

Radomír Čihák

ANATOMIE 1

Třetí, upravené a doplněné vydání



Radomír Čihák

ANATOMIE 1

Třetí, upravené a doplněné vydání

Upravili a doplnili:

prof. MUDr. Radomír Čihák, DrSc.

prof. MUDr. Miloš Grim, DrSc.

(Anatomický ústav 1. lékařské fakulty Univerzity Karlovy v Praze)

Grada Publishing

Upozornění pro čtenáře a uživatele této knihy

*Všechna práva vyhrazena. Žádná část této tištěné či elektronické knihy nesmí být reprodukována a šířena v této knize bude **trestně stíháno**.*

Prof. MUDr. Radomír Čihák, DrSc.

ANATOMIE 1

Třetí, upravené a doplněné vydání

Upravili a doplnili:

Prof. MUDr. Radomír Čihák, DrSc.

Prof. MUDr. Miloš Grim, DrSc.

Prof. RNDr. Oldřich Fejfar, CSc.

© Grada Publishing, a.s., 2011

Cover Design © Grada Publishing, a.s., 2011

Ilustrace na obálce: ak. mal. Milan Med

Ilustrace: ak. mal. Milan Med, ak. mal. Ivan Helekal, Mgr. Jan Kacvinský

Vydala Grada Publishing, a.s.

U Průhonu 22, Praha 7

jako svou 4504. publikaci

Odpovědná redaktorka Mgr. Hana Kučerová

Odpovědná redaktorka 3. vydání Mgr. Olga Kopalová

Sazba a zlom Jaroslav Kolman

Počet stran 552

3. vydání, Praha 2011

Vytiskla tiskárna FINIDR s.r.o., Český Těšín

Názvy produktů, firem apod. použité v knize mohou být ochrannými známkami nebo registrovanými ochrannými známkami příslušných vlastníků, což není zvláštním způsobem vyznačeno.

Postupy a příklady v této knize, rovněž tak informace o lécích, jejich formách, dávkování a aplikaci jsou sestaveny s nejlepším vědomím autorů. Z jejich praktického uplatnění ale nevyplývají pro autory ani pro nakladatelství žádné právní důsledky.

ISBN 978-80-247-3817-8

ELEKTRONICKÉ PUBLIKACE:

ISBN 978-80-247-9209-5 (pro formát PDF)

OBSAH

PŘEDMLUVA

PŘEDMLUVA K 3. VYDÁNÍ

OBECNÁ ANATOMIE	1
PROGRAM A ROZDĚLENÍ ANATOMIE	3
PŘEHLED STAVBY LIDSKÉHO TĚLA	6
PŘEHLED TKÁNÍ	9
Epithely	9
Roztřídění podle tvaru	9
Epithel plošný	9
Epithel trámčitý	10
Epithel retikulární	12
Roztřídění podle funkce	12
Pojiva	13
Vazivo	14
Buňky fixní	14
Buňky bloudivé	15
Mezibuněčná hmota	16
Druhy vaziva	17
Chrupavka	19
Druhy chrupavky	20
Kost – os; tkáň kostní	21
Tkáně svalové	23
Svalstvo hladké	23
Svalstvo příčně pruhované	24
Svalstvo příčně pruhované srdeční	26
Tkáň nervová	27
ZÁKLADNÍ RYSY EMBRYONÁLNÍHO A KMENOVÉHO VÝVOJE	31
Vývoj jedince – ontogeneze	31
Obecné pojmy	31
Vývoj zárodku člověka	35
Buněčné a molekulární mechanismy vývoje (<i>Miloš Grim</i>)	47
Interakce buněk	48
Signální molekuly a transkripční faktory	48
Proliferace	51
Diferenciace buněk	52
Migrace	52
Buněčná smrt	53
Růst	53
Geny a proteiny uvedené v textech o molekulárně biologických mechanismech vývoje (<i>Miloš Grim</i>)	53
Růst těla po narození	56
Kmenový vývoj člověka v rámci primátů – antropogenese (revidoval a doplnil <i>Oldřich Fejfar</i>)	59
Variace a jejich posuzování z hlediska vývoje	66
ANATOMICKÉ NÁZVOSLOVÍ	68
Označení rovin těla	68
Označení směrů	68
Označení hlavních částí těla	71
APPARATUS LOCOMOTORIUS – POHYBOVÝ APARÁT: SYSTEMA SKELETALE – SOUSTAVA KOSTERNÍ	73
OBECNÁ OSTEOLOGIE	75
Základní stavba kostí	75
Vznik a vývoj kostí	78

Cévní zásobení kostí	83
Tepny kosti	83
Žíly kosti	85
Nervy v kosti	85
Struktura a přestavba kosti	85
Tvar kostí	88
Mechanické vlastnosti kosti	89
OBEČNÁ ARTHROLOGIE	90
Articulationes – spojení kostí	90
Spojení pojivovou tkání	90
Junctura synovialis, articulatio – kloub	91
Vývoj kloubu	93
Stavební a funkční zvláštnosti kloubních součástí	94
Pohyby v kloubech	98
Rozdělení kloubů	99
SKELETON – KOSTRA	103
COLUMNA VERTEBRALIS – PÁTEŘ	103
Vertebrae – obratle	103
Vertebrae cervicales – obratle krční	104
Vertebrae thoracicae – obratle hrudní	111
Vertebrae lumbales – obratle bederní	111
Os sacrum – kost křížová	112
Os coccygis – kost kostrční	115
Vývoj, osifikace a variace obratlů	115
Spojení na páteři	121
Symphyses intervertebrales	121
Ligamenta páteře	123
Articulationes columnae vertebralis	124
Kraniovertebrální spojení	124
Articulatio atlantooccipitalis	125
Articulatio atlantoaxialis	125
Páteř jako celek	127
Zakřivení předozadní	127
Vybočení v rovině frontální	128
Orientace na páteři	128
Pohyblivost páteře	129
Základní pohyby	129
Zvláštnosti pohybů páteře podle rentgenologických studií	131
SKELETON THORACIS – KOSTRA HRUDNÍKU	139
Costae – žebra	139
Vývoj, osifikace a variace žeber	141
Rentgenové zobrazení žeber	142
Sternum – kost hrudní	142
Vývoj, osifikace a variace sterna	144
Juncturae thoracis – spojení hrudníku	145
Pohyby žeber	148
Hrudník jako celek	149
CRANIUM – LEBKA, KOSTRA HLAVY	150
OSSA CRANII – KOSTI LEBKY	153
Neurocranium	153
Os occipitale – kost týlní	153
Vývoj, osifikace a variace kosti týlní	156
Os sphenoidale – kost klínová	157
Vývoj, osifikace a variace kosti klínové	160
Os ethmoidale – kost čichová	162
Vývoj, osifikace a variace kosti čichové	162

Concha nasalis inferior – dolní skořepa nosní	164
Vývoj, osifikace a variace dolní skořepy nosní	165
Os temporale – kost spánková	165
Vývoj, osifikace a variace kosti spánkové	172
Os frontale – kost čelní	172
Vývoj, osifikace a variace kosti čelní	175
Os parietale – kost temenní	176
Vývoj, osifikace a variace kosti temenní	176
Os lacrimale – kost slzní	179
Vývoj, osifikace a variace kosti slzní	179
Os nasale – kost nosní	179
Vývoj, osifikace a variace nosní kosti	179
Vomer – kost radličná	180
Vývoj, osifikace a variace kosti radličné	180
Splanchnocranium	180
Maxilla – horní čelist	180
Vývoj, osifikace a variace maxily	184
Os palatinum – kost patrová	184
Vývoj, osifikace a variace patrové kosti	186
Os zygomaticum – kost lící	187
Vývoj, osifikace a variace kosti lící	188
Mandibula – dolní čelist	188
Vývoj, osifikace a variace mandibuly	192
Os hyoideum – jazyk	194
Vývoj, osifikace a variace jazyky	195
Ossicula auditus – sluchové kůstky	195
ČÁSTI A PROSTORY LEBKY	196
Lebka jako celek	196
Mozková část lebky	196
Calvaria (calva) – klenba lebeční	196
Basis cranii interna	196
Fossa cranii anterior	197
Fossa cranii media	197
Fossa cranii posterior	202
Basis cranii externa	203
Obličejová část lebky	210
Orbita – dutina oční	210
Cavitas nasi ossea – kostěná dutina nosní	211
Fossa temporalis – jáma spánková	214
Fossa infratemporalis	214
Fossa pterygopalatina	215
Palatum osseum – kostěné patro	217
Tvar lebky jako celku	218
Lebka novorozence	219
Antropometrické posouzení lebky	221
Pohlavní rozdíly na lebce	221
Rentgenové zobrazení lebky	222
Vývojové vztahy splanchnocrania	223
Embryonální vývoj lebky	223
Juncturae cranii – spojení na lebce	232
Synchondroses cranii	232
Suturae cranii – lebeční švy	232
Ligamenta na lebce	232
Articulatio temporomandibularis – kloub čelistní	232
Hlavice kloubní	232
Jamka kloubní	233
Pouzdro kloubní	233

Discus articularis	233
Kloubní vazy	234
Pohyby čelistního kloubu	234
SKELETON MEMBRORUM – KOSTRA KONČETIN	237
Vývoj končetin	237
OSSA MEMBRI SUPERIORIS – KOSTI HORNÍ KONČETINY	242
Cingulum membri superioris – pletenec horní končetiny	242
Scapula – lopatka	242
Vývoj, osifikace a variace lopatky	244
Clavicula – kost klíční	245
Vývoj, osifikace a variace klíční kosti	247
Pars libera membri superioris – volná část horní končetiny	247
Humerus – kost pažní	247
Vývoj, osifikace a variace humeru	250
Ossa antebrachii – kosti předloktí	250
Radius – kost vřetenní	252
Vývoj, osifikace a variace radia	252
Ulna – kost loketní	254
Vývoj, osifikace a variace ulny	255
Ossa manus – kosti ruky	255
Ossa carpi (ossa carpalia) – kosti zápěstní	255
Os scaphoideum	255
Os lunatum	255
Os triquetrum	255
Os pisiforme	255
Os trapezium	258
Os trapezoideum	258
Os capitatum	258
Os hamatum	258
Vývoj, osifikace a variace zápěstních kostí	259
Ossa metacarpi (ossa metacarpalia) – kosti záprstní	259
Vývoj, osifikace a variace záprstních kostí	260
Ossa digitorum – kosti prstů	261
Vývoj, osifikace a variace článků prstů	261
Ossa sesamoidea – sesamské kůstky	261
Vývoj a osifikace sesamských kůstek ruky	261
JUNCTURAE MEMBRI SUPERIORIS – SPOJENÍ HORNÍ KONČETINY	262
Juncturae cinguli membri superioris – spojení pletence horní končetiny	262
Articulatio sternoclavicularis	262
Articulatio acromioclavicularis	263
Ligamentum coracoacromiale	264
Ligamentum transversum scapulae superius	264
Ligamentum transversum scapulae inferius	264
Pohyby pletence horní končetiny	264
Juncturae membri superioris liberi – spojení volné horní končetiny	264
Articulationes membri superioris liberi – klouby volné horní končetiny	264
Articulatio humeri – kloub ramenní	264
Articulatio cubiti – kloub loketní	267
Membrana interossea antebrachii	271
Articulatio radioulnaris distalis	271
Articulationes manus – klouby ruky	272
Articulatio radiocarpalis	272
Articulatio mediocarpalis	272
Articulationes intercarpales	272
Articulationes carpometacarpales	272
Articulationes metacarpophalangeae	279
Articulationes interphalangeae manus	281

OSSA MEMBRI INFERIORIS – KOSTI DOLNÍ KONČETINY	282
Cingulum membri inferioris – pletenec dolní končetiny	282
Os coxae – kost pánevní	282
Os ilium – kost kyčelní	283
Os ischii – kost sedací	283
Os pubis – kost stydká	287
Vývoj, osifikace a variace pánevní kosti	287
Pars libera membri inferioris – volná část dolní končetiny	289
Femur (os femoris) – kost stehenní	289
Vývoj, osifikace a variace stehenní kosti	290
Patella – česka	291
Vývoj, osifikace a variace pately	293
Ossa cruris – kosti bérce	293
Tibia – kost holenní	293
Vývoj, osifikace a variace tibie	295
Fibula – kost lýtková	295
Vývoj, osifikace a variace fibuly	297
Ossa pedis – kosti nohy	297
Ossa tarsi (ossa tarsalia) – kosti zánártní	297
Talus – kost hlezenní	298
Calcaneus – kost patní	300
Os naviculare – kost loďkovitá	301
Ossa cuneiformia – kosti klínové	301
Os cuboideum – kost krychlová	301
Vývoj, osifikace a variace zánártních kostí	302
Ossa metatarsi (ossa metatarsalia) – kosti nártní	303
Vývoj, osifikace a variace nártních kostí	303
Ossa digitorum – kosti prstů	304
Vývoj, osifikace a variace článků prstů nohy	304
Ossa sesamoidea – sesamské kůstky	305
Vývoj a osifikace sesamských kůstek nohy	305
JUNCTURAE MEMBRI INFERIORIS – SPOJENÍ DOLNÍ KONČETINY	306
Juncturae cinguli membri inferioris – spojení pletence dolní končetiny	306
Articulatio sacroiliaca – kloub křížokyčelní	306
Symphysis pubica – spona stydká	306
Ligamenta pánve	308
Pánev jako celek	308
Sklon pánve	310
Pohlavní rozdíly na pánvi	310
Pelvis minor	311
Roviny a rozměry pánevní	313
Zevní rozměry pánevní	316
Juncturae membri inferioris liberi – spojení volné dolní končetiny	317
Articulationes membri inferioris liberi – klouby volné dolní končetiny	317
Articulatio coxae – kloub kyčelní	317
Articulatio genus – kloub kolenní	321
Articulatio tibiofibularis	334
Membrana interossea cruris	334
Syndesmosis tibiofibularis	335
Articulationes pedis – klouby nohy	335
Articulatio talocruralis – horní kloub zánártní čili kloub hlezenní	337
Dolní kloub zánártní	337
Articulatio subtalaris	339
Articulatio talocalcaneonavicularis	340
Articulatio calcaneocuboidea	340
Kloub Chopartův	340
Articulatio cuneonavicularis	341
Articulationes tarsometatarsales	341

Articulationes intermetatarsales	341
Kloub Lisfrankův	342
Articulationes metatarsophalangeae	342
Articulationes interphalangeae pedis	344
Klenba nožní	345
Podélná klenba	345
Příčná klenba	345
Rentgenový obraz skloubení nohy	346
APPARATUS LOCOMOTORIUS – POHYBOVÝ APARÁT:	
SYSTEMA MUSCULORUM – SOUSTAVA SVALOVÁ	347
OBEČNÁ MYOLOGIE	349
Základní stavba svalu	349
Funkce svalu	351
Inervace svalů	355
Svalové cévy	356
Růst a regenerační schopnosti svalu	356
Pomocná zařízení svalů	358
Fascie	358
Bursae mucosae	358
Šlachové pochvy	358
Svalové kladky	359
Variace svalů	359
Vývoj svalu a jeho molekulární mechanismy (<i>Miloš Grim</i>)	359
Vývoj jednotlivých svalových skupin (<i>Miloš Grim</i>)	363
Svaly trupu	363
Svaly končetin	364
Svaly hlavy	365
Vývojové vady kosterních svalů	366
MUSCULI DORSI – SVALY ZÁDOVÉ	367
První, povrchová vrstva	367
Musculus trapezius	367
Musculus latissimus dorsi	367
Druhá vrstva	370
Musculi rhomboidei	370
Musculus levator scapulae	371
Třetí vrstva	371
Musculus serratus posterior superior	371
Musculus serratus posterior inferior	371
Čtvrtá, hluboká vrstva	371
Systém spinotransversální	373
Systém spinospinální	374
Systém transversospinální	374
Systém krátkých svalů hřbetních	375
Hluboké svaly šíjové	375
Fascie na zádech	377
MUSCULI THORACIS – SVALY HRUDNÍKU	378
Svaly thorakohumerální	378
Musculus pectoralis major	378
Musculus pectoralis minor	380
Musculus subclavius	380
Musculus serratus anterior	380
Vlastní (autochthonní) svaly hrudníku	381
Musculi intercostales	381
Musculi subcostales	382
Musculus transversus thoracis – příčný sval hrudní	382
Diaphragma – bránice	382
Fascie hrudníku	388
Fascia pectoralis	388

Fascia clavipectoralis	389
Fascia thoracica	389
Fascia endothoracica	389
MUSCULI ABDOMINIS – SVALY BŘICHA	390
Ventrální svaly	390
Musculus rectus abdominis	390
Musculus pyramidalis	390
Laterální svaly	391
Musculus obliquus externus abdominis	391
Musculus obliquus internus abdominis	392
Musculus transversus abdominis	393
Společné funkce předních a postranních břišních svalů	394
Dorsální svaly	394
Musculus quadratus lumborum	394
Charakteristická vazivová a šlašitá místa stěny břišní	394
Linea alba	394
Vagina musculi recti abdominis	394
Linea semilunaris	394
Ligamentum inguinale	395
Fasciae abdominis – fascie břicha	395
Fascia abdominis subcutanea	395
Fascia abdominis superficialis	395
Fascia transversalis	395
Zeslabená místa břišní stěny	396
Canalis inguinalis – kanál tříselný	396
Jizva pupeční – pupek – umbilicus	398
Trigonum lumbale	400
Peritoneum – pobřišnice – na přední stěně břišní a kýly ve stěně břišní	400
Herniae inguinales – kýly tříselné	401
SVALY DNA PÁNEVNÍHO	402
Diaphragma pelvis – dno pánevní	403
Musculus levator ani	403
Musculus coccygeus	404
MUSCULI CAPITIS – SVALY HLAVY	405
Musculi masticatorii – svaly žvýkácí	405
Musculus temporalis	405
Musculus masseter	405
Musculus pterygoideus medialis	408
Musculus pterygoideus lateralis	408
Souborné funkce žvýkacích svalů	408
Musculi faciei – svaly mimické	410
Svaly kolem šterbiny ústní	410
Musculus orbicularis oris – kruhovitý sval ústní	410
Svaly kolem šterbiny očních víček	412
Musculus orbicularis oculi – kruhovitý sval oční	412
Svaly na nose	413
Svaly na klenbě lebeční	413
Svaly boltee ušního	413
Musculus buccinator – hluboká vrstva mimického svalstva	413
Fascie hlavy	415
MUSCULI COLLI – SVALY KRKU	416
Platysma	416
Musculus sternocleidomastoideus	416
Musculi suprahyoidei	417
Musculus mylohyoideus	419
Musculus digastricus	419
Musculus stylohyoideus	420
Musculus geniohyoideus	420
Musculi infrahyoidei	420

Musculi scaleni	421
Musculus scalenus anterior	421
Musculus scalenus medius	421
Musculus scalenus posterior	421
Hluboké svaly krční	421
Musculus longus capitis	421
Musculus longus colli	421
Musculi intertransversarii anteriores cervicis	423
Musculus rectus capitis anterior	423
Musculus rectus capitis lateralis	423
Fascia cervicalis – fascie krční	423
Lamina superficialis fasciae cervicalis	423
Lamina pretrachealis fasciae cervicalis	424
Lamina prevertebralis fasciae cervicalis	424
Krajiny krku	424
Regio colli posterior (regio nuchae)	424
Krajiny na přední a boční straně krku	424
Trigonum colli anterius	424
Regio sternocleidomastoidea	425
Trigonum colli laterale	425
Topografické prostory hlavy a krku	425
Prostor parotický (parotická lóže)	425
Spatium submandibulare	425
Spatium sublinguale	426
Fossa infratemporalis	426
Spatium parapharyngeum	426
Spatium paraviscerale	427
Spatium retropharyngeum	427
Spatium previscerale	427
Spatium suprasternale	427
MUSCULI MEMBRI SUPERIORIS – SVALY HORNÍ KONČETINY	428
Svaly ramenní a lopatkové	428
Musculus deltoideus	428
Musculus supraspinatus	429
Musculus infraspinatus	429
Musculus teres minor	431
Musculus teres major	431
Musculus subscapularis	431
Musculi brachii – svaly paže	433
Musculus biceps brachii	433
Musculus coracobrachialis	434
Musculus brachialis	434
Musculus triceps brachii	434
Musculi antebrachii – svaly předloktí	436
Přední skupina předloketních svalů	436
První, povrchová vrstva	436
Musculus pronator teres	436
Musculus flexor carpi radialis	437
Musculus palmaris longus	438
Musculus flexor carpi ulnaris	438
Druhá vrstva	438
Musculus flexor digitorum superficialis	439
Třetí vrstva	440
Musculus flexor digitorum profundus	440
Musculus flexor pollicis longus	441
Čtvrtá, hluboká vrstva	441
Musculus pronator quadratus	441

Laterální skupina předloketních svalů	442
Povrchová vrstva	442
Musculus brachioradialis	442
Musculus extensor carpi radialis longus	442
Musculus extensor carpi radialis brevis	444
Hluboká vrstva	444
Musculus supinator	444
Dorsální skupina předloketních svalů	445
Povrchová vrstva	445
Musculus extensor digitorum	445
Musculus extensor digiti minimi	446
Musculus extensor carpi ulnaris	447
Hluboká vrstva	447
Musculus abductor pollicis longus	447
Musculus extensor pollicis brevis	448
Musculus extensor pollicis longus	448
Musculus extensor indicis	448
Musculi manus – svaly ruky	451
Svaly thenaru – skupina palcová	451
Musculus abductor pollicis brevis	451
Musculus flexor pollicis brevis	454
Musculus opponens pollicis	454
Musculus adductor pollicis	454
Svaly hypothenaru – skupina malíková	455
Musculi lumbricales	455
Musculi interossei	457
Musculi interossei palmares, I–III	457
Musculi interossei dorsales, I–IV	457
Aponeurosis palmaris	457
Vaginae tendinum – šlachové pochvy – dlaně a hřbetu ruky	459
Šlachové pochvy v dlaně	459
Šlachové pochvy na hřbetu ruky	460
Fascie a prostory horní končetiny	461
Axilla – jáma podpažní	461
Fascia brachii	461
Fascia antebrachii	461
Fasciae manus	462
MUSCULI MEMBRI INFERIORIS – SVALY DOLNÍ KONČETINY	464
Musculi coxae – svaly kyčelního kloubu	464
Přední svaly kyčelního kloubu	464
Musculus iliopsoas	464
Zadní (a zevní) svaly kyčelního kloubu	465
Musculi glutei	465
Musculus gluteus maximus	465
Musculus gluteus medius	467
Musculus gluteus minimus	468
Musculus tensor fasciae latae	468
Pelvitrochanterické svaly	469
Musculi femoris – svaly stehna	469
Ventrální skupina svalů stehna	470
Musculus sartorius	470
Musculus quadriceps femoris	470
Mediální skupina svalů stehna	472
Musculus pectineus	473
Musculus adductor longus	473
Musculus gracilis	474
Musculus adductor brevis	474
Musculus adductor magnus	474

Musculus obturatorius externus	476
Dorsální skupina svalů stehna	476
Musculus biceps femoris	476
Musculus semitendinosus	477
Musculus semimembranosus	477
Musculi cruris – svaly bérce	478
Přední skupina svalů bérce	478
Musculus tibialis anterior	478
Musculus extensor digitorum longus	479
Musculus extensor hallucis longus	480
Laterální skupina svalů bérce	480
Musculus fibularis longus	480
Musculus fibularis brevis	481
Zadní skupina svalů bérce	482
Povrchová vrstva svalů zadní strany bérce	482
Musculus triceps surae	482
Hluboká vrstva svalů zadní strany bérce	484
Musculus popliteus	484
Musculus tibialis posterior	485
Musculus flexor digitorum longus	486
Musculus flexor hallucis longus	486
Musculi pedis – svaly nohy	487
Svaly na hřbetu nohy	487
Svaly v plantě	487
Svaly palce	487
Musculus abductor hallucis	487
Musculus flexor hallucis brevis	492
Musculus adductor hallucis	492
Svaly malíku	492
Musculus abductor digiti minimi	492
Musculus flexor digiti minimi brevis	492
Musculus opponens digiti minimi	493
Svaly střední skupiny	493
Musculus flexor digitorum brevis	493
Musculi lumbricales	493
Musculus quadratus plantae	494
Musculi interossei	494
Musculi interossei plantares	494
Musculi interossei dorsales	494
Svaly udržující klenbu nohy	495
Aponeurosis plantaris	496
Šlachové pochvy nohy	496
Šlachové pochvy na hřbetu nohy – vaginae tendinum tarsales anteriores	496
Šlachové pochvy za vnitřním kotníkem – vaginae tendinum tarsales tibiales	496
Šlachové pochvy za zevním kotníkem – vaginae tendinum tarsales fibulares	497
Šlachové pochvy na plantární straně prstů – vaginae tendinum digitorum pedis	497
Fascie a prostory dolní končetiny	498
Fascia glutea	498
Fascia lata femoris	498
Útvary a prostory stehna	498
Fossa poplitea – zákolenní jáma	500
Fascia cruris	500
Fasciae pedis – fascie nohy	501
Fascia dorsalis pedis	501
Fasciae plantares	501
PŘEHLED SVALŮ ZÚČASTNĚNÝCH NA ZÁKLADNÍCH POHYBECH	503
REJSTŘÍK	511

PŘEDMLUVA

První vydání této knihy vyšlo v roce 1987 a bylo v krátké době rozebráno. Kniha po léta sloužila studentům i lékařům; když již nebyla na trhu, byla dostupná ve fakultních knihovnách a zájem o ni byl vždy značný. Připisoval jsem tento zájem struktuře knihy, která graficky vyznačuje základní informace, staví výrazně vytištěné anatomické názvy na začátky řádek a tím usnadňuje rychlejší naučení pojmů i přehledné a snadné opakování. Bohatství barevných ilustrací, z nichž mnohé mají charakter zjednodušených modelů a poloschémat, nabízí studujícímu využít vizuální paměť a v souladu s textem uspokojivě obor zvládat.

Tak jako v prvním vydání je i nyní látka systematické anatomie rozvržena tak, že je akcentováno to, co má základní význam pro pochopení stavby a funkce organismu, včetně podrobnějších obecných kapitol. Jsme přesvědčeni, že pro vzdělání lékaře jsou cennější např. vědomosti o vývoji a růstu kosti a o její přestavbě než název kostní plošky, s níž se lékař, a to ani specialista, ve své praxi patrně nikdy nesetká. Takové detaily nemohou být ovšem prostě vyškrtnuty; většinou jsou ukázány např. jako charakteristický funkční soubor (např. ligamenta nohy) a názvoslovné detaily jednotlivých útvarů jsou jako přídatná informace přesunuty do petitu, takže i pro specializované profesionální potřeby jsou v knize dosažitelné.

