

13.

Fyziologie trávení a vstřebávání

Komunikace živých organizmů se zevním prostředím zahrnuje příjem látek a energií. Tato kapitola věnovaná trávení a vstřebávání se zabývá mechanismy, jimiž se látky dostávají do těla a jak jsou rozštěpeny než vstoupí do metabolických řetězců v buňkách. Na opačném procesu – na odvádění nepotřebných nebo škodlivých látek – se ovšem trávicí soustava podílí také, spolu se specializovanou soustavou vylučovací nebo soustavou dýchací. O těch je pojednáno na jiném místě.

Fyzikální, stejně jako chemická povaha potravy, kterou živočichové konzumují, je velmi rozmanitá. Tomu odpovídá i pestrost stavby všech oddílů trávicího traktu včetně enzymatické výbavy pro štěpení živin.

13.1. Způsoby přijímání potravy

Nejprimitivnější způsob příjmu potravy je difuzní – celým povrchem těla (bičíkovci). Kořenonožci přijímají pevnou potravu na libovolném místě tělního povrchu pomocí fagocytózy. Sekundárně také endoparazité úplně postrádají trávicí systém a absorbují výživné látky povrchem těla difuzně (např. parazitičtí prvoci, někteří ploštěnci a hlísti).

Některá zvířata se živí mikroskopickým materiálem rozptýleným ve vodě, který jsou schopni zachytit filtrovací aparát. Mnoho jednobuněčných živočichů, bezobratlých i obratlovců se živí touto **mikroskopickou suspenzní** potravou, jako jsou bakterie, řasy, spóry, larvy a drobní bezobratlí.

Jiní živočichové se živí **velkými částicemi** potravy, ať už jde o **přisedlou potravu** nebo **pohyblivou** kořist. Predátoři tak mohou pohlcovat potravu vcelku nebo redukovat velikost soust žvýkáním. U hmyzu se setkáváme nezdědkou s tzv. **vnějším trávením**. Např. larvy střevlíků, potápníků, vodomilů, mravkolvů, masařek aj. vylučují do kořisti proteolytické enzymy a nasávají štěpné produkty. Mšice vnějším trávením štěpí škrob pomocí amyláz. S tímto způsobem trávení se setkáváme také u pavouků, mihulí nebo chobotnic.

Některá zvířata se živí **tekutou potravou** jako je krev, rostlinný nektar nebo míza.

Většina mnohobuněčných přijímá pevnou nebo tekutou potravu ústním otvorem. Pevná potrava se **rozemílá mechanicky v horních oddílech trávicí soustavy** na menší části, navlhčuje se a mění se tak na kašovitou hmotu. K tomu se u živočichů vyvinuly rozmanité po-

mocné ústroje (zuby, mandibuly, zrohovatělé útvary v zobáčích ptáků, radula u hlemýžďů apod.). Některým živočichům pomáhají při rozemílání potravy též cizí tělesa, např. ptákům kaménky (gastrolity) ve svalnatém žaludku (který leží před vlastním trávicím žaludkem). Jiní živočichové rozbíjejí potravu o tvrdé předměty (např. vydra mořská). Masožravci přijatou potravu rozmělnují často nedokonale, býložravci ji naopak zpracovávají velmi důkladně.

13.2. Intracelulární a extracelulární trávení

Při chemickém zpracování živin (vlastním trávením) se potrava **chemicky štěpí na takové metabolity**, které se mohou **resorbovat a přejít do tělních tekutin**. Jde v podstatě o hydrolytické štěpení složitých látek na menší molekuly (např. bílkoviny se štěpí na aminokyseliny, polysacharidy na monosacharidy, tuky na glycerol a mastné kyseliny). Chemické štěpení živin – trávení – potravy je buď **intracelulární** (nitrobuněčné), nebo **extracelulární** (mimobuněčné).

Intracelulární trávení je fylogeneticky starší způsob štěpení živin a vyskytuje se u **jednobuněčných** i některých **mnohobuněčných** organizmů, kdy jsou drobné částice potravy **fagocytovány** buňkami. Vývojově pokročilejší je trávení **extracelulární**, kdy se do trávicí dutiny vylučují enzymy štěpící živiny na látky jednodušší, které se pak resorbují a dále zpracovávají. Tento způsob trávení nalézáme jako typický u **vyšších bezobratlých a u obratlovců**. Přejchody mezi oběma typy jsou opět plynulé: už nezmar tráví do jisté míry extracelulárně a naopak u kopinatce ještě existuje i intracelulární trávení.

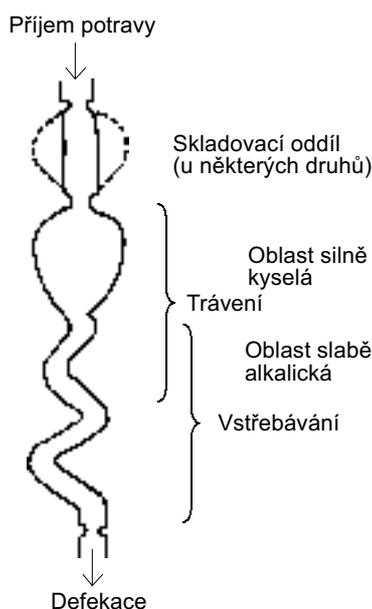
Smíšené trávení (extra- a intracelulární) se vyskytuje např. u plžů, mlžů a ostnokožců. Těmto organizmům se vyvinula primitivní trávicí soustava, ve které žlázové buňky vylučují trávicí šťávy paralelně s buňkami

specializovanými na fagocytování malých částíček (mlži tráví extracelulárně jenom polysacharidy, zatímco tuky a bílkoviny se u nich zpracovávají intracelulárně v buňkách hepatopankreatu).

13.3. Trávicí trubice

Trávicí trubice je část tělní dutiny určená pro štěpení živin, otevřená navenek ústním a řitním otvorem. Jaké jsou výhody trávicí trubice a extracelulárního trávení v ní? **1) Možnost trávit částice potravy mnohem větší než jsou vlastní buňky.** **2) Umožňuje, aby se skupiny buněk nebo celé oddíly trávicího traktu specializovaly na dílčí trávicí funkce** – zásobárna, sekrece, trávení, absorpce. **3) Umožňuje prostorově oddělit různé pochody při trávení** – kyselý proces štěpení proteinů v předním střevě od alkalického nebo neutrálního trávení – štěpení sacharidů a lipidů ve středním. Trepka řeší tento problém časovým rozfázováním sekrece různých fermentů – viz níže. **4) Jednosměrný tok potravy od ústního otvoru k řitnímu.**

Všeobecně je trávicí trubice rozdělena (obr. 13.1.) na přední část specializovanou pro **přijetí a mechanické zpracování potravy** (rozmělnění). Následuje oddíl pro **uskladnění potravy** na vyrovnávání nárazového příjmu. Dále je vyvinut oddíl pro další **mechanické a chemické zpracování – trávení**. Vzniká oddíl pro **resorpci (vstřebávání)** produktů trávení do krve. Poslední, zadní část se specializuje pro **resorpci vody, iontů, hromadění výkalů** a defekaci.



