

Vývoj smyslu pro rovnováhu v živočišné říši – od prvoka po člověka

MUDr. Rudolf Černý, CSc.

Neurologická klinika 2. lékařské fakulty a Fakultní nemocnice v Motole, Praha

Práce předkládá stručný přehled fylogenetického vývoje vestibulárního labyrintu u mnohobuněčných živočichů. Přítomnost smyslu pro rovnováhu ve vývojové řadě od nejjednodušších živočichů až po člověka podtrhuje biologický význam vestibulárního systému pro přežití organismu. Během vývoje vzniklo několik paralelních řešení smyslu pro rovnováhu, které využívají stejné fyzikální principy. Článek se zvláště věnuje obrazu vývojových vztahů mezi prehistorickými předky moderního člověka.

Klíčová slova: vestibulární labyrint, vláskové buňky, fylogeneze, člověk neandrtálský, člověk moderní.

The evolution of the sense of balance throughout the animal kingdom – from protozoans to humans

This paper provides a brief overview of the phylogenetic evolution of the vestibular labyrinth in multicellular animals. The presence of a sense of balance in the evolutionary lineage from the simplest animals to humans underscores the biological importance of the vestibular system for organismal survival. During evolution, several parallel solutions to the sense of balance have emerged that use the same physical principles. Article focuses on the picture of the evolutionary relationships between the prehistoric ancestors of modern humans.

Key words: vestibular labyrinth, hair cells, phylogeny, Neanderthal man, modern man.

Úvod

Schopnost efektivního pohybu v trojrozměrném prostoru je zásadně důležitá pro všechny živé organismy. Vnímání polohy v prostoru a tíhového poli je důležité pro přežití živočichů i rostlin na všech úrovních vývojového žebříčku. Z tohoto hlediska představuje percepce polohy významný selektivní evoluční faktor, který se uplatňuje v přírodním výběru. Není proto překvapivé, že smyslové orgány zabezpečující tuto funkci se vyvinuly souběžně v mnoha vývojových liniích současně žijících živočichů. Pro účely předložené série pojednání je nejvýznamnější vývoj smyslu pro rovnováhu u obratlovců, zejména hominidů, ale doufám, že nebude bez zajímavosti povšimnout si, jak byla tato úloha řešena u nižších živočichů. Znalost vývojových stadií

vestibulárního labyrintu není pouhou zajímavostí, ale je významná i pro pochopení funkce a anatomie labyrintu u člověka.

Vzhledem k tomu, že fyzikální charakteristiky prostoru a gravitačního působení jsou v našem životním prostředí univerzálně platné pro všechny životní formy, není jistě překvapivé, že evoluční řešení jsou podobné nejen funkcí, ale často i formou ve velmi vzdálených vývojových liniích.

Vnímání polohy a pohybu v prostoru je zajištěno souhrou několika smyslových systémů.

Kromě labyrintu se na této úloze podílí vizuální vstup, somatosenzorické informace (u člověka dominantně z plosek nohou) a propioceptivní aference ze svalů a ligament pohybového systému. Jednotlivé systémy se

DECLARATIONS:

Declaration of originality:

The manuscript is original and has not been published or submitted elsewhere.

Ethical principles compliance:

Not applicable

Conflict of interest:

Not applicable.

Consent for publication:

Not applicable.

Cit. zkr: *Neurol. praxi.* 2025;26(4):276-279

<https://doi.org/10.36290/neu.2025.039>

Článek přijat redakcí: 6. 1. 2025

Článek přijat k publikaci: 20. 4. 2025

MUDr. Rudolf Černý, CSc.

rudolf.cerny@lfmotol.cuni.cz

vzájemně doplňují tak, aby pokryly široké spektrum pohybových nároků za různých situací. Tato redundance zajišťuje zachování funkceschopnosti i při poškození jednoho ze zúčastněných systémů.

Vestibulární labyrint je v několika směrech unikátní: jako jediný je schopen přímého měření směru tíhového vektoru, rychlosti a polohy hlavy při pohybu. Vyniká rychlostí a přesností, je funkční i při velmi rychlých pohybech, při kterých ostatní smyslové systémy selhávají.

Vestibulární systém je nezbytný pro kalibraci vizuálních a somatosenzorických vstupů, ale i pro schopnost správného vnímání tělového schématu.

Jak rovnovážný smysl vznikl a měnil se v průběhu vývoje živých organismů?

