



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,  
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



**OSTRAVSKÁ**  
UNIVERZITA

# **OBECNÁ HISTOLOGIE ŽIVOČICHŮ A ČLOVĚKA PRO BIOLOGY**

Aktualizace 2023

PODPORA STUDIJNÍCH PROGRAMŮ ZAMĚŘENÝCH  
NA PŘÍPRAVU PEDAGOGICKÝCH PRACOVNÍKŮ  
OSTRAVSKÉ UNIVERZITY

**MICHAL ŽIVNÝ**

STUDIJNÍ MATERIÁL

**OSTRAVA 2019**

Tento projekt je financován státním rozpočtem České republiky.

Název:	Obecná histologie živočichů a člověka pro biology
Autor:	Michal Živný
Vydání:	první, 2019
Počet stran:	66

Jazyková korektura nebyla provedena, za jazykovou stránku odpovídá autor.

© Michal Živný  
© Ostravská univerzita

Studijní text *Obecná histologie živočichů a člověka pro biology* pokrývá svým obsahem přibližně polovinu rozsahu učiva předmětu Obecná zoologie, a to v míře, která odpovídá požadavkům na základní znalosti této problematiky u vysokoškolských studentů biologických (resp. nelékařských) oborů, odborných i učitelských. Skriptum prezentuje základní histologický popis jednotlivých tkání a problematiku histogeneze (embryonálního vývoje tkání). Principy tělesné stavby je zvykem v obecné zoologii demonstrovat na modelu těla obratlovčího či přímo lidského. V textu tohoto skriptu jsou proto popisovány zejména tkáně a jejich typy vyskytující se u člověka a na konci každé kapitoly jsou uvedeny příklady podobných typů tkání u jiných obratlovců a hlavních skupin bezobratlých.

Studijní text je úplným přehledem učiva histologie živočichů a člověka v rozsahu nutném pro úspěšné složení části zkoušky z Obecné zoologie či předmětů podobných u vysokoškolských studentů biologických oborů. Výhodou pro studium této problematiky jsou vstupní znalosti z biologie na úrovni střední školy (gymnázia). Poznatky získané studiem obecné histologie budou široce využity při studiu dalších zoologických disciplín a zejména anatomie (biologie) a fyziologie člověka. Během čtení textů a jejich studia je nezbytné využívat i obrazové materiály, které názorně prezentují danou problematiku. K tomuto účelu slouží řada histologických atlasů či obsahově adekvátní obrazové učebnice (přehled některých osvědčených a běžně využívaných titulů je součástí přehledu použité literatury).

*V textu skriptu se objevuje několik forem grafické úpravy písma, které se liší v požadavcích na hloubku znalostí pro účely zkoušky (ta bude upřesněna vyučujícím).*

Přeji všem studujícím co nejhladší průběh studia.

Michal Živný

## OBSAH

<b>1 ÚVOD DO HISTOLOGIE .....</b>	<b>6</b>
<b>2 HISTOGENEZE .....</b>	<b>7</b>
<b>2.1 VYMEZENÍ PROBLEMATIKY .....</b>	<b>7</b>
<b>2.2 POHLAVNÍ BUNKY .....</b>	<b>7</b>
2.2.1 Úvod .....	7
2.2.2 Spermie .....	7
2.2.3 Vajíčka .....	8
<b>2.3 PROGENEZE .....</b>	<b>8</b>
2.3.1 Úvod .....	8
2.3.2 Spermiogeneze .....	9
2.3.3 Oogeneze .....	9
2.3.4 Fertilizace .....	11
<b>2.4 BLASTOGENEZE .....</b>	<b>12</b>
2.4.1 Úvod .....	12
2.4.2 Rýhování .....	12
2.4.3 Vývoj blastocysty .....	12
2.4.4 Gastrulace .....	13
<b>2.5 DELIMITACE EMBRYA .....</b>	<b>15</b>
<b>3 KRYCÍ A VÝSTELKOVÉ TKÁNĚ .....</b>	<b>17</b>
<b>3.1 VYMEZENÍ PROBLEMATIKY .....</b>	<b>17</b>
<b>3.2 MORFOLOGIE EPITELOVÝCH BUNĚK .....</b>	<b>17</b>
3.2.1 Základní stavba .....	17
3.2.2 Apikální plocha buněk .....	17
3.2.3 Laterální plocha buněk .....	18
3.2.4 Bazální plocha buněk .....	19
<b>3.3 JEDNOVRSTEVNÉ EPITELY .....</b>	<b>21</b>
3.3.1 Jednovrstevné ploché epitely .....	21
3.3.2 Jednovrstevné kubické epitely .....	21
3.3.3 Jednovrstevné cylindrické epitely .....	21
<b>3.4 VÍCEŘADÉ EPITELY .....</b>	<b>22</b>
<b>3.5 VÍCEVRSTEVNÉ EPITELY .....</b>	<b>23</b>
3.5.1 Vícevrstevné epitely rohovatějící .....	23
3.5.2 Vícevrstevné epitely nerohovatějící .....	23
<b>3.6 ŽLÁZOVÝ EPITEL .....</b>	<b>23</b>
3.6.1 Základní stavba .....	23
3.6.2 Základní rozdělení žláz .....	24
3.6.3 Další dělení žláz .....	24
<b>3.7 EPITELY U ŽIVOČICHŮ .....</b>	<b>25</b>
<b>4 POJIVOVÉ A OPĚRNÉ TKÁNĚ .....</b>	<b>27</b>
<b>4.1 VYMEZENÍ PROBLEMATIKY .....</b>	<b>27</b>
<b>4.2 MEZIBUNĚČNÁ HMOTA .....</b>	<b>27</b>
4.2.1 Fibrilární složka .....	27
4.2.2 Amorfní složka .....	28
<b>4.3 MEZENCHYM .....</b>	<b>29</b>
<b>4.4 VAZIVO .....</b>	<b>29</b>
4.4.1 Základní stavba .....	29
4.4.2 Rosolovité vazivo .....	29
4.4.3 Řídké kolagenní vazivo .....	29
4.4.4 Tuhé kolagenní vazivo .....	30
4.4.5 Elastické vazivo .....	30
4.4.6 Retikulární vazivo .....	30
4.4.7 Tukové vazivo .....	31
<b>4.5 CHRUPAVKA .....</b>	<b>32</b>
4.5.1 Základní stavba .....	32
4.5.2 Hyalinní chrupavka .....	32
4.5.3 Kolagenní chrupavka .....	33
4.5.4 Elastická chrupavka .....	33
4.5.5 Chondroidní tkáň .....	33

<b>4.6 KOSTNÍ TKÁŇ .....</b>	<b>33</b>
4.6.1 Základní stavba .....	33
4.6.2 Typy kostní tkáně.....	35
4.6.3 Remodelace kostní tkáně .....	35
4.6.4 Osifikace.....	36
4.6.5 Růst kostí .....	37
<b>4.7 ZUBNÍ TKÁNĚ.....</b>	<b>37</b>
4.7.1 Základní stavba .....	37
4.7.2 Sklovina.....	38
4.7.3 Zubovina.....	38
4.7.4 Cement.....	38
4.7.5 Histogeneze zubů .....	39
<b>4.8 POJIVOVÉ A OPĚRNÉ TKÁNĚ U ŽIVOČICHŮ .....</b>	<b>39</b>
4.8.1 Pojivové a opěrné tkáně u obratlovců .....	39
4.8.2 Pojivové a opěrné tkáně u bezobratlých.....	40
<b>5 SVALOVÉ TKÁNĚ .....</b>	<b>43</b>
<b>5.1 VYMEZENÍ PROBLEMATIKY .....</b>	<b>43</b>
<b>5.2 HLADKÁ SVALOVÁ TKÁŇ .....</b>	<b>44</b>
5.2.1 Stavba hladké svaloviny .....	44
5.2.2 Fyziologie hladké svaloviny.....	44
<b>5.3 PŘÍČNĚ PRUHOVANÁ SVALOVÁ TKÁŇ.....</b>	<b>44</b>
5.3.1 Stavba příčně pruhované svaloviny .....	44
5.3.2 Fyziologie příčně pruhované svaloviny.....	47
5.3.3 Stavba kosterního svalu.....	47
<b>5.4 SRDEČNÍ SVALOVÁ TKÁŇ .....</b>	<b>48</b>
5.4.1 Stavba srdeční svaloviny .....	48
5.4.2 Fyziologie srdeční svaloviny .....	48
<b>5.5 SVALOVÉ TKÁNĚ U ŽIVOČICHŮ .....</b>	<b>49</b>
5.5.1 Svalové tkáně u obratlovců .....	49
5.5.2 Svalové tkáně u bezobratlých .....	49
<b>6 NERVOVÁ TKÁŇ.....</b>	<b>50</b>
<b>6.1 VYMEZENÍ PROBLEMATIKY .....</b>	<b>50</b>
<b>6.2 NEURONY .....</b>	<b>50</b>
6.2.1 Stavba neuronu .....	50
6.2.2 Typy neuronů.....	51
6.2.3 Synapse .....	51
<b>6.3 GLIOVÉ BUŇKY .....</b>	<b>52</b>
6.3.1 Obecná charakteristika .....	52
6.3.2 Centrální gliové buňky .....	52
6.3.3 Periferní gliové buňky .....	53
<b>6.4 STRUKTURA NERVOVÉ TKÁNĚ .....</b>	<b>54</b>
6.4.1 Centrální nervová soustava .....	54
6.4.2 Periferní nervová soustava .....	55
<b>6.5 NERVOVÁ TKÁŇ U ŽIVOČICHŮ .....</b>	<b>55</b>
<b>7 TROFICKÉ TKÁNĚ .....</b>	<b>56</b>
<b>7.1 VYMEZENÍ PROBLEMATIKY .....</b>	<b>56</b>
<b>7.2 TĚLNÍ TEKUTINY .....</b>	<b>56</b>
<b>7.3 KREV.....</b>	<b>56</b>
7.3.1 Základní stavba .....	56
7.3.2 Krevní plazma.....	57
7.3.3 Červené krvinky .....	57
7.3.4 Krevní destičky .....	57
7.3.5 Bílé krvinky .....	58
7.3.6 Hematopoéza .....	60
<b>7.4 MÍZA .....</b>	<b>61</b>
<b>7.5 TROFICKÉ TKÁNĚ U ŽIVOČICHŮ .....</b>	<b>62</b>
7.5.1 Trofické tkáně u obratlovců .....	62
7.5.2 Trofické tkáně u bezobratlých .....	62
<b>Literatura.....</b>	<b>64</b>

# 1 ÚVOD DO HISTOLOGIE

Živočichové, včetně člověka, patří mezi mnohobuněčné eukaryotické organizmy. Jejich těla jsou tvořena obrovským množstvím buněk, které jsou (s ohledem na anatomickou složitost) různě morfologicky a funkčně diferencované a existuje mezi nimi velké množství vzájemných vztahů (interakcí). Stavbu živočišného těla můžeme popisovat na několika hierarchicky uspořádaných úrovních:

- **látková (molekulární) úroveň:** Jejím základem jsou chemické sloučeniny, které tvoří živou hmotu. Jedná se o látky jak minerální, tak organické. Nejdůležitější roli hrají organické makromolekulární látky, tzv. biopolymery (bílkoviny, nukleové kyseliny a další). Zkoumají se na chemické a submikroskopické úrovni. Jsou předmětem studia *molekulární biologie*.
- **buněčná úroveň:** Jejím stěžejním bodem je buňka – základní stavební a funkční jednotka organismu. Na buněčné úrovni probíhá valná část fyziologických procesů. Výzkum buněčné úrovně probíhá na submikroskopické až mikroskopické úrovni. Je předmětem studia *cytologie*.
- **tkáňová úroveň:** Jejím základem je tkáň – soubor buněk stejného či podobného tvaru, funkce a původu. Zkoumá se na mikroskopické úrovni. Je předmětem studia *histologie*.
- **orgánová úroveň:** Jejím základem jsou orgány, útvary tvořené více typy tkání s typickým vzájemným uspořádáním. Funkčně spjaté orgány tvoří orgánové soustavy. Zkoumají se na mikroskopické i makroskopické úrovni. Jsou předmětem studia *organologie*, která se dělí na více oborů, např.
  - *osteologie* – nauka o kostech
  - *myologie* – nauka o svazech
  - *artrologie* – nauka o kloubech a dalších typech kostních spojů
  - *kardiologie* – nauka o srdci
  - *angiologie* – nauka o cévní soustavě
  - *neurologie* – nauka o nervové soustavě
  - *dermatologie* – nauka o kůži

Tkáň bývá nejčastěji definována jako soubor buněk přibližně stejného tvaru (morfologie), funkce (fyziologie) a původu (ontogeneze). Nedílnou složkou tkání je ale i tzv. mezibuněčná (intercelulární) hmota, která se nachází mezi buňkami, popř. obklopuje skupiny buněk, a jež často ovlivňuje stěžejní vlastnosti tkání. Tkáň (řecky *histos*, latinsky *textus*) je tedy nutno definovat šířeji, a to jako **komplex buněk přibližně stejného tvaru (morfologie), funkce (fyziologie) a původu (ontogeneze), mezibuněčné hmoty a jejich vzájemných interakcí**. Poměr mezi zastoupením buněčné a mezibuněčné složky se může u jednotlivých tkání i výrazně lišit. Tkáně, jejichž vlastnosti jsou dány vlastnostmi jejich buněk, obsahují převážně buňky, naopak u tkání funkčně závislých na charakteru mezibuněčné hmoty dominuje mezibuněčná složka.

Zatímco např. těla rostlin jsou napříč taxonomickými skupinami morfologicky poměrně jednotná, mezi živočichy najdeme mnoho typů tělních plánů, jež se od sebe mohou svým uspořádáním výrazně lišit. Hlavní orgánové systémy se sice vyskytují u většiny vývojových linií živočichů, jejich stavba je však často při porovnání jednotlivých skupin odlišná, i když někdy vykazují zdánlivou podobnost získanou konvergentní evolucí.

Živočišné tkáně se obvykle klasifikují do následujících typů:

- tkáň krycí a výstelkové (epitely)
- tkáň pojivové a opěrné
- tkáň svalové
- tkáň nervové
- tkáň tekuté (trofické)

## 2 HISTOGENEZE

### 2.1 Vymezení problematiky

---

Histogeneze je diferenciací tkání ze skupin funkčně nerozlišených buněk. Probíhá v nejčasnější fázi ontogeneze (individuálního vývoje), tedy během tzv. embryogeneze. Živočichové se rozmnožují jak nepohlavně, tak pohlavně. Součástí pohlavního rozmnožování je fúze pohlavních buněk během procesu oplození. Tato fáze bývá také často charakterizována jako počátek individuálního vývoje organismu. Před ní se však, jako iniciační fáze ontogeneze, popisuje tzv. *progeneze* zahrnující vývoj zárodečných (pohlavních) buněk a jejich fúzi (fertilizaci). Po ní následuje *blastogeneze* – vývoj zárodečných listů, z nichž se následně diferencují jednotlivé tkáně (histogeneze). Protože v raných fázích embryonálního vývoje se u mnohobuněčných organismů diferencují jednotlivé tkáně, vytváří embryogeneze rámec, který je třeba vnímat pro plné pochopení histologické stavby těla.

### 2.2 Pohlavní buňky

---

#### 2.2.1 Úvod

Pohlavní buňky, *gamety*, jsou v mnoha ohledech výrazně odlišné od jiných buněk v těle. Jedná se o haploidní buňky, jejich jádra proto obsahují pouze jednu sadu chromozomů (u člověka 23). Netvoří klasické tkáně, ale vystupují jako samostatné buňky. Mužské (samčí) a ženské (samičí) gamety se od sebe podstatně liší v řadě aspektů. Mužské gamety, *spermie*, jsou velmi malé, jsou aktivně pohyblivé (motilní) a tvoří se po dlouhou dobu života v obrovských množstvích. Ženské gamety, *vajíčka*, jsou naopak velké (jde o největší lidské buňky vůbec), samostatně nepohyblivé (usedlé, sesilní) a tvoří se pouze v kratší fázi života a v relativně malých množstvích.

#### 2.2.2 Spermie

Spermie (*spermium*) je mužská pohlavní buňka (samčí gameta). Tvoří se v mužských pohlavních žlázách, varlatech, procesem zvaným *spermiogeneze*. Spermie je jedna z nejmenších buněk lidského těla. Svou morfologií, fyziologií a ontogenezí je zcela jedinečná. Základními částmi spermie jsou hlavička, střední oddíl a bičík.

- **hlavička:** Má tvar zploštělé hrušky směřující užším koncem dopředu. Délka je asi 5 µm, šířka 3 µm a tloušťka 2 µm. Hlavním obsahem hlavičky je haploidní buněčné *jádro* (samčí prvojádro, pronukleus). V přední části hlavičky hned pod membránou se nachází tzv. *akrozom*, plochý prohnutý váček kopírující tvar jádra, obalený membránou a obsahující směs enzymů (ve vnější membráně, blíže k povrchu hlavičky, je hyaluronidáza, ve vnitřní membráně, přiléhající k jádru, je akrozin), které se uplatňují při průchodu spermie přes obaly vajíčka během oplození. Akrozom vzniká v průběhu spermiogeneze fúzí několika cisteren Golgiho aparátu.
- **střední oddíl:** Následuje za hlavičkou a je dlouhý asi 6–8 µm. Obsahuje na začátku dva *centrioly*. Proximální centriol (blíže k hlavičce) se uplatňuje po oplození při tvorbě dělicího vřeténka prvního mitotického dělení zygoty. Distální centriol (dále od hlavičky) slouží jako kinetozom, z něhož odstupuje axonema (středový svazek mikrotubulů) bičíku. Okolo počátečního úseku axonematu ve středním oddílu je tzv. *mitochondriální pochva* – spirálovitě uspořádaná skupina několik desítek mitochondrií, jejichž význam při tvorbě energie je pro aktivně se pohybující spermii stěžejní.
- **bičík:** Jedná se o nejdelší a nejtenčí část spermie. Jeho délka je asi 40–45 µm. Z hlediska funkčního jde o pohybovou organelu, zajišťující vlastní pohyb spermie. Obsahuje axonema (centrální duplet a 9 periferních dupletů mikrotubulů spojených dyneinovými raménky) a zpevňující, podélně probíhající vlákna cytoskeletu.

Spermie jsou z těla vypuzovány prostřednictvím tzv. **ejakulátu** (spermatu, starší české označení chám). Jedná se o substanci polotekuté (gelovité) konzistence. Při jedné ejakulaci je jeho objem obvykle mezi 2 a 5 ml, nejčastěji 3–4 ml. V 1 ml bývá 20–100 milionů spermií. Za problematický je považován pokles množství spermií pod 20 milionů (někdy se uvádí 15 milionů) na 1 ml a pokles celkového množství spermií v ejakulátu pod 40 milionů. Spermie samotné tvoří pouze několik procent objemu ejakulátu (do 5 %). Zbytek připadá na tzv. seminální plazmu, která je produktem varlat, nadvarlat, zejména však přidatných žláz mužského pohlavního ústrojí (měchýřkovitých žláz a prostaty). Seminální plazma je tvořena vodou, stovkami typů bílkovin, monosacharidy, minerály a dalšími látkami. Její pH je 7–8. Největší část ejakulátu, asi 60–70 %, tvoří sekrety měchýřkovitých žláz. Obsahují fruktózu (hlavní zdroj energie pro spermie), prostaglandiny (tlumí imunitní odezvu ženského pohlavního systému vůči spermiím a zvyšují kontrakce svaloviny ženských vývodných pohlavních cest při „nasávání“ spermií) a semenogelin (bílkovina zajišťující gelovatění ejakulátu a tím i dočasné omezení pohyblivosti spermií). Prostata dodává asi 20–30 % objemu ejakulátu. Její sekrety obsahují ionty (z kationtů zejména sodný, draselný, vápenatý, hořečnatý a zinečnatý, z aniontů hlavně chloridy a citráty), důležitou součástí je však i tzv. prostatický specifický antigen, který po ejakulaci zkapalňuje ejakulát. Několik málo procent dodávají do objemu ejakulátu výměšky varlat (Sertolliho buněk), nadvarlat, bulbouretrální (Cowperovy) žlázy a parauretrálních žláz (drobné žlásky v močové trubici).

## 2.2.3 Vajíčka

Vajíčko (*ovum*) je ženská pohlavní buňka (samičí gameta). Tvoří se v ženských pohlavních žlázách, vaječnících, procesem zvaným *oogeneze*. Vajíčko je největší lidská buňka. Má přibližně kulovitý tvar, jeho průměr je asi 110–140  $\mu\text{m}$ . Buněčná membrána vajíčka se označuje jako *oolema* (na jejím povrchu jsou mikrokylky). Okolo oolemy se nachází další vrstva, *zona pellucida* – silný obal (tloušťka asi 15–20  $\mu\text{m}$ ) tvořený glykoproteiny. Umožňuje navázání spermií a jejich penetraci k povrchu oolemy vajíčka. Mezi oolemou a glykoproteinovou *zona pellucida* je štěrbinovitý, tzv. *periviteliní prostor*. Vnitřní hmota vajíčka (cytoplazma) se označuje jako *ooplazma*. Uvnitř je haploidní buněčné *jádro* (samičí prvojádro, pronukleus) a další organely (vajíčko je jejich jediným „dodavatelem“ do zygoty). Kromě toho se uvnitř vajíčka nacházejí specializované organely. Těsně pod membránou jsou to tzv. *kortikální granula*, drobné váčky obalené membránou, jejichž obsah po proniknutí první spermie do vajíčka během oplození brání penetraci dalších spermií (zabraňují polyspermii). V ooplasmě se nachází malé množství zásobních látek („žloutku“) určených pro prvních několik dní vyvíjejícího se embrya (do doby, než embryo vstoupí do dělohy a začne se implantovat do její stěny).

## 2.3 Progeneze

### 2.3.1 Úvod

Progeneze zahrnuje vývoj pohlavních buněk (gametogenezi) a fertilizaci (oplození, fúzi pohlavních buněk). Pohlavní buňky, gamety, vznikají v pohlavních žlázách procesem označovaným jako gametogeneze. Jejím základem je dělení typu meiózy. Základem pro vznik gamet jsou tzv. prapohlavní (prvopohlavní) buňky, zvané **gonocyty** či **gametogonie**. Jsou to diploidní buňky, které se diferencují od ostatních tělesných buněk již ve velmi časných fázích prenatálního vývoje. To je důležité proto, že pohlavní buňky jsou základem potenciálního nového jedince a je nutno je chránit před velkým množstvím buněčných dělení, kterými procházejí během vývoje ostatní buňky embrya a jež by zvyšovala pravděpodobnost chyb během opakovaných replikací genetického materiálu. V šestém týdnu prenatálního vývoje vcestují gametogonie do základů pohlavních žláz v zadní části břišní dutiny. Další průběh jejich vývoje závisí na tom, zda je embryo mužského, nebo ženského pohlaví. V obou případech procházejí gametogonie **proliferací** (mitotickým dělením, které zvyšuje jejich zásobu) a následným **zráním** (meiotickým dělením, které vede ke vzniku plnohodnotných haploidních pohlavních buněk). Obecně probíhá gametogeneze v následujících krocích:

- **gametogonie** ( $2n$ ) – mitoticky se množí (proliferace), část se mění na primární gametocyty
- **primární gametocyty** ( $2n$ ) – vstupují do meiózy (do prvního zracího dělení)
- **sekundární gametocyty** ( $1n$ ) – pokračují v meióze (vstupují do druhého zracího dělení)
- **gametidy** ( $1n$ ) – jsou výsledkem meiózy, vyžívají na hotové pohlavní buňky
- **gamety** ( $1n$ ) – zralé pohlavní buňky



## 2.3.2 Spermiogeneze

Spermiogeneze je proces, během něhož se tvoří spermie. Probíhá v mužských pohlavních žlázách, varlatech, a to asi 60–80 dní. Místem vzniku spermií jsou *semenotvorné kanálky* v lalůčcích varlete. Kanálky mají průměr asi 200  $\mu\text{m}$  a celkovou délku asi 500 m. Jejich výstelku tvoří jedna vrstva vysokých buněk (tzv. Sertolliho buňky), mezi jejímiž laterálními plochami jsou široké štěrby (záhyby), v nichž se v několika vrstvách nacházejí jednotlivá vývojová stadia spermií (tzv. spermiogenní epitel). Při bázi epitelu (při vnějším obvodu kanálku) jsou nejméně zralé vývojové fáze spermií, při povrchu epitelu (nejblíže do nitra semenotvorných kanálků) najdeme již zralé spermie. Základem tvorby spermií je buněčné dělení typu meiózy, při němž z původních diploidních buněk, spermiogonií, vznikají haploidní spermie. Velikost jednotlivých vývojových stadií spermií se v průběhu spermiogeneze zmenšuje. Spermie se začínají tvořit od puberty (přibližně od věku 13–14 let), a to obvykle v množství stovek milionů denně. Spermiogeneze probíhá po několik desetiletí, až do stáří (ve vyšším věku se však zpomaluje). Diferenciace spermií probíhá v následujících krocích:

- **spermiogonie:** Jedná se o výchozí diploidní buňky (mužské gametogonie). Nacházejí se v nejhlubší vrstvě spermiogenního epitelu mezi Sertolliho buňkami semenotvorných kanálků. Procházejí proliferací (mitotickým dělením), při níž část vytvořených buněk slouží jako zásobárna pro tvorbu dalších spermiogonií a další část se diferencuje na primární spermiocyty, jež se posouvají do apikálnější vrstvy spermiogenního epitelu a postupují do dalších fází spermiogeneze.
- **primární spermiocyty:** Označují se také jako *spermiocyty I. řádu*. Jedná se o stále ještě diploidní buňky, které však již zahajují meiotické dělení (první zrací dělení).

Mezi vrstvou spermiogonií v bazální zóně a vrstvou primárních spermiocytů nad ní se mezi sousedními Sertolliho buňkami nacházejí velmi těsné mezibuněčné spoje (*zonulae occludentes*). Ty chrání dělicí se primární spermiocyty (a další buněčné fáze) před imunitním systémem z krevních kapilár nacházejících se ve vazivovém obalu semenotvorných kanálků, který by jinak považoval tyto buňky za cizí (z důvodů počínajícího meiotického dělení mají již jinou genetickou výbavu než ostatní tělesné buňky) a ničil by je. Těsné spoje tvoří difúzní bariéru mezi krví a spermiogenním epitelem, zvanou **hematotestikulární bariéra** (obdobu hematoencefalické bariéry v mozku). Bariéra se přechodně rozrušuje ve chvíli, kdy jí procházejí primární spermiocyty z báze epitelu do vyšších vrstev.

- **sekundární spermiocyty:** Označují se také jako *spermiocyty II. řádu*. Vznikají během prvního zracího dělení, jsou tedy již haploidní. Pokračují druhým zracím dělením.
- **spermatidy:** Vznikají během druhého zracího dělení.

Až po tento krok je vývoj spermií označován jako *spermiocytogeneze*. Spermatidy se poté zanoří do záhybů na apikální ploše Sertolliho buněk, kde prodělávají další zrání. Tato další fáze se označuje jako *spermiohistogeneze*. Její součástí je redukce celkové velikosti spermatid (až na velikost hlavičky budoucí spermie), redukce velikosti jádra (asi na desetinu původní velikosti), tvorba akrozomu, vytvoření bičíku a „odhození“ přebytečných částí cytoplazmy (tzv. reziduálních tělísek). Hotové spermie se následně uvolní do lumina semenotvorného kanálku a pokračují k vývodům varlete a do nadvarlat, kde se dovyvíjejí ještě další asi 2 týdny (procházejí úpravami, bez nichž by nebyly oplození schopné).

## 2.3.3 Oogeneze

Oogeneze je proces, při němž se tvoří vajíčka. Probíhá v ženských pohlavních žlázách, vaječnících. Místem diferenciace vajíček jsou tzv. *folikuly* – shluky folikulárních buněk umístěné ve vazivu vaječníku a obklopující vznikající vajíčko. Základem tvorby vajíček je buněčné dělení typu meiózy, při němž z původních diploidních buněk, oogonií, vznikají haploidní vajíčka. Velikost jednotlivých vývojových stadií vajíček se během oogeneze, na rozdíl od spermií, zvětšuje. Načasování oogeneze je diametrálně odlišné od spermiogeneze. První fáze probíhá již od 3. do 5. měsíce prenatálního vývoje, potom se proces zastaví a obnovuje se až v pubertě, ve věku přibližně 12–13 let. Probíhá však pouze do začátku klimakteria, kdy se definitivně ukončí. Rovněž počet vajíček (zejména zralých) vytvořených za život ženy je nesrovnatelně nižší než počet spermií, které se vytvoří u muže. Diferenciace vajíček probíhá v následujících krocích:

- **oogonie:** Jedná se o výchozí diploidní buňky (ženské gametogonie). Procházejí proliferací (mitotickým dělením), při které část takto vytvořených buněk slouží jako zásobárna pro další oogonie (a jejich následná mitotická dělení) a další část se diferencuje na primární oocyty, které postupují do dalších fází oogeneze.
  - **primární oocyty:** Označují se také jako *oocyty I. řádu*. Jedná se o diploidní buňky, které však již zahajují meiotické dělení (první zrací dělení). To má však vřelmi nezvyklý časový průběh. Přeruší se v diplotenním stádiu profáze a na velmi dlouhou dobu se v tomto stavu zakonzervují (období klidu označujeme jako diktyotenní stádium). Od 3. do 5. měsíce prenatálního vývoje se tímto způsobem ve vaječnících embrya ženského pohlaví vytvoří několik milionů primárních oocytů. Poté se již další netvoří a dochází pouze k jejich zániku (atrézii), takže v době narození jich zbývá asi 1–2 miliony a ve věku, kdy žena vstoupí do plodného věku, pouze několik stovek tisíc. Během několika let relativního klidu (tedy v průběhu diktyotenního stádia) dochází ke zvětšování velikosti primárních oocytů a k syntéze zásobních látek, které se ukládají v cytoplazmě. Primární oocyty se ještě během prenatálního věku obalí folikulárními buňkami, které regulují další vývoj vajíček. Tímto způsobem vznikají tzv. *folikuly*, které se dále proměňují následujícím způsobem:
    - *primordiální folikuly:* Jedná se o nejpůvodnější folikuly, které vznikají ve vaječnících ještě během prenatálního vývoje ženy. Obsahují malý primární oocyt, jenž je obklopený jednou vrstvou plochých folikulárních buněk.
    - *rostoucí folikuly:* Od zahájení biologických cyklů u ženy se v pravidelných, přibližně měsíčních periodách aktivuje na začátku každého cyklu skupina (tzv. kohorta) asi 10 primordiálních folikulů. Ty začnou růst a měnit se na tzv. rostoucí folikuly. Folikulární buňky obklopující primární oocyt se změní z plochých na kubické a zvětší se počet jejich vrstev (z původních jednovrstevných – *unilaminárních* folikulů vznikají vícevrstevné – *multilaminární* folikuly).
    - *zrající folikuly:* Asi týden po začátku daného cyklu se jeden (nejrychleji rostoucí) folikul mění na tzv. zrající folikul. V něm se dalším množením a rozstupem folikulárních buněk vytváří stále se zvětšující dutina vyplněná tekutinou. Ostatní rostoucí folikuly zanikají.
    - *zralé folikuly:* Těsně před ovulací se zrající folikul mění na folikul zralý (či také Graafův). Je velký asi 1–1,5 cm a prominuje na povrchu vaječníku. Uvnitř dutiny folikulu se při stěně v malém hrboleku z folikulárních buněk (tzv. *cumulus oophorus*) nachází oocyt.
- Mezi endotelovými buňkami krevních kapilár v okolí folikulů jsou velmi těsné mezibuněčné spoje (*zonulae occludentes*). Ty chrání dělicí se primární oocyty (a další buněčné fáze) před působením elementů imunitního systému přicházejících právě z okolních krevních kapilár, které by jinak považovaly oocyty za cizí (z důvodů počínajícího meiotického dělení mají již jinou genetickou výbavu než ostatní tělesné buňky) a ničily by je. Těsné spoje tvoří difúzní bariéru mezi krví a vyvíjejícím se oocytem, zvanou **hematofolikulární bariéra** (je to obdoba hemoencefalické bariéry v mozku a hematotestikulární bariéry v semenotvorných kanálcích).
- **sekundární oocyty:** Označují se také jako *oocyty II. řádu*. Vznikají ve zralém folikulu po dokončení prvního zracího dělení, a to až těsně před ovulací (ačkoliv toto dělení začalo již během prenatálního vývoje). První dceřinou buňkou je sekundární oocyt stejné velikosti jako primární, druhou je tzv. *pólocyt* (pólové tělísko), což je velmi malá buňka s haploidním jádrem, jež se vyloučí do perivitellinního prostoru. Sekundární oocyt je tedy již haploidní buňkou. Na povrchu *zona pellucida* se i po ovulaci nacházejí dvě až tři vrstvy folikulárních buněk, v souhrnu označované jako *corona radiata*. První zrací dělení je tedy výrazně asymetrické. Účelem je šetření hmotou vajíčka.
  - **ootidy:** Vznikají během druhého zracího meiotického dělení. To však začne pouze u ovulovaných sekundárních oocytů a zastaví se v metafázi. Pokud není oocyt oplozen, je vyplaven menstruační krví a druhý cyklus meiózy se nedokončí. Pokud však oplozen je, dělení se dokončí a vzniká sekundární oocyt a další pólocyt. Rovněž toto dělení je tedy výrazně asymetrické. Ootida je však již v době svého vzniku oplozena, takže vlastně jako samostatné stádium, stejně jako „hotové“ samostatné vajíčko, reálně neexistuje a místo ní vzniká rovnou zygota (oplozené vajíčko).

### 2.3.4 Fertilizace

Fertilizace čili oplození (početí, koncepce) je splynutí (fúze) spermie a vajíčka do buňky jediné, tzv. *zygoty*. Oplozením dochází ke vzniku jedince odlišného genetického charakteru, než měly obě vstupující pohlavní buňky. Zygota jakožto diploidní buňka je první buňkou této geneticky nové generace. U člověka dochází k procesu oplození nejčastěji ve vejcovodu, kde se spermie setkají s vajíčkem. Vajíčko putuje ve vejcovodu směrem k děložní dutině, a to pasivně, pomocí pohybu řasinek ve výstelce vejcovodu a pomocí peristaltiky jeho hladké svaloviny. Spermie postupují směrem opačným. Po ejakulaci během kopulace (koitu) se spermie uvolňují do poševní klenby. Odtam putují do děložní dutiny a následně do vejcovodů, a to aktivním pohybem pomocí bičků (rychlostí několika mm za minutu). K vajíčku se spermie dostanou jednak na základě chemotaxe (jsou přitahovány chemickými látkami vylučovanými vajíčkem), jednak pomocí termotaxe (vnímají teplo putujícího vajíčka).

Spermie prodělávají během putování mužským i ženským pohlavním traktem chemické změny, bez nichž by nebyly schopné oplození. Během průchodu mužským pohlavním traktem se k nim přidávají složky ejakulátu, které blokují předčasnou akrozomální reakci a zvyšují pH na mírně zásadité. To je nutné pro přežití spermií v poševní klenbě, kde je prostředí z důvodů mikrobiální ochrany naopak kyselé. Během průchodu spermií ženským pohlavním traktem dochází k tzv. **kapacitaci**. Během ní se povrch spermie zbavuje látek blokujících akrozomální reakci a zvyšuje se jejich rychlosti (dochází k tzv. hyperaktivaci), čímž spermie získávají schopnost efektivně najít, rozpoznat a oplodnit vajíčko. Kapacitace trvá několik hodin. Bez kapacitace jsou spermie nefunkční. Je-li nutné oplodnit vajíčko *in vitro* („ze zkumavky“), kapacitaci je potřeba navodit uměle.

Při ejakulaci se do poševní klenby uvolní stovky milionů spermií. Děložním hrdlem však do děložní dutiny projdou pouze asi 1–2 % z nich. Během průchodu děložní dutinou dochází k další početní redukci, přičemž k vajíčku dospěje, během několika desítek minut po ejakulaci, jenom několik stovek spermií. Samotný proces fertilizace probíhá ve dvou krocích, kterými jsou syngamie a karyogamie.

- **syngamie:** Jde o penetraci obsahu spermie do vajíčka (oocyty). Její součástí je tzv. *akrozomální reakce* – fúze povrchové membrány spermie s vnější membránou akrozomu následovaná exocytózou enzymového obsahu akrozomu. Uvolněné akrozomální enzymy poté rozruší struktury kolem vajíčka a umožní proniknutí spermií k jeho povrchu. Syngamie probíhá v těchto krocích:
  - Nejprve se spermie setkají s buňkami *corona radiata* obklopujícími vajíčko. Vnější akrozomální membrána spermie mezi ně uvolňuje enzym hyaluronidázu, který rozrušuje jejich mezibuněčné kontakty, spermie tak pronikají mezi buňky *corona radiata*, přičemž v postupu si pomáhají i aktivním pohybem pomocí bičků.
  - Po proniknutí přes *corona radiata* se hlavička spermie naváže na povrch *zona pellucida* a vnitřní akrozomální membrána uvolní enzym akrozin, který rozloží glykoproteiny tvořící *zona pellucida*. Spermie si tak vyhloubí šikmý tunel skrz *zona pellucida* až k oolemě vajíčka.
  - Jakmile se hlavička spermie naváže k oolemě vajíčka, dojde k fúzi její membrány s membránou vajíčka, čímž dojde k proniknutí vnitřních struktur spermie (jádra, mitochondrií, centriolů a mikrotubulů bičku) do cytoplazmy vajíčka. Jde v podstatě o fagocytózu spermie vajíčkem. Kromě jádra jsou následně všechny struktury pocházející se spermie ve vajíčku odbourány.

Po vniknutí první nejrychlejší spermie nastane tzv. *kortikální reakce* – exocytóza obsahu kortikálních granul vajíčka do perivitelinního prostoru. Tím dojde k chemickému zablokování oolemy pro další spermie (proniknutí více spermií do jednoho vajíčka, tzv. polyspermie, je u lidí neslučitelné s dalším vývojem zygoty). Syngamie je proces, jenž je signálem k úplnému dokončení zrání vajíčka (dojde k ukončení druhé fáze meiózy a k vyloučení druhého pólocytu do perivitelinního prostoru).

- **karyogamie:** Jde o spojení (fúzi) haploidních jader spermie (samčího prvojádra) a vajíčka (samičího prvojádra) do jediného diploidního jádra, které se označuje jako *synkaryon*. Následkem tohoto procesu dojde ke vzniku diploidního počtu chromozomů zygoty a tím ke vzniku nové genetické kvality. Poté následuje první mitotické dělení zygoty. Toto dělení je už začátkem blastogeneze (rýhování), tedy i počátkem prenatalní fáze života nového jedince. Všechny ostatní orgány, které během fúze pohlavních buněk pronikly ze spermie do vajíčka, jsou rozloženy enzymy vajíčka.

