

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra veterinárních disciplín



**Mezidruhové rozdíly v pohlavním cyklu a folikulogenezi u
savců**

Bakalářská práce

Autor práce: Andrea Šustrová

Vedoucí práce: Ing. Lenka Tůmová. Ph.D.

© 2014 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Mezidruhové rozdíly v pohlavním cyklu a folikulogenezi u savců" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 09.04.2014

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Lence Tůmové. Ph.D. za její ochotu, trpělivost a rady při vypracovávání práce. Dále děkuji své rodině a přátelům za jejich drahocenné rady, trpělivost a podporu.

Mezidruhové rozdíly v pohlavním cyklu a folikulogenezi u savců

Souhrn

Cílem bakalářské práce bylo popsat problematiku pohlavního cyklu a folikulogeneze u jednotlivých druhů savců. Práce se zabývá mezidruhovými rozdíly z hlediska anatomického i fyziologického u běžně chovaných hospodářských a domácích zvířat, ale také u zvířat volně žijících včetně mořských savců a primátů.

V průběhu reprodukčního cyklu prochází samice různými změnami a fázemi, mezi které řadíme pubertu, pohlavní dospělost, estrální cyklus, březost, poporodní období a na závěr klimakterium. Pohlavní dospělost se u samic projevuje rozvojem sekundárních pohlavních orgánů a nástupem estrálního cyklu. Ten je charakteristický pravidelným opakováním v různě dlouhých intervalech v závislosti na druhu zvířete. Zvířata podle toho rozdělujeme na monoestrická, diestrická, polyestrická. Estrální cyklus je řízen neuroendokrinními mechanismy a je rozdělen do 4 fází: proestrus, estrus, metestrus, diestrus či anestrus v případě monoestrických a diestrických zvířat. U přežvýkavců je pravidelný cyklus opakující se po 21 dnech s říjí trávající 12-28 hodin. Oproti tomu kočkovité šelmy mají cyklus řízený podle délky světelné dne s průměrnou délkou říje 7 dní. Mořští savci mají také pohlavní cyklus závislý na ročním období. Nejčastěji se páří na jaře nebo v zimě. Ovulace se opakuje v pravidelných intervalech. U primátů je délka menstruačního cyklu 30 dní.

S fyziologickými změnami na pohlavních orgánech samice během cyklu úzce souvisí i vývoj folikulů na vaječniku. Folikuly se u většiny savců kromě šelem zakládají již v prenatalním období. Z primordiálních folikulů se následně vyvíjejí primární, které jsou tvořeny oocytem a jednou vrstvou granulózních buněk. Zmnožením vrstev buněk obklopující oocyt vzniká folikul sekundární. V dalším vývoji dochází k formování terciálního neboli antrálního folikulu, kdy mezi granulózními buňkami vznikají dutinky postupně se slévající, čímž vzniká jedna dutina vyplněná tekutinou. V době ovulace stěna folikulu praská a oocyt je vyplaven do nálevky vejcovodu. Luteinizací granulózních buněk vzniká žluté tělísko.

Znalost reprodukčního cyklu je důležitou a potřebnou součástí efektivního chovu. Každý druh je něčím specifický a pro docílení dobrých chovatelských výsledků je důležité tato specifika respektovat.

Klíčová slova: pohlavní cyklus, estrus, folikulogeneze, hormony, savci

Interspecies differences in oestral cycle and folliculogenesis in mammals

Summary

The aim of this thesis was to describe the reproductive cycle and folliculogenesis in different species of mammals. This work is focused on interspecies anatomical and physiological differences among livestock and pets, but also for wildlife animals, including marine mammals and primates.

During the reproductive cycle, the female undergoes various changes and phases, which involves puberty, reproductive maturation, estrous cycle, gestation, postpartum period and climacterium. Reproductive maturity of female is reflected in development of secondary reproductive organs and the onset of estrous cycle. The cycle is characterized by the periodic intervals of varying lengths depending on the species. The animals are monoestrous, diestrous and polyestrous according to the periodic intervals of the cycle. Estrous cycle itself is controlled by neuroendocrine mechanisms and is divided into 4 phases: proestrus, estrus, metestrus, diestrus or anestrus depending on monoestrous or diestrous animals. In ruminants, the cycle is periodical every 21 days with the “heat” lasting 12 to 28 hours. In contrast, the felines have the cycle controlled by the length of daylight, with an average length of estrus 7 days. Marine mammals also have a reproductive cycle depending on the season. They most often mate in the spring or winter. Ovulation is repeated at periodic intervals. In primates, the length of the menstrual cycle is 30 days.

The physiological changes in the female genital organs during the cycle are closely linked to the development of ovarian follicles. Follicles of the most mammals except carnivores are founded during the prenatal development. From the primordial follicles subsequently develop primary follicles containing the immature oocyte surrounded by one layer of granulosa cells. The secondary follicle is formed by mitotic division of granulosa cells. The formation of a fluid-filled cavity adjacent to the oocyte called the antrum designates the follicle as an antral or tertiary follicle. At the time of ovulation, the follicle membrane rupture and the oocyte is released into the oviduct. Luteinisation of granulosa cells caused *corpus luteum* formation.

Knowledge of the reproductive cycle is an important and necessary part of an effective breeding. For good breeding achievement it is important to respect the species differences.

Key words: reproductive cycle, estrus, folliculogenesis, hormones, mammals

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Cíl práce.....	2
3 Literární přehled	3
3.1 Anatomie samičí reprodukční soustavy	3
3.1.1 Vaječníky (<i>ovarium</i>).....	3
3.1.2 Vývodné cesty a jejich vývoj	5
3.1.3 Vejcovody (<i>tuba uterina</i>)	6
3.1.4 Děloha (<i>uterus</i>)	7
3.1.5 Pochva (<i>vagina</i>).....	9
3.1.6 Poševní předsíň (<i>vestibulum vaginae</i>)	10
3.1.7 Vulva (<i>vulva</i>)	10
3.2 Hormonální řízení reprodukčních funkcí.....	12
3.2.1 Hypotalamo- hypofyzární hormony.....	12
3.2.2 Hypotalamo-hypofyzární cyklus.....	13
3.2.3 Gonadotropní Releasing hormony (GnRH)	14
3.2.4 Gonádní steroidní hormony	15
3.2.5 Placentární hormony	18
3.3 Reprodukční cyklus samic.....	20
3.3.1 Prenatální a neonatální vývoj	20
3.3.2 Puberta	21
3.3.3 Estrální cyklus	22
3.4 Estrální cyklus a mezidruhové rozdíly	24
3.4.1 Skot (<i>Bos taurus</i>)	24
3.4.2 Klisna	25
3.4.3 Kočkovité šelmy	26
3.4.4 Fena	27
3.4.5 Mořští savci.....	28
3.4.6 Slon.....	29
3.4.7 Primáti	30
3.4.8 Ženy	31
3.4.9 Hlodavci	32
3.5 Folikulogeneze	34
3.5.1 Oogeneze	34
3.5.2 Vývoj folikulů	35

3.5.3	Folikulární tekutina	38
3.5.4	Vliv ovulace na folikuly	39
4	Závěr	41
5	Seznam literatury	42

1 Úvod

Pohlavní cyklus samic je neodmyslitelnou součástí jejich života, která se opakuje v pravidelných intervalech a poukazuje na správnou funkci jejich organismu. Nezbytnou součástí pohlavního cyklu je i proces folikulogeneze.

Počátky výzkumu tohoto složitého procesu sahají až do 16. století, kdy byly popsány první folikuly a žluté tělísko (*corpus luteum*). Objevení ovariálních folikulů si připisuje R. de Graafovi, podle kterého jsou dosud jedno vývojové stádium folikulu nazýváno. U zvířat byl popsán ovariální folikul C. E von Bearem v roce 1827. V objevech nezaostali ani naši vědci, mezi které patří známý J. E. Purkyně kterému se roku 1825 připisuje objevení zárodečného vajíčku jinak nazvaného buněčné jádro. Později došlo k rozvoji technologií umožňující pokusy na králičích a morčecích oocytech počínaje *in vitro* kultivacemi až po transfer králičího embrya. Pokusy v humánní medicíně probíhaly od roku 1965, kdy R. G. Edwards poprvé popsal lidské gamety (Trávník, 2010).

V reprodukčním cyklu a s ním i spojené folikulogenezi jsou velké mezidruhové rozdíly. Počínaje od hlodavců přes člověka a primáty až po mořské savce včetně kytovců. Rozdíly jsou dány podmínkami, ve kterých zvířata vyrůstají, a také stupněm jejich evolučního vývoje. Pochopitelně u primátů je cyklus nejvíce rozvinut a zdokonalen oproti nižším savcům. Znalost mechanismu reprodukčního cyklu nám umožňuje ovlivňovat je dle našich potřeb a zlepšit tak chov jednotlivých druhů zvířat. Tato práce popisuje mezidruhové rozdíly v pohlavním cyklu u vybraných druhů savců.

2 Cíl práce

Cílem práce je popsat problematiku pohlavního cyklu a folikulogeneze u savců se zaměřením na mezidruhové rozdíly.

3 Literární přehled

3.1 Anatomie samičí reprodukční soustavy

Reprodukční soustava samice zajišťuje vhodné prostředí pro vývoj nového jedince. Vznik nového jedince začíná oplozením, kdy dochází ke splynutí uvolněného vajíčka a spermie ve vejcovodu. Průměrně tato fáze trvá 20-24 hodin. Další fází je vznik embrya, zakládání zárodečných listů a orgánových soustav. V této fázi ještě není možné identifikovat druh zvířete. Tato fáze probíhá v první třetině gravidity. Následnou fází je vývoj plodu od druhé třetiny gravidity. Nyní už lze určit druh, všechny orgány jsou vyvinuty a jedinec roste. Dalším významným krokem je porod, při němž dochází k vypuzení plodu a samice následně poskytuje živiny svému mláděti prostřednictvím mléčné žlázy (Reece, 2009).

Během období březosti a následné laktaci v organismu samice probíhá řada hormonálních a tkáňových změn, které jsou mezi sebou koordinovány tak, aby nedošlo k ohrožení života samice a zároveň došlo ke splnění hlavní funkce a tou je zachování živočišného druhu, porozením zdravého a životaschopného potomka.

Mezi reprodukční orgány samice zařazujeme párové vaječníky, párové vejcovody, dělohu, pochvu a vulvu. Důležitou funkcí těchto orgánů je produkce pohlavních hormonů, na které si mimo jiné také podílejí dvě části mozku adenohipofýza a neurohipofýza. Pohlavní orgány jsou také nezbytné pro produkci samičích pohlavních buněk (Říha, 2003a).

3.1.1 Vaječníky (*ovarium*)

Vaječníky jsou párový orgán tuho-elastické konzistence, variabilní velikosti a tvaru, který se významně liší svojí anatomickou stavbou u jednotlivých druhů zvířat. Jeho anatomické rozložení je také závislé na fázi reprodukčního cyklu, ve kterém se zrovna nacházejí. Důležitou roly hraje i věk plemenice. Obecně platí, že čím je samice starší, tím jsou vaječníky většího a méně pravidelného tvaru (Doležal, 2003). Vaječníky poskytují vhodné prostředí pro vývoj samičích pohlavních buněk (*oocytů*) a zajišťují sekreci pohlavních

hormonů. Vaječníky jsou zavěšeny na vaječnickovém okruží (*mesoovarium*) na stropu dutiny břišní při vstupu do dutiny pánevní. Vaječnickové okruží je hustě prostoupeno cévami a nervy, které tvoří vaječnickovou branku (*hilus ovarii*), a tím plní důležitou zásobní funkci přívodu krve a živin. Tento závěs je součástí širokého děložního vazů. Ventrální okraj vaječníku je konvexní a volný. Ke kranální části přirůstají jemné třásně ze stěny nálevky vejcovodu. Kaudální část je připoutána k závěsu dělohy vlastním vaječnickovým vazem (Říha, 2003b).

Vaječník je na povrchu kryt jednovrstevným cylindrickým epitelem. U mladých zvířat později kubickým epitelem a u starých samic dlaždicovým epitelem. Rozlišujeme kůru (*cortex ovarii*), ve které jsou obsaženy buňky účastnící se vývoje folikulů a některé z nich produkují pohlavní hormony. Pod ní je uložena dřevina (*medulla ovarii*), která se skládá z vaziva a je prostoupena hustou sítí nervů a krevních cév. Podklad vaječníku tvoří vazivové stroma ovarii, které je na povrchu zpevněné vazivovým obalem (*tunica albuginea*). Tato vrstva se aktivně účastní výměny látek, výživy vaječných buněk, tvorby pohlavních hormonů. Pod *tunicou albuginea* se nacházejí vaječnickové folikuly (*folliculi ovarici*) (Červený., 2011). Uložení vaječníků je v dorzální části břišní dutiny. Nedochozí k přemístění vaječníku z místa vzniku v embryonálním vývoji. Tomu je tak u feny a kočky. U krávy, prasnice a klisny jsou přemístěny kaudálně k pánevnímu vchodu. Je to způsobeno procesem zvaným sestup vaječníků. Povrch vaječníků u mladých samic je hladký, zatímco u starších je jizvovitě rozbrázděn.

Na vaječnicích probíhají dvě významné funkce, které provádějí samici po celý její pohlavní život. První je produkce oplozených vajíček a následnou funkcí je produkce hormonů, které podporují vývoj pohlavních orgánů, usnadňují migraci časnému stádiu embrya a zajišťují úspěšný vývoj a implantaci dělohy (Červený, 2011).

Klisna má tvar vaječníku ledvinovitý, 8-10 cm dlouhý. Má výraznou ovulační jamku (*fossa ovarii*), která u novorozené klisny není zcela vyvinutá. Ovulační jamka je místo, v němž dochází k prasknutí folikulů při ovulaci a vzniku žlutého tělíska.

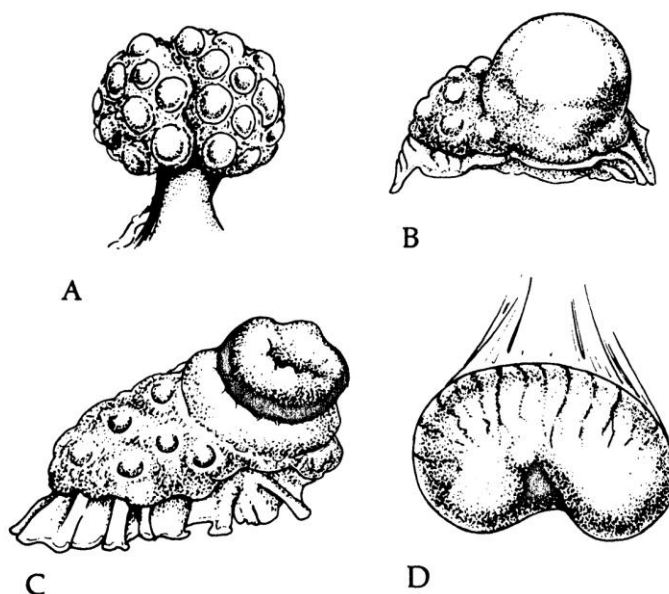
U *prasnice* se vaječník přirovnává k malině díky jeho hrbolatému povrchu, který je způsobený dozráváním více folikulů najednou. Vaječníky prasnice jsou zavěšené na dlouhém závěsu, díky čemuž jsou velmi pohyblivé. V březosti není možné vaječníky rektálně vyšetřit. Délka je 3-5 cm.

