

## Fyziologické principy pohybu

Aktivní pohyb je jedním ze základních projevů života. Existuje na úrovni – subcelulární, celulární, orgánové a organismální. Zdrojem pohybu v živočišném světě jsou – interakce bílkovinných vláken - cytoskeletu. Pro subbuněčný i buněčný pohyb platí, že je založen na spolupráci dvou typů bílkovinných vláken. Jedno vlákno funguje jako motor a druhé jako kolejnice. Shlukováním specializovaných buněk s vysokým obsahem cytoskeletálních vláken pak vznikají – svaly – biologické motory konvertující energii ATP na pohyb.

Cytoskelet – je dynamická struktura zajišťující nejen pohyb buňky, ale i její oporu a tvar. Je tvořen – mikrotubuly nebo mikrofilamenty (**Obr. 1a**), které zajišťují subcelulární pohyb látek a struktur v rámci buňky, a následně tak mohou měnit a ovlivňovat i pohyb celé buňky.

1. Mikrotubuly – jsou součástí cytoskeletu všech eukaryotických buněk - mají statickou funkci a zajišťují také pohyb organel, jsou jimi tvořeny buněčné výběžky (axony, dendrity), bičíky, řasinky, dělicí tělísko atd.

a) Mikrotubuly mohou mít tvar trubiček složených z mnoha filament, ty se dále skládají z kuliček sférické bílkoviny – tubulinu. V klasické podobě mají strukturu 9 párů + 2 tubulinu. Trubičky jsou spojeny asociační bílkovinou – dyneinem (**Obr. 1b**), která se skládá z těžkého a lehkého řetězce. Dynein je schopen transformovat energii ATP na svou konformační změnu – to vede k napojení dvou sousedních párů dyneinových hlav na mikrotubuly a vzájemnému pohybu. Synchronizace takového pohybu vede ke šroubovitému pohybu bičíků a řasinek.

b) Dalším typem proteinu je – kinezin (**Obr. 2**), je podobný myozinu, ale funguje jako dynein – tj. za spotřeby ATP se pohybuje po vláknech mikrotubulů a „rozváží“ připojené částice. Kinesinem se translokují membránové organely nebo jiné částice cytoplazmy.

2. Mikrofilamenta – jsou to základní pohybové bílkoviny, dělí se na - aktin a myozin. V cytoplazmě tvoří souvislou síť, takže mají nejen pohybovou, ale i strukturní a statickou funkci. Myozin funguje jako motor a aktin jako kolejnice.

### **1. Typy pohybu**

Existují tři typy buněčného pohybu – pomocí řasinek a bičíků, améboidní pohyb a svalový pohyb. Vše je zajištěno pomocí – mikrotubulů a mikrofilamentů:

a) Pohyb brvami nebo bičíky – nachází se u jednobuněčných organismů, epitelových buněk a spermií. Je založen na interakci tubulinu a dyneinu. Brvy a bičíky mají klasickou strukturu 9 párů + 2 tubulinu a na bázi – bazální tělísko.

b) Améboidní pohyb – vyskytuje se u jednobuněčných a u některých buněk mnohobuněčných např. krvinky (bílé) při cestě z krevního řečiště do tkání. Mechanismus tohoto pohybu není zcela vyjasněn, ale spočívá ve vytváření – pseudopodií – kdy pravděpodobně spolupracují aktino - myozinové komplexy.

c) Svalový pohyb – nejběžnější forma pohybu makroskopických živočichů. Svalové buňky jsou specializovány na přeměnu energie ATP na kontraktilní pohyb. Podle histologické stavby rozlišujeme 3 typy svalů:

- příčně pruhované – kosterní (kosterní svaly u člověka představují 40-50% hmotnosti těla)
- hladké – svaly tělních dutin a orgánů (s výjimkou hmyzu)
- srdeční – zvláštní svalovina strukturně podobná příčně pruhované, ale funkčně hladké svalovině.

## 2. Struktura a funkce příčně pruhovaného svalu

Základní strukturální jednotkou je – svalová buňka (Obr. 3) zvaná – svalové vlákno. Svalová buňka obsahuje velký počet – mitochondrií – sarkozómů. Svalová buňky vzniká embryonálně splynutím více buněk – myoblastů – proto obsahuje více jader. Modifikované endoplazmatické retikulum se nazývá – sarkoplazmatické retikulum (Obr. 4). Na jejím povrchu je – sarkolema, uvnitř sarkoplazma. Sarkolema se do sarkoplazmy zanořuje – transversálními tubuly (Obr. 5), které zvětšují povrch.

Základní funkční jednotka svalového vlákna je – myofibrila – jedno svalové vlákno obsahuje několik set myofibril. Myofibrila se skládá z několika kontraktilních bílkovin:

1. aktin – (**Obr. 6**) tenké filamentum, které se skládá z globulárních aktiniových monomerů, které polymerizují ve dvě vlákna, která se vzájemně obtáčí (šroubovice)

2. myozin - (**Obr. 7**) tlusté filamentum, podlouhlé silné vlákno, které je schopno reagovat s aktinem za vzniku můstků. Myozin se skládá ze dvou vzájemně se obtáčejících  $\alpha$ -helixů na jejichž jednom konci se tvoří – hlavy, z nichž každá odpovídá jednomu řetězci, hovoříme o tzv. – dvouhlavové oblasti. Chemicky se myozin skládá z – lehkého meromyozinu, těžkého meromyozinu a 2 hlav. „Hlava“ reaguje s aktinem při svalovém stahu. Myozinové filamentum se skládá ze 150 – 300 molekul

3. tropoin a tropomyozin – (**Obr. 8**) bílkoviny, které v klidovém stavu blokují vazbu aktin-myozin. Tropomyozin tvoří vlákno podél aktiniového filamenta. V pravidelných odstupech se nalézají molekuly tropoinu. Rozlišujeme 3 druhy tropoinu – C, I a T: C - zajišťující vazbu vápníku; I – blokující (inhibitory) vazbu aktinu na myozin; T – zajišťující vazbu na tropomyozin.