Dalším aspektem akcentovaným v této knize je vývoj, protože je dynamickou složkou moderní morfologie. Právě v této oblasti morfologie došlo v době od 1. vydání knihy aplikací nových metod a laboratorních technik molekulární biologie k podstatnému pokroku v porozumění mechanismům vývoje organismu. Objevují se stále další poznatky o specifických genech, jež jsou aktivní ve vývojových procesech, během nichž jsou exprimovány, a mají důležité vývojové funkce. Tyto objevy výrazně mění pohled na základní kauzalitu morfogeneze a dovolují postupně stále přesnější odpovědi na otázky, na základě jakých procesů dochází k diferenciaci buněk a na základě jakých mechanismů se organismus postupně utváří. Jsou odkrývány působky fungující jako informační signály mezi buňkami, které zvenčí do buněk pronikají a ovlivňují v nich genovou expresi, uplatněnou pak v dalším vývoji. Protože je užitečné doplnit pohledy této knihy na vývoj také souhrnem současných základních znalostí těchto molekulárně-biologických, molekulárně-genetických aspektů vývoje a protože jejich kvalifikované shrnutí může podat jen morfolog, který v současné době aktivně v této disciplíně pracuje, požádal jsem pana doc. MUDr. Miloše Grima, CSc., o napsání této kapitoly, zařazené pod názvem Buněčné a molekulární mechanismy vývoje. V návaznosti na to také revidoval nebo napsal další kapitoly připravovaného nového vydání 2. dílu pojednávající o vývoji a na řadě míst doplnil text i ilustrace obou dílů.

Doplňkem pohledů na vývoj, potřebným pro řadu klinických oborů, je také variabilita organismu a jeho složek. Proto je v novém vydání zařazen u každého orgánu a útvaru přehled nejčastěji se vyskytujících variací, z nichž většinu lze z normálního vývoje odvodit.

Ilustrace pro tuto knihu byly již pro 1. vydání koncipovány a vytvářeny v Anatomickém ústavu 1. lékařské fakulty Univerzity Karlovy v Praze. S výtvarnou jistotou je vytvořil akad. malíř Milan Med, jehož znalosti anatomie a zaujetí pro ni jsou patrné z každého obrazu. Řada z nich byla vedena snahou nejen zobrazit fakta, ale poloschématem a grafickým znázorněním funkce umožnit rychlé pochopení stavebních a funkčních vztahů. Z tohoto hlediska se výtvarník stal spolupracovníkem a spoluautorem, který vlastními návrhy přispíval k didaktickému pojetí učebnice. Za to mu patří uznání a dík. Soubor obrazů byl pro toto vydání doplněn několika ilustracemi, které vytvořil akad. malíř Ivan Helekal, autor ilustrací 3. dílu učebnice, jemuž upřímně děkuji za spolupráci.

V latinské anatomické nomenklatuře je užíváno mezinárodní názvosloví v posledním znění, vydané pod názvem Terminologia Anatomica (Thieme, Stuttgart, New York, 1998), které zpracovala Nomenklatorní komise Světové federace anatomických společností (Federative Committee on Anatomical Terminology – FCAT) a které bylo zbaveno řady přehmatů, jež do nomenklatury vnesly předešlé úpravy, zejména ve smyslu anglicizované latiny. Některé zvláštnosti, které si vynutila výslovnost v anglicky mluvících zemích, v nomenklatuře ovšem zůstaly, např. thyroideus bez -e-, předpona pre- bez -a-, gluteus, peritoneum atd. bez -a- apod. Tomu je

ovšem nutno přizpůsobit se, neboť vývoj nomenklatury, který tímto směrem vykročil již dříve, se zřejmě nevrátí ke klasickému způsobu psaní. Anatomická nomenklatura se ostatně přizpůsobovala již dříve, jak dosvědčuje psaní „major“ namísto „maior“ klasické latiny. Na tyto změny je také na příslušných místech textu upozorněno. Používání latinské nomenklatury je podrobněji uvedeno v textu tohoto dílu na str. 53.

V češtině se narází na řadu úskalí v pravopisu cizích slov a počestělých výrazů, zejména v otázce -s- a -z-, event. zjednodušování, vypouštění -h- z -th- apod. Zejména v odborném textu není žádoucí automaticky podporovat tyto snahy. Tomu ostatně odpovídá i Dodatek MŠMT k Pravidlům českého pravopisu (1993). Pozměněný pravopis u řady slov zavádí tím, že zastírá původ slov. Při výuce anatomie – a tedy i v učebnici anatomie – je přáním učitele, aby se student naučil názvům, jimž nerozumí, jako zvukům, ale aby slovo mělo svůj obsah – daný (mimo jiné) i původem slova a významem slova, z něhož je název odvozen. Mimo slova běžného použití i v laickém textu proto dodržujeme pravopisnou formu, která původ slova nestírá a usnadňuje zapamatování.

Na tomto místě upřímně děkuji všem, kdo přispěli k vydání této knihy: nakladatelství Grada Publishing, zejména panu MUDr. Evženu Fabianovi, vedoucímu zdravotnické redakce nakladatelství, za vstřícný přístup k této náročné publikaci, paní redaktorce Mgr. Haně Kučerové za pečlivé zpracování rukopisu a za trpělivost se řadou úprav a paní Ing. Zdeně Bryndové, vedoucí výtvarně-technické redakce nakladatelství, za velkou péči o co nejlepší výslednou podobu knihy.

Děkuji srdečně panu prof. MUDr. Emanuelu Vlčkovi, DrSc., za poskytnutí podkladů pro soudobý pohled na problematiku hominizace a sapientace, za přečtení výsledného textu a za cenné rady. Můj dík patří také pracovníkům klinických pracovišť, která pro 1. vydání poskytla rentgenové snímky, jež jsou zařazeny i zde, ve druhém vydání. Byly to: Radiologická klinika FVL UK, Ortopedická klinika Fakultní nemocnice Bulovka a IV. dětská klinika FVL UK. Můj dík patří panu doc. MUDr. Miloši Grimovi, CSc., přednostovi Anatomického ústavu 1. LF UK, za spolupráci a dále všem, kdo mě v této práci podpořili.

V Praze, v dubnu 2001

R. Čihák

PŘEDMLUVA K 3. VYDÁNÍ

Všechno, čím jsme chtěli tuto knihu doprovodit k čtenářům, bylo řečeno v předmluvě k jejímu 2. vydání. To vyšlo v roce 2001 a od té doby vycházely dotisky, aktualizované jen malým množstvím doplňků a úprav. V době přípravy 2. vydání nebyly ještě k dispozici tak široké znalosti molekulárních mechanismů vývoje, jaké máme dnes, a nebyly proto do knihy zabudovány ve větším rozsahu. Také v otázkách organogenetického vývoje jednotlivých struktur pohybového aparátu jsme předpokládali, že si jejich znalost student přinese z učebnic embryologie, a nezařadili jsme je proto důsledně do poznámek k textu anatomie. V učebnicích embryologie je ovšem pohybový aparát probrán většinou velmi stručně a pozornost je více věnována klinicky atraktivnějším orgánovým systémům.

Protože za základní přístup k výuce anatomie považujeme snahu ukázat každý anatomický útvar nejen jako existující fakt (o němž se student učí pro příští klinickou aplikaci), ale také jako produkt vývoje, ontogenetického i fylogenetického, doplnili jsme do 3. vydání Anatomie I ve větší míře vývojové aspekty organogenese, fylogeneze i molekulárně biologických mechanismů embryonálního vývoje. Děkuji kolegovi prof. MUDr. Miloši Grimovi, DrSc., že všechny vývojové kapitoly zrevidoval, doplnil a napsal kapitolu o molekulárních mechanismech vývoje svalu. Navíc pro zájemce připojil i kapitolu o genech a proteinech uvedených v textech o molekulárně biologických mechanismech vývoje, spolu s výkladem těchto pojmů (který by student jinak hledal velmi obtížně). Spojením deskriptivních, funkčních a vývojových aspektů anatomie se tedy snažíme naplnit význam pojmu „morfologie“, jak byl původně ražen.

Za vynikající spolupráci děkuji našemu významnému paleontologovi, panu prof. RNDr. Oldřichu Fejfarovi, CSc., který zrevidoval a doplnil (také ilustračně) kapitolu o fylogenetickém vývoji člověka. Za vstřícný přístup a výbornou spolupráci děkuji nakladatelství Grada Publishing, zejména šéfredaktoru zdravotnické redakce, panu MUDr. Miroslavu Lomíčkovi, a redaktorce, paní Mgr. Olze Kopalové.

Studentům a všem zájemcům o anatomii přeji, aby jim kniha dobře sloužila.

V Praze, v červenci 25. 7. 2011

R. Čihák

OBEČNÁ ANATOMIE

PROGRAM A ROZDĚLENÍ ANATOMIE

Anatomie je nauka o stavbě lidského těla (z širšího přírodovědného hlediska živočišného těla vůbec), o uložení a struktuře jeho částí, o jejich vztazích vzájemných i vůči celku organismu. Zabývá se organismem zdravým, normálním, a je proto někdy (na rozdíl od anatomie patologické) označována jako **normální anatomie**. Je jedním z podkladů dalších oborů lékařství a medicínského studia. Pro fyziologii podává obraz stavby orgánů, jejichž funkcí se fyziologie zabývá, pro patologickou anatomii poskytuje normu, od níž tento obor zjišťuje odlišnosti v organismu nemocném nebo nesprávně vyvinutém; pro klinické obory je podkladem pro rozpoznávání lokalisace chorobných dějů a pro stanovení operačních přístupů a cest.

Název „**anatomie**“ pochází z řeckého **anatemnein**, tj. rozřezávat; poznávání stavby těla rozřezáváním, rozbořem při pitvě, je nejstarší a nejběžnější metodou anatomie. Dnes ovšem není metodou jedinou; anatomie využívá různých zobrazovacích technik v lékařství; používá jednak rentgenových paprsků, a to normální technikou prohlížení a snímkování (popřípadě i po předchozím naplnění cév či dutin orgánů látkou v rentgenovém obraze kontrastní – lze tak sledovat i orgány a struktury na živém) nebo technikou počítačové tomografie, dále užívá magnetické nukleární resonance, ultrazvukového zobrazování apod. Anatomie pracuje také s měrnými údaji; využívá též rozsáhle lupy a mikroskopu. Stále vzrůstá význam experimentu v poznávání zákonitostí stavby organismu. Pro tento širší pohled anatomie se od počátku 19. století užívá označení **morfologie** (z řeckého morfé, tvar). Název poprvé užil Burdach^{*)} (1800), po něm J. W. Goethe^{**)}, pro nauku odvozující z anatomie obecný plán uspořádání organismu. Teprve E. Haeckel^{***)} použil v dnešním smyslu pojmu morfologie pro **souhrn poznatků o tvarech a struktuře organismů**.

Stavba organismu je v úzkém vztahu s jeho funkcí, rozvoj mnoha částí organismu je funkcí přímo ovlivněn. Funkce v organismu studuje fyziologie; fyziologie s anatomií se navzájem doplňují. Znalost struktury umožňuje chápat její funkce.

Vztah mezi obojím pohledem na organismus je však hlubší; vyplývá ze vztahu formy a funkce, jež se ovlivňují navzájem v organickém celku a za všech proměn, k nimž během života dochází (změna funkčního zapojení útvaru vede ke změně tvarové a ta může zpětně ovlivnit funkční zapojení: např. změna směru zátěže kosti vede nejdříve k přestavbě struktury kostní trámčiny, později i k ovlivnění tvaru, jímž může být zpětně ovlivněna zátěž kosti).

Podle způsobu a objektu studia se v morfologii diferencovaly různé její speciální obory.

Popisy při pohledu prostým okem bez pomoci mikroskopu se obvykle shrnují pod název **makroskopická anatomie**, na rozdíl od **mikroskopické anatomie**. V mikroskopické anatomii se buňkami zabývá *cytologie* (za použití metod světelné i elektronové mikroskopie), tkáněmi *histologie*. Světelným mikroskopem se rozliší detaily ještě kolem 0,2 μm, elektronový mikroskop (ultramikroskopie) při použití v biologických oborech má rozlišovací schopnost kolem 1 nm. Zvláštní techniky histologie a cytologie dovolují zviditelnit a lokalizovat různé chemické látky v buňkách, zejména enzymy; tato metoda se nazývá katalytická histochemie a je proveditelná na úrovni světelného i elektronového mikroskopu. Jinou technikou je imunohistochemie a technika mikroskopické fluorescence, které umožňují lokalizovat v buňkách protilátky a jiné chemické faktory. Mikroskopická anatomie orgánů studuje jejich detailní stavbu. Anatomie a mikroskopická anatomie v sebe plynule zasahují, zejména na poli výzkumu. Jen z praktických důvodů, s ohledem na potřeby různé metodiky a techniky při výuce, jsou tyto obory v některých zemích (také u nás) rozděleny.

Rozbor organismu a popis orgánů podle jejich skladební a vývojové příbuznosti a podle funkční souvislosti – podle tzv. orgánových soustav – podává **anatomie soustavná** neboli **systematická**. (Probírá tedy nejprve soustavu kosterní, pak svalovou, pak systém gastropulmonální a další.) Tento způsob je nejstarší a je nejvhodnější pro začáteční fáze studia anatomie.

*) Karl Friedrich Burdach (1776–1847), německý fyziolog, profesor anatomie v Dorpatu a v Královci

**) Johann Wolfgang Goethe (1749–1832), německý básník a přírodovědec-filosof

***) Ernst Haeckel (1834–1919), německý zoolog a srovnávací anatom, profesor zoologie v Jeně

Vzájemné vztahy orgánů, jejich rozložení prostorové a uložení v krajinách těla studuje **anatomie topografická**. Má-li vysloveně praktický, lékařský charakter, označuje se jako **užitá (praktická) anatomie**. Jde-li o anatomii pro potřeby určitého klinického oboru, označuje se tato disciplína jako *klinická anatomie*. Polem nejčastějších aplikací jsou chirurgické obory a zobrazovací metody; mluvíme pak o chirurgické anatomii (jež je především anatomii chirurgických postupů a operačních přístupových cest), a o rentgenologické anatomii, jež je cílena zejména na projekce útvarů a orgánů apod.

Proporce těla, jeho vzhled a reliéf, v klidu, v různých polohách i za pohybu, pro potřeby umělce přináší **anatomie plastická**.

Antropologická neboli **lidská porovnávací anatomie** porovnává stavbu těla velkého počtu jedinců, sleduje rozdílnosti, charakterizuje je v populacích statisticky co do formy i výskytu, vymezuje typy, jejich rozdíly a výskyt v populacích. K antropologické anatomii se řadí anatomie (antropologie) lidských plemen, současných i vyhynulých, výzkum předchůdců člověka, studium rostoucího těla a anatomie těla dětského.

Srovnávací neboli **komparativní anatomie** se zabývá stavbou těla různých živočichů, z jejichž anatomických podobností a shod pak vyvozuje příbuzenské skupiny a vývojové řady.

Pro vystižení základních podobností a shodností mezi různými organismy a jejich orgány se razily zvláštní pojmy. Pojmu *analogie* se užívá pro porovnání orgánů a útvarů, jež mají stejnou funkci, ale různou strukturu (dnes posuzujeme hlavně různý vývojový *původ*), např. nohy hmyzu a nohy obratlovců, křídla hmyzu a křídla ptáků. Pro srovnání orgánů stejného původu co do materiálu a stejného místa v celkovém „plánu“ organismu se užívá pojmu *homologie* (např. přední končetina savců a ptáčích křídla), i když jejich vzhled a popřípadě i funkce se mohou u různých živočichů podstatně lišit.

Srovnávací anatomie nabyla na významu zejména v anatomii darwinovské a podarwinovské doby, neboť již tehdy přinesla množství skutečností a dokladů pro pochopení a přijetí vývojových nauk (např. znalost rudimentárních orgánů). Teprve v podarwinovské době byl pojem homologie pochopen a užíván v uvedeném vývojovém významu. Později, po poznání řady zákonitostí embryonálního vývoje, byl pojem homologie upraven i pro potřebu tohoto oboru a přitom byl posílen význam *funkce místa v organismu*; za homologní jsou proto považovány útvary, jež vznikají ze základu ve stejném místě organismu pod shodnými morfogenetickými vlivy (Spemann^{*)}) prostřednictvím odpovídajících morfogenetických dějů.

Srovnávací anatomie ve spojení s vývojovými naukami ukazuje organismus jako produkt dlouhého **fylogenetického^{**) (kmenového) vývoje}**. Na základě vývoje je možné vysvětlit nejen existenci některých rudimentárních orgánů, ale i vznik a význam variet v organismu.

Zárodečný vývoj těla od oplozeného vajíčka do definitivního tvaru je předmětem *embryologie^{***)}*. Ta využívá pro výzkum vývoje zárodku metod mikroskopické anatomie. Velmi důležité jsou vzájemné vztahy mezi výsledky srovnávací anatomie a embryologie.

V embryologii se zjišťuje, že každý živočich během zárodečného vývoje (ontogenese^{†)}) opakuje, *rekapituluje* hlavní rysy vývoje kmenového (fylogeneze). Tak např. savčí zárodek za vývoje dočasně vytváří žaberní výčlipky a vklesliny, savčí srdce má na počátku svého vývoje podobu srdce rybního apod. Tento jev je většinou znám jako tzv. Haeckelův „biogenetický zákon“ (v hlavních rysech byl znám již dlouho před Haeckelem); dnes se tento jev lépe označuje jako *pravidlo rekapitulace*, pro něž má embryologie a srovnávací anatomie četné doklady a dnes už i vysvětlení vývojového podkladu tohoto jevu.

Základem věcného pohledu na tento jev je skutečnost, že zárodečný tvar určitého orgánu se nepodobá tomuto orgánu dospělého živočicha stojícího níže ve vývojové linii, ale zase jen jeho orgánu embryonálnímu. Vysvětlení tohoto jevu vychází ze skutečnosti, že fylogenezi lze chápat jako řadu za sebou následujících ontogenesí, kde v mechanismech tyto ontogenese realisujících docházelo ke změnám, z nichž některé se projevovaly zkrácením vývoje (abreviace) nebo odchýlením v průběhu ontogenese (deviace) nebo (a to hlavně) tím, že se v pokračování vývojového děje připojilo další stadium (adice), doplňující nebo pozměňující výsledek dosavadního vývoje. Z těchto tzv. *ontofylogenetických* neboli *fylobryogenetických vztahů (modů)*, jak je formulovali zejména Severcov^{††)} a další autoři, má jednu z hlavních rolí právě adice, neboť geneticky podmíněné opakování řetězu adičně připojovaných stadií je principem vývojové rekapitulace, kterou pak z hlediska morfologického můžeme charakterisovat jako *opakování sledu tvarových změn*. Jednotlivé fáze tohoto sledu tvarových změn jsou výsledkem zděděných morfogenetických procesů, které postupně realisují genetickou informaci organismu.

U fylobryogenetických změn hraje důležitou roli také *rychlost vývoje*, kdy některé části se vyvíjejí rychleji, některé pomaleji. Tyto posuny v čase se označují jako *heterochronie*. Vývoj byl patrně nejvíce ovlivňován a nově orientován změnami, které se objevily již v genetické informaci zárodečných buněk; ve fylobryo-

*) Hans Spemann (1869–1941), německý biolog ve Freiburgu in Br., nositel Nobelovy ceny, jeden z průkopníků moderní experimentální embryologie

**) fylum – z řečtiny latinisováno, kmen; genesis, vznik

***)) řec. embryon, zárodek

†) z řec. ón (gen. ontos), jsoucí – tedy jedinec; genesis, vznik

††) Alexej Nikolajevič Severcov (1866–1936), ruský zoolog a srovnávací morfolog v Moskvě

genetických vztazích se označují jako archalaxe^{*)}. Jsou též doklady pro to, že změna, která byla ve fylogenetické minulosti připojena jako adiční, se v průběhu dalšího vývoje změnila na změnu deviační, až byla nakonec jako archalaxe zafixována do genetické informace jako základní vlastnost vyvíjejícího se organismu. Odkrytí fylembryogenetických vztahů umožnilo sledovat vývoj z širšího hlediska a stalo se podkladem řady objevů při studiu ontogenese člověka.

Srovnávací anatomie a embryologie společně umožňují komplexní vývojový pohled na anatomické struktury a stávají se dynamikou moderní morfologie. Studium fylembryogenetických vztahů představuje historický přístup ke studiu anatomie i embryologie. Nebyly tím ovšem objasněny vlastní příčinné závislosti vzniku struktur a útvarů.

O zjišťování podmínek a *příčinných vztahů* (*kausalit*y) vedoucích k vytváření struktur a tvarů usiluje od konce 19. století *pokusná anatomie* (na organismu dospělém) a *pokusná embryologie* (na vyvíjejícím se zárodku), kterou zakladatel tohoto oboru W. Roux^{**)} pojmenoval *vývojová mecha-*

nika. Dnes se celá disciplína označuje jako **experimentální morfologie**. Její metodou je *přímý pokus*, tj. určitý, přesně definovaný zásah do vyvíjejícího se organismu a následné zjišťování, jaké změny nastaly a kdy.

Takovým zásahem může být mikročirurgická manipulace s orgánovými základy i manipulace na molekulární úrovni spočívající např. v navození změn v expresi genů, které řídí vývojové děje, případně kombinace obou postupů.

Z pokusů vzešly objevy řady příčinných vztahů za vývoje organismu, objevy funkcí vzájemných působení tkání a orgánových základů v procesu vývoje, role faktorů růstu, úloha řady genů a mechanismy jejich realizace ve vyvíjejícím se organismu.

Je to dnes nejmodernější disciplína výzkumu vývoje, která vede k přímému poznávání molekulárních mechanismů normálního vývoje, jakož i k poznávání příčin a mechanismů vzniku vrozených vývojových vad (viz str. 66–67).

*) z řec. arché, začátek; allasó, pozměňuji

**) Wilhelm Roux (1850–1924), německý zoolog, profesor v Halle, zakladatel experimentální morfologie

PŘEHLED STAVBY LIDSKÉHO TĚLA

Základní morfologická a funkční jednotka organismu je **buňka** (obr. 1 a 2). Název buňka, latinsky cellula, vyjadřoval původně vzhled rostlinných buněk, jež tvoří komůrky ohraničené pevnými stěnami z celulosy. Živočišné buňky takovou pevnou stěnu nemají; na jejich povrchu je **buněčná membrána, plasmalemma**, složená z mozaiky globul a micel, kde na fosfolipidový základ je po vnitřním i zevním povrchu vázána vždy vrstvička bílkovin. Na zevním povrchu buněčné membrány může být ještě funkční, event. ochranná polysacharidová vrstvička – glycocalyx.

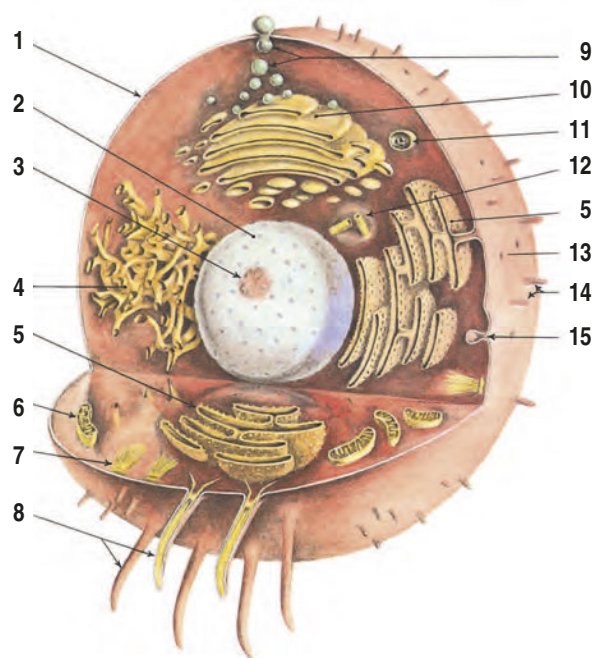
Živá hmota buňky, **protoplasma**, je složena ze základní cytoplasmy, v níž jsou obsaženy charakteristické útvary. Organisované struktury tvořené živou diferencovanou cytoplasmou, se specifickou funkcí v buňce, se nazývají **buněčné organely**. Speciální filamentosní proteiny tvoří zpevňující systém uvnitř buňky, označovaný jako **cytoskelet**; složení a uspořádání cytoskeletu je typické pro jednotlivé druhy buněk. Útvary, jež jsou produkty metabolismu

nebo pohlcené částice a jsou často jen přechodnou součástí buňky, se označují jako **paraplasma**. (Mikroskopické a ultramikroskopické podrobnosti stavby buněk, buněčných organel a jejich funkce jsou podány v učebnicích cytologie a histologie.)

Velikost buněk (obr. 2) se běžně udává v tisících milimetru, tj. v mikrometrech, označených μm . Velikost buněk jednotlivých živočišných druhů a jednotlivých tkání a orgánů je velmi rozdílná: většina buněk lidského těla má velikost kolem $20\ \mu\text{m}$, některé drobné nervové buňky měří $3\text{--}4\ \mu\text{m}$, červené krvinky člověka $7,2\text{--}7,5\ \mu\text{m}$, Purkyňovy*) buňky mozečku měří $60\ \mu\text{m}$ i více, velké nervové motorické buňky míšní dosahují velikosti až přes $100\ \mu\text{m}$, lidské vajíčko $200\text{--}250\ \mu\text{m}$. Vaječná buňka patří obecně k největším, protože obsahuje množství výživných látek (žloutkových hmot) pro příští zárodek.

Tvar buněk (obr. 2) je různý podle toho, zda jsou buňky uloženy volně, nebo nahloučeny vedle sebe, popřípadě vystaveny tlaku nebo tahu v určitém směru. Základní kulovitý tvar, známý u buněk uložených volně v řidším nebo kapalném prostředí, je pak přeměněn v různé tvary mnohostěnnů, při tahu je vřetenovitý, nebo se objevují buňky zploštělé. Některé buňky jsou do různé míry rozvětvené.

