

Nervová soustava

Nervová soustava plní v těle živočicha funkci přenosu vzruchů přijímaných z vnějšího nebo vnitřního prostředí do ostatních částí těla a zajišťuje jeho koordinovanou reakci. Na této úrovni funguje již jednobuněčný organismus, přestože u něj nervová soustava ještě není vyvinuta. Přesto jsou některé jednobuněčné organismy již schopny reagovat např. koordinovaným pohybem brv na světelné či jiné podněty a ke zdroji podnětu se buď přibližovat nebo se od něj vzdalovat.

Pravá nervová soustava, která se skládá ze sítě nervových buněk se však vyvinula až u mnohobuněčných živočichů. Skládá se z **receptorů** umístěných ve smyslových orgánech, které přijímají podněty z vnějšího prostředí (**exteroreceptory**), nebo umístěných ve vnitřních orgánech, jako např. ve stěně trávicí trubice nebo cév (**interoreceptory**, **proprioceptory**). Receptory mohou být v nejjednodušších případech jen v podobě volných zakončení výběžků neuronů v prostoru mezi epithelovými buňkami. Vzruch z receptorů převádějí **nervové buňky (neurony)**, které jsou svými výběžky (nervovými vlákny) ve vzájemném kontaktu a které zajišťují přenos vzruchu do výkonného orgánu (**efektoru**), což může být např. sval nebo žláza. V nejjednodušším případě fungují periferní výběžky nervové buňky jako receptor, zatímco jiné výběžky téže buňky se přikládají přímo k efektoru. Zpravidla se však mezi receptor a efektor vkládá více nervových buněk. Průběh vzruchu mezi receptorem a efektem se nazývá **reflex**.

Nervová soustava u nejprimitivnějších mnohobuněčných živočichů (Porifera) není ještě morfologicky diferencována, a to ani na buněčné úrovni. Nebyly zde zjištěny nervové buňky ani žádné smyslové orgány. Přesto však houby na podněty z vnějšího prostředí reagují (např. otevřením či uzavřením oskula, ostií, imobilizací choanocytů apod.). Nejběžnější reakcí je uzavření všech částí systému, kterým proudí do gastrocoelu voda. Šíření podnětů v těle houby se pravděpodobně děje chemickou cestou nebo mechanickými stimuly sousedních buněk. Ke kontrakcím myocytů (viz str. 82 a obr. 147) dochází buď autonomně (tzn. že myocyty fungují zároveň jako receptory i efekty) nebo prostřednictvím plasmatických výběžků, kterými se tyto buňky (případně i s pinakocyty) vzájemně dotýkají. Nicméně bylo zjištěno, že rychlost přenosu vzruchu v těle houby je mezi 20 a 30 cm za vteřinu, což poněkud zpochybňuje hypotézu o chemickém šíření vzruchu, neboť chemický přenos je vždy relativně pomalý.

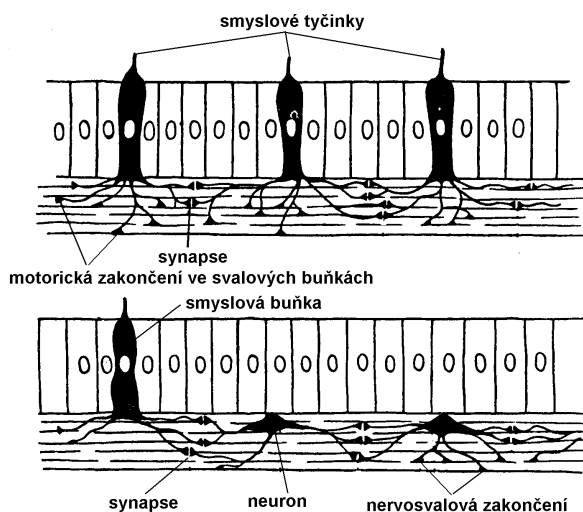
Nejprimitivnější morfologicky diferencovaná nervová soustava je tvořená sítí konstantně spojených nervových buněk, bez zřetelné koncentrace ve větší shluky. Taková nervová soustava

se nazývá **rozptýlená**, resp. **difúzní**. Místa kontaktu mezi buněčnými výběžky jednotlivých nervových buněk se nazývají **synapse**. U polypových forem žahavců byly zjištěny v této nervové síti převážně nepolarizované synapse, tzn. výběžky nejsou ještě diferencovány v dendrity a neurity, a vzruchy mohou proto procházet přes synapse v obou směrech. V takové síti se vzruchy šíří všemi, tedy i protichůdnými směry, a neprobíhají ještě mezi receptorem a efektem po jednosměrné dráze. Je to pochopitelné, protože u přisedlých živočichů s paprscitou souměrností podněty přicházejí ze všech stran a receptory proto nejsou lokalizovány jen do určitých částí těla. Lze rozlišit dva typy neuronů: multipolární, s mnoha krátkými výběžky, zajišťují lokální reakce, bipolární či tripolární buňky mají dva až tři dlouhé výběžky, kterými

schema
nervové
soustavy

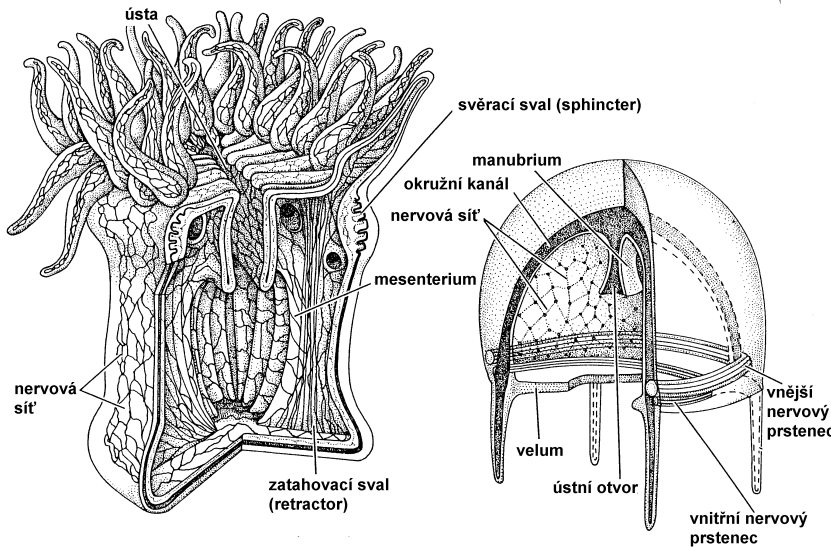
nervová
soustava
živočišných
hub

difúzní
nervová
soustava



Obr. 301 Schematické znázornění pravděpodobného vzniku neuronů přeměnou smyslových buněk vmezeřených v epidermálním ektodermu nebo entodermálním gastrodermu (nahore) a jejich zanořením pod bázi epitheliální vrstvy (dole). Podle Beklemishewa (1960).

zajišťují spojení na větší vzdálenost. Přenos vzruchů v difúzní soustavě je poměrně pomalý, mezi 4-15 cm za vteřinu. Tato nervová soustava je u žahavců (jak u polypů tak i medúz) vytvořena v podobě dvou vrstev, z nichž jedna je mezi epidermis a mesenchymovou vrstvou, druhá je



Obr. 302 Nervová soustava žahavců. Vlevo polyp korálnatců (reprezentovaný mořskou sasankou *Anemone*), vpravo schema medúzy, kde kromě difúzní části jsou vytvořeny i dva prstence při bázi zvonu. Z Brusca a Brusca (1990).

uložena hlouběji, mezi mesenchymem a entodermální vrstvou trávicího epithelu (gastrodermu). V oblasti ústního otvoru jsou obě vrstvy neuronů spojeny, což má nepochybně souvislost s procesem invaginace během gastrulace (viz obr. 12 nahoře). Předpokládá se, že tato dvojvrstevná difúzní soustava vznikla v těsné návaznosti na ektodermální a entodermální epithel. Charakteristickým rysem difúzní soustavy je, že každý její okřesek může reagovat autonomně, to znamená že např. oddělená část těla si zachovává vlastnosti celé

soustavy (tedy přijímat podněty i reagovat). Přesto však již na tomto stadiu evolučního vývoje byly zjištěny i synapse polarizované, v nichž se podněty šíří jen jedním směrem. Souvisí to s tím, že již u korálnatců se koncentrují shluky neuronů do mesenterii a do oblasti okolo ústního otvoru, a že se zde vytváří primitivní svalový systém (str. 84). Podobně u medúz lze pozorovat prstencovité koncentrace neuronů, což souvisí s existencí primitivních smyslových orgánů a periodickými stahy okrajů kloboukovitého těla. Je důležité znovu upozornit na skutečnost, že nervová soustava evolučně vznikala v úzké souvislosti s diferenciací svalové soustavy.

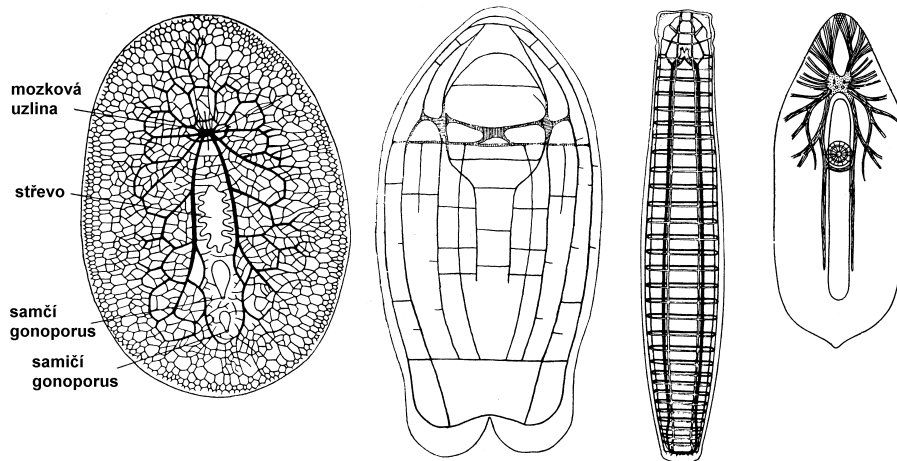
U bilaterálně souměrných živočichů, kteří se aktivně pohybují jedním směrem se však část sítě kumuluje do podoby jednoho či více **nervových center**, která zpracovávají informace přicházející v podobě vzruchů a koordinují reakci organismu. Tato centra se tedy vkládají mezi receptory a efekty. Nervová soustava, jejíž některá část je kumulována do podoby nervových center se nazývá **centralizovaná**. Kromě nervových center (nazývaných **centrální nervová soustava, CNS**) je tvořena sítí periferních nervů (tato část se nazývá **periferní nervová soustava, PNS**). Periferní nervy vedoucí vzruchy do CNS se nazývají obecně **aférentní**. Jejich speciálním typem jsou **nervy senzitivní**, resp. **proprioceptivní**, které přivádějí vzruchy z oblastí mimo speciální receptory (např. ze svalů či vazivových struktur pohybového aparátu; viz též kap. Smyslové orgány). Pokud však přicházejí ze specifických receptorů, nazývají se **nervy sensorické**. Periferní nervy vedoucí vzruchy z CNS se obecně nazývají **eférentní**, a jsou opět dvojího druhu: pokud obsahují vlákna, která vedou impulsy k příčně pruhovaným svalům, nazývají se tato vlákna **motorická**. Pokud končí ve žlázách, cévách nebo hladkém svalstvu, nazývají se vlákna **autonomní**, resp. **vegetativní**.

Mezi difúzní a centralizovanou soustavou existují přechody, které dokazují postupnou kumulaci neurální hmoty v hlavové části a vznik bilaterálně souměrných nervových pruhů, vedoucích z hlavové části do těla. Nervová tkáň se tak postupně člení na centrální a periferní nervovou soustavu. Řadu těchto přechodných typů můžeme vidět u ploštěnců. Doprovodným rysem tohoto přechodu je zánik entodermální nervové sítě (patrně ne však u všech živočichů; viz dále). Dalším obecným trendem je vzrůstající počet unipolárních synapsí a redukce počtu nervových pruhů.

schema
centralizo-
vané
nervové
soustavy

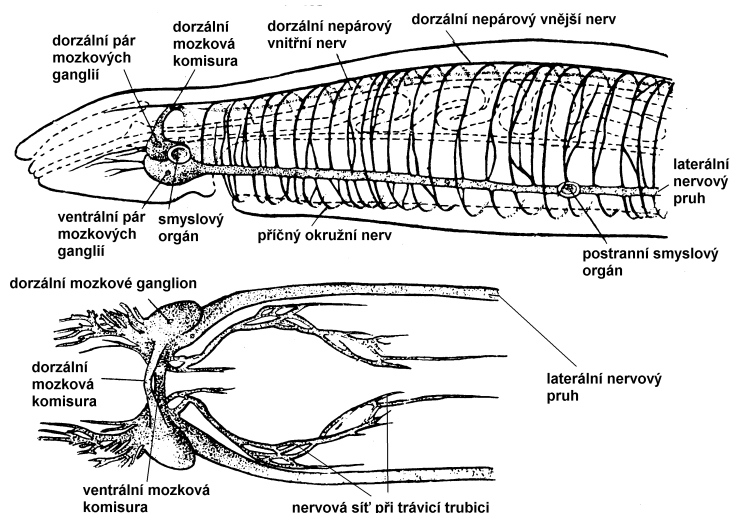
typy
centrální
nervové
soustavy

Centrální nervová soustava může být tvořena řadami shluků nervových buněk, tzv. nervových uzlin (ganglií). Tento typ se označuje jako **gangliová soustava**. Největší ganglion je umístěno v hlavové části těla (tedy ve směru pohybu); nazývá se **mozkové ganglion**. Od něj obvykle odstupují jeden nebo více nervových pruhů, které se táhnou podélně celým tělem. Na nich se mohou vytvářet další uzliny (ganglia), které se obvykle označují podle orgánu, který leží v sousedství (např.



Obr. 303 Postupná přeměna difúzní nervové soustavy v soustavu centralizovanou, dokumentovaná na různých typech ploštěnců (zleva *Planocera*, *Polychoerus*, *Bothrioplana*, *Mesostoma*). Podle různých autorů, z Beklemishewa (1960).

ganglion umístěné nad jícnem se nazývá nadjícnové apod.). Do uzlin, které jsou vytvořeny na podélných pruzích se vzruchy dostávají z periferních nervů a naopak tyto nervy vedou podnět k výkonnému orgánu. Lze zde vysledovat jasnou tendenci k oddělení dostředivých (většinou sensorických) vláken od vláken odstředivých (motorických). Části soustavy (včetně uzlin) po obou stranách těla jsou navzájem propojeny spojkami (komisurami), takže zadní části těla mohou reagovat nezávisle na páru mozkových uzlin. Protože tento typ centrální nervové soustavy má podobu žebříku, označuje se jako **nervová soustava žebříčkovitá**. V primitivním stavu však není ještě koncentrována do pouhých dvou pruhů navzájem spojených komisurami, nýbrž dva



Obr. 304 Centrální nervová soustava v žebříčkovité podobě u pásnic, při pohledu z levé strany (nahore) a z dorzální strany (dole). Podle Bürgera, z Beklemishewa (1960).

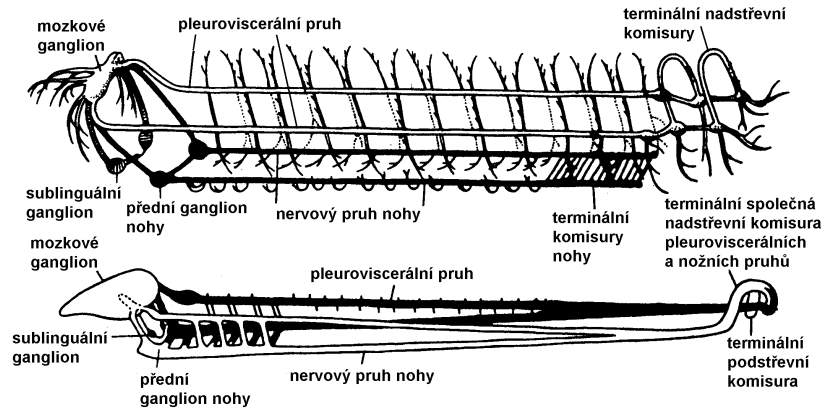
pruhy se táhnou paralelně vedle sebe celým tělem na ventrální straně a obdobné dva pruhy na dorzální straně. Podobně jsou umístěna i ganglia, takže mozkové ganglion se může skládat z dorzálního a ventrálního páru. Protože komisury spojují dorzální "žebříček" s ventrálním i po stranách, tvoří tyto komisury jakési prstence (viz *Bothrioplana* na obr. 303 a obr. 304 nahoře). Obdobný prstenec je obvykle vytvořen v okolí ústního otvoru (nadústní a podústní komisura).

