

Smyslové vnímání

Smyslová soustava má velmi blízko k nervové soustavě a tvoří s ní funkční celek – dráždivou soustavu. Smyslová soustava získává informace o vnitřním prostředí i vnějším světě a informuje CNS. Umožňuje tak vnímat nebezpečí, vyhledávat a analyzovat potravu, orientovat se v prostoru a čase, vnímat únavu a bolest, komunikovat s jedinci téhož i jiných druhů atd.

Vstupním kanálem celé soustavy jsou – receptory – buňky, které převádí určité podněty na akční potenciály – ty vedou informace do CNS, kde vzniká efektorová odpověď. Vlastní subjektivní smyslový vjem vzniká až v mozku. V mozku jsou přesně lokalizované oblasti, které zpracovávají informace z různých smyslů. Následně je prováděno propojování jednotlivých informací, při kterém je celková informace postupně sestavována z jednodušších prvků do složitějších celků – na vrcholu mnohapatrové pyramidy stojí – komplexní vjem (**Obr. 1**).

Vstupním kanálem celého systému je - receptor. Podle druhu podnětu dělíme receptory na:

1. Chemoreceptory – čich a chuť – vnímání fyzikálně-chemických vlastností látek
2. Hygroreceptory – vnímání vzdušné vlhkosti
3. Mechanoreceptory – hmat, sluch, polohový smysl – vnímání pohybu hmot v okolí těla
4. Termoreceptory – vnímání chladu a tepla
5. Magnetoreceptory a elektroreceptory – vnímání magnetického a elektrického pole
6. Fotoreceptory – vnímání světla

Molekulární mechanismy funkce řady receptorů jsou stejné jako mechanismy řady neurotransmiterů u synapsí nervové soustavy (**Obr. 2**).

Podle zdroje podnětu rozlišujeme:

1. Exteroreceptory – reagují na podněty přicházející z vnějšku – patří sem 5 klasických smyslů – chuť, čich, zrak, sluch a hmat.
2. Interoreceptory – reagují na mechanické a chemické podněty z vnitřního prostředí, na základě jejich informací vzniká např. pocit hladu a žízně
 - proprioreceptory – skupina interoreceptorů, která registruje pohyb částí těla – svalů, kloubů, končetin

Způsob kódování informací v receptoru (Obr. 3)

V nedrážděném receptoru se ustavuje - klidový potenciál, který při dráždění přechází v – receptorový potenciál. Pokud je podnět prahový nebo nadprahový – tak se receptorový potenciál mění bezprostředně v – akční potenciál. Pokud je podnět – podprahový, tak dochází

k - časové sumaci. Pokud sumace dosáhne prahového podnětu – tak vzniká akční potenciál. Tímto způsobem nepodstatné informace „zanikají“ a nejsou dále přenášeny.

Akční potenciály z jednotlivých smyslových orgánů jsou stejně podstaty, proto záleží na tom, do které části mozku daný vzruch přichází. Vnímání kvality (podstaty) těchto vzruchů a v nich obsažených informací je tedy dáno – anatomicky. Tedy např. stimulace fotoreceptorů vede ke vnímání světla a to i v případě, že za tmy dojde k abnormálně silnému mechanickému podráždění oka.

Akční potenciály podléhají zákonu „vše nebo nic“, takže jediný způsob, jak zakódovat informaci v akčním potenciálu je – počet a frekvence impulsů.

Z hlediska místa vzniku akčního potenciálu rozlišujeme – primární receptory – akční potenciál vzniká přímo na receptorové buňce na iniciačním segmentu (spike initiating zone) (**Obr. 4**). Takový receptor je v podstatě modifikovaná část neuronu (dotykové receptory). U – sekundárních receptorů – vzniká akční potenciál až v oblasti první synapse tj. v místě připojení receptorové buňky na aferentní vlákna neuronu (receptorové buňky sítnice oka, čich).

Adaptace

Působí-li podnět stejné síly na receptor, tak se časem vytvoří adaptace: při stejné velikosti podnětu časem klesá frekvence akčních potenciálů nebo dočasná ztráta je vytvářet. Např. určitý zápach po chvíli přestaneme vnímat, při přechodu ze světla do tmy začínáme vidět až po chvíli. Rozlišujeme (**Obr. 5**):

- fázické receptory s rychlou adaptací – např. oko, hmat – registrují pouze změny a nové stimuly, produkují jen impulsy s malou frekvencí
- tonické receptory s pomalou až nulovou adaptací – např. bolest – produkují akční potenciály se stejnou rychlostí bez ohledu na délku trvání podnětu.

Mechanismus vzniku adaptace je komplikovaný a může zahrnovat:

1. receptorové buňky působí jako filtr – zaznamenávají pouze změny informací, ne stálou hladinu informace (mechanoreceptory).
2. Dojde k vyčerpání receptorových molekul během konstantního stimulu a musí dojít k jejich regeneraci (fotoreceptory).
3. Zpětná vazba - Enzymatická kaskáda aktivovaná receptorem může být inhibována produktem.
4. Elektrické vlastnosti receptorových buněk se během dlouhého stimulu mohou měnit – např. nahromadění velkého množství volných Ca^{++} iontů může ovlivnit kalcium dependentní K^{+} kanály.