## 2.4 Blastogeneze

### 2.4.1 Úvod

Blastogeneze je nejčasnější fáze ontogenetického vývoje jedince, následující bezprostředně po fertilizaci. U člověka trvá 3–4 týdny vývoje po oplození. Na jejím začátku je jediná buňka – zygota, na konci je vytvořeno již rané embryo s diferencovanými zárodečnými listy („blasty“) a základy jednotlivých tkání. Prenatální fáze vývoje se u člověka (a ostatních živorodých savců) odehrává uvnitř těla matky v děloze, proto tento vývoj nazýváme také jako intrauterinní (*uterus* = děloha).

### 2.4.2 Rýhování

Rýhování je první fází blastogeneze. Jedná se o přeměnu zygoty v **morulu** (podle podobnosti s plodem moruše) – kulovitý útvar vyplněný buňkami a obklopený *zona pellucida*. Trvá od prvního do třetího až čtvrtého dne po oplození. Jedná se o několik počátečních dělení zygoty a buněk z ní vznikajících. Během dělení vznikají mezi buňkami rýhy, které vzájemně oddělují dceřiné buňky, což dalo tomuto procesu jeho pojmenování. Rýhující se zygota putuje vejcovodem (pomocí řasinek a peristaltiky) směrem do děložní dutiny. Po celou dobu je tento rýhující se útvar přibližně stejně velký jako zygota (vajíčko). Dceřiné buňky tedy po dělení nezvětšují svůj objem, naopak s každým dalším dělením se zmenšují. Rýhování probíhá v následujících krocích:

- Na konci prvního dne po oplození se objeví první meridionální (poledníková) rýha, čímž vznikne dvoubuněčné stádium (stádium dvou blastomer). Obě blastomery jsou stejně velké a identické.
- Na konci druhého dne po oplození se objeví druhá meridionální rýha a vzniká tak čtyřbuněčné stádium tvořené stále přibližně stejně velkými a identickými blastomery.
- Během třetího dne se objeví třetí rýha kolmá na obě předchozí (tzv. ekvatoriální – rovníková) a vyvine se tak osmibuněčné stádium, které se označuje jako **morula**. Všechny buňky jsou prozatím morfologicky víceméně totožné a do tohoto stádia jsou rovněž totipotentní – nediferencované a schopné po eventuálním oddělení samostatného vývoje v nové embryo.

Totipotence prvních buněk embrya může vyústit ve vícečetnou graviditu (multiparitu). Ta nastane v případě, kdy se obě blastomery dvoubuněčného stádia od sebe úplně oddělí, popř. se vícebuněčné stádium rozdělí na dva samostatné shluky buněk a každý takový útvar se potom může vyvinout v samostatné embryo. Vznikají tak jednovaječná čili **monozygotická** dvojčata. Vznik monozygotických dvojčat (či vícečat) je jediným případem nepohlavního rozmnožování u člověka. Protože jsou takto vzniklí jedinci geneticky identičtí (mají stejnou sestavu pohlavních chromozomů), jsou i stejného pohlaví. Naproti tomu dvouvaječná čili **dizygotická** dvojčata vznikají, když se při ovulaci uvolní do vejcovodu současně dvě vajíčka a obě jsou následně oplozena, každé samostatnou spermií. Dvouvaječná dvojčata jsou si sice geneticky blízká, nikoliv však identická. Mohou být stejného i odlišného pohlaví.

- Na konci třetího dne se dalším rýhováním objevuje šestnáctibuněčné stádium (morula). Všechny buňky v této fázi ještě stále obklopuje *zona pellucida*. Během třetího dne již však není rýhování úplně symetrické a synchronní, některé buňky se dělí rychleji a jiné pomaleji.
- Od čtvrtého dne je morula tvořena kulovitým shlukem již několika desítek buněk. Začíná u nich první buněčná diferenciace, během které se začnou odlišovat buňky na povrchu (budoucí trofoblast) od buněk umístěných uvnitř (budoucí embryoblast).

### 2.4.3 Vývoj blastocysty

Morula se od čtvrtého dne po oplození mění na **blastocystu**. Blastocysta je typickou embryonální strukturou savců. Jedná se o dutý kulovitý útvar tvořený dvěma skupinami buněk (resp. prvními dvěma diferencovanými tkáněmi). Na povrchu se nachází **trofoblast**, sestávající z jedné vrstvy plochých buněk. Vzniká z povrchových buněk moruly. Uvnitř je **embryoblast**, tvořený malým shlukem buněk soustředěných při jednom pólu blastocysty pod povrchem trofoblastu (od této fáze nazývanému embryonální pól). Vzniká z vnitřních buněk moruly. Zbytek vnitřku blastocysty vyplňuje dutina

zvaná *blastocél* či *lecitocél*, zprvu vyplněná tekutinou. Blastocysta vstupuje čtvrtý den po oplození z vejcovodu do děložní dutiny, kde se volně pohybuje asi dva dny. Zhruba šestý den po oplození se *zona pellucida* vlivem zvětšující se blastocysty rozpustí, blastocysta se tak „vyklube“ („vylíhne“), zvětší se a sedmý den po oplození se začne implantovat (uhníždovat, nidovat) do děložní sliznice. Trofoblast i embryoblast se od osmého dne vývoje (od počátku druhého týdne) dále diferencují.

- **diferenciace trofoblastu:** Buňky trofoblastu se množí a stratifikují do dvou vrstev:
  - *cytotrofoblast*: Jedná se o vnitřní vrstvu tvořenou klasickými jednojadernými buňkami.
  - *syncytiotrofoblast*: Jde o vnější vrstvu, v níž buňky splývají ve vícejaderné syncytium. Syncytiotrofoblast zajišťuje svou enzymatickou aktivitou a pomocí specifických adhezních proteinů prorůstání blastocysty do děložní sliznice, tedy implantaci (uhníždění, nidaci).

Při implantaci se blastocysta přikládá k povrchu děložní sliznice svým embryonálním pólem. Implantace trvá 2–3 dny a je tedy dokončena do desátého dne od oplození. Po zanoření celé blastocysty do děložní sliznice je místo jejího vstupu (tzv. implantační kráter) zacelen fibrinovým koagulem, přes které přeroste nová děložní sliznice. Po několika dnech se syncytiotrofoblast napojí na krevní oběh matky a v dalším vývoji se mění na placentu.

Embryo je během cesty vejcovodem vyživováno **cytotroficky** (ze zásobních látek původního oocyty), po vstupu do děložní dutiny se z důvodů vyčerpání žloutkových zásob výživa mění na **histotrofickou** (je realizována organickými látkami uvolňujícími se z děložní sliznice při implantaci). Po dokončení implantace a se vznikem cévního systému nastane fáze výživy **hemotrofické** (z krve matky prostřednictvím placenty), která trvá až do konce prenatálního vývoje.

- **diferenciace embryoblastu:** Buňky embryoblastu se rozdělí tzv. delaminací na dvě na sebe téměř naléhající vrstvy buněk – epiblast a hypoblast. Obě vrstvy vytvoří protáhlý plochý bilaminární (dvouvrstevný) útvar označovaný jako zárodečný terčík (*discus proligerus*). Jeho délka v osmém dni vývoje je asi 100  $\mu\text{m}$  (celá blastocysta měří v průměru asi 500  $\mu\text{m}$ ).
  - *epiblast*: Jde o vrstvu vysokých buněk orientovanou směrem k trofoblastu. Část buněk epiblastu se rozvolní, rozestoupí směrem k embryonálnímu pólu blastocysty a nad epiblastem ohraničí tzv. amniovou dutinu (později se vyplní amniovou tekutinou).
  - *hypoblast*: Je tvořen vrstvou nižších buněk orientovaných do dutiny blastocysty. Buňky na jeho okrajích proliferují a obrůstají blastocél. Vznikne tak primární žloutkový váček (bez žloutku). Od stěny žloutkového váčku se vně oddělují další buňky, jež vytvoří řídkou tkáň (tzv. extraembryonální mezenchym), která vyplní štěrbinu mezi trofoblastem a stěnou žloutkového váčku. V ní se tvoří dutinky, které poté splynou v jednotnou extraembryonální dutinu. Extryembryonální mezenchym vytvoří dvě vrstvy, vnitřní (pokryje amniový a žloutkový váček) a vnější (přimkne se k trofoblastu). Na konci druhého týdne obrostle oblast primárního žloutkového váčku znovu buňkami hypoblastu, čímž vznikne sekundární žloutkový váček (opět bez žloutku), jenž vytlačí oddělující se primární žloutkový váček dále od embrya. Na konci druhého týdne se tak zárodečný terčík nachází mezi amniovou dutinou a sekundárním žloutkovým váčkem.

## 2.4.4 Gastrulace

Gastrulace je diferenciace zárodečných listů – ektodermu, entodermu, a mezodermu. Zahrnuje třetí týden embryonálního vývoje. Všechny zárodečné listy vznikají z epiblastu. Hypoblast ustupuje a tvoří pouze dočasnou výstelku žloutkového váčku. Vznikem tří zárodečných listů se původně bilaminární zárodečný terčík mění na trilaminární. Na počátku třetího týdne se ve středové podélné ose epiblastu, v jeho kaudální (k ocasnímu konci směřující) polovině, vytvoří tzv. *primitivní proužek*, který se poté vchlípí ve žlábk. Přední (kraniální) okraj proužku se zakončí tzv. *primitivním (Hensenovým) uzlem*, jenž se vchlípí v jamku. Od ní začne směrem k hlavovému konci embrya mezi epiblastem a hypoblastem vyrůstat tzv. *chordomezodermový výběžek*. Vzniká z něho tzv. *chorda dorsalis* (struna hřbetní) jakožto primitivní opěrná struktura. Primitivní proužek, primitivní uzel a chordomezodermový výběžek jsou organizačními centry diferenciace jednotlivých zárodečných listů.

- **diferenciace ektodermu:** Vnější zárodečný list, ektoderm, se vyvíjí přímo z epiblastu. Během druhé poloviny třetího týdne vývoje v něm začíná důležitý proces, označovaný jako *neurulace*. Během něho se indukčním působením chordomezodermového výběžku vyvine ve středové podélné ose zárodečného terčíku ztlustění, tzv. *neurální ploténka* (či *neuroektoderm*). Ta se během krátké doby po celé délce vchlípí dovnitř za vzniku tzv. *neurálního žlábků*. Okraje neurálního žlábků, tzv. *neurální lišty*, se k sobě postupně po celé délce připojí a odštěpí tak dovnitř embrya tzv. *neurální trubici*. Ta je základem pro vývoj centrální nervové soustavy (mozku a míchy). Na základě toho se diferencuje kraniokaudální (podélná) osa embrya (odliší se hlavový a ocasní konec). Neurální lišty se ale také vchlípí pod povrch a vytvoří podél neurální trubice párové provazce. Z buněk neurálních lišt se diferencuje celá řada specializovaných buněk, část se však rozpadá za vzniku tzv. *ektomezenchymu*, který doplní majoritní (endo)mezenchym diferencující se z mezodermu (viz níže).
- **diferenciace entodermu:** Vnitřní zárodečný list, entoderm, se vyvíjí z buněk primitivního uzlu. Buňky z něho postupně vycestují mezi epiblast a hypoblast a šíří se plošně všemi směry, odtlačují hypoblast do periferie a nahradí ho. Zárodečný terčík poté tvoří jedna vrstva buněk ektodermu (epiblastu), pokračujícího ve výstelku amniové dutiny, a jednou vrstvou buněk entodermu, který nahradil hypoblast a pokračuje jako výstelka žloutkového váčku. Diferencuje se tak dorzoventrální osa embrya (morfologicky se odliší dorzální – hřbetní plocha od ventrální – břišní plochy).
- **diferenciace mezodermu:** Střední zárodečný list, mezoderm, vzniká z buněk primitivního proužku (po celé jeho délce) a z buněk chordomezodermového výběžku. Buňky budoucího mezodermu vycestují mezi ektoderm a entoderm a vyplní štěrbinovitý prostor mezi nimi. Část mezodermu se rozpadá za vzniku řídké tkáně zvané *embryonální mezenchym* (resp. *endomezenchym*). Samotný mezoderm se záhy po svém vzniku uspořádá do několika úseků. Ve směru od středové osy embrya (chordy) směrem do stran (laterálně) je to paraaxiální, intermediární a laterální mezoderm.
  - *paraaxiální mezoderm:* Jde o část mezodermu, která se vyvíjí oboustranně podél chordy. Mezi 20. a 35. dnem vývoje se příčně rozsegmentuje na tzv. somity (prvosegmenty). Za tuto dobu se postupně, ve směru od hlavového k ocasnímu konci, vytvoří 42–44 somitů. Somity se tedy tvoří průměrně v počtu tří za den, proto počet již vyvinutých somitů (viditelný např. na ultrazvukovém snímku) je orientačním ukazatelem stáří embrya. Segmentace na somity je projevem částečné embryonální segmentace těla, která je zachována u některých živočichů (např. kroužkovců, členovců, ze strunatců u kopinatců) i v dospělosti. Každý somit je tvořen váčkem ohraničeným jednou vrstvou buněk a dutinou uvnitř. Následně se každý somit rozdělí na tři části – dermatom, myotom a sklerotom.
  - *intermediární mezoderm:* Jde o pruh mezodermu ležící laterálně od paraaxiálního mezodermu (tedy podél budoucí páteře), kde tvoří tzv. urogenitální lištu. Je rovněž segmentovaný a každý segment tvoří stopku příslušného somitu, tzv. nefrotom.
  - *laterální mezoderm:* Jde o pruh nesegmentovaného mezodermu ležící laterálně od intermediárního mezodermu. Od něho se rozestupuje v podobě dvou listů – somatopleury (přimkne se k ektodermu) a splanchnopleury (přimkne se k entodermu). Mezi oběma listy se o něco později (po delimitaci embrya – viz níže) uzavře tzv. célová dutina.
- **diferenciace pohlavních buněk:** Základem pro diferenciaci pohlavních buněk jsou tzv. *gonocyty*. Oddělují se z kaudální části primitivního proužku již na začátku třetího týdne vývoje (ještě před diferenciací zárodečných listů) a poté na určitou dobu vcestují do stěny žloutkového váčku. Z ní se v pátém týdnu vývoje přemístí dovnitř embrya do blízkosti vyvíjejícího se střeva a odtud v šestém týdnu vývoje do základů pohlavních žláz, uložených v břišní dutině (v urogenitální liště diferencované z intermediárního mezodermu). Pohlavní buňky tedy nejsou odvozeny z žádného ze tří základních zárodečných listů. Jak bylo řečeno, tento vývoj je velmi důležitý proto, že pohlavní buňky jsou základem potenciálního nového jedince a je nutno je chránit před velkým množstvím buněčných dělení, jimiž procházejí ostatní buňky embrya a která by zvyšovala pravděpodobnost chyb během opakovaných replikací genetického materiálu.

## DALŠÍ VÝVOJ ZÁRODEČNÝCH LISTŮ

Jednotlivé zárodečné listy vzniklé během prvních čtyř týdnů prenatalního vývoje (ektoderm, entoderm a mezoderm) se v dalších fázích vývoje diferencují ve všechny typy definitivních tkání. Z nich se vyvíjejí jednotlivé orgány.

- **ektoderm:** Z povrchového tělního ektodermu se vyvíjí pokožka (*epidermis*) a její deriváty (kožní žlázy, chlupy, nehty), výstelka ústní dutiny a řitního kanálu, výstelka nosní dutiny, zubní sklovina, adenohypofýza a některé části sluchového a zrakového ústrojí. Z ektodermu neurální ploténky (neuroektodermu) se vyvíjí nervová tkáň (neurony a gliové buňky, mimo mikroglie) a dřeň nadledvin a neurohypofýza (jsou odvozeny od nervové tkáně). Z ektomezenchymu neurálních lišt vzniká vazivo, chrupavka a kostní tkáň v oblasti hlavy a zubní tkáň (mimo sklovinu).
- **entoderm:** Z entodermu se diferencuje výstelka trávicí trubice (mimo dutiny ústní a řitního kanálu), velké trávicí žlázy (jádra, slinivka, slinné žlázy), výstelka dýchacích cest mimo nosní dutinu (dýchací cesty vznikají jako ventrální výchlípková trávicí trubice), výstelka dolních močových cest (močového měchýře a močové trubice – vznikají odštěpením z části trávicí trubice) a některé žlázy (štítná žláza, příštítná tělíska, brzlík).
- **mezoderm:** Z mezodermu obecně (z hlediska histologického) se diferencují všechny tkáně pojivové (vazivo, chrupavka, kostní tkáň – mimo hlavových úseků těchto tkání), všechny tkáně svalové, krevní buňky, některé epitely a mikroglie (typ gliových buněk v nervové tkáni). Uvedené tkáně se z mezodermu diferencují buď přímo, nebo přes mezistádium mezenchymu, který vzniká jako buněčná síť vyplňující prostory ve vyvíjejícím se embryu rozpadem části původně kompaktního mezodermu. Mezoderm se dále diferencuje na paraaxiální, intermediární a laterální.
  - **paraaxiální mezoderm:** Každý somit (prvosegment) se rozdělí na dermatom, sklerotom a myotom.
    - dermatom se dále diferencuje na škáru (vazivo kůže) na zádech.
    - sklerotom se diferencuje na kosti páteře a hrudníku.
    - myotom se dále diferencuje na kosterní svalovinu na trupu a na končetinách

*Během dalšího vývoje se myotom rozdělí horizontálně probíhajícím septem na část dorzální čili epaxiální (základ tzv. epaxiální svaloviny – svalů zadní části trupu) a část ventrální čili hypaxiální (základ tzv. hypaxiální svaloviny – svalů přední části trupu a rovněž svalů končetin).*
  - **intermediární mezoderm:** Z intermediárního mezodermu se vyvíjí větší část močového systému (ledviny a horní močové cesty – močovody) a větší část pohlavního systému (pohlavní žlázy a vývodné pohlavní cesty).
  - **laterální mezoderm:** Ze somatopleury laterálního mezodermu se vyvíjí škára (vazivo kůže) boční a přední plochy trupu a končetin, kosti končetin, výstelka hrudní dutiny (pohrudnice), břišní dutiny (pobřišnice) a osrdečníku a kůra nadledvin. Ze splanchnopleury laterálního mezodermu se vyvíjí kardiovaskulární systém (endotel i vazivo a svalovina srdce a cév), stěna (vazivo a hladká svalovina) trávicí trubice, dýchací trubice a dolních cest močových (mimo jejich výstelky, která vzniká z entodermu) a serózní obal plic (poplicnice) a orgánů trávicí soustavy v břišní dutině.

## 2.5 Delimitace embrya

**Delimitace** je „odškrcení“ embrya od amniotické i žloutkové dutiny. Jejím výsledkem je vznik základu „lidského“ tvaru embrya. Až do třetího týdne prenatalního vývoje má embryo podobu plochého disku (zárodečného terčíku), tvořeného třemi vrstvami zárodečných tkání – ektodermem, mezodermem a entodermem. Na příčném řezu je vidíme jako tři na sobě ležící ploché vrstvy. Nad ektodermem se klene dutina amnia, jehož výstelka je pokračováním ektodermu embrya. Pod entodermem se nachází dutina žloutkové váčky, jehož výstelka je pokračováním entodermu (původně hypoblastu) embrya. Doposud plochý zárodečný terčík se začne během čtvrtého týdne vývoje zavinovat ventrálním směrem, a to v *příčné ose* (v podobě pravého a levého laterálního záhybu) i v *podélné ose* embrya (v podobě hlavového a ocasního záhybu).

Entoderm se během zavinování kanalizuje a vzniká z něho trávicí trubice. Žloutkový váček se tak zaškrcuje, po nějakou dobu však ještě komunikuje s vnitřkem primitivního střeva. Ektoderm (obklopí) pokryje povrch těla, včetně jeho ventrální plochy, a v oblasti pupečního otvoru, kde se původně zaškrtil žloutkový váček, plynule navazuje na povrch vznikajícího pupečního provazce (který se postupně protahuje) a ten zase dále pokračuje jako již extraembryonální ektodermová výstelka amniotické dutiny. Na příčném řezu pokročilejšího embrya (a stejně tak novorozence či dospělého člověka) tedy pozorujeme entoderm zavinutý do podoby (trávicí) trubice, ektoderm zavinutý do kožního povrchu těla a mezoderm vyplňující prostory mezi nimi a diferencující se v řadu tkání. Hlavový a ocasní konec se během delimitace začínou výrazně morfologicky diferencovat. Během čtvrtého týdne se tvoří základy horních a v pátém týdnu i dolních končetin, v obou případech ve formě pupenů, které se postupně protahují a diferencují do podoby definitivních končetin.

## ŽLOUTKOVÝ VÁČEK

Zajímavou embryonální strukturou časné fáze prenatálního vývoje je výše zmíněný **žloutkový váček** (*vesica umbilicalis*). U obratlovců s polylecitálními vejci (tedy u plazů, ptáků a vejcorodých savců) obrůstá žloutkový váček v průběhu prvních dní embryonálního vývoje žloutek a v jeho stěně se vyvine cévní systém propojený s cévním systémem samotného embrya. Tím se žloutkový váček stává výživovacím (trofickým) orgánem, který čerpá živiny z masy žloutku a zajišťuje tak výživu vyvíjejícího se embrya až do jeho vyklubání. Žloutkový váček se však v časných fázích prenatálního vývoje objevuje i u živořodých savců, byť vajíčka této skupiny obratlovců, která jsou mikrolecitální, obsahují pouze nepatrné žloutkových zásob pro prvních několik dní vývoje (rýhování). U člověka se přibližně v 9. dnu vývoje (tedy během implantace blastocysty do děložní stěny) objevuje *primární žloutkový váček*, který však rychle zaniká a asi od 13. dne je nahrazen *sekundárním žloutkovým váčkem*. Ten přetrvává po dobu několika dalších týdnů vývoje embrya. Stěna žloutkového váčku je tvořena jednou vrstvou epitelových buněk původem z hypoblastu, která plynule navazuje na entoderm primitivního střeva uvnitř embrya. Buňky mají na svém vnitřním povrchu mikrokly. Zvnějšku se k této vrstvě přimkne vrstva zahuštěného extraembryonálního mezenchymu, která po povrchu žloutkového váčku plynule navazuje na mezenchym uvnitř embrya (vnější vrstva mezenchymových buněk obsahuje rovněž mikrokly). Při delimitaci embrya od 4. týdne vývoje se místo přechodu žloutkového váčku a střeva zaškrtní (toto místo se stává pupečním otvorem, tedy vstupem do vyvíjejícího se plodu) a žloutkový váček se stává dočasnou součástí pupečního provazce. Přestože je žloutkový váček živořodých savců oproti vejcorodým obratlovcům v podstatě rudimentární strukturou, má v prvních několika týdnech vývoje embrya několik velmi důležitých funkcí.

- **hematopoetická funkce:** Stěna žloutkového váčku je prvním místem krvetvorby u časného embrya (jde o tzv. mezoblastické stádium krvetvorby). V jeho metodermu se ve 3. týdnu vývoje diferencují ostrůvky buněk zvaných *hemangioblasty*. Ty se následně diferencují na dvě buněčné linie. Na povrchu buněčných ostrůvků se vyvinou *angioblasty*, jež se diferencují na endotelové buňky, které ohraničí primitivní krevní kapiláry. Uvnitř buněčných ostrůvků se vyvinou *hemocytoblasty*, tedy kmenové krvetvorné buňky. Ty se diferencují na primitivní červené krvinky (obsahují na rozdíl od definitivních červených krvinek jádro). Záhy proběhne podobný proces i v některých místech mezenchymu embrya a trofoblastu (budoucí placenty). Mezi všemi těmito oblastmi se základy krevních cév postupně propojují, čímž vznikne jednotný cévní systém propojující embryo s cévami žloutkového váčku a placenty. Od 2. měsíce prenatálního vývoje se krvetvorba přesouvá do základů jater a sleziny (jde o tzv. hepatolienální stádium krvetvorby) a od druhé poloviny prenatálního vývoje do kostní dřeně (jde o tzv. medulární stádium krvetvorby).

*S hematopoetickou funkcí žloutkového váčku souvisí i diferenciace dalšího typu buněk, a to mikroglií. Jde o jeden z typů gliových buněk, které se nacházejí v nervové tkáni. Podílejí se na imunitní ochraně a odbourávání poškozených částí nervové tkáně. Všechny ostatní buňky nervové tkáně (neurony a buňky gliové) jsou odvozeny z buněk neurální ploténky (tedy z ektodermu), výjimkou jsou však právě mikroglie. Jejich první vývojová stádía vznikají diferenciací mezenchymu ve stěně žloutkového váčku v časných fázích embryonálního vývoje (jsou tedy mezodermového původu). Odtud se přesouvají do základu mozku a míchy a zde se vyvíjejí v mikroglie, které mají funkci makrofágů.*

- **trofická funkce:** Žloutkový váček je prostředníkem tzv. histotrofické fáze výživy embrya. Jak bylo řečeno, prvních několik dní vývoje je dělíci se zygota vyživována *cytotroficky*, tedy z malých zásob žloutku, které se rychle vyčerpají. Během implantace do děložní stěny se výživa mění na *histotrofickou*, realizovanou metabolity produkovanými děložní sliznicí. Po dokončení napojení cévního systému embrya na cévy placenty (během 2. měsíce vývoje) nastává fáze definitivní výživy *hemotrofické* (z živin a dalších látek pocházejících z mateřské krve a proudící krevní pupečními cévami) z placenty do plodu. Až do konce 2. měsíce však není cévní napojení plodu na placentu příliš efektivní, důležitou roli proto hraje kombinovaná výživa histotrofická a hemotrofická zprostředkovaná právě žloutkovým váčkem. Živiny a další důležité látky z mateřské krve pronikají skrz vyvíjející se placentu do dutiny mezi placentou (trofoblastem) a embryem (embryoblastem) a jsou resorbovány vnější vrstvou mezenchymových buněk obklopujících žloutkový váček. Následně jsou transportovány do těla embrya, a to dvě cestami. První cesta je nepřímá – živiny proniknou do primitivních krevních kapilár ve stěně žloutkového váčku a proudí jeho cévním systémem propojeným již s cévním systémem embrya. Druhá cesta je přímá – živiny projdou skrz epitelové buňky vystýlající žloutkový váček do jeho dutiny a dále do dutiny střeva, na kterou žloutkový váček v místě pupečního otvoru navazuje.
- **gametogenetická funkce:** Stěna žloutkového váčku je místem dočasného pobytu gonocytů (výchozích buněk pro diferenciaci pohlavních buněk). Jak již bylo uvedeno, gonocyty se diferencují během 3. týdne prenatálního vývoje z buněk kaudální části primitivního proužku a poté vcestují mimo prostor embrya právě do stěny žloutkového váčku. Tento proces je velmi důležitý proto, že pohlavní buňky jsou základem potenciálního nového jedince a je nutno je chránit před velkým množstvím buněčných dělení, jimiž procházejí ostatní buňky embrya a která by zvyšovala pravděpodobnost chyb během opakovaných replikací genetického materiálu, ale i před biochemickými signály, které ve velké míře probíhají mezi buňkami diferencujících se tkání uvnitř embrya. Gonocyty pobývají asi 2 týdny v zadní dolní části žloutkového váčku (na jeho vnitřní ploše) poblíž jeho přechodu do těla embrya, a to zřejmě v počtu pouze několika desítek. V průběhu 5. týdne prenatálního vývoje přejdou gonocyty opět dovnitř embrya, a to do stěny primitivního střeva (přechod je zřejmě pasivní a nastává následkem delimitace embrya, tedy „zavinutím“ gonocytů do vnitřku embrya). V průběhu 6. týdne prenatálního vývoje proniknou gonocyty do párové urogenitální lišty (která sousedí se střevem, kde pobývaly doposud). Urogenitální lišty se následně diferencují na pohlavní žlázy a gonocyty v jejich vnitřku na buňky pohlavní.



## 3 KRYCÍ A VÝSTELKOVÉ TKÁŇE

### 3.1 Vymezení problematiky

Krycí a výstelkové tkáně, jinak zvané **epitely**, jsou z morfologického hlediska především *plošně uspořádané tkáně*. Jde o jednu či více vrstev buněk uspořádaných do plochy a kryjících povrch těla a vnější povrchy orgánů a vystýlajících tělesné dutiny a vnitřní dutiny útrobních orgánů. Existuje však i několik případů epitelů s odlišnou cytoarchitektonikou, např. epitely *trámčité* (trabekulární, z trámců buněk, typické např. pro játra či kůru nadledvin) a *síťovité* (retikulární, ze sítě buněk, typické např. pro brzlík). U epitelových tkání převládá buněčná složka nad mezibuněčnou. Mezibuněčná hmota je omezena prakticky pouze na bazální laminu (součást bazální membrány), která je sekrečním produktem epitelových buněk, odděluje masu epitelových buněk od okolní (intersticiální) tkáně a zajišťuje soudržnost, komunikaci a selektivní přenos látek. Epitely dělíme podle různých kritérií. Podle *počtu vrstev* dělíme (vrstevnaté) epitely na jednovrstevné a vícevrstevné. Podle *tvaru buněk* je dělíme na ploché, kubické, cylindrické a nepravidelné (toto dělení má význam zejména u jednovrstevných epitelů). Podle *funkce* dělíme epitely na krycí, výstelkové (s několika podtypy), smyslové, žlázové a další.

### 3.2 Morfologie epitelových buněk

#### 3.2.1 Základní stavba

Vzhledem k tomu, že epitely jsou převážně vrstevnaté tkáně kryjící povrchy či vystýlající dutiny, jejich vnější (k povrchu směřující) a vnitřní (do hloubi směřující) plochy jsou morfologicky a funkčně odlišné, epitely jsou tedy **polarizovány**. Rozlišujeme tak bazální pól a apikální (vrcholový) pól buňky a *bazální*, *apikální* a *laterální* plochy (stěny) epitelových buněk.

#### 3.2.2 Apikální plocha buněk

Apikální plocha je volný povrch epitelové buňky, jenž je v kontaktu s vnějším prostředím či dutinou orgánu. U některých epitelů jde o prostou volnou (popř. zprohýbanou) plochu bez dalších útvarů. Takové epitely označujeme jako *nahé*. U většiny epitelů je však apikální plocha modifikována různými typy povrchových útvarů. Nejčastějšími jsou mikrořasy, mikrokly, kinocilie, stereocilie, popř. invaginace (vchlípeniny), u epitelů některých živočichů i bičíky či límcovité lemy. Na apikálním povrchu některých epitelových buněk se nachází hlenovitá (mucinózní) vrstva, tzv. **glykokalyx**.

*Glykokalyx* je vrstva silná řádově desetiny až jednotky  $\mu\text{m}$ . Jeho základem jsou molekuly mukopolysacharidů, které vážou vodu, čímž dosahují hlenovité konzistence. Řetězce mukopolysacharidů jsou vázány buď přímo na lipidy či proteiny buněčné membrány (vystupují z nich směrem ven v podobě vláken), popř. se v glykokalyxu vyskytují volně, a to opět buď navázaný na (volné) molekuly bílkovin (tedy ve formě glykoproteinů či proteoglykanů), nebo samostatně (v tomto případě jde zejména o kyselinu hyaluronovou). Kromě toho obsahují i další látky, např. imunoglobuliny (proteiny s imunitní funkcí) či enzymy.

- **mikrořasy** (*microplcae*): Jde o nízké záhyby membrány tvořící labyrint tenkých a paralelně vedle sebe vinutých hřebínků oddělených žlábků. Vyskytují se hlavně na povrchu sliznic tvořených vícevrstevným nerohovatějším epitelem, kde mikrořasy udržují mezi záhyby slizovitý povlak.
- **mikrokly** (*microvilli*): Jedná se o prstovité výběžky apikální membrány epitelové buňky. Jejich délka je nejčastěji 1–2  $\mu\text{m}$ . Na apikálním povrchu jedné buňky jich mohou být desítky až stovky. Soubor mikrokly na povrchu epitelu označujeme jako *kartáčový lem*. Uvnitř je mikroklyk vyztužen svazky aktinových filament, zakotvených v terminální síti filament těsně pod povrchem buňky. Filamenta jsou mezi sebou navzájem i k buněčné membráně mikroklyk připojena několika typy specializovaných bílkovin. Mikrokly se vyskytují ve výstelce orgánů, v nichž dochází ke vstřebávání různých látek (tenké střevo, ledvinné tubuly). Jejich funkcí je anatomické zvětšení resorpční plochy epitelové buňky, tedy zefektivnění resorpce.

- **řasinky (kinocilia):** Jde o dlouhé tenké nevětvené výběžky apikální membrány epitelové buňky (délka je nejčastěji 5–10  $\mu\text{m}$ , někdy i více). V rámci jedné buňky jich bývají stovky. Uvnitř je řasinka vyztužena *axonematem* tvořeným svazky mikrotubulů s charakteristickým prostorovým uspořádáním. Uvnitř, středem kinocilie, prochází dvojice mikrotubulů (tzv. centrální duplet, každý z obou mikrotubulů je v něm zcela samostatný). Po obvodu se nachází 9 dvojic mikrotubulů (tzv. periferní duplety, jeden z mikrotubulů je úplný, druhý je na něho podélně „nalepený“, čímž s ním částečně splývá a jeho stěna je tak neúplná). Axonema řasinky je ukotveno v tzv. *bazálním tělísku* (kineotozomu) pod povrchem buňky (jde o krátký svazek obsahující 9 trojic – tripletů mikrotubulů). Kinocilie mají aktivní pohyb a zajišťují transport látek na povrchu epitelu (např. v dýchacích cestách).

Mezi sousedními periferními duplety mikrotubulů jsou tzv. **dyneinová raménka**. Probíhají napříč od jednoho dupletu ke druhému. Jsou tvořena bílkovinou dyneinem, který patří mezi tzv. molekulární motory. Změnou konfigurace za spotřeby ATP se mění vzájemná poloha dvou sousedních dupletů. To se řetězovou reakcí přenesou na všechny duplety, čímž dojde k ohnutí kinocilie a k pohybu (dyneinová raménka tedy převádějí chemickou energii na energii kinetickou).

- **vlásky (stereocilia):** Jde o dlouhé, silnější a někdy větvené výběžky apikální plochy buňky (délka dosahuje desítek  $\mu\text{m}$ ). Vnitřní stavba připomíná mikrokilky (jsou vyztuženy svazky aktinových filament). Stereocilie jsou poměrně vzácné. Vyskytují se např. v kanálcích nadvarlete (mají zde resorpční funkci), ve sliznici chámovodu či v Cortiho orgánu vnitřního ucha (svým ohybem zapříčiněným zvukovými vibracemi generují nervové impulzy).

### 3.2.3 Laterální plocha buněk

Laterální plochy epitelových buněk jsou boční stěny, jimiž na sebe buňky v jedné vrstvě naléhají. Jde tedy o kontaktní plochy sousedících buněk. Ve většině případů jsou sousední epitelové buňky v kontaktu po celých svých laterálních stěnách. Ty bývají často ploché a rovné, někdy zvlněné, popř. mohou mezi sebou vytvářet *interdigitace* (prstovité výběžky – vychlípení jedné buňky zapadá, jako klíč do zámku, do vchlípení buňky sousední). U některých epitelů se však laterální plochy sousedících buněk od sebe více odchlípují, čímž mezi nimi vznikají prostornější štěrby se specifickými funkcemi (např. mezi Sertolliho buňky ve výstelce semenotvorných kanálků varlete).

#### MEZIBUNĚČNÉ SPOJE

Mezi laterálními plochami sousedních epitelových buněk se nacházejí mezibuněčné spoje, které mají význam zejména v případě, že je třeba omezit a regulovat paracelární tok látek (tedy tok mezi buňkami). Často zde existují celé skupiny spojů, tzv. **spojovací komplex**. Ten je tvořen (ve směru od apikálního pólu k bazálnímu) nejprve *zonula occludens*, pod ní *zonula adhaerens* a pod ní jedním nebo více pásy *maculae adhaerentes* (desmozomů). Pod desmozomy mohou být nexy. Spojovací komplexy slouží ke stabilizaci mezibuněčných kontaktů. Podobné spoje se ale vyskytují i mezi buňkami jiných tkání. Mezibuněčné kontakty jsou obvykle tvořeny následujícími komponentami:

- **transmembránové proteiny:** Prostupují buněčnou membránou. Mají *extracelulární doménu* vně buňky, ve které se spojují transmembránové proteiny obou spojených buněk (jde vlastně o základ spoje), a *intracelulární doménu* uvnitř buňky, do níž se vážou tzv. adaptorové proteiny. Známě řadu typů transmembránových proteinů, některé mají i jiné funkce než spojovací. Nejvýznamnějšími skupinami jsou okcludiny, kladiny, kadheriny, integriny a konnexiny.
- **adaptorové proteiny:** Jde o bílkovinné komplexy uvnitř buněk vázané na intracelulární domény transmembránových proteinů. Na vnitřní ploše buněčné membrány vytvářejí souvislejší povlaky (plaky, destičky). Připojují se k nim aktinová mikrofilamenta a intermediární filamenta cytoskeletu přicházející zevnitř buňky.
- **vlákna cytoskeletu:** Jde o vlákna vnitřního skeletu buňky, která se připojují na plak adaptorových proteinů na vnitřní ploše buněčné membrány a jejich prostřednictvím na transmembránové proteiny. Patří mezi ně jednak aktinová mikrofilamenta, jednak různé typy intermediárních filament (např. cytokeratinová či desminová vlákna).

## OKLUZNÍ SPOJE

Jedná se o nejpevnější typ mezibuněčných spojů (*okluzní* = uzavírací). Používá se pro ně proto i anglické označení *tight junction* (těsný spoj). Typem okluzního spoje je tzv. **zonula occludens**. Je to liniový spoj, který pásovitě obkružuje kolem dokola celou buňku při jejím kontaktu se všemi buňkami okolními (*zonula* = pás) a pevně uzavírá prostory mezi buňkami (projít dokáže většinou pouze velmi malé molekuly, např. voda). Membrány sousedních buněk v místě spoje téměř splývají, resp. jsou „slepeny“ pomocí transmembránových proteinů okcludinu a klaudinu. *Zonula occludens* se nachází na takových mezibuněčných kontaktech, kde je nutno striktně zamezit nežádoucímu průniku (paracelulárnímu toku) látek mezi sousedícími buňkami, zejména v tzv. difúzních bariérách.

