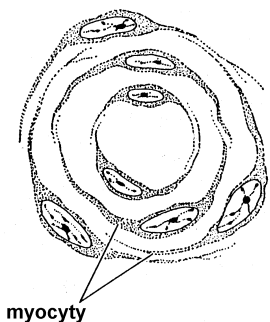


Svalová soustava

Svalovou soustavu je obtížné vyčlenit jako samostatný orgánový systém, protože úzce souvisí s mnoha dalšími. Je především svázána s opěrnou soustavou (svaly se upínají na exoskelet nebo endoskelet, čímž jej zpevňují a zároveň činí pohyblivým). Svaly jako kontraktilní orgány se podílejí na pohybu živočicha z místa na místo (lokomoci, takže se podílejí na stavbě a funkci pohybové soustavy), ale také na pohybech jednotlivých částí živočicha (např. na dýchacích pohybech, takže je nutné je zahrnout mezi součásti dýchací soustavy). Svalová vlákna jsou obsažena ve stěnách cév nebo vybíhají z vnějších stěn cév a upínají se na okolní struktury; v obou případech svými kontrakcemi vyvolávají proudění tekutin v těchto cévách a jsou tedy součástí oběhového systému (platí to i pro případy, kdy proudění tělních tekutin je vzbuzováno prostými pohyby jednotlivých částí těla). Svaly jsou také významnou součástí trávicí soustavy (zajišťují peristaltiku a tím posun potravy v trávicí trubici). U obratlovců a některých skupin bezobratlých se svalstvo rovněž výrazně podílí na thermoregulaci (tzn. udržování stálé teploty těla; viz např. svalový třes). Je tedy vidět, že svaly jsou významnou součástí mnoha orgánových soustav*.

Svalovou soustavu lze však přesto poměrně jednoznačně definovat, a to na základě fyziologických vlastností svalů (což stojí mimo předmět této přednášky) a na podkladě jejich embryonálního původu. Jak u bezobratlých tak i obratlovců totiž většina svalů vzniká z mesodermu (s několika výjimkami, o kterých bude zmínka dále) a v obou případech se člení do dvou fyziologicky, biochemicky, histologicky a způsobem inervace se odlišujících typů, které označujeme jako svaly hladké a svaly příčně pruhované. **Hladké svaly** se vyznačují (kromě jiného) pomalou reakcí na podráždění, **příčně pruhované svaly** naproti tomu reakcí nepoměrně rychlejší. Mezi oběma typy svalové tkáně existuje řada přechodů, a i když se při zbežném pohledu může zdát, že hladká a pomalu pracující svalovina je evolučně původnější (což pravděpodobně je), vyvinula se účinněji a rychleji pracující příčně pruhovaná svalovina i u řady skupin bezobratlých, které známe již z raného paleozoika (u mlžů a ramenonožců jsou dokonce adduktory schránky tvořeny oběma typy svaloviny, přičemž jejich část tvořená příčně pruhovanou svalovinou se stará o rychlé uzavření schránky, zatímco část tvořená hladkým svalstvem zajišťuje její pevné a dlouhodobé uzavření). U členovců se dokonce vyvinula příčně pruhovaná svalovina do podoby jedné z nejvýkonnějších tkání v živočišné říši vůbec, a to v podobě létacích svalů hmyzu; v této souvislosti je však nutné podotknout, že vysoká frekvence kmitání křídel některých druhů (až 10^2 Hz) je umožněna rovněž elastickými vlastnostmi těch elementů kutikuly, ke kterým se svaly připojují (viz níže).

U jednobuněčných živočichů se vzácně vyskytují kontraktilní vlákna (**myonemy**, sing. **myonema**), která jsou srovnatelná co do funkce se svalovými vlákny (**myofibrilami**) mnohobuněčných. Nemají však nic společného se stejnojmennými výběžky buněk myoepithelu žahavců (viz níže a obr. 148). Pohyb prvků je většinou umožňován bičíky, změny tvaru těla a pohyb vnitřních organel prouděním cytoplasmy. Ani v případě primitivních mnohobuněčných (např. Porifera) ještě nelze mluvit o svalových vláknech, protože změny tvaru těla umožňují jednotlivé buňky zvané **myocyty**. Jsou soustředěny především v blízkosti oscula a kanálů, které prorážejí stěny tělního vaku, a fungují jako svěrače (sphinctery). Histologicky se poněkud podobají buňkám hladkých svalů



myocyty

Obr. 147 Koncentrické uspořádání myocytů okolo otvoru ve stěně tělního vaku živočišné houby. Podle Bayera a Owreho (1968).

* Z terminologického hlediska je vhodné připomenout, že pod pojmem **svalstvo** se v dalším textu rozumí celá svalová soustava nebo soubor svalů tvořící její část (např. somatické svalstvo, svalstvo končetin apod.). Na rozdíl od toho se názvem **svalovina** označuje svalová tkáň, resp. typ svalové tkáně.

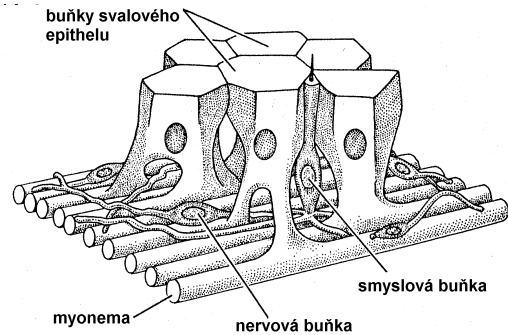
a podle některých autorů jsou možná jejich evolučními předchůdci.

Pravá svalová tkáň se však diferencovala až na strukturální úrovni žahavců a je nutné zdůraznit, že se tak stalo paralelně se vznikem nervové tkáně. Na rozdíl od vyšších mnohobuněčných vznikla však svalová tkáň žahavců z epithelů ektodermálního a entodermálního původu (z epidermis a trávicího epithelu) a histologicky se od nich liší jen tím, že stěny jednotlivých buněk vyběhají v kontraktilní výběžky. Soubor těchto buněk se nazývá **myoepithel** a výběžky jednotlivých buněk tohoto svalového epithelu se nazývají **myonemy** (podobně jako v případě kontraktilních vláken jednobuněčných). Vlastní buňky myoepithelu ektodermálního původu si zachovávají pozici původního epithelu (tedy kolmo k povrchu těla, s bází směřující k mesodermální vrstvě), zatímco myonemy jsou uspořádány paralelně s povrchem těla. Stejně je uspořádán svalový epithel vzniklý z entodermálního trávicího epithelu (gastrodermu). V obou případech mohou myonemy vytvářet podélné i cirkulární obvodové svazky (u polypů, resp. medúz z převahou jednoho či druhého typu) a navzájem se funkčně doplňují. Podélné svazky vytvářejí jednoduché retraktory (zatahovače) ramen, zatímco okružní fungují jako svěrače ústního otvoru nebo jednotlivých částí tělní dutiny. Rovněž u žebnatek (*Ctenophora*) je svalovina částečně (chapidla) entodermálního (entomesoderm?) původu, zakládá se však z mesenchymu.

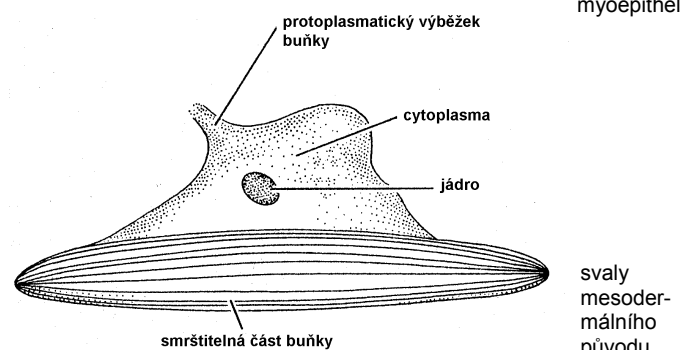
Podobného embryonálního původu jsou svaly některých skupin, kde se mesoderm redukoval (souhrnný název pro tyto skupiny je Pseudocoelomata; viz str. 15). Svalový vak u nich z tohoto důvodu chybí, ale pruhy svalstva se vytvořily pravděpodobně z ektodermálního mesenchymu. U skupiny Nematoda jsou buňky svalů podélně uspořádaných těsně pod epidermis spojeny s nervovými pruhy vlastními výběžky (obr. 149), což je výjimečný případ, protože u ostatních živočichů je nervosvalové spojení zajišťováno výběžky nervových buněk.

U všech ostatních skupin živočichů, kde jsou vyvinuty všechny tři zárodečné listy, se svaly zakládají z mesodermu, přičemž se již u primitivních forem (např. *Ctenophora*) diferencovaly do podoby antagonisticky působících celků, které umožňují řadu činností, např. pohyb, přijímání potravy, dýchání apod. Jedná se vesměs o typické buňky hladkého svalstva, někdy dosahující značných velikostí. Pokud jsou uspořádány do souvislých vrstev, připomínají poněkud vak (proto se v případě vnější vrstvy označují jako **svalový vak**), jehož periodické kontrakce umožňují pohyb (např. u kroužkovců). Podobný vak přimykající se k trávicí trubici umožňuje periodickými svalovými stahy (peristaltickými pohyby) posun trávené potravy.

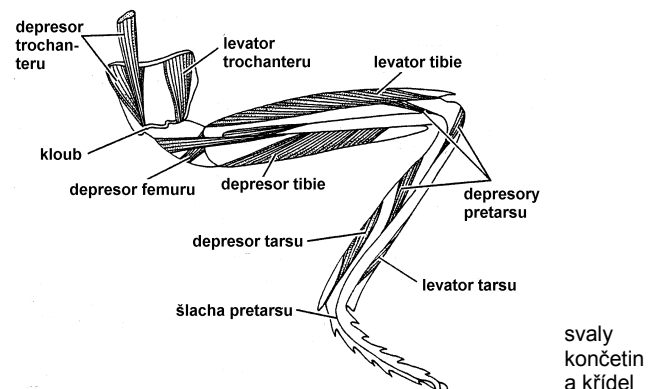
U členovců je pravidelné uspořádání svalů upínajících se na vnitřní povrch kutikuly porušeno vznikem končetin. Podobně jako u obratlovců je končetinové svalstvo možné rozdělit na svaly, které



Obr. 148 Uspořádání buněk svalového epithelu žahavců. Podle Mackie a Passana (1968).

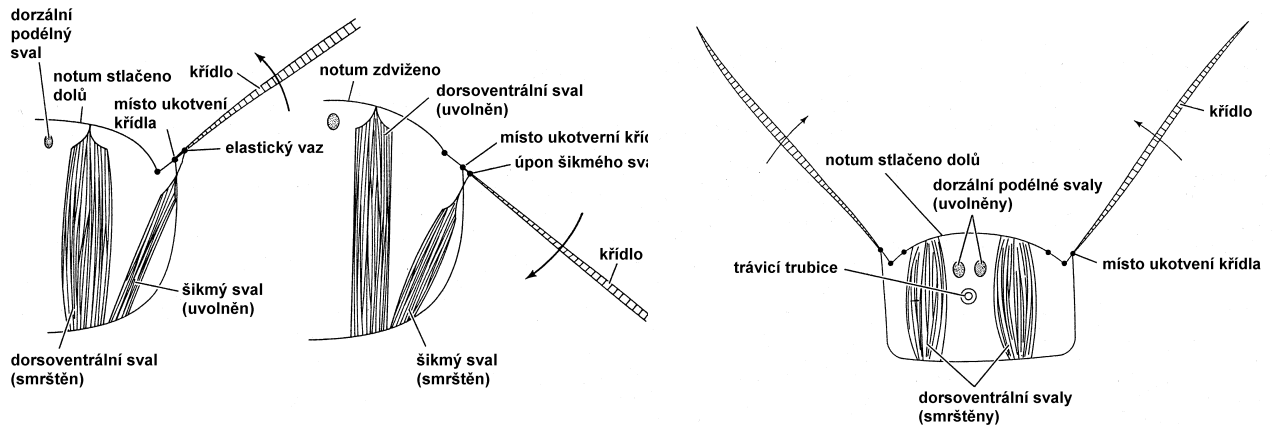


Obr. 149 Svalová buňka samice rodu *Ascaris* (Nematoda, Rhabditia) s proximální částí protoplasmatického výběžku, kterým je buňka napojena na nervovou soustavu. Podle Brusca a Brusca (1990).