### 2.1. Sarkomera

Základní funkční jednotkou myofibrily je – sarkomera – je to část myofibrily, kde se realizuje svalový stah. Formálně sarkomera obsahuje (Obr. 9, 10):

- Z-linie – vymezují jednu sarkomeru a obsahují  $\alpha$ -aktinin, na který se ukotvují aktinová vlákna
- A-pruhy – anizotropní, dvojlomné pruhy tvořené myozinem
- I-pruhy – izotropní, jednolomné, tvořené aktinem

- H-oblasti – příčné myozinové můstky tvořené H-meromyozinem (těžkým (=heavy) myozinem), který se nachází uvnitř A-pruhu. Jejich konce obsahují hlavice vážící se na aktin – mají ATP-ázovou aktivitu.

### 3. Mechanismus svalové kontrakce

#### 3.1. Nervosvalové spojení (Obr. 11, 12)

Podněty vyvolávající svalové stahy se šíří motorickým neuronem a končí na – nervosvalové ploténce. Ta má stavbu podobnou jednoduché synapsi – synaptická štěrbina je zde ale širší – asi 50 nm. Akční potenciál vyvolá uvolnění acetylcholinu (u hmyzu pravděpodobně L-glutamát) a vzniká – místní ploténkový potenciál. Dochází ke klasické reakci – přesunu  $\text{Na}^+$  iontů do buňky a vzniku depolarizace. Plotýnkové potenciály se sčítají (sumace) - zpravidla několik set jich vyvolá akční potenciál na svalovém vlákně. Ten stimuluje uvolnění  $\text{Ca}^{++}$  iontů ze sarkoplazmatického retikula a spustí svalový stah (viz níže).

Nervosvalové ploténky jsou citlivé na různé vnější vlivy a lze je vyřadit z provozu několika způsoby:

1. Blokací receptorů - receptory pro acetylcholin na postsynaptické membráně se zablokují reverzibilně nebo ireversibilně a synapse se tak stává nefunkční. Tuto schopnost má např. jed – kurare. Ireversibilní blokádu acetylcholin recepčního systému způsobují hadí jedy –  $\alpha$ -bungarotoxin a najatoxin.

2. Inhibicí acetylcholin esterázy – synapse je tak trvale aktivována acetylcholinem a je také nefunkční. Takto působí např. organofosfáty (některé pesticidy).

3. Inhibicí uvolňování acetylcholinu – např. botulinem.

#### 3.2. Svalový stah

Po vzniku akčního potenciálu se depolarizace rychle šíří dovnitř buňky, protože povrchová membrána u svalových buněk invaginuje hluboko do sarkomery (**Obr. 13**), a způsobí uvolnění  $\text{Ca}^{++}$  iontů z endoplazmatického retikula (**Obr. 14**) do cytoplazmy. Za tuto reakci jsou zodpovědné – napětově řízené  $\text{Ca}^{++}$  kanály. Klidová vysoká koncentrace  $\text{Ca}^{++}$  iontů uvnitř sarkoplazmatického retikula je udržována výkonnými  $\text{Ca}^{++}$  pumpami (antiport s  $\text{Mg}^{++}$ ). Koncentrace vápníku je v klidovém stavu v cytoplazmě velmi nízká – s příchodem akčního potenciálu se však pronikavě zvýší (**Obr. 15**).

Uvolněný vápník vyvolá sled reakcí, jehož důsledkem je vzájemná interakce svalových bílkovin, která ústí ve svalový stah. Vápník se naváže na molekulu troponinu (**Obr. 16**), což způsobí konformační změnu, která vede k zasunutí tropomyozinového vlákna do štěrbiny aktinové dvoušroubovice, čímž se odhalí vazebné místo aktinu pro hlavu myozinu. Uvolněné  $\text{Ca}^{++}$  ionty se ihned čerpají zpět do sarkoplazmatického retikula – za spotřeby ATP. Hlava myozinu se tak může navázat na aktin (**Obr. 17**) - v této fázi je na hlavu navázán ADP-Pi, takže mluvíme o myozin-ADP-Pi-komplexu, ve kterém hlava vůči zbývajcímu myozinovému

vláknu svírá úhel asi 90°. Jestliže se uvolní z tohoto komplexu anorganický fosfor – Pi – myozinová hlavice změní konformaci – úhel se sníží z 90° na 50° – což vede k posuvu filamentů proti sobě. Vzniká tzv. – rigorový komplex – který může být uvolněn jen novou vazbou s ATP, při které se původní ADP uvolní. Navázáním ATP dojde k drobné změně konformace hlavy a tím ke zrušení vazby aktinu na myozin. Pak se nový ATP se štěpí na ADP a Pi (které ale zůstávají připojeny dále k hlavě) a uvolněná energie se využije a narovnáání úhlu myozinové hlavy zpět na 90° a tím se cyklus uzavírá (**viz také Obr. 18, 19**).

