

SPECIÁLNÍ KINEZIOLOGIE

Ivan Dylevský

Upozornění pro čtenáře a uživatele této knihy

Všechna práva vyhrazena. Žádná část této tištěné či elektronické knihy nesmí být reprodukována a šířena v papírové, elektronické či jiné podobě bez předchozího písemného souhlasu nakladatele. Neoprávněné užití této knihy bude **trestně stíháno**.

Používání elektronické verze knihy je umožněno jen osobě, která ji legálně nabyla a jen pro její osobní a vnitřní potřeby v rozsahu stanoveném autorským zákonem. Elektronická kniha je datový soubor, který lze užívat pouze v takové formě, v jaké jej lze stáhnout s portálu. Jakékoliv neoprávněné užití elektronické knihy nebo její části, spočívající např. v kopírování, úpravách, prodeji, pronajímání, půjčování, sdělování veřejnosti nebo jakémkoliv druhu obchodování nebo neobchodního šíření je zakázáno! Zejména je zakázána jakákoliv konverze datového souboru nebo extrakce části nebo celého textu, umísťování textu na servery, ze kterých je možno tento soubor dále stahovat, přitom není rozhodující, kdo takovéto sdílení umožnil. Je zakázáno sdělování údajů o uživatelském účtu jiným osobám, zasahování do technických prostředků, které chrání elektronickou knihu, případně omezují rozsah jejího užití. Uživatel také není oprávněn jakkoliv testovat, zkoušet či obcházet technické zabezpečení elektronické knihy.





Copyright © Grada Publishing, a.s.

prof. MUDr. Ivan Dylevský, DrSc.

SPECIÁLNÍ KINEZIOLOGIE

Recenze:

Prof. MUDr. Miroslav Kučera, DrSc.

Prof. MUDr. Leoš Navrátil, CSc.

© Grada Publishing, a.s., 2009

Vydala Grada Publishing, a.s.

U Průhonu 22, Praha 7

jako svou 3542. publikaci

Odpovědná redaktorka Mgr. Jitka Straková

Sazba a zlom Václav Juda

Perokresby Jana Nejtková

Fotografie a grafy z archivu autora

Počet stran 184

1. vydání, Praha 2009

Vytiskly Tiskárny Havlíčkův Brod, a.s.

Husova ulice 1881, Havlíčkův Brod

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

Postupy a příklady v 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.

Všechna práva vyhrazena. Tato kniha ani její část nesmějí být žádným způsobem reprodukovány, ukládány či rozšiřovány bez písemného souhlasu nakladatelství.

ISBN 978-80-247-1648-0 (tištěná verze)

ISBN 978-80-247-6768-0 (elektronická verze ve formátu PDF)

© Grada Publishing, a.s. 2011

Obsah

Úvod aneb Creative reading	7	3.6 Motorické struktury kůry mozku	54
1 Obecné principy funkční neuroanatomie	9	3.6.1 Stavba a zapojení motorické kůry	55
1.1 Evoluční principy vzniku nervového řízení	10	3.6.2 Primární motorická oblast	57
1.1.1 Difuze nervová soustava	10	3.6.3 Premotorická oblast	58
1.1.2 Gangliová a trubicovitá nervová soustava	11	3.6.4 Extrakortikospinální motorický systém	60
1.2 Informace, komunikační model, neurony a glie	12	3.6.5 Doplňkové motorické oblasti	60
1.2.1 Informace a komunikační model	12	4 Řídící systémy motoriky	63
1.2.2 Neurony	14	4.1 Archemotorika – třetí motorický systém	63
1.2.3 Glie	18	4.2 Paleomotorika – mediální motorický systém ..	65
1.3 Konektivita centrálního nervového systému	19	4.3 Neomotorika – laterální motorický systém	66
1.3.1 Synaptický přenos informací	20	5 Axiální systém	69
1.3.2 Extrasynaptický přenos informací	22	5.1 Pohybový segment	70
2 Základy neurochemie	25	5.1.1 Nosné komponenty segmentu	70
2.1 Neurotransmitery a neuromodulátory	27	5.1.2 Fixační komponenty segmentu	76
2.1.1 Monoaminy	27	5.1.3 Hydrodynamické komponenty segmentu	79
2.1.2 Aminokyseliny	31	5.1.4 Kinetické komponenty segmentu	81
2.1.3 Neuropeptidy	32	5.1.5 Kinematické komponenty segmentu	84
2.1.4 Plynné mediátory	33	5.1.6 Základní kinematická analýza axiálního systému	87
2.2 Základní neurochemické systémy	34	5.2 Sektory axiálního systému	88
2.2.1 Noradrenergický systém	35	5.2.1 Sektory axiálního systému – základní pojmy	88
2.2.2 Dopaminergický systém	36	5.2.2 Sektory axiálního systému – funkční význam	89
2.2.3 Serotonergický systém	37	5.2.3 Zakřivení páteře	90
2.2.4 Acetylcholinergický systém	38	5.2.4 Stabilita osového systému	90
3 Základy neuroanatomie motoriky	39	5.3 Kinematika hrudníku a břišní stěny	91
3.1 Motorické struktury míchy	40	5.3.1 Kinetika žeber	92
3.1.1 Stavba míchy	40	5.3.2 Kinematika dýchání	92
3.1.2 Funkce míchy	41	5.3.3 Kinematika hrudních sektorů	95
3.2 Motorické struktury kmene	43	5.3.4 Kinematika břišní stěny	96
3.2.1 Stavba kmene	43	6 Kineziologie horní končetiny	99
3.2.2 Motorická jádra hlavových nervů	45	6.1 Kinetika a kinematika pletence horní končetiny	100
3.3 Motorické struktury mozečku	47	6.1.1 Pasivní komponenty pletence	101
3.3.1 Stavba mozečku	47	6.1.2 Aktivní komponenty pletence	103
3.3.2 Funkční členění mozečku	50	6.1.3 Kinematika lopatky	105
3.4 Motorické struktury talamu	51	6.2 Kinetika a kinematika paže a předloktí	106
3.4.1 Stavba talamu	51	6.2.1 Kostra paže	106
3.4.2 Motorická jádra talamu	52	6.2.2 Articulatio humeri	107
3.5 Motorické struktury bazálních ganglií	52	6.2.3 Kinetika a kinematika ramenního kloubu	108
3.5.1 Stavba bazálních ganglií	52		
3.5.2 Funkce bazálních ganglií	53		
3.5.3 Poruchy funkce bazálních ganglií	54		

6.2.4	Kostra předloktí	112	7.2	Kinetika a kinematika stehna a bérce	137
6.2.5	Articulatio cubiti	113	7.2.1	Kostra stehna	137
6.2.6	Kinetika a kinematika loketního kloubu	115	7.2.2	Articulatio coxae	138
6.3	Kinetika a kinematika ruky	119	7.2.3	Kinetika a kinematika kyčelního kloubu	140
6.3.1	Kostra ruky	119	7.2.4	Kostra bérce	146
6.3.2	Klouby ruky	120	7.2.5	Articulatio genus	148
6.3.3	Kinetika a kinematika kloubů ruky	122	7.2.6	Kinetika a kinematika kolenního kloubu	150
6.3.4	Koordináční systém prstů	129	7.3	Kinetika a kinematika nohy	153
7	Kineziologie pánve a dolní končetiny	131	7.3.1	Kostra nohy	153
7.1	Kinetika a kinematika pletence dolní končetiny	132	7.3.2	Klouby nohy	156
7.1.1	Pasivní komponenty pletence	132	7.3.3	Kinetika a kinematika kloubů nohy	159
7.1.2	Aktivní komponenty pletence	135	7.3.4	Nožní klenba	165
				Základní literatura	167
				Rejstřík	171

Úvod aneb Creative reading

Ročně prý přibývají dva exobity informací (exobit, také exit – $Ei = 10^{18}$ bitů). Má ještě cenu číst?

