

Zmeneným teplotným podmienkam musia organizmy prispôbiť aj svoje metabolické deje.

Metabolické kompenzácie sú:

1. okamžité zmeny - reakcie - pri ktorých nemusia nastat' podstatné zmeny v syntéze bielkovín
2. pomalé zmeny - adaptácie - prebiehajúce niekoľko dní alebo týždňov, pri ktorých nastávajú podstatné zmeny v systéme bielkovín
poľovné štádium: upadajú do poikilotermné živočchy ak teplota vonkajšieho prostredia klesá príliš nízko. Ak klesá len na kvätko, živočchy si teplotu tela zvyšujú pohybovou aktivitou a vyhrievaním sa na slnku.
(teplotu si môžu zvýšiť až o 12°C)

Názvaty fyziologickej termoregulácie: leguán, ktorý si udržiava telesnú teplotu v rozmedzí $38-39^{\circ}\text{C}$ posúvaním sa v prostredí.

Homoiotermnosť

Homoiotermné organizmy si udržiujú stále teplotu tela dokonalými termoregulačnými mechanizmami na istej, druhovo špecifickej výške rektálnej teploty - teplota meraná v konečníku je kritériom na posudzovanie teploty tela.

Rektálna teplota niektorých homoiotermných živočchov

kôň	38,0	ošípaná	39,5
krava	39,0	pes	38,5
sob	38,0	mačka	39,0
ovca	40,0	sliepka	41,5
kaza	40,0	kačica	43,0
králik	39,0	človek	37,5
morča	39,0		

Fylogeneticky nižšie homoiotermné živočchy majú teplotu tela nižšiu ako fylogeneticky vyššie. Príemerná teplota vtákov je $37,5^{\circ}\text{C}$ a vtákov 40°C .

Teplota niektorých vnútorných orgánov vtáka a cicavca

orgán	holub	človek
pečeň	41,0	37,6
obličky	41,0	37,3
srdce	40,0	37,2
pľúca	40,4	36,7

4. Vyššie po jedle sa teplota tela zvyšuje, pri dlhotrvajúcom hladovaní znižuje až o $2,0-2,5^{\circ}\text{C}$.

5. Svalová činnosť

6. Emocionálne vzrútenie (bolesť, vzrušenie, pohlavná aktivita)

7. Okolité teploty

8. Menštruačný cyklus žien (najnižšia teplota tela je pri ovulácii - $36,4^{\circ}\text{C}$, po ovulácii stúpa na $37,1^{\circ}\text{C}$, pred novou menštruáciou opäť klesá na $36,7^{\circ}\text{C}$).

hypotermia - strata väčšieho množstva tepla, ako dokáže organizmus vyprodukovať (podchladenie).

Ak poklesne teplota tela človeka pod $25-20^{\circ}\text{C}$, nastáva svalová stuhnutosť, slabne dýchanie, spomaľuje sa činnosť srdca. Smrť nastáva ochrnutím dýchacích svalov (Najnižšia teplota človeka - 19°C trvajúca 1 hodinu).

Ochrana pred nízkymi teplotami - srst' a tuk.

Arktická liška nemusí zmeniť svoj bazálny metabolizmus ani pri teplote -50°C , ale človek už pri teplote 25°C .

hypertermia - v organizme sa kumuluje viac tepla, ako ho dokáže vydat' do okolitého prostredia. (prehriatie) Tepelný kolaps sa prejavuje u človeka už nad 40°C . - zlyháva cirkulačný systém.

Horečka - vyvoláva ju endogénny pyrogén (osobitný malý proteín) a je to chorobný stav organizmu vyvolaný vysokou teplotou. Druhovo nie je špecifický (ľudský pyrogén môže vyvolať horečku u kŕkavca).

Základné termoregulačné mechanizmy:

Fyzikálna termoregulácia - príjem a výdaj tepla regulujú fyzikálne deje.

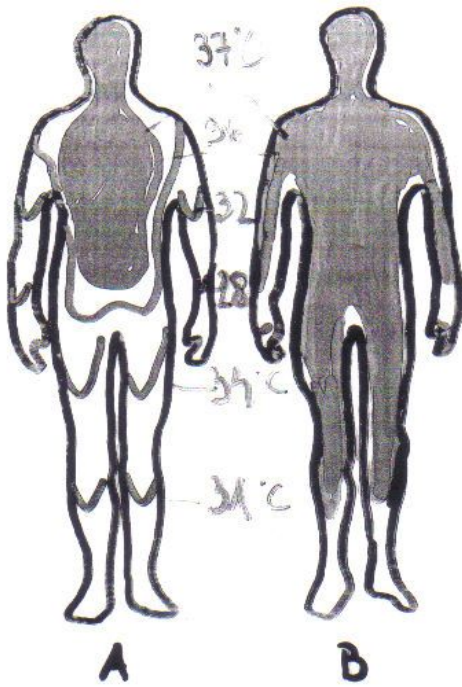
Výdaj tepla: radiáciou (vyžarovávaním) - strata 60% tepla, infračervené žiarenie
kondukciou (vedením)

- teplo sa odovzdáva pevnému prostrediu - strata 5%.

konvekciou (prúdením) - teplo sa odovzdáva pohybujúcemu sa vzduchu alebo tekutine. - strata 15%.

perspiráciou (potením) - odparovanie vody - strata 19%.

Osobitne sa teplo do vonkajšieho prostredia odovzdáva dýchaním - strata len 3%.



tepelné jadro a tepelný obal pri nízkej (A) a vysokej (B) teplote vonkajšieho prostredia.

Oblasť tepelného jadra sa mení v závislosti od teploty vonkajšieho prostredia.

Rozdiely teploty medzi jadrom a obalom sú impulzom pre termoregulačné mechanizmy.

Tepelný obal je prístupnou po poikilotermných živočíchov.

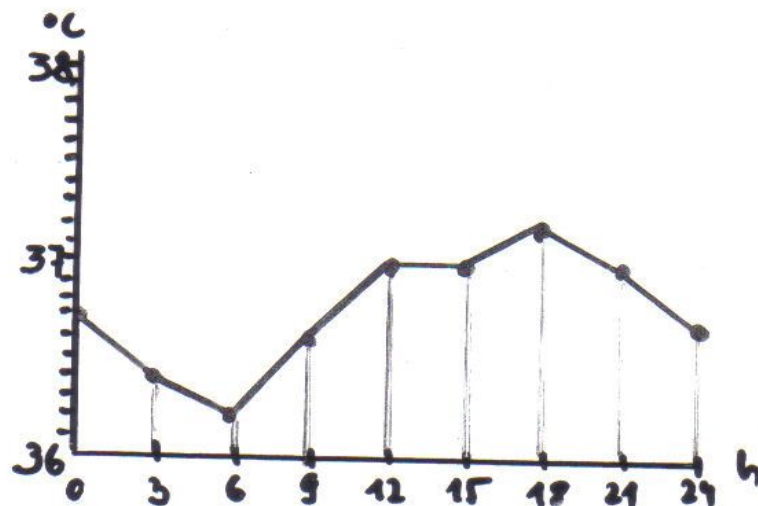
Teplotu tela homeiotermných živočíchov ovplyvňujú činitele:

1. pohlavie (samice majú vyššiu teplotu ako samce)
2. ontogenetické štádium - mladé jedince majú zvyčajne vyššiu telesnú teplotu. Plod o 0,3 °C.

Vo včasnom postembryonálnom období vývinu poznáme nasledujúce formy termoregulácie:

- dozreté formy termoregulácie (kurča, morča)
- nedozreté formy (myš, holub)
- formy odlišnej termoregulácie od dospelých jedincov (pes, človek)

3. Denná doba. Najnižšia teplota je v skorých ranných hodinách (okolo 6⁰⁰ hod), najvyššia v popoludňajších hodinách (okolo 18⁰⁰ hod).



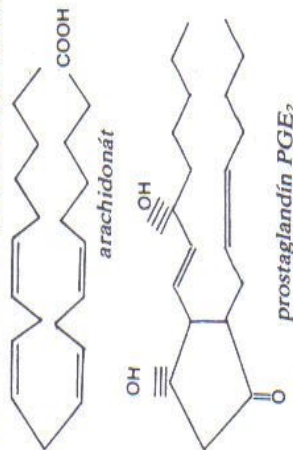
1). Molekulu hypertenzínu II tvorí sekvencia aminokyselín Asp. Arg. Val. Tyr. Ile. His. Pro. Phe. V molekule angiotenzínu I sú ešte dve ďalšie aminokyseliny (... His. u).

Angiotenzín II je druhovo špecifický. Napr. v molekule angiotenzínu II koňa je polohe aminokyseliny valín, hovädzieho dobytky izoleucín. Angiotenzín II je teraz najúčinnejšia známa vazopresorická látka.

Z plazmatických bielkovín pôsobením obličkového erytropoetínového faktora (EF) vzniká aj glykoproteid **erytropoetín** (s molekulovou hmotnosťou asi 60 000). má na tvorbu červených krviniek. Jeho chýbanie v organizme zapríčiňuje anémiu.

Staničovým hormónom sa zaraďuje aj významná skupina – **prostaglandíny** (PG, IGLANDÍNY). Objavili ich v čerstvom ľudskom sperme GOLDBLATT, EULER, ROK a LIEB v rokoch 1930–1935. Čoskoro sa zistili aj v mozgu, pľúcach iných orgánoch. Čisté prostaglandíny izolovali roku 1960 BERGSTROM a OWALL. Ich štruktúru opísali SAMUELSON a RYHAGE.

Prostaglandíny sú deriváty esenciálnych mastných kyselín – kyseliny arachidovej (ichidónátu) a linolénovej. Dnes poznáme až 14 typov prostaglandínov, ktoré sa delia na tri skupiny – **PGA, PGE a PGF**. Do každej skupiny patrí niekoľko prostaglandínov, ktoré sa označujú príslušným indexom.



oteras sú známe mnohé účinky prostaglandínov. Ovpývajú adenocyklázový im, a tak môžu simulovať účinky rozmanitých hormónov i mediátorov najmä tredivom c-AMP. Väčšina prostaglandínov znižuje krvný tlak (PGA, PGE), ktoré ho zvyšujú (PGF), preto sa využívajú na upravovanie krvného tlaku. Ich hnosť v sperme dala podnet na hľadanie vzťahov k pohlavným funkciám. hé z nich sa používajú na regulovanie menštruácie, plodnosti, na uľahčenie du, ale aj na vyvolanie potratu (ráta sa s nimi ako s postkoncepčnými raktivami). Prostaglandíny sú účinné proti žalúdočným a dvanástnikovým om, ale aj pri zápalových procesoch. Pri reumatických horúčkach sa ich tvorí nadmerné množstvo (acylpyrín znižuje tvorbu prostaglandínov).

staglandíny (A₁) sa zistili aj v cesnaku. Pravdepodobne jeho liečivý účinok (najmä znižovanie ho tlaku) podmieňuje práve obsah prostaglandínov.

ínky väčšiny prostaglandínov závisia od ich množstva v organizme. Dodanie cho množstva prostaglandínov môže v organizme vyvolať opačné účinky ako hladina PG. Niektoré typy prostaglandínov môžu mať na ten istý orgán

protichodné účinky. Napr. PGE₂ zvyšuje zhlukovanie trombocytov, PGE₁ inhibuje ich zhlukovanie.

Zlúčeniny vznikajúce pri tvorbe prostaglandínov sa volajú **tromboxany** (TX). Z prostaglandínov vznikajú aj zlúčeniny **prostacyklíny** (PGX), ktoré majú opačnú účinnosť ako tromboxany. Napr. tromboxany stimulujú zhlukovanie trombocytov a kontrakciu ciev, prostacyklíny zase zabráňujú zhlukovaniu trombocytov a rozširujú ciev.

Biosyntéza prostaglandínov aj ich katabolizmus prebiehajú v organizme pomerne rýchlo pôsobením enzýmu 15-hydroxyprostaglandín-dehydrogenázy. Štiepia sa v blízkosti miesta ich vzniku v organizme alebo v krvi. V tkanivách sa nehromadia. (O 4 minúty po aplikácii sa v krvi namerá menej ako 5 % PG.)

15.3. HORMONÁLNE REGULÁCIE BEZSTAVOVCOV

Hormonálnym reguláciám bezstavovcov sa dlho nevenovala pozornosť. V ostatných rokoch však ich výskum značne pokročil – u jednobunkových organizmov, mechúrikov, ošnatokožcov, kôrovcov, najmä hmyzu. Podrobne sa preštudovala najmä **neurosekrecia** v ústredných gangliách a hormóny regulujúce vývin bezstavovcov. Zistilo sa, že čím je živočíšny druh fylogeneticky na nižšom stupni, tým väčšia časť jeho nervovej sústavy má neurosekrečné vlastnosti. (O vysvetlenie neurosekrecie bezstavovcov sa zaslúžil roku 1928 SCHÄRER.)

Pozoruhodné výsledky o neurosekrecii sa získali napr. u **kôrovcov**. Ich neurosekretorická sústava sa skladá z niekoľkých celkov. Najviac prebádaný je ich neurosekretorický **komplex očného stola** a v ňom **X-organ** (obr. 251). Neurosekréty sa odvádzajú neuritmi do splavovej (sinusovej) žľazy, kde sa hromadia a vylučujú do hemolymfy. Druhým dôležitým neurosekretorickým komplexom kôrovcov je **postkomisúrová sústava**. Obidve neurosekretorické sústavy majú antagonistické účinky na isté deje kôrovcov. Okrem týchto dvoch sústav sa zistila aj **perikardiálna sústava**, ktorá vylučuje neurosekréty pôsobiace na činnosť srdca.

U kôrovcov sa zistili aj hormóny regulujúce adaptáciu oka, farbozmenu, zvliekanie, metabolizmus, pohlavné funkcie.

Najviac poznatkov o neurosekretorikej a hormonálnej regulácii sa doteraz získalo o **hmyze**. U tejto skupiny bezstavovcov sa rozlišujú dve základné regulačné sústavy (obr. 252) – vnútorná sekretorická sústava a protorakálna žľaza.

1. **Vnútorná sekretorická sústava** je spojená s ústrednou nervovou sústavou; tvoria ju:

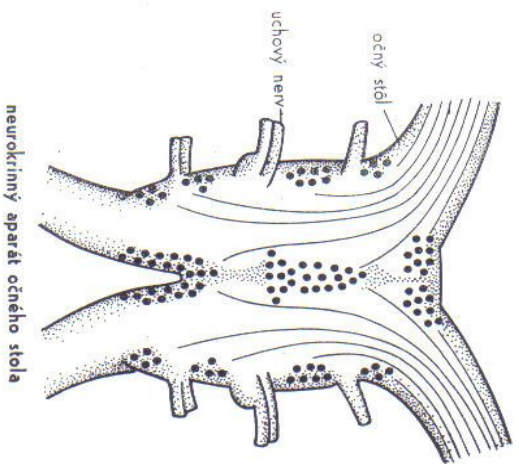
- neurosekrečné bunky ležiace na povrchu protocerebra a tvoriace aktivačný hormón,
- prísrdcovnicové žľazy (corpora cardiaca),
- primozgové žľazy (corpora allata) vylučujúce juvenilný hormón (pokladajú sa za obdobu hypofýzy a štítnej žľazy u stavovcov).

2. **Protorakálne žľazy** majú nepravidelný tvar, uložené sú na ventrálnej strane tela hmyzu a tvoria metamorfný hormón (pokladajú sa za obdobu týmusu stavovcov).

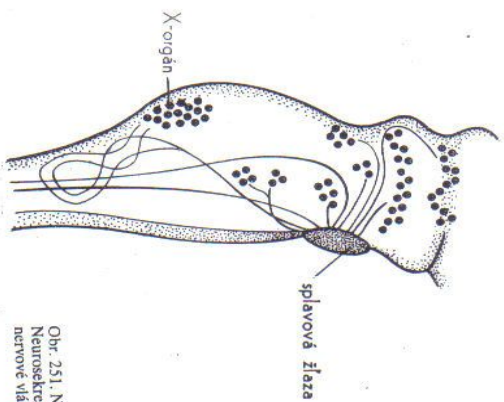
Aktivačný hormón

Aktivačný hormón (AH, mozgový neurosekrét) je polypeptid tvoriaci sa v neurosekrečných bunkách protocerebra, odkiaľ prechádza po neuritoch do prísrdcovnicových žľaz. Neurosekrečné bunky tvoria niekoľko neurosekrétov, ktoré ovpývajú

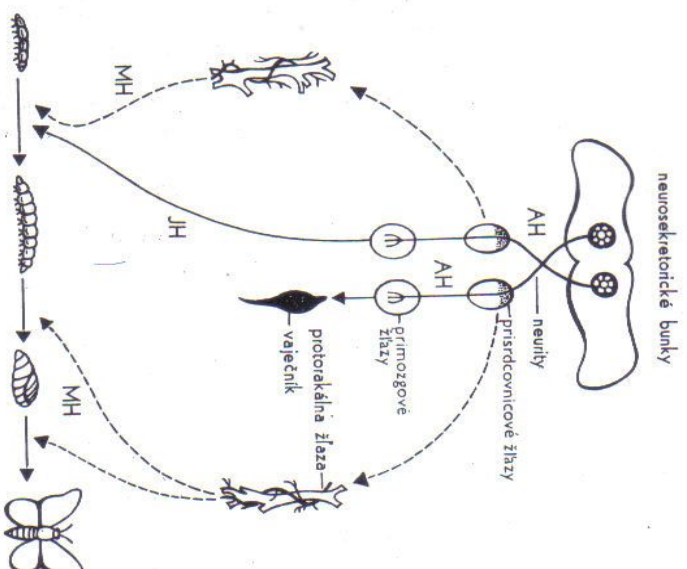
skupina neurosekretorických buniek v mozgu



neurokriný aparát očného stola



Obr. 251. Neurosekretčná sústava kôrovcov. Neurosekretorické bunky sú označené čiernymi bodmi, nervové vlákná čiarom.



Obr. 252. Schéma neurosekretorickej a hormonálnej regulácie hmyzu. AH aktívny hormón, MH metamorfický hormón, JH juvenilný hormón.

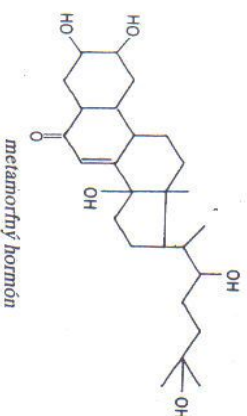
napr. príjem potravy, exkréciu, činnosť svalov. Najvýznamnejší z nich je všal aktívny hormón, ktorý reguluje činnosť ostatných endokrinných žliaz. Pri jeho nedostatku sa tvorba sa znižuje vývin hmyzu, čo sa prejavuje napr. diapaúzou. Aktívny hormón stimuluje činnosť primozogových žliaz na tvorbu juvenilného hormónu a protorakálne žľazy na tvorbu metamorfického hormónu.

