktilitu. β_2 receptory jsou významné zejména v respiračním systému, kde mají bronchodilatační efekt a konečně β_3 receptory jsou mimo jiné zapojeny do metabolismu tuků tím, že zesilují lipolýzu.

Ukončení synaptického přenosu v autonomním nervovém systému je podmíněno degradací neurotransmiteru. V případě acetylcholinu je degradačním enzymem acetylcholinesteráza (AChE), noradrenalin je degradován buď katechol-O-metyltransferázou (COMT) nebo monoaminoxidázou (MAO). Všechny uvedené sloučeniny mají velký farmakologický význam.

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

Autonomní regulace probíhá na kmenové a hypothalamické úrovni, informace nejsou odesílány do neokortexu a z toho důvodu si tyto procesy neuvědomujeme. Neokortexu jsou předávány pouze informace signalizující potenciální nebezpečí (např. bolest, hlad), tedy informace, které mohou mít vliv na chování organismu (úniková reakce, vyhledání potravy). Neokortex může na druhou stranu spustit reakci autonomního nervového systému, a to cestou amygdaly a hypothalamu (viz kapitola o limbickém systému). Jedná se zejména o silné emocionální zážitky nebo

Adrenergní receptory Postgangliová signalizace SNS

Alfa receptory
 α_1 – vasokonstrikce
 α_2 – metabolismus glukózy

Beta receptory
 β_1 – zvýšení TF a kontraktility
 β_2 – bronchodilatace
 β_3 – metabolismus tuků

Ukončení synaptického přenosu
Degradace neurotransmiteru
AChE
COMT
MAO

Centra kontrolující ANS
Hypothalamus
Mozkový kmen
Hypothalamus řídí
Autonomní nervový systém
Endokrinní systém
Příjem vody a potravy
Termoregulaci
Cirkadiánní aktivitu
Moduluje chování
Kmenová centra
Dýchací reflexy
Kardiovaskulární reflexy
Mikční reflex

vzpomínky, které mohou spustit sympatickou autonomní odpověď a to v případě vjemů pozitivních i negativních (ať se člověk naštve nebo dojde, výsledkem je tachykardie).

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

Detaily autonomního řízení jednotlivých orgánových systémů budou probrány v rámci popisu příslušných systémů, avšak v rámci této kapitoly uvedeme obecný přehled funkce autonomního nervového systému v kontextu hlavních orgánových systémů. V rámci kardiovaskulárního systému se autonomní nervový systém uplatňuje především v řízení srdečního výdeje a vazomotoriky za účelem adekvátní distribuce krve. Ve vazomotorice hrají významnou roli lokální regulační mechanismy, jako například přítomnost metabolitů či pCO_2 . Sympatikus obecně působí vazokonstrikci, zatímco parasympatikus obecně působí vazodilataci, především v gastrointestinálním traktu. V případě srdce působí sympatikus zvýšení excitability (pozitivně bathmotropní efekt), zvýšení převodní rychlosti (pozitivně dromotropní efekt), zvýšení srdeční frekvence (pozitivně chronotropní efekt), zvýšení kontraktility (pozitivně inotropní efekt) a zrychlení relaxace (pozitivně lusitropní efekt), čímž zvyšuje srdeční výdej. Parasympatikus má vliv opačný.

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

Vedle baroreceptorů jsou důležitým zdrojem viscerosenzitivní informace chemoreceptory. Ty monitorují základní chemické/fyziologické parametry krve (pO_2 , pCO_2 , pH) a poskytují klíčové informace pro potřeby řízení ventilace. Periferní chemoreceptory se nalézají v oblouku aorty a v karotických těliscích, zatímco

