

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra veterinárních disciplín



Reprodukce samic lam a velbloudů

Bakalářská práce

Autor práce: Nikola Tomešová

Vedoucí práce: Ing. Jiří Šichtař

© 2013 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Reprodukce samic lam a velbloudů" 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 neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 8. 4. 2013

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu práce panu ing. Jiřímu Šichtařovi za vlídné a trpělivé jednání, usměrňování mých myšlenek a námětů a za užitečné poznámky a výtky k mé práci. Dále bych ráda vyjádřila díky také PhDr. Lence Peškové, která mi ochotně pomohla se sháněním obtížně dostupných článků.

Reprodukce samic lam a velbloudů

Females reproduction in llamas and camels

SOUHRN

Tato práce je zaměřena na reprodukci samic velbloudovitých (*Camelidae*). Reprodukční soustava z anatomického hlediska nevykazuje žádné výrazné odlišnosti od jiných přežvýkavců, stejně jako hormony pohlavního cyklu a neurohormonální řízení pohlavní aktivity.

Folikulární růst a vývoj probíhá v pravidelně se opakujících vlnách, avšak k ovulaci na zralých folikulech dochází, pouze pokud je samice stimulována. Podnětem k ovulaci je za přirozených podmínek kopulace, ale ovulaci lze navodit také aplikací hormonů. Jedná se tedy, na rozdíl od ostatních přežvýkavců, o zvířata s tzv. vyvolanou či indukovanou nebo provokovanou ovulací. Pokud se v době kdy jsou na vaječnicích zralé folikuly, neobjeví žádný stimul, k ovulaci nedochází a folikuly podléhají regresii.

Na druhou stranu, byly rovněž vzácně popsány i případy, kdy byla u samic zaznamenána i ovulace spontánní. Estrální cyklus se periodicky neopakuje jako u skotu. Jeho délka je značně variabilní a autoři se v názorech na dobu jeho trvání odlišují. Puberta se u těchto zvířat oproti jiným domestikovaným druhům objevuje v poměrně vyšším věku. Rozmnožovací období a porody probíhají každoročně ve stejnou dobu roku a to během éry kdy je největší hojnost potravy. Následkem této skutečnosti a také díky poměrně dosti dlouhé březosti má samice potomka zpravidla každý druhý rok. Právě kvůli této skutečnosti se začaly zkoumat postupy, jak by bylo možné zlepšit reprodukci velbloudovitých.

Asi nejrozšířenějším řešením této problematiky je embryotransfer, který je, poměrně úspěšně, využíván u skotu. Avšak u velbloudů, lam a alpaka se tato metoda zatím tak účelně neprojevila.

Klíčová slova: reprodukce, samice, velbloud, lama, alpaka

SUMMARY

This work is focused on reproduction of female camelids (Camelidae). Reproductive system anatomically shows no significant differences from other ruminants, as well as hormones of sexual cycle and neurohormonal control of sexual activity.

Follicular growth and development takes place in periodic waves (intervals), but the ovulation of mature follicles occurs only when the female is stimulated. The impulse for ovulation is under natural conditions copulation, but ovulation can be also induced by applications of hormones. This is therefore, unlike other ruminant, animals with so-called induced or provoked ovulation. If there is no stimulus at the time when there are mature follicles on the ovaries, there doesn't occur any ovulation and the follicle is subjected to regression.

On the other hand, there are rare reports of cases when females had a spontaneous ovulation. Estrous cycle is not repeated periodically as in cattle. The length is quite variable and authors' opinions to its duration vary. Puberty of these animals occurs at a relatively advanced age compared with other domesticated species. Breeding period and births take place annually at the same time of year and during the era when there is the greatest abundance of food. As a result and also because quite a long gestation the female usually has an offspring every second year. Because of this fact investigating the practices of how to improve the reproduction of the camelids began.

Probably the most common solution of this problem is the embryotransfer which is quite successfully used in cattle. However, in camels, llamas and alpacas, this method doesn't show so effectively.

Keywords: reproduction, female, camel. Llama, alpaca

OBSAH

SOUHRN	1
SUMMARY	2
1) ÚVOD.....	5
2) CÍL PRÁCE	7
3) PŘEHLED LITERATURY (LITERÁRNÍ REŠERŠE)	8
1. ANATOMIE REPRODUKČNÍHO TRAKTU.....	8
1.1 VAJEČNÍKY	8
1.2 VEJCOVODY	9
1.3 DĚLOHA	9
1.4 VAGINA.....	10
2. NEUROHORMONÁLNÍ ŘÍZENÍ POHLAVNÍ AKTIVITY.....	11
2.1 KŮRA MOZKOVÁ	11
2.2 HYPOTALAMUS.....	11
2.3 HYPOFÝZA.....	12
2.4 VAJEČNÍKY	13
3. PŮSOBNÍ HORMONŮ	14
3.1 ŘÍZENÍ POHLAVNÍ AKTIVITY	14
3.2 HORMONY OVLIVŇUJÍCÍ POHLAVNÍ AKTIVITU.....	15
3.3 HORMONÁLNÍ ŘÍZENÍ FOLIKULÁRNÍHO VÝVOJE	19
4. STRUKTURY NA VAJEČNÍCÍCH.....	21
4.1 FOLIKULY	21
4.2 ŽLUTÉ TĚLÍSKO.....	22
4.3 VAJÍČKA	22
5. ESTRÁLNÍ CYKLUS	23
6. OVARIÁLNÍ AKTIVITA	25
6.1 FOLIKULÁRNÍ RŮST	25
6.2 VÝVOJ FOLIKULŮ PO OVULACI	27
6.3 PUBERTA.....	28
6.4 SEXUÁLNÍ CHOVÁNÍ	29
6.5 REPRODUKCE.....	32
6.6 FOLIKULÁRNÍ DYNAMIKA U SAMIC PO PÁŘENÍ.....	34
6.7 OVULACE	35

6.8	OVARIÁLNÍ AKTIVITA U BŘEZÍCH SAMIC	37
6.9	BŘEZOST	38
6.10	PRENATÁLNÍ MORTALITA.....	40
6.11	POROD.....	41
6.12	OBDOBÍ PO PORODU.....	44
7.	EMBRYOTRANSFER.....	46
7.1	PŘÍPRAVA DÁRCŮ	46
7.2	PŘÍPRAVA PŘÍJEMCŮ	48
7.3	SYNCHRONIZACE DÁRCŮ A PŘÍJEMCŮ	48
7.4	SBĚR A PŘENOS EMBRYÍ.....	49
4)	ZÁVĚR.....	50
5)	SEZNAM LITERATURY	52

1) ÚVOD

Do čeledi velbloudovitých (*Camelidae*) řadíme 2 rody a to: rod *Lama* a *Camelus*. Rod *Camelus*, tzv. Velbloudovití Starého světa zahrnuje jednohrbé velbloudy dromedáry (*Camelus dromedarius*) a baktriány s dvěma hrby (*Camelus bactrianus*). Do rodu *Lama* patří 4 druhy, jež jsou souhrnně nazývány Velbloudovití Nového světa, mezi které patří: lamy (*Lama glama*), alpaky (*Vicugna pacos*), vicuna (*Vicugna vicugna*) a guanako (*Lama guanicoe*).

Dromedáři se nachází v regionech, kde panuje horké a suché klima. Jejich výskyt je tedy v severní Africe, na jihu Asie a v Arábii. Baktriáni naopak žijí v hornatých a horských oblastech v Číně, Mongolsku a jižním Rusku.

V historii bylo velbloudí mléko, srst, maso a kůže považovány za vedlejší produkty a velbloudi byli využíváni především jako zvířata pro přepravu. S postupným rozšiřováním osidlovaných oblastí, se tato zvířata obývající drsné biotopy, začala dostávat do popředí, jelikož jiné domestikované druhy, jako dobytek, nejsou schopny přizpůsobit se nedostatku vody, potravy a jinými tvrdými podmínkami panujícími v těchto končinách.

Nedílnou součástí stále se zvyšujícího zájmu o velbloudy je jejich chov a využití pro závodní účely, populární především na Středním východě. Dalším důvodem je objev pozitivních vlastností velbloudího mléka, které obsahuje trojnásobně vyšší množství vitamínu C než mléko od krav, je velmi vhodné pro diabetiky, jelikož napomáhá ke snížení krevního cukru, je v něm hojné množství vápníku, železa a navíc obsahuje i nenasycené mastné kyseliny. Avšak aby velbloudice mohly produkovat mléko, musí zabřeznout a proto je reprodukce těchto savců nedílnou součástí chovu.

Na počátku bylo poznamenáno, že existují 4 druhy lam, avšak nadále budou v textu zmiňovány pouze 2 druhy a to lamy a alpaky. Důvodem je to, že lamy alpaky patří k druhům domestikovaným, zatímco vikuni a guanaka k druhům divokým, žijících ve volné přírodě. Je však nezbytné, je alespoň krátce připomenout, jelikož oba zdomácnělé druhy mají svůj původ právě z těchto divokých forem. Konkrétně guanaka jsou předky lam a domestikace vikuní dala vznik vývoji alpak.

V dřívějších dobách byly alpaky chovány především v Peru, Chile, Argentíně a Bolívii a to kvůli jejich vlně. Lamy, v minulosti také chované v Jižní Americe, byly používány především

pro tah. Oba druhy pak byly dále chovány pro maso, kůži a jejich exkrementy sloužily jako palivo.

Dnes lze lamy a alpaky najít téměř po celém světě. Jsou chovány jak v Jižní, tak i Severní Americe, v Evropě, Asii i Austrálii. Důvodem jejich zvyšující se popularity mezi chovateli je jejich vlna, která je lehká, jemná, měkká a jež má navíc hned několik barevných variací. Proto je pro chovatele, který se chce zabývat produkčním chovem lam s úspěchem, naprosto nezbytné porozumět jejich reprodukci.

2) CÍL PRÁCE

Cílem této práce je přiblížení problematiky daného tématu s přihlédnutím k rozdílným názorům a zkušenostem citovaných autorů.

3) PŘEHLED LITERATURY (LITERÁRNÍ REŠERŠE)

1. ANATOMIE REPRODUKČNÍHO TRAKTU

Savčí pohlavní soustava má dvě hlavní funkce. Zajištění vhodného prostředí pro vývoj nového organismu a produkci pohlavních hormonů. Pohlavní orgány lze rozdělit na vnitřní a vnější. Mezi vnitřní pohlavní orgány patří párové vaječníky, párové vejcovody a děloha. Vnějšími orgány jsou poševní předsíň, vulva a mléčná žláza.

1.1 VAJEČNÍKY

Jejich tvar, u lam a alpak, lze popsat jako kulatý až oválný. A podél celé okrajové části každého z vaječnicků se nacházejí antrální (Graafovi) folikuly (Vaughan, 2011). Rozměry vaječnicků jsou přibližně 1,5 - 2,5 x 2,5 x 5 cm, ale jsou závislé na útvarech, které se na nich vyskytují. Jejich struktura je nepravidelná a pevná. Vaječník je zcela obalen ovariální bursou, tvořenou ze záhybu okruží vejcovodu (Vaughan a Tibary, 2006).

Vaječníky velbloudů jsou párové orgány oválného až kruhového tvaru, přičemž každý je umístěn v kuželovitém pouzdru zvaném bursa ovarii. Jejich délka se pohybuje mezi 2,6 – 6 cm, šířka je 2 – 4 cm a jejich tloušťka se pohybuje mezi 0,5 – 0,9 cm. Poloha vaječnicků je mezi 6. a 7. bederním obratlem, kde jsou zavěšeny pomocí širokého vazů (mesovaria), avšak jejich poloha podléhá, dle stavu jedince, jistým změnám. U březích samic jsou vaječníky posunovány centrálněji a s tím jak těhotenství pokračuje, jsou postupně natahovány dopředu (Skidmore, 2004).

Shalash (1965) popsal velbloudí vaječníky jako orgány načervenalé barvy, jež jsou uloženy v bursě ovarii, která má na mediální straně otvor, kde jsou lokalizovány fimbrie a na laterální straně končí slepě. Vaječníky jsou poměrně zploštělé, na bočních stranách lze pozorovat lehké konvexní vyklenutí a mají mnoho váčků, které díky kterým mají vzhled podobný hroznům.

1.2 VEJCOVODY

Vejcovod je nepostradatelný pro oplodnění, ukládání semene samce a také pro raný vývoj embrya (Skidmore, 2004).

Délka vejcovodů lam a alpak se pohybuje v rozpětí 10 – 20 cm (Vaughan a Tibary, 2006). Jsou klikaté, poměrně dlouhé a v ústí mezi nimi a děložními rohy se nachází malá, zvýšená papila, jež zde má funkci řekněme jednosměrného svěrače. Jednosměrného z toho důvodu, že vyplavení tekutin je možné pouze ve směru z vejcovodů do dělohy, ovšem v opačném směru to možné není, dokonce ani pod velkým tlakem (Sumar a Adams, 2006). Oba vejcovody se otevírají do děložních rohů a to skrze úzké otvory, v nichž se nacházejí 3 – 5 mm vysoké vystupující papily.

Vejcovody velbloudů sice mají malý průměr (1-2 mm), ale na vaječníku, kde se nacházejí fimbrie, se jejich průměr zvětšuje (Mukasa-Mugerwa 1981). Fimbria, třásně, tvořené okružím vejcovodů, jsou umístěny v blízkosti vaječnicků, ovariální bursy, přímo v ní a navíc ještě obalují celý vaječník (Vaughan, 2011).

1.3 DĚLOHA

Je situována v pánevním kanálu a u nebřezích samic pak na okraji pánve. Má dva tupě zaoblené rohy, přičemž oba mají zakončení v dlouhých a klikatých vejcovodech (Vaughan, 2011). Děloha je dvourohá, ovšem délka rohů se liší, pravý roh je kratší, a to dokonce i u nuliparních zvířat (Sumar a Adams, 2006; Skidmore, 2004).

Děložní rohy lam a alpak dosahují 8mi cm, ovšem levý roh je, již v před pubertálním a dokonce i fetálním období, větší, a tento rozdíl s počtem porodů dále narůstá, jelikož v 98% se březost odehrává právě v levém děložním rohu (Vaughan a Tibary, 2006).

U baktriánů je velikost děložních rohů 6 – 8 cm (pravý), 8 - 12 cm (levý) a tělo dělohy je dlouhé 8,5 – 9,5 cm. Dromedáři mají pravý roh dlouhý 6 - 10 cm a levý 8 – 15 cm, ovšem tělo dělohy je poměrně krátké má jen 2 – 3,5 cm (Skidmore, 2004).

Míra zatočení rohů je oproti ostatním přežvýkavcům menší, není neměnná a je závislá na fázi reprodukčního cyklu. Zatímco během luteální fáze je stočení děložních rohů maximální, tak naopak v průběhu folikulární fáze je zakřivení minimální. Rohy se smršťují a v některých případech lze namísto typického stočení pozorovat spíše tvar do písmene Y. Jak děloha, tak i děložní rohy jsou při vyšetření per rektum nahmatatelné. Důvodem je to, že široký vaz, který probíhá podél ventrální strany dělohy a dále se upíná na boční stěny oblasti

pánevní a břišní. Během folikulární fáze je možné na svrchním plášti dělohy nahmatat podélné rýhy a samotná děloha je výrazně oteklá (Adams, Griffin a Ginther, 1989).

Tělo dělohy u lam a alpak dosahuje délky 3 cm a průměru také 3 cm (Vaughan a Tibary, 2006).

Děloha velbloudů je načervenalé bílá, lesklá, hladká a její tělo je krátké (Mukasa-Mugerva 1981).

Děložní krček, přesněji jeho lumen, je u samic alpak a lam složen z 2 – 3 prstenců slizničních záhybů (Vaughan, 2011). Na ultrasonografickém zobrazení se, v průběhu březosti a luteální fáze, tyto záhyby jeví jako příčné echogenní (tmavé) pásy. Během folikulární fáze dochází k otokům záhybů děložního čípku, což je považováno za pravděpodobnou příčinu tmavé echotextury a špatné viditelnosti na sonografickém zobrazení (Sumar a Adams, 2006). Lamy a alpaky mají děložní krček dlouhý 2-4 cm a jeho zevní otvor vyčnívá do vaginy (Vaughan a Tibary, 2006).

Děložní čípek velbloudů má ve 3 – 4 řady slizničních řas, čímž se podobá čípku skotu. Kanálek má průměr okolo 5,5 cm a jeho délka je pouze 3,5 cm (Mukasa-Mugerea 1981). Při rektální palpaci je velmi špatně identifikovatelný, jelikož jeho konzistence je velice podobná konzistenci dělohy (Skidmore, 2004).

1.4 VAGINA

Je u alpak a lam poměrně hodně dlouhá - její délka překračuje až 20 cm (Sumar a Adams, 2006).

Vagina velbloudů je dlouhá okolo 25 – 30 cm a je lemována slizničními řasami (Skidmore, 2004). Pochva velbloudů je elastickým orgánem rudé barvy, měřící 30 – 35 cm a lemovaná slizničními řasami v pozadí k vnějšímu otevření děložního hrdla. Byly prokázány jak podélné, tak i kruhové záhyby, ačkoli druhé uvedené jsou výraznější. S pokročilým těhotenstvím mají tyto záhyby, kvůli děložní hmotnosti, tendenci se natahovat (Mukasa-Mugerwa 1981).