Ve svalu mrtvého ATP chybí – Ca<sup>++</sup> ionty nejsou čerpány zpět do sarkoplazmatického retikula a chybí energie i k rozštěpení vazby aktin-myozin a vzniká posmrtná ztuhlost – rigor mortis. Přítomnost ATP v normálním živém svalu vede k uvolnění myozinu z aktinu a narovnáání myozinových hlav. ATP-ázovou aktivitu mají přímo myozinové hlavy. Spotřeba ATP tedy provází – relaxaci nikoliv kontrakci (Obr. 20).

Je-li sval dále stimulován, dochází k dalším cyklům a dalšímu posuvu. Délka posuvu je malá (μm), proto dochází k opakovanému připojení a všechny myozinové hlavy vlákna „veslují“ po aktinu a kontrakce je proto plynulá.

Některé svaly se smršťují – izotoniccky (viz výše), jiné izometricky – sval se nezkracuje, síla je vyvolána tendencí hlav k překlopení (**Obr. 21**). Při - izometrické kontrakci svalu - se zvýší svalové napětí, ale nedochází ke kontrakci svalu. Příkladem je zvedání předmětu, který je těžší, než jsme schopni zvednout. Dojde při tom ke zvýšení svalového napětí, ale sval se nezkrátí – ve skutečnosti se nepatrně zkrátí (asi o 1%), ale jen tak, aby se vyvolal větší tonus. Přestože se sval nezkracuje, tak dochází k tvorbě a rozpadu interakcí aktinu a myozinu a ke spotřebě energie.

Izotonická kontrakce – je klasická svalová kontrakce, kdy se sval zkracuje, jeho napětí ale není přísně „izotonické“, protože se musí do určité míry zvyšovat, ale ne tolik jako u předchozího případu.

Při svalové práci se zpravidla uplatňují oba principy – nejprve se zvýší svalový tonus (izometrická kontrakce), a až překonáme odpor (třeba zvedaného předmětu), tak dojde ke zkrácení svalu (izotonická kontrakce).

Při (izotonické) kontrakci se aktiniová a myozinová vlákna zasouvají mezi sebe – jejich délka se však nemění (Obr. 22, 23) – mění se pouze délka celého svalu.

### 3.3. Stupňovaná kontrakce a uspořádání svalů

Přirozená kontrakce kosterního svalu vyvolaná akčním potenciálem má povahu zákona „vše a nebo nic“ – jeden nervový impuls vyvolá jednu svalovou kontrakci a posun svalu je při ní konstantní. Protože však nervový impuls trvá kratší dobu než svalová stah, tak při několika za

sebou následujících akčních potenciálech přichází další akční potenciál dříve než je svalový stah vyvolaný předchozím potenciálem dokončen. To vede k - sumaci svalového stahu (**Obr. 24**). Tato sumace může být časová nebo prostorová. Sumace nenastává, pokud je prodleva mezi stimuly velká. Vyšší frekvence stimulů však vytváří kontrakce, které jsou - sumovány (**viz Obr. 24**). Pokud se frekvence dále zvyšuje sumace se začínají - fúzovat - a nastává hladký tetanus - který představuje trvalou kontrakci svalu (tetanická kontrakce).

Kombinace jednotlivých kontrakcí a sumací umožňuje - graduovanou (stupňovanou) svalovou odpověď, která zajišťuje přesné koordinované pohyby (např. prstem ruky). Jejich koordinace se zpravidla realizuje nikoliv na úrovni jednotlivých svalových vláken, ale na úrovni - motorických jednotek. Motorická jednotka - je soubor několika svalových vláken inervovaných jedním axonem. Velké svaly mají mnoho svalových (motorických) jednotek, menší svaly jich mají méně, u hmyzu nacházíme svaly, které mají jen jednu motorickou jednotku.

Odstupňované kontrakce motorických jednotek je dosaženo:

1. Prostorovou sumací - je aktivován různý počet jednotek - typické pro obratlovce
2. Časovou sumací - síla je stupňována zvýšením frekvence nervových impulzů - typické pro bezobratlé např. hmyz

Svalová práce je u jednotlivých svalů synchronizována, takže pohyb celého těla závisí na činnosti mnoha svalů nebo svalových skupin. Tyto skupiny spolupracují jako - synergisté (**Obr. 25**), kdy spolupracují svalové stahy v jednom směru. Nebo jako - antagonisté - kdy spolupracují svaly v protichůdném směru. Výsledkem je koordinovaný pohyb orgánu nebo celého těla.

## 4. Pohyb a energie

### 4.1. Energie pro svalovou práci

Svaly pro svou činnost potřebují energii ve formě - ATP, které se štěpí na ADP + anorganický fosfát za produkce - energie. ATP musí být regenerováno. K tomu složí energie ze tří procesů (**Obr. 26**):

- štěpení kreatinfosfátu (argininfosfátu u hmyzu). Ve svalu se nachází ATP na asi 10 kontrakcí, štěpením kreatinfosfátu se získá energie na asi 50 dalších. Kreatinfosfát tedy představuje rychle využitelnou energii.

