biologija

Jasna Štrus

# SPLOŠNA ZOOLOGIJA

1. izdaja

scripta

biologija

Jasna Štrus

# SPLOŠNA ZOOLOGIJA

1. izdaja

ŠOU - Študentska založba

scripta

505 928

II 505928

CIP - Kataložni zapis o publikaciji
Narodna in univerzitetna knjižnica, Ljubljana

ŠTRUS, Jasna
Splošna zoologija : učbenik / Jasna Štrus. – Ljubljana : Študentska organizacija univerze, Študentska založba, 1999. – (Knjižna zbirka Scripta)

ISBN: 961-6211-99-4

99252480

Knjižna zbirka scripta

*Odgovorni urednik:*
Boštjan Resinovič

*Izdajatelj:*
ŠOU – Študentska založba
Beethovnova 9
1000 Ljubljana
tel: (061) 210-332
fax: (061) 222-618
http://www.knjigarna.uni-lj.si

*Za založbo:*
Igor Brlek

*Recenzenta:*
prof. dr. Pavel Ličar
dr. Peter Stušek

*Lektorica:*
Petra Tomažin

*Računalniško grafično oblikovanje:*
Klemen Ulčakar

*Tisk:*
Grafika Fric

Ljubljana, 1999

Naklada: 500 izvodov

Ponatis celote ali posameznih delov je dovoljen le s pisnim dovoljenjem založbe.

Po mnenju Ministrstva za šolstvo in šport Republike Slovenije št. 415-124/99 z dne 12.4.1999 šteje knjiga med proizvode, za katere se plačuje 5% prometni davek od prometa proizvodov.

10-06-1999

199908605

# Vsebina


Uvod 7

Zahvala 8

Prvo poglavje
**Biologija, znanost o življenju** 9
1.1 Kaj je življenje? 9
1.2 Kako razlikujemo živo od neživega? 10
1.3 Kemijska zgradba živih bitij 10
1.4 Evolucija, primarni koncept povezovanja v biologiji 11

Drugo poglavje
**Biologija celice** 14
2.1 Protobionti - prve celice 14
2.2 Prokariontska in evkariontska celica 14
2.3 Celična membrana in transport snovi 16
2.4 Zgradba citoplazme 22
2.4.1 Osnovne kemijske sestavine citoplazme 22
2.4.2 Citosol, citoskelet in celični organeli 28
2.5 Intermediarni metabolizem, celična presnova 36
2.5.1 Encimi 36
2.5.2 Vitamini 37
2.5.3 Energijsko bogate spojine 37
2.5.4 Celično dihanje in glikoliza 38
2.6 Sinteza beljakovin 41
2.6.1 Transkripcija 41
2.6.2 Genski kod 42
2.6.3 Translacija 42
2.6.4 Regulacija sinteze beljakovin 46
2.7 Razmnoževanje celic 49
2.7.1 Kromosomi 50
2.7.2 Celični ciklus 50
2.7.3 Mitoza 52
2.7.4 Mejoza (redukcijska delitev) 54
2.8 Celično sporočanje 56
2.8.1 Membranski receptorji 58
2.8.2 Intracelularno prevajanje signalov 59

Tretje poglavje
**Histologija, zgradba in delovanje tkiv** 60
3.1 Epitelno tkivo in žleze 60
3.2 Tkiva z bogato medcelično 62
3.2.1 Vezno tkivo (veziva) 64
3.2.2 Hrustančno tkivo 68
3.2.3 Kostno tkivo 69
3.3 Mišično tkivo 71
3.3.1 Gladko mišično tkivo 72
3.3.2 Prečno progasto mišično tkivo 72

3.3.3 Srčno mišično tkivo 76
3.3.4 Poševno progasto mišično tkivo 76
3.4 Živčno tkivo 76

Četrto poglavje
**Zgradba in delovanje organskih sistemov živali** 81
4.1 Integument 81
4.2 Ogrodje in gibala 87
4.3 Prehranjevanje, prebavila in prebava 97
4.3.1 Prehranjevanje 97
4.3.2 Prebavila nevretenčarjev 99
4.3.3 Prebavila vretenčarjev 101
4.4 Dihala in izmenjava plinov 102
4.5 Telesne tekočine in transport snovi 111
4.6 Izločala in osmoregulacija 116
4.7 Čutila in zaznavanje dražljajev 122
4.7.1 Kemoreceptorji 123
4.7.2 Termoreceptorji in termoregulacija 125
4.7.3 Mehanoreceptorji 126
4.7.4 Fotoreceptorji 132
4.7.5 Elektroreceptorji in magnetoreceptorji 137
4.8 Živčevje in živčna regulacija 137
4.9 Endokrine žleze in hormonska regulacija 143

Peto poglavje
**Razmnoževanje in razvoj** 150
5.1 Razmnoževanje 150
5.1.1 Spolno razmnoževanje 150
5.1.2 Nespolno razmnoževanje 159
5.1.3 Menjava (izmena) generacij 160
5.2 Ontogenetski razvoj 160

Dodatek: Pregled poenostavljenega sistema živali 168

Indeks 171

Slovstvo 179

# Uvod

Učbenik iz splošne zoologije je namenjen študentom prvega letnika biologije in študentom dvopredmetnih smeri biologija-kemija in biologija-gospodinjstvo. Namen učbenika je kratka predstavitev vsebin, ki jih obsegajo predavanja iz splošne zoologije. Vsebina poglavij je zgoščena in je izhodišče za poglobljen študij iz dodatnih virov. Slikovno gradivo je večinoma povzeto iz učbenika zoologije, ki ga uporabljajo študenti prvih letnikov biologije na Univerzi v Heidelbergu. Sheme so izvirno delo avtorjev učbenika in smo jih povzeli in priredili v soglasju z avtorjema. Vsebina je razdeljena v pet poglavij.

V prvem poglavju je na kratko predstavljena vloga biologije v preteklosti in danes ter njen pomen za poznavanje življenja.

Drugo poglavje obravnava zgradbo živalske celice, s poudarkom na celici evkariontov. Prikazan je potek presnove na celičnem nivoju in razloženi so osnovni mehanizmi sinteze beljakovin. Opisana je zgradba dednega materiala evkariontov in načini celičnega razmnoževanja. S kratko predstavitvijo mehanizmov celičnega sporočanja je nakazana perspektivna in aktualna smer raziskav na področju biologije celice.

V tretjem poglavju so opisani osnovni tipi živalskih tkiv. Definicije temeljijo predvsem na tkivih vretenčarjev, ki so obsežno predstavljeni v številnih učbenikih histologije.

Poglavje je kratko in povzema le osnovna dejstva, saj študenti zgradbo tkiv podrobno spoznajo pri vajah iz histologije.

Obsežno četrto poglavje zajema primerjavo zgradbe in delovanja različnih organov živali, s poudarkom na nevretenčarjih. Prikazani so osnovni tipi organskih sistemov in raznolikost zgradbe in funkcije organov pri posameznih živalskih skupinah.

V petem poglavju so predstavljeni načini razmnoževanja živali, s poudarkom na spolnem razmnoževanju, ki je nedvomno razlog za tako veliko pestrost živalskih organizmov. Ontogenetski razvoj je prikazan na kratko, predvsem primerjalno med nevretenčarji in vretenčarji.

Vsebine s področij etologije, ekologije in evolucije niso predstavljene v posebnih poglavjih, ker so preobsežne. Tematsko so vključene v ostala poglavja in v vsebine predavanj. Znanje s teh področij lahko študent dobi iz učbenikov biologije, ki so navedeni v slovstvu.

# Zahvala

Kot študentko prvega letnika biologije me je pred četrt stoletja v svet živali popeljal **prof. Janez Matjašič**. Z zanimivimi in slikovitimi predavanji nas je vodil »iz življenja najmanjših« v svet velikanov. Po diplomi sem kot asistentka pri vajah iz splošne zoologije pridobivala znanje ob delu s študenti in ob pogovorih z mentorjem, predavateljem splošne zoologije, **prof. Pavlom Ličarjem**. Z nazornimi, preglednimi in duhovitimi predavanji je navduševal številne generacije biologov. Ko sem pred tremi leti postala nosilka predmeta Splošna zoologija sem se zavedla, da je nasledniti tako dobra predavatelja zelo težavna naloga.

Z dobro osnovo, vzornimi vzgledi in veliko vzpodbude z veseljem nadaljujem njuno delo.

Izkušnje pridobivam tudi v stiku s predavatelji v tujini. **Prof. Volker Storch** predava zoologijo na Univerzi v Heidelbergu, v Nemčiji. Je avtor številnih priznanih učbenikov s področja splošne in sistematske zoologije. Z njim sodelujem že vrsto let. Ko sem mu povedala, da želim napisati učbenik iz splošne zoologije mi je podaril zadnjo, sedmo izdajo svojega učbenika »Kurzes Lehrbuch der Zoologie«. Za vzpodbudo mi je rekel: «Ko napišeš prvi učbenik se začne dolga naporna pot, ki se uspešno konča šele takrat, ko so zadovoljni študenti in kolegi«. Učbenik je napisan, prvi korak je narejen. To je prva izdaja in zavedam se, da še zdaleč ni popolna. Vsi, ki boste učbenik vzeli v roke, ga prebrali in dopolnili s koristnimi nasveti in pripombami, boste prispevali k njegovi uspešnosti in morda tudi k drugi, tretji in še mnogim izdajam ...

Zahvaljujem se vsem, ki ste sodelovali z idejami, nasveti, vzpodbudami.

Hvala tehničnima sodelavcema **Luki Malenšku** z Oddelka za biologijo in g. **Adam** z Zoološkega inštituta Univerze v Heidelbergu za izdelavo slikovnega gradiva.

Hvala **generacijam študentov**, ki me spremljajo od leta 1977 in usmerjajo moje zanimanje za poučevanje biologije.

Avtorica

Zbirka nordijskih mitov *Edda* pravi, da na začetku ni bilo ničesar:
"Zemlje ni bilo, tudi neba nad njo ne, bila je samo zevajoča vrzel, brez trave."
Na severu in jugu od ničesar sta ležali pokrajini mraza in ognja, imenovani Niflheim in Muspelheim. Vročina Muspelheima je stalila nekoliko zmrzali Niflheima in iz kapelj je zrasel velikan Ymer. Kaj je Ymer jedel? Očitno je imel kravo Audhumla. In kaj je jedla krava? No ja, bilo je tudi nekaj soli. In tako naprej ...

Povzeto po: The First Three Minutes, by Steve Weinberg, 1977

---

Večji del vsebine učbenika sem napisala med študijskim obiskom Zoološkega inštituta Univerze v Heidelbergu v Nemčiji, s finančno podporo individualne štipendije programa Tempus Phare (IMG-97-SLO-2019).

Prvo poglavje

# Biologija, znanost o življenju

Na prelomnici stoletja je biologija kot znanost o življenju izpostavljena novim zahtevam. Pomembna odkritja v zadnjih desetletjih, hiter razvoj tehnologij in vedno hujše onesnaževanje okolja postavljajo pred biologe vedno nove in vedno zahtevnejše naloge. Reševanje zapletov, ki jih povzroča človek z nepremišljenim in nenadzorovanim delovanjem potrebuje nova znanja in njihovo smotrno uporabo za ohranjanje ravnotežja v naravi. Poznavanje in obvladovanje naravnih zakonitosti, razumevanje in ohranjanje življenja niso le dolžnosti in privilegiji biologov pač pa vsakega človeka, ki v tem trenutku biva na zemlji. Biologija skuša odgovoriti na zelo preprosto vprašanje »Kako deluje življenje?«. Odgovor še zdaleč ni preprost! Iščejo ga raziskovalci v številnih vedah in panogah, ki z načrtovanimi in ponovljivimi poskusi preverjajo svoje podmene in prispevajo kamenčke in bisere v kraljestvo znanja o življenju.

## 1.1 Kaj je življenje?

Pojmovanje življenja se je spreminjalo s časom in prav tako tudi odnos do biologije. Do začetka dvajsetega stoletja je prevladoval vitalistični pogled na življenje. Vitalizem (animizem) je vse pojave povezoval z neko nadnaravno »vitalno silo«, ki biva v organizmu in usmerja njegovo delovanje. Že nekateri grški in tudi drugi filozofi (Aristotel, Descartes) so zagovarjali mehanicistični princip nastanka življenja, ki razlaga življenje s fizikalnimi in kemijskimi zakoni. Ta pogled je v začetku dvajsetega stoletja razvil in dopolnil nemški biolog Jacques Loeb, ki je s poskusi na jajčecih morskih ježkov pokazal, da lahko z ustreznimi kemijskimi snovmi sproži embrionalni razvoj organizma iz ene same celice. Bil je celo prepričan, da je možno življenje ustvariti v laboratoriju. S ponovnim odkritjem Mendlovih zakonov so mehanicisti našli podporo za svoje trditve, namreč da dednost usmerjajo molekule. Rezultati dela znanstvenikov devetnajstega stoletja, kot so Darwin, Pasteur, Mendel idr. so osnova za raziskave v biologiji današnjega časa. Mejnik, ki predstavlja začetek sodobne biologije bi bilo lahko leto 1953, ko sta Watson in Crick predstavila model dvojne vijačnice DNK in s tem postavila fizikalno osnovo za Mendlove gene, temeljne enote na katere deluje naravna selekcija. Od tu naprej štejemo obdobje sodobne biologije, ki raziskave na področju molekularne biologije vključuje v raziskave na vseh področjih biologije, sistematike, anatomije, fiziologije, ekologije, evolucije in drugih. Odkritju strukture DNK je sledilo obdobje hitrega razvoja na področju genetike, dešifriranje univerzalnega genskega koda, poznavanje regulacije izražanja genov, razumevanje imunskega sistema in manipulacije genskega materiala. Raziskave na področju molekularne biologije so omogočile razumevanje kemijske narave raznolikosti, ki je osnova za naravno selekcijo, poznavanje delovanja fizioloških sistemov in

nenazadnje tudi razumevanje zakonitosti v ekologiji ter reševanje problemov, ki jih povzročajo nekontrolirani posegi v okolje.

Če torej skušamo odgovoriti na zastavljeno vprašanje o tem, kaj je življenje, je lahko odgovor zelo preprost ali pa skrajno zapleten. Molekularni biolog lahko definira življenje, kot rezultat fizikalnih in kemijskih procesov, ki potekajo v celicah. Racionalist lahko definira življenje kot lastnost, ki loči živo od neživega. Biolog pa primerja živo z neživim in ugotavlja, katere lastnosti so skupne vsem živim organizmom, od bakterije do človeka in kako na vse to deluje evolucija.

### 1.2 Kako razlikujemo živo od neživega?

Živa bitja so kompleksni, visoko organizirani sistemi, ki imajo celično zgradbo.

Živa bitja rastejo tako, da se povečuje količina žive snovi v organizmu in se z razvojem spreminjajo.

Živa bitja presnavljajo, v njih poteka serija kemijskih reakcij , ki so natančno uravnane. Z razgradnjo (disimilacija) in sintezo (asimilacija) snovi vzdržujejo homeostazo, ravnotežje notranjega okolja.

Živa bitja so gibljiva.

Živa bitja se odzivajo na dražljaje, pravimo, da so vzdražna.

Živa bitja se razmnožujejo.

Živa bitja imajo genski program, ki usmerja zgradbo, presnovo in razmnoževanje in nanj deluje evolucija.

Živa bitja se spreminjajo v generacijah (evolucija).

Vsa živa bitja imajo naštete lastnosti, ki jih je težko razvrstiti po pomembnosti za definicijo življenja. Neživo ima lahko katero od navedenih lastnosti, vendar ne vseh hkrati.

### 1.3 Kemijska zgradba živih bitij

Vsa živa bitja imajo celično zgradbo. Moderna biologija proučuje celico in procese v njej predvsem z vidika kemijskih in fizikalnih reakcij, ki potekajo na celičnem nivoju. Celice so iz vode, anorganskih ionov in organskih molekul.

Enostavne molekule

Osnovni elementi, ki gradijo živo snov so C, O, N, H, ki se na različne načine povezujejo v enostavne molekule, gradnike kompleksnih organskih spojin.

**Enostavni ogljikovi hidrati** s strukturno formulo $C_n(H_2O)_n$ so osnovna hrana celice, vir energije (glukoza) in gradniki (riboza, deoksiriboza)

kompleksnih celičnih sestavin. Vezani na proteine, so lahko signalne molekule in označevalci za razpoznavanje med molekulami.

**Maščobne kisline** gradijo lipide, so vir energije in pomembna sestavina membran.

**Aminokisline** so gradniki beljakovin in pomembne puferske spojine. **Nukleotidi** so gradniki nukleinskih kislin, primarni vir energije (ATP), koencimi (koencim A) in substrati v oksi-redoks reakcijah ($NAD^+$, $NADP^+$).

Kompleksne molekule

Enostavni ogljikovi hidrati se z O-glikozidno vezjo povezujejo v **di- in poli-saharide**. Škrob in glikogen sta polimera glukoze in pomembni rezervni substanci rastlin in živali. Celuloza in hitin sta osnovna strukturna polisaharida. V kombinaciji s proteini tvorijo sladkorji **glikoproteine,** ki pokrivajo zunanje celične površine, medtem ko **proteoglikani** sestavljajo izvencelični matriks in so pomembne signalne molekule v celici.

Maščobne kisline in glicerol sestavljajo **trigliceride**, nevtralne maščobe, ki so zelo ekonomičen vir energije v celici (dvakrat več energije na gram kot ogljikovi hidrati). **Fosfolipidi** so osnovni gradniki membran, **karotenoidi** so pomembni rastlinski pigmenti in predhodniki vitamina A. **Steroidi** so signalne molekule, hormoni in gradniki membran (holesterol).

Aminokisline se s peptidno vezjo povezujejo v **polipeptide**. Beljakovine so polipeptidi, ki so na specifičen način zviti v prostoru. Primarno zgradbo proteina določa zaporedje aminokislin, ki ga gradijo. Sekundarna zgradba proteina nastane zaradi vodikovih vezi med določenimi odseki polipeptidne verige in je lahko v obliki alfa vijačnice ali beta nagubane ravnine. Zaradi interakcij med radikali aminokislin, ki so lahko nepolarne, polarne, bazične ali kisle, se funkcionalna področja proteina (domene) z različno sekundarno zgradbo z linearnimi odseki povezujejo v značilno konformacijo. To je terciarna zgradba proteina. Beljakovine s kvartarno zgradbo (hemoglobin) so iz več polipeptidnih podenot. Beljakovine so osnovni strukturni elementi v celicah, transportne molekule, encimi, hormoni in protitelesa.

Nukleotidi so iz dušikove baze (purinov, pirimidinov), sladkorja (riboze, deoksiriboze) in fosfatne skupine. V **nukleinske kisline** se povezujejo s 5´-3´ fosfodiestrsko vezjo. Te so nosilci dednih zasnov (DNK) in sodelujejo pri sintezi beljakovin (RNK).