Je důležité upozornit, že u různých skupin pásnic je nervová soustava umístěna různě hluboko pod povrchem, i když ve všech případech vzniká z ektodermu. Postranní nervový

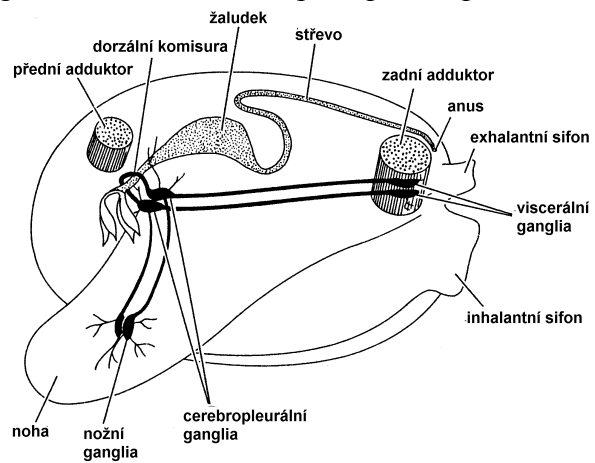
pruh může být umístěn v epidermis nebo těsně pod epidermis, nebo v mesenchymu pod svalovým vakem, blízko stěny střeva. Stejný trend v zanořování nervové soustavy lze pozorovat již u ploštěnců. Základní morfologické rysy žebříčkové centrální nervové soustavy se zachovávají i u mnoha dalších skupin bezobratlých. Centralizace a integrace nervové soustavy však vedly od tohoto základního výchozího typu k postupnému zjednodušování periferní soustavy (např. k re-

redukci počtu podélných nervových pruhů a k soustředování neurální hmoty do uzlin, ganglií). To je hlavní důvod označování tohoto typu centrální nervové jako soustava gangliová. Souvisí to s procesem cephalizace (zahrnujícím rovněž kumulaci neurální hmoty v hlavové části), který je úzce korelován s aktivním jednosměrným pohybem. Příkladem mohou být měkkýši, u jejichž primitivních zástupců je žebříčková podoba CNS zřetelná (viz obr. 305 nahoře), postupně se však počet komisur zmenšuje, avšak párová povaha celé soustavy zůstává stále zachována. Ventrální pár nervových pruhů zabíhá do nohy (tzv. **nervové pruhy nohy**, resp. **nožní pruhy**), dorzální pár zůstal v původní poloze sledující boční stěny střeva a inervuje plášť a vnitřní orgány (proto **pleuroviscerální pruhy**). Protože však měkkýši nemají tělo segmentované, zaniklo postupně i pravidelné žebříčkovité uspořádání centrální nervové soustavy (periferní soustava při povrchu těla a hlavně v noze si zachovala primitivní difuzní podobu). Zmohutněly však uzliny, zejména v hlavové oblasti. Proto zde jsou dobře vyvinuta (vždy v páru) **mozková ganglia**, **pleurální ganglia** (oba páry na pleuroviscerálním pruhu, laterálně od jícnu), a **přední ganglia nohy** (v přední části nohy, pod trávicí trubicí). V některých skupinách měkkýšů však mohou mozková ganglia splývat s pleurálními. Nervové pruhy, které odtud běží dozadu, zbytnějí do uzlin v těch oblastech, které vyžadují zvýšený stupeň inervace. Je to především **plášťová uzlina (parietální, resp. palliální ganglion)**, odkud jsou inervovány žábry a odkud vybíhají slabší pruhy nad a pod střevo (**viscerální ganglia**, původně v podobě páru nadstřevních a páru podstřevních, resp. supraintestinálních a subintestinálních ganglií). U plžů se viscerální ganglia přemístila v souvislosti s torzí, takže původně paralelní pleuroviscerální pruhy se kříží (viz obr. 183 vpravo). Jeden pár ganglií je rovněž v zadní části nohy (**zadní ganglia nohy**). Výrazně centralizovaná původně žebříčkovitá soustava se zachovala u mlžů (obr. 306).

Velmi pozoruhodná je centrální nervová soustava hlavonožců, která se bezpochyby vyvinula z původní párové žebříčkové soustavy, ale došlo zde k výrazné komulaci neurální hmoty v hlavové části, takže většina ganglií je lokalizována zde. Vytváří se tak orgán, který již lze označit jako **mozek** (je dokonce uložen ve schránce z chrupavčité substance, takže je zde vytvořeno jakési "chondrocranium"). Na původ tohoto orgánu (a na jeho odlišný charakter od mozku obratlovců) však ukazuje skutečnost, že jím prochází jícn. Na mozku hlavonožců jsou výrazné zrakové nervy, které vybíhají ke každé oční bulvě. Z brachiálních laloků (které vznikly zbytněním předních ganglií nohy) vybíhají mohutné nervy do každého ramene, z nožních laloků



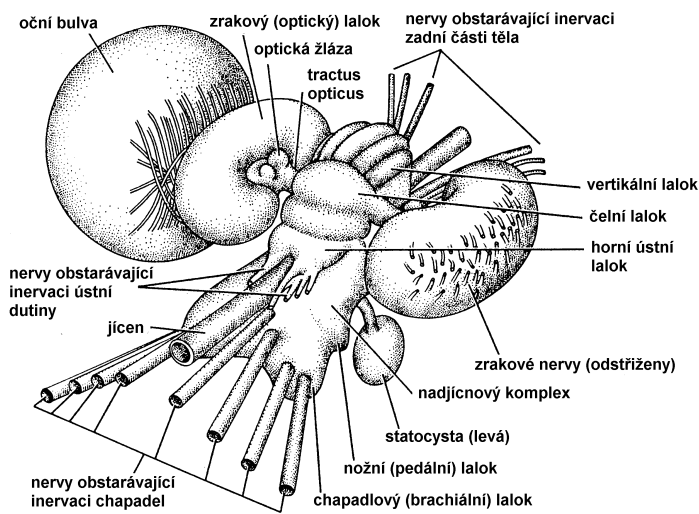
Obr. 305 Žebříčková centrální nervová soustava primitivních měkkýšů, při pohledu z levé strany. Nahoře *Proneomenia*, dole *Chaetoderma*. Ventrální pár nervových pruhů zajišťuje inervaci nohy, laterální nervové pruhy (zde označované jako pleuroviscerální pruhy) inervují plášť a vnitřní orgány. Podle Heathe, z Beklemishewa (1960).



Obr. 306 Výrazně centralizovaná nervová soustava mlže, která si však zachovala původní párovou podobu. Podle Brusca a Brusca (1990).

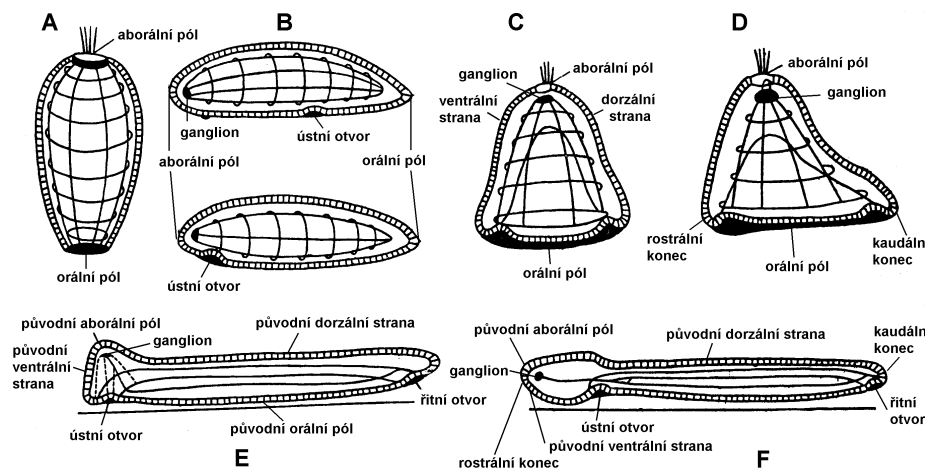
nervová soustava měkkýšů

(které vznikly ze zadních ganglií nohy) vybíhají nervy k nálevce. Uvádí se, že hlavonožci jsou schopni jako jediní bezobratlí vytvářet podmíněné reflexy. Další součástí centrální nervové



Obr. 307 Přední část výrazně centralizované nervové soustavy hlavonožců (chobotnice). Vertikální, frontální a horní ústní lalok tvoří dohromady tzv. nadjícenový komplex. Podle Wellse (1963), z Brusca a Brusca (1990).

ních měkkýšů, vznikají ze základního schematu nervové soustavy paprscitě souměrné larvy trochoforového typu (viz dále, kap. Morfologie larev), která je rovněž základem pro vznik nervové soustavy kroužkovců a dalších skupin, které se z nich vyvinuly. Toto larvální schema se značně podobá nervové soustavě ploštěnek (Turbellaria), stojících v mnoha aspektech na přechodu mezi primitivními paprscitě souměrnými živočichy a pokročilejšími bilaterálně souměrnými. Proto je i nervová soustava trochoforové larvy derivátem nervové soustavy radiálně



Obr. 308 Schematické znázornění vzniku základního tvaru centrální nervové soustavy u ploštěnek a skupin vyvíjejících se přes trochoforovou larvu (tedy kroužkovců a měkkýšů). Je patrné, že horní část těla trochofory odpovídá přednímu konci těla ploštěnek. A - výchozí paprscitě souměrný typ všech prvoustých. B - ploštěnec, u nichž ventrální a dorzální strana se shodují s původním orálním a aborálním pólem (obrázky znázorňují dvě různá stadia migrace ústního otvoru na rostrální konec těla). C - primitivní trochofora. D-F - modifikace trochofory v bilaterálně souměrného živočicha (primitivního měkkýše nebo kroužkovce). Podle Beklemishewa (1960).

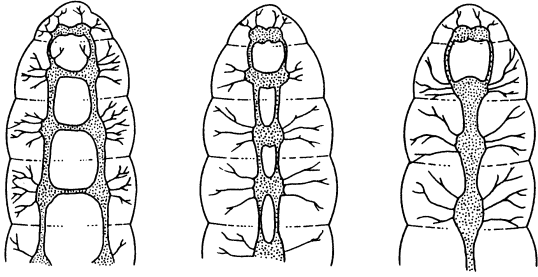
nervové soustavy zaniknout a do dospělého stadia přetrvávají jen některé.

Ze stejného základu vznikla i centrální nervová soustava kroužkovců, která u dospělých zástupců zahrnuje jak typickou žebříčkovou strukturu, tak její modifikace vzniklé redukcí počtu podélných pruhů, případně jejich splýváním, a koncentrací ganglií do větších celků. Charakteris-

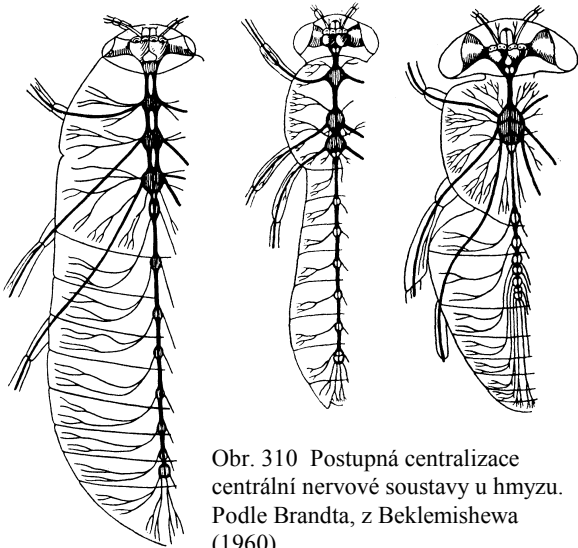
soustavy hlavonožců jsou nervové provazce obsahující výkonná motorická vlákna. Jejich řídicí centrum vzniklo nahromaděním velkých neuronů v té části mozku (laloku), která vznikla z viscerálních ganglií. Nazývají se neurony 1. řádu a jsou svými dlouhými motorickými výběžky napojeny na neurony 2. řádu, a ty posléze v tzv. **stelárních gangliích** (podle jejich hvězdovitého tvaru) na neurony 3. řádu, které inervují okružní svaly v nálevce. Díky tomuto motorickému systému jsou hlavonožci schopni rychlých a účinných pohybových reakcí.

Je však nutné zdůraznit, že tato vysoce specializovaná nervová soustava hlavonožců, ale i nervové soustavy ostat-

souměrných živočichů, u nichž byl vytvořen pravidelný systém podélných nervových pruhů, kolmo propojených příčnými komisurami. Tento systém se posléze mění v souvislosti s přetvořením trochofory v bilaterálně souměrného živočicha (obr. 308) a může se modifikovat i v rámci jednotlivých skupin (viz např. plži). V této souvislosti je nutné upozornit na skutečnost, že při metamorfóze larvy mohou určité části



Obr. 309 Postupné splývání ventrálních nervových pruhů žebříčkové soustavy do podoby nepárové břišní nervové pásky u kroužkvců. Podle Brusca a Brusca (1990).



Obr. 310 Postupná centralizace centrální nervové soustavy u hmyzu. Podle Brandta, z Beklemishewa (1960).

tickým rysem je metamerie nervové soustavy, která je odrazem tělní segmentace. Tato metamerie se vztahuje i na uspořádání ganglií. Nervová soustava si zachovává původní segmentaci i v případech, že se původní tělní metamerie modifikovala (2-3 páry ganglií v jednom somitu např. naznačují, že tento somit vznikl splynutím 2-3 původních metamer). Mozkové ganglion postupně ztrácí svoji párovou podstatu tím, že mezilehlá dorzální komisura mohutní a s oběma laterálními uzlinami splývá. Postupné vzájemné splývání párových nervových pruhů do podoby nepárové nervové pásky je jedním z projevů hlavního evolučního trendu nervové soustavy kroužkvců. Stupeň tohoto splývání může být různý, v mnoha případech se zachovávají nervové dráhy oddělené, i když makroskopicky již nelze duální původ nervové pásky rozlišit. Nervová soustava členovců se od soustavy kroužkvců v principu neliší a uvedené trendy se projevují i zde; segmentace je však stále rozpoznatelná i v případě splývání segmentů, protože mezi somity nejsou vyvinuty přepážky. Jiným, avšak pochopitelným rozdílem je, že u členovců není vyvinuta periferní nervová soustava, protože povrch těla je kryt kutikulou.

U kroužkvců i u členovců vzniká ner-

vová soustava ze dvou embryonálně odlišných základů. Mozkové ganglion se zakládá jako nervové centrum (ganglion, viz obr. 308) pod apikálním orgánem opatřeným svazkem smyslových brv již u trochofory (kromě toho však má larva ještě nervový prstenec, který však během metamorfózy zaniká). Naproti tomu břišní nervová pásky vzniká vchlípením ektodermu. Avšak podobně jako u jiných skupin bezobratlých se nervová soustava může zanořit různě hluboko pod povrchovou vrstvu epidermis.

U živočichů, kteří se druhotně vrátili k přisedlému způsobu života se nervová soustava v různém stupni redukovala. V zásadě se však vždy skládá z dorzálního (nadjícnového) a ventrálního (podjícnového) ganglia, která jsou navzájem spojena, takže celek vytváří okolo přední části trávicí trubice prstenec. Z tohoto centra vybíhají nervy do periferních částí a orgánů (např. lofoforů u ramenonožců apod.).

