Masarykova univerzita

Přírodovědecká fakulta

Ústav experimentální biologie

Oddělení fyziologie a imunologie živočichů

Evoluce, význam a funkce orgánu postranní čáry u obratlovců

Bakalářská práce

Brno 2010

Autor: Lucie Kropáčková

Vedoucí práce: doc. RNDr. Martin Vácha, Ph.D

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem pracovala samostatně na základě pokynů a rad vedoucího práce za použití níže uvedených zdrojů, které jsou v textu řádně citovány.

Poděkování:

Děkuji doc. RNDr. Martinu Váchovi za vedení, pomoc a podporu při zpracovávání této práce. Též jsem vděčná všem autorům, jejichž práce byly velmi užitečné pro mou rešerši o daném tématu. Děkuji i své rodině za bezmeznou podporu.

Obsah:

1. Postranní čára (Linea Lateralis) – úvod…….. 6
1.1. Systém postranní čáry…….....7
1.2. Neuromasty……..7
1.2.1. Kanálové a superficiální neuromasty……....8
1.2.2. Vláskové buňky……....12
1.2.2.1. Jak vláskové buňky vznikají?.....13
1.2.2.2. Jak vlásková buňka vypadá?.....13
1.2.2.3. Jak vláskové buňky fungují?..... 14
1.2.3. Inervace systému postranní čáry…….. 17
1.2.4. Ontogenetický vývoj systému postranní čáry ……..19
1.3. Elektrorecepce……20
1.3.1 Pasivní a aktivní elektrorecepce……....21
1.3.2. Vývoj a inervace elektroreceptorů…….. 26
2. Zvláštnosti postranní čáry……..28
2.1. Sliznatky…… 28
2.2. *Elasmobranchii* (příčnoústí) …….. 28
2.3. Obojživelníci……...29
3. Oktavolaterální systém, sluch…… 30
4. Závěr……..32
5. Použité zdroje…….32

Abstrakt

Tato práce se zabývá orgánem postranní čáry, který je přítomný u ryb, žraloků, rejnoků, larev obojživelníků či trvale vodních obojživelníků. Práce přináší informace o umístění postranní čáry, její funkci a užití. Taktéž se zabývá základním rozdělení systému postranní čáry na mechanosenzorickou a elektrosenzorickou část. Věnuje se základním jednotkám těchto částí– neuromastům, elektroreceptorům a tuberózním orgánům a zaměřuje se na jejich podrobnější stavbu a princip fungování. Dále zde lze nalézt informace o inervaci a ontogenetickém vývoji jak neuromastů, tak elektroreceptivních orgánů. Ke konci se zaměřuje na zvláštnosti postranní čáry u sliznatek, kde systém postranní čáry není zcela shodný s typickým rybím, dále pak sdělí informace o organizaci postranní čáry příčnoústých a obojživelníků. Zcela na závěr se tato bakalářská práce zaměřuje na tzv. oktavolaterální systém, kde se zabývá podobností s orgánem vnitřního ucha.

Abstract

This work will is interested in lateral line organ, which is present in fishes, sharks, rays, larval amphibians and amphibians that permanently living in a water environment. The work brings some information about distribution of lateral line, its function and use. It informes about basic division of this system into mechanosensory and electrosensory parts. It gives some information about elements of lateral line organ – neuromasts and electroreceptors and tuberous organs and deals with their structure and principles of function. In this work, it is possible to find information about innervation and ontogenetic development of both neuromasts and electroreceptive organs of the lateral line organ. At the end of this work, readers are acquainted with unusual lateral line system at hagfishes, whose lateral line system isn’t completely similar to the lateral line system of fish. Then the information about lateral line organization of *Elasmobranchii* and amphibians follows. At its final part, the work focuses on an octavolateral system, where the similarity of lateral line organ with inner ear organ is discussed.

1. Postranní čára (Linea Lateralis) - úvod

Proudový orgán, též nazývaný postranní čára je mechano-senzorický orgán vyvinutý u některých skupin obratlovců. Vyskytuje se u všech ryb, dále u obojživelníků ať už u jejich larválních stádií či u trvale žijících ve vodě (Coombs a kol., 2001). U sliznatek a mihulí je systém postranní čáry buď rudimentální, nebo chybí. Je ale vyvinut u žraloků a rejnoků (Ostrander, 2000). Název „postranní čára“ pochází již z počátku 19. století z dob prvních pozorování. (Ćurčić-Blake, 2006)

Jak soudil Jakobson již v roce 1813, postranní čára je smyslový systém, který je pravděpodobně stimulován mechanicky. Toto tvrzení potom podpořili Knox v roce 1825 a Leydig v letech 1850 a 1851 a postranní čára byla obecně přijata jakožto mechanoreceptivní orgán uzpůsobený pro život ve vodě (Pitcher, 1993).

Obzvláště v bahnitých vodách, kde se vlastníci postranní čáry nemohou spoléhat na svůj zrak, je nutné tento nedostatek kompenzovat. Funkcí orgánu postranní čáry je detekovat vibrace ve vodě, které jsou vytvářeny v okolí živočicha dalšími plovoucími objekty, jako je partner nebo hejno jiných jedinců. Vibrace mohou být také generovány živočichem samotným a jejich odraz přinášet důležité informace o okolí (Ćurčić- Blake, 2006). Hraje také významnou roli ve vnitrodruhové komunikaci, ale obecně detekci nehybných i pohybujících se objektů (Ćurčić- Blake, 2006). Mnoho ryb víří vodu svými ploutvemi v době páření a pravděpodobně tím vysílají určité vzorce vibrací, které by měly být rozpoznány zástupcem opačného pohlaví. Ryby vyskytující se například v jeskyních díky postranní čáře nenarážejí do překážek nebo jiných organismů (Fain, 2003). Dále se postranní čára podílí na případech chování jako je např. reotaxe (pohybová reakce na směr vodního proudu), stejně jako se podílí na zaměřování kořisti a také na vyhýbaní se nebezpečným predátorům (Liao, 2006).U *Teleostei* (kostnatí) se postranní čára podílí nejen při detekci hejna svého druhu, ale spolu se zrakem i při utváření a udržování hejn. Když byly ryby oslepeny, v případě přerušení funkce celého systému postranní čáry neudrží hejno pohromadě. Když byla vyřazena postranní čára pouze na těle (ale na hlavě zůstala zachována), zdálo se, že ryby potřebují být k sobě blíže, aby své sousedy zaměřily. Naopak zachovaný pouze hlavový systém nebyl dostačující pro udržení hejn, (Faucher a kol., 2010).

Živočich se spoléhá na funkci postranní čáry, zejména pokud nebudou přítomny žádné vizuální ani chemické podněty, protože při kompletní inaktivaci postranní čáry prudce poklesá orientační schopnost (Coombs a kol., 2001). Avšak elektrofyziologické a behaviorální

studie poukazují na fakt, že užíváním postranní čáry mohou ryby detekovat objekty na poměrně krátkou vzdálenost, která odpovídá přibližně délce jejich těla (Ćurčić – Blake, 2003).

1.1. Systém postranní čáry

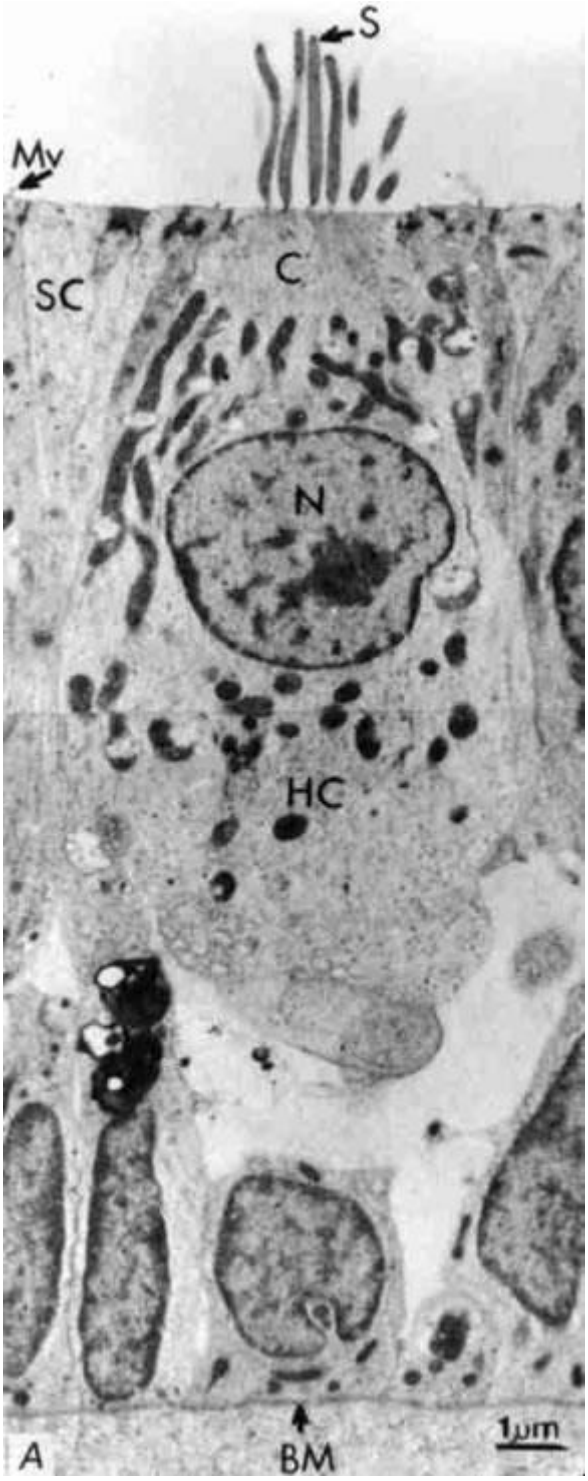
Systém postranní čáry se skládá ze dvou hlavních typů smyslových orgánů – elektroreceptivních ampulárních orgánů, které detekují slabé elektrické proudy ve vodě a mechanoreceptivních neuromastů, které vnímají ruchy (vibrace) ve vodě (Smith, 1996).

Neuromasty a elektroreceptory se vyvíjí ze stejných plakod a jsou inervované větvemi stejných nervů postranní čáry, ale reagují na rozdílné druhy podnětů, což slouží různým biologickým úlohám (Ostrander, 2000). Plakody jsou ztluštěniny ektodermu a dávají vzniknout například smyslové receptorové buňky a senzorické neurony (Gaisler a Zima, 2007).

O elektrorecepci bude řeč později, nyní nás bude zajímat již zmiňovaný mechanosenzorický systém.

1.2. Neuromasty

Tyto receptory sestávají z vláskových buněk (viz dále), které jsou hlavním přijímačem různých ruchů ve vodě, což ve své podstatě umožňuje živočichům utvářet si představu o jejich prostředí. Z vláskových buněk vedou aferentní nervy do centrálního nervového systému (Ćurčić-Blake, 2006). Další typy buněk podílejících se na stavbě neuromastů jsou podpůrné buňky a buňky plášťové (Ćurčić – Blake, 2006; Evans a Claiborne, 2006). Podpůrné buňky se vyskytují mezi buňkami vláskovými, kdežto plášťové buňky se nacházejí po krajích neuromastů (viz obr. 1). Apikální část neuromastu je kryta želatinózní čepičkou zvanou kupula (Ćurčić- Blake, 2006) vylučovanou podpůrnými buňkami (Herring, 2002) – tedy její vnitřní část, vnější je produkována plášťovými buňkami. Podpůrné a plášťové buňky nejsou buňkami smyslovými (Gelman, 2007).



Obr.1

Stavba neuromastu – mikroskopický snímek

S – stereocilia
My – mikrovilli
C – cirkulární plát
SC – podpůrné buňky
N – jádro
HC – vlásková buňka
Podle : URL 1

1.2.1. Kanálové a superficiální neuromasty

Zajímavé je srovnání rozdílů mezi neuromasty tzv. superficiálními a kanálovými. Neuromasty se vyskytují buď volně na povrchu těla – superficiální (povrchové) neuromasty,

nebo v kanálcích či rourkách těsně pod kůží (např. Herring, 2002) nebo kostní tkáni lebky či šupin (Pitcher, 1993) – ty jsou označované jako kanálové neuromasty.