- anaerobní glykolýza - rozbíhá se s malým zpožděním a vede k produkci kyseliny mléčné. Je to energeticky málo výnosná produkce ATP, ale její výhodou je rychlost, funguje však jen několik desítek sekund, pak je doplněna aerobním uvolňováním energie. Hromadění kyseliny mléčné ve svalech vede k jeho únavě. Díky anaerobní fázi vzniká ve svalech - kyslíkový dluh - jeho splácení může být vyšší než „půjčka“ (na činnost srdce, dýchacích svalů atd.).

- oxidační fosforylace - rozbíhá se pomalu a nastupuje se zpožděním. Reprezentuje uvolňování energie ze spalování živin v přítomnosti kyslíku v cytochromovém systému v

mitochondriích za produkce ATP, nejdůležitější energetický systém. Rezervou kyslíku ve svalech je – myoglobin.

## 4.2. Typy svalových vláken

Typické svaly živočichů se skládají z heterogenní populace svalových vláken (**Obr. 27**). Většina z nich jsou - kontraktilní svalová vlákna, která zodpovídají za svalový stah. U nižších bezobratlých nacházíme také tzv. - tonická svalová vlákna, jejichž kontrakce jsou velmi pomalé (pomalejší než u pomalých kontraktilních vláken – viz níže), zato dlouhodobé a s nízkými energetickými náklady.

Kontraktilní svalová vlákna se dělí do následujících skupin (Obr. 28):

- pomalá oxidativní zvaná také Typ I – obsahují mnoho mitochondrií a myoglobinu, jsou červená, malého průměru a energii získávají hlavně aerobním katabolismem, jsou bohatě protkána kapilárami. Rozjíždí se pomalu pracují dlouhodobě a unavují se pomalu.

- rychlá oxidativně-glykolytická zvaná také Typ IIa – jsou přechodem mezi předešlým a následujícím typem, jsou schopny docela rychlé kontrakce, ale mají i hodně mitochondrií, jsou relativně odolná vůči vyčerpání.

- rychlá glykolytická zvaná také Typ IIb (u člověka IIx) – mají relativně málo mitochondrií a myoglobinu, proto jsou bílá, energii získávají hlavně anaerobní glykolýzou, mají hodně glykogenu, dokáží akumulovat hodně laktátu. Rozjíždí se rychle, pracují krátkodobě a relativně rychle se unaví. Takové svaly jsou výhodné pro krátké a rychlé pohyby.

Molekulární charakteristiky včetně intenzity a délky stahu jsou u rychlých a pomalých svalových vláken skupin stejné, rozdíl spočívá, kromě výše zmíněné energetiky pouze v počtu stahů (cyklů) na sekundu.

Jednotlivé svaly obsahují směs všech tří (I, IIa, IIb) uvedených typů vláken. Podle funkcí daného svalu však zpravidla jeden typ svalových vláken převládá. To má významné praktické dopady a umožňuje to jednak specializaci určitých živočichů na určitý typ pohybu a jednak specializaci různých svalů v rámci těla na určité úkony. Během života jedince a za různých fyziologických situací dochází podle typu zátěže daného svalu k jeho přestavbě a posílení daného typu vláken - to je podstata cvičení, tréninku, zlepšování kondice, ale také ochablosti svalů při nečinnosti nebo dlouhodobé nemoci.

## 4.3. Vztahy mezi výdejem energie a pohybovými parametry

### 4.3.1. „Cena“ za pohyb: velikost a rychlost živočicha

„Cena“ za pohyb představuje množství energie nutné k pohybu. Z praktických důvodů se často vyjadřuje ve spotřebě kyslíku (nebo výdeji oxidu uhličitého) na (kilo)gram na (kilo)metr. Jedná o komplexní veličinu vztaženou na hmotnost celého těla, přestože ne

všechny svaly v těle se využívají na přímou lokomoci – některé zajišťují pouze vzpřímený postoj, udržují končetiny ve správné pozici atd.

Velikost spotřeby energie je přímo úměrná počtu svalových kontrakcí. Z toho plyne, že menší živočichové musí k překonání stejné vzdálenosti udělat více kroků (mávnutí ploutví nebo křídel) tj. více kontrakcí než živočichové větší, a musí tedy také za lokomoci dané hmotnostní jednotky zaplatit více energie. **Obr. 29a** ukazuje, že spotřeba kyslíku na jednotku hmotnosti u daného živočicha stoupá lineárně se zvyšující se rychlostí. Nicméně je zřejmé, že relativní spotřeba energie nutná na zvýšení rychlosti dané hmotnostní jednotky je menší u větších živočichů než u živočichů menších. Tato skutečnost se potvrdí, pokud spotřebu energie na hmotnostní jednotku vztáhneme na kilometr (**Obr. 29b** – vzhledem k hmotnosti na ose x; nebo vzhledem k rychlosti na ose x - **Obr. 30**) Pokles je výraznější u malých živočichů s relativně vysokou spotřebou energie.