V celici nenehno potekajo procesi razgradnje kompleksnih snovi v osnovne gradnike (katabolizem) in sinteza kompleksnih snovi iz osnovnih enot (anabolizem). Energija, ki se sprošča pri razgradnji (oksidacije) se veže v energetsko bogate spojine v sklopljenih reakcijah in se porablja pri biosintezi. Snovi se v živih sistemih stalno spreminjajo na primer ogljik v procesih dihanja prehaja iz reducirane oblike (glukoza) v oksidirano (ogljikov dioksid), med fotosintezo pa obratno.

### 1.4 Evolucija, primarni koncept povezovanja v biologiji

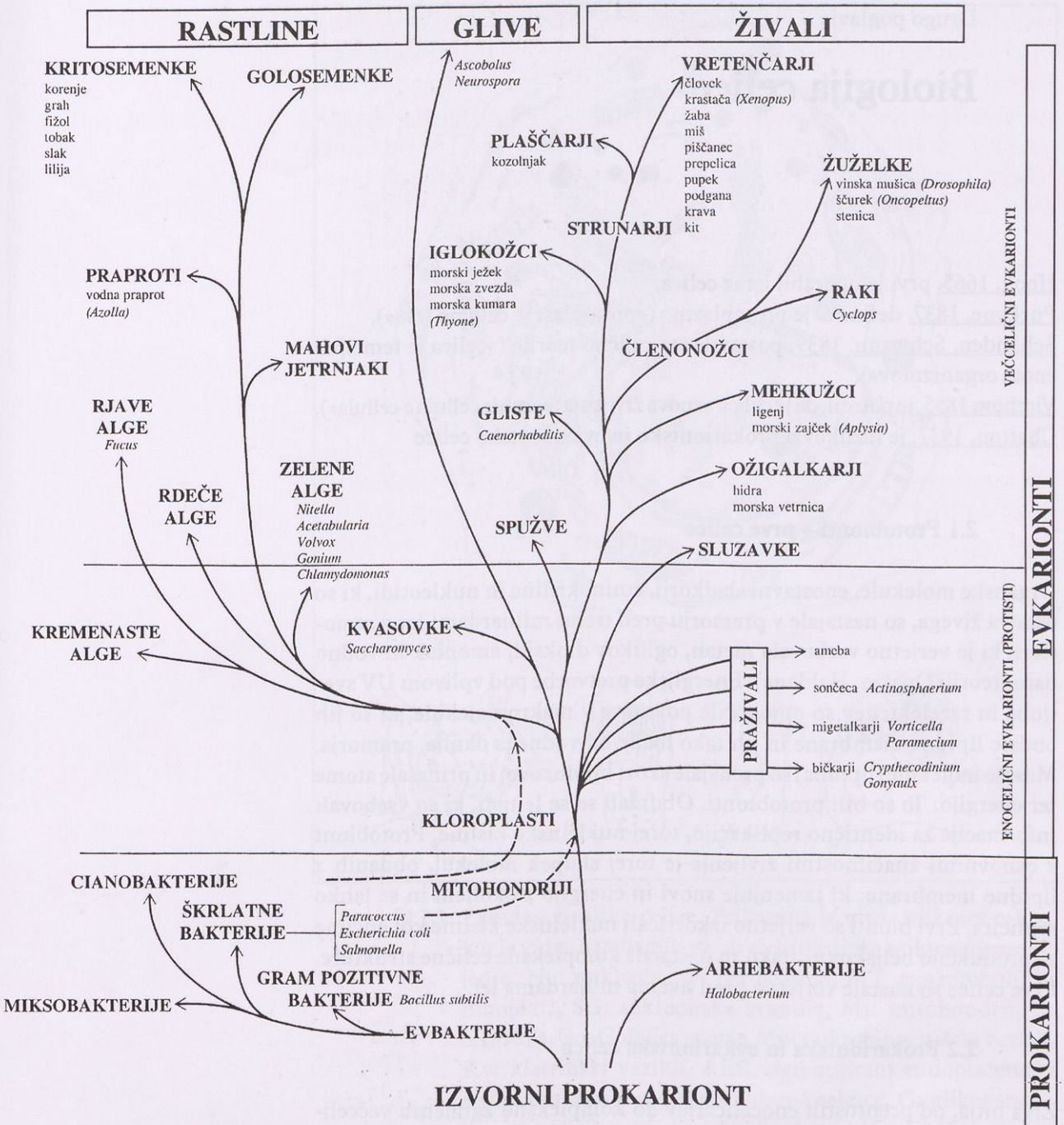
Evolucija je po definiciji sprememba frekvenc alelov v populacijah v več generacijah. V evoluciji sta pomembna dejavnika naključje in naravna selekcija.

Teorijo evolucije z naravno selekcijo je v svojem delu »Izvor vrst z naravnim izborom« leta 1859 predstavil Darwin in s tem postavil organizirano in koherentno izhodišče za vso biologijo. Ugotovitev, da se vrste spreminjajo,

je izvirala iz podatkov s področja raziskav fosilov, anatomije, embriologije in vzreje, ki so bili poznani že prej (Lamarck 1809). Darwin, ki je ta dejstva poznal, je v svoji teoriji naravne selekcije združil še dva pomembna vidika, variabilnost v okviru vrste in dedovanje teh lastnosti ter hiperprodukcijo potomcev (Malthusova teorija preživetja). V bistvu Darwinova razlaga evolucije z naravno selekcijo temelji na petih predpostavkah (trditvah):

1. v vsaki generaciji se rodi več osebkov, kot jih preživi
2. med osebki vlada variabilnost
3. osebki z določenimi lastnostmi imajo večjo možnost preživetja in razmnoževanja
4. nekatere od lastnosti, kot sta preživetje in razmnoževanje, se dedujejo
5. spremembe so se dogajale v daljših časovnih obdobjih

Darwinov pogled na evolucijo in njene mehanizme, številni novejši pogledi, kakor tudi novejše raziskovalne tehnike so omogočili dokaj zanesljivo rekonstrukcijo evolucije življenja na Zemlji in povezav med danes živečimi organizmi. Drevo življenja (sl.1.1) prikazuje skupen izvor osnovnih kraljestev živih bitij, bakterij (ev- in arhe-bakterij), protistov (Archezoa, Protozoa), gliv, rastlin (rjave alge in prave rastline) in živali.




Sl.1.1 Evolucijska sorodnost nekaterih organizmov, ki so omenjeni v učbeniku. Razvejitve kažejo poti skupnega izvora, vendar dolžine vej niso časovno opredeljene. (Vertikalna os diagrama prikazuje kategorije organizmov) (povzeto po: Alberts et al. 1989)

Drugo poglavje

# Biologija celice

Hook, 1665, prvi je uporabil izraz celica,
Purkyne, 1837, definiral je protoplazmo («protoplast je celično telo«),
Schleiden, Schwann, 1839, postavila sta celično teorijo (»celica je temeljna enota organizmov«),
Virchow, 1855, je potrdil, da je celica osnova življenja (»omnis cellula e cellula«),
Chatton, 1937, je razlikoval prokariontsko in evkariontsko celico

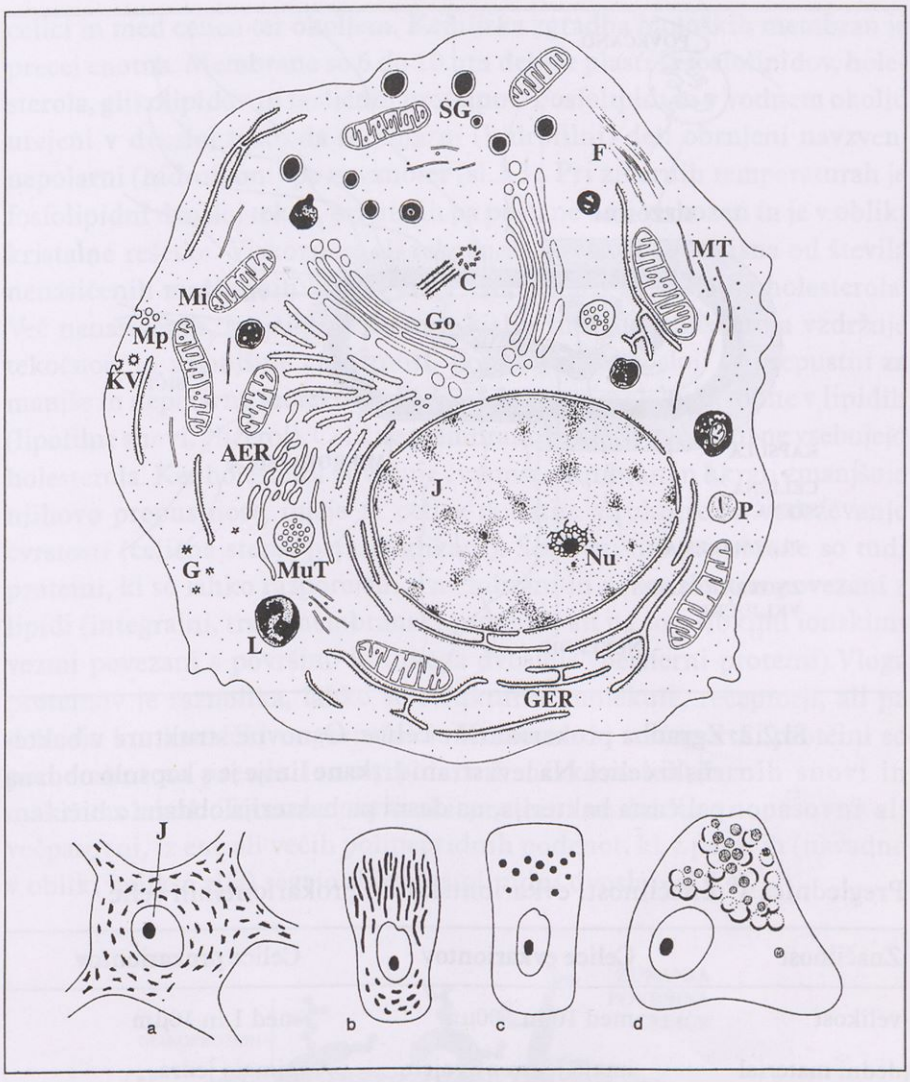
## 2.1 Protobionti – prve celice

Organske molekule, enostavni sladkorji, aminokisline in nukleotidi, ki so osnova živega, so nastajale v pramorju pred tremi milijardami let v atmosferi, ki je verjetno vsebovala metan, ogljikov dioksid, amoniak in vodno paro (teoriji Oparin, Haldane). Energijske pretvorbe pod vplivom UV svetlobe in razelektritev so omogočile povezave v makromolekule, ki so jih obdale lipidne membrane in jih tako ločile od vodnega okolja, pramorja. Manjše molekule (hranila) so prehajale skozi lipidni ovoj in prinašale atome ter energijo. To so bili protobionti. Obdržali so se le tisti, ki so vsebovali informacije za identično replikacijo, torej nukleinske kisline. Protobiont z osnovnimi značilnostmi življenja je torej skupek molekul, obdanih z lipidno membrano, ki izmenjuje snovi in energijo z okoljem in se lahko replicira. Prvi bionti so verjetno izkoriščali nukleinske kisline kot encime za produkcijo beljakovin. Tako so nastajale kompleksne celične strukture. Prve celice so nastale verjetno pred dvema miljardama let.

## 2.2 Prokariontska in evkariontska celica

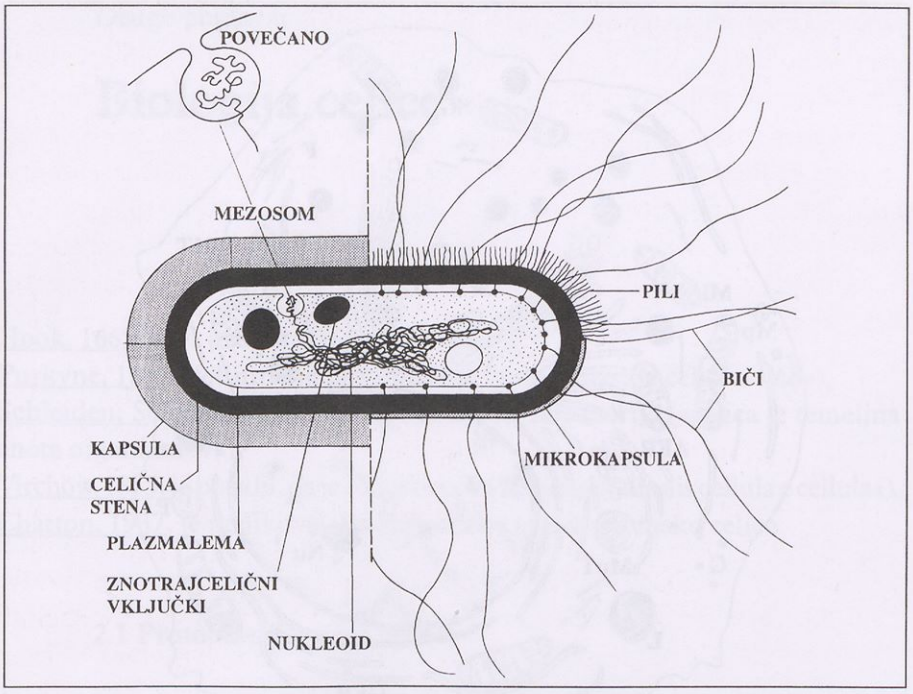
Živa bitja, od preprostih enoceličarjev do kompleksno zgrajenih večceličarjev, so iz celic, gradbenih in funkcionalnih enot organizmov. Morfološka raznolikost večceličarjev je rezultat celične diferenciacije in povezav celic v tkiva ter organe.

Celice so odprti sistemi, ki izmenjujejo snovi, energijo in informacije z okoljem, pri tem pa ohranjajo notranje ravnotežje, **homeostazo**. V razvoju sta se pojavila dva tipa celic, **prokariontske** in **evkariontske**. Celice praživali, gliv, rastlin in živali so evkariontske celice ali **evcite** (sl.2.1), bakterijska celica pa je prokariontska ali **protocita** (sl.2.2). Celična snov ali **protoplazma** evkariontskih celic je diferencirana v **jedro (nucleus)** in **citoplazmo**, ki je iz **citosola, citoskeleta** in **celičnih organelov**. Živalska celica je obdana s **plazmalemo**, celično membrano, ki je pogosto pokrita z izločki (kutikula, sluz). Rastlinska celica ima poleg plazmaleme še celulozno celično steno, ki vzdržuje trdnost in obliko celice. Bakterijske celice so obdane s celično steno iz peptidoglikanov, imajo zrnato citoplazmo, so brez organelov in jedra. Dedni material je krožna molekula DNK (nukleoid). Bistvene razlike




Sl.2.1: Zgradba živalske celice. Prikazana je ultrastruktura celice, kot je vidna s transmisijskim elektronskim mikroskopom: J: jedro, Nu: nukleolus, P: peroksisom, MT: mikrotubuli, F: filamenti, SG: sekrecijske granule, Mi: mitohondrij, C: centriola, Go: Golgijev aparat, Mp: mikropinocitotski vezikli, Kv: klatrinski vezikli, AER: agranulirani endoplazemski retikulum, MuT: multivezikularno telesce, G: glikogen, L: lizosom, GER: granulirani endoplazemski retikulum.
Spodaj: različni celični organeli, vidni s svetlobnim mikroskopom: a) Granulirani endoplazemski retikulum (Nisslova zrnca) v živčni celici, J: jedro; b) mitohondriji v epitelni celici tankega črevesa; c) lizosomi v epitelni celici tankega črevesa; d) Golgijev aparat in sekrecijske granule v epitelni celici pankreasa.

v zgradbi in delovanju celic pro- in ev-kariontov so prikazane v preglednici 1. Strukturna kompleksnost evkariontske celice v primerjavi s prokariontsko omogoča večjo funkcionalnost, povezano z delitvijo dela, kar je bila verjetno osnova za razvoj pravih večceličarjev.




Sl.2.2: Zgradba prokariontske celice. Osnovne strukture v bakterijski celici. Na levi strani črtkane linije je s kapsulo obdana paličasta bakterija, na desni pa bakterija obdana z biči.