Metamorfický hormón

Metamorfický hormón (MH, zvliekači hormón, Moulting Hormone, ekdyzón) je steroid vznikajúci v protorakálnych žľazách. Zistil ho WIGGLESWORTH, kryštalicky ho pripravili BUTENANDT a KARLSON (roku 1954).

Metamorfický hormón stimuluje bunky pokožky lariev a kukiel vyľuďovať zvliekaču štavu a začať proces zvliekania. Zvliekača štava obsahuje enzým chitinázu, ktorá rozpušťa spodnú (nesklerotizovanú, mäkkú) vrstvu kúrikuly, a tým sa oddelí od tej vrchná (sklerotizovaná, tuhá) chitínová vrstva – exuvia. Keď protorakálne žľazy

prestanú vylučovať metamorfínny hormón, prestane sa hmyz vyvíjať a upadne do diapauzy. (Dnes existuje už niekoľko bioanalógov metamorfného hormónu.)



Juvenilný hormón

Juvenilný hormón (JH, neotenin) sa tvorí v primozgových žľazách hmyzu. Izoloval sa prvý raz z motýľa *Hyaloptera cecropia* (preto sa nazýva aj „cecropia“ hormón). Z chemickej stránky je to trans, trans, cis-10-epoxy-7-etyl-3,11-dimetyl-2,6-tridekadienol (je to derivát farnezoilu). Doteraz sa izolovali z hmyzu tri štruktúrne zlučeniny (terpény), ktoré majú vlastnosti juvenilného hormónu. Laboratorne sa syntetizovali mnohé typy bioanalógov juvenilného hormónu – **juvenoidy** (JHa), ktoré majú vyššiu účinnosť ako JH.



Juvenilný hormón pôsobí na vývin hmyzu pitano, je to teda morfogenetický faktor. Na konci larválneho vývinu primozgové žľazy prestanú utvárať juvenilný hormón a jeho relatívny nedostatok je vlastne podnetom na začatie premeny hmyzu (metamorfózy). Chýbanie juvenilného hormónu vyvoláva predčasnú metamorfózu hmyzu, prejavujúcu sa typickými kuklami alebo imágami. Podaním väčšieho množstva juvenilného hormónu vznikajú veľké larvy alebo predchodné formy medzi larvou a imágom. Nadbytočné množstvo juvenilného hormónu teda potláča metamorfózu. (U dospelého hmyzu JH stimuluje dozrievanie vajčiek.)

Juvenilné hormóny a ich syntetické bioanalógy sa využívajú na ničenie škodlivého hmyzu (tieto vývinové regulátory patria do tretej generácie insekticídov). JH prenikajú povrchom tela hmyzu; použijú ich na reguláciu populácií hmyzu ich navhol roku 1956 WILLIAMS. Pôsobením juvenilného hormónu vznikajú deformované formy vývinových štádií hmyzu, ktoré napokon hyt. Vznikajú superlarvy, predchodné formy medzi larvou a kuklou alebo kuklou a imágom.

Používanie vývinových regulátorov hmyzu má isté prednosti: na vyvolanie účinku stačia len stopové množstvá JH alebo JHa; v prírodných podmienkach sa týchto rozkladajú, účinne sú najmä na celové úrovni hmyzu alebo len na úzky okruh organizmov, sú pomerne málo toxické pre stavovce. Používanie juvenilných hormónov a juvenoidov má však aj negatívne stránky: hmyz si môže proti JH a JHa vypracovať rezistenciu, juvenoidy sú inhibítorom vývinových procesov aj stavovcov. Najmä tieto dve okolnosti sú proti ich používaniu v prírodných podmienkach – môžu vážne narúšať biologickú rovnováhu v prírode i životné prostredie samotného človeka.

16.

Regulačné funkcie nervovej sústavy

16.1. NERVOVÁ SÚSTAVA AKO SÚČASŤ VZRÚŠIVÉHO REGULAČNÉHO SYSTÉMU

Vzrušivý regulačný systém zabezpečuje dynamickú rovnováhu vnútorného dia organizmov (homeostázu), ale aj rýchly a optimálny vzťah k podri vonkajšieho prostredia (adaptáciu). V živočíšnych organizmoch plní trojakú funkciu:

- prijíma podnety z vonkajšieho prostredia alebo znútra organizmu z buniek – receptormi (to sú zmyslové, senzorické funkcie vzrušivého reg systému),
- prenáša a spracúva informácie vnútri organizmu pomocou akčných po – vzruchov (to sú analyticko-asociačné, zhodnocovacie funkcie),
- spracované (výstupné) informácie odovzdáva do príslušných elektro výkonne, motorické funkcie vzrušivého regulačného systému).

Tieto trojaké funkcie vzrušivého regulačného systému sa vyskytujú u ž všetkých vývojových stupňov, vrátane človeka. Fylogenezou sa mení i realizácie týchto funkcií, a to zvyšovaním citlivosti receptorov a ich special príjem istých podnetov, zvyšovaním rýchlosti vedenia nervového vzruchu; ním rýchlosti odpovede vzrušivého systému na meniace sa situácie v pro nim Pôvodne sa usudzovalo (PARKER), že nervová bunka sa vyvíjala ako koveateľ informácií medzi zmyslovými bunkami (receptormi) a bunkami vy cinti isté fyziologické funkcie (elektromi). Podľa nových názorov sa predp už málo diferencované dráždivé bunky mali vlastnosti nervovej bunky. neskoršie vyvinuli zmyslové i svalové bunky.

Vzrušivá bunka reaguje na podnety prostredia dvoma typmi reakcií. Na nastane elektrická zmena (akčný potenciál) vplyvom zmien priepustnosť membrány pre isté ióny a vplyvom zmien rozloženia elektrického n príchode vzruchu do nervových zakončení nastane sekcia osobitných c látok – mediátorov.

Pri porovnaní s výkonnými technickými systémami (dokonalými strojmi) sa zistili isté nedostatky vzrušivého regulačného systému:

- vyznačuje sa pomerne malou rýchlosťou vedenia signálov.
- nemôže súčasne prijímať a spracúvať niekoľko rôznych zmyslových informácií.
- je unaviteľný, po istom čase nastávajú deformácie pri spracúvaní zmyslových informácií.
- vyznačuje sa emočnou nestabilitou.

Vzrušivý regulačný systém má však aj isté **prednosti**:

- spracováva dokonale a adekvátne príjem informácií (ak sa vylúčia extrémne rušivé vplyvy).
- je spoľahlivý pri plnení fyziologických funkcií: porucha niektorej časti nemusí vyradiť z funkcie celý vzrušivý regulačný systém.
- má miniatúrne rozmery (funkciám ľudského mozgu a jeho nervovým bunkám by zodpovedalo kybernetické zariadenie rozmerov asi $10 \times 10 \times 100$ m).
- má vysokú energetickú účinnosť (kým prikon mozgu je niekoľko desiatok W, zodpovedajúci kybernetický stroj by spotreboval energiu obrovskej elektrárne).
- má vysoký stupeň samoregulácie, mení program činnosti v závislosti od meniacich sa podmienok prostredia vo veľmi krátkych časových intervaloch (dokonalé kybernetické stroje pracujú podľa zostaveného programu, ich samoregulačné funkcie sú obmedzené).

Jedným z najdôležitejších princípov spoľahlivosti vzrušivého regulačného systému je „nadytočnosť“ jeho súčastí. (Napri. v ľudskom oku je až stonásobná nadytočnosť fotoreceptných buniek.)

Technika často využíva poznatky o vzrušivom regulačnom systéme živočíchov najmä miniatúrnosť a vysokú spoľahlivosť na zefektívňovanie meracích aparátov na konštruovanie nových technických systémov.

16.2. FYLOGENÉZA NERVOVÝCH SÚSTAV

Základnou štruktúrou a funkčnou jednotkou nervovej sústavy živočíchov i človeka je nervová bunka (neurón). V priebehu fylogényzy sa nervová sústava a jej bunky vyvíjajú od jednoduchších po zložitejšie typy. Jej vývoj prebiehal podľa istých princípov:

- **diferenciácia** nervových buniek, ktoré prijímali, spracúvali a ďalej odovzdávali informácie.
 - **zväčšovanie počtu** nervových buniek,
 - **zokupovanie** nervových buniek do ganglií a zdokonaľovanie spojení medzi nervovými bunkami,
 - **centralizácia a hierarchizácia** nervových štruktúr a funkcií.
- Vo fylogénéze nervových sústav živočíchov vznikali dva **základné typy zmien**:
- morfologické zmeny – **modifikácie** nervovej sústavy (súvisiace s celkovým vývojom živočíšneho druhu),
 - funkčné zmeny – **adaptácie** bez podstatnejších morfologických zmien nervovej sústavy.

Jednoduché mnohobunkové živočchy – hubky – majú v tele **nervové bunky** **ednoducho** (obr. 253). Tieto nervové bunky (bipolárne alebo multipolárne) riadia rievchodnosť otvorov v tele, sú citlivými receptormi na podnety vonkajšieho prostredia, ale aj kontraktilnými elementmi.

16.

Regulačné funkcie nervovej sústavy

16.1. NERVOVÁ SÚSTAVA AKO SÚČASŤ VZRUŠIVÉHO REGULAČNÉHO SYSTÉMU

Vzrušivý regulačný systém zabezpečuje dynamickú rovnováhu vnútorného prostredia organizmov (homeostázu), ale aj rýchly a optimálny vzťah k podmienkam vonkajšieho prostredia (adaptáciu). V živočíšnych organizmoch plní trojaké **základné funkcie**:

- prijíma podnety z vonkajšieho prostredia alebo znútra organizmu zmyslovými bunkami – receptormi (to sú zmyslové, senzorké funkcie vzrušivého regulačného systému),
- prenáša a spracúva informácie vnútri organizmu pomocou akčných potenciálov – vzruchov (to sú analyticko-asociačné, zhodnocovacie funkcie),
- spracované (výstupné) informácie odovzdáva do príslušných efektorov (to sú výkonné, motorické funkcie vzrušivého regulačného systému).

Tieto trojaké funkcie vzrušivého regulačného systému sa vyskytujú u živočíchov všetkých vývojových stupňov, vrátane človeka. Fylogénézou sa mení iba stupeň realizácie týchto funkcií, a to zvyšovaním citlivosti receptorov a ich špecializáciou na príjem istých podnetov, zvyšovaním rýchlosti vedenia nervového vzruchu a zvyšovaním rýchlosti odpovede vzrušivého systému na meniace sa situácie v prostredí.

Pôvodne sa usudzovalo (PARKER), že nervová bunka sa vyvíjala ako sprostredkovateľ informácií medzi zmyslovými bunkami (receptormi) a bunkami vykonávajúcimi isté fyziologické funkcie (efektormi). Podľa novších názorov sa predpokladá, že už málo diferencované dráždivé bunky mali vlastnosti nervovej bunky. Z nich sa neskoršie vyvinuli zmyslové i svalové bunky.

Vzrušivá bunka reaguje na podnety prostredia dvoma typmi reakcií. Najprv v nich nastane elektrická zmena (akčný potenciál) vplyvom zmien priepustnosti bunkovej membrány pre isté ióny a vplyvom zmien rozloženia elektrického náboja; po príchode vzruchu do nervových zakončení nastane sekrecia osobitných chemických látok – mediátorov.

Pri porovnaní s výkonnými technickými systémami (dokonalými počítačmi strojmi) sa zistili isté **nedostatky vzrušivého regulačného systému**:

16.4.2. Dráždivosť a vodivosť neurónov

Najdôležitejšou funkciou vlastnosťou nervových buniek je ich dráždivosť (reagovanie na isté podnety) a vodivosť (schopnosť viesť vzruchy). Taktito vlastnosť majú aj svalové a zmyslové bunky, preto sa tieto tri typy buniek nazývajú **vznusivé štruktúry**.

Nervový vzruch možno vyvolať **dvójakými podnetmi** (stimulmi) – prirodzenými a umelými. Prirodzeným podnetom je podráždenie zmyslových buniek, umelým podnetom je pôsobenie vonkajšieho podnetu (napr. elektrického, mechanického, chemického, tepelného) na ktorúkoľvek časť nervovej bunky.

Podráždením zmyslových buniek vzniká séria vzruchov (aktívnych potenciálov), v ktorej je špecifický zakódovaná kvalita aj kvantita pôsobiacich podnetov. Pôsobením podnetov sa uvoľňujú „vzruchové vzorce“, ktoré sa prievádzajú do vyšších oblastí v ústrednej nervovej sústave.

Vzruchy sa šíria po nervových dráhach bez zmeny (bez dekrementu). To značí, že vzruch na konci nervovej bunky je taký istý, ako bol na jej začiatku; nič sa nestracá z jeho pôvodných vlastností. (Šírenie vzruchu možno prirovnať k šíreniu plameňa po zapálenej snire, nie prietoku tekutín rúrkou.)

Šírenie vzruchov po nervových dráhach možno porovnať so šírením elektrických signálov polovodičmi (ERNST). **Podobnosť vedenia v nervových dráhach a v polovodičoch:**

- prepušťaajú vzruch (prípadne elektrický prúd) iba jedným smerom; jednosmernosť vedenia vzruchov (prúdu) sa uskutočňuje prostredníctvom synapsii (polovodičov),
- majú podobnú závislosť funkcie od teploty,
- akčné potenciály, ale aj voľné elektróny majú približne rovnaký čas trvania (životnosť).

Rýchlosť vedenia vzruchu je odlišná podľa typu nervových buniek. Otvplyvňuje ju najmä vlastnosť axónu (dĺžka, hrúbka, obalové vrstvy). Čím je priemer axónu väčší, tým rýchlejšie vedie vzruchy. Aj nervové vlákna s hrubšou obalovou vrstvou vedú nervové vzruchy rýchlejšie. Najrýchlejšie vedú vzruchy mozgovomiechové nervy citacov – vlákna A, a to rýchlosťou 6–120 m s⁻¹. Postgangliové vegetatívne nervové vlákna (vlákna C) vedú vzruchy najpomalšie, a to rýchlosťou 0,5–2 m s⁻¹. Rýchlosť šírenia vzruchov je druhovo typická a mení sa aj ontogéznou jedincov.

Vzruch za prirodzených podmienok nikdy nepreskakuje z jedného nervového vlákna na druhé (susedné), aj keď nervové vlákna sú v nervoch veľmi blízko seba.

Aby bol podnet účinný, t. j. aby vyvolal vzruchovú aktivitu, musí mať tieto vlastnosti: intenzitu, trvanie a frekvenciu.

Intenzita (sila) podnetu. Podprahové podnety (podnety so slabou intenzitou) nevyvolávajú vzruch. Ak podnet dosiahne určitú intenzitu, stane sa prahovým. Platí tu teda „zákon všetko alebo nič“ – vzruch sa vybaší, ak podnet dosiahne prahovú hodnotu, po jej dosiahnutí je vzruch rovnaký a už nezávisí od intenzity podnetu. Energia podnetu je potrebná len na vyvolanie vzruchu, kým energiu vzruchu nahrádza nerv z vlastných zdrojov.

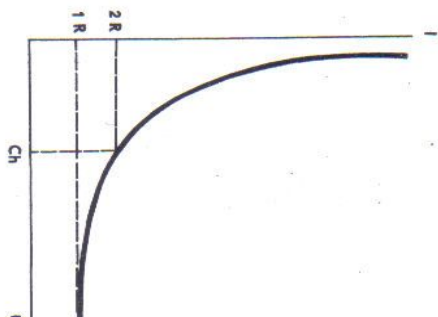
Trvanie podnetu. Aby podnet vyvolal vzruch, musí mať nielen istú intenzitu, ale musí trvať aj istý čas. Čím je podnet slabší, tým dlhšie musí pôsobiť. Závislosť medzi trvaním podnetu a jeho intenzitou sa určuje chronaxiou (obr. 267). **Chronaxia** sa zvyčajne definuje trvaním prahového podnetu dvójnasobnej hodnoty reobázy. **Reobáza** je krajný stav, keď musí pôsobiť podnet istej intenzity a istý čas (účinný čas) na vyvolanie vzruchu. Chronaxia sa vyjadruje v milisekundách a je pre isté typy nervov dôležitou charakteristikou. Napr. nervové vlákna no svaloch ruky človeka

majú chronaxiu asi 0,1 ms, končatin skokana 0,3–0,6 ms. Čím je chronaxia tým väčšia je dráždivosť a opaché.

Frekvenca podnetov. Ak sa dráždi nerv jednosmerným elektrickým výbojom sa vzruch iba pri zapnutí alebo vypnutí prúdu. Keď sa po zapnutí zvyšuje napätie, nezvyšuje sa odpoveď nervu na podnet. Teda pri vzniku nerozhoduje intenzita podnetu, ale jeho náhla zmena (frekvencia). Táto zá názva **Duboisovo-Raymondovo pravidlo**.

Dráždivosť a vodivosť nervových dráh možno ovplyvňovať tlakom, elektrickým podnetom, chemickými vplyvmi. **Tlakom** nastáva deformácia ho vlákna, čo vyvolá až prerušenie jeho vodivosti. Výsledkom dlhšieho p tlaku na nervy nastáva pocit „mravčenia“. **Teplota** taktisto ovplyvňuje vzruchy. Pri vysokých teplotách môže nastať až ochrnutie. Ochladzovaním dráždivosť nervov a vyvoláva až spontánne rytmické vzruchy. **Elektrické** narušujú normálny priebeh vzruchov, alebo až zabráňujú ich vznik (úrazoch elektrickým prúdom). **Chemické podnety** taktisto menia dráždivosť i vedenie vzruchov. Napr. oxid uhľitý pôsobí tlumivo; veratrin vyvolá rytmické výboje, napokon ochrnutie. Anestetiká tlumujú vznik vzruchu, diuretiká, etridotoxin, tetraetylamónium ovplyvňujú transport iónov, a tým aj vedenie vzruchov.

Obr. 267. Grafické znázornenie chronaxie a reobázy.
1 dráždiaci podnet, t čas, R reobáza,
2 R dvójnasobná hodnota reobázy,
Ch chronaxia, ÚC účinný čas.



