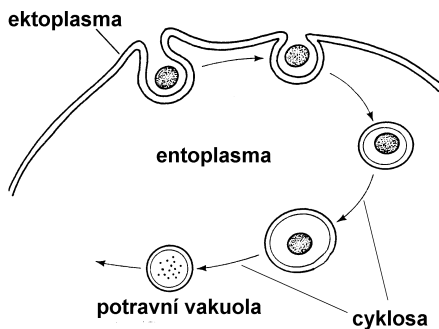
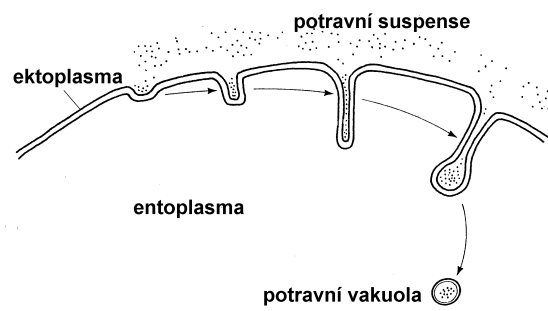


Trávicí soustava

Trávení je proces, při kterém je potrava rozkládána, takže její jednotlivé komponenty mohou vstupovat do metabolických procesů. U většiny živočichů se k tomuto účelu vyvinula trávicí soustava. Tato soustava chybí jen u parazitických živočichů, kteří přijímají potravu ve formě roztoku celým povrchem těla; tento způsob výživy se označuje jako **osmotrofie**. Ve většině ostatních případů živočich přijímá potravu v podobě pevných částic (**fagotrofie**). Existují však živočichové (prvoci, u kterých tělo není kryto pevnou pelikulou), jejichž potrava má sice podobu pevných částic, ale trávicí orgány se u nich nevyvinuly, protože potrava může být přijímána kterýmkoliv místem povrchu těla. Přitom se ektoplasma v okolí potravní částice vchlipuje a po-sléze od vlastního povrchu buňky odškrtí. Mohou tomu napomáhat panožky, které potravu znehybní a poté obklopí. Tento způsob přijímání potravy se nazývá **fagocytóza**. Speciálním případem fagocytózy je **pinocytóza**, kdy potrava v podobě roztoku je přijímána nikoliv osmoticky, ale vchlipováním a následným odškrcením ektoplasmy s kapičkou okolního roztoku s potravní suspenzí, opět na kterékoliv části povrchu buňky. Toto jsou způsoby trávení, kde se zvláštní trávicí orgány se nevytvořily.



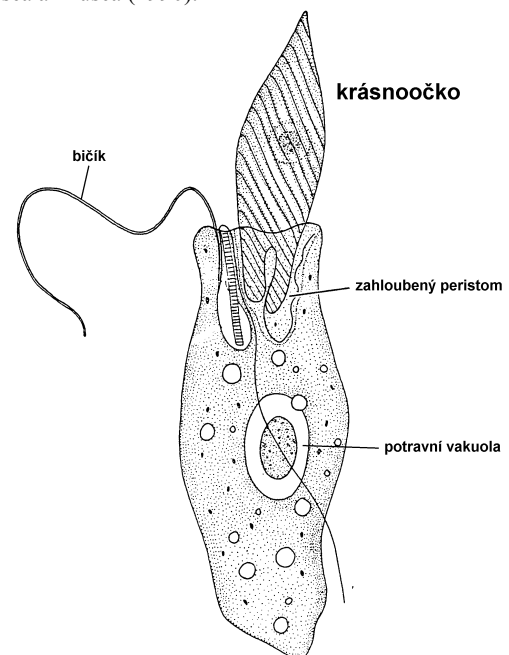
Obr. 172 Schematické znázornění fagocytózy. Podle Brusca a Brusca (1990).



Obr. 173 Schematické znázornění pinocytózy. Podle Brusca a Brusca (1990).

U většiny živočichů však trávicí soustava existuje. Je uniformní v těch aspektech, které jsou dány shodami či podobnostmi biochemických reakcí. Rozdíly v utváření trávicí soustavy jsou závislé především na tom, zda se jedná o živočichy jednobuněčné či mnohobuněčné. U jednobuněčných živočichů (prvoků) trávení probíhá uvnitř buňky (**trávení intracelulární**), zatímco u mnohobuněčných živočichů probíhá v mimobuněčných prostorách (**trávení extracelulární**) nebo dokonce mimo tělo. Avšak i v případě intracelulárního trávení je nutné si uvědomit, že stěny potravní vakuoly jsou v podstatě odškrcenou částí ektoplasmy, a že tedy v určitém smyslu se jedná rovněž o extracelulární trávení.

U jednobuněčných, kteří mají tělo kryto pelikulou se diferencovaly stálé trávicí orgány. Pro přijímání potravy se vytvořil otvor, zvaný buněčná ústa (**cytostom**), do kterého je potrava strhávána pohybem příústních brv, a který u některých prvoků (nálevníci) může pokračovat buněčným hltanem (**cytopharynx**). Cytostom může být umístěn ve zvláštní prohlubni, která se nazývá **peristom**. Samotné trávení probíhá u prvoků přijímajících potravu jak fagocytózou tak cytostomem stejně; děje se tak v **potravních vakuolách**, které se v cytoplasmě pohybují po určité dráze, označované



Obr. 174 Prvok rodu *Peranema* s uloveným krásnoočkem. Podle Chena (1950), z Brusca a Brusca (1990).

trávicí soustava prvoků

jako **cyklóza**. V blízkosti buněčného jádra se pohyb potravní vakuoly výrazně zpomaluje. Stěny potravní vakuoly vybíhají v podobě klků (**microvilli**) do jejího nitra, kde obklopují a posléze odškrcují produkty trávení z vakuoly do cytoplasmy; celý tento proces připomíná pinocytózu. Potravní vakuola se v důsledku toho zmenšuje, až v ní nakonec zůstanou pouze nestrávené zbytky. Ty mohou být vyvrženy opět buď na kterémkoliv místě těla, nebo potravní vakuola praskne v blízkosti otvoru zvaného buněčná řiť (**cytopyge**) a vyvrhne svůj obsah tímto otvorem mimo tělo prvoka.

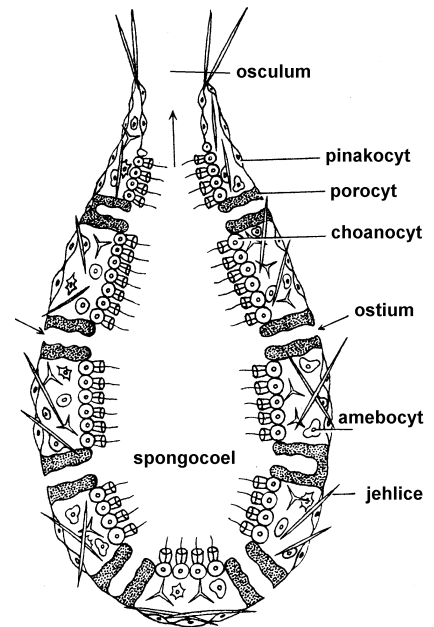
trávicí
soustava
živočišných
hub

Trávicí soustava mnohobuněčných živočichů vzniká embryonálně z vnitřního zárodečného listu (entodermu). Nejjednodušší typ se vyskytuje u živočišných hub (Porifera), kde má podobu centrální vakovité dutiny (**spongocoel**, resp. **atrium**), která s vnějším prostředím komunikuje jediným otvorem (**osculum**) na svrchní straně těla. Spongocoel má stěnu tvořenou límečkovitými buňkami (**choanocyty**), které slouží jako trávicí epithel (**choanoderm**, resp. **gastroderm**). Každý choanocyt má zhruba tvar komolého kužele, jehož užší konec směřuje do spongocoelu a je lemován poměrně vysokým plasmatickým límcem sestávajícím se z těsně k sobě přiléhajících dlouhých cytoplasmatických výběžků (microvilli). Uprostřed tohoto límce vybíhá z povrchu buňky bičík. Cytoplasma je značně prostoupena vakuolami (což souvisí s trávením). Způsob jejich trávení je tedy podobně jako u prvoků intracelulární a příjem potravy lze označit jako fagocytózu nebo pinocytózu. Trávení probíhá v potravních vakuolách choanocytů, pokročilé fáze trávení však již v buňkách (amebocyty) střední vrstvy těla (mesoglea), které díky své pohyblivosti distribuují živiny do celého těla.