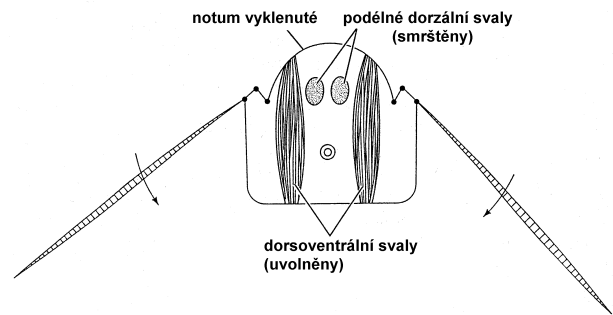
Obr. 150 Končetinové svaly nohy hmyzu. Podle Brusca a Brusca (1990).

se jedním koncem upínají na tělní článek a druhým koncem do končetiny (viz obr. 150) a na svaly, jejichž celý průběh (tedy i oba úpony) jsou v končetině. O svalech křídla hmyzu byla již zmínka; pohyb křídel vzbuzovaný střídavými kontrakcemi a uvolňováním létacích svalů je patrný z obr. 151. Přitom je významné nejen uspořádání svalů a jejich úpony, ale rovněž způsob ukotvení křídla k příslušným elementům kutikuly a pohyb a deformace těchto elementů. Svaly křídel hmyzu se člení na ty, které jsou přímo přichyceny ke křídlu a na ty, které vyklenují notum (dorzální část kutikuly) či jej celé zdvihají. Kmitání křídla u těch druhů, které mají nízký počet

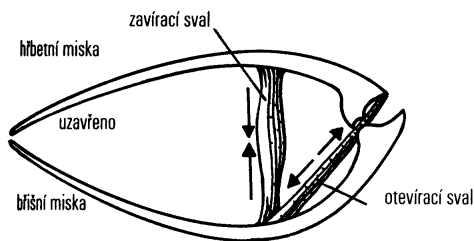


Obr. 151 Schema dvou variant uspořádání křídelních svalů hmyzu na příkladu vážky (nahofe) a zástupce skupiny Hemiptera (vpravo). Pohyb křídel je zajišťován jak svaly upínajícími se přímo na křídlo, tak i svaly pohybujícími částmi kutikuly. Podle Brusca a Brusca (1990).

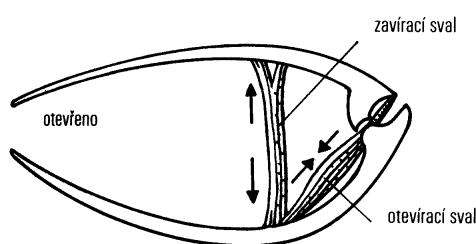
kmitů (např. motýli, vážky) je dán kapacitou nervového vlákna přenášet vzruchy a schopností svalu se opakovaně smrštít. Avšak u dvojkřídlých, blanokřídlých a některých brouků, tedy u skupin s vysokým počtem kmitů, se mechanismus kmitání křídla zdokonalil tím, že se na něm podílí pružnost kutikuly. Na počátku letu se křídlo rozkmitá činností dorsoventrálních svalů (asi do 100 kmitů za vteřinu) a poté se na vibracích křídel začnou podílet střídavé deformace kutikulárních segmentů. Tím se dosáhne intenzity, kterou již neovládají nervové vzruchy, ale pouze ji "přiživují". Vibrace je tak z velké části zajišťována mimosvalovou složkou, tedy pružností kutikulárního exoskeletu.



svalová soustava ramenonožců



svalová soustava mlžů



Obr. 152 Mechanismus otevírání a zavírání schránky ramenonožce. Podle Shrocka, z Beurlena a Lichtera (1997).

Svaly ramenonožců tvoří poměrně složitou soustavu, která umožňuje jak otevírat tak i zavírat schránku a prodlužovat či zkracovat stvol. Centrálně jsou umístěny dva svěrače (**adduktory**), které schránku uzavírají, dále dva svaly příčné (**transmediální**), umožňující pohyb misek do stran, a tři páry tzv. svalů bočních (**laterálních**), které pohybují miskami v podélném směru, tedy dopředu a dozadu. Misky otevírá pouze jediný sval, tzv. vrcholový (**umbonální**).

Naproti tomu u mlžů svaly schránku pouze zavírají. Misky se navzájem přitahují svaly (**svěrači, adduktory**), které zanechávají na vnitřním povrchu misky tzv. **svalový vtisk**. Jestliže jsou přítomny dva svěrače, přední a zadní, označujeme takovou situaci jako **dimyární**. Jestliže přitom byly svaly přibližně stejně mohutné, označuje se takový stav navíc jako **isomyární**.

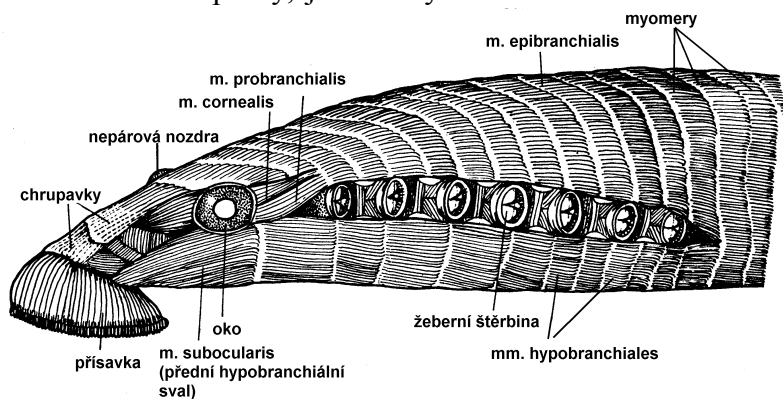
Jestliže byly naopak různě velké, pak se označují jako **anisomyární**, resp. **heteromyární**. Velké množství mlžů však má pouze jediný svěrač, který je umístěn uprostřed misky. Takové mlže nazýváme jednosvalové (**monomyární**). Bylo již řečeno (str. 82), že u některých mlžů jsou svěrače jak z příčně pruhované svaloviny, tak i hladké svaloviny. Svaly působící při otevírání misky u mlžů chybí (na rozdíl od ramenonožců), protože otevření schránky zajišťuje dorzální vaz, který se při uvolnění svěracích svalů smrští.

Tento ligament vznikl z vnější konchiolinové vrstvy a proto se původně upínal na vnější povrch misek. Ligament se může nepřerušeně upínat od přední části dorzálního okraje až po zadní část (**ligament amfidetický**), nebo může být mezi oběma vrcholy přerušen, takže se skládá ze dvou či dokonce více částí (**ligament dvojité** nebo **složený**), nebo může být vytvořen pouze před vrcholem (**ligament prosodetický**) či za vrcholem (**opisthodetický**). Tyto typy vazů jsou vzhledem k jejich původu z vnější konchiolinové vrstvy patrné i při zavřených miskách. U evolučně pokročilejších mlžů se ligament rozšířil až na vnitřní povrch schránky; tento typ vazů se označuje jako **vnitřní ligament (resilium)**. Resilium není na zavřené schránce vidět. Původní vnější ligament však zůstává i v těchto případech zachován.

Svalnatá noha je dalším svalovým orgánem měkkýšů. Používá se k pohybu a hrabání, a u mlžů tvarem poněkud připomíná sekeru (proto se někdy mlži nazývají Pelecypoda; od řec. pélekys = seker a pous = noha). Noha přisedlých nebo vrtavých mlžů může zcela zakrtnět. Uvnitř nohy některých mlžů je tzv. **bysogenní dutina**, která komunikuje na povrch těla otvorem. Ve stěně dutiny jsou žlázy, které produkují konchiolinovou hmotu v podobě vláken (**bysová vlákna**, resp. **bysus**), kterými se mlži mohou (většinou dočasně) fixovat k podkladu. U plžů je spodní strana nohy opatřena brvami a jednobuněčnými žlázami vylučujícími sliz. Drobní plži se pohybují převážně pomocí brv, větší vlnovitými svalovými kontrakcemi; vylučovaný sliz umožňuje klouzání po podkladu (po určitou dobu se zachovává v podobě slizové stopy). Do nohy rovněž zabíhají **retraktory** (zatahovací svaly), které se svým opačným koncem upínají na vnitřní povrch schránky a často zde zanechávají svalové vtisky. Tyto svaly se částečně podílejí na lokomoci, mají však rovněž schopnost zatahovat tělo včetně nohy do schránky. Hlavonožci většinou žijí pelagicky a jsou součástí nektonu (mohou se aktivně pohybovat); pohybovým orgánem je zde noha, která vyčnívá před ústní otvor a je rozčleněna do četných chapadel. Zbytek nohy na spodní straně těla se změnil ve zvláštní nálevkovitý útvar (**hyponom**), kterým je voda rytmicky vypuzována stahováním svalnaté stěny pláště. Hlavonožci se proto pohybují kaudálním koncem těla dopředu.

Svalový systém obratlovců tvoří přibližně třetinu až polovinu celkové váhy těla obratlovce, což je dáno především skutečností, že se významnou měrou podílí na funkci pohybové soustavy. Jak však již bylo řečeno v úvodu této kapitoly, jsou svaly součástí i mnoha dalších systémů, které s pohybovou soustavou přímo nesouvisí. Hladké svalstvo je např. součástí trávicí, dýchací a oběhové soustavy.

Hladké svalstvo vzniká z embryonálního mesenchymu mesodermálního původu; vzniklo modifikací pojivových tkání. Je především součástí trávicího traktu a s ním souvisejících struktur, např. stěn vývodů trávicích žláz, stěn močového měchýře a stěn dýchacích tubic. Kromě toho však tvoří i stěny orgánů, které vznikly diferenciací stěn



Obr. 153 Metamerne uspořádané svalstvo larvy kruhoústých (minoha, larva mihule). V trupové části je svalstvo segmentováno do podoby nečleněných myomer, v hlavové části je tato pravidelnost porušena soustavou žaberních štěrbin na sérii epibranchiálních a hypobranchiálních svalů, které se v okolí oka a ústního otvoru mohou ještě dále diferencovat. Podle Grodzinského a kol. (1976)

typy
ligament

svalnatá
noha
měkkýšů

původ
svalstva
obratlovců

coelomové dutiny. Jsou to např. stěny cév a pohlavních vývodů. Navíc je hladké svalstvo i v pojivových tkáních kůže a podkoží, kde může být rozptýleno mezi jinými tkáněmi a tvoří tudíž dobře odlišitelné celky. To platí pro hladké svalstvo obecně.

Srdeční svalstvo (**myocardium**) vzniká ve splanchopleuře (endocardiu, viz str. 19). Morfologická diferenciacie srdce bude popsána v rámci oběhové soustavy (str. 126-128). Protože tyto svaly jsou permanentně aktivní po celou dobu existence organismu (často desítky let), mají svoji inervaci zcela nezávislou na inervaci ostatních částí svalové soustavy.

