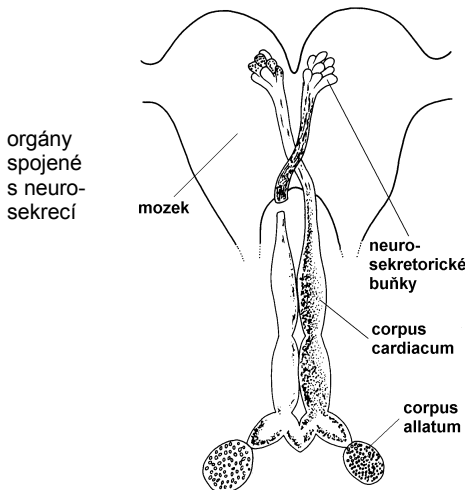


Žlázy s vnitřní sekrecí

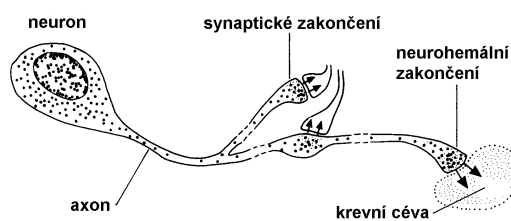
Jednotlivé funkce živočišného organismu jsou koordinovány nejen nervovou soustavou, kde vzruchy probíhají usměrněně v síti nervových vláken, ale také prostřednictvím chemických látek, které jsou produkovány uvnitř těla a volně se zde šíří (nejčastěji tekutinami oběhového systému). Obecně lze říci, že chemická komunikace je mnohem pomalejší než komunikace nervovou soustavou a je rovněž méně cílená. Chemický přenos vzruchů je patrně evolučně starobylejší, protože se s ním setkáváme již u hub, kde morfologicky diferencovaná nervová soustava ještě chybí (viz str. 170). Jestliže je však nervová soustava vyvinuta, pak se obě soustavy úzce doplňují a ovlivňují. To je patrné např. z toho, že produkovat chemické látky mohou i nervové buňky, které tak ovlivňují aktivitu jiných buněk (tyto chemické produkty neuronů se nazývají neurotransmittery). Jinou kategorií chemických látek produkováných uvnitř organismu za účelem přenosu informace jsou hormony. Mohou být produkovány speciálními buňkami nervové soustavy (i když ne vždy dobře odlišitelnými od běžných neuronů), tzv. **neurosekreторickými buňkami**, přičemž se označují jako neurohormony, nebo speciálními orgány, které se označují jako **žlázy s vnitřní sekrecí (endokrinní žlázy)**. Účinek hormonů závisí na specifických molekulách, které jsou jimi ovlivňovány. Např. chromatofory ovlivňující zbarvení jsou citlivé jen vůči určitým hormonům. Hormony však nejsou určeny pouze k okamžité reakci organismu, nýbrž ovlivňují především dlouhodobé procesy jako růst, svlékání, pohlavní dospívání, nástup sezónního období reprodukce, kladení vajec a dokonce i regeneraci ztracených částí.

Neurosekreторické buňky se nejčastěji kumulují do morfologicky nevýrazných jader v různých částech centrální nervové soustavy (např. corpora allata u hmyzu). Axony těchto specializovaných

neuronů zasahují svými poněkud zbytnělými terminálními konci až do blízkosti prostorů vyplněných tělní tekutinou (coelom nebo cévy). Tyto terminální úseky spolu mohou ve větším počtu vytvářet tzv. **neurohemální orgán**, ve kterém se neurohormony produkované v těle neurosekreторické buňky a přiváděné jejím axonem kumulují. By-



Obr. 337 Neurohemální orgány (corpus cardiacum a corpus allatum) neurosekreторických buněk v mozku švába rodu *Leucophaea*. Podle Scharraera (1952).