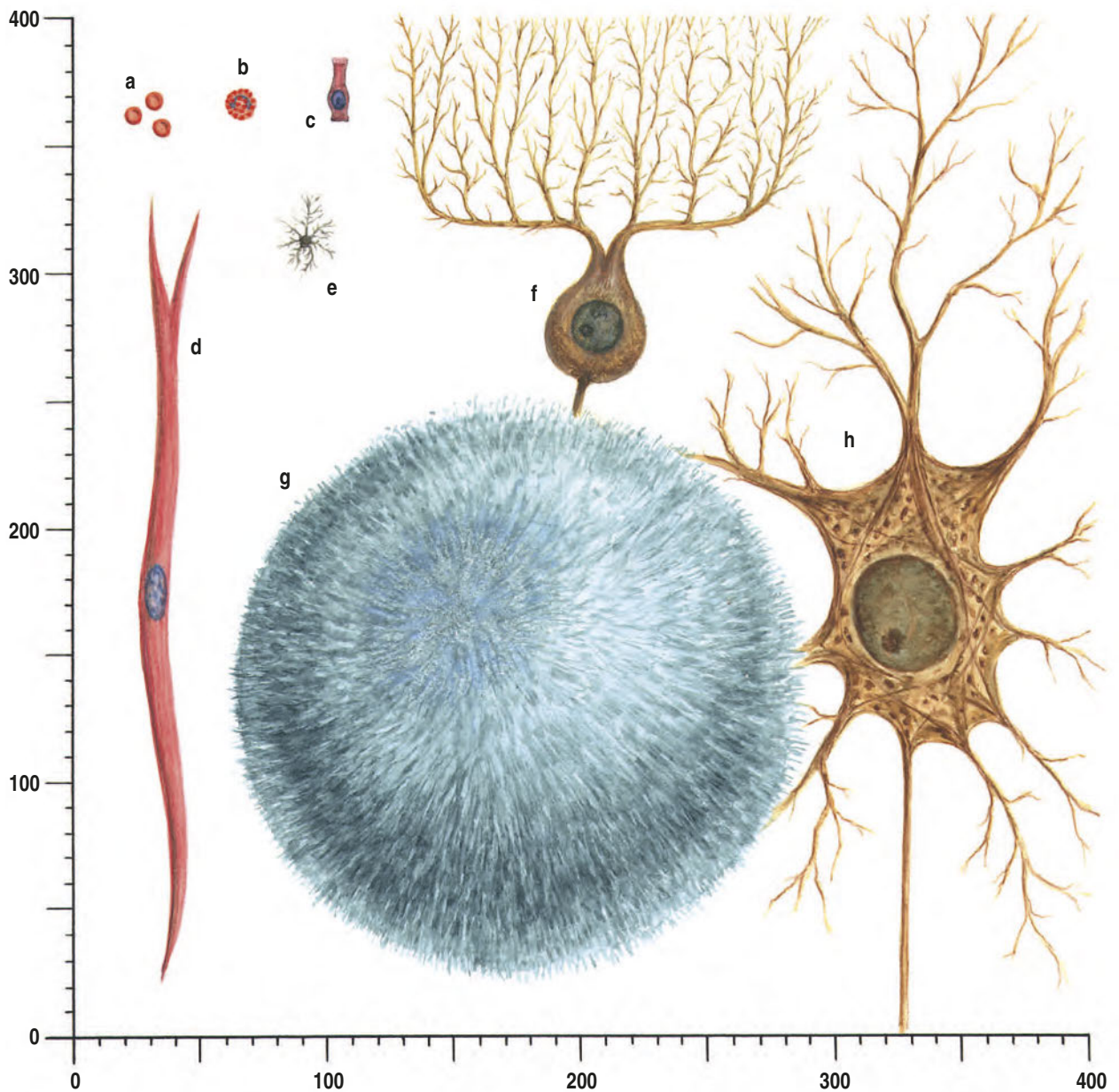
Buňky se mohou dělit. Schopnost dělit se mají v embryonální době všechny buňky; u mnohých typů buněk se však později tato schopnost značně snižuje. Některé buňky se pak dále nedělí vůbec



Obr. 1. BUŇKA A JEJÍ ORGANELY (schema)

- 1 buněčná membrána, plasmalemma
- 2 jádro, nucleus, pokryté jadernou membránou s póry
- 3 jadérko, nucleolus
- 4 agranulární (hladké) endoplasmatické retikulum
- 5 granulární endoplasmatické retikulum
- 6 mitochondrie
- 7 desmosom s tonofilamenty
- 8 kinocilie
- 9 sekreční granula
- 10 Golgiho komplex
- 11 cytoplasmatické inkluze
- 12 centrosom se dvěma centrioly
- 13 buněčná membrána, na povrchu glycocalyx
- 14 mikrokly
- 15 vchlípení pinocytotického váčku

*) Jan Evangelista Purkyně (1787–1869), český fyziolog a histolog, profesor fyziologie ve Vratislavi a v Praze



Obr. 2. BUŇKY RŮZNÝCH TVARŮ A VELIKOSTÍ; měřítko v mikrometrech

a červená krvinka, erythrocyt

b bílá krvinka s eosinofilními granuly, eosinofilní leukocyt

c cylindrická buňka epithelu

d buňka hladké svaloviny

e malá buňka neuroglie (mikroglie)

f nervová buňka (Purkyňova buňka mozečku)

g lidské vajíčko

h velký multipolární neuron

(např. nervové buňky), některé se dělí jen občas a na určitý impuls, např. při potřebě regenerace (buňky jaterní), některé se však živě dělí po celý život a trvale tím nahrazují buňky opotřebované a zacházející (např. buňky krvetvorné tkáně). Některé buňky, jež se po skončení růstového období zpravidla již nedělí, mohou tuto schopnost znovu získat za změněných podmínek.

Proces dělení je podrobně popsán v učebnicích histologie. Rozdělením vznikající dceřiné (menší) buňky získávají v poměru ke své hmotě větší povrch, potřebný pro látkovou přeměnu. Proto bývají buňky teplokrevných obratlovců s náročnějším metabolismem menší než u obratlovců studenokrevných, kde je přeměna látek pomalejší.

Odhaduje se, že v lidském těle je asi 25×10^{15} buněk.

Zůstávají-li buňky po dělení u sebe pohromadě, vznikají opakovaným dělením a tvarovým přizpůsobením charakteristické svazky buněk, tvarově typické a určitým způsobem společně funkčně zapojené, které se označují jako **tkáně**.

Tkán je soubor stejnotvarých buněk stejného původu a jejich derivátů, sloužící jedné hlavní funkci. **Základní tkáně** jsou **epithely**, **pojiva**, **tkáně svalové**

a **tkán nervová**; zvláště uspořádanou tkání je **krev** (viz 3. díl, Systém cév krevních). Vývojový děj, jímž se původně nerozlišené buňky tvarově a funkčně specialisují v buňky určitých tkání, se nazývá **diferenciace**.

U buněk a tkání, které se trvale obměňují (např. pokožka), probíhá dělení tak, že se množí základní, dosud nediferencované buňky. Po rozdělení mateřských buněk na buňky dceřiné se některé dceřiné buňky diferencují v typické buňky příslušné tkáně, jiné dceřiné buňky (kolem poloviny z nich) zůstávají v původním nediferencovaném stavu a jsou připraveny k dalšímu dělení. Tyto nediferencované buňky se označují jako **kmenové buňky**. Některé typy kmenových buněk jsou schopny diferenciací v buňky různých tkání podle vlivů, které na ně působí.

Jednotlivé tkáně jsou sdruženy v **orgán**, jehož zákonitě vzniknuvší forma je spojena s určitou funkcí. Primárním nositelem hlavní funkce orgánu může být jen jedna z tkání, které orgán vytvářejí.

Orgány sloužící určité společné funkci vytvářejí soubor označovaný jako **orgánová soustava** či **systém** (systema) nebo jako **aparát, ústrojí** (apparatus).

PŘEHLED TKÁNÍ

Epithely

Epithely^{*)} jsou tkáně složené z pevně spojených, těsně k sobě přiléhajících buněk. Mezi buňkami zůstává pouze submikroskopická štěrbina o šířce 10–20 nm. Epithely většinou kryjí volné povrchy nebo vystylají dutiny v organismu. Mohou vznikat ze všech tří zárodečných listů. Buňky epithelu většinou nasedají na tenoučkou **bazální membránu**, vytvořenou mezi epithelem a pod ním uloženým vazivem.

Bazální membrána zahrnuje dvě vrstvy. 1. Těsně pod spodinou epithelových buněk je tenoučka, jen pomocí elektronového mikroskopu patrná **lamina basalis** o tloušťce 20–100 nm, složená z hustší *lamina densa*, po jejíž jedné nebo obou stranách je řidší *lamina rara*. Je vytvořena jako síť velice jemných granul a fibril, jejichž materiálem je bílkovinný kolagen IV, glykoproteiny *laminin* a *entaktin* a proteoglykany, např. *perlecan* (heparan sulfát); tato vrstva je produkt buněk epithelu a je semipermeabilní. Reguluje a omezuje výměnu makromolekul mezi epithelem a pod ním uloženým vazivem. V místě styku buněčné membrány s lamina basalis bývají ještě vytvořeny zvláštní typy buněčného spojení, označované jako *semi-desmosomy*. 2. Pod lamina basalis je pak silnější vrstva retikulárních vláken s glykoproteiny (viz str. 17), *lamina reticularis*, znázornitelná impregnací stříbrem a viditelná ve světelném mikroskopu. Je produktem vaziva pod epithelem. Obě vrstvy jsou vzájemně propojeny fibrilami (tzv. *kotevními fibrilami*, tvořenými kolagenem VII).

Buňky epithelu jsou navzájem pevně spojeny, zejména v blízkosti povrchu epithelové plochy. Toto spojení buněk, v elektronové mikroskopii označované jako *spojovací komplex*, je světelným mikroskopem patrné (např. po impregnaci stříbrem) v podobě tzv. *tmelové lišty*. Zabraňuje pronikání látek do mezibuněčných prostorů. Volný povrch epithelových buněk je modifikován a výrazně specialisován podle funkčních vlastností.

Elektronová mikroskopie nachází na povrchu epithelových buněk jemné, nepravidelné a řídké rozložené výběžky – *mikroklky* – nebo pravidelné, hustě rozmístěné mikroklky ve formě tzv. *žíhaného lemu*, typického pro resorpční buňky; vyskytují se též modifikované (dlouhé a někdy větvené) mikroklky, označované jako *stereocilie*. Na povrchu některých buněk se nacházejí pohyblivé řasinky, *kinocilie*, jež vystupují z bazálního tělíska a mají složitou vnitřní strukturu s dvojicí centrálních fibril v ose řasinky a s devíti dvojicemi fibril periferních.

Epithely můžeme rozřadit podle tvaru a prostorového uspořádání jejich buněk nebo podle funkce epithelů.

Rozřídění podle tvaru

Epithel plošný

Epithel plošný představuje základní uspořádání, s buňkami seřazenými v ploché listy pokrývající zevní nebo vnitřní povrchy. Plošné epithely se dále liší tvarem buněk a množstvím buněčných vrstev.

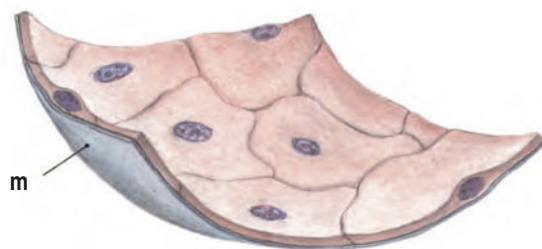
Jednovrstevné epithely

1. **Epithel jednovrstevný plochý** (obr. 3) s polygonálními plochými buňkami, jejichž okraje jsou hladké nebo do sebe zoubkovaně zapadají.

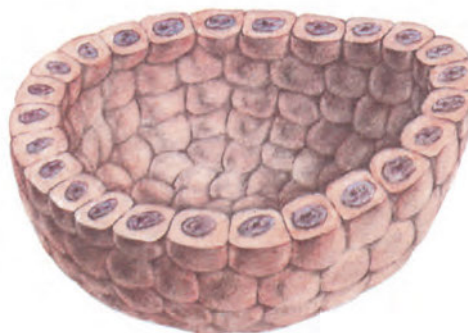
Tento typ epithelu se nachází např. jako výstelka blanitého vnitroušního labyrintu. Výstelka tzv. serosních dutin (tj. dutiny pobřišnicové, dvou dutin pohrudnicových a dutiny osrdečníkové), která je mesodermového původu, se označuje jako *mesothel*; výstelka krevních a mízních cév, podobného tvaru, se nazývá *endothel*.

2. **Epithel jednovrstevný krychlový, kubický** (obr. 4), se skládá z buněk střední výšky, jež na řezu kolmém k povrchu mají tvar čtverců; buňky mají ve skutečnosti tvar vícebokých nižších hranolů.

Tento typ epithelu najdeme např. ve folikulech štítné žlázy.



Obr. 3. EPITHEL JEDNOVRSTEVNÝ PLOCHÝ
m bazální membrána



Obr. 4. EPITHEL JEDNOVRSTEVNÝ KUBICKÝ ve tvaru části folikulu štítné žlázy (bazální membrána neznázorněna)

*) Název je odvozen z řec. *epi*, na, nad; *thelys*, jemný, měkký.

3. Epitel jednovrstevný válcový, cylindrický (obr. 5), je složen ze značně vysokých, štíhlých buněk, jejichž tvar ve skutečnosti není válec, ale víceboký vysoký hranol. Povrch tohoto epitelu bývá specialisován (žíhaný lem, řasinky).

Příkladem jednovrstevného válcového epitelu je výstelka střeva.

4. Epitel víceřadý cylindrický (obr. 6) patří mezi jednovrstevné epithely, protože všechny jeho buňky nasedají na bazální membránu; buňky jsou však různě vysoké a nedosahují všechny k povrchu. Jejich jádra jsou (na řezu kolmém k povrchu) podle výšky buněk uspořádána v řadách nad sebou.

Typickým příkladem takového epitelu je víceřadý cylindrický epitel s řasinkami, který tvoří výstelku dýchacích cest.

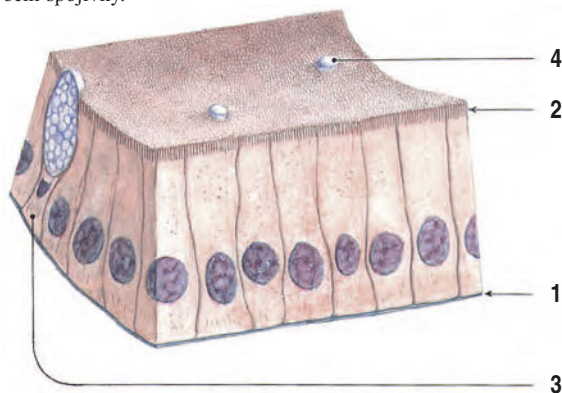
Vícevrstevné epithely

1. Epitel mnohovrstevný dlaždicový (obr. 7) má vysoké spodní buňky při bazální membráně, v dalších vrstvách směrem k povrchu jsou buňky stále nižší, až konečně povrchové buňky jsou zcela ploché.

Tento typ epitelu je typický pro pokožku a některé sliznice.

2. Epitel vícevrstevný cylindrický (obr. 8) se v hlubokých vrstvách skládá z malých hranolovitých buněk, v povrchových vrstvách jsou vysoké cylindrické buňky, které nedosahují k bazální membráně.

Vyskytuje se např. v kavernosní části močové trubice a v klenbě oční spojivky.



Obr. 5. EPITHEL JEDNOVRSTEVNÝ CYLINDRICKÝ, výstelka tenkého střeva

- 1 bazální membrána
- 2 mikrokly ve formě žíhaného lemu
- 3 pohárková buňka střeva (jedenobuněčná hlenová žláza mezi buňkami epitelu)
- 4 kapka hleny

3. Epitel přechodní (obr. 9), označovaný též jako *urothel* (protože tvoří výstelku větší části odvodných močových cest), je zvláštní typ vrstevnatého epitelu, s buňkami vzájemně spojenými silnými buněčnými membránami a četnými desmosomy tak pevně, že při roztažení orgánu (např. při naplnění močového měchýře) se buňky nápadně oplošťují, posouvají se přes sebe a roztahují se do šířky (aniž ztratí spojení), přičemž se zmenší i počet jejich vrstev z původních 4–6 na 2–3 vrstvy. Povrchové buňky jsou při prázdném orgánu velké a kopulovitě až kyjovitě vyčnívají nad povrch epitelu; po roztažení stěny se nápadně oplošťují.

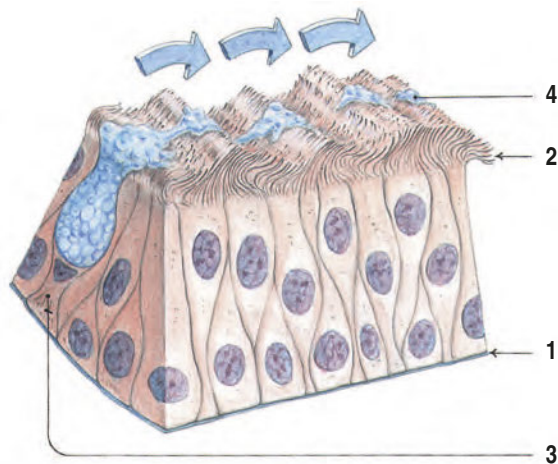
Buňky tohoto epitelu mohou být dvojjaderné, nebo mohou být jednojaderné s vícenásobnou sadou chromosomů (polyploidní; velké povrchové buňky mohou být až oktaploidní). Přechodní epitel je vzhledem ke složení stěn svých buněk naprosto nepropustný a znemožňuje průnik látek z obsahu orgánu do jeho stěn.

Z uspořádání plošných epitelů vznikly dalším vývojem tyto druhy epitelu:

Epitel trámčitý

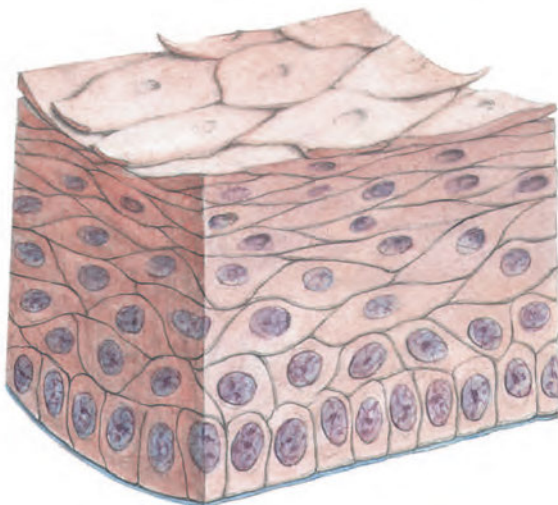
Buňky trámčitého epitelu (obr. 10) jsou seřazeny v epitelové řady, trámce, prostorově různě sestavené.

Příkladem jsou trámce buněk v jaterních lalůčcích nebo v některých žlázách s vnitřní sekrecí.

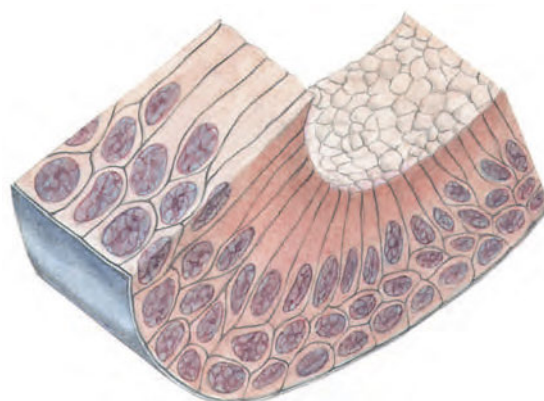


Obr. 6. EPITHEL VÍCEŘADÝ CYLINDRICKÝ s řasinkami – výstelka dýchacích cest

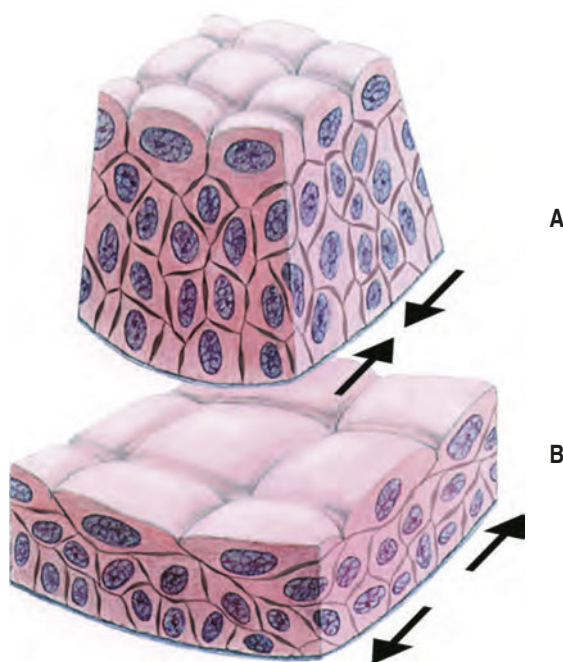
- 1 bazální membrána
- 2 řasinky ve vlnách metachronického pohybu, kterým posouvají hlen na svém povrchu ve směru šipek
- 3 pohárková buňka
- 4 posunovaný hlen secernovaný pohárkovou buňkou



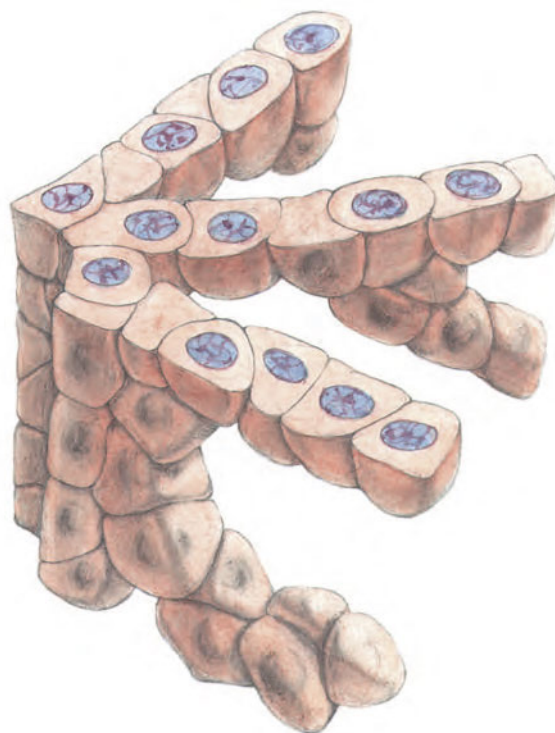
Obr. 7. EPITHEL MNOHOVRSTEVNÝ DLAŽDICOVÝ jako povrch některých sliznic



Obr. 8. EPITHEL VÍCEVRSTEVNÝ CYLINDRICKÝ – výstelka části močové trubice



Obr. 9. EPITHEL PŘECHODNÍ – výstelka močového měchýře
A na stěně prázdného (smršťeného) orgánu
B při náplni orgánu a napjaté stěně



Obr. 10. EPITHEL TRÁMČITÝ

Epithel retikulární

Buňky epithelu retikulárního, síťovitého (obr. 11), se rozesupují v prostorovou síť a jsou pevně spojeny jen svými výběžky.

Příkladem je retikulární epithel v brzlíku nebo ve sklovinné pulvě vyvíjejícího se zubu.

Roztřídění podle funkce

1. **Epithel krycí** nebo **výstelkový** (obr. 3–9) má převážně ochranný význam, kryje povrch nebo vystýlá dutiny.

2. **Epithel řasinkový** (obr. 6), jehož buňky nesou četné kinocilie, doplňuje předchozí funkci tím, že postupným (metachronickým) kmitáním řasinek posunuje po svém povrchu hlen a na něm přichycené částice.

Vyskytuje se např. v dýchacích cestách a ve vejcovodu.

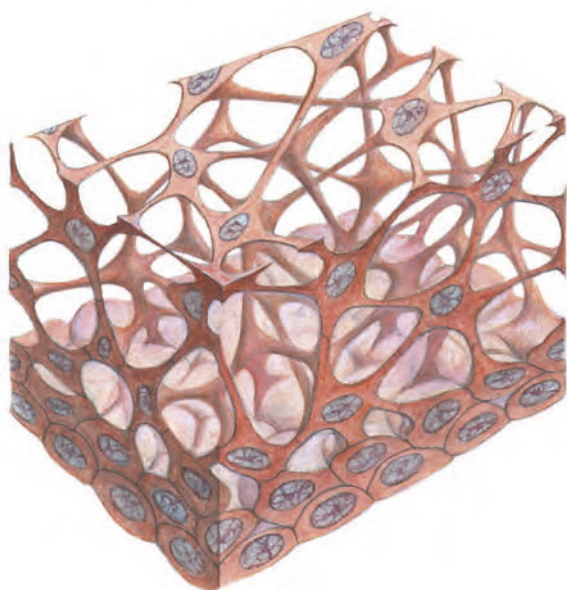
3. **Epithel žláznový** (obr. 12) se skládá z buněk, jež mají schopnost produkovat, vyměšovat specifické látky. Žláznový epithel vytváří celky nazývané **žlázy** (obr. 13).

Nejjednodušší jsou **žlázy jednobuněčné**, vložené mezi buňky okolního epithelu; jejich příkladem jsou tzv. *pohárkové buňky* (obr. 5 a 6) s útlou nožkou přichycenou k bazální membráně a s tělem

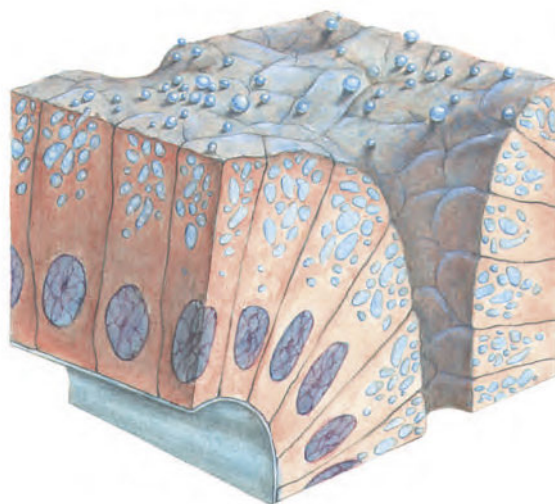
vyplněným kapénkami látky (hlen, mucus), která je produkována na povrch okolního epithelu. Ostatní žlázy jsou **mnohobuněčné**. Nejjednodušší z nich jsou **plochy epithelu** tvořené žláznovými buňkami (např. krycí mucinosní epithel žaludeční sliznice, produkující ochranný hlen – viz obr. 12); dalším typem jsou **žlázy intraepithelové** (endoeepithelové) složené ze skupiny žláznových buněk zanořených do okolního epithelu a nepřekračujících bazální membránu (např. endoeepithelové žlásky v oční spojivce). Vkládá-li žláznový epithel skrze bazální membránu až do hlouběji uložené tkáně (zpravidla vaziva), vytvářejí se **žlázy exoeepithelové**, které jsou podle tvaru buňek buď trubicovité, *tubulosní*, nebo váčkovité, *alveolární*. Žlázy obojího tvaru mohou být *jednoduché* nebo *rozvětvené*. Kombinací obou tvarových typů vznikají **žlázy tuboalveolární**. Postupně se též rozliší hlubší, vlastní tubuly a alveoly a **vývod** žlázy, vedoucí z nich na povrch.

Mají-li produkty žláz v těle určitou funkci, označují se jako *sekrety* a epithel, který látku produkuje, jako *epithel sekreční*. Žláznové produkty, jež jsou látkami odpadovými a jichž se tedy organismus zbavuje, se nazývají *exkrekty* a žlázy, jež je produkují, se označují jako *žlázy exkrekční*.

