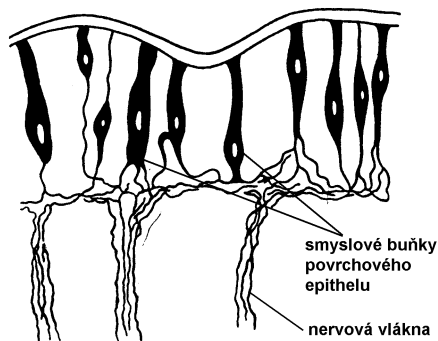


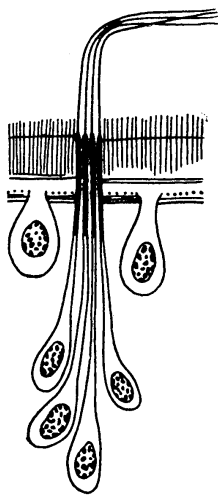
Smyslové orgány

Schopnost přijímat podněty z vnějšího prostředí je vyvinuta již na úrovni jednobuněčných organismů a všechny živé buňky, i když jsou uspořádány do podoby mnohobuněčného organismu, si tuto schopnost v různé míře podržely. Některé buňky se však svojí strukturou přizpůsobily výlučně pro tuto funkci. Vznikly tak specializované **smyslové buňky**, které mají funkci receptorů. Mohou být rozmístěny jednotlivě nebo mohou společně vytvářet složitější



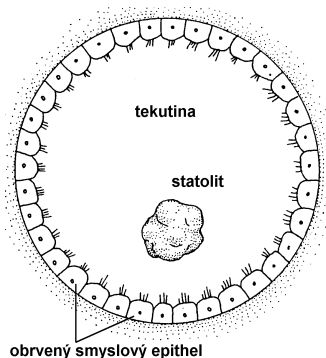
dotykové
receptory

Obr. 269 Nediferencované smyslové buňky epidermálního epitelu žízály (*Lumbricus*). Podle Retzia, z Beklemishewa (1960).



Obr. 270 Shluk obrvených smyslových buněk prorážející povrchový epitel. Podle Luthera, z Beklemishewa (1960).

geo-
receptory



obrvený smyslový epitel

smyslové orgány. Protože většina podnětů přichází z vnějšího prostředí, jsou smyslové buňky a smyslové orgány většinou derivátem vnějšího zárodečného listu (ektodermu). Výjimkou jsou proprioreceptory, které registrují podněty z vnitřních orgánů. Od receptorů vedou podněty k dalšímu zpracování v nervové soustavě sensitivní (dostředivá, aferentní) nervová vlákna (viz dále kap. Nervová soustava). Řada jednoduchých receptorů se zachovala i u evolučně pokročilých živočichů včetně obratlovců.

Nejjednodušší receptory reagují na dotyk, vibrace či tlak a nazývají se proto **dotykové (taktilní) receptory** (resp. **mechanoreceptory**). Jsou umístěny na povrchu těla a bezpochyby vznikly modifikací epiteliálních buněk epidermis. U hub ještě nejsou žádné speciální buňky tohoto typu vyvinuty, ale přesto houby na dotyk reagují. Registrace podnětů z prostředí prostřednictvím nediferencovaných epiteliálních buněk existuje u všech mnohobuněčných živočichů, včetně pokročilých obratlovců. Na celém povrchu těla si epitel podržuje smyslovou funkci, takže např. pro registrování bolesti nejsou vyvinuty žádné speciální receptory a její registrace nervovou soustavou je zajišťována pouze volnými nervovými zakončeními. Tato volná nervová zakončení vytvářejí husté pleteně i při bázích per ptáků či chlupů u savců, takže tyto orgány, které byly původně určeny k jiné funkci, se staly rovněž taktilními orgány. Často se však epiteliální buňky sdružují do podoby různých tělísek, ve kterých končí zmíněná nervová zakončení. Tato tělíška (soudě podle situace u člověka) mohou být specializována na registraci tlaku, tahu, tepla, chladu, apod.

Pro zdokonalení smyslové funkce epidermálních buněk se u některých živočichů vyvinuly na jejich povrchu tenké elastické výběžky, které vybíhají nad úroveň povrchu okolních epiteliálních buněk; nazývají se **dotykové** (resp. **smyslové**) **brvy**. V nejprimitivnější podobě se vyskytují u polypových typů žahavců. U těch živočichů, kde se vytvořila na povrchu těla buď pevná kutikula nebo jiná vrstva izolující tělo před přímým kontaktem s vnějším prostředím, se vytvořily speciální taktilní orgány (často přeměnou přívěsků těla, které původně sloužily zcela jiné potřebě) v podobě dlouhých tykadel (např. u členovců).

Na principu obrvených taktilních buněk (mechanoreceptorů) vznikla celá řada speciálních smyslových orgánů. První kategorie těchto orgánů tvoří **georeceptory** ("rovnovážné orgány", tzn. orgány, které informují živočicha o jeho poloze). Obecně se tyto orgány nazývají **statocysty**. Jsou to orgány, jejichž dutina má stěny tvořené

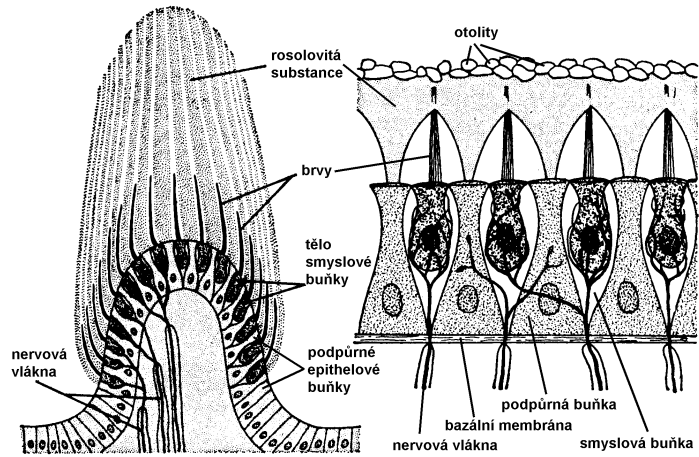
Obr. 271 Schema struktury statocysty. Podle Brusca a Brusca (1990).

obrveným smyslovým epitelem citlivým na dotyk či tlak a je vyplněna tekutinou (u některých mořských bezobratlých je tato dutina spojena s vnějším prostředím a tekutinou je tudíž mořská voda). Uvnitř je sekundárně vytvořeno jedno či více zrněk tvořených anorganickou substancí (mohou to být i zrnka písku), která se nazývají **statolity**. Statolit irituje vlivem gravitace povrch obrveného epithelu a díky tomu je živočich informován o své poloze v prostoru.

Od standartní struktury statocysty mohou existovat různé odchylky, spočívající např. v tom, že úlohu statolitu zastává vzduchová bublina (která samozřejmě irituje smyslový epithel ve směru opačném, než je směr gravitace); podobně působí kapka melaninu ve statocystě pláštěnce *Oikopleura*, která je lehčí než voda.

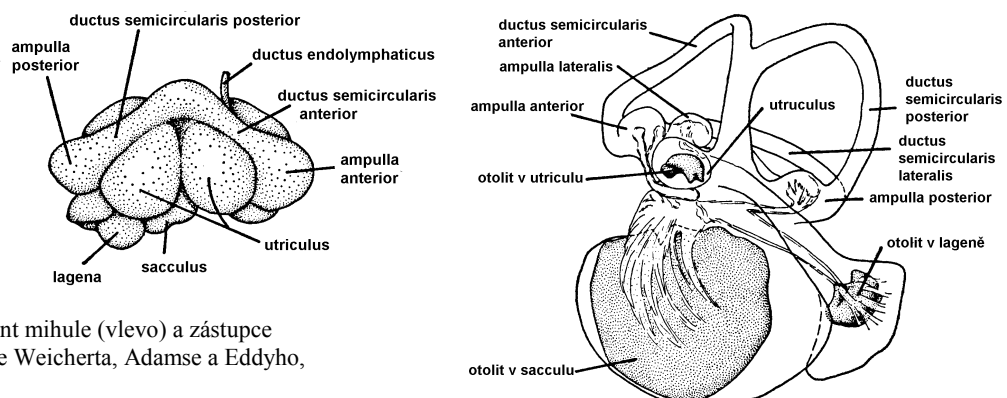
U obratlovců jsou georeceptory vyvinuty jak pár orgánů (na každé straně těla jeden) v podobě **blanitého labyrintu** umístěného v otickém pouzdru lebky. Není tvořen jednoduchou statocystou, nýbrž – jak název napovídá – složitější soustavou kanálů a váček, tvořících pospolu uzavřenou dutinu vyplněnou tekutinou, která se v tomto případě označuje jako **endolymfa**. U čelistnaticů je blanitý labyrint tvořen dvěma váčky zvanými **utriculus** a **sacculus**, z nichž vybíhá tenká trubice zvaná **ductus endolymphaticus** až do schránky lebeční, kde se rozšiřuje po obou stranách neurální trubice (pod dura mater) v různě objemný **saccus endolymphaticus**. V každém váčku je rozsáhlý okrsek obrveného smyslového epithelu, který vzniká z epidermálních plakod, stejně jako neuromasty postranní smyslové čáry (viz dále), a je tudíž ektodermálního původu. Z báze tohoto epithelu vybíhají speciální sensitivní vlákna VIII. hlavového nervu (n. vestibulocochlearis). Tyto okrsky smyslového epithelu se nazývají **macula utriculi** (je na bázi váčku) a **macula sacculi** (která se nachází na svislé mediální stěně váčku). Z báze sacculu vybíhá třetí váček, zvaný **lagena**, na jehož vnitřní stěně je vytvořena **macula lagenae**.

V prvních dvou váčkách, a často také v lageně, jsou vytvořeny statolity v podobě kongrecí uhličitanu vápenatého. Nazývají se **otolity** (resp. **statoconia**) a fungují stejně jako statolity u bezobratlých. U paprskoploutvých ryb vyplňuje otolit prakticky celou dutinu sacculu a jeho tvar je charakteristický nejen pro rody, ale i pro druhy, takže se často používá v systematice ryb. Utriculus, sacculus a v menší míře i lagena informují živočicha o jeho poloze, podobně jako statocysty bezobratlých. K registraci pohybu a jeho změn (co se týče směru a zrychlení) slouží však **polokruhové kanálky (ductus semicirculares)**. U čelistnaticů jsou tři a vybíhají dorzálně



rovnovážný orgán obratlovců

Obr. 272 Schema stavby obrveného hřebene zvaného crista ampullaris, reagujícího na pohyb tekutiny v polokruhových kanálcích blanitého labyrintu savce (vlevo) a stavby smyslového epithelu v makulách váček blanitého labyrintu savce (vpravo). Podle Nettera (1953).