Preglednica 1: Značilnosti evkariontskih in prokariontskih celic

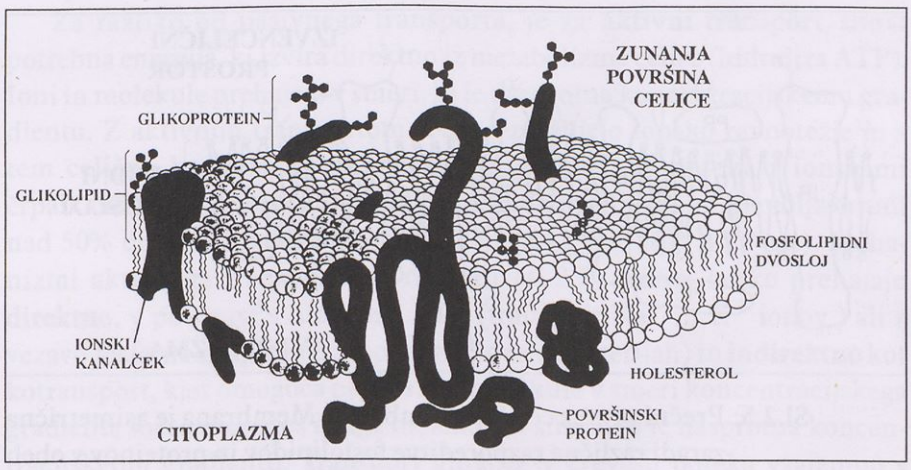
| Značilnost | Celice evkariontov | Celice prokariontov |
|---|---|---|
| velikost | med 10 in 100μm | med 1 in 10μm |
| dedni material | imajo jedro z ovojem | nimajo jedra |
| organizacija DNK | linearni kromosomi | krožni kromosom |
| citoplazma | vsebuje celične organele | nediferencirana |
| citoskelet | filamenti in mikrotubuli | nimajo citoskeleta |
| metabolizem | večinoma so aerobne | večinoma so anaerobne |
| razmnoževanje | mitoza, mejoza | cepitev |

### 2.3 Celična membrana in transport snovi

Gorter in Grendel, 1925, membrana je trden lipidni dvosloj.
Davson in Danielli, 1935, model elementarne troslojne membrane (»unit membrane«)
Singer in Nicholson, 1972, model tekočega mozaika (»fluid mosaic model«).
Goldstein in Brown, 1986, Nobelova nagrada za odkritje receptorsko posredovane endocitoze
Sackman in Neher, 1991, Nobelova nagrada za uvedbo tehnike vpete napetosti na krpici membrane (»patch clamp«)

Membrana (plazmalema, plazemska mrenica, celična opna) obdaja celico in organele evkariontov ter omogoča prehod snovi med razdelki v

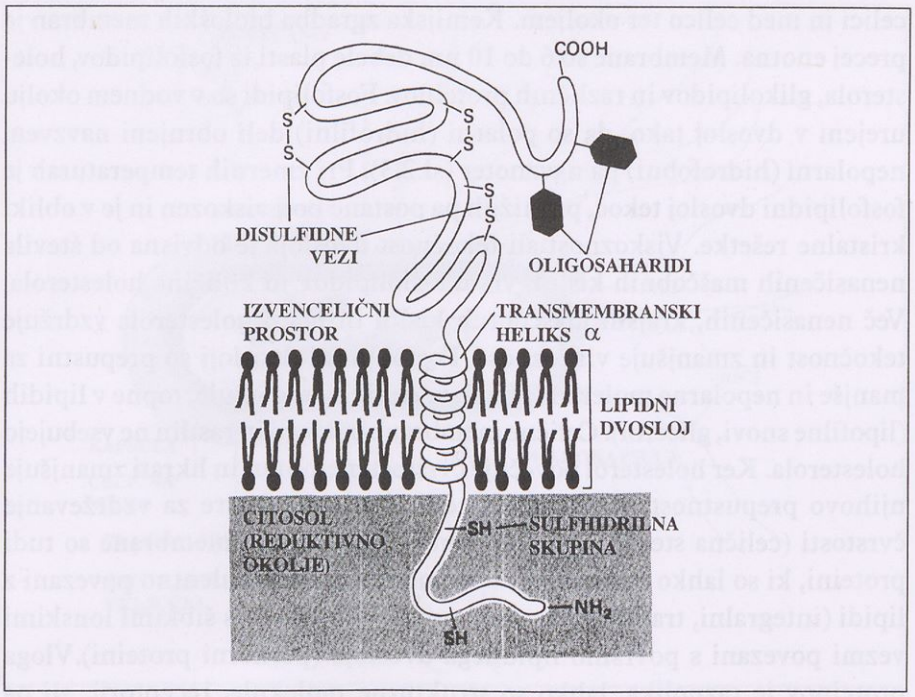
celici in med celico ter okoljem. Kemijska zgradba bioloških membran je precej enotna. Membrane so 6 do 10 nm debele plasti iz fosfolipidov, holesterola, glikolipidov in različnih proteinov. Fosfolipidi so v vodnem okolju urejeni v dvosloj tako, da so polarni (hidrofilni) deli obrnjeni navzven, nepolarni (hidrofobni) pa navznoter (sl.2.3). Pri zmernih temperaturah je fosfolipidni dvosloj tekoč, pri nižjih pa postane bolj viskozen in je v obliki kristalne rešetke. Viskoznost ali tekočnost dvosloja je odvisna od števila nenasičenih maščobnih kislin, vrste fosfolipidov in količine holesterola. Več nenasičenih, krajših maščobnih kislin in manj holesterola vzdržuje tekočnost in zmanjšuje viskoznost. Fosfolipidni dvosloji so prepustni za manjše in nepolarne molekule (plini, voda) in za molekule, topne v lipidih (lipofilne snovi, glicerol). Celične membrane bakterij in rastlin ne vsebujejo holesterola. Ker holesterol povečuje čvrstost membran in hkrati zmanjšuje njihovo prepustnost, imajo te celice dodatne strukture za vzdrževanje čvrstosti (celična stena, peptidoglikani). Sestavni del membrane so tudi proteini, ki so lahko razporejeni v membrani in nekovalentno povezani z lipidi (integralni, transmembranski proteini) ali pa so s šibkimi ionskimi vezmi povezani s površino lipidnega dvosloja (periferni proteini).Vloga proteinov je raznolika, lahko so strukturne molekule, receptorji, ali pa delujejo kot kanalčki in prenašalci. Membranski transportni proteini so pomembni za prenos ionov, polarnih nizkomolekularnih snovi in makromolekul. Transmembranski proteini so lahko enopasovni ali večpasovni, iz ene ali večih polipeptidnih podenot, ki v pasovih (navadno v obliki heliksa alfa) segajo skozi fosfolipidni dvosloj (sl.2.4).



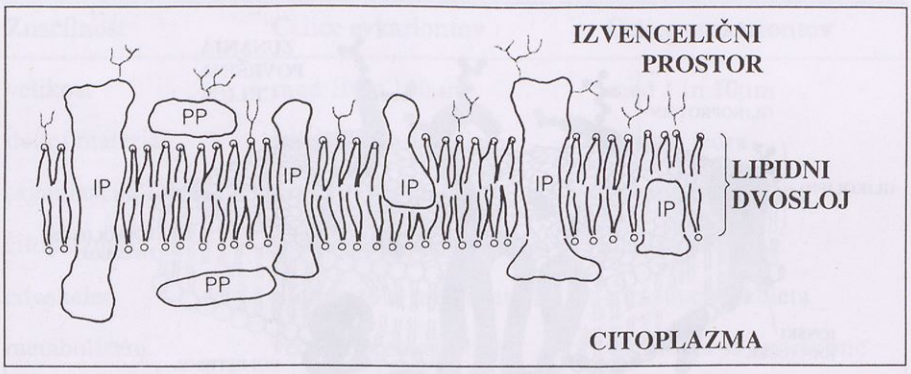

Sl.2.3: Zgradba celične membrane živalske celice.

Membrana je dinamična struktura, lipidne in proteinske molekule se lahko gibljejo v različnih smereh (rotacije, fleksije, lateralne translokacije), redkejša pa so gibanja "klik-klak", kjer prehajajo lipidne molekule z ene, na drugo stran dvosloja. Membrana je **asimetrična** (sl.2.5), saj so molekule v dvosloju različno razporejene (npr. fosfatidilholin, sfingomielin in glikolipidi so razporejeni na zunanji strani dvosloja, fosfatidilserin in fosfatidiletanolamin pa na citoplazemski strani membrane). Asimetrično razporejeni so tudi proteini, glikozilirani hormonski receptorji in signalni proteini pa so na zunanji strani membrane. Fluidnost membrane je pomembna lastnost, ki vpliva tudi na njeno prepustnost.

Membrana je selektivno prepustna, snovi prehajajo skozi membrano na tri različne načine. Nepolarne, majhne molekule prehajajo skozi mem-

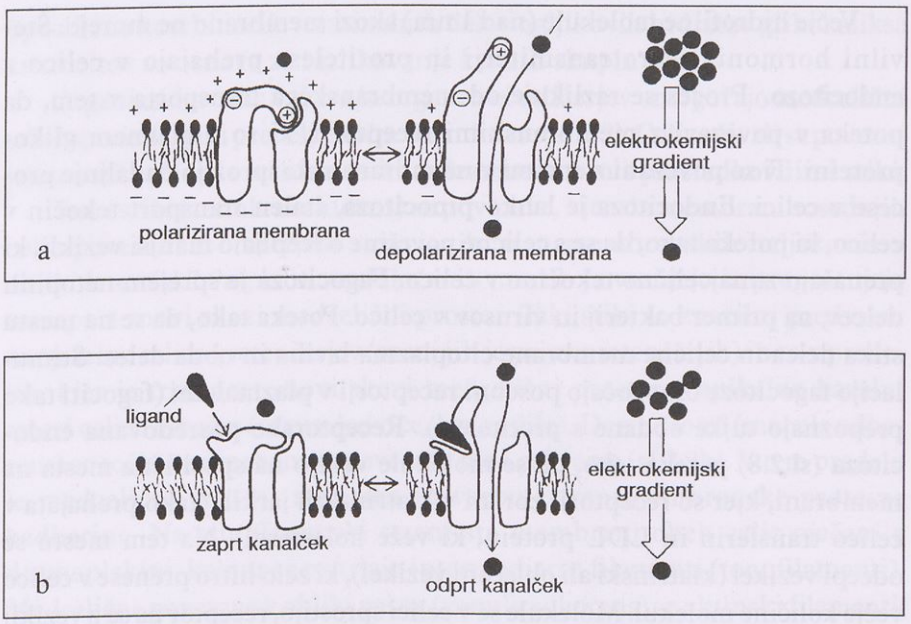



Sl.2.4: Zgradba večpasovnega transmembranskega glikoproteina. Polipeptidna veriga prečka fosfolipidni sloj kot desnosučna vijačnica α, oligosaharidne verige in disulfidne vezi so na zunanji strani membrane.




Sl.2.5: Prečni prerez celične membrane. Membrana je asimetrična zaradi različne razporeditve fosfolipidov in proteinov v obeh slojih. IP: integralni protein;
PP: periferni protein; Glikokaliks je iz razvejanih glikoproteinov na zunanji strani membrane.

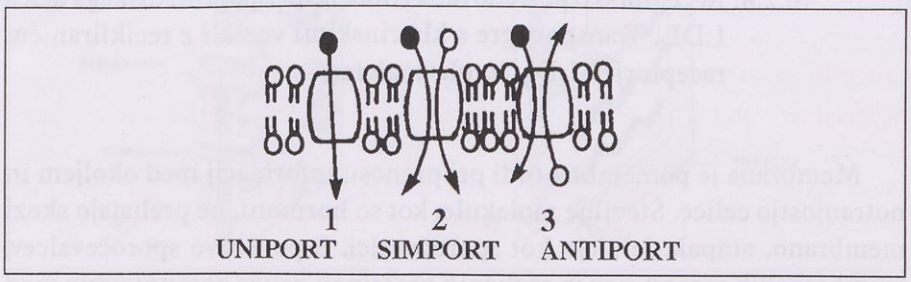
brano s **pasivnim transportom**, ki je lahko **enostavna difuzija** ali **pospešena (olajšana) difuzija**. Molekule difundirajo v smeri koncentracijskega gradienta, skozi prostore v lipidnem dvosloju (teorija rešetke) ali skozi vodne pore (voda, $O_2$, $CO_2$, $N_2$). Nekatere molekule, npr. sladkorji, aminokisline in manjši ioni prehajajo hitreje s pospešeno difuzijo, s specifičnimi prenašalnimi proteini ali skozi kanalčke (primer transporta glukoze skozi membrano eritrocita). Ta transport je pasiven in poteka v smeri koncentracijskega gradienta do vzpostavitve ravnotežja. Prehod ionov skozi kanalčke je zelo selektiven. Kanalčki so proteini (sl.2.6a,b), ki vsebujejo vodne pore, prehod je do 100 krat hitrejši kot s prenašalci. Kanalčki so večinoma zaprti,




Sl.2.6: Zgradba in delovanje ionski kanalčkov v membrani: a) Napetostno odvisni ionski kanalčki; b) od liganda odvisni ionski kanalčki.

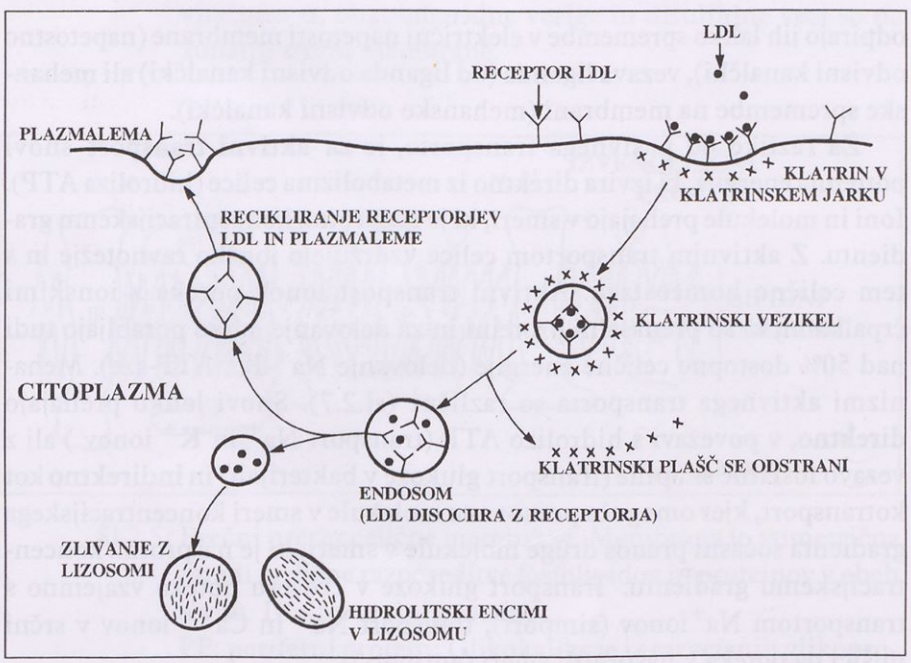
odpirajo jih lahko spremembe v električni napetosti membrane (napetostno odvisni kanalčki), vezava liganda (od liganda odvisni kanalčki) ali mehanske spremembe na membrani (mehansko odvisni kanalčki).

Za razliko od pasivnega transporta, je za **aktivni transport** snovi potrebna energija, ki izvira direktno iz metabolizma celice (hidroliza ATP). Ioni in molekule prehajajo v smeri, ki je nasprotna koncentracijskemu gradientu. Z aktivnim transportom celice vzdržujejo ionsko ravnotežje in s tem celično homeostazo. Aktivni transport ionov poteka z ionskimi črpalkami, ki so prenašalni proteini in za delovanje lahko porabljajo tudi nad 50% dostopne celične energije (delovanje $Na^+$-$K^+$ ATP-aze). Mehanizmi aktivnega transporta so različni (sl.2.7). Snovi lahko prehajajo **direktno**, v povezavi s hidrolizo ATP (transport $Na^+$ in $K^+$ ionov ) ali z vezavo fosfatne skupine (transport glukoze v bakterijah) in **indirektno** kot kotransport, kjer omogoča prenos ene molekule v smeri koncentracijskega gradienta sočasni prenos druge molekule v smeri, ki je nasprotna koncentracijskemu gradientu. Transport glukoze v črevesu poteka vzajemno s transportom $Na^+$ionov (simport), transport $Na^+$ in $Ca^{++}$ ionov v srčni mišici pa poteka v nasprotni smeri (antiport).




Sl.2.7: Aktivni transport je lahko direkten (uniport) ali indirekten, ki poteka v isti smeri (simport) ali v nasprotnih smereh (antiport).

Večje hidrofilne molekule (nad 1 nm) skozi membrano ne morejo. Številni hormoni, nevrotransmiterji in protitelesa prehajajo v celico z **endocitozo.** Proces se razlikuje od membranskega transporta v tem, da poteka v povezavi z membranskimi receptorji, ki so v glavnem glikoproteini. Ti so povezani z encimi v membranah, ki sprožijo nadaljnje procese v celici. Endocitoza je lahko **pinocitoza**, stalen transport tekočin v celico, ki poteka tako, da se s celične površine odcepljajo manjši vezikli, ki prenašajo zunajcelično tekočino v celico. **Fagocitoza** je sprejem netopnih delcev, na primer bakterij in virusov v celico. Poteka tako, da se na mestu stika delca in celične membrane citoplazma izviha in obda delec. Stimulacijo fagocitoze omogočajo posebni receptorji v plazmalemi (fagociti tako prepoznajo tujke obdane s protitelesi). **Receptorsko-posredovana endocitoza** (sl.2.8) poteka tako, da se molekule vežejo na specifična mesta na membrani, kjer so receptorji zbrani v klatrinskih jarkih (tako prehajata v celico transferin in LDL protein, ki veže holesterol). Na tem mestu se odcepi vezikel (klatrinski ali oblečeni vezikel), ki zelo hitro prenese v celico večje količine molekul. Molekule se v celici sprostijo, receptor pa se z vezikli vrne in vključi v membrano. Podobno kot endocitoza poteka tudi **eksocitoza**, proces, v katerem celica z vezikli izloča vsebino v okolje. Tako celica obnavlja membrane, ki se porabljajo z endocitozo, žlezne celice pa tako izločajo hormone.




Sl.2.8: Receptorsko posredovana endocitoza lipoproteinskega delca LDL. Transport gre s klatrinskimi vezikli z recikliranjem receptorjev LDL in plazmaleme.

Membrana je pomembna tudi pri prenosu informacij med okoljem in notranjostjo celice. Številne molekule, kot so hormoni, ne prehajajo skozi membrano, ampak delujejo kot sporočevalci. S povezavo sporočevalcev, membranskih receptorjev in različnih proteinov, celice komunicirajo med sabo in tako prenašajo informacije.

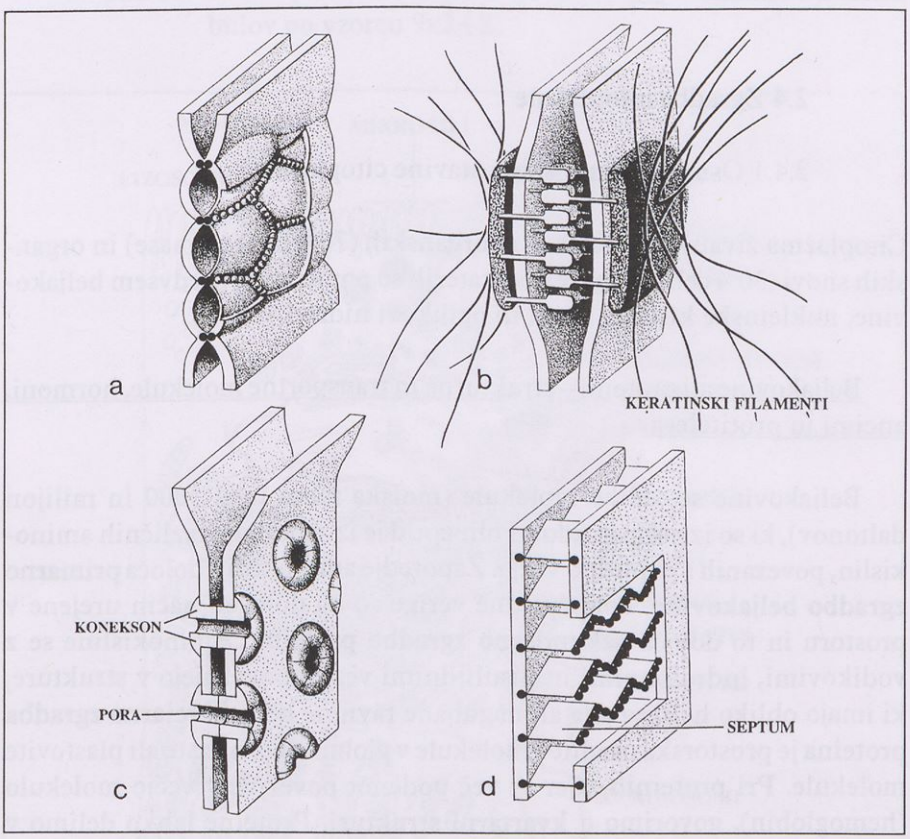
Spoznavanje celic omogočajo posebne molekule na zunanji površini membrane, ki tvorijo **glikokaliks,** to so predvsem glikoproteini in glikolipidi.