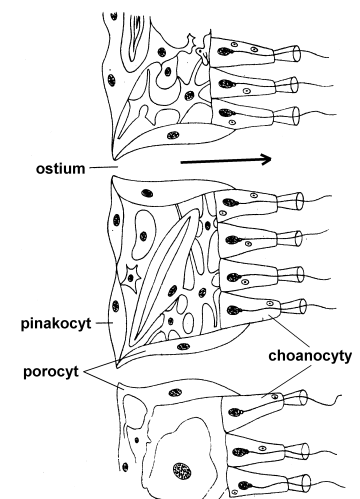
Voda s potravními částicemi se dostává do trávicí trubice otvůrkou na vnějším povrchu těla houby. Jsou buď umístěny uprostřed povrchových buněk zvaných **porocyty** a v tomto případě se nazývají **ostia** (sing. **ostium**), nebo tento otvor může být v prostoru mezi několika pinakocyty a pak se nazývá **dermální pór**. Ostia a póry jsou inhalačními otvory trávicí soustavy. Pokračují směrem k centrálnímu spongocoelu kanálky, jejichž stěnu tvoří epithel podobný pinakocytům na povrchu těla; v tomto případě se buňky označují jako endopinakocyty. Bylo již řečeno, že vlastním trávicím epithelem je choanoderm, vystýlající spongocoel. Nestrávené zbytky potravy jsou předávány amébocyty ve stěnách kanálků zpět do trávicí dutiny a odtud jsou vypuzovány oskulem mimo tělo houby. Proud vody se v trávicí soustavě vzbuzuje kontrakcemi porocytů uzavírajících ostia a kmitáním bičíků choanocytů, i když jejich kmitání není nijak koordinováno.

Trávicí soustava živočišných hub se vyskytuje ve třech základních typech. Má-li spongocoel tvar jednoduchého vaku, nazývá se takový typ houby **askon**. Choanoderm je zde souvislý, tělní stěna není zprohýbaná. Jestliže je však tělní stěna zprohýbaná, takže choanoderm vystýlá pouze záhyby spongocoelu, zatímco výběžky tělní stěny prominující do spongocoelu nejsou kryty choanodermem, nazývá se takový typ **sykon**. Je zřejmé, že u tohoto typu je plocha tvořená choanodermem (tedy trávicí plocha) větší a tedy pro živočicha výhodnější. Zvětšování trávicí plochy dosáhlo svého maximálního stupně u typu označovaného jako **leukon**, kde se postranní záhyby spongocoelu se stěnami tvořenými choanocyty

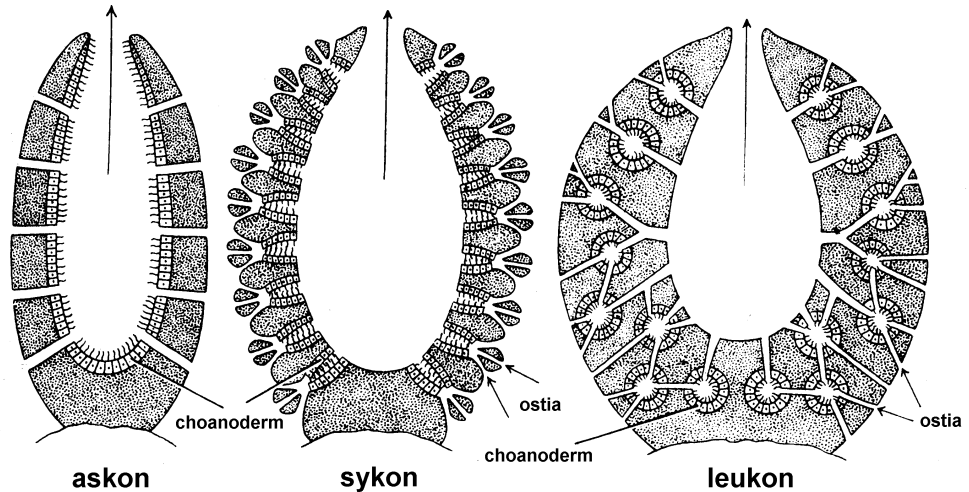
Obr. 176 Schema tělní stěny askonové houby. Spongocoel vpravo, vnější povrch těla vlevo. Šipka znázorňuje směr proudění vody. Podle Stempela, z Langa a kol. (1971).



Obr. 175 Schema trávicí soustavy askonové houby. Šipky znázorňují směr proudění vody. Podle Hymanové (1940), ze Špinara (1960).



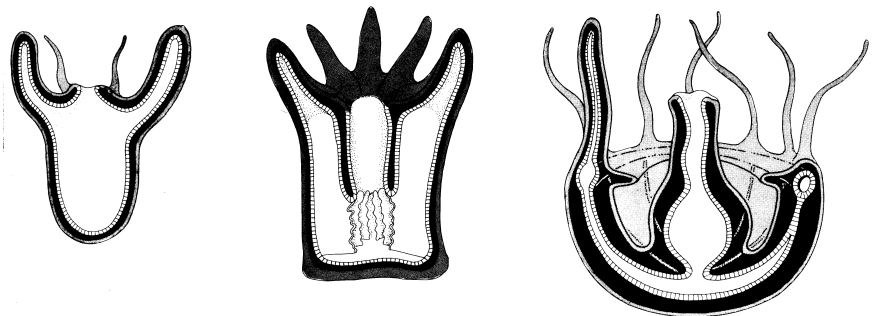
Obr. 177 Schematický náčrt tří základních stavebních typů živočišných hub, založených na morfologii trávicí dutiny. Podle Bayera, z Langa a kol. (1971).



zcela oddělily od centrální dutiny. Izolované části spongocoelu s choanodermální výstelkou se nazývají choanocytové komůrky a komunikují s centrálním spongocoelem otvorem zvaným **apopyle** (resp. **apoporus**).

U žahavců je trávicí soustava velmi podobná, liší se však tím, že otvor do centrální dutiny trávicí soustavy je jen jediný, a slouží zároveň jak pro přijímání potravy tak i pro vyvrhování nestravitelných zbytků. Potrava je uchopována chapadly (všichni žahavci jsou draví a loví živou potravu, kterou paralyzují pomocí žahavých buněk, tzv. knidoblastů) a dopravována do ústního otvoru. Ústní otvor může být mírně vyzdvížený (tato elevace se nazývá **hypostom**), nebo naopak jeho okraje mohou být vchlípeny do centrální trávicí dutiny, čímž vzniká krátký **hltan** (**pharynx**).