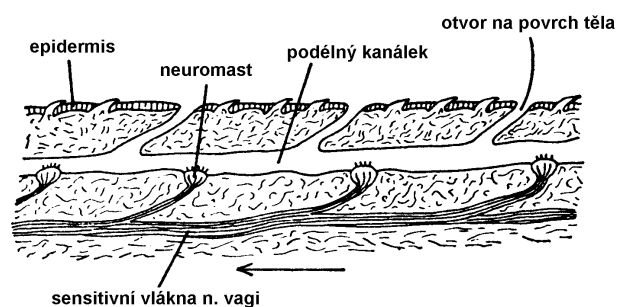
Obr. 273 Blanitý labyrint mihule (vlevo) a zástupce Teleostei (vpravo). Podle Weichert, Adamse a Eddyho, ze Smithe (1960).

z utriculu, s nímž jsou na obou svých koncích spojeny. Každý z těchto kanálků běží v rovině, která je vůči ostatním dvěma kolmá. Označují se jako **přední vertikální (ductus semicircularis anterior)**, **zadní vertikální (ductus semicircularis posterior)**, a **laterální horizontální (ductus semicircularis lateralis)**. Každý z těchto kanálků je na jednom konci mírně rozšířen. Toto rozšíření se nazývá **ampulla** a uvnitř má na stěně prominující hřeben obrveného smyslového epithelu zvaného **crista ampullaris**. Konce brv tohoto epithelu jsou navzájem slepeny vrstvou gelu, takže se pohybují jako jeden celek. Z pozice jednotlivých kanálků je zřejmé, že registrují změny pohybu těla živočicha ve všech směrech. Nejsou vyvinuty otolity, protože dráždění smyslového epithelu způsobuje již sám pohyb endolymfy.

Je nutné zdůraznit, že u mihulí a jejich vymřelých příbuzných Osteostraci jsou vyvinuty pouze dva polokruhové kanálky vybíhající dorzálně ze zvláštního systému uvnitř obrvených váčků, a u sliznatek je tento kanál dokonce pouze jeden. Zřejmě je to primitivní stav, protože u chrupavčitých (Chondrichthyes) jsou utriculus a sacculus vytvořeny pouze v náznacích, jako výchlipky doposud společné dutiny.

Funkce endolymfatického vaku nebyla ještě plně objasněna. U žraloků se otevírá na dorzální straně hlavy a má tak spojení s vnějším prostředím. U mnoha forem Osteichthyes a zvláště u obojživelníků dokonce obsahuje vápnitou substanci a oba vaky zasahují podél míchy v páteřním kanálu až do sakrální oblasti.

Od principu obrveného smyslového epithelu registrujícího podněty z vnějšího prostředí je odvozen i systém postranní smyslové čáry vodních obratlovců (včetně larev obojživelníků). Jako receptory zde slouží opět shluky obrvených buněk, podobných těm, které jsou na crista ampullaris (obr. 272). Nazývají se **neuromasty**. Mohou být roztroušeny izolovaně po povrchu



Obr. 274 Schema stavby postranní smyslové linie. Ze Smithe (1960).

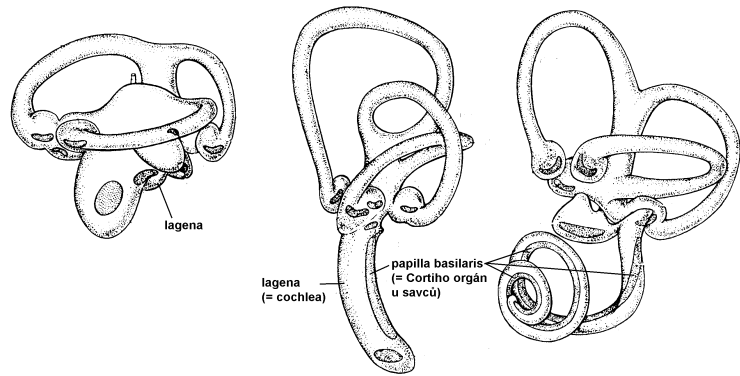
těla, ale především jsou soustředěny do kanálků či žlábků na povrchu hlavy a trupu (u kruhoústých však nejsou umístěny v kanálcích, nýbrž v řadách izolovaných jamek). Hlavní složkou tohoto systému je **postranní smyslová linie** (“postranní čára”), která běží horizontálně po stranách trupu, na hlavě se složitě větví. Hlavové větve se označují podle své topografické pozice (infraorbitální, supraorbitální, mandibulární apod.). Protože se v jejich blízkosti zakládají osifikační centra dermálních kostí, jsou tyto větve důležitým vodítkem při homologizaci kostí lebky. Kanálky jsou většinou zanořeny pod povrch kostí či šupin a na povrch těla komunikují pouze izolovanými otvůrkami (proto se v anglosaské literatuře nazývají “pit-lines”). Neuromasty vznikají z epidermálních plakod; v hlavové oblasti se tak zakládají neuromasty a jejich sensitivní inervace náleží V. a VII. hlavovému nervu (viz dále kap. Nervový systém). Rovněž v trupové části se neuromasty zakládají z plakod, stejně tak jako sensitivní vlákna zahrnutá do X. hlavového nervu.

Postranní smyslová linie zastupovala u primárně vodních obratlovců sluch (někteří z nich nepochybně mohou tímto systémem registrovat i zvukové kmity přicházející prostřednictvím vodního prostředí, takže mohou “slyšet”, přestože speciální sluchový orgán ještě nemají). Při přechodu obratlovců na souš se však sluchový orgán vyvinul poměrně jednoduše expanzí lageny. U suchozemských obratlovců funguje rovněž na principu mechanoreceptoru a má také stejný embryonální původ (viz obr. 41) a inervaci. Protože samozřejmě i statický orgán vznikl z mechanoreceptorů, mají sluchový a statický orgán velmi úzkou topografickou souvislost. Statakustický orgán jako celek lze považovat za část postranní smyslové linie zanořené hluboko pod povrch těla.

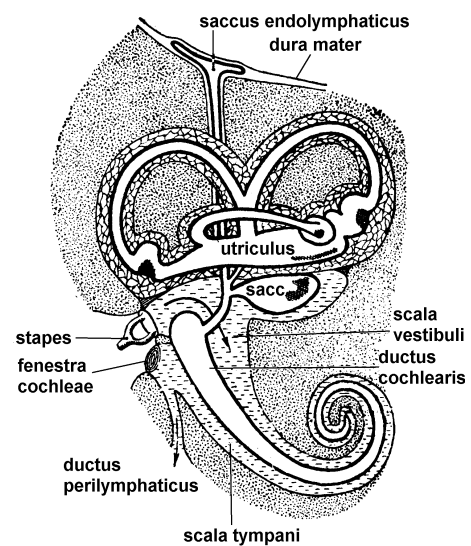
postranní
smyslová
linie

sluchový
orgán

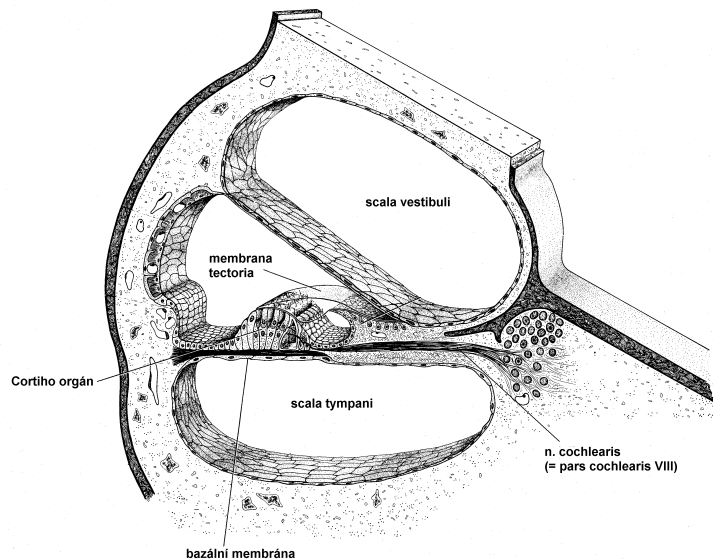
U suchozemských obratlovců se lagena postupně prodlužovala (obr. 275) a uvnitř se (vedle rudimentární macula lagenae) vytvořilo políčko obrveného smyslového epitelu označovaného jako **papilla basilaris**. Je to receptor vibrací přenášených z vnějšího prostředí do vnitřního ucha orgány středního ucha (viz níže). U plazů a ptáků se lagena postupně natolik prodloužila, že se z ní stala tenká a dlouhá trubice (vyplněná samozřejmě endolymfou), která se u savců hlemýžďovitě stočila a proto se nazývá **blaný hlemýžď** (**ductus cochlearis**, resp. **scala media**). Papilla basilaris je u savců vytvořena v podobě zesíleného pruhu obrveného smyslového epitelu, probíhajícího po celé délce hlemýždě. Nazývá se **Cortiho orgán** a dorzálně jej překrývá rosolovitá membrána (obdobná jako v případě mechanoreceptorů v utriculu a sacculu; viz obr. 272), zvaná **membrana tectoria**. Blaný hlemýžď jako celek nepřiléhá těsně ke kostní stěně sluchového pouzdra, nýbrž je uložen v dutině, která je vyplněna tekutinou zvanou **perilymfá**. Zmíněná dutina (**perilymfatická dutina**) zhruba odpovídá tvaru hlemýždě, avšak proximálně (tedy v prostoru báze původní lageny) vybíhá do prostornější dutiny. Protože tato část komunikuje otvorem zvaným **foramen ovale** s prostorem mimo sluchové pouzdro lebky (se středoušní dutinou), označuje se jako **vestibulum**. Vibrace jsou přenášeny sluchovou kůstkou do foramen ovale a odtud do perilymfatického prostoru a tedy do perilymfy, která jej vyplňuje. Z perilymfy se přenášejí na smyslový epithel Cortiho orgánu přes jeho tenkou **bazální membránu** a rozkmitají jeho obrvené buňky. Perilymfatický prostor u obojživelníků vybíhá na opačné straně od vestibula (tedy při vrcholu lageny) mimo sluchové pouzdro otvorem zvaným **foramen perilymphaticum** do mozkovny, kde se vytváří **saccus perilymphaticus**. Blaný hlemýžď rozděljuje okolní perilymfatický prostor na dvě etáže: svrchní se nazývá **scala vestibuli**, protože zasahuje až k foramen ovale, spodní se nazývá **scala**



Obr. 275 Blaný labyrinth žáby (vlevo), ptáka (uprostřed) a savce (vpravo). Je patrná postupná expanze lageny během evoluce od obojživelníků k savcům. Z Romera a Parsonse (1977).



Obr. 276 Uložení statoakustického orgánu savce ve sluchovém pouzdru lebky a schema perilymfatického prostoru. Podle de Burlleta, z Borovanského a kol. (1976).



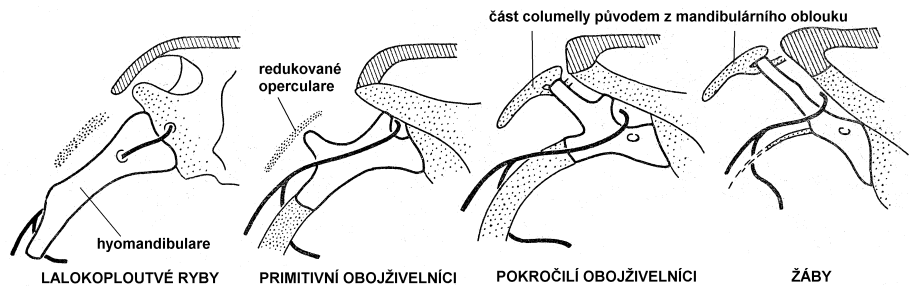
Obr. 277 Příčný řez blaným hlemýžďem a perilymfatickými prostory u savců. Podle Blooma a Fawcetta, z Romera a Parsonse (1977).

střední
ucho

tympani a vyúsťuje mimo sluchové pouzdro.