Svým původem je od prvoústých výrazně odlišná nervová soustava žaludovců, křídožábřích a ostnokožců. Vzniká totiž nejen v povrchové epidermis, nýbrž také ve stěnách coelomu a v epithelu trávicí trubice. Jinak řečeno, je derivátem všech tří zárodečných listů, tedy ektodermu, entodermu a možná i mesodermu (viz dále). To naznačuje, že původ této komplexní nervové soustavy by bylo možné hledat již u difusní soustavy žahavců, kde se rovněž nervová pletěň zakládá nejen z ektodermu, ale také z entodermu (viz str. 172). Z ektodermu zmíněných skupin druhoústých vzniká hustá subepidermální pletěň, která přechází i na vnitřní povrch dutiny ústní (protože tento povrch vzniká v podobě stomodea invaginací ektodermu; viz str. 26). Nazývá se **ektoneurální systém** a má převážně sensorickou funkci. Nervové buňky této pletěň jsou těsně pod bází povrchového epithelu a nejsou polarizovány; je to v podstatě difuzní pletěň, která nese jen nepatrné náznaky koncentrace resp. centralizace. Ektoneurální systém je většinou vyvinut jako podélné pruhy, přičemž u bilaterálně souměrných jsou dva – dorzální a ventrální,

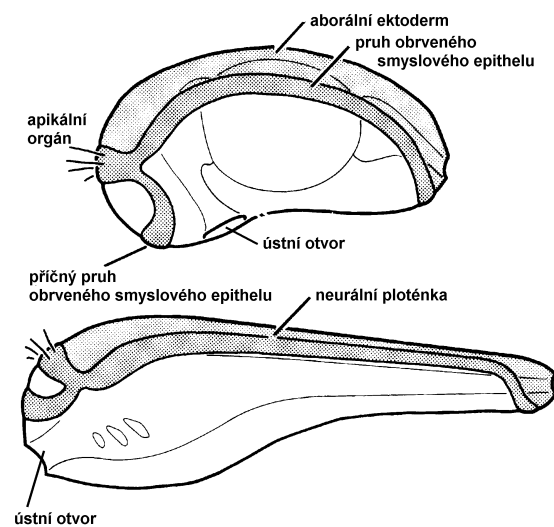
druhotná
redukcce
nervové
soustavy

nervová
soustava
primitiv-
ních druho-
ústých

vpředu navzájem spojené prstencovou komisurou. Tento systém se může ještě dále větvit a výběžky jeho buněk mohou zasahovat poměrně hluboko pod povrch těla, kde inervují např. svaly. Je nutné zdůraznit, že např. u žaludoců se tato podpovrchová pleteň v rozsahu límce zanořuje pod povrch a vytváří zde trubici, která komunikuje s vnějším prostředím tenkým kanálkem. Tato trubice poněkud připomíná nervovou trubici strunatců (viz dále). U ostnokožců vznikají podobné trubice tak, že se u nich uzavírají a od povrchu těla izolují ambulakrální rýhy, které jsou vystlány ektodermem.

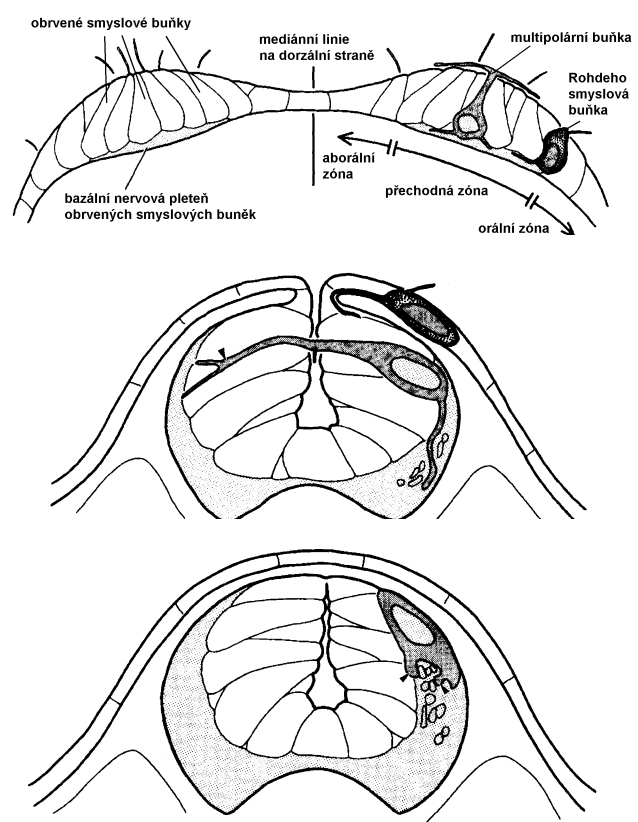
Kromě toho však mají všechny zmíněné skupiny ještě další nervovou pleteň, která se přikládá ke stěně střeva. Svoji strukturou se velmi podobá ektoneurálnímu systému a i tento systém je vyvinut v podobě dvou podélných pruhů, dorzálního a ventrálního. Tato část nervové soustavy se označuje jako **entoneurální systém**. Mezi oběma uvedenými systémy je třetí nervová pleteň, která se vkládá mezi oba listy mesenteria a má výlučně motorickou funkci. U ostnokožců se k jejím označování používá název **hyponeurální systém**. Není doposud jasné, jestli vzniká jako derivát mesodermu (tedy z epithelu stěn coelomu) nebo zda se jedná o nervové buňky, které se sem zanořily z povrchových vrstev podobným způsobem, jako je tomu např. u ploštěnců (viz str. 173). Ektoneurální a entoneurální systém do sebe v oblasti ústního otvoru navzájem přecházejí, což opět upomíná na situaci u žahavců.

U larev ostnokožců (typu auricularia nebo tornaria; viz dále, kap. Morfologie larev) je vyvinut (podobně jako u mnoha dalších larválních typů) tzv. apikální orgán, pod nímž je uloženo nervové ganglion, a od nějž se táhnou po povrchu těla obrvené pruhy sensorického epithelu. Byla vyslovena domněnka, že u volně plovoucích bilaterálně souměrných larev pláštěnců (kde jsou

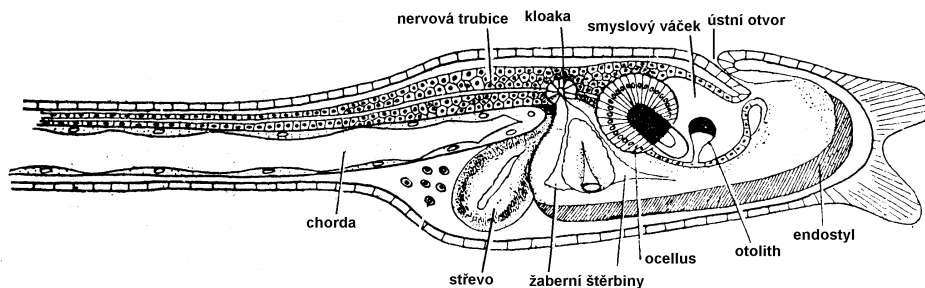


Obr. 311 Hypotéza o vzniku neurální trubice strunatců (dole) zanořením a podélným svinutím dorzálních pruhů obrveného smyslového epithelu larvy ostnokožců typu dipleurula (nahore). Podle Garstanga a Garstanga (1926), z Lacalliho (1996).

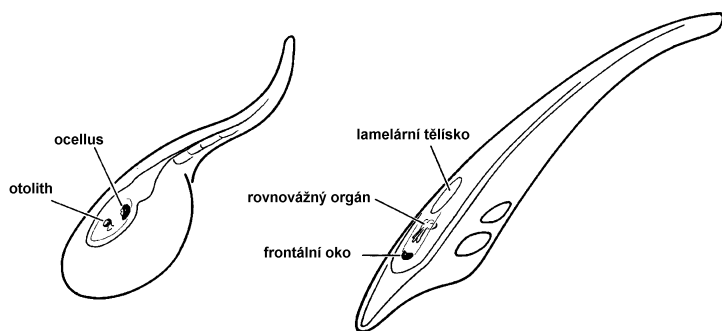
podobnosti méně zastřeny než u specializovaných dospělých stadií) se nervová trubice zakládá jako vchlípení těchto pruhů obrveného smyslového epithelu podél mediální linie a tato hypotéza byla nedávno potvrzena zjištěním, že se zmíněné pruhy obrveného epithelu skutečně zanořují pod povrch (obr. 312), přesně tak jak tento proces probíhá během neurulace strunatců (srv. str. 24).



Obr. 312 Přeměna dorzálního páru pruhů obrveného smyslového epithelu larvy ostnokožce (zde reprezentovaná typem bipinnaria; viz obr. nahore) v neurální trubici larvy kopinatce (uprostřed) a obratlovce (dole). Obrázek nahore kumuluje situaci v aborální, přechodní i orální zóně těla. Multipolární buňky, charakteristické pro přechodnou zónu a Rohdeho buňky, charakteristické pro přední (orální) úsek těla (tento typ buněk u obratlovců chybí) slouží pro topografickou orientaci během procesu invaginace. Podle Lacalliho (1996).



Obr. 313 Larva sumky *Phallusia mamillata* v podélném řezu mediánní rovinou. Centrální nervová soustava se skládá z neurální trubice a smyslového váčku, který obsahuje světločivný orgán (ocellus) a otolith, registrující změny polohy těla.



Obr. 314 Porovnání orgánů ve smyslovém váčku larvy pláštěnce *Ciona* (vlevo) s orgány v mozkovém váčku kopinatce (*Branchiostoma*). Podle Lacallioho (1996).

otolith, což je orgán registrující směr gravitace a tím změny polohy těla. Avšak smyslový váček s přechodem k přisedlému způsobu života degeneruje a u dospělých sumek persistuje jako drobné ganglion, z něhož vycházejí větve k periferním orgánům.

Bylo již řečeno, že centrální nervový systém kopinatců se skládá z nervové trubice, která je ve svém předním úseku poněkud zbytnělá, čímž se vytváří tzv. **mozkový váček**. Podobně jako u dospělých pláštěnců je i u dospělých kopinatců centrální nervový systém poněkud zjednodušený degenerativními procesy a proto je lépe jeho stavbu sledovat u larválních stadií. Mozkový váček je – stejně jako celá nervová trubice – dutý, a vpředu se otevírá na povrch těla otvorem

zvaným **neuroporus** (embryonální vznik neuroporu viz str. 24). Před úroveň předního konce mozkového váčku vybíhá pár **rostrálních nervů**. Těsně pod neuroporem je váčkovitá pigmentová skvrna, která je součástí **frontálního oka**, funkčně i strukturně homologního s okem obratlovců. Bylo zjištěno, že umožňuje registrovat nejen světlo a stín, ale i směr přicházejícího světla. Zadní část mozkového váčku se zřetelně odlišuje od přední části tím, že vnitřní kanál se na ventrální straně otevírá a obě oddělené stěny jsou navzájem oddělené tenkým horizontálním pruhem odlišného vaziva. Na dorzální straně této části však multipolární buňky (viz obr. 312 uprostřed) zasahují na protější stranu, takže vytvářejí střechu neurálního kanálu; tento rys se vyskytuje pouze u kopinatců. Přední a zad-

Obr. 315 Hlavová část nervové soustavy larvy kopinatce (*Branchiostoma*). Podle Lacallioho (1996).

stěny jsou navzájem oddělené tenkým horizontálním pruhem odlišného vaziva. Na dorzální straně této části však multipolární buňky (viz obr. 312 uprostřed) zasahují na protější stranu, takže vytvářejí střechu neurálního kanálu; tento rys se vyskytuje pouze u kopinatců. Přední a zad-

U kopinatců se ve stěnách trávicí trubice (a zejména jaterní kličky) zakládá pleteň, která na jedné straně odpovídá entoneurálnímu systému primitivních druhoústých, na druhé straně vegetativní soustavě obratlovců (viz dále). Podobně jako neurální

trubice v límcovém úseku těla žaludovců se zakládá na dorzální straně těla i neurální trubice kopinatců a larev pláštěnců (u této druhé skupiny však původní stav mizí během degenerativní metamorfózy). Přední část neurální trubice poněkud zbytněje v důsledku kumulace neurální hmoty, čímž se vytváří primitivní základ mozku (tzv. **smyslový váček**), který obsahuje fotoreceptor (světločivný orgán, zvaný v tomto případě **ocellus**) a jednobuněčný

trubice v límcovém úseku těla žaludovců se zakládá na dorzální straně těla i neurální trubice kopinatců a larev pláštěnců (u této druhé skupiny však původní stav mizí během degenerativní metamorfózy). Přední část neurální trubice poněkud zbytněje v důsledku kumulace neurální hmoty, čímž se vytváří primitivní základ mozku (tzv. **smyslový váček**), který obsahuje fotoreceptor (světločivný orgán, zvaný v tomto případě **ocellus**) a jednobuněčný

trubice v límcovém úseku těla žaludovců se zakládá na dorzální straně těla i neurální trubice kopinatců a larev pláštěnců (u této druhé skupiny však původní stav mizí během degenerativní metamorfózy). Přední část neurální trubice poněkud zbytněje v důsledku kumulace neurální hmoty, čímž se vytváří primitivní základ mozku (tzv. **smyslový váček**), který obsahuje fotoreceptor (světločivný orgán, zvaný v tomto případě **ocellus**) a jednobuněčný

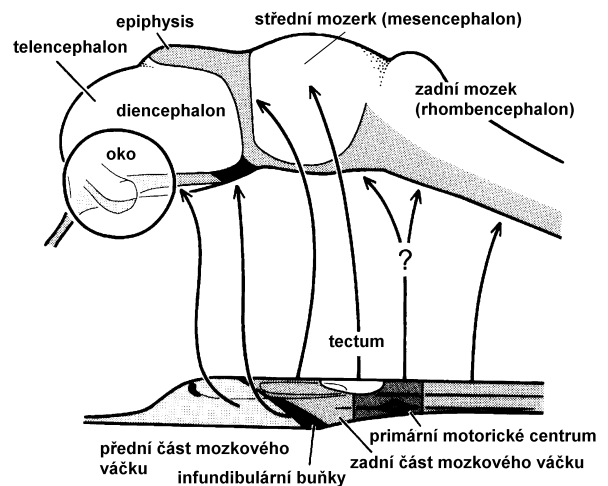
nervová soustava pláštěnců

nervová soustava kopinatce

ní část mozkového váčku se nacházejí v úrovni shluku sekretorických buněk na ventrální straně váčku, označovaných jako **infundibulární buňky**. Na dorzální straně zadní části váčku je vyvinuto tzv. **lamelární tělísko**, které je homologické s fotoreceptorem larev pláštěnců, zvaným ocellus. Těsně před infundibulárním shlukem buněk je jiný shluk buněk opatřených mohutnými brvami. Tento orgán se interpretuje jako orgán registrující gravitaci a označuje se jako **rovnovážný orgán**. Ve spodině neurálního kanálu mozkového váčku za úrovní středu lamelárního tělíska jsou shluky dobře diferencovaných motoneuronů a interneuronů. Tato část se proto označuje jako **primární motorické centrum** a je nepochybně hlavním centrem kontrolujícím lokomoci. Podobné centrum se vytváří v laterálních stěnách této části mozkového váčku, a protože jejich dendrity zasahují až k frontálnímu oku, má se zato, že je to základ později (u obratlovců) velmi významného spojení mezi očními bulvami a mozkem, které zahrnuje i tectum opticum (viz dále). Kromě toho bylo prokázáno, že lamelární tělísko je homologní s pineálním orgánem obratlovců, infundibulární buňky se zadní částí infundibula a frontální oko s očima obratlovců.

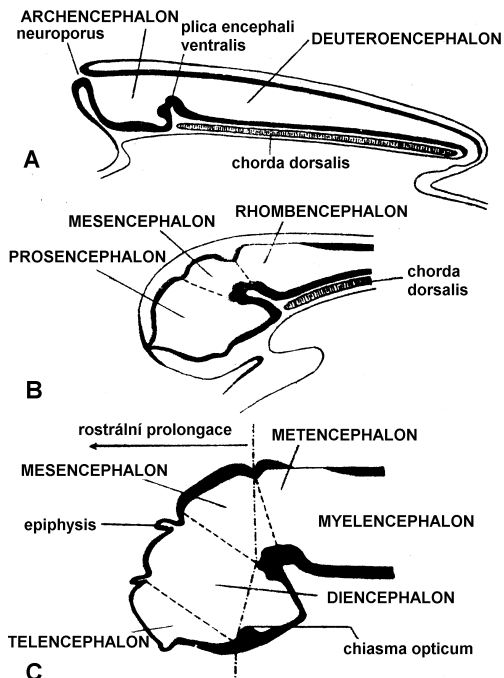
U dospělých obratlovců lze mozek rozdělit do pěti částí: vpředu je **telencephalon** (tzn. “koncový mozek” nebo také **druhotný přední mozek**, protože název “přední mozek” je rezervován pro embryonální strukturu; viz dále), za ním **diencephalon** (**mezimozek**), **mesencephalon** (**střední mozek**), **metencephalon** (**zadní mozek**) a na přechodu mozku a míchy je **myelencephalon** (resp. **medulla oblongata**, **prodloužená mícha**).