Centrální trávicí dutina se nazývá **láčka** (**coelenteron**) nebo také **gastrovaskulární dutina**, protože kromě trávení slouží rovněž k rozvádění živin do celého těla. Většinou je členěna septy vybíhajícími ze stěn a ze dna; septa (**mesenteria**) mohou být neúplná (nedosahují až ke středu láčky) nebo úplná (uprostřed láčky se spojují s



Obr. 178 Gastrovaskulární soustava žahavců. Vlevo a vpravo polyp a medúza polyptoců (pro snadnější porovnání je medúza zobrazena svrchní stranou dolů). Uprostřed polyp korálnatců. Podle Bayera a Owreho (1968), z Brusca a Brusca (1990).

okrajem pro-tilehlého septa). Volné okraje mesenterii mohou být opatřeny vlákny, jejichž činností se potrava v láčce pohybuje. Láčka zasahuje v podobě **radiálních kanálků** i do chapadel; u medúz běží po okraji těla (před odstupem chapadel) tzv. **okružní kanálek**.

Po požití potravy probíhá zprvu v láčce extracelulární trávení. Umožňuje to trávicí epitel (**choanoderm**, resp. **gastroderm**), který produkuje sliz a enzymy. Jeho buňky jsou často opatřeny bičíky, což napomáhá promíchávání obsahu láčky. Takto natrávená potrava je pak přijímána fagocytózou a pinocytózou, a trávicí proces je dokončován intracelulárně v potravních vakuolách. Nestravitelné zbytky jsou odváděny zpět do láčky a odtud ústy mimo tělo živočicha.

Někteří jedinci koloniálních láčkovců mohou být specializováni výlučně na přijímání potravy (tzv. **gastrozoidi**). Protože jejich láčka je propojena s láčkami ostatních jedinců kolonie, vytváří se tak složitá dutina (**coenosark**), umožňující výživou ostatních členů kolonie.

Trávicí soustava ploštěnců je v podstatě modifikovaná láčka. I zde komunikuje s vnějším prostředím jen jediným otvorem, který je zároveň přijímací i vyvrhovací. Ústní otvor je na břišní straně těla, ale může být umístěn vpředu, uprostřed, nebo vzadu. Směrem dovnitř pokračuje

láčka, resp. gastrovaskulární dutina

trávicí soustava ploštěnců

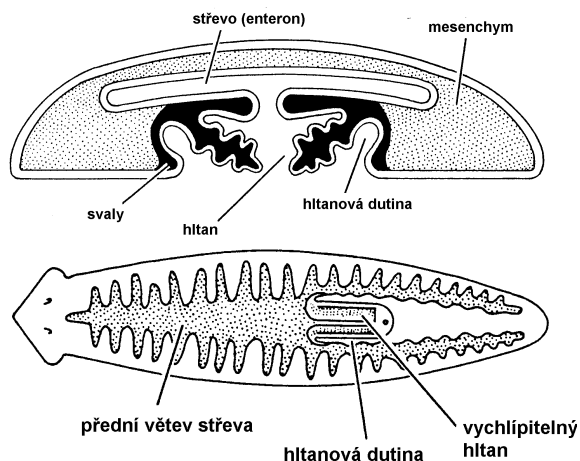
hltanem (pharynx), jehož stěny jsou často vyztuženy svaly a proto se může vychlipovat mimo tělo. Důležitou okolností je, že hltan vzniká z embryonálního ektodermu a jeho stěny proto tvoří epidermis. Označuje se proto rovněž jako **stomodeum**. Hltan navazuje na centrální trávicí dutinu zvanou **střevo (enteron)**. Střevo může být jednoduché nebo nejrůznějším způsobem větvené; protože zasahuje do nejrůznějších částí těla a má tak schopnost rozvádět po těle živiny, nazývá se rovněž gastrovaskulární dutina. Střevo u ploštěnců bez tělní dutiny sekundárně zaniklo a hltan proto navazuje pouze na shluk entodermálních buněk, potrava je zprvu trávena extracelulárně v mezibuněčných prostorech, později trávení pokračuje uvnitř těchto buněk (intracelulární trávení).

U forem s vychlípitelným hltanem je potrava tímto chobotovitě vychlípěným orgánem uchopena. V některých případech jsou do potravy vylučovány trávicí enzymy ještě předtím, než je pozřena (**mimotělní trávení**). V hltanu se potrava pohybuje koordinovanou činností obrvených buněk. Zde a ve střevě probíhá působením enzymů produkovaných enzymatickými buňkami extracelulární trávení. Poté je takto předtrávená potrava fagocytována buňkami střevního epitelu. Nestrávené zbytky potravy jsou vyvrhovány ústním otvorem mimo tělo.

Láčkovitý typ trávicí soustavy byl zdokonalen proražením řitního otvoru, takže ústa slouží výhradně k přijímání potravy a soustava má podobu trubice. Tento typ se vyskytuje na strukturálně nejjednodušším stupni u pásnic (Nemertini). Umožňuje jednosměrný průchod potravy. Přední část trávicí trubice vzniká podobně jako u ploštěnců vchlípením ektodermu (**stomodeum**) a podobně je tomu i v případě terminální části; tato část se nazývá **proctodeum** a u některých členovců (např. korýši) má chitinovou výstelku. Celá trávicí trubice může být již na tomto primitivním evolučním stupni funkčně a morfologicky diferencována: stomodeum se za ústním otvorem rozšiřuje v **ústní dutinu**, na níž navazuje užší **jícen (oesophagus)** a za ním další rozšířená část, **žaludek (ventriculus)**. Střevo je obvykle přímé, ale stěny jsou zvrásněné mnoha záhyby (**diverticula**), čímž se zvětšuje plocha vystlaná gastrodermem (tedy plocha na níž probíhá trávení). Gastroderm je tvořen obrvenými a slizovými buňkami; brvy posunují potravu tubicí a sliz obsahuje trávicí enzymy. Terminální úsek trávicí trubice se nazývá **rectum** a končí **řitním otvorem (anus)**.

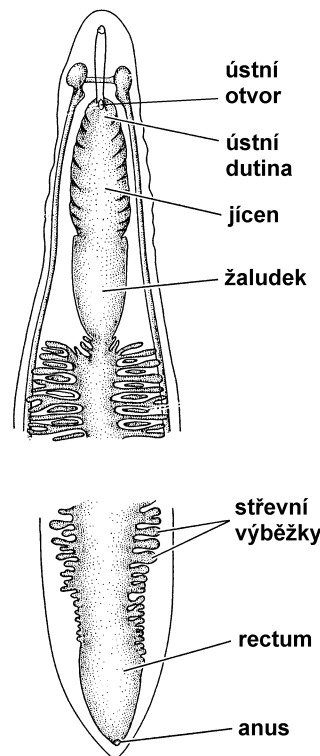
U tohoto typu trávicí soustavy se vedle trávicí trubice diferencoval oddělený oběhový systém, kterým jsou živiny rozváděny po těle. Proto tento typ trávicí soustavy již nelze označovat jako soustavu gastrovaskulární. Trávení a rozvod živin po těle jsou od sebe odděleny a zajišťují je oddělené soustavy.