Enterický nervový systém

Komponenty

Senzorická

Integrační

Exekutivní

Značná míra autonomie

Lokální

Reflexní

ANS řídí GIT jako celek a ve vztahu k ostatním

orgánovým systémům

Vazomotorika

Sympatikus

Obecně vazokonstrikce

Parasympatikus

Obecně vazodilatace

Kardiovaskulární systém

Sympatikus

Zvýšení srdeční frekvence

Zvýšení kontraktility

Zvýšení převodní rychlosti

Parasympatikus

Opačný efekt

Baroreflex

Baroreceptory

Oblouk aorty

Reakce na hypertenzi

Sinus caroticus

Reakce na hyper/hypotenzi

Reakce na hypertenzi

Snížení tonu sympatiku

Vazodilatace

Snížení srdečního výdeje

Opačná reakce na hypotenzi

Chemorecepce

Řízení ventilace

Periferní chemoreceptory

Oblouk aorty

Karotická tělíska

Reakce primárně na pCO_2

Reakce na výrazně nízký pO_2

Centrální chemoreceptory

Mozkový kmen

Reakce pouze na pCO_2

centrální chemoreceptory jsou lokalizovány v oblasti mozkového kmene. Chemoreceptory primárně monitorují $p\text{CO}_2$, neboť tento parametr neodráží pouze ventilační poměry, ale zároveň poskytuje informaci o stavu acidobazické rovnováhy. Na snížený $p\text{O}_2$ nereagují centrální chemoreceptory vůbec a periferní chemoreceptory reagují až na výrazně patologické hodnoty. Centrální chemoreceptory jsou také zodpovědné za Cushingovu reakci, která je důležitým klinickým projevem kriticky zvýšeného intrakraniálního tlaku při počínající mozkové herniaci a při dalších urgentních stavech. Zvýšení ICP vede k mozkové ischemii, která vyvolá silnou aktivaci sympatické nervové odpovědi. To vede k hypertenzní reakci, která vyvolá reflexní bradykardii a depresi dýchání (v obou případech rebound koaktivace parasympatiku). Cushingovu triádu tedy tvoří hypertenze, bradykardie a deprese dýchání.

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

Cushingova triáda
Známka kritického nárůstu ICP
Hypertenze
Bradykardie
Deprese dýchání

Močový systém
Sympatikus
Relaxace detrusoru
Kontrakce sfinkteru
Parasympatikus
Opačný efekt

Mužské pohlavní ústrojí
Parasympatikus
Erekce
Sympatikus
Ejakulace

14 Limbický systém

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

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

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

Somatické a limbické oblasti jsou podkladem stejnojmenných aktivačních systémů, které jsou vzájemně propojené. Obecně platí, že projevem stimulace bude v případě obou systémů zvýšení EEG aktivity a aktivace sympatiku. Somatický aktivační systém – ascendentní retikulární aktivační systém (ARAS) – dostává informace ze somatosenzitivního, zrakového, sluchového, vestibulárního systému a z mozečku. ARAS projikuje do corpus striatum a cestou thalamu do neokortexu (primární somatosenzitivní kortex, primární zrakový kortex atd.) a má na tyto oblasti aktivační efekt. Stimulace ARAS souvisí s přenosem „věcné“ informace, není spojená

Limbický systém

Struktury

Hypothalamus
Gyrus cinguli
Hippocampus
Amygdala
Přední thalamická jádra

Funkce

Koordinace somatického a autonomního nervového s.

Ústřední role hypothalamu

Limbické oblasti

Patří k autonomnímu n.s.
Řízeny hypothalamem
Mesencephalon
Ventr. tegment. area
Diencephalon
Hypothalamus
Epithalamus

Somatické oblasti

Patří k somatickému n.s.
Řízeny neokortexem
Modulovány hypothalamem
Mesencephalon
Retikulární formace
Somato/branchio jádra
Diencephalon
Thalamus
Neokortex

Aktivační systémy

Somatický (ARAS)
Bez výrazné emoční odpovědi
Habituační

Limbický

Emoční odpověď
Systém odměny/trestu
Není habituační

s významnou emoční odpovědí (aktivací systému odměny/trestu) a opakovaná stimulace vede k habituaci (oslabení až vymizení efektu při opakované stimulaci). Limbický aktivační systém dostává informace z viscerosenzitivní oblasti a od nociceptorů, přičemž projikuje do limbického systému a zejména do hypothalamu. Efekt stimulace je spojen se silnou aktivací systému odměny/trestu (stimulace periaqueduktální šedi vyvolává negativní pocity, zatímco stimulace ventrální tegmentální šedi vyvolá pozitivní pocity) a opakovaná stimulace je rezistentní vůči habituaci.

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

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

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

ARAS a limbický systém fungují v úzké součinnosti

ARAS a limbický systém udržují vědomí cestou neuromodulačních systémů

Bdění / spánek
Bdění
 Neuromodulační systémy aktivní
Spánek
 Činnost neuromodulačních systémů utlumena
 Aktivace/deaktivace jednotlivých neuromodulačních systémů řídí střídání fází spánku
 Fáze spánku
 Non-REM
 Snížení mozkové akt.
 Lehký spánek
 Fáze 1 a 2
 Hluboký spánek
 Fáze 3 a 4
 REM spánek
 Vysoká mozková akt.
 Fáze 5

kosterní svaly jsou relaxované. Po fázi 5 přichází opět fáze 1 a celý cyklus se opakuje. Jeden spánkový cyklus trvá 90 až 120 min a pro kvalitní vyspání by mělo během noci proběhnout alespoň 4–5 cyklů.

