

MENDELOVA UNIVERZITA V BRNĚ

Morfologie a fyziologie hospodářských zvířat

Petr Sláma, Aleš Pavlík, Vladimír Tančín

2015



Tato publikace je spolufinancována z Evropského sociálního fondu a státního rozpočtu České republiky.

Byla vydána za podpory projektu OP VK CZ.1.07/2.2.00/28.0302 Inovace studijních programů AF a ZF MENDELU směřující k vytvoření mezioborové integrace.

Autorský kolektiv:

Ing. Petr Sláma, Ph.D.

Ing. Aleš Pavlík, Ph.D.

Prof. Ing. Vladimír Tančín, DrSc.

Autor fotografií:

Ing. Petr Sláma, Ph.D.

Autor obrázku na titulní straně knihy:

Ing. Martin Hron

© Mendelova univerzita v Brně

ISBN

Obsah

1	Úvod	12
2	Buňka	13
2.1	Stavba živočišné buňky	13
3	Tkáně.....	15
3.1	Epitelové tkáně.....	15
3.2	Pojivová tkáň.....	16
3.2.1	Vazivová tkáň.....	16
3.2.2	Chrupavková tkáň	18
3.2.3	Kostní tkáň	19
3.3	Svalová tkáň	21
3.3.1	Hladká svalová tkáň	21
3.3.2	Příčně pruhovaná kosterní svalová tkáň.....	21
3.3.3	Srdeční svalová tkáň.....	22
3.4	Nervová tkáň	22
4	Kosterní soustava	24
5	Svalová soustava	50
5.1	Sval.....	50
5.2	Pomocné svalové orgány	53
5.3	Rozdělení svalů	53
6	Cévní soustava.....	67
6.1	Srdce	67
6.2	Krevní cévy.....	71
6.3	Slezina	71
6.4	Krevní oběhy	72
7	Tělní tekutiny	73
7.1	Krev.....	73
7.1.1	Fyzikální vlastnosti krve	73
7.1.2	Chemické složení krve	74
7.1.3	Krev jako nárazníkový systém	75
7.1.4	Krevní elementy	76
7.2	Tkáňový mok.....	79
7.3	Míza (lymfa)	79
7.4	Mozkomíšní mok.....	80
7.5	Kloubní tih (synoviální tekutina)	80
8	Dýchací soustava	81

9	Trávicí soustava	87
9.1	Stavba trávicí trubice	87
9.2	Ústní dutina	88
9.3	Zuby	90
9.4	Hltan	95
9.5	Jícen	95
9.6	Žaludek.....	95
9.7	Střevo	98
9.8	Slinivka břišní (pankreas).....	100
9.9	Játra	100
10	Fyziologie trávení a vstřebávání.....	101
10.1	Příjem potravy	101
10.1.1	Řízení příjmu krmiva	101
10.2	Příjem tekutin	102
10.3	Trávení v dutině ústní	103
10.3.1	Žvýkání.....	103
10.3.2	Funkce slin	103
10.4	Trávení v jednodukomorovém žaludku	104
10.4.1	Složení žaludeční šťávy.....	104
10.4.2	Sekrece žaludeční šťávy	105
10.4.3	Zvracení (vomitus)	106
10.5	Trávení v předžaludku	106
10.5.1	Přežvykování (ruminace)	106
10.5.2	Motorika předžaludku	107
10.5.3	Mikroorganismy předžaludku	107
10.5.4	Trávení sacharidů	108
10.5.5	Trávení bílkovin	110
10.5.6	Trávení lipidů	110
10.5.7	Syntéza vitaminů	110
10.5.8	Tvorba bachorových plynů.....	111
10.6	Trávení v tenkém střevě.....	111
10.6.1	Pankreatická šťáva	111
10.6.2	Žluč.....	113
10.6.3	Střevní šťáva.....	113
10.7	Trávení v tlustém střevě.....	114
10.8	Vstřebávání	115
10.8.1	Způsoby resorpce	116
10.8.2	Vstřebávání jednotlivých živin.....	116
11	Funkce vitaminů.....	118
11.1	Vitaminy rozpustné ve vodě.....	119
11.1.1	Vitamin B ₁ (tiamin)	119
11.1.2	Vitamin B ₂ (riboflavin)	120
11.1.3	Vitamin B ₃ (niacin, vitamin PP, kyselina nikotinová)	121
11.1.4	Vitamin B ₄ (cholin)	121
11.1.5	Vitamin B ₅ (kyselina pantotenová)	121

11.1.6	Vitamin B ₆ (pyridoxin).....	122
11.1.7	Kyselina listová (Vitamin B ₉ , folacin).....	123
11.1.8	Vitamin B ₁₂ (kobalamin, antianemický faktor).....	123
11.1.9	Vitamin H (biotin).....	124
11.1.10	Vitamin C (kyselina L-askorbová).....	124
11.2	Vitaminy rozpustné v tucích.....	125
11.2.1	Vitamin A (retinol).....	125
11.2.2	Vitamin D (antirachitický vitamin, kalcirefol).....	126
11.2.3	Vitamin E (tokoferol, antisterilní vitamin).....	126
11.2.4	Vitamin K (antihemoragický vitamin).....	127
12	Močová soustava.....	128
12.1	Ledvina.....	128
12.2	Vývodné močové cesty.....	131
13	Pohlavní soustava.....	132
13.1	Samčí pohlavní soustava.....	132
13.1.1	Varle.....	132
13.1.2	Vývodné pohlavní cesty.....	134
13.1.3	Nadvarle.....	134
13.1.4	Chámovod.....	134
13.1.5	Přídavné pohlavní žlázy.....	135
13.1.6	Pyj (penis).....	136
13.1.7	Šourek.....	139
13.2	Samičí pohlavní soustava.....	139
13.2.1	Vaječník.....	139
13.2.2	Vejcovod.....	140
13.2.3	Děloha.....	140
13.2.4	Pochva.....	141
13.2.5	Poševní předsíň.....	141
13.2.6	Vulva.....	142
13.2.7	Poštěváček.....	142
14	Fyziologie reprodukce.....	144
14.1	Vývoj a diferenciacce pohlaví.....	144
14.2	Puberta.....	145
14.3	Samčí pohlavní ústrojí.....	145
14.3.1	Přídavné pohlavní žlázy.....	146
14.3.2	Produkce pohlavních hormonů.....	146
14.3.3	Řízení pohlavních funkcí.....	147
14.4	Samičí pohlavní ústrojí.....	148
14.4.1	Produkce pohlavních hormonů.....	148
14.4.2	Fáze pohlavního cyklu.....	150
14.4.3	Délka pohlavního cyklu a říje.....	150
14.4.4	Životnost spermií v pohlavním ústrojí.....	151
14.5	Oplození.....	151
14.6	Gravidita (březost).....	152

14.6.1	Hormonální regulace řízení gravidity	152
15	Endokrinologie	154
15.1	Obecná endokrinologie.....	154
15.2	Speciální endokrinologie	155
15.2.1	Hypotalamus.....	155
15.2.2	Adenohypofýza	156
15.2.3	Štítná žláza	157
15.2.4	Příštítná žláza	159
15.2.5	Nadledviny	159
15.2.6	Pankreas (slinivka břišní)	161
16	Laktácia	164
16.1	Stavba mliečnej žľazy.....	165
16.2	Krvenie a inervácia vemena.....	169
16.3	Prerozdelenie mlieka vo vemene	170
16.4	Rast a vývoj mliečnej žľazy – mamogenéza	173
16.4.1	Dôležité obdobia pre rast a vývin.....	173
16.5	Laktogenéza a galaktopoéza	176
16.6	Hormonálna regulácia mamogenézy	178
16.7	Hormonálna regulácia laktogenézy a galaktopoézy	179
16.8	Endokrinná regulácia tvorby mlieka	180
16.8.1	Prolaktín	180
16.8.2	Rastový hormón (somatotropín, STH).....	181
16.8.3	Placentárny laktogén	182
16.8.4	Adrenokortikotropný hormón (ACTH) a glukokortikoidy	182
16.8.5	Ovariálne steroidy	182
16.8.6	Tyroidné hormóny.....	184
16.8.7	Inzulín.....	184
16.8.8	Glukagón	184
16.8.9	Oxytocín	185
16.8.10	Kalcitonín	187
16.8.11	Parathormón.....	187
16.9	Autokrinná regulácia tvorby mlieka.....	188
16.10	Zasušenie a involúcia mliečnej žľazy	190
16.11	Biochémia mliečnej žľazy.....	193
16.11.1	Biológia bunky laktujúcej mliečnej žľazy	193
16.11.2	Transport látok a sekrécia	194
16.11.3	Základné zložky mlieka a ich syntéza	196
16.12	Ejekcia mlieka	202
16.12.1	Poruchy reflexu ejekcie mlieka v procese dojenia	204
16.13	Činitele vplyvajúce na produkciu mlieka	209
17	Regulácia a koordinácia metabolických adaptácií	214
17.1	Koncepty metabolickej regulácie – Homeostáza a Homeorhéza.....	214
17.2	Špeciálna charakteristika metabolizmu glukózy u prežívavcov	215
17.3	Metabolická adaptácia počas gravidity	216

17.4	Laktogenéza a predpôrodná adaptácia	217
17.5	Endokrinná regulácia homeorhézy	219
	Použitá literatúra.....	222

Seznam obrázků

Obrázek 1: Dlouhá kost (stehenní kost skotu)	27
Obrázek 2: Lebka – pohled z levé strany (skot)	28
Obrázek 3: Rohový výběžek čelní kosti (skot)	29
Obrázek 4: Jazylka (skot)	29
Obrázek 5: Lebka – pohled z dorzální strany (skot)	30
Obrázek 6: Lebka – pohled z ventrální strany (skot)	31
Obrázek 7: Krční obratle (skot)	32
Obrázek 8: Nosič (skot)	32
Obrázek 9: Čepovec (skot)	33
Obrázek 10: Hrudní obratle (skot)	33
Obrázek 11: Hrudní obratel (skot)	34
Obrázek 12: Bederní obratle (skot)	34
Obrázek 13: Bederní obratel (skot)	35
Obrázek 14: Křížové obratle - křížová kost (skot)	35
Obrázek 15: Ocasní obratle (skot)	36
Obrázek 16: Žebra (skot)	37
Obrázek 17: Žebro (skot)	37
Obrázek 18: Hrudní kost (skot)	38
Obrázek 19: Lopatka (skot)	39
Obrázek 20: Pažní kost (skot)	40
Obrázek 21: Kostra předloktí (skot)	41
Obrázek 22: Zápěstní kosti (skot)	42
Obrázek 23: Záprstní kost (skot)	43
Obrázek 24: Kostí prstů (skot)	44
Obrázek 25: Pánevní kosti (skot)	45
Obrázek 26: : Stehenní kost (skot)	46
Obrázek 27: Kostí bérce (skot)	47
Obrázek 28: Zánártní kosti (skot)	48
Obrázek 29: Nártní kost (skot)	49
Obrázek 30: Svaly hlavy (skot)	57
Obrázek 31: Svaly hřbetu (skot)	58
Obrázek 32: Svaly krku (skot)	59

Obrázek 33: Svaly hrudníku (skot)	60
Obrázek 34: Svaly břicha (skot)	60
Obrázek 35: Svaly lopatky a paže – laterální strana (skot)	61
Obrázek 36: Svaly lopatky a paže – mediální strana (skot)	62
Obrázek 37: Svaly předloktí – laterální strana (skot)	63
Obrázek 38: Svaly předloktí – mediální strana (skot)	64
Obrázek 39: Svaly pánve a stehna (skot)	65
Obrázek 40: Svaly vnitřní strany stehna (skot)	66
Obrázek 41: Svaly bérce (skot)	66
Obrázek 42: Srdce – pohled zleva (skot)	68
Obrázek 43: Srdce – pohled zprava (skot)	69
Obrázek 44: Srdce – řez (skot)	70
Obrázek 45: Zevní nos (skot)	81
Obrázek 46: Nosní dutina (skot)	82
Obrázek 47: Hrtan – laterální strana (skot)	83
Obrázek 48: Hrtan – dorzální strana (skot)	83
Obrázek 49: Hlasivka (skot)	84
Obrázek 50: Plíce – pohled zprava (skot)	85
Obrázek 51: Plíce – pohled zleva (skot)	86
Obrázek 52: Jazyk (skot)	89
Obrázek 53: Trvalý chrup skotu – dolní zubní oblouk	91
Obrázek 54: Trvalý chrup skotu – horní zubní oblouk	91
Obrázek 55: Trvalý chrup prasete – dolní zubní oblouk	92
Obrázek 56: Trvalý chrup prasete – horní zubní oblouk	93
Obrázek 57: Trvalý chrup hřebce – dolní zubní oblouk	94
Obrázek 58: Trvalý chrup hřebce – horní zubní oblouk	94
Obrázek 59: Žaludek prasete	97
Obrázek 60: Žaludek koně	97
Obrázek 61: Vícekomorový žaludek skotu	98
Obrázek 62: Ledvina skotu	129
Obrázek 63: Ledvina skotu – řez	130
Obrázek 64: Ledvina prasete – řez	130
Obrázek 65: Varle a nadvarle býka	133

Obrázek 66: Varle a nadvarle býka – řez	133
Obrázek 67: Přídavné pohlavní žlázy býka.....	136
Obrázek 68: Pyj býka	137
Obrázek 69: Pyj kance.....	138
Obrázek 70: Pyj hřebce – řez	138
Obrázek 71: Pohlavní soustava prasnice	143
Obrázek 72: Závesný aparát vemena kráv na priečnom reze	166
Obrázek 73: Schéma stavby mliečnej alveoly.....	167
Obrázek 74: Prerozdelenie mlieka vo vemene	171
Obrázek 75: Dynamika prerozdeľovania mlieka od posledného dojenia	172
Obrázek 76: Schéma prenatalného vývinu mliečnej žľazy na reze.....	174
Obrázek 77: Vek pri ktorom dosiahnu dojnice pubertu a korešpondujúca živá hmotnosť v závislosti od intenzity rastu	175
Obrázek 78: Zmeny hormónov v krvnom sére alebo plazme a α -laktalbumínu v tkanive mliečnej žľazy u dojníc v období pred a krátko po otelení	178
Obrázek 79: Dynamika zmien hladín oxytocínu počas dojenia	186
Obrázek 80: Priebeh zmien tvaru sekrečnej bunky a ich funkcie v závislosti od druhu zvierat'a.....	192
Obrázek 81: Schéma tvorby a prenosu zložiek mlieka v epitelových bunkách alveol	195
Obrázek 82: Schématicke zobrazenie tvorby zložiek mlieka.....	197
Obrázek 83: Schéma reflexu ejakcie mlieka u kráv	202
Obrázek 84: Dynamika toku mlieka v dvoch rozdielnych obdobiach laktácie v závislosti od stimulácie pred dojením.	204
Obrázek 85: Princíp porúch ejakcie mlieka	205
Obrázek 86: Prvôstka po otelení s poruchou ejakcie mlieka.	206
Obrázek 87: Vplyv podania adrenalínu pred a po masáži.....	209
Obrázek 88: Podmienený reflex ejakcie mlieka sa viaže len na nervovú inerváciu mliečnej žľazy sympatikom.	210

Seznam tabulek

Tabulka 1: Osová kostra.....	26
Tabulka 2: Kostra končetin.	38
Tabulka 3: Svaly hlavy.....	53
Tabulka 4: Svaly hřbetu a svaly krku.....	54
Tabulka 5: Svaly hrudníku a svaly břicha.	55
Tabulka 6: Svaly hrudní končetiny.	55
Tabulka 7: Svaly pánvenní končetiny.	56
Tabulka 8: Rozdělení vitaminů.	119
Tabulka 9: Objem ejakulátu a koncentrace spermií u vybraných druhů zvířat.....	146
Tabulka 10: Zloženie mledziva a mlieka prevažne plemena Holstein (Kertz, 2008).	193
Tabulka 11: Zoznam niektorých metabolických zmien spojených s laktogenezou prežúvavcov.	218

1 Úvod

Morfologie a fyziologie hospodářských zvířat je předmět, který by měl studentům oboru Technologie potravin poskytnout ucelený pohled na stavbu a funkce těla hospodářských zvířat. Tato kniha poskytuje informace, které jsou nezbytné pro zvládnutí navazujících předmětů zaměřených například na chov zvířat, ale také na zpracování jatečného těla hospodářských zvířat. Tato kniha však nemůže svým rozsahem postihnout všechny aspekty morfologie a fyziologie hospodářských zvířat, a proto obsahuje pouze vybrané kapitoly z uvedených vědních disciplin, které jsou nezbytné pro pochopení stavby těla zvířat a základních principů jeho fungování.

2 Buňka

Cytologie je nauka zabývající se studiem buňky. Živočišné buňky mohou mít různou funkci, nabývají různých tvarů a velikosti. **Velikost** buněk se u živočichů pohybuje v průměru kolem 20 μm . Například trombocyty mají velikost kolem 2 – 4 μm , kdežto některé motorické neurony mohou dosáhnout velikosti až 2 m (pokud do rozměru buňky zahrnujeme jejich výběžky). **Tvar** buněk je velmi rozmanitý, a to s ohledem na jejich specializaci v různých tkáních a orgánech. S tvarem buněk souvisí i utváření povrchu buněk. Povrch buněk může být vybaven různými výběžky, a to buď dočasnými anebo trvalými. **Mikroklky** se nachází na volném povrchu epitelových buněk tenkého střeva, které jsou uzpůsobeny ke vstřebávání živin. **Řasinky** (kinocilie) se nachází na buňkách vnitřního povrchu dýchacích cest a vejcovodu. **Stereocilie** jsou buněčné výběžky, které nejsou schopné aktivního pohybu. **Pseudopódie** jsou výběžky fagocytujících buněk, které se utvářejí jen dočasně.

2.1 Stavba živočišné buňky

Cytoplazmatická membrána je tvořena dvojvrstvou fosfolipidů a bílkovinami, které se podle svého umístění označují jako periferní a integrální bílkoviny. Funkcí cytoplazmatické membrány je výměna látek a energie mezi buňkou a okolím, udržuje homeostázu (stálost vnitřního prostředí) a povrchové napětí. Cytoplazmatická membrána brání volnému průchodu látek z prostředí do buňky a naopak. Látky potřebné pro buňku se do ní dostávají pomocí specifických druhů transportu. Membrána obsahuje receptory, které rozpoznávají specifické podněty a vyvolávají na ně odpověď, a to pomocí mediátorů a hormonů. Cytoplazmatická membrána je rovněž nositelem imunologických vlastností.

Jádro je obaleno jaderným obalem (dvojitá membrána), uvnitř jádra se nachází jaderná plazma, jadérko a chromatin. Chromatin tvoří DNA, RNA a bílkoviny jádra. Jsou rozlišovány tři formy chromatinu. *Euchromatin*, který obsahuje despiralizovanou, aktivní DNA ve stadiu replikace RNA. *Heterochromatin* má spiralizovanou DNA, vyskytuje se u buněk proteosynteticky aktivních. *Chromatin v transportní formě* – DNA je kondenzovaná do tzv. chromozómů. Buňka obsahující v jádře tento typ chromatinu je ve fázi buněčného dělení (mitózy nebo meiózy).

Buněčné organely se nachází ve všech buňkách, při metabolismu buňky mají své specifické funkce. K buněčným organelám patří endoplazmatické retikulum, ribozómy, Golgiho komplex, mitochondrie, lyzozómy, peroxyzómy, centrozóm.

Endoplazmatické retikulum se v živočišných buňkách nachází ve dvou formách. Granulární endoplazmatické retikulum je poseto *ribozómy*, jejichž funkcí je proteosyntéza. Agranulární endoplazmatické retikulum slouží k metabolismu cukrů, lipidů a produkci steroidů.

Golgiho komplex se v buňce účastní transportu a úpravy produktů, které jsou syntetizovány ribozómy na endoplazmatickém retikulu.

Mitochondrie jsou semiautonomní organely, které uvolňují, přenášejí a využívají energii. Enzymy, které mitochondrie obsahují, umožňují oxidaci a fosforylaci základních živin. Tak je získávána energie, která se ukládá do energeticky bohatých fosfátových vazeb.

Lyzozómy jsou váčky, které rozkládají makromolekuly pomocí enzymů, které obsahují.

Peroxyzómy jsou váčky podobné lyzozómům nejen tvarem, ale i funkcí. Obsahují enzymy, které jsou důležité pro průběh metabolismu peroxidu vodíku.

Cytoskelet udržuje tvar buněk a zajišťuje jejich pohyb. Cytoskelet má jemnou vláknitou nebo trubičkovitou strukturu. Na jeho stavbě se podílejí mikrotubuly, mikrofilamenta, intermediární filamenta a skelet základní cytoplazmy a jádra.

Cytoplazmatické inkluze jsou částice, které jsou produktem metabolismu buňky. Jedná se o zásobní látky (glykogen, lipidy, bílkovinné krystaly) a pigmenty (melanin, lipofuscin, hemosiderin, lipochromy).

3 Tkáně

Tkáněmi se zabývá obor zvaný **histologie**. Tkání rozumíme soubor morfologicky a funkčně podobných buněk a mezibuněčné hmoty. Podle typu tkáně převládá buď složka buněčná anebo mezibuněčná. Mezibuněčná hmota je produktem buněk, které určují její složení. Z organických látek obsahuje aminokyseliny, bílkoviny, biopolymery. Anorganické látky mezibuněčné hmoty tvoří voda, soli a ionty. Co se týče struktury, tak lze v mezibuněčné hmotě rozlišit složku amorfni a složku vláknitou (fibrilární).

Podle morfologických znaků, funkce a původu rozlišujeme tyto tkáně:

1. epitelové tkáně – epitely
2. pojivové tkáně – vazivová, chrupavková a kostní tkán
3. svalové tkáně – hladká svalová tkáň, srdeční svalová tkáň, příčně pruhovaná kosterní svalová tkáň
4. nervová tkáň – nervové buňky, podpůrné nervové buňky (neurogliové buňky)
5. trofické tkáně – krev, míza, tkáňový mok, mozkomíšni mok, kloubní tih (jsou popsány v kapitole 7. Tělní tekutiny)

3.1 Epitelové tkáně

Epitely jsou soubory buněk, které kryjí vnitřní nebo vnější povrch těla. Epitelové buňky mají volný apikální pól a pól bazální, kterým nasedají na bazální membránu, která připojuje epitel k vazivu. Přes bazální membránu dochází k látkové výměně mezi epitelem a vazivem, které je vybaveno krevními kapilárami. Epitely neobsahují krevní cévy, k výživě dochází pomocí difúze přes bazální membránu. Epitely plní v organismu několik funkcí. Přes epitely dochází k výměně látek mezi vnějším a vnitřním prostředím. Epitely chrání tkáně vnitřního prostředí před různými vlivy prostředí (chemickými, mechanickými, brání průniku bakterií). Buňky některých typů epitelů vylučují látky důležité pro různé procesy v organismu (enzymy, hormony, hlen). Funkce epitelu je podmíněna také jeho uspořádáním. Podle tvaru buněk se epitely člení na **dlaždicový, kubický a cylindrický**. Podle počtu vrstev jsou to epitely **jednovrstevné a vícevrstevné**. Podle morfologických a funkčních vlastností rozdělujeme epitely na **krycí a žláznový**.

Krycí epitel se nachází na povrchu těla, v tělních dutinách a orgánech rourovitého tvaru. Jeho funkce je především ochranná. Jedná se o již zmíněné epitely jednovrstevné či vícevrstevné, podle tvaru buněk dlaždicové, kubické a cylindrické.

Buňky **žlázového epitelu** přetvářejí přijaté látky, které pak vylučují do vnějšího nebo vnitřního prostředí. Takové buňky nebo soubory buněk jsou označovány jako **žlázy**. Produktem žláz jsou exkreta (odpadní látky – pot, moč), sekreta (vylučované exokrinními žlázami – s vnější sekrecí) nebo inkreta (hormony vylučované žlázami s vnitřní sekrecí – endokrinní žlázy).

Sekrece je proces, při kterém nejprve dochází k příjmu látek do žlázových buněk. Dále dochází k syntéze výměšků, která je řízena jádrem buňky a probíhá v cytoplazmě. Velmi důležitou úlohu v tomto procesu hrají ribozomy, z kterých je produkt převáděn do endoplazmatického retikula, dále pak do Golgiho komplexu, kde se mění v sekreční kapénky. Finální sekret je z buňky vylučován různým způsobem. Existují tři základní typy sekrece: merokrinní, apokrinní a holokrinní.

Při **merokrinní sekreci** buňka nemění svůj tvar. Při *exocytóze* se membránový obal sekreční kapénky spojí s cytoplazmatickou membránou a obsah je vyloučen ven z buňky. Tímto způsobem se například vylučují bílkoviny ze sekrečních buněk mléčných alveolů. Dalším typem merokrinní sekrece je difúze vody a aktivní transport iontů.

Podstatou **apokrinní sekrece** je odškrcení apikálního pólu buňky, který je naplněný sekretem. Apokrinní sekrecí jsou kupříkladu vylučovány tukové kapénky ze sekrečních buněk mléčných alveolů.

Holokrinní sekrece je charakteristická tím, že po naplnění cytoplazmy žlázových buněk sekretem dochází k jejich rozpadu a celé buňky se pak stávají součástí sekreční masy. Příkladem je produkce kožního mazu v mazových kožních žlázách.

3.2 Pojivová tkáň

Pojivové tkáně vyplňují prostory mezi orgány a spojují jiné druhy tkání (**vazivo**) nebo tvoří oporu pro měkké části těla zvířat (**chrupavka, kost**). Pojivové tkáně se skládají z buněk a mezibuněčné hmoty, která je hojně zastoupena a určuje vlastnosti pojiv. Konzistence mezibuněčné hmoty je buď polotekutá (vazivo), tuhá (chrupavka) nebo tvrdá (kost). Je určena skladbou amorfni hmoty a množstvím, uspořádáním a typem vláknité složky.

3.2.1 Vazivová tkáň

Vazivová tkáň je složena z buněk, které určují skladbu a konzistenci mezibuněčné hmoty. Buněčná složka je zastoupena různými typy buněk, jejichž přítomnost je dána typem vaziva. Některé buňky mají stálou polohu (fixní), jiné mohou vycestovat z tkáně nebo do ní

vcestovat (volné – bloudivé buňky). Fixními buňkami jsou fibrocyty, retikulární buňky a tukové buňky. Mezi volné buňky patří histiocyty, žírné buňky, plazmatické buňky a leukocyty. Mezibuněčná hmota je produkována buňkami. Je vylučována do mezibuněčných prostorů, kde polymerizuje. Tak dochází k vytvoření amorfni a fibrilární složky. Amorfni hmota je průhledná homogenní substance složená z komplexu glykozaminoglykanů s bílkoviny. Fibrilární hmota je diferencována z amorfni, tvoří ji kolagenní, elastická a retikulární vlákna.

Kolagenní vlákna mají bílou barvu, nacházejí se téměř ve všech typech vaziv, jsou produkována fibrocyty a retikulocyty. Jsou velmi pevná na tah, a proto jsou součástí některých vazů a především šlach. Kolagenní vlákno má tloušťku 1 – 12 μm . Je složeno z vláček (fibril) o tloušťce 0,3 – 0,5 μm . Fibrily se skládají z mikrofibril, které jsou tvořeny tropokolagenem.

Elastická vlákna mají žlutou barvu. Jejich tloušťka je 1 – 10 μm . Skládají se ze svazečků mikrofibril, jejichž podstatou je protein elastin. Tento protein umožňuje elastickým vláknům vysokou pružnost. Pro tuto vlastnost se elastická vlákna nachází například ve stěnách velkých cév a některých vazech páteře.

Retikulární vlákna jsou jemnější než předchozí dva typy vláken, jejich tloušťka je 0,1 – 0,5 μm . Tato vlákna se větví a vytváří prostorovou síť. Stavební složkou těchto vláken je bílkovina retikulin. Tato vlákna se nachází především v retikulárním vazivu.

Typy vaziva:

1. **Embryonální** – jedná se o embryonální vazivovou tkáň, z které se diferencují všechny typy pojiv. Je tvořeno z buněk hvězdicovitého tvaru, které vytváří prostorovou síť, která je vyplněna amorfni hmotou.
2. **Retikulární** – skládá se z retikulárních vláken a **retikulocytů**. Retikulocyty jsou buňky hvězdicovitého tvaru, které vytváří prostorovou síť, která je oporou pro volné buňky ve slezině, játrech, kostní dřeni a mízní uzlině. Retikulocyty se mohou měnit ve fagocytující buňky, a proto mají také důležitou úlohu v obranném systému organismu.
3. **Tukové** – toto vazivo má funkci rezervoáru energie, tepelného izolátoru a ochranných polštářů. Je tvořeno převážně **tukovými buňkami** (adipocyty) a jen z malé části mezibuněčnou hmotou. Tukové buňky mají kulovitý tvar. V cytoplazmě ukládají tukové kapénky. Tuková tkáň se nachází především v podkoží, kde tvoří tukové polštáře.

4. **Kolagenní** – nejrozšířenější vazivo, v kterém převažují kolagenní vlákna.

Řídké kolagenní vazivo má měkkou konzistenci, umožňuje pohyb orgánů nebo jejich částí proti sobě, vyplňuje mezery mezi orgány, spojuje části orgánů. Obsahuje kolagenní a elastická vlákna, amorfni hmotu a buněčnou složku. Nejpočetnějšími fixními buňkami tohoto vaziva jsou **fibrocyty**. Tyto buňky produkují největší část mezibuněčné hmoty tohoto vaziva. Z fixních buněk jsou to dále **tukové buňky** a **nediferencované buňky mezenchymu**. Nejčastějšími volnými buňkami jsou **histiocyty**. Jedná se vlastně o volné makrofágy, které mají fagocytární schopnost. **Žírné buňky** se nachází podél malých cév, v řídkém vazivu střeva, štítné žlázy apod. Tyto buňky produkují histamin a serotonin (zvyšují propustnost krevních kapilár), dále pak heparin (antikoagulační faktor). **Plazmatické buňky** produkují protilátky, nachází se ve vazivu červené kostní dřeně, mízních orgánů, trávicí a dýchací soustavy. Bloudivé krevní buňky jsou leukocyty, které vycestovaly z krevních kapilár do řídkého kolagenního vaziva.

Husté kolagenní vazivo – v tomto vazivu převažuje vláknitá složka (kolagenní vlákna). Toto vazivo je odolné proti mechanickému namáhání.

Husté kolagenní vazivo neuspořádané je tvořeno plst'ovitě orientovanými kolagenními vlákny, na která nasedají fibrocyty. V tomto vazivu je málo elastických vláken. Nachází se např. v síťovité vrstvě škůry, v ochrůstavici a okostici.

Husté kolagenní vazivo uspořádané je typické pro šlachy a vazy. Ve šlachách jsou kolagenní vlákna uspořádána rovnoběžně ve směru tahu. Tato vlákna jsou uspořádána do primárních a sekundárních svazků, které jsou obaleny řídkým vazivem. Mezi svazky kolagenních vláken se nachází fibrocyty. Vazy mají podobnou skladbu jako šlachy, ale kolagenní vlákna a fibrocyty nejsou uspořádány pravidelně.

5. **Elastické** – obsahuje především elastická vlákna, která jsou uspořádána do svazků. Svazky elastických vláken jsou obaleny tenkou vrstvou řídkého kolagenního vaziva, které je doplněno plochými fibrocyty. Příkladem elastického vaziva jsou hlasivkové vazy.

3.2.2 Chrupavková tkáň

Chrupavka se skládá z **chondrocytů** a mezibuněčné hmoty. Mezibuněčná hmota v chrupavce převládá, dělí se na amorfni a vláknitou. Typickými vlastnostmi chrupavky jsou pevnost a pružnost. Tyto vlastnosti chrupavce dodávají proteoglykany, které se nachází

v amorfni hmotě. Vlákniatá složka je tvořena kolagenními nebo elastickými vlákny. Buňky chrupavky se nacházejí v lakunách, což jsou dutinky tuhé mezibuněčné hmoty. **Chondroblastocyty** (chondroblasty) jsou umístěny v povrchových vrstvách chrupavky. Tyto buňky se diferencují ve zralé chondrocyty kulovitěho tvaru, které jsou uloženy v hlubších vrstvách chrupavky, a to buď samostatně anebo ve skupinách. Izogenní skupiny chondrocytů vznikají dělením chondroblastocyty, kdy tuhá konzistence mezibuněčné hmoty způsobí, že dva chondrocyty zůstávají pospolu v jedné lakuně. Chrupavky jsou obaleny tuhou vazivovou blánou, která se nazývá ochrustavice. Cévy ochrustavice vyživují chrupavku. Ochrustavice se nenachází na kloubních chrupavkách.

Podle stavby mezibuněčné hmoty se chrupavky rozdělují na sklovitou, elastickou a fibrózní.

Mezibuněčná hmota **sklovité chrupavky** obsahuje především amorfni složku. Mikrofibryly jsou uspořádány nepravidelně podle tlakových poměrů v chrupavce. Chondrocyty tvoří skupiny chondrocytů. Sklovitá chrupavka pokrývá kloubní plochy, dále tvoří například žební chrupavky, prstence průdušnice a některé chrupavky hrtanu (konvicovité, štítná a prstencovitá).

Elastická chrupavka je pružná díky elastickým vláknům, které se nachází v mezibuněčné hmotě. Přítomna jsou rovněž kolagenní vlákna, ale jen v malém množství. Elastická vlákna vytváří husté síť, které obalují rovnoměrně rozptýlené chondrocyty. Elastická chrupavka se nachází například v ušním boltci, příklopce a růzkatých chrupavkách hrtanu.

Fibrózní chrupavka má obdobnou stavbu jako sklovitá chrupavka, ale kolagenní vlákna jsou silná a uspořádaná do rovnoběžných svazků, což umožňuje odolnost této chrupavky vůči tlaku a tahu. Amorfni hmoty je ve fibrózní chrupavce minimální množství. Tento typ chrupavky tvoří např. meziobratlové ploténky a menisky kolenního kloubu.

3.2.3 Kostní tkáň

Kosterní tkáň má podpůrnou a ochrannou funkci, a to díky mineralizaci mezibuněčné hmoty, která jí poskytuje pevnost a tvrdost. Obsahuje asi 95 % z celkového množství vápníku a fosforu v těle. Díky tomu je také zásobárnou minerálních látek. Kostní tkáň je však tkání dynamickou. V závislosti na podmínkách růstu a vývoje, ale i pod vlivem výživy a mechanických změn (tah, tlak), dochází neustále k odbourávání a přestavbě kostí. Mění se tak vnitřní struktura, ale i vnější tvar a vlastnosti kosti. Takto se například udržuje rovnováha

mezi podpůrnými funkcemi kostry a zvyšování tělesné hmotnosti během růstu zvířat. V kostní tkáni převažuje mezibuněčná hmota nad buňkami. Kostní buňky jsou osteoblastocyty, osteocyty a osteoklastocyty.

Osteoblastocyty (osteoblasty) jsou mladé buňky kostní tkáně, které syntetizují mezibuněčnou hmotu. Tyto buňky se přeměňují ve zralé **osteocyty**, které jsou obklopeny mezibuněčnou hmotou, nacházejí se v lakunách. Osteocyty jsou vybaveny cytoplazmatickými výběžky, které probíhají kostními kanálky až ke krevním cévám. Vzájemné propojení kostních kanálků zprostředkovává látkovou výměnu osteocytů. **Osteoklastocyty** (osteoklasty) jsou buňky, které jsou schopné rozrušování a resorpce kostní tkáně při osifikaci, ale i při přestavbě kostí.

Mezibuněčná hmota je složena ze svazků kolagenních vláken a z amorfní hmoty, která je mineralizovaná. Kolagenní vlákna dodávají kostem pružnost a amorfní hmota tvrdost. Minerální složku kostní tkáně tvoří krystaly solí vápníku a fosforu, dále pak uhličitán vápenatý, fosforečnan hořečnatý a chlorid sodný. Anorganická hmota tvoří 65 % kostní tkáně.

Kostní tkáň se rozděluje podle uspořádání vláken v amorfní hmotě na vláknitou a lamelární kostní tkáň:

Vláknitá kostní tkáň – kolagenní vlákna jsou orientována plst'ovitě. V lakunách se nacházejí hustě rozvětvené osteocyty. V dospělosti se u hospodářských savců vyskytuje v podobě kostních hrbolů a drsnatin.

Lamelární kostní tkáň – tvoří většinu kostí kostry hospodářských zvířat. Je uspořádána do lamel, kdy každá lamela je tvořena rovnoběžně uspořádanými svazky kolagenních vláken, mezi kterými je mineralizovaná hmota. Jednotlivé lamely se k sobě přikládají a uzavírají mezi sebou osteocyty. Tento typ kostní tkáně se dále člení na houbovitou a kompaktní kostní tkáň.

Houbovitá (spongiózní) kostní tkáň – trámce kostních lamel se rozvětvují na způsob houbovité struktury. Mezi trámci se nachází dutinky, které jsou vyplněné kostní dřeví. Tento typ kostní tkáně vyplňuje hlavice dlouhých kostí, dále se nachází uvnitř plochých a krátkých kostí.

Kompaktní kostní tkáň – tvoří povrchy kostí. Nejtlustší kompaktní kostí tkáň se nachází v těle dlouhých kostí, zde ohraničuje dřevňovou dutinu. Kostní lamely této kostní tkáně jsou koncentricky uspořádané. Základní stavební jednotkou kompaktní kostní tkáně je osteon (Haversův systém lamel).

3.3 Svalová tkáň

Svalová tkáň umožňuje pohyb organismu a jeho orgánů. Pohyb je zajišťován aktivním smrštěním svalové tkáně (kontraktilitou). Tato schopnost je vázána na myofilamenta (mikrovláčenka). Jedná se o aktinová a myozinová myofilamenta, jejichž podstatou jsou proteiny aktin a myozin. Svalová tkáň vzniká z mezodermu. Dělí se na hladkou svalovou tkáň, příčně pruhovanou kosterní svalovou tkáň a srdeční svalovou tkáň.

3.3.1 Hladká svalová tkáň

Tato svalová tkáň se skládá z **hladkosvalových buněk** vřetenovitého tvaru s délkou 50 – 100 μm . Ve střední rozšířené části hladkosvalových buněk se nachází tyčinkovité jádro. Hladkosvalové buňky vytvářejí svazky (např. vzpřimovač chlupu v papilární vrstvě škály) nebo ploché listy (vnitřnosti). Buňky této svalové tkáně se k sobě těsně přikládají, jsou spojeny malým množstvím mezibuněčné hmoty.

Hladká svalovina nepodléhá vůli jedince, je řízena autonomním nervstvem. Smršťuje se pomalu, vytrvale, prakticky bez únavy.

3.3.2 Příčně pruhovaná kosterní svalová tkáň

Základní stavební a funkční jednotkou této svalové tkáně je **svalové vlákno** (myofibra). Jedná se o soubuní (syncytium), což je mnohjaderný útvar vzniklý splynutím velkého počtu buněk. Kosterní svalová tkáň tvoří kosterní svaly, kožní svaly, svaly jazyka, hrtanu, okohybné svaly atd. Příčně pruhovaná kosterní svalová tkáň je ovládána vůli jedince. Oproti hladké svalové tkáni se smršťuje rychleji a s velkým pracovním efektem.

Svalové vlákno dosahuje délky 1 – 40 cm a tloušťky 10 – 100 μm . Svalové vlákno má válcovitý tvar a jeho tloušťka závisí na věku, pohlaví, druhu zvířete, ale samozřejmě i na zatěžování svalů. Svalové vlákno se skládá ze svalových vláček (myofibril), každé svalové vláčenko se skládá z 1000 – 2000 myofilament. Aktinových myofilament se v myofibrile nachází asi dvakrát více než myozinových. Střídání aktinových a myozinových myofilament způsobuje příčné pruhování.

Všechny myofibrily svalového vlákna se smršťují současně. Při svalovém smrštění dochází k přeměně chemické energie na energii mechanickou. Tvorba a rozpad komplexu aktinu a myozinu jsou procesy, které jsou rozhodující pro svalové zkrácení.

Každé svalové vlákno je zásobováno živinami prostřednictvím 3 – 5 krevních kapilár. Kyslík z hemoglobinu na sebe váže myoglobin (vzniká oxymyoglobin). Obsah této bílkoviny je určující pro klasifikaci na červená a bílá svalová vlákna.

3.3.3 Srdeční svalová tkáň

Příčně pruhovaná srdeční svalová tkáň se skládá ze **srdečních svalových buněk (kardiomyocytů)**. V cytoplazmě těchto buněk se nachází příčně pruhované myofibrily. Příčné pruhování je opět způsobeno uspořádáním aktinových a myozinových myofilament. Kardiomyocyty jsou cylindrické buňky s výškou 100 – 150 μm a tloušťkou 10 – 20 μm . Pro intenzivní kontraktilní činnost této svaloviny obsahují kardiomyocyty velké množství tukových kapének a glykogenu. Kardiomyocyty se spojují do trámců. Trámce těchto buněk probíhají rovnoběžně, ale nachází se mezi nimi šikmé spojky, díky kterým se vytváří prostorová síť, jejíž volné prostory jsou vyplněny krevními a mízními kapilárami. Srdeční svalová tkáň není ovládána vůlí jedince, nepodléhá únavě.

3.4 Nervová tkáň

Nervová tkáň je základním stavebním prvkem nervové soustavy. Nervová soustava je pak nejvyšším regulačním systémem organismu, který zajišťuje zachování optimálního vztahu mezi vnějším prostředím a organismem. Nervová tkáň je uzpůsobena k přijímání podnětů, vedení, zpracování a předávání vzruchů. Jedná se tedy o dvě základní funkce, které zajišťuje nervová tkáň, a to dráždivost a vodivost.

Nervová tkáň tvoří centrální nervový systém (mozek a mícha) a periferní nervový systém (nervy a nervová ganglia). Nervová tkáň se skládá z nervových buněk (neuronů) a podpůrných buněk (neuroglie).

Neuron se skládá z těla neuronu, výběžků a nervových zakončení. Existují neurony multipolární (mnoho dendritů a jeden neurit), bipolární (jeden dendrit a jeden neurit) nebo unipolární, které jsou vybaveny pouze jedním neuritem.

Tělo neuronu má velikost od 5 do 150 μm . Centrálně je uloženo velké kulovité jádro, cytoplazma obsahuje všechny typy buněčných organel, buněčné inkluze a neurofibrily.

Výběžky neuronů jsou buď dendrity, nebo neurity. **Dendrity** jsou dostředivými výběžky, **neurity** výběžky odstředivé. Neurit je vždy jediným odstředivým výběžkem neuronu. Jeho délka je od několika μm až po 100 cm. Nejdelší neurity pak inervují svaly končetin. Nervová vlákna jsou dlouhé výběžky nervových buněk (dendrity i neurity), které jsou obaleny nervovými pochvami. V centrální nervové soustavě vytváří nervové dráhy, mimo centrální nervovou soustavu nervy.

Nervová zakončení zajišťují kontakty mezi neurony (synapse) nebo spojení s jinou tkání (periferní nervová zakončení). V nervové buňce se vzruch šíří jako biopotenciál, mezi

buňkami je přenášen pomocí mediátorů (neurotransmiterů). **Synapse** (nervové zápoje) jsou místa, kde dochází ke kontaktu mezi neurony. Pomocí synapsí a zmíněných mediátorů dochází k přenosu nervového vzruchu mezi nervovými buňkami. Celý nervový systém pak představuje soustavu různě vzájemně propojených neuronů, což umožňuje řízení organismu. **Periferní nervová zakončení** jsou koncové úseky nervových vláken, které se nachází mimo nervový systém. Pokud je tvoří dendrit, jedná se o senzitivní nervové zakončení (receptor), které slouží k přijímání podnětů. V případě neuritu se jedná o motorické nervové zakončení, které slouží k předávání vzruchů výkonným orgánům.

Mezi senzitivní nervová zakončení patří exteroceptory a interoceptory. Exteroceptory (čidla) přijímají podněty z vnějšího prostředí. Jedná se o podněty hmatové, čichové, zrakové, sluchové a chuťové. Interoceptory přijímají podněty z vnitřního prostředí a signály předávají do nervových center. Slouží k příjmu mechanickým a chemických podnětů ve stěnách vnitřností, dále se jedná o zakončení ve šlachách, svalech, kloubních pouzdech apod. pro vnímání tlaku, napětí a zatížení. Podle stavby se člení senzitivní nervová zakončení na volná a opouzdřená (smyslová tělíska). Příkladem volného nervového zakončení je takové, kdy dendrit vstupuje do tkáně, kde se rozvětjuje a koncovými větvemi se přikládá k povrchu epitelových nebo vazivových buněk. Ke smyslovým tělískům patří např. Vater-Paciniho tělísko k vnímání tlaku a Krauseho tělísko, které slouží k vnímání chladových podnětů.

Motorická nervová zakončení předávají impulsy především svalovině a žlázám. V příčně pruhované svalovině se jedná o motorickou ploténku. Ve žlázách, hladké a srdeční svalovině se koncové větve neuritu přikládají na příslušné buňky nebo na nich končí jako malé ztluštěniny.

Neurogliové buňky mají v nervové tkáni několik funkcí: podpůrnou, izolační, metabolickou, fagocytární, reparativní a sekreční. Patří mezi ně ependymové buňky, astrocyty, oligodendrocyty, mikroglie. Ependymové buňky vystylají dutiny centrální nervové soustavy, tvoří epitel ependym. Tyto buňky se podílejí na tvorbě mozkomíšního moku a jeho proudění. Astrocyty se nacházejí v centrální nervové soustavě a plní funkce podpůrné, trofické a reparativní. Oligodendrocyty obklopují těla neuronů v šedé hmotě centrální nervové soustavy. Mikroglie zastávají funkci fagocytární.

4 Kosterní soustava

Kosterní soustava představuje soubor kostí a chrupavek, které jsou spolu navzájem pevně nebo pohyblivě spojené. Kostra je s ohledem na druh zvířete složena z různého počtu kostí, což je dáno především druhově odlišným počtem obratlů, žeber a prstů.

Kostra tvoří oporu celého těla, vytváří stěny různých dutin a chrání důležité orgány těla. Spolu se svalovou soustavou tvoří pohybový aparát. Dalšími funkcemi kosterní soustavy je krvetvorná činnost a biochemismus minerálních látek.

Kostra představuje podstatnou část těla zvířat, u skotu tvoří asi 9 – 12 % živé hmotnosti, u prasete 5 – 9 % živé hmotnosti.

Podle velikosti jsou v kostře rozlišovány kosti dlouhé, krátké a ploché. Dlouhé kosti se na končetinách označují jako kosti rourovité. Střední část dlouhé kosti se nazývá diafýza, rozšířené konce dlouhé kosti se označují jako epifýzy (Obr. 1). Krátké kosti neobsahují dřevnou dutinu. Nacházejí se na místech těla, kde vznikají malé pohyby. Ploché kosti mají tvar ploten. Typickými plochými kostmi jsou lebeční kosti a lopatka.

Povrch kostí je buď hladký anebo do různé míry drsný. Hladký povrch kostí se nachází u kloubního spojení, která mají různý tvar (hlavice, kloubní hrbol, kladka). Vyvýšeniny na kostech slouží k upevnění svalů, šlach a vazů. Podle tvaru jsou nazývány jako hrbol, hrbolek, drsnatina, výběžek, hřeben, trn a podobně. Prohlubně na kostech se označují jako jamka, jáma, brázda, zářez, štěrbina atd. Různý tvar kostí slouží k jejich vzájemnému spojení a umožňuje tak pohyb.

Kost je tvořena kostní tkání, okosticí a kostní dřeví. Kompaktní a spongiózní kost je tvořena lamelární kostní tkání, kostní hrboly a drsnatiny jsou tvořeny vláknitou kostní tkání. Kostní tkáň je doplněna chrupavčitou tkání, která vytváří ploténky sklovité chrupavky pokrývající kloubní výběžky a kloubní jámy. Chrupavkové ploténky se rovněž vyskytují jako růstové chrupavky na rozhraní mezi epifýzou a diafýzou rourovitých kostí.

Okostice je vazivovou blánou, která pokrývá povrch kosti (až na kloubní plochy), spojuje tedy kost s okolními orgány. Umožňuje růst kosti do tloušťky, krevní zásobení a inervaci kosti a obnovu kosti.

Kostní dřev je výplní dutin dlouhých kostí, dále vyplňuje dutinky mezi trámci a lamelami spongiózní kosti. Skladba kostní dřevě je závislá na věku zvířat. Osteoblastická dřev je přítomna ve vyvíjejících se a rostoucích kostech. Z této kostní dřevě vzniká červená kostní dřev, která je převažující kostní dřeví u narozených mláďat. Tuto dřev tvoří retikulární

vazivo s krevními vlásečnicemi. Retikulocyty se dělí a postupně z nich vznikají erytrocyty. S věkem se fibrocyty červené kostní dřevě mění na tukové buňky, a tak vzniká žlutá kostní dřevě. Ze žluté kostní dřevě se ve stáří vyvíjí šedá kostní dřevě, která se může vyvíjet rovněž při závažných onemocněních a podvýživě.

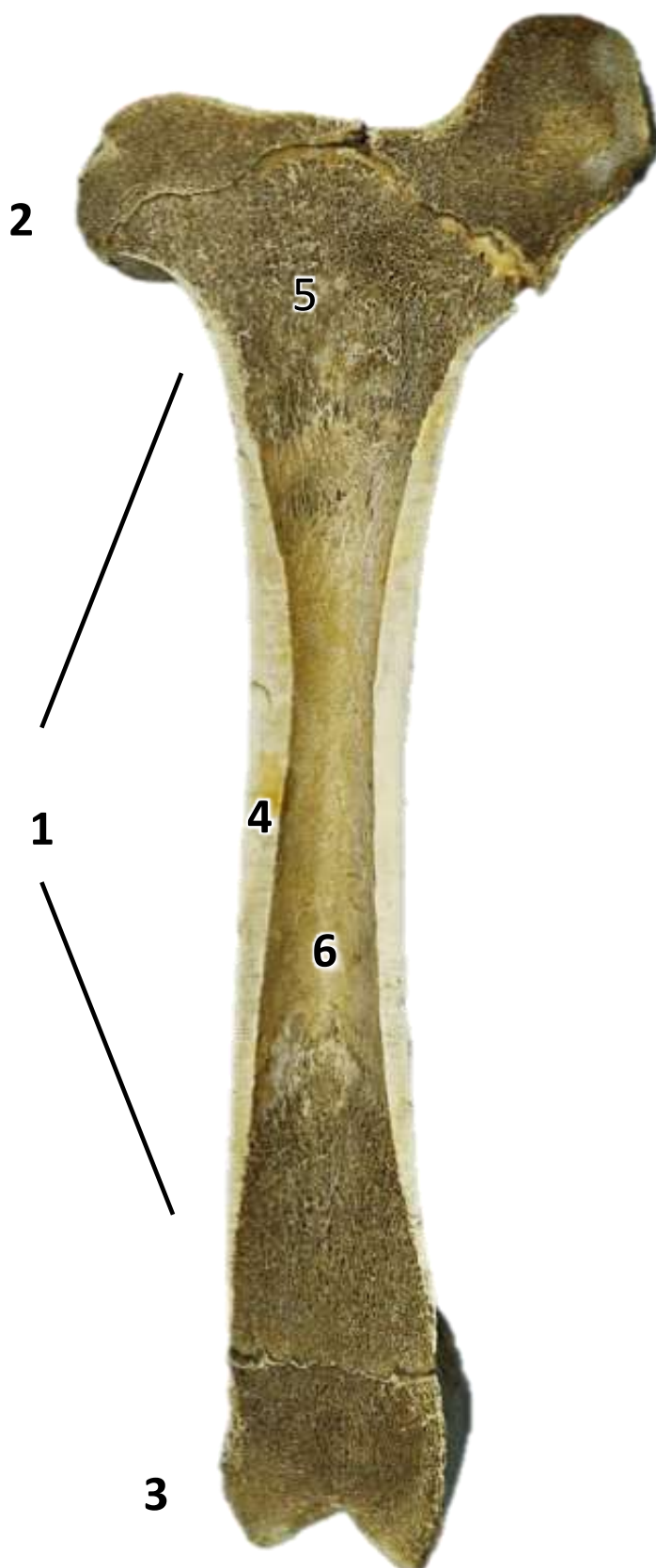
V kostře jsou kosti spojeny pomocí kloubů a spon. V kloubu se kosti spojují dotykem kloubních ploch, které jsou pokryty sklovitou chrupavkou. Vlastní spojení kostí umožňuje kloubní pouzdro, které uzavírá kloubní dutinu vyplněnou kloubním mazem. Kloubní maz snižuje tření mezi kloubními plochami, zvyšuje jejich přilnavost a zároveň vyživuje kloubní chrupavky. V některých kloubech se nachází vazivové chrupavky ve tvaru disku, které vyrovnávají nerovnosti kloubních ploch (např. menisky v kolenním kloubu). Pokud se v kloubu spojují dvě kosti, jedná se jednoduchý kloub, v případě spojení tří a více kostí je kloub označován jako složitý. Rozsah pohybu kloubů závisí na tvaru kloubních ploch. Podle tvaru kloubních ploch se rozlišují klouby: kulovitý (ramenní a kyčelní), sedlovitý, válcovitý, kladkový (klouby prstů, loketní kloub), plochý (kloubní výběžky obratlů).

Na rozdíl od kloubů umožňují spony malou pohyblivost, jedná se o velmi pevná spojení. Vazivová spona představuje spojení kostí pomocí kolagenního nebo elastického vaziva. Příkladem je spojení loketní a vřetenní kosti. Při chrupavkové sponě jsou kosti spojeny vazivovou chrupavkou, která umožňuje spojení kostí, které jsou střídavě namáhány tlakem a tahem (např. meziobratlové ploténky, pánevní spona). Kostní spona vzniká osifikací některé z předchozích typů spon. Je to spojení nepohyblivé (např. srůst křížových obratlů v křížovou kost).

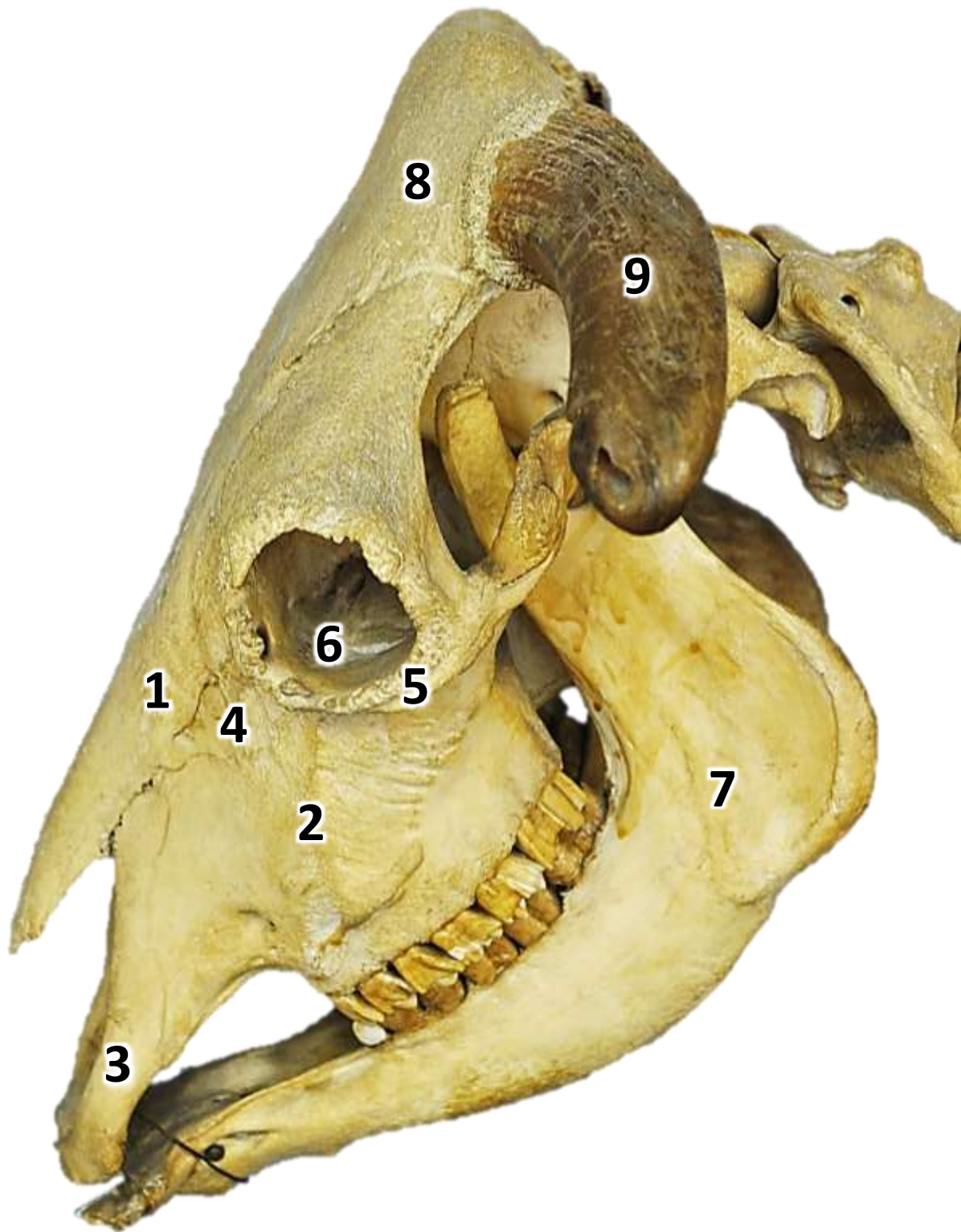
Tabulka 1: Osová kostra.

Kostra hlavy – lebka (Obr. 2 – 6)	Mozková část (neurokranium)	párové kosti	čelní temenní spánková
		nepárové kosti	tylní základní klínová čichová
	Obličejová část (splanchnokranium)	párové kosti	horní čelist dolní čelist řezáková nosní slzná jařmová patrová křídlatá
		nepárové kosti	radličná jazylka (Obr. 4) rypáková (prase)
Kostra trupu (Obr. 7 – 18)	Páteř (Obr. 7 – 15)		obratle (krční, hrudní, bederní, křížové, ocasní)
	Žebra (Obr. 16 – 17)		pravá nepravá
	Hrudní kost (Obr. 18)		

Obrázek 1: Dlouhá kost (stehenní kost skotu). 1 - diafýza kosti, 2 - proximální epifýza, 3 - distální epifýza, 4 - kompaktní kostní tkáň, 5 - spongiózní kostní tkáň, 6 - dřevná dutina.



Obrázek 2: Lebka – pohled z levé strany (skot). 1 - nosní kost, 2 - horní čelist, 3 - řezáková kost, 4 - slzná kost, 5 - jařmová kost, 6 - očníce, 7 - dolní čelist, 8 - čelní kost, 9 - roh (rohový výběžek čelní kosti).



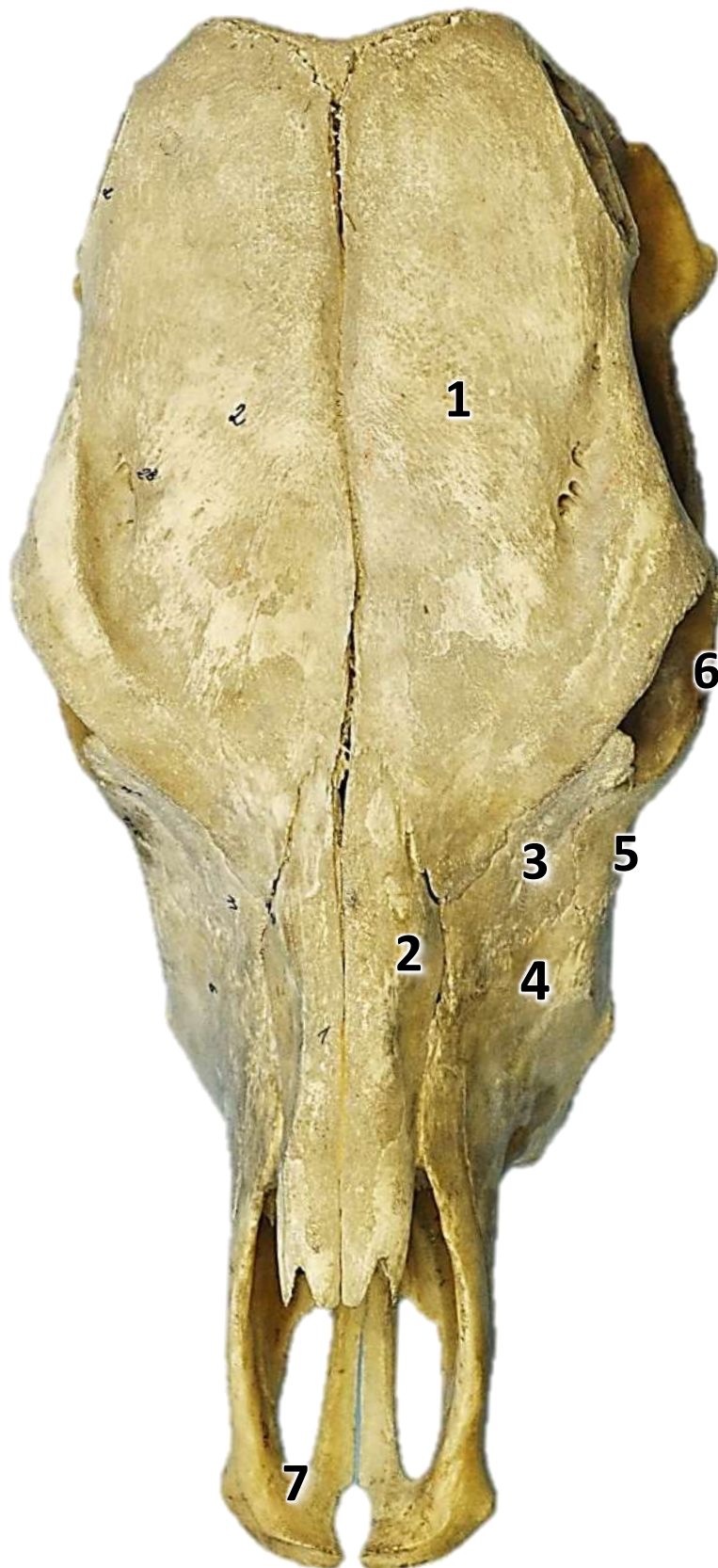
Obrázek 3: Rohový výběžek čelní kosti (skot).



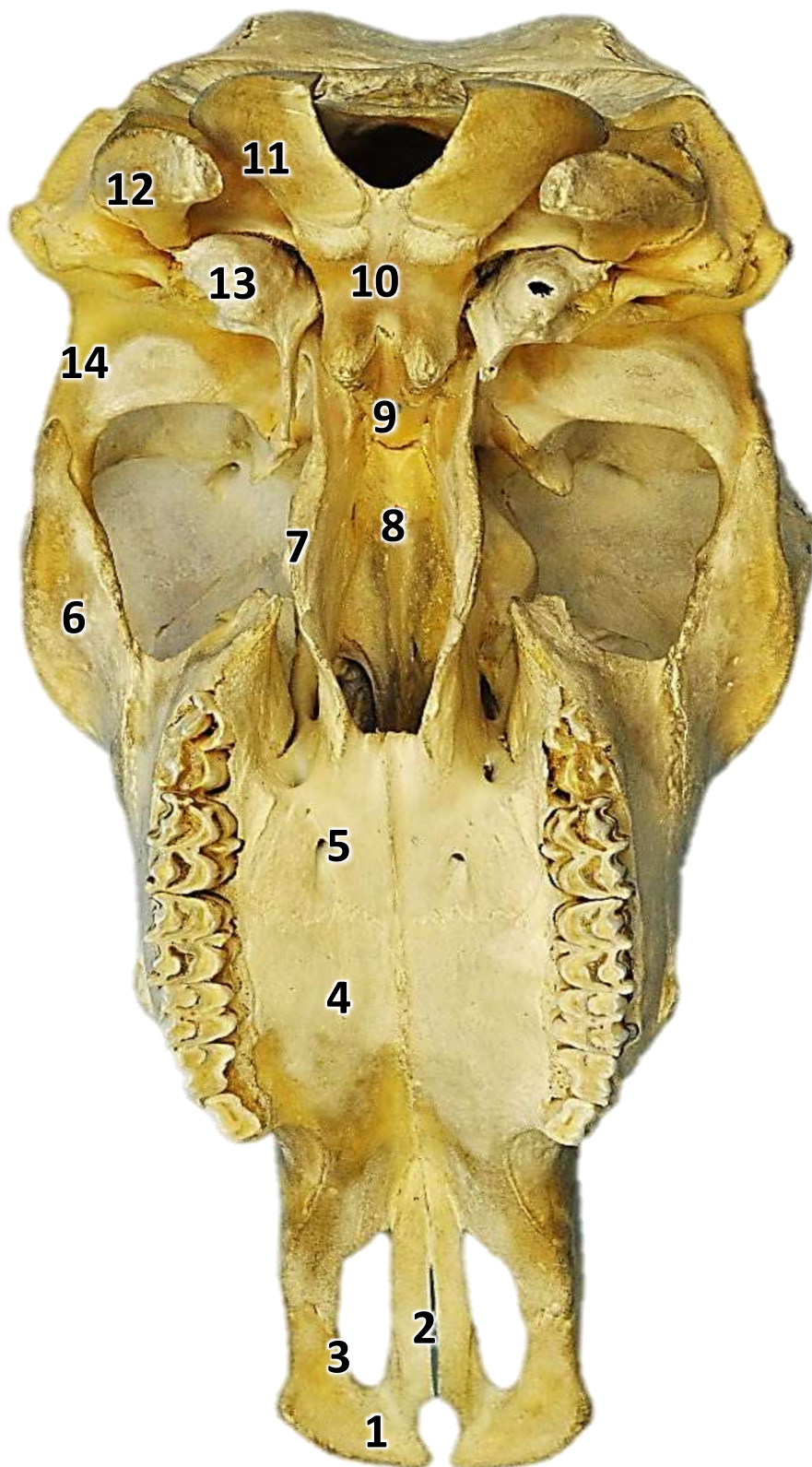
Obrázek 4: Jazylka (skot). 1 - tělo jazylky, 2 - hrtanové větve, 3 - velké větve.



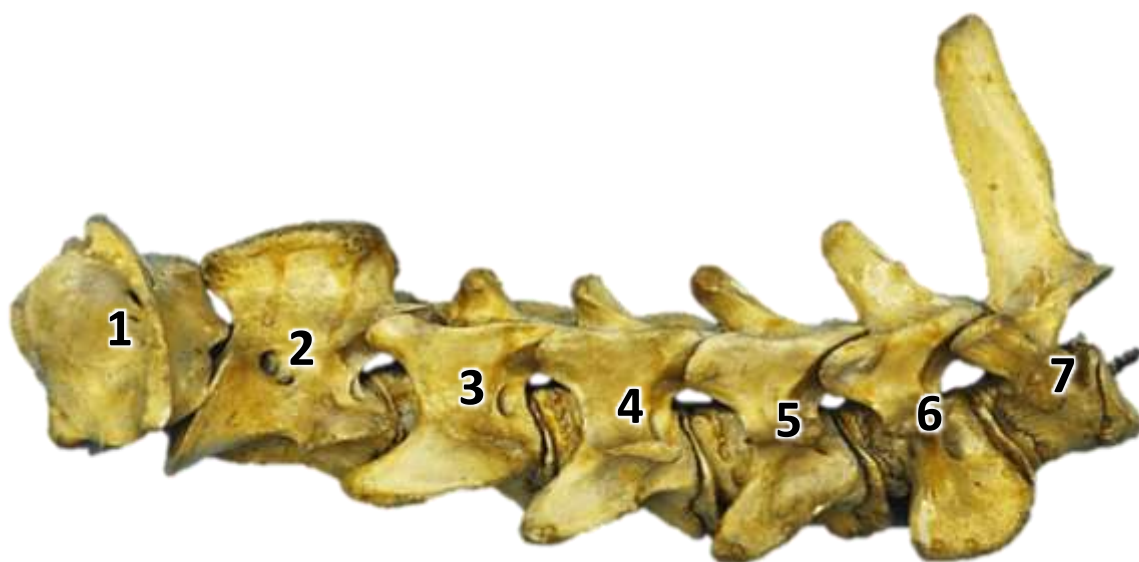
Obrázek 5: Lebka – pohled z dorzální strany (skot). 1 - čelní kost, 2 - nosní kost, 3 - slzná kost, 4 - horní čelist, 5 - jármová kost, 6 - očnice, 7 - řezáková kost.



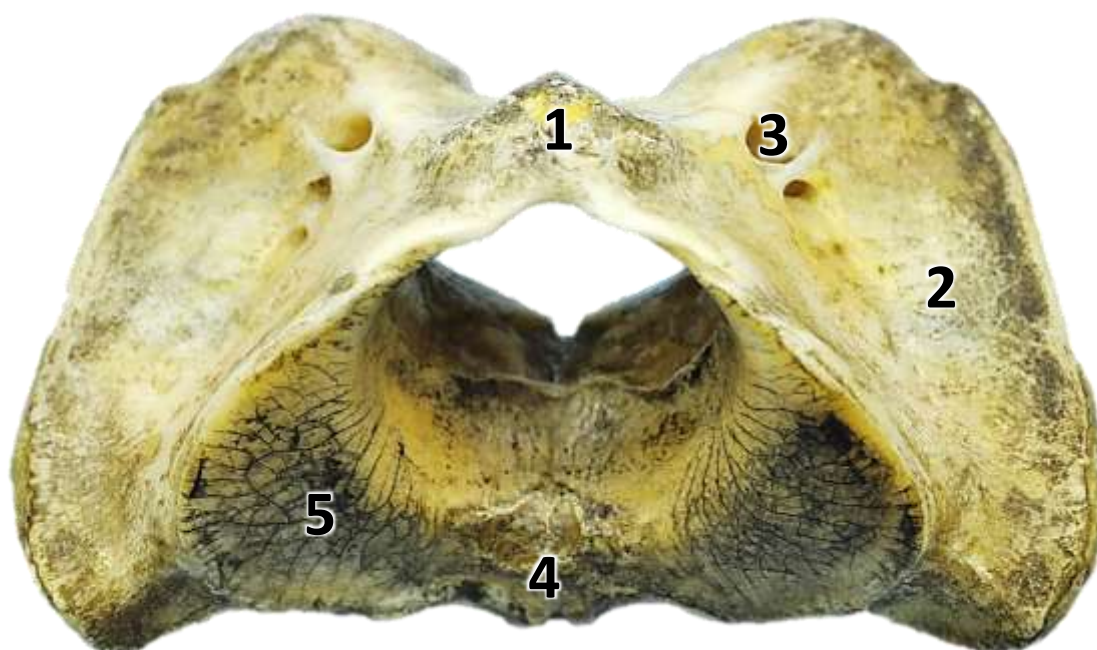
Obrázek 6: Lebka – pohled z ventrální strany (skot). 1 - tělo řezákové kosti, 2 - patrový výběžek řezákové kosti, 3 - nosní výběžek řezákové kosti, 4 - patrový výběžek horní čelisti, 5 - vodorovná deska patrové kosti, 6 - jařmová kost, 7 - křídlatá kost, 8 - radličná kost, 9 - tělo základní klínové kosti, 10 - tělo týlní kosti, 11 - kloubní hrbol týlní kosti, 12 - parakondylový výběžek týlní kosti, 13 - bubínková část spánkové kosti, 14 - šupina spánkové kosti.



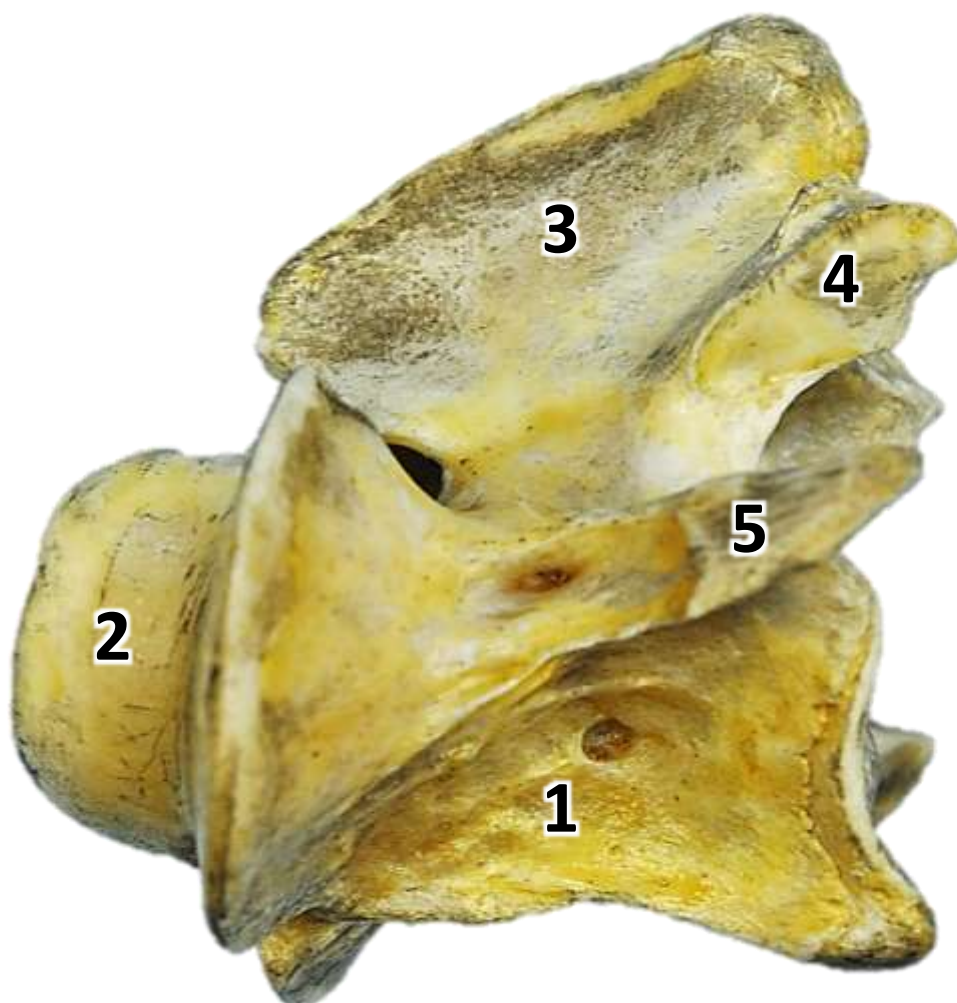
Obrázek 7: Krční obratle (skot). 1 - nosič, 2 - čepovec, 3 - 7 - třetí až sedmý krční obratel.



Obrázek 8: Nosič (skot). 1 - dorzální oblouk, 2 - křídlo nosiče, 3 - křídlový otvor, 4 - ventrální oblouk, 5 - kaudální kloubní jamka.



Obrázek 9: Čepovec (skot). 1 - tělo čepovce, 2 - zub čepovce, 3 - trnový výběžek, 4 - kaudální kloubní výběžek, 5 - příčný výběžek.



Obrázek 10: Hrudní obratle (skot). 1. - 13. hrudní obratel.



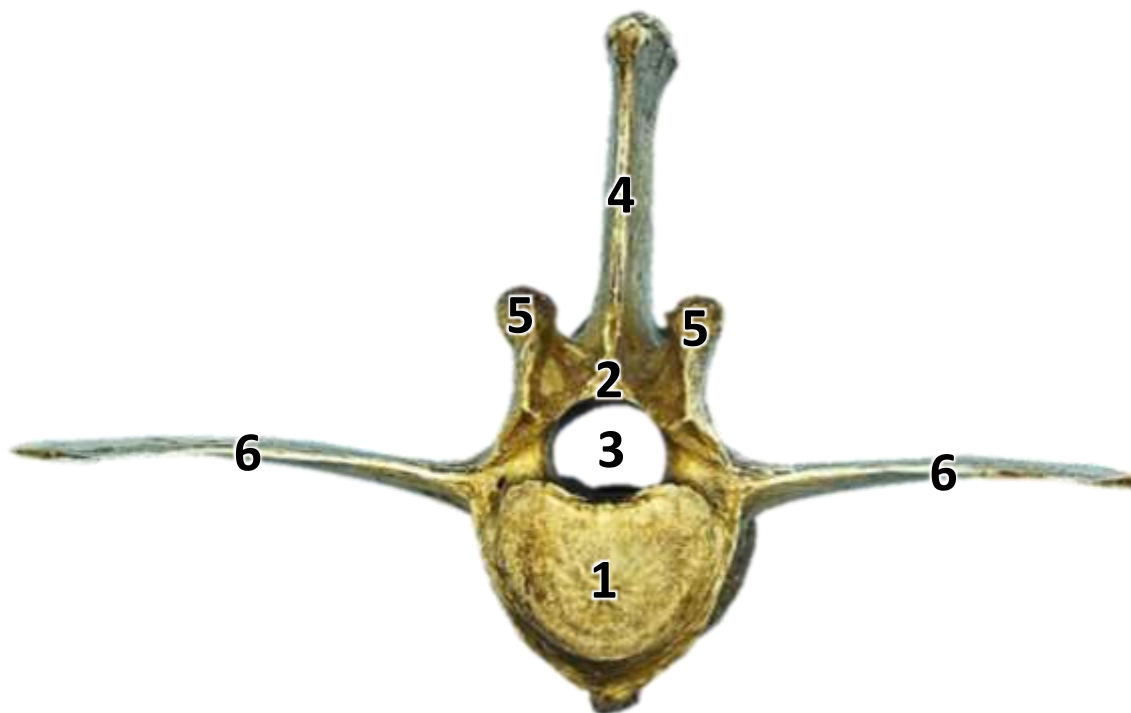
Obrázek 11: Hrudní obratel (skot). 1 - tělo obratle, 2 - hlava obratle, 3 - jáma obratle, 4 - trnový výběžek, 5 - kraniální kloubní výběžek, 6 - kaudální kloubní výběžek, 7 - příčný výběžek, 8 - kraniální žeburní jamka, 9 - kaudální žeburní jamka.