2. NEUROHORMONÁLNÍ ŘÍZENÍ POHLAVNÍ AKTIVITY

Mezi ústrojí ovládající pohlavní činnost patří především kůra mozková, limbický systém, hypotalamus, hypofýza, vaječníky a děloha. Mezi těmito orgány působí hierarchie. Hypotalamus, hypofýza a vaječníky mají řídicí funkce a jejich vzájemná působení vytváří tzv. hypotalamo-hypofýzo-ovariální osu. Jedná se o systém se zpětnými vazbami, kde vyšší centra mohou ovlivňovat nižší, ale stejně tak mohou podřízená ústředí naopak působit na nadřazená (Doležel, 2003).

2.1 KŮRA MOZKOVÁ

Kůra mozková společně s podkorovými centry tvoří tzv. limbický systém, tedy strukturu nadřazenou neurohormonálnímu řízení pohlavních pochodů. Díky impulsům z míchy, periferního a vegetativního nervstva získává informace o vnitřním stavu jedince a ze smyslových orgánů jsou sem přiváděny informace o podnětech z vnějšího prostředí. Všechny impulsy, jak z vnějšího tak i z vnitřního prostředí organismu, jsou vyhodnocovány v limbickém systému, respektive jeho podkorových centrech a následně jsou převáděny do hypotalamu. Mezi jednotlivými nervovými buňkami je přenos zajišťován tzv. neurotransmitry, jež lze rozdělit do tří kategorií. První dva typy, cholinergní (acetylcholin) a adrenergní (noradrenalin, dopamin), zpravidla sexuální aktivitu podporují. Zatímco poslední z nich, serotogenní typ neurotransmitrů (melatonin, serotonin), pohlavní činnost většinou tlumí (Doležel, 2003).

2.2 HYPOTALAMUS

Hypotalamus je hlavní řídicí centrum všech životních a hormonálních funkcí (Marvan a kol., 1992).

Je střediskem pro zachování homeostázy a ovládá činnosti, jako příjem vody či potravy a sexuální chování, které jsou pro přežití jedince nezbytné (Veselovský, 2008).

Z výše postavených center přijímá impulzy neurální cestou a humorální cestou informace z pohlavních orgánů, na které pak následně působí (Doležel, 2003).

Hypotalamus se skládá ze dvou center. Přední sexuální centrum zachycuje a přetváří přicházející podněty a dále je předává do zadního sexuálního centra. Jsou zde

situovány neurosekreční buňky, které produkují antidiuretický hormon (ADH) a oxytocin (Doležel, 2003).

V zadním sexuálním centru tvoří neurosekreční buňky, dle impulsů z předního sexuálního centra, neurosekrety, tzv. neurohormony, tlumící či naopak podporující produkci a sekreci hormonů hypofýzy. Jedná se buď o tzv. uvolňovací hormony (či faktory nebo libertiny), označované RH (releasing hormone) či RF (releasing faktor) anebo o tzv. inhibující hormony (či faktory nebo statiny) zkráceně označované jako IH (inhibiting hormone) či IF (inhibiting factor) (Doležel, 2003).

Z hlediska činnosti pohlavních orgánů je velmi důležitý uvolňovací hormon GnRH (gonadotropin releasing hormone), jež stimuluje sekreci hypofyzárních gonadotropinů – FSH (folikuly stimulující hormon) a LH (luteinizační hormon) (Doležel, 2003). Jedná se o výměšky hypotalamových buněk, které jsou hypotalamo-hypofyzárním portálním systémem přenášeny do hypofýzy. Produkce GnRH je stimulována, pokud je v organismu nízká hladina FSH nebo LH (Reece, 2011).

Umístění:

mozek	přední mozek	koncový mozek	
		mezimozek	talamus
			epitalamus
		hypotalamus	
	střední mozek		
zadní mozek			

2.3 HYPOFÝZA

Neboli podvěsek mozkový je hlavní žláza s vnitřní sekrecí, kterou tvoří dvě součásti situované ve společném pouzdře. Jedná se o dva laloky a to: adenohipofýzu (přední žlázový lalok) a neurohipofýzu (zadní nervový lalok), jejíž hlavním úkolem je především neustálý kontakt s jádry v hypotalamu (Marvan a kol., 1992).

Hormony ovlivňující sekreci adenohipofýzy, tzv. hypotalamové hormony (vytvářejí centry hypotalamu), mají buď spouštěcí, nebo tlumící funkci. Komunikace mezi hypotalamem a hypofýzou je zprostředkovávána pomocí tzv. uvolňovacích nervových

hormonů (RH), jež jsou produkovány jádrem v hypotalamu. Tyto hormony, aktivují v adenohipofýze řídicí tropní hormony, zkráceně tropiny. Pod tropiny spadají dva významné gonadotropní hormony, které ovlivňují jak sexuální činnost organismu, tak i produkci dalších pohlavních hormonů. Jde o luteinizační (LH) a folikuly stimulující hormon (FSH). Adenohipofýzou vylučován ještě velmi významný hormon, prolaktin, který naopak zamezuje činnost pohlavních žláz, podněcuje mateřské chování a má vliv na produkci mléčné žlázy (Veselovský, 2008).

2.4 VAJEČNÍKY

Na těchto párových orgánech se tvoří folikuly, které produkují estrogény. Tyto hormony se sice částečně hromadí ve folikulární tekutině, avšak majoritní množství opětovně prosakuje do krve. Nejvýznamnějším z nich je $17 - \beta$ - estradiol, který je také v období březosti významně vytvářen v placentě. Dalšími důležitými estrogény jsou estriol a estron – metabolity estradiolu.

Mezi další hormony produkované vaječníky patří progesteron, relaxin a oxytocin. Právě progesteron a estradiol jsou pro pohlavní činnost nepostradatelné, jelikož jde o zprostředkovatele, kteří zajišťují zpětnovazebnou komunikaci mezi hypotalamem, hypofýzou a vaječníky. Progesteron a estradiol navíc podporují růst a rozvoj mléčné žlázy (Doležel, 2003).

3. PŮSOBENÍ HORMONŮ

Hormony jsou látky chemické povahy, jež v organismu zastávají funkci regulátorů. Jsou tvořeny zvláštními buňkami, které jsou situovány buď ve specifických žlázách či v tělních tkáních (Reece, 2011).

Převážná část hormonů je k cílovým orgánům transportována krví, navázaná na bílkoviny. Výjimkou je antidiuretický hormon (ADH či vazopresin) a oxytocin, které jsou dopravovány z hypotalamu do neurohypofýzy podél nervových vláken v podobě granul. Jejich další transport je ovšem opět zajišťován pomocí krevního řečiště.

Působení hormonů z hypotalamu a hypofýzy probíhá na buněčné úrovni za nutné přítomnosti tzv. dvou poslů.

Prvním poslem je receptor situovaný v hypofýze či vaječníku a na nějž se hormon naváže. To podnítí k činnosti enzymy, jež se nachází v povrchové membráně buněk, které reagují tak, že adenosintrifosfát (ATP) umístěný uvnitř buněk, transformují na cyklický 3,5 – adenosinmonofosfát (cAMP). Vzniklý cAMP funguje jako druhý posel a jako takový ovlivňuje metabolické procesy buňky tak, že buňka tvoří požadované hormony (Doležel, 2003).

3.1 ŘÍZENÍ POHLAVNÍ AKTIVITY

Hlavní řídicí centra sexuální činnosti, tedy hypotalamus, hypofýza a vaječníky, ovlivňují nejen ústředí jim podřízená, ale díky tzv. zpětným vazbám jsou schopny ovlivnit i výše postavená centra, a to mírou koncentrace jejich hormonů.

Zpětné vazby rozdělujeme do tří kategorií. První z nich jsou dlouhé zpětné vazby (mezi hypotalamem či hypofýzou – vaječníky), dále pak krátké (hypotalamus – hypofýza) a poslední jsou ultrakrátké (hypotalamus – centrální nervová soustava).

Ke stimulaci aktivity nadřazeného centra dochází, pokud jsou hladiny hormonů z podřízeného ústředí nízké. Naopak, pokud je koncentrace hormonů z níže situovaných středisek vysoká, je činnost vyššího centra pomocí zpětnovazebního mechanismu tlumena (Doležel, 2003).

3.1.1 HORMONÁLNÍ ŘÍZENÍ POHLAVNÍ ČINNOSTI

Mezi působením hormonů ovlivňující pohlavní cyklus, existuje hierarchie, postupně klesající v tomto pořadí: FSH (folikuly stimulující hormon), estrogeny, LH (luteinizační hormon), progesteron a PGF2 α .

Vývoj folikulů, probíhající na vaječnících, je podporován FSH. S postupným rozvojem folikulů je zvyšována i hladina estrogenů, které se svojí zvyšující se koncentrací stále více a více tlumí sekreci FSH a naopak podporují tvorbu a vyměšování LH (luteinizačního hormonu). Následuje LH vlna, tedy nejvyšší uvolnění LH, jejímž důsledkem je dozrání folikulů, ovulace a po – té vytvoření žlutého tělíska. Progesteron ze žlutého tělíska pak inhibuje další uvolňování LH, tudíž nedochází k dozrání dalších folikulů, a tudíž ani k ovulaci. Následkem působení PGF2 α (prostaglandin F2 α) podléhá žluté tělísko regresi, progesteron tudíž není nadále vylučován a opět může začít nový cyklus (Doležel, 2003).

3.2 HORMONY OVLIVŇUJÍCÍ POHLAVNÍ AKTIVITU

3.2.1 Estrogeny

Jsou to hormony steroidní povahy produkované vaječníky (přesněji granulózními buňkami folikulů), kůrou nadledvin a placentou. Jejich hlavní úlohou je stimulace růstu tkání a buněk spojených s rozmnožováním. Nejvýznamnější estrogeny jsou estradiol a estron (Reece, 2011).

Mezi významné důsledky působení estrogenů patří tvorba sekundárních pohlavních znaků, stimulace růstu a hypertrofie a hyperplazie pohlavních orgánů, zvýšení citlivosti buněk hladké svaloviny, vznik krevních cév ve tkáni, tematizace, vývoj a růst vývodu mléčné žlázy, otevření děložního krčku, překrvení, produkce vaginálního i cervikálního hlenu, aj. (Doležel, 2003).

3.2.1.1 Estradiol (17 – β – estradiol)

U velbloudů je velmi těžké interpretovat koncentraci estradiolu, jelikož mezi jednotlivými zvířaty může být velice proměnlivá. V důsledku přítomnosti rostoucích

folikulů, tedy v období sexuální přístupnosti samice, se periferní koncentrace estrogenu zvyšují a opět klesají mezi 3 – 5 dnem následující říje. Základní koncentrace estradiolu je $25,0 \pm 0,4$ pg/ml, avšak s tím jak folikul dorůstá, do velikosti 1,7 cm v průměru, se zvyšuje i koncentrace hormonu a to až na $39,0 \pm 1,8$ pg/ml, jelikož vývin folikulů a koncentrace estradiolu se zvyšují souběžně. Pokud folikul nadále roste a dosáhne velikosti větší než 2,0 cm v průměru, tak se koncentrace hormonu opět snižuje na bazální hladinu 25,0 pg/ml, přičemž tato hodnota zůstává konstantní až do další folikulární vlny (Skidmore et al., 1996a). To ukazuje na to že, zřejmě díky snížené regulaci receptorů luteinizačního hormonu, folikul začíná podléhat atrézii. Další možnou příčinou pro to, že některé folikuly dosahují většího průměru než 2 cm, může být situace, kdy v nepřítomnosti skutečného ovulačního LH peaku dále pokračuje sekrece LH z hypofýzy. Další situace kdy hladina estradiolu dosahuje vrcholu, nastává díky přítomnosti nových, pre - ovulačních folikulů, a to 13 dní po spáření. Pokud však k páření nedojde, nenastává tedy luteální fáze, nedochází ani k výraznějším výkyvům v okrajových koncentracích progesteronu a na vaječnicích tak probíhají stále nové folikulární vlny. V průběhu roku, mimo období páření, zůstává okrajová koncentrace estradiolu nízká nebo vykazuje nepravidelnosti či lehká zvýšení a to pravděpodobně v důsledku nedokončených folikulárních vln (Elias et al., 1984).

3.2.2 Progesteron

Patří také mezi hormony produkované vaječníky, konkrétně jednou ze struktur, jež se na nich utváří - žlutým tělískem. V průběhu gravidity je taktéž (jako estrogenu) tvořen placentou. Jedná se o steroid, inhibující svou činností účinky estrogenu, jehož primární úloha spočívá v zachování březosti. Díky jeho působení přestává sekrece cervikálního a vaginálního hlenu, dochází k uzavírání děložního krčku, u reprodukčních orgánů lze zaznamenat sekreční aktivitu a děložní žlázy jsou stimulovány k tvorbě hustého, tzv. uterinního hlenu, tedy první výživě pro vyvíjejícího se nového jedince. Progesteron pak dále pozitivně působí na utváření mateřského pudu, využití živin a podporu anabolických procesů, na mléčnou žlázu a sekreci mléka (Doležel, 2003).

První 3 – 4 dny po – té, co velbloudí samice ovulovala je koncentrace progesteronu nízká, následně se postupně zvyšuje a to do 8 – 9 dne, kdy nabývá maximálních hodnot 3,0 ng/ml. Avšak u samic, jež nezabřezly již v rozmezí 10 - 11 dne koncentrace hormonu prudce klesá a mezi 11 – 12 dnem dosahuje opět bazální hodnoty 1 ng/ml.

U baktriánů byla provedena pozorování, ke zjištění nárůstu plazmatické koncentrace progesteronu po ovulaci jenž ukázala, že 3 dny po ovulaci je koncentrace $1,73 \pm 0,74$ ng/ml, 7. den odpovídá $2,4 \pm 0,86$ ng/ml a pokud samice není březí, tak opět klesá (Xu et al., 1985).

Jestliže se však, jedná o březí samici, zůstává koncentrace progesteronu, až do doby těsně před porodem, zvýšená po celou dobu březosti a to na hodnotě 3 – 5 ng/ml (Skidmore et al., 1996b).

3.2.3 Relaxin

Jedná se o polypeptid produkovaný žlutým tělískem a závěrem období březosti i v placentě. Jeho funkcí je příprava organismu samice k porodu – způsobuje roztažení děložního krčku, uvolnění spony pánevní a křížokýčelního kloubu. (Doležel, 2003).

3.2.4 Oxytocin

Tento hormon je v malé malém množství vytvářen žlutým tělískem. Oxytocin společně s estrogény podporují zaniknutí žlutého tělíska a stimulují produkci $\text{PGF}_{2\alpha}$ (Doležel, 2003).

Uvolňování oxytocinu, vyvolané saním mláděte či jiným podrážděním, podporuje spouštění mateřského mléka. Vlivem působení estrogenů je hladké svalstvo dělohy vnímavější na impulsy oxytocinu a pod jeho vlivem dochází k silnějším kontrakcím dělohy během porodu či ovulace (Reece, 2011).

3.2.5 Testosteron

Dle Homeida et al. (1988) vzrůstají okrajové koncentrace testosteronu u velbloudů paralelně s rostoucími folikuly a vykazují stejné variace jako estrogen. Dále uvádí, že během růstové fáze folikulů je hladina testosteronu 50 pg/ml a v době kdy jsou folikuly ve zralé fázi, dosahuje koncentrace hormonu dokonce více než 1000 pg/ml. Se zánikem folikulů se úroveň zastoupení testosteronu opět snižuje.

3.2.6 Prostaglandiny

Prostaglandiny jsou hormony odvozené od mastné kyseliny arachidonové, jejichž působení má zpravidla jen krátkou dobu trvání (Reece, 2011).

3.2.6.1_ Prostaglandin $\text{F}_{2\alpha}$

Prostaglandin $\text{F}_{2\alpha}$ je poměrně nestabilní tzv. místní či tkáňový hormon, jež je tvořen v děloze. Jde o lipid odvozený od kyseliny prostanové. V periferním krevním řečišti se

vyskytuje pouze ve formě metabolitu PGFM¹. Aby nebyl metabolizován ještě předtím, než se dostane k vaječnícům, je do tepen vaječníců převáděn přímo ze žil dělohy. Jelikož dokáže vyvolat zánik žlutého tělíska, určuje tak délku jeho působení a tím i nástup dalšího samičího estrálního cyklu (Doležel, 2003).

I když přesný mechanismus luteolytické kontroly není u velbloudů dosud objasněn, avšak existují nesporné důkazy o tom, že se na ní podílí prostaglandiny (Skidmore et al., 2005). Toto tvrzení bylo prokázáno tím, že přibližně v době kdy žluté tělísko začíná zanikat, dochází k prudkému zvýšení PGF_{2α}, respektive PGFM, ze základních koncentrací (30,2 ± 0,7 pg/ml) k jejich maximálním hodnotám (58,9 ± 1,5 pg/ml) ale po 12. dni po ovulaci již koncentrace PGF_{2α} opět klesnou na 39,3 ± 1,0 pg/ml (Skidmore, 2011).

Tyto vrcholové hodnoty v koncentracích prostaglandinového metabolitu (PGFM) jsou shodné s rychlým poklesem koncentrací progesteronu v krevním séru nebřezích samic a také s tím, že u gravidních zvířat, u kterých je zachována luteální fáze, se žádné zvýšení koncentrací PGFM neuskutečňuje (Skidmore, 2011).