5. Membrána v oblasti iniciačního segmentu se během dlouhého stimulu může stát méně excitabilní.

6. Adaptace může být řízena také z vyšších pater CNS.

1. Chemorecepce – čich a chuť

Čich a chuť patří k nejstarším a nejuniverzálnějším smyslům živočichů – jejich projevy zaznamenáváme už u prvoků. U řady živočichů oba smysly splývají. Vrcholu citlivosti dosahují – u hmyzu a obratlovců.

1.1. Chuť

Receptorové buňky chuti mají různý tvar a mohou být opatřeny vlásky (**Obr. 6**) – u obratlovců se nachází v dutině ústní a hlavně na jazyku.

U hmyzu jsou chuťové receptory umístěny okolo úst, ale i na chodidlech, tykadlech, kladélku (zjišťování vlastností substrátu kam budou kladena vajíčka).

U obratlovců je základní strukturou - chuťový pohárek – který detekuje 4 chutě – slano, sladko, hořko a kyselo (**Obr. 7**). Receptce těchto chutí spouští často odlišné procesy vedoucí ke vzniku akčních potenciálů: od stimulace iontových kanálů až po komplikované procesy zahrnující G protein a aktivaci nitrobuňčných enzymů prostřednictvím druhých posílů (**Obr. 8**). U člověka existuje asi 9000 chuťových pohárků, které jsou inervovány dvěma nervy – nervem chorda tympani, což je větev lícního nervu (VII. hlavový nerv) a jazykohltanovým nervem (IX. hlavový nerv). Pohárky jsou specializovány na určitou chuť, ale do určité míry vnímají i ostatní tři (**Obr. 9**).

1.2. Čich

Čichové orgány reagují na látky, které se šíří vzduchem. U mnohých zvířat má čich velký význam jako základní zdroj informací o vnějším světě. Čich je důležitý také v rámci vnitrodruhové komunikace prostřednictvím – feromonů, což je typické především pro sociální hmyz, ale i pro obratlovce včetně člověka.

Čichové buňky obratlovců (**Obr. 10**) jsou lokalizovány v - čichové sliznici. Každá čichová buňka je zakončena vyvýšeninou – čichovým knoflíkem – ze kterého vyrůstá 10 – 20 řasinek, které leží ve vrstvě hlenové tekutiny produkované – Bowmanovými žlázami (**Obr. 11**). Podle významu čichu nacházíme u různých druhů živočichů různý počet čichových buněk - u psa je jich asi 250 milionů, u člověka asi 20 milionů (**Obr. 12**)

Čichový epitel člověka je součástí nosní sliznice, člověk vnímá asi 3000 vůní a pachů. Čichové receptory člověka se snadno – adaptují.

Čichová dráha člověka je dvouneuronová. Vlákna čichových receptorových buněk vedou čichovým nervem (I. hlavový nerv) z nosní sliznice do čichového laloku - bulbus olfactorius (koncový mozek), který leží na dírkové ploténce - čichové kosti a zpracovává informace z čichových receptorů.

Někteří obojživelníci, plazi i savci (pes) mají vyvinutou speciální dutinu, která komunikuje s dutinou ústní a obsahuje čichové buňky – nazývá se vomeronasální čili Jakobsonův orgán.

Mechanismus vzniku akčního potenciálu v čichové buňce – (**Obr. 13**) navázání pachové molekuly na receptor vede k odstartování kaskády dějů, které jsou podobné jiným receptorově signálním procesům. Čichový vjem spustí přes receptor a následně G-protein aktivaci adenylát cyklázy, která štěpí ATP na cAMP, který otevře příslušný iontový kanál. Tato změna permeability membrány vede k depolarizaci a vzniku receptorového potenciálu – ten vede signál až do mozku. V čichových buňkách se exprimují - specifické bílkoviny, které jsou považovány za olfaktorické receptorové molekuly. Každá receptorová buňka exprimuje pouze jednu nebo několik takových bílkovin, což zajišťuje - specifitu čichových buněk.

V čichovém laloku se axony z čichových buněk napojují na specifické skupiny neuronů seskupených do tzv. – glomerulů. Organizace a umístění glomerulů se liší u druhů, které mají normální organizaci dutiny nosní s čichovou sliznicí a u těch, které mají Jakobsonův orgán: v prvním případě z každé receptorové buňky vychází jedno spojení na glomeruly, v druhém případě je počet výstupů z receptorové buňky větší, takže je zde větší prostor pro sumaci a amplifikaci (**viz Obr. 13b**).

Čichové senzily jsou dobře popsány také u hmyzu (**viz Obr. 10**), kde se nachází hlavně na tykadlech někdy v obrovských množstvích a tudíž jsou schopny reagovat i na několik molekul látky.

2. Vnímání bolesti

Je zajištěno pomocí volných nervových zakončení zvaných – nocireceptory, které prostupují téměř všechny tkáně v počtu asi 100-200/cm². Je zajímavé, že těchto zakončení je málo v samotném mozku.

Receptory bolesti se někdy považují za specializované chemoreceptory, protože reagují na různé chemické látky. Vnímání bolesti je zajištěno také běžnými receptory, pokud na ně působí silně nadprahový podnět.