Obr. 13.1. Obecné schéma trávicí trubice.

Potrava je posouvána **peristaltickými kontrakcemi** segmentů trávicí trubice. Peristaltika je vyvolávána přítomností potravy, ale je modifikována **nervovým a en-**

dokrinním řízením. Všeobecně se v evoluci trávicí trubice projevuje tendence ke **zvětšování jejího vnitřního povrchu**. Tomu přispívají různé slepé výběžky (např. u klepítkačů), hepatopankreas měkkýšů nebo mohutné slepé střevo býložravých savců. Povrch resorpčního epitelu střeva obratlovců se zvětšuje mohutným zrasením v klky.

Typ přijímané potravy významně ovlivňuje stavbu a funkci trávicí trubice.

13.3.1. Přizpůsobení trávicích dějů způsobu výživy

Masožravci se živí potravou živočišného původu, která je dobře stravitelná a má vysoký obsah živin. Mechanické zpracování potravy je u nich vyvinuto jen částečně, neboť mnozí totiž polykají i velkou kořist vcelku a nebývá ani diferencována část fungující jako zásobárna potravy.

Býložravci jsou adaptováni na rostlinnou potravu, která je na živiny chudší. Protože mnohé části rostlin (semena, plody) jsou uzavřeny do tvrdých obalů a celulózových stěn, nabývá u býložravců na významu dokonalé **mechanické rozmělnění** potravy kombinované s **mikrobiálním trávením celulózy** (přežvýkavci). Vydělují se proto různé oddíly pro mikrobiální fermentaci a uskladnění potravy. Tenké střevo bývá dlouhé.

13.3.2. Symbionti trávicích soustav

Ačkoli je celulóza rostlinných těl v přírodě nejhojněji se vyskytujícím polysacharidem, je **jen málo druhů**, u nichž je bezpečně dokázáno, že **vylučují celulózu** jako vlastní produkt. Kromě mlže šáše lodního jsou ojedinelé důkazy jen u býložravých korýšů a primitivního hmyzu.

Většina velkých živočišných skupin, která se specializovala na rostlinnou potravu (hmyz, dřevožraví měkkýši, přežvýkavci), **využívá pro trávení celulózy symbiontů**. Mikrosymbionti mohou transformovat celulózu na využitelné složky. Rozkládají nestrávené zbytky potravy, mohou recyklovat odpadní dusíkaté látky a hostitelé poskytují některé vitaminy (B,K). Přítomnost symbiotických bakterií ve střevě má u savců i pozitivní dopad na imunitu.

Hostitelé mají často specializované oddíly trávicí trubice osídlené touto mikroflorou. Bývají buď před žaludkem – u přežvýkavců, nebo za ním – u pseudo-přežvýkavců (zajícovci, hlodavci). Posledně jmenovaní se k produktům mikrobiální fermentace dostanou konzumací výkalů (koprofagie).

Pro termity jsou charakterističtí specializovaní bičíkovi, žijící ve střevě nebo v jeho zvláštních oddílech. U přežvýkavců mají rozhodující význam nálevníci a bakterie v batoru. Mikrobiální flóra člověka je tvořena zejména bakterií *Escherichia coli*, která žije v tlustém střevě.

13.4. Trávicí soustava bezobratlých

Výrazné vývojové rozdíly trávicích soustav jsou patrné při srovnání bezobratlých a obratlovců. Projevují se v tom, že u **bezobratlých**: **1)** Je rozšířeno zejména intracelulární trávení. **2)** V trávicí soustavě nejsou odděleny oblasti secernující od oblastí resorbujících, zatímco u obratlovců jsou tyto části výrazně diferencovány. **3)** U většiny se vyskytují všechny štěpící enzymy v jediné trávicí šňávě, kdežto u obratlovců se vylučují různé trávicí šťávy obsahující specifické enzymy (i v různých částech zažívací trubice). **4)** Probíhá štěpení bílkovin při neutrální reakci (nikoliv kyselé) a mají tedy proteolytický enzym odlišný od pepsinu obratlovců.

Při pohybu potravní vakuoly v těle trepky je reakce nejprve kyselá (tehdy je živá potrava usmrcena), později se mění na zásaditou (nastává vlastní přeměna potravy). Po určitém čase se nestrávené částičky vyloučí z organismu a strávené potřebné látky přecházejí do cytoplazmy. Jiní **jednobuněční** (např. améba) přijímají potravu kteroukoli částí povrchu těla. Mnoho jednobuněčných živočichů obsahuje symbiotické bakterie nebo řasy. Parazitické jednobuněčné organismy přijímají tekutou potravu z hostitele osmoticky celým povrchem těla.

Žahavci přijímají potravu do jednoduchého vaku, kde se rozloží na jednodušší složky, které pak přecházejí do těla. U ploštěnců potravu rozmělní silná svalovina hlitanu na menší částice. Otvor přijímací je stále současně i vyvrhovacím. U **pásnic** se trávicí soustava poprvé otevírá dvěma otvory, přijímacím (ústy) a vyvrhovacím (řítí). **Měkkýši** mají už poměrně diferencovanou trávicí soustavu podle typu přijímané potravy i s **hepatopankreatem** (obr. 13.2.c) a se **smíšeným intra- a extracelulárním**