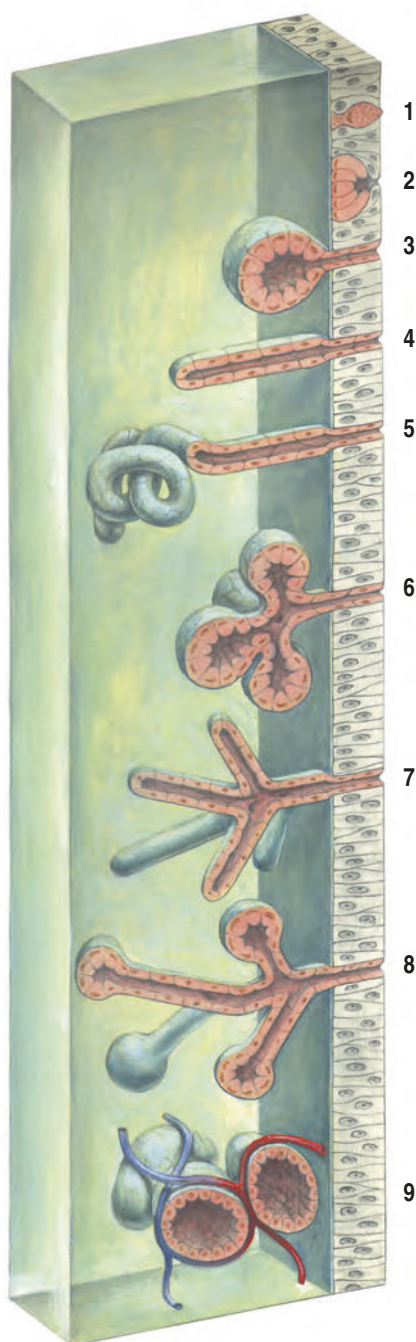
Ztratí-li žláznový epithel, který vklesl do hloubky pod povrchový epithel, svou původní souvislost s povrchovým epithelem, oddělí se jako uzavřené váčky nebo trámce epithelových buněk a vznikne **žláza bez vývodu – žláza s vnitřní sekrecí**.



Obr. 11. EPITHEL RETIKULÁRNÍ – retikulum brzlíku



Obr. 12. EPITHEL ŽLÁZOVÝ – krycí epithel žaludeční sliznice, produkující na povrch ochranný hlen



Obr. 13. TYPY ŽLÁZ

- 1 jednobuněčná žláza – pohárková buňka
- 2 intraepithelová žláza
- 3–8 exoepithelové žlázy
- 3 jednoduchá žláza alveolární
- 4 jednoduchá žláza tubulosní
- 5 stočená žláza tubulosní
- 6 rozvětvená žláza alveolární
- 7 rozvětvená žláza tubulosní
- 8 rozvětvená žláza tuboalveolární
- 9 žláza bez vývodu – endokrinní žláza

Produkty takových žláz přecházejí pak do organismu prostřednictvím cév krevních nebo mizních a označují se jako *inkrety*, *hormony*; žlázy, jež je produkují, se nazývají **žlázy inkreční**. Žlázy s vývodem se souhrnně též označují jako **žlázy exokrinní**, žlázy bez vývodu jako **žlázy endokrinní**.

4. **Epithel resorpční** (obr. 5) je složen z buněk schopných vstřebávat látky. Tyto buňky jsou na svém volném povrchu zpravidla opatřeny tzv. *žíhanou kutikulou* čili **žíhaným lemem**, což je vlastně množství pravidelných mikrokltů hustě vyrůstajících z povrchu buněk. Tím je podstatně zvětšena vstřebávací plocha buněk.

Příkladem takového epithelu je epithel tenkého střeva.

5. **Epithel respirační** je velmi tenká ($0,2 \mu\text{m}$ a méně) výstelka plicních sklípků, skrze kterou probíhá výměna plynů mezi vzduchem sklípků a krví.

6. **Epithel svalový** obsahuje ve spodině svých buněk smršťitelná vlákna.

Vyskytuje se hlavně u bezobratlých; u člověka se v malém množství najde v oční duhovce.

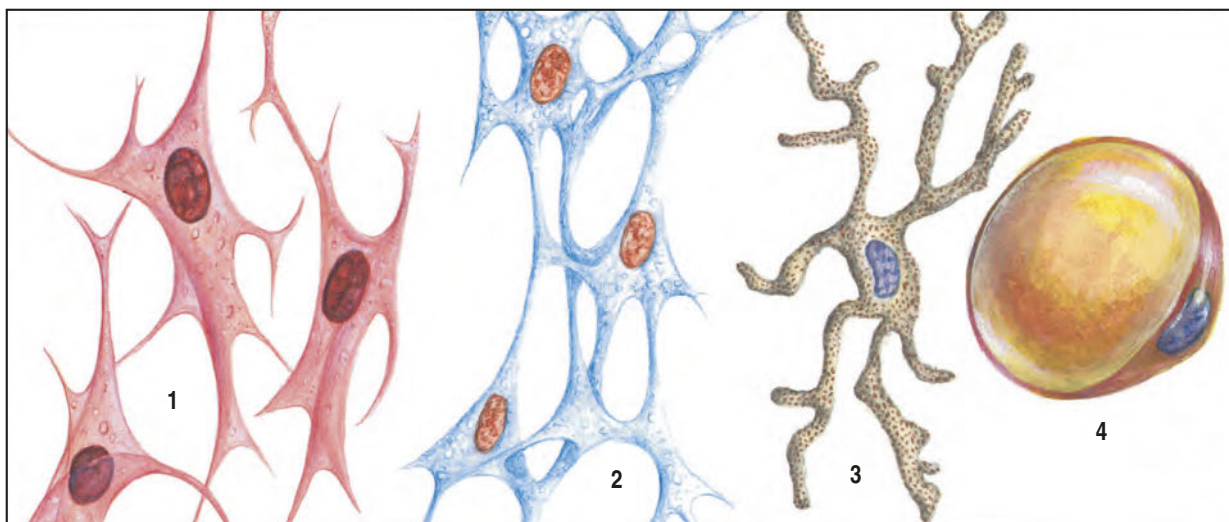
7. **Epithel smyslový** je tvořen modifikovanými buňkami epithelovými, které se vyznačují zvláštní vnímavostí ke specifickým zevním podnětům a jsou schopny předávat vzniklá podráždění nervovým buňkám. Zpravidla to jsou vysoké, štíhlé buňky, často opatřené stereociliemi.

Příkladem jsou buňky epithelu chuťových pohárků jazyka nebo smyslového epithelu v ústrojí sluchovém.

Pojiva

Pojiva jsou tkáň skládající se z **buněk** a z **mezi-buněčné hmoty**, jejíž množství, složení a vlastnosti jsou podkladem mechanických funkcí jednotlivých druhů pojiv. Z hlediska těchto mechanických funkcí se pojiva označují jako **tkáň pojivové a podpůrné**.

Mezibuněčnou hmotu tvoří dvě hlavní složky: **hmota základní**, amorfni, což je protein-polysacharidový komplex, obsahující kyselý mukopolysacharidy, a **složka vláknitá**, kterou představují *vlákna – fibrae* – povahy převážně proteinové, a to vlákna *kolagenní*, *elastická* a *retikulární*. Mezibuněčná hmota je syntetisována základními buňkami pojiva ve formě prekursorů. Prekursory jsou



Obr. 14. FIXNÍ BUŇKY VAZIVA (schema)

1 fibroblasty

2 retikulární buňky

3 pigmentová buňka

4 tuková buňka

buňkami secernovány do mezibuněčných prostorů, kde polymerují v amorfni i ve vláknitou složku mezibuněčné hmoty.

Téměř všechna pojiva jsou derivátem středního zárodečného listu, *mesodermu*. Za vývoje procházejí stadiem primitivního embryonálního vaziva, složeného ze sítě buněk, bez vláken, zvaného **mesenchym**. Z něho se pak vyvíjejí tři hlavní typy pojiv, jejichž vlastnosti jsou dány především mechanickými vlastnostmi mezibuněčné hmoty. Jsou to **vazivo**, **chrupavka** a **kost** (a ze tkáně zubu *cement* a *dentin*).

Vazivo je měkké, poddajné, se značným obsahem vody. Chrupavka je poměrně pevná, pružná, lze ji však krájet nožem. Kost je pevná a tvrdá, především vlivem vápenatých solí uložených v základní hmotě. Přes tyto rozdílné vlastnosti je nepochybný společný původ všech pojiv, patrný mimo jiné i v tom, že všechna tři hlavní pojiva obsahují ve své základní hmotě látky chemicky totožné nebo alespoň příbuzné (např. kličodárné látky), a dále v tom, že se pojiva za vývoje mohou postupně nahrazovat, zpravidla v pořadí: vazivo – chrupavka – kost.

Vazivo

Vazivo je první pojivo, které se za vývoje vytváří. Skládá se z buněk a z mezibuněčné hmoty, která obsahuje měnlivé množství vláken.

Buňky ve vazivu lze rozdělit na buňky fixní (trvale ve vazivu usídlené) a na buňky bloudivé.

Buňky fixní

(obr. 14)

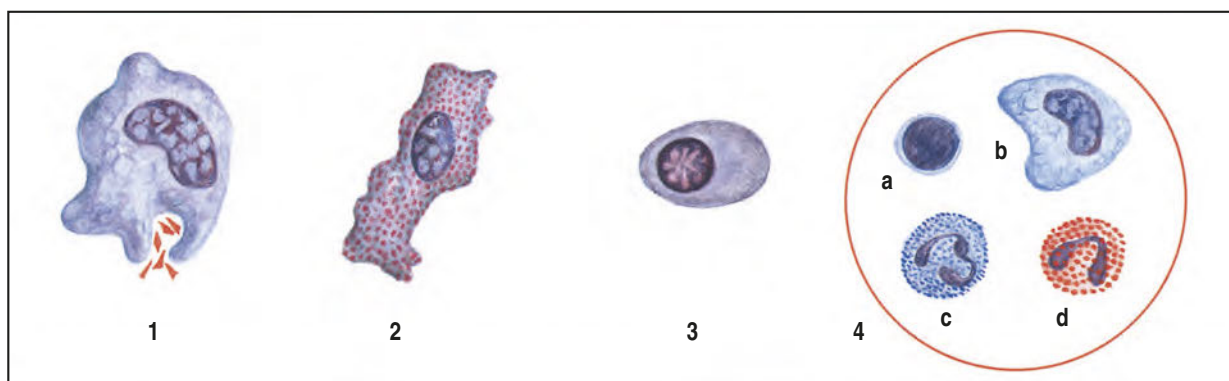
K fixním elementům se počítají *fibroblasty* a *fibrocyty*, *retikulární buňky*, *pigmentové buňky* a *tukové buňky*.

1. **Fibroblasty** jsou **aktivní** vazivové buňky, protáhlého tvaru, větvenité nebo hvězdčicovité, s výběžky, zpravidla zploštělé, s podlouhlým jádrem. Jejich aktivita (mimo množení) spočívá v tom, že secernují prekursory amorfni i vláknité složky mezibuněčné hmoty, zejména bílkoviny (kolagen a elastin) a glykoproteiny. Produkují také růstové faktory ovlivňující množení a diferenciaci buněk. Fibroblast, který přestal secernovat prekursory mezibuněčné hmoty a setrvává v klidu, stavebně zapojen do vaziva, se nazývá **fibrocyt**. Fibrocyty jsou menší než fibroblasty, spíše větvenité, s menším množstvím výběžků. Mohou se opět aktivovat ve fibroblasty.

2. **Retikulární buňky** tvoří buněčnou složku tzv. retikulárního vaziva. Jsou bohatě větvené, svými výběžky se navzájem dotýkají a vytvářejí *prostorovou síť*.

Vyskytují se např. na některých místech v řídkém vazivu, v mizních uzlinách, ve slezině, v krvetvorné kostní dřeni. Mají *schopnost fagocytární*, takže je řadíme k tzv. *fixním makrofágům* (viz dále).

3. **Pigmentové buňky**, *melanocyty*, *chromatofory*, obsahují ve své cytoplasmě v zrnech organisovaný pigment, zvaný **melanin**.



Obr. 15. BLOUDIVÉ BUŇKY VAZIVA (poloschematicky)

- 1 volný makrofág
- 2 žírná buňka
- 3 plasmatická buňka
- 4 bílé krvinky

- a lymfocyt
- b monocyt
- c neutrofilní granulocyt (leukocyt)
- d eosinofilní granulocyt (leukocyt)

Vyskytují se nejvíce v bazální vrstvě pokožky, ve vazivu duhovky a cévnatky oka a v některých místech mozkových plen. Do kůže a do vaziva *druhotně vcestovaly z neurální lišty* (viz str. 41), která se vytvořila ze zevního zárodečného listu spolu s centrálním nervstvem; jsou tedy *neuroektodermového původu*.

4. Tukové buňky, adipocyty, syntetisují a hromadí v sobě drobné tukové kapénky, které se postupně slévají v kapku jedinou, jež vyplňuje celou buňku natolik, že vytlačuje jádro na obvod buňky.

Původně se soudilo, že tukové buňky jsou přeměněné fibroblasty. Experimentálně se však zjistilo, že tukové přeměny nejsou schopny všechny fibroblasty, ale jen buňky předem k tomu diferencované. Tukové buňky se patrně vyvíjejí z dosud nediferencovaných mesenchymových buněk, které lze najít ve vazivu i postnatálně.

Buňky bloudivé

(obr. 15)

Jsou ve vazivu uloženy volně mezi elementy fixními, některé z nich mají schopnost pohybu (viz dále). Patří sem *makrofágy, žírné buňky, plasmatické buňky a krevní elementy*.

1. Makrofágy, histiocyty, se tvarem podobají fibroblastům. Ve vazivu jsou většinou usedlé, **fixní makrofágy**; po podráždění se uvolňují, zaobluhují a mění se ve **volné makrofágy**, které mají schopnost amébovitého pohybu a schopnost pohlcovat, **fagocytovat**, cizí částice, např. i mikroby, a jsou proto důležitou složkou v systému imunitní obrany organismu.

Vznikají z prekursorových buněk kostní dřeně, které produkují monocyt (viz 3. díl, str. 6); ty přecházejí do krevního oběhu a stěnou kapilár pronikají do vaziva, kde dlouho přežívají.

Není jisté, zda makrofágy mohou vznikat z fibroblastů; v makrofágy se však mohou transformovat retikulární buňky a monocyt (druh bílých krvinek – viz 3. díl, str. 6).

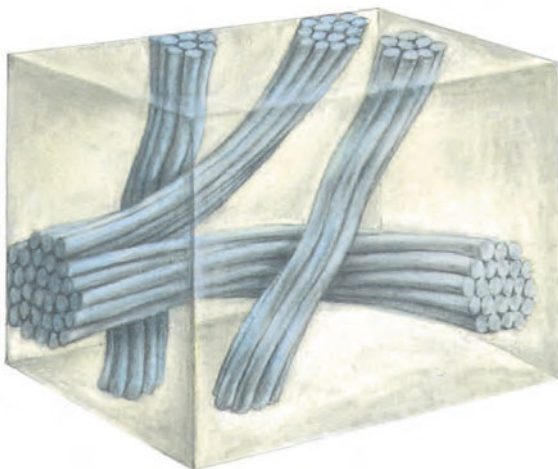
2. Žírné buňky se nacházejí všude v řídkém vazivu, nejvíce v blízkosti cév. Jsou oválné o velikosti 10–13 μm , s oválným až kulatým jádrem a s množstvím granúl v cytoplasmě.

Žírné buňky produkují heparin – látku, která brání srážení krve, a dále látku zvanou *histamin* (která podněcuje stahy hladkého svalstva, zejména v bronchiolích – viz 2. díl, zvyšuje propustnost krevních vlásečnic a jejich rozšiřováním ovlivňuje krevní tlak). Dále produkují neutrální proteázy a chemotaktický anafylaktický faktor (ECF A), působící při vzniku hypersensitivní reakce. Žírné buňky také uvolňují leukotrieny, což jsou látky spolupůsobící při vzniku okamžité hypersensitivní reakce (např. při vzniku anafylaktického šoku).

Žírné buňky se vyskytují ve dvou populacích: a) *vazivové žírné buňky* (ve vazivu kůže a v pobřišnicové dutině), b) *slizniční žírné buňky* (ve vazivových vrstvách sliznice tenkého střeva a ve vazivu plic); slizniční žírné buňky jsou menší (5–10 μm) a jejich granula neobsahují heparin, nýbrž chondroitin sulfát.

3. Plasmatické buňky jsou oválné, vejčité či kulaté, s bazofilní cytoplasmou a s excentricky uloženým kulatým jádrem, jehož chromatin je sestaven v trámce uspořádané od středu paprscitě (jako loukotě kola). Produkují krevní bílkoviny s obrannými vlastnostmi, **imunoglobuliny** (protilátky).

Ve vazivu i v lymfatické tkáni je zralých plasmatických buněk poměrně málo; hojněji jsou zastoupeny v kvetvorné kostní dřeni, mnoho je jich v mizních uzlicích a ve vazivu sliznice trávicí trubice. Zralé plasmatické buňky se již dále nedělí. Jsou dnes chápány jako konečné stadium buněčné řady, která začíná v kostní dřeni nejmladším stadiem B-lymfocytu (viz 3. díl). V mizních uzlinách vývoj této řady pokračuje, zpravidla jako odpověď na cizorodou látku makromolekulární povahy s bílkovinnou složkou – antigen, která působí na tyto nezralé buňky buď přímo (na jejich



Obr. 16. KOLAGENNÍ VLÁKNA ŘÍDKÉHO VAZIVA ve svazcích (schematický model)

buněčné receptory), nebo zprostředkovaně za pomoci makrofágů a T-lymfocytů (viz 3. díl). Nezralé buňky vlivem antigenu za stálého dělení získávají a postupně zvyšují schopnost produkovat protilátky; přitom vyvíjejí v plasmatické buňky.

4. Kromě druhů buněk ve vazivu, jak byly popsány, se ve vazivu najdou i **krevní buňky** ze skupiny bílých krvinek: *lymfocyty*, *monocyty*, *neutrofilní* i *eosinofilní granulocyty* (viz 3. díl). Vyskytují se též *nediferencované buňky vaziva* (připomínající buňky mesenchymové), které se podobají fibroblastům a mají též některé schopnosti primitivních retikulárních buněk krevetvorné tkáně.

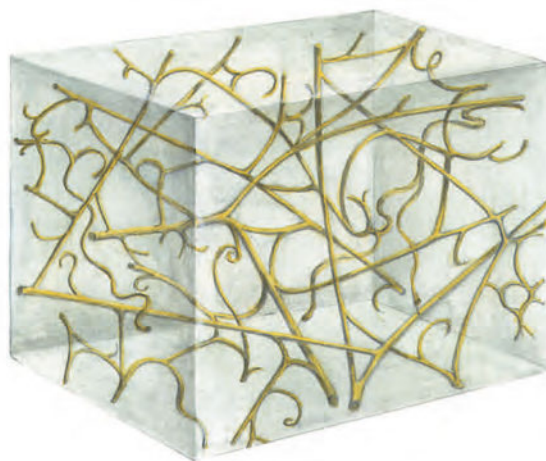
Mezibuněčná hmota

Mezibuněčná hmota vaziva se skládá z *amorfní složky* a ze *složky vláknité*.

Amorfní složka obsahuje různé typy glykoproteinů a proteoglykanů.

Vláknitá složka se vyskytuje jako **vlákna**, **fibrae**, zahrnující tři hlavní druhy:

1. **Vlákna kolagenní** (obr. 16), velmi pevná, ohebná, ne však tažná; jsou lehce zvlněná, zpravidla shluklá ve svazky; jejich tloušťka se pohybuje od 1 do 12 μm . Hmota těchto vláken je bílkovina **kolagen**. Z chemického, morfologického, funkčního, imunocytochemického a patologického hlediska se rozlišuje řada typů kolagenu, označovaných římskými číslicemi. Kolagenní vlákna jsou tvořena převážně kolagenem I. Ve zředěných kyselinách bobtnají a zprůsvitňují. Jejich rozvařením vzniká kliš (řec. kolla, kliš; gennáo, tvořím, plodím). Světelným

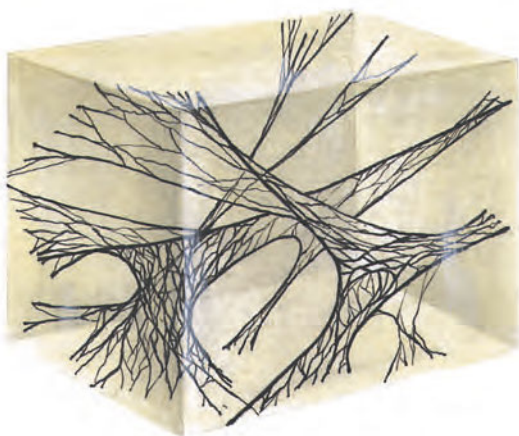


Obr. 17. ELASTICKÁ VLÁKNA ŘÍDKÉHO VAZIVA (schematický model)

mikroskopem lze ještě rozlišit, že tato vlákna se skládají z jemnějších vláken o průměru 0,2–0,5 μm , spojených navzájem amorfni hmotou.

Elektronovým mikroskopem bylo zjištěno, že každé nejtenčí vlákno kolagenu I a dále až III, patrné ve světelném mikroskopu, se skládá ze submikroskopických *fibril kolagenu* o průměru 20–90 nm. Tyto fibrily jeví v elektronovém mikroskopu *příčné žíhání* o periodě kolem 64 nm. Fibrily jsou složeny z vláknitých molekul *tropokolagenu*, dlouhých 280 nm a silných 1,5 nm, které se k sobě přikládají tak, že se překrývají postupně vždy přibližně o čtvrtinu své délky, čímž vzniká žíhání vzhledem k uvedené periodicitě.

2. **Vlákna elastická** (obr. 17) jsou nesterpně silná, zpravidla tenčí než vlákna kolagenní; ojediněle se vyskytují i vlákna tlustší, přes 12 μm ; často se větví. Odolávají působení slabých kyselin, při vaření nedávají kliš. Vyskytují se ve třech formách, podle složení, resp. podle podílu pružného elastinu: jako vlákna elastická, elauninová a oxytalanová. Základ *elastických vláken* tvoří nerozpustná bílkovina **elastin**, jež sestává z vláknitých molekul různých směrů, takže se dá natahovat a po uvolnění tahu se vrátí zpět do původní délky. Ve vláknech je elastin obklopen tenkou vrstvou dalších nepružných mikrofibril. *Elauninová vlákna* jsou směs elastinu a nepružných mikrofibril orientovaných v různých směrech, takže nebrání protažení. *Oxytalanová vlákna* neobsahují elastin. Jsou složena z glykoproteinů, a nejsou tedy pružná, jsou však pevná v tahu. Elastin se vyskytuje jednak ve formě vláken, jednak ve formě blanek, např. ve stěnách tepen. Je to produkt fibroblastů (jimiž je secernován patrně ve formě prekursoru); pravděpodobně může být produ-



Obr. 18. RETIKULÁRNÍ VLÁKNA ŘÍDKÉHO VAZIVA (schematický model)

kován i buňkami hladkého svalstva (ve stěnách tepen). Vazivo, jež obsahuje velké množství elastických fibril, je za čerstva nažloutlé (ligamenta flava).

V ultrastruktuře elastinu se vyskytují dvě složky, složka amorfní a jemné mikrofibrily, obojí složeno ze stejných aminokyselin. Za embryonálního vývoje se elastické fibrily objevují mnohem později než fibrily kolagenní. Jsou méně pevné než fibrily kolagenní, jsou však velmi *tažné* (až na 150 % původní délky) a po přetržení se značně retrahují. Barví se typicky resorcinfuchsinem (modře).

Povrch elastických fibril prodělává s postupem času změny spojené s výměnou stavebního materiálu. Některá z takto pozměněných míst mají pak schopnost podněcovat tvorbu krystalizačních jader kalciumfosfátu (hydroxyapatitu), což je patrně základem kalcifikací objevujících se s postupujícím věkem, např. ve stěně aorty.

3. **Vlákná retikulární** (obr. 18) jsou tenká (0,5–2 μm) a větví se; nikdy netvoří větší svazky. Jsou tak jemná, že bývají zakryta okolními strukturami a jsou pod mikroskopem patrná až po impregnaci stříbrem, jímž se intensivně barví (*argyrofilní vlákna* – řec. argyros, stříbro, filia, obliba, přízeň). Jejich materiál, označovaný též jako **retikulín**, je tvořen fibrilami kolagenu III o tloušťce kolem 35 nm, obklopenými a spojenými molekulami he-xos, glykoproteinů a proteoglykanů.

Na rozdíl od vláken kolagenních jsou retikulární vlákna proteinové elementy zabudované do protein-polysacharidové matrix. Jsou proto resistentní vůči natrávení trypsinem. V lymfatické tkáni a v krve-tvorné kostní dřeni se retikulární vlákna vyskytují spolu s retikulárními buňkami a tvoří s nimi **retikulární vazivo**. V řídkém vazivu mají retikulární vlákna stejné vztahy k fibroblastům jako vlákna kola-genní. Velmi často vytvářejí *síťovité podpůrné struktury*, zejména kolem svalových vláken, cév, tukových buněk a žlázových buněk.

Druhy vaziva

Druhy vaziva se navzájem liší poměrem množství buněk, mezibuněčné hmoty a fibril a převážujícími druhy fibril a buněk.

1. **Mesenchym** je nejprimitivnější forma vaziva; představuje souvislou síť rozvětvených buněk, bez fibril; za vývoje vzniká velmi záhy. Je to embryonální tkáň, ze které se vyvíjejí ostatní druhy vaziva a jiné pojivové tkáně. Mezibuněčná hmota mesenchymu obsahuje zpočátku jen amorfni složku, později se v ní objevují jemné kolagenní fibrily.

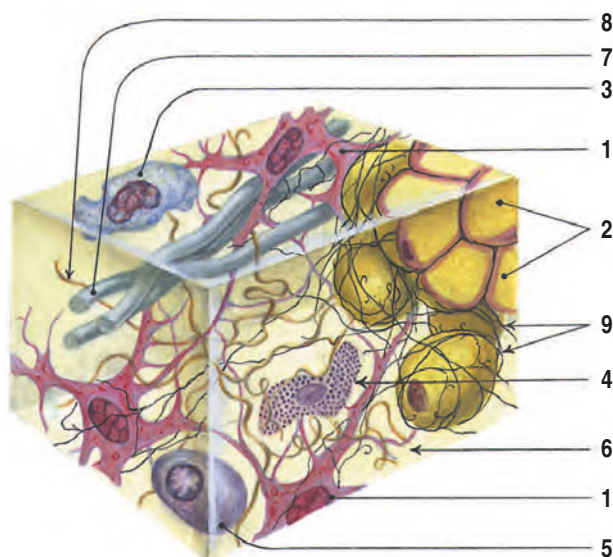
2. **Vazivo rosolovité** je rovněž tkání embryonální a je nejbližší mesenchymu. Jméno označuje jeho makroskopický vzhled. Vedle buněk jsou v něm již kolagenní a retikulární fibrily a jejich počet za vývoje postupně vzrůstá.

Toto vazivo se v embryonální době vyskytuje na mnoha místech těla. Nejnápadnější je v pupečníku.

3. **Vazivo kolagenní** je nejrozšířenější typ vaziva. Převažují v něm kolagenní vlákna. Podle uspořádání se rozlišuje: a) *řídké vazivo*, b) *tuhé (fibrosní) vazivo*.

a) **Řídké kolagenní vazivo** se skládá z buněk (kde je zastoupena většina druhů buněk, jak byly uvedeny) a z mezibuněčné hmoty. Mezibuněčná hmota se skládá z amorfni hmoty a z vláken, která jsou shora méně četná a nebývají orientována do určitých směrů. Vedle kolagenních vláken jsou zastoupena i vlákna elastická a retikulární. Tento druh vaziva představuje **základní uspořádání vazivové tkáně** (obr. 19).