Existuje rozsáhlý koncept tzv. creative reading. Primárním cílem tvůrčího čtení není pouhé získávání informací, ale především zjištění záměru autora a práce s jeho záměrem. Výběr a zpracování informací je v exobitovém světě vždy marná a nutně neúplná činnost. Je proto vhodné ponechat tuto sisyfovskou práci na autorovi. Příjemci – čtenáři nebo studentovi – má být určen autorský záměr, tj. způsob myšlení, výběr informací a jejich třídění. Případnému čtenáři těchto řádků přenechávám na laskavém zvážení, kolik našich učebnic, monografií a nejrozmanitějších textů tyto zásady naplňuje.

Čtení a psaní jsou asi poslední tvůrčí činnosti, které nám ještě zbývají. V době, kdy množství informací vytváří mlhu, ve které se nedá nic podstatného najít, by se asi mělo začít s výukou kreativního čtení a nácvikem schopnosti rychle rozpoznat záměr (nebo jeho absenci) ve čteném textu a co nejrychleji tak rozptylovat kouř faktoidů, který nás dusí.

Je zde ale ještě další problém. Autor každého textu v něm zároveň kóduje nebo nekóduje svého budoucího čtenáře. Pokud to neudělá nebo není schopen to udělat (text je např. banální, nepřehledný, nesrozumitelný, nepřínosný atd.), zmizí autorský nezáměr v černé informační díře. Většina odborných textů (97 %) není nikdy čtena. Možná, že tato tristní zjištění nejsou jen důsledkem nezvladatelného množství informací, neinformací a dezinformací, ale snad má na této situaci podíl i nedostatečně nebo špatně formulovaný autorský záměr a z něj vycházející model čtenáře.

Problém není pouze v tom, že vycházejí knihy a časopisy, které nikdo nečte. Lidské společenství, lidské komunity, včetně těch odborných (profesních), formuje jazyková (textová) komunikace. Jedině tehdy, když budou lidé schopni vybírat z nekonečného množství informací autorské záměry a pracovat s nimi a jen s nimi, vznikne globální společnost. Jinak se nevytvoří nebo se rozpadne.

Přeji čtenářům Speciální kineziologie, aby autorský záměr v dalším textu našli a uvědomili si i jeho kontinuitu s Obecnou kineziologií.

1 Obecné principy funkční neuroanatomie

Evoluční principy vzniku nervového řízení
Informace, komunikační model, neurony a glie
Konektivita centrálního nervového systému

„Soudím, že pánbůh, tvořící člověka, silně přecenil svoje možnosti.“
(O. Wilde, 1856–1900)

SYNOPSIS

Ludwig von Bartalanfy – uzavřený a otevřený systém:

- uzavřený systém – nemá vazby s okolím
- otevřený systém – vytváří vazby s okolím

Informace = míra uspořádanosti, **synapse** = informační rozhraní, **přenos informací** – synaptický nebo extrasynaptický

Vstup → **transformace** → **výstup**

Neuron = **polarizace** + **diskontinuita**

Neuronální teorie (doktrína): dynamická integrace neuronů a glie

Klíčová slova: informace, systém, excitabilita, konduktivita, neuroblast, neuron, synapse, informace, synaptogeneze, glie, jádra, nervové dráhy, kvantový mozek

Účelová definice systému říká, že **systém je soubor (soustava) souvisejících prvků uspořádaných do účelného celku**, tj. takového celku, který vykazuje určité vlastnosti nebo chování. Kritériem účelnosti systému je jeho schopnost optimalizovat tok informací, materiálu a energie.

Strukturu systému tvoří jednotlivé stavební prvky, části systému, které mají nebo nemají vazbu na okolí systému. Nemá-li systém vazby, jde o **uzavřený systém**; systém s funkčními vazbami je **otevřený systém**. Souboru systémových vazeb říkáme **vstup(y)**. Živé systémy jsou otevřené a jejich existence je závislá na sekvenci tří procesů: **vstupu** → **transformaci** → **výstupu**.

REPETITORIUM – LUDWIG VON BARTALANFY

Rakouský teoretický biolog **Ludwig von Bartalanfy** je považován za zakladatele obecné systémové teorie v biologii (Das biologische Weltbild, 1949; General System Theory, 1968) (obr. 1.1). Bartalanfy se kriticky

postavil proti dobovému chápání zoologických a botanických soustav a k pojetí tzv. morfogenetických systémů. Po roce 1949, kdy působil ve Spojených státech a v Kanadě, dokonale pochopil interdisciplinární a univerzalistické myšlenkové proudy amerických univerzit a aplikoval je ve vývojové biologii, sociologii, psychologii, dynamické morfologii, auxologii a cyto-genetice nádorového růstu. Základní myšlenkové kon-

cepty Bartalanfyho přístupu jsou geniálně jednoduché. Bartalanfy si uvědomil, že klasické modely, které jsou celá staletí předmětem biologického i společenského zkoumání (od sluneční soustavy, přes buněčné organely,



Obr. 1.1 Ludwig von Bartalanfy (1901 až 1977)

až po srovnávací lingvistiku), jsou pojímány jako **uzavřené systémy** a vše, co je ovlivňuje, je jakoby a priori zahrnuto ve studovaném modelu. Znamená to, že celý časoprostor modelu je ignorován a pozorovatel vychází z chybného předpokladu subjektivní znalosti všech faktorů působících na jím studovaný systém.

Bartalanfy vytvořil **koncept otevřeného systému**, to je systému, jehož vstupy ovlivňují strukturu systému a výstupy působí na jeho okolí.

Systémový přístup je účelový postup myšlení nebo způsob řešení a interpretace problémů, přičemž zkoumané jevy jsou chápány celistvě (komplexně), tzn. v jejich vnitřních i vnějších souvislostech – vztazích. Systémový přístup umožňuje postihnout a spojit rozdílnou problematiku speciálních vědních oborů v jejich obecné strukturovanosti a úplnosti. Představuje tak **univerzální pořádací přístup**.

Podle všeobecné teorie systémů prochází naše poznání třemi fázemi: v první etapě se zkoumá **organizovaná jednoduchost systému**, v druhé etapě **neorganizovaná složitost systému** a ve třetí etapě **organizovaná složitost systému**.

Pokusíme se minimalizovat přístup první etapy – analýzu nervové soustavy metodami makroskopické a mikroskopické neuroanatomie, i když je základní, a soustředíme se na etapy zbývajících.

1.1 Evoluční principy vzniku nervového řízení

Základní skladebné elementy nervových soustav charakterizuje **excitabilita, sekreční aktivita a konduktivita**. Nervová soustava, jejíž stavební prvky splňují uvedená kritéria, je vytvořena až u **mnohobuněčných živočichů**. Jednobuněčné organismy jsou sice schopné reagovat na vnější podněty, ale nejsou u nich vytvořeny žádné specializované buňky ani stabilnější spoje umožňující převádět preferenční signály. Informační signály jsou mezi buňkami předávány přímo – chemickými nebo mechanickými kontakty.

Klíčovým evolučním posunem k vytvoření řídicího systému typu nervového systému byl zřejmě rozvoj konduktivních schopností neuroblastů a prvních neuronů.