Toto členění je však do značné míry umělé, protože některé části navzájem strukturálně i funkčně splývají. V rané embryogenezi se tyto části zakládají ze dvou celků. Přední se nazývá **archencephalon** a vzniká před úrovní předního konce chordy, zadní se nazývá **deuteroencephalon** a zakládá se nad předním úsekem chordy; oba jsou navzájem odděleny hlubokým ventrálním záhybem zvaným **plica encephali ventralis**. U pokročilejšího embrya lze již rozeznat tři části: **prosencephalon** (**přední mozek**), vznikající z přední části, **mesencephalon** a **rhombencephalon**, vznikající ze zadní části. Protože chorda během ontogeneze zaniká a rovněž zmíněný záhyb (plica encephali) mění v důsledku disproportionálního růstu mozku svoji polohu, je vhodnější užívat pro identifikaci původních embryonálních částí mozku polohu křížení zrakových nervů, tzv. **chiasma opticum** (viz dále). Jeho poloha označuje u raného embrya přední konec neurální destičky a až k tomuto křížení zasahuje archenteron a chorda. Jinými slovy, **chiasma opticum** podává informaci o původním (jak v embryonálním tak i evolučním smyslu slova) předním konci embrya. Proto lze část mozku, kte-

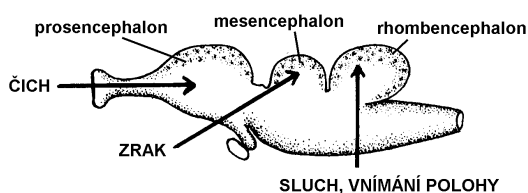


Obr. 316 Přibližná homologizace částí mozkového váčku larvy kopinatce (dole) s mozkem obratlovce (nahore). Podle Lacallioho (1996).

mozek
obratlovců

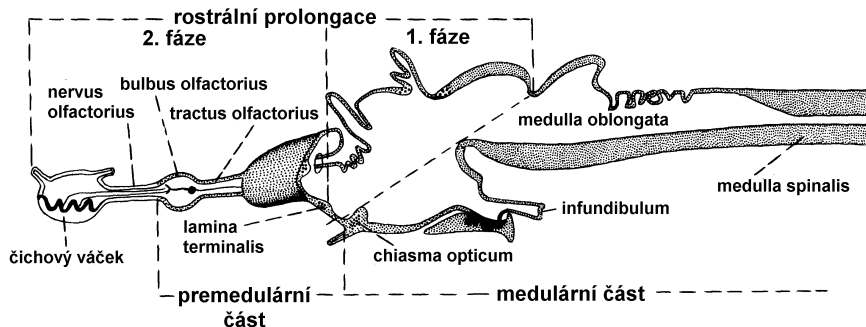


Obr. 317 Tři stadia vývoje mozku obratlovců. A - stadium dvou oddílů. B - stadium tří oddílů. C - stadium dospělé (pět oddílů). Na obr. C je čerchovanou čarou znázorněná část, vzniklá expanzí směrem dopředu před úroveň chiasma opticum. Podle Jarvika (1980).

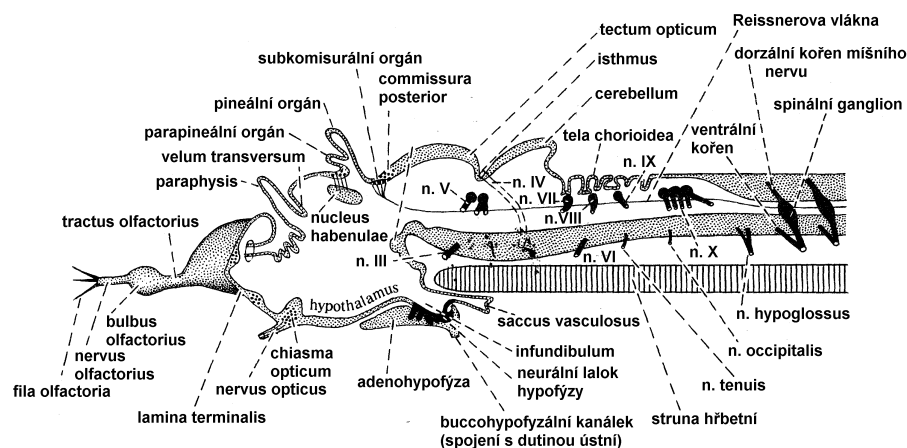


Obr. 318 Schema, znázorňující členění mozku primitivních obratlovců na tři části, představující centra tři smyslových orgánů. Obdobné členění, vyjádřené třemi páry smyslových pouzder se projevuje i na lebce (viz obr. 136A, 137). Tímto stadiem vývoje prochází mozek i během ontogeneze. Podle Romera (1970).

Premedulární část mozku tedy zahrnuje ty části, které se vyvinuly až při přechodu z prevertebrální úrovně k obratlovcům a jsou tudíž vyvinuty jen u obratlovců. Patří sem část mozku se zrakovými centry, která se vyvinula v první fázi rostrální prolongace, a část s čichovými centry. Zrakové orgány* vznikají částečně jako výchlipka laterální stěny diencephala; tato část zahrnuje zrakový pohárek, ze kterého se vyvíjí **retina** (sítnice), **nervus opticus** (zrakový



Obr. 319 Schematické znázornění členění mozku obratlovců na premedulární a medulární část. Podle Jarvika (1980).



Obr. 320 Schema mozku obratlovce na podélném mediálním řezu. Podle Bütschliho (1921) a Platea (1922), z Jarvika (1980).

z míchy, z čichového orgánu (via diencephalon), z cerebella (viz dále), a další. Tectum je tedy u primitivních obratlovců důležitým centrem, kam přicházejí smyslové podněty z nejrůznějších částí těla a je na ně odtud vydávána motorická odpověď. U vyšších obratlovců je tato funkce tecta nahrazena vývojem center v mozkových hemisférách (viz dále).

* O zrakových orgánech bylo pojednáno podrobně ve zvláštní kapitole o smyslových orgánech.

rá odtud zasahuje směrem dozadu, považovat za homologickou s původní neurální trubicí bezlebečných (označuje se jako **medulární část**, od názvu míchy – medulla), a část směřující dopředu (a vzniklou během evoluce z úrovně bezlebečných k obratlovcům) jako **premedulární část**. Proces, kterým vznikla tato přední část se označuje jako **rostrální prolongace**.

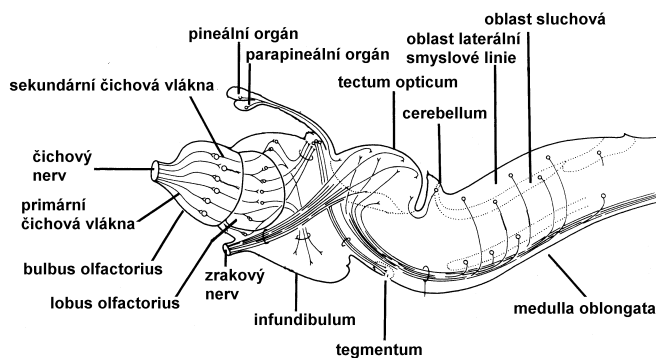
V neuroanatomické literatuře se často používá termín "**mozkový kmen**". Je to označení pro tu část mozku, kterou u primitivních obratlovců tvořil mesencephalon a rhombencephalon a která se zachovává i ve stavbě mozku pokročilejších obratlovců.

nerv, II. hlavový nerv) a **tractus opticus** (je to úsek zrakového nervu, který je zanořen do stěny mozku). U všech obratlovců s výjimkou savců však vlákna nekončí v diencephalu, ale po křížení na bázi mozku v **chiasma opticum** pokračují směrem nahoru a dozadu do primárních zrakových center umístěných v dorzální části mesencephala, v části zvané **tectum opticum**. Na povrchu mozku se tato zraková centra manifestují jako pár zrakových laloků (**lobi optici**); zvláště dobře jsou z pochopitelných důvodů vyvinuty u ptáků, ale také např. u Teleostei. Do tecta však přicházejí rovněž nervové dráhy

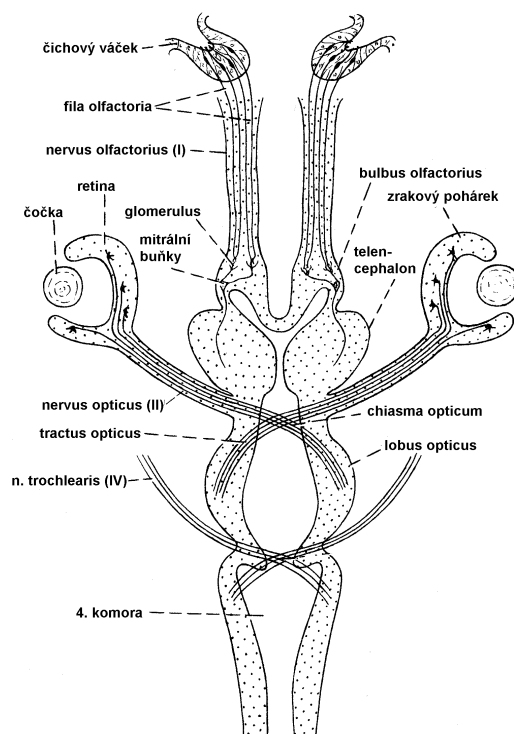
dien-
cephalon

Kromě vyústění zrakových nervů lze v diencephalu odlišit jeho zesílené laterální stěny, které ve své šedé hmotě obsahují řadu důležitých mozkových jader. Tato část se nazývá **thalamus** (protože připomíná lože – což je lat. název pro thalamus – na kterém spočívají obě mozkové hemisféry). Střecha diencephala se nazývá **epithalamus** a jeho báze **hypothalamus**. Epithalamus je tenká vrstva, která není tvořena nervovými buňkami, ale z větší části do plochy rozestřená cévní pletěň, nazývaná **plexus chorioideus anterior**, resp. **tela chorioidea anterior**; slouží k výměně cerebrospinnální tekutiny. Tato pletěň pokračuje dopředu až na strop telencephala. Střecha diencephala je výrazně zprohýbána vně i směrem dovnitř. Hranici mezi diencephalem a telencephalem tvoří vchlípení tely směrem dovnitř, tzv. **velum transversum**. Vně se tela vychlípíje třemi váčkovitými výběžky. Přední, nepárový se označuje jako **parafýza (paraphysis)** a protože je těsně před velum transversum, náleží topograficky již do oblasti telencephala. Za parafýzou následuje tzv. **neuroepifýza**, která má funkci fotoreceptoru a má po obou stranách evidentní vztah k dobře odlišitelnému jádru šedé hmoty, které se nazývá **nucleus habenulae**. Tímto jádrem procházejí čichové dráhy mezi hemisférami a mozkovým kmenem. Neuroepifýza je často rozdělena na dvě části (ne však vždy; např. u žraloků, chimér a dvojdyšných je nerozdělená), zvané **pineální** a **parapineální orgán**; v souvislosti se světločivnou funkcí se embryonálně zakládají – podobně jako oči – v podobě pohárkovitých útvarů, avšak liší se velikostí (pineální je větší) a zpravidla rovněž asymetrickou pozicí. V této souvislosti je nutné zdůraznit, že v tzv. pineálním otvoru (“třetí oko”) ve střeše lebeční může být umístěn buď pineální (Actinopterygii) nebo parapineální orgán (žaby, např. *Xenopus*, plazi).

Zesílená spodní část hypothalamu se u vodních čelistnatců manifestuje výrazně prominujícími **lobi inferiores**, u obojživelníků a plazů jako **lobi laterales**. Hypothalamus obsahuje rovněž čichová centra (jeho část prominující do nitra mozku, zvaná **tuber cinereum**) a u savců polokulovitá tělíska zvaná **corpora mammilaria**, která přiléhají zezadu přiléhají k bázi hypofýzy. Tato tělíska (a rovněž převážná část hypothalamu) je centrem autonomní inervace těla (je zde např. centrum regulace tělesné teploty u plazů, ptáků a savců). Na spodní části diencephala je vyvinut **podvěsek mozkový (hypofýza, resp. hypophysis cerebri)**, který je zčásti tvořen výběžkem báze diencephala, tzv. infundibulem, zčásti má jiný původ; protože se jedná o žlázu s vnitřní sekrecí; bude zmíněna v příslušné kapitole.



Obr. 321 Schema nervových drah v mozku primitivního obratlovce (*Lampetra*) při pohledu z levé strany. Podle Niewenhuise (1977), z Jefferiese (1986). Srovnej s následujícím obrázkem.

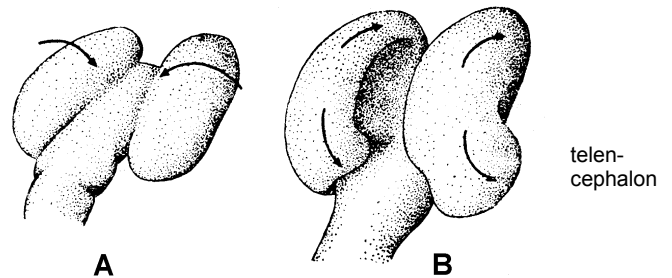


Obr. 322 Schema mozku při pohledu z dorzální strany s vyznačením čichových drah a křížení zrakových a kladkových nervů (n. trochlearis). Podle Kapperse a kol. (1960).

Vlastní thalamus (tedy laterální stěny diencephala) lze rozlišit na ventrální, motorickou část a dorzální, sensorickou část. Motorická část je koordinačním centrem drah vedoucích od bazálních ganglií hemisfér (viz níže) do mozkového kmene. Dorzální část je pokračováním sensorických oblastí uložených v dorzální stěně mesencephala (tzn. v tectu). Thalamus má u nižších obratlovců pouze malý význam, ale jeho úloha vzrůstá v souvislosti s rozvojem asociačních center mozkových hemisfér. Morfologicky se to projevuje vznikem převodních jader v dorzální části thalamu, který tak po dosažení úrovně savců přebírá dosavadní funkci tecta. Znamená to, že u savců všechny somatické podněty (s výjimkou čichových) přicházejí do mozkových hemisfér přes dorzální část thalamu. Významnou součástí thalamu savců je **corpus geniculatum laterale**, kde u této skupiny obratlovců končí tractus opticus; představuje tedy u savců primární zrakové centrum. **Corpus geniculatum mediale** je morfologicky podobné tělísko, kudy však pouze procházejí sluchové dráhy mezi sluchovým orgánem a hemisférami. Corpora geniculata se někdy souhrnně označují jako metathalamus. Kromě nich je však v thalamu tzv. **ventrální nucleus**, kterým procházejí sensitivní vlákna z těla do kůry hemisfér. Všechny vyjmenované struktury thalamu jsou samozřejmě vyvinuty po obou stranách diencephala, takže jsou párové. U savců je diencephalon zcela překrytý mozkovými hemisférami telencephala.

Druhá fáze rostrální prolongace se projevila na všech částech mozku, které leží před úrovní přední stěny embryonálního prosencephala; tato přední stěna se zachovává jako **lamina terminalis**. Telencephalon roste v ontogenezi směrem dopředu po obou stranách této laminy, čímž se vytvářejí dvě výdutě, které jsou dorzálně spojeny společným epitheliálním stropem zvaným tela chorioidea anterior, přicházejícím sem z oblasti diencephala. U většiny obratlovců se silné dorzální a boční stěny výdutí stáčíjí dovnitř a dolů (inverze), čímž se vytvářejí trubcovité útvary, zvané **hemisféry**. U Actinopterygii se naopak zesílené stěny vytáčejí vně a dolů (everze). V obou případech však telencephalon expanduje před úroveň lamina transversalis. Na přední straně telencephala se vychlipuje z každé hemisféry **bulbus olfactorius** (hemisféra a bulbus jsou přitom dobře odděleny), který se skládá převážně z mitrálních buněk. Lze jej tedy považovat za nejpřednější část telencephala a jeho relativní velikost indikuje význam čichu pro daného živočicha. Avšak u řady obratlovců je bulbus od telencephala oddělen silným pruhem obsahujícím neurity mitrálních buněk (sekundární čichová vlákna; viz obr. 321 a 322). Tato část se nazývá **tractus olfactorius**. Naopak mezi bulbus olfactorius a čichovým orgánem se táhnou neurity primárních smyslových buněk čichového epithelu (**fila olfactoria**). Jejich souhrn se nazývá **nervus olfactorius**. Příčinou, proč je u některých obratlovců vyvinut tractus olfactorius a u jiných pouze čichový nerv je pravděpodobně posun čichového orgánu do rostra, tedy do značné vzdálenosti před přední okraj mozkových hemisfér. Na nejjednodušší úrovni u vodních čelistnatic většina těchto čichových drah prochází ventrálně do viscerálních center hypothalamu a dorzálně do nuclei habenulae v epithalamu, případně dále do tecta; hemisféry nejsou tudíž funkčně ani strukturálně členěny. U obojživelníků však lze již rozeznat tři části, kam přicházejí podněty z čichového orgánu. Ventrálně je to oblast **bazálních ganglií** (z nichž u savců vzniká corpus striatum); tato část se v evoluci obratlovců postupně zanořuje do centra hemisfér. U obojživelníků je jejich hlavní funkcí přenášet čichové podněty do thalamu a tegmenta.