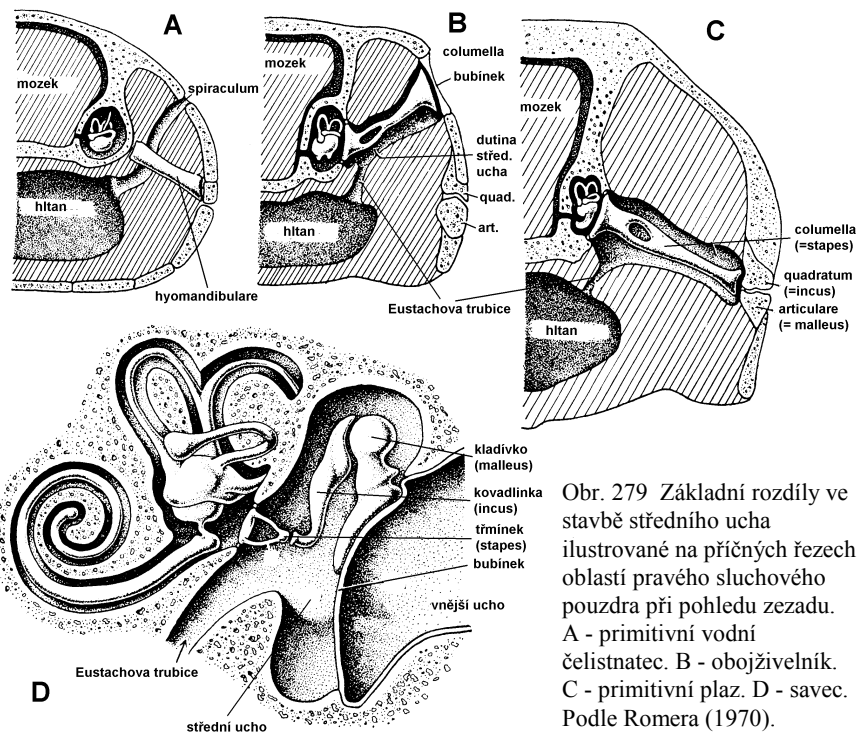
Sluchové pouzdro – a tedy ani foramen ovale – nezasahuje přímo na povrch lebky, nýbrž je od tohoto povrchu odděleno prostorem, ve kterém jsou uloženy žaberní oblouky a na povrchu je vrstva kostí exokrania. Je zřejmé, že se při přechodu obratlovců na souš musel vytvořit systém, který by převáděl vibrace z vnějšího prostředí přes tyto periferní vrstvy do vnitřního ucha. Tento systém vznikl modifikací elementů kosterní výztuhy žaberních oblouků (branchialii) a jejich přesunem do rudimentární žaberní štěrbiny mezi čelistním a hyoidním obloukem, a modifikací dermální kosti, která ležela nad touto oblastí na povrchu lebky. Vzniklo tak střední ucho.

Bylo již řečeno v souvislosti s evolucí viscerokrania, že epi-branchiale hyoidního oblouku (hyomandibulare) bylo u rybovitých obratlovců mohutným elementem, který se svým proximálním koncem opíral o foramen ovale, distálně byl v kontaktu s palatoquadrate. Směrem k povrchu lebky vybíhala hyomandibula v nevýrazný výběžek (processus opercularis), který zespodu podpíral dermální kost operculare (viz str. 69). Tento výběžek postupně prominovat, zatímco distální část hyomandibuly, která byla původně v kontaktu s ventrálními elementy hyoidního oblouku se redukovala. Hyomandibula tak zcela změnila své proporce a zároveň získala polohu kolmou k povrchu těla. Vznikla tak sluchová kůstka (**columella auris**). Je pozoruhodné, že u žab se na stavbě sluchové kůstky podílí i vnější chrupavčitá část (pars externa plectri), která vzniká z palatoquadrata (tedy mandibulárního oblouku), stejně jako chrupavčitý prstenec, uvnitř něhož je napnut **sluchový bubínek (membrana tympani)**. U žab (a pravděpodobně i primitivních paleozoických obojživelníků) je tedy sluchová kůstka složeného původu. Naproti tomu u ocasatých obojživelníků sluchový bubínek zcela chybí a columella je rudimentární. Vibrace z vnějšího prostředí se přivádějí do vnitřního ucha prostřednictvím drobného svalu m. opercularis, který se jedním koncem upíná do těsného okolí foramen ovale, druhým na lopatku. Podněty z vnějšího prostředí se tudíž registrují prostřednictvím přední končetiny, pletence lopatkového a zmíněného svalu. K těmto dvěma příkladům je nutné dodat, že u plazů je sluchová kůstka vytvo-



Obr. 278 Vznik sluchové kůstky primitivních paleozoických obojživelníků a žab z hyomandibuly lalokoploutvých ryb. Silnou čarou je naznačen průběh truncus hyomandibularis (větve n. faciali), který slouží pro topografickou orientaci. Pohled na levou část zezadu. Podle Šiškina (1973).

u ocasatých obojživelníků sluchový bubínek zcela chybí a columella je rudimentární. Vibrace z vnějšího prostředí se přivádějí do vnitřního ucha prostřednictvím drobného svalu m. opercularis, který se jedním koncem upíná do těsného okolí foramen ovale, druhým na lopatku. Podněty z vnějšího prostředí se tudíž registrují prostřednictvím přední končetiny, pletence lopatkového a zmíněného svalu. K těmto dvěma příkladům je nutné dodat, že u plazů je sluchová kůstka vytvo-



Obr. 279 Základní rozdíly ve stavbě středního ucha ilustrované na příčných řezech oblasti pravého sluchového pouzdra při pohledu zezadu. A - primitivní vodní čelistnatec. B - obojživelník. C - primitivní plaz. D - savec. Podle Romera (1970).

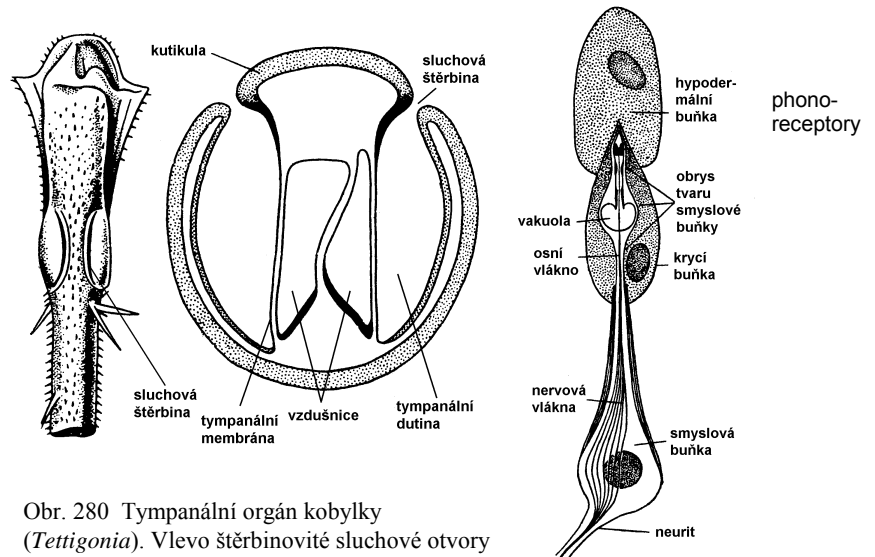
řila rovněž zcela zvláštním způsobem, takže je zřejmé, že i když je columella v zásadě vytvořena na bázi hyomandibuly, nejsou to zcela homologické struktury.

Bylo již naznačeno, že columella je uložena v bývalé dutině rudimentární žaberní štěrbině mezi mandibulárním a hyoidním obloukem a že tato štěrbinina se tudíž změnila na dutinu středního ucha. Směrem k povrchu hlavy je většinou uzavřena bubínkem, směrem do hltanu však zůstává komunikace v podobě **Eustachovy trubice (tuba Eustachii)**.

U savců se k původní sluchové kůstce (**columella, stapes, resp. třmínek**) přidružily ještě dvě další, zvané **kladívko (malleus)** a **kovadlinka (incus)**. Třmínek si podržel svoji původní pozici kůstky přiléhající k foramen ovale, kladívko naopak přiléhá ke sluchovému bubínku, a kovadlinka se vkládá mezi ně. Obvykle se tyto dvě sluchové kůstky odvozují (viz též str. 79) z articulare (malleus) a quadrata (incus). Pro tuto hypotézu však chybějí paleontologické i embryologické důkazy a proto byla navržena alternativní teorie, která odvozuje všechny sluchové kůstky savců z elementů hyoidního oblouku (malleus - ceratohyale, incus - stylohyale, tedy proximální samostatná část ceratohyale, stapes - hyomandibulare). U savců se vytvořila ještě další struktura spojená s příjmem vibrací z vnějšího prostředí, tzv. **vnější ucho**, které se skládá z vnějšího zvukovodu (**meatus acusticus externus**) a různě prominujícího a pohyblivého **boltce**, který umožňuje zjistit směr zvukového zdroje.

Kromě uvedených sluchových orgánů na bázi mechanoreceptorů se u některých skupin bezobratlých na poněkud jiném principu vyvinuly sluchové orgány (phonoreceptory). Příkladem mohou být **tympanální orgány** rovnokřídlého hmyzu, které jsou umístěny v končetinách. Jsou to dutiny otevírající se na povrch těla otvory. Jejich stěny jsou tvořeny elastickou vazivovou blánou (někdy napnutou v chitinózním rámečku), ke které jsou připojeny shluky buněk zvaných **skolopophory**. Zvukové kmity způsobují vibrace blány, které jsou sensitivními buňkami skolopophorů registrovány. Pokud namísto blan slouží k registraci zvukových kmitů vlákna, nazývají se takové orgány **chordotonální**. Má se zato, že oba typy receptorů zvuku vznikly modifikací části tracheálního systému. Některé tyto orgány registrují i zvuky o vysoké frekvenci (např. na ventrální části thoraxu kudlanky nábožné).