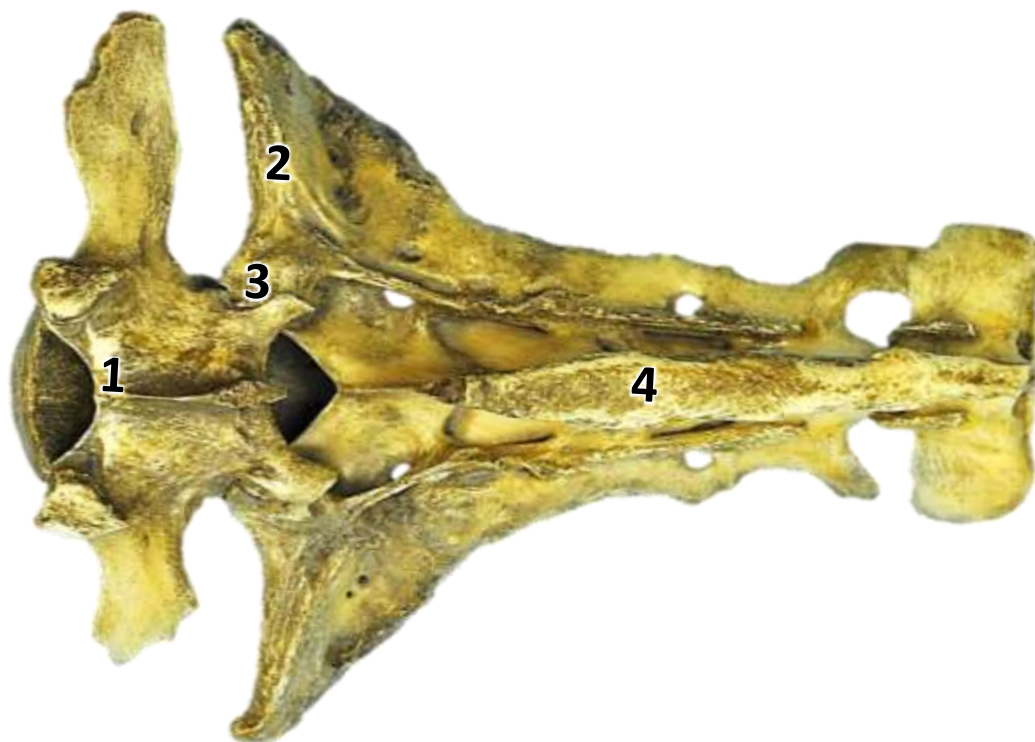
Obrázek 12: Bederní obratel (skot). 1 - trnový výběžek, 2 - žeburní výběžek, 3 - kraniální kloubní výběžek, 4 - kaudální kloubní výběžek.



Obrázek 13: Bederní obratel (skot). 1 - tělo obratle, 2 - oblouk obratle, 3 - obratlový otvor, 4 - trnový výběžek, 5 - kraniální kloubní výběžek, 6 - žeberní výběžek.



Obrázek 14: Křížové obratle - křížová kost (skot). 1 - poslední bederní obratel, 2 - křídlo křížové kosti, 3 - kraniální kloubní výběžek, 4 - hřeben křížové kosti.



Obrázek 15: Ocasní obratle (skot).



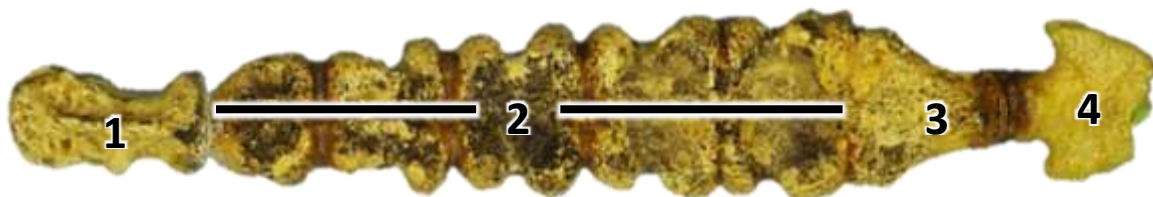
Obrázek 16: Žebra (skot).



Obrázek 17: Žebro (skot). 1 - tělo žebra, 2 - hrbolek žebra, 3 - krček žebra, 4 - hlavička žebra.



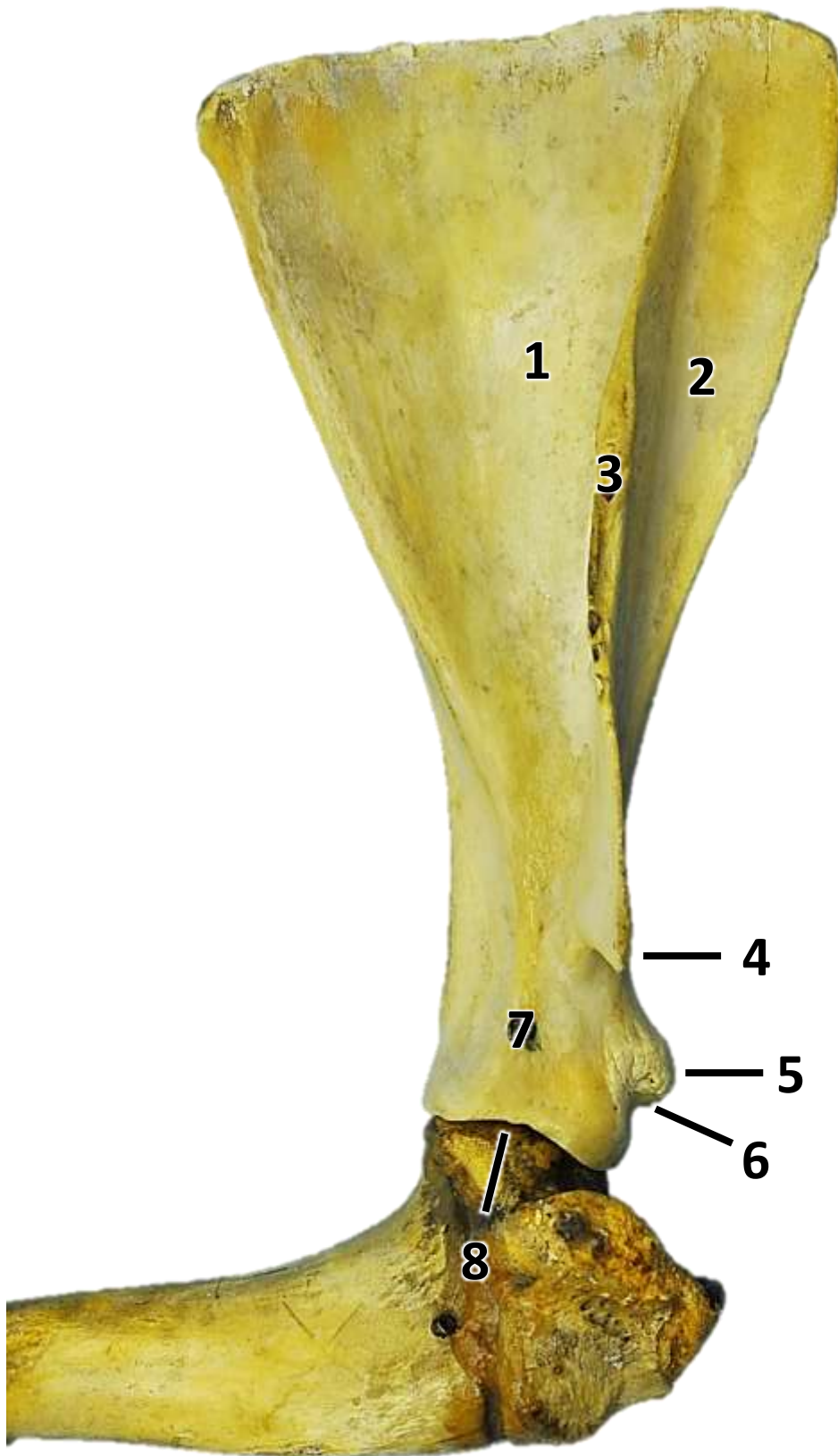
Obrázek 18: Hrudní kost (skot). 1 - rukojeť, 2 - tělo, 3 - mečový výběžek, 4 - mečová chrupavka.



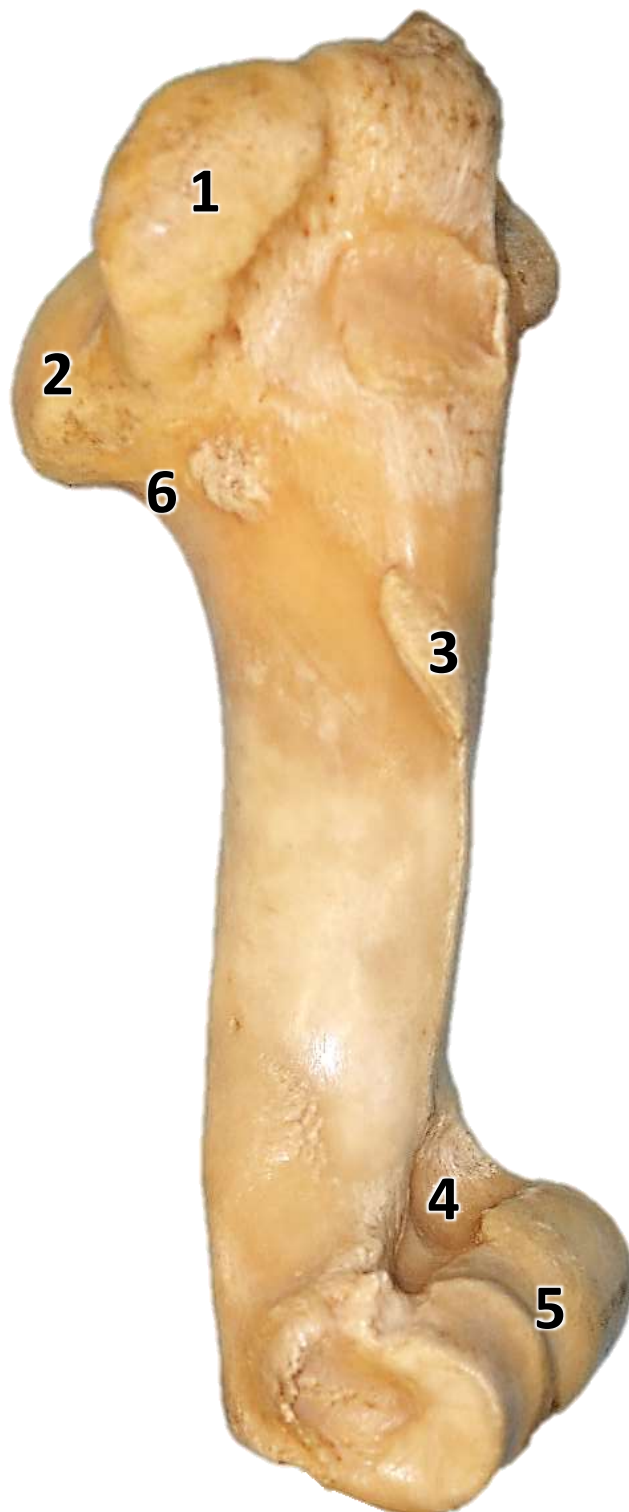
Tabulka 2: Kostra končetin.

Kostra hrudní končetiny	Kostra pletence	Lopatka
	Kostra volné končetiny	pažní kosti předloktí – vřetenní a loketní zápěstní kosti – vřetenní, střední, loketní, přídatná, první, druhá, třetí a čtvrtá zápěstní kost (dle druhu) záprstní kosti – 1. – 5. záprstní kost (dle druhu) kosti prstů – spěnková, korunková, paznehtní (špárková, kopytní, dráповá – dle druhu)
Kostra pánevní končetiny	Kostra pletence	pánevní kost – kyčelní, sedací, stydká
	Kostra volné končetiny	stehenní česka kosti bérce – holenní, lýtková zánártní kosti – hleznová, patní, střední, 1. – 4. zánártní kost (dle druhu) nártní kosti – 1. – 5. nártní kost (dle druhu) kosti prstů – spěnková, korunková, paznehtní (špárková, kopytní, dráповá – dle druhu)

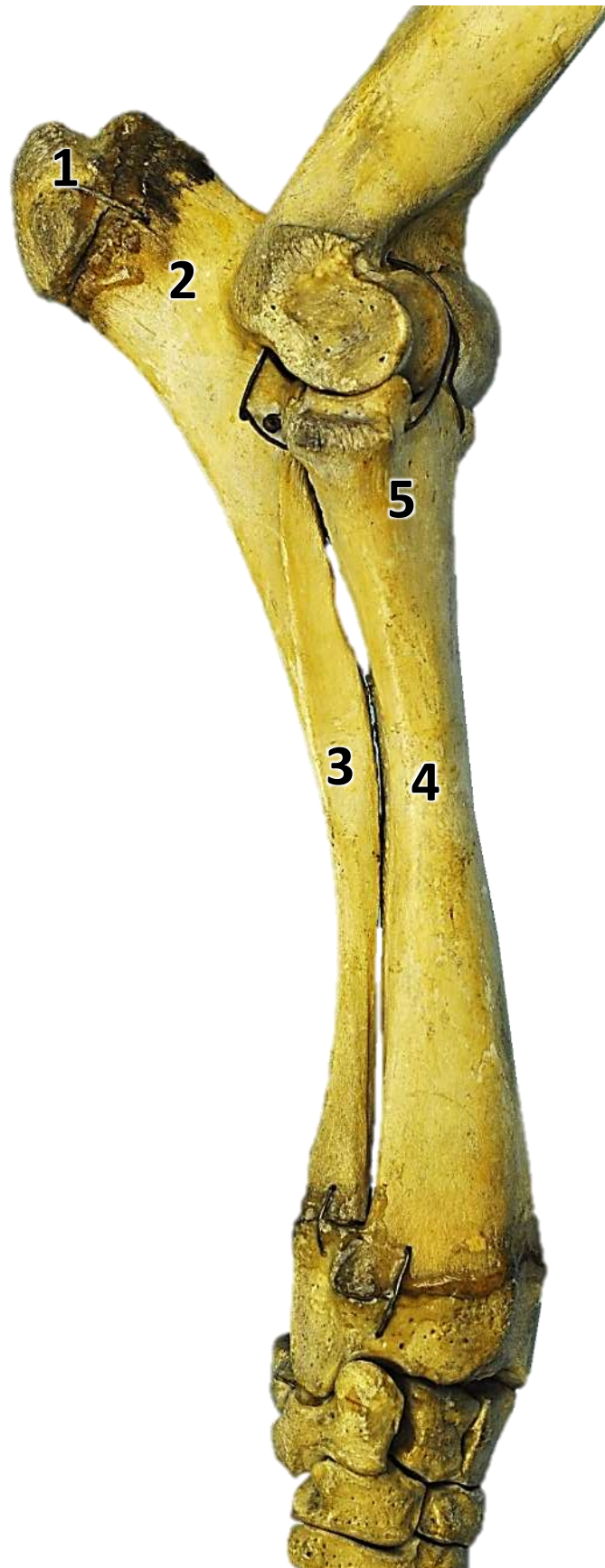
Obrázek 19: Lopatka (skot). 1 - podhřebenná jáma, 2 - nadhřebenná jáma, 3 - hřeben lopatky, 4 - nadpažek, 5 - nadkloubní hrbolek, 6 - zobcovitý výběžek, 7 - krček lopatky, 8 - kloubní jáma.



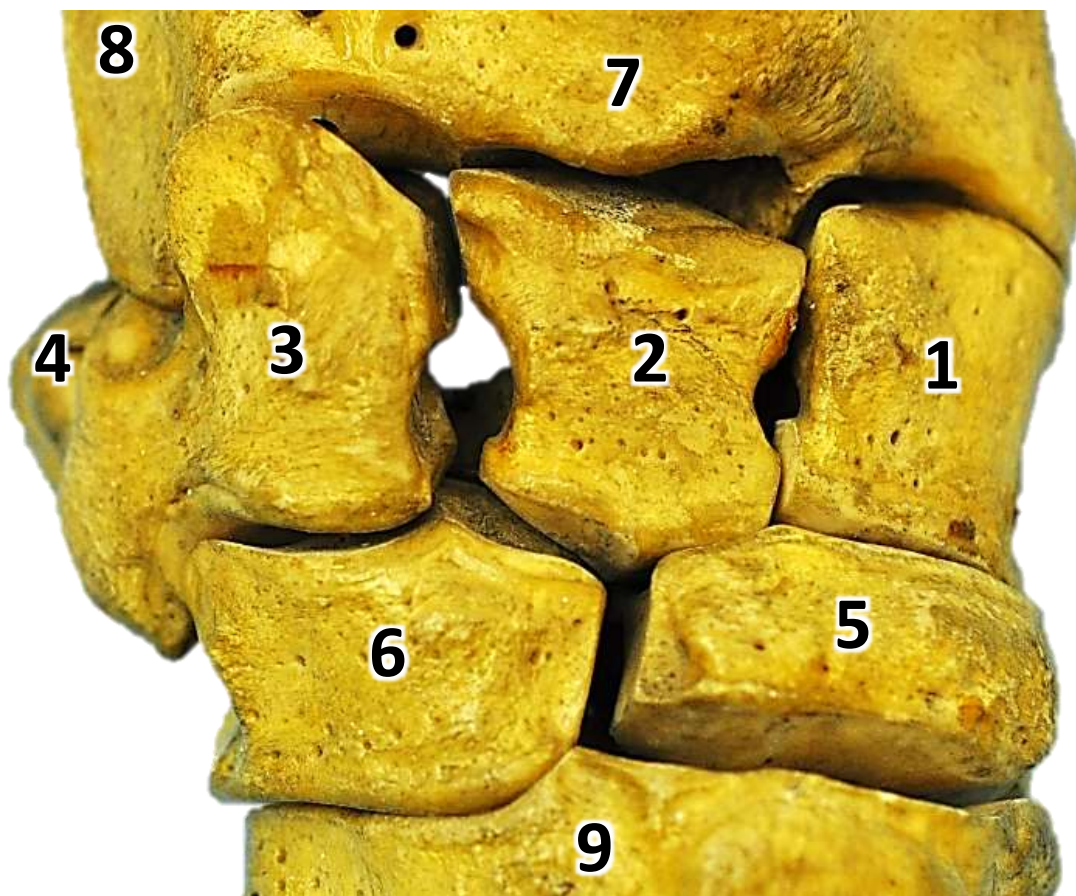
Obrázek 20: Pažní kost (skot). 1 - velký hrbol, 2 - hlavice pažní kosti, 3 - deltovitá drsnatina, 4 - korunková jáma, 5 - kloubní jamka, 6 - krček pažní kosti.



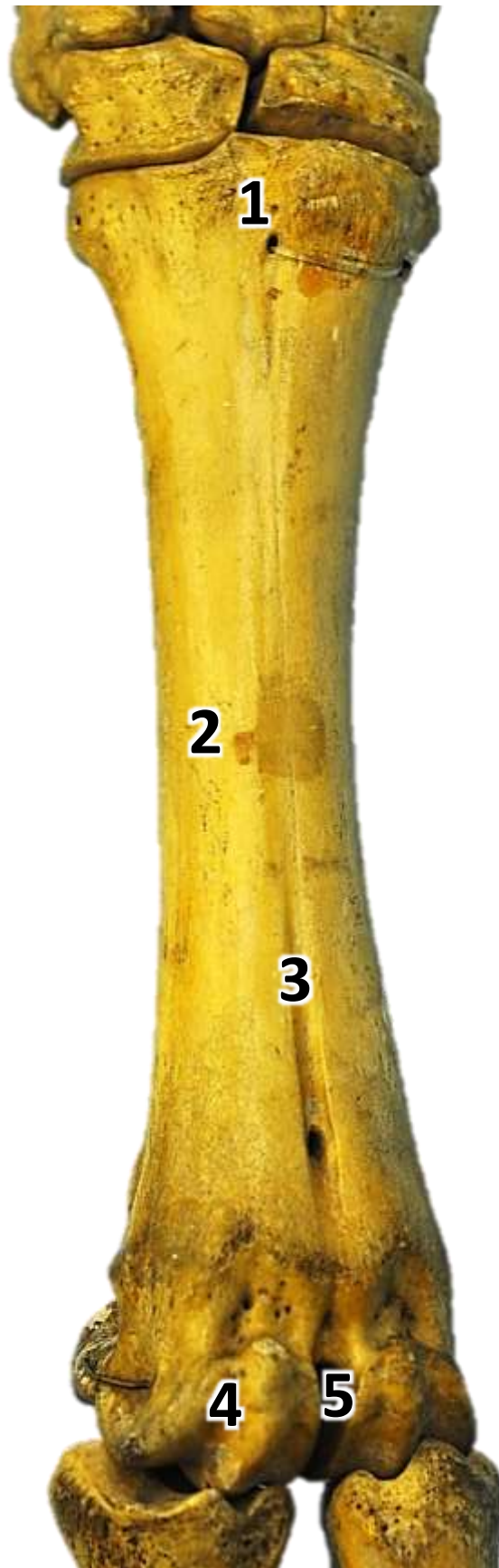
Obrázek 21: Kostra předloktí (skot). 1 - loketní hrbol, 2 - loketní výběžek (okovec), 3 - tělo loketní kosti, 4 - tělo vřetenní kosti, 5 - krček vřetenní kosti.



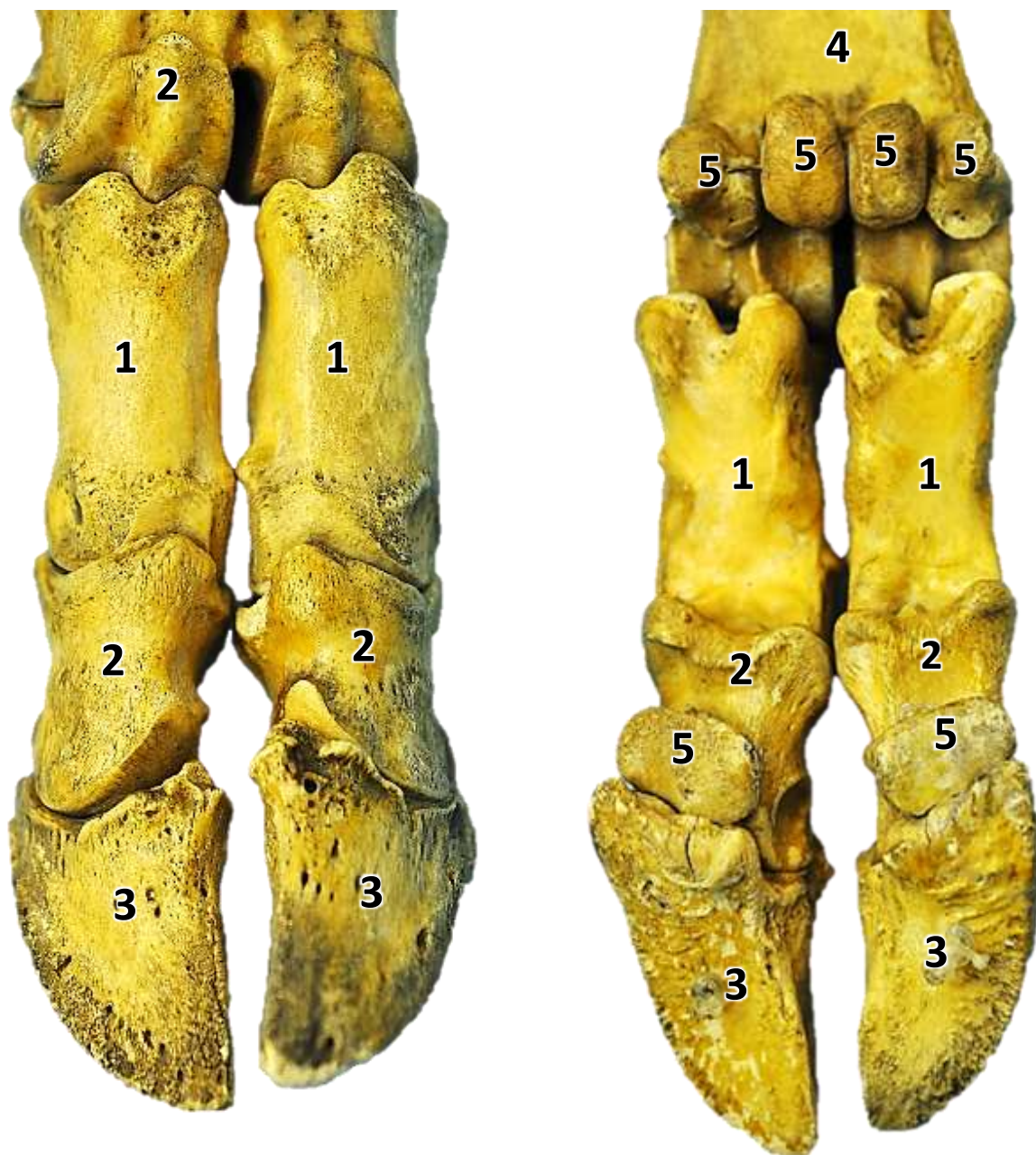
Obrázek 22: Zápěštní kosti (skot). 1 - vřetenní zápěštní kost, 2 - střední zápěštní kost, 3 - loketní zápěštní kost, 4 - přídavná zápěštní kost, 5 - srostlá druhá a třetí zápěštní kost, 6 - čtvrtá zápěštní kost, 7 - vřetenní kost, 8 - loketní kost, 9 – záprstní kost.



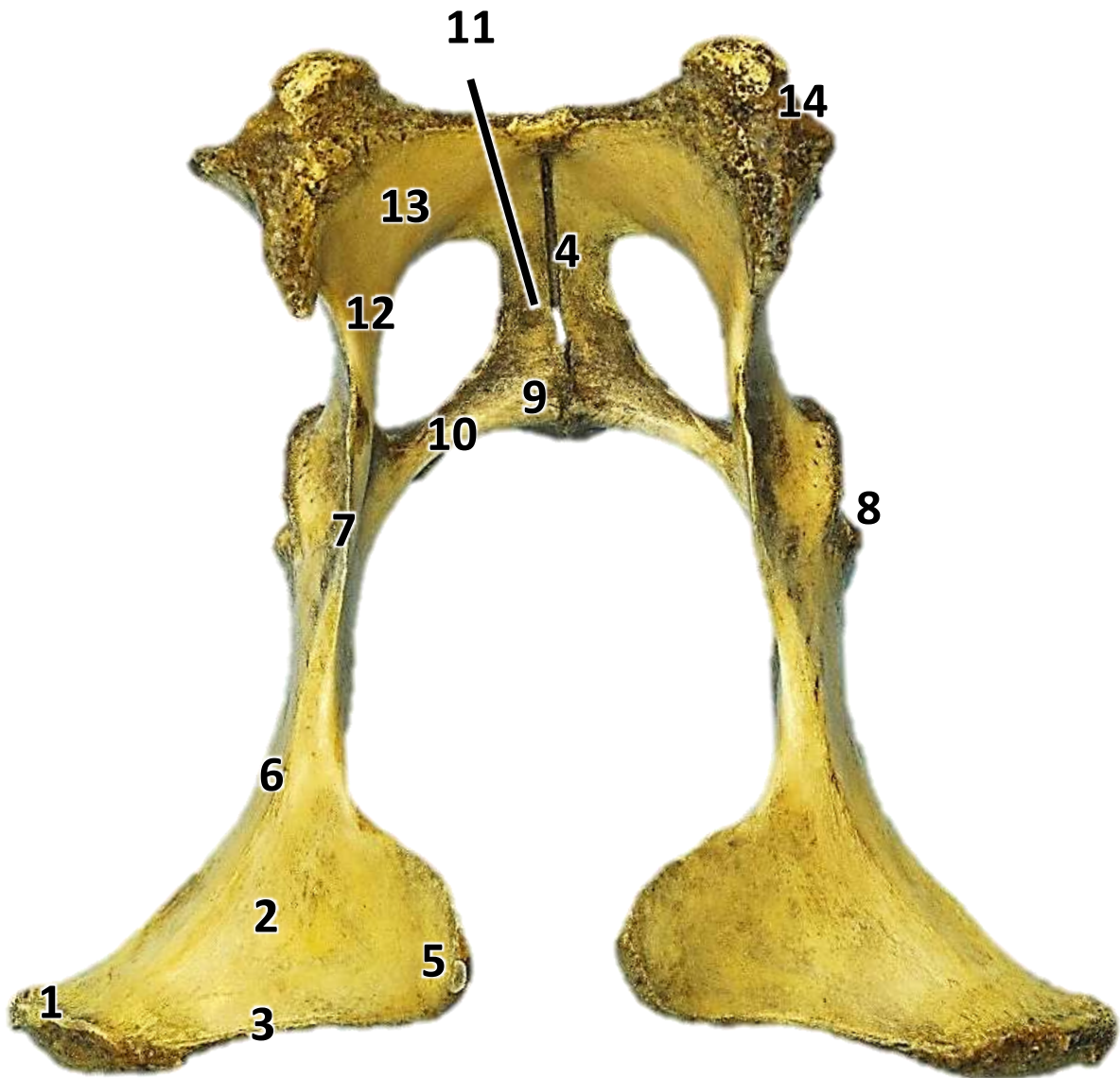
Obrázek 23: Záprstní kost (skot). 1 - základna záprstní kosti, 2 - tělo záprstní kosti, 3 - dorzální podélný žlábek, 4 - kladka, 5 - mezikladkový zářez.



Obrázek 24: Kostí prstů (skot). 1 - spěnkové kosti, 2 - korunkové kosti, 3 - paznehtní kosti, 4 - záprstní kost, 5 - sezamské kosti.



Obrázek 25: Pánevní kosti (skot). 1 - kyčelní hrbol, 2 - křídlo kyčelní kosti, 3 - kyčelní hřeben, 4 - pánevní spona, 5 - křížový hrbol, 6 - tělo kyčelní kosti, 7 - sedací hřeben, 8 - kyčelní kloubní jamka, 9 - tělo stydké kosti, 10 - kraniální rameno stydké kosti, 11 - kaudální rameno stydké kosti, 12 - tělo sedací kosti, 13 - deska sedací kosti, 14 - sedací hrbol.



Obrázek 26: : Stehenní kost (skot). 1 - hlavice stehenní kosti, 2 - velký chochlík, 3 - krček stehenní kosti, 4 - tělo stehenní kosti, 5 - kladka stehenní kosti, 6 - natahovačová jáma, 7 - laterální hrbol, 8 - česka.



Obrázek 27: Kosti bérce (skot). 1 - tělo holenní kosti, 2 - distální konec holenní kosti, 3 - holenní drsnatina, 4 - mediální kloubní hrbol holenní kosti, 5 - laterální kloubní hrbol holenní kosti, 6 - vnitřní kotník, 7 - zevní kotník (kotníková kost), 8 - rudiment lýtkové kosti.



Obrázek 28: Zánártní kosti (skot). 1 - patní kost, 2 - patní hrbol, 3 - hleznová kost, 4 - srostlá střední a čtvrtá zánártní kost, 5 - srostlá druhá a třetí zánártní kost, 6 - první zánártní kost, 7 - nártní kost.



Obrázek 29: Nártní kost (skot). 1 - tělo nártní kosti, 2 - dorzální podélný žlábek, 3 - kladka, 4 - mezikladkový zářez.



5 Svalová soustava

Svalová soustava je souborem velkého množství příčně pruhovaných svalů a pomocných svalových orgánů. Funkce svalové soustavy (pohyb) je založena na schopnosti svalové kontrakce, při které se mění chemická energie živin na energii mechanickou a tepelnou (asi ze 70 %). U hospodářských zvířat tvoří svalová soustava 30 – 50 % živé hmotnosti. Variabilita v poměru svaloviny z živé hmotnosti těla je dána druhovou a plemennou příslušností, věkem, pohlavím, užitkovým typem a výživným a zdravotním stavem zvířat. U jatečných zvířat je svalovina nejdůležitější, ne však jedinou, součástí masa. Kromě svaloviny zahrnuje maso i kosti, šlachy, povázky, cévy, nervy a tukové vazivo. Poměr těchto částí je ovlivňován různými faktory, podobně jako je tomu u vlastní svaloviny. Převážná většina svalů v těle zvířat jsou svaly kosterní. Jedná se o svaly, které jsou spojeny s kostrou. Svaly, které jsou částečně nebo zcela spojeny s kůží, se nazývají kožní svaly. Další svaly jsou součástí orgánů nebo jsou s nimi funkčně spojeny. Takovéto svaly jsou označovány jako svaly orgánové.

5.1 Sval

Morfologickou a funkční jednotkou svalové soustavy je sval. Jeho hlavní součástí je příčně pruhovaná svalová tkáň, dále pak vazivo, cévy a nervy. Střední část svalu se nazývá svalové bříško (masitá část), koncové části svalu jsou užší a nazývají se svalové šlachy. Umožňují spojení svalového bříška s kostrou.

Svalová bříška se skládají z velkého množství příčně pruhovaných svalových vláken, která jsou uspořádána do snopců. Primární snopce se skládají ze 20 – 30 svalových vláken. Ta jsou spojena vazivem, které se označuje jako endomysium. Primární snopce dále tvoří sekundární, případně i terciární snopce. Řídké vazivo, které vyplňuje prostory mezi snopci, se nazývá perimysium. Na povrchu svalu vazivo zesiluje a získalo označení epimysium. Jednotlivé svalové snopce se mohou smršťovat izolovaně nebo ve skupinách, popřípadě se mohou při vykonávání pohybu svalu střídat. To umožňuje odstupňovat sílu kontrakce svalu podle aktuální potřeby. Při dlouhodobé činnosti svalu je tak předcházeno jeho předčasné únavě.

Na stavbě většiny svalů se podílejí oba základní typy svalových vláken, tedy červená a bílá svalová vlákna. Červená svalová vlákna jsou tenčí, obsahují více cytoplazmy, mitochondrií a myoglobinu, ale méně myofibril než bílá svalová vlákna. Bílá vlákna

se smršťují velmi rychle a energii uvolňují anaerobní glykolýzou. Červená vlákna se naopak smršťují pomaleji, ale ve své činnosti jsou vytrvalejší. Energií získávají oxidací. Bílá a červená vlákna jsou ve svalech přítomna v různém poměru v závislosti na různých faktorech, především pak v závislosti na druhu a plemeni zvířat.

U novorozených zvířat jsou svaly složeny z červených svalových vláken o tloušťce 5 – 10 μm . Bílá vlákna vznikají diferenciací červených svalových vláken. Svalová vlákna postupně s věkem zesilují až na 50 – 100 μm . Zesilování svalových vláken je umožněno množováním myofibril. Počet svalových vláken je téměř ve všech svalech založen již před narozením, je geneticky podmíněn a pohybuje se v rozsahu 10 – 100 tisíc na 1cm^2 příčného řezu svalem.

Ve svalovém břišku se dále nachází tzv. satelitní buňky, které se přikládají těsně ke svalovým vláknům. Jedná se o myoblasty, které se ve svalech zachovávají z embryonálního vývoje. Jsou důležité pro regeneraci poškozených svalových vláken. Při zániku svalových vláken se mohou zmnožit a diferencovat v plnohodnotná svalová vlákna.

Přívod krve do svalu zajišťuje jedna nebo více svalových tepen. Uvnitř svalu probíhají tepny v perimysiu, dále se větví až na tepénky. V endomysiu se větví na velké množství kapilár. Kapiláry se navzájem spojují a vytváří hustou síť kolem svalových vláken. Na jedno svalové vlákno připadá 3 – 5 krevních kapilár. Dále se z kapilár formují odvodné žilky a žíly, které mají obdobný průběh jako přívodné tepénky a tepny.

Svalový nerv vstupuje do svalového břiška společně s tepnou v místě tzv. branky. Větví se v perimysiu mezi svalovými vlákny. Svalový nerv obsahuje nervová vlákna trojí povahy: motorická, senzitivní a autonomní.

Motorická vlákna přivádějí z centrální nervové soustavy vzruchy do svalu a vyvolávají tak kontrakci svalových vláken. Ve svalech jsou neurity zakončeny tzv. motorickými ploténkami na jednotlivých svalových vlákech. Jedna nervová buňka centrálního nervstva inervuje větší počet svalových vláken, která tvoří tzv. motorickou jednotku. Počet svalových vláken, která tvoří motorickou jednotku, je různý podle toho, jak jemný pohyb vykonává daný sval. Např. u okohybných svalů tvoří motorickou jednotku 5 – 10 svalových vláken. U běžných svalů tvoří motorickou jednotku až 150 svalových vláken.

Senzitivní vlákna vedou vzruchy do centrálního nervstva od nervosvalových větének. U velkých svalů je jich několik desítek až stovek. Nervosvalové věténko se skládá z 5 – 10 svalových vláken, která jsou pokryta vazivovým pouzdem. Slouží k vnímání napětí a zatížení svalu, což je důležité pro udržování správné polohy těla v klidu a při pohybu.

Autonomní nervová vlákna zajišťují inervaci hladké svaloviny cév. Tím regulují průtok krve svalem v závislosti na jeho funkční aktivitě.

Svalová šlacha je velmi pevná a nepodléhá únavě. Je složena z hustého kolagenního vaziva. Vlákna tohoto vaziva jsou uspořádána do snopců. V místech, kde jsou šlachy více namáhány, vznikají tzv. sezamské uzly, v kterých má šlacha plst'ovitou strukturu a je doplněna chrupavkovou hmotou. Na velmi namáhaných místech se vytváří sezamské kosti. Senzitivní nervová zakončení se ve šlaše nachází v podobě šlachových větének, která mají podobnou stavbu jako nervosvalová věténka. Slouží k vnímání napětí a zatížení šlachy.

Podle tvaru se rozlišují svaly dlouhé, krátké, ploché a kruhové. Dlouhé svaly mají věténotvorný tvar, nacházejí se především na končetinách, kde vykonávají pohyby velkého rozsahu. Krátké svaly vykonávají pohyby malého rozsahu. Ploché svaly se nacházejí na hrudníku a břiše, kde jsou rozprostřeny do šířky. Kruhové svaly se nacházejí v obvodu tělních otvorů.

Na svalech se rozlišuje hlava, břicho a ocas. Hlava svalu tvoří svalový odstup, tedy místo, kde sval na kostře začíná. Při činnosti svalu se nepohybuje. Svalový ocas se připojuje ke kostře v místě svalového úponu. Některé svaly mají více hlav, svaly se pak označují jako dvouhlavé, trojhlavé, čtyřhlavé.

Sval svým smrštěním vyvolává různé pohyby. Podle toho rozlišujeme svaly ohybače (flexory) a natahovače (extenzory), přitahovače (adduktory) a odtahovače (abduktory), svěrače (sfinktery) a rozvěrače (dilatátory). Svaly, které se v činnosti podporují a doplňují, se označují jako synergisté. Protikladně působící svaly jsou antagonisté.

Každý sval je i při klidovém stavu organismu ve stavu určitého smrštění. Jedná se o svalový tonus (klidové napětí svalu).

Z pohledu chuťových vlastností a vhodnosti k přípravě různých pokrmů se různé části masa jatečného zvířete vyznačují různou kvalitou. Důležitým faktorem, který ovlivňuje kvalitu masa, je tloušťka svalových vláken. Svaly s jemnějšími vlákny jsou předpokladem vyšší kvality masa. Dalším významným faktorem kvality masa je množství a charakter nitrosvalového vaziva. Kolagenní vlákna jsou předpokladem šťavnatosti masa, elastická vlákna jsou příčinou houževnatosti masa. Přiměřené množství nitrosvalového tuku dodává masu křehkost a chutnost. Nejvyšší kvalitu představují bederní svaly a svaly hřbetu a kýty, které mají jemnější svalová vlákna a menší množství intramuskulárního vaziva.

5.2 Pomocné svalové orgány

Pomocné svalové orgány podporují a usnadňují činnost svalů. Jedná se o svalové povázky, mazové váčky a šlachové pochvy.

Povázky (facie) jsou blány z kolagenního vaziva. Obalují svaly a zajišťují tak jejich správnou polohu ke kostem a kloubům. Usnadňují posuny svalů při jejich střídavých kontrakcích. U některých svalů tvoří jejich odstupý a úpony.

Mazové váčky jsou měchýřkovité útvary, které podkládají svaly a svalové šlachy v místech, kde přecházejí přes různé výstupy a hrboly na kostech. Usnadňují klouzavý pohyb a snižují tření svalů a šlach vůči podložce. Obsahují tekutinu podobnou kloubnímu mazu.

Šlachové pochvy představují mazové váčky, které obalují šlachy. Nacházejí se v místech, kde šlachy přechází přes klouby, a to především na končetinách.

5.3 Rozdělení svalů

Svaly těla zvířat lze rozlišit do těchto hlavních svalových skupin: svaly hlavy, svaly hřbetu, svaly krku, svaly hrudníku, svaly břicha, svaly ocasu, svaly hrudní končetiny a svaly pánevní končetiny.

Tabulka 3: Svaly hlavy.

Svaly hlavy (Obr. 30)	Mimické	kruhový ústní zvedač horního pysku a nozdry zvedač horního pysku stahovač horního pysku jařmový špičákový tvářový kruhový oční uchohybné svaly
	Žvýkáci	žvýkač laterální a mediální křídlový spánkový dvojbříškový

Tabulka 4: Svaly hřbetu a svaly krku.

Svaly hřbetu (Obr. 31)	Vlastní svaly hřbetu	nejdelší sval (4 samostatné svaly): nejdelší bederní a hrudní nejdelší krční nejdelší nosičový nejdelší hlavový kyčložeberní řemenovitý polotrnový hlavový trnový a polotrnový hrudní a krční
	Druhotné svaly hřbetu	kápovitý kosočtverečný lopatkopříčný nejširší hřbetní krční ventrální pilovitý
Svaly krku (Obr. 32)		dlouhý krční dlouhý nosičový dlouhý hlavový dorzální kloněný střední kloněný stahovač jazylky stahovač hrtanu sval kývač ramenní zvedáč hlavy (ramenní natahovač hlavy a ramenní napřimovač hlavy) kývač hlavy (stahovač čelisti a hrudní zvedáč hlavy)

Tabulka 5: Svaly hrudníku a svaly břicha.

Svaly hrudníku (Obr. 33)	Vlastní svaly hrudníku	vnější mezižeberní svaly vnitřní mezižeberní svaly kraniální dorzální pilovitý kaudální dorzální pilovitý bránice
	Přídavné svaly hrudníku	hrudníkový ventrální pilovitý povrchový prsní sval hluboký prsní sval
Svaly břicha (Obr. 34)		zevní šikmý břišní vnitřní šikmý břišní přímý břišní příčný břišní

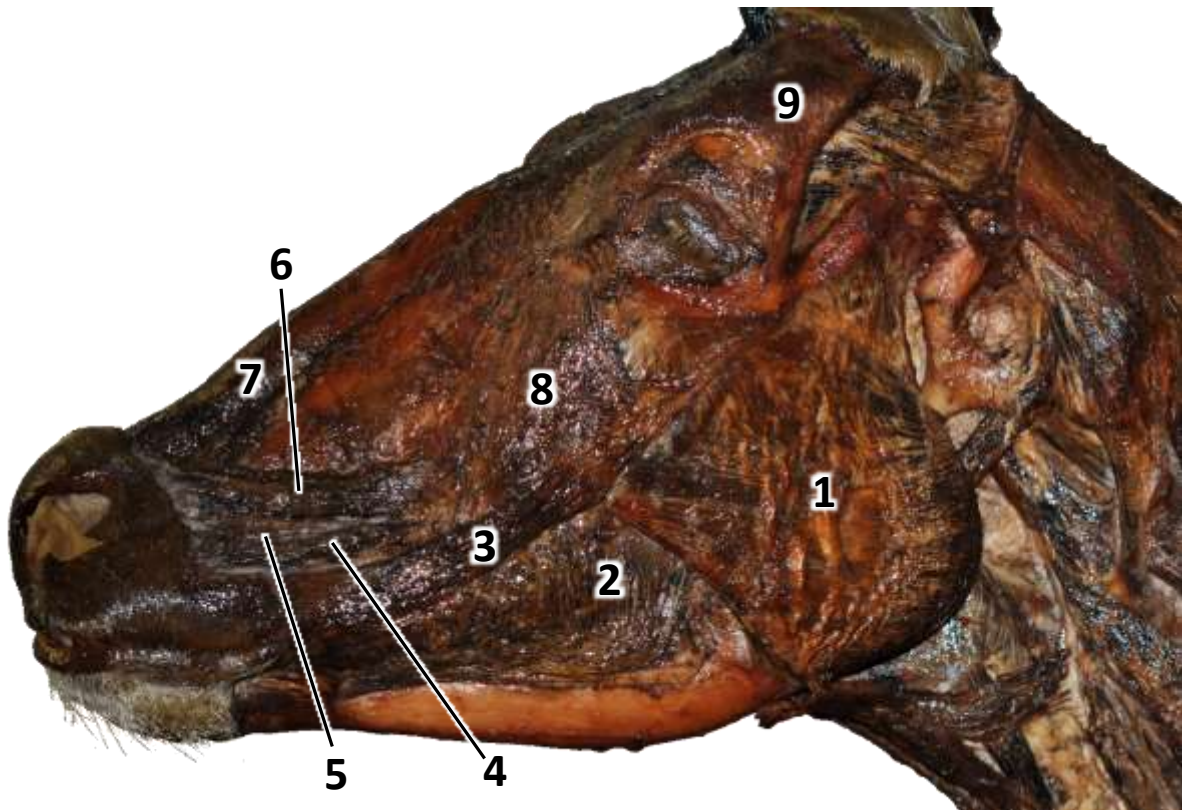
Tabulka 6: Svaly hrudní končetiny.

Svaly hrudní končetiny	Svaly lopatky (Obr. 35 a 36)	nadhřebenový podhřebenový deltovitý podlopatkový velký oblý
	Svaly paže (Obr. 35 a 36)	dvouhlavý pažní pažní zobcovitý trojhlavý pažní
	Svaly předloktí (Obr. 37 a 38)	vřetenní natahovač zápěstí loketní natahovač zápěstí společný natahovač prstů postranní natahovač prstů vřetenní ohybač zápěstí loketní ohybač zápěstí povrchový ohybač prstů hluboký ohybač prstů

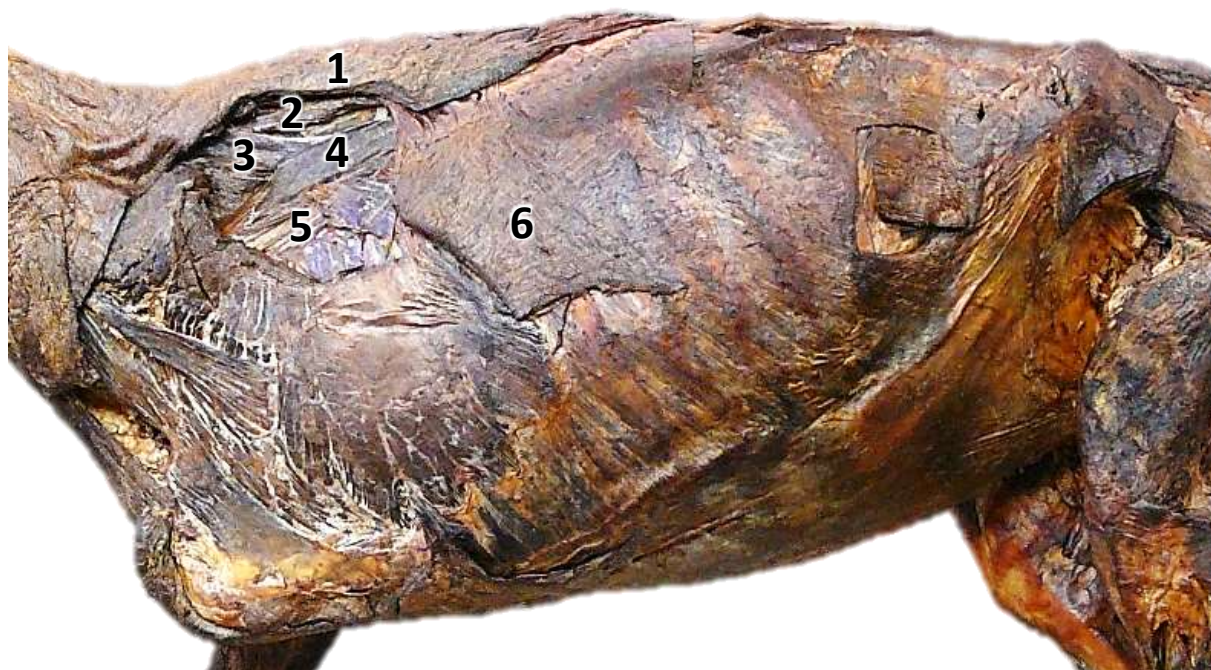
Tabulka 7: Svaly pánvení končetiny.

Svaly pánevní končetiny	Bederní svaly	malý bedrovec velký bedrovec
	Svaly pánve (Obr. 39)	napínač široké povázky povrchový hýžd'ovec střední hýžd'ovec hluboký hýžd'ovec hruškovitý sval
	Svaly stehna (Obr. 39 a 40)	čtyřhlavý stehenní dvouhlavý stehenní pološlašitý poloblanitý štíhlý krejčovský přitahovač stehna hřebenový
	Svaly bérce (Obr. 41)	kraniální holenní třetí lýtkový dlouhý lýtkový dlouhý natahovač prstů postranní natahovač prstů trojhlavý lýtkový povrchový ohybač prstů hluboký ohybač prstů

Obrázek 30: Svaly hlavy (skot). 1 - žvýkač, 2 - tvářový sval, 3 - jařmový sval, 4 - stahovač horního pysku, 5 - špičákový sval, 6 - zvedač horního pysku, 7 - zvedač horního pysku a nozdry, 8 - lícní sval, 9 - čelní sval.



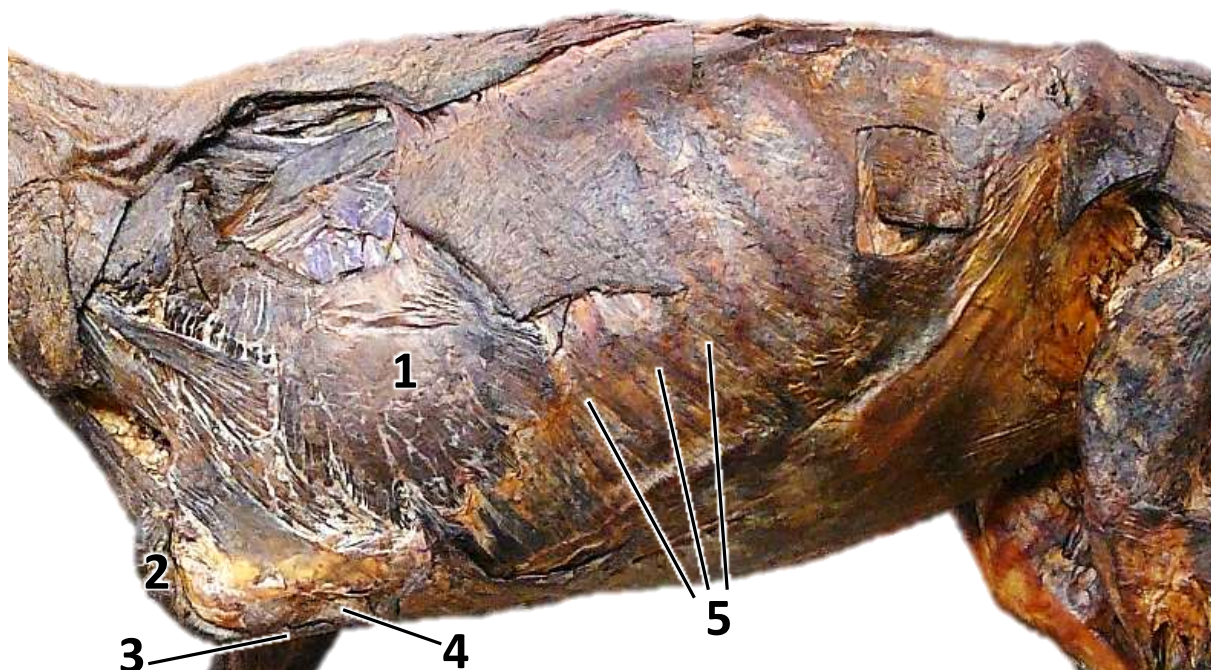
Obrázek 31: Svaly hřbetu (skot). 1 - kápovitý sval, 2 - kosočtverečný sval, 3 - polotrnový hlavový sval, 4 - nejdelší bederní a hrudní sval, 5 - kyčložeberní sval, 6 - nejširší hřbetní sval, 7 - lopatkopříčný sval.



Obrázek 32: Svaly krku (skot). 1 - dorzální kloněný sval, 2 - střední kloněný sval, 3 - ramenní natahovač hlavy, 4 - ramenní napřimovač hlavy, 5 - stahovač čelisti, 6 - hrudní zvedáč hlavy.



Obrázek 33: Svaly hrudníku (skot). 1 - hrudníkový ventrální pilovitý sval, 2 - sestupný prsní sval, 3 - příčný prsní sval, 4 - hluboký prsní sval, 5 - vnější mezižeberní svaly.



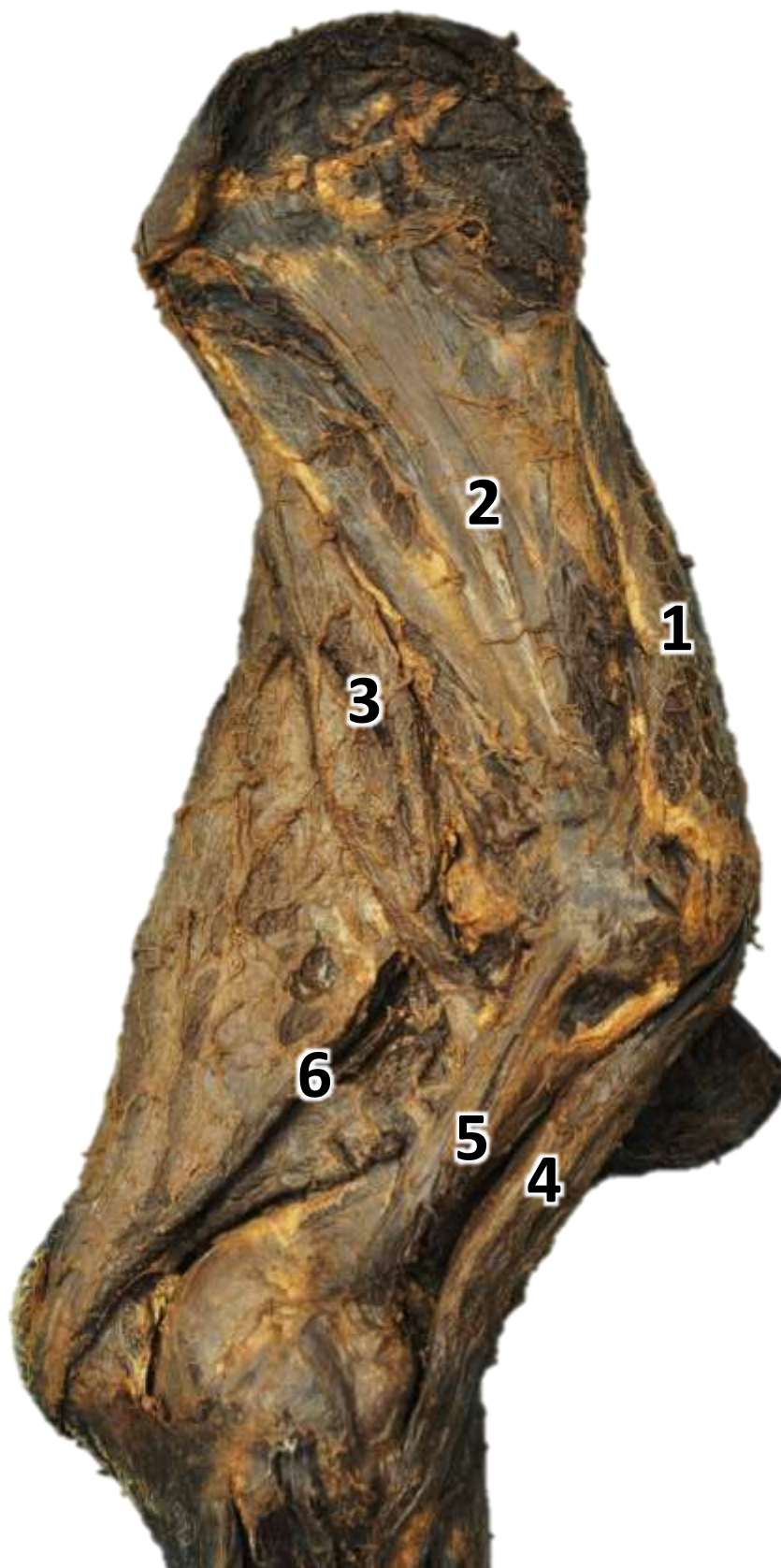
Obrázek 34: Svaly břicha (skot). 1 - zevní šikmý břišní sval, 2 - vnitřní šikmý břišní sval, 3 - přímý břišní sval.



Obrázek 35: Svaly lopatky a paže – laterální strana (skot). 1 - nadhřebenový sval, 2 - podhřebenový sval, 3 - trojhlavý pažní sval, 4 - dvouhlavý pažní sval, 5 - pažní sval.



Obrázek 36: Svaly lopatky a paže – mediální strana (skot). 1 - nadhřebenový sval, 2 - podlopatkový sval, 3 - velký oblý sval, 4 - dvouhlavý pažní sval, 5 - zobcovitý sval, 6 - trojhlavý pažní sval.



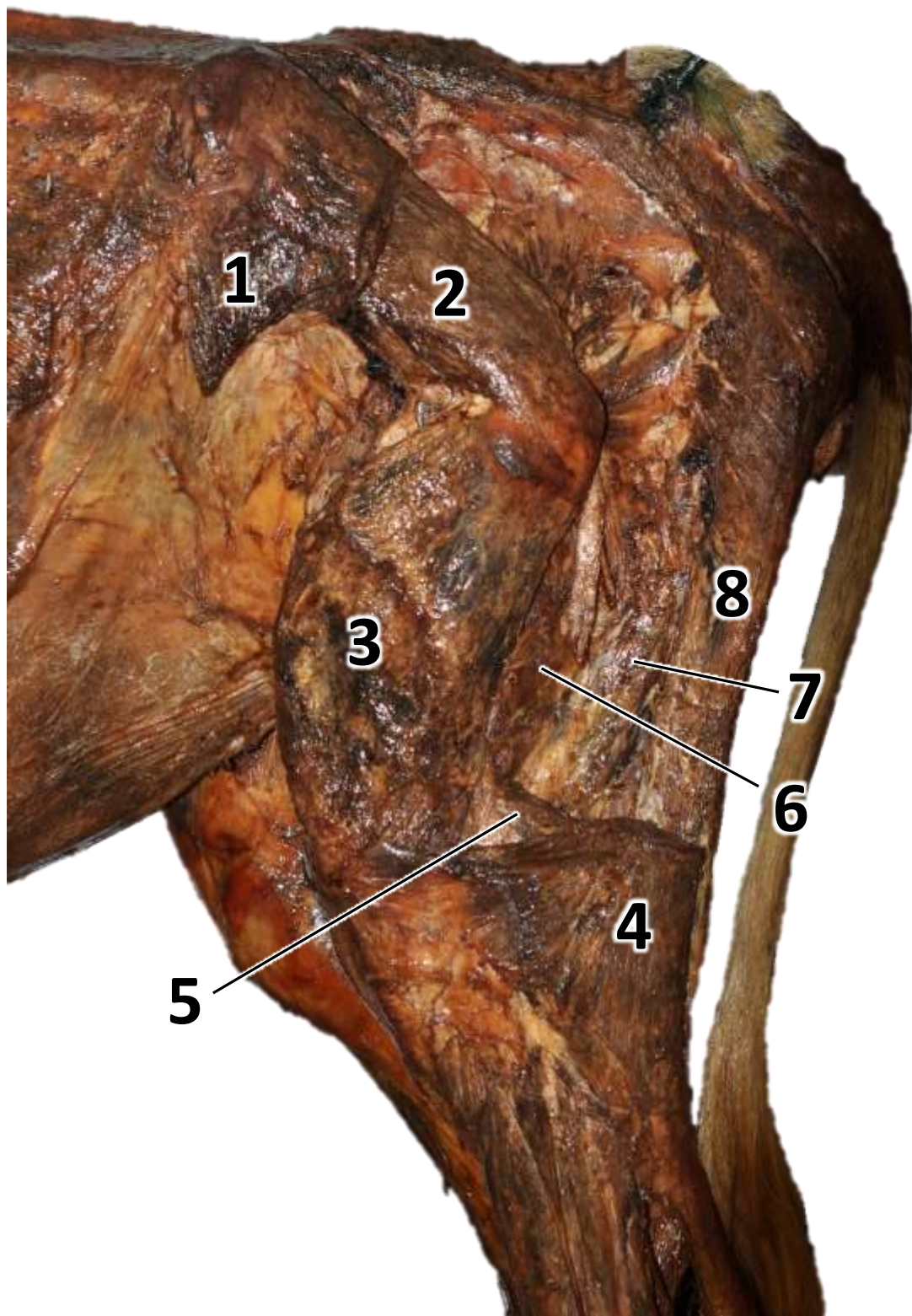
Obrázek 37: Svaly předloktí – laterální strana (skot). 1 - vřetenní natahovač zápěstí, 2 - společný natahovač prstů, 3 - postranní natahovač prstů, 4 - loketní natahovač zápěstí.



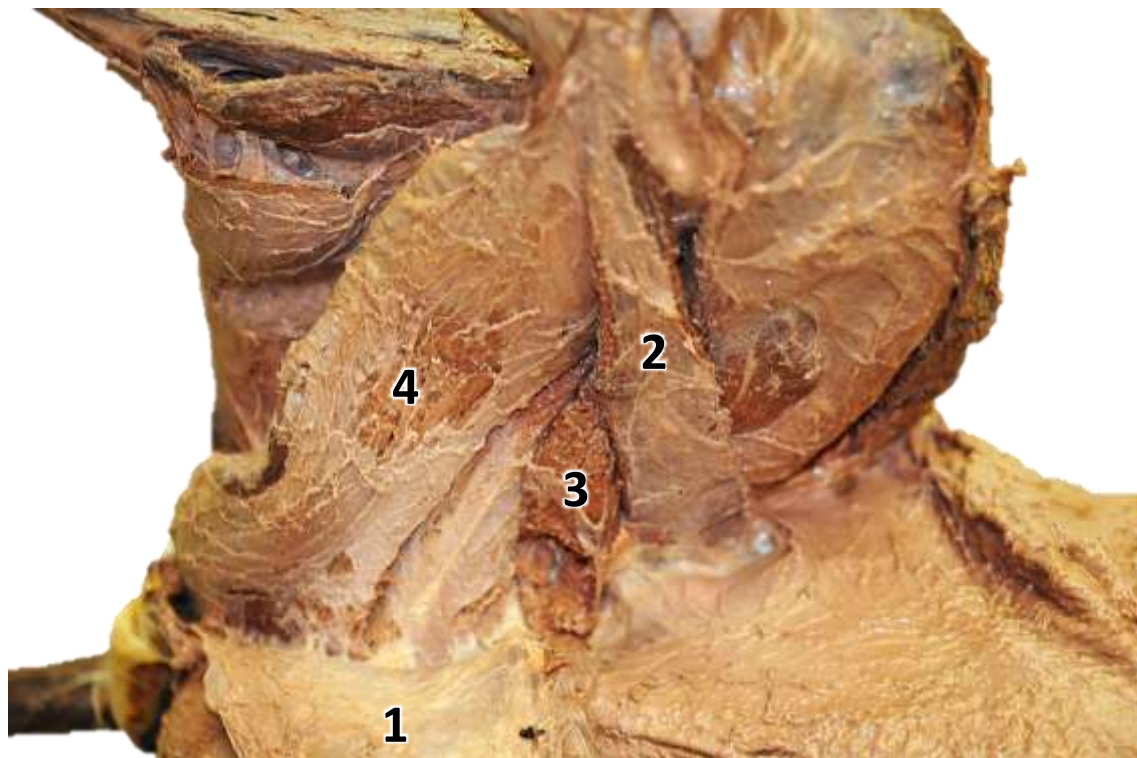
Obrázek 38: Svaly předloktí – mediální strana (skot). 1 - loketní ohybač zápěstí, 2 - vřetenní ohybač zápěstí, 3 - povrchový ohybač prstů, 4 - hluboký ohybač prstů, 5 - vřetenní natahovač zápěstí.



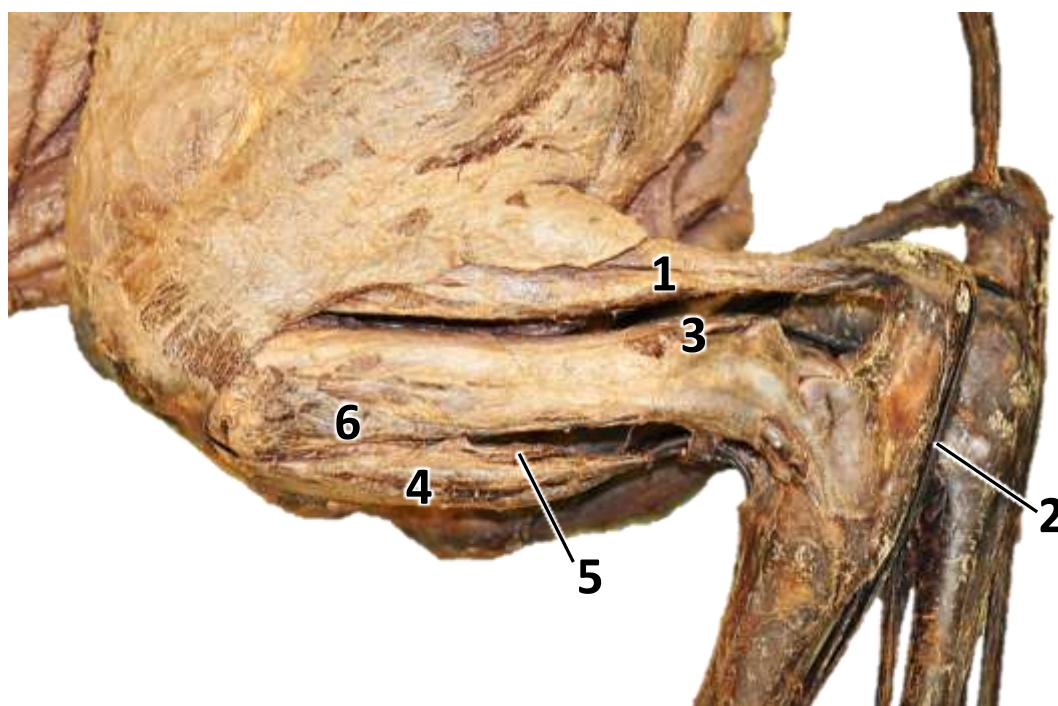
Obrázek 39: Svaly pánve a stehna (skot). 1 - napínač široké povázky, 2 - střední hýžd'ovec, 3 - čtyřhlavý stehenní sval, 4 - dvouhlavý stehenní sval, 5 - trojhlavý lýtkový sval, 6 - přitahovač stehna, 7 - poloblantý sval, 8 - pološlašitý sval.



Obrázek 40: Svaly vnitřní strany stehna (skot). 1 - štíhlý sval, 2 - krejčovský sval, 3 - hřebenový sval, 4 - přitahovač stehna.



Obrázek 41: Svaly bérce (skot). 1 - trojhlavý lýtkový sval, 2 - povrchový ohybač prstů, 3 - hluboký ohybač prstů, 4 - třetí lýtkový sval, 5 - dlouhý natahovač prstů, 6 - dlouhý lýtkový sval.



6 Cévní soustava

Cévní soustava se dělí na dvě části – krevní a mízní soustavu. Krevní soustava se skládá ze srdce a krevních cév.

6.1 Srdce

Srdce (Obr. 42 – 44) je dutý svalový orgán, který svou svalovou kontrakcí udržuje krev v cévách v pohybu. Hmotnost srdce u skotu je asi 2,5 kg, u prasete asi 250 g. Srdce je umístěno mezi plícemi, a to na úrovni 3. – 6. žebra. Srdce je uloženo ve vazivovém vaku, který se nazývá osrdečník. Mezi srdcem a osrdečником se nachází osrdečnicková dutina, která je vyplněna osrdečnickovým mokem. Srdce má kuželovitý tvar. Zúžená část se nazývá hrot srdce, rozšířená část je základna srdce. Povrch srdce není hladký. Nachází se na něm při základně srdce věnčitá brázda, od které směrem k hrotu srdce vede mezikomorová brázda. Ve věnčité brázdě se nachází cévy výživného krevního oběhu (věnčité) a funkční tuk.

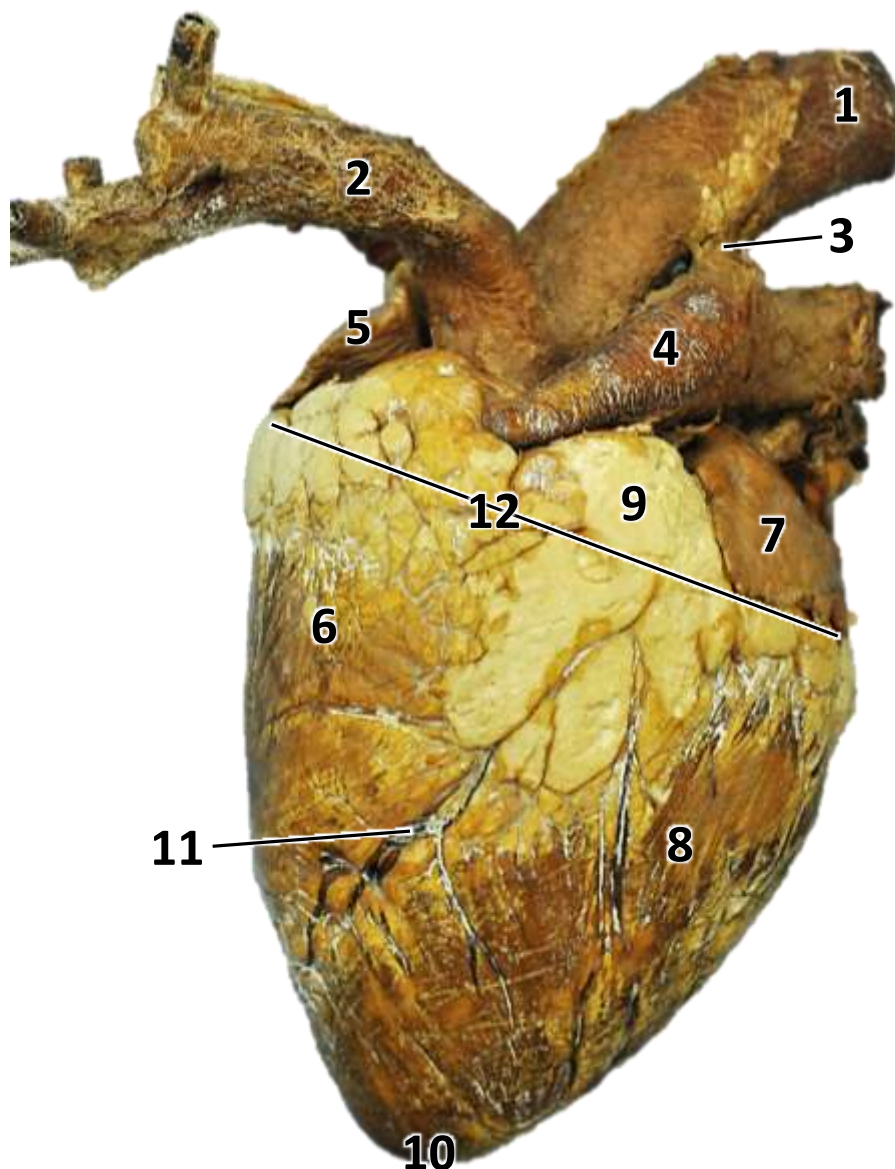
Srdce obsahuje čtyři dutiny – pravou a levou komoru a pravou a levou předsíň. Pravá předsíň má tenkou stěnu, která vytváří ouško. Krev je do pravé předsíně přiváděna přední a zdaní dutou žílou a věnčitým splavem. Pravá komora je spojena s pravou předsíní předsíňokomorovým ústím, které je vybaveno pravou předsíňokomorovou chlopní. Tato chlopeň se pomocí vazivových provazců upíná na tři bradavkovité svaly. Z pravé komory vystupuje plicní kmen, který odvádí odkysličenou krev k plícím. Ústí plicního kmene je vyztuženo vazivovým prstencem, od kterého odstupují tři poloměsíčné chlopně. Levá předsíň má stejnou stavbu stěny jako pravá předsíň. Okysličená krev je do levé předsíně přiváděna 5 – 8 plicními žilami. Levá komora komunikuje s levou předsíní pomocí předsíňokomorového ústí. To je vybaveno levou předsíňokomorovou chlopní, která se upíná na dva bradavkovité svaly. Z levé komory je krev odváděna aortou, jejíž kořen je vyztužen dvěma chrupavkami, které u přežvýkavců osifikují.

Srdeční stěna se skládá ze tří vrstev. Na povrchu srdce se nachází epikard, podstatu srdeční stěny tvoří myokard, dutina srdce je vystlána vrstvou, která se nazývá endokard. Epikard je vazivová blána pokrytá jednovrstevným dlaždicovým epitelem. Myokard je tvořen srdeční svalovinou. Svalovina srdce se dělí na vlastní srdeční svalovinu a převodní srdeční systém. Převodní srdeční systém je tvořený speciálními svalovými vlákny, která vytváří a vedou vzruchy srdeční svalovinou a koordinují pohyb jednotlivých oddílů srdce. Pod epikardem pravé předsíně se nachází předsíňový uzlík, ze kterého je vzruch přiváděn

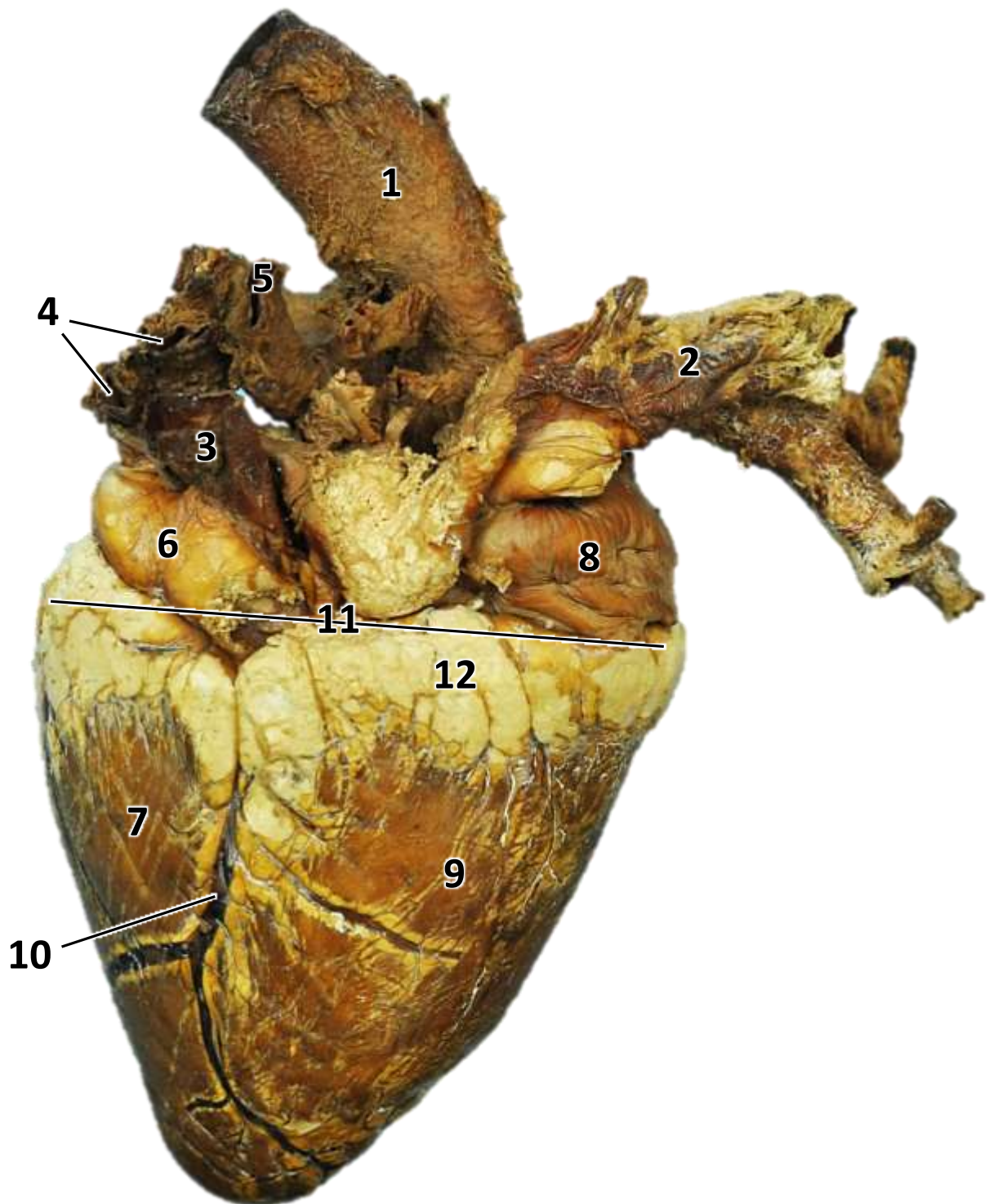
na srdeční svalovinu předsíní. Vzruch se dále dostává do předsíňokomorového uzlíku, který se nachází pod endokardem na mezipředsíňové přepážce. Terminální částí tohoto systému je předsíňokomorový svazek, který se nachází v mezikomorové přepážce. Endokard vystálá dutiny srdce, ale také se nachází na povrchu chlopní. Jedná se o vazivovou blánu, která je pokrytá endotelem.