Šedá hmota (substantia grisea) všech částí hemisfér s výjimkou bazálních ganglií se postupně kumuluje na povrchu, čímž se vytváří **mozková kůra (cortex, resp. pallium)**. U obojživelníků je tento materiál ještě z větší části uvnitř hemisfér, avšak na povrchu prominuje v podobě vodorovného pruhu na jejich laterálních stěnách. Tento pruh kůry se nazývá **paleopallium** a ponechává si původní souvislost s čichem. V dorzální a mediální části hemisfér leží **archi-**

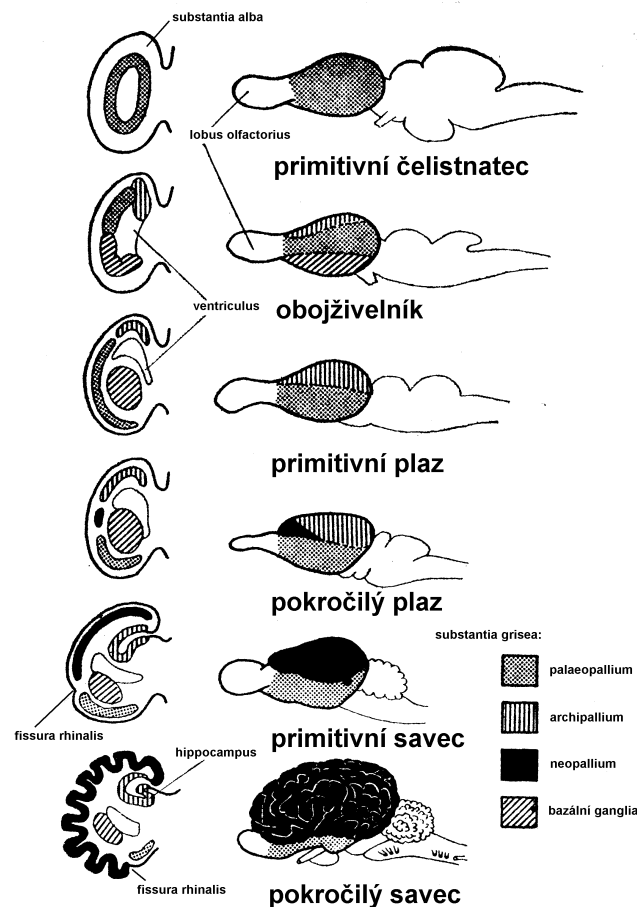


Obr. 323 Dvě stadia embryonálního rozvoje mozkových hemisfér u člověka. Šipky znázorňují směr růstu. Z Borovanského a kol. (1976).

thalamus

telen-
cephalon

pallium (z něhož u savců posléze vzniká tzv. hippocampus). U všech suchozemských tetrapodů je to místo, kudy procházejí čichové dráhy a kromě toho odtud vycházejí nervová vlákna do hypothalamu; u savců lze jejich svazek dobře morfologicky odlišit a označuje se jako **fornix cerebri**. U Actinopterygii, kde hemisféry vznikají everzí (viz výše) je situace poněkud odlišná a



Obr. 324 Evoluce struktury hemisfér telecephala. V levém sloupci jsou příčné řezy levými hemisférami, vpravo pohled na mozek z levé strany (telencephalon je zvýrazněn silnější čarou). Dobře je patrná expanze neopallia a jeho posun na povrch hemisfér. Podle Romera (1970) a McFarlanda a kol. (1979), z Ročka (1985).

je pak charakterizována postupně vzrůstajícím strukturálním i funkčním významem této části mozkové kůry, která tak zatlačovala paleopallium na bázi hemisfér (pod horizontální rýhu, zvanou fissura rhinalis; důvodem tohoto označení je, že odděluje část povrchu hemisfér souvisejících s čichem – tedy paleopallium – od části, která již s čichem nemá nic společného, tedy neopallia). Podobně na dorzální straně hemisfér je archipallium zvrásněno a postupně zatlačováno na vnitřní stranu, kde se zachovává jako tzv. **hippocampus** (protože svojí spirálovitou podobou poněkud připomíná mořského koníka). Archipallium (v podobě hippocampu) a paleopallium zůstávají nakonec zachovány jako poměrně malá část hemisfér, zvaná **lobus pyriformis**. Corpus striatum (původní bazální ganglia) zůstává zachováno a tvoří důležité převodní centrum, kterým procházejí mozkové dráhy. Vycházejí z nich hojná nervová vlákna do neopallia, ale s tím, jak neopallium postupně u savců převzalo nejdůležitější funkce, se vytvořily přímé dráhy mezi kůrou hemisfér a míchou, které se označují jako **pyramidové dráhy**. Neurony neopallia každé hemisféry jsou spojeny navzájem, ale kromě toho jejich neurity přecházejí do protilehlé hemisféry v tzv. přední komisuře (**commissura anterior**). Tato komisuura je vytvořena u všech obratlovců a není spojena s existencí neopallia; kromě ní se však u pla-

šedá hmota se dostává naopak dolů a dovnitř, takže je většinou kumulována na bázi hemisfér. Protože tato část obsahuje i bazální ganglia, nelze ji považovat za “čisté” pallium. Dorzální strana hemisfér je naproti tomu tvořena pouze tenkou vrstvou vaziva, které neobsahuje nervové buňky. U amniot pokračují trendy pozorované již u obojživelníků, tzn. kumulace šedé hmoty na povrchu hemisfér a přesun bazálních ganglií do jejich nitra (na dno mozkových komor). Ptáci zůstávají přibližně na úrovni primitivních plazů, tzn. je zde zachováno v omezené míře paleopallium a na jeho úkor poněkud expanduje archipallium. Výrazný rozvoj však prodělává oblast bazálních ganglií, která jsou makroskopicky odlišitelná jako tzv. **corpus striatum**, vyplňující většinu hemisfér. U ptáků je dorzálně od této masy buněk a vláken uloženo tzv. **hyperstriatum**, což je sídlo paměti a tím i schopnosti učit se (na rozdíl od savců, kde je za podobné schopnosti zodpovědná mozková kůra). Podobně zvětšená bazální ganglia jsou i u Teleostei (zde se nazývají **epistriatum**).

Již u některých pokročilých plazů lze mezi paleopalliem a archipalliem rozeznat na povrchu hemisfér malou oblast šedé kůry, která se označuje jako **neopallium** (resp. **neocortex**). Celá evoluce savců

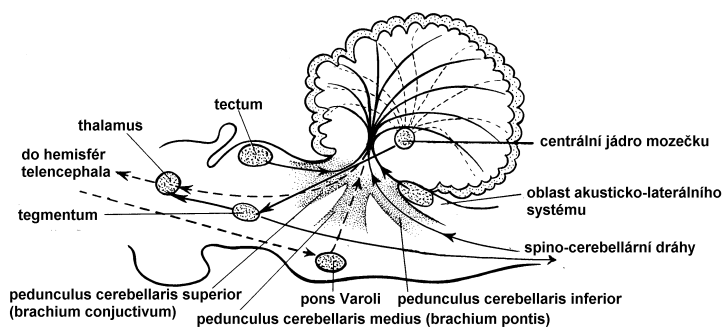
centálních savců vyvinula další komisura, označovaná jako **corpus callosum**. Expanze neopallia způsobila výrazné zvětšování hemisfér, které nakonec překrývají další části mozku. Kromě toho v omezeném prostoru mozkovny došlo ke zvrásnění (**gyrifikaci**) mozkové kůry, tzn. vzniku laloků (**lobi**) a brázd (**gyri**). Různé okrsky neopallia mají různou funkci, některé převážně motorickou, jiné spíše sensorickou. Je zřejmé, že mozkové hemisféry původně souvisely pouze s čichem, ale postupně se z nich stalo důležité asociační centrum.

Medulární část mozku zahrnuje ty části, které byly vyvinuty již u předků obratlovců. Patří sem střední mozek (mesencephalon), zadní mozek (metencephalon) a prodloužená mícha (myelencephalon, resp. medulla oblongata). Bylo již řečeno, že oba zrakové nervy se kříží v chiasma opticum, které leží na přední hranici mesencephala. V dorzální části tohoto úseku mozku je jeho strop výrazně zesílený a nazývá se **tectum**. Jsou zde uložena významná asociační centra (zejména u primitivních čelistnanců a obojživelníků), ale s rozvojem hemisfér během evoluce pokročilejších obratlovců se jejich význam zmenšoval a přesouval se do předních částí mozku (pallia). Po stranách jsou stěny mesencephala slabší a nazývají se **tegmentum**. V tektu všech obratlovců mimo savce jsou uložena zraková centra, která lze na povrchu odlišit jako výrazné **lobi optici**. Přicházejí sem rovněž dráhy z čichových orgánů (přes asociační centra v diencephalu), ze sluchových orgánů a orgánů postranní smyslové linie, a z celého těla. Původně (u primitivních vodních obratlovců) všechny tyto dráhy procházely ventrální částí tecta, avšak u obojživelníků a plazů se vyvinuly motorické dráhy, které vedou přímo z tecta k mozkovému kmeni a do míchy. U nižších obratlovců je tudíž tectum jednou z nejdůležitějších částí mozku, zodpovědnou za pohybovou aktivitu. U savců však velká část těchto funkcí byla přesunuta do mozkových hemisfér, včetně zrakových drah, které přecházejí pouze do thalamu (tedy součásti diencephala) a odtud dopředu do hemisfér. Jen nepatrná část vláken zrakového nervu zabíhá do tecta. U savců se proto tectum mění v rudimentární strukturu nazývanou vzhledem ke svému tvaru **čtverořbolí (corpora quadrigemina)**. Jejich přední pár (**colliculi superiores**) si ponechalo funkci centra zrakových reflexů a lze je považovat za zbytky lobi optici nižších obratlovců. U obojživelníků se kromě toho se vznikem schopnosti registrovat akustické podněty diferencoval ještě jeden pár podobných laloků, **colliculi inferiores**, které jsou evolučním novotvarem. Se zdokonalováním sluchu (např. u některých savců) tyto struktury značně zmožutněly a postupně se měnily na převodní centra sluchových drah, vedoucích do mozkových hemisfér.

Naproti tomu tegmentum reprezentuje oblast předního ukončení motorických drah z míchy. Přicházejí sem však rovněž vlákna z diencephala, tecta a dalších částí mozku, takže funguje jako koordinační centrum, odkud přecházejí impulsy do motorických jader mozkového kmene.

U savců jsou při bázi a po stranách mesencephala vyvinuta tzv. **crura cerebri**, což jsou svazky nervových vláken, které se makroskopicky jeví jako bílá hmota. Přicházejí od mozkových hemisfér (tedy od telencephala) a probíhají dále podél tegmenta, a dále přes prodlouženou míchu do hřbetní míchy. Tato vlákna reprezentují pyramidové dráhy (viz výše) a jsou druhotnou přístavbou, která se přikládá ke stěně mesencephala.

Za mesencephalem je další starobylá část mozku, zvaná **zadní mozek (metencephalon)**. U některých obratlovců se manifestuje výrazně prominující výduť, která se označuje jako **mozeček (cerebellum)**. Je to důležité koordinační a regulační centrum smyslových podnětů spojených s pohybovou aktivitou živočicha a vnímáním pozice těla v prostoru. Mozeček je zodpovědný za reflexivní



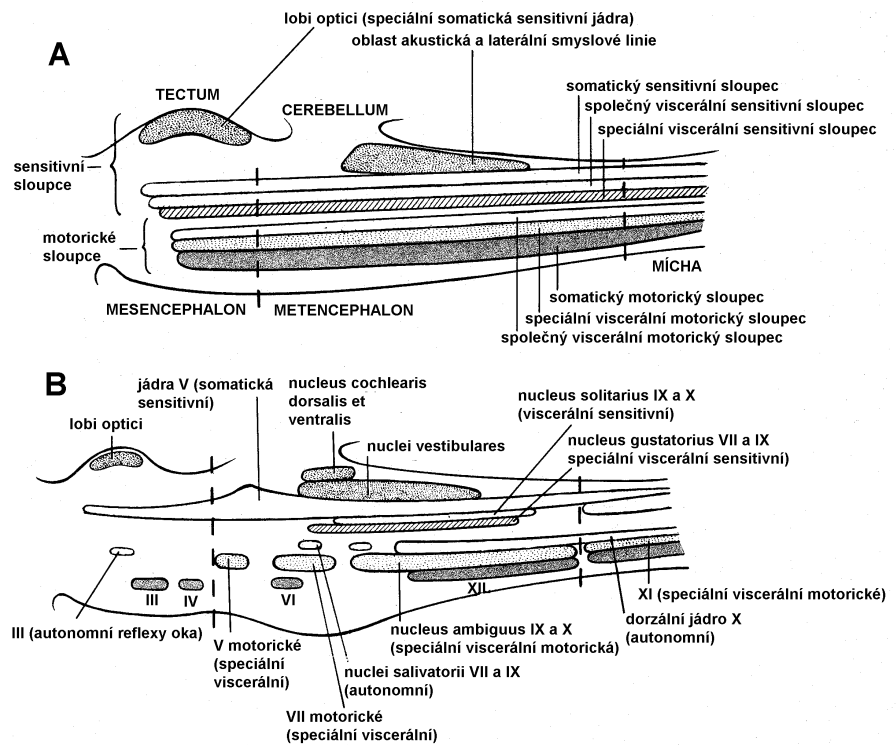
Obr. 325 Schema nervových spojení cerebella. Přerušovanou čarou jsou znázorněna spojení, která se vyvinula až u savců. Podle Romera a Parsonse (1977).

mesen-
cephalonmeten-
cephalon

udržování rovnováhy a navíc – zvláště u savců – je regulačním centrem svalové aktivity. Impulzy pro tuto aktivitu však u vyšších savců přicházejí z kůry mozkových hemisfér, u primitivnějších forem z tektu. Informace o pozici v prostoru se přijímají z tzv. akusticko-laterálního systému, který leží bezprostředně pod mozečkem, avšak již v prodloužené míše. Do tohoto systému přicházejí podněty ze sluchového orgánu uloženého ve vnitřním uchu a u vodních obratlovců ze soustavy neuromastů postranní smyslové linie. Mozeček se skládá ze dvou částí: hlavní je nepárové **corpus cerebelli** a pár tzv. “laterálních oušek”, **auriculae laterales**, resp. **floculi**

(sing. **focculus**). Tato “ouška“ vznikají v ontogenezi vždy dříve než tělo mozečku a jsou proto považována za evolučně starobylou část, zatímco tělo mozečku je evolučně novější formace. Tělo mozečku je u kruhoústých a obojživelníků vyvinuto pouze nepatrně, avšak u všech vodních čelistnatců má podobu váčku prominujícího nad dorzální povrch metencephala. Je zajímavé, že na podélném řezu se tento váček jeví svojí dutinou jako invaginace (u primitivních paprskoploutvých, např. *Polypterus*, *Acipenser*), zatímco u většiny moderních ryb a amniot nepochybně vznikl evaginací. V obou případech se však jeho báze výrazně vyklenuje ze stropu čtvrté mozkové komory (viz dále); přední stěna tohoto vyklenutí se nazývá **valvula cerebelli**. U savců je corpus cerebelli tvořeno z větší části zbytnělou kůrou, která je tvořena zčásti šedou hmotou obsahující mozečková jádra (na povrchu), zčásti bílou hmotou obsahující nervová vlákna (uvnitř), a morfologicky je uspořádána do podoby dvou hemisfér. Celek se tedy strukturálně poněkud podobá hemisférám telencephala. Kůra cerebella je stratifikována do několika vrstev, přičemž v jedné z vnějších vrstev jsou uloženy velké kapkovité buňky (**Purkyňovy buňky**), jejichž dendrity se bohatě větví směrem k povrchu cerebella, zatímco z báze buňky vychází neurit, který zasahuje k buňkám hlubších vrstev.