16.4.3. Pokojový a akčný potenciál

Na konci minulého storočia sa zistilo, že medzi povrchom nervu (ale receptora) a jeho vnútrom je rozdiel v elektrickom potenciáli niekoľko milivoltov (70–80 mV). V pokoji je povrch nervového vlákna elektricky vnútro elektronegatívne – nervové vlákno je polarizované. Rozdiel v elektrickom potenciáli sa volá **pokojový (membránový) potenciál**. Ak sa nervovým vlá

zných, depolarizuje sa. Takáto zmena sa volá **akčný (trotoový) potenciál**. Pri otrámení nervového vlákna sa zistí elektronegativita poraneneho miesta vzhľadom na nepoškodenú povrchovú časť. Vzniká **potenciál poraneneho miesta – demarkáčny potenciál** (je vždy menší ako pokojový potenciál).

Mechanizmus pokojového a akčného potenciálu (BERNSTEIN). S istými nechtami sa stala základom aj **iónovej teórie**, ktorú rozpracovali HODGKIN a HUXLEY.

Membránová (iónová) teória predpokladá rozloženie istých iónov na oboch stranách membrány (axolemy) – iónov sodíka na povrchu a iónov draslíka vnútri, ale i selektívnu priepustnosť membrány pre ióny.

Rozloženie iónov i priepustnosť membrány je výsledkom dlhého evolučného vývoja nervových (draždíkových) buniek a predpokladom existencie pokojového vzniku akčného potenciálu. Už fylogeneticky naimpúšne živé systémy akumulujú v svojom vnútornom prostredí vo zvýšenej miere ióny draslíka. Všetky bunky vo vyšších organizmoch si uchovávajú vnútri vysokú hladinu K^+ . Vysoký obsah iónov draslíka je jedným z hlavných predpokladov existencie potenciálov, druhým predpokladom je selektívna priepustnosť membrány. Membrána je totiž pre niektoré ióny priepustná (K^+ , Cl^-), pre niektoré málo priepustná (Na^+), pre iné vôbec nepriepustná (ATP, ADP, bielkoviny).

Pokojový (membránový) potenciál má pôvod chemický (v chemickom koncentračnom gradiente) a elektrický (v elektrickom gradiente). Ak je v bunke nadbytok draslíkových iónov (viac ako 100 mM), ióny K^+ majú snahu uniknúť z bunky po koncentračnom spade, pričom unikajúce K^+ nespôsobujú rovnaké množstvo aniónov, čím vznikne potenciálový rozdiel medzi vnútnou bunkou (so záporným nábojom) a vonkajším prostredím (s kladným nábojom a prevažnou kationtov). Hladina pokojového potenciálu je asi 70 mV.

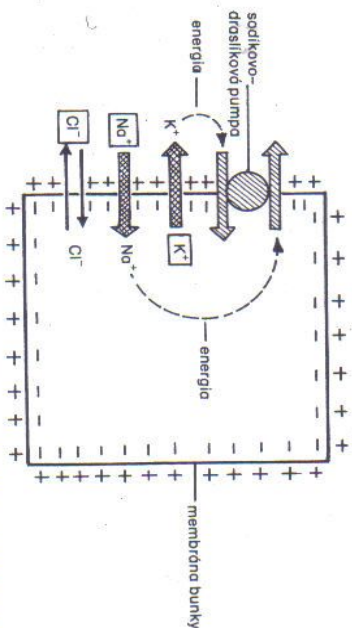
Z celkového množstva iónov K^+ vnútri bunky (asi z 200 miliárd) stačí uniknúť asi milión iónov draslíka na povrch membrány, aby vznikol potenciálový rozdiel. To nači, že pokojový (membránový) potenciál sa utvára presunom iba malého množstva iónov K^+ cez membránu. Vo chvíli, keď sa potenciál ustálil, začnú ióny draslíka difundovať dovnútra po elektrickom gradiente, ktorý vznikol dôsledkom rovnováhy kladných nábojov na vonkajšej strane membrány. Po tomto elektrickom radiante difundujú ióny K^+ veľmi ľahko. Teda pri istom (rovnovážnom) potenciáli také množstvo iónov draslíka z bunky uniká, isté množstvo iónov K^+ sa vracia naspäť do bunky (obr. 268).

Keďže ióny chlónu sú vo vyššej koncentrácii v extracelulárnej tekutine ako intracelulárnej, majú tendenciu difundovať podľa koncentračného gradientu do buniek. Membrána je síce pre Cl^- priepustná, no negatívny náboj v bunke zabráňuje ich vnikaniu do bunky. Nastáva vypudzovalie iónov Cl^- von podľa elektrického radiantu. Týmto gradientom sa uštieňuje rovnováha iónov Cl^- .

Ióny sodíka sa udržiavajú na povrchu membrány, lebo je pre ne málo priepustná (asi 0,1 krát menej ako pre ióny K^+).

Meraním koncentrácie iónov draslíka sa zistilo, že ich je v bunke viac, ako by ich bolo potrebné tam mať podľa chemického a elektrického gradientu. Tento nadbytok K^+ sa v bunke udržiava aktívnym transportom dovnútra. Pri aktívnom transporte iónov draslíka dovnútra sa však súčasne aktívnym dejom odštieňuje aj sodík z bunky a jej povrch. Tento aktívny transport iónov K^+ a Na^+ sa volá **sodíko-draslíková pumpa** (obr. 268).

Aby podnet vyvolal šírenie vzruchu (akčný potenciál) v nervovom vlákne, musí sa



Obr. 268. Pohyb iónov sodíka, draslíka a chlónu membránou bunky pri udržiavaní membránového pokojového potenciálu.

utvorí **prahový potenciál**. Tento potenciál je pre väčšinu nervových buniek o 5–1 mV nižší ako pokojový potenciál. (Ak je pokojový potenciál –70 mV, prahový potenciál je –60 mV.)

Vznik akčného potenciálu podmieňuje teda zníženie pokojového potenciálu a prahový. Samotný akčný potenciál je výrazná a krátka zmena v membránovom potenciáli trvajúca niekoľko milisekúnd. Má schopnosť šíriť sa ako vzruch (signál impulz) po nervovom vlákne bez toho, aby stratil na veľkosti. V priebehu akčného potenciálu nastáva zmena membránového potenciálu z –70 mV až na +30 mV. Priebeh sa akčný potenciál volá aj **trotoový** (spike, hrot).

Mechanizmus vzniku akčného potenciálu vysvetľuje iónová teória HODGKIN a HUXLEYA. Podľa tejto teórie podstatou akčného potenciálu je zmena priepustnosti pre ióny K^+ a Na^+ . V prvej fáze akčného potenciálu sa zvyší priepustnosť pre ióny Na^+ dovnútra (asi 600-násobne oproti pokojovému stavu), kým membrána pre ióny K^+ sa mení iba nepatrne. V tejto fáze teda viac kladných nábojov vstupuje do bunky, membránový potenciál klesne a nervové vlákno v mieste šírenia vzruchu (akčného potenciálu) mení svoju polaritu – depolarizuje. Povrch membrány sa stáva elektronegativným. Zvyšená priepustnosť membrány pre ióny sodíka trvá však krátko (menej ako milisekundu) a okamžite sa obnovuje iónová rovnováha. V druhej fáze akčného potenciálu sa membrána stáva priepustnou pre ióny K^+ , ktoré obnovujú membránový potenciál na hodnotu pokojového potenciálu.

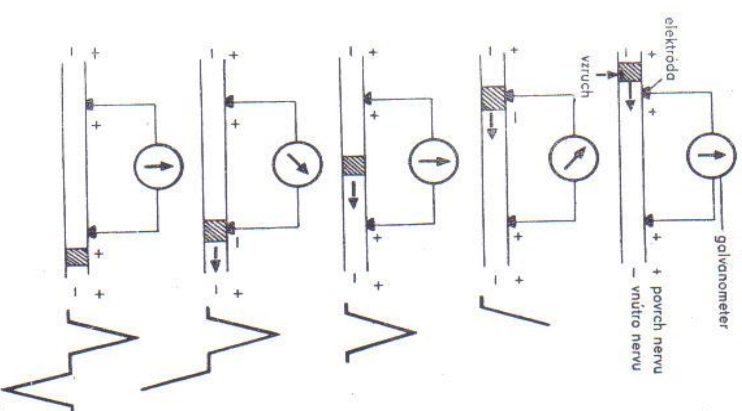
Po šírení vzruchov (akčných potenciálov) je akoplazma chudobnejšia o ióny a bohatšia o ióny Na^+ . Zmena v iónovom zložení akoplazmy je zanedbateľná. M a však aktívne obnovovať sodíko-draslíkovú pumpu na pôvodný stav.

Akčný potenciál vznikne, ak sa odlišne veľké potenciály. Ak sa už aktívny potenciál utvoril, jeho veľkosť, tvar i trvanie nezávisia od veľkosti podnetu. Ak potenciál je teda pevne určenou (kódovacou) jednotkou odpovede nervovej bun

nezávisiacej od vlastností podnetu, ktorý ju vyvolal. (Tento vzťah medzi podnetom a odpoveďou je známy zákon všetko alebo nič.)

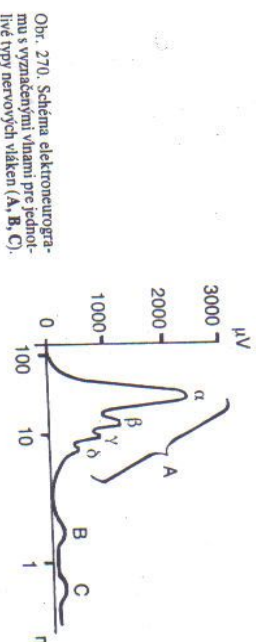
Prvé merania akčného potenciálu sa robili na nervových vláknach sépie (Liljero) roku 1940. Tento hľadomček má nervové motoneurónové vlákna hrubé až 1 mm. Roku 1950 sa vyvinuli sklené mikroelektrody, ktorými možno snímať potenciály aj z oveľa jemnejších nervových vlákien.

Keď dve snímatele mikroelektrody (napojené vhodným zosilňovačom na katódový osciloskop alebo citlivý galvanometer) umiestime na povrch nervového vlákna, očíslovanie sa registruje ako **dvojízozový akčný potenciál** (obr. 269). Celý povrch nervového vlákna je elektropozitívny (vzhľadom na elektronegativitu vnútro nervového vlákna). Keď sa vzruch nešíri, obidve elektrody snímajú rovnaký náboj – nenastane výchylka na galvanometri. Keď vzruch prechádza miestom prvej elektrody, depolarizácia sa mení veľkosť náboja a toto miesto má aj iný náboj (elektronegativný) oproti miestu druhej elektrody. Keď akčný potenciál prebehne miestom



Obr. 269. Vznik dvojízozového akčného potenciálu.

prvej elektrody, obnoví sa polarita a galvanometer sa vráti do nulovej polohy. Prechode akčného potenciálu miestom druhej elektrody ručička galvanometru opäť vychýli, ale opakým smerom. Po prebehnutí vzruchu miestom druhej elektrody sa obnoví polarita a tu a ručička galvanometru sa vráti na nulovú polohu. Ak sa snímajú akčný potenciál z celého nervu (v dostatočnej vzdialenosti dráždiacich elektrod), vznikne krivka – **elektroneurogram**, na ktorom možno rozlíšiť niekoľko vln (obr. 270). Každá vlna elektroneurogramu zodpovedá istému t nervového vlákna.



Obr. 270. Súčasná elektroneurogramu s vyznačenými vlnami pre jednotlivé typy nervových vlákien (A, B, C).

Podľa histologickej stavby, rýchlosti vedenia vzruchu, stupňa dráždivosti, odolnosti proti myelinizácii ukazovateľ rozdeľujú sa nervové vlákna na tri kategórie – A, B a C. Do kategórie A patria myelinizované vlákna mozgových a miechových nervov, do B gangliové vlákna a do C bezmyelinizované nervové vlákna.

Experimentálne možno veľkosť náboja na obidvoch stranách membrány zmerať alebo zmenšovať dráždiacimi mikroelektrodami. Ak je vonkajšia elektroda pripojená ku kladnému pólu elektrického stimulátora, pridáva sa pozitívny náboj vonkajšiu stranu membrány. Tým stúpa veľkosť potenciálového rozdielu a pôvodnému stavu. Tento jav sa volá **anektrotonus** – **hyperpolarizácia**. Pôvodným stavom stimulovaných elektrod opäť (dráždiaca elektroda je záporná), odčítajú sa pozitívny náboj z povrchu membrány a znižuje sa aj potenciálový rozdiel. Tento jav sa volá **katektrotonus** – **depolarizácia**. Anektrotonus dráždivosť i vo znižuje a zapríčinja až nedrživosť nervového vlákna. Katektrotonus znižuje zvyšuje dráždivosť nervového vlákna.

Počas akčného potenciálu sa mení dráždivosť nervového vlákna. Ak sa dráždi nervové vlákno dvoma podnetmi s krátkym časovým intervalom, mení sa odpoveď akčným potenciálom až po uplynutí určitého času od pôsobenia prvého podnetu. Druhý podnet nevyvolá akčný potenciál skoro ako o 10 ms po pôsobení prvého podnetu. V tomto čase je teda membrána odolná (refraktérna, prvého podnetu – je v **refraktérnej perióde**).

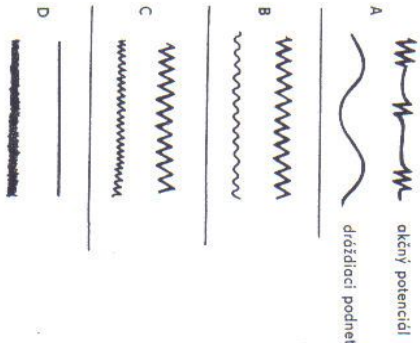
V refraktérnej perióde sa rozlišujú dve fázy: absolútna a relatívna refraktér (obr. 271). **Absolútna refraktérna fáza** vzniká na začiatku akčného (hrotu) potenciálu a trvá až po jednu tretinu repolarizácie nervového vlákna. Po a absolútna refraktérna fáza (až do skončenia repolarizácie) nastáva **relatívna refraktérna fáza**. Počas nej možno nervové vlákno podráždiť, ale silnejším podnetom, prahový podnet.



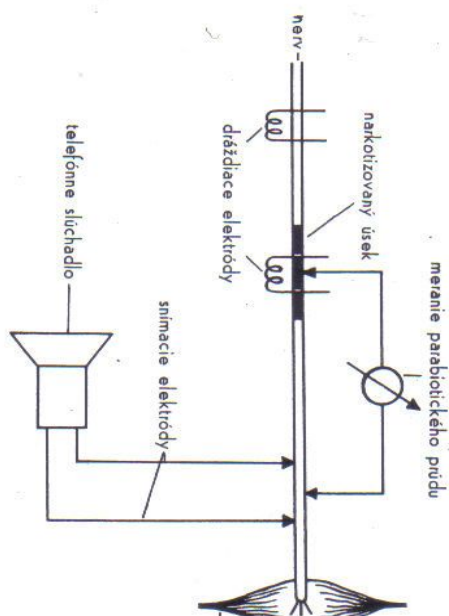
Refraktérna fáza určuje súčasne aj maximálnu frekvenciu akčných potenciálov (vzruchov), ktorú môže nervové vlákno realizovať. Táto vlastnosť sa nazýva **labilitnosť nervového vlákna**. Labilitnosť podrobne prešetroval N. J. VVEDENSKIJ. Vypracoval niekoľko metód na jej štúdium a formuloval mnohé zákonitosti labilitnosti. Ak sa napr. stupňuje frekvencia dráždiacich podnetov, zo začiatku sa vyvolá vzruch (akčný potenciál) na každý podnet. Po prekročení istej frekvencie odpovie nervové vlákno vzruchom na každý druhý podnet, prípadne na tretí alebo štvrtý podnet. Ak je frekvencia podnetov veľmi vysoká, nervové vlákno prestane na ne odpovedať (obr. 272).

VVEDENSKIJ prešetroval aj vedenie vzruchov narkotizovaným (parabiotickým) úsekom nervového vlákna. Pomocou snímacích a dráždiacich elektród (obr. 273) vymedzil isté štádiá (zakonitosti) osobitného – **stacionárneho podráždenia**:

- **transformačné** (provizórne) štádium – zníženie vedenia vzruchov v parabiotickom úseku; za parabiotickým úsekom sa šíri menej vzruchov;
- **paradoxné štádium** – v parabiotickom úseku sa udržiavajú vzruchy len vtedy, keď sa nervové vlákno dráždi slabými podnetmi; silnejšie podnety vyvolávajú útlm.



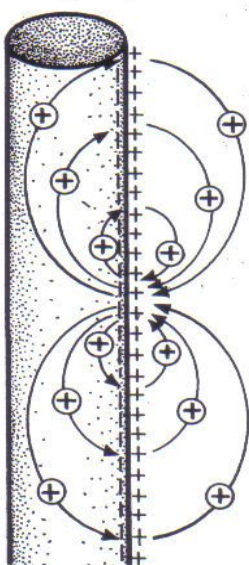
Obr. 272. Schéma labilitnosti nervového vlákna v štyroch prípadoch (A-D).



• **útlmové štádium** – vzruchová aktivita vyvolaná podráždením v parabiotickom úseku vymizne; utváranie vzruchov je nemožné.

Pri šírení akčného potenciálu (vzruchu) po nervovom vlákne nastáva **presun** nabitých častíc cez membránu, ale aj **pozdlž membrány**. Na vonkajšej strane membrány pohybujú kladné ióny smerom k depolarizovanému miestu. Na vnútornej strane membrány naopak kladné ióny sa pohybujú z depolarizovaného miesta do iónovej súkopy (obr. 274).

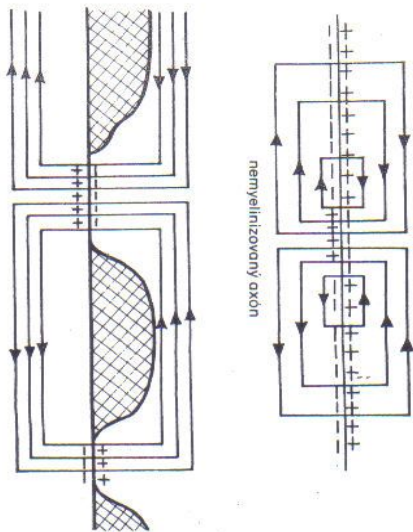
Pohyb kladných iónov pozdlž membrány znižuje polaritu v mieste susediacich s miestom akčného potenciálu (pripomína vybitie kondenzátora).