Pravá a levá věnčitá tepna přivádí výživnou krev do srdce. Věnčité tepny jsou prvními větvemi aorty. V srdečním svaly se věnčité tepny větví až na kapiláry. Krev z kapilárního řečiště odvádí žíly, které vytváří věnčitý splav, který ústí do pravé předsíně.

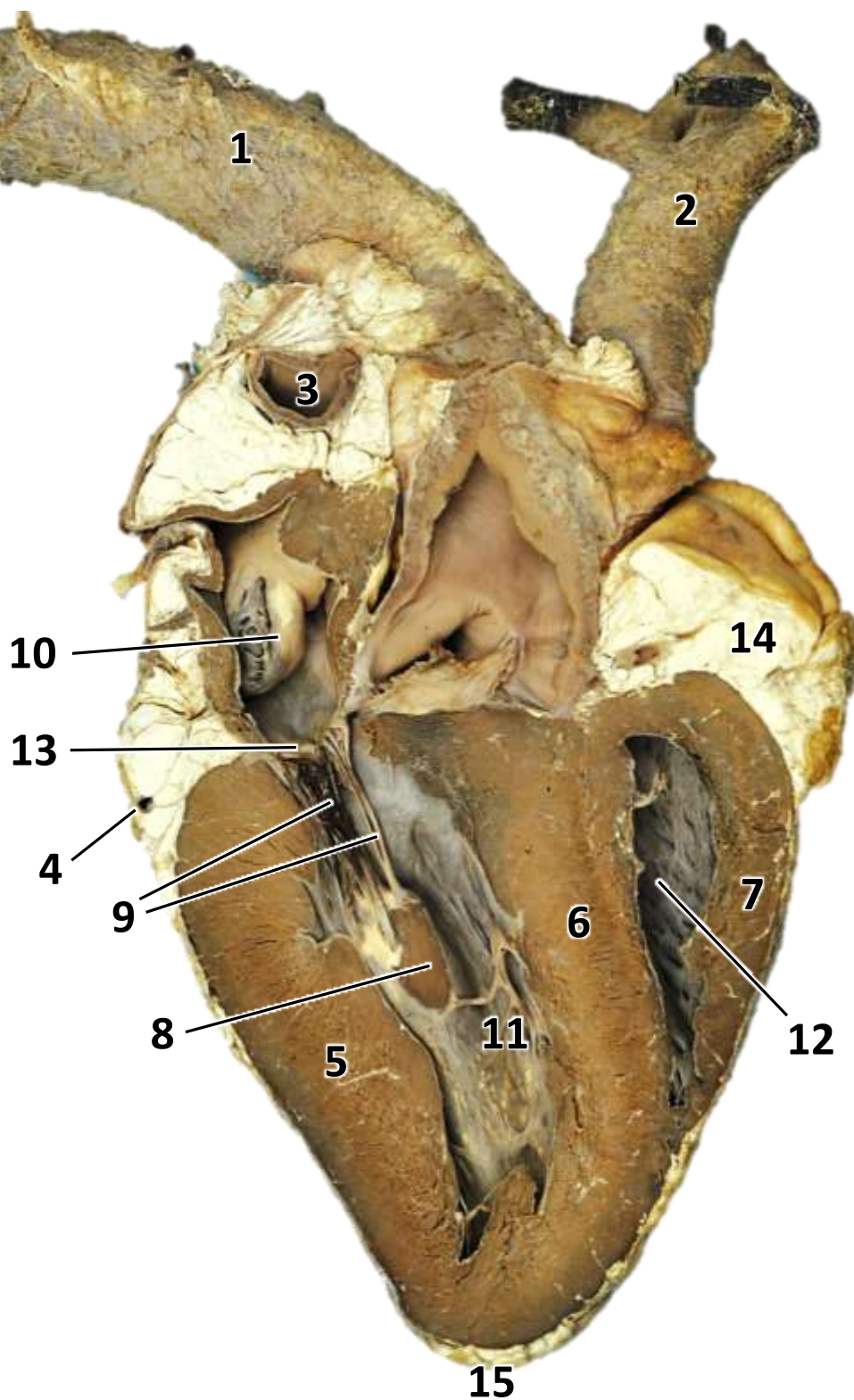
Obrázek 42: Srdce – pohled zleva (skot). 1 - aorta, 2 - pažněhlavový kmen, 3 - tepenný vaz, 4 - plicní kmen, 5 - pravá předsíň, 6 - pravá komora, 7 - levá předsíň, 8 - levá komora, 9 - funkční tuk, 10 - hrot srdce, 11 - levá věnčitá tepna, 12 - věnčitá brázda.



Obrázek 43: Srdce – pohled zprava (skot). 1 - aorta, 2 - pažněhlavový kmen, 3 - zadní dutá žíla, 4 - plicní žíly, 5 - plicní kmen, 6 - levá předsíň, 7 - levá komora, 8 - pravá předsíň, 9 - pravá komora, 10 - levá věnčitá tepna, 11 - věnčitá brázda, 12 - funkční tuk.



Obrázek 44: Srdce – řez (skot). 1 - aorta, 2 - pažněhlavový kmen, 3 - plicní kmen, 4 - věnčitá tepna, 5 - stěna levé komory, 6 - mezikomorová přepážka, 7 - stěna pravé komory, 8 - bradavkový sval, 9 - šlašinky, 10 - levá předsíň, 11 - dutina levé komory, 12 - dutina pravé komory, 13 - dvojčípá chlopeň, 14 - funkční tuk, 15 - hrot srdce.



6.2 Krevní cévy

Krevní cévy tvoří krevní řečiště, v kterém proudí krev. Krevní cévy rozdělujeme do tří skupin: tepny, žíly, vlasečnice. Tepny vedou krev ze srdce. Jejich stěny jsou silné a pružné. Větví se na tepénky a vlasečnice. Vlasečnice (kapiláry) mají vnitřní průměr 6 – 30 μm . Spojují tepénky a žilky. Stěna vlasečnic je tvořena jednou vrstvou endotelových buněk. Na tepenné straně se nachází prekapiláry, které mají vnitřní průměr 12 – 40 μm . Na žilné straně jsou to pak postkapiláry, které mají vnitřní průměr asi 200 μm . Zvláštním typem kapilár jsou sinusoidy, které se nachází například v játrech a slezině. Jejich stěna je tvořena endotelovými buňkami, mezi kterými se nachází štěrbin. Žíly vedou krev do srdce, a to od vlasečnic. Jejich stěny jsou tenké a málo pružné. Žíly vznikají spojením žilek.

Nejjednodušší stavbu mají kapiláry, jejichž stěnu tvoří jedna vrstva endotelových buněk, které nasedají na bazální membránu, která je obklopena sítí retikulárních vláken. Na povrchu vlasečnic se nachází pericyty, které regulují jejich průsvit. Stěna tepny je tvořena třemi vrstvami. Vnitřní vrstva (intima) se skládá z endotelu, subendotelového vaziva a vnitřní elastické membrány. Střední vrstva (media) se skládá z hladkosvalových buněk a elastických vláken, která na povrchu vytváří vnější elastickou membránu. Vnější vrstva (adventicie) je tvořena řídkým vazivem. Rozlišují se dva typy tepen: elastické tepny a svalové tepny. V elastických tepnách převažují elastická vlákna (aorta, plicní kmen), ve svalových tepnách převažují hladkosvalové buňky. Žíly mají oproti tepnám tenčí stěnu. Jednotlivé vrstvy stěny žíly jsou od sebe odděleny nezřetelně, plynule přecházejí.

Výživa stěny krevních cév probíhá přímo z krve. Cévy, které jsou tlustší než 1 mm, jsou však zásobovány krví tzv. cévami cév.

6.3 Slezina

Slezina má protáhlý zploštělý tvar. U skotu dosahuje délky 40 – 50 cm, šířky 10 – 15 cm a tloušťky 2 – 3 cm. Povrch sleziny je tvořen vazivovým pouzdrém, které se skládá z elastických vláken a hladkosvalových buněk. Z vazivového pouzdra vystupují vazivové trámce, které vytváří uvnitř sleziny hustou síť. Uvnitř dutinek této sítě se nachází dřev sleziny. Základem dřev sleziny je retikulární vazivo. Dřev sleziny má dvě části – bílou a červenou dřev. Bílá dřev je tvořena provazci mizní tkáně. Nacházejí se zde i mizní uzlíky, které mají velikost kolem 1 mm. V bílé dřev se nachází lymfocyty, méně pak plazmatické buňky, makrofágy a granulocyty. Červená dřev je složena z provazců retikulárního vaziva,

kteře jsou protkány krevními sinusoidami. Mezi provazci retikulárního vaziva se nachází erytrocyty a leukocyty. Výstelku krevních sinusoid tvoří retikulární buňky.

6.4 Krevní oběhy

Krevní cévy a srdce tvoří jednotný cévní systém, u kterého se rozeznávají malý a velký krevní oběh.

Malý krevní oběh zajišťuje proudění krve mezi srdcem a plícemi. Odkysličená krev je přiváděna do plic, kde se zbavuje oxidu uhličitého a přijímá kyslík. Malý krevní oběh začíná v pravé komoře a končí v levé předsíni srdce. Plicní kmen vystupuje z pravé komory. Před plicní brankou se větví na pravou a levou plicní tepnu. V plících se dále větví až na krevní kapiláry, které obklopují plicní alveoly. Následně kapiláry přecházejí v žilný systém, který končí 5 – 8 plicními žilami, které ústí do levé předsíně.

Velký krevní oběh zajišťuje proudění krve mezi srdcem a celým tělem. Okysličená krev je odváděna ze srdce do tkání celého organismu. Odkysličená krev je pak přiváděna z těla do srdce. Velký krevní oběh začíná v levé komoře, odkud je aortou odváděna krev do těla. Končí v pravé předsíni, do které je krev přiváděna přední a zadní dutou žilou.

7 Tělní tekutiny

Tělní tekutiny ptáků a savců jsou složeny z elektrolytů a organických látek a lze je rozdělit na tekutiny intracelulární (nitrobuněčné) a extracelulární (mimobuněčné). Intracelulární tekutina je ohraničena buněčnou membránou a v jejím elektrolytovém složení převládá koncentrace draslíku nad sodíkem. Na celkové hmotnosti organismu se podílí ze 40 až 50 %. Extracelulární tekutina situovaná mimo buňky zahrnuje krevní plazmu (60 – 70 % objemu krve), tkáňový mok (mezibuněčnou tekutinu), mozkomíšní mok, synoviální tekutinu, nitrooční tekutinu, trávicí šťávy apod. Chemicky zde převažuje koncentrace sodíku nad draslíkem a její procentické zastoupení se pohybuje v rozmezí 20 – 30 % živé hmotnosti.

7.1 Krev

Krev zajišťuje v organismu celou řadu důležitých fyziologických pochodů. Podílí se na udržení stálého vnitřního prostředí organismu. Zajišťuje dýchání na jednotlivých úrovních přívodem a odvodem dýchacích plynů (O_2 , CO_2). Účastní se transportu živin, vitaminů a dalších biologicky aktivních látek včetně jejich metabolitů. Odvodem zplodin metabolismu k ledvinám, plicím a kůži zajišťuje funkci exkreční (vylučovací). Pomocí cévního systému propojuje jednotlivé orgány a umožňuje humorální řízení jejich funkcí. Podílí se na regulaci pH, krevního a osmotického tlaku. Odvádí teplo z orgánů s intenzivním metabolismem, čímž reguluje tělesnou teplotu. V neposlední řadě plní také funkci ochrannou. Ke zvýšení nároků na uvedené funkce dochází především u zvířat s intenzivní produkcí a v extrémních životních podmínkách, proto jsou jednotlivé hematologické parametry vhodným ukazatelem pro hodnocení fyziologického stavu organismu.

7.1.1 Fyzikální vlastnosti krve

U hospodářských zvířat je objem krve stálý a odpovídá přibližně 7 – 8 % tělesné hmotnosti. Je ovlivňován věkem zvířete (mladší jedinci mají vyšší objem), nutričním stavem, graviditou, laktací apod. Za klidových podmínek (bez fyzické zátěže) se v cirkulačním systému nachází pouze 50 % krve. Zbývající objem je situován do orgánů, sloužících jako rezerva (játra 20 %, slezina 15 %, kůže 10% a dalších orgánů). Náhlé ztráty čtvrtiny až poloviny objemu krve mají za důsledek smrt zvířete. Hustota krve hospodářských zvířat se pohybuje v rozmezí 1,040 – 1,055 v závislosti na druhu a také úrovni vodního

metabolismu. Osmotický tlak krve je dán především koncentrací nejvíce zastoupených elektrolytů krevní plazmy, kterými jsou Na^+ a Cl^- . Do určité míry se na hodnotě osmotického tlaku podílejí plazmatické bílkoviny. U většiny hospodářských zvířat je pH krve udržováno v rozmezí 7,35 – 7,45. Stálost pH je zajišťována několika nárazníkovými systémy krve, mezi něž patří systém hydrogenuhličitanový, hemoglobinový, proteinový a fosfátový.

7.1.2 Chemické složení krve

Pomineme-li chemickou strukturu jednotlivých krevních elementů, potom je chemické složení krve dáno obsahem organických a anorganických látek obsažených v krevní plazmě. Mezi krevní plazmou a intersticiální tekutinou (tkáňovým mokem) obklopující buňky dochází k nepřetržité výměně. Koncentrace jednotlivých látek v krevní plazmě se nachází za fyziologických podmínek v tzv. referenčním rozmezí, které je dáno především druhovou příslušností, věkem, pohlavím a dalšími faktory. Krevní plazma obsahuje 92 % vody a asi 8 % sušiny.

Nejvíce zastoupenou organickou složkou jsou bílkoviny krevní plazmy (plazmatické bílkoviny). Nacházejí se zde v koncentraci od 50 do 80 g.l^{-1} . Jsou zastoupeny albuminy a globuliny. Albuminy se podílejí na udržování osmotického tlaku a na transportu některých látek, jako například tyroxinu, mastných kyselin atd. Globulární bílkoviny (α , β) jsou především nosiči organických a anorganických sloučenin a prvků. Frakce gamaglobulinů zahrnuje převážně protilátky produkované imunitním systémem organismu (imunoglobuliny). Mezi bílkoviny krevní plazmy patří také fibrinogen, nepostradatelný v procesu srážení krve. Mezi základní funkce plazmatických bílkovin patří:

- udržování stálého objemu tělních tekutin
- udržení suspenzní stability krve
- transport látek nepostradatelných v metabolických procesech
- obranyschopnost organismu
- zachování stálé koncentrace vodíkových iontů (pH)
- význam ve výživě organismu (tvorí určitou dynamickou zásobu bílkovin)
- mechanismus ochrany organismu proti ztrátám tělních tekutin

Mezi další dusíkaté látky obsažené v krevní plazmě patří například močovina. Je konečným produktem katabolismu bílkovin. K její syntéze dochází v játrech. Je velmi dobrým ukazatelem příjmu a přeměny dusíku v organismu. Podává obraz o exkreční činnosti ledvin

a syntetické schopnosti jater. Její koncentrace se u hospodářských zvířat pohybuje v rozmezí 2,5 – 8,3 mmol.l⁻¹. Při nedostatečném příjmu dusíkatých látek v krmné dávce se její množství v krevní plazmě snižuje. Ke snížení dochází také při poruchách funkce jaterního parenchymu. Ke zvýšení plazmatické koncentrace dochází naopak při překrmování na dusík bohatých látek, např. mladých pastevních porostů.

Glukóza v krevní plazmě představuje transportní formu sacharidů. Je důležitá z hlediska výživy buněk, protože stálý přiměřený přívod glukózy je nezbytný pro jednotlivé biochemické procesy. Nejcitlivější na nedostatek glukózy jsou buňky centrálního nervového systému. Je nepostradatelná pro tvorbu mléčného cukru (laktózy). Hladina glukózy v krvi je označována jako glykémie a pohybuje se v závislosti na druhové příslušnosti v rozmezí od 3 – 7 mmol.l⁻¹. S jejím nedostatkem se setkáváme při nedostatečném množství pohotové energie v krmné dávce, při nedostatečném množství kyseliny propionové, jako prekurzoru pro její tvorbu apod. Hyperglykémie, tzn. nadměrné množství glukózy v krevní plazmě je typické při stresových situacích vlivem hormonů kůry a dřeně nadledvin.

Lipidy krevní plazmy vykazují široké spektrum. Nacházejí se v krvi většinou ve vazbě na bílkovinný nosič (lipoproteiny). Jiným druhem jsou neesterifikované (volné) mastné kyseliny.

V krevní plazmě je obsaženo také určité množství minerálních látek, ať už ve formě iontů nebo sloučenin. Stálá je koncentrace sodných a chloridových iontů, a mění se pouze při mimořádně vysokém příjmu solí těchto látek, nebo při omezeném přísunu vody. Fosfor se v krevní plazmě vyskytuje ve formě fosfátů (fosforečnanů) a to jak anorganické, tak i vázané na nejrůznější organické sloučeniny. Koncentrace většiny minerálních látek (mikro- i makroprvků) odráží jejich příjem v krmivu.

7.1.3 Krev jako nárazníkový systém

V organismu hospodářských zvířat vznikají při fyziologických metabolických procesech převážně látky kyselé povahy. Proto je intracelulární i extracelulární prostředí vybaveno komplexem nárazníkových systémů, schopných zabraňovat výkyvům pH. Krev má v řízení acidobazické rovnováhy ve vnitřním prostředí organismu zvláštní postavení. Je schopna nejen metabolity z intersticiálních prostor přijímat, ale také je odvádět do vylučovacích orgánů (ledviny, plíce), čímž jejich vliv na rovnováhu kyselin a bází eliminuje. Zároveň využívá již zmíněných nárazníkových systémů.

- Hydrogenuhličitanový nárazníkový systém tvoří kyselina uhličitá, jako donor vodíkového protonu a hydrogenuhličitanový aniont jako jeho příjemce. Tento systém představuje více než polovinu celkové nárazníkové kapacity, přičemž dvě třetiny připadají na krevní plazmu a jedna třetina na erytrocyty.

- Hemoglobinový nárazníkový systém tvoří cca 35 % nárazníkové kapacity. Dárce vodíku je zde oxyhemoglobin (hemoglobin s vázanými molekulami O₂) a příjemcem je deoxygenovaný hemoglobin (po odevzdání kyslíku do tkání).

- Proteinový nárazníkový systém je tvořen plazmatickými bílkovinami, které díky svému amfoternímu charakteru, mají možnost vystupovat jako kyseliny nebo zásady. Na nárazníkové kapacitě se podílejí ze 7 %.

- Fosfátový nárazníkový systém se podílí na celkové nárazníkové kapacitě přibližně 5 %. Sestává z hydrogenfosforečnanového a dihydrogenfosforečnanového aniontu. Význam tohoto systému je vysoký v regulaci pH intracelulární tekutiny.

7.1.4 Krevní elementy

Erytrocyty

Tvar červených krvinek je přizpůsoben jejich funkci, tedy především přenosu dýchacích plynů. U savců jsou to bikonkávní bezjaderné buňky, narozdíl od ostatních obratlovců, u kterých tyto krevní elementy obsahují jádro a jejich tvar je bikonvexní. Tyto tvarové modifikace umožňují erytrocytům zvýšit plochu jejich povrchu až o 30 %. V rámci hospodářských zvířat je velikost červených krvinek závislá na druhu. Kolísá v rozmezí od 4 do 8 μm a jejich velikost je nepřímo závislá na jejich počtu. Počet erytrocytů je také druhové závislý. Vyjadřuje se v T.l⁻¹ (10¹²) a u jednotlivých zvířat se pohybuje v následujícím fyziologickém rozmezí.

- skot 5 – 7 T.l⁻¹
- kůň 6 – 10 T.l⁻¹
- prase 6 – 9 T.l⁻¹
- ovce 7 – 11 T.l⁻¹
- králík 4 – 6 T.l⁻¹
- kur 2 – 3,5 T.l⁻¹
- pes 6 – 9 T.l⁻¹

Červené krevní buňky vznikají podobně jako i ostatní krevní elementy z multipotentních kmenových buněk kostní dřeně. Jejich přeměnu řídí hormon erythropoetin, produkovaný z 80 % v juxtaglomerulárních buňkách ledvin. Jeho syntéza je stimulována testosteronem, proto vykazují samci přibližně o 5 – 10 % vyšší počet erytrocytů ve srovnání se samicemi. V prenatalním období (v embryonálním a fetálním období) probíhá tvorba erytrocytů u savců od 2. týdne v ostrůvcích žloutkového vaku. Přibližně v třetině gravidity přebírají tuto funkci játra a slezina. Od poloviny gravidity je erythropoéza (tvorba červených krvinek) situována do kostní dřeně. Po narození nového jedince probíhá pouze v červené kostní dřeni. Mezi faktory ovlivňující tvorbu erytrocytů je zahrnován obsah mědi a kobaltu v organismu, neboť jsou tyto mikroelementy součástí molekul enzymů a vitamínu B₁₂, které zasahují do procesů tvorby červených krvinek. Mezi další významné faktory patří kyselina listová, vitamin C a B₆. Samozřejmě klíčovou úlohu sehrává také obsah železa, nutný pro tvorbu funkční součásti erytrocytů, krevního barviva – hemoglobinu.

Hemoglobin

Hemoglobin je funkční složkou erytrocytů zodpovědnou za přenos dýchacích plynů – kyslíku a oxidu uhličitého. Tato molekula chromoproteinu je tvořena z 96 % bílkovinou globinem a ze 4 % jeho prostetickou skupinou hemu, jehož centrálním atomem je dvojmocný kationt železa – Fe²⁺. Vazbou molekuly kyslíku na tento centrální atom dojde k oxygenaci hemoglobinu za vzniku oxyhemoglobinu. Takto je kyslík transportován krví k jednotlivým tkáním živočišného organismu. Jen velmi malé množství kyslíku je fyzikálně rozpuštěno v krevní plazmě. Po předání kyslíku tkáním dojde k vazbě buňkami produkovaného oxidu uhličitého (CO₂) za vzniku dalšího derivátu hemoglobinu nazývaného karbaminohemoglobin. Tato vazba je cestou uvolnění oxidu uhličitého z organismu jeho transportem do plic. Molekula hemoglobinu může být přeměněna vazbou na oxid uhelnatý (CO) za vzniku karboxyhemoglobinu. Tato vazba na atom železa je několikanásobně pevnější než vazba na CO₂ a její rozpad trvá déle, čímž je znemožněno další poutání a přenos molekuly kyslíku. Methemoglobin vzniká oxidací dvojmocného železa (Fe²⁺ na Fe³⁺) vlivem některých oxidačních činidel (dusičnany, dusitany), čímž ztrácí schopnost vazby a přenosu molekuly O₂. V erytrocytech je neustále tvořeno určité malé množství tohoto derivátu, tento je však neustále redukován na hemoglobin.

Leukocyty

Na rozdíl od erytrocytů, obsahují bílé krvinky buněčné jádro. Jednotlivé druhy bílých krvinek se strukturně i funkčně značně odlišují. Podle přítomnosti nebo absence granul v cytoplazmě leukocytů je rozdělujeme na granulocyty (neutrofilní, bazofilní a eosinofilní) a agranulocyty (monocyty a lymfocyty). Počet leukocytů je druhově specifický a vyjadřuje se v $G.I^{-1}$ (10^9).

- skot 5 – 10 $G.I^{-1}$
- kůň 5 – 11 $G.I^{-1}$
- prase 8 – 16 $G.I^{-1}$
- ovce 6 – 10 $G.I^{-1}$
- králík 6 – 12 $G.I^{-1}$
- kur 20 – 30 $G.I^{-1}$
- pes 8 – 11 $G.I^{-1}$

Bílé krvinky mají schopnost samostatného pohybu, který se označuje jako améboidní, a díky němu jsou schopné po přilnutí na krevní kapiláru procházet skrze endotel do tkání. Leukocyty jsou nepostradatelné pro obranyschopnost organismu, kde se podílejí na různých imunitních reakcích.

Neutrofilní granulocyty mají v cytoplazmě drobná granula, která se barví růžově. Jejich jádro je podle vývojového stupně buď tyčkovitého tvaru, nebo složené z několika segmentů. Jejich velikost se pohybuje v rozmezí 9 – 12 μm a procentické zastoupení v krvi hospodářských zvířat kolísá u býložravců a všežravců od 25 do 50 %, u masožravých zvířat od 60 do 90 %. Jejich funkce v organismu spočívá především v pohlcování cizorodého materiálu ve tkáních – fagocytóze.

Bazofilní granulocyty jsou ze všech leukocytů zastoupeny v nejmenší míře (1 – 2 %). Jejich velikost je srovnatelná s neutrofilními granulocyty, avšak jádro je dvousegmentové a hrubá cytoplazmatická granula se barví zásaditými barvivy modře. Granula obsahují biologicky aktivní látky (histamin, heparin), kterými zasahují do obranných a reparačních procesů organismu.

Eosinofilní granulocyty obsahují v cytoplazmě granula, která jsou se barví kyselými barvivy výrazně červeně. Jádro je podobně jako u bazofilů složeno ze dvou segmentů. Jejich velikost se pohybuje v rozmezí 10 – 15 μm a procenticky tvoří přibližně 3 – 7 % všech bílých krvinek. V organismu se uplatňují při parazitárních nebo alergických onemocněních.

Lymfocyty patří do skupiny buněk, které se vzájemně liší na základě místa jejich dozrávání a na základě funkce v obranných mechanismech organismu. Z hlediska morfologického je rozdělujeme na malé a velké, což funkčně znamená neaktivované a aktivované. U malých zabírá kulovité jádro v podstatě celý prostor buňky. Velké mají naopak, vlivem probíhajících metabolických změn objemnější cytoplazmu, přičemž velikost jádra se nemění. Jejich procentické zastoupení v krvi zvířat kolísá od 30 do 50 % u býložravých a všežravých zvířat, od 10 do 30 % u zvířat masožravých. Tvoří funkční mechanismy specifické imunitní odpovědi organismu.

Monocyty jsou ze všech bílých krvinek největší. Dosahují velikosti až 20 μm . Procenticky jsou zastoupeny 3 – 5 %. Mají fagocytární schopnost.

Trombocyty

Krevní destičky jsou bezjaderná tělíska tvaru bikonkávních čoček. Vznikají rozpadem velkých buněk nazývaných megakaryocyty. Jejich počet je druhově rozdílný a pohybuje v rozmezí 200 – 800 G.l^{-1} . Jejich úkolem je především ochrana organismu před ztrátami tělesných tekutin. Při porušení celistvosti endotelu cév adherují aktivované trombocyty v místě poranění a agregací (vzájemným spojením) těchto krevních elementů se vytváří hemostatická zátka (proces hemostaze – zástavy krvácení). Následně aktivují mechanismy hemokoagulační kaskády (proces srážení krve).

7.2 Tkáňový mok

Tkáňový mok je extracelulární tekutina, která vzniká filtrací (prostupem) krevní plazmy v tepenném konci kapilár přes endotel. Tento je v podstatě neprůchozí pro velké molekuly bílkovin, proto je zastoupení plazmatických bílkovin v tkáňovém moku nepatrné. Látky bílkovinné povahy (hormony, enzymy apod.) se zde dostávají jako výsledek metabolismu buněk tkání. Z hlediska osmotického tlaku je elektrolytové složení plazmy a tkáňového moku v podstatě totožné. Tato extracelulární tekutina slouží jako spojnice mezi krví uzavřenou v cirkulačním systému organismu a jednotlivými tkáněmi.

7.3 Míza (lymfa)

Vzniká z tkáňového moku. Představuje tkáňový mok proudící v mízních cévách, kterým se odvádí přebytečná tekutina, intersticiální bílkoviny, toxiny, alergeny, prachové částice, případně mutované buňky do krve. Je to bezbarvá nebo nažloutlá tekutina, obsahující

více chloridových iontů a méně bílkovin ve srovnání s krevní plazmou. V oblasti střev se do mízních cév resorbuje velké množství lipidů (až 90 %).

7.4 Mozkomíšní mok

Bezbarvá, čirá tekutina, která je situována v centrálním nervovém systému (v mozkových komorách, v centrálním míšním kanálu). Jeho tvorba není dána pouze prostupem látek z krevních kapilár, ale také aktivitou ependymových buněk. V porovnání s krevní plazmou je v mozkomíšním moku větší koncentrace chloridů a hořčíku. Tato tělní tekutina plní funkci ochrany nervového centra před mechanickým poškozením nárazy a prudkými teplotními rozdíly. Nadnáší mozek a udržuje stálý nitrolebeční tlak. Má také funkci bariérovou, především proti infekčním látkám a toxinům.

7.5 Kloubní tih (synoviální tekutina)

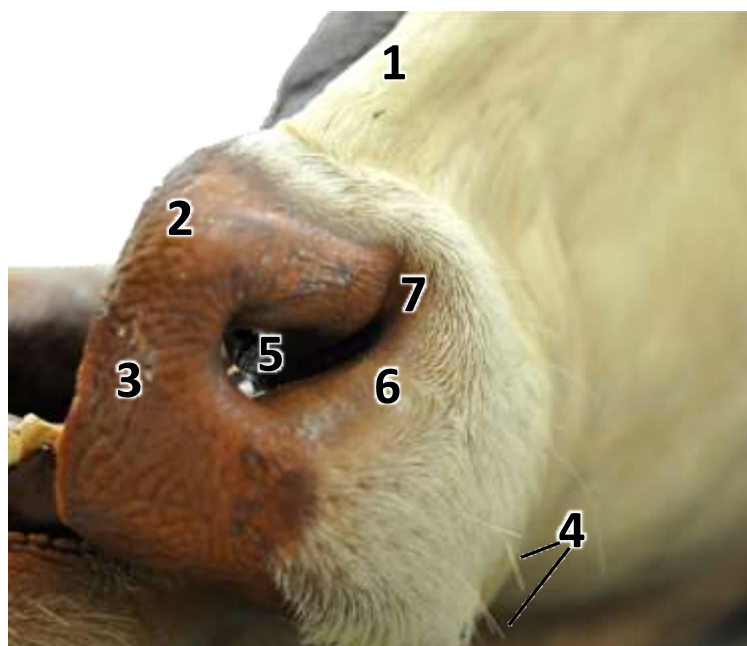
Je tvořen buňkami vnitřního pouzdra kloubu. Jeho úkolem je výživa kloubní chrupavky, zajištění vazkosti a kluzkosti povrchů kloubního spojení a přilnavosti kloubních ploch. Je to nažloutlá tekutina s vyšší vazkostí oproti krevní plazmě. Obsahuje velké množství kyseliny hyaluronové.

8 Dýchací soustava

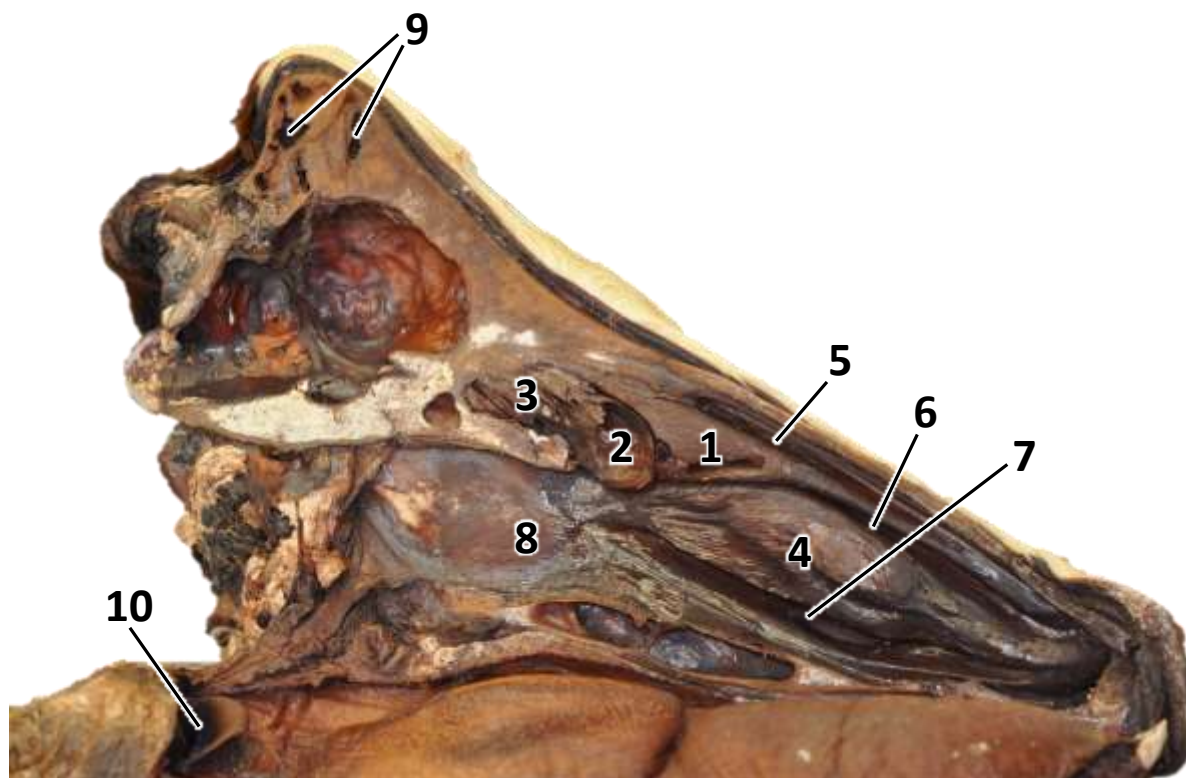
Dýchací cesty se rozdělují na horní dýchací cesty a dolní dýchací cesty. K horním dýchacím cestám patří párová nosní dutina, vedlejší nosní dutiny a nosní část hltanu. K dolním cestám dýchacím patří hrtan, průdušnice, průdušky a plíce, v kterých se dále větví průdušky na průdušinky, alveolární chodbičky, alveolární váčky a alveoly.

Nosní dutina tvoří počátek dýchacích cest. Párové nosní dutiny jsou odděleny nosní přepážkou. Za nozdrou (Obr. 45) se nachází nosní předsíň, na kterou navazuje vlastní nosní dutina (Obr. 46). Nosní předsíň je vystlána kutánní sliznicí, která obsahuje serózní žlázy. Ze sliznice vyrůstají chlupy, které tvoří vzduchový filtr. Mezi nosní předsíní a vlastní nosní dutinou vyúsťuje zevní ústí slzovodu. Vlastní nosní dutina je pomocí nosních skořep (dorzální, střední a ventrální nosní skořepa) rozdělena na nosní průchody. Nosní dutina je zakončena nosním otvorem (choanou). Na párové nosní dutiny navazuje nosohltanový kanál. Rostrální část nosní sliznice je tvořena dýchací oblastí sliznice, která je pokryta víceřadým epitelem s řasinkami. V této sliznici se nachází tubuloalveolární žlázy, které produkují sekret zvlhčující vdechovaný vzduch. K ohřívání vzduchu slouží žilné pleteně pod sliznicí. V kaudální části nosní dutiny se nachází čichová oblast nosní sliznice. V epitelu jsou zde přítomny smyslové a podpůrné buňky čichového ústrojí.

Obrázek 45: Zevní nos (skot). 1 - hřbet nosu, 2 - hrot nosu, 3 - mulec s políčky a brázdami, 4 - hmatové chlupy, 5 - nozdra, 6 - křídla nosu, 7 - křídlová brázda.

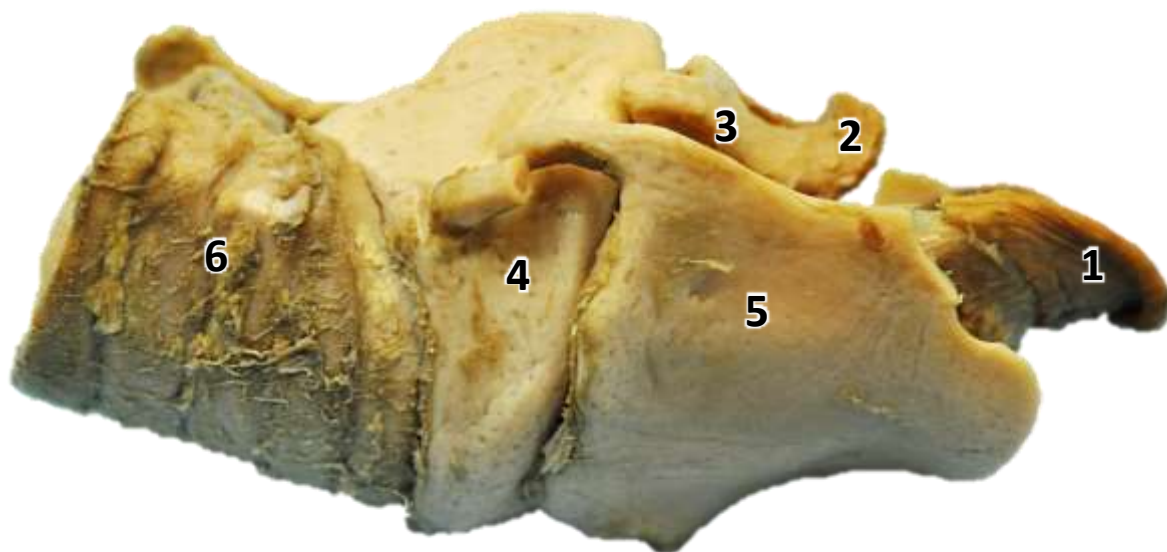


Obrázek 46: Nosní dutina (skot). 1 - dorzální nosní skořepa, 2 - střední nosní skořepa, 3 - čichové skořepy, 4 - ventrální nosní skořepa, 5 - dorzální nosní průchod, 6 - střední nosní průchod, 7 - ventrální nosní průchod, 8 - nosohltanový kanál, 9 - čelní dutina, 10 - hrtan.

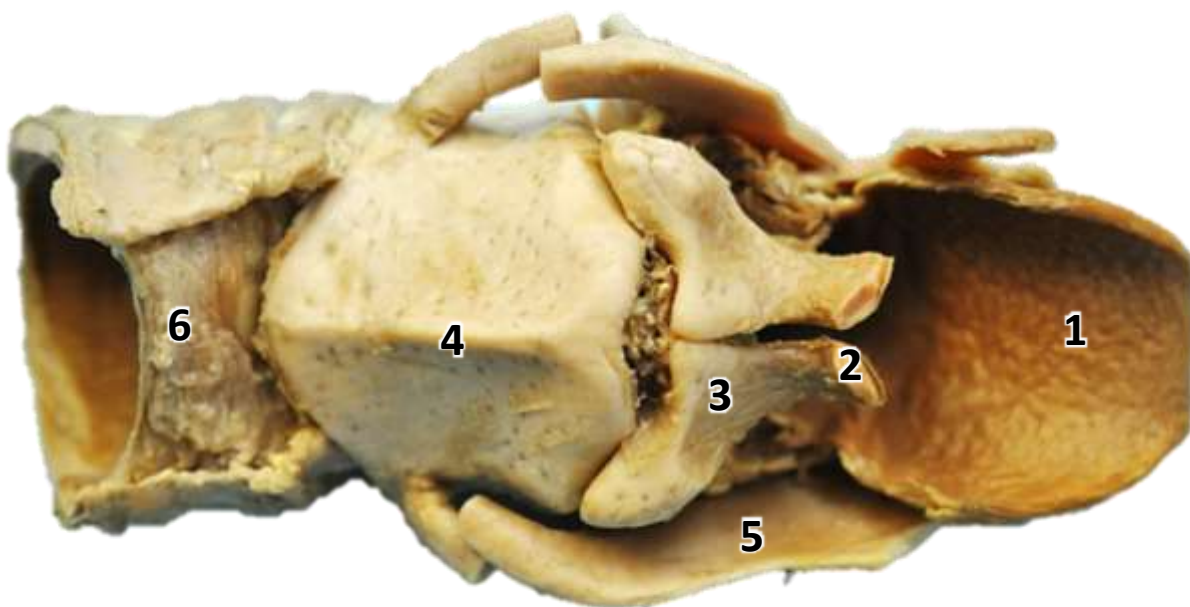


Hrtan (Obr. 47 a 48) je trubicovitý orgán, který se nachází mezi hltanem a průdušnicí. V hrtanu je uloženo hlasové ústrojí. Podkladem hrtanu jsou chrupavky. Mezi nepárové chrupavky hrtanu patří štítná chrupavka, prstencovitá chrupavka a příklopka, mezi párové patří konvicovité a růžkovité chrupavky. Příklopka a růžkovité chrupavky jsou chrupavkami elastickými, ostatní jsou chrupavky sklovité, které s věkem osifikují. Hrtanové chrupavky jsou s průdušnicí, jazyčkou, ale i mezi sebou spojeny klouby a vazy. Na hrtan se upínají krátké hrtanové svaly, které svou činností mění polohu jednotlivých chrupavek hrtanu. Tím se mění napětí hlasivek a vydávaný hlas. Pomocí stahovače hrtanu a jazyčky se mění také poloha hrtanu jako celku. Uvnitř hrtanu se nachází hlasivka (Obr. 49), která je tvořena hlasivkovou štěrbinou. Hlasivková štěrbinina je ohraničena hlasivkovými řasami, jejichž podkladem jsou hlasivkový sval a vaz. Dorzální část hlasivkové štěrbiny má funkci vzduchové cesty, ventrální část je vlastním hlasovým orgánem. Hrtanová dutina je pokryta sliznicí, která je vystlána víceřadým epitelem s řasinkami, který obsahuje také pohárkové buňky. Hrtanové žlázy svým sekretem zvlhčují hlasivkové řasy.

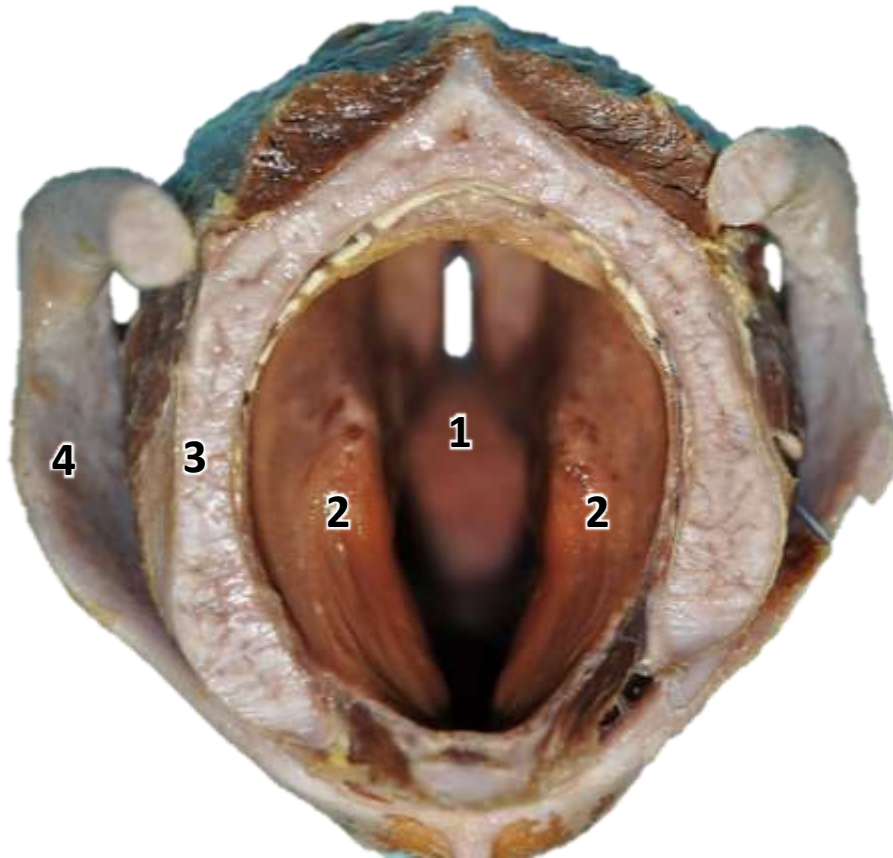
Obrázek 47: Hrtan – laterální strana (skot). 1 - příklopka, 2 - růžkovitá chrupavka, 3 - konvicovitá chrupavka, 4 - prstencovitá chrupavka, 5 - štítná chrupavka, 6 - průdušnice.



Obrázek 48: Hrtan – dorzální strana (skot). 1 - příklopka, 2 - růžkovitá chrupavka, 3 - konvicovitá chrupavka, 4 - prstencovitá chrupavka, 5 - štítná chrupavka, 6 - průdušnice.



Obrázek 49: Hlasivka (skot). 1 - hlasivková štěrbina, 2 - hlasivkové řasy, 3 - prstencovitá chrupavka, 4 - štítná chrupavka.



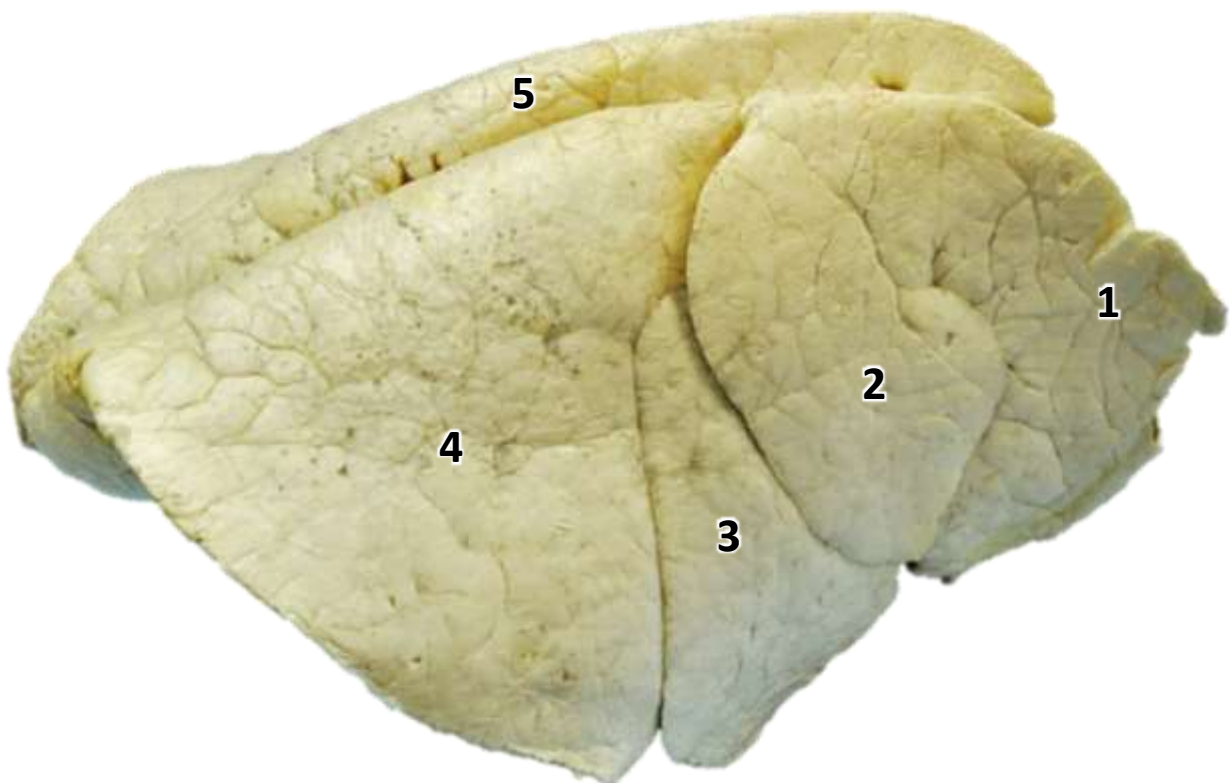
Průdušnice spojuje hrtan s kořenem plic. Je to dlouhá pružná trubice, která je tvořena chrupavkami ve tvaru neuzavřených prstenců. Volné konce chrupavek jsou spojené průdušnicovým svalem a vazivem. Mezi sebou jsou prstence chrupavky spojeny rovněž vazivem. V oblasti 4. – 6. mezižeberního prostoru se průdušnice rozvětňuje na pravou a levou průdušku, které vstupují do pravé a levé plice. Průdušnice je vystlána sliznicí, která je bohatá na elastická vlákna. Sliznice je pokryta víceřadým epitelem s řasinkami, obsahuje také poměrně mnoho průdušnicových žláz.

Průdušky navazují na průdušnici. Dále se dělí na hlavní průdušky, lalokové průdušky a segmentové průdušky, které se větví až na koncové průdušinky. Průdušky v plicích vytváří tzv. průduškový strom. Stěna silných průdušek má obdobnou stavbu jako průdušnice. Se zmenšováním průsvitu průdušek dochází k redukci chrupavek. U průdušek s vnitřním průměrem menším jak 1 mm se ve stěně nenachází chrupavky ani žlázy.

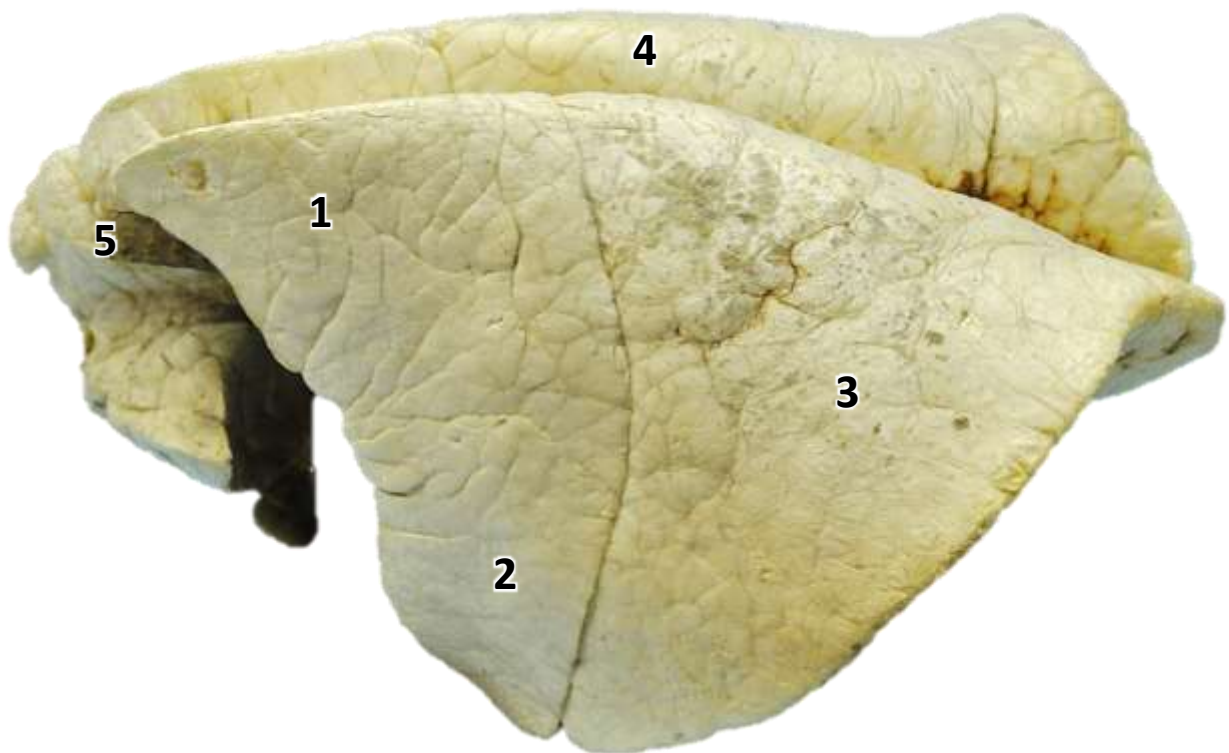
Plíce (Obr. 50 a 51) jsou dýchacími orgány, které se nachází v hrudní dutině. Levá plíce je menší než pravá. Vzájemně jsou spojeny průdušnicí a krevními cévami. Parenchym

plic má pružnou, houbovitou strukturu. Plíce mají tvar trojbokého hranolu. Na plicích rozlišujeme hrot plic a základnu plic. V mediální části plic se nachází plicní branka, která je místem vstupu průdušek, cév a nervů. Plíce se člení na laloky. Levá plíce je členěna na kraniální a kaudální lalok. Kraniální lalok je rozdělen na kraniální a kaudální část. Pravá plíce se člení na kraniální, mediální, kaudální a přídatný lalok. Plicní laloky se skládají ze sekundárních lalůček, které jsou spojeny vmezeřeným vazivem. Sekundární lalůčky se skládají asi z 50 primárních plicních lalůček, jejichž velikost se pohybuje od 2 do 3 mm. Primární plicní lalůček je základní morfologickou a funkční jednotkou plic. Je složen z dýchací průdušinky, alveolárních chodbiček, alveolárních váčků a plicních sklípků (alveolů). Plicní alveoly mají oválný tvar, jejich velikost je 0,1 – 0,3 mm. Stěna plicních alveolů je vystlána dýchacím epitelem. Bariéru mezi krví a vzduchem tvoří endotel krevních kapilár a dýchací epitel. Dýchací epitel se skládá z respiračních alveolárních buněk a velkých alveolárních buněk. Velké alveolární buňky mají charakter žláz. Volnými buňkami jsou zde alveolární makrofágy (prašné buňky), které pohlcují prachové částice, s kterými putují do průdušinek a dále jsou posouvány s hlenem do hltanu.

Obrázek 50: Plíce – pohled zprava (skot). 1 - 4 - laloky pravé plíce (1 - kraniální část kraniálního laloku, 2 - kaudální část kraniálního laloku, 3 - mediální lalok, 4 - kaudální lalok), 5 - levá plíce.



Obrázek 51: Plíce – pohled zleva (skot). 1 - 3 - laloky levé plíce (1 - kraniální část kraniálního laloku, 2 - kaudální část kraniálního laloku, 3 - kaudální lalok), 4 - pravá plíce, 5 - průdušnice.



9 Trávicí soustava

Základ trávicí soustavy tvoří trávicí trubice, která se skládá z dutiny ústní, hltanu, jícnu, žaludku a střeva. Kromě drobných žláz, které jsou umístěny ve stěně trávicí trubice, ústí do trávicí trubice slinné žlázy, játra a slinivka břišní.

9.1 Stavba trávicí trubice

Stěna trávicí trubice je tvořena následujícími vrstvami: sliznice, podslizniční tkáň, svalová vrstva a povrchová vrstva.

Sliznice zevnitř vystýlá trávicí trubici. Její povrch může být hladký nebo různě členěný. Může vytvářet řasy, bradavky, případně klky. Sliznice se skládá ze tří vrstev: epitel, vlastní list sliznice (vazivová vrstva sliznice) a svalovina sliznice. Epitel se nachází na povrchu sliznice, podle úseku trávicí trubice se mění jeho charakter. Vícevrstevný dlaždicový rohovatější epitel se nachází v trávicí trubici od dutiny ústní po předžaludkovou část žaludku, případně po předžaludek. V žaludku a ve střevě se nachází jednovrstevný cylindrický epitel (žlázový nebo resorpční). Vlastní list sliznice je složen z řídkého kolagenního a retikulárního vaziva, v kterém se nachází krevní a mízní kapiláry a nervová vlákna. Dále se v této vrstvě nachází žlázy, mízní uzlíky a hladkosvalové buňky. Svalovina sliznice je vrstvou, na kterou navazuje podslizniční tkáň. Umožňuje posun sliznice.

Podslizniční tkáň je řídkým kolagenním vazivem, v kterém je uložena síť krevních a mízních cév a podslizniční nervová pletěň. Ve dvanáctníku a jícnu se v této vrstvě nacházejí žlázy.

Svalová vrstva je základem stěny trávicí trubice. Jedná se o hladkosvalovou tkáň (kromě svaloviny jícnu). Tvoří většinou dvě vrstvy – vnitřní s kruhovým uspořádáním hladkosvalových buněk a vnější s podélně uspořádanými hladkosvalovými buňkami. Mezi těmito vrstvami svaloviny trávicí trubice se nachází svalová nervová pletěň. Svalová vrstva v některých úsecích trávicí trubice zesiluje a vytváří svěrače.

Povrchovou vrstvou může být buď seróza nebo adventicie. Seróza je vrstva řídkého kolagenního vaziva doplněná jednovrstevným dlaždicovým epitelem. Adventicie se nachází pouze v krční části jícnu, jedná jen o tenkou vazivovou vrstvu.

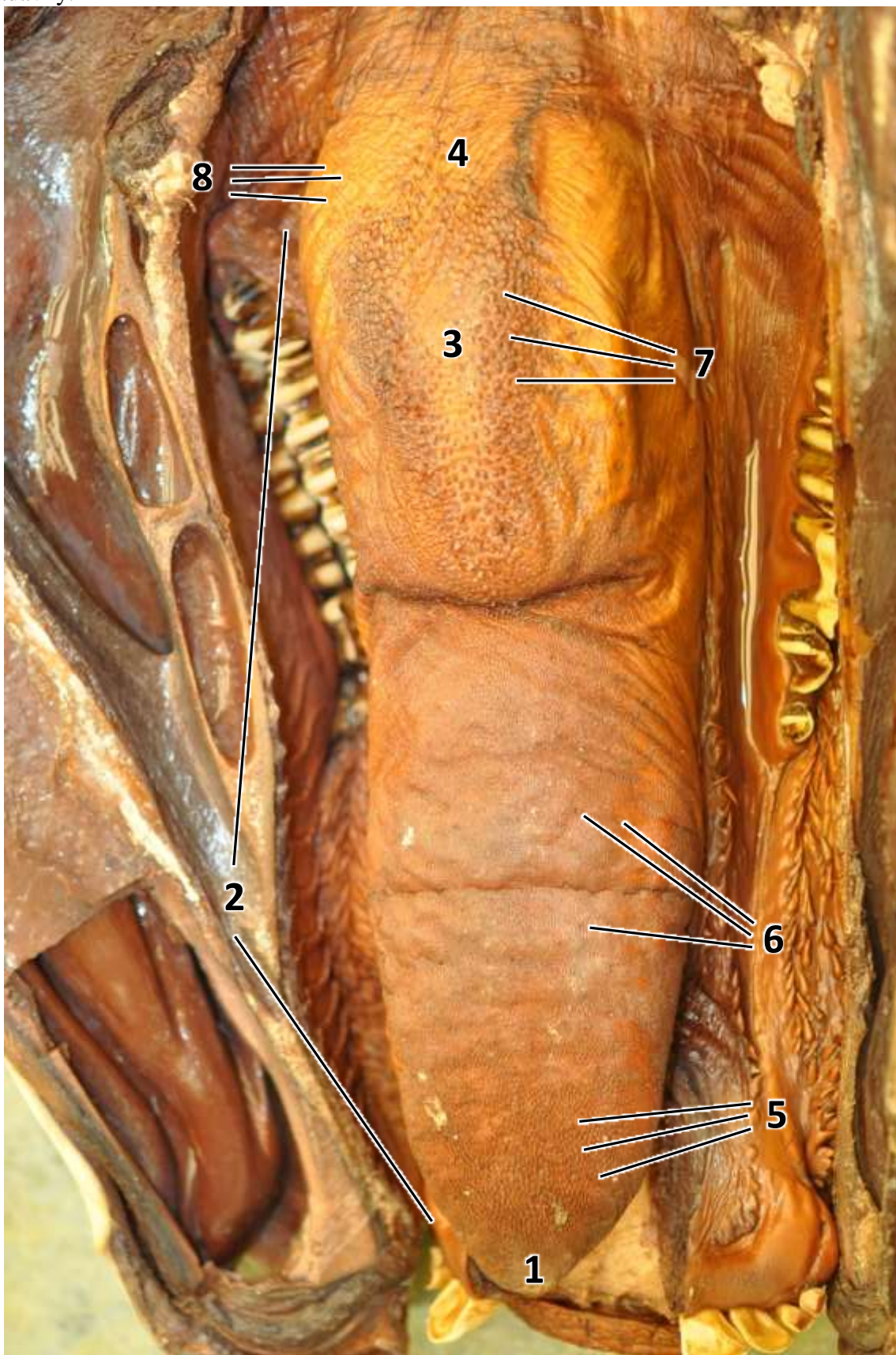
9.2 Ústní dutina

Trávicí trubice začíná ústní dutinou. Rostrálně se nachází ústa, která jsou tvořena pysky. Po stranách je dutina ústní tvořena tvářemi, strop je tvořen patrem a na spodině se nachází jazyk. Kaudálně navazuje na dutinu ústní hltan. Povrch sliznice ústní dutiny tvoří vícevrstevný dlaždicový epitel rohovatějící.

Pysky ohraničují ústní štěrbinu. Horní pysk a hrot nosu vytváří u skotu mulec, u prasete rypák. Ve sliznici pysků se nachází pyskové žlázy. Podklad tváří je tvořen mimickými svaly, které jsou pokryté kůží, z vnitřní strany sliznicí. Pod sliznicí se nachází tvářové slinné žlázy. Kostěným podkladem tvrdého patra je patrový výběžek horní čelisti a patrová kost. V rostrální části tvrdého patra se nachází řezáková bradavka. Kolem řezákové bradavky se nachází řezákový průchod, který spojuje ústní a nosní dutinu. Měkké patro navazuje na tvrdé patro. Jeho podkladem jsou svaly. Patrový sval, napínač a zvedač měkkého patra umožňují polykání a dýchání díky změně polohy měkkého patra. Pod sliznicí měkkého patra se nachází patrové žlázy a mízní tkáň. Mandle se nachází ve sliznici v místě přechodu dutiny ústní do hltanu. Mandle jsou shluky sekundárních mízních uzlíků. Jazyková mandle se nachází na kořenu jazyka, patrové mandle se nachází na měkkém patru, hltanová mandle je pak na stropě hltanu. Dásně jsou tvořeny sliznicí, která pokrývá lůžkové výběžky čelistí a řezákové kosti. Zmíněná sliznice tvoří val kolem zubního krčku. U přežvýkavců řezáková kost neobsahuje zuby, tvoří se na ní zubní polštář, který napomáhá oddělení sousta.

Jazyk (Obr. 52) je velmi pohyblivý svalový orgán, v jehož sliznici se nachází chuťový a hmatový orgán. Na jazyku se popisuje hrot, tělo a kořen. Kostním podkladem kořene jazyka je jazylka. Na jazyku se nachází různé typy bradavek. Nitkovité bradavky se nachází na hřbetě jazyka. Houbovitě bradavky se nachází rovněž na hřbetě jazyka, mezi nitkovitými bradavkami. Kuželovité bradavky jsou umístěny na valu jazyka. Ohrazené bradavky jsou uloženy na kořenu jazyka. U prasete jsou navíc ještě lístkovité bradavky, které leží na bocích kořene jazyka. V houbovitých, ohrazených a lístkovitých bradavkách se nachází chuťové pohárky.

Obrázek 52: Jazyk (skot). 1 - hrot jazyka, 2 - tělo jazyka, 3 - val jazyka, 4 - kořen jazyka, 5 - nitkovité bradavky, 6 - houbovitě bradavky, 7 - kuželovité bradavky, 8 - ohrazené bradavky.



Do dutiny ústní vyústují malé a velké slinné žlázy. Malé slinné žlázy se nachází ve sliznici nebo v podslizniční tkáni spodiny ústní dutiny, tváří, jazyka a patra. Vylučují malé množství slin. Velké slinné žlázy tvoří velké množství slin, jsou umístěny mimo ústní dutinu. Patří mezi ně příušní slinná žláza, žláza dolní čelisti a podjazykové žlázy. Příušní slinná žláza se nachází v příušní krajině, vyúsťuje na příušní bradavce (poblíž druhé horní stoličky). Žláza dolní čelisti je umístěna mezi jazyčkou a nosičem, ústí na podjazykové bradavce. Podjazykové žlázy se nachází pod sliznicí na spodině ústní dutiny. Malé podjazykové žlázy mají samostatné vývody. Velká podjazyková žláza vyúsťuje na podjazykové bradavce.

9.3 Zuby

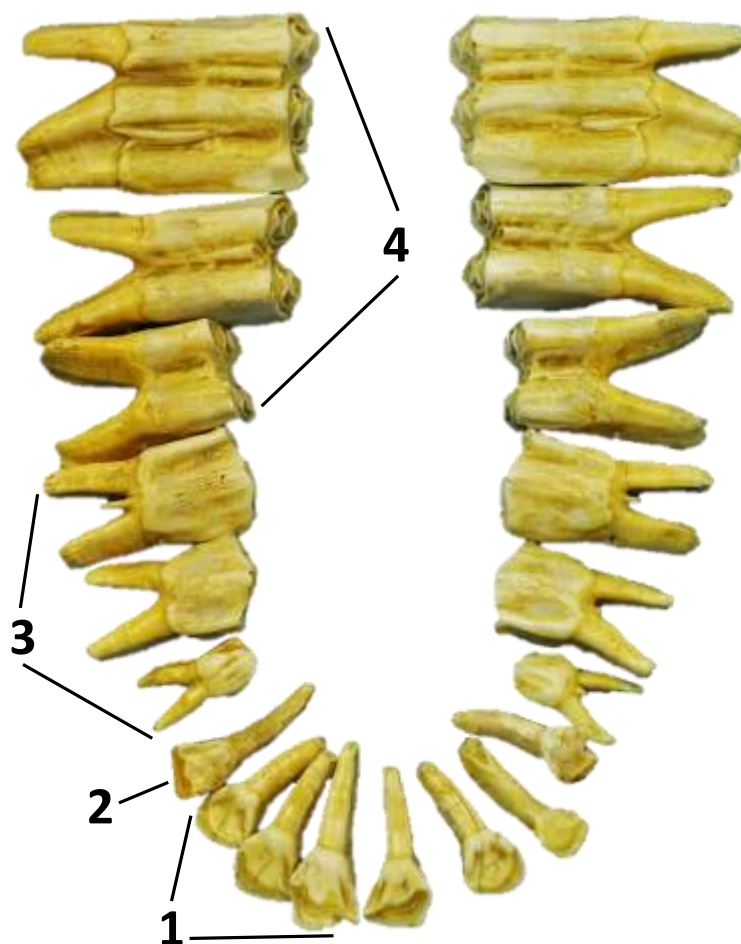
Zuby jsou deriváty kožní soustavy. Jsou zaklíněné do řezákové kosti, horní a dolní čelisti. Volná část zubu se nazývá korunka, v zubním lůžku se nachází kořen zubu. U některých zubů se mezi kořenem a korunkou nachází krček. Kořen zubu obaluje ozubice, což je vazivová blána, která upevňuje zub v zubním lůžku. Výživa a inervace zubu je zajišťována dřením zubu. Zub se skládá ze tří složek: zubovina, sklovina a cement. Zubovina (dentin) tvoří hlavní tkáň zubu. Na korunce je pokrytá sklovinou, na kořenu cementem. Zubovina je modifikovanou kostní tkání. Buněčnou složku zuboviny tvoří tzv. odontoblasty. Mezibuněčná hmota je tvořena svazky kolagenních vláken a minerálními látkami. Sklovina obsahuje jen asi 1 – 2 % organických látek, zbytek tvoří minerální soli. Jedná se o nejtvrďší tkáň těla. Cement je v podstatě kostní tkání.

Zuby se podle svého tvaru a uložení rozdělují na řezáky, špičáky, třenáky a stoličky. U hospodářských zvířat se vyskytují především brachyodontní zuby. Jsou to zuby s omezenou dobou růstu. Povrch korunky je pokrytý sklovinou. Zuby hypselodontní stále dorůstají. Celý povrch těchto zubů je pokryt cementem. Takovými zuby jsou řezáky hlodavců a špičáky prasete.

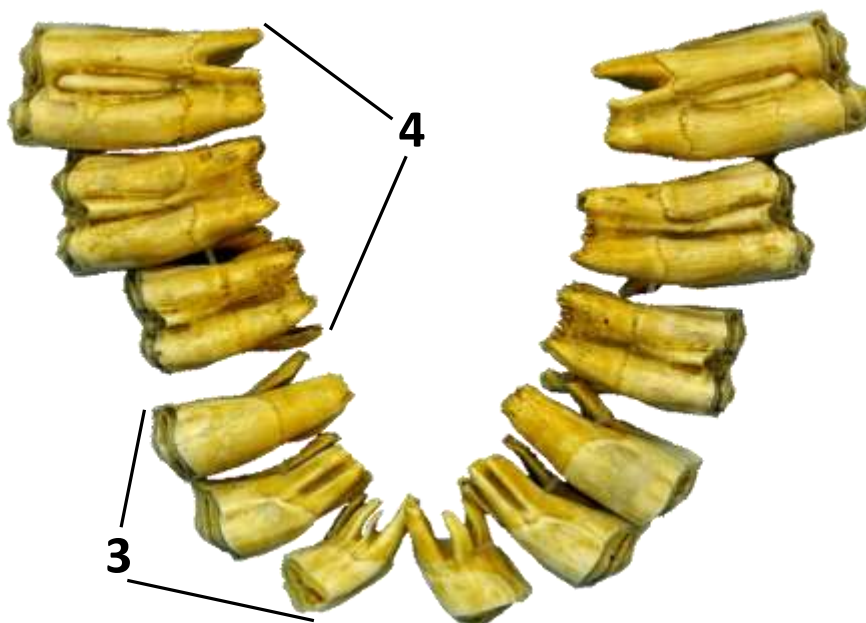
Zubní vzorec udává počet jednotlivých zubů v polovině chrupu. Jedná se o zlomek, kdy v čitateli se uvádí polovina horního zubního oblouku a ve jmenovateli polovina dolního zubního oblouku. Jednotlivé zuby se označují počátečními písmeny jejich latinských názvů: I – dentes incisivi (řezáky), C – dentes canini (špičáky), P – dentes premolares (třenáky) a M – dentes molares (stoličky). Mléčný chrup se označuje malými písmeny (i-c-p-m). Trvalý chrup přežvýkavců (Obr. 53 a 54) je tvořen 32 zuby, mléčný 20 zuby.

Zubní vzorec: 0I 0C 3P 3M 0i 0c 3p
 3I 1C 3P 3M 3i 1c 3p

Obrázek 53: Trvalý chrup skotu – dolní zubní oblouk. 1 - řezáky, 2 - špičák, 3 - třeňáky, 4 - stoličky.



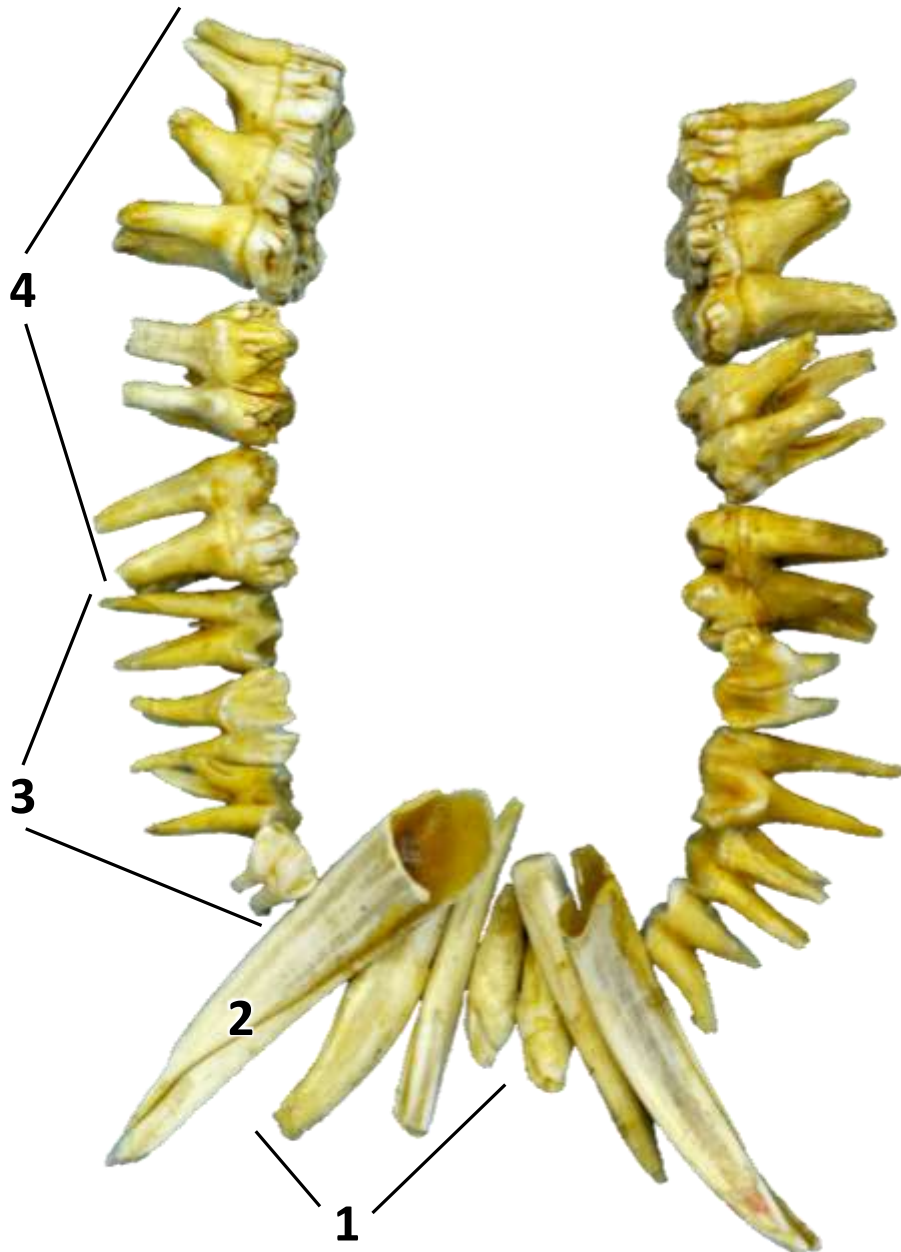
Obrázek 54: Trvalý chrup skotu – horní zubní oblouk. 3 - třeňáky, 4 – stoličky.