Příčně pruhované svalstvo vzniká většinou z embryonálních myotomů a tvoří největší část svalové soustavy. Je ovladatelné vůlí. Při kontrakcích zachovává svůj celkový objem (tzn. sval se sice zkrátí, ale zároveň se jeho obvod zvětší). Tato vlastnost byla důležitou okolností například při vzniku spánkových jam na lebce plazů (viz str. 72).

Svalstvo žaberních oblouků je rovněž příčně pruhované a vzniká z mesodermálních somitů hlavové části (viz obr. 33, 34). Jsou to svaly, které ovládají kosterní výtuhu žaberních oblouků (přepážek mezi žaberními štěrbinami) a jejich derivátů. Z toho vyplývá, že mezi tyto svaly můžeme počítat i svaly ovládající čelisti, tedy žvýkácí svaly.

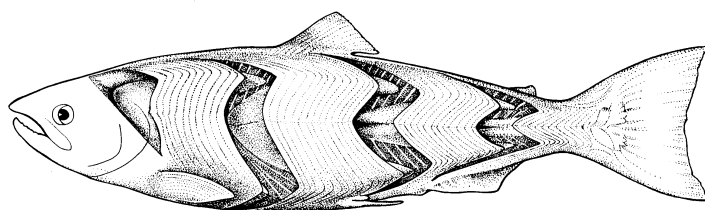
Svalovou soustavu obratlovců můžeme rozdělit na dvě základní skupiny. První lze označit jako **somatické svalstvo**. Tyto svaly jsou přímo či nepřímo odvozeny z myotomů, jsou příčně pruhované, inervované somatickými motorickými neurony, a obecně vzato jejich uspořádání souvisí s prostředím, ve kterém organismus žije. Lze je opět rozlišit do dvou skupin:

svalstvo trupu a ocasu se označuje jako **axiální**, protože se soustřeďuje v osové části těla, a k němu se připojuje svalstvo končetin (**apendikulární**). Evolučně je apendikulární svalstvo z větší části derivátem axiálního a stejného původu je i zvláštní skupina drobných svalů ovládajících oční bulvu, tzv. okoohybných svalů.

Druhou základní skupinou je **viscerální svalstvo**. Jsou to hladké svaly většinou vznikající z mesenchymu splanchopleury (nikdy ne z myotomů), a jsou většinou umístěny ve stěnách trávicí trubice nebo v jejím okolí; inervace je viscerálními motorickými vlákny. Většinou mají souvislost s příjmem a zpracováním potravy, vylučováním, a vnitrotělním transportem. Toto svalstvo je z valné části soustředěno ve střední a zadní části trávicí soustavy, zatímco v její přední části je to svalstvo příčně pruhované: pomineme-li některé svaly dna dutiny ústní a svaly jazyka, které lze počítat do skupiny somatického svalstva je hltn (a u Teleostei celý přední konec trávicí trubice až po žaludek) tvořen příčně pruhovaným svalstvem původem z mesodermu přepážek mezi žaberními štěrbinami.

Protože hladké svalstvo, jak již bylo řečeno, je rozptýlené v mesenchymu jiných orgánů a nelze je tudíž morfologicky a topograficky přesně definovat, soustředí se další výklad pouze na ty části svalové soustavy, které jsou tvořeny příčně pruhovaným svalstvem.

Svaly označujeme obecnými názvy podle funkce, kterou zastávají. Sval, který kloub rozevívá se nazývá **extensor**, který jej naopak uzavírá **flexor**. Pokud sval přitahuje končetinu či jinou část směrem k tělu, označuje se jako **adduktor**, pokud jej odtahuje, nazývá se **abduktor**. Obdobně **levator** zdvihá, **depressor** sklání dolů. Končetiny nebo jejich části se mohou otáčet podle své podélné osy (rotovat), takže sval, který pomáhá otáčet distální část končetiny ventrální částí k podkladu (při vzpřímené bipední poloze dlaňovou částí dozadu, do polohy označované jako pronace) se nazývá **pronator**, opačně působící sval, který ventrální část končetiny obrací (rotuje) dorzálně (v bipední poloze dopředu, do polohy označované jako supinace) se nazývá



Obr. 154 Axiální svalstvo vodního obratlovce uspořádané do podoby myomer, jejichž tvar se na povrchu (pod kůží) manifestuje lomeným průběhem myosept. Horizontální septum v tomto případě probíhá přibližně v polovině výšky těla. Myosepta se nezanořují pod povrch těla kolmo, nýbrž šikmo dopředu (v případě lomu sousedícího s horizontálním septem) a šikmo dozadu (v případě lomu v epaxiální a hypaxiální části). Z Romera a Parsonse (1977).

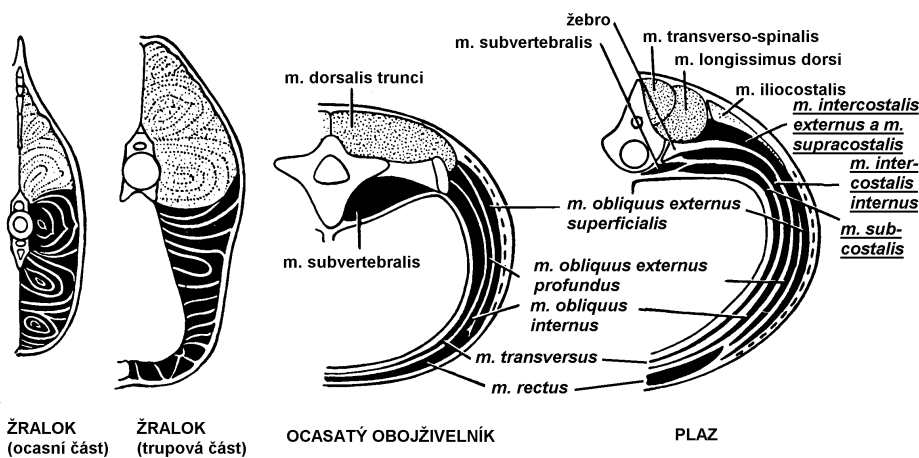
členění
svalové
soustavy

typy
svalů
podle
funkce

supinator. Sval vysunující nějaký orgán nebo segment těla se nazývá **protractor**, opačně působící sval (zatahující orgán) se označuje jako **retractor**. Svěrač (**sphincter** nebo **constrictor**) uzavírá otvor v těle (např. ústa, žaberní štěrbinu, řiť), **dilatator** jej otevírá. Místa fixace svalů označujeme jako začátek (**origo**), který je umístěn proximálně, a distálně umístěný úpon (**insertio**). Funkci svalů je vždy nutné posuzovat v jejich návaznosti na skelet; někdy totiž stačí drobná změna na kostře (u plazích předků ptáků například zvýraznění výběžku na proximálním konci korakoidu) a funkce svalu se může zcela změnit (v uvedeném případě se zcela změnila funkce *m. supracoracoideus*, takže ze svalu původně končetinu přitahujícího ventrálně pod tělo se stal sval končetinu – v tomto případě již křídlo – zdvihající).

Podobně jako v případě řady kostí skeletu (především na lebce a pletenci lopatkovém) není jisté, zda název svalu, který byl poprvé popsán na člověku, se u jiných skupin obratlovců nevztahuje k jinému svalu, který s ním není homologický. Je to z toho důvodu, že svaly mohly během evoluce obratlovců prodělávat výrazné změny jak co se týče velikosti, tak zejména polohy v těle a v souvislosti s tím i polohy úponových míst. Vznikla tak dvojí nomenklatura, z nichž

jedna má svůj původ v anatomii člověka, druhá v popisné anatomii příslušné taxonomické skupiny. Tuto skutečnost je nutné při porovnávání svalů u různých taxonomických skupin vzít v úvahu. Nejúčinnějším nástrojem pro rozpoznávání homologií od pouhých podobností je studium rané embryogeneze, protože svaly a jejich úpony k primordiálnímu skeletu lze rozeznávat již u raných



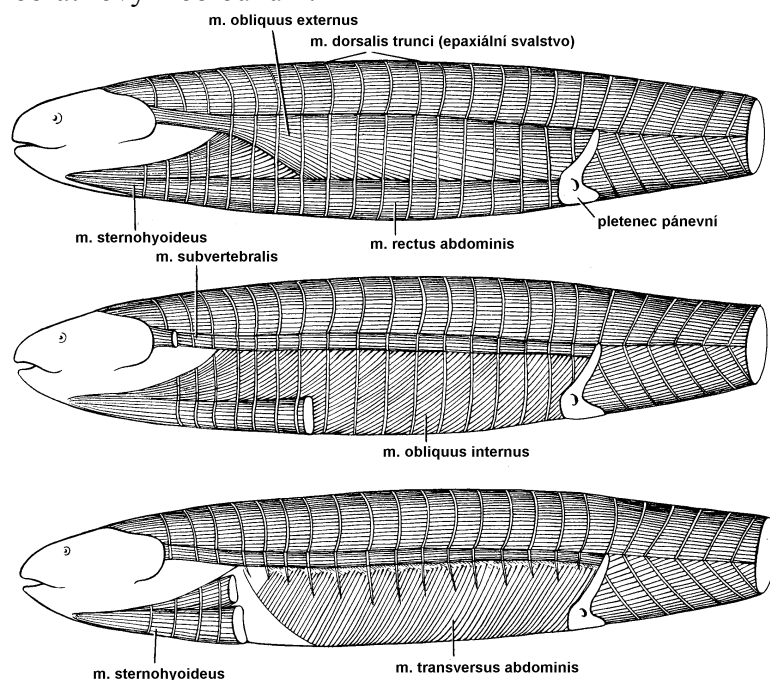
Obr. 155 Schematizované příčné řezy trupovým svalstvem obratlovců. Epaxiální svalstvo znázorněno tečkovaním, hypaxiální černě. Na obrázcích zobrazujících obojživelníky a plazy jsou kurzívou vyznačeny hypaxiální svaly v úrovni břišní dutiny, hypaxiální svaly v oblasti vyztužené žebra (hrudního koše) jsou uvedeny podtrženou kurzívou. Podle Romera a Parsonse (1977).

zárodečných stadií. Embryonální topografii svalů lze kombinovat s průběhem nervů, které příslušný sval inervují. Motorická inervace je totiž evolučně velmi konzervativní a proto jakoukoliv výraznější změnu topografie svalu nerv sice svým průběhem sleduje, avšak jeho kořen zůstává na původním místě. O tom, že například bránice vznikla v krční oblasti, přestože to je sval, jehož výsledná poloha u dospělých pokročilých obratlovců je na hranici mezi hrudní a břišní dutinou, podává svědectví n. phrenicus, který se za bránicí táhne hrudním mediastinem z krční oblasti.

Somatické svalstvo je vodních obratlovců z větší části soustředěno do axiální soustavy a uspořádáno velmi jednoduše v podobě segmentů (**myomery**) oddělených septy (**myosepta**, **myocommata**). Myomery vznikají v přímé souvislosti s embryonálními myotomy a na rozdíl od sklerotomů nedochází k jejich resegmentaci. V rané embryogenezi se zakládají jako jednoduché vertikální bloky, které se však během pozdějšího vývoje lomí do podoby písmene V s vrcholem obráceným dopředu. Tato situace se zachovává u kopinatců a kruhoústých, u čelistnatých obratlovců se však vertikální průběh myomer ještě více komplikuje, takže jejich myomery se lomí dvakrát, tedy do podoby ležícího písmene W. Svalová vlákna v každé myomeře probíhají v předozadním směru, což zajišťuje střídavé kontrakce pravé a levé poloviny těla a tím vlnivý propulsivní pohyb. Axiální svalstvo je proto u vodních obratlovců hlavním lokomočním orgánem. V ocasní části jsou myomery ve vertikálním směru vyvinuty přibližně symetricky, to znamená že dorzální a ventrální část je přibližně stejná. V oblasti břišní dutiny se však ventrální

segmentace somatického svalstva

části obou stran rozestupují a tvoří stěny břišní dutiny, které mají při pohybu jen nevýznamnou funkci. Myomery nejsou přímo fixovány k páteři; ohyb páteře zajišťuje soustava žebér, která osifikují v myoseptech a připojují se svými proximálními konci k obratlovému centru, případně k obratlovým obloukům.



