

DEBRECENI EGYETEM

Mezőgazdaság- Élelmiszertudományi és Környezetgazdálkodási Kar
Állattudományi, Biotechnológiai és Természetvédelmi Intézet



ÁLLATÉLETTAN

Szerkesztette:

NOVOTNINÉ DR. DANKÓ GABRIELLA



DEBRECENI EGYETEM

**Mezőgazdaság- Élelmiszertudományi és Környezetgazdálkodási Kar
Állattudományi, Biotechnológiai és Természetvédelmi Intézet**

ÁLLATÉLETTAN

Szerkesztette:

NOVOTNINÉ DR. DANKÓ GABRIELLA

Második,
javított, bővített kiadás



**Debreceni Egyetemi Kiadó
Debrecen University Press**

2019

Lektorálta:
DR. KNOP RENÁTA

© Novotniné Dr. Dankó Gabriella, 2019
© Debreceni Egyetemi Kiadó Debrecen University Press
beleértve az egyetemi hálózaton belüli elektronikus terjesztés jogát is

ISBN 978 963 318 841 5

Kiadta a Debreceni Egyetemi Kiadó, az 1795-ben alapított
Magyar Könyvkiadók és Könyvterjesztők Egyesülésének a tagja
dupress.unideb.hu
Felelős kiadó: Karácsony Gyöngyi
Készült a Debreceni Egyetemi Kiadó nyomdaüzemében, 2019-ben

TARTALOMJEGYZÉK

1. A SEJT SZERKEZETE ÉS MŰKÖDÉSE.....	8
1.1. A sejt szerkezete, sejtalkotók.....	8
1.2. A sejt működése, a genetikai információ	9
1.3. A sejt életjelenségei, anyagcseréje.....	11
2. AZ ÁLLATI TEST SZERVEZŐDÉSE.....	13
2.1. Az alapszövetek és az alapszöveti működéstől eltérő sejtek	13
2.2. Az állati szervezetet alkotó rendszerek, készülékek	14
3. A HOMEOSZTÁZIS FOGALMA; AZ ANATÓMIA ÉS AZ ÉLETTAN TÁRGYKÖRE.....	15
3.1. A homeosztázis: a belső környezet állandósága	15
3.2. Az anatómia és az élettan tárgyköre	15
4. SÍKOK, IRÁNYOK AZ ÁLLATOK TESTÉN	16
4.1. A Henle-féle irányjelölések	16
5. AZ ÁLLATOK TESTÉNEK TÁJÉKAI.....	18
5.1. A fej részei és tájékai	18
5.2. A törzs és a végtagok tájékai.....	19
6. A FEJ, A TÖRZS ÉS A VÉGTAGOK CSONTJAI.....	20
6.1. A fej csontjai.....	20
6.1.1. Az agykoponya csontjai	20
6.1.2. Az arckoponya csontjai.....	21
6.2. A törzs és a végtagok csontjai	21
7. A ZSIGEREK ÉS A TESTÜREGEK.....	22
7.1. A zsiger fogalma, felépítése	22
7.2. A nagy testüreg	22
8. A BELSŐELVÁLASZTÁSÚ MIRIGYEK ÉS MŰKÖDÉSÜK (ENDOKRIN RENDSZER)	25
8.1. Az endokrin rendszer fogalma; a hormonok jellemzése, osztályozása	25
8.2. A hormonok hatásmechanizmusa	26
8.3. Belsőelválasztású mirigyek és hormonjaik.....	27
8.3.1. A hipotalamusz-hipofízis rendszer	27
8.3.1.1. A hipotalamusz.....	27
8.3.1.2. Az agyalapi mirigy elülső lebenyének (adenohipofízis) hormonjai	28
8.3.2. A tobozmirigy (<i>epifízis, glandula pinealis</i>).....	32
8.3.3. A pajzsmirigy (<i>glandula thyroidea</i>)	33
8.3.4. A mellékpajzsmirigy (<i>glandula parathyroidea</i>).....	35
8.3.5. A mellékvese (<i>glandula suprarenalis</i>).....	36
8.3.5.1. A mellékvesekéreg.....	37

8.3.5.2. A mellékvesevelő.....	39
8.3.5.3. A stressz, hormonális változások stresszállapotban	40
8.3.6. A hasnyálmirigy belső elválasztású sejtjei (szigetszerv, Langerhans-szigetek)	41
8.3.7. Az ivarmirigyek hormonjai.....	43
8.4. Aglanduláris vagy szöveti hormonok	45
9. AZ IDEGRENDSZER FELÉPÍTÉSE ÉS MŰKÖDÉSE	47
9.1. Az idegszövet felépítése	47
9.2. Az idegsejt működése, az ingerületi folyamat keletkezése és tovaterjedése	48
9.3. Az idegrendszer morfológiai és funkcionális felosztása.....	50
9.4. A gerincvelő felépítése és működése.....	51
9.5. Az agyvelő felépítése	53
9.5.1. Az agytörzs	53
9.5.2. Az előagyvelő.....	54
9.5.3. A kisagyvelő.....	55
9.6. Az agy vizsgálati módszerei.....	55
9.7. Az agy-és gerincvelőburkok.....	56
9.8. Agy-és gerincvelői folyadék	57
9.9. A környéki idegrendszer.....	58
10. AZ ÉRZÉKSZERVEK FELÉPÍTÉSE ÉS MŰKÖDÉSE	60
10.1. A látószerv felépítése és a látás folyamata	60
10.2. A hallás és egyensúlyozás szerve	63
10.3. Az ízlelés szerve	66
10.4. A szaglás szerve.....	66
10.5. A tapintás szerve.....	67
11. A MOZGÁS KÉSZÜLÉKÉNEK FELÉPÍTÉSE ÉS MŰKÖDÉSE	68
11.1. A csontok feladata, alkotói.....	68
11.2. A csontok fejlődése és a csontosodás.....	69
11.3. A csontok járulékos szervei.....	69
11.4. A csontok összeköttetései.....	70
11.5. Az izomrendszer felosztása, az izmok működése	71
11.6. Az izomműködés élettani alapjai	72
11.7. Az izomműködés energiafolyamatai	73
11.8. Az izmok segítő szervei	74
12. AZ EMÉSZTŐRENDSZER FELÉPÍTÉSE ÉS MŰKÖDÉSE.....	76
12.1. Az emésztőkészülék feladata.....	76
12.2. Az előbél anatómiai felépítése	77
12.2.1. Szájüreg.....	77
12.2.2. Garatüreg.....	80

12.2.3. Nyelőcső.....	81
12.2.4. Gyomor.....	81
12.3. A középbél felépítése.....	83
12.4. Az utóbél anatómiai felépítése.....	84
12.5. A nagy járulékos mirigyek.....	85
13. AZ EMÉSZTÉS.....	87
13.1. A táplálék és víz felvétel szabályozásában szerepet játszó folyamatok.....	87
13.2. Az enzimek szerepe az emésztésben.....	89
13.3. Mikroszervezetek az emésztőrendszerben.....	90
13.3.1. Emésztést előkészítő folyamatok a szájüregben.....	91
13.4. A nyáleválasztás idegi szabályozása.....	92
13.4.1. A takarmány rágása és a nyelés.....	92
13.5. Az együregű gyomrú (monogasztrikus) állatok emésztése.....	93
13.6. A gyomor mozgásai és a hányás.....	93
13.7. A gyomornedv összetétele és funkciója.....	94
13.8. A gyomornedv-elválasztás szabályozása.....	95
13.9. Emésztési folyamatok a vékonybélben.....	96
13.10. A hasnyálmirigy szerepe az emésztésben.....	97
13.11. Az epe és szerepe az emésztésben.....	98
13.12. A bélnedv és szerepe az emésztésben.....	100
13.13. A kérődzők emésztése.....	102
14. A TÁPLÁLÓANYAGOK FELSZÍVÓDÁSA ÉS KÖZTI ANYAGCSERÉJE.....	110
14.1. A felszívódás helye és a felszívódott molekulák elszállításának útjai.....	110
14.2. A szénhidrátok felszívódása és anyagcséréje.....	111
14.2.1. A vérglükóz szerepe az anyagforgalomban.....	112
14.2.2. A szénhidrátok raktározása, glikogenezis.....	113
14.3. A fehérjeanyagcsere.....	113
14.3.1. Az aminosavak felszívódása és közti anyagcséréje.....	113
14.3.2. A fehérjeszintézis.....	116
14.3.3. A fehérje-anyagcsere hormonális szabályozása.....	117
14.4. A zsírok felszívódása, anyagcséréje.....	118
14.4.1. A zsírok jellemzői.....	118
14.4.2. A zsíremésztés termékeinek felszívódása a vékonybélben.....	118
14.4.3. A trigliceridek transzportja és hasznosulása.....	119
14.4.4. Zsírszintézis az állati szervezetben.....	120
14.4.5. A szabad zsírsavak (FFA) mobilizációja.....	121
14.4.6. A lipídmobilizáció hormonális szabályozása.....	121
14.4.7. A májelzsírosodás.....	122

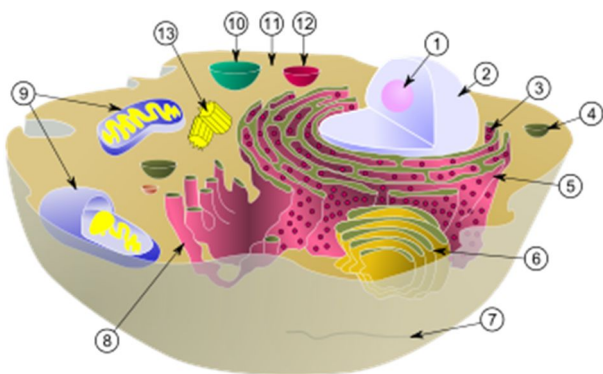
14.5. A rövid szénláncú zsírsavak felszívódása és közti anyagcseréje kérődzőkben.....	122
14.5.1. A rövid szénláncú (SCFA) vagy illó zsírsavak (VFA) felszívódása.....	122
14.5.2. A rövidszénláncú zsírsavak szerepe a kérődzők anyagcseréjében	123
14.6. Lebontó és felépítő folyamatok	125
15. A LÉGZŐKÉSZÜLÉK FELÉPÍTÉSE ÉS A LÉGZÉS FOLYAMATA	126
15.1. A légzőkészülék felépítése	126
15.2. Légzési térfogatok, légzési kapacitások.....	128
15.3. A légzés és a gázcsere	128
15.4. A légzés szabályozása	130
15.4.1. A légzés idegi szabályozása.....	130
15.4.2. A légzés kémiai szabályozása	130
15.4.3. A légzés mechanikai ingere.....	130
16. A SZERVEZET KERINGÉSI RENDSZEREI	131
16.1. A vérrendszer	131
16.1.1. Az erek típusai	131
16.1.2. A szív anatómiája	132
16.1.3. A vérkörök.....	133
16.1.4. A szív ingerképző és ingerületvezető rendszere	133
16.1.5. A szív működés vizsgálata	134
16.1.6. A szív alkalmazkodása	134
16.1.7. A vérnyomás	135
16.1.8. A magzati vérkeringés.....	135
16.1.9. A vér komponensei és szerepük	136
16.1.10. Vércsoportok	139
16.2. A nyirokkeringés	140
16.3. Immunélettani ismeretek	141
16.3.1. Az immunitás fogalma, fajtái.....	141
16.3.2. Az antigének és ellenanyagok	143
16.3.3. Az immunrendszer sejtjei és szövetei.....	143
16.3.4. A kolosztrális immunitás jelensége és szerepe.	144
17. A VIZELETKIVÁLASZTÓ SZERVEK FELÉPÍTÉSE ÉS MŰKÖDÉSE	146
17.1. A vizeletkiválasztó szervek felépítése.....	146
17.2. A nefron működése.....	148
17.3. A vizelet ürítése.....	149
18. A SZAPORODÁS SZERVEI ÉS FOLYAMATA	151
18.1. A hím nemi készülék felépítése	151
18.2. A hím nemi működés	153
18.2.1. A spermiogenezis	153

18.2.2. A spermiumok morfológiája és életjelenségei	154
18.2.3. A járulékos nemi mirigyek, az ondó	155
18.2.4. A hereműködés endokrin szabályozása.....	156
18.2.5. A párzás és a hím nemi reflexek	156
18.3. A női nemi készülék felépítése.....	157
18.4. A nőivarú állatok szaporodásbiológiai folyamatai.....	160
18.4.1. Az ivari folyamatok hormonális szabályozása.....	160
18.4.2. Az oogenezis.....	162
18.4.3. Az ivari ciklus.....	162
18.5. A párzás, a megtermékenyítés folyamata	164
18.6. A vemhesség élettana	165
18.6.1. A blasztogenezis és az embriogenezis.....	165
18.6.2. A magzati fejlődés, a placenta szerkezete, típusai, működése	167
18.6.3. A vemhesség hormonális háttere	168
18.6.4. Hormonális változások a vemhesség végén	169
18.6.5. Az ellés folyamata	169
19. A TEJMIRIGY FELÉPÍTÉSE, A TEJTERMELÉS ÉLETTANI ALAPJAI	171
19.1. A tejmirigy felépítése	171
19.2. A tejmirigy fejlődése	172
19.3. A tejmirigy működése.....	173
20. A BAROMFI SZERVEZETÉNEK JELLEGZETESSÉGE	175
20.1. A baromfi testrészei, a csontvázrendszer jellegzetességei.....	175
20.2. A baromfi izomzatának jellegzetességei	177
20.3. Légzőkészülék	178
20.4. Emésztőkészülék.....	179
20.5. A madarak érzékszervei.....	181
20.5.1. A látás.....	181
20.5.2. Hallás-egyensúlyozás	182
20.5.3. A szaglás szerve.....	182
20.5.4. Az ízlelés szervei	183
20.5.5. A tapintás szervei.....	183
20.6. A kiválasztó szervek	183
20.7. A szaporodás szervei.....	184
20.7.1. A hím nemi szervek.....	184
20.7.2. A női nemi szervek.....	185
21. FELHASZNÁLT IRODALOM	187

1. A SEJT SZERKEZETE ÉS MŰKÖDÉSE

1.1. A sejt szerkezete, sejtalkotók

Sejtmembrán: A sejtet a külvilágtól elhatárolja, elválasztja, de össze is kapcsolja azzal. Aktív része a sejtnak, biztosítja és szabályozza az anyagok és információk ki- és beáramlását, szerepet játszik a sejt mozgásaiban. Membrán burkolja a sejten belül a különböző sejtszervecskéket, orgánellumokat és a sejtmagot is.



1. ábra: A sejt szerkezete (Forrás: I3)

1: sejtmagvacsk, 2: sejtmag, 3: riboszóma (kis pontok), 4: hólyagocsk, 5: szemcsés endoplazmatikus retikulum (ER), 6: Golgi készülék, 7: citoszkeleton, 8: sima endoplazmatikus retikulum, 9: mitokondrium, 10: vacuolum, 11: sejtplazma, 12: lizoszóma, 13: sejtközpont

A közlekedést a membránon keresztül és a többi funkciót a lipidrétegbe ágyazódott fehérjemolekulák biztosítják. Ezek adják meg a különböző membránoknak a sajátos megkülönböztető jegeket, és hajtják végre speciális feladatait.

Citoplazma: A sejt belsejét, a plazmamembrán által határolt teret a tölti ki. Ebben találjuk a sejtmagot, a különböző sejtszervecskéket és a citoszkeletonnak nevezett, erősen strukturált fonalas fehérjevázat, amely a sejtmag és a sejtmembrán belső felülete között húzódik.

Lizoszóma: Mind a növényi, mind az állati sejtekben előforduló szervecske. Lipoprotein membránból és mátrixnak nevezett belső állományból épül fel. Funkciója a sejt saját anyagainak lebontása és átalakítása, a sejt által bekebelezett anyagok emésztése és a keletkező salakanyagok eltávolítása.

Riboszóma: A riboszómák a fehérjeszintézis központjai. Egy nagyobb és egy kisebb egységből tevődnek össze, 50%-ban fehérjéből, főleg enzimfehérjéből és 50%-ban RNS-ből felépülő ribonukleoprotein gömböcskék.

Mitokondrium: A sejt energiatermelő és átalakító szervecskéje. Szerves molekulákból energiát szabadít fel, és azt az adenzintrifoszfát (ATP) foszfátkötéseiben tárolja. Az ATPmolekulák azután eljutnak azokra a helyekre, ahol energiára van szükség (izom-összehúzódás, bioszintézisek, ingerület-átvitel stb.), és ott a foszfátkötések felbomlásával felszabadul a szükséges energia.

Endoplazmatikus retikulum (ER): Csövecskékből és hólyagocskákból álló összefüggő membránstruktúra, amelynek két formája van. A sima felszínű ER részt vesz különböző anyagok szintézisében, a glikogén és a zsírok anyagcseréjében, a makromolekulák szállításában. Jelentős szerepe van a sejtre mérgező anyagok lebontásában. A szemcsés ER fehérjéket szintetizál, főleg azokat a fehérjéket, amelyek azután kikerülnek a sejtől („export fehérjék”).

Golgi-apparátus: A Golgi-komplex sajátos szerkezetű és funkciójú, állandó átalakulásban levő, dinamikus lipoprotein membránok által határolt szervecske. Főleg a mirigysejtekben fejlett. Funkciója a váladékok kondenzálása, membránba csomagolása. Részt vesz a bonyolult makromolekulák szintézisében, a membránképzésben, a sejten belüli folyamatok szabályozásában, az információ átvitelében.

Sejtközpont (citocentrum, centriólum): A sejt geometriai központjában található. A sejt mozgásjelenségeinek és osztódásának irányításában játszik szerepet.

Sejtmag: A sejt biológiai értékének, működésének meghatározója, a genetikai információ „adatbankja”. A mag szerkezete és alakja szoros összefüggésben van a sejt életciklusával. A sejtosztódások közötti (interfázisos) szerkezet különbözik az osztódás folyamán megfigyelhető szerkezettől.

A magburok: komplex membrán és pórusrendszer, amely körülveszi a magot, elválasztja a magállományt a citoplazmától, de ugyanakkor biztosítja a magfázis és a citoplazmafázis közötti szelektív anyagcserét.

A nukleoplazma vagy magnedv: tartalmazza mindazokat az enzimeket, amelyek a DNS és RNS szintézisét, valamint a transzportfolyamatokat katalizálják, a nukleotidokat, az RNS és DNS építőköveit, valamint azokat az ionokat, amelyek a mag működéséhez szükségesek. A magnedv foglalja magába a kromatint és a magvacskát.

A magvacska vagy nukleolusz: Kis mennyiségű DNS mellett RNS-t és fehérjét tartalmaz (riboszomális fehérjét, enzimfehérjét). A magvacskában jelenlévő DNS meghatározza a riboszomális RNS szintézisét, s ez a fehérjékhez kapcsolódva létrehozza a riboszóma kis- és nagy egységeit, amelyek a maghártya pórusain keresztül kivándorolnak a citoplazmába. Itt szintetizálódnak a riboszomális fehérjék és a szintézishez szükséges enzimek.

A kromatinállomány: A sejtmag legfontosabb alkotórésze. A kromatin fő komponensei a DNS, különböző (hiszton és nemhiszton) fehérjék és kis mennyiségben kis molekulású RNS. A fehérjék a kromatinstruktúra kialakításában és a génaktivitás szabályozásában vesznek részt.

1.2. A sejt működése, a genetikai információ

Az élőlények kialakulásának, fennmaradásának, szaporodásának bonyolult folyamatait alapvetően a génekben tárolt információk szabályozzák. A genetikai szabályozó rendszer főszereplői a **nukleinsavak és a fehérjék**. A nukleinsavak feladata az örökletes információk tárolása, átadása, a fehérjék szintézisének vezérlése. A fehérjék feladata az élőlény struktúrájának biztosítása, s azoknak a kémiai folyamatoknak az irányítása, amelyeken az élő szervezet működése alapszik, amelyek meghatározzák tulajdonságait, viselkedését.

A nukleinsavak egyik képviselője a dezoxiribonukleinsav (DNS), amely az információk tárolására, őrzésére szolgál, a másik a ribonukleinsav, (RNS), amelynek három változata a fehérjeszintézist „intézi”.

A nukleinsavak három alkotórészből épülnek fel: foszforsavból, egy öt szénatomos cukorból és nitrogénbázisból. A cukor és a bázis alkotja a nukleozidot, míg a három együtt nukleotidot. A nukleinsavak tehát polinukleotidok.

A DNS láncnak három „kitüntetett” szakasza van:

- a két végén található telomérák, végszakaszok, amelyek megakadályozzák a lánc lebomlását;
- a centroméra, amelyhez a sejtosztódáskor az orsófonalak hozzátapadnak, s amely általában a szál közepén található, és
- a kezdőpontok (iniciációs zónák), amelyeken megkezdődik a másolás.

Az RNS-t vegyi összetételében meglevő eltérések mellett az különbözteti meg a DNS-től, hogy nem alkot kettős spirált, egyszálú. A ribózbán levő aktív hidroxilgyökök miatt kémiaiailag sokkal kevésbé stabil. Valószínűleg ezért alakult ki a „munkamegosztás”: a DNS tárolja, az RNS átírja, átkódolja, szállítja az információt. Aszerint, hogy milyen szerepet töltenek be az információ átvitel folyamatában, a ribonukleinsavaknak három csoportját különböztethetjük meg. Ezek a hírvivő, messenger mRNS, a szállító, transfer tRNS és a riboszomális rRNS.

Kromoszómagarnitúra (genom): A fajra jellemző kromoszómák összessége. Az ivaros szaporodó élőlények ivarsejtjében a kromoszómagarnitúrának csak a felét, a kromoszómaszortimentumot találjuk, ez a haploid kromoszómaszám (n). A szortimentum $n1$ szomatikus kromoszómát és egy ivari vagy szexkromoszómát tartalmaz. Megtermékenyítéskor a létrejövő zigótában a két ivarsejt kromoszómainak száma összeadódik, és kialakul a fajra jellemző diploid kromoszómaszám.

Sejtosztódás: Az élőlények szaporodását, növekedését, szöveteik, szerveik regenerálódását biztosítja.

Mitózis: Az ivaros szaporodó élőlények szomatikus (testi) sejtjeinek osztódását, számtartó sejtosztódásnak nevezzük.

Meiózis: Számfelező sejtosztódás az ivarsejtek szaporodási formája. Sokkal bonyolultabb, mint a szomatikus sejtek osztódása. Az egymást követő két osztódás során a keletkező négy utódsejtben a kromoszómák száma a felére csökken, diploid sejtekből haploid sejtek jönnek létre. Az ivarsejtek egyesülése, a megtermékenyülés után visszaáll a fajra jellemző kromoszómaszám, és a gének rekombinációja révén az örökletes tulajdonságokat meghatározó információk újszerű kombinációi jönnek létre.

A **gén** a tulajdonságok öröklődésének anyagi egysége, a DNS-molekulának az a szakasza, amely meghatározott tulajdonságot létrehozó fehérjemolekulák szintézisét irányítja. A kromoszómán azt a helyet, ahol egy bizonyos gén elhelyezkedik, lokusznak nevezzük. Az ivaros szaporodó élőlények sejtjeiben az apai és anyai kromoszómák párokat alkotnak, így hozzák létre a génállományt, amelyet – illetve az általa meghatározott genetikai információk összességét – genotípusnak nevezzünk. A sejtekben minden génből két példány található, az egyik apai a másik anyai eredetű. Azokat a géneket, amelyek azonos tulajdonságokat határoznak meg, és a homológ kromoszómák azonos lokuszain helyezkednek el, alléloknak nevezik. A gén megnyilvánulása a fén (bélyeg, tulajdonság, jelleg), és a genotípus érvényre jutó része a fenotípus. A genotípus a kódolt információ, a fenotípus mindaz, ami ebből érvényre jut, de ebben a környezeti tényezőknek is jelentős szerepe van.

Ha egy gén két alléja azonos, az egyed az illető tulajdonságra nézve homozigóta. (A két gén egyértelműen határozza meg a tulajdonságot. A fenotípus híven tükrözi a genotípust.). Ha két allél különböző, a szervezet heterozigóta. Ha az allélpár egyik tagja teljesen elnyomja a másikat, akkor teljes egészében az általa meghatározott jelleg, tulajdonság fog érvényre jutni. Ebben az esetben teljes dominanciáról beszélünk. Inkomplett dominanciáról van szó, ha bizonyos mértékig a másik allél is „szóhoz jut”, s kodominanciáról, ha két allél egyenlő mértékben érvényesíti hatását. Vannak olyan tulajdonságok, amelyeket egyetlen lokusz génjei határoznak meg. Ezeknél monolokuszos vagy monogénes öröklődésről beszélünk. Nagyon sok tulajdonság kialakulásához azonban több – 4, 8, 10, vagy még több – gén alléljainak együttes jelenlétére van szükség. Ezek a poligénes jellegek (pl. állatoknál a tejhozam). Ilyen esetben a fenotípus kialakulásának a lehetőségei sokkal bonyolultabbak.

A kromoszómatérképen azt tüntetik fel, hogy az egyes tulajdonságokat meghatározó, kódoló gének milyen sorrendben helyezkednek el a kromoszómákon, illetve a DNS-molekulában.

1.3. A sejt életjelenségei, anyagcseréje

Az életjelenségek azon folyamatok összessége, amelyek csak az élő szervezetekre jellemzőek. Ezek teszik lehetővé a változó környezetben a sejtek, egyedek megmaradását, környezethez való alkalmazkodását és szaporodása (osztódása) révén a fennmaradását.

A legfontosabb életjelenségek:

- az anyagcsere
- a mozgás
- a növekedés és differenciálódás
- az ingerlékenység
- az osztódás és szaporodás
- a halál (utolsó életjelenség)

Az anyagcsere vagy metabolizmus minden élőlény fennmaradásának alapfeltétele. Ezáltal történik a környezetből szelektíven felvett vegyi anyagok és külső energiaformák átalakítása és beépítése a szervezet élő anyagába. Így az élőlények állandóan felújítják belső alkotóikat, ugyanakkor a felvett tápanyagokban lévő vagy egyes saját vegyületeik fokozatos lebontásakor felszabaduló vegyi energia felhasználódik az életműködési folyamatok fenntartására. Ezzel párhuzamosan történik a szükségtelenné vált bomlástermékek környezetbe való leadása.

A sejt életfenntartásához szükséges anyagok kicserélődése a membránokon át történhet.

Az anyagcsere lehet:

- sejtek közötti (intercelluláris), azaz a sejten kívül (extracelluláris, EC) lejátézkodó, illetve
- a citoplazma és az organellek között sejten belüli (intracelluláris IC).

Az anyagcserében részt vevő vegyületek révén a folyamat nemcsak anyag-, de energia-, illetve információáramlást is jelent.

Membránfolyamatok:

Membránrészek mozgásával járó folyamatok:

- Endocitózis: egy szilárd részecskét körülölel a sejthártya, majd az lefűződve, membránburokkal körülvéve a citoplazmába jut (fagocitózis, ill. pinocitózis)
- Exocitózis: egy sejten belüli részecskét a körülvevő membrán a sejthártyával összeolvad, aminek következtében az anyag a sejten kívülre juthat.

Membránon keresztül történő anyagmozgások:

- Passzív transzport: a folyamat lényegében diffúzió. Anyagáramlás a nagyobb koncentrációjú helyről a kisebb koncentrációjú hely felé történik. Energiabefektetést nem igényel.
- Facilitált diffúzió: a passzív transzport különleges esete, amikor egyes molekulák, ionok megkötésére specializálódott membránfehérjék is részt vesznek a folyamatban.
- Ozmózis: a víz szabad diffúziója miatt a membránnal elhatárolt egységek eltérő mennyiségű anyagai közötti koncentráció kiegyenlítődés. A folyamat eredményeként a kiegyenlítődés elérésekor a környezetnél magasabb nyomás (ozmotikus nyomás) alakul ki a sejtben. Az ozmózis tartja fenn a sejthártya feszülését (turgor).
- Aktív transzport: a molekulák egy része a fennálló koncentráció, illetve elektromos potenciál grádienssel ellentétes irányban is vándorolhat. Ez csak energiafelhasználással (ATP) valósulhat meg (pl. több tápanyag bélből történő felszívódása, illetve a vesetubulusaiban lejátézkodó visszaszívódása esetében).

Donnan egyensúly: Az oldott anyagok élettani koncentrációja esetén a nyomásérték a sejtek és a sejt közötti állomány között folyamatosan kiegyenlítődik (dinamikus egyensúly). Ezen állapot az izotónia (hipotónia: az oldott anyag koncentrációja lecsökken; hipertónia: az oldott anyag koncentrációja megnő).

DUPress

2. AZ ÁLLATI TEST SZERVEZŐDÉSE

2.1. Az alapszövetek és az alapszöveti működéstől eltérő sejtek

A közös fejlődésű, szerkezetű és működésű sejtek (*cellula*) csoportja a szövet (*thela*). A szervek különféle alapszövetekből épülnek fel. Ezek az alapszövetek: a hám-, a kötő-, az izom- és idegszövetek. Bizonyos sejtek az alapszöveti működéstől eltérő funkciót látnak el.

A **hámszövetek** csoportosítása alaktanilag egyszerű: vannak többrétegű és egyrétegű hámok, és a hámszövet sejtei lehetnek jellemzően hengerek vagy laposak. A hámszövetek elsődleges feladata a hézagmentes felületi réteg kialakítása. Többrétegű hám alakul ki olyan felületeken, mint a bőr, a szájüreg, a nyelőcső, az előgyomrok, a végbélnyílás, a hüvelytornác hámja, tehát ahol nagy a felszín mechanikai igénybevétele. Ahol kicsi a mechanikai igénybevétel, vagy ahol sima felületre van szükség, ott egyrétegű henger vagy laphám alakul ki, ilyen a bélhám, a vese felszívóhámja, a tüdő légzőhámja, a savós hárttyák vagy az érfalak hámja. A mirigyszövet is morfológiai felépítésénél fogva hámszövet, de kötőszövettel, nyirokerekkel, idegekkel, egységes szervet, a mirigyet építi fel, mely váladékot termel.

Az alapszöveti működéstől eltérő sejtek:

- a tőgy kosársejtjei (mioepitel sejtek), amelyekben sok miozin, (összehúzóásra képes fehérje) van, tehát ezek izomszerűen működnek.
- az érzékhám, mely inger felvételre alkalmas, vagyis idegszerűen működik. Az érzékhám-sejt citoplazmája közvetlenül folytatódik az idegrostban, ilyen, pl. a szaglóhám.
- a szinusz-endothel sejtek, melyek falósejtek és kötőszövetszerűen működnek.

A **kötőszövetek** sejteket, szöveteket, szerveket választanak el, kapcsolnak össze, foglalnak be. Azon az alapon csoportosítjuk őket, hogy mennyi bennük a sejt elem, a szervetlen alapállomány, milyen méretű a hialuronsav szulfatozódása, mennyi és milyen rost dominál a szövetekben. Így lehetnek a kötőszövetek laza rostos kötőszövetek, (zsírszövet), tömött rostos kötőszövetek (inszövet), a csontszövetnek rendezett kollagénrost-rendszere van, a képlékeny, félfolyékony alapállomány szulfatozódása rugalmasan ellenálló porcszövetek létrejöttéhez vezet.

Az alapszöveti működéstől eltérő sejtek:

- az interleukinokat termelő nyiroksejtek (mirigyhámszerűek)
- immunglobulinokat termelő plazmasejtek (mirigyhámszerűek)

Az **izomszövet** az állati test mozgásában játszik döntő szerepet, mert intenzív és gyors összehúzóásra képes. A gerincesekben a zsigeri izmok simaizomszövetből, a vázizomzat, valamint az erős munkát kifejtő zsigeri izmok harántcsíkolt izomszövetből állnak. A szívizomszövet a sima- és harántcsíkolt izomszövet jellegzetességeit egyesíti.

Az alapszöveti működéstől eltérő sejtek:

- a szív ingerképző és ingerületvezető rendszerének sejtei idegszerű funkciót látnak el.

Az **idegszövet** a szervezet legdifferenciáltabb szövetének tekinthető, alapeleme a neuron. Az idegszövet sajátos működése azon alapszik, hogy az élő sejt alapvető tulajdonságai közül kettő, az ingerlékenysége és az ingerületvezető képessége a többi szövethez viszonyítva sokkal nagyobb mértékű.

Az alapszövet fő feladatától eltérő működésű sejtjei:

- a neurohormonokat elválasztó neuronok (mirigyhámszerűek)
- a gliasejtek (kötőszövetszerűek).

2.2. Az állati szervezetet alkotó rendszerek, készülékek

A biológiai szerveződés magasabb fokán a szövetek **szervekbe** (*organ*) egyesülnek, az életfolyamatok pedig nemcsak egy-egy szervhez kapcsolódnak, hanem szervcsoportokhoz, melyek egyes tagjai részfolyamatokat teljesítsenek, és ezek integrálódnak egységes életjelenséggé. A szervek összessége az állati szervezet.

Rendszer (*systema*): azonos szerkezetű, működésű fejlődésű szervek.

Készülék (*apparatus*): eltérő szerkezetű, de közös funkciójú szervrendszerek.

Az állati szervezetet alkotó rendszerek, készülékek a következők:

- I. **A mozgás készüléke** (*apparatus locomotorius*)
 1. A mozgás passzív szervei:
 - 1.1. Csontvázrendszer (*systema skeleti*)
 - 1.2. A csontok összeköttetései (*juncturae ossium*)
 2. A mozgás aktív szervei
 - 2.1. Izomrendszer (*systema musculorum*)
- II. **Az emésztés és a légzés készüléke** (*apparatus gastropulmonalis*)
 1. Emésztőkészülék (*apparatus digestorius*)
 2. Légzőkészülék (*apparatus respiratorius*)
- III. **A húgy-és ivarszervek** (*apparatus urogenitalis*)
 1. Húgyszervek (*organa uropoetica*)
 2. Ivarszervek (*organa genitalia*)
 - 2.1. Hím ivarszervek (*organa genitalia masculina*)
 - 2.2. Női ivarszervek (*organa genitalia faeminina*)
- IV. **A keringés szerveinek rendszere** (*systema vasorum*)
 1. Vérérrendszer (*systema vasorum sanguinis*)
 2. Nyirokérrendszer (*systema vasorum lymphaticum*)
 3. Reticuloendotelialis rendszer (R.E.S) Vérbépzőszervek (*organa haemopoetica*)
- V. **Szabályozó készülék** (*apparatus coordinationis*)
 1. Idegrendszer (*systema nervorum*)
 2. Belsőelválasztású mirigyek (*glandulae endocrinales*)
 3. Érzékszervek (*organa sensuum*)
- VI. **Köztakaró** (*integumentum commune*)

3. A HOMEOSZTÁZIS FOGALMA; AZ ANATÓMIA ÉS AZ ÉLETTAN TÁRGYKÖRE

3.1. A homeosztázis: a belső környezet állandósága

Az alapvető életfunkciók zavartalansága érdekében a szervezet az állandóan változó külvilági és belső hatásokkal szemben igyekszik belső környezetének állandóságát megtartani, mely az anyagcsere folyamatok révén valósul meg.

A belső környezet dinamikus állandóságát biztosító mechanizmusok összességét az élettan *homeosztázisnak* nevezi. (Homeo=azonos, status=állapot; gör.-lat. A belső környezet fogalmának bevezetője Claude Bernard volt, ezért gyakorta használatos az által megalkotott francia *milieu interieur* megjelölés is.)

Homesztatikus tényezők:

- Izotónia: a szervezet egészében a különböző elhatárolt terekre jellemző azonos ozmotikus állapot.
- Izoionia: az állandó ionösszetétel.
- Izohidria: a H^+ ion koncentráció által a test szöveteiben kialakított pH-érték állandósága.
- Izovolémia: a szervezet egymástól elhatárolt különböző folyadéktereiben tapasztalható folyadékeloszlás, de egyben az összfolyadék-mennyiség azonosságának kifejezője.
- Izotermia: az állandó testhőmérsékletű állatok jellemzője, aminek fenntartása az anyagcsere intenzitásának egyik alapvető tényezője.
- Egyes vegyületek állandó koncentrációja (pl. vércukorszint).

A homeosztázis fenntartását a szervezet szabályozó készüléke biztosítja.

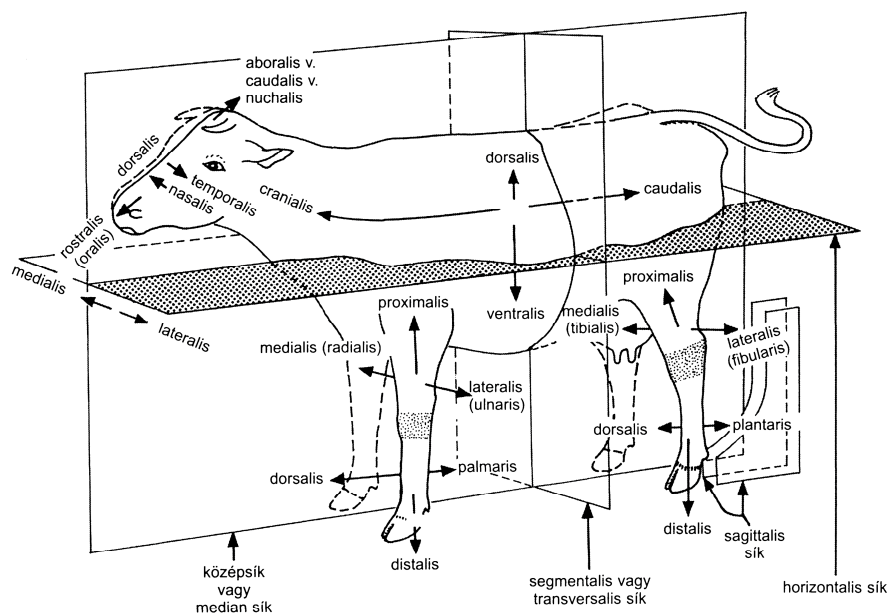
3.2. Az anatómia és az élettan tárgyköre

Az élőlények testfelépítését a szervezettan tanulmányozza. Ezen belül a szervek belső szerkezetét a bonctan (anatómia) vizsgálja. Az anatómia morfológiai tudomány, alaktan, a biológiai tudományok egyike, amely az élőlények szervezetét, szerveinek alakját, nagyságát, színét, szerkezetét, helyzetét stb. ismerteti makroszkópos, illetve mikroszkópos megfigyelések alapján. Társtudománya az élettan (fiziológia), amely a szervezet életjelenségeivel, ezek törvényszerűségeivel foglalkozik. A fiziológia vizsgálja szerkezeti elemeknek az egyedi szervezetek életében betöltött szerepét, a szervek és szervrendszerek működési folyamatait belső szabályozási mechanizmusait és okozati összefüggéseit.

4. SÍKOK, IRÁNYOK AZ ÁLLATOK TESTÉN

4.1. A Henle-féle irányjelölések

Az állatok testén való eligazodás, a térre vonatkozó viszonyok jelölése és az anatómiai ismeretek alkalmazása érdekében az állatok testét három képzeletben felfektetett síkkal részekre oszthatjuk. E síkokhoz képest – Henle javaslatára – egyezményesen elfogadott irányszavakat használunk. A 2. ábrán látható módon az állat testén három síkot fektethetünk fel.



2. ábra: Síkok, irányok.

Henle-féle irányjelölések az állat testén. (Forrás: Húsvéth, 2000)

A **mediánsík** vagy **középsík**, amelyet a test középvonalában, az állat testének hosszanti tengelye mentén fektethetünk fel. Ez a sík a testet *jobb (dexter)* és *bal (sinister)* félre osztja. A mediánsíkkal párhuzamosan mindkét oldalon felvehetik az ún. **sagittális síkokat**. Ezekről befelé a középsík irányába, vagyis *medialis* irányban haladunk, ezekről kifelé pedig *lateralis* irányban.

A **horizontális** vagy **vízszintes sík** a testet *dorsalis (háti)* és *ventralis (hasi)* részre osztja. Ez a sík a testen tetszőleges magasságban vehető fel.

A **transzverzális** vagy **haránt sík** az előbbi két síkra merőleges, és a testet elülső, *cranialis* és hátulsó, *caudalis* félre osztja.

A **fejen** az előbb említett három sík ugyancsak felvehető, de az irányjelölések az előbbiektől eltérőek. A mediánsík a fejet ugyancsak jobb és bal félre osztja, de a vele párhuzamosan felvett sagittális síkoktól befelé *nasalis*, kifelé *temporalis* irányba haladunk. A horizontális sík feletti részt *maxillarismnak*, az alatta lévő *mandibularismnak* nevezzük. A harántsík egy szájnyílás felőli (*oralis*, *antiapicalis*, *rostralis*) és egy azzal ellentétes (*aboralis*, *antiapicalis*, *nuchalis*) részre osztja az állat koponyáját.

A **végtagokon** a mediánsík nem halad át, mert az a test középvonalában vehető fel. A sagittális síktól befelé ugyanúgy *medialis* és *lateralis* irányt különböztetünk meg, mint a törzsnél. A horizontális sík a végtagokat törzshöz közelebbi, *proximalis* és törzstől távolabbi, *distalis* félre osztja. A harántsík a lábtő felett a törzshöz hasonlóan *cranialis* és *caudalis* részt különít el, lábtő alatt az irányszavak azonban ettől eltérnek. A sík előtti irány elülső- és hátulsó végtag esetében egyaránt *dorsalis*, míg a sík mögötti elülső végtag esetében *palmaris*, hátulsó végtagnál pedig *plantaris*.

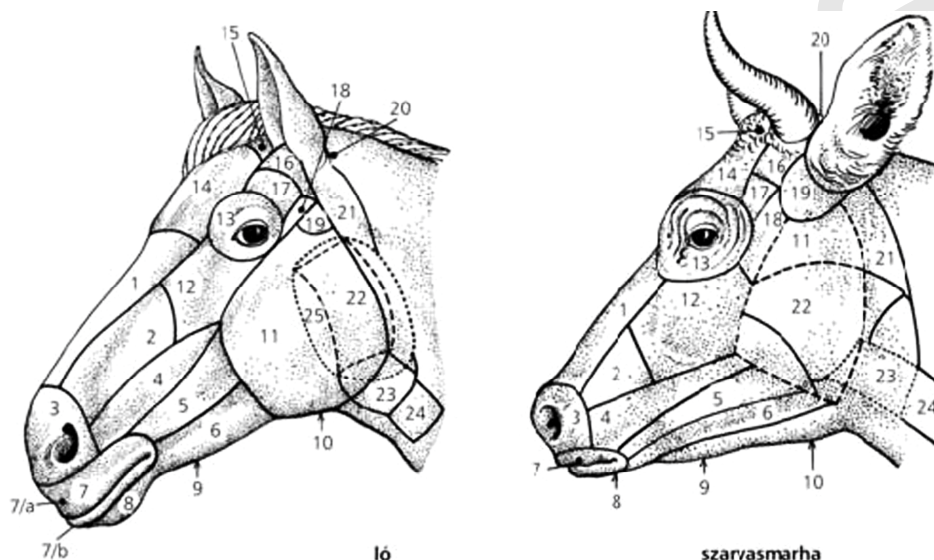
DUPress

5. AZ ÁLLATOK TESTÉNEK TÁJÉKAI

A háziállatok testének három fő részét különböztetjük meg: fej, törzs és végtagok, illetve a törzshöz kapcsolódik a farok. Ezek mindegyikén részeket, a részeken tájékokat, a tájékokon pedig esetleg altájékokat különíthetünk el.

5.1. A fej részei és tájékai

A fejet agy-és arckoponyára különítjük el. A kettő közötti határt a két belső szemzug közé húzott képzeletbeli egyenes vonalában felvett sík adja.

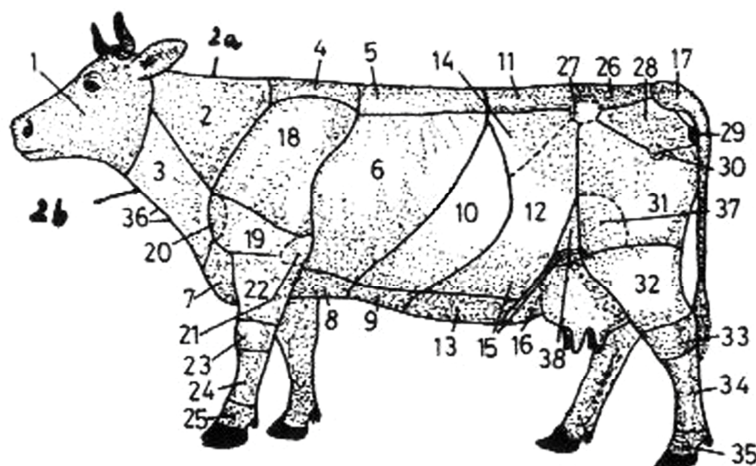


3. ábra: A fej tájékai (Forrás: Húsvéth, 2000)

Az arckoponya tájékai (3. ábra): az orrhát tájéka (1) az orr oldalsó tájéka (2) az orrnyílások tájéka (3) a pofa tájékai (4-6) állcsonti tájék (4) zápfogak tájéka (5) állkapcsi tájék (6) a szájnyílás tájéka (7) felsőajak (7a) alsó ajak (7b) az állcsúcs tájéka (8) a torokjárat (9) a nyelvcsont alatti tájék (10) a külső rágóizom tájéka (11) a szemgödör alatti tájék (12) szemgödri tájék (13)

Az agykoponya tájékai (3. ábra): homloktájék (14) a fejtető tájéka (15) halántéktájék (16) vakszem vagy halántékárok tájéka (17) a járomcsont tájéka (18) az állkapocsi ízület tájéka (19) tarkótájék (20) a fültőmirigy tájéka (21) garattájék (22) gégetájék (23) a pajzsmirigy tájéka (24) légzacskó vetülete (25)

5.2. A törzs és a végtagok tájékai



4. ábra: A törzs és a végtagok tájékai. (elnevezéseket lsd: 1. Táblázatban)
(Forrás: Húsvéth, 2000)

1. Táblázat: Az állati test tájékai (számozás a 4. ábra szerint) (Saját forrás)

A FEJ tájékai (1)				
A NYAK tájékai felső nyakél (2a) nyak oldalsó tájéka (2) torkolati barázda (3) alsó nyakél (torokél) (2b)				
A TÖRZS tájékai				
A MELLKAS tájékai	A HAS tájékai			A MEDENCE tájékai
martájék (4) hát tájék (5) mellkas oldalsó (borda) tájéka (6) szügytájék (7) szegycsonti tájék (8)	Előhasi tájékok: lapátos porc tájéka (9) borda alatti tájék (10)	Középhaszi tájékok: ágyéktájék (11) has oldalsó tájéka (12) horpasz tájék (14) köldök tájéka (13)	Utóhasi tájékok: lágyéktájék (15) fantájék (16) haskorci redő (38)	keresztájék (26) külső csípőszöglet tájéka (27) far tájék (28) ülőgumó tájéka (29) gát tájék: – végbélnyílás – nemi szervek tájéka
A VÉGTAGOK tájékai a kapcsolóövekkel				
AZ ELÜLSŐ VÉGTAGOK tájékai		A HÁTULSÓ VÉGTAGOK tájékai		
lapocka tájék (18), váll ízület tájéka (20), kar tájék (19), könyök ízület tájéka (21), alkar tájék (22), elülső lábtő ízület tájéka (23), elülső lábközép tájéka (24), az ujjak tájékai (25): (csüd, pártá, pata v. csülök v. köröm tájék)		Csípőizület vagy tompor tájék (30), comb tájék (31), térdizület tájéka (37), lábszár tájék (32), hátulsó lábtő ízület tájéka v. csánk (33), hátulsó lábközép tájék (34), ujjak tájékai (35)		
FAROK (17): faroktő vagy farokrépa, a farok hegye				

6. A FEJ, A TÖRZS ÉS A VÉGTAGOK CSONTJAI

6.1. A fej csontjai

Két nagy területre oszthatjuk fel fejet (koponyát) alkotó csontokat: az agykoponya és arckoponya csontokra.

Az AGYKOPONYA alkotásában részt vevő csontok (az általuk kialakított üregben helyezkedik el az agyvelő):

- 4 páratlan csont (nyakszirt-, ék-, rosta-, fal közötti csont)
- 3 páros csont (homlok-, fal-, halánték csontok)

Az ARCKOPONYA alkotásában részt vevő csontok (az általuk kialakított üregek: az orrüreg és a szájüreg):

- 2 páratlan csont (eke-, nyelv csont)
- 9 páros csont (áll-, áll közötti-, orr-, orrkagyló-, járom-, könny-, szájpadlás-, röp-, állkapocs csont)

6.1.1. Az agykoponya csontjai

Nyakszirt csont: az első nyakcsigolyával, az atlással ízesül; alapi, oldalsó és pikkelyi része van, melyek az öreglyuk kialakításában vesznek részt; alapi és oldalsó részei a rongyoslyukat határolják.

Ékcson: a koponya bázisán ékelődik a többi koponyacsont közé; alakja repülő bogárhoz hasonlít; két pár szárnya, teste és előre, illetve lefelé irányuló röpníványai vannak; testének belső felületén van a töröknyereg (*sella turcica*), melybe az agyalapi mirigy, a hipofízis fekszik bele; a rongyoslyuk szegélyezéséhez is hozzájárul.

Rostacsont: az ékcson előtt, a koponya és az orrüreg határán fekszik, vékony csontlemezekből (rostalemezekből) és rostajáratokból áll, rostatömkelegnek is nevezik.

Fal közötti csont: A falcsontok közé ékelődve helyeződik, niványai a nagyagyvelő és a kisagyvelő közé nyomulnak, és ezeket segítik helyzetükben rögzíteni.

Homlokcsontok: A koponya- az orr- és a szemgödrök kialakításához járulnak hozzá, lemezei között terjedelmes üreg, a homloköböl létesül; orr-homloki részükből oldalt a járomnivány indul.

Falcsontok: Lapos, négyszögletes, belső felületükön vájt, kívül domború csontok, a koponyatető javarészét adják; belső felületükön az agyvelő tekervényeinek lenyomatait látni.

Halántékcsontok: a koponyaüreg oldalsó falát alkotják; részt vesznek az állkapcsi ízület kialakításában, a hallás- és egyensúlyozás érzékszerve bennük található.

Két részük van:

- a pikkelyi rész, mely a járomív alkotásában vesz részt
- a sziklacsont, a nyakszirtcsont és a pikkelyi rész közé beékelődve a rongyoslyukat szegélyezi; *sziklai* részében a belső fül (*labyrinthus*) és a belső hallójárat van, *dobúri* részében a dobüreg a hallási csontocskákkal és az innen induló csontos külső hallójárat helyezkedik.

6.1.2. Az arckoponya csontjai

Állcsont: Teste és három nyúlványa (fogmedri, szápadlási és járomnyúlvány) van; fogmedri nyúlványban zápfogak számára fogmedrek (alveolusok) találhatóak, szápadli nyúlványban a Jakobson-féle szerv van, a járomnyúlvány a járomív kialakításában vesz részt.

Áll közötti csont: teste, orr-, szápadli- és fognyúlványa van, a fognyúlvány a kérődzők kivételével a metszőfogaknak ad helyet.

Orrcsont: Az orr hátának ad csontos alapot, belső felületén taraj húzódik a felső orrkagyló megtapadására.

Orrkagylók: Páros, papírvékonyágú, felsodort törékeny csontlemezek, amelyek 3 orrjáratot alakítanak ki.

Járomcsont: összeköti az agykoponyát az arckoponyával, miközben a járomív kialakításában is részt vesz.

Könnycsont: Az orr-, járom-, homlok és állcsontok közt foglal helyet, a szengödör és az arc csontos vázának kialakításában vesz részt.

Szápadláscsont: Az állcsont szápad nyúlványának hátulsó szélét foglalja be.

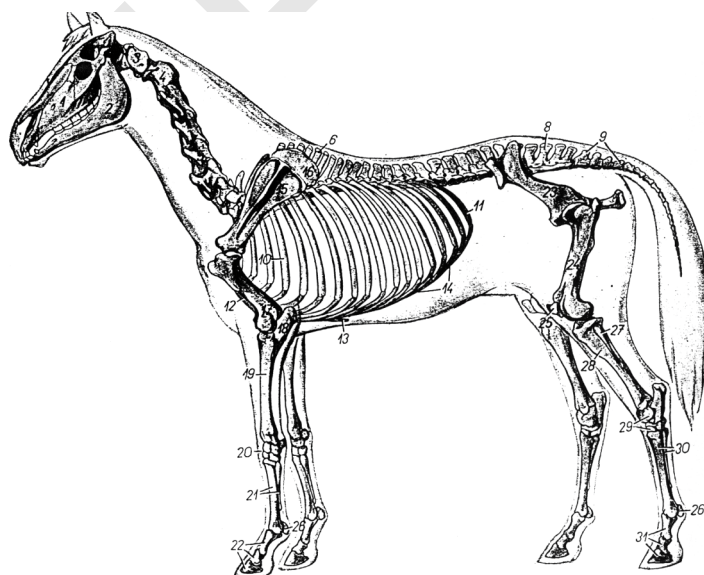
Röpcscsont: A koponyaalapon helyet foglaló törékeny, lemezes csont. Emberben hiányzik.

Állkapocscsont: Párosan fejlődő csont, de porcos összeköttetése hamar összenő; a rágás szolgálatában áll; fogakat tartalmazó része a test (metszőfogi és zápfogi részből áll).

Ekecsont: A rostacsont függőleges lemezének folytatásában van, az orrsövényporccal és a rostacsonttal zsindegyvarratban találkozik.

Nyelvcsont: A nyelv, a garat és a gége függ rajta.

6.2. A törzs és a végtagok csontjai



5. ábra: A ló csontos váza (Forrás: Húsvéth, 2000)

1. állcsont; 2. állkapocscsont; 3. első nyakcsigolya (fejgyám, atlas); 4. második nyakcsigolya (fejforgató, axis); 5. ötödik nyakcsigolya; 6. hátcsigolyák; 7. ágyécsigolyák; 8. keresztcsont; 9. farokcsigolyák; 10. negyedik borda; 11. tizenharmadik borda; 12. szegycsont; 13. lapátos porc; 14. bordaív; 15. lapockacsont; 16. lapockaporc; 17. felkarcsont; 18. könyökcsont v. singcsont; 19. orsócsont; 20. elülső lábtő ízület csontjai; 21. elülső lábközépcsontok; 22. elülső végtag ujjperccsontjai (csüd-, párta-, patacsont); 23. medencecsont; 24. combcsont; 25. térdkalács csont; 26. egyenítőcsontok; 27. szárkapocscsont; 28. sípcsont; 29. a hátulsó lábtő ízület (csánk) csontjai; 30. hátulsó lábközépcsontok; 31. a hátulsó végtag ujjperc-csontjai (csüd, párta-, patacsont).

7. A ZSIGEREK ÉS A TESTÜREGEK

7.1. A zsiger fogalma, felépítése

Mindazokat a szerveket, melyek az anyagcsere, a gázcsere, a vizelet kiválasztás és a fajfenntartás szolgálatában állnak, zömmel a nagy testüregekben helyezkednek el, és a külvilággal közvetlen vagy közvetett összeköttetésben állnak, **zsigereknek** nevezzük. Felépítésüket tekintve beszélünk cső alakú, csöves zsigerekről és tömör zsigerekről.

A csöves zsigerek falát belülről kifelé haladva három réteg alkotja. Legbelül helyezkedik el a nyálkahártya, mely a cső alakú szervek külvilággal érintkező nyílásainál a bőrben folytatódik.

A középső réteg izomréteg, ez többnyire sima izomszövetből áll. Az izomsejtek belső, körkörös és külső, hosszanti lefutású rétegre tagolódnak. A körkörös izomréteg hozza létre megfelelő helyeken a zárógyűrűket. Legkívül a cső alakú szervekre savóshártya borul, melyet laza kötőszövetes réteg fűz az alatta lévő izomréteghez. A savóshártya a szervek felületét síkklóssá teszi, részt vesz a szervek felfüggesztésében is. Azokat a szerveket melyek nem a savós testüregekben foglalnak helyet, savóshártya helyett kötőszövet (adventicia) borítja és rögzíti környezetéhez.

A tömör zsigereket kívülről kötőszöveti tok veszi körül. A kötőszövet egy adott területen – melyet a szerv köldökének vagy kapujának nevezünk – belép a szervbe, és ott elágazva gerendázatot alkot. A szervek kapuján erek és idegek is áthaladnak, és itt lépnek ki a mirigyek kivezető csövei is. A gerendázat (stroma, intersticium) adja a szerv vázát, a gerendák közötti teret pedig a mirigy működését szolgáló állomány (parenchyma) tölti ki.

7.2. A nagy testüreg

A zsigerek legnagyobb részt a nagy testüregekben foglalnak helyet. Az állat testében négy nagy savós testüreg található: a **savós mellüreg**, a **savós szívbuoküreg**, a **savós hasüreg** és a **savós medenceüreg**.

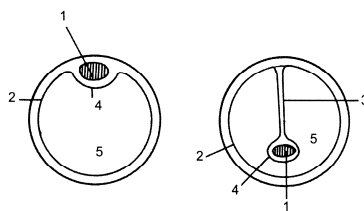
A **mellüreg** csontos falát felül a hátcsigolyák, oldalt a bordák, alul pedig a szegycsont adja. Falának kialakításában részt vesz a bőr, a bőr alatti kötőszövet, a felületes és mély izompólyák, az izmok és a csontok, legbelül pedig a belső mellkaspólya. Csonka kúp alakú, bejáratát az első hátcsigolya, az első bordapár és a szegycsont markolata határolja. Kijáratát a hasüreg felé az utolsó hátcsigolya, a bordaív és a szegycsont lapátosporci vége alkotja. A hasüregtől a rekesz választja el. Hosszanti átmérője dorsalisán, a hátcsigolyák alatt a leghosszabb, ventralisan a legrövidebb.

A **hasüreg** a szervezet legnagyobb ürege. Nagy, tágulékony, hordóhoz hasonló alakú, belülről a haránt haspólya béleli. Falán a köldök és a lágyékgyűrűk nyílást alkotnak. Bejáratát a rekesz zárja le, kijáratát a medenceüreg felé nyitott. Hosszanti átmérője dorsalisán a legkisebb, ventralisan a legnagyobb. Függőleges átmérője a 3. ágyékcsgolya alatt, haránt átmérője pedig az utolsó bordaporcok között a legnagyobb. A hasüreg két haránt átmérővel elő-, közép- és utóhasra oszthatjuk.

A **medenceüreg** egy csontos alagút, melyet dorsalisán a keresztcsont és az első néhány farokcsigolya, kétoldalt a medencecsont, a széles medenceszalagok és izmok, alul pedig ugyancsak a medencecsont és izmok határolják. Bejárata a hasüreg felé nyitott, kijáratát a gát által lezárta.

A nagy testüreg belsejét **savóshártya** borítja. A savóshártyának két lemeze van (6. ábra): a fali lemez a testüreg falát borítja, a zsigeri lemez pedig az üregben lévő szervekre borul rá. A két lemez közötti rést folyadék, savó tölti ki. A fejlődés során a szervek a savóshártyát maguk előtt tolva mintegy belenőnek a savós testüregbe.

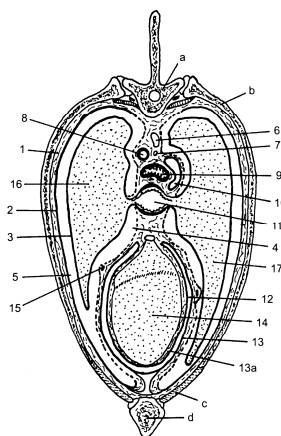
Közben savóshártya kettőzetek jönnek létre, ezek a szerveket függesztik, összekötik a falí és a zsigeri lemezeket, ereket, idegeket, esetleg kivezetőcsöveket foglalnak magukba.



6. ábra: A savóshártya kettőzetek fejlődése (Forrás: Húsvéth, 2000)

1. a fejlődő szerv, 2. a savós hártya falí lemeze, 3. a szervhez térő savóshártya-kettőzet, 4. a savóshártya zsigeri lemeze, 5. savós üreg.

A savós mellüreg (7. ábra) a **mellhártya** veszi körül. A mellhártya jobbról és balról a mediánsíkhöz érkező falí lemeze lefelé haladva a szegycsontra tér, így két zárt zsák jön létre, melyben a jobb és bal tüdőfél helyezkedik el.



7. ábra: A középső gátorköz vázlatos rajza (Forrás: Húsvéth, 2000)

1. belső mellkaspólya, 2. a mellhártya falí lemeze, 3. a mellhártya zsigeri lemeze, 4. gátorlemez, 5. a mellhártya ürege, 6. páratlan véna, 7. mellvezeték, 8. aorta, 9. nyelőcső, 10. gátorközi savós üreg, 11. a tüdő gyökere, 12. a szívburók ürege, 13. a szívburók falí és 13a. zsigeri lemeze, 14. a szív, 15. rekeszideg, 16. a bal tüdőfél, 17. a jobb tüdőfél, a – hátcsigolya, b – borda, c – bordaporc, d – szegycsont.

A két zsáknak a középsőben egymás felé néző lemezeit gátorlemezeknek hívjuk, a közötté lévő területet pedig **gátorköznek**. Ezt a szív helyzetéhez viszonyítva szív előtti **elülső**-, szívet magába foglaló **középső**- és szív mögötti **hátulsó gátorközre** osztjuk. A szervek fejlődésük során maguk előtt tolják a mellhártyazsák velük érintkező falát, ez körülveszi a szerveket, és így alakul ki a szervre ráboruló zsigeri lemez. A tüdő ezáltal szinte kitölti a jobb és bal zsákot, a többi szerv pedig közepén, a gátorközben foglal helyet. A szívburók ürege a középső gátorközben foglal helyet. Több lemezből álló zsák, melynek vázát a belső mellkaspólya adja. Erre borul rá a savóshártya, mely a szív alapjánál visszafordulva a szívizomzatra húzódik rá (7. ábra). Ez a zsigeri lemez a szív legkülső rétegét, az ún. epicardiumot adja. A két lemez között kolloidokban gazdag folyadék található.

A savós hasüreget a **hashártya** veszi körül. Fali és zsigeri lemeze között háromféle kettőzet jön létre: a bélfodor, a cseplesz és a savós szalagok. A bélfodor középvonalban ereszkedik le, a beleket rögzíti a gerincoszlophoz. Lemezei között erek és idegek futnak a bél fala felé. Lóban elülső és hátulsó bélfodrot különítünk el, a két rész között az epésbél halad át. A cseplesz zsírral átszótt savóshártya-kettőzet, melynek két részlete van. A nagy cseplesz kötényszerűen takarja be a hasüreg, és egyben a belek ventralis oldalát. Lemezei között terjedelmes, résszerű üreg található, melyet cseplesz-zsáknak hívunk. Melegen tartja a beleket, s mivel hajszálerekkel gazdagon behálózott, így a hasúri folyadék felszívására, illetve mennyiségének a szabályozására is szolgál. A kis cseplesz a gyomor, a máj és az epésbél között található. Üregéből a nagy cseplesz üregébe lehet bejutni.

A savós szalagok hashártya-kettőzetek, melyeknek a hasúri szervek helyzetének biztosítása, fixálása a feladatuk.

A medenceüregben két részt különíthetünk el. A hasüreghez közelebbi részén a savós medenceüreg jön létre úgy, hogy a hashártya egy darabig a medenceüregbe behúzódik, majd a zsigerek közötti térben visszafordulva 2-3 ún. vakzsákot hoz létre. A medenceüreg caudalis részén a szerveket már nem savóshártya, hanem kötőszövet borítja. Nőivarúaknál az első vakzsák a keresztcsont/végbél és a nemi szervek között, a második a nemi szervek és a húgyhólyag között, a harmadik pedig a húgyhólyag és a medence ventralis része között alakul ki. Hímivarban csak két vakzsák jön létre, egyik a keresztcsont/végbél és a húgyhólyag között, a másik pedig a húgyhólyag és a medence ventralis része között. A medenceüregben lévő húgy- és nemi szerveket egy közös savóshártya-kettőzet, az ún. **Douglas-féle redő** függeszti. Ennek két részét különíthetjük el. Egyik része nőivarban a petefészkeket, petevezetőket és a méhet függeszti, hímeknél pedig az ondóvezetőket rögzíti. Másik része a húgyhólyag oldalsó és középső szalagjait adja.

8. A BELSŐELVÁLASZTÁSÚ MIRIGYEK ÉS MŰKÖDÉSÜK (ENDOKRIN RENDSZER)

8.1. Az endokrin rendszer fogalma; a hormonok jellemzése, osztályozása

Az egyes élettani jelenségek irányítása, a belső egyensúly (homeosztázis) fenntartása a szervezet szabályozó készüléke segítségével történik. Az érzékszervek, külső és belső receptorok felfogják a szervezetben és környezetében végbemenő változásokat. Az ezekre történő idegrendszeri (neurális) válaszadás gyors (reflexek), az endokrin rendszer hormonális reakciói lassúbbak, de hosszabban tartók. Általában a szabályzás idegi és hormonális úton egyaránt történik, ezért ezt neurohormonális szabályozásnak nevezzük.

Élettanilag az endokrin rendszer olyan mirigyek szervrendszere, amelyek mindegyike a szervezet működését szabályozó hormontípust választ ki közvetlenül a véráramba. A hormonális belső elválasztású mirigyek rendszere, a külső elválasztású mirigyek rendszerével szemben, nem rendelkezik kivezető csövekkel. Elnevezése a görög: *endo*=belső és *crinis*=elválasztás szavakból származik. Az endokrin rendszer is információs jelet közvetít, az idegrendszerhez hasonlóan, de az idegrendszer által közvetített információk mindkét irányba igen gyorsak és hatásaik hamar lecsengenek. A hormonok (kémiai jeltovábbítók) viszont a vérkeringésbe vagy szövet közötti folyadékba kerülve viszonylag hosszú idő alatt érnek el a célszervekhez, ugyanakkor hatásuk is hosszú ideig (néhány órától akár hetekig) tart. Az idegrendszer és a hormonális rendszer nem különíthető el élesen egymástól. Egyrészt a hormonális rendszer is az idegrendszer kontrollja alatt áll (hypothalamus, vagy még közvetlenebbül mutatja ezt a mellékvesék velőállományának direkt preganglionáris beidegzése), másrészt az idegrendszer kapcsolatai is kémiai jelátvivő anyagokon neurotranszmittereken keresztül valósul meg. A neurotranszmitterek között pedig hormonként is szereplő anyagok is vannak pl. adrenalin, szerotonin. Az emlős szervezet működéseit szabályozó két nagy rendszer összefüggései és összehangoltsága tulajdonképpen szükségszerű.

Az endokrin szervek rendszere kémiai anyagokon, **hormonokon** keresztül fejt ki hatását. Az eredeti görög név serkentő anyagot jelent, de azóta kiderült, hogy vannak hormonok, amelyek éppen gátolnak bizonyos folyamatokat.

A hormonok jellemzői:

- Sejtanyagcsere terméke.
- Szöveti nedvkeringés, illetve a vérkeringés útján jut el a célsejtekhez.
- A célsejtek anyag és energiaforgalmában az enzimműködés megváltoztatása révén serkentő vagy gátló hatású.
- Kis mennyiségben is hatékony.
- Általában nem fajspecifikus.
- Hatása lassabban alakul ki, de tovább tart, mint az idegrendszeri.
- Közvetett hatású, hírvivőként szerepel, vagyis nem vesz részt az általa előidézett reakcióban.
- Csak specifikus szövetekre hat (receptor).

A hormonok osztályozása:

1. Termelődésük helye szerint:

- Neurohormonok
- Mirigyhormonok (glanduláris)
- Szöveti hormonok (aglanduláris)

2. Hatásuk szerint:

- Só- és vízháztartást szabályzó
- Vércukorszint szabályzó
- Tejtermelést szabályzó
- stb.

3. Kémiai szerkezetük alapján:

- Fehérje hormonok (pl. inzulin, növekedési hormon)
- Peptidhormonok, aminosav származékok. Oligopeptidek (pl. az ún. neuroszekréta: GnRH stb.) polipeptidek (pl. agyalapi mirigy hormonjai, inzulin stb.)
- Aminosavak transzformációjából keletkezők (pl. pajzsmirigy hormonjai, adrenalin stb.)
- Szteroid hormonok (szexuálissteroidok: ösztrogének, androgének, mellékvesekéreg mineralo- és glükokortikoidjai)

A peptidhormonok folyamatosan termelődnek, a sejt lizoszómáiban tárolja őket, és valamilyen ürítettető jelre jutnak ki a lizoszómából, illetve a sejtből. Ez az ürítettető jel lehet valamilyen hormon, anyagcsere termék, vagy a központi idegrendszer parancsa. Az ürítés mindig szakaszos.

A szteroid hormonok „ütem-szerűen” termelődnek a sejtben, s rögtön a vérpályába jutnak. A vérpályában nagyobb részük ún. kötő-globulinokhoz (binding-protein, BP) kapcsolódik, kisebb részük szabadon marad. A kötött és a szabad szteroid hormonok közt egyensúlyi állapot van. Csak a szabadon lévő hormonok aktívak.

A köztiagy bizonyos területein (hipotalamuszban) lévő ún. kis- és nagysejtes magok idegsejtjei képesek hormonokat elválasztani. Itt **neuroszekréció** történik. A magokban termelődő hormonok oligopeptidek, viszonylag kevés aminosavból állnak, és a sejt axonnyúlványa mentén jutnak el olyan területre, ahol kis vénák vagy tároló sejtek veszik fel őket. A célsejtekhez a vér segítségével jutnak, ezek vagy egy belsőelválasztású mirigy mirigyhámsejtjei vagy egyéb, leginkább izomsejtek, illetve összehúzódásra képes más sejtek.

A fehérje- és peptidhormonok a vérben szabadon szállítódnak, a szteroidok és a kisebb molekulájú egyéb hormonok a vér-albuminokhoz vagy globulinokhoz kötődten, kisebb részük szabad hormon.

8.2. A hormonok hatásmechanizmusa

A hormonok a célsejtekben vagy génszinten hatnak (génaktiválás, átírás) vagy csak a citoplazmában lévő enzimek tevékenységét befolyásolják. Génszintű válasz esetén a sejtmagban egy DNS-szakasz (gén) két szára szétnyílik, az egyikről szabályos átírás jön létre. A keletkező messenger RNS egy riboszómára fekszik, s mintául szolgál, meghatározza egy enzim felépítését. A messenger RNS kódjának megfelelően a szállító RNS-ek (transzfer RNS-ek) aminosavakat visznek a helyszínre, s felépítik az enzimfehérjét, vagy egy új peptidhormont. Átírás nemcsak a sejtmagban, hanem a sejt mitokondriumaiban is történik.

Szteroid-hormon esetében – mivel a molekulatömegénél fogva átjut a sejtmembránon – a sejtben belül még egy finom kiegyenlítő szabályozás is történik. Az átjutott szteroid hormon kisebb része egy ún. magasan aktív fehérjéhez kötődik, s együtt gyorsan bejutnak a sejtmagba, átírást hoznak létre. Nagyobb része azonban ún. tároló fehérjéhez kötődik, s onnan fokozatos felszabadítás történik, nem jön létre egy túl gyors, drasztikus hatás. A szteroid hormonok esetében, éppen löketszerű, ütemes termelődésük miatt – a szervezet egyszer a vérben, másodszor a célsejteken belül is tompítja a túl gyors hatást, a finom regulációra törekszik.

A fiziológiának tekinthető hormonszintek fenntartását önszabályzó, ún. **feed-back mechanizmus** teszi lehetővé, mely során az alárendelt mirigy állandó visszajelzést ad az őt szabályozó mirigynek. Ez a visszajelzés vagy **pozitív** értelmű – fokozott működést kér az alárendelt mirigy az őt működésre serkentő hormon termelésére – vagy éppen ellenkezőleg. **Negatív** feed-back esetén visszajelzésével (hormontermelésével) leállítja az őt reguláló hormon termelését, kibocsátását. Az „információ” átadása oda-vissza a vérpályán át történik. Előfordul, hogy a két mirigy nagyon közel van egymáshoz. Ilyenkor az alárendelt mirigy hormonszintje *a szövetnedv segítségével* is átjut a másik mirigyhez, ezt a jelenséget rövid visszajelzésnek hívjuk. Ezen kívül idegrendszeri visszajelzésről is tudunk.

A termelt hormonok inaktiválását zömében a máj végzi. Főképp táplálkozásbiztonsági okokból ismernünk kell a felezési idő hosszát, illetve azt az időt, amíg egy hormon a vérben kering. A hormonkezelések viszonylag szigorú törvényi szabályozásának ezek az okai.

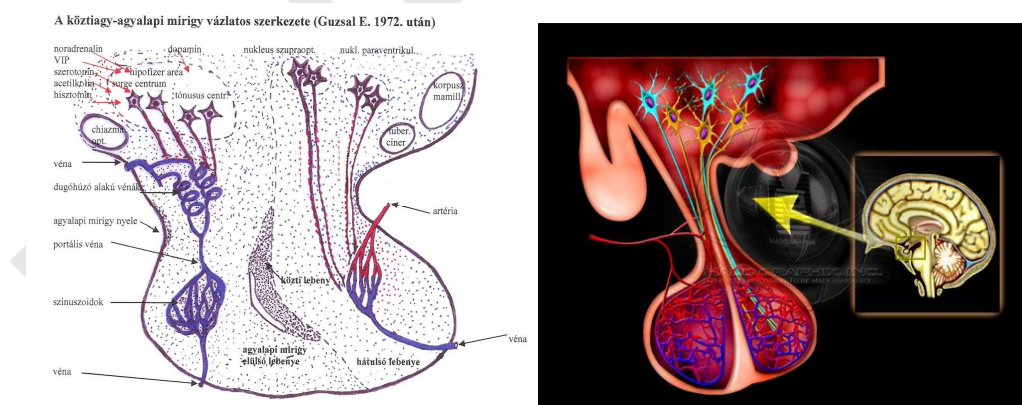
8.3. Belsőelválasztású mirigyek és hormonjaik

8.3.1. A hipotalamusz-hipofízis rendszer

A hipotalamusz-hipofízis rendszer a neuroendokrin szabályozás központi jelentőségű szerve.

8.3.1.1. A hipotalamusz

A **hipotalamusz** a köztiagy részeként idegsejtmagcsoportokból álló terület, az agyalapi mirigy (hipofízis) az ékcsont töröknyergében, a köztiagy alatt helyezkedik el a kemény agyhártya által borítottan. A testét a fölötté lévő köztiagyhoz nyél köti. Az állományát alkotó sejtek hám-, illetve idegsejt eredetűek. Elülső- és vékony középső lebenye a hám eredetű *adenohypophysis*, hátsó lebenye az idegi eredetű *neurohypophysis*.



8. ábra: A hipotalamusz-hipofízis rendszer
(Forrás: Gergátz-Vitinger 2006; Internet)

A hipotalamusz ún. kissejtes állományában olyan neurohormonok keletkeznek, amelyek vérereken keresztül, a portális keringéssel eljutnak a hipofízis elülső lebenyébe (adenohipofízisbe) és az ott folyó hormontermelést serkentik vagy gátolják. Eszerint beszélünk a köztiagy **serkentő** vagy felszabadító (angolul **releasing**, latinul **liberin**) hormonjairól, illetve **gátló**, a hormonkibocsátást megállító (angolul **inhibiting**, latinul **statin**) hormonjairól. Ezek tehát az agyalapi mirigyben termelt, és a sejtek lizoszómáiban tárolt hormonok felszabadítását, véráramba történő ürítését végzik, illetve nem engedik meg a lizoszómák felnyílását. A 2. táblázat foglalja össze a hypothalamus kissejtes (*parvocelluláris*) állományában keletkező neurohormonokat, amelyek a portális keringéssel a hipofízis elülső lebenyébe jutnak.

2. Táblázat: A hipotalamus-ban termelődő liberinek és sztatinek

Elnevezése	Rövidítése	A rövidítés eredete	Mely hormon termelésére hat?
Gonadoliberin	GnRH (LH–RH)	gonadotropin releasing hormon	FSH, LH
Kortikoliberin	CRF	corticotropin releasing factor	ACTH
Tireoliberin	TRH	thyreotropin releasing hormon	TSH (PRL)
Szomatoliberin	GRF	growth-hormon releasing factor	STH
Szomatosztatin	GIH	growth-hormon inhibiting hormon	STH (TSH, PRL, ACTH)
Prolaktoliberin	PRF	prolactin releasing factor	PTL
Prolaktosztatin	PIF	prolactin inhibiting factor	PTL
Melanoliberin	MRF	melanotropin releasing factor	MSH
Melanosztatin	MIF	melanotropin inhibiting factor	MSH

Kémiaiilag valamennyi oligo- vagy polipeptid, kivéve a prolaktin termelődését gátló PIF, amelyről újabb vizsgálatok kiderítették, hogy azonos a központi idegrendszerben gátló neurotranszmitterként megismert dopaminnal. Elválasztásukat a központi idegrendszerből jövő idegi hatások, bizonyos perifériás jelek vagy az adenohipofízis indítja meg.

8.3.1.2. Az agyalapi mirigy elülső lebenyének (adenohipofízis) hormonjai

Az adenohipofízis fehérje, illetve glikoproteid hormonok termelődnek. Többségük valamely másik belsőelválasztású mirigyre fejt ki hatását, ezért az elnevezésük trop [tropea (gör.) = irányában] hormonok.

Növekedési hormon

(szomatotrop hormon, szomatotropin, STH, growth hormone, GH)

A növekedési hormon egyetlen hosszú polipeptidláncból áll, 191 aminosav építi fel. Fajspecifikus, bár a különböző állatfajok STH-inak vannak azonos aminosav sorrendű szakaszai.

Élettani hatásai

- Az STH felelős a genetikailag meghatározott testnagyság, a részarányos testalkat kialakulásáért. Serkenti a csontok és a különböző lágy részek (izom, kötőszövet, zsigerek) fejlődését. Nélkülözhetetlen feltétele az egészséges növekedésnek, melyhez azonban más tényezők (táplálék, egyéb anyagcserére ható hormonok, serkentő anyagok) harmonikus egyensúlya is szükséges.
- Az STH befolyásolja mindhárom táplálóanyag intermedier anyagcseréjét.
 - A *fehérje* anyagcserére építő, **anabolikus** hatású. Fokozza az aminosavak belépését a sejtbe, serkenti a fehérjeszintézist, gátolja az intracelluláris fehérjebontást.
 - A *szénhidrát* anyagcserében gátolja a májban, az izomban és a zsírszövetben a sejtek glükózfelvételét és felhasználását (**diabetogén** – cukorbetegséget kiváltó, **inzulin ellenes hatás**). Védi a sejtek glikogéntartalékait. A szénhidrát felhasználás gátlása útján **hipoglikémiát** (alacsony vércukor szintet) okoz.
 - A *lipid* anyagcserét az STH a **lebontás** irányába tolja el. Fokozódik a trigliceridek mobilizálása és a zsírsav-égetés. Ennek eredményeként kóros esetben a májban fokozódik a ke-tonanyagok termelődése.

Szabályozása

A hipotalamusz kissejtes magvaiban termelődő szomatoliberin (GRF) serkenti, a szomatostatin (GHI) pedig gátoja az adenohipofízis STH leadását.

Az STH túltermelés gyermekkorban óriásnövéshöz (*gigantizmus*) vezet, felnőtt korban az akrális testrészek (fül, orr, állkapocs) túlnövekedése, az akromegalia kórképe áll elő. Hiányának gyermekkorban arányos törpenövés lesz a következménye.

Adrenokortikotrop hormon

(kortikotropin, ACTH)

Az adrenokortikotrop hormon egy 39 aminosavból álló peptid. Szerkezete jól ismert, szintetikusán is előállították, készítménye gyógyszerként is használható.

Élettani hatása

- a) Az ACTH a mellékvesekéreg ún. köteges (*zona fasciculata*) és az ún. hálózatos (*zona reticularis*) állományára hatva a glükokortikoidok (kortizol, kortikoszteron) termelését serkenti. Hatását a sejtek koleszterintartalmának csökkenése, míg a vérben az említett hormonok szintjének emelkedése jelzi. Az aldoszteronra gyakorolt hatása csak kismértékű és közvetett, mivel az aldoszteron szintézisének útja a kortikoszteronon keresztül vezet. Az ACTH-felszabadulás a szervezetet erő stresszhatásra fokozódik, ez az adaptációs mechanizmus megindítója.
- b) Az ACTH „vesén kívüli” (ún. extraadrenális) hatásán az anyagcserére gyakorolt befolyását értjük. A zsíryananyagforgalomban lipolitikus hatású: mozgósítja a zsírraktárból a zsírsavakat, ezáltal megemeli a vér szabadzsírsav (*free fatty acids, FFA*) tartalmát. Emeli a vércukorszintet.

Szabályozása

Az ACTH elválasztását a hipotalamuszban termelődő kortikoliberin (CFR) serkenti. Az ACTH és a CFR szintjében is jelentős napszaki ingadozás figyelhető meg. Az ACTH-hatásra fokozódó glükokortikoid termelés nyugalmi állapotban a hipotalamuszra és a hipofízisre is egyaránt negatív feed back hatással van, azaz korlátozza az ACTH kiáramlását. Terhelő inger hatására, stresszállapotban azonban az ACTH és hatására a glükokortikoidtermelés a többszörösére is megnő és tartósan magas szinten maradhat.

Az ACTH-túltermelés a mellékvesekéreg hormontermelésének fokozódásával jár. A kialakuló kórképet *Cushing-kór*nak nevezzük, melynek hátterében a fokozott kortizolszekréció áll.

Tireotrop hormon

(tireotropin, TSH)

A TSH a pajzsmirigy hormontermelését szabályozó glikoprotein hormon.

Élettani hatása

- a) A TSH a tiroxin (T₄) és a trijód-tironin (T₃) hormonok termelésének számos lépését szabályozza. Így pl. fokozza a pajzsmirigy jódfelvételét, a T₃ és a T₄ szintézise során azok leválását a tireoglobulinról.
- b) Pajzsmirigyen kívüli hatásaként befolyásolja a kötőszövet anyagcseréjét (elsősorban a szemgödörben). Ennek hatásaként túlzott szekréciója szemkidülledést okoz.
- c) A zsíryananyagforgalomban lipolitikus hatású, fokozza a zsírmobilizációt, emeli a vér FFA-tartalmát.

Szabályozása

A TSH a hipotalamuszban termelődő **tireoliberin** (TRH) szabályozása alatt áll. Szintjében enyhe napszaki és szezonális ritmus figyelhető meg. A T3, T4 hormonok megemelkedett szintje gátlóan hat a TRH és a TSH kiáramlására (negatív feed back).

A TSH hiánya a pajzsmirigy működési elégtelenségéhez, és az ezzel együttjáró kórképek kialakulásához vezet.

Gonadotrop hormonok (FSH, LH)

Hatásukat az ivarmirigyekre (gonádokra) fejtik ki. Ide tartozik a **follikulusstimuláló hormon** (FSH) és a **luteinizáló hormon** (LH). Mindkét hormon kémiai szerkezetét tekintve glikoprotein.

Élettani hatás

Az FSH a nőivarú állatokban serkenti a petefészekben a tüszőérést, a petesejtek fejlődését (oogenezist), az LH-val együtt az ivari hormonok termelődését. Hímivarú állatokban segíti a herében a kanyarulatot csatornácskák kiépülését, valamint az itt folyó ivarsejtképzést (spermiogenezist).

Az LH a nőivarú állatokban szükséges a petefészek hormontermelésének (ösztrogén, progeszteron) beindításához, az ivari hormonok szintjének szabályozásához. Ovuláció után, melynek közvetlen előidézője, hat a sárgatest kifejlődésére. A hímivarú állatokban befolyásolja a spermiogenezist, valamint a here hormontermelését, fokozza a Leydig-féle interszticiális sejtek hormonszekrécióját.