Obr. 338 Morfologické schéma neurosekrece. Neurohormony jsou uvolňovány jak na synapsích, tak také z neurohemálních zakončení při stěnách cév. Podle Goldinga a Whittla (1977).

lo zjištěno, že neurohormony mohou být produkovány a uvolňovány na synapsích i běžnými neurony a i běžné neurony se mohou podílet na vytváření neurohemálních orgánů.

Naproti tomu endokrinní žlázy jsou zvláštní orgány určené pouze pro tvorbu hormonů. Oproti jiným typům žláz však nemají zvláštní vývody. Jsou umístěny v nejrůznějších částech těla (u korýšů např. v tykadlech nebo očních stopkách, kde reagují na světelné podráždění, u hmyzu jsou zvláštní endokrinní žlázy umístěny v předohrudí) a tím se vysvětluje, proč vznikají z velmi rozličného embryonálního materiálu. Příklad úzkého propojení neurální sekrece a vlastních endokrinních žláz u hmyzu je uveden na obr. 339.

Obdobně úzké propojení (nejen funkčně, ale i anatomicky) existuje rovněž u obratlovců. Typickým příkladem je **hypofýza**, resp. **podvěsek mozkový (hypophys cerebri)**. Ačkoliv je to morfologicky jednolitý orgán, vzniká ze dvou zcela odlišných částí, které mají rozdílné funkce. Zadní část zvaná **neurohypofýza** je výchlípkou báze diencephala (hypothalamu), těsně za chias-

orgány spojené s neurosekreací

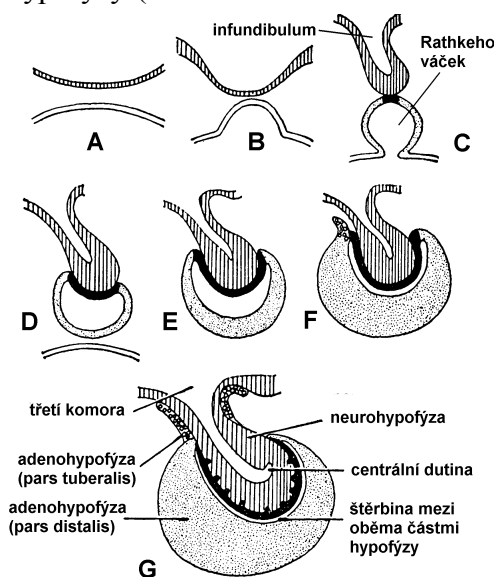
endokrinní žlázy bez-obratlých

hypofýza

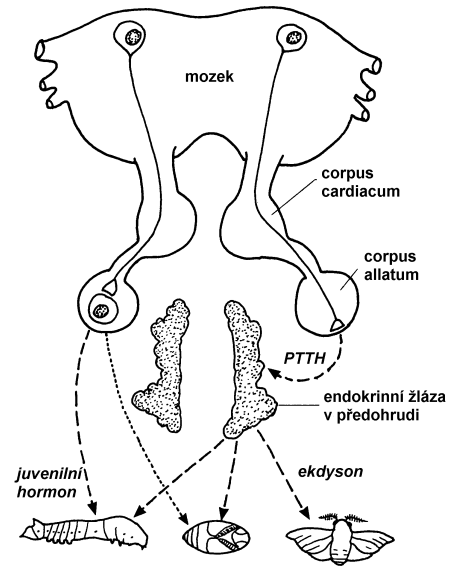
ma opticum, a je tedy součástí starobylé medulární části mozku (viz obr. 319, 320). Vlastní výchlipka stěny mozku (obsahující výběžek třetí mozkové komory) se nazývá infundibulum a její ventrální část obsahující neurohemální orgán se nazývá **lobus nervosus** (resp. **pars nervosa**). Někdy (v případě Elasmobranchii a Actinopterygii) se ze zadní stěny infundibula vychlipuje bohatě cévně zásobený **saccus vasculosus** (viz níže).