Konstrukce smyslu pro rovnováhu je určena fyzikálními zákony, především působením gravitace. Pro určení směru gravitačního vektoru existují dvě možnosti: měření sil působících na tělo při pohybu (somatosenzorický systém) a měření akcelerace v určeném bodě. Druhá možnost vyžaduje specializovaný, strategicky umístěný orgán, u obratlovců v hlavě.

Princip činnosti orgánů registrujících změny akcelerace (lineární i rotační) je vždy stejný – prvek o vysoké měrné hmotnosti (zrno, perlička, kamínek) působí vlastní vahou na smyslové buňky, které zprostředkují informaci o směru působení tíže.

Nejsložitější orgány vnímání pohybu a polohy jsou vyvinuty u lidoopů a člověka, ale jejich základní plán je již plně vyvinut u primitivních obratlovců – ryb a obojživelníků.

Jde tedy o orgány vývojově velice staré, které jen omezeně podléhají evolučním tlakům, protože i malá změna má obvykle následky ovlivňující přežití.

Na druhou stranu mají i drobné změny velký funkční význam a sledování detailů anatomie se ukazuje jako pomůcka pro studium vývoje obratlovců včetně hominidů.

Anatomické detaily labyrintu ukazují na příbuzenské vztahy i na přizpůsobení specifickým pohybovým nárokům.

Roli hraje držení hlavy, postavení očí i velikost, váha a „životní styl“ živočicha.

Biomechanika smyslu pro rovnováhu

Citlivost labyrintu závisí na rozměrech polokruhového kanálku: při zvětšení poloměru se zvyšuje citlivost. Citlivost je nejvyšší v rozsahu pohybů charakteristických pro daného živočicha.

Průměr kanálku určuje pohyb endolymfy – větší průměr znehodnocuje signál tvorbou vírů.

U člověka je poloměr vertikálních kanálků 10 až 12 mm a 12 až 15 mm u horizontálního kanálku. To odpovídá vyšší citlivosti v horizontále. U člověka je průměr kanálku 0,6 mm.

Intenzita odpovědi závisí na sklonu roviny pohybu k rovině kanálku. Pokud je pohyb v rovině kanálku, je odpověď nejsilnější. Čím je odchylka větší, tím je stimulace menší.

Z těchto zákonitostí vyplývají omezení, která musí systém splňovat a určují jeho anatomické uspořádání.

Tři kanálky, pro každou rovinu prostoru jeden, zaručují přesnou registraci pohybů v prostoru.

Lineární zrychlení a gravitaci snímají makulární orgány – vertikální sakulus a horizontální utrikulus.

Vnímání tíže u nejjednodušších živočichů – prvoci, láčkovci, měkkýši

Prvoci se při pohybu v prostředí řídí především světlem (fototaxe) a chemicky (chemotaxe). Při jejich rozměrech a hmotnosti by se dalo předpokládat, že gravitace má pro tyto organismy malý význam. Přesto se u některých prvoků vytvořila nitrobuňčná tělíska, ve kterých roli gravitačního senzoru plní krystaly barytu, ukotvené v síti vláken buněčného skeletu – tzv. Müllerovy vakuoly. Vyskytují se zejména u větších prvoků a těch, kteří žijí v hustším médiu.

Mezi prvoky s prokázanou gravicepcí se řadí bičíkovci *Euglena* a *Chlamydomonas*. Jako gravitační senzor slouží tzv. paramylonská tělíska v bazální části bičíku. U nálevníků rodu *Loxodes* najdeme výše uvedené Müllerovy vakuoly. *Bursaria* je jeden z největších nálevníků, přestože vykazuje gravitaxi, její mechanismus není objasněn. Vnímání gravitace se u prvoků vyvinulo nezávisle na mnohobuněčných organismech. Tyto evoluční konvergence ilustrují, jak se i u jednoduchých organismů mohou

vyvinout sofistikované mechanismy pro percepci prostoru. Percepce gravitace je doložená i u koloniálních bičíkovců, kde slouží koordinaci pohybu bičíků (Romanova et Moroz, 2024).

Medúzy patří do kmene žahavců (Cnidaria). Vnímání polohy zajišťují buňky zvané statocysty umístěné po okrajích zvonu. Statocysty obsahují krystalky – statolity, jejichž gravitační působení buňky stimuluje. To jim umožňuje orientovat se v prostoru, udržovat stabilní polohu a koordinovat pohyby chapadel. Ačkoliv jsou statocysty u medúz méně komplexní než orgány rovnováhy u vyšších živočichů, plní stejnou funkci při vnímání gravitace a udržování rovnováhy. Je to příklad evoluční konvergence, kdy se u organismů z různých vývojových linií vyvinuly podobné struktury a mechanismy.