Řídké vazivo vyplňuje skuliny mezi jinými tkáněmi jak uvnitř orgánů, tak na mnoha místech mezi jednotlivými orgány a útvary. V makroskopické anatomii se proto označuje jako **vazivo vmezežené, intersticiální**. Při anatomické preparaci se toto vmezežené vazivo odstraňuje z prostorů mezi útvary. V některých orgánech se vazivo mezi funkční tkání označuje názvem **stroma**. Řídké vazivo může mít i **uspořádání areolární** – **areolární vazivo** – kdy buď obsahuje okrouhlá místa vyplněná jen amorfni hmotou, nebo obkládá drobné tukové lalůčky (např. v podkoží). *Řídké vazivo má významnou funkci při výživě a látkové přeměně ostatních tkání, neboť kyslík a všechny další látky, jež buňky těchto*



Obr. 19. ŘÍDKÉ VAZIVO (FIBRILÁRNÍ) (schematický model; srov. obr. 14–18)

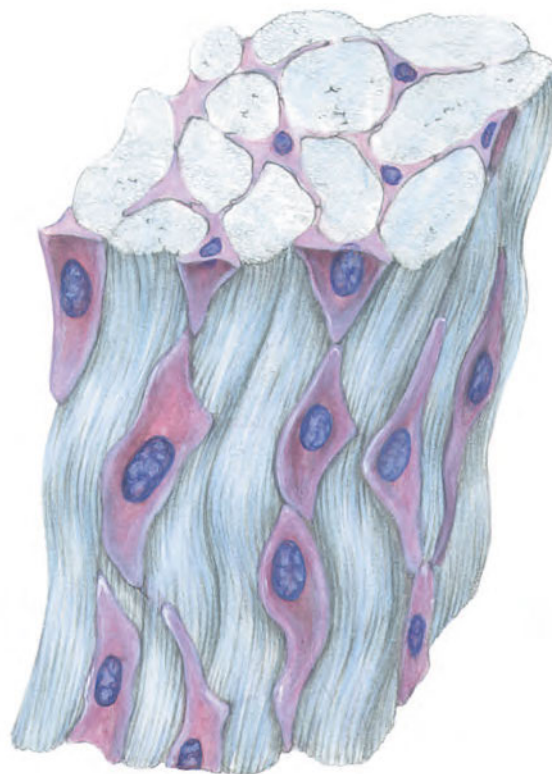
- 1 fibroblasty (fibrocyty)
- 2 tukové buňky
- 3 volný makrofág
- 4 žírná buňka
- 5 plasmatická buňka
- 6 amorfni složka mezibuněčné hmoty
- 7 kolagenní vlákna
- 8 elastická vlákna
- 9 retikulární vlákna

tkání přijímají z krve, jakož i produkty jejich metabolismu musí řídkým vazivem projít.

b) **Tuhé (fibrosní) kolagenní vazivo** má převahu tlustých kolagenních vláken nad buňkami; vedle vláken kolagenních obsahuje i vlákna elastická. Tuhé vazivo se vyskytuje jednak jako **tuhé vazivo neuspořádané**, s vlákny propletenými plst'ovitě (např. ve škáře kůže), jednak jako **tuhé vazivo uspořádané**, v němž převažují vlákna orientovaná do určitých směrů podle převažujících mechanických nároků.

Tuhé vazivo uspořádané vytváří **vazy, ligamenta**, fibrosní blány, např. **fascie, povázky**, vazivové vrstvy okostice apod. Zvláštní typ uspořádání tuhého kolagenního vaziva představuje **šlachy, tendo** (obr. 20). Skládá se ze silných, hustě paralelně probíhajících svazků kolagenních vláken, mezi nimiž jsou buňky stlačeny tak, že mají na příčném průřezu tvar hvězdic, nejčastěji trojcípých. Svazky vláken jsou pak spojovány ve větší celky řídkým vazivem.

4. **Vazivo elastické** neboli **žluté vazivo** je tuhé vazivo s převahou elastických vláken. Podle barvy



Obr. 20. STAVBA ŠLACHY jako příklad zvláštní úpravy tuhého (fibrosního) kolagenního vaziva (schematický model)

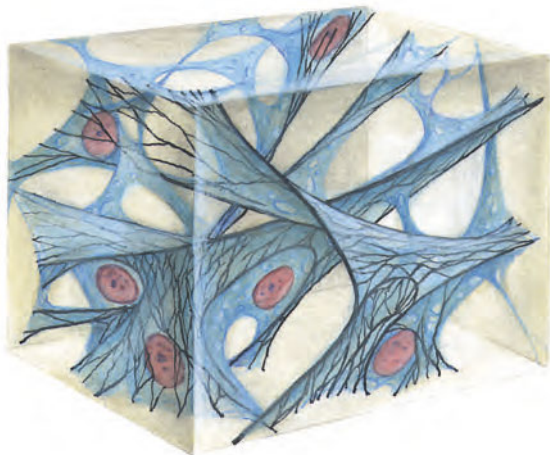
elastinu je toto vazivo makroskopicky žluté. Při zátěži se jeho vlákna protahují, po zrušení zátěže se vrátí do původního tvaru a původní délky.

Elastické vazivo vytváří některé vazy, např. *ligamenta flava* na páteři, podílí se na stavbě lig. nuchae a lig. stylohyoideum. Ve stěně některých dutých orgánů vytváří *blanky elastinu*. Typické jsou *membranae fenestratae*, dírkované blanky ve stěně velkých tepen.

5. **Vazivo retikulární** (obr. 21) vytváří prostorovou síť, složenou z retikulárních buněk a retikulárních vláken.

Většina buněčných výběžků spojujících navzájem buňky se táhne podél retikulárních vláken; některá z těchto spojení tvoří retikulum na vlákních nezávislé. Retikulární buňky této sítě mají fagocytární schopnosti (chovají se jako fixní makrofágy, v něž se také přeměňují); buňky mohou být též uvolněny a transformovány ve volné makrofágy.

Retikulární vazivo tvoří základní síť, *retikulum*, lymfatické tkáně, kostní dřeň a sleziny.



Obr. 21. RETIKULÁRNÍ VAZIVO (schematický model) – srov. obr. 14 a 18

6. **Tukové vazivo** je vmezeřené vazivo, v němž převažují tukové buňky (obr. 14 a 19). Na některých místech těla se tvoří obzvláště snadno. Tukové buňky aktivně syntetizují tuk ze sacharidů a ukládají jej ve své cytoplasmě. Proces **ukládání a uvolňování tuku** citlivě reaguje na *hormony* a na *nervové podněty*. Tuková tkáň je rezervoár energie, tepelný izolátor a místy i složka mechanicky významná. Rozlišuje se *bílá* a *hnědá tuková tkáň*.

a) **Bílá tuková tkáň** (makroskopicky bílá až žlutá) obsahuje buňky s jedinou velkou kapénkou tuku (*univakuolární typ*). Buňky jsou obklopené sítí retikulárních vláken a krevních vlásečnic. Mezi tukovými buňkami jsou další složky řídkého vaziva. Na mechanicky namáhaných místech jsou lalůčky tukového vaziva obklopeny tužším kolagenním vazivem. Bílá tuková tkáň může vytvořit souvislý *podkožní polštář*, **panniculus adiposus**; hojně je též přítomna v pobřišnicových závěsech orgánů a v retroperitoneálních prostorech. Okolo některých orgánů tvoří *pouzdra* (např. kolem ledvin), jinde pružné vložky (např. ve dlaní a v chodidle), jinde mechanickou výplň (v očníci).

Tuková tkáň není ovšem jen prosté depositum tuku. Je to tkáň s rychlou a trvalou látkovou přeměnou, při níž se obměňuje (jak bylo zjištěno v pokusech se značkovánými látkami) i sám tuk uložený v buňkách. Dlouhodobé hladovění vede k *mobilisaci tuku* z tukové tkáně (tzv. zásobní tuk) a k jeho spotřebě jako zdroje energie. Z tukové tkáně, která má významnou mechanickou roli (v očníci, ve velkých kloubech, v dlaní, v chodidle), nemizí tuk ani po dlouhém hladovění organismu (tzv. *stavební tuk*).

Tuková tkáň je také endokrinní orgán. Produkuje hormony, růstové faktory a cytokiny. Nejvíce byla studována produkce a funkce leptinu, který se uplatňuje při regulaci energetické homeostasy. Reguluje množství tukové tkáně a příjem potravy.

b) **Hnědá tuková tkáň** je červenohnědá, s menšími buňkami, jež obsahují tuk většinou ve formě více drobných kapének (*multivakuolární typ*). (U člověka mohou být v hnědé tukové tkáni i buňky univakuolárního typu.) Mezi tukovými buňkami jsou v řídkém vazivu *četné krevní vlásečnice*, v těsném kontaktu s buňkami. Hnědá tuková tkáň je bohatě inervována, na nervové podněty se z ní tuk snáze uvolňuje; na změny výživy nereaguje tak pohotově jako bílá tuková tkáň, na vlivy hormonální však reaguje pohotověji.

Hnědá tuková tkáň byla známa u zimních spáčů v podobě interskapulárního tukového tělesa (dříve nazývaného „hibernační žláza“), jehož uvolněný tuk plní metabolickou cestou *ohřívací funkci* po probuzení ze zimního spánku. U člověka se tato tkáň vyskytuje spíše v hlubších partiích těla (v hloubi krčních krajín, v mediastinu, při ledvinách a nadledvinách a v bočních partiích retroperitonea), na řadě míst i ve směsi s bílou tukovou tkání (podél podklíčkové tepny a v podpažní jámě, v mezižebřích a při hrudní kosti, při bederní páteři, v malé pánvi a mezi lopatkami). Hnědá tuková tkáň se ve větší míře nachází u novorozenců, kde představuje 2–5 % hmotnosti těla. Má *termoregulační funkci* obecně, u novorozenců pak zvláště v době, kdy typické termoregulační mechanismy ještě nevstoupily do funkce.

Vazivo plní v organismu řadu funkcí. Jsou to především **funkce mechanické**, kdy vazivo vytváří podpůrný systém, udržuje pohromadě jiné tkáňové elementy, tvoří pružné obaly (fascie), pevné a pružné spoje (vazy), pružné vložky a mechanické výplně (tukové vazivo). Vazivo má důležité **funkce při přeměně látek a při termoregulaci**: řídké vazivo, všude prostoupené cévami, je prostředníkem při výměně vody, látek a plynů mezi krví a tkáněmi; množství vody, kterou chová ve svých mezibuněčných prostorech, je **zásobárna vody** v organismu. Tukové vazivo je **energetický rezervoár** a tvoří též isolační a termoregulační obal. Vazivo má některými svými druhy a buňkami významnou **účast v imunitním obranném systému** organismu proti infekci a škodlivinám. Je též zdrojem buněčného materiálu pro regenerační procesy, např. při hojení ran.

Chrupavka

Chrupavka (lat. *cartilago*, řec. *chondros*) je pevná a tuhá pojivová tkáň. Není tvrdá, takže ji lze krájet nožem. Skládá se z buněk a z průsvitné, tuhé mezibuněčné hmoty, která obsahuje též vláknitou složku. **Buňky – chondrocyty** (rané buňky schopné množení se nazývají *chondroblasty*) – jsou uloženy v základní mezibuněčné hmotě tak, že kolem buňky je silněji se barvící **pouzdro**, okolo pouzdra pak méně

barvitelný **dvorec**. Za čerstva vyplňují chrupavkové buňky svá pouzdra zcela; jemnými, elektronmikroskopicky patrnými výběžky se zanořují do okolní mezibuněčné hmoty. Po fixaci a histologickém zpracování se buňky ztrátou vody srašťují, odstávají pak od pouzdra.

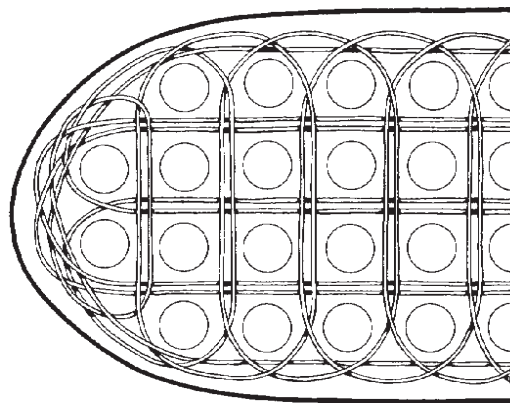
Mezibuněčná hmota sestává z kolagenu (převážně z kolagenu II a z malých množství kolagenu dalších typů) zabudovaného do hydratovaného gelu složeného z glykoproteinů a proteoglykanů tvořených chondroitinsulfáty. Tenké **fibrily** v chrupavce jsou podle druhu chrupavky *kolagenní* nebo *elastické*. Jsou produkovány chrupavkovými buňkami ve formě prekurzorů, jež v základní hmotě polymerují.

Na povrchu chrupavky je vazivová vrstvička, **perichondrium**, jež plynule do chrupavky přechází; lze ji proto od chrupavky těžko odlupovat. Perichondrium obsahuje cévy, jež dodávají chrupavce výživu, a je také zdrojem části nových chondroblastů chrupavky. Uvnitř samotné chrupavky je velmi málo cév, většinou zcela chybějí; buňky chrupavky jsou proto živeny převážně difusí látek mezibuněčnou hmotou a jejich metabolismus je anaerobní.

Cévy, které se v chrupavce najdou, byly do chrupavky zabrány (inkludovány) při jejím postupném růstu; jen malá část cév může do chrupavky vnikat aktivně, zejména tam, kde dochází k degenerativním změnám ve chrupavce (ať za stavů chorobných, nebo fyziologických, např. v místech osifikace). Také do chrupavky implantované na atypické místo mohou pronikat cévy z okolí.

Chrupavky, zejména větší, mají charakteristickou vnitřní architekturu (obr. 22). Z perichondrálního obalu přecházejí do mezibuněčné hmoty svazky vláken a obloukovitě obkružují skupiny buněk; vznikají tím jakési stavební jednotky chrupavky – tzv. **chondrony**. Ty fungují jako pružné polštáře, uzavřené mezi svazky vláken. Toto uspořádání zvyšuje pevnost chrupavky vůči tlaku a tahu.

Chrupavka se za vývoje vytváří z mesenchymu; buňky mesenchymu zatahují výběžky a shlukují se (vzniká tzv. *prochondrální tkáň*), okolo buněk se postupně tvoří vrstvy mezibuněčné hmoty. Buňky mladé chrupavky jsou proto uloženy hustě vedle sebe a přibýváním mezibuněčné hmoty se od sebe postupně vzdalují. Tento typ růstu, kdy nový materiál téměř rovnoměrně přibývá v celé hmotě, se nazývá *intususcepční* neboli *intersticiální růst*. Na povrchu přirůstá chrupavka z perichondria připojováním nového materiálu, tzv. *aposisí*.



Obr. 22. VNITŘNÍ ARCHITEKTONIKA CHRUPAVKY (schema) – vlákna a úprava tzv. chondronů

Chrupavka vzniká nejen za ontogenese (kdy se vytváří v mesenchymu patrně pod vlivem impulsů látkové povahy), ale může vznikat v pojivových tkáních i později, zejména v místech, kde je spojený tlak s třením. (V pokusu lze vyvolat vznik chrupavky např. protětím žebra; na styčných plochách, které se při dýchacích pohybech o sebe třou, vznikne vrstva chrupavky.)

Podle množství buněk a mezibuněčné hmoty v chrupavce a podle množství a druhu vytvořených fibril se rozeznává několik druhů chrupavky.

Druhy chrupavky

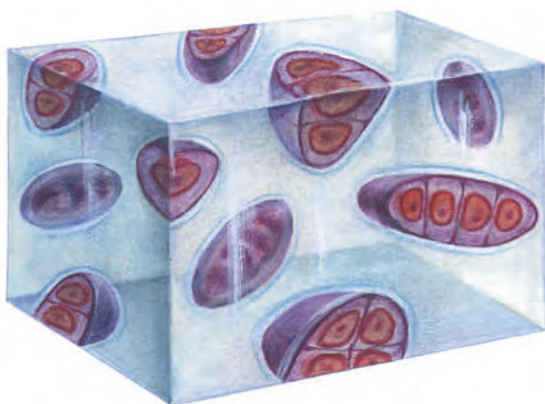
1. **Chrupavka buněčná** neboli *parenchymová* má minimální množství mezibuněčné hmoty. Skládá se z měchýřkovitých buněk, hustě nahromaděných, oddělených jen tenkými přepážkami mezibuněčné hmoty. Je to chrupavka embryonální, která se za vývoje objevuje jako stadium, ze kterého vznikají ostatní druhy chrupavky.

Trvale se udržuje jen u malých savců (hlodavců, netopýrů), např. v ušním boltci.

Buněčné chrupavce je velmi podobná tzv. **chondroidní tkáň** (chondroidní vazivo), složená z vodnatých měchýřkovitých buněk a kolagenních vláken; vyskytuje se např. za osifikace některých desmogenních kostí (tj. kostí vytvářejících se na podkladě vaziva), dále v namáhaných místech některých šlach (např. při úponu Achillovy šlachy) a při sesamských kůstkách.

2. **Chrupavka hyalinní***, *sklovitá* (obr. 23), je v tenkých řezech poloprůhledná. Skládá se z kulovitých nebo ovoidních chondrocytů, uložených v základní hmotě, jednotlivě nebo po skupinkách.

*) řec. hyalos, sklo



Obr. 23. HYALINNÍ CHRUPAVKA (schematický model)

Skupinky vznikly tím, že se buňka postupně dělila a vznikající buňky zůstávaly pohromadě, takže vytvářejí **isogenetické**** skupiny. V místech intensivního růstu chrupavky při tvorbě kosti na podkladě chrupavky (enchondrální osifikace) jsou isogenetické skupiny uspořádány do charakteristických sloupců buněk (obr. 79).

V hyalinní chrupavce se objevují i buňky vřetenovité, zejména v mladých chrupavkách a při perichondriu.

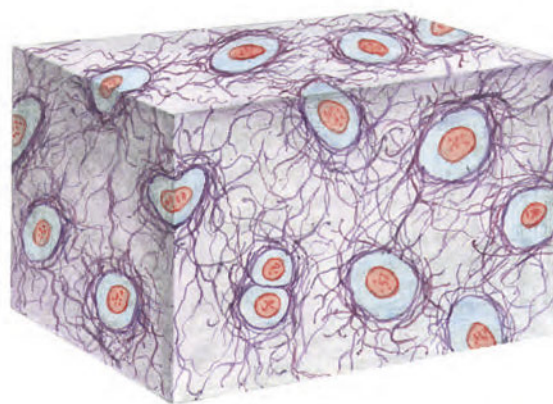
Mezibuněčná hmota v hyalinní chrupavce převažuje, dosahuje až 95 % objemu chrupavky. Ve světelném mikroskopu se jeví homogenní.

Kolagenní fibrily, jež chrupavka obsahuje, jsou tenké a za normálních okolností neviditelné, protože jsou zality a maskovány množstvím základní hmoty, s níž mají blízký index lomu světla. Nespojují se v silnější vlákna. (Fibrily se objeví po delším působení silnějšího roztoku NaCl nebo po několikahodinovém účinku slabého KOH.)

Hyalinní chrupavka tvoří v embryonální a rané fetální době největší část skeletu. V dospělosti jsou z ní chrupavky kloubní, přední úseky žebér, mečovitý výběžek kosti hrudní (část, někdy celý), část nosní přepážky, chrupavky zevního nosu, většina chrupavek hrtanu, průdušnice a bronchů.

3. Chrupavka elastická (obr. 24) se liší od chrupavky hyalinní vzhledem i stavbou. Je žlutobílá, méně průsvitná; obsahuje **množství vláken**, elastických i kolagenních. Její buňky jsou rovnoměrně rozloženy, netvoří isogenetické skupiny. Elastická chrupavka je velmi **pružná**.

Tvoří podklad ušního boltce, příklopky hrtanové, vyskytuje se ve stěně drobných bronchů.



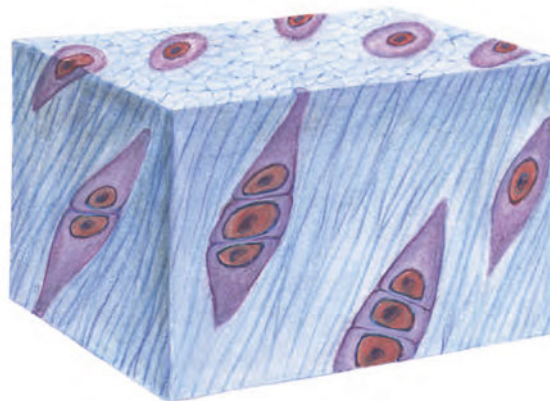
Obr. 24. ELASTICKÁ CHRUPAVKA (schematický model)

4. Chrupavka vazivová (obr. 25) je matně bílá, v tenkých řezech neprůhledná. Obsahuje množství silných svazků vazivových vláken, mezi nimiž jsou jen malé ostrůvky chrupavkových buněk. Je velmi pevná.

Je hlavním materiálem meziobratlových disků, nitrokloubních disků a menisků, tvoří většinu materiálu spony stydké. Vyskytuje se i jako součást styčných ploch některých kloubů (na něž jsou kladeny velké mechanické nároky, např. v křížokýčelním kloubu).

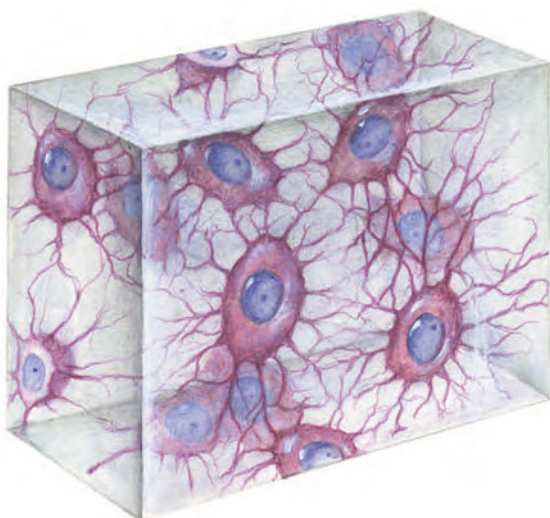
Kost – os; tkáň kostní

Kost je bílá, **tvrdá** pojivová tkáň, specialisovaná pro podpůrnou a ochrannou funkci. Tak jako ostatní pojiva, skládá se i kost z buněk a z mezibuněčné hmoty. Mezibuněčná hmota kosti obsahuje vedle složky ústrojné též **složku neústrojnou** (minerální), která dodává kosti tvrdost a pevnost při zachování určité pružnosti.



Obr. 25. VAZIVOVÁ CHRUPAVKA (schematický model)

**) řec. isos, stejný; genesis, vznik

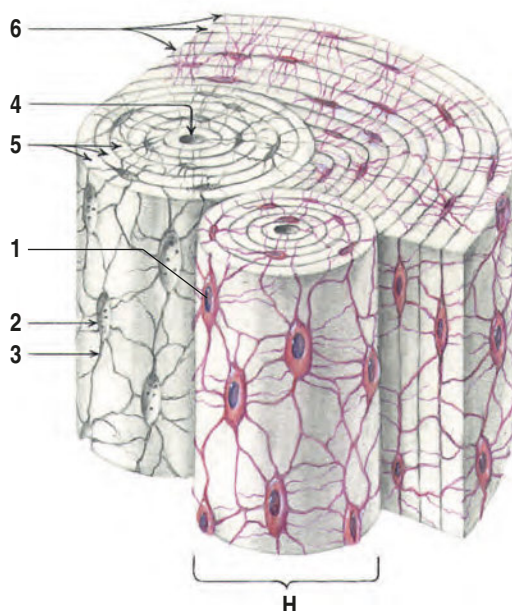


Obr. 26. KOSTNÍ TKÁŇ FIBRILÁRNÍ (schematický model)

Buňky, jejichž činností kost vzniká, se nazývají **osteoblasty**. Produkují základní hmotu kosti ve formě prekursorů. Postupně se jí obklápějí, až jsou v ní zcela zaliti. Tím se mění v **osteocyty**. Osteocyty již nevytvářejí novou kostní hmotu, *kostní matrix*; podílejí se však aktivně na procesu uvolňování minerálů z základní hmoty a tím se zúčastňují důležité regulace hladiny vápníku v tělních tekutinách. Osteocyty se mohou aktivovat zpět v osteoblasty nebo se transformovat v buňky retikulární. Osteocyty jsou podlouhlé, větvenovité, oploštělé buňky s četnými kolmo odstupujícími jemnými výběžky (obr. 26 a 27). Buňky jsou uloženy v dutinkách, *lakunách*, základní hmoty (obr. 27). Výběžky osteocytů vstupují do drobných kanálků – **canaliculi ossium** (obr. 27).

Prostor v kanálkách mezi výběžky osteocytů a stěnou kanálků je vyplněn protein-polysacharidovým gelem. Tudy probíhá látková výměna mezi osteocytem a okolní mineralisovanou mezibuněčnou hmotou.

Mezibuněčná hmota kosti se skládá z ústrojné složky, nazývané osteoid (osseine), tvořené svazky kolagenních vláken stmelených základní amorfní hmotou. Osteoid obsahuje kolagen I (vlákna) i amorfní hmotu, složenou z proteoglykanů a ze strukturálních glykoproteinů. Do této ústrojné složky se ukládá neústrojná, minerální složka – krystaly solí. Ukládání solí do osteoidu je podněcováno glykoproteiny; začíná při povrchu kolagenních vláken a pokračuje dovnitř vláken.



Obr. 27. KOSTNÍ TKÁŇ LAMELOSNÍ (schematický model)

H Haversův systém lamel, osteon

1 osteocyt

2 lakuna

3 canaliculus

4 Haversův kanálek osteonu

5 koncentrické lamely osteonu

6 povrchové (plášťové) lamely kosti

Ústrojnou a neústrojnou složku lze z kosti izolovaně odstranit a zjistit tak význam každé z nich. Delším působením slabého roztoku kyseliny se z kosti odstraní minerální soli. Zbývající osteoid podřazuje původní tvar kosti, je však měkký a pružný – v živé kosti tedy zajišťuje pružnost. Vyžháním kosti se naopak spálí ústrojná složka a zbydou minerální soli. Vyžháná kost je sice tvrdá, ale křehká. Neústrojná složka tedy zajišťuje tvrdost a pevnost kosti, je však též příčinou jisté křehkosti.

Vzájemný poměr solí obsažených v základní hmotě je stálý. V kostním popelu je kolem 85 % kalciumfosfátu (většinou ve formě hydroxyapatitu), 10 % kalciumkarbonátu, zbytek jiných solí (magnesiumfosfát, kalciumfluorid, kalciumchlorid, stopy solí natria a kalía). Soli nejsou v kosti trvale deponovány; jsou zčásti mobilisovatelné a rychle se doplňují.

Poměr mezi osteoidem a minerální složkou se během života mění; neústrojných solí postupně přibývá. U novorozence má kost asi 48 % neústrojných látek, v dospělosti se jejich podíl zvyšuje až na 60 % i více. Kosti jsou proto v mládí pružnější, v pozdním věku křehké.