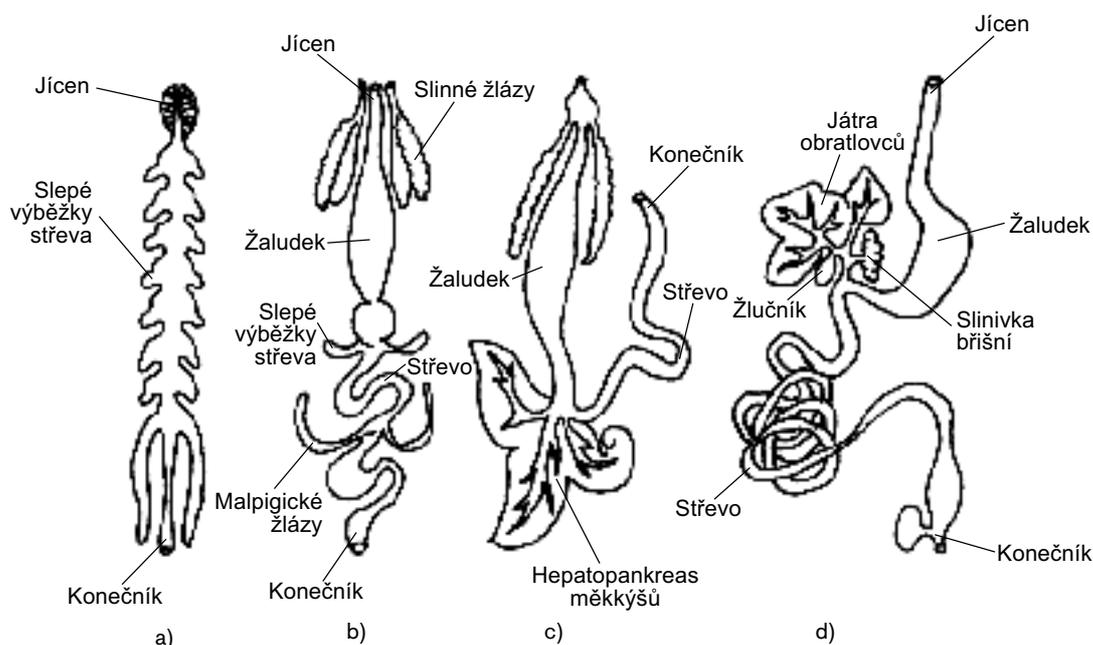
trávením. Trávicí soustavy **hmyzu** se také dosti liší podle potravní specializace (obr. 13.2.b). Přední a zadní část je původu ektodermálního. Střední část (entodermálního původu) je vybavena množstvím trávicích žláz specializovaných podle převládajících živin v potravě. Ve střední části je vylučována **peritrofická membrána**, mechanicky chránící sekreční a resorpční epitel.

13.5. Trávení u obratlovců

V následujících odstavcích probereme postupně děje doprovázející zpracovávání potravy trávicí trubicí v jednotlivých oddílech. Zaměříme se především na trávení u savců.

13.5.1. Funkční anatomie trávicí soustavy

Trávicí soustava obratlovců (obr. 13.2.d) je tvořena dlouhou svalnatou trubicí vystlanou **sliznicí**, do níž ústí na různých místech **vývody žláz**. Jednotlivé části trubice jsou různě **specializovány** a liší se i produkcí trávicích šťáv (tab. 13.1.). Pohyby trávicí soustavy posunující potravu jsou výsledkem činnosti svaloviny stěn. Přední a zadní část je tvořena příčně pruhovanou svalovinou, zbytek je svalovina hladká. Svalová tkáň vytváří ve stěně celé trávicí trubice dvě vrstvy. V zevní vrstvě probíhají svalová vlákna podélně, ve vnitřní vrstvě kruhovitě. Trubicí vystýlá sliznice (**mukóza**), tvořená žlázovými a pojivovými buňkami. Mezi **podélnou a kruhovitou vrstvou hladkých svalů** leží **nervová myenterická pletěň Auerbachova**, pod sliznicí je uložena nervová **submukózní pletěň Meissnerova** (obr. 13.6.). Pleteně jsou vytvářeny vegetativními nervy a jsou vzájemně propojeny.



Obr. 13.2. Typy trávicích trubic. a) pijavka, b) šváb, c) hlemýžď, d) žába.

Oblast	Vylučuje	Složení	Denní množství (l)	pH
Slinné žlázy	sliny	amyláza, hydrogenuhličitany	1 a více	asi 6,5
Žaludek	žaludeční šťávu	pepsinogen, HCl, lipáza, mucin, renin (u dětí)	1 – 3	asi 1,5
Pankreas	pankreatickou šťávu	trypsinogen, chymotrypsinogen, peptidázy, lipázy, amylázy, hydrogenuhličitany	1	7 – 8
Žlučník	žluč	mastné kyseliny, žlučové soli, cholesterol	asi 1	7 – 8
Tenké střevo	střevní šťávu	enterokináza, karboxy- a aminopeptidázy, maltáza, laktáza, sacharáza, lipázy, nukleázy	asi 1	7 – 8

Tab. 13.1. Sekrece a složení trávicích šťav u člověka.

13.5.2. Trávení v ústech

V ústní dutině je potrava připravována pro zpracování v dalších částech gastrointestinální soustavy mechanickým rozměňováním. Tvoří se sousta, mísí se se **slinami** a jsou obalována do ochranné vrstvy mucinu. U vodních živočichů, kteří přijímají potravu s velkým množstvím vody, jsou slinné žlázy zakrnělé, nebo chybějí. Naopak u živočichů přijímajících suchou potravu jsou slinné žlázy poměrně mohutné a vytvářejí mnoho slin (u skotu až 60 l denně).

Člověk vylučuje denně průměrně asi 1,5 l slin. Sliny vznikají především ve velkých žlázách ústních do ústní dutiny zvláštními vývody. Patří k nim **žlázy příušní, podčelistní** a žláza **podjazyková**. Sliny obsahují asi 99,4 % vody, látky organické (**mucin, alfa-amylázu, lysozym** – ničící patogenní organizmy, **imunoglobuliny**), látky anorganické (hydrogenuhličitany **ionty**: jódu, draslíku, chloru, sodíku, vápníku, fosforu a malá množství dalších). U některých savců (včetně člověka) se vyskytuje ve slinách **amyláza** (ptyalin), štěpící škrob na maltózu.

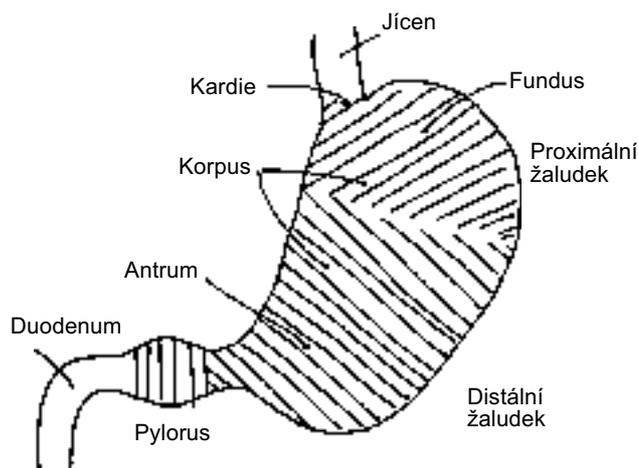
Nepodmíněně **reflexní sekrece slin** je vyvolána zvýšením pohybu, mechanickým drážděním ústní sliznice a chemickým drážděním chuťových receptorů. Podněty jsou přenášeny do slinného ústředí v prodloužené míše. Parasympatická inervace se uskutečňuje prostřednictvím nervů lícního a jazykohltanového (VII. a IX. mozkový nerv). Podmíněně reflexní reakce slin vzniká až v průběhu ontogeneze.

13.5.3. Polykání

Je výsledkem koordinovaného souboru dílčích dějů, které mají za úkol transport sousta do žaludku. Vstoupí-li sousto do hltanu, **uzavře se reflexně vstup** do dýchací trubice. Jícen se kruhovitě **peristalticky stahuje** a posunuje sousto do žaludku. Sací nepodmíněný reflex se vybavuje mechanickým drážděním sliznice rtů.