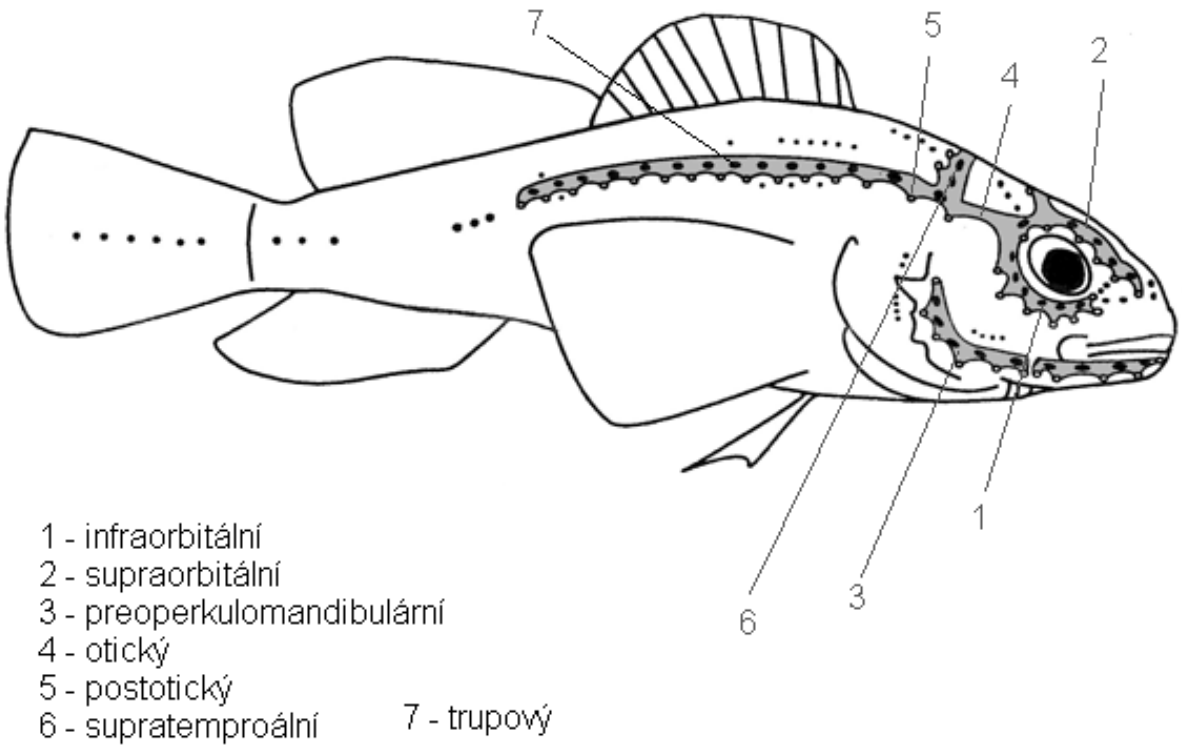
Kanálky proudového orgánu jsou vyplněné tekutinou (Coombs a kol., 2001) a kryté kůží ryby a většinou (ale ne vždy) ústí na povrch těla pomocí pórů, které spojují tekutinu v kanálku s vodním okolím ryby (Ćurčić- Blake, 2006). Obyčejně je uspořádání neuromastů v kanálku takové, že jeden neuromast je umístěn mezi sousední póry (Evans a Claiborne, 2006).

Rozdílný tlak na dva sousední póry způsobí pohyb tekutiny v kanálku, tím se začne pohybovat kupula s brvami vláskových buněk neuromastů, což vláskové buňky podráždí. Z toho plyne fakt, že neuromasty mohou sloužit jako detektory tlakových gradientů na povrchu těla ryby, ale protože tlakový gradient může být vytvořen akcelerující masou tekutiny, kanálové neuromasty také mohou být považovány za detektory akcelerace tekutiny. Tok s neměnnou rychlostí přirozeně nebude vytvářet žádný tlakový gradient na povrchu těla ryby, a proto tekutina vyskytující se v kanálku bude v klidu (Gelman, 2007).

Mezi jednotlivými druhy se kanálky od sebe liší. (Evans a Claiborne, 2006). Kanály proudového orgánu můžeme nalézt na hlavě, těm se říká hlavové či cefalické kanály, a potom po stranách těla, které můžeme podle anglické literatury nazývat jako trupové nebo tělové kanály (od slova „trunk“). Zajímavé je, že právě tělové kanály se převážně nevyskytují u čeledi sleďovitých (Clupeidae), nicméně hlavové kanály zachované jsou a jejich větvení na hlavě je dosti složité. Je zřejmé, že uspořádání kanálů na hlavě se obecně jeví být složitější než uspořádání kanálů tělových (viz obr. 2), ale existují některé druhy s mnohočetnými tělovými kanály. Jejich funkce ale zatím nebyla zjištěna (Evans a Claiborne, 2006).

Hlavové kanálky se dělí do několika typů (viz obr. 2) : supratemporální, supraorbitální, infraorbitální a operkulo-mandibulární (Ćurčić – Blake, 2006), otický a postotický (Gelman, 2007).

Superficiální neuromasty se liší podle druhů, obecně jsou inervovány početnými aferentními nervy, ale jejich počet se liší nejen podle druhů, ale dokonce i mezi jedinci stejného druhu! Stejně tak existují rozdíly v rozšíření po těle, a to opět jak mezi- ,tak i vnitrodruhově (Evans a Claiborne, 2006).



Obr. 2

Typy a rozmístění kanálků postranní čáry na hlavě a těle ryby

Podle: URL 2

Jak již název napovídá, superficiální neboli povrchové neuromasty se vyskytují volně na povrchu hlavy a těla, obyčejně umístěné v mělkých jamkách či drážkách na kůži (Pitcher,1993). Tudíž je jejich kupula v přímém kontaktu s okolní vodou. To ale znamená, že se kupula s brvami vláskových buněk samozřejmě ohýbá s prouděním vody, jehož rychlost je konstantní. Toto vychýlení kupuly je úměrné rychlosti pohybu. Proto můžeme superficiální neuomasty označit jako detektory rychlosti. A právě superficiální neuromasty se účastní reotaxe na rozdíl od kanálkových neuromastů, které se reotaxe neúčastní (Gelman, 2007) . Rozložení a velikost proudového orgánu se různí podle daného živočišného druhu. Například žáby mají v průměru 180 superficiálních receptorů, ale kanály se u nich nevyskytují (Ćurčić-Blake, 2006).

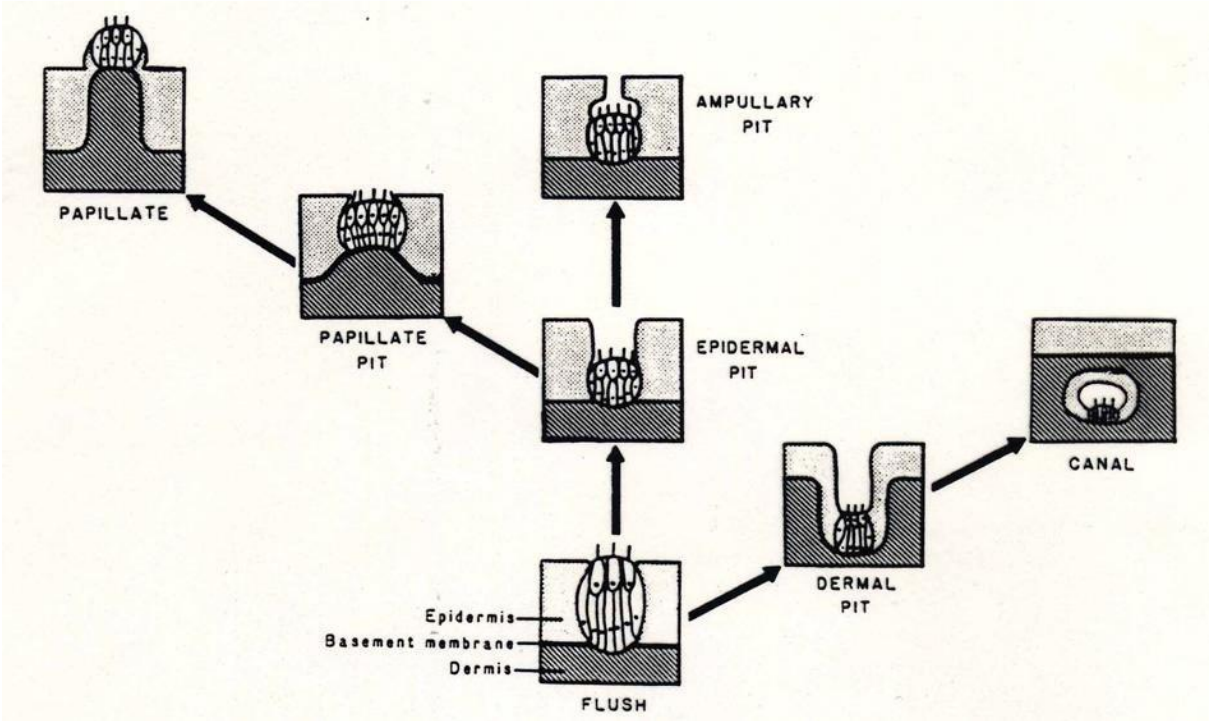
Mnoho ryb, které žijí v proudící či velice zvířené vodě nebo jsou rychlými plavci, mají tendenci rozšiřovat množství kanálů postranní čáry (sekundární či terciární větvení), ale mají poměrně málo superficiálních neuromastů. Na rozdíl od toho, druhy žijící v klidných vodách

nebo pomalí plavci a přisedlé, málo pohyblivé druhy mají tendenci spíše kanály redukovat a navyšovat počet superficiálních neuromastů (dokonce až několik tisíc (Barth a kol, 2003)).

Mimo zmíněné povrchové a kanálové neuromasty se také můžeme často setkat s názvem jamkové orgány (pit organs). Uvádí se, že to jsou také superficiální neuromasty (Gelman 2007, Tricas a kol, 1997). Gelman (2007) uvádí tři typy jamkových orgánů – dermální, které jsou v dermálních prohlubeninách, a to mohou být drážky nebo jamky vzniklé invaginací bazální membrány do škáry. Dalším uváděným typem jsou epidermální jamkové orgány, umístěné v mezeře v epidermis. Třetím typem jamkových orgánů jsou ampulární jamkové orgány, které jsou podobné elektroreceptivním orgánům a jsou umístěné na bazální membráně na dně ampule v emidermis. Gelman (2007) uvádí ještě dva typy superficiálních neuromastů, a to tzv. omývané (z anglického flush neuromasts), které sedí na bazální membráně, jsou ponořené do epidermis, ale jen tak, aby jejich apikální povrch byl zarovnán s povrchem epidermis. Posledním typem jsou bradavčité (papillate) neuromasty, utvořené zdvižením bazální membrány, jsou tedy nad úrovní epidermis (Gelman, 2007).

Obr. 3

Typy jamkových orgánů



Podle: URL 3

Superficiální a kanálkové neuromasty se od sebe tedy liší nejen různým umístěním na těle živočicha, ale také velikostí a počtem vláskových buněk. Superficiální jsou menší (méně

než 100 μm v průměru) než kanálové neuromasty, které mají průměr více než 600 μm a mají menší množství vláskových, ale i podpůrných buněk (Pitcher. 1993). Další rozdíl může být v typech a počtech nervů, které neuromast inervují (Ćurčić- Blake. 2006). Počty aferentních nervů kanálkových neuromastů se liší podle různých druhů, ale i mezi jednotlivými neuromasty, stejně jako tomu bylo v případě superficiálních neuromastů. Obecně ale platí, že nervy kanálových neuromastů jsou početnější než nervy superficiálních neuromastů asi 2 – 5krát, a to pravděpodobně proto, že kanálkové neuromasty mají počet vláskových buněk vyšší (Evans a Claiborne, 2006).

Superficiální neuromasty se od kanálových liší dokonce rozsahem frekvence vibrací, na který reagují. Volně se vyskytující povrchové neuromasty reagují na frekvence o velikosti 10 -100 Hz, kanálové neuromasty mají rozsah frekvencí 50 – 400Hz (Herring, 2002). Nejsilnější odezvu ale vykazují superficiální neuromasty v rozsahu frekvence mezi 10 – 70 Hz, kanálové potom od 100 do 200 Hz (Gelman, 2007).

Sliznatky a mihule nemají kanálové neuromasty, ale objevuje se tendence uspořádávat své povrchové receptory také lineárně (Elliot a Mark- Kurik, 2005).
Ryby žijící v rychle proudících vodách mají své kanály spíše úzké na rozdíl od ryb žijících v hlubokých vodách, které většinou mají kanály široké. Samotné kanálové neuromasty se liší velikostí, tvarem a také počtem vláskových buněk, jejichž vlásky jsou ukotveny v gelovité klenuté kupule (Ćurčić – Blake, 2006). Jak se postupně utváří kanálové neuromasty, tak jejich kupuly se mění z plochých na polokulovité (Mukai a kol., 1992).