Obr. 274. Pohyb kationov v dôsledku potenciálneho rozdielu v pozdlžnom smere nervového vlákna.

skratom). Zníženie polarizity pohybom katiónov je také veľké, že dosiahne až hodnotu prahového potenciálu. V tom okamihu práve depolarizovaná časť membrány začne uviačať vlastný akčný potenciál, ktorý sa šíri po axóne.

V nemylinizovanom axóne sa pozdĺžny pohyb iónov uskutočňuje pozdĺž celého povrchu membrány (obr. 275). V Ranvierových zárezoch (v myelinizovaných axónoch) sa pohyb iónového prúdu i depolarizácia uskutočňujú iba na malej ploche membrány – nastáva preskakovanie akčného potenciálu z jedného zárezu na druhý. Je to skokovité (saltatórne) šírenie vzruchov (obr. 275). Preto šírenie vzruchu je rýchlejšie a úspornejšie v myelinizovaných ako v nemylinizovaných nervových vláknach. Napr. myelinizované nervové vlákno máčky s priemerom 8 μm vedie nervový vzruch (pri 20 $^{\circ}\text{C}$) rovnako rýchlosťou ako nemylinizované nervové vlákno sepie s priemerom 650 μm .



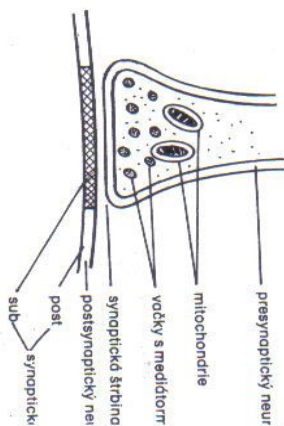
Obr. 275. Pohyb iónového prúdu v priebehu akčného potenciálu v dvoch typoch axónov.

Akčný potenciál pôsobí sám ako elektrický podnet tým, že depolarizuje susedný úsek membrány na prahovú hodnotu. Tým vyzvoláva vznik ďalšieho akčného potenciálu. Šírenie akčných potenciálov podmieňuje teda nielen pohyb iónov cez membránu, ale aj pohyb iónov pozdĺž membrány.

Akčný potenciál je uniformou (stereotypnou) kódovacou jednotkou pri prenášaní informácií v nervovej sústave. Jednotlivé akčné potenciály sa od seba neodlišujú, preto nervová sústava pracuje na binárnom princípe: buď vznikne akčný potenciál, alebo nie. Aby sa mohli akčnými potenciálmi prenášať isté informácie, musia jednotlivé potenciály tvoriť určité obrázky (schémy, vzorce). Najelementárnejším procesom na tvorbu obrázov vzruchovej aktivity (akčných potenciálov) je **integrácia činnosti neurónu** uskutočňujúca sa na dendrosomatickej membráne a v iniciálnom segmente neurónu.

16.5. ŠTRUKTÚRA A FUNKCIE SYNAPSII

Synapsie sú osobitné spojenia medzi presynaptickým a postsynaptickým i (obr. 276). Presynaptický neurón sa končí malou rozšírenou (synaptický) Membrána tesne pod synaptickou štrbinou sa volá subsynaptická m susedná membrána (neležajúca priamo pod štrbinou) postsynaptická m Úzky priestor medzi neurónmi (synaptická štrbina) zabraňuje priamemu neurónov.



Obr. 276. Schéma synaptického spojenia dvoch neurónov.

Nervový signál sa prenáša z jedného neurónu na druhý synaptické pomocou **mediátorov** (prenášačov, transmitterov). Mediátor difunduje tlická štrbinu a viaže sa na osobitne citlivé miesta (bielkovinové rec subsynaptickej membráne. V presynaptickom neuróne sú mediatory usk včokoch, alebo tvoria granuly. Keďže mediatory sú iba v zakončeníach p kých neurónov, prenáša synapsia vzruch iba jedným smerom.

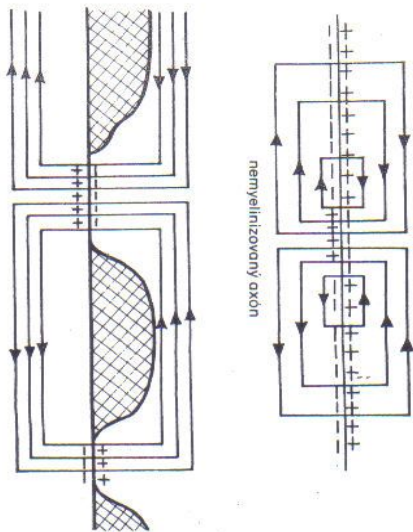
Je niekoľko typov mediátorov vylučujúcich sa v synapsiách. Pomerne prístupovali doteraz synapsie, v ktorých sa uvoľňujú mediatory acetylch radenali.

Mediátor acetylcholin sa uvoľňuje v cholinergných nervových vlásk väčšiny pregangliónové nervové vlákna (sympatické i parasympatické), všet gliónové nervové vlákna parasympatika (obr. 277), sympatické vlákna p vazodilatačné vlákna svalov končatín.

Jeden synaptický včok má asi 200 000 molekúl acetylcholínu. Tento viaže v subsynaptickej membráne so špecifickými receptormi a rozširuje ve póry, cez ktoré začnú intenzívne prúdiť ióny K^+ , Na^+ a Cl^- . V syn aktívny potenciál, a teda nervový vzruch sa môže šíriť ďalej. Cholinergná bielkovina v subsynaptickej membráne sa skladá zo subjednotiek s n hmotnosťou asi 80 000. Keď sa acetylcholin viaže na tieto bielkoviny, vz polymérny komplex.

skratom). Zníženie polarizity pohybom katiónov je také veľké, že dosiahne až hodnotu prahového potenciálu. V tom okamihu práve depolarizovaná časť membrány začne uviačať vlastný akčný potenciál, ktorý sa šíri po axóne.

V nemylinizovanom axóne sa pozdĺžny pohyb iónov uskutočňuje pozdĺž celého povrchu membrány (obr. 275). V Ranvierových zárezoch (v myelinizovaných axónoch) sa pohyb iónového prúdu i depolarizácia uskutočňujú iba na malej ploche membrány – nastáva preskakovanie akčného potenciálu z jedného zárezu na druhý. Je to škokovité (saltatórne) šírenie vzruchov (obr. 275). Preto šírenie vzruchu je rýchlejšie a úspornejšie v myelinizovaných ako v nemylinizovaných nervových vláknach. Napr. myelinizované nervové vlákno máčky s priemerom 8 μm vedie nervový vzruch (pri 20 $^{\circ}\text{C}$) rovnako rýchlosťou ako nemylinizované nervové vlákno sepie s priemerom 650 μm .



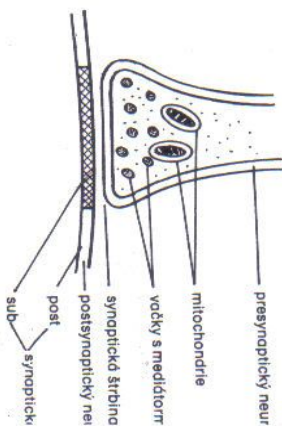
Obr. 275. Pohyb iónového prúdu v priebehu akčného potenciálu v dvoch typoch axónov.

Akčný potenciál pôsobí sám ako elektrický podnet tým, že depolarizuje susedný úsek membrány na prahovú hodnotu. Tým vyzvoláva vznik ďalšieho akčného potenciálu. Šírenie akčných potenciálov podmieňuje teda nielen pohyb iónov cez membránu, ale aj pohyb iónov pozdĺž membrány.

Akčný potenciál je uniformou (stereotypnou) kódovacou jednotkou pri prenášaní informácií v nervovej sústave. Jednotlivé akčné potenciály sa od seba neodlišujú, preto nervová sústava pracuje na binárnom princípe: buď vznikne akčný potenciál, alebo nie. Aby sa mohli akčnými potenciálmi prenášať isté informácie, musia jednotlivé potenciály tvoriť určité obrázky (schémy, vzorce). Najelementárnejším procesom na tvorbu obrázov vzruchovej aktivity (akčných potenciálov) je **integrácia činnosti neurónu** uskutočňujúca sa na dendrosomatickej membráne a v iniciálnom segmente neurónu.

16.5. ŠTRUKTÚRA A FUNKCIE SYNAPSII

Synapsie sú osobitné spojenia medzi presynaptickým a postsynaptickým i (obr. 276). Presynaptický neurón sa končí malou rozšíreninou (synaptický Membrána tesne pod synaptickou štrbinou sa volá subsynaptická m susedná membrána (neležajúca priamo pod štrbinou) postsynaptická m Úzky priestor medzi neurónmi (synaptická štrbina) zabraňuje priamemu neurónov.



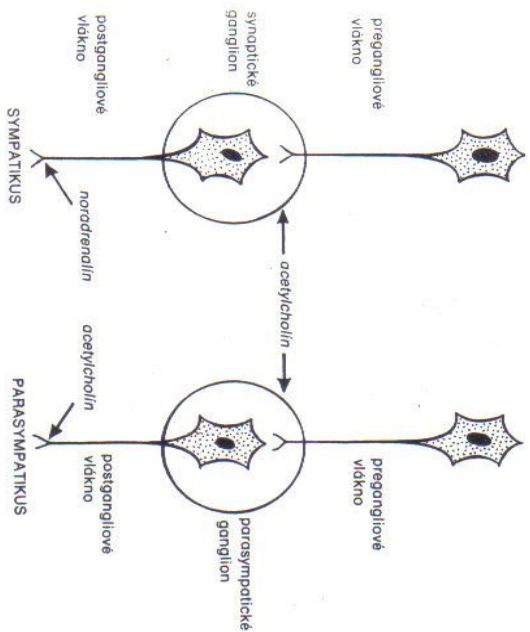
Obr. 276. Schéma synaptického spojenia dvoch neurónov.

Nervový signál sa prenáša z jedného neurónu na druhý synaptické pomocou **mediátorov** (prenášačov, transmitterov). Mediátor difunduje tlická štrbinu a viaže sa na osobitne citlivé miesta (bielkovinové rec subsynaptickej membráne. V presynaptickom neuróne sú mediatory usk včokoch, alebo tvoria granuly. Keďže mediatory sú iba v zakončeníach p kých neurónov, prenáša synapsia vzruch iba jedným smerom.

Je niekoľko typov mediátorov vylučujúcich sa v synapsiách. Pomerne prístupovali doteraz synapsie, v ktorých sa uvoľňujú mediatory acetylch radenáln.

Mediátor acetylcholin sa uvoľňuje v cholinergných nervových vlásk väčšiny pregangliónové nervové vlákna (sympatické i parasympatické), všet gliónové nervové vlákna parasympatika (obr. 277), sympatické vlákna p vazodilatačné vlákna svalov končatín.

Jeden synaptický včok má asi 200 000 molekúl acetylcholínu. Tento viaže v subsynaptickej membráne so špecifickými receptormi a rozširuje ve póry, cez ktoré začnú intenzívne prúdiť ióny K^+ , Na^+ a Cl^- . V syn aktívny potenciál, a teda nervový vzruch sa môže šíriť ďalej. Cholinergná bielkovina v subsynaptickej membráne sa skladá zo subjednotiek s n hmotnosťou asi 80 000. Keď sa acetylcholin viaže na tieto bielkoviny, vz polymérny komplex.



Obr. 277. Schéma pôsobenia dvoch základných typov mediátorov v sympatickej a parasympatickej nervovej sústave.

Biosyntéza acetylcholínu:



Štiepenie acetylcholínu:



Mediátor noradrenalin sa uvoľňuje v adrenergických nervových vláknach. Sú to všetky postgangliové sympatické nervové vlákna (obr. 277). Ukladajú sa v podobu granúl, väzbinou viazanú na molekulu ATP. Jedna molekula ATP viaže až štyri molekuly noradrenalinu. Po splnení úlohy mediátora sa noradrenalin vracia zo

subsypnatickej membrány do presynaptickeho uzla, kde sa štiepi enzýmom m. minoxidázou (MAO) alebo katechol-O-metyltransferázou (COMT), ale znova zúčastňuje na prenose vzruchov.

U bezstavovcov (najmä u mäkkýšov) sa častejšie vyskytuje mediátor **dop**. U stavovcov sa dopaminu vyskytuje najmä v dopaminergických neurónoch v pr. predovšetkým v bazálnych gangliách.

V ústrednej nervovej sústave sa vyskytuje niekoľko typov mediátorov, napr. serotonin, 1. gamaminomastofa, niektoré aminokyseliny, histamin, prostaglandíny (prozi tkanivové hormóny).

Základné mediátory (acetylcholin a noradrenalin) sa vyskytujú u všetkých živočíchov a mechanizmus ich účinnosti je podobný. Z. však aj u niektorých jednobunkových organizmov (napr. noradrenalin). Ni. autori pokladajú tieto mediátory za produkty špecifickej látkovej premeny i vých buniek (KOŠTOJANEC), ale aj za pomerne univerzálne mediátory v živočíš. Ich uvoľňovanie však ovplyvňujú mnohé chemické látky (toxíny, drogy). Podľa účinku mediátora na postsynapticke neuróny sa rozlišujú **dva typy syn. excitácie** (budivé) a **inhibičné** (tlmivé).

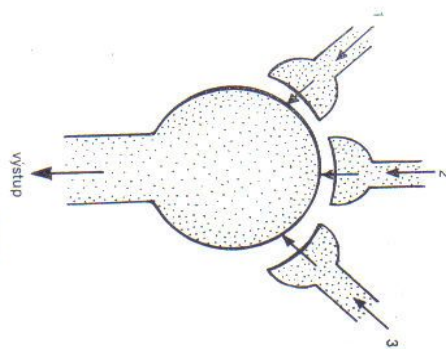
Excitácie synapse v činnom stave zvyšujú pravdepodobnosť, že pokojový bránový potenciál v oblasti postsynaptickeho neurónu dosiahne prahovú hodnotu a vznikne akčný potenciál. Účinkom väzby mediátora s receptorovými bielymi v subsynaptickej membráne sa zvyšuje jej priepustnosť pre ióny Na^+ a K^+ , čo môžu voľne pohybovať podľa elektrického i chemického gradientu. Presunom nastáva mierne depolarizácia subsynaptickej membrány a **excitácia postsyn. potenciál (EPSP)**. Tento potenciál (2–4 mV) sa v mieste subsynaptickej membr. dosiava aj na úseky postsynaptickej membrány (depolarizácia vlna sa môže až do oblasti inčialného segmentu). Depolarizácia jednej synapse je dosť p. hová, podprahové potenciály EPSP sa však môžu časovo i priestorovo (sumovať) a vyvolať vznik akčného potenciálu (obr. 278).

Aktivitu **inhibičnej synapse** vzniká na postsynaptickej neuróne zmena, znižuje pravdepodobnosť šírenia akčného potenciálu. Aj v tomto prípade me. nemá priepustnosť subsynaptickej membrány, ale celkom špecifickej – zn. priepustnosť pre ióny K^+ a Cl^- , ale priepustnosť pre ióny Na^+ nie je ovplyv. Zvýšenou priepustnosťou pre ióny draslíka nastáva hyperpolarizácia subsyn. membrány a vzniká **inhibičný postsynaptický potenciál (IPSP)**. Pri IPSP nep. da prúd iónov smerom dovnútra (ako pri EPSP), ale pozdĺž membrány smer. aktivovaného miesta. Tým sa zvýši elektrický náboj susednej postsyn. membrány.

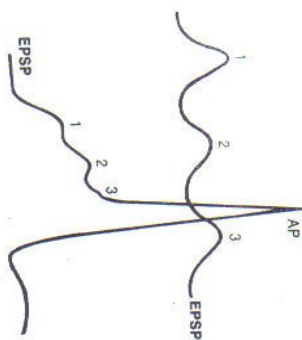
Na nervových bunkách sú excitácie aj inhibičné synapse a ich akčný potenciál výsledkom excitácií aj inhibičných potenciálov (obr. 279). Prevažou excit. aktivít môžu vzniknúť akčné potenciály; ak prevláda inhibičná aktivita, biol. akčný potenciál. Neuróny v ústrednej nervovej sústave sú pod nepretržitým vp. mnohých excitácií a inhibičných vstupov.

Niektorí autori namiesto teórie prenosu vzruchov operujúcu sa o presun iónov sodíka a uzdravujú iné teórie. Napr. TASAKI na nervových vláknach hlávoňcov zaregistroval akčné po. aj bez účasti iónov K^+ a Na^+ . Osobitnú funkciu pripisuje iónom vápnika a jeho väzbovosti s bielymi subsynaptickej membrány.

excitčný vstup

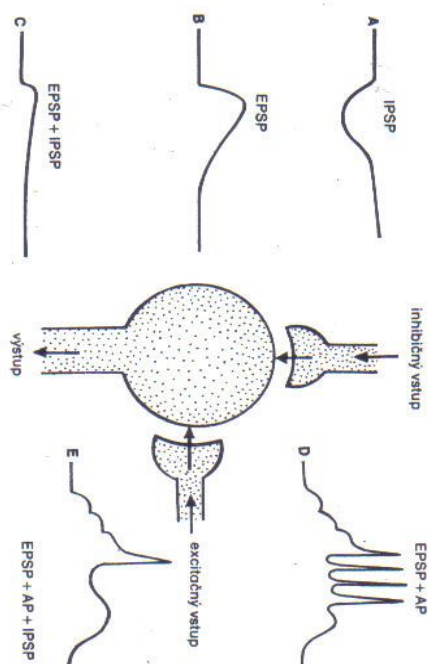


Obr. 278. Priestorová súmácia (sčítanie) synaptických potenciálov.



Pri porovnávaní šírenia vzruchu nervovými vláknami so šírením v synapsiách zisťujú sa tieto skutočnosti:

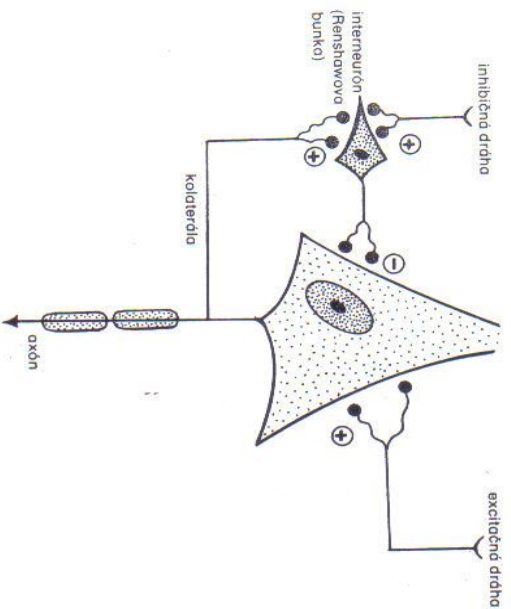
- synapsia vedie vzruch iba jedným smerom, nervové vlákno obidvom smermi od miesta podráždenia,
- šírenie vzruchu v synapsii je pomalšie ako v nervovom vlákne, nastáva synaptické zdržanie vzruchu,
- synapsia sa pri vedení vzruchu rýchlo unaví (vyčerpajú sa v nej zásoby mediátorov); nervové vlákno je pri šírení vzruchu takmer neunaviteľné,
- prahové podnety postsynaptických potenciálov sa môžu sumovať na prahový podnet a tak vyvolať akčný potenciál,
- synapsie sa vyznačujú vysokou citlivosťou na rozmanité chemické látky.