U těch obratlovců, kde je mozeček důležitým centrem a v souvislosti s tím i mohutně prominující (vzhledem k expanzi kůry a mozečkových jader) z dorzální strany metencephala, se v souvislosti s tím vyvinuly také svazky motorických vláken, která se makroskopicky jeví jako bílá hmota. Tak je tomu např. u savců, kde jsou tyto dráhy morfologicky uspořádány do podoby tří párů válcovitých struktur, označovaných jako **pedunculi cerebrales**. Prostřednictvím nich je mozeček spojen s prodlouženou míchou (**pedunculi cerebrales inferiores**), s Varolovým

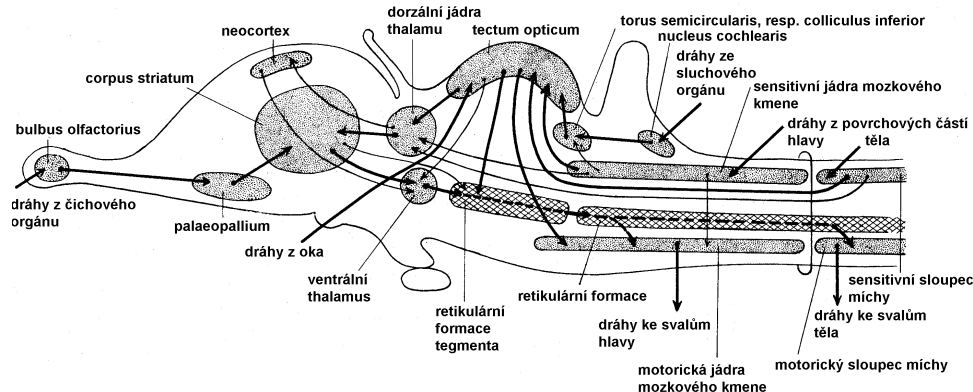


Obr. 326 Schema medulární části mozku při pohledu z levé strany s uvedením pozice sensitivních a motorických jader. A - Hypotetické výchozí stadium, kde centra byla ještě uspořádána v podobě souvislých sloupců (columnae), podobně jako je tomu v míše. I v tomto primitivním stavu však byla vyvinuta speciální somatická centra pro oko a sluchový orgán. Zvláštní viscerální motorický sloupec (druhý zdola) byl určen pro žaberní svaly. B - Schematické znázornění situace u savců, kde se souvislé sloupce – s výjimkou somatického sensitivního sloupce – rozpadly na jednotlivá jádra. Římskými číslicemi je vyjádřena souvislost s příslušným hlavovým nervem, v závorce je uveden charakter jádra. Srovnej s následujícími třemi obrázky. Podle Romera a Parsonse (1977).

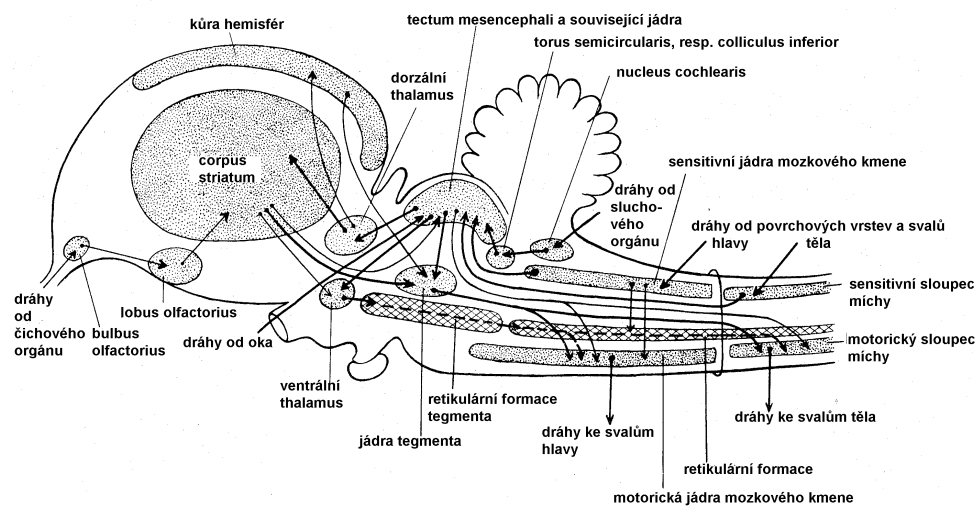
mostem (**pedunculi cerebrales medii**, resp. **brachia pontis**), a s mesencephalem prostřednictvím **pedunculi cerebrales superiores**, resp. **brachia conjunctiva**).

Přechodnou částí mezi mozkem a míchou je **prodloužená mícha** (**myelencephalon**, resp. **medulla oblongata**), která se stavebně již značně podobá hřbetní míše, ale na druhé straně sem přichází řada důležitých struktur z metencephala a dokonce z mesencephala. Celý tento úsek mozku (označený na obr. 319 jako medulární část) je tedy do začné míry jednoduším celkem, z něhož vybíhají hlavové nervy. Evolučně představuje nejstarobylší část mozku (výjimkou je však cerebellum, což je evoluční nadstavba, vzniklá později a související se způsobem života). Jsou zde uložena důležitá jádra, která v podobě sloupců šedé hmoty jsou uložena navzájem od-

děleně v laterálních stěnách. Tyto sloupce šedé hmoty přicházejí z hřbetní míchy a u primitivních obratlovců pokračují až na úroveň předního konce struny hřbetní (viz obr. 326). **Somatický motorický sloupec** (SM) probíhá ve ventrální části až k bázi infundibula (tzv. tuberculum posterius). **Somatický sensitivní sloupec** (SS), který je naopak uložen dorzálně, zasahuje přibližně na stejnou úroveň. Rovněž **viscerální motorický sloupec** (VM) a **viscerální sensitivní sloupec** (VS) mají přibližně stejný rozsah (k chiasma opticum). U pokročilejších obratlovců se tyto sloupce rozpadly na kratší úseky, zvané **jádra (nuclei)**. Důležitou skutečností je, že z medulární části mozku odstupují všechny hlavové nervy, které jsou homologické s míšními nervy (tedy s výjimkou prvního, zvaného čichový nerv, který je svazkem vláken čichového epithelu, a druhého, zrakového, který je výchlípkou diencephala). O hlavových nervech bude pojednáno níže. Z těchto jader vycházejí tedy všechny hlavové nervy z výjimkou zmíněných dvou. Tak např. u savců se somatický motorický sloupec rozpadl na několik drobných jader



Obr. 327 Zjednodušené schéma drah (viscerální centra a dráhy, stejně tak jako spojení cerebella nejsou zahrnuty) v mozku plazů, u nichž má dominantní úlohu střední mozek (mesencephalon). Významnou roli korelačního centra u nich hrají bazální ganglia (corpus striatum), zatímco neopallium (neocortex) nemá ještě takový význam, jako u pokročilejších obratlovců. Retikulární formace mozkového kmene (vyznačena kříženým šrafováním) je důležitá při přenosu motorických impulsů k jádrům mozkového kmene a míchy. Podle Romera a Parsonse (1977).



Obr. 328 Zjednodušené schéma mozkových drah u ptáků (srv. s předchozím obrázkem). Za pozornost stojí, že funkci dominantního centra převzalo od tecta středního mozku corpus striatum (bazální ganglia). Podle Romera a Parsonse (1977).

myelencephalon

ductus Sylvii. Uvnitř prodloužené míchy je čtvrtá komora (**ventriculus quartus**). Tato komora se postupně zužuje a přechází v míšňí kanál. Stěny komor jsou tvořeny nervovou tkání, s výjimkou střechy čtvrté komory a v oblasti spojení diencephala s hemisférami, kde jsou vytvořeny pouze kapilární pleteně v tenké vazivové vrstvě (tela chorioidea, resp. plexus chorioideus anterior et posterior), směrem do komory vystlané pouze tenkou epitheliální výstelkou, ependymem. U savců je čtvrtá komora spojena s subarachnoidálním prostorem (viz níže, obaly mozku) jedním či více otvory (mediální **foramen Magendii**, další mohou být po stranách). U savců cerebrospinalní mok v dutinách centrální nervové soustavy nepatrně cirkuluje.

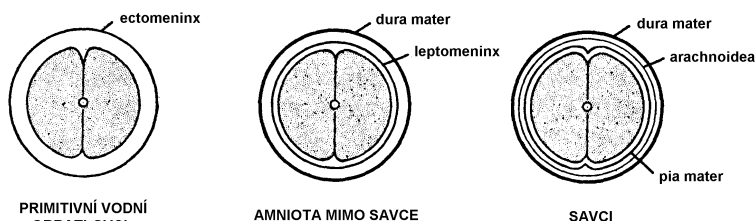
Centrální nervový systém je na povrchu obklopen tenkými vrstvami pojiva, zvanými **pleny (meninges, sing. meninx)**. Embryonálně vznikají z mezodermu a nejsou tedy vývojově

součástí nervové soustavy. U primitivních vodních obratlovců je vyvinuta pouze jediná vnější tenká plena (**ectomeninx**), avšak u obojživelníků, plazů a ptáků se z ní vytvořila vnější vrstva, tzv. **tvrdá plena mozková (dura mater)**, pod níž je však další vrstva (**leptomeningis**), která se u

savců rozdělila na vnější list zvaný **pavučnice (arachnoidea)**, která má vzhled pavučiny (odtud název) a je prakticky bez cév, a na vnitřní list zvaný **pia mater**, která je prostoupena cévami a přiléhá těsně k mozku a míše. Zmíněné spojení čtvrté komory mozkové vede do prostoru mezi arachnoideou a pia mater, který se nazývá **cavum subarachnoideale**. Vznik několika vrstev mozkových plen se dává do souvislosti s přechodem obratlovců na souš.

S mozkem úzce souvisejí i hlavové nervy. S výjimkou prvních dvou (čichový a zrakový) jsou všechny ostatní svou strukturou, funkcí a částečně svým embryonálním původem odvozené od míšňích nervů. Ganglia míšňích nervů se však kompletně tvoří z buněk neurální lišty, zatímco ganglia hlavových nervů se tvoří jak z buněk neurální lišty, tak také z epidermálních plakod. U nižších obratlovců jsou tyto plakody uspořádány do dvou řad (viz obr. 40): horní řada se nazývá dorzolaterální a z plakod této řady vznikají ganglia V., VII., IX. a X. hlavového nervu, spodní řada se nazývá epibranchiální a vznikají z ní ganglia ostatních hlavových nervů.

Pro objasnění struktury a uspořádání hlavových nervů je nutné nejdříve znát strukturu míchy a míšňích nervů, neboť z tohoto stavu hlavové nervy během evoluce obratlovců vznikly. Mícha (pro odlišení od prodloužené míchy se někdy označuje jako **hřbetní mícha, medulla spinalis**) je trubice uložená v neurálním kanálu obratlů, jejíž základní stavba je stejná jako u mozku (který z ní vznikl): uprostřed je tenký míšňí kanál, okolo nějž je uložena šedá hmota (**substantia grisea** tvořená neurony), vně bílá hmota (**substantia alba** tvořená výběžky neuronů, tedy nervovými vlákny). Z míchy vycházejí

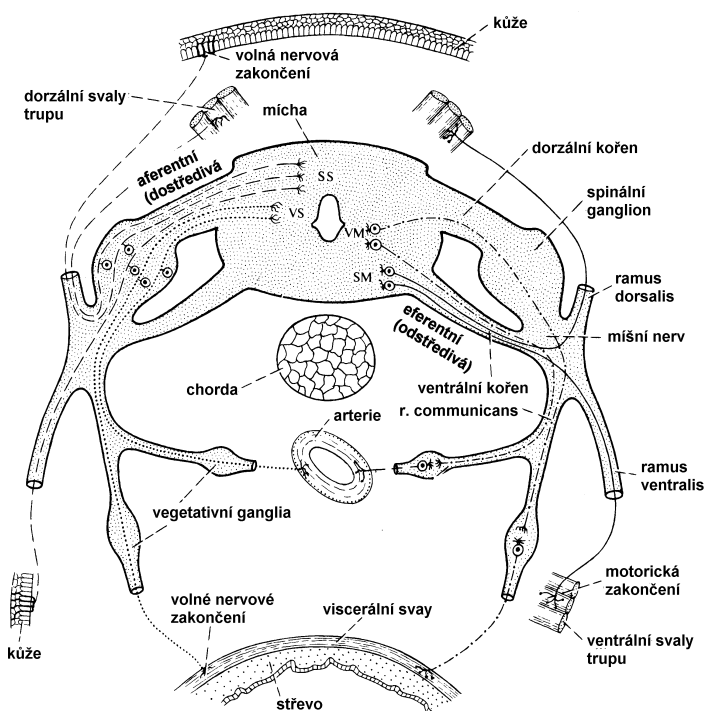


Obr. 331 Schematické znázornění obalů CNS u obratlovců. Podle Smithe (1960).

obaly centrálního nervového systému

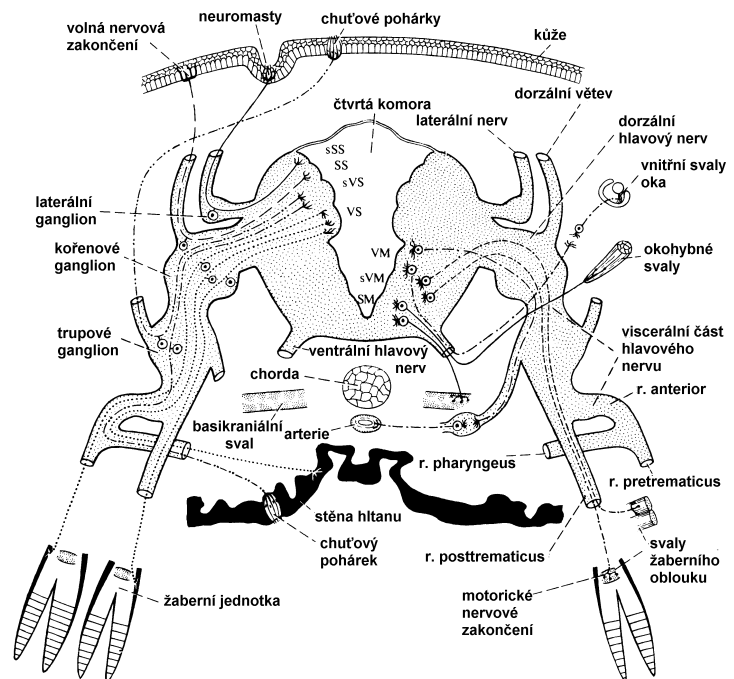
embryonální původ ganglií hlavových a míšňích nervů

hřbetní mícha a míšňí nervy



Obr. 332 Schema míšňích nervů a jejich periferních zakončení. Podle Bjerringa (1977), z Jarvika (1980).