Existuje několik typů bolesti, ta se dělí na:

1. Kožní bolest – neboli povrchová bolest jako následek procesů na povrchu těla, je lehce lokalizovatelná
2. Viscerální bolest – vzniká při poškození vnitřních orgánů (žaludeční vředy, zánět slepého střeva)

3. Hlubková bolest – bolest ve šlachách, kloubech a hlavě
4. Přenesená bolest – vzniká v případě, že se onemocnění vnitřních orgánů projevuje na povrchu těla např. poškození srdce se může projevit bolestí na levé vnitřní straně paže (**Obr. 14A**)
5. Fantómová bolest – fiktivní bolest např. v amputované končetině

Bolest je různými lidmi vnímána různě, ve stresových situacích snáší člověk bolest lépe. Intenzitu bolesti lze tlumit na různých úrovních buď přirozeně produkcí látek na bázi morfínu (endorfiny, enkefaliny – viz dále) nebo uměle podáním morfia. Částečně lze bolest ovládat vůlí, ale receptory bolesti mají malou až nulovou schopnost adaptace. Mechanismy nervových drah bolesti a jejich inhibiční vazby nejsou dostatečně prozkoumány. Z některých poznatků však vychází např. akupunktura (**Obr. 14B**).

Bolest doprovázejí charakteristické fyziologické změny řady orgánů – změny v činnosti srdce, zrychlené dýchání, pocení – i emotivní reakce – strach a úzkost.

3. Hygrorecepce

Některé skupiny živočichů mají zvláštní smysl pro vnímání vzdušné vlhkosti. Hygrorecepce umožňuje zvláště malým a v extrémních podmínkách žijícím živočichům vyhledat vhodnější podmínky a nalézt zdroje vody. Mechanismus funkce tohoto receptoru není zcela znám – předpokládá se, že transdukce podnětu je založen buď na chemoreceptci kolísajících osmotických poměrů v recepční buňce při různém obsahu vodních par ve vzduchu, a nebo na mechanoreceptci prostřednictvím detekce změn rozměrů nějakého hygroskopického materiálu pohlcujícího vlhkost.

4. Mechanorecepce

Umožňuje vnímat působení síly a pohybu hmot vnějšího a vnitřního prostředí. Podstata transdukce mechanického podnětu na receptorový potenciál spočívá v převedení stimulu na receptorový potenciál pomocí – mechanického vrátkového kanálu (**Obr. 15**) jehož pohyblivá doména se může jako poklop otevírat a zavírat. Např. u cilií je kanál lokalizován na vrcholu jednoho vlásku a vrátková doména je spojena proteinovým filamentem k sousednímu vlásku. Vzájemný pohyb cilií vede k otevírání a zavírání kanálu a vzniku receptorového potenciálu.

4.1. Jednoduché mechanoreceptory – povrchové

U různých druhů nebo skupin živočichů mají tyto receptory odlišnou stavbu. U hmyzu je základním typem – trichoidní senzila (**Obr. 16**) - opatřená chlupem (nebo jinou jeho modifikací kutikulárního původu), pomocnými strukturami a smyslovou buňkou.

U ptáků a savců slouží jako mechanoreceptory – hmatová peříčka a hmatové chlupy (kočka).

U člověka jsou základem hmatová tělíska v kůži (**Obr. 17**) – opatřena propletenými dendrity. Nachází se hlavně na dlaních, prstech a v okolí rtů. Reagují na dotek, teplo, tlak a bolest. Nachází se v největších koncentracích na dlaních, prstech, v okolí rtů atd.:

- Merkelovy disky – reagují na tlak
- Wagner – Meissnerova tělíska – dotek
- Vater – Paciniho tělíska – tlak a vibrace
- volná nervová zakončení – bolest (viz výše)
- termoreceptory – slouží k vnímání teploty. Jsou umístěny periferně – na kůži a sliznici nebo centrálně – v hypotalamu. Rozlišujeme: tepelné receptory zvané také Ruffiniho tělíska a chladové receptory – přičemž chladových receptorů je několikanásobně více než tepelných. Termoreceptory vykazují rychlou adaptaci (vstup do studené vody). U hadů jsou známy – termoreceptory neboli termolokátory (**Obr. 18**), registrující infračervené záření a umožňující sledování a lov kořisti podle teplotní stopy.

4.2. Jednoduché mechanoreceptory – vnitřní

Umožňují detekovat polohu a pohyb jednotlivých částí těla. U hmyzu jsou to strunové útvary napnuté napříč dutinami – chordotonální orgány (Johnstonův orgán), které slouží i k vnímání zvuku (**Obr. 19**).

Klasické mechanoreceptory této skupiny jsou - proprioceptory – které byly popsány u hmyzu i u obratlovců – ve svalech – svalová vřetenka (**Obr. 20**), vnitřních orgánech, kloubech, šlachách. Jsou drážděny při jakémkoliv pohybu – jsou nezbytné pro koordinaci pohybů, ale také k registraci naplnění žaludku, střev, močového měchýře, plic.

4.3. Speciální mechanoreceptory

- proudový smysl (**Obr. 21**) – umožňuje registraci pohybu vody u obojživelníků a ryb. Základem jsou kožní mechanoreceptory – neuromasty – buňky obsahující vlásky obalené rosolovitou hmotou a tvořící tak - cupulu. U ryb je sídlem tohoto smyslu – postranní čára, která se skládá ze dvou po bocích těla probíhajících kanálků, které se větví v hlavovém konci ve složitý labyrint chodbiček. Kanálky ústí na povrch a vniká do nich voda.

