

1.1.1. Svalová soustava

Pod pojmem svalová soustava si většina z nás představí kosterní svalovinu, tedy svalstvo umožňující v součinnosti s opěrným aparátem pohyb těla z místa na místo nebo pohyb částí těla navzájem, které může být ovládáno vůlí. To je však pouze jeden typ svaloviny vyskytující se v těle. Rozlišujeme svalovou tkáň trojího druhu:

- Příčně pruhovaná svalovina
- Srdeční svalovina
- Hladká svalovina

1) Příčně pruhovaná svalovina

V této podkapitole se budeme zabývat svalovinou příčně pruhovanou, neboli kosterní. Název této tkáně odvozujeme od příčného pruhování, které je patrné pod světelným mikroskopem. Stejnou vlastnost vykazuje i svalovina srdeční, kterou společně s kosterním svalstvem můžeme zařadit mezi příčně pruhovanou svalovinu, avšak díky celé řadě odlišností je vyčleňována jako samostatný typ.

Příčné pruhování svaloviny je způsobeno vzájemným uspořádáním kontraktálních bílkovin aktinu a myosinu v tkáni. Schopnost kontrakce je základní vlastností svalové tkáně, kterou rozumíme buďto zkrácení svalu v délce nebo zvýšení svalového napětí.

Příčně pruhovaná svalovina tvoří u člověka 36 – 40% z celkové hmotnosti. Základním orgánem této soustavy je sval (*musculus*). Kosterní sval je složen z mnohjaderných cylindrických buněk, neboli svalových vláken, o průměru zhruba 10 - 100 μ m a délce až 20 cm (Trojan et al., 2003). Jednotlivá jádra svalové buňky u příčně pruhované svaloviny jsou umístěna po obvodu pod sarkolemou (cytoplazmatická membrána svalového vlákna), zatímco u hladké a srdeční svaloviny mají jádra centrální polohu. Tohoto faktu lze využít jako jednoduchého rozpoznávacího znaku. Mnohjadernost jednotlivých buněk vzniká splynutím několika embryonálních myoblastů (kmenových buněk), jež jsou jednojaderné (Junquiera et al., 1999). Jádra svalových vláken kosterního svalu nejsou nadále schopna samostatného dělení. V případech kdy jsou nová jádra nezbytná, dochází například

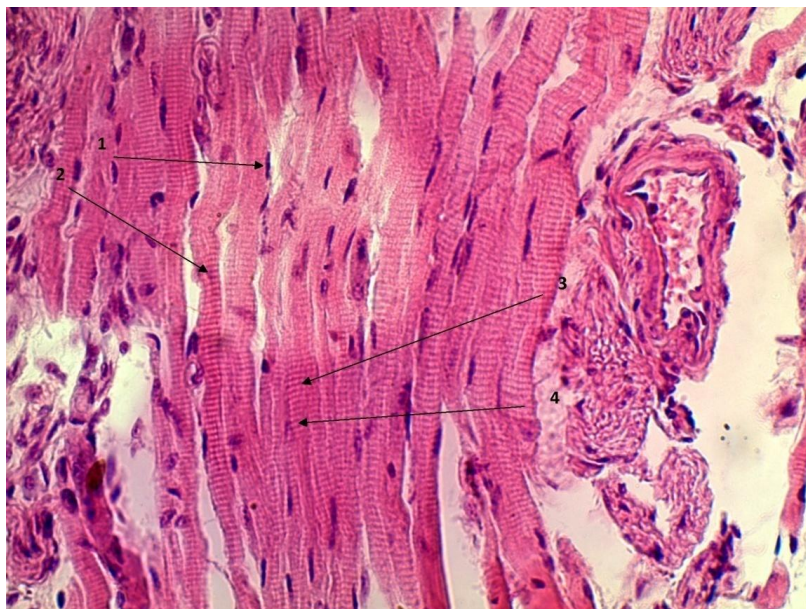
ke splynutí jader satelitní buňky (klidová kmenová buňka kosterního svalu) s buňkou svalového vlákna (Lüllmann-Rauch, 2012).