Obr. 156 Svaly trupu primitivního suchozemského obratlovce (ocasatého obojživelníka) při pohledu z levé strany. Nahoře povrchová vrstva (pouze tenká vrstva *m. obliquus externus* byla odpreparována), uprostřed stav po odpreparování *m. obliquus externus* a *m. rectus* (je tedy vidět *m. obliquus internus* a *m. subvertebralis*), dole stav po odpreparování *m. obliquus internus* (je vidět *m. transversus*). Podle Romera a Parsonse (1977).

míře se z nich již diferencují svaly. Ty se v případě nepárových ploutví upínají v podobě jazykovitých výběžků na báze radialií, v případě párových ploutví jsou již diferencovány ve speciální svaly, které běží od proximálních elementů ploutve (radialií nebo v případě lalokoploutvých od humeru, resp. femuru), a upínají se na scapulocoracoid a pletenec pánevní; umožňují tak složitější pohyb ploutví (např. *circumflexi*, tedy krouživý pohyb).

Soubor epaxiálních myomer se u vodních čelistnatců nazývá ***m. dorsalis trunci***. Na trupu suchozemských obratlovců se základní členění na epaxiální a hypaxiální svalstvo v podstatě zachovává, ale značná část svalstva se váže ke kostře končetin. Nicméně svalstvo trupu, byť v rozrůzněném stavu, si ještě u obojživelníků a některých plazů zachovává původní funkci, o čemž svědčí jeho střídaté kontrakce po obou stranách těla při lezení. Epaxiální svalstvo navíc získalo schopnost pohybovat páteří v dorzoventrálním směru, což u vodních obratlovců prakticky neexistuje. Je to způsobeno tím, že přestože u těchto primitivních suchozemských obratlovců (obojživelníků) je epaxiální svalstvo v podstatě ještě morfologicky jednolitá soustava myomer běžících v prostoru mezi neurálními oblouky a příčnými výběžky obratlů, trnové výběžky obratlů již zesílily a jsou navzájem spojeny drobnými ***mm. transversospinales***. U pokročilejších suchozemských obratlovců (plazů) zůstávají dorzální svaly trupu ještě stále segmentovány, přesto se však již částečně rozrůžňují. Hlavní část se stále zachovává jako sval podélně běžící v prostoru mezi neurálními oblouky a příčnými výběžky; nazývá se ***m. longissimus dorsi***. Tento sval je velmi dobře vyvinut ještě u hadů, u nichž zastává původní propulsivní funkci, a naopak z logických důvodů je redukován u želv nebo ptáků. Nicméně dobře se zachoval i u savců, včetně člověka. U savců se však navíc, v souvislosti s permanentním zakřivením páteře, vyvinul ***m. sacrospinalis***, který běží od trnových výběžků presakrální páteře k příčným výběžkům křížových obratlů. Mezi trnovými výběžky se samozřejmě zachovávají ***mm. transversospinales***. Laterální

U primitivních obratlovců (kruhoústí) jsou myomery ve vertikálním směru nečleněné a rovněž průběh myosept není výrazně lomený (zvláště u larev; viz obr. 153). U čelistnatých obratlovců se však myomery člení horizontální vazivovou přepážkou (**septum horizontale**) na dorzální (**epaxiální**) a ventrální (**hypaxiální**) část. Horizontální septum tedy svislá myosepta kříží, a žebro vzniká podél linie, ve které se obě septa protínají. Soubor myomer nad horizontálním septem (a tudíž nad žebry) se nazývá **epaxiální svalstvo** a obdobný soubor pod septem se nazývá **hypaxiální svalstvo**.

Většina svalové soustavy vodních čelistnatců je tedy organizována v podobě soustavy uniformních myomer, ale v malé

epaxiální
svaly
trupu

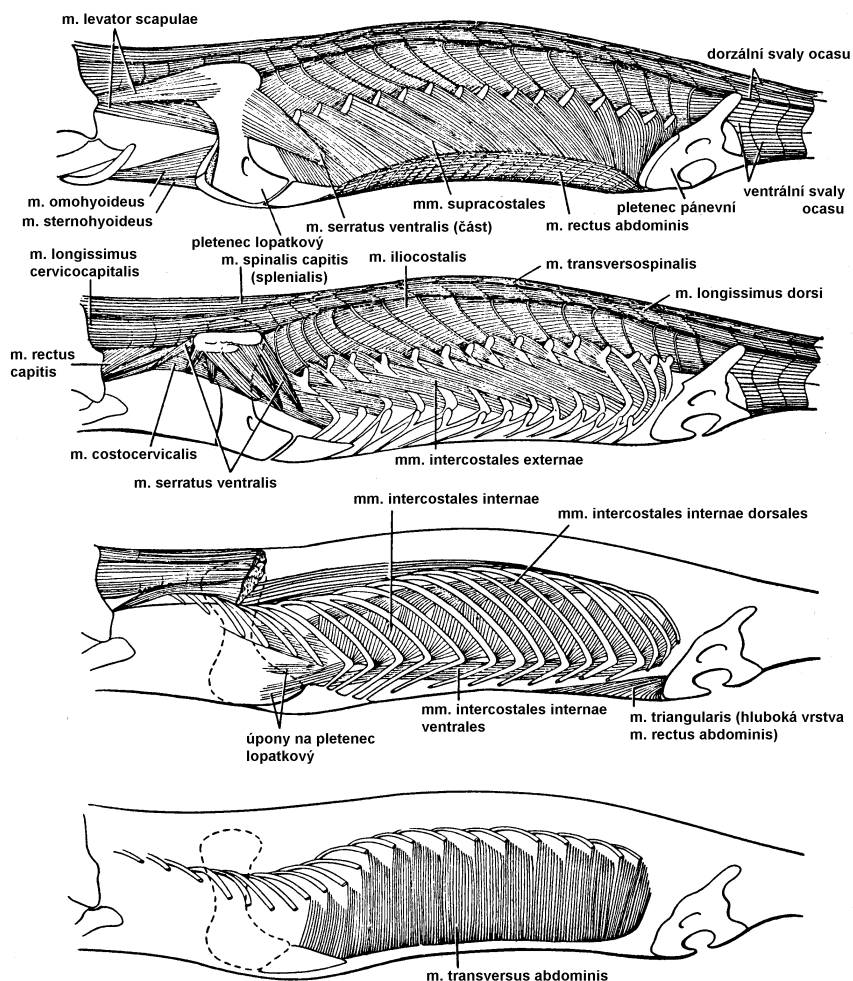
část původního m. dorsalis trunci sbíhá šikmo posterolaterálním směrem a upíná se z vnější (tedy laterální) strany na žebra. Tento plochý sval se nazývá **m. iliocostalis**.

Hypaxiální svaly u vodních obratlovců tvoří spodní část ocasu a stěny břišní dutiny; na spodní straně těla zasahují až k mediánní linii. Protože vznikají z myomer, zachovávají si segmentaci. U suchozemských obratlovců se však tato evolučně raná fáze v embryogenezi stírá a řada hypaxiálních svalů se diferencuje z mesenchymu tělní stěny, přičemž jsou často redukovány do podoby plochých a tenkých vrstev vymezujících břišní a hrudní dutinu. V oblasti hrudní dutiny (a v některých případech i břišní dutiny) jsou tyto vrstvy vyztuženy žebry.

hypaxiální
svaly
trupu

Odhlédneme-li od těchto obecných rysů, lze hypaxiální svalstvo popsat následujícím způsobem (viz též obr. 155): těsně pod páteří se táhne pásmo **intervertebrálních svalů**, které

jsou u vodních obratlovců slabě vyvinuty, ale u suchozemských obratlovců je tato vrstva mohutnější a často spojená s nejhlubšími vrstvami bočních částí trupu. Svaly bočních částí trupu většinou začínají na úrovni příčných výběžků obratlů a běží k mediánní linii na ventrální straně. Podobně jako epaxiální svaly byly i tyto svaly původně segmentovány, později se však slily do souvislých celků. Vnější z nich se nazývá **m. obliquus externus**, jehož průběh je mírně ukloněn posteroventrálně (u plazů může být tato povrchová vrstva doplněna ještě plochým podkožním svalem). Střední vrstva ležící pod ním se nazývá **m. obliquus internus** a její průběh je ukloněn posterodorzálně. Nejhlubší vrstva se nazývá **m. transversus**;



Obr. 157 Poloschematické znázornění jednotlivých vrstev axiálního svalstva primitivního plazu (*Sphenodon*). Na horním obrázku je odpreparována pouze tenká povrchová vrstva, na obrázku pod ním odpreparovány povrchové žeberní svaly (mm. supracostales), m. rectus abdominis, svaly spodní části krku a povrchové svaly inzerující na lopatku. Na druhém obrázku odspodu jsou v trupové části odstraněny epaxiální svaly, mezi žebry je vidět hluboká vrstva mezižebních svalů a před pávní část m. rectus abdominis, zvaná m. triangularis. Na nejspodnějším obrázku jsou odstraněna žebra, takže je vidět nejhlubší vrstva břišní stěny, m. transversus. Podle Romera a Parsonse (1977).

totiž přechází vnější vrstva m. obliquus externus ve vrstvu vně žebere (**mm. supracostales**) a jeho hlubší vrstva ve vnější vrstvu mezižebních svalů (**mm. intercostales externi**). M. obliquus internus pokračuje v hrudní oblasti jako **mm. intercostales interni**. Nejhlubší sval, tedy m. transversus, je vyvinut v hrudní oblasti jako soubor označovaný jako **mm. subcostales**. Tyto celky nemusí být souvislé, ale mohou se rozpadat na drobnější.