Kráva má vaječníky poměrně malého oválného tvaru, které jsou dlouhé 4 cm. Uloženy jsou hluboko kaudálně v břišní dutině. V době březosti nedochází k jejich přemístění jako u prasnice.

Ovce a koza mají vaječníky hrbolaté, což způsobuje častý vývoj dvojčat, protože na každém vaječníku vznikají dvě žlutá tělíska. Uložení je podobné jako u krávy. Významnou odlišností je zbytnělý závěsný vaz, kterým jsou vaječníky fixované.

Feny a kočky mají vaječníky oválné a protáhlé s hrbolatým povrchem díky prominujícím folikulům a žlutým tělískům v různém stádiu vývoje. Vaječníky jsou uloženy v blízkosti ledvin mezi třetím a čtvrtým bederním obratlem. *Bursa ovaria* je hluboká a *mesovarium* často bývá značně prorostlé tukem. Vaječníky jsou bohatě zásobované krví, tudíž je při kastraci potřeba založit ligatury (Červený, 2011).

Obrázek č. 1: Vaječníky různých druhů zvířat.



A) prasnice. B) kráva. C) vaječník krávy s plně vyvinutým žlutým tělískem. D) klisna (převzato z Reece, 2009).

3.1.2 Vývodné cesty a jejich vývoj

Vývodné cesty se začínají formovat v embryonálním vývoji z Müllerových vývodů (*ductus paramesonephricus*). Začíná vývoj vejcovodů, dělohy, jednotlivých vrstev, částí dělohy a vagina. Během intrauterinního vývoje dochází k mezidruhovým rozdílům ve stupni splynutí samotných vývodů. Uspořádání ovlivňuje tvar celé dělohy. U nižších savců (např.

vačnatců) nedochází ke splynutí Müllerových vývodů, čímž dochází k vývoji dvou samostatných vagín (*vagina duplex*) a dvou samostatných děloh (*uterus duplex*). U placentárních savců došlo ke splynutí a vzniku nepárové vagíny, ale děloha je rozdělená na dvě samostatné části. Tento jev se vyskytuje u hlodavců a zajícovitých. U ostatních savců (šelem, kytovců, kopytníků) je splynutí Müllerových vývodů tak výrazné, že vznikla jedna děloha, jeden děložní krček a jedno děložní tělo. Párové setrvávají děložní rohy a vejcovody. Tímto vzniká děloha dvojitá (*uterus bicornis*). Srůst mediálních ploch Müllerových vývodů způsobí to, že u feny, kočky, prasnice a přežvýkavců je děložní tělo malé a rozdělené přepážkou děložního těla (*velum uteri*). U klisny se tento útvar nevytvořil díky rovnoměrnému splynutí Müllerových vývodů. U lidí a primátů je spojení natolik dokonalé, že vzniklo rozsáhlé tělo a párové zůstaly pouze vejcovody. Děloha je označována jako jednotná (*uterus simplex*) (Červený, 2011).

3.1.3 Vejcovody (*tuba uterina*)

Vejcovody jsou párové hladko-svalové trubice, které jsou velmi dobře ohebné a uložené mezi vaječníky a vrcholem děložního rohu. Vejcovod plní funkci při ovulaci, kdy zachycuje uvolněné vajíčko a následně mu umožňuje transport do dělohy. Vajíčko zůstává ve vejcovodu několik dní, během kterých dochází k oplození a následnému časnému embryonálnímu vývoji. Dělicí se embryo sestupuje do dělohy, kde se zahnízdí a následují další vývojová stádia zárodka. Ve vejcovodu se setká ovulované vajíčko se spermii a proto zde vajíčko může zůstat i několik dní, aby se zvýšila šance na oplození.

Nejbližší část přiléhající k vaječníku se nazývá nálevka vejcovodu (*infundibulum tubae uterinae*), která je vystlána četnými slizničními třásněmi. Ty jsou nápomocné při posunu vajíčka směrem dále do vejcovodu. Ten je dále rozšířený v méně zvlňený úsek (*ampulla tubae uterinae*) a následně do konečného úseku, který je zúžený a více klikatý (*istmus tubae uterinae*). Vejcovod končí pozvolným vyústěním do hrotu děložního rohu. Sliznici kryje jednovrstevnatý cylindrický epitel, který je složen ze sekrečních a řasinkových buněk. Sliznice vejcovodu prochází výraznými cyklickými změnami v závislosti na fázi estrálního cyklu. Zvýšená aktivita se projevuje zbytněním a zvýšenou sekrecí hlenu. Svalová vrstva tvořená hladkou svalovinou (*tunica muscularis*). Směrem k děloze jednotlivé vrstvy přibývají. Povrch vejcovodu pokrývá seróza, která probíhá v hustou síť cév a nervů vedoucí k vejcovodu (Červený, 2011).

Klisna

Klisna má vejcovody velice klikaté. Ampule vejcovodu je 10 cm dlouhá. Vejcovody pronikají až na povrch děložních rohů, které lehce vyčnívají v podobě malé papily do děložního rohu. Umístění vaječníku je *dorsokraniální* nad vaječníkem a *ventrokaudální* k vrcholu děložního rohu.

Kočka

Vejcovod kočky vytváří kolem vaječníku velký výrazný zvlněný oblouk, který ústí až na vrchol děložního rohu (Červený, 2011).

3.1.4 Děloha (uterus)

Děloha je dutý orgán, který slouží k vývoji zárodku. Může mít různé tvary, které jsou charakteristické pro jednotlivé druhy zvířat. Děloha dvourohá (*uterus bicornis*) je typická pro skot, prasnice, koně, dvojitá (*uterus duplex*), děloha bez rohů (*uterus simplex*) je typická pro člověka a primáty. Tvoří ji děložní tělo (*corpus uteris*), děložní krček (*cervix uteri*) a děložní rohy.

Děložní krček odděluje dělohu od dutiny pochvy. U některých druhů se vychlipuje do pochvy a tvoří tzv. děložní čípek, který svým tvarem připomíná růžici. Jeho stěna je velmi silná a je snadno identifikovatelný palpací. Je pevně uzavřený s výjimkou říje a porodu, kdy se otevírá. Zabraňuje vstupu infekce a patogenů do dělohy, kde by mohlo dojít k zánětu. Ve fázi otevření produkují pohárkovité buňky, které produkují ve sliznici sekret, jenž má ochrannou funkci a zabraňuje vniknutí patogenů do dělohy (Hafez a Hafez, 2000a).

Děložní tělo je nepárový orgán, který je uložený těsně za krčkem. U přežvýkavců, feny, kočky a prasnice je tělo krátké. V konečné části je rozděleno přepážkou (bifurkací) na dvě části, které přecházejí plynule v děložní rohy. Poslední částí dělohy jsou děložní rohy, které začínají od místa bifurkace jako dvě samostatné části. Pravý roh (*cornu uteri dextrum*) a levý roh (*cornu uteri sinistrum*). Jedná se o různě dlouhé a různě formované trubice. V době březosti se stěna zvětšuje a zeslabuje (Říha, 2003b).

Děložní rohy plynule navazují na děložní tělo. V místě bifurkace se rozdělují a pokračují každý samostatně na pravý a levý. Délka je u zvířat různá.

Stěnu dělohy tvoří seróza (*tunica serosa*), která tvoří vnější ochrannou vrstvu *perimetrium*. Pod ní je uložena hladká svalovina (*tunica muscularis*) tvořící *myometrium*. Poslední vrstvou je slizniční výstelka (*tunica mucosa*) tzv. *endometrium*. *Myometrium* je svalová vrstva skládající se z hladko-svalových buněk. Je hustě protkaná cévami a nervy. Během březosti zbytní a dochází ke zvětšování počtu i velikosti buněk. Hlavní funkcí je pomoc při vypuzování plodu z dělohy svalovými kontrakcemi. *Endometrium* je bohatě žláznatá sliznice krytá cylindrickým epitelem po celém povrchu s výjimkou přežvýkavců, kteří mají karunkuly. Ty jsou důležité při prostupu živin od matky k plodu. Má hnědožlutou až narůžovělou barvu. Během říjového cyklu a vlivem stáří samice prochází specifickými změnami (Říha, 2003b, Červený, 2011).

Klisna

Děložní tělo u klisny je poměrně velké, 8-10 cm dlouhé, protože nedošlo ke splynutí již zmíněných Müllerových vývodů. Děložní rohy jsou relativně krátké a dosahují délky 20-25 cm. Děložní krček prominuje do pochvy a tím vytváří děložní čípek. Čípek je tvořen laloky, probíhající v slizniční řase. Endometrium tvoří vysoké a listovité řasy zbarvené žlutohnědě a červenohnědě (Červený, 2011).

Prasnice

Děloha prasnice může dosahovat až 140 cm. Pouze malou část z ní tvoří samotné děložní tělo, které je dlouhé pouhých 5 cm. V děloze se objevuje hrubá cirkulární svalovina v místě navázání děložního těla na děložní krček, který slouží ke střídavému uzavírání děložních rohů v době porodu. Děložní rohy mohou dosahovat délky až 1 metr. V době březosti se může jejich délka protáhnout dvakrát více. V době březosti klesají děložní rohy naplněné plody na dno břišní dutiny, a proto není možné palpací plody rektálně vyšetřit. Děložní krček je poměrně dlouhý a vytváří polštářkovité valy, které do sebe zapadají a tvoří tzv. zip. Při rektálním vyšetření je děložní krček dobře zřetelný jak v říji, tak i v období *diestru* (Červený, 2011).

Kráva

Děložní tělo zahrnuje i kaudální konce děložních rohů, díky čemuž vzniká dojem velkého děložního těla. Dochází k tomu srůstem sliznice přilehlých stěn děložních rohů, střední svalové vrstvy a serózy. Vlastní děložní tělo je 3 cm dlouhé. Děložní krček je poměrně dlouhý - 6-15 cm. Výrazně prominuje do pochvy jako děložní čípek. Krček je uzavřen řasami

cirkulární sliznice a hlenovou zátkou. Děložní rohy jsou spirálovitě zatočené. Sliznice dělohy obsahuje nízké podélné nebo kruhové řasy nazývané karunkuly, které slouží k upevnění placenty plodu s matkou. U jalových samic jsou karunkuly velmi malé, pouze 1,5 cm (Červený, 2011).

Fena

Děložní tělo působí dlouhým dojmem, ale je rozděleno *velum uteri*. Skutečná délka samotného děložního těla je 2-3 cm. Děložní rohy jsou relativně dlouhé, trubicovité a po celé délce stejně široké. Krček je velmi krátký. Děložní čípek je připoután do stěny pochvy silnou slizniční řasou (Červený., 2011).

3.1.5 Pochva (*vagina*)

Pochva začíná od děložního krčku až po vyústění močové trubice. Kaudálně na ni navazuje poševní předsín, která spojuje močové a pohlavní cesty do jednoho vývodu (*sinus urogenitalis*). Pochva je samičím kopulačním orgánem, který je vystlán sliznicí krytou vícevrstevnatým dlaždicovitým epitelem bez žláz. Zvlhčení sliznice při kopulaci zajišťují žlázy děložního krčku a poševní předsíně. Dorzální a ventrální stěna obepíná děložní krček a vytváří nad ním klenbu pochvy (Říha, 2003b).

U mladých nekopulujících samic je pochva oddělena od poševní předsíně panenskou blánou (*hymen*), která je při kopulaci porušena a zcela vymizí. Stěnu pochvy tvoří *tunica serosa* v kranální části. V kaudální části je tvořena *tunica adventitia*, která připojuje pochvu k okolním orgánům. Poslední vrstvou je *tunica muscularis*, která obsahuje hladkou svalovinu. Uspořádání je do zevní podélné a hlubší kruhové vrstvy. Hlen, který je vyprodukován vnitřními žlázami, se během pohlavních cyklů mění. Příkladem tomu je říje u feny, u níž je prvních 10 dní krvavý výtok, který následně přechází ve světlejší a postupně ustupuje, až zcela vymizí. Uložení vaginy je mezi rektem a močovým měchýřem uprostřed pánevní dutiny (Červený, 2011).

Klisna

Pochva je cca 20 cm dlouhá pružná a roztažitelná. Sliznice tvoří podélné řasy, které se při zbytnění vaginy vyrovnávají. Uložena je v pánevní dutině pod rektem a jejím podkladem

je močová trubice. Malé vestibulární žlázy jsou početně vyvinuté a skryté ve sliznici, která tvoří jamky. Oproti tomu velké vestibulární žlázy vyvinuté nejsou (Červený, 2011).

Kráva

Délka pochvy u skotu je 20 cm a tvoří úzkou štěrbinu, která je roztažitelná do všech směrů. Uvnitř jsou vytvořené hřebenovité řasy (*rugae vaginales*). Na přechodu po poševní předsíně je pochva mírně zúžená, zde se u jalovic nachází panenská blána (*hymen*) (Červený, 2011).

Prasnice

Uspořádání poševní sliznice je do podélné vysoké řasy, která přechází ve valy děložního krčku. Délka pochvy je 10-20 cm (Červený, 2011).

3.1.6 Poševní předsíň (vestibulum vaginae)

Poševní předsíň je úsek od panenské blány po stydké pysky, kterými je ukončena. Kaudálně navazuje na pochvu. U hospodářských i domácích zvířat je poměrně dlouhá. Naopak je tomu u člověka, který má tento úsek velmi krátký. U některých savců zcela chybí díky samostatným vývodům močových a pohlavních cest (potkan, morče, myš). Uložení poševní předsíně je kaudálně za sedacím obloukem (Červený, 2011).

Produkuje sekret vestibulárních žláz, který má specifický samičí pach a sexuálně stimuluje samce. Význam má také při pronikání penisu a porodu, kdy dochází ke zvlhčení cest. Ve stěně se kromě sekrečních žláz nachází i kavernózní tkáň, která je v období říje zvláště nápadná u klisny a feny (Červený, 2011).

3.1.7 Vulva (vulva)

Vulva je společné zakončení vývodných cest jak pohlavních, tak i močových. Tvoří ji malé a velké stydké pysky pokryté kutánní sliznicí. Stydké pysky zevně tvoří jemně ochlupená kůže s aromatickými a mazovými žlázami. Velké stydké pysky jsou u domácích zvířat potlačené. Nachází se zde také četná senzitivní nervová zakončení. Sliznice je kutánní a ve stěně se nacházejí cévní pleteně, kolagenní, elastické, tukové vazivo a hladká svalovina (Červený, 2011).