13.5.4. Trávení v žaludku

V žaludku je potrava **skladována, mechanicky zpracovávána a také trávena**. Trávicí funkce je asi fylogeneticky nejmladší. Morfologie savčího žaludku (obr. 13.3.) je následující: malé zakřivení, velké zakřivení,



Obr. 13.3. Základní části lidského žaludku.

část jícnová, česlo (kardia), klenba (fundus), tělo žaludku a vrátník (pylorus).

Funkčně lze žaludek dělit na část proximální (fundus a část těla žaludku) a část distální. V klidu a na lačno je objem žaludku člověka jen asi 50 ml, může se však zvětšit až na 2 l. Stěny prázdného žaludku jsou ochablé, s přicházející potravou se roztahují a začínají se objevovat **peristaltické pohyby**. V oblasti fundu vzniká místní stah, který postupuje až k vrátníku. Vrátník je uzavřen svěračem, obsah žaludku nevniká tedy do dvanáctníku, ale vrací se zpět, když stah žaludku povolí. Tím se potrava promíchává se žaludeční šťávou a postupně se mění v kašovitou tráveninu (chymus). Po určité době povolí stah svěrače vrátníku a část tráveniny se vytlačí do dvanáctníku. K úplnému vyprázdnění žaludku je třeba 3–4 hodin.

Zvracení (**emesis**) se u některých savců vyvinulo jako ochranný reflex, který má odstranit ze žaludku nebezpečné látky. Je vyvoláno silným stahem břišního svalstva po mechanickém dráždění trávicí trubice, nebo je vyvoláno podněty z **centra pro zvracení**, které je v **prodloužené míše**. Činnost tohoto centra je aktivována vzruchy z různých částí trávicí trubice, ze statokinického čidla („mořská nemoc“), z mozkové kůry (např. při nelibých pocitech čichových), je aktivováno i hypoxií („horská nemoc“).

13.5.5. Sekreční činnost žaludku

Buňky žaludečních žláz produkují **žaludeční šťávu**. Ta obsahuje kromě vody řadu organických a anorganických látek. Z organických sloučenin jsou to jednodušší bílkoviny (albuminy, globuliny), složené bílkoviny (mucin) a enzymy (pepsin, katepsin, chymozin, lipáza). Z anorganických sloučenin je to především kyselina chlorovodíková, chloridy, sírany a fosforečnany.

Kyselina chlorovodíková se tvoří v krycích buňkách žaludečních žláz všech obratlovců. Výsledná acidita žaludeční šťávy závisí nejen na vylučování kys. chlorovodíkové, ale i od jejího slučování se složkami potravy, resp. s mucinem a solemi v žaludeční šťávě. Působením kyseliny chlorovodíkové se mění trojmocné železo na dvojmocné, které se jedinečně může vstřebávat a využívat pro tvorbu erytrocytů a pro depotní bílkoviny tohoto prvku (ferritin).

Kyselina chlorovodíková koaguluje bílkoviny a připravuje je na enzymatické štěpení. Umožňuje rovněž resorpci některých vitaminů (B₁, B₂, C) a vstřebávání iontů vápníku a železa. Základní význam kyseliny chlorovodíkové tkví v **aktivaci proenzymu pepsinogenu** na proteolytický enzym **pepsin**. Tvorba tohoto enzymu z neaktivního pepsinogenu probíhá až v dutině žaludku – sekretující žlázy jsou tedy jeho účinku uchráněny. Pepsinogen je vylučován hlavními buňkami ve spodní části žaludečních žláz. Proteolytická účinnost tohoto enzymu je velmi vysoká. Hydrolyticky štěpí asi 10 % z peptidických vazeb, čímž se makromolekuly bílkovin mění na menší molekuly – peptidy.

V žaludku štěpí bílkoviny také další proteolytický enzym katepsin (gastricin). Může se uplatnit pouze na začátku trávení bílkovin, kdy obsah žaludku ještě není tak kyselý. Má význam pro trávení bílkovin zejména u mláďat, u nichž v žaludku není ještě tak vysoká acidita jako u dospělých jedinců. Katepsin štěpí zejména mléčný kasein.

Dalším proteolytickým enzymem v žaludeční šťávě je chymozin. Tento enzym sráží zejména rozpustný prokasein (kaseinogen) na nerozpustný kasein za spolupůsobení iontů vápníku. Tím se u sajících mláďat zadržuje mléko v trávicí trubici.

V žaludeční šťávě se vyskytuje také enzym **lipáza**. V malém množství je přítomna v žaludeční šťávě u masožravců a hlodavců, téměř chybí v žaludku ryb a ptáků a úplně chybí u přežvýkavců. Štěpí emulgované tuky na glycerol a mastné kyseliny. Je významná zejména u sajících mláďat, kde štěpí mléčný tuk.

Buňky v krčku žaludečních žláz – mucinózní buňky – produkují bílkovinu mucin. Ten má ochrannou funkci – **vrstva mucinu chrání stěny žaludku** před poškozením kyselinou chlorovodíkovou. Jeho tvorba se musí neustále obnovovat, protože průběžně přechází do žaludeční šťávy (ve šťávě žaludku jsou asi 3 % mucinu).

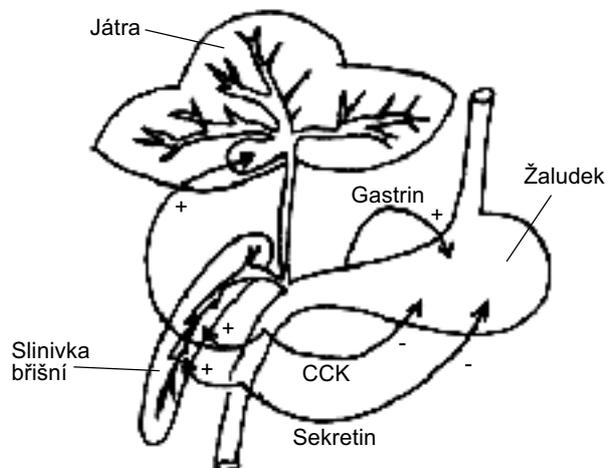
Trávení v žaludku ptáků se odlišuje od trávení v žaludku savců. Ptáci mají dva žaludky – méně nápadný **žlznatý** žaludek (proventriculus) a na něj navazující **svalnatý** (ventriculus). Někteří mají i vole, kde se potra-

va hlavně uskládňuje a změkčuje. Sliznice žlznatého žaludku vylučuje žaludeční šťávu obsahující kys. chlorovodíkovou a pepsin. Stěny svalnatého žaludku s mohutnou svalovinou zabezpečují intenzivní kontrakce zvláště při požití tuhé potravy. Drtící účinek zvyšují i drobné kamínky a písek v dutině svalnatého žaludku.