Specifične kombinacije terminalnih delov ogljikovih hidratov glikokaliksa eritrocitov so osnova za razlikovanje krvnih skupin ABO.

Organizacijo celic v tkiva in organe večceličarjev omogočajo **medcelični stiki**, specializirani predeli celične membrane (sl.2.9). Celice živali se povezujejo na tri načine: s **tesnimi stiki**, z **dezmosomi** in s **presledkovnimi stiki.**

Tesni stiki (zonula occludens) so povezave, kjer sta membrani sosednjih celic povezani z omrežjem razvejanih, transmembranskih beljakovin v obliki letev (sl.2.9a), ki se na določenih mestih povezujejo in preprečujejo transport snovi skozi medcelični prostor. Taki stiki so značilni predvsem za epitelne celice vretenčarjev (manj jih je pri nevretenčarjih) in to v predelih, kjer je transport snovi skozi medcelični prostor v apikalno bazalni smeri celice omejen (črevo, ledvice, krvne žile). Dezmosomi (macula adherens) so točkovne mehanske povezave med celicama (sl.2.9b). V tem predelu je medcelični prostor razširjen in vsebuje transmembranske proteine kadherine. Na citoplazemski strani sta membrani obeh celic ojačani z dezmoplakini, kamor se pritrjajo intermediarni filamenti (tonofilamenti). Medcelične povezave v obliki pasov (zonula adherens) so aktinski filamenti, ki so z izvenceličnim matriksom povezani preko beljakovin integrinov. Ena od povezovalnih molekul je transmembranski protein, ki deluje kot receptor za fibronektin.

Posebnega fiziološkega pomena so presledkovni stiki (neksusi, maculae communicantes, sl.2.9c), kjer sta celični membrani zbližani na razdaljo 2-4 nm. V tem predelu so številni koneksoni (nad 100), v kanalčke organizirani transmembranski proteini, premera 1.5 nm, skozi katere prehajajo manjše molekule (molska masa pod 1000 daltonov). Koneksoni prevajajo




Sl.2.9: Medcelični stiki: a) Zonula occludens, b) Macula adherens (dezmosom), c) Macula communicans (presledkovni stik, neksus), d) pregradni (septirani) stik. Celični stiki so lahko točkasti (macula) ali pasasti (zonula).

tudi električne impulze in so številni v predelih električnih sinaps. Za nevretenčarje so značilni **septirani (pregradni) stiki** (sl.2.9d), ki so zelo različni po zgradbi. Lahko so v obliki nagubanih letev, ki povezujejo sosednji celici (mehkužci, členonožci) ali pa v obliki kompleksnega tridimenzionalnega sistema paličastih struktur (ožigalkarji).

Plazmalema je lahko na različnih površinah celice specifično izoblikovana, večinoma v povezavi s celično funkcijo. Na **apikalni strani** so pogoste strukture, ki povečujejo površino v zvezi z absorpcijo ali sekrecijo. Prstasti izrastki plazmaleme so **mikrovili,** ki vsebujejo snope aktinskih filamentov, povezanih z različnimi proteini. Poseben tip mikrovilov so negibljive stereocilije, ki so pogoste strukture nekaterih čutilnih celic. **Biči** in **migetalke (kinocilije)** so večji, gibljivi izrastki plazmaleme, ki imajo pri živalih enako osnovno zgradbo. Pod plazmalemo so v krogu razporejeni dvojčki mikrotubulov, radialno povezani s centralnim parom tubulov. Mikrotubuli so med sabo povezani s proteini (neksini) in tvorijo aksonemo, urejeno po vzorcu 9x2 +2 mikrotubulov (sl.2.10). Na bazi biča in migetalke je bazalno telo iz mikrotubulov, urejenih v vzorec 9x3. Gibanje migetalke je posledica drsenja mikrotubulov, energija izvira iz hidrolize ATP, ki jo omogočajo molekule dineina z ATP-azno aktivnostjo, ki povezujejo dvojčke mikrotubulov.

Bazalni deli celic so pogosto izoblikovani v **bazni labirint** v obliki gostega omrežja kanalov, ki nastanejo z uvihanjem plazmaleme v baznem delu celice (sl.2.11). Značilen je predvsem za epitelne celice z intenzivnim transportom snovi v baznem delu (ledvice, Malpighijeve cevke žuželk). Na bazi epitelnih celic je **bazalna lamina** iz kolagenih vlaken, ki povezuje celice z vezivom.

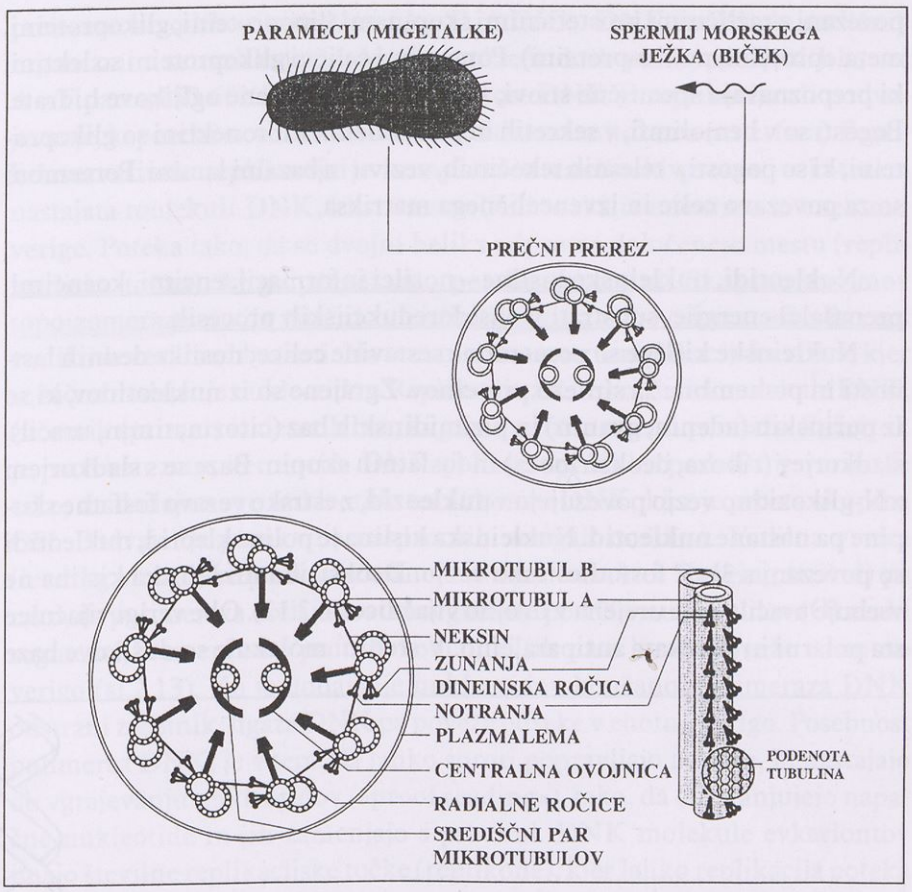
## 2.4 Zgradba citoplazme

### 2.4.1 Osnovne kemijske sestavine citoplazme

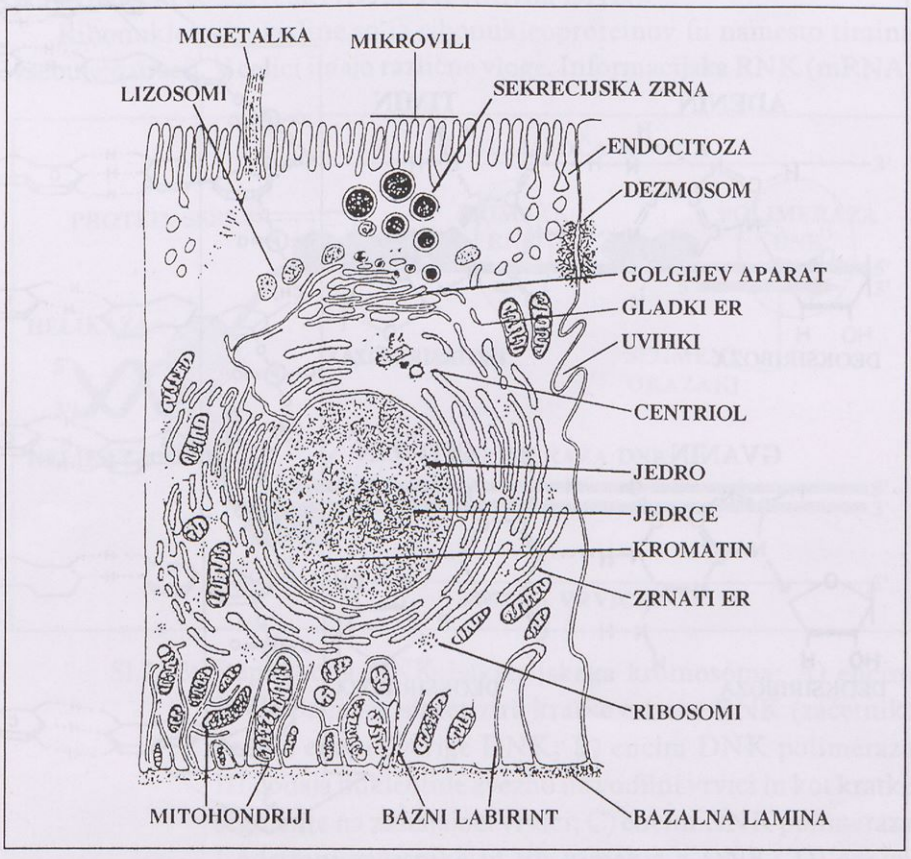
Citoplazma živalskih celic je iz anorganskih (70% celične mase) in organskih snovi (30% celične mase), od katerih so pomembne predvsem beljakovine, nukleinske kisline, lipidi in ogljikovi hidrati.

Beljakovine ali proteini – strukturne in transportne molekule, hormoni, encimi in protitelesa

Beljakovine so velike molekule (molska masa med 5000 in milijon daltonov), ki so iz **polipeptidov.** Polipeptid je iz zaporedja različnih aminokislin, povezanih s peptidno vezjo. Zaporedje aminokislin določa **primarno zgradbo beljakovine**. Polipeptidne verige so na določen način urejene v prostoru in to določa **sekundarno zgradbo proteina**. Aminokisline se z vodikovimi, hidrofobnimi in disulfidnimi vezmi povezujejo v strukture, ki imajo obliko heliksa alfa ali nagubane ravnine beta. **Terciarna zgradba proteina** je prostorska ureditev molekule v globularne, nitaste ali plastovite molekule. Pri proteinih, kjer se več podenot povezuje v večjo molekulo (hemoglobin), govorimo o **kvartarni strukturi**. Proteine lahko delimo v globularne in skleroproteine. Skleroproteini so netopni strukturni proteini, kot so kolagen, keratin, miozin. Ti proteini imajo nitasto zgradbo, večinoma v obliki heliksa. Globularni proteini (npr. histoni, albumini) so topni, s številnimi hidrofilnimi stranskimi verigami na površini. Proteini so lahko




Sl.2.10: Prečni prerez bička ali migetalke z razporeditvijo mikrotubulov po vzorcu 9x2+2.

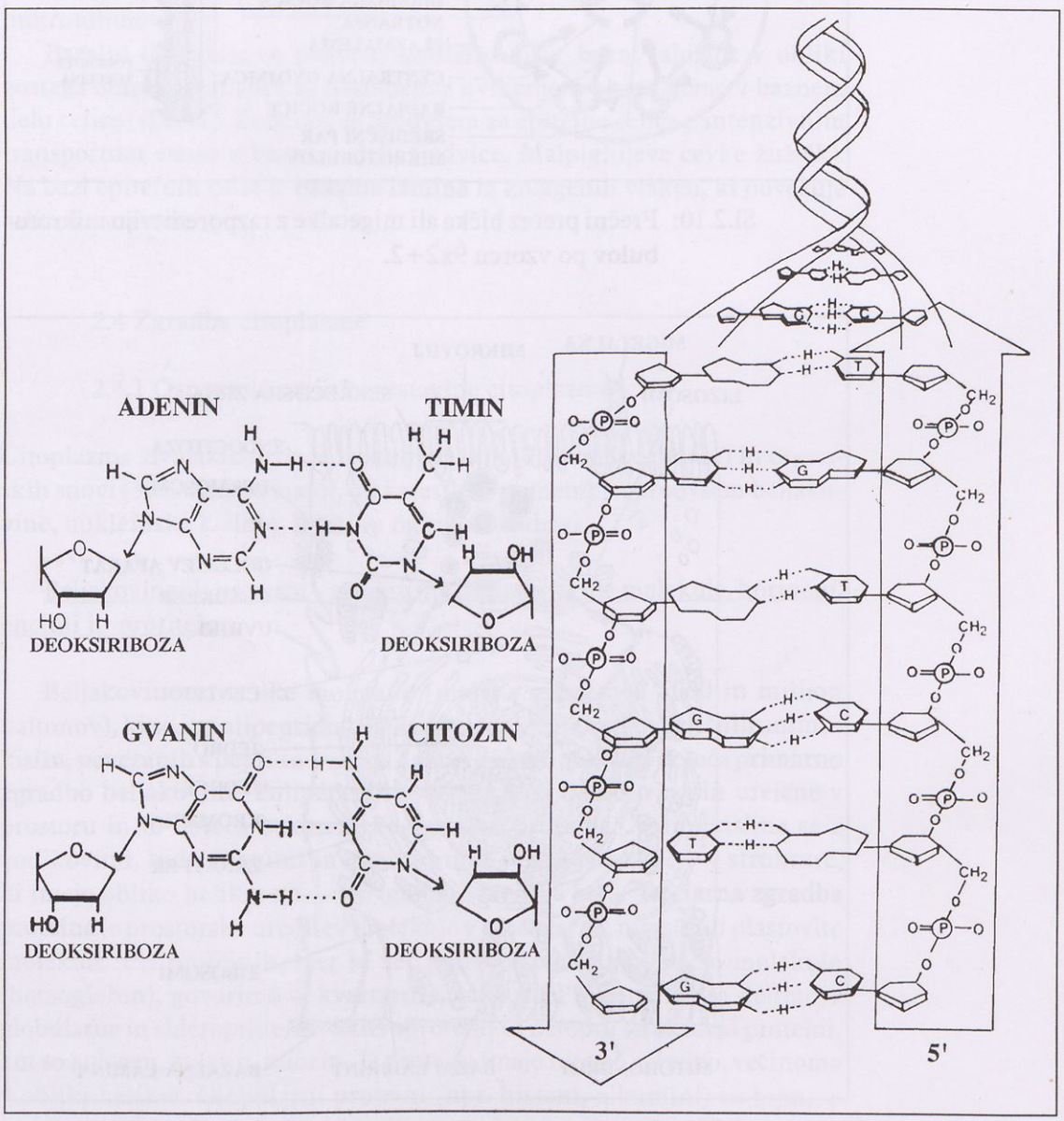



Sl.2.11: Epitelna celica z baznim labirintom in različnimi organeli.

povezani z različnimi prostetičnimi skupinami (lipoproteini, glikoproteini, metaloproteini, nukleoproteini). Pomembni celični glikoproteini so lektini, ki prepoznavajo specifične snovi, ki vsebujejo določene ogljikove hidrate. Pogosti so v hemolimfi, v sekretih in plazmalemi. Fibronektini so glikoproteini, ki so pogosti v telesnih tekočinah, vezivu in bazalni lamini. Pomembni so za povezavo celic in izvenceličnega matriksa.

Nukleotidi, nukleinske kisline – nosilci informacij, encimi, koencimi, prenašalci energije, substrati v oksidoredukcijskih procesih

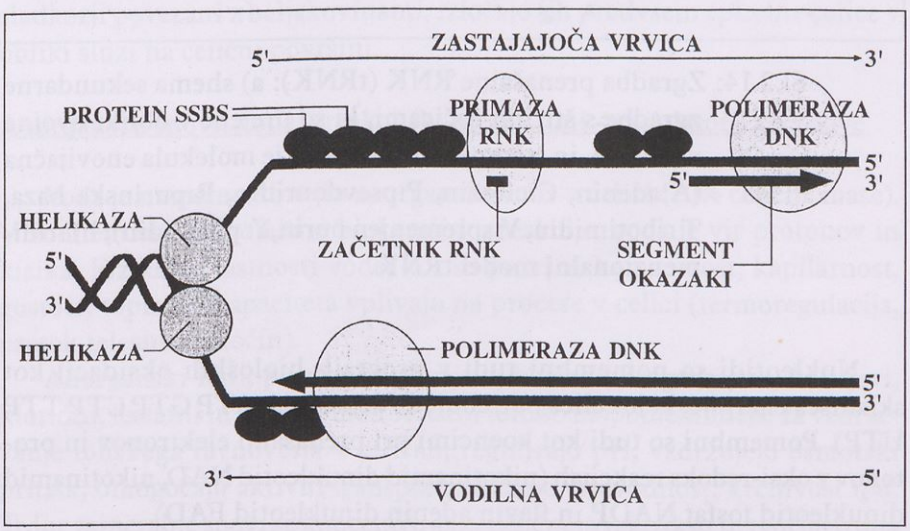
Nukleinske kisline so pomembne sestavine celice, nosilke dednih lastnosti in pomembne za sintezo proteinov. Zgrajene so iz nukleotidov, ki so iz purinskih (adenin, gvanin) in pirimidinskih baz (citozin, timin, uracil), sladkorjev (riboza, deoksiriboza) in fosfatnih skupin. Baze se s sladkorjem z N-glikozidno vezjo povezujejo v **nukleozid**, z estrsko vezavo fosfatne skupine pa nastane **nukleotid.** Nukleinska kislina je polinukleotid, nukleotidi so povezani s 3'- 5' fosfodiestrsko vezjo. Deoksiribonukleinska kislina ne vsebuje uracila in je urejena v dvojno vijačnico (sl.2.12). Obe verigi vijačnice sta polarni in potekata antiparalelno. V sredini molekule so dušikove baze




Sl.2.12: Shematski prikaz molekularne zgradbe DNK.