Brvy vláskových buněk neuromastů jsou uložené v kupule, která reaguje na pohyby okolní vody. Reakce superficiálních neuromastů jsou úměrné rychlosti mezi rybou a okolní vodou, kdežto odpovědi kanálových neuromastů jsou úměrné zrychlení. Z toho tedy plyne, že odlišné neuromasty mají specifické role v různých typech chování (třeba orientační chování při získávání kořisti nebo vyhýbání se predátorům) (Coombs a kol., 2001).

1.2.2. Vláskové buňky

Jak již bylo řečeno, vláskové buňky jsou pro získávání informací z okolí tím nejdůležitějším typem ze tří druhů buněk tvořících neuromast (Ćurić- Blake, 2006) a zaslouží si zde podrobnější analýzu.

Vláskové buňky jsou mechanoreceptory vyskytující se ve třech oblastech u obratlovců. Zaprvé je to právě orgán postranní čáry u ryb a vodních obojživelníků, kde napomáhá vnímat pohyb vody, zadruhé ve vestibulárním systému vnitřního ucha, kde se podílí na určování

pozice a pohybů hlavy a konečně zatření je můžeme nalézt v kochlei, což je zařízení obratlovců uzpůsobené pro slyšení. Pozoruhodné je, že podle dosavadních informací se lze domnívat, že vláskové buňky postranní čáry užívají identické typy transdukčních proteinů jako vláskové buňky v savčí kochlei (Fain, 2003).

1.2.2.1. Jak vláskové buňky vznikají?

Po cíleném zničení vláskových buněk bylo zjišťováno, jakým způsobem se vláskové buňky obnoví. Při hledání odpovědi se ukázala důležitost podpůrných buněk. Studie Jonese a Corwina (1996) přinesla důkazy o tom, že vláskové buňky vznikají dělením z podpůrných buněk. Mimoto dokázala, že vláskové i podpůrné buňky mohou vznikat ze stejného buněčného dělení, tedy, že sesterské potomstvo z téhož buněčného dělení se může stát buď buňkami vláskovými, nebo podpůrnými, a oba „potomci" takového dělení mají na začátku rovnocenné potenciály pro diferenciaci buněčného fenotypu.

Do buněk, ze kterých mohou vzniknout, můžeme zahrnout i dříve zmiňované buňky plášťové. Buňky, které dávají vzniknout náhradním vláskovým buňkám, buď podstoupily jedno nebo dvě dělení ještě před diferenciací na vláskové buňky, nebo se diferencovaly už přímo jako buňky vláskové. U diferencovaných vláskových buněk nebylo pozorováno, že by podstoupily nějaké buněčné dělení (Jones a Corwin, 1996).

Co rozhoduje o tom, kdy vznikne buňka podpůrná a kdy vlásková? Když se na neuromast působilo laserem, první vláskové buňky se objevily v jeho centru, což naznačuje, že pozice nediferencované buňky ovlivňuje rozhodnutí o diferenciaci na vláskovou buňku. Také hraje roli kontakt s bazální membránou, podpůrné buňky jej udržují, vláskové nikoli. Proto tedy v této determinaci záleží na jevech, které zruší kontakt nediferenciované buňky s bazální membránou a nebo rovnou předchází vytvoření toho kontaktu (Jones a Corwin, 1996).

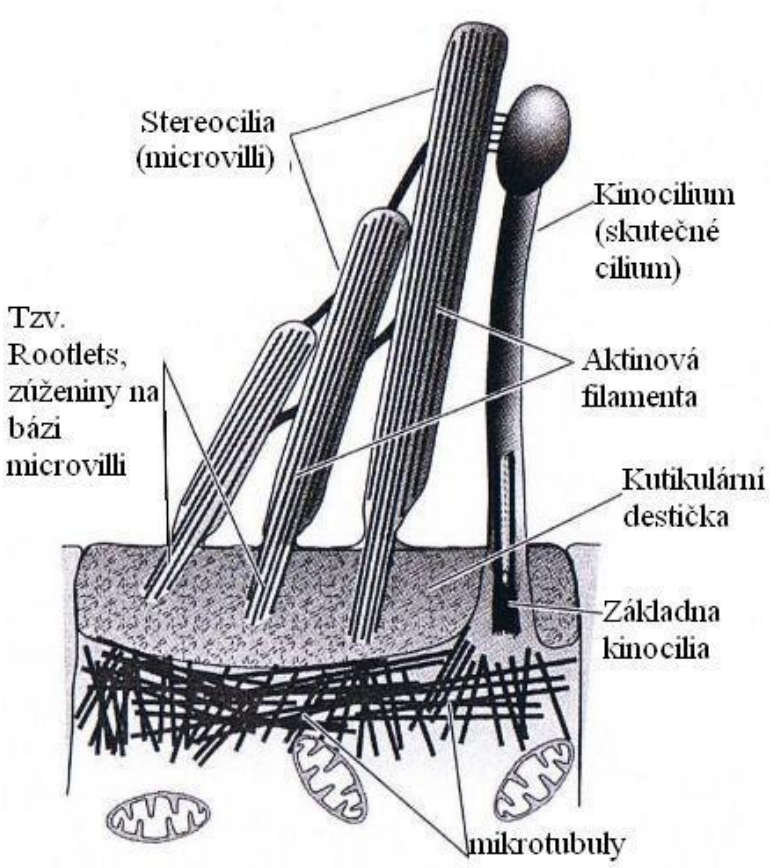
Jak se zdá, vláskové buňky se mohou v určitých případech diferencovat jednotlivě, jindy zase v párech. To souhlasí s hypotézou, že tato rozhodnutí jsou pod kontrolou mechanismů, které reagují na náhodné změny v okolí buněk (Jones a Corwin, 1996).

1.2.2.2. Jak vlásková buňka vypadá?

Vlásková buňka má na svém apikálním povrchu 1 kinocilium, které je skutečné, pravé cilium (s uspořádáním filament dle 9+2 vzorce (Fay a Popper, 1999)), a je umístěné spíše na

straně. K němu směřuje větší počet takzvaných stereocilií (Rouse a Pickles, 1991). Někdy je možné se setkat s názvem „stereovilli“, protože nemají dostatečnou mikrotubulární strukturu, která je pro cilia obecně typická (Herring, 2002). Nadále ale bude používán název „stereocilia,“ protože tento název lze v literatuře nalézt nejčastěji, nicméně je důležité uvědomit si, že se o skutečná cilia nejedná. Svazeček vlásků jedné vláskové buňky obsahuje od 30 do 150 vlásků a jejich průměr se pohybuje mezi 0,2 – 0,8 μm (Pitcher, 1993). Dle Faina (Fain, 2003) jsou stereocilia (také zde nazvané jako microvilli) vyztužena aktinovými filamenty (obr.4).

Stereocilia (nepravá cilia, stereovilli, microvilli) schodovitě stoupají směrem ke kinociliu (viz obr. 4, obr. 5) (Herring, 2002), to znamená, že nejdelší stereocilium se nachází hned vedle kinocilia a naopak nejkratší stereocilium nalezneme na opačné straně, tedy co nejdále od kinocilia.



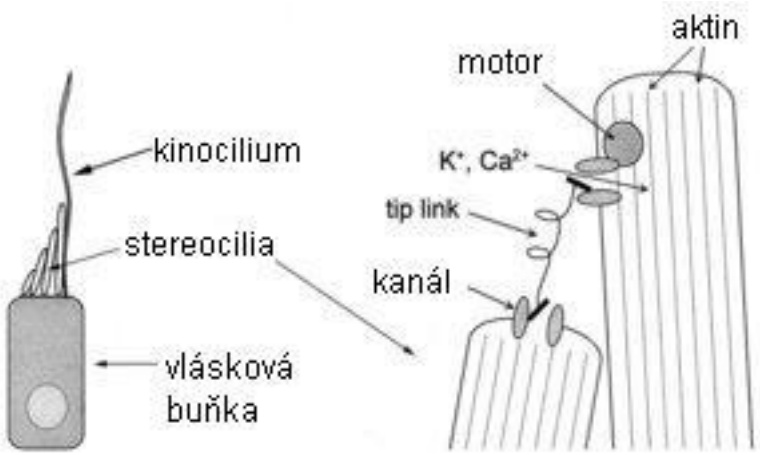
Obr. 4
Postavení stereocilií vůči kinociliu.
Zde jsou také patrná aktinová vlákna ve stereociliích a umístění kutikulární destičky. Podle: Fain (2003)

1.2.2.3. Jak vláskové buňky fungují?

Zdá se, že všechny vláskové buňky produkují elektrické odezvy podobným způsobem. Pohyb svazečku vlásků je vždycky směrový(Fain, 2003).Vychýlení stereocilií ve směru

kinocilia na membráně vláskové buňky způsobuje depolarizaci, ve směru opačném potom hyperpolarizaci.(Pitcher, 1993). Každý neuromast se obyčejně skládá ze dvou populací vláskových buněk orientovaných v opačných směrech. Z toho tedy plyne, že část vláskových buněk podává informaci o pohybu tekutiny kanálem či podél povrchu těla v jednom směru a druhá část buněk zase ve směru opačném (Fain, 2003) Z toho plyne, že stejně jako jednotlivé vláskové buňky, jsou i neuromasty postranní čáry směrově senzitivní (Pitcher, 1993). Propojení mezi jednotlivými stereocilii navzájem, a potom také posledního stereocilia s kinociliem, je umožněno pomocí tzv. „tip links“, což můžeme přeložit jako vrcholové spoje. Jsou to proteinové spoje, které spojují horní části (špičky) sousedních cilií (viz obr 5).Vedle tip links se mezi stereocilii ještě u vláskových buněk objevují další krátké spoje, které by mohly napomáhat udržet kratší stereocilia těsněji přimknutá k delším (Fain, 2003). Vedle toho ještě existují spojení na bázi cilií, která se nazývají „lateral links“ = laterální spoje. (Ćurčić-Blake, 2006).

Jedna z tříd filament – právě zmiňované tip links – jsou stěžejní pro transdukci (převedení podnětu na receptorový potenciál), protože ohyb vlásků směrem ke kinociliu,tedy ve směru zvyšujících se stereocilií, zatahá za tip links (viz obr. 5) a ty otevřou mechanoelektrický transdukční kanál (Frings a Bradley, 2004).



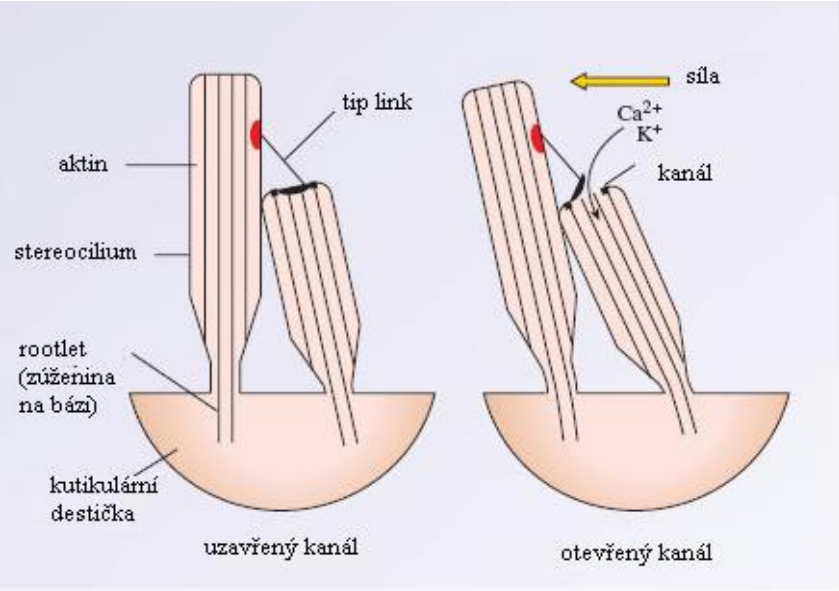
Obr. 5
Schéma celkového vzhledu vláskové buňky a detail zobrazující funkci tip links
Podle: URL 4

Pohyb svazečků vlásků tedy řídí otevírání a zavírání iontových kanálů, což vede ke změně membránového potenciálu. Transdukce je velice rychlá a nesmírně citlivá – dá se zaznamenat odezva na pootočení svazečku vlásků už o 0,01° ! Stereocilium se na bázi zužuje a noří se „do těla buňky“ do místa, kde je velká koncentrace aktinu. Toto místo shluku aktinu se nazývá kutikulární destička („cuticular plate“) (Obr.4) (Fain, 2003) a je vypodloženo mikrotubuly. Právě toto uspořádání hraje významnou roli ve fungování svazečku vlásků (Fain,

2003). Tip links se přímo vážou na mechanotransdukční kanály, které se nalézají poblíž vrcholu stereocilia. Mechanické vibrace kontaktního media spojeného se svazečkem vlásků způsobí otočení na bázi a sklopení svazečku. Tento proces převede pnutí do mechanotransdukčních kanálů právě pomocí tip links. Pravděpodobnost, že kanál bude otevřen, se zvyšuje, pokud svazeček bude vychýlen ve směru od nejnižšího stereocilia ke kinociliu (Ćurčić-Blake, 2006). Jak jsme již řekli, tento směr vychýlení vede k depolarizaci membrány (Pitcher, 1993).