U malých rychlostí však paradoxně zaznamenáváme vyšší spotřebu energie. Souvisí s tím, že 1 kilometr se překoná za delší dobu než u rychlosti větší, čímž se spotřebuje více kyslíku (energie). Jinými slovy více a déle se projevuje podíl bazálního metabolismu. Pokud ovšem rychlost dále roste, pohyb se stává méně ekonomický a spotřeba energie začne zase narůstat (**Obr. 31**) - graf vytváří typickou U-křivku. Velmi pomalý i velmi rychlý pohyb jsou tedy z energetického hlediska vůči překonané vzdálenosti nevhodné: energeticky nejvýhodnější rychlost pohybu (dolní část U-křivky) je dána kompromisem mezi vzájemným poměrem bazálního metabolismu a spotřebou energie pracujícími svaly.

Za jistých okolností ovšem U-křivka nemusí platit (**Obr. 32**), což se projevuje např. u klokanů: změnou čtvernohého pohybu, kdy se zvyšující se rychlostí dochází k nárůstu spotřeby energie, na dvounohý, mohou klokaní dosáhnout zdánlivě nemožného: zvýšení rychlosti pohybu bez zvýšení spotřeby kyslíku, což naznačuje, že vyšší rychlosti není dosaženo zvýšením aerobního metabolismu.

#### 4.3.2. Fyzikální faktory ovlivňující pohyb

Pohyb a výše jeho energetického krytí závisí na fyzikálních vlastnostech jak pohybujícího se živočicha, tak na vlastnostech prostředí ve kterém se živočich pohybuje. Hlavními fyzikálními faktory, které zde hrají roli jsou – setrvačnost, hybnost a odpor.

Velcí živočichové potřebují na zrychlení hmotnostní jednotky více energie než živočichové malí (**Obr. 33**), ale díky setrvačnosti danou rychlost udržují při nižších energetických nárocích. Malí živočichové potřebují méně energie na dosažení určité rychlosti (tedy na zrychlení) i na její zmírnění až zastavení, proto snadněji mění rychlost než živočichové větší. Velcí živočichové zrychlují i zpomalují svůj pohyb díky větší setrvačnosti pomaleji než živočichové malí.

Důležitým fyzikálním faktorem ovlivňujícím pohyb živočichů je – odpor prostředí. V daném prostředí (charakterizovaném určitou viskozitou a hustotou) ovlivňuje velikost

odporu - rychlost, povrch a tvar pohybujícího se živočicha. Větší živočichové mají relativně menší povrch, proto je u nich odpor relativně menší než u malých živočichů, u kterých je překonání odporu na stejnou jednotku hmotnosti energeticky více náročné. Odpor je přímo úměrný druhé mocnině rychlosti, proto hraje důležitou roli hlavně u rychle se pohybujících živočichů.

Dopad odporu prostředí na pohybujícího se živočicha je výraznější ve vodě než ve vzduchu, protože voda má větší viskozitu i hustotu než vzduch a klade tedy na pohybující se objekt větší odpor. Vztah pohybujícího se živočicha a daného prostředí udává - Reynoldsovo číslo (Obr. 34). Malí živočichové, kteří se pohybují pomalu mají malé Reynoldsovo číslo, protože viskozita u malých objektů hraje hlavní roli v odporu prostředí. Větší živočichové, kteří se pohybují rychle mají vyšší Reynoldsovo číslo, protože u velkých objektu odpor snadněji překonají setrvačné síly.

Pohyb živočichů ve vodě, ve vzduchu a na zemi má z hlediska energetiky pohybu následující výhody a nevýhody:

1. Plavání – velkou výhodou pohybu ve vodě je značné nadlehčování v ní se pohybujícího živočicha, ten investuje jen málo nebo vůbec nic do udržování polohy těla a vyrovnání se s gravitací. Ke snížení jeho hmotnosti navíc slouží celá řada adaptací - jako jsou plovací měchýře, shromažďování tuku atd. Problémem je naopak hustota vody, která klade na pohybujícího se živočicha velký odpor. K jeho snížení se u vodních živočichů v evoluci vyvinul torpédovitý tvar těla (ryby, kytovci, ploutvonožci atd.), který z fyzikálního hlediska klade vodě nejmenší odpor. Jestliže se navíc takový živočich pohybuje plynule, má proudění vody okolo něj – laminární charakter (Obr. 35), který je energeticky nejvýhodnější, pokud dochází k prudkým změnám rychlosti pohybu, proudění je zatíženo řadou menších vírů vody a vzniká – turbulentní proudění, na jehož překonání je třeba více energie.

2. Let – při pohybu ve vzduchu se musí letící objekt vyrovnávat především s gravitací, a to využitím aerodynamických sil. Odpor vzduchu je ve srovnání s vodou relativně malý, díky malé hustotě vzduchu, a tak živočichové se schopností letu mohou dosahovat značných rychlostí. Křídlo vykonává při letu komplikovaný pohyb (**Obr. 36**) a zajišťuje, aby zdvih a tah dopředu převážil hmotnost a odpor letícího živočicha - výsledkem je posun těla dopředu a nahoru. Aby k tomu docházelo, musí mít zabírající křídlo co největší plochu (tj. musí stlačit dolů a dozadu co největší masu vzduchu), a naopak, pokud se křídlo přesune nahoru, musí být jeho odpor co nejmenší. Důležitým ukazatelem letu je vztlakový úhel tj. úhel mezi rovinou letu a hranou křídla, jehož velikost je významná vzhledem k tomu, aby relativní proud vzduchu udržoval letícího živočicha ve vzduchu. U letadel dosahuje vztlakový úhel hodnot asi  $20^{\circ}$ , u živočichů to bývá více např. hmyzu  $30^{\circ}$  -  $50^{\circ}$ .