Přední část hypofýzy se nazývá **adenohypofýza** a je tvořena masou sekretorických buněk uložených v řídkém vazivu. Skládá se ze tří částí: ventrální **pars distalis**, ve stopce hypofýzy je **pars tuberalis**, a s neurohypofýzou sousedí **pars intermedia**. Embryonálně vzniká z tzv. **Rathkeho výchlípky** (srv. str. 108), která vzniká jako vchlípení ektodermu dorzální stěny stomodea. Spojení adenohypofýzy s ústní dutinou se u některých primitivních forem (např. bichři, lalokoploutvé ryby) zachovává až do dospělosti v podobě tzv. **hypofyzálního kanálku (ductus bucco-hypophysalis)**, který malým otvorem proráží parasphenoid. Protože základ neurohypofýzy u embryí žraloků je zřetelně párový a rovněž adenohypofýza se zakládá jako párový orgán, je pravděpodobné, že hypofýza jako celek byla původně párová.

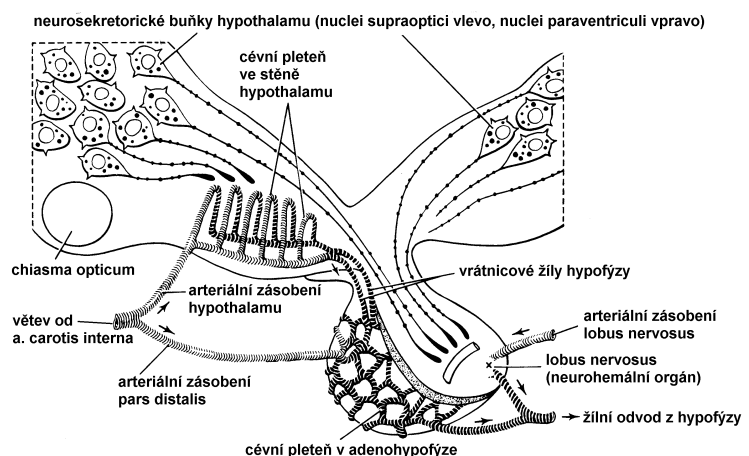
Neurohypofýza funguje způsobem, jehož schema je platné již u mnohem primitivnějších živočichů než jsou savci. Neurosekretorické buňky jsou uloženy v hypothalamu (neurohypofýza sama žádné hormony neprodukuje), kde tvoří pár dobře odlišitelných jader zvaných **nuclei supraoptici** (důvodem tohoto označení je, že jsou uložena nad chiasma opticum). Druhá oblast hypothalamu s jádry neurosekretorických buněk je za infundibulem; tato jádra se označují **nuclei paraventriculi**. Hormonální produkty těchto buněk jsou přiváděny do neurohypofýzy (konkrétně do lobus nervosus) axony, které končí v neurohemálních orgánech, odkud



Obr. 340 Schema embryonálního vývoje hypofýzy savce. Deriváty mozku znázorněny svislým šrafováním. Pars intermedia adenohypofýzy vyznačena černě. Podle Turnera a Bagnara (1976).



Obr. 339 Neuroendokrinní systém ovlivňující vývoj hmyzu (rod *Manduca*). Neurosekretorické buňky v mozku zasahují svými axony do neurohemálních orgánů corpus cardiacum a corpus allatum, kde vylučují hormon ovlivňující předohrudní žlázu (PTTH). Produktem této žlázy je ekdyson, který spolu s juvenilním hormonem (vylučovaným rovněž mozkovými neurosekretorickými buňkami) ovlivňuje posloupný vývoj larvy, kukly a dospělého. Podle Barnese a kol. (1993).



Obr. 341 Anatomické vztahy hypothalamu a hypofýzy. Neurohypofýza (resp. lobus nervosus) je zásobována z neurosekretorických buněk kumulovaných v nucleu supraoptici a paraventriculi; tyto neurohormony jsou odváděny žilným řečištěm, které se spojuje s žilným řečištěm, kterým jsou odváděny hormony z adenohypofýzy. Vrátnicový oběh adenohypofýzy se skládá ze dvou částí: jedna je na spodní straně hypothalamu (primární plexus), druhá v adenohypofýze (sekundární plexus). Přívod krve je z a. carotis interna. Podle Turnera a Bagnara (1976).