Stavba svalu

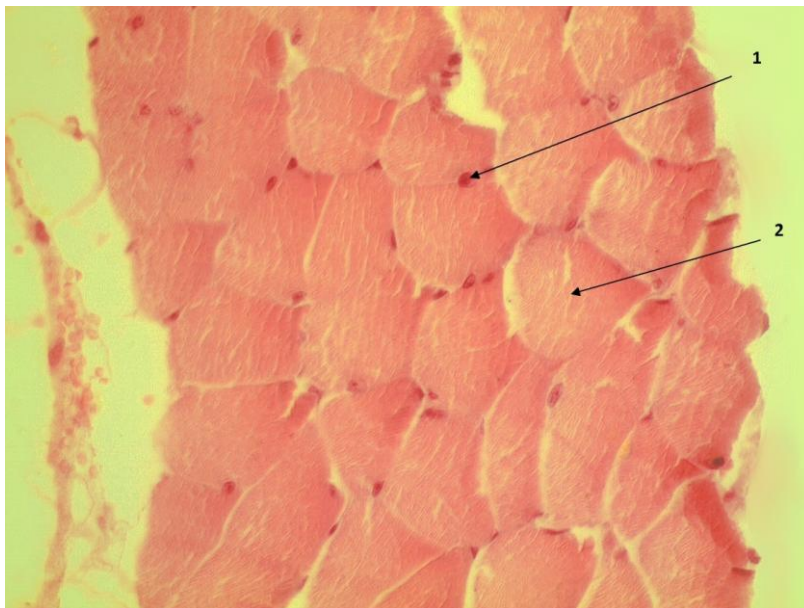
Základní stavební jednotkou svalu je svalové vlákno, to je obklopeno vrstvou vaziva (*endomysium*), které je odpovědné za odolnost svalu proti přetržení. Důležitou součástí endomysia je kapilární síť, která je zodpovědná za zásobení svalových buněk potřebnými živinami a která probíhá souběžně se svalovými vlákny. Soubor svalových vláken a endomysia dohromady tvoří primární svazky.

Takzvané sekundární svazky jsou tvořeny větším počtem svalových vláken a jsou obaleny vazivovou membránou perimysiem, jímž prochází jednotlivé nervy a cévy. Perimysium ve svalu odpovídá za jeho odolnost v tahu (Lüllmann-Rauch, 2012).

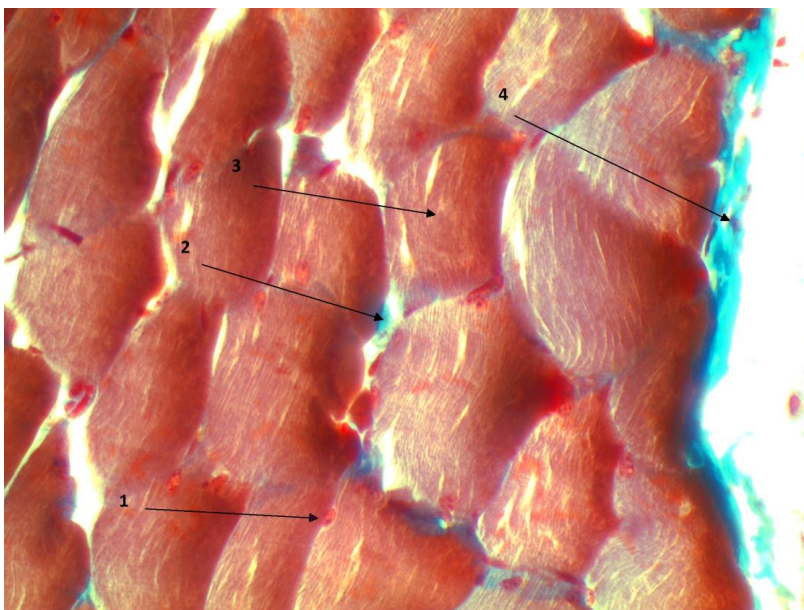
Soubor většího množství sekundárních svazků je na povrchu obalen epimysiem. Jako poslední, kryje sval tuhý vazivový obal povázka (fascie).