## ADHEZNÍ SPOJE

Jedná se o spoje s menší pevností než je u spojů okluzních. Jejich funkcí je především zpevňování okluzních spojů a udržování soudržnosti buněk. Jejich transmembránové proteiny pocházejí ze skupiny kadherinů. Podle tvaru a geometrie se rozlišují následující typy adhezních spojů:

- **zonula adhaerens:** Jde o liniový spoj, který pásovitě obkružuje kolem dokola celou buňku při jejím kontaktu se všemi buňkami okolními. Na intracelulární domény transmembránových proteinů (kadherinů) se připojuje plak adaptorových proteinů ve tvaru pásu, do něhož se napojují aktinová filamenta probíhající paralelně s povrchem membrány.
- **macula adhaerens:** Jde o bodové spojení dvou buněk (*macula* = skvrna). Označuje se (dokonce častěji) i jako **desmozom**. Mezi sousedními buňkami se v místech spoje opět nacházejí transmembránové kadheriny, na jejich intracelulární straně je plak adaptorových proteinů, do něhož se ukotvují nikoliv vlákna aktinová, nýbrž cytokeratinová filamenta, jež jsou součástí mnohem odolnějších tzv. intermediárních filament cytoskeletu. Vlákna se do proteinové destičky napojují kolmo (nikoliv paralelně).

## KOMUNIKAČNÍ SPOJE

Jedná se o spoje s funkcí fyziologické (chemické) komunikace mezi buňkami. Jejich příkladem je tzv. **nexus**. Základem tohoto spoje jsou transmembránové proteiny, které vytvářejí hexamery (struktury složené ze šesti podjednotek) procházející napříč buněčnou membránou a obklopující úzký kanál (průměr asi 2 nm). Hexamer (kanál) jedné buňky se ve štěrbině mezi buňkami spojuje s hexamerem (kanálem) druhé buňky, čímž vzniká jednotný kanál procházející z jedné buňky do druhé. Membrány obou sousedících buněk jsou od sebe vzdáleny pouze asi 3 nm. Protože se mimo hexamerový kanál membrány obou buněk přímo nedotýkají, používá se pro tento spoj i anglické označení *gap junction* (mezerový spoj). Každý nexus je tvořen komplexem stovek až tisíců kanálů tohoto typu. Kanál je selektivně průchodný pro některé látky s malými molekulami. U obratlovců se transmembránové proteiny tvořící jednotlivé hexamery kanálů označují jako *konexiny*, zatímco u bezobratlých se jedná o *inexiny*. Oba však mají téměř shodnou morfologii.

### 3.2.4 Bazální plocha buněk

Bazální plocha epitelových buněk bývá obvykle rovná. Někdy však může být zprohýbaná a potom tvoří četná vchlípení (invaginace) membrány směrem dovnitř buňky. Soubor invaginací se označuje jako *bazální labyrint*. Vyskytuje se v epitelech, ve kterých probíhá intenzivní iontová výměna (v membráně invaginací jsou iontové pumpy, mezi invaginacemi uvnitř buňky se nacházejí četné mitochondrie, zdroj energie pro iontové pumpy). Bazální plocha epitelových buněk naléhá u jednovrstevných epitelů nebo u nejhlubší vrstvy vícevrstevných epitelů na specializovaný komplex mezibuněčné hmoty, tzv. *bazální membránu*. K ní jsou buňky připojeny různými typy kontaktů. Zásadní roli v tom hrají zejména některé typy transmembránových proteinů, které zajišťují svými intracelulárními doménami napojení na vlákna cytoskeletu a svými extracelulárními doménami se připojují na struktury mezibuněčné hmoty bazální membrány. Nejdůležitějšími transmembránovými proteiny pro vaz-

by buněk s mezibuněčnou hmotou jsou tzv. **integriny**. Jejich intracelulární domény se pojí na vlákna cytoskeletu, extracelulární domény se spojují zejména s adhezivními glykoproteiny amorfní mezibuněčné hmoty, které zprostředkovávají napojení na vlákna hmoty fibrilární. Nejčastějšími adhezivními glykoproteiny ve spojení buněk a mezibuněčné hmoty jsou fibronektin a laminin.

### SPOJE NA BAZÁLNÍ PLOŠE

Kontakty bazální plochy epitelových buněk s podloží mezibuněčnou hmotou mohou mít formu specializovanějších spojů, které připomínají některé typy spojů mezi buňkami. Spoje mají podobnou základní stavbu jako spoje mezibuněčné – obsahují transmembránové proteiny, intracelulární adaptorové proteiny a vlákna cytoskeletu.

- **hemidesmozomy:** Jedná se o bodové spoje strukturně téměř totožné s mezibuněčnými desmozomy (*hemi* = polovina, tedy poloviční desmozomy). V buněčné membráně jsou v místech spoje transmembránové proteiny, nikoliv však ze skupiny kadherinů, jako u mezibuněčných spojů, ale integrinů. Na jejich intracelulární domény se připojuje plak adaptorových proteinů, do něhož se ukotvují cytokeratinová filamenta. Vlákna se do proteinového plaku napojují kolmo.
- **fokální kontakty:** Jedná se o spoj morfologicky velmi podobný předchozímu. Rozdíl je v tom, že do intracelulárního plaku adaptorových proteinů se nesbíhají cytokeratinová filamenta, ale mikrofilamenta aktinová.

### BAZÁLNÍ MEMBRÁNA

Bazální membrána je příkladem strukturně ustálené formy kontaktů mezi buňkami a mezibuněčnou hmotou. Tvoří kontaktní bariéru v místech, kde jsou buňky různých tkání v přímém kontaktu s intersticiální tkání (řidkým kolagenním vazivem). Na bazální membránu tedy nasedají bazální plochy epitelových buněk jednovrstevných epitelů a bazální plochy buněk nejhlubších vrstev vícevrstevných epitelů. Vyskytuje se však i u jiných tkání (po celém povrchu jsou jí obaleny tukové buňky, svalové buňky a některé gliové buňky nervové tkáně). Bazální membrána je složitě stavěná vrstva organických látek (zejména několika typů kolagenu, glykoproteinů a proteoglykanů). Zajišťuje soudržnost, komunikaci a selektivní přenos látek mezi buňkami uvedených tkání a podložním vazivem (včetně přenosu dýchacích plynů a živin do samotných epitelů, které jsou bezcévné). Bazální membrána je tvořena dvěma vrstvami:

- **lamina basalis:** Jedná se o velmi tenkou vrstvičku (desítky nm) naléhající přímo na epitelové buňky, které odděluje od intersticiální tkáně. Je produktem sekrece epitelových buněk. Je tvořena zejména *kolagenem typu IV* (vytváří prostorové síť) a *lamininem* (adhezivní glykoprotein napojující kolagenní vlákna bazální laminy na transmembránové integriny v membráně buněk). Buňky se často napojují na bazální laminu pomocí hemidesmozomů či fokálních kontaktů (jejich transmembránové integriny se spojují s lamininem bazální laminy).
- **lamina fibroreticularis:** Jedná se o hlubší a silnější vrstvičku (stovky nm), která je produktem sekrece vazivových buněk intersticiální tkáně. Je tvořena zejména retikulárními vlákny (tedy *kolagenem typu III*). Na bazální laminu je fixovaná pomocí některých typů vláknitých proteinů (např. *fibri-linu*). U některých tkání (např. u krycího pokožkového epitelu) je její stavba složitější s ohledem na nutnost pevnějšího napojení buněk na podloží vazivo.

Lamina basalis je tvořena dvěma vrstvičkami. Povrchově, těsně v kontaktu s bazálními plochami epitelových buněk, se nachází tenčí a řidší **lamina rara**. Je tvořena extracelulárními doménami transmembránových proteinů na bazálních plochách epitelových buněk a molekulami lamininu. Pod ní leží silnější a kompaktnější **lamina densa**. Tvoří ji prostorové síť kolagenu typu IV, lamininu a další komponenty. V případě, že na sebe svými bazálními plochami naléhají dva epitely (např. cévní endotel na výstelku plicního sklípku či cévní endotel na výstelku Bowmanova váčku v ledvině), jejich bazální membrány splývají, a to tak, že *lamina fibroreticularis* úplně mizí a *lamina densa* obou epitelů splývá. Vzniká tak společná membrána pro oba epitely, tvořená třemi vrstvami, kterými jsou *lamina rara externa*, (společná) *lamina densa* a *lamina rara interna*.

### 3.3 Jednovrstevné epitely

#### 3.3.1 Jednovrstevné ploché epitely

Jednovrstevné ploché epitely jsou tvořeny jednou vrstvou plochých buněk. Jejich výška je (i výrazně) menší než jejich šířka. Jádra buněk jsou rovněž oploštělá. Tvar buněk je z geometrického hlediska (při pohledu shora) nepravidelně polygonální. Jejich bazální plochy nasedají na bazální membránu. Laterální plochy jsou buď rovné, nebo zprohýbané (mohou vybíhat ve vzájemně do sebe zapadající interdigitace). Apikální plochy obvykle nemají žádnou zvláštní morfologickou úpravu, někdy se na nich vyskytuje vrstva organických látek se specifickými funkcemi. Jednovrstevné ploché epitely se vyskytují zejména tam, kde musí být zajištěn co nejsnazší samovolný tok (difúze) látek z jednoho prostoru do jiného přes tenkou vrstvu epitelových buněk (tvoří tedy tzv. difúzní či filtrační membrány). U člověka se jedná o následující příklady:

- **výstelka cév:** Označuje se také jako *endotel*. Vystýlá cévy a srdeční dutiny. Jde o jednu vrstvu plochých buněk. Jejich apikální plocha je pokryta *glykokalyxem*, vrstvou mukopolysacharidů (volných i vázaných na lipidy a proteiny buněčné membrány). Funkcí glykokalyxu je zajištění antiadhezivity vnitřního povrchu cév, což je důležité pro zajištění plynulého proudění krve a zamezení městnání krve a ulpívání částic na stěnách cév. V krevních kapilárách dochází skrz endotelové buňky k difúzi dýchacích plynů (tzv. vnitřnímu dýchání, okysličování tkání).
- **výstelka plicních sklípků:** Jedná se o epitel, jehož buňky zajišťují prostup dýchacích plynů (kyslíku a oxidu uhličitého) mezi plicním sklípkem a krevními kapilárami, tedy tzv. vnější dýchání (okysličování krve). Označuje se proto jako *respirační epitel*. Jde o jednu vrstvu ultratenkých plochých buněk (aby bariéra pro výměnu plynů byla co nejtenčí). Apikální plocha buněk je pokryta tzv. *surfactantem*, tvořeným směsí lipoproteinů (fosfolipidů asociovaných s proteiny). Jeho funkcí je snižovat povrchové napětí v plicních sklípcích, aby zůstaly i po výdechu otevřené (a nekolabovaly).

#### 3.3.2 Jednovrstevné kubické epitely

Jednovrstevné kubické epitely jsou tvořeny jednou vrstvou kubických (krychlových) buněk. Jejich výška je přibližně stejná jako šířka. Tvar buněk není z geometrického hlediska čistě krychlový, ale spíše hranolovitý (mají tvar mnohostěnu). Jejich bazální plochy nasedají na bazální membránu. Apikální plochy mohou mít morfologickou úpravu (mikroklky, kinocilie). Tok látek probíhá přes krychlové buňky na základě aktivních přenašečů transcelulárně (přes buňku) či paracelulárně (mezi buňkami). U člověka se tento typ vyskytuje např. jako výstelka většiny úseků ledvinných tubulů (nefronů), výstelka vývodů větších žláz, dále tvoří stěnu folikulů štítné žlázy a výstelku středoušní dutiny.

#### 3.3.3 Jednovrstevné cylindrické epitely

Jednovrstevné cylindrické epitely jsou tvořeny jednou vrstvou cylindrických (válcových) buněk. Jejich výška je (někdy o mnoho) vyšší než šířka. Tvar buněk není z geometrického hlediska čistě válcovitý, ale jedná se spíše o hranol (mnohostěn). Jejich bazální plochy nasedají na bazální membránu. Apikální plochy mohou mít různou morfologickou úpravu (mikroklky, kinocilie, stereocilie). Tok látek probíhá přes krychlové buňky na základě aktivních přenašečů transcelulárně (přes buňku) či paracelulárně (mezi buňkami). U člověka se tento typ vyskytuje na více místech.

- **výstelka tenkého střeva:** Je tvořena jednou vrstvou cylindrických buněk, které zajišťují resorpci živin a dalších látek ze střeva do krve. Z funkčního hlediska se tedy jedná o *resorpční epitel*. Apikální povrch je opatřen mnoha mikroklky (tvoří kartáčový lem), které významně zvětšují vstřebávací plochu. Vně vrstvy mikroklků se nachází i *glykokalyx* tvořený mukopolysacharidy a rovněž trávicími enzymy. Podobné resorpční epitelové buňky se nacházejí i v tlustém střevě (funkcí je vstřebávání vody) a rovněž ve žlučovodech (funkcí je zahušťování žluči).

- **výstelka vejcovodů:** Je tvořena jednou vrstvou cylindrických buněk, na jejichž apikálním povrchu se nacházejí kinocilia (řasinky). Funkcí kinocilií je zajišťovat posun vajíčka (v případě oplození vyvíjející se zygoty) směrem do dělohy (vajíčko se, na rozdíl od spermií, nedokáže pohybovat samo). Z funkčního hlediska se tedy jedná o *transportní epitel*. Podobný typ epitelu vystýlá rovněž samotnou děložní dutinu, zde však dochází k výrazným periodickým změnám charakteru epitelu během jednotlivých fází menstruačního cyklu.
- **výstelka semenotvorných kanálků:** Výstelku semenotvorných kanálků ve varlatech tvoří specializovaná tkáň, jejímž základem je jedna vrstva vysokých buněk nepravidelného tvaru (tzv. Sertolliho buňky). Mezi laterálními plochami těchto buněk jsou široké štěrby, v nichž se v několika vrstvách nacházejí jednotlivá vývojová stadia spermií (tzv. spermiogenní epitel, probíhá v něm *spermiogeneze*). Při bázi epitelu se nacházejí nejméně zralé vývojové fáze spermií, při povrchu epitelu (nejblíže do nitra semenotvorných kanálků) najdeme již zralé spermiie. Tento typ epitelu se označuje rovněž jako *zárodečný (germinativní) epitel*.

### 3.4 Víceřadé epitely

Víceřadé epitelý jsou zvláštním případem jednovrstevných epitelů. Jde o epitelý tvořené jednou vrstvou buněk, z nichž všechny náleží svým bazálním pólem na bazální membránu, ale jsou různě vysoké. Nejvyšší buňky (obvykle cylindrického tvaru) dosahují až k povrchu epitelu, jiné končí různě hluboko pod jeho apikální rovinou (nízké buňky mají často funkci tzv. bazálních buněk, které svým dělením zajišťují obnovu epitelu). Jádra buněk leží proto v různých rovinách (řadách) a epitel tak působí dojmem epitelu vícevrstevného (označuje se proto rovněž jako epitel *pseudostratifikovaný*). U člověka se tento typ vyskytuje např. jako:

- **výstelka dýchacích cest:** Je tvořena jednou základní vrstvou kubických nebo cylindrických buněk, které jsou na apikálním pólu opatřeny kinociliemi. Mezi řasinkovými buňkami jsou uloženy buňky žlázové (pohárkové), produkující zvlhčující sekrety, které zachytávají vdechnuté nečistoty. Na bázi epitelu se nacházejí nízké buňky bazální (nediferencované buňky sloužící k obnově buněk předěšlých). Řasinky na povrchu hlavních buněk neustále kmitají směrem do ústní dutiny a odstraňují tak nečistoty zachycené hlenem. Z funkčního hlediska se tedy jedná o *transportní epitel* (zajišťuje tzv. mukociliární transport vdechnutých nečistot).
- **výstelka chánovodů:** Je tvořena jednou základní vrstvou cylindrických buněk, na jejichž apikálním povrchu se nacházejí nepohyblivé vlásky (stereocilie). Buňky produkují kyselou tekutinu, která tlumí pohyb spermií (aby se během průchodu mužským pohlavním traktem nevyčerpávaly). Při bázi epitelu se nacházejí nízké buňky bazální.
- **výstelka močových cest:** Je tvořena jednou vrstvou buněk nepravidelného tvaru a různé výšky, vystylajících močovody, močový měchýř a část močové trubice. Všechny buňky dosedají svou bazální plochou na bazální membránu. Podle výšky je dělíme do tří skupin – bazální, prostřední a povrchové. *Bazální buňky* (jedna řada) jsou nejnižší a nepravidelné. *Prostřední buňky* (jedna či více řad) jsou o něco vyšší, hruškovité, prostupují nejprve mezi bazálními buňkami, převyšují je a nad nimi se svými laterálními stěnami dotýkají. *Povrchové buňky* (jedna řada) jsou nejvyšší. Svou úzkou bazální částí (pravděpodobně rovněž nasedající na bazální membránu) procházejí mezi buňkami prostředními, převyšují je a dotýkají se vzájemně nad nimi, takže na povrchu epitelu vytvářejí souvislou vrstvu (mají tedy úzkou bazální nožku a širokou apikální část, připomínají tak tvarem deštník). Při naplnění močových cest tvoří buňky 3–4 řady, po jejich vyprázdnění se vytvoří 5–6 řad (počet řad zvětšují prostřední buňky). Povrchové buňky musí svoji apikální plochu při naplnění močového měchýře (roztáhnutí jeho výstelky) zvětšit, k čemuž se využívá rezervní membrána v podobě vezikul uložených uvnitř buňky a v případě potřeby exocytovaných (při zvětšování plochy buněk) či zpět endocytovaných (při zmenšování plochy buněk). S ohledem na proměnlivý počet buněčných řad se tento typ epitelu označuje jako *přechodný* (tranzitní), popř. urotel.

## 3.5 Vícevrstevné epitely

---

### 3.5.1 Vícevrstevné epitely rohovatějící

Vícevrstevné (stratifikované) epitely jsou tvořeny více vrstvami buněk (nejméně dvěma, většinou ale desítkami), u nichž pouze buňky nejhlubší vrstvy naléhají na bazální membránu. V případě rohovatějících vícevrstevných epitelů dochází k rohovatění povrchových vrstev buněk. Případem tohoto typu epitelu je *krycí epitel* suchozemských obratlovců (včetně člověka), tvořící tzv. pokožku (*epidermis*). Její vrstvy dělíme na dvě základní skupiny (každá se dělí ještě na několik dalších vrstev):

- **zárodečná vrstva** (*stratum germinativum*): Je tvořena bazálními vrstvami pokožky. Nejspodnější vrstva buněk naléhající na bazální membránu obsahuje živé buňky kubického až cylindrického tvaru, které se neustále mitoticky dělí. Nové generace buněk se posouvají směrem k povrchu epitelu, mění tvar na nepravidelný, buňky se vzájemně spojují desmozomy (zajišťují soudržnost), vylučují do okolí proteoglykanový a lipidový tmel (zajišťuje nepropustnost pro vodu), v jejich cytoplazmě se tvoří a ukládají zrna keratinu (rohoviny) a postupně ztrácejí organely.
- **rohová vrstva** (*stratum corneum*): Je tvořena povrchovými vrstvami pokožky obsahujícími odumřelé (resp. zrohovatělé) ploché (šupinovité) buňky vyplněné keratinem. Sestává průměrně z 15–25 vrstev zrohovatělých buněk (na patě je jich až 100). Buňky neobsahují jádro ani jiné organely. Na povrchu pokožky se buňky neustále odlupují, což je způsobeno rozpadem desmozomů a rozvolněním buněk. Odhady doby od vzniku pokožkové buňky na bázi epidermis do jejího odloupení se u člověka pohybují mezi 3–7 týdny (liší se i podle lokalizace). Vrstvy zrohovatělých buněk chrání povrch těla před únikem vody a chrání povrch těla před vnějšími vlivy.

### 3.5.2 Vícevrstevné epitely nerohovatějící

Jedná se o vícevrstevný epitel podobný krycímu epitelu pokožky, na rozdíl od ní však nerohovatí (povrchové buňky se nicméně podobně jako u pokožky oplošťují, odumírají a odlupují) a je zvlhčovaný sekrety žlázek vyskytujících se mezi vrstvami buněk. Povrchové buňky obsahují někdy na apikální ploše mikrořasy. Tento typ epitelu se vyskytuje v některých tělních dutinách, ve kterých dochází k mechanickému namáhání sliznic posunem pevného materiálu. Vystýlá proto např. ústní dutinu a dále trávicí trubici až po konec jícnu (těmito úseky prochází potrava, která je často tvrdá a vícevrstevný epitel tak chrání příslušné trávicí cesty před možným mechanickým poškozením procházející potravou). Podobnou výstelku nalezneme i v řitním kanále a ve vagině.

## 3.6 Žlázový epitel

---

### 3.6.1 Základní stavba

Žlázový epitel je tvořen buňkami, které mají sekreční schopnosti. Produkují tedy výměšky, nazývané jako *sekrety* (pokud mají v organizmu nějakou funkci), popř. *exkrety* (pokud se jedná o odpadní látky). Protože sekrety jsou obvykle z chemického hlediska bílkovinné povahy, mívají žlázové buňky výrazně vyvinut proteosyntetický aparát, který dané sekrety produkuje. Jde zejména o granulární endoplazmatické retikulum, jehož ribozomy syntetizují základní polypeptidové řetězce a v jehož cisternách dochází k následným posttranslačním úpravám. Důležitou organelou žlázových buněk je rovněž Golgiho aparát, který vytváří vezikuly obalující vyprodukované sekrety, přičemž je většinou i exocytuje z buňky ven (zajišťuje tedy jejich sekreci).

Některé žlázy produkují i látky steroidní povahy, např. pohlavní hormony či kortikoidy, které jsou syntetizované v hladkém endoplazmatickém retikulu. V buňkách produkujících tyto látky jsou zastoupeny tukové kapénky obsahující vytvořené steroidní hormony (ty jsou lipofilní, rozpustné v tucích). Sekreční funkci však mají i buňky některých jiných tkání, např. některé nervové buňky (jejich sekreční činnost se označuje jako neurosekrece), některé buňky vaziva (produkují např. kolagen) a některé buňky svalové tkáně (např. speciální buňky myokardu).

### 3.6.2 Základní rozdělení žláz

Žlázový epitel se může vyskytovat jako osamocená žlázová buňkami uložená mezi buňkami jiných epitelů nebo jako mnohobuněčný útvar komplexnější stavby. Orgán (či část orgánu) tvořený žlázovým epitelem, který je většinou asociovaný i s dalšími tkáněmi (zejména vazivem), se označuje jako **žláza** (*glandula*). Žlázy dělíme do jednotlivých typů podle několika kritérií. Základním kritériem je dělení podle počtu buněk na žlázy jednobuněčné a mnohobuněčné.

- **jednobuněčné žlázy:** Jsou tvořeny jedinou buňkou, která je uložena ve vrstvě mezi buňkami nějakého výstelkového epitelu. Její laterální stěny jsou v kontaktu se sousedními buňkami jiných než sekrečních funkcí. Příkladem jsou tzv. *pohárkové buňky* ve výstelce dýchacích cest, uložené mezi řasinkovými buňkami. Jejich funkcí je sekrece hlenu a tedy zvlhčování povrchu sliznic. Dalším příkladem jsou žlázové buňky vyskytující se v jednovrstevné pokožce některých bezobratlých.
- **mnohobuněčné žlázy:** Jsou tvořeny velkým množstvím buněk. Vznikají ve výstelkovém, popř. krycím epitelu žlázovou přeměnou některých buněk a jejich vchlípením hlouběji do stěny orgánu. Dělíme je dále na žlázy intramurální a extramurální.
  - *intramurální žlázy:* Jde o malé žlázy, které zůstávají celé uvnitř stěny daného orgánu (intramurální = nitrostěnové). Patří mezi ně drobné mnohobuněčné žlázy uložené např. ve stěně trávicí trubice, dýchací trubice či dělohy, v kůži (potní a mazové žlázy) atd. Intramurální žlázy jsou tedy součástí jiných orgánů, nikoliv samostatnými orgány.
  - *extramurální žlázy:* Jde o žlázy, jež se během růstu úplně vychlípí ven ze stěny orgánu, z jehož výstelky vznikly, a stávají se samostatnými orgány (např. játra, slinivka, slinné žlázy, slzná žláza či štítná žláza). *Sekreční oddíly* extramurálních žláz jsou tvořeny různě formovanými skupinami žlázových buněk (trubice, váčky, měchýřky, ostrůvky, trámce atd.) produkující vlastní sekrety. *Vývodné oddíly* (žlázové vývody) odvádějí sekrety ven ze žlázových oddílů (chybí u endokrinních žláz) a jsou vystlány obvykle jednovrstevným (či dvouvrstevným) epitelem.

### 3.6.3 Další dělení žláz

Žlázy můžeme dělit podle několika dalších kritérií, a to zejména podle charakteru sekretů, tvaru sekrečních oddílů, mechanismu sekrece a způsobu odvádění sekretů.

#### rozdělení podle charakteru sekretů

- **serózní žlázy:** Produkují řídké vodnaté sekrety, obsahující často bílkoviny (např. enzymy).
- **mucinózní žlázy:** Produkují viskózní sekrety, jejichž součástí je hlen (mucin).
- **seromucinózní žlázy:** Produkují serózní i mucinózní sekrety.

#### rozdělení podle tvaru sekrečních oddílů

- **tubulózní žlázy:** Sekreční oddíly mají tvar trubice se stěnou z jedné vrstvy cylindrických buněk a kanálkem uvnitř. Mohou být jednoduché, stočené (např. u potních žláz) nebo složené (větvené). Z hlediska charakteru sekretů jde obvykle o mucinózní žlázy (výjimkou jsou potní žlázy).
- **alveolární žlázy:** Sekreční oddíly mají tvar váčku (alveolu) s dutinou a jednovrstevnou stěnou. Je opět jednoduchá či složená (větvená). Z hlediska charakteru sekretů jde obvykle o serózní žlázy.

Někdy se jako samostatný typ popisují tzv. **acinózní žlázy**. Jejich sekreční oddíly mají rovněž tvar váčku, ale žlázové buňky jsou vysoké (pyramidovité) a uvnitř je tak místo dutiny pouze úzký kanálek (jde o tzv. aciny). V odborné literatuře se však pojmy „alveolární“ a „acinózní“ často zaměňují a interpretují nejednotně.
- **tuboalveolární žlázy:** Sekreční oddíly mají tvar trubice zakončené váčkem (alveolem, popř. acinem, v tom případě tuboacinózní žlázy). Žláza tohoto typu může být jednoduchá či složená (větvená). Z hlediska charakteru sekretů jde o seromucinózní žlázy. Patří k nim např. mléčná žláza.



#### rozdělení podle mechanismu sekrece

- **merokrinní sekrece:** Pod apikálním povrchem žlázné buňky se hromadí sekreční vezikuly naplněné sekrety (původem z Golgiho aparátu), jež jsou ven uvolňovány mechanismem exocytózy. Tento typ sekrece je nejčastější (např. slinné žlázy, slzné žlázy, játra, potní žlázy atd.). Pokud mají sekrety povahu iontů, pronikají přes apikální buněčnou membránu bez zaobalení do exocytotických váčků, v tom případě mluvíme o tzv. *ekkrinní sekreci*.
- **apokrinní sekrece:** U tohoto typu vytváří apikální plocha žlázné buňky výběžky směrem ven, v nichž se hromadí sekreční vezikuly. Sekrece probíhá formou odštěpení celých těchto výběžků od buňky. Sekret tedy obsahuje i část cytoplazmy žláznových buněk. Buňky se tím zmenšují, ale po sekreci dorůstají do původní velikosti. Příkladem jsou mléčné žlázy.
- **holokrinní sekrece:** U tohoto typu naplní sekreční vezikuly postupně celou žláznovou buňku. Ta se následně během sekrece rozpadá (tedy zaniká) a uvolňuje sekret ven. Žláznové buňky se obnovují neustálým mitotickým dělením z rezervních buněk. Příkladem jsou mazové žlázy.

#### rozdělení podle způsobu odvodu sekretů

- **exokrinní sekrece:** Sekret jsou odváděny ven z těla (např. u potních či mazových žláz) či do dutin vnitřních orgánů (např. u žláz slinných, slzných či u jater). O exokrinních žlázách mluvíme zejména v případě mnohobuněčných žláz, které mají vývody odvádějící sekrety ze žlázy ven.
- **endokrinní sekrece:** Sekrety jsou z buněk vylučovány do mezibuněčného prostoru (žlázy nemají vývody). V něm se vstřebávají do krve a následně jsou krevním oběhem distribuovány do celého těla, kde působí v cílových tkáních, tedy v místech vzdálených od místa sekrece. Produkty endokrinních žláz mají povahu hormonů. Patří k nim např. adenohypofýza, štítná žláza, příštítná tělíska, kůra nadledvin, Langerhansovy ostrůvky ve slinivce či pohlavní žlázy.
- **parakrinní sekrece:** Sekrety jsou z buněk vylučovány do mezibuněčného prostoru (žlázy nemají vývody). V něm se však nevstřebávají do krve, ale působí na nejbližší buňky. Parakrinní žlázy jsou jednobuněčné a vyskytují se zejména ve výstelkových epitelech trávicí trubice.

### 3.7 Epitely u živočichů

---

Se specifickými typy krycích a výstelkových tkání se setkáme u bezobratlých. Rozdíly oproti obratlovcům můžeme vidět zejména u pokožkového epitelu a výstelce trávicí a dýchací trubice.

- **pokožka bezobratlých:** Je tvořena obvykle jednou vrstvou buněk (epidermis) obvykle kubického nebo cylindrického typu, které mohou mít různé povrchové úpravy. Mezi nimi mohou být uloženy různé specializované buňky (žahavé, žláznové, pigmentové, smyslové atd.). Např. pokožka žahavců obsahuje mezi základními epidermálními buňkami tzv. *knidocyty* (žahavé buňky). Ploštěnci a měkkýši mají povrchové tělní buňky často opatřeny kinociliemi, mezi pokožkovými buňkami se nacházejí žláznové buňky. Epidermis řady skupin bezobratlých je na povrchu zpevněna vrstvou organických (někdy i minerálních) látek označovanou jako **kutikula**. U hlístic a kroužkovců je kutikula relativně měkká a pružná a je tvořena ochrannou vrstvou bílkovin a glykoproteinů. Členovci mají kutikulu tvrdší a morfologicky složitější. Kutikula u nich slouží i jako opěrný systém (tzv. exoskelet). Je tvořena třemi vrstvami. Na bázi (na povrchu epidermis) je to tzv. *endokutikula*, nejsilnější vrstva kutikuly tvořená bílkovinami a chitinem (dusíkatý polysacharid). Na ni nasedá *exokutikula* tvořená opět hlavně chitinem, bílkovinami a pigmenty, často je však impregnována (sklerotizována) vláknitými bílkovinami či inkrustována minerálními látkami (hlavně uhličitánem či fosforečnanem vápenatým), což jí dodává na tvrdosti a pevnosti. Na povrchu těla se nachází tenká *epikutikula* tvořená voskovitými látkami (lipoproteiny), zabraňujícími nadměrnému úniku vody z organismu. Kutikulou procházejí kanálky, které slouží jako vývody pro sekrety žláznových buněk či pro průchod chloupků smyslových buněk. Chlupy či šupiny na povrchu těla jsou nebuněčné výběžky kutikuly.

- **výstelka dýchacích cest:** Dýchací soustava se u bezobratlých vyskytuje v několika modifikacích. Specifickým případem jsou tzv. *vzdušnice* (tracheje) některých členovců (např. hmyzu). Jde o trubice vznikající vchlipováním povrchu těla (pokožky) směrem dovnitř, kde se výrazně větví až na nejtenčí větvičky prostupující tkáň a orgány. Vzdušnicemi proudí vzduch přímo k buňkám, kyslík tedy není transportován pomocí tělních tekutin, jako u většiny živočichů. Stěna vzdušnice má podobnou úpravu jako samotná pokožka. Je tvořena jednou vrstvou cylindrických buněk a na vnitřním povrchu je kryta modifikovanou kutikulou. Kutikula je tenčí, aby nebránila difúzi plynů, a tvoří spirální lištu (tzv. *taenidium*), která prostupuje téměř po celé délce vzdušnice a udržuje je neustále otevřenou. Vstup do vzdušnice (stigma) je chráněn chitinovými chloupky.
- **výstelka trávicích cest:** Epitelová výstelka trávicích cest bezobratlých (tzv. gastrodermis) se liší od morfologie popsané u obratlovců a mezi jednotlivými skupinami je velmi rozmanitá. Buňky velmi jednoduché výstelky trávicích dutin houbovců a žahavců obsahují na apikálním pólu bičík.

Bičík (*flagellum*) je dlouhý výběžek buňky, vnitřní stavbou totožný s kinocilií (je vyztužen axonematem z mikrotubulů s dyneinovými raménky sloužícími k jeho pohybu). Bičík je kromě přítomnosti ve výstelkových buňkách tělních dutin rovněž nedílnou součástí samčích gamet, spermií (které však nepatří mezi epitely) většiny živočichů.

V případě živočišných hub jsou výstelkové buňky trávicí dutiny opatřeny na apikálním pólu kromě bičíku ještě límcem tvořeným lemem mikrokly (jde o tzv. *choanocyty* – límcové buňky). U bezobratlých se často setkáváme s výstelkou trávicího traktu tvořenou jednou vrstvou cylindrických buněk, jejichž apikální plocha je opatřena mikrokly (zvětšují resorpční plochu) nebo pohyblivými kinociliemi (slouží k posunu potravy). Mezi výstelkovými buňkami se nacházejí buňky žlázové.

## 4 POJIVOVÉ A OPĚRNÉ TKÁNĚ

### 4.1 Vymezení problematiky

Pojivové a opěrné tkáně mají zejména mechanické funkce, některé se však podílejí i na dalších funkcích. Vzájemně propojují jednotlivé tkáně v orgánech, spojují orgány mezi sebou, vyplňují některé volné prostory v těle a poskytují oporu orgánům i tělu jako celku. Zajišťují tedy soudržnost těla na několika úrovních. V odborné literatuře jsou pojivové a opěrné tkáně označovány většinou pouze jako tkáně pojivové, nicméně opěrná funkce je, zvláště u některých z nich, velmi podstatná, a hodí se k jejich charakteristice lépe než označení pojivo. Jejich základní stavba a ontogenetický původ jsou však společné. U většiny pojivových tkání (výrazně) převažuje mezibuněčná hmota nad buňkami, neboť mechanické funkce jsou vázány právě na charakter mezibuněčné hmoty. Mezibuněčná hmota je tedy složitější než v jiných tkáních. Má dvě základní složky, *fibrilární* (kolagenní, elastická a retikulární vlákna) a *amorfní* (voda, proteiny, glykoproteiny, proteoglykany, někdy i minerální látky). Embryonální pojivovou tkání je mezenchym. Základními „definitivními“ pojivovými tkáněmi jsou vazivo, chrupavka a kostní tkáň. Dále k nim patří některé zubní tkáně.

### 4.2 Mezibuněčná hmota

#### 4.2.1 Fibrilární složka

Fibrilární (vláknitá, strukturovaná) komponenta mezibuněčné hmoty pojivových tkání je tvořena bílkovinnými vlákny různých chemických, morfologických a fyziologických vlastností. Nejvýznamnějšími jsou vlákna kolagenní, elastická a retikulární.

- **kolagenní vlákna:** Jsou tvořena bílkovinou zvanou *kolagen* (z řeckého *kólla* = klíh, po zahřání klíhovat; klíh se dříve vyráběl vařením šlach a kůží, které obsahují mnoho kolagenu). Kolagen je nejvíce zastoupenou bílkovinou v lidském těle (tvoří asi 15 % hmotnosti bezvodé složky těla, resp. asi 5 % celkové hmotnosti těla) a jednou z nejvíce zastoupených bílkovin (a organických látek) na Zemi vůbec. Nejzastoupenějšími aminokyselinami v jejich polypeptidovém řetězci jsou glycin, prolin a lyzin. Kolagen se vyskytuje v několika formách (např. v lidském těle jich bylo popsáno již více než 25, nejčastější typ, kolagen I, tvoří však až 90 % veškerého kolagenu). Kolagenní vlákna jsou obvykle nevětvená, bílá, dlouhá, někdy i velmi silná (průměr až 20  $\mu\text{m}$ , navíc tvoří ještě silnější svazky), pevná (vysoce odolná v tahu a málo roztahitelná), zvláště u některých typů, a chemicky odolná, čímž přispívají k výrazné pevnosti a vzájemné soudržnosti tkání i celých orgánů.

Kolagen je syntetizován v několika typech buněk (nejvíce ve vazivových fibrocytech). Jeho syntéza probíhá v řadě kroků, začíná v buňkách (intracelulární fáze) a pokračuje v mezibuněčném prostoru (extracelulární fáze). Místem syntézy základního polypeptidového řetězce (translace) jsou ribozomy granulárního endoplazmatického retikula. V jeho cisternách dojde následně k posttranslačním úpravám, konkrétně k hydroxylaci aminokyseliny prolinu na hydroxyprolin a lyzinu na hydroxylyzin (hydroxylace je nutná pro další fáze syntézy, zejména pro pozdější zřetězení makromolekul do silnějších svazků). Tato fáze vyžaduje přítomnost vitamínu C (jde o kofaktor enzymů). Následně vznikne tzv. **prokolagen**, trojřoubovice vytvořená spojením tří elementárních polypeptidových řetězců. Prokolagen je potom přes vřetky Golgiho aparátu exocytován do mezibuněčného prostoru. Zde dojde působením specifických peptidáz k odštěpení koncových úseků polypeptidových řetězců, jež brání další fázi syntézy, čímž vznikne tzv. **tropokolagen** (stále tvořený trojřoubovicí tří elementárních polypeptidových řetězců). Tropokolagen se poté samovolně a několikastupňově (hierarchicky) uspořádá do fibril **vlastního kolagenu**.

- **elastická vlákna:** Jsou tvořena bílkovinou zvanou *elastin*. Ten je v základě amorfní hmotou (netvoří vlákna), je však převeden do vláknité formy jemnými vlákny další bílkoviny, fibrilinu, které kolem něho vytvoří rovnoběžně probíhající svazky. Elastická vlákna mají průměr asi 2  $\mu\text{m}$ , jsou nažloutlá, větvená a výrazně roztahitelná (až na dvojnásobek své délky), čímž dodávají tkáním pružnost (elasticitu). Ve tkáních vytvářejí prostorové síť či ploché membrány (propletení na způsob rohože).

- **retikulární vlákna:** Jsou tvořena bílkovinou zvanou *retikulin*. Jedná se vlastně o kolagen typu III, který nevytváří silné svazky jako jiné typy kolagenu, ale velmi jemná větvená vlákna o průměru asi 1  $\mu\text{m}$  uspořádaná do prostorových sítí. Během ontogeneze jsou retikulární vlákna vývojovými předchůdci pokročilejších typů kolagenu, vyskytují se však i v řadě definitivních tkání, a to často ve spojitosti s krevními buňkami.