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

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

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

Cyklus bdění/spánku řídí koordinovaná aktivace/inhibice neuromodulačních systémů

Modulační vliv hypothalamu na neokortex

Neuromodulační systémy

Kognitivní funkce

Emoční ladění

Spánek/bdění

Thalamus

Rozhodování

„Gating“

Papezův okruh

Papezův okruh

Struktury

Hypothalamus

Thalamus

Gyrus cinguli

Hippocampus

Vstupy

Zrak

Vestibulární systém

Pravděpodobně i další

somatosenzorické syst.

Funkce

Orientaci v prostoru

Kontinuální obnova „vnitřní mapy“ známého prostoru

Vyvolání emocí spojených se známým místem

Učení a paměť

Podkladem učení je plasticita

Učení je formování dlouhodobé paměti

Deklarativní paměť

Hippocampus

Kognitivní mapy

Procedurální paměť

Corpus striatum

Algoritmy

Amygdala
Modifikované corpus striatum
Emoční paměť
Zprostředkování vlivu informace z vnějšího prostředí na limbický systém
Afektivní štítky
Strach
Amygdala hijack
Zkratové (afektivní) jednání

kde to jsem a co se tady stalo, kdežto procedurální paměť je orientovaná na objekt, tedy řeší otázku: dá se to jíst a jak to zpracovat, aby to bylo jedlé.

Amygdala je modifikovanou částí corpus striatum a je napojena na všechny významné kortikální a subkortikální struktury. Spoje amygdaly jsou, podobně jako spoje jinde v corpus striatum, plastické, amygdala je tudíž také zapojena v tvorbě paměťových stop. V případě amygdaly se jedná o emoční paměť. Význam amygdaly spočívá v tom, že zprostředkovává napojení neokortikálních asociačních oblastí na limbický systém, čímž zajišťuje vliv informací z vnějšího prostředí na limbický systém. Zjednodušeně se dá říci, že amygdala přiřazuje somatosenzorickým informacím (zejména zrak a sluch) pozitivní či negativní „afektivní štítky“, které mají prostřednictvím limbického systému vliv na emoční ladění (dobrá zpráva nám udělá radost a špatná nás naštve, i když se bezprostředně nemusí týkat našeho života; vliv umění, vliv kýče, vliv bulvární žurnalistiky). Mozek má vyšší vnímavost a tendenci přednostně vyhledávat negativní informace, neboť tyto mohou být důležité pro přežití (tuto skutečnost zneužívá bulvární žurnalistika).

Amygdala je zdrojem řady pozitivních i negativních emocí, ale nejvýznamnější je strach, přičemž projekční dráhy do hypothalamu mohou spustit stresovou reakci. Aktivace osy hypothalamus-hypofýza-nadledviny (HPA) vedou k vyplavení stresových hormonů, přičemž stimulace hipokampu kortizolem HPA osu tlumí, čímž se zároveň tlumí poplachová reakce.

Z hlediska přežití může hrát důležitou roli „amygdala hijack“, zkratovitá odpověď. Senzorická aferentace je přepojována v thalamu, který informaci posílá paralelně do amygdaly a neokortexu. V případě, že amygdala vyhodnotí situaci jako kritickou, může amygdala zablokovat zpracování informace neokortexem (což je proces v dané chvíli pomalý) a spustit reflexní (bezmyšlenkovitou) odpověď – afektivní odpověď.

15 Neokortex I

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

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

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

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

Mozková kůra

- Paleokortex (1 %)
 - Rhinencephalon
- Archikortex (4 %)
 - Hippocampus
- Neokortex (95 %)
 - Pravidla organizace
 - Specifické vstupy/výstupy do/z každé vrstvy
 - Vertikální i horizontální spoje
 - Buňky s podobnou funkcí obvykle ve stejných vrstvách
 - Brodmannovy mapy

Funkční členění neokortexu

- Primární oblasti (5%)
 - Somatotopické uspořádání
 - Interindividuálně shodné
 - Rekonstrukce
- Asociační oblasti (95%)
 - Nejsou somatotopické
 - Interindividuálně variabilní
 - Interpretace vjemu
 - Vazba na paměť
 - Unimodální
 - Navazují na primární obl.
 - Stejná modalita
 - Polymodální
 - Integrace různých modalit