Tvar létajících živočichů se značně liší od živočichů vodních, což je dáno rozdílem fyzikálních vlastností vody a vzduchu. Např. křídla plachtícího ptáka představují ideální nástroj na využití aerodynamických sil pro pohyb ve vzduchu, ve vodě by křídla nebyla



použitelná pro velký odpor - proto třeba křídla tučňáků, používaná k veslování, připomínají spíše ploutve než křídla.

3. Chůze (běh) – **Obr. 37** ukazuje, že po energetické stránce je pohyb po zemi energeticky nejnáročnější – po létání a plavání, které je „nejlevnější“. Je tomu tak proto, že ve vodě nemusí živočichové investovat téměř žádnou energii do překonání gravitace. Energetická nevýhodnost pohybu po zemi spočívá především v tom, že do lokomoce je zapojena celá řada svalů, které se jí přímo neúčastní, ale přesto spotřebovávají energii. Jsou to především svaly, které jsou v činnosti z důvodů změn těžiště, které chůzi nebo běh doprovází. Tyto svaly pak změny těžiště vyrovnávají a kontrolují tak plynulost pohybu. Lze to dokumentovat např. na jízdě na kole – při ní k takovým změnám těžiště nedochází a tak cyklista snadno dosáhne větší rychlosti než běžící člověk.

Do každého druhu pohybu je třeba investovat energii, proto se živočichové snaží touto energií co nejvíce šetřit – činí tak střídáním aktivního pohybu pasivními periodami, při kterých je spotřeba energie značně nižší (**Obr. 38**). Při pohybu na zemi to znamená snížení pohybové aktivity (zpomalení pohybu), při letu je to vznášení, využívající vzdušných proudů a při plavání je to klouzavý pohyb vodou.

## 5. Některé zvláštnosti v činnosti svalů u různých skupin živočichů

### 5.1. Ryby

Ryby mají dva typy svalů, které se liší anatomicky a jsou rozdílné i svou strukturou a fyziologií (**Obr. 39**):

- červené svaly (typ I) – probíhají podél těla a nachází se pod kůží. Jejich stah je synchronizován s pohybem páteře. Slouží k pomalým dlouhotrvajícím pohybům.
- bílé svaly (typ II b) – jsou uloženy hlouběji v těle, slouží k rychlým pohybům, fungují velmi efektivně.

#### Plynový měchýř ryb

Rybí tělo je těžší než voda, proto ryby musí do udržování polohy investovat buď energii nebo udržovat v činnosti zařízení, které jim umožňuje vyrovnat přitažlivé a vztlakové síly. Snížení specifické hmotnosti se dosahuje hromaděním lehkých látek (tuků) a přítomností – plynového měchýře. Je to pružný orgán, který je u většiny ryb naplněn – kyslíkem (výjimečně oxidem uhličitým nebo dusíkem) a který dokáže měnit svůj objem a řídit tlak v něm obsažených plynů (od 1 atm u hladiny po 21 atm v 200m hloubce), a tak umožňuje rybám pobývat v různé hloubce pod hladinou vody. U některých ryb je měchýř propojen s trávicí soustavou, ale u většiny je na trávicí soustavě nezávislý a plní se kyslíkem z krve. K tomu dochází ve speciálním útvaru na stěně měchýře, který je protkán hustou sítí vlásečnic (**obr. 40**) a spojen s - plynovou žlázou. Plynová žláza umožňuje štěpit za anaerobních podmínek glukózu za produkce oxidu uhličitého, který se rozpouští v krevní plazmě za produkce

hydrogenuhličitanového anionu a vodíkového protonu ( $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$ ) - to vede ke - snížení pH krve. Kyselé prostředí má za následek uvolnění kyslíku z hemoglobinu, omezení jeho rozpustnosti v krvi a tedy snadnou difúzi do měchýře (Bohrův efekt). Přebytečný oxid uhličitý se vrací zpět do systému v síti vlásečnic. Jeho odsun pak zajistí opětovné zvýšení pH a tím zvýšení vazebné schopnosti hemoglobinu pro kyslík. Stěny měchýře jsou pro plyny částečně propustné, proto musí proces neustále probíhat a vyrovnávat ztráty.

## 5.2. Hmyz

Hmyz (stejně tak i většina členovců) – má jen příčně pruhované svaly. Setkáváme se zde s - polyneuronální inervací svalového vlákna (**Obr. 41**). Axon se větví a dosedá na svalové vlákno v řadě míst čili na jednom vlákně je více nervosvalových plotének. Důvodem je snížená schopnost svalových membrán generovat akční potenciál – sval musí být drážděn na více místech. Dále zde rozlišujeme motorické jednotky:

- pomalého typu – kde jeden impuls vyvolá jeden stah, ten je však slabý a na kontrakci je třeba sumaci. Rychlý sled impulsů vyvolá graduovanou odpověď (časová sumace) (u obratlovců je toho dosaženo změnou počtu aktivovaných svalových jednotek – prostorová sumace). Pomalý axon zajišťuje přesně kontrolované pohyby.

- rychlého typu – obří axon, jeden impuls vyvolá rychlý konstantní svalový stah, slouží k rychlým aktivitám jako jsou skoky, únikové reakce atd.