Obr. 279. Príklady súmácie excitčných (EPSP) a inhibičných (IPSP) postsynaptických potenciálov a udržiavanie akčného potenciálu (AP). A vznik EPSP (hyperpolarizácia), B vznik EPSP (depolarizácia), C súčet dvoch postsynaptických potenciálov, D vznik akčného potenciálu opakovanou stimuláciou excitčného vstupu, E potlačenie akčného potenciálu aktiváciou inhibičného vstupu.

Prenos vzruchu z jedného neurónu na iný prostredníctvom chemických mediátorov sa dlho pokladal za jedinou formu prenosu vzruchu. V súčasnosti sa však predpokladá prenos vzruchu synapsiami aj elektricky – cez **elektrické synapsy**. Tento typ synapsii sa zisťujú napr. v nervovej piaske obrúčkavcov a kôrovcov, ale v nervovej sústave sliepok, rýb a chvostatých obojživelníkov. V elektrických synapsiách sú osobitné kanálky, ktorými spája cytoplazma dvoch neurónov. Miesto dotýkania nervových vlákien sa volá **septa**, spojenie sa nazýva **kanáliko** (gap junction).

Neuróny sú medzi sebou synapsiami mnohostranne pospájané. Týmto spojením sa utvára konvergencia a divergencia neurónov. **Konvergencia** (zbiehavosť) pripájanie niekoľkých neurónov na jeden, pri **divergencii** (rozbiehavosť) má vzruch z jednej nervovej bunky vyvolať vzruchovú aktivitu niekoľkých neurónov. Pri spracovávaní vzruchov v nervovej sústave majú dôležitú úlohu mechanizmy pozitívnej i negatívnej **spätnej väzby**, napr. **rekurentná inhibícia** pomocou kolaterál a inhibičného interneurónu – **Renshawovej bunky** (obr. 280). Impulzy vznikajú v motorickom neuróne aktivujú pomocou kolaterál interneurón, z ktorého uvoľňuje inhibičný mediátor. Takto sa znižuje, až zastavuje aktivita motorického neurónu, z ktorého pôvodne vychádzala vzruchová aktivita. Okrem rekurentnej inhibície existuje aj **rekurentná excitácia**, ktorá je dôležitá najmä v mechanizme vyššej nervovej činnosti, napr. pri utváraní pamäťových stop.



Obr. 280. Schéma rekurentnej inhibície pomocou kolaterály a interneurónu.

16.6. REFLEXNÉ DEJE

Konvergenca, divergencia a spätná väzba sú základné funkčné princípy činnosti nervovej sústavy – reflexnej činnosti živočíchov i človeka.

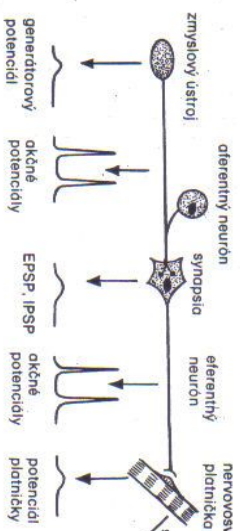
Pojem reflex prvý zaviedol DESCARTES, z fyziologickej stránky ho však opísal až PROCHAZKA: náuku o reflexoch podrobne rozpracoval I. P. PAVLOV. Súčasne predstavy o reflexnej činnosti sú spojené najmä s menami SHERINGTON a ECCLES.

Reflex je odpoveď organizmu na zmeny vonkajšieho aj vnútorného prostredia sprostredkovaná nervovou sústavou. Uskutočňuje sa po istej vzrušivej dráhe – **reflexnom oblúku**, ktorý má päť základných častí: zmyslový orgán (receptor), dostredivú (aterentnú) nervovú dráhu, ústredie (miecha, mozog), odstredivú (eferentnú) nervovú dráhu a výkonný orgán (efektor).

Princípy reflexnej činnosti možno zhrnúť takto:

- reflex prebieha po istých vzrušivých dráhach,
- pri reflexnej činnosti nastáva koordinovaný (hladký) priebeh činnosti istých sústav,
- proti sebe pôsobiace reflexy sa navzájom ovplyvňujú,
- v priebehu reflexnej činnosti nastáva zdĺžaný reflex (2–6 ms) v adekvátnom ústredí.

- následnou stimuláciou jedného nervu alebo súčasnou stimuláciou i nervov vzniká sumácia (reflexná odpoveď sa zväčšuje),
 - reflexná činnosť sa môže lítiť centrálnou inhibíciou.
- Reflex možno definovať aj ako prenos vzruchu z receptora nervov k efektoru. Najjednoduchší reflexný oblúk má medzi aterentnou a i nervovou dráhou jedinou synapsiu. Takýto najjednoduchší reflexný oblúk je napr. patelárny (kolenový) reflex.



Obr. 281. Monosynaptický reflexný oblúk.

Čas, ktorý uplynie medzi pôsobením podnetu a reflexnou odpoveďou i reflexný čas (napr. pre patelárny reflex človeka je to 19–24 ms).

Reflexné oblúky, v ktorých je medzi aterentným a eferentným neurónom i interneurón, sú polysynaptické. Prebiehajú nimi **polysynaptické refle** obranný reflex. Takýto reflex vyvolá škodlivý, zvyčajne bolestivý podne na kožu, podkožné tkanivo alebo svaly. Dráždená časť tela sa oddiali od p. podnetu. Ak je však podnet príliš intenzívny, nastane mlieň flexia (dráždenie končatiny, ale aj extenzia (odtiahnutie) protiaľnej končatiny). Niektoré typy pohybovej aktivity (napr. let, plávanie) sa pravdepodobne ňujú aj inými ako reflexnými mechanizmami. Napr. chôdza je výsledkom reflexných dejov, cyklickej aktivácie flexorov a extenzorov za spol. proprioceptívnej stimulácie. Niektoré rytmické stereotypné pohyby sú v kom. rytmickej činnosti neurónov v ústrednej nervovej sústave bez účas stimulácie. Rytmická pohybová aktivita sa utvára v osobitne orga neurónoch podľa **motorických programov** (časového obrazca motorick. Táto osobitná rytmická pohybová aktivita u stavovcov sa uskutočňuje v mozgovom kmeni a v mieche.

U bezstavovcov sa motorické programy utvárajú v osobitných oscilátoroch v brušnej nervovej páške. V týchto oscilátoroch sa utvárajú konštantu pohybové výstupy bez vstupu signálov zo zmyslových orgánov (PEARS). Motorické programy neznižujú dôležitosť reflexnej činnosti, ktorá z okamžité prispôsobenie sa pohybovej aktivity organizmov vonkajším p

Y, anorganické ióny a ióny (Na, K, Mg, Ca, Cl, HCO₃) a mnohé organické y (bielkoviny, glukózu, močovinu, kyselinu močovel, kyselinu mliečnu, fosfaidy, enzýmy, hormóny, vitamíny, aminokyseliny). Aj keď sa cerebrospinalná tekutina podobá krvnej plazme, nie je to jej jednoduchý ultrafiltrát. Na rozhraní krvných ciev a mozgovomiechového tkaniva existuje **hematoľkvorová bariéra**, ktorá má charakter multicelulárnej membrány. Predpokladá sa, že líkvor vzniká aktivnou sekreáciou v bočných komorách mozgových hemisfér a v tretej komore.

2) komore.

3) omietkový mok tvorí vnútorné prostredie ústrednej nervovej sústavy, u pred mechanickým poškodením, reguluje vnútrolebečný tlak, má význam pri ochrane proti vnikaniu infekcie do ústrednej nervovej sústavy, rozvádza produkované látky do mozgu a odstraňuje odpadové látky.

17.

Vyššie funkcie nervovej sústavy

17.1. ZÁKLADNÉ PREDSTAVY O VYŠŠÍCH FUNKCIÁCH NERVOVEJ SÚSTAVY

O vyšších funkciách nervovej sústavy (o vyššej nervovej činnosti – VNC) je množstvo poznatkov, ale aj teórií, ktoré objasňujú najzložitejšie prejavy nervovej sústavy. Najdôležitejšia je najmä teória (učenie) I. P. PAVLOVA, ktorá sa opiera o reflexnú činnosť organizmov.

I. P. PAVLOV skúmal vyššie funkcie nervovej sústavy (VNC) na fyziologických princípoch, najmä na podmienenoreflexnej činnosti. Jeho názory boli na viedašts čas celkom nové, lebo fyziologicky vysvetľovali najdiferencovanejšie prejavy mozgovej činnosti, najmä vyšších skupín stavovcov a človeka. Vyššie funkcie nervovej sústavy sa dovtedy sledovali len na úrovni subjektívnej psychológie (bez experimentálneho prístupu).

O spoznanie základných princípov vyššej nervovej činnosti sa zaslúžil aj I. M. SEČENOV. Obhajoval názor, že reflexná činnosť je základom činnosti predného mozgu a že všetky uvedomené i nevedomené prejavy nervovej sústavy sú svojím pôvodom reflexy.

Keďže reflexná činnosť organizmov je veľmi rozmanitá, urobil sa pre prehľadnosť istý **klasifikačný systém reflexov**. Podľa istých kritérií sa reflexy rozdeľujú na niekoľko typov.

1. **Podľa receptora**, t. j. podľa začiatku reflexného oblúka, sú reflexy:

- **exteroceptívne** (receptory v koži, jazyku, oku, uchu),
- **interoceptívne** (receptory v črevách, črevách, obličkách),
- **proprioceptívne** (receptory vo svaloch, kĺboch, šľachách a v sluchovom labrynte).

2. **Podľa efektora**, t. j. podľa cieľového orgánu, sú reflexy:

- **somatické** (koordinujú pohyby kostrových svalov),
- **vegetatívne** (koordinujú pohyby vnútorných orgánov).

3. **Podľa účasti a typu centra**, cez ktoré prebieha reflexný oblúk, sú reflexy:

- **transcentrálne** (prechádzajú cez ústrednú nervovú sústavu – mozog a miechu),
- **minocentrálne** – excentrálne (prechádzajú nervovým gangliom alebo len synapsiou).

4. **Podľa spojenia receptora s efektorm** sú reflexy:

- **nepodmiernené (vrodené)**, pri ktorých je trvalé spojenie receptora s efektorm,
- **podmiernené (získané)**, vznikajú alebo zanikajú medzi istými receptormi a efektormi počas individuálneho života, sú základom aj najvyšších funkcií nervovej sústavy.

Nepodmiernené reflexy sa rozdeľujú na jednoduché a zložité. Pri **jednoduchých nepodmiernených reflexoch** sa na istý podnet vyvolávajú jednoduché reflexné odpovede organizmu (napr. odlihanie končatiny na bolesťový podnet). Pri **zložitých nepodmiernených reflexoch** sa vzťah z jedného receptoru prenesie na niekoľko efektov. Tieto zložité nepodmiernené reflexy môžu byť **asociatívne** (pri nich následne – reťazovité reakcie nasledujú za sebou v prísom poradí; napr. inštiny) a **neusporiadané** (pri nich jeden podnet vyvolá niekoľko reakcií navzájom nesúvisiacich; sú to chorobné javy).

5. Podľa uloženia receptora a efektora sú reflexy:

- **vlastné**, keď receptor aj efektory sú v tom istom orgáne (napr. palciatny reflex),
- **cudzé**, keď receptor aj efektory sú v rozličných orgánoch (napr. podčiždenie jednej končatiny vyvolá pohyb druhej končatiny).

Reflexná činnosť v zdravom organizme prebieha podľa určitých zákonitostí a zabezpečuje adekvátnu a rýchlu odpoveď organizmu na meniace sa podmienky prostredia. Za istých okolností môže nastať aj patologická reflexná činnosť. Osobitnou formou takejto činnosti sú **neurózy**. Vznikajú prebáťm vzručovných alebo útlimových dejov, pripadne ich stretnutím. Neurózy deformujú prejavy celej reflexnej činnosti organizmu.

Príčinou väčšiny neuróz býva bolesť, sklamanie alebo veľké zaťaženie (stres), ktoré človek zažíva a nevedel sa s ním vyrovnáť. (Ak človeka niečo trápi, mal by si poplakáť, ak je niečo smiešne, mal by sa smiať.)

Neurofi síce vie poľahčt svoje ťažkosti (strach, bolesť, napätie, únavu, nespavosť, menejcnosť, slabosť), ale má to negatívny vplyv na jeho život (napr. v rodine, pri výchove detí, vo vzťahu k ľuďom). Často ani oddeych mu neprišlá úľavu, naopak zhoršenie. Dnes sa neuroza nepokladá len za prejav precitlivosti organizmu, ale za vážne ochorenie ústrednej nervovej sústavy, ktoré treba liečiť.

Psychózy (psychické, duševné choroby) sú osobitné poruchy vyššej nervovej činnosti ľudí. Vznikajú síce vplyvom rozmanitých faktorov vonkajšieho prostredia, ale ich priebeh modifikuje funkčný stav ústrednej nervovej sústavy. (Súčasná medicína vie liečiť aj tieto komplikované choroby ústrednej nervovej sústavy.)

Osobitným typom psychóz je **schizofrenia**. Schizofrenici sú uzavorení ľudia, unikajú od reality skutočnosti, trpia halucináciami, majú rozvojenú osobnosť. V krvi schizofrenikov sa vyskytuje osobitný peptid **lelendofín** – schizofrenický toxín (ERWIN, PALMEROVA). Letendofín sa dá z krvi odstrániť dialýzou.

Organizmus v úsilí zachovať a rozvinúť svoju existenciu je v nepretržitom styku s vonkajším prostredím. Tento styk sa prejavuje ako **správanie sa**. Rozmanité vonkajšie prejavy správania sú spojené aj s osobitnými zmenami vnútorných fyziologických dejov (napr. s obehom krvi, dýchaním, teplotou tela).

Štúdiom správania živočíchov i človeka sa zaoberá najmä vedná oblasť **etológa** (zoopsychológia, behaviorizmus). Etologické výskumy súvisia najmä s menami LORENZ, TINBERGEN, K. von FRISCH.

V správaní organizmu sa rozlišujú dva typy reakcií: **vrodené reakcie** (geneticky podmienené, stereotypne sa opakujúce aj v neprirodzených podmienkach) a **získané reakcie** (utvorené počas individuálneho vývinu; vznikajú a zanikajú podľa potrieb organizmu). Vrodené reakcie umožňujú organizmom interakcie s vonkajším prostredím iba v obmedzenom rozsahu. Organizmus má však schopnosť uviárať dočasné a mnohostranné interakcie, a tak zdokonaľovať svoj vzťah k prostrediu. Na výslednom správaní sa zúčastňujú vrodené aj získané reakcie.

Pri štúdiu správania sa živočíchov, a ich nervových schopností vôbec, treba ku každému živočíšnemu druhu pristupovať osobitne. V minulosti sa urobilo veľa chýb práve tým, že sa živočíchom dávali riešiť úlohy biologicky pre ne cudzie. Ak zvieratá

tieto úlohy nevyriešili, pokladali sa za ťažkopádne, hlúpe. Určitá úloha môže byť p istý živočích druh biologicky bezvýznamná, preto zvieratá na ňu neodpoveda podľa predstáv experimentátora.

17.2. VRODENÉ FORMY SPRÁVANIA

Medzi vrodené formy správania (vrodené asociatívne schopnosti ústrednej nervovej sústavy) patria tri základné prejavy: nepodmiernené reflexy, inštiny a emócie.

17.2.1. Nepodmiernené reflexy

Nepodmiernené reflexy sa pokladajú za základnú a najpôvodnejšiu funkčnú zlož nervovej sústavy. Ako vrodené reakcie prebiehajú rovnako u všetkých jedinc toho istého druhu a v tých istých štruktúrach nervovej sústavy (v aferentných asociatívnych a eferentných nervových dráhach). Špecifický priebeh nepodmiernených reflexov je daný geneticky. No akým spôsobom sa vo vývine jedinca urč prepojenie nervových dráh (reflexných oblíkov) utvára, nie je dosiaľ vysvetlen. Jednotlivé neuróny musia mať pravdepodobne schopnosť pri vzniku nervovej spojité navzájom sa biochemicky rozpoznávať.

Nepodmiernené reflexy sa nazývajú nepodmiernené preto, lebo na ich uskutočnenie netreba osobitné učenie sa (nácvik). Ak sa už v ontogenéze organizm utvára nervová dráha pre istý reflex, reflex prebehne bez učenia sa.

Keďže nepodmiernený reflex je stereotypná reakcia organizmu, na určitý podnet vybaví vždy rovnakú reakciu. Napr. bolesťový podnet vždy vyvolá obranný nepmiernený reflex, chladový podnet vazokonstrikčný nepodmiernený reflex, potravu podnet slinný nepodmiernený reflex.

V živote organizmov nemožno oddeliť nepodmiernené reflexnú činnosť od podn nenoreflexnej. Väčšina nepodmiernených reflexov závisí aj od podmienených podtov. Aj pri zložitejších vrodených reakciách (napr. pri inštinívnom správaní organizmu využívajú skúsenosti získané počas individuálneho vývinu. (Predpokl sa, že dobre zakotvené podmienené reflexy sa môžu prenášať aj geneticky.)

Niektoré formy zložitejších nepodmiernených reflexov môžu mať vlastnosti **vro ných programov** (HOYLE) uskutočňovaných ústrednou nervovou sústavou. N ktorí autori (HORRIDGE) usudzujú, že programová aktivita je primárnou form zvýšujúce účinnosť vrodených programov. Nepodmiernené reflexy pravdepodoľ prispôbujú programovú aktivitu okamžitým potrebám organizmu.