První podmínkou vzniku konduktivních systémů je diferenciací buněčných povrchů, to je **polarizace neuroblastů**, a vývoj specializovaných výběžků – axonů a dendritů. „Praneuroblasty“ měly totiž zřejmě výběžky, které podle situace plnily eferentní (motorické), aferentní (senzorické) i interneuronální funkce.

Druhou podmínkou pro formování sítí je **vznik specializovaných kontaktů** mezi neurony a mezi neurony a efektorů (svaly, žlázy). Neuroblasty produkovaly sice látky typu neuromediátorů, neuromodulátorů a neurohormonů (rozlišení viz dále), které byly zpočátku zcela nebo převážně transportovány intercelulárním prostorem, ale jejich cílové působení bylo zcela závislé na receptorovém systému příjemce, to znamená, že centralizace řízení byla minimální. Celý systém neuroblastů je v této podobě v podstatě identický s řídicími systémy žláz s vnitřní sekrecí, jak je známe u obratlovců.

Třetí podmínkou vývoje již velmi komplikovaných sítí nervového systému obratlovců byla **optimalizace mechanismu přenosu informací**.

Existují dva základní (známé) způsoby poměrně rychlého přenosu informací: elektrický a chemický.

1. Elektrický přenos zůstal plně zachován u jednodušších organismů, ale se stoupající komplikovaností nervových soustav a zvyšujícími se nároky na jejich stabilitu a dynamičnost se projevil jeho dvě základní vlastnosti:

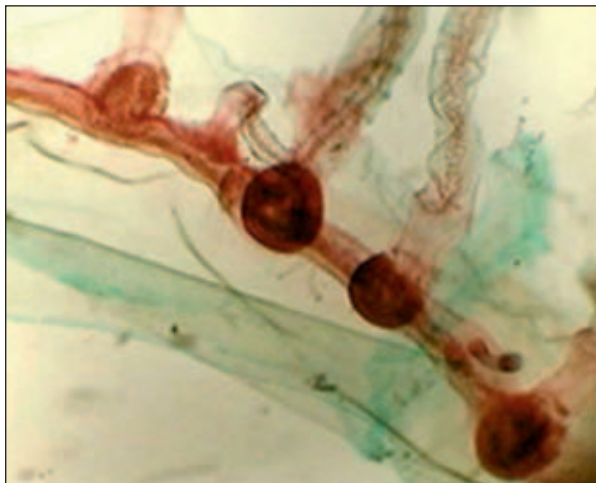
- V mnohaneuronových sítích nemůže být elektrický přenos ovlivňován individuální kvalitou postsynaptických neuronů.
- Elektrický přenos nevykazuje na synapsích žádné podstatné zdržení, takže je vhodný především pro synchronní dráždění většího počtu neuronů.

Zmíněné vlastnosti vyřadily elektrický přenos z další vývojové perspektivy. V multineuronálních systémech nepředstavují totiž obě uvedené vlastnosti žádnou výhodu – spíše kapacitu řízení omezují a zvyšují jeho rigiditu.

2. Chemický přenos signálu se stal u komplikovanějších živočišných forem rozhodující. Neuromediátory a neuromodulátory lépe splňují požadavek maximální efektivity a komplexity řízení přenosu informací (viz dále).

1.1.1 Difuzní nervová soustava

Za nejprimitivnější typ nervové soustavy je tradičně považována **rozptýlená (difuzní) nervová soustava** žahavců (*Cnidaria*). V tomto typu nervové soustavy jsou nervové buňky izolované, a pokud je budeme považovat za „praneurony“ nebo „praneuroblasty“, chybí jim ještě základní systémové atributy – netvoří síť a nemají diferencovány ani jednotlivé, jednosměrně průchodné synapse.



Obr. 1.2 Medúzovec *Gonionemus* sp. (SM)

REPETITORIUM – CNIDARIA (obr. 1.2)

Žahavci jsou samostatným kmenem oddělení *Diblastica* (vývojové stáří 680–700 milionů let). Mají diferencovány mechano-, chemo- a fotoreceptory. Jde převážně o mořské živočichy velké několik milimetrů až dva metry (třídy: korálnatci, kalichovky, čtyřhranky, medúzovci, polypovci).

Mezi tkáněmi odvozenými z ektodermu a entodermu je v těle žahavců rosolovitá hmota označovaná jako **mezoglea**. V této vrstvě jsou rozptýleny buňky schopné kontrakce (tzv. myocyty a nematocyty) a buňky považované za primitivní nervové elementy. Bývají v těsném kontaktu se smyslovými buňkami uloženými na povrchu těla.

Neuroblasty difuzních nervových soustav syntetizují **neuromediátory** a **neuromodulátory** typu aminů, acetylcholinu, serotoninu a různých peptidů. Tyto biologicky aktivní látky jsou vylučovány do intercelulárních prostorů nebo na membrány prvotních efektorů (myocytů, nematocytů apod.).

Tvorba chemicky aktivních látek (transmiterů a modulátorů) předchází nejen vývoji elektrické aktivity vlastního neuronu, ale i vývoji elektrosenzitivity výkonných (cílových) orgánů – myocytů, nematocytů. Cílové orgány, např. myocyty hub, nereagují na elektrickou stimulaci, ale jsou citlivé na chemické látky tvořené a uvolňované prvotními neurony.

Sekreční aktivita neuroblastů difuzních nervových soustav je prvotním specifickým vývojovým znakem budoucích neuronů. **Excitabilita** je až sekundární vlastnost, vznikající jako schopnost buněčné membrány reagovat **aktivní depolarizací** na zevní podněty.

Konduktivita neuroblastů má určitá specifika. Je sice pravda, že i prvok bez specifických nervových buněk je schopen reagovat na podráždění elektrickou aktivitou jiné partie buňky, ale zásadní rozdíl je ve způsobu rozvodu podráždění. Podráždění je původně vedeno výhradně intracelulárními, převážně nemembranózními strukturami – teprve u neuroblastů žahavce jde o procesy probíhající výlučně na membránách.

Vývoj specializovaných neuronů trval asi delší dobu. O různých fázích jejich vývoje není dost informací, ale jak sekreční aktivity neuroblastů, tak schopnost depolarizace jsou obecné biologické vlastnosti řady buněk – nejsou tedy specifické pouze pro neurony a jejich předchůdce. Specializované neuroblasty mohou tedy pocházet z různých buněčných typů. Z morfologického hlediska šlo zřejmě o rozmanité typy bohatě rozvětvených buněk.

1.1.2 Gangliová a trubicovitá nervová soustava

Vývoj neuronů jako vysoce specializovaných buněk je provázen obecnou tendencí všech řídicích systémů – **postupnou centralizací řízení**. Smyslem centralizace je zkrácení času, ekonomizace převodu a zpracování informací generovaných receptory a distribuovaných na efektorů.

Prvním krokem v evoluční centralizaci je **žebříčkovitá nervová soustava** u bilaterálně souměrných živočichů – kroužkovců a členovců. Anatomicky jde o soubor neuronů tvořících uzliny – ganglia, která jsou vzájemně propojena pásy neuronů připomínajícími žebřík. Zároveň s formací žebříčkovité soustavy dochází k jasnému oddělení dostředivých, tj. senzoric- kých, spojů přivádějících informace z receptorů, a odstředivých motorických drah, které přivádějí vzruchy k efektorům.