Chemorecepce je u živočichů běžná, protože je založena na obecných vlastnostech buněčné protoplasm. Většina živočichů má však vyvinuty speciální chemoreceptory, většinou v kanálech, kterými proudí voda či vzduch. Pohyb je přitom zajišťován činností obrveného epithelu. U členovců jsou chemoreceptory soustředěny do podoby dutých chlupovitých výběžků vybíhajících z kutikuly. Jsou tvořeny svazky smyslových buněk umístěných pod kutikulou, jejichž sensitivní brvy vybíhají v dutině zmíněných kutikulárních chloupků. Obecně se takovýto smyslový orgán hmyzu označuje názvem **sensilla**. Je pozoruhodné, že všechny buňky sensily vznikly dělením jediné základní buňky, avšak v definitivním stavu mají různou funkci (nejen chemo-receptorickou, ale i funkci mechanoreceptoru, thermoreceptoru apod.). Všechny chemoreceptory mají v podstatě stejnou morfologickou stavbu, která se příliš neliší od stavby buněk obrveného epithelu mechanoreceptorů. Dendrit (nebo "vnitřní segment") každého bipolárního neuronu (obdobu smyslové buňky skolopophoru; viz obr. 280) je umístěn pod kutikulou a nad



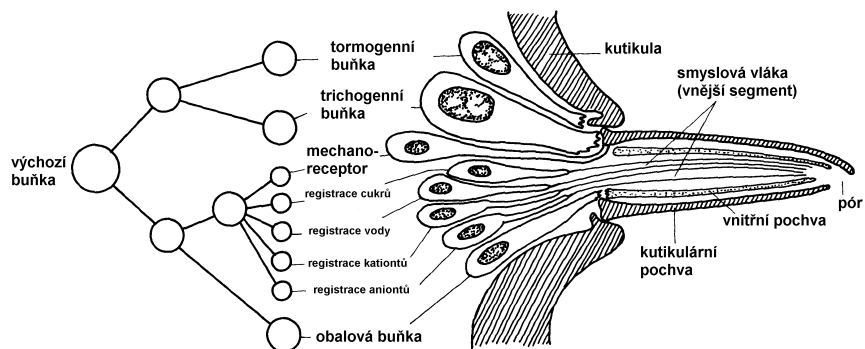
Obr. 280 Tympanální orgán kobyly (*Tettigonia*). Vlevo štěrbinovité sluchové otvory na tibií, uprostřed příčný řez, vpravo skolopophor, specializovaný orgán na registraci vibrací. Z Beklemishewa (1960).

phono-receptory

chemo-receptory

sensilla

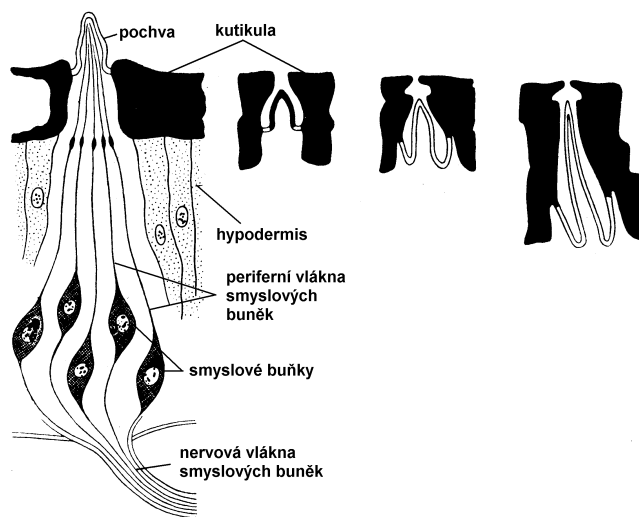
úroveň kutikuly vybíhá jedním či více smyslovými vlákny (“vnější segment”). Tato smyslová cilia jsou umístěna v ochranné kutikulární pochvě chlupovitého výběžku, která je produkována okrajovými **tormogenními** a **trichogenními buňkami** (oba typy buněk vylučují tekutiny, které na povrchu tuhnou). Pod nimi je vrstva dalších, tzv. **obalových buněk**, která produkuje podobným způsobem méně rigidní pochvu. Uvnitř jsou pak jednotlivá vlákna smyslových buněk, která jsou umístěna ve zvláštní tekutině. Chemické podněty (např. čichové, chuťové) pronikají ke smyslovým vláknům soustavou pórů v kutikulárních i dalších pochvách chlupu (u hmyzu může být v každém chlupu 1-2, ale také až 15 tisíc pórů!). Chemoreceptorické sensily jsou u hmyzu umístěny především na koncích tykadla. Pachové látky (např. feromony) pronikají póry dovnitř chlupu, kde jsou okamžitě inaktivovány navázáním na speciální bílkovinu v tekutině, která podráždí příslušná smyslová vlákna. Známe jsou příklady čichové hypersensitivní příslušníků některých druhů hmyzu (schopných detekce velmi nízkých koncentrací pachových látek), která je však doprovázena výrazným zúžením spektra látek, na které reagují (reakce se omezuje například jen na feromony či na pachy spojené se zdrojem potravy).



Obr. 281 Vývoj a stavba sensily hmyzu. Tormogenní a trichogenní buňky produkují tekutinu, ale také ve svých důsledcích vnější pochvu smyslového chloupku. Obalové buňky produkují vnitřní pochvu. Uvedeny jsou příklady některých chemoreceptorů. Jediná výchozí buňka může produkovat receptory pro různé podněty. Nejsou zakreslena nervová vlákna vedoucí podněty do nervové soustavy. Podle Dethiera (1976) a Hansena (1978), z Barnese a kol. (1993).

chemoreceptorické sensily jsou u hmyzu umístěny především na koncích tykadla. Pachové látky (např. feromony) pronikají póry dovnitř chlupu, kde jsou okamžitě inaktivovány navázáním na speciální bílkovinu v tekutině, která podráždí příslušná smyslová vlákna. Známe jsou příklady čichové hypersensitivní příslušníků některých druhů hmyzu (schopných detekce velmi nízkých koncentrací pachových látek), která je však doprovázena výrazným zúžením spektra látek, na které reagují (reakce se omezuje například jen na feromony či na pachy spojené se zdrojem potravy).

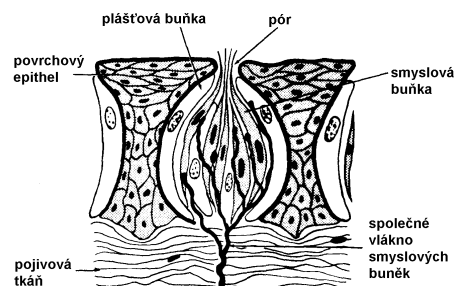
Sensily nepochybně vznikly v souvislosti s vytvořením kutikulárních pokryvů suchozemských členovců. Mají většinou funkci chemoreceptorů (chuťové, čichové, hygrometry, atd.). Protože však vjemy jsou přijímány prostřednictvím medií (vzduch či voda) ve kterých živočich žije, mohly se sensily původně prominující mimo tělo zanořit pod povrch. Takto stavěné chuťové receptory se zachovaly bez výrazné změny i u obratlovců, kde se označují jako **chuťové pohárky**. Jsou zanořeny pod povrch ektodermálního epithelu (jako ostatně všechny chemoreceptory). Teprve u suchozemských obratlovců se chuťové pohárky soustředily do ústní dutiny (jejíž výstelka je rovněž derivátem ektodermu). Pokud se chuťové pohárky soustředily do určitých morfologicky vymezených okrsků (např. na jazyku), označují se tato políčka jako **chuťové papily**.



Obr. 282 Stavba chemoreceptorické sensily hmyzu a její postupné zanořování pod povrch kutikuly. Podle Snodgrasse, z Beklemishewa (1960).

chuťové pohárky

Obr. 283 Stavba chuťového pohárku obratlovců. Podle různých autorů.

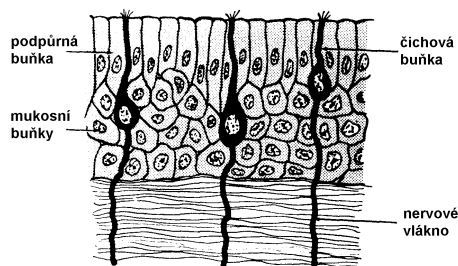


Na podobném principu, i když ne v podobě ostře izolovaných souborů smyslových buněk, je stavěn **čichový epithel** obratlovců. Jsou to v podstatě opět chemoreceptory v podobě bipolárních smyslových buněk (obr. 284), umístěných různě hustě v podpůrném epithelu (a v případě suchozemských obratlovců prostoupeném i mukosními buňkami). Tyto buňky jsou na vnějším konci opatřeny chomáčkem brv (čichové vlásky). Smyslové buňky čichového epithelu se výrazně liší od smyslových buněk všech ostatních smyslových orgánů obratlovců tím, že jejich vlákna vedou (via bulbus olfactorius; viz kap. Nervová soustava) přímo do mozku (u bezobratlých to však není nijak neobvyklé). U vodních obratlovců přijímá čichový epithel chemické podněty z vody, u suchozemských ze vzduchu. V obou případech je ale zanořen pod povrch těla (s výjimkou obojživelníků ze skupiny Gymnophiona, kde je umístěn na tykadlovitých výběžcích), takže kryje stěny váčků či kanálků. Čichový orgán obratlovců embryonálně vzniká podobně jako sluchový orgán, tedy vchlípením epidermální plakody. U většiny vodních čelistnatců je to pár slepých váčků umístěných na předním konci hlavy (u žraloků na spodní straně rostra). Původně měl každý váček jediný otvor na povrch (**nozdra**, resp. **naris externa**), postupně se však tento otvor rozdělil kožní řasou (u žraloků) nebo i dalšími strukturami jako např. svaly a dokonce i kost (u Osteichthyes) na inhalační a exhalační (pár předních a zadních nozder). Toto uspořádání umožňuje trvalé proudění vody okolo chemoreceptorů. Podobně jako u žaber a plic je i čichový epithel zvrásněn do četných záhybů, které zvětšují jeho účinnou plochu. Je nutné poznamenat, že kruhoustí mají pouze jediný mediálně umístěný váček (u sliznatek má sekundárně vytvořenou komunikaci s hltanem, pravděpodobně v souvislosti s parazitickým způsobem života).

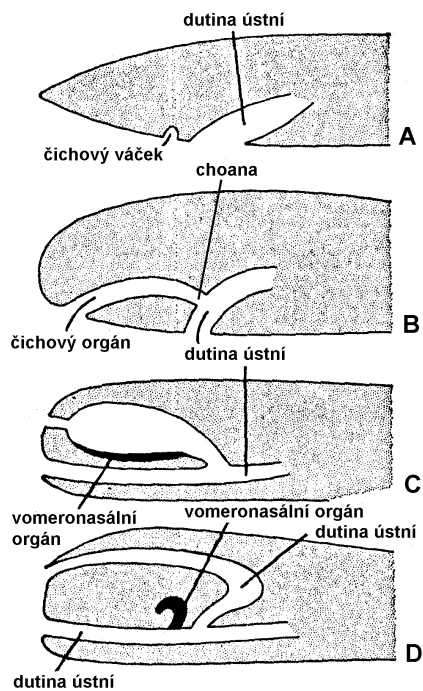
U devonských lalokoploutvých ryb skupiny Rhipidistia se však jako u jediné skupiny vodních čelistnatců vytvořila komunikace čichového váčku s ústní dutinou, která se nazývá **choana** ("vnitřní nozdra"). Obvykle se vznik choany vykládá jako důsledek přesunu zadní nozdry přes okraj čelisti na ústní patro (čemuž by napovídalo, že je umístěna vždy v těsném sousedství švu mezi premaxilou a maxilou; viz obr. 124), avšak je to pouze hypotéza bez paleontologických a embryonálních důkazů. Naopak skutečnost, že u některých zástupců těchto devonských ryb byly kromě choan zjištěny i oba páry vnějších nozder naznačuje, že choany by mohly být považovány za zbytky žaberní štěrbiny (podobně jako Eustachova trubice v případě postmandibulární štěrbiny). Choana je tedy u suchozemských obratlovců exhalačním otvorem čichového orgánu, nozdra inhalačním.