Obrázek 1.: Příčně pruhovaná svalovina na příčném řezu jazykem myši domácí (*Mus musculus*) (HE 400x): 1. jádro svalového vlákna, 2. myofybrila, 3. izotropní pruh, 4. anizotropní pruh.



Obrázek 2.: Příčný řez příčně pruhovanou svalovinou myši domácí (*Mus musculus*) (HE 400x):
1. jádro svalového vlákna, 2. Myofibrila



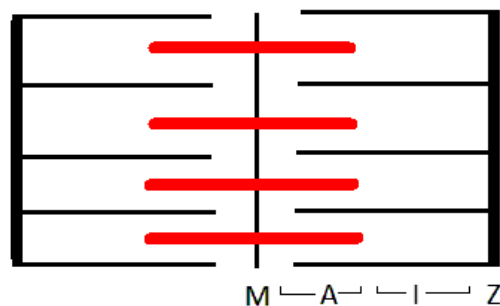
Obrázek 3.: Příčný řez příčně pruhovanou svalovinou myši domácí (*Mus musculus*) (MT 400x):
1. jádro svalového vlákna, 2. endomysium, 3. myofibrila, 4. Epimysium

Molekulární struktura svalu

(OBR.: 11)

Jak již bylo řečeno výše, při pozorování podélného řezu kosterním svaem ve světelném mikroskopu je možno rozpoznat příčné pruhování. Toto pruhování je způsobeno střídáním aktinových a myosinových myofilament. Myofilamenta tvoří takzvané myofibrily, které jsou základní stavební a funkční jednotkou svalového vlákna. Jsou základem kontraktálního aparátu svalu. Molekulární struktura myofilament umožňuje klouzavý pohyb, díky němuž dochází k vzájemnému zasunutí aktinových a myosinových filament mezi sebe a tím zkrácení základní kontraktální jednotky (sarkomery).

Myofibrily jsou tvořeny řetězci na sebe navazujících sarkomer. Podle způsobu stáčení polarizovaného světla na sarkomeře rozlišujeme dva základní pruhy. Pruh A (anizotropní), který je v polarizovaném světle dvojlomný, se skládá z tlustých filament (například myosin). Středem těchto filament prochází bílkovina myomesin na OBR.: 10 označená jako M linie (Lüllmann-Rauch, 2012), která slouží k udržení myosinu v určité pozici (Mescher, 2010). Dále na sarkomeře rozlišujeme pruh I (izotropní), jež rovinnu polarizovaného světla nestáčí a je složen z tenkých filament, například aktin. Na obou stranách je sarkomera ohraničena linií Z, která protíná tenká filamenta. Při kontrakci dochází ke zkrácení sarkomery, zasunutím jednotlivých filament mezi sebe se zkrátí izotropní pruh I, zatímco anizotropní pruh A zůstane nezměněn (Trojan, 2003).



Obrázek 4.: Schematické uspořádání sarkomem: červeně myosin, černě aktin (upraveno podle Machové, 2002)

Aktin a myosin nejsou jediná filamenta vyskytující se v kosterní svalovině, společně s tropomyosinem a troponinem však patří mezi čtyři základní. Aktin, troponin a tropomyosin se řadí mezi tenká filamenta, zatímco myosin je filamentum tlusté. Aktinové filamentum se skládá z dvoušroubovice tvořené globulárními monomery G-aktinu, na níž je každá otočka složená ze 14 monomerů aktinu. Jednotlivé monomery se spojují v předem určeném směru a dochází k vytvoření vláknitého polymeru F-aktinu, u něhož je možné určit polaritu. Analogicky tak lze určit polaritu aktinu i u sarkomer, v jejichž Z linii jsou jednotlivá aktinová vlákna ukotvena.