Kostní tkáň buď tvoří nepravidelné **pletivo**, nebo je upravena ve vrstvičky, **lamely**. Podle toho se rozlišuje **kost vláknitá** (obr. 26) a **kost lamelární, vrstevnatá** (obr. 27). Vláknitá kost se

u člověka vyskytuje za ontogenese, v dospělosti je zachována pouze ve stěně vnitroušního labyrintu, při švech lebečních kostí a v místech kostních drsnatin při úponech svalů a vazů. Všude jinde má kost u člověka typickou lamelární stavbu. Nejtypičtější úpravu lamel představují válcovité **osteony** čili **Haversovy^{*)} systémy**, kde je až dvacet lamel koncentricky uspořádaných kolem centrálního *Haversova kanálku*. Mezi lamelami, zčásti i v nich, jsou lakuny pro osteocyty.

V každé kostní lamele Haversova kanálku probíhají kolagenní vlákna stejnosměrně, v různě vinutých spirálních systémech jednotlivých lamel.

Kostní tkáň tvoří především kostru. Vyskytuje se však i v některých šlachách (tzv. sesamské kůstky), méně často i v jiných orgánech (např. ve vazivu srdečního skeletu u přežvýkavců – tzv. *os cordis*, v oční bělímě některých ryb a ptáků apod.).

Tkáně svalové

Tkáně svalové jsou specialisovány na **pohyb**. Skládají se z podlouhlých, smršťení schopných elementů. V plasmě svalových elementů, nazvané **sar-**

koplasma, jsou rozloženy smršťitelné (kontraktilní) fibrily, **myofibrily**. Svalové tkáně se vyvíjejí ze středního zárodečného listu.

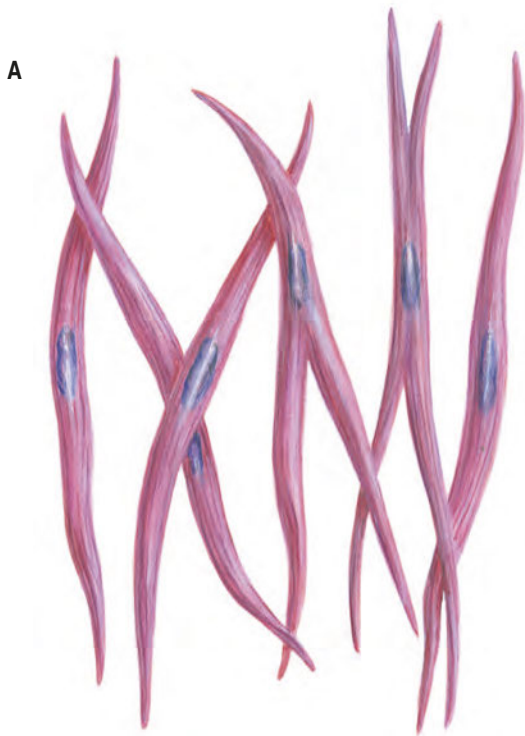
Výjimkou jsou jen hladké svalové buňky v kůži a ve stěně cév v obličejové části hlavy a přední části krku, a v corpus ciliare. Tyto buňky se diferencují z ektomesenchymu hlavové části neurální lišty. Další výjimkou jsou svaly duhovky diferencované z neuroektodermu očního pohárku (srov. str. 41).

Rozeznávají se tři hlavní druhy svalových tkání:

1. *svalstvo hladké*, 2. *svalstvo příčně pruhované*, 3. *svalstvo příčně pruhované srdeční*.

Svalstvo hladké

Svalstvo hladké se skládá z protáhlých větvenovitých **buněk svalových** (obr. 28), dlouhých od 15 μm (ve stěně malých tepének) do 500 μm (ve stěně dělohy za těhotenství); nejběžnější délka je kolem 80 μm . Uprostřed každé svalové buňky je uloženo její oválné podlouhlé jádro, při jehož pólech se nachází většina organel buňky. V sarkoplasmě buněk hladkého svalstva jsou podélně rozloženy jemné smršťitelné **myofibrily**, složené z tenčích submikroskopických **myofilament**.



B



Obr. 28. BUŇKY HLADKÉHO SVALSTVA

A jednotlivé buňky hladkého svalstva

B schema jádra, fibril a densních tělísek v buňce hladkého svalstva při relaxaci (vlevo) a při kontrakci (vpravo) – viz text; obr. 28B upraven podle Junqueira, Carneiro: Basic Histology, 11. vyd., 2005

*) Clopton Havers (1650–1702), anglický lékař v Londýně

Smrštitelné myofibrily dovolují buňce hladkého svalstva zkrácení (za odpovídajícího ztlustění) až na pětinu původní délky i více. Při stahu se okraje buněk zvrásňují a jádro se spirálovitě stáčí. Buňky jsou navzájem spojeny mezibuněčnými spojeními typu *nexus* (angl. *gap junction*) – blíže viz v učebnicích histologie. Každou buňku obkládá lamina basalis a síť retikulárních vláken, což funkčně sdružuje síly stahu sousedních buněk.

Stah buněk hladkého svalstva je založen na interakci svazků myofilament, jež tvoří bílkoviny *aktin* a *myosin*. Na rozdíl od kosterního příčně pruhovaného svalstva (viz dále) nejsou svazky myofilament uspořádány pravidelně, ale tvoří síť šikmo křížující nitro buněk (obr. 28B). Tyto svazky se skládají z 5–7 nm *tenkých filament* aktinu s tropomyosinem a z 12–16 nm *tlustých filament* myosinu. Stah buňky je výsledkem vzájemného podélného posunu filament aktinu a myosinu. Vedle tenkých a tlustých myofilament křížují nitro buněk hladkého svalstva ještě *intermediární filamenta* (s tloušťkou kolem 10 nm), nestlažitelná, obsahující protein *desmin* a ve svalstvu cévních stěn také další protein, *vimentin*. Vedle filament jsou v buňkách hladkého svalstva *densní tělíska* (která obsahují α -aktinin, čímž jsou podobná Z liniím příčně pruhovaného svalstva – viz dále) a jsou jednak uvnitř buněk, jednak na jejich membráně. Intermediární filamenta i tenká vlákna aktinu s tropomyosinem jsou jedním koncem zakotvena na densních těliscích uvnitř buňky, druhým koncem na densních těliscích na buněčné membráně (obr. 28B), čímž je síla stahu aktinomyosinového systému filament přenášena na buněčnou membránu, na okolní retikulární vlákna a na sousední svalové buňky.

Buňky hladkého svalstva buď vytvářejí souvislé vrstvy, nebo se vyskytují izolovaně. Hladká svalovina ve stěně dutých orgánů tvoří **jednu velkou kontrakční jednotku**. Mezi svalovými buňkami jsou vytvořeny početné gap junctions, které umožňují přenos podráždění z jedné buňky na druhou. Obvykle jsou takto navzájem propojeny stovky buněk jednoho svazečku. Depolarisace se šíří na všechny buňky svazečku a ty se kontrahují současně. V hladké svalovině některých orgánů jsou obsaženy speciální pacemakerové buňky (intersticiální Cajalovy buňky), které spontánně vytvářejí rytmické akční potenciály a koordinují kontrakce peristaltických vln. Naproti tomu hladká svalovina duhovky nebo řasnatého tělesa je **vícejednotkový typ hladké svaloviny**. Propojen je jen malý počet buněk nebo se gap junctions nevyskytují vůbec. Tento typ svaloviny je schopen zajistit jemné odstupňování pohybu. Hladká svalovina je inervována postgangliovými neurony sympatiku nebo parasympatiku. Na terminálních úsecích nervových vláken jsou vytvořeny varikosity, které obsahují synaptické váčky, z nichž je exocytosou uvolňován acetylcholin nebo noradre-

nalín. Nervová zakončení však nejsou v přímém kontaktu s povrchem hladké svalové buňky, ale leží ve vzdálenosti 10–100 μm . Postsynaptická oblast, která obsahuje příslušné receptory a je mediátorem depolarisována, zaujímá značnou část povrchu hladké svalové buňky. Kontrakce hladké svaloviny může být vyvolána také řadou hormonů (např. estrogeny, progesteron, oxytocin, vasopresin, angiotensin II) a mechanickými podněty.

Souvislé vrstvy hladké svaloviny nacházíme např. ve stěnách střev, průdušnice, průdušek, močovýchodů, močového měchýře, vejcovodů, dělohy. Hladké svalstvo ve stěně cév mění svými stahy průsvit cév a ovlivňuje průtok krve. Roztroušeně se hladká svalovina vyskytuje v kůži, připojena ke kořenům chlupů.

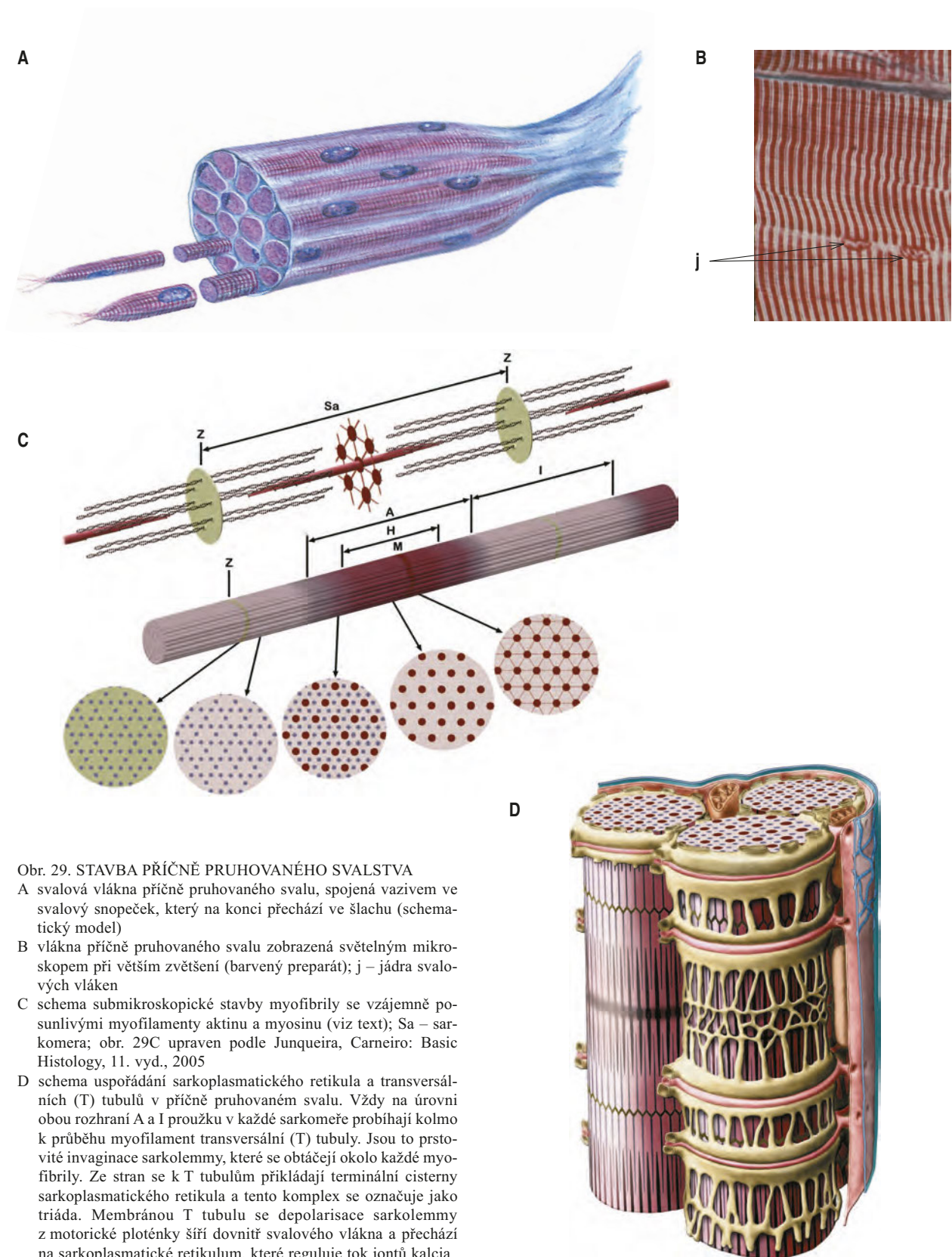
Hladké svalstvo je i za klidu ve stavu určité kontrakce, napětí – má tzv. **tonus**; z tohoto stavu se může kontrahovat i uvolňovat – prodlužovat. V řadě orgánů mohou být stah a následné uvolnění seřazeny v tzv. **rytmické kontrakce**. Obecně platí, že hladké svalstvo se smršťuje poměrně pomalu, pomalu stah uvolňuje a prakticky nepodléhá únavě. Je ovládáno autonomními (vegetativními) nervy.

Svalstvo příčně pruhované

Svalstvo příčně pruhované má za základní stavební jednotku **svalové vlákno**, uvnitř kterého jsou podélně orientované smrštitelné **myofibrily** (obr. 29). Svalové vlákno je **mnohojaderný útvar**, silný 10–100 μm , někdy značně dlouhý (několik mm až několik cm); v m. sartorius byla zjištěna nejdelší svalová vlákna, 12–15 cm dlouhá. Za vývoje vznikají svalová vlákna splýváním podlouhlých jednojaderných buněk, *myoblastů*; splýnutím myoblastů (z nichž každý má jádro uprostřed buňky) vznikají ještě během embryonálního vývoje dlouhé mnohojaderné útvary, *myotuby*, s jádry uvnitř a s myofibrilami blíže povrchu. Myotuby se pak přemění ve *svalová vlákna*, kde jádra jsou při povrchu a myofibrily uvnitř vlákna. Pro zdůraznění specifity svalového vlákna se jeho plasma označuje jako *sarkoplasma* (řec. sarx, maso).

Povrch svalových vláken tvoří obal zvaný *sarkolemma*. K němu zvenčí těsně přiléhá protein-polysacharidová vrstvička (*lamina basalis*) a síť jemných retikulárních vláken.

Svalová vlákna se v mikroskopu již při malém zvětšení jeví napříč pruhovaná, žíhaná. **Příčné pruhování** je způsobeno tím, že se myofibrily sklá-



Obr. 29. STAVBA PŘÍČNĚ PRUHOVANÉHO SVALSTVA

A svalová vlákna příčně pruhovaného svalu, spojená vazivem ve svalový snopeček, který na konci přechází ve šlachu (schematický model)

B vlákna příčně pruhovaného svalu zobrazená světelným mikroskopem při větším zvětšení (barvený preparát); j – jádra svalových vláken

C schema submikroskopické stavby myofibrily se vzájemně posunlivými myofilamenty aktinu a myosinu (viz text); Sa – sarkomera; obr. 29C upraven podle Junqueira, Carneiro: Basic Histology, 11. vyd., 2005

D schema uspořádání sarkoplasmatického retikula a transversálních (T) tubulů v příčně pruhovaném svalu. Vždy na úrovni obou rozhraní A a I proužku v každé sarkomere probíhají kolmo k průběhu myofilament transversální (T) tubuly. Jsou to prstovité invaginace sarkolemy, které se obtáčeji okolo každé myofibrily. Ze stran se k T tubulům přikládají terminální cisterny sarkoplasmatického retikula a tento komplex se označuje jako triáda. Membránou T tubulu se depolarisace sarkolemy z motorické ploténky šíří dovnitř svalového vlákna a přechází na sarkoplasmatické retikulum, které reguluje tok iontů kalcia

dají z úseků světlejších, opticky jednolomných, a tmavších, dvojlomných, které se pravidelně střídají. Protože stejné úseky jsou ve všech myofibrilách přibližně ve stejné výši, zdá se být celé vlákno příčně pruhované.

Jednotlivé opakující se proužky, které mají ve světelném i v elektronovém mikroskopu odlišný vzhled, se označují jako *A proužky* (v polarisovaném světle dvojlomné – anisotropní), *I proužky* (v polarisovaném světle jednolomné – isotropní). Každý I proužek je v elektronovém mikroskopu rozpuštěn tmavou Z linií. Opakující se úsek od jedné Z linie ke druhé se označuje jako *sarkomera* (řec. meros, díl) a v relaxované myofibrile má délku kolem 2,5 μm . V elektronovém mikroskopu je ještě uprostřed A proužku sarkomery patrný světlejší úsek (H proužek), rozpuštěn tmavší M linií (obr. 29B – viz dále).

Každá myofibrila (tloušťky 1–2 μm) se skládá z tenčích bílkovinných jednotek – myofilament, jež jsou dvojí: tenká myofilamenta aktinová (dlouhá 1 μm a silná 8 nm), připojená jedním svým koncem do Z linie, a tlustší filamenta myosinová (dlouhá 1,6 μm a silná 15 nm). Tenká a tlustá myofilamenta jsou prostorově pravidelně rozložena tak, že tenká aktinová filamenta tvoří šestice probíhající jako hrany šestiúhelního hranolu (sdílené se sousedními šestnicemi – obr. 29C) a směřují proti sobě od dvou sousedních Z linií, aniž dosáhnou do středu sarkomery; tlustá myosinová filamenta jdou vždy jedno uprostřed šestice aktinových filament od středu sarkomery na obě strany proti Z linií, ke které však nedosahují. A, I a H proužky na myofibrile pak odpovídají vzájemnému rozložení obojích myofilament v tom kterém místě (obr. 29C). Tmavší A proužek je oblast, kde jsou mezi sebe zasunuta tenká a tlustá myofilamenta; světlý H proužek uprostřed proužku A je oblast, kam od Z linie nedosahují šestice tenkých aktinových myofilament a kde jsou jen filamenta myosinová. Tmavá M linie středem H proužku je místo příčných spojení mezi myosinovými myofilamenty (základem těchto spojení je bílkovina kreatinkinasa). I proužek je světlý okrasek po obou stranách Z linie obsahující jen tenká aktinová myofilamenta jdoucí od Z linie (kde jsou zakotvena) do obou sousedních sarkomer (a kam od středu sarkomery nedosahují tlustá myosinová filamenta). Základ tmavé Z linie představuje protein α -aktinin, jehož prostřednictvím jsou aktinová filamenta do Z linie zakotvena. Z linie také k sobě pojí sousední sarkomery. Elektronový mikroskop ukazuje, že při stahu myofibrily je zachována délka aktinových i myosinových filament a že stah je způsoben jejich vzájemným posunem. Příčné chemické vazby mezi filamenty aktinu a myosinu se uvolní a obojí filamenta se mezi sebe vzájemně hlouběji zasunou. Poté se chemické vazby opět obnoví. Totéž proběhne při zpětném uvolnění stahu, kdy se myofilamenta vrátí do původní polohy. Zvláště upravené endoplasmatické retikulum je v kontaktu s prstovitými invaginacemi sarkolemy, které se obtačejí okolo každé myofibrily kolmo k jejímu průběhu a jsou označovány termínem transversální (T) tubuly. Depolarisace sarkolemy přechází z tubulů na sarkoplasmatické retikulum, které reguluje tok iontů kalcia nezbytný pro zahájení kontrakce (obr. 29D). Bez T tubulů by se povrchové myofibrily kontrahovaly dříve než myofibrily uvnitř svalového vlákna.

Červenou barvu svalové tkáně způsobuje barvivo obsažené ve vlákních, nazvané **myoglobin**; je podobné krevnímu barvivo obsaženému v červených krvinkách (hemoglobinu). Svalová vlákna představují heterogenní populaci nejméně tří typů vláken,

která se navzájem liší především rychlostí kontrakce a odolností vůči únavě. Typ I je vlákno pomalého typu kontrakce, které se může kontrahovat velmi dlouho bez projevů únavy. Alternativně se označuje zkratkou SO (slow-oxidative). Je bohaté na mitochondrie a převažuje v něm oxidativní typ metabolismu. Typ IIB je tvořen rychlými svalovými vlákny s významným podílem glykolytického metabolismu, proto označení FG (fast-glycolytic). Rychlost kontrakce je umožněna typem myosinové ATPasy. Rychlá svalová vlákna se však rychle unaví. Přechodnými vlastnostmi vzhledem ke dvěma již uvedeným typům svalových vláken se vyznačuje typ IIX – FOG (fast-oxidative-glycolytic). Rozdíl mezi typy svalových vláken je podmíněn typem inervace z pomalých či rychlých motoneuronů. (Rychlost či pomalost jednotlivých typů vláken a jejich barva je u různých živočišných druhů do jisté míry specifická.) Všechny typy vláken se ve svalstvu vyskytují většinou současně; v jednom svalu jsou z pomalých vláken složeny zpravidla okrsky hlubší, kdežto bílá vlákna se vyskytují spíše v povrchových vrstvách.

Svalstvo příčně pruhované je inervováno nervy cerebrospinálními (mozkomíšními); bez nervových podnětů nefunguje a atrofuje. Bez přítomnosti nervů se za vývoje nepřemění myotuby ve svalová vlákna a zanikají.

Příčně pruhované svalstvo se vyskytuje především ve spojení s kostrou (svalstvo kosterní), sestaveno ve funkci celky, *svaly* (viz Soustava svalová); je však také v jazyku, ve stěně hltanu, v části jícnu, v hrtanu a jinde.

Svalstvo příčně pruhované srdeční

Svalstvo příčně pruhované srdeční, myokard, se v optickém mikroskopu jeví jako *sít*, jejíž vlákna jsou mezi sebou spojena šikmými plasmatickými můstky (obr. 30). Ve vlákních a v můstcích jsou příčné schodovité hranice, tzv. **interkalární disky**, jež rozdělují srdeční svalovinu v jednojaderné úseky – v jednotlivé *buňky* myokardu (dlouhé 85–100 μm a silné kolem 15 μm). V každé buňce je oválné jádro uloženo uprostřed, kolem jádra jsou po délce buňky rozloženy kontraktilní myofibrily analogické struktury jako v kosterní svalovině, se stejnými myofibrilami sestavenými do sarkomer (viz výše). Na povrchu myokardových buněk je



Obr. 30. BUŇKY MYOKARDU s interkalárními disky na rozhraní sousedních buněk

sarkolemma, jež je mnohem jemnější než na vláknech příčně pruhovaného kosterního svalstva. Kolem buněk myokardu je jemná vrstva vaziva s bohatou sítí kapilár.

Interkalární disky se v elektronovém mikroskopu jeví jako složitě utvářené *spojovací komplexy*, místa kontaktu sousedních buněk myokardu, kde místy dokonce mizí i intercelulární prostor a přilehlé úseky sarkolemmy sousedních buněk navzájem těsně naléhají. Tato místa umožňují rychlý přechod podráždění z buňky na buňku a tím i činnost rozsáhlejších oblastí myokardu jako celku. Do interkalárních disků jsou také zakotvena aktinová myofilamenta přiléhajících sarkomer myofibril sousedících buněk.

Vedle vlastního myokardu existuje ještě *systém modifikovaných buněk myokardu*, který je *specializován na tvorbu vzruchů pro srdeční činnost a na jejich rozvod po ostatním myokardu*. Tento systém se nazývá **převodní systém srdeční**. Buňky převodního systému vypadají jako pozměněné buňky myokardu: mají malý počet roztroušených myofibril a v bohatší sarkoplasmě je více mitochondrií a glykogenu než v buňkách okolního myokardu.

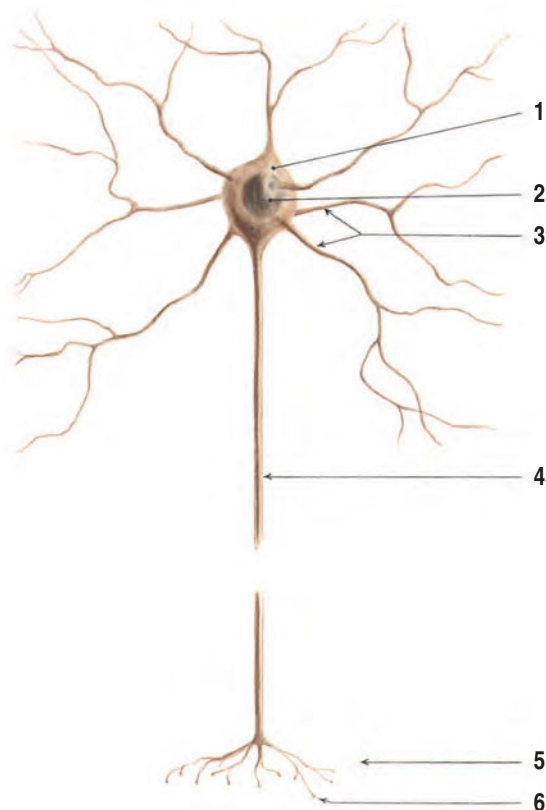
Buňky převodního systému, sestavené ve vlákna, mají nepravidelný tvar a četné výběžky; mezi buňkami je mnoho intercelulárních kontaktů, zatímco typické interkalární disky vytvořeny nejsou. V pokračování uzlů a svazků v myokardu vytváří převodní systém pod výstelkou srdečních komor tzv. *Purkyňova vlákna*. Jejich buňky jsou mnohem větší než elementy vlastního myokardu. (Blíže viz 3. díl, kapitoly Myocardium – myokard a Systema conducens cordis – převodní systém srdeční.)

Tkáň nervová

Nervová tkáň vytváří **centrální nervstvo** a **periferní nervy**. Je specialisována svou *dráždivostí* (vzrušivostí) a schopností podráždění – *vzruchy* – dále převádět. Nositeli těchto funkcí jsou **nervové buňky**. Vedle nich je v nervové tkáni přítomna **neuroglie**, jejíž některé buňky mají pro nervové elementy vedle podpůrné funkce i funkci výživnou, nutritivní; jiné buňky vytvářejí obaly nervových vláken a další mají schopnost obrannou, fagocytární.

Nervové buňky i buňky většiny neuroglie pocházejí ze zevního zárodečného listu, z tzv. *neuroektodermy*.

Nervová buňka, neuron. Morfologickou a funkční jednotkou nervové tkáně je *neuron* (obr. 31). Skládá se z *těla*, označovaného též *neurocyt* či *perikaryon*,



Obr. 31. NERVOVÁ BUŇKA, NEURON, se svými výběžky

- 1 perikaryon (tělo buňky)
- 2 jádro
- 3 dendrity
- 4 neurit (axon)
- 5 terminální arborisace
- 6 telodendrie

a z *výběžků*, rozlišených v **dendrity**, často bohatě větvené (jichž může být větší počet), a v **neurit** neboli **axon**, nevětvený nebo málo větvený. Neurit se větví až poblíž zakončení, v tzv. *terminální arborisaci*, jejíž větvičky se nazývají **telodendrie**. Nervová buňka a její výběžky jsou *funkčně polarisovány* tak, že podráždění vedou *dendrity dostředivě*, do těla buňky, *neurit odstředivě*, z těla buňky; neurit pak končí buď na dendritech či na těle jiné buňky nervové, nebo na svalových elementech, nebo na žláзовých buňkách. *Dendrity a neurity* se obvykle označují společným názvem **nervová vlákna**.

Neurony jsou různě veliké; těla buněk měří od 4 μm do 130 μm . Také tvar neuronů je rozmanitý, řídí se zpravidla počtem výběžků.

Jádra nervových buněk jsou kulatá, zpravidla chudá na chromatin; mají nápadný nukleolus.