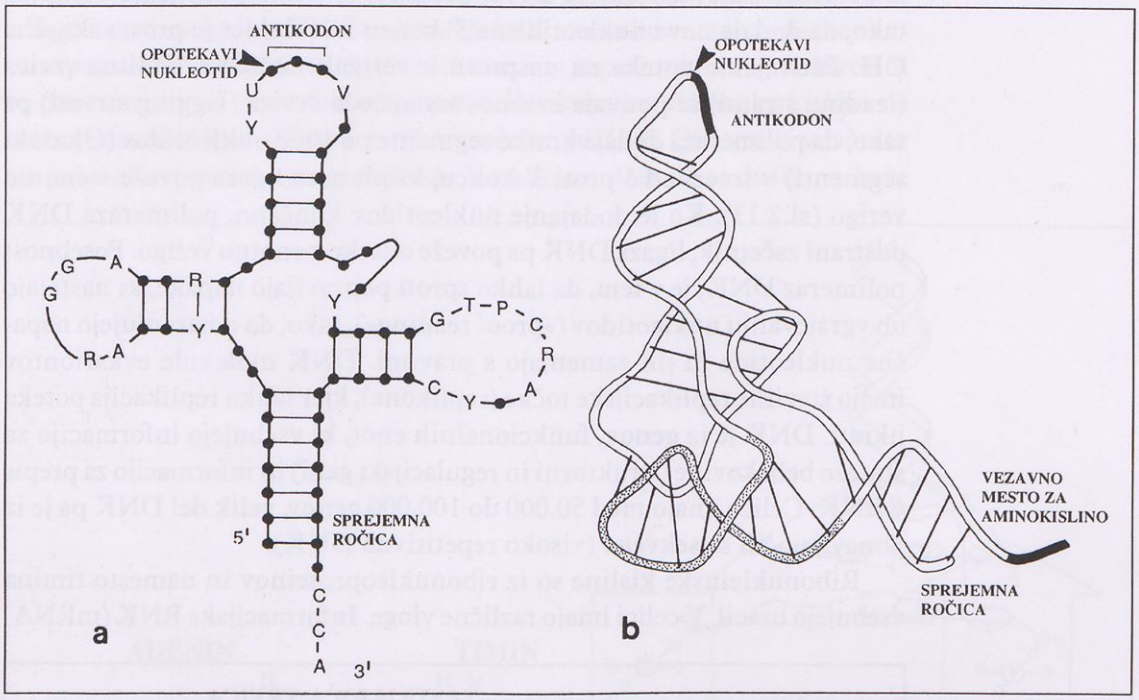
povezane z vodikovimi vezmi (A=T in C≡G). DNK molekule različnih organizmov se razlikujejo v številu nukleotidnih parov, pri živalih je več A=T parov (50-60%). Pomembna lastnost DNK je **replikacija** ali podvojevanje, ki poteka v celici v obdobju med dvema mitozama (interfaza). **Semikonservativna replikacija** je kompleksen encimski proces, v katerem nastajata molekuli DNK, ki sta sestavljeni vsaka iz ene stare in ene nove verige. Poteka tako, da se dvojni heliks odpre na določenem mestu (replikacijska točka), ki ga prepoznajo posebni proteini. Skupina encimov topoizomeraze odvija vijačnico, encim helikaza pa jo odpira, tako da cepi vodikove vezi med bazami. Na tem mestu nastane replikacijska vilica, kjer se začne dodajanje nukleotidov. Replikacijo začne krajši del molekule RNK, začetnik (primer) iz desetih baz, ki ga sintetizira encim primaza. Začetnik je potreben zato, ker encim DNK polimeraza lahko podaljšuje verigo le tako, da dodaja nove nukleotide na 3' koncu DNK, kjer je prosta skupina OH. Podvajanje poteka na nasprotnih verigah različno. Vodilna vrvica (leading strand) se podvaja zvezno, zastajajoča vrvica (lagging strand) pa tako, da polimeraza dodaja kratke segmente po 1000 nukleotidov (Okazaki segmenti) v smeri od 5'proti 3' koncu, ki jih nato ligaza poveže v enotno verigo (sl.2.13). Ko je dodajanje nukleotidov končano, polimeraza DNK odstrani začetnik, ligaza DNK pa poveže odseke v enotno verigo. Posebnost polimeraz DNK, je v tem, da lahko sproti popravljajo napake, ki nastajajo ob vgrajevanju nukleotidov (»proof reading«), tako, da odstranjujejo napačne nukleotide in jih zamenjajo s pravimi. DNK molekule evkariontov imajo številne replikacijske točke (replikone), kjer lahko replikacija poteka hkrati. DNK je iz **genov**, funkcionalnih enot, ki vsebujejo informacijo za sintezo beljakovine (strukturni in regulacijski geni) in informacijo za prepis v RNK. Celice imajo med 50.000 do 100.000 genov, velik del DNK pa je iz ponavljajočih se sekvenc (visoko repetitivna DNK).

Ribonukleinske kisline so iz ribonukleoproteinov in namesto timina vsebujejo uracil. V celici imajo različne vloge. Informacijska RNK (mRNA)




Sl.2.13: Replikacija DNK bakterijskega kromosoma: A) encim RNK primaza sintetizira kratke odseke RNK (začetnik) vzdolž enojne verige DNK; B) encim DNK polimeraza III dodaja nukleotide zvezno na vodilni vrvici in kot kratke segmente na zastajajoči vrvici; C) encim DNK polimeraza I odstrani začetnike in jih zamenja z DNK; D) encim DNK ligaza poveže fragmente nove DNK.

je prepisan del kodogene DNK, ki nosi informacijo o sintezi določenega proteina. Trojica baz, ki določa aminokislino, je kodon. Informacijska RNK je različno dolga in pogosto povezana s proteini. Prenašalna RNK (tRNA) je iz 70-90 nukleotidov in ima posebno obliko, ki je rezultat parjenja baz v določenih predelih RNK (sl.2.14). Ima štiri zanke z nekomplementarnimi bazami in pet predelov, kjer se povezujejo komplementarne baze. Njena vloga je prenos aminokislin pri sintezi beljakovin. Aminokislina se veže na 3' terminalni del, zanka dva pa vsebuje baze, ki tvorijo antikodon, ki se med sintezo beljakovin poveže s kodonom informacijske RNK. Ribosomska RNK (rRNK) se s proteini povezuje v ribosome, ki sodelujejo v sintezi beljakovin. Ribosomske RNK in nekatere krajše RNK delujejo tudi kot encimi (ribocimi).




Sl.2.14: Zgradba prenašalne RNK (tRNK): a) shema sekundarne zgradbe s štirimi ročicami, ki so urejene v obliki dvojne vijačnice, in štirimi zankami, kjer je molekula enovijačna (A:adenin, C:citozin, P:psevdouridin, R:purinska baza, T:ribotimidin, V:spremenjen purin, Y: pirimidin); b) tridimenzionalni model tRNK.

Nukleotidi so pomembni tudi v procesih bioloških oksidacij kot skladišča energije, ki jo celica potrebuje za delovanje (ATP, GTP, CTP, TTP, UTP). Pomembni so tudi kot koencimi pri prenašanji elektronov in protonov v oksi-redoks reakcijah (nikotinamid dinukleotid NAD, nikotinamid dinukleotid fosfat NADP in flavin adenin dinukleotid FAD).

Lipidi – gradniki celičnih membran, signalne molekule, rezervne snovi, vir energije

Lipidi so topni v nepolarnih ali slabo polarnih topilih. Med lipide uvrščamo trigliceride, ki so rezervne snovi, proste maščobne kisline, lipoproteine, fosfolipide, sfingolipide, sterole, karotenoide in prostaglandine.

Rezervni lipidi so nepolarne molekule, ki so v celici v obliki maščobnih kapljic. Trigliceridi so iz glicerola in maščobnih kislin, ki so večinoma iz dolgih verig in so lahko nasičene (palmitinska m.k. s 16 C atomi, stearinska m.k. z 18 C atomi) ali nenasičene (oleinska m.k.). Transport maščobnih kislin poteka s prenašalnimi proteini, proste maščobne kisline so večinoma vezane z albumini. Trigliceridi, estri holesterola in karotenoidi so v celici v notranjosti lipoproteinskih kapljic, večinoma obdani s fosfolipidi in proteini. Polarni lipidi, kot so fosfolipidi, sfingolipidi, holesterol in proste maščobne kisline pa tvorijo micele ali lamelarne mielinske figure.

Fosfolipidi, sfingolipidi in holesterol so gradniki celičnih membran. Fosfolipidi so iz glicerola, dveh maščobnih kislin in aminoalkohola s fosfatno skupino. Alkohol je lahko holin, etanolamin ali inozitol, nekateri fosfolipidi pa vsebujejo aminokislino serin. Sfingolipidi ki so pogosti v membranah živčnih celic (sfingomielin), imajo namesto glicerola sfingozin.

Ogljikovi hidrati – strukturne in signalne molekule, vir energije, rezervne snovi

Ogljikovi hidrati so vir energije v celici in strukturni elementi v celici in na njeni površini. Najpomembnejša energijska vira v živalski celici sta glikogen in glukoza, strukturna elementa pa predvsem hitin in proteoglikani. Ogljikove hidrate razdelimo v tri osnovne skupine: monosaharide, oligosaharide in polisaharide. Med oligosharidi sta za organizme najpomembnejši pentozi riboza in deoksiriboza, ki gradita nukleinske kisline, med heksozami pa glukoza, fruktoza in galaktoza, ki so vir energije. Oligosaharidi so iz dveh do šestih molekul monosaharidov, biološko najpomembnejši so disaharidi maltoza, laktoza in saharoza.

Polisaharidi so predvsem rezervne snovi v celici, glikogen je navadno v obliki zrnc razporejen v citoplazmi, hitin pa gradi skelet večine nevretenčarjev. Sestavljeni sladkorji so glikozaminoglikani, proteoglikani in hialuronska kislina, ki so pomembne sestavine medcelične. Mucini so sladkorji povezani z beljakovinami, izločajo jih predvsem epitelne celice v obliki sluzi na celični površini.

Anorganske snovi: voda – reakcijski medij, ioni – regulatorji presnove

Voda je najpomembnejša anorganska snov v celici (70% celične mase). V vodnem okolju potekajo biokemijske reakcije, voda je vir protonov in kisika. Fizikalne lastnosti vode, kot so površinska napetost, kapilarnost, gostota, toplotna kapaciteta vplivajo na procese v celici (termoregulacija, pretok telesnih tekočin).

Anorganski ioni, predvsem natrijevi, kalijevi, magnezijevi, kalcijevi, kloridni, fosfatni in hidrogenkarbonatni ioni so najpomembnejši za vzdrževanje ionskega ravnovesja v celicah, regulirajo pH, vzdržujejo osmotski pritisk, omogočajo aktivni transport, dihanje, prevodnost, krčljivost ipd. Trdne mineralne snovi se koncentrirajo v celičnem matriksu in tvorijo trdna ogrodja nekaterih organizmov. Med ioni ima pomembno biološko vlogo predvsem kalcij. Kalcij je sekundarni sporočevalec v celici, zato je njegova koncentracija v celici zelo nizka in ustrezno regulirana (parthormon, kalcitonin, vitamin D). V citoplazmi so številni proteini, ki vežejo kalcij (troponin C, kalmodulin) in tako regulirajo aktivnost številnih encimov. Kalcij je pomemben regulator v številnih fizioloških procesih, kot so krčljivost mišic, prenos vzburjenj, eksocitoza, regulacija oploditve in drugi.

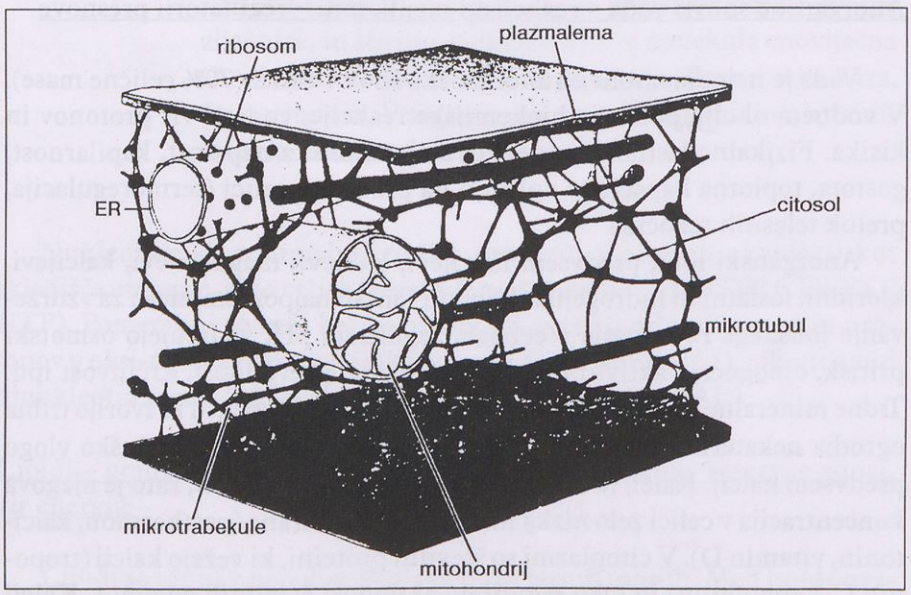
## 2.4.2 Citosol, citoskelet in celični organeli

**Citosol** ali osnovna plazma je tekoči del citoplazme, ki lahko zavzema do 55% celične prostornine. V citosolu so različne organske in anorganske spojine. Od organskih so pomembni sladkorji, maščobe, nukleotidi, aminokisline, maščobne kisline, večina pa je beljakovin, ki so encimi v celičnem metabolizmu. Viskoznost citosola je odvisna od stopnje hidratacije globularnih proteinov. V citosolu so tudi razni vključki, kristali, pigmenti, rezervne snovi. Pomemben del citosola so **ribosomi,** ribonukleoproteinska zrnca, kjer poteka sinteza beljakovin.

**Citoskelet** je celično ogrodje, ki vzdržuje obliko celice, omogoča gibanje celic in organelov ter sodeluje pri celični delitvi. Citoskelet je iz različnih strukturnih beljakovin, ki so razporejene v citosolu kot omrežje različno razvejanih vlaken (sl.2.15). **Mikrofilamenti** (premer=7nm) so iz aktina F, ki nastane s polimerizacijo globularnega aktina G. So dinamične strukture, vzdržujejo obliko celice in omogočajo gibljivost (amebe, fagociti). Povezani so s številnimi drugimi proteini, v mišičnih in drugih celicah s poudarjeno krčljivostjo, predvsem z miozinom. Pogosti so v apikalnih delih celice, kjer v povezavi z drugimi proteini terminalnega omrežja (npr. spektrin) stabilizirajo plazmalemo.

**Intermediarni filamenti** so pogosti v celicah vretenčarjev. Vlakna premera okrog 10 nm so urejena v snope in imajo večinoma vlogo zaščite. V epitelnih celicah so pogosti citokeratinski filamenti (tonofilamenti), ki so povezani z dezmosomi. V mezenhimatskih celicah so vimentinski filamenti, v mišičnih desminski, v živčnih in glia celicah pa nevro- ali gliafilamenti.

**Mikrotubuli** so cevke premera 20-30 nm iz beljakovine tubulina. Globularni molekuli tubulina alfa in tubulina beta tvorita dimere, ki se povezujejo v protofilament. Mikrotubul je iz trinajstih linearnih protofilamentov, ki se v vzporednih vrstah povezujejo v cilinder. Mikrotubuli so polarne strukture s hitro rastočim pozitivnim (+del) in počasi rastočim negativnim (-del) koncem. Mikrotubuli se daljšajo in krajšajo z dodajanjem in odvzemanjem dimerov tubulina. Mikrotubuli so dinamične celične strukture, ki tvorijo aksonemo bičev in migetalk, bazalno telo, centriol in



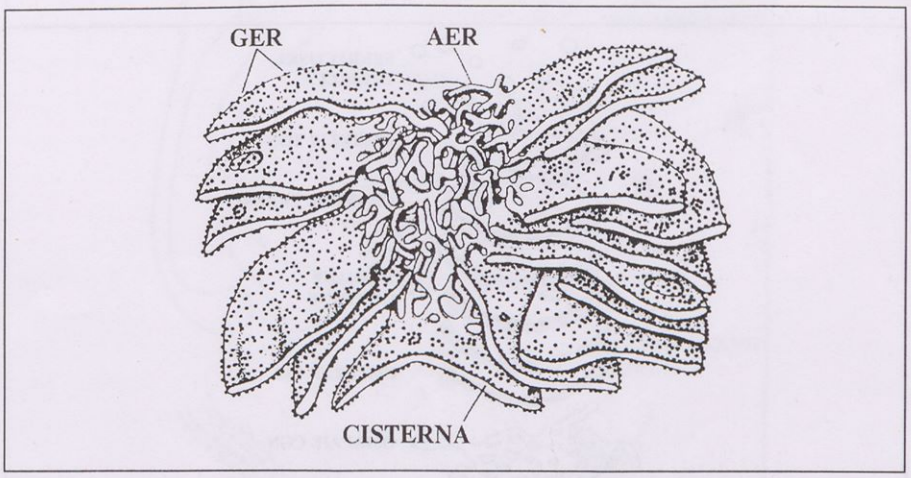

Sl.2.15: Citoskelet je iz kompleksnega tridimenzionalnega omrežja vlaken (mikrotrabekule), ki se razvejujejo v citosolu.

niti delitvenega vretena. Nastajajo v posebnih predelih celice, ki jih imenujemo centri MTOC (mikrotubulni organizacijski centri), najbolj raziskani so centrosomi živalskih celic.

**Celični organeli** so biokemijski, strukturni in funkcionalni razdelki evkariontske celice, ki so z membrano ločeni od citosola.V celici je mnogo z membrano obdanih transportnih veziklov, ki prenašajo snovi od enega razdelka do drugega, nekateri pa imajo dokaj stalno, biokemijsko specifično vlogo v celici. **Lizosomi** in **mikrotelesca** vsebujejo hidrolitske encime, pomembne za celično presnovo. **Endoplazemski retikulum** in **Golgijev aparat** sta razdelka v obliki cistern in kanalov, ki tvorijo obsežno celično omrežje ali pa skladovnice, razporejene okrog jedra. **Mitohondriji** so kompleksne, z dvojno membrano obdane strukture, ki oskrbujejo celico z energijo.

Endoplazemski retikulum – sinteza in razporejanje snovi
Keith R. Porter, 1945

Skoraj vse živalske celice imajo endoplazemski retikulum (sl.2.16), omrežje cistern in kanalov, od katerih se odcepljajo številni vezikli. Omrežje je povezano z jedrnim ovojem, njegovo prostorsko ureditev v celici pa vzdržujejo številni mikrotubuli. Endoplazemski retikulum, je zelo dobro razvit predvsem v žleznih in živčnih celicah, kjer je viden že s svetlobnim mikroskopom. **Zrnati ali granulirani endoplazemski retikulum (GER)** ima na površini membrane številne ribosome, tu se sintetizirajo, modificirajo in transportirajo membranske beljakovine in tiste, ki so namenjene za sekrecijo. Citoplazemski proteini, ki ostanejo v celici, se sintetizirajo v citoplazmi na **polisomih**, to je ribosomih, povezanih z mRNK. **Gladki ali agranulirani endoplazemski retikulum (AER)** je v obliki kanalov in ni povezan z ribosomi. Njegova funkcija je predvsem biosinteza lipidov (membranski fosfolipidi) in razstrupljanje (hidroksilacije strupov, ki jih katalizirajo oksidaze v membrani ER), pomemben je tudi za sintezo steroidnih hormonov. V prečno progastih mišičnih vlaknih se v sarkoplazemskem retikulumu (SER) kopičijo kalcijevi ioni, ki regulirajo krčenje mišičnih vlaken.