### Synchronní a asynchronní hmyzí svaly (Obr. 42 a 43)

- synchronní – běžný typ svaloviny, kde jeden impuls vyvolá svalový stah. Tento typ nacházíme u většiny hmyzích svalů – např. u přímé létací svaloviny primitivních druhů hmyzu, která se připojuje přímo na křídla (vážky)

- asynchronní – jeden nervový impuls vyvolá několik svalových stahů neboli frekvence stahů je vyšší než frekvence akčních potenciálů. Je to umožněno speciálním uspořádáním svalových antagonistů. U normálního svalu celý cyklus depolarizace – repolarizace trvá asi 20 ms tj. za vteřinu lze zvládnout 50 cyklů tedy 50 svalových stahů. Asynchronní uspořádání umožňuje až stovky stahů. Je realizováno především u – nepřímé létací svaloviny pokročilejších skupin hmyzu, kde např. někteří blanokřídlí mávají křídly až několiksetkrát na vteřinu, někteří dvoukřídlí až 1000 krát za vteřinu.

Mechanismus spočívá v tom, že svalový stah je impulsem podráždění pro svalového antagonistu a tento – klikový mechanismus – se opakuje dokola. Neběží ale samočinně – po čase je třeba dalších impulsů akčního potenciálu.

## 6. Hladký sval

Hladká svalovina je typická pro vnitřní orgány obratlovců, u savců tvoří asi 3% tělesné hmotnosti a je kontrolována vegetativně – nikoliv vlastní vůlí. U bezobratlých je situace nejednotná – u hmyzu hladká svalovina chybí, u jiných skupin (kroužkovci, měkkýši) slouží hladká svalovina lokomoci.

Princip svalového stahu je u hladké svaloviny v zásadě stejný jako u příčně pruhovaného svalu – tj. je založen na reakci aktin x myozin, ale vzájemné uspořádání těchto bílkovin je v hladkém svalu jiné (**Obr. 44**), není organizováno do sarkomer, takže se jeví na rozdíl od příčně pruhovaného svalu jako chaotické, a jiný je také poměr aktinových a myozinových komponent (asi 16:1, u příčně pruhovaného svalu asi 2:1). Rozdílů mezi oběma typy svaloviny je však více - v hladké svalovině chybí troponin a tropomyozin –  $Ca^{++}$  ionty se váží převážně na – kalmodulin a kaldesmon (viz dále). U hladké svaloviny chybí - nervosvalová ploténka – místo ní jsou na nervových vláknech ztluštěniny – varikozity, odkud se vylévají mediátory, které zajišťují svalovou kontrakci, která se šíří peristaltickými pohyby. Vlákná hladké svaloviny mají jen jedno jádro a málo nebo téměř žádné endoplazmatické retikulum

Aktivita hladkých svalů je značně pomalejší, ale zase dlouhodobá. Pomalá činnost zřejmě souvisí s minimálním množstvím endoplazmatického retikula, které je navíc často umístěno pod membránou buněk - přesuny vápenatých iontů k myofilamentům jsou tedy pomalé. U hladkého svalu existuje několik mechanismů, které uvádí jeho stah do pohybu – dva jsou spojeny s ovlivněním aktinu a dva s ovlivněním myozinu (**Obr. 45**):

1. Aktin: u hladkého svalu je v klidu na molekulu aktinu vázán – kaldesmon, který jako u příčně pruhovaného svalu troponin, blokuje vazbu aktinu na myozin. Kaldesmon je z aktinu odstraněn dvěma způsoby:

- pomocí kalmodulinu, který váže vápenaté ionty. Když se kalmodulin s navázanými  $Ca^{++}$  ionty naváže na kaldesmon, změní se konformace aktinu a obnaží se vazebné místo pro myozin.

- kaldesmon může být fosforylován protein kinázou C. Fosforylace způsobí, že jeho molekula není schopna vazby na aktin, který se tak může vázat na myozin.

2. Myozin: mechanismy umožňující vazbu aktin-myozin jsou založeny na vlastnostech lehkých částí myozinového řetězce:

- u hladké svaloviny obratlovců i řady bezobratlých mohou molekuly myozinu vázat vápenaté ionty přímo, měnit tak svou konformaci a umožnit myozinové hlavě vazbu a aktin, čímž dojde ke svalové kontrakci

- druhou možností je fosforylace myozinu pomocí enzymu myozin LC (light-chain) kinázy (u obratlovců), která je aktivována kalmodulinem (s navázanými vápenatými ionty).

Fosforylovaný myozin je pak schopen vazby s aktinem. Relaxace je pak spojena s fosforylací jiného místa na myozinu za účasti protein kinázy C, což indukuje konformační změny, které brání vazbě aktin-myozin.

Rozlišujeme 2 typy hladkých svalů:

1. jednotkový hladký sval – je typický pro svalovinu vnitřních orgánů - zažívací soustavy, močového měchýře, močovodů, dělohy. Jednotkový hladký sval má propojení svalových vláken typu gap junction. Kontrakce těchto svalů je myogenního původu, vychází z - pacemakerových buněk kde se tvoří akční potenciály vyvolávající rytmické stahy, které se spontánně šíří po svaly. Autonomní nervová soustava zde má pouze modulační účinek – reguluje rychlost, frekvenci a sílu svalových stahů.