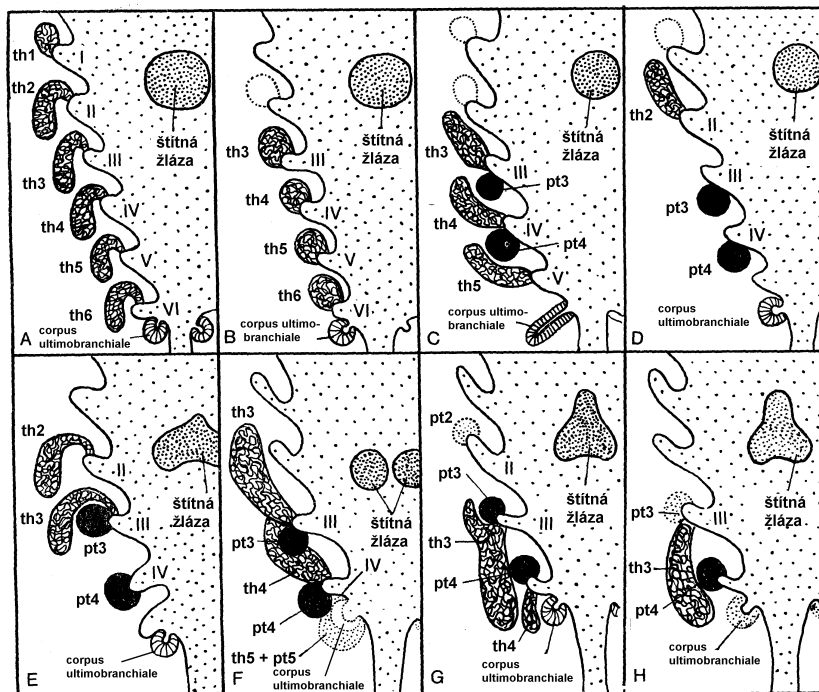
jsou hormony převáděny do krve. Činnost adenohipofýzy je kontrolována z mozku a celá hypofýza rovněž ostatními endokrinními žlázami, protože k ní zasahují větve a. carotis interna.

Popsaná stavba hypofýzy reprezentuje savce, tedy nejpokročilejší skupinu obratlovců, avšak u kruhoústých je ještě vyvinuta mnohem jednodušeji. Obě části jsou např. ještě zřetelně odděleny a neurohypofýza je na celém povrchu (tedy i v prostoru, kde se obě části k sobě přikládají) kryta mozkovými plenami a hustou cévní pletení (obdobou plexus chorioideus mozku). U řady primitivních čelistnaticů vybíhá tato pleteň do podoby saccus vasculosus, který je však postupně v evoluci obratlovců redukován, a s tím se ztrácí i pleteň, která původně obě části hypofýzy dělila. Tuto původní pleteň však nelze zaměňovat se zvláštním **vrátnicovým oběhem adenohipofýzy**. Některé arterie tohoto systému v prostoru před infundibulem procházejí bází diencephala, kde tvoří primární plexus a spolu se svazky axonů neurosekretorických buněk supraoptických jader podmiňují elevaci, která se vychlipuje z ventrální stěny mozku těsně před adenohipofýzou. Předpokládá se, že se zde do krve uvolňují neurotransmittery, které jsou pak krví odváděny k sekretorickým buňkám adenohipofýzy.

Evolučním předchůdcem hypofýzy je patrně tzv. **neurální žláza** dospělých pláštěnců, která komunikuje s dorzální stranou hltanového úseku trávicí trubice a leží poblíž jednoduchého nervového ganglia.