Dalším důkazem, že se PGFM podílí na luteolýze je skutečnost, že pokud je 6 – 20 dní po ovulaci samici orálně podáván syntetický inhibitor prostaglandinu, pak je životnost žlutého tělíska prodloužena na délku doby léčby (Skidmore, et al., 1998).

3.2.6.2 Luteinizační hormon - LH

Jedná se o hormon hypofýzy, který patří mezi tzv. gonadotropiny, tedy hormony, jež svou funkcí stimulují gonády. Podporuje růst a rozvoj folikulů, ovulaci, tvorbu žlutého tělíska a také syntézu estrogenů a progesteronu (Doležel, 2003).

Na stimulaci luteinizačního hormonu reagují thecální buňky vaječníců sekrecí testosteronu, který je v blízkých granulózních buňkách převeden na estrogen. Po zvýšené sekreci LH, tzv. preovulačního luteinizačního hormonu, dochází k ovulaci zralých folikulů. Po ovulaci dochází k tomu, že zbytkové buňky po folikulu se zmnoží a z nich se pak vytvoří žluté tělísko, které následně vylučuje hormony steroidní povahy progesteron a estradiol (Bowen, 2004).

U baktriánů je nejvyšších koncentrací LH (6,9 ng/ml) dosaženo přibližně 4 hodiny po páření a k jejich snižování dochází po dalších 8mi hodinách (Xu et al., 1985).

¹ krevního metabolit PGFM = 15 - keto - 13,14 – dihydro – prostaglandin F_{2α}

U dromedárů se hladina tohoto hormonu zvedá již 1 hodinu po kopulaci, maximálních hodnot (3 – 19 ng/ml) dosahuje o 2 – 3 hodiny později a již po 6-ti hodinách po reprodukci opět klesá (Marie a Anouassi, 1986).

U všech velbloudic je, ať již po páření se samcem² či po inseminaci, vyvolán nárůst luteinizačního hormonu a následně i ovulace (Chen et al., 1985).

Ani stimulací děložního krčku pomocí gumové inseminační trubičky, nebylo docíleno uvolnění takového množství luteinizačního hormonu, které by u samic dokázalo vyvolat ovulaci (Skidmore, 2011).

3.7.6.3 Folikuly stimulující hormon – FSH

Je to rovněž gonadotropní hormon, stimulující gonády. Jeho hlavní úkol spočívá především ve stimulaci růstu a z části také i v dozrávání folikulů na vaječnicích (Doležel, 2003).

3.3 HORMONÁLNÍ ŘÍZENÍ FOLIKULÁRNÍHO VÝVOJE

Na růst folikulů, selekci dominantního folikulu a vznik folikulární vlny má zásadní vliv pravidelný nárůst FSH a LH. Existuje předpoklad, že vznik folikulární vlny je u velbloudovitých podmíněn právě sekrecí FSH. Tuto teorii podporuje skutečnost, že u lam a alpak bylo (za účelem embryotranféru) k vyvolání folikulárního růstu a mnohonásobné ovulaci úspěšně využito ovčího a prasečího FSH (Vaughan, 2011).

Během své růstové fáze zvyšují rozvíjející se folikuly hladinu estradiolu, přičemž maximálních koncentrací dosahuje estradiol těsně před ustálením folikulárního růstu. Pokud po tomto období nedojde k ovulaci, podléhají folikuly atrezii a úroveň estradiolu tudíž klesá (Bravo et al., 1990a,b; Vaughan, 2001; Chaves et al., 2002). Ačkoli byla mezi hladinou estradiolu a velikostí folikulů nalezena pozitivní korelace a vzor folikulárního růstu zpravidla odpovídá výkyvům progesteronu v krevní plazmě, přes to má tento hormon na sexuální vnímavost samice jen velmi omezený vliv (Vaughan, 2011).

Přesný průběh toho, jak je z celé skupiny folikulů vybrán ten, jenž se posléze stává dominantním, není dosud objasněn. Pravděpodobně se jedná o systémově ovládanou reakci, která je založena na odlišných reakcích folikulů na FSH a LH (Adams, 1999).

² Nezáleží zda jde o samce po vasektomii nebo o samce, jež kastrován nebyl

S postupujícím folikulárním vývojem stále více a více klesá koncentrace FSH. Hodnoty zastoupení FSH mohou být sníženy dokonce až pod úroveň potřebnou pro nadcházející nový folikulární růst. To sice prodlužuje periodu před začátkem další folikulární vlny, ale dominantní folikul pro svůj růst i nadále vyžaduje nízké koncentrace FSH (Vaughan, 2011).

Teprve až v pozdější době dochází ke změně „orientace“ dominantního folikulu, který po této přeměně již není závislý na FSH, ale stává se dependentním na LH a FSH již pro svou další záchovu nepotřebuje. Doba, kdy dominantní folikul „převádí“ svou vazbu z jednoho hormonu na druhý, je prozatím neznámá (Ginter, 2000).

Dle Bravo et al. (1990a,b) nebyl u alpak pozorován dominantní folikul závislý na LH. Dále poznamenává, že u lam je po dobu, po kterou je dominantní folikul schopen udržet svou zralou velikost, je vývoj dalších folikulů potlačen. Což potvrzuje závěry ze sonografických vyšetření, při nichž byl na vaječnicích údajně přítomen pouze jeden folikul přesahující svým průměrem 6 mm. Adams et al. (1990) dospěli k podobným výsledkům a to že: rozměry největších podřízených folikulů byly průměrně $5,3 \pm 0,3$ mm a dle jejich pozorování žádný z podřízených folikulů nedosahoval více než 7 mm.

4. STRUKTURY NA VAJEČNÍCÍCH

Abdo et al (1968) se zaměřil na makro i mikroskopické charakteristiky velbloudích vaječníků a podle jeho názoru se sice vaječnící velbloudů mohou jistými makroskopickými znaky (velikostí, tvarem či hmotností) od vaječníků druhů jiných domestikovaných zvířat (krávy, svině, ovce, kobyly) lišit, ale pokud jde o mikroskopickou stavbu, tak vlastnosti Grafových folikulů i žlutého tělíska jsou stejné.

4.1 FOLIKULY

Skidmore (2004) konstatoval, že u velbloudů existují čtyři typy folikulů a to: malé rostoucí folikuly, dále pak zralé neovulační folikuly, regresní folikuly a nakonec anovulační folikuly. Tyto čtyři typy řídí folikulární aktivitu vaječníků a není neobvyklé, že v důsledku překrývajících se folikulárních vln, můžeme na jednom vaječníku nalézt více folikulů a to dokonce z několika generací.

Pokud se jedná o Graafovi folikuly, tak jejich rozmístění na vaječnících velbloudích samic je zcela náhodné a ve výjimečných případech (4,82%) je lze pozorovat dokonce i na povrchu vaječníků již březích samic. Velikost folikulů na pravém a levém vaječníku se lehce liší, přičemž folikuly levého vaječníku jsou větší - 1,24 cm oproti 1,20 cm (Shalash 1965).

Žluté tělísko či některé folikuly (které jsou naplněny tekutinou), či antrální folikuly (velikostně v rozmezí 1-2 mm) lze v současnosti u lam a alpak zaznamenat. Důvodem je skutečnost, že jak velké folikuly, tak i žluté tělísko nejsou na vaječníku zcela skryty, ale naopak zcela zřetelně vyčnívají z jeho povrchu (Sumar a Adams, 2006).

Rostoucí folikuly jsou kulaté a z povrchu vaječníku je vysunuto 85% z celkové velikosti těch folikulů, jež dosahují větších, než 4 mm rozměrů. Díky tomu je rozšiřování folikulu v průběhu jeho růstu minimálně narušováno (Vaughan a Tibary, 2006). Navzdory tomu, že folikuly jsou situovány v okrajové kůře, může ovulace probíhat na libovolném místě na povrchu vaječníku (Sumar a Adams, 2006).

4.2 ŽLUTÉ TĚLÍSKO

Shalash (1965) popsal velbloudí žluté tělísko jako útvar s kulatým či oválným tvarem a krčkem, tedy zúžením v místě kde se tělísko pojí na vaječník. V počátečních etapách březosti bývá ochablé, ale postupně se během období gravidity stává větším a pevnějším.

U velbloudic se tvoří po ovulaci, tudíž 24 – 48 hodin po rozmnožování. U gravidních samic nastává ústup žlutého tělíška těsně před porodem, ovšem nastává i u samic které nejsou březí a to v intervalu 10 – 12 h po neúspěšném spáření. Jeho průměrná velikost se u velbloudic pohybuje mezi 12 – 15 mm (Skidmore, 2004).

Jeho zbarvení je světle hnědé a na jednom vaječníku můžeme nalézt od 1 do 3 žlutých tělíšek (Shalash, 1965). Velikost této struktury se pohybuje od 1,85 do 1,88 cm a jeho hmotnost od 4,15 do 4,68 gm (Sumar a Adams, 2006).

Při zobrazení pomocí ultrasonografické metody lze, díky charakteristickému kulovitému tvaru a zbarvení, poznat žlutá tělíška, která mají, v poměru k okolní tkáni, tmavě šedé zbarvení (Sumar a Adams, 2006).

4.3 VAJÍČKA

Co se týče samotného vajíčka, tak to kvůli své příliš malé velikosti v současnosti u lam ani alpak detekovat nelze (Sumar a Adams, 2006). Velikost oocytů se pohybuje v rozmezí 172 – 200 μm . U nezralých vajíček lam se nachází tmavé jádro uvnitř poměrně velkého a výrazného zárodečného váčku (Vaughan, 2011).

5. ESTRÁLNÍ CYKLUS

Estrální cyklus přežvýkavců má dvě fáze a to: fázi folikulární a luteální. Folikulární (estrogenní, proliferační) fáze zahrnuje proestrus a estrus. Luteální (progesteronová, sekreční) fáze se skládá z metestru, diestru a anestru (Doležel, 2003).

Během proestru se vyvíjejí folikuly na vaječnicích, pohlavní orgány otékají, stahují a napínají se, objevují se výtoky a děložní krček se postupně otevírá. (Doležel, 2003). Následuje estrus, kdy dozrávají folikuly, objevuje se ovulace a samice projevují ochotu k reprodukci (Doležel, 2003).

Avšak pohlavní činnost lam není cyklická, a pokud se doba, po kterou je samice v říji prodlouží, objevují se krátká mezidobí anestru (Novoa, 1970).

U těchto zvířat se neobjevuje klasický estrální cyklus zahrnující spontánní ovulaci jako u krav či ovcí, ale jedná se o druh s tzv. vyvolanou ovulací, k jejímuž vyvolání je nutný koitální stimul (Vaughan, 2011).

U alpak může doba, kdy vykazují svolnost k páření, dosahovat až 36 dní, během nichž byly zpozorovány přestávky, trvající až 48 hodin, kdy samice rozmnožování odmítá. Toto dlouhé období sexuální vnímavosti nastává při neexistenci kopulační stimulace (Sumar a Adams, 2006).

Názory na délku estrálního cyklu jsou mezi autory dost sporné a údaje se liší autor od autora.

U dromedárů je značně proměnlivý a trvá estrální cyklus mezi 2 – 3 týdny (Leonard, 1894). Matharu (1966) je toho názoru, že k němu dochází každých 15 dní.

U baktriánů se říje objevuje po 10 – 20 dnech, ovšem v některých případech se tento interval může protáhnout až na rozmezí 30 – 40 dní (Bosaev, 1938).

Musa a Abusineina (1978a) tvrdí, že chování demonstrující svolnost velbloudí samice k páření je dost variabilní a jeho délka se může pohybovat od 1 – 21 dní, průměrně trvá 4 – 6 dní a lze jej zpozorovat až do 7 dní po ovulaci. Dle Joshi et al (1978) se samice v období rozmnožování „běhá“ každých 20- 25 dní a že samotná říje trvá 4-6 dní. Ovšem Williamsona a Payne (1978) určili trvání estrogenního cyklu mezi 6-8 dny. Gupta et al (1978) ve své studii

uvádí, že u velbloudů v Indii je délka samotné říje 4-5 dní a za rozmnožovací období přichází samice do říje zpravidla pětkrát. Následně informuje, že největší šance na úspěšné oplodnění je na počátku estrogenního období, v čemž se shoduje s Mukasa- Mugerwa (1981) který také určil rané fáze říje za nejvhodnější k početí.

V průběhu po ovulaci dochází ke vzniku a vývinu žlutého tělíska a děložní krček se uzavírá. Diestrus se vyznačuje aktivitou děložních žláz a žlutého tělíska. Anestrus je období kdy pohlavní aktivita i cykly zanikají (Doležel, 2003).

6. OVARIÁLNÍ AKTIVITA

6.1 FOLIKULÁRNÍ RŮST

Jde o velmi přísně řízený proces, při kterém dochází k růstu, diferenciaci oocytů a buněk k nim přidružených, který vyžaduje spojení podnětů z více orgánů (Vaughan, 2011).

Během folikulární vlny vzniká synchronně skupina 8 – 10 antrálních folikulů, jež dorůstají do průměru 2 – 3 mm. Mezi počtem folikulů a jejich průměrem, existuje nepřímá úměrnost. Následně je vybrán jeden folikul (v některých případech i 2 či 3 o průměru 3 – 5 mm), který je předurčen k tomu, aby se stal dominantní, jež pokračuje v růstu, zatímco ostatní folikuly podléhají atrezii a regresi. I přes nezpochybnitelnou skutečnost, že celých 98 % březostí se odehrává v levém děložním rohu, byly dominantní folikuly zpozorovány jak na levém, tak i na pravém vaječníku v rovnoměrném zastoupení (Vaughan, 2011).

Bylo zjištěno, že folikul na každou svou životní fázi, tedy růst, zrání a regresi vyžaduje kolem 4 dní, tedy celkově 12 dní (rozmezí mezi 9 – 17 dny) (Sumar a Adams, 2006). Tato skutečnost byla odhalena pomocí opakovaných laparoskopických vyšetření vaječníků, které byly provedeny na 12 - ti lamách (Bravo, 1990) a 20 - ti alpakách (Bravo a Sumar, 1989).

Vaughan (2011) popisuje, že vznik nových folikulů je uskutečňován na počátku folikulární vlny a že folikulární růst lze rozdělit do 3 etap. První z nich je rostoucí fáze, která se u lam a alpak pohybuje v rozmezí 5 – 9 dní.

Skidmore (1996a) spolu s Tibary a Anouassi (1997) se shodují, že délka růstové fáze u dromedárů se pohybuje v rozmezí 6 – 10 dnů.

Druhá je fáze zralosti, při níž folikuly před ovulací dosáhnou velikosti 6 – 12 mm a trvá 2 – 8 dní. Následuje poslední stadium, kdy folikuly podléhají regresi a to v průběhu 3 – 8 dní.

Při výzkumu, jenž byl proveden na 74 lamách chovaných v přirozených podmínkách v jižní Americe, bylo objeveno, že následující dominantní folikul se u samic, které se buď rozmnožování vůbec nezúčastnily či u těch, které byly pářeny se samcem po vasektomii, se objevil za $19,8 \pm 0,7$ dní a u březích samic za $14,8 \pm 0,6$ dní (Adams, Sumar a Ginter, 1990).

Jak u dromedárů, tak i u baktriánů roste dominantní folikul do maximálního průměru $2,0 \pm 0,1$ cm (v rozmezí 1,5 - 2,5), ovšem u dromedárů byly zaznamenány dominantní folikuly o velikosti dokonce $4,2 \pm 0,2$ cm (rozsah 4,0 - 6,4) které do své maximální velikosti narostly v

průměru za $18,4 \pm 0,8$ dnů a to přibližně v polovině z estrogenních cyklů (Skidmore et al., 1995).

Podle Vaughan (2011) je takzvaný mezi vlnový interval (inter-wave interval) časový úsek mezi vznikem úspěšných dominantních folikulů ve dnech. Varuje ovšem, že u velbloudovitých je lepší se použití tohoto termínu vyvarovat a že jeho délka je mezi jednotlivými druhy a dokonce i mezi individuálními zvířaty v rámci jednoho druhu velmi rozdílný (u lam a alpak 10 – 22 dní). Dále upozorňuje, že při delším mezi vlnovém intervalu dosahuje průměr folikulů větších rozměrů, dle čehož lze usuzovat, že folikuly zůstávají i nadále funkční.

U velbloudů folikuly rostou a dozrávají, přičemž právě v období kdy jsou folikuly zralé, může dojít k ovulaci, ovšem pokud se tak nestane a ovulace není vyvolána, dochází k regresi folikulů. Proto je u velbloudů pro popis folikulárních změn na vaječnicích vhodnější pojem „vzor folikulární vlny“ než estrogenní cyklus. V minulosti již byly provedeny studie, které se snažily popsat vzor folikulární vlny u dromedárů, ovšem jednalo se o vyšetření post-mortem či palpací přes konečník a to pouze u malého počtu zvířat (Skidmore, 2011).

Dle výsledků těchto pokusů byla určena životnost velbloudích dominantních folikulů v Indii 17 – 23 dní (Joshi et al., 1978), v Egyptě dle Wilsona (1978) pak 24 dní a Musa a Abusineina (1978a) provádějící tyto studie v Súdánu určili délku trvání dominantních folikulů 28 dní.