Szabályozása

A gonadotrop hormonok mennyisége a korrallal változik. Az ivarérettség elérésével fokozódik, öregkorban csökken a termelődésük. A nőivarú állatokban az ivari ciklus alatt is változó hormonszintek mérhetők. A hipotalamuszban termelődő **gonadoliberein** (GnRH) mindkét gonadotrop hormon szekréciójára serkentőleg hat. A szexuáliszteroidok általában gátlóan hatnak a GnRH és a gonadotrop hormonok elválasztására, kivétel az ösztrogén, mely serkenti az LH kiáramlást. Hím- és nőivarú állatokban is megfigyelték, hogy az ivarsejtképződés gátló hatással van a GnRH termelésre. A gátló hatást közvetítő faktor az **inhibin**, melynek termelődési helyei a herében a Sertoli-sejtek, a petefészekben pedig a granulóza sejtek.

Prolaktin (PRL)

Fehérjehormon, melyet a tejmirigy fejlődésére gyakorolt hatása alapján mammotrop hormonnak is neveznek. Az STH-hoz nagyban hasonló kémiai szerkezetű, egy 198 aminosavból álló polipeptid lánc.

Élettani hatása

Számos más hormonnal (ösztrogén, glükokortikoidok, inzulin, tiroxin, STH) együtt a tejmirigy kifejlődéséhez (mammotrop hatás), a tejtermelés megindításához (laktogenetikus hatás) és fenntartásához (galaktopoetikus hatás) szükséges. A GnRH szekréció gátlása révén csökkenti a petefészek működését és hormontermelését, ezáltal a laktáció ideje alatt átmeneti acikliát okoz.

Szabályozása

A PRL elsősorban a hipotalamuszban termelődő **prolaktosztatin** (PIF), azaz **dopamin** gátló hatású szabályozása alatt áll. A folyamatos gátlás alól 3-4 óránként szabadulnak fel a PRL termelő sejtek. A hipotalamuszba termelődő TRH serkenti a PRL kiáramlását, feltehetően ez a hormon azonos a prolaktoliberein (PRF) leírt serkentő hatású anyaggal.

Melanocita stimuláló hormon (MSH, intermedin)

Az MSH vagy intermedin a hipofízis középső lebenyében termelődő fehérjehormon, melyről megállapították, hogy α - és β -formában fordul elő.

Élettani hatása

- Élettani hatását hidegvérűekben fedezték fel, ahol az MSH hatására a bőrben a pigmentsejtek (melanociták) által termelt melaninszemcsék szétszóródnak a sejtben, így a bőr elsötétedik. Ez segíti színváltoztatás útján a környezethez való alkalmazkodást. Az MSH-nak emlőszállatokban hasonló hatását nem ismerjük.
- Feltételezések szerint az MSH segíti a magzati növekedés, fejlődés folyamatát, stimulálja a magzati mellékvesekéreg kortizol-szintézisét.
- A zsíryanagforgalomban lipolitikus hatású.
- Fokozza a fagyúmirigyek működését és a feromon-termelést.

Szabályozása

A hipotalamuszban termelődő **melanoliberin** (MRF) serkentő, a **melanosztatin** (MIF) gátló hatással van az adenohypophysis MSH termelésére.

Lipotrop faktor vagy hormon (LPH)

Élettani hatása nem teljesen ismert. Lipotikus, azaz emeli a vér szabad zsírsav (FFA) tartalmát.

8.3.1.3. A hypophysis hátulsó lebenyének (neurohypophysis) hormonjai

A hypophysis hátulsó lebenye, a neurohypophysis hormont nem termel, csupán tárolja a hypotalamus ún. nagysejtes (*magnocelluláris*) magcsoportjaiban termelődőhormonokat.

A hypothalamus *nucleus supraopticus*-a (NSO) **adiuretint** (antidiuretikus hormon, vazopresszin), a *nucleus paraventricularis* (NPV) **oxitocint** választ el. A neuroszekréta az idegsejtek axonján jut le a neurohypophysisbe, ahol az idegvégződéseken fehérjéhez (neurofizin I. és II.) kötődve raktározódik. Az idegsejteket érő inger hatására kialakuló akciós potenciál szabadítja fel a hormont, amely a sejtől exocitózis-sal jut ki a véráramba. A két peptidhormon szerkezete nagyon hasonló, mindössze két aminosavban különböznek egymástól.

Antidiuretikus hormon (adiuretin, vazopresszin, ADH)

Élettani hatása

Az ADH-nak a vizelet koncentráltóságának szabályozásán keresztül szerepe van a szervezet vízháztartásának fenntartásában.

A szabályozás a következő neurohormonális reflexíven keresztül valósul meg:

- A NSO-ban lévő ozmoreceptorok érzékelik a vérplazma koncentrációjának emelkedését, amely pl. vízvesztéskor, sok só fogyasztása esetén állhat elő. Ez az ingere a neurohipofízisben tárolt hormon ürítésének.
- Az ADH hatását a vesenefron distalis tubulusaira fejt ki, és ezen, a víz számára egyébként nem átjárható szakaszon **fokozza a víz visszaszívását**.
- A hatás eredménye: csekély mennyiségű, sűrű (hipertóniás) vizelet ürítése.

Az ADH-elválasztás reagál a vértérfogat változásaira is, melyet a nagy vénák és a jobb pitvar falában lévő vérnyomás-érzékelőreceptorok jeleznek. A vérnyomáscsökkenés ADH-szekréción vált ki. Kölcsönhatás figyelhető meg az ADH-szekréción és a RAAS (renin-angiotenzin-aldoszteron rendszer) működése között. Erről részletesen a veseműködés szabályozásánál olvashatnak. Az ADH az agyban, mint neurotranszmitter fokozza a CRF kiáramlását, valamint szerepet játszik a tanulás-émlékezés folyamatában. A vazopresszin elnevezés a hormon vérnyomásemelő és összehúzó hatására utal, melyet azonban a fiziológiai hormonszint 500–1000-szerese vált csak ki. Ennek a hatásnak így inkább csak gyógyászati célból van jelentősége. Az ADH-szekréción csökkenése fokozott vizeletürítéssel járó kórképben nyilvánul meg, melyet a szervezet fokozottabb víziválassal igyekszik kompenzálni, ez a betegség a *diabetes insipidus*.

Oxitocin

Élettani hatása

Az oxitocin az élettani hatását **nőivarú** állatokban két irányban fejti ki:

- a) **Méhre gyakorolt hatása:** erőteljesen **fokozza a méh izomzatának összehúzódását** az ivari ciklus tüszőfázisában, valamint a vemhesség utolsó, ellés előtti szakaszában. Az ösztrogén érzékennyé teszi a méh simaizomsejtjeit az oxitocin iránt, kiépíti az oxitocinkötő receptorokat. A hormon felszabadítása a NPV-ből idegi impulzus hatására történik meg. Természetes ingere a párzás és az ellés, amikor a hüvely és a méh falában lévő feszülést érző receptorok ingerülete váltja ki az oxitocin kiáramlást.

Az ivari ciklus sárgatestfázisában uralkodó magas progeszteronszint megemeli a méhben a simaizomsejtek membránjának nyugalmi potenciálját, ezáltal érzéketlenné teszi azokat az oxitocin hatásával szemben. Ez jelenti a progeszteron ún. *antimiotetrális* hatását, amely a vemhes méh védelmének egyik fontos tényezője.

Az oxitocin vagy szintetikus analóg vegyülete felhasználható gyógyászati célból, ellés során a gyenge méhkontrakciók erősítésére.

- b) **Tejmirigyre gyakorolt hatása:** Szoptatás időszakában a szopás és a tőgy- illetve a csecsbimbó ingerlése is kiváltja az oxitocinkiáramlást, melynek a méhösszehúzódás fokozódása révén szerepe van az involúcióban is. A hormon a tejmirigyvégkamrákat (alveolusokat) körülvevő ún. **kosáresejtekre** (*mioepitel sejtek*) hat, amelyek a citoplazmájukban lévő kontraktilis fehérjéknek köszönhetően összehúzódnak, ezáltal a tejet az alveolusjáratokba ürítik, vagyis a tejleadását váltja ki.

8.3.2. A tobozmirigy (*epifízis, glandula pinealis*)

A tobozmirigy a köztiagyvelő hátulsó végén található harmadik agyvelőkamrán helyeződő, mirigyves szerv. Hormonja a **melatonin**, amely szerotoninból keletkező acetil-metoxitriptamin.

Melatonin

Élettani hatása

A halak bőrében lévő pigment összetömörülését okozza, ami a bőr színének világosodásához vezet. Ez, az MSH-val ellentétes hatás, magasabb rendű élőlényekben nem mutatható ki. Az állatok többségénél, a létfenntartáshoz való alkalmazkodás eredményeként az életfolyamatokban bizonyos szezonális változások figyelhetők meg. A szaporodásbiológiai folyamatok, az étvágy, a köztakarási állapotának stb. évszónkénti változása neurohormonális szabályozás alatt történik, melynek pontos mechanizmusa nem ismert, biztos azonban, hogy a melatoninnak központi szerep tulajdonítható benne.

A tobozmirigy melatoninintermelése a **fotoperiódussal változik**, azaz mint *neuroendokrin transzducer* a fényhatást hormonális jellé alakítja át. Nappal, azaz világosban csökkenő, míg az éjszakai *sötét órákban emelkedő* hormonszint mérhető. A nyárból az ősz felé haladva a hosszabbodó éjszakák fokozzák a melatoninintermelést. A melatonin elsősorban a hipotalamusz kissejtes területén hat, az ott termelődő liberinek kiáramlását szabályozza. A szaporodási ritmusra hat úgy, hogy a szaporodási időszak, a létfenntartás és az utódnevelés szempontjából is a megfelelő évszakra essen. Juhoknál melatonin hatására beindul az ivari ciklus (rövid fotoperiódus), ugyanakkor lovakban (hosszú fotoperiódus) az emelkedő melatonin termelés gátolja az ivarérettséget, az ivari működést.

Szabályozása

A fény csökkenő intenzitása fokozza, növekvő intenzitása viszont csökkenti a melatoninintermelést.

8.3.3. A pajzsmirigy (*glandula thyreoidea*)

A pajzsmirigy páratlan szerv, amely a gégehez közel, a légcső 2. és 3. porcgyűrűjén, lateroventralisan foglal helyet. A gégecsőhöz laza kötőszövet fűzi. Két oldalsó szimmetrikus lebenyből és az ezeket ventralisan összekötő, keskeny középső részből áll. A pajzsmirigy alakja, nagysága és súlya állatfajok szerint különböző. A súlya továbbá a kor, a nem, a klimatikus viszonyok és az évszakok szerint is változik.

A pajzsmirigy barnásvörös vagy húsvörös színű, felülete sima, szarvasmarhában és sertésben lebenyezett. A mirigyet kötőszöveti tok veszi körül, amelyből a szerv állományába sövények térnek, és azt lebenykézzé teszik. A lebenyekbe köb- vagy hengerhámsejtekkel, **tireocitákkal** bélelt különböző nagyságú mirigyvégkamrákat (**follikulusokat, acinusokat**) találunk. Közöttük a kötőszövetben tág vér- és nyirokerek kapillárisok helyeződnek. Az acinusok üregét kolloid tölti ki. Ha a pajzsmirigy **aktív**, működő állapotban van, azaz szekréciós és abszorpciós fázisban, akkor az acinusok ürege kicsi, folyadéktartalma kevés, a falát alkotó hám magas, hengerhám típusú, az acinus ürege tág, folyadékkal telt. A tireociták által termelt hormonok a tetrajód-tironin, azaz **tiroxin (T₄)** és a **trijód-tironin (T₃)**.

A follikulusokon kívül az intersticiumban, esetleg a tireociták között is, egyéb hormontermelő sejtek is előfordulnak, ezek az ún. **parafollicularis** vagy **C (clear)-sejtek**. Mennyiségük, elhelyezkedésük, aktivitásuk az állat faja, ivara, kora szerint változik. Hormonjuk a **kalcitonin**.

T₃, T₄ hormonok

Szintézise, elválasztása, szállítása

A T₃ és a T₄ előanyaga az ún. tireoglobulin fehérje, a tireocitákban szintetizálódik, majd exocitózissal jut a follikulus üregébe. A hámsejtek a jódot jodidion formájában aktív transzporttal vesznek fel, majd peroxidáz enzimrendszerük segítségével elemi jóddá alakítják át. Az elemi jód az acinus üregében kapcsolódik a tireoglobulin tirozin-gyökeihez, ahol is **mono-**, illetve **dijód-tirozin** (MIT és DIT) keletkezik. Két DIT kapcsolódásából kialakul a tetrajód-tironin (T₄), egy MIT és egy DIT-ből pedig a **trijód-tironin** (T₃), amelyek oldallánc formájában tárolódnak az acinus üregében. Adott ürítettető jelre, azaz TSH hatására, a hámsejtek pinocitózissal felveszik a jódzott tireoglobulint, enzimek leválasztják róla a T₃, T₄ oldalláncokat, amelyek a sejt basális membránján át a véráramba kerülnek. A vérben fehérjéhez kötötten (TBG, TBPA, albumin) szállítódnak.

Perifériás hormon metabolizmus

A pajzsmirigy 90%-ban inaktív T₄-et választ el, amely a T₃ előhormonjaként fogható fel. Vannak szövetek, amelyek 5'-dejodináz enzim segítségével a T₄-ből T₃-t állítanak elő.

A májban és a vesében keletkező T_3 egy része ismét a keringésbe kerül és eljut más célszervekhez. Az ilyen ún. hormonexportáló szervekből származik a vérben keringő T_3 kb. 80%-a. Jellemző a pajzsmirigy hormonokra a hosszú felezési idő (1–7 nap). A szövetekben a hormon inaktiválásának módja a dejodáció (5-dejodináz hatására rT_3 keletkezik), a felszabaduló jódot a szervezet újra felhasználja. A dejodált hormonmolekulák a vizelettel, vagy konjugált formában az epével ürülnek.

Élettani hatása

A pajzsmirigy hormonoknak nincs kitüntetett célszerve, **a szervezet csaknem minden szövetére hatnak.**

- a) **A növekedésre** és az egyes szervrendszerek fejlődésére hatnak.

A pajzsmirigy hormonok megfelelő szintézise nélkülözhetetlen a genetikailag meghatározott testnagyság eléréséhez. Hatnak a csontfejlődésre, a csontosodási magvak kialakulására, az epifízisporc záródására. Szükségesek az idegrendszer fejlődéséhez, az idegrostok körüli myelinhüvely kialakulásához.

- b) Az alapanyagcserét fokozó, ún. **kalorigén hatással** rendelkeznek. Ez a pajzsmirigyhormonok legismertebb hatása, melyet diagnosztikai célból fel lehet használni, az alapanyagcsere értékéből következtethetünk a pajzsmirigy működés intenzitására.

A T_3 és a T_4 elsősorban a szív- és vázizomban, a májban, a vesében és a bőrben fokozza a sejtek oxigénfogyasztását és alapanyagcseréjét. Ez két tényezőre vezethető vissza: növeli a mitokondriumok számát és fokozza az oxidatív foszforiláció enzimjeinek aktivitását. Hatása a többi kalorigén anyaghoz, így az adrenalinhoz képest a hordozófehérjéhez való kötődés miatt lassabban indul be, viszont tartósan, a hormonnak a vérből való eltűnése után is érvényesül.

- c) **Anyagcserére** gyakorolt hatás.

A pajzsmirigyhormonok fokozzák a szénhidrátok lebontását, a glükózfelhasználást, a glükoneogenezist, *emelik a vércukorszintet*. A zsíryananyagcserében *fokozzák a zsírmobilizációt*, valamint a szénhidrátból való zsírsavsintézist. Ezek eredményeként emelik a vér FFA-tartalmát. Fokozzák a máj koleszterinszintézisét és így az epe koleszterintartalmát. A fehérje-anyagcserére erősen *anabolikus* hatásúak, a szervezet N-egyensúlyát pozitív irányban tolják el.

- d) Szerepük a **hőszabályozásban** közvetett, az oxidatív anyagcsere fokozódásával megteremtik a hideghez való alkalmazkodás feltételét.

- e) Enyhe **szimpatikotóniás**, (β -adrenerg) hatás.

A szöveti anyagcsere fokozott oxigénigénye, valamint a metabolitok fokozottabb mértékű keletkezése a vérkeringés alkalmazkodását teszi szükségessé, mely érösszehúzódnakban (vazodilatációban), szükség esetén a perctérfogat emelkedésében nyilvánul meg. A T_3 és a T_4 hatnak a szívizom ingerlékenységére és a szív működés frekvenciájára. Fokozzák az adrenalin hasonló irányú hatását.

- f) **Egyéb hatások:** a vékonybél felszívóképességére, a hasnyálmirigy enzintermelésére, a vizeterek elosztására, a tejelválasztására, a szaporodási folyamatokra gyakorolt hatás.

- g) **Madarakban** a pajzsmirigyhormonok – az ismert hatásokon túl – befolyásolják a szaporodásbiológiai folyamatok szezonálisitását. Hatásukra fokozódik a prolaktin kiáramlása. A tiroxin befolyásolja a vedlés folyamatát is, szükséges a tollak normális szerkezetének és színeződésének kialakulásához is.

Szabályozása

A T_3 és T_4 szint a hipofízis TSH hormonja által szabályozott. A hypothalamus-ban termelődő TRH serkenti, a **szomatostatint** gátolja a TSH kiáramlását.

A T₃ és T₄ vérbeli koncentrációja negatív feed-back útján visszahat a hipotalamusz-hipofízis rendszer működésére. A hypothalamus-on keresztül, a központi idegrendszer erő hatásai (pl. hőmérséklet változás, stressz) módosítják a pajzsmirigy hormontermelését.

Kórélettani vonatkozások

A pajzsmirigy működésének csökkenése két okból állhat elő: elsődlegesen jóhiány miatt vagy másodlagosan, ún. **tireosztatikus** (golyvakeltő) **anyagok** jelenléte miatt. Ez utóbbiak olyan anyagok, amelyek gátolják a hormon termelését vagy leadását. A vér csökkent T₃, T₄ szintje fokozott TSH termelést indukál, aminek eredménye a pajzsmirigy kötőszövetes állományának megszaporodása, ennek helyi tünete a **strúma**. Ugyanakkor a hormonhatásban hiánytünetek jelentkeznek. Ilyen hatásúak a káposztában lévő tiourea-származékok vagy a rosszul készített szilázsok tiocianát tartalma. Ezek az anyagok gátolják a jódt beépülését a hormonmolekulába. A hiánytünetek az alábbi tünetegyüttesekhez vezetnek: golyva, kreténizmus, mixodéma, szőrképződési zavarok.

A pajzsmirigy túlzott működésének következménye: túlfokozott alanyanyagcsere eredményeként lesoványodás, fokozott ingerlékenység, szapora szív működés. Emberben, esetleg kutyában ezekhez a tünetekhez a szem mögötti kötőszövet megszaporodása miatt szemkidülledés is társul, ez a *Basedow-kór*.

Kalcitonin

A kalcitonin a pajzsmirigy **parafollikuláris C-sejtjeiben** termelődő peptidhormon. Madarakban külön szervben, az ún. **ultimobronchialis mirigyben** képződik, amely a mellékpajzsmirigyvel együtt a mellkas bejáratában helyeződik. Állományában a belső elválasztású funkciójú sejtek kötegeket, fészkeket alkotnak.

Élettani hatása

A kalcitonin **csökkenti a vér kalciumszintjét** azáltal, hogy gátolja az osteoblast (csontépítő) sejtekből a Ca-kioldódást, a csontosodás folyamatában a Ca-sók lerakódását támogatja, ugyanakkor fokozza a vesében a kalcium- és a foszfátürítést. Hatása a hiperkalcémia megelőzésében jelentős. A parathormonnal, mint antagonistá hatású hormonnal együtt képes a vér Ca-szintjét az élettani határok között tartani.

Szabályozása

A kalcitonin kiáramlásának egyik ingere a **vér Ca-szintjének megemelkedése**. Másik ingere a táplálék magasabb Ca-tartalma, mely fokozza néhány gastrointesztinális (GI) hormon (gasztrin, CCK, szekretin) szekrécióját. Ezek szintén serkentően hatnak a kalcitonin termelésére. Feltehetően ez a mechanizmus a kalciumban túlságosan dús takarmány hatásától védi meg a szervezetet.

8.3.4. A mellékpajzsmirigy (*glandula parathyreoidea*)

A mellékpajzsmirigyek a pajzsmirigy közvetlen szomszédságában, számos állatfajban a pajzsmirigy állományába beágyazva található borsó vagy lencse nagyságú mirigyek. A mellékpajzsmirigyet vékony kötőszöveti tok veszi körül, amely finom sövényeket bocsát a mirigy állományába. A kötőszöveti sövények között sokszögletű, bazofil festődésű mirigyhámsejtek vannak, amelyek oszlopokat vagy fészekszerű csoportokat alkotnak. A sejtek sűrűn, szorosan egymás mellett helyeződnek.

A hámsejtek tömött elrendeződése annyira jellemző a mellékpajzsmirigyekre, hogy azokat **hámtestecskéknek** is nevezzük. Köztük sok vérér, tág kapilláris van.

A mellékpajzsmirigy sejtjei szintetizálják a 84 aminosavból álló **parathormont** (PTH).

Parathormon (PTH)

Élettani hatása

A PTH a vér Ca-koncentrációjának csökkenése esetén fokozza a csontokból történő Ca-mobilizálást és mérsékli a vesén át történő Ca-ürítést. Közvetetten, a dihidroxi-kolekalciferol képzést serkentő hatásánál fogva, fokozza a bélből a Ca felszívódását.

A calcitonin, a parathormon és a dihidroxi-kolekalciferol a három fő hormonális tényező a Ca-anyagforgalom szabályozásában.

Szabályozása

A mellékpajzsmirigy működését a **vérplazma ionizált Ca-koncentrációjának csökkenése** szabályozza feed-back mechanizmus útján.

Fokozott hormonszekréció a csontszövet mechanikus szilárdságának csökkenéséhez vezet. Hiányában viszont a vér Ca-szintjének csökkenése miatt tetániás görcsök lépnek fel.

8.3.5. A mellékvese (*glandula suprarenalis*)

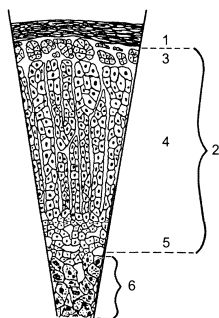
A mellékvesék a vesék elülső végén helyeződő szervek, melyeket a vese zsírtokja fűz össze a vesékkal. A mellékvesék állatfajonként, de ezen belül egyedenként is az életkor, a nem, a tápláltsági, vemhességi állapot, alkat szerint különböző nagyságúak és alakúak lehetnek.

A mellékvese állománya fejlődéstani, morfológiai és funkcionális szempontból két különböző részből áll, a mesodermális eredetű **kéregállományból** és az ectodermális eredetű, szimpatikus elemekből fejlődő **velőállományból** (9. ábra). A két állomány egymástól függetlenül fejlődik, csak később egyesülnek egységes szervvé oly módon, hogy a kéregállomány tokszerűen körülzárja a velőállományt. A mellékvesét kívül kötőszöveti tok veszi körül, amely sövényt bocsát a szerv belsejébe, majd kéreg- és velőállomány határán ún. medulláris tokot képez. A tok alatt haladó erekből sugárirányban indulnak ki a kéreg sinusoidjai, amelyek a velőkapillárisaiban, majd vénáiban folytatódnak.

A kéregállományban a sejtek elrendeződése alapján három zónát különítünk el:

- a tok alatt az **ív alakú zónát** (*zona arcuata*) (kérődzőkben *zona glomerulosa*),
- a kéregállomány közepében a **köteges zónát** (*zona fasciculata*),
- a velőállománnyal szomszédos részben pedig a **hálózatos zónát** (*zona reticularis*).

A velőállományban ún. **kromaffinsejtek** találhatók kötegeket alkotva vagy csoportokba rendeződve, közöttük jól fejlett szinuszoidok, valamint a *nervus splanchnicus* szimpatikus idegrostjai húzódnak.



9. ábra: A mellékvese szövetszerkezete vázlatosan (Forrás: Húsvéth, 2000)

1. kötőszöveti tok, 2. mellékvesekéreg, 3. ív alakú zóna, 4. köteges zóna, 5. hálózatos zóna, 6. mellékvesevelő,

8.3.5.1. A mellékvesekéreg

A mellékvesekéreg (MVK) életfontosságú szerv. A három szöveti rétegében eltérő hatású hormonok termelődnek:

- a **glükokortikoidok**
- a **mineralokortikoidok** és
- a **szexuálissteroidok**.

Glükokortikoidok

A köteges zóna sejtjeiben termelődnek. A fő glükokortikoid emberben, kutyaiban és sertésben a **kortizol**, patkányban a **kortikoszteron**, kerdzdkben közel egyforma mennyiségben és aktivitásban található meg a két hormon. A vérben részben szabadon, részben pedig fehérjéhez kötötten szállítodnak. Speciális szállító fehérjékük a *transcortin* (CBG). A hormonok másik része albuminhoz kötődik.

Élettani hatása

a) **Anyagcserehatás.**

A glükokortikoid elnevezés utal arra, hogy az ide tartozó hormonok főhatásukat a **szénhidrát-anyagcsere**re fejtik ki. A kortizol a *glükoneogenesis kulshormonja*, azaz segíti az aminosavaknak és más glükogenetikus anyagoknak (tejsav, propionsav, glicerín) glükózzá, majd glikogénné való átépülését. A glükoneogenesis enzimjeinek serkentése mellett gátolja a glükolízis folyamatát, serkenti viszont a proteolízist (fehérjebontás). Ez utóbbi eredményeként a fehérje-anyagcsereben a lebontó (katabolikus) folyamatok kerülnek előtérbe. A fokozott fehérjebontás következtében felszabaduló aminosavak a májban dez-, illetve transzaminálódnak, így ez a glükoneogenesis főhelye. A glükóz fokozott termelődésének és csökkent mértékű felhasználásának következménye a vércukorszint emelkedése. A kortizol a zsíryanagcsere is katabolikus hatású, segíti a zsírmobilizációt, a vérben megemeli az FFA-koncentrációt. Ez a hatás elősegíti, hogy éhezéskor vagy stresszállapotban a sejtek energiaszükségletüket a zsírsavakból, nem pedig a glükózból fedezzék. A fokozott zsírmobilizáció és glükoneogenesis együtt a ketonanyagok szintézisének erősödését okozhatja.

b) **Az immunrendszerre gyakorolt hatás.**

A glükokortikoidok a fehérjeszintézis gátlása révén csökkentik az immunrendszerben a sejtosztódást és a sejtek differenciálódását. Csökken a vérben a limfociták és az eozinofil granulociták száma, valamint a limfokinek és a monokinek termelődése, amely hosszabb távon a szervezet ellenállóképességének csökkenéséhez vezet. Ez áll a glükokortikoidok ún. **immunszuppresszív hatásának** hátterében. (Megnő ugyanakkor a vérben a vörösvérsejtek, a neutofil granulociták és a vérlemezkék száma.)

c) **A vízforgalomra kifejtett hatás.**

A glükokortikoidok fokozzák a vesén keresztül a vízkiválasztást, hatásukra emelkedik a *glomeruláris filtrációs ráta* (GFR), ami *fokozottabb Na-ürítéshez vezet*.

d) **A vérkeringésre gyakorolt hatás nem tisztázott.**

Az adrenalin érszűkítőhatása glükokortikoidok hiányában nem érvényesül kellő mértékben. A hatás hátterében feltehetően az áll, hogy a kortizol serkenti a mellékvesevelőben az adrenalin szintézisét. (A mellékvese jellegzetes vérkeringése következtében a kéreg- és a velőállomány egymás után kapcsolt.)

e) **Egyéb hatások.**

Növelik a gyomor-és bélnedvszekréciót. A magzati fejlődés végső szakaszában serkentik a tüdőalveolusok belső felületén lévő, felületi feszültséget csökkentő foszfolipid hártya kialakulását.

A glükokortikoidok, a sejtszaporodást gátló élettani hatásuknál fogva felhasználhatók **terápiás célra** is. A farmakológiai hatás élettanilag is érvényesül, kifejezettebbé tehető azonban a hormon szintetikus származékainak nagyobb adagban való alkalmazásával.

- a) **Gyulladáscsökkentő hatás.** A glükokortikoidok csökkentik a szervezet védekező jellegű gyulladásos reakcióit. Ilyen reakció az értágulat, a sejtszaporodás, a kapilláris fal átjárhatóságának fokozódása stb. Stabilizálja a lizoszómális membránt, ezáltal megakadályozza a proteolitikus és egyéb enzimek, valamint a hisztamin kilépését.
- b) A kortizol hatásos **antiallergiás szer.** A sejt és a humorális immunválasz gyengítése révén megakadályozza a transzplantált szervek, szövetek kilökődését. A hisztamin felszabadulás gátlásával fokozza ezt az antiallergiás hatást.
- c) A glükokortikoidok gátolják a kötőszöveti sejtek (fibroblasztok) szaporodását és aktivitását is. Ez a sebgyógyulásban zavarhoz vezethet, viszont visszaszorítja a hegyszövet képződését.

Szabályozása

A glükokortikoidok termelődését az adenohipofízis **ACTH-hormonja** szabályozza. Az a napszaki ingadozás, amely nyugalmi állapotban az ACTH szintben megfigyelhető, kihat a glükokortikoidok mennyiségére is. A nappal aktív állatokban a maximális kortizolszintet a kora délelőtti órákban lehet mérni. Az ACTH-szekréción a hipotalamusz neurohormonja, a **CRH** szabályozza. A szervezetet érő megterhelő, nem specifikus ingerek aktiválják a hipotalamusz–hipofízis–mellékvesekéreg tengelyt. Ez fokozott CRH-, ACTH- és glükokortikoid szekréción nyilvánul meg.

Mineralokortikoidok

A mellékvesekéreg só- és **vízháztartást szabályozó hormonjai** az aldosteron és a dezoxikortikoszteron (DOC), melyek közül az elválasztott mennyiség és a hatás szempontjából is az **aldosteron** a fontosabb. A kéreg külső rétegének sejtjei termelik. A vérplazmában kb. 30–40%-ban fehérjéhez kötötten szállítódik. A többi szteroidhormonhoz hasonlóan receptorai a citoszolban vannak, hatását sejtszinten a fehérjeszintézisre fejt ki, egy specifikus fehérje, feltehetően az ATP-áz termelődését indítja meg. Eredménye a Na-K-pumpa aktivitásának fokozódása lesz.

Élettani hatása

Az aldosteron élettani hatása a szervezet **Na-ion-koncentrációjának megtartása**, így az extracelluláris tér ozmotikus koncentrációjának kívánt értéken tartása. Ezzel együtt szerepe van a vízháztartás és a K-ion-koncentráció szabályozásában is. Az említett hatások elsődlegesen a **vesében** érvényesülnek, ahol is az aldosteron **fokozza a Na-reabszorpciót (visszaszívást) és a K-szekréción (ürítést)**. Az aldosteron Na-ot megtartó hatása más Na-ot kiválasztó területeken is megnyilvánul. A **verejékmirigyekben** hatására Na-reabszorpción történik, amelynek eredményeként hipotóniás lesz a verejték. A **nyálmirigyben** hasonló folyamatot indukál, a bélben segíti a Na-felszívódást. Az aldosteron által kiváltott Na-reabszorpción megváltoztatja az ozmotikus viszonyokat, melyet a víz passzív áramlása igyekszik kiegyensúlyozni. Emellett a vérplazma enyhe hiperozmózis ADH szekréción vált ki a neurohipofízisben, ez fokozza a vízvisszaszívást a vesetubulusokban.

Szabályozása

Az aldosteron szekréción egy, a központi szabályozó mechanizmusoktól független szabályozórendszer, a **renin-angiotenzin-aldosteron rendszer (RAAS)** működésétől függ. Bár az ACTH-nak nincs közvetlen szabályozó hatása az aldosteron szekréción, minimális szintjére szükség van a MVK külső rétegében található sejtek, normális működéséhez, a zavartalan szteroidszintézishez. Feltételezések szerint a Na-hiány hat a hipofízisben bizonyos faktorok (prolaktin, szerotonin, β -lipotropin) termelődésére, melyek szintén fokozzák az aldosteron elválasztását.

Szexualszteroidok

A hálózatos zónában (*zona reticularis*) a nemi működésre ható szteroidhormonok, **androgének** és **ösztrogének** termelődnek. Mennyiségük és élettani jelentőségük messze elmarad a gonádokban termelődő ivari szteroidoktól. Termelődésüket az **ACTH szabályozza** (szemben a gonádokkal, amelyek szteroid termelését a gonadotrop hormonok vezérlik).

A mellékvesekéreg működésének csökkenése az *Addison-kór* néven ismert tünetegyüttest okozza, spontán előfordulása igen ritka.

8.3.5.2. A mellékvesevelő

A mellékvesevelő (MVV) hormonjai a *katekolaminok*, az **adrenalin** (epinefrin) és a **noradrenalin** (norepinefrin). A noradrenalin adrenalin átalakulásához szükséges *N-metil-transzferáz* enzim csak a mellékvesevelőben található meg, így adrenalin máshol a szervezetben nem keletkezik. A katekolaminok a mirigyet beidegző preganglionális idegvégződésekben felszabaduló acetilkolin hatására exocitózissal szabadulnak fel és kerülnek be a véráramba.

A katekolaminok hatása megegyezik a szimpatikus idegingerület hatásával, így az ún. *szimpatomimetikus anyagok* csoportjába tartoznak. Hatásukat a sejtfelszíni receptorokhoz kötődve fejtik ki.

Adrenalin

Élettani hatásuk

- A vérkeringésre gyakorolt hatás.**
Az α -receptor-izgalom hatására érösszehúzódnak a perifériás ellenállás, nő a vérnyomás. A β -receptor-izgalom fokozza a szív működését, a szív-összehúzódnak a számát és erejét, a koronáriákban és a vázizom ereiben értágulatot okoz.
- Simaizmokra gyakorolt hatás.**
A bélmozgásokat az α - és a β -receptorok ingerülete egyaránt gátolja, α -receptor ingerülete továbbá serkenti a záróizmok kontrakcióját. Az adrenalin a *lép simaizomzatára összehúzó hatású*, ezzel elősegíti a vörösvérsejtek nagyobb mennyiségének a véráramba juttatását. A β -receptor eredménye továbbá a ciliaris izmok elernyedése, a húgyhólyag hátravonó izmának gátlása, a hörgőizmok elernyedése miatt hörgőtágulat. Az α -receptor hatása ezzel szemben pupillatágulat, a húgyhólyag záróizmának összehúzódnak.
- Légzésre gyakorolt hatás.**
A katekolaminok a légzőközpontokra hatva fokozzák a légzés frekvenciáját és mélységét.
- Anyagcserére gyakorolt hatás.**
A katekolaminok anyagcserehatása az alábbiakban foglalható össze: *hiperglikémia, kalorigén hatás, lipolízis, emelkedő tejsav és Na-ion koncentráció a vérben*. A vércukorszint emelkedésének hátterében fokozott glikogén bontás áll a májban. A glikogenolízis fokozódása az izomokban is megfigyelhető, ennek eredménye a tejsav mennyiségének megemelkedése. A tejsav a májban a glükoneogenezis folyamatával visszaalakulhat glükózzá, ezt a glükokortikoidok hatása segíti, támogatva így módon a katekolaminok hiperglikémiát kiváltó hatását. A kalorigén (alapanyagcserét fokozó) hatás hátterében a fokozott izomműködés során felszabaduló tejsavnak a májban történő eloxidálása áll. A β -adrenerg hatás serkenti, míg az α -adrenerg hatás gátolja az inzulin és a glükagon szekrécióját. A szöveti lipázt aktiválva zsírmobilizációt okoz, ezáltal emelkedik a vér FFA-tartalma. A perifériás szövetek fokozott zsírsav-oxidációja hozzájárul a kalorigénhatáshoz.
- Az adrenalin és noradrenalin a központi idegrendszerre gyakorolt direkt hatása révén fokozott ébrenléti és figyelő állapot, védekező magatartás alakul ki.**

Szabályozása

A szervezetet ért bármilyen megterhelés azonnal kiváltja a katekolaminok fokozott elválasztását. A válaszreakciók összessége a szervezetet készenléti állapotba hozza, felkészíti védekezésre, a kellemetlen hatás leküzdésére. Az emelkedő vérnyomás, a fokozódó légzés és szív működés, a lép összehúzódása, a szénhidrát- és zsírkészletek mobilizálása, mind a menekülést előkészítő hatások. A szimpatikus idegrendszer és a mellékvesevelő működése egymástól elválaszthatatlan, hiszen szimpatikus ingerület hatására megindul a katekolaminok szekréciója is, melyek megerősítik a szimpatikus idegrendszer hatását, ezért beszélünk **szimpatoadrenális rendszerről**. *Cannon* szerint ez a rendszer adja szervezetünk **vészreakciójának** (ún. **menekülési** vagy **küzdési reakció**) lehetőségét.

8.3.5.3. A stressz, hormonális változások stresszállapotban

A magasabb rendű élő szervezet az őt érő káros ingerekkel szemben, a hatás mértékétől és hatásidejétől függően a Cannon-féle vészreakcióval vagy az általános adaptációs szindrómával (AAS) igyekszik homeosztázisának állandóságát fenntartani.

Az, hogy a mellékvesének szerepe van a szervezetet érő kellemetlen ingerek elhárításában, már régóta ismert. *Cannon* a XX. sz. elején leírta az akut stressz és az adrenalin (akkor még szimpatin), valamint a szimpatikus idegrendszer aktiválódásának összefüggését. A szervezetnek ez a védekező reakciója a leírója után a *Cannon féle vészreakció*, küzdési vagy menekülési reakció elnevezést kapta. Az adrenalin szekréciójának fokozódása a szimpatikus idegrendszer aktiválódásának következménye. Hatására a szervezeten belül olyan élettani változások mennek végbe, melyek lehetővé teszik a hirtelen jelentkező, nem várt, kellemetlen hatások elhárítását vagy a menekülést az energiatartalékok mozgósítása révén.

Ezek az élettani hatások a következők:

- A szívverés felgyorsul, a szívösszehúzódások ereje nő, így az agy valamint a vázizomzat számára több vér áll rendelkezésre.
- Az agy, a vázizmok és a szív ellátó (koronáriák) erei kitágulnak.
- Az emésztő készülékben, a húgy- és nemi szervekben az erek összeszűkülnek.
- A testnek a pillanatnyi helyzet szempontjából nem lényeges funkciói és jelzései, pl. a táplálékfelvételt ösztönző éhség és a belek jelzései átmenetileg szünetelnek.
- Légzés fokozódik, javul a szervezet oxigénellátása.
- A lép összehúzódik, így több vörösvérsejt kerül a keringésbe, javítva az oxigénellátottságot.
- A pupillák kitágulnak, így a szemek a fényre érzékenyebbé válnak.
- A vércukor- és vér szabad zsírsav (FFA)-szint emelkedik

A szervezetnek ez a fajta reakciója tartósan nem maradhat fenn, nagyon gyorsan a szervezet kimerüléséhez vezetne. Tartós ideig ható vagy ismétlődően jelentkező stresszorokkal szemben a szervezet a **Selye-féle általános adaptációs szindrómával (AAS)** reagál.

Selye (1936) megfogalmazása szerint a tartósan fennálló és a szervezet homeosztázisának megváltoztatására irányuló, nem specifikus ingerhatásokkal (stresszorok) szemben a szervezet egy specifikus mechanizmussal (stressz) válaszol, melynek hátterében a **hipotalamusz – hipofízis – mellékvesekéreg tengely** aktiválódása áll.

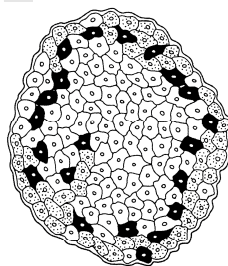
Az adaptációs mechanizmusnak három fázisát különítette el:

1. Az **alarm-reakció** (vagy a sokk és ellensokk szakasza; „üss vagy fuss”), amelyet a katekolaminok, majd az ACTH és következményesen a kortizolszekréció fokozódása jellemez.
2. Az ún. **ellenállás szakasza**, melyben a tartósan magas ACTH és kortizolszint a jellemző.
3. Majd a kortizol ellenálló képességet gyengítő hatása miatt fellép a harmadik szakasz, az ún. **kimerülés szakasza**, amely a hipofízis, a mellékvesekéreg, a nyirok- és vérképzőrendszer leépülése (regressziója), az energiatartalékok kimerülése miatt az állat elhullásához vezethet.

A stresszhatás tehát számos adaptív hormon termelését indítja be. Először a katekolaminok szekréciója fokozódik, amelyek ingerlik a hipotalamusz-hipofízis β -adrenerg receptorait és CRF, valamint ACTH-kiáramlást váltanak ki. Az eredmény *tartósan magas glükokortikoid-szint* lesz, amely serkenti a mellékvesevelőben a noradrenalin-adrenalin átalakulást, a hipofízisben pedig az ACTH-szekréciót. Az említett hormonok termelésének folyamatában bonyolult, egymással összefüggő szabályozó rendszerek érvényesülnek. A CRF, az ADH és a VIP (vasoactiv intestinal peptid) szintén serkenti, míg a szomatosztatin gátolja az ACTH kiáramlását. A kortizolnak az általános ellenálló képességet gyengítő hatásavan, melynek hátterében olyan tényezők állnak, mint a limfociták számának csökkenése, differenciálódásuk gátlása, a limfokinek termelésének csökkenése. Tartósan magas kortizol szint ezért ún. másodlagos megbetegedések, fertőzések kialakulását segíti (polifaktoriális és/vagy adaptációs betegségek).

8.3.6. A hasnyálmirigy belső elválasztású sejtjei (szigetszerv, Langerhans-szigetek)

Langerhans 1869-ben írta le a hasnyálmirigyben azokat a sejtcsoportokat, amelyek a külső elválasztású mirigyek közti kötőszövetben találhatók, és amelyeket felfedezőjük után *Langerhans-szigeteknek*, manapság inkább *szigetszervnek* nevezünk. A mirigy állományának kb. 1–2%-át kitevő, nagyjából 200 mikron átmérőjű sejtcsoportok *A* (alfa), *B* (béta), *D* (delta) (10. ábra) és *F* típusú sejtekből épülnek fel. Az *A* sejtek termelik a **glukagont**, a *B* sejtek az **inzulint**, a *D* sejtek a **szomatosztatint**, az *F* sejtek pedig az ún. **pancreaticus polipeptidet**. A szigetek körül bő kapilláris hálózat található.



- A-(alfa)-sejtek (glukagon)
- D-(delta)-sejtek (szomatosztatin)
- B-(béta)-sejtek (inzulin)

10. ábra: A Langerhans-szigetek A, B és D sejtjeinek elhelyezkedése
(Forrás: Húsvéth, 2000)

Inzulin

Az inzulin hiányában fellépő kórképet, a **cukorbetegséget**, már az ókorban is ismerték. A XIX. sz. végén *Mering* és *Minkowski* kísérletei igazolták, hogy a kórkép összefügg a hasnyálmirigy rendellenes működésével.

Az inzulin feltételezett hatása beigazolódott, mikor *Bantingnek* és *Bestnek* (1929) sikerült inzulinkivonatot előállítani hasnyálmirigyből. Az inzulin két peptidláncból (A és B lánc) álló molekula, melyeket két diszulfid-híd kapcsol össze. A molekula szerkezetének felismerése *Sanger* (1955) nevéhez fűződik.

Az inzulin az ún. előinzulin formában termelődik a Langerhans-szigetek B sejtjeiben. Molekulájában az A és B láncot egy C-peptid kapcsolja össze, amely aktiválódás során peptidáz hatására leválik.

Ezután az aktív hormon a citoplazmában membránnal körülvett granulumok (szemcsék) formájában tárolódik, ürítettő jelre reverz (fordított) pinocitózissal jut ki a sejtből. A vérplazmában részben szabadon, részben kötött formában szállítódik. Az egyes fajok között van némi eltérés az aminosav-szekvenciában, de biológiai hatása nem fajspecifikus.

Élettani hatása

Az inzulin hatása a szervezetben általános, szinte minden szövetben jelentkezik.

- Szénhidrát-anyagcserére** kifejtett hatás. Az inzulin fokozza a sejtmembrán glükóz áteresztőképességét, főként az izomzatban és a zsírszövetben (glükóz felvétel szempontjából inzulin-függő szövetek). Fokozza a glükóz-felhasználással (glükóz oxidációja, glikogén építés), csökkenti viszont a glükóz termeléssel (glikogenolízis, glükoneogenezis) járó folyamatokat, **csökkenti a vércukor szintet**. A táplálékfelvételt követően a bélből felszívódott glükóz nagy része a májban glikogén formájában tárolódik, majd az étkezések közötti fázisban mobilizálódik, biztosítva ezzel a glükóz-függő szövetek (agy, vörösvérsejt stb.) állandó glükóz ellátását.
- Zsíranyagcserére** kifejtett hatás. A glükóznak a sejtekbe való könnyebb belépése kihat a zsírok anyagforgalmára is. A zsírsejtben segíti a szabad zsírsavak reészterifikálását. Ugyanakkor az inzulin, mivel a sejtekben csökkenti a cAMP mennyiségét, gátolja a cAMP-érzékeny lipáz aktivitását, így a lipolízist. A májban fokozza a glükózból (kérődzőkben az ecetsavból) történő zsírsavszintézist.
- N-anyagcserére** kifejtett hatás. Inzulin hatására nő a sejtek aminosavfelvétele. Ettől független mechanizmussal **serkenti a fehérjeszintézist**, gátolja a fehérjebontást. Ebből adódik a növekedésben betöltött szerepe.
- Egyéb hatása**. Az inzulin fokozza a K-ion belépését a sejtbe, ezzel növeli a sejtek nyugalmi potenciálját.

Glükagon

A glükagon szintén ismert aminosavszekvenciájú, mesterségesen is előállítható polipeptid hormon. A Langerhans-szigetek A sejtjei termelik, bár előfordul a szervezetben más helyen is (bélglükagon). Szállítása a vérben szabadon történik. Glükagon receptorokat a májsejtek, a zsírsejtek és a Langerhans sejtek felületén mutattak ki. A májban az inzulin antagonistájaként hat.

Élettani hatása

- Anyagcsere szabályozás**. Alapvető hatása a **vércukorszint emelése**. A májban fokozza a glikogenolízist és a glükoneogenezist. Ez utóbbi szolgáltatásban fokozza a májsejtek aminosav-permeabilitását, és az aminosavaknak glükózzá történő átépülését. A zsírsanyagforgalomban is mobilizáló hatású, fokozza a lipolízist.
- Egyéb hatások**. A glukagon serkenti az epeelválasztást, gátolja a gyomorban a gasztrin-szekrécit, csökkenti a Ca-szintet és hatása van az inzulinszekrécio szabályozására.

Szomatosztatin

A szomatosztatin a Langerhans-szigetek D sejtjeiben termelődik, de kimutatható a központi idegrendszerben, a gyomor-bélcsatornában is. Mint hipotalamusz hormon gátolja az STH kiáramlást. Mint pankreaszhormon számos más hormon mennyiségét szabályozza.

A *D* sejtekből a 14 aminosavból álló hormon exocitosissal lép ki. A véráramba kerülve eljut a gyomor-bélcsatornába, és általános gátló hormonként hat: gátolja a gasztrin, a szekretin, a CCK hormonok, valamint a hasnyál- és a gyomornedv elválasztását, a motilitást (valódi endokrin szekréció). Ezzel tulajdonképpen késlelteti a tápanyagoknak a felszívódását, a vérbe jutásuk sebességét.

A hatásának másik iránya az *A* és *B* sejtek működése, ahová a *D* sejtekből kilépve az intersticiumban átdiffundálva jut el (parakrin szekréció). Ezen a módon szabályozza az inzulin és a glukagon termelésének mértékét.

8.3.7. Az ivarmirigyek hormonjai

A nőivarú állatoknál a petefészkekben termelődő szexuáliszteroidok, az ösztrogének és a progeszteron, a hímivarúaknál a herékben termelődő tesztoszteron.

Az ösztrogének közül az ösztroon, ösztriol és ösztradiol- a tüsző theca sejtjeiben termelődnek LH hatására, valamint a granulosa sejtekben androgénekből keletkeznek FSH hatására. Serkenetik a genitális traktus kifejlődését, kialakítják a másodlagos női nemi jelleget, stimulálják a tejmirigy kifejlődését. Kiváltják az ivarzás jelenségét.

A progeszteront az ovuláció után a tüsző helyén képződött sárgatest (Corpus Luteum) termeli, illetve vemhesség alatt a placenta és a mellékvesekéreg is. Szerepe van a vemhesség fenntartásában.

A hímeknél a tesztoszteron hormon felelős a spermiumok termeléséért, a másodlagos nemi jelleg kialakulásáért, a libidó fenntartásáért.

3. Táblázat: A belsőelválasztású mirigyek és a mirigy (glanduláris) hormonok összefoglaló táblázata (Saját forrás)

Belső elválasztású mirigy	Irányítása	Termelt hormon	A hormon hatása	A hormon hiányának hatása	A hormon túlermelődésének hatása
<i>Hipofízis elülső lebenye</i>	A hipotalamusz szabályozza váladékai- val (GnRH, CRF, TRH, GRF, GIH, PRF, PIF, MRF, MIF)	1. növekedési hormon (STH) 2. mellékvesekéreg serkentő hormon (ACTH) 3. pajzsmirigy serkentő hormon (TSH) 4. sárgatest serkentő hormon (LH) 5. tüszőérés serkentő hormon (FSH) 6. tejelválasztást serkentő hormon (prolaktin) 7. melanocita stimuláló hormon (MSH) 8. lipotrop faktor	1. szénhidrátok, lipidek, fehérjék anyagcseréjét befolyásolja, fokozza a fehérjeépítést és a cukorraktározást 2. emeli a vér- cukorszintet és a vér szabad zsírsav tartalmát (FFA) 3-5. a többi belső elválasztású mirigy működését befolyásolják 6. hat a tejmirigy kifejlődésére, a tejtermelés megindítására és fenntartására 7. pigmentsejt termelés, magzati növekedés 8. emeli a vér FFA szintjét	1. Arányos törpe növes 2-8. Zavar támad a nemi működésben, a mellékvesekéreg és a pajzsmirigy működésében, megszűnik a tejelválasztás, anyagcserezavarok	1. Óriásnöves, akromegália 2. Cushing-szindróma
<i>Hipofízis hátsó lebenye</i>	Csak raktározza a hipotalamusz által (NSO-ban, ill. NPV-ben) termelt hormonokat.	1. vazopresszin vagy antidiuretikus hormon (ADH) 2. oxitocin	1. szervezet vízháztartásának fenntartása 2. fokozza a méh simaizomzatának összehúzódását, a tejmirigy kosársejtjeinek összehúzódását ezzel a tejleadást		
<i>Pajzsmirigy</i>	Hipotalamusz-hipofízis rendszer (TRH-TSH) A vér Ca szintje	1. tiroxin (T4) és trijód-tironin (T3) 2. kalcitonin	1. hatnak az idegrendszer fejlődésére, a csontfejlődésre, fokozzák az alapanyagcserét (kalorigén hatás), fokozza a szénhidrát lebontást, emelik a vércukorszintet 2. csökkenti a vér Ca szintjét	1. Strúma, golyva, kreténizmus, ödéma	1. Lesóványodás, ingerlékenység, szapora szívverés
<i>Mellékpajzsmirigy</i>	A vér Ca szintje	parathormon (PTH)	emeli a vér Ca szintjét	Tetánias görcs	Csontritkulás
<i>Tobozmirigy</i>	Fotoperiódus	melatonin	Környezet színéhez való alkalmazkodás Szezonhoz való alkalmazkodás		
<i>Mellékvese kéreg</i>	Hipotalamusz-hipofízis rendszer (CRF-ACTH) RAAS rendszer	1. glükokortikoidok: kortizol 2. minaralkortikoidok: aldosteron 3. szexuáliszteroidok: androgén, ösztrogén	1. glükoneogenezis hormonja, emeli a vércukorszintet és az FFA koncentrációt, immun-szuppresszív hatású, serkenti a proteolízist 2. Na-ion megtartás, reabszorpció		
<i>Mellékvesevelő</i>	Nervus splachinus (praganglionáris neuron)	1. adrenalin 2. noradrenalin	Nő a vérnyomás, gátolja a bélmozgást, lép simaizomzatára összehúzó hatású, fokozza a légzésszámot, emeli a vércukorszintet, ébrenléti, figyelő magatartás (Canon-féle vészreakció)		
<i>Hasnyálmirigy Langerhans szigetei</i>	Vércukorszint	1. inzulin 2. glukagon 3. szomatostatton	1. fokozza a sejt glükóz felvételét, csökkenti a vércukorszintet 2. emeli a vércukorszintet 3. inzulin és glukagon termelést szabályozza	1. Cukorbetegség	
<i>Ivarmirigyek</i> 1. here 2. petefészkek	Hipotalamusz-hipofízis rendszer (GnRH, FSH, LH)	1. tesztoszteron 2. ösztrogén 3. progeszteron	1. spermiogenezis, libido, másodlagos nemi jelleg 2. másodlagos nemi jelleg, ivarzási tünetek 3. antiovuációs és antimyometirás hatás		

8.4. Aglanduláris vagy szöveti hormonok

Olyan hormonhatású anyagok, amelyeket nem belsőelválasztású mirigyek, hanem egyéb funkciókat is ellátó szöveti sejtek termelnek.

A gyomor és bélcső hormonjai

A gyomor és a bélcső nyálkahártyájának bizonyos területein endokrin funkciójú sejtek csoportjai találhatók. Az itt termelődő peptidhormonokat gastrointestinalis (GI) hormonoknak nevezzük, melyek hatnak a gyomor, a bél, a hasnyálmirigy és az epehólyag működésére. A hormontermelő sejtek idegrendszer eredetűek, ezért van az, hogy az itt termelődő hormonok nagy részét, mint ingerületátvivő anyag megtaláljuk a központi idegrendszerben is (bél-agy peptidek). Az egyes hormonok termelődésének helyét, hatását a **4. táblázat** foglalja össze.

4. Táblázat: A gastrointestinalis szöveti hormonok termelődési helye és hatásuk (Forrás: Húsvéth, 2000 nyomán)

A hormon neve	Termelődés helye	Hatása
Gasztrin	gyomor	gyomornedv termelődés gyomor és bélmozgás serketés hasnyál termelődés
Szekretin	epésbél, éhbél	hasnyál termelődés, gyomorban sósav termelődés, gyomor és bélmozgás serkentés
Kolecisztokinin-pankreoizimin (CCK-PZ)	epésbél, éhbél	hasnyál enzimtermelése, epehólyag összehúzódása, táplálékfelvétel
Entereoglukagon	epésbél	szekretinhez, CCK-PZ-hez hasonló hatás
Vazoaktív intestinális peptid	vékonybél, remesebél	felszívódás serkentése (értágító), madaraknál hasnyálelválasztás
Gasztrointesztinális peptid (GIP)	vékonybél	inzulintermelődés
Motilin	epésbél, éhbél	gyomor és bélmozgás serkentése
Szomatosztatin	gyomor, vékonybél	általános gátlás
Kimodenin	epésbél	kimotripszin, tripszin termelődés

Ejkozanoidok

A **prostaglandinokat** 1934-ben *Euler* izolálta először emberi ondófoládéból. Akkor azt hitték, hogy a prosztatát szintetizálja, innen kapták a nevüket. Többszörösen telítetlen zsírsavakból származnak, kiinduló vegyületük az arachidonsav. A prostaglandinok szinte mindenhol hatnak a szervezetben. A nagyobb vegyületcsoporton belül a fő osztályokat A-tól F-ig jelölik: az indexszám a kettős kötés számát jelöli, az α , illetve β pedig a szubsztituensek helyzetét (pl. $\text{PGF}_{2\alpha}$). A PGE csoport tagjai általában értágítók, simaizomban elernyedést (méh, záróizmok) vagy összehúzódást (bél) okoznak. A méhben termelődő $\text{PGF}_{2\alpha}$ luteolitikus (sárgatestoldó) hatású és a simaizom-motilitást is fokozza.

Eritropoetin

Az eritropoetin egy glikoprotein hormon, amely a vöröscsontvelőben fokozza a vörösvértest képződést. A vesében, a juxtaglomeruláris apparátusban (JGA) termelődik, ha a vesén átfolyó vérben oxigén hiány (hipoxia) lép fel.

Kininek

A **kininek (bradikinin)** erőteljes értágító hatású polipeptidek. Különösen az agy, a vesék, a koszorúerek és a bőr véráramlását serkentik. Fokozzák a kapillárisok falának átjárhatóságát (permeabilitását), a fehérvérsejtek (leukociták) vándorlását, ezért szerepük van a gyulladásos folyamatok és a fájdalomérzet kialakulásában. Serkentik a hisztamin felszabadulását is.

Opioid peptidek

A szervezetben termelődnek olyan peptidhormonok, amelyek az idegrendszer ún. opiát receptoraihoz kötődnek, így a morfinhoz hasonló fájdalomcsillapító hatást képesek kifejteni. Ilyenek az enkefalinok és az endorfinok. Az agyvelőben és a hipofízis-ben termelődnek. Hatásukat a központi és az enterális idegrendszerre fejtik ki, neurotranszmitterek vagy neuromodulátorok.

Szerotonin

A szerotonin neurotranszmitter is, szöveti hormon is; ez utóbbit a bélnyálkahártya ún. enterokromaffin sejtjei termelik. Erösszehúzó, fokozza a szív működést, bronchusszűkületet okoz, fokozza a bélperisztaltikát. Az érfal sérülésekor felszabaduló szerotonin helyi érszűkületet okoz.

Hisztamin

A szervezetben szinte mindenhol megtalálható. A sejtekben, így a granulocitákban általában fehérjéhez kötötten, szemcsék (granulumok) formájában tárolódik, ahonnan különböző mechanikai, hő, toxikus, allergiás ingerek hatására szabadul fel. Kapilláris-permeabilitást fokozó hatásával a gyulladást keltő anyagok közé tartozik.

9. AZ IDEGRENDSZER FELÉPÍTÉSE ÉS MŰKÖDÉSE

9.1. Az idegszövet felépítése

Az idegrendszer a szabályozó készülék részeként a homeosztázis fenntartásáért felelős, feladata az ingerfelfogás, az ingerekre való reagálás, majd az életjelenségek harmonizálása.

A külső környezet vagy belső állapot változásának hatására változtatja a szervek működését, összehangolja a különböző szövetek, szervek működését.

Az idegrendszer idegszövetből (*tela nervosa*) épül fel, mely a szervezet legdiferenciáltabb szöveve. Sajátos működése azon alapszik, hogy ingerlékenysége és ingerületvezető képessége nagyobb, mint más szöveté. Az ingerületi állapot gyorsan terjed tova a szövet egészén.

Anatómai, működési egysége az idegsejt vagy neuron, kötőszöveti működést végző sejtjei pedig a gliasejtek.

A gliasejtek nagy része, miként az idegsejtek is, ektodermális eredetűek, több vonatkozásban azonban jelentősek az eltérések. Így

- bár nyúlványos sejtek, nyúlványaik mind azonos típusúak
- nem alakítanak ki szinapszist
- nem alakul ki bennük akciós potenciál
- egész életük folyamán osztódásra képesek.

A központi- és a perifériás idegrendszerben található gliasejtek:

Astrociták

A központi idegrendszer szürke- illetve fehér állományában találhatók, két típusuk van, a rostos és a plazmás astrociták. Támasztósejtek, kitöltik azokat a helyeket, amelyeket az idegsejtek, ill. nyúlványaik szabadon hagynak. Az idegsejtek pusztulása után osztódó képességük megnő, elfoglalják az elpusztult neuronok helyét. Szerepet játszanak annak a fiziológiai barriernek a kialakításában is, amit vér-agy gátnak neveznek.

Microglia sejtek

Apró gliasejtek, melyek rendkívül gyorsan osztódnak. Szerepük a pusztuló, illetve degenerálódó idegsejt részeinek eltakarítása (*fagocitáló képesség*), velőhüvely képzése. Két típusuk van az *oligodendroglia*, illetve a Hortega-féle (vagy *mesoglia*) sejtek.

Ependima sejtek

Az agykamrák és a gerincvelő központi csatornának felszínét borítják. Az agy-gerincvelői folyadék (*liquor*) a négy agykamra érfonatait borító ependimasejtek váladéka.

Satellita-sejtek

A perifériás idegrendszerben az idegsejtek testét és axonját is hüvely veszi körül.

Mind az érző-, mind a vegetatív dúcok neuronjainak testét az ún. satellita-sejtek burkolják. Feladatuk a sejtek táplálásában van.

Schwann-féle sejtek

Az idegsejt axonját veszi körül.

A **neuron** (idegsejt), speciális működésű sejt.

Jellemzői:

- endoplazmatikus membrán és riboszóma van a plazmában, ahol aktív fehérjeszintézis folyik (enzimfehérjék: kémiai hírvivő anyagok képzésének elősegítése: a sejtek közötti információ átadásában játszanak szerepet)
- fő tömegét a sejttest képi

- plazmájából nyúlványok erednek, a rövidebbek a dendritek, melyek az ingerületet továbbítják a sejttest felé; a hosszabb nyúlvány az axon (sejtenként egy)
- a dendritet sejtmembrán határolja, az axont a membránon kívül az idegszövet támasztósejtjei (Schwann-sejtek) által képzett velőshüvely is körülveszi
- az axon egy rövid szakaszát képes csak befedni egy-egy támasztósejt, így teljes hosszát támasztósejtek sora veszi körül, közöttük befűződés (*Ranvier-féle befűződés*) képződik. A befűződés helyén szabad membránfelület szakasz található, itt érintkezik az axon az idegszövetek közötti állománnyal
- az axon végén végfácska (telodendrion) található
- az idegsejtek sejttesteinek csoportját a központi idegrendszerben, magvaknak nevezzük (ez adja a szürkeállományt vagy agykérget), a környéki idegrendszerben dúcoknak nevezzük
- axonok csoportosulása a központi idegrendszerben a pályák, a környéki idegrendszerben idegek

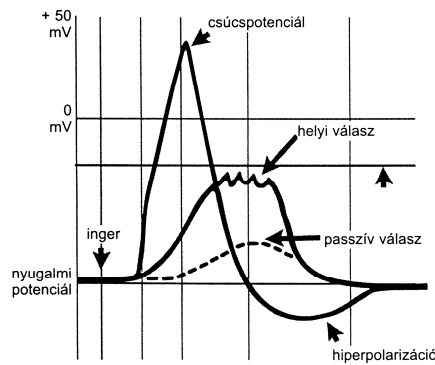
Az idegsejtek típusai:

- **érző neuron:** érző információt szállít befelé (perifériáról a központba), ingerületté, elektromos impulzusokká alakítja az ingert
- **mozgató neuron:** mozgató információt szállít kifelé (központtól a perifériára): izommozgás, váladékképzés
- **asszociációs neuron:** átkapcsoló vagy közbeiktatott, interneuron, csak a szürkeállományban van és neuronokat kapcsol össze, ide jut az impulzus

9.2. Az idegsejt működése, az ingerületi folyamat keletkezése és tovaterjedése

Az **inger** a külső vagy belső környezetből származó, általában válaszreakciót kiváltó változatos hatás, az ingerület pedig inger hatására a szervezet sejtjeiben létrejövő anyagcsere változás. Az ingerlékenység és az ingerületvezetés a sejtmembrán szerkezetének sajátos megváltoztatásával kapcsolatos jelenség.

Az idegsejtet burkoló sejtmembrán külső és belső felülete között ioneloszlási különbségek vannak, s emiatt potenciálkülönbség jelentkezik a sejt belső és külső környezete között. Az ionok membránon keresztül zajló mozgását és annak mértékét döntően a töltésviszonyokból eredő feszültségkülönbség és az eltérő koncentrációk által kialakított kémiai koncentrációgradiens együtt, mint elektrokémiai potenciál szabja meg. Inger hiányában a Na^+ - K^+ ionpumpa K^+ -ot halmoz fel a sejtmembrán belső felszínén és Na^+ -ot a külső felszínén, a membrán belső felszíne elektronegatívva válik külsőhöz képest. A nátrium-kálium pumpa miatt az ionok vándorlásával potenciálkülönbség alakul ki. Ilyenkor a membrán polarizált, a sejt belseje és külseje között meglévő feszültségkülönbséget (elektromos töltések különböző mennyisége) nyugalmi potenciálnak nevezzük (-90mV). Ilyenkor ATP használdik fel, így energiaigényes folyamat, folyamatosan szükség van tápanyagra és oxigénre. Ha a sejtet inger éri a meglévő töltéskülönbség felborul, depolarizálódik a membrán. Ha az inger erőssége eléri az ingerküszöböt, akkor ingerületté válik, hirtelen feszültségváltozás történik, elektromos impulzus jön létre. A membrán két oldala közt gyorsan kialakuló, átmeneti pozitív feszültségkülönbség miatt a sejt nyugalmi potenciálja nő, akcióspotenciál jön létre (11. ábra) a nyugalmi potenciál tehát pozitív irányba tér ki (+20, +50 mV-ra). Az idegsejt membránjának nátrium-áteresztő képessége megnő, Na^+ áramlik be a sejtbe. Ezzel párhuzamosan a kálium-ionok kiáramlanak. Ezt követően elindul a repolarizációs folyamat ennek során visszaáll a membrán eredeti potenciálkülönbsége. Az akciós potenciál rövid ideje alatt nem ingerelhető a sejt membránja, míg vissza nem tér nyugalmi potenciál állapotába.



11. ábra: Az akciós potenciál (Forrás: Húsvéth, 2000)

Az akcióspotenciál tovaterjedése a **működési-áram**. Az ingerület tovaterjedésének feltétele, hogy a kialakult akciós potenciál depolarizálja a szomszédos membrán területeket. Mivel depolarizáció csak szabad membránon jöhet létre, az ingerület másként terjed az ún. „csupasz”, velőhüvely nélküli, illetve a „szigetelt”, velőhüvelyes idegroston. A velőhüvely nélküli idegroston folyamatos az ingerületvezetés, a velőhüvelyes idegroston szaltatórikus (ugráló).

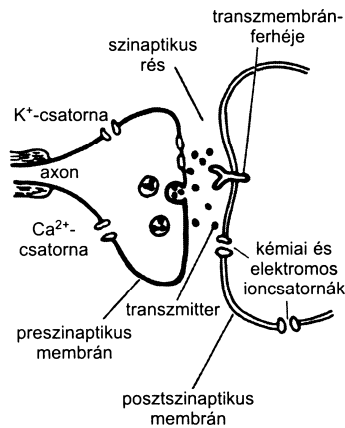
Az ingerküszöb az a legkisebb ingermennyiség, amely már az ingerületi állapotot hoz létre, ideg- vagy izomsejteknél akciós potenciált vált ki.

Egy-egy idegsejten, illetve dendritjein nagyon sok, 1.000-10.000 más idegsejt nyúlványa is végződhet, és az axon nagyon sok más idegsejthez kapcsolódhat. A kapcsolat az idegsejtek között nem közvetlen érintkezés útján valósul meg, hanem szinapszisokon keresztül (*Sherrington* elnevezése alapján).

A szinapszis két sejtből, a szinapszis előtti (preszinaptikus) és a szinapszis utáni (posztzinaptikus) sejtből áll. A preszinaptikus sejt az ingerületet a szinapszishoz szállítja, amely a szinaptikus résen keresztül átjuttatja a posztzinaptikus sejtire, és az ingerületi állapotba kerül.

A szinapszisok típusai:

- **elektromos**: a preszinaptikus és a posztzinaptikus sejtmembránok közötti rés nagyon kicsi. A szűk résnek elhanyagolható az elektromos ellenállása, és a preszinaptikus sejt felől érkező töltésáramlás „átugrik” a posztzinaptikus sejtire, és annak membránját akciós potenciálhullám állapotába hozza. Általában mindkét irányban átjárható. Az ingerület átvitelnek ez az egyszerűbb módja. Főként gerinctelenekben és az alacsonyabb rendű gerincesekben található meg, pl.: halak, kételtűek.
- **kémiai** (12. ábra): preszinaptikus sejtjei ingerületátvivő anyagokkal hozzák ingerületbe a fogadó sejt dendritjeinek membránját. A két érintkező sejtmembrán között a szinaptikus rés nagy. Mindig csak egy irányba járható át: preszinaptikus sejtől a posztzinaptikus sejt irányába. Ingerületátvivő anyagok (mediátoranyagok, neurotranszmitterek) továbbítják az ingerületet. Ezek idegsejtekben termelődnek, és az axon végfáscáin kis hólyagokban gyűlnek össze. Ingerület hatására a hólyagok egy részének tartalma exocitózissal a szinaptikus résbe ürül. A posztzinaptikus sejt fogadómembránján lévő receptor az ingerületátvivő anyagot megköti. Ennek hatására ez a sejt ingerületi állapotba kerül.



12. ábra: Kémiai szinapszis (Forrás: Húsvéth 2000)

Ingerületátvivő vegyületek (neurotranszmitterek) tehát a kémiai szinapszisok preszinaptikus, bunkószerű részében tárolódó, és onnan exocitózissal a szinaptikus résbe ürülő anyagok. A posztzinaptikus membránra kötődve lehetővé teszik a sejtek közötti információátadást, impulzusközvetítést. Szerepük van az emlékek tárolásában, fontos modulátorok, idegrendszeri folyamatok hatékonyságát növelik és csökkentik.

Kémiai felépítés szerint lehetnek:

- aminosavak (glutaminsav, aszparginsav, gamma-amino-vajsav)
- aminosav származékok (szerotonin, adrenalin, noradrenalin, dopamin)
- oligo- és polipeptidek (endorfin)
- egyéb anyagok: acetilkolin

Hatásuk szerint lehetnek:

- Serkentő mediátorok (a posztzinaptikus membránon a Na^+ csatornákat megnyitva depolarizációt idéznek elő): acetilkolin, szerotonin, noradrenalin, dopamin stb.
- Gátló mediátorok (a posztzinaptikus membrán nyugalmi potenciálját tovább fokozva hiperpolarizációt váltanak ki): gamma-amino-vajsav (GABA), glutamin.

9.3. Az idegrendszer morfológiai és funkcionális felosztása

Az idegrendszeren belül anatómiai és működésbeli alapon egyaránt **szomatikus (animális)** és vegetatív idegrendszert lehet megkülönböztetni, mindkettőnek van központi és környéki része.

Animális idegrendszer (*cerebrospinális*- agy-gerincvelői, *szomatikus*: a test harántcsíkolt izomzatát működtető, *oicotrop*: a külső környezeti ingerekre reagáló)

Központi (centrális) része: az agyvelő (*encephalon*) és a gerincvelő (*medulla spinalis*)

Környéki (periférikus) része: az agyvelő-idegpárok és a gerincvelő idegpárok

Vegetatív idegrendszer (*viscerális*: fő beidegzési területe a zsigerek, és a szív; *autonóm*: a szomatikus idegrendszertől viszonylag önállóan működik, *idiotrop*: a belső környezeti ingerekre reagál és a szervezet belső egyensúlyának megtartásában vesz részt)

Működése alapján 3 csoportját különíthetjük el:

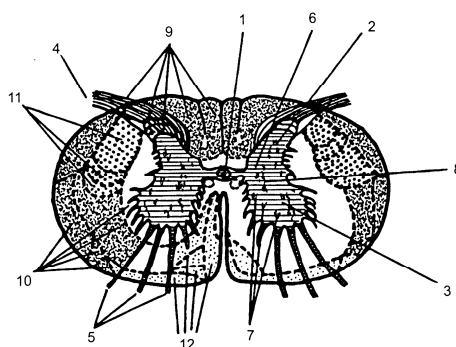
- Szimpatikus idegrendszer: Központi része a *gerincvelő hátagyéki szakaszának* oldalsó szarvaiban elhelyezkedő idegsejtek csoportjaiból áll, környéki részét az ugyancsak idegsejtekből álló szimpatikus idegdúcokból eredő páros vagy páratlan szimpatikus idegek alkotják.

- Paraszimpatikus idegrendszer központi része az agyvelőben és a *gerincvelő keresztváji szakaszában* lévő paraszimpatikus idegmagvakból áll. Környéki részének nincsenek saját idegei, rostjai az agy-és gerincvelői idegekben haladnak.
- Intramurális idegrendszer az emésztő, a húgy- és ivarszervek falában a nyálkahártya és a savós hártya alatt 2-3 rétegben található ganglionokból és idegfonatokból áll, amelyekben a szerv tartalmának nyomása kelt ingerületet. A szimpatikus és paraszimpatikus idegek ezt a független alapl működést (pl. az emésztőcsőben a perisztaltikát) módosítják.

9.4. A gerincvelő felépítése és működése

A gerincvelő a központi idegrendszer legősibb része, működése elválaszthatatlan az agyvelő működésétől. Az agyvelő nyúltvelői része után következik, a csigolyaívek alkotta gerinccsatornában húzódik, s az ágyéki szakaszon fonalszerű nyúlványban végződik. Az agyvelőhöz hasonlóan három burok veszi körül, a lágy agyvelőburok, ami a gerincvelő felszínén tapad, vékony, erekben gazdag, a pókhálóburok, és a rostos szerkezetű kemény agyvelőburok. Központi csatornájában folyadék van (agy-gerincvelői folyadék, liquor).

A gerincvelő szelvényezett felépítésű, nyaki, háti, ágyéki és keresztshelvényekből áll. A gerincvelőt kívül idegpályákból álló fehérállomány, belül H alakú, nagyobbbrészt idegsejttestekből álló szürkeállomány alkotja, a szürkeállomány tengelyében a gerincvelő középponti csatornája (*canalis centralis*) halad, amelyet endyma bélel (13. ábra). A csatorna cranialisán a negyedik agyvelőkamrába folytatódik, caudalis vak vége tág, benne agy-gerincvelői folyadék van.



13. ábra: A gerincvelő harántmetszészlapja (Forrás : Húsvéth, 2000)

1. gerincvelő középponti csatornája, 2. dorsalis érző szarv, 3. ventralis mozgató szarv, 4. érző gyökér,
5. mozgató gyökér, 6. somatoszenzoros (éző) magvak, 7. somatomotoros (mozgató) magvak, 8. oldalsó (vegetatív) magvak, 9. dorsalis éző pályák, 10. lateralis éző pályák, 11. lateralis mozgató pályák,
12. ventralis mozgató pályák

A szürkeállomány hátulsó szarvában és központi részén a különböző idegpályákat képező idegsejtek közötti kapcsolatot létrehozó, ún. asszociációs sejtek, a melső szarvában mozgatósejtek vannak, amelyek a vázizmok mozgását szabályozzák.

A Bell-Magendie-féle szabály szerint: Minden csigolyaközi lyukon a gerincvelőbe dorsalisán éző rostok kötege lép be, ventrálisán mozgató rostok kötege lép ki.

Az oldalsó szarvában levő központi vegetatív sejtek axonjai a környéki idegrendszerben levő vegetatív dúcokban átkapcsolódnak a mozgatósejthez, ezek a belső szervek izomzatát, valamint mirigyeinek működését szabályozzák. A fehérállomány egy részét képező felszálló pályák a környéki idegrendszer ingerületeit továbbítják az agyvelőhöz; a leszálló pályák az agyi ingereket juttatják el a különböző szervekhez.

A gerincvelőből két gyökérrel lépnek ki a gerincvelőidegek (31 pár), hátulsó érző- és elülső mozgatógyökérrel. Az érző gyökér érző impulzusokat (érintés, helyzet, fájdalom, hő) szállít a testrészekből a gerincvelőbe, a motoros gyökér a gerincvelőből az izmokhoz viszi az ingerületet.

A gerincvelőben érzősejtek nincsenek, az érzőidegek sejttestjei a csigolyaközötti dúcokban vannak. A gerincvelő legfontosabb feladata a reflexműködés. A vázizomreflexek a testhelyzet megtartásának és a védekezésnek eszközei.

A reflex a különféle ingerekre bekövetkező idegrendszeri alpműködés. Anatómiai alapja a reflexív, melynek részei:

1. Ingerfelvevő végkészülék vagy receptor (külső vagy belső ingereket felveszi és ingerülletté alakítja)
2. Érző vagy afferens neuronok (az ingerületet a központi idegrendszer meghatározott területére vezeti)
3. Reflexközpont (agyvelőben vagy gerincvelőben található, kialakul az ingerületnek megfelelő válasz és átkapcsolódik a végrehajtó neuronra)
4. Efferens vagy centrifugális ideg (az ingerületet a végrehajtó szervekhez – izmokhoz, mirigyekhez – vezeti)
5. Effektor szerv vagy végkészülék (az ingerület kiváltja a végrehajtó szerv működését)

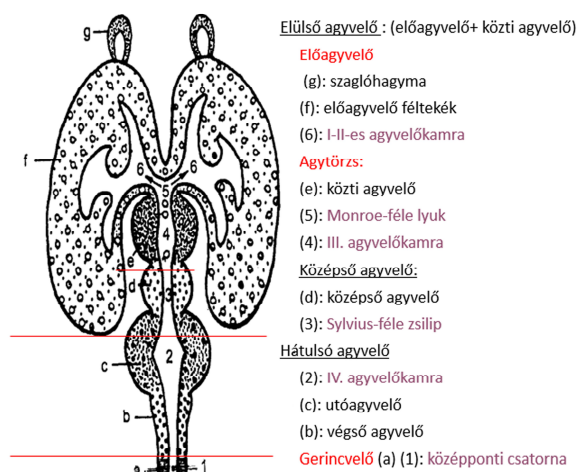
A reflexközpontok sokasága alkotja a központi idegrendszert.

A reflexek csoportosítása:

1. A reflexközpontok alapján (ahol a kapcsolósejtek beiktatódnak a reflextevékenységbe):
 - gerincvelői reflex
 - agyvelői reflex
2. Az élettani folyamatok szabályozását tekintve:
 - pozitív (meghatározott működést indít meg, pl. izommozgatás, mirigyszekréció)
 - negatív reflex (a már folyamatban lévő működést gátolja)
3. A reflexfolyamatok megindulásának helye szerint:
 - felületi reflex (a bőrt ért ingerekre)
 - mély reflexek (a bőr alatti rétegeket ért ingerekre)
4. A reflexválasz kiváltódási és az ingerület kiindulási helye szerint:
 - saját reflex (pl. térdkalács)
 - idegen reflex (a válasz nem abban a szervben jön létre, ahol az ingerület keletkezett)
5. A reflexfolyamat hatóterülete szerint:
 - szomatikus (a test a külső környezethez alkalmazkodik; effektor szervei a harántcsíkt izmok)
 - vegetatív (effektor szerve lehet sima izom, szívizom, vagy mirigy)

A szomatikus és vegetatív reflexek együttese a komplex autonom reflex.
6. Öröklött vagy tanult reflexek:
 - Feltétlen reflex (veleszületett, öröklött, állandó)
 - Feltételes (tanult; Pavlovi reflexek)

9.5. Az agyvelő felépítése



14. ábra: Az agyvelő részei, az agy- és gerincvelő üregei
(Forrás: Húsvéth, 2000 nyomán)

9.5.1. Az agytörzs

A gerincvelő folytatása az agytörzs (*truncus cerebri*), amely

- a hátsó agyvelőből (végsőagyvelő és utóagyvelő),
- a középső agyvelőből és
- a köztiagyvelőből áll.

A végső agyvelő. Az agyvelő leghátulsó szakasza. Hátrafelé a gerincvelőben folytatódik. Három részből áll: alapját a *nyúltvelő*, tetejét a *hátsó velővitorla*, oldalait a *kisagyvelő hátsó karjai* adják. Valamennyi érző és mozgatópálya áthalad rajta. Innen indul ki a legtöbb agyvelőidegpár (XII-VI). Itt található számos létfontosságú reflexközpont: a légzés, a nyelés, a tüsszentés, a köhögés, a szopás, a rágás, stb. reflexközpontja.

Az utóagyvelő alapja a *Varol híd*, oldala a *két hídkar*, teteje az *elülső velővitorla*. A háromszatú ideg (V.) ered belőle.

A középső agyvelő alapját az *agykocsányok* és a *sisak* alkotják. Az agykocsányokban húzódnak az agykéregből a gerincvelőbe, a hídba és a nyúltvelőbe tartó leszálló pályák. Az akarattól függetlenül működő mozgatópályák idegmagjai, az ún. tájékozódási reflexközpontok találhatók itt (a járás, a futás, és az úszás akarattól független összerendezése folyik). Tetőlemeze egy négy-szögletes, lemezszerű rész, amelyen az *ikertelep*ek vannak (az első kettő a látópályák, a hátsó kettő a hallópályák átkereteződési helye).

A közti agyvelő. Kicsi agyvelőrészlet, oldalsó része a *talamusz* (látótelep), alapja a *hipotalamusz* teteje az *epitalamusz*.

A talamusz a köztiagy oldalsó része, idegsejtjei magokra tagolódnak, fehérállományán fel- és leszállópályák haladnak át, de jelentősek a magok közötti kapcsolatok is. Átkapcsoló állomás az összes agykéreg felé haladó felszálló-, vagy érzőpálya (kivéve a szaglópálya) számára. A hipotalamusz a vegetatív működés központja, az agyvelőbe futó és az onnan érkező idegpályák átkapcsolási helye. A hőszabályozás, a verejték-elválasztás, a nemi működés központja, a belső elválasztású mirigyeket szabályzó központok is itt találhatók. A hipotalamusz részei: az *emlőtest*, a *szürke gumó* és a *látóideg kereszteződés*.

Az agytörzs működése

Az agytörzsen a nyúltvelőtől a hipotalamuszig az agytörzsi hálózatos állomány (*formatio reticularis*) halad végig, amely átkapcsoló helye a felszálló pályarendszernek.

Funkciói:

1. Vegetatív szabályozás
Nyúltvelői és hídi központokban életfontosságú reflexközpontok (légzés), táplálkozással összefüggő (szopás, rágás, nyelés, böfögés, kérődzés, nyáleválasztás) és védekező (köhögés, tüsszentés, könnyelválasztás) reflexközpontok.
A hipotalamuszban található a testhőmérséklet szabályozásának, az éhség és jóllakottság, valamint a szomjúságérzet központja. A hipofízis-sel együtt szerepet játszik az ön-és fajfenntartás neuroendokrin folyamatainak szabályozásában.
2. Motoros szabályozás
A testtartás és az egyensúly fenntartásának szabályozása.
3. Érzőműködés
A szomatikus és zsigeri afferentációk, valamint az érzékszervekből jövő információk (kivétel a szaglás) futnak be. A thalamus az ún. elemi érzetek kialakulásának helye.
4. Alvás-ébrenléti ciklus szabályozása
A felszálló retikuláris aktivációs rendszer (ARAS) az alvás és az ébrenlét ritmikus változását szabályozza. SWS (slow wave sleep) alatt paraszimpatikotónia; REM (rapid eye movement) alatt szimpatikotónia észlelhető (pl. szapora pulzus, gyors és szabálytalan légzés).

9.5.2. Az előagyvelő

Az előagyvelő alapját a szaglóagyvelő, tetejét és két oldalát a két agyvelőfélteke képezi. A szaglóagyvelő elülső végén lévő szaglóagymákba (*bulbus olfactorius*) lépnek be a szaglóideg rostjai, ahol átkapcsolódnak, majd a szaglókéregbe vezetik az ingerületet. Az előagyvelőt a kívül elhelyezkedő szürkeállomány és a belül található fehérállomány alkotja. A fehérállomány velőhüvelyes axonokat tartalmaz, a szürkeállomány több milliárd neuron sejttestjét. A két agyvelő félteke felületén anatómiailag homloklebenyt, fali lebenyt, halántéklebenyt és nyakszirti lebenyt különböztünk el.