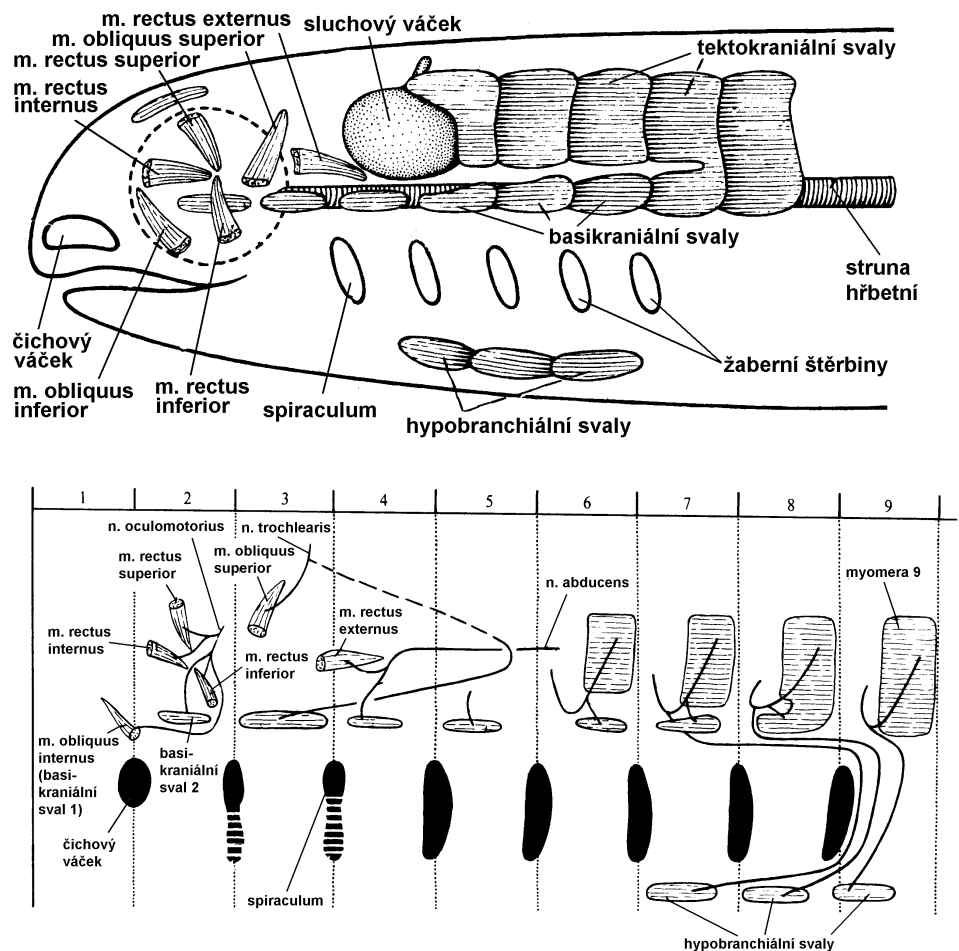
Na ventrální straně trupu běží od úrovně pletence lopatkového až po úroveň pánve přímý břišní sval, **m. rectus abdominis**. Jeho poloviny na obou stranách těla jsou často navzájem odděleny vazivovým pruhem bělavé barvy, zvaným **linea alba**. Diferenciace tohoto svalu začíná již u některých ryb, ale výrazněji až u suchozemských obratlovců, kde jeho vnější vrstva je víceméně souvislá s **m. obliquus externus**; větší část svalu však navazuje na **m. obliquus internus** a **mm. intercostales**. U těch obratlovců, kde vzniklo sternum, je délka tohoto svalu omezena pouze na úroveň břišní dutiny. Sval je nápadný tím, že si zachovává pozůstatky původní segmentace v podobě příčného členění na oddíly; podílejí se na tom proužky vazivové tkáně, nazývané **inscriptiones tendinae**.

Víceméně pravidelné uspořádání svalů na trupu je porušeno v oblasti lopatkového a pánevního pletence, a to i u vodních obratlovců, kde jsou vytvořeny párové ploutve. Přesto však na dorzální straně přecházejí svaly téměř bez přerušení na krk a v opačném směru i na ocas, a podobně tomu je i na ventrální straně, kde série hypobranchiálních svalů může pokračovat až do oblasti jazylky (viz níže). V detailním uspořádání svalů obou pletenců jsou určité rozdíly, spočívající v tom, že

epaxiální svaly pletence lopatkového

pletence lopatkového není napojen přímo na páteř, na rozdíl od pletence pánevního, který se prostřednictvím kyčelní kosti kloubově napojuje přímo na příčné výběžky křížových obratlů. Proto v případě pletence lopatkového musejí být obě lopatky fixovány k trupu svaly. Jsou to především deriváty **m. obliquus externus**; fixují se jedním koncem na spodní stranu lopatky, druhým koncem na hrudní nebo krční žebra nebo na příčné výběžky obratlů, podle toho zda přecházejí k lopatce od krku, hrudního koše, nebo prostoru mezi nimi. Podle schodovitého vzezření okrajů, připomínajícího pilu, se nazývají **m. serratus ventralis** a **m. s. anterior**. Nejřednější z těchto svalů se nazývá **m. levator scapulae**. U savců je navíc na povrchu ještě plochý sval zvaný **m. rhomboideus**, který běží od okraje lopatky k páteři. Jeho funkčním protikladem je prsní sval, **m. pectoralis**, který běží od kosti hrudní kolmo k proximální části humeru (hlavní sval, který u ptáků stahuje křídlo pod úroveň horizontály).

Podívejme se nyní na původ svalů v krční a hlavové části. I zde vznikají svaly z mesodermu somitů a z materiálu hypodermu (laterální ploténky). Původní jednoduchá a souvislá podoba hypodermu se však v hlavové části zkomplikovala v důsledku perforace hltanu žaberními



Obr. 158 Obecné schéma svalů hlavové a krční oblasti, dole s vyznačením příslušných metamer a způsobu inervace. Pozornost zasluží zvláště oko-hybné svaly, které jsou deriváty epaxiálního svalstva. Podle Bjerringa (1977).

Podívejme se nyní na původ svalů v krční a hlavové části. I zde vznikají svaly z mesodermu somitů a z materiálu hypodermu (laterální ploténky). Původní jednoduchá a souvislá podoba hypodermu se však v hlavové části zkomplikovala v důsledku perforace hltanu žaberními

šterbinami, které jej rozdělily na soustavu izolovaných vertikálních coelomových trubic (viz obr. 33-35). Uvnitř těchto izolovaných coelomových jednotek (ale částečně i z jejich stěn) vzniká v další embryogenezi svalstvo žaberních oblouků a proto se označují jako svalové ploténky nebo svalové výběžky. Směrem dopředu jsou až k premandibulární metameře vždy ventrálně spojeny souvislým pruhem s mesodermem laterální ploténky, dorzálně jsou napojeny (zúžením, které je seriální homologon mesomery, resp. nephrotomu) na příslušné somity. Svalové ploténky mají tedy metamerní uspořádání a jejich označování je tedy stejné jako v případě žaberních oblouků (např. mandibulární, hyoidní, branchiální ploténka). Avšak již v rané embryogenezi jsou dorzální konce svalových destiček od somitů odškruceny a následně zcela odděleny, podobně jako je tomu v případě trupových metamer. Vzniká tak epaxiální (somitické) a hypaxiální (hypodermální) svalstvo, stejně jako na trupu.

Na krku je svalstvo členěno samozřejmě rovněž na epaxiální a hypaxiální část a to až k zadnímu okraji lebky. U suchozemských obratlovců, kde se diferencovala krční část, se svaly povrchové vrstvy označují jako **m. trapezius** (viz též níže). Epaxiální série pokračuje směrem dopředu až k lebce a lze je odlišit podle jejich úponů jedním koncem k lebce, druhým koncem ke krčním obratlům. Ke svalům krku se řadí i několik drobných svalů hypaxiální série, které v trupové oblasti pokračují jako série intervertebrálních svalů (spojujících báze obratlových center). Větší část hypaxiální série však přechází na ventrální část krku. Jsou to svaly, které vznikly z původních zadních **hypobranchiálních svalů**, tedy svalů přimykajících se u vodních obratlovců ventrálně k soustavě žaberních oblouků. Z hypaxiálního svalstva zadních hlavových metamer (většinou tří, tedy VII, VIII a IX) se vyvinuly hypobranchiální svaly známé pod názvem **m. geniobranchialis**, resp. u suchozemských obratlovců **m. geniohyoideus**, a **m. rectus cervicis**. U suchozemských obratlovců, u nichž se vyvinul jazyk, se v této souvislosti vyvinuly ještě další dva svaly, **m. hyoglossus** a **m. genioglossus**. Vznikají tak, že hypaxiální části myomer rostou směrem dopředu pod branchiálním skeletem, ztrácejí kontakt s epaxiální částí, a diferencují se ve zmíněné svaly. Některé z hypobranchiálních svalů se přetvořily v mediální elementy viscerálního skeletu (sublinguální tyčinka, resp. basibranchiale 2, resp. urohyale). Obecně se hypobranchiálním svalům někdy souhrnně říká **mm. coracoarcuales**. Jsou to tedy svaly běžící od kosti hrudní a pletence lopatkového k jazylce a chrupavce štítné (**m. sternohyoideus**) a odtud k symfýze spodní čelisti (**m. omohyoideus**). Od pravých svalů žaberních oblouků se liší tím, že nevznikají z přepážek mezi žaberními šterbinami, nýbrž z myomer.

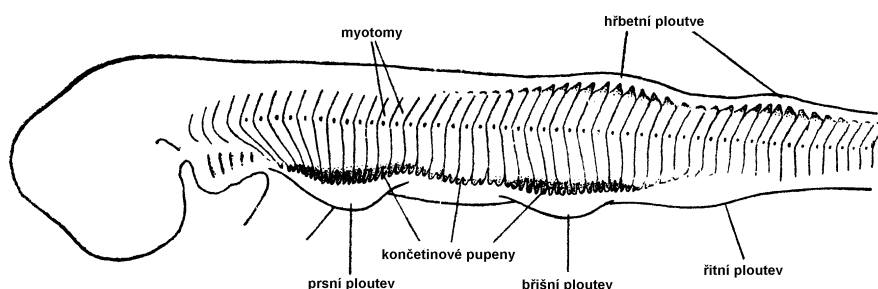
Na rozdíl od hypaxiálního svalstva je epaxiální svalstvo hlavových myomer zachováno v prvních osmi metamerech v podobě **basikraniálních** a **tektokraniálních** svalů (obr. 158). Basikraniální svaly se vyskytují v podobě protáhlých párových struktur při bázi neurokrania. Některé z nich existují v embryogenezi pouze krátkou dobu a jsou záhy osifikovány, takže v dospělosti tvoří součást lebky. Na předních metamerech je pravidelnost uspořádání epaxiálních metamer porušena nejvíce. Nicméně je dokázáno podle inervace, že jeden z okohybných svalů, **m. obliquus inferior** (inervovaný větví n. oculomotorius) je basikraniálním svalem náležejícím první metameře. Basikraniální sval druhé metamery se zakládá pouze v rané embryogenezi některých primitivních paprskoploutvých ryb (např. *Amia*) nebo u žraloků a je inervován z n. oculomotorius. Basikraniální sval třetí metamery je poměrně mohutný a zachovává se např. u *Latimerie*; je inervován z n. rarus. U primitivních suchozemských tetrapodů a jejich osteolepiformních předků je tento sval nahrazen tzv. polární chrupavkou, která během přechodu obratlovců na souš přispěla k zániku intrakraniálního kloubního aparátu. Basikraniální sval čtvrté metamery (inervace z r. basioticus n. abducentis) a páté metamery (inervace z n. tenuis) se zachovává pouze v rané embryogenezi recentních mihulí, žab a ocasatých obojživelníků; záhy však splývají s chrupavkou báze lebeční. Basikraniální sval šesté metamery (inervace z n. occipitalis) je v embryogenezi rovněž rozlišitelný pouze dočasně, lze jej však pravidelně najít u všech vodních čelistnatců a obojživelníků. U některých primitivních forem paprskoploutvých ryb

svaly krku

svaly jazyka

svaly hlavy

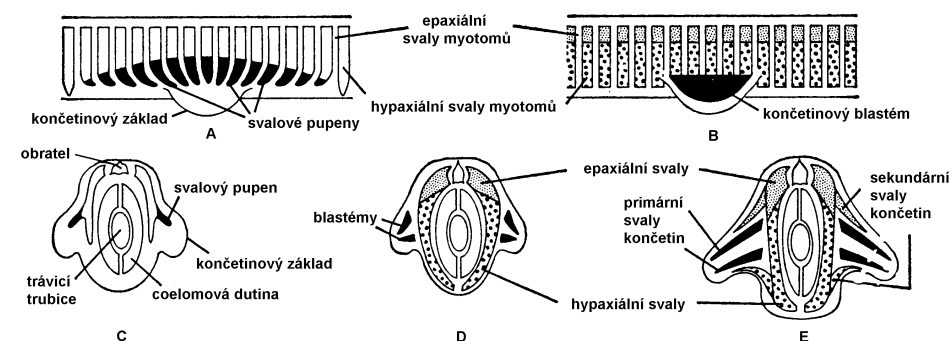
a patří již do skupiny končetinových svalů axiálního původu (viz dále). U bipedních savců, kde se redukoval ocas (primáti) jsou proximální svaly ocasu modifikovány do podoby svalového dna pánve (odtud název "pánev"; pletenec zadní končetiny všech ostatních obratlovců se od představy pánve jakožto nádoby značně liší). Patří mezi ně například svěrače análního otvoru a jeho předchůdci, svěrače kloakálního otvoru.