Trávicí soustava v podobě trubice je zdokonalena pouze přídatnými ústními orgány, jejichž úkolem je potravu uchopovat či mechanicky drtit. U těch živočichů, kteří se živí potravou rozpuštěnou ve vodě se vyvinul kolem ústního otvoru věnec brv, jejichž činností je potrava k ústnímu otvoru směřována. Chapadla mohou uchopovat větší potravu a k ústnímu otvoru podávat. Uvnitř ústní dutiny mohou být vytvořeny různé kutikulární



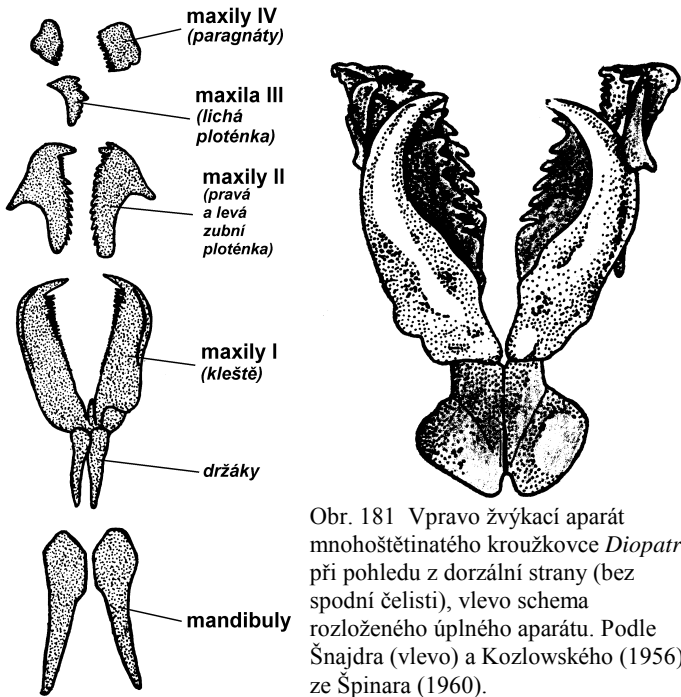
Obr. 179 Schema trávicí soustavy ploštěnce s vychlípitelným hltanem v laterálním pohledu (nahore) a ploštěnky s trojvětveným střevem při pohledu z ventrální strany (dole). Podle Russel-Huntera (1979) a Hymana (1951), z Brusca a Brusca (1990).

průchozí
trávicí
soustava



Obr. 180 Primitivní typ průchozí trávicí soustavy u pásnic. Podle Hymana (1951).

přídavné
orgány
trávicí
trubice



Obr. 181 Vpravo žvýkací aparát mnohoštětinatého kroužkovce *Diopatra* při pohledu z dorzální strany (bez spodní čelisti), vlevo schema rozloženého úplného aparátu. Podle Šnajdra (vlevo) a Kozłowského (1956), ze Špinara (1960).

čelisti

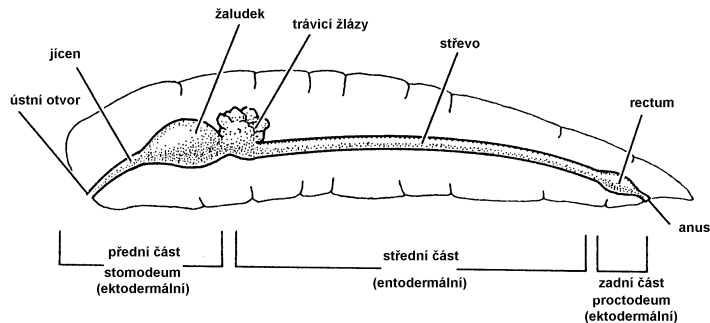
destičky epidermálního původu (protože tato část je derivátem ektodermu), které slouží k drcení potravy. U vířníků (Rotifera) jsou tyto destičky ve svalnatém žvýkacím hltanu (tzv. **mastax**) a jsou často opatřeny zoubkovitým okrajem nebo zubovitými výběžky. U mnohoštětinatých červů se ve vychlípitelném jícnu vytvořil žvýkací aparát z chitínových čelistí, které jsou inkrustovány uhličitanem vápenatým a skládají se z ně-kolika částí označovaných jako maxily (spodní pár jako mandibuly). Protože jsou to deriváty ektodermu, jsou během svlékání odvrhovány spolu s kutikulou. U většiny měkkýšů jsou vyvinuty podobné čelisti, které jsou buď po obou stranách ústní dutiny nebo jen na patře. Na spodině

dutiny ústní je u nich navíc vyvinuta chitínová jazyková páska zvaná **radula**, jejíž povrch tvoří řady drobných zoubků. Radula je uvnitř vyztužena chrupavčitou tkání, zvanou **subradulární destička** resp. **odontophor**. Činnost raduly je umožněna tím, že ji lze z ústního otvoru vychlipovat (zvláště u vrtavých plžů, kteří tímto způsobem navrtávají otvory do schránek mlžů). U plžů jsou pevné kutikulární destičky často i ve stěnách žvýkacího žaludku, který však vzniká ze stomodea. Vlastní žaludek (zvaný u plžů žlaznatý žaludek) je až v další části trávicí trubice. U členovců se vyvinuly zvláštní čelistní orgány přeměnou kráčivých končetin a proto o nich byla řeč v souvislosti s opěrnou soustavou.

U vířníků se poprvé objevují přídatné trávicí žlázy. Jsou to **slinné žlázy**, které ústí do hltanu a produkují jednak trávicí enzymy, jednak sliz, který lepí potravní částice k sobě a zároveň umožňuje snadnější pohyb potravy trávicí trubicí. U některých plžů vylučují žlázy ve stěně hltanu poměrně silné roztoky kyselin (např. u rodu *Dolium* až 5% H_2SO_4), které pomáhají narušovat schránky mlžů a ostnokožců. Před žaludkem nebo přímo do něj ústí žaludeční žlázy (**hepatopankreas**), které produkují trávicí enzymy. Kromě žlaz produkujících trávicí sekret však do trávicí trubice někdy (např. u členovců) ústí také tzv. **repugnatoriální žlázy** (někdy však ústí přímo na povrch těla), které produkují látky odstrašující potenciálního predátora.

U vířníků se také diferencuje terminální část trávicí trubice, kam se otevírají i vývody pohlavních orgánů. Tato část se nazývá **kloaka**.