Az agykéregben négy fő funkcionális terület különíthető el:

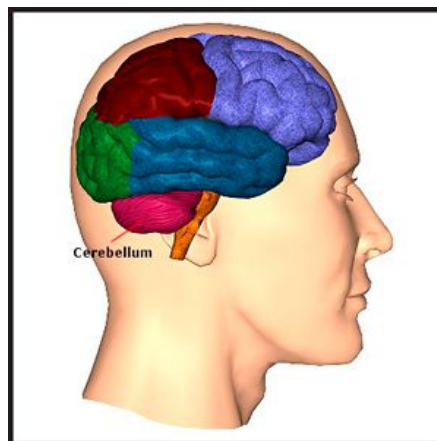
- az érző területeken tudatosulnak az egyes érzékletek emberben (somatoszenzoros mező, látó, halló, szagló mező)
- a mozgató mezőkből a mozgásokat irányító piramispályák és extrapiramidális pályák indulnak ki a kisagyvelőhöz
- Az asszociációs mező neuronjai a feltételes reflexek és tanulás szolgálatában állnak
- A limbikus kéreg a szaglóagyvelő kérgé, mely egyes kéreg alatti magvakkal a limbikus rendszert képez.

A nagyagyvelő működése

A nagyagykéreg szinte minden területe reflexközpontnak tekinthető. Érző (kérgi érző mezők), mozgató (kérgi motoros mezők) és asszociációs tevékenysége révén feldolgozza az odaérkező információkat, koordinálja azokat és irányítja a szervezet működését. A limbikus rendszer afférens pályáinak köszönhetően összekapcsolja a vegetatív funkciók és bizonyos érzelmi viselkedési funkciók szabályozási folyamatait. A magatartási reakciók közül az agresszivitás, a szexuális és táplálkozási viselkedésformák, a félelem érzet kialakulása kapcsolódnak ide. A hipotalamusszal működési egységet alkot, szerepe van az érzelmek kialakításában: érzelmi reakciók központja. Külső kör: érzelmekkel kapcsolatos vegetatív működésekért felel, belső kör: szerepet játszik az emléknymok rögzítésében.

Az agykéreg működése révén alakulnak ki az ön- és fajfenntartás biztosításában nélkülözhetetlen feltételes reflexek, amelyek révén az állatok képesek egymáshoz, valamint az állandó változó környezeti viszonyokhoz alkalmazkodni.

9.5.3. A kisagyvelő



15. ábra: A kisagyvelő (cerebellum) helyeződése. (Forrás: I7)

A kisagyvelő (*cerebellum*) fejlődéstanilag az utóagyvelő része (15. ábra). Lapított, gömb alakú agyvelőrészlet, melyet karok kapcsolnak a hátulsó és középső agyvelőhöz. Két féltekéje vagy oldalsó lebenye között a hernyó alakú féreg helyeződik. Szürkeállománya jellegzetes, levél alakú, fehérállomány a fa ágaihoz hasonló elrendeződésben nyomul a levelek közé („az élet fája”).

A kisagyvelő három szelvényének működése:

- féreg (*vermis*): segíti az ún. pozicionált testtartást, a testrészek normális helyzetének megtartását
- középső rész (*pars intermedia*): mozgások menet közbeni összerendezése
- oldalsó rész (*pars lateralis*): gyors, automatizált mozgások létrehozása.

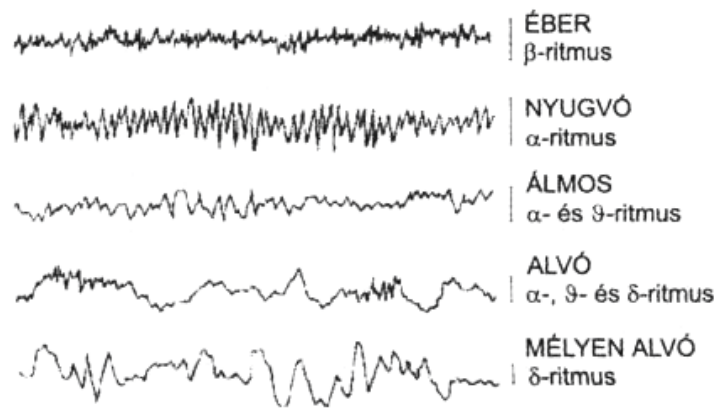
A kisagyvelő a mozgáskoordinációt a vestibuláris (egyensúlyozási) készülékkel egységet képezve végzi.

9.6. Az agy vizsgálati módszerei

- Kiiktatásos módszer
Bizonyos agyi struktúrák roncsolása vagy eltávolítása után megfigyelték a műtétet követő funkcióváltozásokat, illetve – kieséseket. Ebből következtetni lehetett az adott agyterület funkcionális szerepére.
- Elektroencefalográfia (EEG)
A fejbőr meghatározott pontjaira olyan (Ag-AgCl) lapielektrodákat helyeznek, amelyekről a bioelektromos jeleket az EEG-készülék erősítőjébe juttatják.

Az EEG-t alkotó hullámok alakja, frekvenciája és amplitúdója eltérő, emberben 4 jellegzetes hullámtípust különítettek el (16. ábra):

- alfa (α)- hullám: éber, teljes nyugalomban lévő felnőtt emberre jellemző
- béta (β)-hullám: éber, figyelmi állapotra jellemző
- delta (δ)- hullám: mély alvásban jellemző
- théta (θ)- hullám: felnőttben az alvás és ébrenléti állapot közötti átmenetet jellemzi



16. ábra: Az agy EEG képe különböző fázisokban.

- Magnetoencefalogram (MEG)
Mágneses mezőpotenciál mérése.
- Komputertomográfia (CT)
Az agy körül forgatott röntgensugárforrással szembeni oldalon egy multidetektoros rendszer méri az egyes pozíciókban kibocsátott röntgensugarak elnyelésének mértékét. Az így kapott rétegfelvételt számítógép értékeli.
- Pozitronemissziós tomográfia (PET)
A legkorszerűbb agykutatási eljárás. Elméleti alapja, hogy az agyba olyan természetes vagy mesterséges molekulákat (glükóz, ATP, gyógyszerek stb.) juttatnak, amelyek az agy normális anyagcsere folyamataiban részt vesznek. A molekulákat pozitron kibocsátásra képes izotóppal jelölik meg. A jelölt molekula sorsát a sértetlen agyról pozitrondetektorokkal készített és számítógéppel kiértékelt felvételsorozaton követik nyomon. Az egyes anatómiai képletekben zajló biokémiai reakciókról is pontos képet ad úgy, hogy közben az agy sértetlen marad. Hátránya, hogy költségigényes.

9.7. Az agy- és gerincvelőburkok

Az agy- és a gerincvelőt embrionális korban mesenchymából álló burok burkolja, amely a csontos koponya kialakulásakor egy külső és a belső rétegre válik szét. Az külső burok a csigolyák teljes kifejlődésekor azok belső felületét borító csonthártyára, illetve a koponyaüreget bélelő csonthártyára és a kemény agyvelőburokra (*pachymeninx s. dura mater*) tagolódik. A belsőből a lágy agyvelőburok (*leptomeninges*) fejlődik ki, amelynek külső, hálózatos rétege a pókhálóburok (*arachnoidea*) belső, az agyvelőre fekvő rétege pedig a lágy agyvelőburok (*pia mater*).

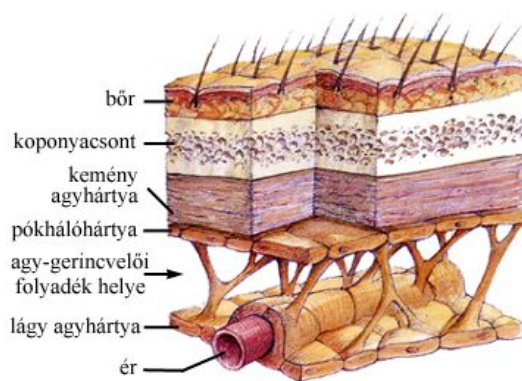
A kemény agyvelőburok fehér, érszegény, vastag, a ráható erőknek megfelelően hálószerűen rendeződő, kollagén- és elasztikus rostokból álló hártya, amelynek koponyaüregi része (*dura mater encephali*) a koponyacsontok csonthártyájával szorosan összenőtt.

Az öreglyuk tájékán azonban a két hártya szétválik egymástól. A gerinccsatornában levő része, a *dura mater spinalis*, és a csonthártya között az epiduralis üreg keletkezik, az őt kitöltő laza kötő- és zsírszövetben erek, vénafonatok haladnak. A kötőszövet jó diffúziós és reszorpciós képessége teszi lehetővé itt a gerincvelőidegek helyi érzéstelenítését.

A **pókhálóburok** az agyvelőt borító vékony, pókhálószerű, áttetsző, ér nélküli hártya, amely az agyvelőre csupán helyenként fekszik rá, árkait áthidalja. Vázát kollagén-, elasztikus és rácscsontokból álló kötőszövet alkotja. A *dura materrel* párhuzamosan halad, mindkét felületét sima és fényes, pórus nélküli endothel borítja; a kilépő idegeket hüvelyszerűen körülveszi. A lágy agyvelőburokhoz vékony, endothellel borított, ereket tartalmazó kötőszövetes kötegek, gerendák rögzítik. Az arachnoidea és a pia mater között az előbbi kötegek által tagolt üreg, a subarachnoideális üreg van, amelyet agy-gerincvelői folyadék, a *liquor cerebrospinalis* tölt ki. Az üreg a gerincvelő subarachnoideális üregével és az agyvelő ürrendszereivel közlekedik.

A **lágy agyvelőburok** az agyvelő belső burka, az agyvelőt szorosan bevonja, annak árkaiba, hasadékaiba benyomul. Ér- és idegdús hártya, erei több helyütt az agyvelő állományába lépnek és abban ágazódnak el. Az erek körüli kötőszövetben perivascularis rések, a *Virchow-Robin*-féle rések vannak, amelyek a subarachnoideális üreggel közlekednek; a kötőszövetben – különösen az érfonatok tájékán – gazdag idegfonat található, amely által az autonóm idegrendszer az agy-gerincvelői folyadék nyomását és cirkulációját szabályozza.

Az agyvelőburok szerkezete a 17. ábrán látható.



17. ábra: Az agyvelőburok szerkezete (Forrás: Internet, I5)

9.8. Agy- és gerincvelői folyadék

Az agy- és gerincvelőt folyadék, *liquor cerebrospinalis* veszi körül és a belsejében lévő üregrendszerben (agykamrák és a gerincvelő középponti csatornája) is liquor kering. A liquor az agykamrák meghatározott területein elhelyezkedő érfonatokból származik, a felületüket borító ependima sejtek aktív filtrációs és szekréciós tevékenységének köszönhetően. Víziszta, fehérjében és sejtekben szegény folyadék. Mechanikai védelmet biztosít és részt vesz az idegszövet anyagforgalmában is. A kamrákból a liquor a subarachnoideális üregbe jut, majd az arachnoidea felületén át áramlik vissza a vérbe. Az áramlást a liquor nagyobb hidrosztatikai nyomása és a vénás vér nagyobb ozmózis koncentrációja tartja fenn. A folyadék egyfelől kitölti az agyvelő ürrendszert, másfelől a subarachnoideális üreget, s ezáltal az agyvelő a folyadékban úszik, miközben minden oldalról egyenletes nyomás éri, s egyúttal védi az agyvelőt a mechanikai hatásoktól is.

A Monroe-Kellie elv szerint a liquor térfogatváltozására azért van szükség, mert az agy – és gerincvelő térfogata nem változhat, s a vértérfogat csak a liquortérfogat rovására növekedhet meg.

9.9. A környéki idegrendszer

A környéki idegrendszer a testet behálózó idegek és dúcok.

A dúcok a központi idegrendszeren kívüli idegsejt csoportok, minden szerv közvetlen közelében és a gerincoszlop mentén mindkét oldalon.

Idegek:

- Agyvelő idegpárok: 12 pár, az agyvelő alapjáról kilépő, hálózatos lefutású agyideg. Vannak érző agyidegek, csak mozgató és kevert, vagyis mindkét rostot tartalmazók. A gerincvelői idegekkel együtt néhány agyideg felelős az akaratlagos mozgások kivitelezéséért.
- Gerincvelői idegek háti érző- és hasi mozgató gyökérrel szelvényesen eredő és lefutó páros, velőshüvelyes kevert idegek. A nyaki tájék kivételével vegetatív rostokat is tartalmaznak.

Az agyvelő idegpárok

Az agyvelőidegek az agyvelőből párosan, kétoldalt lépnek ki. Tizenkét agyvelőidegpárt különböztetünk meg, melyeket előlről hátrafelé a nevükön kívül még római számokkal is megjelölnek.

- I. **Szaglóideg** (*nervus olfactorius*). Tisztán érzőideg. A szagló nyálkahártya primer szagló hámsejtjeiből szedődik össze. Vékony rostjai a szemgödörbe lépnek, majd a koponyaüregbe jutva a szaglóhagymához térnek.
- II. **Látóideg** (*n. opticus*). Tisztán érzőideg. A szemgolyó ideghártyájának ganglionsejtjeiből származik. A koponyaüregbe lépő látóideg rostjai az agyvelő alapján a szürke gumó előtt teljes mértékben kereszteződnek egymással, majd a látókötegekben haladnak.
- III. **Szemmozgató ideg** (*n. oculomotorius*). A középső agyvelőből indul ki, és a szemgödörben a legtöbb szemmozgató izmot, valamint a szemhéj emelőizmát idegzi be.
- IV. **Sodorideg** (*n. trochlearis*). A középső agyvelő dorsalis felületén ered. A szemgödörben a felső ferde szemizmot idegzi be mozgatórostokkal. Érző és szimpatikus rostokat is tartalmaz.
- V. **Háromosztatú ideg** (*n. trigeminus*). Az utóagyvelőből ered, a Varol-híd mellett lép ki az agyvelőből. Három ága van:
 - V1. A szemideg, végágai közül több kisebb ága a felső szemhéj és a homlok bőrét látja el.
 - V2. Az állcsonti ideg. Ellátja az orrüreg nyálkahártyáját, mirigyeit, az alsó szemhéjat, a könnymirigyet, a garat nyálkahártyáját.
 - V3. Az állkapcsi ideg, a koponyaüregből lép ki, érzőrostjai az áll tájéka, az alsó fogsor, a nyelv, a pofa nyálkahártyája felől húzódnak, mozgatórostjai főleg a rágóizmokat idegzi be, szimpatikus és paraszimpatikus rostjai a nyelv alatti nyálmirigyhez térnek.
- VI. **A szem távoztatóidege** (*n. abducens*). A nyúltvelőből ered, majd kilép a szemgödörbe. Ágai a külső egyenes szemizmot, a szem hátravonó izmát és a harmadik szemhéj izmát látják el.
- VII. **Arcideg** (*n. facialis*). A nyúltvelőből ered a fültőmirigy alá tér. Érző és paraszimpatikus ideg. Érzőrostjai az arcizmokból, ízlelő rostjai a nyelvből indulnak.
- VIII. **Halló-, egyensúlyozó ideg** (*n. vestibulocochlearis*). Kizárólag érzőideg. A hallás és egyensúlyozás fajlagos idege.
- IX. **Nyelv-garat ideg** (*n. glossopharyngeus*). A nyúltvelőből, ered. Több ágával a garat és a nyelv izmaiban és a nyelv alatti nyálmirigyben ágazódik el. Erős ága a garat dorsalis és lateralis falához tér, a gégeben és a nyelőcső kezdeti szakaszában oszlik el. További ágai a nyelőcsőhöz és a begyhez térnek.
- X. **Bolygóideg** (*n. vagus*). Több gyökérrel, a nyúltvelőből ered. Érző- mozgató és paraszimpatikus rostokat egyaránt tartalmaz. A pajzsmirigy közelében rajta idegdúc van, innen ered a pajzsmirigyhez, a szívhez és a tüdőhöz térő ága.

A tőle elváló visszatérő gégeideg a géget, a gége izmait, a gégecsövet, a nyelőcsövet, a begyet látja el. Ágai a nyelőcsövet, a mirigyes, a zúzógyomrot, a májat, a lépet, a hasnyálmirigyet, a bélcső egyes szakaszait látják el.

XI. **Járulékos ideg** (*n. accessorius*). A nyúltvelőből és a gerincvelő első és második nyaki szelvényéből, számos gyökérrel ered. Gerincvelői gyökerei az öreglyukon át a koponyaüregbe lépnek, ott társulnak a nyúltvelői gyökerekhez. A bolygóideggel szorosan egybefonódva hagyja el a koponyaüreget.

XII. **Nyelv alatti ideg** (*n. hypoglossus*). A nyúltvelő oldalsó árkában több gyökérrel ered. A nyelvizomzat mozgatója, de érző és szimpatikus vasoconstrictor rostokat is tartalmaz.

A gerincvelő idegek:

Elhelyezkedésük:	A gerincvelőhöz kétoldalt kapcsolódnak, szimmetrikus elhelyezkedésűek
Rostjaik:	<i>Érzőrostok:</i> a csigolyaközi dúcokban lévő pszeudounipoláris érző idegsejtek sejttest előtti, befelé vezető nyúlványai (belépés)
	<i>Mozgatórostok:</i> a gerincvelő oldalsó vagy mellső szarvi, mozgató idegsejtjeinek kifelé vezető nyúlványai (kilépés)
	Minden gerincvelői ideg két gyökérrel ered, a két gyökér már a gerinccsatornában egyesül a gerincvelői ideggé: ez a csigolyaközi lyukon lép ki a gerinccsatornából.
Számuk	31 pár (8 pár nyaki, 12 pár háti vagy mellkasi, 5 pár ágyéki, 5 pár keresztcsonti, 1 pár farki)
Működésük	<i>Vegyes idegek:</i> érző-; mozgató-; és vegetatív rostokat egyaránt tartalmaznak. <i>Érző információk szállítása:</i> környéki részek, hátsó gyökér, központ. <i>Mozgató információk szállítása:</i> központ, mellső gyökér, környéki részek

10. AZ ÉRZÉKSZERVEK FELÉPÍTÉSE ÉS MŰKÖDÉSE

A külső és belső ingereket az idegrendszer specializálódott végkészüléke (*receptor, szenzor*) képes felvenni és ingerületté alakítani, amit azután egy idegpálya (*afferens*) a megfelelő központba juttat, ahol annak feldolgozása megtörténik. Innen a megfelelő válasz, szintén az idegelemekben (*efférens*) fut ki a végrehajtó, válaszadó szervhez (*effektor*). Egyes speciális környezeti hatásokból származó ingerek felvételére az evolúció során speciális segítőszervekkel is ellátott receptorok alakultak ki. Ezeket a szerveket nevezik érzékszerveknek. Az érzékszervekben és az azokhoz kapcsolódó idegrendszeri elemekben lezajó folyamat az érzékelés (*precepció*). Az érzékszervek útján szerzett információk az állatokban is megnyilvánuló magasabb idegtevékenység fontos tényezői.

Az érzéktan (*aesthesiologia*) az idegrendszerrel szoros kapcsolatot tartó érzősejtekkel és érzékszervekkel foglalkozik, amelyek a külvilág felől érkező külső (*exogén*) és a test belsejéből érkező (*endogén*) ingereket *felfogják, idegingerületté* alakítják és így a *központi idegrendszert* tájékoztatják a környezetben és a test belsejében végbemenő változásokról.

A receptor lehet

- *érző idegsejt* – amelynek axonja húzódhat a bőrfelületig, az izmokig (pl. nyomás-, hő- és fájdalomérzékelő receptorok)
- *primer érzősejt* – amelynek sejtteste az érzékelő felület közelében húzódik (pl. szaglás, látás receptorai)
- *szekunder érzősejt*, vagyis módosult hámsejt, érzékhámsejt (pl. hallás – egyensúlyozás készülékének szőrsejtjei, tapintótestek, ízlelőbimbók).

Az exteroceptorok a szaglás; ízlelés; látás; hallás; egyensúlyozás; tapintás receptorai.

Interoreceptorok a baroreceptorok; kemoreceptorok; ozmoreceptorok; proprioceptorok.

10.1. A látószerv felépítése és a látás folyamata

A látás szerve a szem (*oculus*), amely a fény 700–400 nm hullámhosszú elektromágneses sugarainak érzékelésére szolgál.

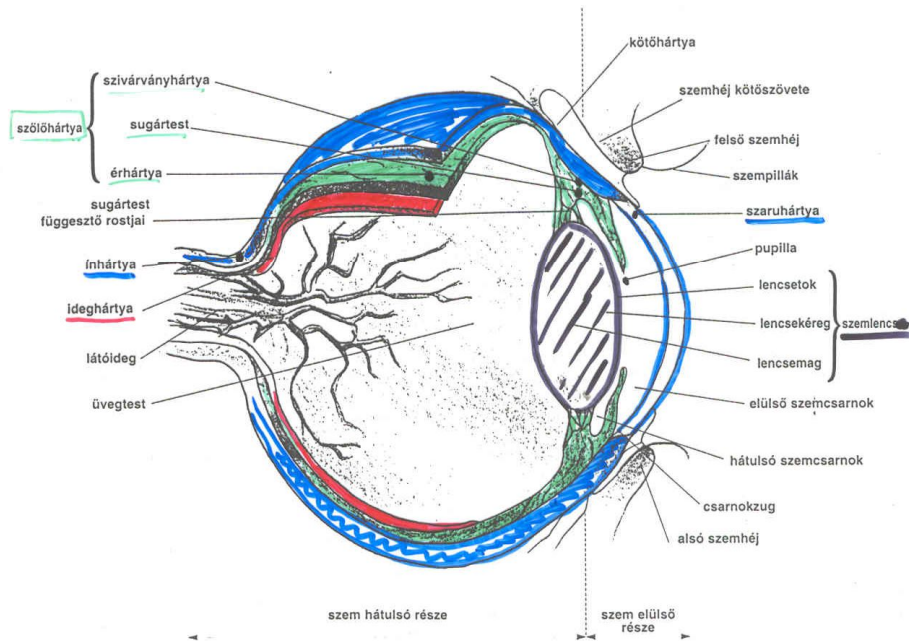
Részei:

1. A szemgolyó
2. A látóideg, a látóközpont és a látókéreg.
3. A szem járulékos szervei, a szemgödör, a szem pólyái, és izmai, a szemhéjak, a kötőhártyával, és a könnykészülék.

A szemgolyó a csontos szemüregben, a szemhéjak által védelmezve helyeződik.

A szem vázlatos felépítése a 18. ábrán látható.

A szem vázlatos felépítése



18. ábra: A szem vázlatos felépítése (Forrás: Virbac gyógyszergyár poszter)

A szemgolyó rétegei:

Külső hártya

A szemgolyót egy külső kollagénrostos kötőszövetből álló réteg borítja. Hátsó, nagyobb kiterjedésű része az ínhártya. A szemgolyó elülső harmada az átlátszó szaruhártya.

Középső hártya

Az ínhártya belső felületére lazán fekszik a dús érhálózatú érhártya. Jellemző gyűrűszerű megvastagodás a sugártest. A sugártestet borító hám speciális funkciója a szem belső folyadékának, a csarnokvíznek termelése és egyben visszashívása is. A sugártestből kilépve a sugárizom tér a szemlencse tokjába, így alkotva annak függesztőkészülékét. Nyugalmi állapotban a sugárizom a lencsefüggesztő rostokat feszesen tartja, ennek következtében a szemlencse lapos. Összehúzó-dásakor a sugártest megvastagszik, a rostok ellazulnak, ekkor a lencse saját rugalmassága miatt domborúvá válik. A sugártest elülső részén a szivárványhártya (*iris*), közepén pedig a látólyuk (*pupilla*) található. Kötőszövetes elemei között két elkülönült simaizom, a körkörös lefutású paraszimpatikus beidegzésű pupillaszűkítő és a sugárirányban rendeződött, szimpatikus idegek által ellátott pupillatágító izom. Ezen izmok működése szabályozza a pupilla tágasságát, ezáltal a szembe jutó fény mennyiségét.

Belső hártya

Az ideghártya (*retina*) tulajdonképpen agyvelőrésszel, a látóideg hártyaszerűen kiöblösödő része. Az érhártyát, a sugártestet és a szivárványhártya lencse felé eső részét is retina borítja. Fényérzékelésre alkalmas receptorokat viszont csak az érhártyán fekvő terület tartalmaz. Az ideghártya 10 jól elkülönült sejtrétegből áll. Az elsődleges érzékhámsejtek, a fotoreceptorok az ún. csapok és pálcikák rétege. A csap- és pálcikasejtek fotoreceptorok, nyúlvánnyal bíró neuroepithel sejtek, amelyek egymás mellett szorosan, a retina felületére merőlegesen helyeződnek. Szabad végük a pigmentréteg felé tekint.

A szemfenék vakfoltjának nevezett részén, ahol a látóideg (*nervus opticus*) rostjai elhagyják a retinát nincsenek receptorsejtek.

A látóideg retinában haladó rostjai hüvely nélküliek, ahogy azonban kilépnek a szemgolyóból, mielinhüvely veszi körül őket. A kerek átmetszetű látóideget külső és belső hüvely veszi körül, közülük az előbbi a kemény agyvelőburok, az utóbbi a lágy agyvelőburok származéka.

A szemgolyó magva

A szemgolyó magvát a szemcsarnokok, a szemlencse és az üvegtest alkotják.

Az elülső és hátsó szemcsarnok a szaruhártya mögött és a szemlencse előtt helyeződnek, a szivárványhártya választja el őket egymástól. Bennük víztiszta, kevés fehérjét, aminosavakat, tejsavat, enzimeket, szőlőcukrot, karbamidot, sókat és hialuronsavat tartalmazó folyadék, a csarnokvíz (*humor aquosus*) van, mely a szem érellátás nélküli szerveinek (szaruhártya, szemlencse, üvegtest, retina) anyag- és energiaellátásához nélkülözhetetlen. A csarnokvizet a sugártest kapilláris érfonata termeli, filtrációval. A hátsó szemcsarnokban összegyűlt csarnokvíz sugárirányban a pupilla felé áramlik, és azon át az elülső szemcsarnokba jut.

A szemlencse

A sugártestről eredő rostok által függesztve, egy rugalmas tokon belül helyeződő egymásra boruló lemezekből áll az ép viszonyok között víztiszta, elülső felén laposabb, hátsó felén domborúbb bikonvex alakú szemlencse. A szivárványhártya és az üvegtest között foglal helyet. Mivel a lencsének nincs érhálózata, a csarnokvízből származó anyagok biztosítják az anyagcseréjét.

Üvegtest

A szemgolyó belsejének legnagyobb részét, az üvegtest alkotja. Homogénnek látszó vázát vékony rosthálózat adja, amelyben egynemű, kocsonyászerű, víztiszta, átlátszó, 98% vizet tartalmazó anyag (*humor vitreus*) van. Az üvegtest elpusztult állománya nem pótlódik. A szem belső nyomását főleg az üvegtest turgora eredményezi, csökkenése vagy fokozódása egyaránt látáskárosodáshoz vezet.

A szem járulékos- és mellékszervei

Szemhéjak

A szemgödör alsó és felső részéről eredő bőrkettőzetek a szemhéjak, amelyek külső felszínét bőr, belső felszínét kötőhártya borítja. Alapjuk kötőszövetes, melybe a mozgatóizmok rostjai sugározhatnak. A szabad szél kifelé eső részén fajonként eltérő hosszúságú pillaszőrök sora helyeződik.

Könnymirigy

A szemgödör külső részén a szemgolyóra fekszik a könnymirigy, melynek szerózus váladéka a könny, mely antibakteriális hatású *lizozim* tartalma miatt a szervezet természetes védelmi vonalának fontos tényezője. A szemhéjak mozgása által a könny egyenletesen nedvesíti be a szaruhártyát.

A szemizmok

A szemgolyó szerveiben lévő simaizmok a szem alkalmazkodásában játszanak fontos szerepet. A szemgödör belső felületéről a szemgolyóra térő harántcsíkos izmok a szem tengelyét állítják be. A szemizmokat három agyidegpár (III. n. oculomotorius, IV. n. trochlearis VI. n. abducens) látja el mozgató rostokkal.

A látás folyamata

A retina fényérzékeny területén három neuronréteg található. A perifériás rétegben primer érzősejtek találhatók, amelyek a látóbíbort (rodopszint illetve jodopszint) tartalmazzák. Az éleslátás helyén (sárgafolt) zömmel a szín- és alakérzékelő csapsejtek fordulnak elő, melyeket övszerűen vesznek körül a fényérzékelő pálcikasejtek.

Kevés foton behatolása esetén a retinában csak a pálcikák működnek (sötétségi vagy szkotopiás látás). Több foton már a csapokat is ingerületben hozza (világossági vagy fotopiás látás).

A pálcikák fotopigmentje a *rodopszin*, a csapoké a *jodopszin*, amelyek csak fehérjekomponensük (opszin) összetételében különböznek. Mindkettő fényelnyelő (abszorbeáló) képességű *retinált* (A-vitamin aldehyd) tartalmaz. A retinál cisz-formából transz-formában megy át, majd levál az opszinről és redukálódik, transzretinollá alakul át. Visszaalakulása sötétben megy végbe. A csapoktól és a pálcikáktól átvett ingerületet a középső rétegben levő bipoláris idegsejtek továbbítják a belső rétegeket képző ganglion sejteknek, melyek axonjai alkotják a látóideget.

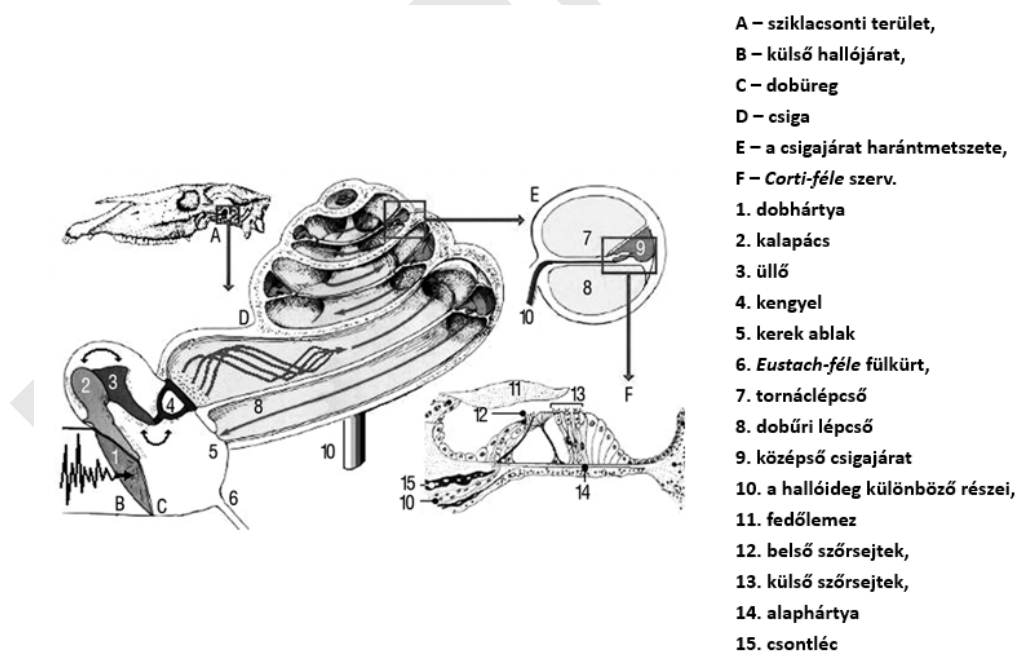
A két szemből kilépő látóideg (*II. nervus opticus*) a koponya alapon, a hipofízis nyél előtti területen összetalálkozik, ahol egy speciális, félig átkeresztződés történik. A halántéki (temporális) rostok azonos oldalon maradnak, és azokhoz csatlakoznak ellenoldali, orrüreg felőli (nazális) társaik. Az így egyesült látópályák (*tractus opticus*-ok) az elsődleges látóközpontba, a talamuszba (külső térdes test) futnak. Onnan az információ a látókisugárzás (*radiatio optica*) útján az agykéregbe jut. A nyakszirti lebenyben, a látókéregben keletkezik a látási érzéklet.

10.2. A hallás és egyensúlyozás szerve

A hallás és egyensúlyozás szerve (*organum vestibulocochleare*) összetett, kettős érzékszerv, egyfelől a hallás, másfelől az egyensúlyozás szolgálatában áll. A halántékcsontról külső felületén és a sziklacsontról helyeződik el.

A hallás szerve három részből áll: külső-, középső- és belső fülből. Az egyensúlyozás szerve a belső fülben található.

A fül felépítése és a Corti-féle szerv a 19. ábrán látható.



19. ábra: A fül felépítése és a Corti-féle szerv (Forrás: Husvéth, 2000 nyomán)

A külső fül

A hangrezgés összegyűjtésére és a dobhártyához vezetésére szolgáló, tölcser (hallócső) alakú szerv. Háziállatokban (az emberrel ellentétben) mozgékony, az állatok ugyanis fejük elfordítása nélkül, csupán a fülük fordításával képesek a hang irányába orientálódni. A külső fül a fülkagylóból és a külső hallójáratból áll.

A háziállatok fülkagylója fajok szerint eltérően alakult; általában kicsi, hegyes, egyenes, felvagy oldalt álló, illetve nagy és lelógó. A fülkagyló izmai a fülkagylót könnyen, gyorsan és sok irányba képesek mozgatni. A fülkagyló vázát két rugalmas rostos porc, a fülkagyló porca és a pajzsporc adja. A belső felületének bőréből vastag védőszőrök és tapintószőrök emelkednek ki, amelyek védik a külső hallójáratot a szennyeződésektől. A hallójárat közelében csupán vékony szőrzet található. Itt és a járat bőrében nagyszámú módosult faggyúmirigyet, fülzsírmirigyeket találunk. A külső hallójárat a dobhártyáig terjed.

A dobhártya (*membrana tympani*) a külső és a középső fül között kifeszülő, rugalmatlan, gyöngyszerűen fénylő, vékony hártya.

A középső fül

A halántékcsonthoz dobúri részében helyeződő, nyálkahártyával bélelt, levegővel telt üregből, a külső és a belső fül közötti dobüregből, valamint a dobhártyát a belső füllel összekötő hallási csontocskákból áll. Kapcsolódik hozzá a fülkürt és a légzacskó. A dobüreg kétoldalt lapított, keskeny, résszerű üreg, mely a fülkürt útján a garatüreggel közlekedik. A hallási csontocskák: a kalapács, az üllő és a kengyel, a dobhártyától az ovális ablakig terjedő csontláncolat, amelyben a csontokat két ízület és szalagok kapcsolják egymáshoz. A dobhártya rezgéseit közvetítik az ovális ablakon át a belső fülbe.

A fülkürt (*tuba auditiva Eustachii*) a dobüreget a garatüreggel összeköti, ezáltal a dobüreg a külvilággal közlekedik, s a légnyomást a dobhártya mindkét oldalán kiegyenlíti.

A belső fül

A sziklacsonthoz helyeződő, egymással közlekedő, csontos falú, csonthártyával bélelt üregekben és járatokban, a csontos labirintusban (csontos tömkelegben) foglal helyet. Ezen belül található a hártyás falú szerv, amit hártyás labirintusnak (hártyás tömkelegnek) neveznek. A hártyás labirintus folyadékban úszik, melyet *perilimfának* nevezünk, belül szintén folyadék tölti ki, az *endolimfa*. Falában a hallás és egyensúlyozás végkészülékei, receptor szervei foglalnak helyet.

A csontos labirintus három részből áll: a tornác, a félkörös ívjáratok, a csiga.

- A tornác (*vestibulum*) gömb alakú üreg, melynek medialis falán beemelkedő alacsony léccsiga felőli öblöt (*sacculi*), és egy ívjáratok felé eső öblöt (*utriculi*), különít el egymástól.
- A félkörös ívjáratok, amelyek közelében levő átluggatott területen a hártyás labirintusból eredő idegek lépnek ki, a tornácba nyílnak. Résein át a perilimfa a szubarachnoideális folyadékkal közlekedik. A medialis falán levő kerek lyukhoz a kengyel talpa illeszkedik. A csontos ívjáratok félkör alakú, szűk csatornák, a tornác caudodorsalis felületén tágulattal, nyílnak.
- A csiga (*cochlea*) az éticsiga házához hasonló; tengelye körül spirálisan csavarodó, a vége felé elvékonyodó cső. A csiga üregének spirális, lemez alatti rekesze a dobúri lépcső, afölötti része pedig a tornáclépcső.

A hártyás labirintus vékony, kötőszövetes falú, üreges szerv. Fala érdús, lemezekbe rendeződött kötőszövetből (basalis membrán) és egyrétegű hámból áll. A hám helyenként specifikusan differenciált érzéki hám, a hallás és egyensúlyozás végkészüléke.

Részei: a tömlőcske, a zsákocska, a hártvás ívjáratok, a csigajárat.

A tömlőcske (utriculus), a zsákocskánál (sacculus) nagyobb, tojásdad alakú. A zsákocska kicsi és kerek; a kettőt egymással szűk járat köti össze. Mindkettő a tornácban helyeződik.

A három hártvás ívjárat a csontos ívjárat domború felületéhez simul, a járatok ampullaszerű tágulattal a tömlőcskébe szájadzanak.

A Corti-féle szerv (lsd. 19. ábra) (*organum spirale*) a hallás tulajdonképpeni receptor szerve. Spirális szalag alakú; hámlja pillér- és támasztősejtekből (érzéki hámsejtek vagy szőrsejtek) áll, amelyek az alapmembránon (*membrana basilaris*) ülnék. A belső pillérsejteket egy, a külsőket 3–5 sor *érzéki hámsejt* határolja, amelyeket kívülről *támasztősejtek* öveznek.

Az érzéki hámsejtek fölé az ún. Corti-féle hártva, *membrana tectoria*, nyúlik be. A hártva a labium vestibularéről ered, és a szőrsejtek külső sora fölött szabad szélben végződik; nedvdús, kocsonyaszerű, hámsejtkutikulából származik, vázát vékony fibrillumok hálózata adja.

A hang érzékelése

A hallás folyamatának adekvát ingere (melyre az adott receptor a legérzékenyebb) a hang, ami valamely gáz, folyadék, szilárd anyag hullámszerűen sűrűsödő, majd ritkuló tovaterjedő rezgése. A változás (rezgés) frekvenciáját Hertz-ben lehet megadni. A külső hallójáratban vezetett hanghullámok frekvenciájuknak megfelelő rezgést keltenek a dobhártyán. Ennek elmozdulásai kitérítik a hallási csontocskákat, majd a hanghullámok a kengyel talpának rezgései révén átkerülnek a perilimfára. A perilimfa folyadékrezgései a dobúri lépcső csúcsáig terjedő, az artériás pulzushoz hasonló hullámokat keltenek. E hullámok a tornáclépcsőben folytatódnak, majd a csiga csúcsáról átkerül az endolimfát tartalmazó csigajáratra is. A hangrezgés hatására a két merev lemez, az alaphártva és a tetőlemez (*membrana tectoria*) között eltolódás keletkezik, ami a hallószőrőket elhajlítja. A szőrsejtekben ezáltal keletkezett ingerületet a bipoláris idegsejtek periférikus szakasza veszi át, és centrális velőhüvelyes nyúlványaihoz továbbítja. A centripetális rostok (felvéve a vestibularis készülékből származókat is) *nervus vestibulochlearis*-sá (VIII. agyideg, halló-egyensúlyozó ideg) egyesülnek, és a nyúltvelőbe jutnak. Ott részben kereszteződnek, majd a talamuszon át az agykéreg halántéklebenyi területére futnak.

Az egyensúlyozás készüléke és működése

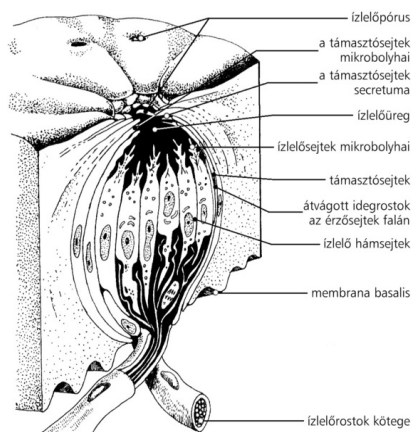
A belső fülben lévő tornácban csontos járatok indulnak ki, a tömlőcske, a zsákocska és a háromfélkörös ívjárat, mindháromba idegek lépnek be. Az idegek a két előbbi *macula statica*-nak, ill. az ampullákban a lécnak (*crista*) nevezett receptor területen végződnek. A macula támasztősejtjei között érzékhámsejtek ülnék. Ezek nyúlványai az egésztestet borító kocsonyás rétegbe nyúlnak. A réteget mészkristályok (*statolith*) vékony rétege fedi. Az ampullában egy ugyancsak kocsonyás anyagból álló *cupula* az, amelybe az érző szőrök benyúlnak.

A fej vagy a test mozgása miatt, az endolimfa tehetetlensége folytán különböző mértékben elhajlítja az ampullákban lévő cupulákat. Ez a szőrsejtekben ingerületi állapotot kelt a maculákban a le, fel, ill. az előre, hátra irányú mozgások révén változik a statolith réteg által okozott terhelés, ami ingerületet vált ki a kocsonyás rétegbe ágyazott szőrsejtekben.

Az érzékhámsejtek ingerületét a bipoláris ganglionsejtek veszik fel és a halló- egyensúlyozó ideg részeként előbb a nyúltvelőbe térnek. Innen a kötegek (*tractus*) többfelé vezetnek, így a kisagyvelő lebenyébe, a szemmozgató idegek ducaihoz, a gerincvelői mozgatóidegek magjaihoz és az agykéreghez fut be a test egyensúlyi helyzetéről impulzus. Mindez együtt az állás- és mozgás koordinációhoz, valamint a szemmozgások beállításához is ad információt.

10.3. Az ízlelés szerve

Az ízlelés szervének (*organum gustus*) végkészüléke, a nyelv, gomba-, körülárkolt és leveles szemölcsök nyálkahártyájában, valamint helyenként az ínyvitorla, a garat és a gégefedő nyálkahártyájában található ízlelőbimbók. Az ízlelőbimbók szerkezete a 20. ábrán látható.



20. ábra: Az ízlelőbimbó szerkezete (Forrás: Internet, I1)

Az ízlelőbimbók a hámban világos színük alapján jól látható, hagyma alakú képletek (21. ábra). Vaskos támasztósejtekből és azok között szorosan egymáshoz fekvő, karcsú neuroepithel sejtekből áll. Az érzékhámsejtek közepe orsó alakú, benne a mag helyeződik. Pálcika alakú, spirális nyúlványának szabad végén vékony, merev szőrszerű nyúlványokvannak. Alapjukhoz az *arcideg* (VII.), a *nyelvgarat-ideg* (IX.), és a *bolygóideg* (X.) rostjai térnek. A támasztósejtek a szőrsejtek fölé borulnak, és az ízlelőbimbó fölött kicsi üreget alakítanak ki, amelyből kis nyílás vezet a hám külső felületére. A nyálban oldódó ízanyagok a póruson át jutnak a szőrsejtek felületére. A kialakuló receptorpotenciált a három agyideg (VII. IX. és X) afferens rostjai szállítják a nyúltvelő ízlelőmagjába. Innen a limbikus rendszerbe, a hipotalamuszba és a thalamuszba futnak. A thalamuszból az agykéregbe jutó információk válnak tudatossá.

A receptor hámsejtek négyféle ízt érzékelnek: savanyút, sósat, édeset és keserűt. Az édes és a sós íz a nyelv hegyén, a savanyú és a keserű a nyelv gyökerén levő receptorok útján jut az agyvelőbe. Az ízérző reflexek révén háziállataink a táplálékfelvételhez, az emésztéshez szükséges nedvek termelését reflexes úton is szabályozzák.

10.4. A szaglászerve

Azokban az állatokban, amelyek környezetükben „arcérzékelésükkel” tájékozódnak (madarak, főemlősök, ember), a szaglásszerv gyengén fejlett. Ezeket „gyenge szaglászú” (*mikrosmaticus*) állatoknak nevezzük. A macska kivételével a legtöbb emlősállat szaglóérzéke fejlett. A táplálék-keresésben, a zsákmányszerzésben, a környezet felőli tájékozódásban, a nőtény felkeresésében, is elsődleges szerepe van. Ezek a „jó szaglászú” (*makrosmaticus*) állatok, amelyeknek látás- és hallásérzékelése (ló, kutya) is jól fejlett, és részt vesz környezetértékelésben is.

A szaglász receptorai a felső orrjárat szagló nyálkahártyájában (*regio olfactoria*) vannak. A terület nagysága állatfajonként különböző, a rostacsont, a felső orrkagyló hátulsó felének, a középső és alsó orrkagyló hátulsó egyharmadának tájékára terjed ki.

Nagysága emberben 5, macskában 4, airedale terrierben 83,5, német juhászkutyában 150–170 cm². A szaglóhámsejtek száma emberben 20 millió, kutyában 200 millió.

A szagló nyálkahártyát többrétegű szaglóhám fedi, amely *basalis sejtekből*, magas, sárgásbarna pigmentet tartalmazó, henger alakú *támasztósejtekből* és az általuk övezett *szagló hámsejtekből* áll. A szagló hámsejtek primer érzékhámsejtek „kihelyezett”, módosult bipoláris idegsejtek. Egy vastag, szőr alakú, dendritikus nyúlványuk van, amely a támasztósejtek között a felületre tör, és ott kis gömböcskékben, szaglóbunkókban végződik. A gömböcskéből 20–25 db szaglószőr ered, amely a hámot borító rétegbe van ágyazva. A szaglósejtek centrális irányú neuritjai szaglórостokká egyesülnek, amelyek a rostacsont lyukain át a koponyaüregbe, a szaglóhagymába térnek. A szagingert olyan illó anyagok molekulái keltik, amelyek oldódnak a hámot borító, lipoidokban gazdag szerózus nyálkarétegben. A szájüregbe került anyagok (pl. feromonok) szagának érzékelésére alkalmas a *Jacobson-féle szerv*. Falát vakon végződő, cső alakú nyálkahártya béleli, amely az orr- és a szájüreggel is közlekedik.

Az ingerületi állapotba jutó szaglósejtek akciós potenciáljai a sejtek axonjaiban – amelyek a rostacsont lyukain haladnak át – a szaglóhagymába (*bulbus olfactorius*) jutnak. Ezek alkotják az I. agyidegpárt (*nervus olfactorius*). Itt szinaptikus kapcsolat alakul ki a köztes átcsatoló sejtekkel és a koponyaalapi terület ősi szaglómezőjébe, valamint a limbikus rendszerbe sugárzó idegekkel.

10.5. A tapintás szerve

A tapintás szervének (*organum tactus*) exteroceptorai elszórtan a bőrben, egyes nyálkahártyákban, s a kötőhártyában fordulnak elő. Különösen gazdag receptorokban az ujj- és talppárnák bőre.

A mechanoreceptorokból a gerincvelő és az agyvelőidegek érző rostjai vezetnek el az afferens ingerületet a testfelület legnagyobb részéről. A bőr mechanoreceptorainak biológiai szerepe a közvetlen külső környezet érzékelése, s ezzel a vázizomreflex keltése. Az agyban nyugtató, kellemes hatású opiátok (endorfinok) felszabadulásával jár a bőr simogatása.

Az ivarszervek nyálkahártyájában, különösen a makkon és a csiklón található kéjtestecskék (*corpora genetalia*) által keltett kényeztet a párzási reflexek folyamán a hormonális készletet erősítik, s ezzel elősegítik a megtermékenyülést (Fergusson reflex).

A kötőhártyában, a száj, nyelőcső, végbél, hüvely, tőgybimbócsatorna nyálkahártyájában lévő receptorok a külső mechanikai ingereket érzékelve a káros ingerek elhárítására reflexeket indítanak be (pislogás, hányás stb.).

11. A MOZGÁS KÉSZÜLÉKÉNEK FELÉPÍTÉSE ÉS MŰKÖDÉSE

A mozgás készüléke a **csontrendszerből**, **izomrendszerből** és a csontok összeköttetéseit biztosító **ízületekből**, **porcokból** és **szalagokból** áll. A mozgás passzív szervei a csontok, aktív szervei pedig az izmok. A csontok és izmok működését ún. járulékos szervek segítik.

11.1. A csontok feladata, alkotói

A csontok (*ossa*) sárgásfehér, kemény és rugalmas részei a szilárd belső váznak.

Feladataik:

- szilárd vázat alkotnak, megszabják a test alakját, nagyságát
- testüregeket képeznek, védik az üregekben lévő lágy szerveket
- csontvelő révén részt vesznek a vérképzésben
- a szervezet ásványianyag (Ca, P) háztartásában tárolóterek szerepét töltik be.

A csontok keresztmetszetén külső kéreg- és belső szivacsos állományt különítünk el. A kéregállomány számos kis csatornát rejt magában (*Havers és Volkmann csatorna*) a csontot építő sejtek táplálására. A szivacsos állomány vékony gerendácskákból, lemezecskékből és csövecskékből áll. A csont állományában a mindenkori igénybevételnek megfelelő csontgerendázat-rendszer jön létre. A csontok az igénybevétel szerint folyamatosan átépülnek, szilárdságuk változik.

A csontokat osztályozhatjuk:

- Alakjuk szerint (lapos-, rövid- és hosszúcsontok)
- Helyeződésük szerint (vázcsontok és szabadcsontok)
- Testrészek szerint (fej-, törzs-, végtagok csontjai) (*ld. 5. ábra*)
- Szerkezetük szerint (tömött, szivacsos, üreges csontok)
- Fejlődésük szerint (elsődleges vagy kötőszöveti és másodlagos vagy porc által megelőzött csont)
- Számuk szerint (állandó- és számfeletti, páros- és páratlan csontok)
- Élettani rendeltetésük szerint (idegi- és zsigeri csontok)

A csontok szerves- és szervetlen anyagokból állnak. A szerves anyagok összességét általában **csontenyvnek** vagy **osseinnak**, a szervetlen anyagok együttesét **csontföldnek** nevezzük. A csontenyv sósavas főzéssel, míg a csontföld égetéssel nyerhető ki. A csontállomány 35-55%-át az ásványi sók, 25-45%-át a víz, 20%-át a szerves alapállomány adja. A csontok rugalmasságát szerves anyagai, szilárdságát szervetlen anyagai adják. Az ásványi sók és a víz aránya az életkortól függően változik: fiatal korban a csont kevesebb ásványi sót és több vizet tartalmaz. Idősebb korban a csontok merevebbek, törékenyebbek. A kötőszöveti rostok közé lerakódott szervetlen anyagok legnagyobb része, 85%-a hidroxil-apatit, a többi 10%-a kalciumkarbonát, 5%-a egyéb (Ca-, Na-, K- és Mg-só). A szerves alapállomány 95%-a kollagén, a többi mukopoliszacharid és szerves sav.

A csontok rugalmassága, ellenállása a nyomó-húzóerővel kb. akkora, mint az ólomé vagy kétszer akkora, mint a fáié.

11.2. A csontok fejlődése és a csontosodás

A csont az embrionális kötőszövetből **direkt** vagy **indirekt** úton fejlődik.

A **direkt** fejlődésű csontnál a kötőszövetben magában csontképző, **osteoblast** sejtek közreműködésével alapállomány jön létre, amelybe mészsók rakódnak le. Azokat a helyeket, ahol a csontképző sejtek kis csoportokban megkezdik működésüket, csontosodási pontoknak nevezzük. Főleg a felületeken keletkeznek így csontok közvetlenül a kötőszövetből (pl.: a koponyatető csontjai), ezért ezeket kötőszöveti vagy fedő-csontoknak nevezzük.

Az **indirekt** csontosodás esetében a csontot fejlődése helyén **porc** előzi meg. A kötőszövetből előbb porclemez fejlődik és ennek helyén alakul ki a csont. A porcban, valamint annak felületén csontosodási pontokból indítják a csontképző sejtek tevékenységüket. A porc belsejében induló csontosodást enchondrális csontosodásnak, a porc felületén induló folyamatot perichondrálisnak nevezzük. A rövid csontok fejlődésére inkább a felületi csontosodás jellemző, a hosszú csontokban a két forma együtt figyelhető meg.

Újszülöttben a „csontváz” nagyrészt még porcból áll. A csontfejlődés az ivarérettség elérése után ér véget, s ezzel befejeződik a test növekedése. Végtagokon a csontok teste csontosodik először, majd a csontvégek következnek. Így a test felől indult csontosodás és a csontvégi csontosodási folyamat határán sokáig porcsáv, majd porccsík található. A porccsík a csont hosszanti növekedésének befejeződéséig megmarad.

Csontképző sejtek nemcsak a csontban, hanem a csonthártya ún. mély rétegében is vannak. Sérülés esetén a csontszövet pótlása ezek segítségével történik. A sérült csontszövet előbb csontbontó sejtek, **oszteoklasztok** közreműködésével felszívódik, hogy helyet adhasson az újonnan termelt csontszövetnek.

Az egymással összefüggő csontok (porcok, szalagok, ízületek) a természetes csontvázat alkotják. A csontváz tagolt részeinek összessége azonban nem fogja át a test összes csontját. Vannak az állati szervezetnek a csontváztól független, ún. szabad csontja is, amelyek lágy szervekbe vannak beágyazva (pl.: a marha szívében található csontok, a marha szutyak-, a sertés ormány-csontja, a húsevők péniszcsontja).

11.3. A csontok járulékos szervei

A csontok járulékos szervei nem csontszövetből állnak, de csaknem valamennyi csonton vagy csontban megtalálhatók: **csonthártya, porc és csontvelő**.

A **csonthártya** a csont külső felületét borítja az ízületi felületek kivételével, továbbá a hosszú, csöves csontokban kialakuló velőüregeket béleli. A csonthártya a friss csontról lefejthető és idegen helyre átültethető. A csonthártyának külső rétegéhez szöveti rostok a szomszédos izmok, inak és szalagok rostállományából térnek. E kötőszövet finomabb szálai az ún. Sharpey-féle rostok alakjában, áthatolva a csonthártya mélyrétegén, a csont kéregállományának igen apró pórusain a csont állományába is behatolnak. Ezzel rögzítik az inakat, szalagokat. Az erek és idegek a csonthártyába a kötőszövettel együtt jutnak, és gazdag hálózatot alkotnak. A csonthártya mélyrétegét a sejtek gazdagsága jellemzi, különösen fiatal szervezetben. E sejtek csontképző tulajdonságuktól fogva ráarakódással növelik a csont kéregállományát. Éppen ezért, ha a csonthártyát a csontfelületről lekaparjuk, a csupasz csont előbb-utóbb elhal. A csonthártya mélyrétege az ízületi tok falában folytatódik. A csonthártyának a csontképzésen, a csontok táplálásán és a csonthiányok pótlásán kívül – dús idegellátottságánál fogva – érzékszervi funkciója is van, hisz receptorai útján állandóan izom- és mozgásérzéseket fog fel és közvetít az agyba. Az agy így a test részeinek helyzetéről és működéséről hiteles tájékoztatást kap.

A **porc** a csont kiegészítő része. A csontvégeken és széleken felületesen található, több helyen, az ízületek alkotó része. Ezen kívül egyes szervekben vázalkotó (fülkagyló, gége stb.). A porc állományát a porcszövet adja, amelyben erek és idegek nincsenek. Emiatt a porc sérülése lassan gyógyul, magának a porcnak a sérülése fájdalommal nem jár. Üvegporcot és rostosporcot különböztetünk meg. Az ízületi porc és a bordaporc – üvegporc, a csigolyák és egyéb csontok közti porc (C-alakú porc a térdhajlás ízületben, piskótaporc az állkapcsi ízületben) – rostosporc. Ezen a helyeken betétként viselkedik, egyenetlenségeket hidal át, a rázkódtatást csökkenti. A porcot kívülről (ízületi porc kivételével) porchártya vonja be, szerepe hasonlít a csonthártyához.

A **csontvelő** a hosszú (csöves) csontok velőüregében, illetve a lapos, rövid csontok szivacsos csontbelében található. Kétféle csontvelőt különböztetünk meg: vörös- és sárga csontvelőt.

A vörös csontvelő a magzati csontokban, a kifejlett állat lapos- és rövid csontjaiban, valamint a hosszú csontok végeiben található meg. Vörös vérsejteket, limfocitákat termel. A sárga csontvelő a hosszú csontok velőüregét tölti ki. Alapállománya kötőszövet, benne sok zsír halmozódik fel. Kóros körülmények közt átalakulhat vörös csontvelővé, ilyenkor ez is termel vörösvérsejteket. Idősebb korban, vagy nagyfokú lesoványodás esetén kocsonyaszerű szövetté alakul.

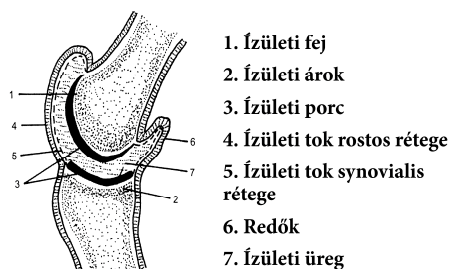
11.4. A csontok összeköttetései

A csontok összeköttetései anatómiai és funkcionális nézőpontból csoportosíthatók. Anatómiai alapon beszélünk folytonos és megszakított összeköttetésekről. Folytonos (szakadatlan) összeköttetések: kötőszövetesek, porcosak, csontosak, izmosak. Megszakított csontösszeköttetések az ízületek.

Funkcionális alapon, vagyis a csontok egymás közti kitérésük lehetősége szerint mozdulatlan és mozgékony csontösszeköttetéseket különböztetünk meg (5. táblázat). Mozdulatlan összeköttetések: a varrat, álvarrat, beékelődés, összecsontosodás. Mozgékonyak: a szalagos, porcos, izmos, ízületi összeköttetések. Az ízület vázlatos felépítését a 21. ábra szemlélteti.

5. táblázat: A csontok közötti összeköttetések funkcionális alapon (Saját forrás)

Mozgékony összeköttetés		Mozdulatlan összeköttetés		Ízületek	
Típus	Példa	Típus	Példa	Típus	Példa
Szalagos	orsó és könyök-csont között húsevőkben	Varratos	Koponya csontjai között	Egytengelyű (hengerízület)	csuklóízület
Porcos	bordaporc-bordacsonti összeköttetés	Álvarrat	Két állkapocs-csont között	Kéttengelyű	nyakszirtcsont és atlas ízülete
Izmos	Lapocka és a törzs között	Csontos összeköttetés	Keresztcsont	Többtengelyű (gömbízület)	Vállízület
		Beékelődés	Fogak		



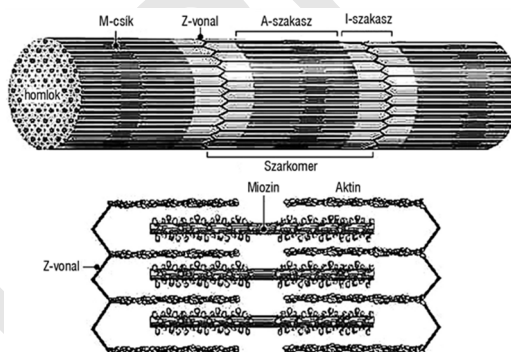
21. ábra: Az ízület felépítése (Husvéth, 2000 nyomán)

11.5. Az izomrendszer felosztása, az izmok működése

Az izomtan (*myologia*) az izmokkal foglalkozik, amelyek összességükben az izomrendszert alkotják. Legjellegzetesebb sajátosságuk az összehúzódási képesség, a rugalmasság, az ingerlékenység és az idegszövetnél valamivel kisebb mértékű ingerületvezetés.

Az izmok a mozgás aktív szervei, összehúzódva a mozgás passzív szerveit, a csontokat, mint egy- vagy kétkarú emelő mozgatják, az ízületeket működtetik. Az izmok ezenkívül viselik a test súlyának egy részét is, fenntartják az egyensúlyi helyzetet, a nagy testüregek falát képezik, és segítik egyes belső szervek működését (hasprés, légzés), végül meghatározzák a test idomainak alakját, nagyságát és körvonalait is. Az izmok a test tömegének nagy részét (36–45%-át) alkotják; számuk mintegy 200–250. Nagyonbbrészt párosak, néhány izom páratlan. Az izomszövet morfológiai és funkcionális szempontból sima-, harántcsíkolt- és szívizomra osztható. A simaizomszövet a csöves szervek (bél, erek) falak kialakításában vesz részt, a szívizom pedig a szív falát alkotja. Mindkettőre automóm működés jellemző.

A mozgásban a harántcsíkolt izom játszik szerepet a továbbiakban ennek felépítéséről és működéséről lesz szó. Az izmok összehúzódásra képes, aktív része az izomhas, harántcsíkos izomrostokból álló izomszövet, amely akarattól függően működik; passzív része az ín (*tendo*) kevésbé rugalmas, kollagénrostokból épül fel. Az izomsejtek több cm hosszúra nyúlt finom hengeres képződmények, amelyeket egy hüvely izolátorként vesz körül. A sejthártya alatt az izomsejt magvai vannak beágyazva (sokmagvú óriássejt). A sejthártyán belüli alapállományban izomrostocskák rendeződnek egymás mellett, innen az izomsejt másik neve: izomrost. a harántcsíkolt izom szerkezete a 22. ábrán látható.



22. ábra: Az izom kontraktilis fehérjéi (Forrás: Internet: I1)

Az izomrostokat finom kötőszövet veszi körül, amelyben erek és idegek térnek az izomsejthez. Több izomsejt kötőszöveti egybekapcsolásából finom izomköteg létesül. Az izomkötegek közti laza kötőszövet az izmot körülfogó kötőszöveti burokkal áll kapcsolatban. A nagyobb számú izom vagy izomcsoport közös takaróját pólyának nevezzük. A sejthártyán belüli alapállományban lévő izomrostocskák (*miofibrillumok*) a sejt keresztmetszetében vagy egyenletesen elosztva találhatók, vagy csoportokba rendeződnek.

Az izomrostocskák (*myofilamentumok*) ingerek hatására hossz tengelyük irányában összehúzódásra képesek. Jó bontású fénymikroszkóppal vizsgálva a rostocskák lefutásában egyszeres fénytörésű, *izotróp* és kétszeres fénytörésű, *anizotróp* szakaszokat látunk. Mivel az egymás mellett lévő rostocskákban az egyszeres és kétszeres fénytörésű szakaszok egymáshoz igazodva helyezkednek el, a mikroszkópos metszetekben haránt irányú csíkolttságot látunk. Az izotróp részeket egy vékony kettős fénytörésű lemez osztja ketté (Krause-féle vonal, vagy *Z csík* – (Zwischenscheibe)). Az izom működési (kontraktilis) alapegysége a **szarkomer**, amelyet oldalról a Z-csíkok határolnak.

11.6. Az izomműködés élettani alapjai

A miofibrillumok felépítésében speciális kontraktilis és szabályozófehérjék vesznek részt.

A motoros (kontraktilis) fehérjék:

- **Miozin**
- **Aktin**

A szabályozó fehérjék:

- **Troponin**
- **Tropomiozin**
- **α -aktinin**
- **Egyéb fehérjék (vinkulin, titin, stb)**

Az izomműködés alapja az egyes fehérjék kölcsönhatása. Az izomkontrakció az aktin és miozin komplex egymáson való elcsúszásán alapul.

A miozin 480 kDa molekulatömegű fehérje, amely 6 polipeptidláncból (4 könnyű és 2 nehéz) épül fel, az aktin két spirális részből egymásba fonódó fehérjeszál (F és G aktin). Minden G-alegység felületén található egy aktív kötőhely, amely a miozin kereszthidak fejecskéit képes megkötni. A tropomiozin nyugalomban 6-9 kötőhelyet takar el az aktinszálon. A troponin 3 alegysége: TnI-inhibitorikus rész; TnC-kalciumkötő rész; TnT- tropomiozinkötő rész. Az alfa-aktinin a Z-csíkot alkotja, rajta specifikus aktinkötőhelyek vannak.

A harántcsíkolt izom működése közben az egymással párhuzamosan futó aktin és miozin fehérjeszálak közelebb kerülnek egymáshoz, és egymáson elcsúsznak. A szarkomer megrövidül. Ezt segíti a miozinszál speciális felépítése és az aktinszálon lévő miozin kötőhelyek felszabadulása, s kötődése a miozin speciális fejecskéjéhez. Ez a motoros tevékenység, melynek négy fázisa van:

A motoros tevékenység fázisai:

1. **Aktiváció (megindítás)**
2. **Reguláció (szabályozás)**
3. **Kontrakció (megrövidülés)**
4. **Relaxáció (ellazulás)**

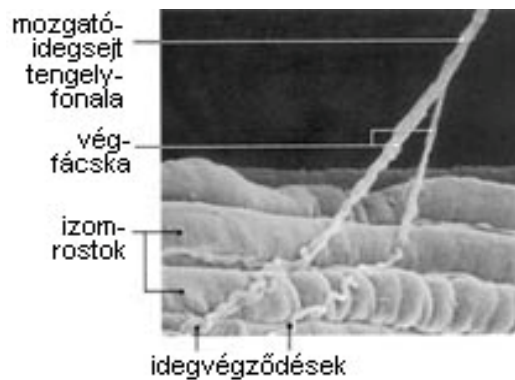
A különböző szakaszokban lejátszódó élettani folyamatok a következők:

Aktiváció

A gerincvelő motoros sejtjéből érkező **idegi ingerület** eléri az izmot, akciós potenciál keletkezik. Motoros egységnek nevezzük a neuront és a hozzá kapcsolódó izomrostokat (23. ábra). Az izmokba belépő nyúlvány finom ágakra oszlik, minden ág több izomrosthoz visz ingerületet.

A motoros véglemezben, ahol a neurilemma a szarkolemmával találkozik **acetilkolin** szabadul fel, a szarkolemma aktiválódik.

A szarkoplazmatikus retikulumban (SR) Ca^{++} szabadul fel és áramlik az intracelluláris (IC) térbe, a motoros folyamat megindul.



23. ábra: Motoros egység: neuron és a hozzá kapcsolódó izomrost (Fotó: Internet)

Reguláció

- A Ca^{++} a troponin-C-hez kötődik,
- A troponin-I által kifejtett gátló hatás megszűnik
- Aktiválódik a miozin ATP-áz enzime
- Az F-aktin felületén szabad kötőhelyek keletkeznek
- Kötődés jön létre a miozin fejek és az aktin között, ún. **kereszthidak** alakulnak ki.
- A kereszthidak elfordulnak és ezzel a vékony aktin myofilamentumot a vastag miozin myofilamentum mentén elhúzzák. A kémiai energia mechanikai energiává alakul.

Kontrakció

Ca^{++} jelenlétében a kereszthíd-ciklus folyamatosan működik. Az aktív állapotban lévő kereszthidak folyamatos működését **kereszthíd ciklusnak**, vagy csúszófilamentum mechanizmusnak nevezzük. Eredményeként a Z-csíkok a sarcomer középpontja felé elmozdulnak, ezzel az izomrostok megrövidülnek.

Relaxáció

- A Ca^{++} visszajut ATP pumpa segítségével a SR-ba (Ca^{++} akkumulációja)
- A troponin-C kötéstől felszabadul a Ca^{++} , a troponin-I visszakötődik az aktinhoz és behúzza a tropomiozint is. A további kereszthíd kötés kialakulása gátolt. A sarcomer ellazul és visszanyeri nyugalmi hosszát.

11.7. Az izomműködés energiaszférái

Pihenő fázisban a vázizmok hasznosítják a szervezet által felvett O_2 kb.50%-át, aktív izommunka esetén ez 90%-ra is nőhet, metabolikus folyamataik elsősorban az ATP gyors energiaszolgáltatására specializálódtak. A vázizmok, az aktivitás mértékétől függően **szabad zsírsavakat, ketontesteket** vagy **vérglükózt** használnak fel energiaforrásként. A szabad zsírsavak és a ketontestek a citrátkör aerob folyamatain keresztül oxidatív foszforilációval biztosítják az izommunkához szükséges ATP utánpótlást. Maximális izommunka esetén az **izomglikogén** fermentációval, anaerob úton laktáttá bomlik, miközben 2 molekula ATP szabadul fel. A tejsavas fermentáció így gyors, extra ATP energiával egészíti ki az aerob oxidáció eredményeként, a citrátkörben keletkező ATP-t. A keletkezett tejsav kis része oxidálódik, nagyobb része a májba visszajutva visszaalakul glikogénné (Cori-kör). Az izom jelentős mennyiségű **kreatin-foszfátot** (foszfokreatint) tartalmaz, ami energiatároló molekula. Ez az ADP-nek képes reverzibilis módon átadni a foszfátcsoportot a kreatin kináz enzim segítségével. A kontrakció után, az izom nyugalmi helyzetében a mitokondriumban termelődő ATP a kreatint újra foszfokreatinná foszforilálja.

A vérglükóz és az izomglikogén gyors muszkuláris energiaforrásként történő felhasználását jelentős mértékben fokozza az **adrenalin**. A működő izmok oxigénellátásának tökéletesebb biztosításához a harántcsíkolt izomzatban egy hemoglobinhoz hasonló vegyület, a **mioglobin** is hozzájárul.

Az izom összehúzódásakor hő szabadul fel. A hőtermelés már az ingerlés pillanatában megindul, és gyorsan fokozódik, ezt nevezzük **aktivációs hőnek**. A kezdeti gyors emelkedést kis fokú csökkenés, majd újabb emelkedés követi, melynek maximuma az elernyedés kezdetére esik, ez a **megrövidülési hő**. Az összehúzódás lezajlása után még percekig a nyugalminál nagyobb az izom hőtermelése, ez az ún. **megkésett hő**. A kezdeti hőtermelést az anaerob körülmények közt is létrejövő reakciókkal (ATP- és kreatin-foszfát-bomlás, valamint anaerob glikolízis) magyarázzák. A megkésett hőtermelés a biokémiai értelemben vett helyreállítási folyamatokkal kapcsolatos.

Az izmokat többféleképpen csoportosíthatjuk. Alak szerint megkülönböztetünk orsó alakú, hengeres, szalagszerű vagy legyezőszerűen kiterült, széles vagy keskeny, egy vagy kéthasú, illetve sokbahasadt, egy-, két-, három- vagy négyfejű; gyűrű-, fésű-, körte-, delta-, rombusz-, trapéz alakú, illetve négyszögletes; karcsú vagy tömérdek; fűrészes-, szíj-, nyelv alakú; egyszer vagy kétszer tollazott; egyenes vagy ferde lefutású izmot. Ezen kívül vannak még rövid és hosszú, felületese vagy mély helyeződésű, illetve rejtett fekvésű izmok. Élettani működés szerint beszélünk hajlító-, nyújtó-, közelítő-, távolító-, borintó-, hanyintó-, emelő-, levonó-, tágító-, összehúzó izmokról. A csontvázizmokat testtájak szerint szokás csoportosítani: a fej-, a törzs-, és a végtagok izmairól beszélünk. A vázizmokon kívül a test egyes részein a bőr alatti izomlemezeket bőrizmoknak hívjuk.

Az izmok működés közben többirányú kitérést is végezhetnek egy időben. Ilyenkor az egyiket főműködésnek, a többit az izom mellék működésének nevezzük. Az ellentétes működésű izom csoportot antagonistáknak, az azonos működést támogató izomcsoportot szinergistáknak mondjuk.

Az izomrostok elektromos tevékenységének vizsgálata és rögzítése grafikus módszerrel az **elektromiográfia**. A mérést nyugalmi állapotban és erő kifejtése alatt is elvégzik. A vizsgálat során érzékelő tűket szúrnak az izomba, hogy felvegyék az izom elektromos jeleit, amelyeket oszcilloszkópon jelenítenek meg. A vizsgálattal lehetővé válik a központi idegrendszer (agy, gerincvelő) és a perifériás idegek sérüléseinek (távolabb futó idegek, ideg- és izomösszeköttetések) megkülönböztetése, valamint az idegek ingerületvezetési sebességének a mérése.

11.8. Az izmok segítő szervei

Az izmoknak vannak nem izomszövetből álló részei is, melyek az erőátvitelben, a súrlódások csökkentésében, vagy a testi rázkódtatások enyhítésében töltenek be fontos szerepet. Ilyenek: az **inak**, **ínhüvelyek**, **nyálkatömlők**, **íncsontocskák** és **izompólyák**.

Az **inak** az izomvégeken lévő fehér, selyemfényű, kissé lapított hengeres kötegek vagy lemezek. Tömött, rugalmas kötőszövetből állnak, erőátvivő szerepet töltenek be az izmok és a csont között. A korai kifáradástól mentesítik az izmot.

Az **ínhüvelyek** a köteges inakat csőszerű zsákok alakjában veszik körül. Ott alakultak ki, ahol az inak csontokon siklanak át és súrlódásnak, vongálódásnak vannak kitéve. Üregükben az ízületi nedvhez hasonló nyúlós folyadék található. Az ínhüvely az ízületi tokhoz hasonlóan külső rostos és belső szinoviális rétegből áll.

Lényegében hasonló védelmi berendezés jelentenek kitett csontfelületeken, ín és csont vagy ín és bőr között, a **nyálkatömlők**, melyek kispárnaként helyezkednek el kiugró testrészeken az inak, izmok és a csont között.

Az **íncsontocskák** vagy **egyenítőcsontok** rendszerint az inak törzsében vannak ágyazva ott, ahol az irányváltoztatás miatt az ín nagyobb nyomásnak, súlyviselésnek van kitéve, vagy ahol az ízületi felület megnagyobbítására, egyben ín tapadására van szükség.

Az **izompólyák** a testfelületen vagy az izomcsoportok mélyén helyezkednek el, rugalmas takarók vagy sövények. Az izmokat bevonva, csoportokat átfogva az izmok működését támogatják.

12. AZ EMÉSZTŐRENDSZER FELÉPÍTÉSE ÉS MŰKÖDÉSE

12.1. Az emésztőkészülék feladata

Az állatok szervezetük fenntartásához, az anyagcseréjükhöz, a növekedéshez és a termeléshez szervetlen és szerves anyagokat igényelnek. Ezeket az anyagokat a táplálkozás során takarmány formájában veszik fel. A takarmányban lévő tápanyagok zöme azonban olyan nagy molekulájú vegyület, amelyeket a szervezet közvetlenül nem képes hasznosítani. Szükséges, hogy a takarmányból felvett összetett vegyületek olyan kis molekulájú anyagokká bomoljanak le, amelyek felszívódhatnak, ezt követően pedig bekapcsolódhatnak az állatok közbülső (közti) anyagcseréjének reakcióiba. A takarmányból felvett nagyobb tápanyag-molekulák bontását eredményező folyamat az **emésztés**, amely az állatok emésztőrendszerében megy végbe.

A takarmány nagyobb egységeinek bontása **fizikai**, **kémiai** vagy **mikrobiológiai** úton történhet. A fizikai feltárás a takarmány durvább részeinek aprítását és az egyes tápanyagok oldását jelenti, szerepe főleg előkészítő jellegű. A kémiai feltárás során a takarmány összetett vegyületei az emésztőcsőhöz tartozó mirigyek által termelt váladékok enzimeit, illetve a takarmánnyal bejutott enzimek segítségével kisebb molekulákká esnek szét. Ha a tápanyagok bontásában szerepet játszó enzimeket az emésztőcső különböző szakaszaiban élő mikroszervezetek termelik, mikrobiológiai feltárásról beszélünk. Ennek a folyamatnak elsősorban olyan növényi eredetű tápanyagok (rostok) feltárában van jelentősége, amelyek bontására a magasabb rendű állati szervezet nem képes. A táplálék felvételét, feldolgozását, a szervezet számára szükséges anyagok felszívását, valamint a fel nem használt anyagok kiürítését az emésztőkészülék végzi.

Az emlős háziállatok emésztőcsöve akár morfológiai, akár funkcionális szempontból jelentősebb eltéréseket mutat, mint más szervek esetében ez tapasztalható. Ezek a jelentős különbségek elsősorban az eltérő táplálkozási viszonyokkal függnek össze. A házi emlősállatokat a táplálkozás módja szerint **húsevőkre**, **növényevőkre**, illetve **mindenevőkre** csoportosítjuk. Az emésztés különbözőségét tekintve két alaptípusnak a húsevőket és a növényevőket tekinthetjük, míg a mindenevőket a két előző típus kombinációjaként foghatjuk fel. Az egyszerű gyomrú húsevők alkalmasságukon, naponta egyszer-kétszer (vagy esetleg csak hetente egyszer), általában nagy energiatartalmú táplálékot fogyasztanak, a táplálékfelvételek között hosszabb időszakok telnek el. Ennek megfelelően az emésztőcsőhöz kapcsolódó legtöbb mirigy is időszakosan működik, az emésztőkészülék egyszerű, a bél pedig viszonylag rövid. Ha a húsevőket (macska, kutya) a nekik megfelelő természetes táplálékkal etetjük, szinte teljes egészében a vékonybél emésztőfolyamatai szolgáltatják az életfolyamatokhoz szükséges tápanyagokat. A vastagbélnek a táplálékok lebontásában és felszívódásában jelentéktelen szerepe van.

Az állati eredetűekkel szemben a növényi táplálékok azonos tömegben kisebb energiatartalommal rendelkeznek. Így, ha a növényevő állatok energiaszükségletüket biztosítani akarják, nagyobb mennyiségű táplálékot kell elfogyasztaniuk, mint a húsevőknek. Egy természetes körülmények között (legelőn) tartott kérődző például naponta 8 órát táplálkozik, emellett még csaknem ugyanennyi időt tölt kérődzéssel. Ez a táplálkozási mód így lényegében együtt jár az emésztőtraktus mirigyének folyamatos szekréciójával és az emésztőkészülék izomzatának állandó működésével. A növényi eredetű takarmányok energiatartalmának jelentős részét alkotják olyan összetett vegyületek (rostok), amelyek bontására a magasabb rendű állati szervezet enzimszerve nem alkalmas. Az emlősök emésztőcsövében élő mikroszervezetek ugyanakkor rendelkeznek ezekkel, így a növényi rostok az előgyomrokban, valamint a vastagbélben a mikrobák enzimek segítségével olyan kis molekulájú anyagokká alakulhatnak, amelyeket a gazdaszervezet energiaforrásként hasznosítani tud.

Minthogy ez a mikrobás bontás (*fermentáció*) hosszabb időt vesz igénybe, a növényevőállatok emésztőkészülékében olyan tágas szakaszok találhatók, ahol az elfogyasztott takarmányból álló tartalom hosszabb időt tölthet. Kérődzők esetében ez a szakasz az előgyomrokra (bendő, recés, szátrétű), valamint a vastagbélre, lóban pedig a vakbélre és a remesebélre korlátozódik. Ennek eredményeként a kérődzők hatalmas előgyomorral rendelkeznek, lóban viszont a vakbél és a remesebél befogadóképessége jelentősebb. Növényevőkben a táplálék megemésztésének és felszívódásának biztosítója a hosszú bélcső is.

Az emésztőkészülék szerkezetét és működését tekintve a sertés, mint mindenevő, a növényevők és a húsevők között helyezkedik el. Ennek megfelelően jól alkalmazkodik akár a növényi, akár az állati eredetű takarmányok emésztéséhez.

Mivel az emésztőkészülék üregét a külvilág betüremkedéseként is szokták emlegetni, könnyen elfogadható, hogy nyálkahártyája valamiféle **védőgát** szerepet játszik, meggátolja a takarmányban található toxikus anyagok, valamint káros mikrobák szervezetbe kerülését. Ezenkívül az emésztőcső falában lévő speciális sejtek, sejtcsoportosulások a szervezet legnagyobb **belsőelválasztású tevékenységét** végzik, más szóval az apparátus termeli a legnagyobb mennyiségű hormont.

12.2. Az előbél anatómiai felépítése

Az emésztőkészülék a szájnyílással kezdődő és a végbélnyílással végződő hosszú csőből (emésztőcső) és a cső mentén elhelyezkedő járulékos mirigyekből (nyálmirigyek, máj, hasnyálmirigy) áll. Az emésztő készüléket anatómiai felosztását a 6. táblázat tartalmazza.

6. táblázat: Az emésztőkészülék felosztása (Saját forrás)

Emésztő csatorna			Járulékos mirigyek	
Előbél	Középbél	Utóbél	Nyálmirigyek	Emésztő mirigyek
Szájüreg	Epésbél	Vakbél	Fültőmirigy	Máj
Garatüreg	Éhbél	Remesebél	Áll alatti nyálmirigy	Hasnyálmirigy
Nyelőcső	Csípőbél	Végbél	Nyelv alatti nyálmirigy	
Gyomor				

12.2.1. Szájüreg

A szájüreg feladata a táplálék felvétele, mechanikai aprítása, benyálazása és falattá alakítása. A ló kivételével a levegőt is képes bevezetni a garaton át a gégebe. A nyelven lévő ízlelőbimbók révén érzékelési funkciót is betölt. A szénhidrátok bontása révén a szájüregben már elkezdődik az emésztés.

A szájüreg bejárata a szájrés, melyet az ajkak kereteznek. Az ajkak a szájzugban lévő ereszték révén találkoznak. A ló és a juh ajkai hosszúak és mozgékonyak, ezek az állatok az ajkaikkal szedik fel a takarmányt. A szarvasmarha és a sertés a nyelvvel, a húsevők a fogaikkal segítik a takarmány felvételét. Az ivás és a szopás szintén az ajkak használatával történik. Az állatok felső ajka általában összenő az orr hegyével, így jön létre szarvasmarhában a fényszáj vagy szutyak, sertésben az orrkorong, vagy turokarima, húsevőkben és juhban pedig az orrtükr.

A szájüreget a fogsorok íve két részre osztja, kívül a patkó alakban görbült szájtornác, a fogsoríveken belül pedig a tulajdonképpeni szájüreg található. A nyelv a tulajdonképpeni szájüreget két részre osztja, nyelv feletti és nyelv alatti részre.

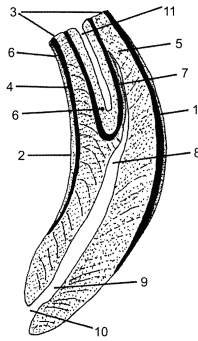
A szájüreget a benne lévő szervekkel együtt – a fogak kivételével – többrétegű el nem szarusodó laphámmal borított nyálkahártya fedi. Dorsalisán a kemény szájpadlás határolja, melyen haránt-irányban a nyálkahártya ívelt redőket hoz létre. Ezek az ún. szájpadlépcsők, melyek nyeléskor a falat kiesését akadályozzák meg. A kemény szájpadlás a lágy szájpadlásban vagy ínyvitorlában folytatódik. Az ínyvitorla a szájüreg hátulsó, mozgékony fala. Lóban meglehetősen vastag, a levegő nem tudja megemelni, ezért a ló mindig az orrán keresztül lélegzik. Nyeléskor megemelkedve zárja az orrüreg garat felőli nyílásait, a hortyogókat. A szájüreg két laterális (oldalsó) falát a pófák, ventrális falát pedig a szájfenék adja, kijárata pedig a garatszoros. A szájüreg szervei közé tartoznak a nyálmirigyek, a fogak és a nyelv.

A **nyelv** mozgékony, izmos szerv, mely elsősorban a rágásban, a falat formálásában és a nyelésben vesz részt. A rajta található ízlelőbimbók révén az ízérzékelésben is szerepet játszik. Három része van: gyökere, teste és hegye, ezek élesebb határok nélkül mennek át egymásba. A nyelvnek csak a hegye mozgékony, testét és gyökerét izmok és jellegzetes nyálkahártya kettőzet, a nyelvfehérje rögzíti. Dorsalis felületén található a nyelv háta, melyen kérődzőkben ovális alakú nyelvhati dudor emelkedik ki. Kétféle nyálkahártya különíthető el a nyelv dorsalis felületén: a nyelv gyökerén tüszős nyálkahártya van apró kis nyiroktüszőkkel, testén és hegyén pedig szemölcsös nyálkahártyát találunk. Alakjuk alapján négyféle szemölcsöt különböztetünk meg: a fonál alakú szemölcsök elszarusodott, hosszúkás kiemelkedések, melyeknek mechanikai szerepük van, a falatnak az állat szájából való kicsúszását akadályozzák meg. A gomba alakú, levél alakú és körülárvolt szemölcsök felületén, illetve mélyedéseiben ízlelőbimbók találhatók.