Chen et al. (1980) popsal dobu životnosti dominantních folikulů u bactriánů a to 19 dní. Doba, za kterou folikul doroste do své maximální velikosti, se pohybuje mezi 2 - 14 dny, přičemž tento proces obvykle trvá 6 dní. Takovýto folikul má průměr obvykle 1,5 – 3 cm, avšak byly nalezeny i folikuly o průměru 8 – 9 cm.

Zralý folikul zůstává stálý mezi 5 - 19 dny, v průměru 13 dní, a během následujících 7 - 10 dnů ustupuje (Musa a Abusineina 1978a).

Na počátku růstové fáze jsou malé váčky, které se zvětšují o 0,5 – 1 mm za den a to do doby, dokud nemají 1 cm v průměru. Následně již dále roste výhradně jen jeden z nich, posléze se stává dominantním folikulem, a ostatní folikuly podléhají regresi (Skidmore, 2011).

Po růstové fázi nastává fáze zralosti, která trvá od okamžiku kdy je stanoven dominantní folikul schopný ovulace až po regresi, ke které dochází, pokud nedojde k páření. U baktriánů má tato fáze dobu trvání asi 10 dní (Niasari-Naslaji, 2008).

Dle Skidmore et al. (1995) však tato fáze trvá přibližně $7,6 \pm 0,8$ dní (pokud je velikost zralého folikulu v rozmezí 1,3 - 2,5 cm) či v průměru $14,8 \pm 0,5$ dní (pokud folikul doroste do velikosti 4,0 – 6,4 cm).

Ovšem tyto velké folikuly podléhají atrézii a ovulace z nich nenastává (Skidmore et al., 1996a), což je podpořeno histologickými studiemi. Rostoucí folikuly o velikosti pohybující se mezi 1,0 – 2,0 cm mají tlustou granulózní vrstvu a výrazné buňky theca interna, avšak granulózní buňky u velkých folikulů (mající průměr nad 3 cm) degenerují a snižují se na jednu vrstvu. Je pravděpodobné, že kvůli degeneraci obou buněčných vrstev v rostoucím váčku dojde ke snížené regulaci LH (luteinizační hormon) receptorů, což by mohlo být vysvětlení, proč nereagují dostatečně na ovulační impulsy (Skidmore, 2011).

Pokud nedojde k páření nebo nějakému jinému druhu zacházení navozující ovulaci, tak je zralá fáze vystřídána fází regresní. Ta může trvat v průměru buď $11,9 \pm 0,8$ dní a to pokud zralý folikul měřil 1,5 – 2,5 cm nebo $15,3 \pm 1,1$ dní pokud šlo o větší anovulační folikuly (Skidmore, 2011).

V průběhu této fáze vytváří folikulární tekutina, z folikulů které mají průměr větší než 3 cm a volně plovoucí vlákna fibrinu se, v samém závěru růstu kdy folikul degeneruje, seskupují do vláknitých pásem. Zdá se, že do růstu menších folikulů, které dozrávají a na nichž může dojít k ovulaci, velké folikuly nijak nezasahují a neomezují je a to ani, když se nachází na stejném vaječníku (Skidmore, 2011).

Nový folikul začíná růst a je viditelný ještě předtím, než zralý folikul zcela podlehne regresi. Tato situace nastává naprosto ve všech případech a mezi jednotlivými vlnami je dána doba $18,2 \pm 1,0$ dní u dromedárů (Skidmore et al., 1996) a 19 dnů u baktriánů (Niasari-Naslaji, 2008).

6.2 VÝVOJ FOLIKULŮ PO OVULACI

Pokud se samci při páření nepodařilo samici oplodnit, lze na vaječnicích 1. – 5. den po ovulaci opět zpozorovat dominantní folikul. V době luteální regrese, což je asi 10 dní po ovulaci, dosahuje tento dominantní folikul velikosti 7 mm nebo i více a do svého

maximálního průměru dorůstá kolem 15 dne po předcházející ovulaci. Folikulární růst je omezován progesteronem, jenž je produkován žlutým tělískem. Přítomnost žlutého tělíska byla prokazatelně spojena s nižším počtem folikulů a menším průměrem dominantního folikulu, než je tomu u samic, jež se nepářily, avšak délka mezi vlnového intervalu není nikterak výrazně zkrácena (Adams et al., 1990).

6.3 PUBERTA

Puberta je věk, po jehož dosažení je zvíře schopno reprodukce, ovšem optimální úroveň reprodukce dosahuje až po dosažení pohlavní dospělosti (Mukasa-Mugerwa 1981).

Dle Sumara a Adamse (2006) začínají být vaječníky lam a alpak plně funkční již v 10. měsíci věku, kdy se v nich již nachází folikuly mající průměr 5 a více cm. Navzdory této skutečnosti se sexuální vnímavost u samic objevuje až ve stáří 12- ti měsíců. Samice staré 12 – 13 měsíců vykazují během říje stejné chování jako zcela dospělé samice.

Naproti tomu Vaughan (2011) tvrdí, že folikuly začínají růst mezi 5 – 6 měsícem věku. Tento důkaz ovariální aktivity byl získán díky měření hladin estron sulfátu v moči. Dále odkazuje na skutečnost, že dle Vaughan a Tibaryho (2006) byla zpozorována gravidita u samic starých pouze 3 měsíce a podotýká, že činnost vaječníků i první zabřeznutí, nejsou natolik závislé na věku, jako spíše na výživě a živé hmotnosti zvířete.

U velbloudů ovšem k nástupu puberty dochází poměrně v pokročilém věku. Příčinou je jak genetická predispozice pomalejšího růstu, tak obecný nedostatek krmiva a jeho doplňování u pastorizačních systémů. Názor, kdy jsou samice pohlavně dospělé, se liší autor od autora. Někteří tvrdí že jí samice dosahují již ve 3 letech (Williamson a Payne, 1978; Matharu, 1966), jiní zas že ve věku 5-ti let (Singh, 1966). Zařadit velbloudí samice do chovu je doporučeno ve stáří 4 až 6-ti let (Williamson a Payne, 1978; Matharu, 1966).

Samice jsou schopny prvního rozmnožování 2 – 3 roku života, ale ve většině případů jsou připouštěny až věku 4 let, kdy jsou již dostatečně dorostlé. Pokud jsou totiž spářeny samice, jež dosud nedosáhly alespoň 70% živé hmotnosti dospělých samic, pak dochází velmi často k potratům. Na nástup puberty má vliv hned několik faktorů, ovšem jako nejdůležitější považuje dobrou úroveň výživy a přiměřený růst. Samice chované tradičním způsobem mívají mláďata déle než ty, držené ve vhodnějších podmínkách. Krom růstu a

výživy je navíc, jak pro zabřeznutí, tak i pro udržení gravidity, velmi důležitá hmotnost samice. (Skidmore, 2011).

Vezmeme-li v úvahu, že březost u velbloudic trvá téměř rok, docházíme tedy k údaji, že věk samicím je při prvním otelení mezi 5 – 7 lety, což je tedy mnohem později než u jiných domestikovaných zvířat. Ovšem tato nevýhoda je kompenzována skutečností, že u velbloudů s věkem plodnost roste, klesá až s nástupem senility a také poměrně dlouhou délkou chovatelského života. Ta je velice proměnlivá, ale některé samice jsou schopny reprodukce až do věku přibližně 20 – ti let (Mukasa-Mugerwa 1981).

Leyva a Sumar (1981) uvádí, že existuje velmi úzký vztah mezi porodností a tělesnou hmotností samice během páření. Pro účely studie bylo využito 280 alpak starých jeden rok a byla uskutečněna v jižním Peru.

Každý další kilogram nad hranicí 33 kg přispívá ke zvýšení natality a to dokonce o 5 %. V Peru je většina samic lam, které jsou chovány tradičním produkčním způsobem, zařazena do reprodukce běžně ve věku 2 a častěji až 3 let. Důvodem je, že hranice 33 kg dosáhne pouze polovina jednorokých samic. Ukázalo se ovšem, že 33 kg může dosáhnout téměř až plných 100 % samic a to pokud jim je po odstavu poskytnuta dobrá úroveň nutriční výživy (Sumar a Adams, 2006).

Vaughan (2011) podotýká, že u domestikovaných velbloudovitých dochází k prvnímu páření po dosažení tzv. chovatelské dospělosti (mladý jedinec musí dosáhnout alespoň 2/3 váhy dospělých) a že toto období nastává u alpak přibližně od 12. měsíce a u lam pak od 18. měsíce stáří.

6.4 SEXUÁLNÍ CHOVÁNÍ

6.4.1 Sexuální vnímavost

Projevy skutečnosti, že je samice ochotná k páření, jsou velice různorodé a v tomto ohledu nerozhoduje ani parita (Sumar a Adams, 2006).

U velbloudovitých mohou být vzory sexuálního chování spojitost se stupněm domestikace, geografickou lokací nebo sociální strukturou ve stádě (Vaughan, 2011).

Důvodem, proč je sexuální vnímavost natolik rozdílná, by mohl být především stupeň zralosti folikulů (Sumar a Adams, 2006).

Bez ohledu na stádium vývoje folikulů, dávají negravidní samice sexuální vnímavost najevo téměř při každé příležitosti. Neustálou receptivitu samic k páření lze, podle jednoho z předpokladů, vysvětlit tím, že krevní koncentrace estradiolu se, díky prolínání folikulárních vln, stále udržuje na hladině postačující k udržení sexuální vnímavosti. Reprodukční receptivita může být ale snížena a to pokud dojde k nesouladu po sobě jdoucích folikulárních vln, jelikož v takové situaci klesá koncentrace estradiolu v krvi (Vaughan, 2011).

Mezi sexuální vnímavostí a hladinou progesteronu existuje nepřímá úměra. Se zvyšujícím se zastoupením progesteronu v organismu, klesá libido samice (Vaughan a Tibary, 2006).

Čas, po němž samice zaujme polohu vhodnou k páření, není hodnověrným ukazatelem pro stanovení velikosti průměru folikulů, či pro hladinu plazmatického estradiolu. Velikost folikulů nelze rozpoznat ani pomocí cytologického vyšetření vagíny ani podle změn zevních částí pohlavního ústrojí (Vaughan, 2011), jelikož zvětšení a otoky vulvy jsou velmi nenápadné a patrné jen u některých jednotlivců (Vaughan a Tibary, 2006).

Jestliže samice alpaky či lamy není ochotná kopulovat, dává samci svou nevoli najevo pliváním a útekem (Sumar a Adams, 2006).

Důvodem, proč samice nejsou svolné k páření, bývá zvýšená hladina plazmatického progesteronu, produkovaného žlutým tělískem. Samice nereceptivní k rozmnožování tvrdě odmítají pokusy samce o kopulaci. Kopají jej, plivou, vřeští a utíkají. Zatímco mladé samice volí taktiku zahrnující kopání a následný útek, zkušenější samice po samcích plivou a v případě nutnosti jej začnou i fyzicky ohrožovat (Vaughan, 2011).

Avšak někteří agresivní samci donutí samice přijmout pářící pozici, například tím, že se pokouší připojit samice neochotné k rozmnožování s těmi, jež naopak ochotné jsou. Ve studii zabývající se sexuálním chováním lam byla popsána situace, kdy se samec z počtu devíti samic pokusil spářit s osmi z nich, celkově šedesátkrát během 12- ti hodinové intervalu a to bez ohledu na to, zda samice projevuje sexuální chování či nikoli (Sumar a Adams, 2006).

6.4.2 Námluvy

U samic lam a alpак byly zpozorovány různé alternativy v chování, při němž samice dávají najevo svolnost k reprodukci. A to buď tím, že si břichem lehne na zem, či tak, že se samice nejprve nechává samcem pronásledovat a následně ulehá na zem, nebo se

samice přiblíží k již kopulujícímu páru a zaujme stejnou pozici vleže, jako pářící se samice, hned vedle rozmnožujících se jedinců (San Martín, Copaira, Zúñiga, et al., 1968).

Samec může nahánět samici od několika málo vteřin až po dobu 10-ti minut. Avšak pokusy trvající více než 4 minuty, zpravidla končí nezdarem a k páření nedojde. Na délku intervalu, kdy se samec dvoří samici, působí míra libida samce a rozsah jeho sil. Některé samice, svolné k rozmnožování, dávají samci najevo svou svolnost tím, že nasedají na jiné samice či dokonce na právě kopulujícího samce. Za pářícím se párem lze tedy v některých případech pozorovat řetězec samic ležících v poloze vhodné pro kopulaci (Vaughan a Tibary, 2006).

Největší ochota k rozmnožování se u lam a alpак, dle pozorování na otevřených polích, projevuje během prvního týdne chovné sezóny, kdy jsou samci a samice drženi pospolu (Fernandez-Baca a Novoa, 1968).

V průběhu této poměrně krátké periody, se minimálně jednou spářilo celých 70% z celkového počtu 262 samic. Avšak poté co toto období skončí, sexuální aktivita opět klesá a v některých případech dokonce natolik, že dosahuje až nulových četností. Nejde však o nezvratný proces (Sumar a Adams, 2006).

Zájem o reprodukci lze zvýšit odstraněním stávajících samců ze stáda a následným přivedením samců nových. Poté je míra sexuální aktivity srovnatelná s aktivitou z prvního týdne. Tato reprodukční strategie byla, díky pozorování trendu měnící se sexuální aktivity, nazvána rotačním nebo také střídavým systémem chovu. Využitím toho systému bylo u velkých stád alpак v Peru docíleno vyšší porodnosti a to dokonce o 57 – 81 % (Fernandez-Baca, 1972).

U velbloudů předchází samotnému aktu páření námluvy, při nichž samec čichá ke genitáliím samice a v některých případech ji okusuje kolem hrbu nebo právě v těchto oblastech. Obvykle však nejde o vážná kousnutí a samice tudíž nekrvácí (Khan a Kholi, 1973b).

Samec pronásleduje samici po ohradě a čichá k její vulvě. Rekce samice spočívá v tom, že zvedá hlavu a ocas, pravidelně močí a roztahuje zadní nohy. Je zvláštní, že k těmto odezvám ze strany samice dochází i přes skutečnost, že na ultrasonografickém zobrazení vaječnicků samice nebyla zjištěná žádná folikulární aktivita (Skidmore, 2011).

Častěji vak dochází k situaci, kdy samec nejprve postává mezi samicemi, následně si vybere jednu samici, kterou pak pronásleduje až do doby, než je svolná s pářením. Následně, pomocí ultrasonografie, byl na jednom ze samiččiných vaječníků odhalen zralý folikul (Skidmore et al., 1995).

6.5 REPRODUKCE

6.5.1 Sezónnost/ asezónnost rozmnožování

Ve svém přírodním prostředí projevují lamy a alpaky sexuální vnímavost během letních měsíců, tedy nejteplejšího období roku, kdy mají dostatek potravy, což je v Peru období od prosince do května (Fernandez-Baca, 1993).

Na místech, kde jsou lamy chovány v dobrých podmínkách s dostatkem kvalitní potravy, jako je severní Amerika, kde je páření umožněno pouze v některých případech, vykazují zvířata asezónní chování (Sumar a Adams, 2006).

Fernandez-Baca, Novoa a Sumar (1972) uvádí, že roční období neovlivňuje ani ovulace, oplodnění či přežitelnost embryí.

Lamy a alpaky lze označit za nesezónní druhy. Mění se teploty, úhrny srážek či délka světelného dne nikterak neovlivňuje činnost vaječníků a proto se folikuly, přesahující svou velikostí 6 mm, vyskytují u samic v průběhu celého roku (Vaughan, 2011).

Analýza ve Spojených státech Amerických v oblasti Rocky Mountains (neboli Skalisté hory) zkoumající porodní záznamy u lam ukazuje, že k porodům sice dochází v průběhu celého roku, ale k většině z nich dochází mezi červnem a prosincem a to dokonce z 73 % (Johnson, 1988).

Mukasa- Mugerwa (1981) shrnují poznatky autorů o období sexuální aktivity u velbloudů tak, že je velice variabilní a většina ovlivňujících faktorů není známa. U některých, především starších zvířat, sice může říje projevovat v jakékoli roční době, ovšem obecně u velbloudů trvá říje přibližně 3-5 měsíců a probíhá často v období dešťů, kdy bývá hojně potravy. Autoři dále poznamenali, že v okolí rovníku (zřejmě kromě tropů) zvířata nevykazují sezónnost v říji, ba naopak, ta může probíhat v jakékoli části roku.

6.5.2 Páření

Kopulace u lam probíhá vleže, přičemž samec je nad a přímo za samicí (Sumar a Adams, 2006). Ta si lehá na břicho, přičemž nohy má pod sebou. Samec je nad ní rozkročen a svými lokty svírá její ramena (Vaughan a Tibary, 2006).

Během aktu je postoj samice velmi pasivní a dokonce v některých případech, pokud je páření protahováno, se samice zdá unavená a lze předpokládat, že se začne pokládat na bok (Sumar a Adams, 2006).

Penis samce proniká přes děložní krček a sperma je vpraveno pomocí mírně tlačivých pohybů vpraveno přímo do děložních rohů. Ačkoli se to může zdát jako účinný způsob pro oplodnění, je třeba dodat, že pohyby penisu uvnitř dělohy mohou samici způsobit otok, překrvení děložní sliznice či dokonce zánět (Vaughan a Tibary, 2006).