- echolokace (**Obr. 22**) – jedná se o schopnost registrovat odražené ultrazvukové vlny, které živočich sám vydává – jde o princip radaru a sonaru. Nachází se u netopýrů, delfínů a velryb. Netopýr vydává zvuky o frekvenci 20 – 200 kHz, odrazy zachytává boltci a analyzuje interval mezi impulsem, jeho odrazem a příjmem.

4.4. Polohový smysl – rovnovážný smysl

Aktivně se pohybující živočichové potřebují být informováni o své – poloze a pohybu. K tomu slouží – statokinetický orgán nebo vestibulární aparát. Existuje zásadě ve dvou modifikacích:

1. statocysta – (**Obr. 23**) nejčastěji se vyskytuje jako váček vyplněný políčkem senzoryckých buněk s jemnými vlásky zvaným – macula, a pevnými krystalky - statolity. Při pohybu dochází k přesunu krystalků, které dráždí smyslové buňky. Toto zařízení existuje v mnoha modifikacích u řady bezobratlých (s výjimkou hmyzu). Raci mají např. otevřené statocysty do kterých si vkládají jako statolity zrníčka písku. U člověka je orgánem se statolity – vejčitý utriculus a kulovitý saculus (**Obr. 24**) s krystalky uhličitanu vápenatého – otolity - v želatinové čepičce – krystalky mají průměr asi 0,01 mm. Toto zařízení registruje – lineární pohyb a gravitaci.

2. kanálky s tekutinou (vestibulární aparát) – u obratlovců je tento orgán tvořen třemi polokruhovitými chodbičkami kolmo na sebe postavenými, které se nachází ve vnitřním uchu (**Obr. 24**). Kanálky jsou vyplněny – endolymfou a obklopeny – perilymfou. V každém kanálku je rozšířené místo – ampula, kde se nachází - kupula – rosolovitý útvar do kterého jsou zanořeny vlásky – cilie receptorových buněk, ze kterých vyběhají nervová vlákna – rotačním pohybem hlavy dochází ke dráždění a k registraci tohoto pohybu.

Nerv, který vede informace z rovnovážného ústrojí do mozku – sluchově-rovnovážný nerv (VIII. hlavový nerv) – je společný pro rovnovážné i sluchové ústrojí.

4.5. Sluch

Zajišťuje vnímání zvuku, což je tlakové vlnění o určité frekvenci (Hz) šířící se prostorem. Oblast tohoto vlnění, kterou vnímáme, označujeme jako zvuk (20-20 000 Hz), vyšší frekvenci jako ultrazvuk, nižší jako infrazvuk. Vlnová délka zvuku – je vzdálenost, kterou vlna urazí za dobu jednoho kmitu, výška vlny – je její amplituda. Výšku tónu určuje – kmitočet neboli frekvence vibrací – vysokofrekvenční tóny jsou tedy vysoké a nízkofrekvenční zase nízké. Frekvence je nepřímo úměrná vlnové délce. Tóny o krátké vlnové délce mají vysokou frekvenci a vnímáme je jako vysoké, a naopak, tóny o dlouhé vlnové délce mají nízkou frekvenci a vnímáme je jako nízké.

Vnímání zvuku je důležité pro dorozumívání mezi jedinci téhož druhu a výměnu informací mezi jedinci různých druhů.

U hmyzu se vyvinuly dva způsoby vnímání zvuku:

- netympanální receptce – chordotonální ústrojí, Johnstonův orgán
- tympanální receptce - (**Obr. 25**) zajišťují ji tympanální orgány, které se skládají z bubínku, rezonátoru a sluchových buněk. Zvuková vlna rozechvěje bubínek, který naráží na smyslové buňky – crista acustica – a dráždí je. Přenos chvění je zefektivněn rezonátorem.

Obratlovci mají různě vyvinutý sluch. Ryby už mají vnitřní ucho, obojživelníci i střední ucho. U některých ryb (kaprovité) známe – Weberovo ústrojí (kůstky) – které funkčně

propojují plynový měchýř s vnitřním uchem a zajišťuje vnímání zvukových vln šířících se vodou. Řada plazů má již i vnější ucho. Ucho ptáků je podobné savcům – pouze hlemýžď není spirálový, ale jen prohnutý.

Sluchové ústrojí savců

Skládá se z – vnějšího ucha (**Obr. 26**) – které obsahuje boltec a zevní zvukovod, které zachycují vlny a soustřeďují je na – bubínek.

Následuje – střední ucho, které je od vnějšího odděleno bubínkem, na který nasedají sluchové kůstky – kladívko, kovadlinka a třmínek – ty přenášejí vibrace na – oválné okénko vnitřního ucha. Střední ucho je spojeno s nosohltanem – Eustachovou trubicí – a slouží k vyrovnávání tlaků.

Vnitřní ucho – je systém kanálků (POZOR neplést s vestibulárním aparátem!) a receptorů za – oválným a okrouhlým okénkem. Je to vlastně systém trojice kanálků (**Obr. 27**), které jsou svinuty v podobě – hlemýždě. U člověka se vnitřní ucho nachází v dutině – kosti skalní. Na příčném řezu hlemýžděm rozeznáváme:

- scala vestibuli - obsahuje perilymfu – se středním uchem je spojeno – oválným okénkem
- scala media – obsahuje endolymfu
- scala tympani – obsahuje také perilymfu - se středním uchem je spojeno – okrouhlým okénkem.