U nejpokročilejších měkkýšů – hlavonožců – se vyvinul systém pro vnímání lineárního a úhlového zrychlení velmi podobný vestibulárnímu aparátu obratlovců a člověka.

Skládá se ze dvou statocyst umístěných symetricky po stranách mozku. Každá statocysta obsahuje makulární orgán citlivý na vnímání zemské tíže a až devět smyslových proužků (tzv. crista – hřebínek) umístěných v navzájem kolmých pružích, které jsou stimulovány zrychlením při pohybu v prostoru. Toto uspořádání velmi přesně odpovídá labyrintovému orgánu vnitřního ucha obratlovců a je i stejně citlivé.

Studie provedená na chobotnici *Octopus vulgaris* prokázala jejich schopnost vnímat rotaci. Při otáčení chobotnice kolem vertikální osy změny v aktivitě nervových buněk byly závislé na směru a rychlosti rotace.

Rovnováha u členovců – hmyz a korýši

Hmyz využívá pro vnímání prostoru a pohybu smyslové vlásky na zevní kostře tykadel, končetin a hlavy, tzv. *chordotonální* orgány. Vzhledem k nízké hmotnosti musí mít orgány registrující pohyb vysokou citlivost.

Příkladem chordotonálního orgánu je protosternální ploténka – pole vláskových buněk na spoji hlavy a hrudníku, které snímají polohu hlavy vůči zbytku těla. Podobné smysly jsou i na kloubech končetin a jiných tělesných spojích. Jsou doloženy již u nejstarších zástupců hmyzu, např. u vážek. Exoskeleton hmyzu je vybaven senzitivními vlákny, která

měří intenzitu zátěže vznikající při pohybu – takzvané kutikulární orgány. Jde o štěrbiny v podélné ose končetiny, které se při zátěži deformují a mění aktivitu nervových vláken. Podobné orgány mají i jiné organismy se zevní kostrou – pavoukovci a koryši.

Dvoukřídly hmyz (mouchy) využívá ke vnímání pohybu těla za letu vahadlové orgány (zakrnělá zadní křídla) na které působí excentrické síly vznikající při otáčení těla. To jim umožňuje velmi rychlé změny směru letu a propůjčuje to mouchám akrobatické schopnosti např. létání nohama vzhůru. Vibrace křídélků umožňují mouchám udržovat rovnováhu a rychle reagovat na změny směru. Jsou vybaveny smyslovými vlásky, které monitorují polohu těla mouchy a rychlost jejího letu. Mouchy zbavené vahadlék ztrácí schopnost létat (Bender et Frye, 2009).

Jiný systém percepce polohy se vyvinul u koryšů. Jeho konstrukce je zvláště dokonalá u krabů. Jde o pohyblivé živočichy s komplikovaným řízením očních pohybů – oči jsou na stopce a pohyblivé jednotlivě. Stabilizace pohledu během pohybu krabů v prostoru tak představuje složitý úkol, který vyžaduje přesnou percepce polohy, kterou zajišťuje párový orgán složený ze dvou polokruhových kanálů a dvou makul. Jde o orgán velmi podobný labyrintu obratlovců i statocystě hlavonožců.

Tyto smyslové systémy ale vznikly na sobě nezávisle – paralelní vývojové linie (Sandeman et Okajima, 1972).

Vývoj smyslu rovnováhy u obratlovců

Ve fosilních záznamech se zachovaly zkamenněliny štítnatců, bezčelistnatých obratlovců, kteří již měli vestibulární systém vyvinutý. Jejich asi 500 milionů let staré fosilie z období prvohor jsou známé i od nás. Jejich primitivní vestibulární orgán je složený ze dvou kanálků (Janvier, 2008).

Nejprimitivnější labyrint mezi obratlovci mají sliznatky (Myxina), jde o mořské organismy podobné mihulím. Jejich labyrint je složen z jediného cirkulárního kanálku ve vertikální rovině, který obsahuje dvě řady vláskových buněk bez kupulárního orgánu.

Pokročilejší jsou mihule (Petromyzontiformes), které mají podobně primitivní orgány vnitřního ucha jako štítnatci – jejich

labyrint obsahuje dva polokruhové kanálky a sluchový váček, lagénu.