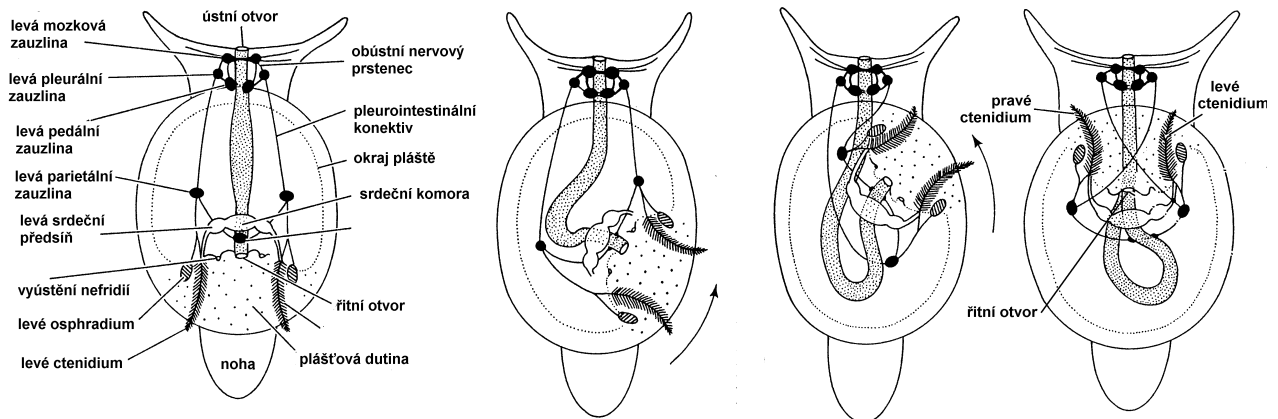
Trubicovitá trávicí soustava může být v souvislosti se způsobem života (např. návratem k přisedlému způsobu nebo přechodem k parazitismu) modifikována nebo redukována. Nejčastěji se však jedná pouze o změnu průběhu trubice, takže např. u mechovek nebo křídložábřých, jejichž tělo je uzavřeno v kalichovité théce, ústí řitní otvor v sousedství ústního.



Obr. 182 Obecné schéma členění trávicí trubice u členovců. Podle Brusca a Brusca (1990).

žlázy trávicí trubice

Podobný případ je u plžů, kde došlo k torzi ulity i s celým tělem, takže je řitní otvor umístěn nad ústním.

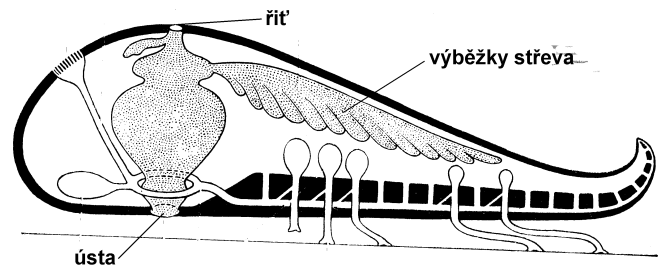


Obr. 183 Torze těla, díky níž došlo u moderních plžů k přesunutí řitního otvoru nad otvor ústní a ke stranové inverzi tělních orgánů (např. ktenidií) a překřížení nervové soustavy. Vlevo hypotetické stadium s přímou trávicí trubicí, vpravo výsledné stadium u dospělého plže. Mezistadia (uprostřed) se zachovávají v ontogenetickém vývoji. Podle Langa (1900).

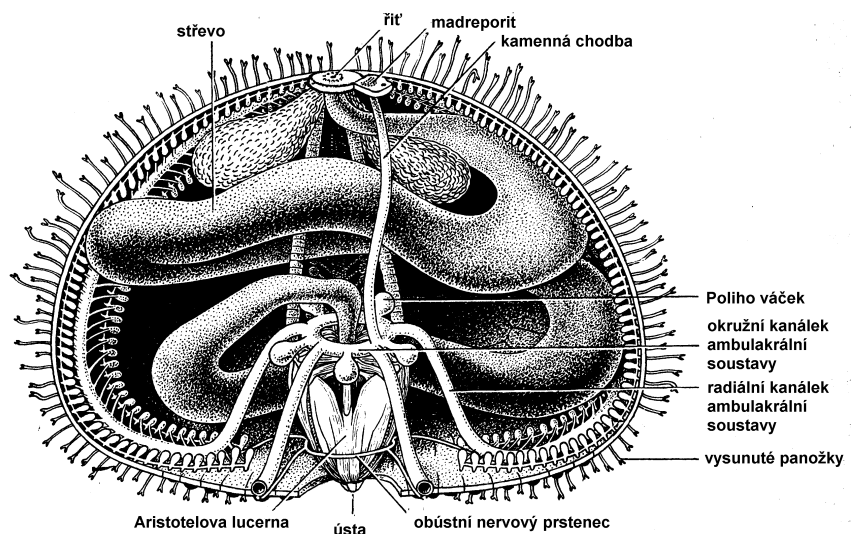
vznik
druhotného
ústního
otvoru

Trávicí soustava ostnokožců, polostrunatců a strunatců se na první pohled od právě uvedeného schematu trávicí trubice morfologicky neliší. Významný rozdíl spočívá však v embryonálním původu úst a řiti. Zatímco u všech doposud popsaných případů představuje ústní otvor embryonální blastoporus, u těchto tří skupin se blastoporus uzavírá a v blízkosti jeho původní pozice se proráží řitní otvor; ústní otvor vzniká sekundárně vchlípením ektodermu na hlavové části těla. Proto se tyto živočichové shrnují pod názvem druhoústí (Deuterostomia).

U ostnokožců je trávicí soustava přímá, takže ústní a řitní otvor jsou na protilehlých koncích těla. Avšak i zde existují různé odchylky od tohoto základního schematu: u hadic není např. vyvinuto rectum, takže trávicí soustava je neprůchodná. U poupěnců, jablovců a lilijic se v souvislosti s vývojem théky přesunul řitní otvor do blízkosti ústního, takže trávicí trubice má v principu tvar podkovy. Pozoruhodným orgánem ostnokožců je žvýkací aparát, umístěný na počátku trávicí trubice a skládající se z pěti dlátkovitých zubů pohyblivě uzavírajících ústní otvor a ovládaných svaly. Tento žvýkací orgán se obecně nazývá **Aristotelova lucerna**.



Obr. 184 Schema trávicí soustavy hvězdice a její topografický vztah k ambulakrální soustavě. Podle Pfürtchellera a Cuenota, z Langa a kol. (1971).



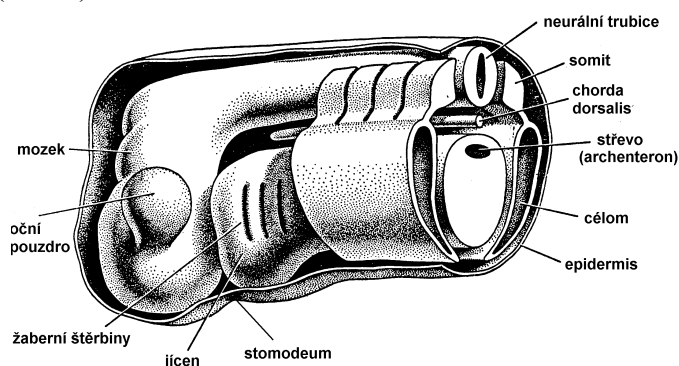
Obr. 185 Schema tělesné stavby ježovky a topografie tělních orgánů ve vztahu k trávicí trubici. Podle Pfürtchellera, z Langa a kol. (1971).

U strunatců je obecné schema trávicí soustavy v podstatě stejné jako u ostatních druhoústých. Jedná se o soustavu průchozí, která začíná ústním otvorem a končí řitním otvorem, který však u bilaterálně souměrných a volně pohyblivých forem není primárně na zadním terminálním konci těla, nýbrž ústí na břišní straně; tím se diferencuje část těla, kterou neprochází trávicí trubice a která se označuje jako ocas (cauda).

