

Veterinární univerzita Brno  
Fakulta veterinárního lékařství  
Ústav anatomie, histologie a embryologie



# ANATOMIE PAPOUŠKŮ

MVC. Karolína Mauermannová  
MVC. Adam Labuť  
MVC. Zuzana Plecháčová  
MVDr. Martin Pyszko, Ph.D.



BRNO 2024



**Veterinární univerzita Brno**  
**Fakulta veterinárního lékařství**  
**Ústav anatomie, histologie a embryologie**

# **ANATOMIE PAPOUŠKŮ**



**MVC. Karolína Mauermannová**

**MVC. Adam Labuť**

**MVC. Zuzana Plecháčová**

**MVDr. Martin Pyszko, Ph.D.**

**BRNO 2024**

## **Poděkování**

Nejdříve bychom chtěli poděkovat vedení naší univerzity a fakulty za to, že nám umožnilo vypracovat předkládaný výukový materiál v rámci Interní Vzdělávací Agentury (IVA VETUNI). Mnoho díky patří také prof. MVDr. Františku Tichému, CSc., přednostovi Ústavu anatomie, histologie a embryologie, za materiální pomoc a poskytnutí prostor k provedení praktické části našeho projektu. Dále bychom chtěli moc poděkovat MVDr. Grymové za poskytnutí kadáverů na pitvy. Velký dík patří také MVDr. Petřikové, MVDr. Mačínové a techničce Elišce Konečné z kliniky chorob ptáků, plazů a drobných savců za poskytnutí kadáverů a půjčení lebky ary hyacintového. V neposlední řadě děkujeme i Filipovi Čížkovi za propůjčení lebky kakadu inka.

## OBSAH

1. Úvod .....	4
2. Zevní popis .....	5
3. Pohybový systém ( <i>apparatus locomotorius</i> ) .....	7
3.1. Kosterní soustava ( <i>systema skeletale</i> ) .....	7
3.2. Soustava svalová ( <i>systema musculorum</i> ) .....	19
4. Dutina tělní .....	29
5. Kardiovaskulární soustava ( <i>systema cardiovasculare</i> ) .....	30
6. Mízní systém ( <i>systema lymphaticum</i> ) .....	39
7. Dýchací systém ( <i>apparatus respiratorius</i> ) .....	41
8. Trávicí systém ( <i>apparatus digestorius</i> ) .....	47
9. Močový systém ( <i>apparatus uropoeticus</i> ) .....	51
10. Pohlavní systém ( <i>systema genitale</i> ) .....	53
10.1. Samičí pohlavní systém ( <i>organa genitalia femininia</i> ) .....	53
10.2. Samčí pohlavní systém ( <i>organa genitalia masculina</i> ) .....	54
11. Endokrinní systém ( <i>glandulae endocrinae</i> ) .....	56
12. Nervový systém ( <i>systema nervosum</i> ) .....	58
12.1. Centrální nervový systém .....	58
12.2. Periferní nervový systém .....	63
13. Smysly .....	69
14. Kožní soustava ( <i>integumentum commune</i> ) .....	80
15. Seznam použité literatury .....	90

## 1. Úvod

Řád *Psittaciformes* zahrnuje přibližně 400 určených druhů papoušků, z nichž 15 již vyhynulo. Jedná se o velmi rozmanitý řád, který nejen že hýří všemi barvami, ale jednotlivé druhy se často liší velikostí, druhem přijímané potravy, ekologickou nikou a životní strategií. Nejmenší papoušek, papoušínek žlutolící (*Micropsitta pusio*), měří okolo 9 cm a váží sotva 15 g. Naopak největším papouškem je ara hyacintový (*Anodorhynchus hyacinthinus*) s délkou až 1 m a nejtěžším je nelétavý kakapo sovi (*Strigops habroptila*) vážící téměř 4 kg. Co se týče potravy tak většina papoušků je herbivorní a dle preferované potravy se dělí do 4 skupin. Těmi jsou *granivora* (živíci se semeny rostlin), *nektarivora* (živíci se nektarem a pylem), *frugivora* (živíci se dužinou plodů) a *folivora* (živíci se listy). Někteří jako například nestor kea (*Nestor notabilis*) nebo kakariki antipodský (*Cyanoramphus unicolor*) jsou řazeni mezi všežravce (omnivora), neboť nepohrdnou ani masitou stravou. Kromě Antarktidy osidlují papoušci všechny kontinenty a najdeme je téměř ve všech nadmořských výškách. Když dojde na páření, malí papoušci jako např. andulky (*Melopsittacus undulatus*) netvoří trvalé páry na více hnízdních sezón. Na druhou stranu velcí papoušci často tvoří páry na celý život. Je to nejspíš dáno délkou života, která je u malých papoušků kratší. Je tak pravděpodobnější, že příští hnízdní sezónu už jeden z partnerů nebude na živu.

## 2. Zevní popis

Stejně jako u ostatních zástupců třídy *Aves* se i u papoušků popisují tyto části těla: hlava (*caput*), krk (*collum*), tělo (*truncus*), ocas (*cauda*) a končetiny (*membra*). Na hlavě popisujeme rostrálně uloženou tvář (*facies*) a kaudálně mozkovnu (*cranium*). Kostním podkladem je lebka. Nejvýraznějším znakem na hlavě je zobák. Zobák (*rostrum*) se skládá z horního (*rostrum maxillare*) a dolního zobáku (*rostrum mandibulare*). Obě části jsou kryty pevným epidermálním derivátem zvaným *rhamphotheca*. Na horním zobáku se nazývá *rhinotheca* a na dolním zobáku *gnathotheca*. Z ventrální strany dolního zobáku v mediální rovině se nachází *gonys*. Funkčně se dá přirovnat ke kýlu lodi. Do oblasti mezi rameny mandibuly už *gnathotheca* nezasahuje a rozprostírají se zde měkké tkáně. *Rhinotheca* je tvarována do hřebene vedoucího středem v rostrokaudálním směru. Tento hřeben se nazývá *culmen*. Volné okraje zobáku (*tomium maxillare et mandibulare*) a kaudálně navazující ústní koutky (*angulus oris*) ohraničují vstup do dutiny zobákové. Okolo ústních koutků se nachází kůže, která se nazývá *rictus*.

Krk papoušků není zevně ohraničitelný, protože je kryt peřím. Je velmi flexibilní a pohyblivý, což jim umožňuje starat se o peří i na těch nejvzdálenějších místech. Trup lze rozdělit na tři části: hrud' (*thorax*), břicho (*abdomen*) a pánev (*pelvis*). *Thorax* je vymezen hrudní kostí, žebry a hrudní páteří. Pánev a břicho od sebe zevně nerozděluje žádná zjevná hranice, protože kostěný podklad pánve je z ventrální strany neuzavřený. V dorsoventrálním směru popisujeme hřbet (*dorsum*) a boky (*latus*). Na kaudoventrálním konci trupu se nachází vstup do kloaky (*ventus*).

Ocas je zcela skryt v peří, ale je lehce ohraničitelný pomocí rýdovacích per, která z něj vyrůstají. Rýdovací pera slouží k manévrování a bez nich nejsou ptáci schopni letu. Rýdovací pera jsou vždy párová a osově souměrná podle mediálně uloženého páru nejdelších per.

Hrudní končetina je přetvořena v křídlo (*ala*). Díky této vývojové „výhodě“ jsou schopni letu. Nicméně její stavební části se neliší od savců. V ose od trupu ke špičce křídla popisujeme pletenec hrudní končetiny (*cingulum membri thoracici*), paži (*brachium*), předloktí (*antebrachium*) a ruku (*manus*). Prsty jsou vyvinuty tři a to *digitus* I (*alularis*), II (*major*), III (*minor*).

Pánevní končetina se skládá z pletence (*cingulum*), stehna (*femur*), bérce (*crus*) a nohy (*pes*). Prsty jsou vyvinuty čtyři. Její funkcí je především chůze, hřadování a šplhání (často s pomocí zobáku). U papoušků je velmi významnou funkcí přidržování potravy anebo podávání si potravy do zobáku. Tuto schopnost jim propůjčuje pro ně typické zygodaktylní postavení prstů (obr. 1). To se vyznačuje dvěma prsty směřujícími dozadu (*digitus* I. a IV.) a dvěma dopředu (*digitus* II. a III.). Takto uzpůsobená noha jim umožňuje uchopovat všemožné předměty, jako kdyby vlastnili opravdové „ruce“.



Obr. 1: Kakadu palmový (*Probosciger aterrimus*). Zygodaktylní noha, *aspectus lateralis* (nahore) *et aspectus plantaris* (dole).

### 3. Pohybový systém (*apparatus locomotorius*)

#### 3.1. Kosterní soustava (*systema skeletale*)

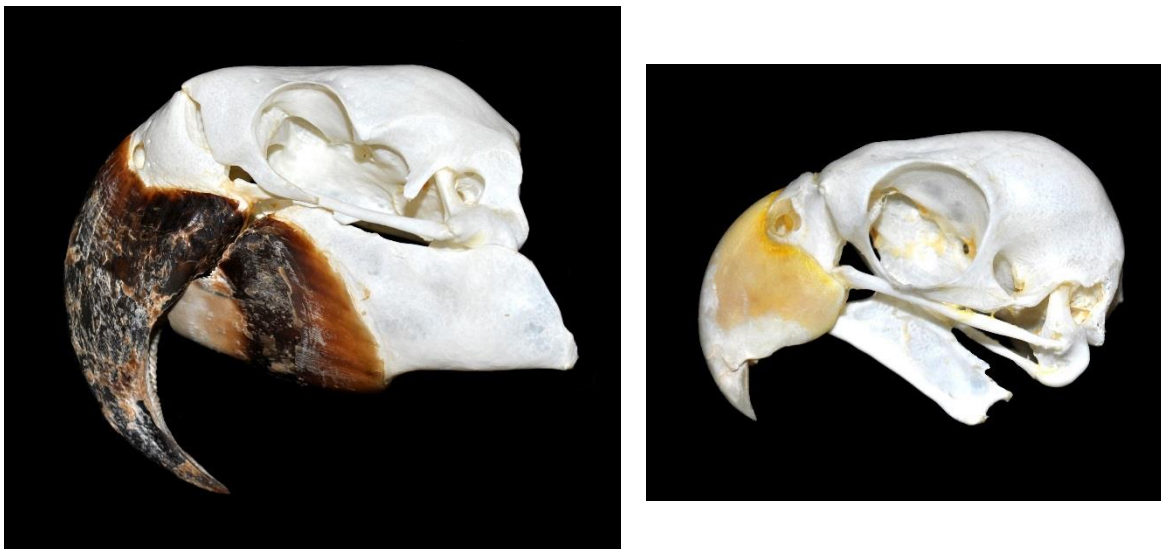
Kosterní soustava papoušků je složena z kostí a jejich spojů a je přizpůsobena specifickému pohybu - letu. Aby se tělo dokázalo vznést ze země do vzduchu, musí být kostra ptáků lehčí a často specificky modifikována. Příkladem jsou četné synostózy, které eliminují pohyblivost jednotlivých kostí a tím zvyšují stabilitu celé kostry. Jde například o pevně srostlé obratle v oblasti od posledních hrudních až po první ocasní obratle (*synsacrum*), které zajišťují pevný základ pro připojení mnoha silných svalů. Kosti ptáků jsou většinou duté, propojené pomocí vzdušných vaků s dýchacím systémem. Povrch kostí je pevný a tvoří hladkou kompaktní strukturu. Uvnitř však nalezneme trámce (*trabekuly*), které tvoří tzv. mřížku, jež zajišťuje pevnost kosti při minimálním množství materiálu. Kosti jsou díky těmto trámcům odolné zatížení a zároveň odlehčené pro let. Na rozdíl od savců se u papoušků nachází kostní dřevina jen v některých kostech těla a to těch, které nejsou pneumatizované (např. *tibiotarsus*). Z anatomického hlediska je kostra papoušků členěna stejně jako u jiných obratlovců na kostru osovou a přívěsnou.

**Axiální skelet** neboli skelet osový, představuje kostěnou osu těla, která poskytuje oporu celému organismu a tvoří pevný základ pro uchycení hrudních i pánevních končetin. Tento skelet zahrnuje lebku (*cranium*), páteř (*columna vertebralis*), žebra (*costae*) a hrudní kost (*sternum*).

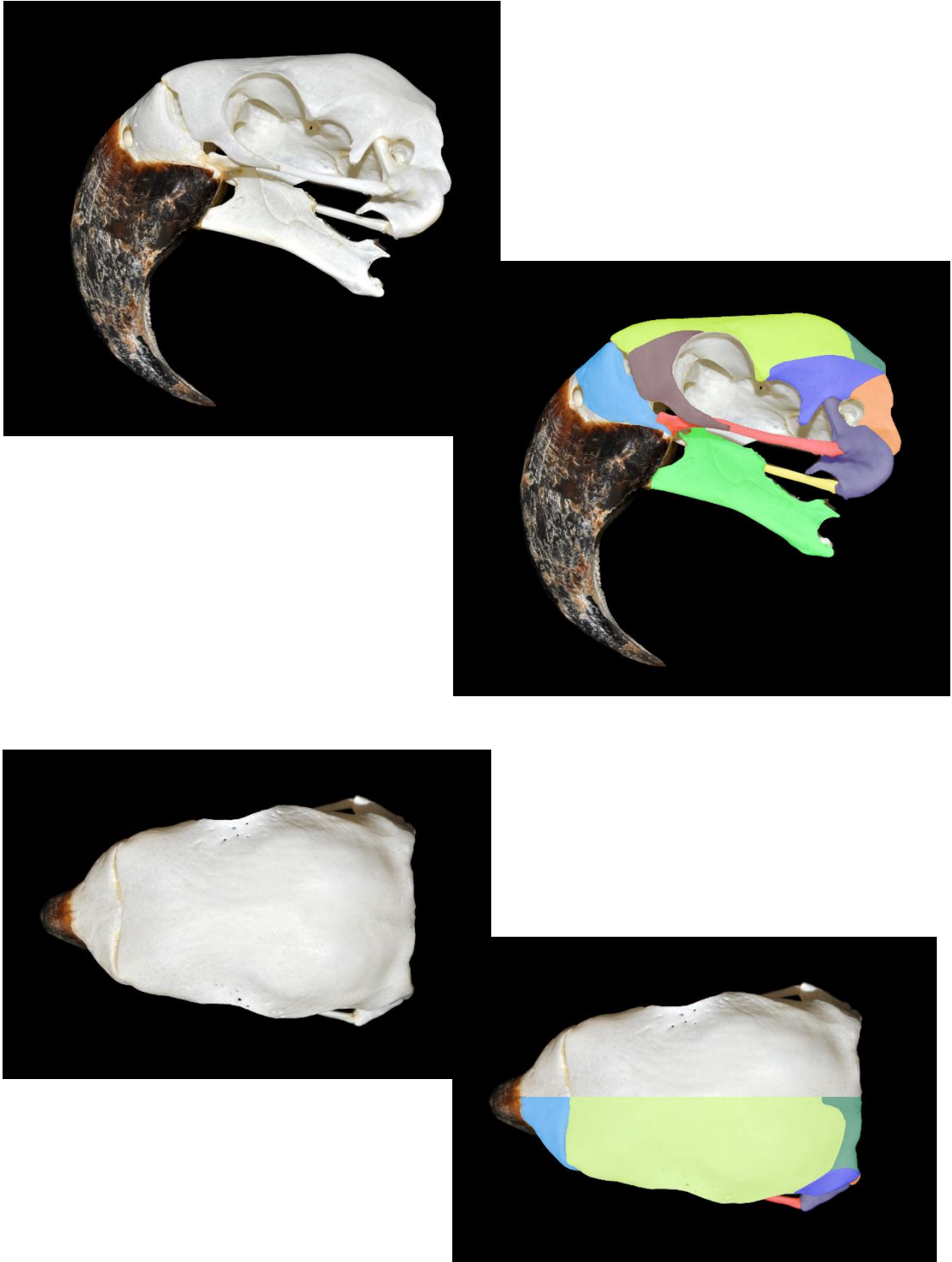
**Lebka** (*cranium*) je soubor plochých kostí chondrogenního a desmogenního původu, které se pevně spojují pomocí osifikovaných lebečních švů, díky čemuž jsou jejich hranice v pozdějším věku jen těžko viditelné (obr. 2). Kosti lebeční ohraničují několik dutin a lze je rozdělit do dvou hlavních skupin. Mozková část (*neurocranium*) vymezuje dutinu lebeční (*cavum cranii*) a obličejová část (*splanchnocranium*) vymezuje dutinu nosní a ústní. Papoušci mají monokondylní lebku, což znamená, že se k prvnímu krčnímu obratli připojuje jediný kloubní hrbol (*condylus occipitalis*). Toto kloubní spojení tak umožňuje zvýšenou rotaci a flexi hlavy.



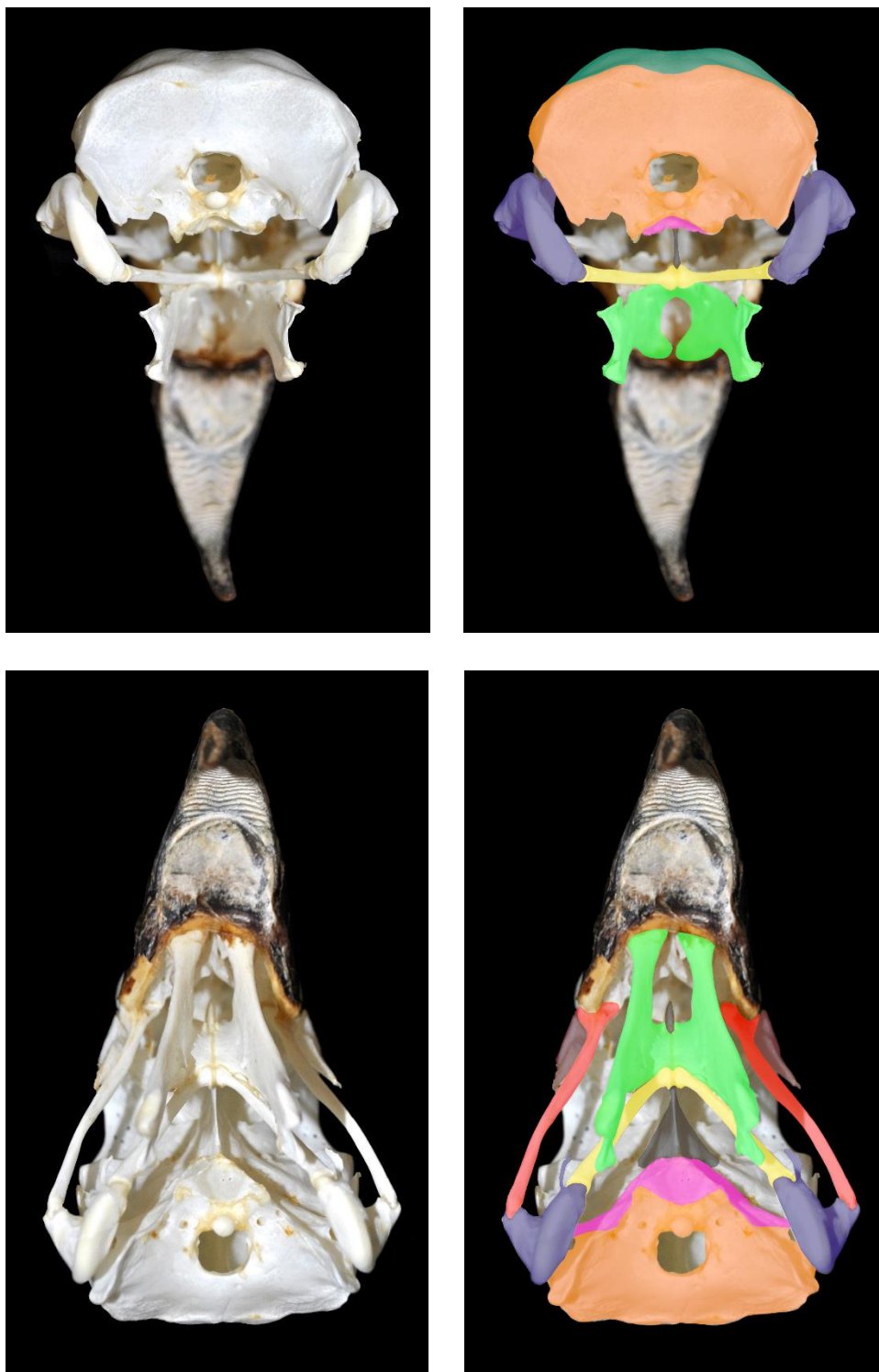
**Neurocranium** lze rozdělit na kosti báze lebeční a kosti klenby, které společně vymezují lebeční dutinu pro mozek (obr. 3 a 4). **Kosti báze lebeční** tvoří ventrální oddíl neurokrania, který je klíčový pro spojení lebky s páteří. V kaudo-rostrálním směru je tvořena následujícími kostmi: *os occipitale* (kost týlní), *os sphenoidale* (kost klínová) a *os ethmoidale* (kost čichová). *Os occipitale* je složena ze tří podčástí, kterými jsou *os basioccipitale*, *os exoccipitale* a *os supraoccipitale*. Ty tvoří zadní část lebeční báze a společně vymezují velký týlní otvor (*foramen magnum*), kterým přechází prodloužená mícha v míchu páteřní. Kosti klínové se dělí na *os basisphenoidale*, *os parasphenoidale* a *os orbitosphenoidale* a společně tvoří přední část lebeční báze. Najdeme zde i výběžek, který se podílí na připojení k čelisti (*processus basipterygoideus*). *Os ethmoidale* je složená z *os ectethmoidale* a *os mesethmoidale*, nachází se v přední části báze lebky mezi očnicemi a tvoří přepážku nosní dutiny. **Kosti klenby** kryjí dorzálně a laterálně lebeční dutinu a v kaudo-rostrálním směru je představují tyto kosti: *os parietale* (kost temenní), *os squamosum* (část spánkové kosti), *ossa otica* (kosti ušní), která se dělí na *os prooticum*, *opistoticum*, *et epioticum* a poslední je *os frontale* (kost čelní).



Obr. 2: Ara hyacintový (*Anodorhynchus hyacinthinus*) vlevo a kakadu inka (*Cacatua leadbeateri*) vpavo. Laterální pohled na lebku s viditelnými rozdíly v utváření orbity.



Obr. 3: Ara hyacintový (*Anodorhynchus hyacinthinus*), lebka s vyznačením lebečních kostí. *Aspectus lateralis* (nahore) a *aspectus dorsalis* (dole).



Obr. 4: Ara hyacintový (*Anodorhynchus hyacinthinus*), lebka s vyznačením lebečních kostí. *Aspectus caudalis* (nahore) a *aspectus ventralis* (dole).

**Splanchnocranium** je část lebky zahrnující kosti horního a dolního zobáku (*rostrum*), kosti patra a čelistního aparátu. Tato obličejová část tvoří především oporu pro tvář (*facies*) a chrání orgány dutiny nosní i zobákové. Kosti horního zobáku představují *os premaxillare*, *os maxillare* (horní čelist) a *os nasale* (kost nosní). Premaxilla je rostrální, hákovitě tvarovaná část zobáku, která tvoří jeho většinu. Na rozdíl od jiných druhů ptáků se papoušci odlišují pohyblivostí horního zobáku pomocí prokinetického kloubního mechanismu.

Prokinetický kloub mezi čelní kostí (*os frontale*) a horní čelistí (*os maxillare*) umožňuje pohyb horního zobáku (*maxilly*) nezávisle na lebce. Maxilla je postranní část horního zobáku, která propojuje premaxillu s ostatními obličejovými kostmi. Os nasale je úzká kost při kořeni zobáku a poskytuje jeho oporu. Dolní zobák je tvořen deriváty Meckelovy chrupavky, ze kterých vzniká *os dentale*, *os supraangulare seu surangulare*, *os angulare*, *os prearticulare* a *os articulare*. Patro tvoří strop dutiny ústní, a odděluje ji tak od dutiny nosní. Skládá se z kosti radličné (*vomer*) a kosti patrové (*os palatinum*).

Čelistní kloubní aparát zahrnuje několik kostí a kloubů, které společně tvoří pohyblivé spojení mezi lebkou a dolní čelistí. Kosti, které tvoří tento aparát, jsou *os pterygoideum*, *os jugale*, *os quadratojugale* a primárně *os quadratum* (kost čtvercová). Os quadratum má dvojistou kloubní plochu – jedna se kloubně spojuje s lebkou (s tzv. *os squamosum* či spánkovou oblastí), druhá s dolní čelistí. Kloubí se také s *os jugale* a *os pterygoideum*.

**Jazykový aparát** (*aparratus hyobranchialis*) je soubor drobných kůstek, které slouží jako opora pro jazyk a zajišťují jeho pohyblivost. Jazykový aparát se skládá z několika kostí a chrupavčitých částí – *os entoglossum* (u papoušků zesílená), *os basibranchiale rostrale et caudale*, *os ceratobranchiale*, *os epibranchiale*.

**Páteř** (*columna vertebralis*) poskytuje oporu tělu, umožňuje pohyb a chrání důležité struktury, jako je například páteřní mícha nebo ledviny. U papoušků je navíc páteř přizpůsobena jejich životnímu stylu, a to především pro pohyb při letu. Páteř se skládá z jednotlivých obratlů (*vertebrae*), které jsou navzájem propojeny typickým synoviálním kloubním spojením. Na rozdíl od savců mezi těly sousedících obratlů nenajdeme meziobratlové ploténky. Další typickou vlastností páteře u papoušků jsou četné vertebrální srůsty, které tak dodávají tělu větší stabilitu a efektivitu pohybu. Páteř je rozdělena do několika hlavních částí, přičemž každá z nich plní specifické funkce: krční (cervikální), hrudní (thorakální), bederní (lumbální), křížová (sakrální) a ocasní (kaudální).

Základní jednotka páteře – **obratel** se skládá z několika klíčových částí, které společně tvoří pevnou a funkční strukturu. Tělo obratle (*corpus vertebrae*) se nachází ventrálně a je hlavní částí, která slouží jako základna pro další struktury. U papoušků je běžně tělo obratle lehčí a menší než u savců, důvodem je redukce hmotnosti. Obratlový oblouk (*arcus vertebrae*) se nachází na dorsální straně obratle, spojuje se s tělem obratle, a spolu tak tvoří obratlový otvor (*foramen vertebrae*). Souhrnně pak celá řada obratlových otvorů vytváří míšní kanál (*canalis vertebralis*), ve kterém je umístěna mícha, její obaly (míšní pleny) a vnitřní vertebrální žilní sinus.

Posledními strukturami jsou obratlové výběžky, které směřují do různých směrů. Příčné výběžky (*processus transversi*) vycházejí z obou laterálních stran obratle a poskytují plochu pro připojení svalů a vazů. V hrudní části jsou důležité pro připojení žeber a na svém laterálním konci nesou kloubní plochu (*fovea costalis transversalis*). Trnový výběžek (*processus spinosus*) je výběžek směřující dorzálně a je nejvýraznější u obratlů thorakálních. Tento výběžek slouží jako úpon pro vazy a svaly, které především stabilizují páteř a napomáhají pohybu. Kloubní výběžky (*processus articulares*) najdeme na jednom obratli čtyři, z nichž dva jsou přední (*processus articulares craniales*) a dva zadní (*processus articulares caudales*) a spojují sousedící obratle navzájem k sobě. V oblastech, kde je páteř více pohyblivá (např. krční oblast), jsou kloubní výběžky lépe vyvinuty a umožňují širší rozsah pohybu. V méně pohyblivých částech (např. hrudní nebo sakrální oblast) jsou tyto výběžky více srostlé, aby poskytovaly stabilitu.

**Pars cervicalis** je u papoušků dlouhá a pružná, tvořena 13 až 14 krčními obratli. Díky většímu počtu obratlů a jejich kloubnímu spojení mohou papoušci otáčet hlavou až o 180 stupňů na obě strany, což jim umožňuje široké zorné pole a vysokou obratnost. Krční obratle jsou relativně malé, lehké a všechny mají dlouhé *processus costarii*. První a druhý krční obratel (*atlas* a *axis*) je u papoušků apneumatický a na rozdíl od savců se mezi nimi navíc nachází zygapofyzeální (facetový) kloub. Na poslední 1–2 obratle se napojují pomocí kloubního spojení tzv. krční žebra (*costae cervicales*).

**Pars thoracica** je tvořena 5-8 obratli hrudními. Tato část páteře je mnohem méně pohyblivá než část krční. U papoušků totiž dochází k fúzi některých hrudních obratlů. Tímto srůstem vzniká i tzv. zádová kost (*notarium*), kterou tvoří 2 až 5 obratlů hrudních a poslední obratel krční. Na notáriu rozlišujeme obratlový kanál (*canalis notarii*) a hřeben tvořený ankylozovanými výběžky páteře (*crista spinosa notarii*). Hrudní obratle jsou kloubně spojeny s pravými (vertebrálními) žebry, které tvoří hrudní koš.

Další část páteře je tvořena srostlými obratli, které spolu tvoří strukturu nazývanou **synsacrum** (*os lumbosacrale*). Synsacrum je pevný kostěný útvar poskytující podporu pro pánev a zadní končetiny. Je tvořen posledním obratlem hrudním, všemi obratli bederními, křížovými a prvními (kraniálními) obratli ocasními. Dohromady je synsacrum papoušků tvořeno asi 10 až 23 obratli (dle druhu). Na každé straně synostózováno s kostmi pánve a na dorsální straně ční hřeben tvořený ankylozovanými trnovými výběžky synsacrálních obratlů.