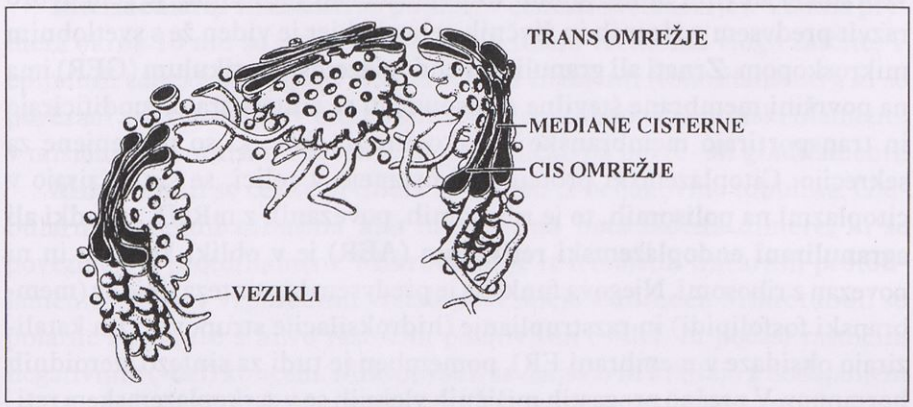



Sl.2.16: Kanali agranuliranega (AER) in cisterne granuliranega endoplazemskega retikuluma (GER)

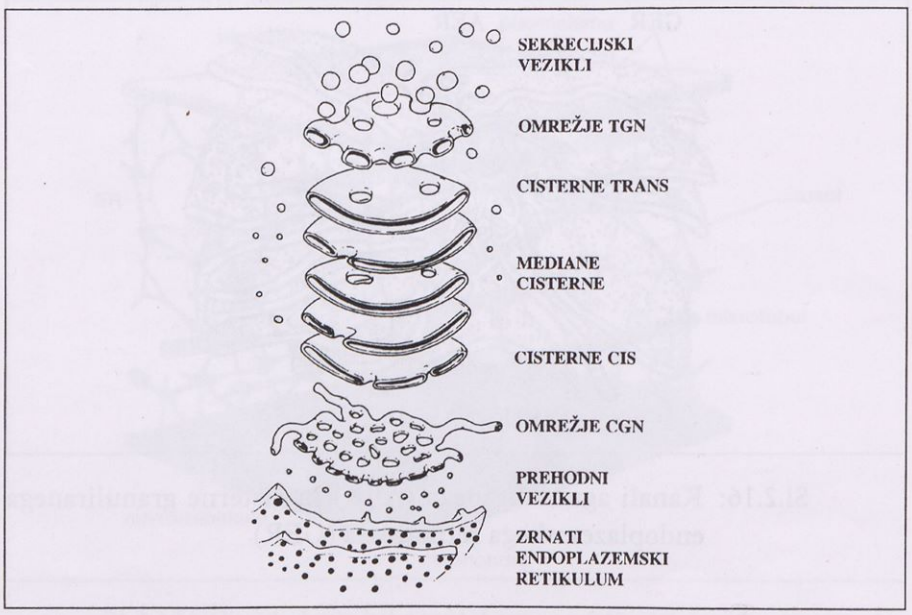
Golgijev aparat – razporejanje in sekrecija beljakovin, sinteza ogljikovih hidratov

Camillo Golgi, 1898

Golgijev aparat je kompleks, sestavljen iz **diktiosomov,** ki so med seboj povezani s tubuli (sl.2.17). Diktiosomi so skupki sploščenih membranskih cistern (od 3 do 30), naloženih v obliki skladovnice (sl.2.18). Na konveksni, nezreli strani (cisterne *cis*) je povezan z endoplazemskim retikulumom, kjer so številni prehodni vezikli, ki izmenjujejo snovi med obema razdelkoma. Membrana je na tej strani navadno tanjša (6 nm) in podobna membrani ER. Konkavna, zrela stran (cisterne *trans)* je bližje plazmalemi, tu se odcepljajo številni sekrecijski vezikli, ki vsebujejo beljakovine za sekrecijo. Membrana je v tem delu debelejša (10 nm). Med obema stranema so mediane cisterne, med katerimi poteka intenzivna izmenjava veziklov. Polarnost Golgijevega aparata je povezana tudi s transportom glikoproteinov in encimov, ki nastajajo v ER. V predelu omrežja trans (predel TGN) so pogoste povezave cistern, centriolov in mikrotubulov, ki povezujejo Golgijev aparat, ER in lizosome (sistem GERL). Pri prehodu skozi Golgijev aparat se sladkorne komponente glikoproteinov in glikolipidov modificirajo (glikozilacije), v predelu omrežja trans pa se proteini sortirajo in razporejajo




Sl.2.17: Golgijev aparat iz diktiosomov

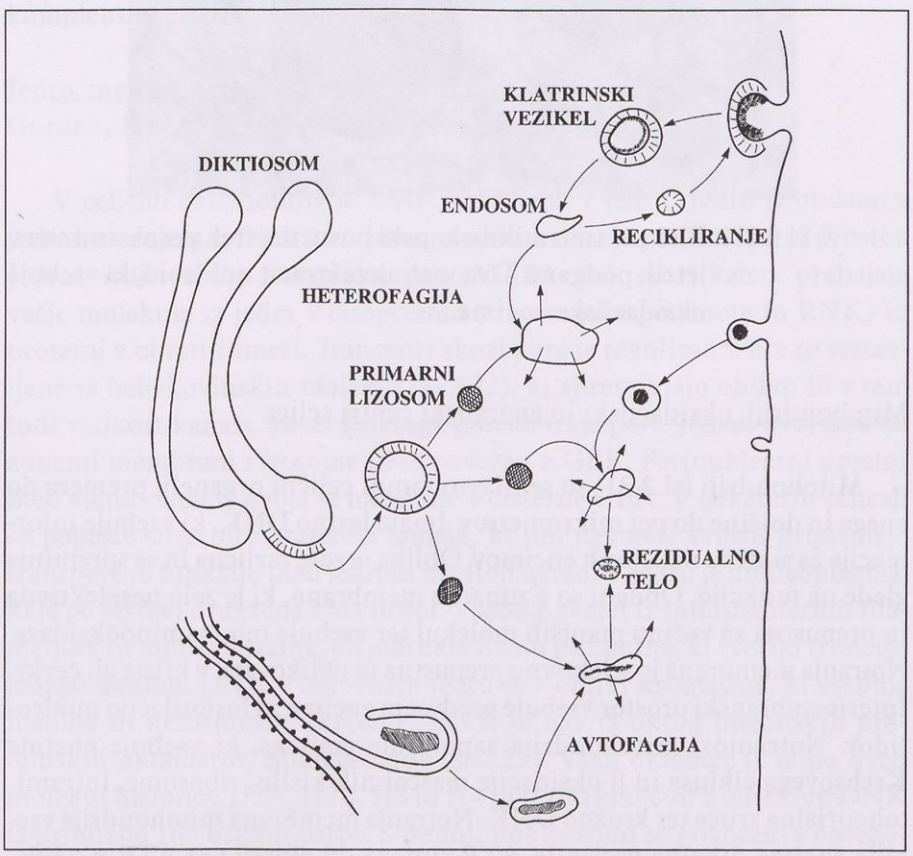



Sl.2.18: Shematski prikaz polarne ureditve diktiosoma

v specifične razdelke. Različne označevalne molekule (manoza 6-fosfat) določajo in razporejajo encime za lizosome, sekrecijske produkte in beljakovine, ki se vračajo nazaj v ER. V sistemu GERL nenehno poteka proces recikliranja membran, kjer procesi endocitoze kompenzirajo povečanje plazmaleme zaradi sekrecije z eksocitozo.

Lizosomi, prebavni centri celice
Christian de Duve, 1950

Lizosomi so vezikli obdani z membrano, ki vsebujejo hidrolitske encime. Osnovni funkciji sta **heterofagija,** razgradnja tistih snovi, ki vstopajo v celico in **avtofagija,** razgradnja lastnih, nefunkcionalnih celičnih organelov. Oblika in funkcija lizosomov sta zelo raznoliki (sl.2.19). **Primarni lizosomi** so majhni vezikli, ki vsebujejo hidrolaze (pH=5) in nastajajo z odcepljanjem od cistern v TGN predelu Golgijevega aparata. Hidrolitski encimi se v obliki cimogenov (neaktivnih predhodnikov encimov) sintetizirajo v GER, v AER se pakirajo v transportne vezikle in potujejo v Golgijev aparat, kjer se vežejo z manoza 6-fosfatnimi skupinami (označevalci). V receptorsko posredovanem procesu brstijo iz membrane Golgijevega aparata klatrinski vezikli, v katerih se encimi aktivirajo, označevalci pa se odcepijo. Na specifična mesta jih usmerjajo posebni proteini na zunanji membrani lizosoma. **Sekundarni lizosomi** so lahko avtofagosomi ali heterolizosomi. Heterolizosomi nastanejo z združevanjem primarnega lizosoma in **endosoma** ali pa z združitvijo primarnih lizosomov in **fagosomov** (prebavne vakuole), ki pridejo v celico s fagocitozo. Endosom vsebuje snovi, ki pridejo v celico z receptorsko posredovano endocitozo. Po prebavi pogosto v lizosomu ostanejo nepredelane snovi, to so **terciarni lizosomi**

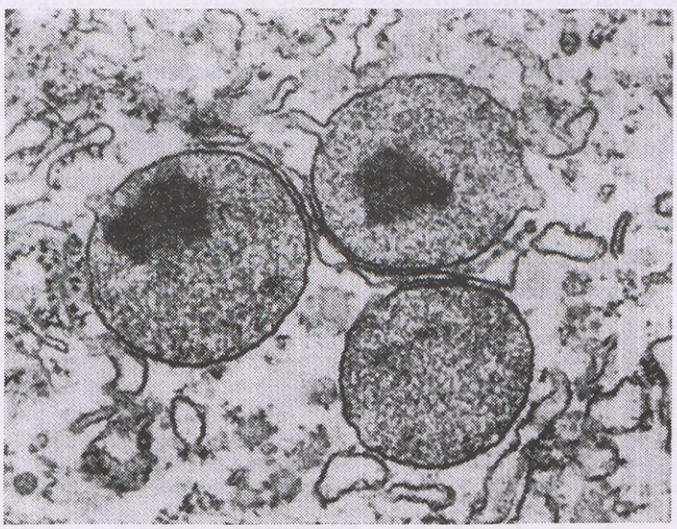



Sl.2.19: Nastanek, oblike in delovanje lizosomov

**(telolizosomi)** ali **rezidualna telesa.** Lizosomi imajo v celici pomembne funkcije, saj so regulatorji celične presnove. Genetsko pogojene motnje v delovanju lizosomov so vzrok za številne bolezni.

Peroksisomi, celične oksidacije in razstrupljanje
Christian de Duve, 1983

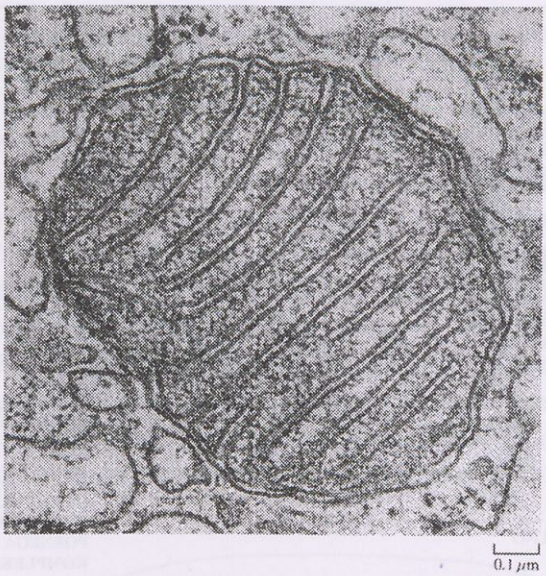
Peroksisomi so celični organeli, v katerih potekajo oksidacijski procesi. Vezikli velikosti 0.2 do 0.5 mm so obdani z enojno membrano in vsebujejo različne encime (katalaza, urat oksidaza, oksidaza D-aminokislin). V peroksisomih so pogosti kristalni vključki urat oksidaze v obliki nukleoida (sl.2.20). Veliko peroksisomov je v jetrnih in ledvičnih celicah vretenčarjev. V njih potekajo različne oksidacije in sicer deaminacija aminokislin, oksidacija maščobnih kislin, oksidacija dušikovih baz, ki nastanejo iz nukleinskih kislin, oksidacija strupenega vodikovega peroksida, ki nastaja med presnovo. Peroksid, ki nastaja v peroksisomih, se lahko uporablja za nadaljnje oksidacije snovi, npr. alkohola in fenolov (razstrupljanje). Encimi peroksisomov se sintetizirajo na polisomih v citosolu.



Sl.2.20: Elektronsko mikroskopski posnetek treh peroksisomov v jetrih podgane. Dva vsebujeta izrazit nukleoid, ki vsebuje oksidacijske encime.

Mitohondriji, oksidacijski in energijski centri celice

Mitohondriji (sl.2.21) so semiavtonomni celični organeli, premera do enega in dolžine do pet mikrometrov. Imajo lastno DNK, ki vsebuje informacije za sintezo nekaterih encimov. Oblika je zelo različna in se spreminja glede na funkcijo. Obdani so z zunanjo membrano, ki je zelo neselektivna in prepustna za večino manjših molekul ter vsebuje monoaminooksidaze. Notranja membrana je selektivno prepustna in oblikovana v kriste ali cevke. Intermembranski prostor vsebuje predvsem encime za fosforilacijo nukleotidov. Notranjost mitohondrija zapolnjuje matriks, ki vsebuje encime Krebsovega ciklusa in β oksidacije maščobnih kislin, ribosome, intramitohodrialna zrnca ter krožno DNK. Notranja membrana mitohondrija vsebuje encime dihalne verige in ATP sintazo, ki sintetizira ATP v odvisnosti od protonskega gradienta med matriksom in intermembranskim

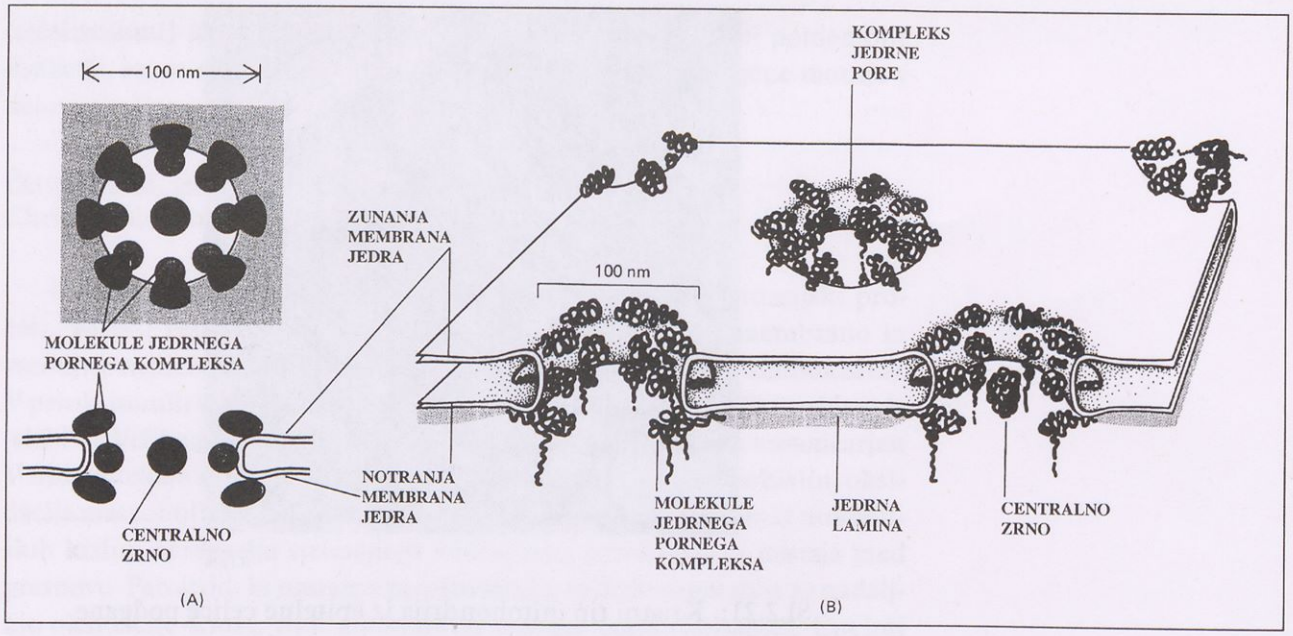



Sl.2.21: Kristni tip mitohondrija iz epitelne celice podgane

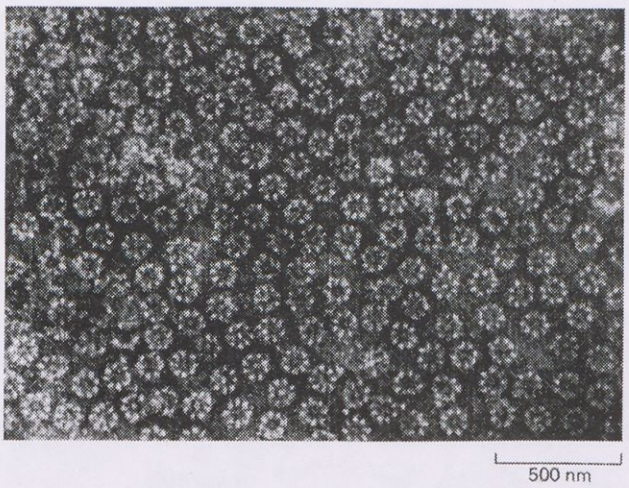
prostorom (kemiosmotsko sklapljanje). Mitohondriji so številni v celicah z intenzivnim transportom snovi ali z bogato sintezo maščob. Veliko jih je tudi v mišičnih celicah (sarkosomi). Razporejanje mitohondrijev omogočajo mikrotubuli in je odvisno od procesov, ki potekajo v celici. Ker vsebujejo mitohondriji lastno DNK, se njihov genski material z delitvijo ohranja. Po endosimbiontski teoriji naj bi nastali iz prokariontov, ki so se simbiontsko povezali z drugimi celicami. Specifična zgradba, prisotnost dednega materiala in posebnih ribosomov potrjujejo to teorijo. Novejše hipoteze pa pripisujejo njihov izvor plazmidom, ki so se vključili v celice in se razvili v kompleksne oblike.