Obr. 160 Embryo žraloka (*Scyllium*) velikosti 19 mm. Základy ploutví se tvoří z končetinových pupenů zesíleného pruhu mesodermu (Wolffova lišta; viz str. 21). Podle Goodriche (1958).

tech mesodermální laterální destičky (hypodermu). Patří tedy mezi somatické svalstvo. Avšak u suchozemských obratlovců s končetinami prominujícími mimo trup je jejich původní segmentace již tak porušena, že ji lze rekonstruovat jen velmi obtížně. Na druhé straně je nápadný objemový růst končetinových svalů suchozemských obratlovců (svaly ovládající párové ploutve vodních obratlovců jsou v porovnání s tím jen velmi drobné), což je v přímé úměře se zdokonalováním pohybové funkce. V souvislosti s embryonálním vznikem končetin (str. 21) již bylo řečeno, že svaly končetin vznikají z tzv. končetinových základů. Tyto základy vznikají z končetinových pupenů několika sousedních metamer, což lze zvláště dobře demonstrovat u raných embryí primitivních vodních čelistnaticů a obojživelníků. Po oddělení se tyto základy končetin rozdělují na dorzální a ventrální kondenzace mesenchymu, zvané blastemy. Ve svém souhrnu vytvářejí **primární svaly končetin**. **Sekundární svaly končetin** vznikají ze somatických svalů ležících původně v okolí báze končetin. Mohou vznikat z epaxiálních či hypaxiálních svalů a podle toho se také označují. Na přední končetině patří mezi epaxiální svaly např. m. rhomboideus, mezi hypaxiální m. pectoralis. Embryonální původ obou těchto svalových

svaly párových končetin (včetně ploutví) mají svůj původ v myotomech somitů i v odpovídajících částech



Obr. 161 Schema znázorňující původ končetinových svalů. Nahoře je znázorněn stav u primitivních obratlovců se segmentovaným svalstvem, kde na obr. A je raný embryonální stav (srv. s obr. 160) a na obr. B pozdější ontogenetické stadium s vyvinutým končetinovým základem. Dolní řada znázorňuje totéž na příčných řezech: na obr. C je stadium svalových pupenů, na obr. D pokročilejší stadium, kde se svalové základy oddělují od myotomů a rozdělují se na dorzální a ventrální část, a na obr. E je stadium, kdy se k těmto základům připojuje i původně somatické svalstvo (rovněž členěné v dorzální a ventrální část). Primární končetinové svaly a jejich embryonální základy jsou vyznačeny černě. Podle Smithe (1960).

skupin lze dobře sledovat u primitivních obratlovců, u amniot je původ těchto svalů již velmi zastřený, což platí především pro dospělá stadia.

U vodních obratlovců jsou svaly ploutví velmi jednoduché. Tvoří je v podstatě skupina dorzálních svalů a skupina ventrálních svalů,

obojí se jedním koncem upínají na kosti pletence, druhým na ploutev samotnou. Umožňují abdukci a addukci, avšak části některých z nich umožňují i omezenou rotaci či cirkumflexi. U suchozemských obratlovců je situace mnohem složitější, což souvisí s jejich značným rozrůzněním. Je tedy velmi obtížné generalizovat a proto nejlepší způsob je popis dvou

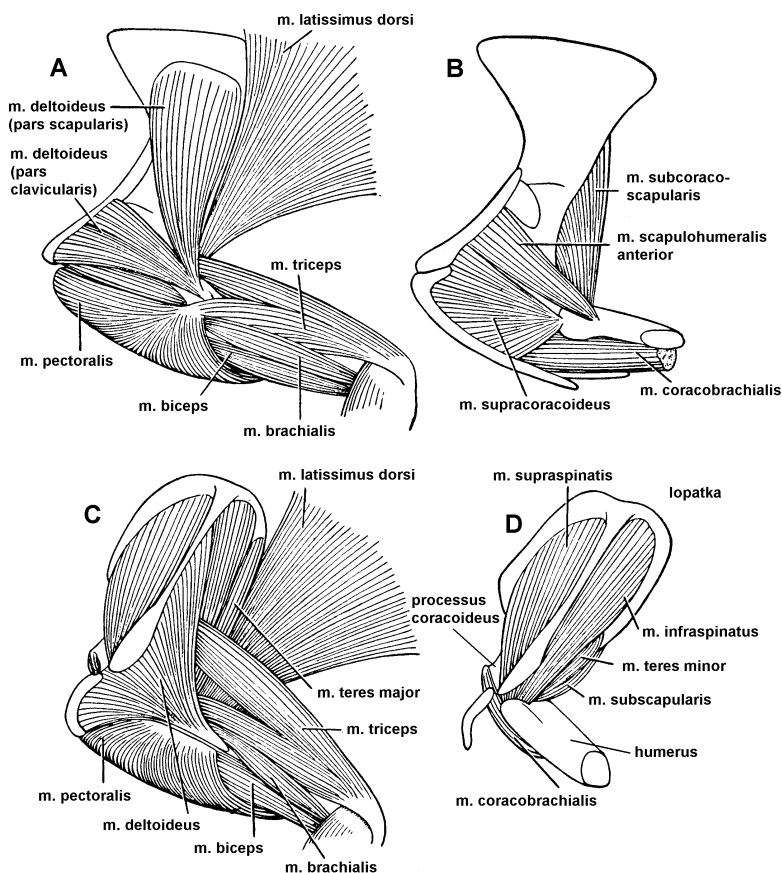
evolučních stavů: prvním je situace u primitivních plazů (stav u obojživelníků je s nimi prakticky totožný, stav u ptáků je jejich morfologicko-funkční variantou), a druhým stav u primitivních savců.

dorzální
svaly
přední
končetiny

Dorzální svaly přední končetiny většinou (a platí to i pro savce) spojují pletenec lopatkový a přilehlou část páteře s proximální částí humeru a zdvihají tak končetinu nad úroveň horizontály. Protože na trupu je úponová plocha rozsáhlejší, zatímco humerus poskytuje poměrně omezenou inserční plochu, mají tyto svaly vějířovitou podobu. Patří sem **m. latissimus dorsi** (upínající se k páteři) a **m. deltoideus** (rozpadající se většinou na dvě části s úpony na lopatce a klíční kosti). Mezi oběma svaly však existují i přechody, např. část **m. latissimus dorsi** se přesunula na lopatku a je proto odlišitelná jako **m. teres major**. Hluboká vrstva **m. latissimus dorsi** se upíná na spodní povrch lopatky (**m. subcoracoscapularis** u plazů, **m. subscapularis** u savců). Naopak na vnější povrch lopatky se upíná ještě další, i když poměrně málo rozsáhlý sval, který rovněž vznikl odštěpením z původního **m. latissimus dorsi**; na-zývá se **m. scapulohumeralis anterior** (u plazů); u savců byl posunut na zadní okraj lopatky a označuje se jako **m. teres minor**. Podobně se u savců přesunula úponová plocha pro část **m. deltoideus**, a to v souvislosti s invazí **m. supraspinatus** a **infraspinatus** (viz dále). Dorzální plocha humeru je kryta trojhlavým svalem **m. triceps**, který běží od úponové plochy na humeru a přilehlé části pletence lopatkového až k proximální části ulny (resp. jejímu výběžku zvanému olecranon); jeho hlavní funkcí je napřimovat končetinu. Na distálnějších úsecích končetiny má stejnou funkci skupina extenzorů, které běží od loketního kloubu na dorzální stranu autopodia a distálně až na články prstů.

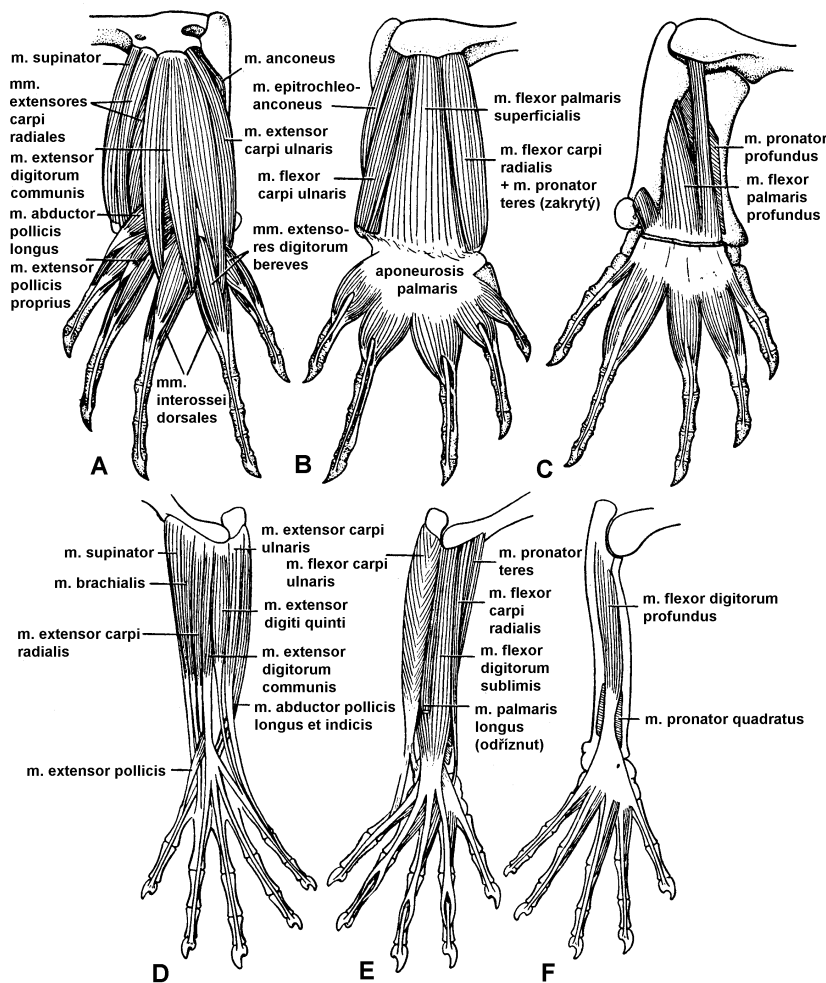
ventrální
svaly
přední
končetiny

Ventrálním svalům přední končetiny dominuje prsní sval **m. pectoralis**, který běží od sternu a žeber k ventrální straně proximální části humeru. Má za úkol přitahovat končetinu pod tělo a částečně i dozadu (u ptáků stahovat křídlo ventrálním směrem). Podobný sval běží ke korakoidu (**m. coracobrachialis**). Antagonistou trojhlavého svalu je na ventrální části končetiny **m. brachialis** a **m. biceps**; oba spojují humerus (příp. coracoid) s kostmi předloktí (ulna a radius) a umožňují končetinu ohýbat. Dalším svalem této skupiny je **m. supracoracoideus**, který spojuje humerus a coracoid. U ptáků se průběh jeho úponové šlachy k humeru zcela změnil díky výrůstku na korakoidu, který funguje jako kladka. Důsledkem byla změna jeho funkce: původně rovněž přitahoval končetinu pod tělo (jako prsní svaly a další z této skupiny), avšak nyní humerus (a tím celé křídlo) zdvihá. Tento sval u savců zcela změnil pozici a funkci, nepochybně