Součástí vulvy je klitoris, označovaný jako rudimentární analog penisu. Kaudální zakončení je žaludem poštváčku, který proniká až ke komisuře stydkých pysků. Je zakryt nejspodnější částí vulvy. Obsahuje topořivou tkáň, která je párová a senzitivní nervové zakončení. Podklad pro topořivé těleso tvoří fibrózní a tukové vazivo. Krajina mezi řitním otvorem a vulvou se nazývá hrázka (Říha, 2003b). U koček jej tvoří chrupavka a u kopytníků převládá vazivo. U feny a klisny se jedná o houbovitě hustě prokrvené těleso (Červený, 2011).

Klisna

Tvar vulvy je ve tvaru ostré štěrbinovité komisury s uzavřenými stydkými pysky. U plnokrevníků často dochází k neúplnému uzavření vulvy, což má za následek vnikání výkalů a patogenů z vnějšího prostředí dovnitř vulvy a tím může způsobovat záněty. Stydké pysky jsou ochlupené, masivní, skrývající klitoris. U klisny během říje klitoris vyčnívá z ventrální komisury při tzv. blýskání (Červený, 2011).

Prasnice

Tvar vulvy u prasnice je kuželovitý. Stydké pysky jsou výrazné, zvrásněné a pokryté jemnými chlupy. Z ventrální komisury vyčnívají bradavkovité výběžky. Klitoris je skrytý v poševní předsíni na jejím dně. Při roztažení stydké štěrbině je vidět pouze malý kuželovitý útvar (Červený, 2011).

3.2 Hormonální řízení reprodukčních funkcí

Obecně hormony zařazujeme mezi chemické látky, které jsou vylučované danou buňkou. Není vyloučeno, že nemohou ovlivňovat i jiné buňky. K cílovým buňkám jsou dopravovány krví nebo dalšími tkáňovými tekutinami. Mohou být uvolňovány z nervových buněk nebo přímo z konkrétních žláz (Willmer a kol., 2005).

Pohlavní dospělost se u samic projevuje rozvojem sekundárních pohlavních orgánů a nástupem estrálního cyklu. Tyto změny doprovází sekrece estrogenů a gestagenů z ovarií. Endokrinní funkce spočívá v opakovaných nástupech říje, při které dochází k současnému vyplavování folikulostimulačního hormonu (FSH) a luteinizačního hormonu (LH). Projevy říje se projevují krvácením nebo tvorbou čirého hlenu, v němž se objevuje odloupaná horní vrstva děložní sliznice. Hormony lze rozdělit do několika skupin a to na kortikoidy, gestageny, androgeny a estrogeny (Živný, 2001).

3.2.1 Hypotalamo- hypofyzární hormony

Hormony jsou produkovány různými částmi hypotalo-hypofyzárního systému, mezi které patří hypotalamus, adenohypofýza, neurohypofýza. Tyto části jsou navzájem propojené, díky čemuž dochází k uvolňování hormonů do krve (Ledvina a kol., 2009).

Z hypotalamu dochází k uvolňování peptidů. Ty buď podporují, nebo zpomalují sekreci hormonů z hypofýzy, mezi které zahrnujeme liberiny a statiny. Liberiny nebo také jinak releasing hormony navyšují uvolňování hormonů z hypofýzy. Z pohledu reprodukce tak jsou nejdůležitější gonadotropní releasing hormony (GnRH), které ovlivňují nejen produkci gonadotropních hormonů, ale také tvorbu růstového hormonu (Berne a kol., 1998).

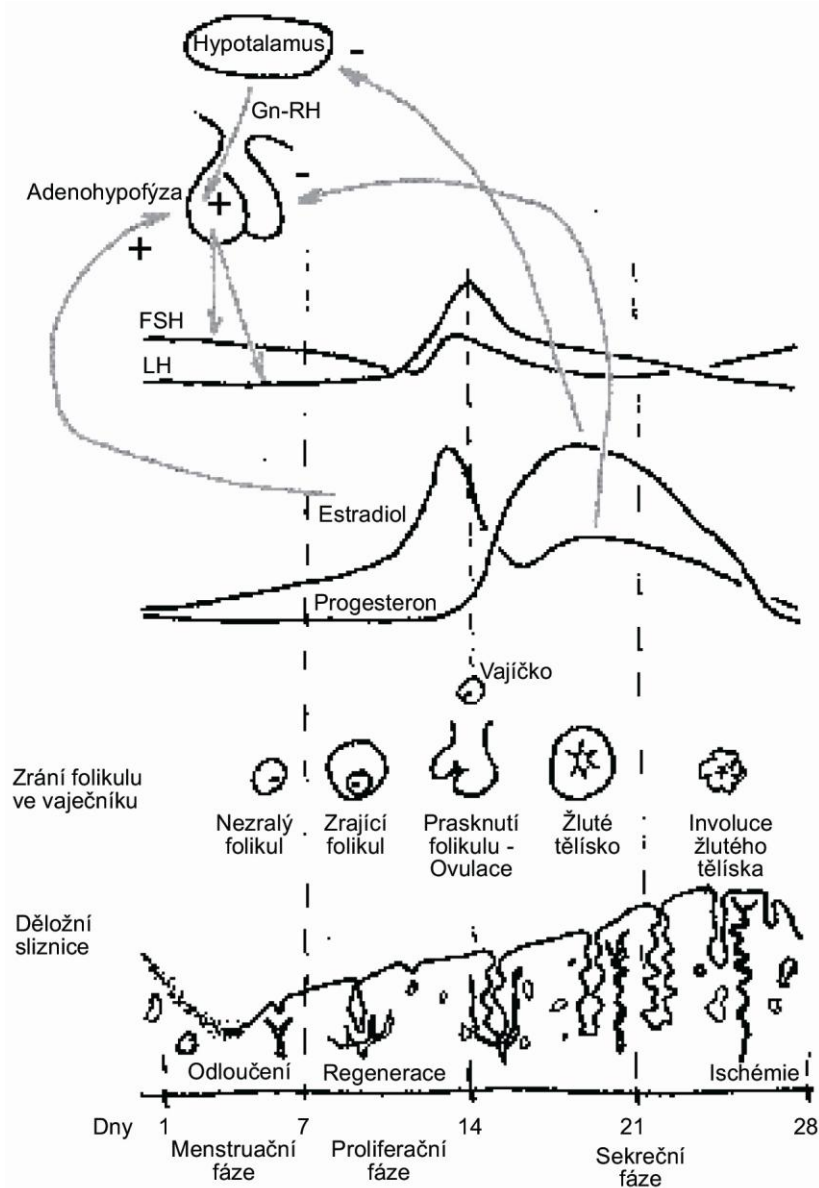
Hypofýza nebo také přívěsek mozkový tvoří několik částí. Přední lalok nazývaný adenohypofýza a zadní lalok neurohypofýza. Každý lalok tvoří určitou skupinu hormonů. Adenohypofýza produkuje 7 různých hormonů patřících do skupiny peptidů. Somatotropní buňky uvolňují somatotropní hormon (STH), adrenokortikotropní hormon (ACTH), který produkují kortikotropní buňky. Další hormon je prolaktin (LTH) produkován mamotropními buňkami, tyreotropní hormon (TSH) produkují tyreotropní buňky. Jako poslední ale pro reprodukci nejvýznamnější hormony jsou folikulostimulační hormon (FSH) a luteinizační (LH), které uvolňují gonadotropní buňky (Ledvina a kol., 2009). U všech hormonů se

vyskytují mezidruhové rozdíly v jejich struktuře. Hormony neurohypofýzy patří také do skupiny peptidů přesněji nonapeptidů. Obsahují buňky, které produkují antidiuretický hormon a oxytocin. Hormony jsou transportovány axony do místa jejich určení v neurohypofýze. Akční potenciál tyto hormony uvolňuje do krve, kterou jsou rozvedeny do těla ke konečným receptorovým buňkám (Ledvina a kol., 2009).

3.2.2 Hypotalamo-hypofyzární cyklus

Reprodukční cyklus začíná reakcí v hypotalamu, který uvolňuje releasing gonadotropní hormony. Krevním oběhem se GnRH dostávají do adenohipofýzy, kde se váží na cílové buňky, které produkují FSH a LH. Pro uvolňování je důležité rytmické uvolňování GnRH. Specifickou vlastností hormonů LH a FSH je tonický charakter, který se může objevit 24 až 36 hodin před ovulací. Tonický charakter znamená masivní uvolnění LH a v menší míře FSH. Krví jsou hormony dopraveny do cílových orgánů. Hormon FSH putuje k vaječnícům, kde stimuluje mitotickou aktivitu, přeměnu stromatu na buňky thekální a vývoj samotných folikulů. Obecně hypofyzární hormony ovlivňují vaječník jak v tvorbě nových folikulů, tak i při uvolňování ovariálních hormonů (Macků a Čech, 2002). V hypotalamu jsou také uloženy receptory pro zpětnou vazbu sekrece GnRH. Zpětná vazba se vyvolá působením pohlavních hormonů estradiolu a progesteronu (Čihák, 2002).

Obrázek č. 2: Schéma hormonálního řízení, menstruační cyklus člověka. (převzato z internetového článku <<http://www.med.muni.cz/~mpesl/trafficjam/Prirodu/priro/kap15.pdf>>).



3.2.3 Gonadotropní Releasing hormony (GnRH)

Lze je označit jako gonadotropiny, které jsou produkovány gonadotropními buňkami adenohypofýzy. Zařazují se mezi glykoproteiny složené z řetězců aminokyselin, které jsou spojené peptidickými vazbami (Kolařík a kol., 2008). Působí na povrchu buňky, aktivují adenylát cyklázu a jejich druhým poslem uvnitř buňky je adenosin-monofosfát. Tvoří je dvě

podjednotky α , které jsou stejné, a β určující biologickou aktivitu. Pro aktivitu hormonů jsou důležité obě podjednotky. Důležitou funkcí těchto hormonů je působení při gametogenezi a steroidogenezi v gonádách. Receptory pro tyto hormony byly nalezeny i ve všech částech pohlavního ústrojí samic (Shemesh, 2001).

Zástupcem této řady hormonů je folikulostimulační hormon (FSH), který podporuje růst folikulů na vaječnicích, které následně produkují estrogeny. Ty jsou významné při regulaci a řízení estrálního cyklu. Hrají důležitou roli při syntéze androgenu (ABP), na který se váže testosteron, a ten je následně aromatázou konvertován na estradiol (Murray a kol., 2002).

Druhým zástupcem je luteinizační hormon (LH). Ten podporuje tvorbu progesteronu, který je produkován buňkami žlutého tělíska (Shemesh, 2001; Murray a kol., 2002).

Jejich tvorba je závislá na působení neurohormonu z hypotalamu GnRH (*gonadoliberinu*), a to konkrétně na frekvenci pulzů vyplavování. Pulzy trvají 5-20 minut. Podle toho se vyplavuje FSH nebo LH. Hormon FSH je uvolňován v nižších dávkách a jeho biologický poločas rozpadu je 180 minut. Poločas rozpadu LH je 30 minut. Koncentrace LH bývá nejvyšší v pozdní folikulární fázi a naopak nejnižší ve střední folikulární fázi. Hormony jsou produkovány dvěma způsoby. Jedná se o tonickou a periodickou produkci (Kittnar a kol., 2011). Koncentrace obou hormonů je významně závislá na obsahu estrogenů a progesteronu, které ovlivňují jejich sekreci. Pokud se hladina estrogenů zvyšuje, dochází k zcitlivění předního laloku, což má za následek zvyšování produkce gonadotropinů. Výsledkem zvýšené produkce estrogenů je vzestup sekrece LH před ovulací. Pokud zůstane hladina nezměněná na základní úrovni a zvýšení hladiny trvá krátce, sekrece hormonů je potlačena. Progesteron má naopak snižující účinek na citlivost hypofýzy (Kolařík a kol., 2008).

Dalším gonadotropním hormonem je CG (choriový gonadotropin, který se uvolňuje z buněk chorionu nebo placenty. Vyskytuje se tedy pouze v období březosti (Ferin a Raphael, 1997).

3.2.4 Gonádní steroidní hormony

Primární steroidní hormony jsou kromě vaječníků také produkovány kůrou nadledvin a placentou. Jedná se o hormony estrogeny, progesterony, androgeny. Patří sem také relaxin, který zařazujeme mezi proteinové hormony (Hafez a Hafez, 2000c).

3.2.4.1 Estrogeny

Anabolický účinek estrogenů je více zaměřený na pohlavní orgány než na celý organismus. Jsou produkovány nejvíce v ováriích, ale také v placentě a v minimálním množství nadledvinami. Vyskytují se v přírodní nebo syntetické podobě. Z přírodních estrogenů je nejdůležitější estradiol, který vzniká v terciálních folikulech. Nejznámější syntetický estrogen je diethylstilbestrol, který nemá steroidní vlastnosti, ale jedná se pouze o složitý alkohol (Hafez a Hafez, 2000c). Koncentrace estrogenu v plazmě je závislá na fázi estrálního cyklu. První vylučování začíná před ovulací a druhé uprostřed luteální fáze (Čihák, 2002; Marešová, 2003).

Steroidní hormony mají bez ohledu na místo produkce společnou biosyntetickou dráhu, kdy 17β - estradiol a estron jsou nejdůležitější a převládají u samic domácích zvířat. Obecně lze říci, že je hlavní funkcí estrogenů stimulovat buněčnou proliferaci a růst tkání, které mají vztah k reprodukci. Mají za úkol stimulaci růstu žláz endometria, růst vývodných cest mléčné žlázy, zvýšení sekreční aktivity děložních žláz, navození sexuálního chování, regulaci sekrece LH, možnost uvolňování $\text{PGF}_{2\alpha}$. Epiteliotropní funkce, která se projevuje hlavně při říji, kdy epitel pochvy proliferuje a rohovatí. Aktivita estrogenů spočívá v trofickém, růstovém, různorodém účinku na pohlavní orgány, distribuci podkožního tuku, růstu a vývoji mléčné žlázy. Ve chvíli pohlavní dospělosti, kdy začínají dozrávat folikuly, které produkují estrogeny, jež spouštějí proliferační fázi říjového cyklu, dochází také ke změnám konzistence hlenové zátky, čímž připraví prostředí na oplození a přijetí oplozeného (Čihák, 2002; Marešová, 2003).

3.2.4.2 Progesteron

Progesteron řadíme mezi steroidní hormon, který je produkován luteinními buňkami žlutého tělíska, placentou v období březosti, kůrou nadledvin a thekálními buňkami, které se nacházejí ve vazivovém obalu Graafova folikulu. Je úzce spjat s metabolismem estrogenů a často vyžaduje předběžné působení estrogenů, které zcitliví tkáň před přijetím signálu. Mezi hlavní funkce progesteronu řadíme podporu růstu žláz endometria, kdy jej připravuje na uhnízdění vajíčka a následnou březost. Dochází k tvorbě glykogenu a výraznému snížení kontrakcí svaloviny (Hafez a Hafez, 2000c)

Zvyšuje sekreční aktivity vejcovodu a endometriálních žláz, stimuluje růst alveolů mléčné žlázy, reguluje sekreci gonadotropinů. Působením na hypotalamus zajišťuje zvýšení tělesné teploty (Živný, 2001).