2. vícejednotkový hladký sval – jeho kontrakce je neurogenního původu, tj. je generována nervy (nebo vzácněji hormony). Buňky zde nejsou propojeny, kontrakce se v něm tudíž mezi svalovými buňkami prakticky nešíří (duhovka, ciliární svaly oka, stěny tepen), je zajištěna pouze spojením neuronu a jím inervované svalové buňky.

Aktivita hladké svaloviny je vyvolána vegetativně následujícími způsoby:

a) nervově – vegetativní inervací prostřednictvím sympatiku a parasympatiku, zde existuje velmi významná časová sumace.

b) endokrinně – pomocí hormonů

c) autonomně – pacemakerové buňky samy dávají impuls ke kontrakci

d) mechanicky – protažení svaly vyvolá depolarizaci a tonus u krevních cév, což zajišťuje udržení relativně stálé průtoky krve v periferních oblastech. Na podobném mechanismu fungují i některé části trávicí soustavy.

## **7. Srdeční svalovina (myokard)**

Spojuje vlastnosti (výhody) kosterní i hladké svaloviny. Struktura buněk je podobná jako u příčné pruhovaného svaly (**Obr. 46**), stejný je i mechanismus kontrakce. Naopak vlastní rytmicita je podobná hladké svalovině stejně jako spojení buněk typu – gap junction.

Srdeční svalovina se skládá ze dvou rozdílných typů buněk:

1. Kontraktilní vlákna - svalová vlákna se rozvětvují a jsou propojena spoji typu gap junction v místech interkalárních disků. Tato vlákna obsahují na rozdíl od kosterní svaloviny pouze jedno maximálně 2 jádra. Dále jsou ale klasicky tvořena mnoha fibrilami se sarkomerami, obsahují sarkoplazmatické retikulum a transverzální tubuly spojené se Z-disky.

2. Pacemakerová vlákna – jsou částečně podobná svalovým vláknům, ale nemají schopnost kontrakce. Tvoří se embryonálně z myoblastů podobně jako i další svalová vlákna, ale neobsahují kontraktilní bílkoviny. Jejich funkce spočívá v generaci a rychlém rozšiřování signálů - to se děje díky gap junction spojům, kterými se propojují tyto buňky navzájem a napojují se jimi i na kontraktilní vlákna.

Díky tomuto uspořádání se akční potenciály v srdeční svalovině snadno šíří. Mají ale jiný charakter, než je tomu u kosterní svaloviny – pro srdeční svalovinu je typické dlouhé trvání

akčního potenciálu (Obr. 47) a dlouhá refrakterní fáze. U kosterního svalu jsou časové změny potenciálů v řádu – ms, u srdeční svaloviny je to až 300 ms – to je důležité pro pravidelnou svalovou činnost srdce. Buňky srdečního svalu nemají motorickou ploténku, ani větší počet jader a nemají ani tetanický stah. Díky vlastnostem srdeční svaloviny a bohatému zásobení kyslíkem a živinami se neunaví po celý život jedince. Ionty vápníku mají podobnou úlohu jako u kosterní svaloviny, ale jsou uvolňovány jak z endoplazmatického retikula, tak z extracelulární tekutiny. Buňky srdečního svalu využívají pro tvorbu ATP glukózu, laktát, pyruvát a oxidaci mastných kyselin. V průběhu diastoly dochází k tvorbě ATP z ADP, při systole se z ATP energie uvolňuje.

U obratlovců mluvíme o – tzv. myogenním srdci (je i u hmyzu a některých měkkýšů), to znamená, že impulsy k srdeční činnosti vznikají v – pacemakerových buňkách, tedy přímo v myokardu. Jiní bezobratlí (krabi, pavouci) mají – neurogenní srdce – tam je jeho činnost řízena podněty ze srdečního ganglia. Přes motoneurony (neurogenní pacemakery) schopné autorytmicity jsou vysílány impulsy pro srdeční kontrakci, které se dostávají k buňkám srdce přes nervosvalové spojení.

I přes uvedené uspořádání je - myogenní srdce napojeno na nervovou soustavu pomocí – sympatického a parasympatického nervového systému. Co je však podstatné – tato inervace negeneruje kontrakci srdeční svaloviny, ale zajišťuje pouze její modulaci: sympatikus srdeční činnost stimuluje, parasympatikus ji tlumí.

Tlumivý účinek parasympatiku (**Obr. 48**) spočívá v uvolnění acetylcholinu, který se váže na receptory ve svalové buňce, které jsou spojeny s G-proteinem. Tím se spustí klasická G-proteinová kaskáda a vzniká aktivovaný  $\alpha$ -komplex a  $\beta, \gamma$ -komplex.  $\beta, \gamma$ -komplex se váže na  $K^+$ -iontový kanál, který se otevře - to změní elektrické vlastnosti buňky srdečního svalu, a ta se začne stahovat pomaleji. Na podjednotce  $\alpha$  se pak hydrolyzuje GTP, čímž se tato podjednotka inaktivuje a naváže se znovu na  $\beta, \gamma$ -komplex a vytvoří opět neaktivní G-protein – to vede k uzavření  $K^+$ -iontového kanálu.

Vlastnosti buněk všech tří typů svaloviny jsou shrnuty na - **Obr. 49**.