Žlázy s vnitřní sekrecí vznikají u obratlovců rovněž ze stěn váčků, které se vychlipují ve stěně embryonálního hltanu a které se později spojí s obdobnými invaginacemi z vnější strany, aby daly vznik žaberním štěrbinám (srv. obr. 200, 202). Avšak u suchozemských tetrapodů se žaberní štěrbiny na povrch těla neprolamují a ze stěn zmíněných váčků se odškrcením vytvářejí orgány, které s dýcháním nemají nic společného. Mezi jiným to jsou tzv. **příštitné žlázy (glandulae parathyreoideae)**, které vznikají ze třetího a čtvrtého žaberního váčku za čelistmi (tedy ve skutečnosti v oblasti 6. a 7. hlavové metamery; srv. obr. 35) u savců, u primitivních amniot je o jeden pár (rostrálním směrem) víc. Jejich hormonální produkty nemají nic společného se štítnou žlázou; název vznikl podle toho, že u člověka se obě příštitné žlázy ke štítné žláze ze stran těsně přimykají. Je logické, že u obratlovců dýchajících žabrami příštitné žlázy vyvinuty nejsou; tzv. Stanniova tělíska u ryb jsou derivátem nephrotomů přední části hlavového mesodermu a nemají endokrinní funkci. Možnou endokrinní funkci u vodních čelistnaticů a obojživelníků mohou mít tzv. **ultimobranchiální tělíska**, která vznikají ze stěn poslední žaberní štěrbiny způsobem, který se velmi podobá vzniku

příštitné
žlázy



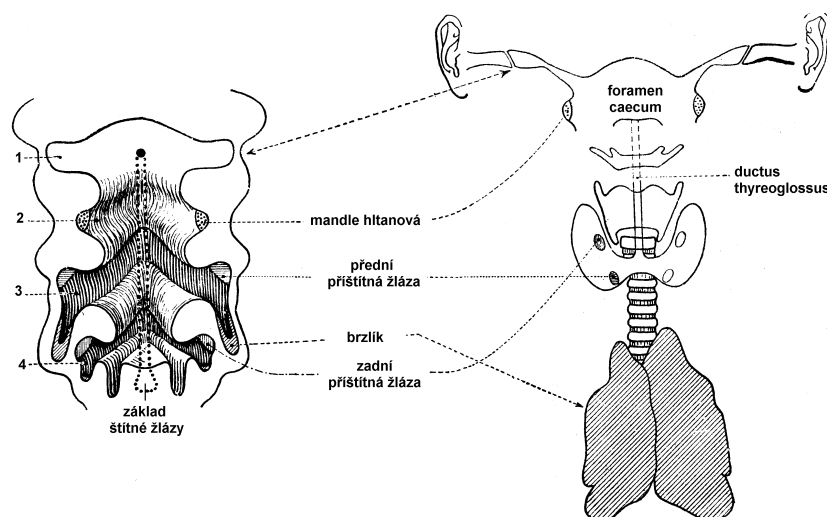
Obr. 341 Schematické znázornění vývoje orgánů vznikajících ze stěn výchlipek na levé části hltanu (dutina hltanu je vytečkována). A - Chondrichthyes, B - Osteichthyes, C - Caudata, D - Anura, E - Lepidosauria, F - Aves, G - Carnivora, H - Insectivora. Zkratky: pt - příštitné žlázy, th - brzlík. Římské číslice označují pořadí žaberních oblouků za čelistmi. Pro orientaci zakreslena rovněž štítná žláza. Podle Maurera, z Grodzinského a kol. (1976).

ho se štítnou žlázou; název vznikl podle toho, že u člověka se obě příštitné žlázy ke štítné žláze ze stran těsně přimykají. Je logické, že u obratlovců dýchajících žabrami příštitné žlázy vyvinuty nejsou; tzv. Stanniova tělíska u ryb jsou derivátem nephrotomů přední části hlavového mesodermu a nemají endokrinní funkci. Možnou endokrinní funkci u vodních čelistnaticů a obojživelníků mohou mít tzv. **ultimobranchiální tělíska**, která vznikají ze stěn poslední žaberní štěrbiny způsobem, který se velmi podobá vzniku příštitných žláz. Produkují kalcitonin, který snižuje hladinu vápníku v krvi a podporuje jeho ukládání do kostí (bližší ve fyziologii).