Velbloudí samice, po tom co ji samec přesvědčí k páření, zaujme polohu v sedě. Nejochotněji se samcům podvolují samice, které jsou prvně v říji. Samec přistupuje k samici ze zadu, zvířata jsou obrácena na stejnou stranu, sevře samici pomocí svých předních nohou, zatímco veškeré kloubní spoje zadní nohy má ohnuté a většina jeho váhy tedy spočívá na jeho hýždích a nikoli na samici. Samec může mít ejakulaci třikrát až čtyřikrát během jednoho páření, přičemž před každou kopulací samec opět proniká do samice (Mukasa- Mugerwa 1981).

Dle Leese (1927) a Bugemeistra (1975) se velbloudi páří pouze 12-30 minut. Ovšem dle mnohem starších zdrojů (Leonard 1894) může kopulace s přestávkami, pokud nejsou zvířata vyrušována, trvat celý den. Samice má tendenci k nadměrnému bečení a samec mívá pěnu kolem úst, přičemž se kolem pářící se ho páru často shromažďují ostatní jedinci ze stáda.

Samotný pohlavní akt u lam a alpak trvá v rozmezí 10 – 50 minut (Sumar, 1985a). Dle Vaughan a Tibary (2006) může délka kopulace dosahovat 5 – 65 minut, nejčastěji se pohybuje v rozhraní 20 – 25 minut, a je závislá na samci a na přítomnosti dalších zvířat.

Poslední tvrzení pak Vaughan a Tibary (2006) dokládají výsledky ze studie, jež se zaměřovala na pozorování pářících se jedinců ve výběžích. V případě okolnosti, kdy byl ve stádě přítomen pouze jeden samec, trvalo páření 20 minut. Jestliže se však ve stádě

vyskytovalo více samců, zkrátilo se rozmnožování na 15 minut. Poměry se mění i podle parity samice. Reprodukce samce s jednoletou samicí trvala 15 minut, zatímco s multiparní samicí pak 22 minut (Vaughan a Tibary, 2006).

Avšak to zda u samice dojde, či nedojde k ovulaci, není délkou pohlavního aktu nikterak ovlivněno. Důkazem jsou výsledky, které ukazují, že u samic u kterých probíhalo páření po poměrně dlouhou dobu, byla četnost ovulací shodná jako u těch, u nichž kopulace trvala pouze 5 minut (Vaughan a Tibary, 2006).

Pokud jsou obě pohlaví lam chována společně, tak po určité době dochází ke snížení sexuální aktivity samců, což brání tomu, aby se samice, které opět přišly říje, ať následkem časně smrti embrya či sterilní kopulace, mohly znovu pářit (Sumar a Adams, 2006).

6.6 FOLIKULÁRNÍ DYNAMIKA U SAMIC PO PÁŘENÍ

U samic jenž se nespářily, dorůstá dominantní folikul až do velikosti 1,5 – 2,5 cm. Avšak folikuly jsou podle všeho zralé a schopné ovulace ještě předtím, než dorostou do své maximální velikosti, což potvrzuje to, že samice, chované společně se samci, se páří i v době, kdy jejich dominantní folikul dosahuje průměru okolo $1,3 \pm 0,2$ cm.

Navíc pokud jsou společně drženy samice i samci, dojde k páření a následná ovulace zabrání folikulu pokračovat v růstu. Tato skutečnost je důvodem, proč u zvířat chovaných tímto způsobem nebyly nalezeny velké folikuly (Skidmore et al., 1996a).

Po páření zralý folikul zaniká a to v rozmezí 28 – 36 hodin. Tato rychlá regrese folikulu je jeden ze způsobů lze rozpoznat ovulaci. V této době se vyvíjí žluté tělísko, které dorůstá do své maximální velikosti asi 8 – 9 den po rozmnožování, avšak pomocí ultrasonografických metod jej lze rozpoznat již 4 – 5 od jeho vzniku. Žluté tělísko zaniká asi 9 – 12 den své existence (tedy za předpokladu, že nedošlo k oplodnění) což znamená, že luteální životnost je u ne gravidních samic velbloudů, oproti jiným živočišným druhům, poměrně krátká (Marie a Anouassi, 1987; Skidmore et al., 1995).

U velbloudů je doba rozpoznání březosti kratší, než je tomu u jiných druhů. Pokud samice zabřezla, a žluté tělísko zůstalo zachováno, vysílá zárodek specifické podněty (buď pro mateřské rozeznání březosti nebo antiluteolytické). Tyto signály jsou díky maternálnímu endometriu zachyceny 7 – 8 den po kopulaci. Organismus velbloudí matky dokáže rozpoznat březost dříve, než je tomu u jiných druhů zvířat (Skidmore, et al., 1994).

Navzdory přítomnosti žlutého tělíska nadále pokračuje folikulární aktivita a mezi 4 – 6 dnem po ovulaci začíná u samic, jež nebyly oplodněny, vývoj nové folikulární vlny. Nový zralý folikul se ihned po luteolýze vyvíjí na protilehlé či stejné straně vaječníku jako žluté tělísko (Tibary a Anouassi, 1996).

Zkracování vlny mezi jednotlivými intervaly je způsobováno pářením a následnou ovulací, díky níž má tento interval (u samic jenž se sice spářily, ale nebyly oplodněny) délku $13,8 \pm 3,3$ dní - pro samice dromedárů (Skidmore et al., 1995) a u samic bactriánů $11,7 \pm 1,1$ dní (Nikjou et al., 2008).

6.7 OVULACE

U velbloudovitých se nevyskytuje estrální cyklus jako u jiných druhů, ale mají tzv. provokovanou ovulaci, což znamená, že pouštěčem vyvolávající prasknutí zralého folikulu je pářící akt.

K ovulaci u lam a alpak dochází v rozmezí mezi 1 – 3 dny, zpravidla během 2. dne po páření (Adams, Griffin a Ginther, 1989; Adams, Sumar a Ginther, 1990).

Po jedné kopulaci se u 50 % samic ovulace objevuje mezi 26 – 30 hodinami po spáření, u dalších 24% se tento interval prodlužuje až do rozmezí 30 – 72 hodin a u zbylých 26% k ovulaci vůbec nedochází (Sumar, Bravo a Foote, 1993).

U alpak se mnohonásobná ovulace po stimulaci pomocí gonadotropních hormonů vyskytuje v 9 – 20% a ve 3 – 10% po přirozeném páření (Sumar, 1980; Fowler, 1990).

Nejkratší interval, po němž došlo k ovulaci, byl 24 hodin, přičemž k vyvolání ovulace byl využit hCG (lidský choriogonadotropinový hormon) v dávkách od 500 do 700 UI. Po přirozeném pohlavním aktu samice se samcem byla ovulace zaznamenána po 26 – ti hodinách (San Martín, Copaira, Zúñiga, et al., 1968).

Dle některých zdrojů se i u těchto zvířat může ovulace nastat i bez koitální stimulace či bez podání hormonů. Dochází k tzv. spontánní ovulaci a to především v případech, kdy jsou samci od samic odloučeni a následně opět připojeni. Rozsah spontánní ovulace je rozličný (Sumar a Adams, 2006). Sumar (1985) a Fernández-Baca (1993) popisují, že u alpak se spontánní ovulace objevuje přibližně u 5 % samic. Co se týče spontánní ovulace u lam, tak England, Foote a Matthews (1969), za použití palpační metody, zaznamenali tento jev v 15 % případů (u 3 z 20-ti samic). Avšak Adams, Griffin a Ginther (1989) spolu s Adams, Sumar a

Ginther (1990), využívající ve svých studiích k detekci ovulace ultrasonografii, uvedli, že míra spontánní ovulace byla 9 % (u 3 z 34 lam).

U dromedárů se pokusy o umělé vyvolání ovulace, stimulací děložního krčku či vaginy, ukázaly jako neúspěšné (Musa a Abusineina, 1978a; Nawito, 1967; Elias et al., 1984a).

U baktriánů se u 87% samic (41 z 47 případů) se nastává ovulace v rozmezí 36 – 48 hodin po inseminaci (Chen et al., 1985). Avšak u 26-ti samic, u kterých probíhalo rozmnožování přirozenou cestou, došlo k ovulaci u celých 100 % velbloudic.

Marie a Anouassi (1987) popsali, že také u velbloudů může dojít ke spontánní ovulaci. Dochází k ní, pokud je do ohrady se samicemi přiveden samec či po páření velbloudice s velbloudem po vasektomii.

Ovulaci lze rovněž vyvolat pomocí užití hormonů. A to buď hCG, LH a LHRH, které jsou aplikovány samicím, u nichž po inseminaci nedošlo k ovulaci. Po podání hormonů dochází k ovulaci v časovém rozmezí mezi 36 – 48 hodinami (Chen et al., 1985).

Podle umístění žlutého tělíska během období březosti lze usuzovat, že i ovulace podléhá lateralitě (Sumar, 1985; Bravo, 1990; Sumar, Bravo a Foote 1993; Sumar a Leyva, 1979).

Dle výsledků výzkumů, k nimž bylo použito 928 samic alpak, bylo žluté tělísko nalezeno: na pravém vaječníku v 51 %, na levém v 47 % a na obou vaječnicích ve 2 % případů (Fernandez-Baca, Sumar a Novoa, 1973).

U lam, pro účely bádání bylo využito 110 zvířat, byly zjištěny následující výsledky: v 54 % se žluté tělísko vyskytovalo na pravém vaječníku, v 44 % pak na levém a na obou vaječnicích bylo zaznamenáno pouze u 1 % z vyšetřených zvířat (Sumar a Leyva, 1979).

6.7.1 Řízení ovulace

Vzhledem k tomu, že v poslední době se zájem o velbloudy stále zvyšuje a to nejen díky populárním závodům, ale také z hlediska využití jejich mléka, tak se objevuje stále více pokusů a návrhů jak co nejlépe zefektivnit jejich reprodukci (Skidmore, 2011).

To je ztíženo skutečností, že velbloudi se rozmnožují během poměrně krátkého časového úseku, pouze jednou ročně a navíc mají samice indukovanou ovulaci. Jelikož páření

se samci po vasektomii se nezdá jako vhodné řešení, z důvodu možného přenosu pohlavních chorob, byly zkoumány jiné možnosti jak vyvolat ovulaci, aby následně mohly být použity metody pro optimalizaci reprodukce jako umělá inseminace či embryo transfer (Skidmore, 2011).

Ovšem ani inseminace semennou plazmou se nejeví jako nejvhodnější řešení a to hned ze dvou důvodů. Tím prvním je obtížnost samotného určení nejvhodnější doby pro inseminaci, protože u velbloudů je poměrně častý výskyt folikulů, které dorůstají větších velikostí a tudíž k ovulaci folikulu nedochází. Další komplikací pro použití této metody je nesnadné shromažďování samčího semene (Skidmore, 2011).

Proto byly provedeny studie, jejichž cílem bylo vyvolat u samic s rozdílnou velikostí folikulů ovulaci právě díky působení hormonů. A to pomocí gonadotropních hormonů, gonadotropin uvolňujícího hormonu (GnRH) či lidským choriovým gonadotropinem hormonem (hCG), jimiž byly samice léčeny v době, kdy velikost jejich folikulů byla v rozmezí 0,9 – 3,0 cm v průměru (Skidmore et al., 1996a).

Pokud byla aplikována hormonální terapie v přítomnosti dominantního folikulu o velikosti 0,9 – 3,0 cm, tak výše uvedené hormony nedokázaly vyvolat ovulaci vůbec (Skidmore, 2011).

Skidmore (2011) uvádí že, pokud se průměr folikulů pohyboval mezi 1,0 – 1,9 cm, tak GnRH i hCG dokázal vyvolat ovulaci u 85 % samic, ovšem u folikulů větších, s průměrem 2,0 – 2,9 cm, byla úspěšnost 12,5 %.

Ovulace sice bylo docíleno již u 1,0 cm folikulů, ovšem, jak je nutno dodat, že tyto folikuly nevykazují známky fertilního oplození. Závěrem autor poznamenává, že pokud má dominantní folikul, v době kdy samice ovuluje, velikost mezi 1,3 – 1,7 cm je samice nejplodnější (Skidmore, 2011).

6.8 OVARIÁLNÍ AKTIVITA U BŘEZÍCH SAMIC

K udržení gravidity je, po celou dobu jejího trvání, bezpodmínečně nutná přítomnost žlutého tělíska a to z toho důvodu, že žluté tělísko tvoří progesteron (Sumar, 1988).

I když se doposud nepodařilo zjistit, dle jakých podnětů od embrya samice rozezná, zda je či není březí, víme, že se tomu tak děje již mezi 8 – 10 dnem po rozmnožování a to

kvůli tomu, aby bylo již existující žluté tělísko zachráněno před regresí (Aba et al., 1997).

Právě v období kdy organismus samice rozpoznává, zda došlo k oplodnění (tedy 8 – 12 den po páření) dochází k prozatímnímu poklesu progesteronu v krevní plasmě. Přibližně 20 dní po kopulaci však hodnoty progesteronu dosahují vrcholné hranice a i když jeho koncentrace může v průběhu březosti vykazovat výkyvy, tak přesto nikdy neklesne pod hranici 2 ng/ml (Adams et al., 1991; Aba et al., 1995).

Je známo, že u gravidních samic dosahují hladiny progesteronu vyšších hodnot než u samic neoplozených. Avšak dosud není známo, jestli je to způsobeno sníženou schopností sekrece tohoto hormonu u ne gravidních samic či zda to ovlivňuje přítomnost zárodku (Sumar, 1999).

Dle Adamse et al. (1990) a Aba (1995) je do 6. měsíce březosti právě působením progesteronu velmi negativně ovlivněna folikulární dynamika. Počet folikulů je nižší, velikost dominantního folikulu menší, jejich růst je zpomalen a mezi vlnový interval je zkrácen.

Od 7. měsíce gravidity lze na vaječnicích alpak zpozorovat folikuly o velikosti pouhé 3 – 4 mm v průměru a ke konci březosti je nástup nové folikulární vlny méně výrazný (Bravo a Varela, 1993).

6.9 BŘEZOST

Doba březosti u lam chovaných v USA se pohybuje v rozpětí 331 – 347 dní a její průměrná délka je 344 dní (Johnson, 1988).

San Martín, Copaira, Zúñiga, et al. (1968) uvádí, že březost alpak se pohybuje v rozmezí 341 – 345 dní.

Faktorů ovlivňujících délku březosti může být hned několik, ovšem bylo shledáno, že ani parita matky a ani pohlaví mláděte nemá na trvání březosti žádný účinek (Sumar a Adams, 2006).

Délka březosti u velbloudů trvá obecně v průměru asi 1 rok. U bactriánů je o něco delší a to přibližně 13,5 měsíce (Dahl a Hjort 1976).

U dromedárů se délka gravidity pohybuje v rozmezí 355 – 389 dnů (Williamson a Payne, 1978; Burgemeister, 1975; Leupold, 1968).

Jelikož velbloudí březost trvá přibližně celý rok a říje se u nich vyskytuje pouze jednou do roka, tak se otelení, poporodní a rozmnožovací období odehrává každoročně vždy ve stejnou dobu roku (Mukasa- Mugerwa 1981).

Existují různé metody pro určení březosti velbloudích samic. Například Field (1979) uvádí, že březí samici lze poznat podle toho, že po 4 – 8 týdnech přestává kojit.

Mukasa- Mugerwa (1981) tvrdí, že březí samici poznáme díky tomu, že se nadále odmítá pářit. Následně ovšem dodává, že tento ukazatel nelze brát jako naprosto spolehlivou metodu.

Dle Musa a Abusineima (1978b) je možné diagnostikovat zda je samice březí či nikoli díky rektální palpaci dělohy a jejích cév. Dalšími metodami jsou například použití ultrazvuku, hypertrofie prsních žláz či zvětšení břišní části, avšak tyto metody jsou spolehlivě průkazné až ve třetím trimestru (Mukasa- Mugerwa 1981).

Je pozoruhodné, že u zástupců lam i alpak plod obsazuje, tedy až na poměrně dosti vzácné výjimky, pouze levý děložní roh a to i navzdory skutečnosti že ovulace probíhá na obou vaječnicích se shodnou četností. Toto tvrzení je podloženo jak umístěním plodu, tak i pupečnickového připojení a to právě na levé straně. Embryo, které původně vzniklo na pravé straně, se následně přemístí, kvůli pupečnickovému připojení, do levého děložního rohu. Migrace embrya z pravého rohu do levého je velice jedinečná, avšak jde o jeden z typických znaků čeledi velbloudovitých (Sumar a Adams, 2006).

Podle jedné by přesun embrya mohl být spojen s rozdílným luteolytickým účinkem levého děložního rohu oproti pravému (Fernandez-Baca, et al., 1979), jiná hypotéza předpokládá, že by se mohlo jednat o způsob, jež má zamezit vzniku dvojčat (Sumar a Adams, 2006).

Na březost u lam i alpak má, stejně jako u jiných zvířat jako například u krávy, kozy či prasnice, zásadní vliv žluté tělísko. Lamy a alpaky lze, dle studií, jež se na tuto problematiku zaměřily, označit jako závislé na žlutém tělísku, jelikož je jako zdroj progesteronu, pro udržení závislosti naprosto nepostradatelné (Sumar, 1983).

U všech zástupců velbloudovitých se nachází difúzní epitel-choriová placenta. Choriový epitel je rozvržen do rozvětvených klků a záhybů, které jsou úzce přiloženy na křivky v endometriálním epitelu. Což je důvod, proč se rozhraní mezi matkou a plodem skládá ze spletitého prolínání mikroklků. Celé tělo plodu je obaleno vnější membránou, která

se připojuje ke koronárním pásům a slizničním uzlům. V pozdních stádiích březosti jsou jak choriové, tak i děložní epitely velmi členité placentálními kapilárami, vzdálenost mezi jednotlivými kapilárami může být dokonce menší než 2 μm (Sumar a Adams, 2006).