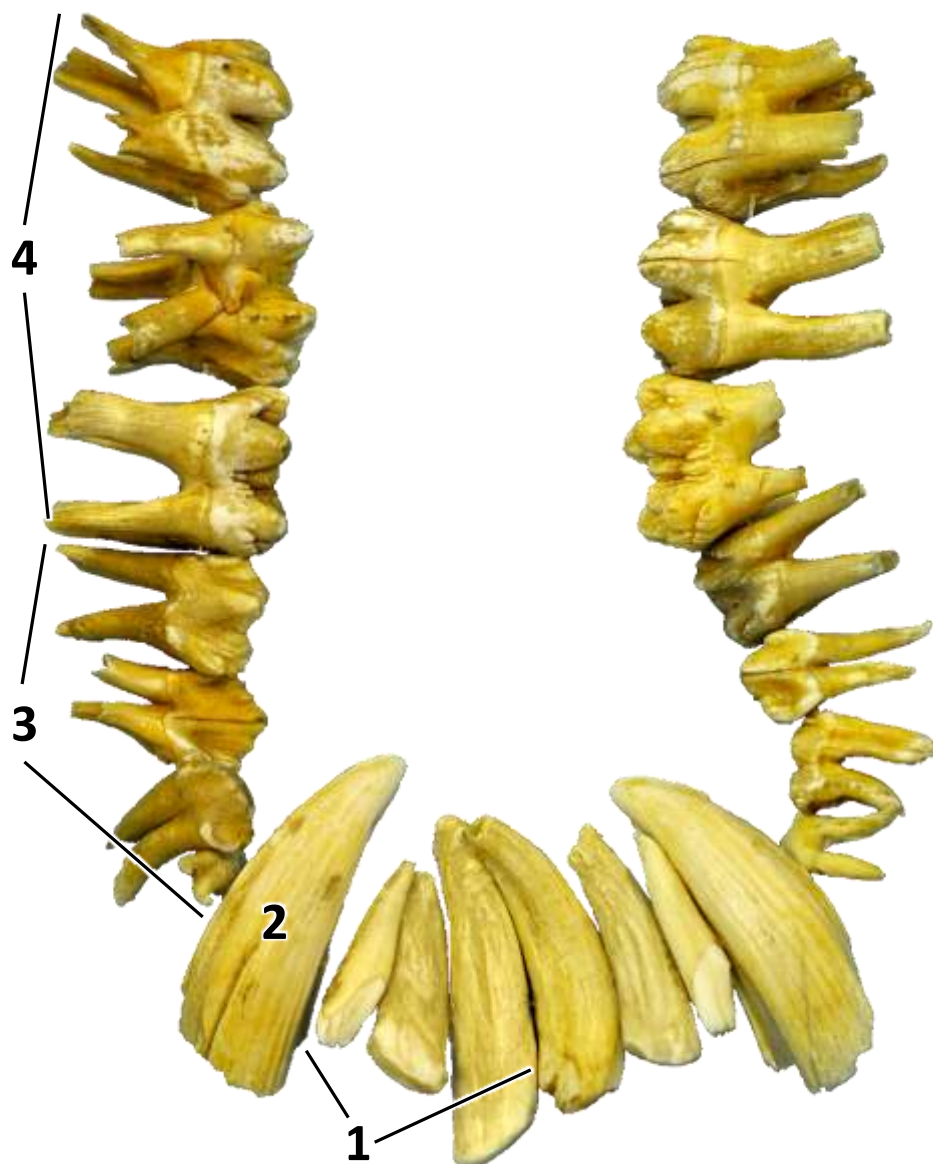
Trvalý chrup prasete (Obr. 55 a 56) se skládá ze 44 zubů, mléčný chrup z 28 zubů.

Zubní vzorec: 3I 1C 4P 3M 3i 1c 3p
 3I 1C 4P 3M 3i 1c 3p

Obrázek 55: Trvalý chrup prasete – dolní zubní oblouk. 1 - řezáky, 2 - špičák, 3 - třeňáky, 4 - stoličky.



Obrázek 56: Trvalý chrup prasete – horní zubní oblouk. 1 - řezáky, 2 - špičák, 3 - třeňáky, 4 - stoličky.

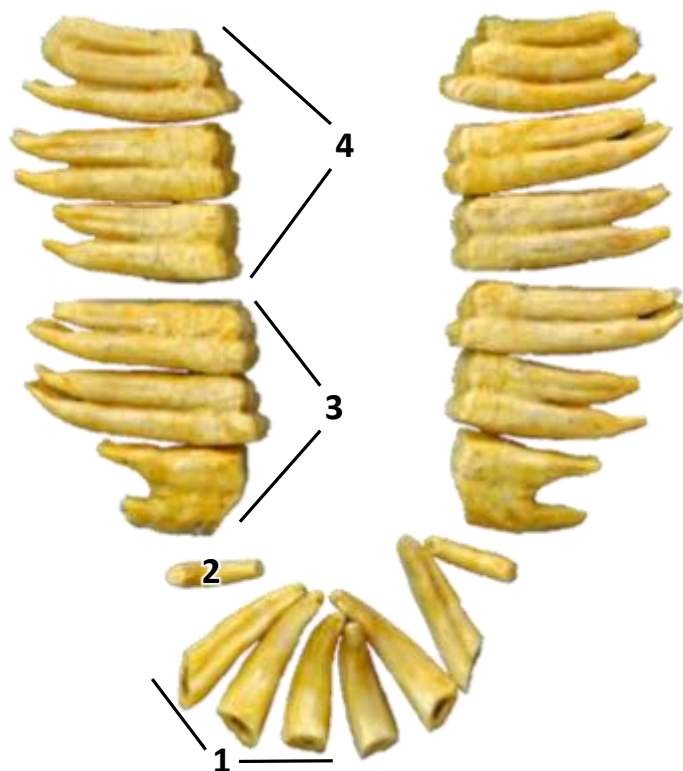


Trvalý chrup hřebce (Obr. 57 a 58) se skládá ze 40 zubů, mléčný chrup z 28 zubů. U klisen nejsou zpravidla vyvinuté špičáky (trvalý chrup 36 zubů, mléčný chrup 24 zubů).

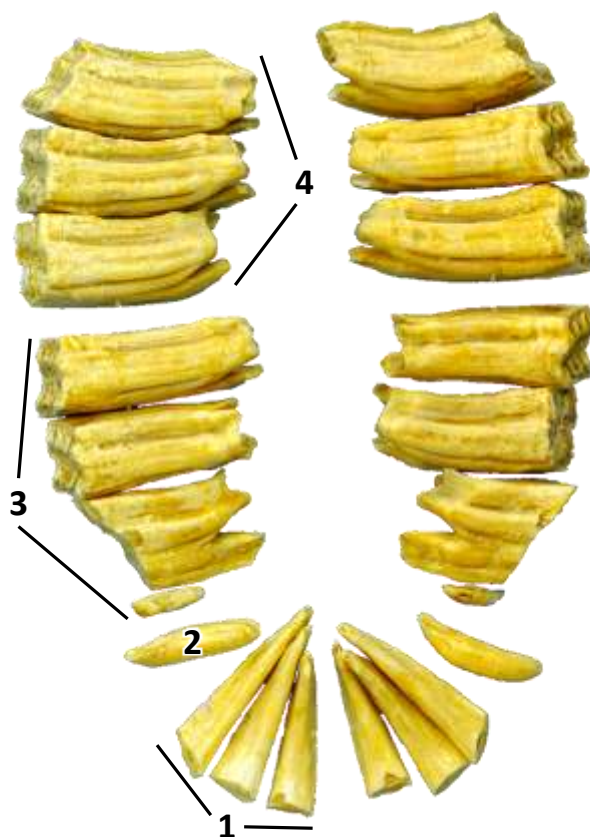
Zubní vzorec:	<u>3I 1C 3P 3M</u>	<u>3i 1c 3p</u>
(hřebec)	3I 1C 3P 3M	3i 1c 3p

Zubní vzorec:	<u>3I 0C 3P 3M</u>	<u>3i 0c 3p</u>
(klisna)	3I 0C 3P 3M	3i 0c 3p

Obrázek 57: Trvalý chrup hřebce – dolní zubní oblouk. 1 - řezáky, 2 - špičák, 3 - třeňáky, 4 - stoličky.



Obrázek 58: Trvalý chrup hřebce – horní zubní oblouk. 1 - řezáky, 2 - špičák, 3 - třeňáky, 4 - stoličky.



9.4 Hltan

Hltan spojuje dutinu ústní s jícnem. Má podobu nálevky. Dělí se na tři části. Ústní, nosní a hrtanovou část hltanu. Ústní část hltanu navazuje na ústní dutinu. Hranici mezi ústní dutinou a hltanem tvoří patrojazykový oblouk. Nosní část hltanu je spojena s nosní dutinou prostřednictvím nosohltanového průchodu. Na stropě vyúsťují párové sluchové trubice, které spojují hltanovou dutinu se středním uchem. Hrtanová část hltanu přechází v jícen, nachází se poblíž hrtanu. Stěna hltanu je tvořena sliznicí a svaly. V nosní části hltanu se nachází víceřadý epitel s řasinkami. Ostatní části hltanu kryje vícevrstevný dlaždicový epitel. Sliznice je vybavena mízními uzlíky (hltanová mandle). Svaly hltanu mají funkci svěračů, odstupují od lebečních kostí a jsou obaleny vnitřní a vnější povázkou.

9.5 Jícen

Jícen spojuje hltan se žaludkem, u přežvýkavců s bachorem. U skotu dosahuje délky 100 cm. Sliznice jícnu je pokrytá vícevrstevným dlaždicovým rohovatějícím epitelem. V podslizniční tkáni se nachází hlenové žlázy. Struktura podslizniční tkáně umožňuje vytváření podélných řas. Svalovina jícnu je poměrně tlustá, je tvořena příčně pruhovanou svalovinou. U prasete je břišní část jícnu vybavena hladkou svalovinou.

9.6 Žaludek

Žaludek je vakovitý orgán, který se v trávicí trubici nachází mezi jícnem a střevem. Velikost a stavba žaludku jsou závislé na druhové příslušnosti. Relativně nejmenší žaludek mají zvířata přijímající koncentrovanou bílkovinnou potravu (masožravci). Největší žaludek mají býložravci. Existují dva typy žaludku: jednokomorový a vícekomorový. Jednokomorový žaludek (Obr. 59 a 60) se dále člení na žaludek jednoduchý a složitý. Jednokomorový jednoduchý žaludek mají šelmy. Celá dutina tohoto žaludku je vystlána žláznatou sliznicí. Jednokomorový složitý žaludek má kromě žláznaté sliznice menší část bezžláznaté kutánní sliznice, a to v předžaludkové části žaludku. Takovýto žaludek má prase a kůň. Vícekomorový žaludek (Obr. 61) přežvýkavců je složen z předžaludku, který má tři oddíly (bachor, čepec, kniha), a vlastního žaludku (slez).

Jícen ústí do česlové části žaludku, tělo žaludku přechází ve vrátníkovou část žaludku zakončenou vrátníkem, který uzavírá vstup do dvanáctníku.

Předžaludková část sliznice je pokrytá vícevrstevným dlaždicovým rohovatějícím epitelem. Žláznatá část sliznice vytváří slizniční řasy. Na povrchu sliznice se nachází žaludeční jamky, v kterých vyúsťují žaludeční žlázy. Sliznice je pokrytá jednovrstevným cylindrickým epitelem. Žaludeční žlázy jsou tubulózními žlázami. Rozdělují se na kardiální žlázy, vlastní žaludeční žlázy a pylorické žlázy. Kardiální žlázy můžeme najít ve sliznici česlové části žaludku. Vylučují sekret bohatý na hlen. Vlastní žaludeční žlázy se nachází ve sliznici dna žaludku. Sekreční část žlázy obsahuje hlavní buňky, krycí buňky a gastrointestinální buňky. Hlavní buňky produkují pepsinogen. Krycí buňky jsou vklíněné mezi hlavní buňky. Produkují kyselinu chlorovodíkovou. Gastrointestinální buňky se vyskytují v žaludečních žlázách jen ojediněle. Jsou to jednobuněčné žlázy s vnitřní sekrecí. Pylorické žlázy jsou přítomné ve vrátníkové části žaludku, vylučují hlenovitý sekret. Svalovina žaludku je tvořena hladkosvalovými buňkami. Je uspořádána do tří vrstev.

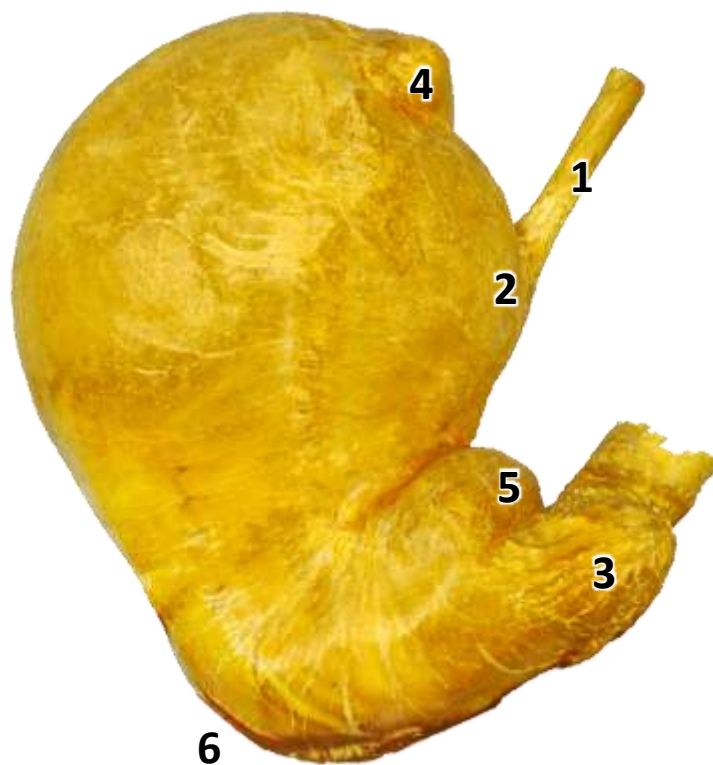
Bachor je největší část vícekomorového žaludku přežvýkavců. U skotu dosahuje objemu 80 – 120 litrů, zaujímá celou levou polovinu břišní dutiny. Bachor je rozdělen do několika vaků pomocí bachorových pilířů. Jsou to dorzální a ventrální bachorový vak a dorzální a ventrální slepý vak. Sliznice bachoru je pokrytá vícevrstevným dlaždicovým epitelem rohovatějícím, je bez žláz. Plochu sliznice zvětšují bachorové bradavky. Stěna bachoru obsahuje hladkou svalovinu, která má tři vrstvy – podélnou, kruhovou a šikmou.

Čepec tvoří nejmenší část předžaludku. U skotu má objem 5 – 8 litrů. S bachorem je spojen čepcobachorovým ústím, s knihou pak čepcoknihovým otvorem. Pro proudění tekuté potravy (především u mláďat) z jícnu do knihy je vytvořen tzv. čepcový žlab. Sliznice čepce vytváří čepcové hřebeny, které se spojují do čtyřbokých až šestibokých komůrek.

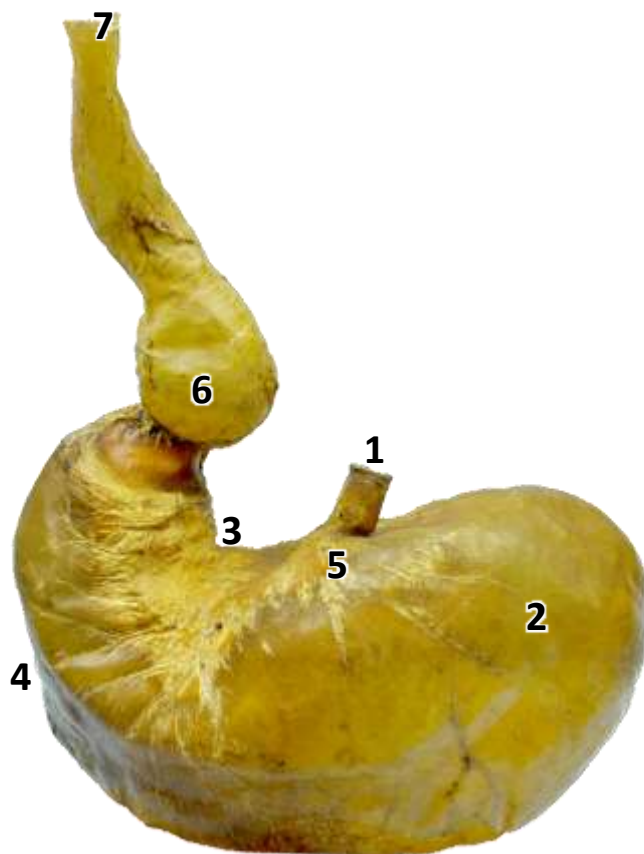
Knihy dosahuje u skotu objemu 10 – 15 litrů. Pokračováním čepcového žlabu je žlab knihy, který končí v knihoslezovém ústí. Sliznice knihy tvoří tzv. listy knihy, které jsou různě vysoké. Listy jsou odděleny mezilistovými štěrbinami.

Slez má u skotu objem 10 – 20 litrů. Vrátníková část sliznice vytváří slezový žlab. Stěna slezu má podobnou stavbu jako jednokomorý žaludek. Sliznice je žláznatá a vytváří spirálovité řasy.

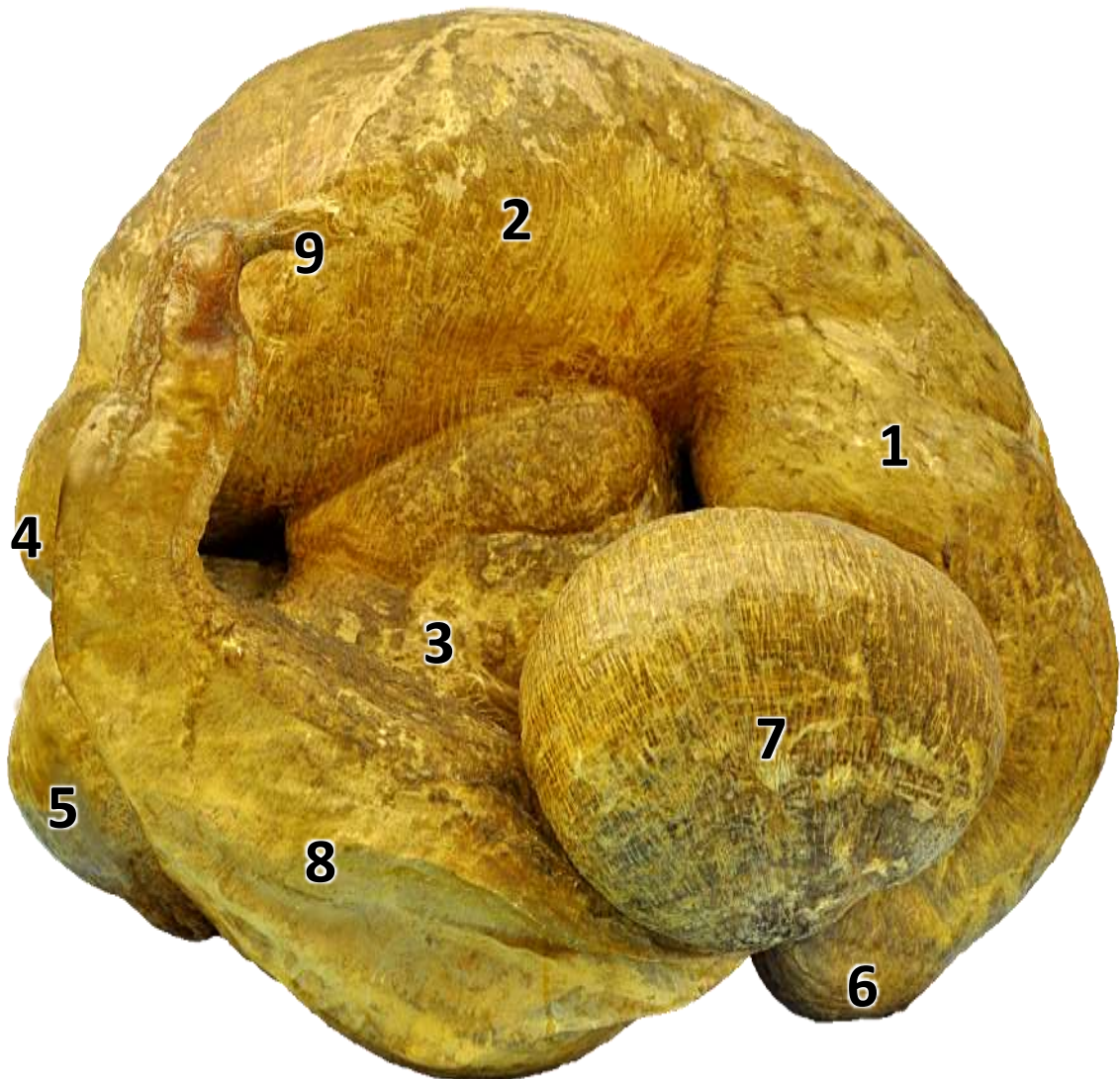
Obrázek 59: Žaludek prasete. 1 - jícen, 2 - česlo, 3 - vrátník, 4 - vakovitá vychlípenina, 5 - malé zakřivení, 6 - velké zakřivení.



Obrázek 60: Žaludek koně. 1 - jícen, 2 - slepý vak, 3 - malé zakřivení, 4 - velké zakřivení, 5 - česlo, 6 - vrátník, 7 - dvanáctník.



Obrázek 61: Vícekomorový žaludek skotu. 1 - bachorová předsíň, 2 - dorzální bachorový vak, 3 - ventrální bachorový vak, 4 - dorzální slepý vak, 5 - ventrální slepý vak, 6 - čepec, 7 - kniha, 8 - slez, 9 - dvanáctník.



9.7 Střevo

Střevo tvoří nejdelší část trávicí trubice. Býložravci mají střevo mnohem delší než masožravci. U masožravců odpovídá délka střeva asi pětinásobku délky těla, u skotu asi dvacetinásobku délky těla a u prasete je střevo asi patnáctkrát delší než je délka těla. Střevo se rozděluje na tenké střevo (dvanáctník, lačník, kyčelník) a tlusté střevo (slepé střevo, tračník, konečník). Střevo je zavěšeno na okruží, které přivádí cévy a nervy.

Tenké střevo navazuje na vrátník žaludku. Jeho délka je u skotu 30 – 50 m, u prasete 15 – 20 m. Dvanáctník je dlouhý u skotu 1 – 2 m, u prasete 0,5 – 1 m. Do dvanáctníku vyústí žlučovod a vývod slinivky břišní. Na dvanáctníku se rozlišuje esovitá klička, sestupná a vzestupná část. Lačník je nejdelším úsekem střeva. Je zavěšen na okruží, vytváří

četné kličky. U skotu má délku 25 – 45 m, u prasete 15 – 18 m. Kyčelník je nejkratší úsek tenkého střeva. U skotu dosahuje délky asi 50 cm, u prasete asi 40 cm. Díky krátkému okruží nevytváří kličky. Ústí do slepého střeva.

Tlusté střevo je tvarově více druhově specifické než tenké střevo. U skotu dosahuje délky kolem 10 m, u prasete asi 5 m. Slepé střevo je charakteristické slepým zakončením. U skotu dosahuje objemu asi 9 litrů, u prasete asi 2 litry. Tračník se člení na tři části – vzestupný, příčný a sestupný. U přežvýkavců tvoří vzestupný tračník proximální kličku se třemi slohami, dále pak tračnickový labyrint, který se skládá ze 1,5 – 2 dostředivých závitů, centrálního ohbí a 1,5 – 2 odstředivých závitů. U prasete vytváří vzestupný tračník tračnickový labyrint, který má kuželovitý tvar. Na povrchu se nachází čtyři dostředivé závitů a uvnitř tračnickového labyrintu jsou to čtyři odstředivé závitů. Konečník je, jak název napovídá, koncovým úsekem tlustého střeva. U skotu měří asi 40 cm, u prasete asi 20 cm. Konečník se rozšiřuje v konečnickovou výduť, která se zužuje v řitní kanál, který je zakončen řitním otvorem. Řitní otvor je vybaven dvojitým svěračem. Vnitřní svěrač je složen z hladké svaloviny, vnější svěrač z příčně pruhované svaloviny.

Sliznice vystýlá dutinu střeva, v tenkém střevě vytváří klky. Ve sliznici se nacházejí střevní žlázy. Epitel sliznice střeva je jednovrstevný cylindrický, v kterém převažují enterocyty nad pohárkovými buňkami. Apikální pól enterocytu je opatřen až 2 tisíci cytoplazmatickými výběžky – mikroklky. Mikroklky dosahují výšky 1 – 2 μm . Umožňují zvětšit resorpční plochu až desetinásobně. Střevní klky jsou vysoké 0,5 – 2 mm. Uprostřed klků se nachází mizní kapilára (chylová céva). Tato céva začíná slepě ve vazivu klků. Odvádí chylus do mizních kapilár. Střevní žlázy ústí do střeva mezi klky. Jejich epitel je tvořen enterocyty, pohárkovými buňkami, střevními buňkami a gastrointestinálními endokrinními buňkami. Ve vlastním listu sliznice se nachází mizní uzlíky, které zasahují až do podslizniční tkáně. V podslizniční tkáni se nachází neuspořádané vazivo, dále pak podslizniční nervová pleteň. Ve dvanáctníku jsou také dvanáctníkové žlázy, které zasahují až do lačnicku. Svalovina stěny střeva je uspořádána do dvou vrstev – vnitřní kruhové a vnější podélné. Mezi těmito vrstvami se nachází svalová nervová pleteň.

Sliznice tlustého střeva nevytváří klky. Směrem ke konečníku se zvyšuje počet pohárkových buněk. V podslizniční tkáni tlustého střeva je větší množství mizních uzlíků než v tenkém střevě. Svalovina tlustého střeva je tlustší než svalovina tenkého střeva.

9.8 Slinivka břišní (pankreas)

Slinivka břišní patří ke žlázám trávicího ústrojí, které leží mimo stěnu trávicí trubice. Tělo slinivky břišní leží přímo na dvanáctníku. Z těla slinivky vybíhá levý a pravý lalok. Žláznatý parenchym slinivky má dvě části – exokrinní a endokrinní. Exokrinní tkáň je složitou tubuloalveolární žlázou, která je složena ze sekrečních acinů. Tyto váčky jsou vystlány jednou vrstvou sekrečních buněk, které produkují pankreatickou šťávu. Endokrinní tkáň se nachází uvnitř exokrinní tkáně v podobě ostrůvků slinivky břišní.

9.9 Játra

Játra jsou největší žlázou těla, která je z hlediska funkce spojená s trávicí soustavou. Hmotnost jater je u skotu až 10 kg, u prasete do 3 kg. Játra se nachází za bránicí. Jaterní bránou vstupují do jater žíla vrátnice a jaterní tepna a vystupuje z ní společný jaterní vývod. Játra jsou členěna na laloky – pravý, levý, čtyřhranný a ocasatý. Povrch jater je pokrytý útrobní pobřišnicí. Pod pobřišnicí se nachází vazivové pouzdro, z něj vystupují do jaterního parenchymu vazivové přepážky. Tyto vazivové přepážky oddělují jednotlivé jaterní lalůčky, které jsou základní stavební jednotkou jater. Jaterní lalůček má tvar hranolu, který má průměr 1 – 2 mm. U prasete se v játrech nachází asi 700 tisíc jaterních lalůček. Jsou složeny z jaterních buněk (hepatocytů), krevních sinusoid a žlučových kapilár. V místě, kde se stýká několik jaterních lalůček, se nachází portobiliární prostor. V tomto místě probíhá mezilalůčková tepna, mezilalůčková žíla a mezilalůčkový žlučovod. Hepatocyty vytvářejí trámce, které jsou orientovány paprskovitě od centrální žíly jaterního lalůčku. Centrální žíla prochází přibližně středem jaterního lalůčku. Trámce hepatocytů mezi sebou uzavírají krevní sinusoidy. Sinusoidy přivádějí krev z cév portobiliárního prostoru, spojují se s centrální žílou. Trámce hepatocytů mezi sebou rovněž vytvářejí žlučové kapiláry. Stěnu jaterní sinusoidy tvoří endotelové buňky, mezi kterými se nachází hvězdicovité buňky (Kupferovy). Tyto buňky svými cytoplazmatickými výběžky vyčnívají do krevních sinusoid. Tyto výběžky se uplatňují při fagocytóze. Žluč je vylučována do žlučových kapilár, které ústí do mezilalůčkových žlučovodů. Na ně navazuje společný jaterní vývod. Na okraji jaterní brány se jaterní vývod slučuje se žlučníkovým vývodem a pokračuje jako žlučovod. Žlučovod ústí do dvanáctníku na velké dvanáctníkové bradavce. Žlučník je rezervoárem žluči. Má tvar hruškovitého váčku.

10 Fyziologie trávení a vstřebávání

K zachování života a zajištění požadované produkce zvířat, je nutné, aby tato získávala pro své tělesné funkce a produkty nezbytné živiny z potravy. Laickým pohledem se má za to, že potrava po přijetí a spolknutí je již uvnitř organismu a úkol zajištění jednotlivých tkání živinami je již splněn. Trávicí soustava (mimo jater a slinivky břišní) je však dutá trubice začínající dutinou ústní a končící konečníkem tlustého střeva, a tak přijatá potrava je vlastně stále mimo ostatní tělesné orgány a jejich tkáně. Proto musí po příjmu potravy následovat procesy, které potravu rozmělní na menší částice pomocí mechanického, chemického a biologického zpracování, aby se jednotlivé živiny z přijaté potravy mohly dostat – přestoupit – přes střevní bariéru do krve nebo lymfy a odtud k dalším orgánům.

Trávení je proces mechanického a chemického zpracování jednotlivých složek potravy jejich rozštěpením na složky schopné resorpce (vstřebání). Například bílkoviny na aminokyseliny, tuky na glycerol a mastné kyseliny.

Vstřebávání je pak vlastní proces přestupu těchto látek především přes enterocyty střevní sliznice a jejich uvolnění do krve nebo mízy.

10.1 Příjem potravy

Pro vyhledávání a přijímání potravy využívají zvířata pysky, jazyk, zuby a také jednotlivé smyslové orgány (čich, hmat, zrak). Samozřejmě zde existuje určitá druhová rozdílnost ve způsobu příjmu krmiva. Skot využívá k příjmu potravy především jazyk, především proto, že jejich pysky jsou jen málo pohyblivé. Pastevní porost obtočí skot jazykem a pohybem hlavy sousto utrhne. Obdobným způsobem přijímá pastvu koza. Ovce využívá také jazyka, avšak rozštěpený horní pysk ji umožňuje vysoce efektivně spásat porosty s malou výškou. Vzhledem k pohyblivosti pysků používá kůň k příjmu potravy především tyto. K vyhledání a rozpoznání sousta mu napomáhají četná nervová zakončení hmatových chlupů. Prase stejně jako skot přijímá krmivo jazykem, případně pomocí zubů. U masožravců jsou hlavním nástrojem zuby.

10.1.1 Řízení příjmu krmiva

Příjem krmiva je koordinován neurohumorálními mechanismy. Významnou úlohu v tomto procesu sehrávají především změny vnitřního a vnějšího prostředí organismu. Bezprostřední řízení je zajištěno regulací z tzv. potravních centrech v hypotalamu. Tyto

centra představují shluky nervových buněk, rozdělené do dvou oddílů. První centrum – **hladu** – je situováno v laterální části hypotalamu. V případě poškození těchto nervových buněk dochází k poruchám příjmu, kdy zvířata přestávají přijímat krmivo a ztratí svou tělesnou hmotnost (anorexie). **Centrum sytosti** je umístěno ventromediálně a jeho narušení naopak stimuluje organismus k nadměrnému příjmu krmiva (hyperfagie). Tato centra jsou propojena jak s periferní nervovou soustavou, tak i s nadřazenými částmi centrální nervové soustavy.

Příjem krmiva je kromě řízení centry hypotalamu regulován také působením jednotlivých živin přicházejících v krmivu a nacházejících se v těle zvířat. Na základě tohoto byly popsány následující mechanismy:

- glukostatický – regulačním mechanismem příjmu potravy je koncentrace glukózy v krvi. Neurony hypotalamu reagují na hladinu plazmatické glukózy, při hypoglykémii je podněcován příjem, zatím co při hyperglykémii je příjem potravy inhibován.
- lipostatický – uplatňovaný především u přežvýkavců a ptáků na základě recepčních signálů z tukové tkáně. Pokud podíl lipidů v zásobní tukové tkáni převyší určitou míru, dochází k poklesu příjmu krmiva a naopak. U polygastrických zvířat je tímto regulátorem především koncentrace těkavých mastných kyselin (TMK) v krvi.
- aminostatický – příjem krmiva je podle tohoto principu závislý také na obsahu aminokyselin, především metioninu. Určitý vliv zde sehrává procentické zastoupení bílkovinných složek krmiva a jejich biologická hodnota. Příjem krmiva se zvyšuje s nevyvážeností aminokyselinového složení.

Mezi další důležité faktory ovlivňující příjem krmiva patří také teplota vnějšího prostředí, kdy při jejím snížení roste množství přijímaného krmiva a naopak. Také fyziologický stav organismu hraje v procesu krmení značnou roli. Uplatňuje se zde věk zvířat, pohlaví, ale především fáze gravidity a úroveň produkce, např. laktace.

10.2 Příjem tekutin

Pití je dalším z reflexních dějů, které patří mezi potravové. Opět zde nacházíme druhové rozdíly ve způsobech příjmu. Žízeň je komplex pocitů vedoucích k nepřekonatelné snaze se napít. Příčinou vzniku tohoto stavu je snížení objemu vody v organismu o více než půl litru na 100 kg živé hmotnosti, případně narušení dynamické rovnováhy sodných

a chloridových iontů. Centrem pro příjem tekutin je hypotalamus, který zaznamenává signály přicházející z vnitřního prostředí pomocí osmoreceptorů.

10.3 Trávení v dutině ústní

10.3.1 Žvýkání

Dutina ústní plní funkci brány přijímaného krmiva. Pomocí koordinované činnosti čelistí zde dochází k mechanickému narušení krmiva, které se nazývá žvýkání. Proces žvýkání je reflexním dějem, jehož centrum je uloženo v prodloužené míše. Jednotlivým druhům hospodářských zvířat přísluší určité rozdíly v kvantitě a kvalitě tohoto procesu. Nejdůkladněji žvýká sousto kůň (až 60 žvýkacích pohybů) a další nepřezvýkaví býložravci. Polygastrická zvířata vzhledem k procesu ruminace (bude popsán dále) žvýkají sousto jen nedokonale, a např. skot využívá jen přibližně 15 – 30 pohybů a ovce pouze 5 – 10. U prasat je kvantita i kvalita žvýkání závislá na konzistenci krmiva.

10.3.2 Funkce slin

Sliny představují bezbarvou opaleskující tekutinu bazické reakce. Jsou produkovány velkými a malými slinnými žlázami. Jejich měrná hmotnost se pohybuje v rozmezí od 1,001 do 1,010 a pH v závislosti na druhu zvířat od 6,5 – 9.

Chemicky se sliny skládají z anorganických látek, kde jejich převahu tvoří kationty sodíku, draslíku, vápníku, případně hořčíku a anionty hydrogenuhličitanů, chloridů aj. Zhruba 75 % solí ve slinách jsou soli draslíku. Nejvyšší koncentraci anorganických látek vykazují sliny polygastrů. Z organických látek je ve slinách zastoupen glykoprotein mucin, malé množství albuminů a globulinů, močovina, některé aminokyseliny. Ve slinách některých zvířat je obsaženo určité množství enzymů jako např. kyselá fosfatáza, lysozym, alfa-amyláza, lipáza a další.

Význam a funkce slin:

- mechanický účinek navlhčení sousta a jeho obalení hlenem pro snazší průchod do hltanu a jícnu, související také s ochranou sliznice proti jejímu poškození
- enzymatická aktivita alfa-amylázy, která se vyskytuje ve slinách hospodářských zvířat (s výjimkou skotu a šelem) a která má schopnost štěpit glykosidickou vazbu molekuly škrobu
- rozpuštění látek krmiva ve slinách umožňují chuťové vnímání

- neutralizace přebytečné kyseliny a zásady krmné dávky, čímž chrání povrch zubů před narušením
- u přežvýkavců se sliny podílejí na metabolismu dusíkatých látek uvolňováním močoviny do předžaludku, a plní částečně funkci regulátoru pH batoru
- především u šelem plní lysozym, případně imunoglobuliny funkci ochrannou

Regulace sekrece slin (salivace) je procesem reflexně nepodmíněným i podmíněným. Pro nepodmíněné reflexy jsou důležité podněty zaznamenávané hlavně v mechanoreceptorech a chemoreceptorech dutiny ústní spojené s příjmem krmiva. Dostředivými drahami nervů jsou tyto informace vedeny do centra pro slinění v prodloužené míše (nucleus salivatorius). Podmíněnost reflexních procesů je dána spojením (dočasným, nebo trvalým) receptivních buněk smyslových orgánů (čichu, zraku) s centrem salivace.

10.4 Trávení v jednokomorovém žaludku

V žaludku monogastrických zvířat, podobně jako ve slezu přežvýkavců, probíhá především chemické trávení potravy. Žaludek je však vybaven také motorikou, která slouží k promíchávání přijatého krmiva s trávicími šťávami. Ze žaludku je částečně natrávená potrava předávána postupně do tenkého střeva.

10.4.1 Složení žaludeční šťávy

Z anorganických látek je v žaludeční šťávě obsažena především kyselina chlorovodíková (HCl), sodné, draselné, vápenaté, hořečnaté a amonné soli, především chloridy, fosforečnany a sírany. Velký význam pro trávení v žaludku má právě kyselina chlorovodíková. U savců je produkována krycími buňkami žaludeční sliznice, u ptáků sekrečními buňkami, které jsou zároveň místem vzniku enzymů. Plní funkci aktivátoru proenzymu pepsinogenu na aktivní proteázu pepsin. Zároveň vytváří vhodné prostředí pro jeho působení (pH 1,5 – 3). Kyselina chlorovodíková napomáhá trávení bílkovin tím, že způsobuje denaturaci a narušení struktury polypeptidického řetězce. Chrání vitaminy rozpustné ve vodě proti jejich poškození při trávicích procesech. Stimuluje intenzitu vstřebávání vápníků a umožňuje resorpci železa. Má baktericidní účinky, brání rozmnožování kvasinek a plísní v trávicím traktu.

Z organických látek se v žaludeční šťávě nachází **mucin**, produkový mucinozními buňkami sliznice žaludku. Chrání sliznici žaludku proti mechanickým a chemickým vlivům na ni působících. Buňky žaludeční sliznice produkují bílkoviny enzymatické povahy

podílející se na chemickém trávení v jednodukomorovém žaludku. Mezi enzymy žaludeční šťávy řadíme:

- Pepsin, vznikající reakcí HCl s neaktivní molekulou pepsinogenu, který je syntetizován v hlavních buňkách žaludeční sliznice. Tato endopeptidáza (štěpící molekulu bílkovin zevnitř) štěpí peptidové vazby v místě fenylalaninu a dikarboxylových aminokyselin za vzniku vyšších polypeptidů.
- Gastriksin je syntetizován mukózními buňkami pylorické části žaludku. Jeho optimální pH je v oblasti 3,5 – 4,5. Je považován za formu pepsinu.
- Chymosin katalyzuje přeměnu mléčné bílkoviny kaseinu za přítomnosti vápenatých iontů na parakaseinát vápenatý. Tato přeměna brání rychlému průchodu mléka gastrointestinálním traktem a napomáhá tak k důkladnému chemickému trávení jeho živin. Je enzymem mláďat savců. V žaludeční šťávě ptáků se nevyskytuje.
- Žaludeční lipáza je enzym uplatňující se zejména při štěpení mléčného tuku při trávení u mláďat. Její podíl na trávení tuků krmiva je menší než 20 %.
- Vnitřní faktor (intrinsic factor, IF) je glykoprotein produkovaný krycími buňkami žaludeční sliznice. Jeho význam spočívá ve vazbě na vitamin B₁₂, čímž zabezpečuje jeho ochranu před štěpením a umožňuje jeho resorpci v tenkém střevě.

10.4.2 Sekrece žaludeční šťávy

V období, kdy neprobíhá trávení, v tzv. klidové fázi vylučuje sliznice žaludku pouze hlen a pylorickou šťávu. Po příjmu krmiva do dutiny ústní je stimulována sekrece žaludeční šťávy pomocí nepodmíněných a podmíněných reflexních procesů na základě dráždění chemoreceptorů a mechanoreceptorů dutiny ústní. Tato fáze je nazývána reflexní. Podílí se na ní centra v mozkové kůře, limbickém systému a hypotalamu. Mechanický a chemický vliv krmiva na stěnu žaludku vyvolává v tzv. fázi žaludeční další vlnu sekrece žaludeční šťávy navazující na fázi předchozí. Stimulace sekrece žaludeční šťávy je vyvolána také vstupem chymu do tenkého střeva – dvanáctníku. Tato stimulace, střevní fáze, je spojena s produkcí gastrointestinálního hormonu gastrinu G-buňkami dvanáctníku, který je resorbován do krve a následně ovlivňuje činnost žaludečních žláz.

10.4.3 Zvracení (vomitus)

Zvracení je reflexní obranný mechanismus, kterým je ze žaludku odstraňován nežádoucí obsah. Stimuly vyvolávající zvracení nemusí nutně přicházet pouze ze žaludku, ale také z dalších částí trávicího ústrojí, případně z jiných orgánů. Zvracení předchází nevolnost. Projevuje se zblednutím kůže, zvýšeným sliněním, případně pocením. Celý proces začíná antiperistaltickými pohyby tenkého střeva, kdy se část obsahu dvanáctníku dostává zpět do žaludku. Uzavírá se záklopka hrtanu a měkké patro uzavírá vstup do nosní dutiny. Stahem bránice je obsah žaludku vytlačován z organismu ven.

10.5 Trávení v předžaludku

Objemná krmiva, která jsou přijímána polygastrickými zvířaty ve velkém množství jsou zpracována primárně pomocí mikroorganismů předžaludku. Z trávicích procesů probíhajících v předžaludku vlivem mikrobiálních enzymů má největší význam trávení celulózy (vlákniny). Trávicí šťávy žaludku, střeva ani jiných orgánů totiž netvoří celololytické enzymy, takže kromě trávení v tlustém střevě je mikrobiální fermentace předžaludků jedinou možností zpracování těchto živin. Mimo to se v předžaludku uskutečňuje přeměna bílkovin a nebílkovinných dusíkatých látek a syntetizují se ty látky, které mají velký význam ve výživě a metabolismu zvířat.

Z jednotlivých oddílů má největší význam bachor, ve kterém se potrava ukládá, mísí, třídí a posouvá do dalších úseků trávicího traktu. Pro příjem vody a pro zvířata v období mléčné výživy je velmi důležitou částí čepcový žlab, který spojuje jícen s čepcoknihovým otvorem a umožňuje přímý průchod tekutin do knihy a slezu.

10.5.1 Přežvykování (ruminace)

Jak již bylo zmíněno, polygastrická zvířata zpracovávají při příjmu krmivo v dutině ústní jen nedůkladně. Takto přijatá potrava se vrství v bacheru, kde je pomocí střídavých kontrakcí dorzálního a ventrálního bacherového vaku neustále promíchávána. Po 30 až 60 minutách v závislosti na druhu zvířete a konzistenci přijímané potravy se krmivo vrací do dutiny ústní k důkladnějšímu zpracování procesem označovaným jako přežvykování (ruminace).

Tento reflexní děj zahrnuje rejekci sousta do dutiny ústní. Na rozdíl od zvracení se tohoto procesu nezúčastňují svaly břišního lisu ani motorická činnost žaludku. Po hlubokém nádechu, za poklesu nitrohruďního tlaku se otevírá česlo a obsah bacheru je pasivně nasáván do jícnu. Následuje posun sousta antiperistaltickou vlnou jícnu do dutiny ústní.

Stiskem sousta se toto zbaví přebytečné tekutiny, která je ihned polknuta a pomocí několika desítek žvýkacích pohybů, je sousto důkladně přežvykováno. Po důkladném rozmělnění, které trvá přibližně jednu minutu, je sousto opětovně spolknuto. Tyto tři části vytváření tzv. přežvykovací cyklus.

10.5.2 Motorika předžaludku

Podstata motoriky batoru spočívá ve střídavém smršťování a uvolňování dorzálního a ventrálního batorového vaku. Tyto míchací pohyby jsou funkčně spojeny s motorikou čepce v čepcobatorové cykly. V průběhu tohoto cyklu proběhnou zpravidla dvě kontrakce jednotlivých částí. První kontrakce čepce způsobí vytlačení tekutého obsahu do knihy. Druhá kontrakční vlna vypuzuje zpět do batoru strukturní část obsahu. Na jednotlivé pohyby čepce navazují kontrakce batorových vaků. Pohyby knihy jsou kontinuálním pokračováním čepcobatorových cyklů. Stěny knihy se synchronně kontrahují a její obsah se mezi jejími listy roztírá a mění, přičemž se zde vstřebává velké množství vody. Chymus odtud postupuje přímo do slezu, kde je smícháván s žaludečními šťávami.

10.5.3 Mikroorganismy předžaludku

V předžaludku se nachází více než 60 různých druhů bakterií. Jejich množství se pohybuje v rozsahu $10^9 - 10^{12}$ v jednom ml tekutiny. Optimální podmínky jsou v předžaludku vytvořeny pouze pro anaerobní bakterie. Část bakterií je přichycena na substrát krmiva nebo na stěnu předžaludku a nazývají se adherentní. Až polovina bakterií adheroovaných na stěnu předžaludku patří mezi fakultativní anaeroby, tzn., že tyto bakterie spotřebovávají kyslík, který difunduje z kapilárního řečiště ve stěně předžaludku. Právě tímto procesem je zajištěno anaerobní prostředí. Tyto bakterie zpracovávají bílkovinu keratin z odloupaných epitelových buněk. Zbývající bakterie jsou volně rozptýlené v batorové tekutině. I přesto, že se ve svých funkcích jednotlivé druhy bakterií často překrývají, rozdělujeme je dle substrátu, na jehož rozkladu se podílejí na:

- celulolytické, produkující enzymy, které štěpí molekulu celulózy,
- amylolytické a dextrinolytické, které tráví kromě škrobu, také další rozpustné cukry, případně bílkoviny,
- sacharolytické, fermentující rozpustné cukry na těkavé mastné kyseliny
- metanogenní, které syntetizují veškeré látky z oxidu uhličitého a energii pro svůj metabolismus využívají oxidaci vodíku,

- proteolytické a lipolytické

Další skupinou mikroorganismů předžaludku jsou nálevníci (protozoa). V bachorové tekutině skotu se vyskytuje až 60 různých druhů nálevníků, u ovce kolem 30 druhů. Jejich množství se pohybuje v řádek $10^4 - 10^7$ v jednom ml bachorové tekutiny. Nejčastěji se zde vyskytují nálevníci podtřídy *Holotricha* s obrveným povrchem těla, zastoupené rody *Isotricha* a *Dysatricha*. Druhou podtřídu tvoří *Entodiniomorpha* s brvami, které jsou soustředěné do svazečků s rody *Diplodinium*, *Entodinium* a *Epidinium*.

Nálevníci jsou velmi citliví na změny reakce bachorové tekutiny. Snížení pH pod 5,5 dochází k postupné defaunaci předžaludku a při hodnotách nižších než 4,5 se v průběhu několika dní stává předžaludek nálevníků prostý.

I přes jejich menší počet ve srovnání s bakteriální mikroflórou je jejich objem vzhledem k jejich velikosti s objemem bakterií v předžaludku zhruba stejný. Mezi nálevníky a bakteriemi existují symbiotické vztahy, o čemž svědčí fakt, že přítomnost některých nálevníků závisí na přítomnosti daného druhu bakterií. Protozoární funkce spočívá ve fermentaci rozpustných sacharidů a škrobu. Některé rody jsou schopny fermentace hemicelulózy a pektinu. Hlavními produkty jsou pak kyselina octová, máselná, oxid uhličitý a vodík. Mnoho z protozoí má fagotropní schopnost. Pohlcují bakteriální těla a částičky krmiva, a využívají, po rozkladu získané aminokyseliny k syntéze vlastní bílkoviny. Pomocí bakteriálních celuláz, získaných pohlcením celulolytických bakterií, jsou nálevníci schopni do jisté míry trávit celulózu.

Mezi mikroorganismy předžaludku, které se podílejí na biologickém trávení přijatých živin krmiva, řadíme také bachorové anaerobní houby třídy *Chytridiomycetes*. Tyto kolonizují rostlinné částičky přijaté potravy. Rozmnožují se pomocí nepohlavních spor, které uvolňují ze zralého sporangia. Celý pohlavní cyklus trvá přibližně 24 hodin, proto je nutné, aby složení krmné dávky zvířat a technika krmení, zajistila neustálý přísun substrátu nejen pro tyto organismy. Aktivně se houby podílejí na trávení vlákniny, a na rozdíl od bakteriálního štěpení, působí svými enzymy zevnitř rostlinných pletiv. Tento způsob umožňuje prorůstání jejich kořínek rostlinnými pletivy. Hlavními produkty fermentace je kyselina octová, mravenčí, etanol, oxid uhličitý a vodík.

10.5.4 Trávení sacharidů

Trávení sacharidů v předžaludku zahrnuje mikrobiální degradaci mono a disacharidů, celulózy, hemicelulózy, pektinu a škrobu.

Biologické štěpení celulózy zahrnuje několik fází. První fáze depolymerizace je procesem hydrolýzy celulózy souborem exo- a endoglukáz, při které vzniká směs celodextrinů. Tyto produkty podléhají následnému štěpení bakteriálním enzymem celobiohydrolázou za vzniku celobiózy. Enzymem celobiázou je tato přeměněna na glukózu. Glukóza je mikroorganismy předžaludku fermentována na TMK (octová 65 %, propionová 20 % a máselná 15 %, případně jiné), které prostou difuzí přecházejí přes stěnu předžaludku přímo do krve.

Bakterie předžaludku syntetizují velice účinné hemicelulózy, enzymy, pomocí kterých se vytváří cesta v obalu celulózy. Tyto produkty štěpení hemicelulózy nejsou mikroorganismy využívány. Štěpením vzniká disacharid xylobióza, který je dále degradován xylosidázou na xylózu. Na degradaci hemicelulózy se podílejí také některé rody nálevníků.

Pektiny, jako významná složka rostlin především bobovitých a trav, jsou mikrobiálně štěpeny enzymem polygalakturonidázou za vzniku kyseliny galakturonové.

Mikrobiální enzymy podílející na degradaci škrobu se nazývají amylázy. Polysacharidový řetězec je štěpen až na disacharid maltózu, který je následně aktivitou maltázy degradován až na glukózu. Toto trávení probíhá mnohem rychleji než trávení celulózy. Rychlost zde závisí především na velikosti škrobových zrn a jejich případném fyzikálním narušení. Tepelná úprava škrobu (např. granulace krmiva) urychluje jeho degradaci. Na štěpení škrobu se podílejí jak bakterie, tak také nálevníci. Konečným produktem jsou opět TMK. Některé rody nálevníků ukládají ve svém těle část degradovaného škrobu ve formě glykogenu.

Při překrmování lehce stravitelnými sacharidy, např. při nadměrném množství škrobu v krmné dávce, nebo při nedostatečném navykání na jeho vyšší zastoupení nejsou protozoa schopna škrob zpracovávat a na jejich degradaci se ve vyšší míře začnou podílet bakterie, především laktobacily. Díky tomu se v předžaludku vytváří velké množství kyseliny mléčné, která výrazně snižuje pH batoru. Postupným snižováním pH (pod 5,5) hynou jednotliví zástupci mikroflóry a mikrofauny této části trávicího traktu, a ustává mikrobiální činnost. Zpomaluje se až zastavuje také motorika předžaludku. Vzniká metabolická porucha nazvaná acidóza batorového obsahu. Nápravu lze sjednat snížením kyselosti obsahu předžaludku aplikací hydrogenuhličitanů, a obnovou mikrobiálního osídlení využitím batorové tekutiny zdravých zvířat.

10.5.5 Trávení bílkovin

Mikrobiální činností dochází k postupné degradaci bílkoviny krmiva až na aminokyseliny. Určitý podíl využije flóra a fauna předžaludku k tvorbě vlastní bílkoviny, zbývající část je pomocí deamináz přeměněna až na amoniak. Na rozdíl od bakterií, které degradují bílkovinu pomocí enzymů na vnější straně jejich buněčné membrány a až poté jsou produkty štěpení transportovány do jejich těla, nálevníci pohlcují celé molekuly bílkovin a účinnými intracelulárními proteázami je štěpí uvnitř protozoárního těla.

Při nadměrném překrmování dusíkatými látkami, při současném nedostatku pohotové energie dochází k degradaci těchto živin až na amoniak. Tato látka má bazický charakter, jeho zvýšení v obsahu předžaludku mění pH batoru směrem zásaditým, mimo optimum mikrobiálního osídlení. Amoniak snadno přestupuje přes stěnu batoru do krve, kde působí jako toxin. Při nadměrné produkci nejsou játra schopna dostatečné detoxikace na močovinu, jsou přetěžována a dochází k porušení jaterního parenchymu. Syntetizovaná močovina, která se uvolňuje ve slinách, navíc způsobuje sekundární alkalizaci batorového obsahu. Vzniká metabolická porucha alkalóza batorového obsahu. Léčba okyselením pomocí roztoku octa a vody zahrnuje také dodání pohotové energie ve formě lehce stravitelných sacharidů a následné naočkování mikroorganismy zdravého jedince.

10.5.6 Trávení lipidů

Do předžaludku se v závislosti na druhu přijatého krmiva dostávají neutrální tuky, galaktoacylglyceroly, fosfolipidy, fytoosteroly aj. Malá část lipidů sem přichází se slinami. Produkty mikrobiální hydrolýzy těchto látek jsou glycerol, galaktóza a mastné kyseliny. Glycerol a galaktóza jsou fermentovány na TMK (octovou, propionovou a máselnou). Nenasycené mastné kyseliny jsou dále hydrogenovány, např. z kyseliny olejové, linolové a linolenové vzniká kyselina stearová. Volné mastné kyseliny s dlouhým řetězcem jsou zabudovány do mikrobiálních těl, nebo jsou spojeny s částičky krmiva, se kterými přecházejí do dalších úseků trávicího traktu.

10.5.7 Syntéza vitaminů

Polygastrická zvířata jsou schopna pomocí mikroorganismů předžaludku syntetizovat některé z vitaminů. Jsou to především vitaminy skupiny B (tiamin, riboflavin, kyselinu listovou, pyridoxin, cholin, kobalamin a také biotin) a z vitaminů rozpustných v tucích pak vitamin K. Tato schopnost se zvyšuje s rozvojem částí předžaludků, tzn., že sající

mláďata ji postrádají. Část vitaminů je využita pro potřeby mikroorganismů, část odchází do slezu a tenkého střeva, kde je resorbována.

10.5.8 Tvorba bachorových plynů

Vlivem fermentačních procesů v předžaludku dochází ve velké míře k produkci plynů. Za jednu hodinu se v předžaludku dospělého skotu vytvoří až 40 litrů různých plynů. Jedná se především o oxid uhličitý, metan a vodík. V určitém množství se v bachoru vyskytuje také kyslík a dusík, které jsou však atmosferického původu, a do předžaludku přicházejí s krmivem. Celkové množství plynů, které se vytvoří, závisí především na druhu a množství přijatého krmiva. Část plynů prochází přes stěnu bachoru do krve a je z organismu vyloučena plícemi, část je využita pro potřeby mikroorganismů. Zbývající podíl se z předžaludku odstraňuje krkáním.

Krkání (eruktace) je složitý nepodmíněný reflexní děj, vznikající podrážděním receptivních buněk (baroreceptorů) sliznice dorzálního bachorového vaku. Tento proces je spjat časově s čepcobachorovým cyklem. Dochází při něm k rytmickému vyprazdňování bachorových plynů. Kontrakce svaloviny bachoru se šíří od kaudální části dorzálního vaku směrem kraniálním a tlačí před sebou plyn do bachorové předsíně. Kardiální otvor je otevřen a plyn uniká do jícnu směrem k dutině ústní. Dochází ke krátkému přerušení dýchání, i když část plynů se dostává přes nosohltan do plic. Zvyšuje se tak koncentrace oxidu uhličitého v alveolárním vzduchu a dochází k přechodu plynu do krve. Takto se dostávají aromatické látky krmiva do mléka. Porucha tohoto procesu vede k nadýmání (roztažení) bachoru a je označována jako tympanie.

10.6 Trávení v tenkém střevě

Postupným vyprazdňováním žaludku dochází k přesunu chymu (tráveniny) do tenkého střeva, ve kterém pokračují další procesy především chemického trávení. Do trávících procesů v tenkém střevě zasahují tyto trávící tekutiny – pankreatická šťáva, žluč a žaludeční šťáva.

10.6.1 Pankreatická šťáva

Je to čirá tekutina slabě zásadité reakce, která je produktem exokrinní části slinivky břišní. Je odváděna do dvanáctníku, kde ústí do jeho lumen. Chemické složení je dáno činností buněk pankreatických vývodů, které uvolňují hydrogenuhličitan sodný, zasahující především v procesech úpravy pH a tvorby optimálního prostředí (pH 7 – 8) pro enzymatickou aktivitu. Pankreatická šťáva obsahuje také soli vápníku, draslíku, hořčíku

a železa. Sekreční buňky acinů vylučují směs organických látek enzymatické povahy, které se aktivně účastní trávení živin v tenkém střevě. Patří mezi ně:

- Trypsin – hlavní proteolytický enzym štěpící bílkoviny na peptidy v místech aminokyselin argininu a lysinu. Tato endopeptidáza vzniká jako neaktivní tripsinogen, který je aktivován enzymem střevní šťávy enteropeptidázou.
- Chymotrypsin – endopeptidáza vznikající aktivací chymotrypsinogenu aktivním trypsinem. Podílí se na rozpadu peptidických vazeb, kterých se účastní aromatické aminokyseliny. Výsledkem její aktivity je vznik peptidů s krátkým řetězcem, případně aminokyselin.
- Karboxypeptidáza (A a B) – exopeptidázy aktivované z prokarboxypeptidáz pomocí trypsinu. Jejich úkolem je odštěpení samostatných aminokyselin. Karboxypeptidáza A navazuje na trávení chymotrypsinem, případně elastázou, B pokračuje ve štěpení, které započal trypsin.
- Elastáza – proteolytický enzym (endopeptidáza) schopný štěpit protein vazivových tkání – elastin.
- Kolagenáza – peptidáza katalyzující rozštěpení kolagenu mezi aminokyselinami glycinem a izoleucinem.
- Nukleázy – štěpí fosfodiesterovou vazbu nukleových kyselin za vzniku nukleotidů.
- Lipáza – zasahuje do přeměny triacylglycerolů (TAG) odštěpením mastných kyselin na prvním a třetím uhlíku. Pro její aktivitu jsou důležité vápenaté ionty.
- Fosfolipáza – odštěpuje z molekuly fosfolipidů, především lecitinu, mastné kyseliny a kyselinu fosforečnou.
- Amyláza – podobně jako alfa amyláza slin se podílí na trávení polysacharidového řetězce škrobu. Katalyzuje také štěpení glykogenu.

Vylučování pankreatické žlázy má tři fáze. Reflexní fáze zahrnuje, podobně jako u sekrece slin a žaludeční šťávy, dráždění receptorů dutiny ústní. Tyto reflexy mohou být nepodmíněné i podmíněné. Navazuje fáze žaludeční při dráždění receptorů sliznice žaludku spojeném se sekrecí gastrinu. Střevní fáze zahrnuje humorální stimulaci látek na základě podráždění sliznice dvanáctníku. Ve sliznici duodena je produkován hormon sekretin, jehož úlohou je, po vazbě na specifické receptory slinivky, zvýšení produkce pankreatické šťávy především zvýšením objemu vody a koncentrace hydrogenuhličitanu. Simuluje také sekreci

insulinu. Dalším humorálním stimulem je pankreozymín (cholecystokinín, CCK), který je produkován dvanáctníkem. Vyvolává zvýšené uvolňování pankreatické šťávy bohatě enzymaticky aktivní. Na rozdíl od sekretinu stimuluje produkci žaludeční šťávy a motoriku žaludku.

10.6.2 Žluč

Tento produkt jaterních buněk složený z anorganických látek (NaHCO_3 , NaCl , KCl), organických látek (žlučové kyseliny – cholová, deoxycholová; žlučová barviva – bilirubin, biliverdin; cholesterol; lecitin) se tvoří nepřetržitě. Plynule odchází do žlučových kapilár a je odváděn do žlučového měchýře nebo přímo do dvanáctníku. Žlučník tvoří zásobník žluče a také zde probíhají resorpční procesy, které upravují definitivní složení žluči a koncentraci jednotlivých látek. U zvířat s absencí žlučníku (kůň, jelenovití, krysa, holub, perlička) je žluč kontinuálně odváděna přímo do tenkého střeva.

Mezi základní funkce žluči zahrnujeme:

- Neutralizaci kyselého prostředí ve dvanáctníku a optimalizaci prostředí pro působení enzymů. Tuto funkci obstarávají především hydrogenuhličitanové ionty.
- Žluč se aktivně podílí na trávení tuků jejich emulgací (zkápenkovatěním), tj. rozptýlením tukových kapek na ještě drobnější kapičky.
- Zvyšuje aktivitu pankreatické lipázy.
- Napomáhá resorpci mastných kyselin vazbou na soli žlučových kyselin, napomáhá resorpci vitaminů rozpustných v tucích.
- Žluč má baktericidní účinky, podílí se na regulaci počtu bakterií v tenkém střevě.
- Žlučové kyseliny jsou schopny vázat některé toxické látky a zabezpečují tím detoxikační funkci žluči.

10.6.3 Střevní šťáva

Tato trávící tekutina je produktem Lieberkühnových krypt ve sliznici tenkého střeva a Brunnerových žláz podslizničního vaziva dvanáctníku. Bezbarvá opaleskující tekutina se podílí na úpravě pH žaludečního chymu. Její pH ve dvanáctníku se pohybuje v rozmezí 8,5 až 9,5, v lačnicku 7,5 až 8,5. Na úpravě reakce prostředí se podílí především hustý alkalický sekret Brunnerových žláz. Tento, stejně jako sekret Lieberkühnových krypt,

neobsahuje žádné trávicí enzymy. Z anorganických látek obsahuje zejména NaCl a HCO_3^- . Enzymy se do této trávicí šťávy dostávají rozpadem odloupaných epitelových buněk. Dále jsou lokalizovány v tzv. kartáčkovém lemu, kde umožňují kontaktní trávení. Ve střevní šťávě jsou obsaženy tyto enzymy:

- Enteropeptidáza – zodpovědná za aktivaci proteolytických enzymů pankreatické šťávy.
- Peptidázy – směs enzymů štěpících dipeptidy a tripeptidy, která se dříve označovala jako erepsin.
- Nukleotidázy – katalyzující vznik nukleosidů odštěpením zbytku kyseliny fosforečné z nukleotidů.
- Nukleosidázy – navazují na předchozí enzymy, štěpí nukleosidy na pyrimidinové nebo purinové báze a pentózu.
- Lipáza – katalyzuje rozpad monoacylglycerolu na glycerol a mastnou kyselinu.
- Maltáza, laktáza a sacharáza – enzymy štěpící příslušné disacharidy.

10.7 Trávení v tlustém střevě

Tlusté střevo má význam z hlediska trávení u nepřežvýkavých býložravců a všežravců, především vzhledem k přijímané vláknině krmiva. U masožravců a primátů zde dochází hlavně k proteolýze, která však nekončí na úrovni aminokyselin. Tyto jsou hnilobnou činností bakterií degradovány na další látky (sirovodík, fenoly atd.), nepříznivě (především při nadměrném množství) působící na organismus a vyžadující detoxikaci v játrech.

U hospodářských zvířat dochází v tlustém střevě k dokončení trávicích procesů započatých v předchozích úsecích. Sliznice tlustého střeva neprodukuje trávicí enzymy, takže mimo činnost mikroorganismů, se zde mohou uplatnit enzymy přicházející z tenkého střeva společně s chymem. V tlustém střevě se vyskytuje řada bakterií a nálevníků, odlišných, ale s podobnou funkcí jako byla popsána při trávení v předžaludku. Mikroorganismy fermentují vlákninu za vzniku těkavých mastných kyselin, které difundují přes sliznici do krve. Produkty mikrobiálního metabolismu bílkovin jsou využívány nálevníky, a část je využita také jeho hostitelem. Zbytek odchází bez užitku výkaly. Mikroflóra tlustého střeva je schopna syntetizovat vitaminy skupiny B a vitamin K.

10.8 Vstřebávání

Vstřebávání (resorpce) je proces, při kterém prostupují látky z vnějšího prostředí přes určitou bariéru do vnitřního prostředí organismu, tedy do krve. Avšak ne všechny způsoby vstřebávání souvisí s vstupem přijatého a tráveného krmiva. Na základě cesty, kudy se látky z okolního prostředí do organismu dostávají, rozlišujeme resorpci parenterální a enterální.

Parenterální vstřebávání zahrnuje vstup mimo trávicí trubici. Týká se vstřebávání látek např. z břišní dutiny, dělohy, pochvy apod. Dochází zde k resorpci především vody a elektrolytů. Látky liposolubilní se mohou vstřebávat přes respirační epitel (chloroform, nikotin). Tento způsob resorpce je v humánní a veterinární medicíně využíván pro aplikaci některých léčiv.

Enterální resorpci rozumíme již v úvodu této kapitoly zmiňovaný vstup látek přijímaných v krmivu, které podlely trávení, přes sliznici některé z částí trávicího traktu. Nejvyšší význam má z pohledu výživy tenké střevo, ve kterém se vstřebává největší množství živin.

V dutině ústní zůstává krmivo jen krátkou dobu. Vstřebávají se zde látky rozpustné v tucích (alkohol, nikotin, atropin), což ve vztahu k hospodářským zvířatům nemá praktický význam. Žaludek je charakterizován z hlediska vstřebávání malou resorpční plochou, a i přes to, že zde chymus zůstává delší dobu, je intenzita resorpce v tomto oddíle nízká. Snadno se zde vstřebává alkohol, částečně voda, minerální látky, a pasivně také monosacharidy. Předžaludek je místem intenzivní resorpce produktů mikrobiální fermentace, především TMK. Dochází zde k resorpci močoviny, amoniaku, aminokyselin, vitaminů rozpustných ve vodě a některých elektrolytů. Tenké střevo je ze všech částí trávicího traktu nejlépe uzpůsobeno pro přestup látek do vnitřního prostředí. Je to dáno především anatomickou stavbou a také množstvím látek, které se zde vstřebávají. Buňky epitelu jsou specializované pro transport látek do krve a mízy. Řasy, klky a mikroklky mnohonásobně zvětšují resorpční plochu tenkého střeva, která se pohybuje u koně v průměru 12 m², skotu 15 m², prasete 3 m², psa 0,5 m². V tenkém střevě se resorbují produkty enzymatických přeměn všech živin, minerální elementy a jejich sloučeniny, vitaminy a voda. Vstřebávání v tlustém střevě se druhově liší, stejně jako trávení. Největší intenzita resorpce je mezi hospodářskými zvířaty u koně. Vstřebávají se zde těkavé masné kyseliny a vitaminy produkované mikroorganismy. Upravuje se zde pomocí resorpce konečný obsah vody ve výkalech. Mohou se zde resorbovat některé minerální prvky i glukóza, a to především na začátku tračníku.

10.8.1 Způsoby resorpce

V závislosti na velikosti molekuly vstřebávané přes epitel trávicí trubice a koncentraci této látky v daném úseku trávicího traktu je popsáno několik způsobů, jakými procházejí látky do krve nebo mízy.

Prvním způsobem je pasivní difuze, kdy je prostup látek přes membránu epiteliálních buněk umožněn pomocí koncentračního gradientu. Znamená to, že látky procházejí transmembránovými kanály bez potřeby energie z místa vyšší do místa nižší koncentrace. Určitou modifikací tohoto systému je usnadněná (facilitovaná difuze), při kterém je podobně jako v předchozím případě využíván koncentrační gradient, ale prostupující látka je navíc navázána na membránový přenašeč, který tento přenos usnadňuje. Opět bez potřeby energie. Některé látky se vyskytují v oddílech střeva v nižší koncentraci, než je v krvi. V takovém případě nelze využít koncentračního spádu, a živiny musí naopak procházet proti němu. Tento způsob vyžaduje přítomnost transmembránového přenašeče bílkovinné povahy, který se za využití energie získané rozkladem ATP naváže na přenášenou látku, a umožňuje její prostup přes cytoplazmatickou membránu. V cytoplazmě se následně tento komplex rozpadá a přenašeč se vrací na vnější stranu membrány. Hovoříme o tzv. aktivním transportu. Jedním ze způsobů aktivního přenosu velkých molekul, například imunoglobulinů přes membránu enterocytů je pinocytóza. Je charakterizována změnami tvaru a struktury buněk, při nichž dochází k vychlípění cytoplazmatické membrány a vytvoření měchýřku kolem molekuly bílkoviny uvnitř buňky.

10.8.2 Vstřebávání jednotlivých živin

U monogastričních zvířat jsou cukry vstřebávány především v tenkém střevě jako monosacharidy. U přežvýkavců je část monosacharidů fermentována v předžaludku a TMK jako produkt tohoto procesu procházejí prostou difuzí přes jeho stěnu. Monosacharidy, které uniknou této fermentaci, případně monosacharidy vznikající štěpením v následných oddílech gastrointestinálního traktu se vstřebávají v tenkém střevě. Glukóza a galaktóza, obecně všechny hexózy, se resorbují především aktivním transportem. Fruktóza (pentózy) pronikají do krve přes membránu enterocytů usnadněnou difuzí. Produkty štěpení lipidů jsou glycerol a mastné kyseliny. Glycerol a také mastné kyseliny s krátkým řetězcem (do 10 atomů uhlíku) se snadno resorbují pasivní difuzí do portální krve. Vyšší mastné kyseliny, mono-, di- a triacylglyceroly jsou nerozpustné ve vodě, a proto je jejich vstřebávání obtížné. Jejich rozpustnost je dána přítomností žlučových kyselin, se kterými vytvářejí ve vodě rozpustné

komplexy – micely. Difuzí se micely dostávají do prostor kartáčkového lemu, kde se z nich uvolňují jednotlivé lipidové složky, prostupující přes membránu do enterocytů. Vstřebávání nerozložených molekul bílkovin již bylo popsáno v procesu pinocytózy. Typickým příkladem takovéto resorpce jsou imunoglobuliny mléčiva, které mohou tímto způsobem pronikat do těla v průběhu prvních 36 hodin po narození mláděte. Aktivním transportem se do krve přenášejí L-aminokyseliny. Pro jejich vstřebávání je nepostradatelný vitamin B₆, jako součást transportního systému. D-aminokyseliny se resorbují pasivně.

11 Funkce vitaminů

Etymologický základ slova vitamin je odvozen od latinského slova *vita* – život a chemického výrazu amin. Tento výraz je používán dodnes, i přesto, že ne všechny vitaminy obsahují aminovou skupinu. Vitaminy jsou organické látky rostlinného a mikrobiálního původu. Některé z vitaminů mohou vznikat také v živočišném organismu především syntézou z jejich prekurzorů – provitaminů. Charakteristické pro tyto nízkomolekulární sloučeniny je jejich strukturální specifita. Jakoukoli změnou struktury molekuly dochází ke změně jejich biologické aktivity. Jsou to vysoce biologicky aktivní látky v živočišném organismu nenahraditelné.

Potřeba vitaminů pro hospodářská zvířata je velice malá. Závisí na druhové příslušnosti, pohlaví, věku zvířat, technologii chovu, schopnosti syntézy a využívání vitaminů organismem. Dlouhodobým nedostatkem určitého vitaminu v krmné dávce je vyvoláváno specifické onemocnění, které je označováno primární (alimentární) avitaminóza. Sekundární avitaminóza nastává při nedostatečné schopnosti vitamin využít, i v případě, že je této látky v krmivu dostatek. Oby tyto stavy mohou být pro živočišný organismus letální. Částečný nedostatek vitaminu v krmné dávce vyvolává poruchy jen některých funkcí a nazývá se hypovitaminóza.

Existují látky, které různými způsoby ruší účinky vitaminů. Jsou označovány jako antivitaminy a jejich působení je rozdílné. Některé z nich jsou enzymy, které katalyzují rozpad molekuly vitaminu (askorbát oxidáza, peroxidázy, tiamináza). Jiné tvoří s vitaminy komplexy, které organismus není schopen využít (avidin), případně na základě podobné chemické struktury nahrazují vitamin na jeho vazebném místě, čímž brání jeho funkci v organismu (antibiotika, dikumarol).

Na základě fyzikálně chemických vlastností je možné vitaminy rozdělit na rozpustné ve vodě a rozpustné v tucích. Obecně platí, že vitaminem rozpustným ve vodě nelze navodit intoxikaci organismu, především vzhledem k renální exkreci těchto látek.

Tabulka 8: Rozdělení vitaminů.

Označení vitaminu	Název
<i>Vitaminy rozpustné ve vodě</i>	
B ₁	Tiamin
B ₂	Riboflavin
B ₃	Niacin, vitamin PP, kyselina nikotinová
B ₄	Cholin
B ₅	Kyselina pantotenová
B ₆	Pyridoxin
B ₉	Kyselina listová, folacin
B ₁₂	Kobalamin
C	Kyselina L-askorbová
H	Biotin
<i>Vitaminy rozpustné v tucích</i>	
A	Retinol
D	Kalciferol, kalcitriol
E	Tokoferol
K	Antihemoragický vitamin

11.1 Vitaminy rozpustné ve vodě

11.1.1 Vitamin B₁ (tiamin)

Tento vitamin skupiny B se vyskytuje v podstatě ve všech rostlinných a živočišných tkáních. Hospodářská zvířata jej však mohou získávat pouze z rostlin, případně jako produkt mikroflóry trávicího traktu. Tvoří součást cytoplazmatické membrány nervových buněk. Jeho důležitou funkcí je účast na vedení vzruchu inhibičním působením na cholinesterázu. Významně zasahuje do jednotlivých procesů intermediárního metabolismu jako enzym vstupující především do přeměny sacharidů. Jeho aktivní formou je látka označovaná jako tiaminpyrofosfát, který je kofaktorem řady enzymů. Svojí účastí v enzymatických procesech citrátového cyklu se podílí na metabolismu energie. Ovlivňuje přenos aminoskupin v játrech, důležitý pro syntézu aminokyselin. Podílí se na syntéze nukleových kyselin.

Nedostatek tiaminu způsobuje u hospodářských zvířat především poruchy nervové soustavy (polyneuritida, cerebrokortikální nekróza). U člověka se vyskytuje onemocnění označované jako beri-beri. Dochází k poruchám cévní soustavy a gastrointestinálního traktu. Vyšší citlivost na nedostatek tiaminu vykazuje drůbež. U těchto zvířat dochází k paralýze krčního svalstva (hlava zvrácená dozadu, ochrnutí dýchacích svalů), snižuje se snáška nosnic. U býložravců, zvláště pak polygastrických zvířat není hypovitaminóza B₁ častá, především z důvodu získávání tiaminu mikrobiální syntézou. Náchylnější jsou mladí jedinci s nedostatečně rozvinutým předžaludkem. Hypovitaminóza může být vyvolána vysokým obsahem enzymu tiaminázy. Enzym štěpící tento vitamin se nachází v přesličce, kapradí a je produkován i některými bakteriemi a plísněmi, které se množí při metabolických poruchách bacheru. Také tkáně sladkovodních ryb obsahují určité množství tohoto enzymu. Krmení takového tepelně neupraveného masa může vyvolat hypovitaminózu u domácích masožravců (kočka) a farmově chovaných kožešinových zvířat.

11.1.2 Vitamin B₂ (riboflavin)

Většina vyšších rostlin, kvasinky, plísně a vybrané druhy bakterií jsou schopny syntézy riboflavinu. V mléce hospodářských zvířat se vyskytuje velké množství riboflavinu mikrobiálního původu. V organismu plní biologickou funkci tohoto vitaminu jeho derivát flavinadenindinukleotid (FAD), který je produkován v játrech a ledvinách. Pomocí této látky vstupuje riboflavin do dýchacího řetězce, kde se jako součást enzymů účastní přenosu elektronů. Zasahuje tedy do tvorby energie. Podílí se také na většině biochemických procesů přeměny jednotlivých živin. Zasahuje do funkce centrální nervové soustavy, má vliv na syntézu zásobního živočišného polysacharidu glykogenu a ovlivňuje tvorbu hemoglobinu.

Hypovitaminóza je zapříčiněna nedostatkem zeleného krmiva, sena, kvasnic a jiných součástí do krmné dávky hospodářských zvířat. Vysoká vnímavost k nedostatku je pozorována v období gravidity a po porodu. Podobně jako u tiaminu, se hypovitaminóza nejčastěji vyskytuje u drůbeže a prasat. Jsou narušeny reprodukční funkce (u drůbeže snížená snáška, zvýšená embryonální mortalita). Dochází ke zpomalení intenzity růstu mladých zvířat, vyskytuje se svalová slabost, která může přejít až k paralýze končetin. U prasat jsou typickým projevem záněty kůže (dermatitidy), nechut' k přijímání potravy. Jedním z příznaků je také anemie.

11.1.3 Vitamin B₃ (niacin, vitamin PP, kyselina nikotinová)

Chemicky je tato látka derivátem pyridinu. Biologicky aktivní je i amid této kyseliny (niacinamid), který je součástí koenzymu NAD (nikotinamidadenindinukleotid) a NADP (nikotinamidadenindinukleotidfosfát). Tyto látky jsou strukturální součástí velké řady enzymů, které zasahují do oxidoredukčních pochodů jednotlivých metabolických procesů. Podílí se například na syntéze purinů a pyrimidinů, čímž ovlivňují metabolismus nukleových kyselin. Většina organismů je schopna syntetizovat tento vitamin z tryptofanu.

K hypovitaminóze může docházet při podávání krmiv, které obsahují jen malé množství tryptofanu jako je například kukuřice. Navíc je niacin v kukuřici vázán ve formě, která je pro organismus zvířat nevyužitelná. U člověka dochází ke vzniku kožního onemocnění nazývaného pelagra (pelle agra – drsná kůže). Při nedostatku niacinu dochází k poruchám metabolických procesů. U hospodářských zvířat se vyskytují záněty kůže (vypadávání štětin), sliznice trávicího traktu (hojně u prasat) spojené s průjmovými onemocněními. V dutině ústní se tvoří zápachající puchýře na jazyku (černý jazyk) Snižuje se příjem krmiva, zvířata zaostávají v růstu.