3.2.4.3 Androgeny

Mezi androgeny z velké části patří mužské hormony. Hlavním zástupcem je testosteron, který je v samičím organismu produkován intesticiálními buňkami a v omezeném množství v kůře nadledvin ve 20x nižších dávkách než u samců. I přesto se jedná o hormony, které jsou pro ženy nepostradatelné z hlediska vývoje pubického a axilárního ochlupení i pro udržení sexuálního libida. Slouží také jako výchozí hormon pro estrogény (Živný, 2001).

3.2.4.4 Prostaglandin F_{2α} (PGF_{2α})

Prostaglandiny mají parakrinní a v reprodukci luteolytický účinek (Krzymowski a Krzymovska, 2008). Poprvé byly izolovány z tekutiny přídatných pohlavních žláz a jejich název se odvodil podle jejich spojení s prostatou. Prostaglandiny vylučují téměř všechny tělesné tkáně. Všechny prostaglandiny jsou 20 - karbon nenasycené hydroxy mastné kyseliny s cyklopentanovým kruhem. Arachidonová kyselina a esenciální mastných kyselin jsou prekursory pro prostaglandiny, které jsou nejvíce spojené s reprodukcí a to PGF_{2α} a prostaglandin E₂. Působí lokálně na buňky a tím neodpovídají klasické definici hormonu. Za hormony je můžeme považovat ve chvíli, kdy regulují fyziologické a farmakologické procesy.

Zahrnujeme mezi ně kontrakce hladké svaloviny v reprodukčním a gastrointestinálním traktu. Dále to jsou kontrakce při erekci a ejakulaci, transportu spermií, ovulaci, uvolnění mléka a tvorbě žlutého tělíska. Také nejsou konkrétně lokalizované v konkrétních tkáních. Jejich transport probíhá přes krev, díky čemuž jsou transportovány k cílovým tkáním od místa vzniku.

Hlavní funkcí je luteolytický účinek, který působí na žluté tělísko, a tím umožňuje nástup nové říje ve chvíli, kdy nedošlo k oplození (Hafez a Hafez, 2000c). Další významnou funkcí je i regulace endometria v době porodu a působení na vaječníky a při ovulaci. Při porodu spouští kontrakce a zajišťuje prokrvení myometria a endometria. V luteální fázi

způsobuje vazokonstrikci cév dělohy a ve folikulární fázi zajišťuje jejich dilataci (Krzymowski a Krzymovska, 2008).

3.2.4.5 Oxytocin

Oxytocin se syntetizuje v hypotalamu a následně z něj probíhá transport nervovými axony do neurohypofýzy. Oxytocin je také syntetizován žlutým tělískem a u prasnic a klisen i buňkami endometria. V luteální fázi je jeho koncentrace zvýšená v endometriu a myometriu. Důležitou funkcí je regulace sekrece $\text{PGF}_{2\alpha}$ a uvolnění kontrakcí dělohy. Kontrakce jsou důležité pro pohyb spermií do vejcovodů. Další důležitou funkcí je u uvolňování mléka při dojení (Hafez a Hafez, 2000c).

3.2.4.6 Relaxin

Relaxin se zařazuje mezi polypeptidové hormony. Je produkován žlutým tělískem během březosti. U některých druhů zvířat může být uvolňován placentou nebo dělohou (Hafez a kol., 2000a). Jeho úkolem je uvolnění pánevních vazů, spony pánevní, krčku a křížokyčelního kloubu. Další funkcí je růst mléčné žlázy společně s estradiolem a zabraňování děložním stahům.

Hormon je složený z α a β podjednotky, které jsou spojené dvěma disulfidovými vazbami. U morčat způsobuj po injekčním podání do 6 hodin oddělení stydkých kostí. Tento jev je u morčat zcela normální během porodu (Hafez a Hafez, 2000c).

3.2.5 Placentární hormony

3.2.5.1 hCG (human chorion gonadotropin)

Ženský chorionový gonadotropin se skládá z α a β podjednotky. Hormon patří mezi glykoproteiny. Podjednotka α má 92 aminokyselin a 2 karbohydrátové řetězce. Podjednotka β se skládá ze 145 aminokyselin a 5 karbohydrátových řetězců. Hormon má primárně luteinizační a luteotropní funkci. Ojedinele se podílí na činnosti FSH. Buňky v placentě primátů také produkují hCG. Hormon nalézáme v krvi i v placentě gravidních žen. Výskyt

hCG je již v časném těhotenství, čehož je využíváno při řadě laboratorních testů. Identifikace je možná 8 dní po početí pomocí citlivých imunologických testů (Hafez a Hafez, 2000c).

3.2.5.2 PMSG (sérum březích klisen)

Hormon PMSG, také označovaný jako eCG, se objevuje v séru březích klisen. Patří mezi glykoproteiny s α a β podjednotkami, které jsou podobné LH a FSH. Odlišují se od nich vyšším obsahem karbohydrátových kyselin, zejména kyseliny salicylové. Hormon není vylučován z těla močí, ale jeho identifikace se provádí z krve. V těle ho produkují pohárky endometria. Tyto pohárky se vytvoří kolem 40. dne březosti a přetrvávají do 85. dne březosti. Sekrece PMSG stimuluje růst folikulů. Hormon PMSG byl jedním z prvních používaných komerčních gonadotropinů pro vyvolání superovulace u hospodářských zvířat (Hafez a Hafez, 2000c).

3.2.5.3 Feromony

Feromony umožňují chemickou komunikaci mezi živočichy. Jsou uvolňovány do vnějšího prostředí a působí na jedince stejného druhu (Miller a Harley, 1996). Je to nejrozšířenější typ komunikace, kterým si savci dávají najevo, v jaké fázi cyklu se jejich organismus nachází. U jedince nevyvolávají striktní povel nebo reakci, ale v kombinaci s dalšími specifickými signály a ročním obdobím jsou pro daný druh velmi důležité z pohledu reprodukce. U příjemce vyvolávají hormonálně-regulační aktivitu.

Během pokusů H. M. Bruce v roce 1960 bylo prokázáno, že pokud se samičky myší oddělí od samečků, samičky začnou uvolňovat feromony, které zastaví jejich estrální cyklus. Feromony lze rozdělit na pohlavní, alarmní a teritoriální, kterými o sobě dávají zvířata vědět. Jsou tvořeny směsí látek (Weidong a kol., 1998; Trojan, 1999)

3.3 Reprodukční cyklus samic

Během reprodukčního cyklu samic dochází k různým změnám a fázím, mezi které zahrnujeme pubertu, pohlavní dospělost, chovné období, estrální cyklus, poporodní období, sexuální aktivitu a na závěr období stárnutí, kdy dochází k útlumu pohlavní aktivity. Na tyto fáze má vliv řada faktorů, mezi které řadíme vliv prostředí, genetický vliv, fyzický a hormonální vliv, chování zvířat a psychický stav. Pohlavní cyklus je zahájen dosažením pohlavní dospělosti (puberty) a udržuje se v pravidelných intervalech po dobu několika let (Hafez a Hafez, 2000b). Cyklus je charakteristický pravidelným opakováním v různě dlouhých intervalech v závislosti na druhu zvířete.

Zvířata podle toho rozdělujeme na monoestrická, diestrická, polyestrická. *Monoestrická* mají cyklus pouze jednou za rok. Do této skupiny zahrnujeme většinu divokých šelem a primitivnějších druhů zvířat. *Diestrická* mají říji dvakrát za rok. Patří sem např. feny. U *polyestrických* zvířat se cyklus opakuje vícekrát za rok v daných periodách, kam zařazujeme většinu samic hospodářských zvířat. Vyskytují se i sezonní polyestrická zvířata, která mají cyklus v určitou dobu v roce a v závislosti na délce světelného dne (Hrouz a Šubrt, 2007).

Během cyklu dochází k fyziologickým změnám na pohlavních orgánech samice, kdy se začínají vytvářet příznivé podmínky pro oplozené vajíčko. Další výraznou změnou je změna chování, kdy je samice nervózní a snaží se přilákat samce ve chvíli, kdy je svolná k páření (Hafez a Hafez, 2000b).

3.3.1 Prenatální a neonatální vývoj

Struktura vaječníků není v počátku odlišná od struktury varlat. Během fetálního vývoje se začínají uvolňovat gonadotropní hormony z adenohipofýzy, mezi které patří již zmíněný FSH, LH a LHRn. U ovce a krávy se začínají spouštět velmi brzy už 1. - 2. měsíci březosti, kdy už lze rozlišit pohlaví jedince. U prasnice tato fáze spouštění začíná okolo 1,5 měsíce. Sekrece těchto hormonů se snižuje přibližně 1. - 2. měsíce před porodem. Takto snížená hladina zůstává až do nástupu puberty. Období, kdy jsou samice neplodné, je různě variabilní podle druhu. U potkanů období neplodnosti trvá pouze několik dní, u ovce 1 měsíc, u skotu je délka období 3 měsíce a u člověka 6-7 let. Počet oocytů, které se vytvoří během

fetální a neonatální vývoje, se u některých druhů mohou měnit i během života. U většiny druhů už ale zůstává počet stejný a výrazně se nemění po celou dobu pohlavního života samic (Hafez a Hafez, 2000b).

3.3.2 Puberta

Období puberty je zahájeno uvolněním pohlavních buněk (vajíček) a kompletními projevy sexuální chování. Produkce estrogenů v pubertě stoupá tak dlouho, než začne tvorba antrálních folikulů. U prasniček estrogen stoupá do 11. týdnů po narození, dokud se neobjeví první antrální folikuly.

Pohlavní dospělost, která se u skotu pohybuje od 12. – 21. měsíce, klisny od 3. – 4. let, ovca a koza jí dosahuje v 18 měsíci, prasnice od 9. – 12. měsíce, kočka a fena od 18. - 24. měsíce. První antrální folikuly se objevují během prepubertálního stádia u prasnic a ramlic. U skotu a ovcí se objevují ještě dříve. Období puberty je u skotu, ale i většiny hospodářských zvířat ovlivněno prostředím, fotoperiodou, věkem jedince, plemenem, stájovou teplotou, tělesnou kondicí, kdy je nástup puberty negativně ovlivněn podvýživou. U mléčného skotu je dosaženo puberty ve chvíli, kdy je tělesná hmotnost 30% až 40% z váhy dospělého jedince.

Velmi důležitý je také věk před a následně po odstavu mláďete. U prasniček je období puberty, ale i estrální cyklus ovlivněn z velké části plemenem, typem technologie a ustájení, obdobím během roku, kdy dochází k pohlavnímu dospívání. Je prokázáno, že volně žijící prasnice dosahují dřívějšího nástupu puberty než prasnice chované v zajetí. Chov prasniček ve skupinách nástup říje podporuje.

U ovcí je nástup puberty ovlivněn dobou respektive měsícem, ve kterém byly narozené. Ovce narozené v lednu dosáhnou puberty o 8 měsíců později než ovce narozené v dubnu, u kterých se puberta objevuje ve věku šesti měsíců. Úspěšnost zapuštění dosažená na první říji je velmi nízká, a proto se čeká ideálně na 3. plnohodnotnou říji (Hafez a Hafez, 2000b).

3.3.3 Estrální cyklus

Estrální cyklus je řízený endokrinním a neuroendokrinními mechanismy, mezi které patří hormony hypotalamu (GnRH), gonadotropní hormony (estrogeny, progesteron, prostaglandin $F_{2\alpha}$ a hormony předního laloku hypofýzy (FSH, LH). Regulace hormonů během cyklu vyžaduje citlivou bilanci mezi hormony a jejich vzájemnou spoluprací. Estrální cyklus je rozdělen do čtyř fází.

Proestrus začíná po regresi žlutého tělíska a končí nástupem estru. Je spuštěn uvolněním estrogenů, oproti tomu koncentrace progesteronu klesá k nulovým hodnotám. Dochází k rychlému vývoji folikulů a následné ovulaci. Samice je svolná k páření, dochází k prokrvení vnějších orgánů, které jsou zarudlé a prosáklé. Dochází k otevírání děložního krčku a tím k produkci cervikálního hlenu (Bouška, 2006). Dochází k růstu děložní sliznice, která je bohatě zásobovaná krví a hlen. U fen a jalovic dochází k tak intenzivnímu prokrvení, že dochází ke krvavému výtoku z pochvy (Louda a kol., 2008). Ve většině případů období trvá 3 dny (Bouška, 2006).

Estrus je navazujícím stádiem, kdy se dostavuje vlastní říje. Fáze je charakteristická dozráním folikulů a dokončením proliferačních změn pohlavních orgánů. Vyplavením LH je ukončeno zrání Graafova folikulu. Ovulace se dostavuje na konci říje po odeznění říjových příznaků, mezi které zařazujeme neklid, ztrátu zájmu o krmivo, zvýšený zájem o ostatní zvířata, naskakování na ostatní. Ideální dobou zapuštění je zjištění reflexu nehybnosti, kdy na sebe samice nechává naskakovat ostatní zvířata nebo zůstává nehybně stát při tlaku na bedra. V této fázi je samice nejvíce svolná k páření. Fáze svolnosti k páření trvá od 13-36 hodin (Bouška, 2006; Frelich a kol. 2001).

Metestrus je charakterizován jako pořijové období a začátkem vývoje žlutého tělíska. Žluté tělísko je tvořeno dvěma druhy steroidních buněk, které významně produkují hormon progesteron během luteální fáze estrálního cyklu (Hafez a Hafez, 2000b). Žluté tělísko také kromě progesteronu produkuje relaxin, který je významný při porodu a počátku laktace. Odeznívá psychické a pohlavní podráždění jako je zduření vulvy, které vymizí díky odtoku krve z oblasti vnějších pohlavních orgánů (Kudláč a kol., 2003). Dochází k uzavření děložního krčku a tím mizí i produkce cervikálního hlenu. Často se 2. -3. den po ukončení říje dostaví populační krvavý výtok. Období trvá 4 dny (Frelich a kol., 2001).

Diestrus je posledním stádiem celého estrálního cyklu a lze ho také označit jako meziřijovou fází, která trvá 9-15 dnů. Do této doby působí progesterony produkované žlutým tělískem, které roste až do 12. dne od jeho vzniku. Následně dochází ke změnám podle toho, zda došlo k zabřeznutí. V tom případě žluté tělísko nezaniká a je odolné proti působení $\text{PGF}_{2\alpha}$ a progesteron plní funkci ochránce březosti. Pokud k oplození nedošlo, nastupuje luteální aktivita, která začíná obvykle od 4. dne po ovulaci a způsobuje regresi žlutého tělíska (Hajič a kol., 1995).