Záznamy pocházející z vláskových buněk orgánu postranní čáry ryb naznačují, že vláskové buňky jsou velice podobné těm v sakulu skokana, které jsou velmi dobře prozkoumány. Nicméně detaily jejich fyziologie zatím známy nejsou (Fain, 2003).

Svazeček vlásků vykazuje určitou tuhost („stiffness“) (Fain, 2003). Celková tuhost svazečku vlásků je součet otočné (pivotal) tuhosti stereocilia a tuhostí laterálních a vrcholových spojů. Tuhost laterálních a vrcholových spojů záleží na konformačním stavu transdukčních kanálů. Když se kanál otevírá, tak k němu přidružený tip link sníží své napětí, což způsobí pokles celkové tuhosti.Tomuto poklesu, způsobenému otvíráním kanálů se říká „gating compliance“ (my si tento výraz zavedeme jako pojem - GC) (Ćurčić- Blake, 2006). Otvírání kanálů pomocí tip links v důsledku ohýbaní svazečků vlásků buněk povolí vstup kationtů do buněk za vzniku depolarizujícího receptorového potenciálu (Frings a Bradley, 2004).



Obr. 6

Působení tip links na otevírání kanálů, a tím propouštění iontů do buňky

Podle: URL 5

Vláskové buňky jsou sekundární receptory vytvářející změny v membránovém potenciálu obyčejně bez akčních potenciálů. Své odezvy posílají rovnou centrálnímu nervovému systému pomocí synaptických spojení s aferentími zakončeními na bázi buňky (Fain, 2003).

Jak jsme již bylo zmíněno, neuromasty jsou nezávislé detektory tlakového gradientu, které sbírají informace z okolí těla ryby a jsou schopny efektivně zprostředkovat představu o zdrojích, které vytváří lokální proudové pole (local flow field), vyskytujících se kolem živočicha. Elekrofyziologické studie ukázaly, že informace o umístění zdroje podnětu je zakódovány v extracelulárních receptorových potenciálech, které vycházejí z mechanotransdukce vláskových buněk jednotlivých neuromastů (Ćurčić – Blake, 2006). Ćurčić- Blake (2006) zkoumala extracelulární receptorové potenciály – konkrétně u ježdíka *(Gymnocephalus cernuus*). Její kvantitativní výsledky ukazují, že informace o zdrojích je uložena ve formě vlnové transformace excitačního vzorce. (Vlnová transformace slouží k získávání časově- frekvenčního popisu signálu a může se proto použít ke zjištění polohy a délky trvání určitého jevu (URL 6)). Tím tedy může být získána informace o vzdálenosti a poloze zdrojů podél postranní čáry, stejně tak i o směru jejich vibrací, a to – jak bylo řečeno dříve - v dosahu zhruba délky těla ryby. Výsledkem je, že z jednodimenzionální (1D) lineární řady detektorů lze zrekonstruovat pozice několika vibrujících zdrojů ve dvojdimenzionální úrovni - rovině (2D). A kombinace rozdílně orientovaných čar na hlavě umožní dokonce 3D rekonstrukci pozic zdrojů (Ćurčić – Blake, 2006).

1.2.3. Inervace systému postranní čáry

Můžeme říci, že superficiální a kanálové neuromasty jsou funkčně, ale i nervově odlišné skupiny. Jednotlivé kanálové neuromasty jsou inervovány jednotlivými aferentními nervy, ale jeden nerv se svým větvením může inervovat více superficiálních neuromastů. Nicméně pro kanálový a superficiální neuromast není společný aferentní výstup, eferentní vlákna však inervují jak kanálové tak superficiální neuromasty (Gelman, 2007).

Nervy, které inervují postranní čáru, tvoří oddělenou skupinu kraniálních nervů (Gelman, 2007). Kraniálních nervů postranní čáry je celkem šest. Mohou putovat z neurokrania s dalšími kraniálními nervy (Ostrander, 2000). Nervy superficiálních a kanálových neuromastů jsou - jak bylo řečeno - inervovány aferentními nervy : anteriorními a posteriorními. Neuromasty nacházející se na hlavě posílají informace po anteriorním nervu postranní čáry a přirozeně ty, které nalezneme na těle, informace posílají po posteriorním

nervu postranní čáry (Evans a Claiborne, 2006). Nervy postranní čáry mají oddělenou skupinu ganglií a stejně tak mají odlišné projekce, které se liší od faciálního a bloudivého nervu. Navíc se jejich primární projekce liší od projekcí anteriorních a posteriorních větví VIII. hlavového nervu, který přivádí sluchové a rovnovážné informace z vnitřního ucha (Gelman, 2007). Skupina nervů postranní čáry inervuje jen neuromasty (a elektroreceptory u elektroreceptivních ryb) a mají dobře definované projekce do zadního mozku (Ostrander, 2000)

Nervy postranní čáry se promítají do oktavolaterálního sloupce uloženého v rhobencephalonu (zadním mozku) (Ostrander, 2000). Zadní mozek paprskoploutvých ryb se dělí na dvě ploténky: bazální (motorickou) a alární (senzorickou); nervy postranní čáry (a VIII. nerv) se promítají právě do somatosenzorické dorzální části alární ploténky. U ryb se tato oblast nazývá oktavolaterální (*octavolateralis*) (Gelman, 2007). Oktavolaterální sloupec obsahuje dvě jádra spojená se zakončeními nervů postranní čáry, a to *nucleus medialis* a *nucleus caudalis* (Gelman, 2007), neboli mediální oktavolaterální jádro a kaudální oktavolaterální jádro (Ostrander, 2007). U bezčelistnatých a chrupavčitých se jádra nazývají *nucleus dorsalis* a *nucleus medialis* (Gelman, 2007). Některá vlákna jak posteriorních, tak anteriorních nervů postranní čáry vedou do mozečku, do jeho části zvané *eminentia granularis* (Evans a Claiborne, 2006).
Mechanosenzorické výstupy z oblastí obou jader a mozečku mohou potom vést do *torus semicircularis* kvůli multisenzorické integraci (Evans a Claiborne, 2006). *Torus semicirculatis* je struktura, která je částí středního mozku (mesencephalonu), vyvíjející se z alární ploténky (URL 7).

Aferentní nervy umí rozeznat planární polarizaci vibrací. Každý neuron totiž utváří synapse s vláskovými buňkami s totožným nasměrováním, orientací. Faucherre a kolektiv zkoumali Danio pruhované (*Danio rerio*) a došli k závěru, že aferentní nervy postranní čáry této ryby přesně rozlišují orientaci vláskových buněk. (Faucherre a kol., 2009)

Kromě aferentních nervů mají určitý vliv i nervy eferentní, které vychází z bilaterálního páru velkých oktavolaterálních jader v zadním mozku (Schellart a kol, 1992). Axony eferentů se rozvětvují (Schellart a kol, 1992) a inervují jak superficiální, tak kanálové neuromasty, jak již bylo zmíněno (Evans a Cleiborne,2006). Eferenty vytváří kontakt s vláskovými buňkami na jejich bázích nebo přímo s aferentními nervy (Tricas a Highstein, 1990).

Eferentní vlákna poskytují možnost dynamického řízení vlastností smyslových orgánů. Je známo, že prostřednictvím eferentních vláken se může aktivně redukovat činnost orgánů

postranní čáry (Pitcher, 1993), konkrétně aktivita aferentních vláken (Palmer a kol., 2003). Několikrát bylo ukázáno, že změny v aktivitě eferentů byly v souladu s plánovanými pohyby zvířete. Nejznatelnější je tento fakt u bručivce (toadfish)(např. Opsanus tau (Palmer a kol. 2003)) , kde, jak se zdá, má aktivita eferentů roli ve změnách citlivosti systému proudového orgánu podle okamžité situace. Vydrážděním těchto živočichů například tím, že se jim ukázala kořist, se snížila míra vzruchů primárních aferetních neuronů. Snížení aferentní aktivity potvrdilo, že eferenty jsou inhibitory v tomto sytému. Tato redukce aktivity patrně snižuje míru vzruchů vyvolaných energickým, rázným plaváním a předchází přespřílišné stimulaci – například v případech útoků (Geisler, 1998). Způsob vlivu eferentních vláken na orgán postranní čáry totiž závisí na velikosti mechanické stimulace postraní čáry. Postsynaptické potenciály vytvářené eferentní činností jsou největší během maximálních mechanické stimulace (Flock a Russell, 1973).

Nicméně, u některých ryb byla také dokázána excitační činnost eferentů. Zdá se tedy, že stimulace eferentních nervů vede jak k inhibici, tak excitaci senzorické činnosti postranní čáry (Pitcher, 1993).

1.2.4. Ontogenetický vývoj systému postranní čáry

Systém postranní čáry se vyvíjí ze skupiny tzv. plakod postranní čáry (Northcutt, 2003). Tyto plakody (ztlustlé ektodermální útvary) dávají vzniknout mechanosenzorickým vláskovým buňkám v neuromastech, elektroreceptivním buňkám v ampulárních orgánech, nervům inervujícím vláskové buňky neuromastů, kupulu tvořícím a podpůrným buňkám (Jacobson a Rao, 2005).

Epidermální smyslové plakody představují důležitý zdroj neurální tkáně – u kostnatých ryb a obojživelníků je tato tkáň významná pro mechanosenzorický systém, postranní čáru, a tedy i neuromasty. Plakody se vyvíjí jako ektodermální ztluštěniny, a to z ektodermu hlavy – buď jako sousedící s neurální lištou, nebo přímo z neurálních valů (Hall, 2009).

Neuromasty se nemusí vyvíjet výhradně z plakod. U obojživelníků a kostnatých ryb vývoj mechanoreceptorů zahrnuje i buňky neurální lišty a nevyvíjí se striktně z epidermálních plakod, jak se předpokládalo například u obojživelníků (Freitas a kol., 2006).

Původně se zřejmě systém postranní čáry u nejranějších čelistnatých vyvinul ze šesti párů hlavových plakod postranní čáry (Northcutt, 2003). Po vytvoření plakody začne vzrůstat mitotická aktivita buněk a plakody tvořící linie na hlavě se prodlužují. Ty z plakod, jež utváří

linie trupové neboli tělové, aktivně do těchto oblastí migrují. Po fázi elongace, případně migrace začíná takto „upravená“ plakoda nazývaná senzorická lišta (z anglického výrazu „sensory ridge“) utvářet primordia receptorů (Northcutt, 2003). Primordium je tkáň ve svém nejranějším stadiu vývoje, kdy je poprvé možno takovou tkáň rozeznat (URL 8).

Nyní se dostáváme k tomu, jak vlastně vzniknou kanálové neuromasty. Primordia neuromastů putují na povrch a tam utváří linie superficiálních neuromastů. V případě obojživelníků zůstanou receptory jen povrchové, avšak u většiny čelistnatých se však ektoderm sousedící s neuromasty, které se mají stát kanálkovými receptory, začne zdvihat. To způsobí, že neuromasty se zanořují do mělkých drážek, které se postupem času prohlubují. Ektodermální stěny se začnou spojovat a zastřešovat neuromasty různě rychle, například v případě sumečka skvrnitého (*Ictalurus punctatus*) se jako první uzavřou drážky supraorbitální a preoperkulomandibulární; infraorbitální, otické a temporální se uzavřou až následovně. Uzavřením drážek se vytvoří epidermální kanálek, který, jak jsem již uvedli, se na povrch povětšinou otevírá prostřednictvím pórů - každý pór mezi dvěma neuromasty (Northcutt, 2003).

Jen pro představu, jak dlouho asi trvá hlavní vývoj postranní čáry, lze uvést, že v případě sumečka skvrnitého se většina událostí vývoje systému postranní čáry odehraje během tří dnů. To je doba dvakrát kratší než u axolotlů a veslonosů (Northcutt, 2003).

1.3. Elektrorecepce

Již v úvodu bylo zmíněno, že se systémem mechanosenzorickým, kde hlavními orgány jsou neuromasty, je spojen i systém elektrosenzorický s recepčními orgány zvanými elektroreceptory (Ostrander, 2000). Oba tyto systémy přenáší informace o podnětech z blízkého okolí a jejich jednotlivé části mají některé společné rysy, jako například vláskové buňky receptorů, aferentní nervy postranní čáry, které vedou do jader mozkového kmene (Evans a Claiborne, 2006).