11.1.4 Vitamin B₄ (cholin)

Tato látka je součástí všech živočišných a rostlinných buněk jako složka fosfolipidu lecitinu. Je nepostradatelný především pro rostoucí organismus zvířat (prasat, králíků, telat a drůbeže). Je prekurzorem pro tvorbu mediátoru přenosu nervového vzruchu parasympatické inervace – acetylcholinu. Syntézy cholinu jsou schopni všichni savci, a to přeměnou z etanolaminu. Jeho zdrojem jsou především aminokyseliny serin a metionin.

Jeho nedostatek má za důsledek zpomalení růstu a steatózu (tukovou infiltraci) jater. Dochází k výskytu narušení motorických funkcí, poruchám erythropoézy a reprodukčních funkcí. Drůbež trpí poruchami vývoje chrupavky (peróza), snižuje se snáška, kvalita vajec a embryonální mortalita. Mezi příznaky hypovitaminózy patří také dýchací potíže a celková slabost.

11.1.5 Vitamin B₅ (kyselina pantotenová)

Vyskytuje se ve všech živočišných tkáních a rostlinných pletivech. Pro všechna zvířata, s výjimkou polygastrů je nepostradatelná. Je součástí koenzymu A (CoA), jako látky zasahující do velké řady metabolických procesů. Jako součást enzymů se podílí

na metabolismu bílkovin, cukrů a tuků. Podílí se na tvorbě a odbourávání mastných kyselin. Účastní se dekarboxylace pyruvátu a využití glukózy pro tvorbu energie.

Nedostatek tohoto vitamínu v živočišném organismu postihuje především kůži a kožní deriváty. Bachorová mikroflóra přežvýkavců, v případě dostatečné výživy, je schopna pro tato zvířata zabezpečit optimální množství tohoto vitamínu. Hypovitaminóza může být důsledkem zabránění cekotrofie (u králíků) a koprofágie u (prasat), ve spojení s klecovou a roštovou technologií ustájení. Prasata postižená nedostatkem pantotenátu snižují příjem krmiva, což má za následek poruchy růstu. Dochází k zánětlivým onemocněním kůže. Vyskytují se degenerativní změny a krváceniny především na játrech, ledvinách a gastrointestinálním traktu. Nedostatek má vliv také na nesprávnou funkci nervové soustavy, způsobenou degenerací myelinu nervových buněk, s příznaky „psího posedu“ kdy si prasata sedají na pánevní končetiny a „parádního kroku“ (nepřiměřené zvedání pánevních končetin). Dochází k poruchám reprodukce vlivem degenerativních změn vaječníků a děložní sliznice. U drůbeže vyvolává nedostatek tohoto vitamínu, kromě výše uvedených příznaků, poruchy pigmentace zejména u kuřat.

11.1.6 Vitamin B₆ (pyridoxin)

V živočišném organismu se z pyridoxinu, nacházejícího se v rostlinách, vytvářejí jeho deriváty – pyridoxal, pyridoxamin. Velký význam pro organismus zvířat má aktivní koenzym pyridoxalfosfát, který je součástí řady enzymů (aminotransferáz, dekarboxyláz, syntáz apod.). Jeho funkce zasahuje do metabolismu aminokyselin při transaminaci, dekarboxylaci, deaminaci a dalších. Podílí se aktivně na tvorbě hormonů dřeně nadledvin – katecholaminů. Zasahuje do procesů spojených s erythropoézou (syntéza porfyriu, utilizace železa), a do procesů tvorby a odbourávání glykogenu. Je zapojen také v biochemismu svalové kontrakce.

Nedostatek tohoto vitamínu má za následek poruchy metabolických procesů syntézy a degradace aminokyselin a bílkovin včetně hemoglobinu (mikrocytární anemie), bývá narušena endokrinní činnost hypofýzy a nadledvin. Obecným příznakem hypovitaminózy je erytema (zarudnutí kůže), dermatitidy, vypadávání srsti a peří. Hospodářská zvířata ztrácejí chuť k přijímání krmiva, zpomaluje se růst organismu. Jedním z důsledků nedostatku může být také porucha vidění, která přechází až ke slepotě zvířete. Poruchy funkce pohybového aparátu jsou spojeny s narušením funkce CNS.

11.1.7 Kyselina listová (Vitamin B₉, folacin)

Název tohoto vitamínu je odvozen od listů, ze kterých byla poprvé izolována. Její syntéza probíhá v buňkách zelených rostlin a je produkována také mikroorganismy střeva. Aktivní formou této látky je koenzym tetrahydrolistová kyselina. Její funkce zasahují do přenosu hydroxymetylových a formylových skupin v metabolismu aminokyselin, nukleových kyselin, cholinu, hormonů dřeně nadledvin a dalších. Má lipotropní účinek. Zasahuje do procesů tvorby červených krvinek.

Důvodem hypovitaminózy může být nedostatečné množství tohoto vitamínu v krmné dávce, narušení procesů vstřebávání jako důsledek poruch trávicího aparátu a aplikace sulfonamidů. Při nedostatku v organismu dochází k narušení metabolismu nukleových kyselin, k anemii, zpomalení růstu, celkové slabosti. U drůbeže může vést k paralýze krčního svalstva, poruchám opeření a pigmentace. U masožravých zvířat se vyskytuje krvácivý zánět žaludku a tenkého střeva.

11.1.8 Vitamin B₁₂ (kobalamin, antianemický faktor)

Schopností syntetizovat kobalamin se vyznačuje většina bakterií předžaludku a střeva. V zelených rostlinách jeho tvorba neprobíhá. Lze jej, podobně jako i jiné vitamíny, získat chemickou syntézou. Při procesu syntézy je nepostradatelným mikroprvkem kobalt, protože je součástí molekuly tohoto vitamínu. Pro aktivitu kobalaminu je velice důležitý vnitřní faktor produkováný buňkami pylorické části žaludku, který také zabezpečuje jeho vstřebání v trávicím traktu. Vitamin B₁₂ zasahuje jako součást některých koenzymů do širokého spektra metabolických pochodů. Je nepostradatelný při syntéze nukleových kyselin, cholinu a kreatinu. K jeho nejvýznamnějším funkcím patří jeho podíl na tvorbě červených (dělení a zrání) a bílých krvinek v kostní dřeni.

Poruchou tvorby vnitřního faktoru v žaludku může docházet ke sníženému využití kobalaminu, a tím k jeho hypovitaminóze. Dochází k poruchám erythropoézy, snížení počtu červených i bílých krvinek, zvýšení počtu nezralých erytrocytů. Vyskytují se také příznaky, podobně jako u dalších vitamínů skupiny B, jako snížený příjem krmiva, zpomalení růstu, narušení reprodukčních funkcí. Nejvyšší citlivostí na tento vitamin se vyznačují drůbež a prasata, případně mláďata přežvýkavců. U drůbeže dochází k narušení metabolismu bílkovin, poruchám opeření, snížení snášky a líhivosti. Také u prasat jsou narušeny funkce reprodukčních orgánů, typický je četný výskyt dermatitid.

11.1.9 Vitamin H (biotin)

Písmeno H v názvu tohoto vitamínu je odvozeno z německého slova Haut – kůže, protože jeho nedostatek v živočišném organismu vyvolává, mimo jiné, poruchy kožní tkáně (kůže a kožních derivátů). Vyskytuje se téměř ve všech rostlinných a živočišných buňkách. V metabolismu se podílí na deaminaci aminokyselin, tvorbě bílkovin a mastných kyselin, nukleových kyselin aj. Je syntetizován mikroorganismy předžaludku a tlustého střeva.

Nedostatek biotinu může být způsoben přítomností antivitaminu **avidinu**, glykoproteinu vaječného bílku, se kterým biotin tvoří neresorbovatelný komplex. Mezi podobné látky antivitaminozní povahy patří také streptavidin a stravidin, nacházející se v půdě a krmivech. Hypovitaminóza, jak už bylo zmíněno, se vyznačuje záněty kůže, ústní sliznice, vypadáváním srsti, trhlinami rohové stěny špárků. U drůbeže poruchami opeření, praskáním kůže chodidlové plochy prstů, záněty kůže v okolí očí a zobáku („papouščí zobák“). Dochází také k narušení reprodukčních funkcí samic.

11.1.10 Vitamin C (kyselina L-askorbová)

Bohatě je tato látka obsažena v čerstvém ovoci a zelenině. Většina zvířat je schopná kyselinu askorbovou syntetizovat v játrech a ledvinách. Vyšší citlivost k nedostatku tohoto vitamínu má člověk a někteří primáti, právě díky neschopnosti jeho syntézy. Mezi další výjimky patří např. morčata, někteří netopýři, a lososovité ryby. Potřeba vitamínu C je druhově rozdílná a závisí také na věku, pohlaví, ročním období, stádiu gravidity aj. Její potřeba se zvyšuje při stresových situacích. Kyselina askorbová má nesmírný význam pro vývoj a růst kostní tkáně a tvorbu kolagenu. Podílí se na detoxikačních procesech a vylučování toxických látek do žluče a moči. Je důležitá v procesu žlučových kyselin. Stimuluje redukci Fe^{3+} na Fe^{2+} a jejich vstřebávání přes enterocyty střeva, přenos a zabudování železa do molekuly feritinu. Ovlivňuje vstřebávání mikroprvků ve dvanáctníku. Stimuluje rychlost granulocytů a tím také fagocytózu, čímž se podílí na obranyschopnosti organismu.

Její nedostatek vyvolává onemocnění nazývané skorbut, který je příznačný zaostáváním v růstu, výskytem poruch ve vývoji zubů a kostní tkáně. Typickým příznakem jsou otoky dásní a uvolňování zubu v zubním lůžku. Při prohlubující se hypovitaminóze dochází ke kapilárnímu krvácení v dutině ústní, nosní, ve střevech, močovém měchýři, ledvinách atd.

11.2 Vitaminy rozpustné v tucích

11.2.1

Vitamin A (retinol)

Existují dvě formy vitamínu A. Vitamin A₁ je obsažen ve tkáních savců a ptáků, vitamin A₂ se nachází v tukové tkáni ryb. Tyto vitaminy jsou nepostradatelné především pro normální funkce světločivých buněk sítnice oka, kde jako aldehyd (retinal) tvoří společně s bílkovinou opsinem součást zrakového purpuru (rodopsin). Je důležitý také pro správný vývoj organismu v prenatalním období a má nezastupitelnou funkci pro správnou činnost epitelů. Zasahuje do fyziologie reprodukce a růstu kostí. Zasahuje do metabolismu všech látek i energie. Je zapojen do řady endokrinních regulačních mechanismů. Podílí se na tvorbě imunoglobulinů. Vitamin A se v živočišném organismu syntetizuje z provitaminů, mezi které patří rostlinné pigmenty (karoteny, xantofyly). Nejvýznamnější z těchto provitaminů je β karoten, který je pomocí enzymu karotenázy rozštěpen na aktivní vitamin A. Tato přeměna probíhá zejména ve sliznici střeva, játrech a sekrečním epitelu mléčné žlázy. Výjimkou mezi zvířaty, která postrádají tento enzym jsou selata. Retinol se jako volný resorbuje v tenkém střevě, esterifikovaný až po jeho hydrolýze v průběhu kontaktního trávení v kartáčkovém lemu.

Při nedostatku vitamínu A dochází k snížené adaptaci na nedostatečné osvětlení (šeroslepost) až úplné slepotě. Při přetrvávající avitaminóze se ztenčuje rohovka a může dojít až k jejímu zvředovatění (xeroftalmie). Toto onemocnění je typické především u selat a telat. Hypovitaminóza vede k narušení vývoje epitelových buněk, související s poruchami tvorby ochranného hlenu v dýchacích cestách a střevě, čímž je narušeno trávení a resorpce živin. U samců se vyskytují degenerativní změny semenotvorných kanálků, což má za následek zhoršenou kvalitu ejakulátu. U samic dochází k zhoršenému zabřezávání, snížení životaschopnosti narozených mláďat, případně k zvýšené embryonální mortalitě. Vlivem narušení syntézy cholesterolu klesá produkce steroidních hormonů. Vyskytují se poruchy metabolismu kostí a chrupavkové tkáně, spojené s tvorbou silnějších, avšak porézních a méně pevných kostí.

Nadbytek vitamínu A způsobuje rozpad membrán erytrocytů, ale také membrán lyzozomálních a mitochondriálních. Může docházet k narušení chrupavkové matrix.

11.2.2 Vitamin D (antirachitický vitamin, kalcirefol)

Jeho vznik je spojen s přeměnou rostlinného steroidu ergosterolu nebo živočišného 7-dehydrocholesterolu v kůži pomocí ultrafialového záření. V prvním případě vzniká ergokalciferol (vitamin D₂) a v druhém pak cholekalciferol (vitamin D₃). Tyto dvě formy jsou však pro živočišný organismus neaktivní. Aktivitu získává vitamin D až po metabolických přeměnách v játrech, enzymem alfa-25-hydroxylázou za vzniku kalcidiolu a následně v ledvinách, účinkem 1-alfa-hydroxylázy za vzniku kalcitriolu, což je neúčinnější forma tohoto vitaminu. Kalcitriol vzniká také v děloze, placentě a kostech.

Mezi funkce tohoto vitaminu patří stimulace buněk epitelu tenkého střeva pro tvorbu specifické bílkoviny, která usnadňuje resorpci vápenatých iontů. Vitamin D stimuluje ukládání vápníku a fosforu v kostní tkáni. V ledvinách podporuje zpětné vstřebávání vápníku a fosforu z primární moči do krve, čímž se významně podílí na dynamické rovnováze těchto elementů v organismu. Kalcitriol podporuje tvorbu a zrání osteoblastů, čímž napomáhá intenzivní přestavbě kostní tkáně.

Nedostatek vitaminu D má za důsledek vznik řady onemocnění spojených s poruchami vývoje a přestavby skeletu. U mladých zvířat se vyskytuje křivice (rachitis), charakteristická sníženou intenzitou ukládání minerálních prvků do kostí, což následně vede k deformaci a zvýšené lámavosti kostí. Dochází také k defektnímu růstu zubů. Typickým příznakem je u kuřat měknutí zobáku. U dospělých hospodářských zvířat způsobuje měknutí (osteomaláci) nebo řidnutí kostí (osteoporózu). Tato onemocnění jsou doprovázena deformacemi a zvýšenou lomivostí kostí v období vyšší zátěže organismu jako např. gravidita a laktace. U vysokoprodukčních zvířat (krávy) vede nedostatek kalcitriolu k vzniku tzv. poporodní parézy.

Ve vysokých dávkách je vitamin D pro živočišný organismus toxický. Hypervitaminóza má své projevy ve zvýšeném ukládání vápníku v ledvinách, plicích, srdci, cévách a žaludku. Mezi projevy patří nepřírozená žízeň, svědivost kůže, zvracení, průjmy.

11.2.3 Vitamin E (tokoferol, antisterilní vitamin)

V přírodě se vyskytuje několik vitaminů E s odlišnou chemickou strukturou. Tokoferoly jsou deriváty chromanu, jehož základem je alkohol tokol. Biologická účinnost těchto vitaminů závisí na počtu a umístění metylových skupin této organické látky.

Vitamin E se podílí na oxidoredukčních pochodech a jeho funkce souvisí s ochranou celistvosti membránových struktur. Nejvýznamnější je jeho antioxidační schopnost redukcí

volných radikálů, podílejících se na peroxidaci polynenasycených mastných kyselin buněčných membrán. Na tomto principu je založena ochrana zárodečných epitelů samčího i samičího pohlavního aparátu. Podobným způsobem chrání vitamin E buňky endotelu, čímž brání porušení cév. Funkčně je spojen s enzymem glutathionperoxidázou, v jejíž chemické struktuře je obsažen selen.

Hypovitaminóza E při současném nedostatku selenu v organismu způsobuje zvýšenou tvorbu toxických peroxidů a vede k destrukci buněčných membrán. Následkem tohoto nastává degenerace kosterní a srdeční svaloviny, jaterního parenchymu, nervové tkáně mozku a cév. U mladých zvířat (telata, jehňata) a prasat ve výkrmu dochází k závažnému onemocnění, které se nazývá nutriční svalová dystrofie. V kosterní a srdeční svalovině jsou degenerovaná svalová vlákna nahrazována vazivovou tkání, čímž vznikají ve svalech různě velká ložiska světlé barvy. V reprodukčním aparátu dochází k degeneraci epitelu semenotvorných kanálků a poškození placentárního spojení. U drůbeže, především u kuřat, se vyskytuje vlivem nedostatku vitaminu E onemocnění nazývané encefalomalacie, při níž dochází k rozsáhlé nekróze tkáně mozku. V důsledku této jsou u zvířat pozorovány poruchy koordinace pohybu, svalový třes, křeče, případně ochrnutí. Hypovitaminóza E způsobuje také exudativní diatézu, projevující se, vlivem zvýšené propustnosti cév, červenozelenými otoky podkožního vaziva pod křídly drůbeže.

11.2.4 Vitamin K (antihemoragický vitamin)

Existuje několik forem tohoto vitaminu. Kromě těch, které se běžně vyskytují v přírodě, produkovaných zelenými rostlinami případně mikroorganismy, existuje také mnoho syntetických látek s antihemoragickým účinkem. Vitamin K je nepostradatelný v procesu hemokoagulace. Není zapojen do procesu zástavy krvácení, ale účastní se procesu srážení krve jako látka nutná pro syntézu protrombinu, prokonvertinu a dalších plazmatických faktorů účastnících se hemokoagulační kaskády.

Hlavními příznaky nedostatku vitaminu K jsou hemoragie – krváceniny, vyskytující se především v podkoží a svalovině, jako důsledek snížené srážlivosti krve. Tato onemocnění se vyskytují u hospodářských zvířat jen ojediněle. Vyšší citlivost k hypovitaminóze má drůbež. U savců, zejména polygastrických zvířat, jsou jeho zdrojem mikroorganismy předžaludku a střeva. Narušení této mikrobiální syntézy nastává např. při podávání antibiotik. Do jisté míry může nedostatek vitaminu K způsobit zkrmování nekvalitní diety zahrnující zapařená krmiva jetelovin, která obsahují dikumarol (antivitamin).

12 Močová soustava

Vyměšovacím orgánem močové soustavy je ledvina. Ostatní úseky močové soustavy slouží k transportu, dočasnému uskladnění a odstraňování moči z těla. Tyto se označují jako vývodné močové cesty.

12.1 Ledvina

Ledvina (Obr. 62 – 64) je párovým orgánem, který se nachází retroperitoneálně na stropu břišní dutiny. Pravá ledvina je uložena kranálněji, u skotu se nachází v úrovni 1. – 3. bederního obratle, levá ledvina se nachází v úrovni 3. – 5. bederního obratle. Ledviny jsou uloženy ve dvou obalech. Jednak je to vazivové pouzdro, které se řídkým vazivem připojuje k parenchymu ledvin, dále je to tukové pouzdro. Konkávní okraj ledviny je orientován k mediální rovině, nachází se v něm ledvinová branka. Ledvinovou brankou do ledviny vstupují ledvinová tepna a nervy a vystupují ledvinová žíla, mízní cévy a močodod. U skotu jsou ledviny dlouhé 18 – 25 cm, dohromady mají hmotnost od 0,7 do 1,5 kg. Prase má ledviny dlouhé 10 – 15 cm a jejich hmotnost se pohybuje kolem 0,5 kg.

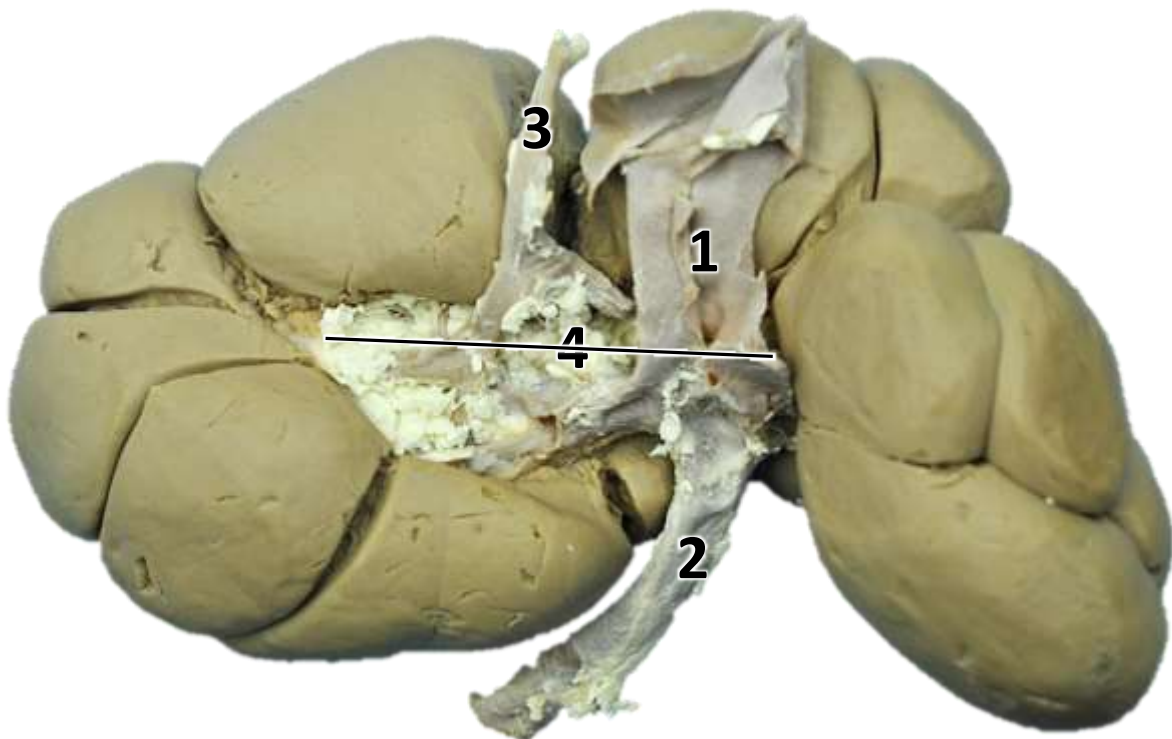
Parenchym ledvin se skládá ze dvou vrstev, povrchové kůry a hlouběji uložené dřene. Dřeň je členěna na ledvinové pyramidy. Báze ledvinových pyramid se spojuje s kůrou. Hroty pyramid jsou orientovány do ledvinového splavu, tvoří tzv. ledvinové bradavky. Pyramidy s přilehlou částí kůry tvoří ledvinové laloky. U skotu srůstají laloky v hluboké vrstvě kůry a povrchové vrstvě dřene. Díky tomu jsou ledviny na povrchu rozbrázděné a uvnitř vytváří kuželovité bradavky. Na kuželovité bradavky nasedají ledvinové kalichy. U prasete srůstají laloky ledvin v celé vrstvě kůry a podstatné části dřene. Ledviny prasete mají proto hladký povrch. Parenchym ledviny je tvořen nefrony, vmezeřeným vazivem a krevním řečištěm.

Nefron je základní morfologickou a funkční jednotkou ledvin. Je složen z ledvinového tělíska a močového kanálku. Ledvinové tělísko je kulovitý útvar o velikosti asi 200 μm . Je uloženo v kůře ledviny. Skládá se z klubička (glomerulus) a pouzdra. Pouzdro ledvinového tělíska je pohárkovitě rozšířený váček močového kanálku. Je tvořeno vnitřním a vnějším listem, které mezi sebou uzavírají prostor, který přechází na močovém pólu ledvinového tělíska do lumen močového kanálku. Na cévním pólu ledvinového tělíska vstupuje do glomerulu přívodná tepénka a vystupuje z něj odvodná tepénka. Mezi tyto tepénky je vložena kapilární síť glomerulu. Ve stěně endotelu kapilár glomerulu se nachází póry

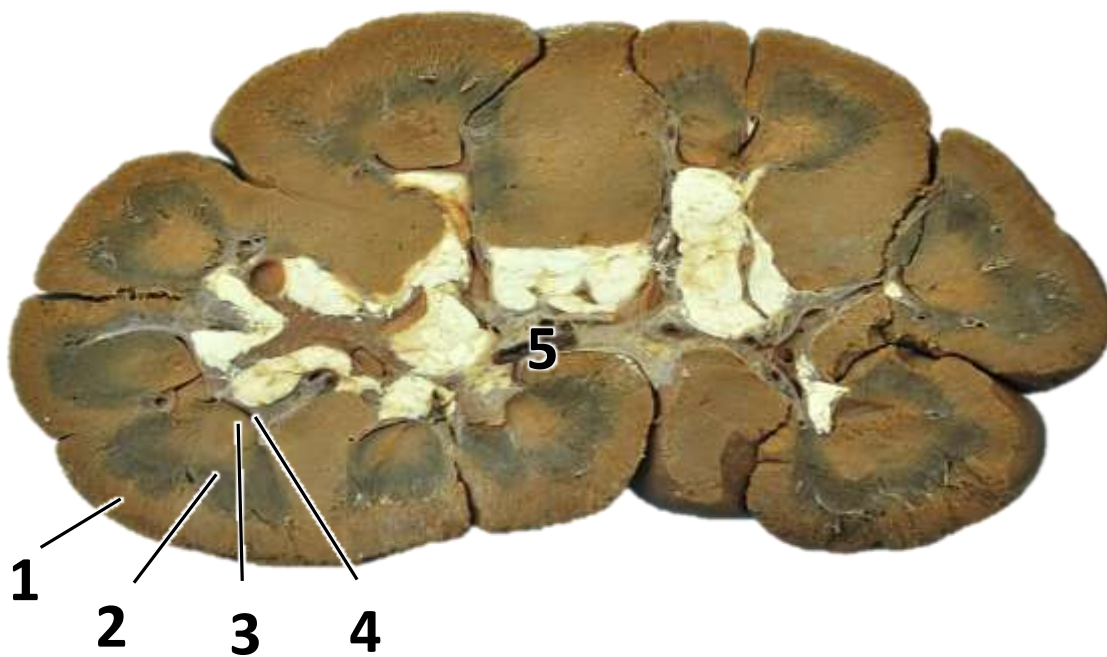
o velikosti 70 – 90 nm. Na povrchu glomerulu se nachází vnitřní list pouzdra, který je tvořený jednovrstevným dlaždicovým epitelem. Mezi buňkami tohoto epitelu se nachází póry o velikosti 20 – 40 nm. Uvedené dva epitely společně s bazální membránou tvoří tzv. filtrační membránu.

Močový kanálek navazuje na ledvinové tělísko. Rozděluje se na několik částí: proximální oddíl, klička, distální oddíl a spojovací oddíl. Proximální oddíl je nejdelším úsekem močového kanálku. Počáteční úsek se nachází v kůře ledviny, ale zasahuje i do dřene. Proximální oddíl močového kanálku je vystlán jednovrstevným kubickým epitelem s hustě rozloženými mikrokly. Klička je uložena ve dřeni ledviny. Skládá se ze sestupného a vzestupného raménka. Část kanálku kličky je vystlána dlaždicovým epitelem, část epitelem kubickým. Kubický epitel se nachází v tlustší části kličky. Distální oddíl močového kanálku se nachází v kůře ledviny. Je vystlán jednovrstevným kubickým epitelem. Buňky tohoto epitelu jsou vybaveny mikrokly, které jsou mnohem řídkěji než je tomu u proximálního oddílu močového kanálku. Spojovací oddíl je krátkým terminálním úsekem nefronu, na který navazují vývodné močové cesty.

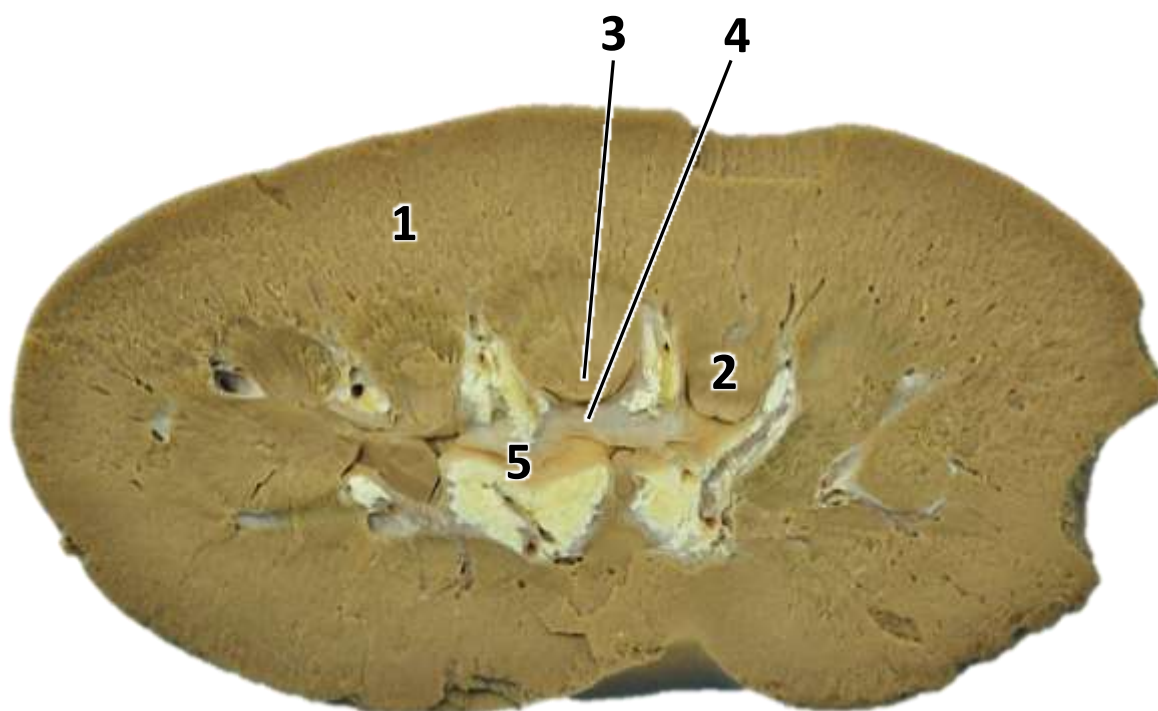
Obrázek 62: Ledvina skotu. 1 - ledvinová žíla, 2 - ledvinová tepna, 3 - močovod, 4 - ledvinová branka.



Obrázek 63: Ledvina skotu – řez. 1 - ledvinová kůra, 2 - ledvinová dřeň, 3 - ledvinová bradavka, 4 - ledvinový kalich, 5 - ledvinová pánvička.



Obrázek 64: Ledvina prasete – řez. 1 - ledvinová kůra, 2 - ledvinová dřeň, 3 - ledvinová bradavka, 4 - ledvinový kalich, 5 - ledvinová pánvička.



12.2 Vývodné močové cesty

Vývodné močové cesty se skládají ze sběracích kanálků, papilárních vývodů, ledvinové pánvičky (ty jsou součástí ledviny), močovodu, močového měchýře a močové trubice.

Sběrací kanálky navazují na spojovací oddíl močového kanálku. Do jednoho sběracího kanálku ústí 5 – 10 nefronů.

Papilární vývody směřují v každé ledvinové pyramidě k vrcholu ledvinové bradavky. Zde papilární vývody ústí do ledvinové pánvičky nebo ledvinových kalichů.

Ledvinová pánvička je váček uložený v ledvinovém splavu. U ovce, kozy a koně je vytvořena jednotná ledvinová pánvička, papilární vývody ústí na ledvinovém hřebeni. U skotu a prasete se ledvinová pánvička vychlipuje v ledvinové kalichy, které objímají jednotlivé ledvinové bradavky.

Močovod odvádí moč z ledvinové pánvičky do močového měchýře. Stěna močovodu je tvořena sliznicí s přechodným epitelem, hladkou svalovinou a na povrchu adventicií. Svalovina močovodu je poměrně tlustá, rozlišují s v ní tři vrstvy – vnější a vnitřní kruhová a podélná vrstva.

Močový měchýř je vakovitý orgán, který slouží k přechodnému hromadění moči. Na močovém měchýři se rozlišuje vrchol, tělo a krček, na který navazuje močová trubice. Stěna močového měchýře je složena ze tří vrstev. Povrchovou vrstvou je pobřišnice, která přechází v laterální vazy, které upevňují močový měchýř v požadované poloze. Další vrstvou je hladká svalovina, která je členěna do vnější a vnitřní podélné a střední kruhové vrstvy. Střední vrstva svaloviny vytváří vůlí neovladatelný svěrač. Vnitřní vrstvou je sliznice, která je vystlána přechodným epitelem.

Močová trubice odvádí moč z močového měchýře. U samců se jedná o společný vývod močové a pohlavní soustavy. U samic vyúsťuje do poševní předsíně. Stěna močové trubice je složena z adventicie, svaloviny a sliznice. Sliznice je vystlána přechodným epitelem (kraniální úsek) nebo vícevrstevným dlaždicovým epitelem (kaudální úsek). Svalovina močové trubice je hladkou svalovinou, která tvoří vůlí neovladatelný svěrač. Z vnějšku je tento svěrač doplněn svěračem z příčně pruhované svaloviny.

13 Pohlavní soustava

13.1 Samčí pohlavní soustava

Samčí pohlavní soustavu tvoří varlata, nadvarlata, chámovody, přídatné pohlavní žlázy a pyj.

13.1.1 Varle

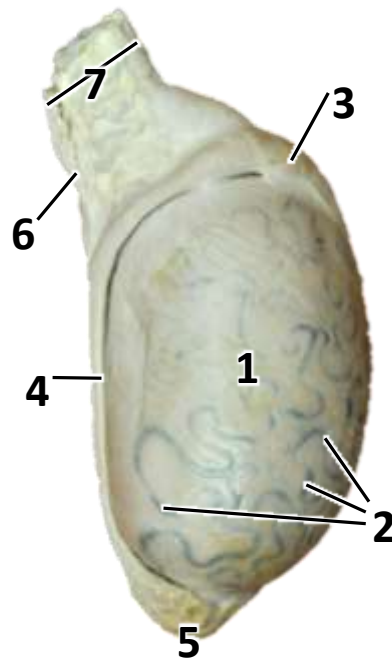
Varle (Obr. 65 a 66) je párová samčí pohlavní žláza. Relativně velká varlata má prase a malí přežvýkavci. Varlata jsou uložena v šourku. Poloha varlat je závislá na druhu zvířete. Povrch varlete je hladký. Varle je obaleno vrstvou hustého kolagenního vaziva, který se nazývá bělavý obal. Z bělavého obalu vystupují vazivové přepážky, které se uprostřed varlete spojují a tvoří středové vazivo varlete. Vazivové přepážky rozdělují parenchym varlete na lalůčky. Každý lalůček obsahuje 2 – 4 stočené semenotvorné kanálky. Semenotvorné kanálky jednoho lalůčku se spojují v přímý kanálek. Tímto kanálkem začínají vývodné cesty varlete. U pohlavně dospělých samců jsou semenotvorné kanálky široké 100 – 300 μm . Jsou vystlány zárodečným (spermatogenním) epitelem. Tento se skládá ze dvou typů buněk – podpůrných a spermatogenních.

Podpůrné buňky (Sertoliho) jsou vysoké štíhlé buňky, které nasedají na bazální membránu. Tělo těchto buněk je vybaveno výběžky, které ohraničují dutinky, v kterých se nachází spermatogenní buňky.

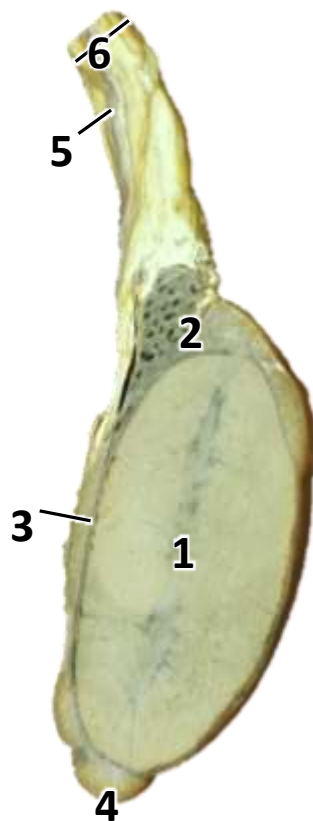
Spermatogenní buňky jsou vlastně jednotlivými vývojovými stádii spermií. Při bazální membráně se nachází spermatogonie, které mají vysokou mitotickou aktivitu. Tvoří tzv. pásmo mitózy. Střední vrstvu zárodečného epitelu (pásmo meiózy) tvoří spermatocyty I. a II. řádu. Malé kulovité spermatidy se nachází při lumen semenotvorného kanálku. Spermatidy se zanořují do podpůrných buněk, kde probíhá proces metamorfózy ve spermie.

Prostory mezi stočenými semenotvornými kanálky jsou vyplněny řídkým vazivem (intersticiem). V něm se nachází intersticiální buňky (Leydigovy), které produkují testosteron. Jedná se o buňky velikosti 15 – 20 μm .

Obrázek 65: Varle a nadvarle býka. 1 - varle, 2 - krevní cévy v bělavém obalu varlete, 3 - hlava nadvarlete, 4 - tělo nadvarlete, 5 - ocas nadvarlete, 6 - chámovod, 7 - semenný provazec.



Obrázek 66: Varle a nadvarle býka – řez. 1 - středové vazivo varlete, 2 - hlava nadvarelete, 3 - tělo nadvarelete, 4 - ocas nadvarelete, 5 - chámovod, 6 - semenný provazec.



13.1.2 Vývodné pohlavní cesty

Vývodné pohlavní cesty slouží k odvádění spermií a výměšků přídatných pohlavních žláz. Tvoří je již zmíněné přímé kanálky, dále pak varletní síť, odvodné kanálky varlete, vývod nadvarlete, chámovod a močová trubice. Přímé kanálky vznikají spojením semenotvorných kanálků uvnitř lalůčku varlete. Nachází se v nich jednovrstevný kubický až cylindrický epitel. Přímé kanálky vyúsťují do varletní sítě. Varletní síť je souborem dutinek a kanálků, které jsou sběracím systémem spermií. Vystýlá je jednovrstevný kubický až dlaždicový epitel. Odvodné kanálky varlete jsou vystlány víceřadým až vícevrstevným cylindrickým epitelem, který se skládá z vysokých buněk s kinociliemi, dále obsahuje buňky s mikrokly a nízké sekreční buňky. Kmitáním řasinek jsou spermie posunovány do vývodu nadvarlete. Buňky s mikrokly resorbují látky vznikající při přeměně spermatid ve spermie. Sekreční buňky produkují živiny, které jsou potřebné pro výživu spermií.

13.1.3 Nadvarle

V nadvarleti se spermie shromažďují a dozrávají. Nadvarle (Obr. 65 a 66) se člení na tři části: hlava, tělo, ocas. Rozšířená část nadvarlete se nazývá hlava. Je složena z 15 – 20 lalůčků, které se skládají z klíčků odvodných kanálků varlete. Na přechodu mezi hlavou a tělem nadvarlete se odvodné kanálky spojují v jednotný vývod nadvarlete, který je podstatou těla a ocasu nadvarlete. Stěna vývodu nadvarlete se skládá z epitelu a řídkého vaziva s hladkosvalovými buňkami. Epitel je v počáteční části vývodu nadvarlete dvouvrstevný cylindrický, postupně se snižuje až na jednovrstevný kubický. Buňky epitelu jsou na svém apikálním pólu vybaveny mikrokly, které resorbují látky vzniklé rozpadem neejakulovaných spermií. Tyto buňky také produkují sekret, který vyživuje spermie a blokuje motilitu spermií. To zabraňuje vyčerpání jejich energetických rezerv. Hladká svalovina vývodu nadvarlete svými peristaltickými pohyby vypuzuje při ejakulaci spermie do chámovodu.

13.1.4 Chámovod

Chámovod (Obr. 65 a 66) je trubička, která spojuje nadvarle s močovou trubicí. U přežvýkavců se v pánevním úseku rozšiřuje v ampuli chámovodu. Před vyústěním močové trubice se chámovod spojuje s vývodem měchýřkovité žlázy a vytváří ejakulační kanálek, který vyúsťuje na semenném hrbolku močové trubice. U prasete se nevytváří ampule

chámovodu. Do močové trubice pak ústí chámovod na semenném hrbolku samostatně. Stěna chámovodu je složena ze sliznice, svaloviny a serózy. Na povrchu sliznice se nachází jednovrstevný cylindrický nebo víceřadý epitel, který je částečně vybaven mikrokly. V ampulích chámovodu se nachází rozvětvené tubulózní žlázy, které produkují hlenovitý sekret. Svalovina je nejsilnější vrstvou stěny chámovodu. Peristaltickými stahy vypuzuje při ejakulaci spermie do močové trubice.

13.1.5 Přídavné pohlavní žlázy

K přídavným pohlavním žlázám (Obr. 67) patří měchýřkovité žlázy, bulbouretrální žlázy a předstojná žláza. Jejich sekrety jsou součástí spermatu.

Mechýřkovitá žláza je párová, u býka má délku 10 – 12 cm, u kance 10 – 15 cm. Má lalůčkovitou stavbu, nachází se na dorzolaterální ploše močového měchýře. Jedná se o složitou tubulózní žlázu. Sekret měchýřkovitých žláz je při ejakulaci vypuzován pomocí stahů hladké svaloviny vývodů.

Bulbouretrální žláza je párová. Nachází se na dorzolaterální ploše bulbu močové trubice. U býka má kulovitý tvar a velikost 2 – 3 cm. U kance je to mohutnější žláza, která dosahuje délky 10 – 15 cm a šířky kolem 3 cm. Parenchym této žlázy je vazivovými přepážkami rozdělen na lalůčky, v kterých se nachází sekreční tubuly, které jsou vystlány jednovrstevným epitelem. Výška tohoto epitelu je závislá na fázi syntézy sekretu.

Předstojná žláza (prostata) je nepárovou žlázou, která se nachází na počátku močové trubice. U býka a kance se tato žláza skládá ze dvou částí – z těla a roztroušené části. Žlázový parenchym prostaty je složen ze sekrečních tubulů.

Obrázek 67: Přídavné pohlavní žlázy býka. 1 - měchýřkovitá žláza, 2 - předstojná žláza (prostata), 3 - bulbouretrální žláza, 4 - ampula chámovodu, 5 - močová trubice, 6 - napřimovač pyje, 7 - močový měchýř.



13.1.6 Pyj (penis)

Pyj (Obr. 68 – 70) má válcovitý tvar. Skládá se z kořene a těla pyje. Kořen pyje je fixován na kaudální plochu sedacích kostí. Kраниální část pyje je zakončena žaludem. Při ochablém stavu se pyj nachází v předkožce. Pyj kance má specifický tvar. Pozvolna se zužuje, vývrtkovitě se stáčí a bez naznačeného krčku přechází v žalud. Pyj je tvořen topořivým tělesem, houbovitým tělesem, močovou trubicí, pomocnými svaly, cévami a nervy.

Topořivé těleso je obaleno hustým kolagenním vazivem (bělavý obal). Z bělavého obalu vystupují vazivové přepážky, které vytváří hustou síť. V dutinkách této sítě se nachází vlastní topořivá tkáň. Do těchto dutinek přivádí krev spirálovité tepny (tepny uzavíracího typu).

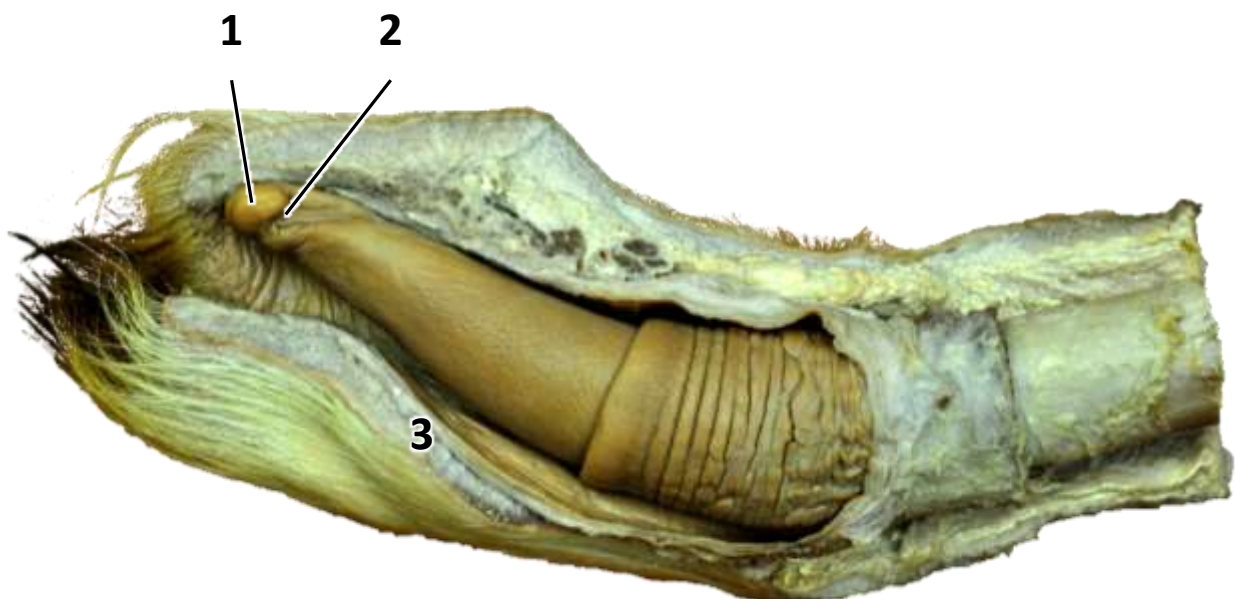
Houbovitě těleso je trubicovitý orgán, který obklopuje močovou trubici. Má obdobnou stavbu jako topořivé těleso. Na rozdíl od topořivého tělesa se naplňuje žilnou krví.

Močová trubice má dvě části: pánevní a houbovitou. Pánevní část se nachází na spodině pánevní dutiny. Ústí do ní chámovody a vývody přídatných pohlavních žláz. Nachází se v ní lalůčky roztroušené části prostaty. Svalovina této části močové trubice má dvě vrstvy – vnitřní hladkou a vnější příčně pruhovanou, která tvoří vůlí ovladatelný svěrač. Houbovitá část močové trubice se nachází v houbovitém tělese pyje. Epitel sliznice močové trubice je nejprve přechodný, postupně přechází ve vícevrstevný dlaždicový.

Mezi pomocné svaly pyje patří: napřimovač pyje a zatahovač pyje. Napřimovač pyje obepíná kořen pyje a smrštěním napomáhá uvést ztopořený pyj do polohy, která je vhodná pro páření. Jedná se o sval z příčně pruhované svaloviny. Zatahovač pyje slouží k zatažení ochablého pyje do předkožky. Tento sval je složen z hladké svaloviny a odstupuje na ocasních obratlích.

Předkožka je kožní útvar, který slouží k uložení volné části pyje. Skládá se z vnějšího a vnitřního listu. Ve vnitřním listu jsou uloženy mizní uzlíky a předkožkové žlázy, které produkují předkožkový maz. U kance se vytváří předkožková výduť, která se plní močí.

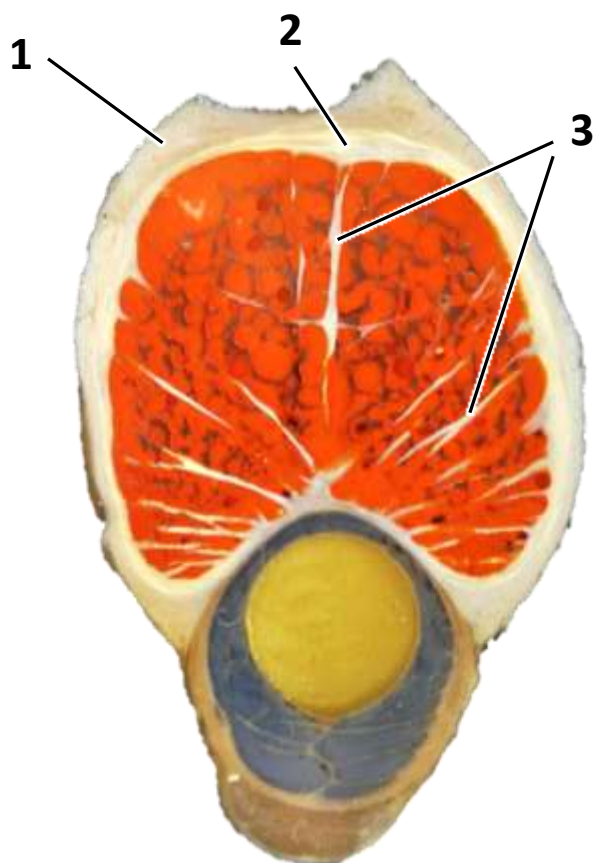
Obrázek 68: Pyj býka. 1 - žalud pyje, 2 - zevní ústí močové trubice, 3 - předkožka.



Obrázek 69: Pyj kance. 1 - žalud pyje, 2 - zevní ústí močové trubice.



Obrázek 70: Pyj hřebce – řez. 1 - řídké vazivo, 2 - bělavý obal, 3 - vazivové přepážky, červeně - topořivé těleso, modře - houbovitě těleso, žlutě - močová trubice.



13.1.7 Šourek

Šourek je kožní vak, ve kterém jsou uloženy varlata a nadvarlata. U býka se nachází ve stydké krajině, u kance v krajině hráze. Na povrchu šourku se nachází kůže s mazovými a potními žlázami. Pod kůží je umístěna podkožní svalová vrstva, která se skládá z hladkosvalových buněk a elastických vláken. Další vrstvou šourku je vnitřní povázka varlete, na kterou přirůstá nástěnný list poševního obalu. Následuje útrobní list poševního obalu, pod kterým se nachází již zmíněný bělavý obal varlete z hustého kolagenního vaziva.

13.2 Samičí pohlavní soustava

Samičí pohlavní orgány (Obr. 71) se dělí na vnitřní – vaječník, vejcovod, děloha a pochva a vnější – poševní předsíň, vulva, poštváček.

13.2.1 Vaječník

Vaječník je párovou pohlavní žlázou, která je fixována na stropě břišní dutiny pomocí vaječnickového okruží. K děložnímu rohu je připojen vaječnickovým vazem. Vaječník krávy má tvar a velikost plodu švestky, dosahuje hmotnosti 15 – 20 g. Vaječník prasnice je podobný malině, jeho hmotnost je 10 – 15 g. Povrch vaječnicku se nazývá ovulační plochou, protože na něm praskají zralé folikuly. Vaječnickovou brankou vstupují do vaječnicku cévy a nervy.

Na povrchu vaječnicku se nachází jednovrstevný epitel. Výška buněk tohoto epitelu je závislá na stáří jedince. U mladých zvířat je to epitel cylindrický, u starých zvířat dlaždicový. Pod epitelem se ve vaječnicku nachází obal z kolagenního vaziva (bělavý obal). Tvoří vazivové pouzdro, které obaluje vlastní tkáň vaječnicku, která se skládá z kůry a dřevě. Dřeň vaječnicku tvoří řídké kolagenní vazivo, hladkosvalové buňky, cévy a nervy. Základem kůry vaječnicku jsou fibrocyty, kolagenní a retikulární vlákna. V tomto vazivovém stromatu se nachází vaječnickové folikuly.

Vaječnickové folikuly obsahují vaječné buňky v různé fázi vývoje. Primordiální folikuly obsahují oogonie. Jsou to nejmenší a nejpočetnější folikuly. Tyto folikuly se přeměňují v primární folikuly, které obsahují oocyty I. řádu, které jsou obaleny jednou vrstvou folikulárních buněk. Dalším typem folikulů jsou sekundární folikuly. Tyto folikuly mají již více vrstev folikulárních buněk. Vnitřní vrstva folikulárních buněk jsou buňky cylindrické. Tato vrstva se nazývá *corona radiata*. Buňky této vrstvy produkují glykoproteiny a některé další látky, které vytváří další obal – *zona pellucida*. Folikuly dále rostou a vytvářejí

se v nich dutiny, které jsou naplněny folikulárním mokem. Terciární folikul (Graafův) je posledním stádiem vývoje folikulu. Dosahuje velikosti do 2 cm. Stěnu zralého folikulu tvoří obal, který má vnitřní a vnější vrstvu. Vnitřní vrstva je bohatá na buňky, vnější vrstva je vazivová. Pod obalem folikulu se nachází zrnitá vrstva, která je tvořena 4 – 5 vrstvami folikulárních buněk. Na straně odvrácené od povrchu vaječníku se nachází vejconosný hrbolek, v kterém se nachází vaječná buňka (oocyt II. řádu). Ta je obalena již popsány vrstvami – *zona pellucida*, *corona radiata*.

Po ovulaci se na vaječníku vyvíjí žluté tělísko. Žluté tělísko vzniká z buněk zrnité vrstvy a vnitřního obalu folikulu. Tyto buňky ukládají ve své cytoplazmě tukové kapénky a lutein, který podmiňuje žlutou barvu tohoto tělíska. U prasnice však lutein ve žlutém tělísku chybí, a proto má bílou nebo načervenalou barvu.

13.2.2 Vejcovod

Vejcovod je trubička, která má u krávy délku 20 – 30 cm, u prasnice 15 – 30 cm. Vejcovod má zvlněný průběh a je zavěšený na vejcovodovém okruží. Vejcovod začíná nálevkou vejcovodu. Stěna vejcovodu je tvořena sliznicí, svalovinou a pobřišnicí. Epitel vejcovodu je jednovrstevný cylindrický až víceřadý. Nachází se v něm buňky s řasinkami a žlázové buňky. Hladká svalovina vejcovodu je členěna na vnitřní kruhovou a vnější podélnou vrstvu.

13.2.3 Děloha

Děloha se skládá ze tří částí: děložní rohy, děložní tělo a děložní krček. U krávy, prasnice, ovce a kozy se nachází dvourohá děloha. U hlodavců a zajícovců je vyvinuta dvojitá děloha. V tomto typu dělohy se nachází dva děložní krčky, které samostatně vyúsťují do pochvy. Jednoduchá děloha má nepárové děložní tělo, nemá rohy. Tuto dělohu mají primáti. Děloha je zavěšena na dvou širokých děložních vazech, které představují duplikatury pobřišnice.

Děložní rohy krávy dosahují délky 35 – 45 cm. Vidlicovitě se rozbíhají a spirálovitě stáčejí. Děložní rohy prasnice mají délku 120 – 140 cm. Tvoří je nepravidelné kličky, které se prolínají s kličkami tenkého střeva. Děložní tělo kaudálně navazuje na děložní rohy. U krávy je dlouhé 3 cm, u prasnice 5 cm. Děložní krček je kaudálním pokračováním děložního těla. U krávy má délku 8 – 12 cm, u prasnice asi 15 cm. Středem děložního krčku

prochází kanál, který je uzavřen stahem hladké svaloviny, která se nachází ve stěně děložního krčku. Dále je kanál děložního krčku uzavřen zátkou hustého hlenu. Otevírá se jen při říji a porodu. U krávy je konec děložního krčku vybaven děložním čípkem. U prasnice přechází kanál děložního krčku do pochvy pozvolna ve formě nálevkovitého rozšíření.

Děložní stěna se skládá ze tří vrstev. Perimetrium je povrchovou vrstvou. Je to tenká pobřišnice. Střední vrstvu tvoří myometrium, což je hladká svalovina, která je uspořádána do dvou vrstev – vnitřní kruhové a vnější podélné vrstvy. Tyto vrstvy svaloviny jsou odděleny řídkým vazivem obsahujícím krevní a mízní cévy a nervy. Uvnitř dělohy se nachází sliznice – endometrium. U krávy se na sliznici nacházejí vyvýšené okrsky – karunkuly. Na jejich povrchu se nachází hluboké krypty, do kterých se zanořují klky choria. Děložní sliznice se skládá z epitelu a vaziva sliznice, které obsahuje tubulózní děložní žlázy. Sliznice je pokrytá u krávy a prasnice víceřadým epitelem. Sliznice kanálu děložního krčku je vystlána jednovrstevným cylindrickým epitelem. Vazivo sliznice endometria je retikulárním vazivem. Povrchová vrstva tohoto vaziva obsahuje fibrocyty, lymfocyty, histiocyty a plazmatické buňky. Hluboká vrstva slizničního vaziva obsahuje méně buněčné složky, více retikulárních a kolagenních vláken a je hustě protkána krevními cévami.

13.2.4 Pochva

Pochva je poměrně úzkou trubicí, která je však schopná značného rozšíření. U krávy je dlouhá asi 20 cm, u prasnice asi 10 cm. Stěna pochvy se skládá ze sliznice, svaloviny a serózy. Sliznici pochvy pokrývá vícevrstevný dlaždicový epitel. Hladká svalovina stěny pochvy se člení na vnitřní kruhovou vrstvu a vnější podélnou vrstvu. Adventicie je vrstva řídkého vaziva.

13.2.5 Poševní předsíně

Hranice mezi pochvou a poševní předsíní je tvořena u samic, které se ještě nepářily, slizniční řasou (panenskou blánou). Poševní předsíně je u krávy dlouhá asi 10 cm, u prasnice asi 6 cm. Ve sliznici jsou uloženy předsíňové žlázy. U krávy a prasnice jsou to rozvětvené tubulózní žlázy – malé předsíňové žlázy. U krávy se dále nachází velká předsíňová žláza (rozvětvená tubuloalveolární žláza). Stěna poševní předsíně je navíc doplněna svěračem předsíně, což je vůlí ovladatelný svěrač tvořený příčně pruhovanou svalovinou.

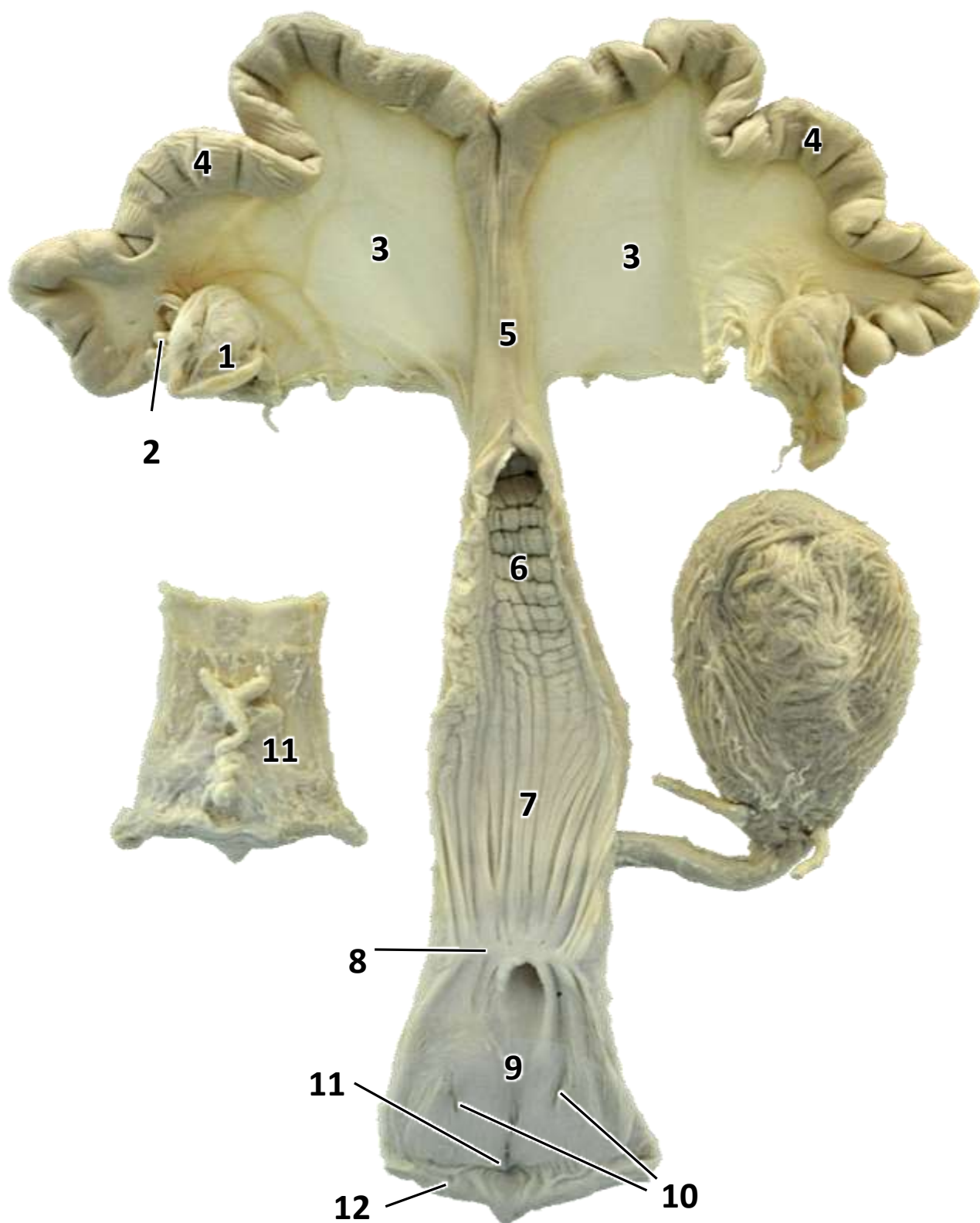
13.2.6 Vulva

Vulva se skládá ze dvou stydkých pysků. Tyto ze stran ohraničují stydkou štěrbinu. Stydké pysky se skládají z tukového a elastického vaziva, částečně i příčně pruhovanou svalovinou, která tvoří svěrač vulvy. Na povrchu jsou stydké pysky pokryty kůží, která obsahuje mnoho mazových a potních žláz.

13.2.7 Poštěváček

Poštěváček se nachází ve ventrální spojnici stydkých pysků. Podkladem je topořivé těleso houbovitě stavby. Hrot poštěváčku je tvořen žaludem, který obsahuje hojná senzitivní nervová zakončení.

Obrázek 71: Pohlavní soustava prasnice. 1 - vaječník, 2 - vejcovod, 3 - široký děložní vaz, 4 - děložní rohy, 5 - děložní tělo, 6 - děložní krček, 7 - pochva, 8 - panenská blána, 9 - poševní předsíň, 10 - ústí vývodů předsíňových žláz, 11 - pošťeváček, 12 - stydký pysk.



14 Fyziologie reprodukce

Reprodukce je jedna ze základních biologických vlastností živých organismů, která je bezpodmínečně nutná pro zachování živočišných druhů. Je podmíněna geny malého účinku a ovlivněna vnějším prostředím, výživou, ošetřováním zvířat aj. Negativní vliv na reprodukční parametry má mléčná užitkovost, především u vysokoprodukčních zvířat. Mezi základní termíny reprodukce patří plodnost (fertilitas), která vyjadřuje u samců schopnost páření a produkce fertilního semene do vysokého věku. U samic pak produkci oplození schopných vajíček, pravidelné zabřezávání a porod dobře vyvinutých a životaschopných jedinců. Opačem této vlastnosti je neplodnost (sterilita).

14.1 Vývoj a diferenciaci pohlaví

Vývoj a diferenciaci pohlaví začíná v období od raného stádia vývoje jedince až po dosažení pohlavní dospělosti. V prenatalním období, v první fázi po oplození, se pohlavní ústrojí vyvíjejí indiferentně (bisexuální potence). Diferenciaci je následně dána:

- chromozomálním seskupením (sexchromozomy X a Y) – při spojení XX vzniká samičí pohlaví, XY samčí pohlaví. Opačně je tomu u ptáků.
- hormonálně – fetální varlata velmi brzy produkují hormon testosteron, který způsobí diferenciaci vývodných cest – nadvarlat, chámovodu atd.
- samičí gonády (vaječníky) se vyvíjejí o něco později než samčí, diferenciaci vývodných cest probíhá pasivně, tedy bez účasti fetálních pohlavních hormonů

Mezi poruchy diferenciaci pohlavního ústrojí můžeme zařadit hermafroditismus (obojpohlavnost), kdy jsou vlivem poruchy diferenciaci přítomny gonády jednoho pohlaví a vývodné cesty pohlaví opačného (často u kozlíků). Freemartinismus se vyskytuje především u jalovic z různopohlavných dvojčat. Jsou zde zastoupeny obojí vnitřní pohlavní orgány (ovariotestes), nebo jsou vaječníky mimořádně malé a zevní pohlavní orgány jsou samičí. Takové zvíře je nazýváno *býčice*. Příčinou je hormonální porucha při propojení placentárních cév býčka a jalovičky (společný krevní oběh), kde testosteron produkovaný fetálními varlaty býčka ovlivňuje vývoj jalovičky. Při infantilismu zjišťujeme v době pohlavní dospělosti neodpovídající vývin gonád (varlat a vaječníků) a jejich sníženou funkci. Příčinou je nedostatečná produkce folikuly stimulujícího hormonu (FSH) během nitroděložního vývoje.

Může se také vyskytnout tzv. syndrom testikulární feminizace, projevující se genetickým nesouladem vnitřních orgánů (genotypu) a orgánů vnějších (fenotypu). Tkáně, ze kterých se vyvíjejí vnější orgány, ztrácí citlivost na pohlavní hormon testosteron. Vznikají samci s varlaty v dutině břišní a vnějšími genitáliemi samic.

14.2 Puberta

Proces, během kterého dochází ke komplexnímu formování pohlavní činnosti, je nazýván **puberta**. U samců je charakterizována zvýšením produkce testosteronu, zahájením procesů spermiogeneze, vývojem sexuálního libida, pářících reflexů a sekundárních pohlavních znaků. U samic dochází k zahájení pohlavních cyklů, vývoji a zdokonalení funkce endokrinní osy hypotalamus-hypofýza-vaječníky, spojené s produkcí pohlavních hormonů.

U jednotlivých pohlaví rozlišujeme primární a sekundární pohlavní znaky. Mezi primární patří varlata u samců a vaječníky u samic. Sekundární znaky rozdělujeme na genitální a extragenitální. Genitálními znaky jsou u samců přídavné pohlavní žlázy, penis. U samic zde zahrnujeme ochod, poštváček. Extragenitální pohlavní znaky se vyvíjejí především v období pohlavního dospívání, kdy lze pozorovat rozdíly v utváření kostry, hlavy, přítomnost mléčné žlázy, odlišné projevy chování a hlasové projevy zvířat.

14.3 Samčí pohlavní ústrojí

Primární funkcí varlete je produkce spermií (spermiogeneze) a pohlavních hormonů. Vývoj varlat probíhá v dutině břišní. Následnou stimulací luteinizačního hormonu (LH) sestupují varlata před nebo v průběhu porodu do šourku, který vytváří příznivé prostředí pro tvorbu spermií. Nesestoupení varlat do šourku je nazýváno **kryptorchismem**. Spermiogeneze trvá 50 až 60 dní v závislosti na druhu hospodářských zvířat a probíhá v průběhu celého roku. Probíhá v zárodečném (spermatogenním) epitelu. Nadvarle je orgánem, ve kterém se shromažďují a funkčně dozrávají spermie. Tyto oplození schopné spermie zde mohou být uskladněny až několik týdnů (nižší teplota přibližně o 2 °C oproti tělesné teplotě). Dochází zde také ke vstřebání spermií, které nebyly využity. Chámovod sloužící jako vývodná cesta pro spermie obsahuje ve svém epitelu četné žlázy produkující sekret, který stimuluje metabolickou aktivitu spermií a zajišťuje jejich výživu.

14.3.1 Přidatné pohlavní žlázy

Měchýřkovité žlázy, u koně označované jako semenné váčky, jsou největší u kanců. Jejich úkolem je produkce slabě kyselého sekretu (pH 6) bohatého na sacharidy, sloužícího jako energetický zdroj pro spermie. Tento sekret je vylučován na konci ejakulace. Předstojná žláza (prostata) je největší u hřebce a psa. Produkovaný sekret je vylučován před uvolněním spermií a také současně s nimi. pH je druhově rozdílné. Obsahuje volné aminokyseliny a anorganické soli, a svou reakcí se podílí se na úpravě pH v pochvě samic. Bulbouretrální žlázy (Cowperovy) vylučují sekret především na konci ejakulace, u kance vytváří hustou hmotu, která zabraňuje zpětnému výtoku semene z děložního krčku.

Tabulka 9: Objem ejakulátu a koncentrace spermií u vybraných druhů zvířat.

Druh	Objem ejakulátu	Průměr	Koncentrace v 1 mm ³
Býk	2 – 10 ml	4 ml	1 000 000
Beran	0,7 – 2 ml	1 ml	3 000 000
Hřebec	30 – 300 ml	70 ml	130 000
Kanec	100 – 700 ml	250 ml	150 000
Kohout	0,2 – 1,5 ml	1ml	3 500 000

Ptáci nemají šourek a varlata jsou uložena v dutině tělní. Zásobárnou spermií je zde meandrovitě zahnutý chámovod. U ptáků nejsou vyvinuty přidatné pohlavní žlázy. Některé druhy nemají penis (kohout, krocan), u jiných je vyvinut (kačer, houser), ale na rozdíl od savců, kde dochází k erekci městnáním krve v topořivém tělese, dochází k erekci penisu ptáků městnáním mízy.

14.3.2 Produkce pohlavních hormonů

Do reprodukčních funkcí u samců zasahují četné humorální regulace. Níže jsou popsány jednotlivé hormony na daných úrovních řízení reprodukce:

- Gonadotropin releasing hormon (GnRH, gonadoliberiny), jejichž funkce je popsána v kapitole Endokrinologie.

- Folikuly stimulující hormon (FSH, folitropin), je produkován adenohypofýzou, u samců stimuluje růst semenotvorných kanálků a tvorbu spermií, podporuje funkci Sertoliho buněk.
- Luteinizační hormon (LH, lutropin) stejně jako FSH je syntetizován a uvolňován adenohypofýzou, u samců je označován také jako *intersticiální buňky stimulující hormon (ICSH)*, cílovou tkání jsou Leydigovy buňky, kde stimuluje produkci testosteronu.

Varlata produkují v největší míře testosteron, dihydrotestosteron, androstenon, dále pak estrogény a inhibin.

- Testosteron – je produkován Leydigovými (intersticiálními) buňkami. Během vývoje jedince ovlivňuje vývoj a diferenciaci samčích pohlavních orgánů, ovlivňuje růst a funkci přídatných pohlavních žláz, tvorbu sekundárních pohlavních znaků, stimuluje pohlavní libido, má vliv na agresivní chování samců a hierarchii ve stádě, stimuluje spermiogenezi, podporuje sekreci feromonů. Obecně se vyznačuje anabolickým účinkem (stimuluje tvorbu bílkovin v intermediárním metabolismu – růst svaloviny) a potlačuje tvorbu tuku.
- Estrogény – jsou u samců produkovány Sertoliho buňkami, podobně jako inhibin, glykoprotein, vyznačující se negativní zpětnou vazbou na produkci FSH v adenohypofýze.

14.3.3 Řízení pohlavních funkcí

Kůra koncového mozku vnímá prostřednictvím smyslových orgánů podněty čichové, hmatové a pachové, tyto zpracovává a jako impulsy předává do hypotalamu. V hypotalamu se nacházejí tzv. sexuální centra. Přední sexuální centrum přijímá impulsy a vysílá je do zadního sexuálního centra. Na základě těchto podnětů dochází k stimulaci tvorby gonadoliberinů, které v adenohypofýze vyvolají sekreci gonadotropních hormonů FSH a LH. Tyto gonadotropiny se krevním řečištěm transportují do varlat, místa jejich účinku. Tímto se vytváří osa hypotalamus-hypofýza-varlata. Působením pohlavních hormonů (testosteronu) na nadřazená centra (adenohypofýzu a hypotalamus) vzniká zpětná vazba, která může být pozitivní či negativní. Tím je buď stimulována, nebo inhibována následná produkce nadřazených hormonů.

14.4 Samičí pohlavní ústrojí

Gonády samic – vaječníky – mají za úkol produkovat samičí pohlavní buňky – vajíčka. Tyto se formují již v době embryonálního vývoje jedince (růst primárních a sekundárních folikulů). Počet vajíček je velmi vysoký a jejich tvorba probíhá až do období *klimakteria*, tzn. postupného vyhasínání funkce vaječníků. Kromě produkce vajíček (germinativní funkce) patří mezi další funkce vaječníků tvorba samičích pohlavních hormonů estrogenů, zajišťující diferenciaci částí pohlavního ústrojí, a progesteronu. Typickým projevem je cyklická povaha reprodukce (perioda), uvolňování vajíčka v určitých intervalech. Tato periodičnost nastupuje po dosažení pohlavní dospělosti, kdy dochází ke specifickým změnám na vaječnicích, děloze, pochvě, na mléčné žláze a také v chování. Toto období je provázáno metabolickými změnami celého organismu. Právě střídání těchto změn je označováno jako pohlavní (říjový) cyklus. Podle počtu opakování cyklu se hospodářská zvířata řadí mezi zvířata polyestrická, kdy se říjový cyklus pravidelně opakuje v průběhu roku (kráva, prasnice), polyestrická s výraznou sezónností (ovce, koza, klisna), diestrická s říjí dvakrát do roka (fena, kočka) a monoesterická (volně žijící zvířata – liška, norek). Vlastní říje je komplex změn pohlavního aparátu společně se změnami projevů chování, jako např. svolnost k páření, které se pravidelně opakují. Tento cyklus se opakuje v průměru za 21 dní (kráva, prasnice, klisna, koza), nebo např. u ovce za 17 dní. Délka říje je druhově specifická, může trvat jen několik hodin. Průměrná délka říje dosahuje 1 až 3 dny.

14.4.1 Produkce pohlavních hormonů

- Význam gonadoliberinů (GnRH) je popsán v kapitole Endokrinologie. V reprodukci samic se podobně jako u samců uplatňují gonadotropiny syntetizované v adenohipofýze.
- Stimulací vaječníků (folikulů) folikuly stimulujícím hormonem (FSH) dochází k zvětšování objemu folikulární tekutiny a růstu folikulů. Dochází zde také k podpoře syntézy a uvolňování estrogenů. Sekrece FSH je nejintenzivnější v období před vlastní ovulací. Luteinizační hormon (LH) podmiňuje v ovariích po uvolnění vajíčka při ovulaci tvorbu a funkci žlutého tělíska, ve kterém reguluje sekreci progesteronu. Při nedostatku LH nedochází k prasknutí folikulu a vznikají ovariální cysty.
- Největší biologický účinek ze skupiny estrogenů má 17β -estradiol. Je produkován v buňkách rostoucího folikulu a ke konci gravidity také v placentě. V období růstu a vývoje plodu navozuje diferenciaci a růst částí pohlavního ústrojí (vejcovodu, dělohy, pochvy). U pohlavně dospělých jedinců vyvolává psychické příznaky říje,

navozuje morfologické a funkční změny na vejcovodech, děloze a pochvě (překrvení a zvětšení těchto orgánů). Specifické receptory se nacházejí také v mléčné žláze, kde stimuluje růst a vývoj vývodného systému mlékovodů. Je důvodem tělesného vzhledu samic (jemnější kostra, hlava). Podobně jako testosteron u samců, mají estrogény anabolický účinek.

- Progesteron je hlavním hormonem březosti, vzniká ve žlutém tělísku, které vyrůstá na místě prasklého Graafova folikulu, případně v placentě. Dokončuje změny vyvolané estrogény, navozuje překrvení a zmnožení děložních žlázek, čímž připravuje dělohu na výživu embrya a jeho zahníždění (nidaci). Embryo je do zahníždění vyživováno tzv. děložním mlékem. Progesteron zabraňuje růstu nových folikulů, je hormonem udržujícím březost. Tyto účinky souvisí se zabráněním kontrakcí děložní svaloviny, snížením tvorby a citlivosti receptorů na hormon oxytocin, který je zodpovědný za tyto kontrakce. V mléčné žláze stimuluje vývoj alveolárního systému.
- Relaxin je syntetizován v pozdní fázi gravidity ve žlutém tělísku a placentě. Jeho úkolem je příprava porodních cest před porodem (uvolnění spony pánevní, vazů, děložního krčku).
- Testosteron se tvoří ve vaječnících a vykazuje určitý anabolický účinek. U samic je důležitý pro vznik sexuálního libida.
- Inhibin vzniká ve folikulech, tlumí sekreci FSH a tím i zrání dalších folikulů.
- Prolaktin je hormon syntetizovaný adenohipofýzou. Jeho význam spočívá v biologických účincích spojených se zahájením a udržením laktace. U ptáků působí na specifické receptory ve voleti, kde vyvolává syntézu sekretu bohatého na proteiny sloužící ve výživě mláďat, který je nazýván „holubím mlékem“. Prolaktin je zodpovědný také za změny tzv. rodičovského chování. Jeho koncentrace se po nástupu „kvokání“ prudce zvyšuje.

Kromě těchto jmenovaných hormonů jsou známy další látky s určitým vlivem na reprodukci samic. Mezi tzv. extrahypofyzární gonadotropní hormony řadíme například koňský sérový gonadotropin (PMSG Pregnant Mare Serum Gonadotropin), jinak nazývaný také jako sérum březích klisen. Je vytvářen v děložní sliznici přibližně od 40. do 90. dne březosti a přechází do krve. Jeho účinek odpovídá účinku FSH, v menší míře LH a lze jej využít pro vyvolání superovulace (ovulace několika folikulů). Luteolysin (PGF_{2α} – prostaglandin F_{2α}) je eikosanoid produkovaný dělohou. V případě, že nedojde k oplození vajíčka (nejsou drážděny

receptory dělohy zárodkem sestupujícím z vejcovodů) působí luteolyticky, tzn., že způsobí rozklad žlutého tělíska.