Každý G-aktinový monomer obsahuje místo, na něž se váže myosin. Myosin je téměř 2x silnější než aktin, jehož síla dosahuje 7nm. Myosinové vlákno je složeno z 250 molekul myosinu II (Trojan, 2003) a teoreticky je možné je rozdělit na „násadu“, krček a hlavičku, která obsahuje vazebné místo pro ATP a pro aktin. Z hlediska polarity v sarkomeře je myosin bipolární.

Tropomyosin a troponin jsou doprovodné proteiny aktinu, které slouží především k jeho stabilizaci a k regulaci svalové kontrakce (Lüllmann-Rauch, 2012). Vlákna tropomyosinu jsou dlouhá cca 40nm a složena ze dvou polypeptidických řetězců. Na vlákna tropomyosinu se váže troponin složený ze tří základních podjednotek, a to:

- Podjednotka TnT zodpovědná za navázání tropomyosinu
- Podjednotka TnI regulující interakci aktinu a myosinu
- Podjednotka TnC vážící ionty vápníku

Proces svalové kontrakce

Svalová kontrakce neboli svalový stah, je reakcí svalu na nervové podráždění. Základem svalové kontrakce je interakce mezi myofilamenty aktinem a myosinem, v jejímž důsledku dochází k zasunutí fibril mezi sebe a tím zkrácení sarkomer. V relaxovaném stavu nemůže k interakci mezi aktinem a myosinem dojít, protože vazebná místa pro aktin jsou na myosinových hlavách blokovány regulačními proteiny troponinem a tropomyosinem. Vlivem nervového podráždění však dochází k depolarizaci membrány a vyplavení Ca^{2+} iontů do cytosolu. Vápenaté ionty reagují s TnC podjednotkou troponinu, čímž způsobují změnu jeho prostorové konformace. Vlivem této konformační změny dochází k odkrytí vazebných míst

pro aktin na myosinové hlavě. V důsledku interakce mezi aktinem a myosinem dochází ke štěpení ATP, jehož energie je využita pro ohnutí hlavičky myosinu a tím zasunutí vláken aktinu dále do anizotropního pruhu sarkomery (Junquiera et al., 1999). K uvolnění vazby mezi aktinem a myosinem je zapotřebí další molekuly ATP. V případě, že v organismu dojde k vyčerpání všech zásob ATP, komplex aktinu a myosinu se stabilizuje a nastává rigor mortis (z latinského rigor = ztuhlost a mortis = smrt).

2) Hladká svalovina

Hladká svalovina, jinak také útrobní svalovina, patří mezi jeden ze tří základních typů svaloviny vyskytující se v těle. Podílí se na stavbě stěn téměř všech vnitřních orgánů, v závislosti na typu orgánu vytváří pruhy, vrstvy nebo protiběžné systémy (Lüllmann-Rauch, 2012). Výjimku tvoří srdce vybavené srdeční svalovinou a stěny kapilár, které jsou tvořeny endotelovými buňkami, bázální laminou a pericyty (Trojan, 2003).

Hladká svalovina se skládá z protáhlých buněk vřetenovitého tvaru. Nejsilnější je buňka ve středu v oblasti jádra a směrem ke koncům se zužuje. Buňky jsou uspořádány těsně na sobě tak, aby mezi nimi zbylo co nejméně volného místa. Na příčném průřezu proto můžeme pozorovat buňky o různém průměru. Na rozdíl od příčně pruhované svaloviny jsou buňky hladké svaloviny jednojaderné. Jádra jsou umístěna centrálně, většinou v nejširší části buňky (Junquiera et al., 1999). Buňky hladkého svalstva jsou také výrazně menší než buňky svalstva příčně pruhovaného, na šířku můžeme naměřit 2-5 μ m a na délku 50-500 μ m (Trojan, 2003).