A **nyálmirigyek**: a szájüreg nyálkahártyájában **nyálkatermelő mirigyek** találhatók, melyek váladéka a szájüreg falát sikamlóssá teszi. Emellett a szájüregen kívül, annak falában nagyobb méretű nyálmirigyek találhatók, melyek kivezető csöveiken keresztül kapcsolatban állnak a szájüreggel. Három pár nyálmirigyet különböztetünk meg, melyeket helyzetük alapján neveztek el: **fültőmirigyek**, áll alatti nyálmirigyek, nyelv alatti nyálmirigyek.

A **fültőmirigyek** a fültő alatt elhelyezkedő, szerózus váladékot termelő mirigyek, melyek az általuk termelt nyálát a 3. zápfog magasságában elhelyezkedő apró kis szemölcs nyílásán keresztül a száj tornácba ürítik. Az **áll alatti mirigyek** az atlasz és a nyelvcsont teste között, a **nyelv alatti mirigyek** pedig a szájfenéken lévő nyálkahártya redőjében elhelyezkedő, szeromucinosus váladékot termelő mirigyek. Kivezetőcsöveik a szájfenéken, az ún. nyálmedencében elhelyezkedő éhszemölcsön nyílnak.

A **fogak** az arckoponya csontjainak ún. alveolusaiba csapszerűen ékelődnek be. A táplálék megragadása, aprítása mellett védekező-támadó fegyverként is szolgálnak, s részt vesznek a foghangok képzésében is. A fogak részei: a gyökér, mely a csontok fogmedrébe (alveolusaiba) csapszerűen ékelődik be, az alveolusból kiálló rész, a korona és a kettő határán elhelyezkedő nyak, melyre a szájüreg nyálkahártyája íny formájában húzódik rá. A fog belsejében található a felfelé vakon végződő fogüreg, melyet az erekkel és idegekkel átszőtt laza kötőszövet, a fogbél tölt ki. Az üreg lefelé a gyökércsatornában folytatódik, mely egyes fogtípusoknál tág marad, az ilyen fogak állandóan nőnek (24. ábra). Alacsonyabb rendűekben ún. szarufogak alakulnak ki, míg a házi emlősökre a dentinfogak jellemzőek. A dentinállomány kötőszövetes eredetű és a fogak fő tömegét alkotja. A koronán erre borul rá a hám eredetű zománcállomány, a gyökéren pedig az ugyancsak kötőszövetes eredetű cementállomány.



24. ábra: A ló metszőfoga (Forrás: Húsvéth, 2000)

1. az ajkak felé tekintő felület, 2. a szájüreg felé tekintő felület, 3. rágólap, 4. zománcállomány, 5. dentinállomány, 6. cementállomány, 7. zománcbetüremkedés, 8. a fog ürege, 9. gyökércsatorna, 10. a csatorna nyílása a gyökér csúcán, 11. kupa.

A fogak típusai

Metszőfogak (dentes incisivi, jelük I): a táplálék megragadására, leharapására, s részben annak feldarabolására szolgálnak. Kard alakban görbültek, egy gyökerűek. Számuk a fogképletben (ld. később) lóban, sertésben, húsevőkben alul és fölül egyaránt 3-3 (összesen 12). A fogakat a mediánsíktól indulva külön számozzuk és nevezzük el: I1 = fogófog, I2 = középfog, I3 = szegletfog. Kérődzőkben fölül metszőfogak nincsenek, alul viszont 4-4 található (I1 = fogófog, I2 = belső középfog, I3 = külső középfog, I4 = szegletfog). A házinyúlban úgynevezett duplicident fogazatot találunk. A metszőfogak száma összesen hat, fölül 2-2 metszőfog látható, de ezek a fogak nem egymás mellett, hanem egymás mögött helyeződnek, alul pedig 1-1 metszőfog helyeződik el.

Szemfog, ebfog vagy agyarfog (dens caninus, jele C): a kérődzőkben, a kancában és a nyúlban hiányzik, a többi fajnál száma alul és felül is 1-1. Hátrafelé íveltek, rágófelületük nincs, jellegzetes elhegyesedő alakúak. A sertésben gyökércsatornájuk tág ezért folyamatosan nőnek, az alsó fogíven lévőek hossza a 16 cm-t is elérheti.

Zápfogak vagy örlőfogak két típusát különíthetjük el:

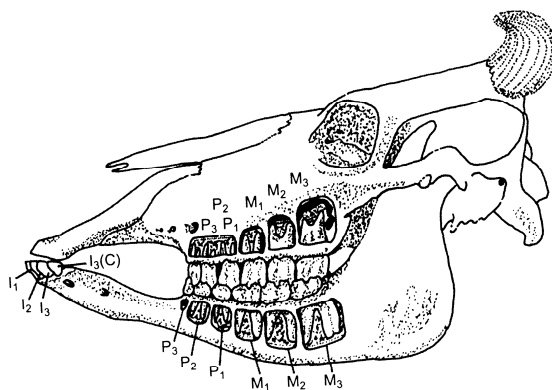
- **előző zápfogak** (dentes praemolares, jelük P, számozásuk előlről hátrafelé: P3, P2, P1), melyek kétgyökerűek és váltódnak
- a háromgyökerű hátulsó vagy **valódi zápfogak** maradó fogakként hasadnak ki (dentes molares, jelük M, számozásuk előlről hátrafelé: M1, M2, M3). Számuk az egyes fajoknál változó (ld. fogképletek).

Az előzápfogak előtt sertésben és kutyában **farkasfog** (dens lupinus, jele: L) is kifejlődhet.

Az egyes állatfajok fogainak rendeződését és számát olyan fogképletekben lehet legjobban szemléltetni, amelyekben a törtvonal felett a felső, az alatt pedig az alsó fogsor fogainak jeleit tüntetjük fel (csak az egyik oldalon, mert szimmetrikus a jobb és a bal fogsor) (7. táblázat).

7. táblázat: Fogképletek (Forrás: Húsvéth, 2000)

Állatfaj	Fogak száma	I	C	L	P	M
Ló	(mén) 40	3	1 (0)		3	3
	(kanca) 36	3	1 (0)		3	3
Kérődzők	32	0	0		3	3
		4	0		3	3
Sertés	44	3	1	1	3	3
		3	1	1	3	3
Kutya	42	3	1	1	3	2
		3	1	1	3	3
Házinyúl	28	2	0		3	3
		1	0		2	3
Ember	32	2	1		2	3
		2	1		2	3



25. ábra: A szarvasmarha maradandó fogai. (Forrás Húsvéth, 2000)

A metsző- és előzáfogakat ún. tejfogak előzik meg, melyek az alattuk fejlődő maradandó fogak kihasadásakor esnek ki. A 25. ábra a szarvasmarha maradandó fogait mutatja. Az elő- és utózáfogak rágólapjának alakulása szerint különítjük el a fogazattípusokat. Húsevőknél a záfogak felületén kúpszerű kiemelkedések, tarajok láthatók (tépőfogazat), mindenevőkben tompa gumók alakulnak ki (zúzó fogazat), növényevőkben alacsony zománcrédek jönnek létre (zománc-redős fogazat). A redők kérődzőknél jellegzetes félhold alakban görbültek.

12.2.2. Garatüreg

A garat (*pharynx*) a szájüreg mögött található, némileg a gőzhajó szellőzőkürtőjéhez hasonló alakú, tölcészerűen szűkülő, izmos falú cső. Mivel az orrüreg is ide nyílik, így a lég- és emésztő utak a garatban egymást keresztezik. A garatnak három páratlan és négy páros nyílása van. Páratlan nyílásai:

- a garatszoros, mely a szájüregből a garatüregbe vezetőnyílás,
- a nyelőcső bejárata,
- a gége bejárata.

Páros nyílásai:

- a hortyogók, melyek dorsalisán helyezkednek el, az orrüreg nyílásai a garatüregbe,
- az Eustach-féle fülkürtők, melyek a garatüregt a dobüreggel (középfül) kötik össze.

A garat falában elhelyezkedő garatfűző izmok nyeléskor összehúzódva a falatot a nyelőcsőbe juttatják. Az orr- és szájüreg nyálkahártyája a garat falára is ráhúzódik, nyálkamirigyeket és nyiroktüsző-halmazokat (mandulák) foglal magába.

12.2.3. Nyelőcső

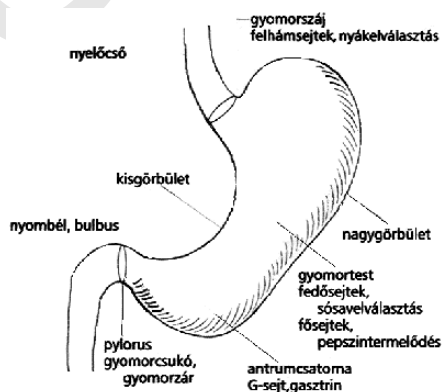
A nyelőcső (*oesophagus*) a falatot a garattól a gyomorig továbbítja hullámszerű (perisztaltikus) mozgása révén. Izmos falú, cső alakú szerv, melynek három szakaszát különböztetjük meg. A nyaki szakasz a nyelőcső nyílásával veszi kezdetét, majd baloldalra térve a bal torkolati barázda mélyén halad a mellkas felé. A mellkas bejárata előtt ismét középre kerül, és a légcső fölött lép be a mellüregbe. A mellkasi szakasz a mellüregben, a gátorközben helyezkedik el, majd áthalad a rekeszen is. Innentől kezdődik a hasi szakasz, mely rövid lefutás után a gyomorba torkollik.

A nyelőcső szöveti szerkezete a csöves szervek felépítésének megfelelően alakul. Nyálkahártyájának legbelső rétege többrétegű laphám, általában halvány rózsaszínű, hosszanti redőket alkot. A redők biztosítják tágulékonytáát a falat haladásakor. Üres állapotban keresztmetszete csillag alakú. A nyelőcsőn három olyan szakaszt találunk, ahol a keresztmetszete szűkebb. Az első szűkület mindjárt a bejáratnál, a gége fölött található, a második a mellüregben van, ahol a légcső két főhőrgőre ágazik (bifurkáció), és emiatt a főhőrgők között áthaladó nyelőcsőnek kisebb hely marad, a harmadik pedig az a terület, ahol a nyelőcső áttöri a rekeszt.

12.2.4. Gyomor

A gyomor (*ventriculus*) az előbél utolsó szakasza, a hasüreg bal oldalán elhelyezkedő, görbült, zsákszerű tágulat (26. ábra). Falának felépítése a csöves szervekre jellemző szerkezetű: belül nyálkahártya béleli, alatta simaizomszövetből izomréteg van, kívülről pedig savóshártya borítja.

Két nyílása van, cranialisan beleszájadzik a nyelőcső, caudalisan pedig belőle folytatódik a középbél első szakasza, az epésbél. Elülső nyílása a **gyomorszáj (cardia)**, a másik pedig a **gyomorvég (pylorus)**. A gyomor nyílásait gyűrű alakú záróizom zárja be. A gyomorszáj és a gyomorvég között van a **gyomor teste (corpus)**, melynek legmélyebb részét nevezzük a **gyomor alapjának (fundus)** vagy fenekének. A két nyílást összekötő szélek közül a rövidebb a kis görbület, a hosszabb a nagy görbület (26. ábra).



26. ábra: Az emésztőrendszer felső részének felépítése (vázlatos rajz) (Forrás: I9)

A gyomor alakja, valamint a gyomor nyálkahártyájának szerkezete állatfajok szerint különbözik egymástól. Csoportosíthatjuk az állatok gyomrát az **üregok száma szerint**, így megkülönböztünk **együregű** (üregok egységes) és **többüregű** (rajta több tágulatot, kiöblösödést találunk) gyomrú állatfajokat.

Az együregű gyomrú állatokat az állattenyésztési gyakorlatban **monogasztrikus** állatoknak hívjuk, a többüregű gyomrú állatok a **kérődzők**.

A másik csoportosítás a gyomor **nyálkahártyája szerint** történik, ez alapján **egyszerű** és **összetett** gyomorról beszélünk. Az egyszerű gyomor falát a gyomorszájától kezdve mirigyeket tartalmazó egyrétegű hengerhám borítja (ilyen a gyomra a húsevőknek és az embernek). Ilyen típusú hám borítja az emésztőcső további szakaszait is a közép- és utóbélben. Az összetett gyomorban kétféle hámot találunk. A nyelőcsőre jellemző többrétegű, el nem szarusodó laphám borítja a gyomor falának cranialis részét, és csak ezután kezdődik a bélcsőre jellemző egyrétegű hengerhám borítás (ilyen a ló, a sertés és a kérődzők többüregű összetett gyomra).

Az üregek száma és a nyálkahártya szerkezete szerint tehát az emlős háziállatok gyomrának osztályozása:

Együregű egyszerű gyomrúak

- húsevők
- házinyúl
- (ember)

Együregű összetett gyomrúak

- egyptások
- sertés

Több üregű összetett gyomrúak

- kérődzők

A monogasztrikusok közül **húsevők** gyomra **együregű**, a nyálkahártya szerkezetét tekintve **egyszerű**. A húsevő gyomor viszonylag nagy befogadóképességű, űrtartalma megközelíti vagy túllépi a belekét. A gyomor teste nagyon tágulékony. Telt állapotban eléri az alsó hasfalat, a nyelőcső tölcsérszerűen szájadzik a cardiába.

A **sertés együregű, összetett gyomra** kevésbé görbült, így a cardia és a pilorus távolabb esnek egymástól. Űrtartalma átlagosan 7–8 liter. Baloldalon, dorsalisán vak zsák található rajta közepén kúpszerű kiöblösödéssel. A pilorus tájékon a gyomor falának körkörös izomrétege nem teljes, hanem csak patkó alakot képez, mellyel szemben a pilorus üregébe gomba alakú izomduzzanat nyúlik be, így alakul ki a gyomor zárórendszere.

A **ló gyomra** ugyancsak **együregű, összetett gyomor**, aránylag kicsi, kapacitása átlagosan 18 liter. Görbült zsákhoz hasonló. Ennek következtében a cardia és a pilorus közel esik egymáshoz, a kis görbület rövid, a nagy görbület terjedelmes és hosszú. A ló gyomrába a nyelőcső hegyes szögben szájadzik be. E helyen jól fejlett záróizmot találunk. A cardia és a pilorus között, a kis görbületen haránt irányú barázda mélyed be, kívülről is jelezve a kétféle nyálkahártya határát. Ezt a barázdát **csipkés szélnek** nevezzük. A gyomor a cardiától balra, felfelé erősen kiöblösödik és **vakzsákot** alkot. Lóban a gyomor, a bal borda alatti tájékon helyezkedik el, a májjal, a rekeszszel, a belekkel szomszédos, de az alsó hasfalat nem éri el. A hegyes szögű nyelőcső beszájadás és a hasprés hiánya okozza azt, hogy a ló nem tud hányni.

A **kérődzők** gyomra többüregű összetett gyomor. Az első három üreg (bendő, recés, számrétű vagy leveles) ún. előgyomor, a negyedik üreg (oltógyomor) pedig a valódi gyomor.

A nyelőcső típusú nyálkahártyája az oltógyomor bejáratáig húzódik, innentől a nyálkahártya egyrétegű hengerhámból áll és mirigyes. A szarvasmarha gyomrának befogadóképessége kb. 200 liter, ennek 85 %-a a bendőre jut.

A **bendő** a legnagyobb előgyomor, oldalt lapított, hatalmas kettős zsák, mely a hasüreg bal oldalát szinte teljesen kitölti. Rajta hosszanti barázdák láthatók, melyek felső (dorsalis) és alsó (ventralis) zsákra osztják. Erre merőlegesek a harántbarázdák, melyek a bendő caudalis végén vakzsákokat alakítanak ki.

A barázdák vonalában a bendő belső felületén ún. bendő oszlopok nyúlnak be az üregbe, ezeket az izomréteg jellegzetes összetömörödése hozza létre. Az oszlopok a szemben lévő falakat kötik össze, ezáltal akadályozzák a bendő túlzott tágulását. A felső bendőzsák elején a nyelőcső tölcse szerűen nyílik be. Ezt a részt nevezzük bendőtornácnak. A nyelőcső a bendő és a recés falában az ún. nyelőcsővályú formájában folytatódik egészen az oltógyomorig. A bendő nyálkahártyáján sűrűn egymás mellett szemölcs alakú kiemelkedések láthatók, melyek szarvasmarhánál 1 cm hosszúak is lehetnek.

A **recés gyomor** a bendőnél jóval kisebb, gömb alakú előgyomor, mely a bendő előtt, a rekesz homorulatában helyezkedik el. Középsíkban, a lapátos porc tájékán az alsó hasfallal érintkezik. A recés és a szívburkok közötti távolság igen kicsi, 3-4 cm, a kettőt csak a rekesz választja el egymástól. Emiatt megtörténhet az, hogy a takarmányfelvétel során a recésbe bekerülő hegyes tárgy átfúródik a recés falán és a rekeszen, és megsértheti a szívburkot. A recés nevét onnan kapta, hogy nyálkahártyáján a méhek által készített léphez hasonló hatszögletű kiemelkedések láthatók.

A **száxrétű- vagy levelesgyomor** oldalt kissé lapított alakú előgyomor, mely a bendőtől jobbra helyeződik. Nyálkahártyáján különböző magasságú, apró szemölcsökkel borított redők, más néven levelek emelkednek be az üregbe.

Az **oltógyomor** a kérődzők valódi, mirigyes gyomra. Hosszúak, körte alakú, a ventralis bendőzsák jobb oldalán foglal helyet. Bal oldali felülete a bendővel, jobb oldali felülete pedig a hasfallal érintkezik. A gyomor végén a pilorus az epésbélben folytatódik.

A gyomor mirigyei

Az egyszerű gyomor nyálkahártyájának a saját kötőszöveti rétegben, valamint az összetett gyomor bélhez hasonló nyálkahártya részén helyeződnek a gyomor mirigyei. Ezek háromfélék lehetnek:

- a **cardiamirigyek** a gyomorszáj közelében találhatók. A mirigyhámsejtek zömmel mucint (nyálkát) termelnek.
- a **fundusmirigyek** főleg a gyomor testén, a nagy görbület mentén helyezkednek el. Cső alakú végkamráikban kétféle sejtet találunk. A fősejtek emésztőenzimeket termelnek (pepszinogén, rennin), a fedősejtek pedig sósavat.
- a **pilorusmirigyek** a gyomor végének tájékán helyezkednek el, mucinózus váladékot termelnek. Ugyanakkor olyan sejtek is találhatók itt, melyek szöveti hormont, **gasztrint** választanak ki, ennek a gyomornedv elválasztás szabályozásában van szerepe.

A táplálék felvételek közötti időszakokban, amikor a gyomor üres, a gyomor mirigyei enzimeket nem termelnek. A nyálkatermelő sejtek azonban ilyenkor is működnek, az általuk termelt mucin a gyomor falát bevonva védi azt az önemésztődéstől.

12.3. A középbél felépítése

A gyomor után a középbél következik, mely a leghosszabb bélrészlet.

Első szakasza az **epésbél** (*duodenum*) más néven nyombél vagy patkóbél. Rövid bélrészlet, általában három görbületet ír le, innen ered a patkóbél elnevezés. A májhoz, a jobb veséhez, a vakbélhez és a remesebélhez savós szalagok kötik, kanyarulatában pedig a hasnyálmirigy helyezkedik el. Első harmadába nyílik az epevezeték (lónál májvezeték) és a hasnyálmirigy kivezető csövei. Lóban a két vezeték közösen nyílik az epésbél kiöblösödő részén, az ún. Vater-féle öbölben. Az **éhbél** (*jejunum*) a középbél leghosszabb szakasza, mely számos kacsot alkot. Lóban és húsevőkben a kacsokat a bélfodor függeszti. Az éhbél halál után többnyire üres, innen ered a neve.

A **csípőbél** (*ileum*) aránylag rövid, egyenes bélszakasz, mely tapintásra leginkább a nyelőcsőre emlékeztet. Végso szakasza az utóbélbe torkollik.

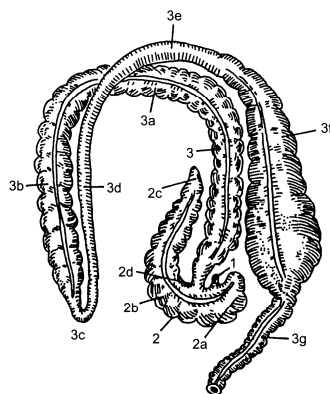
A középbél nyálkahártyájának egész felületén sűrű, vékony, kesztyűujj-szerű kitüremkedések, **bélbolyhok** találhatóak. Magasságuk kb. 0,5-1,5 mm, felületüket egyrétegű hengerhám (epitelsejtek) borítja. Az epitelsejteknek a bél ürege felé tekintő felületén sejtenként kb. 1,7 millió mikroboholy található, melyek a felszívó felületet sokszorosára növelik. Mindegyik bélboholyban található arteriolák, venulák, nyirokerek, simaizom sejtek és ideghálózat. Ez utóbbiak segítik elő a bélbolyhok összerendezett mozgását. A mozgás egyrészt oldalirányú, ún. „ingadozó” mozgás, ennek révén a béltartalom a felszívó felület körül állandóan keveredik. Másrészt összehúzódkinyúló, vagyis „pumpáló” mozgást is végeznek a bélbolyhok, ezzel elősegítik a felszívódott anyagokat tartalmazó vér és nyirok minél gyorsabb ürülését.

A bélbolyhok között nyílnak a Lieberkühn-féle mirigyek kivezetőcsövei. Ezek termelik a bélnedv fehérje- és szénhidrátbontó enzimeit. A középbél kezdeti szakaszán, főleg az epésbél falában találjuk a Brunner-féle mirigyeket, melyek mucint termelnek. Az egész bélben végig – a nyálkahártya hengerhám sejtjei között – kehelysejteket találunk, melyet szintén mucint választanak ki. A középbél falában magányosan vagy csoportosan nyiroktüszők, nyiroktüsző-halmazok (Peyer-plakkok) helyezkednek el.

12.4. Az utóbél anatómiai felépítése

Az utóbélben bélbolyhokat már nem találunk, Lieberkühn-mirigyek és magányos nyiroktüszők azonban előfordulnak. A nyálkahártyán itt betüremkedések, ráncok jönnek létre.

Első szakasza a **vakbél** (*caecum*), a vastagbél kezdetén beékelts vakzsák. Kezdeti szakasza – sertés kivételével – a jobb csípőnél van. A ló vakbelének két vak vége van, kezdete ugyanis dorsalis kiöblösödik. Befogadó képessége kb. 30 liter. (27. ábra).



27. ábra: A ló utóbele (Forrás: Húsvéth, 2000)

1. csípőbél, 2. vakbél, 2a. a vakbél feje, 2b. a vakbél teste, 2c. a vakbél hegye, 2d. a vakbél és a remese közötti nyílás,
3. remese (tág remese), jobb alsó fekvet, 3a. alsó haránt fekvet, 3b. bal alsó fekvet, 3c. medencei görbület, 3d. bal felső fekvet, 3e. felsőharánt fekvet, 3f. jobb felső fekvet, 3g. szűk remese.

Egyéb fajok esetében a vakbélnek egy vak vége van, így a vakbél határ nélkül megy át a remesebélbe. A kérődzők vakbele hosszú, keskeny, henger alakú, vak vége legömbölyített. A sertés vakbele tágabb, és a hasüreg bal oldalán helyezkedik el. A húsevők vakbele meglehetősen apró (hiszen nagy, tágulékony gyomruk van), a házinyúlé ellenben jól fejlett, kissé csavarodott, hosszabb, mint az állat törzse. Emellett jellegzetessége még, hogy az ember vakbeléhez hasonlóan rajta nyirokszerv, a féregnyúlvány található.

A **remesebél** (*colon*) az utóbél leghosszabb szakasza, mely a medence felé nyíló U betűhöz hasonló alakú kacsot képez. Az U betű szárainak megfelelően jobb oldalon (a vakbél folytatásában) található a felhágó remese, a haránt remese, majd a leszálló remese. Ilyen viszonylag egyszerű felépítésű a húsevők remesége. A ló remesége (30. ábra) kettős U-alakú hurkot képez, melynek egyes szakaszait fekveteknek nevezzük. A vakbélről indulva a szakaszok a következők: jobb alsó fekvet, alsó haránt fekvet, medencei görbület, bal felsőfekvet, felsőharánt fekvet, jobb felsőfekvet. A vakbelet és a jobb oldali fekveteket a bélfodor rögzíti, míg a bal oldali fekvetek labilisak, emiatt e helyen fennáll a bélcsavarodás veszélye. A kérődzők hosszú remesége koncentrikus körröket alkotva korong alakban, a sertésé pedig méhkas alakban felcsavarodott.

A ló és a sertés vakbelére és remeséjére jellemző, hogy az izomzat tömörülése révén hosszú csíkban ún. galandok jönnek létre. A galandok között a bél falán kiöblösödések keletkeznek, ezek a gurdélysorok.

A keresztcsont alatt, a remese folytatásában halad a **végbél** (*rectum*). Utolsó szakasza a végbélnyílás előtt ampullaszerűen kitágul. A végbélnyílás – különösen lóban – kúpszerűen előredomborodik. A nyílást kettős gyűrű zárja be. A belső záróizmot a bélizomzat simaizma alkotja, a külsőt pedig a bőr alatt elhelyezkedő harántcsíkolt izom. Ez utóbbi kutyánál, macskánál, sertésnél (és embernél is) jól fejlett, akaratlagosan működtethető, ezért ezek a fajok szobatisztaságra nevelhetők.

12.5. A nagy járulékos mirigyek

A középbél epésbéli szakaszához a **máj** és a **hasnyálmirigy** csatlakozik.

A **máj** a rekesz homorulatában, kissé jobb oldalon, haránt irányban helyeződik. Barnászörös színű, tömött, rugalmas tapintatú, kötőszövetben szegény, lebenyes szerv. Kívül kötőszövetes tok (Glisson-tok) veszi körül. Elülső, domború rekeszi felülete a rekesz homorulatába fekszik be, hátulsó, zsigeri felülete a hasüreg felé tekint. Zsigeri felületén a kötőszövet belép a máj állományába, ezt a területet hívjuk májkapunak. A felületek szélékben találkoznak, a felső az ún. tompa szél, oldalt és alul pedig az éles szél található. Az alsó szélén két bemetszés látható, egyik az epehólyag árka, rajta az epehólyag helyeződik, másik a köldökvéna árka (magzati korban itt halad a köldökvéna). Az epehólyag, a köldökvéna árka, valamint a májkapu különíti el a máj lebenyeit. A kérődzők mája négylebenyű, a májkapu alatt a négyszögletű lebeny, a májkapu felett a jellegzetesen elhegyesedő alakú farkalt lebeny található. Kétoldalt helyezkedik el a jobb és a bal lebeny. A sertés és a húsevők máján egy-egy újabb bemetszés a jobb és a bal lebenyt is két részre (lateralis és medialis) osztja, így ezen fajoknál a máj hatlebenyű. Lónál ez a bemetszés csak a bal lebenyen található meg, így a ló mája ötlebenyű.

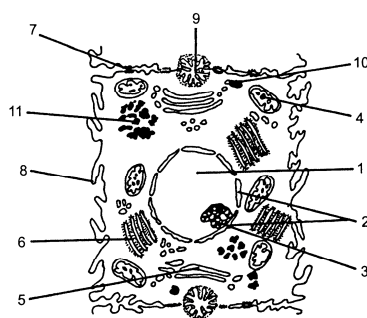
A májkapun lép be a máj táplálóere, a **májartéria**, valamint a máj funkcionális ere, a **verőceér** (*vena portae, kapuvéna*). A verőceér a felszívódás területéről (gyomortól, belektől) szállítja a májba a vért és ezzel a felszívódott anyagokat. A vérerek mellett nyirokerek és idegek is áthaladnak a májkapun, valamint itt lép ki a máj által termelt váladékot, az epét szállító májvezeték. A máj vénái nem a májkapun haladnak kifelé a szervből, hanem a rekeszi felületen közvetlenül a májra fekvő, azzal összenőtt egyik legnagyobb gyűjtőérbe, a hátulsó üres vénába torkollanak.

A máj szerkezeti egysége a szabálytalanul sokszögletű, kötőszöveti sövényekkel elkülönített májlebenyke. Ezek kb. 1-1,5 mm nagyságúak, a sertés máján szabad szemmel is jól láthatók. A lebenyke közepén helyezkedik el a **vena centralis**, ettől sugárirányba indulnak a májsejtek által alkotott ún. májsejt-gerendák. Két-két májsejt-gerenda között a kapillárisok átmérőjénél valamivel tágabb szinuszoidok helyezkednek el.

A szinuszoidok falát jellegzetes endotel, az ún. retikuloendotel (röviden retotel) sejtek alkotják, emellett nagy, nyúlványos sejtek (Kuppfer-féle csillagsejtek) is helyeződnek rajta. A retotel sejtek a szervezet védekező rendszerének tagjai, a RES-hez (retikulo-endoteliális-szisztéma) tartoznak.

A máj vérellátása kettős. Az oxigénben gazdag vért szállító májartéria és a felszívódott anyagokat és széndioxid dús vért tartalmazó verőceér a májkapun belépve mind kisebb és kisebb ágakra oszlik, a legkisebb ágak pedig már a lebenyeket hálózzák be. Az oxigénben és széndioxidban gazdag vér egyaránt a májsejt-gerendák közötti szinuszoidokba jut, ott tehát kevert vér halad. A májsejtek közvetlenül nekifekszenek a szinuszoidok falának, köztük csak egy résszerű üreg, sejtközi járat, a Disse-féle tér található, ezen keresztül történik a májsejtek és a vér közötti anyagkicserélődés. Közben a vér széndioxidossá válik, és halad a lebenyek közepén lévő vena centralis felé. Innen egyre nagyobb átmérőjű vénákba szedődik össze a vér, mely végül a **májvénákon** keresztül a hátulsó üresvénába jut.

A májsejtek által termelt epe nem a Disse-féle téren keresztül ürül, hanem két szomszédos májsejt között létrejövő ún. „epekapillárisba” (28. ábra).



28. ábra: A májsejt szerkezete (Forrás: Húsvéth, 2000)

1. sejtmag, 2. maghártya, 3. sejtmagvacskák, 4. mitokondrium, 5. Golgi-készülék, 6. endoplazmatikus retikulum, 7. desmosoma, 8. mikrobahóly, 9. epekapilláris, 10. membránnal körülvett váladék (epe), 11. glikogén szemcse.

Ezek úgy alakulnak ki, hogy a szomszédos májsejtek egymás felé tekintő felületén kis barázdák mélyednek be. Innen az epe a lebenyek közötti epejáratokba, az ennél nagyobb átmérőjű epeutakba és végül a májkapun kilépő májvezetékbe szedődik össze. A májvezeték a máj által folyamatosan termelt epét az epehólyagba üríti. Az epehólyag a máj zsigeri felületén elhelyezkedő körte alakú zsák, mely az epe tárolására szolgál. Tárolódás közben az epe sűrűbbé és sötétebb színűvé válik. Az epehólyag összehúzódásakor a benne tárolt sűrűbb váladék a hólyagvezetéken keresztül az epevezetőbe jut, s közben keveredik a májvezetékből éppen akkor érkező hígabb májepével. Az epevezető az epésbélbe torkollik, a bél falában ezen a helyen gyűrű alakú záróizom található. Néhány állatfajnak (pl. ló, szarvasfélék) nincs epehólyagja, ezekben a májvezeték közvetlenül az epésbélbe vezet.

A **hasnyálmirigy** a gyomor mögött, az epésbél kanyarulatában helyező csöves-bogyós felépítésű, ún. kettős elválasztású mirigy. Teste és két lebenye van, felépítése a fültő alatti nyálmirigyéhez hasonlít, állatfajonként változó alakú. Állományában funkcionálisan kétféle mirigy van, sejtjeinek 97%-a termeli az emésztőenzimeket tartalmazó hasnyálat. Ez a váladék kivezetőcsövön keresztül az epésbélbe ürül. A sejtek 1-2 %-a (Langerhans-szigetek, szigetszerv) belsőelválasztású mirigyként működve hormonokat termel, melyek a véráramba kerülnek. A külső elválasztású, hasnyálat termelő mirigyvégkamrák váladéka a Wirsung-féle vezetéken keresztül távozik, mely lóban, juhban és kutyaiban az epevezetővel együtt nyílik az epésbélbe. Más fajoknál (szarvasmarha, sertés) a Santorini-féle vezeték juttatja a váladékot az epésbélbe. A hasnyál enzimekverék, a benne lévő szénhidrát, zsír és fehérje-bontó enzimek az amiláz, lipáz, tripszinogén, kimotripszinogén, prokarboxipeptidáz, kollagenáz, elasztáz. A hasnyál pH-ja lúgos (7,2-7,4), elválasztása hormonális és idegi szabályozás alatt áll.

13. AZ EMÉSZTÉS

13.1. A táplálék és víz felvétel szabályozásában szerepet játszó folyamatok

Az emésztés folyamata a táplálékfelvétellel kezdődik. A faj, illetve az egyed számára legmegfelelőbb mennyiségű és minőségű takarmányok elfogyasztását szigorú élettani folyamatok szabályozzák. Ezek az **éhség**, az **étvágy** és a **jóllakottság érzete**.

Az állatok takarmányfelvételét az éhségérzet előzi meg, amely az egyedet a táplálék megszerzésére ösztönzi. Az éhségérzet keletkezésének **helyi** (lokális) és **általános** tényezőit szokás megkülönböztetni. Az üres gyomor erőteljes összehúzódásokat végez, ezek az ún. éhségkontrakciók az éhségérzet kialakulásának helyi komponensei. Az éhségérzet akkor is kialakul, ha az állatból a gyomrot műtéti úton eltávolítjuk. Ez azt bizonyítja, hogy keletkezésében nemcsak a gyomor üressége játszik szerepet. Nincs éhségérzete ugyanakkor az állatnak, ha súlyos beteg, jóllehet már hosszabb ideje nem fogyasztott takarmányt és ezért a gyomra üres. Az éhező állatok anyagcseréjében olyan változások jönnek létre, amelyek a vér bizonyos anyagainak mennyiségi változásával járnak együtt. A táplálékfelvételre ösztönző érzet kialakulása elsősorban a vér alacsony glükóztartalmával, valamint szabad aminosav- és egyes lipidfrakcióinak megváltozásával hozható összefüggésbe. Az **éhségérzet** az állat **világrahozott** sajátossága, időszakosan jelentkező kínzó érzés, amely az állatot takarmányfelvételre készíti, a látási, szaglási és ízlelési ingerekkel nem áll szoros kapcsolatban. Az éhségérzet elsősorban az állat energiai igényének kielégítésére szolgál.

Ezek a sajátosságai különböztetik meg az **étvágy** érzésétől, amely az egyedi élet során **szerzett** tulajdonságnak fogható fel és szorosan összefügg az érzékeléssel kapcsolatos (látás, ízlelés, szaglás) emlékképekkel. Az étvágy az éhséggel szemben nem időszakosan jelentkezik és a szervezet igényeinek kielégítése érdekében az állat számára egy bizonyos fokú minőségi válogatást tesz lehetővé. A háziállatok takarmányválogatásában az érzékszervek tehát igen fontos szerepet játszanak. Köztudomású azonban, hogy az egyes állatfajok különböző érzékszerveinek jelentősége a válogatásban eltérő. A sertés, a ló főleg szagló- és ízlelőszerveivel, a baromfi ugyanakkor elsősorban a látás segítségével válogat. Valamennyi állatfaj esetében az ösztönnek jelentős szerepe van a takarmányválogatásban. Ez eredményezi azt, hogy hiány esetén a hiányt fedező takarmányféléből fogyaszt.

A **jóllakottság** érzése ugyancsak összetett folyamat eredményeként jelentkezik. Kialakulásában elsősorban olyan helyi tényezők játszanak szerepet, mint az emésztőcső, elsősorban a gyomor takarmányfelvételt követő teltsége, a felvett takarmánynak az emésztőkészülékre gyakorolt mechanikai vagy kémiai hatása. A jóllakottságérzet kialakulásában ugyanakkor szerepet játszanak az anyagcserében bekövetkező azon változások is, amelyek a takarmányfelvételt követően jönnek létre. Elsősorban a szénhidrát- és a lipidanyagcserében bekövetkező változások hozhatók azzal összefüggésbe. A jóllakottság érzése az állatot a takarmányfelvétel beszüntetésére készíti. Bármilyen élettani mechanizmuson keresztül jön létre, kialakulását végső soron a megszokott takarmányadag elfogyasztása eredményezi. Legtöbb háziállatfaj esetében nemcsak az elfogyasztott takarmányadag mennyisége, hanem annak tápanyag-koncentrálttsága, elsősorban **energia-tartalma** is meghatározó tényező. Ennek eredményeként a kisebb energiatartalmú takarmányokból az állatok igyekeznek többet fogyasztani, mint a koncentráltabb, nagyobb energiatartalmúból. Ezért az állat a takarmány energiatartalmának különbözősége esetén is a számára szükséges, viszonylag egyenletes energiaellátásban részesül. A túlságosan gyakori és gyors változásokat ez a regulációs mechanizmus azonban nem mindig képes követni.

A takarmányváltást követően rövidebb-hosszabb időre van szükség ahhoz, hogy a megszokott energiamennyiség felvétele érdekében a takarmányfogyasztás megváltozzon. Ennek megfelelően, hogy elkerüljük a takarmányváltásból eredő zavarokat (luxusfogyasztás, energiahiány), a szoktatásnak, fokozatosságnak döntő jelentősége lehet.

Az éhezés

A szervezet táplálóanyagokból állandó utánpótlásra szorul. Ha az utánpótlás nem megfelelő, az állapotot éhezésnek nevezzük. Az éhező állat előbb hasznosítja raktárkészleteit, majd, sőt gyakran ezzel egy időben csökkenti a termelést. Éhezésen általában a mennyiségileg elégtelen takarmányfelvételt értik. Ebbe a fogalomkörbe tartozik azonban valamely esszenciális táplálkozási összetevő részleges hiánya is. Az éhezés **általános következményei** közül leghamarabban a termelés visszaesése jelentkezik. A rosszul takarmányozott, hiánybetegségben szenvedő állatok könnyebben betegszenek meg kórokozókkal való fertőződés következtében, sőt, számos fertőző megbetegedés csak az ellenálló képességében gyengült szervezetben tud kialakulni. Éhezéskor fokozottabb mértékben jelentkeznek a szaporodási zavarok. Csökken a hím állatok spermiumképzése, nőstényekben ún. csendes ivarzás figyelhető meg, súlyosabb takarmányozási zavar esetén pedig megszűnik a ciklusos nemi működés.

Az éhség és a jóllakottság érzetét keltő változásokat a **hipotalamuszban** levő két központ, a **táplálékfelvételi** és a **jóllakottsági központ** koordinálja. Az éhség- és a jóllakottságérzet kiváltásában szerepet játszó általános tényezők a vérplazma egyes komponenseinek (glükóz, szabad aminosav, lipidfrakciók) koncentrációváltozásán keresztül gyakorolnak hatást az említett központokra. A takarmányfelvételt szabályozó központok ugyanakkor szoros kapcsolatban állnak más, elsősorban az ízlelési, a nyáleválasztási és a hőközponttal is. Ennek eredményeként az olyan külső tényezők, mint a takarmány íze, vagy a környezeti hőmérséklet, jelentős hatást gyakorolnak a felvett takarmány mennyiségére.

Az éhezés hatása az anyagcserére

Éhezéskor a szervezet szénhidráttartalékai 2–3 nap alatt lecsökkennek, amelyek azután hosszabb ideig, az éhezés végső stádiumáig lényegében egy szinten maradnak. A 2–3. nap után a zsírtartalékok felhasználása lép előtérbe, és kevés fehérjével együtt a zsír fedezi az éhhalál küszöbéig az energiaigényt. Minimumra csökken ugyanakkor a N-ürítés és alacsony szinten marad egészen a halál előtti 1–2 napig.

A szomjúságérzés

A takarmányfelvételhez hasonlóan az állatok vízfelvételét is bonyolult élettani folyamatok szabályozzák. Ha a szervezet akár takarmány, akár ivóvíz formájában nem jut elegendő vízhez, vagy ha jelentősebb mennyiségű folyadékot veszít (hasmenés, hányás, vérvesztés), **szomjúságérzet** alakul ki, amely az állatot vízfelvitelre ösztönzi. A szomjazó állat száj- és garatüregeinek nyálkahártyája a csökkent nyáleválasztás következtében kiszárad, amelyet a szomjúságérzés **helyi** (lokális) **tényezőjének** tartunk. A folyadékhiányos szervezetben ugyanakkor olyan **általános** jellegű változások is létrejönnek, amelyek hozzájárulnak a szomjúságérzet kialakulásához. A folyadékdeficit következtében a szervezet vízterei „beszűkülnek”, növekszik a testfolyadékok ozmózis koncentrációja, melynek következtében a szövetekben olyan kolloidkémiiai változások jönnek létre, amelyek az egész anyagcserét befolyásolják.

Az ízlelés és a szaglás szerepe a háziállatok takarmányfelvételében, emésztésében

A takarmányfelvétel során az **ízlelés** a legtöbb háziállat esetében szerepet játszik. Az egyes háziállatfajok takarmány válogatásában betöltött szerepét tekintve ugyanakkor az ízérzekeles jelentős különbségeket mutat. A legtöbb állatfaj az ízlelés segítségével ismeri fel az egyes anyagokat táplálkozásra felhasználhatóként. Az ízlelésen alapuló válogatás fontos szerepet játszik az egyes állatfajok élettani igényeinek kielégítésében, emellett az egész emésztőkészülék működésére jelentős hatással van.

Az ízingerek szabályozó szerepet töltenek be az emésztőapparátus motorikájában: míg a gyomor összehúzódásait fokozzák, a belekét csökkentik. A nyáleválasztás, a gyomornedv- és a hasnyáleválasztás intenzitása ugyancsak szoros kapcsolatot mutat az ízérzékeléssel.

Kísérletesen igazolták, hogy az állatok ugyanazokat az alapízeket – **édes, savanyú, keserű és sós** – érzékelik, mint az ember. Az állatok ízérzékelését nagyon nehéz egzakt módon vizsgálni, és mert minden egyes állatfaj ízérzékelése sajátos és a fajra jellemző. Helyesebb, ha az állatok esetében a négy alapíz helyett **kedvelt és kevésbé kedvelt** ízeket különítünk el.

Legtöbb állatfaj előnyben részesíti az édes és savanykás ízeket. A borjak és a sertések például kedvelik a cukoroldatokat, noha a különböző kémiai szerkezetű cukrok ebből a szempontból nem azonos hatásfokúak. Az állatfajok zöme ugyanakkor visszautasítja a keserű ízt, a kecske viszont ezt is jól elviseli. A takarmányfelvétel kritikus időszakában (választás, átcsoportosítás stb.) bizonyos kedvelt ízanyagok előnyös hatást gyakorolhatnak a takarmányfogyasztásra. A malacok szilárd takarmányra való szoktatása, vagy a takarmányváltás könnyebben megoldható bizonyos természetes vagy mesterséges ízesítőanyagok (soványtej, pörkölt árpa, tejcukor stb.) alkalmazásával.

A háziállatok **szaglásának** szerepe a takarmány felkeresésében és válogatásában kisebb jelentőségű, mint a vadon élőállatok esetében. A háziiasítás során jelentősen csökkent a szaglószervek érzékenysége a takarmányok, illetve a toxikus anyagok kiválogatásának készségére. Bizonyos kedvelt illatanyagok fokozhatják a gazdasági állatok takarmányfelvételét, az undort keltő illatanyagok ugyanakkor az állatok takarmányfelvételének beszüntetését okozhatják. A takarmányfelvétel fokozása érdekében javasolt kedvező illatanyagok (ánizs, görögszéna) alkalmazásának gyakorlati előnyeit még nem sikerült egyértelműen bizonyítani.

13.2. Az enzimek szerepe az emésztésben

A takarmány felvételét követően az emésztőszervekben megkezdődik a tápanyagok bontása, amelyek általában olyan összetett molekulák formájában vannak a természetes táplálékokban, hogy a bél nyálkahártyáján való felszívódásra képtelenek. Az emésztés során tehát olyan kisebb molekulák keletkeznek a takarmányból felvett tápanyagokból, amelyek a bélcsatornából felszívódva bekerülhetnek az állat szervezetébe.

Az emésztőkészülék kezdeti szakaszán (szájüreg, egyes fajokban a gyomor) elsősorban mechanikai feltárás folyik, amely előkészíti a lenyelt takarmányt a további enzimes vagy mikrobiológiai feltáráshoz. Az emésztőcsőhöz csatlakozó vagy annak falában levő mirigyek váladékai, amellet, hogy a nyálkahártya védelmét és sikamlósságát biztosítják, olyan enzimeket tartalmaznak, amelyek bontják a különböző tápanyagokat. Bennük található meg azok a savas, illetve lúgos kémhatású anyagok is, amelyek optimális pH-feltételeket biztosítanak az enzimek számára.

Az emésztésben részt vevő enzimek funkciója a lebontásra váró tápanyagok kémiai szerkezetéhez igazodik. A három fő tápanyagfélének megfelelően megkülönböztetünk fehérjebontó (proteáz), szénhidrátbontó (karbohidráz) és zsírbontó (lipáz) enzimeket.

A **fehérjebontó** enzimek között, annak alapján teszünk különbséget, hogy teljes fehérjemolekulákra hatnak-e (pepszin, ketapszin, tripszin, kimotripszin), vagy a fehérjék különböző molekulatömegű bomlástermékeit bontják-e tovább (poli-, tri-, dipeptidázok, karboxi- és aminopeptidázok stb.). A fehérje emésztés végtermékei az **aminosavak**.

A **szénhidrátbontó** enzimek között megkülönböztetünk poliszaharidázokat (amiláz, celluláz, hemicelluláz) és oligoszaharidázokat (szacharáz, maltáz, laktáz). A szénhidrátemésztés végtermékei az **egyszerű cukrok**. Cellulázt és hemicellulázt eddig csak az emésztőcsatorna különböző szakaszaiban élő szimbióta baktériumokban mutattak ki.

A **zsírbontó** enzimek a lipázok, amelyek a zsírokat **zsírsavakra** és **glicerinre** bontják.

A **nukleázok** a nukleinsavat, a **nukleotidázok** és **nukleoizidázok** a nukleotidokat, illetve nukleozidokat hasítják. Az emésztés végtermékei itt nukleozidák, purin- és pirimidinbázisok, foszforsav és pentózok.

Az emésztőenzimek kémiai specifitásuk határain belül minden fajban jellegzetes tulajdonságúak, amelyek tükrözik az őket termelő szervezet fiziológiai (élettani) sajátosságait.

13.3. Mikroszervezetek az emésztőrendszerben

A táplálkozás során az állatok szervezete különböző mikroszervezetekkel kerül kapcsolatba. Az emésztőcsőben megtelepedő mikroorganizmusokat két csoportba oszthatjuk. A **szimbionták** a változó körülmények ellenére is viszonylag állandó számban vannak jelen az emésztőcsatornában. A másik csoportba számos, egyéb olyan baktériumfaj tartozik, amelyek száma és eloszlása meglehetősen változó.

A háziállatok emésztőcsőve születéskor gyakorlatilag mentes a mikroorganizmusoktól. A szoptási időszakban azonban jelentős számú mikroszervezet telepszik meg benne, mikor is domináns szerepe a legtöbb háziállatfajban a *Lactobacillusoknak* van. A szilárd takarmányok fogyasztásának megkezdését követően jelentős változások jönnek létre a mikroflórában. A változások irányát az etetett takarmány összetétele és a tartási, takarmányozási körülmények jelentősen befolyásolják. A mikroflóra mennyiségi és minőségi viszonyai az emésztőcső egyes részletei szerint is változnak. A gyomortól haladva a vastagbél felé, monogasztrikus állatokban, az egységnyi emésztőcső-tartalomban kimutatható mikrobaszám általában növekedő tendenciát mutat.

A vékonybélben élő baktériumok nagy része *tranzitórius*, csak átmeneti jelleggel tartózkodik a vékonybélben, jelentőségük a tápanyagok emésztésében kicsi. A gazdaállat számára kedvezőtlen körülmények között a patogén fajok szaporodhatnak el, amelyek a gazdaszervezetben betegségét okozhatnak (gyomor- és bélgyulladást stb.).

A növényevők vastagbelének mikroflórája egy meglehetősen komplex ökoszisztémát alkot, és a kérődzők bendőjéhez hasonló „cellulóz-bontó rendszert” képez. A vakbél és a remesebél mikrobapopulációját 10^{10} – 10^{11} /g mennyiségben, több mint 400 faj alkotja. A vastagbélben folyó mikrobás cellulóz-bontás különösen azoknál a fajoknál jelentős, amelyeknél a gyomor együregű, így ott jelentősebb mikrobapopuláció nem tud kialakulni a gyomornedv alacsony pH-értéke miatt (ló, nyúl, sertés stb.), így a cellulóz-bontás a vastagbéltre korlátozódik.

A gyomor-bél mikroorganizmusok tevékenysége széleskörű. A normális bélflóra hozzátartozik a szervezet védekező rendszeréhez. A bélcső mikroszervezetei egy védőgátat alkotnak a bél nyálkahártyájának felületén, ezáltal kizárják a patogén baktériumok bejutását a bélhámsejtekbe. Másrészt olyan körülményeket teremtenek, amelyek megakadályozzák a kórokozók elszaporodását (kompetitív gátlás). Az elpusztult vagy az élő mikroszervezetek antigénként viselkedve stimulálják a nyálkahártya plazmasejtjeiben és az enterocitákban történő ellenanyag (IgA)-szintézist. Az egészséges bélflórával rendelkező malacok bélfelülete, a sterilen neveltekkel szemben nagyobb. Ezt a felületnövekedést a baktériumok által termelt anyagcseretermékek nyálkahártyára gyakorolt hatása eredményezi.

Takarmányozás-élettani szempontból kiemelkedő fontosságú az, hogy a növényevő gazdasági állatok emésztőcsővében élő szimbionták enzimszisztemeik segítségével olyan tápanyagokat is képesek bontani, amelyek emésztésére a gazdaszervezet nem termel enzimeket (növényi rostanyagok). Ilyen körülmények között az emésztőcső egyes részeiben megtelepedett mikroorganizmusok az egyes, kisebb nutritív értékű, növényi eredetű összetevőket a gazdaállat számára hasznosítható anyagokká konvertálják.

Élettevékenységük során számos olyan kismolekulájú, biológiailag aktív anyagot (vitaminok, növekedési faktorok) is termelnek, amelyek a gazdaállat normális anyagcsere-folyamataihoz elengedhetetlenek.

13.3.1. Emésztést előkészítő folyamatok a szájüregben

A szájüreg az emésztőcső kezdete, a takarmányfelvétel helye. A szájüregben foglalnak helyet a fogak, amelyek a táplálék harapását és aprítását szolgálják. A nyelv a takarmány nyállal való összekeverését, a falat kialakítását és továbbítását segíti, felszínén ízlelőreceptorok vannak. A szájüregbe nyílnak a nyálmirigyek kivezetőcsövei, amelyeken keresztül a szájüreg egyetlen emésztőnedve, a nyál, a szájüregbe ürül. A szájüreg belső felszínét borító nyálkahártyában sok hő-, mechanikai- és kemoreceptor van, ezek az emésztőcső működésével kapcsolatos reflexek kialakulásában jelentős szereppel bírnak.

A nyálelválasztás

A nyál egyik legfontosabb funkciója valamennyi emlős háziállat esetében a rágás és a nyelés segítése, kérődzőkben az előgyomor-emésztéshez nélkülözhetetlen. Növényevő állatokban, különösen kérődzőkben sok nyál termelődik, így egy szarvasmarha átlagos körülmények között naponta 100–200 liter, míg egy kifejlett sertés 15 liter nyálat termel.

A nyál a megrágott táplálékot **nedvesíti**, részecskéinek összetapadása révén lehetővé teszi a nyelv és a pofaizomzat számára a **falat formálását**, megkönnyíti a nyelőcsőben való haladást. Feloldja a táplálékot, ami lehetővé teszi az **ízlelőbimbók ingerlését**, fokozza az étvágyat, miközben izotóniássá teszi a táplálékot a vérplazmával, megvédi a száj nyálkahártyáját a kiszáradástól. A sertés és a baromfi nyála **amiláz** enzimet tartalmaz, amely megkezd a takarmány keményítő-tartalmának bontását. Ez a folyamat azonban nem annyira a szájban történik, mivel itt csak rövid ideig tartózkodik a felvett takarmány, hanem inkább a gyomorban, ahol az enzim jó ideig folytathatja a működését a gyomortartalom kevésbé savas rétegeiben.

Kérődzőkben a nyálnak az előzőek mellett más, nagyon fontos funkciója is van. Egyrészt, a nyál **biztosítja az előgyomrok folyadéktartalmának jelentős részét**, mivel ott szekretoros mirigyek nincsenek. A mikrobás fermentációhoz a nagy nedvességtartalom teremt kedvező körülményeket, mivel az a félfolyékony bendőtartalomban mehet végbe. Másrészt, a mikrobás fermentáció eredményeként nagy mennyiségű szerves sav keletkezik, így a normális bendő-pH megőrzése érdekében ezeket a savakat közömbösíteni kell. A kérődzők nyála gazdag hidrokarbonát- és foszfátpufferekben, ennek következtében jelentős **közömbösítő (puffer) kapacitással** rendelkezik.

A nyál szintelen, viszkózus, gyengén opalizáló folyadék. A szájban a különböző nyálmirigyek váladéka keveredik, ezt nevezzük kevert nyálnak. Sűrűsége 1002–1010 g/L, pH-értéke monogasztrikus emlősökben 7,3–7,5, kérődzőkben 8,2–8,4 körül ingadozik. A naponta elválasztott nyál mennyiségében és minőségében jelentős faji különbségek vannak, de azt a takarmány fizikai tulajdonságai, valamint víztartalma is jelentősen befolyásolja.

A nyál **víztartalma** 990–995 g/L között változik. Szárazanyagának nagy részét szerves anyagok, főleg fehérjék alkotják. A fehérjealkotók közül ki kell emelni a **mucint**. Ez utóbbi összetett vegyület, főként glikoproteidekből, alfa-globulinból és albuminból áll.

Fő funkciója a falatképzés és a nyelőutak sikamlóssá tétele. Különösen az áll alatti és a nyelv alatti nyálmirigyek tartalmazznak sok mucint. Az egyéb N-tartalmú anyagok közül a kérődzők nyálában jelentős mennyiségű **karbamid** is kiválasztódik. A nyál **kationjai** közül a Na, K és Ca található meg legnagyobb mennyiségben, amelyek főként klorid, hidrogénkarbonát és foszfátsók formájában fordulnak elő.

A nyál ionösszetétele nagymértékben függ a fajtól, de a legnagyobb különbség a kérődző és nem kérődző állatok között adódik. A monogasztrikus állatok áll alatti- és fültőmirigyei az alapszekréció során a vérplazmához viszonyítva hipotóniás nyálat termelnek. A nyálmirigyek sejtjei a nyál alkotórészének szintéziséhez szükséges anyagokat a vérplazmából veszik fel, mely energiaigényes, aktív folyamat.

A nyál elektrolit koncentrációjának szabályozásában az **aldoszteron** jelentős szerepet játszik.

13.4. A nyálelválasztás idegi szabályozása

Valamennyi nyálmirigy a paraszimpatikus és a szimpatikus idegrendszer felől egyaránt kap beidegzést. A paraszimpatikus rostok szabályozó tevékenységét az acetilkolin közvetíti. Stimulációs hatásukra bőséges mennyiségű, **mucinban szegény** nyál (higítónyál) keletkezik. A szimpatikus rendszerből származó adrenerg (adrenalint szekretáló) idegek, amelyek érszűkítő rostokat is szállítanak a nyálmirigyek felé, csekély mennyiségű, **mucinban gazdag** nyál (bevonó nyál) termelését eredményezik. A nyálmirigyek kiválasztó tevékenységét az idegrendszer **reflexes úton** szabályozza. A reflexív receptorai a száj és a garat nyálkahártyájában, valamint az olfaktorius területeken találhatók, amelyek a rágás során keletkező mechanikai és kémiai (ízanyagok) ingereit veszik fel. Az afferens impulzusokat a háromosztatú, illetve a nyelv–garat ideg viszi a **nyúltvelői központba**, ahol minőségüknek megfelelően paraszimpatikus vagy szimpatikus efferens idegekre tevődnek át. A nyálelválasztás létrejöhet feltételes ingerek hatására is. A takarmány meglátása, illata, a gondozó megjelenése, az etetőedények csörgése stb. a nyálelválasztás megindulását idézheti elő. A nyelőcső vagy kérődzőkben az előgyomrok mechanikai és kémiai ingerlése, a hányás, ugyancsak erős nyálelválasztással járnak.

13.4.1. A takarmány rágása és a nyelés

A takarmány leharapását az állkapocs ritmikus harapó- és őrlő mozgásaiból összetevődő rágás követi. Ennek során a táplálék felaprózódik és a nyállal összekeveredve **falattá** formálódik. A rágásra fordított idő nagymértékben függ a takarmány fizikai formájától.

A falat kialakítását követően monogasztrikus állatokban az a nyelőcsőn keresztül a gyomorba, kérődzőkben a bendőbe, madarakban a begybe jut. Ez a folyamat a **nyelés**, amely első, **akaratlagos szakaszában** az ajkak zárulnak, a pofaizmok és a dugattyúszerűen hátrahúzó nyelv a falatot a garatüregbe juttatja. A garat falának mechanikai ingerlése megindítja a nyelés **reflexes fázisát**, amely során egyrészt lezárul a gége bejárata, másrészt a falat a nyelőcső perisztaltikus mozgása, következtében a gyomorba jut. A gége elzárását a gégefedő záródása mellett az teszi tökéletessé, hogy a gégeizmok összehúzódása következtében az egész gége felemelkedik a nyelv gyökere alá. Ez még olyan állatfajokban is megakadályozza a falat részeinek bejutását a gégébe, amelyekben a gégefedő kisebb átmérőjű, mint a gége nyílása. A felemelkedő gége a falatot a garat hátulsó falán felül nyíló és ebben a fázisban tölcsezerűen kitágult nyelőcsőbe löki. A garat ingerlése által kiváltott, a nyelőcsőn végigfutó első perisztaltikus hullám megnyitja a gyomor cardiajának záróizmát, ami nyitva marad mindaddig, míg az utolsó falat által kiváltott hullámok azt elhagyják.

A **vizet**, a **folyékony** és **félfolyékony** tápanyagokat lényegében ugyanúgy nyeli le az állat, mint a szilárdakat. A garat falát megérintve a folyadékok is kiváltják a nyelési reflexet. A szilárd és folyékony takarmányok nyelését a gravitáció, a fej tartásának megfelelően elősegítheti vagy gátolhatja.

A nyelés **reflexközpontja** a nyúltvelőben van. A reflexív afferens ágát a garat nyálkahártyájában levő, nyomásérzékeny receptorokból kiinduló idegek (IX. és X. agyidegpárok érzőágai) alkotják. Az efferens ágat ugyanezen idegek mozgatórostjai adják, melyek a garat saját és törzzsel közös izmait idegzik be.

13.5. Az együregű gyomrú (monogasztrikus) állatok emésztése

A gyomor sokoldalú feladatot teljesít:

- tárolja az elfogyasztott takarmányt, és szakaszossá teszi annak mozgását a vékonybél felé;
- saját vagy más forrásból származó enzimjei segítségével megkezdí a tápanyagok emésztését;
- csökkenti a veszélyét annak, hogy mérgező vagy károsító anyagok jussanak a vékonybélbe;
- a gyomorfal termeli a gasztrin nevű hormont és a vörösvérsejtek termeléséhez szükséges ún. intrinsic faktort;
- a víz és egyes kismolekulájú anyagok (alkohol, gyógyszerek stb.) már a gyomor nyálkahártyájáról felszívódnak.

Előzőek alól bizonyos kivételt képez a ló gyomra, amelynek a pilorusa fiziológiás körülmények között nyitott, a gyomortartalom folyamatosan távozik az epésbélbe, a gyomorban folyó enzimikus emésztés pedig alárendelt.

13.6. A gyomor mozgásai és a hányás

A gyomor-bélcső falában lévő simaizmok **spontán** (miogén) aktivitással rendelkeznek. Az összehúzódásukhoz szükséges ingereket saját maguk gerjesztik, az elektromos impulzusokat vezetik, így az egyik simaizomrostról a másikra adva szállítják az ingerületet. Ezt a miogén aktivitást módosíthatja, de soha nem kezdeményezi az autonóm idegrendszer. Ez alól kivételt képez a kérődzők előgyomra és a madarak zúzógyomra, amelyeket elsősorban külső beidegzés aktivál. A gyomor simaizmmainak összehúzódását azok a ganglionok is szabályozzák, amelyek a gyomorfalban találhatóak (Auerbach-plexusok). Az egyes gyomor szakaszoknak saját szabályozó centrumuk van, melyek egymástól független összehúzódásokat tesznek lehetővé.

A relatív nyugalmi szakaszban levő üres gyomor egészen gyenge összehúzódásokat végez, rajta percenként 4–5 lassú hullám halad végig. Ezt időnként szuperponált (az előző összehúzódások maximumán jelentkező) csúshullámok szakítják meg. Ez utóbbiak egynémelyike külső idegi hatásokra felerősödhet, ezek az éhségkontrakciók.

A **telt gyomor** működésére az élénk perisztaltika jellemző. A perisztaltikus hullámok a gyomor testén kezdődnek. Percenként 3–4 hullám indul el és egyre fokozódó erővel és sebességgel a pilorusig haladnak. Némelykor rendkívül erős befűződés jelentkezik, főleg a pilorus üregében, ezzel szinte elkülönítik a gyomor egyes részeit egymástól. A perisztaltikus hullámok elsősorban a gyomortartalom gyomorfalhoz közelebb eső részeit továbbítják. Így lehetővé teszi, hogy újabb és újabb anyag érintkezzen a gyomorfenék emésztőnedvet termelő régiójával, ami fokozza az emésztés hatékonyságát. Erőteljesebb keverés csak a pilorus üregében van.

A gyomor **ürülését** – kivéve a lóét – a pilorus ürege és az epésbél kezdeti szakasza között fennálló nyomáskülönbség szabályozza. Amint a perisztaltikus hullám a pilorus üregén keresztül halad, a záróizom ellazul és a gyomortartalom (chymus) az epésbélbe ürül. A nyitott pilorus a középbél egyidejű antiperisztaltikus mozgásakor lehetővé teszi a duodenum tartalmának visszakerülését is a gyomorba.

A gyomor kiürülését húsevőkben és sertésben idegi és kémiai tényezők szabályozzák, amelyek általában a duodenumból indulnak ki, illetve annak tartalmához kötődnek. A gyomorból érkező chymus a duodenum falára nyomást gyakorol, amely reflexesen gátolja a gyomor mozgásokat és ezen keresztül a gyomor ürülését (enterogasztrikus reflex). Ha a táulás igen erős, a gátlás olyan mértékű is lehet, amely hosszabb időn keresztül szünetelteti a gyomor-összehúzódásokat, megakadályozva ezzel a gyomor kiürülését. Az idegi tényezők mellett, a gyomor ürülésének szabályozásában, a hormonális hatásoknak is jelentős szerepe van. Elsősorban savas és nagy zsírtartalmú, koncentrált chymusürülés hatására a duodenum nyálkahártyájában fokozódik a **kolecisztokinin-pankreoizmin (CCK-PZ)**, illetve a **szekretin** nevű hormonok szekréciója, amelyek a gyomorperisztaltika csökkentésén keresztül gátolják a gyomortartalom ürülését az epésbél felé.

A hányás

A hányás a szervezet rendkívül fontos **védekező mechanizmusa**, melynek következtében a gyomor tartalma a szájon keresztül visszakerül a külvilágra. Káros körülmények között a gyomortartalomhoz vékonybélnedv is keveredhet. A hányást emberben izzadással, nyálzással, szapora szívveréssel járó rosszullet, **hányinger** (nausea) előzi meg. Esetenként hasonló kutyában is megfigyelhető. Néhány felületes légzőmozgás után, hirtelen, zárt gégefedő mellett, mély belégzést végez az állat. Ennek hatására jelentősen csökken a mellkasi nyomás, és a cardia záróizmának megnyílását követően a gyomortartalom a nyelőcsőbe kerül. A gyomortartalom kiürülését gyors kilégzés kapcsán a hasizmok és a rekesz rángásszerű összehúzódása fokozza.

A hányás **reflexes folyamat**, melynek központja a **nyúltvelőben** van. A hányás központja úgyszólván a szervezet minden részéből kaphat információkat. A garat, a gyomornyálkahártya mechanikai vagy kémiai ingerlésén kívül, hányást válthatnak ki az egyensúlyi zavarok, a vesék megbetegedései, a zsigerek izgalmai, traumák stb. Egyes gyógyszerek a központot közvetlenül ingerelve váltják ki a hányás reflexét.

Az egyes állatfajok hányási készsége különböző. A húsevők és a sertés könnyen hánynak, a ló nem tud hányni. Kérődzőkben hányásról nem beszélhetünk. Az oltógyomor-tartalomnak az előgyomorba való visszaáramlása okoz hasonló következményeket, mint a sertés és a kutya hányása.

13.7. A gyomornedv összetétele és funkciója

A gyomorban megkezdődik az elfogyasztott takarmány kémiai feltárása, ebben a folyamatban a gyomormirigyek által termelt gyomornedvnek van jelentősége.

Tiszta **gyomornedv** ún. pavlovi kisgyomor készítésével nyerhető. Pavlov műtéti úton a kutya gyomrából, a vérkeringés és a beidegzés viszonylagos sértetlensége mellett egy kisebb üreget (kisgyomor) különített el és ezt a külvilággal sipollyal kötötte össze. A tiszta gyomornedv gyűjtése mellett a kisgyomorból az eredeti gyomorban végbemenő folyamatokra is következtethetünk. A tiszta gyomornedv színtelen, víztiszta, erősen savas folyadék. Fajsúlya 1,002 és 1,006 g/L, pH-értéke 0,9–1,5 között változik. Mennyisége az állatfajtól, a takarmány mennyiségétől és minőségétől függően változik, felnőtt lóban 10–30, sertésben 8–15, kutyában 0,5–3 liter között ingadozik naponta.

A gyomornedvben legnagyobb mennyiségben víz van (95,0%), szárazanyag-tartalmát szerves és szervetlen anyagok alkotják. A **szerves anyagok** közül a takarmányfehérjék bontását végző enzimek bírnak kiemelkedő jelentőséggel. Közülük felnőtt állatokban a **pepszin** a legfontosabb, amely inaktív előalak, a pepszinogén formájában a fundusmirigyek fősejtjeiben termelődik.

Ez utóbbi a szekréciót követően a fundusmirigyek fősejtjeiben granulumok formájában tárolódik, majd a kiválasztást követően a gyomor lumenében kb. 5 pH-értékben aktiválódik sósav jelenlétében. A pepszin hatásoptimuma 1,8 és 3,5 pH-értékek között van. A fehérjék polipeptidláncát a tirozin vagy fenilalanin aminosorozatjánál hasítja. Hatására rövidebb láncú peptidok keletkeznek, mivel mindig belső peptidkötéseket hasít (endopeptidáz). Aktivitásuk eredményeként aminosavak nem szabadulnak fel.

Az együregű gyomrú állatok gyomornedvének másik fehérjebontó enzime a **ketapszin**. A pepszintől elsősorban az a sajátossága különbözteti meg, hogy pH-optimuma magasabb (3–5). Ennek megfelelően hatása elsősorban a takarmányfelvétel vagy az azt követő rövid időszakban érvényesül, amikor a gyomortartalom még nem eléggé savanyú.

A gyomornedv **szerves anyagai** közé sorolható a B12-vitamin felszívódása szempontjából lényeges ún. **intrinsic factor** is. Ez a vegyület egy mucoproteid. A gyomornyálkahártya ugyanazon sejtjei szekretálják, mint amelyek a sósavat, vele szoros összefüggésben.

A szervetlen alkotók közül a **sósav** rendelkezik legnagyobb jelentőséggel, amely a gyomornedvnek rendkívül alacsony pH-értéket biztosít. A fundusmirigyek fedősejtjei hozzávetőlegesen 150 mM koncentrációban szekretálják, amely kb. 3–4 milliószor nagyobb H^+ , és Cl^- -koncentrációt jelent a gyomornedvben, mint a vérplazmában. A sósavszekréció aktív sejtmunka eredménye, és jelentős mennyiségű energiát igényel. Egy liter gyomornedv sósavtartalmának elválasztása kb. 6,5 kJ energiát követel.

Kutyában és sertésben a gyomornedv sósavja **antiszeptikus** hatása következtében elpusztítja a takarmánnyal bekerülő mikroszervezetek, így a patogén mikroorganizmusok vegetatív alakjainak jelentős részét, illetőleg fiziológiás körülmények között szinte sterilizálja a gyomortartalmat. Mint ilyen, a gyomor sósavtartalma fontos szerepet játszik a szervezet általános védekezési rendszerében. A spórák zöme ugyanakkor ellenáll ennek a hatásnak.

A gyomor cardia-és pylorusmirigyei elsősorban olyan mucinban gazdag **nyálkát** termelnek, amelyek beborítva a nyálkahártya felületét, fontos védelmi rendszert alkotnak a gyomorfal számára a sósav és a fehérjebontó enzimekkel szemben (gastricus mucosa barrier).

13.8. A gyomornedv-elválasztás szabályozása

A **gyomornedv-elválasztás idegi és hormonális szabályozás** útján igen finoman illeszkedik a takarmányfelvétel és -feldolgozás egymást követő szakaszaikhoz. Aszerint, hogy a szabályozást megindító stimulusok az emésztőcső mely szakaszából indulnak ki, a gyomornedv-elválasztás három fázisát, **cephalicus**, **gastricus** és **intestinalis** lehet megkülönböztetni.

A **cephalicus** fázist legcélszerűbben a Pavlov által kidolgozott „látszólagos etetési” kísérlettel tanulmányozhatjuk. Ha a kutya nyelőcsővét a nyaki szakaszon műtétileg átvágta, a táplálék nem került a gyomorba. Mivel ilyen körülmények között a táplálék nem éri el a gyomor nyálkahártyáját, a nedv-elválasztást kizárólag a szájüreg felől érkező feltétlen reflexingerek határozzák meg. Már a szájban lévő falat hatására tehát megindul a gyomor mirigyeiben a legfontosabb gyomornedv-összetevők, a pepszin és a sósav szekréciója. A gyomornedv-elválasztás ezen szakaszát **cephalicus**, (feji) vagy **reflexes** (idegi) szakasznak nevezzük. Pavlov kísérletei azt is bizonyítják, hogy az említett feltétlennek minősülő reflexre a táplálkozás során kialakult képzetek alapján feltételes reflexek is kialakulhatnak.

Ennek megfelelően már a takarmány meglátása, annak illata, a gondozó közeledése, az etetőedények zaja stb. egyaránt gyomornedv-elválasztást indíthat meg. A gyomornedv-elválasztás ezen első szakaszában olyan reflexek vesznek részt, amelyek efferens pályáját a (X.) bolygóideg (*n. vagus*) alkotja.

Stimulusai egyrészt közvetlenül fokozzák a fundusmirigyek szekrécióját, másrészt serkentik a nyálkahártya gasztrin termelését és a fundusmirigyek érzékenységét a gasztrinnal szemben.

A gyomornedv-elválasztás **gasztrikus** fázisát a gyomorba jutó takarmány gyomornyálkahártyára gyakorolt mechanikai és kémiai ingerei tartják fenn. Ezen ingerek hatására a *n. vagus* egyrészt közvetlenül serkenti a fundusmirigyek szekrécióját, másrészt a pylorusmirigyek egy 17 aminosavból álló peptidhormon, a **gasztrin** szekrécióját serkentik. Ez a hormon a vagus által termelt acetilkolinnal szinergens hatású, így azzal együttesen fokozzák a nyálkahártyában a vérkeringést és a fundusmirigyek szekrécióját.

A gyomornedv-elválasztás **intestinalis** (enteralis) fázisa akkor kezdődik, amikor takarmány kerül az epésbélbe. Annak hatására az epésbél nyálkahártyájában egy vagy több hormon termelődik, amelyek stimulálják a gasztrikus szekréciót. Ezek közül egyik feltételezhetően az **intestinalis gasztrin**.

A gyomor szekretoros tevékenységére, az előző folyamatokkal ellentétben, számos tényező **gátló hatást** fejt ki. Ezek közül legfontosabb maga a gyomortartalom savassága. Amikor a gyomortartalom pH-értéke 2 alá csökken, a gasztrintermelés serkentését elősegítő valamennyi folyamat gátlás alá kerül. Mindezen kívül minden olyan tényező, amely gátolja a gyomor ürülését (zsírok, hipertóniás oldatok stb.) akadályozzák a gyomor szekréciós tevékenységét is. Ez a gátlás egyrészt idegi úton, másrészt hormonálisan (szekretin, CCK-PZ) érvényesül.

13.9. Emésztési folyamatok a vékonybélben

A vékonybél szerepe az emésztésben

A vékonybélben az emésztést azok a mirigyek segítik elő, amelyek egyrészt az emésztőcsövön kívül helyezkednek el (máj, hasnyálmirigy) és a kivezetőcsatornán keresztül a bélcsőbe ürítik váladékukat, másrészt a bél nyálkahártyájában találhatóak. A mirigyek által termelt váladékok (emésztőnedvek) alapvetően három főfunkciót töltenek be az emésztésben:

1. Az emésztőenzimeik segítségével **bontják** a tápanyag-molekulákat.
2. Optimális **kémiai** (pH) és **fizikai feltételeket** biztosítanak az emésztőenzimek tevékenységéhez.
3. Olyan anyagokat tartalmaznak (nyálkaanyagok), amelyek biztosítják a bél belsőfelületének **védelmét**.

A vékonybélben folyó emésztés tehát elsősorban olyan folyamat, mikor is a takarmányból származó tápanyagokat a szervezet mirigyei által termelt enzimek hasítják és alakítják olyan egyszerűbb molekulákká, amelyek a bélből felszívódhatnak. A bélben folyó emésztés a takarmány kémiai „feltárásának” legfontosabb helye. A bél emésztőtevékenységét, a béltartalom továbbítását a belek mozgásai segítik elő.

A bél motorikája

A bélmozgások egyik jellemzőtípusa az ún. **szegmentáló** mozgás. Ennek során a vékonybélben 5–10 cm távolságban a körkörös izomzat összehúzódása következik be, ami a belet szakaszokra (szegmentumokra) osztja. Rövid idő után az összehúzódott részek elernyednek, s most az előbb elernyedett állapotban levő szegmentumok izomzata húzódik össze.

Ily módon egy újabb szegmentális tagoltság keletkezik. A szegmentáló mozgások nem továbbítják a béltartalmat, csupán annak összekeveredését segítik elő, így **keverőmozgásoknak** nevezzük azokat. A szegmentáló mozgás miogén eredetű, vagyis a simaizomzat spontán ingerképző tulajdonságának következménye.

Ez a mozgás akkor is létrejön, ha a bélfal idegfonatait (*Auerbach-féle plexusok*) valamilyen módon (nikotin, kokain) előzetesen bénítjuk. A szegmentáló mozgások ütemének kialakításában jelentős szerepe van annak az izomcsoportnak, amely az epevezeték beszájadásához közel, a duodenum kezdeti szakaszán található (pacemaker, ütemvezérlőközpont). Ha kiirtjuk ezt az izomcsoportot, a kontrakciók ritmusa csökken. A szegmentáló mozgások száma az éhezés alatt csökken, az állat táplálkozása során viszont nő.

A bél mozgásának másik típusa a **perisztaltikus** mozgás, amelyet a bél helyi (intrinsic) reflexei irányítanak. Ha a bél egy pontján tartózkodó chymus a bél falát megfeszíti, a tőle cranialis irányban levő bélrészlet körkörös izomzata összehúzódik, a caudalisan levő pedig elernyed. Ennek következtében a béltartalom az ellazult részek felé, caudalis irányban továbbítódik. A perisztaltikus mozgás továbbítja a béltartalmat a duodenumtól az utóbél felé, így ezt a mozgást **továbbító mozgásnak** is szokás nevezni. Ebben a folyamatban mind a bélfal körkörös, mind hosszanti izomzata részt vesz. Terjedési sebessége 2–25 cm/perc. Keletkezési gyakorisága a bél teltségétől függően meglehetősen változó, átlagosan 14–20 percenként. Ha egy adott bélszakaszt kimetszenek, majd fordítva varrják vissza, perisztaltikája cranialisan, tehát ellenkezőirányban halad. A duodenumon azonban esetenként fiziológiai körülmények között is kialakulhat ilyen cranialis irányú, ún. **antiperisztaltikus** mozgás.

A perisztaltikus hullámok frekvenciáját a bél teltsége jelentősen befolyásolja. A béltartalomtól feszülő bélen a mozgás ritmusa élénk, míg üres bélen perisztaltika alig van. Ennek megfelelően az elfogyasztott takarmány mennyisége és minősége (főleg ballaszttartalma) jelentős hatást gyakorol a bélmozgásokra. Bár a perisztaltikus mozgásokat alapvetően a bél helyi reflexei szabályozzák, módosító jelleggel a külső idegek is részt vesznek a szabályozásban.

Az *n. vagus* rostjainak ingerlése vagy acetilkolin adagolása a perisztaltikus mozgást erőteljesen serkenti, a bél tónusát fokozza. A szimpatikus idegek ingerlése vagy adrenalin injekciója ugyanakkor a perisztaltikus mozgások csillapítása mellett a bélfalat ernyeszti.

13.10. A hasnyálmirigy szerepe az emésztésben

A hasnyálmirigy külső elválasztású funkciója az egyik legfontosabb emésztőnedv, a **hasnyál** (pancreasnedv) termelése, amely a Wirsung-, illetve a Santorini-féle vezetéken keresztül az epésbél kezdeti szakaszába ömlik. A tisztán nyert hasnyál színtelen, szagtalan, kissé nyúlós, lúgos kémhatású (pH 7,1–8,4) folyadék. Jellemzője a magas „titrálható alkalinitás” (10 mL pancreasnedv 5,5–12 mL n/10 sósavat fogyaszt), amely elsősorban nagy NaHCO₃-tartalmának köszönhető. Ez utóbbi segítségével a pancreasnedv döntőszerepet játszik a gyomorból ürülő savas kémhatású chymus, lóban pedig a vakbélben és a remesében keletkező illó zsírsavak semlegesítésében. A hasnyál mennyisége és összetétele állatfajonként és a mirigyet szabályozó ingerek természete szerint meglehetősen változó. Átlagos takarmányozási körülmények között, 100 kg élőtmegre számítva lóban 11 L, sertésben 2–3 L termelődik naponta. Ozmotikus koncentrációja a vérplazmáéval azonos. Körülbelül 1% anorganikus anyagot és 1–2% fehérjét tartalmaz, amelynek nagy része enzim.

A **szervetlen** anyagok közül a kation összetétele csaknem azonos a vérplazmáéval. Az anion összetétele a szekréció intenzitásával sajátosan változik. A növekvő elválasztás esetén HCO₃-tartalma csaknem háromszorosára nő, Cl-koncentrációja viszont ugyanilyen arányban csökken. Az előzőek következtében a két anion összege viszonylag állandó, kb. 150 mmol/L.

A hasnyál enzimei között szénhidrát-, fehérje- és zsírbontó enzimek egyaránt találhatók. **Szénhidrátbontó** enzime az **α -amiláz**, amely az α -1,4 glikozidkötéssel kapcsolódó poliszacharidokat (keményítő, glikogén) dextrinen keresztül maltózig bontja. Az enzim pH-optimuma 6,8–6,9.

A **fehérjebontó** enzimek között endo-és exopeptidázok egyaránt találhatók. Az endopeptidázokon belül a **tripszin** (pH-optimum 7,8–8,8), a **kimotripszin** (pH-optimum 7,0–9,0), és az **elasztáz** (pH-optimum 8,8) fordul elő a különböző háziállatfajokban. A tripszin a gyomorban megkezdett fehérjeemésztés termékeit (polipeptideket) vagy azt kikerülő intakt fehérjét bontja, miközben peptidek keletkeznek. A kimotripszin az előző enzimtől csak csekély mértékben különbözik, fehérjeemésztő hatása mellett a tejet is megemésztja. Az endopeptidázok által katalizált fehérjeemésztés termékeinek további bontását az exopeptidázok csoportjába tartozó **karboxipeptidáz** végzi. Ez az enzim a peptidekről a C-terminális aminosavakat hasítja le. A hasnyál fehérjebontó enzimei inaktív formában (tripszinogén, kimotripszinogén, prokarboxi-peptidáz) termelődnek. A tripszin aktiválódása csak a duodenumba irányuló szekréciója után történik meg. Ebben részt vesz a bél nyálkahártyájában szekretált enzim, az **enterokináz**, másrészt autokatalitikusan maga a tripszin is. A kimotripszinogén és a prokarboxi-peptidáz a tripszin hatására válik aktív fermentummá. Bár a tripszinogén spontán átalakulása tripszinné gyorsan bekövetkezik normális körülmények között, *tripszininhibitor* jelenlétében ez a folyamat erősen gátolt.

A **zsírbontó** enzimek között a **hasnyál-lipáz** a bél legfontosabb enzime, amelynek pH-optimuma 7,6–8,2 között van. Jellemző sajátossága, hogy a trigliceridek 1. és 3. helyzetben levő észterkötéseit bontja, aminek következtében monogliceridek és zsírsavak keletkeznek. A tripszinnel ellentétben a lipáz és az amiláz a hasnyálmirigyben aktív enzimek formájában szekretálódnak.

A hasnyálmirigy kiválasztó tevékenységét **idegi**, valamint **hormonális** tényezők szabályozzák. Már a szájba jutó takarmány ingere a hasnyálmirigy fokozott szekrécióját váltja ki. A hasnyálmirigy reflexes szabályozásában a (X.) bolygóideg jelentős szerepet játszik. Kizárólagosan idegi hatásokra a hasnyálmirigy általában nagyobb enzim- és hidrogénkarbonát-koncentrációjú hasnyálat választ el.

Lényegesen nagyobb jelentőségű a pancreasnedv elválasztásának szabályozásában a hormonális mechanizmus. *Bayliss* és *Starling* mutatták ki, hogy ha a duodenumba savas gyomortartalom kerül, annak falában egy 27 aminosavból álló peptidhormon, a **szekretin** szabadul fel, amely rövid időn belül élénk hasnyálkiválasztást indít meg. A szekretin elsősorban a víz és anorganikus sók elválasztását serkenti, az előzőek szerint szekretált nedv emésztőaktivitása ugyanakkor csekély. Jóval később fedezték fel, hogy a duodenum nyálkahártyájából a savas gyomortartalom hatására egy másik hormon, a **pankreozimin** is a vérbe kerül. Ez a hormon 33 aminosavból álló peptidegység, mely C-terminálisának 5 aminosava azonosnak bizonyult a gasztrinével. A pankreozimin elsősorban a hasnyálmirigy enzimelválasztását fokozza, de serkenti az epehólyag összehúzódásait is (kolecisztokinetikus hatás), ezért **pankreozimin-kolecisztokinin (CCK-PZ)** komplexnek nevezik.

A hasnyál összetétele messzemenően alkalmazkodik az elfogyasztott takarmány jellegéhez. Magas fehérjetartalmú diéta esetén a tripszin aktivitása, sok szénhidrátot tartalmazó takarmány etetése esetén az amiláz aktivitása növekszik. Sok zsír fogyasztása ugyanakkor a lipáz mennyiségét nem növeli.

13.11. Az epe és szerepe az emésztésben

Az epe a vékonybél másik legfontosabb emésztőnedve, a májban termelődik, ahonnan vagy közvetlenül, vagy ha epehólyag is van, bizonyos tárolást követően, az epevezetőn keresztül jut az epésbélbe.