3.4 Estrální cyklus a mezidruhové rozdíly

Každý živočišný druh je nějak specificky odlišný od ostatních druhů. V reprodukci toto platí dvojnásobně, a proto je důležité tato fakta znát a respektovat je jak v chovech, tak i u domácích zvířat.

3.4.1 Skot (*Bos taurus*)

Skot je polyestrické zvíře, u kterého se říje dostavuje po 21. dnech. Délka říje je 12-28 hodin. Ovulace a vývoj žlutých tělísek probíhá na celém povrchu. Ovulační plocha je pokrytá dozrávajícími vyčnívajícími folikuly. Při správné funkčnosti orgánů dozrává Graafův folikul o průměru 1,5-2 cm. Po jeho prasknutí se jamka naplní krví. Na povrch také prominují žlutá tělíška v různých stádiích vývoje. Žlutá tělíška, která vyčnívají nad povrch vaječníku, jsou snadno a dobře hmatatelná při rektálním vyšetření. Zralé folikuly se objevují 12. - 14. den po ovulaci. Dozrávání probíhá do 21. dne, kdy dochází k opakování ovulace. Spouštěčem růstu folikulů je již zmíněná FSH, kdy 1. - 2. den estrálního cyklu jeho hladina stoupá a tím podmiňuje růst folikulů. Po tomto pulzu se objeví okolo 20 antrálních folikulů, které jsou tímto nastartovány k dalšímu růstu. Tímto je potlačena hladina estradiolu a inhibice, což vede k vyvolání zpětné vazby a poklesu hladiny FSH. Díky tomu klesá i počet rostoucích folikulů až do doby, dokud nezůstane jeden dominantní folikul. Ten nadále produkuje estradiol a ostatní folikuly zanikají. Samotná ovulace nastupuje 6-16 hodin po vlastní říji, tedy po estru. Po porodu se funkce vaječníků obnovuje od 8-14 dnů s přicházejícími příznaky okolo 30. až 90. dne. V těchto intervalech se objevují rozdíly, protože dochází k ovlivňování v závislosti na kondice a konstituci, výši mléčné produkce a sezonními výkyvy (Frelich a kol., 2001).

Samotný cyklus se rozděluje na fázi luteální a folikulární. Luteální fáze trvá 14-18 dní a probíhá po ovulaci, kdy se tvoří žluté tělíško, které produkuje progesteron a tím negativně reguluje LH a zaniknutí dominantního folikulu (Mihm a kol., 2002). Důležitým procesem během této fáze je, že se zvyšuje citlivost dělohy na interferon- τ , který dává důležitý signál k implantaci vajíčka v děloze. Pokud není přítomen interferon- τ , dojde k sekreci PGF_{2 α} a následné luteolýze žlutého tělíška.

Folikulární fáze trvající 4. - 6. den jí následuje a trvá až do další ovulace. Stejně jako u ostatních druhů je počet folikulů pevně daný už po narození a jejich počet se stabilizuje

první 3-4 měsíce Růst folikulů probíhá ve vlnách v počtu 2-3 vlny za jeden estrální cyklus. Vrcholu vln je dosaženo od 2. do 11. dne, nebo 9. a 16. den během cyklu. Krávy, u kterých probíhá vyšší počet vln, vykazují lepší výsledky plodnosti. Není vyloučeno, že vlny mohou být také ukazatelem nějakého problému, jako je opožděná luteolýza a nebo selhání ovulace. Folikuly se často vyskytují ve shlucích o 5-20 kusech. S tím je spojené korelace se zvýšenou koncentrací FSH (Forde a kol., 2010).

3.4.2 Klisna

Reprodukční cyklus u klisny se od ostatních hospodářských zvířat odlišuje tím, že u ní není pozorován FSH- uvolňující hormon. To je nahrazeno LH a FSH pulsy. Počet pulsů je závislý na fázi cyklu, ve které se zrovna klisna nachází. Stejně jako u krávy estrální cyklus rozdělujeme na fázi luteální a folikulární. V luteální fázi je četnost pulsů nízká s dlouhými intervaly až 2 hodiny a během vlastní říje (estru) se četnost zvyšuje a intervaly zkracují na 30 minut (Aurich, 2011). Buňky tohoto systému mohou být mono-hormonální a nebo bi-hormonální, tedy produkují oba hormony. Rozdílnost těchto buněk vede k různému vylučování LH a FSH. Zvýšení hladiny LH probíhá těsně před ovulací a trvá několik dní. Svého vrcholu hladina dosahuje po ovulaci, kdy se zvedá z 0,1 na 1 vlnu za hodinu. Nesmíme opomenout také FSH, kdy k jeho vzestupu dochází uprostřed luteální fáze. Vrchol nastupuje ve chvíli, kdy největší folikuly dorostou v průměru rozměru 13 mm. Pokles způsobuje růst dominantního folikulu (Donadeau a Pedersen, 2008; Aurich, 2011).

Folikuly jsou uloženy hluboko ve vaskularizovaném vazivu vaječníku blízko ovulační jamky. Folikuly, které dozrávají, se pomalu posunují k ovulační jamce a v poslední fázi dochází k jejich proniknutí na povrch a následné ruptuře a uvolnění vajíčka. Prominence folikulů a žlutých tělísek na povrch není tak výrazná, jako je u krávy. Na místě prasknutí folikulu vzniká žluté tělísko 10 dní po ovulaci. Pokud nedošlo k oplození tak od 15. do 22. dne probíhá jeho regrese. V 5. - 6. týdnu březosti je přídatným žlutým tělískem produkován progesteron. Tato žlutá tělíška přetrvávají až do 5. měsíce březosti. Po uplynutí této doby dochází k jejich regresi a jeho funkci přebírá placenta, která dále vylučuje progesteron. Tento jev se vyskytuje pouze u klisny. Zvláštností u klisny je to, že ovulace většinou probíhá na levém vaječníku i přesto, že plod je lokalizován v pravém děložním rohu. Zygota prodělává transuterinní migraci (Aurich, 2011).

3.4.3 Kočkovité šelmy

Kočky patří k zvířatům, která mají cyklus závislý na délce světelného dne, tzv. fotoperiodě (střídání dne a noci). U kočkovitých šelem je specifické během probíhající říje uvolňování GnRH z hypotalamu a následné zvýšení hladiny LH z předního laloku hypofýzy. To vede v konečné folikulární fázi, kdy dozrávají oocyty k ovulaci až po páření, jinak řečeno probíhá provokovaná ovulace. Cyklus probíhá ve 4 fázích a to proestrus, estrus, diestrus, anestrus.

Proestrus často trvá déle než jeden den a tato část cyklu bývá spojena s přítomností ovariálních folikulů, zvýšenou produkcí estrogenů a ojediněle může být samice svolná k páření.

Estrus nebo také vlastní říje je doprovázen zvýšeným vývojem folikulů. Také se zvyšuje koncentrace estrogenů. Samice je svolná k páření, což může být u některých druhů kočkovitých šelem doprovázeno vokalizací, častým kálením, lordózou (přirozené prohnutí páteře směrem dopředu), kývavými pohyby, třením se o různé předměty a našlapováním. Ovšem před vlastní kopulací se objevuje neochota k páření, která trvá 10-15 minut poté se samice samci podvolí.

Anestrus je období bez probíhajících cyklů a změn na pohlavních orgánech, tzv. období klidu. K tomuto období dochází pozdě na podzim, protože dochází ke zkracování dne.

Diestrus – pokud došlo k oplození, tak zde začíná žluté tělísko produkovat progesteron (Johnson a Gay, 1981; Shille a kol., 1983).

Kočka domácí

Kočka domácí patří mezi polyestrické zvíře a samice dosahují puberty ve věku 4. - 12. měsíců. Věk dosažení je závislý na délce chlupů, kdy u krátkosrstých plemen je častější dosažení puberty v raném věku. Březost se pohybuje v rozmezí 58-65 dní. Délka luteální fáze je 35-40 dní, interval mezi cykly je 21 dní. Vlastní říje trvá 3-16 dní během ní se dostavuje typické chování jako časté močení, vydávání hlasitých zvuků, lordózní držení těla. U kočky je častější výskyt ovulace bez páření (Brown, 2010).

Tygr

Tygři dosahují pohlavní dospělosti ve 3-4 letech. Cykly mohou být velmi variabilní, vyskytují se v 18-40 denních intervalech. U tygra sibiřského chovaného v zajetí je sezónně polyedrický cyklus s vrcholem aktivity od února do června. Říje trvá 7 dní s typickými projevy chování jako u většiny kočkovitých šelem. Březost trvá 108 dnů, během které nedochází k vylučování estrogenů (Brown, 2010).

Leopard

Pohlavní cyklus trvá 10-20 dní, z čehož je délka říje 2-7 dnů. Výjimkou je levhart obláčkový, u kterého délka pohlavního cyklu dosahuje 15-40 dní. Samice málo vykazují říjící se příznaky. Ojedinele značkují území, zvýšené je vydávání zvuků. Pohlavní dospělost nastupuje v 1. – 2. roce věku. Luteální fáze trvá 40 dnů, délka březosti 75-85 dnů. Činnost vaječnicků není sezónní a celý cyklus je mírně závislý na fotoperiodě, což znamená krátké období anestrů v pozdním létě a na začátku podzimu (Brown, 2010).

3.4.4 Fena

Zrání vajíčka se uskutečňuje ve vejcovodech 2 dny po ovulaci. Ovulace nastává při náhlém konci proestru, při kterém dojde k nárůstu gonadotropinů a zvýšení hladiny LH a FSH. Délka je 48-60 hodin po nárůstu hladiny hormonů. U feny je dlouhá luteální fáze, při níž může dojít k tzv. falešné březosti projevující se aktivací mléčné žlázy a uvolňování mléka. Pokud je fena březí, tak se zvýší hladina progesteronu.

Proestrus se projevuje otokem vulvy, lákáním samců feromony, změnou poševního sekretu jako u většiny zvířat. Nejčastěji trvá 9 dnů. Po uplynutí této doby dochází k prohlubování vaginálních záhybů, které se stávají více prominentní, mizí agresivita vůči samci

V *estru* je samice více aktivní, její chování se mění a projevuje se zvýšená aktivita při vyhledávání samce. Délka říje trvá od 5-10 dnů. Průměrně se uvádí 9 dní. Během říje u feny dochází k poklesu estradiolu. Nástup říje je způsoben synergicky rychlým nárůstem progesteronu v důsledku luteinizačního hormonu.

Metestrus spadá už do luteální fáze, kdy pomalu mizí říjové chování, endometrium prošlo regenerací a také mizí zduření mléčná žláza. Délka je 6-11 dní.

Aktivita vaječnicků během *anestrů* zcela vymizí a jsou v klidovém stádiu.

Délka období je 18-20 týdnů. K involuci dělohy dochází kolem 120. – 130. dne. Při vaginálním stěru se v nálezů nízký počet parabazálních buněk. Hladina LH je nízká, naproti tomu hladina FSH je vysoká (Concannon, 2010).

3.4.5 Mořští savci

Ploutvonožci

U ploutvonožců je zpožděná implantace embrya do dělohy, která je buď pomalá nebo zanedbatelná. Tento jev probíhá z důvodu naplánování porodu potomka podle fotoperiody. U většiny druhů probíhá implantace během zkrácené periody. Na jaře a na podzim je aktivita hypofýzy k LH snižena. Dalším důležitým faktorem je dobrý nutriční stav, který má na reprodukci velký význam. Říje po porodu se objevuje brzy a to již 4. den. U kalifornských lachtanů nastupuje až 14 dní po odstavu mláděte. Březost u mrožů trvá 15 měsíců a říje se dostavuje po 4 měsících. V tomto období se kolem samice nevyskytuje mnoho samců a tím jsou zhoršené nástupy a projevy říje. Následuje další říje o 6 měsíců později a zde dochází k většině oplození.

U určitého druhu tuleňů se říje objevuje během laktace spíše k jejímu konci. Svoji významnou roli také hraje sexuální chování, které je důležité při výběru partnera, kdy mezi samci dochází k soubojům. Mořské vydry mají ovulaci provokovanou. Estrogenní fáze se dostavuje po odstavu mláďat. Lední medvěd patří mezi sezónní zvíře. Během března a května probíhají námluvy (Pomeroy, 2010).

Kytovci

Velikost vaječnicku je relativně malá oproti velikosti těla a mohou vážit několik kilogramů. Odlišnost je u sviňuch, kdy se váha vaječnicků pohybuje v gramech. Vajíčko, které dozraje a dojde k jeho uvolnění, se následně vyvíjí ve stejném děložním rohu, jako proběhla ovulace na vaječnicku. Pokud došlo k oplození, tak žluté tělísko přetrvává a produkuje progesteron. Na místě, kde proběhla ovulace, se vytvoří jizva jako u většiny jiných savců. Často při každé ovulaci dochází k zabřeznutí. Kytovci mají pravidelné ovulace v určitých intervalech. Ovulaci tedy označujeme jako spontánní.

Velikost vaječnicků je různá, ale například u modré velryby je délka 13,7 cm a váha až několik stovek gramů. Samice kytovců mohou být plodné až do 50 let. Co se týče placenty, tak její vývoj probíhá současně s vaječnickem. Rozvoj je největší během ovulace a těhotenství,

kdy probíhají změny v tloušťce a žláznaté činnosti během kojení. Embryo je s matkou spojeno klasicky přes placentu a pupeční šňůru. Zúžení cév v myometriu zabraňuje silnému krvácení během porodu. S blížícím se porodem také přicházejí děložní kontrakce. Potomci se rodí ocasem napřed. Laktace může trvat až 36 měsíců jako je tomu u delfínů druhu Běluha, jejichž mléčná žláza je podlouhlá, plochá a vazivová (Pomeroy, 2010).

3.4.6 Slon

První zajímavostí sloního reprodukčního ústrojí je jeho velikost, kdy celková délka může dosahovat až 3 metrů. Z toho předsíň má délku 1,5 metru. Vagina je tvořena dvěma slepými vácíky. K protržení panenské blány dochází při porodu nikoliv při prvním páření, jak je tomu u většiny ostatních savců. Délka samotné vaginy může být až 50 cm a její vnitřní povrch tvoří podélné záhyby. Děložní čípek je dlouhý 15 cm.