**Pars caudalis** se nachází v oblasti za synsacrem a je tvořena 5 až 8 volnými ocasními obratli. Nejkaudálněji navazuje na obratle kůstka označovaná jako pygostylus. Pygostylus je vertikálně postavená plochá kost, kterou tvoří několik posledních srostlých ocasních obratlů. Srostlá těla obratlů tvoří bázi pygostylu (*basis pygostyli*), trnové výběžky a oblouky tvoří *lamina pygostyli* a u některých druhů papoušků můžeme navíc najít rudimentální příčné výběžky. Na kaudálním konci pygostylu se nachází silný příčný disk (*discus pygostyli*), který slouží jako rozšířená oblast úponu pro mimořádně dobře vyvinuté svaly, jejichž funkcí je deprese ocasu. Papoušci tak používají pygostylus na pomoc k ovládní dlouhého ocasu při manévrování (např. u *Ara ararauna*).

**Hrudní koš** (*thorax*) je tvořen dorzálně hrudními obratli, laterálně žebry a ventrálně hrudní kostí. **Žebra** (*costae*) jsou párové ploché kosti, které se dorzálně kloubí s hrudními obratli a ventrálně s hrudní kostí. Žebra ptáků jsou tvořena dvěma kostěnými oddíly a oproti savcům se u nich nevyvíjí *cartilago costae*. Každé žebro je rozděleno na vertebrální oddíl (*costa vertebralis*) nacházející se dorsálně a sternální oddíl (*costa sternalis*) nacházející se ventrálně. Tyto dva oddíly jsou navzájem spojeny sychondroticky, dorzální část se připojuje k obratlům a ventrální část ke kosti hrudní. Unikátní adaptací ptáků, včetně papoušků, jsou háčkovité výběžky (*processus uncinati*), které najdeme na kaudálním okraji *costa vertebralis*. Tyto výběžky fixují sousední žebra, čímž zvyšují pevnost a stabilitu hrudního koše.

**Hrudní kost** (*sternum*) je velká, pneumatizovaná plochá kost, tvořící základnu hrudního koše. Dělí se na část kraniální (*costosternum*), která slouží k připojení žeber a část kaudální (*xiphisternum*). Sternum papoušků je tvořeno mohutným hřebenem (*carina sterni*) a tělem (*corpus sterni*), ze kterého vybíhají četné trámce (*trabeculae sterni*). *Carina sterni* je vertikální kostěná deska připojená ke střední linii *corpus sterni*, která poskytuje velkou plochu pro připojení mohutných prsních svalů (*musculus pectoralis*). Čím větší je hřeben, tím větší mohou být svaly, a tím větší sílu mohou ptáci při letu vyvinout, proto je *carina* nadměrně vyvinutá právě u letců. Určitá pohyblivost je i přes pevnost hrudního koše stále možná, díky nepravým žebrům a chrupavkovým spojům, umožňujícím roztažení hrudníku během dýchání. Toto roztažení je důležité pro ventilaci plic a vzdušných vaků, které zvyšují efektivitu dýchacího procesu.

### 3.1.2. Apendikulární skelet (*skeleton appendiculare*)

Apendikulární skelet papoušků, vykazuje vysoce specializované adaptace, jež jsou evolučně přizpůsobeny k efektivnímu létání a arboriálnímu pohybu. Tento skelet „přivěšený“ k trupu je představován kostrou hrudní končetiny (*skeleton membri thoraci*) a kostrou pánevní končetiny (*skeleton membri pelvini*).

**Hrudní končetina** papoušků je k trupu poutána pomocí ramenního pletence (*cingulum membri thoracici*), který tvoří tři hlavní komponenty – lopatka (*scapula*), klíční kost (*clavicula*) a kost zobcová neboli krkavčí (*os coracoideum*).

**Lopatka** (*scapula*) papoušků nesplňuje obvyklý trojúhelníkový tvar, ale je výrazně podlouhlá a úzká. Krk (*collum scapulae*) a kraniální polovina těla lopatky (*corpus scapulae*) je obecně zaoblená v podobu válce, přičemž kaudální polovina lopatky je zploštělá, obvykle lopatkovitá, rovná či zakřivená. Nachází se podél dorzální strany hrudního koše a svalovinou je fixovaná k žebrům v rozsahu hrudních obratlů. Lopatka papoušků postrádá velký acromion, jaký nalézáme u savců, což je důsledek redukované potřeby svalového úponu v oblasti ramenního pletence při napojení k trupu. Kloubní plocha (*cavitas glenoidalis*) na distálním konci lopatky je menší a mělčí než u savců, ale i přesto dostatečně splňuje svoji funkci.

**Klíční kost** (*clavicula*) papoušků je párová kost, která se vzájemně spojuje ve středové linii těla, a vytvářejí tak pružnou, vidlicovitou strukturu označovanou jako *furcula*. Ta má tvar písmene „V“ nebo „Y“ v závislosti na vyvinutí speciálního ventrálního výběžku (tzv. *hypocleidum*).

**Zobcovitá kost** (*os coracoideum*), také známá jako kost krkavčí, je robustní, silně modifikovaná kost, která je u papoušků mnohem lépe vyvinutá a funkčně významnější než právě u savců, kde je tato kost redukována na malý lopatkový výběžek. Dorzální část kosti se společně s lopatkou a humerem podílí na tvorbě ramenního kloubu. Ventrální část krkavčí kosti se spojuje s kostí hrudní a tím zajišťuje pevné napojení ramenního pletence na tělo. V místě styku zobcové kosti s kostí klíční a lopatkou vzniká tzv. trioseální kanál (*canalis triosseus*). Tento kanál slouží jako průchod úponové šlachy jednoho z významných „létacích“ svalů (*m. supracoracoideus*).

**Kostra křídla** (*skeleton alae*), neboli skelet vlastní volné hrudní končetiny je v proximo-distálním směru představován kostí pažní (*humerus*), kostí vřetenní a loketní (*radius et ulna*), kostmi zápěstí (*ossa carpi*), kostmi záprstí (*carpometacarpus*) a kostmi prstů (*ossa digitorum manus*).



**Humerus** je proximální kost křídla, která utváří spojení mezi ramenem a předloktím. Je relativně krátká, robustní a upínají se na ni silné létací svaly, jako je *m. pectoralis* a *m. supracoracoideus*. Humerus je tvořen proximální hlavicí (*caput humeri*), která se kloubí s lopatkou a s os coracoideum, dále krčkem (*collum humeri*) a vlastním tělem (*corpus humeri*). Distální konec humeru je tvořen dvěma kondyly (*condylus medialis et lateralis humeri*), kterými se kloubně pojí s oběma kostmi předloktí – vřetenní kostí a kostí loketní. Na mediální ploše humeru v oblasti krčku se u papoušků nachází tzv. pneumatizační otvor (*foramen pneumaticum*), kterým proniká vzdušný vak (*saccus clavicularis*) dovnitř kosti, jenž vyplňuje kostní dutinu.

**Radius** je u papoušků dlouhá, téměř rovná kost, která je umístěna paralelně s ulnou. Caput radii artikuluje spolu s humerem v loketním kloubu, s ulnou se kloubí prostřednictvím *articulatio radioulnaris*. **Ulna** je oproti kosti vřetenní robustnější a lehce zakřivená kost, na kterou se připojují hlavní letky generující vztlak během letu. Na její dorsální straně je opatřena řadou malých výstupků (*papillae remigales*), na které se připojují šlachy primárních letek. Stejně jako u savců na ulně najdeme proximální výběžek (*olecranon*), který slouží jako úpon pro extensory předloktí.

**Kosti zápěstní** (*ossa carpi*) jsou u papoušků, stejně jako u ostatních ptáků, podstatně redukovány. Jsou tvořeny pouze dvěma kostmi – *os carpi radiale et os carpi ulnare*. Všechny ostatní kůstky (známé od jiných obratlovců) srůstají již během embryonálního vývoje spolu s kostmi záprstními a tvoří strukturu zvanou *carpometacarpus*. **Kosti záprstní** (*carpometacarpus*) představují *os metacarpale majus, minus et alulare* a jsou v podstatě synostoticky spojené. Tyto kostní srůsty zajišťují omezení pohyblivosti zápěstí i prstů, nicméně tato vlastnost je u ptáků žádoucí. Namísto jemných pohybů, jako u savců, ptáci potřebují pevnou a stabilní konstrukci pro efektivní pohyb křídla při letu.

**Kosti prstů** (*ossa digitorum manus*) tvoří pevný podklad pro prsty, které jsou u papoušků typicky vyvinuty jen tři – *digitus alulae, minor et major*. *Digitus alulae*, jinak známý také jako křídélkový prst, slouží jako plocha pro držení malé skupiny speciálních per představující „křídélko“ (*alula*). Je podstatně menší než ostatní dva prsty a pojí se ke *carpometacarpu*. *Digitus major* je nejdelší prst, který je tvořen dvěma prstními články a jeho funkce spočívá v podpoře letových per. Poslední prst, nazývaný *digitus minor* slouží především jako podpora okrajových per. *Digitus minor* je spolu s *digitus alulae* tvořen pouze jedním prstním článkem.

**Pánevní končetina** papoušků je k trupu poutána, stejně jako končetina hrudní, pomocí kostí pletence (*cingulum membri pelvini*). Pletenec je tvořen kostmi pánve, které se pevně poji se synsákrem, a tvoří tak velkou pevnou plotnu, která se tyčí nad orgány tělní a pánevní dutiny. Pánevní končetina papoušků obsahuje klouby umožňující velký rozsah pohybu. Kyčelní kloub (*articulatio coxae*) umožňuje rotaci a pohyblivost stehenní kosti, kolenní kloub (*articulatio genus*) umožňuje rychlé ohýbání a natahování nohy při šplhání a skákání, kloub mezi tibiotarsem a tarsometatarsem (*articulatio intertarsalis*) zajišťuje pružnost a pohyb celé dolní končetiny, klouby prstů (*articulationes digitorum pedis*) jsou vybaveny šlachami svalů s tzv. automatickým zamykacím mechanismem (viz. svalová soustava).

**Kosti pánve** (*ossa coxae*) dorzálně srůstají se synsákrem, a tvoří tak jeden celek souhrnně nazývaný jako pánev (*pelvis*). U ptáků, včetně papoušků, není pánev ventrálním směrem uzavřená, nevzniká tedy *symphysis pelvina*, což umožňuje kladení relativně velkých vajec. Pánev je typicky tvořena třemi párovými kostmi. Kost kyčelní (*os ilium*) je dlouhá a plochá kost, u ptáků specificky prodloužená pro její přípoj k páteři. Zde se pevně spojuje s obratli bederními a je zcela srostlá s obratli v oblasti sakrální. Ve svém průběhu je kost rozdělena jamkou kyčelního kloubu (*acetabulum*), která ji rozděluje na část preacetabulární (*pars preacetabularis ilii*) a část postacetabulární (*pars postacetabularis ilii*). Sedací kost (*os ischii*) vytváří za acetabulem trojúhelníkovitou výplň, která se nachází mezi kostí kyčelní a stydkou. V sedací kosti se nachází druhově specifický různě veliký sedací otvor (*foramen illioischadicum*). Stydká kost (*os pubis*) je nejmenší z pánevních kostí, je relativně úzká a dlouhá. Kaudálním směrem vytváří protáhlou kostní lištu, která s kostí sedací vytváří kraniálně ucpaný otvor (*foramen obturatum*) a kaudálně podlouhlý otvor (*fenestra ischiopubica*). Tyto kosti pánve vzájemně srůstají, a tvoří tak pravou a levou *os coxae*.

**Kostra volné pánevní končetiny** (*skeleton membri pelvini*) je představována kostí stehenní (*femur*), kostmi bérce (*tibiotarsus et fibula*) a kostmi nohy (*ossa pedis*). **Femur** je nejproximálnější kost pánevní končetiny a je asi dvakrát kratší než tibiotarsus. Proximální část femuru je zakončena kulovitou hlavicí (*caput femoris*), která je hladká, pokrytá kloubní chrupavkou a kloubně se spojuje s acetabulem, čímž tvoří kyčelní kloub. Nicméně na kyčelním kloubu se podílí i proximální trochanter femuru, čímž u papoušků vzniká speciální skloubení dvou kloubů uzavřených jedním kloubním pouzdem. Na hlavici navazuje krček (*collum femoris*) a mírně zakřivené rourovité tělo (*corpus femoris*). Distální konec kosti je zakončen dvěma kondyly (*condylus medialis a lateralis*), mediálním kondylem pro tibiotarsus a laterálním pro fibulu.

**Fibula** je u papoušků, stejně jako u jiných ptáků, rudimentální kostí, která probíhá paralelně s tibiotarsem a má jehlicovitý tvar. Hlavičí (*caput fibulae*) se připojuje ke kosti stehenní a tibiotarsu, tělo (*corpus fibulae*) je tenké a značně redukované. Zpravidla sahá pouze do proximální poloviny tibiotarsu a konec fibuly je volně zakončen ostrou špičkou.

**Tibiotarsus** vzniká spojením původní holenní kosti (*tibia*) s proximální řadou kostí zánártních (*tarsus*), což dělá z tibiotarsu velmi dlouhou a mohutnou kost. Proximální konec je tvořen dvěma kondylly (*condylus lateralis et medialis*), které se kloubí s femurem za vzniku kolenního kloubu (*articulatio genus*). Na kraniální straně najdeme výrazný kostní hřeben (*crista cnemialis cranialis*), který slouží jako místo úponu silných svalů. Distálně se nevyvíjí kloubní matice (*cochlea tibiae*) jako je tomu u jiných obratlovců, ale najdeme zde kondylus pokrytý mohutnou chrupavkou (*cartilago tibialis*). Samotný **tarsus** u papoušků nenajdeme. Již během embryonálního vývoje dochází ke srůstu hlezenních chrupavek s kostí holenní a kostmi nártu, podklad hlezna pak tvoří pouze jednoduchý intertarzální kloub (*articulatio intertarsalis*).

**Metatarsus** je představován samostatnou kostí *os metatarsale primum* a třemi kostmi navzájem srostlými – *os metatarsale secundum, tertium et quartum*, dohromady nazývanými jako *os canon*. Třetí kost je největší a umístěná centrálně, druhá a čtvrtá jsou menší a umístěny po stranách. *Os canon* navíc srůstá s distální řadou tarzálních kostí, čímž vzniká tzv. *tarsometatarsus*. Ten je relativně dlouhý, štíhlý a lehce zploštělý.

**Kostra prstů** (*ossa digitorum pedis*) na nohou papoušků (a ptáků obecně) je adaptována pro specifické potřeby pohybu a uchopování. Kostra každého prstu je tvořena články určitého počtu (*phalanges digitorum*), ty se označují jako *phalanx proximalis, intermedia et distalis*. Nicméně u prstu II-IV dochází ke zmnožení kostí právě v oblasti *phalanx intermedia*. U papoušků je navíc zřetelně vyvinuta **zygodaktylní** noha, což znamená, že dva prsty (první a čtvrtý) směřují dozadu a dva (druhý a třetí) dopředu. Tato konfigurace je pro ně klíčová při šplhání a manipulaci s větvemi či potravou. První prst, známý také jako palec (*hallux*), směřuje dozadu a je obvykle tvořen dvěma články. Druhý prst spolu se třetím směřuje dopředu a je tvořen třemi články. Tyto dva prsty společně pomáhají udržovat rovnováhu a stabilitu při chůzi. Třetí prst je z prstů obvykle nejdelší a je tvořen čtyřmi články. Čtvrtý prst směřuje dozadu, tvoří ho dohromady článků pět. Každý *phalanx* je spojen kloubním spojením, který je dobře vyvinut, a umožňuje tak pohyb prstů nahoru a dolů. Šlachy svalů, které ovládají pohyby prstů, procházejí přes klouby a umožňují silné sevření a manipulaci. Na distálním konci každého prstu je ke kosti ukotven ostrý zahnutý dráp.

### 3.2. Soustava svalová (*systema musculorum*)

Tento systém je aktivní složkou pohybového systému, který zahrnuje svaly a jejich pomocná ústrojí. Celkově je svalová soustava papoušků příkladem adaptace na jejich aktivní a často akrobatický životní styl, který zahrnuje let, šplhání a manipulaci s předměty. Svalová soustava papoušků se značně liší od té savčí nejen strukturálními, ale i funkčními vlastnostmi. Oproti savcům jsou svaly ptáků výkonnější, svalová vlákna hustší a vazivové obaly mají vyšší pevnost. Jedním z typických adaptivních rysů svalové soustavy ptáků je osifikace šlach. Tento proces zahrnuje přeměnu některých šlach na kostní tkáň a začíná již několik měsíců po vyklubání. Osifikace šlach probíhá zejména u svalů páteře a svalů pánevní končetiny. U svalů pánevní končetiny se jedná především o šlachy svalů, které ovládají pohyby prstů a kotníku. Osifikované šlachy tak poskytují zvýšenou stabilitu a podporu kloubům a svalům.

Svalová tkáň papoušků, stejně jako u jiných obratlovců, se skládá ze tří hlavních typů svaloviny. Z kosterní svaloviny (příčně pruhovaná svalovina), hladké svaloviny a srdeční svaloviny. Každý z těchto typů má specifickou strukturu, funkci a umístění. Nejvýznamnější svalovinou pro pohyb je svalovina kosterní, která se dělí dle typu svalového vlákna na svalovinu světlou (bílou) a tmavou (červenou). **Svalovina světlá (bílá)** je tvořena bledými svalovými vlákny, známými také jako rychlá svalová vlákna. Ta jsou přizpůsobena rychlým a intenzivním pohybům, jako je například vzlet. Bílá svalová vlákna obsahují méně mitochondrií a svalové bílkoviny (myoglobinu), která reverzibilně váže a přenáší kyslík ve svalových buňkách. Bílá svalová vlákna obsahují velké množství myofibril a mají schopnost se rychle stáhnout. K produkci energie využívají především anaerobní metabolismus (glykolýzu), čímž rychle generují velké množství energie, nicméně po krátkou dobu a svalová vlákna se rychle unaví. Tento typ vláken najdeme například v prsních svalech nelétavých druhů papoušků, jako je Kakapo soví (*Strigops habroptila*). **Svalovina tmavá (červená)** má opačné vlastnosti než svalovina světlá. Je tvořena červenými svalovými vlákny, nazývanými též jako svalová vlákna pomalá. Jsou tvořena menším množstvím myofibril, naopak obsahují několikanásobně větší počet mitochondrií a myoglobinu, který dodává svalům charakteristickou tmavší barvu. Svalová vlákna využívají především metabolismus aerobní, při kterém vzniká energie sice pomaleji, zato efektivně a po dlouhou dobu. Díky těmto schopnostem se červená svalová vlákna unaví mnohem pomaleji. To je ideální pro udržení dlouhodobé svalové aktivity, například během letu. Papoušci jsou převážně létavými druhy ptáků, proto u nich tmavá svalová vlákna najdeme zejména u svaloviny prsní (*musculus pectoralis*) a menších prsních svalů (*musculus supracoracoideus*), které jsou zapojeny do pohybu křídel.

## Svalovina kožní

Na těle papouška rozlišujeme více typů svalů ze skupiny příčně pruhovaných kosterních. Jednou z nich je svalovina kožní. Jedná se o specializovanou svalovou tkáň, klíčovou pro pohyb peří, kůže a termoregulaci. Ve škáře najdeme hladké svaly **mm. nonstriati**. Hladká svalovina je pod kontrolou autonomního nervového systému a hormonálních signálů, což znamená, že její činnost je mimovolní a automatická. V podkoží pak můžeme najít **mm. subcutanei**, jedná se o svaly příčně pruhované, tvořící tenkou svalovou vrstvu těsně pod epidermis a dermis. Svaly se připojují k péřovým folikulům, a jsou tak schopné pohybu s jednotlivými pery. Podkožní svaly jsou inervovány somatickými motorickými nervy, což znamená, že jejich pohyb je pod vědomou (volní) kontrolou. To umožňuje papouškům provádět různé pohyby peří v reakci na podněty nebo změny prostředí.

## Svalovina hlavy

Svalovinu hlavy můžeme rozdělit do následujících skupin: svaly čelisti, svaly jazyka a jazylky, mimické svaly, extraokulární svaly a svaly uší.

**Čelistní svaly** jsou u papoušků na rozdíl od některých ostatních ptáků nadměrně vyvinuté (obr. 5). To jim při jejich životním stylu umožňuje rozlousknout tvrdé skořápky ořechů a semen. Zobák je výjimečně adaptabilní, přičemž horní a dolní část zobáku se může na sobě nezávisle pohybovat.



Obr. 5: Ara zelenokřídlý (*Ara chloropterus*), *aspectus lateralis*, svalovina hlavy.

Mezi svaly zobáku řadíme *m. adductor mandibulae*, který je zodpovědný za zavírání dolního zobáku (*mandibuly*). Svojí aponeurózou se připojuje k lebce a k mandibule. Je silně vyvinutý a u papoušků dokáže vyvinout značnou sílu. Dalším je *m. depressor mandibulae*, zodpovědný za otevírání dolního zobáku. Je relativně menší než *adductor*, nicméně spolu s ním je zásadní při příjmu potravy. *M. protractor pterygoidei et quadrati* pomáhají v předozadním pohybu horního zobáku. Připojují se na bázi interorbitálního septa a vyvíjejí sílu na palatoquadrátový můstek, čímž dochází k prodloužení a otevření horní čelisti. *M. pseudotemporalis* se nachází na hlavě papouška v oblasti spánku, kde je připojen k horní čelisti a k *os quadratum*, která hraje klíčovou roli ve zpracování potravy. Obvykle je rozdělen na dvě části: *m. pseudotemporalis superficialis* a *m. pseudotemporalis profundus*. *M. pseudotemporalis superficialis* je připojen k *tuberculum pseudotemporale* a zasahuje až k horní čelisti, *m. pseudotemporalis profundus* je připojen k hlouběji umístěným kostem lebky, včetně *os quadratum*. Posledními nejmenovanými čelistními svaly jsou *m. pterygoideus* a *m. ethmomandibularis*. *M. ethmomandibularis* je charakteristický právě u papoušků a je odvozený od *m. pterygoideus*. Hraje hlavní roli během elevace a dopředného pohybu dolní čelisti a vyvíjí značnou sílu kousacích pohybů při příjmu potravy.

**Svaly jazyka** papoušků jsou ve srovnání s jinými ptáky výjimečně vyvinuté a mobilní. To jim umožňuje jemně manipulovat s potravou uvnitř zobáku a zkoumat tak nejrůznější objekty. Sval odpovědný za pohyby jazyka směrem dopředu a dolů, se nazývá *m. genioglossus* a je ze všech nejlépe vyvinutý. *M. hyoglossus* táhne jazyk dozadu, dolů směrem ke krku a spolupracuje s *m. genioglossus*. *M. styloglossus* zajišťuje pohyby jazyka dozadu a vzhůru. Při pohybu jazyka se navíc uplatňují neméně důležité svaly hyoidní (svaly jazyčky). U papoušků jsou složitě rozvinuté, silně připojené k jazylce a umožňují širokou škálu pohybů. Nicméně jazyk papoušků hraje taktéž důležitou roli při formování zvuků a modulaci tónu během vokalizace. Kombinace svalů umožňuje papouškům vytvářet složité a rozmanité vokální projevy, což je jednou z jejich nejvýraznějších vlastností a klíčovým prvkem jejich komunikace a sociálního chování.

**Extraokulární svaly** (také známé jako svaly okoohybné) obklopují oči a jsou zodpovědné za jejich volní pohyby ve všech směrech. U papoušků jsou tyto svaly dobře vyvinuté a umožňují rychlé a přesné pohyby očí důležité pro orientaci v prostoru. Jedná se o příčně pruhovanou svalovinu, která je řízena somatickými motorickými nervy (např. *n.oculomotorius*). Papoušci mají šest následujících okoohybných svalů: *m. rectus dorsalis* (horní přímý sval), *m. rectus ventralis* (dolní přímý sval), *m. rectus medialis* (vnitřní přímý sval), *m. rectus lateralis* (zevní přímý sval), *m. obliquus dorsalis* (horní šikmý sval) a *m. obliquus ventralis* (dolní šikmý sval). Svaly očních víček jsou přizpůsobeny pro jejich rychlé a přesné pohyby. Hlavním svalem očních víček je *m. orbicularis palpebrarum*, který obklopuje oční štěrbinu a skládá se ze tří částí: *pars palpebralis*, *pars orbitalis* a *pars lacrimalis*. Dalšími svaly jsou *m. levator palpebrae dorsalis* (zdvíhač horního víčka) a *m. depressor palpebrae ventralis* (spouštěč dolního víčka).

**Ušní svaly** u papoušků, stejně jako u většiny ptáků, nejsou tak dobře vyvinuté jako u savců, jelikož na rozdíl od nich postrádají vnější ušní boltce. Nicméně jejich ušní systém je přesto vybaven svaly, které plní specifické funkce. *Mm. auriculares* jsou svaly, které jsou spojeny s ušním otvorem a mohou pomáhat v jemném pohybu okolního peří nebo kůže. Ve středím uchu papoušků, najdeme jediný sval, ten ovládá pohyb ušní kosti a pomáhá optimalizovat přenos zvuku. Tento důležitý sval, nazývaný *m. columellae*, je připojen ke kosti zvané *columella*, která je jedinou sluchovou kostí ve středním uchu ptáků. Funkcí *m. columellae* je regulace pohybu *columelly*, čímž chrání vnitřní ucho před příliš silnými zvukovými vlnami, které by mohly způsobit jeho poškození.

## **Svalovina krku**

**Krční svaly** (*mm. colli*) umožňují pohyby hlavy a krku a hrají důležitou roli při polykání. *M. longus colli* vede podél ventrální a laterální části krku a umožňuje pohyb hlavy a krku dopředu a dolů. *M. splenius* se nachází v dorsální části krku a umožňuje pohyb hlavy dozadu a její otáčení do stran. *M. sternocleidomastoideus* se nachází na ventrální a laterální straně krku, spojuje lebku s kostí klíční a kostí hrudní. Opět spolu s ostatními svaly umožňuje ohýbání krku a rotaci hlavy.

## Svalovina trupu

Svalovina trupu (obr. 6 a 7) zahrnuje svaly hrudní stěny a svaly břišní a hrají zásadní roli v dýchání. Hrudní stěna navíc chrání plíce a srdce a poskytuje pevný základ pro připojení svalů zapojených do letových pohybů. *Mm. intercostales externi* (vnější mezižeberní svaly) jsou svaly, které se stahují a zvedají žebra směrem ven a nahoru, čímž zvyšují objem hrudního koše a podporují nádech. Odstupují z dolních okrajů žeber a upínají na horní okraje následujících žeber. Naopak *mm. intercostales interni* (vnitřní mezižeberní svaly) při kontrakci stahují žebra směrem dovnitř a dolů, čímž snižují objem hrudního koše a podporují výdech. Odstupují z horních okrajů žeber, směrem vnitřně a upínají se na dolní okraje předcházejících žeber. *Mm. levatores costarum* (zvedače žeber) jsou drobné svaly, které spojují jednotlivé hrudní obratle (v místě *processus transversi*) s horním okrajem žeber (*costa vertebralis*). Svaly zvedají žebra směrem nahoru a ven, což opět zajišťuje nádech. Dalšími svaly jsou *m. scalenus*, *m. costosternalis*, *m. costoseptalis*, *m. sternocoracoideus*. Mezi svaly břišní řadíme *m. rectus abdominis* (přímý sval břišní), který ohýbá trup směrem dopředu a hraje roli při výdechu tím, že stahuje břišní stěnu. Odstupuje z ventrální části hrudní kosti (*sternum*) a kosti stydké (*os pubis*) a upíná se na břišní aponeurózu. *M. obliquus internus et externus abdominis* (vnitřní a zevní šikmý břišní sval) umožňují rotaci trupu a taktéž hrají roli při výdechu. Poslední *m. transversus abdominis* (příčný břišní sval) stlačuje břišní dutinu, čímž zvyšuje nitrobřišní tlak, a podporuje tak stabilizaci trupu a výdech.

## Svalovina ocasu

Ocasní svalovina je u papoušků důležitá pro jejich pohybové schopnosti a udržování rovnováhy. Svaly ocasu (*mm. caudae*) jsou spojeny s ocasními obratli spolu s ocasní kostí, a navíc připojeny k ocasním perům, u kterých tak ovládají jejich pohyb. Jedná se o *m. levator caudae*, *m. depressor caudae*, *m. lateralis caudae*, *m. caudofemoralis*, *m. adductor rectricium*, *m. bulbi rectricium*. V oblasti ocasu najdeme též svaly kloakální (*mm. cloacales*). Převážně jsou tvořeny svalovinou příčně pruhovanou, ovládanou vůlí. Jsou umístěny kolem kloaky, kde ovládají její otevření a uzavření. Hlavními kloakálními svaly jsou např. *m. sphincter cloacae* a *m. transversus cloacae*.





Obr. 6: Ara zelenokřídlý (*Ara chloropterus*), *aspectus ventralis*, kosterní svalovina.



Obr. 7: Ara zelenokřídlý (*Ara chloropterus*), *aspectus dorsalis*, kosterní svalovina.

## Svalovina křídla (*musculi alae*)

Křídla papoušků jsou složitou strukturou tvořenou několika svalovými skupinami, které vzájemně spolupracují, a poskytují tak potřebnou sílu, přesnost a kontrolu pohybu potřebnou při letu. Tyto svalové skupiny zahrnují svaly pletence, svaly prsní, svaly paže, předloktí a svaly prstů.

**Svaly pletence křídel** (*musculi cinguli alae*) se nacházejí v oblasti ramenního kloubu a upevňují křídlo k tělu. Svaly se připojují k lopatce, zobcové kosti a kosti klíční. Do **lopatkové skupiny** řadíme *m. rhomboideus superficialis*. Odstupuje od trnových výběžků hrudních obratlů směrem ven, k mediálnímu okraji lopatky a přitahuje lopatku směrem k páteři (retrakce). U některých druhů může odstupovat více kaudálně, až u kraniálního okraje kyčelního kloubu a synsakra. Pod *m. rhomboideus superficialis* se nachází hluboký sval *m. rhomboideus profundus*. Ten odstupuje od posledních obratlů krčních a prvních obratlů hrudních, upíná se k mediálnímu okraji lopatky. Dalšími svaly upínajícími se na lopatku jsou *m. serratus ventralis cranialis* (blíže k hlavě) a *m. serratus ventralis caudalis* (jednotně *m. serratus superficialis*), které odstupují z ventrální poloviny žeber v úrovni *processus uncinatus*. *M. serratus profundus* odstupuje z obratlů krčních a prvních žeber, upíná se na mediální povrch lopatky. U papoušků je pomocným svalem pro expiraci. Naopak povrchový sval *m. serratus superficialis* je pomocným svalem pro inspiraci.