Pomocí elektrorecepce je živočich vlastnící tuto schopnost schopen detekovat slabé, běžně se vyskytující elektrická pole ve svém okolí (Goldstein, 2009). Elektrická pole vznikají například když mořská voda putuje přes siločáry magnetického pole Země. Dokonce i pohyb svalů a činnost nervů způsobuje slabé elektrické pole (Moyens a Schulte, 2007). Elektrorecepce tedy hraje významnou roli v zaznamenávání přítomnosti různých objektů v okolí živočicha, ve shánění potravy, a dokonce i v sociální komunikaci, proto je pozoruhodné, že se u většiny ryb tato schopnost vytratila (Bullock a kol., 2005). Na druhou

stranu u některých živočichů může být neuvěřitelně citlivá. Jako příklad uveďme žraloka kladivouna, konkrétně kladivouna bronzového (*Sphyrna lewini*), který dokáže detekovat slabé elektrické pole slabší než 0,1 nV/cm (Moyens a Schulte, 2007)! Fascinující je i citlivost rejnoka ostnatého (*Raja clavata*), který vnímá elektrické pole o síle 0,01 – 0,02 μV/cm (Fain, 2003).

Schopnost elektrorecepce vlastní část *Teleostei* (kostnatých ryb), elektroreceptory (neboli ampulární orgány) se vykytují také u *Elasmobranchii* (příčnoústí), některých zástupců dvojdyšných a chrupavčitých (Jobling, 1995), dále pak u mihulí (nikoliv sliznatek), a kromě některých druhů kostaných ryb se elektroreceptory objevují i u ocasatých obojživelníků a červorů. Elektroreceptivní smyslové orgány byly dokonce nalezeny u některých savců (Bullock a kol., 2005), pod nimiž si představíme například ptakopyska a ježuru. U ptakopyska elektroreceptivní zařízení můžeme nalézt na jeho zobáku, ale jsou to spíše bipolární senzorické neurony než modifikované epiteliální buňky jako mají ryby. To naznačuje, že se elektrorecepce nezávisle vyvinula několikrát (Moyens a Schulte, 2007).

1.3.1 Pasivní a aktivní elektrorecepce

Elektrorecepci můžeme rozdělit na dva typy – elektrorecepce aktivní a elektrorecepce pasivní. Pasivní se liší od aktivní v tom, že živočich nemusí vytvářet své vlastní elektrické pole kvůli detekci okolních objektů (Evans a Claiborne, 2006).

Pasivní elektrorecepcí rozumějme zaprvé detekci nízkých frekvencí prostřednictvím ampulovitě tvarovaných elektroreceptivních orgánů – již zmíněných ampulárních orgánů. Tento typ elektrorecepce představuje detekci slabých elektrických signálů pocházejících od neživočišných zdrojů, případně živých tkání. A za druhé, detekci nízkofrekvenčních polí generovaných elektrogenními rybami (ryby s aktivní elektrorecepcí), která je vnímána rybami neelektrogenními. Jako příklad lze uvést sumce, který je neelektrogenní a užívá své ampulární orgány (elektroreptory) k detekci své elektrogenní kořisti (Evans a Claiborne, 2006). Ampulární orgány se vyznačují epidermálními ampulemi, které jsou s povrchem propojeny dlouhými kanály, vyplněnými vodivým mukopolysacharidovým gelem (Jobling, 1995), přičemž stěny kanálků mají, narozdíl od povrchu těla, dost vysoký odpor (Fain, 2003).

Různé skupiny obratlovců vlastní různé typy elektroreceptivních orgánů. Například dospělé mihule mají na hlavě a po těle rozmístěné epidermální smyslové orgány zvané koncové pupeny (end buds), které jsou vystaveny přímo okolní vodě. Skládají se ze 3- 30 smyslových buněk od sebe oddělených podpůrnými buňkami a nemají žádný kanálek. Tyto

buňky jsou typické tím, že jejich povrch je plný mikrovilli (80 – 90) (Bullock a kol., 2005). U rodů *Petromyzon* a *Lampetra* jsou receptory vybuzeny katodickou stimulací (vně negativní v hodnotách – 0,1 až – 30 μV/cm). Minohy (larvy mihulí) sice na těle mají elektricky citlivé mikrovillární buňky, ale zatím neutváří elektrosenzorické koncové pupeny (Evans a Claiborne, 2006).

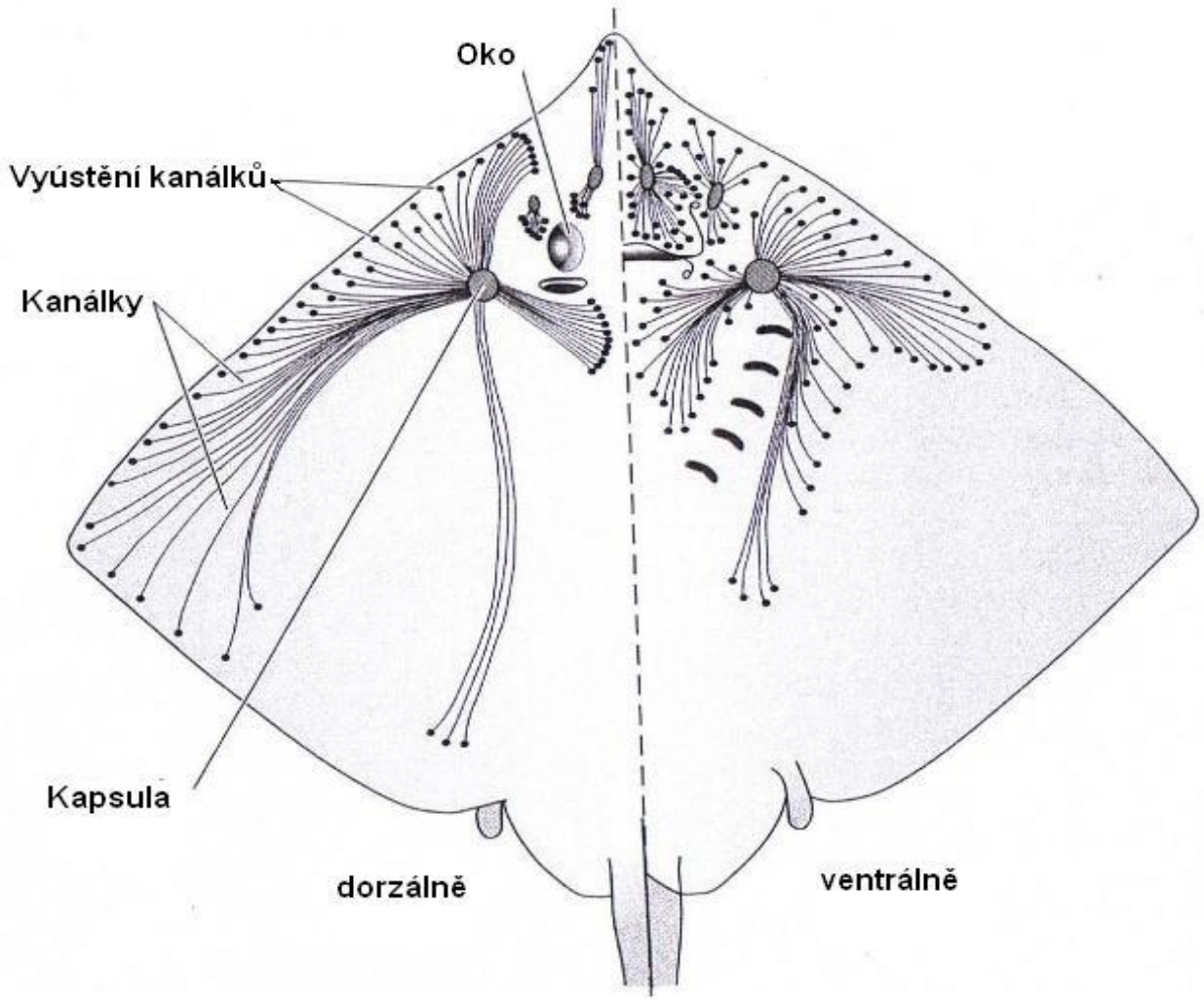
Byla zmíněna takzvaná katodická stimulace ampulárních orgánů, ta je původnější a nachází se u bezčelistnatých (*Agnatha*), paryb (*Chondrichthyes*) a většiny ryb (*Osteichthyes*). Mladší anodicky senzitivní ampulární a tuberózní elektroreceptory se nachází jen u čtyř skupin *Teleostei* (Gibbs, 2004).

U čelistnatých (*Gnathosotmata*), ale i obojživelných forem živočichů se elektroreceptivní vláskové buňky uzavřely do podkožních dutinek – ampulí, například u dobře známých Lorenziniho ampulí (Evans a Claiborne, 2006). Podle Bullocka a kol. (2005) tento pojem zahrnuje elektroreceptivní orgány u ryb nekostnatých a ampulární orgány u zmiňovaných obojživelníků, a to kvůli projekci nervů vedoucích do prodloužené míchy a excitaci katodickým stimulem (Bullock a kol., 2005). Svůj název nesou po italském anatomovi Lorenzinim, který je jako první popsal již v roce 1678 (Moyens a Schulte, 2007). Ampule se nejhustěji vyskytují na hlavě, předním konci těla a prsních ploutvích (Jobling, 1995). Na pektorálních (prsních) ploutvích se velkou hustotou ampulí vyznačuje skupina *Batoidea* – rejnoci; další zvláštností jsou dvojdyšní, u nichž lze ampule najít na trupu (Evans a Claiborne, 2006).

Receptory jsou uložené ve váčcích na konci různě dlouhých kanálků, které se k povrchu otvírají póry. Délka kanálků je zhruba kolem 5 – 150 mm (Jobling, 1995). V případě na vnímání pole velmi citlivého rejnoka ostnatého (*Raja clavata*) se uvádí délka kanálků až 20 cm o průměru běžně 1 mm. Jak můžeme vidět na obrázku rejnoka ostnatého, kanály tvořící síť se sbíhají do nečetných zakončení zvaných kapsule (obr. 7). Právě v zakončení, tedy na opačném konci kanálu než je pór na povrch, kanál tvoří měchýřky zvané alveoly (Fain, 2003). Vnitřní stěna tohoto útvaru je utvořena z vrstvy senzorického epitelu obsahujícího velké množství receptorů složených z vláskových a podpůrných buněk (Evans a Claiborne, 2006). Mezi vláskovými a podpůrnými buňkami je typ těsného spojení (tight junction) (Fain, 2003). Toto spojení buněk v epitelech se uplatní tehdy, je-li potřeba od sebe nepropustně oddělit dvě prostředí (Vácha a kol., 2004), a v našem případě jsou tak od sebe membrány elektricky izolovány (Evans a Claiborne, 2006 , Fain, 2003).

Lorenziniho ampule – přesněji jejich receptorové buňky – mají krátké cilium (na rozdíl od těch u mihulí), přičemž ve většině ampul je cilium obklopeno několika mikrovilli.

Počet i tvar ampulí se různí podle druhů – například *Torpedo marmorata* (parejnok elektrický) vlastní „pouze“ 162 ampulí v porovnání s 2000 ampulemi jiných taxonů. Tvar může být jednoduchý (takové nalezneme u rodu *Torpedo*, dalším typem jsou shromážděné ampule u žraloka rodu *Hexanchus*. Běžnějším typem ampulí je lalůčkovitý typ u žraloků a rejnoků, u chimér naopak nalezneme prstovité ampule. U některých žraloků a ostrouna obecného se vyskytuje typ alveolární. U sladkovodních *Elasmobranchii,* jako je trnucha, krátké kanálky končí v prosté mikroampulích. Ampulky se liší i velikostí : druhy hlubinné mají větší ampule než ty druhy žijící v mělkých vodách (Bullock a kol., 2005).