Ryby mají již plně vyvinutý labyrint se třemi polokruhovými kanálky, utrikulárním a sakulárním váčkem, který ale není zcela oddělen od lagény. U ryb a dalších organismů s chybějícím krkem (tedy nepohyblivou hlavou) jsou relativně menší horizontální polokruhové kanály, které jsou stimulovány laterální rotací hlavy, která je u nich omezená.

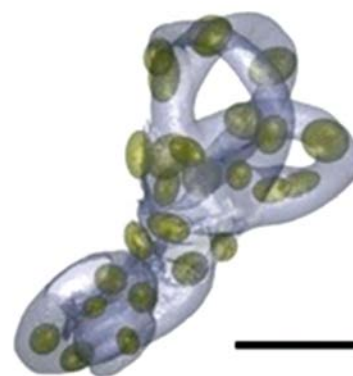
U obojživelníků má vestibulární aparát anatomické uspořádání i funkční význam shodný jako u člověka. Proto se využívají při výzkumu fyziologie rovnovážného systému.

Největší změny prodělává sluchová část labyrintu vnitřního ucha. Původní lagéna se prodlužuje do chodbičky, která se postupným stáčením mění v kochleu.

Mnoho zajímavostí přineslo studium vestibulárního systému u dinosaurů. Ve zkamenělinách dinosaurů se labyrint zachoval velmi dobře. V poměru k velikosti mozku jsou rozměry labyrintů velké a lze je studovat detailně. Anatomie labyrintu umožňuje usuzovat na způsob života a pohybovou aktivitu dinosaurů.

CT měření rozměrů polokruhových kanálků u 26 druhů dinosaurů zjistilo korelaci velikosti vertikálních kanálků, zvláště předního, s předpo-

Obr. 1. Přehled bodů ve kterých se provádělo měření 3D CT na labyrintu:

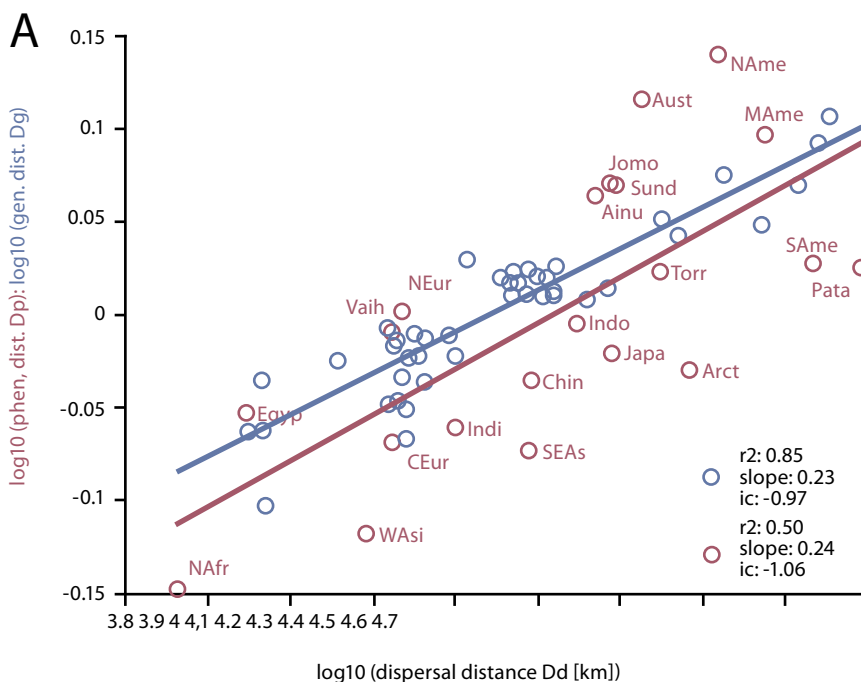


kládanou hmotností hlavy. Tato veličina dokázala spolehlivě rozlišit, zda se jedná o druh s bipedální versus tetrapodní lokomocí. Koreluje tedy se způsobem života, při chůzi po zadních nohou je větší vertikální pohyb hlavy a stabilizace pohledu vyžaduje korekci postavení očí. To zvyšuje nároky na citlivost vertikálních kanálků. Naproti tomu velikost a postavení horizontálních kanálků koreluje lépe s délkou lebky, protože síly působící na horizontální kanálek při otáčení hlavy do stran závisí více na vzdálenosti kanálku od okcipitálních kloubů než na hmotnosti hlavy (Georgi et al., 2013; Paulina-Carabajal et al., 2016).