**Prsní svalovina** je u papoušků značně vyvinutá a silná. Největší a nejsilnější sval je *m. pectoralis*, který se dělí na *pars sternobrachialis* a *pars costobrachialis*. Nachází se na laterálních stranách sternu a pokrývá většinu přední části hrudního koše. *M. pectoralis* odstupuje z velkého kýlu hrudní kosti (*carina sterni*) a žeber a upíná se na proximální konec humeru, na *crista deltopectoralis*. Jeho funkce spočívá v přitahování křídla během letu. *M. supracoracoideus* je umístěn pod *m. pectoralis* a spolu s ním odstupuje z *carina sterni* a *os coracoideum*. Jeho šlacha prochází skrz *canalis triosseus*, což je otvor, který tvoří *os coracoideum*, *furcula* a *scapula*. Následně se šlacha stáčí kolem ramenního kloubu a upíná se na *humerus* na opačné straně od *musculus pectoralis* v *crista tuberculi majoris*. *M. supracoracoideus* funguje opačně než *musculus pectoralis* a je hlavním svalem zodpovědným za zdvihání křídel směrem nahoru. *M. latissimus dorsi* se nachází v oblasti mezi horní částí hrudníku a spodní částí krku. Odstupuje od trnových výběžků hrudních a bederních obratlů společně s *fascia thoracolumbalis* a upíná se na *crista tuberculi minoris humeri*. Toto umístění umožňuje svaly přitahovat humerus směrem k tělu a dozadu.

**Svaly paže** se nacházejí v proximální části křídla, jsou připojeny k humeru a umožňují pohyby ramenního i loketního kloubu. *M. biceps brachii* je dvojhlavý pažní sval, který ohýbá loketní kloub a částečně umožňuje supinaci předloktí. Delší hlava svalu odstupuje z *tuberculum supraglenoidale* lopatky, kratší hlava z *processus coracoideus*. Upíná se na *tuberositas radii* na proximální části vřetenní kosti. *M. triceps brachii* je u papoušků tříhlavý sval nacházející se na zadní straně paže. Tento sval je hlavním extenzorem loketního kloubu, jeho *caput longum* odstupuje od *tuberculum infraglenoidale* na lopatce, *caput laterale* z proximální části humeru a *caput mediale* odstupuje z jeho distální části. *M. triceps brachii* se upíná na *olecranon* loketní kosti. *M. brachialis* je sval umístěný na přední straně paže, pod *musculus biceps brachii*, kde vykonává flexi loketního kloubu. U papoušků je méně výrazný než u savců. Odstupuje z distální poloviny humeru a upíná se na *processus coronoideus* loketní kosti. *M. coracobrachialis* se nachází na vnitřní straně paže, odstupuje z *processus coracoideus* lopatky a upíná se na *humerus*. *M. coracobrachialis* pomáhá při flexi a addukci ramenního kloubu.

**Předloketní svaly** jsou umístěny na radiální (vnější) a ulnární (vnitřní) straně předloktí a ovládají pohyby zápěstí i prstů. Do této skupiny patří *m. extensor carpi radialis et ulnaris*, *m. flexor carpi ulnaris*, *m. extensor digitorum communis*, *m. flexor digitorum profundus et superficialis*, *m. pronator profundus et superficialis*, *m. extensor longus alulae* a *m. extensor longus digiti majoris*. Mezi svaly prstů hrudních končetin řadíme *m. abductor alulae*, *m. flexor alulae*, *m. adductor alulae*, *m. abductor digiti majoris*, *m. flexor digiti minoris* aj.

### **Svalovina pánevní končetiny (*musculi membri pelvini*)**

Svalovina pánevní končetiny papoušků zahrnuje svaly stehna, bérce a prstů, které společně zajišťují stabilitu a mobilitu v různých situacích. Na rozdíl od savců se u papoušků svaly pletence pánevní končetiny nevyvíjejí, přičemž důvodem je srůst mnoha kostí (os ilium, os ischii a os pubis jsou srostlé s páteří). Fúze a redukce svalů pletence pánevní končetiny u papoušků zlepšuje jejich schopnost efektivně létat.

**Svaly stehna** hrají klíčovou roli v pohybu kyčelního a kolenního kloubu a jsou zodpovědné za ohyb, natažení či rotaci nohy. Mezi tyto svaly zahrnujeme *mm. iliotibiales*, *mm. femorotibiales*, *m. ambiens*, *m. iliofibularis*, *mm. iliotrochanterici*, *m. iliofemoralis externus et internus*, *m. flexor cruris medialis et lateralis*, *m. caudofemoralis*, *m. ischiofemoralis* aj.

**Svaly bérce** kontrolují pohyby kotníku a nohy. Do této skupiny řadíme *m. tibialis cranialis*, který odstupuje z laterálního povrchu proximální části tibiotalarsu, upíná na mediální stranu tarsometatarsu, což je kost ptáků, odpovídající nártní kosti savců a vykonává dorzální flexi. *M. gastrocnemius* se typicky dělí na čtyři části (*pars lateralis*, *pars intermedia*, *pars medialis*, *pars supramedialis*), přičemž poslední část se vyvíjí jen u některých druhů. Části svalu odstupují z distální plochy stehenní kosti, upínají se společnou šlachou na *tarsometatarsus* a vykonávají plantární flexi kotníku. *M. plantaris* se vyvíjí speciálně u ptáků a spolu s *m. gastrocnemius* se upíná na *tarsometatarsus*. *M. popliteus* je uchycen ve *fossa flexoria*, odstupuje z laterálního epikondylu femuru a upíná se na proximální část plantární plochy tibie. Jeho hlavní funkce je stabilizace a rotace kolenního kloubu. Dalšími svaly jsou *m. extensor digitorum longus*, *m. peroneus longus et brevis*.

**Svaly prstů** pánevní končetiny u papoušků jsou speciálně adaptované a umožňují jim jemnou kontrolu a silné uchopování. Na prstech najdeme specifické struktury, jako jsou například proděravělé a proděravějící ohybače prstů. *Mm. flexores perforantes et perforati* jsou svaly, které se podílejí na ohýbání prstů, a vytvářejí tak velmi pevné uchopení. Šlacha *m. flexor perforans* prochází kolem šlachy *m. flexor perforatus*, což tvoří efekt "propíchnutí" a ohýbá distální články prstů. *M. flexor perforatus* ohýbá střední články prstů a jeho šlachy jsou perforované, aby umožnily průchod šlachy *m. flexor perforans*. Díky takové konstrukci a mechanice se prsty ptáka automaticky obepínají kolem větve. Flexory plní důležitou funkci i při spánku, kdy se svaly běžně uvolňují. Pasivní napětí ve šlachách flexorů zajišťuje, aby prsty zůstaly uzavřené kolem větve, a pták tak nespádl dolů, až usne. Dalšími svaly prstů jsou například: *m. flexor et extensor hallucis longus*, *m. flexor hallucis brevis*, *m. flexor digitorum longus*, *m. abductor et adductor digiti II et IV* a jiné krátké svaly prstů, které umožňují jejich ohýbání a natahování.

## 4. Dutina tělní

Tělní dutina papoušků se výrazně liší od poměrů známých od savců a to díky bránici (*diaphragma*), která se u ptáků nevyvíjí. Klasické dělení na dutinu hrudní a břišní tedy není z anatomického hlediska správné, i když hrudník a břicho jako části trupu samozřejmě existují. Absence bránice u papoušků přitom neznamená, že jsou všechny orgány v tělní dutině v přímém kontaktu. Dvě vazivová septa (*septum horizontale et obliquum*) a několik serózních duplikatur rozdělují jednotnou dutinu na mnoho menších.

Jmenovitě to jsou:

- levá a pravá pleurální dutina (*cavum pulmonale sinistrum et dextrum*)
- dutina podplicní (*cavum subpulmonale*)
- dutina osrdečníku (*cavum pericardii*)
- levá a pravá horní peritoneální dutina jaterní
- levá a pravá dolní peritoneální dutina jaterní
- peritoneální dutina střevní (*cavitas peritonealis intestinalis*)

Levá i pravá pleurální dutina (lokalizované nad horizontálním septem) jsou vystlány stěnovým listem serózy (*pleura parietalis*), který přechází na plíce jako list orgánový (*pleura pulmonalis*). Ventrálně se nachází dutina subpulmonální, ve které jsou lokalizovány kraniální a kaudální hrudní vzdušné vaky. Také dutina osrdečníku (*cavum pericardii*) je u papoušků obdobně jako u savců vystlána serózou (*pericardium serosum*). Přimo na povrchu srdce se nachází její *lamina visceralis* (představující epikard), na vnitřní ploše osrdečníku poté její *lamina parietalis*. Mezi oběma listy se nachází úzká štěrbina vyplněná malým množstvím tekutiny (*liquor pericardii*), usnadňující práci srdce. V okolí jater se nacházejí hned 4 peritoneální dutiny, které od sebe oddělují dva jaterní vazy a mezenterium. Jedná se o dvě peritoneální dutiny jaterní horní (*cavitas peritonealis hepatica dorsalis sinistra et dextra*) a dvě peritoneální dutiny jaterní dolní (*cavitas peritonealis hepatica ventralis sinistra et dextra*). *Mezenterium dorsale* představuje hranici mezi oběma horními dutinami, *mezenterium ventrale* poté mezi oběma dutinami dolními. Vazy jater (*ligamentum hepaticum sinistrum et dextrum*) oproti tomu oddělují obě dorzální dutiny od odpovídajících dutin ventrálních. Poslední dutinou je peritoneální dutina střevní. Je ze všech největší a nachází se kaudálně za *septum posthepaticum*.

## 5. Kardiovaskulární soustava (*systema cardiovasculare*)

Součástí této soustavy je srdce, na které jsou napojeny krevní cévy. U ptáků rozeznáváme tři základní typy cév, kterými jsou tepny (*arteriae*), vlásečnice (*vasa hemocapillaria*) a žíly (*venae*). Oproti savcům se u papoušků vyvíjejí 4 základní typy krevních oběhů. Je to velký (tělní) krevní oběh, malý (plicní) krevní oběh, portální oběh jater a portální oběh ledvin.

**Srdce** (*cor*) ptáků je oproti tomu savčímu relativně větší. U savců tvoří přibližně 0,5 % váhy, kdežto u ptáků je to okolo 1% a jeho relativní hmotnost roste přímo úměrně s tepovou frekvencí. Tzn., že ptáci s vyšší tepovou frekvencí mají v poměru ke své váze těžší srdce. Kombinace relativně většího srdce a vysoké tepové frekvence (např. andulka kolem 300 tepů/min.) vede k vysokému srdečnímu výdeji. Odhaduje se, že letící andulka má 7x větší srdeční výdej, než pes při maximální zátěži. Rezistence periferních cév je naopak nižší než u savců. Nicméně vysoký srdeční výdej vyžaduje odpovídající arteriální tlak, který se podle druhu papouška pohybuje v rozmezí 140 – 250 mmHg.

Srdce má tvar štíhlého kužele. Je umístěno tak, že se bázi (*basis cordis*) dotýká plic, hrot míří ventrokaudálně a je obklopeno z dorsokaudální strany játry a z ventrokranální hrudní kostí. Na srdci popisujeme tři plochy: *facies pulmonalis* (báze tvořená levou a pravou plicí), *facies sternalis* (konvexní stěna srdce dotýkající se hrudní kosti) a *facies hepatica* (oploštělá stěna naléhající na játra). Srdce je tvořeno dvěma plicemi a dvěma komorami. Srdeční ouška jsou nevýrazná. Pravá a levá plic ( *atrium dextrum et sinistrum* ) se nachází v oblasti srdeční báze. Jsou od sebe odděleny pomocí meziplicového septa (*septum interatriale*). Ventrokaudálně od báze se rozprostírají obě komory. Levá komora (*ventriculus sinister*) je větší a prominuje až do hrotu srdce (*apex cordis*). Její stěna je 2 - 3 x tlustší než stěna pravé komory a směrem k hrotu srdce se zúžuje. Na průřezu má tvar kruhu. Pravá komora (*ventriculus dexter*) je menší a nachází se napravo od levé komory. Na průřezu má tvar srpku měsíce. Mezi komorami se nachází mezikomorové septum (*septum interventriculare*).

Srdce je obaleno v osrdečníku (*pericardium*), který přechází na srdci v epikard. Mezi stěnovým listem perikardu a epikardem tak vzniká dutina *cavum pericardii*, která je vyplněna malým množstvím tekutiny. Ta napomáhá srdci při srdečních pohybech. Pod epikardem se nachází myokard, který je tvořený srdeční svalovinou. Kardiomyocyty jsou v porovnání s těmi savčími menší a početnější. Jejich relativně velký povrch v porovnání s objemem dovoluje kontakt sarkoplazmatického retikula se sarkolemou. Ptáci tím pádem nemají T-tubuly, které u savců zajišťují přenos vzruchu ze sarkolemy na sarkoplazmatické retikulum. Dalším rozdílem je neexistence M-proužku, který je u savců tvořen ztluštěním střední části myosinového myofilamenta. Vnitřek srdce vystýlá endokard.

Stejně jako u savců je i u papoušků vyvinut převodní systém srdeční, zajišťující systolu a diastolu. Aby se zamezilo generalizovanému přenosu vzruchu z předsíní na komory, je muskulatura srdce na tomto přechodu přerušena fibrózními prstenci, které se rozprostírají kolem všech otvorů, propojujících jednotlivé části srdce. Převodní systém tyto prstence protíná v jednom místě a zajišťuje tak kontrolovaný přenos vzruchu z předsíní na komory. Vzruch vzniká v sinoatriálním uzlíku (*nodus sinoatrialis*), který se nachází při bázi pravého cípu sinoatriální chlopně v pravé předsíni mezi vyústěním *v. cava cranialis dextra* a *v. cava caudalis*. Odsud se vzruch šíří na stěnu předsíní. Následně dorazí do atrioventrikulárního uzlíku (*nodus atrioventricularis*), který se nachází v septum interatriale, těsně nad atrioventrikulárním septem. Z něj pokračuje přes Hissův svazek (*fasciculus atrioventricularis*), který prochází předsíňokomorovým septem, do Tawarových ramének. Ty jsou dvě (pravé a levé) a nachází se v mezikomorovém septu. Poslední součástí převodního systému jsou Purkyňova vlákna, která vzruch roznosí po celé ploše myokardu. Zvláštností u papoušků je, že atrioventrikulární uzel vydává kromě Hissova svazku i svazek pravého atrioventrikulárního prstence. Tento svazek obkružuje *ostium atrioventriculare dextrum* a pravděpodobně řídí činnost svalové chlopně mezi pravou předsíní a pravou komorou. Svazek se spojuje s trunkobulbárním uzlem, který není u všech druhů vyvinut. Trunkobulbární uzel se nachází na bázi aorty a vydává trunkobulbární svazek, který se po projití fibrózním prstencem připojí k Hissovu svazku u rozdělení v Tawarova raménka.



Odkysličená krev z těla přitéká do poměrně objemné pravé předsíně. Ta je pomocí dvojčípé sinuatriální chlopně (*valva sinuatrialis*) neúplně rozdělena na dutinu žilného splavu (*cavum sinus venosi*) a dutinu pravé předsíně (*cavum atrii dextri*). Do žilného splavu se vlévají *v. cava cranialis dextra* a *v. cava caudalis*. Sinuatriální chlopeň zabraňuje při systole předsíně zpětnému toku krve do dutých žil. Do dutiny pravé předsíně ústí žíly nutritivního oběhu srdce a *v. cava cranialis sinistra*. Ústí levé přední duté žíly je odděleno od otvoru tvořeného sinuátriální chlopní pomocí svalového septa (*septum sinus venosi*). Krev z pravé předsíně pokračuje do pravé komory přes *ostium atrioventriculare dextrum*. Při systole komor je tento otvor uzavřen pomocí trojúhelníkovité svalové chlopně (*valva atrioventricularis dextra*). Tato chlopeň postrádá *chordae tendineae*. V pravé komoře nejsou vyvinuty *trabecula septomarginalis* ani *mm. papilares*. Krev z pravé komory teče do plic přes plicní kmen, který je oddělen od pravé komory pomocí chlopně (*valva trunci pulmonalis*).

Krev z plic se vrací dvěma plicními žilami do levé předsíně (*v. pulmonalis sinistra et dextra*). U některých druhů se tyto žíly před vstupem do předsíně spojí a vytvoří společnou plicní žílu (*v. pulmonalis communis*). Levá předsíň je menší než pravá předsíň a její stěna je třikrát tlustší. Mezi levou předsíní a komorou se nachází *ostium atrioventriculare sinistrum*, které uzavírá trojčípá chlopeň (*valva atrioventricularis sinistra*). Levá komora je větší než pravá a zasahuje až do hrotu srdce. *Ostium aortae*, ležící mezi levou komorou a aortou, je překryto aortální chlopní (*valva aortae*). Těsně nad chlopní se nachází myokardiální prsteneček, který umožňuje regulovat množství krve proudící z levé komory a napomáhá uzavření cípů aortální chlopně.

Nutritivní zásobení srdce obstarávají levá a pravá koronární tepna (*a. coronaria sinistra et dextra*). Každá se dělí na hlubokou a povrchovou větev (*ramus profundus et ramus superficialis*). Povrchová větev kopíruje *sulcus coronarius* a je slabší. Hluboká větev je hlavní zásobitel myokardu komor včetně mezikomorového septa. Levá koronární tepna navíc vydává *ramus interatrialis*, která zásobuje především buňky převodního systému. Pravá koronární tepna bývá dominantní. Krev se vrací zpět do pravé předsíně srdečními žilami. Z oblasti levé komory odvádí krev *v. cardiaca sinistra* a *v. cardiaca media (dorsalis)* a z oblasti pravé komory *vv. cardiaceae dextrae (ventrales)*. *V. cardiaca circumflexa sinistra et dextra* odvádí krev z předsíní a částečně z komor. Většina těchto žil se nachází pod epikardem a jsou zevně viditelné.

## Krevní oběhy

U papoušků se vyvíjejí čtyři základní krevní oběhy. Velký a malý krevní oběh, známý i od savců, začíná a končí v srdci. Oba oběhy portální však začínají v periferních orgánech či strukturách a přes portální žílu a výkonný orgán vedou do zadní duté žíly.

### Velký krevní oběh – arterie

**Aorta** - velký krevní oběh začíná výstupem z levé komory do aorty. Prvním úsekem aorty je *aorta ascendens*, která po svém výstupu zabočuje lehce doprava. Nejprve vydá koronární tepny, které nutritivně zásobují srdce. Pro křídlo a hlavu vydá pravý a levý *truncus brachiocephalicus*, který je u papoušků větší, než samotná aorta. Důvodem je zásobení mohutných létacích svalů. Aorta se dále stáčí v *arcus aortae* kaudálním směrem a dál pokračuje jako *aorta descendens*. Po celé její délce odstupují dorsálním směrem *aa. segmentales truncates et synsacrales*. Pro orgány dutiny tělní a pánevní končetiny vydává v kraniokaudálním směru tyto tepny: nepárové *a. coeliaca* a *a. mesenterica cranialis*, párové *a. renalis cranialis*, *a. iliaca externa* a *a. ischiadica*, nepárová *a. mesenterica caudalis* a párová *a. iliaca interna*. Terminální úsek aorty se nazývá *a. mediana caudae*, z které dorsálně odstupují *aa. segmentales caudales*.

**Hlava** - *truncus brachiocephalicus* se po svém výstupu z aorty dělí na *a. carotis communis* a *a. subclavia*. *A. subclavia* zásobuje krví křídlo. *A. carotis communis* pokračuje ke krku, je poměrně krátká a rozděluje se u báze krku na *a. carotis interna* a *truncus vertebralis*. *Truncus vertebralis* vydává *a. come nervi vagi* (v oblasti krku doprovází *n. vagus*) a následně se rozděluje na *a. vertebralis ascendens et descendens*. *A. carotis interna* a *a. vertebralis ascendens* spolu stoupají po krku a jsou navzájem propojené několika anastomózami. U papoušků nalézáme velkou variabilitu v zásobení hlavy krví. Některé druhy jako například andulky (*Melopsittacus undulatus*) a korely (*Nymphicus hollandicus*) pro zásobení hlavy využívají obě vnitřní krkavice. Pouze pravou krkavici využívají ary rodu *Ara*, žakové (*Psittacus erithacus*), amazonští papoušci (*Amazona* spp.) a rody *Aratinga* a *Pyrrhura*. Levostranné zásobení hlavy se vyskytuje například u kakadu žlutočečelatého velkého (*Cacatua galerita galerita*) a kakadu žlutolícího sumbského (*cacatua sulphurea citrinocristata*); u kakadu žlutolícího sulaweského (*Cacatua sulphurea sulphurea*) levá *a. carotis interna* pouze dominuje.

V oblasti spodní čelisti se oddělí na každou stranu *a. carotis externa*, pro zásobování obličejové části hlavy. U báze lebky vydá *a. carotis interna* pro oko *a. ophthalmica externa* (pro obě strany) a dále pokračuje jako *a. carotis cerebralis*. V případě jedné krkavice se rozdělí na levou a pravou větev. Levá a pravá *a. carotis cerebralis* (potažmo levá a pravá větev vnitřní krkavice) vytváří společnou anastomózu (*anastomosis intercarotica*) pod bází mozku, která je funkčně ekvivalentní k savčímu Willisově okruhu.

**Křídlo** - *a. subclavia* je tepna zásobující křídlo a prsní svaly. Po vydání *truncus pectoralis* (zásobující *m. pectoralis* a *m. supracoracoideus*) pokračuje distálně jako *a. axillaris*. Ta vydá *a. subscapularis* a *a. supracoracoidea* a pokračuje jako *a. brachialis*. Nejdůležitější tepny hrudní končetiny ptáků jsou *a. profunda brachii*, *a. bicipitalis*, *a. radialis*, *a. ulnaris*, *aa. metacarpales* a *aa. digitales*.

**Játra** - jsou zásobována pomocí *a. hepatica sinistra et dextra*. *A. hepatica sinistra* dodává krev levému jaternímu laloku a nemusí být vždy jen jedna. Ať jedna nebo více jaterních tepen pochází z *ramus sinister arteriae coelicae*, která pochází z *a. coeliaca*, což je přímá větev sestupné aorty. *A. hepatica dextra* krev pravý jaterní lalok a také nemusí být pouze jedna. Pochází z *ramus dexter arteriae coelicae*, která je opět z *a. coeliaca*. Mezi levou a pravou jaterní tepnou existuje spojka (*anastomosis arteriarum hepaticarum*), která zásobuje mezilalokovou střední část jater.

**Slezina** – je zásobena krví z *aa. splenicae*, které pochází z *ramus dexter arteriae coelicae* a ta z *a. coeliaca*, která je přímou větví *aorta descendens*.

**Žaludek** – k žaludku přivádí krev *a. proventricularis ventralis*, *a. gastrica sinistra*, *a. gastrica ventralis*, *a. gastroduodenalis*, *a. gastrica dextra dorsalis et ventralis*. První čtyři jmenované pochází z *ramus sinister arteriae coelicae*, která je větví z *a. coeliaca*. Zbývající tepny jsou větvemi z *ramus dexter arteriae coelicae*, pocházející také z *a. coeliaca*.

**Slinivka břišní** – ke slinivce břišní přivádí krev *a. pancreaticoduodenalis*, což je větev z *ramus dexter arteriae coelicae*, která je větví *a. coeliaca*. Dalším zdrojem je *a. mesenterica cranialis*, která je přímou větví sestupné aorty.

**Tenké střevo** – z *a. coeliaca* je krvena část tenkého střeva. Jsou to tepny: *a. gastroduodenalis*, *a. ileocecalis*, *a. pancreaticoduodenalis*, *a. duodenojejunalis*. První jmenovaná pochází z *ramus sinister arteriae coelicae* a zbytek z *ramus dexter arteriae coelicae*. Obě tyto tepny jsou větvemi *a. coeliaca*. Zbytek střeva je zásobován z *a. mesenterica cranialis* těmito tepnami: *a. duodenojejunalis*, *aa. jejunaes*, *aa. ileae*, *a. ileocecalis*, *a. marginalis intestini tenuis*. Distální úsek tenkého střeva dostává krev také z *rr. ilei*, které jsou větvemi *r. cranialis*, která je větví *a. mesenterica caudalis*.

**Ledviny** – každý oddíl ledvin je zásobován stejnojmennou tepnou. *A. renalis cranialis* zásobuje kraniální oddíl ledvin a je přímou větví z *aorta descendens*. *A. renalis media* krví mediální oddíl a *a. renalis caudalis* obstarává kaudální oddíl ledvin. Obě jsou větvemi z *a. ischiadica*, která je přímou větví z *aorta descendens*.

**Pohlavní orgány** – varlata u samců jsou zásobována pomocí *a. testicularis*, která je větví *a. renalis cranialis*. K nadvarleti přivádí krev *rr. epididymales*, které se větví ze zmíněné *a. testicularis*. *A. renalis cranialis* také vydává *rr. ureterodeferentiales craniales* pro *ductus deferens*. U samic je levostranný vaječník krven z *a. ovarica*, která může být větví *a. renalis cranialis* nebo se odděluje přímo z *aorta descendens*. Pro vejcovod vydává přední ledvinná tepna *a. oviductalis cranialis*, vnější kyčelní tepna (*a. iliaca externa*) *a. oviductalis cranialis accessoria* a vnitřní kyčelní tepna (*a. iliaca interna*) *a. pudenda*. *A. pudenda* vydává *aa. oviductales caudales*, *aa. uterinae* a *a. vaginalis*.

**Pánevní končetina** – do pánevní končetiny se krev dostává z *a. iliaca externa* a *a. ischiadica*. První jmenovaná zásobuje zejména kraniální plochu stehna a pánve. Její větve jsou například *a. pubica*, *a. femoralis et a. femoralis cranialis*. O mnoho mohutnější *a. ischiadica* poté zásobuje pánev zezadu, zbylé části stehna a vše od kolenního kloubu dolů. Její větve jsou například *a. obturatoria*, *a. trochanterica*, *a. femoralis proximocaudalis et distocaudalis* a *a. suralis*.

**Tlusté střevo a kloaka** – *a. mesenterica caudalis* vydává pro tlusté střevo a kloaku *r. caudalis*, z které se oddělují *rr. rectales*, *rr. cloacales* a *rr. bursocloacales* pro stejnojmenné struktury. Ke krvení přispívá i *a. iliaca interna* a to tepnou *a. pudenda*. Ta vydává *aa. cloacales* a *a. bursocloacalis*.

## Velký krevní oběh – žíly

Krev z těla zpět do srdce vedou tři duté žíly. Dvě kraniální a jedna kaudální. Do *v. cava cranialis sinistra et dextra* přitéká krev z hlavy, krku a křídla. *V. cava caudalis* sbírá krev ze zbytku těla.

**Hlava** – z hlavy a krku sbírá krev *v. jugularis sinistra et dextra*. U většiny druhů bývá pravá jugulární žíla větší a také přibírá krev z levé jugulární žíly pomocí anastomozy (*anastomosis interjugularis*) na bázi lebky. *V. jugularis* vzniká soutokem *v. cephalica rostralis* a *v. cephalica caudalis*. Z obličejové části hlavy do ní přitéká *v. occipitalis profunda et superficialis* a *v. mandibularis*. Na krku přibírá např. *vv. esophageales*, *vv. ingluviales*, *vv. tracheales*. Po spojení s *v. subclavia* vzniká přední dutá žíla.

**Křídlo** – krev z křídla odvádí *v. subclavia*. Z pectorálních svalů se do ní vlévá *truncus pectoralis*. Tento kmen vzniká ze tří žil: *v. pectoralis cranialis, media et caudalis*. U některých druhů např. u andulek (*Melopsittacus undulatus*) neexistuje společné ústí a každá žíla ústí zvlášť do *v. subclavia*. Ne u všech druhů se vyvíjí *v. pectoralis media*. Komitantní žíly hrudní končetiny se jmenují stejně nebo obdobně jako příslušné tepny. Řadíme sem *v. axillaris*, *v. basilica seu v. (cutanea) ulnaris*, *v. radialis* a žíly metakarpu a prstů.

**V. cava caudalis** vzniká u kraniálních segmentů ledvin splynutím oboustranné *v. iliaca communis*. Vede napravo od sestupné aorty a vlévá se do pravé předsíně přesněji do *sinus venosus*. Ve svém průběhu přijímá *vv. hepaticae*, *vv. testiculares* nebo *vv. ovaricae*, *vv. adrenales*.

**Ledviny** - Krev z předního oddílu ledvin odvádí *v. renalis cranialis* (nemusí být pouze jedna) a vlévá se buď do *v. iliaca communis* a to za portální chlopeň nebo přímo do *v. cava caudalis*. Krev z mediálního a kaudálního úseku ledvin sbírá *v. renalis caudalis*, která vtéká do *v. iliaca communis* za portální chlopeň.