Thalamus

- Aferentní informace
- Filtrování
- Neokortikální činnost
- Kortikální smyčky

Primární oblasti Recepční Prim. somatosenzorický kort. Primární zrakový kortex Primární sluchový kortex Efektorové Primární motorický kortex Asociační oblasti Analytická P-O-T asociační oblast Exekutivní Frontální asociační oblast Integrační Limbická asociační oblast	<p>Primární oblasti jsou recepční (primární somatosenzorický, zrakový, sluchový kortex), nebo efektorové (primární motorický kortex). Asociační oblasti nejsou ani recepční ani efektorové, funkce asociačních oblastí je integrační. Rozlišujeme tři asociační oblasti parieto-okcipito-temporální (P-O-T) asociační oblast, jejíž funkce je zjednodušeně řečeno analytická, frontální asociační oblast, jejíž funkce by se dala označit jako exekutivní a limbická asociační oblast, která integruje informace z vnitřního a vnějšího prostředí.</p> <p>Algoritmus zpracování signálu je v P-O-T asociační oblasti a ve frontální asociační oblasti zrcadlově obrácený. Informace ze zevního prostředí je nejdříve zpracována primární senzorkou oblastí, dále unimodální a nakonec polymodální asociační oblastí. V případě aferentace tedy vstupy z unimodálních oblastí divergují do oblastí polymodálních. Jinými slovy, senzorká informace je zpracovávána od konkrétního vjemu (vidím obrázek šálku čaje) k obecným asociacím (vybavím si atmosféru čajovny).</p>
Algoritmus zpracování signálu P-O-T asociační oblast Divergence informace Od konkrétního k obecnému Frontální asociační oblast Konvergence informace Od obecného ke konkrétnímu	<p>Zpracování informace ve frontální asociační oblasti probíhá opačně, vstupy z polymodálních oblastí konvergují do oblastí unimodálních a eventuálně do primárního motorického kortexu. Zpracování informace tedy probíhá od obecného (idea pohybu) ke konkrétnímu (aktivace určité svalové skupiny). Idea se tvoří v prefrontální oblasti, kde vznikne obecná představa, obecný plán. Následně je plán konkretizován v premotorické oblasti, kde je připraven algoritmus pohybu a vytvořen pohybového vzorce „on demand“. Nakonec je pohyb realizován primární motorickou oblastí, která je zodpovědná za konkrétní akci (aktivaci příslušných motoneuronů v předním rohu míšním). Obdobně probíhá proces myšlení, který si můžeme zjednodušeně představit jako nemotorické plánování, u kterého práce s ideami nevede k motorické akci.</p>
Součinnost asociačních oblastí	<p>Je nutné také podotknout, že asociační oblasti pracují v úzké součinnosti. Analytické zpracování informace (P-O-T asociační oblast) se neobejde bez exekutivních funkcí, tj. bez práce s ideami (frontální asociační oblast). Exekutivní funkce jsou na druhé straně závislé na funkcích analytických, kdy například v průběhu plánování i během pohybu dochází k neustálému hodnocení a korekci na základě senzorkých vstupů. Spolupráci P-O-T a frontální asociační oblasti doplňuje asociační oblast limbická, která odpovídá limbickému systému probranému v předchozí kapitole. Limbický systém obsahuje struktury neokortikální (gyrus cinguli), paleokortikální (hippocampus) i podkorové (hypothalamus a thalamus). Vliv limbického systému na neokortex byl popsán v předchozí kapitole.</p>
P-O-T asociační oblast Obklopena primárními senzitivními/senzorickými oblastmi Funkce Identifikace Interpretace Asociace Kategorizace	<p>Analytická funkce P-O-T asociační oblasti umožňuje interpretaci významu signálu z primárních oblastí, které ji obklopují (primární somatosenzorický kortex zepředu, primární zrakový kortex zezadu a primární sluchový kortex zesponu). Algoritmus zpracování informace byl popsán výše, avšak je důležité ještě doplnit, že vedle rozpoznání (pojmenování), je důležitou funkcí také kategorizace (zařazení na správné místo v rámci příslušného systému). Toto je důležité jednak z hlediska řečových funkcí, které budou probrány v následující kapitole, dále z hlediska tvorby paměťových stop, kdy je třeba informaci zařadit na správné místo vztahové (kognitivní) mapy. Funkce P-O-T asociační oblasti je také důležitá pro směřování pozornosti v rámci kognitivní činnosti. Funkce P-O-T asociační oblasti jsou</p>

lateralizovány. Přestože je koncept lateralizace někdy zpochybňován, má význam pro rámcové pochopení vzniku neurologických poruch při poškození P-O-T asociačních oblastí. Dle konceptu lateralizace, jsou v levé hemisféře lokalizovány funkce analyticko-logicko-matematické a v pravé hemisféře funkce holistické, jako kreativita, estetické cítění atd.