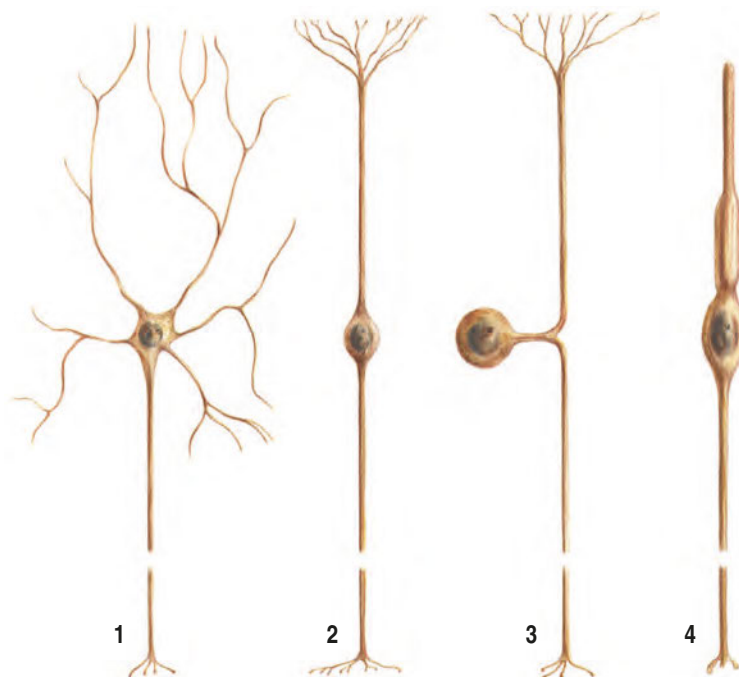
V *cytoplasmě* je množství ribonukleové kyseliny vázané na proteiny (ribonukleoproteiny), nápadně barvitelné a ve světelném mikroskopu uspořádané do hrudek zvaných

Nisslova substance; vzhled těchto hrudek se mění s činnostním stavem buňky. V cytoplasmě perikarya jsou jemné *neurofibrily*, zasahující i do dendritů

a do neuritu. Neurocyt plynule vytváří novou cytoplasmu a ta protéká do neuritu.

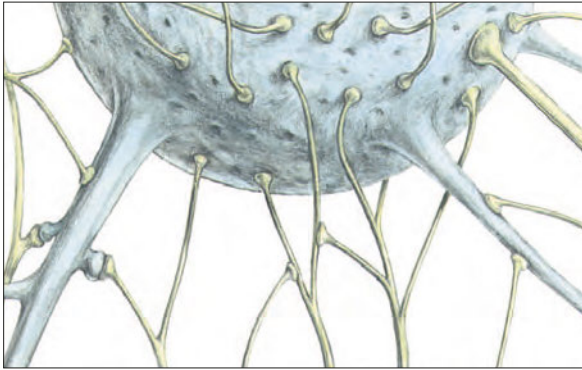
Podle počtu dendritů lze neurony třídit (obr. 32) na neurony *multi-polární*, s několika dendrity, jejichž odstupy dodávají buňce hvězdovitý nebo pyramidovitý tvar, a neurony *bipolární*, s jedním dendritem a jedním neuritem. Zvláštní tvar bipolárního neuronu představují tzv. *pseudounipolární* buňky, u nichž dendrit a neurit vystupují splynulé v jediném místě buňky a po krátkém společném průběhu se od sebe oddělují. Vyskytují se též neurony bez dendritů, *unipolární* (adendritické). Podle utváření neuritu jsou neurony dvojí: s *dlouhým axonem* probíhajícím na značnou vzdálenost od buňky (*Golgiho I. typ*) a s *krátkým axonem*, jenž končí v blízkém okolí svého perikarya (*Golgiho II. typ*).

Funkčně je nervová tkáň zapojena tak, že **přijímá podněty** z vnějšího i vnitřního prostředí organismu ve strukturách označovaných jako **receptory** (konce dendritů, jednoduché nebo zvláště upravené, nebo speciální nervové buňky – lat. recipere, přijímati). Podráždění je dendritem přivedeno do těla nervové buňky a odtud je buď axonem předáno na další nervové buňky (k integraci a zpracování podnětů), nebo je axonem převedeno ve formě „pokynů“ na výkonné orgány, **efektory**, tj. na svalovou tkáň či na žláзовé buňky. Převod podnětů z neuronu na neu-

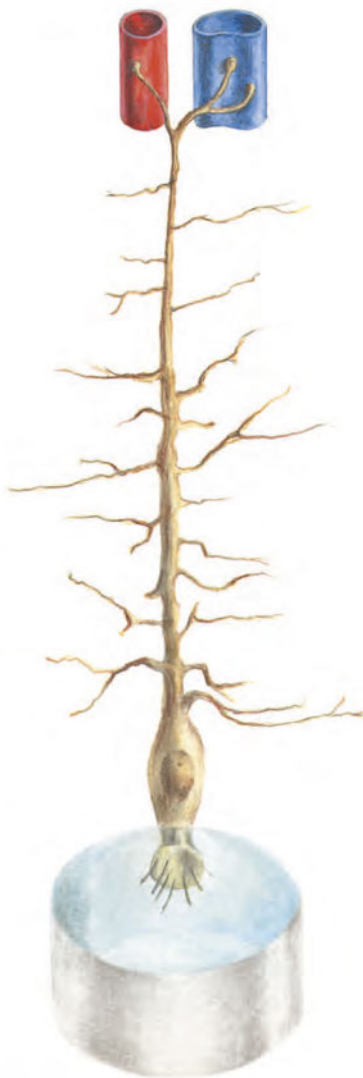


Obr. 32. TYPY NEURONŮ podle počtu a úpravy dendritů
1 multipolární neuron
2 bipolární neuron

3 pseudounipolární neuron
4 adendritický neuron (smyslová buňka sítnice oka)



Obr. 33. SYNAPSE axodendritické a axosomatické (schematický model)



Obr. 34. EPENDYMOVÁ BUŇKA a její vztah k dutině centrálního nervstva a k cévám (schematický model)

ron, zvaný **synapse** (obr. 33), se děje kontaktem telodendrií s dendrity nebo s tělem další nervové buňky; probíhá mezi membránami neuronů v místě dotyku, za účasti zprostředkujících chemických látek, tzv. **mediátorů**. (O vzniku, vedení a přenosu vzruchů blíže viz 3. díl, kapitolu Nervová buňka – neuron, a učebnice histologie a fyziologie.)

Synapse jsou místně odlišné, často složité. Jedna nervová buňka může být synapticky spojena s větším počtem jiných nervových buněk. V synapsích na sebe jednotlivé neurony navazují (převod vzruchu v synapsi je většinou jednosměrný) a mohou vytvářet nervové dráhy složené z řady neuronů. *Samostatnost jednotlivých neuronů* takového řetězce z hlediska vývoje, utváření, funkce, trofiky a možnosti regenerace je základem tzv. *neuronové teorie*.

Neuroglie zahrnuje různé buňky (viz též 3. díl, kapitulu Neuroglie). Podle tvaru a funkce se rozlišuje výstelka dutin centrálního nervstva, zvaná **ependym** (obr. 34), a tři skupiny vlastní glie: **makroglie** s paprskovitě rozvětvenými buňkami nazývanými *astrocyty* (obr. 35), **oligodendroglie** s malým počtem výběžků (obr. 36) a **mikroglie** (obr. 37) s buňkami menších rozměrů. Makroglie a oligodendroglie jsou neuroektodermového původu, mikroglie pochází patrně z mesenchymu. Vedle těchto základních druhů glie se objevují některé specialisované formy, např. *Mülleryovy podpůrné buňky* v sítnici oka apod.

Makroglie má významnou roli v transportu látek pro nervové buňky z krevních kapilár a zpět do kapilár (astrocyty nasedají svými výběžky na jedné straně na krevní vlásečnice a na druhé straně na nervové buňky).



Obr. 35. ASTROCYT, který částí svých výběžků obsazuje stěny cév, jinými výběžky obklápí nervovou buňku a přispívá její látkové výměně (schematický model)



Obr. 36. BUŇKA OLIGODENDROGLIE při gangliové buňce (schematický model)

Mikroglie má významnou fagocytární aktivitu, která se projeví zejména za patologických procesů odstraňováním destruované nervové tkáně.

Oligodendroglie má zvláštní funkční vztah k axonům nervových buněk, které jsou uvnitř centrálního nervstva (mimo úsek těsně u perikarya) zcela odděleny od okolí *obalem*, jenž je vytvořen oligodendroglíí a nazývá se *myelinová pochva*.



Obr. 37. BUŇKA MIKROGLIE při gangliové buňce; buňka mikroglie má fagocytární schopnost (schematický model)

Na *periferních nervech*, a to jak na axonech, tak na dlouhých dendritech (buněk spinálních ganglií), jsou obdobné obaly vytvářeny zvláštními buňkami neuroektodermového původu – **Schwannovými^{*)} buňkami**, označovanými někdy též názvem *periferní glie* (blíže viz 3. díl, kapitolu Neuroglie, a učebnice histologie).

^{*)} Friedrich Theodor Schwann (1810–1882), německý anatom, profesor v Lovani (Belgie). Formuloval buněčnou teorii ve stejné době jako J. E. Purkyně, ale výstižněji, a je proto považován za jejího autora.

ZÁKLADNÍ RYSY EMBRYONÁLNÍHO A KMENOVÉHO VÝVOJE

Vývoj jedince – ontogenese

Obecné pojmy

Vývoj jedince začíná oplozením vajíčka, při němž splývá zralá pohlavní buňka samičí (*vajíčko*, *oocyt*) a pohlavní buňka samčí (*spermie*).

Splynutím pohlavních buněk a jejich jader je v oplozeném vajíčku obnovena výbava dvojicemi (páry) chromosomů, tzv. diploidní sada, a tím úplná genetická informace příštího organismu; z každé z těchto dvojic (jinak přítomných v každé buňce těla) přešel totiž v průběhu dvou zracích dělení (meiosis) postupně jen jeden chromosom do zralé pohlavní buňky, která tedy má jen poloviční (haploidní) počet chromosomů.

Oplozené vajíčko se rychle dělí mitosami; po určitou dobu zůstávají po rozdělení každé buňky mezi rozdělenými dceřinými buňkami na povrchu vajíčka charakteristické rýhy. Dělení oplozeného vajíčka se proto nazývá **rýhování**.

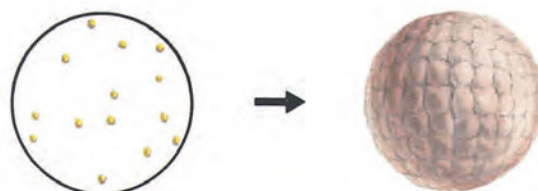
Průběh rýhování (i dalšího vývoje) je značně ovlivněn *množstvím a rozložením zásobních žlutkových hmot*, obsažených v plasmě vajíčka. Toto množství a jeho úprava jsou u živočichů druhově specifické. Proto se u různých živočichů setkáváme s různými typy rýhování. Je-li ve vajíčku malé množství žlutkové hmoty a je-li stejnoměrně rozptýlena, rýhuje vajíčko v celém rozsahu (obr. 38), úplně – rýhování totální – a všechny vznikající buňky jsou stejně velké (*rýhování ekvální*) nebo téměř stejně velké (*rýhování adekvální*). Tak rýhují vajíčka savců, s výjimkou savců vejcorodých. U ostatních obratlovců je rýhování různým způsobem ovlivněno množstvím a rozložením žlutkových hmot ve vejci.

Jestliže se i malé množství žlutku hromadí ve spodní části vejce (žlutkové částice jsou těžší), proběhne rýhování rychleji, v menší buňky a úplněji v části vajíčka bohatší plasmou; pomaleji, s tvorbou nápadně větších buněk a s ne zcela dokončeným rozdělením buněk pak rýhování probíhá v oblasti bohaté žlutkem. Rýhování je sice ještě totální (nebo subtotální), ale nestejnoměrné, *inekvální*. Úsek bohatý na plasmu se pak nazývá *pól animální* a v jeho oblasti vzniká buněčný materiál pro větší část zárodku. Opačný pól se žlutkem je *pól vegetativní* (obr. 39).

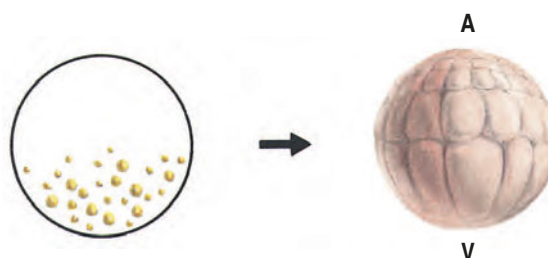
U plazů, ptáků a u vejcorodých savců vyplňuje žloutek většinu vejce a plasma je soustředěna jen jako terčík na animálním pólu. Protože se rýhování odehrává jen v terčíku, *disku*, *animálního pólu*, označuje se jako **rýhování diskoidální** (obr. 40).

Při totálním dělení vzniká po řadě rýhovacích dělení kulovitý shluk buněk, podobný plodu moruše, **morula** (obr. 41). Morula se mění dalším dělením buněk v dutý jednovrstevný váček, zvaný **blastula** (obr. 42). Procesem nazývaným **gastrulace** se pak jednovrstevná blastula mění ve *dvojvrstevný zárodek*, nazývaný **gastrula**. Vrstvami gastruly jsou vnější zárodečný list, **ektoderm**, a vnitřní zárodečný list, **entoderm**. Toto uspořádání těla existuje u řady skupin dospělých bezobratlých.

Gastrulace (srov. str. 40) probíhá u různých živočichů různě, ovlivněna (tak jako rýhování) vztahy animálního a vegetativního pólu a množstvím žlutkových hmot. Nejjednodušší je gastrulace *vchlípením* úseků blastuly tvořených vegetativním pólem, tzv. *invaginací* (obr. 43). Dutina gastruly se nazývá *prvostřevo*,



Obr. 38. RÝHOVÁNÍ TOTÁLNÍ A EKVÁLNÍ (nebo adekvální) u vajíčka s malým množstvím rovnoměrně rozptýleného žlutku



Obr. 39. RÝHOVÁNÍ TOTÁLNÍ INEKVÁLNÍ u vajíčka se žlutkovými hmotami soustředěnými při jedné straně

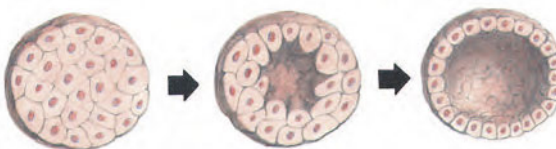
A – animální pól
V – vegetativní pól



Obr. 40. RÝHOVÁNÍ DISKOIDÁLNÍ u vajíčka s velkým žlutkem a se zárodečným terčíkem



Obr. 41. VZNIK MORULY postupujícím rýhováním



Obr. 42. VZNIK BLASTULY



Obr. 43. GASTRULACE INVAGINACÍ

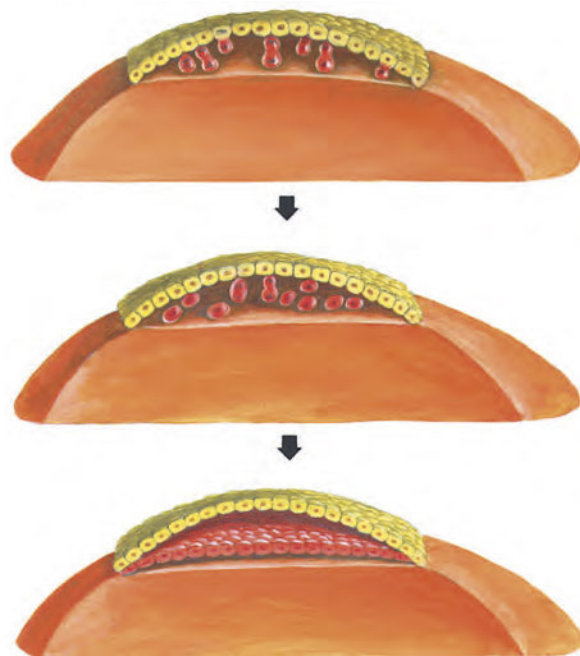
žlutě – ektoderm, červeně – entoderm

- | | |
|------------|---------------|
| 1 ektoderm | 3 archenteron |
| 2 entoderm | 4 blastoporus |



Obr. 44. GASTRULACE INVAGINACÍ DOPLNĚNÁ PŘERŮSTÁNÍM (epibolií)

žlutě – ektoderm, červeně – entoderm



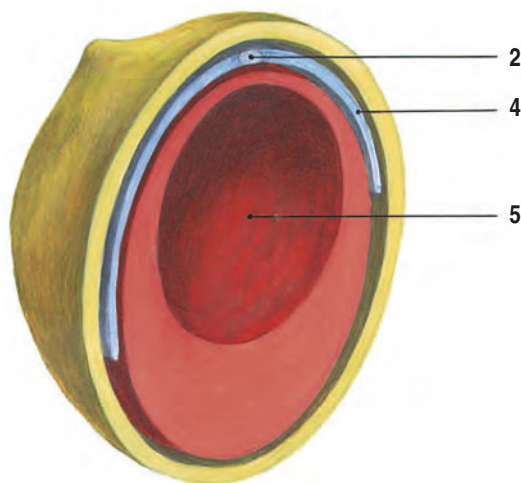
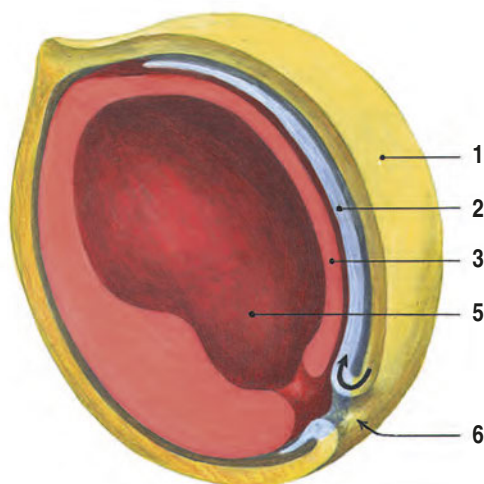
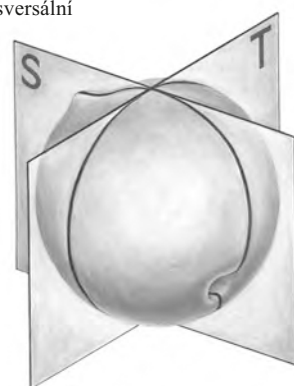
Obr. 45. GASTRULACE DELAMINACÍ zárodečného terčiku (schematický model)

žlutě – ektoderm, červeně – entoderm, oranžově – žloutek

S řez gastrulou v rovině sagitální

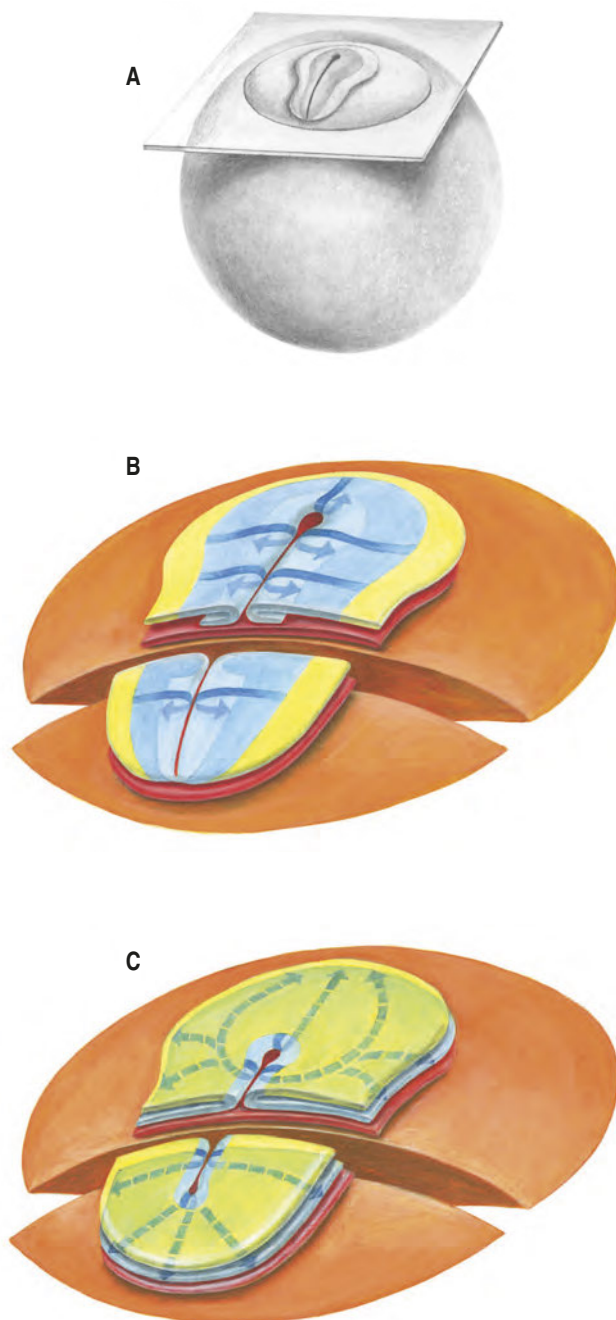
T řez gastrulou v rovině transversální

- | |
|-------------------------------|
| 1 ektoderm |
| 2 materiál chordy |
| 3 entoderm |
| 4 mesoderm po stranách chordy |
| 5 archenteron |
| 6 blastoporus |

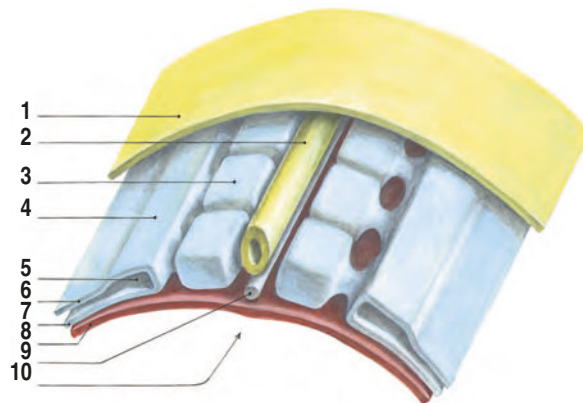


Obr. 46. VSTUP CHORDOMESODERMOVÉHO MATERIÁLU mezi ektoderm a entoderm gastruly u obojživelníků (schematický model)

žlutě – ektoderm, červeně – entoderm, modře – mesoderm



Obr. 47. VSTUP CHORDOMESODERMOVÉHO MATERIÁLU MEZI EKTODERM A ENTODERM ZÁRODEČNÉHO TERČÍKU u Sauropsid (schematický model)
 žlutě – ektoderm, červeně – entoderm,
 modře – mesoderm, oranžově – žloutek
 A zárodečný terčík modelově oddělený od žloutku
 B, C začátek a závěr postupu chordomesodermového materiálu (označeného modře) mezi ektoderm a entoderm terčíku (znázorněno též na příčném řezu)



Obr. 48. ZÁKLADNÍ SLOŽKY CHORDOMESODERMOVÉHO MATERIÁLU (schematický model)

žlutě – ektoderm a neurální trubice, červeně – entoderm,
 modře – mesoderm a chorda dorsalis

- 1 ektoderm
- 2 neurální trubice
- 3 somit
- 4 somatopleura
- 5 coelom
- 6, 7 pokračování somatopleury a splanchnopleury zevně, takže se v dalším vývoji dostane mimo tělo vlastního zárodku do jeho obalů (srov. obr. 49)
- 8 entoderm
- 9 chorda dorsalis
- 10 dutina žloutkového vaku (srov. obr. 49)

archenteron; otvor do dutiny gastruly, který po invaginaci entodermu zůstává, se nazývá *blastoporus*. U obratlovců je v místě *blastoporu* příští řitní část těla, zatímco *otvor ústní* se do dutiny entodermu *nově vytvoří* na opačném (předním) konci zárodku. Živočiškové se tak obecně dělí na protostomia, s ústy v místě *blastoporu* (většina bezobratlých), a na deuterostomia, jež prolamují nový ústní otvor (obratlovci).

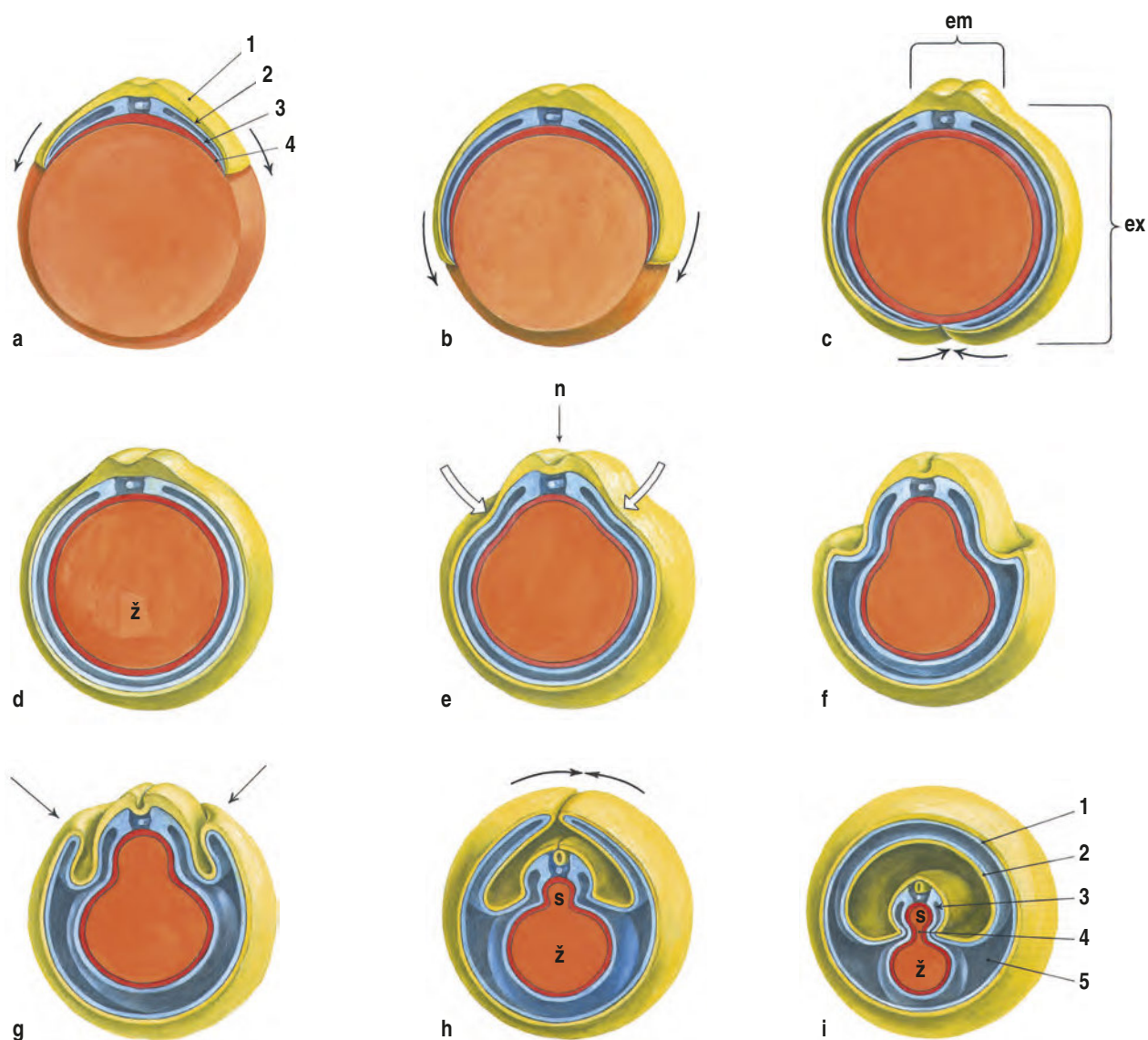
Gastrulace invaginací může být kombinována s přerůstáním (*epibolií*) ektodermu (obr. 44) přes invaginované úseky velkých buněk vegetativního pólu.