Stejně jako příčně pruhovaná svalovina, i hladká svalovina je tvořena myofilamenty, konkrétně tenkými filamenty tvořenými aktinem a tropomyosinem a tlustými filamenty tvořenými myosinem. Tato filamenta však nejsou uspořádána do sarkomer, ale šikmo do mřížky (Junquiera et al., 1999). Z tohoto důvodu není na tkáni při pohledu světelným mikroskopem příčné pruhování patrné (Lüllmann-Rauch, 2012). Hladká svalovina se však vyznačuje celou řadou dalších rozdílů oproti svalovině příčně pruhované, jedním z nich je například absence troponinu nebo rozdílná podoba myosinu. Zatímco na myosinu příčně pruhované svaloviny se vyskytují pouze dvě hlavičky na koncích vlákna, na myosinu hladké svaloviny jsou hlavičky přítomny po celé délce vlákna a na koncích chybí. Toto uspořádání myosinu v hladké svalovině umožňuje vyšší stupeň kontrakce než ve svalovině příčně pruhované (Junquiera et al., 1999).

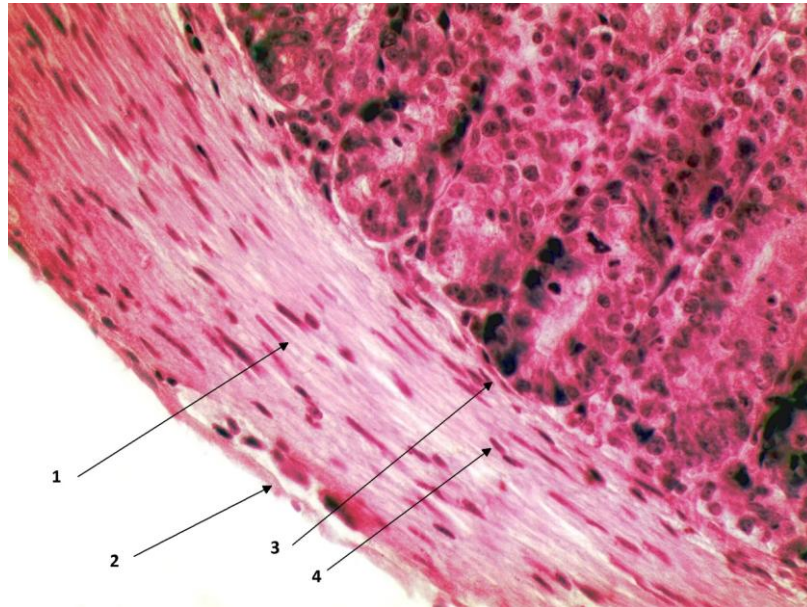
Řízení hladké svaloviny

Na rozdíl od kosterní svaloviny není hladká svalovina ovladatelná vůlí, za inervaci odpovídá autonomní nervový systém, tedy sympatikus a parasympatikus, nebo hormony a lokální tkáňové faktory. Mezi hormony ovládající hladkou svalovinu patří například oxytocin, odpovědný za děložní stahy v průběhu porodu nebo za laktaci. Lokální tkáňové faktory ovlivňující hladkou svalovinu jsou například adenosin, deriváty kyseliny arachidonové nebo oxid dusnatý inhibující tonus. Tonus, neboli svalové napětí, je v určité míře přítomné v hladké svalovině nepřetržitě, na jeho řízení se však kromě výše zmíněného oxidu dusnatého podílí celá řada dalších mechanismů (Lüllmann-Rauch, 2012).

Hladkou svalovinu je možno podle způsobu inervace a přenosu elektrického signálu rozlišit na dva základní druhy, a to na jednotkový hladký sval a vícejednotkový hladký sval. Hlavní rozdíl mezi těmito dvěma typy hladké svaloviny spočívá v přítomnosti elektrických synapsí (gap junction, nexus) na buněčné membráně, což umožňuje tvorbu syncytia neboli funkčního soubunní (Trojan, 2003). Tento typ synapse umožňuje buňkám volný a rychlý přenos iontů a molekul menších rozměrů (Mareš, 2012). Dochází tak k postupné depolarizaci okolních buněk a k přenosu signálu. Na jedné buňce se může vyskytovat až 240 nexů. Tento typ jednotkové hladké svaloviny se vyskytuje především v orgánech gastrointestinálního traktu a v dutých orgánech. Vícejednotková hladká svalovina vzájemné propojení buněk elektrickými synapsemi postrádá. Na druhou stranu se vyznačuje výraznou inervací tkáně, čímž umožňuje jemné pohyby. Vyskytuje se například v duhovce oka (Junquiera et al., 1999).