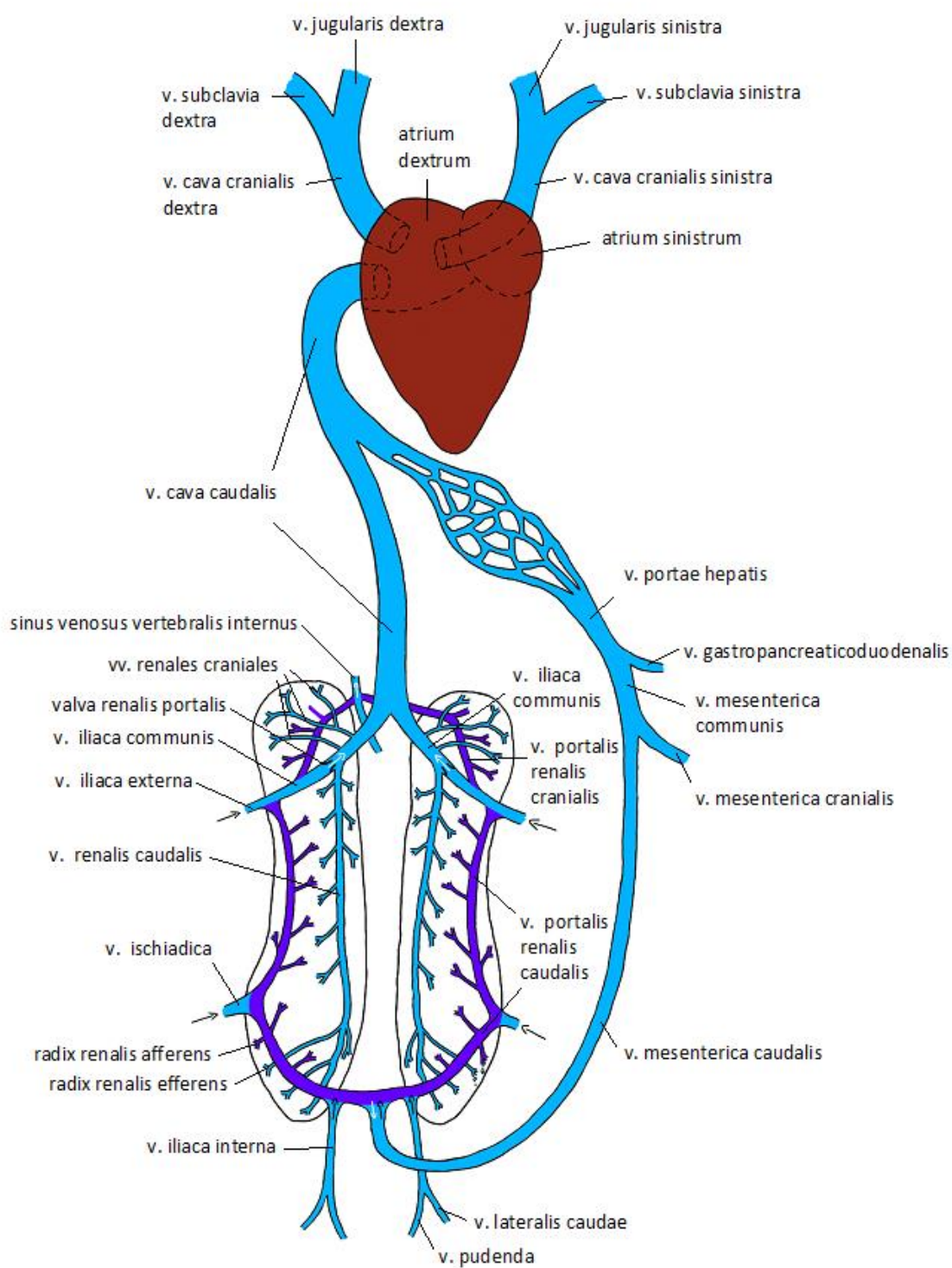
**Portální oběh ledvin** – portální oběh ledvin sestává z okruhu tvořeného přední a zadní ledvinnou portální žílou (obr. 8). Do tohoto okruhu přichází krev ze stěv, z pánevní oblasti i z pánevní končetiny skrze párové *v. iliaca externa*, *v. ischiadica*, *v. iliaca interna* a nepárovou *v. mesenterica caudalis*. Tato krev vstupuje do parenchymu ledviny přes aferentní větve portálních žil a napojuje se na eferentní arterioly obdávající tubuly nefronů. Dochází zde k sekreci urátů a jiných tělu nepotřebných látek (např. léčiv). Krev ale nemusí vždy podstupovat tuto filtraci a může pouze projít portálními žilami, aniž by se dostala do aferentních větví.

To kolik krve proteče portálním oběhem, záleží především na portální chlopni, která se nachází ve *v. iliaca communis*. Tato chlopeň je hladkosvalový sfinkter, který je inervován sympaticky i parasympaticky. Pokud je pták pod působením sympatiku (např. při stresu nebo při letu), je tato chlopeň otevřená a krev proudí přes zadní dutou žílu přímo do srdce, aniž by vstoupila do ledvin. Tomu napomáhají i sfinktery nacházející se na bázi každé aferentní větve ledvinné portální žíly. Pokud je tedy nutné zvýšit venózní návrat krve, zavřou se sfinktery v bázi aferentních větví a otevře se portální chlopeň. Další možností, kam může venózní krev téct, jsou játra. Pomocí *v. mesenterica caudalis*, která je obousměrná, může krev nejen přitékat, ale i odtékat z portálního oběhu ledvin a dostat se až do portálního oběhu jater. Poslední možností, kam může venózní krev téct, je *sinus venosus vertebralis internus*, do kterého se vlévá krev z oboustranné *v. portalis renalis cranialis*. Klinický dopad renálního portálního oběhu je ten, že léčiva podávána injekčně, by se neměla aplikovat do zadních partií, protože většina se ledvinami vyloučí.

**Portální oběh jater** – do jater vstupují dvě portální žíly (*v. portalis hepatica sinistra et dextra*). Ve většině případů je větší pravá portální žíla, která sbírá krev z části žaludku, tenkého střeva, rekta, kranialní části kloaky, sleziny a slinivky břišní. Hlavní žilou přivádějící krev do pravé portální žíly je *v. mesenterica communis*, která vzniká spojením *v. mesenterica cranialis* a *v. mesenterica caudalis*. Levá portální žíla přivádí krev z žaludku. Jejímí přítoky jsou např.: *v. proventricularis ventralis*, *vv. proventriculares caudales* a *v. gastrica sinistra*. Z jater se krev dostává z každého laloku i z mezilalokové části zvláště pomocí *v. hepatica sinistra, media et dextra*. Všechny tyto tři žíly se vlévají do *v. cava caudalis* krátce poté, co se vynoří na parietální ploše pravého laloku.

### Malý krevní oběh

Malý oběh začíná výstupem z pravé předsíně do *truncus pulmonalis*. Ten se záhy rozdělí na pravou a levou plicní arterii (*a. pulmonalis sinister et dexter*), které vstupují do příslušné plice společně s plicními žilami a primárními bronchy a to v místě hilu. Ve tkáni plic se dělí na interparabronchiální arterie a dále na intraprabronchiální arterioly. Konečným rozvětvením je síť kapilár, ve kterých se odehrává výměna plynů. Okysličenou krev z plic sbírají levá a pravá plicní žíla (*v. pulmonalis sinistra et dextra*). Každá ústí zvláště do dutiny pravé předsíně. U některých druhů splynou obě žíly v jednu (*v. pulmonalis communis*) a ta následně ústí do dutiny pravé předsíně.



Obr. 8: Schéma portálního krevního oběhu ledvin.

## 6. Lymfatický systém (*systema lymphaticum*)

Lymfatický systém zahrnuje lymfatické cévy a lymfatické orgány. Lymfatické cévy zajišťují návrat extravaskulární tekutiny zpět do krve a lymfatické orgány jsou zodpovědné za adaptivní imunitu.

**Lymfatické cévy** až na výjimky doprovázejí krevní cévy, v tělní dutině obvykle arterie a mimo ní vény. Typicky je jedna krevní céva obklopena dvěma cévami lymfatickými. Zpětnému toku lymfy zabraňují chlopně, které jsou ale méně početné, než je tomu u savců. Z pánevní končetiny odchází lymfa pomocí *vas lymphaticum iliacum externum* a *vas lymphaticum ischiadicum*. Z orgánů dutiny tělní odvádí lymfu *vas lymphaticum coeliacum*, *mesentericum craniale et caudale*. Oblast pánve a kloaky obsluhují *vasa lymphatica bursae cloacalis* a *vas lymphaticum sacrale medianum*.

Všechny jmenované lymfatické cévy se vlévají do obvykle párových *truncus thoracoabdominalis*. Mezi těmito dvěma kmeny existují anastomózy a vlévají se do kraniálních dutých žil. Z hlavy a krku lymfu odvádí *vas lymphaticum jugulare*, která se otvírá do přední duté žíly. Křídlo drénuje *vas lymphaticum subclavium*, která odvádí lymfu do *v. subclavia*. Lymfatické cévy z levé a pravé plíce kopírují plicní žíly a následně se spojují v jeden vývod *vas lymphaticum pulmonale communaes*, který se vlévá do levé přední duté žíly. *Vas lymphaticum cardiacum sinistrum et dextrum* odvádí lymfu ze srdce. Nedoprovází koronární cévy. Spojují se ve společný vývod *vas lymphaticum cardiacum communaes*, který se otvírá do pravé přední duté žíly.

**Lymfatické orgány** můžeme rozdělit na primární a sekundární. Mezi primární lymfatické orgány patří kostní dřeň, brzlík, Fabriciova bursa a žloutkový váček. Sekundární lymfatické orgány jsou slezina, Harderova žláza a diseminované ostrůvky lymfatické tkáně ve sliznicích (mucosal-associated lymphoid tissue, MALT). Mezi MALT řadíme BALT (bronchial-associated lymphoid tissue), GALT (gut-associated lymphoid tissue) a NALT (nasal-associated lymphoid tissue).



**Fabriciova bursa** (*bursa cloacalis Fabricii*) je dutý, kulatý orgán, který se nachází dorsálně od kloaky. Komunikuje s kloakou a to s její poslední částí, kterou je *proctodeum*. Své největší velikosti dosahuje u mladých ptáků. Následně dochází k regresi a u pohlavně dospělých jedinců je již těžko rozeznatelná. Vnitřní povrch je zvrásněn do řas vybíhajících do lumen burzy. Ve sliznici řas se nachází lymfatické uzlíky. Každý uzlík se skládá z kůry (*cortex*) a dřene (*medulla*). V kůře jsou lymfocyty, plazmatické buňky a makrofágy. Ve dřeni sídlí lymfoblasty a lymfocyty. Na přechodu mezi kůrou a dřením se nachází bazální membrána a síť kapilár. Fabriciova burza je důležitá zejména pro maturaci a diferenciaci B-lymfocytů. Při předčasném zániku burzy (následkem infekce nebo chirurgického zákroku) mají ptáci velice nízké hladiny protilátek v krvi. Tito ptáci jsou následně více náchylní k infekcím způsobeným extracelulárními patogeny.

**Brzlík** (*thymus*) se nachází na krku a má podobu několika laloků různých tvarů umístěných za sebou v kraniokaudálním směru. Počet se pohybuje od 3 do 8 podle druhu. Brzlík stejně jako u savců involuje a to v době, kdy mláďata přestávají být krmena rodiči. Každý lalok se skládá z lalůček. Každý lalůček je tvořen kůrou a dřením. Nachází se zde T-lymfocyty, které podstupují maturaci a diferenciaci. Nalezneme zde také malé množství B-lymfocytů.

**Slezina** (*lien*) je kulatý až oválný orgán, který se nachází na pravé straně přechodu žláznatého žaludku ve svalnatý. Má tenkou kapsulu. Na rozdíl od savců nelze dobře rozlišit červenou a bílou pulpu. Slezina není významnou zásobárnou krve. Její funkcí je fagocytóza starých erytrocytů (v červené pulpě), lymfopoéza (v bílé pulpě) a produkce protilátek (v obou). Má se za to, že cirkulace krve ve slezině je u ptáků otevřená. To znamená, že arterie přímo nenavazují na žíly a krev volně omývá buňky.

## 7. Dýchací systém (*apparatus respiratorius*)

### Dutina nosní

Vstupem do nosní dutiny, a tedy do horních cest dýchacích, jsou párové nosní otvory. Ty jsou u papoušků obklopeny ozobím. Párové nosní dutiny jsou od sebe kompletně separovány septem, jehož tloušťka je variabilní mezi jednotlivými druhy papoušků, ale také mezi zástupci konkrétního rodu. Z části je septum tvořené chrupavkou, a to v rostrální části a střední části, zatímco kaudální úsek septa má kostní základ. Kostní ohraničení dutiny nosní tvoří premaxilla, maxilla a mesethmoidální a ectethmoidální kost.

Nosní dutina se dělí na tři části a to předsíň, část dechovou a část čichovou. Rostrálně umístěná předsíň obsahuje nosní žlázu, která zvlhčuje nosní otvory. Dechová část obsahuje respirační epitel a pohárkové buňky. Nejkaudálněji je umístěna čichová část obsahující čichový epitel.

Každá dutina obsahuje chrupavčité skořepy (*conchae nasales*). U většiny papoušků, jako je například papoušek amazonský, nacházíme tři konchy a to rostrální, střední a kaudální. Jedná se o bohatě vaskularizované, epiteliální záhyby v dutině nosní, napomáhající filtraci a ohřívání vzduchu. Rostrální koncha leží v předsíni a u amazonského papouška má tvar písmene C. Tato koncha je tvořena lamelou vycházející z laterální stěny nosní dutiny. Střední koncha se nachází v dechové části a je ze všech konch největší. U amazonského papouška má tubulární tvar a tvoří ji krátká bazální lamela, která vychází ze stropu dutiny nosní. Tato lamela se poté větví ve dvě další lamely, z nichž jedna směřuje kaudomedálně, zatímco druhá kaudolaterálně. Kaudální nosní koncha je situována na konci dutiny nosní, tedy v čichové části, je malá a její vnitřní část komunikuje s podočnicovou vedlejší nosní dutinou. U papouška šedého – žaka (*Psittacus erithacus*) kaudální konchu nenacházíme a čichové nervy pravděpodobně vedou do kaudodorzální části stěny dutiny nosní.

Mezi dutinou nosní a mezi dutinou zobákovou se nachází otvor označovaný jako choana. Další strukturou, která spojuje tyto dvě dutiny a kterou popisujeme u papoušků amazonských je nasopharyngeální vývod. Vývod začíná v rostrolaterální části maxillopalatinového výběžku a končí v kaudomedální části patrové kosti u choany.

## **Vedlejší nosní dutiny**

Jedinou vedlejší nosní dutinou, která je u papoušků vyvinuta, je levá a pravá podočnicová vedlejší nosní dutina (*sinus infraorbitalis*). Nachází se ventromediálně od očnice a má triangulární tvar. Obsahuje četné výchlípky, které zasahují až do premaxilly, rostrální části očnice a do okolí ucha. Podočnicová paranasální dutina komunikuje s dutinou nosní, a to v oblasti kaudální nosní konchy. U papoušků dochází také ke komunikaci pravé a levé podočnicové vedlejší nosní dutiny mezi sebou. U některých papoušků, jako jsou například papoušci *Ara* nebo amazonští papoušci, jsou podočnicové dutiny rozvinuté natolik, že se rozdělují na několik částí. U papoušků rodu *Ara* se podočnicová dutina skládá ze dvou nepárových částí, a to rostrálního divertiklu a příčného kanálu. Kaudálně na ně navazují párové části jugální, předočnicové, podočnicové a zaočnicové, výběžek dolní čelisti, kvadrátní část, paratracheální část a krční divertikl. U papoušků amazonských je složení podočnicových dutin totožné, s výjimkou absence paratracheální části.

## **Nosní žláza**

Nosní žlázu nacházíme v nosní předsíni, dorsálně od očnice. Skládá se z mediálního a laterálního laloku, z nichž každý samostatně ústí do dutiny nosní v úrovni rostrální konchy.

## **Horní hrtan (*larynx*)**

Základem hrtanu jsou hrtanové chrupavky, jedná se konkrétně o *cartilago cricoidea*, *cartilago procricoidea* a *cartilago arytaenoidea*. *Cartilago cricoidea* je tvarově připodobňována k odměrce cukru, kaudálně se prostřednictvím křídlatých výběžků kloubí s chrupavkou *cartilago procricoidea*. Tato chrupavka se na svém druhém konci kloubí s ventrálně vybíhajícími hroty párových *cartilago arytenoidea*, které svým tvarem připomínají ladičky. Otvor hrtanu je štěrbinovitý, není krytý hrtanovou příklopkou ale masivním papoušcím jazykem. Kaudálně jej lemují dvě řady hltanových papil.

## **Průdušnice (*trachea*)**

Průdušnice u papoušků je relativně dlouhá a je tvořena zkostnatělými chrupavčitými prstenci, které jsou plně uzavřené a vzájemně se překrývají. Na jejím konci se nachází orgán hlasu *syrinx*.

## **Dolní hrtan (*syrinx*)**

Syrinx, někdy označován jako dolní hrtan, je komplikovaná pohyblivá struktura, jejíž hlavní role spočívá v tvorbě hlasu. Funguje jako chlopeň, u papoušků se nachází v místě bifurkace, jedná se tedy o tracheobronchiální typ syringu.

Základem jsou zkostnatělé, modifikované tracheální a bronchiální chrupavky, k nimž se externě připojuje několik svalů. Detailní stavba syringu byla popsána u papoušků rodu *Ara*. Kraniálně je *syrinx* ohraničen bubínkem, který vzniká úplným nebo částečným splynutím tracheálních prstenců. Počet prstenců, které svým splynutím dávají vzniku bubínku, je mezi jednotlivými druhy papoušků odlišný. U rodu *Anodorhynchus*, do kterého se řadí například ara tyrkysový (*Anodorhynchus glaucus*) nebo ara hyacintový (*Anodorhynchus hyacinthinus*), je bubínek tvořen splynutím dvou až tří tracheálních prstenců. Stejně tak tomu je u rodu *Ortopsittaca*, mezi které patří například ara rudobřichý (*Ortopsittaca manilata*). Stejný počet prstenců tvoří bubínek i u arantigy dlouhoocasého (*Thectocercus acuticaudatus*).

Naproti tomu u dalších zástupců rodu *Arantiga*, jako je například Aratinga kropenatý (*Psittacara leucophthalmus*) či Arantiga zlatočelý (*Eupsittula aurea*) dochází ke srůstu tří až pěti tracheálních prstenců. Ke srůstu čtyř tracheálních prstenců dochází u zástupců rodu *Triclaria*, kam se řadí například amazoňan modrobřichý (*Triclaria malachitacea*) nebo amazoňan zlatohlavý (*Amazona oratrix*). Kaudálně se na bubínek připojují bubínkové destičky. Jedná se o pár zkostnatělých chrupavek, které se nachází laterálně od průdušnice a tvoří podporu kraniální části *membrána tympaniformis lateralis*. Jsou mediálně rozdělené a to dorsálně i ventrálně. Mezi bubínkem a bubínkovými destičkami se u některých papoušků nachází kotyloidní kloub, konkrétně je tomu tak u amazoňanů nebo u papoušků rodu *Pyrura*.

Na bubínkové destičky navazuje několik párů mediálně neúplně uzavřených nezkostnatělých chrupavek. Počáteční chrupavky jsou kraniálně konkávní a mají oploštělé laterální okraje, kaudálním směrem konkávnost chrupavek mizí. Mezi destičkami a neúplnými chrupavkami se nachází *membrana tympaniformis lateralis*, která má prostřednictvím vibrací velký podíl na vzniku hlasu.

U papoušků rodu *Ara* rozeznáváme dva páry tracheálních svalů, konkrétně se jedná o *musculus tracheolateralis* a *musculus sternotrachealis*. *Musculus tracheolateralis* odstupuje od *cartilago cricoidea* hrtanu a upíná se na laterální část bubínku. *Musculus sternotrachealis* odstupuje z vazivové struktury zvané *septum obliquum*, probíhá ventrolaterálně podél průdušnice na jejíž kraniální úsek se připojuje. V průběhu se prostřednictvím fascií připojuje ke svalu *musculus syringealis lateralis* a vytváří tak v něm rýhu. Kromě těchto dvou tracheálních svalů jsou k syrxu ještě připojené jeho vlastní svaly, konkrétně *musculus syringealis profundus* a *musculus syringealis superficialis*. Oba dva svaly odstupují od laterální části bubínku, *musculus syringealis superficialis* se upíná laterálně na průdušinky, kdežto *musculus syringealis profundus* se upíná na kaudální část tympanických plátů a kraniální část *membrana tympaniformis lateralis*.

### **Průdušky (*bronchi*)**

V místě bifurkace se průdušnice rozdělí na dvě průdušky, které vstupují do plic. V místě jejich vstupu jsou průdušky nejširší, postupně se zmenšují. Směřují až ke kaudálnímu pólu plic a končí v kaudálních vzdušných vacích. Průdušky ještě před svým koncem dávají vzniknout průdušinkám, dle místa lokalizace nazývané jako *ventrobronchi*, *dorsobronchi* a *laterobronchi*. Z průdušinek vychází terciární bronchy, tzv. *parabronchi* ve kterých dochází k výměně plynů.

### **Plíce (*pulmo*)**

Plíce jsou umístěné dorzálně v hrudním koši v rozsahu od prvního k poslednímu žeburu. Jsou světle růžové barvy, nejsou laločnaté ale v dorsomediální části plic se žebra těsně dotýkají parenchymu a vytváří tak v plicích žeburní zářezy (obr. 9). Těmito zářezy jsou plíce rozdělené na menší segmenty, nazývané jako *tori intercostales*. Na ventrální ploše plic se nachází *hilus*, jimiž do plic prochází cévy a primární bronchy



Obr. 9: Kakadu palmový (*Probosciger aterrimus*), *aspectus dorsalis*, plíce (*pulmo*).

### **Vzdušné vaky (*sacci pneumatici*)**

Vzdušné vaky jsou malé, tenkostěnné deformovatelné dutiny připojené k plicím. Nachází se laterálně a dorzálně v hrudním koši a pomocí pojivové tkáně jsou spojené také s přilehlými orgány a svaly. Vzdušné vaky také penetrují kosti a zajišťují tak jejich pneumatizaci. Papoušci mají celkem devět vzdušných vaků. Jmenovitě se jedná o nepárový klíční vzdušný vak, dále o párové krční vzdušné vaky, kraniální a kaudální hrudní vzdušné vaky a břišní vzdušné vaky. Detailní stavba vzdušných vaků byla popsána u papouška různohrdlého. Klíční vzdušný vak je jako jediný u papoušků nepárový. Obsahuje šest výchlípek, dvě intrathorakální – sternální a kardiální, a čtyři extrathorakální – subpectorální, suprahumerální, axilární a subscapulární. Kardiální výchlípka pokrývá bázi srdce a stěnu síní. Sternální výchlípka vystupuje z kaudoventrální části a z její laterální strany vystupuje tubusovité prodloužení, pomocí kterého se výchlípka spojuje s kraniálními hrudními vzdušnými vaky. Subpectorální výchlípka je párová a vystupuje z pravé a levé kraniolaterální strany vzdušného vaku. Výchlípky jsou navzájem spojené velkým můstkem nad průdušnicí a celkově tak mají triangulární tvar. U rozel má tento můstek tvar pŕlmesíce. Axilární výchlípka pokrývá ventrolaterální část ramenního kloubu a má tvar listu. Suprahumerální výchlípka je velikostně největší, rozprostírá se nad axilární výchlípkou a kryje hlavici pažní kosti. Subscapulární výchlípka je nejmenší a vyplňuje prostor mezi dvěma prvními hrudními obratli.

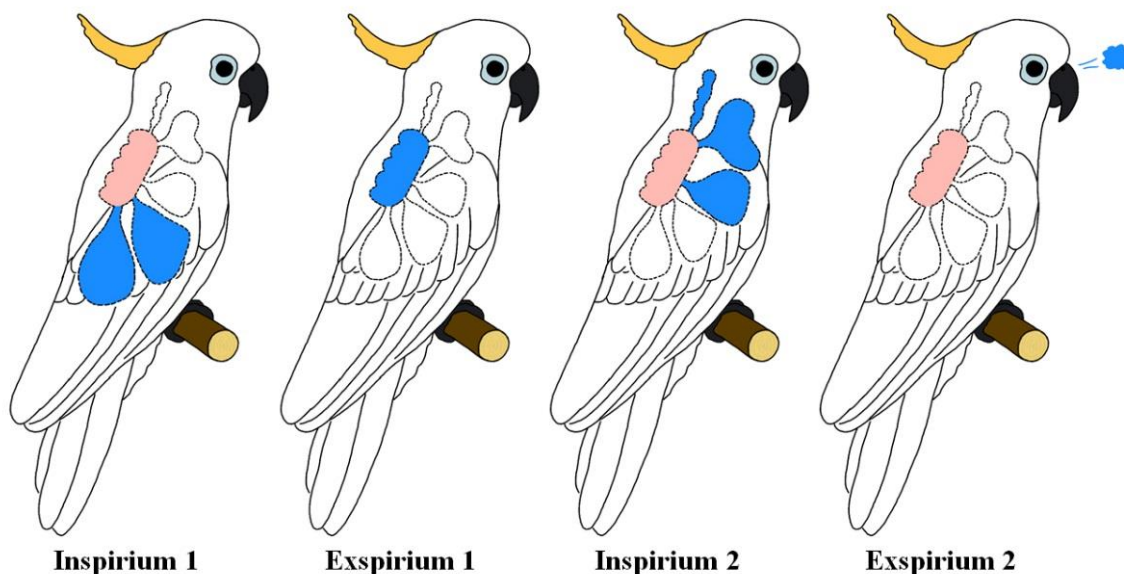
Krční vzdušné vaky jsou malé a nachází se mezi subpectorálními výchlipkami klíčního vzdušného vaku. Každý z vaků má dvě výchlipky - vertebrální a intramuskulární, které směřují kraniálně podél obratlů od prvního hrudního k pátému krčnímu obratli. Vertebrální výchlipka vstupuje do obratlového a příčného kanálu zatímco intramuskulární výchlipka penetruje kaudální svaly krku. U rozel dochází ke srůstu mediální stěny obou krčních vzdušných vaků a ty tak mají tvar písmene X a zároveň se u nich nevyskytuje intramuskulární výchlipka.

Kraniální hrudní vzdušné vaky jsou dlouhé a oválné, jsou umístěné na sternální ploše žeber, pouze malá část vaků vyčnívá z hrudního koše. Z laterální a kraniální strany vystupují malé výchlipky, které pneumatizují obratlovou část žeber. Z ventrální strany rovněž vystupují malé výchlipky, které pneumatizují sternální část prvních šesti žeber. Kraniální vzdušné vaky jsou propojené s klíčním vzdušným vakem prostřednictvím sternální výchlipky.

Kaudální hrudní vzdušné vaky jsou menší než kraniální a jejich kaudální část opět trochu vyčnívá za poslední pár žeber. Nemají žádné výchlipky.

Břišní vzdušné vaky jsou největší, jsou situované od kaudálního okraje plic až ke kloace, pravý je větší než levý, levý břišní vak je ve střední části zúžený. Břišní vzdušné vaky mají dvě výchlipky – perineální a femorální. Perineální výchlipka vystupuje z dorsolaterální části a pneumatizuje *synsacrum* a *os ilium*, zatímco femorální výchlipka vystupuje v úrovni kyčelního kloubu a pneumatizuje kosti pánve.

Funkcí vzdušných vaků je hned několik. Kromě odlehčení skeletu i celého těla, je to také termoregulace, rezonance a zajištění dvoufázového dýchání. Jeho schéma znázorňuje obr. 10.



Obr. 10: Schéma dvoufázového dýchání papoušků. Inspirium - nádech, expirium - výdech.

## 8. Trávicí systém (*apparatus digestorius*)

Trávicí soustavu představuje trávicí trubice, na kterou jsou napojeny trávicí žlázy. Vlastní trubice se skládá z úst a dutiny ústní, hltanu, jícnu, volete, žláznatého a svalnatého žaludku, tenkého a tlustého střeva. Posledním úsekem je kloaka, která tvoří společný vývod pro trávicí, vylučovací a pohlavní soustavu.

**Ústa** (*os*) jsou zevně ohraničená zobákem (*rostrum*) a tvářemi (*buccae*). Na zobáku popisujeme horní a dolní zobák. Horní zobák (*rostrum maxillare seu superius*) je tvořen párovými kostmi nosními (*os nasale*) a premaxilárními (*os premaxillare*). Všechny 4 kosti srůstají a napojují se na neurocranium pomocí pohyblivého kloubního spojení. Pohyblivost horního zobáku zabezpečují čtyři párové kosti: *os quadratum*, *os palatinum*, *os pterygoideum* a *os jugale*. Dolní zobák (*rostrum mandibulae seu inferius*) je tvořen dvěma rameny mandibuly, které se rostrálně spojují (*symphysis*). Napojení na neurocranium zajišťuje *os quadratum*. Díky vazům spojujícím dolní zobák se skořepou lebeční, patrem a horním zobákem, je pohyb horního i dolního zobáku do jisté míry na sobě závislý. Zobák je kryt derivátem epidermis – *rhamphotheca* (na horním zobáku označován jako *rhinotheca* a na spodním zobáku jako *gnathotheca*).

Z vnitřní strany vymezuje zobák, tvrdé patro a ústní spodina dutinu zobákovou (*cavum oris*). Na ústní spodině se nachází jazyk, který je u papoušků tlustý, tupě zakončený a svalnatý. Díky vnitřní muskulatuře je jazyk velmi pohyblivý a pomáhá při louskání semen. U loriů je jazyk stažený ve žlábků a na špičce nese papily. Při krmení jazyk natáhnou a pomocí papil sbírají z květů pyl a nektar. Dorsálně se v dutině zobákové klene patro (*pallatum*), které bez zjevné hranice přechází kaudálně v klenbu hltanu. Patro je tvořeno kombinací několika kostí. Tvoří ho párové kosti *os palatinum*, *proc. palatinus ossis premaxillaris*, *proc. palatinus ossis maxillaris*, *os quadratum*, *os pterygoideum*, *arcus jugalis* a nepárová kost radličná (*vomer*). Na rozdíl od savců se kosti v mediální rovině nespojují po celé délce patra. Není tedy vyvinuta celistvá přepážka mezi dutinou zobákovou a dutinou nosní. Vzniklá komunikace se nazývá choa

V dutině zobákové se nachází početné slinné žlázy. Jsou lokalizovány na patře, jazyku, spodině ústní, v koutcích zobáku a na tvářích. Slinné žlázy se také nachází v hltanu. Z histologického hlediska to jsou složené tubulózní žlázy. Žlázy ústí na povrch vývody, které jsou vidět pouhým okem jako drobné póry. Jsou stimulovány parasymptikem a jejich sekret je převážně mucinózní. Jejich funkcí je zvlhčování potravy.