Scala vestibuli a scala media jsou odděleny – Reissnerovou membránou, a scala media a scala tympani zase – bazilární membránou.

Na bazilární membráně je umístěn vlastní čivý orgán – Cortiho orgán. Jde o systém – receptorních vláskových buněk, které jsou kryty – tektoriální membránou – membrana tectoria (**Obr. 28**).

Vnímání zvuku

Zvukové vlny prochází vnějším uchem a naráží na bubínek. Ten se rozechvívá a přenáší pohyb přes sluchové kůstky na oválné okénko – zde dochází až k 20 násobnému zesílení. Chvění membrány oválného okénka se přenáší na perilymfu a další struktury. Vlna vibrací vyvolá příčné chvění vláken a vlnění bazilární membrány s receptorovými buňkami Cortiho orgánu. Vlázky receptorových buněk při pohybu naráží na tektoriální membránu, čímž dochází k jejich dráždění a vzniku receptorových potenciálů.

Bazilární membrána je úzká a tuhá, ale směrem dále do hlemýždě se stává pružnější. Oblast vnímání se mění podle frekvence vibrace zvuku (**Obr. 29**). Tóny s vysokou frekvencí se vnímají na začátku hlemýždě, nízké tóny dále. Zvukové vlny jsou tak tříděny podle své frekvence.

Vznikající akční potenciál se šíří sluchovým nervem (sluchově-rovnovážný nerv, VIII. hlavový nerv – společný pro rovnovážné i sluchové ústrojí) do sluchového centra mozkové kůry ve – spánkovém laloku. Zvuky jsou částečně přenášeny i kostmi.

5. Magnetorecepce a elektrorecepce – využití v navigaci

Mnozí živočichové jsou schopni vnímat magnetické a elektrické pole Země a jejich změny využít v navigaci. Tato schopnost byla potvrzena hlavně u migrujících živočichů – některých druhů hmyzu (včely, motýli), ptáků, velryb, želv a dalších. Informace z této oblasti jsou dosti kusé a často obestřeny tajemností, která plyne z toho, že člověk tyto smysly nemá a hlavně dříve bylo obtížné pochopit, jak tyto smysly mohou fungovat.

Schopnost navigace je však komplexní záležitost, která nezahrnuje pouze vnímání magnetického a elektrického pole, ale jejich kombinaci s dalšími údaji jako je měření roviny polarizovaného světla, výšky Slunce nad obzorem a polohy hvězd, identifikace vůní, zvuků a významných orientačních bodů v krajině atd.

- Magnetorecepce – je schopnost řady organismů vnímat magnetické pole Země (**Obr. 30**), a jeho směr a inklinací úhel využívat jako kompasu. Magnetický smysl je vyvinut u řady druhů živočichů – ptáků, mloků, hmyzu (motýli, švábi, mravenci, včely). Je známo, že holub domácí, pokud je vypuštěn na neznámém místě tak nejprve létá několik minut v kruzích a teprve potom se vydá správným směrem domů. Pokud na holuba umístíme malý magnet nebo magnetickou cívku (**Obr. 31**), případně pokud se holub nachází v magnetických anomáliích, tak se chová dezorientovaně.

Předpokládá se, že magnetické pole mohou živočichové vnímat pomocí – magnetoreceptorů. Jejich přesné umístění v těle není dostatečně známo a fungování není dosud uspokojivě vysvětleno. Magnetorecepce je spojena se schopností produkovat a shromažďovat – magnetické částice (oxid železnato-železitý zvaný magnetit, Fe_3O_4). Tyto částice byly prokázány už u bakterií, které jsou schopny orientace směrem k severnímu nebo jižnímu pólu podle toho na které polokouli Země se bakterie nacházejí. Dále byly magnetické částice prokázány u hmyzu, kde se mohou hromadit v tukovém tělese nebo v tykadlech. Mechanismus vnímání magnetického pole u hmyzu však také není znám. U obratlovců bylo hromadění magnetických částí pozorováno v blízkosti mozku nebo přímo v něm (**Obr. 32**). Např. u některých velryb bylo prokázáno jejich hromadění v některých oblastech kůry mozkové. Předpokládá se, že existence geomagnetických anomálií je příčinou, proč někdy velryby ztrácí orientaci a najíždí na mělčiny, kde hynou.

- Elektrorecepce - někteří živočichové jsou schopni vnímat elektrické pole a jeho změny pomocí - elektroreceptorů. Předpokládá se, že tuto schopnost mají např. úhoři, kteří mají velmi citlivé elektroreceptory schopné vnímat elektrické pole vytvářené pohybem mořských proudů v magnetickém poli Země (viz Maxwellovy elektrické a magnetické zákony). Elektrorecepce byla také popsána i u některých dalších ryb a paryb. Některé z nich jsou pak

schopny elektrický proud vytvářet (**Obr. 33**), a to pomocí specializovaných orgánů tvořených modifikovanou svalovou nebo nervovou tkání, která je schopna generovat elektrické pole. To může sloužit nejen k orientaci v prostoru, ale i k lovení kořisti.