Gangliová nervová soustava ploštenců a měkkýšů je dalším krokem k centralizaci. Vzniká ze žebříčkovité soustavy postupnou redukcí nervových pásů a další diferenciací ganglií. V gangliových soustavách se poprvé objevuje i nový typ integračních jednotek – **komplexní synapse**. Tento typ interneuronálního spojení zřejmě nejlépe splňuje požadavek maximální efektivity a komplexity řízení s minimálním počtem řídicích jednotek.

Další vývoj komplexních synapsí je zajímavý. Souběžně s celulární a subcelulární diferenciací neuronu dochází totiž k izolaci jednotlivých spojů, tj. vlastně ke ztrátě komplexity mezibuněčných kontaktů nervových buněk. Morfologické zjednodušení je paradoxně pro-

váženo větší variabilitou a zvětšením výkonu celého systému. Je proto evolučně výhodnější pro budování sítí – synapse tvoří rozhraní.

Postupný vývoj synapsí je provázen i značnou labilitou vznikajících spojů. **Stabilizace a fixace** spojů je enormně závislá na posilování – aferentaci. **Modifikace** synapsí je pak výsledkem dlouhodobého posilování preferenčních signálů. Evoluce gangliové nervové soustavy je **evolucí preferenčních spojů**.

Gangliové nervové soustavy mají kromě synapsí i další vývojovou novinku, nový buněčný element – **glii**. Gliové buňky jsou považovány za buňky zajišťující látkovou výměnu neuronů, ochranu neuronů, stálost iontového i objemového prostředí, imunitní zabezpečení neuronů a vytvářející nosnou strukturu („skelet“) nervového systému (viz také dále).

Trubicovitá nervová soustava je typická využitím především bohatě rozvětvených buněk vytvářejících složitý systém spojů. Například výběžky savčích neuronů tvoří až 99 % objemu neuronů.

Evoluce trubicovité nervové soustavy je **evolucí sítí**. Základní pravidlo sítí říká: *Stejně uspořádání jednotlivých prvků sítě generuje stejný efekt*. Morfo-genetické procesy formují strukturu sítě, a tím podmiňují i její funkční projevy.

Stavební a funkční rozdíly mezi systémem trubicovitým a gangliovým jsou zásadní. Gangliové soustavy jsou v zásadě pouze izolované shluky, skupiny vzájemně – byť preferenčně – propojených neuronů. Při vývoji trubicovitých soustav obratlovců dochází především ke dvěma procesům:

- **invaginaci nervové tkáně „en bloc“**, čímž vzniká trubice
- **expanzi povrchu trubice**, čímž vznikají mozkové váčky a mozek

Na buněčné a subbuněčné úrovni jde zřejmě o výsledek rozdílné adhezivity povrchu neuroblastů. Hypoteticky lze dovodit, že jeden z klíčových rozdílů mezi gangliovou (bezobratlí) a trubicovitou nervovou soustavou (obratlovci) je v genetickém kódování **adhezivních molekul** cytoplazmatických membrán neuroblastů.

Formace sítí je provázena dramatickým růstem **počtu neuroblastů**, tj. vysokou proliferační aktivitou, jejich komplikovanou **prostorovou distribucí** (migrací) a **prostorovou orientací**, provázenou tvorbou vysokého počtu spojů – **synaptogenezí**.

Distribuce neuroblastů je úzce svázána s lokalizací glie. Putující neuroblasty jsou do definitivní polohy vedeny gliálními vlákny. Pohyb neuroblastů po gliálním povrchu je obdobou pohybu generovaného molekulárními motory kinezinu a dyneinu (viz

Obecná kineziologie). Migrace je multifaktoriální proces. Je modulována neuromodulátory (glutamát, GABA), růstovými faktory (epidermal growth factor – EGF), změnami polarity, adhezivními molekulami a enviromentálními faktory (viz dále).

Klíčovou cestou k individualizaci nervového systému, resp. mozku, je **synaptogeneze**. Teprve početné spoje jsou schopné formovat z masy neuronů sítě, funkční okruhy, dráhy apod.

Procesy spojené s utvářením sítí jsou interpretovatelné ve dvou krajních rovinách. Tak zvaná **selektivní hypotéza** synaptogeneze předpokládá postupnou redukci původně nadměrného počtu diferencovaných synapsí. Redukce spojů následně vede ke stabilizaci celého systému. Naproti tomu **konstruktivistická hypotéza** akcentuje postupný nárůst počtu synapsí z malého výchozího počtu jako důsledek stále se stupňující aferentace. Obě hypotézy mají racionální jádro, ale je k nim nutné připojit několik pozorování ze synaptogeneze vyvíjející se mozkové kůry savců, včetně kůry lidského mozku.

Embryonální synapse se objevují jako nenápadné denzní ploché zóny na neuronálních výběžcích. Je jich redundantní množství. Nezralé synapse jsou i v postnatálním období velmi labilní struktury a fixují se jen tehdy, jsou-li posilovány. Aferentaci a fixaci synapsí je nutné chápat jako mnohotvárný proces, který není závislý pouze na klasické „zevní“ stimulaci zprostředkované receptory, ale je výsledkem souhry a interakcí řady faktorů: metabolických, trofických, hormonálních a genetických. Z hlediska lokalizace synapsí je synaptogeneze topograficky i časově heterogenní proces.

Pokud tato dílčí zjištění zobecníme a pokusíme se pouze o postižení základního evolučního významu synaptogeneze, pak obě uvedené hypotézy nejen nejsou vzájemně v rozporu, ale dokonce se poměrně dobře doplňují. Část synapsí – zřejmě menšina – je determinována geneticky. Většina synapsí je formována ad hoc – zkušenostně.

1.2 Informace, komunikační model, neurony a glie

1.2.1 Informace a komunikační model

Proces řízení je možný pouze při nepřetržitém přísunu informací. Pojem **informace** je jeden z nejobecnějších pojmů, kterými – obvykle bez definičního vymezení – operuje současná věda a filozofie. Neurčitost, která termín *informatio* provází, je zřejmá již z jeho pů-

vodního jazykového užití. V klasické latině označoval neurčitou představu, obraz předmětu v šeru.

Nervový systém slouží k příjmu, zpracování a případnému uložení informací. Zpracování informací chápeme také jako proces, jehož součástí může být vypracování odpovědi, tj. **reakce organismu**.

Co je to tedy informace? Univerzální definice neexistuje a již z povahy problému je zřejmé, že je nemožné ji vytvořit. V běžné komunikaci je informace zpráva, sdělení. Informaci můžeme chápat i jako míru uspořádanosti systému, to znamená, že informace je opakem entropie. Komunikační teorie pracuje s definicí, že jde o každý **znakový projev**, který má smysl pro komunikátora i příjemce. Termodynamický přístup považuje informaci za veličinu, jejíž energetická hodnota je úměrná zmenšení entropie systému.