14.4.2 Fáze pohlavního cyklu

V průběhu říjového cyklu rozlišujeme několik fází, které vykazují určité odchylky histologické a hormonální.

- Proestrus je fází předříjovou. Je přípravou na říji. U skotu trvá přibližně 2 – 3 dny. Vaječníky jsou pod vlivem FSH, což způsobuje růst a zrání folikulů. Estrogeny způsobují překrvení sliznice dělohy a otevírání děložního krčku.
- Estrus zahrnuje vlastní říji, jejíž délka se mění v závislosti na druhové příslušnosti. V této fázi dochází k dozrání jednoho nebo více folikulů, při maximální produkci estrogenů. Zvyšuje se intenzita vylučování LH, vrcholí překrvení a děložní krček je otevřený. Z pochvy vytéká hlen a zvířata jsou svolná k páření.
- Metestrus, období po říji. U skotu trvá přibližně 4 dny. Je typické končícími příznaky říje, kdy se uzavírá děložní krček a dochází k ovulaci – prasknutí Graafova folikulu pod vlivem LH (druhově rozdílné). Je zahájena tvorba a růst žlutého tělíska.
- V diestru dochází k dokončení růstu žlutého tělíska a sliznice dělohy produkuje velké množství sekretu – „děložní mléko“. Dojde-li k oplození, pak žluté tělísko produkuje progesteron. V opačném případě následuje luteolýza vlivem PGF2 α . U polyestrických zvířat dochází k růstu dalšího folikulu.

14.4.3 Délka pohlavního cyklu a říje

- Kráva – cyklus 21 dnů, 24 – 36 hodin po říji dochází k ovulaci, inseminace se tedy provádí ve druhé polovině říje. První říje po porodu nastává mezi 30. a 40. dnem, z důvodu potřebné regenerace pohlavního ústrojí, které je mimo jiné závislé na kondici zvířete.
- Klisna – cyklus 21 dní, avšak může mít velmi široké rozpětí (až měsíc). Délka říje 3 – 10 dní, folikuly rostou dlouho, důsledkem vysoké koncentrace FSH a estrogenů. Ovulace nastává 24 – 36 hodin před ukončením říje. Optimální doba zapouštění ve 2. polovině říje. První poporodní říje je situována ve většině případů 4. až 7. den po porodu. Pro zapouštění je optimální 9. den, v případě, že není připuštěna, může dojít při nadměrné tvorbě prolaktinu k tzv. „laktančnímu anestru“, kdy se zastaví říje vlivem kojení mláďat a znovu se dostaví až po odstavu.

- Prasnice – cyklus 21 dní, říje trvá 2 – 3 dny a k ovulaci dochází ke konci říje. Optimální doba přípuštění je 2. polovina říje, kdy je prováděna kontrola reflexu nehybnosti. První poporodní říje nastává do 10 dnů po odstavu selat.
- Ovce – cyklus 17 dní, říje 1 – 1,5 dne. Často je normální tzv. „tichá říje“ bez znatelných příznaků. Pro detekci jsou využíváni tzv. berani prubíři, kteří vyhledávají říjící se bahnice. Ovulace nastává ke konci říje nebo těsně po ní.
- Koza – cyklus 21 dní, délka říje 1 – 1,5 dne, ovulace v druhé polovině říje.
- Fena – diestrické zvíře, délka říje 2 – 4 dny. Typické je zde dlouhé období proestru (9 – 10 dnů). Dochází ke zduření vulvy a výtoku hlenu. Ke konci prvního týdne proestru výtok slábne a v dalším týdnu proestru se u fen projevuje silný pohlavní pud a svolnost k páření. Ovulace nastává ke konci říje.

14.4.4 Životnost spermií v pohlavním ústrojí

Jednotlivé úseky samičího pohlavního aparátu nejsou vždy optimálním místem pro přežití spermií. Zdánlivě nejvhodnější je krček děložní, místo spojení vejcovodů s rohem dělohy a samotné vejcovody. Nejméně vhodné prostředí pro přežitelnost spermií vytváří pochva. Jako ochrana spermií slouží především semenná plazma. Životnost spermií je druhově specifická. U skotu a ovce přežívají spermie v pohlavním ústrojí samic 1 – 2 dny, u klisny 5 – 6 dnů, u feny 3 – 4 dny a u drůbeže 2 a více týdnů.

Spermie uvolněné do pohlavního aparátu nejsou v dané chvíli oplození schopné, tzn., že nedokáží proniknout přes vaječné obaly. Takovou schopnost získávají právě po několikahodinovém pobytu v samičím pohlavním aparátu. Takovéto plnohodnotné dozrávání je nazýváno kapacitace spermií. Dochází při ní k aktivaci akrozomových enzymů a její délka se liší v závislosti na druhu zvířat. Trvá 6 – 7 hodin u býka, 4 hodiny u hřebce, 4 – 6 hodin u kance a 14 hodin u králíka.

14.5 Oplození

Proces oplození trvá u hospodářských zvířat přibližně 24 hodin. Při ovulaci se uvolňuje oocyt II. řádu z Graafova folikulu a je zachycen nálevkou vejcovodu. Peristaltickými pohyby stěn vejcovodu společně s proudem folikulární tekutiny sestupuje tato buňka a setkává se již v horní části vejcovodu s částí kapacitovaných spermií. Vajíčko se zbavuje folikulárních obalů a pronikání spermií do vaječné buňky ukončuje zrací dělení

oocyty. V případě, že tyto spermie nejsou ve vejcovodu přítomné, dokončení dělení vaječné buňky vůbec neproběhne.

Pomocí akrozomových enzymů dochází k porušení vaječných obalů, které se tak stávají průchozími pro velmi aktivní spermie. O vstup se pokouší velké množství samičích pohlavních buněk, zpravidla však pronikne pouze jedna. Následně dochází k výrazným změnám spermií. Z hlavičky se postupně vytváří samčí prvojádro. Současně se z oocyty po ukončeném zracím dělení vytváří prvojádro samičí. Tato prvojádra splynou (syngamie) a dochází k finalizaci procesu oplození. Vzniká zygota – kvalitativně nový jedinec.

14.6 Gravidita (březost)

Březost je označován stav samičího organismu, při kterém se v děloze vyvíjí nový jedinec, případně více nových jedinců. Toto období je ohraničeno na jedné straně oplozením a porodem na straně druhé. Rozdělujeme jej na tři části (trimestry), podle vývojových fází embrya, případně plodu na tzv. **ovulární**, do stadia expandované blastocysty, **embryonální**, což je období vývoje zárodku, množení a diferenciacie buněk, formování orgánů a orgánových soustav a **fetální**, ve kterém jsou již všechny důležité orgány vyvinuty a jde spíše o fázi zrání tkání a orgánů a jejich intenzivního růstu. Žluté tělísko (*corpus luteum*) setrvává na vaječníku po celou dobu gravidity a produkuje progesteron, který brání dalšímu růstu a zrání folikulů. S postupným průběhem březosti se zvětšuje děloha, objem břicha, čímž se ztěžuje dýchání. Také nároky na výživu se zvyšují. Dochází ke značnému rozšíření cév vedoucích k děloze. Doba trvání gravidity je rozdílná na základě druhové příslušnosti:

- skot 280 dní
- klisna 333 dní
- ovce, koza 150 dní
- prasnice 115 dní
- fena 63 dní
- kočka 58 dní
- ramlice 28 dní

14.6.1 Hormonální regulace řízení gravidity

Pro normální průběh březosti je rozhodující humorální činnost matky. Nezbytným hormonem, jak už bylo popsáno je progesteron. Tvorba hypofyzárních gonadotropinů se během gravidity příliš nemění. Zvyšuje se pouze produkce a sekrece prolaktinu, který má

velký význam pro přípravu funkce mléčné žlázy. Během poslední čtvrtiny gravidity dochází k mírnému zvýšení produkce estrogenu placentou. Před porodem (12 až 36 hodin) dochází k prudkému snížení tvorby progesteronu a stoupá produkce estrogenu, které ovládají děložní svalovinu. Tato reaguje na hormon oxytocin a dochází k vyvolání kontrakcí svaloviny děložní (porodních bolestí). Vlastní nastartování porodu náleží plodu, ve zvýšené míře se v adenohipofýze plodu tvoří kortikotropin (ACTH), pod jehož vlivem stoupá tvorba kortizolu v kůře nadledvin plodu. Plodový kortizol tlumí sekreci progesteronu v těle matky a stimuluje tvorbu estrogenu v placentě a také tvorbu PGF 2α . Opět dochází ke zvýšení citlivosti děložní sliznice na hormon oxytocin. Další silné kontrakce nastoupí v okamžiku, když je dosaženo kontaktu plodu s děložním krčkem. Je vyplaveno velké množství oxytocinu. Ve žlutém tělísku a v placentě se koncem gravidity tvoří hormon relaxin, který napomáhá uvolnění porodních cest.

15 Endokrinologie

15.1 Obecná endokrinologie

Endokrinologie je vědní obor zabývající se funkcí žláz s vnitřní sekrecí. Tyto žlázy produkují biologicky aktivní látky – hormony (hormao = povzbuzovat), které zasahují do řady důležitých fyziologických procesů živočišného organismu. Většina hormonů se vytváří v endokrinních žlázách, avšak existují také tzv. tkáňové hormony produkované v orgánech a tkáních, které mají primárně jinou fyziologickou funkci. Dopravu humorálních působků k cílovým buňkám obstarává krevní řečiště. K vazbě na tyto cílové buňky slouží specifické receptory pro jednotlivé hormony. Podle chemické struktury můžeme hormony rozdělit do několika skupin

- steroidní látky
- deriváty aminokyselin a biogenní aminy
- peptidické sloučeniny a bílkoviny
- eikosanoidy

Základem steroidních hormonů je cholesterol. Je výchozí látkou pro jejich syntézu. Jsou produkovány v hladkém endoplazmatickém retikulu. Z aminokyselin jsou syntetizovány například hormony štítné žlázy, z katecholaminů adrenalin a noradrenalin. Hormony hypotalamo-hypofyzárního systému mají převážně peptidickou a bílkovinou strukturu. Vznikají v endoplazmatickém retikulu endokrinních buněk. Ne vždy se jedná o samostatnou molekulu bílkovin. V některých případech jsou to např. glykoproteiny (tyreotropin). Eikosanoidy jsou důležitou skupinou odvozenou od kyseliny arachidonové. Jejich strukturu tvoří mastné kyseliny s 20 uhlíky v řetězci. Mezi tyto hormony řadíme prostaglandiny.

Přeprava hormonů v těle zvířat je, jak už bylo uvedeno, zajištěna pomocí krve. Ve vodě rozpustné hormony (katecholaminy) putují krevním řečištěm jako volné, jiné jsou poutány na specifické bílkovinné přenašeče, syntetizované v játrech. Tyto bílkoviny neplní funkci pouze transportní, ale zabezpečují ochranu hormonů proti degradaci. Komplex hormon-bílkovina tvoří určitou dynamickou zásobu organismu a chrání organismus před nebezpečně vysokou aktivitou hormonů, protože tyto jsou ve vazbě na bílkovinu neaktivní.

Základními funkcemi hormonů v homeostatických procesech jsou:

- regulace chemického složení buněk a objemu intracelulární tekutiny
- regulace metabolických procesů výměny látek a energie

- regulace činnosti svalové tkáně
- stimulace nebo inhibice imunitního systému organismu
- regulace růstu a vývoje tkání a orgánů, včetně žláz s vnitřní sekrecí
- stimulace procesů spojených s reprodukcí zvířat

V závislosti na chemické struktuře jednotlivých hormonů je popsán rozdílný mechanismus působení na cílové buňky. Hormon je přenašečem informace pro cílovou buňku. Tato informace může mít charakter stimulační, případně inhibiční. Předání této informace je podmíněno přítomností specifických receptorů cílové buňky.

Pro bílkovinné hormony a biogenní aminy jsou tyto receptory umístěny na cytoplazmatické membráně buněk. Pro přenos informace dovnitř buňky je využíván mechanismus tzv. druhého posla. Prvním poslem je zde hormon, který po vazbě na receptor vyvolá na vnitřní straně membrány reakci přeměny adenosintrifosfátu na cyklický adenosinmonofosfát (cAMP). Tuto přeměnu katalyzuje enzym adenylcykláza. cAMP je pak druhým poslem aktivujícím specifický účinek hormonu v nitrobuněčných procesech.

Specifické receptory pro steroidní hormony se nacházejí v cytoplazmě cílových buněk. Tyto liposolubilní hormony procházejí přes cytoplazmatickou membránu a po vytvoření komplexu hormon-receptor předávají danou informaci přímo do jádra buňky.

Základem endokrinních regulací je tzv. princip zpětné vazby, při kterých je činnost endokrinní buňky řízena přímo změnou koncentrací hormonů v tělních tekutinách. Existují zpětné vazby pozitivní, které povzbuzují činnost žlázy s vnitřní sekrecí, i negativní, jež působí opačně. Zpětná vazba může být jednoduchá, při které se přímo řídí syntéza a uvolnění hormonů hladinou daných hormonů v krevní plazmě. Tato regulace je využívána u žláz, které nepodléhají nadřazeným regulacím hypotalamu a hypofýzy. Pro složité zpětné vazby je právě příznačná spoluúčast nadřazených žláz na regulaci syntézy a sekrece.

15.2 Speciální endokrinologie

15.2.1 Hypotalamus

Hypotalamus produkuje několik hormonů, které jsou spouštěcími mechanismy sekrece hormonů adenohipofýzy. Většina z nich jsou látky stimulační, některé však působí inhibičně. Chemicky jsou všechny tyto hormony peptidické povahy. Zasahují od složitých regulací zpětných vazeb. Stimulačně působící hormony jsou také nazývány **liberiny**. Patří sem kortikoliberin (CRH), stimulační sekreci kortikotropinu (ACTH), tyreoliberin (TRH)

stimulující sekreci tyreotropinu (TSH) a somatoliberin (GH-RH), stimulující sekreci růstového hormonu (GH). Řadíme zde také tzv. gonadoliberiny (GnRH), mezi něž patří luterin (LH-RH), stimulující sekreci luteinizačního hormonu (LH), foliberin (FSH-RH), stimulující sekreci folikuly stimulujícího hormonu (FSH) a prolaktoliberin (PRL-RH), stimulující sekreci prolaktinu. Inhibičně působící hormony hypotalamu jsou nazývány statiny a mezi jejich zástupce patří somatostatin (GH-IH) inhibující sekreci růstového hormonu v adenohipofýze a některých hormonů podřízených endokrinních žláz jako např. glukagonu.

V neurosekrečních buňkách hypotalamu se vytvářejí také hormony, které se hromadí v neurohypofýze – antidiuretický hormon a oxytocin.

Antidiuretický hormon (ADH, vazopresin)

Vykazuje velice silné antidiuretické (proti močení) a vazokonstrikční (zúžení průsvitu cév) účinky. Antidiuretická funkce spočívá ve stimulaci zpětné resorpce vody ve stočených kanálcích ledvin a působením na snížení sekrece aldosteronu. Tímto vznikají příznivé podmínky pro vylučování sodíku hypertonickou močí. Kromě vazokonstrikčního vlivu na hladkou svalovinu cév působí tento hormon také na hladkosvalové buňky střeva, žlučníku, močových, dělohy a mléčné žlázy.

Při nedostatku tohoto hormonu dochází k nadměrné tvorbě a vylučování moči s nízkou měrnou hmotností, která je typickým příznakem onemocnění nazývaného žízňivka (diabetes insipidus).

Oxytocin

Silnější účinky má oxytocin u samic. Je hormonem vyvolávajícím porodní bolesti, působením na hladkou svalovinu dělohy. Cílovými buňkami jsou také myoepiteliální buňky mléčné žlázy, kde svým působením umožňuje uvolnění alveolární části produkovaného mléka (ejekční reflex) – podrobně v kapitole Laktácia. U samců se oxytocin uplatňuje při ejakulaci. Ovlivňuje také pohyb spermií vejcovodem.

15.2.2 Adenohipofýza

Růstový hormon (GH, STH, somatotropin)

Je polypeptidický hormon, jehož biologická aktivita vychází již z jeho názvu. Stimuluje přepravu látek (aminokyselin) skrze plazmatickou membránu a účastní se procesu jejich zapracování do polypeptidických řetězců na ribosomech granulárního endoplazmatického retikula. Kromě stimulace tvorby proteinů, zasahuje také do procesů

syntézy nukleových kyselin. Je typickým proteoanabolickým hormonem, tedy hormonem růstu. Na rozdíl od insulinu brání růstový hormon pronikání glukózy do buněk, a to především při její vyšší koncentraci. Vyvolává lipolýzu a mobilizuje zásobní tuk, čímž zvyšuje plazmatickou koncentraci mastných kyselin.

Při snížené produkci růstového hormonu dochází k tzv. nanismu (zakrslý, trpasličí vzrůst). Opakem je nadměrná produkce, která může mít u zvířat celkový důsledek (gigantismus) nebo jen lokální účinek na některé z částí těla (uši, končetiny), což je nazýváno akromegalií.

Tyreotropní hormon (TSH, tyreotropin)

Tyreotropní hormon je syntetizován v adenohipofýze. Je nejdůležitějším fyziologickým regulátorem sekrece tyroidních hormonů (T_3 , T_4). Stimuluje jednotlivé kroky syntézy a uvolňování těchto hormonů. Při nedostatečné syntéze tyreotropinu dochází k velice pomalému uvolňování tyroidních hormonů ze štítné žlázy. Kromě toho udržuje strukturální integritu štítné žlázy, tzn., při nízké produkci dochází ke zmenšování štítné žlázy (atrofii). Naopak při nadměrné tvorbě tyreotropinu dochází k její hypertrofii vlivem zvětšování folikulárních buněk a zvyšování jejich počtu. Stejně jako i další tropní hormony hypofýzy, i TSH je negativně zpětnovazebně inhibován tyroidními hormony T_3 a T_4 . V ose hypotalamus-hipofýza-štítná žláza nastává inhibice primárně na úrovni adenohipofýzy.

Kortikotropní hormon (adrenokortikotropní hormon, ACTH)

Vyvolává významné morfologické, biochemické i funkční změny především kůry nadledvin. Stimuluje proliferaci buněk v *zona fasciculata* a *zona reticularis*. Ovlivňuje syntézu a sekreci glukokortikoidů, především kortizolu.

15.2.3 Štítná žláza

Tyroxin a trijodtyronin

Štítná žláza patří fylogeneticky k největším endokrinním žlázám vyšších obratlovců. Vykazuje velice intenzivní zásobení krví a mohutnou inervaci parasimpatiku a sympatiku. Folikulární buňky štítné žlázy produkují glykoprotein tyreoglobulin, v němž jsou inkorporovány hormony štítné žlázy v různých stádiích syntézy. Jsou zde produkovány hormony, jejichž chemická struktura obsahuje jod a jsou odvozeny z aminokyseliny tyrosinu – trijodtyronin (T_3) a tyroxin (T_4). Indexy „3“ a „4“ označují počet atomů jodu zabudovaných do každého z těchto hormonů. Oba hormony jsou důležitými regulátory bazálního

metabolismu ve většině tkání. Produkce T_4 je několikanásobně vyšší než produkce T_3 a tvoří přibližně 90 % secernovaných tyroidních hormonů. T_3 však má, narozdíl od tyroxinu podstatně vyšší potenci biologické aktivity. Většina tyroxinu je přeměněna na trijodtyronin, dejodizací v četných tkáních mimo štítnou žlázu. Proto je T_4 považován za zásobní formu tyroidních hormonů. Tyroidní hormony zasahují do celkového metabolismu živočišného organismu, jsou nepostradatelné pro tělesný růst a normální vývoj a funkci nervového systému. Podílejí se na tvorbě tepla, čímž výrazně zasahují do chemické termoregulace. Zvýšení metabolismu indukované tyroidními hormony zvyšuje celkovou produkci tepla v organismu. Trijodtyronin a tyroxin se podílejí na tvorbě glukózy z glykogenu. Zvyšují citlivost cílových tkání na katecholaminy. Jsou nepostradatelné pro růst, vývoj a normální funkci centrálního nervového systému. Tyroidní hormony stimulují sekreci růstového hormonu a také jeho funkci zabudování aminokyselin do peptidických řetězců, což souvisí s růstem organismu. Při zvýšené intenzitě metabolismu dochází k vyšší spotřebě kyslíku, čímž T_3 a T_4 nepřímo ovlivňují erytropoézu.

Nedostatek tyroidních hormonů může být způsoben selháním funkce štítné žlázy, nedostatečnou stimulací nadřazených žláz (hypotalamus, hypofýza) nebo nedostatečnou dotací jodu v krmné dávce. V takových případech dochází k poklesu celkové metabolické aktivity včetně bazálního metabolismu. Snižuje se tělesná teplota a odolnost vůči chladu. Zpomalují se reflexní procesy. Dochází k edematózním stavům (otokům) končetin známým jako myxedém.

Při hyperfunkci štítné žlázy se naopak zvyšuje rychlost metabolických procesů s následným zvýšením produkce tepla. Dochází k nadměrnému pocení a špatné odolnosti vůči vyšším teplotám prostředí. I přes dostatečný přísun živin, postižená zvířata ztrácejí tělesnou hmotnost. Důsledkem rozkladu bílkovin skeletu a svaloviny je celková slabost. Zvyšuje se diuréza. Dochází k poruchám kardiovaskulárního aparátu. Postižená zvířata jsou předrážděná, dochází k vyboulení očí (exoftalmus).

Kalcitonin (tyreokalcitonin, CT)

Je jedním z nezastupitelných látek v humorální regulaci řízení homeostázy vápníku a fosforu v organismu. Jedná se o polypeptidický hormon, který je syntetizován parafolikulárními buňkami štítné žlázy. Fyziologické účinky kalcitoninu jsou opačné ve srovnání s parathormonem. Kalcitonin stimuluje činnost osteoblastů a ukládání vápníku v kostech. Tlumí zpětnou resorpci vápníku a naopak zvyšuje intenzitu, se kterou je tento

dvojmocný kation, společně s fosforečnany, vylučován močí. Inhibuje transport vápníku z buněk kostní tkáně do mimobuněčné tekutiny.

15.2.4 Příštítná žláza

Parathormon (PTH)

Tato žláza vykazuje u jednotlivých hospodářských zvířat značnou druhovou rozdílnost v morfologické stavbě i umístění. U masožravých zvířat jsou vnitřní i vnější části této žlázy uloženy přímo ve štítné žláze. U přežvýkavců je vnitřní část ve štítné žláze a vnější pak uložená kraniálně od ní. Odlišnou lokalizaci vykazuje také u kůň a prasete. V hlavních buňkách příštítné žlázy je syntetizován parathormon. K jeho hlavním vlivům na živočišný organismus patří zvyšování plazmatické koncentrace vápenatých iontů uvolněním vápníku z kostí bez doprovodu fosforečnanů. Stimuluje zpětnou resorpci vápenatých iontů a inhibuje vstřebávání fosforečnanů v průběhu tvorby moči ledvinami. Pod vlivem PTH se zvyšuje ledvinový práh pro Ca^{2+} , takže více filtrovaného vápníku je reabsorbováno zpět do krevního řečiště. Zvyšuje intenzitu vstřebávání vápníku a fosforu v tenkém střevě prostřednictvím své role při aktivaci vitamínu D v ledvinách.

15.2.5 Nadledviny

Hormony nadledvin jsou produkovány jak v kůře, tak i v dřeni této endokrinní žlázy. Kůra produkuje řadu tzv. adrenokortikálních hormonů, které mají steroidní strukturu odvozenou z molekuly cholesterolu. Odlišnosti ve struktuře těchto steroidů dávají jednotlivým hormonům různou funkční kapacitu. Hormony kůry nadledvin jsou rozděleny do tří kategorií, podle toho, ve které části jsou syntetizovány. V *zona glomerulosa* jsou produkovány mineralokortikoidy, jejich hlavním zástupcem je aldosteron. *Zona fasciculata* secernuje glukokortikoidy (kortizol, kortikosteron) a *zona retikularis* pohlavní hormony, které jsou identické s těmi, které produkují pohlavní žlázy (androgeny, estrogeny, gestageny), avšak produkovány nadledvinou v podstatně menší míře.

Kůra nadledvin

Glukokortikoidy

Mezi nejdůležitější glukokortikoidní hormony patří kortizol, hlavní glukokortikoid savců a kortikosteron, který je dominantní u ptáků. Hrají důležitou úlohu v intermediálním metabolismu a jsou hlavními hormony stresu. Z celkového pohledu je jejich úkolem zvyšování koncentrace plazmatické glukózy na úkor proteinů a lipidů. Stimulují

glukoneogenezi (novotvorbu glukózy) z necukerných složek, především z glukoplastických aminokyselin. Tento proces je důležitým faktorem při doplňování zásob jaterní glukózy, především pro další potřebu metabolických procesů mozkových buněk. Stimulují degradaci proteinů kosterní svaloviny, čímž zvyšují koncentraci volných aminokyselin v krvi. Usnadňují lipolýzu v adipocytech, čímž se uvolňují do krve volné mastné kyseliny. Tyto mohou být využity jako alternativní metabolické palivo. Podporují syntézu a uvolňování katecholaminů. Při stresu jsou tyto hormony vylučovány ve zvýšené míře, a slouží jako prostředek pro adaptaci organismu na tyto situace. Jejich účinek je také protizánětlivý a protialergický, především vlivem útlumu proteosyntézy a poklesem sekrece histaminu. Inhibují tvorbu lymfocytů. Ovlivňují také kardiovaskulární systém zesílením srdečních kontrakcí a vazokonstrikcí periferních cév.

Regulace jejich sekrece je provedena na základě osy hypotalamus-hypofýza-kůra nadledvin. Stimulace kůry nadledvin adenohipofýzou je dána účinkem adrenokortikotropního hormonu (ACTH). Tento hormon stimuluje jak růst *zona fasciculata* a *reticularis*, tak i sekreci v těchto vrstvách kůry nadledvin, tedy produkci glukokortikoidů. Existuje zde také negativní zpětnovazebný systém.

Nadměrná produkce kortizolu může vyvolat onemocnění nazývané Cushingův syndrom (u psů), při kterém je hlavním symptomem nadprodukce glukózy, způsobená nadměrnou glukoneogenezí, a její vysokou hladinu v krvi. Zároveň organismus trpí nedostatkem proteinů.

Aldosteron

Hlavním místem jeho účinku jsou distální kanálky ledvin, kde stimuluje zpětné vstřebávání Na^+ a vylučování K^+ v procesu tvorby moči. Stimulace zpětné resorpce sodných iontů sekundárně vyvolává zadržování vody, čímž je regulován objem extracelulárních tekutin v organismu. Regulace jeho sekrece závisí na rovnováze sodných a draselných iontů a hodnotách krevního tlaku. Na rozdíl od glukokortikoidů, je sekrece aldosteronu do značné míry nezávislá na ACTH. Mezi faktory, které ovlivňují jeho produkci, patří přímý vliv draselných iontů v krevní plazmě na buňky *zona glomerulosa* a systém **renin-angiotenzin**. Renin je bílkovina enzymatického charakteru produkovaná v juxtaglomerulárním aparátu ledvin. Angiotenzinogen je glykoprotein syntetizovaný v játrech. Tato látka je reninem štěpena na molekulu tzv. angiotenzinu I, který je dále konvertován na angiotenzin II, nejčastěji v plicích a ledvinách. Angiotenzin má, kromě silných vazokonstrikčních účinků,

také vliv na stimulaci syntézy a sekrece aldosteronu. Nedostatek aldosteronu má za důsledek pokles objemu krevní plazmy spojeného s nadměrnou ztrátou Na^+ a vody.

Nadledvinové pohlavní hormony

Do této skupiny jsou zařazovány androgeny (androsteron, 11-hydroxyandrosteron a dehydroepiandrosteron), které působí proteoanabolicky a jejich zvýšená produkce může vyvolat předčasný vývoj druhotných pohlavních znaků. Dále patří estrogeny a progesteron, které se zde tvoří jen ve velmi malém množství, proto je jejich fyziologický význam pouze omezený.

Dřeň nadledvin

Katecholaminy

Dřeň nadledvin se skládá z modifikovaných postgangliových sympatických neuronů. Je v podstatě modifikovanou částí sympatické nervové soustavy. V dřeni nadledvin jsou syntetizovány hormony nazývané **katecholaminy (adrenalin, noradrenalin)**. Vyprodukované hormony se ukládají do tzv. chromafinních granulí, které jsou podobné jako vezikuly mediátorů na nervových synapsích. Z celkového množství adrenomedulárních katecholaminů připadá 80 % na adrenalin a 20 % na noradrenalin. Výchozí látkou pro syntézu katecholaminů je aminokyselina fenylalanin.

Tyto hormony nejsou pro organismus zvířat životně důležité, ale prakticky všechny orgány v těle jsou jimi ovlivňovány. Hrají důležitou úlohu při regulaci intermediárního metabolismu, kardiovaskulární kontrole a při stresových situacích. Adrenalin zesiluje aktivitu sympatických nervů. Společně s noradrenalinem zrychlují tepovou frekvenci vazbou na specifické receptory v srdci. Podílejí se na vazokonstrikci periferních cév kůže, trávicího ústrojí a ledvin. Při strachu nebo stresu, kdy je aktivován sympatický nervový systém spouští dřeň nadledvin uvolňování katecholaminů. Důvodem je nachystat organismus na nouzové situace, navozením reakce, která připraví jedince na boj nebo útěk. Adrenalin mobilizuje uložené sacharidy a tuk při potřebě energie pro kosterní svalovinu. Stimuluje jaterní glukoneogenezi a glykogenolýzu (rozklad glykogenu). Stimuluje centrální nervový systém.

15.2.6 Pankreas (slinivka břišní)

Slinivka břišní je orgán, který se skládá z exokrinních i endokrinních tkání. Exokrinní část vylučuje alkalický roztok a trávicí enzymy do dvanáctníku. Mezi těmito exokrinními

buňkami jsou roztroušeny shluky „ostrůvky“ endokrinních buněk známé jako Langerhansovy ostrůvky. Tyto se skládají z několika hlavních typů buněk, z nichž každá produkuje jiný hormon. Nejvíce zastoupeným typem jsou **beta** buňky produkující insulin. Další buňky označené jako **alfa** jsou místem syntézy glukagonu, **delta** buňky produkují somatostatin. Nejdůležitějšími pankreatickými hormony z hlediska metabolismu organismu jsou insulin a glukagon. Proto bude naše pozornost zaměřena především na ně.

Insulin

Tento pankreatický hormon se účastní řady metabolických procesů. Vzniká z proinsulinu odštěpením části polypeptidického řetězce. Jeho účinkem je snižována plazmatická koncentrace glukózy, aminokyselin a mastných kyselin. Podporuje jejich utilizaci tím, že umožňuje jejich příjem buňkou a jejich přeměnu na glykogen, bílkoviny a triacylglyceroly. Brání glukoneogenezi z aminokyselin. Obecně má stimulační účinky na růst organismu.

Primární regulace sekrece tohoto hormonu je zajištěna pomocí přímé negativní zpětnovazebné kontroly mezi pankreatickými buňkami a koncentrací glukózy v krvi. Zvýšená koncentrace plazmatické glukózy po příjmu potravy stimuluje slinivku k produkci insulinu a opačně. Podobná stimulace nastává po trávení potravy a zvýšení hladiny plazmatických aminokyselin.

Hypofunkce beta buněk pankreatických ostrůvků vyvolává onemocnění běžně označované jako cukrovka (*diabetes mellitus*), který byl prokázán kromě člověka také u koní, skotu, prasat, ovcí a psa. Nedostatek insulinu vede k zvýšení koncentrace plazmatické glukózy, která je nedostatečně využívána buňkami jednotlivých tkání a jako látka prahová se vylučuje v nadměrné míře močí. Jsou rozlišovány dva typy tohoto onemocnění. *Diabetes mellitus* I. typu vzniká vlivem nedostatečné tvorby insulinu. Naproti tomu *diabetes mellitus* II. typu je dán nedostatečným počtem receptorů citlivých na tento hormon, což vede k jeho nízké aktivitě v cílových buňkách.

Glukagon

Glukagon je společně s insulinem součástí regulace důležitých pochodů intermediárního metabolismu. Obecně působí proti účinkům insulinu. Jeho vlivem je zvyšována tvorba glukózy v játrech a snížena také koncentrace plazmatické glukózy. Hyperglykémie je dána snížením syntézy glykogenu, což podporuje jeho rozklad a stimuluje glukoneogenezi. Glukagon je antagonistou insulinu i z hlediska metabolismu lipidů.

Podporuje lipolýzu (rozklad tuků) a inhibuje syntézu triacylglycerolů. Inhibuje syntézu proteinů v játrech a podporuje jejich degradaci. I přes tento vliv nezvyšuje hladinu aminokyselin v krvi, protože neovlivňuje hlavní zásobárnu proteinů těla – svalovinu.

Hlavním regulátorem sekrece glukagonu je podobně jako u insulinu přímý vliv plasmatické koncentrace glukózy na alfa buňky slinivky břišní. Avšak v tomto případě existuje obrácený vztah mezi hladinou plasmatické glukózy a sekrecí glukagonu. Jako reakce na pokles hladiny glukózy v krvi se sekrece tohoto hormonu zvyšuje. Hyperglykemické působení glukagonu obnoví fyziologickou glykémii, a naopak zvýšení koncentrace glukózy (např. po jídle) inhibuje jeho sekreci.

16 Laktácia

Produkcia mlieka je morfológická a fyziologická vlastnosť organizmu cicavcov, ktorá súvisí predovšetkým s anatomickým utváraním vemena, s vývinom a činnosťou jednotlivých orgánov, krvného a obehového systému a metabolizmom živín v organizme.

Mliečna žľaza (*uber*) je špecifickou žľazou cicavcov, ktoré sa tým odlišujú od iných stavovcov. Jej hlavným poslaním je tvorba kompletnej výživy pre výživu novonarodeného jedinca. Tomuto zložitému regulačnému procesu hovoríme laktácia, kde produktom je mlieko. Mlieko je rozhodujúcim faktorom pre život a existenciu mláďat v prvých dňoch/mesiacoch života. Príjem mlieka mláďatami, hlavne v prvých hodinách života, je dôležitý aj z hľadiska budovania obranyschopnosti mláďat prostredníctvom príjmu kolostra. Obdobie produkcie mlieka je ovplyvnené nielen potrebami mláďat ale aj využívaním mlieka pre výživu človeka, kedy sa pri niektorých druhoch zvierat toto obdobie (laktácia) výrazne predlžuje. Fyziologicky a anatomicky regulácia rastu mliečnej žľazy, tvorby mlieka a jeho vylučovania súvisí o sústavou pohlavných orgánov, s ktorými je mliečna žľaza v úzkom funkčnom spojení. Zmeny na pohlavných orgánoch samíc vyvolávajú cyklické zmeny aj v **mliečnej žľaze**.

V procese šľachtenia dojných zvierat, predovšetkým dobytká, na vysokú produkciu mlieka došlo k značnej zmene v metabolickom postavení mliečnej žľazy v organizme zvierat'a. Počas laktácie v dôsledku vysokej produkcie mlieka dochádza v metabolizme samíc k výrazným posunom v prerozdeľovaní živín medzi jednotlivé tkanivá a orgány v organizme s cieľom naplňovania vysokých požiadaviek mliečnej žľazy pre potreby tvorby mlieka na úkor ostatných tkanív a orgánov. Mliečna žľaza takto predstavuje vysoko efektívny orgán. Z energie prijatej v krmive sa vylučuje mliekom 70 – 80 %, pričom pri produkcii mäsa je to len 20 – 30 %. Podobne je to aj s konverziou krmivá, ktorá stúpa s narastajúcou produkciou mlieka. Uvedená fyziologická záťaž, vyjadrená zvýšenou potrebou živín a intenzitou metabolických procesov, prináša so sebou nárast tzv. produkčných chorôb. Chov vysokoprodukčných zvierat si preto vyžaduje komplexný prístup chovateľa.

Všeobecne pod **pojmom laktácia** rozumieme proces **syntézy, sekrécie, zhromažďovania a uvoľňovania mlieka**. Všetky tieto procesy sú na sebe navzájom regulačne závislé a sú pod kontrolou zložitých fyziologických mechanizmov. Laktácia predstavuje obdobie, kedy samica produkuje mlieko, či už pre potreby mláďat'a alebo pre potreby človeka. Z pohľadu človeka, laktácia so sebou prináša aj značný rozvoj výskumu

v oblasti napr. poznania fyziologických mechanizmov podieľajúcich sa na tomto procese, mechanizmov súvisiacich s obrannou schopnosťou mliečnej žľazy odolávať vzniku infekciám, programovanou smrťou sekrečných buniek apoptózou apod. na jednej strane a na druhej strane prináša priestor pre podnikateľskú sféru v oblasti rozvoja živočíšnej výroby, spracovania mlieka na mliečne výrobky či rozvoj strojárenskej technológie v oblasti strojového dojenia, ustajnenia, kŕmenia, spracovania mlieka v mliekarňach a v neposlednom rade aj priestor pre výskum významu mlieka v racionálnej výžive človeka a pod.

Mliečna žľaza v priebehu života a reprodukčného cyklu podlieha rôznym **vývojovým zmenám**, ktoré je možné rozdeliť na: **a) mamogenézu, b) laktogenézu, c) galaktopoézu a d) involúciu**. Na začiatku života sú to zmeny súvisiace s rastom a vývinom mliečnej žľazy (mamogenéza). V období pred pôrodom dochádza k začiatku tvorby mlieka (laktogenéza), ktoré prechádza do obdobia udržania laktácie (galaktopoéza) a nakoniec útlm tvorby mlieka a regresia epitelu mliečnej žľazy (involúcia). Tieto zmeny v intenzite tvorby mlieka a regenerácie mliečnej žľazy odrážajú aj potreby rastúcich mláďat.

Počas laktácie je organizmus akejkol'vek matky ale predovšetkým vysokoprodukčných dojníc vystavený značným požiadavkám a potrebám mliečnej žľazy na prístupné živiny v krvi pre tvorbu mlieka. Organizmus sa snaží uspokojiť potreby mliečnej žľazy a to na úkor potrieb ostatných tkanív. Dochádza k zmene hormonálnej regulácie prerozdelenie živín v organizme medzi tkanivá a orgány v závislosti od ich priority, ktorej sa komplexne hovorí **homeorhéza**.

16.1 Stavba mliečnej žľazy

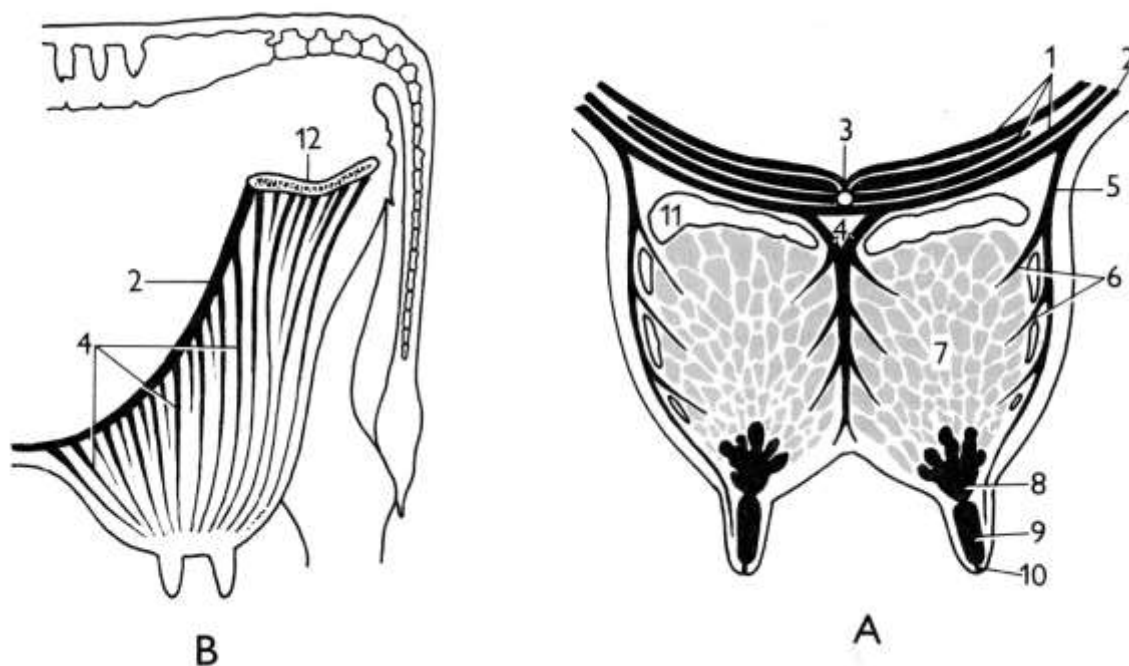
Mliečna žľaza (*mammae*) kobyly, kravy, ovce a kozy leží v oblasti lonovej a vytvárajú jednotný orgán nazývaný **vemeno (uber)**. Na vemene je možné rozlíšiť telo a cecok. Na povrchu vemena sa nachádza koža, ktorá v závislosti od druhu zvierat je rôzne ochlpená. Povrch vemena dojníc pokrývajú jemné chlípky a koža obsahuje mazové a potné žľazy. Pod kožou sa nachádza riedke väzivo, čo umožňuje odtiahnutie kože. Koža prechádzajúca na cecky nie je ochlpená a je prirastená k podkladu, nedá sa odtiahnuť.

Vemeno je na povrchu v predo zadnom smere rozdelené pozdĺžnou medzivemennou brázdou na pravú a ľavú polovicu. Jemnejšou priečnou brázdou na prednú a zadnú časť. Brázdy takto vymedzujú štyri štvrtky vemena. Mliečna žľaza pozostáva zo žľaznatého parenchýmu, vývodných ciest a cecku. Na povrchu je žľaznatý parenchým pokrytý rozdielne

hrubým tukovým vankúšom vemena. Okrem toho sa tu ešte nachádza väzivový skelet (stróma), tukový vankúš vemena a cievny, lymfatický a nervový systém.

Vemeno, ktoré predovšetkým u dojnic predstavuje veľmi objemný a ťažký útvar, je upevnené na brušnú stenu a panvu pomocou zvláštneho závesného aparátu. **Puzdro žľazového parenchýmu** vytvára tenká povrchová fascia ležiaca tesne pod kožou a hlboká fascia s dvoma listami – mediálnym (vnútorný) a laterálnym (vonkajší) listom. Z obidvoch fascií odstupujú do vnútra žľazy tenšie sekundárne listy. Tieto rozdeľujú žľaznaté teleso na niekoľko, zo strán plochých lalokov. Od týchto listov ešte odstupujú mnohé ďalšie väzivové prepážky, ktoré spoločne vytvárajú väzivovú stromu vemena (Obr. 72).

Obrázek 72: Závesný aparát vemena kráv na pričnom reze (A) a z boku po odpreparovaní ľavej polovice vemena (B) (autor obrázku Doc. MVDr. Karel Jelínek, CSc.). 1 - brušné svaly, 2 - žltá brušná fascia, 3 - biela čiara, 4 - mediálny list, 5 - laterálny list, 6 - sekundárne listy, 7 - žľaznaté teleso, 8 - žľazová a 9 - cecková časť cisterny, 10 - ceckový kanálik, 11 - tukový vankúš, 12 - panvová spona.

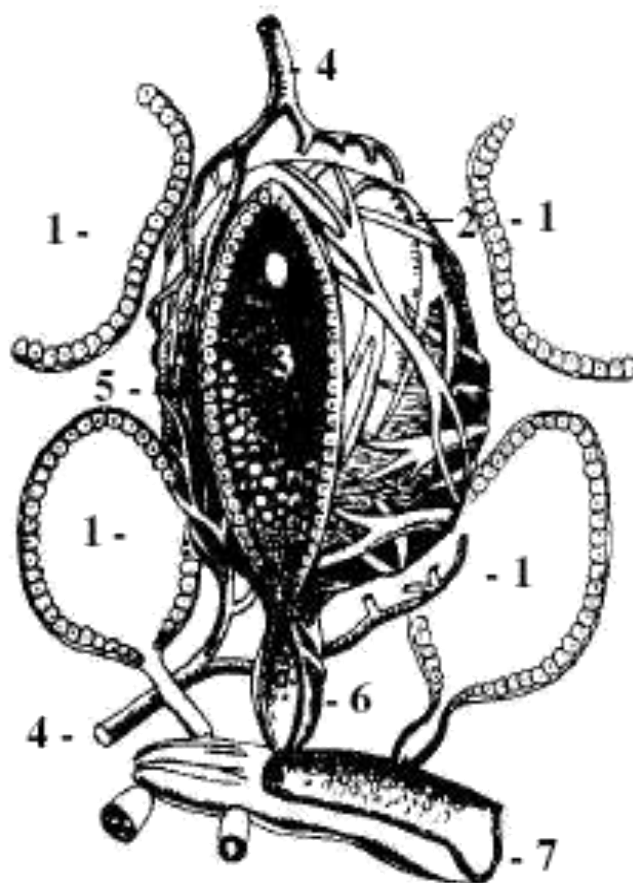


Žľaznatý parenchým a vývodné cesty, ktoré k nemu prináležia a ústia do jednej mliečnej cisterny, predstavujú jednu mliečnu žľazu – **mliečnu jednotku**. Viac mliečnych jednotiek vytvára mliečny súbor. Počet mliečnych jednotiek sa medzi druhmi líši a kolíše od 1 do 25. **Mliečny súbor** je zakončený spoločným ceckom na ktorom vyúsťujú samostatnými ceckovými vývodmi všetky mliečne jednotky. **Vemeno dojnice** je zložené zo štyroch mliečnych súborov (štvrtiek). **Štvrtky nie sú prepojené ani cievnu cestou**

ani cestou žľaznatého parenchýmu. Táto nezávislosť umožňuje preberanie tvorby mlieka poškodenej štvrťky ostatnými tromi, tj. po zasušení jednej štvrťky zvyčajne nedochádza k výraznejšiemu poklesu produkcie mlieka na úrovni celého vemena.

Žľaznatý parenchým predstavuje sekréčnú zložku mliečnych žliaz, kde základnou stavebnou jednotkou sú **mliečne alveoly (dutinky)** a **tubuly (rúrky)** vystlaté jednovrstvovým sekréčným epitelom a obalené väzivom (stróma). Predstavujú takto sekréčne jednotky mliečnej žľazy, ktoré sú zoskupené do lalôčikov o veľkosti 0,5 – 1,5 mm. Lalôčik je tvorený približne 100 – 200 alveolami. V alveolách a tubuloch prítomné sekréčne bunky tvoria mlieko a vylučujú ich do dutiniek týchto jednotiek. Tomuto procesu hovoríme **sekrécia mlieka**. Alveolu a tubuly obopína alebo sa do nej čiastočne vnára neúplná vrstva **myoepitelových (svalových) buniek**, ktoré sa podieľajú na aktívnom vytláčaní mlieka z alveol a tubulov do mliekovodov (Obr. 73).

Obrázek 73: Schéma stavby mliečnej alveoly (Kresan a kol., 1979). 1 - sekréčný epitel, 2 - myoepitelové (svalové) bunky, 3 - dutina alveoly, 4 - tepienka, 5 - tepienka, 6 - krvné kapiláry, 7 - vývod alveoly, 7 - vnútroalalôčikový vývod.



Aktívnemu vytláčaniu mlieka hovoríme **ejekcie mlieka**. Po vylúčení mlieka zo sekrečných buniek do dutiniek alveol a tubulov sa narušená stena buniek obnoví a bunka pokračuje v tvorbe komponentov mlieka. Počet sekrečných buniek závisí od množstva vytvoreného mlieka. Preto na počte sekrečných buniek sa podieľa štádium laktácie, vek, štádium gravidity, obdobie zasušenia a pod. Napr. najviac sekrečných buniek, alveol a tubulov sa nachádza na vrchole laktácie, kde na 1 cm^3 žľaznatého parenchýmu ich pripadá až $8 \cdot 10^5$. Naopak, v období laktačného pokoja je ich počet značne zredukovaný a nahradený väzivovým a tukovým tkanivom. Mliekové plemená kráv sa oproti kozám či bahniciam resp. aj kravám mäsového plemena v tejto štruktúre značne odlišujú, pretože laktácia pretrváva až do vysokého štádia gravidity.

Vývodné cesty mliečnej žľazy každej štvrtky vemena sa zbiehajú v jediný súbor končiaci ceckovým otvorom. Vývody alveol a tubulov predstavujú vnútroľalôčikové vývody, ktoré sa ďalej spájajú v medzilalôčikové vývody. Pred vyústením do **mliečnej cisterny** sa vývodné cesty jednej štvrtky spájajú do 8 až 12-tich hlavných lalokových mliekovodov. V stenách mliekovodov sa nachádza skupina hladkosvalových vlákien usporiadaná do snopcov, ktoré v stene vývodov môžu vytvárať zvierače a tým ovplyvňovať prietok mlieka z alveol do cisterny. Okrem toho, tieto hladkosvalové vlákna majú schopnosť kontrakcie či dilatácie (uvoľňovania), čím prispievajú k schopnosti vývodných ciest vytvárať väčší alebo menší priestor pre nahromadené mlieko pred dojením.

Mliečna cisterna (0,5 – 2,5 litra) tvorí spoločnú rozšírenú časť všetkých mliekovodov a skladá sa zo **žľaznatej a ceckovej časti**. Objem žľaznatej (mliečnej) cisterny je ovplyvnený veľkosťou vemena, druhovou príslušnosťou či individualitou dojnice. Jej veľkosť môže do určitej miery ovplyvňovať aj intenzitu tvorby mlieka. Cecková časť mliečnej cisterny je od žľazovej časti oddelená viac či menej zreteľnou prstencovitou riasou (anulárna riasa) a končí sa pologuľovitou klenbou v hrote cecku, kde vytvára hladká svalovina kruhový zvierač. Cez kruhový zvierač vývodné cesty pokračujú ceckovým kanálikom. Ceckový kanálik ústi vonkajším ceckovým otvorom na vrchole cecku. **V stene cisterny** sa nachádzajú nesekrečné epitelové bunky, ktoré produkujú pseudopódie schopné **fagocytovať (pohlcovať) guľôčky mliečného tuku a kazeínové micely**. Táto vlastnosť môže zohrávať dôležitú úlohu **v ochrane mliečnej žľazy pred baktériami**.

Cecok (struk) predstavuje zakončenie mliečnej žľazy a zohráva dôležitú časť pre mechanické získavanie mlieka a udržanie zdravia vemena. V závislosti od druhu, ale aj individuality jedinca, tvar a veľkosť ceckov je veľmi rozmanitý, čo významne vplyva na strojové dojenie. Poloha ceckov pri dojniciach a kozách je vertikálna. Pri bahniciach

sa strebávané s horizontálnejšou polohou, čo je prekážka pri kompletnom vydávaní mlieka dojacím zariadením. Okrem ceckov sa na povrchu vemena môžu nachádzať aj pacecky. Stenu cecka tvorí koža a pod ňou nachádzajúca sa svalovo cievná vrstva. Cisternu cecku vystieľa sliznica pokrytá dvojvrstvovým cylindrickým epitelom, ktorý prechádza do ceckového kanáliku ako viacvrstvový dlaždicový rohovatejúci epitel. **Ceckový kanálik** sa považuje za **prvý obranný systém** (fyzikálny) proti prenikajúcim mikroorganizmom do vemena. Medzi dvomi dojeniami je ceckový kanálik pevne uzavretý ceckovým zvieračom. **Ceckový kanálik má funkciu fyzickej a chemickej obrannej bariéry** proti prenikaniu mikróbov do mlieka a sekrečných tkanív. Súčasťou ceckového kanáliku je keratín, ktorého hrúbka a zloženie ovplyvňuje prienik baktérii. Keratín plní funkciu chemickej obrany a má aj antibakteriálny účinok. Celková obranyschopnosť závisí aj od pevnosti uzatvorenia ceckového kanáliku ceckovým zvieračom ako aj od jeho dĺžky. Celistvosť ceckového kanáliku ako aj stav ceckového otvoru určuje predovšetkým správna činnosť dojacieho zariadenia a pracovný postup obsluhy.

16.2 Krvenie a inervácia vemena

Arteriálnu krv bohatú na živiny privádza do vemena párová vonkajšia ohanbová (stydka) tepna. Krv z vemena odvádza vonkajšia a vnútorná ohanbová žila smerom k zadnej dutej žile a podkožná brušná žila do vnútornej hrudníkovej žily a odtiaľ smerom k prednej dutej žile. Podkožná brušná žila je obzvlášť nápadnou žilou „mliečna žila“, pretože pri vysokoprodukčných dojniciach je dobre viditeľná na brušnej spodine. Prívod krvi do vemena je veľmi dôležitý pre jej funkčnosť. Prietok krvi vemenom sa prechodne zvyšuje aj počas dojenia či cicania. Intenzita toku krvi neodráža intenzitu tvorby mlieka. Dôležitú úlohu zohráva účinnosť prechodu komponentov z krvi do vemena a ich následné spracovanie sekrečnými bunkami alveol a tubulov.

Lymfatický systém. Medzi bunkami organizmu a krvou je nepretržitá výmena rozličných látok prostredníctvom tkanivového moku a lymfy. Tkanivový mok, tekutina pretekajúca všetkými štrbinami v tkanivách a omývajúca všetky bunky, vniká do slepo zakončených lymfatických kapilár. Z lymfatických kapilár už ako lymfa prechádza ďalšími cestami ciev, uzlín a kmeňov. Lymfatické kmene na istých miestach vyúsťujú priamo do krvného obehu. Lymfatický systém napomáha udržiavať rovnováhu tekutín, ktoré pritekajú a odtekajú z vemena a tiež napomáha v boji proti infekciám. Predovšetkým pri prvôstkach na začiatku laktácie dochádza k zvýšenej akumulácii tekutiny v tkanive vemena (opuchy, edémy)

v dôsledku intenzívnejšieho prívodu krvi do vemena a nárastom objemu vyprodukovaného mlieka. Vhodnou masážou môžeme napomôcť lymfatickému systému odviecť prebytočnú tekutinu z vemena do organizmu. Nad základňou vemena v medzinoží pod kožou sú pohmatom zisťované nadvemenné miazgové uzliny vemena, ktoré pri ochorení vemena sú zdurené a bolestivé.

Inerváciu mliečnej žľazy obstarávajú 4 nervy a to: bedrovobrušný nerv, bedrovoslabinový, hrádzkový a vonkajší semenný nerv. Tieto nervy zabezpečujú prenos informácií z receptorov vemena (predovšetkým ceckov) do vyšších nervových centier (CNS) – **aferentná inervácia**. **Eferentnú inerváciu** zabezpečujú vlákna z CNS vedúce do mliečnej žľazy, ktoré sú súčasťou sympatického nervového systému – **vegetatívna inervácia**. Vegetatívne nervy **sympatiká** zabezpečujú inerváciu hladkých svalov nachádzajúcich sa v stenách vývodných kanálikov a krvných ciev vemena a majú predovšetkým **vazomotorickú funkciu** (ovplyvňuje aktivitu hladkosvalových buniek vo vemene). **Sympatikus prostredníctvom ich aktivácie resp. uvoľňovania (relaxácie) ovplyvňuje prietok krvi vemnom a výtok mlieka z vemena**. Napr. sympatikus vyvoláva pravidelné kontrakcie hladkých svalov ceckového zvierača, čím zabraňuje samovoľnému vytekaniu mlieka z vemena. Sympatikus sa tiež podieľa pri vzniku podmienených reflexov súvisiacich s uvoľnením tónusu hladkosvalových buniek vývodných kanálikov, čím sa zvyšuje intenzita toku mlieka z vemena a tým skraca čas dojenia. Vznik podmienených reflexov prispievajú k lepšiemu vydojeniu kráv, ktoré sa pozoruje zníženým objemom reziduálneho mlieka vo vemene po ukončení dojenia.

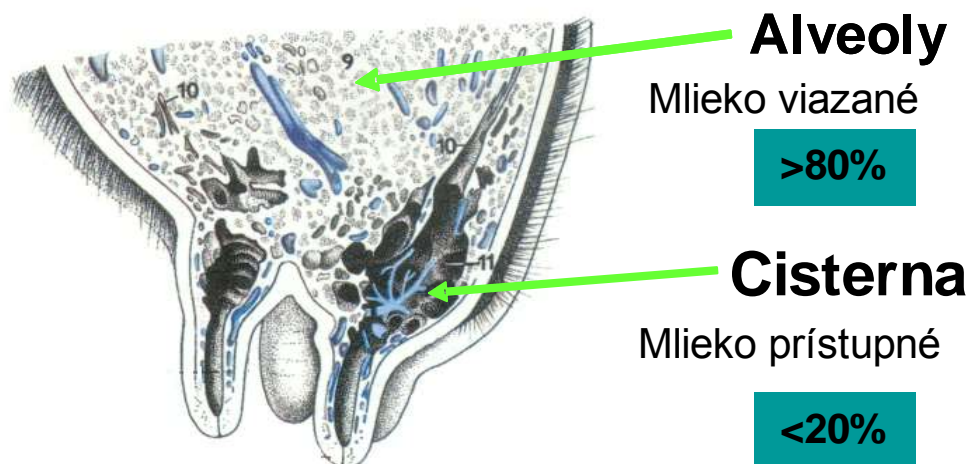
16.3 Prerozdelenie mlieka vo vemene

Mlieko sa v bunkách sekrečného parenchýmu vemena tvorí nepretržite. Pre potreby mláďaťa či človeka sa získava v priebehu dňa cicaním alebo dojením len v určitom krátkom časovom úseku a rôznou frekvenciou. V čase **medzi dvoma časovými úsekmi jeho získavania** je mlieko z hľadiska prístupnosti pre dojenie resp cicanie **distribované** (rozdeľované) do jednotlivých anatomických častí vemena:

a) Časť mlieka tzv. **alveolárna frakcia**, zostáva v dutinke sekrečných alveol a alveolárnych a vnútroľalôčkových vývodov. Táto časť mlieka je pevne viazaná príľnavými a kapilárnymi silami, ktorú je možné získať len počas vzniku reflexu spúšťania mlieka tj. aktívnym vytlačením mlieka z týchto priestorov do cisterny.

b) Druhá časť mlieka **tzv. cisternová frakcia**, predstavuje mlieko uložené v žľazovej a ceckovej cisterne. Túto frakciu mlieka je možné získať mechanicky tj. prekonaním síl ceckového zvierača (Obr. 74).

Obrázek 74: Prerozdelenie mlieka vo vemene (Popesko a kol., 1992).



Vo všeobecnosti sa vo vemene dojnic **objem cisternového mlieka pred dojením** pri 12 hodinovom intervale dojenia pohybuje prevažne **od 5 do 20 %**. Nájdu sa však aj dojnice s vyšším podielom cisternového mlieka tj. 30 – 40 %. Aj keď tento podiel je ovplyvnený mnohými faktormi distribúcia mlieka má vo vemene určitú dynamiku naplňovania.

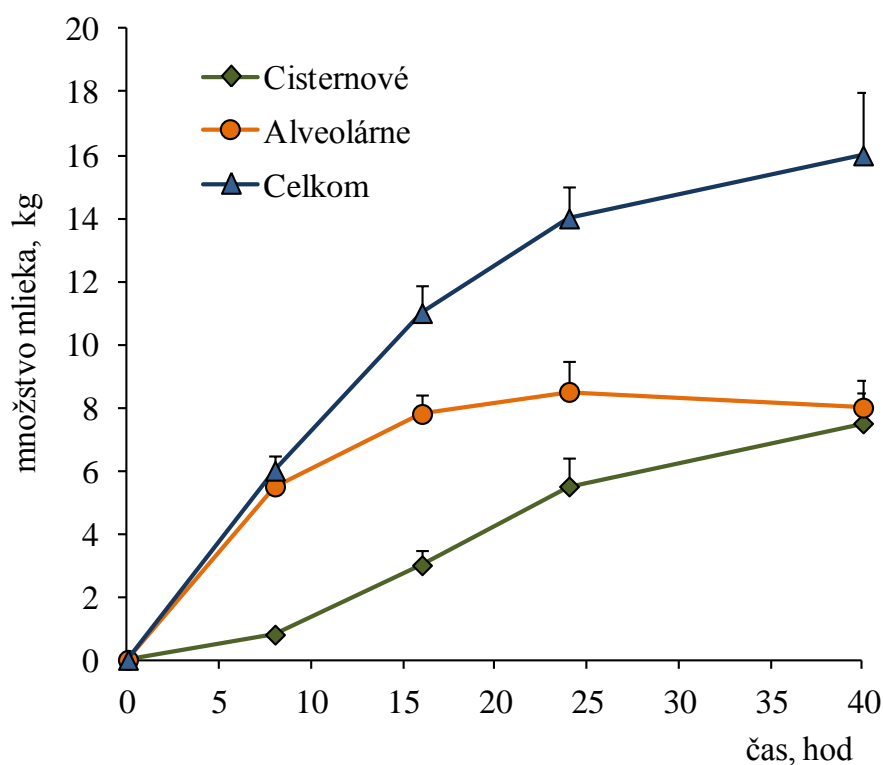
Naplňovanie cisterny prebieha v dvoch štádiách:

a) Bezprostredne po skončení dojenia zostupuje do cisterny relatívne malé množstvo mlieka ako dôsledok krátkodobého pôsobenia oxytocínu po dojení. Potom až do 4. hodiny sa v cisterne neobjavuje žiadne mlieko.

b) Od 6 hodiny sa začne cisterna veľmi intenzívne naplňovať mliekom. Proces pritekania mlieka do cisterny je limitovaný objemom cisterien a elasticitou vemena. Začiatok intenzívnejšieho naplňovania vyvolávajú tlakové pomery v alveolách a tým samovoľné nekoordinované kontrakcie alveol čo vedie k vytlačaniu mlieka z alveol. Začiatok intenzívneho naplňovania sa však môže aj oneskoriť v prípade nižšej produkcie mlieka napr. ku koncu laktácie.

Naplňovanie cisterny mliekom medzi dvoma dojeniami nie je len jednoduchým vytekaním mlieka z preplnených alveol. Pravdepodobne existuje regulačný mechanizmus na čo poukazujú aj zistenia, že približne po 16 hodinách je alveolárna časť naplnená na cca 90 % ale cisterna len na cca 70 % a to až po 24 hodinách od posledného dojenia (Obr. 75).

Obrázek 75: Dynamika prerozdeľovania mlieka od posledného dojenia (Davis a kol., 1998).



Pravidelne vyprázdňovanie alveol a možnosť odtekania mlieka z nich do nižších častí vemena, je dôležitým stimulačným prvkom pri tvorbe mlieka. Avšak kapacitné možnosti vysokoprodukčných kráv v alveolárnom priestore vytvárajú dostatočné priestorové možnosti na uloženie vytvoreného mlieka bez závislosti na veľkosti objemu cisterny vemena. To znamená, že na základe veľkosti cisterny nemôžeme predpokladať produkčné vlastnosti dojníc. *Nezistil sa vzťah (korelácia) medzi veľkosťou prázdnej cisterny a produkciou mlieka.* Je potrebné však uviesť, že kapacitný objem cisterny môže zohrávať pozitívnu úlohu v období maximálnej produkcie mlieka. V tomto období je dôležité znižovať tlakové pomery v alveolách a tak stimulovať ich maximálnu činnosť.

Veľkosť alveolárnej a cisternovej frakcie sa značne mení v závislosti od:

- a) individuality dojnice, kde pri každej dojnici sú zisťované rozdielne kapacity pričom však tieto hodnoty sú pre určité obdobie pomerne stabilné,
- b) štádia a poradia laktácie. S narastajúcim štádiom laktácie sa objem cisternového mlieka znižuje ale jeho % podiel sa zvyšuje. Pri prvôstkach sa na rozdiel od starších dojníc pozorujú v priebehu laktácie stabilnejšie hodnoty. Staršie dojnice (viac laktácií) majú väčšiu kapacitu cisterny.

16.4 Rast a vývoj mliečnej žľazy – mamogenéza

Rast a vývoj mliečnej žľazy označujeme ako **mamogenéza**. Počet mliekovodných kanálikov a alveol, ktoré tvoria sekrečný parenchým, veľmi významne súvisí s objemom vytvoreného mlieka ($r = 0,5 - 0,85$). Uvádza sa, že čím väčší je počet sekrečných buniek, tým viac mlieka dojnica vyprodukuje. Selekciami dojníc na úžitkovosť došlo k nárastu počtu sekrečných buniek v mliečnej žľaze. Zvýšenie sekrečnej kapacity mliečnej žľazy významne prispelo k ekonomike chovu dojníc, pretože sa zvýšila efektivita produkcie mlieka. Okrem genetických predpokladov pre produkciu mlieka, môže regulácia intenzity rastu mliečnej žľazy po narodení a možnosti jej ovplyvňovania zohrávať dôležitú úlohu pri určovaní produkcie zvierat v dospelosti (epigenetické faktory). V tejto časti preto uvádzame aj kritické momenty vo vývoji mliečnej žľazy od narodenia po otelenie, ktoré môžu pozitívne alebo negatívne ovplyvniť budúcu produkciu mlieka narodenej jalovičky.

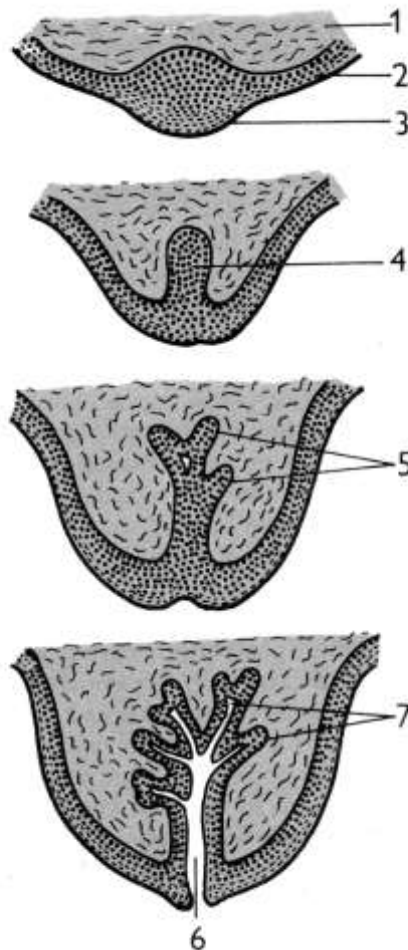
16.4.1 Dôležité obdobia pre rast a vývin

Z pohľadu vývinu jednotlivých štruktúr mliečnej žľazy je možné jej rast a vývin rozdeliť do niekoľkých období, ktoré následne majú výraznejší alebo menej výrazný vplyv na budúcu produkciu mlieka dojníc: **a)** prenatálne, **b)** pred-pubertálne (pred pohlavnou dospelosťou), **c)** post-pubertálne (pohlavná dospelosť), **d)** gravidita, **e)** začiatok laktácie.

a) Prenatálne obdobie. Fylogeneticky sa mliečna žľaza vyvíja z komplexu žliaz, ktoré sú viazané na chlpy, tj. z aromatickej a mazovej žľazy. Zakladá sa už v ranných štádiách embryonálneho vývinu. Už v počiatočnom embryonálnom období u obidvoch pohlaví sa z ekdodermy zakladajú mliečne žľazy ako tzv. *mliečne čiary*, ktoré v neskoršom období zosilnievajú dovnútra a navonok a prechádzajú do **mliečnej lišty**. V ďalšom období dochádza k vzniku **mliečných hrbolčekov**, kde počet hrbolčekov už zodpovedá počtu ceckov na vemene. Mliečne hrbolčky tvoria základ pre žľazový komplex. Zo spodiny hrbolčekov sa rýchlejšim množením buniek smerom do mezenchýmu vytvára jeden alebo viac pruhov buniek, tzv. primárnych povrazcov (čepu). Tieto sa ďalším rastom rozvetvujú na niekoľko postranných sekundárnych povrazcov. Pred narodením sa zo sekundárnych povrazcov ďalším množením buniek vytvárajú terciálne povrazce. Z každého primárneho epitelového povrazca sa vyvinie vývod samostatnej mliečnej žľazy tj. cisterna a ceckový (strukový) kanálik. Po narodení prebieha ďalší vývoj vývodného systému (mlékovody) a dochádza k bujneniu podkožného väziva, z ktorého sa potom vyvíja väzivová stroma. Stroma spája všetky štruktúry mliečnej žľazy do spoločného celku. V období pred narodením nie sú vyvinuté

sekrečné bunky a kanáliky. Naproti tomu, bunky spojivového tkaniva, krvné a lymfatické cievy a bunky tukové, ktoré vznikajú z mezenchýmu, sú už pri narodení vyvinuté (Obr. 76).

Obrázek 76: Schéma prenatálneho vývinu mliečnej žľazy na reze (autor obrázku Doc. MVDr. Karel Jelínek, CSc.). 1 - väzivo, 2 - pokožka, 3 - mliečna lišta, 4 - primárny povrazec, 5 - sekundárne povrazce, 6 - luminizovaný primárny povrazec, 7 - postupujúca luminizácia sekundárnych povrazcov.

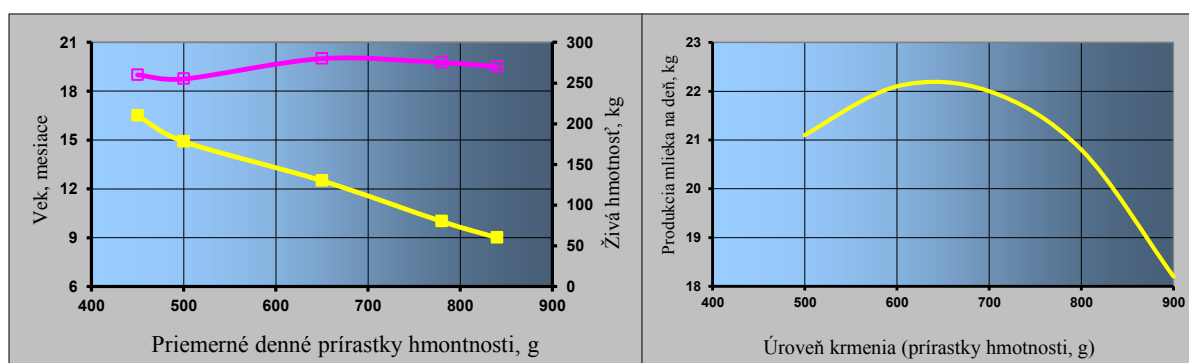


b) Pred-pubertálne obdobie sa z hľadiska vývinu mliečnej žľazy rozdeľuje do dvoch rastových aktivít. Pri dobytku od narodenia až **do 2. – 3. mesiaca po narodení** (prvá aktivita), tj. počas tzv. mliečnej výživy zostáva vemenom pomerne na nízkom stupni vývinu. Rast štruktúr vemena je v tomto období prispôsobený rastu celého organizmu samice (**izometrický rast**), a predstavuje nárast tukového a spojivového tkaniva. Intenzita rastu vemena v tomto období v porovnaní s rastom ostatných tkanív je asi **1,6** násobok. V tomto období sa vyvíja vývodný systém vemena, kde úroveň výživy môže preukazne ovplyvniť rast tohto systému. Tento rast nie je pod špecifickou kontrolou hormónov. Vo všeobecnosti sa štruktúra mliečnej žľazy sa takmer nemení a nedochádza k vývinu sekrečného tkaniva. Avšak výživa v tomto

období môže vývin mliečnej žľazy ovplyvniť (pozitívne kritické obdobie). Bolo dokázané, že intenzívna výživa teliat v období od 2 do 8 týždňa veku telia významne stimuluje proliferáciu epitelových buniek a to až o 40 % (porovnávali sa prírastky 950 g/deň a 650 g/deň. V dospelosti, jalovičky rastúce v tomto období intenzívnejšie vyprodukovali v dospelosti viacej mlieka na prvej laktácii.

V období od 3. do 9. mesiaca po narodení (druhá aktivita) dochádza k **alometrickému rastu** mliečnej žľazy, čo sa považuje za negatívne kritické obdobie z pohľadu mamogenézy. V tomto období dochádza k najintenzívnejšiemu rastu kanálikov a tukového tkaniva. **Alometrický** rast mliečnej žľazy trvá približne **do 9. až 11. mesiaca** života jalovic (intenzita rastu mliečnej žľazy je **3,5** násobne vyššia ako rast ostatných tkanív). Uvedené štádium vývoja je kritickým pre zvýšené riziko ukladania tuku v mliečnej žľaze. Príliš intenzívne prírastky živej hmotnosti v tomto období vedú u ukladaniu tuku v mliečnej žľaze, čo sa prejaví poklesom úžitkovosti po otelení (Obr. 77). Podobné zmeny vývinu mliečnej žľazy v súvislosti s intenzitou rastu a budúcej produkcie mlieka boli pozorované aj pri ovciach.

Obrázek 77: Vľavo - Vek pri ktorom dosiahnu dojnice (čiernostrakaté dánske) pubertu (plný štvorec) a korešponujúca živá hmotnosť v závislosti od intenzity rastu (prázdny štvorec). Vpravo – Vplyv intenzity rastu jalovic v pred-pubertálnom období na ich produkciu mlieka v dospelosti (Sejrsen a kol., 2000).



c) **Post pubertálne obdobie (obdobie pohlavnej dospelosti)** predstavuje nástup **puberty**, ktoré je pozorované u jalovic v období medzi 7. – 9. mesiacom veku. Alometrický rast pokračuje ešte určité obdobie v puberte (1 – 2 mesiace). Avšak po **prebehnutí niekoľkých pohlavných cyklov** dochádza k zmene intenzity rastu z alometrického na izometrický rast mliečnej žľazy. Na vývine a raste vemená sa v tomto období už veľmi účinne podieľajú pohlavné hormóny vaječníkov – **estrogén a progesterón**. Okolo 18. mesiaca veku

jalovic má vemenom dobre vyvinutý vývodný, krvný a nervový systém. Alveoly pred graviditou nie sú vyvinuté. Vemenom je vyplnené tukovým a spojivovým tkanivom, prevažuje hlavne tukové tkanivo.

d) Gravidita je obdobie, kedy dochádza k najintenzívnejšiemu vývinu sekrečnej časti mliečnej žľazy. Obzvlášť v druhej polovici gravidity je rast a vývin vemenom pri jaloviciach **opätovne alometrický**. Počas prvých troch mesiacoch teľnosti sa vyvíja vývodný systém, ktorý prerastá do tukového tkaniva. V 5. – 6. mesiaci rastie cisterna. Rast sekrečného tkaniva je najviac pozorovaný v období medzi 4. – 7. mesiacom, kedy tukové tkanivo je nahradzované sekrečným tkanivom. Opätovná gravidita predstavuje pokračovanie rastu mliečnej žľazy. Medzi dôležité hormóny, ktoré sa významne podieľajú na raste mliečnej žľazy (**mamogenéza**) v období **puberty** a **gravidity** sú hormóny vaječníkov: **estradiol a progesterón**. Estradiol stimuluje rast mliekovodných kanálikov, zatiaľ čo progesterón zvyšuje rast alveol. V prvých 5 mesiacoch teľnosti podstatnú úlohu v regulácii rastu mliečnej žľazy zohráva estrogén, ktorý stimuluje vetvenie a predlžovanie kanálikového systému. Po 4 až 5 mesiacoch gravidity nastupuje progesterón. V kombinácii estradiolu (estrogén) a progesterónu dochádza k synergickému účinku v stimulácii rastu kanálikov a alveol.

e) Vývin mliečnej žľazy prvôstok sa **po otelení** nezastavuje, ale pokračuje ešte určitú dobu. Uvádza sa, že vývin mliečnej žľazy kráv pokračuje až do tretej laktácie. V čase pôrodu resp. krátko pred ním dochádza k poklesu hladín progesterónu, zatiaľ čo estrogén sa prechodne zvyšuje. Zvýšená hladina stimuluje uvoľňovanie hypofyzárnych hormónov (rastový hormón, prolaktín), ktoré sú potrebné pre naštartovanie a stimulovanie tvorby mlieka. Veľkosť alveol je takmer dvojnásobná oproti obdobiu zasušenia. Od 10 dňa pred otelením až do 10 dňa po otelení sa zvyšuje obsah DNA o 65 %. Tento nárast DNA indikuje množenie sekrečných buniek a jeho množstvo kulminuje na vrchole laktácie. Množstvo DNA v tkanive poukazuje na intenzitu tvorby mlieka.