Proces svalové kontrakce

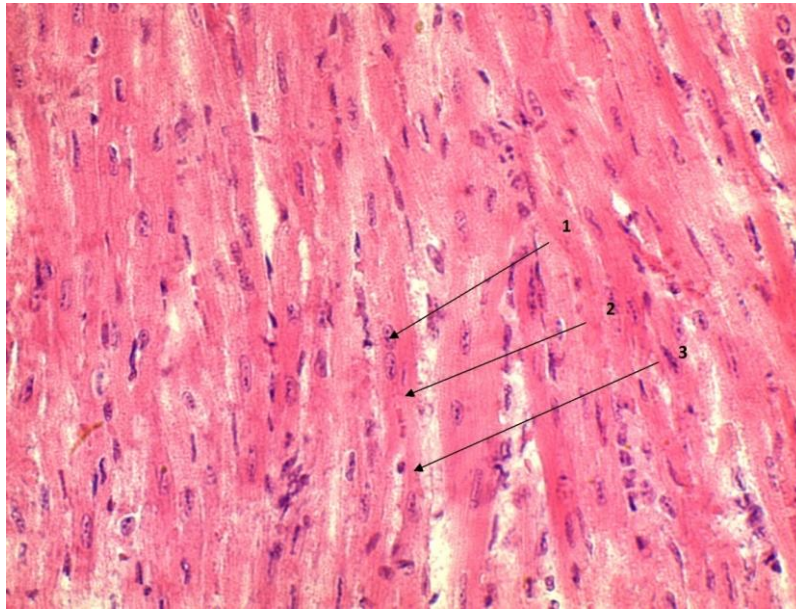
Princip kontrakce hladké svaloviny je obdobný principu kontrakce svaloviny příčně pruhované. Hlavní rozdíl procesu kontrakce u hladké svaloviny spočívá v absenci troponinu, jehož podjednotka je u příčně pruhovaného svalstva odpovědná za navázání Ca^{2+} a změnu konformace umožňující interakci mezi aktinovými a myosinovými filamenty. Obdobou troponinu je u hladkého svalstva kalmodulin, který váže Ca^{2+} a umožňuje fosforylaci myosinového vlákna. Teprve fosforylovaný myosin může interagovat s aktinem (Junquiera et al., 1999).



Obrázek 5.: Příčný řez tlustým střevem se silnou vrstvou okružní hladké svaloviny (HE 400x):
1. hladká svalovina, 2. serosa, 3. submukosa, 4. jádro svalového vlákna

3) Srdeční svalovina

Jak již bylo řečeno výše, ač z části odlišná, se srdeční svalovina neboli myokard řadí mezi svalovinu příčně pruhovanou. Buňky srdeční svaloviny se nazývají kardiomyocyty a mají válcovitý tvar o rozměrech 100 μm na 15 μm . Na rozdíl od příčně pruhované svaloviny obsahují jedno, maximálně dvě jádra, která jsou umístěná ve středu buňky stejně jako u hladké svaloviny (Lüllmann-Rauch, 2012). Na úrovni buněčných organel tvoří další významný rozdíl množství mitochondrií, které je v srdeční svalovině až 20x vyšší, než ve svalovině kosterní. Toto množství je přičítáno zvýšenému aerobnímu metabolismu (Junquiera et al., 1999). Jako poslední výraznou odlišnost srdeční svaloviny je nutno zmínit přítomnost interkalárních disků, které slouží jako spojovací články mezi jednotlivými buňkami. Rozlišujeme dva základní tvary těchto disků, které je možno pozorovat ve světelném mikroskopu, přímou a schodovitou (Lüllmann-Rauch, 2012).



Obrázek 6.: Srdeční svalovina na podélném řezu srdcem myši domácí (*Mus musculus*) (HE 400x):
1. jádro svalového vlákna, 2. interkalární disk, 3. myofybrila