17.2.2. Inštinívne správanie

Inštinívne správanie (inštiny, nepodmiernené zložité reťazovité reflexy) u vývojovo nižších skupín živočíchov (napr. u hmyzu) vyznačuje vysokým stupň stereotypnosti, u vývojovo vyšších skupín (napr. u cicavcov) je menej stále a mōž do istej miery aj modifikovať učením sa.

Vznik a priebeh inštinívneho správania určujú niektoré okolnosti. Podsta týchto reakcií je úsilie organizmov dosiahnuť určitý cieľ – **upriamit sa naň** (dri Toto úsilie organizmov podmieňujú mnohé vnútorné i vonkajšie podnety. Ak sa (napr. potrava, partner) dosiahne, úsilie sa znižuje, až zaniká – **nastáva satí** (nasýtenie, upokojenie).

Inštiny živočíchov sa vyjavujú zvyčajne vtedy, keď jednotlivé (nepodmiernené-reflexné) deje prebiehajú v istom poradí. Keď sa nezachová poradie jednotlivých dejov, celý zložitý mechanizmus zlyhá. Napr. **kuťka piesočná** si najprv vyhrabe huseňcu istého druhu, zapamätá si miesto a odíde hľadať korisť. Keď nájsť zaveličie ju do jamky a nakladie na huseňcu vajčka. Ak odíde huseňcu trochu bokom od jamky (kým kuťka kontroluje stav jamky), nevitane ju dnu, ale celý postup znova opakuje.

Uvedené stereotypné správanie sa nevykultuje u všetkých, ani u vývojovo najnižších skupín živočíchov. Napr. mladé **pavky**, ktoré zdedili informácie o inštinivnom ťkaní pavučín, dokážu pokračovať v začatých prácach iných jedincov, jedince, ktoré získali po starších pavkoch rám aj s radiálnymi vláknami, začali splietať lovnú sieť, ktoré mali k dispozícii celú pavučinovú sieť, zahlezi na vhodné miesto (na posed) a číhali na korisť.

Inštiny živočíchov možno rozdeliť na niekoľko skupín. Sú to inštiny **zabezpečujúce existenciu jedincov** (napr. únik z nebezpečného priestoru, vyhľadanie neru, stavba hniezda, rodičovské vzťahy), inštiny **uľahčujúce orientáciu** v priestore (zvedavosť, migrácia, navigácia), **určujúce vzťahy medzi jedincami** toho istého druhu (sociálny, združovací inštiny), **teritoriálne inštiny** (bránenie určitého územia). Etiológovia pokladajú za najzákladnejšie inštiny: **hľad, rozmnožovanie, strach a agresivita**.

Medzi inštinami živočíchov majú osobitné postavenie **sociálne inštiny**. Nimi sa upravujú hierarchické vzťahy medzi jedincami. Hierarchické a autoritatívne organizované skupiny utvárajú napr. opice **paviny**. Vedúce a najagresívnejšie jedince sa nazývajú **alfa**, na nižšom stupni sú jedince **beta**, potom **gamma** a najslabšie jedince **S** (**agresívni** vedúci jedinci skupiny a z toho vyplývajúci stresovými reakciami), jedincov. Slabší jedinec mierne agresívne prejavuje mocnejšieho ešte prv, kým by mohol vzniknúť vážnejší konflikt.

Hierarchický **najmocnejší jedinec** nemusí byť fyzicky najslabší. Môže to byť aj fyzicky slabší jedinec, ale s „bohatými životnými skúsenosťami“. Skúsenosti získané za rozličných nebezpečných situácií sú totiž pre zvieratá veľmi prospešné na zachovanie svojho druhu. Zvieratá sú skúseným učení (cestou skúšania i omýlu) získať iste skúsenosti a podľa nich aj konať.

Inštinívne správanie živočíchov (vyvojovo nižších aj vyšších skupín) niekedy **udivuje**. Napr. niektoré druhy **mravcov** pomáhajú svojim druhom v nebezpečných situáciách, liečia ich, robia na nich chirurgické zákroky (**MARIKOVSKI**). Pri napr. dokonale inštinívne obozretnosti v blízkosti človeka. Neprerušujú hľadajú niečo nové a súčasne novému nedôverujú. Objavia sa všade, kde sú nové zdroje potraviny, z nebezpečnej oblasti. Neznamu potravu najprv starostlivo očuchávajú, potom ju ochutnávajú len v malom množstve, prípadne to musia urobiť hierarchicky slabšie jedince. V získavaní potraviny si pomáhajú navzájom pomáhajú (napr. pri ťahaní potraviny z dier sa pridávajú za chvosty). No dokážu aj jeden druhého usmrtiť na diaľku (nasávajú stres slabšieho jedinca proti silnejšiemu).

Neprerušujúcim zdokonaľovaním inštinívnych schopností vznikajú až „**superpotraviny**“. Napr. ry, ktoré v pokusných podmienkach spoznali nebezpečenstvo otrávenej potraviny, informovali kontrolu zvierat (bránili im prístup k otrávenej potravine). Tieto jedince odovzdávali informácie kontrolným potkám.

Inštinívne správanie živočíchov sa niekedy porovnáva s myšliením. Napr. presne odlišia človeka s puškou od človeka s palicou a podľa toho aj ke **šimpanzy** palčkami zručne vyberajú potravu z rozličných dútin, ale si priprav akési spomienky na vysávanie vody, utierajú sa do listov, príkladajú si ich na zručne hážu kamene a používajú prúty ako osobné zbrane.

Osobitné prejav inštinívneho správania človeka sa označujú pojmom **po**. Napr. ľudia majú potrebu sebarealizácie, združovacie, sexuálnu, výmeny info medzi jedincami.

17.2.3. Emócie

Emócie sú osobitnou formou vrodeneho správania. Experimentálne sa presk u živočíchov najmä **emócie strachu a agresívneho hněvu**. Ich vznik a prebeh sa na isté oblasti v mozgu (limbickú sústavu a hypotalamus). Príamym dráž určitých oblastí možno vyvolať agresívnu zvierat alebo ich mimoriadnu krt (**DELGAD**). Napr. u mačiek možno vyvolať prskanie a cerenie zubov, i neobyčajnú prítnosť.

Zviera, ktoré je ohrozené, zvyčajne má strach a pokúsi sa o útek. Keď ho zbavíme tejto možnosti, bojuje. Preto strach a agresivita sú zrejme úzko vrodene reakcie.

Emócie človeka majú subjektívnu (psychickú), ale aj objektívnu (fyziológ stránku. Psychickou stránkou emócií človeka sú niektoré osobitné pocity i strach, hněv, láska, nenávisť, smútok). Fyziológickou stránkou emócií sú nie vegetatívne zmeny (napr. potenie, červenanie, zmeny srdcovej činnosti) a z somatické (napr. zvýšený svalový tonus, schúlenie sa).

V emóciách človeka sa často rozlišujú tieto štyri **zložky**: **kognitívna** (uvedomenie si počtu príčiny), **elektrická** (cítová), **konzatívna** (nutkanie na istú činnosť) a **somatická** (zmeny fyziológ funkcií).

Pre emócie človeka je typické, že ich možno vôľou začať, ale aj zastaviť. Zvy trvajú dlhšie ako vplyvy, ktoré ich vyvolali. Starý emócií možno ovplyvno chemickými látkami, napr. **tranquilizátormi** (upokojujú a odstraňujú pocity i ti), **psychotomikami** (zlepšujú náladu, chut do činnosti, odstraňujú depresívne s

Niekedy sa vrodene formy správania človeka (aj živočíchov) rozdeľujú na 1. **Cirkadiálny biorytmus** – je vrodene biorytmus všetkých organizmov, jednobunkových až po cicavce) a podriadené sú mu všetky životné funkcie org mu. Správanie sa organizmov (ich pohybová aktivita, sociálne kontakty, i potraviny) je podmieňované týmto biorytmom.

2. **Magnetický efekt** – zabezpečuje koordináciu životných funkcií v orga (napr. dýchanie, cicanie) a je základom rozmanitých zvykov a návykov. Podi tohto efektu je striedanie dvoch biorytmov rozličnej frekvencie; jeden z n vedúci, druhý sa objavuje len v niektorej fáze činnosti organizmu.

3. **Preuslávne nálad** – je analógou magnetického efektu a prejavuje sa i u spoločensky žijúcich vtákov a cicavcov. Náladové správanie jedného je v skupine ostatné napodobňujú (napr. spôsob letu, obrany, odpočinku, i

potraviny). Dispozície na prenášanie nálad sú aj u ľudí (nebezpečná je najmä kolektívna panika, keď človek koná bez rozmyšľania).

4. **Frustrácia** – je vrodená dispozícia organizmu na sebazáchovu, sebaobranu a sebarealizáciu. Vyvoláva fyziologický dej, ktorý sa subjektívne pociťuje ako agresívna emícia (hnev). Medzi jedincami sú značné individuálne rozdiely v miere frustrácie. Otvplyvňujú ju aj sociálne faktory (najmä výchova).

5. **Pátracie správanie** (postoj) – je typická forma individuálneho získavania informácií u vývojovo vyšších skupín stavovcov. Uľahčuje učenie a zvyšuje množstvo prijatých informácií. U niektorých druhov cicavcov toto správanie vyvoláva neznámy objekt, nové okolie, neobvyčajná udalosť. U primátov je pátracie správanie aktívnym dejom. Ak napr. človek dostáva z okolia málo informácií, začne ich sám aktívne vyhľadávať. Získané informácie vyvolávajú u jedincov aj pozitívnu emóciu (uspokojenie). Znázna (faustovská) tuha človeka poznať svet v celej jeho šírke má teda fyziologický základ.

17.3. ZÍSKANÉ FORMY SPRÁVANIA

Organizmy reagujú na meniace sa podmienky životného prostredia nielen prostredníctvom vrodenných (stereotypných) reakcií, ale aj utvárajú nové (individuálne) vzťahy k prostrediu. Tieto vzťahy majú pre organizmy veľký fyziologický význam, lebo zabezpečujú lepšie možnosti na existenciu.

Nové vzťahy organizmu k prostrediu sú výsledkom dvoch fyziologických dejov prebiehajúcich v ústrednej nervovej sústave: pamäť a učenia. Pamäť je predpokladom učenia, učenie je však fyziologicky ekvivalentné pamäti.

17.3.1. Pamäť

Pamäť je zachovávanie informácií v mozgu v podobe pamäťových stôp (engramov). Aby organizmus správne používal pamäť, mozog musí mať schopnosť:

- ukladať (kódovať) zmyslové skúsenosti; uskutočňuje sa to podriadením určitého zoskupenia nervových buniek v mozgu – podriadenie (vzruch, akčný potenciál) sa teda nestiera bez zvyšku,
 - uchovávať uložené (zakódované) informácie bez strát a skreslenia,
 - použiť uložené pamäťové informácie podľa potreby organizmu (vybavovať si určité minulé udalosti); to umožňuje utvárať ďalšie podmiernené spojenie – učenie.
- o mechanizmom ukládania informácií do pamäti je doteraz pomerne málo poznatkov. Utváranie pamäťových stôp v mozgu vysvetľuje niekoľko teórií. Podľa nich možno pamäť rozdeliť na niekoľko skupín.

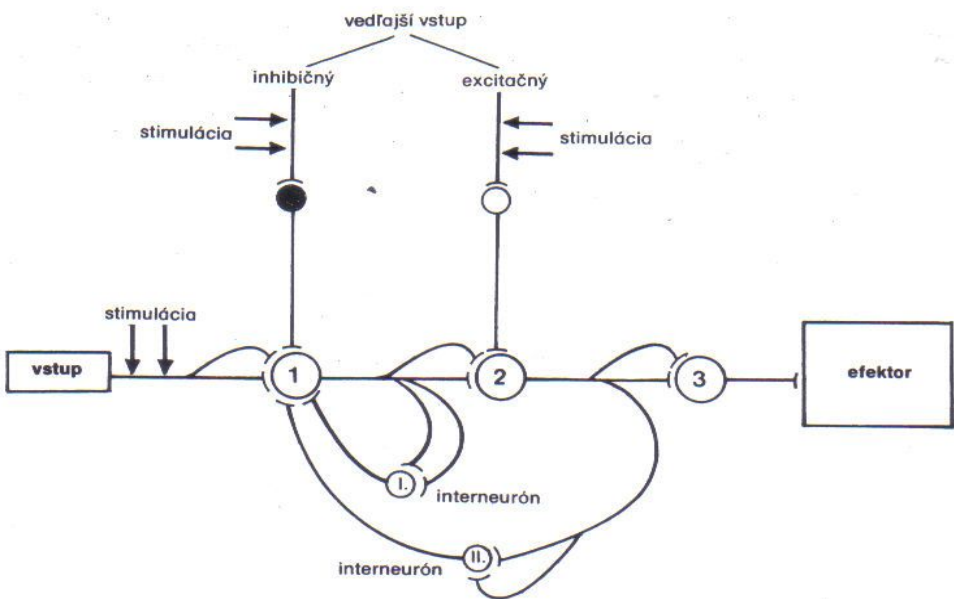
2. Hľadiska špecificity zapamätávaných zmyslových informácií sa rozlišuje senzoričná a symbolická pamäť.

1. **Senzoričná pamäť** uchováva informácie sprostredkované zmyslovými (napr. optickými, akustickými) podnetmi prichádzajúcimi do mozgu zo zmyslových ústrojov.

2. **Symbolická pamäť** uchováva informácie vo forme symbolov, najčastejšie slovných alebo číselných.

Podľa mechanizmu uchovávania pamäťových stôp v mozgu a dĺžky ich uchovania je pamäť krátkodobá a dlhodobá.

1. **Krátkodobá (čerstvá) pamäť** sa utvára pomocou dráh neuronov, po ktorých sa dočasne pohybuje vzruchová aktivita (obr. 297). Stimuláciou sa na vstupe nervovej



potraviny). Dispozície na prenášanie nálad sú aj u ľudí (nebezpečná je najmä kolektívna panika, keď človek koná bez rozmyšľania).

4. **Frustrácia** – je vrodená dispozícia organizmu na sebazáchovu, sebaobranu a sebarcalizáciu. Vyvoláva fyziologický dej, ktorý sa subjektívne pociťuje ako agresívna emícia (hnev). Medzi jedincami sú značné individuálne rozdiely v miere frustrácie. Otvplyvňujú ju aj sociálne faktory (najmä výchova).

5. **Pátracie správanie** (postoj) – je typická forma individuálneho získavania informácií u vývojovo vyšších skupín stavovcov. Uľahčuje učenie a zvyšuje množstvo prijatých informácií. U niektorých druhov cicavcov toto správanie vyvoláva neznámy objekt, nové okolie, neobvyčajná udalosť. U primátov je pátracie správanie aktívnym dejom. Ak napr. človek dostáva z okolia málo informácií, začne ich sám aktívne vyhľadávať. Získané informácie vyvolávajú u jedincov aj pozitívnu emóciu (uspokojenie). Znázna (faustovská) tuha človeka poznať svet v celej jeho šírke má teda fyziologický základ.

17.3. ZÍSKANÉ FORMY SPRÁVANIA

Organizmy reagujú na meniace sa podmienky životného prostredia nielen prostredníctvom vrodenných (stereotypných) reakcií, ale aj utvárajú nové (individuálne) vzťahy k prostrediu. Tieto vzťahy majú pre organizmy veľký fyziologický význam, lebo zabezpečujú lepšie možnosti na existenciu.

Nové vzťahy organizmu k prostrediu sú výsledkom dvoch fyziologických dejov prebiehajúcich v ústrednej nervovej sústave: pamäť a učenia. Pamäť je predpokladom učenia, učenie je však fyziologicky ekvivalentné pamäti.

17.3.1. Pamäť

Pamäť je zachovávanie informácií v mozgu v podobe pamäťových stôp (engramov). Aby organizmus správne používal pamäť, mozog musí mať schopnosť:

- ukladať (kódovať) zmyslové skúsenosti; uskutočňuje sa to podriadením určitého zoskupenia nervových buniek v mozgu – podriadenie (vzruch, akčný potenciál) sa teda nestiera bez zvyšku,
- uchovávať uložené (zakódované) informácie bez strát a skreslenia,
- použiť uložené pamäťové informácie podľa potreby organizmu (vybavovať si určité minulé udalosti); to umožňuje utvárať ďalšie podmiernené spojenie – učenie.

o mechanizmov ukladania informácií do pamäti je doteraz pomerne málo poznatkov. Utváranie pamäťových stôp v mozgu vysvetľuje niekoľko teórií. Podľa nich možno pamäť rozdeliť na niekoľko skupín.

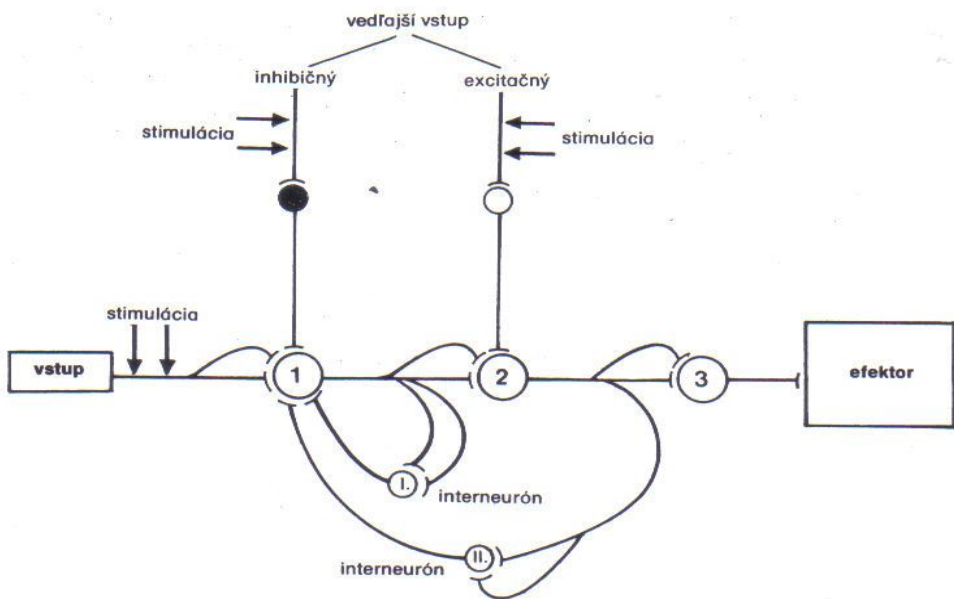
2. Hľadiska špecificity zapamätávaných zmyslových informácií sa rozlišuje senzoričná a symbolická pamäť.