Biologická představa informace akcentuje význam struktury a látkové výměny: Kde existuje struktura a metabolismus, tam je generována i informace. Pro neurobiologické chápání periferního i centrálního nervového systému je snad nejvhodnější **antropo-centrická definice informace** Norberta Wienera (obr. 1.3). „*Informace je označení obsahu toho, co si systém vyměňuje s vnějším a vnitřním prostředím v procesu přizpůsobování a aktivního života v něm.*“



Obr. 1.3 Norbert Wiener (1894–1964)

REPETITORIUM – ZÁKLADNÍ KYBERNETICKÉ POSTULÁTY
Základní axiomy lze shrnout do několika bodů:

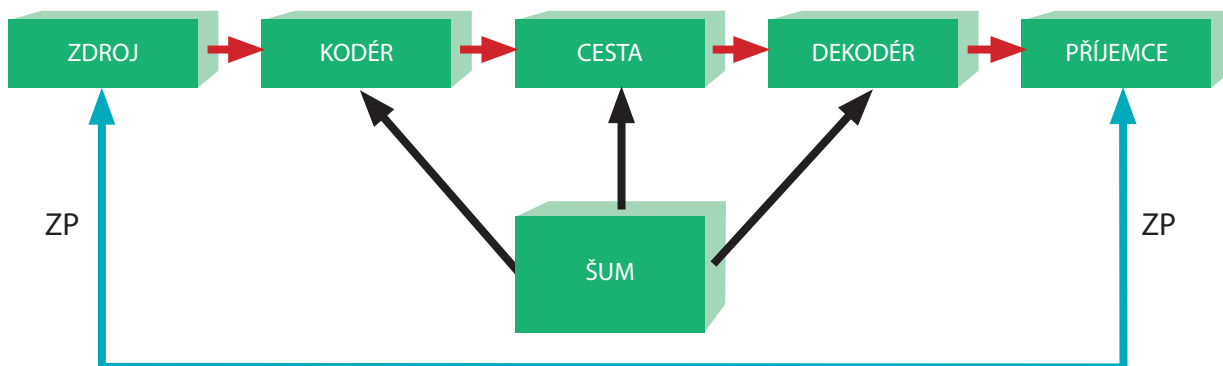
- **princip zpětné vazby:** způsob informačního spojení – situace, kdy výstup systému ovlivňuje zpětně jeho vstup
- **informace:** výsledek hodnocení smyslových vjemů nebo zpracování a organizace dat; množství informace odpovídá množství odstraněné neurčitosti
- **modely:** systémy různé fyzikální podstaty, které mají podobné chování, takže lze jeden model studovat popisem chování jiného modelu
- **zákon nutné variety:** chceme-li ze systému odstranit neurčitost, pak množství odstraněné neurčitosti nemůže být větší než kapacita řídicího systému; řídicí systém musí kopírovat systém řízeného (být jeho modelem)

V důsledku obrovského rozvoje výpočetních a komunikačních technologií a nepochybně i vlivem optiky kybernetického pohledu na biologické struktury a procesy jsou při popisu nervového systému často užívány technické termíny. Ne vždy je však tato terminologie ideální i pro živé systémy.

Pro jednoduchost je při aplikaci pojmů z oblasti informatiky nejvhodnější vycházet z klasického **Shannonova-Weaverova komunikačního modelu** (obr. 1.4).

Co pod jednotlivými složkami komunikačního modelu, který nebyl primárně určen pro biologické objekty, chápat?

- **Zdroj** je struktura schopná vybírat, identifikovat a odesílat informace. V našem slovníku jde buď o **receptor**, nebo o samotný **neuron**. Informace má v nervovém systému člověka dvě konkrétní podoby: na výbězcích a na tělech neuronů je



Obr. 1.4 Shannonův-Weaverův komunikační model

zdroj – source: výběr a identifikace; kodér – coder: kódování informace; přenosová cesta – channel: přenos informace; dekodér – decoder: odtajnění, zpětný překlad informace; příjemce – receiver: příjem informace; šum – noise: zkreslení; ZP – zpětná vazba

informace v podobě změny elektrického napětí na povrchové buněčné membráně; na synapsích jde o chemický přenašeč – mediátor.

- **Kodér** je překladatel telemetrické informace do „řeči“, ve které bude přenášén. Strukturálně jde opět o receptor nebo neuron, který transformuje některou z forem energie na změnu elektrického potenciálu. Například chuťový podnět, tj. vazba chuťově aktivní látky na receptory buněčné membrány, vyvolá změnu depolarizačního potenciálu na membráně receptorové buňky, zvýšení intracelulární koncentrace vápníku a uvolnění mediátoru na synapsi.
- **Přenosovou cestu** (přenosový kanál) tvoří fyzická forma toho, čím je informace přenášena. V nervovém systému jde především o systém neuronálních výběžků (axonů, dendritů), intercelulárních prostorů a likvorových cest.
- **Dekodér** je překladatel došlé (prošlé) informace do jazyka, ve kterém je akceptovatelný, tj. pro cílovou strukturu čitelný. Pro nervovou soustavu je dekodérem cílový neuron, resp. různě rozsáhlá skupina neuronů, např. neuronová pole projekčních oblastí mozkové kůry.
- **Šum** znamená zkreslení informace. Žádný systém pro přenos informací není úplně chráněn před jejich zkreslením. V podmínkách nervového systému jde o zkreslení buď fyzikálně-chemické, nebo sémantické. Základním prvkem, který v nervovém systému může redukovat šum, je paměť.

Komunikační model rozkládá systém záznamu, převodu a zpracování informací na jednotlivé složky, které mohou být v technickém prostředí imitovány mechanickými, elektrickými nebo optickými prvky. Celý systém pak umožňuje studium podílu a významnosti jeho jednotlivých komponent pro přenos a zpracování informací.

V biologické struktuře, kterou je nervový systém, je klíčovým prvkem systému nervová buňka – neuron.

1.2.2 Neurony

Klasická **neuronová teorie** (Cajal, Golgi, 1933) definuje neuron jako *specializovanou buňku včetně všech výběžků schopnou přijímat, transformovat, vést a předávat specifické signály*. Neuron je považován za základní genetickou, stavební, trofickou a funkční jednotku nervového systému.

Jako každá definice je i definice neuronu určitou abstrakcí. Základními funkčními jednotkami všech

gangliových a trubicovitých nervových soustav jsou vlastně „**dynamické interakce skupin neuronů a glií**“. (K této „dynamické jednotce“ se vrátíme v závěru kapitoly.)

REPETITORIUM – NEURONOVÁ

TEORIE

Neuronová teorie nebo také **neuronová doktrína** byla zásadním způsobem formulována španělským lékařem a neurohistologem, nositelem Nobelovy ceny (spolu s C. Golgim, 1906) **Ramónem y Cajalem** v roce 1933 (obr. 1.5).

Neuronová teorie vychází ze dvou tvrzení:

- Neuron je **dynamicky polarizován** – informace se šíří od dendritů přes perikaryon na neurit a neuritem k presynaptické membráně.
- Mezi neurony **neexistuje kontinuita cytoplazmy** – neurony jsou spojeny synapsí a vytvářejí přesně definované sítě.

Přes určité výhrady (Cajalova tvrzení se hodí především pro multipolární neurony) jsou principy neuronové teorie všeobecně platné.

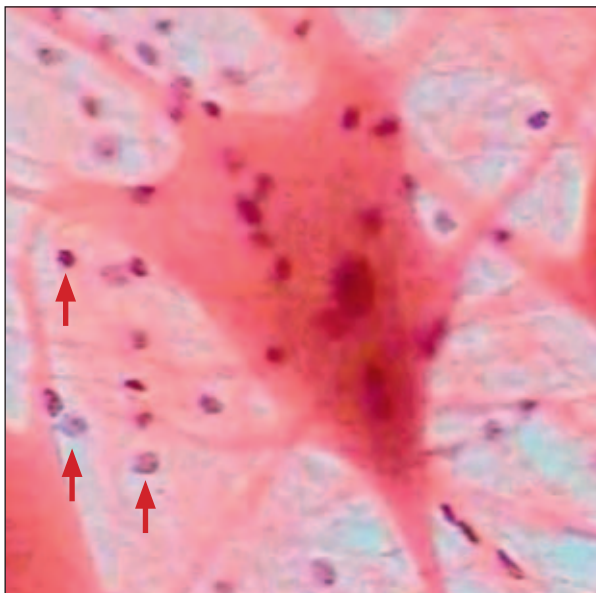


Obr. 1.5 *Santiago Ramón y Cajal (1852 až 1934)*

■ Neuron – buněčné organely

Nervová buňka (neuron) je tvořena **buněčným tělem** (perikaryon, soma) a **výběžky** (neurit, dendrity). Jako tělo se označuje ta část neuronu, která obsahuje buněčné jádro obklopené cytoplazmou. Aferentních výběžků – dendritů – je většinou několik (nejméně dva), eferentní výběžek je obvykle jeden a označuje se názvem neurit nebo axon. Buněčné tělo neuronu má různou velikost – nejmenší těla jsou v rozmezí 6–10 μm, největší dosahují okolo 100 μm (obr. 1.6).