Obr. 162 Končetinové svaly upínající se na pletenec lopatkový a svaly proximálního konce přední končetiny u suchozemských obratlovců. Nahore je (A, B) znázorněna situace u plazů, dole (C, D) u primitivního savce (vačice). Na levých obrázcích je znázorněna povrchová vrstva, na pravých hluboká vrstva. Srovnej pozici **m. supracoracoideus** u plazů a jeho výsledný stav (**m. supraspinatus** a **m. infraspinatus**) u savců. Podle Romera a Parsonse (1977).

v souvislosti s redukcí a následným zánikem korakoidu: jeho inzerční plocha se přesunula na lopatku, kde je přítomen v podobě dvou svalů (původně jediného, ale rozdělil jej hřeben na lopatce) zvaných **m. infraspinatus** a **m. supraspinatus**. To způsobilo, že lopatková část **m. deltoideus** se přesunula na akromiální část lopatky (původně zaujímal celý její přední okraj) a **m.**



Obr. 163 Svaly předloktí a distální části přední končetiny u plaza (A-C) a primitivního savce (vačice; D-F). A a D znázorňují pohled na dorzální (extensorovou) stranu, ostatní znázorňují pohled na ventrální (flexorovou) stranu končetiny, přičemž B a E jsou pohledy na povrchovou vrstvu, C a F na hlubokou vrstvu. Nejvýraznějším rozdílem na dorzální straně je redukce krátkých svalů autopodia a vznik společného extensoru prstů a speciálních svalů ovládajících palec a 5. prst. Na ventrální straně je široká dlaňová aponeuróza, ke které se upínají šlachy flexorů předloktí a svalů ovládajících prsty. Podle Romera a Parsonse (1977).

puboischiofemorális internus (jeho název dává najevo místa úponu), u savců se rozpadl na část bederní (**m. psoas**) a kyčelní (**m. iliacus**; jeho malá část upínající se na kost stydkou se nazývá **m. pectineus**). Dále sem patří výrazná soustava extensorů, které běží od pánve přes femur až k proximálnímu konci tibie. Souborně se nazývá čtyřhlavý sval stehenní (**m. quadriceps femoris**) a k tibií se upíná mohutnou šlachou, v níž u savců vzniká sezamská kost zvaná češka (**patella**). Dobře odlišitelné části tohoto svalu se u savců nazývají **m. rectus femoris** (přichází od ilia) a **m. vastus** (který se již proximálně upíná na femur). U plazů jsou tyto dva svaly ještě zcela samostatné a nazývají se **m. iliotibialis** a **m. femorotibialis**. Krejčovský sval (**m. sartorius**) patří rovněž ke skupině extensorů femuru. U plazů je na tomto místě **m. ambiens**. **M. iliofemorális** plazů běží od kosti kyčelní k dorzálnímu povrchu femuru a pohybuje tak končetinou nahoru (je nutné připomenout, že končetiny ještěrovitých plazů si zachovávají v proximální části

m. latissimus na její zadní okraj. V celém procesu hrála nepochybně důležitou úlohu také změna pozice končetiny, která se posunula do svislé polohy pod tělo. Distální část končetiny je ovládána skupinou flexorů, které jsou antagonisty extensorů na dorzální straně končetiny. Flexory běží již od distálního konce humeru (upínají se na jeho výrazné epikondyly po stranách loketního kloubu) k distálnímu konci předloktí. Protože na palmární (dlaňové) ploše se opět rozšiřují, jsou jejich šlachy na ventrální straně navzájem spojeny tzv. palmární aponeurózou. Distálně opět přecházejí až na články prstů, podobně jako extensory.

Rovněž na zadní končetině lze poměrně jednoduše oddělit skupinu dorzálních svalů (extensorů) a vrstvu ventrálních svalů (flexorů), což opět odráží jejich embryonální vznik. Na proximální části končetiny jsou to z dorzální skupiny předně svaly, které spojují pánev s proximální částí femuru. U plazů se hlavní z těchto svalů nazývá **m.**

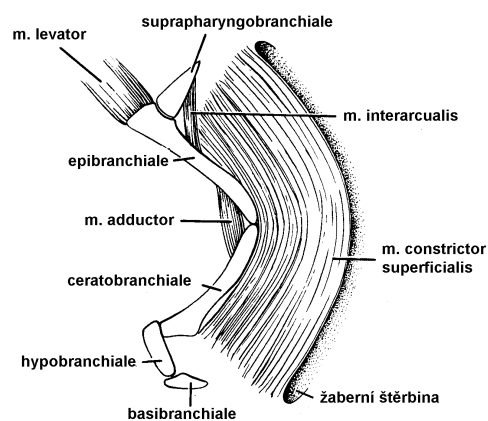
dorzální
svaly
zadní
končetiny

skupinou je skupina svalů, které běží z proximálního konce femuru ke spodnímu povrchu ocasu (k ventrální části kaudálních obratlů). U plazů jsou ještě dobře vyvinuté jako **mm. caudifemorales longus et brevis**; přitahují femur dozadu a mají proto velký význam při lokomoci. U savců jsou již značně redukovány (jejich rudimentem je např. **m. pyriformis**) a u bipedních forem se účastní stavby dna pánevního.

Distálně od kolenního kloubu jsou již flexory a extensory od sebe velmi dobře odlišeny, podobně jako na přední končetině. Je to proto, že v kolenním kloubu (podobně jako v loketním) se ohyb děje pouze v jedné rovině (jsou to klouby kladkové). Z flexorů tibiálního úseku končetiny je nejdůležitější **m. gastrocnemius**, který se v anatomii člověka označuje jako velký lýtkový sval. Podobně jako na přední končetině se tyto svaly upínají do rozšířené aponeurózy na plantární (chodidlové) straně. U savců, kde se končetina vzpřímila z plantigrádní pozice až do digitigrádní, se distální úpon tohoto svalu v podobě mohutné šlachy (“Achillova šlacha”) přesunul na patní výběžek calcanea (tuber calcanei).

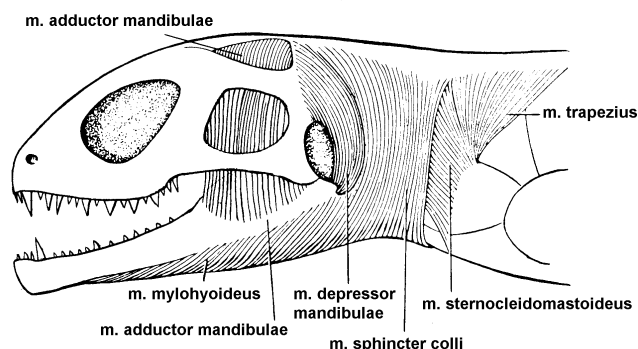
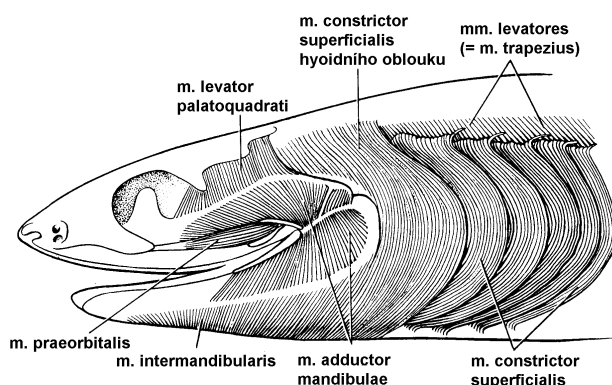
Kromě doposud uvedeného somatického svalstva mesodermálního původu je však významná část svalstva obratlovců tvořena svaly žaberních oblouků, které vznikají z přepážek mezi žaberními štěrbinami*. Ačkoliv

tyto svaly vznikly v souvislosti se žaberními oblouky a jejich původní funkcí bylo otevírat a zavírat žaberní štěrbinu (u bezlebečných se proudění vody žaberními štěrbinami vzbuzuje činností obrveného epithelu), zachovaly se spolu s deriváty žaberních oblouků v modifikované podobě i u všech suchozemských obratlovců, ale i zde jsou na ně funkčně vázány. V původním stavu (který můžeme zjistit např. u žraloků, i když žraloci zdaleka nejsou nejprimitivnější čelistnatci) je dominantním svalem každého oblouku **m. constrictor superficialis**, což je široký, ale tenký sval běžící paralelně s obloukem v kožním záhybu, překrývajícím vlastní žábry. Dorzálně i ventrálně se upíná ve fasciích a nikoliv přímo na kostře oblouku. K těm se upínají hlouběji ležící svaly této povrchové vrstvy, které se nazývají **mm. interbranchiales**. Ale až zcela vnitřní vrstva svalů se upíná přímo na oblouky. Od epibranchiale k ceratobranchiale běží adduktor, který tak oba elementy navzájem ohýbá. Epibranchiale je naopak dorzálním směrem spojeno s pharyngobranchialiemi svalem, který se označuje jako **m. interarcualis**.



Obr. 166 Svalstvo žaberního oblouku žraloka. Rostrální směr vlevo. Podle Romera a Parsonse (1977).

svaly žaberních oblouků



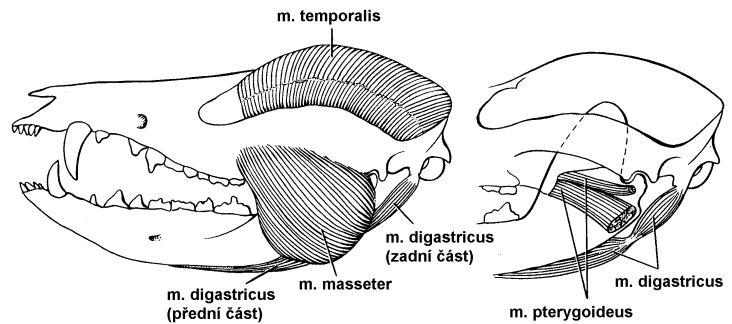
Obr. 167 Svaly žaberních oblouků žraloka (nahore) s porušením pravidelné segmentace v oblasti čelistí. Dole situace u diapsidního plaza haterie (*Sphenodon*), kde jsou svaly čelistí překryty temporální částí neurálního endokrania a vystupují na povrch jen ve spánkových jámách. Podle Romera a Parsonse (1977).

* Tyto svaly nelze tedy zaměňovat např. s hypobranchiálními svaly, přestože i ty se v různé míře upínají na elementy žaberních oblouků (viz např. svaly jazyka, str. 92).

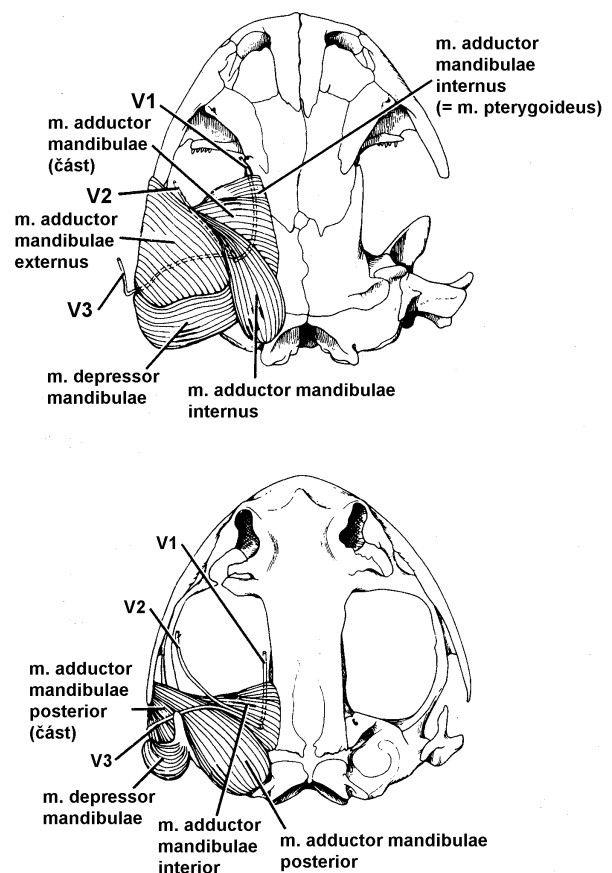
Vlastní pohyb žaberního oblouku zajišťuje **m. levator**, který běží od dorzální části oblouku šikmo nad předcházející oblouk. Z těchto dorzálních částí se patrně vyvinul u suchozemských obratlovců souvislý dorzální sval krku, zvaný **m. trapezius** (u žraloků se souboru levatorů, tedy ekvivalentu trapezového svalu, říká **m. cucullaris**), který nabyl na velikosti s posunem pletence lopatkového kaudálním směrem.