Choana byla důležitou predispozicí pro přechod obratlovců na souš a proto se tento systém zachoval i u suchozemských obratlovců. I zde je však čichový epithel v různé míře zvrásněn, přičemž záhyby mohou být vyztuženy různými výběžky a lištami vybíhajícími ze stěn čichového pouzdra lebky (tyto části kostí nesou názvy jako konchy, turbinalia apod.). Následkem toho se v kanálu mezi vnější nozdrou a choanou vytvořila řada záhybů a výklenků, kam vdechovaný proud vzduchu přímo nezasahuje a kde je tudíž

čichový orgán



Obr. 284 Stavba čichového epithelu suchozemského obratlovce. Mukosní buňky produkují sekret zvlhčující čichové sliznice. Podle různých autorů.



choana

Obr. 285 Schema stavby a pozice čichového orgánu. A - stadium u žraloků (a v principu u všech primitivních vodních obratlovců s výjimkou lalokoploutvých ryb skupiny Rhipidistia), B - stadium u lalokoploutvých ryb skupiny Rhipidistia, C - stadium obojživelníků, D - stadium u ještěřů a hadů. Podle Neala a Randa, ze Smithe (1960).

vomero-
nasální
orgán

čichový epithel redukován. V jednom z laterálních záhybů se však zachoval epithel s chemoreceptory a tento záhyb se posléze (u ještěřů a hadů) zcela odškrtl od hlavního kanálu, ponechává si však komunikaci s ústní dutinou. Tato dutina s chemoreceptorickým epithelem se nazývá **vomeronasální** (resp. **Jacobsonův**) **orgán**. U jiných skupin plazů (např. žely, krokodýlů) však zůstává na stadiu pouhého výklenku ve stěně kanálu mezi nozdrou a choanou. Jeho hlavní funkcí je příjem chemických podnětů z dutiny ústní (tedy nikoliv od vnější nozdry), a to buď přímo, nebo prostřednictvím jazyka; u hadů se totiž rozeklaná špička jazyka vkládá při jeho zatažení do těsného sousedství otvorů vomeronasálního orgánu. Vomeronasální orgán by tedy bylo možné považovat za orgán chuti, avšak jeho původ je v čichovém epithelu. Svědčí to o tom, jak si jsou chuťové a čichové chemoreceptory strukturálně i původem blízké.

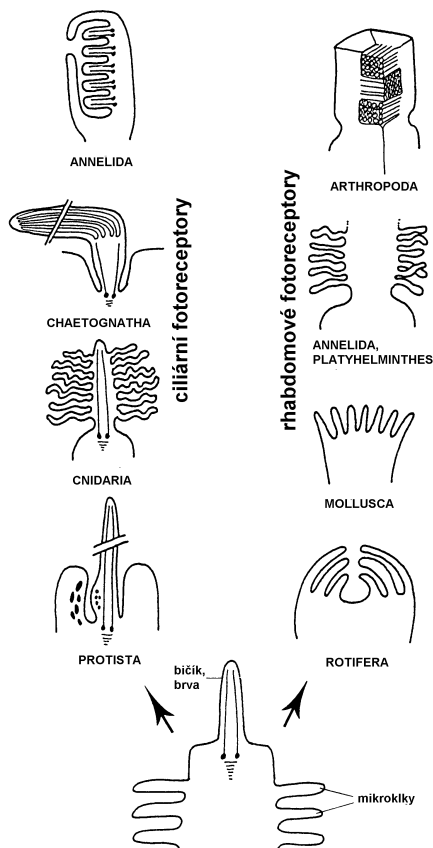
foto-
receptory

Nejvíce variabilní ze všech smyslových orgánů jsou však fotoreceptory, protože fotosensitivita je u živočichů na primitivním stupni evolučního vývoje obecnou vlastností všech ektodermálních buněk. Fotoreceptorickou (světločivnou) funkci mohou mít dokonce u některých živočichů i prostá nervová zakončení v epidermis (např. u krabů). Nicméně většina fotoreceptorů jsou morfologicky odlišitelné smyslové buňky či jejich soubory, jejichž společným rysem je, že povrch vystavený zdroji světla je pokryt krátkými brvami či klky. Obecným principem registrace světelných podnětů je přítomnost pigmentu citlivého na světlo (rhodopsin), jehož molekuly jsou schopny absorbovat světelnou energii v podobě fotonů. Tato energie způsobuje podráždění smyslových buněk. Různé modifikace rhodopsinu způsobují různou kvalitu (nikoliv intenzitu) vnímání světla, např. registraci barev. Barevné vidění není tedy záležitostí morfologické stavby oka, ale přítomnosti či absence určitých modifikací rhodopsinu a tudíž záležitostí biochemickou (např. chobotnice s dokonalým komorovým okem jsou barvoslepé).

světločivné
orgány

Již u některých jednobuněčných živočichů (zejména u bičíkovců) jsou vyvinuty světločivné orgány. Jsou to v podstatě pouze kumulace pigmentů citlivých na světlo a většinou se označují jako **světločivné skvrny** či **stigmata** (sing. **stigma**). Nelze je však ještě žádným obecným způsobem morfologicky definovat, kromě té skutečnosti, že tato skvrna je vždy při bázi bičíku. U některých (Dinoflagellata) se však vyvinuly světločivné orgány, které jsou jakoby zmenšeným komorovým okem – mají část odpovídající rohovce, čočky a sítnici, která je obklopena tmavým pozadím. Nazývají se **ocelloidy**. Uvědomíme-li si, že komorové oko mnohobuněčných je schopno registrovat obraz, nikoliv jen intenzitu světla, pak je otázka, co mohou registrovat oceloidy.

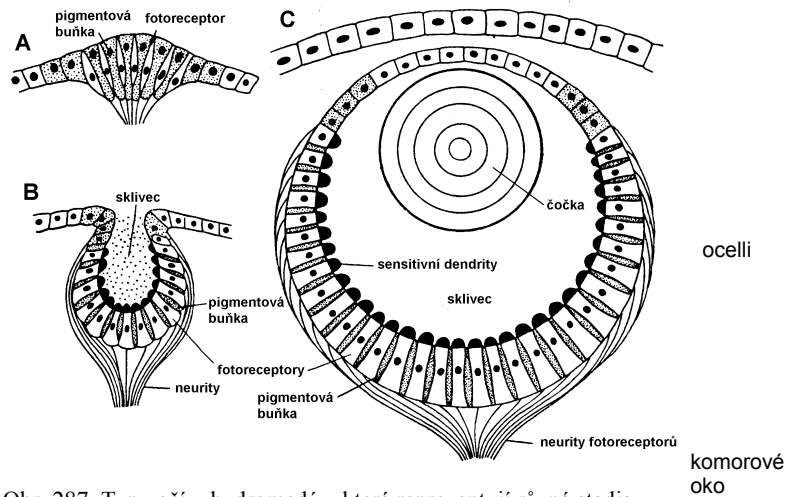
U mnohobuněčných živočichů jsou nejjednoduššími světločivnými orgány **jednobuněčné fotoreceptory**, rozmístěné většinou mezi buňkami povrchové epidermální vrstvy. Bylo již řečeno, že jejich povrch obrácený ke zdroji světla je kryt krátkými brvami či klky. Je tedy zřejmé, že fotoreceptory vnikly (stejně jako mechanoreceptory a chemoreceptory) z buněk opatřených bičíky či brvami, které fungují jako periferní smyslová vlákna (**sensitivní dendrity**). Brvy i klky mohou navzájem splývat v povrchové membrány či valy a celek se může dokonce do těla buňky zanořit. Podle toho zda na fotoreceptoru dominují brvy (cilia) či klky (splynuté klky v podobě valů se nazývají rhabdomy, jednotlivé klky rhabdomy) se rozlišují na **ciliární fotoreceptory** a **rhabdomové fotoreceptory** (a podobně oči, které z nich vznikají).



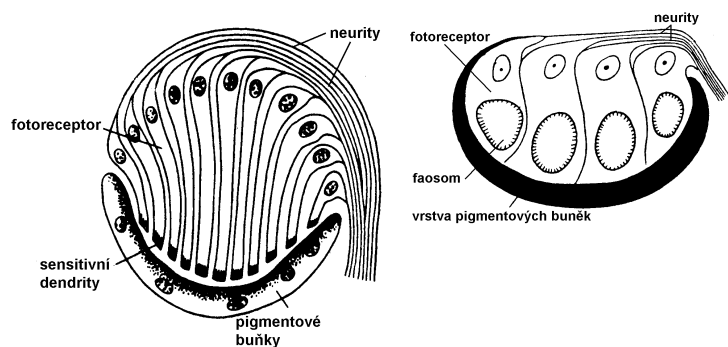
Obr. 286 Schematické znázornění modifikací ciliárních a rhabdomových fotoreceptorů s naznačením možné evoluční sekvence. Jednobuněčné tělo bičíkovce je možné považovat za prototyp ciliárního fotoreceptoru. Podle Eakina (1963).

Mezi těmito dvěma typy však existují (i když jen vzácně) přechody. Oba typy fotoreceptorů jsou výrazně fotoperiodické, což se projevuje i morfologicky. Např. u nočního pavouka *Dinopus* ve dne rhabdom zaujímá pouze 15% povrchu buňky, hodinu po soumraku však již 90%, takže příjem fotonů se zvýší ze 6% na 74%; při svítání se rhabdom během pouhých dvou hodin opět výrazně redukuje na denní stav.

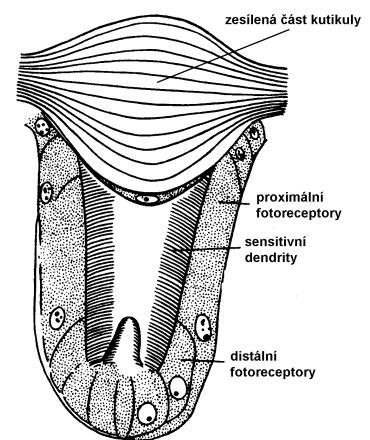
Fotoreceptory zůstávají jen na nejprimitivnějším stupni izolované, většinou se sdružují v různě složité orgány, označované jako oči. Jednoduché oči jsou pouhým seskupením fotoreceptorů v rámci okolního epidermálního epithelu. Nazývají se **oční skvrny**, resp. **ocelli**. Umožňují registrovat pouze intenzitu a případně směr přicházejícího světla. Tyto oční skvrny se mohou buď vyklenovat vně nebo (častěji) zanořovat pod povrch, čímž se vytváří tzv. **komorové oko**. Soubor fotoreceptorů se označuje jako **sítnice (retina)**. Dendrity fotoreceptorů (nebo jejich modifikace v podobě brv či mikrokliků) mohou být směřovány proti přicházejícímu světlu (taková sítnice se označuje jako **eversní**, resp. **konversní**) nebo mohou být dendrity odvrácené od přicházejícího světla (sítnice **inversní**). V tomto druhém případě se světlo registruje odrazem od podkladové vrstvy pigmentových buněk, která tvoří reflexní oční pozadí. U ploštěnců jsou však vytvořeny oči, jejichž smyslové buňky mají smyslové dendrity otočeny do nitra zvláštní vakuoly zvané **faosom**. Faosom pravděpodobně hraje úlohu vnitrobuněčné čočky. Primitivní komorové oko v podobě váčku (obr. 287B) však poskytuje pouze informace o intenzitě a směru přicházejícího světla, ale formování obrazu na sítnici je ještě velmi nedokonalé, jestli vůbec nějaké. Přitom ostrost vidění je důležitým faktorem u všech dravých živočichů (např. dravých skákavých pavouků), ať jsou na jakémkoliv stupni evolučního vývoje. Proto se v komorovém oku vyvinulo zařízení pro lom světelných paprsků a tedy pro zaostřování obrazu vznikajícího na sítnici, zvané **čočka (lens)**. Podobně jako ostatní části oka bezobratlých je i čočka ektodermálního původu a mnohdy se dokonce jedná, jako v případě larev hmyzu, o modifikované políčko kutikuly, která je samozřejmě také derivátem ektodermu (obr. 289). Toto primitivní komorové oko s čočkou vzniklou z kutikuly se nazývá **archaeomma** a je vývojovým předstupněm ommatidií složeného oka (viz dále).



Obr. 287 Typy očí u hydromedúz, které reprezentují různá stadia vývoje komorového oka. A - oční skvrna (ocellum), B - oční jamka, C - oční váček. Podle Bütschliho, z Beklemishewa (1960).