Samice lákají samce tím, že často močí, čímž jsou z moči uvolňovány specifické feromony. U slona probíhá nejdelší estrální cyklus, který trvá 13-18 týdnů. Luteální fáze trvá 6-12 týdnů, folikulární fáze 4-6 týdnů. Z toho důvodu samice stíhají pouze 3 cykly za rok a to pouze v případě, že nejsou březí nebo laktující, což je u volně žijících zvířat naprosto běžné. Fyziologicky se na vaječnicku objevují malé folikuly, které se dále přeměňují na preovulační a končí to vytvořením žlutého tělíska. U starších samic bylo na vaječnicku zaznamenáno až 42 žlutých tělísek. U mladších březích samic se jich objevuje více. Sloni patří mezi polyestrická zvířata, ale není vyloučena závislost na délce světelného dne. Chov v zajetí může také způsobit vzájemnou synchronizaci samic mezi sebou. Pohlavní dospělost je ve věku 10-12 let. Tento údaj se týká slonů ve volné přírodě. V zajetí nastupuje pohlavní dospělost již od 3,5 až 7 let (Hildebrandt a kol., 2010).

Reprodukční stav samic během jejich života vypovídá o tom, že se nacházejí v různých fázích. Březost trvá 2 roky, přesněji 743-745 dní. Délka laktace je 2 až 3 roky.

Během luteální fáze dochází ke dvěma folikulárním vlnám, ze kterých pouze ta druhá unáší uvolněný folikul. Prasklinka, kdy dojde k uvolnění folikulu, je velikosti 21 mm. Působením estrogenu během pozdní folikulární fáze dochází k rozšíření endometria a děložní rohy jsou více stočené.

Projevy samotné říje jsou, že se samice vyčleňuje ze stáda, produkuje hluboké řvoucí zvuky a zvedá ocas, který nechává chvíli ve vzduchu, ten na sobě nese stopy říjového hlenu. Pokud se samec objeví, může samice před ním začít utíkat a odmítat ho, jedná se o formu

dráždění. Nakonec se mu podvolí a dochází ke spáření. Další projevy říje jsou obdobné jako u ostatních zvířat zarudlá vulva, produkce hlenu, vysílání infrazvukových vln, což pomůže najít samce na velké vzdálenosti nebo v pralese (Hildebrandt a kol., 2010).

3.4.7 Primáti

Sexuální chování primátů probíhá po celou dobu menstruačního cyklu na rozdíl od ostatních savců, kteří ho mají soustředění pouze na dobu vlastní říje. I přes tuto odlišnost velká část páření probíhá v periovulačním období, poté prudce klesá díky nastávající luteální fázi a také před samotnou menstruací. Protože je u primátů méně citlivý čich, dobu k páření určuje samec prostřednictvím feromonu tzv. pokynem samičky pro samce. Samičky jsou také během ovulace aktivní, dokonce více aktivní než samci, daleko intenzivněji vyhledávají přítomnost samce. Sexuální chování je tedy určováno hladinou cirkulujícího sexogenu. Naproti tomu kopulační aktivita samce je způsobena nebehaviorální, feromonální a estrogen-dependentní sexuální signalizací. Páření a jeho frekvence je závislá na fázi cyklu. Samci preferují samičky, které vykazují výrazné říjové projevy a zájem o spáření oproti ostatním samicím (Presl, 1978).

Gorila

Stejně jako všichni primáti tak i gorila patří mezi placentární savce (Masopustová a kol., 2009). U žen i u ostatních primátů je typ jednoduché dělohy, tj. bez rohů. V klitorisu je drobná kůstka. Klitoris je dlouhý a protáhlý, může být i zaměnitelný s penisem (Rafferty, 2011).

Mezi vnější projevy říje zařazujeme výrazný otok vulvy. Gorilí samice dávají velmi najevo svojí ochotu k páření tím, že se přibližují k samci atraktivními pohyby, aby mu naznačily ochotu ke kopulaci. Mezi tyto projevy je zahrnuto špulení rtů, snaha navázat oční kontakt, plácání předních končetin o zem a snaha dotýkat se samce. Pokud je v tlupě pouze jeden samec, tak je problém s jejich leností a nezájmem vůči samicím. V některých případech byly zjištěny i orgasmy při páření. Pohlavní dospělosti dosahují gorily žijící ve volné přírodě ve věku 8-10 let, kdy se objeví první menstruační cyklus. Jedinci chovaní v zajetí jí dosahují již ve věku 6-7 let a to díky lidské péči a kvalitní výživě. Délka menstruačního cyklu se pohybuje okolo 30 dnů a trváním vlastní říje 2-3 dny. Projevy říje nastávají v luteální fázi cyklu, kdy v tuto chvíli je samice nejvíce atraktivní pro samce (Cawthon, 2005).

3.4.8 Ženy

Jak už bylo řečeno vajíčka nebo také oocyty dozrávají už během fetálního vývoje. U lidského plodu starého 20 týdnů se ve vaječniku nachází okolo 7 milionů vajíček. Při narození se tento počet redukuje tzv. spontánním zánikem na 300 tisíc.

U žen je dlouhá doba funkčnosti reprodukčních orgánů (průměr je do 36 let). První menstruace se dostavuje mezi 9-13 roky a menopauza přichází kolem 51 let života. Puberta trvá 2,5 roku a začíná vývojem prsů, růstem ochlupení na ohanbí a podpaždí a příchodem první menstruace. Cyklus se opakuje po 28 dnech, ale je velice variabilní a u každé ženy individuální. Výrazný vliv na cyklus má také věk, kdy i u mladých žen může mít velký rozsah 25-34 dní. U žen od 17-42 let je průměrná délka 14,6. dnů. K výraznému zkrácení dochází od 35 let věku. Folikulární fáze je 10-23 dní a luteální 7-19 dní dlouhá. Opět jsou tyto dvě fáze velice variabilní. Délka menstruace je 3-7 dní. U žen se projevuje menstruačním krvácením, které je vnějším projevem cykličnosti. Krvácení se objevuje na konci luteální a na začátku folikulární fáze. K největším ztrátám dochází 2. den s průměrnou krevní ztrátou za den 33,2 ml. U starších žen dochází k intenzivnějšímu krvácení, kdy ztratí až o 6 ml krve více než mladé ženy. Stejně jako u samic zvířat, ta u žen jsou zjištěny rozdíly mezi regionálními, etnickými a socioekonomickými vrstvami. Rozdíly spočívají v luteální a folikulární fázi. Na konci folikulární fáze se stoupající hladinou estradiolu před ovulací se u žen zvyšuje sexualita. V tomto plodném období projevují větší zájem o muže a tím i o pohlavní styk. Vzniká efekt tzv. atrakce pro extra- pair, zatímco přitažlivost ke stálým partnerům se v této fázi snižuje (Mihm a kol., 2010).

Muži jsou k ženám v období ovulace více přitahováni nejen z důvodů změn chování, ale i změnami fyziologické vůně, kdy je uvolňován feromon 5- alfa androst-16-en-3alfa-ol. Tato látka je vylučována v průběhu plodné fáze a snižuje hladinu LH pulzativity. Feromony mohou působit také na matky, sestry, kolemjdoucí ženy a tím může docházet k synchronizaci menstruace. Těhotenství se průměrně objevuje u žen ve věku 31 let. Maximální šance početí je během folikulární fáze jeden den před ovulací a následujících 6 dní, které jsou označovány za plodné dny. Možnost otěhotnění je 4. den cyklu ale i ve 3. týdnu od poslední menstruace.

Cyklus se u žen rozděluje na fázi folikulární a luteální. Folikulární fáze začíná růstem primárního folikulu, na který působí FSH. Zvláště se vyvíjí folikulární obaly, které jsou ve dvou vrstvách: granulózní a thekální. Přidává se sekrece LH, která působí na thekální buňky a ty tvoří androgeny, FSH se ve finále přeměňuje za pomoci aromatázy na estrogény. Celý cyklus přeměny je uveden v kapitole pohlavní hormony. Po dozrání a prasknutí folikulu

vzniká Graafův folikul, který produkuje velké množství estradiolu. Folikulární fáze začíná obvykle první den menstruace a je zakončená vyplavením vajíčka po prasknutí Graafova folikulu. Celý proces trvá 14 dní, kdy na 14. den může připadnout ovulační fáze (Mihm a kol., 2010).

Luteální fáze nastává po prasknutí Graafova folikulu, kdy dochází k luteinizaci granulózních buněk, ve kterých se zvyšuje počet LH receptorů. Dochází k přeměně na velké luteální buňky, které následně produkují velké množství progesteronu. Ten zajišťuje vývoj děložní sliznice a tlumí sekreci LH a FSH (Živný, 2008). Folikulární buňky shromažďují žlutý pigment a tím vzniká žluté tělísko. Životnost žlutého tělíska je 12-15 dní. Pokud nedošlo k oplození, tak po uplynutí této doby žluté tělísko zaniká (Marešová 2003; Čepický 2011).

3.4.9 Hlodavci

Potkan

Říje se objevuje každých 4 až 5 dní. Projevy říje jsou neklid, chvějící se uši, zdvižení hřbetu a nastavování zadečku. Délka cyklu je 14 hodin. Samice má možnost ovlivňovat ovulaci, to znamená, že ovulace je provokovaná (Weiß-Geißter, 2007). U domestikovaných potkanů nemá délka světelného dne nebo roční doba vliv na jejich reprodukční cyklus. Samice může mít za svůj život 7-10 vrhů. Plodnost samic končí ve věku 15-18 měsíců (Fox, 1997). Cyklus se opakuje po čtyřech až šesti dnech. Opakovaná říje se po porodu dostavuje za 24 hodin (Weiß-Geißter, 2007). Typicky probíhají změny na poševní sliznici.

V *proestru* dochází k uzrávání folikulů na vaječníku. Také je patrný hlen a v mikroskopickém nátěru oválné buňky s centrálním jádrem.

Estrus trvá 6 hodin. Během nich dochází k úplné absorpci leukocytů a hlenu a na jejím konci se dostavuje ovulace. Hlen obsahuje kornifikované bezjaderné buňky. Ke konci se dostavuje ovulace.

V období *metestru* jsou stále obsažené kornifikované bezjaderné buňky a zvýšená sekrece hlenu. Z počátku období probíhá ještě ovulace. Délka trvání je 24-30 hodin.

Diestrus nebo také klidové stádium trvá 57 hodin a na vaječníku neprobíhají žádné procesy (Sýkora, 1983).

Myš

Myš se do chovu zařazuje kolem třetího měsíce. Během výzkumu bylo zjištěno, že u myši dochází ke snížení počtu vajíček před dosažením pohlavní dospělosti. Po dosažení pokračuje snižování počtu a tím je způsobeno, že myš si udržuje plodnost pouze několik týdnů, ale v některých případech samice plodí potomky i ve 12 měsících. U některých druhů dochází k celkovému vzrůstu počtu vajíček až o 20%. Nabízí se teorie o tom, že počet vajíček po narození není definitivní a vývoj pokračuje nadále i po dosažení pohlavní dospělosti. Jeden až dva dny po narození se začínají objevovat primordiální folikuly, a to díky klesajícímu počtu zárodečných buněk (Jaroslav a kol. 2004).

3.5 Folikulogeneze

3.5.1 Oogeneze

Oogeneze je proces, při kterém vznikají a vyvíjejí se oocyty. Tento proces je zahájen již během prenatálního vývoje a je ukončen o měsíce až roky později. Oogenezi rozdělujeme do tří fází: fáze množení, fáze růstu, fáze meiotického zrání oocytů (Wassarman, 1988).

Oocyty savců vznikají z prvopohlavních buněk (PGC- *primordial germ cells*). Tyto buňky se liší velikostí, morfologií a cytochemickými vlastnostmi. Buňky PGC vznikají v entodermu žlutkového váčku, odkud migrují přes mezenterium prvostřeva a končí v zakládajících se gonádách. Po dosažení povrchu vaječníku se primordiální zárodečné buňky začnou rychle mitoticky množit a vytvářet pohlavní provazce. Současně s tímto procesem probíhá dělení buněk povrchového epitelu. Kůra vaječníku je tvořena vazivovými buňkami a malým množstvím buněk hladké svaloviny. Do takto vzniklé sítě se zanořují nově vzniklé provazce PGC (Wassarman, 1988). Na povrchu se objevují tmavé menší buňky, které kromě krycí funkce pronikají dovnitř vzniklých útvarů a tím je od sebe oddělují. Po ztrátě motility se zárodečné buňky přeměňují v oogonie. Jsou to buňky velkého objemu a se sférickým jádrem s jedním nebo dvěma jádérky (Ioannou, 1964). Během embryonálního vývoje vstupují oogonie do preleptotene, v jejímž průběhu v interfázi probíhá poslední mitotické dělení oogonií, které je zakončené replikací DNA a přípravou na meiózu (Wassarman, 1988). U žen je meiotické dělení zahájeno na konci prvního trimestru těhotenství (Picton a kol., 1998). U prasnice začíná 40. den intrauterinního vývoje (Black a Erickson, 1968).

Meiotické dělení je zahájeno vstupem do profáze, při které dochází ke spiralizaci a dehydrataci chromozómů, kondenzaci jejich jaderné hmoty připomínající poté tenká vlákna (Sládeček, 1986). Dochází ke zmizení jaderných pólů a zvyšuje se počet denzních granulí s postupující kondenzací chromozómů. Ve druhém stádiu profáze zvané zygotene jsou k sobě homologní chromozómy přikládány a vznikají bivalenty. Následuje pachytene, třetí stádium profáze, během kterého se chromozómy zkracují a tloustnou. Vrcholem tohoto stádium je rozštěpení každého chromozómu na dvě sesterské chromatidy. Nově vzniklé bivalenty jsou tvořeny čtyřmi chromatidami, čímž vzniká útvar zvaný tetráda. Následně dojde k překřížení odpovídajících úseků a výměně nesesterských chromatid čili k tzv. crossing over. Chromatidy se od sebe oddělují v diplotenním stádiu. V pozdní fázi diplotene dochází k zastavení dělení

neboli k prvnímu meiotickému bloku (Wassarman, 1988). Po zastavení dělení začíná oocyt růst. Během této fáze zvětšuje oocyt svůj objem, zvyšuje počet organel, syntetizuje nutriční a informační látky (Picton a kol., 1998) a získává meiotickou kompetenci čili schopnost znovuzahájit a dokončit meiotické zrání dosažením druhé meiotické metafáze (Motlík a Kubelka, 1990).

Pokračování meiózy je u meioticky kompetentních oocytů vyvoláno preovulační vlnou luteinizačního hormonu (Eppig, 1991). Meiotické zrání začíná rozpadem zárodečného váčku, pokračuje metafází I, anafází I, telofází I a pokračuje druhým meiotickým dělením, kde se podruhé zastaví v metafázi II (Wassarman, 1988). Druhý meiotický blok je prolomen průnikem spermie do zralého oocytu, který poté dokončí druhé meiotické dělení. Po prvním meiotickém dělení vznikají z oocytu I. řádu dvě různé buňky s haploidním počtem chromozómů označované jako oocyt II. řádu a první pólové tělísko. Ve druhém meiotickém dělení se oocyt II. řádu dělí na zralé vajíčko a pólové tělísko. Pólová tělíška později zanikají (Berne a Levy, 1998; Kudláč a kol., 1987).