štítná
žláza

Velmi podobným způsobem se ze stěny hltanu zakládá **štítná žláza (glandula thyroidea)**, na rozdíl od předchozích se však vyskytuje u všech obratlovců (včetně vodních) a vzniká jako nepárová výchlíпка z ventrální stěny hltanu. Následně se váček od hltanu odškrcuje a uzavírá; u vodních čelistnatců zůstává v úrovni hltanu, u suchozemských tetrapodů poněkud migruje dozadu, takže je nakonec umístěn ventrálně od průdušek. Žláza se skládá z početných váčků (folikulů), které jsou navzájem spojeny řídkým vazivem. Váčky jsou vyplněny koloidní tekutinou do níž se z epithelu v jeho stěnách vylučuje hormon thyroxin a trijodthyronin.

Evolučním předchůdcem štítné žlázy jsou obrvené rýhy na stěnách hltanu u pláštěnců a kopinatců, zvané endostyl (viz str. 109). Je to orgán sloužící k separaci potravních částic z proudu vody směřujícího k žaberním šterbinám a k následnému transportu do dalších úseků trávicí trubice. Pro usnadnění této funkce produkuje obrvený epithel hypobranchiální rýhy endostylu sekret, který potravní částice slepuje. Obsahuje rovněž jód a i když se chemické složení tohoto produktu od hormonů štítné žlázy liší, není pochyb o tom, že



Obr. 342 Ontogenetický vývoj štítné žlázy a dalších orgánů vznikajících z epithelu žaberních výchlípek u člověka. Vlevo horizontální řez hltanem embrya, vpravo situace u dospělého člověka. Číslice označují pořadí žaberních šterbin za čelistmi (první je spiraculum, které se v definitivním stavu mění u suchozemských tetrapodů na dutinu středního ucha a Eustachovu trubici). Podle Cunninghama, z Borovanského a kol. (1976).

oba orgány jsou homologické. Tento názor podporuje skutečnost, že u larev kruhouústých je hypobranchiální rýha utvářena podobně jako u kopinatců (viz obr. 188 vlevo nahoře), u dospělých se však v zadní části prohlubuje a vytváří váček, který značně prominuje z ventrální stěny hltanu. Na podporu homologie mezi endostylem a štítnou žlázou se uvádí rovněž skutečnost, že v klinické praxi je možné podávat hormony štítné žlázy ústně, zatímco hormony ostatních endokrinních žláz jsou v takovém případě rozkládány žaludečními šťávami.

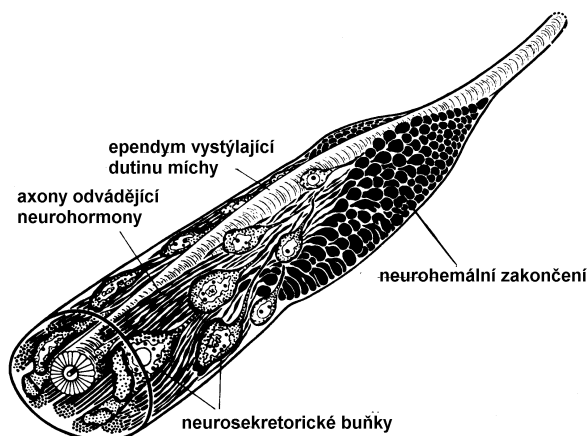
Důležitou žlázou s vnitřní sekrecí je **slinivka břišní (pancreas)**, která je sice žlázou trávicího traktu (viz str. 112), ale obsahuje rovněž ostrůvky tkáně produkující hormon insulin. Tyto ostrůvky endokrinní tkáně se nazývají **Langerhansovy ostrůvky** a staly se součástí pankreatu až sekundárně, neboť u kruhouústých se endokrinní buňky pankreatu ještě vyskytují přímo ve stěně trávicí trubice a u některých vodních čelistnatců tvoří dokonce zvláštní orgán, který je ještě zcela od slinivky břišní oddělen.