Hranice mezi dutinou ústní a hltanem je u papoušků nezřetelná a proto se často obě části popisují dohromady jako *oropharynx*. Z embryonálního hlediska prochází hranice mezi ústní a hltanovou dutinou dorsálně mezi vyústěním choany a nálevkou (*infundibulum pharyngotympanicum* – společné vyústění párových *tuba pharyngotympanica*, které spojují střední ucho s hltanem) a ventrálně kořenem jazyka.

**Hltan** (*pharynx*) je další část trávicí soustavy, lokalizovaná kaudálně za ústní dutinou. Spojuje dutinu zobákovou s jícnem a dutinu nosní s hrtanem. U ptáků neexistuje měkké patro, a proto nelze popisovat ústní a nosní část hltanu. Na stropě hltanu se nachází nepárová nálevkovitá výchlipka (*infundibulum pharyngotympanicum*), do které ústí párové sluchové trubice spojující hltan se středním uchem. Vstup do nálevky není kryt slizniční řasou, a tudíž nemají problém „se zaléháním uší“ při vyrovnávání tlaků. Na dně hltanu se nachází hrtanový val (*mons laryngealis*), na němž se nachází vstup do dolních cest dýchacích.

**Jícen** (*esophagus*) je svalnatá trubice spojující hltan se žlázatým žaludkem. Na začátku se nachází dorsálně nad hrtanem. V dalším průběhu se ale stáčí laterálně na pravou stranu od průdušnice. V této části se nachází pod kůží na krku a je hmatný. Před vstupem do tělní dutiny se vytváří rozšíření – vole (*ingluvies*). Vole slouží jako zásobárna potravy v případě, že je žaludek již plný. Potrava je zde zvlhčována a nabobtná. Po vyprázdnění žaludku je obsah volete posunut dál pomocí kontrakcí samotného volete a protilehlé stěny jícnu. Pokud je žaludek prázdný, potrava putuje přímo do žaludku a vstup do volete je uzavřen pomocí longitudinální svalové vrstvy jícnu. U některých druhů lze pomocí retroperistaltických vln dostat obsah volete zpět do dutiny zobákové. Tuto regurgitaci využívají například andulky (*Melopsittacus undulatus*) ke krmění mláďat. U samců andulek se regurgitace vyskytuje i při námluvách. Někdy se setkáme s regurgitací u andulek žijících pouze s člověkem jako odpověď na dvoření se vlastnímu obrazu v zrcátku nebo majiteli/hračce. Jícen vstupuje do tělní dutiny opět dorsálně od průdušnice. Ústí do žlázatého žaludku.

**Žaludek** (*gaster*) se skládá ze žlázatého žaludku (*proventriculus, pars glandularis*) a žaludku svalnatého (*ventriculus, pars muscularis*). Proximálně uložený *proventriculus* produkuje trávicí šťávy složené z pepsinu a kyseliny chlorovodíkové a slouží k chemickému trávení. *Ventriculus* je extrémně svalnatý a je uzpůsoben k rozmělnění semen, zpracovává potravu mechanicky. Vnitřní povrch kryje kutikula, která se skládá z karbohydrát-proteinového

komplexu produkovaného tubulárními žlázami a z měkčího matrix produkovaného epitelem žaludku. Tato vrstva funguje jako abrazivní materiál, který pomáhá drtit potravu. Ke zpracování krmiva přispívá též grit, který papoušci přijímají *per os*. Ke správnému zpracování potravy se zažitina „přelévá“ mezi oběma žaludky v několika cyklech. Mezi oběma částmi žaludku se nachází intermediární zóna, makroskopicky viditelná jako zúžení (*isthmus*). Poslední částí je *pars pylorica*, která spojuje žaludek s tenkým střevem.

**Tenké střevo** (*intestinum tenue*) se skládá ze dvou částí: dvanáctník (*duodenum*) a lačník s kyčelníkem (*jejunoileum*). Na dvanáctníku popisujeme *pars descendens*, *ansa duodeni* a *pars ascendens*. Všechny tři oddíly dohromady tvoří kličku, jejímž středem prochází *pancreas*. *Jejunoileum* vytváří množství malých kliček zavěšených na mezenteriu. Makroskopicky ani mikroskopicky nelze odlišit lačník od kyčelníku, proto se popisují dohromady. Přibližnou hranicí mezi nimi je pozůstatek po spojení prvostřeva se žlutkovým váčkem a to v podobě malého výrůstku – *diverticulum vitelinum* (dříve *diverticulum Meckeli*). V tenkém střevě se nachází tři typy buněk: buňky hlavní, které mají kartáčový lem a jejich funkce je absorpce; pohárkové buňky, které produkují mucin a endokrinní buňky.

**Thusté střevo** (*intestinum crassum*) je na rozdíl od tenkého střeva velice krátké. *Colon*, který je popisován u savců, se u ptáků nevyvíjí. Ani slepé střevo není u papoušků vyvinuto. Thusté střevo je u nich tvořeno pouze konečníkem (*rectum*). Jeho sliznice je pokrytá řasinkami (*villi intestinales*) a skládá se do podélných řas. V konečníku dochází k resorpci vody a ústí do koprodea kloaky.

**Kloaka** (*cloaca*) je dutý orgán, do kterého ústí trávicí, pohlavní a vylučovací soustava. Kloaka navazuje na distální konec konečníku a je rozdělena na tři oddíly (*coprodeum*, *urodeum*, *proctodeum*). Prvním oddílem navazujícím na rektum je *coprodeum*. U papoušků ústí rektum do této části zleva pod úhlem cca 80 – 90° a u vstupu se nenachází žádný val ani svěrač. *Coprodeum* je největší částí kloaky. Sliznice je bohatě vaskularizovaná, skládá se do řas jako v konečníku, ale nejsou zde přítomné řasinky. *Urodeum* je střední a nejmenší oddíl papouščí kloaky. Odděluje se od *coprodea* pomocí kruhové řasy (*plica coprourodealis*), která funguje jako sfinkter. Díky této řase lze *coprodeum* oddělit od *urodea*. To je využíváno při snášení, aby nedošlo ke znečištění vejce. Distální ohraničení zajišťuje semicirkulární *plica uroproctodealis*, která prominuje z dorsální strany a ventrálně se vytrácí. Ústí sem párové močovody, každý přes vlastní *ostium cloacale ureteris*. Oba otvory se nachází na dorsální stěně v mediánní rovině. Vyústějí sem také vývody pohlavní soustavy.

U samic levý vejcovod přes *ostium cloacale oviductus*, který se nachází na levé straně, dorsolaterálně v blízkosti *plica uroproctodealis*. Pokud už samice snášela, je tento otvor zevně rozeznatelný jako rozetovitá vyvýšenina, jinak je tento otvor velice nenápadný a někdy ho nelze nalézt. U samců ústí chámovody přes *ostium ductus deferentis* na *papilla ductus deferentis*. Papily nalezneme dosrolaterálně nebo ventrolaterálně na každé straně. V období páření se papily zvětšují. Poslední úsek se nazývá *proctodeum*. Na stropě proctodea se nachází výchlípka – Fabriciova burza (*bursa cloacalis Fabricii*), patřící mezi lymfatické orgány. Je spojena s proctodeem pomocí centrálního vývodu. U mladých papoušků je větší než samotná kloaka, ale s věkem dochází k regresi. V době pohlavní zralosti z ní zůstává pouze rudiment. Kloaka ústí na povrch těla otvorem zvaným *ventus*. Ten se skládá z *labium venti dorsale et ventrale*, které se stýkají v *commissurae venti*. Podkladem jsou příčně pruhované svaly.

**Játra** (*hepar*) jsou parenchymatický orgán, který je rozdělen na dva laloky (*lobus hepatis sinister et dexter*), které jsou spojené mezilalokovou částí (*pars interlobaris*). Pravý lalok je větší. Na játrech popisujeme parietální plochu (*facies parietalis*), která je konvexní a směřuje ventrálně a plochu viscerální (*facies visceralis*), která je konkávní a je natočená dorsálně. Kraniálně se oba laloky jater dotýkají perikardu a vzniká tak otisk srdce (*impressio cardiaca*). Na viscerální ploše se jater dotýkají uprostřed plíce, z levé strany proventriculus, ventriculus a slezina, vpravo dvanáctník. U samců přiléhá pravý kaudální okraj jater k pravému varleti. Pravým lalokem prochází *v. cava caudalis*. Nutritivní zásobení jater zajišťují *a. hepatica sinistra et dextra*. Funkční zásobení jater mají na starost dvě portální žíly (*v. portalis hepatica sinistra et dextra*). Papoušci nemají žlučník, výjimku tvoří kakaduovití, u kterých se *vesica fellea* nachází.

**Slinivka břišní** (*pancreas*) je štíhlý orgán, jehož převážná část se nachází v kličce dvanáctníku. Má tři laloky. Dorsální a ventrální lalok (*lobus pancreaticus dosralis et ventralis*) leží pod sebou v kličce duodena. Splenický lalok (*lobus pancreaticus splenialis*) je malý a vybíhá od kraniálního konce slinivky ke slezině. Slinivka břišní stejně jako u savců má sekreci exokrinní a endokrinní.

## 9. Močový systém (*apparatus uropoeticus*)

Ledviny (*ren sinister et dexter*) se u papoušků nachází v pravé a levé renální jamce synsacra. Každá ledvina se dělí na tři divize a to kraniální, střední a kaudální (obr. 11). Každá divize se skládá z lalůčků, které tvoří základ celé ledviny. Histologicky nemají papouščí ledviny zřetelnou hranici mezi kůrou a dřením. Rozlišujeme u nich dva typy nefronů - „savčí“, který se nachází v dřeni ledviny a „plazí“, který je naopak v kůře ledviny.

Stejně jako u ostatních ptáků i u papoušků mají ledviny dvojitý krevní oběh a to funkční a nutritivní. Funkční, tedy venózní krevní oběh, je zajišťován aferentními *vv. portales renales*. Ty se dále dělí na *vv. interlobulares* a probíhají ve vazivových septech mezi ledvinovými lalůčkami. Po vstupu do lalůček vytvářejí tyto žíly *rete capillare peritubulare* a to v okolí ledvinových kanálků – zde dochází k filtraci krve a exkreci kyseliny močové. Tato krev vstupuje do parenchymu ledviny přes aferentní větve portálních žil a napojuje se na eferentní arterioly obdávající tubuly nefronů. Krev z kapilární sítě je dále odváděna do *v. intralobularis*, která odvádí již přefiltrovanou krev do odvodných ledvinových žil *vv. renales craniales* a do *v. renalis caudalis*.

Nutritivní, tedy arteriální krevní oběh, je zajištěn pomocí *a. renalis cranialis*, *a. renalis caudalis* a *a. renalis media*. Jejich větve vstupují do lalůček jako *aa. intralobulares* a jejich dalším větvením vznikají *vasa afferentia*, které přivádí krev ke glomerulům. Následně vytváří *rete capillare glomerulare* v *corpusculum renis*.

### Vývodné cesty močové

Ledviny nemají pánvičku. Každý lalůček je zakončen sběrným kanálkem, který následně ústí do močovodu. Močovod (*ureter*) vystupuje z ledviny ventrálně v oblasti střední divize a vyúsťuje v ostrém úhlu do dorsální části urodea. Močový měchýř (*vesica urinaria*) ani močová trubice (*urethra*) se u papoušků, stejně jako u ostatních ptáků, nevyvíjejí.



Obr. 11: Kakadu palmový (*Proboosciger aterrimus*). Levá a pravá ledvina. Pohled na ventrální (nahore) a dorsální plochu (dole).

## 10. Pohlavní systém (*systema genitale*)

### 10.1. Samičí pohlavní systém (*organa genitalia femininia*)

U samic papoušků je plně a funkčně vyvinutá pouze levá strana pohlavních orgánů. Orgány napravo jsou většinou rudimentární a vyplněné tekutinou nebo se nevyvíjejí vůbec.

Levý vaječník (*ovarium sinistrum*) je přichycené ke stěně dutiny tělní pomocí mesovaria a nachází se mezi kraniálními divizemi ledvin a nadledvinami. Velikost přímo úměrně závisí na pohlavní aktivitě. U mladých, pohlavně nedospělých jedinců jsou vaječníky malé a mají trojúhelníkový tvar s jemně zrnitým povrchem. Naopak u pohlavně dospělých papoušků jsou vaječníky mnohem větší a na povrchu jsou folikuly různých velikostí. Histologicky jsou vaječníky tvořeny kůrou, která zaujímá povrch a dřeně, která vyplňuje vnitřek vaječníku. Hranice mezi těmito dvěma vrstvami je méně viditelná.

Vejcovod (*oviductus*) se u papoušků nachází v kaudodorsální části dutiny tělní nalevo. Jedná se o dlouhou stočenou trubici, která ústí až do kloaky. Je fixovaná na svém místě prostřednictvím závěsu označovaného jako *mesosalpinx*. Vejcovod se skládá z pěti částí, kterými jsou *infundibulum*, *magnum*, *isthmus*, *uterus* a *vagina*.

**Infundibulum**, nebo také nálevka, začíná proximálně částí ve tvaru trychtýře, která přiléhá na vaječník. Nachází se v něm slizniční struktury - *fimbriae infundibulares*. Ve stěně trychtýře se také nachází hladká svalovina, která napomáhá pohybu oocytu. Další částí nálevky je tubulární část, ve které se nachází *ostium infundibulare*. Stěna této části nálevky je silnější a nacházejí se v ní žlázy, označované jako *glandulae tubi infundibulares*. V této části nálevky také dochází k oplodnění. Nachází se zde jamky, *fossulae glandulares infundibuli*, ve kterých se shromažďují spermie.

**Magnum**, někdy také označovaný jako vlastní vejcovod, je nejdelší a nejširší část vejcovodu. Ve svém průběhu vytváří stěvu podobné kličky. Sliznice vytváří záhyby a opět obsahuje žlázy *glandulae magni*. Tento oddíl vejcovodu odpovídá za tvorbu vaječného bílku.

*Isthmus* je makroskopicky patrná zúžená část vejcovodu. Na jeho počátku je sliznice bez záhybů, zatímco distální část již záhyby má a jsou zde přítomné žlázy *glandulae isthimi*. V této části vejcovodu vznikají papírové blány vejce. Na *isthmus* bez zjevného ohraničení navazuje děloha.

**Děloha** (*uterus*) má velmi výrazně vyvinutou hladkou svalovinu. Zpočátku má tubulární tvar, ale postupně se rozšiřuje do podoby vaku. Její sliznice vytváří dva typy záhybů a to podélné a kruhové, které se vzájemně protínají. Ve sliznici se nachází žlázy *glandulae uterinae*. Vzniká zde vápenatá vaječná skořápka. Dělohu od konečného úseku vejcovodu, tedy pochvy, odděluje kruhovitý sval *musculus sphincter vaginae*.

**Pochva** (*vagina*) tvoří esovité zakončení vejcovodu. Sliznice zde vytváří dva typy záhybů a to primární a sekundární. V blízkosti *m. sphincter vaginae* obsahuje *lamina propria* vejcovodu struktury zvané *fossulae spermatici*, které slouží jako rezervoár spermií.

## 10.2. Samčí pohlavní systém (*organa genitalia masculina*)

Varlata (*testis seu orchis*) jsou uložena v dutině tělní mezi nadledvinkami a kraniálními divizemi ledvin. Pravé varle je většinou velikostně menší, protože během vývoje dochází k migraci zárodečných buněk z pravého do levého varlete. Velikost varlat ale celkově kolísá v závislosti na teplotě, věku, ročním období i druhu (obr. 12). V období páření se varlata zvětšují. Varlata mají bohatě vyvinuté cévní zásobení v podobě žilních pletení, které mají za úkol udržovat optimální teplotu pro vývoj spermií. Barva varlat je většinou žluto-bílá. Nicméně u některých papoušků, jako je například Kakadu (*Cacatua* sp.) nebo Papoušek nádherný (*Polytelis swainsonii*) jsou varlata černá a to kvůli přítomnosti melanocytů v parenchymu varlete. Není úplně známý důvod pigmentace varlat, diskutuje se však o roli melaninu jako antioxidantu při spermatogenezi. I ve tkáni světlých varlat lze najít menší množství melaninu. Na dorsomediální ploše varlete se nachází nadvarle, které zaujímá asi dvě třetiny jeho povrchu. Je celé složené z vývodů nadvarlete a na rozdíl od savců se nadvarle nijak nedělí, ale vytváří jeden celek. Vývody nadvarlete postupně zmenšují svůj průměr a pomocí spojovacích kanálků zvaných *ductuli conjungentes* vytváří jednotný vývod nadvarlete. Ten je poměrně krátký a jeho průběh je zvlněný. Vývod nadvarlete dále směřuje ke kaudálnímu pólu varlete a stává se z něj chámovod.

Chámovod (*ductus deferens*) má meandrovitý průběh a prochází ventromediálně podél ledviny. Na úrovni střední divize ledviny se stáčí k laterální straně močovodu a následuje jej až do kloaky. Na svém konci se chámovod na krátko napřimuje a poté vytváří vřetenovité konečné rozšíření zvané jako *receptaculum ductus deferentis*. Následně chámovod ústí do urodea kloaky na *papila ductus deferentis*.

Papoušci patří mezi ptáky, kteří nemají vyvinutý *phalus*. K páření tak u nich dochází vzájemným kontaktem kloak. Stejně jako ostatní ptáci ani papoušci nemají žádné přídatné pohlavní žlázy.



Obr 12: Kakadu palmový (*Proboosciger aterrimus*). Levé a pravé varle. Pohled na ventrální a dorsální plochu.



## 11. Endokrinní systém (*glandulae endocrinae*)

**Hypofýza** (*hypophysis cerebri*) je nepárová žláza uložená kaudálně za *chiasma opticum*. V porovnání se savci se nachází dále od báze mozku. Skládá se ze dvou částí a to z adenohypofýzy a neurohypofýzy.

Adenohypofýza, která se někdy nazývá jako přední lalok, je spojená prostřednictvím portálního oběhu s hypotalamem. Adenohypofýza má dvě funkční části a to *pars tuberalis* a *pars distalis*. *Pars tuberalis* pokrývá *eminentia mediana* neurohypofýzy rostrálně až k *chiasma opticum* a obepíná se jako límec kolem infundibula neurohypofýzy. Ventrálně se spojuje s *pars distalis* a právě v místě tohoto spojení prochází portální cévy. *Pars distalis* leží rostroventrálně od neurohypofýzy a její kaudodorzální část je v kontaktu s *pars nervosa* hypofýzy.

Neurohypofýza neboli zadní lalok hypofýzy, se skládá ze tří částí. Konkrétně se jedná o *eminentia mediana*, *infundibulum* a *lobus nervosus*. *Eminentia mediana* tvoří rostroventrální část dna třetí mozkové komory a spojuje se s *tuber cinereum* hypotalamu. Jejím ventrokaudálním pokračováním je *infundibulum*, kterým prochází vlákna hypotalamo-hypofyzárního systému. Společně s *pars tuberalis* adenohypofýzy tvoří hypofyzární stopku. Do infundibula proniká také část třetí mozkové komory, která zde vytváří strukturu označovanou jako výběžek neurohypofýzy. Poslední částí neurohypofýzy je *lobus nervosus*. Ta je tvořena axony nervů, jejichž jádra jsou uložena v hypotalamu.

**Štítná žláza** (*glandula thyroidea*) je u papoušků vejčitá, párová žláza, která je topograficky uložena na bázi krku mezi podklíční tepnou a společnou karotidou. Má tmavě červenou barvu a její velikost je závislá na mnoha faktorech, jako je například věk, pohlaví, klima nebo i strava. Obecně lze ale říci, že papoušci mají v poměru ke své velikosti a váze poměrně malou a lehkou štítnou žlázu. Například amazonek hnědohlavý (*Pionopsitta haematotis*) se svou vahou přes sto gramů má štítnou žlázu jen o váze přibližně pětset miligramů. Pro srovnání vlaštovky mají štítnou žlázu o zhruba stejné hmotnosti, ale tělo mají výrazně lehčí, něco okolo třiceti gramů. Štítná žláza se skládá z folikulů, mezi kterými probíhají mnohé cévy. Naproti tomu je zde pouze minimální inervace.

**Příštítná tělíška** (*glandula parathyroidea*) jsou párové, nažloutlé žlázy nepravidelného tvaru, které se přikládají ke kaudálnímu konci štítné žlázy. Většinou se po každé straně štítné žlázy nachází dva páry, počet se ale může u různých jedinců lišit. Podrobnější stavba štítné žlázy a příštítných tělísek byla popsána u andulek vlnkovaných (*Melopsittacus undulatus*). Štítná žláza a příštítná tělíška jsou u nich uložena ve formě shluků po obou stranách, obklopené společným pouzdem. V něm štítná žláza zaujímá dvě třetiny, zbývající část je vyplněna příštítnými tělísky. U andulek se velikost příštítných tělísek pohybuje kolem jednoho milimetru, kdy pravá (průměrně 1,09 mm) jsou o něco větší než levá příštítná tělíška (1,04 mm). Párové žlázy jsou umístěny asymetricky - pravé jsou umístěny více kaudálně, mediální povrch je přilnutý ke společné karotidě a částečně i k jícnu, zatímco dorsální povrch se přikládá k pravé jugulární žíle a bloudivému nervu. Levé žlázy jsou umístěny více dorzálně a kraniálněji než pravé. Mediálně žlázy adherují k jugulární větvi a bloudivému nervu, společné karotidy se dotýkají pouze z ventrální strany.

**Šišinka** nebo též pineální žláza (*epiphysis cerebri seu glandula pinealis*) je nepárová, kónická žláza růžové barvy, která se vyvinula jako evaginace kaudální části střechy diencephala, se kterým zůstává spojena prostřednictvím stonku. Je umístěna mezi mozkovými hemisférami a mozečkem. Vzhledem ke své funkci je bohatě zásobená sympatickými nervovými vlákny.

**Ultimobranchiální tělíška** (*glandula ultimobranchialis*) jsou malé, párové, narůžovělé a zploštělé žlázy ležící kaudálně za příštítnými tělísky, mezi gangliem bloudivého nervu a krčním paragangliem. Pravé ultimobranchiální tělíško je umístěno kaudálněji než levé, často se nachází až v aortálním oblouku. Tělíška mohou srůst s příštítnými tělísky nebo i s brzlíkem.

**Nadledviny** (*glandulae suprarenales*) jsou malé, párové, ovoidní žlázy světle žluté barvy. Jsou umístěny u kraniálního pólu ledvin a obklopují tak sestupnou aortu z obou stran. Nemají zřetelně ohraničenou kůru a dřev jako je tomu u savců.

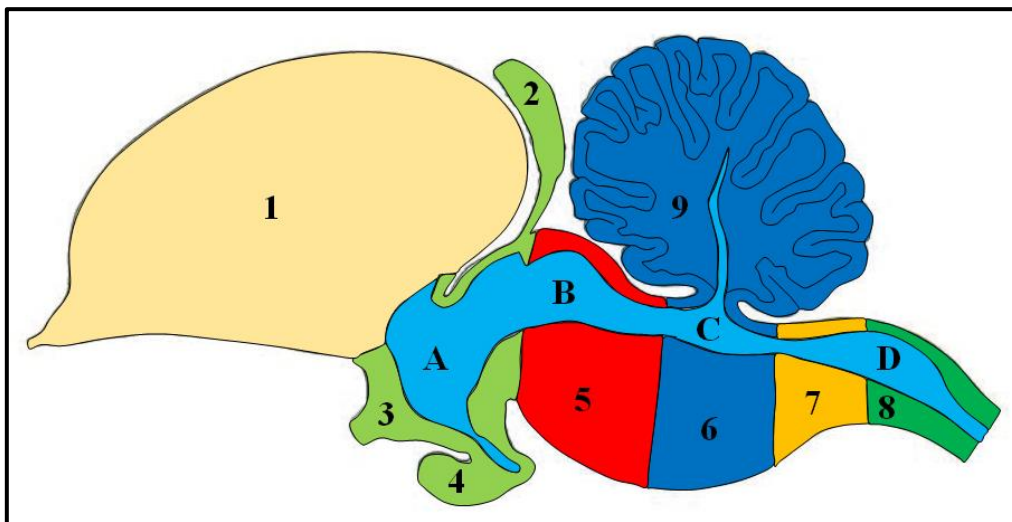
**Slinivka břišní** (*pancreas*) je žláza, kterou nacházíme v mezenteriu duodena a je členěna na tři laloky. Dorsální, který se nachází nad ventrálním lalokem v duodenální kličce, a dále splenický lalok, který je nejmenší a těsně přiléhá ke slezině. Na povrchu se nachází kapsula, ze které do parenchymu vybíhají septa, rozdělující laloky na lalůčky.

## 12. Nervový systém (*systema nervosum*)

Nervový systém papoušků se skládá stejně jako u jiných obratlovců ze tří složek. Je to nervový systém centrální (*systema nervosum centrale*), nervový systém periferní (*systema nervosum perifericum*) a nervový systém autonomní neboli vegetativní (*systema nervosum autonomicum*). Všechny složky této soustavy společně řídí a ovládají celé tělo a patří tak k jeho nejdůležitějším anatomickým strukturám.

### 12.1. Centrální nervový systém

Centrální nervový systém (CNS) je představován pouze dvěma orgány, které však svou důležitostí převyšují všechny zbývající. Jedná se o mozek (*encephalon*) a páteřní míchu (*medulla spinalis*). Oproti savcům, u kterých je objem mozku vůči páteřní míše vždy několikanásobně větší, je vzájemný poměr těchto dvou orgánů u ptáků přibližně 1:1. Jen pro zajímavost u člověka je to 25:1 a u psa domácího asi 4:1.



Obr. 13: Schéma mozku ptáka, podélný řez v mediánní linii. 1 - *telencephalon*, 2 - epifýza, 3 - *hypothalamus*, 4 - hypofýza, 5 - *mesencephalon*, 6 - *pons* Varoli, 7 - *myelencephalon*, 8 - *medulla spinalis*, 9 - *cerebellum*, A - *ventriculus tertius*, B - *aquaeductus mesencephali*, C - *ventriculus quartus*, D - *canalis centralis*. Schéma inspirováno dle Koenig et al. (2016) a Romer (1966).

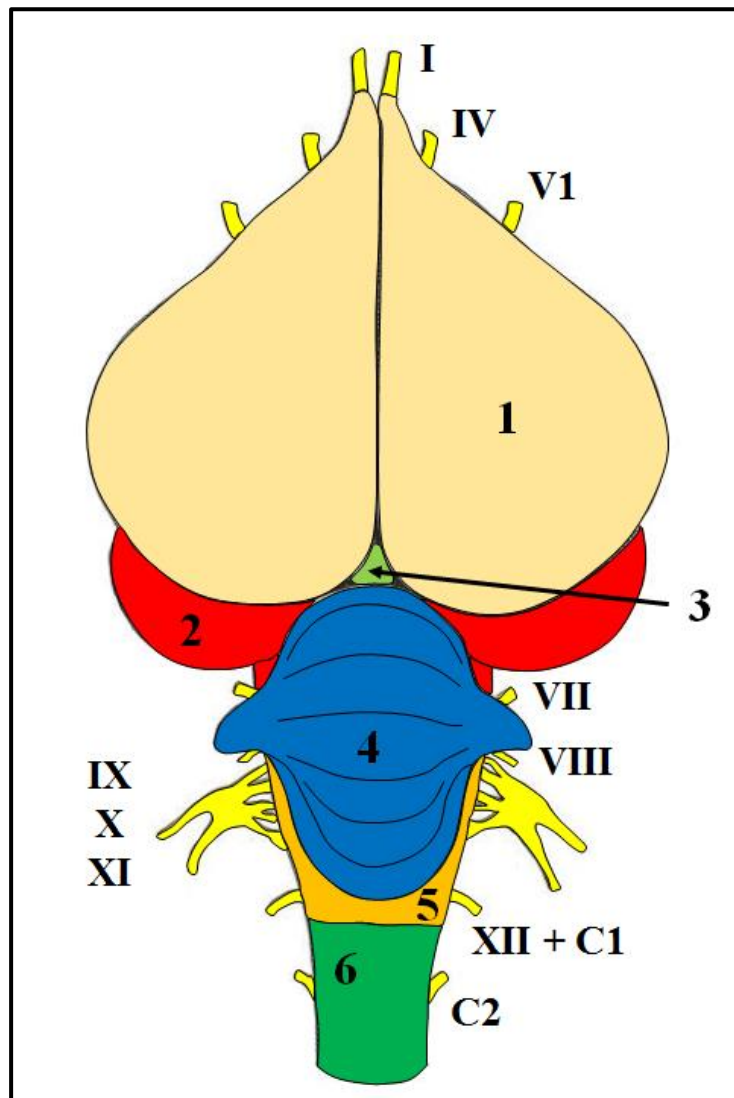
## **Mozek (*encephalon seu cerebrum*)**

Mozek je nadřazeným orgánem CNS a u papoušků je členěn stejně jako u savců na přední, střední a zadní mozek (obr. 13 a 14). Přední mozek (*prosencephalon*) se dále dělí na koncový mozek (*telencephalon*) a mezimozek (*diencephalon*). Střední mozek (*mesencephalon*) je lokalizován mezi mozkem předním a zadním a je důležitým přepínacím centrem zrakové a sluchové dráhy. Zadní mozek (*rhombencephalon*) se obdobně jako ten přední dělí na vlastní zadní mozek (*metencephalon*) a míšňí mozek (*myelencephalon*).