Frontální asociační oblast je lokalizována ve frontálním laloku, tvoří asi jednu třetinu frontálního laloku. Vedle frontální asociační oblasti se ve frontálním laloku nachází oblast premotorická, suplementární motorická, frontální zrakové pole, primární motorický kortex a Brocova řečová oblast (levá hemisféra).

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

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

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

P-O-T asociační oblast
Lateralizace funkcí
 Levá hemisféra
 Analyticko-logické funkce
 Pravá hemisféra
 Holistické funkce

Frontální lalok
 Frontální asociační oblast
 Premotorická oblast
 Suplementární motorická obl.
 Primární motorická oblast
 Brocovo řečové centrum (vlevo)

Frontální asociační oblast
 Největší rozvoj u člověka
 Dlouhá doba zrání
 Kortikální spoje
 Ostatní asociační oblasti
 Kortikální smyčky
 Premotorická oblast

Funkce
 Motorické plánování
 Příprava pohybových vzorců
 Nemotorické plánování
 Práce s mentálními modely
 Směřování pozornosti
 Filtrování informace
 Chování a socializace

Lateralizace funkcí
Pravá hemisféra
Oboustranný vliv
Inhibice
Levá hemisféra
Ipsilaterální vliv
Aktivace

Podobně jako P-O-T asociační oblast je i frontální asociační oblast funkčně lateralizovaná. Pravá strana má vliv oboustranný a inhibiční, zatímco levá má vliv ipsilaterální a aktivační. Poškození levého frontálního laloku vede k převaze inhibiční funkce pravé strany, což se projeví snížením spontaneity a zároveň inhibicí regulace chování s převahou pudového chování, což je podkladem organického psychosyndromu. Pacient s organickým psychosyndromem nemá své chování pod kontrolou, může být agresivní a nebezpečný.

16 Neokortex II

V předchozí kapitole jsme viděli, jak komplexní je činnost asociačních oblastí v oblasti myšlení a chování. Myšlenkové pochody probíhají ve smyčkách a funkce jednotlivých asociačních oblastí nelze vnímat izolovaně, nýbrž jako jeden funkční celek. Při určité míře zjednodušení představuje limbická asociační oblast paměť (kognitivní mapy) a motivaci, P-O-T asociační oblast část analytickou (zpracování senzorické informace) a frontální asociační oblast část exekutivní (motorické a nemotorické plánování). V rámci kognitivních smyček hrají významnou roli také bazální ganglia, thalamus (facilitace/inhibice) a mozeček (koordinace).

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

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

Osvojování si řeči je časově náročný proces zahrnující senzorickou (porozumění) i motorickou (slovní produkce) stránku. Mezi sedmým a dvanáctým měsícem začíná dítě rozumět jednoduchým pokynům, v jednom roce používá dítě několik slov

Komunikace

Výměna signálů

Pachové

Vizuální

Zvukové

Kódování

Jednoduché

Mezidruhově přenosné

Složité

Mezidruhově nepřenositelné

Komunikace v lidské společnosti

Non-verbální

Obtížně kontrolovatelná

Verbální

Plně kontrolovatelná

Řeč

Artikulovaný projev člověka

Složitý hierarchický kód

Hláska

Fón

Foném

Asi 30

Slovo

Skupina hlásek

Daný význam

Desítky tisíc

Věta

Skupina slov

Řazení dle syntaxu

Nekonečně mnoho

Osvojování si řeči je náročný proces

Slovní zásoba	
Aktivní	3 000–10 000
Pasivní	3–6krát větší než aktivní
Řečová centra	
Brocovo	
Motorické	
Wernickeovo	
Senzorické	
Fasciculus arcuatus	
Propojení center	
Fatická porucha	
Expresivní	
Percepční	
Kondukční	
Dysartrie	
Brocovo řečové centrum	
Area 45	Sémantické zpracování
Area 44	Fonologické zpracování
	Produkce řeči
Wernickeovo řečové centrum	
Area 22	
Podoblast 1	Aktivovaná zvuky
Podoblast 2	Akt. mluveným slovem
	Akt. naučenou sekv. slov
Podoblast 3	Zapojena do produkce řeči
Lobulus parietalis inferior	
Gyrus supramarginalis (area 40)	Analýza fonologické a artikulační stránky slyšeného
Gyrus angularis (area 39)	Zpracování sémantické stránky slyšeného
Funkce	
	Přiřazování významu slyšenému/čtenému/viděnému...
	Tvorba klasifikačních systémů