1. **Senzoričná pamäť** uchováva informácie sprostredkované zmyslovými (napr. optickými, akustickými) podnetmi prichádzajúcimi do mozgu zo zmyslových ústrojov.

2. **Symbolická pamäť** uchováva informácie vo forme symbolov, najčastejšie slovných alebo číselných.

Podľa mechanizmu uchovávania pamäťových stôp v mozgu a dĺžky ich uchovávania je pamäť krátkodobá a dlhodobá.

1. **Krátkodobá (čerstvá) pamäť** sa utvára pomocou dráh neuronov, po ktorých sa dočasne pohybuje vzruchová aktivita (obr. 297). Stimuláciou sa na vstupe nervovej



dráhy vyvolá vzruchová aktivita, ktorá prebehne reťazcom (1–3) neurónov. Širším vzruchov kolaterálami a interneurónmi (po krúživých – reverbných dráhach) môžu nastáť počítané časové i priestorové sumácie podnetov. Ak vzruch prechádza- júci kolaterálami a interneurónmi sa oneskoruje za vzruchmi prechádzajúcimi k efektoru, vzruch začne krížiť po uzavretej dráhe „dobočka“. V tomto uzavore- nom krúhu sa potom udržuje vzruchová aktivita aj po skončení dráždenia – utvára sa v ňom krátkodobá pamäť.

Krátkodobá pamäť má sice obmedzenú kapacitu a každý rušivý podnet v nej vyvoláva proces zabúdania, je však nevyhnutná pre mnohé najvyššie funkcie nervovej sústavy.

Slavý potláčajúce elektrickú aktivitu mozgu (napr. kóna, hlboká anestézia, elektrické šoky, nedosta- točné zásobenie mozgu krvou) nepriaznivo ovplyvňujú utváranie krátkodobej pamäti. Ak napr. človek po údere do hlavy upadne do bezvedomia, zvyčajne si nespomene na udalosti celkom pred úrazom. Tento jav sa volá retrográdna amnézia.

Niekolko nepriaznivo ovplyvňuje krátkodobú (i dlhodobú) pamäť.

Podľa niektorých názorov základom krátkodobej pamäti je zmenený odpor určitých synapsí, ktoré boli činné pri spracúvaní zapamätávanej informácie.

2. **Dlhodobá pamäť** nemá charakter vzruchovej aktivity pohybujúcej sa v krúhu (nie je ani na to dostatok neurónov) a zachováva sa v mozgu aj vtedy, keď sa určitý čas celkom potlačí jeho bioelektrická aktivita. Pri utváraní dlhodobej pamäti pravdepodobne vznikajú hlbšie štruktúrne a molekulové zmeny v nervových bunkách mozgu.

O podstate utvárania dlhodobej pamäti je niekoľko hypotéz. Podľa jednej hypotézy pri ukladaní informácií do dlhodobej pamäti sa utvárajú nové synapsie a reorganizujú sa synaptické spojenia medzi neurónmi. Iné hypotézy predpokladajú zmenu v množstve mediátorov uvoľňovaných pri šírení vzruchov synapsiami alebo zmenu citlivosti membrány neurónov na mediátory. Mnohí autori pripisujú pri utváraní dlhodobej pamäti osobitný význam špecifickým nukleovým kyselinám, bielkovinám a peptidom. Predpokladajú teda akési **molekulové pamäti**, ktoré zostáva- jú v organizmoch aj po ich smrti. Pamäťové informácie napr. možno prenášať pomocou extraktov z usiarednej nervovej sústavy z jedných jedincov na iné (kŕmením alebo injekciami). Výsledky sa získali nielen u vývojovo vyšších skupín živočíchov (napr. u cicavcov), ale aj u živočíchov menej dokonalejších (napr. u ploskulec). Už sa aj izolovali isté molekulové pamäti; napr. peptid **skotolobin** (tvorí ho sekvencia 15 aminokyselín), ktorý sa utvára v mozgu vyšších skupín stavovcov vplyvom strachu z tmy.

Pri utváraní dlhodobej pamäťovej stopy sa mení biosyntéza bielkovín v nervových bunkách mozgu. Aby takáto zmena nastala, predpokladajú sa tieto deje:

- špecifickosť syntézy RNA vplyvom série zmyslových podnetov,
 - tvorba nových molekul bielkovín podľa matrice RNA,
 - disociácia novovytvorených bielkovín a ich energetická aktivácia,
 - aktivácia mediátora a vzbudenie postsynaptických štruktúr.
- Priemerne zo sto bitov, ktoré človek spracuje za sekundu, uchováva sa v pamäti 10 krátkodobých a 1 dlhodobá stopa.

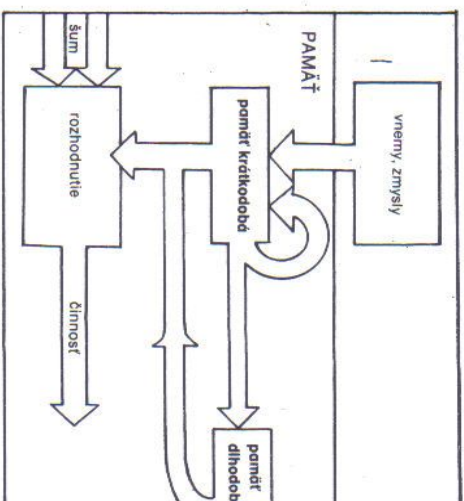
V mechanizme utvárania pamäťových stop u cicavcov (aj nižších skupín stavov- cov) má osobitný význam **limbická sústava**. Pri obojstrannom poškodení hipokampu (nádorní, operatívne) nastáva strata pamäti. Zabúdajú sa nedávne zažitky a udalos- ti, ale staré spomienky zostávajú zachované. Keď sa tieto oblasti mozgu dráždia

slabým elektrickým prúdom, vyvolávajú sa živé spomienky aj na celkom zab- udlosti. Niektoré oblasti spánkového laloka mozgu (mandľovité teleso – amy- sprotektujúajú usporiadanie jednoduchších pamäťových stop do zlož- celkov. Pri obojstrannom poškodení spánkového laloka človek nie je s- reprodukovat ani jednoduchší príbeh. Pamäť si sice jednotlivé fakty, ale ne- správne zaradiť do časovej i logickej súvislosti. Mechanizmus utvárania pamäi teda len jednoduché ukladanie stop, ale aj utváranie istého **pamäťového proi**

Amnézia je celková strata pamäti; **paramnézia** sú nesprávne spomienky. **Hypomnézia** je zapamätávanie si, **hypermnézia** zvýšená schopnosť zapamätáť si udalosti. **Kryptomnézia** je prís- v si cudzích myšlienkach. Pri osobitných poruchách pamäti (napr. u pacientov s temporálnou ep- môže mať človek pocit cudziny v miestach jemu dobre známych, ale aj pocit „č- videného“ v celkom nových situáciách.

S pamäťou človeka (ale aj zvierat) úzko súvisí stupeň inteligencie (ús- **Inteligencia má dva predpoklady:**

- pamäť si zmyslové informácie,
- pochopiť vzťahy medzi nimi a konať účelne podľa nich (obr. 298).



Obr. 298. Schéma postupu zmyslových informácií cez krátkodobú a dlhodo- bu výsledok činnosti.

Kým potreby (inštinky) určujú cieľ a smer správania organizmov, inte- zabezpečuje najoptimálnejšiu realizáciu tohto smeru a cieľa.

V minulosti bolo snahou urobiť istú **stupnicu inteligencie** nielen pre človek pre mnohé živočíšne druhy. Napr. PORTMANN sa pri takejto kategorizácii o výskumy rozličných častí mozgu, ktoré riadia podstatne fyziologické deje- takého testovanie (tab. 63) je pozoruhodné, nemôže byť presvedčivým uká- lom celkovej inteligencie zvierat i človeka.

Organizmus	Počet bodov
delphin	195
slon	150
zebra	42
liška	28
hroch	18
človek	215

V ostatných rokoch zostrojili veľa **kybernetických modelov** napodobňujúcich pamäť živého organizmu, napr. **Shannonova myš**. Je to mechanická hračka pohybujúca sa bludiskom dovedy, kým nedosiahne určitý cieľ (magnet - potravu). Impulzy udávajúce smer pohybu sú zo začiatku len náhodné. Keď „myš“ narazí na prekážku, otočí sa o 90°, pričom sa bod dostane ďalej, alebo opäť narazí na prekážku a opakuje sa ďalšia zmena smeru pohybu. Pod bludiskom je umiestnený systém relé, ktoré sa automaticky podľa pohybu „myši“ v bludisku zapína alebo vypína. Ak sa Shannonova myš dá do bludiska po druhý raz, pamäťový systém relé ju už vedie bez omylu správnou cestou k určenému cieľu.

Pri utváraní pamäťových sítí treba brať do úvahy aj **vývojové hľadisko organizmov** (fylogenetické a ontogenetické).

Počas **fylogenezy** sa vyvinuli spomenuté typy pamäti u mnohých skupín živočíchov. Pamäť majú nielen vývojovo najvyššie skupiny živočíchov, ale aj najnižšie skupiny. (Dokonca aj u rastlín sa zisťuje pamäť. Známe sú najmä pokusy BACKSTERA s rastlinami rodu *Dracena*, ktoré citlivo reagovali na prítomnosť človeka, ktorý im spôsobil popálenie alebo usmrti iné organizmy.)

V **ontogeneze** sa pamäť utvára už v skorom embryonálnom vývine organizmov. Keď sa napr. slepačie embryo ovplyvňovali zvukovými signálmi, vyhlásené kurčatá behali okolo zvütiaceho prístroja ako okolo kročky.

Osobitnou formou pamäti vo včasnom postembryonálnom vývine živočíchov je **vtláčanie** (vpečatovanie, imprinting). Táto pamäť sa utvára veľmi ľahko (bez učenia). Pamäťová stopa býva veľmi trvalá a emociá (LORENZ). Napr. vyhlásené húsato si hneď zapamätá svoju matku a neprestane sa zdŕžuje v jej blízkosti. Keď sa pred mláďaťom táhla horkotúca škatuľa, upriami sa na ňu ako na matku. Aj včie mláďa prileje k človeku ako k príslušníkovi vlastného druhu. Fyziologický základ vtláčania je v plasticitejšť mozgu mladého organizmu. Trvalé stopy v ňom zanecháva aj veľmi krátká skúsenosť.

Neprirodzené vtláčanie má v ďalšom vývine organizmu nepriaznivé následky. Nepriaznivo ovplyvnený jedinec sa napr. nevie prispôbiť ostianým jedincom svojho druhu; samica môže mať mláďatá, ale sa o ne nešar.

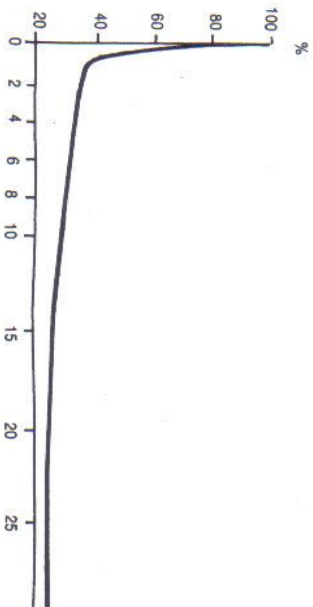
U človeka má vtláčanie (zážitky z detstva) významnú úlohu v celom jeho živote. Vplyvom vtláčania sa utvára napr. veľmi úzky citový vzťah dieťaťa k rodičom, k rodnému kraju.

Vtláčanie je typické najmä pre vývojovo vyššie skupiny stavovcov (vtáky, cicavce). Ustredná nervová sústava nižších skupín stavovcov nemá pre vtláčanie fyziologické predpoklady (plasticitu mozgovú kôru). No isté náznaky sa ojedinele vyskytujú u niektorých druhov rýb.

S vtlácaním úzko súvisí aj **hra mladých jedincov**, ktorou si rozvíjajú svoje schopnosti súvisiace získavaním potravy, ochranou potomstva a rozmnožovaním. Čím pári jedinec k vývojovo druhu, tým je jeho hra jednoduchšia a obdobie „detstva“ kratšie.

Minulé udalosti a skúsenosti si človek môže znova vyvolať v pamäti. Pamäť veľa udalostí, ale oveľa viac je tých, ktoré si v pamäti neuchováваме a zabúdame. **Zabúdanie** sa pokladá za negatívny jav nervovej činnosti, ale má pre organ pozitívny význam. Informácie, ktoré nie sú pre našu činnosť potrebné, je zt udržiavať ich v pamäti. Malo by sa pamäť iba to, čo je pre našu činnosť d Často však práve dôležité informácie zabúdame a nepodstatné si pamätáme. Udalošť (aj keď si ich nepamätáme) zanechávajú v nás isté stopy a ovplyvň celkový psychický vývin.

Zabúdanie má isté osobitosti (obr. 299). Zo začiatku je veľmi rýchle, p sponatuje, až napokon si uchováваме v pamäti iba malú časť pôvodných info Príčinou zabúdania je zanikanie pamäťových sítí, ak sa pozitívne neposilň



Obr. 299. Grafické znázornenie zabúdania človeka za normálnych podmienok. % možností zapamätaných informácií, T trvanie pokusu v dňoch.

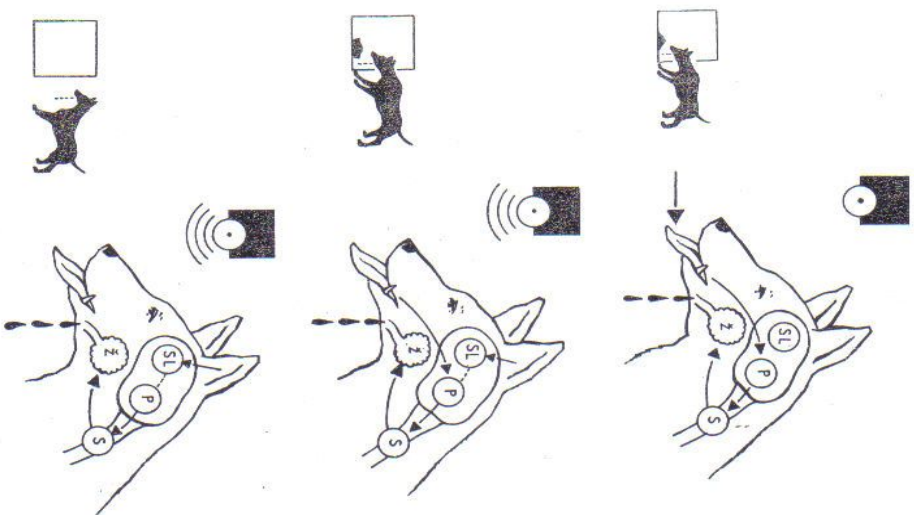
17.3.2. Učenie a podmienené reflexy

Proces utvárania pamäťových sítí - učenie - je výsledkom podmienenore činnosti najvyšších oblastí ústrednej nervovej sústavy.

U bezstavovcov, kde má nervová sústava pomerne málo neurónov, pre v ich správaní najmä vrodené reakcie (napr. inštinkívne správanie). Pos fylogenetickou diferenciaciou ústrednej nervovej sústavy sa okrem vro foriem správania utvárajú aj dočasne získané spojenia po vopred nepripra nervových dráhach. Na utvorenie týchto dočasných spojení je potrebné (nácvik, dréžúra) - utváranie podmienených reflexov.

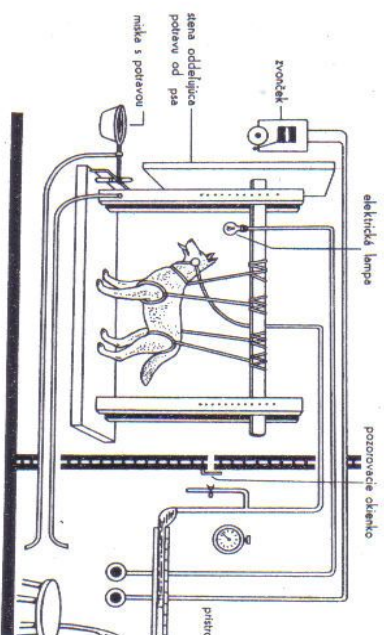
Pojem podmienený reflex zaviedol do fyziológie I. P. PAVLOV. Ak formuloval aj podstatu učenia. PAVLOV kŕmenie pokusných psov (nepodr

slinný reflex) spájal so zvukovým alebo svetelným signálom (pôvodne neadekvátnym podnetom na sekréciu slín). Po niekoľkých opakovaníach (zvonení a podávaní potraviny) stali napokon iba zvuk zvončeka, aby vyvolal sekréciu slín (obr. 300). Takto sa na základe nepodmierneného podnetu (potraviny) a podnetu podmierneného (zvonenia) utvoril podmiernený reflex (slinenie na zvuk zvončeka).



476

PAVLOV skúmal utváranie a zákonitosti podmiernených reflexov za prínosných experimentálnych podmienok – vo „veži mlčania“, ktorá bola zvuk izolovaná od rušivých vplyvov vonkajšieho prostredia. Pokusné zvieratá (pejzatkované v stojane, potrava sa mu predkladala pomocou diaľkového manipulu sliny sa zbierali a analyzovali, experimentátor pozoroval reakcie zvieratá oki (obr. 301). V takýchto podmienkach sa utvárali nové a dočasné spojenia v ústnej nerovej sústave akoby v čistom stave. V živote si však organizmy ut podmiernené spojenia (učia sa) v plnej životnej aktivite (za spolupôsobenia m vonkajších činiteľov). Utváranie podmiernených reflexov v takýchto podmienk odlišuje od podmienok v izolovanom priestore. Napr. aj mierny pohyb orgz uľahčuje (facilituje) utváranie podmiernených reflexov (ANTAL).



Obr. 301. Schéma pôvodného zariadenia I. P. PAVLOVA na skúmanie podmiernených reflexov

Predpokladalo by sa, že podmiernené reflexy utvorené v tichom prostredí sú trvalejšie. Mnoh síce učia rýchlejšie v tichom prostredí, no neutvárajú sa im trvale pamätateľné stopy. V hluknejšom p sa žiak učí pomalšie, ale učivo si dlhšie zapamätá.

Podľa klasickej predstavy I. P. PAVLOVA sa podmiernené reflexy u vyšších stavovcov aj u človeka utvárajú ako nové a dočasné spojenia medzi dvoma kór centrami (oblasťami). V jednom kórovom centre pôsobí podmiernený podnet, centrum je pod vplyvom nepodmierneného podnetu. Podľa novších výskum podmiernenoreflexné spojenia utvárajú medzi centrami v mozgovej kôre i poc vých oblasti. Podmiernenoreflexná činnosť sa môže narušiť poškodením m nižších oblastí mozgu (napr. hipokampu, mandľovitého tela).