míšní (spinální) nervy, v každé metamerě vždy jeden pár. Míšní nerv každé strany vychází z míchy dvěma kořeny, dorzálním a ventrálním (v anatomii člověka v souvislosti se vzpřímenou pozicí těla označované jako přední a zadní). Ventrální kořen (**radix ventralis**) opouští míchu na jejím ventrolaterálním povrchu a spojuje se v určité vzdálenosti s dorzálním kořenem. Dorzální kořen (**radix dorsalis**) však na rozdíl od ventrálního se před spojením obou kořenů rozšiřuje v nápadné **spinální ganglion**. U většiny obratlovců je toto ganglion uloženo v míšním kanálu páteře. Poté se míšní nerv štěpí do různého počtu větví (**rami**), z nichž nejdůležitější je mohutný **ramus dorsalis**, jehož vlákna běží k dorzální části axiálního svalstva a k povrchovým partiím dorzální části těla, a podobný **ramus ventralis**, který vede k hypaxiálnímu svalstvu trupu a k povrchovým partiím ventrální části těla. V původním stavu oba kořeny obsahovaly jak aferentní (dostředivá) tak eferentní (odstředivá) nervová vlákna, avšak během evoluce obratlovců postupně dorzální kořen získal převážně aferentní funkci a ventrální kořen převážně eferentní funkci. Toto pravidelné metamerní uspořádání je porušeno pouze v oblastech končetin, kde vznikají složitější propojení (**plexus brachialis** a **plexus lumbosacralis**), někdy spojené se zbytněním míchy v odpovídajícím úseku (“druhý mozek” u velkých dinosaurů). Jak aferentní tak eferentní nervy mohou být rozděleny do dvou druhů, označovaných jako somatické a viscerální. **Somatická vlákna** inervují svalstvo a povrchové části těla, **viscerální vlákna** inervují vnitřní orgány. Toto členění lze kombinovat, čímž se označení funkce nervu zpřesňuje. **Somatická aferentní** (resp. **sensitivní, dostředivá**) vlákna (SS na obr. 333) přivádějí podněty z kůže a smyslových zakončení ve svalech a šlachách (exteroceptivní a proprioceptivní vlákna). **Viscerální aferentní** (resp. **sensitivní, dostředivá**) vlákna (VS na obr. 333) přivádějí podněty ze smyslových zakončení v trávicí trubici a v ostatních vnitřních orgánech (interoceptivní vlákna). Na druhé straně **somatická eferentní** (resp. **motorická, odstředivá**) vlákna (SM na obr. 333) vedou k příčně pruhovaným svalům trupu a končetin. **Viscerální eferentní** (resp. **motorická, odstředivá**) vlákna (VM na obr. 333) ovlivňují svaly trávicí trubice, žaberních oblouků (v hlavové části; viz dále) a hladké svalstvo (např. cév) a některých žláz. V každém míšním nervu jsou tyto čtyři druhy vláken: oba druhy aferentních v dorzálním kořeni a oba druhy eferentních ve ventrálním kořeni (viz obr. 332). Toto uspořádání je v té části míšního nervu, která je uložena v páteřním kanálu. Po výstupu z páteřního kanálu se však míšní nervy štěpí na **ramus dorsalis** (k dorzálním svalům trupu a ke kůži) a **ramus ventralis** (k ventrálním svalům trupu a ke kůži); obě větve obsahují somatická vlákna. Kromě toho však od nich ventrálně odstupuje **ramus communicans** s viscerálními vlákny, která jsou součástí vegetativního (autonomního) systému (viz níže). Popsané uspořádání založené na situaci u vyšších obratlovců se nepochybně vyvíjelo z primitivního stavu, který se zachoval u bezlebečných a některých kruhoústých. V obou těchto případech dorzální a ventrální kořen reprezentují zcela oddělené nervy, přičemž ventrální vede výlučně somatická eferentní vlákna, zatímco dorzální ostatní tři zbývající druhy.



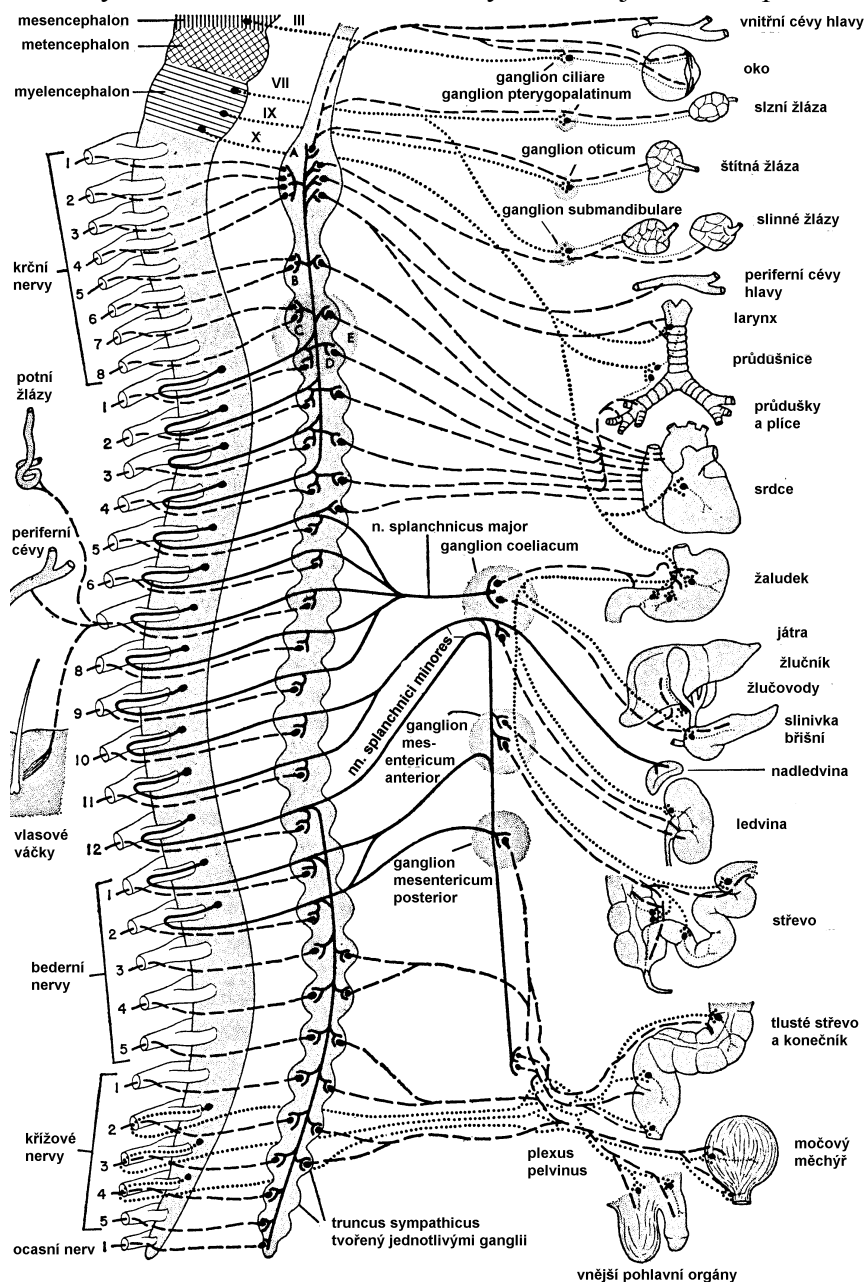
Obr. 333 Schema hlavových nervů a jejich periferních zakončení v úrovni střední části prodloužené míchy. Podle Bjerringa (1977), z Jarvika (1980).

ve svalech a šlachách (exteroceptivní a proprioceptivní vlákna). **Viscerální aferentní** (resp. **sensitivní, dostředivá**) vlákna (VS na obr. 333) přivádějí podněty ze smyslových zakončení v trávicí trubici a v ostatních vnitřních orgánech (interoceptivní vlákna). Na druhé straně **somatická eferentní** (resp. **motorická, odstředivá**) vlákna (SM na obr. 333) vedou k příčně pruhovaným svalům trupu a končetin. **Viscerální eferentní** (resp. **motorická, odstředivá**) vlákna (VM na obr. 333) ovlivňují svaly trávicí trubice, žaberních oblouků (v hlavové části; viz dále) a hladké svalstvo (např. cév) a některých žláz. V každém míšním nervu jsou tyto čtyři druhy vláken: oba druhy aferentních v dorzálním kořeni a oba druhy eferentních ve ventrálním kořeni (viz obr. 332). Toto uspořádání je v té části míšního nervu, která je uložena v páteřním kanálu. Po výstupu z páteřního kanálu se však míšní nervy štěpí na **ramus dorsalis** (k dorzálním svalům trupu a ke kůži) a **ramus ventralis** (k ventrálním svalům trupu a ke kůži); obě větve obsahují somatická vlákna. Kromě toho však od nich ventrálně odstupuje **ramus communicans** s viscerálními vlákny, která jsou součástí vegetativního (autonomního) systému (viz níže). Popsané uspořádání založené na situaci u vyšších obratlovců se nepochybně vyvíjelo z primitivního stavu, který se zachoval u bezlebečných a některých kruhoústých. V obou těchto případech dorzální a ventrální kořen reprezentují zcela oddělené nervy, přičemž ventrální vede výlučně somatická eferentní vlákna, zatímco dorzální ostatní tři zbývající druhy.

Viscerální motorická vlákna vybíhají ventrální větví (zvanou na obr. 332 ramus communicans) do speciálních vegetativních ganglií (tato ganglia vznikají rovněž z buněk neurální lišty) a odtud ke stěně trávicí trubice a k dalším orgánům. Tento systém se nazývá **vegetativní** (resp. **autonomní**, protože je nezávislý na vůli). Je to ona část nervové soustavy, která vznikla z nervové pleteně vytvořené u polostrunatců a ostnokožců v okolí trávicí trubice a u žahavců v okolí láčky. I když se tento systém označuje za autonomní, není na centrální nervové soustavě úplně nezávislý, protože dostředivá i odstředivá spojení vegetativního systému zprostředkovává mícha a dokonce i mozek (resp. centra uložená v hypothalamu).

Jak je patrné z obr. 333, vedou z mozku (tedy v hlavové části) speciální odstředivé viscerální dráhy k příčně pruhovaným svalům žaberních oblouků v rámci hlavových nervů, o kterých bude řeč níže. V trupové části odstředivá viscerální vlákna inervují žlázy, hladké svaly (útroby, kůže a cévy) a svalstvo srdeční. Na rozdíl od hlavových a míšních nervů vedoucích motorické impulsy k příčně pruhovaným svalům se autonomní nervy neskládají ve svém průběhu z výběžku (axonu) jediné

nervové buňky, nýbrž minimálně ze dvou (u nižších obratlovců) či z řetězce více neuronů (u vyšších obratlovců), přičemž spojení je tvořeno návazností axonu předcházejícího neuronu přímo na další neuron v řetězci. Tyto neurony tvoří často shluky, označované jako **autonomní** či **vegetativní ganglia** (viz obr. 332). První neuron autonomních drah leží ještě v míše a označuje se jako **pregangliový**; ve svém průběhu je opatřen myelinovou pochvou a proto se tato vlákna jeví jako bílá. Končí kontaktním rozvětvením na nervových buňkách autonomních ganglií a teprve tyto buňky vysílají vlákna (postrádající myelinovou pochvu a jsou tudíž šedavá) k cílovému orgánu. Tato vlákna se označují jako **postgangliová**; v postgangliovém úseku může být vloženo větší množství neuronů. Bylo již zmíněno



Obr. 334 Schema vegetativního systému u člověka. Pregangliová sympatická vlákna znázorněna plnou čarou, postgangliová sympatická vlákna přerušovanou čarou, pregangliová parasympatická vlákna silnou tečkovanou čarou, postgangliová parasympatická vlákna tenkou tečkovanou čarou. Podle Nettera (1953).

výše, že autonomní ganglia a postgangliové neurony jsou původem z neurální lišty, podobně jako ganglia spinálních nervů.

U savců se vegetativní systém rozčlenil do dvou fyziologicky i anatomicky odlišných částí, zvaných **pars sympathica** (anatomické označení je **systém cervikothorakolumbální**) a **pars parasymphatica** (**systém kraniosakrální**). Do většiny orgánů přicházejí jak vlákna sympatická, tak i parasympatická, přičemž se funkčně uplatňují jako antagonisté. Např. impuls z pars sympathica způsobuje zrychlení činnosti srdce, cévního oběhu, a zpomalení trávení, z pars para-symphatica naopak činnost srdce a cévního zpomalují, trávení se naopak urychluje. Všeobecně vzato podněty ze sympatické části jakoby připravovaly organismus pro boj či obranu, naopak podněty z parasympatické části působí, když je živočich v klidu. Tyto obecné funkce vyplývají z toho, že sympatická vlákna produkují noradrenalin, v menší míře adrenalin, zatímco para-sympatická vlákna acetylcholin (blíže v přednáškách z fyziologie).

Anatomicky je pars sympathica tvořena vlákny, která vycházejí z míchy převážně ventrálními kořeny krčních, hrudních a předních bederních míšních nervů (viz alternativní název pro pars sympathica) a dále hlavním kmenem míšního nervu. Po vystoupení nervu z míšního kanálu však od něj ventrálně odstupuje krátká větev zvaná **ramus communicans**. Je evidentní, že tato část zahrnuje pregangliový segment a vstupuje do vegetativních ganglií. U pokročilých paprskoploutvých a všech suchozemských tetrapodů jsou tato ganglia podél páteře navzájem spojena v řetězec, zvaný **truncus sympathicus**. Jak již bylo uvedeno na předcházející straně, nacházejí se v těchto gangliích napojení na postgangliové neurony. Tyto dráhy vedou impulsy k hladkým svalům periferních krevních cév, kůže a kožních žláz. Obecně vzato u nižších obratlovců vedou postgangliová vlákna k příslušným orgánům samostatně (většinou podél cév), u savců se však navracejí do hlavního kmene míšního nervu. Některá sympatická vlákna však procházejí vegetativními ganglii bez přerušení a navracejí se zpět pod páteř, kde v určitých částech vytvářejí ganglia (např. ganglion ciliare) či pleteně (např. plexus coeliacus, plexus mesentericus). Teprve z těchto ganglií či pletení vybíhají postgangliová vlákna k cílovým orgánům.

Naproti tomu pars parasymphatica je soustředěna do přední (hlavové) a zadní (křížové) části těla. V hlavové části běží parasympatická vlákna většinou v rámci bloudivého nervu (n. vagus), jehož průběh sleduje trávicí trubici. V tomto systému nejsou vytvořena proximální ganglia (tedy ganglia soustředěná při páteři). Dlouhá pregangliová vlákna většinou zasahují přímo do příslušných orgánů nebo vytvářejí pleteně ve stěnách cílových orgánů.

Viscerální aferentní vlákna vedou impulsy od vnitřních orgánů, cév, atd. do míchy a mozku speciálními viscerálními nervy nebo jedním z hlavových nervů (n. vagus, který prochází až do zadní oblasti coelomu; viz dále).

Předcházející popis míšních nervů byl nezbytný pro pochopení struktury **hlavových (kranálních) nervů**. Obecně se označují římskými číslicemi. Bylo však již řečeno, že první z celé série, zvaný **čichový (I)**, resp. **nervus olfactorius**, je tvořen vlákny primárních smyslových buněk čichového epithelu, přicházejícími z čichového orgánu. Má tedy sensitivní funkci a embryonálně vzniká z epidermální plakody. Není to však nerv v pravém slova smyslu, protože zmíněná vlákna netvoří kompaktní svazek (mělo by se spíše mluvit o větším počtu čichových nervů). Druhý hlavový nerv, zvaný **zrakový (II)**, resp. **nervus opticus**, obsahuje eferentní vlákna gangliových buněk ze sítnice oka. Má tedy rovněž sensitivní funkci. Protože však sítnice je vyklenutá část stěny mozku, lze zrakový nerv považovat spíše za vnitrocerebrální trakt než za skutečný nerv. Oba nervy lze zahrnout (spolu s VIII. hlavovým nervem) do skupiny *specializovaných sensitivních hlavových nervů*.