U vajíček s diskoidálním rýhováním se ektoderm oddělí odštěpením z povrchové vrstvy buněk – *delaminací*. Delaminace vznikne tak, že v příslušném časovém období se buňky rozrýhovaného terčíku dělí kolmo k povrchu, čímž vznikne dvojvrstevný zárodečný terčík, *odpovídající gastrule rozvinuté do plochy* (obr. 45).

Po gastrulaci, při které vznikly ektoderm a entoderm, se vyvíjí třetí, *střední zárodečný list*, **mesoderm**. Jeho vznik a *vstup mezi ektoderm a entoderm* se poněkud liší u jednotlivých tříd živočichů.

U gastrul nižších obratlovců vzniká mesoderm tím, že jeho příští buňky, které byly od počátku obsaženy v povrchové vrstvě blastuly a po gastrulaci jsou rozloženy při zadním okraji blastoporu, se odtud vsouvají dovnitř gastruly mezi ektoderm a entoderm, podél příští zádové strany zárodku (obr. 46). Ve střední čáře postupuje materiál příští hřbetní struny, *chorda dorsalis*, a po obou jejích stranách postupuje vlastní mesoderm. Celý vstupující soubor buněk se označuje též jako **chordomesodermový materiál**.

Chorda je trvalý orgán jen u kopinatce (*Amphioxus*); u obratlovců se vyvíjí, avšak jako celek se udrží jen dočasně, za embryonálního života.



Obr. 49. VZNIK ŽLOUTKOVÉHO VÁČKU, ODDĚLENÍ ZÁRODKU A VZNIK JEHO OBALŮ, ODDĚLENÍ STŘEVA OD ŽLOUTKOVÉHO VÁČKU u Sauropsid (schematicky)

žlutě – ectoderm, červeně – entoderm, modře – mesoderm

- a zárodečný terčik obrůstá ve směru šipek kolem žloutku
 - 1 ektoderm
 - 2 somatopleura
 - 3 splachnopleura
 - 4 entoderm
- b pokračující obrůstání žloutku
- c setkání obrůstajících složek
 - em embryonální úsek zárodku
 - ex extraembryonální úsek zárodečných listů
- d spojení obrůstajících složek
 - ž žlutkový váček
- e začátek oddělování embryonálního úseku, šipky označují místa vzniku amniových řas
 - n neurální rýha
- f vznik amniových řas za současného rozlišování embryonálního úseku

- g pokračování tvorby amniových řas (šipky)
- h setkání amniových řas, oddělování embrya od obalů a střeva od žlutkového váčku
 - s příští střevo
 - ž žlutkový váček
- i vytvoření amnia úplným splnutím řas, oddělení embrya od obalů, oddělení střeva od žlutkového váčku
 - 1 chorion s extraembryonální somatopleurou
 - 2 amnion s extraembryonální somatopleurou
 - 3 embryonální coelom
 - 4 ductus omphaloentericus
 - 5 extraembryonální coelom
 - s střevo
 - ž žlutkový váček s extraembryonální splachnopleurou

U plazů a ptáků (*Sauropsida*), u nichž má dvojvrstevný zárodek (s ektodermem a entodermem) podobu terčiku uloženého na velkém žloutku, vstupuje chordomesodermový materiál (také předtím obsažený v ektodermu) v místě tzv. *primitivní jamky* (u plazů); u ptáků vstupuje obdobně v místě buněčného shluku, zvaného *primitivní uzel* (v němž se pak vytvoří *primitivní jamka*), a dále v pokračování uzlu k ocasnímu konci zárodku, v tzv. **primitivním proužku**. Tato místa vstupu mesodermu vlastně odpovídají blastoporu typických invaginačních gastrul (obr. 47).

Mesoderm tvoří po vstupu mezi ektoderm a entoderm dvoji hlavní oblasti: podél chordy vytváří jednotlivé párové úseky zvané *segmenty*, **somity**, dále od chordy již není segmentován a štěpí se ve dva souvislé listy. Jeden z nich je přiložen k ektodermu a nazývá se **somatopleura**, druhý k entodermu a nazývá se **splanchnopleura**. Dutina mezi somatopleurou a splanchnopleurou je *tělní dutina* nazývaná **coelom** (lat. coeloma, -tis, řec. koilia, dutina, obr. 48).

Zárodečný terčik Sauropsid, uložený na animálním pólu žloutkové koule (a po vstupu chordomesodermového materiálu složený ze všech tří zárodečných listů), začne od svého okraje postupně obrůstat žloutkovou koulí směrem k vegetativnímu pólu, až ji úplně uzavře (obr. 49 a–d). Obrůstání se účastní entoderm se splanchnopleurou i ektoderm se somatopleurou. Zárodečné listy tedy vedle úseku, jenž vytvoří vlastní zárodek – **úsek embryonální**, přerůstají po žloutkové kouli v **příští úseky extraembryonální** (obr. 49 c). Také coelom tím vytvoří příští embryonální a extraembryonální část. Entoderm se splanchnopleurou obemknutím žloutku vytvářejí **žloutkový váček**, **saccus vitellinus**, zatím ještě společný s dutinou příštího střeva (obr. 49 d). Saccus vitellinus se pak postupně zaškrucuje v místě pupku (obr. 49 e–i) a zůstává se střevem spojen jen vývodem – **ductus omphaloentericus** (vitello-intestinalis) (řec. omfalos, pupek; enteron, střevo; lat. vitellus, žloutek; intestinum, střevo).

U Sauropsid se pak v souvislosti s vývojem vejce mimo vodní prostředí vyvinuly **obaly zárodku**: extraembryonální ektoderm s přilehlou somatopleurou se vyklenul nad embryo v duplikatury, tzv. *amniové řasy*, které se nad embryem, poklesajícím ke žloutkovému vaku, vyklenuly, setkaly a posléze uzavřely (obr. 49 e–i). Vyklenutím a uzavřením dvojíh řas vznikly z extraembryonálního ektodermu a ze somatopleury náraz *obaly dva* – vnitřní **amnion**, vytvářející dutinu či *vak amniový*, a vnější **chorion** (obr. 49 i). Prostor mezi oběma obaly je **extraembryonální coelom** (obr. 49 i). Do extraembryonálního coelomu se ještě vyklene vakovitá výchlípka entodermu střeva, zvaná *allantois*. Ta se u Sauropsid a u některých savců rozšíří tak, že vytvoří kolem zárodku další obal, jehož vnější vrstva splyne s choriem v tzv. *allantochorion*. (U člověka je *allantois* rudimentární.)

Z jednotlivých vývojových fází zárodku a jeho obalů, jak se objevily u obratlovců na různých stupních vývoje a které jsou uvedeny v předchozím textu, najdeme určité hlavní rysy za vývoje lidského zárodku, který má na začátku svého vývoje tvar a stavbu *zárodečného terčiku*, jak byl výše popsán u zárodků Sauropsid. Vývoj vajíčka a zárodku je u člověka (jako u všech tzv. placentálních savců) ovlivněn od samého začátku tím, že se velmi časně vyvíjí vnější obal, **chorion**, který pak zprostředkuje styk embrya s mateřským organismem a výživu embrya.

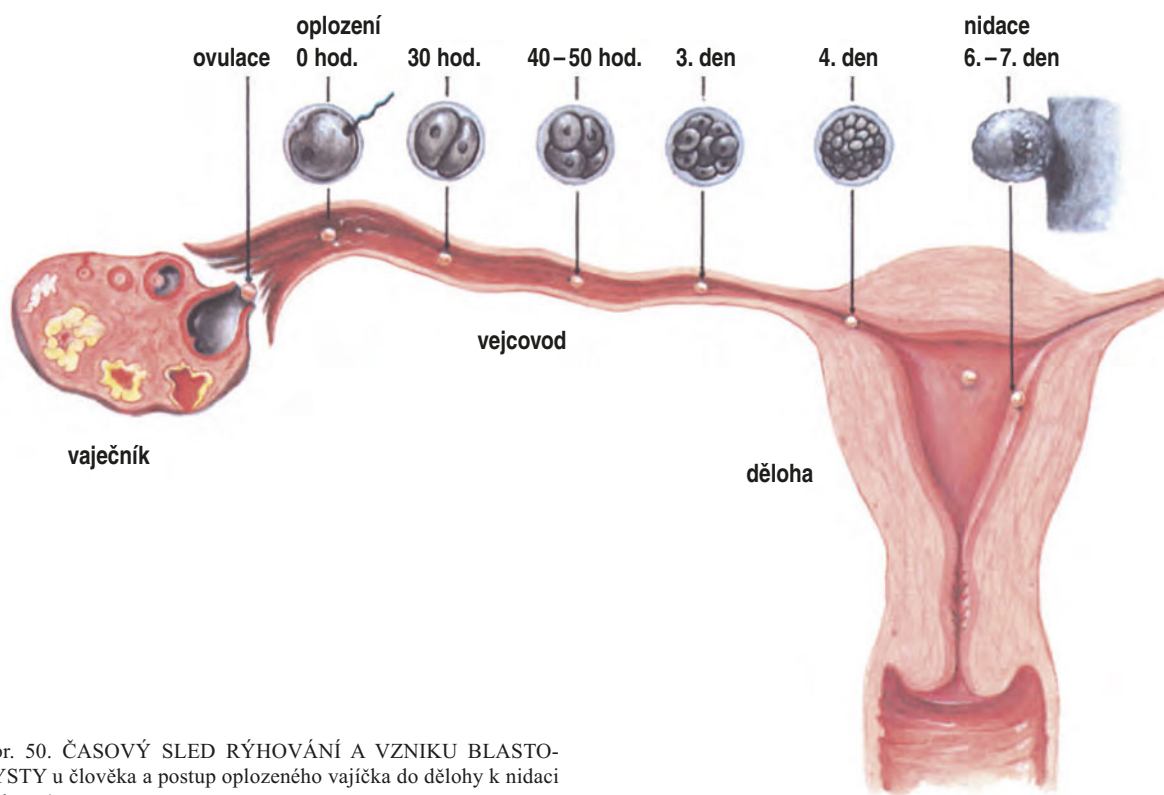
Vývoj zárodku člověka

Oplozené lidské vajíčko se dělí, rýhuje, za svého postupu vejcovodem do dělohy. *Rýhování je totální a ekvální*. Stadia dvou buněk (blastomer) je dosaženo přibližně za 20–30 hodin, čtyř buněk za 40–50 hodin od oplození; stadium dvanácti až šestnácti buněk se objevuje za 3 dny, typická **morula** je vyvinuta na konci 4. dne (obr. 50). Již v tomto stadiu je určen příští osud buněk: vnější buňky vytvoří *obal*, vnitřní buňky moruly vytvoří *vlastní zárodek*.

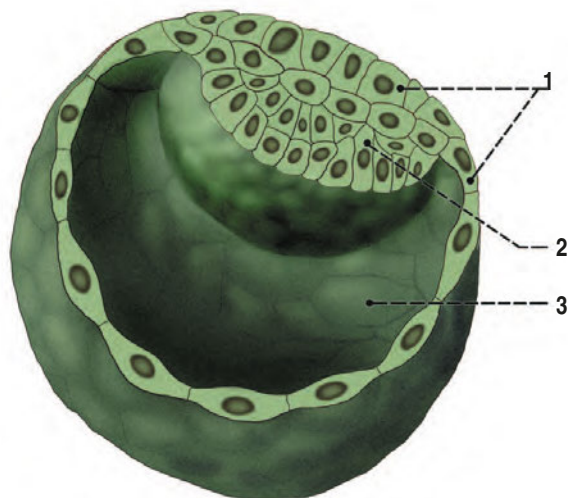
Po 4. dnu vývoje přechází morula z vejcovodu do dělohy. V morule se vytvoří **dutina**; *vnější buňky* vytvářejí obal dutiny, nazývaný **trofoblast** (řec. trofé, výživa), *vnitřní buňky* jsou přisedlé jako hrouda na jednom místě k trofoblastu a nazývají se **embryoblast**. Celý útvar se nyní označuje jako **blastocysta** (obr. 51). Od 6. do 7. dne po oplození se blastocysta postupně zanoří do sliznice dělohy (obr. 50). Tento děj se nazývá **nidace** vajíčka (uhníždění, lat. nidus, hnízdo) a probíhá v kombinaci invazivního růstu a působení proteolytických enzymů produkovaných trofoblastem, které rozruší buněčná spojení epithelu děložní sliznice. Blastocysta se do sliznice zanořuje pólem, při kterém je embryoblast. *Buňky trofoblastu* se 8. dne vývoje diferencují ve dvě vrstvy. *Vnitřní vrstva* se skládá z jednotlivých buněk a označuje se jako **cytotrofoblast**. *Zevní vrstva* ztrácí hranice mezi buňkami, které splývají v mnohojaderný útvar zvaný **syncytiotrofoblast**. Začíná se na blastocystě tvořit v místě embryoblastu a postupně se šíří kolem celé blastocysty (obr. 52–54) tím, že do něho migrují a navzájem splývají buňky cytotrofoblastu.

Buňky embryoblastu se mezitím diferencují v zevní vrstvu větších buněk přilehlých k trofoblastu – **epiblast** – a ve vrstvu nízkých kubických buněk při dutině blastocysty – **hypoblast** (obr. 52A). Protože není možné srovnání s blastulou a s gastrulou nižších živočišných forem, označuje se vyvíjející se savčí zárodek s obaly jako **plodové vejce**.

Ve 2. týdnů vývoje (8. dne) se v epiblastu objeví *duťinka* (obr. 52B), která se rychle zvětšuje a vytvoří **amniový váček** (obr. 53A). (Proliferující buňky epiblastu, které ohraničují amniový váček proti cytotrofoblastu, se někdy označují jako *amnioblasty*.) Následně (9. dne) vyrůstá od okrajů hypoblastu membrána tvořená plochými buňkami migrujícími



Obr. 50. ČASOVÝ SLED RÝHOVÁNÍ A VZNIKU BLASTOCYSTY u člověka a postup oplozeného vajíčka do dělohy k nidaci (schema)



Obr. 51. BLASTOCYSTA ČLOVĚKA (schematický model)

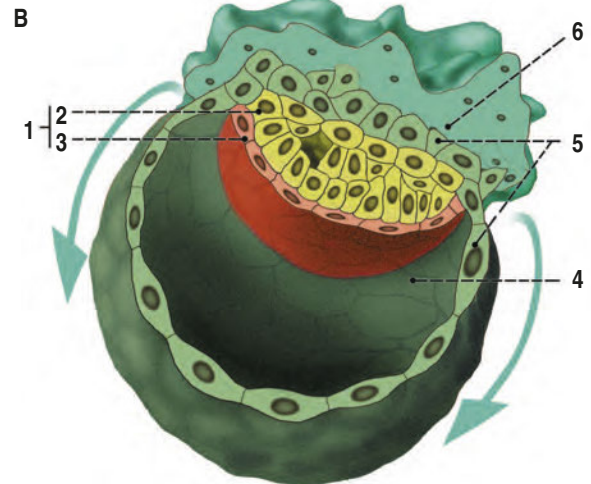
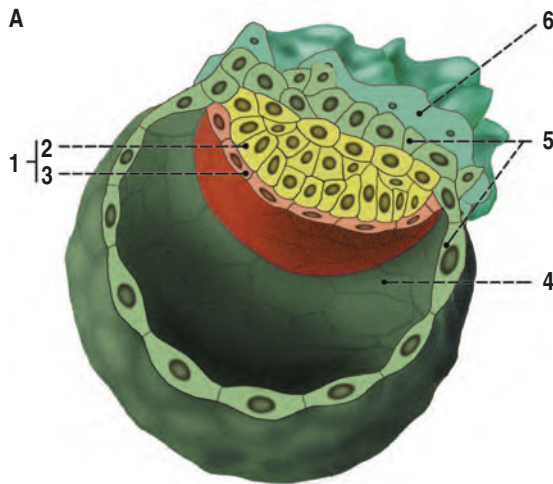
- 1 trofoblast
- 2 embryoblast
- 3 dutina blastocysty (v analogii s blastulou někdy nepřesně označovaná jako blastocoel)

z hypoblastu – **exocoelomová membrána, Heuserova membrána** (*extraembryonální entoderm*), která se rychle šíří po vnitřním povrchu cytotrofoblastu, až uzavře dutinu (obr. 53A) označovanou jako **primitivní žloutkový váček**.

Okrsek, ve kterém se buňky amniového váčku stýkají s buňkami primitivního žloutkového váčku, je **dvojvrstevný zárodek, zárodečný terčík** (obr. 53A, B, 54). Je tvořen *epiblastem* a *hypoblastem*, a je to vlastní základ příštího embrya a plodu.

Po vzniku Heuserovy membrány a primitivního žloutkového váčku se 11. a 12. dne od jeho zevní strany oddělují buňky, které jako jemné řídké vazivo vyplní a rozšíří štěrbinu mezi cytotrofoblastem (zevně) a Heuserovou membránou i amniovým váčkem (navnitř). Tento materiál se označuje jako **extraembryonální mesoderm** (obr. 53B).

Popsaný vznik Heuserovy membrány a extraembryonálního mesodermu je vázán na pozorování u člověka. Podle nálezů u jiných savců než u člověka (myš) se buňky extraembryonálního mesodermu oddělují z kaudálního konce tvořícího se primitivního proužku (viz dále) a z cytotrofoblastu, a Heuserova membrána je jejich povrchovým derivátem.



Obr. 52. DIFERENCIACE EMBRYOBLASTU A TROFOBLASTU

A diferenciacie buněk epiblastu a hypoblastu, cytotrofoblastu a syncytiotrofoblastu

B vznik dutiny amniového váčku; šipky ukazují růst syncytiotrofoblastu

1 vnitřní buňky blastocysty – zdroj buněk embrya a amniového váčku

2 buňky příštího epiblastu a amniového váčku

3 hypoblast

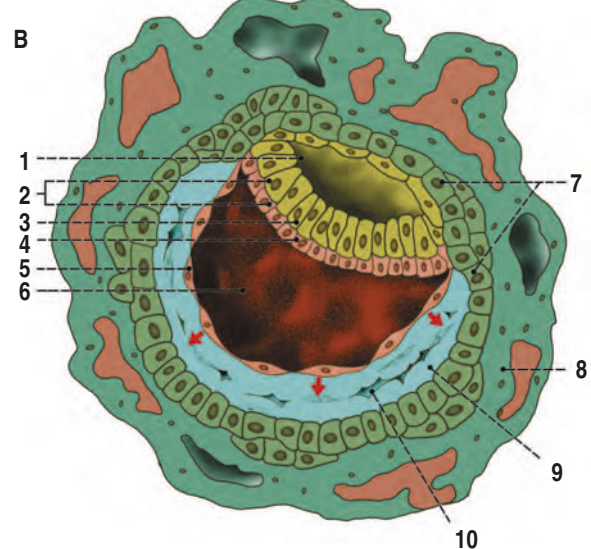
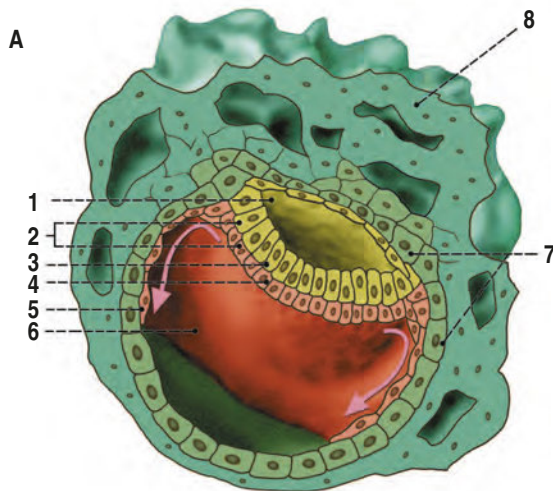
4 dutina blastocysty

5 cytotrofoblast

6 syncytiotrofoblast

žlutě – epiblast a materiál amniového váčku, červeně – hypoblast, zeleně – cytotrofoblast, modrozeleně – syncytiotrofoblast

Upraveno podle Larsen's Human Embryology, 4. vyd., 2009



Obr. 53. VÝVOJ HEUSEROVY MEMBRÁNY A EXTRAEMBRYONÁLNÍHO MESODERMU

A vývoj Heuserovy membrány (srov. text)

B vznik extraembryonálního mesodermu (srov. text)

1 amniový váček

2 dvojvrstevný zárodečný terčík

3 epiblast

4 hypoblast

5 Heuserova membrána (šipky označují její růst)

6 primitivní žloutkový váček

7 cytotrofoblast

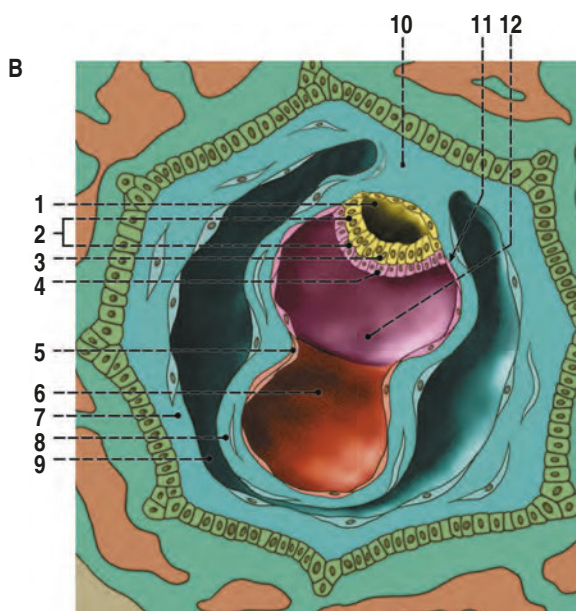
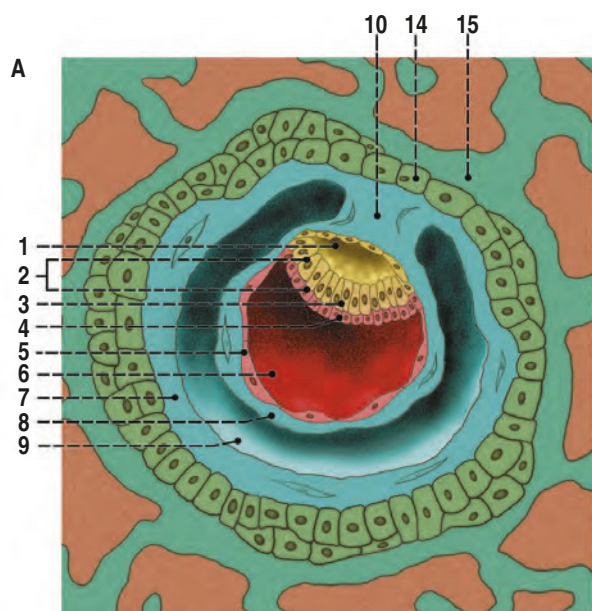
8 syncytiotrofoblast

9 extraembryonální mesoderm

10 štěrbinami v extraembryonálním mesodermu vzniká extraembryonální coelom

žlutě – epiblast a amniový váček, červeně – hypoblast, modře – mesoderm, zeleně – cytotrofoblast, modrozeleně – syncytiotrofoblast

Upraveno podle Larsen's Human Embryology, 4. vyd., 2009



Obr. 54. VÝVOJ EXTRAEMBRYONÁLNÍHO COELOMU
A SEKUNDÁRNÍHO ŽLOUTKOVÉHO VÁČKU

A extraembryonální coelom

B nová proliferace z hypoblastu, která uzavře a oddělí nový menší sekundární žlutkový váček

C oddělení a zánik zbytků primárního žlutkového váčku

1 amniotický váček

2 zárodečný terčík

3 epiblast

4 hypoblast

5 Heuserova membrána

6 primitivní žlutkový váček

7 extraembryonální somatopleura

8 extraembryonální splanchnopleura

9 extraembryonální coelom

10 zárodečný stvol

11 nová proliferace z hypoblastu uzavírající menší sekundární žlutkový váček

12 sekundární žlutkový váček

13 odškrcené zanikající zbytky primitivního žlutkového váčku

14 cytotrofoblast

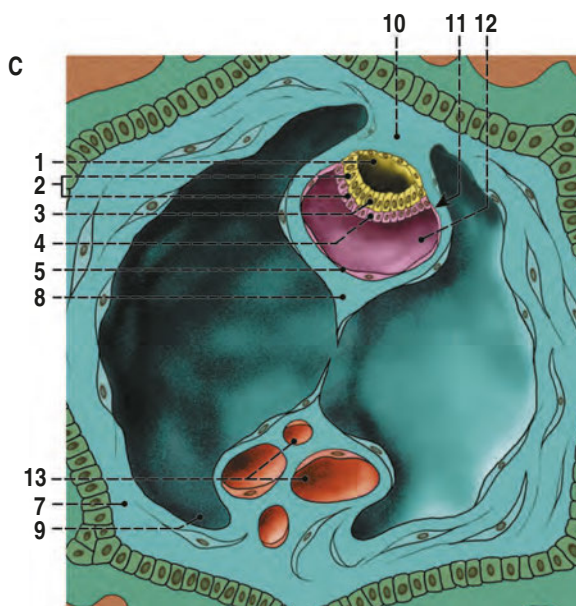
15 syncytiotrofoblast

žlutě – epiblast a amniotický váček, červeně – hypoblast,

modře – mesoderm, zeleně – cytotrofoblast,

modrozeleně – syncytiotrofoblast

Upraveno podle Larsen's Human Embryology, 4. vyd., 2009



V extraembryonálním mesodermu vzniká systém dutin (obr. 53B, 54A), které postupně splynou v dutinu jedinou, kolem níž se extraembryonální mesoderm rozestoupí. Jeho vrstva přiléhající ke žlutkovému váčku se označuje jako **extraembryonální splanchnopleura** a vrstva přiléhající zvenčí k amniotickému váčku a zevnitř k cytotrofoblastu se označuje jako **extraembryonální somatopleura** (obr. 54). Trofo-

blast s připojenou somatopleurou je **chorion** (obr. 54). Zbytek původního spojení trofoblastu s embryoblastem, jdoucí jako část extraembryonálního mesodermu od zadního konce zárodečného terčíku na chorion, se nazývá **zárodečný stvol** (obr. 54) a představuje základ pro příští **pupěčník**. Prostor mezi extraembryonální somatopleurou choria na straně vnější a extraembryonální somatopleurou amniotického