Kostěný labyrint uvnitř skalní kosti na spodině lebky je dobře zachován i ve fosilním

Obr. 2. Hlavním motorem vývoje labyrintu byl přechod předků člověka ze života na stromech k pohybu na zemi a vznik dvounohé chůze u moderních lidí. Tím došlo také ke změně držení hlavy a úpravě polohy labyrintů. Zajímavé je srovnání nejbližších příbuzných: moderního člověka a neandrtálce

Korelace mezi geografickou vzdáleností na ose x a změnami labyrintu (červeně) a genetických změn (modře). Obě korelace jsou prakticky stejné. Písmena označují geografickou lokalizaci vzorků:



materiálu předků člověka. Je proto využitelný i pro hodnocení vývoje hominidů.

Analýza rozměrů labyrintu (Obr. 1) umožnila sestavit vývojovou linii předků člověka na základě změn mikro-anatomie labyrintu, která odpovídá vývojovým vztahům zjištěným genetickou analýzou. Studie hodnotila 221 lebek z 22 zemí světa reprezentujících vývoj člověka za posledních 100 tisíc let.

Vývojové změny se postupně zesilují v čase, ale i s geografickou vzdáleností – teorie izolace vzdáleností (Obr. 2).

Největší změnu vyvolal přechod ze života na stromech k pohybu na zemi a chůze po dvou. To vedlo ke změně držení hlavy a polohy labyrintů.

Zajímavé je srovnání nejbližších příbuzných: moderního člověka a neandrtálce.

Labyrint neandrtálce má menší průměr obou vertikálních kanálků. Naopak postranní kanálek je relativně větší.

Tyto rozdíly jsou patrné jen při přesném měření rozměrů za použití CT vyšetření lebky. U neandrtálců jsou vertikální kanálky menší a jejich zakřivení je větší než u moderního člo-

věka a *Homo erectus*. Tyto změny by mohly naznačovat, že neandrtálci měli jiný pohybový repertoár než moderní lidé – citlivost vůči rychlým pohybům hlavy ve vertikálním směru u nich byla nižší. Naproti tomu větší laterální kanálek neandrtálců se vysvětluje jejich robustnější postavou a větší hmotností. Tomu odpovídá i větší rotace labyrintu a níže uložený zadní kanálek. Funkčně významné odlišnosti anatomie labyrintu neandrtálce a moderního člověka vznikly nejspíše v souvislosti s jiným usazením hlavy na robustním krku (Spoor et al., 2003).

LITERATURA

1. Bender JA, Frye MA. Invertebrate solutions for sensing gravity. *Current Biology*. 2009;19(5):R186-R190. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.12.024>.
2. Fritzsche B, Straka H. Evolution of vertebrate mechanosensory hair cells and inner ears: toward identifying stimuli that select mutation driven altered morphologies. *Journal of Comparative Physiology A*. 2014;200(1):5-18. <https://doi.org/10.1007/s00359-013-0865-z>.
3. Georgi JA, Sipla JS, Forster CA. Turning Semicircular Canal Function on Its Head: Dinosaurs and a Novel Vestibular Analysis. *PLOS ONE*. 2013;8(3):e58517. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058517.s002>.
4. Janvier P. The brain in the early fossil jawless vertebrates: Evolutionary information from an empty nutshell. *Brain Research Bulletin*. 2008;75(2-4):314-318. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2007.10.024>.
5. León MSP de, Koesbardiati T, Weissmann JD, et al. Human bony labyrinth is an indicator of population history and dispersal from Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018;115(16):4128-4133. <https://doi.org/10.1073/pnas.1717873115>.
6. Paulina-Carabajal A, Lee YN, Jacobs LL. Endocranial Morphology of the Primitive Nodosaurid Dinosaur *Pawpawsaurus campbelli* from the Early Cretaceous of North America. *PLOS ONE*. 2016;11(3):e0150845. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150845>.
7. Romanova DY, Moroz LL. Parallel evolution of gravity sensing. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*. 2024;12:1346032. <https://doi.org/10.3389/fcell.2024.1346032>.
8. Sandeman DC, Okajima A. Statocyst-Induced Eye Movements in the Crab *Scylla Serrata*. The Sensory Input from the Statocyst*. *Journal of Experimental Biology*. 1975;57(1):187-204. <https://doi.org/10.1242/jeb.57.1.187>.
9. Spoor, F, Hublin JJ, Braun M, Zonneveld, F. The bony labyrinth of Neanderthals. *Journal of Human Evolution*. 2006;44(2):141-165. [https://doi.org/10.1016/s0047-2484\(02\)00166-5](https://doi.org/10.1016/s0047-2484(02)00166-5).