Az epe részben szekrétnak fogható fel, mivel több olyan anyagot tartalmaz, amelyek az emésztésben lényeges szerepet játszanak, másrészt exkrétumnak is tekinthető, amelyen keresztül a szervezet bizonyos bomlástermékei (epefestékek) a külvilágra jutnak.

Az epe összetétele jelentősen függ származási helyétől. A májvezetéken keresztül nyert epe, **májepe**, szárazanyag-tartalma csupán 2,5–4,0%, az epehólyagból gyűjtött ún. **hólyagepe** ugyanakkor 16–17% szárazanyagot tartalmaz. A tetemes különbség oka az, hogy az epehólyagban jelentős mennyiségű víz szívódik vissza, ugyanakkor szerózus folyadék választódik ki, amely a szárazanyag-tartalmat növeli. Mivel a vízzel együtt különböző ionok (Cl^- , HCO_3^-) is visszaszívódhatnak, a kétféle ion pH-értéke is különbözik egymástól (májepe: pH 7,5–8,5; hólyagepe: pH 7,0–8,0).

Az epe szárazanyaga szerves és szervetlen vegyületeket egyaránt tartalmaz. A **szervetlen összetevők** nagy részét Na, K, Ca, Mg- és Fe-kloridok, hidrogénkarbonátok, foszfátok és szulfátok alkotják. **Szerves összetevők** közül legjelentősebbek az epesavas sók, az epefestékek, a koleszterin és a foszfolipidek.

Az **epesavak** közül a kolsav és a keno-dezoxikolsav a legnagyobb mennyiségben jelenlevők, amelyek az epében glikokollal és taurinnal képzett konjugátumaik formájában vannak jelen, és alkálisókkal epesavas sókat képeznek. Az epesavaknak az emésztésben többirányú fontos szerepük van. A felületi feszültséget csökkentő hatásuk révén a vízoldhatatlan zsírokat a vékonybélben **emulgeálják**, hatásukra azokból apró zsírgolyócskák keletkeznek, felületük így megnagyobbodik és ez kedvezőbb feltételeket teremt a lipáz zsírbontó tevékenységéhez.

A hasnyálmirigyben inaktív formában szekretált lipáz, a bél lumenében ugyancsak az epesavas sók hatására válik **aktív enzimmé**. A zsíremésztés termékeinek felszívódása szempontjából fontos **micella kialakításában** ugyancsak jelentős szerepet töltenek be az epesavas sók. A vízben oldhatatlan zsírsavakkal, monogliceridekkel, de a koleszterinnel és a zsírban oldódó vitaminokkal is 3000–4000 molekulatömegű, úgynevezett kolinsavakat képeznek, amelyek már vízben oldhatók. A felszívódás kolinsavak formájában történik. A bélbe került epesavas sók a vékonybél distalis szakaszán 90–95%-ban felszívódnak és a portális vénán keresztül visszakerülnek a májba. Az epesavak ezen forgalmát a máj és a bélcsatorna között **enterohepaticus körfolyamatnak** nevezzük. A májba visszakerült epesavak erős epeszekréciót serkentőhatással rendelkeznek és hozzájárulnak az epetermelés normális szintjéhez. Ha az entero-hepaticus körforgalom gátolt, a máj epetermelése jelentősen csökken.

Az epe színét az **epefestékek**, a sárga bilirubin és a zöld biliverdin adják. A kettő mennyisége, illetve aránya az egyes háziállatfajokban eltérő, ennek megfelelően epéjük színe is különbözik. A húsevők epéje sárgásbarna, a sertésé barnásbarna, a lóé barnászöld, a kérődzőké zöld színű. Az epefestékek a hemoglobin porfirin vázának bomlástermékei, jelentőségük az emésztésben nincs, egyéb biológiai hatásukról sem tudunk. Epefestékek a szervezetben mindenhol termelődnek, ahol hemoglobinsomlás folyik (a máj, a lép és a csontvelő RES sejtjeiben). Keletkezési helyükről a vérplazmába kerülnek, ahonnan a májsejtek felveszik és glükuronsavval konjugálva az epébe kiválasztják. Az előzőek szerint a vérplazma normális körülmények között is tartalmaz bizonyos mennyiségű epefestéket. A vérplazma epefesték szintje egészséges viszonyok között állandó és jellemző az adott fajra. A májsejtek károsodása vagy az epeutak elzáródása folytán azonban nagyobb mennyiségben kerülnek a vérkeringésbe, a bőr alatti kötőszövetben kiválasztódnak és annak sárga színt kölcsönöznek (sárgaság).

Az epével a bélbe kerülő epefestékek a mikroorganizmusok hatására **urobilinogénné**, majd **szterkobilinogénné** alakulnak, mely utóbbi a levegő jelenlétében, oxidatív hatásra olyan vegyületeket képez, amelyek a bélsár jellegzetes színét adják. A bélben képződött urobilinogén és szterkobilinogén egy része a bélből visszaszívódik és ismételt kiválasztódik a májban, így egy része ugyancsak enterohepaticus körfolyamatban vesz részt.

Az epeelválasztás szabályozásában a már említett epesavas sókon kívül elsősorban hormonális tényezők vesznek részt. A **gasztrin**, a **szekretin** és az **inzulin** fokozzák a máj epeelválasztását. Az epeelválasztás fokozódása esetén megváltozik annak összetétele is: nő a bikarbonát- és csökken kloridtartalma.

Az epehólyag időnkénti összehúzódásával üríti tartalmát az epésbélbe. Az összehúzódások ki-váltása **reflexes**, illetve **hormonális** hatásokra történik. Az idegi hatásokra történő összehúzódás feltétlen és feltételes reflexek eredményeként is bekövetkezhet. Az entero-hormonok közül a CCK-PZ rendelkezik **kolagog** (epeürítést serkentő) hatással. Ha az epésbélbe erősen savas vagy sok zsírt tartalmazó chymus ömlik, a bél nyálkahártyájában fokozódik e hormon szekréciója. A véráramon keresztül eljutva az epehólyagig, a CCK-PZ serkenti a hólyag falát alkotó simaiz-mok motorikáját, melynek eredményeként fokozódik az epeürülés a duodenum felé.

13.12. A bélnedv és szerepe az emésztésben

A vékonybél nyálkahártyájában található kétféle mirigy, a **Brunner-** és a **Lieberkühn-féle miri-gyek** terméke a bélnedv. A Brunner-féle mirigyek kizárólag az epésbélben találhatók, enzim-mentes, mucinban gazdag, erősen viszkózus váladékuk elsősorban a középbél elülső szakaszá-nak nyálkahártyáját védi az odakerülő savas kémhatású gyomortartalomtól. A bélbolyhok kö-zött szórta elhelyezkedő, egyszerű csöves mirigyek, a Lieberkühn-crypták bizonyos sejtjei (Pa-neth-sejtek) ugyanakkor proteo- és amilolitikus enzimeket is termelnek. A **kevert bélnedv** hal-ványsárga, szálképző, lúgos (pH 7,5–8,5) folyadék. Szárazanyag-tartalma 1,5–1,6%, amelyből 1% az anorganikus sók (elsősorban Na-, K-és Ca-kloridok és hidrogénkarbonátok), a többit a mucin és az enzimek teszik ki. A bélnedv enzimeit elsősorban a fehérje- és a szénhidrá-temésztés végső lépéseit katalizáló enzimek alkotják. A proteázok közül az **aminopeptidázok** és a **dipeptidázok** a legjelentősebbek, amelyek a kisebb peptidekből felszívódásra alkalmas amino-savakat hasítanak le. A szénhidrátbontó enzimek döntően diszacharidázok, **maltáz**, **szacharáz** és **laktáz**, amelyek a diszacharidokból ugyancsak felszívódásra képes monoszacharidokat állíta-nak elő. A bélnedv zsírbontó **lipázt** is tartalmaz. Ennek aktivitása azonban a hasnyálmirigy ere-detű lipázhoz viszonyítva csekély.

A bélnedvtermelést ugyancsak idegi és hormonális tényezők szabályozzák. A szekréció ser-kentésének legfontosabb ingere a vékonybélbe jutó chymus mechanikai és kémiai hatása. Ezen tényezők helyi reflexeken vagy a n. vaguson keresztül fokozzák a bélnedv szekrécióját. A bél nyálkahártyájában ugyanakkor egy hormon, az **enterokrinin** termelődése figyelhető meg, amely serkenti a bélben levő mirigyek elválasztó tevékenységét.

A vastagbél szerepe az emésztésben

Az emésztés és a felszívódás legutolsó szakasza a vastagbélben megy végbe. Ezen szakasz terje-delmessége és az emésztésben betöltött szerepe jelentős különbségeket mutat az eltérő táplálko-zási típusú állatokban. A húsevőkben hossza és befogadóképessége viszonylag csekély, az emész-tésben betöltött szerepe is kicsi. A növényevő monogastricus állatokban (ló, nyúl) és a minden-evő sertésben is e bélszakasz ugyanakkor jelentős szerepet tölt be az emésztésben. Ezekben az állatfajokban a növényi rostok emésztésének mikrobás folyamatai a vastagbélben, főként a vak-bélben folynak. A vastagbél nyálkahártyája is folytat szekretoros tevékenységet. Az itt termelődő **vastagbélnedv** lúgos kémhatású, vizet, szervetlen sókat és mucint tartalmaz. A szekréciót első-sorban a nyálkahártya hámszövetében lévő nagyszámú kehelysejt végzi. Főfunkciója a nyálkahártya védelme, valamint a béltartalom, illetve a bélsár sikamlóssá tétele.

A vékonybél víztartalma (85–93%) jóval nagyobb, mint a bélsaré (60–75%). A tartalom be-sűrűsödése a vastagbélben végbemenő jelentős **vízfelszívódásra** utal. Emellett elektrolitok, el-sősorban Na⁺, K⁺, illetve Cl⁻ ionok is felszívódnak ebben a bélszakaszban.

A vastagbélben kitűnő körülmények mutatkoznak a mikroszervezetek élettevékenységéhez, így **dús baktériumflóra** alakul ki e bélszakaszban.

A takarmány azon szerves anyagai, amelyek nem emésztődnek, illetve nem szívódnak fel a vastagbél előtti emésztőcsatorna-szakaszon, itt hasonló mikrobás **fermentációval** bomlanak, mint a kérődzők előgyomraiban. Ennek a folyamatnak elsősorban azoknál a növényevő vagy mindenevő állatoknál van jelentősége, ahol a tápanyagok nagy része növényi eredetű takarmányokból származik és a gyomorban nincs lehetőség a mikrobás fermentációra (ló, nyúl, sertés). Ezekben a fajokban a növényi rostok (cellulóz, hemicellulóz) emésztésére csak a vastagbélben van lehetőség. Az összetett szénhidrátok (rostok) mikrobás fermentációjának főbb folyamatait a kérődzők emésztése során tárgyaljuk.

A vastagbél **N-forgalma** ugyancsak jelentősen kötődik a mikrobás fermentációhoz. A vakbélben és a remesében jelentős mennyiségű NH_3 szabadul fel a fermentáció során, amelynek forrása vagy a **karbamid**, amely a vastagbél falán keresztül a vérkeringésből választódik ki a bél lumenébe, vagy a **fehérjék és aminosavak** baktériumos bontása. Az NH_3 egy része a vastagbélben is felhasználódhat a mikrobák által végzett fehérjeszintézisre. Az így szintetizált fehérje azonban **nem hasznosul**, mint ahogy azt kérődzőkben láttuk, hiszen a vastagbelet enzimes emésztés nem követi. A vastagbél mikrobás fermentációja során **vitaminok**, elsősorban a B-vitamincsoport tagjai és a K-vitamin szintetizálódnak. A vastagbél falán ezek a vitaminok azonban nem szívódnak fel, hasznosulásuk csak koprofágiával történhet.

A baktériumos fehérjebontás során az aminosavakról karboxilgyök és azzal a gyűrűs aminosavak esetén oldalláncok hasadhatnak le, amely eredményeként **aminok** (putrescin, kadaverin, indol és szkatol) képződnek. Ezek egy része felszívódik és a májban detoxikálódik, másik részük a bélsárban ürül.

A bélsár képződése és ürülése

A bélmozgások hatására a béltartalom a végbél felé mozog. Aborális irányba haladva a vastagbél tartalma egyre sűrűbb lesz és kialakul a **bélsár** (*faeces*).

A takarmány áthaladási sebessége az emésztőcsövön elsősorban az állatfajtól (a bél hosszától) és a takarmány minőségétől függ. Átlagos takarmányozási körülmények között a sertésben pl. a takarmányfelvételt követően az első takarmánymaradékok 10–24 óra múlva ürülnek a bélsárban, a teljes kiürülésük 48–90 órát vesz igénybe.

A bélsár a takarmány meg nem emésztett és fel nem szívódott anyagain kívül emésztőnedveket, sejttörmelékeket, baktériumokat és azok anyagcseretermékeit, valamint a vérből a bél lumenébe kiválasztott anyagcseretermékeket tartalmaz.

A termelt bélsár mennyisége:

- Lónál: 15-23 kg/nap (nedvességtartalma 70–80%)
- Sertésnél: 0,5-3,0 kg/nap (55–75% víztartalmú)
- Szarvasmarhánál: 10-30 kg/nap
- Juhnál: 1-3 kg/nap általában.

A végbél legfőbb tevékenysége a bélsár tárolásának, ürítésének szabályozása. Fiziológias körülmények közt a végbél üres, a bélsár a remesében tárolódik. Bélsárürítési ingert az kelt, ha a végbél falát nyomás éri, mert a bélsár az előző bélszakaszból átnyomódik a végbél ampullájába. A bélsár azonnal, spontán ürülését a végbél belső (és külső) izomgyűrűjének tónusos záródása akadályozza meg. A végbél körkörös izomzatának megvastagodása a sima izomból álló belső zárógyűrű. A külső, harántcsíkos izomból álló zárógyűrű (ha van) a gátizomzat megvastagodott része. A háziállatok közül a ló és szarvasmarha a bélsárürítést nem képes akaratlagosan szabályozni, hisz a központi idegrendszer irányítása alatt működő harántcsíkos izomból álló, külső zárógyűrűjük hiányzik, a bélsár ürítés náluk a végbél nyomásváltozásának reflexes következménye.

A végbélben összegyűlt bélsár **reflexes úton** ürül a külvilágra. A bélsárürítés megindulásához a megfelelő inger a bélfalban levő receptorokra ható nyomás.

A bélsár ürítési reflex során a végbél falának feszülésre érzékeny receptoraiból a felszálló idegrostok a gerincvelő kereszt szelvényeibe viszik az információt, ahonnan a leszálló (végrehajtó parancsot hozó) idegek a végbél izomzatának összehúzódására, a belső záró gyűrű kinyitására hoznak parancsot. E parancsra a végbél hosszanti izomzata is összehúzódik, a végbél megrövidül és tartalmát a külvilág felé irányítja. A bélsár ürítés folyamatát számos haránt csikolt izom egyidejű összehúzódása segíti. Belélegzés után a gégefedő zárul, a hasizmok összehúzódnak, a rekesz leszáll, mindez a hasüreg nyomásfokozódását okozza. A nyomásfokozódás kritikus értékét, amely a folyamat megindulását kiváltja, egy-egy erőteljes vastagbél-perisztaltika hozza létre. A reflexközpont a **gerincvelő ágyéki és keresztjtájéki** szelvényében található.

Egyes állatfajokban (kutya, macska) a külső harántcsikolt izomzathoz álló sphincter segítségével agykérgi befolyások a bélsárürítés akaratlagos kontrollját teszik lehetővé.

13.13. A kérődzők emésztése

Valamennyi növényevő állatfaj emésztő-készülékében egy olyan tágasabb szakasz található, ahol az elfogyasztott takarmány hosszabb időt tölthet. Ez lehetőséget ad a **mikrobás fermentációra**, amely során a takarmányok azon részei is emésztődnek, amelyek bontására a gazdaszervezet nem képes enzimet termelni (növényi rostok). Az együregű gyomrú állatokban (pl. ló) ez a fermentáció az utóbélben megy végbe. Kérődzőkben viszont olyan előgyomrok fejlődtek ki, ahol a mikrobás fermentáció számára nagyon kedvezőek a feltételek.

A kérődzők előgyomraiban (**bendő, recés, szátrétű**) **nem termelődik emésztőnedv**, e gyomorrészek nyálkahártyáját többretegű, elszarusodó laphám borítja. Az itt élőbaktériumok és protozoonok ugyanakkor intenzív, fermentatív jellegű emésztést végeznek, amely megelőzi a negyedik gyomorrészt, az **oltógyomorban**, illetve a vékonybélben folyó enzimes emésztést.

A kérődzők az előzetesen megrágott és lenyelt takarmányt ismételt fel tudják juttatni a szájjüregbe (felkérődzik) az alaposabb aprítás (rágás) érdekében. Az emlősök között két olyan alrend van, amely rendelkezik ezzel a sajátossággal:

1. *Ruminantia*, amely magába foglalja többek között hazánk néhány jelentős gazdasági állatfaját is (szarvasmarha, juh, kecske).
2. *Tylopoda*, amely főként sivatagi, illetve félsivatagi körülmények között tartott fajokat (teve, láma stb.) gyűjt magába. Ezen utóbbi fajok gyomra hasonlít a kérődzőkéhez, azzal a különbséggel, hogy hiányzik a levelesgyomor (omasum), a cardia tájékán ugyanakkor olyan mirigyek találhatók, amelyek vizet képesek kiválasztani a gyomor lumenébe.

A kérődzők előgyomrában folyó mikrobás fermentáció fő termékei a **rövid szénláncú zsírsavak**, vagy **illózsírsavak**, amelyek a felnőtt kérődző energiaforrásának döntő hányadát képviselik. Az emésztőcső egyes szakaszainak (bendő, recés, levelesgyomor, vakbél, remesebél) illózsírsav-koncentrációja szoros összefüggésben van ezen szakaszok fermentációs aktivitásával.

A kérődző gyomor fejlődése

Az újszülött kérődzőkben az oltógyomor képezi a gyomor legnagyobb egységét. A tejtáplálás időszakában a kérődzők gyomra **együregű gyomorként** viselkedik.

A tej emésztése kizárólag az oltógyomorban folyik. Ahogy a fiatal kérődző fejlődik, szilárd takarmányokat kezd fogyasztani, annak felvett mennyisége fokozatosan növekszik. Ezzel párhuzamosan megindul az előgyomrok fejlődése, amelyek aránya marhában kb. 6–12 hónapos korban éri el a felnőtt állatra jellemző értéket.

A bárány és a borjú egyaránt életének hozzávetőlegesen 2. hetében kezd érdeklődést mutatni a szilárd takarmányok iránt. Ahogy a szilárd takarmányok fogyasztása növekszik, úgy nő a bendő és a recés befogadóképessége is.

Az előgyomrok fejlődését egyrészt az elfogyasztott takarmányok **mechanikai hatása**, másrészt a fermentáció során keletkezett **illózsírsavak** stimulálják. Ha a fiatal kérődzőt csak tejjel vagy tejpótló tápszerrel takarmányozzák, az előgyomrok kapacitása, azok mozgása, a bendő nyálkahártyájának papillái nem fejlődnek ki.

A nyelőcső élettani szerepe

A felnőtt kérődzőkben a megivott folyadék csaknem teljes egészében a bendőbe, illetve a recésbe kerül, s a bendő víztartalmától függően gyorsabban vagy lassabban, de innen halad tovább az oltó felé. A szopós állatokban ugyanakkor a folyadékfelvétel alkalmával a **nyelőcsővályú** többé-kevésbé zárt csővé alakul, s a folyadékot (tej, víz) közvetlenül az oltógyomorba juttatja. A nyelőcső záródása reflexes folyamat, amelyet a száj-, illetve a garatüregben levő receptorok a szopás, illetve a tejivás, mintsem a vízfelvétel alkalmával indítanak meg. A reflex afferens ágát a (IX.) nyelv-garat ideg, efferens ágát a (X.) bolygóideg hasi rostjai adják, **központja a gerincvelőben** van. A folyadék szájba kerülésétől a nyelőcsővályú záródásáig időtelik el (kb. 2–5 sec reflexkésés). Ezért a reflex csak úgy működik tökéletesen, ha az állat a folyadékot kortyokban issza, illetve szopik. Ha az ivás túl mohó, a reflex nem vagy csak kevésbé zárja a nyelőcsővályút, s a tej egy része a bendőbe jut. Ez káros az állat számára, mert a tej a bendőben mikrobás bomlásnak indul, amely káros hatást gyakorol az emésztőszervekre.

A kifejlett állatok nyelőcsővályú reflexe élettani viszonyok között nem működik és **mesterségesen** megbízhatóan csak vazopresszin előzetes befecskendezésével **váltható ki**. Ezért kérődzőknek csak a bendőműködésre közvetlenül ható gyógyszerek adhatók a szájon át.

A mikrobás fermentáció feltételei az előgyomrokban

A kérődzők többüregű gyomrát alkotó bendő-recés egység legfontosabb feladata az, hogy optimális feltételeket teremtsen a mikrobás fermentációhoz. A táplálkozás során a gazdaállat időközönként takarmányt vesz fel, amely a fermentációhoz **szerves anyagot** biztosít. A bendő és a recés olyan „fermentátort” képez, amelybe a legelő állatban a nap 24 órájából kb. 8 órán át folyamatosan kerül takarmány. Ezen a takarmányon a bendőben élő mikroorganizmusok fermentatív tevékenysége mélyreható változást idéz elő. A mikroorganizmusok tevékenysége során keletkezett végtermékek ugyanakkor részben felszívódnak, részben továbbhaladnak az oltó felé és így hagyják el az előgyomrokat. A két ellentétesen ható folyamat viszonylagos egyensúlya a kérődzők előgyomraiban egy jóval állandóbb szervesanyag-tömeget jelent, mint ahogy az a monogastricus állatok gyomrában van. Erre utal az a tény is, hogy sokkal hosszabb (5–6 nap) takarmánymegvonásra van szükség ahhoz, hogy a kérődzők gyomra kiürüljön, noha kutya esetében a két takarmányfelvétel között a gyomor teljesen kiürül. A teljesen jóllakott felnőtt juh bendőtartalma átlagosan 4–6 kg, a kifejlett szarvasmarháé 30–60 kg, 80–85% víztartalmú, **félfolyékony** konzisztenciájú anyag. **Hőmérséklete** változó, jelentősen eltérhet a test hőmérsékletétől. Hideg tömegtakarmány, hideg ivóvíz fogyasztása után időlegesen csökken, majd mivel a mikrobás folyamatok döntően hőtermelőfolyamatok, 1–2 °C-kal magasabb is lehet a gazdaállat maghőmérsékleténél, amely a mikrobák szaporodásához ugyancsak kitűnő körülmény. A mikrobás fermentációt jelentősen befolyásolja a **bendőtartalom pH-ja**, amely felnőtt szarvasmarhában, átlagos körülmények között 6,0–7,0 körül ingadozik.

A pH jelentősebb csökkenése vagy emelkedése gátolja a fermentációt, károsan hat a mikrobapopuláció életfeltételeire és rontja az előgyomor motorika működését.

A bendőben folyó fermentáció eredményeként legnagyobb mennyiségben a savas karakterű anyagok (rövid szénláncú zsírsavak, tejsav) keletkeznek.

Hatásukra a mikrobás fermentáció a bendőtartalom savasodásával járna. Hogy ez mégsem következik be, főként három tényezőnek köszönhető:

1. A keletkezett rövid szénláncú zsírsavak már a bendőből nagyon gyorsan felszívódnak. Minél savasabb a pH, ez a felszívódás annál intenzívebb.
2. A kérődzők lúgos kémhatású (8,2–8,4 pH) és viszonylag nagy mennyiségben termelődő nyála a lenyelés után jelentős bikarbonátokból és foszfátokból álló **pufferrendszert** kölcsönöz a bendőfolyadékban, amely kapacitása a savakkal szemben sokkal nagyobb, mint a bázikus anyagok ellenében.
3. A fehérjék és nem fehérjetermészetű nitrogén, valamint egyéb (non protein nitrogén, NPN) anyagok fermentációjának következtében **ammónia** keletkezik, amely bázikus természetű, így lúgos irányban tolja el a bendő kémhatását.

A bendőfolyadék pH-értéke nagymértékben függ az elfogyasztott takarmányok minőségétől. Ha a takarmány sok, könnyen emészthető szénhidrátot tartalmaz, a kémhatás savas irányba tolódik el. N-tartalmú anyagokban gazdag takarmány felvétele után a nagyobb mennyiségben termelődő ammónia a rövid szénláncú zsírsavak savanyító hatását ellensúlyozza. Káros körülmények között az NPN-anyagok és a rothadási folyamatok lúgossá változtathatják a bendőtartalmat.

Az előgyomrok flórája és faunája

Az előgyomrok mikroorganizmus-populációja *baktériumok* és *protozoonok* számos fajából tevődik össze.

A bendőben élő **baktériumok** legnagyobb mennyisége coccus vagy rövid pálcika alakú, anaerob vagy fakultatív anaerob szervezetek. Átmérőjük 0,4–1,0 μ , hosszuk pedig 1–3 μ között változik. A környezetük változására érzékenyek, oxigén hatására, pH és hőmérséklet eltolódására elpusztulnak. Számuk átlagosan 10^9 – 10^{10} /mL bendőtartalom.

Az előgyomrokban levő baktériumokat aszerint osztályozzuk, hogy főként milyen **szubsztrátot** bontanak el. Ezek alapján megkülönböztetünk **cellulóz-, keményítő-, hemicellulóz-bontó, cukrokat fermentáló** mikroorganizmusokat stb.

A bendőben élő baktériumfajok rendkívül szoros szimbiózisban élnek egymással. Egyes baktériumok pl. nem képesek energiaforrásként felhasználni komplexebb, nagyobb molekulákat csak akkor, ha azt más fajok szétbontják. Az egyik faj által termelt fermentációs metabolit a másik faj számára energiaforrást jelent. Ez az együttműködés, ha a takarmányellátásban durva változások nincsenek, viszonylag állandó összetételű fermentációs végtermékeket jelent a gazdaszervezet számára. Ha azonban valamilyen drasztikus takarmányváltás következtében a mikroszervezetek közötti megszokott **szimbióta kapcsolat** megszűnik, valamelyik faj uralkodóvá válik, a mikrobás fermentáció köztes metabolitjai felszaporodhatnak. Ennek következtében a gazdaszervezetet súlyos metabolikus zavarok érhetik. Az előző folyamat tipikus példája a hirtelen nagyadagú gabonamagvak fogyasztását követően jelentkező **tejsav-acidózis**.

Az előgyomrokban élő **protozoonok** a **ciliáták** rendjéhez tartoznak, de köztük kevés **flagellátát** is találunk. Számuk 10^3 – 5×10^5 /mL között mozog. Jól takarmányozott kérődzők előgyomraiban mennyiségük nagyobb, mint a rosszul takarmányozottakéban.

A fehérjedús takarmány általában növeli számukat, finomra őrölt vagy granulált abraktakarmányokból különböző szénhidrátokat és fehérjéket tudnak hasznosítani, illetve elbontani. Alkalmasak a vízben oldódó szénhidrátok mellett a cellulóz és a hemicellulóz erjesztésére is.

Nitrogénforrásul a baktériumok fehérjéit használják fel. A protozoonok teljesen kipusztulnak, ha a bendőpH-ja savas irányban jelentősen eltér. Ha a bendőtartalom protozoon-mentessé válik (defaunálás), a gazdaállat életfolyamataiban jelentősebb változás nem jön létre. Így azok nem annyira életfontosak, mint a bendőbaktériumok. A normális mikrobapopulációjú állatok ugyanakkor gyorsabban fejlődnek, a baktériumok és protozoonok között ugyanis szimbióta kapcsolat figyelhető meg.

Az újszülött kérődzők emésztőszerveiben mikroorganizmusok nincsenek. A mikroszervezetek megtelepedése „fertőzés” útján történik. Mivel a felnőtt kérődzőkben élő mikroorganizmusok a gyomor, illetve a bélcső emésztőnedvei hatására elpusztulnak (nincs spórás túlélőalakjuk), ezért a bélsárral életképes mikroorganizmus nem ürül. A terjedésre egyetlen lehetőség a kérődzés, amelynek során a bőséges nyáleválasztás kíséretében mikroorganizmusok kerülnek a külvilágra. A felnőttekből származó baktériumokat, protozoonokat a fiatal kérődzők a levegő, az ivóvíz, a takarmány vagy egyéb eszközök közvetítésével veszik fel.

A szerves anyagok fermentációja az előgyomrokban

A kérődzők által felvett takarmányok szervesanyag-tartalmát a mikroorganizmusok által termelt fajlagos enzimek bontják. Ezt a folyamatot, megkülönböztetve a gazdaszervezet saját enzimeit által végzett bontástól, az emésztéstől, **fermentációnak** hívjuk. A takarmány szerves anyagai a mikrobák élettevékenységéhez energiát és egyéb anyagokat nyújtanak, miközben azok **rövid szénláncú zsírsavakat** (SCFA = short chain fatty acids), vagy másként nevezve **illó zsírsavakat** (VFA = volatile fatty acids) termelnek, másrészt saját protoplazma-tömegüket gyarapítják. Az illó zsírsavak a bendőből felszívódnak és a **kérődzők energiaszükségletének 60–80%-át szolgáltatják**. A mikrobás **protoplazmatömeg**, amely fehérjéket, szénhidrátokat, zsírokat stb. tartalmaz, az oltó- és a vékonybél felé haladva, ott a gazdaszervezet enzimjei segítségével **emésztődnek**, az emésztés kis molekulájú termékei a középbelben szívódnak fel. A fermentáció során hasznosuló energiahányadnak kb. 60–80%-a értékesül illó zsírsavak, 20–40%-a pedig a mikrobás protoplazmatömegben keresztül. Minél gyorsabb a mikrobák szaporodása, a fermentált szerves anyagok energiakészletének annál nagyobb hányada kerül a mikrobák testébe. Minél lassabb a szaporodásuk, annál kisebb mérvű a beépülés és viszonylag sok illó zsírsav szívódik fel.

A takarmányok szervesanyag-tartalmának bizonyos hányada (20–35%) kikerüli az előgyomrokban folyó mikrobás emésztést és bontatlanul kerül az oltógyomorba, illetve a vékonybélbe. Ez utóbbit „bypass”-nak nevezzük.

A szénhidrátok fermentációja

Az egyes szénhidrátok **oldódása és fermentációs sebessége** között szoros összefüggés van. A könnyen fermentálódó összetevők közé tartoznak az **egyszerű cukrok** és a **keményítő**. Ezek az anyagok a kérődzők előgyomraiban szinte teljes egészében fermentálódnak, a mikrobák számára gyors energiaforrást jelentenek. Takarmányozásuk után gyorsan és nagymértékben növekszik a bendő illó zsírsav-tartalma. Az így keletkezett illó zsírsavak nagy része felszívódik a bendő nyálkahártyáján keresztül és bekapcsolódik a gazdaszervezet anyagcseréjébe. Más részük a mikroorganizmusokba épül; ammóniával kombinálódva aminosavakat, fehérjéket alkot, illetve baktérium-poliszacharidokká szintetizálódnak.

A könnyen lebomló szénhidrátok egyoldalú és nagy mennyiségben való takarmányozása kedvezőtlen következményekkel is járhat. A szerves savak oly mértékben halmozódhatnak fel a bendőben, hogy annak jelentősen csökken a pH-ja. Ennek mind az előgyomrok motorikájára, mind pedig a fermentációs folyamatokra káros hatása van (bendőacidózis).

A lassabban fermentálódó szénhidrátok közé a **cellulóz** és a **hemicellulóz** tartozik. Ezek az anyagok a növényi eredetű takarmányok rostkomponenseinek legfontosabb vegyületeit képezik. Hosszabb ideig tartózkodnak a bendőben, ott kizárólag a szimbionta mikroorganizmusok hatására bomlanak le.

Ezekben a poliszacharidokban ugyanis az alkotóegységek β -1,4 **glikozidkötéssel** kapcsolódnak egymáshoz, melyeket a gazdaszervezet α -poliszacharidázai (α -amiláz) nem képesek hasítani. A bendőben élő mikroszervezetek közül azonban több is termel olyan enzimet, a **cellulázt**, amely képes bontani a β -1,4 glikozidkötéseket, ennek során a jelzett poliszacharidmolekulákból monoszacharidegységek hasadnak le.

A **lignin** gyakorlatilag emészthetetlen rostalkotó elem, bontására képes mikroszervezetek a kérődzők előgyomraiban nincsenek. Mint sejtfalalkotó, a növényi sejteket körülveve ugyanakkor a lignin nem teszi lehetővé a sejt belsejében levő tápanyagok bontását sem, így rontja a fermentáció hatékonyságát.

Általában a szubsztrát jellege (a takarmány összetétele) határozza meg azt, hogy a fermentáció milyen biokémiai úton halad. Ha a kiinduló szubsztrát rost jellegű poliszacharida (cellulóz, hemicellulóz), az egyszerű cukrok további fermentációja elsősorban piruváton keresztül acetáttig folyik. Keményítő esetében ugyanakkor **laktáton** vagy szukcináton keresztül **propionátig** folyik a fermentáció. Ilyen körülmények között tehát a takarmány összetétele nagymértékben befolyásolja a mikrobás fermentáció során keletkezett illó zsírsavak arányát.

Rostban dús takarmányok etetését követően elsősorban acetát, keményítőben dús (abrakban gazdag) takarmányok etetését követően ugyanakkor a propionát és a butirát szintézis kerül előtérbe.

A mikrobás fermentáció alatt olyan, elsősorban **gáz halmazállapotú** végtermékek (H_2 , CH_4) is keletkeznek, amelyeket a gazdaszervezet energiaforrásként nem képes hasznosítani. Ennek következtében a mikrobás fermentáció hatékonysága kisebb, mint a bélcsatornában folyó enzim-es emésztés. A kérődzők előgyomraiban folyó fermentáció azonban olyan anyagokból is képes energiát termelni a gazdaszervezet számára, amelyekből saját enzimrendszerén keresztül nem részesülhetne.

Az N-tartalmú anyagok lebomlása és felépülése a kérődzők előgyomraiban

A takarmány fehérjetartalmának jelentős része az előgyomrokban elbomlik. Ezt a bontást a mikroszervezetek **proteáz** enzimei kezdik meg, amelyek a fehérjemolekulákat a peptidkötések mentén hasítják és kisebb peptidegységek, majd aminosavak keletkeznek.

A fermentáció azonban itt nem áll meg. A mikroszervezetek az aminosavakat **dezaminálják**, aminek hatására a bendőben **ammónia** szabadul fel. Az N-mentes szénlánc jelentős része tovább fermentálódik és ennek következtében ugyanolyan illó zsírsavak keletkeznek, mint a szénhidrátok fermentációja során.

A takarmány fehérjét illetően különbséget teszünk **könnyen** és **nehezen hidrolizálódó** komponensek között. Az előbbiek nagyobb mennyiségben való felvételét gyors és jelentős ammónia-felszabadulás követi. Különösen sok ammónia keletkezik akkor, ha a takarmányból hiányoznak a könnyen fermentálódó szénhidrátok. A nehezen hidrolizálódó takarmányfehérjék nem váltanak ki jelentős ammóniakoncentráció-növekedést a bendőfolyadékban. Ezek lebontása egyrészt lassan megy végbe, másrészt főleg ezekből kerülnek ki az **előgyomor-fermentáción túljutó** (bypass) és csak az oltóban, illetve a középbelben emésztődő fehérjék.

A bendőben ammóniára bomlanak a **nem fehérje természetű nitrogénvegyületek (NPN)**, mint a szabad aminosavak, a purin- és a piridimincegyületek, valamint a karbamid és egyéb más, egyszerű nitrogénvegyületek. Ezek közül különleges jelentősége van a **karbamidnak**, amely a szervezetből állandóan áramlik a bendőbe és exogén úton, a takarmányból is hozzájuthat az állat. Az **ureáz** aktivitás a bendőben szorosan baktériumsejtekhez kötött.

A bendőben az aminosavak **dekarboxilezéssel** is bomolhatnak. Ez utóbbi folyamat kizárólag erősen savas pH-értéken (pH 3,0–5,5), megy végbe, mikor is szén-dioxid fejlődése közben primer aminok keletkeznek. Ezeket a vegyületeket **biogén aminoknak** nevezzük.

A katabolikus folyamatok mellett a bendőben jelentős **fehérjeszintézis** folyik. Ez a folyamat a mikrobák élettevékenységéhez fűződik. Számos bendőbaktérium rendelkezik olyan enzimekkel, amelyek a legkülönbözőbb aminosavak szintézisére teszik képessé azokat.

N-forrásként ezek a mikroszervezetek csaknem kizárólag az ammóniát használják fel az aminosav-szintézishez. Néhány baktérium ugyanakkor aminosavakat, vagy az aminosavak bontásából származó, elágazó szénláncú, illetve más zsírsavakat igényel a fehérjeszintézishez. A protozoonok viszont a baktériumsejteket használják fel fehérjeszintézisük fő nitrogénforrásaként.

A mikrobák fehérjeszintéziséhez szükséges ammónia nem feltétlenül kell, hogy a takarmányfehérjék bontásából származzon. Ha olyan NPN anyagokat etetünk a kérődzőkkel, mint a karbamid, amelyek a bendőben ammóniává bomlanak, a fehérjeszintézis éppolyan hatékonysággal végbemehet, mintha az ammónia fehérjéből származott volna. Kiemelkedő figyelmet kell fordítani ilyen esetben arra, hogy a bendőben az ammóniafelszabadulás ne legyen túlságosan intenzív. A bendőfolyadék túlzott ammóniakoncentrációja esetén az ammónia felszívódása olyan jelentős lehet a bendőből, amely meghaladja a máj karbamid-szintetizáló képességét. Ennek eredményeként az ammónia kijut a szisztémás keringésbe és mérgezi az állatot.

Az előgyomrokban keletkező mikrobák az oltógyomor alacsony pH-értékén elpusztulnak. A baktériumok és a protozoonok folyamatos, nagy tömegben való pusztulását követően a mikroorganizmusok protoplazmáját, amely nagyrészt fehérjéből áll, a vékonybél enzimszere emészt. A mikrobafehérje biológiailag értékes, a vékonybélben jól emészthető és hasznosul. Ennek eredményeként a kérődző állatok a takarmányok aminosavkészletének kiegészítésére korántsem olyan érzékenyek, mint a monogastrius állatok.

A lipidek hidrolízise az előgyomrokban

A takarmány trigliceridjeit a bendő-mikroorganizmusok **glicerinre** és **zsírsavakra** hidrolizálják. Mivel a glicerin a bendőfolyadékban jól oldódik, azt a mikroszervezetek tovább fermentálják, amely eredményeként elsősorban **propionsav** képződik. A hidrolízisből származó zsírsavak ugyanakkor a mikrobák számára nem képeznek jelentős energiaforrást, így azok a továbbiakban csak kisebb változáson mennek keresztül.

A baktériumok nemcsak bontják, hanem szintetizálják is a lipideket. Protoplazmájukban jelentős mennyiségű hosszú, egyenes szénláncú, páros és páratlan C-atomszámú, továbbá elágazó szénláncú zsírsavakat képeznek, s ezeket saját foszfolipidjeikbe építik be.

A bendő gázfázisa

A kérődzők előgyomraiban végbemenő, fermentáció során keletkező különböző gázok kisebb sűrűségüknél fogva a bendőfolyadék felszínére törnek és a dorsalis bendőzsákban gyűlnek össze. Innen **eructatioval** (böfögés) kerülnek a külvilágra. A termelő gázok mennyiségét és összetételét a mikrobás fermentáció intenzitása és jellege határozza meg. Ennek megfelelően a takarmányfelvételtől eltelt idő és a takarmány összetétele döntő tényezők. Közvetlenül a takarmányozást követően, egy felnőtt szarvasmarha bendőjében 30 perc alatt kb. 20 L, négy óra múlva csak 5–10 L gáz termelődik. Az átlagosan takarmányozott szarvasmarha gázfázisának 30–40%-át metán, 40–60%-át CO₂ és néhány százalékban H₂, illetve egyéb gázok alkotják.

Az előgyomormozgások

Az előgyomrok összerendezett mozgása az ott folyó emésztés alapvető feltétele. A mozgások hatására az előgyomrokban a takarmány keveredik a mikroorganizmusok által erjesztett tartalommal és a lenyelt nyállal. A mozgások elősegítik a bendőfolyadék kémiai és fizikai tulajdonságainak viszonylagos állandóságát.

Ezzel, a változó takarmányozási körülmények ellenére is, meglehetősen **egyenletes körülményeket teremt** a fermentációt végző baktériumok és protozoonok számára.

A különböző előgyomrok mozgása jól összehangolt. A recés **két fázisban** húzódik össze, majd a kérődzést folytató állatokban egy **harmadik** is követi, amely mozgás már a kérődzéssel függ össze. A két-, illetve háromfázisos recés kontrakciók száma szarvasmarhában a takarmányfelvétel időszakában óránként 79–100, a pihenőfázisban 47–80, kérődzés alatt 55–76.

A **bendő-összehúzó mozgások** a dorsalis bendőzsák összehúzó mozgásával kezdődnek, a recés összehúzó mozgásának második fázisával egy időben, amit **elsődleges** vagy **hátrafelé haladó**, illetve „A” hullámnak nevezünk.

E fázist követően előbb a felső, majd az alsó bendőzsákon is ún. **másodlagos, „B” hullámokat** figyelhetünk meg, amik a kérődzés folyamatával függnek össze. Egy pihenő fázisban levő felnőtt szarvasmarhában 5 perc alatt 6 – 8 elsődleges és másodlagos összehúzódásból álló mozgássorozatot figyeltek meg.

A **száxrétű** mozgásai során az egész szerv összehúzódik, majd elernyed, ezáltal a száxrétű levelei dörzsölik a közöttük lévő gyomortartalmat.

Az **oltógyomor** ugyancsak erőteljes összehúzódásokra képes. Motilitása megegyezik az együregű gyomoréval.

Az előgyomormozgások idegi szabályozás alatt állnak. A mozgásokat koordináló **reflexközpontok a nyúltvelőben** helyeződnek el, a szabályozás a (X.) bolygóidegen, illetve szimpatikus rostokon keresztül történik, az előbbieket serkentő, az utóbbiak gátló hatásúak.

A kérődzés

A kérődző állatok élettani sajátossága, hogy a takarmányfelvétel közben felületesen megrágott és lenyelt takarmányokat a bendőből visszajuttatják a szájüregbe, majd alapos megrágást követően ismételtlen lenyelik. A kérődzésnek rendszerint három fázisát lehet elkülöníteni: a **felkérődzés**, az **újrányalazás** és a **rágás**, valamint a **nyelés**.

A bendőtartalom nyelőcsőbe való visszajutását a mellüregben, illetve a bendőben megváltozott nyomásviszonyok teszik lehetővé. A felkérődzés előtt végzett mély belégzést követően a mellkasban csökken a nyomás, amely szívóhatást gyakorol a nyelőcsőre. Ezzel csaknem egy időben, feltételezhetően az előrefelé haladó másodlagos bendőmozgások hatására a cardiatájékon megnövekszik a nyomás. A nyelőcső záróizmának ellazulását követően a nyomáskülönbség eredményeként a cardia közelében levő bendőtartalom egy része a nyelőcsőbe kerül, amelyen végigfutó antiperisztaltika azt a szájüregbe juttatja.

A kérődzés reflexes folyamat. A reflex receptorait, amelyek a bendő és a recés falában vannak, feltételezhetően mechanikai ingerek, valószínű, hogy a bendő-recés nyílás időnkénti tágulása hozza ingerületbe. A kérődzés **nyúltvelői központjában** áttevődő ingerület, mint reflexválasz az efferens ágakon keresztül jut a kérődzésben részt vevő effektor szervekhez, az egyes izmokhoz és a nyálmirigyekhez. A kérődzési reflexközpont más szervek működésszabályzó mechanizmusai, így a légzés, nyelés stb. idegi központjaival összhangban működik.

A szarvasmarhában úgy is ki lehet váltani a kérődzést, hogy bendőfisztulán keresztül a recés-gyomor, a bendő-recés nyílás vagy a bendőcardia belső felületén fizikai ingereket alkalmazunk. Feltehetően ezzel magyarázható, hogy a kérődzésre fordított időt a takarmány fizikai állapota befolyásolja. A természetes körülmények között, legelőn tartott kérődző kb. 8 órát fordít kérődzésre.

A kizárólag őrölt, koncentrált abrakkeverék takarmányozása során (kísérleti körülmények között) ez az idő 2–3 órára rövidül.

Az oltógyomor működése

Az oltógyomor funkciói szorosan kapcsolódnak az előgyomrokéhoz és az együregű gyomrú állatok gyomorműködésétől számos tekintetben eltér.

Kérődzőkben az egyetlen olyan gyomorrészlet, amely emésztőnedvet termel. Az oltógyomor fundusmirigyei által termelt vízszerű folyadék összetételében hasonlít a monogastricus állatok gyomornedvéhez: két főkomponensét a **sósav** és a **pepszinogén** képezi. A szopósborjak oltógyomornedvé **rennint** is tartalmaz. Ez az enzim koagulálja (kicsapja) a tej kazeinjét. A tejalvadékból keletkezett savó gyorsan az epésbélbe jut, az alvadék az oltóban tovább időzik és a pepszin hatására peptidekké hasad.

Az oltógyomor működésének jellegzetességei elsősorban abból adódnak, hogy fiziológiás körülmények között a levelesből állandóan áramlik át a gyomortartalom az oltóba. Egyrészt a befolyó neutrális levelestartalom, másrészt a savanyú oltógyomor-tartalom bekerülése az epésbélbe serkenti a gyomornedv szekrécióját.

Az oltóba bejutó mikroorganizmusok a sósav hatására elpusztulnak, majd megkezdődik emésztésük. Az oltógyomor-tartalom kémhatása általában pH 2–4 között van, ritkábban pH 1,5–5,5 határértékek is előfordulnak.

Az előgyomrok és az oltó ürülése

A bendő, illetve a recés tartalma csak akkor jut a szájrétűbe, ha azt a rágás és az előgyomrok mechanikai tevékenysége kellőképpen felaprózta, másfelől, ha nedvességtartalma eléri a kívánt értéket. A bendő telítettségének ingere ugyancsak hozzájárul a bendőtartalom továbbításához. A vázolt feltételekből következik, hogy a könnyen emészthető, rostban szegény takarmányok gyorsan, akár felkérődzés nélkül is átjuthatnak a szájrétűbe, a durva, erősen rostos vagy száraz takarmányok viszont hosszabb ideig tartózkodnak a bendő-recés egységben. A szájrétűből, ahol ugyancsak erőteljes mechanikai feltárás folyik, csak az egészen finom részekből álló pépes tartalom kerülhet át az oltóba.

Az oltógyomor tartalma szakaszosan, 30–40 mL-es adagokban ürül az epésbél felé. A duodenumba óránként áthaladó oltótartalom mennyisége felnőtt birkában átlagosan kb. 400 mL, melynek pH-értéke 3,0 körül van. Az átáramlás ütemét a duodenumba kerülő gyomortartalom mennyisége és összetétele **reflexes**, illetve **hormonális** úton szabályozza.

14. A TÁPLÁLÓANYAGOK FELSZÍVÓDÁSA ÉS KÖZTI ANYAGCSERÉJE

14.1. A felszívódás helye és a felszívódott molekulák elszállításának útjai

A tápanyagok felszívódása az emésztőcső különböző szakaszaiban eltérő mértékű. Nem szívódik fel takarmányból származó tápanyagok a szájüregből és a nyelőcsőből; csak néhány gyógyszer képes a száj nyálkahártyáján keresztül is felszívódni. Fiziológias körülmények között az együregű gyomorból ugyancsak jelentéktelen a felszívódás. A víz felszívódhat a gyomor különböző részeiből valamelyest, illetve az etilalkohol és bizonyos gyógyszerek átjutásáról van ismeretünk.

A kérődzők **előgyomraiból** viszont számottevő mennyiségű tápanyag szívódik fel és jut a szervezet közti anyagcseréjébe. A bendőből kerül a szervezetbe a mikrobás fermentáció termékeinek jelentős része is.

A monogastrikus háziállatokban és a madarakban a **vékonybél** képezi a felszívódás főhelyét. A húsevőkben és az emberben a remese kezdeti szakaszának kivételével – ahol jelentős mennyiségű víz és elektrolit szívódik fel – a **vastagbél** kisebb szerepet játszik az abszorpcióban. Ezzel ellentétben a növényevők vastagbele jól alkalmazkodott a felszívódáshoz, különösen a poliszacharidok fermentációjából származó rövid szénláncú zsírsavak (illó zsírsavak) hasznosulásához. A bakteriális fehérje ugyanakkor e szakaszban nem értékesül, mivel az felszívódásra alkalmas aminosavakra e szakaszban már nem bomlik le. A vastagbélben történő abszorpciónak, különösen a monogastrikus növényevőkben, így pl. a lóban és a nyúlban van kiemelkedő jelentősége, mivel a mikrobás fermentáció fő helyét ez a szakasz alkotja.

A vékonybélben folyó felszívódást a **bélbolyhok** segítik elő. A bélbolyhokat borító epithelsejtek lumen felé néző csúcsát sejtenként kb. 1700–2000 mikrobaholy szegélyezi, ami a felületet 35–40-szeresére növeli. Ezek a mikrobolyhok egy olyan *barriert* (határt, gátat) alkotnak, amelyen a felszívódó anyagoknak keresztül kell haladni ahhoz, hogy bekerüljenek az epithelsejtbe.

Az emésztőcsőben felszívódó anyagok két úton, vagy a nyirok-, vagy a vérkeringésen keresztül kerülhetnek (transzportálódhatnak) a szervezet más egységeibe. A vékonybél vér- és nyirokkeringése igen fejlett, amely előfeltétele ezen szakasz felszívódásban betöltött fontos szerepének. A nyálkahártya nyirokkapillárisai, beleértve a bélbolyh nyirokereit is, a submucosa nagyobb nyirokereibe torkollnak, amely erek a későbbiekben a bélfodri nyirokcsomók gazdag nyirokerein keresztül a fő nyirokér kezdeti, tágult szakaszába ömlenek. Ez utóbbi ér a **mellvezetéken** keresztül, a bélcsőből felszívódott tápanyagokat a szív előtt, az **elülső üresvénán** keresztül a vénás keringésbe juttatja. A bélcsatornából történő felszívódást követően, a nyirokkeringésen keresztül transzportálódhatnak, főként a *fehérjék* (elsősorban az immunglobulinok az élet első 24 órájában), valamint a **lipoproteinek**, elsősorban a **kilomikronok**, amelyek a zsíremésztés termékeinek felszívódását követően képződnek a bélepithelsejtekben.

A bél nyálkahártyájában lévő kapillárisok, beleértve a bélbolyhokét is, nagyobb vénákat alkotva a **bélfodri vénán** keresztül a **verőceérbe** (*vena portae*) ömlenek. Ez utóbbi ér a felszívódott anyagokat a **májba** juttatja, ahol a portalis vér keveredik a májartérián keresztül ide szállított artériás vérrel. A májból a májvéna vezeti el az artériás és a portalis vért, amely a hátulsó üresvénába torkollik.

14.2. A szénhidrátok felszívódása és anyagcseréje

A szénhidrátok szén, hidrogén és oxigén tartalmú vegyületek, melyeken belül az elemek relatív mennyisége azonos a szén (C) és a víz (H₂O) 1:1 arányával. Ez a sokféle vegyületből álló csoport az állati szervezetben elsősorban a *cukrokat* és azok származékait foglalja magába. A közti anyagcserében ezek közül a *glükóz* kiemelkedő fontosságú, de fontos szerepe van a *fruktóznak*, a *galaktóznak*, a *ribóznak* és a *dezoxiribóznak*, a *glicerinnak* és a *glicerinaldehidnek*, a *szedoheptulóznak*, valamint az *eritróznak* is.

Lipidekkel kombinálódva a szénhidrátok *glikolipideket*, fehérjékkel pedig *glikoproteideket* alkotnak. A polimerizált szénhidrátok ugyancsak jelentősek az állati szervezet szempontjából. Közülük az alfa 1,4-kötéssel polimerizálódó glükózszármazék, a *glikogén* a szénhidrát-raktározásban játszik szerepet. A heteropolimerek, mint a *glükózaminoglikánok* a kötőszövet alapvegyületeit képezik.

A háziállatok takarmányai ugyancsak sok szénhidrátot tartalmaznak, amelyek kémiai szerkezete igen változatos. A polimerek közül a *keményítő*, a *cellulóz*, a *hemicellulóz*, a *pektinek* és a *lignin*, a diszacharidok közül pedig a *maltóz*, a *szacharóz* és a *laktóz* jelentősek.

A szénhidrátok felszívódása

A szénhidrátokat az erre alkalmas enzimek a bél üregében, továbbá a vékonybél mucosa sejtjeinek külső felületén végső fokon *monoszacharidokká* bontják. A bélcső mikroorganizmusai viszont a szénhidrátokat elsősorban rövid szénláncú zsírsavakká fermentálják.

A maltóz, a szacharóz és a laktóz jól oldódnak ugyan, de ebben a formában, kivéve, ha nagy mennyiségben fogyasztják az állatok, nem kerülnek a szövetekhez. Ennek oka az, hogy ezeket a diszacharidokat a mikrobolyhok szegélyében levő diszacharidázok felszívódásuk közben monoszacharidokká bontják. Az intakt diszacharidok felszívódása a nyálkahártya károsodására utal. Ha bármely okból – így esetleges felszívódásukat vagy *parenteralis* adagolásukat követően – mégis diszacharidok jutnak a vérbe, többségüket a vese a vizelettel változatlan formában ki választja, így azok nem kerülnek az anyagcserébe.

A vékonybélből a különböző monoszacharidok eltérő mértékben szívódnak fel. Legtöbb állatfajban a *galaktóz* gyorsabban szívódik fel, mint a *glükóz*, utóbbinál viszont a *fruktóz* felszívódása sokkal lassúbb. A *mannóz*, *xilóz* és *arabinóz* felszívódása igen csekély mértékű. A *glükóz* és az egyéb monoszacharidok felszívódásának mértéke meglehetősen állandó és viszonylag független a felvett mennyiségtől. A mennyiségi változások főleg a felszívódásra fordított időt, nem pedig mértékét befolyásolják. Ezen általános jellegzetesség mellett azonban az is megállapítható, hogy a szorbóz, mannóz és xilóz esetében a bélbeli koncentráció – talán azért, mert koncentrációjuk növekedésével egyszerű diffúziójuk fokozódik – is hatással van a felszívódás mértékére.

A *glükózfelszívódás* **aktív transzport** segítségével, energiafelhasználással történik.

A szénhidrát-anyagcsere

A felszívódott monoszacharidok nagy része a bél nyálkahártyájában *glükózzá* konvertálódik, majd az a portális keringésen keresztül a *májba* jut, ahol annak jelentős részéből *glikogén* képződik. A többi, az általános keringés közvetítésével az egyéb szövetekbe, főleg az *izomba* jut, ahol egy részük ugyancsak glikogén formájában raktározódik, más részük a szövetműködéshez használandó fel.

14.2.1. A vérglükóz szerepe az anyagforgalomban

A vér és más szöveti folyadékok karakterisztikus szénhidrátja a *glükóz*. A szervezet sejtjei a vérből glükózt vesznek fel, azt energiaforrássul használják, illetve adenosin trifoszfátot (ATP) állítanak elő. A különböző szövetek függése a vérbe cirkuláló glükóztól azonban eltérő. A *vörösvérsejtek* és az *agyvelő* kritikus mértékben függenek a vérglükóztól. Az agy ugyanakkor bizonyos körülmények között, mint amilyenek az éhező állatokban megfigyelhetők, *ketonanyagot* is képes oxidálni ATP-nyerés céljából. Más szövetek, mint a *vázizmok*, jelentős mennyiségű energiát tudnak nyerni ketonanyagokból és zsírsavakból, ezért kevésbé függenek a vérglükóztól.

Az egyes háziállatfajok vérének normál glükózkonzentrációja jelentősen eltér egymástól, illetve adott állatfajon belül is bizonyos változatosságot mutat. A változás mértéke elsősorban a takarmányfelvétel óta eltelt időtől, annak szénhidráttartalmától és a glükózraktárok állapotától függ.

A felnőtt kérődzők vérében a glükózkonzentráció lényegesen alacsonyabb, mint a nem kérődző fajokban (pl. szarvasmarha: 2,2–4,4 mmol/L; kutya 3,8–6,6 mmol/L). Az újszülött kérődző vérében ugyanakkor a glükóz hasonló szinten van, mint a monogastrikus háziállatokban. Ezek az értékek azonban az élet első pár hetében gyorsan, majd, azt követően fél éves korig lassan csökkennek, mikor is eléri a felnőtt kérődzőre jellemzőket.

A vér glükózkonzentrációjának stabilitását jól szabályozott mechanizmus tartja fenn, amelyben főszerepet játszik a *máj* és néhány hormon, mint az *inzulin*, a *glükagon*, az *adrenalin* és a *glükokortikoidok*.

A szervezetbe került glükóz, akár a bélcsőből szívódott fel, akár a glükoneogenezis útján keletkezett, a sejtekben katabolitikus folyamatokon megy keresztül, hogy **energiát**, illetve különböző **metabolitokat** állítson elő a vegyületek szintéziséhez.

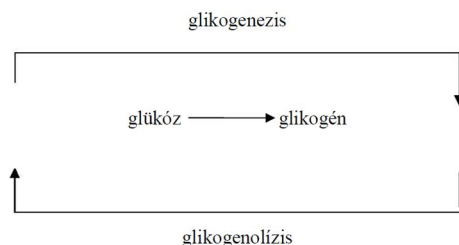
A glükózmetabolizmus elsőfázisa a **glikolízis** vagy *Emden–Meyerhof*-féle fermentáció. Ezen folyamatban anaerob viszonyok között a glükóz *laktátra* bomlik, miközben 1 mol glükózból nettó 2 mol ATP keletkezik. Aerob viszonyok között, a redukált NADPH+H⁺ oxidatív foszforiláción keresztül oxidálódhat, miközben 3 mol ATP és *piruvát* keletkezhet. A piruvát ezt követően belép a *trikarboxilsav* (TCA) *ciklusba* (Krebs–Szentgyörgyi-ciklus) és szén-dioxidra, illetve vízre oxidálódik, mialatt 15 mol ATP jön létre. Erős fizikai munka esetén az izomsejtekben a laktát gyorsabban termelődik, mint ahogy az a mitokondriumokban piruváton keresztül hasznosul. A feleslegesen keletkező laktát bediffundál a vérerek kapillárisokba és a májba jut, ahol a *glükoneogenezis* egyik alapvegyületeként szolgál. Ezen utóbbi folyamatok összességét **Cori-körnek** nevezzük.

A glükózmetabolizmus másik útja a *pentóz-foszfát-ciklus*. Ez utóbbi a NADPH előállítása szempontjából fontos: a NADPH a zsírszövetben, a tejmirigyben és a májban folyó zsírszintézis lényeges kelléke.

Az eltérő tápanyagok és metabolitok hatékonysága, mint energiaforrás, az ATP szintézisében jelentősen különbözik.

14.2.2. A szénhidrátok raktározása, glikogenezis

A glükóz ismétlődő egység az „állati keményítő”, másképpen nevezve a **glikogén** szintézise során, amely a szénhidrátok fő raktározási formája a szervezetben. A glükózból történő glikogénképzést **glikogenezisnek**, míg az azzal ellentétes folyamatot **glikogenolízisnek** nevezzük (28. ábra).



28. ábra: A glikogenezis és glikogenolízis (Forrás: Gergátz-Vitinger, 2006)

A galaktózzal együtt ugyanakkor a glükóz egy diszacharidot, a **laktózt** vagy *tejcsukrot* alkotja, amely a laktáló tejmirigy terméke.

A glikogén mennyisége növekedhet, ha a glükózfelvétel fokozódik, ugyanakkor csökkenhet, ha a glikogenolitikus folyamatok kerülnek előtérbe. A glikogénraktározás két legfontosabb szerve a **máj** és a **vázizomzat**. A glikogén koncentrációja a májban nagyobb, mint az izomban, ennek ellenére a vázizomban jóval több glikogén raktározódik, mivel összömege is jelentősen nagyobb. A raktározott glikogén egyrészt a vér glükózszintjének szabályozásában játszik szerepet, másrészt glükózraktárt képez az izomműködéshez. A májban folyó glikogénraktározás szabályozásában elsősorban az *inzulin*, a *glükagon* és az *adrenalin* vesz részt. Míg az inzulin a glikogenezist serkenti, s ezen keresztül csökkenti a vér glükózkoncentrációját (*hypoglykaemiás hatás*), addig a glükagon és az adrenalin a glikogenolízist támogatja, s így növeli a vér glükózszintjét (*hiperglykaemiás hatás*).

14.3. A fehérjeanyagcsere

14.3.1. Az aminosavak felszívódása és közti anyagcseréje

A **fehérjék** a szervezetben a legnagyobb mennyiségben előforduló szerves vegyületek, a test szárazanyag-tartalmának közel 75%-át alkotják. A vázfehérjék, a kontraktilis fehérjék, a hemo- és a mioglobin, a nukleoproteinek, az enzimek, valamint a kémiai szabályozásban résztvevő peptidok és fehérjék csak egynéhányat jelentenek a szervezetben megtalálható fehérjék széles skáláján belül. A fehérje metabolizmusának fontosságát még az is kiemeli, hogy az élelmiszertermelő állatok esetében a termék előállítás nagy része a fehérjedepozícióhoz kötődik.

A fehérjéket kémiaiailag *aminosavak* (AA) peptidkötéssel kapcsolódó láncolata alkotja. A kapcsolódás során a 2–3 AA-ból álló kisebb peptidektől, a több ezer AA-at magába foglaló, 18 ezer-től 10 milliós molekulatömegű, hatalmas *fehérjéig* terjedő molekulák jöhetnek létre. Az állati szervezetben megtalálható fehérjéket mindössze 20féle aminosav építi fel. Az AA-k szekvenciája a különböző állatfajok és törzsek valamennyi adott fehérjemolekulájában egyedi jellegű. Ezt a szekvenciát a *nukleinsavban* levő nukleotidok sorrendisége határozza meg, illetve a kromoszómák, amelyek felelősek azok szintéziséért.

Az aminosavak felszívódása

A vékonybélben történő fehérjeemésztéskor oligo-, tri és dipeptidek keletkeznek, amelyeket a bélhám felületén lévő kefeszegély glycolixának enzimjei, az oligo-, a tri és a dipeptidázok aminosavakra bontanak le.

Az aminosavak felszívódásának helye az éhbél distalis és a csípőbél proximalis szakasza. A felszívás a mucosasejt *apicalis membránján* át **aktív transzporttal** történik, azaz energiát és karrieranyagot igényel. A karrier ez esetben azonos a nátriuméval, ezért az aminosavak felszívódása **Na-függő**. Az egyes aminosavak kémiai természetük alapján nem egyforma sebességgel szívódnak fel, más-más aminosavtranszport-rendszert lehet elkülöníteni a neutrális (hisztidin), a bázikus (arginin, lizin) és a savas (glutaminsav, aszparaginsav) aminosavak, a prolin és hidroxiprolin esetében. Az aszparaginsav és a glutaminsav a mucosasejtekben transzaminálódhatnak. Az L-állású aminosavak 2–6-szor gyorsabban szívódnak fel, mint a D-konfigurációjúak, mivel azok transzportja passzív diffúzió. A karrieréért folyó versengés miatt a hasonló szerkezetű aminosavak gátolhatják egymás transzportját. Kompetíció folyik pl. az arginin és a lizin, vagy a leucin és az izoleucin között.

Ugyancsak az azonos karrier miatt a glükóz is akadály lehet az aminosav felszívódásának, ezért intenzív glükózfelszívás alatt szünetel az aminosavak transzportja.

A fehérjék lebomlási termékei közül di- és tripeptidek is fel tudnak szívódni. Ezek felszívódása gyorsabb, mint az aminosavaké, majd IC peptidázok hatására aminosavakra bomlanak.

Az aminosavak facilitált diffúzióval jutnak át a mucosasejt *basalis membránján*, majd bekerülnek a vérbe, ahol a vér *szabadaminosav-tartalmának* egy részét adják.

Natív formában történő **fehérjefelszívás** csak a születés utáni néhány órában (24–48 óra) lehetséges, amelynek jelentősége kérődzőkben, lóban és sertésben a **kolosztrummal** felvett immunglobulinok felszívása, a passzív immunitás megteremtésének módja. A bélhámsejtek ekkor még „nyitottak”, azaz *pinocytosisra* képesek. Az így módon felvett és sejtmembránnal körülvett fehérje reverz pinocytosisal hagyja el a sejtet a basalis membránon keresztül és a nyirokkeringésbe kerül. A bélhámsejtek „záródásuk” (closure) után elveszítik fehérjefelszívó képességüket.

A felszívódott aminosavak többsége a portalis keringésen keresztül a májba jut, ahol sorsuk a következőképpen alakulhat:

- **fehérje keletkezik** belőlük
- vagy lebomlanak, azaz
 - **dezaminálódnak**,
 - **transzaminálódnak** vagy
 - **dekarboxileződnek**.

Az aminocsoportját vesztett N-mentes szénlánc bekapcsolódhat a szénhidrát-vagy a zsírsavforgalomba, vagy energianyerésre fordíthat. Számos, a szervezet számára nélkülözhetetlen N-tartalmú anyag (hormonok, ingerületátvivőanyagok, kreatinin stb.) szintézise is aminosavakból indul ki. Az aminosavak anyagforgalmának végterméke emlősökben a **karbamid**, madarakban a *húgysav*. Mindkét vegyület a vizelettel ürül a szervezetből. A vizelettel *ammóniumion* és főleg kóros körülmények közt szabad aminosav is távozhat.

Az aminosavak lebontása

Az aminosavak transzaminálása

A transzaminálás folyamatában az aminosavról leválik az aminocsoportja egy α -ketosavra átkerül és egy másik aminosavat, valamint ketosavat képez. A folyamat reverzibilis, *transzaminázok* katalizálják, amelyek koenzimje a B6-vitamin származéka.

A legismertebb két transzamináz: az *aszparaginsav-transzamináz* (AST, GOT) és az *alanin-transzamináz* (ALT, GPT). Mindkét enzim a glutaminsav transzaminálásában vesz részt, az egyik reakcióban az oxálecetsavra kerül át az aminocsoport és aszparaginsav keletkezik, a másikban a piroszőlősavra, és alanin lesz az új aminosav. A lizin, a treonin, a prolin és a hidroxiprolin nem transzaminálódnak. Legtöbbször az α -keto-glutársav vesz részt a folyamatban, amelyből glutaminsav keletkezik.

A folyamat jelentősége kettős: a citoplazmában a glutaminsavban összegyűjtött aminocsoportok bármikor felhasználhatók, másrészt a szervezet így módon ketosavakból aminosavakat tud előállítani.

Különösen élénk transzaminálás folyik a **májban**, az **agyszövetben**, a **vesében**, a **harántcsíkolt izomszövetben** és a **szívizomban**. A transzaminázok egy része a citoplazmában, másik része a mitokondriumokban található.

Az aminosavak oxidatív dezaminálása

Az aminosavak oxidatív dezaminálását az *L-aminosav-oxidázok* katalizálják. Egyedül a glutaminsavnak, amely az aminosavak átalakulási folyamataiban kulcsvegyület, van saját lebontó enzime, az L-glutaminsav-dehidrogenáz. Mivel a magasabb rendű állatokban döntően L-aminosavakat találunk, a májsejtek peroxiszómájában kimutatható D-aminosav-oxidázok szerepe nem teljesen tisztázott. Feltehetően szerepük van abban, hogy lebontják a baktériumok vagy a növények sejtfalából felszabaduló D-aminosavakat. Az oxidatív dezaminálás egyszerűsített reakcióegyenlete: $\text{aminosav} + 1/2 \text{O}_2 \rightarrow \alpha\text{-ketosav} + \text{NH}_4^+$

Az aminosavak dekarboxilezése

A dekarboxiláz enzimek által katalizált folyamat során az aminosavakból szén-dioxid kilépése mellett *primér amin* keletkezik. A folyamat nem elsősorban az aminosavak lebontása szempontjából jelentős, hanem bizonyos élettanilag fontos vegyületek keletkezésének módja. Így keletkezik a *hisztamin*, a *serotonin*, amelyek szöveti hormonok vagy a neurotranszmitter *gammaaminovajsav*. Toxikus hatásúak a vastagbélben keletkező *kadaverin* és a *putreszcin*.

A dekarboxilezés leginkább a májban, az agyban és a vesében megy végbe.

A N-mentes szénlánc sorsa.

A dezaminálás vagy transzaminálás során keletkező α -ketosav több úton is bekapcsolódhat akár a szénhidrát-, akár a zsírsavanyagforgalomba.

A citrátkörbe belépő aminosavak oxidálódhatnak, vagy bekapcsolódva a glükoneogenezis folyamatába szénhidrátot képeznek. Az aminosavak többsége glükogenetikus, azaz részt tud venni a cukorújraképzésben. Ezzel szemben a leucinből keletkező acetyl-KoA a ketonanyagképzés kiinduló vegyülete, ecetecetsav keletkezik belőle. Ezért a leucint *ketogenetikus* aminosavnak nevezzük. Az izoleucin, a fenilalanin, a lizin, a tirozin és a triptofán viszont *keto-és glükogenetikus* aminosavak. Azok, amelyek metabolizálása acetyl-KoA képződéséhez vezet, azaz ketogenetikusak, a zsírsavszintézishez is alapul szolgálhatnak.

Ha a szervezet energiaellátása megfelelő, tehát energiaszükségletét szénhidrátokból és zsírokból fedezni tudja, az aminosavak lebontása csökken. Energiadeficitben azonban az aminosavak felhasználódnak a glükoneogenezis folyamatában, a fiziológiás vércukorszint fenntartása érdekében.

Az ammónia méregtelenítése

Az oxidatív dezaminálás során erősen toxikus ammónia szabadul fel. Méregtelenítése a májban végbemenő **karbamidciklusnak** (urea-, ornitin-Krebs-Henseleit-ciklus) köszönhető, amelynek során szén-dioxidból, ammóniából, valamint az aszparaginsav aminocsoportjából ATP felhasználásával karbamid keletkezik. A karbamidnak a szervezetben előforduló koncentrációjában biológiai hatása nincsen, feleslege ép veseműködés esetén a vizelettel eltávozik. A karbamid képződés folyamán lezajló reakciók összesített egyenlete: $2 \text{NH}_3 + \text{CO}_2 + 3\text{ATP} + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{karbamid} + 2\text{ADP} + \text{AMP} + 4 \text{Pan}$

A madarak és a hüllők májából hiányzik a folyamat utolsó lépését katalizáló *argináz*, ezért nem tudnak karbamidot szintetizálni, a N-tartalmú anyagok bomlásának végterméke a húgysav.

Említettük, hogy a transzaminálás során legtöbbször glutaminsav keletkezik, amely újabb ammóniát felvéve glutaminná alakul. Az ammónia tehát a glutaminhoz kötve transzportálódik a vesébe, ahol *glutamináz* hatására leadja az ammóniát, amely *ammóniumionként* ürül a vizelettel. A N-ürítésnek ez tehát egy másik lehetősége, amelynek során acidózis állapotban H-ionok is közömbösíthetődnek.

Az aminosavak szintézise

Vannak aminosavak, amelyeket a szervezet a megfelelő prekursorokból, pl. α -ketosavakból elő tud állítani. Ezek a *nélkülözhető* vagy **nem esszenciális aminosavak**. Azokat azonban, amelyeket nem tud szintetizálni, pl. mert elágazó C-láncúak vagy aromásak, a takarmánnyal kell az állatnak felvennie; ezek a *nélkülözhetetlen* vagy **esszenciális aminosavak**.

Az aminosavaknak az említett besorolása nem általánosítható, a faj, a fajta, a kor, a biológiai állapot stb. okozhatnak eltéréseket. A leggyakoribb esszenciális aminosavak: az arginin, a hisztidin, az izoleucin, a leucin, a lizin, a metionin, a fenilalanin, az izoleucin, a leucin és a valin. Baromfiban a húgysavszintézis megnöveli a glicin iránti igényt, a szervezet nem tudja kellő mennyiségben előállítani, így számára ez is esszenciális. Kérődzők számára elvileg nincsen esszenciális aminosav, hiszen az előgyomruk mikroflórája valamennyi aminosavat szintetizálni képes és ezek aztán a vékonybélemésztés során értékesülnek. Mégis, megnövekedett igény – pl. magas tejtermelés – esetén bizonyos aminosavak, így a metionin bevitele takarmánnyal vagy premixekkel indokoltá válhat.

14.3.2. A fehérjeszintézis

A szervezet fehérjetartalmának egy része állandó lebontásban és újraépülésben van, és ezek a folyamatok egészséges állatban dinamikus egyensúlyt mutatnak. A szénhidrátokhoz vagy zsírokhoz hasonlítható fehérje-vagy aminosav-raktározás nem folyik a szervezetben. Az ún. **labilis fehérjetartalékot**, amely a testfehérje-készlet 3–4%-ának felel meg, a máj, a vese, az izom, valamint a plazmafehérjék képezik. Ennél lényegesen nagyobb, kb. 20% az a testfehérje-mennyiség, amely a szövetek, szervek életfolyamatainak fenntartásához felhasználható. A szöveti fehérje-bontás a lizoszomális proteázok működésének eredménye. Az aminosavak anyagcseréje igen gyors, raktározásukról végképp nem beszélhetünk, a feleslegben lévő aminosavak átépülnek vagy energiatermelésre fordítódnak. Ezért a fehérjeszintézis zavartalan lefolyásához az összes szükséges aminosavnak kellő mennyiségben és egy időben jelen kell lennie. A szükséglethez képest legkisebb mennyiségben jelen levő aminosav a **limitáló aminosav**, amely megszabja az összes aminosav beépülésének mértékét.

Az aminosavakat a vér szállítja a fehérjeszintézis helyére. A plazma szabadaminosav-tartalmának csak egy része takarmányeredetű, a többi a szöveti proteolízisből származik.

A fehérjeszintézis több lépésből álló folyamat, amelyet a sejtmagban lévő DNS irányít. A szintézis első lépése a sejtmagban megy végbe, majd részben az endoplazmás hálózat lemezszerű rendszerében, részben pedig a szabadon elhelyeződő riboszómákon folytatódik.

A fehérjeszintézis szakaszai:

1. A fehérjeszintézis a sejtbe került **aminosavak aktiválásával** indul meg. Ennek során az egyes aminosavak az aminoacil-tRNS-szintetáz aktiváló enzim hatására aktivált formában a tRNS-hez kapcsolódnak. Minden aminosavnak saját aktiváló enzime van, az aktiválás a karboxil-csoportnál megy végbe.
2. Az aminoacil-tRNS-molekulák a **riboszómákhoz** diffundálnak, ahol megindul a **transzláció és a polipeptidlánc kialakulása**, amely három szakaszban zajlik le:
 - a) a peptidlánc kezdése, *iniciáció*,
 - b) a lánc meghosszabbítása, *elongáció* és
 - c) befejezése, *termináció*.
 - A riboszómák felületén olyan kötőhelyek találhatók, amelyekhez a **mRNS**, az aminoacil-tRNS és a növekvő polipeptidlánc is kapcsolódni tud. A lánc felépítése mindig az N-terminális végen kezdődik, és az első aminosav mindig a metionin. A mRNS végén található kodonhoz, amely a metionint kódoló bázishármas, hozzákapcsolódik a tRNS antikodonja. Ehhez a lépéshez indító faktorok és energia szükséges; ez utóbbit 1 mol GTP fedezi.
 - A fehérjeszintézis poliriboszomális folyamat, azaz több riboszómán folyik egy időben a transzláció. A lánc második aminosavát hozó tRNS egy elongációs faktorról, valamint GTP-vel komplexet képez, mialatt antikodonjával kapcsolódik a mRNS kodonjához is. A két aminosav közti **peptidkötés** kialakításához *peptidil-transzferáz* szükséges. A keletkezett dipeptid egy *transzlációs faktor*, valamint ismét 1 mol GTP bontásából származó energia hatására áthelyeződik, előregördül a mRNS-en. A további aminosavak az előbb leírt módon kapcsolódnak egymás után a láncához.
 - A lánc felépítése akkor szakad meg, ha a folyamat a mRNS-en a befejezést kódoló bázishármasra ér. A láncot egy *fehérjefelszabadító faktor* leválasztja a riboszómáról, majd a tRNS-ről és a Golgi-készülékben megindul a fehérje másod-, harmad- és negyedleges szerkezetének, valamint a különböző, lánc-on belüli módosulások (pl. diszulfidhidak, foszforiláció) kialakulása.

14.3.3. A fehérje-anyagcsere hormonális szabályozása

Az élet kezdeti szakaszán, a növekedés és a fejlődés ideje alatt a szervezet *N-mérlege pozitív*, azaz a fehérjebeépülés dominál. Kifejlett állatban viszonylagos *N-egyensúly* áll fenn, amely időszakban a vehemépítés, a tejtermelés vagy az egyéb állati termék (tojás, gyapjú stb.) előállításához szükséges N-beépülés. Az öregedéssel, a szervezet leépülésével a *N-mérleg negatív* irányba tolódik el.

A szervezetben folyó fehérjebeépülési és -lebontási folyamatokat hormonok szabályozzák.

Az **inzulin**, a **növekedési hormon**, valamint az **androgének anabolikus** hatásúak, fokozzák az aminosavaknak a beépülését. Az utóbbiak hatása leginkább a vázizomzatra korlátozódik. A **tiroxin** megfelelő szénhidrát- és zsírellátás mellett ugyancsak anabolikus, fokozza a fehérjeszintézist. Éhező állatban azonban a tiroxin fehérjemobilizáló hatású.

Katabolitikus hatásúak a **glükokortikoidok**, amelyek fokozzák az extrahepatikus szövetekben történő fehérjebontást. A hormonok hatásukat részben az aminosavak transzportjára fejtik ki.

Így az inzulin és az STH csökkentik a plazma szabadaminosav-tartalmát, fokozzák az aminosavaknak a membránon át történő transzportját. A **glukagon** szintén fokozza az aminosavak transzportját, hatása mégsem anabolikus, mert az aminosavaknak cukorra való átépülését serkenti.

14.4. A zsírok felszívódása, anyagcseréje

14.4.1. A zsírok jellemzői

A szervezetben lévő zsírok (lipidek) kémiai összetétele igen változatos; közös sajátosságuk, hogy vízben kevésbé vagy egyáltalán nem; apoláros szerves oldószerekben ugyanakkor jól oldódnak. A lipidek többirányú és fontos szerepet töltenek be az állati szervezetben:

- Könnyen mobilizálható formában energiát *raktároznak*,
- fontos strukturális alkotói a *sejtmembránoknak*,
- elősegítik a zsírban oldódó mikrotápanyagok és egyéb biológiailag aktív anyagok (pl. vitaminok) *felszívódását* és *metabolizmusát*,
- prekuzort biztosítanak a szteránvázis vegyületek szintéziséhez és egyéb strukturális egységeket adnak további anyagok felépítéséhez.

A szervezetben előforduló lipidek nagy részét **zsírsavak (FA) észterei** alkotják. A zsírsavak a szénatomok kovalens kapcsolódása során jönnek létre **kettős kötés nélkül (telített zsírsavak)** vagy **kettős kötéssel (telítetlen zsírsavak)**. Legtöbb zsírsav 0–6 telítetlen kötéssel rendelkezik. A palmitinsav (C16:0) a legnagyobb mértékben jelen lévő telített zsírsav a zsírszövetben, míg az olajsav (C18:1) a leggyakrabban előforduló, egyetlen telítetlen kötéssel bíró zsírsav. Az állati szervezet a terminális szénatomtól számított 9. szénatomon (n-9-es pozícióban) képes telítetlen kötések létrehozni.

Az **esszenciális zsírsavak** közé a többszörösen telítetlen zsírsavak tartoznak, amelyek legjelentősebb képviselői a *linolsav* (C18:2, n-6), a *linolénsav* (C18:3, n-3) az *arachidonsav* (C20:4, n-6), a *dokozapenténsav* (C22:5, n-3) és a *dokozahexénsav* (C22:6, n-3). Ezeknek a vegyületeknek az esszencialitása abból ered, hogy a metil terminális szénatomtól számítva sem a 3., sem a 6. pozícióban lévő kettős kötések az állati szervezet nem képes létrehozni.

A többszörösen telítetlen zsírsavak lényeges komponensét alkotják a *sejtmembránoknak* és prekuzorai bizonyos hormonhatású anyagoknak, a *proszttaglandinoknak*, a *leukotriéneknek* és a *lipoxinoknak*. A zsírsavak nagy része észterek formájában fordul elő a szervezetben, amelyekben a terminális karboxilcsoport egy alkohol hidroxilcsoportjával észterkötést alkot. A *trigliceridek* (TG) az állati zsírok és a növényi olajok tipikus alkotói, amelyekben a *glicerín* három zsírsavval alkot észtert. Ha a glicerín két hidroxilcsoportjához zsírsavak, a harmadikhoz pedig foszfát kapcsolódik, és ez az utóbbi újabb szerves gyököket köthet meg, *foszfolipid* (PL) jön létre. A *koleszterin* ugyancsak egy fontos részét alkotja a lipideknek; a *szteránvázis* vegyületek (hormonok, epesavak) szintézisének kiinduló vegyülete. A zsírszövetekből mobilizált zsírsavak a vérplazmában *szabad* állapotban (FFA) vannak és albuminhoz kötötten szállítódnak.

14.4.2. A zsíremésztés termékeinek felszívódása a vékonybélben

A zsíremésztés termékeit a **monogliceridek** és a **zsírsavak** alkotják. Ezek a termékek az epés- és az éhbélben a konjugált epesavakkal *micellákat* képeznek. A takarmányból származó zsírok nagy része ebben a formában kerül a vékonybél epithelsejtjeibe.

A micellában lévő monogliceridek és a zsírsavak az éhbélből szívódnak fel, míg az epesavas sók tovább haladnak a csípőbél felé, és tovább segítik a zsíremésztési folyamatokat. Az epesavas sók a portalis keringésen keresztül visszajutnak a májba, kiválasztódnak az epébe és ezzel visszakerülnek ismét a vékonybélbe (*enterohepaticus körfolyamat*).

A bélepithelsejt belsejében a takarmányból felszívódott zsírok apró membránok által körülvárt cseppecskék formájában vannak jelen. A felszívódást követően a hosszú szénláncú zsírsavak KoA-tiolésztterekké alakulnak, amelyek a monoglicerideket trigliceridekké acilálják (triglicerid rezintézis). A trigliceridek fehérjékkel, foszfolipidekkel és koleszterinésztterekkel **kilomikronokat** hoznak létre. Ezek a túlnyomó többségében triglicerideket tartalmazó részecskék a nyirokerekbe kerülnek, majd a mellvezetéken jutnak az általános vérkeringésbe.

A tíz vagy annál kevesebb szénatomszámú zsírsavak a bél epithelsejtjeiben nem alakulnak KoA-tiolésztterekké, sőt a rövid szénláncú zsírsavakat tartalmazó monogliceridek gyorsan hidrolizálnak glicerinre és szabad zsírsavakra. A rövid szénláncú zsírsavak csak kis mennyiségben kerülnek be a takarmányból a bélcsőbe. A felszívódást követően nem reesztterifikálódnak, hanem szabad formában jutnak a portalis keringésbe, ahol albuminhoz kötötten a májba szállítódnak.