Obr. 288 Vlevo schéma oka s inverzní sítnicí, pravo schéma oka s fotoreceptory obsahujícími faosomy. Z Beklemishewa (1990).

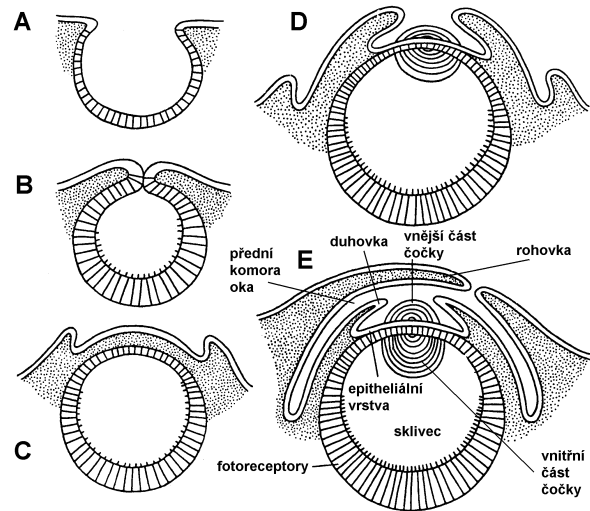


Obr. 289 Primitivní pohárkové oko (archaeomma) larvy hmyzu. Podle Beklemishewa (1960)

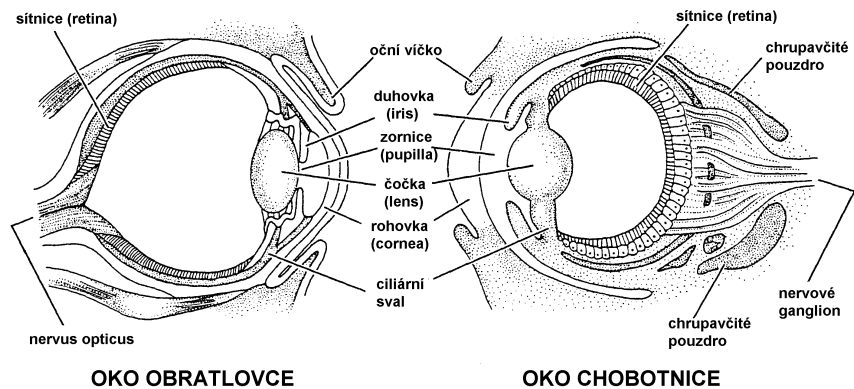
Komorové oko bezobratlých dosáhlo vrcholu svého vývoje u hlavonožců, kde je doplněno očními víčky, zornicí schopnou měnit svůj průměr a tak regulovat intenzitu přicházejícího světla, pohyblivou čočkou umožňující akomodaci a okohybnými svaly. Embryonálně však vzniká jako komorové oko s eversní sítnicí, čímž se liší od oka obratlovců (obr. 290, 291). Rovněž vznik čočky je odlišný; u hlavonožců totiž vzniká ze dvou částí, vnitřní, vznikající uvnitř očního pohárku a vnější, vznikající z povrchové vrstvy epithelu. Oční váček se zcela odškrcuje od povrchu těla, přičemž dělicí vrstvička se skládá (obr. 290C) jak z vnějšího epithelu tak i vrstvy fotoreceptorů (dělicí vrstvička zůstává zachována v čočce i v dospělosti). Z vnější epithelové vrstvičky se

diferencují radiálně uspořádaná vlákna **ciliárního svalu** (skládajícího se ze sfinkterů i dilatatorů), který otvírá a uzavírá otvor, zvaný **zornice (pupilla)**. Sval je uložen v duplikatuře pigmentované pokožky, zvané **duhovka (iris)**, která tvoří okraje zornice. Přes celé oko se přesouvá ještě podobná vnější duplikatura, zvaná **rohovka (cornea)**. Vytváří se tím přední komora oční, která v mnoha případech zůstává otevřena na povrch otvůrkem. U chobotnic se zcela na povrchu vytvářejí z dalších duplikatur pokožky očního víčka. Celá oční bulva je u dospělých vyztužena chrupavčitém pouzdem (**sclera**), ke kterému se upínají okohybné svaly. Hlavonožci drží mezi všemi živočichy rekord ve velikosti oka – u příslušníků rodu *Architeuthis* dosahuje oko 40 cm v průměru a sítnice obsahuje až 10^{10} fotoreceptorů (pro srovnání: v lidském oku jich je 10^8). Tato skutečnost a strukturální podobnosti s okem obratlovců naznačují, že způsob vidění příslušníků obou těchto skupin živočichů musí být velmi podobný (obr. 291).

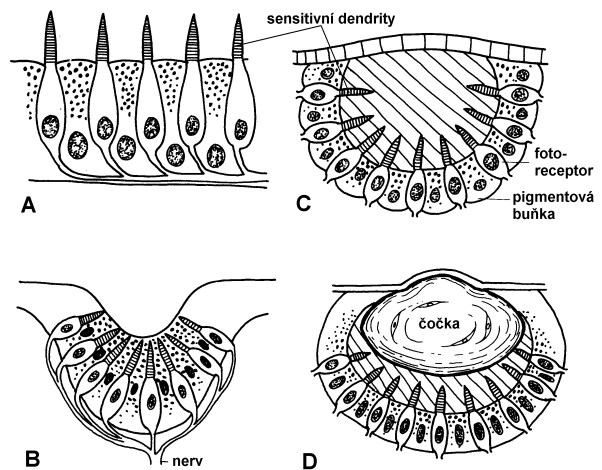
Komorové oko opatřené čočkou a odrazovou vrstvou v podobě vrstvy pigmentových buněk v uspořádaných do váčku se vyvinulo již u velmi primitivních živočichů (obr. 287). Odhaduje se, že jeho vývojová sekvence (přestože ne



Obr. 290 Ontogenetický vývoj oka hlavonožce. Podle Langa, z Beklemishewa (1960).



Obr. 291 Porovnání stavby oka obratlovců a chobotnice. Nápadné jsou strukturální podobnosti, ale embryonální původ je odlišný. Podle různých autorů, z Brusca a Brusca (1990).



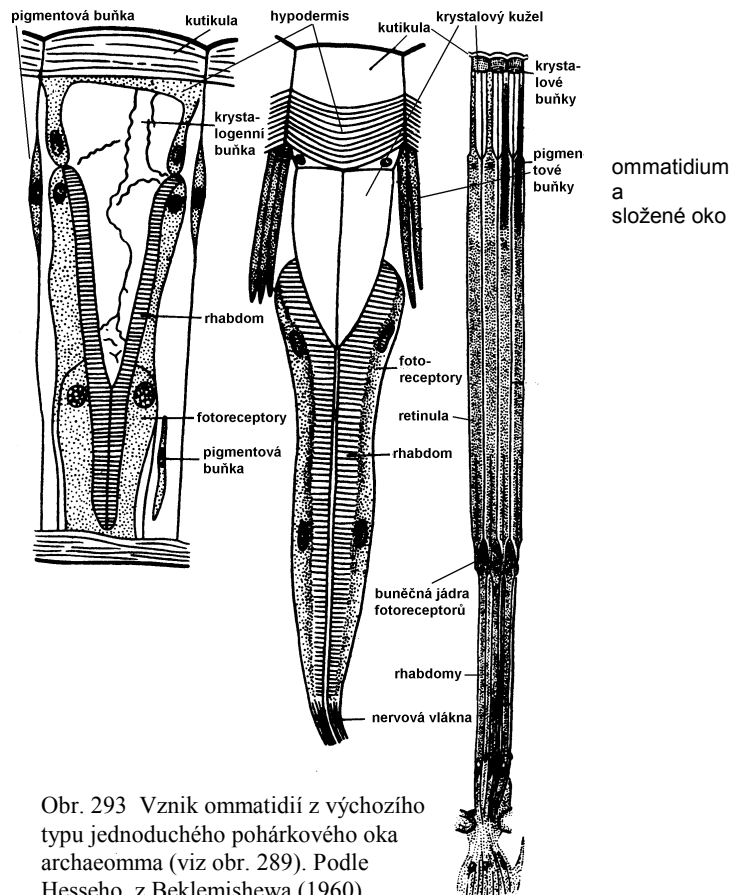
Obr. 292 Postupný vznik komorového oka z pigmentových skvrn (A), světločivného epithelu vnořeného pod povrch těla do pohárkovitého útvaru (B), který překryla vrstva epithelu (C), z něž se pak vytvořila čočka (D). Podle Barnese a kol. (1993).

komorové oko opatřené čočkou a odrazovou vrstvou v podobě vrstvy pigmentových buněk v uspořádaných do váčku se vyvinulo již u velmi primitivních živočichů (obr. 287). Odhaduje se, že jeho vývojová sekvence (přestože ne

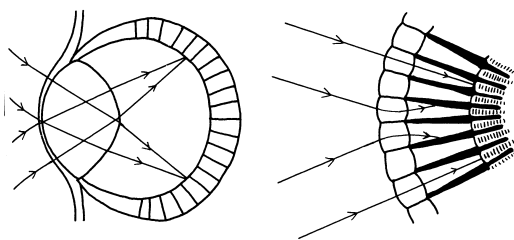
vždy dospěla do konečného stadia) proběhla nezávisle ve 40 až 65 fylogenetických liniích; jinými slovy, oko vzniklo během fylogeneze živočichů překvapivě mnohokrát.

Z primitivního komorového nebo spíše pohárkovitého oka typu *archaeomma*, které se nachází např. u larválních stadií hmyzu (obr. 289) se vyvinulo tzv. **ommatidium**. Ommatidia se však obvykle sdružují ve větším počtu (např. *Daphnia* jich má 22, krab *Leptograpsus* několik tisíc) do podoby tzv. **složených očí**. Tyto zrakové orgány vznikly tak, že se jednotlivá *archaeommata* nahloučila těsně k sobě a navzájem je oddělily silně protažené pigmentové buňky, které (při pohledu od povrchu těla) rozdělily průhlednou kutikulu na polygonální políčka (**corneoly**, sing. **corneola**). Celý útvar se následkem shlukování ve větším počtu ztenžil a prodloužil, což se projevilo také na dutině pohárku, která byla vyplněna průhlednou hmotou (**sklivec**). V důsledku toho se při dně pohárku začaly citlivé dendrity fotoreceptorů, splynulé v rhabdomy, svými distálními konci dotýkat (obr. 293 vlevo). V dalším vývojovém stadiu začaly některé buňky sklivce produkovat krystalové jehlany. Fotoreceptory jsou uspořádány ve dvou vrstvách těsně se dotýkajících svými rhabdomy, přičemž shora se mezi ně zaklíňují zmíněné jehlany. Soubor fotoreceptorů jednoho ommatidia se nazývá **retinula**. U pokročilejších typů hmyzu se zachovává pouze jediná vrstva fotoreceptorů (jednovrstevná retinula). Počet fotoreceptorů v rámci jednoho ommatidia je taxonomicky konstantní (u hmyzu např. 8). Jednotlivá ommatidia jsou navzájem kompletně oddělena mezivrstvami pigmentových buněk.