Tato skutečnost může být výsledkem adaptace na život ve vyšších nadmořských výškách, jelikož vzdálenost mezi kapilárami je daleko menší než u jiných druhů kopytníků (Steven, Burton a Sumar, 1980).

6.10 PRENATÁLNÍ MORTALITA

Úmrtí embrya již během časných fází gravidity je u lam i alpak poměrně běžný jev, jehož míra výskytu může být až 57,8 % (Alarcon et al., 1990 a Sumar, 1990).

K většině embryonálních ztrát dochází před 45. dnem březosti a zpravidla je očekávána pokud samice nevykazuje žádné příznaky gravidity či pokud opět začne být sexuálně vnímavá. Dysfunkce žlutého tělíska, genetické činitele, onemocnění dělohy, životní prostředí, nedostatek vitamínů (A, E) či selenu a páření dříve než 3 týdny po porodu, byly označeny jako možné faktory způsobující u velbloudovitých prenatální mortalitu (Tibary, 2006).

U velbloudů dochází k embryonální mortalitě častěji, než u jiných domestikovaných druhů zvířata většina autorů se shoduje, že hlavními faktory způsobující tento stav, jsou genetické příčiny (Mukasa-Mugerwa, 1981).

Bravo, Sumar, Riera a Foote (1987), pozorovali skupinu alpak skládající se ze samic rozdílného věku i parity. Celková úmrtnost, zahrnující ztrátu vajíček, embryí a plodů, dosahovala 83%. U lam a alpak dochází k prenatálním ztrátám, jako u většiny faremních druhů, především v průběhu raného embryonálního vývoje. Zatímco v období mezi devadesátým dnem po páření a porodem je míra úmrtnosti nízká a její převážnou část tvoří interrupce, ke kterým dochází v pozdějším období březosti.

Dosud nejsou známí skuteční činitelé, kteří jsou zodpovědní za tyto negativní důsledky na reprodukci, ovšem dle názorů některých vědců by se mezi hlavní faktory mohl řadit nedostatek potravy, nevhodný den připuštění, hormonální nerovnováha či odchylky na chromozomální úrovni (Sumar a Adams, 2006).

Sumar a Adams (2006) dále dodávají, že předešlé závěry byly učiněny na základě studií zkoumající alpaky v jejich přirozeném prostředí v přírodě, které je ovlivněno velmi

drsným životním prostředím a podmínkami, které se nadále ještě více zhoršují - nedostatek potravy v důsledku nadměrného zatížení pastvin spolu s parazitickými a infekčními chorobami.

Musa a Sineina (1976) provedli pozorování 491 velbloudů, přičemž v 13,65 % případů byla na vaječnicích samice detekována 2 žlutá tělíška a v 1,22 % dokonce 3 žlutá tělíška, přičemž míra narození dvojčat byla pouze 0,4 %.

Musa - Mugerwa (1981) uvádí, že příčiny embryonální mortality jsou také různé patologické stavy dělohy jako pyometra (hromadění hnisu) a metritida (zánět) a že tato onemocnění jsou zaviněna inbreedingem, hormonálními poruchami atd. Dále dodává, že jedním z negativních vlivů inbreedingu je deprese znaků s nízkou dědivostí, jako je třeba právě plodnost, což vede ke zvýšenému výskytu abnormálních buněk a brzké degeneraci zygot a embryí.

V případech, kdy dojde k úhynu embrya, které má již větší velikostní rozměry, se mohou v děloze matky objevit supurativní (hnisající) bakterie, které mohou způsobit maceraci dělohy. Tato situace se však nutně nemusí objevit ve všech případech, jelikož mateřský organismus se dokáže této okolnosti vyvarovat tím, že odumřelý plod uchová ve sterilním, mumifikovaném stavu (Musa – Mugerwa, 1981).

6.11 POROD

6.11.1 Průběh porodu

K příznakům indikujícím blížící se porod u velbloudů patří vytékání mleziva ze zvětšených struků, oteklá vulva, uvolnění vazů a celkově apatické chování jedince (Mukasa-Mugerwa 1981).

Lamy a alpaky, které již budou brzy rodit lze poznat podle toho, že se oddělují od ostatních členů stáda, často si lehají a opět vstávají a mnohokrát močí (Vaughan a Tibary, 2006).

Na základě pozorování 130 alpák, provedených v La Raya Research Station v Cusco v Peru, při nichž porody probíhaly bez lidské pomoci, byly zjištěny následné údaje: u primiparních samic, v počtu 34 zvířat, trval porod v průměru 203 ± 129 minut a u multiparních, zastoupení čítalo 96 samic, pak 193 ± 122 minut (Sumar, 1985b).

U lam, pozorováno 95 jedinců, trval porod průměrně 176 minut. (Del Castillo, Aedo, 1988).

Oproti krávě či klisně se porod u lam a alpak zdá méně komplikovaný (Sumar a Adams, 2006).

Porod u má tři fáze – dilatace a příprava, samotný porod a vypuzení plodových obalů. První fáze začíná bolestmi břicha. Porod obvykle probíhá tak, že si samice obvykle lehne, plod v přední podélné pozici, kdy hrudní končetiny plodu směřují dopředu a vychází jako první, zatímco jeho zadní část směřuje k samici a všechny jeho klouby jsou zcela roztažitelné. Většina samic zvládá porod zcela samostatně, ale v případě ztíženého porodu je chovatelská pomoc na místě (Burgemeister 1975).

Dle Vaughan a Tibary (2006) trvá první, tedy přípravná fáze porodu, 2 – 6 hodin, vypuzení mláďete pak 5 – 30 min a poslední část, vypuzení plodových obalů, 1 – 2 hodiny.

Co se týče délky porodu, tak ta se liší dle toho, zda jde o dromedára či baktriána. Zatímco u dromedárů porod trvá průměrně okolo 24 minut, v druhém případě je porod o něco delší, a to kolem 40 minut. Důvodem je pravděpodobně větší velikost narozených mláďat (Moldagaliev 1976).

Poslední fáze porodu, kdy samice ze svého těla musí vypudit plodové obaly, trvá zhruba 15 minut, ale u difúzní placenty bývá běžné, že je vyvrhuta spolu s plodem (Singh 1966).

U dromedárů se vyvinula zvláštní plodová membrána. Jde o membránu epidermálního původu, která krom rtů, vulvy, předkožka, konečníku, struků, kopyt a pupíku obklopuje celý plod. Plodové tekutiny jsou tedy kolem všech tělesných otvorů, přičemž zbytek těla je od nich oddělen. Objem fetálních tekutin u dromedárů činí v průměru 9 litrů na jeden porod (Musa, 1979).

Po narození ani lamy ani alpaky svého potomka neolizují a také se nepodílí na placentofagii, ostatně jako všichni zástupci velbloudovitých (Sumar a Adams, 2006).

6.11.2 Ovlivnění doby porodu

6.11.2.1 Přirozené

Samice lam a alpak přivádějí svá mláďata na svět mezi 7 – 13 hodinou a to s četností přesahující 90%. Ve výškách nad 4000 m. n. m. se totiž i během letního období mohou vyskytovat teploty pod bodem mrazu, tudíž mláďata, jenž se narodí v intervalu mezi 7 – 13 hodinou se stačí usušit a zahřát ještě před setměním (Sumar, 1985a).

U alpak byla zpozorována velmi zajímavá adaptace. Jde o to, že samice jsou schopny pozdržet porod a to řádově o několik hodin či dokonce o celý den. Tento mechanismus jim pomáhá vyvarovat se porodu buď během noci, či nevlídného počasí (Sumar, Smith, Mayhua a Nathanielsz, 1978). Existují domněnky, že plod rozhoduje o dni a matka o hodině, kdy se mládě narodí (Liggins, 1983).

6.11.2.2 Umělé

U lam a alpak se může délka intervalu, kdy dochází k porodům, kvůli prodloužené době rozmnožovacího období, protáhnou až na 3,5 měsíce a proto byla provedena řada výzkumů pokoušejících se najít vhodný způsob, jak zkrátit dobu zbývající do porodu. (Sumar a Adams, 2006).

Liggins (1983), se ve své studii, která probíhala v Peru, zaměřil na březí alpaky, jimž zbývalo 45 dní do porodu. Těm byl podán prostaglandin $F_{2\alpha}$ ($PGF_{2\alpha}$), dexametazon a estradiol. Podle výsledků se tímto způsobem nejen podařilo zkrátit interval do narození mláďete, ale navíc nebyla zjištěna žádná negativní odezva na samotný porod ani na pozdější laktaci. Jediný negativní dopad byl zjištěn u mláďat, která místo obvyklé porodní váhy 7 kg měla po narození váhu méně než 5 kg a byla u nich zaznamenána vyšší hrozba poporodní úmrtnosti.

Bravo, Bazab a Troedsson et al. (1996) místo prostaglandinu $F_{2\alpha}$ využil obdobných látek. V této studii byly, tedy namísto prostaglandinu $F_{2\alpha}$, využity jeho analogy – fluprostenol, oxytocin a dexametazon. Zatímco fluprostenol se projevil jako látka schopná velmi účinně vyvolat porod, oxytocin naproti tomu nevyvolal reakci žádnou a u dexametazonu byla dokonce nalezena spojitost s mortalitou plodů.

Smith, Timm, Reed a Christensen (2000) použil jako obdobu prostaglandinu $F_{2\alpha}$ kloprostenol. U něj bylo prokázáno, že dokáže efektivně přerušit březost u lam až do 7.

měsíce jejího trvání a to dokonce bez jakýchkoli nepříznivých důsledků ovlivňujících úspěšnost v další reprodukci.

Sumar a Adams (2006) dále poukazují na zajímavou skutečnost, že u alpak, jimž jako obdoba prostaglandinu $F_{2\alpha}$ byl podán fluprostenol, se doba mezi podáním látky a reakcí organismu samice na ni (porod či potrat) pohybovala mezi 19 – 29 hodinami a průměrná délka této periody byla stanovena na 21 hodin a 29 minut.

Nicméně u lam, u nichž byl jako analog prostaglandinu $F_{2\alpha}$ využit kloprostenol byl interval mezi aplikací a reakcí až 3 dny. Příčiny proč je mezi těmito časovými údobími tam propastný rozdíl, jsou zatím neznámé. Možnými faktory by mohl být užitý analog prostaglandinu $F_{2\alpha}$, dávkování, rozličné stádium březosti v době podání či samotná druhová příslušnost (Sumar a Adams, 2006).

6.12 OBDOBÍ PO PORODU

Po narození mláděte nastává krátké období, trvající až do 4. dne po porodu, kdy jsou samice alpak natolik poddajné, že samci dovolí, aby se s ní spáril. Během této doby však samice není schopna ovulace, jelikož ještě nebyla dokončena involuce dělohy, luteální regrese ani růst folikulů. Navíc brzkým spářením se samcem po porodu riskuje samice infekci dělohy (Bravo, Sumar, Riera a Foote, 1987).

I když žluté tělísko velmi rychle ustupuje již během prvního týdne po porodu, tak doba, za kterou je opět obnovena činnost vaječnicků a tudíž se opět tvoří nové folikuly, je značně proměnlivá. Jako hlavní faktory ovlivňující časový úsek, během něž nejsou vaječnický po porodu aktivní, je uváděna laktace spolu s úrovní výživy. I přes to, že vaječnický na svojí obnovu běžně vyžadují alespoň 45 dnů, tak u velmi dobře krmených dromedárů byla ovariální aktivita zaznamenána již 30 dní po porodu a to u dokonce u 70 – 80 % samic (Tibary a Anouassi, 1997).

U zvířat jež jsou držena ve špatných nutričních podmínkách, se může interval potřebný k obnově vaječnicků, protáhnout dokonce až do rozmezí 10 – 12 měsíců. U samic které přišly o mládě, či je jejich potomek již po odstavu se již mezi 10 – 12 dnem objevují zralé folikuly (El Wishy, 1987).

Zatímco u laktujících samic baktriánů byla folikulární aktivita po porodu zaznamenána až po uplynutí 35 – 60 dnů, tak u samic po odstavu a u těch, jimž novorozené mládě zahynulo, se folikulární činnost objevila již po 3 – 12 dnech (Chen a Yuen, 1979).

U alpak a lam dochází k obnovení folikulární aktivity na vaječnicích mezi 5 – 7 dnem po porodu (Aba et al., 1998; Bravo et al., 1991a; Sumar et al., 1972). Asi 10. den po porodu se již může objevovat ovulace a je možné samici opět spářit (Bravo et al., 1991a).

Přibližně již 10 dní po porodu je již děloha u lam a alpak podstatně menší (váží pouze 1/5 z toho, co vážila 24 hodin před porodem), žluté tělísko již značně ustoupilo a největší folikuly mají v průměru 8 – 10 mm (Sumar a Adams, 2006).

Tibary a Anouassi (1997) tvrdí, že doba po které se opět obnoví funkce vaječníků a ovariální aktivita je velice proměnlivá, je ovlivněna různými faktory, ale za hlavní z nich označují úroveň výživy a laktaci. Dále uvádí, že v běžných případech je aktivita vaječníků patrná po 45 po porodu, ovšem u samic, které byly živeny velmi dobře, bylo možné v 70 – 80 % případů zaznamenat aktivitu vaječníků již po 30-ti dnech po otelení.

Dle Wishy (1987) závisí opětovné obnovení ovariální aktivity také na potomstvu. U samice, která ztratila mládě, nebo má mládě již odstavené se po 10 – 12 dnech vyvíjí zralý folikul, ovšem za předpokladu, že samice má optimální výživu. Pokud však výživa není dostatečná, může obnovení folikulární aktivity nastat až 8 – 10 měsíců.

Chen a Yuen (1979), kteří se věnovali studiu baktriánů, přišli s obdobnými údaji jako výše uvedení autoři. Zatímco u kojících matek lze pozorovat folikulární aktivitu mezi 35 – 60 dnem po porodu, tak u samic, které měly mláďata po odstavu či které o svého potomka přišly ji lze zaznamenat již po 3 – 12 dni.

Pro dosažení stavu, kdy samice bude mít mládě každý rok, je optimální nechat ji oplodnit mezi 15 -20 dnem po porodu (Sumar, Novoa a Fernandez-Baca, 1972).

Dle studie provedené u lam pomohlo prodloužení doby od porodu do zabřeznutí, tzv. servis periody, zvýšit trojnásobně míru zabřeznutí. Pokud měla servis perioda délku pouhých 10- ti dní, zabřezlo 21% samic, avšak při prodloužení tohoto období na délku 20 – 30 dní, zabřezlo až 61% samic (Bravo, Stabenfeldt a Fowler et.al, 1992).

7. EMBRYOTRANSFER

Pomocí této metody lze z perspektivního rodičovského páru získat více potomků. K tomu je však zapotřebí vyvolání tzv. superovulace u dárkyň a správné přípravy příjemkyň (Skidmore, 2005).

V dřívějších letech se jako stimuly, jenž měly u velbloudích samic vyvolat superovulaci, používal FSH (20 UI ovčího či 400 UI prasečího FSH) nebo koňský choriový gonadotropin (eCG) a to 2000 – 6000 UI, ale míra folikulární aktivity vyvolaná použitím těchto prostředků byla minimální (Skidmore, 2005).

7.1 PŘÍPRAVA DÁRCŮ

Velbloudicím - dárkyním je nejprve po dobu 10 – 15 dní denně injekčně podáváno 100 mg progesteronu. Následně jsou samice ošetřovány ovčím FSH, a to 2x denně po 5 dní. Po ošetření stimuly následuje vyšetření vaječnicků a posouzení, zdali vývoj folikulů došel do stadia, kdy by bylo vhodné vyvolat pomocí páření ovulaci. Takovéto folikuly se na vaječnicích vyskytují zpravidla 8 – 12 dní po tom, co započala léčba pomocí gonadotropinů a jejich optimální velikost bývá 1,6 – 1,8 cm (Christie, 1992).

U velbloudů se v nedávné době objevila nová metoda kombinující FSH a eCG (equine chorionic gonadotropin). Celkem je samici podáno 400 mg prasečího FSH po dobu 4 dní přičemž jsou jeho dávky postupně snižovány a eCG je aplikováno jen první den. Asi 10 dní po začátku léčby stimuly se na vaječnicích vyskytují zralé folikuly o průměru 1,3 – 1,8 cm a to v počtu $19,7 \pm 5,3$ folikulu (Skidmore, et al., 2002).

Ovulaci lze u velbloudic vyvolat dvěma způsoby a to buď 1 – 2 kopulacemi v rozmezí 12 hodin po sobě anebo injekčním podáním 3000 UI hCG či 20 μg (Christie, 1992).

Vyvolání superovulace může stát v cestě hned několik komplikací. Pokud se procedury pravidelně opakují po několik let, mohou se některé samice proti účinkům FSH a eCG stát odolné či dokonce může dojít k úplnému zastavení ovariální aktivity. Druhou překážkou bývá to, že 20 % velbloudích samic na léčbu vůbec nereaguje. A posledním problémem je skutečnost, že v některých případech může dojít k tomu, že vaječnisky byly až příliš stimulované a nachází se na nich mnoho generací folikulů, z nichž jen malé množství dosáhne zralosti (Tibary a Anouassi, 1997).