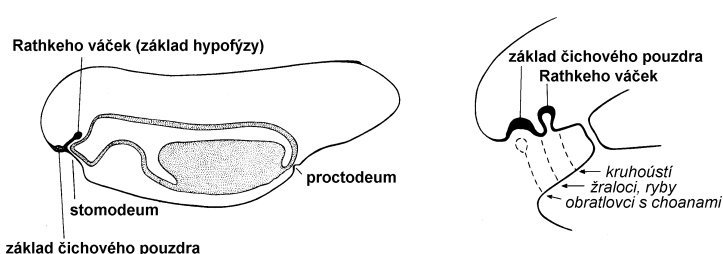
Již u nejprimitivnějších forem (pomineme-li specializované formy shrnované do podkmene Tunicata) je dobře diferencovaná **ústní dutina (cavum oris)**. U bezlebečných je ještě ústní otvor obklopen věncem drobných brv (cirri) a ústní dutina je od branchiální dutiny oddělena slizniční přepážkou stahovanou okružními svaly a nazývanou velum. U obratlovců tato přepážka i brvy chybějí a dutina ústní je pouhým rozšířeným prostorem, který bez morfologicky výrazné hranice přechází v **hltan (pharynx)**. Tato hranice je však markantní z embryologického hlediska, protože ústní dutina vzniká (podobně jako v případě velké většiny bezobratlých) vchlípením ektodermu (stomodeum), zatímco jícen vzniká z přední části embryonálního střeva (archenteron) a je tedy entodermálního původu. Obě struktury směřují proti sobě, i když se poměrně dlouho mezi nimi udržuje přepážka v podobě membrány (oropharyngeální membrána). Membrána později perforuje a ústní dutina získává spojení se střevem. Tento proces je korelován s dosaženým stupněm trávení žlutkového vaku. Epiteliální výstelku obou částí nelze histologicky rozlišit, přestože je v prvním případě derivátem ektodermu a v druhém derivátem entodermu.

Zatímco zadní hranice ústní dutiny jsou konstantní a odpovídají hranici mezi embryonálním ektodermem a entodermem, přední hranice je značně variabilní, což souvisí s tím, že sliznice dutiny ústní kontinuálně přechází v epidermis kůže. Podle embryonálních struktur, které topograficky souvisejí s ústní dutinou lze doložit, že ústní dutina se v evoluci obratlovců zvětšovala.

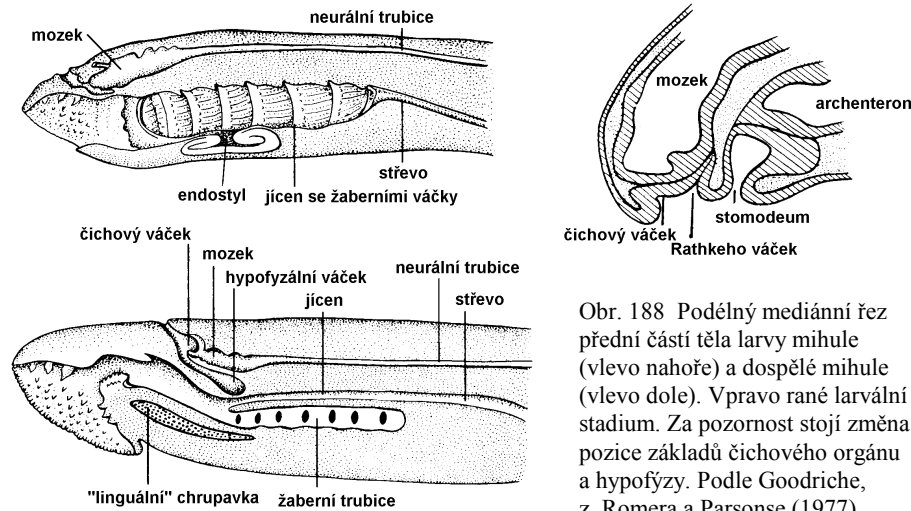
Jednou z těchto topograficky důležitých struktur jsou dvě vedle sebe ležící plošky zesíleného ektodermu (epidermální plakody; viz též str. 25), které jsou umístěny pod embryonálním předním mozkem a které se mohou zanořit pod úroveň okolního stropu stomodea, takže tvoří zesílené dno jamek. Je to základ čichových pouzder. U kruhoústých se vytváří tato jamka pouze jediná. Dále dovnitř se na stropu stomodea vytváří další váčkovitý záhyb, tzv. Rathkeho váček, který se později uzavírá a izoluje od stomodea. Epithel uzavřený uvnitř tohoto váčku dává později vznik části hypofýzy. U dospělých žraloků a paprskoploutvých ryb leží čichová pouzdra, která mají dva otvory – inhalační a exhalační – vně dutiny ústní, zatímco Rathkeho váček leží uvnitř. Obě struktury jsou tedy od sebe odděleny vznikající horní čelistí, kterou lze považovat za vnější hranici ústní dutiny. U lalokoploutvých ryb a suchozemských tetrapodů se dutina ústní zvětšila, v důsledku čehož jsou čichová pouzdra nad přední částí dutiny ústní a oblouk svrchní čelisti probíhá pod nimi. Následkem toho se druhý pár otvorů (exhalační) posunul do přední části dutiny ústní a vytvořil choany, zatímco inhalační zůstal vně.



Obr. 186 Schema hlavové části embrya obratlovce. Podle Waddingtona, z Romera a Parsonse (1977).



Obr. 187 Vlevo schema embrya obojživelníka s vyznačením pozice budoucího čichového pouzdra a Rathkeho váčku vůči stomodeu. Vpravo schema ústní dutiny s vyznačením jejího rozsahu u různých skupin obratlovců. Podle Romera a Parsonse (1977).

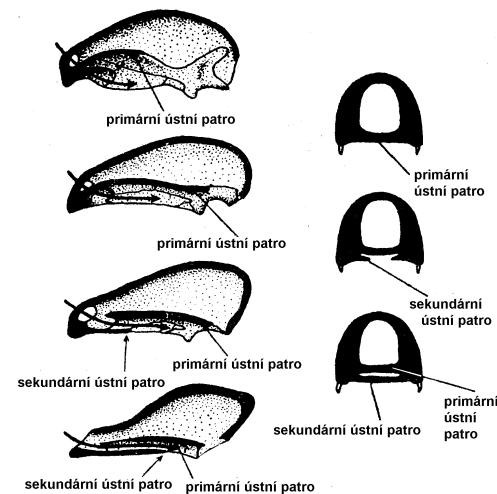


Obr. 188 Podélný mediální řez přední částí těla larvy mihule (vlevo nahoře) a dospělé mihule (vlevo dole). Vpravo rané larvální stadium. Za pozornost stojí změna pozice základů čichového orgánu a hypofýzy. Podle Goodriche, z Romera a Parsonse (1977).

U kruhoustých má ústní dutina menší rozsah. Larva mihule má základy čichového orgánu a Rathkeho váček také na ventrální straně hlavy, avšak vně stomodea. Během ontogeneze se obě struktury posunují dopředu na rostrální konec hlavy a posléze až na její dorzální stranu, tzn. do značné vzdálenosti od ústní dutiny.