13.5.6. Řízení žaludeční sekrece

Sekrece žaludeční šťávy je řízena **nervově** (vegetativní nervový systém) nebo **látkově** (obr. 13.4.). Mechanické a chemické dráždění stěn žaludku potravou má na sekreci žaludečních šťav přímo stimulující vliv. Vyvolává zde také produkci tkáňového hormonu **gastrinu**, který parakrinně aktivitu žaludku zvyšuje. Stimulující efekt mají také **glukokortikoidy**. Naopak tlumící účinek mají **katecholaminy** a **enterogastron**. Z tenkého střeva (dvanáctníku) přicházejí při průchodu tráveniny zpětnovazebně do žaludku regulační podněty látkové povahy, např. **sekretin** nebo **cholecystokin (CCK)**, které jeho sekreční aktivitu tlumí.

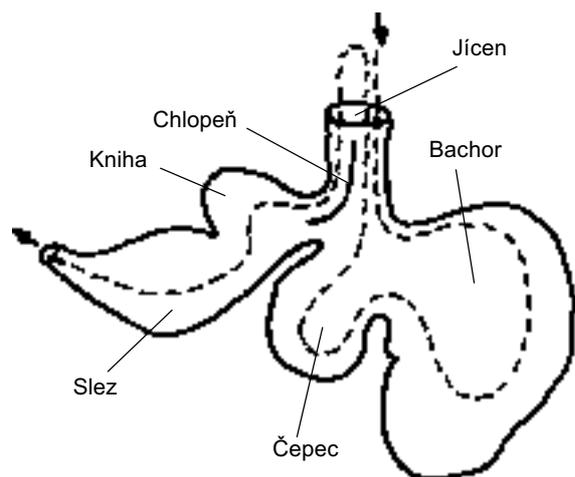
Nervové řízení tvorby žaludeční šťávy je zprostředkováno vlákny **bloudivého nervu**. Sliznice žaludku velmi citlivě reaguje na podněty z vnějšího prostředí (vyvolávající strach, napětí, úzkost, rozčilení), ale i zevnitř organismu (stav žlučníku, pankreatu, slepého střeva apod.).



Obr. 13.4. Hormonální regulace trávicí soustavy člověka. Gastrin je tkáňovým hormonem podporujícím aktivitu žaludku. Sekretin a cholecystokin (CCK) z dvanáctníku zpětnovazebně tlumí žaludeční činnost. Naopak stimulují vylučování pankreatické šťávy a žluči.

13.5.7. Žaludek přežvýkavců

Jde o tzv. složený žaludek, skládající se z více oddílů (13.5.). U skotu jsou vyvinuty tři předžaludky: **bachor** (rumen), **čepec** (reticulum), **knih** (omasus). Kniha ústí do vlastního žaludku, kterým je **slez** (abomasus). U různých přežvýkavců jsou rozličné odchylky od tohoto schématu. U velbloudovitých není vyvinuta kniha (resp. ji lze prokázat pouze histologicky).



Obr. 13.5. Žaludek přežvýkavců a dráha, kterou potrava prochází. Enzymy mikrobiální flóry v bachoru nejprve rozkládají celulózu rostlinných buněk. Takto natrávená potrava se přežvýká v ústech a pokračuje do slezu – vlastního trávicího žaludku. Chlopeň usměřuje dráhu přežvýkané potravy.

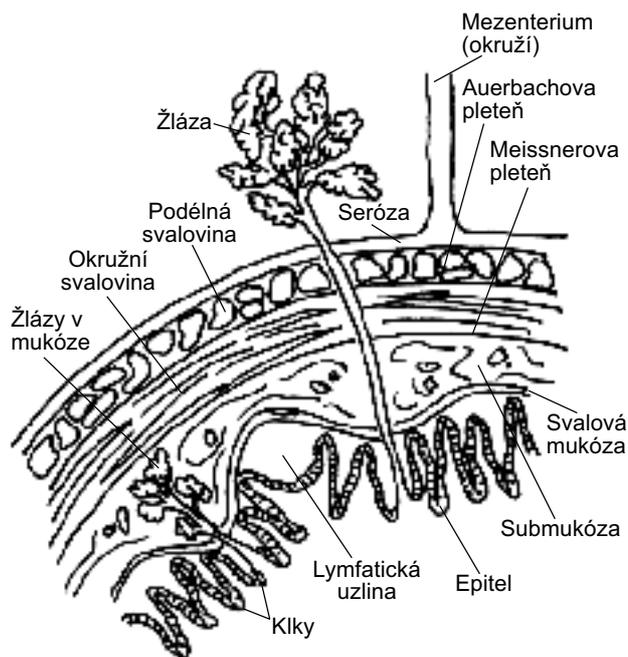
Přijatou potravu zpracovávají přežvýkavci nejprve málo a potrava se hromadí a promíchává v předžaludcích. V **bachoru** se rostlinná **potrava promíchává a štěpí celulózu bakterií**, které zde žijí v symbioze s bachořci z kmene nálevníků. Za jistou dobu po pastvě se část obsahu předžaludků vyvrhne zpět do úst (regurgitace). Vyvrhování je řízeno řetězovým reflexem. V ústech se potom potrava důkladně rozžvýká a prochází do té doby uzavřeným průchodem mezi čepcem a knihou. Listy knihy zachycují hrubé částice potravy a vracejí je zpět. Rozmělněná potrava přechází do slezu, který je vlastním trávicím žaludkem.

13.5.8. Trávení v tenkém střevě

U člověka začíná tenké střevo **dvanáctníkem** (duodenum), na který navazuje vlastní střevo – **lačník** (jejunum) a **kyčelník** (ileum) – které je 3 až 5 m dlouhé. V tenkém střevě dochází ke **štěpení živin** až na vstřebatelné součásti a probíhá v něm **převážná část resorpčních dějů**.

Na úspěšnosti trávení a vstřebávání se zde také významně podílejí dva z nejdůležitějších orgánů trávicí soustavy a to **slinivka břišní (pankreas)** a **játra (hepar)**. Trávenina se v tenkém střevě zdrží obvykle 2–4 hodiny. Od ostatních částí se funkčně výrazně liší počáteční oddíl – dvanáctník (duodenum). Převážná část trávicích a resorpčních pochodů probíhá zde a v lačníku (jejunum).

Sliznice střeva vytváří záhyby, jejichž povrch je kryt **klky** (villi), pokrytými jednovrstevným cylindrickým epitelem (obr. 13.6.). Klky **zvětšují resorpční plochu** střeva až 600x (u člověka asi na 200 m²). Do klků vnikají tepénky a žilky, rozvětřující se na četné kapiláry. Vnitřek každého klku vyplňuje jedna cévka mizní soustavy (miznice).