**Vlastní zadní mozek** (*metencephalon*), představují dva orgány a to mozeček (*cerebellum*) a Varolův most (*pons metencephali seu Varoli*). Mozeček se nachází nad prodlouženou míchou i Varolovým mostem a v podstatě představuje strop čtvrté mozkové komory. Ke svému podkladu je poután předními a zadními mozečkovými nožkami (*pedunculi cerebellares rostrales et caudales*), které doplňuje přední a zadní plachetka (*velum medullare rostrale et caudale*). Střední mozečková nožka, známá od savců, se u ptáků nevyvíjí. Vlastní mozeček je složen z mohutného nepárového těla (*corpus cerebelli*), který je ekvivalentem mozečkového červa savců (*vermis cerebelli*). Po stranách těla vybíhají drobné polokoule, které tvoří mozečková ouška (*auriculae cerebelli*). Varolův most (*pons metencephali*) je u ptáků tvořen pouze vývojově starším dorzálním oddílem a oddíl ventrální (známy od savců) se u nich nevyvíjí. Taktéž jeho napojení na pyramidální motorickou dráhu neexistuje.

**Míšňí mozek** (*myelencephalon*) je oproti předešlému tvořen jedinou strukturou, kterou je prodloužená mícha (*medulla oblongata*). Ta u papoušků navazuje na míchu páteřní v úrovni velkého týlního otvoru (*foramen magnum*). Přesná hranice není viditelná a je za ní považována myšlená linie mezi posledním hlavovým a prvním míšňím nervem. Taktéž rostrální hranice mezi prodlouženou míchou a Varolovým mostem není u ptáků viditelná (oproti savcům). Celý mozkový kmen je proto z ventrální plochy více či méně hladký. Jedinou dobře viditelnou strukturou je zde ventrálně lokalizovaná *fissura mediana*, která přechází rostrálním směrem až ke střednímu mozku. Pyramidy prodloužené míchy (včetně jejich překřížení) stejně jako trapézová tělesa nejsou u ptáků vytvořena. Na dorsální ploše prodloužené míchy se nachází dno čtvrté mozkové komory, které vzniká „otevřením“ centrálního kanálku páteřní míchy. Stejně jako u savců je i prodloužená mícha ptáků místem lokalizace mnoha životně důležitých struktur jako jsou jádra pátého až dvanáctého hlavového nervu, *nucleus gracilis et cuneatus* a retikulární formace.

**Střední mozek** (*mesencephalon*) se nachází rostrálně před Varolovým mostem, od kterého je oddělen zřetelnou příčnou rýhou. Skládá se z dorzálně vybihající střechy (*tectum mesencephali*), na kterou ventrálně navazuje *tegmentum mesencephali*. Hranicí mezi nimi je spojnice třetí a čtvrté mozkové komory - *aquaeductus mesencephali*. *Tectum* středního mozku ptáků odpovídá rostrálnímu oddílu čtverhrbolí savců (*colliculi rostrales*), a taktéž zajišťuje funkčnost zrakové dráhy. V nitru této části středního mozku (zevně neviditelné oproti savcům) se nachází jádra odpovědná za funkčnost sluchové a rovnovážné dráhy. V tegmentu se kromě jader třetího a čtvrtého hlavového nervu nachází i část jádra nervu pátého, *formatio reticularis* a *nucleus ruber*.



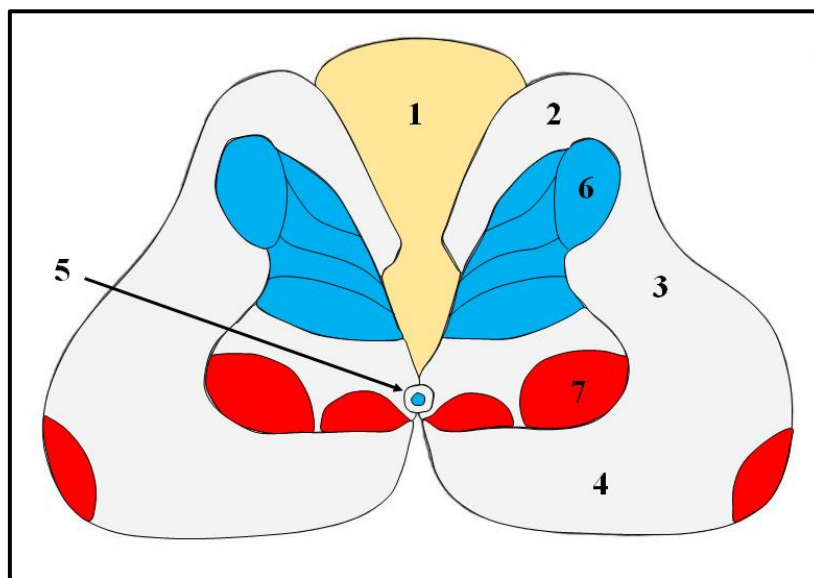
Obr. 14.: Schéma ptačího mozku, *aspectus dorsalis*. 1 - telencephalon, 2 - mesencephalon, 3 - epifýza, 4 - cerebellum, 5 - myelencephalon, 6 - medulla spinalis, I - *n. olfactorius*, IV - *n. trochlearis*, V1 - *n. ophthalmicus*, VII - *n. facialis*, VIII - *n. vestibulocochlearis*, IX - *n. glossopharyngeus*, X - *n. vagus*, XI - *n. accessorius*, XII - *n. hypoglossus*, C1 - *n. cervicalis* 1, C2 - *n. cervicalis* 2. Schéma inspirováno dle Koenig et al. (2016) a Ghetie (1976).

**Koncový mozek** (*telencephalon*) je největší a vývojově nejmladší část ptačího mozku. Nejvýznamnější rozdíly oproti většině savců jsou hladký povrch mozkových hemisfér (*lysencephalie*) a absence *corpus callosum*. Základní stavba je ale podobná jako u jiných obratlovců. Ventrálně lokalizovaná báze představuje čichový mozek (*rhinencephalon*), nad kterým se klenou polokoule koncového mozku (*hemispheria telencephali*). Ty jsou od sebe odděleny pomocí hluboké štěrbiny - *fissura interhemispherica*. Dorzální povrch hemisfér není i přes absenci mozkových závitů a brázd absolutně hladký. Nachází se zde dlouhý mělký žlábek označovaný jako *vallecula telencephali*. Mezi ním a středovou fisurou se nachází mírná vyvýšenina (*eminentia sagittalis*), na jejímž rostrálním konci vybíhá každá hemisféra v čichový kyj (*bulbus olfactorius*). V nitru obou polokoulí se nacházejí postranní mozkové komory (*ventriculi laterales*), které komunikují s komorou třetí. Také se zde nachází *plexus choroideus*, produkující cerebrospinální mok.

**Mezimozek** (*diencephalon*) navazuje rostrálně na střední mozek a představuje přední konec mozkového kmene. Jeho tři oddíly vymezují třetí mozkovou komoru, která zde rostrálně komunikuje s oběma komorami postranními. Hlavními oddíly mezimozku jsou *epithalamus*, *thalamus* a *hypothalamus* a je nejméně „viditelnou“ částí celého mozku, neboť je dorsolaterálně skryt hemisférami telencephala. Epithalamus tvoří strop třetí mozkové komory a vychází z něj *plexus choroideus*, odpovědný za produkci cerebrospinálního moku. Kromě habenulárních jader a vláken se v této části diencephala nachází i *glandula pinealis* známá také pod označením šišinka (*epiphysis cerebri*). Šišinka je lokalizována v prostoru mezi hemisférami koncového mozku a mozečkem a odpovídá za vnímání cirkadiálních rytmů a regulaci reprodukce. Největším oddílem mezimozku je thalamus, který je rozdělen na dva oddíly, díky třetí mozkové komoře. Jejich vzájemné spojení, které známe od savců (*adhesio interthalamica*) se u ptáků nevyvíjí. Thalamus je označován jako brána vědomí, ve které se přepínají všechny smyslové dráhy s výjimkou dráhy čichové. Posledním oddílem mezimozku je ventrálně lokalizovaný hypothalamus, který je stejně jako u savců součástí hypothalamo-hypofyzárního komplexu. Stejně tak se u nich nachází i *nucleus supraopticus* a *nucleus paraventricularis*, odpovídající za neurosekreci hormonů neurohypofýzy. Rostrálně od hypofýzy se nachází *chiasma opticum*, představující překřížení levého a pravého zrakového nervu.

## Páteřní mícha (*medulla spinalis*)

Je součástí centrálního nervového systému, která vznikla stejně jako mozek z neuroektodermu. U papoušků je oproti savcům výrazně delší a dosahuje od *foramen magnum* týlní kosti až k posledním volným ocasním obratlům. Díky tomu se u nich v křížové oblasti nevyvíjí soubor nervů, známý jako *cauda equina*. Mícha papoušků jakožto zástupců létavých ptáků je ve své krční části mohutnější nežli ve zbylých oddílech. V tomto místě totiž vystupují z krčního rozšíření (*intumescentia cervicalis*) mohutné nervy pro křídla. Největším rozdílem oproti míše savců je však speciální struktura v lumbosakrálním rozšíření (*intumescentia lumbosacralis*). Jedná se o dutinu (*sinus rhomboideus*), která od sebe odděluje levý a pravý *funiculus dorsalis* bílé hmoty i dorzální rohy hmoty šedé (obr. 15). V nitru této kosočtverečné dutiny se nachází zevně dobře viditelné želatinové těleso (*corpus gelatinosum*). Toto těleso je bohatě vaskularizovaná struktura s neznámou funkcí. Je tvořena gliovými buňkami bohatými na glykogen, z čehož se dá odvodit, že se možná jedná o zdroj energie pro své okolí. Největších rozměrů dosahuje želatinové těleso v úrovni třetího až šestého křížového segmentu a přímo pod ním se nachází *canalis centralis*. Obdobně jako u savců je i mícha papoušků složena ze zevně uložené bílé hmoty a z centrální hmoty šedé. Bílá hmota vytváří *funiculus dorsalis, lateralis et ventralis* a představují ji myelinem obalená nervová vlákna.



Obr. 15.: Schéma příčného řezu páteřní míchou ptáka v křížovém úseku. 1 - *corpus gelatinosum*, 2 - *funiculus dorsalis*, 3 - *funiculus lateralis*, 4 - *funiculus ventralis*, 5 - *canalis centralis*, 6 - *cornu dorsale*, 7 - *cornu ventrale*. Schéma inspirováno dle Koenig et al. (2016) a Breazile et Kuenzel (1993).

## 12.2. Periferní nervový systém

Periferní nervový systém (PNS) představují nervy, vycházející z mozku či páteřní míchy a jejich ganglia. Mají za úkol dovést informaci z CNS do celého těla a zároveň přinést odpověď zpět do mozku.

### Hlavové nervy

Hlavové nervy (*nervi craniales*), označované též jako nervy mozkové, představují 12 párů nervů, jejichž jádra se nacházejí v mozku. U papoušků se obdobně jako u savců označují římskými čísly I. - XII. a stejně se i jmenují (obr. 16).

**I. nerv čichový** (*nervus olfactorius*) - je čistě senzorický nerv, jehož jádra se nacházejí v čichovém mozku telencephala. Z lebeční dutiny prochází skrze *foramen nervi olfactorii* a vede do kaudálních segmentů nosní dutiny. Zde senzoricky inervuje smyslové buňky čichové sliznice.

**II. nerv zrakový** (*nervus opticus*) - je také čistě senzorický nerv, jehož jádra se však nacházejí kaudálněji a to v mezimozku. Z lebeční dutiny se dostává skrze *foramen opticum* a vede k oční kouli. Zde prostoupí bělimou a vede k světločivným buňkám sítnice.

**III. nerv okoohybný** (*nervus oculomotorius*) - je smíšený nerv s jádry lokalizovanými ve středním mozku. Lebeční dutinu opouští skrze *foramen nervi ophthalmici* a vede do orbity, kde motoricky inervuje většinu okoohybných svalů. Jmenovitě to jsou *m. rectus dorsalis*, *m. rectus medialis*, *m. rectus ventralis*, *m. obliquus ventralis*, *m. pyramidalis* a svaly horního i dolního víčka. Parasympatickou složku představují pregangliová vlákna směřující ke *ganglion ciliare*. Z něj pokračují dále jako postganglionární vlákna - *nn. ciliares breves* (*nn. choroideales*) a *n. iridociliaris*. Ciliární nervy inervují žlázu třetího víčka, cévnatku a oční pecten. *Nervus iridociliaris* oproti tomu svaly v duhovce a řasnatém tělese.

**IV. nerv kladkový** (*nervus trochlearis*) - je čistě motorický nerv, jehož jádra se nacházejí také ve středním mozku. Z lebeční dutiny se dostává skrze *foramen nervi trochlearis*, který se v orbitě nachází mezi otvorem prvního a druhého hlavového nervu. Kladkový nerv inervuje motoricky *m. obliquus dorsalis*.



**V. nerv trojklaný** (*nervus trigeminus*) - je senzitivní a motorický nerv, který opouští mozkový kmen kaudálně za *tectum mesencephali*. Jeho jádra se nacházejí v okolí Varolova mostu a vychází v podobě *radix motoria* a *radix sensoria*. Druhý jmenovaný je typický přítomností *ganglion trigeminale* a vytvořením všech senzitivních větví tohoto nervu. Čistě senzitivní větve jsou *nervus ophthalmicus* a *nervus maxillaris*. Větev třetí, *nervus mandibularis*, přijímá vlákna také z *radix motoria* a je tedy smíšený. *N. ophthalmicus* (označovaný též jako V1) vede do orbity společně s třetím hlavovým nervem skrze *foramen nervi ophthalmici*. Senzitivně inervuje oční kouli a její blízké okolí a dále dorzální segmenty nosní dutiny. *N. maxillaris* (V2) opouští lebeční dutinu díky *foramen nervi maxillare* a směřuje směrem k patru. Senzitivně inervuje okolí víček, ústní patro, infraorbitální paranasální dutinu, nosní dutinu a struktury horního zobáku. Poslední větev (*n. mandibularis* - V3) vychází z lebeční dutiny společně s větví předchozí. Jeho motorická vlákna inervují svaly ovládající pohyb dolního zobáku, vlákna senzitivní poté jazyk, tváře a struktury dolního zobáku.

**VI. nerv odtahovací** (*nervus abducens*) - je čistě motorický nerv s jádry lokalizovanými v rostrálním konci prodloužené míchy. Z lebeční dutiny vychází přes *foramen nervi abducentis*, který se nachází ventrolaterálně od otvoru třetího hlavového nervu. Inervuje *m. rectus lateralis* a žíhaný sval třetího víčka (*m. quadratus*).

**VII. nerv lící** (*nervus facialis*) - je smíšený nerv s převahou motorické a parasympatické složky. Jádra se nacházejí v prodloužení míše a lebeční dutinu opouští skrze *meatus acusticus internus* a *canalis facialis*. Ve svém průběhu vydává *n. petrosus major* a nerv označovaný jako *chorda tympani*. Oba tyto parasympatické nervy vychází z blízkého okolí *ganglion geniculi* a pokračují ke svým „přepínacím“ gangliím. Těmi jsou *ganglion pterygopalatinum* (pro *n. petrosus major*) a *ganglion mandibulare* (pro *chorda tympani*). Motoricky inervuje pouze svaly jazyky, povrchové krční svaly a rozsáhlý depresor mandibuly.

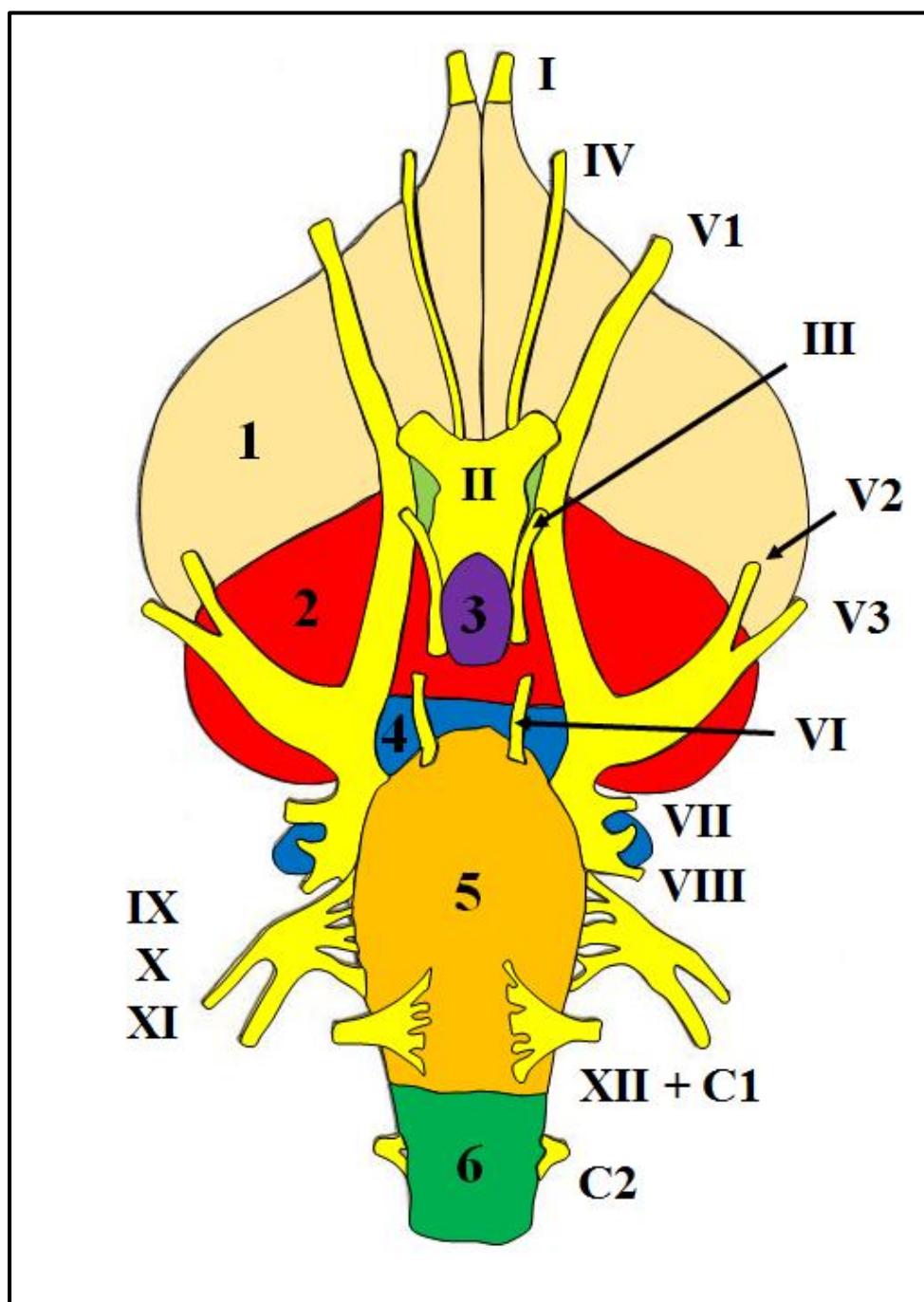
**VIII. nerv sluchově rovnovážný** (*nervus vestibulocochlearis*) - je čistě sensorický nerv s jádry uloženými v prodloužené míše. Jeho *ganglion vestibulare* přijímá vlákna z polokruhovitých kanálků, z *macula sacculi* i *macula utriculi* a z *crista neglecta*. Sluchovou složku nervu představuje *n. cochlearis* a *n. lagenaris*, každý se svým gangliem.

**IX. nerv jazykohltanový** (*nervus glossopharyngeus*) - je smíšený nerv s motorickou, senzitivní, sensorickou a parasympatickou funkcí. Jeho jádra se nacházejí v prodloužené míše a z lebeční dutiny vychází v těsném kontaktu s desátým a jedenáctým hlavovým nervem skrze *foramen nervi glossopharyngei*. Těsně po výstupu se přiblíží ke *ganglion cervicale craniale*, ze kterého přijímá sympatická vlákna. Největšími větvemi devátého hlavového nervu je *ramus lingualis* a *ramus pharyngeus rostralis et caudalis*. Jazyková větev inervuje sensoricky a parasympaticky kaudální polovinu jazyka a část hrtanu. Přední hltanová větev inervuje také část hrtanu a hltan, kdežto větev zadní inervuje jícen a průdušnici.

**X. nerv bloudivý** (*nervus vagus*) - je smíšený nerv s jádry v prodloužené míše. Na bázi mozkového kmene je lokalizován v těsné blízkosti s devátým a jedenáctým hlavovým nervem a z lebeční dutiny vychází skrze *foramen nervi vagi*. Těsně pod svým proximálním gangliem vydává vlákna, která spolupracují s *n. glossopharyngeus* na inervaci hltanu, hrtanu a počátečního úseku jícnu. Na krku bloudivý nerv doprovází jugulární žíly a za štítnou žlázou se na něm nachází distální ganglion. Z něj vychází vlákna pro štítnou žlázu i příštítná tělíska a také pro ultimobranchiální a karotidová tělíska. *Truncus vagosympathicus*, známý od savců, se u ptáků nevyvíjí. Po vstupu do dutiny tělní vydává *nervus vagus* větve pro srdce, plíce a *n. recurrens sinister et dexter*. Rekurentní nervy se vracejí směrem k hlavě a cestou vydávají větve pro jícen, průdušnici a vole. Ventrálně pod jícnem se oba bloudivé nervy spojí v jednotný kmen, inervující žaludek, játra, slezinu a slinivku břišní.

**XI. nerv přídatný** (*nervus accessorius*) - je čistě motorický nerv, který vzniká splynutím kořenů z prodloužené míchy a prvních dvou krčních segmentů míchy páteřní. Po oddělení od desátého hlavového nervu vede kaudálně, kde motoricky inervuje povrchově uložené svaly na krku.

**XII. - nerv podjazykový** (*nervus hypoglossus*) - je čistě motorický nerv, s jádry v prodloužené míše, z níž vychází několika malými kořeny. Ty se záhy po výstupu spojí a vytvoří dvě větve, které z lebeční dutiny prochází dvěma samostatnými otvory - *foramina nervi hypoglossi*. Oproti savcům, u kterých se podílí pouze na inervaci jazyka a podjazyčí u papoušků vydává tři větve - *ramus lingualis*, *ramus laryngeus* a *ramus trachealis*.



Obr. 16.: Schéma ptačího mozku, *aspectus ventralis*. 1 - telencephalon, 2 - mesencephalon, 3 - hypofýza, 4 - metencephalon, 5 - myelencephalon, 6 - medulla spinalis, I - *n. olfactorius*, II - *n. opticus*, III - *n. oculomotorius*, IV - *n. trochlearis*, V1 - *n. ophthalmicus*, V2 - *n. maxilaris*, V3 - *n. mandibularis*, VI - *n. abducens*, VII - *n. facialis*, VIII - *n. vestibulocochlearis*, IX - *n. glossopharyngeus*, X - *n. vagus*, XI - *n. accessorius*, XII - *n. hypoglossus*, C1 - *n. cervicalis* 1, C2 - *n. cervicalis* 2. Schéma inspirováno dle Koenig et al. (2016) a Ghetie (1976).

## Míšní nervy (*nervi spinales*)

Jak už jejich název napovídá, tato skupina nervů, představující druhou složku PNS, vychází z páteřní míchy. Stejně jako u savců jsou i míšní nervy papoušků tvořeny z dorzálních a ventrálních kořenů (*radices dorsales et ventrales*), které se spojí a vytvoří spinální nerv. Jejich počet je silně druhově specifický a odpovídá počtu míšních segmentů. Například u kura domácího je vytvořeno 41 párů míšních nervů. U papoušků je to však o něco více - průměrně 43 nervů. Dorzální kořeny spinálních nervů jsou mohutnější než ty ventrální a od třetího krčního nervu obsahují *ganglion spinale*, ve kterém se nacházejí senzitivní kořenové buňky. Obdobně jak se dělí páteř papoušků na jednotlivé oddíly, stejným způsobem se dělí i míšní nervy. Rozlišujeme tedy nervy krční (*nervi cervicales*), nervy hrudní (*nn. thoracici*), nervy bederní a křížové (*nn. synsacrales*) a nervy ocasní (*nn. caudales*). U papoušků se vyvíjí průměrně 12 nervů krčních, 8 hrudních, 15 synsacrálních a 8 ocasních. Po výstupu spinálních nervů z meziobratlových otvorů dochází k jejich rozvětvení na slabší *ramus dorsalis* a mohutnější *ramus ventralis*. Dorzální větve inervují svalovinu v okolí páteře a příslušnou část kůže. Větve ventrální poté bok, spodinu těla a končetiny. Nervy končetin jsou sdružovány do podoby pletení. Těmi jsou *plexus brachialis* pro křídlo a *plexus lumbosacralis* pro končetinu pánevní.

***Plexus brachialis*** je nervová pleteň tvořená ventrálními větvemi posledních 4-5 krčních a prvního hrudního míšního nervu. Těsně po svém vzniku pleteň vytváří dorsální a ventrální oddíl a na volné křídlo pokračuje jako dorzální a ventrální svazek. Horní oddíl vydává nervy pro svalovinu lopatky, kdežto oddíl spodní pro oba létací svaly (*nn. pectorales*, *n. supracoracoideus*). Horní svazek (*fasciculus dorsalis*) inervuje křídlo shora, svazek dolní (*fasciculus ventralis*) oproti tomu zespodu. Největší a nejdůležitější nervy horního svazku jsou *n. radialis*, *n. axillaris*, *n. anconealis*, *n. propatagialis dorsalis* a dorzální nervy metakarpu a prstů. *N. radialis* inervuje extensory loketního kloubu, zápěstí a prstů kdežto *n. axillaris* okolí ramenního kloubu a *mm. deltoidei*. Ventrální svazek poté vydává *n. bicipitalis*, *n. propatagialis ventralis*, *n. ulnaris*, *n. medianus* a ventrální nervy metakarpu a prstů. *N. bicipitalis* inervuje *m. biceps brachii* a *n. ulnaris* ve spolupráci s *n. medianus* inervují flexory lokte, zápěstí a prstů.

***Plexus lumbosacralis*** jak už jeho název napovídá, vzniká z ventrálních větví nervů bederních a křížových, někdy společně označovanými jako *nn. synsacrales*. Jeho inervační oblast je o poznání větší, než tomu bylo u pleteně předešlé. Inervuje pánev, pánevní končetinu a ocas. Ze stavebního i funkčního hlediska se dá tato pleteň rozdělit na dvě menší a to *plexus lumbalis* a *plexus sacralis*. Pleteň bederní je tvořena ventrálními větvemi druhého až čtvrtého synsokrálního nervu a vydává tyto větve: *n. cutaneus femoris lateralis*, *n. cutaneus femoris medialis*, *n. pubicus* (někdy označovaný jako *n. ilioinguinalis*), *n. femoralis* a *n. obturatorius*. Společně se podílejí na inervaci svaloviny a kůže v kraniální polovině stehna a na bříše hypogastria. Pleteň křížová, uložená ihned kaudálně za předešlou, je tvořena ventrálními větvemi čtvrtého až devátého synsokrálního nervu. Vydává *n. coxalis caudalis*, *n. cutaneus femoris caudalis* a *n. ischiadicus*, který se dále větví na *n. tibialis* a *n. fibularis (peroneus)*. Inervují kaudální polovinu stehna a vše od kolene dolů.

## 13. Smysly

Smyslové orgány papoušků jsou představovány stejně jako u savců orgánem zraku, sluchu, čichu, chuti a hmatu.

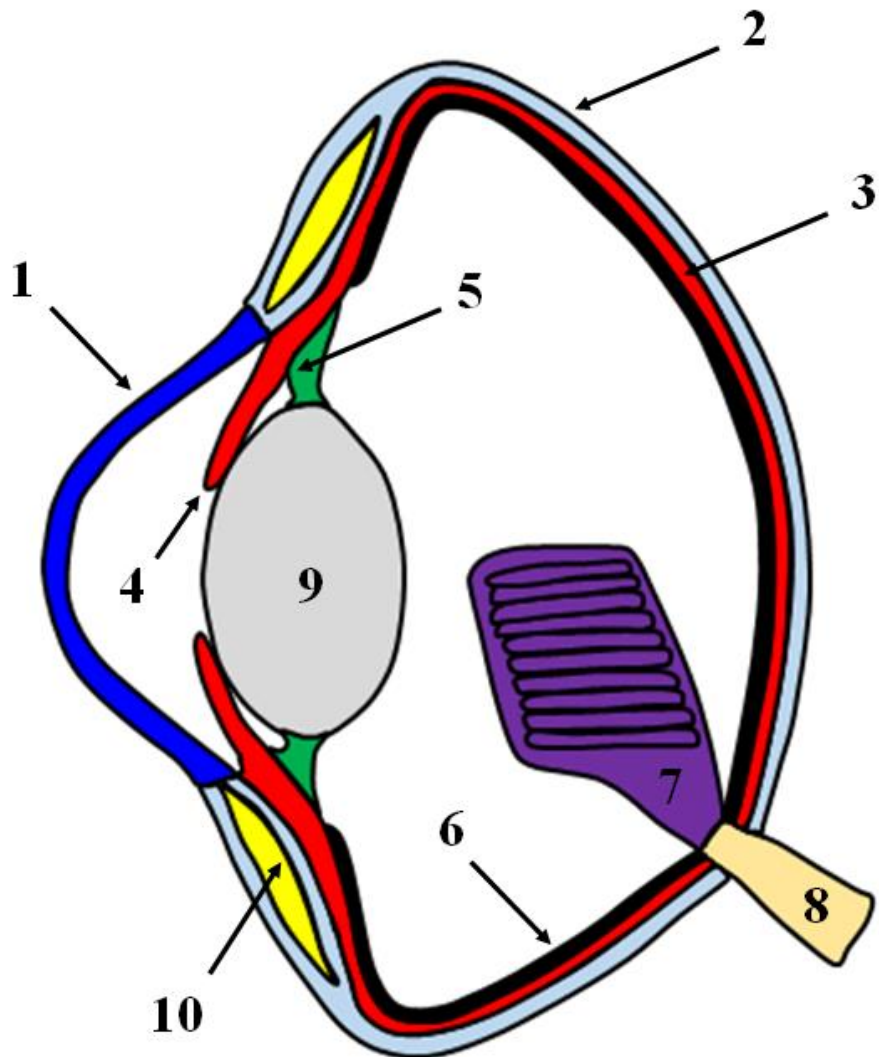
### Orgán zraku (*organum visus*)

Orgánem zraku je oko a jeho pomocná ústrojí a představuje nejdůležitější orgán ze všech ptačích smyslů. Drtivá většina druhů totiž hledá svoji potravu vizuálně, k čemuž potřebují velké a dobře fungující oči.