- Orientace podle Slunce a hvězd. Existuje řada důkazů, že mnozí živočichové jsou schopni využívat pohybu vesmírných těles k orientaci. Klasickým příkladem jsou třeba včelí tance (**Obr. 34**). Také u holuba domácího byla tato schopnost prokázána jednoduchým pokusem (**Obr. 35**), kde pokusný jedinec byl udržován v umělé fotoperiodě. Po vypuštění se holub vydal směrem, který se odchyloval od předpokládaného cíle letu o úhel, který odpovídal zdánlivému pohybu Slunce na obloze za časový rozdíl mezi reálnou a umělou fotoperiodou. Podobně bylo prokázáno (držením jedinců v planetáriu s různě situovanou noční oblohou), že v noci migrující ptáci se mohou orientovat podle postavení hvězd (**Obr. 36**).

- Orientace podle polarizovaného světla. Sluneční světlo přicházející z vesmíru je nepolarizované a polarizuje se podle fyzikálních zákonů po odrazu z atmosférických částic (**Obr. 37**). Některé druhy hmyzu a ptáků jsou schopni měřit hladinu polarizace a využívat ji v navigaci, což je velmi výhodné při zatažené obloze nebo v případě, že Slunce není vidět.

6. Fotorecepce

Světlo zajišťuje orientaci živočichů v prostoru a čase. Pro člověka vnímání světla zajišťuje 85% veškerých informací. Světlo ovlivňuje řadu pochodů v sensorických i jiných buňkách těla. Je spojeno také s ovlivňováním rytmů v těle. Viditelné světlo pro člověka představuje vlnovou délku – 380 – 780 nm (**Obr. 38**).

Světlo vnímají živočichové světločivnými orgány – od jednoduchého vnímání intenzity světla až po dokonalé obrazové vidění (**Obr. 39**). Orgány k tomu sloužící musí obsahovat:

- fotosenzitivní buňky s pigmenty
- dioptrický pomocný aparát (u dokonalých očí)

Nejdokonalejší vidění u bezobratlých zajišťuje – složené oko členovců, které zajišťuje mozaikové vidění, kdy každé omatidium vidí kousek zorného pole (mozaiku). U obratlovců je to – komorové oko (**Obr. 40**), které zajišťuje dokonalé obrazové vidění.

6.1. Složené oko členovců (**Obr. 41**)

Skládá se z desítek až tisíců – omatidií – které představují základní stavební a funkční jednotku hmyzího oka (**Obr. 42**). Omatidium je kryto – facetou – 5-6 bokým průhledným terčkem z kutikuly – která plní funkci rohovky. Je to ochrana oka a součást dioptrického aparátu, protože pomáhá soustřeďovat světlo na smyslové buňky. Pod facetou jsou 4 – křišťálové (krystalogenní) buňky, které tvoří – křišťálový kužel – ten hraje roli čočky o stálé ohniskové vzdálenosti (tj. není schopen akomodace). Vše je obaleno – pigmentovými buňkami, které plní funkci – clony – tj. propouští jen světlo o vhodné intenzitě a pod

správným úhlem. Dále je zde 4 – 8 zrakových buněk, které vylučují světlolomný – rhabdom – s očními pigmenty. Ten spolu se zrakovými buňkami tvoří – sítničku (retinulu) – z ní pak vychází zrakový nerv.

Hmyz vnímá – barvy, ale vnímání má oproti člověku posunuto do UV oblasti – červenou část spektra vnímá špatně nebo vůbec a naopak vidí i část UV oblasti. Hmyz je schopen vnímat i – polarizované světlo.

Podle stavby rozlišujeme:

- apoziční omatidium – má v podstatě výše popsanou stavbu, je výhodné pro denní vidění. Do omatidia proniká jen světlo více méně kolmé, ostatní paprsky jsou pohlceny pigmentem – zato je ale obraz ostrý.

- superpoziciční omatidium – je výhodné pro vidění za šera a tedy typické pro noční hmyz. Pigmenty se podle potřeby přesouvají a tak nepohlcují světlo, i šikmé světlo (o nízké intenzitě) proniká k sítnici i z jiných facet. Obraz je sice neostrý, ale i když je slabé intenzity, je vnímán.

6.2. Komorové oko obratlovců (Obr. 43)

To se skládá z následujících částí (**Obr. 44**) – rohovka, bělima, cévnatka, duhovka (odpovědná za zbarvení), zornice, přední a zadní oční komora, čočka s řasnatým tělesem, sklivec, okohybné svaly a sítnice složená z fotoreceptorů – tyčinek a čípků. Na sítnici se dále nachází žlutá a slepá skvrna, a vychází z ní také zrakový nerv (**Obr. 45**).

6.2.1. Optický aparát

Zajišťuje příjem a úpravu světelných paprsků tak, aby ve vhodné intenzitě dopadaly na světločivnou část oka. Optický aparát zahrnuje – rohovku, čočku (se schopností akomodace), zornici, přední a zadní komorovou vodu a sklivec.

- Rohovka – kromě ochranné funkce hraje důležitou roli při směřování světelných paprsků, protože ty se na ní paprsky ohýbají pod různým úhlem a pak směřují přes čočku na sítnici tak, že vznikající obraz je obrácený – jak hlavou dolů, tak pravolevově (**Obr. 46**). Nerovnost rohovky vede k oční vadě – astigmatismu – kdy vznikající obraz je neostrý.