Obr. 13.6. Součásti střešní stěny.

13.5.9. Motilita tenkého střeva

Pohyby tenkého střeva promíchávají tráveninu (chymus) s trávicími šťávami a zajišťují co možná nejintenzivnější kontakt s molekulami enzymů a se střešní stěnou. Tyto úkoly plní tzv. místní pohyby segmentační a kývavé. **Peristaltické pohyby** pak posouvají tráveninu směrem k tlustému střevu.

Na mechanických pohybech tenkého střeva se podílejí nervové pleteně (Auerbachova a Meissnerova), které jsou součástí vegetativní nervové soustavy. **Parasympatikus** zvyšuje svalový tonus a **povzbuzuje pohyby střeva**, sympatikus pohyby střeva tlumí. Pohyby tenkého střeva ovlivňují i **hormony**, zvláště acetylcholin (je rovněž mediátorem parasympatiky) a adrenalin (je mediátorem sympatiky). První zvyšuje pohyby a tonus střešní svaloviny (chová se jako parasympatikus), druhý naopak tlumí pohyb střeva (působí jako sympatikus). Pohyby klků jsou ovládnány tkáňovým hormonem **villikininem**.

13.5.10. Slinivka a její sekrece

Nejvýznamnější trávicí žlázou savců je **slinivka břišní**. Produkuje **pankreatickou šťávu**, která se vylévá do dvanáctníku společným vývodem se žlučovodem. Z anorganických látek obsahuje **pankreatická šťáva** zejména **uhlíčitan sodný**, který **neutralizuje kyselou tráveninu žaludku**. Z organických látek to jsou albuminy, globuliny, nukleoproteidy, mucin, cholesterol, lipidy, močovina a **pankreatické enzymy**.

Pankreatická alfa-amyláza je přítomna v pankreatické šťávě všech obratlovců. Optimum jejího působení u člověka je při pH 7,4. Štěpí glykozidické vazby polysacharidů (škrobu, glykogenu) a mění je až na maltózu.

Pankreatická lipáza (steapsin) hydrolyzuje neutrální tuky až na glycerol a mastné kyseliny. Její aktivitu zvyšují soli žlučových kyselin.

Z **proteolytických enzymů** jsou v pankreatické šťávě zastoupeny: **trypsin, chymotrypsin, karboxypeptidázy, elastáza** (dříve nazývány společným názvem erepsin). **Vylučují se v inaktivní formě** (trypsinogen, chymotrypsinogen, prokarboxypeptidáza, proelastáza).

Trypsin vzniká z inaktivního trypsinogenu působením **střevní enteropeptidázy**. Vyskytuje se u všech živočichů; optimum jeho působení je při pH 8. **Chymotrypsin vzniká** z inaktivního chymotrypsinogenu působením **aktivního trypsinu**. **Štěpí polypeptidy** na peptidy až aminokyseliny. Karboxypeptidáza vzniká z inaktivní prokarboxypeptidázy působením trypsinu. Karboxypeptidáza odštěpuje z peptidového řetězce od jejího karboxylového konce postupně jednu aminokyselinu za druhou. Proteolytický pankreatický enzym **elastáza** (pankreaopeptidáza E) štěpí zejména polypeptidy elastických vláken, které nemohou natrávit ani trypsin, ani chymotrypsin. Nukleové kyseliny se štěpí pankreatickými **nukleázami** (ribonukleázy, deoxyribonukleázy) na nukleotidy.

Řízení produkce pankreatické šťávy: sekrečním nervem pankreatu je zejména **nerv bloudivý**. Vyměšování trávicí šťávy vyvolávají hlavně chemické podněty působící na sliznici dvanáctníku a střeva. Humorální řízení je zajišťováno hormonem **sekretinem** a hormonem **cholecystokininem** z tenkého střeva (obr. 13.4.), které sekreci pankreatických trávicích enzymů podporují.

Pankreas kromě trávicích enzymů vylučuje důležité hormony – inzulin a glukagon. Dalším orgánem s takto kombinovanými funkcemi jsou játra.

13.5.11. Játra a jejich funkce

Játra jsou největší žlázou v organismu a jedním z nejdůležitějších orgánů vůbec. Savci mají velká laločnatá játra, plazi protáhlá, kaprovité ryby v podobě provazců. Játra se podílejí na různých **metabolických, oběhových a homeostatických funkcích**. Jsou v nich dva cévní systémy.

Nutriční cévní systém tvoří **jaterní tepna** (arteria hepatica), **funkční systém** žíla **vrátnice** (vena portae). Vrátnicová žíla přivádí z trávicí trubice krev obohacenou výživnými látkami, jaterní tepna zase kyslík a výživné látky potřebné pro jaterní buňky, stěny žlučových a pro vazivo mezi jaterními lalůčky. Vrátnice se v játrech rozvětňuje na vlásečnice, které se propojují s vlásečnicemi jaterní tepny.

Základní funkční jednotkou jater je **jaterní lalůček** (lobus hepatis), ve kterém jsou **jaterní buňky** (hepatocyty). Ty jsou uspořádány tak, že na jednom jejich pólu je žlučová kapilára (žlučový pól hepatocytu) a na opačném pólu krevní kapilára (sinusový pól). Toto uspořádání umožňuje **transport látek z krve do žluči a její zapojení do procesů trávení**.

Žlučovody jsou vytvářeny rýhami dvou přiléhajících jaterních buněk, tvořící dohromady kanálek. Ty se sbíhají do společného vývodu (ductus hepaticus). Ten spolu s vývodem žlučového měchýře (ductus cysticus) vytváří jediný kanál (ductus choledochus) vedoucí do dvanáctníku. Žlučový měchýř (vesica fellea) některým živočichům chybí (např. slon, kůň, srnec, potkan, měkkozobí).

Základní funkce jater: **1) Vytvářejí žluč**, která jako **emulgátor** má zásadní význam při trávení lipidů. **2) Přetvářejí se v nich všechny živiny** přicházející vrátnicovou žílou ze střeva. **3) Ukládá se zde glykogen** a vytvářejí ketolátky. **4) Tvoří se zde bílkoviny krevní plazmy**. **5) Vzniká zde močovina** při rozpadu aminokyselin. **6) Detoxikuje** se zde řada škodlivých látek. **7) Jsou důležitým orgánem termoregulace**, neboť v nich probíhá řada exotermních reakcí, při nichž se uvolňuje teplo, které pak krev rozvádí k jiným orgánům. **8) Ve fetálním období jsou důležitým krvetvorným orgánem** (spolu se slezinou).