a syntax ovládá mezi druhým až pátým rokem života. Kolem šestého roku života jsou řečové funkce vyzrálé a dítě ovládá asi 2 500 slov. Kultivace jazykových schopností probíhá, v ideálním případě, po celý život jedince, přičemž v dospělosti čítá aktivní slovní zásoba (slova běžně používaná) asi 3 000 až 10 000 slov a pasivní slovní zásoba (slova srozumitelná, ale běžně nepoužívaná) je asi 3 až 6krát vyšší.

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

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

Lobulus parietalis inferior tvoří gyrus supramarginalis (area 40), který zpracovává fonologickou a artikulační stránku slyšeného slova a dále gyrus angularis (area 39), který zpracovává sémantickou stránku slyšeného slova. Činnost lobulus parietalis inferior zdánlivě dubluje činnost Wernickeova centra, avšak dá se předpokládat, že činnost Wernickeova centra souvisí více s jazykovou stránkou, zatímco činnost lobulus parietalis inferior má funkci asociační. To znamená na jedné straně přiřazování významu slyšeným zvukům, stejně jako přiřazování významu mluvenému/čtenému slovu (představení si slyšeného/čteného) a na straně druhé přiřazování významu viděným objektům či somatosenzitivním vstupům (pojmenování viděného, event. držěného). Tato integrační funkce lobulus parietalis inferior představuje další z vrcholů evoluce lidského mozku. Lobulus parietalis inferior je jednou z posledních oblastí, které se vyvíjí v průběhu evoluce i individuálního vývoje. V rámci individuálního vývoje dozrává mezi 5. až 6. rokem života a důsledkem toho dítě nemůže aktivně číst dříve. Dokud není zralý lobulus parietalis inferior, není dítě schopné pochopit význam textu, který čte (asociovat čtenou informaci). Asociační algoritmy podmíněné činností lobulus parietalis

inferior souvisí nejen s řečovými funkcemi, ale pravděpodobně se také podílí na tvorbě vnitřních klasifikačních systémů, které tvoří podklady pro konstrukci kognitivních map (tvorba vnitřních klasifikačních systémů umožňuje zařadit informaci do kontextu příslušné kognitivní mapy). Úzké propojení řečových funkcí s asociačními funkcemi na úrovni lobulus parietalis inferior činí tedy řeč odrazem myšlení a podmiňuje to, že myšlení probíhá v řeči, přičemž „mluvená i vnitřní“ řeč umožnila vznik kultury.

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

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

Lateralizace řečových funkcí

Levá hemisféra

Řečová centra (97 % populace)

Pravá hemisféra

Holistické funkce

Neverbální stránka

Přenesený význam

Pohlavní rozdíly v řeči

Ženská řeč

Fluentnější

Méně vyjádřená lateralizace

Testosteron opoždí vývoj

levé hemisféry včetně řeči

17 Psychologické, sociální a filozofické aspekty mozkové činnosti

Dosud jsme se zabývali činností nervového systému v kontextu fungování organismu jakožto individuální entity. V závěru je vhodné probrat také problematiku činnosti nervového systému z perspektivy fungování organismu v rámci společenství. To obnáší nastínit sociální, psychologické a filozofické aspekty mozkové činnosti.

Život ve skupině umožňuje jedinci snadnější přežití a přináší výhody, které by nemohly být dosaženy pouhým jednotlivcem. Předpoklady pro život ve skupině jsou efektivní komunikace, kooperace, dělba práce a zodpovědnosti. Dělba práce umožňuje specializaci, která vede k vyšší dokonalosti prováděných činností a zároveň k nižší míře stresu jednotlivce. To jsou stejné výhody, jako jsme diskutovali při srovnávání jednobuněčných a mnohobuněčných organismů. Přechod k životu ve skupině lze tedy v obecné rovině považovat za obdobný „evoluční“ proces, jako je vznik mnohobuněčných organismů.