- Čočka – je přitisknuta na vnitřní stranu duhovky a je zavěšena na závěsných vazech – řasnatého tělesa. Úlohou čočky je usměrnit nejostřejší obraz na receptorové buňky sítnice tj. změnou ohniskové vzdálenosti zaostřit obraz. Zaostření se děje buď posunem celé čočky (nižší obratlovci) nebo akomodací (vyšší obratlovci), což představuje změnu ohniskové vzdálenosti čočky. Při pozorování předmětů vzdálených méně než asi 5 m (u člověka) dochází k vyklenutí čočky, při pozorování předmětů vzdálených více jak 5m ke zploštění čočky. Tyto

pohyby zajišťuje akomodační sval – musculus ciliaris – ovládaný parasymptikem, který je napojen na řasnaté těleso. Pro každé oko existuje – fixační bod daleký (maximálně vzdálený bod, který je ještě viděn ostře – u normálního oka se blíží nekonečnu) a fixační bod blízký (je ještě viděn ostře s maximální akomodací – u normálního oka 15-17 cm). Trvalé pozorování blízkých předmětů je proto pro oko únavné.

Čočka je tvořena transparentními buňkami, které se obnovují na její vnější straně – v jejím středu jsou tedy nejstarší. Centrální buňky také nejrychleji stárnou a později nejsou schopny akomodace. Takovou závadu je třeba řešit brýlemi.

- Základní oční vady jsou (Obr. 47):

- krátkozrakost (myopie) – obraz dopadá před sítnicí – odstraňuje se rozptylkami
- dalekozrakost (hyperopie) – světelné paprsky se spojují za sítnicí – odstraňuje se spojkami
- stařecké vidění (presbyopie) – ztráta akomodační schopnosti oka, oko se stává dalekozrakým a hůře vidí blízké předměty.

- Duhovka a zornice – duhovka je zbarvena přítomností pigmentu melaninu a určuje barvu očí. Mezi duhovkou a rohovkou je – přední oční komora, za duhovkou (před čočkou) je zadní oční komora. Obě komory jsou vyplněny komorovou vodou, která neustále protéká po povrchu čočky ze zadní do přední komory (**Obr. 48**), kde se vstřebává. Zornice mění průměr od 1 do 8 mm, čímž reguluje množství tedy intenzitu světla přicházejícího dovnitř oka – funguje tedy jako clona. Obě zornice reagují reflexně stejně, i když působíme pouze na jedno oko. Průměr zornice se mění činností dvou hladkých svalů kontrolovaných okohybným nervem (III. hlavový nerv), který řídí i akomodaci čočky a pohyb očí. K rozšíření zornic dochází nejen reflexně, ale i po podání některých látek.

U obratlovců dochází k postupnému zdokonalování dioptrického aparátu oka nebo k tvorbě specifických struktur. Např. v oku ptáků je zvláštní útvar – hřebínek - pecten (Obr. 49), který ční do sklivce a hraje roli při orientaci ptáků – umožňuje měřit polohu Slunce (i jiných nebeských těles) na obloze. U dravců umožňuje lépe pozorovat kořist na jednotvárném pozadí oblohy.

6.2.2. Světločivný aparát

Jeho funkcí je zachytit světelný paprsek a změnit energii fotonů na energii akčního potenciálu a umožnit tak nervové vedení této informace do mozku, kde dochází k vlastnímu vnímání světla. Světločivný aparát zahrnuje sítnici, která se skládá z receptorových buněk – tyčinek a čípků a specializovaných nervových buněk. V oku člověka je asi 120 – 130 milionů tyčinek a 6 – 7 milionů čípků. Každá receptorová buňka je spojena s dalším neuronem – bipolární buňkou (Obr. 50) a dále s gangliovou buňkou. Sítnice se tedy skládá ze tří vrstev uspořádaných tak, že paprsek světla vnikající do oka musí projít nejprve kolem gangliových

buněk, pak kolem bipolárních buněk a teprve potom dopadá na receptorové buňky. Takové oko se nazývá – inverzní.

Na sítnici rozlišujeme žlutou skvrnu (fovea) – místo s neostřejším viděním, kde je vysoká koncentrace čípků a slepou skvrnu – odtud vychází zrakový nerv a sítnice je zde vůči světlu necitlivá.

- Tyčinky (Obr. 51) – jsou zodpovědné za černobílé vidění, protože jsou velmi citlivé na světlo, proto působí jako fotoreceptory v noci (při snížené intenzitě světla), ostrost vidění je ale slabá. Tyčinky jsou nejpočetnější na periférii sítnice, chybí v jejím centru. U tyčinek mluvíme o tzv. velké konvergenci – mnoho tyčinek (až 140) se sbíhá k jedné bipolární a gangliové buňce – ostrost vidění je slabá, ale je zde velký prostor pro prostorovou a časovou sumaci.

- Čípky – jsou aktivní až při vyšší intenzitě světla, slouží tedy především ve dne a jsou citlivé na rozlišování barev. U čípků existuje tzv. malá konvergence – přímé spojení čípku přes jedinou bipolární a gangliovou buňku do mozku. Je zde tedy malý prostor pro sumaci, ale zato ostrost vidění je při dobrém světle velká.

Na obou typech receptorových buněk (tyčinkách i čípcích) rozlišujeme – vnější segment tj. receptorovou část citlivou na světlo a – vnitřní segment část s jádrem a presynaptickým zakončením. Oba segmenty jsou spojeny zeslabeným místem – spojovacím vláknem neboli ciliem. Vnější segment obsahuje až 2000 pravidelně uspořádaných - membránových disků. V membráně každého disku je až 800 000 molekul fotopigmentu. Ve vnitřním segmentu jsou nápadné vláknité mitochondrie a jádro.