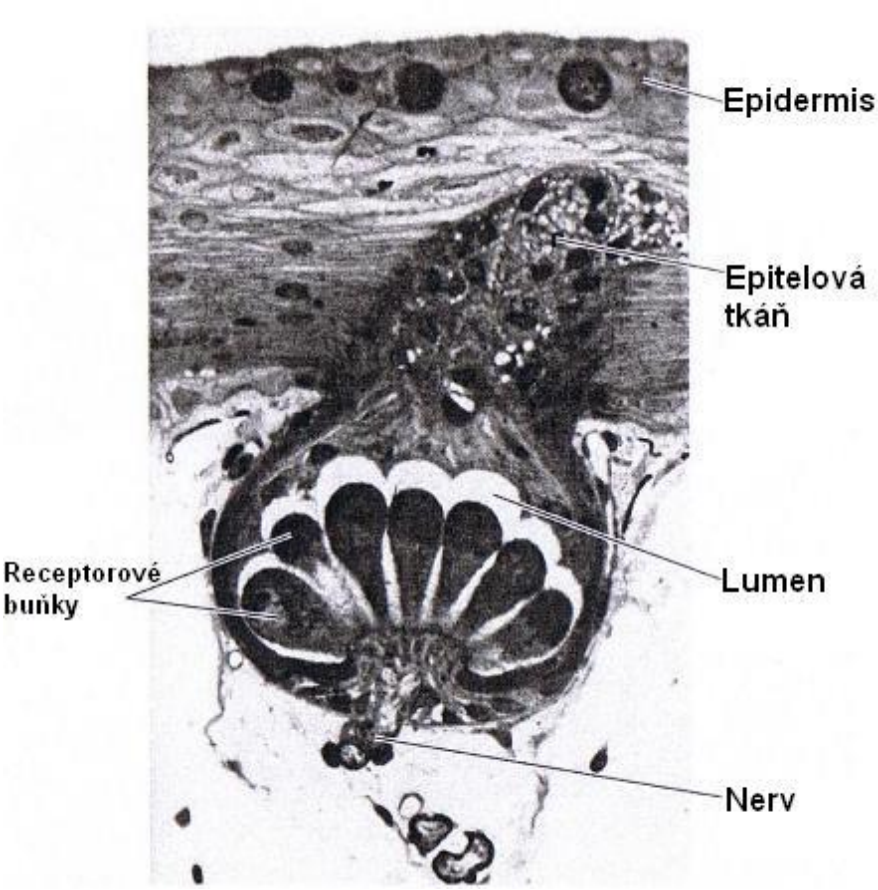


Obr. 7. Systém kanálků u *Raja clavata*. Kanálky se sbíhají do center zvaných kapsule. Podle: Fain (2003)

Aktivní elektrorecepcí se vyznačují pouze dvě skupiny nepříbuzných *Teleostei* - slabě električtí *Gymnotiformes* a *Mormyridae* (Bullock a kol., 2005). Tyto skupiny ryb generují slabé elektrické pole. A právě na detekci pokřivení elektrického pole pomocí takzvaných

tuberózních orgánů citlivých na vysoké frekvence (od 50 do 2200 Hz, záleží na druhu) je založen princip aktivní elektrorecepce (Evans a Claiborne, 2006). Pokřivení pole vzniká kvůli okolním objektům, jež mění jeho tvar, proto jejich přítomnost může být rybou zachycena. Na podobném principu pracují echolokátory netopýrů (Moyens a Schulte, 2007).
U slabě elektrických ryb tedy nalezneme dvě skupiny orgánů - specializované orgány, které produkují výboje – elektrické orgány, plus zmiňované elektroreceptory, které jsou v tomto případě označované jako tuberózní orgány (narozdíl od ampulárních v předešlých případech), jež dovedou výboje vnímat. Toho využívají ke vzájemné komunikaci a též k takzvané elektrolokaci (Moyens a Schulte, 2007).

U zmiňovaných dvou skupin elektrogenních ryb je jejich tělo pokryto od stovek po tisíce tuberózních orgánů. Tuberózní orgány (obr. 8) se v největší hustotě vyskytují v jamkách na čelisti a rypci. Hustota rozšíření těchto orgánů je podstatně větší na hlavě; po těle je hustota výrazně menší – až pětadvacetkrát (Evans a Claiborne, 2006).
Tuberózní orgány se v mnohém podobají ampulárním orgánům, stejně jako ampulky utváří komůrky se smyslovým epitelem, na jehož bázi se nachází elektrosenzorické vláskové buňky. Komůrky však nejsou propojeny s vnějším prostředím obvyklým kanálkem jako je tomu u ampulárních orgánů (Evans a Claiborne, 2006). Namísto toho je komůrka překryta volně propojenými vrstvami epidermálních buněk překrytých epidermis, které zřejmě díky nízkém odporu umožňují vodivé propojení s povrchem. Počet receptorových buněk není stálý, nicméně není vysoký. Buňky jsou pohromadě drženy na svých bázích sítí těsných spojení – tight junctions; to by pravděpodobně mělo vést ke snížení proudového toku mezi buňkami, což nutí většinu proudu téct membránami receptorů (Fain, 2003). Povrch buněk je podstatně zvětšen přítomností četných mikrovilli, to vede ke snížení jeho odporu, přičemž cilia chybí. Jejich membrány se depolarizují při stimulaci anodickými napěťovými gradienty a naopak hyperpolarizují v reakci na katodickou stimulaci (Evans a Claiborne, 2006).



Obr. 8
Tuberózní orgán ryby *Hypopomus*

Na tomto obrázku si lze povšimnout uspořádání receptorních buněk na dně lumenu, jejich inervaci i překrytí kanálku epidermis. Podle: Fain (2003)

Elektrické orgány *Gymnotiformes* a *Mormyridae* produkují napětí o velikosti milivoltů až několik voltů a to v rozsahu frekvence od několika po 1000 – 1500 Hz. Tyto napěťové pulsy a jejich vnímání pomocí tuberózních orgánů užívají ryby k detekci nazývané elektrolokace (Fain, 2003), ale také ke vzájemné komunikaci (Moyens a Schulte, 2007). Jako příklad použijeme elektrické orgány zástupce *Gymnotus* (zvané elektrocyty); jsou složené z většího počtu jednotlivých buněk, uspořádaných do čtyřech sloupců válcovitých buněk sbíhajících se po stranách těla od hlavy po špičku ocasu. Depolarizace elektrocytů u většiny druhů je ještě umocněna generováním akčních potenciálů na jednom, případně obou membránových površích. Díky seskupení elektrocytů se jejich napětí sčítá a ryba kolem sebe utváří elektrické pole. *Gymnotus* je takzvaně slabě elektrický, to znamená, že velikost jeho napětí ve vodě není větší než zlomek voltu, což je nejnižší hodnota ještě vhodná k elektrolokaci. Existují totiž ryby, které taktéž vlastní elektrické orgány, ale ty produkují podstatně silnější elektrické pole, které již mohou použít k obraně či dokonce k útoku (například při lovu kořisti) (Fain, 2003).

1.3.2. Vývoj a inervace elektroreceptorů

Vývoj

Jak již bylo zmíněno u vývoje neuromastů, systém postranní čáry se vyvíjí z plakod postranní čáry. Avšak ne všechny plakody dávají vzniknout všem elektroreceptorům. Stejně tak ne všechny elektroreceptory jsou inervovány nervem postranní čáry, který vzniká z mateřské plakody (Northcutt, 2003).

Skupina preotických plakod zahrnuje tři: anterodorzální plakoda dává vzniknout anterodorsálnímu nervu postranní čáry, který inervuje elektroreceptory a neuromasty supraorbitálních a infraorbitálních linií, které vznikají z dorsální a ventrální senzorické lišty anterodorsální plakody. Z takzvané anteroventrální plakody vznikají anteroventrální nervy postranní čáry, které inervují elektroreceptory a neuromasty v liniích tvářové oblasti a oblasti spodní čelisti, utvářených z několika senzorických lišt vzniklých z anteroventrální plakody. Poslední ze tří základních plakod je otická, jež dává vzniknout otickému nervu postranní čáry, kterým jsou inervovány neuromasty vzniklé z otické plakody postranní čáry (Northcutt, 2003).

Postotické plakody, které se jmenují střední a supratemporální, utváří jak elektroreceptory, tak neuromasty. Střední a supratemporální nerv postranní čáry, které vychází z těchto plakod, inervují neuromasty, které taktéž vznikají z příslušných plakod, ale elektroreceptory, které vznikají ze střední a supratemporální plakody jsou všechny inervovány anteroventrálním nervem postranní čáry. Třetím členem této postotické sady plakod je plakoda otická, z níž vyvstávají posteriorní nervy postranní čáry, což znamená, že inervují všechny tělové neuromasty pocházející z této plakody. Původně však tato plakoda nedává vzniknout elektroreceptorům (Northcutt, 2003).

Freitas a kol (2006) zkoumali vývoj žraločích elektroreceptivních orgánů a přišli na to, že elektroreceptory vznikají z buněk neurální lišty. Za rozmístění elektroreceptorů mohou látky ephriny (ze skupiny tyrosin-kináz), které ovlivňují jak migraci buněk nervové lišty, tak i vedení axonů. Laterosenzorické aferentní nervy totiž putují k místům, kde dochází k expresi látky označované jako Eph A4. Druhá látka nesoucí označení Ephrin B2 svým výskytem označuje místo pro ampulární plakodu, ta je obklopena mezenchymem, kde se produkuje zmiňovaný Eph A4. Podle těchto autorů je možné, že utváření elektrorecetivních orgánů může být vyvoláno příchodem nervových vláken (nicméně je také možné, že samotné plakody přitahují axony) (Freitas a kol., 2006).

Zatím byla řeč pouze o plakodách, dalším krokem je vytvoření primordií ze senzorické lišty vzniklé prodloužením či migrací buněk plakod. Elektroreceptorová primordia se odlišují

od primordií neuromastů (mají například mnohem méně buněk), proto zatím neexistuje přímý důkaz, že by primordia elektroreceptorů vznikala z primordií neuromastů. Elektroreceptorová primordia (obdobně jako ta neuromastů) putují k povrchu, tam invaginují a utváří typické ampulární struktury (Northcutt, 2003).

V souvislosti s elektrosenzorickým systémem jsme zmiňovali i elektrické orgány, produkující elektrické pole. Avšak jejich buňky mají stejný původ jako buňky svalové (Fain, 2003).

Inervace

Dle Bullocka a kolektivu (2005) u všech pozorovaných elektroreceptivních orgánů byla pozorována pouze aferentní nervová zakončení (Bullock a kol., 2005).

Mihule ale mají své koncové pupeny (end buds) inervovány aferentními nervy laterosenzorického nervu a dospělé mihule mají i eferentní nervy, zatímco minohy nikoliv. Nervy jsou propojeny s dorzálním oktavolterálním jádrem v prodloužené míše (Evans a Claiborne, 2006).

V případě Lorenziniho ampulí synapse utváří kontakt s jednotlivými či několikerými aferentními zakončeními. Červoři a ocasatí obojživelníci mají inervaci elektroreceptorů jednotlivými aferentními nervy, sbíhajícími se do dorzálního jádra v medule (Bullock a kol., 2005).

Poměrně zajímavý je případ lalokoploutvích. Zde jsou ampulární orgány morfologicky velmi odlišné od těch výše zmiňovaných. Smyslové buňky jsou umístěné v rostrálním orgánu, ten je inervován větví anterodorsálního nervu postranní čáry, který se promítá do dorsálního jádra v prodloužené míše (Bullock a kol., 2005).

Elektroreceptory *Teleostei* jsou též inervovány nervy postranní čáry. Zatímco u *Mormyridae* je hlavová část inervována anteriorním a tělová pro změnu posteriorním nervem postranní čáry, u *Gymnotidae* jsou všechny elektroreceptory (ale ne mechanoreceptory) inervovány výhradně anteriorním nervem postranní čáry. U obou skupin *Teleostei* je pro elektrorecepci vyhrazen větší posteriorní lalok postranní čáry v rostrální prodloužené míše (Evans, 1998).

2. Zvláštnosti postranní čáry

2.1. Sliznatky

První skupinou z živočichů s netypickým systémem postranní čáry budou sliznatky. Ačkoliv kdysi byl vysloven názor, že se u sliznatek nevyskytují plakody postranní čáry, dnes už je zřejmé, že se u sliznatek jakýsi systém postranní čáry vyskytuje (Jørgensen a kol., 1998). Jejich postranní čára je primitivnější než u mihulí (Manley a kol., 2004), jen jim chybí elektroreceptorní část tohoto systému (Bullock a kol., 2005). Systém postranní čáry u sliznatek je odlišný od systému postranní čáry mihulí a čelistatých, přesto některé základní, původní rysy mají společné (Jørgensen a kol., 1998).

U sliznatek byly zjištěny tři plakody. Jedna se vyskytuje v preokulárním regionu, druhá v postokulárním regionu a třetí se vyskytuje v sousedství otického vezikulu. Plakoda preoperkulární dává vzniknout anteriornímu nervu postranní čáry, z dvou zbývajících vzniká posteriorní nerv postranní čáry. Z plakod však také vyvstávají prekurzory neuromastů, které se potom patrně rozpadají a putují do pre- a postokulárních drážek na hlavě. Tyto drážky jsou inervované anteriorním a posteriorním nervem postranní čáry. Zkoumány byly sliznatky rodu *Eptatretus*. Drážky jsou přítomny u více druhů rodu Eptatretus, avšak žádné skutečné kanály (jak známe u ryb) tyto sliznatky nevlastní (Jørgensen a kol., 1998). V drážkách byly identifikovány smyslové buňky, které mají jednotlivé kinocilium obklopené mikrovilli, jež ale nevykazují žádnou délkovou gradaci (Manley a kol., 2004).