Buněčná membrána pokrývá povrch perikarya a neuronálních výběžků. Membrána se, podobně jako u jiných buněk, skládá z dvouvrstvy fosfolipidů oddělených vrstvou proteinů. Buněčná membrána je dynamická struktura, která je v průběhu života neuronu stále obměňována. Důležitou složkou neuronální membrány jsou glykoproteinové komplexy označované jako **membránové receptory**. Receptory jsou vazebnými místy pro mediátory, pro peptidové neuromodulátory a pro hormony. Jsou tak základní struk-



Obr. 1.6 Tělo míšního alfa-motoneuronu (SM)
šipky – drobné interneurony v okolí těla motoneuronu

turou pro poměrně rychlou komunikaci mezi neurony, zprostředkovanou **signálními molekulami**. Tyto molekuly se mohou vázat nejen na receptory membránové, ale i na **receptory cytoplazmatické**.

Strukturálně jsou receptory bílkovinné molekuly, které po navázání signální molekuly mění (konformují) svůj tvar a prostorové uspořádání. Touto změnou ovlivňují i sousedící molekulární komponenty membrány.

Buněčné jádro je obvykle uloženo uprostřed těla neuronu. Je obklopeno zdvojenou jadernou membránou. Jádro obsahuje chromatinovou síť a jadérko. Morfologicky se zásadně neliší od jader jiných somatických buněk (DNK). Jaderná membrána obsahuje póry, kterými jaderná hmota komunikuje s cytoplazmou buněčného těla.

Jadérko vytváří specifickou RNK, která zajišťuje proteosyntézu neuronu.

Endoplazmatické retikulum prostupuje cytoplazmatický prostor neuronu. Jde o systém cisteren a tubulů, který komunikuje s extracelulárním prostorem. Na povrchu endoplazmatického retikula jsou navázány **ribozomy**. Ribozomy jsou složeny z RNK. Endoplazmatické retikulum s navázanými ribozomy se považuje za tzv. hrubé endoplazmatické retikulum a je hlavním proteosyntetickým aparátem neuronu. Větší shluky endoplazmatického retikula jsou po obarvení bázičnými barvivou viditelné i ve světelném mikroskopu jako tzv. Nisslova (tigroidní) substance.

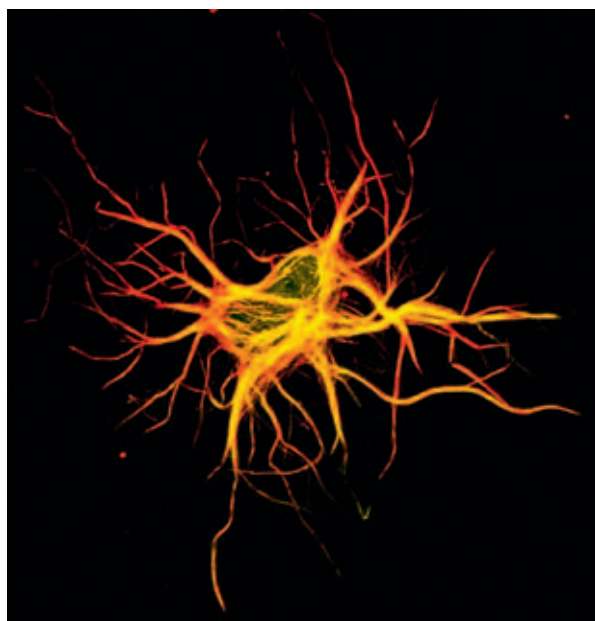
Část ribozomů je rozptýlena v cytoplazmě nebo se shlukuje a vytváří **polyzomy**.

Golgiho aparát je uložen v blízkosti jádra. Morfologicky jde o soubor plochých cisteren a váčků. Proteiny (např. signální molekuly) vznikající v endoplazmatickém retikulu jsou ve formě transportních váčků dopravovány do Golgiho aparátu. Zde dochází k jejich dalším chemickým změnám a ve formě sekrečních váčků (granul) jsou následně dopravovány k povrchu neuronu nebo do cytoplazmy.

Lysozomy jsou malé váčky obsahující hydrolytické enzymy. Tyto enzymy mají schopnost štěpit bílkoviny, tuky, eventuálně cizorodé látky, které proniknou do nitra neuronu. Obecně jsou považovány za „trávicí systém“ buněk.

Mitochondrie jsou oválné útvary uložené v buněčném těle, ale i v jeho výběžcích. Na vnitřních membránách mitochondrií jsou lokalizovány enzymy zajišťující energii pro metabolismus neuronu. Tyto enzymy jsou také označovány jako „respirační“. V mitochondriích je ADP přetvářen na ATP a jako zdroj pro produkci ATP je využívána glukóza.

Cytoskelet (vnitřní kostru neuronů) formují organely, které mají především vláknitý a trubicovitý tvar. Souborně jsou označovány jako neurofibrily (neurotubuly) a jejich funkcí je udržovat tvar neuronu, podílet se na intracelulárním transportu a za určitých podmínek generovat pohyb nervových buněk (obr. 1.7).



Obr. 1.7 Cytoskelet neuronu – červeně zvýrazněné jsou protilátky proti bílkovinám cytoskeletu (SM)

Neurofibrily se skládají ze tří kategorií vláknitých bílkovin:

- **Mikrofilamenta** jsou aktinová vlákna, která se vyskytují hlavně v axonech a zvláště četná jsou v rostoucích axonech.
- **Mikrotubuly** lze pozorovat ve všech výbězcích neuronu. Zajišťují tvar výběžků a transport organel a materiálů uvnitř neuronu a podílejí se také na transportu z buněčného těla do presynaptického zakončení axonu (tzv. anterográdní transport) i na transportu opačným směrem (tzv. retrográdní transport).
- **Neurofilamenta** udržují tvar neuronů a prostorové uspořádání organel.