Axony gangliových buněk se spojují do nervových vláken a tvoří zrakový nerv (II. hlavový nerv) vedoucí do mozku – do týlního laloku kůry mozkové. Na této cestě dochází ke křížení optických nervů ze sítnice – kříží se ale jen výstupy z centrální části sítnice, z periferie se nekříží (viz kapitola Nervová soustava a její funkce).

Podle fotopigmentu rozlišujeme 1 typ tyčinek a 3 typy čípků – citlivé na červené, zelené a modré světlo (Obr. 52). Barevný vjem světla vzniká smíšením všech typů receptorového vidění.

6.2.3. Fotochemie vidění

Vnímání světla je zprostředkováno očním pigmentem, který zajišťuje přeměnu energie fotonu na akční potenciál. Pigment – rhodopsin, se skládá z – retinalu – aldehydu vitamínu A (což je alkohol retinol) konjugovaného s – opsinem. Opsin je transmembránový protein (**Obr.**

53) obsažený ve fotosenzitivních buňkách. Jeho molekula 7 krát prochází membránou, čímž je podobná rodině hormonálních a neurotransmiterových receptorů spojených s G-proteinem.

Opsin je v každém ze 4 pigmentů jiný a určuje specifickou světelnou citlivost na všechny druhy světla – u tyčinek nebo na červenou, modrou a zelenou u čípků.

Retinal – existuje ve dvou formách (**Obr. 54**) cis a trans - 11-cis izomer je nestabilní (**Obr. 55**) a jeho interakce s fotonem způsobuje strukturní změny vedoucí k tvorbě - metarhodopsinu, který spustí kaskádu dalších dějů vedoucích ke vzniku akčního potenciálu.

U komorového (obratlovci) a složeného (členovci) oka existují určité rozdíly nejen v anatomii oka, ale i v mechanismu vzniku akčního potenciálu, přestože princip vnímání světla za přítomnosti ftopigmentů je stejný:

1. Složené oko - členovci:

a. Bezobratlí mají – rhabdomerické fotoreceptory

b. Fotoreceptory bezobratlých se při dopadu fotonu klasicky - depolarizují

c. U bezobratlých (hmyz) je vznik metarhodopsinu spojen s aktivací – G-proteinu, který iniciuje kaskádu druhého posla vedoucí k depolarizaci membrány a vzniku akčního potenciálu. Metarhodopsin je inaktivován fosforylací a vazbou na bílkovinu – arrestin. Tento komplex je opět fotosenzitivní a dává vznik inaktivnímu rhodopsinu. Ten se aktivuje defosforylací a uvolněním z arrestinu, čímž vzniká aktivní molekula rhodopsinu schopná absorbovat světlo (**Obr. 56**).

2. Komorové oko - obratlovci:

a. Obratlovci mají – ciliární fotoreceptory

b. Tyčinky a čípky obratlovců se při podráždění světlem – hyperpolarizují

c. K hyperpolarizaci u komorového oka obratlovců dochází proto, že ve tmě (v klidu) jsou Na^+ kanály na povrchu tyčinek otevřené a přesuny Na^+ a K^+ iontů jsou téměř vyrovnané. Klidový potenciál je za tmy tedy relativně málo negativní (jen asi -30mV). Na^+ ionty, které takto ve tmě snadno pronikají dovnitř receptorové buňky se označují jako – temnostní proud (**Obr. 57**). Jeho udržování je umožněno přítomností cGMP, který udržuje Na^+ kanály v otevřeném stavu, a který vzniká ve vnějším segmentu tyčinky z GTP. Po dopadu fotonu dojde k následující reakci (**Obr. 58**): 11-cis retinal – metarhodopsin II – transducin – fosfodiesteráza. Tento aktivní enzym hydrolyzuje cGMP na GMP, čímž dojde k uzavření Na^+ kanálů a vzniku hyperpolarizace (asi -70 mV). Ta hraje roli receptorového potenciálu a na synaptickém terminálu moduluje vylévání mediátoru a vznik akčního potenciálu.

Adaptace – za šera a v noci se oko adaptuje – citlivost se zvýší 25 000 až 30 000 krát. To souvisí se syntézou rhodopsinu v tyčinkách. Stejně se oko adaptuje na světlo. Obnova rhodopsinu je pomalejší než jeho štěpení, adaptace na tmu je proto pomalejší než na světlo.

Úplná adaptace čípků trvá asi 8 minut, tyčinek asi 30 minut (ve tmě je v oku nejvíce rhodopsinu – na světle se rozkládá).

6.2.4. Pomocné struktury oka:

- okohybné svaly – u člověka je jich 6 a řídí pohyby oka. Jsou kontrolovány okohybným nervem (III. hlavový nerv), kladkovým nervem (IV. hlavový nerv) a odtahovacím nervem (VI. hlavový nerv).
- oční víčka – u obratlovců jsou alespoň 2, u plazů a ptáků se navíc nachází – mžurka. Hadi mají víčka srostlá, průhledná a nepohyblivá. Vnitřní plochu víček člověka kryje sliznice zvaná – spojivka
- slzná žláza – slzy (asi 1ml/den) omývají a zvlhčují oko, obsahují baktericidní látky
- obočí, řasy – tvoří ochranu oka