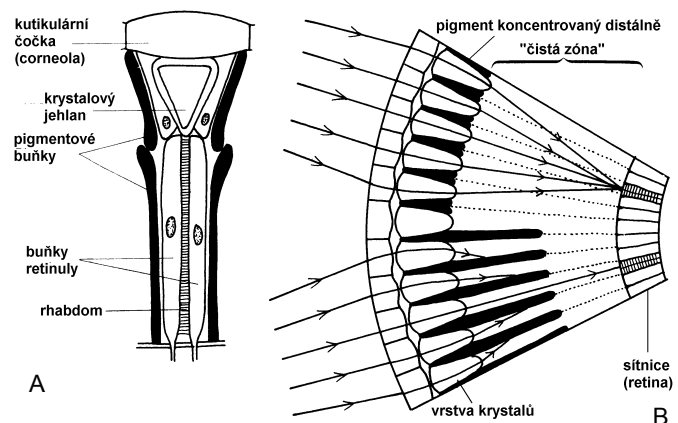
Složené oči jsou tudíž orgány, které se skládají z velkého množství stejných, původně samostatných pohárkovitých očí, které se přeměnily v ommatidia. Někdy jsou označovány jako mozaikové oči, protože výsledný obraz se skládá z oddělených výseků jednotlivých ommatidií. Předpokládá se, že velmi dobře registrují pohyb, ale rozlišovací schopnost je patrně velmi malá. Zatímco na konkávní sítnici komorového oka vzniká převrácený obraz, je sítnice složeného oka vyklenutá a v souboru tedy tvoří vzpřímený obraz. Složené oči nejsou charakteristickým rysem



Obr. 293 Vznik ommatidií z výchozího typu jednoduchého pohárkového oka *archaeomma* (viz obr. 289). Podle Hesseho, z Beklemishewa (1960).



Obr. 294 Rozdíl mezi vznikem obrazu v komorovém oku (vlevo) a ve složeném oku (vpravo). Podle Barnese a kol. (1993).



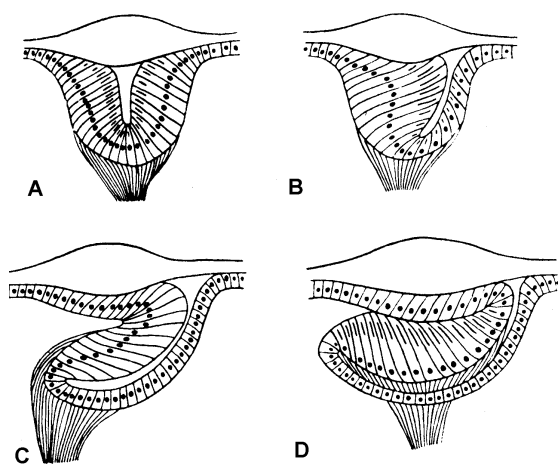
Obr. 295 Podélný schématický řez ommatidiem apozičního složeného oka (A) a dráhy světelných paprsků v superpozičním oku ve stavu adaptace na světlo (spodní polovina obrázku) a tmu (horní polovina) (B). Podle Wigglesworthe (1972) a Barnese a kol. (1993).

jen určitých taxonů; mezi členovci jsou vyvinuty u hmyzu, ale chybí (pravděpodobně z uvedeného důvodu) např. u pavouků. Naproti tomu jsou vzácně vyvinuty u měkkýšů.

Přesnost složeného oka závisí na geometrii uspořádání ommatidií, konkrétně na úhlu, který mezi sebou podélné osy ommatidií svírají. Ostrost vidění je tím větší, čím větší počet ommatidií oko obsahuje a čím menší úhel mezi sebou svírají (zůstaneme-li u srovnání s mozaikou, tak i zde platí, že obraz složený z velkého počtu drobných políček je přesnější než obraz složený z malého počtu velkých segmentů). Světlo přichází do rhabdomu z distální strany přes kutikulární čočku a krystalový jehlan, a je rhabdomem vedeno jako světelným vláknem. V některých typech složeného oka se obrazy sousedních ommatidií více či méně překrývají, čímž se nevýhody mozaikového efektu eliminují. Některá ommatidia jsou dokonce směřována naprosto stejně, takže se daný segment mozaiky při vidění dubluje a u některých koryšů dokonce registruje šestnásobně (šest ommatidií směřuje naprosto stejně). Tento typ "zálohovaného" vidění nepochybně předpokládá zpracování získaných informací ve značně výkonném centrálním nervovém systému.

Kromě toho se jednotlivé typy složeného oka liší stupněm a povahou funkční izolace ommatidií. Tzv. **apoziční oči** jsou tvořeny ommatidii, která jsou navzájem zcela izolována pigmentovými buňkami, takže veškeré světlo přichází pouze kutikulární čočkou příslušného ommatidia (obr. 295A). Takové oči jsou adaptovány na denní světlo a mají je např. včely. Naproti tomu **superpoziční oči** jsou tvořeny ommatidii, ve kterých se mohou pigmentové buňky prodlužovat či zkracovat (obr. 295B) nebo alespoň se jejich pigment může koncentrovat v distálních částech buňky, čímž vzniká jakási "čistá zóna", kde sousední ommatidia nejsou odstíněna. Dochází k tomu za tmy, a světlo přicházející čočkami jednotlivých ommatidií se v této proximální vrstvě soustřeďuje do rhabdomu jediného ommatidia, čímž se maximalizuje vnímání světla malých intenzit (i když na úkor ostroty vidění). Změna koncentrací pigmentu je kontrolována hormonálně.

inverzní
oko



Obr. 296 Vznik inverzního oka, dokumentovaný v embryogenezi štíra. Podle Ivanova, z Beklemishewa (1960).

Před popisem oka obratlovců, které má inverzní sítnici (viz str. 163), je nutné se zmínit, jak taková sítnice vzniká. Možné vysvětlení poskytuje ontogenetický vývoj mediálního oka štíra (obr. 296) nebo pavoukoců. V raném ontogenetickém stadiu vzniká pohárkovitý útvar z vchlípeného ektodermu, velmi podobný oku larvy hmyzu (archaeomma; viz obr. 289). V dalším vývoji se silně projeví asymetrický růst, takže se jedna boční stěna pohárku prohne do jeho dutiny, čímž vzniknou tři vrstvy: původní dno pohárku, obrácená vrstva fotoreceptorů (neurity jsou tedy otočeny vně), a vnější vrstva (je orientována opět stejně jako dno). Čočka vzniká z kutikuly na vnější vrstvě (a částečně i z vnější smyslové vrstvy). Mezi dnem a inverzní vrstvou se zachovává sklivec, který se modifikuje v reflexní vrstvu. Světlo tedy musí nejdříve projít tělem buňky

(fotoreceptoru), dopadnout na reflexní vrstvu a odtud směřuje k rhabdomům.

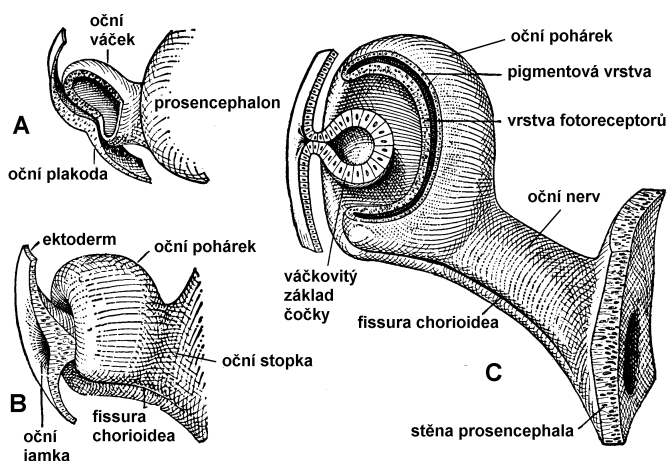
oko
obratlovců

Přes nápadné strukturální podobnosti vzniká oko obratlovců embryonálně z poněkud jiných základů, i když stěžejním materiálem je i tady ektoderm (přesněji řečeno neuroektoderm). Ve stavbě oka se však výrazně uplatňuje rovněž mesenchym mesodermálního původu. Prvním náznakem vyvíjejícího se oka je laterální výchlipka na každé straně prosencephala (viz kap. Nervová soustava), která na konci zbytnuje ve **oční váček**. Celý tento útvar roste proti stěně hlavy až dosáhne ektodermu; přitom však stále zůstává spojen s mozkem dutou stopkou. Záhy se však vnější stěna váčku začne prolamovat do jeho nitra, čímž vzniká **oční pohárek**, jehož stěny

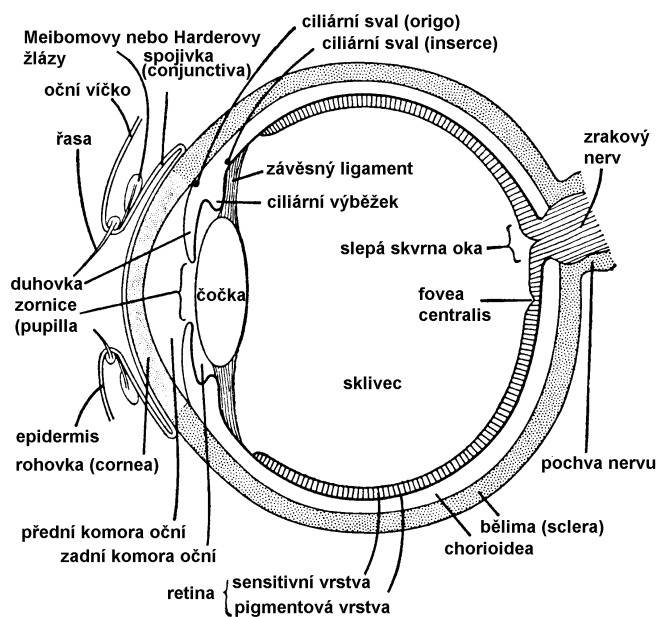
jsou tudíž zdvojené. Na ventrální straně pohárku i stopky zůstává po určitou dobu štěrbinu zvaná **fissura chorioidea**, kterou přicházejí do vyvíjejícího se oka krevní cévy. Je to embryonální útvar, který v určitém stadiu vývoje oka zaniká (zachovává se však u dospělých ryb). Vnitřní vrstva pohárku se přetváří ve vrstvu fotoreceptorů a podpůrných buněk zvanou **sítnice (retina)**, vnější list se mění v pigmentovou reflexní vrstvu sítnice, tzv. **tapetum nigrum**. Okrsek ektodermu v úrovni vyvíjejícího se pohárku zesiluje do podoby epidermální plakody, která se začne do očního pohárku vchlipovat. Vzniká tak základ **čočky (lens)**, který se záhy zcela odškrtí od povrchového ektodermu a ponoří se do vřetku. Na povrchu oční bulvy se posléze diferencují pochvy z mesodermálního mesenchymu; je to **cévnatka (chorioidea)**, z níž vzniká podstatná část ciliárního svalu a rovněž část duhovky. Zcela na povrchu je oční bulva kryta **bělimou (sclera)**.

Sclera je u primitivních vodních čelistnaticů a suchozemských tetrapodů s výjimkou savců a moderních skupin obojživelníků tvořena kostí (drobné ploché kosti skládající sklerotikální prstenec; tyto kosti vznikají z chrupavky a jsou homologní s čichovým a sluchovým pozdrem lebky; viz str. 75 a obr. 136). U recentních kruhoústých a savců se však osifikační proces zablokoval (podobně jako na jiných částech lebky), takže oční pouzdro je tvořeno pouze vazivem. U všech dospělých obratlovců sclera přirůstá v podpovrchových částech ke kůži a přechodný pruh tenké kůže se nazývá **spojivka (conjunctiva)**. Vpředu je sclera průhledná (její refrakční index je stejný jako u vody) a nazývá se **rohovka (cornea)**.