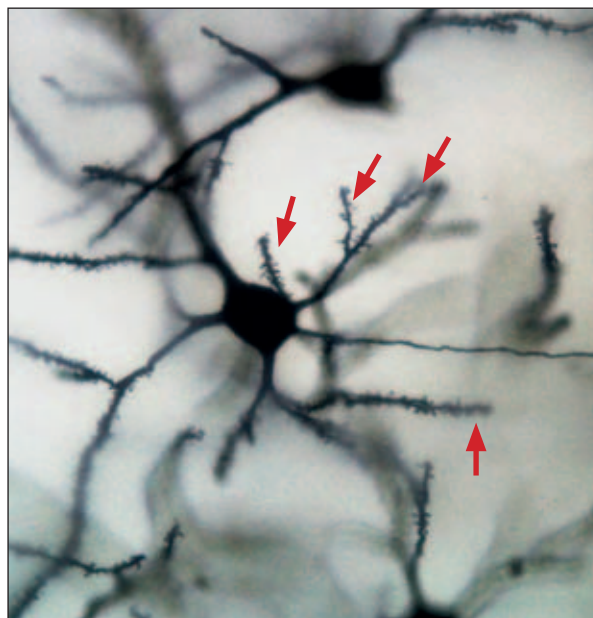
Kromě uvedených organel může cytoplazma neuronu obsahovat **další mikroskopické částice**. Jde o hrudky pigmentů (např. neuromelaninu nebo lipofuscinu), tukové partikule, glykogen atd. Pigmenty jsou odpadovými produkty metabolismu některých neuronů a jejich množství přibývá s věkem. Glykogen je energetickým rezervoárem a tukové partikule jsou využívány při tvorbě buněčných membrán.

■ Neuron – dendrity a axony

Tělo neuronu má dva druhy výběžků: dendrity a axony. **Dendrity** představují recepční pole neuronu a **axon** vede z dendritické zóny frekvenčně modulované podráždění.

Dendrity tvoří obvykle několik výběžků buněčného těla. Opakovaně se větví, a jejich arborizace tak připomíná kořeny stromu. Soubor všech dendritů jednoho neuronu se proto označuje jako **dendritický strom**. Prostor, do kterého dendrity zasahují, je považován za **dendritickou zónu**, **dendritický modul** nebo **aferentní doménu** (receptivní zónu) neuronu. Organizace prostoru, do kterého dendrity zasahují, je zásadní pro pochopení integrační činnosti nervového systému. Značné regionální rozdíly nedovolují větší generalizace. Dendritické zóny Purkyňových buněk mozečku se například vzájemně téměř nepřekrývají; dendritická zóna neuronů retikulární formace mozku kmene ale mají dendritická pole až 4000 jiných neuronů.

Na povrchu dendritů se mohou vyskytovat krátké výběžky (do 1 μm), tzv. **dendritické trny**. Dendritické trny (spine apparatus) významně zvětšují plochu dendritů a jsou – obdobně jako jiné povrchy neuronálního těla – místy synaptických kontaktů a místy, kde vznikají synaptické potenciály (obr. 1.8). Dendritické trny nejsou zřejmě jen strukturou zvětšující plochu



Obr. 1.8 Dendritické trny (SM)

pro realizaci synaptického zapojení většího počtu neuritů, ale dovolují realizovat i více kontaktů jediného přírodního neuritu.

Přítomnost nebo nepřítomnost dendritických trnů je důležitým kritériem pro klasifikaci neuronů. Neurony, jejichž dendrity jsou pokryty trny, patří obvykle do kategorie neuronů s dlouhými neurity (projekční neurony). Neurony bez dendritických trnů mají zpravidla krátké neurity (lokální neurony, krátkoaxonové interneurony).

Neurit (axon) je zpravidla jediný dlouhý výběžek zakončený terminálním větvením – telodendriem. Na konci každé terminální větve je knoflíkovité rozšíření označované jako „terminální bouton“ (bouton terminaux). Obdobná rozšíření se mohou vyskytovat i v průběhu neuritu a označují se jako „bouton en passage“. Z neuritu mohou odbočovat také vedlejší větve, které jsou rovněž zakončeny terminacemi (butony). Jde o tzv. axonální kolaterály. Prostor, který obsáhne jeden neurit, tvoří **eferentní doménu** neuronu.

REPETITORIUM – NEURIT A AXON

Označení **neurit** nebo **axon** se v literatuře užívá promiskuitně. Angloamerický termín axon, tj. „osový válec“, není logický. Neurit je osovým válcem (axis = osa) pouze tehdy, je-li obalen pochvou. Holé neurity (např. interneurony) jsou ale i v těchto případech označovány jako „axony“. Vzhledem k dominantnímu postavení angličtiny je však asi nereálné prosazovat jediný, byť správnější název.

Obdobný zmatek bývá v označení neuronálních výběžků v periferním nervstvu, kdy jsou všechna vlákna nervů považována za axony. Dendrity a neurity se liší nejen stavbou, typem transportovaných látek a zapojením v centrálním nervstvu, ale i směrem vedení. V dalším textu proto oba typy výběžků přesně odlišujeme.

Kalibr neuritu odpovídá jeho funkci. Silné neurity vedou rychle, a jsou proto dominantní v motorickém systému. Délka neuritů je velmi proměnlivá – od několika mikrometrů až do jednoho metru.

Neurity se vyskytují ve dvou formách. Neurity obalené myelinovými pochvami se nazývají **myelinové neurity**. Myelinové pochvy jsou tvořeny několika vrstvami buněčné membrány spirálovitě obtočenými okolo neuritu. Jde o výběžky oligodendroglie (Schwannových buněk), ze kterých byla vytlačena cytoplazma, a okolo neuritu se obtáčí pouze vrstvy buněčné membrány (obr. 1.9).

Myelinové pochvy obsahují vysoké koncentrace lipidů, které podmiňují jejich bílou až nažloutlou barvu. Na longitudinálních řezech je patrné, že myelinové pochvy jsou v pravidelných intervalech přerušované. V místech přerušování (Ranvierovy zářezy) je membrána neuritu bez obalů (je tzv. nahá), není pokryta myelinovou pochvou a je v kontaktu s extracelulární tekutinou. Toto uspořádání má význam pro vedení impulzů neuritem. V myelinizovaných neuritech jsou impulzy vedeny skokem (saltatorně) – přeskakují z jednoho Ranvierova zářezu do zářezu sousedního. Tím se významně zrychluje šíření impulzů. Myelinová pochva má tedy funkci izolátoru, přerušovaného v pravidelných intervalech. Rychlost vedení vzruchů

je přímo úměrná tloušťce neuritu a tloušťce myelinové pochvy. Nejsilnější myelinová vlákna mají rychlost vedení až 120 m/s.

V periferním nervovém systému (míšni a hlavové nervy, autonomní nervový systém) jsou myelinové pochvy tvořeny Schwannovými buňkami.

Bezmyelinové neurity nejsou obaleny myelinovou pochvou. Tato vlákna buď nemají žádné obaly, nebo jsou zavzata do cytoplazmatických výběžků oligodendrocytů. Často tvoří axonální svazečky, ve kterých bezmyelinová vlákna k sobě těsně přiléhají. Rychlost vedení impulzů v bezmyelinových vláknech je malá (menší než 1 m/s).

Myelinizace neuritů začíná již prenatálně, ale u většiny neuritů v centrálním nervovém systému je dokončena do třetího roku po narození. Myelinizace je těsně spjata s tzv. funkčním dozráváním nervového systému.

■ Neurony – jádra a dráhy

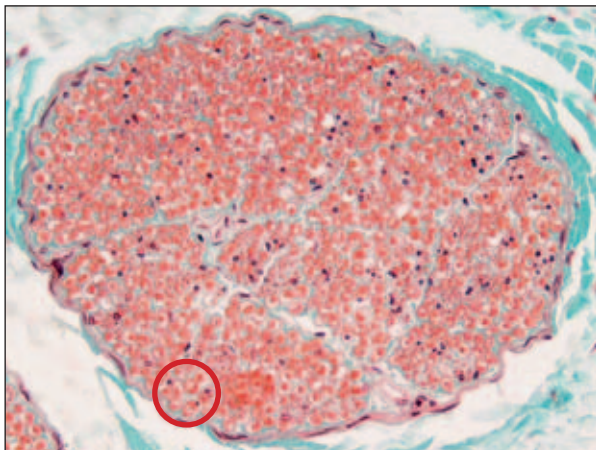
Neurony se v centrálním nervovém systému nevyskytují izolovaně, ale tvoří skupiny, které se považují za **jádra** (nuclei). Příkladem mohou být jádra míchy, talamu, mozečku nebo jádra retikulární formace. Neurony tvořící takové jádro mají zpravidla obdobné funkční vlastnosti a vysílají neurity do stejné cílové oblasti.