## 4.2.2 Amorfni složka

Amorfni (beztvará, nestrukturovaná) komponenta mezibuněčné hmoty pojivových tkání je tvořena vodou (s různým objemovým zastoupením, od asi 2 % až asi do 80 %), organickými látkami (bez vláknité struktury) a také látkami minerálními. Minerální látky se vyskytují ve tkáních obvykle ve stopovém množství, výrazné zastoupení mají pouze v některých tkáních opěrných (v kostech) a v tkáních zubních. Z organických látek se v mezibuněčné hmotě vyskytují nejčastěji bílkoviny a polysacharidy (tuky naopak najdeme převážně uvnitř buněk). Bílkoviny a polysacharidy tvoří často složité komplexy, které podle převažující složky dělíme do dvou typů, na glykoproteiny a proteoglykany. Zvláštní postavení má v amorfni hmotě dále kyselina hyaluronová.

- **glykoproteiny:** Jedná se o komplexní makromolekuly obsahující bílkovinnou a polysacharidovou složku. Bílkovinná složka však převažuje. Polypeptidový řetězec obsahuje na povrchu navázané řetězce různých typů polysacharidů. Nejdůležitější skupinou jsou tzv. *adhezivní glykoproteiny*. Jejich polysacharidové řetězce mimo jiné zabezpečují adhezi (přilnutí) k buňkám a různým komponentám mezibuněčné hmoty. Ve tkáních působí jako „lepidla“, která propojují buňky s mezibuněčnou hmotou a vláknitou složku mezibuněčné hmoty se složkou amorfni. Příkladem výrazněji zastoupených adhezivních glykoproteinů jsou např. fibronectin, chondronektin či osteonektin, dále např. osteopontin, osteokalcin, laminin či tenascin.
- **proteoglykany:** Jedná se rovněž o komplexní makromolekuly obsahující bílkovinnou a polysacharidovou složku, polysacharidová složka však v tomto případě objemově převažuje. Molekuly proteoglykanů obsahují středové bílkovinné jádro (vlákno), které je obklopeno obvykle desítkami navázanými řetězci polysacharidů. Polysacharidové řetězce jsou tvořeny z monosacharidových jednotek několika typů. Monosacharidové jednotky obsahujícími navázané dusíkaté skupiny a také síru ve formě sulfátu (resp. zbytku kyseliny sírové, jsou tedy sulfatované). Polysacharidové komponenty molekul proteoglykanů velmi výrazně vážou vodu a vytvářejí s ní hlenovité substance (hleny, muciny), označují se proto rovněž jako *mukopolysacharidy*.

Konkrétní pojmenování polysacharidových komponent proteoglykanů vychází většinou z místa (orgánu, tkáně), odkud byly původně izolovány. Jednotlivé typy se však vyskytují obvykle na mnoha jiných místech v těle. Nejčastějšími mukopolysacharidy jsou *chondroitinsulfát* (pojmenovaný podle výskytu v chrupavkách), *dermatansulfát* (pojmenovaný podle výskytu v kůži), *keratansulfát* (pojmenovaný podle výskytu v oční rohovce), *heparansulfát* (pojmenovaný podle jater) a *heparin* (pojmenovaný rovněž podle jater). Příkladem hojně se vyskytujících proteoglykanů (tedy mukopolysacharidů navázaných na bílkovinné vlákno) je **agrekan**. Na jeho středové bílkovinné vlákno se váže asi 70 řetězců chondroitinsulfátu a asi 30 řetězců keratansulfátu. Dalšími zástupci jsou např. syndekan (na středové proteinové vlákno je navázáno několik řetězců chondroitinsulfátu a heparansulfátu) či perlekan (na středové proteinové vlákno je navázáno několik řetězců heparansulfátu).

- **kyselina hyaluronová:** Jde o velmi významnou součást amorfni hmoty pojivových tkání. Je to vysokomolekulární mukopolysacharid tvořený velkou makromolekulou ve formě velmi dlouhého polysacharidového řetězce (až 40 tisíc monosacharidových jednotek). Monosacharidové jednotky obašují, podobně jako u proteoglykanů, dusíkaté skupiny, nejsou však sulfatované (neobsahují zbytky kyseliny sírové). Molekula kyseliny hyaluronové na sebe dokáže navázat až tisícinásobné množství vody než je její vlastní objem, čímž se mění na viskózní a elastický gel. Na dlouhá vlákna kyseliny hyaluronové se ve tkáních napojuje mnoho molekul proteoglykanů (zejména agrekanu), čímž vznikají vysoce komplexní makromolekuly. Jejich mechanické vlastnosti zabezpečují typickou konzistenci a vzájemnou soudržnost různých typů tkání.

## 4.3 Mezenchym

---

Mezenchym představuje z větší části primitivní embryonální pojivo. Základem jsou hvězdčovitě buňky, *mezenchymocyty*. Vytvářejí řidší síť v prostorech mezi vyvíjejícími se orgány, popř. se zahušťují v tzv. mezenchymový blastém, buď chondrogenní (poté následuje jeho přeměna na chrupavku), nebo osteogenní (poté následuje jeho přeměna na kost). Mezibuněčná hmota je víceméně omezena na amorfní složku. Mezenchym vzniká v raných fázích embryonálního vývoje rozestoupením buněk určité části mezodermy a buněk neuroektodermy neurálních lišt. Mezenchym je důležitou histogenetickou tkání. Jeho diferenciací vznikají všechny tkáně pojivové (vazivo, chrupavka a kostní tkáň), tkáně svalové, některé typy epitelů (např. cévní endotel), některé buňky nervové tkáně (mikroglie) a buňky krevní. Kromě toho se mezenchymové buňky vyskytují i v některých definitivních pojivových tkáních (řídce kolagenní vazivo, tukové vazivo, okostice a ochrystavice), v nichž působí jako nediferencované buňky podílející se na růstu a regeneraci těchto tkání.

## 4.4 Vazivo

---

### 4.4.1 Základní stavba

Vazivo je měkká tkáň (nejměkčí ze všech pojivových tkání) s typickou a jasně definovatelnou pojivovou funkcí. Základní buňky vaziva se označují jako *fibroblasty* (hvězdčovitě buňky s výběžky, jde o nezralá stadia produkující mezibuněčnou hmotu, vyvíjejí se z mezenchymocytů) a *fibrocyty* (vřetenovité buňky s menším počtem výběžků, nesyntetizují mezibuněčnou hmotu). Oba typy buněk mohou v sebe obousměrně vzájemně přecházet. Kromě těchto toho najdeme v některých vazivech další typy buněk se specifickými funkcemi. Mezibuněčná hmota (obvykle převládající nad buňkami) obsahuje amorfní složku a různé zastoupení kolagenních, elastických a retikulárních vláken. Podíl zastoupení konkrétních typů vláken je hlavním klasifikačním kritériem. Podle převládajícího typu vláken dělíme vazivo na tři základní typy – *kolagenní* (tvořeno kolagenem typu I, dělí se dále na řídce a tuhé), *elastické* a *retikulární*. Kromě těchto typů popisujeme ještě vazivo *rosolovité* a vazivo *tukové*.

### 4.4.2 Rosolovité vazivo

Jde víceméně stále ještě o embryonální pojivovou tkáň. Obsahuje málo buněk. V mezibuněčné hmotě převažuje amorfní složka obsahující velké množství mukopolysacharidů, což jí dodává rosolovitou konzistenci. Vlákna je zastoupeno málo. Rosolovité vazivo najdeme v některých částech embrya, zejména v pupečníku. V dospělosti je tímto typem vaziva tvořena zubní dřevina.

### 4.4.3 Řídce kolagenní vazivo

Jde o vazivo s převažujícími kolagenními vlákny (a menším zastoupením vláken elastických a retikulárních) a řídkou složkou amorfní. Je to nejvíce zastoupený typ vaziva u obratlovců. Vyskytuje se jednak uvnitř orgánů, v nichž prostupuje jednotlivé tkáně a navzájem je spojuje, jednak mezi orgány, kde vytváří vyplňovací tmel. Označuje se proto také jako *intersticiální* (vestavěná, vmezeřená) *tkáň* a prostor, který zaujímá, nazýváme jako celek *intersticiem*. Vedle fibroblastů a fibrocytů se ve hmotě řídkého kolagenního vaziva vyskytuje i několik dalších typů buněk, které dělíme na fixní a bloudivé:

- **fixní buňky:** Jedná se o buňky nepohyblivé. Kromě fibroblastů a fibrocytů k nim patří:
  - *pigmentové buňky* – obsahují barviva (u některých živočichů umožňují barvoměnu)
  - *tukové buňky* – obsahují v cytoplazmě velké množství zásobního tuku
  - *myofibroblasty* – buňky obsahující aktino-myozinový aparát, zajišťující kontrakce, jsou tedy přechodem mezi buňkami vazivovými a svalovými
  - *mezenchymocyty* – nediferencované mezenchymové buňky, které pro svoji schopnost diferenciaci na další typy buněk umožňují růst a regeneraci vaziva (rovněž se podílejí na osifikaci kostí)

- **bloudivé buňky:** Jedná se o pohyblivé, resp. polohově nestabilní buňky, které mohou procházet vazivem samotným a pohybovat mezi vazivem a jinými tkáněmi (např. mezi krví a intersticiem). Všechny typy bloudivých buněk jsou v podstatě krevního původu (jedná se o tkáňové obdoby leukocytů), popř. jsou krevním buňkám vývojově příbuzné. Ve vazivu mají tyto buňky zejména imunitní funkce. Buňky se do vaziva (resp. intersticia) přesunují z krve procesem tzv. *diapedézy* – prostupem mezi endotelovými buňkami ve výstelce cévní (kapilární) stěny řízeným chemotakticky z intersticia. Jde o následující buňky:
  - *leukocyty* (bílé krvinky)
  - *plazmatické buňky* – lymfocyty přeměněné na buňky produkující protilátky
  - *histiocyty* – mají funkci makrofágů se schopností fagocytózy (tkáňová obdoba krevních monocytů), podílejí se na regeneraci tkání
  - *mastocyty* – tzv. žírné buňky, produkují látky potřebné pro usnadnění diapedézy a přechod leukocytů z kapilárního řečiště do tkání (heparin – snižuje srážení krve, histamin – zvyšuje propustnost kapilárních stěn), pravděpodobně jde o tkáňovou obdobu bazofilních granulocytů

#### 4.4.4 Tuhé kolagenní vazivo

Jde rovněž o vazivo s převahou kolagenních vláken, avšak mnohem pevnějších než v řídkém kolagenním vazivu, uspořádaných v silných svazcích a obklopených menším množstvím amorfní hmoty. Vyskytuje se v mechanicky silně namáhaných tkáních, a to ve dvou základních modifikacích:

- **nepravidelné tuhé kolagenní vazivo:** Označuje se rovněž jako *plstovité vazivo*. Svazky kolagenních vláken probíhají nepravidelně, všemi směry, a vzájemně se proplétají. Tento typ se vyskytuje na takových místech těla, kde jsou zvýšené nároky na odolnost v tlaku, tedy zejména ve vazivových obalech mnoha orgánů, ve svalových povázkách (fasciích), v oční bělimě, ve škáře (vrstva kůže pod pokožkou) a tvoří rovněž tvrdou plenu mozkovou.
- **pravidelné tuhé kolagenní vazivo:** Označuje se rovněž jako *provazcovité vazivo*. Svazky kolagenních vláken probíhají pravidelně a souběžně (jedním směrem) a mají hierarchické uspořádání (vlákna, svazečky, svazky). Tento typ vaziva se vyskytuje na takových místech těla, kde jsou zvýšené nároky na odolnost v tahu, tedy zejména ve šlachách, vazech a v kloubních pouzdrech.

#### 4.4.5 Elastické vazivo

Jedná se o vazivo s převahou elastických vláken. Ta mu dodávají jednak nažloutlou barvu, jednak, a to zejména, vysokou pružnost (elasticitu). Elastické vazivo se vyskytuje ve vazech, v nichž jsou zvýšené nároky právě na pružnost. Jedná se o některé vazy na páteři a rovněž o vazy hlasivkové. Dalším typickým místem výskytu tohoto typu vaziva jsou stěny velkých tepen v blízkosti jejich výstupu ze srdce, obsahující až desítky vrstev elastických membrán tvořených elastickým vazivem. Jejich funkcí je zajištění mechanické odolnosti tepenných stěn při neustálých periodických vysokotlakých nárazech krve při systolách srdečních komor.

#### 4.4.6 Retikulární vazivo

Jedná se o vazivo s převahou retikulárních vláken. Buněčnou složku tvoří tzv. *retikulární buňky* (příbuzné fibrocytům), které obsahují výběžky a vytvářejí prostorovou síť. Retikulární vlákna vytvářejí ve vazivu rovněž prostorovou síť. Retikulární vazivo je často asociováno s imunitními funkcemi, mezi buňkami a vlákny se proto nacházejí různé typy krevních buněk, zejména lymfocytů (retikulární vazivo s lymfocyty se označuje jako lymfatická tkáň) a síť krevních kapilár. Typickým příkladem lokalizace retikulárního vaziva je kostní dřev – krvetvorná tkáň vyplňující kostní dutiny a obsahující kromě retikulárního vaziva i jednotlivá vývojová stadia všech krevních buněk. Dalším příkladem je dřev sleziny, kde dochází k zániku červených krvinek, což jí dodává červenou barvu. Retikulární vazivo prosycené lymfocyty vyplňuje i mízní uzliny.

#### 4.4.7 Tukové vazivo

Základem tukového vaziva (resp. tukové tkáně) jsou velké kulovité buňky označované jako *adipocyty*. Mají průměr až 100 µm a patří tak k největším buňkám lidského těla. Jsou po celém povrchu obaleny bazální membránou. Obsahují tukové (lipidové) inkluze vyplňující téměř celý vnitřek buněk. Mezi adipocyty se nacházejí i nediferencované buňky mezenchymové, sloužící jako zásobárna buněk pro další růst. U této tkáně tedy (vysoce) převládá buněčná složka nad mezibuněčnou. Tukové vazivo se vyskytuje ve dvou typech:

- **bílá tuková tkáň:** Je tvořena tukovými buňkami tzv. unilokulárního (nebo univakuolárního) typu, v nichž je tuk obsažen v jedné velké tukové kapénce vyplňující téměř celý vnitřek buňky. Jádro a další buněčné orgány adipocytů jsou z tohoto důvodu zatlačeny k periférii buňky. Jedná se o zcela dominantní typ tukové tkáně v lidském těle. Podle funkce se bílá tuková tkáň dělí na strukturální (ochranné) a zásobní tukové vazivo.
  - *strukturální tukové vazivo:* Nachází se v okolí některých orgánů, u nichž slouží jako mechanická a tepelná ochrana (tukové pouzdro, tukový polštář). Najdeme ji např. kolem ledvin, uvnitř očnínice (v blízkosti oční koule), v kolenním kloubu atd. Během hladovění zůstává tato tkáň zachována, pouze při extrémním a dlouhodobém hladovění dochází k jejímu postupnému vymizení a zániku její ochranné funkce.
  - *zásobní tukové vazivo:* Nachází se v podkoží (tzv. podkožní tuk) a kolem vnitřních orgánů (tzv. útrobní či viscerální tuk). U některých živočichů žijících v chladných podmínkách umožňuje vrstva tuku v podkoží tepelnou izolaci těla, tedy životně důležitou podmínku pro přežití. Hlavní úlohou bílého tukového vaziva je vytvářet energetické zásoby (energetická hodnota tuků je mnohem vyšší než např. u sacharidů, tuk je tedy velmi efektivní zásobní látkou). Jeho excesivní hromadění je však patologickým jevem, což může být jednat následkem některých chorob, nejčastěji však nevyvážené energetické bilance, kdy je příjem energie (vázané v potravě) vyšší než její výdej (např. fyziologickými pochody či aktivním pohybem). Vysoké množství tuku v těle je predispozicí pro další závažná onemocnění (zvláště nebezpečný je útrobní tuk v oblasti břišní a hrudní dutiny). Při hladovění dochází k úbytku zásobní tukové tkáně.

Kromě ochranné a zásobní funkce má zásobní tuková tkáň rovněž zajímavé funkce endokrinní (někdy je soubor tukových tkání v těle považován i za jednu velkou endokrinní žlázu). Adipocyty produkují řadu hormonů (nejznámější je leptin) a dalších látek, ovlivňujících metabolismus tuků, chuť k jídlu či citlivost tkání na inzulín. Endokrinní funkce tukové tkáně jsou u člověka v současné době předmětem intenzivního výzkumu ve spojitosti s léčbou obezity.

- **hnědá tuková tkáň:** Je tvořena tukovými buňkami tzv. multilokulárního (nebo multivakuolárního) typu, v nichž je tuk obsažen ve větším množství malých kapének. Jádro je umístěno ve středu buňky. Buňky obsahují mnoho mitochondrií (jejich enzymy obsahující železo dodávají tkáni hnědou barvu). Tkáň je rovněž bohatě vaskularizována (prokrvena). Hnědá tuková tkáň se vyskytuje např. u hibernujících živočichů, kde má funkci energetické zásobárny po dobu zimního spánku a po probuzení. U člověka ji nacházíme především v raných fázích postnatálního vývoje, zejména pod kůží v mezilopatkové krajině a podél velkých cév. Její funkcí je tvorba tepla a udržování stálé tělesné teploty v době, kdy dítě ještě není schopno třesové termogeneze (tvorby tepla pomocí svalového třesu). V dospělosti perzistují pouze zbytky této tkáně.

Běžné tělesné buňky spalují v mitochondriích živiny, čímž získávají energii. Tu produkují jednak jako energii tepelnou, jako energii chemickou, kterou ukládají procesem oxidativní fosforylace do makroergních vazeb energeticky bohaté látky ATP. Hnědé adipocyty vykazují v tomto směru určité zvláštnosti. Obsahují mitochondrie se specifickým enzymatickým systémem – protein termogenin nacházející ve vnitřní mitochondriální membráně inhibuje tvorbu ATP během spalování (zamezuje tedy oxidativní fosforylaci), energie tak není chemicky vázána do makroergních vazeb ATP, jako ve většině ostatních buněk, ale uvolňuje se v plné míře jako teplo. Jedná se o tzv. **netřesovou termogenezi**. Spalování je zintenzivněno rychlou uvolnitelností tuku z malých tukových kapének, které jako celek mají velký aktivní povrch. Teplo vzniklé v mitochondriích je krví proudící v bohatých kapilárních sítích odváděno do zbytku těla. Hnědá tuková tkáň je rovněž na rozdíl od bílé bohatě inervována, takže tvorba tepla je v ní pod kontrolou centrální nervové soustavy.

## 4.5 Chrupavka

### 4.5.1 Základní stavba

Chrupavka (*cartilago*) je tvrdší než vazivo, ale měkčí než kostní tkáň. Kromě pojivové funkce se u ní proto výrazně uplatňuje i funkce opěrná. Chrupavku obvykle spojujeme s obratlovci, ale její obdoba se vyskytuje i u některých bezobratlých (např. pouzdro kolem mozku u hlavonožců). U nižších obratlovců (paryby, chrupavčité ryby a některé vymřelé skupiny) je chrupavkou tvořena celá kostra.

#### Buňky chrupavky

- **chondroblasty:** Jde o nezralé buňky. Mají zaoblený tvar. Vytvářejí se z mezenchymocytů procesem *chondrogenese*. Těleso mezenchymu se zahustí v tzv. chondrogenní blastém, mezenchymocyty se diferencují na tzv. chondroprogenitorové buňky a ty poté na chondroblasty, které začnou produkovat mezibuněčnou hmotu a tím se rozestupují.
- **chondrocyty:** Jde o zralé buňky chrupavky zaobleného tvaru. Jsou uloženy v komůrkách mezibuněčné hmoty, tzv. lakunách. Obsahují zrnka glykogenu a tukové kapénky. Obvykle vytvářejí skupiny. Chondrocyty jedné skupiny vznikají dělením jediné původní (mateřské) buňky, označují se proto jako *izogenetické skupiny* (popř. teritoria či chondrony).
- **chondroklasty:** Jedná se o mnohojaderné buňky, které chrupavku za určitých okolností odbourávají. Patří mezi tzv. tkáňové makrofágy se schopností fagocytózy, jedná se tedy o tkáňovou obdobu krevních monocytů (vznikají jejich fúzí). Uplatňují se zejména při chondrogenní osifikaci.

#### Mezibuněčná hmota

Mezibuněčná hmota obvykle převládá nad buněčnou. Obsahuje jednak amorfní komponentu, tvořenou vysokým podílem vody navázané na proteoglykany s mukopolysacharidy (kyselinu hyaluronovou), jednak různé zastoupení kolagenních vláken (obvykle z kolagenu typu II) a elastických vláken. Převaha konkrétních typů vláken je jedním z klasifikačních kritérií. Mezibuněčná hmota je sestavena do okrsků s odlišným složením. Kolem chondrocytu v lakuně je tenký proužek silně bazofilní hmoty, tzv. *pericelulární matrix*. Mezi buňkami jedné izogenetické skupiny je méně bazofilní, tzv. *teritoriální matrix*. Mezi izogenetickými skupinami se nachází nejméně bazofilní *interteritoriální matrix*.

#### Perichondrium

**Perichondrium** (ochrustavice) je tekutý vazivový obal na povrchu chrupavek. Je tvořen dvěma vrstvami, a to vnější *fibrózní vrstvou* z nepravidelného tuhého kolagenního vaziva a vnitřní *kambiózní* (chondrogenní) *vrstvou* z řídkého kolagenního vaziva, cévami, zásobními mezenchymocyty (pro diferenciaci na chondroblasty při regeneraci a růstu) a chondroklasty (pro odbourávání chrupavky).

Chrupavka je typická tím, že neobsahuje cévy a nemá tedy přímou výživu z krve. Přísun dýchacích plynů a živin je realizován difúzí látek z perichondria, kterou usnadňuje vysoký obsah vody v mezibuněčné hmotě. Kvůli potřebám difúze je chrupavka omezena na své tloušťce a využívá často i anaerobního metabolismu (chondrocyty metabolizují uložený glykogen a tuk).

### 4.5.2 Hyalinní chrupavka

Jedná se o chrupavku lesklého sklovitého vzhledu (hyalinní = sklovitá). Mezibuněčná hmota obsahuje převažující amorfní komponentu a síť jemných kolagenních vláken (z kolagenu typu II), která mají stejný index lomu světla jako amorfní hmota, nejsou proto vizuálně patrná. Izogenetické skupiny chondrocytů tvoří shluky. Jde o nejčastější typ chrupavky. U nižších obratlovců s chrupavčitou kosterou (paryby či chrupavčité ryby) tvoří celý skelet. U vyšších obratlovců je chrupavčitá kostra vytvořena pouze během embryonálního vývoje, poté jsou chrupavky postupně nahrazeny kostěnými kostmi a zachovávají se pouze na kloubních plochách, tvoří sternální konce žeber a přechodně formují tzv. růstové chrupavky. Kromě skeletu vytváří tento typ výztuhu některých částí dýchacích cest (chrupavky nosního křídla a nosní přepážky, většinu chrupavek hrtanu, průdušnice a průdušek).



Specifickým typem hyalinní chrupavky je **kloubní chrupavka**. Je tenká, vnitřní plochou se připojuje ke kosti, vnější plochou se obrací do kloubní dutiny. Na vnější ploše chybí *perichondrium*, což je důležité pro udržení hladkého kloubního povrchu, na druhé straně to omezuje regeneraci chrupavky a znemožňuje cévní zásobení. Kloubní chrupavky jsou proto vyživovány ze synoviální tekutiny v kloubních dutinách a z kapilár bezprostředně sousedící kostní tkáně. Izogenetické skupiny chondrocytů mají charakter sloupců běžících kolmo k povrchu chrupavky.

### 4.5.3 Kolagenní chrupavka

Jedná se o chrupavku s převahou kolagenních vláken tvořících silné paralelní svazky. Ta jsou, na rozdíl od jiných typů chrupavky, tvořena kolagenem typu I. Amorfní hmoty je málo. Chondrocyty se vyskytují v malém počtu a nacházejí se podél kolagenních vláken, izolovaně či v malých izogenetických skupinách (avšak v řadě za sebou). Perichondrium není jasně diferencováno. Kolagenní chrupavka je velmi pevná a odolná vůči mechanickým vlivům. Připomíná svým složením (přítomnost kolagenu typu I) i vlastnostmi tuhé kolagenní vazivo a je vlastně přechodnou tkání mezi chrupavkou a tímto typem vaziva. Označuje se proto také (a častěji) jako **chrupavka vazivová** (*fibrocartilago*). Tvoří např. meziobratlové ploténky, chrupavku spony stydké, kloubní disky a menisky atd.

### 4.5.4 Elastická chrupavka

Jedná se o chrupavku s převahou elastických vláken (s malým množstvím kolagenu typu II), má proto nažloutlou barvu. Chondrocyty jsou rozloženy ve hmotě chrupavky relativně rovnoměrně, izolovaně či v malých izogenetických skupinách. Elastická chrupavka je díky přítomnosti elastických vláken pružná a ohebná. U člověka tvoří např. chrupavku boltce ušního, chrupavku Eustachovy trubice a některé chrupavky hrtanu (např. chrupavku příklopkovou).

### 4.4.5 Chondroidní tkáň

Jedná se o zvláštní typ tkáně, která je morfologicky přechodem mezi chrupavkou a kostní tkání. Buněčnou složku tvoří chondrocyty, mezibuněčná hmota je však mineralizovaná a má charakter mezibuněčné hmoty kostní tkáně. Vyskytuje se v okolí některých lebečních švů u lidských embryí a velmi malých dětí, najdeme ji však i u embryí dalších obratlovců (u ryb i v dospělosti).

## 4.6 Kostní tkáň

---

### 4.6.1 Základní stavba

Kostní tkáň je nejtvrdší ze všech pojivových tkání a jednou z nejtvrdších tkání vůbec (tvrdší jsou pouze některé zubní tkáně). Neuplatňuje se tedy jako klasické pojivo, ale výrazně u ní převažuje funkce opěrná (opora pro měkké tkáně i tělo jako celek). Kostní tkáň existuje pouze u obratlovců. U vyšších (suchozemských) obratlovců a u některých skupin ryb tvoří kostru, která je v suchozemských podmínkách, bez přítomnosti vody s její nadnášecí schopností, pevnější a stabilnější oporou těla než fylogeneticky původní kostra chrupavčitá.

#### Buňky kostní tkáně

- **osteoblasty:** Jde o nezralé buňky. Vyvíjejí se z mezenchymocytů procesem *osteogeneze*. **Mezenchymocyty se diferencují na tzv. osteoprogenitorové buňky (příbuzné chondroprogenitorním buňkám) a ty poté na osteoblasty.** Osteoblasty jsou ploché až kubické buňky, které na vnějším i vnitřním povrchu kostí a kostních trámů vytvářejí jednotnou vrstvu na způsob jednovrstevného epitelu. Do svého okolí produkují nejprve hmotu organickou (tzv. *osteoid*), následně i mineralizovanou mezibuněčnou hmotu, rozestupují se a uzavírají se do vznikající tvrdé mezibuněčné hmoty.
- **osteocyty:** Jedná se o zralé buňky, resp. osteoblasty, které se již uzavřely do tvrdé mezibuněčné kostní hmoty. Nejsou z tohoto důvodu vzájemně v těsném kontaktu jako osteoblasty, ale nacházejí se samostatně v malých komůrkách (tzv. lakunách), kde jsou obklopeny okolní tvrdou mezibu-

něchnou hmotou. Osteocyty jsou hvězdčité buňky. Jejich povrch vybíhá do výběžků (filopodií), které procházejí tenkými kanálky v kostní hmotě a jimiž jednotlivé buňky komunikují jednak vzájemně mezi sebou (pomocí spojení typu nexů), jednak s vnějším i vnitřním povrchem kostní tkáně. Osteocyty hrají důležitou roli v řízení přestavby (remodelace) kostní tkáně.

- **osteoklasty:** Jedná se o mnohojaderné buňky, které kostní tkáň za určitých okolností odbourávají. Patří mezi tzv. tkáňové makrofágy se schopností fagocytózy, jde tedy o tkáňovou obdobu krevních monocytů (vznikají jejich fúzí). Nacházejí se v jamkách, tzv. Howshipových lakunách, na vnějším nebo vnitřním povrchu kosti a v kanálkách uvnitř kostní tkáně, které svojí aktivitou odbourávají (resorbují). Jejich vnější povrch je hladký, povrch přivrácený k jamce odbourávané kostní tkáně je výrazně zvlněný (z důvodu zvětšení aktivní sekreční a resorpční plochy), svými okraji se těsně, pomocí integrinů v buněčné membráně, přimyká k okrajům kostní jamky a do ní (pomocí enzymu  $H^+$ -ATPázy) pumpuje vodíkové ionty (vzniká tak kyselé prostředí pro rozklad minerální složky kostní tkáně), exocytuje lysozomy se směsí proteolytických enzymů (na destrukci organické složky kostní tkáně, jedná se např. o kolagenázu) a resorbuje (endocytuje) zbytky odbourané kostní tkáně, které exocytuje na odvrácené ploše buňky do mezibuněčného prostoru.

### Mezibuněčná hmota

Mezibuněčná hmota kostní tkáně výrazně převládá nad složkou buněčnou. Obsahuje amorfní komponentu a kolagenní vlákna. Charakter mezibuněčné hmoty kostní tkáně je z chemického a fyziologického hlediska výrazně odlišný od mezibuněčné hmoty jiných tkání, a to zejména vysokým zastoupením minerálních látek. Mezibuněčná hmota je z chemického hlediska tvořena vodou (asi 20 %), organickými látkami (asi 30 %, dohromady se označují jako *osseín*) a minerálními látkami (asi 50 %). Poměr minerální a organické složky se v amorfní hmotě liší v jednotlivých etapách života. V mládí je organických látek přítomno více (kosti jsou proto měkké a pružné, hůře se lámou), ve stáří jejich podíl klesá (kosti jsou proto tvrdé a křehké, tím i fragilnější).

- **fibrilární složka:** Vlákenná složka mezibuněčné hmoty je tvořena silnými kolagenními vlákny (kolagen typu I), která dodávají kostní tkáni pevnost a soudržnost. Kolagen je nejvíce zastoupenou bílkovinou kostní tkáně (tvoří více než 90 % všech kostních bílkovin).
- **amorfní složka:** Tvoří ji kromě vody jednak organické látky (zejména glykoproteiny a proteoglykany), jednak látky minerální, které zaujímají většinu hmoty amorfní složky. Minerální látky dodávají kostní tkáni tvrdost. Jedná se především o sloučeniny vápníku. Z nich je nejdůležitější tzv. hydroxyapatit, z chemického hlediska hydroxyfosforečnan vápenatý. Zaujímá asi 90 % minerální hmoty kostní tkáně. Hydroxyfosforečnan vápenatý tvoří drobné šupinkovité krystalky (velikost asi  $40 \times 25 \times 3$  nm), které jsou vázány na povrch kolagenních vláken. Kromě hydroxyfosforečnanu vápenatého najdeme v kostní tkáni i menší podíl uhličitanu vápenatého. Vápenaté ionty jsou občas nahrazeny ionty jiných kovů, zejména ionty hořečnatými (podle odhadů zhruba každý stý), které zřejmě hrají významnou roli pro udržení dostatečné kalcifikace a stability kostní tkáně.

Pro stabilitu kostní tkáně hraje zásadní roli spojení kolagenních vláken a krystalků hydroxyapatitu. Ve vzájemné souhře vytvářejí substanci přirovnávanou svými vlastnostmi k železobetonu – vlákna kolagenu mají funkci ocelových výztuh v železobetonu, minerální krystalky slouží jako betonový tmel. Pokud je kost nedostatečně mineralizována (např. při nedostatku vápníku, hořčíku či vitaminu D), může to vyústit do tzv. osteomalacie (měknutí kostí). Pokud ubývá mezibuněčné hmoty jako celku (tedy minerální i organické hmoty), může se vyvinout tzv. osteoporóza (řidnutí kostí).

### Periosteum

**Periosteum** (periost, okostice) je tenký vazivový obal pokrývající vnějším povrch kosti (mimo povrch kloubních chrupavek). Je tvořen dvěma vrstvami, a to vnější *fibrózní vrstvou* z nepravidelného tuhého kolagenního vaziva a vnitřní *kambiózní* (osteogenní) *vrstvou* z řídkého kolagenního vaziva, které obsahuje bohaté cévní síť, nervy, zásobní mezenchymocyty (pro diferenciaci na osteoblasty při regeneraci a růstu kostní tkáně) a osteoklasty (pro odbourávání kostní tkáně). Periost je k povrchu kosti připojen tzv. Sharpeyovými vlákny, tedy kolagenními vlákny, které z okostice plynule pronikají do samotné kostní tkáně a pokračují jako kolagenní vlákna kostní tkáně.

### Endosteum

**Endosteum** (endost, nitrokostice) je tenká vrstva pokrývající vnitřní povrchy kosti (kostní dutinu, vnitřní povrch Haversových a Volkmannových kanálků a povrch trámeček spongiozní kostní tkáně). Jedná se o velmi tenkou vrstvu tvořenou kolagenními vlákny a (přímo na povrchu kostní tkáně) souvislou vrstvou buněk – mezenchymocytů (resp. osteoprogenitorových buněk), osteoblastů a osteoklastů. Endost a jeho buňky hraje důležitou roli v procesu přestavby kostní tkáně.

## 4.6.2 Typy kostní tkáně

Rozlišujeme následující typy kostní tkáně:

- **kostní tkáň fibrilární:** Je to vláknitá kostní tkáň s nepravidelně (plstovitě) uspořádanými kolagenními vlákny a první typ kostní tkáně vznikající při její tvorbě procesem osifikace. Vyskytuje se tedy i zejména v časných stádiích vývoje kostí. Postupně je většina této tkáně remodelací přestavěna na lamelární kostní tkáň. V dospělosti ji nacházíme v místech, kde do kostní tkáně vstupují kolagenní vlákna, tedy v okolí lebečních švů, v zubních lůžkách čelistí a v místech úponů vazů a svalů.
- **kostní tkáň lamelární:** Jde o kostní tkáň pravidelně uspořádanou do tzv. lamel, plotének o tloušťce v řádech  $\mu\text{m}$ . Mezi lamelami se nacházejí lakuny s osteocyty. Lamelární kostní tkáň se vyskytuje ve zralých kostech. Vytváří dvě makroskopicky odlišné modifikace.
  - **kostní tkáň kompaktní (hutná):** Tvoří asi 75 % kostní tkáně. Jedná se o souvislou kostní hmotu bez vnitřních prostorů. Je umístěna na povrchu kostí (nejsilnější je ve stěnách diafýz dlouhých kostí). Na povrchu kosti probíhají lamely souběžně s povrchem kosti (tzv. plášťové lamely), uvnitř kosti vytvářejí tzv. *osteony* – sloupce koncentricky uspořádaných a do sebe zapadajících válcovitých lamel. Osteony probíhají (v dlouhých kostech) paralelně s podélnou osou kosti. Délka dosahuje desítek milimetrů, průměr je řádově ve stovkách  $\mu\text{m}$ . Každý osteon je tvořen nejčastěji 10–20 válcovými lamelami o tloušťce několika  $\mu\text{m}$ . Lamely obkružují centrálně umístěný *Haversův kanálek*. Probíhají v něm cévy (kapiláry) a nervy, obsahuje řídké kolagenní vazivo a jeho vnitřní stěny jsou pokryty endostem. Haversovy kanálky jsou propojeny příčně probíhajícími *Volkmannovými kanálky*, které pronikají do kostní tkáně z vnějšího i vnitřního povrchu a obsahují rovněž cévy, nervy, řídké kolagenní vazivo a endost. Osteocyty jsou vyživovány pomocí difúze látek z kapilár v Haversových a Volkmannových kanálcích.
  - **kostní tkáň spongiózní (houbovitá):** Tvoří asi 25 % kostní tkáně. Nachází se uvnitř kostí (v krátkých a plochých kostech a v epifýzách dlouhých kostí). Je složena z trámců s tloušťkou v řádech stovek  $\mu\text{m}$ . Trámce jsou tvořeny plochými kostními lamelami, ve větších jsou i osteony. Mezi trámci se nachází kostní dřev. Osteocyty jsou vyživovány difúzí z kapilár kostní dřevě. Trámce spongiózní kostní tkáně jsou uspořádány funkčně (jde o tzv. architekturu), probíhají uvnitř kostí tak, aby síly a tlaky působící na kost zevnějšku byly co nejúčinněji tlumeny.

## 4.6.3 Remodelace kostní tkáně

Remodelace je obměna kostní tkáně. Jde o kontinuální děj – určitá část kostní tkáně je rozrušena (resorbována) činností osteoklastů, přičemž hned poté se začne činností osteoblastů tvořit nová kostní tkáň. Osteoblasty a osteoklasty podílející se na remodelaci konkrétního úseku kostní tkáně vytvářejí „pracovní skupiny“, v nichž se vzájemně, podle potřeby, ovlivňují (stimulují či inhibují). Na remodelaci se jako senzory změn kostní tkáně podílejí i osteocyty. První remodelací je vlastně již přeměna fibrilární kostní tkáně v kostní tkáň lamelární. Další remodelace se týká již vytvořené lamelární kostní tkáně. Remodelace umožňuje opravy porušené struktury kostní tkáně a reakce na změny podmínek (síla a tlaky působících na kost) v průběhu života, při změně pohybových aktivit. U člověka se za rok obmění asi 10 % hmoty kostní tkáně, veškerá kostní hmota v těle se tedy během života několikrát úplně vymění. Kost tedy není neměnným orgánem, nýbrž jedná se o živou a proměnlivou strukturu schopnou reagovat na vnější faktory.

Při remodelaci kompaktní kostní tkáně se osteoklasty z periostu (na vnějším povrchu kosti) či z endostu (na vnitřních površích kosti) začnou vlivem enzymů, které před sebou exocytují, „provrtávat“ kostní tkáň, a to bez ohledu na hranice struktur (lamely, osteony). Hned následně pronikají do vytvořeného kanálku krevní kapiláry a podél nich mezenchymocyty diferencující se v osteoblasty. Osteoblasty se seřadí na způsob epitelu na vnitřní povrch vzniklého kanálku a začnou produkovat mezibuněčnou hmotu první lamely nové kostní tkáně. Následující příliv osteoblastů vytvoří další lamelu směrem dovnitř kanálku, čímž „zazdí“ první skupinu osteonů, které se následně změní na osteocyty. Následuje tvorba dalších lamel, až se vytvoří celý nový osteon. Nestarší lamela se tedy nachází na vnější ploše osteonu, nejmladší lamela obklopuje Haversův kanálek uvnitř osteonu. Mezi nově vytvořenými osteony se nacházejí tzv. **intersticiální lamely**, což jsou zbytky původních rozrušených osteonů. Během remodelace spongiózní kostní tkáně vytvářejí osteoklasty na povrchu trámce jamky, tzv. Howshipovy lakuny, které se poté zaplňují nově vytvořenou kostní tkání činností osteoblastů.