ústní patro

Strop dutiny ústní se nazývá **ústní patro**. Protože jeho podstatou jsou dermální kosti, byla tato struktura popsána výše, v souvislosti s lebkou. Jelikož je však u pokročilých obratlovců ústní patro dotvořeno slizniční řasou, která s ním tvoří jednotný funkční celek, musí být zmíněno i v souvislosti s ústní dutinou. U primitivních obratlovců je **kostěné ústní patro (palatum durum)** tvořeno bází neurokrania. Označuje se jako **primární ústní patro** a je buď kompletní nebo (u lalokoploutvých ryb a primitivních tetrapodů) perforováno choanami. Takto utvářená



Obr. 189 Různé stupně vývoje sekundárního ústního patra u savcovitých plazů a savců (vlevo dole). Šipky znázorňují průběh dýchacích cest. Vpravo různé stupně vývoje sekundárního ústního patra na schematických frontálních řezech lebkou obojživelníka (nahore), plaza (uprostřed) a savce (dole). Podle Romera (1970) a Smithe (1960), z Ročka (1985).

druhotné ústní patro

jazyk

dutina ústní je tedy u obratlovců s choanami nejen součástí trávicí soustavy, ale rovněž součástí cest dýchacích, protože slouží k přijímání potravy i k dýchání. Je evidentní, že zejména u suchozemských obratlovců je tento stav z funkčního hlediska nevyhovující. Proto se v ústní dutině vytvořila ještě jedna kostěná přepážka, která odděluje dutinu ústní od dýchacích cest. Označuje se jako **sekundární ústní patro**. Vzniká z horizontálních lišt na premaxilách, maxilách a palatinech, a tento výčet odpovídá rovněž evoluční posloupnosti, protože sekundární ústní patro expandovalo odpředu dozadu. Zároveň se však rozšiřovalo od stran směrem k mediální linii. Tento stav se u savců rekapituluje v patologických případech jako různé formy rozštěpu ústního patra. Zadní okraj kostěného patra doplňuje pohyblivá slizniční duplikatura zvaná **měkké ústní patro (palatum molle)**, která uzavírá dýchací cesty vůči nosohltanu.

je tento transport mnohem jednodušší, protože potrava je nadržena vodním prostředím. Svaly jazyka se upínají převážně na skelet jazyky a na spodní čelist.

denticce

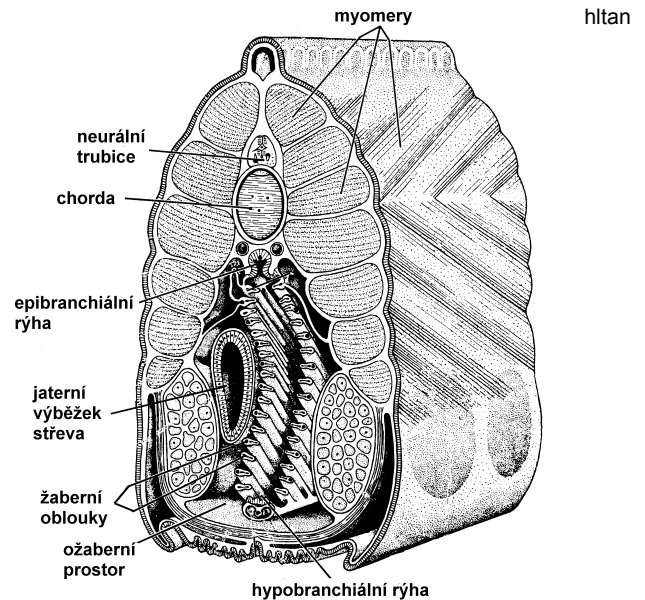
Dalším důležitým orgánem ústní dutiny je **chrup (denticce)**, který u rybovitých obratlovců slouží k fixaci, paralyzování, případně jednoduchému porcování potravy, u obratlovců s diferencovanou denticí k porcování a mělnění potravy. Protože zuby jsou derivátem plakoidních šupin, které samy vznikly v důsledku osifikace v subepidermálním vazivu, byla o jejich morfologii detailnější zmínka výše (viz kap. Pokryv těla a opěrná soustava, str. 64).

Jazyk (lingua) je důležitým orgánem ústní dutiny, který vznikl při přechodu obratlovců na souš ze svalů báze dutiny ústní (str. 92). Slouží převážně k transportu potravy dutinou ústní; u vodních obratlovců

Ústní dutinou potrava buď pouze nezměněna prochází (v případě polykání celé potravy), nebo je v ní mletá (u obratlovců s diferencovaným chrupem). V tomto druhém případě je potrava zároveň promíchána se sekretem slinných žláz, které se některými svými složkami (např. enzym ptyalin) podílejí na iniciálních fázích trávení. U nižších tetrapodů slouží výměsky slinných žláz pouze k usnadnění transportu potravy trávicí trubicí do žaludku. O tom, že tomu tak skutečně je svědčí skutečnost, že např. u vodních ptáků a u savců, kteří se vrátili k vodnímu způsobu života se slinné žlázy značně zredukovaly. U některých obojživelníků a plazů se slinné žlázy mohly modifikovat v tom smyslu, že produkují jed, který kořist paralyzuje.

žlázy ústní dutiny

U primárně vodních obratlovců následuje za ústní dutinou úsek trávicí trubice nazývaný **hltan** (**pharynx**), který je perforován žaberními štěrbinami a slouží tudíž nejen k transportu potravy, ale i k dýchání. V důsledku této dvojí funkce se v něm vytvořily různé výrůstky, které u forem živících se planktonem slouží k separaci potravních částic od proudu vody určeného k dýchání. Mezi takovéto separační mechanismy můžeme počítat i **endostyl** primitivních strunatců (Tunicata, Acrania) a larev mihulí. Je to žlábk, jehož stěny jsou vystlány epitelem produkujícím sliz a slepujícím potravní částice. Žlábk probíhá v mediánní linii na ventrální straně hltanu (tento úsek se označuje jako hypobranchiální rýha); na svém předním konci se štěpí na dvě větve (zvané peripharyngeální pruhy), které přecházejí po stranách hltanu na jeho dorzální stranu, kde se opět spojují v mediánní žlábk (epibranchiální rýha). Epibranchiální rýha odvádí potravní částice do dalších oddílů trávicí trubice.



hltan

Obr. 190 Příčný řez přední částí těla kopinatce v úrovni hltanu. Podle Kükenthala a Rennera (1978).

Nosohltn (**nasopharynx**) je zbytek společného průběhu trávicí soustavy a dýchacích cest zachovaný u suchozemských tetrapodů. Obě soustavy se zde kříží (dýchací cesty jsou uloženy nad dutinou ústní, ale ventrálně od jícnu), což představuje evoluční limit pro další expanzi sekundárního ústního patra.

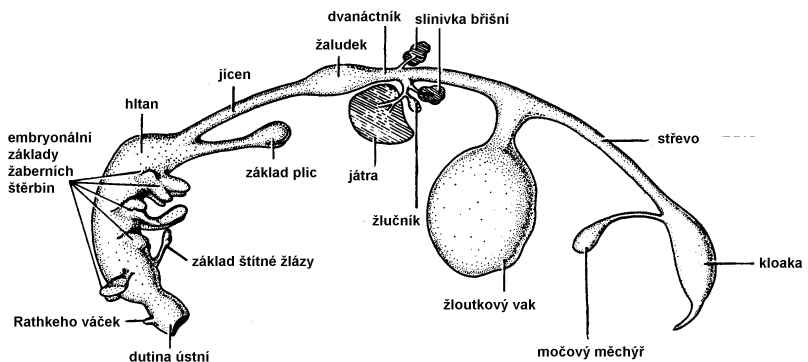
nosohltn

Jícen (**oesophagus**) je svalová trubice, skládající se z vnitřní vrstvy sliznice a z vnější vrstvy svalů. Počáteční úsek jícnu je tvořen příčně pruhovaným svalstvem, úsek přiléhající k žaludku je tvořen hladkým svalstvem; hranice mezi oběma úseky odpovídá embryonální hranici mezi stomodeem a prvostřevem. Potrava většinou jícnem jen prochází, pouze výjimečně se podílí na shromažďování nebo předtrávení potravy (např. vole u ptáků).