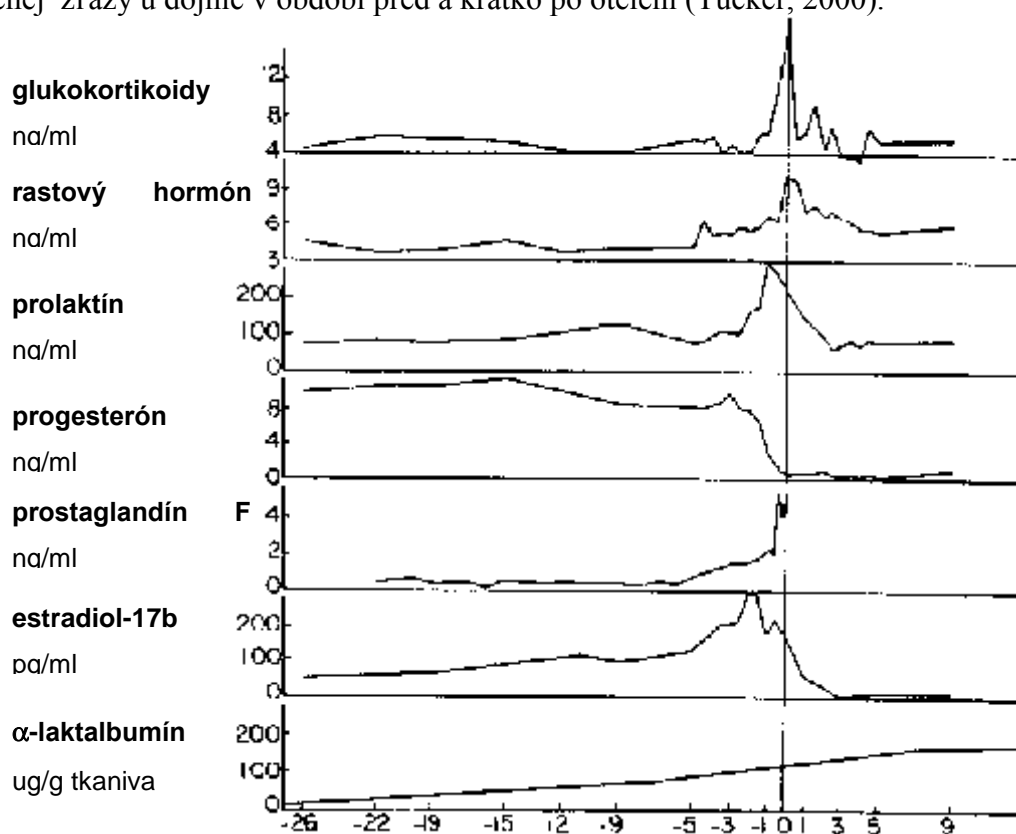
16.5 Laktogenéza a galaktopoéza

Laktogenéza predstavuje obdobie poslednej tretiny gravidity, kedy dochádza k cytologickej a enzymatickej diferenciacii alveolárnych buniek. Patrí tu aj začiatok sekrécie mlieka, čo predstavuje 1. – 4. deň pred a 1. – 3. deň po pôrode. Ďalšie obdobie predstavuje **galaktopoézu**, tj. obdobie udržania produkcie mlieka. Z hľadiska hormonálnej regulácie sekrečnej aktivity mliečnej žľazy sa tieto dve štádia medzi sebou navzájom prelínajú a je veľmi ťažko presne špecifikovať význam hormónov v jednom alebo druhom štádiu, obzvlášť

v období po pôrode. Vo všeobecnosti, medzi základné **zmeny v koncentráciách hormónov** počas **laktogenézy** patrí zvýšenie hladín prolaktínu, glukokortikoidov a estradiolu a znížená sekrécia progesterónu. Medzi dôležité hormóny výrazne sa podieľajúce na regulácii tvorby mlieka, a tým udržovaní laktácie – galaktopoézy, patria prolaktín, rastový hormón – STH, adrenokortikotropný hormón – ACTH (tiež glukokortikoidy), tyroidné hormóny, inzulín a parathormón. Regulačnú úlohu pri vývoji, raste a tvorbe mlieka zohrávajú aj hormóny tvoriace sa priamo v mliečnej žľaze. Pri laktogenéze sa uvádza oestradiol a prostaglandín $F_{2\alpha}$ a pri galaktopoéze látka FIL.

Doposiaľ nebol preukázateľne zistený hormón, ktorý by sám inicioval laktogenézu. Jedná sa o komplex regulačných procesov, ku ktorým dochádza v endokrinnom systéme počas poslednej tretiny gravidity. Počas tohto obdobia sa pripravuje mliečna žľaza pre tvorbu mlieka. Okrem toho, tieto zmeny bezprostredne súvisia aj s hormonálnymi zmenami pripravujúce organizmus k pôrodu. Napriek týmto zložitým regulačným procesom a vzťahom prebiehajúcim v poslednom období gravidity je možné bližšie špecifikovať postavenie a význam niektorých hormónov v procese laktogenézy. Komplexnejší je však pohľad na význam jednotlivých hormónov počas galaktopoézy. Experimentálne zvyšovanie alebo potlačanie sekrécie laktogénnych hormónov sa odráža v tvorbe mlieka, čím sa potvrdí alebo nepotvrdí význam určitého hormónu v regulácii činnosti mliečnej žľazy. Na obrázku 78. Je uvedených niekoľko príkladov zmien koncentrácie niektorých hormónov súvisiacich s pôrodom a nástupom laktácie u dojnic.

Obrázek 78: Zmeny hormónov v krvnom sére alebo plazme a α -laktalbumínu v tkanive mliečnej žľazy u dojnic v období pred a krátko po otelení (Tucker, 2000).



16.6 Hormonálna regulácia mamogenézy

K alometrickému rastu mliečnej žľazy dochádza v období, kedy intenzita sekrécie rôznych hormónov sa zvyšuje v dôsledku meniaceho sa fyziologického stavu samíc. Bez uvedených zmien v intenzite tvorby hormónov by rast mliečnej žľazy bol neustále izometrický. Regulácia rastu a diferenciácie sekrečného tkaniva mliečnej žľazy je pod kontrolou pohlavných steroidov, hormónov hypofýzy a placenty a metabolických hormónov.

Medzi dôležité hormóny, ktoré sa významne podieľajú na raste mliečnej žľazy v **období puberty** a **gravidity** sú hormóny vaječníkov: **estradiol** a **progesterón**. Estradiol stimuluje rast mliekovodných kanálikov, zatiaľ čo progesterón zvyšuje rast alveol. V prvých 5 mesiacoch teľnosti podstatnú úlohu v regulácii rastu mliečnej žľazy zohráva estrogén, ktorý stimuluje vetvenie a predlžovanie kanálikového systému. Po 4 až 5 mesiacoch gravidity nastupuje progesterón. V kombinácii estradiolu (estrogén) a progesterónu dochádza k synergickému účinku v stimulácii rastu kanálikov a alveol.

Ďalším zdrojom hormónov podieľajúcich sa na raste a vývoji mliečnej žľazy počas gravidity je **placenta**. Placenta vylučuje estradiol a progesterón ako aj rôzne formy placentárneho laktogénu. Placentárne laktogény predstavuje súbor peptidových hormónov, ktoré majú podobné vlastnosti ako prolaktín a rastový hormón. Ich produkcia sa s postupom laktácie zvyšuje.

16.7 Hormonálna regulácia laktogenézy a galaktopoézy

Laktogenézu možno charakterizovať ako obdobie, kedy dochádza k mnohým zmenám buniek súvisiace s prechodom epitelových buniek zo štádia laktačného kľudu do štádia tvorby mlieka. Obdobie laktogenézy prebieha v dvoch procesoch:

1. **Cytologická a enzymatická diferenciácia alveolárnych epitelových buniek.** V tomto období dochádza k veľmi obmedzenej tvorbe a sekrécii už pred pôrodom. Medzi základné ukazovatele začínajúcej sa laktogenézy patrí značné zvýšenie syntézy enzýmov, metabolitov, m-RNA a zvýšenie aktivity transportného systému pre vychytávanie aminokyselín, glukózy a ďalších látok potrebných pre tvorbu mlieka. Toto obdobie je však charakteristické tým, že nedochádza k syntéze enzýmu α -lactalbumínu potrebného pre syntézu laktózy (α -lactalbumín proteín reaguje s galactosyltransferázou v Golgiho aparate pri syntéze laktózy). Uvedené obdobie je tiež dôležité pre tvorbu kolostra a absorpciu imunoglobulínov.

2. **Normálna sekrécia všetkých komponentov mlieka.** U dojnic sa tento proces začína 0 – 4 dni pred otelením a pokračuje niekoľko dní po ňom. Začiatok tohto obdobia je však ovplyvnený prítomnosťou progesterónu a laktogénnych hormónov v krvi.

Pri laktogenéze :

- v období poslednej časti gravidity dochádza k vývoju kapacitných možností mliečnej žľazy tvoriť mlieko, ale tvorba mlieka sa začína až v období okolo pôrodu.
- pravdepodobne v období poslednej časti gravidity je mliečna žľaza v štádiu uzamknutia, kedy napriek prítomnosti sekrečných buniek nedochádza k tvorbe mlieka.

Galaktopoéza predstavuje obdobie udržiavania tvorby mlieka už rozbehnutej laktácie. Interpretáciu hormonálnej regulácie tvorby mlieka však komplikuje opodstatnenosť vyprázdňovania mliečnej žľazy. Bez pravidelného získavania mlieka nie je možné udržať jeho tvorbu a to aj napriek optimálnej prítomnosti hormónov v krvi. Na druhej strane, ani intenzívne cicanie a dojenie nie je schopné udržať laktáciu do nekonečna. Zmeny počtu sekrečných buniek (rast a smrť) a ich sekrečná aktivita (výška produkcie) sú regulované

galaktopoetickými hormónmi a lokálnymi rastovými faktormi. Ich účinok je predovšetkým ovplyvňovaný získavaním mlieka. Medzi faktory súvisiace so získavaním mlieka je potrebné zaradiť:

- a) samotné získavanie mlieka,
- b) autokrinná regulácia laktácie,
- c) intenzita tvorby mlieka,
- d) interval získavania mlieka a
- e) jeho frekvencia.

16.8 Endokrinná regulácia tvorby mlieka

16.8.1 Prolaktín

Ako je uvedené na obrázku 78, tesne pred pôrodom dochádza k zvyšovaniu hladín prolaktínu, čo vedie k stimulácii procesov súvisiacich s laktogéznou – k diferenciacii mliečneho tkaniva a stimulácii biochemických procesov vedúcich k syntéze mlieka v období tesne pred a na začiatku laktácie. **Význam prolaktínu** v tomto procese je značne **ovplyvnený druhom zvieratá**. Najcitlivejšia na nedostatok prolaktínu v období laktogézy je mliečna žľaza králikov. Nárast koncentrácie prolaktínu pred otelením je nevyhnutný pre maximálny vývoj procesov prebiehajúcich v období laktogézy, čím sa vytvárajú podmienky pre maximálnu produkciu.

Hlavným fyziologickým účinkom prolaktínu vo vnútri bunky počas laktogézy je stimulácia akumulácie m-RNA pre kazeín. Okrem toho, prolaktín zvyšuje transláciu m-RNA pre kazeín. Jeho účinok sa prenáša cez špecifické proteínové receptory nachádzajúce sa v epitelových bunkách mliečnej žľazy. Počet uvedených receptorov sa značne mení a zodpovedá potrebám pre produkciu mlieka, tj. tak ako sa zvyšuje produkcia mlieka, tak sa zvyšuje počet receptorov na membránach buniek tkaniva mliečnej žľazy. Progesterón znižuje počet prolaktínových receptorov.

V období **galaktopoézy podanie prolaktínu** laktujúcim dojniciam neovplyvnilo tvorbu mlieka aj napriek niekoľkonásobnému zvýšeniu koncentrácie tohto hormónu v krvi. V porovnaní s neprežúvavcami, u prežúvavcov nebol zaznamenaný žiadny vzťah medzi koncentráciou prolaktínu v krvi a produkciou mlieka.

U **dojnic nie je prolaktín dôležitý pre galaktopoézu**, je dôležitý pre udržanie maximálnej produkcie mlieka. Na druhej strane **u králikov prolaktín má zreteľné**

galaktické účinky. Ovce a kozy sú viac závislé od koncentrácie prolaktínu v krvi a to predovšetkým ku koncu laktácie.

16.8.2 Rastový hormón (somatotropín, STH)

V súčasnom období nie je veľmi dobre známa úloha STH v regulácii laktogenézy. Počas celého obdobia gravidity u kráv je koncentrácia STH (hormón adenohipofýzy) pomerne stabilná s náhlym nárastom okolo pôrodu. To znamená, že ak má STH nejaký význam v laktogenéze u prežúvavcov, tak skôr v období okolo otelenia a následnej produkcie mlieka.

STH má významné postavenie v **regulácii galaktopoézy**. Koordinuje zmeny v telesných tkanivách a fyziologických procesov, ktoré podporujú syntézu laktózy, proteínu a tuku v mliečnej žľaze. Rastový hormón je nevyhnutný pre udržanie laktácie. Jeho účinok sa využíva aj v praxi, kde napr. v USA sa plošne využíva (injekčné podávanie dojniciam) pri zvyšovaní produkcie mlieka. Injekčné podanie STH stimuluje produkciu mlieka v rozsahu od 6 – 35%, pričom STH je schopný udržať laktáciu aj pri vysokých teplotách, kedy dochádza k znižovaniu produkcie mlieka. Dokonca aplikácia STH redukuje vylučovanie sušiny výkalmi až o 22 % a dusika o 26 % vo vzťahu k produkcii mlieka. Je tu teda pozorovaný pozitívny vplyv na životné prostredie.

Mechanizmus účinku. Rastový hormón stimuluje produkciu mlieka dvomi cestami: **a)** priamo ovplyvňuje množenie buniek, **b)** nepriamo zvyšuje účinnosť tvorby mlieka prostredníctvom regulácie metabolizmu. Okrem toho stimuluje činnosť srdca a zvyšuje prietok krvi vemenom.

Svoj fyziologický účinok na mliečnu žľazu uskutočňuje hlavne prostredníctvom regulácie sekrécie IGF (inzulínu podobný rastový faktor). Jeho význam v regulácii tvorby mlieka odráža prítomnosť IGF-I receptorov v mliečnej žľaze dojnic. Exogénne podanie STH preukazne zvyšuje hladinu IGF-I v plazme dobytky. Podanie IGF-I zvyšuje tvorbu mlieka. Pečeň je hlavným zdrojom cirkulujúceho IGF, ale nie všetky účinky STH na laktáciu sú výsledkom vplyvu na produkciu IGF pečeňou, pretože aj bunky stromy mliečnej žľazy, ako aj bunky epitelové sú schopné produkcie IGF-I.

16.8.3 Placentárny laktogén

U prežúvavcov podstatná časť rastu mliečnej žľazy prebieha v druhej polovici gravidity. Placentárny laktogén je hormón, ktorý produkuje placenta a je jedným z endokrinných faktorov podieľajúcich sa na raste mliečnej žľazy. Sekrécia laktogénu stúpa v strednom štádiu laktácie a maximálne koncentrácie sa objavujú tesne pred alebo v období pôrodu. Potom jeho koncentrácia prudko klesá.

16.8.4 Adrenokortikotropný hormón (ACTH) a glukokortikoidy

ACTH (hormón adenohipofýzy) svoj laktogénny účinok sprostredkovaná prostredníctvom stimulácie sekrécie glukokortikoidov z kôry nadobličiek. Podanie kortizolu iniciovalo laktogénu a v kombinácii s prolaktínom glukokortikoidy sa javia v tomto procese ešte efektívnejšie.

Kortizol v tkanive mliečnej žľazy indukuje diferenciaciu endoplazmatického retikula a Golgiho aparátu. Tento proces diferenciacie je nevyhnutný pre následnú stimuláciu syntézy kazeínu vyvolanú prolaktínom. Súčasná úroveň poznania zdôrazňuje význam kortizolu pri spolupôsobení s prolaktínom pri iniciácii procesu laktogénu.

Uvedené hormóny sú súčasťou aj regulačných mechanizmov ovplyvňujúcich **galaktopoézu**. Odstránenie nadobličiek (adrenalektómia) znižuje tvorbu mlieka, pričom podanie kombinácie gluko- a mineralokortikoidov obnovuje laktáciu výrazne lepšie ako podanie len jednej skupiny týchto kortikoidov.

Kortizol zohráva aj dôležitú úlohu pri udržovaní stálosti pevného spojenia (tight junction) v mliečnej žľaze, ktorého narušenie vedie k významnému presakovaniu laktózy z alveol do krvi a tým znižovaniu intenzity tvorby mlieka. Avšak, ak sa aplikujú vyššie dávky ACTH resp. kortizolu, dochádza k inhibícii tvorby mlieka.

16.8.5 Ovariálne steroidy

V období **laktogénu** je možné bližšie špecifikovať význam *estrogénov* a *progesterónu*. Zvýšená sekrécia **estrogénov**, ku ktorej dochádza počas puberty, ako aj počas prvej gravidity, je *nevyhnutná pre rast alveolárnych buniek*, ktoré sa takto následne v období laktogénu stávajú vnímavé k účinkom prolaktínu a glukokortikoidom pri regulácii expresie génu pre kazeín. Ak dôjde k vyčerpaniu estrogénov ešte pred ukončeným vývojom alveol,

prolaktín nie je schopný indukovať syntézu kazeínu. Okrem toho, podanie estrogénov zvieratám s dobre vyvinutým parenchýmom mliečnej žľazy, vyvoláva sekréciu mlieka. Tieto fyziologické účinky estrogénov na laktogézu sú sprostredkované aj stimulačným pôsobením estrogénov na sekréciu prolaktínu a glukokortikoidov.

Progesterón patrí svojim účinkom medzi hormóny, ktoré sa *negatívne* podieľajú na laktogéze. Napr. akútne zníženie progesterónu v krvi gravidných samíc okamžite indukuje tvorbu mlieka. Počas gravidity je u väčšiny druhov pomerne vysoká koncentrácia progesterónu v krvi udržiavaná sekrečnou aktivitou placenty. V tomto období progesterón stimuluje rast alveol a kanálikov v mliečnej žľaze. Vo všeobecnosti u samíc väčšiny druhov dochádza v období pred pôrodom k rýchlemu znižovaniu koncentrácie progesterónu. U dojnic dochádza k zníženiu hladín progesterónu v priebehu 24 – 48 hodín pred otelením, čo je vo veľmi dobrej súčinnosti s iniciáciou laktogény. *Znižovanie hladín progesterónu v období okolo pôrodu zohráva významnú úlohu pri iniciácii tvorby mlieka.*

Koncentrácia progesterónu v tkanive mliečnej žľazy odzrkadľuje koncentráciu v plazme. Ak dochádza k strate tohto hormónu z tkaniva, objavuje sa v tvorba laktózy. Progesterón sa viaže na receptory nachádzajúce sa v bunkách mliečnej žľazy. Okrem toho, progesterón súťaží o väzbové miesta určené pre glukokortikoidy. Keďže počas gravidity je koncentrácia progesterónu zvýšená, progesterón sa viaže na glukokortikoidné receptory a tým zablokováva ich laktogénny účinok prakticky počas značnej časti laktácie. Progesterón redukuje aj schopnosť prolaktínu stimulovať počet svojich vlastných receptorov ako aj znižovať väzbu estrogénu. V posledne uvedených prípadoch sa teda jedná o výrazne antilaktogénne účinky.

Z hľadiska regulácie **galaktopoézy** sa pohlavné hormóny výraznejšie v tomto procese nepodieľajú. Vyššie dávky estrogénov tlmia galaktopoézu. Estrogény v kombinácii s progesterónom majú výraznejší inhibičný účinok ako samotný estrogén. Inhibičný účinok estrogénov na syntézu mlieka je spôsobovaný strácaním myofibríl z myoepitelových buniek nachádzajúcich sa okolo alveol kontrakciou ktorých prebieha tzv. ejakcia mlieka. Tento fyziologický účinok estrogénov na myoepitelové bunky vysvetľuje ich inhibičný účinok na reflex ejakcie mlieka.

Ako už bolo uvedené, progesterón potláča laktogézu avšak ani vo veľkých koncentráciách nemá žiadny vplyv na tvorbu mlieka počas laktácie. Je to zapríčinené stratou receptorov pre progesterón v tkanive mliečnej žľazy počas laktácie. Napr. u dojnic v období laktácie dochádza až k 75% poklesu počtu receptorov v porovnaní s obdobím laktačného klúdu. Okrem toho, progesterón má vyššiu afinitu k mliečnému tuku než k vlastným

receptorom. Z tohto dôvodu, mliečny tuk v sekrčných bunkách, môže viazať progesterón a takto rušiť jeho biologickú aktivitu. Táto skutočnosť sa využíva na zisťovanie ruje resp. gravidity u kráv, pretože je tu vysoká korelácia medzi obsahom progesterónu v krvi a mlieku.

16.8.6 Tyroidné hormóny

Tyroidné hormóny patria medzi základné hormóny potrebné pre maximálnu produkciu mlieka tj. zohrávajú významné postavenie v procese tvorby mlieka **galaktopoézy**. Tieto účinky exogénne podaných tyroidných hormónov boli najviac zdokumentované u dojníc, kde sa zistilo, že podanie tyroxínu zvyšuje úžitkovosť až o 27 %.

Počas laktácie sa hladina tyroxínu v krvi ako aj intenzita sekrécie tohto hormónu mení v negatívnom vzťahu k produkcii mlieka. Zároveň sa zistilo, že aj medzi zvieratami líšiacimi sa úrovňou produkcie mlieka, je hladina tyroxínu nižšia u kráv s vyššou produkciou.

16.8.7 Inzulín

V období **laktogenézy** je inzulín spolu s IGF-1 dôležitý pri vychytávaní glukózy, ktorá je nevyhnutná pri syntéze laktózy. Postavenie inzulínu, ako anabolického hormónu, v regulácii sekrécie mlieka v období laktácie (**galaktopoézy**) je paradoxné. Na jednej strane nedostatočná sekrécia inzulínu znižuje tvorbu mlieka a na strane druhej jeho exogénne podanie má rovnaký účinok. Ak spolu s inzulínom je podaná glukóza, tvorba mlieka sa obnoví. Inzulín stimuluje vychytávanie glukózy periférnymi tkanivami, čím sa z krvi stráca jeden z dôležitých prekursorov tvorby mlieka. Avšak u prežúvavcov je vychytávanie a utilizácia glukózy ako aj iných energetických zdrojov z krvi do mliečnej žľazy menej závislá od účinku inzulínu v porovnaní s monogastrami. Z tohto dôvodu nie je primárny účinok inzulínu počas laktácie priamo realizovaný na úrovni mliečnej žľazy ale na úrovni iných tkanív, kde využívanie glukózy je potláčané.

16.8.8 Glukagón

Fyziologický účinok glukagónu je opačný ako účinok inzulínu, to znamená, glukagón stimuluje glykogenolýzu a glukoneogenézu. Hoci jeho účinok v **galaktopoéze** nebol priamo testovaný, na základe jeho zmien v krvi v období po otelení je možné sa domnievať, že aj glukagón zohráva určitú úlohu v regulácii tvorby mlieka na začiatku laktácie. Na

začiatku laktácie dochádza k zvyšovaniu koncentrácie glukagónu a k znižovaniu pomeru inzulín : glukagón, čím sa vytvárajú predpoklady pre tvorbu mlieka.

16.8.9 Oxytocín

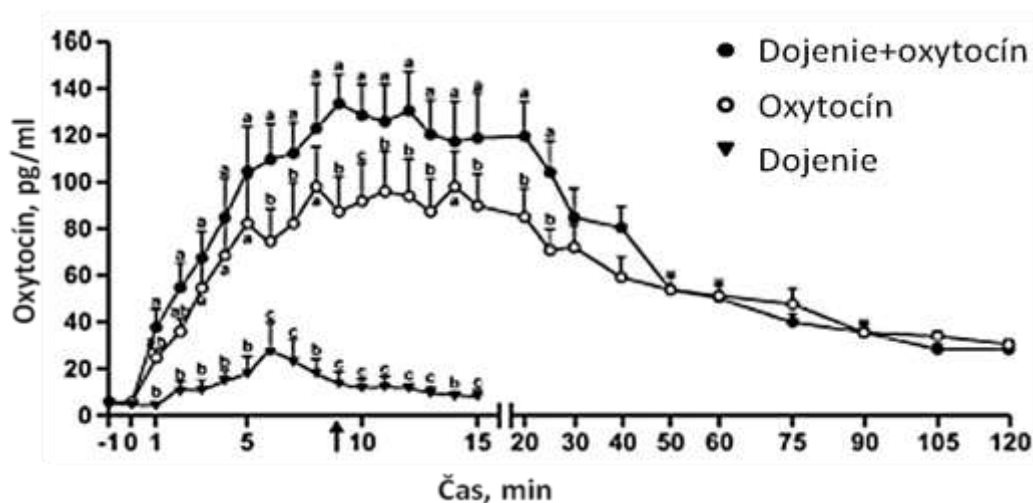
Doposiaľ bolo publikovaných množstvo prác, ktoré sledovali vplyv oxytocínu na produkciu mlieka a jeho zloženie. Tieto práce predovšetkým vychádzali z jeho biologického účinku pri vytlačovaní mlieka z alveol a takto zvyšovaní úžitkovosti. Nie je však jasné, či zvyšovanie úžitkovosti je vyvolané aj zmenou metabolizmu buniek a takto ich zvýšenej sekrécnej aktivity alebo je to výsledkom len silnejšej kontrakcie alveol bez priameho vplyvu na aktivitu sekrécnych buniek mliečnej žľazy. V každom prípade oxytocín má významné postavenie v **galaktopoéze**.

Uvádza sa, že **injekčné podanie oxytocínu** preukazne zvyšuje produkciu mlieka v prípade, že sa aplikuje tesne pred dojením. Pozitívny vplyv oxytocínu sa však výraznejšie prejavuje až v období po dosiahnutí maximálnej úžitkovosti. Aplikácia oxytocínu neovplyvnila množstvo tuku a proteínov v mlieku ani na zdravotný stav zvierat. Zistené zvýšenie produkcie mlieka podľa niektorých autorov súvisí s kompenzáciou znižovania citlivosti neuroendokrinného reflexu uvoľňovania oxytocínu v priebehu laktácie a tiež s priaznivým vplyvom dôkladnejšieho vyprázdňovania vemena. Objavujú sa aj práce, kde podaný injekčne oxytocín mierne zvyšuje mliečnu úžitkovosť, obsah tuku, a znižuje obsah proteínov a objem reziduálneho mlieka. Vo všeobecnosti sa udáva, že pozitívny vplyv oxytocínu na produkciu mlieka nie je vyvolaný zmenou metabolizmu sekrécnych buniek ale len dôkladnejším vyprázdňovaním vemena. Okrem tejto hlavnej fyziologickej funkcie pri vyvolaní ejakčného reflexu, môže exogénne podaný oxytocín pozitívne ovplyvňovať životaschopnosť sekrécnych buniek a tak predlžovať laktáciu. **Oxytocín znižuje involučné procesy** v sekrécnych bunkách mliečnych alveol.

Z praktického pohľadu sa oxytocín využíva pri tzv. poruchách ejakcie mlieka, kedy dojnica nespustí mlieko. Injekčne podaný oxytocín vyvolá ejakciu mlieka, čím dôjde k vydojeniu takýchto kráv a predovšetkým prvôstok na po otelení. V tejto súvislosti sa v praxi nielen u nás ale aj v zahraničí objavujú dotazy ohľadom vzniku závislosti dojnice na dlhodobom podávanom oxytocínu. Otázne je, či chronické podávanie exogénneho oxytocínu znižuje uvoľňovanie endogénneho oxytocínu ako aj to, či dochádza k zníženiu citlivosti účinku oxytocínu vo vemene v dôsledku zníženia počtu oxytocínových receptorov. Zistilo sa, že dlhodobé podávanie oxytocínu nevyvolalo útlm sekrécie endogenného oxytocínu.

Po vysadení podávaného oxytocínu dochádza k miernemu oslabeniu reflexu ejakcie mlieka a to len pri prvom dojení, čo sa prejavuje nárastom objemu reziduálneho mlieka. Zistenia uvedené na obrázku 79 poukazujú na reakciu organizmu kráv na dlhodobé podávanie oxytocínu so záverom, že exogénny oxytocín nespôsobuje žiadne negatívne spätné väzby podieľajúce sa na vzniku reflexu ejakcie mlieka.

Obrázek 79: Dynamika zmien hladín oxytocínu počas dojenja (Dojenie), a po i.m. podaní oxytocínu počas dojenja (Dojenie+oxytocín) a bez dojenja (Oxytocín). Oxytocin i.m. podany v čase 0 min. (Mačuhová et al., 2004).



Podávanie **vysokých dávok oxytocínu** dojniciam znižuje obsah laktózy v mlieku a dokonca výrazne **potláča tvorbu mlieka**. Ak sa však mlieko okamžite vydája, intenzita presakovania laktózy do krvi sa znižuje a zmierňuje sa strata mlieka. Mechanizmus presakovania laktózy do plazmy predstavuje otvorenie tesného spojenia (**tight junction**) medzi epitelovými bunkami v odpovedí na akumuláciu mlieka v mliečnej žľaze počas dlhého intervalu medzi dojeniami, čo sa najviac pozoruje v období okolo pôrodu a po odstave mláďat. Vysoké dávky oxytocínu svojím účinkom navodzujú vo vnútri sekrečného epitelu tlakové pomery, ktoré narušujú integritu tight junction. Tesné spojenie sa nachádza v blízkosti apikálnych pólov susedných buniek a oddeľuje apikálny povrch buniek od intracelulárneho priestoru. Tento typ spojenia predstavuje splynutie navzájom priliehajúcich vonkajších listov cytoplazmatických membrán susedných buniek. Tesné spojenie je zodpovedné za priepustnosť pre tekutiny. Ak dôjde k poškodeniu tesného spojenia v mliečnej žľaze v dôsledku akumulácie mlieka pri nadmerne dlhých intervaloch dojenja, dochádza k zvyšovaniu koncentrácie laktózy v plazme a znižovaniu produkcie mlieka.

16.8.10 Kalcitonín

K uvoľňovaniu kalcitonínu dochádza z parafolikulárnych buniek štítnej žľazy ako odpoveď na zvyšujúcu sa koncentráciu vápnika v krvi. Exogénne podaný kalcitonín, obzvlášť v priebehu laktácie, zabraňuje zvyšovaniu koncentrácie vápnika a fosforu v krvi prostredníctvom inhibície uvoľňovania vápnika a fosforu z kostí. O tom, že kalcitonín môže mať určitý vzťah ku galaktopoéze poukazujú aj jeho koncentrácie v krvi, kde počas laktácie sa zisťujú vyššie hodnoty, ako počas obdobia laktačného kľudu. Kalcitonín zohráva dôležitú úlohu pri udržovaní vápnika a fosforu, čo je obzvlášť dôležitá funkcia z pohľadu značného prenosu týchto látok z krvi do mlieka.

16.8.11 Parathormón

Parathormón (PTH) je produkt prištítnych teliesok, ktorý sa uvoľňuje pri nedostatku vápnika, napr. na začiatku laktácie, kedy dochádza k zvýšeným stratám vápnika z krvi v dôsledku jeho transportu do mlieka. V tomto období zvýšené hladiny PTH znižujú straty vápnika močom, stimulujú mobilizáciu vápnika z kostí ako aj tvorbu 1,25 dihydroxykalciferolu z vitamínu D₃, ktorý zvyšuje transport vápnika z krmiva v tenkom čreve a stimuluje transport vápnika z krvi do mlieka. Parathormón spolu s 1,25 dihydroxykalciferol D₃ takto zohrávajú významnú úlohu pri homeostáze vápnika v krvi a tým celkovej výkonnosti laktácie – **laktogenézy a galaktopoézy**. Regulácia homeostázy vápnika v krvi dojníc je do značnej miery ovplyvnená stálosťou vnútorného prostredia. Napr. metabolická alkalóza, ku ktorej dochádza na začiatku laktácie, negatívne ovplyvňuje citlivosť buniek kostí a obličiek k účinkom PTH, čím sa narušuje nielen stálosť koncentrácie vápnika v krvi ale aj tvorba 1,25 dihydroxykalciferolu. Vzniká tzv. pôrodná paréza (mliečna horúčka).

Bunkami mliečnej žľazy počas laktácie je tvorená látka s podobnými účinkami ako má parathormón a nazýva sa **parathormón-podobný faktor** (PTHrP). Mliečne bunky vylučujú uvedený faktor do krvi a mlieka. Tento faktor počas laktácie ovplyvňuje nesorpčnú aktivitu kostí. Jeho podanie stimuluje vychytávanie vápnika, fosforu a magnézia bunkami mliečnej žľazy a objavuje sa aj v mlieku.

16.9 Autokrinná regulácia tvorby mlieka

Pre pochopenie významu pravidelného vyprázdňovania vemena pre udržanie laktácie v súvislosti s chovateľskými zásahmi pri strojovom dojení (frekvencia dojenia, manipulácia s dojniami, technika a technológia dojenia a pod.) je potrebné popísať mechanizmus autokrinnej regulácie tvorby mlieka vo vemene dojníc. *Z tohto dôvodu je autokrinná regulácia tvorby mlieka stále aktuálnym námetom pre výskum sekrečnej aktivity mliečnej žľazy vo vzťahu k postupom a spôsobom získavania mlieka.* Pochopenie mechanizmu súvisiaceho s autokrinnou reakciou mliečnej žľazy na zmeny frekvencie získavania mlieka z vemena, ako aj význam kompletného vydojenia môže prispieť k ďalšiemu zefektívňovaniu organizácie práce pri strojovom dojení kráv, ako aj limity tvorby mlieka v mliečnej žľaze.

Autokrinná (autonómna) regulácia tvorby mlieka je v pozornosti výskumníkov už niekoľko rokov. Jedna z prvých teórií autokrinnej regulácie tvorby mlieka bola založená na objavení tzv. hormonálnej látky bielkovinovej povahy v mlieku pod názvom **spätnoväzbový inhibítor laktácie (feedback inhibitor of lactation - FIL)**. Pozitívny vplyv častejšieho dojenia kráv na produkciu mlieka sa vysvetľoval elimináciou negatívneho vplyvu látky FIL v prítomnosti sekrečných buniek alveol. Preto sa negatívnejšia reakcia pri zníženej frekvencii dojenia na tvorbu mlieka kráv s malou cisternou vysvetľovala práve prostredníctvom pôsobenia autokrinnej spätnej väzby látky FIL v mliekom preplnených alveolách. Inými slovami povedané, čím menej mlieka odtekalo z alveol do cisterny, tým menej mlieka sa tvorilo. Zistilo sa, že časté odstraňovanie mlieka len z cisterny kôž prostredníctvom katétrov v ceckových kanálikoch nespôsobilo zvýšenie produkcie mlieka. V inej práci s polvemennou technikou sa zistil preukazný nárast produkcie mlieka v tej polovici vemena, z ktorej mlieko v priebehu 24 hodín vytekalo cez katétre nepretržite v porovnaní s tou časťou, kde sa mlieko vydojilo až po 24 hodinách. V množstve alveolárneho mlieka rozdiel nepozorovali. Rozdiel bol zaznamenaný len v množstve cisternového mlieka, tj. mlieka ktoré vyteklo z alveol. Je potrebné však poznamenať, že pri dlhom, až 24 hodinovom intervale medzi dojeniami už dochádza k značnému napĺňaniu alveol a cisterny a tým k zvýšenému spätnému tlaku mlieka na sekrečné bunky alveol. Z tohto aspektu je ťažké tieto dva experimenty porovnať pretože prvý sa realizoval na kozách a druhý na dojniciach. Určitým vysvetlením rozdielnych reakcií môže byť rozdielna veľkosť objemu cisterny k objemu sekrečného tkaniva vo vemene kôž a dojníc na kontinuálny odtok mlieka z cisterny.

Aj keď nepriamo, o autokrinnej regulácii sekrecie mlieka sa zmieňujú aj iní autori. Výskum sa orientoval na možný vplyv spôsobu získavania mlieka (ručné, strojové dojenie)

na jeho zloženie. Pri ručnom dojení jednej štvrtky a strojovom dojení ostatných troch štvrtkách v priebehu 14 dní sa zistilo zvýšenie množstva nadojeného mlieka z ručne dojenej štvrtky. Predpokladajú zvýšenú aktivitu sekrečných buniek mliečnej žľazy pri ručnom dojení súvisiacu s prítomnosťou lokálneho faktora, ktorý by mal povahu stimulátora alebo inhibítora tvorby mlieka. Či tento regulačný mechanizmus zahŕňa účinky hore uvedeného hormónu FIL, alebo ide o iný mechanizmus nie je stále celkom jasné.

Význam FIL látky pri autokrinnej regulácii tvorby mlieka sa v súčasnom období ako mechanizmus z vedeckej literatúry začal postupne vytrácať. Pochybnosti nad existenciou látky FIL sa v literatúre spomína to, že uvedenú látku popísali len v jednom laboratóriu a doposiaľ, aj napriek zvýšenému úsiliu viacerých laboratórií vo svete, sa jej existencia nepotvrdila. Autokrinná regulácia tvorby mlieka však svoje vedecké zdôvodnenie pravdepodobne má. Nezávislé laboratória potvrdili existenciu **plazmínom uvoľneného regulačného peptidu**. Ide o aktivitu plazminogen-plazminového systému v mlieku (enzymatický mechanizmus v mlieku, ktorý vedie k rozpadu hlavného proteínu v mlieku – kazeínu). Tento enzymatický komplex vyvoláva **rozpad β -kazeínu za vzniku produktu (frakcia 1-28)**, napríklad k zvýšenej aktivite komplexu dochádza pri stresovej záťaži. Frakcia 1-28 je blokatorom draslíkových kanálov v apikálnej membráne sekrečných buniek alveol. Význam aktivity draslíkových kanálov pre tvorbu mlieka je takto podstatný. Objem mlieka vo vemene prežúvavcov je určovaný zo 40 % prítokom osmoticky viazanej vody do alveol v dôsledku sekrécie iónov draslíka, sodíka a chlóru, pričom zvyšný objem vody v mlieku je určovaný osmotickým účinkom vytvorenej laktózy. Na základe týchto zistení sa v súčasnosti viac akceptuje mechanizmus založený na účinku regulačného peptidu pochádzajúceho z enzymatickej aktivity plazmínu, ktorý ovplyvňuje aktivitu draslíkového kanálu a tým aj prestup iónov podieľajúcich sa na osmotických pomeroch v dutine alveol a tým aj prestupe vody do dutiny alveoly.

Ďalším mechanizmom ovplyvňujúci tvorbu mlieka na úrovni vemena (štvrtky) je **transkripcia genetickej informácie**. Uvedený mechanizmus vychádza z genetických predpokladov pre produkciu mlieka, tj. expresia génov spojených lokálne s mliekovou úžitkovosťou. Predpokladá sa, že epigenetické mechanizmy podliehajú akútnym zmenám v mliečnej žľaze a expresii génov v mliečnej žľaze dojnic. Ak napr. na začiatku laktácie, kedy je tvorba mlieka prioritou organizmu, sa na mliečnu žľazu kladú nižšie nároky na tvorbu mlieka (dojenie 2x denne) na akú je v skutočnosti mliečna žľaza nastavená, dochádza k útlmu tvorby mlieka. Naopak, ak sa dojením 4x denne zvyšujú požiadavky na tvorbu mlieka, mliečna žľaza sa im prispôbi. Zistilo sa, že obdobie od prvého do 21 dňa laktácie je

obdobím, kedy dochádza k vývinu vnútorných požiadaviek organizmu na intenzitu tvorby mlieka. Konštatuje sa, že čím väčšie požiadavky na tvorbu mlieka sú v tomto období kladené na mliečnu žľazu, tým viac mlieka sa vytvorí počas celej laktácie a to aj neskôr po prechode na dojenie 2x denne. Pravdepodobne tu dochádza k tzv. „**laktačnému imprintingu**“ pre celé ďalšie obdobie laktácie.

16.10 Zasušenie a involúcia mliečnej žľazy

Vplyvy obdobia laktačného kl'udu (zasušenie mliečnej žľazy) na produkciu mlieka a zdravie mliečnej žľazy sú veľmi významne ovplyvnené celkovou úrovňou riadenia chovu. Je potrebné veľmi dobre poznať odpovede na otázky - čo je to obdobie zasušenia, prečo je toto obdobie veľmi dôležité, čo sa odohráva vo vemene, a ako toto obdobie ovplyvňuje budúcu laktáciu. Okrem toho, sú tu otázky týkajúce sa zdravia vemena. Prečo na začiatku a na konci laktácie je najviac problémov s infekčným ochorením mliečnej žľazy, ako tomu zabrániť resp. dostať pod kontrolu?

Involúcia mliečnej žľazy predstavuje obdobie znižovania produkcie mlieka a laktačného kl'udu, ktoré je pre nasledovnú produkciu mlieka po otelení nevyhnutné. Počas tohto obdobia dochádza k prestavbe sekrečného epitelu, k obmene starnúcich buniek a zvýšeniu počtu epitelových buniek, čo je základ pre produkciu mlieka v nasledujúcej laktácii. Najcitlivejšie na priebeh involúcie sú dojnice, pretože produkcia mlieka je veľmi intenzívna aj počas gravidity resp. dokonca aj tesne pred otelením. Vo všeobecnosti sa odporúča, aby napr. u dojníc sa **obdobie zasušenia** pohybovalo v rozmedzí **45 – 50 dní** a aby nebolo kratšie ako 40 dní. Preukazne najviac mlieka vyprodukovali dojnice s dĺžkou zasušenia 60 dní. Odporúča sa, aby **prvôstkam** sa doba zasušenia predĺžila až na **65 dní**. **Krátke obdobie zasušenia** znamená podstatné zníženie produkcie mlieka v nasledujúcej laktácii. Pri nepretržitom dojení dochádza po otelení až k 50% zníženiu produkcie mlieka v porovnaní so zasušením 60 dní. **Za určitých podmienok výživy** je možné **skrátit'** obdobie zasušenia až na **28 dní**, kedy dochádza počas prvých 70 dní laktácie k zníženiu dennej produkcie približne o 12 % oproti 56 dennému zasušeniu. Pri skrátenom období zasušenia je dôležité poskytnúť dojniciam počas obdobia krátkeho zasušenia krmnu dávku rovnakej energetickej hodnoty ako počas prvých mesiacov laktácie.

Pri zasúšaní dojníc, obzvlášť vysokoprodukčných, je potrebné dodržať **určité zásady**:

- a) Počas niekoľkých dní pred zasušením vylúčiť z krmnej dávky koncentrované krmivo a znížiť príjem vody, čím sa zníži tvorba mlieka.

- b) Prestať dojiť zo dňa na deň a nie postupné znižovanie frekvencie dojenia.
- c) Aplikácia antibiotík do každej štvrtky vemena.
- d) Po prerušení dojenia dochádza k nárastu vnútrovemenného tlaku čo tlmí ďalšiu tvorbu mlieka. Neohmatávať vemeno, pretože dochádza k ejakcii mlieka a posilňuje sa tvorba mlieka. Vydojiť sa odporúča len v prípade pozorovanej silnej mastitídy – opuchy a zápal.

Spôsob zasúšania má rôzne modifikácie, ktoré sú výsledkom rôznych skúseností chovateľov, výskumu a podmienok chovu. Napr. pri bežne zaužívanom spôsobe redukcie frekvencie dojenia pred samotným zasúšaním (jedenkrát denne, jedenkrát za dva dni apod.) dochádza k preukaznému zvýšeniu počtu somatických buniek čo zhoršuje kvalitu mlieka. Doposiaľ nebol overený jednoznačne akceptovateľný postup zasúšania. V každom prípade je potrebné si uvedomiť, že involúcia predstavuje veľmi kritické obdobie vo vývine mliečnej žľazy, ktorému je potrebné venovať zvýšenú pozornosť.

Mechanizmus ako aj faktory, ktoré kontrolujú intenzitu úbytku buniek, sú predovšetkým:

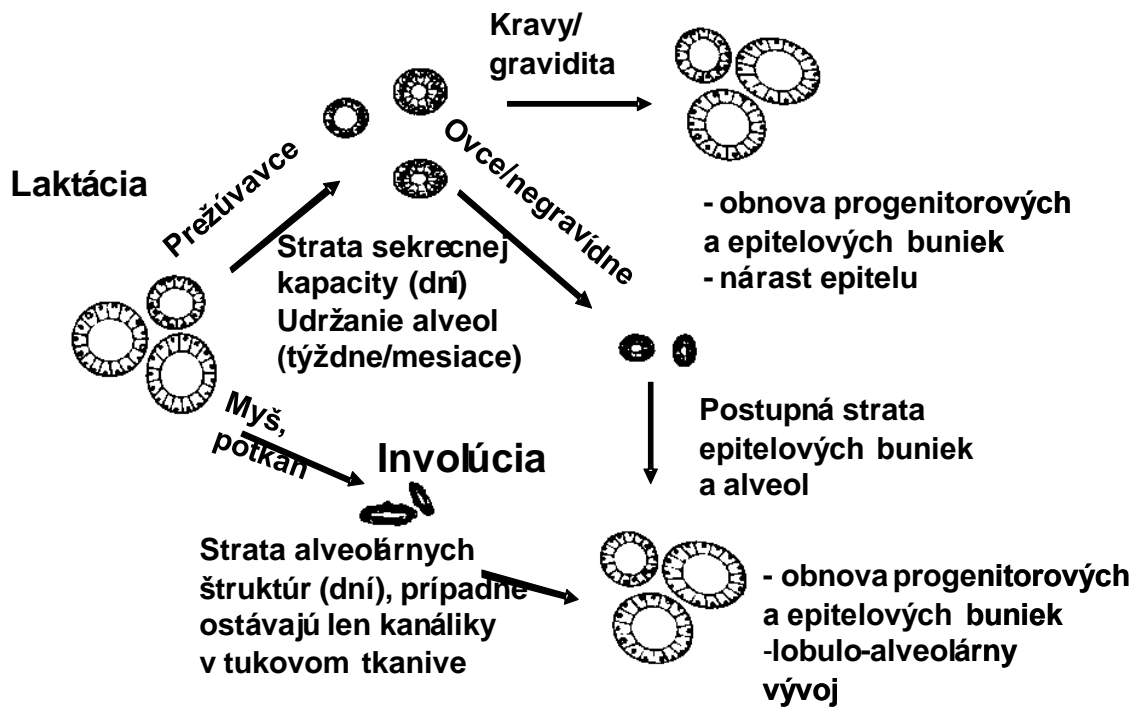
a) výživa, b) reprodukčný stav, c) galaktopoetické (mliekotvorné) hormóny - nízka hladina prolaktínu a rastového hormónu, d) zastavenie získavania mlieka, e) frekvencia získavania mlieka a účinnosť dojenia, f) lokálne faktory.

Fyziológia mliečnej žľazy počas obdobia zasúšenia sa značne odlišuje od tej, ktorá charakterizuje obdobie laktácie. Po zastavení získavania mlieka regulácia involúcie prebieha v dvoch štádiách:

1. V prvom štádiu **lokálne faktory** na úrovni sekrečného epitelu (akumulácia mlieka v alveolách) iniciujú involúciu. Tento proces sa môže zastaviť opätovným získaním mlieka.

2. Procesy involúcie v druhom štádiu sú však ireverzibilné (nie je ich možné vrátiť). V tomto období dochádza najprv k zníženiu hladiny galaktopoetických hormónov v krvi a potom k úplnej deštrukcii alveolárnych štruktúr ako aj masívnej strate alveolárnych buniek (**systemový účinok**) (Obr. 80). Involučné zmeny v alveolách nie sú také intenzívne vo vemena kráv ako pri bahniciach a potkanoch z dôvodu súbežnej gravidity a laktácie.

Obrázek 80: Priebeh zmien tvaru sekrécnej bunky a ich funkcie v závislosti od druhu zvierat'a. Zmeny tvaru buniek súvisia s produkciou mlieka, graviditou a súbežnou laktáciou (Akers, 1990).



Druhé štádium je možné rozdeliť do troch etáp:

- a) Aktívna involúcia,
- b) Obdobie rovnovážneho stavu,
- c) Opätovný vývoj mliečnej žľazy a tvorba kolostra.

A) Aktívna involúcia: Maximálna aktivácia procesu involúcie je pozorovaná v období zastavenia získavania mlieka a časovo prebieha asi 4 týždne. Zastavenie získavania mlieka vyvoláva tzv. stagnáciu tvorby mlieka v dôsledku štrukturálnych zmien v sekrétnom epiteli.

B) Obdobie rovnovážneho stavu je pri dojniciach veľmi krátke a často krát k nemu ani vôbec nedochádza. Výraznejšie je u oviec a zreteľné pri laboratórnych zvieratách. V uvedenom období je vemené vyplnené len veľmi malým objemom tekutiny, v ktorej sú základné zložky mlieka zastúpené len vo veľmi nízkej koncentrácii. Koncentrácia imunoglobulínov a laktoferínu je zvýšená ale nie na úroveň, akú je možné zistiť v 3. – 4. týždni zasušenia.

C) Opätovný vývoj mliečnej žľazy a tvorba mledziva predstavuje fázu v období zasušenia, kedy dochádza k prechodu mliečnej žľazy zo štádia kľudu do štádia laktácie. Toto obdobie sa začína asi 3 – 4 týždne pred pôrodom. Dochádza k intenzívnemu množeniu

sekrečných buniek v alveolách. Koncentrácia základných komponentov mlieka sa začína zvyšovať asi 2 týždne pred pôrodom a asi 3 – 5 dní pred pôrodom dochádza k značnému zvýšeniu ich tvorby. Základnou funkciou tohto obdobia je tvorba mledziva bohatého na imunoglobulíny, nevyhnutné pre stimuláciu a zabezpečenie obranyschopnosti (imunity) novonarodeného teľaťa. V tabuľke 10 uvádzame hodnoty zloženia mlieka a mledziva.

Tabuľka 10: Zloženie mledziva a mlieka prevažne plemena Holstein (Kertz, 2008).

Zložka	Mledzivo – Deň 1	Mledzivo – Deň 3	Mlieko
Sušina, %	23,9	19,6	12,7
Tuk, %	6,3	4,3	3,8
Bielkoviny, %	11,4	4,1	3,3
Kazeín, %	4,8	3,2	2,5
Laktóza, %	2,8	4,7	4,9
Minerálne látky, %	1,03	0,81	0,74
Albumín, %	0,9	0,7	0,5
Immunoglobulíny, %	5,9	1	0,09
Vitamin A, $\mu\text{g}/100\text{ml}$	240	74	34
Vitamin E, $\mu\text{g}/\text{g fat}$	80	31	15
Vitamin B ₁₂ , $\mu\text{g}/100 \text{ ml}$	4,9	2,4	0,6

16.11 Biochémia mliečnej žľazy

16.11.1 Biológia bunky laktujúcej mliečnej žľazy

Počas laktácie je sekrečná aktivita alveolárnej bunky veľmi vysoká. Cytoplazma je vyplnená veľkým počtom mitochondrií a cisternami granulovaného endoplazmatického retikula. Okrem toho je tu veľmi dobre vyvinutý Golgiho aparát, a sekrečné vezikuly obsahujúce kazeinové micely nachádzajúce sa v apikálnej časti bunky. Napučovanie (zväčšovanie) trans-pólov Golgiho cisterien je spôsobené osmotickým prívodom vody v dôsledku vysokej koncentrácie laktózy, ktorá sa syntetizuje vo vnútri cisterien Golgiho komplexu. Ďalej bunky majú veľmi dobre vyvinuté syntetické schopnosti pre tvorbu tukov a tiež majú jedinečné mechanizmy pre sekréciu tukov do dutinky alveoly - čoho výsledkom je

prítomnosť guľôčiek tuku v mlieku, ktoré predstavujú triglyceridové guľôčky obalené špecializovanou membránou.

Epitelové bunky v alveolách sú počas laktácie spájané navzájom pomocou apikálnych spojovacích komplexov (tight junction, gap-junction), ktoré bráni výmenu látok cez paracelulárny priestor medzi zložkami mlieka a krvnými kapilármi. Bazálna strana alveolárnych epitelových buniek sa dotýka myoepitelových buniek a bazálnej membrány, ktorá oddeľuje epitelové bunky od väzivovej strómy a cievneho systému.

Celkovo existuje niekoľko bariér pri prenose exogénnych látok z krvi alebo buniek väzivovej strómy do mlieka (McManaman a Neville, 2003):

- 1) membrány ciev a strómy,
- 2) bazálna membrána,
- 3) membrána bazálnej časti epitelových buniek,
- 4) paracelulárne spojovacie komplexy,
- 5) membrány Golgiho aparátu,
- 6) membrána apikálnej časti epitelových buniek.

16.11.2 Transport látok a sekrécia

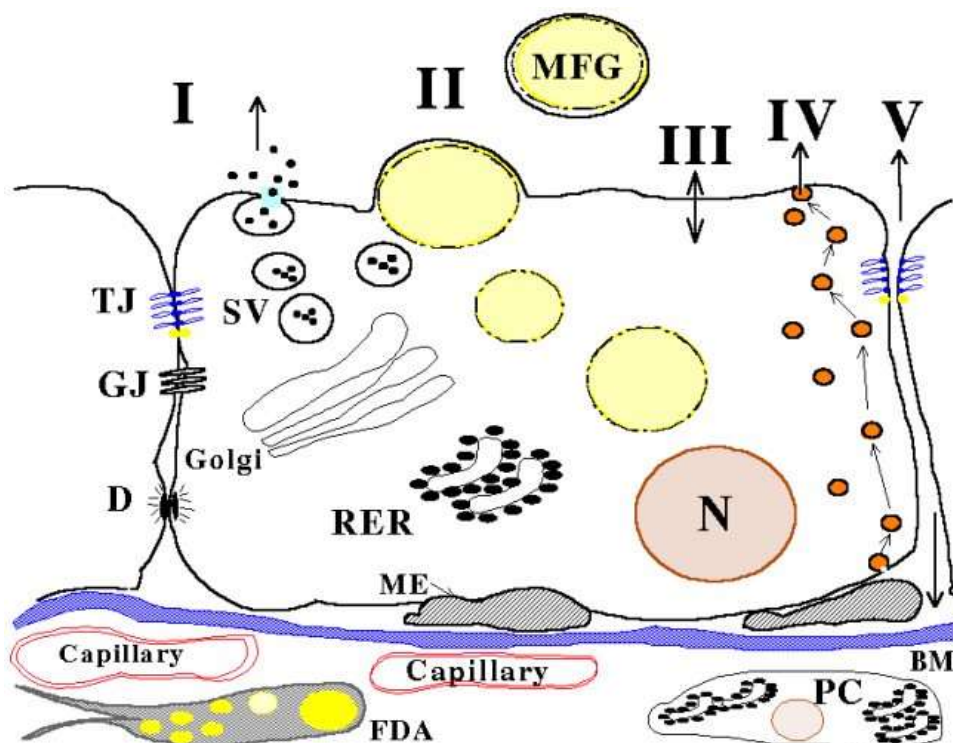
Zložky mlieka sa zo sekrécnej bunky do dutinky alveoly uvoľňujú dvomi spôsobmi: **transcelulárne** a **paracelulárne**. Tieto spôsoby je možné rozdeliť do piatich ciest (I – V), ktoré sú uvedené na obrázku. Prvé štyri cesty sú transcelulárne, a zahrňujú transport cez najmenej dve membránové bariéry. Piata cesta je paracelulárna a zahŕňa priamu výmenu intersticiálnych a mliečnych komponentov (zložiek) (Obr. 81).

Pre zložky mlieka, ktoré sa tvoria v sekrécnych bunkách, existujú dve cesty prenosu látok z bunky do dutinky alveoly. **Prvou cestou (exocytóza – I)**, ktorou sa transportujú hlavné proteíny mlieka, oligosacharidy, a ďalšie látky ako sú laktóza, citrát, fosfor a vápnik. Podobne ako v iných bunkách je mechanizmu exocytózy založený na tom, že v Golgiho aparáte sa tvoria sekrécne vezikuly, v ktorých je uložená vytvorená látka. Vezikuly sú potom transportované k apikálnej časti bunky, kde dochádza k splynutiu vezikuly s plazmatickou membránou a obsah sa vylúči do lúmenu alveoly. Zvláštnou charakteristikou tejto cesty v alveolárnych bunkách je to, že vo vezikulách sa nachádza vysoká koncentrácia laktózy, fosforečnanu, vápnika a citrátu.

Epitelové bunky mliečnej žľazy u väčšiny druhov majú veľmi dobre vyvinuté schopnosti pre syntézu, uchovávanie a vylučovanie tukov. Mliečny tuk, predovšetkým

triglyceridy a fosfolipidy sa tvoria v hladkom (agranulovanom) endoplazmatickom retikule v bazálnej časti bunky s mastných kyselín a glycerolu ako prekursorov. Novovytvorené tukové molekuly sa spájajú do malých obalených zásobných štruktúr nazývaných tukové telieska alebo cytoplazmatické tukové kvapôčky, ktoré sa spájajú a sú potom transportované k apikálnej plazmatickej membráne. Tu sa uvoľňujú do dutinky alveoly jedinečným mechanizmom (**druhá cesta – II**), ktorý je vlastný len epitelovým bunkám mliečnej žľazy. Apikálna membrána obalí a následne vypudí do dutinky alveoly tzv. tukové guľôčky bez toho, aby došlo k poškodeniu celistvosti bunky. Takejto forme sekrécie hovoríme apokrinná sekrécia. Fosfolipidová membrána tukových guľôčok zabraňuje ich spájaniu do veľkých kvapiek, ktorých prítomnosť v mlieku by negatívne ovplyvňovala vyprázdňovaniu mliečnej žľazy.

Obrázek 81: Schéma tvorby a prenosu zložiek mlieka v epitelových bunkách alveol. (McManaman a Neville, 2003). Vysvetlenie skratiek: SV - sekrécne vezikuly, RER - granulárne endoplazmatické retikulum, BM - bazálna membrána, N - jadro, PC - plazmatická bunka, FDA - tuková bunka so vyčerpanou zásobou tuku, TJ - tesné (tight) spojenie, GJ - gap spojenie, ME - myoepitelová bunka, MFG - tukové guľôčky.



Zložky mlieka, ktoré sa netvoria v epitelových bunkách, ale tie ich len do mlieka vylučujú, sa dostávajú do mlieka dvomi tiaz cestami. V poradí **tretia cesta (transcytóza – III)** predstavuje transport veľkého počtu makromolekulových látok, ktoré pochádzajú zo séra

alebo iných buniek. Patria tu: **a)** sérové proteíny ako imunoglobulíny, albumíny, transferín, **b)** endokrinné látky (hormóny) ako inzulín, prolaktín a estrofény, cytodíny, proteinové lipázy, imunoglobilín A.

Ďalší spôsob transportu predstavujú rôzne membránové transportné cesty (**štvrtá cesta – IV**), ktorými sa cez bazálnu a apikálnu membránu prostredníctvom špecifických transportných látok prenášajú ióny (sodík, draslík a chlórídy) a malé molekuly ako sú glukóza, aminokyseliny, a voda. Preto tento transcelulárny transport uvedených látok z krvi do mlieka vyžaduje prítomnosť špecifických transportérov, ktoré sa nachádzajú na bazálnej a apikálnej plazmatickej membráne, alebo na bazálnej membráne a Golgiho membránach.

Ďalší mechanizmus predstavuje paracelulárna cesta (**piata cesta – V**), ktorá umožňuje priamy vstup sérových (leukocyty) a intersticiálnych látok do mlieka, ale aj naopak vstup komponentov mlieka do krvi, napr. laktózy. Táto cesta je otvorená len počas gravidity, involúcie a zápalového procesu ako je mastitída. Počas laktácie je tento spôsob transportu uzavretý a to prostredníctvom tesného spojenia (tight junctions) nachádzajúceho sa medzi epitelovými bunkami.

Regulácie transportu látok prostredníctvom uvedených ciest je ovplyvňovaná funkčným stavom mliečnej žľazy a je priamo alebo nepriamo pod kontrolou hormónov a rastových faktorov.

16.11.3 Základné zložky mlieka a ich syntéza

Produktom mliečnej žľazy je mlieko, ktoré je zložené s viac než 100 komponentov. Tieto sa nachádzajú v mlieku buď vo forme roztoku, suspenzie (čiasťočky pevnej látky rozptýlené v kvapaline) alebo emulzie (kvapôčky jednej kvapaliny rozptýlené v inej kvapaline). Z tohto dôvodu sa udáva len približné zloženie mlieka. Základné zložky sekreту predstavujú - tuk, laktóza, bielkoviny, minerály, vitamíny, nebielkovinové dusíkaté látky a voda. Z pohľadu požiadaviek na živiny z krvi pri tvorbe mlieka sa mliečna žľaza od ostatných orgánov a tkanív výrazne odlišuje:

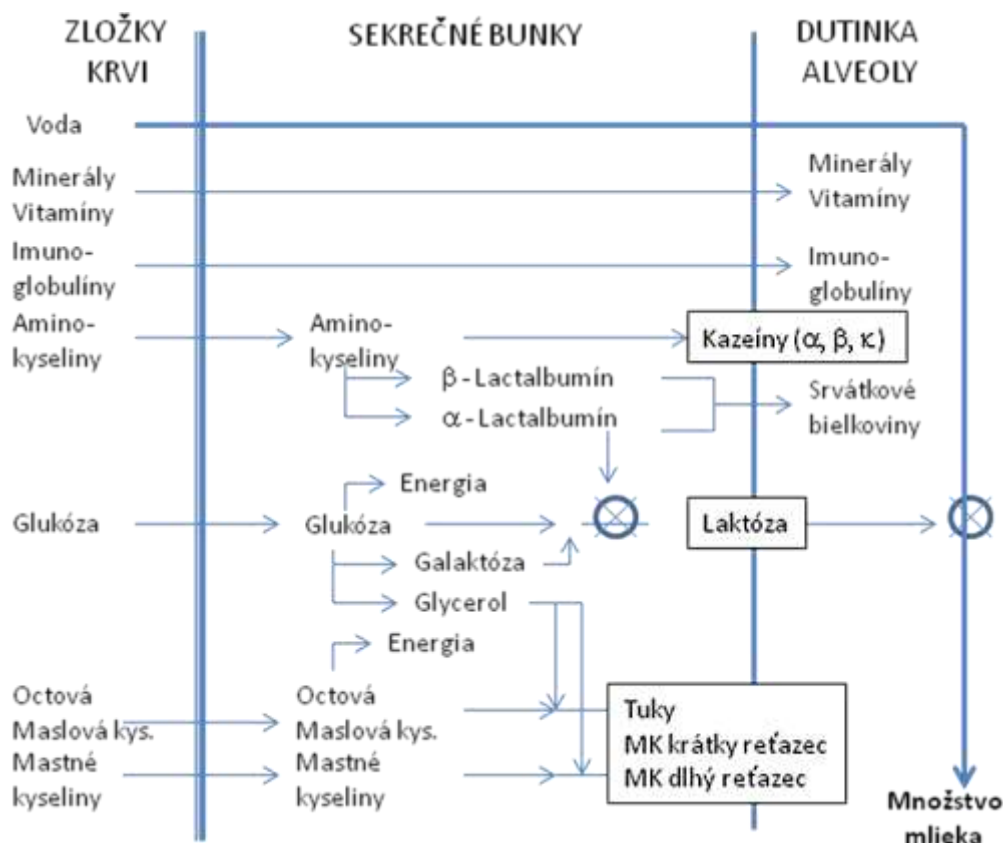
- a) neposkytuje žiadne výhody pre matku,
- b) má značné fyziologické požiadavky na živiny,
- c) a v rámci organizmu sa jej dostáva značnej priority pri prerozdeľovaní živín na úkor ostatných tkanív a orgánov, čo súvisí so zdravím jedinca.

Epitelové bunky nachádzajúce sa v alveolách každej mliečnej žľazy musia pri syntéze mlieka uskutočniť prinajmenšom tieto **tri hlavné procesy**.

- ⇒ **Prvým je schopnosť rozkladať látky** oxidáciou pre zabezpečenie energie na syntézu komponentov mlieka. Hlavnú úlohu tu zohrávajú mitochondrie.
- ⇒ **Druhým je syntéza komponentov mlieka**, látok ktoré sa v krvi nenachádzajú: tuky, väčšina proteínov a laktóza. K tomu je dôležitá schopnosť epitelových buniek selektívne absorbovať z krvi prekursory pre tvorbu zložiek mlieka. Syntéza mlieka si vyžaduje prítomnosť nevyhnutných látok, enzýmov a vhodné prostredie.
- ⇒ **Tretím je regulácia percentuálneho zloženia** tých komponentov mlieka, ktoré sa v mliečnej žľaze netvoria, tj. voda, vitamíny a minerálne látky.

Epitelové bunky si vyberajú z tkanivového moku živiny (prekursory) (Obr. 82), ktoré doň neustále privádzajú krvné cievy. Živiny sa transportujú a spracovávajú za účasti bunkových organel a potom sa sekret plynulo alebo etapovito vylučuje do dutinky alveol. Časť komponentov prechádza z tkanivového moku priamo cez epitelové bunky do mlieka rôznymi bunkovými mechanizmami či už aktívne alebo pasívne. Mlieko je komplexný sekret, ktorý pochádza z molekúl syntetizovaných epitelovými bunkami mliečnej žľazy a molekúl, ktoré sú transportované cez epitel z tkanivového moku (Obr. 82).

Obrázek 82: Schématicke zobrazenie tvorby zložiek mlieka (<http://babcock.wisc.edu/node/120>).



Proces tvorby mlieka je možné charakterizovať ako zložitý biologický dej, ktorý je ovplyvňovaný celým radom vonkajších a vnútorných faktorov. Proces tvorby mlieka je veľmi efektívny a vyžaduje si len 10 % energie, ktorá sa nachádza v spracovaných zložkách.

Bielkoviny (proteíny)

Obsah proteínov v mlieku je do značnej miery ovplyvnený druhom zvierat, avšak nie v takom rozsahu ako je to pri mliečnom tuku. Proteíny v mlieku obsahujú oveľa viac esenciálnych aminokyselín, než akákoľvek iná prírodná potravina. Bielkoviny mlieka predstavujú až 95 % všetkých dusíkatých látok v mlieku. Mlieko obsahuje niekoľko typov proteínov. Hlavným proteínom mlieka je kazeín (80 % z obsahu proteínov). Kazeín, ako hlavná mliečna bielkovina, je produktom syntézy mliečnej žľazy, okrem γ -kazeínu, ktorý je absorbovaný z krvi. Svojím aminokyselinovým zložením je dôležitým nutričným faktorom pre rast a vývoj mláďat. V kravskom mlieku rozlišujeme štyri varianty kazeínu: α -kazeín (45 – 55 %), κ -kazeín (8 – 15 %), β -kazeín (25 – 35 %), γ -kazeín (3 – 7 %).

Ďalej sa tam nachádzajú srvátkové bielkoviny (20 % z obsahu proteínov) ako α -laktalbumín (2 – 5 %) a β -laktoglobulín (7 – 12 %), ktoré sa tiež syntetizujú v mliečnej žľaze. V srvátke sa nachádzajú aj ďalšie proteíny ako albumín a imunoglobulíny, ktoré do mlieka prechádzajú z krvi. V mlieku sa nachádzajú aj antimikrobiálne proteíny ako: laktoferín, laktoperoxidáza, lyzozým, ktoré sa významne podieľajú pri ochrane vemena proti mastitíde, zabraňujú rastu baktérií počas skladovania.

Hlavnými prekursorami bielkovín mlieka sú voľné aminokyseliny z krvi a čiastočne aminokyseliny plazmatických bielkovín, ktoré sa v mliečnej žľaze rozkladajú. Mechanizmus tvorby väčšiny proteínov v mlieku prebieha podobne ako v iných bunkách v organizme, ktoré syntetizujú bielkoviny.

Mliečny tuk

Mliečny tuk sa v mlieku nachádza vo forme tukových guľôčok veľkosti od 0,1 do 15 μm (priemer) – emulgovaný stav. Tukové guľôčky alebo kvapky sú tvorené tenkou membránou, ktorej vlastnosti sa odlišujú od mliečneho tuku a plazmy. Membrána tukových guľôčok napomáha stabilizácii tukových guľôčok v emulzii vo vodnom prostredí akým je mlieko. Základnými zložkami mliečneho tuku sú triglyceridy, ktoré pozostávajú z voľných mastných kyselín pripojených esterovými väzbami na molekulu glycerolu. Zvyšnú časť (okolo 2%) tvoria diacylglyceroly, cholesterol, fosfolipidy a voľné mastné kyseliny. Tieto voľné mastné kyseliny pochádzajú z kŕmnej dávky dojníc alebo sú *de novo* vytvorené

v mliečnej žľaze. Mastné kyseliny s krátkym reťazcom (C4 – C14) pochádzajú z *de novo* syntézy a mastné kyseliny s dlhším reťazcom pochádzajú z kŕmnej dávky. Kyselina C16 pochádza z 50 % z kŕmnej dávky a z 50 % zo syntézy *de novo*. Tuk v mlieku patrí medzi zložky, ktoré majú značnú variabilitu z hľadiska obsahu a chemického zloženia a v značnej miere závisia od zloženia kŕmnej dávky a plemennej príslušnosti.

Mliečny tuk sa zo 75 % tvorí aktívnou činnosťou sekrečných buniek epitelu z nízkomolekulárnych mastných kyselín, z ktorých až 50 % pochádza z fermentácie v bachore. Pre tvorbu tuku sú potrebné nasledovné prekurzory: glukóza, acetát, β -hydroxymaslová kyselina, triglyceridy. Dojnice vyprodukujú až 2x viac tuku ako ho v potrave prijmu. Pri tukovosti mlieka 3,5 % je až 48 % energetickej hodnoty mlieka reprezentované obsahom tuku.

Základným zdrojom triglyceridov mliečneho tuku sú:

1. rozpad krvných lipidov, príjem tuku krmivom,
2. neosyntéza v epitelových bunkách mliečnej žľazy.

1. Krvné lipidy poskytujú až 40 – 60% mastných kyselín pre tvorbu mliečneho tuku. Mastné kyseliny pochádzajú z lipoproteinov s nízkou hustotou, ktoré sa tvoria v tenkom čreve alebo v pečeni. Okrem toho, aj chylomikróny, ktoré obsahujú mastné kyseliny z tenkého čreva, môžu byť ich zdrojom pre mliečnu žľazu. Mastné kyseliny, ktoré sa získali z lipoproteinov a chylomikrónov, sú ovplyvnené ich zdrojmi - tuková diéta a mobilizácia telesných tukových zásob.

2. Neosyntéza mastných kyselín s krátkym a stredne dlhým reťazcom sa uskutočňuje v epitelových bunkách mliečnej žľazy. Neosyntéza prebieha buď úplne od začiatku, alebo dochádza k syntéze nových molekúl mastných kyselín z prekurzorov absorbovaných z krvi. Základnými zdrojmi sú kyselina octová a β -hydroxymaslová. Tieto kyseliny sú produkty fermentačných procesov bachora. Glycerol mliečneho tuku pochádza z glycerolu, ktorý je súčasťou triglyceridov s dlhým reťazcom. Podstatná časť glycerolu je syntetizovaná v mliečnej žľaze z glukózy pochádzajúcej z krvi.

Laktóza

Laktóza (disacharid glukóza - galaktóza) predstavuje základný sacharid v mlieku. Jej prítomnosť v mlieku je dokumentovaná u väčšiny cicavcov a to v rozsahu od veľmi nízkych koncentrácií (medveď) až po značne vysoké koncentrácie (okolo 7 %, človek). Laktóza, ako hlavná osmotická zložka, reguluje presun vody do mlieka a tým určuje objem vytvoreného mlieka. Laktóza predstavuje produkt sekrečného epitelu mliečnej žľazy, ktorý ju

syntetizuje z glukózy a galaktózy. Zníženie prístupnosti glukózy pre mliečnu žľazu znamená nižšiu produkciu laktózy. Prekurzorom glukózy v krvi sú mastné kyseliny vznikajúce v procese bachorovej fermentácie (predovšetkým propionová) a čiastočne vzniká aj z glukoproteínov.

Glukóza je absolútne nevyhnutná pre tvorbu mlieka. Laktujúca mliečna žľaza spotrebuje až 60 – 85% glukózy nachádzajúcej sa v organizme. Okolo 45 – 60 % glukózy v krvi u prežúvavcov je syntetizovaná z kyseliny propionovej v pečeni. Na 40 – 55 % tvorby glukózy sa podieľa glukoneogenéza z nesacharidových látok. Vychytávanie glukózy mliečnou žľazou vysoko pozitívne koreluje s produkciou mlieka ($R = 0.93$).

Galaktóza sa tvorí z glukózy priamo v bunkách mliečnej žľazy a nie je prítomná v krvi. V bunkách sekrečného epitelu sa tieto dva cukry spájajú a vzniká tak laktóza (mliečny cukor). Kľúčovými enzýmami pri tvorbe laktózy je α -laktalbumín a galaktozyltransferáza, ktoré tvoria enzým *lactose syntetáza*.

Minerálne látky

Minerálne látky sa do sekrečných buniek privádzajú z krvi. Obzvlášť u vysokoprodukčných kráv sa kladú zvýšené nároky na metabolizmus vápnika, fosforu a horčíka. V mlieku sa nachádza až 12 krát vyššia koncentrácia vápnika, 9 krát fosforu a 5 krát horčíka v porovnaní s koncentraciami v krvi. Minerálne látky v mlieku poskytujú všetky nevyhnutné komponenty pre vývoj kostry novonarodených mláďat.

Z výživného hľadiska sa za dôležitý považuje obsah vápnika a fosforu. Z celkového obsahu sa asi 25 % vápnika, 20 % horčíka a 44 % fosforu nachádza v mlieku v rozpustnej forme, zatiaľ čo celkové množstvo ostatných hlavných minerálnych zložiek sa nachádza v rozpustnej forme. Vápnik a horčík v nerozpustnej forme sa nachádza v chemickej alebo fyzikálnej väzbe s kazeínom, fosforom a citrátom. Takáto väzba predstavuje mechanizmus, ktorý zabezpečuje mlieku vysoký obsah vápnika, a súbežne umožňuje udržiavať normálnu osmotickú rovnováhu s krvou. Pufrovacia kapacita mlieka je tvorená citrátmi, fosforom, bikarbonátmi a proteínmi. Tieto zložky napomáhajú udržiavať koncentráciu vodíka v mlieku na úrovni pH 6,6. Vápnik v mlieku pochádza z krmiva a kostí. Obsah vápnika v krvi je v rovnováhe s obsahom v kostiach.

Vitamíny

Vitamíny sú významnou zložkou mlieka, kde sa dostávajú priamo z krvi. Sekrečné bunky teda nie sú schopné syntetizovať vitamíny. Zdrojom vitamínov sú krmivá

a mikroorganizmy v bachore. Mlieko obsahuje vitamíny rozpustné ako vo vode (B vitamíny) tak i v tuku (A, D, E, K). Čerstvo nadojené mlieko obsahuje aj vitamín C. Jeho množstvo v mlieku nie je možné regulovať príjmom v potrave, pretože tento vitamín sa tvorí v organizme dojnice.

Vitamíny A a E sa netvoria bachorovou mikroflórou alebo organizmom a preto ich potreba je krytá od ich množstva prijatého v krmive. Vitamín A dodávaný krmivom sa nachádza vo forme β -karoténu, ktorý sa črevnými bunkami mení na vitamín A. Nárast obsahu vitamínu A resp. karoténu v kŕmnej dávke, napr. v letnom období počas pasenia dojníc, zvyšuje aktivitu vitamínu A v mlieku až 15 násobne. Obsah vitamínu D v mlieku v letnom období je výrazne vyšší ako v období zimy. Kolostrum je veľmi bohaté na vitamín A a tiež obsahuje od 3 do 10 krát viac vitamínu D ako mlieko. Vo veľmi nízkej koncentrácii sa v mlieku nachádza aj vitamín K, ktorého obsah nie je možné upraviť kŕmnou dávkou.

Vitamíny skupiny B tvoria mikroorganizmy bachora. Z tohto dôvodu zmeny obsahu vitamínu B v kŕmnej dávke neovplyvňujú jeho obsah v mlieku okrem riboflavínu. Obsah riboflavínu sa zvyšuje po prechode zo zimnej kŕmnej dávky na pastvu.

Imunoglobulíny

Imunoglobulíny, ktoré sa nachádzajú v mlieku, hlavne v mledzive, sú pre životaschopnosť novonarodeného mláďaťa prežúvavcov a ďalší vývoj jeho imunitného systému nesmierne dôležité. Tieto mláďatá nedostávajú počas intrauterinného vývoja imunoglobulíny cez placentu. Tá je pre tieto látky nepriepustná. Prijatím mledziva teľa prijíma obranné látky, ktoré zabezpečujú pasívnu imunitu proti nešpecifickým maštalným infekciám, proti ktorým by bolo mláďa bezbranné. Preto je potrebné zabezpečiť, aby novonarodené teľa prijalo mledzivo čo najskôr, najlepšie do dvoch hodín po uliahnutí. Koncentrácia imunoglobulínov v mledzivu sa v prvých 24 hodinách znižuje z 10 % na 0,1 %. Obsah imunoglobulínov v mlieku je ovplyvnený činiteľmi ako: plemenná príslušnosť, vek matky, počet laktácií, výživný stav, predčasný pôrod, štádium laktácie, zdravotný stav (mastitída) apod.