2.2. *Elasmobranchii* (příčnoústí)

Tato skupina živočichů, jež zahrnuje žraloky a rejnoky, taktéž vlastní systém postranní čáry. Na hlavě a po stranách těla můžeme nalézt rozsáhlou síť kanálků s neuromasty. Kanálky jsou vyplněné vodou. Některé kanálky ústí na povrch póry. Avšak většina kanálků hlavy toto vyústění postrádá. Neuromasty jsou ovlivňovány tlakem vody na kůži (Tricas a kol, 1997).

Příčnoústí jsou též majitelé superficiálních neuromastů. A to jak volných, tak jamkových. Superficiální neuromasty se nacházejí na povrchu kůže buď v drážkách ve vyvýšených papilách – to v případech rejnoků a některých žraloků, a nebo mezi modifikovanými plakoidními šupinami, kde kupuly neuromastů jsou v kontaktu s okolím přímo (Carrier a kol., 2004).

Peach a Marshall (2000) se zabývali jamkovými orgány příčnoústých. Bylo rozeznáno několik skupin různých jamkových orgánů. Vzorec rozmístění jamkových orgánů je liší podle druhu a někdy jedna či více skupin chyběly.
Byla vyslovena myšlenka, že jamkové orgány mohou být příbuzné s chuťovými receptory, ale na rozdíl od chuťových buněk, vláskové buňky neuromastů svými vlásky zasahují do želatinózní kupuly. Dalším názor poukazoval na možnost chemorecepce jamkových orgánů – vnímání salinity, dle Peache a Marshalla je to nepravděpodobné, protože přestože snad všichni příčnoústí vlastní jamkové orgány, pouze někteří z nich se pohybují mezi slanou a sladkou vodou. (Peach a Marshall, 2000).
Zajímavé je, že počet jamkových orgánů se zdá být neměnný během vývoje jedince, nicméně se jejich počet liší mezi druhy, ale též mezi jedinci stejného druhu (Peach a Marshall, 2000).

U Elasmobranchii se vyskytuje i elektrosenzorická část systému postranní čáry. Jejich elektroreceptory se nazývají Lorenziniho ampule (viz výše) (Evans, 1998). Ampule s vláskovými buňkami s kanálkem s vodivým prostředím jsou často sdruženy po 3 – 5 do malých hroznovitých útvarů. Ty můžeme nalézt po stranách hlavy a v oblasti spodní čelisti. Kanálky se paprskovitě rozbíhají k pórům. Tak vznikají útvary schopné registrovat rozdíly elektrických potenciálů na různých místech (Tricas a kol., 1997).

2.3. Obojživelníci

U obojživelníků může být uvažován trojí způsob rozdělení systému postranní čáry.
1) Bezocasí (*Anura*), kteří ztratili ampulární orgány úplně a mohou ale nemusí ztratit systém neuromastů během metamorfózy.
2) Mloci, kteří mají jak ampulární orgány, tak neuromasty, nebo ztratili obojí.
3) Červoři (*Gymnophiona*), kteří mají v larválním stadiu oba typy receptorů a ztrácí je během metamorfózy nebo mají pouze ampulární orgány jako embrya a jako dospělci, nebo oboje zcela postrádají (Stebbins a Cohen, 1995).

Pro představu o systému postranní čáry u obojživelníků lze uvést systém axolotla. Tento tvor vlastní jak neuromasty, tak ampulární orgány (omezeny jen na hlavu). Neuromasty jsou superficiální, umístěné v liniích na hlavě a trupu. Konkrétně 8 cefalických a 3 trupové linie, které lze odlišit na základě jejich inervace. Na hlavě se ale kromě hlavových superficiálních neuromastů vyskytuje ještě jedna třída mechanoreceptivních orgánů nazývaných jako jamkové orgány (pit organs) (Northcutt, 1992).

Jamkové orgány jsou menší než neuromasty, ale inervované stejným způsobem – dvěma aferentními vlákny a jedním eferentním. Ačkoliv se vyskytují spíše ve shlucích než v liniích, u axolotlů lze nalézt 4 linie jamkových orgánů a zdá se, že jsou homologní k podobně nazvaným jamkovým liniím u ryb – a to na základě jejich inervace i jejich umístění na těle (Northcutt, 1992).

3. Oktavolaterální systém, sluch

Princip postranní čáry může připomínat princip sluchu – tedy vnímání zvuku. Zkusme se nyní na tuto problematiku podívat blíže.

Vnitřní ucho se vyskytovalo již u nejpůvodnějších forem čelistnatých obratlovců, avšak není známo, zda sloužilo ke slyšení jako takovému, nebo zda hrálo roli pouze jako vestibulární orgán (pozice a rovnováha). Kdysi se myslelo, že vnitřní ucho vzniklo invaginací postranní čáry. Byly vysloveny myšlenky o společném původu postranní čáry a vnitřního ucha, jako například embryonální původ a inervace, stejně tak i funkce. Nyní je známo, že tato takzvaná „akustikolaterální hypotéza“ byla v mnoha směrech mylná. Přesto však existují nesporné strukturální a funkční podobnosti mezi těmito dvěma systémy (Fay a Popper, 1999).

Systém postranní čáry spolu se sluchovým a rovnovážným systémem patří pod takzvaný oktavolaterální systém (Sloman a kol., 2006) neboli „octavolateralis“, kde tyto mechano- a elektrosenzorické systémy obsahují vláskové buňky a užívají větvě VIII. nervu (oktaválního) a nervů postranní čáry. „Octavolateralis“ tedy nevyvozuje společnou akustickou funkci nebo společný evoluční či ontogenetický původ těchto systémů, nicméně uznává jejich základní morfologické a funkční podobnosti (Fay a Popper, 1999).
Vestibulární (rovnovážný) aparát hraje roli v určování rovnováhy a pozice. Systémy postranní čáry a sluchu pro změnu detekují mechanické vibrace (Sloman a kol., 2006).

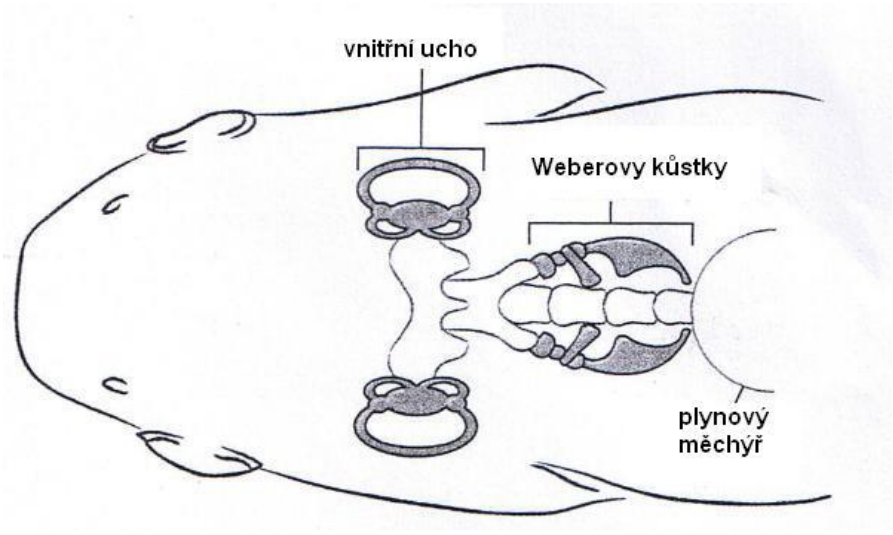
Vibrace v tekutině (případně vzduchu) vykazují různé frekvence. Zvuky při plavání a krmení mají hodnotu kolem 50 Hz, vokalizace 50 – 400 Hz a echolokace mořských savců má hodnotu kolem 150 kHz. Zvuky se vodou šíří jako vlny akustického tlaku a nesou s sebou informaci o amplitudě, frekvenci a směru, odkud se zvuk šíří (Herring, 2002).

Rozdíl ve vnímání pomocí postranní čáry a vnitřním uchem je ve velikosti frekvence signálu a vzdálenosti, ze které je možno signál detekovat. Neuromasty postranní čáry vnímají frekvence v hodnotách 1 – 200 Hz na vzdálenost 1 – 2 délek těla a inervace tohoto systému je obstarána nervy postranní čáry. Uchem ryby vnímají 1 – 500 Hz, pokud mají jen otolitické ucho a to na vzdálenost 10 délek těla (Herring, 2002); ale sleďovití (*Clupeidae*) vlastní pár

plynem naplněných trubiček, dutých spojů, které přímo spojují plynový měchýř s vnitřním uchem. Toto uzpůsobení zvyšuje rozsah frekvence až k 180 kHz (URL 9) a vzdálenost odpovídá 100 délkám jejich těla. Zde je inervace zastoupena VIII. nervem (Herring, 2002).

Ryby mají ve svém uchu kůstky zvané otolity, ty mají větší hustotu než rybí tělo.V reakci na zvukové vlny se kůstky hýbou podstatně méně než zbytek těla, a právě tento rozdíl v pohybu sděluje ciliím vláskových buněk informace o zvuku (URL 9). Schopnost detekovat zvuk a tlak je značně zvětšená přítomností plynového měchýře. V tomto případě se uplatňuje fakt, že vzduch v měchýři má podstatně nižší hustotu, než je hustota vody (Sloman a kol., 2006). Plyn v měchýři může být snadno stlačen vlnou tlaku zvuku (URL 9) a bude tedy snadno vytvářet vibrace, které mohou být převáděny do uší pomocí tří speciálních kůstek – tzv. Weberových kůstek (obr. 9) (Sloman a kol., 2006). *Clupeiformes* mají strukturální zvláštnosti v tomto systému, kdy plynový měchýř je protažen až do vnitřního ucha (Popper a kol., 2004). V případě *Mormyridae* k převodu vibrací dochází prostřednictvím pomocné vzduchové bubliny spjaté s jejich sakulem (Sloman a kol., 2006).

Ryby se podle schopnosti slyšení dělí na dvě kategorie: sluchové generalisty a sluchové specialisty. Generalisté jsou schopni detekovat zvuky o 250 – 1500 Hz, specialisté vnímají zvuky o frekvencích kolem 3000 Hz i více; v obou případech záleží na druhu (Popper a kol., 2004). Možná proto se hodnoty vnímaných frekvencí u jiných autorů liší.
Extrémními specialisty jsou ryby z čeledi sleďovitých (*Clupeidae*). Zástupce této čeledi – *Clupea sapidissima* dovede slyšet a reagovat na ultrazvuk až do 180 kHz. Ale další zástupci, jako například ančovičky, jsou schopni detekovat ne více než 4 kHz (u zástupce *C. sapidissima)*. Zdá se, že takovéto extrémně omezené slyšení se vyvinulo kvůli ochraně před jejich predátory užívajícími echolokaci jako jsou např. delfíni (Popper a kol., 2004).



Obr. 9
Weberovy kůstky

Weberovy kůstky spojují plynový měchýř s vnitřním uchem.
Podle: Moyes a Schulte (2007)

4. Závěr

Bakalářská práce shrnuje informace o celém systému postranní čáry. Nejen o jeho složení a rozdělení, ale i funkci, inervaci a vývoji. Pro většinu lidí, pokud vůbec o orgánu postranní čáry ví, je to jen čárka na boku těla ryby. Tato práce přináší podrobnější pohled na tento fascinující orgán, který, jak je možné se v práci dozvědět, není zcela stejný pro všechny ryby. Mimo to se vyskytuje i u obojživelníků, žraloků, rejnoků a dokonce i mihulí a jakási zvláštní varianta se vyskytuje dokonce i u sliznatek. Práce opravuje představu, že postranní čára je jen kanálek s mechanoreceptory. Upřesňuje, že mechanoreceptory – neuromasty se vyskytují i jednotlivě, volně po těle. V práci je možné se dozvědět, že systém postranní čáry není jen mechanosenzorický orgán, jak by se asi zprvu jevilo, ale má i svou elektrosenzorickou část, která má své významné užití například při elektrolokaci. Poměrně fascinující otázkou je, jaký je vlastně rozdíl mezi slyšení pomocí ucha a vnímání vibrací pomocí orgánu postranní čáry? I tomuto tématu se má práce věnuje a poskytuje informace o oktavolaterálním systému, o rozdílných hodnotách vibrací, vnímaných postranní čárou a uchem.

Zkoumání orgánu postranní čáry odhaluje tajemství němých vodních tvorů, tajemství jejich komunikace – ať už partnerské, či komunikace v hejnech vedoucí k jejich utvoření či udržení. Díky poznatkům o postranní čáře lidé mohou lépe porozumět životu vodních živočichů a zásluhou dalších budoucích studií porozumí jistě ještě více.