Vylučování **žluči** do tenkého střeva je vyvoláváno parasympatickou stimulací a zejména hormonem cholecystokininem z tenkého střeva (obr. 13.4). Z organických látek jsou ve žluči důležité **žlučové kyseliny** a jejich soli, **žlučová barviva, cholesterol, lecitin, tuky, mastné kyseliny, močovina, alkalická fosfatáza, mucin**. Některé organické složky (zejména žlučové kyseliny) se zpětně resorbují ze střeva, vrací se **portální (vrátnicovou) žílou** do jater (viz str. 80) a opět se do žluče vylučují. Jde o tzv. enterohepatální oběh.

Žlučové kyseliny **snižují povrchové napětí** v roztočích a umožňují tak vytváření emulze. To je významné především při vstřebávání lipidů.

Žlučová barviva jsou **bilirubin a biliverdin**. Tato barviva vznikají po rozpadu hemoglobinu (viz str. 59). Volný bilirubin je toxický, proto se v jaterních buňkách váže s kyselinou glukuronovou na glukuronid, který je secernován do žluči. Část se ho dostává do krevního oběhu a je pak vylučován ledvinami. Na syntézu bilirubinu s kys. glukuronovou je zapotřebí enzymu glukuronyltransferázy. Je-li chybění tohoto enzymu podmíněno geneticky, vzniká u novorozenců těžká žloutenka. Nevylučuje-li se bilirubin z jater plynule, jeho hromadění v organismu může poškodit centrální nervovou soustavu.

Cholesterol je přítomen v dosti velkém množství ve žluči všech živočichů i člověka. Cholesterol nemá význam při trávení, ale spolupůsobí při vytváření emulze tuků.

Z anorganických látek je ve žluči přítomen chlorid sodný a draselný, fosforečnan hořečnatý a vápenatý, ionty železa a mědi. Důležitou anorganickou složkou jsou uhličitany a fosforečnany, které snižují aciditu ve dvanáctníku.

K hlavním **funkcím žluči** patří, že: **1) Společně s pankreatickou šťávou neutralizuje tráveninu**. **2) Emulguje tuky**. **3) Umožňuje vstřebávání tuků** tím, že vytváří ve vodě rozpustné komplexy mezi mastnou kyselinou a žlučovými kyselinami. **4) Stupňuje peristaltiku střeva**.

13.5.12. Střevní šťáva

Je vylučována **Lieberkühnovými žlázami** tenkého střeva nepřetržitě při jejich chemickém, nebo mechanickém dráždění potravou. Obsahuje chloridy, **uhličitan sodný**, mucin, málo leukocytů a odloupané epitelové buňky. Buňky vrcholů klků tenkého střeva se neustále odlupují a dorůstají (celý epitel se vymění asi za 2 dny). Odloupané epitelie se v dutině střeva rozpadají a uvolňují trávicí **enzymy**.

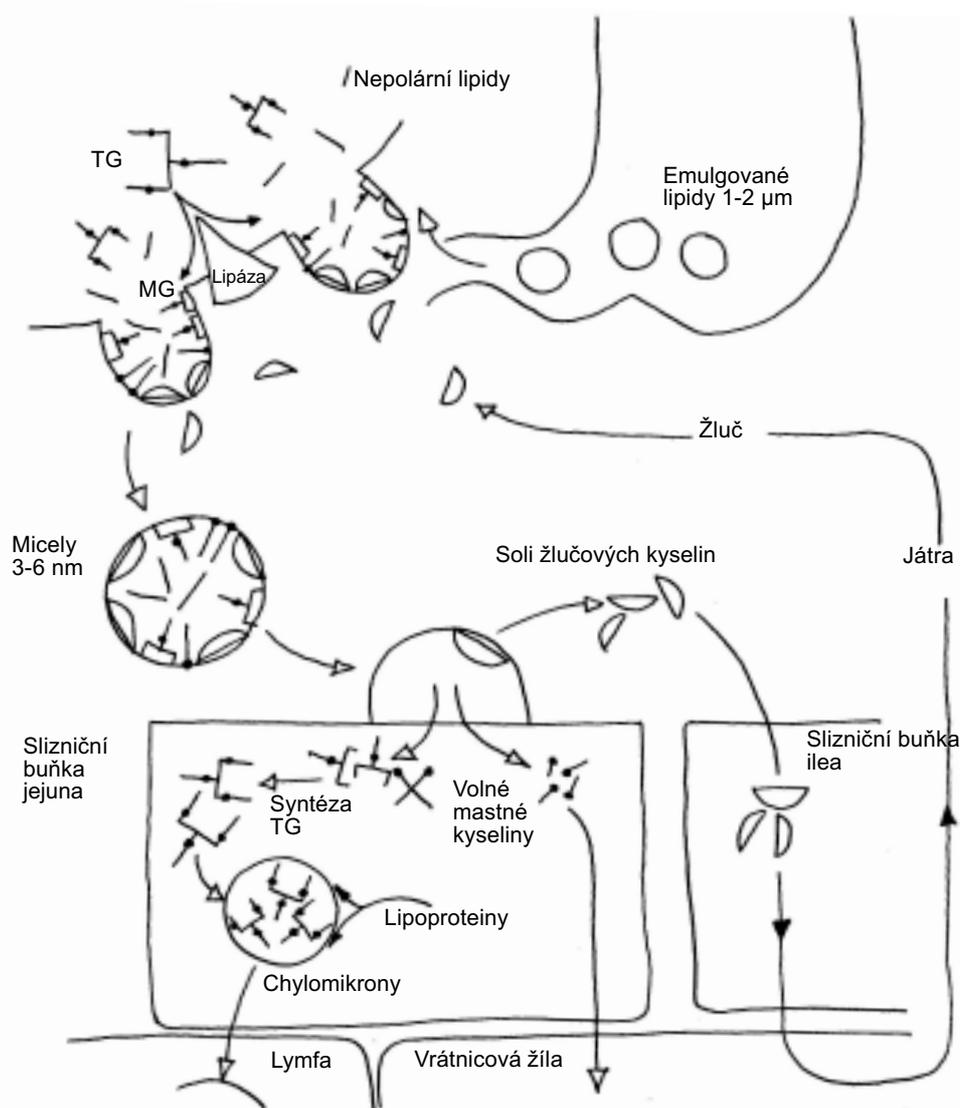
Ve střevní šťávě je obsažena směs **proteolytických enzymů**, štěpících polypeptidy až na aminokyseliny. Enzymy **nukleázy** štěpí nukleové kyseliny na nukleotidy. Dále pak enzym **sacharáza** štěpí sacharózu na glukózu a fruktózu, **maltáza** maltózu na dvě molekuly glukózy, **laktáza** štěpí laktózu na glukózu a galaktózu.

Střevní **lipáza** hydrolyzuje tuk na glycerol a mastné kyseliny a **střevní peptidáza** aktivuje pankreatický trypsinogen na aktivní trypsin.