#### Oko (*oculus*)

Oko nebo též oční koule (*bulbus oculi*) je orgán složený ze stěny a komorového systému (obr. 17). Stěna oční koule je tvořena ze tří vrstev a to zevní, střední a vnitřní. Zevní nebo též vazivová vrstva je představována bělimou (*sclera*) a rohovkou (*cornea*). Vrstva střední neboli cévní (*uvea*) zahrnuje cévnatku (*choroidea*), řasnaté těleso (*corpus ciliare*) a duhovku (*iris*). Vnitřní vrstvu představuje jediná, zato však nejdůležitější struktura, kterou je sítnice (*retina*). Komorový systém představují přední a zadní oční komora (*camera bulbi anterior et posterior*) a komora sklivce (*camera vitrea*). Oproti savcům, kde je oční koule opravdu koulí, u ptáků má většinou plochý až tubulární tvar. Její velikost je přímo úměrná jejímu zapojení při hledání potravy. Například u hrabavé drůbeže představují oči přibližně 10 % z váhy hlavy, u dravých ptáků je to již 20 % a u sov dokonce až 30 %.

Zevní vrstva oční koule (*tunica externa seu fibrosa bulbi*) je tuhá vazivová vrstva stěny oka, která má za úkol držet tvar oční koule a ochránit měkčí komponenty uložené pod ní. V zevní vrstvě se nacházejí dvě stavebně i funkčně odlišné struktury, kterými jsou rohovka (*cornea*) a bělima (*sclera*). **Rohovka** má výrazně menší rádius a silně proto prominuje nad úroveň bělimy. Tuto prominenci umocňují navíc ploché kůstky uložené po obvodu *anulus sclerae* - tzv. *ossa sclerae*. Rohovka je průhledná přední část zevní stěny a je u ptáků složena ze stejných pěti vrstev jako u savců. Jmenovitě to je zevní epitel, Bowmanova membrána, vlastní vazivová vrstva, Descemetova membrána a vnitřní epitel.



Obr. 17: Schéma oční koule papouška. 1- rohovka (*cornea*), 2 - bělima (*sclera*), 3 - cévnatka (*choroidea*), 4 - duhovka (*iris*), 5 - řasnaté těleso (*corpus ciliare*), 6 - sítnice (*retina*), 7 - oční hřebínek (*pecten oculi*), 8 - zrakový nerv (*nervus opticus*), 9 - čočka (*lens*), 10 - bělimové kůstky (*ossa sclerae*).

Oproti savcům se u volného okraje rohovky nachází pigmentová deposita, představující tzv. *annulus corneae*. **Bělima** (*sclera*) je oproti rohovce neprůhledná bělavá vrstva, která pokrývá zadních 80 % povrchu. V porovnání se savci je ještě pevnější, neboť kromě klasického vaziva se na její stavbě podílí i hyalinní chrupavka (*lamina cartilaginea sclerae*) a již zmiňované ploché kůstky (*ossa sclerae*). Chrupavka se nachází v její zadní polovině a v okolí vyústění zrakového nervu může i osifikovat a vytvořit tak *os nervi optici*. Bělimové kůstky se nacházejí v přední polovině (na hranici s rohovkou) a jejich počet je druhově variabilní. Většina druhů má 10-18 kůstek a jejich funkce není pouze mechanická, ale také pomáhají při akomodaci čočky. Navíc slouží jako odstupové místo pro jeden z okohybných svalů - tzv. *m. pyramidalis*, který ovládá třetí víčko.

Střední (cévní) vrstva oční koule (*tunica media seu vasculosa bulbi*) se také někdy označuje jako *uvea*. Tvoří ji tři struktury, které jsou v porovnání s rohovkou a bělimou velice bohaté na cévy. První z nich je **cévnatka** (*choroidea*), která povléká větší polovinu oční koule vzadu. Začíná ihned za řasnatým tělesem dobře viditelným okrajem označovaným jako *ora serrata*. Nejdůležitější její vrstvy (*lamina suprachoroidea* a *lamina basalis*) mezi sebou skrývají cévy ve dvou řadách, sloužící k výživě sítnice. *Tapetum lucidum*, známé od savců, se u ptáků nevyvíjí. Druhou strukturou cévní vrstvy oka je **řasnaté těleso** (*corpus ciliare*). To má hned několik funkcí, mezi něž patří například fixace čočky uvnitř oka, ovlivňování tvaru čočky a rohovky a v neposlední řadě i samotná akomodace. V oku je řasnaté těleso umístěno mezi základnou duhovky (*margo ciliaris iridis*) a cévnatkou.

Kromě výše zmíněných funkcí se významnou měrou podílí i na produkci komorového moku (*humor aquosus*), který vyplňuje přední a zadní oční komoru. Vnitřní povrch řasnatého tělesa je zbrzděn velkým počtem řas (*plicae ciliares*), představující tzv. *pars plicata* (*corona ciliaris*). Směrem dozadu se tyto řasy vyhlazují, až úplně zmizí, čímž vzniká tzv. *pars plana* (*orbiculus ciliaris*). Směrem k čočce vydává řasnaté těleso četné výběžky (*processus ciliares*), které oproti savcům přímo splývají s obalem čočky. To ovšem neznamená, že by ptáci neměli *fibrae zonulares*, které výlučně zajišťují fixaci čočky k řasnatému tělesu u savců. U ptáků se tyto nacházejí v zadní polovině řasnatého tělesa. V nitru řasnatého tělesa se nachází *m. ciliaris*, který je však u ptáků příčně pruhovaný a rozdělený na dvě části. Těmi jsou *m. ciliaris anterior* (Cramptonův sval) a *m. ciliaris posterior* (Brückeho sval). První jmenovaný odpovídá za akomodaci rohovky, druhý poté za akomodaci čočky. Poslední strukturou cévní vrstvy oka je **duhovka** neboli *iris*. Jedná se o strukturu, připomínající mezikruží, které vymezuje vlastní zornici (*pupila*). Ta je u drtivé většiny ptáků kruhová, ale příležitostně může být i příčně oválná.



Na iris se popisují dva okraje. Prvním je okraj přivrácený k zornici (*margo pupilaris*), tím druhým okraj přiléhající k řasnatému tělesu (*margo ciliaris*). Díky své poloze vytváří duhovka přirozenou hranici mezi přední a zadní oční komorou. Barevná variabilita duhovky ptáků je obrovská a u některých druhů je dokonce závislá i na věku a pohlaví. Jako příklad lze uvést například papouška šedého (*Psittacus erithacus*), jehož mláďata mají duhovku tmavou až černou, ale dospělci žlutou. Na stavbě duhovky se podílí přední a zadní epitel, mezi kterými se nachází vlastní pigmentované stroma a svaly ovládající velikost zornice. Těmi jsou stejně jako u savců *m. sphincter pupillae* a *m. dilatator pupillae*. Specifikem ptáků je však typ svaloviny, která není hladká, nýbrž příčně pruhovaná. Ptáci tak dokážou změnit velikost zornice vědomě a léky ovlivňující vegetativní systém, jako je například atropin, u ptáků nefungují.

Vnitřní vrstvu oční koule tvoří **sítnice** (*retina*), která obsahuje světločivné buňky. Ty se však nacházejí pouze v místech, kam může dopadnout světelný paprsek a sítnici tak dělíme na slepou a zrakovou část (*pars caeca et optica retinae*). Hranici mezi těmito dvěma oddíly představuje *ora serrata*, která je zároveň hranicí mezi cévnatkou a řasnatým tělesem. Slepá část sítnice povléká řasnaté těleso (*pars ciliaris retinae*) a zadní polovinu duhovky (*pars iridica retinae*). Zraková část je u papoušků obdobně jako u savců složena z deseti vrstev. Jmenovitě to je vnitřní limitující membrána, vrstva nervových vláken, vrstva gangliových buněk, vnitřní plexiformní vrstva, vnitřní jádrová vrstva, zevní plexiformní vrstva, zevní jádrová vrstva, zevní limitující membrána, vrstva tyčinek a čípků a pigmentový epitel.

Sítnice papoušků je avaskulární a její výživu zajišťuje difuze z cévnatky a očního hřebínku (*pecten oculi*). Ten zároveň z velké části zakrývá vyústění zrakového nervu, a proto se u papoušků nepopisuje tzv. *discus opticus*. Oční hřebínek je pigmentovaná, vysoce vaskularizovaná struktura „vyrůstající“ ze sítnice v místě vyústění zrakového nervu. Prominuje do sklivcové komory a je vyvinut pouze v oku ptáků. Jedinou strukturou, která se alespoň zčásti podobá pectenu je *conus papilaris*, vyvinutý v oku plazů. Z morfologického hlediska rozlišujeme tři typy očního hřebínku a to *pecten plicatus*, *pecten vanellus* a *pecten conicus*. První jmenovaný je běžný u létavých ptáků. Má podobu vertikálně postavených lamel, které jsou na vrcholku spojeny můstkem (*pons pectinis*). *Pecten vanellus* je užší než předešlý typ a tvoří jej 25-30 svislých lamel spojených s centrální laminou. Vyvíjí se v oku většiny běžců. Poslední typ (kónický) je popisován pouze u ptáků kiwi a stavebně je podobnější spíše plazímu papilárnímu kuželu. Funkcí očního hřebínku je více, ale tou hlavní kromě výživy sklivce a sítnice je vnímání nitroočního tlaku a regulace teploty.

Vnitřní struktury oční koule zahrnují čočku, sklivec a komorový systém oka. **Oční čočka** (*lens*) je průhledná bikonvexní struktura, jejíž význam pro fungování oka je naprosto zásadní. Je fixována pomocí řasnatého tělesa a tvoří přirozenou hranici mezi zadní oční komorou a komorou sklivce. Oproti savcům kde má čočka opravdu čočkovitý tvar, u ptáků je daleko variabilnější. Například u denních ptáků je relativně plochá a u ptáků nočních a vodních skoro kulatá. Na povrchu čočky se nachází pouzdro (*capsula lentis*), pod nímž leží jednoduchý epitel a v nitru je lokalizováno centrální jádro. V úrovni rovníku čočky (*equator lentis*) se u ptáků vytváří unikátní prstencový polštářek (*pulvinus anularis lentis*), který je důležitý pro rychlost akomodace čočky. Obzvláště mohutný je u denních dravců, velice úzký poté u papoušků. Švy čočky, tak jak je známe od savců, se u ptáků nevyvíjejí. Komorový systém oka představují přední a zadní oční komora a komora sklivce. Přední oční komora (*camera anterior bulbi*) se nachází mezi rohovkou a duhovkou, komora zadní (*camera posterior bulbi*) poté mezi duhovkou a čočkou. Obě komory spolu komunikují skrze zornici a obě jsou vyplněny komorovou tekutinou (*humor aquosus*). Ta je produkována zejména řasnatým tělesem a vstřebávána v úrovni irido-korneálního úhlu do žilního splavu bělimy. Funkcí této tekutiny je udržování fyziologického nitroočního tlaku a výživa avaskulárních struktur oka, tedy čočky a rohovky. Poslední dutinou je komora sklivce (*camera vitrea bulbi*), která se nachází za čočkou a vyplňuje větší polovinu oční koule. Sklivec (*corpus vitreum*), který se v ní nachází je průhledná, avaskulární a na vodu bohatá struktura podobná gelu, jejíž funkcí je fixace sítnice ke svému podkladu.

## **Pomocná ústrojí oka (*organa oculi accessoria*)**

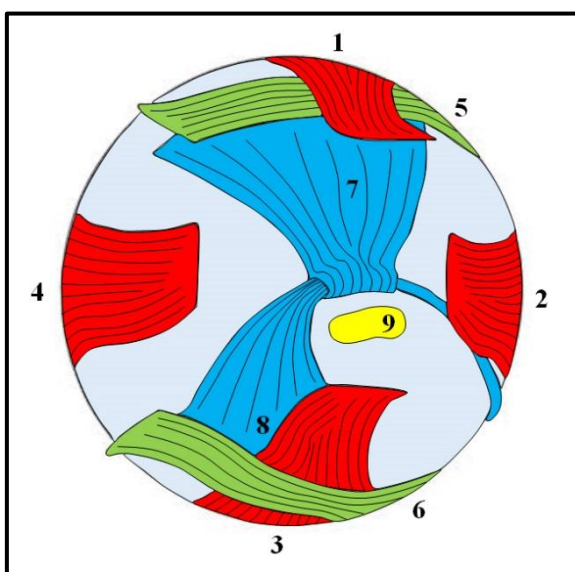
Pomocná ústrojí oka jsou souborem anatomických struktur, které oko chrání, čistí nebo s ním pohybují. Radíme sem očníci, víčka, spojivku, slzný aparát a okohybné svaly.

**Očnice (*orbita*)** je kostěně ohraničená párová dutina lokalizovaná mezi kostmi zobáku a lebeční dutinou. Většina ptačích druhů má orbitu ventrálně otevřenou, doplněnou pouze o *ligamentum suborbitale*. U papoušků je však tato ventrální hranice orbity většinou plně kostěná a přetvořená do podoby *arcus suborbitalis*. Druhy papoušků, které mají ventrálně orbitu otevřenou, jsou v menšině. Je to například Ara hyacintový (*Anodorhynchus hyacinthinus*), což dokazuje i obr. 2 ze strany 8. Oproti savcům není u papoušků oční koule chráněna periorbitálním tukovým tělesem. To ovšem neznamená, že by bylo oko bez jakékoliv ochrany vůči kostěnému podkladu orbity. Funkci chybějícího tukového tělesa u nich přebírá podočnicová paranasální dutina (*sinus infraorbitalis*).

**Oční víčka (*palpebrae*)** jsou kožní duplikatury, které mají za úkol chránit rohovku a přední pól oka před mechanickými inzulty z vnějšího okolí. U papoušků popisujeme víčko horní (*palpebra superior*), víčko dolní (*palpebra inferior*) a víčko třetí (*palpebra tertia* nebo též *membrana nictitans*). U většiny denních ptáků je větší a pohyblivější dolní víčko, u ptáků nočních a papoušků je tomu naopak. Za vlastní pohyb očních víček odpovídají zejména tři svaly a to *m. orbicularis oculi*, *m. levator palpebrae superioris* a *m. depressor palpebrae inferioris*. Víčko třetí ovládají *m. quadratus* a *m. pyramidalis*, kteří budou zmíněni níže. Zevní plochu očních víček pokrývá jemná kůže, plochu vnitřní poté víčková část spojivky (*tunica conjunctiva palpebrarum*). Oproti savcům se u ptáků na volném okraji víčka nenacházejí Meibomovy mazové žlázy a slzy tak snáze „přetékají“ přes *limbus*. Třetí víčko je oproti předešlým tvořeno pouze spojivkou. Jeho funkcí je ochrana rohovky před poškozením se zachováním vidění. Ptáci jej vysouvají například za letu nebo při potápění. V porovnání se savci se třetí víčko ptáků vysouvá z dorzo-mediálního kvadrantu oční štěrbině směrem ventro-laterálním.

**Slzný aparát** ptáků se skládá ze slzné žlázy, žlázy třetího víčka, nosní žlázy a slzného kanálku. Slzná žláza (*glandula lacrimalis*) je u ptáků relativně malá a nachází se v laterálním očním koutku mezi periorbitou a spojivkou víček. Svým rovným vývodem (nebo několika menšími) ústí do *fornix conjunctivae*. Žláza třetího víčka (*glandula membranae nictitantis*), je minimálně dvakrát větší než žláza předešlá a nachází se v mediálním očním koutku. Jejím produktem je hlenovitý sekret bohatý na imunoglobulin A a lymfocyty, zajišťující imunitní odpověď oka na případné patogeny. Nosní žláza (*glandula nasalis*) je modifikovaná slzná žláza, lokalizovaná dorso-mediálně v orbitě. Velmi důležitá je u mořských ptáků, díky její schopnosti vylučovat slzami sůl. Vlastním vývodním kanálkem je slzovod (*ductus nasolacrimalis*), který je velmi krátký a vede do dutiny nosní. Slzy z ní poté stékají choanou do orofaryngu.

Stejně jako u jiných obratlovců je i u papoušků zajištěn pohyb očních koulí díky okohybným svalům (obr. 18). Těmi jsou 4 přímé a 2 šikmé oční svaly - *m. rectus dorsalis*, *m. rectus ventralis*, *m. rectus medialis (nasalis)*, *m. rectus lateralis (temporalis)*, *m. obliquus dorsalis* a *m. obliquus ventralis*. Doplňkovými svaly této skupiny jsou ještě *m. quadratus* a *m. pyramidalis*, které však ovládají třetí víčko. Zatahovač oční koule (*m. retractor bulbi*), tak jak jej známe od savců, se u ptáků nevyvíjí. Velmi dobře vyvinuté jsou okohybné svaly u ptáků, jejichž oči jsou umístěny po stranách hlavy, velmi slabé poté u sov, které mají oči blízko vedle sebe. Přímé oční svaly pohybují okem ve směrech odpovídajícím jejich názvu, tedy dorzálně, ventrálně, mediálně a laterálně. Oba šikmé svaly poté mají za úkol stáčet oční kouli podél její osy mediálním a laterálním směrem.



Obr. 18: Schéma okohybných svalů ptáků, *aspectus posterior*. 1 - *m. rectus dorsalis*, 2 - *m. rectus lateralis*, 3 - *m. rectus ventralis*, 4 - *m. rectus medialis*, 5 - *m. obliquus dorsalis*, 6 - *m. obliquus ventralis*, 7 - *m. quadratus*, 8 - *m. pyramidalis*, 9 - *n. opticus*. Schéma inspirováno dle Koenig et al. (2016) a Frewein et Sinowatz (2004).

## Orgán sluchu a rovnováhy (*organum vestibulocochleare*)

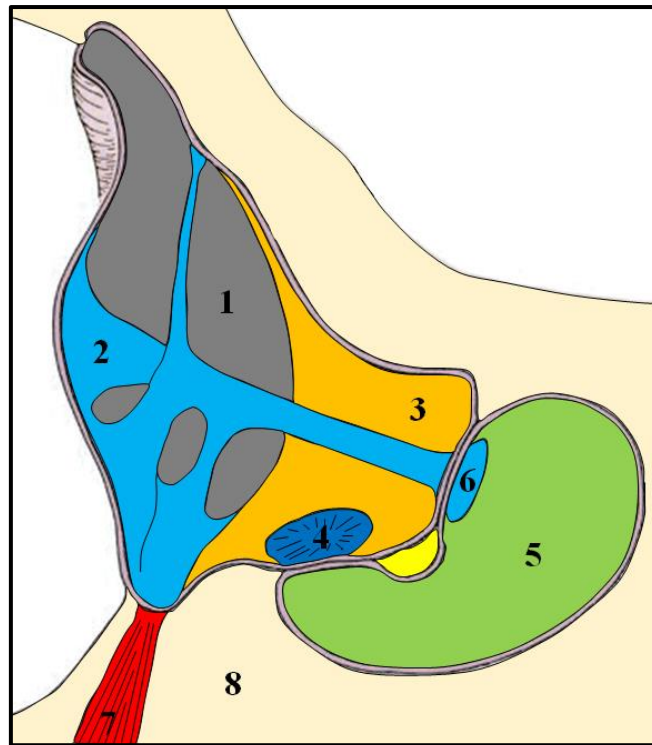
Stejně jako u savců je ucho papoušků složeno ze tří částí. Těmi jsou ucho zevní (*auris externa*), ucho střední (*auris media*) a ucho vnitřní (*auris interna*).

**Zevní ucho**, jak už jeho název napovídá, se nachází na povrchu hlavy a oproti savcům je jeho stavba jednodušší. U papoušků je tato část ucha představována pouze zevním zvukovodem a bubínkem (*membrana tympani*). Ušní boltec, který je nejtypičtější strukturou zevního ucha savců, se u ptáků nevyvíjí. A to dokonce ani u druhů, které mají ucho ve svém názvu jako je například kalous ušatý (*Asio Otus*). U něj jsou „ušičky“ vytvořeny pouze z delších kolmo vzhůru směřujících pírů, které nejsou žádným způsobem napojeny na ucho jako takové. Vstup do zevního zvukovodu se nachází za okem a u papoušků je skryt modifikovaným krycím peřím (Obr. 19). Vlastní zevní zvukovod je dlouhý jen několik milimetrů a je zakončen bubínkem, zprostředkávajícím přenos zvuku z vnějšího prostředí do středního ucha. Do vnitřní stěny bubínku je vrostlá extracolumelární chrupavka a jeho napnutí zajišťuje *m. columellae*.



Obr. 19: Kakadu palmový (*Proboosciger aterrimus*), *aspectus lateralis*, vstup do zevního zvukovodu.

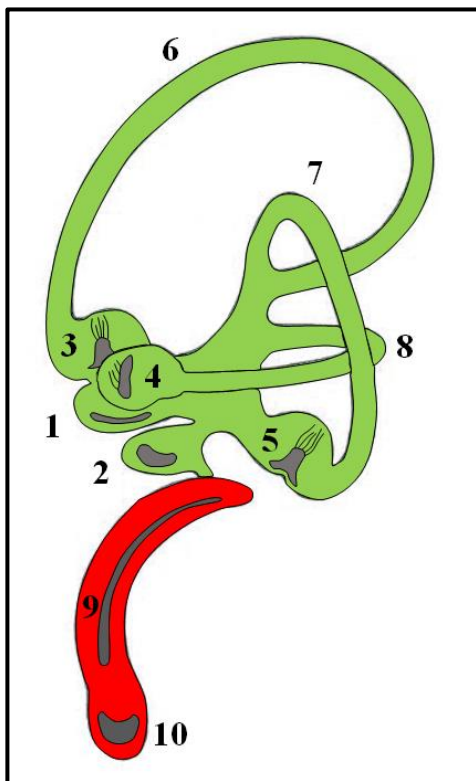
**Střední ucho** papoušků se skládá ze středoušní dutiny (*cavum tympani*) a jediné středoušní kůstky, kterou je *columella* (obr. 20). Dutina je stejně jako u savců vyplněna vzduchem díky napojení na *oropharynx*. Toto spojení zajišťuje *tuba auditiva*, jejíž zevní vyústění se nachází v dutině zobákové ihned za choanou. U vnitřního (tympanického) vyústění se nachází *organum paratympanicum*, obsahující smyslové vláskové buňky pro vnímání změn atmosférického tlaku. *Columella* je s bubínkem spojena pomocí chrupavky (*cartilago extracolumellaris*), která má podobu trojnožky. Výběžky z ní směřují k rostrálnímu, kaudálnímu a ventrálnímu okraji bubínku. Dále do dutiny pokračuje *columella* svým tělem, které je zakončené rozšířenou bází. Ta je napojena na vestibulární okénko vnitřního ucha obdobně jak to činí báze třmínku u savců.



Obr. 20: Schéma středního ucha ptáků. 1 - bubínek, 2 - *columella* s extracolumelárními chrupavkami, 3 - středoušní dutina, 4 - *fenestra cochlae* s *membrana tympani secundaria*, 5 - *vestibulum* vnitřního ucha, 6 - *fenestra vestibuli* s bází columelly, 7 - *m. columellae*, 8 - kostní ohraničení středního a vnitřního ucha. Schéma inspirováno dle Koenig et al. (2016) a Schwarze et Schröder (1979).

**Vnitřní ucho** papoušků je složeno stejně jako u savců z kostěného a blanitého labyrintu (obr. 21). Kostěný labyrint je vyplněn perilymfou, kdežto ten blanitý endolymfou. Z funkčního i stavebního hlediska lze vnitřní ucho rozdělit na vestibulární (statickou) a kochleární (akustickou) část. Vestibulární část vybíhá kaudo-dorzálně do podoby tří na sebe kolmých polokruhovitých kanálků, které se označují jako *canalis semicircularis anterior, posterior et lateris*. Díky smyslovým buňkám v nich uložených je pták schopen vnímat pohyby do všech směrů (kinetiku). Stejně jako u savců nachází se také ve vestibulu papoušků dva váčky známé pod jmény *utricleus* a *sacculus*. V jejich stěně jsou nahloučeny smyslové buňky napojené na statokonia (otolity). Díky pohybu endolymfy a těchto ušních kaménků dostává mozek, prostřednictvím osmého hlavového nervu, informace o statické hlavě i celého těla.

*Cochlea* se nachází ventrálně pod vestibulem a oproti savcům nemá podoby „šnečí ulity“. Jedná se o slepě zakončený kanálek, který je rostrálně konvexní a mediálně konkávní. Vlastním koncem je tzv. *lagena* v níž se nachází *macula lagenae*. V nitru kostěného hlemýžďe se nachází *ductus cochlearis*, který od sebe odděluje dva prostory, známé i od savců. Jedná se o *scala vestibuli* a *scala tympani*. Vestibulární scala je navíc od blanitého hlemýžďe oddělena pomocí *tegmentum vasculosum*, které odpovídá Reissnerově membráně savců.



Obr. 21: Schéma vnitřního ucha ptáků. 1 - *utricleus* s *macula utriculi*, 2 - *sacculus* s *macula sacculi*, 3 - *ampulla et crista ampularis* předního polokruhovitého kanálku, 4 - *ampulla et crista ampularis* laterálního polokruhovitého kanálku, 5 - *ampulla et crista ampularis* zadního polokruhovitého kanálku, 6 - *ductus semicircularis anterior*, 7 - *ductus semicircularis posterior*, 8 - *ductus semicircularis lateralis*, 9 - *cochlea et papilla basilaris*, 10 - *lagena et macula lagenae*. Schéma inspirováno dle Koenig et al. (2016) a Salomon (1993).

### **Orgán čichu (*apparatus olfactorius*)**

Orgán čichu, tedy smyslové buňky zajišťující čich, se nacházejí stejně jako u savců v nosní dutině. Nalezneme je v kaudální třetině v oblasti známé jako *regio olfactoria*, jejíž sliznice obsahuje neuro-senzorické buňky. Sliznice s čichovými buňkami povléká kaudální nosní skořepu i přilehlou část nosní přepážky a není u všech druhů ptáků stejně velká. Lépe vyvinutá je u masožravých a rybožravých ptáků nežli u zrnožravých druhů jakými jsou i papoušci.

### **Orgán chuti (*apparatus gustatorius*)**

Orgán chuti je představován chuťovými papilami (*papillae gustatoriae*), které se nacházejí na dorzální ploše jazyka. Jsou rozmístěny rovnoměrně, ale v porovnání se savci jen řídko. V centru každé chuťové papily se nacházejí vlastní smyslové buňky známé pod označením chuťové pohárky.



## 14. Kožní soustava (*integumentum commune*)

Soustava známá též jako společný povrch těla (*integumentum commune*), zahrnuje zejména kůži (*cutis*) a kožní deriváty. Vykonává několik funkcí, hrajících důležitou roli v ochraně organismu, též v jeho termoregulaci, smyslovém vnímání, komunikaci, exkreci, syntéze a skladování těla důležitých látek. Výsledkem těchto funkcí je možnost adaptace jedince na jeho životní prostředí, ochrana jedince před fyzikálními a mechanickými vlivy, regulace tělesné teploty, schopnost vnímání a komunikace s ostatními jedinci.

### Kůže (*cutis*)

Kůže je největší orgán těla, který pokrývá a chrání vnitřní orgány a tkáně. U papoušků stejně jako u ostatních ptáků, je tvořena třemi hlavními vrstvami. Keratinizuje a formuje se stejně jako u savců, nicméně oproti nim je kůže tenčí, křehčí a obsahuje minimum žláz. Naopak obsahuje více elastických vláken a vlivem toho je kůže ptáků pružnější.

Nejsvrchnější vrstvou kůže je **pokožka** (*epidermis*), která komunikuje s vnějším prostředím a je tvořena vrstvou buněk, složená převážně z keratinocytů a melanocytů. Keratinocyty v epidermis papoušků produkují keratin, což je pevná bílkovina, která tvoří vrchní vrstvy nejen kůže, ale i peří a opatřuje jim ochranu proti mechanickému poškození. Keratinocyty jsou v bazální vrstvě epidermis neustále obnovovány a postupně se posouvají k povrchu. Jedná se o keratinizaci, díky které vzniká furfura, neboli kožní prach, důležitý pro ochranu proti patogenům. Melanocyty jsou odpovědné za produkci pigmentu nazývaného melanin, který dává kůži a peří papoušků jejich charakteristickou barvu. Melanin má více typů, díky kterým vznikají různé barevné odstíny, od tmavých až po světlé. Vliv na barvu kůže a peří mají jak genetické faktory, tak faktory externí jako je strava a prostředí, ve kterém se papoušci nacházejí. Melanin má podobně jako keratin funkci ochrannou. Melanin slouží jako protekce kůže a peří před UV zářením, které melanocyty pomáhají absorbovat a rozptylovat.

Střední a nejmohutnější vrstvu kůže tvoří **škára** (*dermis*). Je nejpevnější vrstvou, která obsahuje množství specializovaných struktur. Tvořena je hustou pojivovou tkání, obsahující vlákna, která zajišťují pevnost a pružnost kůže. Dermis je bohatě vaskularizovaná i inervovaná. Obsahuje četné krevní i mízní cévy a receptory, které umožňují vnímání mechanických a tepelných podnětů. Mezi buňky škóry řadíme fibroblasty produkující kolagen a elastin a dále mastocyty, účastníci se imunitních reakcí. Důležitou a unikátní součástí škóry papoušků oproti savcům je množství speciálních hladkých svalů (*mm. nonstriati*). Tyto svaly jsou připojeny k základně peří a umožňují jejich jemné pohyby (*mm. penales*), nebo končí volně v dermis aterií (*mm. apteriales*). V hloubce najdeme hustou síť elastických vláken (*lamina elastica*), která tvoří pohyblivou hranici mezi škárou a podkožím.