Toto pravidelné uspořádání se u všech čelistnateců porušilo redukcí či modifikací prvního až třetího žaberního oblouku (zejména vznikem čelistí), u kostnatých ryb navíc soustředěním žaberních oblouků pod skřele, takže se svalové přepážky mezi jednotlivými štěrbinami redukovaly až zcela zanikly. Ještě výrazněji bylo toto svalstvo pozměněno u suchozemských obratlovců, avšak sledujeme-li jeho postupný vývoj v ontogenezi, lze jej stále rozeznat. Důležitým rozpoznávacím znakem jsou i úponová místa a inervace. Mezi rudimenty těchto svalů můžeme například počítat (kromě těch, které vznikly z hypobranchiálních svalů somatického původu) drobné svaly upínající se na jazyku, chrupavku štítnou, a svaly ovládající ligamenta hlasového aparátu. Dorzálně tyto svaly souvisejí se zmíněným **m. trapezius**, ventrálně pak s **m. sternomastoideus**, **m. cleidomastoideus** a dalšími svaly hypobranchiální série (vzniklé však z mesodermálního hypodermu), které se upínají na elementy pletence lopatkového (je nutné připomenout, že vysvětlení topografické souvislosti mezi svaly žaberních oblouků a pletencem lopatkovým spočívá v oddělení kostí tohoto pletence od zadního okraje lebky při přechodu obratlovců na souš).

Mezi pravé svaly žaberních oblouků můžeme počítat i svaly čelistí. Jsou většinou inervovány z trojklanného nervu (n. trigeminus). V primitivním stavu jsou některé z těchto svalů určeny k autonomnímu pohybu palatoquadrata vůči neurokraniu. Je to především **m. levator palatoquadrati**, což je seriální homologon levatorů postmandibulárních žaberních oblouků. Zachoval se u těch forem, kde je palatoquadratum fixováno k neurokraniu syndesmoticky a zachovává si tudíž omezenou pohyblivost. U synchondroticky (prostřednictvím chrupavky) a synostoticky (návaznost kostní tkáně) fixovaného palatoquadrata tyto svaly ztratily svoji funkci a proto se redukovaly. Nejdůležitějším svalem čelistí je však **m. adductor mandibulae**, který umožňuje kousací pohyby (přitahuje



Obr. 168 Čelistní svaly primitivního savce (vačice). Vlevo povrchová vrstva, vpravo hluboká vrstva. *M. temporalis* vystupuje na povrch lebky ve spánkové jámě nad jařmovým obloukem, *m. masseter* pod ním. Nejhlubší vrstva (*m. pterygoideus*) se upíná dozadu k pterygoиду. Podle Romera a Parsonse (1977).

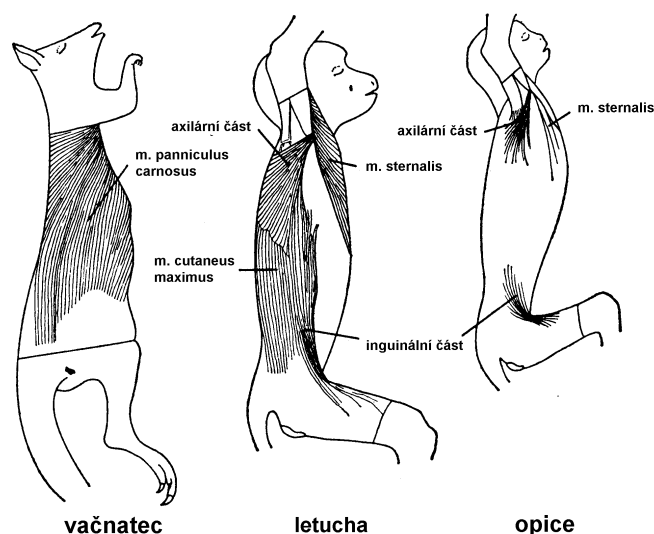


Obr. 169 Příklady primitivního uspořádání čelistních svalů u ocasatého obojživelníka (nahore) a žáby (dole). Pohled z dorzální strany. Podle Carrolla a Holmese (1980).

spodní čelist k horní). Je to opět seriální homologon adduktorů žaberních oblouků, které způsobují ohyb v kloubu mezi epibranchiální a ceratobranchiální. Se vznikem suchozemských tetrapodů došlo k rozštěpení tohoto svalu na tři větve, z nichž jedna směřuje dopředu (a umožňuje předozadní pohyb čelisti), druhá zůstává v původní funkci a třetí se stáčí dozadu (tyto tři větve jsou navzájem odděleny větvemi n. trigeminus, takže je lze anatomicky dobře odlišit; viz obr. 169). Horní úpon těchto svalů zabíhá do meziprostoru mezi vnitřním povrchem kostí exokrania a vnějším povrchem neurálního endokrania. U plazů se v důsledku toho exokranium porušilo otvory (tzv. spánkovými jamami; viz str. 72), přičemž u synapsidních plazů se tento otvor natolik zvětšil, že je střední část tohoto svalu exponována na povrch lebky a je tudíž hmatná. Nazývá se **m. temporalis** (protože pokrývá spánkovou oblast lebky). Přední hlava zvaná **m. masseter** (která je při úponu na spodní čelist uložena v těsně pod povrchem, takže je v blízkosti čelistního kloubu rovněž dobře hmatná), umožňuje zmíněné předozadní pohyby čelistí (a je proto dobře vyvinutá zvláště u hlodavců). Zadní (a zároveň nejhlubší) část svalu se nazývá **m. pterygoideus** (protože se většinou druhotně upíná na pterygoidy). Posledním svalem čelistí je sval, který se spolu se svaly hypobranchiální série (a z nich vzniklých svalů jazyka) podílí na vzniku spodiny dutiny ústní; nazývá se **m. intermandibularis**.

Avšak i svaly jazylkového oblouku prodělaly výrazné změny. Lze je však stále dobře identifikovat vzhledem k jejich inervaci z lícního nervu (n. facialis). Nejdůležitějším z těchto svalů je rudiment povrchového **m. constrictor**. U kostnatých ryb (Osteichthyes) ovládá tento sval pohyb skřelí (a je posledním ze série konstriktorů, protože – jak již bylo poznamenáno výše – posthyoidní konstriktory vymizely). U suchozemských obratlovců se z tohoto svalu stala tenká vrstva označovaná jako **m. sphincter colli**, který dorzálně navazuje na m. trapezius, antero-ventrálně však běží až na lícní část lebky, kde se zachovává v podobně různě diferencovaných lícních svalů, soustředěných především v oblasti orbit, otvoru do středního ucha, ústního otvoru, čenichu apod. Protože je tento sval v podkoží, umožňuje např. pohyb ušních boltců, mimiku obličejového svalstva atd. Přední část hyoidního konstriktoru se zachovala jako **m. depressor mandibulae** u těch skupin obratlovců, kde se na spodní čelisti vyvinul retroartikulární výběžek (část mandibuly, která zasahuje dozadu za úroveň čelistního kloubu). U savců tomu tak není a proto zanikl i depressor mandibuly. Mechaniku otevírání ústního otvoru u nich převzal jiný sval, zvaný **m. digastricus**, jehož obě části jsou od sebe odděleny úponem k jazylce. Protože u savců se spodní čelist ve své zadní části lomí do vzestupné větve, způsobuje úpon na povrchu tohoto zlomu (angulus mandibulae), že se ústní otvor může jeho smrštěním otevřít.

Kromě somatického svalstva a svalstva žaberních oblouků jsou však na četných místech podkoží drobné svalové snopce, které umožňují lokální pohyb kůže. Embryonální původ těchto svalů není zcela jasný, není však vyloučeno, že část z nich vzniká z hlouběji uloženého somatického svalstva. Tyto drobné svaly mohou být buď navzájem izolovány a u ptáků např. mohou “čepýřit” peří, u savců “ježít” chlupy (**mm. arrectores pilorum**). U primitivních savců (např. vejcorodí, vačnatci) tyto svaly tvoří souvislou podpovrchovou vrstvu, která se nazývá **m. panniculus carnosus**. U různých pokročilejších skupin savců se může zachovávat v rudimentárním stavu (např. jako **platysma** na ventrální straně krku primátů).



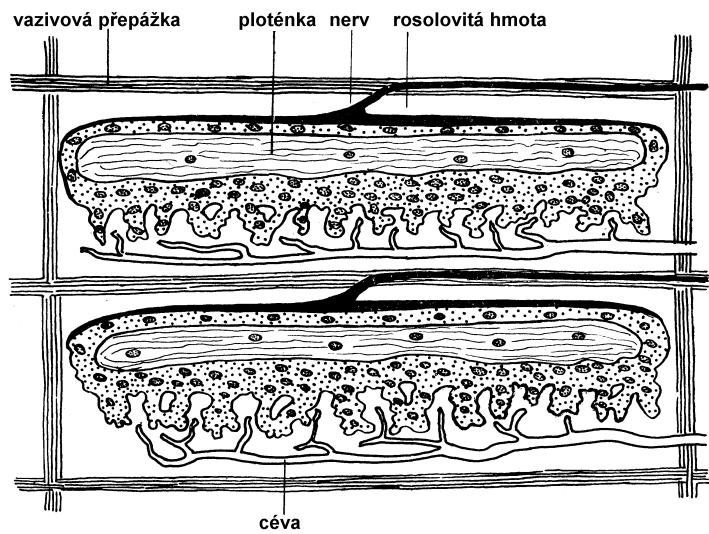
svaly
hyoidního
oblouku

kožní
svaly

Obr. 170 Postupná redukce m. panniculus carnosus u savců. Podle Wildera, ze Smithe (1960).

elektrické
orgány

U vodních obratlovců (Chondrichthyes, Actinopterygii) se v řadě případů ve svalech vyvinuly modifikací svalových vláken elektrické orgány. Strukturálně jsou si značně podobné: jsou tvořeny jednosměrně orientovanými ploténkovými vícejadernými buňkami (elektrické destičky), ponořenými do rosolovité extracelulární hmoty; celek je členěn vazivovými přepážkami do podoby článků. Do každého článku přichází nerv a céva, přičemž nervy se větví směrem ke každé elektrické buňce, zatímco cévní kapiláry vytvářejí v rosolovité hmotě pletěň. Celek funguje jako baterie elektrických článků. Je zřejmé, že buňky (které jsou podobně jako svalová vlákna vícejaderné) jsou přeměněnými vlákny příčně pruho-
vaných svalů. Pokud se týče umístění, jsou elektrické orgány deriváty žaberních svalů, okohybných svalů, nebo v různém rozsahu epaxiálních svalů trupu a ocasu. Mohou produkovat elektrický proud o napětí několika voltů až několika set voltů (u paúhořů rodu *Gymnotus* až 600 V, u parejneků rodu *Torpedo* až 2000 V).



Obr. 171 Schema stavby elektrických plotének, jejichž soubor tvoří elektrický orgán. Podle Versluyse, z Grodzinského a kol. (1976).