A *koleszterin* csak szabad formában szívódik fel, a koleszterin-észttereknek tehát előbb hidrolizálódniuk kell. Erre a pancreas-és a bélhám-hidrolázok egyaránt alkalmasak. Az epe fokozza a koleszterinfelszívódást. A koleszterin a mikrobolyhokon lévő membránok endogén lipoproteinjeinek koleszterinjét kiszorítva lép be a sejtbe, és többnyire annak mikroszómáihoz csatlakozik. Mielőtt a koleszterin az epithelsejtből a kilomikron részeként a nyirokvezetékekbe kerül, többségében ismét észtterifikálódik.

A kérődzők vékonybelében végbemenő zsírfelszívódás különbözik a monogastrius állatokétól. E fajokban ugyanis a felszívódó zsírok nagy része VLDL (nagyon alacsony sűrűségű lipoprotein) formájában kerül a nyirokkeringésbe, és így szállítódnak a test szövetei felé.

14.4.3. A trigliceridek transzportja és hasznosulása

A monogastrius állatokban a felszívódott trigliceridek nagy része **kilomikronként** jut a vérkeringésbe. Ezek gömb alakú, 180–270 nm méretű egységek, amelyek elég nagyok ahhoz, hogy szórják a fényt, így zavarossá teszik a vérplazmát a felszívódás intenzív szakaszában. A kilomikronokat a máj vagy a perifériás szövetek veszik fel. Az, hogy a máj, az izom vagy a zsírszövet milyen arányban szűri ki a vérből ezeket a részecskéket, elsősorban a tápláltsági állapottól függ. Állatkísérletekben bizonyították, hogy energiaegyensúly esetén a kilomikronok 20–40%-át veszi fel a máj.

A májban a kapillárisok falát alkotó endothel sejtek között viszonylag nagy hézagok találhatóak (ablakos kapillárisok), ennek eredményeként az olyan nagy részecskék, mint a kilomikronok is közvetlenül kapcsolatba kerülhetnek a parenchymasejtek felületével. Itt a kilomikron trigliceridjei glicerinre és zsírsavakra hidrolizálnak, és ilyen formában bejutnak a sejtekbe. A zsírsavak bekerülnek a májsejt szabad zsírsav (FFA) készletébe és ott keverednek azokkal a zsírsavakkal, amelyek *in situ* szénhidrátokból szintetizálódnak vagy a zsírszövetekből, mint FFA mobilizálódnak és szállítódnak a májba. A zsírsavak ezt követően oxidálódhatnak energianyerés céljából vagy észtterifikálódhatnak és *koleszterinészttereket* (CE), *foszfolipideket* (PL) vagy *triglicerideket* (TG) hoznak létre, amelyek lipoproteint alkotva elhagyják a májat. Ez utóbbi lipoprotein viszonylag nagyméretű (30–80 nm), nagyon kis sűrűségű (VLDL; *very-low-density lipoprotein*), trigliceridben gazdag részecske, a takarmányból származó és az endogén úton szintetizált trigliceridek közös szállítóegysége a zsírszövet, illetve az izmok felé.

Energiaegyensúly esetén a májat megkerülő kilomikronok vagy a májban keletkezett VLDL-ek a zsírraktárakba kerülnek.

Ha az energiafelvétel a szükségletet nem fedezi, a váz- és a szívizomzat lesz a fő felhasználó. A kilomikron és a VLDL triglicerideinek gyors transzfere feltételezhetően egy **lipoproteinlipáz** által katalizált mechanizmust foglal magába. Ez utóbbi enzim a *zsírszövetben*, valamint az *izomszövetben* termelődik és a triglicerideket a kapillárisok felületéhez közel glicerinre és zsírsavakra hidrolizálja. Ennek eredményeként a részecskénagyság jelentősen csökken és meggyorsul a lipoproteinek átjutása a kapillárisokon keresztül a sejtek felületéhez, ahol a hidrolízis befejeződik. Ezt követően a zsírsavak bekerülnek a sejtekbe. A zsírsejtekben ismét észterifikálódnak, majd trigliceridek formájában raktározódnak. Az izomsejtekben ugyanakkor oxidálódnak energianyerés céljából. A lipoproteinlipáz aktivitásának mértéke az izom-, illetve a zsírszövetben a tápláltsági állapottól, illetve a takarmány összetételétől függ és meghatározza azt, hogy a lipoproteinek által szállított trigliceridek a szervezet igénye szerint melyik szövetben használódnak fel. Energiaegyensúly esetén, amikor a lipoproteinekben szállított zsírsavakra energiaforrásként nincs szükség, mert pl. az izomszövet az energiát glükózból vagy más glükogenetikus termékből nyeri, a lipoproteinlipáz a *zsírszövetben* *aktív*: az aktivitást az **inzulin** stimulálja. E hormon koncentrációja a takarmányozást követően a fehérjék és a szénhidrátok felszívódása után nő a vérplazmában. Ilyen körülmények között fokozódik az exogén vagy az endogén úton szintetizált trigliceridek zsírsavainak bejutása és raktározása a zsírszövetben. Éhezés alkalmával viszont csökken a lipoproteinlipáz aktivitása a zsírszövetben, ugyanakkor fokozódik az izomszövetben, amely ilyen esetben nagymértékben függ energianyerés céljából a lipidektől.

14.4.4. Zsírszintézis az állati szervezetben

A zsírsavak szintézise (*lipogenezis*) két általános rendszerben, a **citoplazmában** és a **mitokondriumokban** megy végbe. A *citoplazmatikus rendszer* palmitinsavat (C16:0) épít fel, amikor a kiinduló vegyület acetyl-KoA. A szintézis során, amelyhez NADP⁺, ATP, CO₂, és Mn⁺⁺ jelenlétére van szükség, az acetyl-KoA malonil-KoA-vá alakul. A szintézis ezen útja a májban, a vesékben, a zsírszövetben, a tejmirigyben, a tüdőben és az agyban aktív. A másik úton, a *mitokondriális rendszerben* a zsírsavak két szénatomos meghosszabbodása megy végbe, acetyl-KoA felhasználásával. A szintézis rendszerint a citoplazmatikus rendszerben szintetizálódott 16 szénatomos palmitinsavból indul ki, és ATP felhasználásával 18, 20, 22, illetve 24 szénatomos telített zsírsavakat hoz létre. Telítetlen kötésű zsírsavak a májban ugyancsak képződhetnek a megfelelő szénatomszámú telített zsírsavakból.

A zsírsavak észterifikációja adekvát mennyiségű alfa-glicerinfoszfátot igényel. Ez utóbbi szintéziséhez kiinduló vegyületeként a *glikolízisből* származó dihidroxi-acetofoszfát szolgál. Mivel a zsírsejtekben alig mutatható ki *glicerinkináz*-aktivitás (ez utóbbi enzim a glicerinből történő alfa-glicerinfoszfát szintézisét katalizálja), e sejtek triglicerid (TG)-szintézise erősen függ a glikolízistől. A zsírszövet a TG előállításához a vérben kilomikronok és lipoproteinek formájában cirkuláló, valamint a zsírsejtekben szintetizált zsírsavakat egyaránt képes felhasználni. Így a bélcsőből felszívódó és a májban szintetizálódott zsírok befolyásolják a zsírszövetben raktározott zsírok zsírsav-összetételét. A zsírsejtek nem képesek a májéhoz hasonló lipoprotein-szintézisre, azok a TG-t a sejt belsejében zsírcseppek formájában tárolják.

A lipidek egy jelentős vegyülete a koleszterin, amely a májban vagy más szövetekben *de novo* szintetizálódik, illetve a bélcsőben a takarmányból szívódik fel. A sejtek plazmájában a koleszterin hosszú szénláncú (16-nál általában több C-atomot tartalmazó) zsírsavval észterifikálódik. A folyamatot a lecitin-koleszterin aciltranszferáz katalizálja. A koleszterinészterek a perifériás szövetek felé az LDL (kis sűrűségű lipoprotein) egységeken keresztül szállítódnak. Ott a koleszterin beléphet a sejtek plazmamembránjaiba. A HDL (nagy sűrűségű lipoproteinek) ugyanakkor a koleszterint a szövetek felől a májba szállítják, ahol az felhasználódik az epesavas sók szintézisére és kiválasztódik az epében. Az utóbbi időben a koleszterin-metabolizmussal kapcsolatos kutatások a humán-egészségügyi vizsgálatok fókuszába kerültek. Ennek aktualitása elsősorban az **arterioszklerózis** (érelmeszesedés) fokozottabb előfordulásának tulajdonítható.

A koleszterin vérplazma-szintjének növekedése okozza, hogy az vagy annak zsírsavészterei deponálódnak az artériák falának endotheliumán. Ennek hatására csökken a vérerek rugalmassága, amely kedvezőtlenül befolyásolja a vérnyomást; és növeli a szívinfarktus veszélyét.

14.4.5. A szabad zsírsavak (FFA) mobilizációja

Az adiposus szövetekben tárolt trigliceridek mobilizációja akkor kerül előtérbe, ha a szénhidrátellátás nem fedezi a szervezet energiaigényét. Ilyenkor a raktározott trigliceridek szabad zsírsavakra és glicerinre bomlanak le (*lipolízis*), majd a szabad zsírsavak kiáramlanak a keringésbe és felhasználási helyükre szállítódnak. Ez utóbbi folyamatot *lipid*-, illetve *zsírsavmobilizációnak* nevezzük. Azok a vészhelyzetek, amelyek aktiválják a sympathoadrenalis rendszert, ugyancsak lipolízishez vezetnek. A lipolízis, illetve az FFA adiposa szövetből történő kiszabadulásának kulcsát egy ún. *hormonszenzitív lipáz* adja. A zsírsejtek egy belső lipázrendszerrel rendelkeznek, amelynek két alkotója van. Az első lipáz – amely a lipolízis ütemét, sebességét is meghatározza – a TG-ekből zsírsavat (FA) hasít le, miközben diglicerid (DG) képződik. Az enzimet a ciklikus AMP (cAMP) aktiválja, amely különböző hormonok hatására ATP-ből képződik. A második lipáz a DG-t bontja, miközben glicerin és FFA keletkezik. A szabad zsírsavak a vérplazma albumin frakciójával komplexet képeznek és szállítódnak a máj, illetve más szervek felé.

A **katecholaminok** (adrenalin, noradrenalin) fokozzák a cAMP-képződést, így aktiválják a lipolízist. A **glükagon**, az **ACTH** és az **STH** hormonok az előzőkhöz hasonló hatásúak. Ezzel szemben az **inzulin** csökkenti a cAMP képződését és ezzel gátolja a lipolízist; inzulin hiányában jelentősen fokozódik a FFA-ok mobilizációja a zsírraktárakból.

Ha a szénhidrátellátás megfelelő ahhoz, hogy a szervezet energiaigényét kielégítse, a trigliceridek energiaforrásként történő hasznosulása háttérbe szorul.

14.4.6. A lipidmobilizáció hormonális szabályozása

A szénhidrát-hasznosulás a zsírokkal szemben tehát előnyben részesül; ezt a jelenséget a szénhidrátok *zsírkímélő* hatásának nevezzük. A zsírszövetben a TG-ek és a FFA-ok egyensúlyban (*equilibrium*) vannak. Ha a glicerínészterek képzéséhez szükséges alfa-glicerinfoszfát túlsúlyba kerül, az equilibrium a TG szintézis felé tolódik el, így csak kevés FFA áll energiaforrásként rendelkezésre. Szénhidrát-túlsúlyban a zsírsavak képződése sokkal intenzívebb, mint azok lebomlása, mivel a szénhidrátokból fokozott mennyiségű acetyl-KoA képződik, amely zsírsavakká konvertálódik. Szénhidrát-hiány esetén viszont a TG és a FFA között fennálló equilibrium az FFA-képzés felé tolódik el. Ez a TG-ek mobilizációjához vezet az adiposasejtekből, és növekszik az FFA energiaforrásként történő felhasználása a hiányzó szénhidrátok helyett.

A színe és funkciója alapján kétféle zsírszövetet szokás megkülönböztetni. A **fehér zsírszövet** sejtjei kevés citoplazmát és mitokondriumot tartalmaznak. A **barna zsírszövet** sejtjei citoplazmában és mitokondriumokban gazdagok, ezért a szövet barna színt vesz fel. A barna zsírszövet létfontosságú az újszülöttekben és a hibernációs képességgel bíró állatokban, ugyanis úgy működik, mint egy védelmet nyújtó *termogén* (hőfejlesztő) rendszer az újszülöttek létfontosságú szervei körül, illetve egy *hőgenerációs rendszert* alkot a hibernált állapotban lévő állatokban. A hidegstressz aktiválja a rendszert, amely fokozza a lipolízist. A barna zsírszövet sejtjeiben levő speciális mitokondriumok egy *termogenin* nevezetű fehérjét tartalmaznak, amely érzékeli a lipolízisből fakadó FFA felszaporodást és beindítja, illetve serkenti az oxidatív folyamatokat.

Ez utóbbi hatásaként fokozódik a hőtermelés a szervezetben. A malacban és a madarak kicsinyében barna zsírszövet nincs, ez egyik oka lehet annak, hogy ezen állatok a születést, vagy a kelést követően nehezen viselik a hideg környezetet.

14.4.7. A májelzsírosodás

A máj parenchyma sejtjeiben a fiziológiást meghaladó zsírfelhalmozódás gyakori következménye lehet különböző állapotoknak és betegségeknek. A májelzsírosodás (*májlipidosis*) akkor fordul elő, ha a májsejteken belül a trigliceridek akkumulációja meghaladja azok metabolikus lebontását és lipoproteinek formájában történő kiszabadulásukat a szervből. Annak ellenére, hogy a májelzsírosodás patogeneziséhez számos faktor járulhat hozzá, a májsejteken felszaporodó lipidek döntő hányadát a trigliceridek képezik. Az anyagforgalmi eredetű májelzsírosodás a gyakorlatban a nagy energiaszükséglet esetén fordul elő, így tehenekben a laktáció csúcán, juhokban pedig a vemhesség utolsó harmadában, amikor fokozódik a zsírmobilizáció a zsírszövetekből a májba. Tejelő tehenek súlyos energiahiányának leggyakoribb oka, hogy a szárazon állás után elhízott állatok takarmányfelvétele az ellés után korlátozott, vagy azok étvágyát más betegségek rontják, illetve takarmányozási hibák állnak fenn. Egyébként minden állat éhezésének következtében májelzsírosodás jöhet létre.

Májelzsírosodást az állatokban hepatotoxikus anyagok adagolásával vagy kényszerített túltáplálással is ki lehet váltani. Többek közt májelzsírosodást okoznak a széntetraklorid, a foszfor, az etilénszulfonsav és a puomicin. A lipotrop anyagok hiánya (kolin-, metioninhiány) ugyancsak a máj túlzott elzsírosodását okozzák. Lipotropok hiányában a májból történő zsírelszállítás „járműveinek” a lipoproteineknek szintézise gátolt. A hizott libamáj előállításakor alkalmazott kényszeretetéses technológia (tömés) a szénhidrátok túladagolása folytán ugyancsak májelzsírosodást idéz elő. A hizott libamáj így tehát egy szénhidrát-túladagolással kiváltott májelzsírosodás eredménye.

14.5. A rövid szénláncú zsírsavak felszívódása és közti anyagcseréje kérődzőkben

A bendő nyálkahártyájának hámrétege – bár a felső pár sejtsora elszarusodik – vérerekben gazdag és hézagok találhatók a sejtek között. Ezek a jellemvonások lehetőséget adnak arra, hogy tápanyagok és más vegyületek széles skálája transzportálódjon a bendőből a vérbe, vagy a vér felől a bendőbe. A három előgyomorban az emészthető szerves anyagnak mintegy 60–70%-a tűnik el (szívódik fel). Izotópos kísérletekben igazolták, hogy a takarmány emészthető energiátartalmának 62%-a alakul rövid szénláncú (illó) zsírsavakká. Ezeknek az illózsírsavaknak legnagyobb része a bendőből szívódik fel.

14.5.1. A rövid szénláncú (SCFA) vagy illó zsírsavak (VFA) felszívódása

Az SCFA (VFA) koncentrációja a bendőfolyadékban tág határértékek között változik. Az összes illó zsírsav mennyisége átlagos körülmények között 60–120 mmol/L értékeket tesz ki. Felszívódásuk főként disszociátlan *savas formában* történik. Ennek megfelelően a bendőfolyadék pH-értékének csökkenésével a VFA felszívódása fokozódik. Ez a mechanizmus jelentősen hozzájárul ahhoz, hogy a bendőkémhatása az illó zsírsavak intenzív produkciója esetén sem tolódik el extrém mértékben savas irányba.

A bendőfolyadék és a portalis vér illó zsírsavainak moláris aránya eltér egymástól (9. táblázat).

9. táblázat: A főbb rövid szénláncú (illó) zsírsavak moláris megoszlása (%) a bendőfolyadékban és a portalis vérben (Forrás: Gergátz-Vitinger, 2006)

Zsírsav	Bendőfolyadék	Portalis vér
Ecetsav	65–70	80–85
Propionsav	17–20	10–12
Vajsav	10–15	4–5

Ez csak úgy lehetséges, hogy az eltérő illó zsírsavak felszívódásuk közben, a bendő nyálkahártyájában különböző mértékben metabolizálódnak. A metabolizáció mértékének sorrendje a következő: vajsav→propionsav→ecetsav.

A bendőfolyadék VFA-tartalmának felszívódása szén-dioxid kiválasztásával jár együtt (főként bikarbonát formájában). Ennek eredményeként a bendőfolyadék szén-dioxid-koncentrációja meghaladja a vérplazma szén-dioxid-koncentrációját.

A tejsav felszívódása

A tejsav koncentrációja a bendőben normális körülmények között kicsi. A könnyen hidrolizálódó szénhidrátokat tartalmazó takarmányok, főleg viasz- vagy tejes érésben lévő gabonamagvak vagy más takarmányfélék, mint a cukorrépa, répaszelet, melasz egyszerre nagy adagban való etetése a bendőfolyadék tejsavtartalmának jelentős növekedését eredményezi. A tejsav bendőbeni koncentrációjának növekedése azzal járhat, hogy tejsav kerülhet a nagyvérkör vérebe is. Ezt az állapotot **tejsavacidózisnak** (*lactacidaemia*) nevezzük. A portalis vér tejsavtartalmának forrása főleg a bendőfolyadékból felszívódó, kisebb mértékben az epithelsejtek propionsav-metabolizmusának következményeként keletkező tejsav lehet. A tejsav mind neutrális, mind savas oldatokból felszívódhat, de a felszívódás sebessége azonos koncentráció esetében csak mintegy tizede a VFA felszívódási sebességének. Ugyanúgy, mint azt a VFA esetében is láttuk, a tejsav felszívódása savas körülmények között intenzívebb, mint a neutrális bendőfolyadékból.

Az ammónia felszívódása

A bendőammónia koncentrációja nagymértékben függ az elfogyasztott takarmány mennyiségétől és minőségétől, átlagosan 1–60 mmol/L értékek között változik. Az ammónia sokkal gyorsabban felszívódik a bendőből, mint az ammóniumion. A karbamid, amely kérődzők mesterséges nitrogénforrásaként használatos, a bendőben gyorsan hidrolizálódik ammóniára és szén-dioxidra. Ammóniamérgezés jöhet létre túlzott mennyiségűkarbamid etetését követően, aminek következtében az ammónia mennyisége a bendőfolyadékban jelentősen nő és innen a portalis vérbe, súlyos esetben pedig a nagyvérkörbe jut. A mérgezést végsősoron az agyvelő működésének a károsodása okozza. Juhokkal végzett ammóniamérgezési kísérletek azt mutatják, hogy a mérgezés jelei csak akkor mutatkoznak, ha a bendőfolyadék pH-értéke 7,3 fölé emelkedik. A bendő nagy ammónia-koncentrációját a kérődzők viszonylag jól tolerálják, feltéve, ha a pH 7,0 alatt marad.

14.5.2. A rövidszénláncú zsírsavak szerepe a kérődzők anyagcseréjében

A kérődzők előgyomraiban a felvett takarmány szénhidrátjainak fermentációja túlhalad a glükózon, és rövid szénláncú illó zsírsavak (SCFA/VFA) keletkeznek. Néhány takarmányalkotóból, amely ellenáll a mikrobás fermentációnak, mint például a kukorica egy része, bizonyos mennyiségű glükóz hasznosulhat. A kérődzők glükózszükségletük nagy részét tehát a glükoneogenezisen keresztül elégitik ki.

A glükoneogenesis főbb prekursorait kérődzőkben a takarmányok fermentációjából származó **propionát**, illetve a szervezet anyagcsere-folyamataiban keletkező **glükogenetikus termékek**, így a **laktát**, a **glicerín** és az aminosavak dezaminálása során képződő **alfa-ketonsavak** alkotják.

Mivel a kérődzők energiaellátása elsősorban illó zsírsavakból, nem pedig glükózból származik, a kérődzők anyagcsere-folyamatai nagyon jól alkalmazkodtak az **acetát** és a **béta-hidroxibutirát** oxidációjához az energiatermelő, illetve azok felhasználásával a felépítő vagy raktározó folyamatokban, továbbá a propionátból és az aminosavakból történő glükoneogenesishez. Az ilyen jellegű glükózképzés intenzitása növekszik a takarmányozást követően, miután az emésztés végtermékei felszívódtak az emésztőcsőből. A vérplazma *inzulin koncentrációja* ugyancsak növekszik a takarmányfelvétel után, és a csúcsot általában az etetést követő 4 óra múlva éri el. Szopós borjakban és bárányokban ez a változás sokkal ciklikusabb, a monogastrikus állatokéhoz áll közelebb.

A felnőtt kérődzőkben elsősorban a **máj** és némileg a vese alkalmazkodott a glükoneogenesishez. Ha a glükoneogenesis gátolt, a vér glükózsztíve csökken, amely gyakran együtt jár a **ketonanyagok** (*acetecetsav, béta-hidroxivajsav, acetón*) felszaporodásával (hypoglykaemiás ketosis). A ketonanyagoknak két fő forrása van kérődzőkben. Egyrészt az illó zsírsavak felszívódása közben a bendőepithelsejtjeiben a **butirátból** béta-hidroxivajsav képződik, másrészt a májsejtekben lévő *mitochondriumok metabolikus termékeiként* jönnek létre.

A máj nem tudja tovább metabolizálni (oxidálni) a ketonanyagokat, miután a KoA levált. Más szövetek – mint például az agy, a váz-, a szívizomzat – az acetecetsavat képesek visszaalakítani acetyl-KoA-vá, így a ketonanyagokat felhasználhatják energiaforrásként. A májban végbemenő folyamatok jellege nagymértékben függ a zsírsavak béta-oxidációjából származó acetyl-KoA, valamint a piruvát karboxilációjából származó oxálacetát produkciójának az arányától (az acetyl-KoA oxálacetáthoz kapcsolódva lép be a citrát ciklusba).

Ha kevesebb szénhidrát áll a szervezetben rendelkezésre, vagy a szénhidrátok metabolizmusa gátolt, a ketonanyagok képződése (*ketogenesis*) meghaladja az extrahepaticus szövetek ketonfelhasználását. Ezt a kóros állapotot **ketozisnak** vagy *acetonaemiának* nevezzük. Az acetecetsav és a béta-hidroxivajsav felszaporodása *metabolikus acidózist: ketonuriát és ketolactiát* okoz.

Az éhezés vagy a diabetes ketosishoz vezetnek, mivel a metabolikus folyamatokhoz hiányzik a glükóz, ugyanakkor fokozódik a trigliceridek mobilizációja. A kérődzőkben egyaránt gyakori jelenség lehet a ketosis, juhban elsősorban a *vemhesség*, szarvasmarhában pedig a laktáció csúcsán. Az anyajuhoknak főleg két vagy több magzat esetében, a vemhesség utolsó szakaszában nagy a glükózigényük. A glükoneogenetikus folyamatok sokszor nem képesek fedezni a szükségletet, ilyenkor súlyos hypoglykaemia fejlődhet ki, amely együtt jár a vérplazma szabad zsírsav (FFA) koncentrációjának növekedésével és a ketonaemiával. Az éhezés vagy a rossz takarmányozási körülmények növelik a ketosis kialakulásának kockázatát, mivel azok a májban folyó glükoneogenesis csökkenését, illetve hypoglykaemiás krízist eredményeznek.

A nagy mennyiségű tejet termelőtehenekben előforduló „*laktációs ketosis*” hypoglykaemiával az FFA, az acetát és a ketonanyagok mennyiségének növekedésével párosul a vérplazmában. A *primer ketosis* metabolikus eredetű, általában a laktáció első hat hete alatt fordul elő, amikor a tejtermelés metabolikus igénye (elsősorban energia és glükóz) és annak teljesülése között jelentős és tartós egyenlőtlenség áll fenn. A *másodlagos ketosis* minden olyan betegséggel együtt járhat, amely a szervezetben energiahányt okoz.

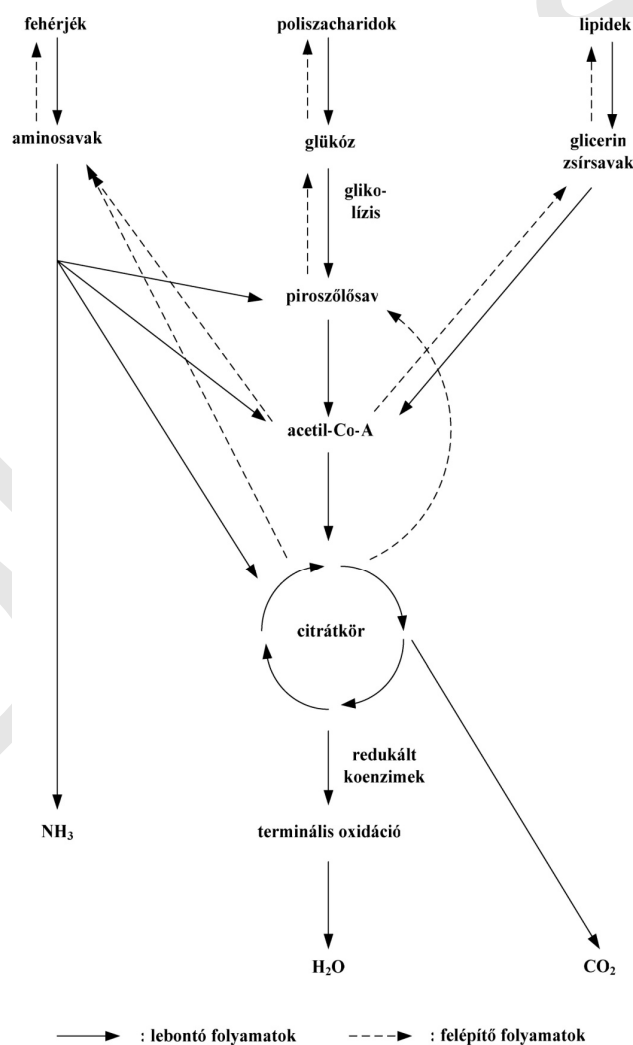
14.6. Lebontó és felépítő folyamatok

A lebontó folyamatok közé az anyagcserének a lebontás (**katabolizmus**) irányában lejátszódó folyamatai tartoznak. Ennek során a sejtek a környezetből vagy a szervezet saját raktáraiból származó makromolekulákat (szénhidrátok, lipidek, fehérjék) enzimatis folyamatok révén kisebb molekulákra bontják. A molekulákban rejlő kémiai energia a lebontás során felszabadul, és nagyenergiájú vegyületekben (adenozin-trifoszfát = ATP) raktározódik.

A felépítő folyamatokhoz (**anabolizmus**) azok az anyagcsere azon folyamatok tartoznak, melynek során egyszerűbb molekulákból makromolekulák (szénhidrátok, lipidek, fehérjék, nukleinsavak) szintetizálódnak a sejtekben. A felépítő folyamatok energiaigényesek, a szükséges energiát a sejt az ATP molekulák bontásából nyeri.

Az anyagfelvétel és -leadás, a felépítő és lebontó folyamatok egyidejűleg, párhuzamosan mennek végbe. A folyamatok szoros kölcsönhatásban és összehangoltan, a szervezet pillanatnyi igényétől függően játszódnak le. Erőteljes működés esetén nagy az energiafelhasználás, ennek megfelelően nő a lebontó, energiafelszabadító folyamatok intenzitása, míg pihenéskor az energiaraktározó folyamatok kerülnek előtérbe.

A lebontó és felépítő folyamatok vázlatos áttekintését és főbb útvonalait a 29. ábra szemlélteti.



1. ábra: A lebontó és felépítő folyamatok vázlatos áttekintése

29. ábra: A lebontó és felépítő folyamatok vázlatos áttekintése
(Forrás: Gergátz-Vitinger, 2006)

15. A LÉGZŐKÉSZÜLÉK FELÉPÍTÉSE ÉS A LÉGZÉS FOLYAMATA

15.1. A légzőkészülék felépítése

Az élő szervezetek homeosztázisának fenntartásához nélkülözhetetlen a légzés.

A légzés az anyagcsere részfolyamata, azaz olyan folyamatok összessége, amelyek során a szervezet sejtjei a biológiai oxidációhoz szükséges oxigénhez jutnak, illetve a közben keletkezett szén-dioxid a tüdőn keresztül a külvilágba kerül. A légzőkészülék a gázcsere szolgálatában áll, emellett szerepe van a szaglásban, a hangképzésben, a hőszabályozásban és a sav-bázis egyensúly fenntartásában. Védelmi feladatai is vannak, s felületén bizonyos mértékű kiválasztás is történik.

A légzőkészülék két részből áll:

- a **légutakból**, melyek a levegő vezetésére szolgálnak,
- és a **tüdőből**, mely a külvilág és a vér közötti gázcserét, ún. külső légzést biztosítja.

A külső légzés a külső levegőből a tüdő-és bőrlégzés útján történik, a gázcsere a levegő és a vér között megy végbe; a belső vagy szöveti légzés alkalmával a gázcsere a vér és a sejtek között megy végbe.

A légutakban elhelyezkedésük alapján a következő szerveket különítjük el:

- felső légutak: **orrüreg, légzőgarat**,
- alsó légutak: **gége, légcső**

Az orrüreg bejáratát az orrnyílások adják. A falát kezdetben porcok (orrsövényporc, fali porcok, szárnyporcok, járulékos porcok), majd a koponya csontjai alkotják. Az orrüreg bejárat utáni szakaszát orrtornácnak nevezzük, melyet az ide behúzódó bőr borít. Ettől hátrafelé helyezkedik el a nyálkahártyával borított tulajdonképpeni orrüreg. A nyálkahártya hámja többrétegű csillós hengerhám.

Az orrüregbe beemelkedő két pár orrkagylócsont három orrjáratot különít el:

- az alsó orrjáratot vagy légző járatot,
- a középső orrjáratot, vagy szinuszjáratot és
- a felső orrjáratot vagy szaglójáratot.

Normál légvételnél a levegő a légző járaton halad keresztül, közben megtisztul, felmelegszik, és párával telítődik. A szinuszjárat nevét onnan kapta, hogy kapcsolatban áll a koponyacsontok nyálkahártyával bélelt üregrendszerével (arcüreg, homloküreg). A szaglójárat vakon végződik, nyálkahártyája primer érzékhámsejteket tartalmazó szaglóhámra alakul. Ide a levegő mélyebb lélegzetvétel során jut be. Az orrüreg kijáratát a garat felé páros nyílások, az ún. hortyogók adják. A levegő útja a garatban az emésztőcső útjával kereszteződik. A gége a garat mögött helyeződő, dobozszerű, üreges szerv, amely a levegő vezetésére és hangképzésre szolgál. A gége vázát páratlan és páros porcok adják, amelyek egymáshoz ízületes, szalagos és izmos összeköttetéssel kapcsolódnak.

Páratlan porcok:

- a gégefedő, mely nyeléskor a gége nyílását zárja,
- a pajzsporc, melyre a pajzsmirigy borul rá és
- a pecsétgyűrű alakú gyűrűporc.

A páros porcok egymással összenőnek, ezek

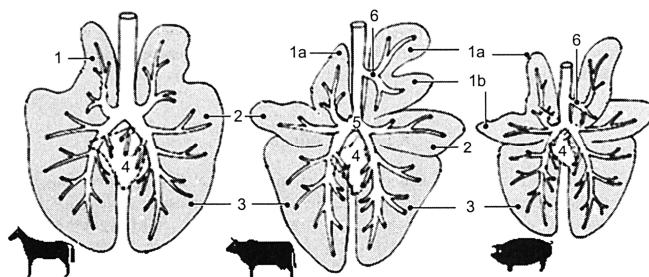
- a kannaporcok.

A gége üregébe két haránt irányú nyálkahártya redő, a tasakredő és a hangredő emelkedik be. A redők a gége üregét gégetornácra, középső gégeűrre és a gége kijáratára tagolják. A gégetornácot és a középső gégeűrt a garathoz hasonló többrétegű laphám borítja, a gége kijáratától pedig a légutakra jellemző csillós hengerhám jelenik meg.

A gége falában elhelyezkedő izmokat működésük alapján két csoportra oszthatjuk. Az egész géget mozgató izmok a szomszédos csontokról erednek, nyeléskor a géget megemelik. A gége porcait mozgató izmok csak az egyes porcokat térítik ki helyzetükből, s ezáltal a gége üregét belégzéskor tágítják, kilégzéskor, hangadásakor szűkítik.

A gégecső, vagy légcső a gége gyűrűporcától a nyakon át a mellüregbe tér. A tüdő gyökeréig terjed, ahol két fő hörgőre oszlik. Vázát porcos gyűrűk adják, amelyek az összenyomás ellen védik a légcsövet és ezzel levegő szabad áramlását biztosítják. A csövet kibélelő csillós hengerhámmal fedett nyálkahártya sok nyálkamirigyet tartalmaz. Nyaki és mellkasi szakasza van, az utóbbi folytatódik a két főhörgőben.

A tüdő (30. ábra) két tüdőfélből, vagy tüdőszárnyból áll, melyek a mellhártya által alkotott két zsákszerű képződményben foglalnak helyet. Azt a részt, ahol a két főhörgő belép a szervbe, tüdőkapunak nevezzük. A tüdőkapun át kötőszövet, erek és idegek is belépnek. A tüdőnek három felületét különböztetjük meg, a közepén lévő gátorköz felé tekintő mediális felületet, a bordákkal szomszédos bordai és a rekessel szomszédos rekeszi felületet. A tüdőszárnyakat a bemetszések 3 lebenyre különítik, fölül helyezkednek el a csúcslebenyek, közepén a szívlebenyek (a szívet fogják közre), és hátul pedig a rekeszi lebenyek. A jobb tüdőszárnyon még egy járulékos lebeny is található.



30. ábra: A ló, a szarvasmarha és a sertés tüdőlebenyei és hörgőfája vázlatosa (Forrás: Húsvéth, 2000)

1. csúcslebeny, 1a. a csúcslebeny elülső és 1b. hátulsó része, 2. szívlebeny, 3. rekeszi lebeny, 4. járulékos lebeny, 5. jobb és bal hörgőfa, 6. a trachealis hörgő leágazása.

A tüdőkapun belépő kötőszövet sövényekre ágazódik és a tüdő állományát lebenyekre tagolja. A tüdőkapun belépő két főhörgő is többszörösen elágazódik, és bonyolult hörgőrendszert, ún. **hörgőfát** alkot. Az egyre kisebb ágak eljutnak a lebenyekéhez, oda belépve a végső hörgőcskében folytatódnak. Ezek légzőhörgőcskékre, majd alveolus-járatokra tagolódnak, amelyek tölcészerűen kitágulnak és falukon sűrűn egymás mellett jellegzetes kiöblösödések, a léghólyagocskák vagy **alveolusok** jönnek létre.

Az elágazódás során a hörgő hálózatban a járatok kersztmetszete fokozatosan szűkül. A nagyobb átmérőjű hörgők falát porcok merevítik, a kisebb átmérőjű csövecskékben porc helyett már simaizom sejteket találunk. A hörgőket bélelő többrétegű csillós hám is vékonyodik, először köbhám, majd a léghólyagocskák falán már egyrétegű laphám, az ún. légzőhám jelenik meg.

Az alveolusok felületét sűrű hajsálérhálózat veszi körül, itt megy végbe a külső gázcsere a hajsálerek vére és a belélegzett levegő között.

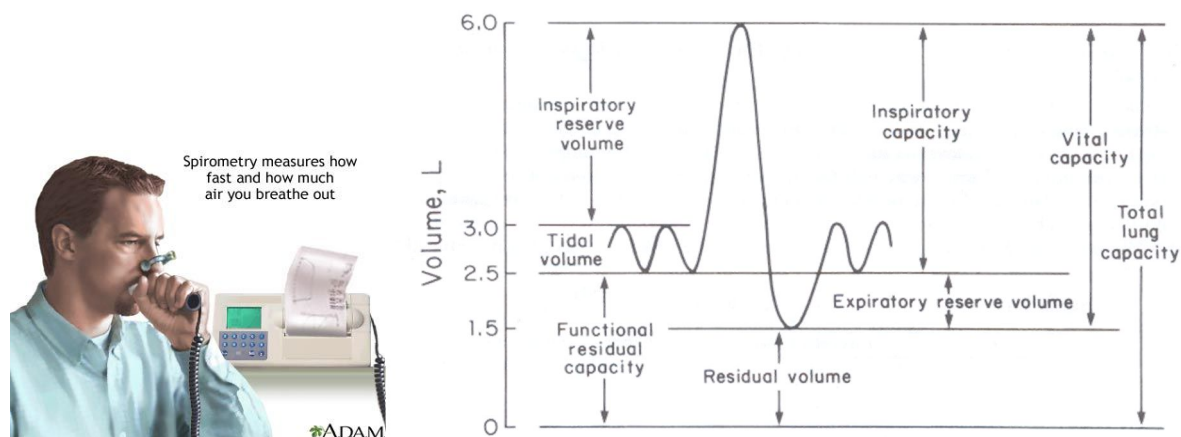
A tüdő vérkeringését kettős rendszer alkotja. Tápláló ere a nagyvérköri **hörgőartéria**, mely a tüdő szöveteinek tápanyag-és oxigénellátását végzi. Funkcionális ere a kis vérkörből érkező **tüdőartéria**, mely a szív jobb kamrájából szállítja a tüdőbe a széndioxidban dús vért.

A gázcsereén átesett O₂-dús vért a **tüdővénák** szállítják vissza a szív bal pitvarába.

A **tüdő nyirokerei** egymással közlekedő, felületes és mély hálózatot alkotnak. A tüdő szegmen-tális tagolódását követően a nyirokerek nyirokcsomókba torkollanak. A legtöbb nyirokcsomó a szerv gyökerének területén van.

15.2. Légzési térfogatok, légzési kapacitások

A légcsere alatti térfogatváltozások mérésével a **spirometria** foglalkozik. Egy spirometriás el-rendezés vázlata a 31. ábrán látható.



31. ábra: Légzési térfogatok és kapacitások (Forrás: I2)

A következő légzési térfogatokat különböztetjük meg:

- **V_T (respirációs volumen):** nyugodt belégzésből és kilégzésből álló légzési térfogat
- **ERV (expirációs rezerv volumen):** erőltetett kilégzéskor a tüdőbeni tartalék térfogat
- **IRV (inspirációs rezerv volumen):** erőltetett belégzéskor a tüdő maximális feltöltődési térfogata
- **RV (reziduális volumen):** erőltetett kilégzés után is a tüdőben maradó levegő térfogata (születés utáni légvételnél jut levegő a tüdőbe, és a halál után ott is marad)

A légzési térfogatokból számított légzési kapacitások:

- **VC= Vitálkapacitás:** Az a térfogat, amit egy maximális belégzést követő maximális kilégzéssel lehet kifújni. $VC = V_T + IRV + ERV$
- **TC= Totálkapacitás:** Amennyiben a maradék levegő térfogatát is figyelembe vesszük a teljes tüdőkapacitás értéke is kifejezhető. $TC = VC + RV$

15.3. A légzés és a gázcsere

A légzőmozgások a mellüreg térfogatát változtatják meg, amelyet a tüdő passzívan követ.

A be- és kilégzés folyamatát a mellkasfal és a rekeszizom mozgásai hozzák létre. A belégzés aktív izommunka eredménye. A rekeszizom összehúzódik, ezáltal ellaposodik, a mellüreg térfogata jelentősen nő. A külső bordaközi izmok összehúzódása következtében a bordák előrefele és ki-fele mozdulnak, így a mellkas lefele, előre és oldalirányba tágul. Erőltetett belégzéskor a törzs ún. járulékos belégzőizmjai is részt vesznek a bordaívnak nagyobb méretű kimozdításában. Kilégzéskor ellazulnak a belégzőizmok és a rugalmas erők következtében a mellkasfal visszatér eredeti, nyugalmi helyzetébe. A nyugodt kilégzés tehát passzív folyamat.

Erőltetett kilégzés esetén (tüsszentés, köhögés) a hasfalizomzat összehúzódása révén fokozódik a hasüregi nyomás, ami a rekeszizmot a mellüreg felé nyomja. A belső bordaközi izom összehúzódására a bordák le- és hátrafele húzódnak, s ez is csökkenti a mellüreg térfogatát. A mellüreg felszínét a mellhártya fali lemeze fedi, míg a tüdő külső felületét a mellhártya zsigeri lemeze. A két savóshártya között rendkívül vékony mellüregi folyadék réteg található. Ez a légzőmozgások során lehetővé teszi a mellhártyalemezek egymás fölötti elcsúszását, ugyanakkor adhéziója révén biztosítja a két hártya szoros kapcsolatát. (Szemléletesen: két nedves üveglap tapad egymáshoz. Könnyedén elcsúsztathatók, de szét nem választhatók.) Ez az adhéziós erő a tüdőt a mellkasfalhoz rögzíti, a tüdő passzívan követi a mellkas mozgását. Ugyanakkor a két mellhártyalemez közti részben a külső nyomáshoz képest alacsonyabb érték van, a tüdő passzív mozgását ez is biztosítja. Amennyiben a vákuumot megszüntetjük (légmell), a tüdő összeesik.

A tüdő élettani egysége egy légzőhörgöcskéhez tartozó rész, melyet **acinusnak** nevezünk. Az alveolusok kb. 0,2 mm átmérőjű félgömbök, melyek falát légzőhám borítja. A hajszálerek az alveolusok falát benyomják, s olyan sűrűn helyezkednek el, hogy két benyomat közé egy harmadik már nem is férne el. Az alveolusok falát borító légzőhám sejtek állítják elő az alveolusok falát a sejtek fölött vékonyan borító ún. „surfactant” hatású anyagot.

A gázcsera az alveolusok ürege felől indulva a következő rétegeken megy végbe:

- surfactant réteg
- légző hám
- alveoláris alaphártya
- kapilláris endotel membrán és sejtplazma
- vérplazma
- vörösvérsejt membrán

Az oxigént a vörösvértest szállítja, a benne lévő fehérje, a **hemoglobin (Hb)** segítségével. A Hb globinját alkotó négy alegység mindegyikéhez egy, a centrumában Fe^{2+} -t tartalmazó protoporfirin-váz, a hem kapcsolódik. A Hb a tüdőben oxigénnel telítődik (laza kapcsolat, oxigenáció, oxihemoglobin). A perifériás szövetekben – azok oxigén felhasználásától függően kialakuló parciális oxigénnyomás nagyságának megfelelően – O_2 -t ad le. A szövetekben felszabaduló CO_2 a vörösvérsejtekbe diffundál, ahol a karboanhidráz-aktivitás révén igen gyorsan szénsavvá alakul. A szénsav H^+ és HCO_3^- ionokra disszociál. A HCO_3^- a plazmába diffundál, és Na^+ -mal kötődve jut a tüdőbe.

A tüdőben végbemenő **külső gázcsera diffúzió alapul**. Hajtóereje az adott gáznak azonos időben, a biológiai membrán két oldalán lévő mennyiségi különbségből eredő részleges nyomáskülönbségeiből, az ún. **parciális nyomáskülönbségből** származik. (Dalton törvénye szerint: egy gáz részleges nyomása a gázkeverékben úgy aránylik az össznyomáshoz, mint térfogata a gázkeverék össztérfogatához.) Az alveolusokban lévő gázok %-os összetételének, valamint a légnyomás értékének ismeretében a légzési gázok részlegnyomása az alveolusokban kiszámítható. A diffúzió mindig a nagyobb nyomású helyről a kisebb felé megy végbe, így a vénás vér CO_2 -t ad le az alveolus falán keresztül és O_2 -t vesz fel. A membránokon keresztüli diffúziót az ún. surfactant faktor lényegesen segíti. A tüdő diffúziós felülete sertésnél 70 m^2 , szarvasmarhában közel 300 m^2 .

A kapillárisok artériás vére és a szövetek között szintén lejátszódnak azok a diffúziós folyamatok, mint a külső légzésnél, a **belső légzés** diffúziós felülete viszont közel tízszerese az összalveoláris felületnek.

A kétirányú gázkicserélődés útján válik a kapilláris vére vénás jellegűvé. A gázok diffúziója mellett, ugyanitt és egyidejűleg, a táp-, illetve salakanyag kicserélődése is megtörténik.

15.4. A légzés szabályozása

A be- és kilégzések ritmikus egymásutániságával a szervezet létfenntartó (*vegetatív*) funkciót valósít meg. A nyugalmi légzési ritmus, az **eupnoe**, a fajra jellemző percenkénti légzésszám. Ennek a növekedése a **hiperpnoe**, vagy a felületes ziháló légzés a **polipnoe**. A légzés hiánya az **apnoe**. A kóros ritmusú légzéseket összefoglalóan **dispnoe**-nak nevezzük.

A légzési folyamat normál ingerét a szén-dioxid felszaporodása jelenti. A légzés szabályozásában két fő hatás érvényesül a szövetek felől, a vérgázok (oxigén, szén-dioxid) parciális nyomásának változása és a pH változás. A légzést szabályzó rendszerek hatásukat két módon fejtik ki, a légvételek mélységének, illetve a percenkénti légvételek számának változtatása útján. A légzés szabályozásának **idegi-, kémiai- és mechanikai tényezői** vannak.

15.4.1. A légzés idegi szabályozása

Két olyan terület különíthető el az agyban, ahol a légzőmozgásokat vezérlő idegimpulzusok keletkeznek, a **nyúltvelői**, valamint a **híd**ban lévő légzőközpont. **Elsődleges a nyúltvelői központ**, amelynek két részét lehet elkülöníteni: a belégzést, illetve a kilégzést serkentő központot. Ezen nyúltvelői központot regulálja fölötte a híd

ban lévő ún. **pneumotaxikus központ**. Belégzéskor a hörgőcskék falában lévő receptorok feszülése a bolygóidegen keresztül informálja a nyúltvelői központot, melynek hatására a belégzést serkentő idegközpont gátlása jön létre. Nagy a valószínűsége, hogy a bolygóideg ugyanekkor serkentőleg hat a nyúltvelői kilégzőközpontra.

A légzés akaratlagos, agykérgi hatás által is befolyásolható (**kortikális felülvezérlés**), de ez főként a kémiai szabályzás miatt nem képes hosszú időre apnoét vagy hiperpnoét fenntartani.

15.4.2. A légzés kémiai szabályozása

Az alveolusok részleges CO_2 (parciális $\text{CO}_2 = p\text{CO}_2$) nyomásának emelkedése mindig erőteljes, mély légvételeket vált ki, nő a be és kilégzett levegő mennyisége, nő az egy perc alatt belégzett levegő mennyisége.

A vér $p\text{CO}_2$ nyomásának emelkedése serkenti a belégzést irányító idegközpontokat speciális **kemoreceptorokon** keresztül, melyek az agyfolyadék CO_2 tartalmának növekedésén keresztül is a vér CO_2 tartalmának változását jelzik. Az artériás vér $p\text{CO}_2$ nyomásának emelkedése először csak a légvételek mélységét fokozza, majd a vér CO_2 tartalmának további növekedésével a légzésszám is emelkedik. Az említett speciális kémiai receptorok a nyúltvelő alsó részében találhatók és elsősorban a H^+ koncentráció változására reagálnak. A híd

ban lévő pneumotaxikus központ közvetlenül a vér $p\text{CO}_2$ nyomására érzékeny. A vér $p\text{O}_2$ nyomásának és a pH-nak a csökkenését a közös fejartéria elágazódásához közel lévő glomus carotikum kémiai receptorai érzékelik. Ugyanilyen receptorok az aorta szomszédságában (glomus aorticum) is vannak. Az oxigén csökkenése légzést serkentő hatású. A kemoreceptorok információja a nyelvgyaragatideg (IX). és a bolygóideg (X.) révén jut a nyúltvelőbe, a belégzést serkentő központba.

15.4.3. A légzés mechanikai ingere

A belégzés alkalmával a hörgőcskék falának feszülése ingerületet kelt a **tüdő alveolusok körüli (feszítési) mehanikai receptorokban**, az ingerületet a bolygóideg (*n. vagus*) továbbítja (*afferentáció*) a nyúltvelőbe ezáltal gátolja a belégzést serkentő neuroncsoportot. Az ellazulást jelző receptorokból származó neuronok az erőltetett kilégzéskor aktivizálódnak. Ez a Hering-Breuer reflex. Egyéb hatások (bőrre hirtelen hideg vagy orrnyálkahártya erős kémiai ingerlése) átmeneti apnoét okoz.

16. A SZERVEZET KERINGÉSI RENDSZEREI

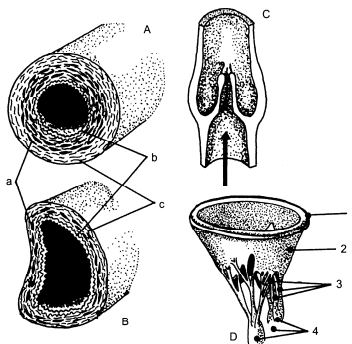
Az állati szervezet szöveteit rugalmas falú vérerek és nyirokerek gazdagon elágazó csőrendszere hálózza be. A vérrendszerben a vér kering, biztosítja a szervek, szövetek, sejtek életfenntartásához szükséges O_2 -t és tápanyagokat, valamint elszállítja a sejtek anyagcsere végtermékeit. A nyirokrendszer a vérrendszer kiegészítőjeként fogható fel, a benne lévő nyirok a szövetek felől a szív felé áramlik.

16.1. A vérrendszer

A vérrendszerhez a szív és az abból kiinduló, valamint oda visszatérő erek tartoznak. Az erek falát három réteg építi fel. Kívülről kötőszövetet találunk, mely az ereket lefutasuk mentén a környező szövetekhez fűzi. Középen rugalmas rostokból és/vagy simaizom sejtekből álló réteg található, míg legbelül az ereket az érbelhártya hámja (endotel) borítja.

16.1.1. Az erek típusai

Minden olyan eret, mely a szív felől a periféria felé szállítja a vért, **artériának** (ütő-, verőér) nevezünk. Az artériák fala vastagabb, mint a többi értípusé, keresztmetszetük pedig szabályos kör alakú (32. ábra). A szív közelében lévő artériák elasztikus típusúak, mivel a középső réteget zömmel rugalmas kötőszöveti rostok alkotják. Az erősebb, rugalmasabb felépítésre a szív közeli erekben lévő nagyobb vérnyomás miatt van szükség. A szívtől távolabbi artériáknál az elasztikus rostokat simaizom elemek váltják fel. A legkisebb átmérőjű artériákat arterioláknak (végartéria) nevezzük.



32. ábra: Az artéria, a véna, a vénabillentyű és a vitorlás billentyű felépítésének vázlata (Forrás: Húsvéth, 2000)

A – artéria, B – véna, C – vénabillentyű (a nyíl a véráram irányát jelzi), D – vitorlás billentyű.

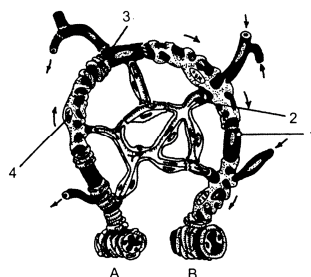
a – az érfal középső rétege, b – érbelhártya (endotel), c – az érfal külső rétege

1. rostos gyűrű, 2. szívbelhártya kettőzet, 3. ínhúrok, 4. szemölcszismok.

A perifériák felől a szív felé **vénák** (gyűjtő-, visszer) szállítják a vért. A legkisebb átmérőjű erek a venulák. A vénák fala az artériákhoz hasonlóan három rétegre tagolható, de vékonyabb, mint az artériáké, mivel középső rétegükben kevesebb a rugalmas rost és/vagy az izomelem. Keresztmetszetük általában ovális (32. ábra). Az érbelhártya a végtagok ereiben vénabillentyűket (ún. zsebes billentyű) alkot, melyek a vér egyirányú áramlását segítik elő.

A hajszálerek (kapillárisok) 10-15 m átmérőjű endotel csövecskék. Az arteriolák és venulák között gyakran egy ív alakú ér, a metarteriola biztosítja az összeköttetést (33. ábra), erről ágaznak le a valódi hajszálerek. A véráramlás irányát mindig az arteriolák, metarteriolák és venulák kontrakciós állapota szabja meg. A szövetek intenzív működése esetén valamennyi hajszálérbe bejut a vér, kevésbé intenzív működéskor viszont a hajszálerek és a metarteriola közötti nyílást gyűrű alakú záróizom zárja be, így csökken a nyitott kapillárisok száma.

Az artériák általában a szervezet védetebb területein, a szervek mélyén haladnak. A vénák az artériákkal párhuzamosan, de felületesebben futnak, számuk lényegesen több mint az artériáké. A legfontosabb szervekbe (pl. az agy) két különböző helyről jutnak be artériák. Más szerveknél (pl. máj, tüdő) a kettős vérellátás egyrészt a szerv táplálását (nutritív erek), másrészt a működését (funkcionális erek) szolgálja.



33. ábra: A hajszálérhálózat felépítésének vázlat (Forrás: Húsvéth, 2000)

1. metarteriola, 2. valódi hajszálerek, 3. simaizomsejtek, 4. támasztósejtek (pericyta). A – arteriola, B – venula.

16.1.2. A szív anatómiája

A szív a vérkeringés központja. A mellüregben, a középső gátorközben helyezkedik el, 3/5-e a középsíktól balra, 2/5-e jobbra található. Kívülről savós hártya, a szívburok veszi körül. Dorsalisan, ahol a nagy erek ki-és belépnek, található a szív alapja, ventrálisan elhegyesedik, ez a szív csúcsa. Kívülről haránt és hosszanti irányban barázdák láthatók rajta, melyekben a szívizom vérellátását végző koszorúerek haladnak. A harántbarázda fölött a pitvarok, alatta a kamrák helyezkednek el.

A szív falának szerkezete – az erekhez hasonlóan – ugyancsak három rétegre tagolódik. Kívülről a **szívburok zsigeri lemeze** ránó a szívre, ez adja a külső réteget. A középső réteg a **szívizom**, legbelül pedig az endotellel fedett **szívbelhártya** található. A szív üregét belül izmos sövény különíti jobb és bal szívfélre. A pitvarok és kamrák izomzatát a harántbarázdák vonalában egy-egy kötőszövetből álló gyűrű választja el egymástól.

A szívizom vastagsága eltérő, a pitvaroknál vékonyabb, a kamráknál vastagabb. A bal kamra nagyobb méretű, mint a jobb a szív csúcsát egyedül alkotja, a jobb kamra pedig „fecskéfészekként” illeszkedik a kamrákat elválasztó sövényre. Az üregek felőli oldalon a szívizomzat jellegzetes kiemelkedései figyelhetők meg: a pitvaroknál hosszúkas izomkötegek, a fésűizmok, a kamráknál hengeres húsgerendák és kerekded kiemelkedések, szemölcsizmok láthatók. A szemölcsizmok száma eltérő, a jobb kamra falán három, a bal kamráén két szemölcsizom található. A jobb kamra szemközti falait gyakran harántizmok kötik össze, melyek megakadályozzák az üreg túlzott tágulását. Mind a jobb, mind a bal pitvar falán ívelt szélű kiöblösödések, szívfülecskéket találunk, melyek a pitvarok térfogatát növelik meg.

A pitvarok és a kamrák közötti szájadékban található a vitorlás billentyűk. A billentyűk szívbelhártya kettőzetből állnak, a pitvarok és a kamrák izomzatát elválasztó kötőszövetes gyűrűkről erednek. A szívbelhártya kettőzetet ínhúrok kötik a szemölcsizmokhoz. Mivel a jobb kamra falában három szemölcsizom van, így jobboldalon található a vitorlás háromhegyű, míg baloldalon a vitorlás kéthegyű billentyű.

Az aorta és a tüdőartéria nyílásában félhold alakú (vagy zsebes) billentyűk találhatók. A szívbelhártya kettőzetek itt is a nyílás körül elhelyezkedő kötőszövetes gyűrűkről erednek, és a vér egyirányú áramlását biztosítják (a kamrákból az erekbe).

16.1.3. A vérkörök

Az emlősök szervezetében a szívből indul ki a **nagy- és a kis vérkör**.

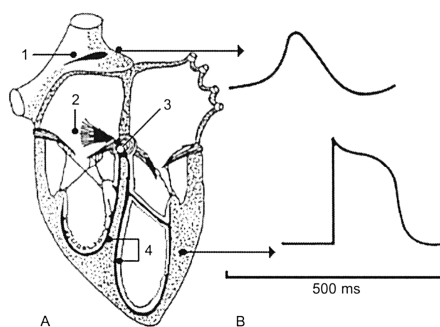
Nagy vérkör: a szív **bal kamrájából** az O₂-dús vér az **aortába** kerül. Az aortából fajtól függően változó számú ér ágazódik el, melyek a test különböző részeihez (fej, nyak, törzs, végtagok) szállítják a vért. Az erek elágazódása után az artériákba, arteriolákba, majd a hajszálerekbe kerül a vér. A hajszálerek területén történik meg a sejtek és a vér közötti gáz és anyagcserélődés. Ezután a CO₂-ban dús vér venulákba, majd egyre nagyobb átmérőjű vénákba szedődik össze, végül a test két legnagyobb gyűjtőere, a **hátulsó és elülső üresvéna** szállítja azt vissza a **jobb pitvarba**.

Kis vérkör: a CO₂-ban dús vér a **jobb kamrából** a **tüdőartériába** kerül, mely a tüdőbe jutva elágazódik. Az elágazódás eredményeként a hajszálér hálózatba jut a vér, a hajszálerek és a tüdő léghólyagocskáinak között pedig megtörténik az O₂-CO₂ cseréje. A hajszálerek venulákba, a venulák vénákba szedődnek össze, a tüdőből végül 4-5 **tüdővéna** viszi a felfrissült, O₂-dús vért a **bal pitvarba**.

A jobb pitvarba torkollik tehát a szervezet két legnagyobb gyűjtőere, az elülső- és hátulsó üresvéna, a bal pitvarba pedig a tüdőből érkezik változó számú, általában 4-5 tüdővéna. A jobb kamrából a vér a tüdőartériába kerül, a bal kamrából pedig a szervezet legnagyobb artériájába az aortába.

16.1.4. A szív ingerképző és ingerületvezető rendszere

A szív működésére az ún. automácia jellemző, az összehúzódás megindításához szükséges inger nem az idegrendszer felől érkezik, hanem a szív ingerképző és ingerületvezető rendszerének működése révén alakul ki.



34. ábra: A szív ingerképző és ingerületvezető rendszere (Forrás: Húsvéth, 2000)

A: 1. szinusz csomó, 2. pitvar-kamrai csomó, 3. His-köteg, 4. Tawara-ágak, 5. Purkinje-rostok.

B: a szinusz csomó és a kamraizomzat akciós potenciál görbéje.

A rendszer módosult szívizom szövetből áll (34. ábra). A jobb pitvar falában, az elülső üresvéna beszájadásánál lévő öbölben (szinusz = öböl) található a **szinusz csomó**, mely a szív fő ingerkeltő közege (*pacemaker*). Az itt kialakuló ingerület ráterjed a pitvarok izomzatára, majd eléri a pitvarok közti sövény alsó harmadában elhelyezkedő **pitvar-kamrai csomót**. Ebből a másodlagos ingerkeltő központból indul ki a **His-köteg**, mely az ingerületet átvezeti a kamrák felőli oldalra. Itt a His-köteg jobb és bal **Tawara-ágakra**, majd **Purkinje-rostokra** ágazódik. Ezek révén az ingerület ráterjed a kamrák izomzatára is.

A szív működésére jellemző ugyan az automácia és a ritmicitás, de a szinusz csomóhoz vegetatív idegek is térnek, melyek a szív működést a szervezet igényének és állapotának megfelelően gyorsítják vagy lassítják.

16.1.5. A szív működés vizsgálata

Az ingerület terjedésének módja miatt először a pitvarok, majd néhány tizedmásodperccel később a kamrák is összehúzódnak. Az ingerület terjedése során kialakuló potenciál-változások a testre helyezett elektródákkal mérhetők, az így regisztrálható hulláme gyüttes az **EKG** (*elektrokardiogram*) görbe.

A szív ritmikus működése során összehúzó dási (szisztole) és elernyedési (diasztole) szakaszok követik egymást. A kamrák összehúzó dásakor a vér a nagy erekbe kerül, az ekkor kilökött vérmennyiséget nevezzük pulzustér fogatnak.

Ha a szív ciklus lejátszó dása alatt megfelelő eszközt (fonendoszkóp) helyezünk a mellkasra, akkor két jellegzetes hang, a szívhangok, ismétlődését hallhatjuk. Az elsőhang hosszú, elnyújtott („búú”), melyet a vitorlás billentyűk záró dása, a kamra izomzatának összehúzó dása és a kiáramló vér örvénylése okoz. A másik éles, rövid, csattanó hang („tup”), mely a félhold alakú billentyűk becsapó dásából ered.

A **szívfrekvencia** az egy perc alatt lezajló szív ciklusok száma. Ezt vagy szív táji hallgatózással, vagy az artériás pulzus kitapintásával lehet megszá molni. A szívfrekvencia eltérő nyugalmi állapotban, munkavégzés során, illetve izgalmi állapotban. Utóbbi esetben a pulzusszám a nyugalmi érték 2-3-szorosa is lehet. Lovaknál a pulzusszám 28-40/perc érték (a nagyobb értékek fiatal állatokra jellemzőek), szarvasmarhánál 36-60/perc, kiskérő dzőknél 70-80/perc, sertésnél, kutyanál 70-120/perc.

A szív teljesítményének egyik jellemző je a **perctér fogat**, mely a bal kamra által egy perc alatt az aortába juttatott vér mennyiségét jelenti. A bal és jobb kamra perctér fogata azonos. Egységnyi testfelületre vonatkoztatott perctér fogat az ún. szívindex, mely emlő sőknél nyugalomban 3 L/perc/m^2 , de erősebb fizikai igénybe vételkor 2-3-szorosára is nőhet

16.1.6. A szív alkalmazkodása

A szív és a vérkeringés összehangolt működése biztosítja azt, hogy a fokozatosan (edzés, vemhesség), vagy a váratlanul (támadás, menekülés) bekövetkező hatások megváltozott igényét a szervezet ki tudja elégíteni. Ez kétféle úton, a miogén és neurogén alkalmazkodással valósulhat meg.

A **miogén alkalmazkodás**: ha a vénák felől az alapállapothoz képest nagyobb vérmennyiség érkezik a szív üregeibe, akkor ez a diasztole ideje alatt a szív izomrostok nagyobb mértékű megnyúlását okozza. A kamra izomzat erre úgy reagál, hogy szisztole alatt fokozódik az összehúzó dás ereje, miközben a pulzusszám nem változik. A szív izomrostok megnyúlása tehát erőteljesebb összehúzó dást eredményez. (Kísérleti úton a Starling-féle szív-tüdő készítménnyel lehet a jelenséget vizsgálni.)

A **neurogén alkalmazkodás**: a vegetatív idegrendszer rostjai a szinusz csomóhoz térnek, s ezúton befolyásolják a szív működését. A szimpatikus rostok hatására fokozódik az ingerképzés és ingerületvezetés sebessége, valamint nő az összehúzó dások ereje. A paraszimpatikus rostok ellenkező előjelű hatást okoznak.

16.1.7. A vérnyomás

A szív munkája biztosítja az erekben a vér folyamatos áramlását. A megfelelő vérnyomás eredménye az, hogy a hajszálerek és a szövetek között lejátszódik az anyagcsere.

A vérnek az erekben történő áramlását lassítja a vér és az érfal közötti súrlódás. Emiatt az ér keresztmetszet közepénél a vér gyorsabban, az érfalak mentén pedig lassabban áramlik. Minél kisebb az ér keresztmetszete, annál nagyobb a súrlódás hatása, így az áramlás sebessége mérséklődik.

Az áramló vér sebessége a nagy artériákban nagyobb, de ahogy egyre kisebb átmérőjű erek ágazódnak le, a véráram sebessége csökken. Az érfalak ellenállása a kapilláris hálózatnál a legnagyobb, a véráramlás tehát itt a leglassúbb. A vénás oldalon az erek összeszedődnek, emiatt csökken az összkérsztmetszet, a súrlódás és az ellenállás, és így a véráramlás újra felgyorsul.

A vérnyomás az érrendszerben lévő folyadék mennyiségén kívül a szív izomerejétől és az érfalak rugalmasságától függ.

A nagy vérkör középnagy artériáiban a vérnyomás 16/11 kPa (120/80). A nagyobb érték a szív összehúzódásakor létrejövő szisztolés, a kisebb pedig a diasztolés vérnyomás. Az erek elágazódása miatt az összkérsztmetszet növekszik, így a vérnyomás csökken. (A jelenség ahhoz hasonló, mint amikor adott folyadékmennyiség egy kisebb keresztmetszetű csőből nagyobb keresztmetszetű csőbe kerül).

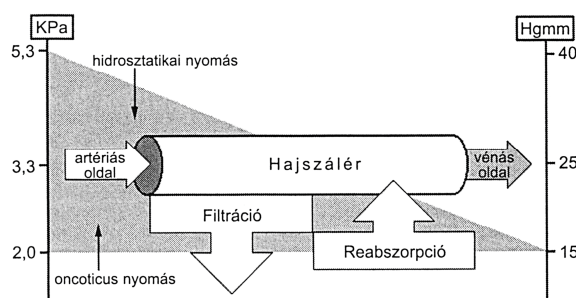
A hajszálér hálózatban a hajszálerek kezdeti szakaszán a vérnyomás már csak 4-5 kPa (30-40 Hgmm).

A kapillárisokban a hidrosztatikai nyomás és az onkotikus nyomás érvényesül.

Az **oncoticus** nyomás az oldott molekulák koncentráció- különbségéből származó diffúziós hajtóerő nyomása. A **kolloid onkotikus nyomás** a vérben található kolloidális anyagok (plazmafehérjék) által kifejtett ozmotikus nyomás, melynek kialakításában döntően az **albuminok** kisebb mértékben a globulinok és fibrinogének vesznek részt. Az oncoticus nyomás átlagosan 3,3 kPa, mely az intersticiumból a kapillárisba történő vízviasszívást (reabszorpció) idéz elő a vénás oldalon.

Az artériás oldalon a **hidrosztatikai (vér)nyomás** nagyobb, mint az érben lévő oncoticus nyomás, ez segíti elő az erekből a szövetek felé a vérplazma oldott anyagainak kilépését. A folyamatot szűrésnek (filtráció) nevezzük.

A megfelelő vérnyomás fenntartása révén tehát a szöveti anyagcsere feltételei teremthetők meg (35. ábra).



35. ábra: A kapilláris érszakaszban lejátszódó folyamatok vázlata (Forrás: Húsvéth, 2000)

16.1.8. A magzati vérkeringés

Az emlőállatok vérkeringése már a magzati korban megindul, de a méhen belüli életben a gázcsere kifejlett álltra jellemző módozata (tüdőlégzés) természetesen nem valósulhat meg. A magzat az anya szervezetéből kapja meg a számára szükséges oxigént és tápanyagokat a **méhlepényen** (placentán) keresztül.

A magzat testéből az elhasznált vér a **köldökartérián** keresztül a méhlepényhez fut, ahol megtörténik a gáz-és anyagkicserélődés. Az így felfrissült vér a **köldökvénákon** keresztül a magzat testébe kerül. Innen vagy a máj elkerülésével (kérődzők, húsevők), vagy a verőceér vérével keveredve végül a hátulsó üresvénába jut. A hátulsó üresvéna tehát kevert vért szállítva halad a szív felé, majd a jobb pitvarba torkollik. Magzati korban a pitvarok közti sövényen található egy ovális alakú nyílás, melyen keresztül a kevert vér nagy része a bal pitvarba, majd a bal kamrába kerül. A szív összehúzódásakor a bal kamrából az aortába, jobb kamrából a tüdőartériába áramlik a vér. Mivel a tüdők magzati korban még nem működnek, levegőt nem tartalmaznak, így nagy ellenállást fejt ki, vagyis a kis vérkörből csak kevés vér juthat a tüdőbe. A vérmenyiség nagyobb része a **Botallo-féle vezetéken** keresztül átjut az aortába. Az aorta vére tehát a tüdőartéria vérével is keveredik.

Születés után működni kezd a tüdő, megindul a kis vérköri keringés. A pitvarok közötti ovális ablak és a Botallo-vezeték záródik, a vér keveredése megszűnik.

16.1.9. A vér komponensei és szerepük

A vér folyékony sejtközötti állománnyal rendelkező kötőszövet. **Alakos elemei** (sejtjei) a vörösvérsejtek, fehérvérsejtek és vérlemezkék, sejtközötti állománya pedig a **vérplazma**. A sejtés elemek és a vérplazma arányát az ún. **hematokrit érték** mutatja, mely emlősöknél 0,35-0,45 L/L közötti van. A vér biztosítja a szervezet homeosztázisát, szállítja az O_2 -t, a CO_2 -t, a tápanyagokat és a sejtek anyagcsere végtermékeit.

Alvadásgátolt vér centrifugálása után alul helyezkednek el a sejtés elemek, fölül pedig a vérplazma (36. ábra).



36. ábra: Alvadásgátolt vér centrifugálás után (alul a sejtés elemek, felül a vérplazma)
(Fotó: Novotniné D.G.)

A vérplazma

A vérplazma szalmasárga színű folyadék, mely szerves és szervetlen anyagokat tartalmaz. A megalvadt vérből állás után vérsavó préselődik ki. Ez utóbbiból már hiányoznak a véralvadáshoz szükséges anyagok.

A vér pH-ja enyhén lúgos ($pH=7,4$), ennek kialakítását és fenntartását pufferrendszerek biztosítják. Ezek közül a legjelentősebb a szénsav: hidrogénkarbonát ($H_2CO_3 : HCO_3^-$) rendszer, a dihidrogénfoszfát : monohidrogénfoszfát ($H_2PO_4 : HPO_4^{2-}$) rendszer, valamint az amfoter tulajdonságú plazmafehérjék. A vér pH-jának savas irányba történő eltolódása az **acidózis**, lúgosodása az **alkalózis**.

A vérplazma 90-92%-a víz, 8-10%-a szárazanyag: N-tartalmú szerves anyagok (6-8%), szervetlen anyagok (0,9%) és N-tartalmú nem fehérje összetevők, lipidek, szénhidrátok (1,5-2%).

Szervetlen anyagainak a legfontosabb kationok és anionok teszik ki, melyek közül legnagyobb arányban a Na^+ és Cl^- fordul elő. Kisebb mennyiségben található a plazmában K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , HCO_3^- , H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , míg a Fe^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+} , Co^{2+} , Mn^{2+} , Se^{2-} , Mo^{6-} és I^- ionok csak nyomokban.

A mennyiségi viszonyok mellett az ionarányok is fontosak, emellett a plazmában a pozitív és negatív ionok töltésszegei is egyenlők.

A vérplazma **szerves anyagainak** legnagyobb része **fehérje**. A fehérjék kémiai tulajdonságai és funkciójuk alapján is jelentősen eltérnek egymástól.

Szeparációs módszerekkel a következő fehérjefrakciók különíthetők el:

- albumin teszi ki a plazmafehérjék tömegének 45-50%-át. A májban termelődik, s a szervezet számára endogén (belső) fehérjeforrásként szolgál. Fenntartja a plazma **kolloid-oszmózis nyomását**, emellett felelős egyes hormonok, vitaminok, zsírsavak, ionok (pl. Ca^{2+}) szállításáért.
- globulinok: α -, β - és γ -frakcióra különíthetők el. Az α - és β -globulinok az összfehérjetartalom 5-15 %-át teszik ki és a plazmában transzport feladatokat látnak el. Főleg lipidek, hormonok és egyes ionok (pl. Fe^{2+}) szállítását végzik. A γ -globulinok (immunglobulinok; 10-20 %) a szervezet humorális immunválaszában játszanak szerepet.

A fibrinogén a vérplazma elektroforézisekor a béta- és gammaglobulinok frakciója között detektálható. A máj szintetizálja, a véralvadási folyamatokban betöltött szerepe igen fontos funkció.

Nem fehérje természetű N-tartalmú vegyületek is találhatók a plazmában. Ezek legnagyobb része **karbamid**, emellett még kisebb mennyiségben aminosavak, kreatin, kreatinin, húgysav és nukleotidok fordulnak elő.

Lipidek: a vérplazmában található lipidek egyrészt a táplálkozás utáni felszívódásból, másrészt a lipidanyagcseréből származnak. A felszívódás során keletkező kilomikronok triglicerideket, koleszterint és foszfolipideket tartalmaznak. A vér összlipoid szintje 2-5 g/L.

Szénhidrátok: a vérplazmában főleg glükóz található, ennek mennyisége adja a vércukorszintet. Ez kórórázóknél 2-3 mmol/L, míg nem kórórázó állatoknál 5-6 mmol/L.

A vér alakos elemei

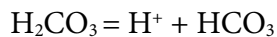
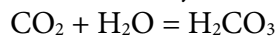
A vér sejtjei a vörös csontvelőben termelődnek, magzati korban azonban a máj és a lép is részt vesz a sejtek termelésében.

Vörösvérsejtek: a vörös csontvelőben található őssejtek (erithroblaszt) osztódása révén keletkeznek. A differenciálódás során intenzív hemoglobinképződés történik, a sejt megtelik hemoglobinnal, végül a sejtmag is szétesik. Így jönnek létre a felülnézetben korong, oldalnézetben piszkóta alakú sejtek. Számuk 1 L vérben 10^{12} nagyságrendű (1 mm³ vérben milliós nagyságrendben vannak jelen), szárazanyag-tartalmuk 70%-át a hemoglobin teszi ki.

A hemoglobin (Hb) négy hem és négy globin alegységből álló összetett fehérje (kromoproteid). A hem protoporfirin alapvázú, centrumában Fe^{2+} -iont tartalmazó molekula, mely reverzibilisen köti meg az O_2 -molekulát. Magzati korban a vérben HbF (hemoglobin foetalis) található, melynek nagyobb az O_2 -kötő képessége.

A vörösvérsejtek szállítják az oxigént a tüdőből a szövetek felé. A tüdőben egy Hb molekulához 4 molekula O_2 kapcsolódik úgy, hogy vegyértékét megőrző Fe^{2+} koordinatív kötással köti meg az O_2 -t, tehát nem valódi oxidáció, hanem oxigenáció történik. Az így megkötött oxigén a perifériás szövetek hajszálereiből a sejtekbe diffundál. Az O_2 -szállítás tehát a Fe^{2+} vegyértékváltozása nélkül történik. Előfordulhat azonban, hogy a Fe^{2+} oxidálódik és Fe^{3+} -ná alakul (pl. nitritek hatására), ekkor ún. met-Hb keletkezik. Az ilyen molekula O_2 leadására alkalmatlanná válik. Hasonlóan kóros vegyület jön létre szénmonoxid mérgezéskor. A CO molekula kb. kétszázszor nagyobb affinitással kötődik a hemoglobinhoz, mint az O_2 , így azt teljesen kiszorítja a vérből.

A CO₂ szállítás az előbbitől eltérő mechanizmus szerint történik. A sejtekből a CO₂ a plazmába diffundál, majd enzimatis katalizálás révén a következő folyamatok játszódnak le:



A keletkező H⁺ belép a vörösvérsejtekbe, és a hemoglobinhoz kötődik (HHb), a HCO₃ pedig a plazmában szállítódik. A tüdőben fordított reakciók játszódnak le, a keletkező CO₂ pedig a lég-hólyagocskába diffundál.

A gazdasági állatok vörösvérsejtjei 100-120 napig vannak a keringésben (madaraknál ez az időtartam lényegesen kevesebb, kb. 30 nap). Az elöregedő sejtek membránja a lépben széttöredezik, a hem-vázból a Fe²⁺-t egy szállítófehérje a vöröscsontvelőbe viszi, ahol újra felhasználódik. A maradék porfirinvázból bilirubin és biliverdin keletkezik, ezek az ún. epefestékek, melyeket a máj az epével választ ki.

Fehérvérsejtek: festődésük alapján két nagy csoportra különíthetjük ezeket a sejteket. Az egyik típus citoplazmájában több-kevesebb granulum (szemcse) található, ezek az ún. granulociták. A másik típus citoplazmájában szemcsék nem láthatók, innen kapták az agranulocita elnevezést. A fehérvérsejtek száma a vérben 10⁹/L nagyságrendű.

A fehérvérsejtek körülbelül 60%-a **granulocita**. A granulumaikban tárolt anyagok kémiai természete különböző, emiatt a sejteket festődésük alapján három csoportba soroljuk.

- **Neutrofil granulociták:** a granulociták mintegy 30-40%-át teszik ki. Granulumaik semleges kémhatásúak, megfestve halvány ibolyaszínűek. Sejtmagjuk általában 2-3 lebenyre tagolódik. A sejtek az erekből kilépve a szövetek közötti térbe jutnak, és ott fagocitózisa képes ún. mikroág sejtekként funkcionálnak. Néhány napig életképesek, majd szétesnek.
- **Eozinofil granulociták:** a granulociták mintegy 2-3%-át teszik ki. Magjuk kétlebenyű, granulumaik savas kémhatású festékekkel élénkpiros színűre festődnek. Parazitás fertőzések, allergiás megbetegedéseknél számuk megnő.
- **Bazofil granulociták:** mennyiségük kb. 1%-nyi, granulumaik bázikus kémhatású festékekkel kékes színűre festődnek. Allergiás reakciókban játszanak szerepet.

Az **agranulociták** teszik ki a fehérvérsejtek kb. 40%-át, melyek zöme limfocita, néhány %-a pedig monocita.

- **Limfociták:** méretük kisebb, a sejtmag szinte kitölti a sejtet, mikroszkópos képeken csak keskeny citoplazma szegély látható. A többi fehérvérsejthez hasonlóan a limfociták is a vörös csontvelő őssejtjeiből származnak, azonban egy részük magzati korban a csecsemőmirigybe jut. Itt bonyolult osztódási és érési folyamatok eredményeként alakulnak ki a T-limfociták, melyek a celluláris immunválaszban játszanak szerepet. Az őssejtek másik része madaraknál a Fabricius-tömlőbe (bursa Fabricii), emlősöknél a csontvelő öblökbe vándorolva alakul érett B-limfocitákká. Ez a sejtípus felelős a humorális immunválaszért. A limfociták élettartama néhány órától akár évekig is tarthat. A hosszú életidejű sejtek az ún. immunológiai memóriasejtek.
- **Monociták:** méretüket tekintve a legnagyobb fehérvérsejtek, agjuk jellegzetes, bab alakú. A sejtek kialakulásuk után a szövetközötti térbe jutnak, ahol fagocitózisa képes ún. makroág sejtekként hónapokig működni.

Vérlemezek: a vér legkisebb alakos elemei, számuk 10¹¹/L nagyságrendű. A vörös csontvelőben keletkeznek úgy, hogy az ott differenciálódó óriássejtek széttöredeznek, és a sejtöredékek a keringő vérbe jutnak. Élettartamuk 8-10 nap. A vérárvadásban játszanak szerepet.

A **véralvadáshoz** szükséges anyagok a vérben inaktív állapotban találhatók meg. Az érfal sérülésekor a sérült sejtekből kijutó enzimek hatására aktiválódási folyamatsor kezdődik. A folyamat több lépcsőből áll és kaszkádszerűen játszódik le. A folyamat végén a vérplazmában lévő inaktív protrombin Ca^{2+} -ionok és enzimek aktiváló hatására trombinná alakul. A trombin katalizálja a fibrinogén nevű fehérje fibrinné alakulását. A fibrinszálak a sérülés helyén kicsapódva hálózatot alkotnak, összetartják a vörös színű alvadékot, mely a sérült nyílást elzárja.

16.1.10. Vércsoportok

Régóta ismert jelenség, hogy ha ember vagy adott fajú állat érpályájába más fajtól származó, vagy ugyanabból a fajtól származó, de nem megfelelő vércsoportú vért juttatunk (*ún. inkompatibilis transfúzió*) az idegen vörösvértestek összezsugorodnak (*agglutinálódnak*), majd feloldódnak (*haemolizálódnak*). Az ilyen reakciót kiváltó vért inkompatibilis, össze nem férhető vérnek nevezzük. A reakciót az okozza, hogy a vörösvérsejtek membránjának külső felületén lévő egyik összetett fehérje poliszacharid komponense egy faj egyedeinek csak bizonyos százalékában azonos, míg a többiekben eltérő szerkezetű lehet, így az egyedek különböző vércsoportot alkotnak. Minden szervezet a számára idegen fehérjét kiküszöbölni igyekszik, így a más összetételű vértest fehérjeje egy kiküszöbölő anyag képzését indukálja.

Az idegen fehérjét **antigénnek** vagy **agglutinogénnek**, az őt kiküszöbölő anyagot, amely a recipiens vérplazmájában van **agglutininnek** vagy **ellenanyag**nak nevezzük. Az ellenanyag az antigént hordozó vörösvértesteket összezsugorítja, majd feloldja.

Landsteiner bécsi orvos ismerte fel 1901-be, hogy a vörösvérsejtek felületi antigénje alapján minden ember vére 4 vércsoport valamelyikébe sorolható. E felismeréséért, amely az AB0 vércsoportrendszer felfedezését jelentette, 1930-ban Nobel díjat kapott. Az emberti vörösvértestek 2-féle felületi antigént tartalmazhatnak (A, illetve B-vel jelölte), e két antigén 4 féle kombinációban fordulhat elő: csak A, csak B, egyik sem és mindkettő (A, B, AB és 0 vércsoportok). Landsteiner másik megállapítása, hogy a vérplazma olyan ellenanyagokat (antitesteket) tartalmaz, amely a megfelelő antigéneket hordozó vörösvértesteket agglutinálja. Ezeket az adekvált antigénnek megfelelően anti-A, illetve anti-B hemagglutininnek nevezzük. Ezek már megszületéskor (preformáltan) jelen vannak a vérplazmában (természetes ellenanyagok) e miatt már az első inkompatibilis transfúzió során súlyos transfúziós betegség alakul ki.

Az AB típusú egyéneknél mindkét agglutinogén megjelenik, 0-ás vércsoportúaknál pedig egyik sem fordul elő. Az A-s vércsoportú egyén vérplazmájában anti-B (vagy β), a B-s vércsoportúaknál anti-A (vagy α), a 0-típusúéban mindkettő (anti-A és anti-B) található. Az AB vércsoportú egyedek vérében sem anti-A sem anti-B ellenanyag nincsen (10. Táblázat).

10. táblázat: AB0 vércsoportrendszer

Vércsoport	Antigén	Ellenanyag
A	A	anti-B
B	B	anti-A
AB	A, B	----
0	----	anti-A anti-B

A 0-s vércsoportú egyént univerzális donornak (véradónak) nevezhetjük, mert mindegyik vércsoportú egyénnek adhat vért, de csak 0-tól kaphat. Igaz, hogy a 0-ás vér plazmájában található anti-A és anti-B ellenanyag, de ezek nem jelentenek veszélyt a recipiens (kapó) vörösvértestjeire, mert a donor plazmája a transfúzió során bőségesen felhígul.

Az AB vércsoportúak univerzális acceptorok (kapók), mert plazmájukban nincs ellenanyag, mindhárom másik vércsoportú egyéntől kaphatnak vért, de csak ABs-nek adhatnak.