Lamám a alpakám je za účely vyvolání superstimulace, podáván FSH a eCG během rozvoje žlutého tělíska, či v době kdy je samice ochotná kopulovat, přičemž dosažení luteální fáze je vyvoláno za pomoci progesteronu. Po tomto ošetření je, za účelem vyvolání ovulace, samicím podán GnRH nebo hCG (Ratto a Adams, 2006).

Samicím byl v den, kdy jejich folikuly dosáhly přinejmenším velikosti 9 mm, tedy v den 0, podán hCG nebo GnRH. Během 7. dne je aplikováno 1000 IU eCG a v 9. den pak prostaglandin. Na závěr, v době kdy folikuly mají mezi 9 – 13 mm je samicím podáno 750 IU hCG, aby bylo dosaženo vyvolání ovulace (Ratto a Adams, 2006).

Pokud samice po 5 dnů projevuje ochotu k rozmnožování, je jí každých 12 hodin injekčně vpraveno 20 mg pFSH a to rovněž po dobu 5 – ti dní, takže celkově je samici aplikováno 200 mg této látky. Nakonec je ovulace vyvolána za pomoci 750 IU hCG, jenž je podáván po poslední dávce FSH (Ratto a Adams, 2006).

Pro vyvolání luteální fáze byl využit progesteron, podávaný denně mezi 7 – 12 dnem, norgestomet a CIDR (prostředek postupně uvolňující progesteron). Samicím je, po dobu 5-ti dní, každých 12 hodin podáváno 20 mg pFSH či 1000 IU eCG a to 48 hodin před odstraněním progesteronu. Na závěr, pro vyvolání ovulace, je aplikováno buď 8 µg GnRH či 750 IU hCG (Ratto a Adams, 2006).

Údaje, kolika ovulací bylo u lam a alpak pomocí ošetření FSH a eCG uměle vyvoláno a kolik žlutých tělísek vzniklo, se různí studie od studie a jejich počty se pohybují mezi 2 – 11 na jednoho jedince. Většina těchto odchylek byla zřejmě zapříčiněna rozdílným folikulárním stavem v době, kdy začalo ošetřování. Ve studii publikované Ratto, Berland a Adams (2001) byly samice ošetřeny při nástupu folikulární vlny. V této práci byly porovnávány výsledky působení FSH a eCG na vyvolání ovulace. Oba hormony se ukázaly dostatečně účinné pro vyvolání ovulace. Po stimulaci eCG se na vaječnicích vyvinulo 17 folikulů o průměru přesahujícím 6 mm a po podání FSH bylo detekováno 18 folikulů stejných rozměrů (Ratto a Adams, 2006).

Příprava příjemkyň mezi velbloudy a lamami se v postatě téměř neliší. Ve většině případů je využito stejných hormonů – jako FSH a eCG pro stimulaci samic a následně hCG pro vyvolání ovulace. Rozdíly lze však nalézt mezi množstvím podaných hormonů, které je u

velbloudů podstatně vyšší a to přibližně čtyřnásobně. Důvodem bude patrně rozdílná hmotnost mezi druhy.

7.2 PŘÍPRAVA PŘÍJEMCŮ

Úskalí v přípravě velbloudích příjemkyň spočívá v tom, že u těchto zvířat se žluté tělísko nevyskytuje ve stále se opakujících cyklech, ale pouze během březosti a tudíž nelze k synchronizaci ovulací použít stejných metod jako u skotu či koní. Přesto lze samičí organismus k tomu, aby vytvořil žluté tělísko stimulovat a to pomocí GnRH podaného v čase, kdy je na vaječníku vyvinut zralý folikul. Dalším způsobem k synchronizaci ovulací je zkrácení luteální životnosti aplikací $\text{PGF}_{2\alpha}$ po 4. dni po ovulaci. Využití tohoto způsobu je však omezeno, jelikož mezi vlnový interval je zkrácen pouze o 6 – 8 dní (Skidmore, 2003).

Zcela spolehlivé není ani podání progesteron uvolňujících intravaginálních prostředků (PRIDs = progesterone-releasing intravaginal devices), protože pokud ustane aplikace těchto látek, pak po ošetření hCG či GnRH ovuluje jen kolem 33 % zvířat a v některých případech se u samic objevuje poševní výtok (Cooper et al., 1992).

Příjemcům, stejně jako dárčům, je rovněž denně injekčně vstřikováno 100mg progesteronu po 10 – 15 dní, přičemž tato procedura u příjemců končí v den, kdy začíná u dárců. Po 5- ti dnech po skončení léčby progesteronem je provedeno vyšetření vaječnicků příjemkyň a následně jsou tyto samice seskupeny podle velikosti folikulů. V den kdy je očekáváno, že dárkyně bude ovulovat, je příjemkyni aplikováno 2000 – 5000 UI hCG či 20 μg GnRH. Po užití tohoto postupu ovulovalo ve vhodný čas 75 % příjemkyň (Christie, 1992).

Nevhodnější příjemkyně je ta, jež ovuluje ve stejný den, či nejpozději do 48 hodin po dárkyni (Mc Kinnon et al., 1994; Skidmore et al., 2002).

7.3 SYNCHRONIZACE DÁRCŮ A PŘÍJEMCŮ

Synchronizace mezi příjemkyněmi a dárkyněmi lze docílit dvěma způsoby. První z nich spočívá ve výběru vhodných příjemců a pravidelného vyšetřování jejich vaječnicků. Následně je zvířatům, u nichž se vyvinul zralý folikul, do těla injekčně vpraven GnRH a to 24 hodin po ovulaci dárce. Nevýhodou tohoto způsobu je jeho pracnost a možnost jeho realizace pouze v případech kdy je k dispozici velké množství příjemců. Druhá technika

spočívá v denní injektáži 100 mg progesteronu, trvající v rozmezí 10 – 15 dnů a následně je příjemkyním podáno 1500 UI eCG. Použitím této metody bylo dosaženo lepších výsledků než u případů ošetřovaných prvních způsobem (Mc Kinnon et al., 1994).

Injekční podávání progesteronu příjemcům by mělo končit v den, kdy je dárci podán eCG. Použití tohoto hormonu totiž zaručuje, že u příjemce budou přítomny zralé folikuly buď přímo v době kdy dárce ovuluje či do 24 – 48 hodin po tom. Avšak nevýhodou této metody je její jak časová, tak i finanční nákladnost (Skidmore, 2005).

7.4 SBĚR A PŘENOS EMBRYÍ

Velbloudí embrya jsou obvykle odebírána, pomocí transcervikálního děložního výplachu, již 7. den po ovulaci (Mc Kinnon et al., 1994 a Skidmore et al., 2002).

K odnámání zárodku zpravidla dochází 6,5 – 7,5 den po páření a dárkyně je zklidněna pomocí tišících prostředků (Christie, 1992).

Děloha je propláchnuta médiem, které je opětovně získáno a stéká do sterilní kádinky. Tato procedura je 3x zopakována a následně médium prochází přes sterilní embryo filtr a pomocí stereoskopického binokulárního mikroskopu jsou ve zbývajícím filtrátu vyhledávána embrya. Po svém nalezení je u každého embrya zhodnocena jeho morfologická struktura, na základě níž jsou embrya dále rozdělena do 5-ti tříd (1 = výborné, 2 = dobré, 3 = špatné, 4 = degenerované a zhroucené, 5 = degenerované a roztříštěné) (Skidmore, 2005).

K další manipulaci jsou využita pouze embrya z 1. a 2. třídy. Ta jsou nasáta do pejety o objemu 0,25 ml, která je vložena do speciální aparatury pro přenos embryí, jenž se používá u koní či skotu. Přístroj je vsunut do pochvy a přes děložní čípek je veden do dělohy, přičemž je vždy snaha umístit embryo do levého děložního rohu (Skidmore, 2005).

Ultrasonografií lze u velbloudích příjemkyň diagnostikovat březost nejdříve v rozmezí 18 – 20 dní po ovulaci a v časovém úseku 25 – 30 dní po ovulaci je posuzováno, zda je embryo životaschopné či nikoli (Tinson a Mc Kinnon, 1992).

Dle Novoa a Sumar (1968) byl první sběr zygot u alpak popsán výzkumníky z Peru. Sběr proběhl 3 dny po spontánní či superovulaci.

K výběru embryí, za použití operativních i neoperativních metod, dochází v různých intervalech po páření jak u superstimulovaných lam a alpak, tak i u nestimulovaných alpak.

Nechirurgická technika používaná u lam a alpak je stejná jako u skotu a spočívá v zavedení katetru pes děložní krček. Sběr média probíhá odsáváním či samospádem a z obou děložních rohů najednou (Ratto a Adams, 2006).

Výplachy se opakují několikrát za sebou, dokud není nasbíráno 500 – 1000 ml média (Bourke, Adam, Kyle et al., 1992; Del Campo, Del Campo, Adams et al., 1995; Smith, Peter, Pugh, 1994; Correa, Gatica, Ratto et al., 1992; Correa, Ratto, Ladrix et al., 1992).

Děloha byla vyplachována v rozmezí 6,5 – 12 dne po rozmnožování, ale návratnost embryí byla značně rozdílná. Bez ohledu na to, jaká metoda byla ke sběru embryí použita, byla návratnost zygot, na základě počtu vyvinutých žlutých tělísek, méně než 50% (Del Campo, Del Campo, Adams et al., 1995).

Ratto (1995) popisuje, že u 20 – ti lam bylo použito operativního výplachu dělohy a vaječnicků a to 7 dní po páření. Samice byly rovnoměrně rozděleny na dvě skupiny a všechny byly ošetřeny pFSH. Jedna skupina byla ošetřena ihned po páření a druhá 36 hodin po něm. U lam ošetřených pFSH až 36 hodin po kopulaci bylo dosaženo vývinu 45 – ti žlutých tělísek a 27 embryí. Samice, jimž byl pFSH podán chvíli po rozmnožování bylo detekováno 138 žlutých tělísek a taktéž 27 embryí.

4) ZÁVĚR

Co se týče anatomie reprodukčního traktu, neurohormonálního řízení pohlavní aktivity, hormony ovlivňující reprodukční chování a i útvary tvořené na vaječnicích jsou obdobné jako u ostatních přežvýkavců. Ovšem estrální cyklus vykazuje značné odlišnosti. Především se cyklicky neopakuje jako u jiných druhů a ovulace není spontánní, ale vyvolaná. Přirozeným stimulem pro vyvolání ovulace bývá zpravidla přirozené rozmnožování se samcem, ovšem lze ji vyvolat i hormonálně. Dochází k ní zpravidla mezi 1 – 3 po kopulaci.

Lamy a alpaky dosahují puberty kolem 1 roku a velbloudi zpravidla mezi 2 – 3 rokem. Rozmnožování probíhá v letních měsících (lamy a alpaky) či v období dešťů (velbloudi), kdy je dostatek potravy. Březost u lam a alpak trvá kolem 345 dní a u velbloudů pak zhruba 1 rok. Bezmála každá březost probíhá v levém děložním rohu. Porod mívá u alpak a lam délku asi

200 minut u velbloudů to pak záleží na tom, zda se jedná o baktriána (přibližně 40 minut) či dromedára (okolo 20 minut).

Nástup poporodní ovariální aktivity je značně variabilní, může se projevit již po 3 dnech (u samic které přišly o mládě) či dokonce až po 12 měsících (u zvířat ve špatném stavu).

Velbloudovití se rozmnožují pouze jednou ročně a březost trvá zhruba jeden rok, proto má samice ve většině případů mládě jednou za 2 roky. Jelikož však zájem o chov těchto zvířat v posledních letech stoupá, byly provedeny studie zkoumající způsoby, jež by mohli zefektivnit reprodukci. Jednou z těchto biotechnologických metod je embryotransfěr. I když u krav se tato metoda jeví jako velice účinná a poměrně uspokojivě fungující, u velbloudů, lam a alpak tomu tak není. Překážkou je jednak již zmiňovaná indukovaná ovulace a pak i to, že tato zvířata doposud nejsou z reprodukčního hlediska dostatečně prozkoumána.

5) SEZNAM LITERATURY

- Aba, M.A. 1995. Studies on the Reproductive Endocrinology of Llamas and Alpacas from mating throughout Early Pregnancy. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala.
- Aba, M.A., Bravo, P.W., et al., 1997. Endocrine changes during early pregnancy in the alpaca. Anim. Reprod. Sci. 47 (4). 273 – 279.
- Aba, M.A., Forsberg, M., et al., 1995. Endocrine changes after mating in in pregnant and non-pregnant llamas and alpacas. Acta Vet. Scand. 36 (4). 489 – 498.
- Aba, M.A., Sumar, J., Kindahl, H., Forsberg, M., Edqvist, L.E. 1998. Plasma concentrations of 15 – ketodihydro-PGF(2-alpha), progesterone, estrone sulfate, estradiol-17- beta and cortisol during late-gestation, parturition and early postpartum period in llamas and alpacas. Anim. Reprod. Sci. 50. 111 – 121.
- Abdo, M.S., Al-Janabi, A.S. and Al-Kawafi, A.A. 1968. Studies on the ovaries of the female camel during the reproductive cycle and in condition affected by cysts. Cornell Vet. 59. 418–425.
- Adams, G.P. Sumar, J. Ginter, O.J. 1990. Effects of lactational and reproductive status on ovarian follicular waves in llamas (*Lama glama*). J. Reprod. Fertil. 90. 535 - 545.
- Adams, G.P., Griffin, P.G., Ginther, O.J. 1989 In situ morphologic dynamic of ovaries, uterus and cervix in llamas. Biol Reprod. 41. 551 – 558.
- Adams, G.P., Sumar, J., et al., 1991. Form and function of the corpus luteum in llamas. Anim. Reprod. Sci. 24. 127 – 138.
- Adams. G.P. 1999. Comparative patterns of follicle development and selection in ruminants. J. Reprod.Fert.Suppl. 54. 17 – 32.
- Adams. G.P., Sumar. J., et al. 1990. Effects of lactational and reproductive status on ovarian follicular waves in llamas (*Lama glama*). J. Reprod. Fertil. 90 (2). 535 – 545.
- Alarcon, V., et al. 1990. Comparison of three methods of pregnancy diagnosis in alpacas and llamas. Theriogenology. 34. 143 – 150.
- Arthur, G.H., Noakes, D. E., Pearson, H., Parkinson, T. J. (eds.). (1996): *Veterinary Reproduction and Obstetrics*. W.B. Saunders, London, 7th edition, 726 pp., ISBN 0-7020-1785-X.
- Bosaev, J. 1938. Sexual activity of camels and organization of service. Konevodstvo 8–9: p. 26.

Bourke, D., Adam, K., Kyle, C. et al. 1992. Ovulation, superovulation and embryo recovery in llamas. Proceedings of the 12th International Congress on Animal Reproduction. 193 -195.

Bowen, R. Gonadotropins:Luteinizing and Follicle Stimulating Hormones [online]. 13.5.2004 [cit. 2013-03-20]. Dostupné z <<http://www.vivo.colostate.edu/hbooks/pathphys/endocrine/hypopit/lhfsh.html>>

Bravo, P.W. 1990. Studie on ovarian dynamics and response to copulation in the South American camelids *Lama glama* and *Lama pacos*. PhD Thesis, University of California-Davis. 91.

Bravo, P.W., Fowler, M.E., et al., 1990a. Endocrine responses in the llama to copulation. Theriogenology. 33. 891 – 899.

Bravo, P.W., Fowler, M.E., et al., 1990b. Ovarian follicular dynamics in the llama. Biol. Reprod. 43 (4). 579 – 585.

Bravo, P.W., Stabenfeld, G.H., Fowler, M.E., Lasley, B.L. 1991a. Urinary steroids in the peroparturient and postpartum periods through early pregnancy in llamas. Theriogenology. 36. 267 – 278.

Bravo, P.W., Stabenfeldt, G.H., Fowler, M.E. et al. 1992. Testes development and testosterone concentration in the llama (*Lama glama*). Proceedings of the 12th International Congress on Animal Reproduction, The Hague, The Netherlands, vol 4. 1698 – 1700.

Bravo, P.W., Sumar J. 1989. Laparoscopic examination of the ovarian activity in alpacas. Anim. Reprod. Sci. 21. 271.

Bravo, P.W., Sumar, J., Riera, S.G., Foote, W.C. 1987. Reproductive wastage in female alpaca. In: Improvin reproductive performance of small ruminants. Utah State University, Logan. 155 - 159.

Bravo, P.W., Varela, M.H. 1993. Prenatal development of the alpaca (*Lama pacos*). Anim. Reprod. Sci. 32. 245 – 252.

Bravo,W.P, Bazab, P.J., Troedsson M.H.T., et al. 1996. Induction of parturition in alpacas and subsequent survival of neonates. J. Am. Vet. Med. Assoc. 209. 1760 – 1762.

Burgemeister, R. 1975. Elevage de chameaux en Afrique du Nord. Eschborn, GTZ (Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit), 86 p.

Chaves, M.G., Aba, M., et al., 2002. Ovarian follicular wave pattern and the efekt of exogenous progesterone on follicular aktivty in non-mated llamas. Anim.Reprod.Sci. 69. Chemical and Biomedical Sciences. Central Queensland University Rockhampton. P. 328.