Jedro, metabolni in regulacijski center celice
Gurdon, 1966, v jedru je shranjen ves genom organizma

V celicah evkariontov je DNK shranjena v jedru. Jedro je obdano z **jedrnim ovojem** iz dveh membran, med katerima je perinuklearni prostor. Jedrni ovoj vsebuje **komplekse por** (30-100 nm), skozi katere prehajajo večje molekule iz jedra v citoplazmo (ribosomske podenote in RNK) in proteini v obratni smeri. Transport skozi pore je reguliran. Pore so sestavljene iz beljakovinskih molekul (sl.2.22), ki spreminjajo obliko in s tem tudi velikost kanala, skozi katerega poteka transport. Jedrni ovoj ima na zunanji membrani ribosome in je povezan z GER. Perinuklearni prostor med membranama ovoja se nadaljuje v cisterne GER. V nekaterih celicah so pogoste strukture **anulatne lamele,** ki jim nekateri avtorji pripisujejo transportno funkcijo med jedrom in citoplazmo. V jedru je **nukleoplazma,** ki je po sestavi drugačna kot citosol. Vsebuje skelet iz intermediarnih filamentov in topne proteine, ob jedrnem ovoju pa lamine, ki tvorijo trdnejšo **jedrno lamino.** DNK v delovnem jedru je v obliki **kromatina,** ki vsebuje histone in nehistonske proteine. DNK je navita okrog histonskih proteinskih oktamerov, **nukleosomov** (sl.2.23). Vsak oktamer je iz po dveh molekul histonov H2A, H2B, H3 in H4 in je dvakrat ovit z odsekom DNK iz približno 160 baznih parov. Sosednji nukleosomi so povezani s povezovalno DNK iz približno 60 baznih parov. Histonske molekule H1 pa

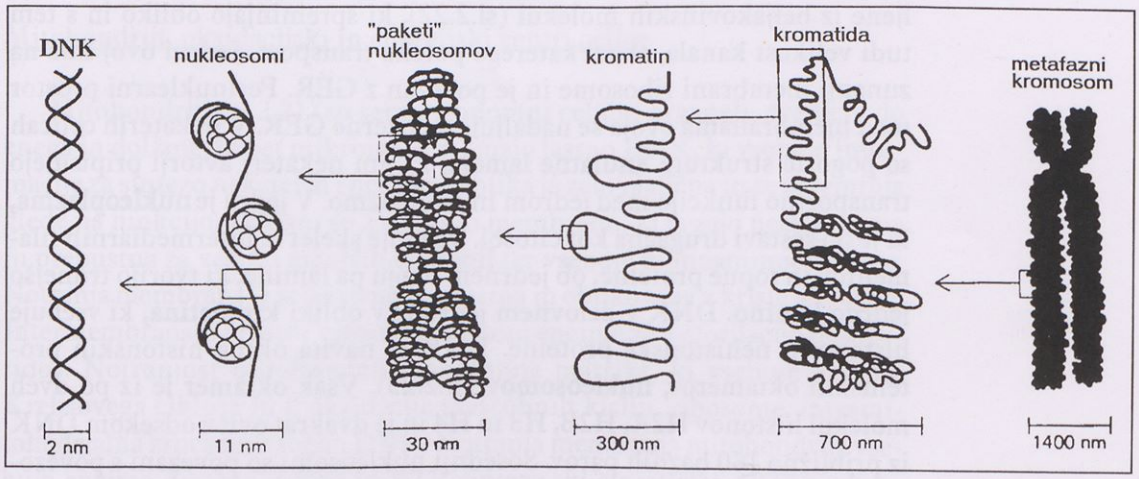



(a)




(b)

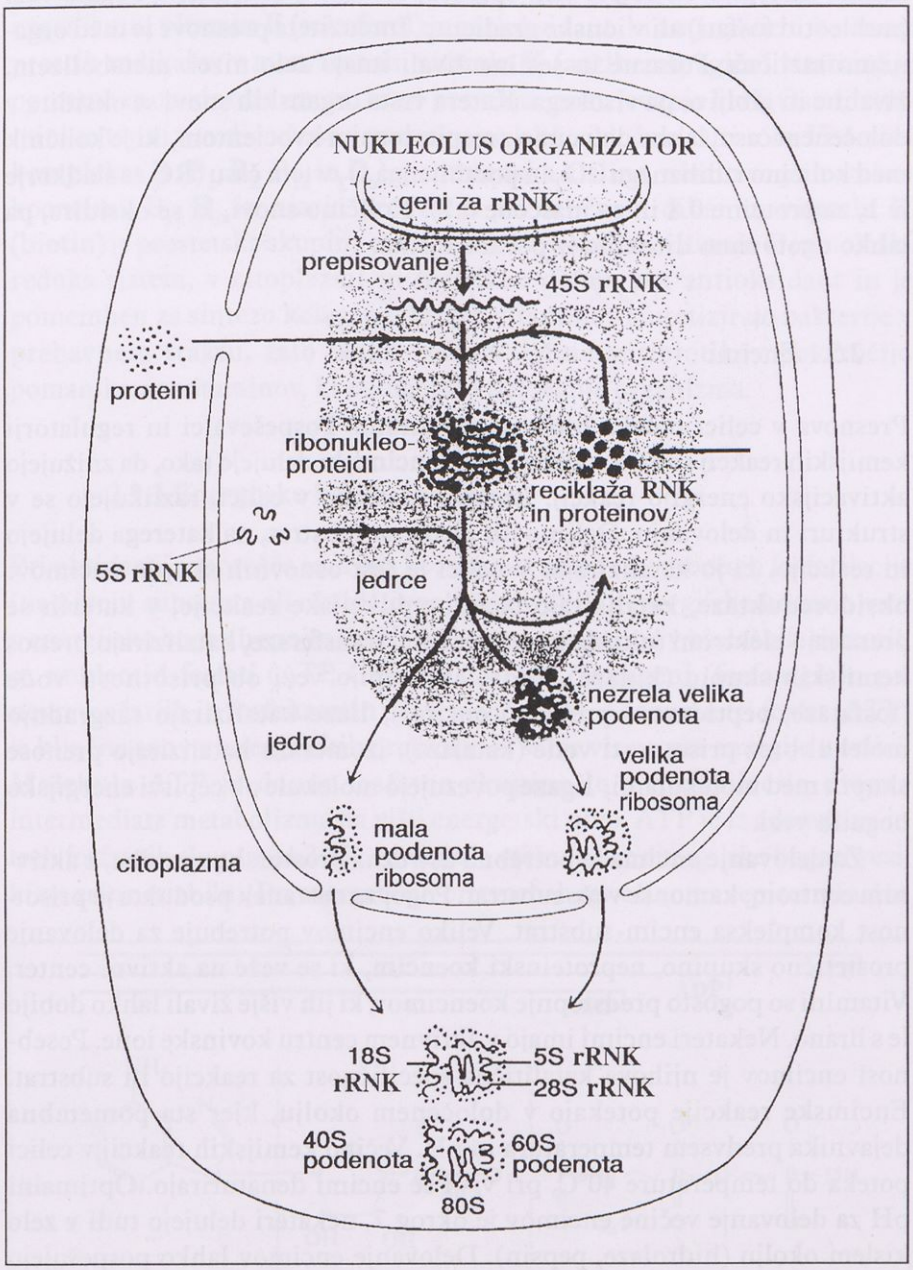
Sl.2.22: Shema jedrnih pornih kompleksov (a), elektronsko mikroskopski posnetek kompleksov por na površini jedra (negativno barvanje) (b)




Sl.2.23: Organizacija DNK in histonov v kromatinu evkariontov

omogočajo kondenzacijo nukleosomalne vrvice v kromatinske vrvice debeline 30 nm (kromatinske fibrile). Zelo kondenziran, transkripcijsko neaktiven del kromatina je **heterokromatin,** ki je navadno razporejen ob jedrnem ovoju. **Evkromatin** pa je transkripcijsko aktiven, svetel, nezgoščen del kromatina. V delitvenem jedru je DNK s proteini zgoščena v **kromosome.** V jedru številnih celic je eno ali več **jedrc (nukleolusov).** V jedrcu se sintetizirajo ribosomske RNK (sl.2.24). Ta predel DNK vsebuje številne repetitivne sekvence in ga imenujemo **nukleolus organizator.**

Iz rRNK in proteinov nastajajo ribosomske podenote, ki se transportirajo iz jedra in se v citoplazmi povezujejo v ribosome. Jedrce je iz treh delov, **fibrilarnega centra,** v obliki delno kondenziranega kromatina, ki vsebuje gene za rRNK, **fibrilarnega dela** iz nitastih ribonukleoproteinskih molekul in **granularnega dela** iz številnih ribosomalnih delcev v pozni fazi zrelosti.




Sl.2.24: Prepisovanje rRNK in nastajanje ribosomskih podenot v jedrcu

## 2.5 Intermediarni metabolizem, celična presnova

Presnova (metabolizem) je celovitost kemijskih pretvorb v organizmu. Za učinkovito presnovo je nujna izmenjava snovi med organizmom in okoljem, ki poteka skozi telesno površino ali skozi specializirane organe: črevo, dihala, krvožilje in ledvice. Pretvorba snovi poteka večinoma v celicah, ki so odprti sistemi in vzdržujejo dinamično ravnotežje. **Katabolizem** imenujemo procese razgradnje snovi, v katerih se sprošča energija, in je v ravnotežju z **anabolizmom,** procesi sinteze, kjer se energija porablja. Energijsko bogate snovi se v celici razgradijo v procesih **bioloških oksidacij** in pri tem se sprošča energija. Največ energije se sprošča pri oksidaciji maščob (9.3 kcal/g), pri oksidaciji sladkorjev in beljakovin pa manj (4.1 kcal/g). Oksidacije lahko potekajo **aerobno,** v prisotnosti kisika, ali **anaerobno,** brez kisika. Energija, ki se pri tem sprošča, se veže v energijsko bogate vezi (nukleotid fosfati) ali v ionske gradiente. Intenziteta presnove je med organizmi različna. Počasne in sesilne živali imajo zelo nizek metabolizem, živahne in gibljive pa visokega. Katera vrsta organskih snovi se oksidira v določenem času, lahko določimo z **respiratornim kvocientom,** ki je količnik med količino izdihanega $CO_2$ in porabljenga $O_2$ v tem času (RQ za sladkorje je 1, za proteine 0.8 in za maščobe 0.7). Količino snovi, ki se oksidira, pa lahko ugotovimo direktno iz porabe kisika.

### 2.5.1 Encimi

Presnova v celici poteka hitro in regulirano. Pospeševalci in regulatorji kemijskih reakcij so **biokatalizatorji** ali **encimi,** ki delujejo tako, da znižujejo aktivacijsko energijo reakcij. Encimi nastajajo v celici, razlikujejo se v strukturi in delovanju. Delimo jih glede na substrat, na katerega delujejo in reakcijo, ki jo katalizirajo. V celici je šest osnovnih skupin encimov: **oksidoreduktaze,** katalizirajo oksidoredukcijske reakcije, v katerih se prenašajo elektroni (oksidaze, reduktaze), **transferaze,** katalizirajo prenos kemijskih skupin (kinaze), **hidrolaze** cepijo vezi ob prisotnosti vode (fosfataze, peptidaze – prebavni encimi), **liaze** katalizirajo razgradnjo molekul brez prisotnosti vode (katalaza), **izomeraze** katalizirajo prenose skupin med molekulami, **ligaze** povezujejo molekule ob cepitvi energijsko bogatih vezi.

Za delovanje encima je potrebna ustrezna prostorska zgradba, z aktivnim centrom, kamor se veže substrat. Pogoj za nastanek produkta je prisotnost kompleksa encim-substrat. Veliko encimov potrebuje za delovanje prostetično skupino, neproteinski **koencim,** ki se veže na aktivni center. Vitamini so pogosto predstopnje koencimov, ki jih višje živali lahko dobijo le s hrano. Nekateri encimi imajo v aktivnem centru kovinske ione. Posebnost encimov je njihova katalitična specifičnost za reakcijo in substrat. Encimske reakcije potekajo v določenem okolju, kjer sta pomembna dejavnika predvsem temperatura in pH. Večino kemijskih reakcij v celici poteka do temperature 40°C, pri višji se encimi denaturirajo. Optimalni pH za delovanje večine encimov je okrog 7, nekateri delujejo tudi v zelo kislem okolju (hidrolaze, pepsin). Delovanje encimov lahko pospešujejo ali zavirajo tudi določene snovi, **efektorji,** ki so produkti presnove. Eden od efektorjev je tudi ATP. Če se poveča njegova koncentracija v celici, se ustavi razgradnja substrata. Ko se poveča razgradnja ATP, delujejo produkti AMP, ADP in fosfat kot aktivatorji in razgradnja substrata ter sinteza ATP

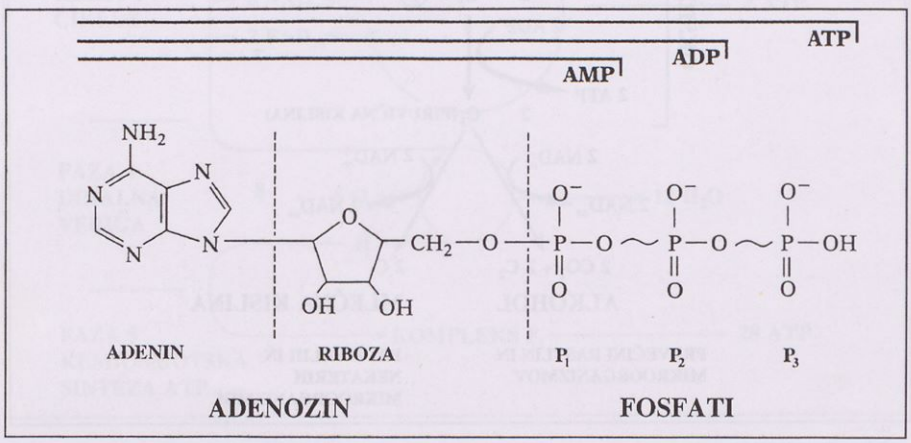
se povečata. Mutacije vplivajo na spremembe v zgradbi proteinov tako, da ti izgubijo katalitsko aktivnost. Pri tem so blokirane določene metabolne poti in s tem normalno fiziološko delovanje organizma.

### 2.5.2 Vitamini

Vitamini so za organizem, ki jih ne more sintetizirati sam, ključnega pomena. Dobiva jih s hrano, tako kot esencielne aminokisline in maščobne kisline. Potreba po vitaminih je pri živalih različna. Večina živali lahko sintetizira vitamin C, opice, morski prašički in človek ga dobijo s hrano. Vitamini so topni v vodi in maščobah. V maščobah so topni: **vitamin A (retinol)** ščiti epitele in je pomemben pri tvorbi vidnega pigmenta (retinal); **vitamin D (kalciferol)** je steroid in regulira resorpcijo kalcija in fosfata v organizmu; **vitamin E (tokoferol)** je antioksidant, ki zmanjšuje toksičnost prostih radikalov v membranah, **vitamin K (antihemoragični vitamin)** je pomemben za sintezo snovi, ki so potrebne za strjevanje krvi. Ostali vitamini so topni v vodi in če so v prebitku, se lahko izločajo z urinom. **Vitamini kompleksa B ($B_1$, $B_2$, $B_{12}$ in $B_6$), pantotenska kislina, niacin** so pomembni koencimi, $B_1$, $B_2$ in niacin predvsem pri celičnem dihanju, **vitamin H (biotin)** je prostetska skupina encimov dekarboksilaz, **vitamin C** je biološki redoks sistem, v citoplazmi in matriksu deluje kot antioksidant in je pomemben za sintezo kolagena. Veliko vitaminov sintetizirajo bakterije v prebavnem traktu, zato lahko večje količine antibiotikov povzročijo pomanjkanje vitaminov, ki omogočajo delovanje organizma.

### 2.5.3 Energijsko bogate spojine

Pri oksidaciji se sprošča energija kot toplota ali pa se v procesih fosforilacije (na nivoju substrata ali oksidativna) veže v obliki energijsko bogatih vezi v energijsko bogatih spojinah. Najbolj pogoste spojine v bioloških sistemih so **nukleotid fosfati** (ATP, GTP, CTP, UTP), **fosfageni** (fosfoarginin pri nevretenčarjih in **fosfokreatin** pri vretenčarjih). Adenozin tri fosfat (ATP) je ključna snov v energetskih pretvorbah, saj je vir proste energije v celici. Molekula ATP je donor fosfatne skupine in s fosforilacijo dvigne intermediate metabolizma na višji energetski nivo. ATP je iz adenozina in treh fosfatnih skupin (sl.2.25). Molekula vsebuje dve energijsko bogati vezi, ki sta zelo nestabilni. Pri energetskih pretvorbah se večinoma cepi terminalna




Sl.2.25: Zgradba molekule ATP

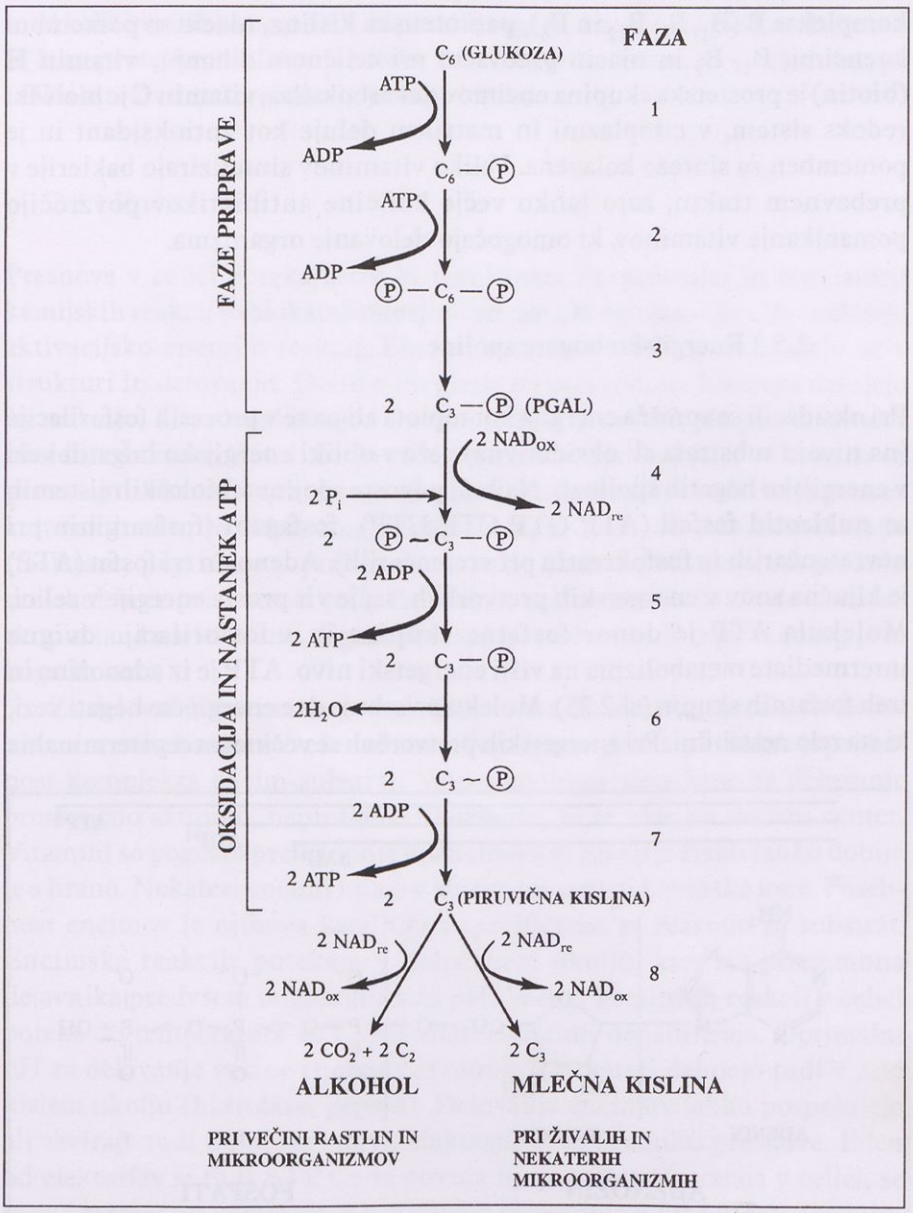
fosfatna skupina. Pri tem nastaneta ADP ter anorganski fosfat ($P_i$), ob hidrolizi se sprosti 7.3 kcal/mol energije.