A vércsoport genetikailag determinált, öröklődésüket gének határozzák meg. Az AB0-vércsoportrendszer **kodomináns öröklésmenetű**, ami azt jeleneti, hogy az A és B allélok a 0-val szemben dominánsak, egymással szemben viszont nem. Ha a genotípus az A és B allélt egyaránt tartalmazza, fenotípusosan mindkét antigén megjelenik (AB vércsoport) vagyis heterozigóta szervezetben a mindkét allél kimutathatók. A 4 féle genotípus háttérében tehát 6 féle genotípus áll (11.Táblázat).

11. táblázat: Az AB0 vércsoportrendszerhez tartozó genotípusok

♀ / ♂	A	B	0
A	AA	AB	A0
B	AB	BB	B0
0	A0	B0	00

Gazdasági állatainknál a vérplazma agglutinineket nem tartalmaz. A vércsoportok ismeretének állatnemesítés, utódellenőrzés, célzott tenyészkiválasztás szempontjából lehet jelentősége.

Rh-faktor: Az AB0 mellett az Rh-vércsoportrendszer a másik klinikailag fontos vércsoportrendszer, melynek felismerése szintén *Landsteiner* nevéhez fűződik. A kísérleteket rhesus majmokkal végezte, ezek vörösvérsejtjeit nyúl érrendszerébe juttatták, s ennek hatására a nyúl szervezetében agglutinin termelődött. Ez az agglutinin az emberek 85 %-ának vörösvérsejtjeit kicsapta (ezek az Rh-pozitív egyének), míg a maradék 15 %-nál agglutináció nem következett be (Rh-negatív egyének). Ebből arra következtetett, hogy az Rh-pozitív egyének vörösvérsejtjei egy újabb agglutino gént, az ún. **D-faktort** hordozzák, mellyel szemben az Rh-negatív egyének agglutinit termelnek. Az Rh-pozitív tulajdonság **domináns-recesszív öröklődésmenet** szerint öröklődik, az Rh pozitívítást örökítő D-allél domináns az antigén hiányt kódoló d-alléllal szemben.

Azt is megállapította, hogy születéskor sem az Rh⁺, sem az Rh⁻ emberi szérum nem tartalmaz semmilyen Rh ellenes antitestet. Ez az Rh⁻ embereknél termelődik első inkompatibilis transzfúzió után. Az ún. Rh összeférhetetlenség anya és magzat között akkor okozhat problémát, ha Rh-negatív anya Rh-pozitív apától fogant magzata ugyancsak Rh-pozitív. Első terhességkor még nincs baj, szüléskor azonban keveredik az anya és a magzat vére és az anya immunizálódik a magzati vörösvértesektől. A következő Rh-pozitív magzatot eredményező terhességkor az időközben keletkezett anti-D ellenanyagok átjutnak a placentán, ugyanis ezek a kis méretű IgG immunglobulin osztályba tartoznak. Második terhesség során tehát az anya elvetélhet, mert az anti-D agglutinin a méhlepényen átjutva a magzat vörösvérsejtjeinek szétesését eredményezheti. Ez a probléma megelőzhető, ha első szülés után rögtön anti-D ellenanyagot kap az anya, amellyel feloldja a kis számban bekerült magzati vörösvértestet és így az nem tudja áthangolni az anyai szervezetet.

16.2. A nyirokkeringés

A nyirokérrendszer (*systema lymphaticum*) a gerincesek egész szervezetére kiterjedő érrendszer. A szövetekben termelődő nyiroknak, a bélcsatornából felszívódó emulgeált zsíroknak (*chylus*), részben pedig fehérvérsejteknek a szállítására szolgáló rendszer.

A szövetekből a sejt közötti szövetnedv felesleget vonja el, ezzel egyúttal a szöveteket megtisztítja anyagcseréjük bomlástermékeitől is, továbbá a bélcsőből a chylust a vérrendszerbe vezeti.

A vénás kapillárisokkal párhuzamosan szövetközi (sejtek közötti, intercelluláris) térből indulnak tág nyílással a nyirok kapillárisok.

A kapillárisok a nyirokerekbe, majd a nagy nyirokértörzsekbe torkollnak, s végül az elülső üres vénán keresztül a nagy vérkörbe kerül a nyirok. A nyirokérrendszer tehát a **vénarendszer kiegészítőjének** tekinthető.

A nyirokerek falának felépítése ugyanúgy háromrétegű, mint a vérereké, de azoknál vékonyabbak, átlátszók, a szervezetnek csak a kötőszövetet is tartalmazó szerveiben vannak. A nyirokerek fala a nagy molekulák számára átjárható, így a fehérjék a nyirokereken keresztül jutnak vissza a keringésbe.

A nyirokérrendszer központi ere a mellvezeték, mely a vesék tájékán kezdődik orsószzerű tágulattal, bele a mell-, a has-, a medenceüreg, valamint a hátulsó végtag nyirokértörzsei torkollnak. Az aorta mellett halad előre és az elülső üres vénába szájadzik.

A nyirokból és a vérből a *nyirokszervek* szűrik ki a kórokozókat és az egyéb idegen anyagokat. A nyirokszervek hálózatos kötőszöveti vázba rendeződött, nagyszámú limfocitát tartalmazó ún. limforetikuláris szövetből állnak. A nyirokszervek típusai:

- Diffúz nyirokszövet
- Nyiroktüszők (magányosak és csoportosak: mandulák, Payer-féle plakkok, féregnyúlvány)
- Nyirokcsomók (nyirokerek mentén)
- Lép (bal borda alatti tájékon, a gyomor bal oldalán; öbölrendszer: vörös léppulpa, vértárolás; Malpighi-féle testecskék: nyiroktüszők tömörülése a fehér léppulpa)
- Magzatmirigy

A nyirokáramlást a vázizomzat mozgása, a belégzés alatti negatív mellűri nyomás, a nagy sebességű véráramlás szívó hatása, valamint a nagyobb nyirokerek falának ritmikus kontrakciója tartja fenn. A nyirokerekben található billentyűk megakadályozzák a folyadék visszafelé áramlását, így a vázizomzat összehúzódásai a nyirkot a szív felé továbbítják.

16.3. Immunélettani ismeretek

16.3.1. Az immunitás fogalma, fajtái

Az immunitás a szervezet olyan tulajdonsága, amely a szervezetbe került vagy ott termelődő védőanyagok birtokában védekezni tud biológiai kórokozók (vírusok stb.), testidegen anyagok vagy testidegenné vált anyagok (daganatok) ellen.

Az immunitás célja: az egyed és a faj létezésének, integritásának (épségének) és genetikai állandóságának biztosítása.

A külvilágból érkező fertőzések, testidegen anyagok ellen elsőként a szervezet elsődleges védelmi vonala védekezik. Ezek sejtjei: a bőr elszarusodott hámrétege, a kötőhártya és a nyálkahártya ép hámrétege (légúti és bélhámok), anyagai: a baktériumok, verejték és faggyú által kialakított „só-és savköpeny”, a könny, nyál mucin és lizozim tartalma, a savas kémhatású gyomortartalom, hüvelyváladék, az az emésztőcső természetes baktérium flórája.

Ha az elsődleges védelem sérül, a másodlagos védelmi vonal, az **immunrendszer** elemei aktiválódnak. Az immunitás fajtáit és formáit a 12. táblázat mutatja.

12. táblázat: Az immunitás fajtái és formái (Saját forrás)

I M M U N I T Á S	
NEM SPECIFIKUS Természetes, veleszületett (rezisztencia) A kórokozóval való első találkozáskor működése lép	SPECIFIKUS Szerzett tulajdonság Limfocitákhoz kötött Az antigénnel való második találkozásig fejlődik ki
CELLULÁRIS Sejtek általi válaszadás	HUMORÁLIS A sejtek fehérje típusú szekrétumai által végrehajtott válasz
TERMÉSZETES Az antigén szervezetbe jutásának módja	MESTERSÉGES
AKTÍV A védőanyagot a szervezet állítja elő	PASSZÍV A védőanyagot kívülről viszik be
SZISZTÉMÁS A védekezés az egész szervezetre kiterjed	LOKÁLIS A védekezés csak helyileg (pl. a légző, emésztő készülék adott szakaszán) érvényesül

Kialakulása szerint beszélünk -természetes aktív -természetes passzív -mesterséges aktív és mesterséges passzív immunitásról.

Természetes aktív immunitás úgy jön létre, hogy a szervezet természetes körülmények közt találkozik a kórokozó ágenssel, ennek következménye a szervezet immunreakciója.

Természetes passzív immunitás úgy alakul ki, hogy az anyaállat a méhlepényen keresztül látja el ellenanyaggal a magzatot, vagy ha ez a méhlepény felépítése miatt nem lehetséges – a főcstejjel kapja meg az újszülött a kész ellenanyagot, amik változatlan formában fel tudnak szívódni.

Máskor mesterségesen juttatjuk a legyengített vagy elölt kórokozókat vagy azok termékeit, testanyagát a szervezetbe azon célból, hogy velük szemben a szervezetet immunitás kialakítására készítsük. Ez a **mesterséges aktív immunitás** kialakítása vakcinázással.

Kialakíthatunk védelmet úgy is, hogy a szervezetbe az adott kórokozóval vagy toxinjával szemben más szervezetben megtermeltetett kész ellenanyagot juttatjuk, ez a **mesterséges passzív immunitás**. Akkor végezhetünk ilyet, ha nincs idő a természetes aktív immunitás kialakítására, túl veszélyes a kórokozó vagy védő savóra van szükség. A védettség bármely formájáról legyen is szó, az ellenanyaghatás mellett a szervezet más ún. nem specifikus védekező mechanizmusai is szükségesek ahhoz, hogy a szervezet felülkerekedjen a kórokozó támadásával szemben.

Az immunválasz formája többféle lehet.

- Ha a felismert idegen anyaggal szemben a vérsavóban megjelenő ellenanyagok dominálnak, akkor **humorális immunitásról** beszélünk.
- Ha a válasz során bizonyos sejtcsoportok szaporodása, differenciálódása (proliferációja) játsza a döntő szerepet, akkor **celluláris immunitásról** beszélünk.
- Az immunválasz általában az egész szervezetre kiterjed, ez a **szisztémás immunválasz**.
- Előfordul azonban az is, hogy e specifikus védekezés csak helyileg (pl. a légző-, emésztő készülék adott szakaszán) érvényesül, ekkor **lokális immunitásról** beszélünk.
- Az immunis szervezetbe bejutó kórokozó vagy idegen anyag megsemmisítése a szervezet számára általában nem jár kóros következményekkel, hisz ezek megsemmisítése általában a vérpályában vagy a szövetnedvekben történik. Ha az idegen anyag és a vele szemben termelt ellenanyag kapcsolat a sejtek felületén megy végbe, a védekezési folyamat károsítja a sejteket. Ilyenkor látjuk az ún. allergiás túlérzékenységi reakciókat.

16.3.2. Az antigének és ellenanyagok

Azokat az „idegen” anyagokat, amelyekkel szemben a szervezet specifikus védekezésre kényszerül, **antigéneknek** nevezzük. Antigén minden olyan anyag, amely egy adott szervezetet immunválaszra készítet, és vele szemben termelődött ellenanyagokkal, illetve a vele szemben elkötelezett immunsejtekkel specifikusan reagálni képes.

Az antigéneket a szervezethez való viszonyuk szerint is csoportosíthatjuk:

- Autoantigének: a szervezet saját anyagaiból keletkeznek struktúraváltozás útján, a szervezet idegennek ismeri fel és velük szemben védekezik. Ilyen antigének: szemlencsefehérjék, agy-és hereszövet.
- Alloantigének: ugyanazon faj különböző egyedeiben előforduló eltérő szerkezetű struktúrák (pl. vércsoport antigének)
- Xenoantigéneknek nevezzük a különböző fajokra jellemző anyagokat, amelyek a másik faj számára antigén hatásúak.

Az antigén – mint idegen anyag – akkor képvisel immunogén hatást, ha struktúrája a gazdaszervezettől genetikailag idegen.

A legtöbb természetes antigén fehérje, de komplex poliszaharidok és lipoid természetű anyagok is lehetnek antigének. A kémiai összetétel alapján a legerősebb immunogén hatása a fehérjéknek van, különösen akkor, ha aromás aminosavakat is tartalmaznak. A molekulatömeg is befolyásolja az antigenitást, a nagyobb molekulájú anyagok általában erősebb antigének. Az élőlények fehérje-, lipoid és poliszacharid anyagai, valamint ezek kombinációi az azonos fajú szervezetek számára immunológiailag általában közömbösek, de ugyanezen anyagok más fajhoz tartozó állatokban antigének. Ennek jelentősége elsősorban transzplantációnál, vérátömlesztésnél, szérumterápiánál van.

A baktériumok antigénjei a csillókban, burokokban, sejtfalban helyezkednek el, de antigénhatásúak lehetnek a citoplazmában elhelyezkedő építőanyagok, sőt a baktérium által termelt anyagcseretermékek is. A vírusok nukleinsavakból, fehérjékből, szénhidrátokból, lipoidokból felépülő antigéneket tartalmazhatnak attól függően, hogy „csupasz” vagy „burkos” vírusról van szó, de immunológiailag jelentős antigének a vírus kapszidjában, illetve burkában helyeződnek el.

Az **ellenanyagok** fehérjék, pontosabban gammaglobulinok, amelyek a plazmasejtekben (B limfocitákból alakulnak ki) antigéninger hatására termelődnek, a termelődésüket kiváltó antigénnel specifikusan kötődnek akár a szervezeten belül, akár a vizsgáló kémcsőben.

Az immunglobulinokat azok a plazmasejtek termelik, amelyek az adott antigénre érzékeny béta limfocitákból differenciálódnak. Az immunglobulinok szinte minden testfolyadékban megtalálhatók, a legnagyobb koncentrációban természetesen a vérsavóban vannak.

Az immunglobulin molekula 4 polipeptid láncból épül fel. Közülük 2 hosszabb és nagyobb molekulatömegű, ún. nehéz (H) lánc és 2 rövidebb, kisebb molekulatömegű, ún. könnyű (L) lánc. A két H lánc és a két L lánc egymáshoz diszulfidhidakkal kapcsolódik, ami egy alegység.

16.3.3. Az immunrendszer sejtjei és szövetei

A reticuloendoteliális rendszer (RES) fagocitáló és védekező képességgel rendelkező sejtek rendszere, melyek különféle szervekben szétszórtan helyezkednek. Alkotóelemei a reticulum (hálózatos) sejtek, melyek főleg a nyirokcsomókban, csontvelőben, májban, lépben vannak, valamint az endothel sejtek, melyek a máj és a lép hajszálereiben, nyirokcsomók szinuszaiban (öbleiben) és a kis hajszálerekben helyezkednek testszerte.

A RES fő fiziológiai aktivátora a hisztamin, mert hisztamin felszabadulással jár minden szöveti károsító folyamat, így annak környékét ellepik a fagocitáló sejtek.

Plazmasejtjei részt vesznek az ellenanyagok (α , β , γ globulinok) termelésében.

Az immunológiai reakciókért a **limfatikus rendszer sejtjei** és szövetei a felelősek. A limfocitákat eredetük szerint két csoportba sorolhatjuk: T-vagy timusz erededű és B-vagy burza/burzaekvivalens (csontvelő) eredetű limfocitákra.

A csontvelő-össejtek közül a csecsemőmirigyben (timusz-ban) differenciálódó csoport képviseli a T-limfocitákat. Ezek a nyirok- vagy a véráram útján elhagyják a csecsemőmirigyet, s megtelepszenek a nyirok szervekben. Sejtkölcsönhatás útján befolyásolják az ellenanyag-termelést, de önmaguk nem termelnek ellenanyagokat, viszont fontos szerepük van a sejt (celluláris) immunválaszban. Meghatározott funkciót hordozó T-limfocita féleségeket különíthetünk el.

A limfoid szövet szoros kapcsolatban áll a **mononukleáris fagocita rendszer** sejtjeivel. A mononukleáris fagocita rendszerhez tartozó **makrofágok** közül némelyek a véráramban (monociták), mások a kötőszövetben (hisztiociták), a máj szinuszoidjaiban (Kupffer-sejtek), az agyvelőben (mikroglia) vagy a tüdőben (alveoláris makrofágok) helyeződnek.

A fagocitózis lépései:

- Kemotaxis: A fagociták kemotaxikus ágensek (pl. bakteriális foszfolipidek és peptidek) irányába mozognak.
- Célfelismerés
- Emésztés: A fagocitózis lokalizált endocitózis, energiafüggő folyamat
- Killing és degradáció

Ha a makrofágok az általuk bekebelezett részecskéket teljes mértékben lebontják, akkor ez nem jelent ingert az immunrendszer számára. Ha az idegen anyag egy része emésztetlen marad, ezeket a makrofágok az antigénérzékeny (érzékelő) sejtekhez juttatják. Ismerünk a makrofágokhoz hasonló szerepű egyéb sejtféleségeket. Ilyenek: a neutrofil granulociták, a bazofil granulociták és szöveti hízósejtek, valamint az eozinofil granulociták. Ezeket **mikrofágoknak** is nevezzük.

Az immunválaszban kulcsszerepet játszó limfociták funkciójáról korábban csak keveset tudunk. Kiderült, hogy a limfociták a szervezetbe kerülő idegen anyagok hatására ellenanyagtermelő sejtekké, vagy specifikus immunocitákká differenciálódnak.

Az állattenyésztési gyakorlatban a legtöbb fertőződés az emésztő- és légzőkészüléken keresztül jön létre, tehát a bemeneti kapuk lokális védelmének nagy jelentősége van. Az immunválasz intenzitása több tényezőtől függ. Ezek közül a legfontosabbak: az antigén adagja és bejutásának módja, az állat életkora, genetikai adottságai és tápláltsági állapota.

16.3.4. A kolosztrális immunitás jelensége és szerepe.

Tenyésztési jelentősége miatt külön foglalkoznunk kell a természetes passzív immunitás kérdésével. Az immunitás e formájánál **az anyai szervezetből specifikus ellenanyagok jutnak át az utód szervezetébe**. Két formáját különböztetjük meg:

- méhlepényen keresztül kialakuló (diaplacentális) és
- főcstejes (kolosztrális) immunitás.

Abban az esetben, ha a méhlepény szöveti szerkezete olyan, hogy az anyai keringés és az utód vérpályája közt csak egy-két szövetréteg található, az anya képes kész ellenanyagait az utódnak már a méhen belül átadni. Gazdasági haszonállataink utódai azonban csak a megszületés után a **kolosztrummal** (főcstejjel) jutnak hozzá az anya által termelt immunglobulinokhoz.

Az újszülött bélcsatornájában – nagyon rövid ideig, 1-1,5 napig – ún. magzati típusú hámsejtek vannak, ezek képesek arra, hogy pinocitózással felvegyék a föcstej kész ellenanyagjait és azt a sejt másik felén a szövetnedvbe juttassák. Az immunglobulinok ilyen felszívódása a születés utáni kb. 27. óráig lehetséges. Utána a magzati típusú bélhámsejtet a felnőtt állatra jellemző hámsejt váltja fel, többé a natív fehérjék a bélhámon keresztül nem tudnak felszívódni.

A kolosztrum itatását a felszívódási viszonyok alakulásán kívül az is sürgeti, hogy a kolosztrum immunglobulin koncentrációja a születés után rohamosan csökken. Az ellenanyag koncentráció 12 óránként megfeleződik. Az újszülött szervezetében ez a maternális immunitás hosszabb életű (4-6 hét), mint a mesterségesen létrehozott passzív immunitás.

17. A VIZELETKIVÁLASZTÓ SZERVEK FELÉPÍTÉSE ÉS MŰKÖDÉSE

17.1. A vizeletkiválasztó szervek felépítése

A sejtekben zajló anyagcsere folyamatoknak a szervezet számára felesleges bomlástermékei a veséken, a verejtékmirigyeken vagy a tejmirigyen keresztül ürülnek a külvilágba.

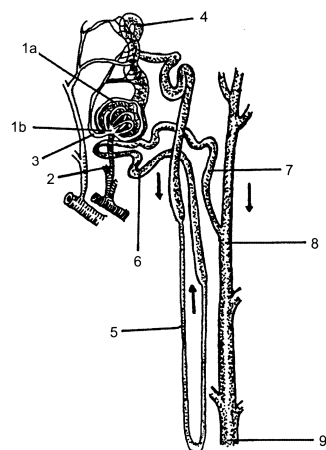
A húgyszerveket funkcionális szempontból két részre különítjük: a kiválasztást a vesék végzik, melyekből a vizeletet a külvilágba a húgyvezető készülék (vesemedence, húgyvezetők, húgyhólyag és a húgycső) üríti ki.

A **vesék** (*ren, renes*) a gerincoszlop két oldalán, ágyéktájékon helyezkednek el. Kérődzőkben a bendő a bal vesét jobb oldalra tolja át. Sertésben (és az embernél) bab alakúak, szarvasmarhában oválisak, lóban, juhban és húsevőkben pedig kártyaszívre hasonlít az alakjuk. A hashártyába nem süllyednek bele, az csak ventralis felületüket borítja. Kívül zsírtok borul rájuk, mely a szerveket melegen tartja, és a mechanikai hatásoktól is védi. Ez alatt kötőszöveti tok helyezkedik el. A vese mediális széle kúpszerűen behúzódik, ezt a területet hívjuk veseköldöknek. A veseköldök a veseállományába öböl formájában nyomul be, ebben foglal helyet a vesemedence. A szarvasmarha veséjében kerekded öböl helyett hosszúkas veseárok látható és nincs vesemedence.

A kötőszöveti tok alatt található a barnavörös, szemecskés kéregállomány és belső, halványpiros, csikolatos velőállomány. A kettő határán a sok eret tartalmazó, vöröses színű határállományt találjuk.

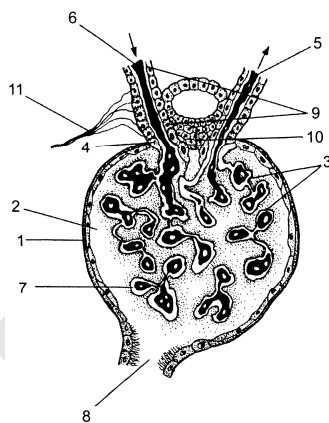
A vese anatómiai egysége a **vesécske** (**renculus**). A vesécske alakja csúcsára állított piramishoz hasonló, felül található a kéreglebenyke, alatta a velőpiramis, melynek tompa csúcsa a szírtaszerűen átluggatott veseszemölcs vagy papilla. Az egyes vesetípusokat aszerint különítjük el, hogy a szomszédos vesécskék egymással milyen mértékben nőnek össze. Ez alapján megkülönböztetünk összetett vesét (medve, fóka, delfin), ahol a szomszédos vesécskék nem nőnek össze egymással, illetve egyszerű vesét, ahol a szomszédos vesécskék összenőnek. Az összenövés mértéke szerint megkülönböztetünk sima egypapillás vesét (ló, juhfélék, húsevők, házinyúl), melynél a szomszédos vesécskék teljes mértékben összenőnek. Sima többpapillás veséje van a sertésnek és az embernek, itt a vesécskék összenőnek, de a papillák külön maradnak. Barázdált többpapillás vese a szarvasmarhában található. Itt a kéregállomány felszíni része és a veseszemölcsök nem nőnek össze.

A vese működési egysége a **nefron** (37. ábra), ezek száma egy vesében egymillió körül van. A Malpighi-féle vesetestecskével (38. ábra) kezdődnek ez utóbbi a kettős falú Bowman-tokból és a benne elhelyezkedő hajszálér hálózathoz áll. A Bowman-tok üregébe belépő arteriola pórusokkal, ún. „ablakokkal” rendelkező hajszálerekre ágazik szét, majd újra összeszedődve a kilépő arteriolában folytatódik. A be- és kilépő ér közötti területet érpólusnak hívjuk. Az ezen a területen elhelyezkedő sejtek együttesen alkotják a **juxtaglomeruláris apparátust (JGA)**, mely szöveti hormonokat (renin, eritropoetin) termel. Az érpólussal szemben indul a vizeleti pólus, a Bowman-tok folytatódik a proximalis vagy elsőrendű kanyarulat csatornában, a Henle-féle kacsban, majd a distalis vagy másodrendű kanyarulat csatornában. Eddig tart a nefron, innen indul a vizeletvezető rendszer.



37. ábra: A nefron szerkezete (Forrás: Húsvéth, 2000)

1. vesetestecske, 1a. Bowman-tok, 1b. hajsálérgomoly, 2. belépő arteriola, 3. kilépő arteriola, 4. proximális (elsőrendű) kanyarulat csatorna, 5. Henle-kacs, 6. distális (másodrendű) kanyarulat csatorna, 7. összekötő cső, 8. gyűjtőcső, 9. szemölcsvezeték.



38. ábra: A vesetestecske szerkezete (Forrás: Húsvéth, 2000)

1. a Bowman-tok falí lemeze, 2. a Bowman-tok ürege, 3. a Bowman-tok zsigeri lemeze, 4. érpólus, 5. belépő arteriola, 7. az érgomolyt alkotó kapillárisok endotelje, 8. vizeleti pólus, 9-10. a juxtaglomerularis apparátus sejtjei, 11. veseidegek.

A másodrendű csatornácskák egyenes gyűjtőcsatornába torkollanak, innentől már a vizelethez nagyon hasonló összetételű folyadék halad kifelé. A gyűjtőcsatornák átlépnek a velőállományba, és a vesepiramis csúcsa felé haladva a szemölcsvezetékbe torkollanak. A szemölcsvezetékek a veseszemölcsökön szitaszerűen nyílnak a vesemedencébe. Ez a veseöbölben elhelyezkedő hártyás falú zsák. A vesemedence nyálkahártyáját a húgyutakra jellemző hám (átmeneti hám, urotélium) borítja. A vesében folyamatosan termelődő vizelet a vesemedencében összegyűlik, majd a falában lévő simaizomelemek hatására szakaszosan ürül a húgyvezetőkön át a húgyhólyagba.

A többpapillás vesénél a veseszemölcsöket a tölcser alakú vesekelyhek veszik körül, ezek vezetik a vizeletet a vesemedencébe. Szarvasmarhában a hosszúkas alakú veseárokban nem vesemedence jön létre, hanem a húgyvezetők nyúlnak be, és azok gyűjtik össze a szemölcsök felől érkező folyadékot.

A veséket a veseartériák látják el vérrel. Ezek a veseköldökön belépve lebenyágakra oszlanak, felfelé haladva elérik a határállományt, ahol ívben meghajlanak, és a felszínnel párhuzamosan futnak. Ezek az erek alkotják a pirosas színű határállományt. Az ívelt artériákról a kéregállomány felé oldalágak indulnak, melyekről a Bowman-tokba belépő arteriolák erednek.

Ezek hajszálerekre esnek szét, az így létrejövő érgomolyt csodarecének nevezzük, mivel az érgomolyba artéria viszi be a vért, majd a vizelet anyagainak kiválasztása után a megtisztult vért ismét artéria vezeti el a gomolyból, holott a szervezet más területein a hajszálérhálózathoz vénák szelődnek a vért összegyűjteni. A kilépő arteriola a kanyarulat csatornákat hálózta be, ezen a szakaszon játszódik le a hasznos anyagok visszaszívása, illetve további anyagok kiválasztása. Közben az oxigéndús vér széndioxidossá válik, ezután a vér vénákba szedődik össze. A vénák az artériákat kísérve lépnek ki a vese köldökén, majd a hátulsó üresvénába torkollanak.

A **húgyvezetők** a vesemedencéből indulnak ki. Páros, izmos falú, nyálkahártyával bélelt, tágulékony csövek. Szarvasmarhában a veseárokba is benyúlnak. Lefutásuk mentén három szakaszukat különítjük el: a hasi szakasz a felső hasfal mentén halad, majd lefelé fordulva a medence felé tartanak. Ezután következik a medencei szakasz, itt a medenceüregbe belépve, a húgyhólyag alapján, felülről nyílik a két húgyvezető a húgyhólyagba, miközben az utolsó szakaszon egy darabig a húgyhólyag falában, a hólyag izomrétege és nyálkahártyája között haladnak (intramurális vagyis falon belüli szakasz).

A **húgyhólyag** körte alakú, izmos falú, nagyon tágulékony, tömlőszerű szerv, a vizelet befogadására, gyűjtésére, majd kiürítésére szolgál. A medenceüreg alapján helyezkedik el, helyzetében két oldalsó és egy ventralis savós szalag rögzíti. A húgyhólyag teste felfelé domború, elülső végén található rajta a húgyinda maradványa. (A húgyinda magzati korban a magzat vizeletét a húgyhólyagból a középső magzatburokba, a húgyhártyába vezeti. Születés után a húgyinda elzárul, hanyatló átalakuláson megy keresztül.) A hólyag teste caudalisan a húgyhólyag nyakában folytatódik, melyből a húgycső indul. A húgyhólyag nyálkahártyáját átmeneti hám (urotélium) borítja, majd simaizom réteg következik, melyet egymással összefonódott izomkötegek alkotnak. A belső izomréteg körkörös és ferde lefutású nyalábjai a hólyag nyakánál zárógyűrűt hoznak létre. Egyes állatoknál ezen záróizom mögött harántcsíkolt izomzatból álló zárógyűrű is található (sertés, kutya, macska). Ez teszi lehetővé az akaratlagos vizelet visszatartást, ezek a fajok szobatisztaságra taníthatók.

A **húgycső** a húgyhólyag nyakánál veszi kezdetét. Hím állatoknál hosszú cső, melynek kezdeti részébe az ondóvezetők és a járulékos nemi mirigyek kivezetőcsövei nyílnak. A hímek húgycsöve tehát a nemi szervekkel közös kivezető csatorna. A húgycső a medencét elhagyva a hímvesszőbe ágyazódik be. A nőneműek húgycsöve rövid lefutás után a hüvely és a hüvelytornác határán nyílik, tehát csak a vizelet elvezetésére szolgáló csatorna.

17.2. A nefron működése

A vese feladatait az alábbiakban foglalhatjuk össze:

- A test víztartalmának szabályozása, egyúttal a plazmatérfogat szabályozása (izovolémia fenntartása);
- Ozmotikus egyensúly (izoozmózis) és az ionok optimális koncentrációjának, illetve arányának (izoionia) fenntartása;
- Vér és szövetnedvek szűk határok közti pH ingadozásának biztosítása (izohidria), savbázis egyensúly megőrzése;
- A vizelet összetételének minőségét és mennyiségét a vérhez képest igen tág határok között képes változtatni;
- A szervezet számára káros anyagokat detoxikálni képes, ezeket kiválasztja;
- A szervezet számára „értékes” ionokat, vegyületeket aktív sejtmunka révén visszatartja;
- Részt vesz a vérnek a szervek közötti elosztásában;
- Részt vesz a vérnyomás szabályozásában;
- Anyagcserét befolyásoló hormonokat termel.

A nefron működésében két funkciót jól meg lehet különböztetni:

- a passzív ultrafiltrációt (ultraszűrést) és
- a szelektív visszaszívást a vesecsatornácskákban (tubuláris reabszorpciót).

A filtráció anatómiai lehetőségét a glomerulus membrán teszi lehetővé, amely a kapilláris „ablakos” endoteljéből, az alaphártyából és a Bowman-tok „zsigeri” lemezéből áll.

A filtráció folyamatának megértéséhez szükséges a filtrációs nyomást kialakító tényezők ismeretése. A Bowman-tokba belépő kis artériába a vérnyomás kb. 13,3 kPa értékű. A belépő artéria kapillárisokra oszlik, a nagyobb összátmérő miatt a kapillárisban a vérnyomás 10,7 kPa-ra mérséklődik. Mivel a filtráló rétegen a nagy molekulájú fehérjék nem tudnak átszűrődni, azok a vérpályában maradvánnyá 3,3 kPa visszaszívó nyomást (onkotikus nyomás) érvényesítenek. A két nyomás eredője 7,4 kPa. A Bowman-tokba korábban átszűrt folyadék mennyisége is fenntart kb. 2 kPa tokon belüli nyomást a filtrációval szemben. Mindezeket figyelembe véve kiszámítható, hogy az effektív filtrációs nyomás 5,4 kPa (35-40 Hgmm). Ezzel az erővel történik a filtráció a vérből a filtrációs rétegeken át a Bowman-tok üregébe. A filtrációs rétegen minden különösebb sejt munka nélkül minden olyan anyag átszűrődik a vérplazmából a tokba, amely a filtrációs réteg nyílásain átfér. Itt tehát egy passzív szűrés (ultrafiltráció) történik, amely az **elsődleges (primer) szűrlet** kialakulásához vezet. Az elsődleges szűrlet nagy mennyiségű. Szarvasmarhánál 1.400 liter, juhnál 140 liter. Elektrolitok és kisebb molekulák: szőlőcukor, kis mennyiségben plazma albumin is, hormonok stb. találhatók az elsődleges szűrletben. Ha sikerülne kiteríteni a filtrációs felületet, meglepően nagy lenne, sertésnél 1,5 m², szarvasmarhánál 5,7 m².

A primer szűrletnek azonban 99%-a visszaszívódik, csak 0,5-1,0%-a ürül ki vizelet formájában. A vízen kívül a szűrletben lévő mintegy 200-féle anyag döntő többsége az elsődleges kanyarulat csatornácskák, a Henle-kacs és a másodlagos kanyarulat csatornácskák hámsejtjein keresztül visszaszívásra kerül. A visszaszívásnál a szervezet nagyfokú válogatást (szelekciót) végez. A felesleges, haszontalan és a szervezet számára káros anyagokat a szűrletben hagyja, sőt az alsó, másodlagos kanyarulat csatornák hámsejtjein keresztül a vérben maradt káros anyagokat még ki is választja és a végleges vizeletbe juttatja.

17.3. A vizelet ürítése

A vizelet képzése folyamatos, ürítése ugyanakkor szakaszos. A folyamatosan képződő vizelet a húgyhólyagban gyűlik össze, ahová a vesemedencéből a húgyvezető perisztaltikája segítségével jut. A hólyag nagy mennyiségű vizelet tárolására képes viszonylag kismértékű nyomásfokozódás mellett, ez a hólyagfal simaizmainak fiziológiai adottságaival van kapcsolatban. Bizonyos mennyiségű vizelet hólyagba kerülése után viszont már vizelési inger jelentkezik. A vizeletürítési reflex ingere a hólyagfal feszítési receptorainak ingerülete.

A vizeletürítés **komplex autonóm reflexor**, szomatikus és vegetatív reflexek is szerepet játszanak benne. A húgyhólyag megfelelő feszülése esetén a fal izomelemei közt lévő receptorok ingerlődnék és ingerületük a gerincvelő keresztstájékán lévő vizeletürítési központba jut. A vizeletürítési inger jelentkezésekor szomatikus reflexként (akaratlagosan) az állat felkészül a vizeletürítésre, állva púposít, vagy hátsó lábával leguggol (szuka kutya), a hátulsó lábát szétterpeszti vagy felmeli (kan kutya), farkát felemeli. Ezután paraszimpatikus reflexként a hólyagfal simaizmai összehúzódnak, egyidejűleg a húgycső kezdeténél lévő záróizom (belső simaizom gyűrű) elernyed.

Ismét szomatikus reflexként a hasprés kifejtése és a gát harántcsíkt izmainak esetleges összehúzása következik. Szimpatikus reflex a húgyhólyag sima záróizmának összehúzódása, ismét szomatikus a húgyhólyag harántcsíktos izmának összehúzása. A vizeletürítésben a vizelet ürítési központ szerepe a döntő, a finom szabályozásban azonban magasabb központok is részt vesznek. Ha a keresztájtékön lévő vizeletürítési központ sérül, elmarad a vizeleti reflex.

DUPress

18. A SZAPORODÁS SZERVEI ÉS FOLYAMATA

Háziállatainkra jellemző az ivari kétalakúság, ennek megfelelően hím- és női nemi készüléket különböztetünk meg.

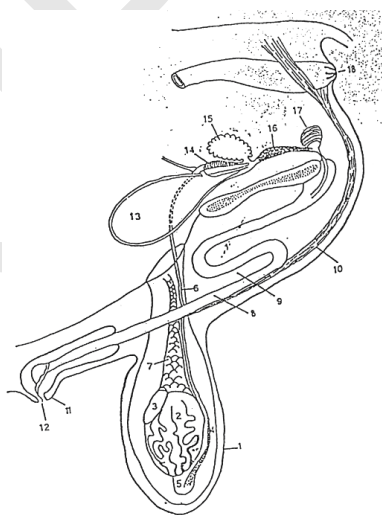
Magzati korban kezdenek kifejlődni a Wolf-féle csövekből hím nemi készülék szervei, a női nemi szervek pedig a Müller-féle csövekből. Mindkét ivarra jellemző, hogy a csövek kezdetben párosak, ekkor belőlük páros szervek jönnek létre (herék, mellékherék, ondóvezetők, illetve petefészek, petevezetők), majd két cső találkozik egymással és összenő, innentől kezdve a szervek is páratlanok.

Az ivari működés a teljes testi fejlettség elérése előtt, az **ivarérettséggel** (pubertás) indul meg. Háttérben az egyre növekvő aktivitást mutató hipotalamusz és hipofízis fokozódó hormontermelése áll. Hímivarban az ivarérettség elérésével megindul az ondósejtek termelése, kialakul a párzási vágy, a hímivarra jellemző szexuális viselkedési formák és az ivari reflexek. Nőivarú állatban beindul a petefészek működése és az ivari ciklus.

18.1. A hím nemi készülék felépítése

A hím nemi készülék alapvető szerepe a spermiumok termelése (spermiogenezis), azok ideiglenes tárolása, valamint bejuttatásuk a nőivarú állatok nemi járataiba. A here citogén és endogén szerv. Citogén, mert spermasejteket termel, endogén, mert a heréknek belsőelválasztású tevékenységük is van, androgéneket termelnek.

A kos nemi készüléke a 39. ábrán látható.

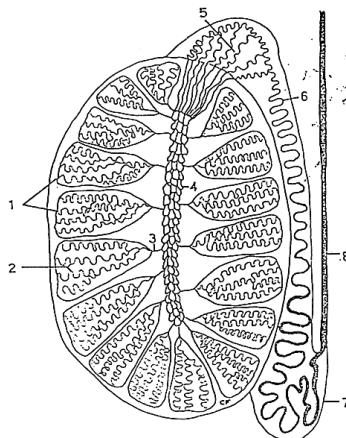


39. ábra: A kos nemi készüléke (Forrás: Evans-Maxwell, 1987)

1. hereborék, herezacskó 2. here 3. a mellékhere feje 4. a mellékhere teste 5. a mellékhere farka 6. ondóvezető
7. repkényfonat 8. pénisz 9. S-alakú görbület 10. a hímvesző hátravonó izma 11. prepucium (vaszora, tasak)
12. húgycső 13. húgyhólyag 14. az ondóvezető ampullája 15. ondóhólyag 16. dülmirigy (prosztata)
17. Cowper-féle mirigy 18. végbél

A hímivarsejtek a herékben termelődnek, a herék pedig a herezacskóban foglalnak helyet. A herezacskó lovon és kérődzőknél a combok között, a fancsonti tájékon, a többi háziállatban hátrébb, a végbélnyílás alatt helyeződik.

A **herék** tojásdad alakú szervek, melyek eredetileg a hasüregben kezdenek fejlődni, majd a páros lágyékcsatornákon keresztül a megszületés körül ereszkednek le a herezacskóba. Ha a herék leereszkedése nem következik be, akkor rejtett heréjúségről beszélünk. Ilyenkor a herék működésében zavar mutatkozik. Állatfajonként különböző módon helyeződnek el, nagyságuk nem arányos a test nagyságával.



40. ábra: A here és a mellékhere vázlatos szerkezete (Forrás: Evans-Maxwell, 1987)

- 1.lebenykék 2. kanyarulat csatornácskák 3. egyenes herecsatorna 4. Haller-féle hererece 5. a mellékhere feje
6. a mellékhere teste 7. a mellékhere farka 8. ondóvezető.

Kívülről erős, feszes kötőszöveti tok veszi körül a heréket, amelyből kötőszöveti sövények térnek az állományukba. A kötőszövetes elemek együttesen adják a here interstitiumát. A kötőszövetes sövények között található a here működő szövete, a parenchyma. A kúp alakú, sövényekkel határolt parenchyma egységeket lebenykéknek nevezzük. Ezekben kanyarulat csatornácskák helyeződnek el, melyeket csírahám bélel. A kanyarulat csatornák egyenes csatornákból folytatódnak, amelyek hererecét alkotják (40.ábra).

A here elülső végére borul rá a hosszúkas alakú **mellékhere**. A hererece folytatásaként fajtól függően 12-21 kivezetőcső lép ki, melyek együttesen alkotják a mellékhere fejét. A csövek kanyargós lefutású mellékherecsőben egyesülnek, amely a mellékhere testét alkotja. Ez a csőívben meghajolva visszafordul, ez az ívelt rész a mellékhere farka. Ez utóbbi az ondóvezetőben folytatódik.

Az ondóvezető drótszerű tapintatú, izmos falú, szűk cső, amely a mellékhere farki végéből indul ki, s az ondósinórba foglaltan a lágyékcsatornán keresztül lép be a hasüregbe, majd onnan a medenceüregbe. Ott egy darabig a húgyhólyag felső felületén fut, majd legvégső szakasza ampullaszerűen kitágul, és a húgycső kezdeti részébe szájadzik.

Az ondósinór cső alakú szerv, melyet a közös hüvelyhártya hoz létre. Belsejében halad az ondóvezető, a here artériája és vénája, idegek, valamint a belső hererázó izom.

A here erei (artériája, vénája) jellegzetes, dús elágazódást alkot, ez az ún. repkényfonat.

Az ondóvezetővel együtt, annak közelében a húgycsőbe nyílnak a járulékos nemi mirigyek kivezetőcsövei is. Ezek váladéka és a spermiumok együttesen alkotják az ondót. A **járulékos nemi mirigyek** közé soroljuk az ondóvezető ampulláris szakaszának falában elhelyezkedő ampulláris mirigyeket, az ondóhólyagot, mely a legnagyobb mennyiségű váladékot termeli, a dül-mirigyet (prosztata), melynek nagysága fordított arányban áll a here nagyságával és a Cowper-féle mirigyet, melynek víztiszta, híg váladéka az ejakuláció során először ürül ki a húgycsőbe (a sertés kivételével).

A húgycső a húgyhólyag nyakából belső szájadékkal indul ki. A hímek húgycsőve hosszú, a medence fenekén hátrafelé haladva az ülővágányon kifordul, s a hímvesszőbe ágyazva halad, majd a hímvessző végén a külvilágba nyílik.

A hímvesszőhöz való viszonyánál fogva a húgycsőnek két (csődörnél és kosnál három) része van:

- medencei rész: ide nyílnak az ondóvezetők és a járulékos nemi mirigyek járatai,
- a hímvesszőben helyeződő rész: a hímvessző alsó barázdájában halad, merevedő test e körül pedig rostos tok veszi körül,
- húgycső nyúlvány: lóban 1,5 cm, a juhfélékben 3-4 cm hosszan kinyúlva túlterjed a pénisz végén.

A **hímvessző** hím állatok merevedésre képes, erectilis közösülő szerve. Az ülő vágány csonthártyájához erősítetten két szárral ered. A hímvesszőt rostokban, sima izomelemekben és idegrostokban is bővelkedő kötőszöveti tok fogja körül, amelyből sövények, kötegek térnek a hímvessző testébe, és abban hálózatos gerendázatot alkotnak. A gerendázat hézagaiban találjuk a merevedő testeket vagy barlangos testeket, melyekre jellemző, hogy endotéllel bélelt véröblöket, ún. kavernákat tartalmaznak. Kérődzőkben, sertésben a hímvessző vékony, hosszú, S-alakú görbületet alkot, amely az erekció alkalmával kiegyenesedik. Fibroelasztikus típusú hímvessző, a rostos felépítés a jellemző rá. Lónál, húsevőknél a musculocavernosus hímvesszőben a kavernák (endotheliummal bélelt véröblökök) dominálnak. Erekciónál a vér beáramlik hímvessző szivacsos szövetébe, ahol keményedést és merevedést okoz. Ahogy a hímvessző belseje megtelik vérrel, a szivacsos szövet hozzászorul a hímvessző falában elhelyezkedő vénákhoz, megakadályozva ezzel a vér elfolyását. Ez a visszatartott vér tartja a hímvesszőt keményen.

A hengeres hímvessző alsó felületén mély árok, kérődzőkben és sertésben csatorna húzódik végig, ebben halad a húgycső. A húsevőkben péniszcsont is található benne.

A **makk** a hímvessző szabad végére illeszkedik, merevedő testet is magában foglal. A kérődzők és a sertés hímvesszőjén csupán a makk maradványa, a süveg található. A **prépuccium** a hímvessző szabad végét borító kettős falú redő, melyet lovon vaszoranak, sertésen, marhán tasaknak, húsevőkön fitymának hívunk. Ebből a hímvessző közösüléskor (lónál vizelés alkalmával is) a szájadékán át kinyomul. Kívül bőr vonja be, amely a prépuccium szájadékán át fali lemezbe megy át. A fali lemez a tasak fenekén visszafordul, s a tasak péniszlemezében folytatódik. Sertésben felül, a tasak szájadéka mögött a vakon végződő köldökcacsó található.

18.2. A hím nemi működés

18.2.1. A spermiogenezis

A spermiogenezis a hímvarsejtek, az ondósejtek keletkezésének folyamata, amely az ivarérettéssel veszi kezdetét, majd az öregkorig folyamatosan naponta több millió spermium képződését teszi lehetővé. Helye a here kanyarult csatornácskáinak **csírahámja**, amelyben a Sertoli-féle dajkasejteket és a spermiogén sejteket találjuk.

A spermasejtek termelésében (spermiogenezis) két szakaszt különböztetünk meg: a citogenezist, illetve morfogenezist.

Az első szakasz, a **spermiocitogenezis** az ún. spermatogóniumok számtartó osztódásával veszi kezdetét, amikor is az alaphártyán fekvő, köbhámsejtekhez hasonló alakú sejtek mitotikusan osztódnak (**szaporodási fázis**).

Az ivarérettéssel az A-típusú spermatogóniumok az alaphártyán maradnak, míg a B-típusúak a lumen felé indulnak. Egy nyugalmi időszak alatt méretükben megnagyobbodnak (**növekedési fázis**), majd egy utolsó mitotikus osztódással kialakulnak belőlük az **elsőrendű spermatociták**. Ezek a sejtek még diploidok, azaz minden kromoszómából kettőt, egy apai és egy anyai eredetűt tartalmaznak. Az **érés fázisában** az első meiotikus osztódással (**meiózis I.**) haploid kromoszómaállományú, **másodrendű spermatociták** keletkeznek.

A meiózis második szakaszában (**meiózis II.**) megtörténik a kromoszómák kromatidjainak szétválása és kialakulnak a **spermatidák**. A meiotikus osztódás jelentősége a szaporodásban az, hogy a diploid ősvarsejtből genetikailag különböző haploid sejtek keletkeznek, azaz biztosítja a megtermékenyülés után az új egyednek a fajra jellemző kromoszómaszámot. Az osztódási folyamat magában rejti a genetikai rekombináció, a variabilitás lehetőségét, amely a biológiai alkalmazkodás, az evolúció alapja.

A spermatidák kerek sejtek, amelyekből a **spermiomorfogenezis** folyamata alatt alakulnak ki a jellegzetes felépítést, alakot mutató **spermiumok**. A sejtmag kromatinállománya össztömörödik, kondenzálódik, és a megtermékenyítésig inaktív marad. Kialakul az ondósejt farka, a mitochondrialis hüvely, és az acrosoma. A citoplazma mennyisége fokozatosan csökken és a spermium nyaki részére korlátozódik. A citoplazma-maradvány egy része a nyaki részen, mint protoplazmacsepp marad vissza, amely a mellékherében, az utóérés során szívódik fel. Ha az ejakulátumban olyan ondósejtek találhatók, amelyek nyakán a citoplazmacseppek megtalálhatók, az az utóérés folyamatának esetleges zavarára utal. A differenciálódott, de még nem érett, aktív mozgással nem rendelkező ondósejtek leválnak a Sertoli-sejtekről és a csatornácska lumenébe kerülnek, ahonnan passzívan, a herelimfában sodródva jutnak el a mellékherébe. Egy elsőrendű spermatocitából négy, genetikailag és funkcionálisan teljes értékű spermium keletkezik. A spermiogenezis és érés folyamata állatfajoktól függően 1–2 hónapig tart (kérődzőknél pl. 49 nap).

A spermiogenezishez optimális hőmérséklet néhány fokkal (4–7 °C) alacsonyabb, mint a testhőmérséklet. Az alacsonyabb hőmérsékletet olyan tényezők biztosítják, mint: a here leszállása a hereborékba, a herezacskó ráncolhatósága és verejtékmirigyei, a repkényfonat (plexus pampiniformis) erei közötti ellenáramú hőcserélődés. A kétoldali rejtettheréjűség a spermiogenezis hiányával, terméketlenséggel jár együtt. Az ilyen állatokban csökken a tesztoszteron-termelés is, általában 10–50%-os mértékű, amely még elegendő a libido fenntartásához. Nemcsak a magas hőmérséklet okozhat kárt az ivarsejtképződésben. A spermiogén sejtek, a nagy osztódási rátájuk miatt rendkívül érzékenyek bármilyen behatásra, pl. sugárzásra, hiányos táplálóanyag-ellátásra, toxinokra, fertőző betegségekre.

18.2.2. A spermiumok morfológiája és életjelenségei

A spermium feji, nyaki és farki részből áll. A fej legnagyobb részét a genetikai állományt tartalmazó **sejtmag** tölti ki. Csúcs felé eső végében az **akroszoma** (vagy fejsapka) található, amely enzimeket (hialuronidáz, akrozin, hidrolázok) tartalmazó sejthártyakettőzet.

A **nyak** kapcsolja össze a fejet a farokkal, benne helyeződik el a két **centriolum**, ezek a mozgás központi szervecskéi. A **farokban** halad végig a két központi és az azokat hüvelyszerűen körülvevő kilenc körkörös **tengelyfonál**, amelyet egy **spirális rostos hüvely** vesz körül. A kontraktilis tengelyfonalak aktív összehúzódásának következménye a spermiumok mozgása. A rostokat kívülről egy **mitokondriális hüvely** övezi, amely a mitokondriumok spirális, láncszerű elrendeződése. A fark fő- és végdarabjának határán véget ér a spirális rostos hüvely, a végdarabban csupán a két központi tengelyfonál halad, kevés citoplazmával körülvéve.

A spermiumok életjelenségei közül kiemelkedik és egyben azok termékenyítő képességének egyik feltétele a **mozgás**. Az előrehaladó mozgás a női nemi utakban speciális kémiai környezetben, mindig a folyadék áramlásával szemben (**pozitív rheotaxis**) figyelhető meg. Az ondósejtek összecsapódását (aggregációját) **elektromos töltésük** (fejen pozitív, farki részén negatív) akadályozza meg. A spermiumok a mozgásukhoz szükséges energiát a környezet O_2 -tartalmától függően aerob, illetve anaerob úton nyerik. Fő energiaforrásuk az ondófolyadék **fruktóz tartalma**, energiatároló vegyületük az **ATP** és a **kreatinfoszfát**.

A spermiogenezis folyamata szorosan kapcsolódik a **Sertoli-sejtek**hez. Ezek a nagy, az alaphártyán fekvő és a csúcsukkal a lumenig érő sejtek finom nyúlványokkal veszik körül a spermiogén sejteket. Speciális membránképződményekkel reverzibilisen magukhoz kapcsolják a spermatoctákat és a spermatidákat, majd segítik az ondósejtek egyirányú, a lumen felé való haladását. Túl ezen a támasztó szerepen, tápláló és szabályozó funkciójukkal aktívan közreműködnek az ivarsejtek termelésének folyamatában.

Felismerik és kiszűrik a deformálódott vagy elöregedett ondósejteket. A spermiomorfogenezis folyamán felveszik a spermatidák azon sejtrészekét, amelyek nem szükségesek az ondósejtnak. Androgén kötő fehérjét (ABP-t), inhibint állítanak elő és tesztoszteronból ösztrogént szintetizálnak. Barriert képeznek a vér és a spermiumok között, ezzel részben toxikus hatásokkal szemben nyújtanak védelmet, részben pedig megakadályozzák, hogy a szervezet az ondósejtek ellen, amelyeket nem ismer sajátjának, tehát antigénként kezel, ellenanyagot termeljen. Hozzájárulnak a hereváladék termeléséhez is.

Az embrionális herében a Sertoli-sejtek egy szabályozó anyagot (Müllerian inhibiting substance, MIS) is termelnek, amely a hím nemi szervek kifejlődéséhez és a here leszállásához szükséges.

A spermiumok teljes érése nem fejeződik be a kanyarulatot herecsatornában, csak a mellékherékben. A spermiumok a herében, mellékherében nem mozognak aktívan. A here turgorának köszönhetően, a herelimfában úszva, kb. 10 nap alatt eljutnak a **mellékherébe**, ahol végbemegy utóérésük és ahol inaktívan tárolódnak. Lemagzáskor az ondóvezető tartalomhoz a járulékos nemi mirigyek anyagai keverednek, az ondóvezetőben a spermiumok elnyerik aktív mozgásképesységüket. Az ejakulátumban (ondóban, spermában) a spermiumok már élénk, előrehaladó mozgást végeznek. Ejakuláció hiányában az ondósejtek egy időután elhalnak, és kiürülnek a vizelettel, esetleg felszívódnak.

18.2.3. A járulékos nemi mirigyek, az ondó

Ejakuláció során a mellékheréből az ondósejtek az ondóvezetőbe jutnak, ott keverednek a járulékos nemi mirigyek váladékával, az **ondóplazmával** és kialakul az **ondó** (semen). Az ondóban, az ondóplazmával való keveredés hatására megindul a sejtek mozgása és felgyorsul anyagcseréjük. Az ondó nemcsak hordozza, hígítja a spermiumokat, hanem olyan anyagokat is tartalmaz, amelyek nélkülözhetetlenek az ondósejtek életben maradásához, életjelenségeikhez. Tápanyaga főként **fruktóz**, amely leginkább az **ondóhólyagból** származik, de tartalmaz tejsavat, citromsavat, szorbitot, inozitot, aminosavakat, zsírokat stb. is. Ugyancsak az ondóhólyag termel **ergotionint**, amely védelmet nyújt az oxidatív és a toxikus hatásokkal szemben. Hasonló szerepet tulajdonítanak az ondó aszkorbinsav-tartalmának is.

Jelentős az ondóhólyag **prostaglandintermelése** is, ennek szerepe párzáskor, a nemi utak simaizomzatának összehúzóódásában van.

A **prosztata** váladéka gazdag hidrolitikus enzimekben (foszfatáz, glükuronidáz, proteolitikus enzimek, AST stb.), tartalmaz ezeken kívül ásványi anyagokat, citromsavat is, valamint spermium-antiagglutinint.

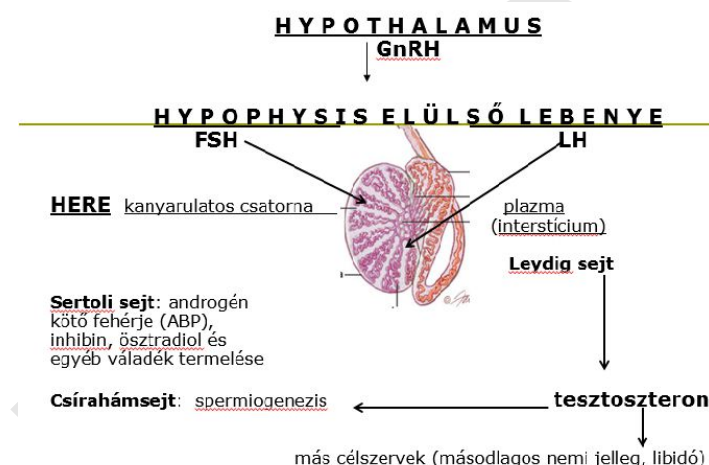
A **Cowper-féle mirigy** főleg mucindús váladékot termel. Váladéka legnagyobb mennyiségben sertésben termelődik, ahol is a párzás végén ürül, ezáltal megakadályozza az ondó visszafolyását a hüvelybe.

A járulékos nemi mirigyek kifejlődését, váladéktermelését a tesztoszteron szabályozza. A spermiumoknak a női nemi utakon belül – főképp a petevezető szűkülete tájékán – egy belső érésen is át kell menniük ahhoz, hogy termékenyítő-képességüket elnyerjék. Ez a belső érést **kapacitációnak** hívják.

Megtörténik az **akroszoma-reakció**, amikor a fej burkoló kettős membrán felnyílik és enzimek szabadulnak fel belőle (akrozin, hialuronidáz) ami a petevezető burkán való átjutást fogják segíteni. A kapacitációhoz szükséges idő állatfajonként különbözik, általában 2-6 óra.

18.2.4. A hereműködés endokrin szabályozása

A here működését legfelsőbb szintről, mint minden belső elválasztású mirigy működését a hipotalamusz-hipofízis rendszer irányítja. A hipotalamuszban termelődő **GnRH** a hipofízis elülső lebenyében **FSH** és **LH** (vagy intersticiális sejteket stimuláló hormon, **ICSH**) termelődést vált ki. A follikulus-stimuláló hormon (**FSH**) hatására a dajkasejtekben beindul a citogenezis. Ugyanazon hormon hatására keletkezik, a dajkasejtekben egy inhibin nevű hormon, valamint egy speciális kötőfehérje (androgéneket kötőfehérje, **ABP**). Az **LH** hatására a Leydig-féle sejtcsoportokban **tesztoszteron** termelődik. Az **LH** hormon közvetlenül is hat a citogenezisre, hatására jönnek létre a számfelező osztódások. Ugyanezen folyamatokra és a morfogenezisre a tesztoszteron is hat. A dajkasejtekben **FSH**-hatásra termelődő **inhibin** peptidhormon visszajelzést ad az agyalapi mirigy és a köztiagy felé, s a túlzott **FSH**-termelést csökkenti. A Leydig sejtekben termelődő tesztoszteron szintén visszajelez a köztiagynak és az agyalapi mirigy elülső lebenyének. A here működésének endokrin szabályozásában résztvevő szerveket, hormonokat a 41. ábra mutatja.



41. Ábra: A here működésének endokrin szabályozása. (Saját forrás)

Az androgének (elsősorban a tesztoszteron) szerepe:

- A herék kanyarulat csatornáiban lévő dajkasejtekre hat (számfelező osztódás, **ABP**)
- A mellékherében szabályozza a folyadék visszaszívást, hat a spermiumokérésére.
- Szabályozza a járulékos nemi mirigyek működését
- Befolyásolja az ivari viselkedést
- Serepe van a hím ivari jelleg kialakulásában (bőr, szőr, csontozat, izomzat.)
- A nemi ösztön vagy párzási vágy (**libidó**) fenntartása

18.2.5. A párzás és a hím nemi reflexek

A párzás külső és belső ingerek által kiváltott reflexsorozat, amelyet leginkább az érzékszervek ingerei, valamint érinkezési (taktilis) ingerek váltanak ki az agykéreg – köztiagy – gerincvelő tengelyen át. A reflexsorozat kiváltásában fontos a makkban lévő érzőreceptorok ingerülete. A felszálló ingerületek a hímvessző merevedéséhez és a lemagzáshoz vezetnek, amelyeket feltétlen reflexek láncolatának tartunk.

Merevedéskor (erekció) a hímvesszőbarlangos testében lévő véröblök vérrel telítődnek. A reflexet a hímvessző és a makk bőrében lévő receptorok ingerülete vagy érzékszervi hatások (látás, hallás, szaglás stb.) váltják ki. A reflex központja a **gerincvelő keresztstaji szelvényeiben** található, ahonnan **paraszimpatikus** efferenciáció indul ki és értágulatot okoz a barlangos testben (*corpus cavernosum*). A helyi aktív bővérűséget passzív bővérűség követi, mivel a kitágult erek elnyomják a vékonyabb falú vénákat, megakadályozva ezzel a vénás elfolyást.

A **kilövellés (ejakuláció)** reflexét ugyancsak a makk bőrében lévő receptorok ingerülete váltja ki. A húgycső merevedő testében megnő a nyomás, ezt kíséri a nemi utak (mellékherecső, ondóvezető, húgycső) és a járulékos nemi mirigyek falában lévő simaizomzat erőteljes, ritmikus kontrakciója. A reflex központja a **gerincvelő hát-ágyéki szakaszán** található, efferenciációja **szimpatikus**. A húgyhólyag belső záróizmának záródása megakadályozza, hogy vizelet jusson az ondóba. Az ejakuláció végén, az artériák összehúzódása miatt megszűnik a merevedés. Az ejakulációt szimpatikus idegi hatásra kialakuló általános tünetek kísérik: emelkedik a légvételek száma, nő a vérnyomás, izomremegés, izzadás figyelhető meg.

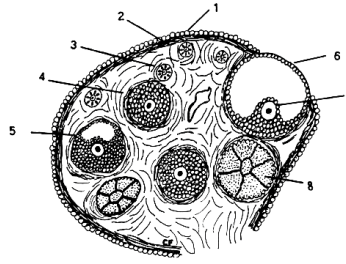
Háziállataink ejakulációja lehet szinkron, **egyfázisú** (kérődzők) vagy aszinkron, **többfázisos** (ló, sertés, kutya), amikor a járulékos nemi mirigyek egymás után öntik váladékukat a húgycsőbe. A kérődzőkre gyors párzás, rövid ejakuláció jellemző, míg a sertésnél a párzás 5–15 percig is eltarthat. A kérődzők az ondót a **hüvelybe** lövellik (vaginális típusú ejakuláció), míg a többi háziállatunk ún. **méhbe ondózó** (uterinális típus), azaz az ondó a nyakcsatornába kerül.

A párzást ellazulás követi, megszűnik a nemi izgalom és a hímvessző merevedése, csillapodnak az általános jelenségek. Hím állatokban rövidebb-hosszabb **refrakter állapot** következik, azaz nem reagálnak szexuális ingerekre. Különbséget kell tenni a **párzási** és a **termékenyítési képtelenség** között. Az első esetben az ondó termékeny, de valami megakadályozza a párzást (betegség, fájdalom stb.), míg a második esetben megtörténik a párzás, de az ondósejtek hibája miatt nincs termékenyülés. Az erekció reflexe megzavarható, hirtelen ható vagy kellemetlen ingerek a merevedés megszűnéséhez vezetnek. Gátló, feltételes reflexek kiépülése párzási képtelenség okozója lehet.

18.3. A női nemi készülék felépítése

A női nemi készülék feladata a petesejtek termelése, a megtermékenyülés, majd ezután az új egyed zavartalan fejlődésének biztosítása és világrahozatala. A női nemi készülék egyes szervei működésük során a nőivarra jellemző hormonok termelését is végzik.

A **petefészek** feladata az ivarsejtek termelése, és egyben belsőelválasztású mirigyként működve hormonokat is termel. Gömbölyded vagy tojásdad alakú, tömött tapintású páros szerv. A petefészkek a hasüregben, a külső csípőszöglet és a bordaív közé húzott képzeletbeli vízszintes egyenes felezőpontjában helyezkednek el. Ebben a helyzetben három savós szalag, a petefészkek függesztőszalagja, a petefészkek saját szalagja és a petevezető fodra rögzíti őket. Két felületet különíthetünk el rajta: egy részét savós hártya, a másik oldalát csírahám borítja. Ez utóbbit ovulációs felületnek hívjuk. A savós hártya és a csírahám alatt kötőszöveti tok helyezkedik el, melyből kötőszövetes gerendázat lép be a szervbe, és ez adja a petefészkek vázát. A tok alatt találjuk a kéregállományt, mely a különböző fejlődési stádiumban lévő **tüszőket** tartalmazza (42. ábra). Ezen belül van a velőállomány, mely erekkel gazdagon ellátott, de tüszőket nem találunk benne. A tüszők belsejében általában egy petesejt található, kivéve a többet ellő állatokat, ahol 2-4 petesejt is előfordulhat egy tüszőn belül.



42. ábra: A petefészek keresztmetszete és a különböző érettségi stádiumú tüszők (Forrás: Evans.Maxwell, 1987)
 1. csírahám 2. a petefészek tokja 3. elsődleges tüsző 4. másodlagos tüsző 5. fejlődő harmadlagos tüsző
 6. harmadlagos vagy Graaf tüsző 7. petesejt 8. sárgatest (Corpus Luteum, CL)

Fejlődési stádiumuk alapján a következő tüszőket különböztetjük meg:

- elsődleges vagy primer tüszők: a felszín közelében, a kötőszöveti tok alatt helyezkednek el, a petesejtből és az azt körülvevő egyrétegű tüszőhámából áll. Születéskor számuk állatfajtól függően 150 000 és 500 000 között van (ezután már nem növekszik), ezek közül az állat élete során csak néhány száz érik meg.
- másodlagos vagy szekunder tüszők: a primer tüszők fejlődése során jönnek létre. A tüszőhám osztódni kezd, több rétegben veszi körül a petesejtet, és egy kettős falú kötőszöveti tok is kialakul a tüsző körül. Az osztódás során a tüsző nagyobbá és nehezebbé válik, a petefészek kéregállományának mélyebb rétegei felé süllyed. A tüszőhám belsejében folyadékkal telt üreg kezd kialakulni.
- harmadlagos vagy tercier (Graaf-féle) tüszők: a folyadékkal telt üreg egyre növekszik, a petesejt az üregbe bedomborodó kiemelkedésen, a petedombon helyezkedik el. A petesejtet körülvevő sejtek sugár irányba rendeződnek, innen kapták a sugaras koszorú (corona radiata) elnevezést. A tüsző újra a felszín felé halad, a tüsző tok elvékonyodik, kétrétegűvé válik. Az érett tüsző a petefészek felületéről kidomborodik.

Az érett tüsző fala felreped, ezt a folyamatot nevezzük **ovulációnak**. A kiömlő folyadékkal együtt a petesejt is kisodródik, a tüsző üregét pedig a hajszálerekből kiömlő vér tölti fel, az így kialakuló képletet vöröstenetnek nevezzük. Hormonális hatásra a tüsző falában megindul a luteinizáció folyamata, ún. luteinizáló sejtek kezdenek felszaporodni, így rövid időn belül létrejön a **sárgatest (Corpus Luteum, CL)** (ami többnyire nem sárga színű, pl. a juhnál piros). Ha az ovulációkor kiszabaduló petesejt megtermékenyül, akkor vemhességi sárgatestről beszélünk. Ez a vemhesség végéig megmarad és hormont (progeszteron) termel. Ha az ovulálódó petesejt nem termékenyül meg, akkor a sárgatest rövidebb ideig (néhány napig) működik, majd hanyatló átalakuláson megy keresztül, elhal, helyén hegyszerű szövet, fehértest jön létre.

A **petevezető** szűk lumenű, kanyargós lefutású cső, amely a petefészekből levált petesejtet felveszi, helyet biztosít a petesejt és hímivarsejt találkozásának, a termékenyülésnek, a kialakuló korai embrió pedig a méhszarv üregébe juttatja.

Első szakasza tölcser alakú, melynek széle szabálytalan, fodros, ezek a kiemelkedések az ún. kürtrojtok. Ovuláció előtt a tölcser a petefészek alá húzódik, néhány rojt ráfekszik a petefészek felületére, így a kiszabaduló petesejt a tölcserbe esik. Ovulációkor a tüszőből a petesejtet körülvevő hámsejtek (ún. kumulusz sejtek) is kikerülnek, ezek zömét a tölcser falának csillós hámsejtjei lesodorják a petesejt felületéről.

A tölcser után következő tágabb szakasz a petevezető ampullája. Ennek nyálkahártyája erősen redőzött, a redők közötti mélyedések egyikében a petesejt megáll, ide jutnak fel a spermiumok, itt történik a megtermékenyítés.

A petevezető harmadik szakasza a méhszarvba nyílik. Ez a szakasz szűkebb, mint az előző részek, ezért szűkületnek nevezzük.

A várható fogamzás idején biztosítja, hogy ne jusson egyszerre túl sok hímivarsejt a petevezető ampullájába (a hímivarsejteket csak kisebb rajokban engedi tovább). Itt játszódik le a hímivarsejtek belső érése, kapacitációja. A megtermékenyített petesejt (zigóta) osztódása ebben a szakaszban már megkezdődik, közben a korai embrió vándorol a méhszarv felé, ahová csak akkor jut be, ha a sárgatest által termelt progeszteron hatására a méh nyálkahártyája alkalmassá válik a korai embrió befogadására és az embrió életfeltételeinek biztosítására.

A méh a növekedő, fejlődő embrió, a belőle kialakuló magzat védelmére és táplálására szolgál, ezenkívül részt vesz az érett magzat világrahozatalában. A méh kisebb részben a medenceüregben, nagyobb részével a hasüregben a végbél alatt és a húgyhólyag fölött helyeződik. Helyzetében szalagok, hashártya kettőzetek tartják meg.

A méh falának rétegei: A savóshártya kettőzetek a méh falára húzódva a méhet borító zsigeri lemezt hozzák létre. Alatta háromféle lefutású (hosszanti, hálózatos és körkörös) simaizom réteg található, majd legbelül helyezkedik el, a méh nyálkahártyája, benne csöves mirigyek és kehelysejtek találhatók. A kérődzők méhének nyálkahártyája egyenetlen felületű, rajta kiemelkedések találhatók. Ezek szarvasmarhában nagyobbak, alakjuk alapján méhpogácsának, juhban kisebbek, méhgomboknak nevezzük őket. A méhlepény kialakulásakor ezek felületén jön létre kapcsolat a legkülső magzatburokkal.

A méh részei: A háziállatok kétszarvú méhének hüvely felőli, megvastagodott része a **méhnyak (cervix)**, ennek belsejében a szűk nyakcsatorna helyezkedik el. A nyakcsatorna hüvely felé eső nyílása a külső méhszáj, a méh felé eső nyílása pedig a belső méhszáj. A nyakcsatorna üregét nyálkás váladék és hosszanti nyálkahártyaredők zárják el, csak ivarzásakor, illetve szülésakor nyílik ki. A méhnyak a méhtestben folytatódik, mely részben a medenceüregben, részben a hasüregben helyezkedik el. Innen erednek a páros méhszarvak.

A hüvely cső alakú közösülő szerv, párzásakor a hímveszőt fogadja magába, s a szülőút részét képezi. A méh folytatásában, a végbél és a húgyhólyag között helyezkedik el. Speciális mikroflórája és az itteni savas pH védi a nemi utakat a kórokozók elszaporodásától. Két rész különíthető el rajta: a külső méhszáj és a húgycsőnyílása között található a tulajdonképpeni hüvely, mely a méhnyak fölött boltozatot képez; a húgycsőnyílása és a péranyílás között pedig a hüvelytornác helyezkedik el. A két részt tehát a hüvelybe nyíló húgycső nyílása különíti el, és innen indulnak a közös húgy- és nemi utak, melyek a hímekkel ellentétben csak nagyon rövid lefutásúak. A húgycső nyílása előtt nyálkahártyaredő alakjában a szűzhártya található, melynek fejlettsége állatfajonként különböző.

A tulajdonképpeni hüvely nyálkahártyájának legkülső rétege többrétegű el nem szarusodó laphám, míg a hüvelytornácnál már többrétegű elszarusodó hámot találunk. A nyálkahártya falában helyezkednek el a kis- és nagy tornácmirigyek, ezek váladéka nemi izgalom során a hüvely falát benedvesíti és sikamlóssá teszi.

A **péra**. A hüvelytornác külső nyílását a gyéren szőrözött, faggyúmirigyekben és idegvégződésekben gazdag péraajkak veszik körül, melyek vázát a harántcsíkolt péráfűző izom adja. A péraajkak felső és alsó eresztékben találkoznak. A péraajkak által körülvett pérarés lovon felül hegyes, alul lekerekített (csepp alakú), a többi állaton éppen ellentétesen felül lekerekített és alul hegyes. Az alsó ereszték táján lévő mélyedésben foglal helyet a hímveszővel homológ csikló, melynek merevedő teste két szárral az ülőcsonti íven ered. Testét és hegyét lehet megkülönböztetni, hegyére lóban és kutyaiban makk, a többi állatfajban süveg illeszkedik.

18.4. A nőivarú állatok szaporodásbiológiai folyamatai

A nőivarú állatok nemi működésének lényege a női ivarsejt (petesejt) termelése, megtermékenyülés után az új egyed zavartalan fejlődésének biztosítása, majd világrahozatala. Ide tartozik, de nem szorosan vett nemi működés a tejtermelés, amely az újszülött táplálását szolgálja.

18.4.1. Az ivari folyamatok hormonális szabályozása

A nőivarú állatok szaporodásbiológiai folyamatainak hátterében, a hímekhez hasonlóan, a **hipotalamusz-hipofízis-gonád tengely** áll. A hipotalamuszban termelődő **GnRH** hat a hipofízis gonadotrop hormonjainak kiáramlására. Ez utóbbiak hatása a következőkben foglalható össze.

Az **FSH**, a tüszőérést serkentő hormon, hat a tüsző falának kiépülésére, a sejtek osztódásának serkentése révén. A tüszőérés idején serkenti a petesejt érését is (oogenezis, az oogoniumok mitotikus osztódása). Szükséges a tüsző ösztrogén termelésének beindulásához is. A növekvő tüszők felületén csökken az **FSH**, nő viszont az **LH-receptorok** száma. Az ösztrogén pozitív feedback útján egyre fokozódó LH-kiáramlást vált ki a hipofízisből, az ivarzással (**ösztrozus**) összefüggő magas ösztrogénszint **LH-csúcsot** eredményez.

LH hatására fokozódik a tüsző falának sejtjeiben a különböző lítikus enzimek aktivitása, a tüszőtok és a granulosa sejtek rétege fellazul. A tüsző sejtjeiben proszttaglandinok is képződnek. A legtöbb állatfajban az LH-csúcsot követően 24–36 órán belül, az említett hatásoknak köszönhetően megtörténik az ovuláció.

Provokált ovulációjú állatfajokban (teve, macska, nyúl stb.) a párzás ingere vált ki 24–36 órán belül LH- és FSH-csúcsot, amelyet követően újabb 24–36 órán belül (azaz a párzást követően minimum 2 nappal) megtörténik az **ovuláció**.

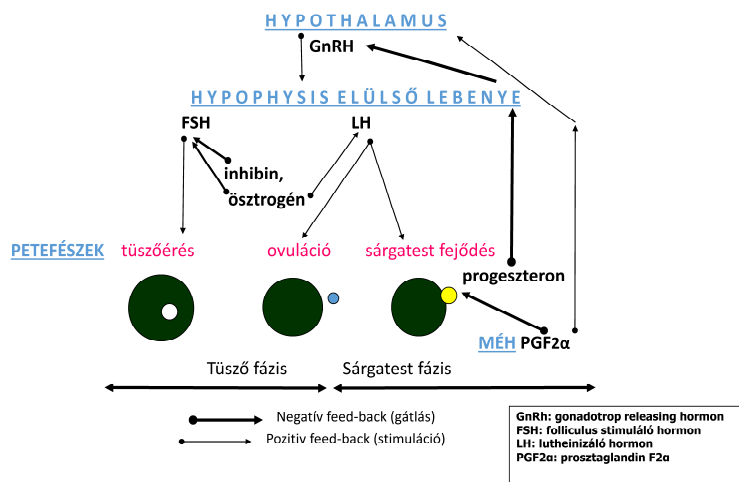
Az ovulált tüsző helyén kialakuló sárgatest sejtjei LH hatására **progeszteront** termelnek. A sárgatest virágzása alatt mérhető magas progeszteronszint negatív feedback hatással van a hipotalamusz-hipofízisre, ezáltal gátolja a tüszőérési folyamatot (antifollikuláris, antiovulációs hatás), de csökkenti az LH kiáramlásának mértékét is.

Az ovulációt követő 14. nap körül – ha nem történik termékenyülés, vagy a zigóta nem érkezik le a méhbe – az üres méh proszttaglandin **F2alfát (PGF_{2α})** termel, amely a helyi vérkeringésen keresztül eljut a petefészekbe. Elsődleges hatása a sárgatest működésének leállítása, annak oldása révén (luteolízis). Simaizom-összehúzó hatása a méh és a petevezető izomzatára irányul. A **PGF_{2α}** hatására csökken a sárgatest progeszteron termelése, erősszehúzó hatásával csökkenti a CL vérellátását, oxitocinkiadámlást is indukál.

Provokált ovuláció esetén a CL tartósan fennmaradhat akkor is, ha nem történik termékenyülés, ilyenkor a tartósan magas progeszteronszint az álvemhesség állapotát idézi elő.

A sárgatest regressziójával egyidőben a hipotalamusz felszabadul a gátló hatás alól és megnő a GnRH-kiáramlás frekvenciája. Ez az FSH termelődésének fokozásával megindítja az újabb tüszők Graaf-tüszővé fejlődésének folyamatát, azaz egy új ciklus kezdetét.

A tüszőérés hormonális irányítását a 43. ábra szemlélteti.



43. ábra: A női ivari működés hormonális irányítása (Saját forrás)

A petefészek hormontermelése

A petefészekben termelődnek a női szexuáliszteroidok, az **ösztrogének** és a **progeszteron**. A szintézis koleszterinből indul ki. A termelés helye a petefészek funkcionális képletei, a tüsző és a sárgatest, mindkét képlet sejtjeiben megtalálhatók az ösztrogén szintéziséhez szükséges enzimek.

Az **ösztrogének** hatásspektruma rendkívül széles: serkentik a nemi (genitális) traktus kifejlődését, kialakítják a **másodlagos női nemi jelleget**, mint a finomabb szőrzet, csontozat és izomzat, stimulálják a tejmirigy kifejlődését. Szerepük van a szexuális viselkedésformák kialakításában. Hatásuk tehát a tesztoszteronnal homológ. Felelősek ezeken kívül az ivari ciklus során a tüszőfázisban a nemi utakban létrejövő változásokért, kiváltják az **ivarzás** jelenségét. A fehérje-anyagcserében felépítő, **anabolikus** hatásúak, befolyásolják az ásványianyag-forgalmat is. Ösztrogéneket termel még a mellékvesekéreg és a vemhes placenta a vemhesség utolsó szakaszában.

A **gesztagének**. A XX. század elején vált ismertté, hogy a sárgatestnek szerepe van a vemhesség fenntartásában. Ekkor sikerült a sárgatestből az első kivonatot nyerni, amit a vemhességet védőhatás alapján progesztinnak neveztek el. A sárgatestben LH hatására termelődik, de termeli a placenta és a mellékvesekéreg is. Kis mennyiségben kimutatható a preovulációs tüszőfolyadékában is. Míg az ösztrogéneknek van a szervezet egészére vonatkozó általános hatása, addig a progeszteronnak csak a nemi szervekben és a tejmirigyben vannak receptorai. Alkalmassá teszi a méhet a csíra befogadására, lehetővé teszi a vehem kihordását. Mindez **antimiotetrális** és **antiovlációs** hatásának köszönhető. A tejmirigy fejlődését az ösztrogénnel együttműködve támogatja, egyes fajokban szerepe van az anyai ösztön kialakulásában.

A **relaxin** egy 48 aminosavból álló peptid hormon, amely vemhes állatok petefészkében és placentájában termelődik. Hatása elsősorban ösztrogéntúlsúly (pl. ellés) mellett érvényesül. A hialuronidáz és más lítikus enzim (pl. kollagenáz) aktiválásával oldja a kötőszövetes alapállományt, a kötőszöveti rostok vízfelvételének fokozásával szintén hozzájárul a kötőszövetek fellazulásához. Ennek köszönhető a tüszőrepedés és az ellés során a nyakcsatorna tágulása, a méhfal- és szalagjainak, valamint a medencei álizületnek a fellazulása.

Miután az ösztrogén kialakulása tesztoszteronon át vezet, számolni kell a hím nemi hormon, a **tesztoszteron** termelődésével is. Elsősorban a tüsző sejtek termelnek tesztoszteront és androsztendiont, LH és FSH hatására. Szerepüket abban látják, hogy a szintézis folyamatában ösztrogénné alakulnak át. Serkentik továbbá a preovulációs tüsző kialakulását, míg ezzel egy időben gátolják a korai harmadlagos tüszők továbbfejlődését.

Számos más, lipid- és fehérjetermészetű hormont sikerült az említetteken kívül kimutatni a petefészekből. Hasonlóan a hímivarú állatokhoz, kimutatható az **inhibin**, amely negatív feedback hatással szabályozza az FSH-szintet. A preovulációs tüsző **PGE-t**, **PGF_{2α}-t** termel, amelyek hatnak a tüsző megrepedésére. Kimutatható még béta-endorfin, plazminogén is.

18.4.2. Az oogenezis

Az oogenezis az a folyamat, amelynek során az ősvarsejtből megtermékenyülésre alkalmas, érett női ivarsejt, petesejt (*ovum*) keletkezik.

A folyamat a spermiogenezishez hasonlóan a **szaporodási fázissal** indul, amely alatt az **oogoniumok** nagyszámú mitotikus osztódása zajlik le. Ez háziállatainkban a születéskorra befejeződik. Az utolsó mitotikus osztódás befejezte előtt nyugalmi állapotban méretük jelentősen megnagyobbodik (**növekedési fázis**), majd kialakulnak az állati szervezet legnagyobb sejtjei, az **elsőrendű oociták**. A növekedés a **szikberakódás** következménye. Emlőállataink petesejtje kevés szikú, a szik fehérjéből, lipidekből és szénhidrátból áll. Ezeknek energiaszolgáltató, illetve vázalkotó szerepük van, megtermékenyülés után a barázdálódás megindulásakor felhasználódnak.

Az ivarérettség elérésével megindul az elsődleges tüsző másodlagossá való fejlődése, benne pedig lezajlik az **érés fázis** első osztódása, a számfelező osztódás (**meiózis I.**). Eredménye a haploid **másodrendű oocita**.

A redukciós osztódásnál a citoplazma egyenlőtlenül oszlik meg, mindkét szakaszban (meiózis I. és II.) egy-egy kisebb, életképtelen sejt válik le a petesejtről, ezek a **sarki testek** (*polociták*). Egy elsőrendű oocitából tehát egy méretében ugyanakkora érett petesejt keletkezik és (mivel a polocita is osztódik) három polocita, amelyek hamarosan elpusztulnak.

A meiózis II. nem fejeződik be a tüszőben, a folyamat megreked és csak a megtermékenyülés pillanatában alakul ki az **ovum**.

A **petesejt** a szervezet legnagyobb sejtje (120–170 μm). A sejthártyán (*oolemma*) mikrobolyhok találhatók, amelyek jelentősen megnövelik a felszívó felületet. Jellegzetes citoplazmaképletek a *corticalis vesiculumok*, amelyek termékenyüléskor felnyílnak és tartalmuk hozzájárul a termékenyülési membrán kialakulásához.

A növekedési és az érési szakaszban megindul az elsődleges tüsző növekedése és fejlődése is. A harmadlagos tüszőben a másodrendű oocytát jellegzetes képletek, a **petesejt burkai** veszik körül. A legbelső granulosa sejtek glikoproteid természetű anyagot választanak ki. Ezáltal, bár nyúlványaikkal kapcsolódnak a petesejt membránjához, eltávolodnak attól, és a köztük lévő teret kitöltő glikoproteidek kialakítják a **fénylő zónát** (*zona pellucida*). A kapcsolódó granulosa sejtek pedig a külsőburkot, a **sugaras koszorút** (*corona radiata*) alkotják. Ovuláció alatt a másodrendű oocita burkaival és a petedombról leszakadó néhány sejtrel körülvéve kerül be a petevezetőbe.

18.4.3. Az ivari ciklus

Hím állatoktól eltérően a nőivarú állatok nemi működése nem folyamatos, hanem ciklikus, azaz a petefészekben és a nemi utakban végbemenő változások, a szabályozó hormonok szintjének alakulása állatfajonként eltérő időközönként (ciklus hossza) ismétlődnek.