**Podkoží** (*hypodermis*) je nejhlubší vrstva kůže papoušků, která spojuje škáru s povrchovou tělní povázkou nebo přímo se skeletem. Podkoží je tvořeno řídkým vazivem, obsahujícím převážně elastická a kolagenní vlákna, které zajišťují pevnost a pružnost. Vazivo poskytuje strukturu a podporu, ve které se ukládá velké množství vody spolu s tukem. Množství tuku se pak může lišit v závislosti na habitatových preferencích a životním stylu. V podkoží papoušků najdeme také podkožní příčně pruhované svaly, což jim umožňuje rychlé a silné kontrakce, kterými vědomě ovládají celé okrsky kůže.

## **Kožní deriváty**

Kožní systém papoušků zahrnuje několik přídatných derivátů, které jsou nezbytné pro jejich fyziologické funkce. Mezi tyto deriváty zahrnujeme peří, mazové žlázy, kožní duplikatury a epidermální struktury jako je například zobák či drápy. Specifické kožní struktury vykonávají rozmanité funkce. Na jejich stavbě se podílejí jednotlivé vrstvy samostatně, nebo spolu mohou navzájem spolupracovat.

## **Kožní žlázy (*glandulae cutaneae*)**

Papoušci mají na rozdíl od jiných živočichů velmi omezené množství kožních žláz. Oproti savcům u nich zcela chybí potní žlázy (*gll. sudoriferae*) a žlázy mazové žlázy (*gll. sebaceae*) nalezneme jen na některých částech těla. Konkrétně v okolí kloaky, mazové žlázy v zevním zvukovodu a kostrční mazovou žlázu. Absence potních žláz zapříčiňuje, že se ptáci nepotí. Proto musí regulovat svojí tělesnou teplotu odlišnými způsoby, například zrychleným dýcháním. Absenci drobných mazových žláz do značné míry kompenzuje obrovská **kostrční žláza** (*glandula uropygialis*), kterou najdeme u většiny ptáků. Uropygiální žláza, i přesto, že je menší než u jiných druhů ptáků, je jedna z nejdůležitějších kožních žláz papoušků. Je uložena nad posledním ocasním obratlem, na hřbetní straně kořene ocasních per. Má hroznovitý tvar, je párová, složená ze dvou laloků, přičemž každá polovina žlázy má svůj vlastní vývod. Vývody ústí na povrch kůže poblíž základny ocasu. Papoušci si pomocí zobáku sekret produkovaný žlázami vytlačují a roztírají po peří. Sekret je olejovitý, obsahuje směs tuků a vosků a je důležitý pro udržení kvality a funkčnosti peří. Svými vlastnostmi udržuje peří voděodolné, chrání ho před parazity a mikroorganismy.

## **Deriváty epidermis**

Deriváty epidermis u papoušků jsou struktury, vznikající z vnější vrstvy kůže během embryonálního vývoje zbytněním pokožky a následným zrohovatěním. Tyto struktury lokalizujeme především na místech bez pěřového pokryvu a zahrnují zejména zobák, drápy a další specializované keratinizované útvary.

Prvním z derivátů je tzv. **rhamphotheca**, která se dle lokalizace dělí na pokožku horního zobáku (*rhinotheca*) a na pokožku dolního zobáku (*glathotheca*). Jedná se o zrohovatělý obal, jenž je složen z vrstev keratinizovaných buněk, tvořených v hlubších vrstvách epidermis. Keratin rhamphothéky je neustále obnovován, díky čemuž může zobák růst po celý život papouška a je obušován podle potřeby. Tento způsob růstu zajišťuje dostatečnou regeneraci při jeho poškození a zajišťuje navíc i pevnost a odolnost celého zobáku. Tloušťka a tvar rhamphothéky se může měnit v závislosti na potravních návycích a potřebách konkrétního

druhu papouška. Papoušci, kteří konzumují tvrdá semena, například hyacintovíti nebo jiné Ary, mají silnější a robustnější zobák, zatímco menší papoušci mají jemnější zobáky pro konzumaci jemnější potravy. Barva zobáku papoušků je určena kombinací pigmentů a strukturálních vlastností. Hlavním pigmentem je melanin, ten dodává zobáku tmavé barvy. Naopak karotenoidy mohou způsobit červené, oranžové nebo žluté odstíny, které způsobují pestrost zobáků u některých druhů.

Dalším derivátem je **podotheca**, speciální pokožka, keratinizovaná vrstva tvořena z tvrdého keratinu. Pokrývá nohy ptáků, včetně papoušků. Podotheca se nachází na tarsometatarsu i prstech (obr. 22). Na povrchu podothéky jsou přítomny různé šupinaté štítky, mezi nimiž se nacházejí měkké spoje, které umožňují flexibilitu a pohyb. Tyto štítky hrají důležitou roli v ochraně kůže a pomáhají s rozložením tlaku při šplhání a uchopování větví. Štítky nacházející se na horní (dorsální) ploše prstů a nártů se nazývají *scuta*, na plantární ploše jako *scutella*. Štítky na dorsální ploše jsou obvykle čtyřhranné, větší a silnější, naopak na plantární ploše a po stranách jsou štítky šesti i více-hranné, menší. Na některých částech nohou mohou být místo velkých štítků přítomny drobné retikulární šupiny, které tvoří síťovitou strukturu a poskytují větší flexibilitu. Barva podothéky se může mezi druhy a jedinci lišit. Někteří papoušci mají podotheku v barvě šedé až černé, zatímco u jiných druhů může být barva více nažloutlá či růžová.

**Drápy** (*unguiculae*) jsou další klíčovou keratinizovanou strukturou, nacházející se na distálních člancích všech prstů nohy. U dnešních druhů papoušků drápy na prstech hrudní končetiny (křídla) běžně nenajdeme. Většina papoušků má zygodaktylní typ nohy. To znamená, že dva prsty směřují dopředu a dva prsty dozadu, což je efektivní při uchopování větví. Drápy se vyvíjejí z epidermální vrstvy a jsou tvořeny tvrdým keratinem poskytujícím potřebnou pevnost a odolnost. Dráp je ukotven na kostěném základu prstu, což mu zajišťuje stabilitu a podporu. Stejně jako zobák, drápy rostou po celý život papouška a jsou přirozeně obrušovány při jejich používání. Velikost drápů se obecně liší dle druhu. Začíná na délce několika milimetrů (např. u *Melopsittacus undulatus*), u větších druhů může dosahovat délky 2-3 centimetrů (např. u *Ara ararauna*).

Poslední skupinou kožních derivátů jsou kožní duplikatury a struktury vzniklé z epidermis i dermis. U papoušků zahrnují křídelní řasy, polštářky na noze, hnízdní nažiny a speciální přivesky (*appendices carnosae*). **Křídelní řasy** (*patagia*) jsou mohutné kožní řasy, které najdeme mezi jednotlivými částmi křídla a tělem. U papoušků existují čtyři hlavní typy patagií, z nichž každé má specifickou lokalizaci a funkci. Největší a nejvýraznější kožní řasa

(*propatagium*) se nachází mezi ramenním kloubem a zápěstím. Propatagium obsahuje tenké svaly a vazivové struktury, které napomáhají roztažení a pohybu křídla během letu směrem dolů. Další kožní řasa (*postpatagium*) se nachází na zadní straně křídla, mezi loktem a zápěstím a pokračuje k zadnímu okraji křídla. Postpatagium obklopuje sekundární letky a pomáhá během letu udržovat tvar křídla. Menší řasa (*metapatagium*) se nachází mezi tělem a loktem křídla, blízko hrudníku. Metapatagium spojuje tělo s ramenem a napomáhá stabilizaci křídla. Nejmenší kožní řasa (*patagium alulare*) se nachází v oblasti základny palcového prstu křídla, tzv. aluly, mezi *digitus alularis* a *digitus major*, a hraje roli při jemném ovládní pohybu křídla.

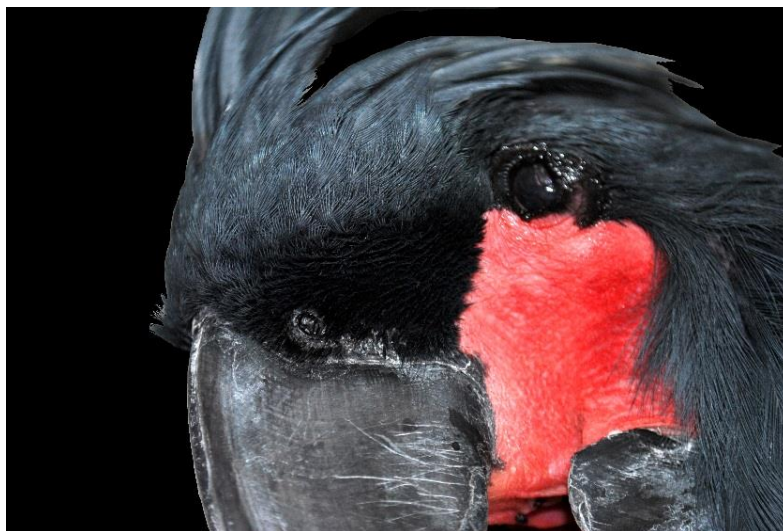
**Polštářky na nohou** (*pulvini pedis*) jsou měkké, pružné a zduřelé části kůže, které chrání končetinu na plantární ploše nohy. *Pulvini pedis*, které pokrývají spodní stranu prstů, se nazývají *pulvini digitales*. Každý prst má svůj vlastní polštářek pokrývající oblast pod jednotlivými prstními články. Polštářky metatarsu (*pulvini metatarsales*) se nacházejí na jeho spodní straně a tvoří hlavní kontaktní plochu. Polštářky jsou tvořeny hustou vrstvou vazivové tkáně a tukového materiálu, což jim dává jejich pružnost a schopnost absorbovat nárazy. Struktura pokožky obsahuje specializované smyslové receptory zajišťující citlivost.



Obr. 22. Kakadu palmový (*Probosciger aterrimus*). *Podotheca*, *aspectus lateralis* (nahore) *et aspectus plantaris* (dole).

**Hnízdní nažina** (*area incubationis*) je specifická oblast na těle papoušků, která se vyvinula pro účely efektivního zahřívání vajec během inkubace a umožňuje přenos tepla z těla rodiče přímo na vejce. U většiny druhů papoušků se tato oblast nachází na ventrální ploše těla, v dolní části břicha, mezi prsními svaly a kloakou. U některých druhů může být *area incubationis* rozšířena i na boky. Kůže v této oblasti je tenká, elastická a má zvýšený průtok krve. Kapiláry v této oblasti se rozšiřují, což zvyšuje lokální teplotu nad normální tělesnou teplotu ptáka, často až o několik stupňů Celsia. Některé druhy papoušků mohou mít více než jednu hnízdní nažinu, což jim umožňuje lépe rozložit teplo na větší množství vajec. To je běžné u druhů, které kladou větší snůšky (*Amazona* spp., *Ara arakanga*). U některých papoušků, kteří mají kratší dobu inkubace, nebo kladou méně vajec, může být hnízdní nažina méně vyvinutá, ale stále funkční (*Amazona aestiva*).

**Apendices carnosae** jsou specifické výrůstky či okresky zbytnělé kůže. Nejčastěji se apendices carnosae nacházejí v oblasti hlavy, popřípadě krku a uší, kde mohou mít různý tvar a velikost. Příkladem může být řasa ústního koutku (*rictus*) či kůže v okolí zevního ucha (*lobus auricularis*). Tyto struktury se mohou u různých druhů výrazně lišit a mohou plnit různé funkce, včetně vizuální komunikace, termoregulace a někdy i ochrany. Ara hyacintový (*Anodorhynchus hyacinthinus*) má kolem očí a na spodní části zobáku výrazné „masité“ oblasti bez peří, které mohou měnit barvu. U Kakadu palmového (*Probosciger aterrimus*) je tato zbytnělá oblast bez peří ještě rozsáhlejší (obr. 23).



Obr. 23: Kakadu palmový (*Probosciger aterrimus*), dospělý samec, detail hlavy. Detail modifikované kůže v okolí zobákového koutku.

## Peří (*pennae*)

Peří papoušků je fascinující a komplexní struktura, skládající se z několika základních komponentů, které mají specifické funkce. Roste z péřového folikulu (*folliculus pennae*), který se nachází v kůži, konkrétně v její škáře (*dermis*), kde nasedá na vazivovou papilu. Dermis je hlubší vrstva kůže, nacházející se pod epidermis, a spolu s péřovými folikuly obsahuje i krevní cévy a nervy. Peří papoušků, podobně jako peří ostatních ptáků, se skládá z několika klíčových částí, které dohromady tvoří složitý celek. Základní částí každého pera, tvořící jeho pevnou oporu, je **stvol** (*scapus*). Stvol se dále skládá z více částí a to z brku a ostenu.

**Brk** (*calamus*) je zapuštěn do kůže ptáka a je ukotven v péřovém folikulu. Jde o dutý válec, který nemá žádné přívěsky a jeho vnitřní dutina (*lumen*) je naplněna dřevem. *Calamus* je nejspodnější částí střední osy peří, poskytuje pevnost a stabilitu, zároveň slouží jako spojnice mezi peřím a tělem ptáka. Je tvořen bílkovinou keratinem a na jeho povrchu se nachází drobné otvory nazývané **umbilici**. U báze, na proximálním konci brku, se nachází *umbilicus proximalis*. Druhý, *umbilicus distalis*, se nachází na distálním konci, na přechodu mezi brkem a ostemem, přičemž zde vyrůstá tzv. **paosten** (*hyporhachis*) a **papeří** (*hypopennae*). Paosten je druhá, menší část peří. Je jemnější, více načechraný a vyrůstá z brku těsně pod hlavním peřím. Papeří, známé jako *hypopennae*, někdy též označováno jako peří spodní či prachové, se nachází pod hlavními pery na těle ptáka a jeho vlastnosti jsou víceméně podobné. **Osten** (*rhachis*) se nachází nad koncem brku a je hlavní, pevnou, ale pružnou osou peří, táhnoucí se až po jeho špičku. Pod povrchem ostenu se nachází vnitřní lehká a houževnatá dřevná vrstva. Rhachis je pokračováním brku, ale na rozdíl od něj je plochý a na obě jeho strany je připevněn soubor větví, které vytvářejí vnitřní a vnější prapor (*vexillum externum et internum*).

**Prapor** je tvořen okem viditelnými mohutnými větvemi, které se označují jako *barbae* nebo též *rami*. *Barbae* jsou uspořádány ve dvou řadách pod určitým úhlem, a vytváří tak plochou rozprostřenou strukturu peří. *Barbae* jsou mezi sebou propojeny dalšími, z nich vycházejícími jemnějšími větvemi druhého řádu, nazývanými *barbulae*. *Barbulae* vedou proximálním a distálním směrem. Proximální větvičky (*barbulae proximales seu arcuateae*) se podobají dorzálně obrácenému oblouku. Větvičky distální (*barbulae distales seu hamateae*) vlastní speciální **háčky** (*hamulae*), jenž se zasekávají do žlábků větviček proximálních. Tímto principem jsou větvičky druhého řádu navzájem spojovány, a udržují tak kompaktní plochu peří důležitou pro let.

Papoušci mají několik typů peří a dělíme ho dle jeho funkce, stavby a lokalizace do více skupin (obr. 24). Rozlišujeme peří obrysové (*pennae contourae*), prachovité (*semiplumae*), prachové (*plumae*), nitkovité (*filoplumae*) a štětičkovité (*setae*). **Obrysové peří** tvoří vnější vrstvu, která dává ptákům jejich aerodynamický tvar a je základem pro letové schopnosti. Je to nejběžnější viditelný typ peří na těle ptáka. Dělíme jej dále do čtyř podskupin. **Peří krycí** (*pennae contourae generales*) pokrývá většinu těla ptáka, což pomáhá udržet hladký a efektivní letový profil pro lepší aerodynamiku. Je pevně uspořádáno ve vrstvách a dle jejich umístění na těle může být peří různě velké a husté. Nachází se zejména na krku, hřbetu, trupu, pánevních končetinách a předních oddílech křídel.

**Letky** (*remiges*) jsou specializované druhy konturového peří, zajišťující schopnost letu. Vyrůstají z kaudálního okraje křídel a obvykle jsou pevně spojeny s jeho kostrou. Dělí se do tří základních kategorií dle jejich polohy: primární, sekundární a terciární letky. Primární letky jsou umístěny na vnějším okraji křídla, obvykle jsou nejdelší a nejpevnější. Jsou připojeny ke kostem ruky křídla a poskytují hlavní pohonnou sílu pro let. Sekundární letky jsou připojeny ke kosti pažní a loketní. Nacházejí se na křídle vnitřněji, blíže k tělu ptáka, jsou kratší a širší. Terciární letky, často označované jako tercié, jsou umístěny nejblíže k tělu na vnitřním okraji křídla. Někdy jsou zahrnovány mezi letky sekundární.

**Rýdovací pera** (*rectrices*) nalezneme na ocase papoušků a jsou zásadní pro řízení, stabilitu a manévrovatelnost během letu. Tato pera jsou pevně upevněna v pygostylu a obvykle symetricky rozložena na obou stranách středu ocasu. Pera mají typicky delší a širší tvar než jiné typy peří, které může být různě tvarované, a to od velmi dlouhých a úzkých per až po krátká a široká. Papoušci žijící v hustých lesích mohou mít kratší a širší rýdovací peří, což jim umožňuje lepší manévrovatelnost v omezeném prostoru mezi stromy. Papoušci otevřených plání mohou mít naopak rýdovací peří delší a užší pro efektivnější a rychlejší let.

**Krovky** (*tectrices*) jsou pera střední velikosti, nacházející se při bázi letek i rýdovacích per. Jsou uspořádány v přesných řadách a vrstvách, což zajišťuje maximální pokrytí a ochranu těla, nicméně krovky křídel a ocasu jsou specificky upraveny, aby opět podporovaly aerodynamické vlastnosti během letu.

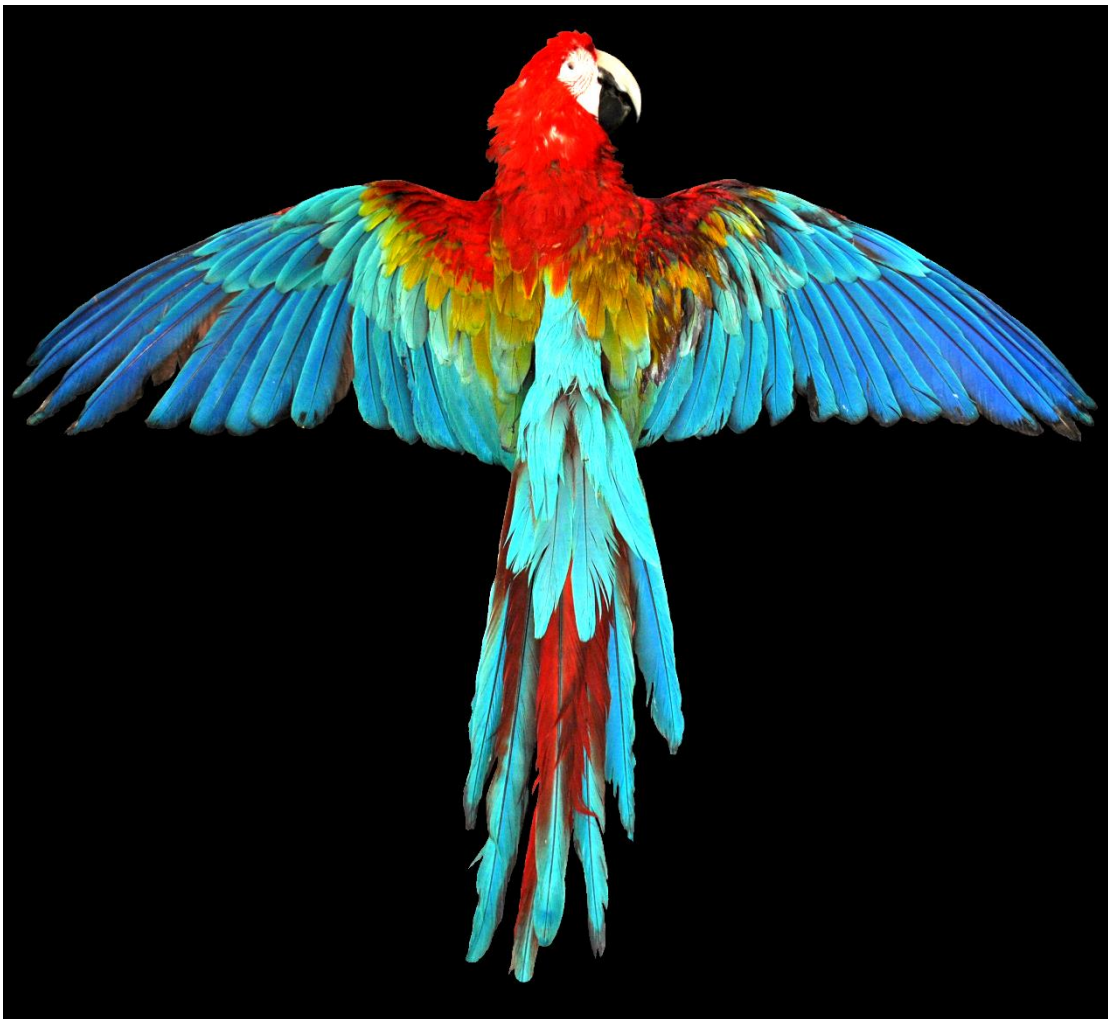


Dle lokality rozlišujeme primární krovky, které se nachází na křídlech a pokrývají bázi primárních letek. Sekundární krovky najdeme taktéž na křídlech, nicméně pokrývají bázi sekundárních letek. Poslední, ocasní krovky se nachází nad a pod rýdovacím peřím na ocase. Krovky díky jejich barvám a vzorům často přispívají k celkovému vzhledu ptáků. U mnoha druhů papoušků hrají krovky roli ve vizuální komunikaci, včetně námluvných rituálů a teritoriálního značení. Barvy mohou být výrazné a pestré a jsou výsledkem kombinace pigmentace a strukturních vlastností peří. Tyto pigmenty absorbují a odrážejí světlo na různých vlnových délkách, což vede k zobrazení barev, které jsou námi viditelné. Mezi takové pigmenty řadíme melaniny, karotenoidy a porfyriny. Strukturní barvy v peří nejsou důsledkem pigmentů, ale vznikají díky fyzikálním strukturám v peří, které odrážejí a rozptylují světlo. Tento jev způsobuje, že světlo interaguje s mikroskopickými strukturami v peří, což vede k vytváření jasných a často měnících se barev. Mezi takové efekty řadíme například iridescenci, která způsobuje, že peří mění barvu v závislosti na úhlu pohledu a vykazuje metalické nebo měnící se barvy.

**Peří prachovité** (*sempiplumae*) se nachází po celém těle, a to mezi peřím konturovým a prachovým, kde plní izolační funkci. Prachovité peří je méně strukturované. Najdeme zde centrální osu (*rhachis*) s mnoha jemnými větvemi (*barbae*), nicméně postrádají nejmenší větvíčky (*barbulae*) a tím nejsou pevně propojené. Z toho důvodu prapor není celistvý, pera jsou načebraná a měkká. **Peří prachové** (*plumae*) postrádá osten a skládá se z mnoha větví vyrůstajících přímo z brku. Jeho funkce je především termoregulační a je životně důležité pro mláďata. Prachové peří se dělí dle fáze života na neonatální a definitivní. Neonatální prachové peří je první sada peří, která se vyvíjí u mladých ptáků. Začíná se formovat ještě v hnízdě a má za úkol poskytnout základní izolaci nově vylíhlým jedincům, kteří ještě nejsou schopni regulovat svou tělesnou teplotu. Naopak prachové peří definitivní, někdy označované jako "trvalé", se vyvíjí pod peřím konturovým a je obecně hustší a lépe strukturované než prachové peří neonatální. Zůstává u ptáka po celý jeho život a periodicky se obnovuje během procesu přepeřování.

**Peří nitkovité** (*filoplumae*) je jemný a vláknitý typ peří, jehož strukturu tvoří pouze krátký stvol s několika málo větvemi na jeho konci. *Filoplumae* jsou tenčí než peří obrysové a často téměř průhledné. Nitkovité peří je obvykle umístěno mezi obrysovými pery, často poblíž větších letek či krovek. Zde působí jako senzory a mohou efektivně monitorovat a přenášet informace o pohybu tohoto peří.

**Peří štětičkovité** (*setae*) je typicky velmi tuhé a má jednoduchou strukturu s málo nebo žádnými větvemi, vyrůstajícími v úrovni *umbilicus distalis* z mohutného stvolu. Tato pera obvykle vykazují štětinovitý vzhled a mají funkci především ochrannou. Nicméně některá štětičkovitá pera jsou vysoce inervovaná a mohou sloužit jako důležité smyslové receptory. Štětičkovité peří je nejčastěji lokalizováno na hlavě ptáků, zvláště v okolí úst, očí a zevního zvukovodu. U některých druhů se může štětičkovité peří nacházet i na nohou, krku nebo kostrči při vyústění mazové žlázy.



Obr. 24: Ara zelenokřídlý (*Ara chloropterus*), *aspectus dorsalis*, peří.

## 15. Seznam použité literatury

1. ČERNÝ, H. (2005): Anatomie domácích ptáků. 1. vydání. Metoda, 2005, 447 str. ISBN: 80-239-4966-7.
2. ČERVENÝ, Č. (2000): Veterinární anatomie - Základy anatomie domácích ptáků. VFU Brno, 2000, 163 str.
3. EVANS, H. E., MARTIN, G. R. (1993): *Organa sensuum. In: Handbook of Avian Anatomy.*
4. KARDONG, K. V. (2012): Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution (6th Ed.). New York: The McGraw-Hill Companies. pp. 794. ISBN 978-0-07-352423-8.
5. KENT, G. C. (1992): Comparative Anatomy of the Vertebrates (7th Ed.). WCB Publishers, Dubuque, Melbourne, Oxford. pp. 681. ISBN 978-0-697-23486-5.
6. KING, A. S., MCLELLAND, J. (1984): Birds - Their Structure & Function, 2nd ed., Bailliere Tindall, London, 334 pp.
7. KLIMEŠ, J. (ed.), (2004): Zoologie pro veterinární mediky. Veterinární a farmaceutická univerzita Brno, Studijní a informační středisko, Brno, 2004, 192. str. ISBN: 80-7305-489-2.
8. KÖNIG, H. E., KORBEL, R., LIEBICH, H.-G. (2009): Avian Anatomy Textbook and Colour Atlas. ISBN 978-1-910455-60-9
9. NOMINA ANATOMICA VETERINARIA (NAV), Sixth Edition, 2017, I.C.V.G.A.N., Editorial Committee Hanover (Germany), Ghent (Belgium), Columbia, MO (U.S.A.), Rio de Janeiro (Brazil), 178 str.
10. O'MALLEY, B. (2005): Clinical Anatomy and Physiology of Exotic Species: Structure and Function of Mammals, Birds, Reptiles and Amphibians. Elsevier Limited. pp. 269. ISBN 0-7020-2782-0.
11. PYSZKO, M., ZAHRADNÍČEK, O., PYSZKOVÁ, L., PÁRAL, V. (2013): Základy srovnávací anatomie obratlovců. Brno: PrintActive s.r.o., 2013, 208 str. ISBN 978-80-26069-47-8.
12. SAXENA, R. K., SAXENA, S. (2008): Comparative Anatomy of Vertebrates. Anshan, UK. pp. 480. ISBN 978-1-905-74099-4.
13. SCHMIDT, R. M., REAVILL, D. R., PHALEN, D. N. (2015): Pathology of Pet and Aviary Birds.
14. SPEER, B. L. (2016): Current Therapy in Avian Medicine and Surgery, First Edition.

## Internetové zdroje (k 30. 10. 2024):

- <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1261543/?page=1>
- <https://www-sciencedirect-com.katalog.vfu.cz:444/science/article/pii/S1094919402000312>
- [https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=QlvBDwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PA1&dq=blood+supply+of+the+brain+in+parrots&ots=8Pb8FC2iUa&sig=25ziARwC5QeQIXScjB3hv7wP1VA&redir\\_esc=y#v=onepage&q&f=false](https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=QlvBDwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PA1&dq=blood+supply+of+the+brain+in+parrots&ots=8Pb8FC2iUa&sig=25ziARwC5QeQIXScjB3hv7wP1VA&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false)
- <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/vms3.1394>
- <https://sci-hub.se/https://www.jstor.org/stable/4082278>
- [https://journals.viamedica.pl/fovia\\_morphologica/article/view/16245/12883](https://journals.viamedica.pl/fovia_morphologica/article/view/16245/12883)
- <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ahe.12618>
- [https://bioone.org/journals/journal-of-zoo-and-wildlife-medicine/volume-32/issue-4/1042-7260\\_2001\\_032\\_0447\\_PPSAND\\_2.0.CO\\_2/PSITTACINE-PARANASAL-SINUSA-NEW-DEFINITION-OF-COMPARTMENTS/10.1638/1042-7260\(2001\)032\[0447:PPSAND\]2.0.CO;2.short](https://bioone.org/journals/journal-of-zoo-and-wildlife-medicine/volume-32/issue-4/1042-7260_2001_032_0447_PPSAND_2.0.CO_2/PSITTACINE-PARANASAL-SINUSA-NEW-DEFINITION-OF-COMPARTMENTS/10.1638/1042-7260(2001)032[0447:PPSAND]2.0.CO;2.short)
- [https://nexusacademicpublishers.com/uploads/files/AAVS\\_9\\_7\\_989-993.pdf](https://nexusacademicpublishers.com/uploads/files/AAVS_9_7_989-993.pdf)
- <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ahe.12618>
- <http://www.jms.periodikos.com.br/article/587cb4657f8c9d0d058b4651/pdf/jms-23-3-587cb4657f8c9d0d058b4651.pdf>



**IVA 2024FVL/1110/01**