Pojem „jádro“ je samozřejmě zásadní a pro pochopení stavby nervového systému i nezbytný. Je nutné si ale uvědomit, že nejde o zcela přesně ohraničené a izolované shluky neuronů (kromě jasně definovaných aferentních vstupů a výstupů).

V podstatě jsou dva typy jader: otevřená a uzavřená. Dendrity **otevřených jader** přesahují prostor jádra a zasahují do sousedních struktur nebo do bílé hmoty (např. motorická jádra hlavových nervů). V **uzavřených jádrech** (např. substantia nigra) dendrity nepouštějí prostor daného jádra.

Na povrchu některých oblastí centrálního nervového systému jsou neurony uspořádány do **vrstev** a formují tzv. korové struktury. Příkladem může být šestivrstevná kůra na povrchu hemisfér nebo třívrstevná kůra mozečku. V periferním nervovém systému se shluky neuronů nazývají **ganglia**: spinální ganglia, ganglia v průběhu hlavových nervů, parasympatická a sympatická ganglia.

Neurity vystupující z určitého jádra nebo spojující různá místa centrálního a periferního nervového systému mohou vytvářet svazky nebo divergující systémy výběžků, které se považují za **nervové dráhy** (tractus nervorum).



Obr. 1.9 Myelinové pochvy – příčný řez periferním nervem (SM)
pochvy – červené, „kroužky“, vazivové obaly nervu – modře

Jádra, mozková a mozečková kůra a další akumulace neuronů se považují za „šedou hmotu“. Převážnými elementy šedé hmoty jsou neurony, síť kapilár a gliové buňky.

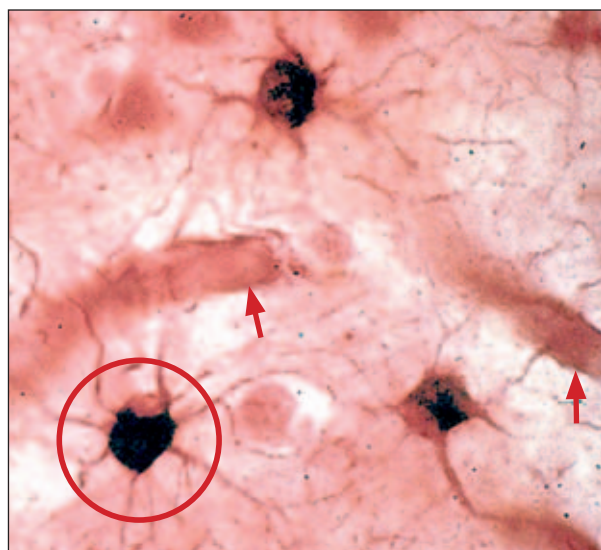
Svazky neuritů (s myelinovými obaly) jsou považovány za „bílou hmotu“. Hlavním elementem bílé hmoty jsou myelinizované výběžky neuronů a gliové buňky. Typické zabarvení bílé hmoty je podmíněno bílou až nažloutlou barvou myelinových pochev. Kapilární síť jsou v bílé hmotě poměrně chudé.

1.2.3 Glie

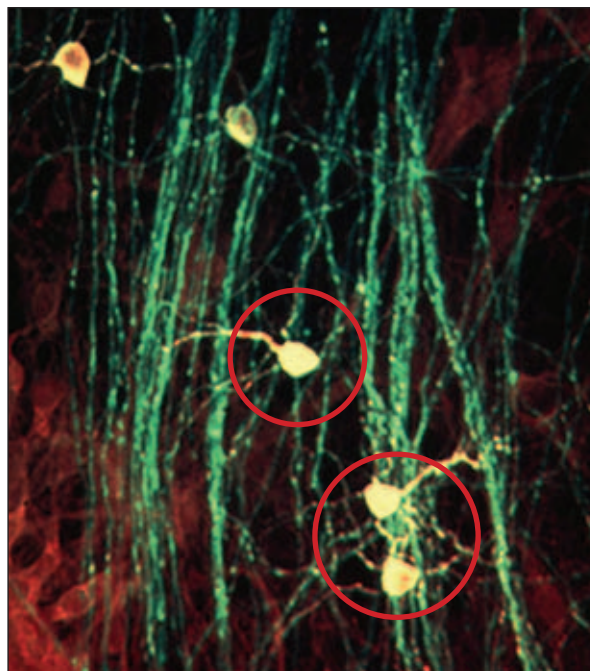
Gliové buňky tvoří základní strukturální skelet nervové tkáně, ve kterém jsou uloženy neurony a jejich výběžky. Gliových buněk je asi desetkrát více než neuronů. Vytvářejí mikroprostředí nervových buněk a podílejí se na formování jednoho z komunikačních kanálů centrálního nervového systému. Na základě morfologických a funkčních charakteristik se dělí na centrální glii, kterou tvoří **astroglie** (makroglie), **oligodendroglie**, **mikroglie** (Hortegova glie) a **ependym**, a periferní glii, která je tvořena **satelitními** a **Schwannovými buňkami**.

- **Astrocyty (makroglie)** mají malá, oválná nebo multipolární buněčná těla s radiálně se rozbíhajícími výběžky. Paprskité výběžky jsou pro astrocyty typické (obr. 1.10).

Podle uložení a tvaru se dělí na **vláknité** a **protoplazmatické astrocyty**. Nejde o dva typy buněk,



Obr. 1.10 Astroglie – uvnitř kruhu tělo buňky (SM)
šipky – krevní kapiláry



Obr. 1.11 Oligodendroglie – uvnitř kruhů jsou těla gliových buněk vysílajících výběžky k axonům okolních neuronů (SM)

ale o různé reakční formy jednoho buněčného typu. Vláknité astrocyty jsou uloženy v bílé hmotě CNS a mají dlouhé, tenké a málo se větvící výběžky. Protoplazmatické astrocyty převažují v šedé hmotě a mají kratší a bohatě se větvící výběžky. Mnoho astrocytárních výběžků končí rozšířením (perivaskulární nožkou) na povrchu kapilár. Další astrocytární výběžky jsou zakotveny na zevním a vnitřním povrchu centrálního nervového systému, kde tvoří tzv. membrana limitans gliae superficialis et profunda.

Astrocyty a jejich výběžky mají četné kontakty s těly a výběžky neuronů a obklopují i synaptické kontakty. Při úbytku neuronů (záněty, degenerativní onemocnění) se zmnožují a vytvářejí **gliové jizvy**. Jejich další významnou funkcí je, že z extracelulárního prostoru **odstraňují přebytek drasličkových iontů**, podílejí se na **vazbě mediátorů** uvolňovaných v synapsích, regulují pH a **transportují** metabolity z kapilár do neuronů (perivaskulární nožky). Astroglie je také **producentem** některých mediátorů – GABA, glutamátu.

Mnohotné funkce astroglie se ve svém souhrnu uplatňují při zajištění iontové a objemové **homeostázy centrálního nervstva**. Z vývojového hlediska zvyšuje astroglie odolnost nervstva k hypo-