#### 4.6.4 Osifikace

Osifikace (kostnatění) je tvorba kostní tkáně (osteogeneze) z jiných tkání. Vždy platí, že základem pro vznik kostní tkáně je mezenchym, jehož buňky, mezenchymocyty, se diferencují (přes stádium osteoprogenitorových buněk) na osteoblasty, ty začnou produkovat nejprve organickou, následně minerální mezibuněčnou hmotu, postupně se tím „zazdí“ do mezibuněčné hmoty a přemění se na osteocyty uzavřené v lakunách. Vznikne tím fibrilární kostní tkáň, která se remodelací přemění na kostní tkáň lamelární. Popíšeme dva základní typy osifikace – desmogenní a chondrogenní.

- **desmogenní osifikace:** Jinak rovněž endezmální či intramembranózní osifikace. Kostní tkáň vzniká u tohoto typu přímo přeměnou mezenchymu. Ten nejprve kondenzuje v tzv. *osteogenní blastém*, čímž vznikne základ pro *osifikační jádro*. Do něho následně proniknou krevní kapiláry. Mezenchymocyty nacházející se kolem kapilár se diferencují (přes stádium osteoprogenitorových buněk) na osteoblasty, ty produkují mezibuněčnou kostní hmotu a mění se na osteocyty. Z osifikačního jádra se osifikace šíří radiálně k okrajům kosti. Nejprve vzniká fibrilární kostní tkáň, jejíž remodelací se tvoří kostní tkáň lamelární. Desmogenní osifikace se v průběhu fylogeneze obratlovců objevila poprvé v mezenchymu podkoží. Vznikly tak tzv. *krycí kosti*, jež u některých vymřelých skupin vodních obratlovců tvořily podkožní kostěný pancíř. Z krycích kostí přetrvaly ve fylogenezi pokročilejších skupin obratlovců zejména ploché kosti klenby lební a obličejové části lebky. U některých skupin se uplatnily i na jiných místech těla (např. části šupin ryb a osteodermý krokodýlů, želv a pásavců). U člověka vznikají desmogenní osifikační kosti klenby lební, kosti obličejové části lebky a také větší část kosti klíční. Osifikace těchto kostí začíná již v časných fázích prenatalního vývoje.
- **chondrogenní osifikace:** Kostní tkáň vzniká rovněž z mezenchymu, ale přes mezistádium chrupavky. V první fázi (chondrogenese či chondrifikace) vzniká hyalinní chrupavka. Těleso mezenchymu se na místě budoucí chrupavky zahustí v tzv. *chondrogení blastém*, mezenchymocyty se diferencují (přes stádium chondroprogenitorových buněk) na chondroblasty, ty produkují do okolí mezibuněčnou hmotu, rozestupují se a mění se na chondrocyty. Chrupavčitá kost má tvar budoucí kosti kostěné a slouží jako model (templát) pro osifikaci. Při osifikaci dochází jednak k odbourání chrupavky a jejímu nahrazení, jednak k jejímu pokrytí kostní tkání. I při chondrogenní osifikaci se osteoblasty tvoří z mezenchymocytů (přes stádium osteoprogenitorových buněk). Nejprve se vytváří fibrilární kostní tkáň, která se remodelací přemění na lamelární kostní tkáň. Chondrogenně osifikuje většina kostí v těle (kosti páteře, hrudníku a končetin a lební báze). Tyto kosti se označují jako *kosti náhradní* (nahrazují původně chrupavčité kosti). Rozlišujeme dva typy této osifikace:
  - *perichondrální osifikace:* Začíná na povrchu kosti a probíhá formou apozice (přikládání) nově vzniklých vrstev kostní tkáně činností mezenchymocytů z perichondria (periostu). Osifikují tak povrchové části diafýz (těl) dlouhých kostí. Začíná již v časných fázích prenatalního vývoje.

Původně chrupavčitá diafýza je na povrchu kryta perichondriem. Její vnitřní (kambální) vrstva obsahuje mezenchymocyty, které se klasickou cestou diferencují na osteoblasty, ty produkují mezibuněčnou kostní hmotu a mění se na osteocyty. Tím vzniká na povrchu diafýzy první tenká vrstva kostní tkáně. Perichondrium se plynule mění na periosteum (histologicky jde prakticky o totožné struktury). První vrstva kosti se ale tvoří pouze ve střední části diafýzy, kde tvoří tzv. manžetu. Hned nato začne směrem ven, již z periostu, vznikat další vrstva, která je již delší (směrem k oběma koncům kosti). Poté vznikají další vrstvy. Každá další vrstva je delší než předchozí. V určitém okamžiku pokrývá kostní tkáň celý povrch diafýzy. Nejsilnější je diafýza tedy ve svém středu a nejtenčí na koncích.

- **enchondrální osifikace:** Začíná uvnitř kosti, kde se vytvoří tzv. osifikační jádro, z něhož pokračuje osifikace směrem ven, až dosáhne povrchu kosti. Osifikují tak vnitřní části diafýz (těl) dlouhých kostí, epifýzy (konce) dlouhých kostí a krátké kosti. Jde v podstatě o remodelaci chrupavky v kostní tkáň (je podobná remodelaci starší kostní tkáně v novou kostní tkáň). Enchondrální osifikace diafýz začíná v časných fázích prenatálního vývoje. Enchondrální osifikace epifýz a krátkých kostí začíná až na výjimky (např. distální epifýza femuru) po narození.

Vrstva kostní tkáně na povrchu diafýzy, vytvořená perichondrální osifikací, omezí cévní zásobení kostní chrupavky uvnitř diafýzy. Její chondrocyty proto odumírají (zvětšují se čili hypertrofují a vylučují vápenaté soli, čímž mezibuněčná hmota kalcifikuje). Z povrchu kosti penetrují do odumřelé chrupavky vlivem uvolňovaných růstových faktorů krevní kapiláry a s nimi jednak chondroklasty, jež odbourávají odumřelou chrupavku, jednak mezenchymocyty, které se klasickou cestou diferencují na osteoblasty, ty produkují mezibuněčnou kostní hmotu a mění se na osteocyty. Vznikne tak tzv. **osifikační jádro**. V epifýzách (koncích) kostí, u nichž není přítomna perichondrální osifikace povrchu, vzniká osifikační jádro přímo uvnitř chrupavky kolem cév, které tam pronikly z povrchu. Od osifikačních jader diafýzy i epifýz se osifikace šíří k povrchu a koncům kosti. Původní chrupavka zůstane trvale zachována pouze na kloubních plochách a dočasně na hranici s diafýzou (je to tzv. **růstová chrupavka**).

## 4.6.5 Růst kostí

Růst kostí do šířky je **apoziční**, zajišťovaný přikládáním nových lamel na povrch kosti činností mezenchymocytů z periostu (podobně jako u perichondrální osifikace). Růst do délky je **intersticiální**, zajišťovaný dělením (proliferací) buněk uvnitř kosti. Mezi epifýzou a diafýzou dlouhé kosti zůstává po dokončení osifikace v mladém věku ploténka neosifikované chrupavky, tzv. **růstová chrupavka**. Její chondrocyty se dělí a chrupavka průběžně osifikuje (enchondrálně). Osifikací se zvětšuje délka diafýzy, čímž roste do délky celá kost. Synchronním růstem všech dlouhých kostí do délky se zvyšuje tělo jako celek. V období dospívání (u žen dříve, u mužů později) se růstové chrupavky vlivem pohlavních hormonů uzavírají (úplně osifikují), čímž kost i tělo jako celek přestane růst do délky.

Růstová chrupavka (růstová ploténka) je dynamická a histologicky složitá struktura. Můžeme v ní rozlišit následující růstové zóny (od epifyzárního konce po diafýzární):

- **zóna klidu:** Je přivrácena k epifýze. Obsahuje zásobní chondrocyty pro další vrstvy.
- **zóna proliferace:** Obsahuje mitoticky se dělící chondrocyty, které neustále vylučují organickou mezibuněčnou hmotu, již se obklopují. Chondrocyty vytvářejí izogenetické skupiny ve tvaru sloupců, které probíhají rovnoběžně s podélnou osou kosti (a kolmo na růstovou chrupavku).
- **zóna hypertrofie:** Obsahuje sloupce zvětšujících se (hypertrofovaných) chondrocytů, které navazují na sloupce ze zóny proliferace (směrem k diafýze). Hypertrofie je následkem ukládání zásobních látek vlivem váznutí cévního zásobení.
- **zóna kalcifikace:** Hypertrofované chondrocyty vylučují vápenaté soli do mezibuněčné hmoty mezi izogenetickými sloupci. Mezi chondrocyty v rámci sloupce zůstává nemineralizovaná hmota.
- **zóna eroze:** Chondrocyty produkují růstový faktor, jež stimuluje vrstání krevních kapilár do hmoty chrupavky. Podél cév putují chondroklasty (makrofágy), které odbourávají nemineralizovanou mezibuněčnou hmotu v místech sloupců chondrocytů. Mineralizovaná hmota mezi sloupci zůstává nedotčená ve formě trámčů.
- **zóna osifikace:** Na trámčích chrupavky se usazují osteoblasty vzniklé klasickou cestou z mezenchymocytů doputovaných podél krevních kapilár, zahajují tvorbu mezibuněčné kostní hmoty a mění se na osteocyty. Další generace osteoblastů přidávají nové vrstvy kostní tkáně. Tím je osifikace uzavřena.

## 4.7 Zubní tkáň

### 4.7.1 Základní stavba

Zuby jsou orgány uložené v ústní dutině, kde slouží k mechanickému zpracování potravy. Jsou velmi pevné a tvrdé. Jsou tvořeny zejména tkáněmi odvozenými z mezenchymu, s podobnou strukturou, jakou najdeme u tkání pojivových a opěrných. Zub obratlovců se skládá z korunky (vnější viditelná část), krčku (pokrytého dásní) a kořene (vsazeného do zubních lůžek v čelistech). Z histologického hlediska je zub tvořen zejména zubovinou, sklovinou a cementem. Jde o nejtvrďší tkáň v těle (tvrdší a mineralizovanější než tkáň kostní). Uvnitř zubu je dutina vyplněná zubní dřevinou (rosolovitým vazivem) s kapilárními a nervovými sítěmi.

### 4.7.2 Sklovina

Sklovina (*enamelum*) pokrývá zubní korunku. Její tloušťka se pohybuje mezi 0,5–2,5 mm. Buněčnou složku skloviny tvoří tzv. *ameloblasty*. Jde o palisádovité buňky, které v jedné vrstvě pokrývají tvořící se sklovinu. Při prořezávání zubu však zanikají (stírají se), v definitivním stavu je tedy sklovina acelulární (nebuněčnou) tkání. Ameloblasty jsou, na rozdíl od ostatních zubních tkání, ektodermálního jako původu. Sklovina je nejtvrdší a nejvíce mineralizovanou tkání v lidském těle. Její mezibuněčná (tedy v definitivním stádiu jediná) hmota je tvořena vodou (zaujímá podíl pouze asi 2 %), organickými látkami (podíl asi 2 %, jedná se o specifické typy tuků a bílkoviny amelogenin a enamelin), zejména však látkami minerálními (zaujímají asi 96 % veškeré hmoty skloviny). Minerální složka skloviny je v největší míře tvořena krystaly hydroxyapatitu (hydroxyfosforečnanu vápenatého, hydroxyfosforečnanové ionty jsou občas nahrazeny ionty fluoridovými, čímž vzniká fluoroapatit). Histologicky je sklovina tvořena sklovinnými prizmaty a interprizmatickou hmotou.

- **sklovinná prizmata:** Jde o dlouhé a velmi tenké, do sebe zapadající hranoly minerální hmoty (tvar průřezu prizmat je kruhový, oválný, podkovovitý nebo má podobu klíčové dírky). Prizmata probíhají kolmo k povrchu skloviny. Jejich šířka je asi 5  $\mu\text{m}$  (odpovídá šířce apikální plochy ameloblastu, z níž jsou postupně vylučovány), výška odpovídá celé tloušťce skloviny (tedy 0,5–2,5 mm). Každé prizma je tvořeno asi 1000 velmi tenkých (jehlicovitých) krystalů hydroxyapatitu, které jsou stmeleny organickou hmotou. Podélná osa krystalů je souběžná s podélnou osou prizmat. Na povrchu prizmat se nachází tenký obal tvořený organickou hmotou.
- **interprizmatická hmota:** Jde o hmotu, která se nachází mezi jednotlivými prizmaty (vyplňuje prostory mezi prizmaty na způsob tmelu). Je tvořena velmi drobnými krystaly hydroxyapatitu, které jsou nasměrovány kolmo k prizmatům.

### 4.7.3 Zubovina

Zubovina (*dentinum*), resp. dentin tvoří souvislou vnitřní kostru celého zubu. Na korunce je kryta sklovinou a na kořeni cementem. Uvnitř zuboviny je zubní dutina vyplněná zubní dření. Buněčnou složku zuboviny tvoří tzv. *odontoblasty*. Jedná se o palisádovité buňky, které v jedné vrstvě vystylají zubní dutinu. Apikální plocha odontoblastu je obrácena do zubní dutiny. Z jeho bazální části odstupuje dlouhý výběžek (tzv. Tomesovo vlákno), které prochází tenkým kanálkem napříč celým dentinem až k hranici skloviny, kolmo k vrstvě odontoblastů. Odontoblasty se tvoří z mezenchymocytů a na rozdíl od ameloblastů zůstávají trvale uvnitř zubu. Zubovina je (hned po sklovině) druhou nejtvrdší a nejvíce mineralizovanou tkání v lidském těle. Její mezibuněčná hmota je tvořena vodou (asi 10 %), organickými látkami (asi 20 %, jde o kolagenní vlákna a další bílkoviny), zejména však minerálními látkami (asi 70 %). Minerální složku tvoří v největší míře krystaly hydroxyapatitu (hydroxyfosforečnanu vápenatého). Dentin je tedy svým složením příbuzný kostní tkáni. Jedná se vlastně o acelulární tkáň, neboť buňky (resp. těla buněk) leží pouze na jeho povrchu, nikoliv uvnitř.

### 4.7.4 Cement

Cement (*cementum*) pokrývá zubní kořeny. Je to modifikovaná kostní tkáň, je však ještě tvrdší a mineralizovanější. Vyvíjí se způsobem podobným desmogenní osifikaci. Tloušťka je v řádech setin až desetin milimetru. Povrchová vrstva obsahuje buňky zvané *cementoblasty* vytvářející mezibuněčnou hmotu a měnící se na *cementocyty*, které postupují do hlubší vrstvy (proces podobný přeměně osteoblastů v osteocyty). Nejhlubší vrstva naléhající na dentin zubního kořene je acelulární (nebuněčná). Mezibuněčná hmota je tvořena vodou (asi 10 %), organickými látkami (asi 30 %, jde o kolagenní vlákna a bílkoviny) a minerálními látkami (asi 60 %). Minerální složku tvoří v největší míře krystaly hydroxyapatitu (hydrogenfosforečnanu vápenatého). Z vnější strany se do cementu upíná závěsný vazivový aparát zubu (tzv. *periodontium*, ozubice) tvořený kolagenními vlákny a odstupující ze stěny zubního lůžka (kolagenní vlákna pronikají do cementu podobně jako vlákna periostu do kostní tkáně).

## 4.7.5 Histogeneze zubů

Vývoj zubu začíná již ve velmi časných fázích embryonálního vývoje. V místě vznikajícího ústního otvoru se povrchový ektoderm prohloubí v primitivní ústní jamku, tzv. *stomodeum*, z níž se dále vyvíjí ústní dutina. Vlivem mezenchymu nacházejícího se pod epitelem vznikne při okrajích stomodea, v místech budoucích zubních oblouků, horní a dolní **odontogenní lišta** tvořená přeměněnými epitelovými buňkami. Lišty se zanoří pod epitel do podložního mezenchymu. Následně se z nich odštěpí jednotlivé zubní pupeny, které jsou základem tzv. *sklovinného orgánu*.

Z předního okraje odontogenních lišt se vytvoří pupeny (celkem 20), ze kterých vzniknou mléčné zuby, ze zadních okrajů se diferencují pupeny (celkem 32), které dají později vzniknout zubům trvalým. Mléčné i trvalé zuby se tedy zakládají časně v embryonálním období. Nejprve se vyvíjejí zuby mléčné, které se začnou prořezávat nejčastěji v 6–8 měsíci po narození a v úplnosti jsou prořezané ve věku asi 2,5 roku. Trvalé zuby se uvnitř čelistí v průběhu raného dětství pomalu vyvíjejí a jejich prořezávání, spojené s vypadáváním zubů mléčných, nastává asi od 6 let.

Do každého pupenu začne vrůstat papila mezenchymu. Vznikne tím tzv. zubní pohárek vyplněný mezenchymem a ohraničený na jedné straně dvěma vrstvami buněk epitelu sklovinného orgánu, mezi nimiž se tkáň rozvolní do podoby prostorové sítě buněk. Buňky vnitřní (konkávní) vrstvy sklovinného epitelu se přeměňují na cylindrické (palisádové) buňky, *ameloblasty*. Mezenchymové buňky v zubním pohárku přiléhající k ameloblastům se seřadí do jedné vrstvy cylindrických (palisádových) buněk, ze kterých se diferencují tzv. *odontoblasty*. Ameloblasty začnou následně produkovat hmotu skloviny, a to směrem dovnitř, k odontoblastům. Současně začnou odontoblasty produkovat hmotu zuboviny, avšak směrem ven, k ameloblastům. Mezi vrstvou ameloblastů a odontoblastů se tak tvoří stále silnější vrstvy mezibuněčné hmoty skloviny a zuboviny a obě řady buněk se tak od sebe oddalují. Tímto způsobem se vytvoří sklovina a zubovina korunky. Mezenchym uvnitř zubního pohárku se diferencuje na zubní dřev. Během prořezávání (erupce) zubu se vrstvy epitelových buněk na povrchu skloviny setrou a sklovina se stane acelulární tkání. Hmota zuboviny se u prořezávajícího zubu prodlužuje směrem do zubního lůžka, čímž vznikají zubní kořeny. Na jejich povrchu se desmogenní osifikací vytvoří vrstva cementu, která se pomocí vláken periodontia fixuje ke kosti uvnitř zubních lůžek.

## 4.8 Pojivové a opěrné tkáně u živočichů

### 4.8.1 Pojivové a opěrné tkáně u obratlovců

Pojivové a opěrné tkáně, které najdeme v tělech obratlovců, víceméně odpovídají jejich struktuře popsané u člověka. Určité modifikace a zvláštnosti nacházíme zejména v případě opěrných tkání, tedy chrupavky a tvrdých mineralizovaných tkání, jako je kostní tkáň a tkáň zubní.

- **chorda dorsalis:** Struna hřbetní (*chorda dorsalis* či *notochord*) je nejpůvodnější opěrnou strukturou obratlovců, resp. všech strunatců (je jejich eponymním orgánem). Během prenatalního vývoje vzniká z chordomezodermového výběžku. Histologickým základem je téměř souvislá hmota velkých kulovitých buněk obsahujících velkou vakuolu (vezikulu) naplněnou vodnými roztoky (buněčná hmota tedy převládá). Uvnitř buňky je proto vysoký tlak (turgor), který dodává buňkám i tkáni pevnost a zároveň pružnost, což je důležitý předpoklad pro opěrnou funkci. Mezibuněčná hmota obsahuje kolagen typu II (i další typy) a velké množství chondroitinsulfátu (vázaného do molekul agrekanu). Tkáň chordy proto připomíná archaickou (na buňky bohatou) chrupavku (tzv. vezikulární chrupavku) a jako taková je někdy popisována.

Struna hřbetní se v plně vyvinuté podobě po celý život vyskytuje u vršenek (skupina pláštěnců), kopinatců, kruhoústých, chimér (skupina paryb) a dvojdyšných ryb (a rovněž u polostrunatců). Zachována je, zřejmě jako projev regresního vývoje, i u chrupavčitých ryb (*Chondrostei*), např. u jeseterů. U ostatních strunatců se zakládá pouze embryonálně (resp. vyskytuje jen v larválním stádiu), zatímco v dalším vývoji je jako opěrná struktura zatlačena a nahrazena pevnější páteří tvořenou obratli. Mezi těly obratlů se nacházejí tzv. **meziobratlové ploténky** tvořené vnějšími prstenci vazivové chrupavky (*anulus fibrosus*) a vnitřním jádrem (*nucleus pulposus*). Jádro je tvořeno velkými vodnatými buňkami s vysokým turgorem. Je pravděpodobné, že je pozůstatkem původní chordy rozsegmentované a zatlačené kostní tkání.



- **chrupavka:** U obratlovců najdeme kromě tří základních typů chrupavek (hyalinní, kolagenní a elastická) ještě několik dalších typů této tkáně. Rozmanitější spektrum typů chrupavek se objevuje zejména u nižších obratlovců (kruhoústí, paryby a ryby). Jednotlivé typy a podtypy chrupavek obratlovců se od sebe liší podílem buněk (u některých hmota buněčná převládá) a detailními rozdíly ve stavbě mezibuněčné hmoty. V ušním boltci hlodavců a zajíců se vyskytuje (na rozdíl od elastické chrupavky, která je zde u člověka) tzv. *parenchymová chrupavka* tvořená velkými kulovitými buňkami s velkou tukovou kapkou. Je zřejmé, že chrupavky se uvnitř těla archaických obratlovců objevily již velmi záhy v raných fázích jejich fylogeneze jako další typ opory vedle chordy, kterou začaly postupně zatlačovat a nahrazovat.

Chrupavky se u bezčelistných obratlovců nejdříve objevily kolem chordy jako základy obratlových oblouků (vývojově nejstarší části obratlů), ve výztuze ploutví, na hlavě (vytvořily chrupavčitý základ neurokrania jako ochrany mozku) a v žaberních obloucích. U nejstarších vymřelých čelistnatých obratlovců vytvořily chrupavky celou kostru, která definitivně nahradila původní chordu. V kosterních chrupavkách však nastala mineralizace a přeměna na pevnější kostní tkáň. Situace u recentních paryb, jejichž kostra je tvořena, až na výjimky, pouze chrupavkami (i když často mineralizovanými), je výsledkem druhotné regrese kostní tkáně.

- **tvrdé tkáně:** Funkcí tvrdých tkání obratlovců je opora těla, ochrana povrchu těla před fyzikálními vlivy (např. před vysycháním), ochrana před predátory nebo naopak nástroj predace (zuby), mechanické zpracování potravy či depozitum minerálních látek. Nejčastějším materiálem mineralizovaných tkání u živočichů obecně jsou anorganické soli vápníku. U bezobratlých se jedná především o uhličitán vápenatý, u obratlovců je však nejčastějším materiálem tvrdých tkání fosforečnan vápenatý. Tvrdé tkáně s fosforečnanem vápenatým (sklovina, dentin, cement a kostní tkáň) nacházíme výhradně u obratlovců. U bezobratlých k nim neexistují žádné analogie ani homologie. Je tedy velmi pravděpodobné, že se vyvinuly až v rámci fylogeneze obratlovců. Tyto tkáně se liší od tkání původu ektodermálního (sklovina), tak z tkání mezodermálních (dentin, cement, kostní tkáň). Významnou evoluční inovací obratlovců je spojení tvrdých tkání ektodermálního a tvrdých tkání mezodermálního původu do komplexních struktur (u bezobratlých to není známo). Tyto struktury se obecně označují jako **odontody**. Jde o útvary tvořené dentinem (mezodermálního původu) a na povrchu kryté sklovinou (ektodermálního původu). Typickým reprezentantem odontodů jsou *zuby* (včetně požerákových zubů ryb). Strukturu odontodů mají i *plakoidní šupiny* paryb – drobné šupiny s hrotem zahnutým dozadu, tvořené dentinem, v jehož nitru je dutina vyplněná dřevem a na povrchu sklovina (výrazně tak připomínají svou stavbou klasické zuby). Podobnou strukturu mají i archaické typy šupin některých ryb, a to šupiny *kosmoidní* (pouze u vymřelých ryb) a *ganoidní* (i dnes existující u některých archaických skupin ryb). Běžné rybí šupiny (cykloidní a ktenoidní) jsou tvořeny pouze modifikovanou kostní tkání.

U tzv. konodontů, vyhynulé velmi archaické skupiny bezčelistných obratlovců, se vyskytovaly tzv. **faryngeální zoubky** – hřebíkovité útvary, které byly zřejmě byly asociovány s chrupavčitými žaberními oblouky a měly spojitost s přijímáním potravy. Odontody ve formě faryngeálních zoubků konodontů existovaly již v době asi před 520 mil. lety (kambrium) a jedná se tak o nejstarší známé útvary tvořené tvrdými tkáněmi obratlovčího typu vůbec, starší než kostní tkáň. Samotná kostní tkáň byla ve své nejpůvodnější vývojové podobě acelulární (nebuněčná) a označujeme ji jako **aspidin**. Vyskytovala se v několika formách na povrchu těla u některých bezčelistných obratlovců, žijících již v období ordoviku. U některých skupin tvořila samostatné šupiny, u jiných vytvářela komplexní šupiny kryté odontody. Vyvinul se tak souvislý **exoskelet** (vnější skelet) jako ochrana před predátory. Acelulární kostní tkáň se vyskytuje i u mnoha recentních ryb. Je však u nich, na rozdíl od aspidinu archaických obratlovců, produkována klasickými kostními buňkami, které se ale vyskytují pouze na povrchu této tkáně, nikoliv uvnitř.

## 4.8.2 Pojivové a opěrné tkáně u bezobratlých

U bezobratlých se setkáváme s řadou typů pojivových tkání. Z důvodů jejich vysoké variability je však obtížné je charakterizovat jednotně. Těla bezobratlých obsahují zejména vaziva, někdy i tkáně připomínající chrupavky obratlovců a několik typů tvrdých tkání (resp. tvrdých substancí). V tělech archaických bezobratlých (houbovci, žahavci, ploštěnci) se nachází několik typů primitivnějších (archaických) pojivových tkání.



- **archaická pojiva:** Jde o primitivní typy pojivových tkání, které najdeme v tělech zástupců některých archaických skupin bezobratlých.

- **mezohyl:** Jedná se o jednoduché pojivo nacházející se v tělech houbovců. Vyplňuje poměrně široký prostor mezi vrstvou krycích epitelových buněk na povrchu těla a jednovrstevnou výstelkou trávicí dutiny. Je rosolovité konzistence. Tvoří ji zejména nebuněčná hmota, nejvíce zastoupenou složkou je voda, dále kolagenní vlákna, glykoproteiny a proteoglykany. Obsahuje i volně uspořádané buňky původem z okolních epitelů, např. pohlavní, zejména však skleroblasty a spongioblasty.

Skleroblasty produkují jehlice (spikuly, sklerity) tvořené oxidem křemičitým a uhlíčanem vápenatým. Spongioblasty vytvářejí spongin, pružný protein podobný kolagenu. Komplex jehlic a sponginu funguje jako opěrný skelet. Chemické složení skeletu je i klasifikačním kritériem houbovců.

- **mezoglea:** Jedná se o jednoduché pojivo vyskytující se v tělech žahavců (někdy se tímto termínem označuje i mezohyl u houbovců). Vyplňuje prostor mezi vrstvou krycích epitelových buněk na povrchu těla a jednovrstevnou výstelkou trávicí dutiny. U polypových stádií tvoří tenkou vrstvičku, u stádia medúz a u korálnatců je podstatně silnější. Je rosolovité konzistence. Tvoří ji zejména nebuněčná hmota. Nejvíce zastoupenou složkou je voda, dále v ní najdeme kolagenní vlákna, glykoproteiny a proteoglykany. Obsahuje i buňky původem z okolních epitelů, např. svalové, nervové, pohlavní či imunitní.
- **parenchym:** Jedná se o jednoduché pojivo, tvořené řídkou prostorovou sítí buněk vyplňujících vnitřní tělesné prostory mezi tělním pokryvem (pokožkou s podkožním svalovým vakem) a trávicí trubicí. Obsahuje i kolagenní vlákna a několik typů buněk. Svou stavbou tedy tato tkáň připomíná embryonální mezenchym obratlovců. Typická je zejména pro ploštěnce, u nichž jsou mezi parenchymatickými buňkami štěrby, které se v komplexu označují jako schizocél (nepravá tělní dutina). U hlístic je parenchym rozestoupen k periferii těla, čímž vzniká prostornější tělní dutina, pseudocél.
- **buněčné pojivo:** Jedná se o tkáň tvořenou kompaktní hmotou z velkých kulovitých buněk. Buňky obsahují velkou vakuolu s vodným roztokem a vysokým tlakem (turgorem). Vysoký tlak dodává buňkám i tkáni pevnost a zároveň pružnost, tkáň se tak uplatňuje jako opora. Buněčné pojivo vyplňuje např. chapadla žahavců.

- **vazivo:** U pokročilejších skupin bezobratlých (např. kroužkovci, měkkýši, členovci a ostnokožci) se hojně vyskytuje intersticiální tkáň, která je prakticky totožného charakteru jako řídké kolagenní vazivo známé u obratlovců. Základem vaziv bezobratlých jsou buňky, označované i v tomto případě často jako fibroblasty, a další typy buněk. Mezibuněčnou hmotu tvoří fibrilární složka (zejména kolagen několika typů) a amorfní složka (glykoproteiny a proteoglykany). Vazivo se nachází mezi orgány, uvnitř orgánů mezi jednotlivými tkáněmi, mezi svalovými vlákny, v podkoží a ve stěnách vnitřních orgánů.

Zajímavostí těl některých bezobratlých je přítomnost bílkoviny zvané **resilin**. Jde o amorfní protein (netvoří vlákna) typický vysokou elasticitou – je schopen natáhnout se až na trojnásobek klidové délky (obdoba elastinu u obratlovců). Jde o nejpružnější známou hmotu v přírodě. Resilin v sobě dokáže „ukrýt“ vysoké množství kinetické energie (podobně jako pružina), čehož využívá některý hmyz k odrazu a velmi dlouhým skokům (např. blechy či rovnokřídý hmyz) nebo k velmi rychlému kmitání křídel (např. vážky).

- **tuková tkáň:** U řady obratlovců, hlavně u členovců, se vyskytuje tuková tkáň (tukové těleso) tvořené tukovými buňkami, dalšími typy buněk a mezibuněčnou hmotou. Tuková tkáň má u bezobratlých širší spektrum funkcí než u obratlovců. Kromě depozitní funkce (zásobárna energie nejen ve formě tuku, ale i glykogenu a bílkovin) slouží jako orgán hematopoetický (tvorba buněk tělních tekutin) a sekreční – produkuje celou řadu látek s funkcí imunitní, homeostatickou (udržování stálosti tělesného prostředí) a hemostatickou (srážení krve, resp. obecně tělních tekutin). Do značné míry tedy zahrnuje funkce, které u obratlovců zastupuje nejen tuková tkáň, ale i játra.

- **chrupavka:** Chrupavka je opěrná tkáň obecně spojovaná s obratlovci. U některých bezobratlých se však (byť vzácně) vyskytují útvary tvořené tkání velmi podobných vlastností (tužší pružná hmota) i složení (velké buňky, kolagenní vlákna a větší množství sulfatovaných mukopolysacharidů). Histologové se zabývají otázkou, zda je možné tyto tkáně ztotožňovat s chrupavkami obratlovců či je nutné je klasifikovat samostatně. Chrupavku tohoto typu najdeme v tentakulích některých mnohoštětinatých kroužkovců, v těle ostrorepů (klepítkatci z kmene členovců), zejména však u hlavoňců. U nich se v těle nachází systém většího počtu chrupavek, které tvoří vnitřní opěrný systém, téměř analogický kostře obratlovců. Nejvýznamnější je hlavová chrupavka, jež chrání velké hlavové ganglion (mozek), podobně jako lebka chrání mozek u obratlovců.
- **tvrdé tkáně:** U bezobratlých najdeme několik typů tvrdých acelulárních mineralizovaných substancí tkáňového původu. Jejich funkcí je opora těla, ochrana povrchu těla před fyzikálními vlivy (např. před vysycháním) či ochrana před predátory. Materiálem mineralizovaných tkání u bezobratlých jsou anorganické soli vápníku, především uhličitan vápenatý. U některých bezobratlých jsou minerální složky vylučovány ektodermálními buňkami (pokožkou) směrem ven a tvoří tak vnější skelet (exoskelet) na povrchu těla. Jedná se např. o schránky měkkýšů (ulity u plžů a lastury u mlžů). U jiných bezobratlých je minerální substance produkována tkáněmi mezodermálními (uvnitř těla) a tvoří tak vnitřní skelet (endoskelet). Jedná se např. o vnitřní kostru ostnokožců. U koralnatců nacházíme oba typy schránek, vnější i vnitřní.

Je otázkou, proč obratlovci v průběhu fylogeneze, při budování tvrdých tkání, raději „sáhli“ po fosforečnanu vápenatém a nevyužili uhličitan vápenatý jako mnohé skupiny bezobratlých. Zřejmě nejdůležitější výhodou fosforečnanu vápenatého byla větší odolnost vůči snižování pH (tedy nárůstu kyselosti) uvnitř těla než má uhličitan vápenatý. Ke snižování pH dochází při intenzivní metabolické aktivitě, např. během pohybu. Je možné, že právě toto byl hlavní faktor pro selektivní výhodu fosforečnanu vápenatého před uhličitanem vápenatým a že obratlovci tak získali výhodu možnosti rychlého pohybu, což je favorizovalo v mnoha ohledech.

## 5 SVALOVÉ TKÁNĚ

### 5.1 Vymezení problematiky

---

Základní funkcí svalových tkání je zajišťování pohybu (těla, jeho částí, jednotlivých orgánů). Na tuto funkci navazují funkce další. Nejdůležitější vlastností svalových tkání, přímo související s jejich funkcí, je kontraktilita, tzn. schopnost smršťovat se (kontrahovat) či naopak natahovat se (relaxovat). Ve svalových tkáních převládá buněčná složka nad mezibuněčnou hmotou.

- **buněčná složka:** Buňky svalové tkáně se označují jako *myocyty* (nezralá stadia jako *myoblasty*). Obsahují běžné buněčné organely (jádro, mitochondrie, endoplazmatické retikulum atd.), nacházejí se v nich však i specifické struktury, které zajišťují jejich kontraktilitu (kontrakci a relaxaci), a tím i pohyb. Jde zejména o modifikovaný cytoskelet. Jeho základem jsou tzv. myofilamenta (či svalová mikrofila) – *myofilamentum aktinové* a *myofilamentum myozinové*.

- *aktinové myofilamentum:* Je to tenké myofilamentum (tloušťka asi 7 nm, délka v kosterní svalovině asi 1,3  $\mu\text{m}$ ). Je tvořené dvojvlákem bílkoviny F-aktinu („F“ je odvozeno od „*filamentózní*“). Každé dvojvlákno je tvořeno dvojicí paralelně probíhajících a šroubovitě ovinutých vláken ze zřetězených (zpolymerizovaných) globulí G-aktinu („G“ je odvozeno od „*globulární*“). Vlákno je polarizované, rozlišujeme na něm vnější (+) konec (je ukotven do tzv. denzního tělíska tvořeného aktininem) a vnitřní (-) konec (je volný a váže se na něho myozinové myofilamentum).
- *myozinové myofilamentum:* Je to tlusté filamentum (tloušťka je asi 15 nm, délka v kosterní svalovině asi 1,6  $\mu\text{m}$ ). Je tvořené svazkem desítek paralelně probíhajících a propojených dvouřetězcových vláken bílkoviny myozinu. Každé vlákno je tvořeno dvojicí šroubovitě ovinutých řetězců, které jsou na jednom (stejném) konci zakončeny hlavičkou vyčnívající z myofilamenta ven. Hlavičky mají ATPázovou aktivitu (fungují jako enzym rozkládající ATP, čímž uvolňují energii) a vážou se na vnitřní (-) úsek aktinových myofilament, jež probíhají v jejich těsné blízkosti. Při nízké cytoplazmatické koncentraci či absenci iontů  $\text{Ca}^{2+}$  není myozinové myofilamentum v kontaktu s aktinovým, naopak při vysoké koncentraci iontů  $\text{Ca}^{2+}$  se na sebe obě myofilamenta navážou, což při současném uvolnění energie rozkladem ATP vede ke kontrakci. Myozin tedy funguje jako molekulární motor transformující chemickou energii v energii kinetickou.

Kromě myofilament obsahují myocyty řadu dalších proteinů, jež se podílejí na jejich funkci a strukturální a funkční integritě. Důležitou roli hrají zejména proteiny zajišťující zablokování vazby mezi aktinovými a myozinovými myofilamenty, na něž se vážou ionty  $\text{Ca}^{2+}$ , které je tím odblokovávají a umožňují jim vzájemný pohyb. Podstatnou komponentou svalových buněk pro realizaci svalové kontrakce jsou tedy vápenaté ionty, které jsou uloženy ve váčcích speciálního agranulárního *endoplazmatického retikula*. Svalové buňky obsahují rovněž dezminová intermediární filamenta, která stabilizují prostorové uspořádání kontraktilního aparátu uvnitř buněk, a další vláknité proteiny fixující kontraktilní aparát k buněčné membráně. Ke svalové kontrakci je zapotřebí impuls. Ten může být neurogenní (nervový impuls přicházející nervovými vlákny), myogenní (vydáváný speciálně modifikovanými svalovými buňkami), popř. hormonální. Další nezbytností je dodávka energie, které svalové buňky spotřebovávají velké množství. Jejím producentem jsou mitochondrie.

- **mezibuněčná hmota:** Prostory mezi buňkami svalových tkání vyplňuje *epimysium* – řídké kolagenní vazivo, v němž se větví cévy a nervy. Mezibuněčná hmota je tedy samostatnou tkání (obsahuje fibrocyty a řadu dalších fixních i bloudivých buněk). Svalové buňky mají sekreční aktivitu a do mezibuněčné hmoty produkují vlastní složky (bílkovinná vlákna). Protože myocyty obklopuje řídké vazivo (intersticiem), je jejich povrch vně buněčné membrány po celé ploše kryt bazální membránou (oběma jejími vrstvami jako u epitelů, tedy *lamina basalis* – produkt svalových buněk a *lamina fibroreticularis* – retikulární vlákna produkovaná okolním vazivem).