Míra schopnosti socializace u savců souvisí s relativní velikostí frontální asociační oblasti. Frontální asociační oblast je u společenských živočichů vyvinuta více než u živočichů žijících samotářsky. Velikost frontální asociační oblasti koreluje s velikostí užší sociální skupiny, kterou živočichové příslušného druhu tvoří. Největšího rozvoje dosáhla u člověka, u kterého tvoří užší sociální skupina asi 150–200 jedinců. Užší sociální skupinu reprezentují v lidské společnosti známí, se kterými udržujeme aktivní sociální kontakt (nezahrnuje známé od vidění). Užší sociální skupina byla podkladem rodového zřízení (viz níže).

Dříve jsme diskutovali, že frontální asociační oblast má, zjednodušeně řečeno, funkce exekutivní, přičemž sociální chování/sociální mozek lze považovat za exekutivní funkce ve vztahu k jiným jedincům tvořícím společenství (sociální anticipaci, regulaci chování atd). Sociální anticipace je založena na mentalizaci, schopnosti reflexe mentálních stavů u druhých jedinců (ale i u sebe sama). Mentalizace umožňuje odhadnout myšlenkové procesy, pocity i reakce, což je důležitým podkladem jednání (v této souvislosti je dobré rozlišovat mezi chováním, které můžeme považovat za prostou behaviorální reakci a jednáním, které představuje promyšlenou, smysluplnou, cílenou akci). Mentalizace probíhá v racionální i v emocionální rovině, přičemž za nejvyšší pozitivní formu můžeme považovat empatii.

Vedle mentalizace vyžaduje život ve skupině existenci pravidel a hierarchického uspořádání. Dlouhodobě může život ve skupině fungovat pouze tehdy, mají-li jedinci ve společnosti svoji pozici a respektují-li daná pravidla i hierarchii, přičemž pozice jedince, pravidla soužití i hierarchie společnosti se mohou v čase měnit. Existence pravidel a hierarchizace umožnila v lidském společenství přechod z rodového zřízení (které je založeno na principu užší sociální skupiny) na vyšší úroveň.

Socializace
Komunikace
Hierarchie
Kooperace
Dělba práce (specializace)
Dělba zodpovědnosti

Sociální mozek
Frontální asociační oblast
Největší rozvoj u člověka
Užší sociální skupina čítá
150–200 jedinců