Ostatní hlavové nervy (s výjimkou n. VIII) jsou modifikovanými míšními nervy, což je tím více zřejmé, čím více se postupuje dozadu. Přední jsou modifikovány nejvíce, protože se v této oblasti vytvořily čelisti a další orgány, které porušily původní stejnorodou segmentaci

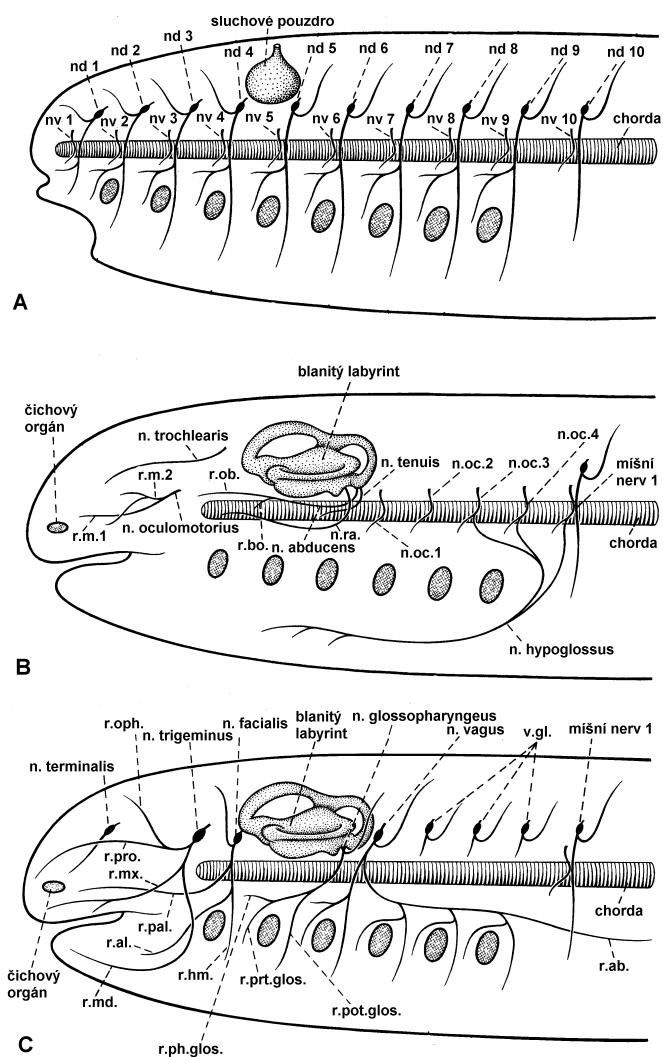
hlavy. Druhou významnou skutečností je, že počínaje třetím vycházejí všechny hlavové nervy z medulární části mozku, tedy starobylé části mozku, která byla až během evoluce obratlovců doplněna o části vzniklé rostrální prolongací (viz výše). Všechny tyto hlavové nervy mají v zásadě stejnou strukturu jako míšňní nervy – odstupují dvěma kořeny, vytvářejí ganglia, a po spojení v jediný kmen se znovu štěpí na dorzální a ventrální větev. Ventrální kořeny hlavových nervů (resp. ventrální hlavové nervy), pokud jsou zachovány (např. oculomotorius, trochlearis, abducens, hypoglossus), obsahují somatická motorická vlákna (srv. obr. 333) vedoucí ke svalům hlavy (původem z hlavových myotomů). Podobně jako ventrální kořeny míšňních nervů nemají ganglion. Shrnují se tedy do skupiny *ventrálních hlavových nervů*. Dorzální kořeny (resp. dorzální hlavové nervy) obsahují sensitivní vlákna (jak somatická tak viscerální), a rovněž viscerální motorická vlákna inervující oblast žaber (svaly vzniklé z parasomitického mesodermu, resp. mesodermu laterální destičky). Podobně jako dorzální kořeny míšňních nervů jsou zbytnělé v ganglion. Jejich motorické neurony vznikají jako deriváty neurální trubice, sensitivní neurony z buněk neurální lišty. Někdy se označují jako skupina *dorzálních*, resp. *žaberních (branchiálních) hlavových nervů*.

Třetí hlavový nerv se nazývá **oko-hybný (III)**, resp. **nervus oculomotorius**, obsahující většinou somatická motorická vlákna inervující čtyři ze šesti oko-hybných svalů (m. rectus superior, m. rectus anterior, m. rectus inferior, a m. obliquus inferior). Tento nerv vznikl splynutím ventrálních nervů první a druhé metamery (r.m.1 a r.m.2 na obr. 335B). Samozřejmě patří do skupiny ventrálních hlavových nervů.

Čtvrtý hlavový nerv se nazývá **kladkový (IV)**, resp. **nervus trochlearis**. Obsahuje rovněž somatická motorická vlákna, inervující jeden oko-hybný sval (m. obliquus superior). Vznikl z ventrálního nervu původně inervujícího myotom třetí metamery. Má velmi neobvyklý průběh,

protože jeho vlákna se ještě uvnitř mesencephala kříží a vycházejí na opačné straně mozku (viz obr. 322). Patří rovněž do skupiny ventrálních hlavových nervů.

Pátý hlavový nerv se nazývá **trojklanný (V)**, resp. **nervus trigeminus**. U primitivních vodních čelistnatců existuje v podobě čtyř větví, které vyběhají ze společného ganglia (**ganglion Gasseri**). Dvě horní větve se nazývají **ramus profundus** (r.pro. na obr. 335C), uložený hlouběji,



Obr. 335 Schema uspořádání hlavových nervů v primitivním stadiu evoluce obratlovců (A), a z tohoto stavu vzniklé uspořádání ventrálních hlavových nervů (B) a dorzálních hlavových nervů (C). Pro orientaci jsou zakresleny žaberní štěrbin a statoakustický orgán. Podle Bjerringa (1977).

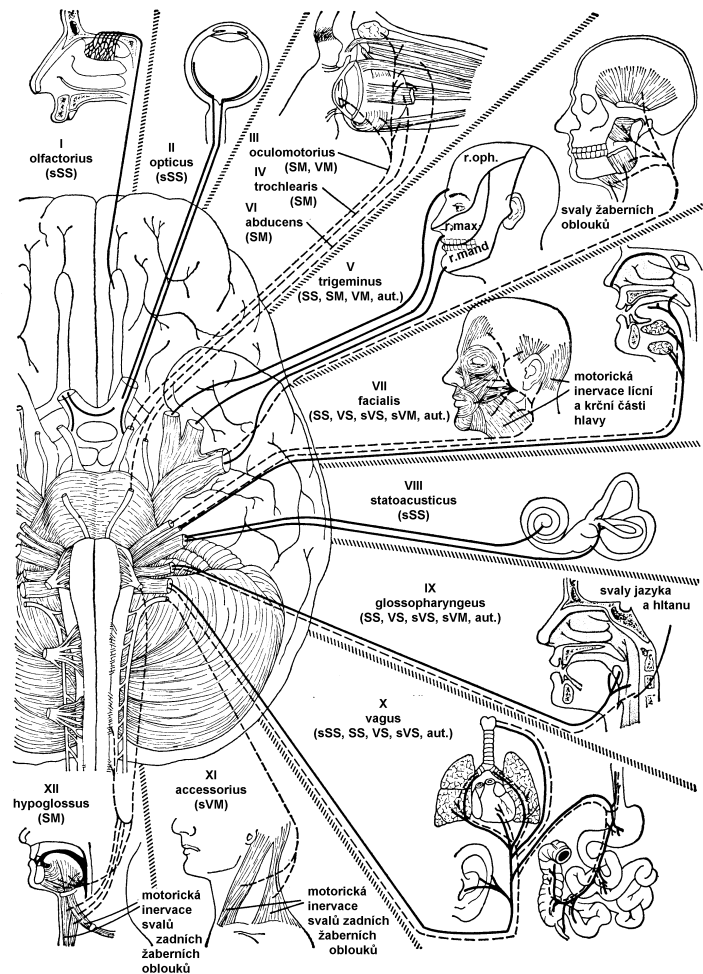
Zkratky: **nd** - dorzální kořeny; **n.oc.** - n. occipitalis; **r.al.** - ramus alveolaris n. faciali; **n.ra.** - n. rarus; **nv** - ventrální kořeny; **r.ab.** - ramus abdominalis n. vagi; **r.bo.** - ramus basioticus n. abducentis; **r.hm.** - ramus hyomandibularis n. faciali; **r.m.1**, **r.m.2** - větve n. oculomotorii k oko-hybným svalům první, resp. druhé metamery; **r.md.** - ramus mandibularis n. trigemini; **r.mx.** - ramus maxillaris n. trigemini; **r.ob.** - orbitální větev n. abducentis; **r.oph.** - ramus ophthalmicus n. trigemini; **r.pal.** - ramus palatinus n. faciali; **r.ph.glos.** - ramus pharyngeus n. glossopharyngei; **r.pot.glos.**, **r.prt.glos.** - větve n. glossopharyngei; **r.pro.** - ramus profundus n. trigemini; **v.gi.** - rudimentární ganglia.

a **ramus ophthalmicus** (r.oph. na obr. 335C), uložený při povrchu. Obě tyto větve obsahují výlučně sensitivní vlákna a u savců splývají v jedinou, která nese označení **nervus ophthalmicus profundus**. Dvě spodní větve se nazývají **ramus maxillaris** (r.mx na obr. 335C), který obsahuje sensitivní vlákna a **ramus mandibularis** (r.md. na obr. 335C), obsahující jak sensitivní tak motorická vlákna, která inervují čelistní svaly. Trigeminus vznikl splnutím dorzálních nervů tří předních metamer. V této souvislosti je nutné zmínit drobný nerv, který se vyskytuje u všech obratlovců s výjimkou kruhoústých a ptáků; u člověka se vyskytuje jen v rané embryogenezi. Běží paralelně s čichovým nervem v přední části hlavy a proto se označuje jako **nervus terminalis**. Obsahuje sensitivní vlákna, ale nemá nic společného s čichem. Jde o rudiment dorzálního nervu první metamery. Trigeminus i terminalis patří do soustavy žaberních hlavových nervů.

Šestý hlavový nerv se nazývá **odtahovací** (VI), resp. **nervus abducens**. Obsahuje somatická motorická vlákna a inervuje m. rectus posterior, který je derivátem myotomu čtvrté metamery. Patří tudíž do skupiny ventrálních hlavových nervů.

Sedmý hlavový nerv se nazývá **liční** (VII), resp. **nervus facialis**. Jeho značnou část tvoří viscerální sensitivní vlákna přicházející od stěny dutiny ústní a hltanu, ale také motorická vlákna inervující žlázy a hladké svalstvo. Největší část jsou však motorická vlákna inervující svaly žaberních oblouků, které vznikají z laterální destičky mesodermu hlavové části. Je to dorzální nerv čtvrté metamery. Jeho zadní část (inervující oblast za spirakulem) inervuje větev nazývaná **n. hyomandibularis**, která běží ventrálním směrem podél hyomandibuly. Od něj se odštěpuje **r. hyoideus** (pokračující ventrálně podél elementů hyoidního oblouku) a **r. mandibularis**, který běží k čelistnímu kloubu a spodní čelisti. Vnitřní větev r. mandibularis se nazývá **chorda tympani** a prochází oblastí středního ucha. Přední větev obsahuje převážně viscerální sensitivní vlákna a nazývá se **n. palatinus**. Facialis patří do soustavy žaberních hlavových nervů.

Osmý hlavový nerv se nazývá **sluchový a rovnovážný** (VIII), resp. **nervus vestibulocochlearis** (statoacusticus). Přichází do mozku (dorzální části prodloužené míchy) z vnitřního ucha. U vyšších obratlovců jej tvoří dvě větve: **pars vestibularis**, která je tvořena vlákny přicházejícími od blanitého labyrintu a představuje rovnovážnou část nervu. Vedle toho existuje **pars cochlearis**, která vede vlákna od sluchových buněk Cortiho ústrojí a představuje sluchovou část nervu. Statoakustický nerv patří do stejné skupiny jako čichový a zrakový, tzn. do skupiny specializovaných sensitivních hlavových nervů. U primitivních vodních obratlovců je s tímto nervem ještě úzce spojena inervace neuromastů, tedy orgánů postranní smyslové linie. Tyto



Obr. 336 Schema struktury hlavových nervů u člověka s uvedením přibližných oblastí inervace. Sensitivní vlákna znázorněna plnou čarou, motorická přerušovanou čarou. Podle Nettera (1953).

Označení typů nervových vláken: aut. - autonomní eferentní; SM - somatická motorická; SS - somatická sensitivní; sSS - speciální somatická sensitivní; VS - viscerální sensitivní; sVM - speciální viscerální motorická; sVS - speciální viscerální sensitivní.

nervy běží v blízkosti statoakustického nervu a zabíhají rovněž do prodloužené míchy. Jsou obvykle vyvinuty ve dvou párech: přední přichází od rozvětvené postranní smyslové linie hlavy, zadní pár od postranní smyslové linie těla (jeho vlákna zde splývají s bloudivým nervem). Nervové buňky těchto nervů (statoakustického a laterální smyslové linie) vznikají z epidermálních plakod, nikoliv jako u většiny dalších hlavových nervů z volných buněk neurální lišty.

Devátý hlavový nerv se nazývá **jazykohltanový (IX)**, resp. **nervus glossopharyngeus**. Podobně jako facialis obsahuje pět typů vláken: somatická sensitivní (přivádějí podněty z kůže), viscerální sensitivní (podněty ze stěn hltanu), speciální aferentní vlákna od chuťových pohárků jazyka, viscerální eferentní vlákna (převádějící stimuly do žlaz a hladkého svalstva), a motorická vlákna žaberních svalů původem z hlavového mesodermu. Inervuje tedy převážně zadní část ústní dutiny (u suchozemských tetrapodů zadní část jazyka) a hltan (odtud název). Vznikl z dorzálního nervu páté metamery. Patří do skupiny žaberních hlavových nervů.

Desátý hlavový nerv se nazývá **bloudivý (X)**, resp. **nervus vagus** (někdy také pneumogastricus). Topograficky zasahuje do velmi odlehklých částí těla (až do zadní části coelomové dutiny) a protože jeho břišní větev (**ramus abdominalis**) převážně zajišťuje viscerální inervaci (sliznici hltanu i všech dalších orgánů vzniklých z trávicí trubice, chuťové pohárky, žaberní svaly, svaly srdce), probíhá mezi nejrůznějšími orgány uvnitř těla (proto "bloudivý"). Vznikl nepochybně splynutím několika dorzálních nervů. Patří do skupiny žaberních hlavových nervů. Bylo již řečeno, že jsou na něj napojena sensitivní vlákna systému postranní smyslové linie a také vlákna parasymptiku.

U amniot jsou v týlní oblasti vyvinuty ještě další hlavové nervy. Je to tzv. **přídavný nerv (XI)**, resp. **n. accessorius**, který vede převážně motorická vlákna, která byla u primitivnějších obratlovců součástí bloudivého nervu. Všechny tyto okcipitální nervy jsou homologní s ventrálními kořeny míšních nervů a patří tedy do skupiny ventrálních hlavových nervů. Dva až tři tyto okcipitální nervy mohou navzájem splynout, takže u pokročilejších obratlovců je ještě jeden hlavový nerv, zvaný **podjazykový (XII)**, resp. **hypoglossus**, zajišťující motorickou inervaci svalů jazyka (původem z hypobranchiálních svalů; viz str. 92 a obr. 158).

Mozek a mícha (obojí je součástí nervové trubice, která je derivátem neuroektodermu) tedy tvoří **centrální nervový systém**. Zbývající část nervové soustavy se shrnuje pod název **periferní nervový systém**. Tento termín je čistě deskriptivní, založený na topografii. Pokud však sledujeme původ periferního systému z hlediska embryologie, dojdeme k závěru, že se skládá ze tří různých komponent. Do první kategorie patří ventrální kořeny míšních nervů a jejich ekvivalenty ve skupině hlavových nervů, které vznikají jako výběžky motorických neuronů míchy (připomeňme si, že vedou většinou somatická eferentní vlákna ke svalům trupu). Vznikají embryonálně z výběžků motorických neuronů uložených ve ventrálních sloupcích míchy a jsou tedy derivátem neuroektodermu, stejně jako centrální nervový systém.

Do druhé kategorie patří spinální ganglia na dorzálních kořenech míšních nervů a eferentní vlákna sensitivních neuroblastů, která vedou dorzálními kořeny do míchy (a samozřejmě jejich ekvivalenty v oblasti hlavových nervů). Tato část nervového systému se zakládá z volných buněk neurální lišty. U primitivních obratlovců (dospělí kruhouští a larvální stadia vodních čelistnatců) jsou však aferentní neurony ještě umístěny v dorzální části neurální trubice. Stejný původ (tedy z buněk neurální lišty) mají vegetativní ganglia, a samozřejmě všechny nervy, které z dorzálních a vegetativních ganglií vybíhají.

Do třetí kategorie patří vlákna periferních nervů vedoucích vzruchy ze smyslových orgánů, které vznikly z epidermálních plakod. Sem patří somatická aferentní vlákna, tedy čichový nerv, statoakustický nerv (včetně vláken přicházejících prostřednictvím n. vagus), a ganglia lícního a trojklanného nervu (v případě těchto posledních dvou to není náhoda, neboť i tyto nervy vedou vzruchy z oblastí, do kterých u primitivních vodních obratlovců zasahovala síť postranní smyslové čáry).

periferní
nervový
systém