V mlieku sa nachádzajú aj biele krvinky, predovšetkým lymfocyty a makrofágy. Tieto bunky sa do mlieka dostávajú z krvi matky a určitú dobu sú veľmi vitálne. V mliečnej žľaze takto zabezpečujú ochranu proti bakteriálnej infekcii. Počet týchto buniek v mlieku poukazuje aj na zdravotný stav mliečnej žľazy predovšetkým v súvislosti s výskytom mastitíd.

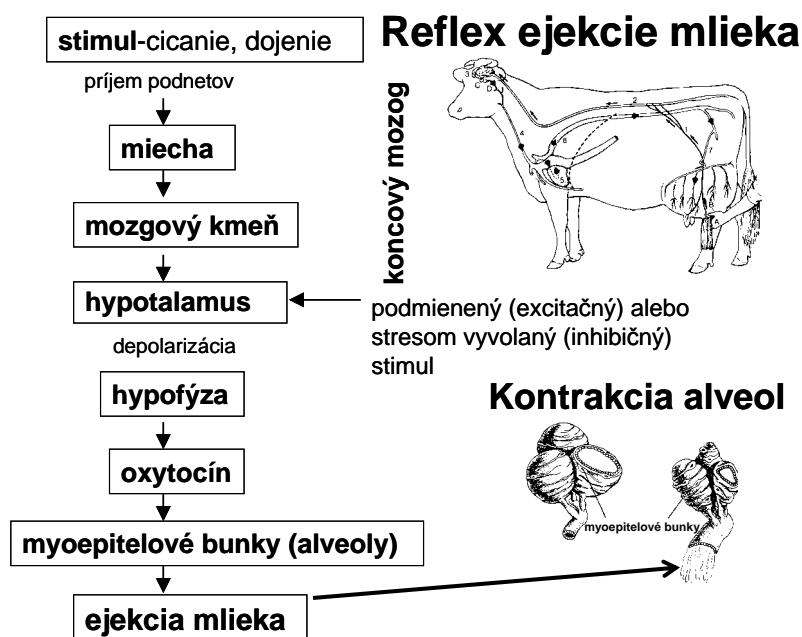
Surové mlieko je v zmysle legislatívy definované ako sekret mliečnej žľazy získaný nadojením od jednej kravy, ovce, kozy alebo byvolej kravy alebo od viacerých kráv, oviec, kôz alebo byvolích kráv, ktorý nebol zahriaty na teplotu vyššiu ako 40 °C, alebo nebol ošetrovaný iným spôsobom, ktorý má rovnocenný účinok ako zahriatie na teplotu vyššiu ako 40 °C.

16.12 Ejekcia mlieka

Ejekcia mlieka je vrodenný reflex a prebieha bez vedomej kontroly zvierat'a. K vzniku reflexu dochádza v dôsledku reakcie organizmu na dotykovú stimuláciu vemena. Reakcia organizmu predstavuje aktiváciu **neuro-endokrinného reflexného oblúku**. Výsledkom je uvoľnenie oxytocínu z neurohypofýzy do krvi a jeho fyziologický účinok na úrovni alveol mliečnej žľazy. Staršia literatúra sa zmieňuje aj o podmienenom uvoľnení oxytocínu u dojnic, napr. pravidelnosť dojenia, zvuk dojacej súpravy a pod. Súčasné výsledky výskumu potvrdili, že len stimulácia vemena vyvoláva uvoľnenie oxytocínu. Určité podmienené reflexy môžu pozitívne ovplyvňovať rýchlosť toku mlieka počas dojenia a stupeň vydojenia prostredníctvom relaxácie hladkosvalových vlákien vo vývodných kanálikoch vemena.

Mechanizmus neuroendokrinného reflexného oblúku vyvolávajúceho ejekciu mlieka sa skladá z dvoch častí. Jedna je **nervová** a druhá **hormonálna** (Obr. 83).

Obrázek 83: Schéma reflexu ejekcie mlieka u kráv. (Tančín et al., 2001, Schmidt a Van Vleck, 1974).



1. Nervová cesta: Mechanické vzruchy (A) z mliečnej žľazy (B) po stimulácii sú vedené cez aferentné nervové dráhy (1,2) do hypotalamu (3), presne do *nucleus supraopticus* a *paraventricularis*. Tieto magnocelulárne neuróny (C) pozostávajú z jadrového regiónu a sú cez aferentné axóny spojené s neurohypofýzou (D), ktorá uvoľňuje uložený oxytocín z neurohypofýzy do krvi. Aferentné nervové dráhy hypotalamu sa končia v zadnom laloku hypofýzy a týmto sa končí aj **nervová cesta** neuroendokrinného - reflexného oblúku. Súčasťou nervovej cesty je aj aktivita sympatika na úrovni vemena, ktorý sa podieľa na aktivite svalových vlákien vývodných kanálikov, ceckového zvierača a svalových vlákien nachádzajúcich sa v stenách cievneho systému vemena (regulácia prietoku krvi vemenom).

2. Hormonálna cesta predstavuje transport oxytocínu z neurohypofýzy krvným obehom do mliečnej žľazy (4,5,6,7). V mliečnej žľaze dochádza k naviazaniu oxytocínu na špecifické receptory a prenosu informácie do aktivity myoepitelových buniek. Následkom tejto väzby dochádza ku kontrakcii (stiahnutiu) myoepitelových buniek. V dôsledku kontrakcie buniek sa vytláča mlieko z alveol a malých kanálikov do vývodného systému a cisterny. Takýto presun mlieka sa prejavuje vzostupom vnútrovemenného tlaku (E). Čas, ktorý uplynie od uvoľnenia oxytocínu do krvi a jeho transport do vemena je okolo 30 – 40 sekúnd. Následný vzostup vnútrovemenného tlaku v cisterne však závisí od množstva mlieka v alveolách.

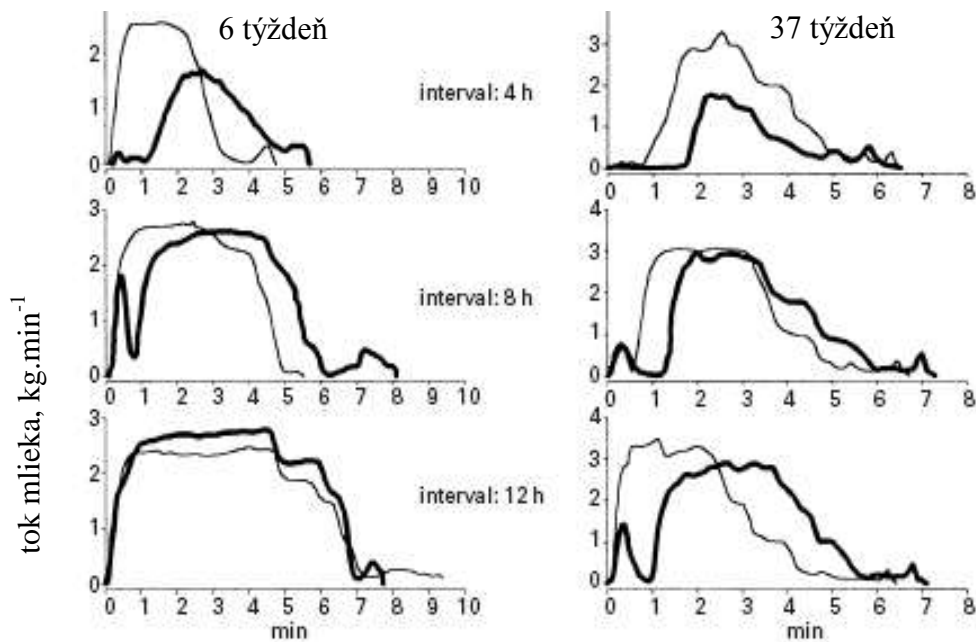
**Vyvolanie ejekcie mlieka je základnou podmienkou pre rýchle a úplne
vydojenie a dosiahnutie maximálnej produkcie dojnice!**

Aby došlo k vyvolaniu ejekcie mlieka musia hladiny oxytocínu v krvi dosiahnuť určité minimálne koncentrácie. Ejekcia mlieka sa uskutočňuje na **princípe tzv. prahovej hladiny**. To znamená, že k ejekcii mlieka dochádza po prekročení prahových hodnôt a potom už nezáleží na tom, aké je množstvo ďalej uvoľneného hormónu pokiaľ presahuje prahovú hodnotu. Princíp prahovej hladiny znamená, že nielen vyvolanie sekrécie oxytocínu nad prahovú hodnotu ale aj **udržanie zvýšených hladín oxytocínu počas celého dojenia** je dôležité pre rýchle a kompletne podojenie. Zvýšená hladina oxytocínu počas celého dojenia je udržiavaná **stimulačným pôsobením ceckovej gummy na tkanivo cecku**.

Ku koncu laktácie dochádza k predlžovaniu času potrebného na vyvolanie reflexu ejekcie mlieka. Sekrécia oxytocínu sa počas laktácie neznižuje ako sa predpokladalo.

Predlžovanie času vzniku ejakcie mlieka súvisí s menším objemom mlieka v cisterne a predovšetkým v alveolách, čo si vyžaduje viac času na odtok do cisterny. Dojnice v posledných mesiacoch laktácie (tiež dojnice pri dojení 3x denne) potrebujú dlhší čas od začiatku stimulácie do nasadenia dojacej súpravy. **Dĺžka prípravy vemena dojnice na dojenie** musí zohľadňovať stupeň naplnenia vemena mliekom (Obr. 84).

Obrázek 84: Dynamika toku mlieka v dvoch rozdielnych obdobiach laktácie v závislosti od stimulácie pred dojením. Tenká čiara - 1 min stimulácia pred dojením a hrubá čiara bez stimulácie (Hilger a Bruckmaier, 2001).



16.12.1 Poruchy reflexu ejakcie mlieka v procese dojenia

Vplyvom vonkajších podmienok chovu a dojenia a manipulácie so zvieratami môže dôjsť k vzniku porúch spúšťania mlieka. Poruchy reflexu ejakcie mlieka pred, resp. v priebehu dojenia majú za následok:

- a) predlžovanie času dojenia,
- b) zníženie nádoja,
- c) čiastočné alebo úplné zadržanie mlieka v mliečnej žľaze.

Nedostatočne vydojené mlieko spätne tlmí svoju vlastnú syntézu a zhoršuje sa jeho kvalita. Zadržané mlieko slúži ako zdroj výživy pre baktérie v dôsledku čoho sa zvyšuje riziko ochorenia mliečnej žľazy na mastitídu. Predlžovanie času dojenia zvyšuje riziko poškodenia hrotov ceckov, narúša pohodu dojnic a znižuje efektivitu resp. výkonnosť dojárne.

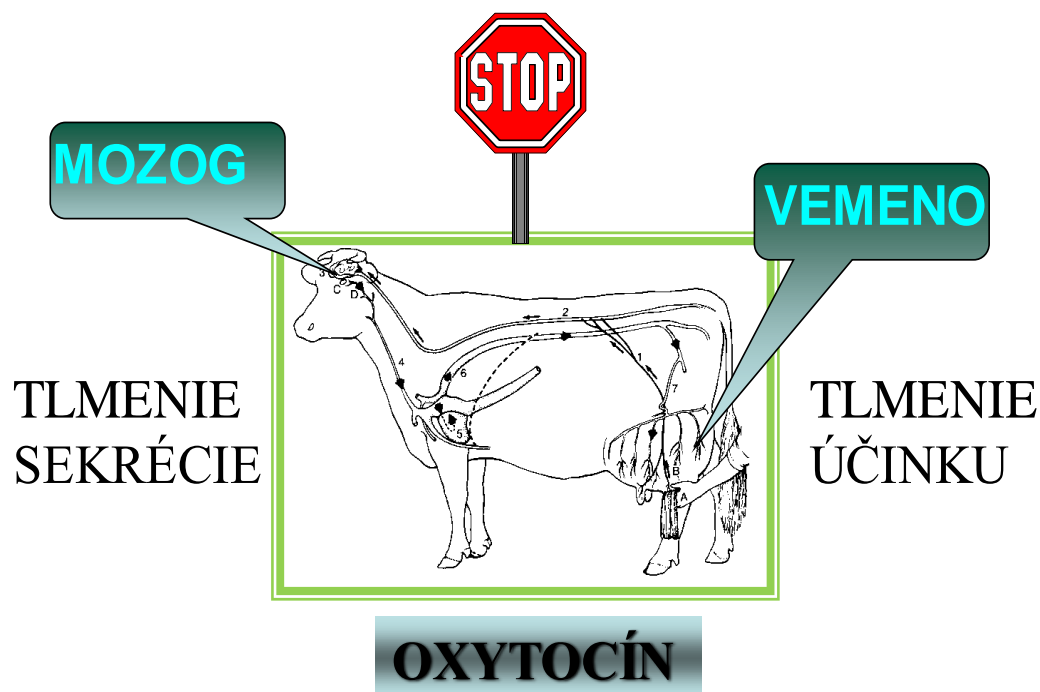
Vznik a priebeh reflexu ejakcie mlieka môže byť narušený dvoma rozdielnymi fyziologickými spôsobmi (mechanizmami). Prvý sa prejavuje na úrovni centrálnej nervovej sústavy tzv. **centrálne poruchy** a druhý vo vemene tzv. **periférne poruchy**.

Mechanizmus vzniku porúch ejakcie mlieka súvisí s pôvodom stresoru (Obr. 85).

a: Centrálne poruchy ejakcie mlieka sú vyvolané **zastavením uvoľňovania oxytocínu** z neurohypofýzy do krvi.

b: Periférne poruchy vznikajú na úrovni vemena, kedy aj napriek dostatočnému množstvu oxytocínu v krvi **nedochádza k presunu mlieka z alveol do cisterny**.

Obrázek 85: Princíp porúch ejakcie mlieka (Tančín et al., 2001).



V našej dostupnej literatúre sa stručne uvádza len mechanizmus periférnej inhibície ejakcie mlieka. Pri periférnych poruchách sa pozornosť literatúry sústreďuje na fyzikálne, chemické a biologické stresory. Je potrebné však zdôrazniť, že v **podmienkach praxe** jednou z najčastejších príčin zníženia až zastavenia toku mlieka sú práve **centrálne poruchy**. Pretože tieto poruchy sú zväčša vyvolané emocionálnymi stresormi, sú len v minimálnej pozornosti manažmentu a obsluhy. Dobrý chovateľ však musí tieto stresory odstraňovať alebo aspoň zmierňovať ich negatívny vplyv na samotný proces dojenja. Okrem fyziologických porúch sa uvádzajú aj anatomické poruchy. Anatomické dôvody porúch uvoľňovania mlieka boli

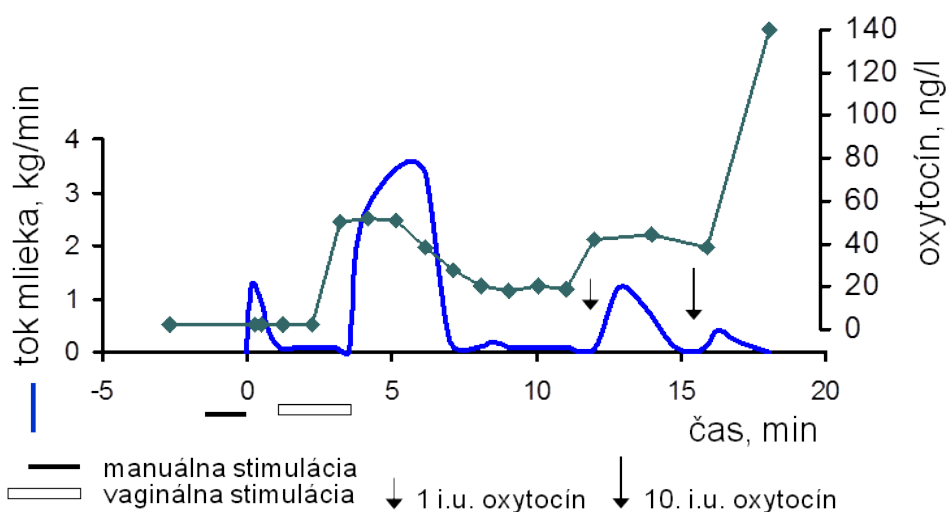
zistené v praktických podmienkach švajčiarskych fariem a to až do 27 % z dojníc, ktoré vykazovali nejaké poruchy ejakcie mlieka.

Centrálne poruchy

V predchádzajúcej kapitole sme uviedli, že oxytocín je do krvi uvoľňovaný z hypofýzy tj. z mozgu. Preto akékoľvek stresory prostredia zamestnávajúce činnosť mozgu odvracajú jeho pozornosť súvisiacu s uvoľňovaním oxytocínu počas dojenia. Centrálne poruchy sekrécie oxytocínu sú predovšetkým vyvolané **emocionálnymi vplyvmi**. Mnohé faktory chovu a manipulácie s dojnícami vyvolávajú emocionálny stres. Najčastejšie sa **centrálne poruchy** získavania mlieka **pozorujú pri nasledovných chovateľských opatreniach a situáciách**:

a) počas prvých niekoľkých dojení po otelení (obzvlášť problémové sú prvôstky, Obr. 86). Pri prvom dojení prvôstok dochádza k zadržaniu mlieka resp. zlému vydávaniu ako dôsledok zastavenia uvoľňovania oxytocínu do krvi. Prvôstka v tomto momente pravdepodobne nevie reagovať na masáž vemena a dojenie ale reaguje na vaginálnu masáž – imitácia pôrodu. Chovateľ by mal rešpektovať uvedenú skutočnosť. Pri prvom dojení prvôstok obsluha musí postupovať obzvlášť opatrne, bez dodatočných stresových vplyvov. Po kvalitnej príprave vemena na dojenie, ošetrovateľ musí pozorovať, či prvôstka spustila alebo nespustila mlieko. Pokiaľ prvôstka nespustila mlieko, dojacia súprava nesmie byť nasadená na vemene dlhšie ako 2 min. Pri problémových ďalších dojeniach je vhodné injekčne podať oxytocín.

Obrázek 86: Prvôstka po otelení s poruchou ejakcie mlieka. Nereaguje na manuálnu stimuláciu – žiadny oxytocín (Brukmaier a kol., 1992).



b) pri dojení v prítomnosti vlastných teliat resp. pri kombinovaní cicania a dojenja. Pri takomto chovateľskom zásahu dochádza už k vzniku emocionálneho stresu, kedy dojnica prirodzeným spôsobom reaguje na prítomnosť teľaťa. Prirodzenosť sa prejavuje tým, že dojnica počas strojového dojenja zastaví resp. len čiastočne uvoľňuje oxytocín do krvi z dôvodu zadržania mlieka pre potreby mláďaťa. Preto pri takomto spôsobe chovu kráv v prvých dňoch po otelení musí dojič po nasadení dojacej súpravy sledovať či dojnica pustila alebo nepustila mlieko a zbytočne ju nedojiť na prázdno.

c) po odstave teliat, predovšetkým po dlhodobjšom spoločnom pobyte matky a mláďaťa. Pri odstave teliat od matky (v systéme chovu popísanom v bode b) môže pokračovať pri prvom dojení po odstave problém s ejakciou mlieka v dôsledku emocionálneho stresu zo straty mláďaťa. Čím dlhšie je mláďa s matkou, tým negatívnejšie sa to odráža na samotnom vydávaní dojníc z dôvodu problémov s uvoľňovaním oxytocínu do krvi.

d) počas cicania cudzím teľaťom pri odchove teliat pod dojčiacimi kravami. Aj napriek tomu, že v procese selekcie hovädzieho dobytku na produkciu mlieka sa významne oslabili materinské vzťahy k mláďaťu, predsa sa môžu vyskytnúť problémy s ejakciou mlieka pri odchove teliat pod dojčiacimi kravami. Doinica, ktorá neprijala teľa, zvyčajne mláďa nepustí pod vemenom a ak áno, neuvolní oxytocín do krvi a tým nedôjde k ejakcii mlieka aj napriek stimulácii vemena cicaním.

e) po presune dojníc do nových podmienok dojenja, napr. rekonštrukcie systému ustajnenia a dojenja, presun kráv z pôrodnice do produkčnej maštale, presuny kráv v rámci skupín pred dojením. S týmto problémom sa chovatelia stretávajú pri presune dojníc do nových podmienok dojenja. Aj v tomto prípade dochádza k emocionálnemu stresu, kedy dojnica sa sústreďuje na nové prostredie čo vedie k útlmu sekrécie oxytocínu počas dojenja. Vhodná je postupná adaptácia zvierat na nové prostredie, napr. jednoduché niekoľkonásobné prehnanie dojníc cez novú dojáreň pred samotným dojením. K podobným stresovým záťažiam môže dochádzať aj pri presune zvierat z pôrodnice do produkčnej maštale, obzvlášť prvôstok. Prvôstka si musí navyknúť nielen na nové podmienky dojenja ale aj na nové sociálne zaradenie do stáda.

f) zmena ošetrovateľov, prítomnosť agresívneho ošetrovateľa, časté zmeny organizácie práce pri dojení apod. Poznatky výskumu ako aj skúsenosti z praxe poukazujú na významne postavenie ošetrovateľa (dojiča) pri vytváraní optimálnych (bez stresových) podmienok dojenja.

Periférne poruchy

Priamo v dojárni môže akýkoľvek negatívny zásah pôsobiaci na dojnicu pred a počas dojenja vyvolať periférne poruchy ejekcie mlieka. Negatívny účinok na priebeh dojenja je výraznejší ak stresor pôsobil ešte pred samotnou prípravou vemena na dojenie než po nej. **Vznik periférnych porúch** ejekcie mlieka je najčastejšie vyvolaný **človekom – zlou manipuláciou s dojnícou a dojacou technológiou**. Napríklad, nevhodné zaobchádzanie so zvieratami pred dojením (bitie pri naháňaní, v dojárni apod.), blúdivé napätie v dojárni, nevhodne nastavené funkčné parametre dojacieho stroja apod. Ide predovšetkým o faktory, ktoré vyvolávajú uvoľnenie adrenalínu do krvi.

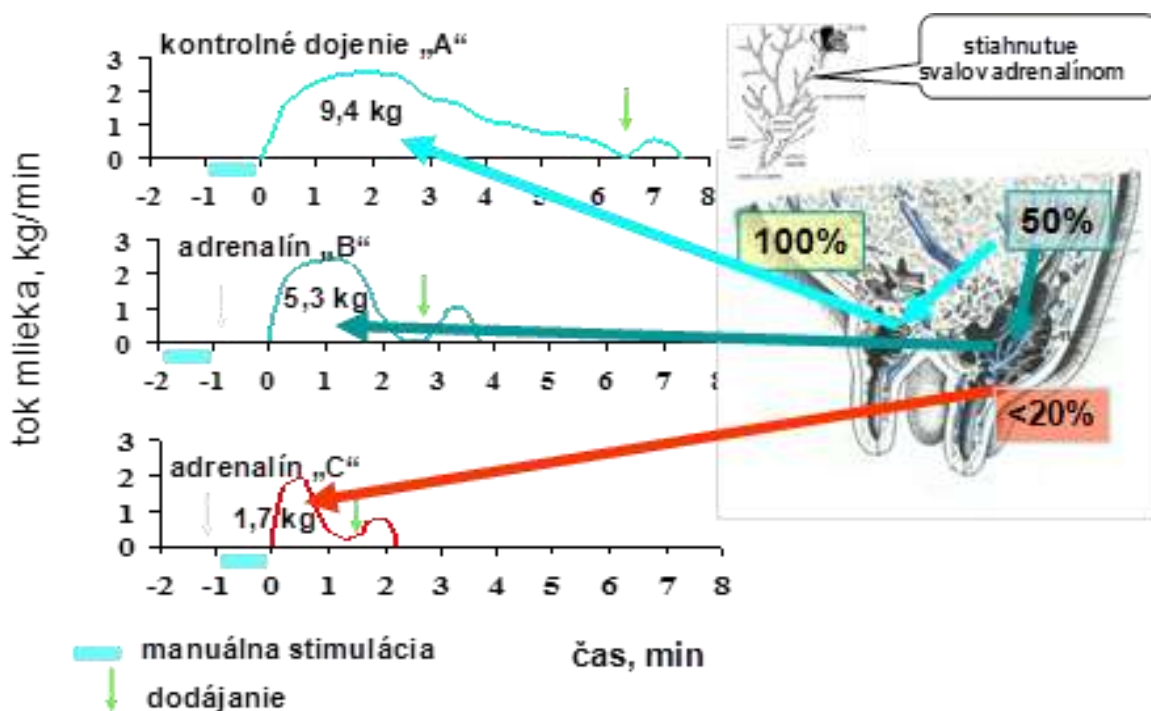
Pri periférnych poruchách dochádza k uvoľňovaniu oxytocínu do krvi v dôsledku ručnej stimulácie vemena a pôsobením dojacej súpravy. To, že dochádza k útlmu až zastaveniu toku mlieka, je spôsobené uvoľneným adrenalínom a zvýšenou aktiváciou vegetatívneho nervového systému – sympatiká. **Negatívny účinok adrenalínu na ejekciu mlieka** vo vemene sa **prenáša dvomi cestami**, ktorých účinok sa môže kumulovať.

Prvá cesta: zvýšená hladina adrenalínu stimuluje **stiahnutie krvných ciev** na úrovni alveol. Následkom toho dochádza k **zníženiu prietoku krvi vemenom a tým prísunu oxytocínu** potrebného na kontrakciu mliečnych alveol. Znížený prietok krvi vemenom negatívne vplýva aj na prísun živín pre tvorbu mlieka ako aj obranných látok.

Oveľa účinnejším mechanizmom (druhá cesta) periférnej inhibície ejekcie mlieka je účinok adrenalínu na úrovni **hladkých svalov** stien vývodných kanálikov (Obr. 87). Adrenalín vyvoláva **kontrakciu svalov stien kanálikov**. Kontrakcia svalov zužuje alebo zaškrcuje priemer kanálikov čím sa spomalí alebo zabráni presunu mlieka z alveol do cisterny a to aj napriek kontrakciám alveol vyvolaných účinkom oxytocínu (Obr. 87, stredný graf). Ak sa podal adrenalín ešte pred stimuláciou vemena (Obr. 87, dolný graf), získa sa len mlieko z cisterny. Tento obrázok poukazuje na to, že nielen pred dojením ale aj **počas dojenja akýkoľvek stres môže spomaliť alebo až zabrániť odtoku mlieka z alveol** do cisterny.

Adrenalín pôsobí aj na kontrakciu kruhového zvierača ceckového kanáliku, čo môže rovnako prispievať k zníženému výtoku mlieka z vemena. Intenzita kontrakcie kanáliku vyvolaná adrenalínom (nejakým stresom) je však v porovnaní so silami pôsobiacimi prostredníctvom podtlaku dojacieho zariadenia zanedbateľná. To znamená, že kontrakcia svalov ceckového zvierača nezohráva podstatnejšiu úlohu pri ovplyvňovaní toku mlieka z vemena počas stresovej záťaže.

Obrázek 87: Vplyv podania adrenalínu pred a po masáži, ako napodobenie stresu na priebeh toku mlieka (Popesko et al., 1992, Bruckmaier a kol., 1991, Tančin a Tančinová, 2008).



16.13 Činitele vplyvajúce na produkciu mlieka

Množstvo a zloženie mlieka závisí od mnohých vonkajších a vnútorných faktorov. Z vnútorných (genetických) faktorov je to predovšetkým dedičnosť, úžitkový typ, plemenná príslušnosť, individualita, vek a poradie laktácie, zdravotný stav (metabolické poruchy mastitída), dĺžka zasušenia, štádium laktácie, plodnosť apod.

Medzi vonkajšie faktory zaraďujeme predovšetkým výživu, klimatické podmienky, frekvenciu dojenia, technika a praktiky dojenia, technológiu chovu, vek pri prvom pripustení a otelení, a iné.

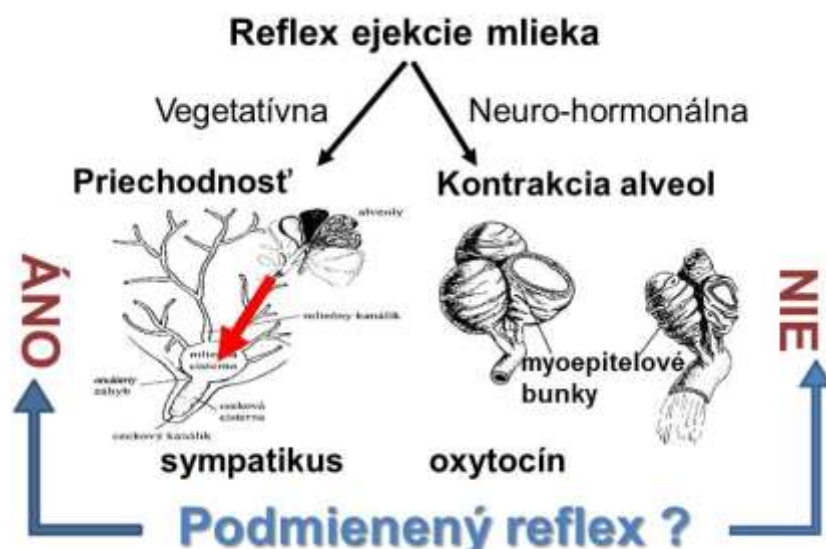
Genetika, plemenná príslušnosť a dedičnosť sa premieta do možnosti ovplyvňovania produkcie mlieka a jeho zloženia z generácie na generáciu. Koeficienty dedivosti pre základné zložky mlieka sú: pre % tuku je 0,58, % bielkovín 0,49, % laktózy 0,55 a úžitkovosť 0,27. Plemenná príslušnosť ovplyvňuje zloženie mlieka, no najviac množstvo tuku. Avšak, častokrát v rámci plemena (individualita) je variabilita väčšia ako medzi plemenami.

Štádium laktácie výrazne ovplyvňuje množstvo a zloženie mlieka. Najvýraznejší rozdiel v zložení mlieka je pri porovnaní zloženia mlieka a mlieka. Zloženie kolostra je

značne odlišné od zloženia mlieka a to z dôvodu plnenia si iných funkcií v organizme mláďaťa v prvých hodinách resp. max 5 dňoch po narodení. V ďalšom období sa mení predovšetkým množstvo mlieka. V priebehu 3 – 6 týždňov dochádza k zvyšovaniu produkcie mlieka až po dosiahnutie laktačného maxima. Po dosiahnutí maximá produkcia mlieka sa postupne znižuje. U prvôstok mesačný pokles predstavuje 6 % a u starších kráv 9 %. V priebehu laktácie tiež dochádza k zmenšovaniu tukových guľôčok mlieka.

Praktiky dojenia ovplyvňujú intenzitu spúšťania mlieka a stupeň vydojenia. Nepriamo zasahujú do zloženia mlieka a jeho množstva. Okrem toho sa podieľajú na zdravotnom stave mliečnej žľazy. V priebehu dojenia sa zo základných zložiek mlieka mení len tukosť. Na začiatku sa tukosť pohybuje okolo 1 – 2 % a na konci až 7 – 9 %. Toto pomerne široké rozpätie tukovosti mlieka sa však správnou prípravou na dojenie môže znížiť. Obzvlášť dôležitý je postup pri dojení kráv, kde nedostatočne vydojené mlieko z vemena znižuje tukosť mlieka. Ďalším dôležitým významom praktík dojenia je stereotypné dodržiavanie pracovného postupu a času dojenia. V mnohých prácach sa poukazuje na vyššiu úžitkovosť a nižší objem reziduálneho mlieka pri dodržiavaní stereotypu v pracovnej činnosti dojičov pri dojení. Stereotypná činnosť súvisí so vznikom podmienených reflexov, ktoré ako už bolo spomínané sa prejavuje na znižovaní tónusu sympatika v hladkých svaloch vývodných kanálikov a nie sekrécie oxytocínu (Obr. 88). Sekrécia oxytocínu v súvislosti s dojením je viazaná len na taktilnu (manuálnu) stimuláciu vemena.

Obrázek 88: Podmienены reflex ejekcie mlieka sa viaže len na nervovú inerváciu mliečnej žľazy sympatikom.



Vek a poradie laktácie dojníc. Vekom sa produkcia mlieka zvyšuje pričom maximum dosahuje medzi štvrtou a piatou laktáciou. Staršie dojnice produkujú asi o 25 % mlieka viac ako 2-ročné kravy. Na tomto náraste sa podieľa asi z 20 % zvyšovanie hmotnosti, čo má za väčší objem tráviaceho systému a väčšej mliečnej žľazy pre tvorbu mlieka. Zvyšných 80 % vyvolávajú opakované gravidity a laktácie. Opakujúce sa gravidity a laktácie môžu zvýšiť množstvo vyprodukovaného mlieka od prvej do piatej laktácie až o 30 %. Veľké mliekové plemená produkujú viac mlieka ale tento nárast nie je úmerný nárastu hmotnosti. V súvislosti s vekom dojníc dôležitú úlohu v mliekovej produkcii zohráva vek pri prvom otelení. Tento sa najčastejšie pohybuje v rozmedzí od 22 do 28 mesiacov. Z hľadiska produkcie mlieka sa za najvhodnejší vek považuje 22 – 24 mesiacov v závislosti od plemena kráv. Príliš skorý ale aj neskorý čas negatívne vplyva na produkciu mlieka. Pri skracovaní veku pri prvom otelení je úsilie chovateľov zamerané na zvyšovanie prírastkov živej hmotnosti jalovíc s cieľom dosiahnutia požadovanej hmotnosti pri prvom pripustení. Tu však chovateľ musí zvažovať kritické obdobie vývinu mliečnej žľazy do dosiahnutia pohlavnej dospelosti v súvislosti s vysokou intenzitou rastu a budúcou produkciou mlieka.

Pohlavný cyklus a gravidita: Estrus môže prechodne znížiť produkciu mlieka, ale tento jav nie je pozorovaný u všetkých dojníc. Príčinou je nedostatočné resp. až úplne zastavenie sekrécie oxytocínu, ďalej znížený príjem krmiva či zvýšená aktivita. Dojnice s folikulárnymi cystami produkujú preukazne viac mlieka ako iné dojnice v stáde. Vysoká produkcia mlieka však nie je príčinou vzniku folikulárnych cyst. Gravidita má negatívny vplyv na produkciu mlieka, pričom inhibičný vplyv sa začína prejavovať od piateho mesiaca gravidity. Pre porovnanie, dojnica v ôsmom mesiaci gravidity produkuje asi o 20 % mlieka menej ako negravidná dojnica. V každom prípade pravidelný cyklus telenia je hlavným stimulátorom vysokej produkcie mlieka a maximálnej produkcie počas života.

Mikroklimatické faktory či už fyzikálne (teplota, vlhkosť, prúdenie vzduchu, svetlo, hluk) alebo chemické (amoniak, sírovodík, oxid uhoľnatý) ovplyvňujú produkciu mlieka priamo (zmeny v správaní) alebo nepriamo cez zmeny v metabolizme alebo zdravotnom stave. Najčastejším problémom je vysoká teplota v prostredí, v ktorom sa zvieratá chovajú. Pri nízkych teplotách klesá produkcia v dôsledku využívania živín pre tvorbu tepla. Vysoká teplota znižuje produkciu mlieka v dôsledku zníženia príjmu krmiva a predovšetkým vznikom stresovej reakcie na teplotu. Obzvlášť citlivé sú dojnice v období maximálnej produkcie mlieka. Prúdenie vzduchu zmiernuje vplyv vysokých teplôt a naopak zhoršuje pri nízkych teplotách. Obzvlášť nebezpečný je prievan, ktorý často vyvoláva zápal mliečnej žľazy. Dôležitý je aj svetelný režim v maštali, ktorý významne ovplyvňuje rast mliečnej žľazy

teľných jalovic a počas laktácie tvorbu mlieka. Počas laktácie predľžovanie času osvetlenia podporuje produkciu mlieka a naopak počas gravidity je potrebný krátky čas osvetlenia, ktorý pozitívne vplýva na rast mliečnej žľazy.

Pre produkciu mlieka sú obzvlášť nebezpečné **metabolické poruchy**, ku ktorým dochádza najčastejšie na začiatku laktácie. Veľmi časté sú v tomto období poruchy metabolizmu sacharidov a minerálnych látok. Z metabolických porúch je najčastejší výskyt ketóz. Príčinou je úbytok glukózy z krvi, ktorá je potrebná na produkciu mlieka a nedostatočný prívod propionátu z bachora. Organizmus je nútený produkovať glukózu z telesných zásob - tuky a bielkoviny. Pri rozpade tukov a bielkovín dochádza k vzniku látok potrebných pre tvorbu glukózy a tiež k zvýšenej produkcii keto látok. Ketózy spôsobujú veľké straty v ekonomike chovu dojníc, pretože znižujú produkciu mlieka, zvyšujú straty hmotnosti, vyvolávajú poruchy plodnosti a niekedy sú príčinou predčasného vyradenia dojníc z chovu. Metabolické poruchy sa negatívne podieľajú aj na imunitе zvierat, čo sa pozoruje zvýšeným výskytom aj iných ochorení akým je napr. mastitída. Nebezpečné sú aj poruchy metabolizmu vápnika - pôrodná paréza.

Výživa dojníc je jedným z rozhodujúcich faktorov ovplyvňujúcich množstvo a zloženie mlieka. Výživou je možné ovplyvniť nádoj až o 70 % a množstvo tuku o 40 %. Dôležité je nielen množstvo, kvalita a štruktúra prijatých krmív, ale aj pomerné zastúpenie jednotlivých živín. Pri podvýžive dochádza k zníženiu produkcie mlieka, pričom sa v mlieku zvyšuje percento tuku, bielkovín a minerálnych látok. Prechod na normálnu výživu odstraňuje tieto symptómy. Vo všeobecnosti platí, že krmna dávka, ktorá zvyšuje produkciu mlieka znižuje percento tuku ale nie jeho celkovú produkciu. Bežne sa v krmnej dávke nachádza od 3 – 4 % tuku. Nahradzovanie typu tuku v krmnej dávke má premenlivý vplyv na obsah tuku v mlieku. Napr. olej z pečene tresky alebo iné nenasýtené mastné kyseliny výrazne znižujú percento tuku v mlieku. Veľmi výrazným modulátorom obsahu tuku v mlieku je príjem hrubej vlákniny. Pri nedostatku vlákniny sa znižuje percento tuku. Nedostatočný prísun proteínov v krmnej dávke znižuje celkovú produkciu mlieka a beztukovej sušiny. Naopak, nadmerný príjem bielkovín má len veľmi malý vplyv na beztukovú sušinu a produkciu mlieka.

Veľmi významnou súčasťou podmienok dojenia je **ošetrovatel'/dojič**. Jeho zásahy môžu s rovnakou intenzitou vplývať na produkciu zvierat ako iné napríklad technicko-technologické podmienky chovu. Dôležitý je hlavne prístup ošetrovateľa k zvierat'u tj. ich vzájomný vzťah a dôvera. Faktory podieľajúce sa na vytváraní vzťahu medzi človekom a zvierat'om sú rôzne. Za najvýznamnejšie sa považujú skúsenosti zvierat získané

pri stretávaní sa s človekom v období odchovu a chovu. Napríklad teľatá odchovávané v období mliečnej výživy pri napájanom automate mali menší strach z človeka v neskoršom období života v porovnaní s teľatami odchovávanými pod dojčiacou kravou.

Frekvencia dojenia sa významne podieľa na produkcii mlieka, avšak chovateľ musí rešpektovať aj zvýšené požiadavky na riadenie chovu, ktoré z tohto vyplývajú. Vo všeobecnosti sa udáva, že dojenie 3x denne zvyšuje produkciu mlieka v priemere o 3,5 kg na dojnicu a deň v porovnaní s dojením 2x denne. **Pozitívny efekt je možné dosiahnuť len za určitých podmienok chovu a organizácie práce.** Pri dojení 3x denne je potrebné zabezpečiť zvýšené požiadavky zvierat na potrebu živín, hygienu chovu a postupov pri dojení. Zníženie percenta tuku a bielkovín v mlieku, zhoršenie reprodukčných ukazovateľov a vyššie brakovanie zvierat je často sprievodným javom zvýšenej frekvencie dojenia. Preto sa odporúča, aby podnik podrobne zhodnotil ekonomickú efektívnosť očakávaného prínosu a potrebných nákladov s tým spojených (zvýšená spotreba vody a dezinfekčných prostriedkov, častejšie vyrušovanie zvierat, elektrická energia prevádzky dojacieho zariadenia, mzdové náklady, zvýšené nároky na hygienu chovu apod.). V súčasnosti sa v niektorých krajinách začína uplatňovať **dojenie jeden krát denne dlhodobo alebo vynechanie jedného dojenia za týždeň** napr. v nedeľu poobede. Cieľom je predovšetkým zlepšiť životné podmienky farmárov. V našich podmienkach je takýto prístup diskutabilný. Dojenie jeden krát denne z dlhodobého hľadiska výrazne znižuje produkciu mlieka. Vynechanie jedného dojenia v týždni predovšetkým v druhej polovici laktácie pri starších dojniciach môže byť z hľadiska efektivity výroby mlieka určitým zootecnickým opatrením, ktoré by z ekonomického pohľadu stalo za úvahu.

17 Regulácia a koordinácia metabolických adaptácií

17.1 Koncepty metabolickej regulácie – Homeostáza a Homeorhéza

V súčasnosti je už dobre známy mechanizmus trávenia a absorpcie živín v tráviacom trakte a ich transport do krvi a ďalej do jednotlivých tkanív. U cicavcov absorbované živiny sa využívajú na udržanie bazálneho metabolizmu, ďalej na rast a na vytváranie telesných rezerv ako sú zásoby energie (tuky), glukózy (glykogén) a aminokyselín (labilné proteíny). Okrem potreby živín pre rast a záchov u samíc cicavcov pripadajú do úvahy ďalšie dve tkanivá, ktoré využívajú podstatnú časť prijatých živín. Ide o vyvíjajúci sa plod a laktujúcu mliečnu žľazu, ktoré z hľadiska zachovania druhu na jednej strane a produkcie potravín na strane druhej zohrávajú významnú úlohu. Tieto tkanivá sa líšia od iných tkanív organizmu, pretože sú určitou záťažou a neposkytujú nejaké špeciálne výhody pre samotný organizmus samice. Naopak požadujú značnú potrebu živín, čo v konečnom dôsledku znamená zmenu a prispôbenie sa celkového metabolizmu v organizme z hľadiska využívania živín potrebných pre rast plodu a produkciu mlieka. Nedostatočná schopnosť metabolizmu rýchlo sa vysporiadať s týmito potrebami vedie k vzniku akútnych a subklinických metabolických porúch. Podstata týchto porúch sa pripisuje vysokým prioritám gravidity a sekrécie mlieka v potrebe živín, čo im umožňuje prednostne využívať živiny na úkor iných tkanív a to dokonca aj keď došlo k vzniku metabolickej poruchy.

Prerozdeľovanie glukózy a iných živín medzi jednotlivé tkanivá v organizme je regulované na úrovni dvoch základných mechanizmov: **Homeostáza a homeorhéza**. Termín homeostáza pochádza od Cannona (1929), ale charakteristika mechanizmu zodpovedá myšlienke o udržovaní stabilného vnútorného prostredia, ktorú vyslovil už dávno predtým Bernard (1878). Existuje mnoho príkladov homeostázy, napr. regulácia udržovania stálej telesnej teploty a pod. Takým klasickým príkladom homeostázy, ktorú ako prvý študoval Bernard, bola akútna regulácia koncentrácie glukózy v plazme. V súčasnosti vieme, že základným mechanizmom regulácie tvorby glukózy a jej využitia v rôznych tkanivách a orgánoch sú recipročné účinky pankreatických hormónov, inzulínu a glukagónu. Inzulín je špeciálnym mediátorom mnohých rozdielnych regulačných účinkov, väčšina ktorých je zameraná na aktuálne udržanie metabolickej rovnováhy. Tento fyziologický účinok pri udržovaní homeostázy je funkčný aj napriek krátkodobým zmenám v jeho koncentrácii súvisiacich s príjmom potravy a požiadavkami organizmu.

Homeorhéza je druhým typom regulácie vnútorného prostredia, ktorá zahŕňa prerodovanie živín v organizme. Tento typ regulácie je možné definovať ako *koordinované zmeny metabolizmu telových tkanív zodpovedajúcich potrebám a prioritám fyziologického stavu organizmu*. Takým najklasickejším príkladom homeorhézy je fyziologický stav dojnice, ktorá sa nachádza na začiatku laktácie resp. posledné štádium gravidity oviec pri dvojčkách. V tomto období dochádza k značným zmenám metabolizmu rôznych orgánov s jediným cieľom, zabezpečiť potreby mliečnej žľazy pre tvorbu mlieka a požiadavky rýchlo rastúcich plodov.

17.2 Špeciálna charakteristika metabolizmu glukózy u prežúvavcov

Prežúvavce patria medzi bylinožravcov, ktorým sa v procese evolúcie úspešne vyvinul predžaludkový fermentačný typ trávenia. Tento spôsob im umožňuje efektívne využívať celulózu a iné vlákninové komponenty krmiva a zároveň kryť potreby bielkovín hlavne trávením bachorových mikroorganizmov. Za normálnych podmienok trávenia organizmus nie je schopný enzymatickým vybavením tráviacich štiav tráviaceho traktu spracovať celulózu a vlákninu. Preto schopnosť spracovať tieto komponenty krmiva prežúvavcami je z tohto hľadiska jedinečná. V procese mikrobiálnej fermentácie v bachore dochádza k rozkladu celulózy a vlákniny až na unikavé mastné kyseliny (UMK).

Prežúvavce pri zabezpečovaní produkcie glukózy pre potreby tkanív sú **takmer úplne závislé od glukoneogenézy** v pečeni a v menšom rozsahu aj v obličkách. Glukoneogenéza je proces, pri ktorom dochádza ku konverzii nesacharidových látok na glukózu. U prežúvavcov je glukoneogenéza základným a nenahraditeľným mechanizmom pri získavaní glukózy. Z tenkého čreva sa absorbuje len malé množstvo glukózy. Hlavným prekurzorom glukózy je kyselina propiónová (asi do 60 %) a glukogénne aminokyseliny (asi do 30 %). Hormonálna kontrola pečenevej glukoneogenézy prežúvavcov umožňuje kontinuálnu stimuláciu syntézy a výdaja glukózy z pečene.

Význam glukoneogenézy v energetickom metabolizme vysokoprodukčných zvierat sa môže dokumentovať na niekoľkých príkladoch. Napr. potreby glukózy u oviec v poslednom štádiu gravidity pri dvojčkách sú viac ako dvojnásobné, pri vysokoúžitkových dojniciach v období laktácie dochádza až k štvornásobnému zvýšeniu požiadaviek organizmu na potreby glukózy v porovnaní s nelaktujúcimi a negravidnými jedincami.

U vysokoúžitkových dojníc, kde je kvalitná výživa základom, je **kyselina propiónová** hlavným prekurzorom pre **pečenevú glukoneogenézu**. Táto kyselina sa považuje za jednu

z najhlavnejších UMK, ktoré sa produkujú v procese bachorovej fermentácie a sú absorbované cez epitel bachora do portálneho krvného obehu, kde následne sú prakticky úplne vychytávané pečeňou. Rýchlosť, s akou sa tvorí kyselina propionová, ako aj ďalšie UMK, závisí od príjmu fermentovateľných substrátov v krmive. Pre kyselinu propionovú je to predovšetkým fermentácia škrobu amylolytickými baktériami. Hlavným determinantom tvorby glukózy v pečeni je príjem propionátu pečeňou. Preto produkcia glukózy v organizme každého druhu prežúvavca vysoko koreluje s príjmom stráviteľnej energie. Ak z určitých dôvodov dochádza k zníženiu príjmu propionátu pečeňou, zvyšuje sa z hľadiska glukoneogenézy význam ďalších glukogenických látok, ako sú kyselina mliečna, aminokyseliny a glycerol. Príjem týchto ďalších prekursorov glukózy pečeňou je oveľa intenzívnejšie ovplyvňovaný pozitívnymi a negatívnymi vplyvmi glukagónu a inzulínu než je to pri kyseline propionovej.

Spôsob trávenia u prežúvavcov výrazne ovplyvňuje aj charakter post-hepatálneho zdroja živín a využitia. Kyselina octová, pochádzajúca priamo z bachorovej fermentácie, a 3-hydroxybutarát, vznikajúci pri hydroxylácii kyseliny maslovej v epitelových bunkách bachora, sú dominantnými substrátmi pre oxidáciu v tkanivách. Tu patria obličky, srdce a kostrové svalstvo, s výnimkou mozgu a pečene. Z tohto dôvodu u prežúvavcov si niektoré tkanivá, ako bolo uvedené pri mozgu, vyžadujú glukózu ako energetický zdroj a iné potrebujú glukózu pre určité nevyhnutné, neoxidačné funkcie. Väčšina tkanív u prežúvavcov (svalové a tukové tkanivá) má rozvinutú kapacitu nahrádzania glukózy UMK a ich derivátmi pri zabezpečovaní energetického zdroja alebo lipogenézy (tvorba tukov). Z tohto aspektu je u prežúvavcov za normálnych fyziologických podmienok nižší pomer využitia glukózy závislý na účinkoch inzulínu (10 – 30 %) než je tomu u neprežúvavcov.

17.3 Metabolická adaptácia počas gravidity

Gravidita vyvoláva adaptačné metabolické zmeny syntézy glukózy na úrovni pečene a jej využitia v periférnych tkanivách. Tieto zmeny napodobňujú stav, ktorý je možné pozorovať pri miernej podvýžive. I keď sa počas gravidity zvyšuje glukoneogenéza v dôsledku zvýšenia príjmu krmiva, predsa tento fyziologický stav sám o sebe núti organizmus produkovať zvýšené množstvá glukózy a to aj za stavu, kedy príjem krmiva je obmedzený. Produkcia glukózy v tomto období je zabezpečovaná zvýšenou periférnou mobilizáciou a vychytávaním endogénnych substrátov pečeňou, ako napr. aminokyselín z rozpadu svalových proteínov a glycerolu z mobilizácie triglyceridov tukového tkaniva.

Nevylučuje sa ani efektívnejšia syntéza glukózy z propionátu v pečeni. Pri zabezpečení dobrej výživy oviec v poslednom štádiu gravidity s jedným plodom dochádza k 30 – 50% nárastu zásobovania maternice glukózou.

Počas gravidity, obzvlášť v poslednom jej štádiu dochádza k znižovaniu vychytávania glukózy svalovým a tukovým tkanivom ako dôsledok zníženej maximálnej citlivosti týchto tkanív k účinkom inzulínu. Organizmus takto šetrí glukózu pre potreby rastúceho plodu.

17.4 Laktogenéza a predpôrodná adaptácia

Počas prechodu z obdobia posledného štádia gravidity do obdobia začiatku laktácie dochádza k značným zmenám v metabolizme nielen tkaniva mliečnej žľazy, ale aj ostatných tkanív. Napríklad, počas posledných dvoch dní pred okotením kozy dochádza zdvojnásobeniu vychytávania glukózy, pričom po okotení dochádza k ďalšiemu nárastu. Keďže glukóza je potrebná pre syntézu laktózy a laktóza je podstatným osmotickým faktorom v mlieku, ukazujú sa, že rozsah a trvanie tohto predpôrodného zvýšenia vychytávania glukózy je dôležitým ukazovateľom intenzity tvorby mlieka na začiatku laktácie. Začiatok laktácie predstavuje značný a okamžitý nápor na potreby glukózy, avšak tento stav sa vôbec neodzrkadľuje na zvýšenom dobrovoľnom príjme krmiva. Zvýšený nárast spotreby glukózy predstavuje také jej množstvo, aké je vyprodukované celým organizmom zvieratá v období, kedy je zviera negravidné a nelaktujúce.

Aby sa organizmus dokázal vysporiadať so zvýšenou spotrebou glukózy, dochádza v období pred otelením k rýchlemu nárastu intenzity glukoneogenézy v pečeni a to bez toho, aby sa zvýšila zásoba propionátu alebo akýchkoľvek iných glukogenických látok pochádzajúcich z krmiva. Aj napriek priaznivému stavu vonkajších a vnútorných zdrojov laktátu a glycerolu pred pôrodom, potreby organizmu v prvých dňoch po pôrode si však vyžadujú podstatnú mobilizáciu proteínových zásob v organizme. Najpravdepodobnejším zdrojom mobilizácie aminokyselín je kostrové svalstvo. Čistá strata proteínu z tohto tkaniva sa odzrkadľuje až 25% znížením priemeru svalových vlákien u kráv v období tesne po otelení a poklesom pomeru proteín : DNA vo svaloch. K tejto strate prispieva aj zníženie syntézy svalového proteínu počas negatívnej dusíkatej bilancie na začiatku laktácie. Ukazovateľom intenzity degradácie svalového proteínu je koncentrácia 3-metylhistidínu v plazme, ktorá je na začiatku laktácie výrazne zvýšená.

Ďalším indikátorom zvýšených energetických potrieb je stav využívania glukózy tukovým tkanivom v procese lipogenézy. V poslednom štádiu gravidity a na začiatku laktácie

je spotreba glukózy tukovým tkanivom minimálna a mechanizmus zabudovania glukózy týmto tkanivom je necitlivý k účinkom inzulínu. Podobným spôsobom sú ovplyvňované aj iné periférne tkaniva v organizme. Príjem glukózy mliečnou žľazou je relatívne nezávislý od arteriálnej hypoglykémie, pretože tento príjem je regulovaný v závislosti od potrieb mliečnej žľazy, obzvlášť v období jej zvýšenej aktivity.

Negatívna energetická bilancia a obdobie zasušenia sa navzájom ovplyvňujú. Na druhej strane dojnice bez zasušenia mali menej metabolických problémov po otelení ako tie, ktoré boli zasušené. Dokonca dojnice bez zasušenia sa po otelení nedostali do negatívne energetickej bilancie. Jedným z dôvodov bolo to, že nedochádza k zmenám metabolizmu v bachore (rovnaká krmná dávka) a tým aj v organizmu ako aj to, že dojnice po otelení produkujú menej mlieka ak nedošlo k zasúšeniu. Menej mlieka znamená nižšiu metabolickú záťaž laktujúcej dojnice.

Tabulka 11: Zoznam niektorých metabolických zmien spojených s laktogérou prežúvavcov.

Fyziologický účinok	Metabolické zmeny	Zahrnuté tkanivá
Syntéza mlieka	Zvýšené využívanie živín	Vemeno
Metabolizmus tukov	Zvýšená lipolýza Znížená lipogenéza	Tukové tkanivo
Metabolizmus glukózy	Zvýšená glukoneogenéza Zvýšená glykogenolýza Znížené využívanie glukózy a zvýšené využívanie tukov ako energetického zdroja	Pečeň Vzťahuje sa to na všetky tkanivá organizmu
Metabolizmus proteínov	Mobilizácia proteínových rezerv	Svaly a iné tkanivá
Minerálny metabolizmus	Zvýšená absorpcia a mobilizácia vápnika	Obličky, pečeň, črevá a kostí

17.5 Endokrinná regulácia homeorhézy

Problematike všeobecných vzťahov hormónov k procesu laktácie sme sa už venovali v inej časti. Tu sa zameriame na hlbšiu analýzu endokrinnnej regulácie homeorhézy vo vzťahu k fyziologickým prioritám organizmu, kde predovšetkým patrí laktácia a gravidita.

Jedným z dôležitých hormónov v procese regulácie homeorhézy počas gravidity je placentárny laktogén, proteínový hormón vznikajúci v placente. U mnohých druhov cicavcov, teda vrátane prežúvavcov, dochádza v poslednej tretine gravidity k zvyšovaniu koncentrácie tohto hormónu v krvi. Toto obdobie je charakterizované rýchlym rastom plodu. Hormón má podobnú štruktúru ako rastový hormón a prolaktín, a teda u mnohých druhov sa v tkanivách viaže na tie isté receptory ako dva posledne spomínané hormóny hypofýzy. Receptory pre laktogén sa zistili v mliečnej žľaze, tukovom tkanive a pečeni. Prítomnosť receptorov v týchto tkanivách umožňuje laktogénu koordinovať metabolizmus pečene a tukového tkaniva v prospech zásoby živín pre vyvíjajúci sa plod. Estrogény a progesterón tiež môžu participovať pri homeorhetickej regulácii prerozdeľovania živín počas gravidity. Zmeny pomeru estrogén : progesterón menia zásobovanie maternice krvou, čo ovplyvňuje prístupnosť živín pre plod.

Najviac experimentov zameraných na sledovanie endokrinnnej regulácie homeorhézy v období laktogenézy sa sústredilo na mliečnu žľazu. Podstatné z tohto hľadiska sú hormonálne zmeny počas posledných dní gravidity a prvých týždňov laktácie. Celý komplex homeorhetickej regulácie laktogenézy je založený na dvoch aspektoch. Prvý aspekt predstavuje "vyblokovanie" inhibičných vplyvov a druhý "aktiváciu" spustenia syntézy mlieka. Koncentrácia progesterónu v krvi počas posledných niekoľkých týždňov gravidity postupne klesá a potom tesne pred pôrodom dôjde k jej výraznému poklesu. Týmto poklesom prestáva progesterón negatívne pôsobiť na diferenciáciu mliečnej žľazy. Súčasne dochádza k zvýšeniu koncentrácie estrogénu v krvi doprevádzané zvýšením hladín prolaktínu ešte pred pôrodom. Prolaktín predstavuje kľúčový hormón nevyhnutný pre konečné kroky diferenciácie epitelu mliečnej žľazy, čo ma za následok nadobudnutie schopnosti mliečnej žľazy syntetizovať zložky mlieka. Uvažuje sa o určitom synergizme medzi estrogénmi a prolaktínom, pretože sa zistilo, že estrogény stimulujú sekréciu prolaktínu adenohipofýzou a tiež zapríčiňujú zvýšenie počtu prolaktínových receptorov v mliečnej žľaze pozorované počas obdobia pred pôrodom.

Významná úloha v regulácii homeorhézy počas laktácie sa pripisuje účinkom prolaktínu. Nárast prolaktínu pred pôrodom primerane korešponduje s trvaním metabolických zmien v mnohých tkanivách samice. Okrem toho, k zvyšovaniu prolaktínu dochádza aj počas

cicania či dojenja, a zároveň u dojníc rozsah uvedeného zvyšovania klesá v priebehu laktácie. Toto uvoľňovanie je prirodzenou cestou posilňovania potrieb mliečnej žľazy, napr. aj pre výživu mláďat. Prolaktín na začiatku laktácie významne zasahuje aj do regulácie tráviaceho traktu. Dochádza k hypertrofii tráviaceho traktu a zvýšeniu jeho absorpčnej kapacity.

Podstatnejší význam v regulácii homeorhézy počas laktácie u dojníc má rastový hormón-STH. Už mnoho rokov je dobre známe, že STH je nevyhnutný pre udržanie laktácie u dojníc, tj. bez tohto hormónu nie je možná syntéza mlieka. Počas laktácie STH chráni telesné zásoby proteínov. Hlavne vo období energetického deficitu inhibuje proteolýzu a stimuluje inkorporáciu aminokyselín do svalov. Na druhej strane stimuluje uvoľňovanie glukózy a mastných kyselín z telových zásob, čím sa stávajú prístupné ako zdroj energie. Tieto fyziologické účinky STH v prerozdeľovaní živín počas laktácie je možné dokumentovať na zmenách jeho obsahu v krvi vo vzťahu k produkcii mlieka. Napr. jeho hladiny sú výrazne vyššie u vysoko- než u nízko-produkčných dojníc. Ak obidve skupiny kráv sa nachádzajú v rovnakom energetickom stave, tieto rozdiely sa strácajú. Ďalej, zmeny hladín rastového hormónu pozitívne korelujú so zmenami úžitkovosti a nakoniec, podanie rastového hormónu zvyšuje efektivitu s akou dojnice využívajú prijaté živiny na produkciu mlieka. Táto efektivita využívania glukózy sa však mení v závislosti od genetickej predispozície pre mliekovú úžitkovosť, čomu zodpovedajú práve rozdielne hladiny STH počas laktácie u rozdielnych plemien a úžitkových typov dobytká. Pri exogénnom podaní tohto hormónu vysoko a nízko produkčným dojniciam došlo síce pri percentuálnom porovnaní k rovnakému zvýšeniu produkcie, avšak v absolútnych číslach to bolo výrazne v prospech vysoko-produkčných kráv. Na druhej strane k zvýšeniu hladín glukózy došlo len u nízko-produkčných kráv. Tieto výsledky poukazujú na to, že STH zvyšuje prístupnosť glukózy pre produkciu mlieka v tom istom rozsahu u oboch skupín dojníc, avšak rozdielna je len komplexnejšia využiteľnosť glukózy vysoko-produkčnými dojniciami.

Inzulín, hormón pankreasu, má svojimi anabolickými účinkami dôležité miesto v homeorhetickej regulácii metabolizmu v súvislosti s produkciou mlieka. V porovnaní s rastovým hormónom, glukokortikoidmi a glukagónom, inzulín stimuluje zabudovávanie glukózy, aminokyselín a mastných kyselín do telových tkanív. Jeho účinky sú v podstate rovnaké u prežúvavcov i neprežúvavcov. Podávanie inzulínu laktujúcim dojniciam vyvoláva okamžité zníženie produkcie mlieka. Negatívny účinok inzulínu je možné odstrániť len exogénnym podaním glukózy. Podobne pokles obsahu tuku v mlieku pri kŕmení vyššími dávkami koncentrovaných krmív je spôsobený práve zvýšenými hladinami inzulínu.

Pri takýchto podmienkach výživy inzulín stimuluje aktivitu lipázy v tukovom tkanive a znižuje takto prístupnosť mastných kyselín pre mliečnu žľazu. Ak sa porovnávali hladiny inzulínu v závislosti od genetických predispozícií pre mliekovú úžitkovosť, potvrdilo sa, že vysoko-úžitkové dojnice mali preukazne nižšie hladiny než dojnice nízko-úžitkové. Tieto rozdiely boli najzreteľnejšie práve v období na začiatku laktácie, tj. v období energetického deficitu doprevádzané stratou hmotnosti u vysoko-úžitkových dojníc. Obdobie laktácie mení aj citlivosť pankreasu na pôsobenie glukózy. Sekrécia inzulínu v odpovedi na podanie glukózy je výrazne vyššia počas obdobia státia na sucho než počas laktácie.

Ak zovšeobecníme význam pôsobenia inzulínu vo vzťahu k produkcii mlieka vychádza nám, že hlavne u vysoko-produkčných dojníc dochádza v období intenzívnej tvorby mlieka k potlačeniu sekrécie inzulínu. Takto sa znižujú jeho hladiny v krvi a redukuje sa vychytávanie metabolitov z krvi tkanivami a zvyšuje sa intenzita glukoneogenézy, lipolýzy a proteolýzy. Naopak schopnosť vychytávania glukózy a produkcie laktózy mliečnou žľazou nie je ovplyvnená nízkymi hladinami inzulínu. Predpokladá sa, že mliečna žľaza u prežúvavcov je v určitej výhode čo sa týka súperenia o glukózu v porovnaní s inými tkanivami organizmu. Tieto v porovnaní s mliečnou žľazou potrebujú vyššie hladiny inzulínu, aby boli schopné zabudovať glukózu.

Regulácia prerozdelenia živín medzi jednotlivé tkanivá odráža nielen požiadavky organizmu počas posledného štádia gravidity resp. začiatku laktácie, ale mení sa aj v závislosti od iných faktorov, ktoré ovplyvňujú potreby energie. Hoci v prvom rade sú to potreby pre produkciu mlieka, predať aj vplyv teploty, úrovne výživy, spôsob ustajnenia a ďalšie faktory chovu ovplyvňujú potreby tkanív a ich priorit. Medzi dôležité faktory chovu patrí aj frekvencia dojenja, a počet mláďat pri matke.

Použitá literatura

- Akers, R. M. Lactation physiology: A ruminant animal perspective. *Protoplasma*, 1990, 159: 96-111.
- Barkema, H. W., Green, M. J., Bradley, A. J., Zadoks, R. N. Invited review: The role of contagious disease in udder health. *Journal of Dairy Science*, 2009, 92: 4717-4729.
- Bach, A. Ruminant nutrition symposium: Optimizing performance of the offspring: Nourishing and managing the dam and postnatal calf for optimal lactation, reproduction, and immunity. *Journal of Animal Science*, 2012, 90: 1835-1845.
- Bauman, D. E., Currie, B. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation. *Journal of Dairy Science*, 1980, 63: 1514-1529.
- Bauman, D. E., Mather, I. H., Wall, R. J., Lock, A. L. Major Advances Associated with the Biosynthesis of Milk. *Journal of Dairy Science*, 2006, 89: 1235-1243.
- Brown, E. G., VandeHaar, M. J., Daniels, K. M., Liesman, J. S., Chapin, L. T., Forrest, J. F., Akers, R. M., Pearson, R. E., Weber Nielsen, M. S. Effect of Increasing Energy and Protein Intake on Mammary Development in Heifer Calves *Journal of Dairy Science*. 2005, 88: 595-603.
- Bruckmaier, R. M., Hilger, M. Milk ejection in dairy cows at different degrees of udder filling. *Journal of Dairy Research*, 2001, 68: 369-376.
- Bruckmaier, R. M., Blum, J. Simultaneous recording of oxytocin release, milk ejection and milk flow during milking of dairy cows with and without prestimulation. *Journal of Dairy Research*, 1996, 63: 201-208.
- Bruckmaier, R. M., Blum, J. W. Oxytocin release and milk removal in ruminants. *Journal of Dairy Science*, 1998, 81: 939-949.
- Bruckmaier, R., Mayer, H., Schams, D. Effects of alfa and beta adrenergic agonists on intramammary pressure and milk flow in dairy cows. *Journal of Dairy Research*, 1991, 58: 411-419.
- Bruckmaier, R. M., Rothenanger, E., Blum, W. Measurement of mammary gland cistern size and determination of the cisternal milk fraction in dairy cows. *Milchwiss.* 1994, 49: 543-546.
- Bruckmaier, R., Schams, D., Blum, J. W. Milk removal in familiar and unfamiliar surroundings: concentrations of oxytocin, prolactin, cortisol and beta-endorphin. *Journal of Dairy Research*, 1993, 60: 449-456.

- Bruckmaier, R., Schams, D., Blum, J. W. Aetiology of disturbed milk ejection in parturient primiparous cows. *Journal of Dairy Research*, 1992, 59: 479-489.
- Casey, T. M., Plaut K. Lactation biology symposium: Circadian clocks as mediators of the homeorhetic response to lactation. *Journal of Animal Science*, 2012, 90: 744-754.
- Cibulka, J. a kol. *Základy fyziologie hospodářských zvířat*. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, 2004. 200 s. ISBN 80-213-1247-5.
- Dahl, G. E., S. Tao and I. M. Thompson. Lactation biology symposium: Effects of photoperiod on mammary gland development and lactation. *Journal of Animal Science*. 2012, 90: 755-760.
- Davis, S. R., Farr, V.C., Copeman, J.A., Carruthers, V.R., Knight, Ch.H., Stelwagen, K. Partitioning of milk acculation between cisternal and alveolar compartments of the bovine udder: relationship to production loss during once daily milking. *Journal of Dairy Research*, 1998, 65: 1-8.
- Eglash, A., Montgomery, A., Wood, J. Breastfeeding. *Disease-a-Month*, 2008, 54: 343-411.
- Ferreira, A. M., Bislev, S. L., Bendixen, E., Almeida, A. The mammary gland in domestic ruminants: A systems biology perspective. *Journal of Proteomics*, 2013, 94: 110-123.
- Hluchý, S., Uhrín, V., Čupka, P. Histologická stavba mliečnych žliaz králikov v štádiu laktácie. *Živočišná Výroba*, 1995, 40: 391-397.
- Hopster, H., O'Connell, J. M., Blokhuis, H. J. Acute effects of cow-calf separation on heart rate, plasma cortisol and behaviour in multiparous dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science*, 1995, 44: 1-8.
- Jelínek, K. *Morfologie jatečných zvířat*. 1. vyd. Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, 2001. 274 s. ISBN 978-80-7157-504-7.
- Jelínek, P., Koudela, K. a kol. *Fyziologie hospodářských zvířat*. 1. vyd. Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, 2003. 414 s. ISBN 80-7157-644-1.
- Jones, E., Spencer, S. A. The physiology of lactation. *Paediatrics and Child Health*, 2007, 17: 244-248.
- Kertz, A. Composition of bovine colostrum variable. *Feedstuffs*, 2008, 80: 1-2.
- Komárek, V. Mliečna zľaza. In: Ed. Hrudka, F., Popesko, P., Komárek, V. *Základy morfológie hospodárskych zvierat*. Slov. vyd. pôdohospod. lit. Bratislava, 1962, s. 613 - 622.
- Knight, C. H., Dewhurst, R. J. Once daily milking of dairy cows: relationship between yield loss and cisternal capacity. *Journal of Dairy Research*, 1994, 61: 441-449.

- Knight, C. H., Hirst, D., Dewhurst, R. J. Milk accumulation and distribution in the bovine udder during the interval between milking. *Journal of Dairy Research*, 1994, 61: 167-177.
- Kraetzl, W. D., Tančin, V., Schams, D., Bruckmaier, R. M. Naloxone cannot abolish the lack of oxytocin release during unexperienced suckling of dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science*, 2001, 72: 247-253.
- Kresan, J. Mliečna zľaza. In: Ed. Kresan, J., Čollák, D., Hampl, A., Marvan, F., Vernerová, E. *Morfológia hospodárskych zvierat. Príroda Bratislava v spolupráci s Stát. zeměd. nakl. Praha*, 1979, s. 509 - 520.
- Lefcourt, A. M., Akers, R. M. Teat stimulation-induced oxytocin and catecholamine release in pregnant and lactating holstein heifers. *Domestic Animal Endocrinology*, 1991, 8: 235-243.
- Lefcourt, A. M., Akers, R. M. Is oxytocin really necessary for efficient milk removal in dairy cows? *Journal of Dairy Science*, 1983, 66: 2251-2259.
- Lefcourt, A. M., Akers, R. M. Small increase in peripheral noradrenaline inhibit the milk-ejection response by means of a peripheral mechanisms. *Journal of Endocrinology*, 1984, 100: 337-344.
- Mačuhová, J., Tančin, V., Bruckmaier, R. M. Effect of oxytocin administration on oxytocin release and milk ejection. *Journal of Dairy Science*, 2004, 87: 1236-1244.
- Mačuhová, J., Tančin, V., Kraetzl, W. D., Meyer, H. H. D., Bruckmaier, R. M. Inhibition of oxytocin release during repeated milking in unfamiliar surroundings: importance of opioids and adrenal cortex sensitivity. *Journal of Dairy Research*, 2002, 69: 63-73.
- Marnet, P. G., Komara, M. Management systems with extended milking intervals in ruminants: regulation of production and quality of milk. *Journal of Animal Science*, 2008, 86: 47-56.
- Marvan, F. a kol. *Morfologie hospodárskych zvierat*. 3. vyd. Praha: Česká zemědělská univerzita, 2003. 303 s. ISBN 80-209-0319-4.
- Mayer, H., Schams, D., Worstorff, H., Prokopp, A. Secretion of oxytocin and milk removal as affected by milking cows with and without manual stimulation. *Journal of Endocrinology*, 1984, 103: 355-361.
- McManaman, J. L., Neville, M. C. Mammary physiology and milk secretion. *Advanced Drug Delivery Reviews*, 2003, 55: 629-641.
- Mihina, Š., Kovalčík, K. Reakcia rôznych plemien a úžitkových typov na dojenie v dojárni s automatickým ukončovaním dojenia. *Živočišná Výroba*, 1985, 30: 609-618.

- Ollivier-Bousquet, M., Devinoy, E. Physiology of lactation: Old questions, new approaches. *Livestock Production Science*, 2005, 98: 163-173.
- Patel, O. V., Casey, T., Dover, H., Plaut, K. Homeorhetic adaptation to lactation: Comparative transcriptome analysis of mammary, liver, and adipose tissue during the transition from pregnancy to lactation in rats. *Functional and Integrative Genomics*, 2011, 11: 193-202.
- Pavlík, A., Sláma, P. *Morfologie a fyziologie hospodářských zvířat*. 1. vyd. Brno: Mendelova univerzita v Brně, 2011. 143 s. ISBN 978-80-7375-479-2.
- Popesko, P. a kol., *Anatómia hospodárskych zvierat*. Príroda, 1992, 693 s., ISBN 80-07-00542-0.
- Reece, W. O. *Fyziologie domácích zvířat*. Praha: Grada, 1998. 449 s. ISBN 80-7169-547-5.
- Rottman, L., Ying, Y., Harvatine, K. Effect of timing of feed intake on circadian pattern of milk synthesis. *Journal of Dairy Science*, 2011, 94(E-Suppl. 1): 750.
- Roets, E., Burvenich, C., Hamann, J. Relationships between alpha 2 and beta 2 adrenoreceptors on cells of bulls and milkability of their daughter. *Journal of Dairy Research*, 1995, 62: 567-575.
- Sejrsen, K., Purup, S., Vestergaard, M., Foldager, J. High body weight gain and reduced bovine mammary growth: physiological basis and implications for milk yield potential *Domestic Animal Endocrinology*, 2000, 19: 93104.
- Silanikovea N., Leitner, G., Merinc, U., Prosser, C. G. Recent advances in exploiting goat's milk: Quality, safety and production aspects. *Small Ruminant Research*, 2010, 89: 110-124.
- Schams, D., Mayer, H., Prokopp, A., Worstorff, H. Oxytocin secretion during milking in dairy cows with regard to the variation and importance of a threshold level for milk removal. *Journal of Endocrinology*, 1984, 102: 337-343.
- Schams, D., Rüsse, I., Schallenberger, E., Prokopp, S., Chan, J. S. D. The role of steroid hormones, prolactin and placental lactogen on mammary gland development in ewes and heifers. *Journal of Endocrinology*, 1984, 102: 121-130.
- Schmidt, G. H., Van Vleck, L. D. *Principles of dairy science*. 1974, 558 s., ISBN 0-7167-0830-2.
- Stelwagen, K., Bruckmaier, R. M. Foreword: Lactation biology. *Animal*, 2012, 6: 353–354.
- Stelwagen, K., Hopster, H., Van Der Werf, J. T. N., Blokhuis, H. J. Effects of isolation on mammary tight junction in lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 2000, 83: 48-51.

- Stelwagen, K., Knight, C., Farr, V., Davis, S., Prosser, C., McFadden, T. Continuous versus single drainage of milk from the bovine mammary gland during a 24 hour period. *Experimental Physiology*, 1996, 81: 141-149.
- Svennersten-Sjaunja, K., Olsson, K. Endocrinology of milk production. *Domestic Animal Endocrinology*, 2005, 29: 241-258.
- Tančin, V., Bruckmaier, R. M. Factors affecting milk ejection and removal during milking and suckling of dairy cows. *Veterinárni Medicína*, 2001, 46: 108-118.
- Tančin, V., Hluchý, S., Mihina, Š., Uhrinčať, M., Hetényi, L. Fyziológia získavania mlieka a anatomia vemena. VÚŽV Nitra, 2001, 122 s., ISBN 80-88872-13-8.
- Tančin, V., Kraetzl, W. D., Schams, D. The effect of morphine and naloxone on the release of oxytocin and on milk ejection in dairy cows. *Journal of Dairy Research*, 2000, 67: 13-20.
- Tančin, V., Kraetzl, W. D., Schams, D. The effect of alpha 2-adrenoceptor agonists and antagonist on oxytocin release and milk removal in cows. *Milchwissenschaft*, 2003, 58: 351-355.
- Tančin, V., Kraetzl, W. D., Schams, D., Bruckmaier, R. The effect of conditioning to suckling, milking and of calf presence on the release of oxytocin in dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science*, 2001, 72: 235-246.
- Tančin, V., Mačuhová, L., Oravcová, M., Uhrinčať, M., Kulinová, K., Roychoudhury, S., Marnet, P. G. Milkability assessment of Tsigai, Improved Valachian, Lacaune and F1Crossbred ewes (Tsigai×Lacaune, Improved Valachian×Lacaune) throughout lactation. *Small Ruminant Research*, 2011, 97: 28-34.
- Tančin, V., Schams, D., Kraetzl, W. D. The effect of morphine and naloxone on the release of prolactin during machine milking in dairy cows. *Journal of Dairy Research*, 2003, 70: 277-282.
- Tančin, V., Uhrinčať, M., Mačuhová, L., Bruckmaier, R. M. Effect of pre-stimulation on milk flow pattern and distribution of milk constituents at a quarter level. *Czech Journal of Animal Science*, 2007, 52: 117-121.
- Tančin, V., Tančinová, D. : Strokové dojenie kráv a kvalita mlieka. SCPV Nitra, 2008, 106 s., ISBN 978-80-88872-80-1.
- Wattiaux, M. A. Milk secretion in the udder of a dairy cow. Babcock Institute, University of Wisconsin-Madison, s. 77-80, <http://babcock.wisc.edu/node/120>.

Název: Morfologie a fyziologie hospodářských zvířat
Autor: Petr Sláma, Aleš Pavlík, Vladimír Tančín
Vydala: Mendelova univerzita v Brně, Zemědělská 1, 613 00 Brno
Tisk: ASTRON studio CZ, a.s.; Veselská 699, 199 00 Praha 9
Vydání: první, 2015
Počet
stran: 228
Náklad: 200 ks
ISBN