3.5.2 Vývoj folikulů

Folikuly se nacházejí v kůře vaječníků a každý je v jiné fázi vývoje. V období intrauterinního vývoje a u samic, které ještě nejsou pohlavně aktivní, jsou v kůře pouze primární nevyzrálé vaječnickové folikuly, z nichž pouze některé dozrávají během pohlavního cyklu. U samic, které jsou pohlavně aktivní, se vyskytují folikuly v různém stupni vývoje. Během prenatálního období a brzy po narození samice začnou oocyt obklopotvat pregranulózní buňky, které vytvářejí jednu vrstvu a tím vzniká primordiální folikul (Rozinek a kol., 1995; Picton a kol., 1998).

U prasat byla přítomnost těchto folikulů pozorována od 56. dne po provedené inseminaci. Primordiální vaječnickové folikuly jsou malé a nachází se pouze na určitých místech v kůře. Pohlavně neaktivní samice jich mají ve vaječniku kolem 200 000. Z těchto folikulů pouze malá část dozrává a probíhá u nich další vývoj až po vajíčko schopné oplodnění. Počet dozrálých folikulů se odvíjí podle druhu, ale obecně lze říci, že to může být v rozpětí 20-300 zralých folikulů za celý život. Ostatní folikuly zanikají v různých stádiích. Zánik folikulu nazýváme *atresia folliculi*. Během stádia vývoje nejsou somatické buňky aktivní (neprodukují žádnou sekreci) a neobsahují receptory pro folikuloestimulační hormon.

Z primordiálních folikulů vznikají primární folikuly, které jsou uloženy těsně pod *tunica albuginea*. Primární folikul je tvořen oocytem a vrstvou kubických folikulárních buněk. Kubické folikulární buňky vznikly z plochých buněk, jsou charakteristické rychlým množením a označují se jako granulózní buňky (Eppig, 2001).

Pokud je oocyt obklopen více vrstvami granulózních buněk označujeme folikul jako sekundární. Více-vrstevnatý epitel se označuje jako *membrana granulosa*. Z vaziva v okolí folikulu se diferencuje vrstva *theca folliculi externa* a *interna*. Vnější vrstva folikulu je tvořena vazivovou tkání, fibroblasty, hladkou svalovinou, nervovými buňkami a kapilárami, které tvoří hustou krevní síť. Preantrální folikul vzniká oddělením *theca folliculi interna* od granulózy membránou (Monniaux a kol., 1997; Smitz a Cortvrindt, 2002). *Theca folliculi interna* svými buňkami produkuje androgeny, na jejichž produkci má vliv luteinizační hormon (LH). Androgeny jsou granulózními buňkami přeměňovány na estrogény (Vanderhyden, 2002). Granulózní buňky uloženy těsně u oocytu mají cylindrický tvar a utvářejí vrstvu zvanou *corona radiata*. Kapénky lipidů, filamenty, multivesikulární tělíska a mitochondrie jsou složky nalézající se ve výběžcích buněk *corona radiata*, které jsou spojené s oocyty pomocí desmozomů (Norberg, 1972). Tyto polopropustné spoje umožňují přenášet aminokyseliny, metabolity a jádra do rostoucího oocytu (Rozinek a kol., 1991; Eppig, 1991).

Další nezbytnou funkcí těchto spojů je jejich význam při regulaci růstu, vývoji a meiotickém zrání oocytu (Vanderhyde, 2002). Činností buněk *corona radiata* vzniká světlolomná blanka glykoproteinové povahy zvaná *zona pellucida* (Norberg, 1972).

V dalším folikulárním vývoji dochází k formování terciálního neboli antrálního folikulu, kdy mezi granulózními buňkami vznikají dutinky, které jsou vyplněny mokem (*liquor folliculi*). Během růstu folikulu dochází postupně ke slévání dutinek a vzniku jedné dutiny (*antrum folliculi*) (Eppig, 2001). Současně s tím se vajíčko dostává k okraji folikulu a je obklopené vrstvou kumulárních buněk. Terciální folikuly jsou uloženy hluboko v korové vrstvě vaječníku a dochází k jejich neustálému zvětšování díky přibývajícímu množství tekutiny, která obsahuje mimo jiné i hormon folikulin. Touto cestou se folikul dostává až na povrch vaječníku. Dochází k vyklenutí na povrch a v místě, kde je vrstva nejtenčí, dochází při ovulaci k prasknutí a uvolnění tekutiny z vajíčka. Antrální folikul je u skotu veliký 10-20 mm, u klisny 40-50 mm, u prasnice, kozy a ovce 6-10 mm, u kočky 2-3 mm. Ve většině případů se ve folikulu vyvíjí pouze jedno vajíčko, ale výjimečně jich zde může dozrát i více. Dozrání vajíčka můžeme urychlit aplikací hormonů.

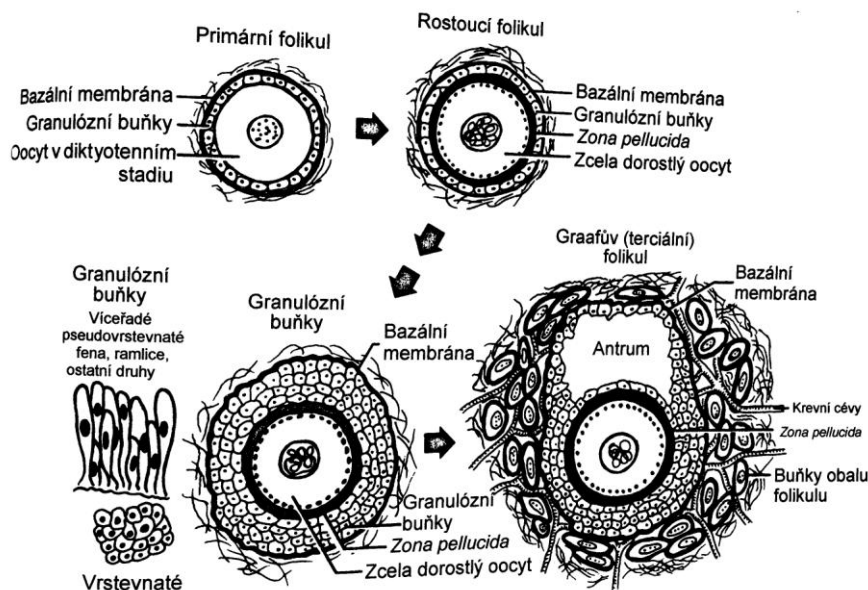
Růst folikulu představují řadu po sobě jdoucích změn různých částí folikulu: oocyt, granulosa, krycí vrstva. Změny se řídí vnitřními vaječnickovými a folikulárními faktory,

hormonálními signály, které vedou k sekreci androgenu a estrogenu. Produkce estradiolu určuje, který folikul získá LH receptor, jenž je nutný pro ovulaci a luteinizaci.

Proces zrání je spuštěn růstem Graafova folikulu, který je závislý na množství hormonů. Dochází ke zvyšování a následným poklesům hormonů LH a FSH během cyklu. Zahajuje se tvorba vnější a vnitřní vrstvy, které slouží jako obal. Po vytvoření thekálních buněk kolem folikulů se začínají vyvíjet thekální kapiláry, které jsou soustředěny do *theca interna* a vytvářejí bazální membrány, které oddělují buňky od granulózních buněk. Na buňkách jsou soustředěny receptory pro LH a na granulózních buňkách jsou receptory pro FSH a estrogeny. V období cyklu jsou buňkami *theca interna* produkovány androgeny a ty pronikají do granulózních buněk, kde pod vlivem FSH konvertují androgeny na estrogeny. Estrogeny vyvolávají růst a dělení granulózních buněk a společně s FSH je stimulují k produkci sekretů a dochází k vytvoření dutinek *antrum*, které jsou naplněné tekutinou. K nárůstu hladiny LH dochází do 24 hodin. Vlna LH je důležitá při ovulaci a utváření žlutého tělíska a způsobuje redukci FSH receptoru na granulózních buňkách, čímž produkce estrogenu klesá (Reece, 2009).

Celý proces je zakončen výběrem folikulu z vaječníku, který je závislý na jeho rovnováze a ta je zajištěna extracelulárními faktory, jako jsou gonadotropiny a komplex systémů vnitřních folikulárních vztahů. U ovce jsou všechny folikuly o velikosti 2 mm v průměru přijímány, vybírány a v zápětí blokovány. Plemeno booroola merino se liší od merinové v tom, že dochází k prodlužování času výběru folikulů, během něhož se vybírají folikuly plně funkční čekající na vrchol hladiny luteinizačního hormonu. U romanovské ovce je rozdíl v množství přijatých folikulů přijatých mezi 13. a 15. dnem (Hafez and Hafez, 2000b).

Obrázek č. 3. Vývoj ovariálního folikulu z primordiální formy až po Graafův folikul (převzato z Reece, 2009).



3.5.3 Folikulární tekutina

Folikulární tekutina vzniká průtokem krve thekálními kapilárami. Ty se obvykle nacházejí v kůře vaječníku, kde jsou uloženy primární folikuly, kolem kterých tvoří jednoduchou kapilární síť. U druhu s malými folikuly je tento problém vyřešen více vrstevnatou krevní sítí. Kapilární síť se rozšiřuje podle toho, jak folikul roste, přičemž je pravidlem, že se krevní průtok omezuje. Tekutina se začíná tvořit, když je thekální tkáň prokrvená.

Hromadění tekutiny není ovlivněno růstem, což znamená, že i když je růst folikulu rychlý, tak hromadění tekutiny je nižší ve srovnání s průtokem krve. Transport tekutiny z thekálních kapilár do folikulárního antra je zprostředkován přes endotel a subendoteliární bazální laminu (tenká vláknitá extracelulární vrstva) (Hafez a kol., 2000c).

Folikulární tekutina utváří pro vajíčko přirozené prostředí. Folikulární tekutina pochází z periferní plazmy, která proniká přes laminy folikulů a hromadí se v antru. Folikulární tekutina obsahuje složky metabolitů dále specifické složky, mezi něž patří steroidy a glykoproteiny, které jsou syntetizované buňkami folikulární stěny. Tekutina obsahuje také několik sloučenin, jejichž koncentrace je podobná koncentraci krevního séra. V antrálních folikulech obsahuje tekutina vysoké hodnoty 17β -estradiol ve folikulární fázi.

Progesteron se objevuje v podobných hodnotách jako v době ovulace. Životoschopné folikuly také hromadí a vylučují fyziologicky aktivní nonsteroidy, mezi které patří luteinizační inhibitory, komplex proteinů, relaxin, inhibitor FSH a proteiny o vysoké molekulární hmotnosti.

Folikulární tekutina hraje významnou roli při biochemických a metabolických procesech jaderného i cytoplazmatického zrání oocyty. Z biochemických složek obsahuje proteiny, aminokyseliny, enzymy (intracelulární a extracelulární), glykoproteiny (heparin), steroidy (cholesterol, androgeny, progesteron, estrogeny), prostaglandiny a další elementy, mezi něž patří sodík, draslík, hořčík, zinek, chloridy atd. Během říje dochází ke změnám kapaliny, která plní následující funkce. Reguluje funkci granulóznic buněk, vyvolává folikulární růst a tvorbu steroidních hormonů. Další důležitou funkcí je zrání oocytů, hraje roli při ovulaci a transportu vajíčka do vejcovodu. Připravuje folikuly pro vznik dalšího žlutého tělíska. Stimuluje a zpomaluje faktory v tekutině regulující folikulární cyklus. Zvyšuje množství uvolněné tekutiny během ovulace společně se sekrety z vnějšího prostředí při metabolismu spermií, kapacitaci a při konajícím raném embryonálním vývoji (Hafen a kol., 2000c).

Lidská folikulární tekutina má funkci v působení při akrozomální reakci a životnost spermií. Může se také vyskytnout nežádoucí jev, kdy tekutina obsahuje protilátky proti spermiím, čímž dochází k jejich zničení. Teplota tekutiny je nižší než teplota vaječnickové vazivové tkáně a než teplota těla až o 2,8°. Tekutina se začíná tvořit ve folikulu o průměru 0,2-0,4 mm. Finální velikost folikulu je daná geneticky a množství antrální tekutiny je řízeno hormonálně. Velikost folikulu 5 dní před ovulací je 9,8 mm. Folikul stále pokračuje v růstu až do konečné velikosti 21 mm a objemu 5,1 ml. Folikuly, které těchto rozměrů nedosáhnou, mohou pokračovat v následném vývoji (Suchá a Ulčová- Gallová, 2000).

3.5.4 Vliv ovulace na folikuly

Ve fázi ovulace je folikul už plně vyvinutý o velikosti 20 mm a je připravený k ovulaci. U každého zvířete je velikost odlišná. Folikul je plně obklopen thekálními vaskularizovanými buňkami a silnou vrstvou granulóznic buněk. Folikul připravený na ovulaci se nazývá preovulační a vylučuje 80% estradiolu (E2), zbylé množství hormonu se tvoří v ostatních folikulech nebo periferně konverzí z testosteronu. Nejvyšší hladiny E2 je dosaženo 24 hodin před ovulací. Díky této zvyšující se hladině také stoupá hladina LH. Tímto

se z granulózních buněk aktivuje prostaglandin a způsobí luteinizaci. Tento vzestup se objevuje cca 12-24 hodin před ovulací. Vzestupem E2 dává folikul signál do hypotalamu a hypofýzy o tom, že je připravený k ovulaci. Začne stoupat hladina LH gonadotropního releasing hormonu, což způsobí uvnitř folikulu syntézu $\text{PGF}_{2\alpha}$ a estrogenů. Probíhá také dokončování prvního meiotického dělení. Poslední stoupá hladina FSH, která je důležitá pro stimulaci tvorby plasminogenu, jenž má důležitou funkci při ruptuře folikulu. Celý tento děj vede k ovulaci a uvolnění oocytu z folikulu (Košťál, 1995).

4 Závěr

V bakalářské práci se zaměřuji na problematiku pohlavního cyklu a folikulogeneze u zvolených druhů zvířat. Hlavní důraz je kladen na mezidruhové rozdíly anatomické tak i fyziologické. Pohlavní soustava samic prochází během cyklu řadou změn a fázemi mezi které patří puberta, pohlavní dospělost, estrální cyklus, březost, porodní období a klimakterium. Celý cyklus je doprovázen řadou faktorů, které jej ovlivňují jako je genetika, chování zvířat, prostředí, ve kterém jsou chovaná nebo v jakém žijí a hormonální řízení. Pro pohlavní cyklus je typické jeho opakování v různě dlouhých intervalech, podle kterých zvířata rozdělujeme na polyestrická, monoestrická a diestrická.