Na kranální pól ledvin nasedají tzv. **nadledviny (glandulae suprarenales)**. Tato endokrinní žláza je složena z kůry a dřeň, odlišujících se vývojově, funkčně i histologickou stavbou. Kůra se vyvíjí z coelomového epithelu a je tedy mesodermálního původu. Naproti tomu dřeň vzniká z buněk neurální lišty a její histogeneze úzce souvisí s vývojem autonomních ganglií. Podobně jako v případě Langerhansových ostrůvků jsou u primitivních obratlovců (např. žraloků) tyto části ještě zcela odděleny. U Osteichthyes kůra zcela chybí. V primitivním stavu byly tkáně nadledvin uspořádány ještě segmentárně (což nepochybně souvisí se způsobem zakládání ledviny), teprve u amniot došlo ke kumulaci při kranálním konci ledvin. Obě části mají endokrinní funkci – kůra (cortex) produkuje kortikoidy (název naznačuje jejich původ), které umožňují organismu vyrovnávat se s dlouhodobým stresem, dřeň (medulla) produkuje adrenalin a noradrenalin, které se uvolňují v relativně velkých množstvích a mobilizují tělo ke krátkodobým reakcím.

Langer-
hansovy
ostrůvky

nadledviny

urofýza



pohlavní žlázy

Obr. 343 Zadní úsek míchy úhoře se zesílením tvořeným neurosekretorickými buňkami a jejich vývody, které v souhrnu tvoří urofýzu. Povrch míchy je znázorněn jakoby byl průhledný. Podle Enamiho, z Romera a Parsonse (1977).

U ryb (zvláště skupiny Teleostei) se vyvinul zvláštní orgán s vnitřní sekrecí při ocasní části míchy, tzv. **urofýza**. Je strukturální i funkční obdobou neurohypofýzy. V míše jsou totiž neurosekretorické buňky, jejichž axony vytvářejí při jejím ventrálním povrchu shluky váčkovitých neurohemálních orgánů. Soubor těchto váčků lze rozlišit pouhým okem jako mírné zduření míchy. Předpokládá se, že produkt těchto neurosekretorických buněk reguluje koncentraci solí v krvi.

Pohlavní žlázy jsou rovněž důležitými žlázami s vnitřní sekrecí, které kromě tvorby pohlavních buněk produkují také pohlavní hormony. Tyto hormony stimulují nejen vývoj pohlavních orgánů, ale také všech druhotných pohlavních znaků, včetně takových jako je

např. peří či srst. Kromě toho samičí pohlavní hormon savců relaxin také např. uvolňuje tkáň symfýzy obou stydkých kostí, čímž se usnadňuje kladení mláďat. Endokrinní buňky pohlavních žláz však nevytvářejí žádné dobře definovatelné části; jsou většinou rozmístěny jednotlivě. V případě samčích gonád se označují jako **vmezeřené**, resp. **intersticiální (Leydigovy) buňky**. Některé z nich se kumulují při povrchu semenotvorných kanálek a nazývají se **Sertoliho buňky**. Obdobné intersticiální buňky vaječníků se u savců soustřeďují poblíž stěny Graafových folikulů a nazývají se **luteinové (resp. folikulární) buňky**; společně tvoří žluté tělísko (**corpus luteum**), které produkuje progesteron, připravující epithel dělohy pro implantaci vajíčka. Žluté tělísko se však vytváří již u primitivních čelistnanců, např. žraloků či ryb, kde jeho produkt ještě nemá zmíněnou funkci. Intersticiální buňky obecně vznikají z mesodermálního epithelu na povrchu gonád.

neuro-epifýza

Speciální hormon melatonin je produkován **neuroepifýzou** (viz str. 180), a to zvláštními buňkami zvanými **pinealocyty**. Ovlivňuje barvoměnu.

Při povrchu tubulů nefronů se kumulují buňky, které produkují enzym (tedy nikoliv hormon) renin, který vyvolává chemické změny v bílkovinách krve.