5. Použité zdroje

Použitá literatura:

BARTH, Friedrich G., HUMPHREY, Joseph A. C., SECOMB, Timothy W. *Sensors and Sensing in Biology and Engineering*. Wien, Austria: Springer – Verlag, 2003. 399 p. ISBN 3-211-83771-X.

BULLOCK, Theodore H., HOPKINS Carl D., POPPER Arthur N., FAY Richard R.. *Electroreception*: *Spriger Handbook of Auditory Research*. USA: Springer Science + Business Media, Inc, 2005. 467 p. ISBN 10: 0-387-23192-7.

CARRIER, Jeffrey C., MUSICK, John A., HEITHAUS Michael R. *Biology of Sharks and Their Relatives*. USA: CRC Press LLC, 2004. 596 p. ISBN 0-8493-1514-X.

EVANS, Davis Hudson. *The Physiology of Fishes*. 2nd edition. Florida, USA : CRC Press LLC, 1998. 519 p.. ISBN 0-8493-8427-3.

EVANS, David Hudson, CLAIBORNE, James B.. *The Physiology of Fishes*. 3rd edition. USA: Taylor & Francis Group, LLC, 2006. 601 p.. ISBN 0-8493-2022-4.

FAIN, Gordon L.. *Sensory Transduction.* Sinauer Associates, 2003, 288 p. ISBN: 0878931716, ISBN-13: 9780878931712, 978-0878931712.

FAY, Richard R., POPPER Arthur N.. *Comparative Hearing: Fish and Amphibians*. New York: Springer – Verlag New York Inc., 1999. 438 p. ISBN 0-387-98470-4.

FRINGS, Stehpan a BRADLEY, Jonathan. *Transduction Channels in Sensory Cells*. Weinheim,Germany: WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, 2004. 304 p., ISBN 3-527-30836-9.

GAISLER, Jiří, ZIMA, Jan. *Zoologie obratlovců*. Academia, 2007, 696 s. ISBN 978-80-200-1484-9

GEISLER, C. Daniel. *From sound to synapse: physiology of the mammalian ear*. New York: Oxford University Press, Inc., 1998. 381 p.. ISBN-13 978-0-19-510025-9, ISBN 0-19-510025-5.

GOLDSTEIN,E. Bruce. *Encyclopedia of Perception*. California: SAGE Publications,Inc.,2010. 1280 p. ISBN 978-1-4129-4081-8 (cloth).

HALL, Brian Keith. *The Neural Crest and Neural Crest Cells in Vertebrate Development and Evolution*. New York : Springer, 2009. 400 p. ISBN 978-0-387-09845-6.

HERRING, Peter. The *Biology of the Deep Ocean: Biology of Habitats*. New York: Oxford University Press Inc, 2002. 314 p.. ISBN 0 19 854956 3 (Hbk), ISBN 0 19 854955 5 (Pkb).

JACOBSON, Marcus; RAO, Mahendra S.. *Developmental Neurobiology*. 4th edition. New York, Kluwer Academic / Plenum Publishers, 2005. 317 p. ISBN 0-306-48330-0.

JOBLING, Malcom. Environmental *Biology of Fishes: Fish and Fisheries*, series 16. 1st edition. London,UK : Chapman and Hall, 1995. 455 p. ISBN 0 412 58080 2.

JORGENSEN, Jørgen Mørup, LOMHOLT Jens Peter, WEBER Roy E., MALTE Hans. *The Biology of Hagfishes*. 1st edition. Cambridge,GB: Chapman and Hall I.td, 1998. 578 p. ISBN 0 412 78530 7.

MANLEY, Geoffrey A., POPPER, Arthur N., FAY, Richard R.. *Evolution of the Vertebrate Auditory Systém*. New York: Springer- Verlag, 2004. 415 p. ISBN 0-387-21089-X (HA) ISBN 0-387-21093-8 (SA).

MOYES, Christopher D., SCHULTE Patricia M.. *Principles Of Animal Physiology*. Pearson Education,Benjamin Cunmings, 2007, 754 p., ISBN 13: 978-0-321-50155-4

OSTRANDER, Gary Kent. *The Laboratory Fish: The Handbook of Experimental Animals*. London,UK: Academic Press, 2000. 678 p. ISBN 0-12-529650-9.

PITCHER, Tony J. *Behaviour of Teleost Fishes*. 2nd edition. UK: Chapman & Hall, 1993. 715 p. ISBN 0 412 42930 6 (HB), ISBN 0 412 42940 3 (PB).

SLOMAN, Katherine A., WILSON, Rod W., BALSHINE, Sigal. *Behaviour and Physiology of Fish: Fish Physiology*,Volume 24. San Diego, California : Elsevier Academic Press, 2006. 480 p. ISBN-13: 978-0-12-350448-7, ISBN-10:0-12-350448-1.

STEBBINS, Robert C., COHEN, Nathan W.. *A Natural History of Amphibians*. New Jersey, United Kingdom : Princeton University Press, 1995. 332 p. ISBN 0-691-03281-5 (cl), ISBN 0-691-10251-1 (pbk).

TRICAS, Timothy C., DEACON, Kevin, LAST, Peter, McCOSKER, John E., WALKER, Terence I., LEIGHTON, Taylor. *Žraloci a rejnoci*. 1. české vydání. Praha: Svojtka & Co.,s.r.o., 1997 (české vydání, 2006). 288 s., ISBN 80-7352-231-4.

VÁCHA, Martin, BIČÍK,Vítězslav, PETRÁSEK, Richard, ŠIMEK, Vladimír, FELLNEROVÁ, Ivana. *Srovnávací fyziologie živočichů.* 2. vydání. Brno: Přírodovědecká fakulta MU, 2004. 165 s., ISBN 80-210-3379-7.

Použité články a práce:

COOMBS,S., BRAUN, C. B., DONOVAN,B. The orienting response of Lake Michigan mottled sculpin is mediated by canal neuromasts. *The Journal of Experimental Biology*, 2001, Vol. 204, Issue 2, p. 337 – 348.

ĆURČIĆ – BLAKE, Branislava. *Spatial and Temporal Characteristics of Fish Lateral Line Detection*, partly Groningen: University of Groningen, partly Research School for Behavioral and Cognitive Neuroscience (BCN), 2006, p. 93. promotor: prof.dr. D. G. Stavenga, copromotor: dr. S. M. van Netten.

ELLIOT, David E., MARK-KURIK, Elga. A Review of the Lateral Line Sensory System in Psammosteid Heterostracans. *Revista Brasileria de Paleontologia*, 2005, 8(2):99-108.

FAUCHER, Katrine, PARMENTIER, Eric, BECCO,Christophe,VANDEWALLE, Nicolas, VANDEWALLE, Pierre. Fish lateral line systém is required for accurate control of shoaling behaviour. *Animal Behaviour*, 2010, Vol. 79, Issue 3, p. 679 – 687.

FAUCHERRE, A., PUJOL-MARTÍ, J., KAWAKAMI, K., LÓPEZ-SCHIER, H. Afferent neurons of the zebrafish lateral line are strict selectors of hair-cell orientation. PloS One, 2009; Vol. 4, Issue 2, p. e4477 .

FLOCK, A., RUSSELL, I. J. The post-synaptic action of efferent fibres in the lateral line organ of the burbot Lota lota. *The Journal of Physiology*, 1973 Dec;235(3):591-605.

FREITAS, R., ZHANG G., ALBERT, J. S., EVANS, D. H., COHN, M. J. Developmental origin of shark electrosensory organs. *Evolution & development*, Jan-Feb 2006, 8(1):74-80.

GELMAN, Semen. The Mechanosensory Lateral Line Systém: Morphological, Physiological, And Behavioral Study in Pre- and Post-metamorphic Lampreys. College Park, Maryland: Faculty of the Graduate School of the University of Maryland, College Park, 2007, p. 150. Directed by: Vedoucí práce: Professor Avis H. Cohen, Department of Biology.

GIBBS, M. A. Lateral line receptors: where do they come from developmentally and where is our research going? Department of Biology, Stetson University, DeLand, Fla 32723, USA. *Brain, behavior and evolution*, 2004;64:163-181 (DOI: 10.1159/000079745), Vol 64, No. 3., 19 p.

JONES, Jay E., CORWIN, Jeffrey T. Regeneration of Sensory Cells after Laser Ablation in the Lateral Line Systém: Hair Cell Lineage and Macrophage Behavior Revealed by Time-Lapse Video Microscopy. *The Journal of Neuroscience*, January 15, 1996, 16(2):649 – 662.

LIAO, James C. The role of the lateral line and vision on body kinematics and hydrodynamic preference of rainbow trout in turbulent flow. *The Journal of Experimental Biology*, 2006, Vol. 209, No. 20, p. 4077-4090.

MUKAI, Yukinori, KOBAYASHI, Hiroshi, YOSHIKAWA, Hiromasa. Development of free and canal neuromasts and their directions of maximum sensitivity in the larvae of ayu, *Plecoglossus altivelis. Ichthylogical Research*, 1992, Vol. 38, No. 4, p. 411 – 417.

NORTHCUTT, Glenn R. *Development of the laterl line systém in the channel catfish*. San Diego La Jolla, CA: University of California, Neurobiology Unit, Scripps Institution of Oceanography and Department of Neurosciences, School of Medicine. The Big Fish Bang. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference. 2003. Edited by Howard I. Browman and Anne Berit Skiftesvik. Published by the Institute of Marine Research, Postboks 1870 Nordnes, N-5817, Bergen, Norway. ISBN 82-7461-059-8.

NORTHCUTT, R. G. Distribution and innervation of lateral line organs in the axolotl. La Jolla, California: Neurobiology Unit, Scripps Institution of Oceanography. *The Journal of comparative neurology*, 1992, Nov 1;325(1), p: 95 – 123.

PALMER, L. M., GIUFFRIDA, B. A., MENSINGER, A. F. Neural recordings from the lateral line in free-swimming toadfish, Opsanus tau. *Biological Bulletin*, 2003 Oct,205(2):216-8.

PEACH, Meredith B., MARSHALL, Justin N. The pit organs of elasmobranchs: a review, *Philosophical transactions of the royal society Lond. B*, 2000, Vol. 355, No. 1401, p. 1131 – 1134.

POPPER, Arthur N., PLACHTA, Dennis T. T., MANN, David A., HIGGS, Dennis. Response of clupeid fish to ultrasound: a review. *ICES Journal of Marine Science*, 2004, Vol. 61, No. 7, p. 1057 – 1061.

ROUSE, G. W., PICKLES, J. O. Paired Development of Hair Cells in Neuromasts of the Teleost Lateral Line. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 1991, Vol. 246, No. 1316, p. 123 – 128.

SMITH, S. C.. Pattern formation in the urodele mechanoreceptive lateral line: what features can be exploited for the study of development and evolution? *The International Journal of Developmental Biology*, 1996, 40: 727 – 733.

SCHELLART, N. A., PRINS, M., KROESE, A. B. The pattern of trunk lateral line afferents and efferents in the rainbow trout (Salmo gairdneri). *Brain, Behaviour and Evolution*, 1992, Vol. 39, No. 6., p. 371 – 380.

TRICAS, T. C., HIGHSTEIN, S. M. Visually mediated inhibition of lateral line primary afferent activity by the octavolateralis efferent system during predation in the free-swimming toadfish, *Opsanus tau*. December, 1990, Vol. 83, No. 1, p. 233 – 236.

YANG, Yingchen, CHEN, Jack, ENGEL, Jonathan, PANDYA, Saunvit, CHEN, Nannan, TUCKER, Craig, COOMBS, Sheryl, JONES, Douglas L., LIU, Chanq. Distant touch hydrodynamic imaging with an artificial lateral line. *National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, Vol. 103, No. 50, 18891 – 18895.

URL adresy:

URL 1: http://www.life.umd.edu/biology/popperlab/background/haircell.htm

URL 2: http://www.parmly.luc.edu/parmly/images/sculpindrawing.gif

URL 3: http://www.ipfc2009asfb.com/pdf/speaker_presentations/Marashall,%20Justin.pdf

URL 4: http://www.scholarpedia.org/wiki/images/thumb/6/67/Cilia_model.jpg/300px-Cilia_model.jpg

URL 5: http://openlearn.open.ac.uk/file.php/3373/SD329_1_016i.jpg

URL 6: http://cs.wikipedia.org/wiki/Vlnkov%C3%A1_transformace

URL 7: (http://zfin.org/action/anatomy/term-detail?anatomyItem.zdbID=ZDB-ANAT-011113-527
URL 8: http://www.biology-online.org/dictionary/Primordium
URL 9: http://www.dosits.org/animals/soundreception/fishhear/

Masarykova univerzita

Přírodovědecká fakulta

Bakalářská práce

2010 Lucie Kropáčková