Az ivari ciklus magában foglalja azokat a fizikai, hormonális változásokat, amelyek a **tüszőéréshez**, az **ovulációhoz**, a **luteinizációhoz** és a **luteolízishez** kapcsolódnak.

A nemi működés ciklikus jellegének szemmel látható jele az ivarzás (*ösztzus*) amely jellegzetes morfológiai és viselkedésszerű változásokkal jár együtt. Ekkor történik meg a petesejt leválása, az ovuláció, és ekkor (és csak ekkor) jelentkezik a párzási vágy, a párzásra való hajlandóság.

Az ivari ciklus az ivarérettség elérésével veszi kezdetét, és fajtól függően tart az öregedésig (klimaxig). Háziállataink többsége poliösztroszos, azaz egész évben egymást követik a ciklusok. Megtermékenyülés esetén a vemhesség végéig szünetel a ciklikus nemi működés. Ugyancsak szünetel a szezonálisan ivari aktivitást mutató állatokban az inaktív (szezonon kívüli) időszakban.

Az ivari ciklus, a lezajló folyamatok alapján négy szakaszra osztható. A folyamat a tüszőérés-sel veszi kezdetét, amely az épp fennálló sárgatest oldódásával egy időben indul meg (**proösztrosz**). Eredményként kialakul az érett Graaf-tüsző, amely megreped (**ovuláció**) és a petesejt a petevezetőbe kerül. Az ovulációt jellegzetes tünetek előzik meg, ez az ivarzás (**ösztrosz**). Az ovulált tüszőhelyén megindul a sárgatest fejlődése (**metösztrosz**), virágzása, majd hanyatlása (**diösztrosz**). A CL regressziójával egy időben megindul az újabb tüszőfejlődése, és a folyamat kezdődik előlről.

Az elmondottak alapján látható, a petefészek hormontermelésében, attól függően, hogy az ivari ciklus melyik szakaszában van, vagy az ösztrogén, vagy a progeszteron szintézis dominál. Ezek fogják meghatározni a női nemi szervekben végbemenő változásokat, amelyek alapvetően két szakaszra oszthatók: a **tüszőfázisra** (proösztrosz és ösztrosz) és a **sárgatestfázisra** (metösztrosz és diösztrosz) (ld. 43.ábrán).

Tüszőfázis (ösztrogén túlsúly)

A petefészekben a **tüszőérés idején** több harmadlagos tüsző fejlődik ki, amelyek közül attól függően, hogy egyet vagy többet ellő állatról van-e szó, egy vagy több jut el az ovulációig. Nő a tüsző átmérője, felszaporodik benne a tüszőfolyadék, ennek következtében nő a belső nyomása. A tüsző ösztrogén termelése fokozódik, előidézi a női nemi utakban a tüszőfázisra jellemző elváltozásokat. A petevezetőben a nyálkahártya a vérerek kitágulása és az ödémaképződés következtében megvastagszik, a tölcser ezáltal feszebbé, merevebbé válik, ráfekszik a petefészek ovulációs felületére. Fokozódik a petevezető antiperisztaltikus mozgása.

A méh nyálkahártyájában is megfigyelhető a megvastagodás, amely részben a vérbőségre és az ödémára, részben viszont a méh csöves mirigyének kiépülésére (**proliferációs fázis**) vezethető vissza. A nyálkahártya hámja többretegűvé válik. A sejtszaporulat a méh izomzatában is megfigyelhető, a simaizomsejtek számukban, méretükben is megnagyobbodnak. Egyre fokozódó és a petevezető felé irányuló méhkontrakciók jelentkeznek, amelyek az ivarzásra érik el maximumukat (**erigált méh**).

Az ivari ciklus alatt – az ivarzás időszakát kivéve – zárt a méhnyakcsatorna, ezt az izomzat erőteljesebb tónusa tartja fenn. Ivarzáskor **ösztrogén hatására kinyílik**, fala ellazul, a nyálkahártya kehelysejtjei nagy mennyiségű, savas kémhatású, mukopoliszacharidokban gazdag váladékot, **ivarzási nyálkát** termelnek.

Az **ösztrogén** proliferatív hatása a hüvely nyálkahártyájában is megmutatkozik, megindul a hámszövet megvastagodása, megnő a sejtek glikogéntartalma, aminek baktériumos erjedése következtében tejsav keletkezik, ez erősen savanyítja a hüvely pH-ját.

Az **ivarzás** jelenségét az egyre emelkedő ösztrogénszint tetőzése váltja ki. A belső változásokon túl a külső, látható változások, hogy a péraajkak duzzadtak és kipirultak (vérbőség és ödéma), a pérarésből ivarzási nyálka ürül. A viselkedésbeli változások, hogy szexuális érdeklődés lép fel a másik nem irányában, megjelenik a túrés reflex, a nőivarú állat hajlandó a pázásra.

A tüszőfázis általában 2–4 napig tart és az ovulációval végződik. Az **ovulációt** vagy tüszőrepedést a tüsző falának LH hatására bekövetkező fellazulása előzi meg.

Sárgatest fázis (progeszteron túlsúly)

A **sárgatestfázisban** az ovulált tüsző helyén kialakul a sárgatest, majd megindul annak progeszteron termelése. Ovuláció után a petevezető csillói továbbítják a méh felé a petesejtet. Sárgatestfázisban a petevezető kontrakciói megszűnnek, fala ellazul.

Progeszteron hatására a méhben megindul a kiépült mirigyek váladéktermelése (**szekréciós fázis**) és a **méhtejet** (*embriótróf*) termelik. A méh simaizomzata elernyed, nő az izomsejtek nyugalmi potenciál értéke, érzéketlenné válnak az oxitocin iránt. A zárt méhnyakcsatornát sűrű, tapadós nyálka tapasztja be. Az ovuláció után, **progeszteron** hatására megindul a hüvely visszaalakulása.

18.5. A párzás, a megtermékenyítés folyamata

A párzás

Az állatok szaporodási viselkedési formái között eltérést találunk a nemek között. Az ovulációt megelőző ivarzási tünetek tetőzésének jele a nőivarú állatoknál megjelenő **tűrés reflex**, amikor hajlandóak a pázásra. A hímivarú állat ezt próbaugrásokkal ellenőrzi, megtörténik a hímvesző merevedése. A hím felugrik a nőivarú állat hátára, elülső végtagjaival átkarolja a külső csípőszöglet előtti tájékon, majd keresőmozgásokat követően a hímveszőt bevezeti a hüvelybe. A pázás végén megtörténik az ejakuláció, és az ondósejtek bejutnak a női nemi utakba.

A pázást szociális jelzések egész sora előzi meg, a nemi reflexek kialakulásában nagy szerepük van a legkülönbözőbb érintési, látási és szaglási ingereknek. Az ellentétes nem pázási vágyának felkeltését a **feromonok** is segítik. A nőivarú állatok vizeletével, illetve hüvely váladékával ürülő szaganyagok érzékelésekor a hímek jellegzetes pofa alakulást, az ún. Flehmen-jelenséget mutatják. A hímivari feromonok a tesztoszteron, míg a nőivarúaké az ösztrogén hatására termelődnek.

Spermiumtranszport, a spermiumok érési átalakulása a női nemi utakban

A spermiumok a hüvelybe vagy a nyakcsatornába kerülve **aktív mozgással** elindulnak a petevezető irányában. Előrehaladó mozgásukat az alábbi tényezők segítik:

- a kedvezőtlen környezet (savas pH) a hüvelyben, ahonnan elkerülni igyekeznek,
- a női nemi utak antiperisztaltikája, amely ösztrogén hatására és a pázás eredményeként kiáramló oxitocin hatására fokozódik, ezt támogatja az ondó prosztaglandin tartalma is,
- az ivarzási nyálka (méhnyak-nyák) mukopoliszacharidjainak fonalas szerkezete utat készít a spermiumoknak, amelyben a pozitív rheotaxis érvényesülésével haladnak.

A spermiumok tényleges termékenyítő képességüket csak a női nemi utakban nyerik el, ahol átalakuláson, a **kapacitáción** mennek keresztül. A kapacitáció megindulásához a női nemi utakból származó impulzusokra (albuminok, glükoproteinek, a sugaras koszorú sejtjei) van szükség. Hatásukra fokozódik a spermiumok mozgása, az anyagcsere intenzívebbé válik, ezt jelzi a megnövekedett oxigénfogyasztás és emelkedett adenilcikláz-aktivitás. Az akroszoma membránjának felnyílásakor kiszabadulnak a benne lévő enzimek (akrozin, savanyú hidrolázok, hialuronidáz stb.). Ekkor válik a spermium alkalmassá a megtermékenyítésre, azaz a petesejt burkainak leoldására, a fúzióra és a penetrációra. A kapacitációhoz kb. 6 órára van szükség, a spermiumok a női nemi utakban 1–3 napig (szarvasmarhában 28–50 óra, juhban 30–48 óra, lóban 144 óra) megőrzik termékenyítő képességüket.

A termékenyülés

A kapacitáción és az akroszoma-reakción átesett ondósejtek feljutnak az ovulációkor a petevezetőbe került másodrendű oocitához, amelyet a zona pellucida és a corona radiata övez. A petesejt percekben belül eljut az ampullába, mozgásában a nyálkahártya hámrétegének csillói segítik. Itt 12, max. 24 óráig őrzik meg termékenyülő-képességüket, majd előregednek.

Az akroszomából kiszabaduló enzimek fellazítják a corona radiata sejtjei közti kapcsolatot, valamint a zona pellucida alapállományát és a spermium eléri a petesejt membránját. A hím- és a női ivarsejt membránjának fúziója után a petesejt membránjában is változások mennek végbe. A zona pellucida anyaga polimerizálódik (**zona-reakció**), kialakul egy átjárhatatlan réteg a zigóta körül (**termékenyülési membrán**), amely megakadályozza a polispermiát, azaz további spermiumok bejutását.

A megtermékenyítés 6–24 órát vesz igénybe, ez alatt befejeződik az oocita meiotikus osztódása, a polocita kiválása, a maganyagok egyesülnek, kialakul a diploid kromoszóma állományú zigóta.

Mindezek a folyamatok nagyon gyors egymás utániségben történnek, és ha bármilyen zavaró tényező lép fel, a legkülönbözőbb problémákat idézheti elő (pl. polispermia, rendellenes kromoszóma állomány kialakulása). A mesterséges termékenyítés és a természetes pároztatás időpontjának megválasztásakor is fontos tudnunk azt, hogy mikorra várható az ovuláció. Tudjuk, hogy az ondósejtek tovább életképesek, idő szükséges a kapacitációhoz, ugyanakkor a petesejt rövidebb idő alatt elveszíti termékenyülőképességét. Ezért kedvező az, ha kapacitált ondósejtek már az ampullában várják az ovulálódó petesejtet.

18.6. A vemhesség élettana

18.6.1. A blasztogenezis és az embriogenezis

A megtermékenyülés pillanatában kialakuló zigótából megindul az új egyed fejlődésének kezdeti, méhen belüli szakasza, amely három periódusra osztható.

1. A **blasztogenezis** szakasza: a zigóta osztódása, a barázdálódás,
2. Az **embriogenezis** szakasza: a differenciálódás, a szervek fejlődésének (organogenezis) folyamata,
3. A **magzati fejlődés** szakasza.

A blasztogenezis

A zigóta megindul az ampullából a méh felé és közben elindul az osztódása, a barázdálódás. Az első osztódással két blastomera keletkezik, majd a továbbiakkal 4, 8, 16 és 32 sejt alak jön létre. Az osztódás a zona pellucidán belül megy végbe, a csíra méretében nem növekedhet, így egyre kisebb sejtek keletkeznek, mígnem kialakul a kerek, kívülről enyhén lebenyezettnek látszó **szedericsíra** (*morula*). A további fejlődés és osztódás alatt a belső sejtek eltávolodnak egymástól, üreg (*blastocoel*) keletkezik a csíra belsejében és kialakul a **hólyagsíra** (*blastula* vagy *blastocysta*). Pontosan még nem definiált tényezők hatására megindul a zona pellucida feltöredezése, megindul a csíra növekedése. A külső és a belső sejtek osztódásának üteme eltérő lesz, a külső sejtsorok szinte körülövik a centrális sejteket. Ez utóbbiakból alakul ki az **embriócsomó**, míg a külső rétegből a magzatburkok fejlődése indul majd meg. A denudálódott (lemeztelenedett) külsősejtsor **trofoblaszt** alakul. A csíra a megtermékenyítéstől számítva 3–4 (ló: 5–7) napon belül lejut a méhbe. A tápláléka kezdetben a citoplazmában lévő tartalék tápanyag, a szik, majd a méh mirigyei által termelt méhtej, amelynek anyagait a trofoblaszt sejtek veszik fel és alakítják át (**histiotroph táplálkozás**).

A méhtej sejteket (hámsejtek, leukocyták, vörösvérsejtek), fehérjét, zsírokat, szénhidrátokat és ásványi anyagokat tartalmaz. Ezeket részben a méh mirigyeinek hámsejtjei maguk termelik, részben pedig a vérből szűrik ki.

A trofoblaszt sejtek jelzéseket adnak le a méh nyálkahártyája felé, hogy a méhben csíra tartózkodik. Ez a jel pontosan még nem ismert, nevezik trofoblasztinnak, újabban aktív interferont sikerült azonosítani, mások a trofoblasztsejtek ösztrogén, ösztradiol termelését tekintik jelnek.

Ezek gátolják a méh PGF_{2α} termelésének megindulását, azaz védik a CL-t a luteolysistól. Ez a vemhesség fennmaradásának feltétele. A PGF_{2α} termelése az ovuláció utáni 14–17. napon indul meg, erre az időre tehát a csírának el kell jutnia a méhbe.

Körülbelül ez az az idő, amikor a blastocysta növekedése miatt a trofoblaszt sejtek elérik a méh nyálkahártyájának felületét és megindul a **megtapadás (implantáció)** és/vagy **beágyazódás (nidatio)**. A folyamat kisállatokban 1–2 hétig, lóban, sertésben kb. 1 hónapig tart.

Vadon élőállatokban (pl. őz) figyelhető meg a **késleltetett implantáció** jelensége, amely a környezeti viszonyokhoz való alkalmazkodás jeleként, az ellés időpontját az optimális évszakra tolja ki. Az ősszel megtermékenyült petesejt a méhben nyugvó állapotban áttelel. A beágyazódás és a további fejlődés tavasszal indul meg.

Az embriogenezis

A hólyagcsíra a megnyúlás (*elongáció*), a növekedés időszakában egyik oldalán betüremkedik és kialakul belőle a következő fejlődési stádium, a **bélcsíra (gastrula)**. Ekkor indul meg a sejtek és a szövetek differenciálódása. Eddig az osztódó sejtek mindegyike **totipotens** sejt, azaz belőle a teljes egyed létrehozható. A differenciálódás megindulásával a sejtek elkötelezik magukat, totipotenciájuk beszűkül és **pluri-** vagy **unipotens** sejtekké válnak. A differenciálódás hátterében az azonos genomhoz tartozó más-más gének kifejeződésre jutása áll.

A gastrulatio során az embriócsomóban kialakulnak a **csíralemezek** is, a sejtek belső rétegéből az **endoderma**, a külsőből az **ectoderma**, a kettő között pedig a **mesoderma**, valamint a belőle differenciálódó **mesenchyma**. Ezekből indul meg a szöveti differenciálódás és a szervek kialakulása (*organogenesis*). Az ectodermából fejlődik ki a bőr és az egész idegrendszer, az endodermából a bélcsatorna és néhány zsigeri szerv, a mesodermából pedig a szervek nagyobb része. A szervek fejlődésekor először szervtelepek alakulnak ki és ezeken belül a szervek fejlődésével párhuzamosan folyik a szöveti differenciálódás. Az embrió kezd az állati testhez hasonló formát ölteni.

A csíralemezek kialakulásával egy időben a köldöktájékról kifejlődnek a sziktömlő és a magzatburkok. A **sziktömlő** kicsi, és kialakulása után regresszív átalakuláson megy át, hiszen emlősállatokban a kevés szik miatt nincs jelentősége az embrió táplálásában. A kialakuló szikvérkeringés azonban előkészíti a magzati vérkeringést.

A **magzatburkok** közül elsőként a **magzating (amnion)** fejlődik ki, a fogamzás utáni 13–16. nap körül. Teljesen körülveszi a magzatot, benne folyadék, a magzatvíz található, ebben úszik a magzat. A magzatvizet az amnionhám termeli, kezdetben víztiszta, majd a levált hámsejtektől és a magzatszőrtől zavarossá válik. Védi a magzat testét a kiszáradástól és a mechanikai hatásoktól. A magzat ekkor már végez nyelőmozgásokat és így a magzatvíz egy részét lenyeli és megemészt. Az emésztés végterméke a vastagbélben összesűrűsödött **magzatszurok (meconium)**. A magzatra kívülről egy sűrű, kenőcsös anyag tapad, ez a **magzatmáz (vernix caseosa)**. A másik magzatburok, a **húgytömlő (allantois)** szintén a köldöktájékról fejlődik, de nem növi körül a magzatot, hanem egy tömlőt alkot, amelyben a magzat vizelete (álmagzatvíz) gyűlik össze.

A külsőburok a **savósburok**, amely dúsan erezetté válik, külsőfelületén pedig bolyhok alakulnak ki, ez az **irhahártya (chorion)**. A chorion kisebb-nagyobb területeken összenő az alatta húzódó allantoissal (*allantoichorion*). A magzatburkok a **köldökzsinór (funiculus umbilicalis)** útján függenek össze a magzattal.

A köldökzsinór összekapcsolja a magzatot a kialakuló méhlepénnyel, s ennek révén az anyai szervezettel is. Egy csavart képlet, amelyben az embrionális kötőszövetbe ágyazottan halad a **húgyinda (urachus)**, amely a magzati vizeletet szállítja a húgytömlőbe, valamint a **köldökartériák** és a **köldökvénák**.

A külső magzatburok kialakulásával egy időben az anyai és magzati kapcsolódás a legszorosabbá válik, és kialakul a **méhlepény (placenta)**. Erre az időszakra befejeződik az organogenezis, kialakulnak a szervrendszerek, az embrióban felismerhető az állati testnek szinte minden részlete.

Ez a megtermékenyítést követően lóban és szarvasmarhában a 30–35., sertésben pedig a 10–14. napra megy végbe.

18.6.2. A magzati fejlődés, a placenta szerkezete, típusai, működése

A méhlepény kialakulásával megindul a méhen belüli élet leghosszabb szakasza. A külső magzatburok bolyhjai (**magzati placenta**) benyomulnak a méh nyálkahártyájának mélyedéseibe, kriptáiba (**anyai placenta**) és kialakul a **foetomaternalis kapcsolódás**, a placenta, amely összeköti egymással az anyai és a magzati szervezetet.

A placenta szöveti szerkezete. Placentatípusok

Attól függően, hogy milyen szoros kapcsolat alakul ki az anyai és a magzati placenta között, vagyis hogy a chorionbolyhok milyen mélyen nyomulnak be a méh nyálkahártyájának rétegeibe, a háziállataink placentája eltérő szöveti szerkezetű.

Eredendően mind az anyai, mind pedig a magzati placenta három-három szöveti rétegből épül fel. Ha a chorionbolyhok a méh nyálkahártyájának hámrétegéhez kapcsolódnak, a leglazább jellegű kapcsolódás jön létre, ez a **hámhoz kapcsolódó** (*epitheliochorialis*) placenta (ló, szarvasmarha, sertés).

Ha a bolyhok áttörve a nyálkahártya hámrétegén, az alatta lévő kötőszövetbe benyomulnak, a kötőszövethez kapcsolódó (*syndesmochorialis*) placenta alakul ki (kiskérődzők). Lényegesen szorosabb kapcsolódási formát jelent az **érbelhámhoz** (*endotheliochorialis*) **kapcsolódó** (húsevők) és a **vérbemerülő** (*haemochorialis*) placenta (főemlősök). A *haemoendothelialis* placentánál a chorionbolyhok szöveti szerkezete is redukálódik, az anyai és a magzati vérkeringést mindössze egy endothel sejtsor választja el egymástól (patkány, tengerimalac).

A placenta szöveti szerkezete, azaz hogy milyen szoros a kapcsolódás, meghatározza azt, hogy ellés során a magzati placenta leválása milyen mértékű sérülést okoz a méh nyálkahártyájában. A laza kapcsolódás nem okoz károsodást míg a szorosabb kapcsolódás jelentősebb vérzéssel, szöveti roncsolódással jár.).

Lóban és sertésben a chorion bolyhjai egyenletesen borítják a placenta magzati részét, más fajokban viszont a placenta egyes részei simák maradnak. Kérődzőkben a bolyhok csoportosulnak és cotyledonnak nevezett képleteket alkotnak. Velük szemben a méh nyálkahártyája is megvastagodik, ezeket carunculáknak nevezzük. A caruncula és a cotyledon együttesen a méhpogácsát (placenta) alkotja. Húsevőkben a placenta bolyhos része övszerűen veszi körül a magzatot, emberben és rágcsálókban pedig egy korongszerű, megvastagodott részt találunk.

A placenta működése

Bár a placenta szerkezete és formája állatfajonként jelentős eltéréseket mutat, feladata közös: **mechanikai védelmet** nyújt a magzatnak, anyagokat **transzportál** az anyai és a magzati vér között, bizonyos anyagokat **szintetizál** vagy **átalakít** és **barriert** képez, amellyel védelmet nyújt a legkülönbözőbb hatásokkal (vírusok, baktériumok, toxinok) szemben.

Az anyai és a magzati placenta vérellátása egymástól elkülönül, az anyai és a magzati vér sosem keveredik egymással, de köztük anyagátáramlás történik. A magzati vérkeringés a köldökzsinórban futó köldökartéria és köldökvénák útján tart kapcsolatot a placentával. Az anyai placenta vérellátását a méhartéria végzi.

A placenta szöveti szerkezete nagymértékben meghatározza annak **transzport folyamatait**, azt, hogy milyen anyagok jutnak át a placentán.

A placentán, mint magzati tüdőn keresztül megy végbe a gázcsere, a CO₂-nak és az O₂-nek diffúzióval történő kicserélődése.

A magzati vért a szív a köldökartérián keresztül pumpálja a placentába, ott a vér oxigént és tápanyagokat vesz fel, CO₂-t ad le, majd a vért a köldökvénák szállítják vissza a magzati keringésbe. Az **elektrolitok** egy része, a **hormonok**, a **vitaminok** és a **víz** szintén diffúzióval jutnak át, míg az **aminosavak**, a **zsírsavak**, a **glükóz**, a **fruktóz** és az **ásványi anyagok** többségének átjutásához aktív transzport szükséges. A magzat a fejlődéséhez szükséges anyagok nagy részét az anyai szervezettől, az anyai vérkeringésből vonja el (*haemotróf táplálkozás*), bár az epitheliochorialis típusú placenta esetében továbbra is jelentősége van a histiotróf táplálkozásnak.

Bizonyos anyagokkal szemben a magzat erősebb affinitást mutat az anyai szervezethez képest. Így pl. a magzati vérben az intenzív csontképzés miatt 0,25–0,90 mmol/l-rel magasabb a Ca és a P szintje. Hasonló tendenciát figyeltek meg az A-, az E-és bizonyos B-vitaminok esetében is. Lényegesen nagyobb a magzati hemoglobin affinitása az oxigén irányában. Általánosságban elmondható, hogy a magzati szervezet, annak rendkívül intenzív fejlődése, előnyben részesül az anyával szemben, akár az anyai szervezet rovására is.

Miután a házi patásállataink placentáján nagy molekulájú anyagok nem jutnak át, a magzat minimális ellenanyagszinttel születik meg. A passzív immunitást, az immunoglobulinok többségét a megszületés után a föcstejjel veszi fel.

A placenta **szintetizálni** és **tárolni** is képes bizonyos anyagokat: fruktózt, glikogént, zsírt, vitaminokat.

A placenta **barrier** is, meggátolja bizonyos baktériumok (pl. Brucella, Listeria, Mycobacterium), vírusok és paraziták átjutását.

A magzati-anyai (foetomaternalis) egység, mint endokrin szerv is működik. A placenta képes átvenni vagy kiegészíteni a CL **progeszteron** termelését. A placenta másik szteroid hormona az **ösztrogén**, amely azonban csak az ellést megelőzően kerül túlsúlyba. Vemhes kanca placentájának hormona a **PMSG**. A **placentáris laktogén** (PL) komplexet kérődzők placentájából sikerült kimutatni, az ellés előtti időszakig hat a tejmirigy növekedésére.

18.6.3. A vemhesség hormonális háttere

A méh a vemhesség alatt olyan a magzat számára, mint egy inkubátor. Optimális hőmérsékletet, nedvességtartalmat, tápanyagokat biztosít a magzat fejlődéséhez, letompítja a külvilág ingereit, védi a káros hatásoktól. Ezeket a kedvező körülményeket a **progeszteron** teremti meg: zárt nyakcsatorna, érzéketlen, petyhüdt, elernyedtt méhizomzat, viszonylag inaktív petefészek.

A vemhesség fenntartásához minden fajban progeszteron szükséges. A progeszteront a kezdeti időszakban kizárólag a sárgatest termeli. A ciklusos CL vemhességi sárgatestté való alakulásához az szükséges, hogy a méh a kritikus 14–17. nap körüli időre már ne legyen üres, a csíra lejusson a méhbe, ne termelődjön PGF₂^{alfa}.

Az egyet ellő állatokban egy, a többet ellőkben több tüsző ovulál. Annyi sárgatest alakul ki, ahány tüszőovulált, és annyi marad fenn vemhességi CL-ként, ahány csíra beágyazódott.

Az állatok többségében a vemhesség második felétől a CL hormontermelését kiegészíti a placenta. Élettani körülmények között a CL fennmarad a vemhesség végéig és csak az ellést megelőző hormonális változások indítják meg oldódását. Lóban a PMSG hatására folytatódik a petefészekben a tüszőérés, és az ovuláció nélkül kialakuló járulékos CL-k is hozzájárulnak a progeszteron-szint fenntartásához.

A vemhesség alatti hormonális hatások befolyással vannak az állati szervezet egészére, az anyagcserére is. Főleg a vemhesség végére nő a víz, az ásványianyagok és a különböző táplálóanyagoknak a visszatartása.

18.6.4. Hormonális változások a vemhesség végén

A vemhesség utolsó negyedében az anyai szervezetben egyre **emelkedő ösztrogénszint** figyelhető meg. Mindazok a változások, amelyek az anyai szervezetben az ellést megelőzően és alatt lezajlanak, ösztrogén hatására alakulnak ki. Az ellés megindításának és az anyai ösztrogénszint emelkedésének hátterében a magzati hipotalamusz aktiválódása áll. Azaz, a magzattól származik az első impulzus, „a magzat akar megszületni”, ún. „magzati stressz” állapot alakul ki.

Pontosan nem ismert ingerek hatására a **magzati hipotalamuszból** CRF kiáramlás indul meg, ez aktiválja az **adenohipofízist**, ahonnan ACTH elválasztás indul meg. A magzati **mellékvesekéregben** szintetizálódó **kortizol** hat a magzatban, mégpedig a tüdőalveolusok belső, bélelő foszfolipid rétegének kialakulására. Ez segíti megszületés után az első légvételnél az alveolusok telítődését. A glükokortikoidok hatására megindul némi glükogénraktár kiépülése is.

A magzati kortikoszteroidszint-növekedés eredményeként **emelkedik a placenta ösztrogéntermelése**, ezzel párhuzamosan csökken az anyai szervezetben a progeszteronszint. Azaz, az eddig domináló progeszteron túlsúly megszűnik. Az emelkedő ösztrogénszint pedig az alábbi, az ellésre felkészítő változásokat idézi elő:

- a nemi utakban **vérbőség, ödéma** lép fel, a hüvelyben váladéktermelés indul meg,
- **prostaglandin-termelést** indukál, amely megindítja a luteolysist, illetve fokozza a nemi utak simaizomzatának összehúzódnását,
- a méh simaizomsejtjei proliferatív hatásra megnagyobbodnak, számuk megnő, **kiépülnek a méh oxitocin-kötőreceptorai**,
- **relaxin-termelést** indít meg, amely megkezdí a nemi utak kötőszöveti állományának (medencei álizület, nyakcsatorna, méhszalagok) fellazítását, lazul a kapcsolat az anyai és a magzati placenta között is,
- gátolja a Prolaktin Inhibiting Factor-t (PIF), a kiáramló **prolaktin** pedig megindítja a tejtermelést.

18.6.5. Az ellés folyamata

Az ellés az az élettani folyamat, amelynek során a magzat, a magzatburokkal együtt a világra jön. Az ellésre, az ezzel együtt járó fizikai, idegi és hormonális változásokra való felkészülés már a vemhesség utolsó szakaszában megkezdődik.

Az ellés folyamata négy szakaszra osztható.

- a. Az **előkészítés időszaka**: Az ellés közeledtét jól látható külső változások jelzik: a péra megduzzad, kipirul, a medencei lágy szövetek fellazulása miatt besüpped a fartő, a hüvelyből kevés váladék ürül, a tejmirigyek (tőgy) megduzzadnak és közvetlenül ellés előtt megindul a tejtermelés.

A hormonszintek változásának köszönhetően a lágy szülőút rendkívül tágulékonyá válik. Az állat nyugtalanul viselkedik, csökken a testhőmérséklete.

- b. A **megnyílási időszak** lényege a lágy szülőútnak (a nyakcsatorna, a hüvely és a péra) a megnyílása, azaz a nyakcsatorna és a méhszáj kitágulása, amit az ún. előkészítő fájások, méhkontrakciók kísérnek.

A tágitásban a magzatburokok segítenek, a magzat és burkai, a bennük lévő folyadékkal a kissé nyitott méhszájon át benyomulnak a nyakcsatornába és így tágitják azt. Az allantois (**vízhólyag**) halad elől. Ez megreped, és az álmagzatvíz kimossa és nedvesen tartja a szülőutat. Az amnionban már érezhető a magzat végtagja (**lábhólyag**), megrepedéskor a nyúlós, síkos valódi magzatvíz ürül.

- c. A **kitolási** szakasz akkor indul meg, amikor a magzat beigazodik a medencei szülőútba. Feszítőhatására a mechanoreceptorok izgalmának eredményeként **oxitocin** áramlik ki a neurohipofízisből és megindulnak az erős méhösszehúzódások, amelyet a hasprés segít. A kitolási szakasz időtartama állatfajonként eltérő hosszúságú, kanca esetében alig fél óra, míg a kedvezőtlenebb medencealakulású kérődzők esetén 2–6 óráig is eltart, amíg a magzat a világra jön.
- d. Az ellés **utófázisában** a méhkontrakciók enyhébben ugyan, de folytatódnak, eredményüként patás állatokban a magzati placenta leválik a méh nyálkahártyájáról és kanca esetében 1/2, koca 1, tehén esetében pedig 2–8 óra múlva kiürül. Rágcsálóban és húsevőben a magzat a burkokkal együtt születik meg.

Az ellés befejeztével megindul a méh és a szülőutak regenerációs visszaalakulása, az **involúció**. Ebben az időszakban regresszív és progresszív folyamatok zajlanak egy időben, amelyek kimenetele meghatározza az újravemhesülés idejét, sikerességét.

A méh izomzata leépül, csökken a nyálkahártya vérellátása, a leváló hámsejtek, szövetdarabok váladék (lochia) formájában kiürülnek. A méh nyálkahártyájának tisztulása, regenerálódása után zárul a nyakcsatorna, megszűnik a nemi utak bővérősége, ödémája.

A fokozatosan aktiválódó hipotalamusz-hipofízis-gonád tengely működésekor új tüszőérés indul meg a petefészekben és állatfajonként eltérő idő elteltével új ciklus indul be. Az elléstől az elsőovulációval együtt járó ivarzásig eltelt idő a **puerperium** időszaka.

19. A TEJMRIGY FELÉPÍTÉSE, A TEJTERMELÉS ÉLETTANI ALAPJAI

19.1. A tejmirigy felépítése

A **tejmirigy** (*glandula lactifera, mamma, mastos*) a legnagyobb bőrmirigy. Módosult verejtékmirigy, amelynek váladéka a tej (*lac*), elsősorban az újszülött táplálására szolgál. A tejmirigyet kérődzőkben **tőgynek** (*uber*), ló, húsevők és a sertés fajban **emlőnek** (*mamma*) nevezzük.

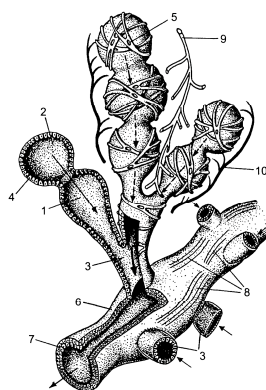
Az emlősállatok tejmirigyét vékony, ráncoltató, finoman szőrözött bőr fedi. A bőr a bimbókon vastagabb, ráncosabb és csupasz. A bőr alatti kötőszövet laza szerkezetű, benne zsír nem rakódik le. A tőgyben viszont bőven van zsírszövet. A subcutis alatt a **felületes pólya** található, amelyben nagyobb vénák és nyirokcsomók helyeződnek. Ün. interfascialis kötőszövet választja el a **mély pólyától**, amely a törzs mély pólyájának, növényevőkben a rugalmas rostokban gazdag, sárga haspólyának ide térő részlete. A törzsről a kétoldali tejmirigy (tőgyfél) közé nyomulva, lóban és kérődzőkben a **tejmirigy függesztőszalagját**, amely a kétoldali mirigyfelet sövényként határolja el. A mély pólyán belül a tejmirigy kötőszöveti tokja található, amely az egyes mirigytesteket (tőgynegyedeket) külön-külön befoglalja, elválasztja egymástól. A tokból a parenchymába nyomuló kötőszöveti sövények képezik a mirigy interstitiumát (stromáját), amelyben erek és idegek futnak. Az interstitium apró lebenyeket különít el a tejmirigy állományában.

A legfontosabb tejtermelő állatfajunk, a szarvasmarha tőgye a lágyéktájon, a combok között az utóhason, a medián sík két oldalán fejlődött ki, vagyis hasi-lágyéktáji elhelyeződésű. Mindkét oldalon 2–2 önálló mirigytest, ennek megfelelően tőgynegyed, továbbá jobb és bal oldali tőgyfél található. A hátulsó tőgynegyedek fejlettebbek az elülsőknél. A tejmirigy és morfológiai részeinek fejlettsége konstitucionális, tartási, takarmányozási tényezőktől, sőt, még fejési technológiától, továbbá a nemi ciklustól is függ.

A kiskérődzőkben és a lovon csak a lágyéki tejmirigyek fejlődtek ki. Ezek látszólag egységes (összeolvadt) szervek, a tehén és a kanca tejmirigyében ugyanis mindkét oldalon két-két, egymástól független mirigytest található. Az elülsők a hasi, a hátulsók a lágyéki tőgynegyedek. A húsevők és a sertés tejmirigyei több önálló mirigytestből állnak. Erre utal a tejmirigy bimbóin lévő, a bimbócsatornába vezetőnyílások eltérő száma is. A tehén tejmirigye (tőgy); négy önálló mirigytestből, tőgynegyedből áll; a négy tőgynegyed négy tőgybimbójának a végén egy-egy bimbócsatorna nyílik. A kanca tejmirigye (*mamma*) ugyan négy mirigytestből áll, azonban bilaterálisan lévő két közös csecsbimbóban lévő, két bimbócsatornába nyílik.

A többi faj esetében, pl. a juhban, a két tőgybimbón egy-egy bimbócsatorna helyeződik, a juhok tőgye tehát két mirigytestből áll. A koca csecsbimbóin három, a húsevőkén 10–12, sőt ennél is több bimbócsatorna található, amelyek mindegyike önálló mirigytestből ered.

A tejmirigyek két főrészt különböztetjük meg: a mirigy testét és a bimbókat. A **mirigytest** kötőszövetbe ágyazott mirigyszövet, amely a tejmirigy parenchymáját képezi. Ez a működő állomány termeli a tejet. A tőgy mirigyei **csöves-bogyós mirigyek**. A mirigyvégkamrák falát az **alaphártyán** egy rétegben helyeződő *apokrin* típusú mirigyhámsejtek alkotják.



44. ábra: A mirigyvégkamra szerkezete (Forrás: Húsvéth, 2000)
 1. alveolus, 2-3. kivezető járatok, 4. mirigyhámsejtek, 5. kosársejtek (myoepithel sejtek),
 6. tejvezeték, 7. a tejvezeték hámja, 8. simaizom kötegek, 9. artéria, 10. véna.

Az egyes mirigyvégkamrákat sűrű kapillárishálózattal átszőtt kötőszövet fűzi egybe. A mirigyvégkamrákat a tejutakkal együtt összehúzódnásra képes, ún. **myoepithel sejtek** (kosár-, basalis sejtek) is körülfonják (44.ábra). A mirigyvégkamráktól finom csövecskék indulnak, amelyek nagyobb tejutakká egyesülnek; ezek a tejmedencébe szájadzanak. A tejmedence részben a mirigy testében, részben a bimbóban helyeződik.

A kettő határán szűkületet képez sugaras redőformájában a Fürstenberg-féle vénagyűrű, amely megakadályozza a tej spontán ürülését.

A tejmirigy **bimbója** egyes fajokban hengeres, másokban lapított bázisán szélesebb, hegyén tompa csúcsban végződik. Hossza fajonként változó. Bőre vastagabb, szőrtelen és ráncosabb, mint a tejmirigy testén lévőé. A bimbóban **bimbócsatorna** található, amely a bimbó hegyén nyílik. Számuk a mirigytestek számától függ, fajonként változó. A bimbócsatorna falában a simaizomelemek záróizommá rendeződtek.

A tőgy erei és idegei

A tőgy artériája, a külső szemérem artéria, a lágyékcsatornán át fut a tőgyhöz. Az ér közben a hasfal és a tőgy között két ágra, (elülső és hátulsó tőgyartéria) oszlik. A vénák párhuzamosan haladnak az artériákkal. A vénás vér a tőgyből három úton távozik; egyfelől a külső szeméremvéna, másfelől a tejér és kisebb mértékben a belső szeméremvéna szállítja el. A tejér a has alján, a bőr alatt halad előre, majd a lapátosporc és a 8. borda közti magasságban lévő hasfali nyíláson, mint tejtányér vagy tejcsésze hatol át a hasfalon.

A tőgyből tág nyirokerek vezetnek a **tőgy feletti nyirokcsomókba**, amelyek a hátulsó negyedek alapjánál találhatóak. A felszíni nyirokerek, a vénákhoz hasonlóan, telt állapotban a bőr felületén jól láthatóak.

A tőgyet az ágyéki idegek ventralis ágaiból adódó ágyéki fonat első három idege, a **csípőalhasi ideg**, a **csípőlágyéki ideg** és a **külső ondóideg** idegzi be.

A tőgybimbó igen dús érző idegvégződésekből, amelyek nyomás-, hideg-, meleg- és fájdalomérző receptorok.

19.2. A tejmirigy fejlődése

A tejmirigy ectodermális eredetű szerv. Az embrióban az élet korai szakaszában kétoldalt ventralis helyzetűben, paramedialis irányban alakulnak ki a **Schultze-féle** tejlécek formájában. A tejlécen a leendő bimbók számának megfelelő helyeken intenzíven sarjadnak a sejtek. A folyamat során tejpontok, majd tejdombok jelennek meg.

A tejmirigy mindkét nemben azonos fejlődési utat tesz meg a nemi érés folyamán, azonban a nemi hormonok hatására csak a nőivarúakban fejlődik ki tejtermelésre alkalmas szervvé. Az ivarérettség eléréséig a tejmirigy nőivarú állatokban is fejletlen.

Az ivarzással kapcsolatos idegi-hormonális tényezők a tejmirigyek strukturális fejlődését mozdtítják elő. A tejmirigy szöveti állománya az ivari ciklus szakaszainak megfelelően változásokon megy át. Az oestrus idején az agykéregből és a hipotalamuszból érkező ingerekre a hipofízis elülsőlebenyében termelődő FSH megindítja a tüsző **ösztrogén** hormonjainak képződését. A folyamat a tejmirigy stromájára, ürrendszerére fejlesztő hatású. A ciklus második szakaszában az LH termelése válik döntővé. A sárgatest **progeszteronjának** hatása következtében a tejmirigy alveolaris rendszere (parenchyma) kezd erőteljesen fejlődni.

A vemhesség idején a tejmirigyek szerkezeti fejlődésében újabb szakasz indul. Ilyenkor a corpus luteum progeszteron hormonja, valamint a placenta által termelt szexuálhormonok szekréciója erőteljes és a hormonok hatására alakul ki a tejmirigy végleges struktúrája. A tejmirigy a vemhesség idején éri el teljesen kifejlett formáját és fejlődése tulajdonképpen csak az ellés után a 4–7. napon, a főcstej (*colostrum*) termelésének a végén fejeződik be. A tejmirigy strukturális fejlődését **mammogenezisnek** nevezzük.

19.3. A tejmirigy működése

A tejelválasztás (*tejszekréció*) közvetlenül az ellés után indul meg, intenzíven viszont csak az ellés után tapasztalható. Ez a tejképződés (*laktogenezis*) időszaka.

A tejtermelési időszakban (*laktáció*) a folyamatos tejbeáramlást, a tejprodukción fenntartó tényezőt *galactopoesis* néven foglaljuk össze. A tejmirigy alveolusainak hámsejtjei bonyolult hormonális és idegi folyamatok összerendezettsége következményeként kezdik meg a tejelválasztást.

A tejelválasztás szabályozása

A tejtermelés megindításában és annak fenntartásában hormonális hatások játszanak szerepet, és ebben több hormon vesz részt; nem lehet a folyamatokat egyetlen vagy egy-két hormon működésére szűkíteni. A hormonok között van sajátos „tejképző hormon”, a legtöbb azonban a laktáción kívüli egyéb folyamatokban is részt vesz.

Tehénben a mammogenezis sajátos hormonja a **choriomammotrop hormon** (PL = placentaris laktogén), a laktogenezis folyamatának kulcshormonja a **prolaktin** (LtH = luteotrop, vagy LTH = laktotrop hormon), a galactopoesisé pedig a (nem sajátosan tejképző) **szomatotrop hormon** (STH).

A choriomammotrop hormon a vemhesség második felében a chorionban képződik; hatására fokozódik a tejmirigy-hámsejtek aminosav felvétele, a fehérjeszintézis. A sejtek így válnak alkalmassá az osztódásra. A tömeges osztódás előidézője azonban a mammogenezis időszakában az **ösztradiol**, amelynek mennyisége egy-két héttel az ellés előtt gyorsan megnövekszik, és ennek hatására fokozódik a tejmirigy sejtjeinek osztódása.

A tejtermelés megindulását és folyamatosságát a hipofízishormonok közül elsősorban a **prolaktin** biztosítja. A hipofízis elülső lebenyében termelődő prolaktin hatékony koncentrációban kerül a tejtermelő állat vérébe, és nemcsak megindítja, hanem folyamatosan fenn is tartja a tejelválasztást. E hormon hatására a tejmirigy szekréciós sejtjei megkapják azokat a szervező molekulákat, amelyek a kémiai szintézist lehetővé teszik.

A megfelelő endokrin működés érdekében fontos az ösztrogének termelődésének megindulása az ellés után és megfelelő koncentrációjának fenntartása azt követően a vérplazmában. A folyamatokhoz hozzájárul mind a pajzsmirigy, mind pedig a mellékvesekéreg hormontermelése is.

Galactopoesisről, azaz a folyamatos, hosszan tartó tejszekrécióról csak akkor beszélhetünk, ha a laktáció nem szűnik meg az utód elválasztása után, hanem háromszor-ötször annyi ideig is eltart, mint a fajra jellemző szoptatási idő. Az ilyen huzamos tejszekréció természetes feltétele, hogy a tőgy parenchymája időről időre megújuljon. Erről monogasztrikusokban a **prolaktin**, kérődzőkben, főként a szarvasmarhában és a kecskében a **szomatotrop hormon (STH)** gondoskodik. A rendszeres fejés (szopás) következtében megnövekszik a tőgy parenchymájának STH-felvételi kapacitása.

A tej a két fejés közötti időszakban folyamatosan képződik. A tejmirigy alveolusokban felgyülemelő tej hatására megnövekszik az intraalveolaris nyomás, amely ha eléri az alveolusokat körülvevő erekben uralkodó vérnyomást (5,3 kP), időlegesen leáll a tejelválasztás. Fejéskor és szopáskor kiürül a tejmirigy ürrendszere, csökken az intraalveolaris nyomás, majd újra indul a tejelválasztás. A tejmirigy alveolusokban tehát periodikusossá válik a nyomásingadozás, ami ingerlően hat a tőgy parenchymájában lévő idegvégződésekre (*interoceptorok*). A tőgy bőrében, különösen a tőgybimbókat borító bőrben gazdagon helyeződő idegvégződések (*exteroceptorok*) – mint érző idegvégződések – a taktilis ingerek hatására ingerületi állapotba kerülnek, és ezek az ingerületek a felszálló (*érző*) pályákon a központi idegrendszerbe jutva fejtik ki hatásukat. Ilyen többek között a prolaktin, valamint az oxitocin termelődésére kifejtett hatás. A tejmirigy szekréciós működésének szabályozásához elsősorban a vazomotoros beidegzés járul hozzá, miután tisztán szekréciós rostokat nem mutattak ki a tejmirigyben.

A tejleadás szabályozása

A tejelválasztás, vagyis a tej összetevő anyagainak a képződése (szekréció) szigorúan elkülönül a *tejbelövellés*, a tejleadás és kiürítés mechanizmusától. Ez utóbbi folyamat (*ejekció*) további neurohormonális szabályozás függvénye. A két jelenség elkülönítése fontos, mert a tejmirigy tároló, raktározó típusú szerv annak ellenére, hogy a tejelválasztás folyamatos.

Az ejekció mechanizmusának hormonális magyarázata szerint a fejési és szopási ingerek olyan ingerületeket indítanak el, amelyek a hipotalamuszon keresztül a neurohipofízisbe kerülve megindítják, majd fokozzák az **oxitocin** felszabadulását. Az oxitocin a tejmirigy myoepithel vagyis kosársejtjeit összehúzódnásra készíti, aminek hatására a tej bekerül a mirigy ür- és csatornarendszerébe. A következő fázisban pedig a tej kiürítése következhet. A tej kiürüléséhez a tőgy ereinek vérbősége, a tőgy duzzadása elengedhetetlen. A korábban említett ingerekre, reflexsorozat eredményeként 30 sec alatt 4,6 kP-ra nő a tejnyomás a tejmedencében. Fejés közben gyenge szimpatikotónia jut érvényre.

Amennyiben azonban gátló inger (kellemetlen hatás) éri az állatot (ijedség, idegen fejő, új gép, kutya ugatása stb.), jelentős mennyiségű **adrenalin** szabadul fel, amelynek hatására a tőgy erei szűkülnek, a mirigy elpetyhüdik, azt nem lehet kifejni. Ezt az állapotot nevezzük „tejvisszatartásnak”. A kiváltó hatás megszűnése után csak akkor indul meg újra az ejekció, ha még elegendő mennyiségű oxitocin van a vérben.

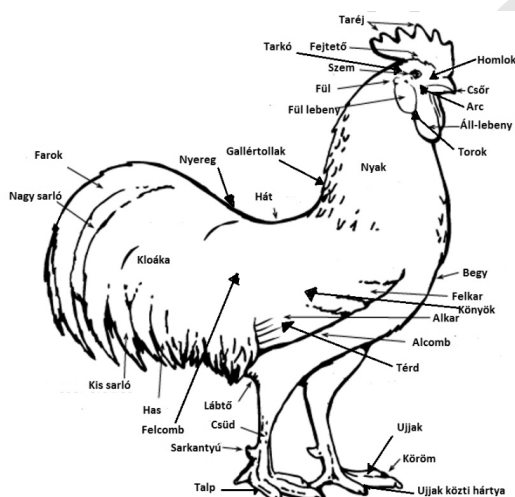
20. A BAROMFI SZERVEZETÉNEK JELLEGZETESSÉGE

20.1. A baromfi testrészei, a csontvázrendszer jellegzetességei

A baromfi testrészei:

1. fej (caput)
2. nyak (collum)
3. törzs (truncus)
4. farok (cauda)
5. elülső végtag vagy szárny (ala)
6. hátulsó végtag vagy láb (pes)

A baromfi főbb testtájai a 45. ábrán láthatók.



45. ábra: A baromfi testtájai (Forrás: Sváb, I2)

A csontvázrendszer: a törzs a végtagok és a fej csontjai

1. A törzs csontjai

1.1. A csigolyák

A gerincoszlop csontjainak száma több, mint az emlősökben (kb.40-50 db, emlősben:30-50 db). A hátcsigolyák egységes csonttá olvadtak össze, az ágyék-keresztcsigolyák szintén összecsontosodtak.

1.2. A bordák

A madarak bordáink jellegzetessége a testből caudálisan kinyúló kampónyúlvány, melyek egymáshoz kapcsolódva szilárd mellkast képeznek, valamint az, hogy nemcsak az utolsó, de az első bordapárok is lengőbordák.

1.3. A mellcsont (vagy szegycsont)

A madarak egyik legjellegzetesebb csontja. A teste ventrális felületén a fajok többségében a medián síkban erős taraj található, amin a tömeges szárnymozgató izmok erednek.

2. A végtagcsontok

2.1. A mellső végtag a repülést szolgáló szárnynyá alakult.

a függesztő öv csontjai:

- villacsont
- lapocka
- hollócsőrcsont

a szárny csontjai:

- karcsont
- könyökcsont
- orsócsont
- singcsont
- szárnytőcsont
- szárnyközépcsont
- 3 ujjcsont

2.2. A hátulsó végtag párok

A test alátámasztásához, két lábon való járáshoz, vízi madarakban úszáshoz módosultak.

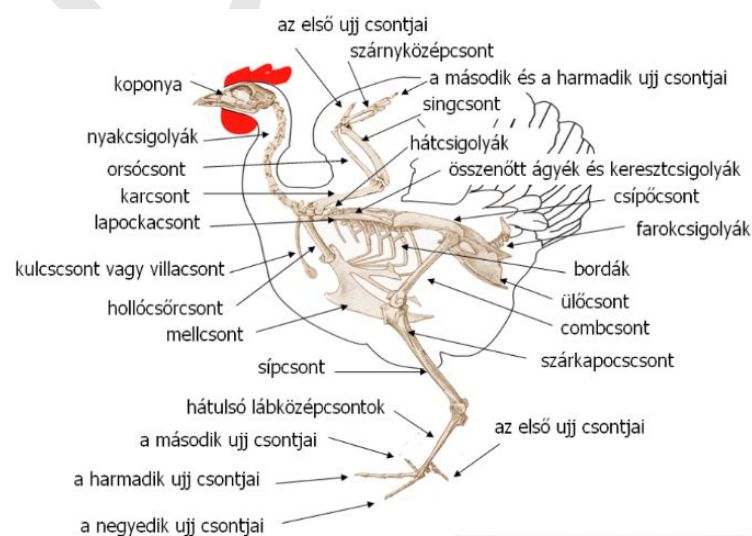
Függesztő öve a medencecsont, melynek részei:

- fancsont
- ülőcsont
- csípőcsont

A láb csontjai:

- combcsont
- szárkapocs-csont
- sípcsont (tibia)
- összenőtt lábközép csontok
- 4 ujjcsont (3 előre, 1 hátrafelé áll), melyeken az utolsó ujjpercek
- karommá csontosodtak

A baromfi törzsének és végtagjainak csontjai a 46. ábrán láthatók.



46. Ábra: A baromfi csontváza (Forrás: Sváb, I2)

3. A koponya

A koponyaüreg falát alkotó csontok:

- nyakszirt csont
- falcsont
- halántékcson
- homlokcsont
- ékcson

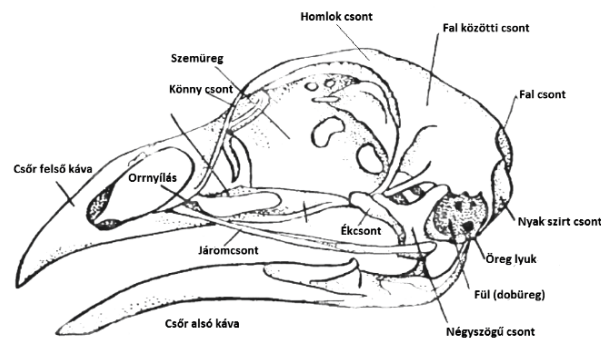
Az arckoponyát alkotó csontok jelentősen módosultak.

A csőr felső kávájának csontos vázát az áll közötti csont képezi, amit az orrcsont kapcsol az agykoponyához. Az alsó csőr káváját az állkapocs adja.

Az arckoponya oldalsó részét alkotó csontok:

- állcsont
- járomcsont
- ekecsont
- szájpadlácson
- röpcson
- négyszögű csont

A baromfi fejének csontjai a 47. ábrán láthatók.



47. ábra: A baromfi fej csontjai (Forrás: Sváb, I2)

20.2. A baromfi izomzatának jellegzetességei

Bőrizmaik fejlettebbek, mint az emlősöké. Összehúzódnak alkalmával a tollak szétterülnek. Különösen a szárnyak evezőtolla és a fark kormányzótollai mozgásában van jelentős szerepük.

A fej izmai közül jól fejlettek a négyszögű csont emelői és hátravonói, a nyelvcsont és a nyelv függesztő készülékének izmai s a szemhéjak, valamint a szemgolyó izmai.

A gerincoszlop izmai közül erősen fejlettek a nyakizmok. Jelentősek még a nyakcsigolyák forgató izmai, valamint a hosszú nyakhajlító izom.

A mellkas izmai közül a belégzés fő izmai a külső bordaközi izmok, a kilégzés a belső bordaközi izmok. A rekesz csőkevényes, ezért a mell- és a hasüreg nem különül el egymástól.

A hasizmok vékonyak, a hasprést működtetve a kilégzést segítik:

- külső ferde hasizom
- belső ferde hasizom
- egyenes hasizom
- haránthasizom

A szárny izmai:

1. A törzzsel közös szárnyizmok, melyek a mellcsonton, a mellcsont taraján, a hollócsőr csonton, illetve a villacsonton vagy a lapockán ered. Közülük legnagyobb tömegű a felületes szegyzom
2. A szárnytő ízületet nyújtja az orsói, ill. a singoldali kéztőnyújtó, hajlítja az orsói-, ill. a singoldali kéztőhajlító izom.
3. Jelentősek a repülőhártyának nevezett bőrkettőzetek feszítőizmai.
A láb izmai, vagyis a comb és a szár izmai fejlettek.

20.3. Légzőkészülék

1. Az orrnyílások és az orrüreg

A madarak páros, fajra jellemző alakú orrnyílásai a felső csőrkáva hátulsó harmadában nyílnak. Az orrüreget medián síkban az orsövényporc felezi. Az orrüreg középső és utolsó harmadában a szájpadlason át résszerű hortyogóval nyílik az egységes szájgart üregbe.

2. A gége és a légcső

A szájgarat üreg hátulsó-alsó kijárata a felső gégebe vezet. Ez a szerv a kifejlett korban elcsontosodó gyűrűporcból és két kannaporcból áll. A kannaporc nyeléskor szűkíti, légvételnél tágítja a gégebejáratot. A légcső merev falu, porcos cső. A tracheából kettéváló főbronchusok eredeténél helyeződik a hangadó szervként működő alsó gége. A bejáratot adó utolsó légcsőporcok elcsontosodnak és vékony falu rezonáló hólyagot formálnak.

3. A tüdő

A két szárnyra tagolódó tüdő a hátcsigolyákhoz és bordákhoz olyan szorosan fekszik, hogy rajta a csontok mély benyomatot adnak. A főhörgők az erek kíséretében a tüdőköldökön hatolnak a szervbe, ahol a továbbiakban, mint elsődleges hörgők futnak és kilépnek a hasi légzsákba. Az elsődleges hörgők a tüdő állományában elágazódnak másodlagos csőrendszerre, melyeket a harmadlagos csőrendszer köt össze. A madár tüdejében hiányoznak az emlősökre különösen jellemző zárt alveolusok, ezeket a nagyon szűk, egymással közlekedő levegő-kapillárisok helyettesítik, melyek óriási légző felületet képeznek.

4. A légzsákok

Belégzéskor a tágasabb primer és szekunder bronchusokban áramló levegő a légzsákok üregébe jut. A légzsákok ezen hörgők származékai.

Páratlan légzsák.

- a kulcscsonti

Páros légzsákok:

- a nyaki
- az elülső mellkasi
- a hátulsó mellkasi
- a hasi.

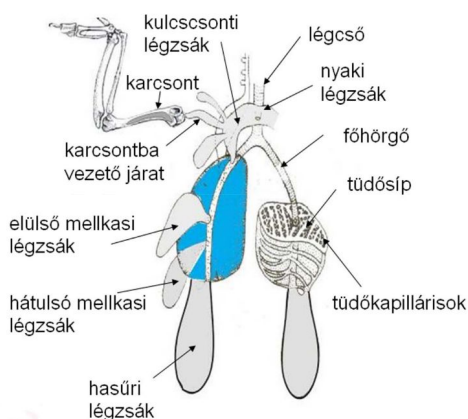
A légzsákok falán számos kiöblösödés van, amelyek közül egyesek a csontokba is benyomulnak. Alakjuk változatos, több vakzsákot, öblöt képeznek.

A légzsákok fala vékony köb-vagy laphám, amit kívülről adventitia vagy serosa borít.

Feladataik:

- A hosszú, kitartó légzést biztosítják
- A test súlyát csökkentik, ezáltal a repülést könnyítik.
- A hangképzést is segítik.
- Vérhálózatuk gyér, gázcserére nem alkalmas. A belső szervek által termelt hő leadásában, illetve a szervek hűtésében betöltött szerepük révén viszont a madarak hőszabályozásának fontos tényezői. Hímeiben ez a hűtőhatás az ondózsín repkényfonatának funkcióját pótolja.

A madár légzőszervei a 48. ábrán láthatók.



48. Ábra: A madár légzőszervei. (Forrás: Sváb, I2)

20.4. Emésztőrendszer

1. Az előbél

1.1. Száj és garatüreg

A madár szájüregének anatómiai felépítése az emlősökéhez viszonyítva egyszerűbb és egyes szervek, mint pl. az ajkak, az íny, a pofák, a fogak hiányoznak.

A szájnyílást a csőr határolja, melynek alsó és felső káváját különböztetünk meg.

A madarak nyelve izomban szegény, felületét különösen tyúkfélékben erősen elszarusodott laphám borítja. A nyelvtest és a nyelvgyökér határát a garat felé irányuló hegyes papillák, a nyelvpapillák sora jelzi. A madár nyelvén ízlelőbimbók nincsenek, ezzel szemben a szájgarat üregben egyenként vagy kisebb csoportokban számos ízlelőbimbó van, melyek szerkezete az emlősökéhez hasonlít.

A madarak szája és garatürege nem különül el, egységes szájgarat üreget alkot.

A nyálmirigyek a szájgaratüreg nyálkahártyájában szórtan helyezkedő, elágazó vagy összetett csöves mirigyek, melyek mucinózus váladékot termelnek.

1.2. A nyelőcső

A szájgarat üregből kiinduló izmos falu, tágulékony nyelőcső a villacsont előtt a tyúkban egy (jobb oldali) begybe megy át, mely a nyelőcső tágulata, a táplálékot tárolja, puhítja. A nyelőcső nyálkahártyáját többretegű laphám borítja, melyben nyelőcsői mirigyek vannak.

A begy falában kevés a mirigy. A begy dorsalis fala a begy ürege felé tekintő árkot, ún. begyvályút alkot. A begyvályún át a felvett folyékony vagy könnyen emészthető táplálék közvetlenül a gyomorba juthat.

1.3. A gyomor

A házi madarak gyomra két, anatómiailag és funkcionálisan is jól elkülöníthető részből, a mirigyes és az izmos gyomorból áll.

A **mirigyes** gyomor a nyelőcsőből éles határ nélkül folytatódik, annak mintegy orsó-szerű tágulata. Az **izmos** gyomortól befűződés választja el.

A testüreg bal alsó negyedében, a máj két lebenye között helyeződik.

Fala három rétegből áll: nyálkahártya, izomréteg, savós hártya.

A nyálkahártyában mucint szekretáló felületes propria-mirigyek és pepszinogént és só-savat termelő mély mirigyek vannak. A mirigyes gyomorban a pepszin és sósav átjárja a takarmányt, de a takarmány felaprózása a zúzógyomorban történik.

Az izmos- vagy zúzó gyomor vastag, izmos falu szerv.

A mirigyes gyomor mögött, a testüreg bal felében, elülső részével a máj lebenyei között helyeződik. Fala három rétegű, kívülről savós hártya borítja, középső izomrétege nagyon vastag, belül nyálkahártya béleli. Különböző nagyságú kavicsokat és egyéb szilárd törmelékanyagot tartalmaz, ezek a takarmány feldolgozásában játszanak szerepet.

2. A vékonybél

A madarak vékonybelén ugyanolyan szakaszok különböztethetők meg, mint az emlősökén, s az egyes szakaszok szöveti felépítése is hasonló. Perisztaltikus és antiperisztaltikus mozgást végez, mely során a bétartalom visszakerül a zúzógyomorba.

Az epésbél az izmos gyomor elülső vakzsákjából indul ki, minden házimadár fajban jellegzetes U alakú kacsot képez. Hossza tyúokban 25-35 cm.

Az éhbél madárban is a bélcső leghosszabb szakasza, tyúokban 85-120 cm, 10-11 bélkacsból áll.

A csípőbél megközelítőleg egyenes bélszakasz, a kloáka alatt ered, vakbelet két oldalról határolja. Hossza tyúokban 13-18 cm.

A vékonybél falát nyálkahártya, izomréteg és savóshártya alkotja. A nyálkahártya bolyhokat képez. A csípőbél és a remesevégbél határán a körkörös izomréteg záróizmot képez.

A baromfifajok esetében a takarmány táplálóanyagainak emésztése a vékonybélben lényegében be is fejeződik.

3. A vastagbél

A madarak vastagbele a páros vakbélből és a remesevégbélből áll. Ez utóbbi egy rövid bélszakasz, amelyet kifejezett záróizom határol el az emésztőcső végső szakaszától, a kloákától.

A baromfifajok kevés nyersrostot tudnak megemésztetni annak ellenére, hogy jól fejlett páros vakbéllel rendelkeznek. Ennek oka, hogy a takarmány gyorsan halad át a bélsatornán, valamint, hogy a durvább, emészthetetlen takarmányrészek be sem jutnak a vakbélbe.

A kloáka a bélcső végső, rövid és tágas szakasza, üregét két redő három részre tagolja:

- **coprodeum** (a végbél ide nyílik)
- **urodeum** (húgy-ivarszervek bejárata ide nyílik)
- **proktodeum** (Fabricius-féle tömlő ide nyílik)

4. A vékonybél járulékos mirigyei

4.1. A máj

A madarak testtömegéhez viszonyítva nagy (az élőtömeg 1,5-4%-a).

Fali felülete domború és a testüreg falának alakját veszi fel, zsigeri felületével, a mirigyes gyomorral, az epésbél cranialis végével, a léppel és az epehólyaggal érintkezik.

Jobb és bal oldali lebenye közötti hídon árok húzódik, amely az emlősök májkapujának felel meg. Itt lépnek be a májba a májartériák és a verőceér ágai és itt lépnek ki az epevezetékek.

Az epehólyag ampullaszerű, a máj jobb lebenyének zsigeri felületén levő árokban fekszik.

A máj működési egysége az emlőskéhez hasonló sugárszerű, de kettős sorokban rendeződő májsejt oszlopokból, gerendákból álló lebenyke. A májsejtekben sok glikogén van, a sejtek nagyságát és szerkezetét a táplálkozási viszonyok befolyásolják.

4.2. A hasnyálmirigy

A hasnyálmirigy az epésbél fodrában, a bél két szára mentén elhelyeződő, vékony, hosszú, lebenyes mirigy. Tömege tyúkbán 2-3,5 gr.

Három lebenye van: bal oldali dorsalis, jobb oldali ventralis és zsírszövetbe ágyazott lebeny. Tyúkbán három kivezető csőve van. Kívülről savós hártya borítja, alatta vékony kötőszöveti tok van. A mirigy parenchimája exokrin mirigyekből és nagyszámú endokrin ún. Langerhans-szigetkből áll.

A vékonybélben folyó emésztéshez szükséges enzimeket a hasnyálmirigy és a vékonybél falát borító hámsejtek együttesen termelik. A hasnyálmirigy váladékában fehérjebontó (tripszin, kimotripszin, karbopeptidáz), szénhidrátbontó (alfa-amiláz) és zsírbontó (lipáz) enzimek vannak. A zsíremésztést végző lipáz enzim munkáját segíti a májban termelődő epe, a benne található epesavak útján.

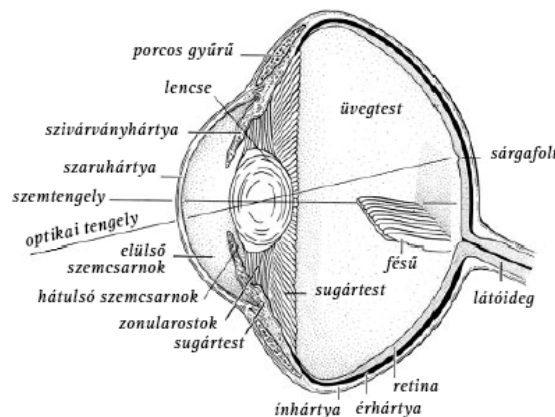
20.5. A madarak érzékszervei

Érzékszerveik közül a látás és a hallás igen fejlett.

20.5.1. A látás

A madarak szemgolyói igen nagyok, a fej súlyának 1/4-ét teszik ki.

A madár szemének részei a 49. ábrán láthatók.



49. ábra: A madár szemének részei (Forrás: Tóth, I8)

A szemgolyó burkát három fő réteg alkotja. Legkívül a rostos, kötőszövetes réteg található. Elülső, átlátszó része a szaruhártya, a nagyobb, jórészt a szemgödörben lévő pedig azínhártya. Utóbbiban a szemgolyót merevítő porcgűrű alakul ki. Az akkomodáció (alkalmazkodás) során a madarak nemcsak a szemlencse, de a szaruhártya alakját is változtatni tudják.

A középső réteg a vaszkuláris réteg. Az érhártya, a sugártest, a szívárványhártya (írisz) alkotja. Ide tartozik a fésű is, amely benyúlik az üvegtestbe, feladata a retina táplálása, illetve a fény polarizációjának érzékelésében is lehet szerepe. A kettősen domború szemlencsét a szemgolyó elülső részében, a sugártestről induló *zonularostok* függesztik fel.

A szemlencse és a szemfenék közötti teret az üvegtest tölti ki. A lencse és a szaruhártya közötti üreg a szemcsarnok, benne a csarnokvíz található, melyet a sugártest termel. A szivárványhártya ezt külső, illetve belső szemcsarnokra osztja, melyek a szivárványhártya közepén lévő pupillanyíláson át közlekednek egymással.

A szem legbelső rétege az ideghártya (retina). Ennek sugártestre húzódó része kevés érzékszert tartalmaz, gyakorlatilag ott nincs fényérzékelés. A retinában főleg csapok találhatók, ez fejlett színlátást biztosít. A madarak retinájának görbületi sugara megegyezik a szemlencse fókusz távolságával, vagyis a retina minden egyes pontja épp fókusz távolságra van a lencsétől. Ez azt jelenti, hogy a retina teljes felületére éles kép vetül.

A szemek elhelyezkedése a látószöget, egyúttal a látóterek átfedését is meghatározza. A kettő fordítottan arányos: minél nagyobb a látószög, annál kisebb az átfedés a jobb és bal oldali szem látótere között. Utóbbi a térlátás egyik feltétele. Minél előretekintőbbek a szemek, annál nagyobb a látóterek átfedése, annál fejlettebb a térlátás. A ragadozó fajoknál a térlátás a fontos, hiszen a zsákmány megragadásához biztosan kell becsülni a távolságot. A zsákmányfajoknál viszont a minél nagyobb látószög a fontos, hogy a környezet minél nagyobb részét tartsák ellenőrzés alatt. A madarak szemgolyójához kapcsolódó szemmozgató izmok fejletlenek, ezt a fej mozgékonyasága kompenzálja. A szemhez két szemhéj és egy átlátszó pislogóhártya kapcsolódik.

20.5.2. Hallás-egyensúlyozás

A hallás és egyensúlyozás szerve kettős funkciót végző szerv. Egyfelől az egyensúlyérzés receptorait, másfelől a hallás receptorait magában foglaló csőrendszer, amelyet folyadék tölt ki. Mindez a sziklacsont a csontos labirintusban, folyadékban helyeződik el. Ez a belső fül.

A külső fül, madarakban a rövid külső hallójáratból áll. Külső nyílása kerek, gyűrűszerű, toll nélküli redő, benne fülzsírmirigyek vannak. A dobüreg felől a dobhártya zárja le. A dobhártya az emlősökéhez hasonlóan háromrétegű, külső rétege a bőr elvékonyodó hámból folytatódik, középső rétege rendeződött rostokból áll, belső rétege a dobüreget borító nyálkahártya része.

A középső fül a sziklacsont dobúri részében helyeződik. Két része van: a dobüreg és a dobhártya. Benne madarakban csupán egy hallási csontocska, a kengyelnek megfelelő foglal helyet. A dobüreget az Eustach-féle fülkürt köti össze a garatüreggel.

A dobüreg tölcser alakú, levegőtartalmú, nyálkahártyával bélelt üreg falán található. A dobüreg nyálkahártyája vékony. A belső fül csontos labirintus vékony falát kemény csontállomány veszi körül. a három csontos ívjárat ered.

Az egyensúlyozás receptor készüléke az emlősökéhez hasonlóan szőrsejtekből és támasztósejtekből épül fel.

20.5.3. A szaglás szerve

Az orr nyálkahártyájának felső részén foglal helyet, benne található a szaglóideg végződés, amelyekre csak az áramlásban lévő, gőz vagy gáz alakú anyagok hatnak. A szaglás szervének fontos szerepe van az állatok ivari életében.

20.5.4. Az ízlelés szervei

Az ízlelés szervei a nyelv és a garat a nyálkahártyájában található ízlelő kelyhekben lévő idegvégkészülékek, amelyek idegekkel állnak összeköttetésben. A takarmányok fizikai tulajdonságainak a megítélése ugyanis komplexen minden érzékszervvel egyszerre történik. A kezelt, megkeserített takarmány által kiváltott ingerületet a tyúk relatívan érzékeli. A tyúk érzékszerveinek érzékenysége eltérő és az ingerületek intenzitása sem azonos. A látás- és tapintásérzékelés kifejezettebb például, mint az íz- és hőmérsékleté. Ez lehet az oka, hogy a „gyenge” és az „erős” ingerek közötti fokozatok tekintetében a tyúk nem minden esetben tud különbséget tenni.

20.5.5. A tapintás szervei

A tapintás szervei a bőrben elhelyezett idegvégződészek, vagy sejtcsoportok, ún. tapintótestecskék, amelyek idegekkel állnak összeköttetésben. A tapintás szervei a bőr egyes részein, pl. száj, orr, végbél, hüvely, nyálkahártyáján sűrűn helyezkednek el. A tapintás szervében a nyomás-, hő-, fájdalom-, és a helyzetérzés érzékelhető. Nyomásérzés akkor keletkezik, ha a bőr felületét behatás, nyomás, szúrás stb. éri. A fájdalomérzés receptorai a bőrben található szabad idegvégződészek. A hidegérzést a bőr felületén lévő Krause -féle végbunkók a meleg érzést pedig a mélyebben fekvő Ruffini-féle testecskék közvetítik. A baromfiak hőszabályzó képessége körülbelül három hetes korukra alakul ki, ezért kell kezdetben magas hőmérsékletet (32-38 fok) biztosítani.

Előfordul, hogy a csőr hegye megkeményedett, elhalt szövetből áll, ami alkalmassá teszi olyan feladatok elvégzésére, mint magvak héjának feltörése, vagy a zsákmány megölése. Más madaraknál, például récéknél a csőr vége tele van érzékeny idegvégződésekkel, hogy az állat ki tudjon tapintani vele dolgokat. A csőr a használat során állandóan kopik, így a madár egész élete során nő.

20.6. A kiválasztó szervek

A madaraknál a húgyszerveket a páros vesék és a kloaka urodeumából nyíló húgyvezetők alkotják. A vesemedence, a húgyhólyag és a húgycső nem fejlődött ki.

A háziszárnyasokban az egész nitrogén-anyagforgalom végterméke nem a karbamid, hanem a húgysav.

1. A vese

A vesék a gerincoszlop két oldalán helyezkedő, hosszant megnyúlt szervek.

A vesék szerkezeti-működési egységei a veselebenyékék, amelyek nephronjainak szerkezete hasonló az emlősökéhez, bár tubuláris rendszerük bonyolultabb annál.

A nephron vesetestecskéből és vesecsatornából áll. Tubuláris rendszerük rendkívül hosszú, amely intenzív reabszorpciós tevékenységet végez. Mivel a nephrotubulusok keverednek az elvezető tubulusokkal, a vesén kéreg- és velőállomány határozottan nem különíthető el.

2. A húgyvezető

A húgyvezető vesékben futó szakasza 13-15 ágából szedődik össze, amely a lebenyékék csúcsáról a szemölcsvezetékéből indulnak ki. Az ureter a benne lévő húgysavkristálytól fehér színű. 1-2 mm vastagságú csövecskéi a gerincoszloppal párhuzamosan haladnak a kloaka felé, annak falát átfúrva az urodeum dorsolateralis részébe nyílnak.

20.7. A szaporodás szervei

20.7.1. A hím nemi szervek

A madarak hím nemi szervei a páros heréből, a mellékheréből és ondóvezetőből állnak. Az emlősökre jellemző ondózsínór, a járulékos nemi mirigyek és a hímvessző nem alakultak ki. Párzó szervük (phallus) a kloákával kapcsolatos, fejlődéstanilag és morfológiailag más, mint az emlősöké.

A here

Páros, bab vagy tojásdad alakú, sárgásfehér cytogén és endokrin szervek. A hasüregben helyeződnek, a hasi légzsákok közvetlen szomszédsága biztosítja számukra a működésükhöz szükséges optimális hőmérsékletet.

A heréket kívülről savós hártya borítja, alatta a tömött, kollagén rostos kötőszövetes tokból vaskos kötegek indulnak a szerv belsejébe, de nem oszlanak sövényekre.

A spermiogenezis időtartama rövidebb, mint az emlősökben, kb. 12 nap.

A madárspermiumok általában kisebbek, mint az emlős ondósejtek.

A mellékhere

A here dorsomedialis szélén helyeződő, csak tenyészdőben kifejezett szerv, színe fehér.

Fő tömegét a kanyargós lefutású mellékhere-csatornácskák képezik, melyek a mellékhere-csőbe torkollnak.

Ellentétben az emlősökkel, a madarak spermiumai igen rövid ideig tartózkodnak a mellékherében.

Az ondóvezető

Az ondóvezető a mellékhere közvetlen folytatása.

Keresztezi a húgyvezetőt, majd a gerincoszloppal párhuzamosan jut el az urodeum dorsalis falához, ahol kis szemölcsön át nyílik a kloákába.

A torkolat előtt egyes fajokban ondóhólyagnak nevezett ampullaszerű tágulat van. Az ondó tárolása a madarakban elsősorban az ondóvezetőben történik, a tárolási idő 1-2 nap.

A párzó szerv

A madarak párzó szervének két típusa van:

1. **Phallus non protrudens** (pl. tyúk alkatúaknál), mely csökevényes, kevésbé fejlett, kisméretű és párzáskor nem emelkedik ki feltűnően a kloákából.
Hármas tagozódású szerv, középső, nem merevedő tagját kétoldalt páros merevedő test övezi, melyet nyirokűreg vesz körül. Merevedő testét ún. nyirokredők (phallusdombok) képezik.
2. **Phallus protrudens** (pl. lúd alkatúaknál) 5-10 cm hosszúságú, rostos szerkezetű szerv, nyugalomban visszatűrt kesztyűujjhoz hasonlóan a kloáka bal oldalán lévő tasakban helyeződik. Alapja rostos porclemez, hurok alakú testének csőszerű része, mirigyes része és visszahajló, az alaphoz térő hegye különíthető el.

20.7.2. A női nemi szervek

A petefészek, az oogenezis és a tüszőérés

A madár petefészek a hasüregben a medián síktól balra helyeződik. A működő szerv alakja szőlőfürtökhöz hasonló. A petefészek felületét vékony kötőszövetes tok (tunica albuginea) borítja, alatta egyrétegű csirahám kapcsolódik a laza rostos kötőszövetből álló stromához.

A petefészek állományát madarakban is kéreg- és velőállományra osztjuk. A tojásból kikelő madár petefészkének kéregállományában több millió primer tüsző található.

Az oogenezis már az embrionális életben megindul az ősvarsejtek osztódásával és az embrióogenezis végére a meiózis profázisának diplotén szakaszáig jut el. Eredménye az elsődleges tüszőben lévő primer oocita. A primer oociták osztódásukat csak a preovulációs stádiumban folytatják, mindaddig azonban jelentős növekedési folyamaton mennek keresztül.

Ennek első szakasza a neutrális zsírok beépülése, majd a fehérszik felhalmozódás végül a sárgaszik beépülés történik. Az oociták növekedésével együtt változik a tüszők nagysága, szerkezete és kéregállományban elfoglalt helyzete is.

A postembrionális fejlődés ivarérens időszakának kezdetén a fehér tüszők növekedése felgyorsul, ekkor hierarchiájuknak megfelelően kis, középnagy, és nagy fehér tüszőket találunk a petefészekben. Néhány nap múlva megkezdődik a legnagyobb fehér tüszőkben a karotinoidokat tartalmazó sárgaszik beépülése és kialakul a kis sárga tüszők nemzedéke.

Az ivarérens időszakában a sárga tüszők négy generációja figyelhető meg: kis, középagy, nagy és preovulációs sárga tüsző. A sárga tüszőket nyeles tüszőknek is szokták nevezni. A különböző stádiumban lévő sárga tüszők száma fordítottan arányos nagyságukkal.

A tojásrakás megindulásával a sárga tüszők érésének sebességét az ovuláció és a tojás lerakása közti idő (vagyis a tojásképződés ideje) szabja meg, ez házi tyúkokban 24,5 óra.

A madarak petesejtje (a tojássárgája) valamennyi sejt közül a legnagyobb. Tömegének döntő részét a szikanyag teszi ki, mely 50% vizet, 33% lipidet, 16% fehérjét, valamint karotinoidokat, glükózt, ásványi sókat, vitaminokat, enzimeket tartalmaz.

A petesejtet a tüszőben saját sejthártyáján kívül a zona pellucida és a corona radiata veszi körül. A harmadlagos burok a petevezetőben képződik és megfelel a tojás fehérjének.

Az ivarérett madár petefészek a tüszőérés folyamán ösztrogéneket, progeszteront, tesztoszteront és proszttagandinokat termel.

Az ösztrogének zöme a nagy fehér és kisebb sárga tüszőkben, az androgének a kis és középnagy tüszőkben, a progeszteron és proszttagandin a nagy nyeles tüszőkben termelődik.

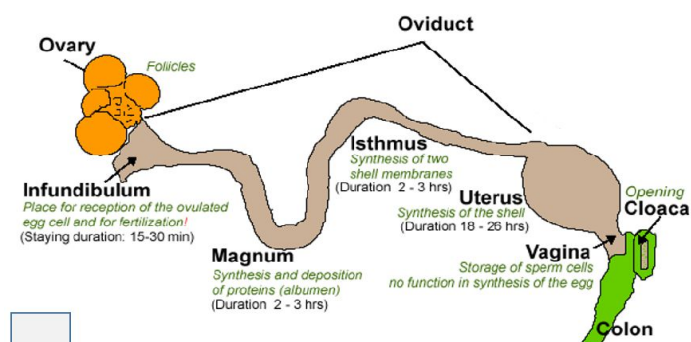
A petevezető

A petevezető (*oviductus*) a hasüreg bal felső részében, savós hártyával elkülönített rekeszben helyeződő, tágulékony, kacsokat alkotó, csőszerű szerv. A gerincoszlophoz a petevezető fodra rögzíti, míg a petevezető ventralis szalagja a szervet a hashártyához és a hasizmokhoz kapcsolja. Fala simaizom rétegének perisztaltikája a tojás továbbjutását segíti elő, a petevezető distalis végén pedig záróizomgyűrűt képez, amely a tojásrakás aktív résztvevője.

A petevezetőnek hat szakaszát különböztetjük meg:

1. tölcsér (infundibulum)
2. fehérjemirigy (magnum)
3. szűkület (isthmus)
4. héjmirigy vagy méh (uterus)
5. nyak (cervix)
6. hüvely (vagina)

A nőivarú madár ivari készülékének részei az 50. ábrán látható.



50. Ábra: A nőivarú madár ivari készülékének részei

Ovary: petefészek, Follicles: tüszők, Oviduct: petevezető; Infundibulum: tölcsér, az ovulált tüsző felfogásának, illetve a termékenyülésnek a helye, 15-30 percet van itt a tüsző; Magnum: fehérjemirigy a tojásfehérje képződésének helye, 2-3 órát tartózkodik itt a tojáskezdemény; Isthmus: szűkület, a héjhártya szintézisének helye, 2-3 órá; Uterus: héjmirigy vagy méh, a tojáshéj képződésének a helye, 18-20 órá; Vagina: hüvely, a nyakkal (cervix) együtt a spermiumok raktározásának helye, a tojásképződésben nincs szerepe, Cloaca: kloáka: tojásrakáskor nyitott, Colon: remesebél

21. FELHASZNÁLT IRODALOM

1. Evans G.- Maxwell WMC.: Salmon's Artificial Insemination of Sheep and Goats. Butterworths, Sydney. 1987 ISBN:0 409 49177 2
2. Gergátz Elemér-Vitinger Emőke: A mezőgazdasági termelés állattani alapjai. Állatélettan. Internetes jegyzet. 2006. I1: <http://www.mtk.nyme.hu> Letöltés ideje: 2011. március 11.
3. Husvéth Ferenc (szerk): A gazdasági állatok élettana az anatómia alapjaival. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 2000. ISBN:963-9239-29-1
4. Pécsi Tamás (szerk): Házi emlősállatok mesterséges termékenyítése. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 2007. ISBN:978-963-286-237-8
5. Rudas- Frenyó: Az állatorvosi élettan alapjai. Springer Hungarica Kiadó Kft, Budapest, 1995. ISBN:963-8455-08-X
6. Sváb Mihályné: A madarak anatómiája. Nemzeti Szakképzési és Felnőttképzési Intézet. I2: http://kepzesevolucioja.hu/dmdocuments/4ap/20_1375_002_101115.pdf. Letöltés ideje: 2019. március
7. I3: <https://nn.wikipedia.org/wiki/Vakuol>. Letöltés ideje: 2019. március
8. I4.: https://www.tankonyvtar.hu/hu/tartalom/tamop425/2011_0001_521_Gazdasagi-allatok-anatomiajanak-es-elettananak-alapjai/ch02s03.html Letöltés ideje: 2019. február
9. I5: <http://www.durangoperformancecenter.com/>. és <http://health.allrefer.com/pictures-images/spirometry.html> Letöltés ideje: 2011. október
10. I6: https://agykatlan.blog.hu/2014/01/27/az_agy_anatomiaja_az_agyhartyak Letöltés ideje: 2019. február
11. I7: <https://www.neuroskills.com/brain-injury/cerebellum.php>
12. I8: Tóth László (2014): A madarak látószerve. Heliaca. http://www.mme.hu/sites/default/files/binary_uploads/2_magunkrol/heliaca/heliaca_2014_cikkenkent/2014_Heliaca_Anatomia.pdf Letöltés ideje: 2019.május
13. I9: <https://gasztroenterologia-kozpontok.hu/tudastar/gyomor/gyomor-elhelyezkedese-felepitesi>