13.5.13. Vstřebávání

Resorpce součástí potravy může v podstatě probíhat ve všech částech trávicího ústrojí. Nejlepší podmínky pro resorpci však existují v **tenkém střevě**. Jeho délka je v závislosti na typu diety velmi různá – býložravci mají typicky velmi dlouhé střevo. Trávicími pochody uvolněné součásti potravy jsou zde již zpravidla **ve stavu rozpustném ve vodě**, což je jeden z **předpokladů jejich dobré resorpce**.

Resorpce součástí potravy uvolněných trávením je zajišťována různými mechanismy a probíhá u různých látek různou rychlostí. K pasivním mechanismům patří osmóza, difuze, nebo přechod po elektrochemickém gradientu. Aktivní transport vyžaduje dodání energie uvolněné metabolickými pochody. Tímto způsobem se přenášejí vstřebané látky nejrychleji. **Aminokyseliny** a **monosacharidy** jsou resorbovány podobně jako v tubulu ledvin **sekundárním aktivním kotransportem** poháněným **sodíkovým gradientem** (str. 108).



Obr. 13.7. Schéma trávení a vstřebávání tuků. V žaludku jsou tuky emulgovány, pankreatická lipáza štěpí triacylglyceroly (TG) na monoacylglyceroly (MG) a volné mastné kyseliny. Ty, spolu se solemi žlučových kyselin, tvoří micely. TG resyntetizované v buňkách střeva dostávají polární lipoproteinový obal a jako chylomikrony odcházejí do lymfy.

Produkty trávení sacharidů – monosacharidy – jsou resorbovány především v duodenu a jejunu. Rychlost resorpce monosacharidů je různá. Nejrychleji se vstřebávají glukóza a galaktóza. Resorpci v tenkém střevě uniká jen malé množství vstřebání schopných monosacharidů. Ty jsou po přestupu do tlustého střeva metabolizovány bakteriemi. Do tlustého střeva přecházejí prakticky všechny polysacharidy, které tvoří součást tzv. hrubé vlákniny potravy (celulóza, hemicelulóza, lignin). Částečně zajišťují (u člověka však v nepatrném množství) štěpení těchto látek bakterie přítomné v tlustém střevě.

Bílkoviny potravy jsou při trávení **rozštěpeny na** jednotlivé **aminokyseliny**. Molekuly bílkovin nejsou vstřebávány a proto neohrožují organismus jako cizí antigeny. Vstřebávány jsou pouze volné aminokyseliny a to buď aktivně nebo pasivně. Nevelká část nestrávených bílkovin přechází do tlustého střeva, kde jsou štěpeny bakteriemi.

Tuky (lipidy) sice mohou volně procházet membránami a proto nepotřebují aktivní transportní systém. Na druhé straně jsou však špatně rozpustné ve vodě a jejich **trávení i resorpce ve vodném prostředí** trávicí trubice i jejich transport plazmou jsou proto složité a **vyžadují speciální mechanismy**. Lipázy jsou účinné zejména na rozhraní mezi tukovou fází a vodným prostředím. Proto je předpokladem mechanická **emulgace tuků** na malé kapičky (velký povrch) působením žaludeční motility (obr. 13.7.).

Pankreatická lipáza štěpí triacylglyceroly na monoacylglyceroly a volné mastné kyseliny. Z těch se za **spolupůsobení solí žlučových kyselin** spontánně vytvářejí **micely**. Ty, díky svým malým rozměrům, umožňují **kontakt produktů štěpení s kartáčovým lemem stěny tenkého střeva** a jsou proto **nutnou podmínkou pro resorpci**. Polární součásti micel jsou obráceny vně – do vodního prostředí. V endoplazmatickém retikulu buněk sliznice lačnicku se znovu resyntetizují triacylglyceroly, které jsou, opět pro svou hydrofobnost a tedy špatnou transportovatelnost, zabudovány do jádra **chylomikronů**, které přes lymfu odcházejí do systémového oběhu. Hydrofilní obal chylomikronu tvoří polární lipidy (cholesterol, fosfolipidy) a proteiny.

13.5.14. Tlusté střevo (tračník, colon)

Jeho sliznice nemá klky, jen četné záhyby. Mocné peristaltické pohyby tlačí obsah ke konečníku. Probíhá zde činností mikrobů **fermentace** některých složek bílkovin, které unikly působení trávicích žláz. Při těchto po-

chodech zde vzniká určité množství plynu. Probíhá zde rovněž intenzivní **zpětná resorpce vody** mechanismy shodnými s ledvinným tubulem (viz str. 108). Vyprazdňování tlustého střeva se nazývá **defekací**. Defekační pochody mají reflexní charakter a jsou řízeny míchou. Při zvýšení interrektálního tlaku se podráždí proprioceptory vyvolávající defekační reflex.

13.5.15. Regulace činnosti trávicí soustavy

Činnost celé trávicí soustavy obratlovců koordinuje především **vegetativní nervový systém** ve spolupráci s **hormony**. Regulační hormony buď vznikají a působí parakrinně, přímo v buňkách trávicí soustavy (tkáňové hormony) nebo v endokrinních žlázách (např. inzulin zvyšuje, estrogeny snižují příjem potravy a trávicí děje). Vylučování některých trávicích šťáv regulují převážně nervové mechanismy (např. vylučování slin), v některých případech převážně humorální mechanismy (např. vylučování střevní šťavy).

Regulace **intezity příjmu potravy** je příkladem spolupráce autonomního, vegetativního řízení kontrolujícího hladiny živin s vědomým, motorickým řízením potravního chování. K jejich koordinaci dochází především na úrovni hypotalamu.

Příjem potravy je u savců závislý na aktivitě řídicích center, která jsou uložena ve středním hypotalamu. **Centrum sytosti** (je uloženo ve ventromediálních jádrech) je nadřazeno **centru hladu** a za normálních podmínek tlumí jeho činnost. Při hladovění klesá hladina glukózy v krvi a tím také aktivita buněk v centru sytosti. Tak se druhotně aktivuje centrum hladu. Narušení funkce ventromediálních jader vede ke ztrátě kontroly příjmu potravy, což může vést ke značné obezitě. Naopak elektrická stimulace této oblasti pomocí mikroelektrod vede k poklesu příjmu potravy. Při patologických stavech jednoho či druhého z center mohou vznikat situace, které označujeme jako **hyperfágie** (nadměrný příjem potravy), nebo naopak **anorexie** (trvalé a neodůvodnitelné odmítání potravy). Řízení příjmu potravy je závislé ještě na mnoha dalších faktorech. Např. při pobytu živočicha v chladu je mírně inhibována činnost centra sytosti. U člověka se kromě toho zapojuje do řízení příjmu potravy i mozková kůra a limbický systém (str. 132).

V hypotalamu jsou rovněž umístěna centra řídicí příjmem tekutin. Drážděním těchto oblastí lze vyvolat pocit neuhasitelné žízně (viz také str. 110 a 133).