## 5.2 Hladká svalová tkáň

### 5.2.1 Stavba hladké svaloviny

Hladká svalová tkáň je složena z buněk zvaných **leiomyocyty**. Buňky mají vřetenovitý (protáhlý) tvar. Jejich tloušťka je asi 5–10  $\mu\text{m}$ , délka v řádech desítek  $\mu\text{m}$ , někdy jsou však schopné i mnohonásobného natažení (např. hladké svalové buňky děložní svaloviny v době těhotenství mohou dosahovat délky i více než 0,5 mm). Buněčná jádra se nacházejí ve středu myocytů. Aktinová a myozinová myofilamenta tvoří svazky jako v jiných typech svalových tkání. V cytoplazmě a na vnitřním povrchu membrány svalové buňky se nacházejí tzv. *denzní tělíska* tvořená aktininem a vzájemně propojená dezminovými filamenti. Do denzních tělísek jsou ukotveny vnější (+) konce aktinových myofilament. Aktinová myofilamenta vycházejí proti sobě od dvou sousedících denzních tělísek a mezi nimi se volně nachází myofilamenta myozinová. Buněčná membrána obsahuje drobné jamky (kaveoly), pod nimiž se, uvnitř buňky, nacházejí cisterny agranulárního endoplazmatického retikula sloužící jako zásobárna iontů  $\text{Ca}^{2+}$ . V některých případech jsou hladké svalové buňky mezi sebou propojeny nexy, které umožňují rychlejší tok impulzů pro kontrakci napříč tkání.

### 5.2.2 Fyziologie hladké svaloviny

Kontrakce hladké svaloviny je pomalá, ale poměrně silná, buňka se dokáže zkrátit až na 30 % původní délky. Svalovina vykazuje klidový tonus (napětí), je prakticky neunavitelná a není ovlivnitelná vůlí. Hladké svalové buňky se kontrahují na podnět neurogenní (nervový impuls přichází nervovými vlákny viscerálních nervů a na povrch svalové buňky se přenáší pomocí neurotransmitérů vylučovaných z rozšíření, tzv. varikozit, na koncích nervových vláken), myogenní (vydáváný modifikovanými svalovými buňkami se spontánní bioelektrickou aktivitou) či hormonální (např. na oxytocin působící na hladkou svalovinu dělohy při porodu). Impuls vede k uvolnění iontů  $\text{Ca}^{2+}$  z endoplazmatického retikula, někdy i přísunem z vnějšku (zřejmě v tom hrají roli kaveoly v buněčné membráně). Ionty  $\text{Ca}^{2+}$  aktivují kalmodulin vázaný na aktin. Následkem toho dojde k rozkladu ATP, uvolnění energie, navazání myozinu na aktin a ke kontrakci. Hladká svalová tkáň se vyskytuje u mnoha bezobratlých jako hlavní pohybová svalovina. U obratlovců ji najdeme zejména ve stěnách cév a většiny útrobních orgánů (obvykle ve více vrstvách probíhajících různými směry), kde působí jako svěrače (sfinktery) a posunovače obsahu. Roztroušeně se hladké svalové buňky vyskytuje v intersticiálním vazivu řady orgánů (v plicích, v ledvinách atd.), v kůži (vzpřimovače chlupů) či v oku (v duhovce a řasnatém tělese).

## 5.3 Příčně pruhovaná svalová tkáň

### 5.3.1 Stavba příčně pruhované svaloviny

Příčně pruhovaná svalová tkáň je v základu (původně) složena z podlouhlých buněk označovaných jako **rhabdomyocyty**. Ty se však jako samostatné buňky (či spíše jejich nezralá stadia, myoblasty) vyskytují pouze během embryonálního vývoje. Buňky se spojují do dlouhých řetězců, přepážky mezi nimi vymizí (buňky tak fúzí), čímž vznikne dlouhé *svalové vlákno*. To je základní stavební jednotkou příčně pruhované svalové tkáně. Svalové vlákno je tedy syncytium (soubuní) obsahující mnoho jader (až 50 jader na 1 mm délky vlákna) umístěných na periferii vlákna pod buněčnou membránou. Svalová vlákna jsou orientována rovnoběžně s podélnou osou svalu, v němž se nacházejí. Mohou dosahovat délky několika centimetrů, šířka každého z nich dosahuje řádově nižších desítek  $\mu\text{m}$ . Aktinová a myozinová myofilamenta jsou ve svalovém vláknu organizována hustě a velmi pravidelně do paralelních svazků, které označujeme jako *myofibrily*.

Terminologicky se při pojmenovávání některých komponent příčně pruhované svalové tkáně používá řeckého kořene *sarx* (maso). Buněčná membrána na povrchu vláken se zesílenou bazální membránou se proto dohromady označují jako *sarkolema*. Cytoplazma uvnitř buněk se podobně označuje jako *sarkoplazma*. Agranulární endoplazmatické retikulum se ve svalových vláknech nazývá *sarkoplazmetické retikulum*.

- **myofibrily:** Jsou to pravidelně uspořádané svazky myofilament. Probíhají rovnoběžně s osou svalového vlákna a vyplňují ve stovkách až tisících většinu jeho objemu. Tloušťka každé myofibrily je asi 1  $\mu\text{m}$ . Každá myofibrila je tvořena pravidelně (periodicky) se opakujícími úseky označovanými jako **sarkomery** (délka jedné sarkomery je asi 2–3  $\mu\text{m}$  a tloušťka asi 1  $\mu\text{m}$ , tedy jako myofibrila samotná). V mikroskopickém pohledu na relaxovanou svalovinu se na sarkomerech střídají dva úseky – *proužek I* (světlý, izotropní) z aktinových myofilament a *proužek A* (tmavý, anizotropní) tvořený zónou překryvu aktinových a myosinových myofilament. Uprostřed světlého proužku se nachází tzv. *disk Z* (telofragma), která odděluje dvě sousedící sarkomery. Je tvořena aktininem (jde vlastně o souvislou plochu denzních tělísek), do nichž se připojují vnější (+) konce aktinových myofilament. Uprostřed tmavého proužku je tzv. *disk M* (mezofragma, jde o komplex bílkovin, např. myomezinu), která symetricky dělí sarkomeru na dvě poloviny a z níž se na obě protilehlé strany odstupují řetězce myozinu tvořící myozinové myofilamentum. Kromě aktinových a myozinových myofilament jsou podstatnou součástí myofibril buněk příčně pruhované svalové tkáně i další myofilamenta, a to titinová. Jednotná struktura, geometrie myofibril a pravidelné fixní rozmístění uvnitř svalového vlákna zajišťuje jeho vizuálně patrné příčné pruhování.

- **aktinová myofilamenta:** Jsou tvořena dvojvlákenným F-aktinu složeným ze dvou paralelně probíhajících a šroubovitě ovinutých vláken ze zřetězených (zpolymerizovaných) globulí G-aktinu. Vnější (+) konce aktinových myofilament jsou ukotveny do molekul aktininu soustředěných v Z-disku. Vnitřní (-) konce probíhají směrem ke středu myofibrily, kde končí volně.

S aktinovými myofilamenty se asociuje (chemicky váže) řada dalších bílkovinných molekul, které zajišťují jednotlivé kroky svalové kontrakce a relaxace. Jedná se o následující proteiny:

- **leiomodin:** Je to bílkovina vázající se na vnitřní (-), tedy volný konec aktinových myofilament. Při polymerizaci G-aktinu v F-aktin působí jako nukleátor (zakladatel polymerizace) a elongátor (prodlužovač vlákna).
- **tropomodulin:** Je to bílkovina vázající se na vnitřní (-) konec aktinových myofilament. Jeho funkcí je zabraňovat depolymerizaci aktinového vlákna, tedy udržovat jeho stanovenou délku.
- **nebulin:** Je to dlouhé bílkovinné vlákno, jímž je ovinuto aktinové vlákno po celé jeho délce. Jednou z jeho funkcí je zřejmě kontrola přesně definované délky sarkomery (jde o tzv. molekulární pravítko).
- **tropomyozin:** Je to dlouhé bílkovinné vlákno, jímž je ovinuto aktinové vlákno po celé své délce. Zakrývá či odkrývá na něm vazebná místa pro myozin, a to na základě asociace s dalším proteinem, troponinem.
- **troponin:** Je to bílkovina vázající se na vlákno tropomyozinu. Reguluje vazbu mezi aktinovými a myozinovými myofilamenty, a tím i svalovou kontrakci. Je tvořen třemi podjednotkami (tzv. troponinový komplex), a to T, I a C. Podjednotka T se váže přímo na vlákno tropomyozinu. Podjednotka I zakrývá či odkrývá vazebné místo pro myozin na aktinovém vlákně. Podjednotka C obsahuje vazebné místo pro ionty  $\text{Ca}^{2+}$ . Pokud nejsou ionty  $\text{Ca}^{2+}$  přítomny, zakrývá podjednotka I na aktinovém vlákně vazebné místo pro myozin a myofibrila se nekontrahuje. Pokud jsou však ionty  $\text{Ca}^{2+}$  přítomny (tedy pokud se uvolní do cytoplazmy mezi myofibrily z cisteren sarkoplazmatického retikula v reakci na nervový podnět), navážou se na podjednotku C, tím se změní konformace celého troponinového komplexu a podjednotka I se posune, čímž odkryje na aktinovém vlákně vazebné místo pro myozin.
- **myozinová myofilamenta:** Jsou tvořena svazky desítek dvojřetězcových vláken myozinu. Nacházejí se mezi myofilamenty aktinovými. Začínají od bílkovin (myomezinu) M-disku uprostřed myofibrily a od něho se rozbíhají na obě strany směrem k Z-disku. Prostorově je každé myozinové myofilamentum obklopeno paralelně probíhajícími 6 myofilamenty aktinovými, s nimiž se váže svými hlavičkami (podobně každé aktinové myofilamentum je prostorově obklopeno 3 myofilamenty myozinovými). Tato konfigurace umožňuje rovnoběžný klouzavý (posuvný) pohyb myofilament, jenž je je anatomickým podkladem svalové kontrakce a relaxace.
- **titinová myofilamenta:** Jsou tvořena titinem. Titin je obrovská elastická bílkovina, jejíž vlákno je nataženo po celé délce mezi Z-diskem a M-diskem v každé polovině sarkomery (váže se na proteiny Z-disku i M-disku). Stabilizuje polohu myozinového vlákna mezi vlákny aktinovými během kontrakce i relaxace svalu a brání nadměrnému natažení sarkomery (svalových vláken) při relaxaci (funguje tedy jako tzv. molekulární pružina).

Zajímavostí titinu je to, že se jedná o největší protein v lidském těle a největší známý protein vůbec. Jeho polypeptidický řetězec je tvořen, v závislosti na typu (svalu i svalové tkáně) a živočišném druhu, asi 30–35 tis. aminokyselinami, je tedy desetkrát až stokrát větší, než proteiny běžné velikosti.

- **sarkoplazmatické retikulum:** Jde o speciální označení agranulárního endoplazmatického retikula svalové buňky. Hustě obklopuje jednotlivé myofibrily. Slouží jako rezervoár iontů  $\text{Ca}^{2+}$  důležitých pro uskutečnění svalové kontrakce (vlivem nervového impulsu přeneseném z nervového vlákna na povrch svalové buňky se ionty  $\text{Ca}^{2+}$  uvolňují dovnitř sarkomer na vazby mezi aktinem a myozinem). Sarkoplazmatické retikulum je tvořeno tenkými podélnými cisternami doprovázejícími myofibrily rovnoběžně s jejich podélnou osou a silnějšími příčnými (terminálními) cisternami, jež ve dvojici obkružují myofibrily v místech Z-disku. Mezi příčné cisterny se z povrchu svalového vlákna vchlipuje sarkolema v podobě tzv. *T-tubulu*. Ten tvoří spolu s dvojicí příčných cisteren tzv. **triádu**. T-tubuly zajišťují rychlejší a přesnější přivedení nervového impulsu přímo k sarkoplazmatickému retikulu v nitru svalového vlákna, tedy i rychlé uvolnění vápenatých iontů. Kontrakce tak může proběhnout synchronně v povrchových i hlouběji uložených myofibrilách.
- **cytoskelet:** Cytoskelet svalových buněk je, podobně jako v jiných buňkách, komplexem aktinových mikrofilament (ve svalových buňkách jsou jakožto myofilamenta zapojena do kontraktálního aparátu), mikrotubulů (z bílkoviny tubulinu) a intermediárních filament. Intermediární filamenta jsou tvořena zejména *dezminem*. Dezmin je vláknitá bílkovina, která se pomocí další bílkoviny, plektinu (a několika dalších), váže na aktin Z-disků sarkomer a vzájemně propojuje Z-disky nad sebou ležících sarkomer (myofibril). Zamezuje tím vzájemnému bočnímu posunu nad sebou ležících sarkomer, čímž zajišťuje, že jejich Z-disky i M-disky leží v jedné rovině (sloupci). Umožňuje to jednak vznik viditelného příčného pruhování svalového vlákna, jednak rychlou a současnou kontrakci všech sarkomer. Vláknina dezminu se prostřednictvím spojovacích proteinů (opět zejména plektinu) připojují rovněž k buněčné membráně (do kostamerových komplexů) a na membránu buněčných jader a mitochondrií, čímž se podílejí na zachování strukturální integrity svalové buňky během tvarových změn při její kontrakci a relaxaci.
- **sarkolema:** Sarkolema je společné označení buněčné membrány a bazální membrány (její *lamina basalis* i *lamina fibroreticularis*) svalové buňky. Obsahuje příčně probíhající a rovnoměrně od sebe vzdálené pásy tvořené komplexy bílkovin, označované jako **kostamery** ("žebrovi"). Poloha těchto pásů odpovídá poloze Z-disků sarkomer uvnitř buňky (jsou s nimi spojeny prostřednictvím dezminových vláken). Funkcí kostamer je propojovat struktury uvnitř svalových buněk se sarkolemou a mezibuněčnou hmotou a zajistit strukturální integritu všech těchto komponent během tvarových změn při kontrakci a relaxaci svalové buňky.

Proteiny kostamer jsou sestaveny do dvou komplexů. Oba mají dvě části (skupiny proteinů), transmembránovou a submembránovou. Transmembránové proteiny procházejí celou membránou, extracelulární doménou se vážou na bílkoviny mezibuněčné hmoty (např. laminin v bazální lamině či vlákna kolagenu v endomysiu), zatímco intracelulární doména je asociována se submembránovými proteiny. Submembránové proteiny jsou jedním koncem napojeny na proteiny transmembránové, druhým koncem se vážou na vlákna cytoskeletu uvnitř svalových buněk.

- **dystrofinový komplex:** Označuje se i jako *dystrofin-glykoproteinový komplex*. Transmembránová část (sarkoglykany a dystroglykany) se extracelulární doménou váže na bílkoviny mezibuněčné hmoty, zatímco intracelulární doména je asociována se submembránovými proteiny. Submembránové proteiny (zejména dystrofin, dystrobrevin a syntrofin) jsou jedním koncem tedy napojeny na proteiny transmembránové, druhým koncem se vážou na aktinová a (prostřednictvím spojovacích proteinů, např. plektinu, i na) dezminová vlákna uvnitř svalových buněk.
- **komplex vinkulinu, talinu a integrinu:** Do transmembránové části náleží protein integrin, který se extracelulární doménou váže na bílkoviny mezibuněčné hmoty a intracelulární doménou na submembránové proteiny. K submembránovým proteinům patří vinkulin, talin a několik dalších asociovaných proteinů. Napojují se jednak na integrin, jednak na aktinová vlákna cytoskeletu svalové buňky.

*Poruchy funkce svalů se označují jako myopatie. Častou příčinou jsou mutace v genech, které kódují proteiny cytoskeletu a kostamer myocytů. Chybné proteiny neumožňují zajistit strukturální integritu svalových buněk. Závažnou myopatií je tzv. **Duchennova svalová dystrofie**. Nastává vlivem mutace genu pro dystrofin. U postiženého jedince dystrofin není produkován, což vede k rozpadu svalových buněk a jejich náhradě vazivem. Postupně se snižuje funkčnost svalů, až vymizí úplně, čímž nastává nehybnost a následně smrt v nižším věku následkem nefunkčnosti dýchacích svalů (je však postižen i dystrofin v kardiomyocytech, což vede k selhání srdce). Gen pro dystrofin je největším genem lidského genomu. Nachází se na chromozomu X. Jeho mutace jsou proto vázány na pohlaví a projevují se téměř výhradně u mužů (muži mají pouze jeden chromozom X), zatímco ženy jsou přenašečky. U žen se mohou příznaky choroby objevit rovněž, avšak v mnohem mírnější podobě. Lehčí formou je tzv. **Beckerova svalová dystrofie**, u níž je gen pro dystrofin zmutován méně, dystrofin je tedy přítomen, byť je chybný, a projev choroby jsou mírnější.*

Vně buněčné membrány svalového vlákna, ale vnitřně od bazální membrány, se nacházejí tzv. **satelitní buňky**. Ty jsou, na rozdíl od myocytů, mitoticky aktivní. Podílejí se na regeneraci svalových vláken v případě jejich poškození a na tvorbě proteinové hmoty svalu (hypertrofie, zvětšování objemu svalových vláken) během růstu a tréninku.

### 5.3.2 Fyziologie příčně pruhované svaloviny

Základem kontrakce a relaxace příčně pruhované svalové tkáně je, podobně jako u svalových tkání obecně, vzájemný paralelní posun aktinových a myozinových myofilament. Kontrakce je rychlá a silná, vlákno se však dokáže zkrátit pouze asi na 70 % původní délky. Příčně pruhovaná svalovina je rovněž rychle unavitelná. Je možné ji ovládat vůlí. Velká rychlost a síla kontrakce příčně pruhované svalové tkáně je podmíněna její velmi pravidelnou vnitřní strukturou (střídání sarkomer s přesným geometrickým uspořádáním) a také přítomností triád (T-tubuly a sarkoplazmatické retikulum). Vlákná svaloviny se kontrahují na neurogenní podněty, nervová vlákna s nimi vytvářejí specializovaná synaptická spojení, tzv. *nervosvalové ploténky* (je to obdoba synapse mezi neurony, kdy synaptické zakončení axonu vytvoří spojení s jamkou na povrchu svalové buňky se zvlněnou sarkolemou, které předá nervový impuls pomocí neurotransmiterů).

Vlákná příčně pruhované svaloviny obsahují rovněž červené barvivo, **myoglobin**, které má podobné schopnosti vázat kyslík jako krevní hemoglobin a zajišťuje to, že svalová buňka je po určitou dobu během intenzivní fyzické aktivity schopna pracovat i se sníženými dodávkami kyslíku z vnějšku (pracuje na tzv. kyslíkový dluh). Myoglobin rovněž způsobuje typickou červenou barvu svalů. Jednotlivé svaly se liší obsahem myoglobinu a myofibril (a jejich poměrem). Příčně pruhovaná svalová tkáň se vyskytuje u některých skupin bezobratlých (zejména u členovců). Typická je pro obratlovce, u nichž vytváří zejména masité části kosterních svalů (označuje se jako kosterní svalovina), je tedy základní tkání soustavy svalové. U člověka může tvořit desítky procent hmotnosti těla. Kromě toho tvoří svalovinu některých útrobních orgánů (např. svaly měkkého patra, jazyka, hltanu, hrtanu a části jícnu).

Příčně pruhovaná svalová tkáň je tvořena vlákny několika typů, která se anatomicky liší zejména počtem myofibril a obsahem myoglobinu, funkčně potom rychlostí a vytrvalostí kontrakce. Tzv. **bílá vlákna** jsou světlá. Obsahují mnoho myofibril (jsou proto rychlá), ale málo myoglobinu (vážou málo kyslíku, velmi rychle se proto unaví). Jejich metabolismus je převážně anaerobní, neboť velmi rychle spotřebovávají kyslík. Jsou nejčastějším typem svalových vláken a vyskytují se především v těch svalech, kde je zapotřebí vyvinout momentální rychlost a sílu vyšší intenzity. Tzv. **červená vlákna** jsou tmavá. Obsahují málo myofibril (pracují proto pomalu), ale zato hodně myoglobinu (vážou více kyslíku, jsou proto podstatně odolnější vůči únavě). Vykazují trvalejší napětí (tonus). Jejich metabolismus je převážně aerobní, neboť vážou více kyslíku. Vyskytují se v těch svalech, které musí pracovat vytrvaleji a s nižší intenzitou, tedy např. v posturálních svalech (udržujících tělo v určité poloze, např. u člověka ve vzpřímeném postoji) či ve svěračích.

### 5.3.3 Stavba kosterního svalu

Kosterní sval je orgán tvořený obvykle velkým množstvím svalových vláken, intersticiální tkáně a vazivových obalů. Největší částí svalu je svalové břicho, které je tvořené vlákny příčně pruhované svalové tkáně a vazivem. Okrajové části svalu, sloužící k jeho úponu ke kostem, jsou tvořeny šlachami. Uvnitř je sval uspořádán hierarchicky – svalová vlákna tvoří svazečky, ty se spojují do silnějších svazků a ty nakonec vytvoří sval. Sval obsahuje následující vazivové komponenty (obaly):

- **endomysium:** Jde o řídké vazivo spojující svalová vlákna uvnitř svazečků.
- **perimysium:** Jde o tužší vazivový obal jednotlivých svazků a svazečků vláken uvnitř svalu.
- **epimysium:** Jde o tužší vazivový obal na povrchu celého svalu. U některých svalů se na povrchu svalu nachází ještě další obal, tzv. povázka (fascie) tvořená tuhým kolagenním vazivem.

Šlachy (odstupová a úponová místa svalů) jsou tvořeny pravidelně uspořádaným tuhým kolagenním vazivem. Připojují se obvykle ke kostem, někdy i do kůže. Jsou uvnitř podobně hierarchicky uspořádány jako svalové břicho. Mezi paralelně probíhajícími kolagenními vlákny (a protáhlými vazivovými buňkami) se nachází tzv. **endotenonium** (řídké vazivo), na povrchu svazku kolagenních vláken je **peritenonium** (tužší vazivo), na povrchu šlachy je společný obal označovaný jako **epitenonium** (je tvořen tuhým vazivem). Přejít svalových vláken v kolagenní vlákna šlachy (tzv. myotendinózní přechod) obsahuje speciálně upravené spoje typu fokálních kontaktů.

## 5.4 Srdeční svalová tkáň

### 5.4.1 Stavba srdeční svaloviny

Srdeční svalová tkáň je anatomicky podobná kosterní příčně pruhované svalovině – buňky mají pravidelně uspořádané myofibrily a příčné pruhování. Od kosterní svaloviny se však v mnohém liší, a to jak anatomicky (histologicky), tak, zejména, funkčně. Buňky srdeční svalové tkáně se označují jako **kardiomyocyty**. Jejich délka je asi 100  $\mu\text{m}$ , šířka v srdečních komorách je asi 15  $\mu\text{m}$ , v předsíních asi 8  $\mu\text{m}$ . Na koncích jsou často rozdvojeny. Buňky vytvářejí dlouhá svalová vlákna. Na rozdíl od kosterní svaloviny však přepážky mezi buňkami vlákna zůstávají zachovány, svalová vlákna jsou tedy složena z řetězce mnoha za sebou jdoucích jednojaderných buněk. Přepážky mezi buňkami se označují jako *interkalární disky*. Vlákna srdeční svalové tkáně jsou rozmístěna řidčeji než v kosterní svalovině. Buňky obsahují velké množství mitochondrií (vzhledem k permanentní aktivitě vyžadují kardiomyocyty neustálý přísun velkého množství energie). Jádru leží ve středu buňky. Sarkomery, kostamery sarkomery a cytoskelet uvnitř kardiomyocytů obsahují podobný specializovaný proteinový aparát, který nacházíme u buněk kosterní svaloviny (některé proteiny jsou stejné, jiné jsou specifické).

- **interkalární disky:** Jde o schodovité spojení sousedních buněk svalového vlákna. Střídají se u něho příčné a podélné úseky. Mezi buňkami se v rámci interkalárního disku (jeho příčného i podélného úseku) nachází specifický spojovací komplex.
  - *příčné úseky:* Na příčném úseku disku do sebe buňky zapadají pomocí papilárních (bradavkovitých) interdigitací. Membrány sousedních buněk jsou spojeny dvěma typy mezibuněčných spojů. V úsecích mimo konce myofibril se nacházejí *desmozomy*. Mezi konci myofibril na sebe navazujících buněk jsou spoje typu *fascia adhaerens*. Jedná se o obdobu spoje typu zonula adhaerens známého u epitelových buněk. Aktinová myofilamenta myofibril se v tomto spojení ukotvují adaptorovými proteiny do proteinového plaku, k němuž se pojí transmembránové kadheryny – myofibrily sousedních buněk tímto způsobem na sebe plynule navazují, což zajišťuje strukturální a funkční integritu srdeční svaloviny jako celku.
  - *podélné úseky:* Na podélném úseku disku se nacházejí *nexy*, tedy kanály procházející skrz obě membrány z jedné buňky do druhé. V srdeční svalovině se nexy podílejí na přenosu impulzů pro kontrakce, které tak procházejí plynule a rychle z jedné buňky na druhou.
- **sarkoplazmatické retikulum:** Podélné cisterny sarkoplazmatického retikula jsou u srdeční svaloviny rozmístěny řidčeji než u kosterní svaloviny. Příčné cisterny jsou kratší a každý T-tubulus (resp. pouze některé jeho úseky) je provázen pouze jednou krátkou cisternou probíhající v jeho okolí (jsou zde tedy **diády**, nikoliv triády). Vápník pro svalovou kontrakci je vzhledem k jeho vysoké spotřebě dodáván i vnějšku buněk, nikoliv pouze z cisteren endoplazmatického retikula.

### 5.4.2 Fyziologie srdeční svaloviny

Základem kontrakce a relaxace srdeční svalové tkáně je, jako u svalových tkání obecně, vzájemný rovnoběžný posun aktinových a myozinových myofilament. Kontrakce je rychlá a silná. Srdeční svalovina je však na rozdíl od příčně pruhované svalové tkáně neunavitelná a není možné ji ovládat vůlí. Velká rychlost a síla kontrakce srdeční svalové tkáně je podmíněna, podobně jako u svaloviny příčně pruhované, pravidelnou vnitřní strukturou (střídání sarkomer s přesným geometrickým uspořádáním) a přítomností diád. Činnost srdeční svaloviny je řízena tzv. *převodním systémem srdečním* – uzlíky tvořenými speciálním typem srdeční svaloviny s bioelektrickou aktivitou, v nichž se rytmicky generují impulzy, a vlákny z této svaloviny, která je převádějí po myokardu. Kardiomyocyty pracovního myokardu se tedy kontrahují na myogenní podněty vycházející z kardiomyocytů převodního myokardu, impulzy pro práci srdečního svalové tkáně tedy nepřicházejí z mozku prostřednictvím nervů, neurogenní vliv se uplatňuje pouze působením sympatiku a parasympatiku na převodní systém srdeční a ovlivňuje rychlost kontrakcí v návaznosti na aktuální fyzický stav organismu.



## 5.5 Svalové tkáně u živočichů

### 5.5.1 Svalové tkáně u obratlovců

Svalové tkáně obratlovců obecně víceméně odpovídají jejich struktuře popsané u člověka. Nacházíme u nich všechny tři základní typy svalové tkáně, tedy hladkou, příčně pruhovanou a srdeční svalovinu. Zvláštností je specifický typ svaloviny v tzv. elektrických orgánech, které se vyskytují u některých paryb (električtí rejnoci a parejnoci) a ryb (električtí paúhoři a električtí pasumci). Ve svalovinně bočních částí těla se vyskytují tzv. **elektrocyty** (či elektroplaxy), ploché svalové buňky diskovitého tvaru, z nichž každá generuje na základě nervového impulsu elektrické napětí o hodnotě asi 0,14 V. Buňky jsou uspořádány ve sloupcích a jejich napětí se sčítá (u elektrických úhořů mohou dohromady generovat napětí až 600 V). Elektrické orgány slouží k obraně, lovu kořisti, ale i ke komunikaci.

### 5.5.2 Svalové tkáně u bezobratlých

S přítomností svalových buněk se setkáváme už u nejarchaičtějších živočichů (kromě houbovců). Vnitřní stavba myocytů bezobratlých je anatomicky i funkčně velmi podobná svalovým buňkám obratlovců, jde tedy o velmi konzervativní struktury. U bezobratlých najdeme jak hladkou, tak pruhovanou svalovinu. *Hladká svalová tkáň* je tvořena jednotlivými buňkami a vyskytuje se v několika typech, které se liší zejména délkou a tloušťkou myofilament. Pruhovaná svalová tkáň je, podobně jako u obratlovců, *příčně pruhovaná* (z mnohojaderných vláken), u bezobratlých je však častá i *šikmo pruhovaná* varianta (vlákna jsou tvořena jednojadernými buňkami, Z-disky probíhají šikmo svalovým vláknem a začátky sousedních sarkomer jsou tedy vzájemně mírně posunuty). U bezobratlých najdeme rovněž zvláštní typy svalových buněk, které kombinují znaky hladké i pruhované svaloviny. Uvnitř myozinových myofilament se často vyskytuje další fibrilární protein, *paramyozin* (jeho funkcí je udržovat silnou kontrakci bez vynaložení většího množství energie, např. u svěračů lastur mlžů).

- U žahavců nejsou svalové buňky ve většině případů samostatnými buňkami, ale myofibrily jsou součástí tzv. myoepiteliálních buněk. Jde o buňky jednovrstevného povrchu těla a jednovrstevné výstelky trávicí dutiny, z jejichž bazální plochy odstupuje směrem do mezoglei tzv. *myonema*, výběžek obsahující myofibrily. Myonemata sousedních buněk se spojují a společně vytvářejí subepitelovou vrstvu kontraktilní tkáně. Myonemata ektodermálních buněk na povrchu těla probíhají podélně, myonemata entodermálních buněk vystylajících trávicí dutinu mají směr okružní. U polypového stádia jde o tkáň s charakterem hladké svaloviny, u stádia medúzy se kromě toho nachází i vrstva s morfologií a vlastnostmi svaloviny pruhované, byť archaičtější než u vyšších živočichů.
- U ploštěnců nacházíme pod tělním povrchem podkožní svalový vak tvořený několika odlišně probíhajícími vrstvami myoepiteliálních buněk i samostatnými buňkami hladké svaloviny se znaky svaloviny pruhované. Hladká svalová tkáň se vyskytuje i v útrobních orgánech. Muskulární motilita je u ploštěnců doplněkem původní motility ciliární (pomocí obrvených pokožkových buněk).
- U hlístic nacházíme podkožní svalový vak tvořený jednou vrstvou šikmo pruhované svalové tkáně.
- U kroužkovců se vyskytuje rovněž podkožní svalový vak tvořený šikmo pruhovanou svalovinou, avšak ve více vrstvách. Ve stěnách útrobních orgánů se nachází většinou svalovina hladká.
- U měkkýšů můžeme pozorovat hladkou i pruhovanou svalovinu, příčně i šikmo. U plžů a mlžů je dominantní svalová tkáň hladká, tvořící např. pomalu se pohybující pohybový aparát nohy. U hlavonožců však převládá šikmo pruhovaná svalovina, umožňující velmi rychlý pohyb.
- U členovců nacházíme svaly tvořené příčně pruhovanou svalovou tkání, která je histologicky podobná též svalovině u obratlovců. Hladká svalovina se u členovců nevyskytuje. Příčně pruhované svaly členovců dělíme na skeletální a viscerální. *Skeletální svaly* se připojují na kutikulární exoskelet a pohybují tělem a jeho jednotlivými částmi. *Viscerální svaly* odstupují od exoskeletu a připojují se na útrobní orgány, obklopují však i přímo samotné útrobní orgány a zajišťují jejich pohyb.

## 6 NERVOVÁ TKÁŇ

### 6.1 Vymezení problematiky

---

Základní funkcí nervové tkáně je řízení tělesných funkcí. Nejdůležitější vlastností nervové tkáně je dráždivost (*excitabilita, iritabilita*), spojená s generováním vzruchů (elektrických impulsů) na daný podnět a rovněž s vodivostí. V nervové tkáni převládá buněčná složka nad mezibuněčnou hmotou, neboť její funkce se odehrávají na buněčné úrovni. Mezibuněčná hmota v klasické podobě v podstatě ani neexistuje, jedná se spíše o mezibuněčné štěrby. Buněčná složka nervové tkáně je tvořena anatomicky i funkčně vysoce specializovanými buňkami a je výrazně odlišná od všech ostatních tkání. Rozlišujeme dva základní typy nervových buněk – *neurony* a *buňky gliové*. Tyto buňky jsou, až na jednu výjimku (mikroglie), ektodermového původu (vznikají z neurální ploténky).

### 6.2 Neurony

---

#### 6.2.1 Stavba neuronu

Neurony jsou dráždivé a vodivé buňky. Jedná se o buňky postmitotické, které, až na výjimky (např. čichové buňky), nejsou v důsledku silné specializace schopny mitotického dělení. Nejsou tedy v průběhu postnatálního života obnovovány a člověk se rodí s jejich definitivním počtem, který se v průběhu života nezvětšuje. Neuron obsahuje několik základních součástí:

- **perikaryon:** Je to tělo neuronu (označuje se i jako *neurocyt*). Jeho tvar i velikost jsou různorodé. Nejmenší neurony měří kolem 5  $\mu\text{m}$ , největší i více než 100  $\mu\text{m}$ . Uvnitř se nacházejí klasické buněčné organely (jádro, mitochondrie, endoplazmatické retikulum atd.) a cytoskelet obsahující vedle běžných součástí (mikrofilamenta, mikrotubuly) i tzv. neurofilamenta (specializovaná intermediární filamenta) stabilizující výběžky těla neuronu. Z těla vystupuje obvykle více výběžků.
- **dendrity:** Jde o krátké výběžky (délka několik  $\mu\text{m}$ ), které se obvykle bohatě větví. Jejich počet na jednom neuronu kolísá od 0 do velkého množství. Dendrity vedou nervové impulzy zvnějšku do těla neuronu, mají tedy *centripetální směr* vedení. Na jejich povrchu bývají někdy krátké výběžky, tzv. dendritické trny, sloužící k synaptickému spojení s dalším neuronem.
- **neurit:** Jde o dlouhý výběžek (délka od několika desítek  $\mu\text{m}$  až do několika m, šířka několik  $\mu\text{m}$ ). Na jednom neuronu je vždy pouze jeden. Neurity vedou nervové impulzy ven z těla neuronu, mají tedy *centrifugální směr* vedení. Některé neurity vystupují ven z centrální nervové soustavy a tvoří svazky zvané nervy. Takový neurit se označuje jako **axon**. Neurit (axon) se ve svém průběhu obvykle nevětví. Někdy z něho odstupují kolaterální větve hned na začátku (tzv. *proximální větvení*), standardně se však větví na konci (tzv. *distální* či *terminální větvení* či *terminální arboritace*). Jednotlivé větvičky terminálního větvení se označují jako *telodendrie*. Telodendrie je na konci rozšířena v *synaptický knoflík* (popř. řetězec varikozit), jenž se synapsí připojuje na další neuron či jinou buňku. Uvnitř synaptického knoflíku a varikozit jsou vezikuly – váčky s neurotransmiterem (mediátorem) zprostředkovávajícím převod nervového impulsu z jednoho neuronu na druhý.

Neurit (axon) je významnou komunikační a transportní součástí neuronu. Po jeho membráně se šíří nervový impuls, který je následně, na synapsi, předán na další neuron. Uvnitř obsahuje neurit podélně probíhající svazky mikrotubulů, které slouží jako transportní cesty pro dopravu různých organel (např. mitochondrií) a látek (např. komponent neurotransmiterů, někdy, u sekrečních neuronů, i hormonů) z perikarya do synaptického zakončení. Tyto látky a útvary jsou aktivně přenášeny pomocí specializovaných proteinů, tzv. molekulárních motorů, kterými jsou **dynein** a **kinezin**.

*Molekulární motory jsou proteiny tvořené dvojicí řetězců. Na jednom konci řetězce je doména pro připojení na přenášený útvar, na druhém konci je hlavička s ATPázovou aktivitou vázající se na bílkoviny mikrotubulů. Štěpením ATP se uvolňuje energie, která změní konformaci proteinového vlákna, jež se tím na povrchu mikrotubulu posune „o krok“ dopředu, a to rychlostí až několik cm za den. Kinezin postupuje směrem ke konci axonu, dynein směrem k perikaryu (podobným molekulárním motorem je myozin, který se ve svalových buňkách na stejném principu posunuje po vláknech aktinu).*

## 6.2.2 Typy neuronů

Tvarová a funkční variabilita neuronů je velmi výrazná. Základní dělení neuronů spočívá v počtu a typu výběžků. Z těla neuronu odstupují dva typy výběžků, dendrity a neurit. Jednotlivé neurony se liší zejména počtem dendritů. Podle toho je dělíme na následující typy:

- **apolární neurony:** Nemají žádný výběžek. Vyskytují se pouze během vývoje (tzv. *neuroblasty*).
- **unipolární neurony:** Mají pouze jeden výběžek, a to axon.
- **bipolární neurony:** Mají dva výběžky, a to jeden dendrit a jeden axon.
- **multipolární neurony:** Mají mnoho výběžků, z toho jeden axon, zbytek jsou dendrity. Jedná se o nejčastější typ neuronů.

Specifickým typem multipolárních neuronů jsou tzv. **anaxonické neurony**, které mají několik větvících se dendritů, ale neobsahují neurit (axon). Z tohoto důvodu nemají schopnost vedení nervového impulsu z jednoho neuronu na druhý, vykazují však jiné funkce. Vyskytují se např. v oční sítnici (jde o tzv. horizontální a amakrinní buňky), kde se podílejí na úpravě signálů ze světločivných buněk (tyčinek a čípků).

- **pseudounipolární neurony:** Jedná se o zvláštní typ neuronů, který se vyskytuje v tzv. senzitivních gangliích (mimo centrální nervovou soustavu, ale v její těsné blízkosti). Mají jeden výběžek, který se větví (ve tvaru písmene T) na dva výběžky, a to:
  - *periferní výběžek* – má dostředivé vedení, je obvykle delší a začíná volným zakončením na nějakém periferním receptoru (na první pohled se podobá neuritu, ale funkčně jde o dendrit)
  - *centrální výběžek* – má odstředivé vedení, je obvykle kratší a vstupuje do centrální nervové soustavy (anatomicky i funkčně jde o axon)
- **specializované neurony:** Neurony tvořící nervovou soustavu (zejména centrální) odpovídají svojí stavbou výše uvedenému popisu. Mimo vlastní nervovou soustavu (někdy i v ní) se však vyskytují i další typy neuronů, anatomicky i funkčně modifikované, které mají především receptorové (senzorické) funkce. Někdy tyto neurony tvoří, společně s jinými typy nervových i jiných buněk, tzv. *smyslový epitel*. Nejvýznamnější jsou čichové a zrakové neurony.