jícen

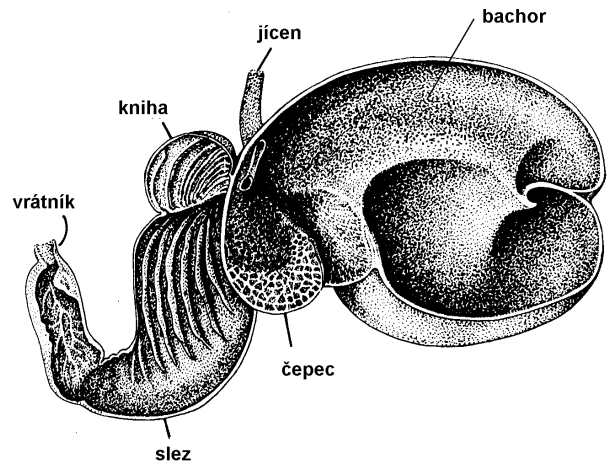
Žaludek (lat. **ventriculus**, řec. **gaster**) je rozšířená část trávicí trubice, která se vyvinula v souvislosti s periodicitou v přijímání potravy. Chybí totiž u těch strunatců (např. kopinatců, kruhoústých), kteří přijímají potravu neustále a naopak dobře je vyvinutý tam, kde je potrava přijímána ve větších množstvích a periodicky (např. u dravých forem). Topograficky a funkčně jej lze členit na tři části: část při-

žaludek



Obr. 191 Schema embryonální trávicí soustavy suchozemského obratlovce v terminálním stadiu trávení žloutkového vaku. Z Romera a Parsonse (1977).

léhající k ústí jícnu, tzv. **česlo (cardia)**, hlavní rozšířenou část (**fundus**), a oblast vyústění do střeva, tzv. **vrátník (pylorus)**. V žaludku probíhá trávení chemické (v důsledku sekrece pepsinu, který štěpí bílkoviny, a kyseliny chlorovodíkové, která vytváří kyselé prostředí příznivé pro činnost pepsinu) a trávení mechanické (peristaltickými pohyby, jejichž efektivnost je často zvyšována spolykanými anorganickými předměty, tzv. gastrolity). Jednotlivé části žaludku mohou být v souvislosti s typem potravy různým způsobem potlačeny nebo naopak zvýrazněny, obecně lze však říci, že specializace na rostlinnou potravu (obsahující hůře stravitelnou celulózu) měla za následek prodloužení trávicí trubice a zvýraznění funkční specializace (a tím i morfologické diferenciaci) jejich jednotlivých úseků. Platí to pro všechny typy obratlovců, jak vodní tak i suchozemské. Mezi nejvýraznější příklady funkčního a morfologického členění žaludku lze uvést žaludek přežvýkavců, který se skládá ze čtyř částí: prostorného **bachoru (rumen, odtud název Ruminantia)**, kde je potrava pouze ve větších množstvích shromažďována, a **čepce (reticulum)**, jehož stěny mají voštinovou strukturu; tím se zvětšuje povrch vylučující trávicí šťávy. V obou těchto částech probíhá fermentace potravy činností mikroorganismů (bakterie, prvoci) a část živin se zde vstřebává (např. mastné kyseliny). Takto předtrávená potrava se vrací do ústní dutiny k dalšímu mechanickému mletí (opětnému přežvýkání) a poté se znovu vrací do žaludku, tentokrát však první dva úseky míjí, což je umožněno hlubokou rýhou ve stěně čepce, a prochází přímo do **knihy (omasum, resp. psalterium)**. Název této části žaludku pochází od stěn, které jsou tvořeny listovitě složenými vnitřními záhyby. Poté potrava přechází do **slezu (abomasum)**, který jako jediná část žaludku přežvýkavců je homologní s žaludkem ostatních savců (lze jej rozlišit na česlo, fundus a vrátník).



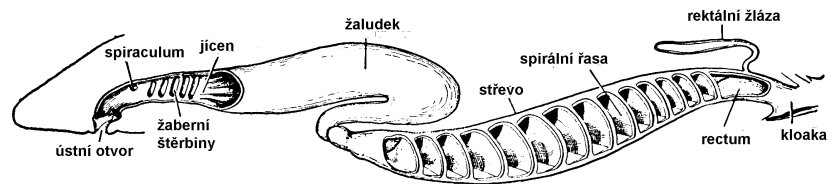
Obr. 192 Žaludek přežvýkavce. Podle Pernkopfa (1930).

Střevo (intestinum)

je částí trávicí trubice, kde jsou vstřebávány živiny, avšak i zde ještě probíhá trávení. Absorpce živin je usnadněna zvrášením sliznice střeva tzv. střevními **klky (villi)**. Ke stejnému účelu slouží **spirální řasa**

(např. ve střevě žraloka) a konečniců i prosté prodloužení střeva, takže často mnohonásobně přesahuje délku dutiny břišní (např. u pulců žab). Střevo může často vybíhat ve slepé výběžky ("slepá střeva"), která rovněž slouží ke zvětšení absorpční plochy střeva. Konečný oddíl střeva, který vzniká vchlípením ektodermu (proctodeum) se nazývá **konečník (rectum)**. Do jeho distální části mohou ústit vývody močopohlavních orgánů a pak se tato část nazývá **kloaka**. Vývod trávicí trubice na povrch těla se nazývá **řít' (anus)**.

S trávicím traktem funkčně i embryologicky souvisejí dva orgány, **játra (hepar)** a **slinivka břišní (pankreas)**. Oba vznikají vchlípením a následným odškrcením z entodermu embryonální trávicí trubice; játra z její ventrální části, slinivka břišní z dorzální části. Evolučně primární funkcí jater je sekrece. Produkt sekretorických buněk jater (žluč) se odvádí do zásobního váčku zvaného **žlučník (vesica fellea)** a odtud do střeva. Sekundární funkcí jater však



Obr. 193 Trávicí trakt žraloka se spirální řasou ve střevě. Podle Deana, z Romera a Parsonse (1977).

střevo

žlázy
trávicího
traktu

je depozice látek získaných při trávení (cukry, uhlohydráty) a jejich uvolňování do krevního oběhu v případě metabolické potřeby. Játra Chondrichthyes obsahují enormní množství tuku, takže mohou sloužit jako hydrostatický orgán. Protože játra získávají, zpracovávají a uvolňují látky do metabolismu, musejí mít úzké napojení na cévní oběh (viz dále kap. Cévní soustava). Metabolická funkce jater se u savců morfologicky manifestuje v podobě mikroskopických jaterních lalůčků, což jsou hranolovité útvary složené z jaterního parenchymu; ve stěnách hranolů probíhají interlobulární arterie, středem hranolu centrální vena.

Slinivka břišní je žláza produkující enzymy, které se podílejí na trávení; kromě toho však ve žlázovém parenchymu exokrinní tkáň jsou rozptýleny ostrůvky endokrinní tkáň, zvané Langerhansovy ostrůvky. Slinivka je obvykle morfologicky dobře odlišitelná; u ryb se však skládá z difusní a morfologicky blíže nedefinovatelné tkáň.