Vnitřní vrstva původem z mesodermu se nazývá **cévnatka (chorioidea)**, protože obsahuje hustou pletěň krevních kapilár. Navíc je pigmentována, takže absorbují dopadající světlo. U mnoha nejrůznějších typů obratlovců se při povrchu této vrstvy vyvinula další, zvaná **tapetum lucidum**, která světlo odráží (běžně se vyskytuje u nočních šelem). Je založena na fyzikálních vlastnostech pojivových vláken nebo vláknitých krystalů guaninu; obojí odráží světelné paprsky. Vpředu chorioidea přechází na hranu původního očního pohárku a vytvářejí spolu **duhovku (iris)**. Duhovka vytváří okraj otvoru, kterým do oka přichází světlo; tento otvor se nazývá **zornice (pupilla)**. Duhovka je výrazně pigmentována a obsahuje tzv. vnitřní svaly oka. Tyto svaly jsou buď příčně pruhované (plazi, ptáci), nebo hladké (obojživelníci, savci), nebo jsou přítomny oba typy (např. u krokodýlů). Slouží k tomu, aby zvětšovaly či zmenšovaly průměr zornice a tím regulovaly množství přicházejícího světla do oka. U nočních obratlovců je zornice v podobě svislé štěrbiny.

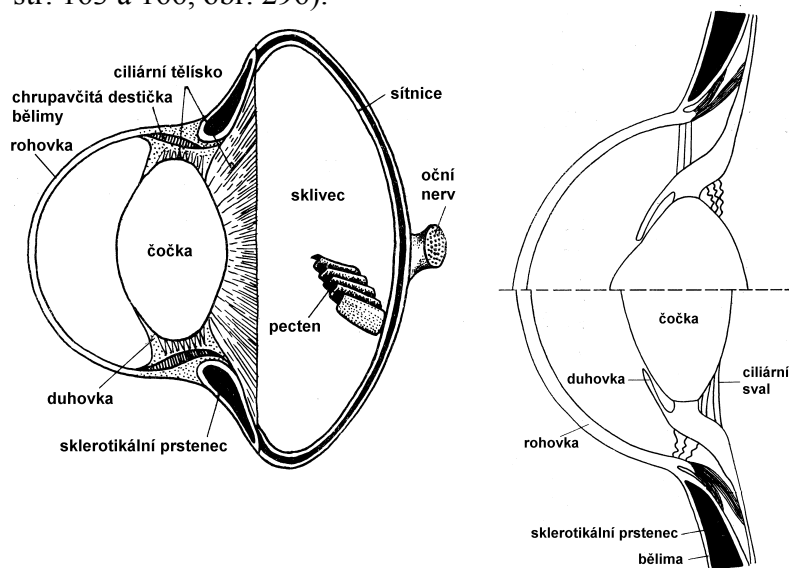


Obr. 297 Embryonální vývoj oka obratlovců. Podle Areye, z Romera (1970).



Obr. 298 Obecná stavba oka obratlovice. Podle Smithe (1960).

Vlastní světločivná vrstva oka je **sítnice (retina)**, která vzniká z embryonálního očního pohárku. Původní dvě vrstvy však u dospělého živočicha splývají dohromady, přičemž vnější je rudimentární a obsahuje pouze pigmenty, smyslovou funkci má pouze vnitřní list (**pars optica retinae**). Jeho vnější část, těsně pod zmíněnou pigmentovou vrstvou, se skládá z **tyčinek a čípků**, které představují vlastní fotoreceptory. To je případ typického oka u savců; u jiných obratlovců nejsou však oba typy fotoreceptorů tak dobře rozlišitelné. Sensitivní dendrity těchto buněk směřují vně, tedy k cévnatce (a tudíž i k vnější pigmentové vrstvě sítnice). Pod touto vrstvou je zóna, ve které jsou uložena buněčná jádra fotoreceptorů. Pod ní lze odlišit ještě jednu podobnou vrstvu, což je vrstva jader **bipolárních buněk**, a pod ní vrstvu **gangliových buněk**; všechny tyto vrstvy přenášejí vzruchy od fotoreceptorů k vláknům zrakového nervu. Z uvedeného je patrné, že fotoreceptory směřují k periferní pigmentové vrstvě a že jde tedy o případ inverzní sítnice (srv. str. 163 a 166, obr. 296).



Obr. 299 Svislý řez okem sovy (vlevo) a mechanismus akomodace oka u ptáků (vpravo). Dolní polovina pravého obrázku představuje klidové stadium, horní polovina stav při akomodaci (viz smrštěný ciliární sval). Podle Grozinského a kol. (1976).

V oku savců mají tyčinky a čípky rozdílnou funkci: obecně vzato čípky zajišťují ostré vidění a vnímání barev, tyčinky pouze rozmazané a nezřetelné vidění a vnímání pouze černobílých kontrastů. Protože čípky jsou kumulovány do centrální oblasti sítnice a tyčinky spíše na periferii, je centrální oblast (**area centralis**, resp. u člověka **macula lutea***) oblastí nejostřejšího vidění. Uprostřed této skvrny může být prohlubeň (**fovea centralis**). U ptáků a rovněž u některých plazů jsou přítomny dvě takové oblasti ostrého vidění místo jediné; jedna směřuje v ose vidění do strany, druhá v ose vidění dopředu, což zdokonaluje

vidění při letu. Nervová vlákna gangliových buněk se sbíhají po vnitřním povrchu sítnice do poměrně malého okrsku, v němž se zanořují a jako jednotný svazek prorážejí sítnici na vnější stranu oka, kde pokračují jako oční nerv. V místě, kde je sítnice takto porušena samozřejmě chybějí fotoreceptory a proto zde vzniká tzv. **slepá skvrna**.

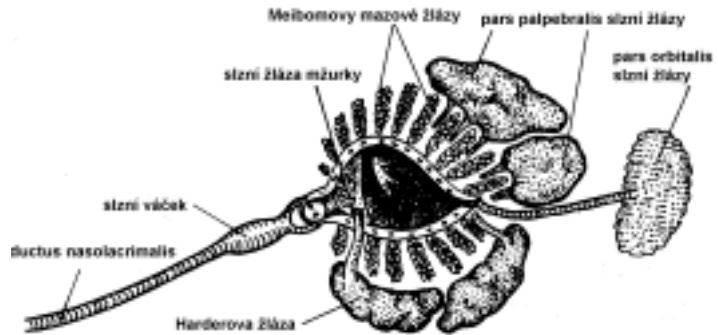
Z ektodermu vzniká **čočka (lens)**, jejímž účelem je lom světelných paprsků přicházejících do oka a tím zaostřování obrazu vznikajícího na sítnici. Mezi čočkou a rohovkou je **přední komora oční**, mezi čočkou a duhovkou je malá **zadní komora oční**. Obě jsou vyplněny čirou tekutinou odlišnou od sklívce; uvnitř oka je pak dutina vyplněná **sklívcem**. Zaostřování (akomodace) oka se děje změnou vzdálenosti čočky od sítnice a změnou jejího tvaru; obojí mění ohniskovou vzdálenost. U suchozemských obratlovců funkci čočky doplňuje rohovka a proto je čočka poměrně plochá. U vodních obratlovců je však čočka jedinou součástí oka, která zajišťuje akomodaci a proto je kulovitá a navíc umístěna poměrně daleko před sítnicí. U kruhoustých není fixována k ostatním částem oka a akomodace se děje pouhými změnami tlaku v přední a zadní komoře oka, přičemž tvar čočky se nemění. U čelistnatců je však čočka zavěšena na prstenci radiálně uspořádaných svalových vláken, tzv. **ciliárním tělísku** (resp. **ciliárním svalu**, který je

* Český ekvivalent názvu macula lutea je "žlutá skvrna"; žlutou se však jeví pouze u lidské mrtvolky, zaživa je naopak o něco červenější než okolí.

mesodermálního původu), který k čočce přichází od spojeného předního okraje sítnice a cévnatky. Akomodace se však stále děje posouváním čočky směrem do přední komory oční, nikoliv změnou jejího tvaru (čočka je rigidní, tuhý útvar). U amniot se naproti tomu akomodace děje především změnou tvaru čočky, přičemž hlavní úlohu zde má ciliární sval.

Do komory oka mohou prominovat různé útvary, které mají význam při výživě oka, možná však také pro zvýšení ostrosti vidění. Je to např. **processus falciformis** u ryb skupiny Teleostei, a papilární kužel u plazů (u ptáků modifikovaný v tzv. hřebínek, resp. **pecten**).

K vnějšímu povrchu oka se připojují **přídavné orgány oka**. Jsou to **oko-hybné svaly** (viz str. 91-92 a obr. 158) a u suchozemských obratlovců **oční víčka** (záhyby kůže chránící oko před mechanickým poškozením a vyschnutím). U ptáků a mnoha plazů (ne však např. u krokodýlů) je vyvinuta ještě tenká duplikatura průhledné kůže, zvaná **mžurka** (resp. **membrana nicticans**); je fixována k přednímu (resp. mediálnímu) koutku oka. Někteří plazi mají oční víčka srostlá a průhledná. Vlhkost oka suchozemských obratlovců zajišťují **slzní žlázy** (resp. **glandulae lacrimales**). Slzy zároveň pohybem víček povrch oka omývají. Poněkud odlišná je **Harderova žláza**, která produkuje olejovitou substanci. V této souvislosti je nutné se zmínit o kanálku, který spojuje oko s nosní dutinou. Nazývá se **slzovod (ductus nasolacimalis)** a odvádí přebytečné slzy.



Obr. 300 Přídavné žlázy oka savce a ductus nasolacimalis. Z Grodzinského a kol. (1976).

Fotosensitivními orgány obratlovců mohou být i různé váčkovité vychlípeniny z dorzální strany diencephala (viz kap. Nervová soustava), konkrétně z její části označované jako **epithalamus**. Základem je **neuroepifýza**. Obvykle se člení se dvě části, **parapineální** a **pineální**. Nejsou umístěny v mediální rovině a jen jedna z nich prominuje na povrch lebky v tzv. pineálním otvoru. Ten je umístěn buď mezi frontálií nebo mezi parietálií, přičemž tato variabilita souvisí s odlišnou velikostí mozku a lebeční schránky u různých skupin obratlovců.

U některých hadů (chřestýši) se vyvinuly speciální **thermoreceptory**, kterými jsou schopni vnímat tělesnou teplotu své kořisti na vzdálenost jednoho až dvou metrů. Jsou umístěny v jamkách nad svrchní čelistí a mají podobu váčků vystlaných bohatě prokrvenou tkání s početnými nervovými zakončeními.

Kromě exteroceptorů, které registrují podněty zvnějšku a mají podobu odvozenou od buněk povrchového obrveného epithelu jsou uvnitř těla receptory v podobě nervových zakončení u příčně pruhovaných svalů (případně jejich šlachových úponů), které se nazývají **proprioceptory**. Podobná nervová zakončení jsou i v okolí vnitřních orgánů, které většinou souvisejí s trávicí trubicí. Nazývají se **interoceptory** a u obratlovců jsou napojeny na vegetativní systém (viz kap. Nervová soustava).

Řada živočichů je schopna registrovat změny atmosférického tlaku, magnetické pole a některé další podněty, avšak morfologicky diferencované orgány s tímto účelem se prozatím nepodařilo identifikovat.

přídavné
orgány oka

neuro-
epifýza