Smyslový epitel bývá zvykem charakterizovat spíše v kapitole popisující epitelové tkáně. Anatomicky, funkčně a vývoje mají však některé smyslové epitely blízko ke tkáním nervovým. Smyslový epitel se dělí na primární a sekundární. **Primární smyslový epitel** obsahuje buňky původem nervové (modifikované neurony s funkcí receptorů), s nimiž mají podobnou stavbu (obsahují zejména neurity). Jeho příkladem je čichová sliznice (s čichovými buňkami) a sítnice (se zrakovými buňkami – tyčinkami a čípkami). **Sekundární smyslový epitel** je tvořen buňkami původem epitelovými, které mají ve své membráně receptory pro registraci podnětů, avšak nemají neurity. Jsou proto synapticky napojeny na jemná nervová vlákna (jde o výběžky neuronů), která vedou impulsy do centrální nervové soustavy. Sekundární smyslový epitel najdeme v chuťovém ústrojí (chuťové pohárky) a ve sluchově-rovnovážném ústrojí.

## 6.2.3 Synapse

Synapse (česky *zápoj*) je funkční spojení dvou neuronů, první je neuron presynaptický, druhý je neuron postsynaptický. Účelem synapse je předávání nervového impulsu z jednoho neuronu na druhý. Nervový impuls přicházející axonem presynaptického neuronu až na jeho zakončení je prostřednictvím synapse předán na dendrit či tělo postsynaptického neuronu, popř. jiné buňky (např. svalové). Na jedné straně synapse se tedy nachází synaptický knoflík na konci axonu, na druhé straně je tělo dalšího neuronu (tzv. *axosomatická synapse*), dendrit dalšího neuronu (tzv. *axodendritická synapse*), někdy i axon dalšího neuronu (tzv. *axoaxonální synapse*). Nejčastějším z uvedených typů je synapse axodendritická. Z hlediska funkčního dělíme synapse na elektrické a chemické. U *elektrických synapsí* jsou neurony spojeny nexy, kterými prochází impuls rovnou z jednoho neuronu do druhého. Vyskytují se zřídka. Mnohem častějším typem jsou *chemické synapse*, u kterých přechod nervového impulsu z jednoho neuronu na druhý zprostředkovává tzv. neurotransmitter (mediátor). Na jeden neuron se mohou synapsí napojovat stovky až statisíce jiných neuronů.

### Stavba synapse

- **presynaptická membrána:** Jde o membránu synaptického zakončení axonu (synaptického knoflíku či varikozity), která naléhá na membránu dalšího neuronu. Uvnitř synaptických zakončení se nacházejí mitochondrie, dodávající energii pro převod nervového impulzu, a tzv. synaptické váčky (vezikuly) s neurotransmitery (mediátory).
- **synaptická štěrbiná:** Jde o velmi úzkou štěrbinu mezi presynaptickou a postsynaptickou membránou (šířka je asi 20–30 nm). Nachází se zde specializovaná mezibuněčná spojení. Zboku je synaptická štěrbiná ohraničena výběžky gliových buněk, které ji izolují od okolí.
- **postsynaptická membrána:** Jde o membránu dalšího neuronu (nejčastěji jeho dendritu či těla, zřídka axonu). Obsahuje receptory, na něž se vážou neurotransmitery v synaptické štěrbině a iniciují tak šíření nervového impulzu po membráně postsynaptického neuronu.

### Fyziologie synapse

Poté, co nervový (elektrický) impulz dorazí po membráně axonu až k presynaptické membráně, dojde v ní k otevření kalciových kanálů a vstupu iontů  $\text{Ca}^{2+}$ , což vede k exocytóze synaptických váčků do synaptické štěrbiny, tedy k vyjití neurotransmiterů. Molekuly neurotransmiterů se navážou na speciální receptory v postsynaptické membráně, kde iniciují nový nervový impulz. Následně jsou neurotransmitery v synaptické štěrbině rozloženy pomocí enzymů nebo transportovány zpět do presynaptického zakončení pomocí proteinových transportérů v presynaptické membráně. Části presynaptické membrány se opět, na způsob endocytózy, vchlípí dovnitř synaptického zakončení a vytvoří tak endozomy, které se naplní novým neurotransmiterem. Z uvedeného principu vyplývá, že v místě synapse dochází ke zpomalení nervového impulzu (asi 0,5 ms).

## 6.3 Gliové buňky

---

### 6.3.1 Obecná charakteristika

Gliové buňky (glie, neuroglie) obklopují neurony a jejich výběžky v centrální i periferní nervové soustavě, i různé specializované neurony. Je jich několikanásobně více než neuronů (možná i více než desetinásobně). Nejsou dráždivé ani vodivé ve stejném smyslu, jako neurony, a v nervové tkáni mají především podpůrnou a vyživovací funkci. Podle umístění je dělíme na centrální a periferní.

### 6.3.2 Centrální gliové buňky

Jedná se o gliové buňky nacházející se v centrální nervové soustavě, tedy v mozku a v míše. Mají většinou hvězdovitý tvar, tvoří je tedy tělo a různé množství jednoduchých i větvících se výběžků. Rozdělují se na dva základní typy – makroglie a mikroglie. Makroglie se dále dělí na astroglie, oligodendroglie a ependymové buňky.

- **astroglie:** Označují se rovněž jako astrocyty. Jsou to hvězdčité buňky (*aster* – hvězda) s různým počtem větvících se výběžků. V mozku a míše vytvářejí prostorovou síť, ve které se nacházejí jednotlivé neurony. Astroglie tak vytvářejí neuronům mechanickou podporu. Výběžky astroglií jsou zakončeny oploštělými pedikly (nožičkami), které hustě pokrývají těla, dendrity a někdy i axony neuronů, obklopují (a izolují) synapse mezi neurony a pokrývají krevní kapiláry prostupující nervovou tkání. Účelem pediklů je ochrana neuronů před průnikem různých látek z krve do nervové tkáně a zajištění selektivního přenosu látek (výživy) mezi krví a neurony. Tato funkce je úzce spjata s tzv. **hematoencefalickou bariérou** (jde o jeden z typů difúzních bariér). Hematoencefalická bariéra zabraňuje těsnému kontaktu mezi neurony a krví a volnému prostupu látek z krve do mezibuněčného prostoru nervové tkáně, které by narušovaly bioelektrickou aktivitu neuronů, a tedy i jejich stěžejní funkce. Výživa neuronů pomocí živin je zprostředkována právě astrogliemi, které aktivně, pomocí svých výběžků a pediklů, přenášejí výživu z krve do neuronů.

Neurony mají vysoké nároky na pravidelnou dodávku kyslíku a živin. Tu zajišťuje, podobně jako ve většině ostatních tkání, hustá síť krevních kapilár. Transport látek s většími molekulami mezi neuronem a krví (resp. krevními kapilárami) je ale v nervové tkáni složitější než v jiných tkáních. Pro správnou funkci neuronů je nutné, aby prostředí, které je obklopuje, bylo po chemické stránce co nejstabilnější – jakékoliv větší výkyvy v jeho složení (koncentrace iontů, toxických látek atd.) by mohly ohrozit bioelektrickou aktivitu neuronů, tedy i vodivost a schopnost přenášet nervové impulzy. Těsnému kontaktu mezi neurony a krví a volnému prostupu některých látek z krve do mezibuněčného prostoru nervové tkáně brání právě **hematoencefalická bariéra**. Ta je zajištěna několika strukturami. Endotelové buňky mozkových kapilár jsou jednak ve velmi těsném kontaktu (pomocí *zonulae occludentes*), jednak jsou kapiláry těsně obklopeny výběžky astroglíí. Touto bariérou volně prochází voda a dýchací plyny (kyslík a oxid uhličitý), průchod složitějších látek je však striktně regulován a je zajištěn právě astrogliemi (nežádoucím důsledkem je nesnadný přístup některých léků k neuronům).

- **oliodendroglie:** Označují se rovněž jako oligodendrocyty. Jsou to buňky s několika málo krátkými výběžky (*oligo* – málo) zakončenými oploštělými pedikly, v jejichž membráně se nachází *myelin* – směs specializovaných lipidů (zaujímají asi 80 %, hmoty myelinu, jedná se zejména o fosfolipidy) a bílkovin (asi 20 %). Pedikly nasedají na axony neuronů nacházejících se v jejich těsné blízkosti, mnohonásobně (až stonásobně) se kolem nich otáčejí, cytoplazma se z rotujícího výběžku vytlačí směrem k buněčnému tělu a membrány jednotlivých závitů tak na sebe postupně naléhají. Tím vznikne obal (myelinová pochva) tvořený několika desítkami až stovkami koncentricky uspořádaných membránových vrstev, jejichž lipidy a bílkoviny splynou do souvislého myelinového obalu. Smyslem myelinové pochvy je izolace axonu a omezení energetických ztrát při průchodu nervového impulsu po jeho membráně, tedy zajištění rychlejšího a přesnějšího vedení nervového impulsu. Výběžky oligodendroglíí obalují přilehlé úseky i několika desítek axonů probíhajících v jejich okolí. Oblast axonu pokrytá jedním výběžkem oligodendroglie se označuje jako *internodium* (jeho délka je 0,5–1 mm). Mezi dvěma sousedními buňkami (internodii) je tzv. *Ranvierův zářez*, v němž je nervové vlákno částečně obnažené, je zde však ohraničeno (a izolováno) pedikly astroglíí.

Nervový (elektrický) impuls prochází v místech internodií krytých myelinovou pochvou velkou rychlostí (desítky m/s, někdy i více než 100 m/s). V místě Ranvierova zářezu, kde myelinová izolace není dostatečně vytvořena, však dochází k razantnímu zpomalení impulsu. Při šíření nervového impulsu po membráně axonu se tedy střídají fáze velmi rychlého šíření a fáze zpomalení. Impuls tedy jakoby skáče od jednoho Ranvierova zářezu ke druhému. Tomuto postupu říkáme **saltatorní** (skokové) vedení nervového vzruchu.

- **ependymové buňky:** Jsou to kubické až cylindrické buňky, které vystýlají dutiny centrální nervové soustavy (centrální míšní kanál a mozkové komory) vyplněné mozkomíšním mokem. Svou strukturou a uspořádáním tedy připomínají jednovrstevný kubický (cylindrický) epitel. Na apikální (do dutin přivrácené) ploše jsou ependymové buňky opatřeny mikrokly a kinociliemi. Z bazální plochy některých ependymových buněk vybíhá směrem dovnitř nervové tkáně dlouhý výběžek, který se podílí na přenosu signálů mezi mozkomíšním mokem a nervovými buňkami.
- **mikroglie:** Jsou to malé buňky s větvíci se výběžky. Patří mezi tkáňové makrofágy. Mají schopnost fagocytózy, podílejí se na reparaci nervové tkáně v případě jejího poškození a zajišťují i imunitní funkce, včetně fagocytózy poškozených částí tkáně. Mikroglie, na rozdíl od ostatních buněk nervové tkáně, nevznikají z ektodermu neurální ploténky, ale z mezodermu ve stěně žloutkového vaku, odkud se přesouvají k embryonálnímu základu mozku a míchy.

### 6.3.3 Periferní gliové buňky

Jedná se o gliové buňky nacházející se v periferní nervové soustavě, tedy v nervech a nervových gangliích. Obklopují těla neuronů v nervových gangliích a axony v nervech a oddělují je od intersticiální tkáně (řidkého kolagenního vaziva). Na jejich povrchu je tedy vytvořena *bazální membrána* (podobně jako při bázi epitelových buněk nebo kolem buněk svalových). Periferní gliové buňky rozdělujeme na dva základní typy – satelitní buňky a Schwannovy buňky.

- **satelitní buňky:** Jsou to oploštělé buňky, jež v souvislé vrstvě obklopují těla neuronů v nervových gangliích (senzitivních a autonomních). Zprostředkovávají jejich látkovou výměnu v podmínkách hematoencefalické bariéry, která izoluje vnitřek krevních kapilár od samotných neuronů, mají tedy podobnou funkci jako astroglie v centrální nervové soustavě.

- **Schwannovy buňky:** Jedná se o protáhlé buňky, které obklopují axony (nervová vlákna) nacházející se v periferních nervech a vytvářejí kolem nich dva typy izolačních obalů – Schwannovu a myelinovou pochvu (mají tedy podobnou funkci jako oligodendroglie v centrální nervové soustavě).
  - *Schwannova pochva:* Vzniká kolem úseku axonu jeho zanořením do povrchu Schwannovy buňky (jako tyč do polštáře). Jedna buňka může vytvořit Schwannovu pochvu kolem několika paralelně probíhajících axonů, které se do ní zanořují samostatně či v malých svazečcích. Nervový impuls probíhá po vláknech obalených pouze Schwannovou pochvou poměrně malou rychlostí, a to řádově v metrech za sekundu. Schwannovu pochvu mají vlákna viscerálních (vegetativních, autonomních) nervů (tedy nervů ovládajících útrobní orgány).
  - *myelinová pochva:* Jedná se o obal tvořený tzv. *myelinem* (stejný princip jako u myelinové pochvy tvořené oligodendroglie v centrální nervové soustavě). Schwannova buňka se napojí na axon a mnohonásobně (až stonásobně) se kolem něho otáčí. Cytoplazma se z rotujícího výběžku vytlačí směrem k buněčnému tělu a membrány jednotlivých závitů tak na sebe postupně naléhají. Tím vznikne obal tvořený několika desítkami až stovkami koncentricky uspořádaných membránových vrstev, jejichž lipidy a bílkoviny splynou do souvislého myelinového obalu. Jedna Schwannova buňka se obtáčí kolem přilehlého úseku pouze jediného axonu (na rozdíl od oligodendroglie). Axon je obalen po celé jeho délce, až k terminálnímu rozvětvení. Jednotlivé Schwannovy buňky jsou tak „navlečeny“ na axonu jako protáhlé korálky. Oblast axonu pokrytá jednou Schwannovou buňkou se označuje jako *internodium* (jeho délka je 0,5–1 mm). Mezi dvěma sousedními buňkami (internodii) je tzv. *Ranvierův zářez*, v jehož místě je nervové vlákno pokryto pouze okrajovými (a interdigitujícími) výběžky sousedních Schwannových buněk. Myelinovou pochvu má většina nervových vláken v lidském těle.

Nervová vlákna, která neobsahují žádnou pochvu (ani Schwannovu, ani myelinovou), označujeme jako *nahá*. Běžná jsou u bezobratlých. U člověka (obratlovců) se z periferních nervů vyskytují pouze v čichových nervech.

## 6.4 Struktura nervové tkáně

### 6.4.1 Centrální nervová soustava

Centrální nervová soustava je tvořena mozkem a míchou. Tyto orgány jsou tvořeny prakticky pouze nervovou tkání. Výjimkou jsou vazivové obaly na povrchu a krevní cévy (kapiláry) prostupující jejím vnitřkem. Hlavní histologickou náplní jsou tedy neurony a gliové buňky. Mozek a mícha jsou orgány, jejichž hmota neobsahuje intersticiální tkáň (řídce kolagenní vazivo), která jinak běžně prostupuje mnoha jinými tkáněmi a orgány. Nervová tkáň je rozdělena na dva makroskopicky viditelné typy – šedou hmotu a bílou hmotu.

- **šedá hmota (*substantia grisea*):** Jedná se o nervovou tkáň šedé barvy (tu způsobují velké kumulace ribozomů v neuronech). Vyskytuje se uvnitř míchy (vytváří zde kompaktní podélně probíhající provazec), uvnitř mozkového kmene a mezimozku (tvoří zde jádra) a na povrchu hemisfér mozečku a koncového mozku (vytváří u nich tzv. kůru). Je tvořena těly neuronů, dendrity, krátkými nemýelinizovanými axony neuronů (synapticky spojenými pouze s neurony šedé hmoty) a centrálními gliovými buňkami (zejména astroglie a mikroglie). Základním strukturním rámcem šedé hmoty je tedy prostorová síť astroglie, v jejíchž „okách“ jsou neurony a mikroglie. Tkáň šedé hmoty mimo těla neuronů se označuje jako *neuropil* (je tvořena astroglie, mikroglie, dendrity a nemýelinizovanými axony neuronů). Mezi těmito komponentami se hustě větví krevní kapiláry.
- **bílá hmota (*substantia alba*):** Jedná se o nervovou tkáň bílé barvy. Vyskytuje se na povrchu míchy, na povrchu a mezi jádry mozkového kmene a mezimozku a uvnitř (pod kůrou) hemisfér mozečku a koncového mozku. Je tvořena masou myelinizovaných nervových vláken, tedy axonů pokrytých výběžky oligodendroglie (bílá barva je způsobena vysokým obsahem myelinu ve výběžcích oligodendroglie). Mezi paralelně probíhajícími myelinizovanými vlákny se tedy nacházejí paralelně probíhající řady oligodendroglie.

## 6.4.2 Periferní nervová soustava

Periferní nervová soustava je tvořena nervy a nervovými uzlinami (ganglii). Jejich histologickou náplní jsou opět neurony a gliové buňky, ale kromě toho obsahují vazivové obaly a uvnitř intersticiální tkáň (řídce kolagenní vazivo). Gliové buňky jsou tedy odděleny od vaziva bazální membránou.

- **ganglium:** Je tvořeno několika typy neuronů (podle typu ganglia), které jsou obklopeny satelitními buňkami (periferní gliové buňky). V některých gangliích dochází k synaptickému přepojování neuronů. Mezi neurony a gliovými buňkami se nachází intersticiální tkáň (řídce kolagenní vazivo), na povrchu ganglií je vazivové pouzdro z tuhé kolagenního vaziva.
- **nerv:** Jedná se o provazcovitý orgán tvořený obvykle velkým množstvím myelinizovaných (někdy i nemyelinizovaných) nervových vláken (výběžků neuronů), intersticiální tkání a vazivovými obaly. Uvnitř má nerv hierarchické uspořádání – nervová vlákna tvoří svazečky, ty se spojují do silnějších svazků a ty nakonec vytvoří nerv. Nerv obsahuje následující vazivové komponenty:
  - *endoneurium:* Jde o řídce kolagenní vazivo mezi nervovými vlákny uvnitř jednotlivých svazečků.
  - *perineurium:* Jde o vazivový obal obklopující svazečky nervových vláken uvnitř nervu. Je tvořeno koncentrickými vrstvami (lamelami) oploštělých fibroblastů obalených řídce vazivem.
  - *epineurium:* Jde o vazivový obal na povrchu celého nervu tvořený tuhým kolagenním vazivem. Vnikají do něho krevní cévy a u silnějších nervů i nervová vlákna z nervů probíhajících v okolí.

## 6.5 Nervová tkáň u živočichů

---

Nervové tkáně obratlovců víceméně odpovídají situaci popsané u člověka. S přítomností nervových buněk (tedy dráždivých buněk reagujících na podněty) se však setkáváme už u nejarchaičtějších živočichů kromě houbovců. Systémy nervových buněk dělíme podle jejich organizace na dva základní typy, difúzní a centralizovaný.

- **difúzní typ:** Jde o nejjednodušší typ nervového systému. Najdeme ho u žahavců. Jejich tělesná stavba zůstává na histologické úrovni (netvoří se klasické orgány), proto ani nervový systém není tvořen samostatnými orgány, ale je složen z rozptýleně (difúzně) uspořádaných nervových buněk, které se nacházejí v mezoglei mezi povrchovou a vnitřní vrstvou epitelových buněk. Nervové buňky jsou propojeny nepolarizovanými synapsi (nejsou rozlišeny dostředivé a odstředivé výběžky neuronů, nervové impulzy proudí oběma směry).
- **centralizovaný typ:** Jde o pokročilejší typ nervového systému, u něhož se neurony koncentrují do samostatných orgánů. Centralizace souvisí s diferenciací orgánů a zejména s cefalizací – diferenciací hlavy (hlava obsahuje otvor pro příjem potravy a nejdůležitější smyslové orgány, jež úzce souvisí s nervovou soustavou). Jak bylo řečeno, u žahavců není systém neuronů centralizovaný, a to právě z toho důvodu, že u nich nenastala ani cefalizace. Hustší síť nervových buněk však přece jenom najdeme okolo vstupu do trávicí dutiny a u medúz i na okraji klobouku, což lze považovat za předstupeň centralizace. U vyšších bezobratlých se setkáváme jak s cefalizací různého stupně, tak s centralizací nervových buněk. Neurony se koncentrují do provazců procházejících podélně tělem a zejména do ganglií (uzlin). Ganglia jsou pravidelně rozložena v jednotlivých tělních segmentech a propojena podélnými spojkami (konektivami) i příčnými spojkami (komisurami), existuje však tendence k jejich splývání do komplexnějších útvarů, zejména v oblasti hlavy. Vznikají tak např. větší nadjícnová (mozková) a podjícnová ganglia. U hlavonožců se všechna ganglia soustředí v hlavě a tvoří mozek, nejpokročilejší ze všech bezobratlých, chráněný chrupavčím pouzdrům. Ganglia obsahují neurony a gliové buňky. Z ganglií vystupují nervová vlákna, která jsou u bezobratlých nahá, neobsahují Schwannovu ani myelinovou pochvu. Vlákna se Schwannovou pochvou se objevují u nižších obratlovců (kruhoústých). U vyšších obratlovců je řada vláken myelinizovaných.

## 7 TROFICKÉ TKÁNĚ

### 7.1 Vymezení problematiky

---

Trofické tkáně zajišťují zásobování buněk a tkání vyživujícími a dalšími důležitými látkami (*trofé* = výživa). Jejich konzistence je tekutá, proto je rovněž označujeme jako *tkáně tekuté*. V histologických klasifikacích bývají trofické (tekuté) tkáně často začleňovány mezi tkáně pojivové. Důvodem je jejich společný embryonální původ – buňky trofických tkání se diferencují z mezenchymocytů, podobně jako buňky tkání pojivových a opěrných. Vzhledem k tekuté konzistenci však nemají trofické tkáně funkci klasického pojiva, naopak zcela zásadní je u nich funkce vyživující a transportní, budeme je proto charakterizovat jako samostatnou skupinu.

### 7.2 Tělní tekutiny

---

Mezibuněčná složka trofických tkání je tekuté konzistence, je tedy součástí tělních tekutin. Jejich hlavní složkou je voda. Tekutiny zaukímají v lidském těle podíl mezi 50 a 80 %. Závisí zejména na věku – u novorozence přesahuje 70 %, v dospělosti jsou zastoupeny v průměru asi 60 % (více u mužů než u žen), ve vyšším věku klesá k asi 50 %. Tělní tekutiny dělíme na intracelulární a extracelulární.

- **intracelulární tekutiny:** Jedná se o tekutiny uvnitř buněk (v cytoplasmě). Tvoří asi dvě třetiny objemu všech tělních tekutin, tedy (v dospělosti) asi 40 % hmotnosti těla.
- **extracelulární tekutiny:** Jedná se o tekutiny mimo buňky, tedy v mezibuněčných prostorech a v orgánových a tělních dutinách. Tvoří asi jednu třetinu objemu tělních tekutin, tedy (v dospělosti) asi 20 % hmotnosti těla. Extracelulární tekutiny dělíme na intravaskulární a extravaskulární.
  - *intravaskulární tekutiny:* Jedná se o tekutiny proudící uvnitř cév. Patří mezi ně:
    - krev (*sanguis*) – asi 5–6 litrů u dospělého člověka (tekuté složky – krevní plazmy – je z tohoto objemu asi 3 litry)
    - míza (*lymph*) – asi 1 litr u dospělého člověka
  - *extravaskulární tekutiny:* Tekutiny mimo cévní řečiště. Patří mezi ně:
    - tkáňový mok (intersticiální tekutina) – asi 8–10 litrů u dospělého člověka
    - transcelulární tekutiny – tekutiny malého objemu v tělních dutinách ohraničených epitelovými tkáněmi (mozkomíšní mok, komorová voda v oku, endolymfa a perilymfa ve vnitřním uchu, tekutiny v serózních dutinách, kloubní maz a další)

### 7.3 Krev

---

#### 7.3.1 Základní stavba

Krev (latinsky *sanguis*, řecky *haema*) je intravaskulární extracelulární tekutina. Tvoří asi 8 % hmotnosti těla, tzn., že u dospělého člověka se vyskytuje v množství asi 5–6 litrů. Nauka (lékařský obor) zkoumající krev se nazývá *hematologie*. Krev proudí v krevních cévách, které tvoří uzavřený systém. Má červenou barvu s odstínem závislejícím na stupni oxidace. Jako jiné tkáně se i krev skládá se dvou základních součástí, a to *buněčné* – krevní tělíska (červené krvinky, bílé krvinky a krevní destičky) a *mezibuněčné* – krevní plazma. Podíl krevních tělísek (krevních buněk, krvinek) na hmotnosti (objemu) krve se označuje jako **hematokrit**. Jeho průměrná hodnota se liší v závislosti na pohlaví – u muže dosahuje hodnoty průměrně asi 44 % (40–50 %) u ženy asi 39 % (35–45 %). Hematokrit je důležitá klinická hodnota vypovídající o zdravotním stavu.



### 7.3.2 Krevní plazma

Krevní plazma je tekutá mezibuněčná složka krve. Zaujímá asi 55–60 % objemu krve (tedy asi 3–3,5 l, resp. 5 % hmotnosti těla). Má nažloutlou barvu a její pH dosahuje asi 7,4. Základem krevní plazmy je voda, v níž se nacházejí četné minerální a organické látky.

- *voda*: Tvoří asi 90 % hmotnosti plazmy.
- *anorganické látky*: Tvoří asi 2 % hmotnosti plazmy. Představují je různé ionty rozpuštěné v plazmě (z kationtů zejména  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{Mg}^{2+}$ , z aniontů hlavně  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{HCO}_3^-$  a  $\text{PO}_4^{3-}$ ).
- *organické látky*: Tvoří asi 8 % hmotnosti plazmy. Jde hlavně o bílkoviny (asi 70 g/l, z toho albuminy asi 40 g/l, globuliny asi 25 g/l a fibrinogen asi 3–5 g/l), malou část tvoří i sacharidy a tuky.

### 7.3.3 Červené krvinky

Červené krvinky – **erytrocyty** – zaujímají více než 95 % počtu krevních buněk (proto je možno hematokrit definovat i jako podíl červených krvinek na objemu krve). V 1  $\mu\text{l}$  ( $\text{mm}^3$ ) krve jich je asi 5 milionů, přičemž u mužů jich je asi o 10 % více než u žen. Funkcí erytrocytů je transport kyslíku k jednotlivým buňkám a tkáním, zajišťují tedy jejich **okysličování** (oxidaci). Jejich počet proto závisí také na obsahu kyslíku v dýchaném vzduchu (např. při delším pobytu ve vyšších nadmořských výškách se postupnou fyziologickou adaptací zvyšuje jejich tvorba a počet stoupá až o 30–40 %). Erytrocyty vznikají z prekursorových buněk v červené kostní dřeni, žijí po dobu přibližně 120 dní (cirkulují v krevním řečišti) a poté zanikají, a to zejména ve slezině. Červené krvinky mají tvar tzv. bikonkávních (z obou stran „promáčkých“) disků. Jejich průměr je asi 7,5  $\mu\text{m}$ , tloušťka při okraji asi 2,5  $\mu\text{m}$ , uprostřed asi 0,8  $\mu\text{m}$ . Tento tvar jim umožňuje pružnost potřebnou pro prostup velmi úzkými krevními kapilárami a rovněž zvětšuje jejich aktivní povrch potřebný pro difúzi kyslíku. Erytrocyty jsou jediné plně vyvinuté a funkční buňky v lidském těle, které neobsahují jádro. Obsahují následující součásti:

- *buněčná membrána*: Obsahuje řadu integrovaných transmembránových proteinů.
  - Na extracelulárních doménách transmembránových proteinů jsou navázány sacharidové řetězce. Ty vytvářejí na povrchu erytrocytu souvislou vrstvu, tzv. *glykokalyx*, zajišťující skluznost povrchu (podobně jako glykokalyx na apikální ploše endotelových buněk vystylajících cévy), některé mají i antigenní vlastnosti (jsou základem krevních skupin systému ABO a mnoha dalších).
  - Na intracelulární domény transmembránových proteinů jsou navázána vlákna spektrinu a aktinu, která tvoří na vnitřní ploše membrány erytrocytů souvislý membránový skelet. Na aktinová vlákna se vážou i vlákna specifického typu myozinu, který zajišťuje kontraktilitu stěny erytrocytu. Funkcí membránového skeletu je udržování tvaru erytrocytů a zajišťování jejich pružnosti.
- *hemoglobin*: Vyplňuje vnitřek erytrocytů. Tvoří asi 40 % jejich objemu. V 1 litru krve je ho asi 120–170 g (více u mužů), jedná se tedy o jeden z nejvíce zastoupených proteinů v těle. Hemoglobin váže kyslík a slouží jako transportní protein roznášející kyslík k jednotlivým buňkám v těle.

Hemoglobin je komplexní protein obsahující atomy železa (patří tedy mezi metaloproteiny). Skládá se ze 4 podjednotek (jedná se o tetramer), každá je tvořena bílkovinnou částí zvanou **globin** a nebílkovinnou částí označovanou jako **hem**. Hem obsahuje atom železa. Železo dodává hemoglobinu typickou červenou barvu. Hemoglobin bez navázaného kyslíku má barvu tmavě červenou, hemoglobin s navázaným kyslíkem (oxyhemoglobin) má barvu světle červenou.

### 7.3.4 Krevní destičky

Krevní destičky – **trombocyty** – nejsou plnohodnotnými buňkami, ale jedná se o fragmenty obrovských buněk, tzv. *megakaryocytů*, nacházejících se v kostní dřeni. V 1  $\mu\text{l}$  ( $\text{mm}^3$ ) krve je jich asi 150–300 tisíc. Jejich funkcí je zajištění **hemostázy**, která zabraňuje vykrvácení z drobných poranění, a to prostřednictvím srážení krve – **hemokoagulace**. V krvi žijí krevní destičky přibližně 10 dní. Trombocyty mají diskovitý tvar o průměru asi 2,5  $\mu\text{m}$ . Neaktivní forma má hladký povrch, aktivovaná forma (během hemokoagulace) má povrch laločnatý (vytváří pseudopodia).

**Hemostáza** je složitý proces probíhající kaskádovitě v několika navazujících stupních. Jako první nastupuje *primární hemostáza*. Poranění cévy vede k dezintegraci její endotelové výstelky a obnažení kolagenních vláken ve vazivu pod endotelem. Na kolagenní vlákna se během několika vteřin svými specifickými membránovými proteiny navážou trombocyty (nastane jejich adheze), čímž se aktivují, vytvářejí pseudopodia a dalšími membránovými proteiny se vzájemně spojují (nastane jejich agregace). Tímto způsobem se vytvoří provizorní, tzv. **bílý trombus** (zátku). Během *sekundární hemostázy* aktivované trombocyty exocytují koagulační faktory ze svých granul. Dojde tím k řetězci biochemických reakcí, na jejichž konci nastane přeměna rozpustného fibrinogenu (bílkovina krevní plazmy) na nerozpustný vláknitý fibrin, jenž svými vlákny vytvoří v místě poranění cévy síť, do níž se vychytají krevní buňky (nejen trombocyty, ale i erytrocyty a leukocyty). Vytvoří se tak definitivní, tzv. **červený trombus** (zátku). Trombocyty produkují i růstové faktory urychlující hojení místa poranění. Posledním krokem je *fibrinolýza*, proces, během něhož je po několika dnech fibrin rozložen pomocí enzymu plazminu a krevní zátku se odbourá.

Trombocyty jsou tvořeny následujícími součástmi:

- **buněčná membrána**: Obsahuje glykokalyx s integrovanými glykoproteiny zajišťujícími vzájemnou agregaci a adhezi trombocytů ke kolagenním vláknům v průběhu hemostázy (hemokoagulace). Membrána se vchlipuje z povrchu dovnitř trombocytů v podobě úzkých kanálků, zajišťujících rychlejší sekreci koagulačních faktorů z nitra trombocytů do okolí.
- **hyalomera**: Jedná se o proužek světlé cytoplazmy pod buněčnou membránou, který neobsahuje organely. Nachází se zde však síť aktinových mikrofilament, která zajišťují tvorbu pseudopodií při hemokoagulaci, a obvodový prstenec mikrotubulů, které udržují tvar trombocytu.
- **granulomera**: Jedná se o tmavou cytoplazmu uvnitř trombocytu, která obsahuje různé organely a tzv. granula (váčky obalené membránou). Obsahem granul jsou různé koagulační faktory, které se uvolňují při aktivaci trombocytů exocytózou do úzkých kanálků vchlípených z povrchu a jejich prostřednictvím do místa koagulace.

### 7.3.5 Bílé krvinky

Bílé krvinky – **leukocyty** – jsou plnohodnotné buňky s jádrem. Je jich podstatně méně než červených krvinek, v 1  $\mu\text{l}$  ( $\text{mm}^3$ ) krve jich najdeme asi 5–10 tisíc. Jejich počet je však variabilní a závisí na řadě faktorů, např. na zdravotním stavu. Bílé krvinky vznikají z prekursorových buněk v kostní dřeni, dále se však vyvíjejí i v jiných orgánech. Jejich životnost je různá (závisí od konkrétního typu) a pohybuje se od několika dnů do několika let. Bílé krvinky mají kulovitý nebo ovoidní tvar. Jejich velikost je rovněž různá, pohybuje se asi od 5 do 20  $\mu\text{m}$ . Jádro je často segmentované. Základní funkcí leukocytů je zajišťování **imunity** – obranyschopnosti proti škodlivým vlivům (tzv. antigenům, např. patogenním mikroorganismům či nádorovým buňkám). Velmi významnou schopností leukocytů je *diapedéza* – pronikání z krevního řečiště ven (do intersticia).

**Diapedéza** je vyvolaná chemickými signály z intersticia (okolního řídkého kolagenního vaziva). Různé typy látek uvolněných z porušených tkání (cytokiny) a patogenních mikroorganismů infikujících tkáň chemicky působí na endotelové buňky ve výstelce okolních krevních kapilár. Na jejich apikální ploše se aktivují tzv. adhezni proteiny, na které se pomocí specifických povrchových proteinů navážou leukocyty cirkulující v krvi. Následně dojde k rozvolnění mezibuněčných kontaktů na laterálních plochách endotelových buněk a leukocyty se vzniklými mezerami protlačí (pomocí přechodně vyvinutých pseudopodií) do intersticia. Jejich další postup je řízen na základě chemotaxe – přitahování chemickými látkami do místa poškození tkáně. Většina leukocytů zůstává poté ve tkáních již natrvalo (což je obvykle v řádu dní).

Diapedéza je zásadní schopností leukocytů především proto, že imunitní reakce probíhají zejména v intersticiu (tedy v řídkém kolagenním vazivu mezi jinými buňkami a tkáněmi). Ve tkáních se proto nachází více leukocytů než v krvi (u některých typů podstatně více). Leukocyty dělíme na dva základní typy – granulocyty a agranulocyty (ty se dále dělí na monocyty a lymfocyty).

- **granulocyty**: Tvoří asi 70–75 % ze všech leukocytů. Obsahují v cytoplazmě granula – váčky (modifikované lysozomy) obalené membránou a obsahující různé substance. Granula jsou dvojího typu – nespecifická a specifická. *Nespecifická* (tzv. azurofilní) *granula* obsahují enzymy, které se podílejí na imunitních reakcích. *Specifická granula* obsahují látky různého druhu, které mají rovněž imunitní funkce (jde ale o imunitu nespecifickou). Jsou barvitelná barvivy s různým Ph, což je hlavní klasifikační kritérium granulocytů. Životnost granulocytů je obvykle 1–2 dny.

- **neutrofilní granulocyty:** Tvoří asi 60–70 % ze všech leukocytů (jedná se tedy o nejpočetnější leukocyty). Obsah specifických granul je barvitelný neutrálními barvivy. Obsahem specifických granul jsou enzymy a baktericidní látky. Jádro je zahnuté a většinou segmentované. Neutrofilní granulocyty mají schopnost fagocytózy (pohlcování cizorodých částic) a označují se proto někdy jako mikrofágy (toto pojmenování se však běžně nepoužívá). Fagocytované (endocytované) částice fúzí uvnitř s granuly, čímž se eliminují. Neutrofilní granulocyty jsou nejvýznamnějšími efektor *nespecifické* (vrozené) *imunity*, založené právě na fagocytóze.
- Neutrofilní granulocyty se pohybují v krvi pouze několik hodin. Pronikají diapedézou do intersticia již během několika minut po poškození tkáně a ve velkém množství. Jedná se o tak „první linii obrany“ („jednotku rychlého nasazení“). V interstici žijí 1–2 dny, během nichž bojují s poškozením (infekcí), poté odumírají. Patologický stav tkáně prosycený velkým množstvím aktivních neutrofilních granulocytů se označuje jako **zánět**. Během zánětu se vyvíjí *hnis* – tkáňový mok obsahující mnoho mrtvých neutrofilních granulocytů a zbytky poškozené tkáně.
- **eozinofilní granulocyty:** Tvoří asi 3–4 % ze všech leukocytů. Obsah specifických granul je barvitelný kyselými barvivy (např. eosinem, odtud název). Obsahem specifických granul je směs cytotoxických proteinů, které jsou specializovány na zabití mnohobuněčných parazitů (červů). Jádro je tvořeno dvěma segmenty spojenými úzkým můstkem, má proto tvar brýlí nebo činky.
- **bazofilní granulocyty:** Tvoří asi 1 % ze všech leukocytů. Obsah specifických granul je barvitelný zásaditými (bazickými) barvivy. Obsahem specifických granul je zejména histamin a heparin. Jádro je zahnuté a má obvykle tři segmenty. Bazofilní granulocyty se podílejí na alergických reakcích. Jsou zřejmě příbuzné žírným buňkám (mastocytům) obsaženým ve vazivu.
- **monocyty:** Tvoří asi 4–8 % ze všech leukocytů. Jsou největšími bílými krvinkami. Mají velké jádro ledvinovitého tvaru. Jejich zásadní schopností a funkcí je fagocytóza. Pohlcují a ničí cizorodé buňky, částice a komplexy vzniklé během imunitních reakcí (v případě, že velikost částic přesahuje možnosti fagocytózy, fúzí do obrovských mnohojaderných buněk). Označují se proto jako (profesionální) **makrofágy**. Z tohoto důvodu se monocyty uplatňují zejména jako efektor *imunity nespecifické*, podílejí se však i na *specifické imunitě*. V krvi setrvávají pouze asi 1–2 dny, poté pronikají diapedézou natrvalo do intersticia, kde si jako jediné krevní buňky uchovávají schopnost mitotického dělení. Tkáňové makrofágy vzniklé z monocytů se v některých typech tkání diferencují do specializovaných typů buněk. Jde např. o histiocyty (ve vazivu), chondroklasty (v chrupavce) či osteoklasty (v kostní tkáni). Krevní monocyty a tkáňové makrofágy se souhrnně označují jako *monocyto-makrofágový systém*.
- **lymfocyty:** Tvoří asi 15–25 % ze všech leukocytů. Jejich podíl je vyšší v mladém věku (až kolem 50 % – lymfocyty jsou u dětí nejvíce zastoupenými bílými krvinkami) a při různých onemocněních (při některých onemocněních je ale jejich počet naopak nižší). Lymfocyty mají obrovské jádro, které vyplňuje téměř celý vnitřek buňky (zbytek cytoplazmy tvoří pouze úzký lem na okraji buňky). Lymfocyty jsou významnými efektor *nespecifické imunity* (NK-lymfocyty) a nejvýznamnějšími efektor *specifické* (získané) *imunity*, a to imunity jak celulární (buněčné – T-lymfocyty), tak humorální (protilátkové – B-lymfocyty).