Počínaje pohlavním cyklem hlodavců, u kterých se říje opakuje každý 4. - 5. den a samotná délka cyklu je 14 hodin. Samice mají schopnost ovlivňovat ovulaci, kterou vyvolají na základě páření, a proto se nazývá provokovaná ovulace. Z hospodářských zvířat je do práce zařazen skot, u kterého se cyklus opakuje po 21 dnech a délkou trvání říje 12-28 hodin. V tuto chvíli je ideální doba k připuštění a proto je důležité sledovat změny v chování a na zevních pohlavních orgánech. Dalším příkladem pro porovnání jsou uvedeni primáti včetně člověka. Pohlavní cyklus je opakuje v kratších intervalech a to po 28. dnech. U žen se projevuje cykličnost menstruačním krvácením, které se u jiných samic kromě některých primátů neobjevuje. Pohlavní cyklus se u většiny primátů opakuje po 30. dnech s délkou trvání ovulačního období 2 - 3 dny. Stejně jako ženy jsou i samice primátů v době ovulace více aktivní a svolné k páření s výraznými projevy, kterými dávají samcům najevo svojí ochotu. Mořští savci mají pohlavní cyklus řízený podle délky světelného dne a většina páření se odehrává na jaře a na podzim. Z velkých suchozemských savců je zmíněn slon, u kterého je estrální cyklus nejdelší, neboť je dlouhý 13 – 18 týdnů.

Mezidruhové rozdíly ve folikulogenezi jsou zejména v době vzniku primordiálních či primárních folikulů, které se u většiny savců zakládají v prenatalním věku oproti psovitým a kočkovitým šelmám, kde se zakládají až v době narození či krátce po něm.

Pro efektivní chov je znalost reprodukčního cyklu nepostradatelnou součástí. Pro docílení dobrých chovatelských výsledků je důležité znát specifika pohlavního cyklu daného druhu zvířete.

5 Seznam literatury

1. Aurich, C. 2011. Reproductive cycles of horses. *Animal Reproduction Science*. 2011 (124). 220-228. s.
2. Berne, R. M., Levy, M. N., et al. 1998. *Physiology*. 4th ed. Mosby. St. Louis, USA. 1131. s. ISBN: 0815109520.
3. Black, J. L., Erickson, B. H. 1968. Oogenesis and ovarian development in the prenatal pig. *Anatomical Record*, 161, 45-56. s.
4. Bouška, J. 2006. *Chov dojného skotu*, Profi Press, Praha. 186. s. ISBN 8086726169.
5. Brown, J. L., 2010. Female reproductive cycles of wild female felix. *Animal Reproduction Science*. 2011 (124). 155–162. s.
6. Concannon, P. W., 2010. Reproductive cycles of the domestic bitch. *Animal Reproduction Science*. 2011 (124). 200–210.s.
7. Čepický, P. 2011. Gynekologická endokrinologie. In: Roztočil, A. a kol., *Moderní gynekologie*. Grada. Praha, 2011 (1.vyd.). 65 – 94. s. ISBN: 9788024728322.
8. Červený, Č. 2011. *Vademecum anatomie domácích savců pro studium a veterinární praxi, splanchnologia(vnitřní orgány)*. Brázda, s.r.o. Praha. 272. s. ISBN: 9788020903891.
9. Čihák, Radomír., 2002. *Anatomie 2*. Grada Publishing. Praha. 488. s. ISBN: 802470143X.
10. Doležal, R., 2003. *Vybrané kapitoly z veterinární gynekologie a porodnictví pro výuku porodnictví*. Jihočeská univerzita. České Budějovice. 117. s.
11. Donadeu, F. X., Pedersen, H. G. 2008. Follicle Development in Mares. *Reproductive Domestic Animal*. 2008 (43). 224–231.s.
12. Eppig, J. J. 1991. Maintenance of meiotic arrest and the induction of oocyte maturation in mouse oocyte-granulosa cell complexes developed *in vitro* from preantral follicles. *Biology of Reproduction*, 45, 824-830.
13. Ferin, M. J., Raphael W. M. 1997. *Menstruační cyklus*. Grada Publishing. Praha. 283. s. ISBN: 8071693502.

14. Forde, N., Beltman, M. E., Lonergan, P., Diskin, M., Roche, J.F., Crowe, M.A. 2010. Oestrous cycles in *Bos taurus* cattle. *Animal Reproduction Science*. 2011 (124). 163–169. s.
15. Fox, S., 1997. *The Guide to Owning a Rat*, T. H. F Publications. USA . 64 .s. ISBN: 9780793821570.
16. Frelich, J. Bouška, J. Doležal, O. Maršálek, M. Voříšková, J. Zedníková, J. Říha, J. 2001. *Chov skotu 1. Vydání*. Jihočeská univerzita. České Budějovice. 211 s. ISBN: 8070405120.
17. Hafez B, Hafez E. S. E. 2000a. Reproductive Cycles, in Hafez, E. S. E., Hafez, B. (eds.), *Reproduction in Farm Animals* (4th ed.). Lippincott, Williams & Wilkins, Philadelphia, 55-67. s.
18. Hafez, E. S. E., Hafez, B. 2000b. Folliculogenesis, Egg Maturation, and Ovulation, in Hafez, E. S. E., Hafez, B. (eds.), *Reproduction in Farm Animals* (5th ed.). Lippincott, Williams & Wilkins, Philadelphia. 68-81. s.
19. Hafez, E. S. E., Jainudeen, M. R., Rosnina, Y., 2000c. Hormones, Growth Factors, and Reproduction, in Hafez, E. S. E., Hafez, B. (eds.), *Reproduction in Farm Animals* (3th ed.). Lippincott, Williams & Wilkins, Philadelphia. 33-53. s.
20. Hajič, F., Košvanec, K., Čítek, J. 1998. *Obecná zootechnika*, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta. České Budějovice. 193. s. ISBN: 8070403225.
21. Hildebrandt, T. B., Lueders, I., Hermes, R., a et., 2010. Reproductive cycle of the elephant. *Animal Reproduction Science*. 2011 (124).176–183. s.
22. Hrouz, J., Šubrt, J. 2007. *Obecná zootechnika. Vyd. 2.* Zemědělská a lesnická univerzita Mendelova, Brno. 205. s. ISBN: 9788073751159.
23. Ioannou, J. M. 1964. Oögenesis in the guinea-pig. *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, 12 (4), 673-691.
24. Johnson, L. M., Gay, V. L., 1981. Luteinizing hormone in the cat. I. Tonic secretion. *Endocrinology*. 109, 240–246. s.
25. Kittnar, O. a kol. 2011. *Lékařská fyziologie*. Grada Publishing, a.s. Praha. 800. s. ISBN: 9788024730684.
26. Kolařík, D., Halaška, M., Feyereisl, J. 2008. *Repetitorium Gynekologie*. Maxdorf, Praha. 1030. s. ISBN: 9788073451387.

27. Krzymovski, T., Stefanczyk Krzymovska, S. 2008. The role of endometrium in endocrine regulation of the animal oestrous cycle. In: Rodriguez Martinez, H. *Reproduction in Domestic Animals*. 2008 (43). 80-91. s.
28. Kudláč, E., Elečko, J., Mlejnková, V. 1987. *Veterinární porodnictví a gynekologie: Celosvětová vysokoškolská učebnice pro vysoké školy veterinární*. 2. vydání. SZN. Praha. 572. s.
29. Ledvina, M., Stoklasová, A., Cerman, J. 2009. *Biochemie pro studující medicíny*. 2. vydání. Karolinum. Praha. 535. s. ISBN: 9788024614151.
30. Louda, F. 2008. *Uplatnění biologických zásad při řízení reprodukce plemenic*. Výzkumný ústav pro chov skotu. Rapotín. 55 s. ISBN: 9788087144053.
31. Macků, F., Čech, E. 2002. *Gynekologie pro střední zdravotnické školy*. Informatorium. Praha. 171 s. ISBN: 8073330016.
32. Marešová, D. 2003. Fyziologie rozmnožování a těhotenství. *Lékařská fyziologie*. 2009 (4). 509 – 532. s.
33. Mihm, M., Crowe, M. A., Knight, P. G., Austin, E. J. 2002. Follicle wave growth in cattle. In: Rodriguez Martinez, H. *Reproduction in Domestic Animals*. 2002 (37). 191-200. s.
34. Mihm, M., Gangooly, S., Muttukrishna, S., 2010. The normal menstrual cycle in women. *Animal Reproduction Science*. 2011 (124). 229–236.s.
35. Miller, S. A., Harley, J. P. 1996. *Zoology*. Third edition. Boston Massachusetts. 752. s. ISBN 0697243737.
36. Monniaux, D., Huet, C., Besnard, N., Clément, F., Bosc, M., Pisselet, C., Monget, P., Mariana, J. C. 1997. Follicular growth and ovarian dynamics in mammals. *Journal of Reproduction and Fertility Supplement*, 51, 3-23. s.
37. Motlík, J., Kubelka, M. 1990. Cell-cycle aspects of growth and maturation of mammalian oocytes. *Molecular Reproduction and Development*, 27, 366-375. s.
38. Murray, R. K., Granner, D. K., Mayes, P. A., et al. 2002. *Harperova biochemie*. H & H nakladatelství. Praha. 872. s. ISBN: 8073190133.
39. Norberg, H. S. 1972. The follicular oocyte and its granulosa cells in domestic pig. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie (Vienna, Austria: 1948)*, 131, 497-517. s.
40. Picton, H., Briggs, D., Gosden, R. 1998. The molecular basis of oocyte growth and development. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 145, 27-37. s.

41. Pomeroy, P., 2010. Reproductive cycles of marine mammals. *Animal Reproduction Science*. 2011. (124). 184–193.s.
42. Rafferty, J. P., 2011. *Primates (The Britannica Guide to Predators and Prey)*. The Rosen Publishing Group, Incorporated. 296. s. ISBN: 9781615303397.
43. Rajkovic, A., Pangas, S. A., Matzuk, M. M. 2006. Follicular Development: Mouse, Sheep, and Human Models. In: Neill, J. D., et al. *Knobil and Neill's Physiology of Reproduction*. Third Edition. (10 th. ed) Copyright. USA. 3191. s. ISBN: 139780125154017.
44. Reece, W. O. *Fyziologie a funkční anatomie domácích zvířat*. 2009. Grada Publishing, a.s., Praha. 480. s. ISBN: 9788024732824.
45. Rozinek, J., Petr, J., Antalíková, L. 1991. Morphology of cortical parts in growing and fully-grown pig oocytes. XXXIIIrd Congres of Czechoslovak Anatomical Society.
46. Říha, J. 2003a. Šlechtitelské a technologické aspekty chovu dojených krav a kvality mléka. *Výzkumný ústav pro chov skotu, s.r.o. Rapotín*. 54 – 63. s. ISBN: 809031421X.
47. Říha, J. 2003b. Plemenitba hospodářských zvířat, Asociace chovatelů masných plemen. *Rapotín*. 151. s. ISBN: 8090314341.
48. Shemesh, M. 2001. Action of gonadotrophins on the uterus. *Reproduction*. 2001(121). 835-842. s.
49. Shille, V. M., Munro, C., Farmer, S. W., Papkoff, H., 1983. Ovarian and endocrine responses in the cat after coitus. *Journal of Reproduction and Fertility*. 1983 (69). 29–39.s.
50. Sládeček, F. 1986. *Rozmnožování a vývoj živočichů, základy vývojové biologie*. Academia. Praha. 480. s. ISBN: 2108886.
51. Smitz, J. E. J., Cortvrindt, R. G. 2002. The earliest stages of folliculogenesis in vitro. *Reproduction*, 123, 185-202. s.
52. Sýkora, I. 1983. *Chov laboratorních zvířat pro 3. ročník učebního oboru chovatel se zaměřením pro chov kožešinových a laboratorních zvířat*. Institut výchovy a vzdělávání MZVŽ ČSR. Praha. 250. s.
53. Trojan, S. 1999. *Lékařská fyziologie*. Grada Publishing, a.s., Praha. 612. s. ISBN: 8071697885.

54. Vanderhyden, B. 2002. Molecular basis of ovarian development and function. *Frontiers in Bioscience*, 7, 2006-2022.
55. Wassarman, P. M. 1988. The mammalian ovum, in Kuobil, E., Neil, J. (eds.), *Physiology of the Reproduction*. Raven Press, New York. 69-102. s.
56. Weidong, M., Zhongshan, M., Novotný, M. V., 1998. Role of the adrenal gland and adrenal mediated chemisignals in supression of estrus in the mouse. *Biology of reproduction. The LeeBoot Effect Revisited*. 1998. sv. 59 (9). 1317-1320. s.
57. Weiß Geißter, E. 2007. *Das Andere Rattenbuch*, Books on Demand, Norderstedt, 486. s. ISBN 9783833480195.
58. Willner, P. G., Stone, G., Johnston, I. 2005. *Environmental physiology of animals*. Second edition. Blackell Publishing. Oxford. 713. s. ISBN: 1405107243.
59. Živný, J. 2001. Fyziologie reprodukčních orgánů. In: Citterbart, K., et al., *Gynekologie*. (ed. 1 vyd). Galén. Praha. 11 – 20. s. ISBN: 8024603187.

Internetové zdroje

1. Cawthon Lang, K. 2005. Primate Factsheets: Gorilla (Gorilla) Taxonomy, Morphology, & Ekology. [online]. [24.03.2014]. Dostupné z <<http://pin.primate.wisc.edu/factsheets/entry/gorilla>>.
2. Jaroslav, P., Sedmíková, M., Rajmon, Radko. Zrod, život a smrt savčího vajíčka. *Vesmír*. 2004. [kopie]. Roč. 83(134), č.5, s. 251-253. ISSN: 00424544, 1214-4029 (elektronická verze). Dostupné z <<http://www.medvik.cz/link/bmc04010386>>
3. Košťál, M., 1995, Folikulární fáze ovulačního cyklu. *Gynekolog* [kopie]. roč. 4. č.3., 112-113.s. [24.03.2014]. ISSN: 1210-1133, Dostupné <<http://www.medvik.cz/link/bmc96000346>>
4. Presl, J. 1978. Ovulace a sexuální chování u primátů. *Československá gynekologie*. [kopie]. roč. 43, č. 8., 624-625.s. [12. 04.2014]. ISSN: 0374-6852. Dostupné z <<http://www.medvik.cz/link/bmc78003173>>
5. Suchá, R., Ulčová Gallová, Z. 2000. Folikulární tekutina a některé její vlastnosti. *Česká gynekologie*. [kopie]. roč. 65, č.3.,181-188.s. [20.04.2014]. ISSN: 1210-7832, 1805-4455 <<http://www.medvik.cz/link/bmc00009864>>
6. Trávník, P. 2010. Experimentální základy asistované reprodukce.[online]. 04. 07. 2012. [23. 04. 2014]. Dostupné z

<[http://www.travnikbrno.cz/history.php?lang=cs&pgtitle=Pozn%EF%BF%BDmk
y+k+historii+asistovan%EF%BF%BDreprodukce](http://www.travnikbrno.cz/history.php?lang=cs&pgtitle=Pozn%EF%BF%BDmk
y+k+historii+asistovan%EF%BF%BDreprodukce)>