Sociální anticipace
Mentalizace
Racionální
Emocionální
Empatie

Existence pravidel
Hierarchie

Kultura Hmotná Nehmotná	Úroveň života ve společnosti reflektuje kultura. Kultura je suma všech znalostí, kterou určité společenství má, které se postupně obohacují a předávají z generace na generaci. Hmotná kultura odráží technologickou úroveň společnosti, zatímco nehmotná kultura reprezentuje hodnotové zakotvení společnosti. Hmotná i nehmotná kultura se vzájemně prolínají, což je patrné například v umění.
Tři roviny života ve společnosti Civilizační úroveň Kulturní úroveň Filozoficko/náboženská úroveň	Český filozof prof. Jan Sokol definoval tři úrovně života ve společnosti. Nejnižší je úroveň civilizační, která se týká nejobyčejnějších, každodenních aktivit. Na civilizační úrovni dostačují naučené vzorce chování, nápodoba, „návod k použití“. Civilizační úroveň umožňuje jedinci přežít v dané společnosti (je například nutné vědět, že přes silnici se přechází na zelenou, ale není třeba v tom hledat hlubší souvislosti). Druhou rovinou je kulturní úroveň týkající se tvořivých aktivit, při kterých je již nutné znát podstatu, vědět, jak věci fungují, jak je tvořit (k vytvoření jaderného reaktoru je potřeba mít příslušné fyzikální a technické znalosti). Nejvyšší rovinou je filozofická/náboženská úroveň, která se ptá po smyslu tvořivých aktivit a je jejich inspirací (jaderný reaktor může být využit v jaderné energetice nebo zneužit pro vojenské účely). Civilizační úroveň reprezentuje konzumní rovinu života, zatímco na kulturní a filozofické úrovni dochází k vývoji společnosti v oblasti technologické a ideové.
Memetika	Evoluční biolog Richard Dawkins definoval evoluční model kulturního přenosu, memetiku, jako analogii přenosu genetické informace. V memetice je informační jednotkou kulturního přenosu mem a soubor memů tvoří memetický komplex, což je systém hodnot/filozofie/náboženské učení. Aby se memetické komplexy udržely ve společnosti, je nutné, aby se replikovaly, jinak se z nich stane mrtvá (neaktuální) informace (učení). Replikace probíhá tak, že různé memetické komplexy mezi sebou soutěží o „substrát“, kterým jsou „lidské mozky“. Model memetiky se tedy v obecné rovině pokouší charakterizovat proces šíření informace ve společnosti i mezigenerační přenos. V rámci „boje o substrát“ musí memetický komplex nabídnout svému hostiteli nějakou výhodu. Ta se může pohybovat ve velmi širokém rozmezí od pouhého přežití ve společnosti až po seberealizaci, tedy od konzumní až po filozofickou rovinu.
Jedinec vs. společnost Harmonický vztah Psychologický konflikt Sociální konflikt	Ve vztahu jedinec – společnost může vzniknout potenciální konflikt, neboť jak jedinec, tak i společnost mají své požadavky a omezení. Není-li jedinec schopen naplnit požadavek společnosti, ačkoliv by chtěl, může vyniknout psychologický konflikt (pocit méněcennosti, nedostatečnosti či jiné komplexy). Sociální konflikt vzniká, když se jedinec neztotožňuje se strukturou a hodnotami dané společnosti, přičemž problém může být buď v jedinci (asociální jedinec zneužívající ve svůj prospěch slabých míst „zdravé“ společnosti) nebo ve společnosti samotné (např. bojovník za lidská práva v diktatuře). V každém případě se u psychologického i sociálního konfliktu jedná o nesoulad požadavků a možností. Ideální stav nastane, najde-li jedinec místo ve společnosti, které odpovídá jeho představám a schopnostem.
Filozofie Vrcholný výplod mozkové činnosti Hodnotový systém Extrapersonální Individuální	Psychologické i sociální stránky fungování jedince ve společnosti úzce souvisí s filozofickými aspekty mozkové činnosti. Filozofie představuje jeden z vrcholných výplodů mozkové činnosti a komplexnost filozofie odráží komplexnost funkcí mozku, pokrývající analytické i abstraktní funkce, stejně jako vědění (anticipace s vysokou mírou jistoty) i víru (anticipace s vysokou mírou nejistoty). Vedle extrapersonálních, tedy společenských hodnotových systémů hraje filozofie významnou roli i v případě individuálních hodnot každého jedince. Individuální hodnotový systém, tedy životní filozofie každého člověka je na druhou stranu

ovlivněna společností/kulturou, ve které se dotyčný jedinec nachází. Extra/intra-personální hodnotové systémy jsou tedy na sobě závislé a díky tomu tvoří postavení jedince ve společnosti složité psychologicko-sociální vazby.

Na filozofii/hodnotový systém můžeme nahlížet jako na základní kognitivní mapu, která je důležitá pro fungování jedince ve společnosti v širokém rozmezí, od respektování pravidel (civilizační úroveň) až po realizaci nejvyšších životních cílů (kulturní a náboženská úroveň).

Zamyšlení se nad základními psychologicko-sociálně-filozofickými aspekty mozkové činnosti nám může pomoci pochopit význam kultury pro náš život i pro život celé společnosti a také si uvědomit silné a slabé stránky nás samých i naše místo ve společnosti. Hlubší pochopení těchto souvislostí nám může pomoci silné stránky rozvíjet, slabé překonávat a najít své místo ve společnosti, které povede k životnímu naplnění.

Literatura

Dawkins R, Davis N. The Selfish Gene. London: Macat Library; 2017.

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

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

Dunbar RIM. Human Evolution. Pelican; 2014.

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

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

Koukolík F. Lidský mozek. 3. vydání. Galén; 2012

Koukolík F. Sociální mozek. 1. vydání. Karolinum Press; 2006.

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

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

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

On-line zdroje

Neuroscience Online: An Electronic Textbook for the Neurosciences | Department of Neurobiology and Anatomy – The University of Texas Medical School at Houston [Internet]. [cited 2022 Dec 1];

Available from: <https://nba.uth.tmc.edu/neuroscience/>

FYZIOLOGIE NERVOVÉHO SYSTÉMU

Editoři:

MUDr. Kamil Ďuriš, Ph.D.

prof. MUDr. Marie Nováková, Ph.D.

Vydala Masarykova univerzita,
Žerotínovo nám. 617/9, 601 77 Brno
Vydání první, elektronické, 2024

ISBN 978-80-280-0632-7