Lymfocyty vznikají, podobně jako jiné krevní buňky, v červené kostní dřeni. Ty, které se podílejí na specifické imunitě, se poté se přesunou do tzv. **primárních lymfatických orgánů**, kde zrají, přičemž získávají imunokompetenci – schopnost rozpoznat a odlišit cizí antigeny od vlastních tělesných antigenů, tedy zásadní funkci potřebnou pro správné fungování imunitního systému. Výsledkem jsou tzv. naivní lymfocyty (nemají ještě přímou „zkušenost“ s cizorodým antigenem, ale obecně ho jsou schopny rozpoznat). Poté se přesunou do **sekundárních lymfatických orgánů**, kde dochází k jejich aktivaci – setkání s konkrétním cizím antigenem, který proniknul do těla a byl lymfocytům „nabídnut“ tzv. antigen prezentujícími buňkami. Aktivované lymfocyty jsou schopny vůči cizímu antigenu specificky zasáhnout.

V krvi je obsažena pouze malá část lymfocytů, naprostá většina se nachází přímo ve tkáních a část i v míze (lymfě – odtud název). Lymfocyty se rovněž mohou neustále pohybovat mezi krví, mízou a tkáněmi. Životnost některých lymfocytů je až několik let. Základními typy jsou NK-lymfocyty, T-lymfocyty a B-lymfocyty.

- **NK-lymfocyty:** Likvidují antigeny nespecificky, a to tak, že při navázání na infikovanou či jinak pozměněnou buňku vylučují *perforiny* (proděraví buňky vytvořením otvorů v buněčné membráně) a *granzymy* (proteolické enzymy, které projdou vytvořenými otvory do buňky a zničí ji). Celý jejich vývoj probíhá v kostní dřeni. Tvoří malou část lymfocytů, asi 10 %.
- **T-lymfocyty:** Vznikají v kostní dřeni, avšak zrají (získávají imunokompetenci) v brzlíku (latinsky *thymus* – odtud označení „T“), jenž je pro ně primárním lymfatickým orgánem. V brzlíku jsou T-lymfocyty „vyškoleny“ k tomu, aby uměly rozpoznat vlastní tělesné buňky od cizorodých. Tvoří větší část lymfocytů, asi 80 %. Dělí se na řadu typů a podtypů. Zajišťují tzv. *buněčnou imunitu* – vyhledávají cizorodé buňky a nádorové buňky a zahajují proti nim imunitní reakci.
- **B-lymfocyty:** Vznikají v červení kostní dřeni. U ptáků zrají (získávají imunokompetenci) v orgánu zvaném *bursa fabricii* (jedná se o primární lymfatický orgán uložený ve stěně kloaky, odtud označení „B“), u člověka (u savců) však zrají nadále v kostní dřeni, ale v jiné části, než ve které vznikají (ta je tedy kromě místa počátku vývoje i jejich primárním lymfatickým orgánem). Tvoří malou část lymfocytů, asi 10 %. Jejich funkcí je tzv. *protilátková imunita* – při imunitní reakci se mění na tzv. plazmatické buňky, jež produkují protilátky (tzv. imunoglobuliny), a na buňky paměťové (pro pozdější rychlou reakci).

### 7.3.6 Hematopoéza

Hematopoéza (krvetvorba) je proces diferenciací a zrání krevních buněk. Na počátku prenatálního vývoje je místem křetvorby extraembryonální mezenchym ve stěně žloutkového vaku. Od 2. měsíce prenatálního vývoje se proces přesouvá do základů jater a sleziny. Asi od poloviny prenatálního vývoje a zejména během postnatálního života je místem křetvorby červená kostní dřeň.

Kostní dřeň je specializovaná tkáň uvnitř kostí. Základem je retikulární vazivo (síť retikulárních buněk a retikulárních vláken). V něm se nacházejí tukové buňky a jednotlivá vývojová stádia všech krevních buněk. V kostní dřeni se bohatě větví krevní kapiláry, které jsou široké a mezi výstelkovými endotelovými buňkami obsahují mezibuněčné štěrby, jimiž prostupují zralé krevní buňky do krevního oběhu. V lidském těle se vyskytují tři typy kostní dřene, červená, žlutá a šedá. **Červená dřeň** je aktivní křetvorná dřeň. V mládí je to jediná dřeň vyskytující se ve všech kostech, v dospělosti se nachází v krátkých kostech, plochých kostech a v epifýzách dlouhých kostí. **Žlutá dřeň** je degenerovaná dřeň prostoupená velkým množstvím tukových buněk. Není křetvorná, v případě potřeby se však dokáže reaktivovat na křetvornou dřeň (tzv. rekonverze). Najdeme ji v dutinách diafýz dlouhých kostí. **Šedá dřeň** vzniká ve stáří degenerací (odtučněním) žluté dřene. Není křetvorná.

Základem pro všechny krevní buňky je **multipotentní hematopoetická buňka** (jinak také *krvetvorná kmenová buňka*, v angličtině *hematopoietic stem cell*, zkratka HSC, zastarale i *hemocytoblast*). Vzniká diferenciací mezenchymocytů a tvoří asi 0,1 % krevních buněk v kostní dřeni. Výchozí (dlouhodobě žijící) multipotentní hematopoetická buňka se dvakrát po sobě mitoticky dělí. Při prvním dělení se rozdělí na dlouhodobě žijící multipotentní hematopoetickou buňku, která tvoří celoživotní zásobárnu buněk pro křetvorbu, a krátkodobě žijící multipotentní hematopoetickou buňku, jež záhy vstupuje do druhého mitotického dělení. Během něho se rozdělí na dvě oligopotentní buňky (tzv. progenitory), a to *myeloidní progenitor* a *lymfoidní progenitor*. Každý z nich se následně vyvíjí v unipotentní buňky, prekursory konkrétních buněčných řad, jejichž diferenciací vznikají všechny krevní buňky.

- **myeloidní linie:** Myeloidní progenitor se dělí a diferencuje na unipotentní buňky (tzv. prekursory), jež dají postupně vzniknout červeným krvinkám (procesem tzv. erytropoézy), krevním destičkám (procesem tzv. trombopoézy) a většinou bílých krvinek (granulocytům a monocytům, procesem tzv. leukopoézy). Vývoj všech těchto buněk probíhá (od vzniku jejich prekursoru) 6–8 dní.
- **erytropoéza:** Jedná se o proces vývoje červených krvinek (erytrocytů). Zralé červené krvinky se morfologicky velmi odlišují od původního prekursoru, během erytropoézy tedy dochází k jejich výrazným změnám. Jde zejména o zmenšování velikosti, zánik většiny buněčných organel, naplnění buněk hemoglobinem a nakonec, těsně před vyplavením do krevního oběhu, o vyloučení (extruzi) jádra (to je následně pohlceno makrofágy).

- *trombopoéza*: Jedná se o proces vývoje krevních destiček (trombocytů). Podle některých poznatků vychází trombopoéza zřejmě ze stejného progenitoru jako erytropoéza (společný progenitor těchto buněk se tak rozdělí na erytrocytární a trombocytární prekursor). Během trombopoézy se z prekursoru tvoří v kostní dřeni obrovské buňky, tzv. *megakaryocyty* (jejich průměr je 50–150  $\mu\text{m}$ , jde tedy o jedny z největších lidských buněk). Mají velké polyploidní jádro (až 64N) jako důsledek opakované endomitózy (mitózy bez následné cytokineze ani karyokineze). Megakaryocyty vysílají výběžky mezi endotelovými buňkami kapilár kostní dřene přímo do krevního toku, kde se od nich (asi za podpory krevního porudu) jako drobné úlomky oddělují jednotlivé trombocyty. Zbytky megakaryocytů potom pohltní makrofágy.
- *leukopoéza*: Jedná se o proces vývoje bílých krvinek (leukocytů). V rámci myeloidní linie (tedy z myeloidního progenitoru) se vyvíjejí granulocyty (neutrofilní, bazofilní a eozinofilní) a monocyty. Lymfocyty se vyvíjejí z lymfoidního progenitoru (viz níže). Podle některých poznatků pocházejí granulocyty a monocyty ze stejného progenitoru, který se rozdělí na prekursor granulocytů a prekursor monocytů.
- **lymfoidní linie**: Lymfoidní progenitor se dělí a diferencuje na jednotlivé typy lymfocytů (procesem tzv. lymfopoézy), tedy NK-lymfocyty, T-lymfocyty a B-lymfocyty. Jejich vývoj je složitější než vývoj buněk myeloidní linie a jsou do něho zapojeny i jiné orgány.
  - NK-lymfocyty: Prodělávají celý svůj vývoj v kostní dřeni.
  - T-lymfocyty: Vyvíjejí se z lymfoidních progenitorových buněk, které se krevní cestou přesouvají z kostní dřene do brzlíku. Ten je pro ně primárním lymfatickým orgánem, v němž získávají imunokompetenci (schopnost identifikovat cizorodé antigeny). Naivní, avšak imunokompetentní, T-lymfocyty následně migrují z brzlíku do sekundárních lymfatických orgánů, v nichž se aktivují kontaktem s antigeny a podílejí na buněčné imunitě (součást specifické imunity).
  - B-lymfocyty: Prodělávají celý svůj vývoj v kostní dřeni, v níž získávají imunokompetenci. Kostní dřeň je tak nejen orgánem jejich vzniku (to platí obecně pro všechny krevní buňky), ale i jejich primárním lymfatickým orgánem. Z kostní dřene následně B-lymfocyty migrují do sekundárních lymfatických orgánů (zejména mizních uzlin), v nichž se aktivují kontaktem s antigeny a kooperací s T-lymfocyty a podílejí se na protilátkové imunitě (součást specifické imunity).

## 7.4 Míza

Míza (*lymph*) je intravaskulární extracelulární tekutina. Proudí v samostatném mizním cévním systému. Tvoří asi 2 % hmotnosti těla, u dospělého člověka se vyskytuje v množství asi 1 litru. Je to tekutina nažloutlé barvy tvořená především vodou, v níž jsou rozpuštěny minerální a organické látky (je chudá na proteiny, zato bohatá na tuky, které se do ní vstřebávají v trávicím traktu). Z buněk se v míze vyskytují zejména *lymfocyty* (zaujmají asi 99 % jejích buněk), a to v počtu až 40 tisíc na 1  $\mu\text{l}$  ( $\text{mm}^3$ ) mízy, tedy v podstatně větší koncentraci než v krvi. Základem pro vznik mízy je tkáňový mok.

*Tkáňový mok* (intersticiální tekutina) je extravaskulární extracelulární tekutina obklopující většinu buněk v těle a vytvářející prostředí, v němž dochází k přesunům biologicky aktivních látek (např. dýchacích plynů). Základním zdrojem pro tvorbu tkáňového moku je krevní plazma. V kapilárním řečišti dochází vlivem krevního a osmotického tlaku k prosakování (filtraci) krevní plazmy do okolních tkání (mezibuněčných prostorů, intersticia). Do této tekutiny se vylučují produkty látkové výměny buněk. Tkáňový mok tvoří asi 12–15 % hmotnosti těla, u dospělého člověka se tedy vyskytuje v množství asi 8–10 litrů.

Míza vzniká nasáváním přebytečného tkáňového moku z mezibuněčných prostor v tkáních do mizních kapilár. Ty slepě začínají ve tkáních a mezi endotelovými buňkami jejich výstelky jsou mezery. Vlivem podtlaku nasávají tkáňový mok a odvádějí ho do postupně se stékajících mizních cév. Jimi je odvedena do krve (do krčních žil). V těle tedy probíhá neustálá cirkulace tekutin ve směru krev – tkáňový mok – lymfa – krev. Denně se vytvoří asi 2,5 litru mízy. Pokud dojde k poruše koloběhu tekutin a odvodu tkáňového moku (např. vlivem infekce, vysokého krevního tlaku či poruchy lymfatických cév), dochází k jeho hromadění ve tkáních a vznikají otoky – edémy.

## 7.5 Trofické tkáně u živočichů

### 7.5.1 Trofické tkáně u obratlovců

Trofické tkáně obratlovců víceméně odpovídají situaci popsané u člověka. Obratlovci mají uzavřenou cévní soustavu. V krevních cévách proudí krev, do intersticia se z krevních kapilár filtruje tkáňový mok a ten je odváděn mízními cévami jako lymfa zpět do krve. Krev se skládá z krevní plazmy a krevních buněk – červených krvinek, bílých krvinek a krevních destiček. Základní rozdíly mezi jednotlivými skupinami obratlovců se týkají zejména morfologie červených krvinek, morfologie krevních destiček a počtu jednotlivých krevních buněk.

- **erythrocyty:** Červené krvinky se liší u savců a ostatních skupin obratlovců.
  - Erythrocyty savců svojí stavbou a funkcí odpovídají lidským červeným krvinkám. Jejich počet dosahuje řádově milionů v 1  $\mu\text{l}$  ( $\text{mm}^3$ ), mnoho jich je např. u kozy (13–17 mil./ $\mu\text{l}$ ) či u koně (6–9 mil./ $\mu\text{l}$ ). Jsou relativně malé (nejčastěji 5–10  $\mu\text{m}$ ), mají tvar bikonkávních disků a jsou bezjaderné. Zvláštnosti ve stavbě červených krvinek najdeme u některých sudokopytníků.
  - U velbloudovitých (velbloudi a lamy) mají erythrocyty protáhlý ovoidní tvar a jsou tlustší. U některých jelenů najdeme erythrocyty vřetenovitého a srpkovitého tvaru. Červené krvinky kančila jávského (*Tragulus javanicus*) jsou nejmenšími erythrocyty vůbec, jejich průměr je asi 1,5–2  $\mu\text{m}$  a tloušťka asi poloviční, mají tedy kulatější tvar než jiní savci.
  - Erythrocyty ostatních skupin obratlovců mají ovoidní tvar bez konkavit a obsahují jádro, které má rovněž ovoidní tvar. Jejich velikost je různá u jednotlivých skupin. Největší erythrocyty mají obojživelníci (průměrná délka 20–30  $\mu\text{m}$ , u ocasatých obojživelníků i mnohem více). U vývojově nižších (kruhoústí, paryby a ryby) je délka nejčastěji mezi 10–20  $\mu\text{m}$ , u plazů 15–20  $\mu\text{m}$  a u ptáků 10–15  $\mu\text{m}$ . Počet červených krvinek je velmi variabilní, pohybuje se mezi desítkami tisíc a miliony v 1  $\mu\text{l}$  ( $\text{mm}^3$ ) krve, přičemž jejich počet koreluje s jejich velikostí (čím větší velikost, tím menší počet, u obojživelníků je jich proto nejméně, desítky až stovky tisíc v 1  $\mu\text{l}$ ). Zajímavostí je rovněž to, že u plazů žijí červené krvinky v krvi asi 2 roky a u obojživelníků až 4 roky.
  - Největší erythrocyty vůbec najdeme u úhořika tříprstého (*Amphiuma tridactylum*), který patří mezi ocasaté obojživelníky. Jejich délka je až 70  $\mu\text{m}$  a šířka 40  $\mu\text{m}$ . Velmi zajímavá situace je popisována u ryb z čeledi ledařkovití (Channichthyidae), jejichž erythrocyty neobsahují hemoglobin (a podobně v myocytech není přítomen myoglobin). Tyto ryby žijí ve vodách velmi bohatých na kyslík a jeho difúze krevní plazmou je pro oxidaci tkání dostačující.
- **trombocyty:** Krevní destičky savců svojí stavbou a funkcí odpovídají lidským krevním destičkám. Jde o malá tělíška vznikající jako úlomky cytoplazmy megakaryocytů. U ostatních skupin obratlovců se však jedná o plnohodnotné drobné buňky protáhlého ovoidního tvaru s jádrem, jejich velikost je o něco menší než velikost erythrocytů (největší jsou opět u ocasatých obojživelníků).
- **leukocyty:** Bílé krvinky jsou u obratlovců poměrně jednotného charakteru, odpovídajícího lidské morfologii. Jenom neutrofilní granulocyty jsou popisovány pouze u savců, u ostatních skupin obratlovců se podobné buňky označují jako *heterofily*. U většiny skupin obratlovců jsou nejvíce zastoupenými bílými krvinkami lymfocyty. Počet bílých krvinek v jednotce objemu krve je však velmi variabilní, pohybuje se mezi několika tisíci a desítkami tisíc v 1  $\mu\text{l}$  ( $\text{mm}^3$ ) krve. Jejich velikost je u všech skupin nejčastěji 5–15  $\mu\text{m}$  (větší jsou u ocasatých obojživelníků, asi 20–30  $\mu\text{m}$ ).

### 7.5.2 Trofické tkáně u bezobratlých

U bezobratlých se setkáváme s různými modifikacemi trofických (tekutých) tkání, resp., obecněji, tělních tekutin (často neobsahují buňky). Funkcí tekutin je transport různých látek, někdy slouží díky vysokému turgoru i jako opora těla (hydrostatický skelet). Mohou však mít i další funkce. Tělní tekutiny bezobratlých obsahují méně buněk než je tomu u obratlovců. Buňky se uplatňují např. jako zásobárny různých látek nebo mají funkci imunitní (fagocytóza), nikoliv transportní (nepřenášejí látky). Pokud obsahují tělní tekutiny barviva, tak jsou vždy rozpuštěná v tekuté složce. Charakter tělních tekutin závisí na přítomnosti a typu cévní a dýchací soustavy.

- U houbovců a žahavců (nejarchaičtějších živočichů s tělesnou organizací na histologické úrovni), nemá smysl o tělních tekutinách mluvit vůbec, tekutina je součástí archaického pojiva (mezohylu, mezoglei).
- U ploštěnců a hlístic, u nichž se již objevují diferencované tělní orgány, není cévní soustava vyvinuta a tekutiny se vyskytují volně v těle (u ploštěnců mezi parenchymovými buňkami, u hlístic vyplňují pseudocél). Tělní tekutina svým tlakem působí na měkký povrch těla a podkožní svalový vak a má v tomto případě funkci opěrného systému (tzv. hydroskeletu).
- U živočichů s *uzavřenou cévní soustavou* (např. kroužkovci a hlavonožci) se vyskytuje krev proudící v cévách, zatímco mimo cévy se mezi buňkami nachází intersticiální tekutina (obdobá mízy či tkáňového moku).
- U živočichů s *otevřenou cévní soustavou* (měkkýši mimo hlavonožce, členovci) nelze odlišit krev a mízu a tělní tekutina se označuje jako hemolymfa (krvomíza). Hemolymfa obsahuje četné typy buněk, tzv. hemocyty (nejlépe jsou popsány u hmyzu), jejichž funkcí je zejména imunita (fagocytóza). Slouží také jako zásobárna látek.

Barviva mají u bezobratlých, podobně jako u obratlovců, funkci přenášečů dýchacích plynů. Obsahují atomy kovů, zejména železa a mědi. Jsou rozpuštěna přímo v tekutině, nikoliv vázána na buňky. Hemolymfa vzdušnicovců (včetně hmyzu) barviva obvykle neobsahují, protože dýchací plyny jsou transportovány vzdušnicemi přímo k buňkám. Z barviv se nejčastěji setkáváme s hemocyaninem a modifikacemi hemoglobinu. **Hemocyanin** obsahuje měď. Neoxidovaný je bezbarvý, oxidovaný je modrý. Vyskytuje se zejména u měkkýšů, korýšů a klepátkatců (pavoukoců). **Hemoglobin** (se železem) se u bezobratlých objevuje vzácněji a v jiných formách než u obratlovců. Nejvýznamnější roli hraje u kroužkovců. Např. u žízála se jeho forma nazývá *erytrokruorin* (je červený), u většiny ostatních kroužkovců je to *chlorokruorin* (neoxidovaný je zelený, oxidovaný je červený). Hemoglobin však najdeme i u některých bezobratlých, kteří žijí v bahně (tedy v hypoxickém prostředí). Hemoglobin bahenních živočichů má mnohonásobně vyšší schopnost vázat kyslík než hemoglobin obratlovců. Tento mechanismus kompenzuje nedostatek kyslíku v okolním prostředí. Z měkkýšů jde o okružáky, z korýšů o perloočky (pouze přechodně) a z hmyzu zejména o larvy pakomárů (a některých dalších dvoukřídlých), u nichž hemoglobin způsobuje i sytě červené zbarvení jejich těla.

## Literatura

- Aliko V. 2008:** Comparative Blood Cell Morphology in the Peripheral Blood Films from Different Vertebrate Classes with an Adaptation and Evolutionary Approach. *International Conference of Biological & Environmental Sciences, Tirana, Albania*: 19–23.
- Andersen A. C. – Hamraoui L. – Zaoui D. 2001:** The obturaculum of *Riftia pachyptila* (Annelida, Vestimentifera): Ultrastructure and function of the obturacular muscles and extracellular matrix. *Cahiers de Biologie Marine* 42 (3): 219–237.
- Arikan H. – Çiçek K. 2014:** Haematology of amphibians and reptiles: a review. *North-Western Journal of Zoology* 10 (1): 190–209.
- Azeez O. I. – Meintjes R. – Chamunorwa J. P. 2014:** Fat body, fat pad and adipose tissues in invertebrates and vertebrates: the nexus. *Lipids in Health and Disease* 13: 71.
- Bailleul A. M. et al. 2015:** Chondroid bone in dinosaur embryos and nestlings (Ornithischia: Hadrosauridae): Insights into the growth of the skull and the evolution of skeletal tissues. *Comptes Rendus Palevol* 15 (1–2): 49–64.
- Bairati A. – Comazzi M. – Gioria M. 2000:** An ultrastructural study of connective tissue in mollusc integument: I. Bivalvia. *Tissue & Cell* 32 (5): 425–436.
- Bairati A. – Comazzi M. – Gioria M. 2001:** An ultrastructural study of connective tissue in mollusc integument: II. Gastropoda. *Tissue & Cell* 33 (5): 426–438.
- Bairati A. – Comazzi M. – Gioria M. 2003:** An ultrastructural study of connective tissue in mollusc integument: III. Cephalopoda. *Tissue & Cell* 35: 155–168.
- Balakier H. et al. 2012:** Is the zona pellucida thickness of human embryos influenced by women's age and hormonal levels? *Fertility and Sterility* 98 (1): 77–83.
- Balko J. et al. 2017:** *Memorix histologie*. Praha: Triton. ISBN 978-80-7553-249-7.
- Bargelloni L. – Marcato S. – Patarnello T. 1998:** Antarctic fish hemoglobins: Evidence for adaptive evolution at subzero temperature. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95: 8970–8675.
- Basyoni M. M. A. – Rizk E. M. A. 2016:** Nematodes ultrastructure: complex systems and processes. *Journal of Parasitic Diseases* 40 (4): 1130–1140.
- Bellin R. M. 2001:** Synemin May Function to Directly Link Muscle Cell Intermediate Filaments to Both Myofibrillar Z-lines and Costameres. *The Journal of Biological Chemistry* 276: 32330–32337.
- Bianchi D. V. et al. 1993:** Origin of Extraembryonic Mesoderm in Experimental Animals: Relevance to Chorionic Moiaicism in Humans. *American Journal of Medical Genetics* 46: 542–550.
- Blake D. J. – Martin-Rendon E. 2002:** Intermediate Filaments and the Function of the Dystrophin–Protein Complex. *Trends in Cardiovascular Medicine* 12: 224–228.
- Brunet T. et al. 2016:** The evolutionary origin of bilaterian smooth and striated myocytes. *eLIFE* [online] e19607.
- Burr A. H. J. – Gans C. 1998:** Mechanical Significance of Obliquely Striated Architecture in Nematode Muscle. *Biological Bulletin* 194 (1): 1–6.
- Cebrià F. 2016:** Planarian Body-Wall Muscle: Regeneration and Function beyond a Simple Skeletal Support. *Frontiers in Cell and Developmental Biology* 4: 8.
- Claver J. A. – Quaglia A. I. E. 2009:** Comparative Morphology, Development, and Function of Blood Cells in Nonmammalian Vertebrates. *Journal of Exotic Pet Medicine* 18 (2): 87–97.
- Cole A. G. 2011:** A review of diversity in the evolution and development of cartilage: the search for the origin of the chondrocyte. *European cells & materials* 21: 122–129.
- Cole A. G. – Hall B. K. 2004:** Cartilage is a metazoan tissue; integrating data from nonvertebrate sources. *Acta Zoologica* 85: 69–80.
- Cole A. G. – Hall B. K. 2004:** The nature and significance of invertebrate cartilages revisited: distribution and histology of cartilage and cartilage-like tissues within the Metazoa. *Zoology* 107: 261–273.
- Conn D. B. 1993:** The Biology of Flatworms (Platyhelminthes): Parenchyma Cells and Extracellular Matrices. *Transactions of the American Microscopical Society* 112 (4): 241–261.
- Dayal A. A. et al. 2020:** Desmin Interacts Directly with Mitochondria. *International Journal of Molecular Sciences* 21: 8122.
- Davesne D. et al. 2019:** The phylogenetic origin and evolution of acellular bone in teleost fishes: insights into osteocyte function in bone metabolism. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 94 (4): 1338–1363.
- Donoghue P. C. J. – Sansom I. J. – Downs J. P. 2006:** Early Evolution of Vertebrate Skeletal Tissues and Cellular Interactions, and the Canalization of Skeletal Development. *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution* 306 (3): 278–294.
- Donoghue P. C. J. – Rücklin M. 2016:** The ins and outs of the evolutionary origin of teeth. *Evolution & Development* 18 (1): 19–30.
- Dyachuk V. 2018:** Extracellular Matrix Components in Bivalvia: Shell and ECM Components in Developmental and Adult Tissues. *Fisheries and Aquaculture Journal* 9: 248.
- Đuriš Z. 2004:** *Zoologie bezobratlých*. Ostrava: Ostravská univerzita.
- Enault S. et al. 2015:** Molecular footprinting of skeletal tissues in the catshark *Scyliorhinus canicula* and the clawed frog *Xenopus tropicalis* identifies conserved and derived features of vertebrate calcification. *Frontiers in genetics* 6 [online] DOI: 10.3389/fgene.2015.00283.
- Ferenčík M. et al. 2005:** *Imunitní systém*. Praha: Grada. ISBN 80-247-1196-6.



- Fraser G. J. et al. 2010:** The Odontode Explosion: The origin of tooth-like structures in Vertebrates. *Bioessays* 32 (9): 808–817.
- Frey A. et al. 1996:** Role of the Glycocalyx in Regulating Access of Microparticles to Apical Plasma Membranes of Intestinal Epithelial Cells: Implications for Microbial Attachment and Oral Vaccine Targeting. *Journal of Experimental Medicine* 184: 1045–1059.
- Fukuta K. – Kudo H. – Jalaludin S. 1996:** Unique pits on the erythrocytes of the lesser mouse-deer, *Tragulus javanicus*. *Journal of Anatomy* 198: 211–213.
- Gao Q. – McNally E. M. 2015:** The Dystrophin Complex: structure, function and implications for therapy. *Comprehensive Physiology* 5: 1223–1239.
- Gaudette S. – Hughes D. – Boller M. 2020:** The endothelial glycocalyx: Structure and function in health and critical illness. *Journal of Veterinary Emergency and Critical Care* 30: 117–134.
- Ginhoux F. – Prinz M. 2015:** Origin of Microglia: Current Concepts and Past Controversies. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 7: a020537.
- Hajer J. 2006:** Fylogeneze a systém bezobratlých. Ústí nad Labem: Univerzita Jana Evangelisty Purkyně.
- Hall B. K. 1975:** Evolutionary Consequences of Skeletal Differentiation. *Integrative and Comparative Biology* 15 (2): 329–350.
- Hall B. K. – Gillis A. 2013:** Incremental evolution of the neural crest, neural crest cells and neural crest-derived skeletal tissues. *Journal of Anatomy* 222: 19–31.
- Hu Z. et al. 2016:** Structure of myosin filaments from relaxed *Lethocerus* flight muscle by cryo-EM at 6 Å resolution. *Science Advances* 2: e1600058.
- Huyseune A. – Sire J. Y. 1990:** Ultrastructural observations on chondroid bone in the teleost fish *Hemichromis bimaculatus*. *Tissue & Cell* 22 (3): 371–383.
- Chuong E. B. 2013:** Retroviruses facilitate the rapid evolution of the mammalian placenta. *Bioessays* 35: 853–861.
- Jaka O. et al. 2015:** Costamere proteins and their involvement in myopathic processes. *Expert Reviews in Molecular Medicine* 17: e12.
- Kaucka M. – Adameyko I. 2019:** Evolution and development of the cartilaginous skull: From a lancelet towards a human face. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 91: 2–12.
- Kier W. M. 2016:** The Musculature of Coleoid Cephalopod Arms and Tentacles. *Frontiers in Cell and Developmental Biology* 4: 10.
- Knoz J. 1984:** Obecná zoologie I. Taxonomie, látkové složení, cytologie a histologie. Praha: SPN.
- Knoz J. 1984:** Obecná zoologie II. Organologie, rozmnožování, vývoj živočichů a základy biologie. Praha: SPN.
- Kodřík D. 2004:** Fyziologie hmyzu. České Budějovice: Jihočeská univerzita.
- Kochová P. – Tonar Z. 2014:** Structural and Mechanical Properties of Gastropod Connective and Smooth Muscle Tissue. *Experimental Mechanics* 54: 791–803.
- Kochová P. – Cimrman R. – Rohan E. 2009:** Orientation of smooth muscle cells with application in mechanical model of gastropod tissue. *Applied and Computational Mechanics* 3: 75–86.
- Langmeier M. et al. 2009:** Základy lékařské fyziologie. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-2526-0.
- Leclère L. – Röttinger E. 2017:** Diversity of Cnidarian Muscles: Function, Anatomy, Development and Regeneration. *Frontiers in Cell and Developmental Biology* 4: 157.
- Lüllmann-Rauch R. 2012:** Histologie. Praha: Grada. ISBN 978-80-247-3729-4.
- Lux S. E. 2016:** Anatomy of the red cell membrane skeleton: unanswered questions. *Blood* 127: 187–199.
- Markoš A. 1991:** Síť síť. *Vesmír* 70/8: 425–427.
- Martin J. F. – Wagner G. P. 2019:** The origin of platelets enabled the evolution of eutherian placentation. *Biology Letters* 15 [online] DOI: 10.1098/rsbl.2019.0374.
- Marzuca-Nassr G. N. et al. 2018:** Sarcomere Structure: The Importance of Desmin Protein in Muscle Atrophy. *International Journal of Morphology* 36: 576–583.
- Masná E. 2018:** Proteiny sarkomery. Nепublikovaná bakalářská práce. Pardubice: Univerzita Pardubice.
- Mescher A. L. 2018:** *Junqueira's Basic Histology. Text and Atlas*. 15th Edition. McGraw-Hill Education. ISBN 978-1-260-02617-7.
- Michels J. – Appel E. – Gorb S. N. 2016:** Functional diversity of resilin in Arthropoda. *Beilstein Journal of Nanotechnology* 7: 1241–1259.
- Mill P. J. – Knapp M. F. 1970:** The Fine Structure of Obliquely Striated Body Wall Muscles in the Earthworm, *Lumbricus Terrestris* LINN. *Journal of Cell Science* 7: 233–261.
- Moorwood C. 2008:** Syncoilin, an intermediate filament-like protein linked to the dystrophin associated protein complex in skeletal muscle. *Cellular and Molecular Life Sciences* 65: 2957–2963.
- Nandiraju D. – Ahmed I. 2019:** Human skeletal physiology and factors affecting its modeling and remodeling. *Fertility and Sterility* 112: 775–781.
- Nottola S. A. – Macchiarelli G. – Familiari G. 2014:** Fine Structural Markers of Human Oocyte Quality in Assisted Reproduction. *Austin Journal of Reproductive Medicine & Infertility* 1: 5.
- Opitz Ch. A. 2003:** Damped elastic recoil of the titin spring in myofibrils of human myocardium. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 12688–12693.
- Pacovský V. 1988:** Živá kost. *Vesmír* 67/7: 385–387.
- Paniagua R. et al. 1996:** Ultrastructure of invertebrate muscle cell types. *Histology and Histopathology* 11: 181–201.

- Paulin D. – Li Z. 2004:** Desmin: a major intermediate filament protein essential for the structural integrity and function of muscle. *Experimental Cell Research* 301: 1–7.
- Poon E. et al. 2002:** Association of Syncoilin and Desmin. *The Journal of Biological Chemistry* 277: 3433–3439.
- Qin D. et al. 2019:** The subcortical maternal complex protein Nlrp4f is involved in cytoplasmic lattice formation and organelle distribution. *Development* 146: dev183616.
- Qin L. et al. 2020:** Molecular mechanosensors in osteocytes. *Bone Research* 8: 23.
- Reitsma S. et al. 2007:** The endothelial glycocalyx: composition, functions, and visualization. *Pflügers Archiv – European Journal of Physiology* 454: 345–359.
- Ross C. – Boroviak T. E. 2020:** Origin and function of the yolk sac in primate embryogenesis. *Nature Communications* 11: 3760.
- Royuela M. et al. 2000:** Characterization of Several Invertebrate Muscle Cell Types: A Comparison With Vertebrate Muscles. *Microscopy Research and Technique* 48: 107–115.
- Runge K. E. et al. 2007:** Oocyte CD9 is enriched on the microvillar membrane and required for normal microvillar shape and distribution. *Developmental Biology* 304: 317–325.
- Salari N. et al. 2022:** Global prevalence of Duchenne and Becker muscular dystrophy: a systematic review and meta-analysis. *Journal of Orthopaedic Surgery and Research* 17: 96.
- Sansom I. J. et al. 1992:** Presence of the Earliest Vertebrate Hard Tissues in Conodonts. *Science* 256: 1308–1311.
- Seipel K. – Schmid V. 2005:** Evolution of striated muscle: Jellyfish and the origin of triploblasty. *Developmental Biology* 282: 14–26.
- Shigeno S. et al. 2018:** Cephalopod Brains: An Overview of Current Knowledge to Facilitate Comparison With Vertebrates. *Frontiers in Physiology* 9: 952.
- Schwartz P. et al. 2003:** Oocyte–sperm interaction in the course of IVF: a scanning electron microscopy analysis. *Reproductive Biomedicine Online* 7: 205–210.
- Simpson C. F. – Taylor W. J. 1974:** Ultrastructure of sickled deer erythrocytes. I. The typical crescent and holly leaf forms. *Blood* 43 (6): 899–906.
- Simpson C. F. – Taylor W. J. 1974:** Ultrastructure of sickled deer erythrocytes. II. The Matchstick Cell. *Blood* 43 (6): 907–914.
- Smith A. S. et al. 2018:** Myosin IIA interacts with the spectrin-actin membrane skeleton to control red blood cell membrane curvature and deformability. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115: E4377–E4385.
- Snyder G. K. – Sheafor B. A. 1999:** Red Blood Cells: Centerpiece in the Evolution of the Vertebrate Circulatory System. *Integrative and Comparative Biology* 39 (2): 189–198.
- Sobotková E. 1989:** Biomechanika kosti – změny s věkem. *Vesmír* 68/10: 569–572.
- Steinmetz P. R. H. et al. 2012:** Independent evolution of striated muscles in cnidarians and Bilaterians. *Nature* 487: 231–324.
- Sulbarán G. et al. 2015:** An invertebrate smooth muscle with striated muscle myosin filaments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: E5660–E5668.
- Sun W. W. et al. 2020:** Nanoarchitecture and dynamics of the mouse enteric glycocalyx examined by freeze-etching electron tomography and intravital microscopy. *Communications Biology* 3: 5.
- Šíma P. – Trebichavský I. 1996:** Mezibuněčná hmota. O molekulách, které nejen spojují. *Vesmír* 75/8: 429–433.
- Tolkatchev D. – Gregorio C. C. – Kosyukova A. S. 2022:** The role of leiomodin in actin dynamics: a new road or a secret gate. *The FEBS Journal* 289: 6119–6131.
- Traeger L. L. et al. 2017:** A tail of two voltages: Proteomic comparison of the three electric organs of the electric eel. *Science Advances* 3: e1700523.
- Tulsiani D. R. P. – Abou Haila A. 2012:** Biological Processes that Prepare Mammalian Spermatozoa to Interact with an Egg and Fertilize It. *Scientifica* 2012: 607427.
- Tyler S. – Hooge M. 2004:** Comparative morphology of the body wall in flatworms (Platyhelminthes). *Canadian Journal of Zoology* 82: 194–210.
- Tzetlin A. B. – Filippova A. V. 2005:** Muscular system in polychaetes (Annelida). *Hydrobiologia* 535/536: 113–126.
- Vacek Z. 2006:** *Embryologie*. Praha: Grada. ISBN 80-247-1267-9.
- Vilím V. 1991:** Chrupavka a chůze. *Vesmír* 70/7: 372–374.
- Wagner D. O. – Aspenberg P. 2011:** Where did bone come from? An overview of its evolution. *Acta Orthopaedica* 82 (4): 393–398.
- Weber A. et al. 1994:** Tropomodulin Caps the Pointed Ends of Actin Filaments. *The Journal of Cell Biology* 127: 1627–1635.
- Wigglesworth V. B. 1956:** The Haemocytes and Connective Tissue Formation in an Insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quarterly Journal of Microscopical Science* 97 (1): 89–98.
- Wiche G. 2021:** Plectin-Mediated Intermediate Filament Functions: Why Isoforms Matter. *Cells* 10: 2154.
- Wilson K. et al. 2017:** Duchenne and Becker muscular dystrophies: a review of animal models, clinical endpoints, and biomarker quantification. *Toxicologic Pathology* 45: 961–976.
- Witeska M. 2013:** Erythrocytes in teleost fishes: a review. *Zoology and Ecology* 23: 275–281.
- Wright G. M. – Keeley F. W. – Robson P. 2001:** The unusual cartilaginous tissues of jawless craniates, cephalochordates and invertebrates. *Cell and Tissue Research* 304: 165–174.
- Zhang G. – Eames B. F. – Cohn M. J. 2009:** Evolution of Vertebrate Cartilage Development. *Current Topics in Developmental Biology* 86: 15–42.