Obr. 300. Schéma utvárania podmierneného reflexu – vyliučovania slín u psa. SL, sluchové centrum, P, potravné centrum, S, centrum slinenia, Z, slinné žľaza.

Reč (aj iné deje súvisiace s vývojom intelektu človeka) závisí výlučne od funkčného stavu mozgovej kôry. Funkčné poruchy mozgovej kôry vyvolávajú napr. psychickú hluchotu (neschopnosť porozumieť hovorenej reči), psychickú slepotu (neschopnosť porozumieť písmu), agrafiu (neschopnosť vyjadriť myšlienky písmom). Podmienetoreflexná činnosť je výsledkom vzájomného ovplyvňovania excitácie (podráždenia) a inhibície (útlimu) v mozgovej kôre. Podmienetný reflex sa nielen utvára, ale aj zaniká (vyhasína, tlmí sa). Excitácia v jednej skupine neurónov vyvoláva útlim v iných neurónoch. (Kým inhibícia je vyhasňovanie podmieneného reflexu, habituácia je významite výrodené) nerovnej sietve je stav, keď na synapsiách **Podráždenie (excitácia)** v ústrednej nerovnej sietve je stav, keď na synapsiách reflexných obličkov prevážajú medzi receptorom a efektorom excitácie deje. **Útlim (inhibícia)** je vždy spojený (priestorovo aj časovo) s podráždením, a naopak. Útlim sa rozdeľuje na nepodmienetný (vrodený, pasívny) a podmienetný (aktívny, získaný).

Nepodmienetný útlim nastáva pri súčasnom pôsobení dvoch podnetov s rozdielnou fyziologickou dôležitosťou a intenzitou. Vtedy sa uskutoční reakcia na „silnejší“ podnet, kým reakcia na slabší podnet sa potlačí.

Osobitnou formou nepodmienetného útlimu je **nadhraničný (ochraný) útlim**. Nastáva vtedy, keď je podnet taký intenzívny, že prekróčí schopnosť neurónov odpovedať na podnety. Nadhraničný útlim teda prechodne vyraduje neuróny nadmerne preťažené aferentnou signalizáciou. Ak sa však intenzita signalizácie zniž, funkčná schopnosť neurónov sa obnoví.

Podmienetný útlim nastáva vtedy, ak sa podmienetný reflex nepodporuje nepodmienetným reflexom. Podmienetný reflex sa teda postupne utlmí, vyhasne. Keď sa podmienetný reflex posilňuje opakovaným spájaním podmieneného podnetu s nepodmienetným, môže pretrvávajú veľmi dlho.

Príkladom jednoty excitčných a inhibčných dejov je osvojovanie pohybových reakcií pri výcviku riadenia motorového vozidla. Postupným tréningom sa osvojujú iba tie pohyby, ktoré sú nevyhnutné na bezpečné ovládanie vozidla. Postupne sa znižá vedľajšie (motorické, senzorické a vegetatívne) reakcie až na najnevyhnutnejšie minimum.

Vzájomné ovplyvňovanie podráždenia a útlimu sa uskutočňuje **indukciou**. Oblasť ohraničujúce určité ohnisko podráždenia sú utlmene, čo sa nazýva **negatívna indukcia**. Ale aj oblasť ohraničujúca určité ohnisko útlimu indukuje podráždenie, čo sa nazýva **pozitívna indukcia**. V susedstve ohniska podráždenia sa teda indukuje útlim, v susedstve ohniska útlimu podráždenie.

Z ohniska podráždenia alebo útlimu sa proces šíri do okolných oblastí ústrednej nerovnej sietvy – nastáva **iradiácia**. V nasledujúcej fáze však iradiácia už vyvoláva **koncentráciu** deja do svojho ohniska. Základom celej podmienetoreflexnej činnosti je teda podráždenie a útlim, ich iradiácia i koncentrácia a vzájomná indukcia.

Fyziologický význam podmienetného reflexu je v tom, že podmienetným podnetom sa signalizuje istý nepodmienetný podnet. Určitý podmienetný podnet môže však signalizovať rozličné nepodmienetné reflexy, čo závisí od toho, do akého spojenia sa dostal.

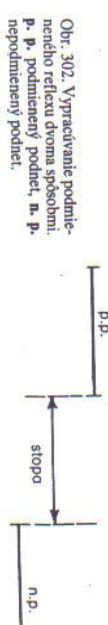
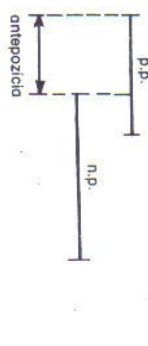
Aby sa mohol vypracovať **podmienetný reflex**, treba splniť isté podmienky:

1. Podmienetný reflex sa vypracová na podklade nepodmienetného reflexu – je to **podmienetný reflex 1. stupňa**, alebo na základe dobre zaříkovaného podmieneného reflexu – je to **podmienetný reflex 2. stupňa alebo vyšších stupňov**. Pri pôsobení dvoch podnetov (napr. potravného a zrakového) vznikajú v mozgovej kôre dve ohniská podráždenia, ktoré sa šíria do okolia. Iradiáciou z obličkov ohnisk podráždenia nastáva medzi nimi dočasné spojenie. Po niekoľkých podráždeniach

podmienetný podnet (napr. svetlo) vyvolá u pokusného zvieratá nepodmienetný reflex (slinenie) aj bez pôsobenia nepodmienetného podnetu (napr. potravy). Podmienetný podnet (napr. svetlo, zvuk) musí časovo predchádzať nepodmienetnému podnetu (napr. potrave, elektrickému úderu), čo vyplýva z fyzio podstaty podmienetoreflexnej signalizácie.

Podmienetný reflex z hľadiska časových vzťahov medzi podmienetným a nepodmienetným možno vypracovať dvojakým spôsobom (obr. 302):

- podmienetný podnet musí pôsobiť spolu s nepodmienetným podnetom o určitý čas skoršie – o **antepozíciu**.
- podmienetný podnet musí pôsobiť pred nepodmienetným podnetom, a časový interval – o **stopu**.



Obr. 302. Vypracovanie podmienetného reflexu dvoma spôsobmi. p.p. - podmienetný podnet, n.p. - nepodmienetný podnet.

3. Obidva podnety (podmienetný aj nepodmienetný) sa musia viac ráz **opakovať**, čiže sa podmienetný podnet musí posilňovať nepodmienetným po U niektorých živočíchov druhov na vypracovanie istého podmienetného staci len niekoľko, u iných veľa opakovaní. Na vznik vltáčania staci le opakovanie.

4. Základný reflex, pomocou ktorého sa vypracováva podmienetný reflex, biologickej účinný. Keď je napr. jeden nepodmienetný podnet dostatočne účinný, môže sa stať podnetom podmienetného podnetu slabšieho biologického významu, môže sa stať podnetom. Tento dej je veľmi blízky motívácii. Napr. u hladného zvieratá je potravou, silnejší a bolestivý podnet slabší.

5. Podmienetné reflexy možno vypracovať iba pri istom **funkčnom stave** ú nerovnej sietvy. Nemožno ich vypracovať pri útlim mozgovej kôry, počas pri veľmi intenzívnej bolesti.

Podmienetné reflexy možno **rozdeliť** podľa:

- typu podmienetného podnetu (exteroceptívne, interoceptívne),
- efektu spojenia (pohybové, metabolické, ekstretné),
- časových vzťahov medzi podmienetným a nepodmienetným podnetom (onekorovacie, stopové).

- základného podnetu (prvého stupňa a vyšších stupňov),

- zložitosť (jednoduché, zložité),
- fyziologického významu (potravné, obranné),
- centrálného mechanizmu (excitácie, útlmové).

Niektoré sa podmienené reflexy rozdeľujú aj na klasické a inštrumentálne.

- **Klasické podmienené reflexy** sú najmä pokrmové podmienené reflexy (I. P. PAVLOV). Pri nich sa účinkom podmieneného podnetu vylučujú tráviace šťavy. V súčasnosti sa na výskumoch týchto reflexov kladie dôraz na zaznamenávanie všetkých pohybových i vegetatívnych reakcií, ale aj aktivít akčných potenciálov v mozgu.

- **Inštrumentálne (hybné) podmienené reflexy** sa vyznačujú najmä koordinovanou pohybovou činnosťou. Patrí sem napr. obranné pohybové podmienené reflexy, pri ktorých sa indierentný podnet stáva signálom bolestivého (neprijemného) reflexu. Inštrumentálne reflexy sa skúmajú napr. so zvieratami v labirintoch alebo autostimulačnými pokusmi. Pri **labirintových pokusoch** sa uvrávajú reťazovité reflexy motivované úsilím získať potravu alebo vyhnúť sa trestu. Pri **autostimulačných pokusoch** sa dráždia isté oblasti mozgu (napr. hipokampus), pričom pokusné zvieratá po stlačení páčky získajú odmenu, po jej vypnutí trest.

Podmienenoreflexná činnosť sa u jednotlivých živočíchov druhov odlišuje na úrovni fylogenetikej aj ontogenetikej.

Pri štúdiu **podmienených reflexov** vo **fylogéneze** živočíchov možno zistiť, že schopnosť uvráťť dočasné spojenia majú nielen stavovce, ale aj bezstavovce, dokonca aj organizmy bez ústrednej nervovej sústavy. Napr. nálevníky sa ľahko „naučia“ zotrvávať v istej časti akvária, ak obmedzíme ich pohyb sklenenou prekážkou. Pomerné zložité dočasné spojenia možno vypracovať aj u hmyzu, najmä na čuchové a svetelné podnety. (Aj u rastlín možno vypracovať dočasné spojenia.)

Podmienenoreflexná činnosť bezstavovcov má síce isté osobitosti, podobá sa však čínejšie dejom prebiehajúcim v nervovej sústave vyšších skupín živočíchov. Napr. veľký možno „naučiť“ rozlišovať určité geometrické tvary alebo ich počet. Veľký okrem stereotypne podmienenoreflexného spájovania môžu aj istým spôsobom zovšeobecňovať. Napr. z množstva trojuholníkov budú reagovať iba na pravouhlý trojuholník bez ohľadu na veľkosť a rozmiestenie ostatných geometrických tvarov. Veľký dokážu rozlíšiť aj počet tvarov rozmanite usporiadaných v priestore. Takáto schopnosť zovšeobecňovania (počítanie) sa zistila okrem veľkej iba u niektorých druhov vlákov a cicavcov.

Výrazné osobitosti podmienenoreflexnej činnosti možno pozorovať aj počas **ontogenetického vývinu** organizmov, keď funkčné oblasti ústrednej nervovej sústavy ešte len dozrievajú. Všeobecne platí, že čím je živočích druhu vo vývojovom rade vyššie a čím sú jeho nervové schopnosti dokonalejšie, tým dlhšie trvá dozrievanie nervovej sústavy. V ontogenéze podmienenoreflexnej činnosti sú však rozdiely aj medzi živočíchmi pomerné blízkych druhov. Napr. morčatám rodičom sa s vyzretou ústrednou nervovou sústavou môžu sa podmienené reflexy vypracovať hneď prvý deň po vylíhnutí, ale potkanom (ich mozog vyzrieva až okolo 15 dní) až neskôršie.

Uváňanie podmienených reflexov počas ontogenézy sa vyznačuje týmito osobitosťami:

- reflexné mechanizmy sa vyvíjajú s celkovým vývinom jedince, najmä s vyzretosťou jeho ústrednej nervovej sústavy,
- vypracúvanie podmienených reflexov závisí od vývinu zmyslových orgánov; najprv sa uvrávajú podmienené reflexy na čuchové podnety, potom na sluchové a napokon na zrakové podnety,

- rozvoji podmienenoreflexnej činnosti závisí od rozvoja procesov podurátumu, na základe ktorých sa uvrávajú najmä vyššie prejavy nervovej činnosti.

17.4. MOTIVÁCIE

Motivácie sú osobitným typom správania živočíchov organizmov i človeka kvalitatívne a kvantitatívne upravujú vrodené reakcie určitým smerom. Pokiaľ aj za funkčný stav, ktorý má uprednostňovať jeden typ správania organizmu ostatnými typmi. Napr. sexuálne správanie sa uprednostňuje v čase rúje, vyt nie potreby v čase hladovania.

Aby sa mohli motivácie utvoriť, sú potrebné aterentné informácie, hont vplyvy a aktivity ústrednej nervovej sústavy. Reagovanie organizmu zaí individuálnych skúsenosti. K niektorým vonkajším podnetom sa organizmy približujú (sú to podnety s kladnou fyziologickou hodnotou), od iných podurátumu fyziologickou hodnotou) unikajú. V prvom prípade nastáva p motívácia, v druhom **negatívna**.

Výsledok motivácie závisí aj od biorytmických dejov organizmu, napr. od príjmu potravy, pohybovej aktivity. Pri motíváciách treba rátať aj s vr (intrinsic) aktivitou organizmu (s jeho biorytmami).

S motiváciami súvisia osobitné emocionálne stavy organizmu, ktoré prijímajú, alebo neprijímajú. Nazývajú sa aj reakcie **odmeny** a **trestu**. Od organizmus usiluje dosiahnuť, trestu sa vyhýba.

Za **ústredie motívácií** sa pokladá najmä **hypotalamus** (aj relikvárna a limbická sústava). Centrá v hypotalame sa volajú motíválne a sú v (štruktúre nervových buniek – v miedre) škvrne (locus coeruleus). V mot centrách sa zistilo asi 3000 nervových buniek, v ktorých je veľké r enkefalinov.

Pri štúdiu motívácií majú veľký význam najmä **autostimulačné pokusy** (c Pokusné zvieratá má v motívacyjnych centrách implanované elektrody a poľ v uzavretej klietke. Na jednej strane klietky je páčka, ktorú zvieratá stlačí zo náhodou. Jej stlačením v centre motivácie vyvolá sa podurátumu, ale aj poc (odmeny). Zvieratá si stlačenie páčky zaťixuje v mozgovej kóre a keďže si tý (poc) radosť, na páčku tlačí veľmi často (500 až 5000-krát za hodinu). V pokusných podmienkach hladné zvieratá odmieta potravu a dáva prednosť el stimulácii.

Aktivity v motívacyjnych centrách je pravdepodobne aj pozitívnym učenia sa živočíchov i človeka. Pochvaľa (úsmev matky, rodiča) vyvoláva pocit v mozgu a pozitívne motivuje správanie sa a zlepšuje aj pamäť i t Úsmev matky sa pokladá aj za akúsi diaľkovú dráždiacu elektrodu pre m Deti sa usilujú vyvolať úsmev matky, lebo im to robí radosť. Aby ten (pochvalu) získali častejšie, musia sa oň aktívne pričlnúť dobrým správaním

...v organizmoch.

Vychádzajú z dvoch princípov:

1. Organizmy sú arytmické - organizmy sa naučia počas svojho individuálneho vývinu vplyvom pravidelne sa opakujúcich zmien vonkajšieho prostredia
2. Organizmy sú rytmické - majú vrodenu schopnosť pravidelne odmeriavať fyziologické deje. Biorytmy sú teda dedičné.

3. základné typy biorytmov človeka:

23-dňový (fyzický), 28-dňový (emocionálny) a 33-dňový (intelektuálny). V rámci nich polovicu dní tvoria pozitívne - plusové dni, polovicu negatívne - mínusové dni.

Najvýznamnejší je denný (circadiálny) biorytmus.

Teplota tela a mechanizmy termoregulácie

Život je možný iba v takých teplotách, pri ktorých môžu existovať komplexné organické zlúčeniny neporušené. Vhodné - biokinetické rozpätie teplôt je 0-45°C.

Termogéniza - tvorba tepla v živočíšnom organizme

Termolýza - výdaj tepla organizmom

Homeotermia - organizmy s termoregulačnými mechanizmami, ktoré im zabezpečujú stálosť teploty ich vnútorného prostredia.

Poikilotermia - organizmy, ktoré nemajú vyvinuté termoregulačné mechanizmy a vplyvom vonkajšieho prostredia sa teplota ich tela mení.

Heterotermia - organizmy, ktoré sú heterotermné len istý čas, v istom období im teplota tela klesne a blíži sa teplote vonkajšieho prostredia.

Poikilotermnosť

Poikilotermné živočíchy prispôbujú teplotu svojho tela teplote vonkajšieho prostredia, pričom prežívajú aj pri relatívne nízkych teplotách - bezchvratky, z chordátov ryby, obojživelníky a plazy.

Obrana pred zamrznutím telových tekutín pri extrémne nízkych teplotách:
- sťahujú sa do priestorov, kde nehroí extrémne nízka teplota
- utvárajú v telových tekutinách osobitné protizamrzajúce zlúčeniny.

vasodilatácia - rozťahovanie povrchových kapilár pri nadmernej produkcii tepla, čím sa zvyšuje odovzdávanie tepla do vonkajšieho prostredia.

vasokonstrikcia - zuženie podkožných vlásočníc, čím sa zníži odovzdávanie tepla.

Chemická termoregulácia

Pri zvýšení výdaja tepla z organizmu do vonkajšieho prostredia sa zvyšujú príchod a tvorba tepla metabolickými dejmi, alebo svalovou činnosťou.

Svalový tremor (svalové trasenie) - prebieha v rytmických výbuchoch, ktorých frekvencia je 10-35 Hz.

Centrálna termoregulácia

Centrum termoregulácie je v hypotalame a mozgový kôra.

Heterotermnosť

je to vysoký stupeň adaptácie (nie nedokonalosť) na dlhšie trvajúci pokles teploty - hibernácia alebo na dlhšie trvajúce obdobie zvýšenej teploty prostredia - estivácia.

Hibernácia je to účelne regulovaný dej so špecifickými prispôbeniami životných funkcií chladovým podmienkam prostredia. Pravými zimnými spáčmi sú: jež, syseľ, plch, netopiere, niektoré druhy lelkár a kolibník. Medved' a jarvec nie sú pravými zimnými spáčmi, ich pokojové obdobie je zimný odpočinok.

Vlastnú hibernáciu vyvoláva osobitný hibernačný faktor, ktorý sa tvorí v mozgu a cirkuluje v krvi.

Frekvencia činnosti srdca počas hibernácie a po prebudení.

uchač	10°C	76/min	40°C	600-900
jež	10°C	48	40°C	280-320
syseľ	11°C	40	38°C	180-206

Na jedno prebudenie hibernanta sa spotrebuje toľko energie, ako za 10 dní hlboké hibernácie.