- Chen, B.X., Yuen, Z.X. 1979. Reproductive pattern of the Bactrian camel. In: Cockrill, W.R. (ed.) *The Camelid. An All Purpose Animal*. 1. Scandinavian Institute of African Studies, Uppsala. 364 – 396.
- Chen, B.X., Yuen, Z.X., Kang, C.I. 1980. Reproductive pattern of the Bactrian camel. II. The sexual activities of the camel. *Acta. Vet. Zootech. Sin.* 11. 65 – 76.
- Chen, B.X., Yuen, Z.X., Pan, G.W. 1985. Semen-induced ovulation in the Bactrian camel (*Camelus bactrianus*). *J. Reprod. Fertil.* 73. 335 - 359.
- Cooper, M.J., Skidmore J.A., Allen W.R., Wensvoort, S., Billah, M., Ali-Chaudry, M., Billah A.M. 1992. Attempts to stimulate and synchronize ovulation and superovulation in dromedary camels for embryotransfer. In: Allen, W.R., Higgins, A.J., Mayhew, I.G., Snow, D.H., Wade, J.F. (Eds.). *Proceedings of the 1st International Camel Conference*. Newmarket, UK: R&W Publications. 187-191.
- Correa J., Gatica, R., Ratto, M.H., et al. 1992. Studies on non-surgical recovery of embryos from South American camelids. *Proceedings of the 12th International Congress on Animal Reproduction*. 788 – 790.
- Correa, J., Ratto, M.H., Ladrix, R., et al. 1992. Obtencion de preñe en una llama por transferencia de embriones. *Arch. Med. Vet.* 24. 113 – 115.
- Dahl, G. and Hjort, A. 1976. Having herds: Pastoral herd growth and household economy. University of Stockholm, Department of Social Anthropology, 335.
- Del Campo, M.R., Del Campo, C.H., Adams, G.P., et al. 1995. The application of new reproductive technologies to South American camelids. *Theriogenology*. 43. 21 – 30.
- Del Castillo, M., Aedo, R. 1988. El parto en la llama (*Lama glama*). Bach. thesis, Universidad Nacional S. Antonio Abad, Cusco, Peru. 75.
- Doležel, R. 2003. Vybrané kapitoly z veterinární gynekologie a porodnictví pro výuku porodnictví. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.s.117.
- El Wishy, A.B. 1987. Reproduction in the female dromedary (*Camelus dromedarius*). a review. *Anim. Reprod. Sci.* 82. 587 – 593.
- Elias, E., Bedrak, E., Yagil, R., 1984. Estradiol concentration in the serum of the one-humped camel (*Camelus dromedarius*) during the variol reproductive stages. *Gen. Comp. Endocrinol.* 56. 258 – 264.

- Fernandez-Baca, S. 1972. Comportamiento sexual de la alpaca macho frente a la renovación de las hembras. Rev. Inv. Pec. (IVITA). Universidad Nacional Mayor de San Marcos. 1. 116 – 128.
- Fernandez-Baca, S. 1993. Manipulation of reproductive functions in male and female New World camelids. Anim. Reprod. Sci. 33. 307 – 327.
- Fernandez-Baca, S. Novoa, C. 1968. Conducta sexual de la alpaca en empadre a campo. 3. 7 – 20.
- Fernandez-Baca, S. Novoa, C., Sumar, J. 1972. Actividad reproductiva en la alpaca mantenida en separación del macho. Mem. Asoc. Latinoam. Prod. Anim. 7. 7 – 18.
- Fernandez-Baca, S., Hansel, W., Saatman, R., et al., 1979. Differential luteolytic effect on right and left uterine horns in the alpaca. Biol. Reprod. 20. 586 – 595.
- Field, C.R. 1979a. Ecology and management of camels, sheep and goats in northern Kenya. Mimeo, Nairobi, UNEP/MAB-IPAL (United Nations Environment Programme/ Man and Biosphere-Integrated Project in Arid Lands). 18 .
- Fowler, M.E. 1990. Twinning in llamas. Llamas Int. Cam J. 35 – 38.
- Ginter, O.J. 2000. Selection of the dominant ovicle in cattle and horses. Anim. Reprod. Sci. 60 – 61. 61 – 79.
- Gupta, A.K., Chowdhary, M.S. and Barhat, N.K. 1978. A note on the optimum time for service in camels (*C. dromedarius*). Ind. J. Anim. Sci. 48 (4): pp. 324–325.
- Homeida, A.M., Khalil, M.G.R., Taha, A.A.M., 1988. Plasma concentrations of progesterone, oestrogens, testosterone and LH-like activity during the oestrus cycle of the camel (*Camelus dromedarius*). Indian J. Anim. Sci. 48. 141 -145.
- Johnson, L.W. 1988. Llama reproduction. In Johnson L.W. (ed): Llama medicine workshop for veterinarians. Colorado State University. Fort Collins.
- Joshi, C.K., Vyas, K.K. and Pareek, P.K. 1978. Studies on estrus cycle in Bikaneri she-camel (*C. dromedarius*). Ind. J. Anim. Sci. 48 (2). 141–144.
- Khan, A.K. and Kholi, I.S. 1973b. A note on the sexual behaviour of male camels (*Camelus dromedarius*). Ind. J. Anim. Sci. 43 (12). 1092–1094.
- Leese, A.S. 1927. A treatise on the one-humped camel in health and disease. Stamford (Lincs.), Haynes and Son, 382 p.
- Leonard, A.G. 1894. The camel: Its uses and management. London, Longman, Green and Co., 335 pp.

- Leonard, A.G. 1894. The camel: Its uses and management. London, Longman, Green and Co., 335 p.
- Leupold, J. 1968a. Le chameau: Important animal domestique des pays sub-tropicaux. Les cahiers bleus vétérinaires 1968 (15). 1–6.
- Leyva, V. Sumar, J. 1981. Evaluación del peso corporal al empadre sobre la capacidad reproductiva de hembras alpaca de un año de edad. Proceedings of the 4th International Convention on South American Camelids, Corporación Nacional Forestal e Instituto de la Patagonia, Punta Areas, Chile, Abstract 1.
- Liggins, G.C. 1983. The fetus and birth. In: Austin, C.R., Short, R.V. (eds). Embryonic and fetal development, 2nd ed. Vol 2. Reproduction in mammals. Cambridge, UK. Cambridge University Press. 114 – 141.
- Marie, M., Anouassi, A. 1986. Mating induced luteinizing hormone surge and ovulation in the female camel (*Camelus dromedarius*). Biol. Reprod. 35. 792 – 798.
- Marie, M., Anouassi, A. 1987. Introduction of luteal activity and progesterone secretion in the non-pregnant one-humped camel (*Camelus dromedarius*). J. Reprod. Fertil. 80. 183 – 192.
- Marvan, F. a kol. 1992. Morfologie hospodářských zvířat. Nakladatelství Brázda. Vydala Česká zemědělská univerzita v Praze. 304 s. ISBN 978-80-213-1658-4.
- Matharu, B.S. 1966. Animal management: Camel care. Offprint from Indian Farming, October 1966: pp. 19–22.
- McKinnon, A.O., Tinson, A.H., Nation, G. 1994. Embryotransfer in dromedary camels. Theriogenology, 41. 145-150.
- Moldagaliev, T.M. 1976. The effect of fetal size and pelvic measurements on parturition in different species of camel. Anim. Breed. Abstr. 44. 653.
- Mukasa-Mugerwa, E. The Camel (*Camelus dromedarius*): A Bibliographical Review. [online] International Livestock Centre For Africa. 1981.[cit. 2012-04-12]. Dostupné z <<http://www.ilri.org/InfoServ/Webpub/fulldocs/MONONO5/toc.htm#TopOfPage>>.
- Musa, B.E. 1979. Reproductive patterns in the female camel (*C. dromedarius*). Paper presented at the Workshop on Camels, Khartoum, December 1979. IFS (International Foundation for Science) Provisional Report 6. 279–284.
- Musa, B.E. and Abusineina, M.E. 1978a. The oestrous cycle of the camel (*C. dromedarius*). Vet. Rec. 103 (25): pp. 556–557.

- Musa, B.E. and Abusineina, M.E. 1978b. Clinical pregnancy diagnosis in the camel and a comparison with bovine pregnancy. *Vet. Rec.* 102. 7–10.
- Musa, B.E., Sineina, M.E.A. 1976. Some observations on reproduction in the female camel (*C. dromedarius*). *Acta. Vet.* 26 (2). 63–67.
- Nawito, M.F., Shalash, M.R., Hoppe, R., Rakha, A.M. 1967. Reproduction in the female camel. *Bull. Anim. Sci. Res. Inst. (Cairo)* (2). 82.
- Niasari – Naslaji, A. 2008. An update on Bactrian camel reproduction. *J. Camel Practise Res.* 15 (1). 1 – 6.
- Nikjou, D., Niasari-Naslaji, A., Skidmore, J.A., Mogheiseh, A., Razavi, K. 2008. Synchronization of follicular wave emergence prior to superovulation in Bactrian camel (*Camelus bactrianus*). *Theriogenology.* 69. 491 – 500.
- Novoa, C. 1970. Reproduction in Camelidae: A review. *J. Reprod. Fertil.* 22. 3 – 20.
- Ratto, M.H, Adams, G.P. 2006. Embryo Technologies in South American Camelids. In: Youngquist, R.S., Threlfall, W.R. (eds.). 2006. *Current Therapy in Large Animal Theriogenology.* Saunders Elsevier. St. Louis, Missouri. 1088 s. ISBN 13: 978 – 0 – 7216 – 9323 – 1.
- Ratto, M.H., 1995. Induction of superovulation in llamas. Master's thesis, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.
- Ratto, M.H., Berland, M., Adams, G.P. 2001 Ovarian superstimulation and ultrasound-guided oocyte collection in llamas. *Theriogenology.* 57. 590.
- Reece, W. O. 2011. *Fyziologie a funkční anatomie domácích zvířat.* 1. české vyd. Praha: Grada,. 420 s. ISBN 978-80-247-3282-4.
- San Martín, M. Copaira, M. Zúñiga, J. et al. 1968. Aspect of reproduction in the alpaca. *J.Reprod. Fertil.* 16. 395.
- Shalash, R.R. 1965. Some reproductive aspects in the female camel. *World Review Animal Production.* 1965 (4): p. 103.
- Singh, H. 1966. Camel care. *Intensive Agric.* January 1966. 9 – 12.
- Skidmore, J. A. 2011. Reproductive fysiology in the female Old Worl Camelids. *Animal Reproduction Science.* 124. 148 – 154.
- Skidmore, J.A. 2003. The main reproductive challenges facing the camel industry in the 21st Century. *Reproduction Suppl,* 61. 1-11.

- Skidmore, J.A. 2005. Reproduction in dromedary camels: an update Anim. Reprod., Jul./Sept. 161-171.
- Skidmore, J.A., Allen, W.R., Heap, R.B. 1994. Oestrogen synthesis by the peri-implantation conceptus of the one-humped camel (*Camelus dromedarius*). J. Reprod. Fertil. 101. 363 – 367.
- Skidmore, J.A., Billah, M. Allen, W.R., 1995. The ovarian follicular wave pattern in the non-mated dromedary camel (*Camelus dromedarius*). J. Reprod. Fertil. Suppl. 49. p. 363 – 367.
- Skidmore, J.A., Billah, M. Allen, W.R., 1996a. The ovarian follicular wave pattern and induction of ovulation in the mated and non-mated one-humped camel (*Camelus dromedarius*). J. Reprod. Fertil. 106, 185 – 192.
- Skidmore, J.A., Billah, M., Allen W.R. 2002. Investigation of factors affecting pregnancy rate after embryo transfer in the dromedary camel. Reprod Fertil Dev, 14. 109-116.
- Skidmore, J.A., Starbuck, G.R., Lamming, G.E., Allen, W.R. 1998. Control of luteolysis in the one-humped camel (*Camelus dromedarius*). J.Reprod.Fertil. 114. 201 – 209.
- Skidmore, L. Anatomy of the Female Reproductive Tract. [online] International Veterinary Information Service. 23 Feb 2004 [cit. 2012-05-09]. Dostupné z <http://www.ivis.org/continuing_education/short_courses/reproduction_camelids/female_anatomy/ivis.pdf>
- Smith, B.B., Timm, K.I., Reed, P.J., Christensen, M. 2000. Use of cloprostenol as an abortifacient in the llama (*Lama glama*). Theriogenology. 54. 497 – 505.
- Smith, C.L., Peter, A.T., Pugh, D.G. 1994. Reproduction in llamas and alpacas. A review. Theriogenology. 41. 573 – 592.
- Steven, D.H., Burton, G. J., Sumar, J., Nathanielsz, P.W. 1980. Ultrastructural observations on the placenta of the alpaca (*Lama pacos*). Placenta. 1. 21 – 32.
- Sumar, J. 1980. Gestación gemelar en la alpaca. Rev. Inv. Pec. (IVITA). Universidad Nacional Mayor de San Marcos. 5. 58 - 60.
- Sumar, J. 1983. Removal of the ovaries or ablation of the corpus luteum and its effect on the maintenance of gestation in the alpaca and llama. Acta Vet. Scand. Suppl. 133 – 141.
- Sumar, J. 1985a. Reproductive physiology in South American camelids. In : Land, R.B. Robinson D.W. (eds): Genetics of reproduction in sheep. UK: Butterworths. 81 – 95.
- Sumar, J. 1985b. Algunos aspectos obstétricos de la alpaca. Boletín Técnico No. 2. IVITA, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Convenio CIID- Canada. 16.

Sumar, J. 1990. Reproductive physiology in the female alpaca and llama. Proceedings of the Workshop, Is it possible to improve reproductive performance in the camel? Paris.

Sumar, J. 1999. Reproduction in female South American domestic camelids. J. Reprod. Fertil. Suppl. 54. 169 – 178.

Sumar, J., Adams, G.P. 2006. Reproductive Anatomy and Life Cycle of the Male and Female Llama and Alpaca. In: Youngquist, R.S., Threlfall, W.R. (eds.). 2006. Current Therapy in Large Animal Theriogenology. Saunders Elsevier. St. Louis, Missouri. 1088 s. ISBN 13: 978 – 0 – 7216 – 9323 – 1.

Sumar, J., Bravo, P.W., Foote, W.C. 1993. Sexual receptivity and time of ovulation in alpacas. Small Rumin. Res. 11. 143 – 150.

Sumar, J., Leyva, V. 1979. Relación entre la ubicación del CL y la localización del embrión en la llama (*Lama glama*). Anales III Conv. Int. Sobre Camélidos Sudamericanos. Viedna, Argentina.

Sumar, J., Novoa, C., Fernandez-Baca, S. 1972. Fisiología reproductiva post-partum en la alpaca. Revista Invest. Pecuarias. 1. 21 – 27.

Sumar, J., Smith, G.W., Mayhua, E., Nathanielsz, P.W. 1978. Adrenocortical function in the fetal and new born alpaca. Comp. Biochem. Physiol. 59A. 79 – 84.

Sumar, J. 1988. Removal of the ovaries or ablation of the corpus luteum and its effect on the maintenance of gestation in the alpaca and llama. Acta Vet. Scand. Suppl. 83. 133 – 141.

Tibary, A. 2006. Breeding Soundness Evaluation and Subfertility in Female Llamas and Alpacas. In: Youngquist, R.S., Threlfall, W.R. (eds.). 2006. Current Therapy in Large Animal Theriogenology. Saunders Elsevier. St. Louis, Missouri. 1088 s. ISBN 13: 978 – 0 – 7216 – 9323 – 1.

Tibary, A., Anouassi, A. 1996. Ultrasonographic changes of the reproductive tract in the female camel (*Camelus dromedarius*) during the follicular cycle and pregnancy. J. Camel Practise Res. 3. 71 – 90.

Tibary, A., Anouassi, A. 1997. Reproductive Physiology in Female Camelidae. Abu Dhabi Printing and Publishing Company. 169 – 241.

Tinson, A.H., McKinnon, A.O. 1992. Ultrasonography of the reproductive tract of the female dromedary camel. In: Allen, W.R., Higgins, A.J., Mayhew, I.G., Snow, D.H., Wade, J.F. (Eds.). proceedings of the 1st International Camel Conference. Newmarket, UK: R&W Publications. 129-137.

- Vaughan, J.L. 2011. Ovarian function in South American camelids (alpacas, llamas, vicunas, guanacos). *Animal Reproduction Science*. 124. 237 – 243.
- Vaughan, J.L., Tibary, A. 2006. Reproduction in fiale South American camelids: A review and clinical observations. *Small Ruminant Research*. 61. 259 – 281.
- Veselovský, Z. 2008. *Etologie: biologie chování zvířat*. Vyd. 1.(dotisk). Praha. Academia,. 407 s. ISBN 978-80-200-1621-8.
- Williamson, G. and Payne, W.J.A. 1978. *An introduction to animal husbandry in the tropics*. 3rd ed. London, Longman, p. 755.
- Wilson, R.T. 1978. *Studies on the livestock of Southern Darfur, Sudan*. 5: Notes on camels. *Trop. Anim. Health Prod.* 10. 19–25.
- Xu, Y.S., Wang, H.Y., Zeng, G.Q., Jiang, G.T., Gao, Y.H. 1985. Hormone concentrations efore and after semen-induced ovulation in the bactrian camel (*Camelus bactrianus*). *J. Reprod. Fertil.* 74. 341 – 346.