### 2.5.4 Celično dihanje in glikoliza

Energija, shranjena v maščobah in ogljikovih hidratih, se sprošča postopoma, v seriji reakcij, ki jih katalizirajo specifični encimi. Glikoliza je anaeroben proces razgradnje glukoze v piruvat, ki poteka v citoplazmi. Celično dihanje je aerobna razgradnja hranilnih snovi v celici do $CO_2$ in vode, ki poteka v mitohondrijih.

Glikoliza

Glukoza je stabilna molekula z veliko vsebnostjo energije (670 kcal/mol). Razgradnja se začne z aktivacijo glukoze z ATP, pri čemer nastane fosforilirana molekula glukoze. Potek glikolize prikazuje shema (sl.2.26).



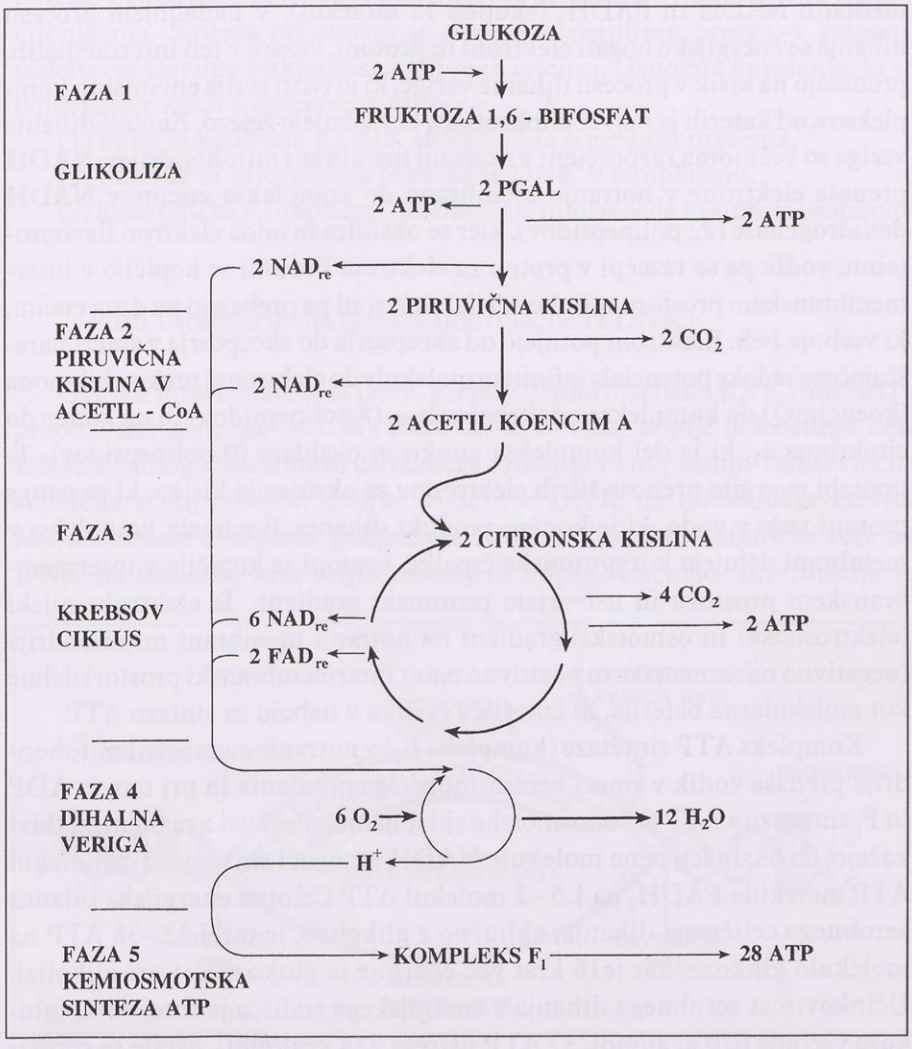

Sl.2.26: Shematski prikaz glikolize in fermentacije

Bistvene faze v glikolizi so:
1- fosforilacija glukoze in izomerizacija v fruktozo,
2- fosforilacija fruktoze,
3- cepitev v fosfotriozi (fosfogliceraldehid-PGAL),
4- oksidacija in fosforilacija trioze v difosfotrizo, redukcija NAD,
5- sinteza ATP ob defosforilaciji trioze,
6-destabilizacija fosfatne vezi v triozi,
7- defosforilacija, sinteza ATP in piruvične kisline,
8- fermentacija piruvične kisline.

Končni produkt glikolize sta dve molekuli ATP in piruvične kisline na molekulo glukoze. V anaerobnih pogojih se nato piruvična kislina v procesu **fermentacije** reducira (NADH) bodisi v mlečno kislino (živali) ali etanol (rastline in večina enoceličarjev).

Celično dihanje

V celicah evkariontov poteka aerobno celično dihanje izključno v mitohondrijih. Kisik je končni akceptor elektronov, encimi dihalne verige v mitohondrijih pa s prenosom elektronov na kisik sproščajo prosto energijo, vezano v NADH. Ta energija se porabi za sintezo ATP. Proces imenujemo **oksidativna fosforilacija,** ATP pa nastaja s kemiosmotskim sklapljanjem. Aerobno dihanje je dolg proces, ki poteka v petih fazah (sl.2.27):




Sl.2.27: Energetska bilanca oksidativne razgradnje glukoze do $CO_2$ in $H_2O$

faza 1: glikoliza,
faza 2: oksidacija piruvične kisline v acetil koencim A,
faza 3: Krebsov ciklus,
faza 4: prenos elektronov v dihalni verigi,
faza 5: kemiosmotska sinteza ATP.

Z glikolizo nastane v citoplazmi piruvična kislina, ki je energijsko bogata spojina (590 kcal/mol) in skozi obe membrani prehaja v matriks mitohondrija. V prisotnosti kisika se piruvična kislina razgradi (piruvat dehidrogenaza, multiencimski kompleks v notranji membrani mitohondrija) v $CO_2$ in ocetno kislino, ki se veže s koencimom A (derivat pantotenske kisline) v acetil CoA, pri čemer nastaja NADH. Acetil CoA vstopa v serijo reakcij, imenovanih **Krebsov ciklus** ali ciklus citronske kisline, ki poteka v matriksu mitohondrijev. Citronska kislina ($C_6$) nastane s kondenzacijo acetil koencima A z oksalocetno kislino. V seriji oksidacij citronske kisline v oksalocetno se odcepita dve molekuli $CO_2$, vodikovi atomi pa se vežejo s tremi molekulami NAD in eno molekulo FAD. V Krebsovem ciklusu nastane tudi molekula ATP. Ker se glukoza razgradi v dve molekuli piruvične kisline, se za popolno oksidacijo glukoze Krebsov ciklus "zavrti"dvakrat, število končnih produktov tega dela celičnega dihanja je dvakrat večje.

Večina energije, ki jo vsebuje glukoza (neto produkcija ATP do te faze je le 4 molekule na glukozo), je v tej fazi shranjena v visokoenergetskih intermediatih NADH in $FADH_2$ (skupno 12 molekul). V nadaljnjem procesu dihanja se energijsko bogati elektroni in protoni, vezani v teh intermediatih, prenašajo na kisik v procesu dihalne verige, ki jo tvori serija encimskih kompleksov, od katerih je največ **citokromov,** ki vsebujejo železo. Encimi dihalne verige so večinoma razporejeni v notranji membrani mitohondrijev. NADH prenaša elektrone v notranjo membrano do kompleksa encimov NADH dehidrogenaze (22 polipeptidov), kjer se oksidira in odda elektron flavoproteinu, vodik pa se razcepi v proton in elektron. Protoni se kopičijo v intermembranskem prostoru mitohondrija, elektroni pa prehajajo na drug encim, ki vsebuje FeS. Elektroni potujejo od akceptorja do akceptorja v smeri naraščajočega redoks potenciala (afiniteta molekule do elektrona) preko ubikinona (koencimQ) do kompleksa citokromov b-$c_1$ (8 polipeptidov) in na koncu do citokroma $a_3$, ki je del kompleksa citokrom oksidaze (9 polipeptidov). Ta uporabi energijo prenosa štirih elektronov za oksidacijo kisika, ki se nato s protoni veže v vodo, ki je končni produkt dihanja. Encimski kompleksi v membrani delujejo kot protonske črpalke, protoni se kopičijo v intermembranskem prostoru in ustvarjajo protonski gradient. Ta elektrokemijski (elektrostatski in osmotski) gradient na notranji membrani mitohondrija (negativno nabit matriks in pozitivno nabit intermembranski prostor) deluje kot molekularna baterija, ki izkorišča razliko v naboju za sintezo ATP.

Kompleks ATP sintetaze (kompleks $F_1$) v notranji membrani mitohondrija prenaša vodik v smeri kemiosmotskega gradienta in pri tem iz ADP in $P_i$ sintetizira ATP (kemiosmotsko sklapljanje). Poskusi z različnimi tkivi kažejo, da oksidacija ene molekule NADH omogoči sintezo 2.5-3 molekul ATP, molekula $FADH_2$ pa 1.5 –2 molekul ATP. Celotna energijska bilanca aerobnega celičnega dihanja, vključno z glikolizo, je torej 32 –38 ATP na molekulo glukoze, kar je16 krat več energije iz glukoze kot pri glikolizi. Učinkovitost aerobnega dihanja z energijskega stališča je torej 35%, (glukoza vsebuje 670 kcal/mol, 32 ATP ustreza 234 kcal/mol), ostalo se sprosti kot toplota.

Poleg sladkorjev lahko celica kot vir energije uporablja tudi maščobe in beljakovine.

Razgradnja maščob se začne s hidrolizo v glicerol in maščobne kisline. Glicerol vstopa v glikolizo, maščobne kisline pa se razgradijo v procesu **oksidacije β,** ki poteka v matriksu mitohondrijev. Od dolgih verig maščobnih kislin se postopoma odcepljajo $C_2$ fragmenti, ki vstopajo v Krebsov ciklus kot acetil CoA. Popolna oksidacija 1g maščobnih kislin da nad dvakrat več energije (84 ATP na palmitinsko kislino) kot oksidacija 1g sladkorjev.

Razgradnja beljakovin poteka s hidrolizo do aminokislin, različne aminokisline pa po deaminaciji v jetrih (odstranitev $NH_3$) vstopajo v oksidacijske procese kot alfa keto kisline, kot piruvična kislina, kot acetil CoA ali pa kot različne kisline Krebsovega ciklusa (oksalocetna kislina, alfa keto glutarna kislina). Oksidacija 1g beljakovine da približno enako količino energije kot oksidacija enake količine sladkorja.

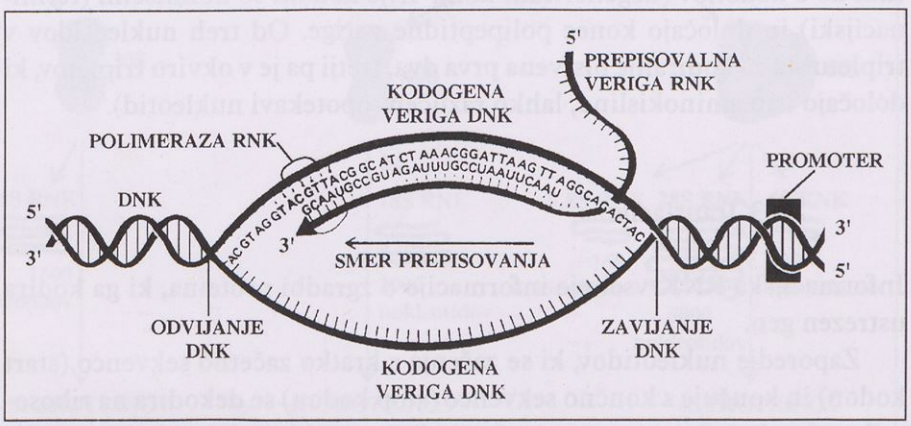
## 2.6 Sinteza beljakovin

Sintezo beljakovin usmerja DNK, ki je vir dednih informacij, genetski zapis zaporedja aminokislin, ki beljakovino sestavljajo. Informacija je pri evkariontih shranjena v jedru, v genih, ki so odseki na kromosomih, pri prokariontih pa v krožnem kromosomu, ki je v citoplazmi. Sinteza beljakovin poteka v citoplazmi, torej pri evkariontih prehajajo informacije iz jedra v citoplazmo. Sinteza beljakovin je natančno reguliran proces, v katerem sodelujejo številne nukleinske kisline in encimi. Osnovna vprašanja, ki se pojavljajo v zvezi s potekom sinteze so:

(1) kako je kodirana v DNK informacija o zgradbi proteina,
(2) kako se ta informacija prenaša iz DNK v citoplazmo,
(3) kako poteka v citoplazmi dekodiranje informacije in sinteza proteinov.

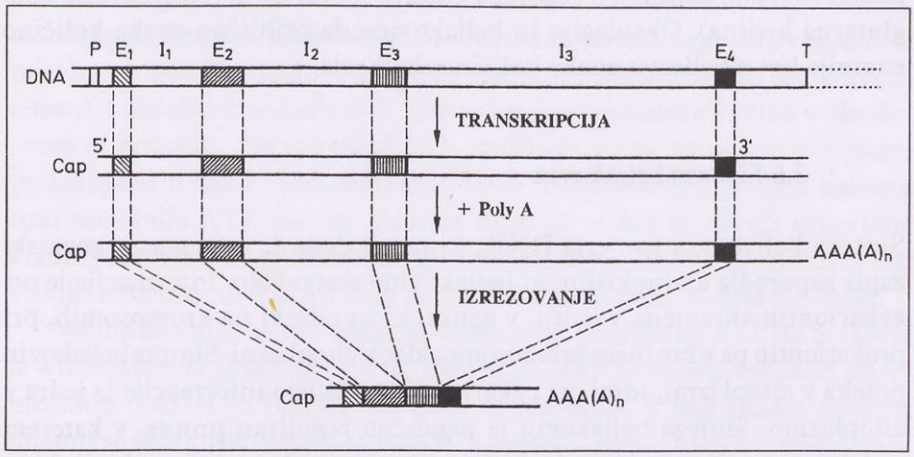
### 2.6.1 Transkripcija (prepis informacije iz DNK)

Genska informacija se iz DNK prepiše v informacijsko RNK (mRNA) v procesu transkripcije (sl.2.28). Rezultat so številne kopije določenega dela DNK, ki omogočajo sintezo ustreznega proteina v citoplazmi. Transkripcija se začne z odpiranjem dvojne vijačnice DNK na določenem mestu. Multiencimski kompleks **polimeraza RNK** iz šestih proteinov se veže na DNK na ustrezno mesto (**promoter**) in odpre vijačnico. Informacija se




Sl.2.28: Transkripcija DNK v iRNK

prepisuje iz **kodogene verige DNK** tako, da se v nasprotni smeri sintetizira veriga RNK z nasprotno polarnostjo (5'proti 3') tako, da encimski kompleks potuje od 5' proti 3' koncu DNK in dodaja komplementarne nukleotidfosfate (namesto timina se z adeninom veže uracil). Transkripcija pri prokariontih poteka tako, da se na nastajajočo vrvico mRNK vežejo ribosomi in informacija se direktno prevaja v proteine. Pri evkariontih pa se prepisana molekula mRNK pred transportom v citoplazamo **procesira** (sl.2.29). Na 5' koncu se doda metilgvanozin ("cap"), na 3' koncu pa rep iz 100-200 adeninov (poly-A). Izrežejo se nekodirajoči deli (**introni**), kodirajoči (**eksoni**) pa se povežejo v funkcionalno mRNK. Proces izrezovanja ("splicing") je encimatsko kontroliran s posebnimi RNK-beljakovinskimi kompleksi (snRNP delci).




Sl.2.29: Model procesiranja pre-iRNK. Introni označeni z $I_1$-$I_3$ se odstranijo z izrezovanjem. Kodirajoči eksoni ($E_1$-$E_4$) so razporejeni po vsem primarnem prepisu:
P: promoter, T: terminator.

### 2.6.2 Genski kod

Dedna informacija v DNK je zapisana kot linearno zaporedje štirih nukleotidov. Skupine treh nukleotidov na mRNK (tripleti) so **kodoni,** ki določajo aminokislino. Kombinacija štirih znakov v trojicah da 64 različnih trojic, torej je genski kod iz 64 tripletov nukleotidov (sl.2.30). Vsaka od dvajsetih aminokislin (razen metionina in triptofana) ima lahko po več, tudi do 6 kodonov (degenerirani kod). Trije kodoni so nesmiselni (terminacijski) in določajo konec polipeptidne verige. Od treh nukleotidov v tripletu sta za kodiranje bistvena prva dva, tretji pa je v okviru tripletov, ki določajo isto aminokislino, lahko različen (opotekavi nukleotid).

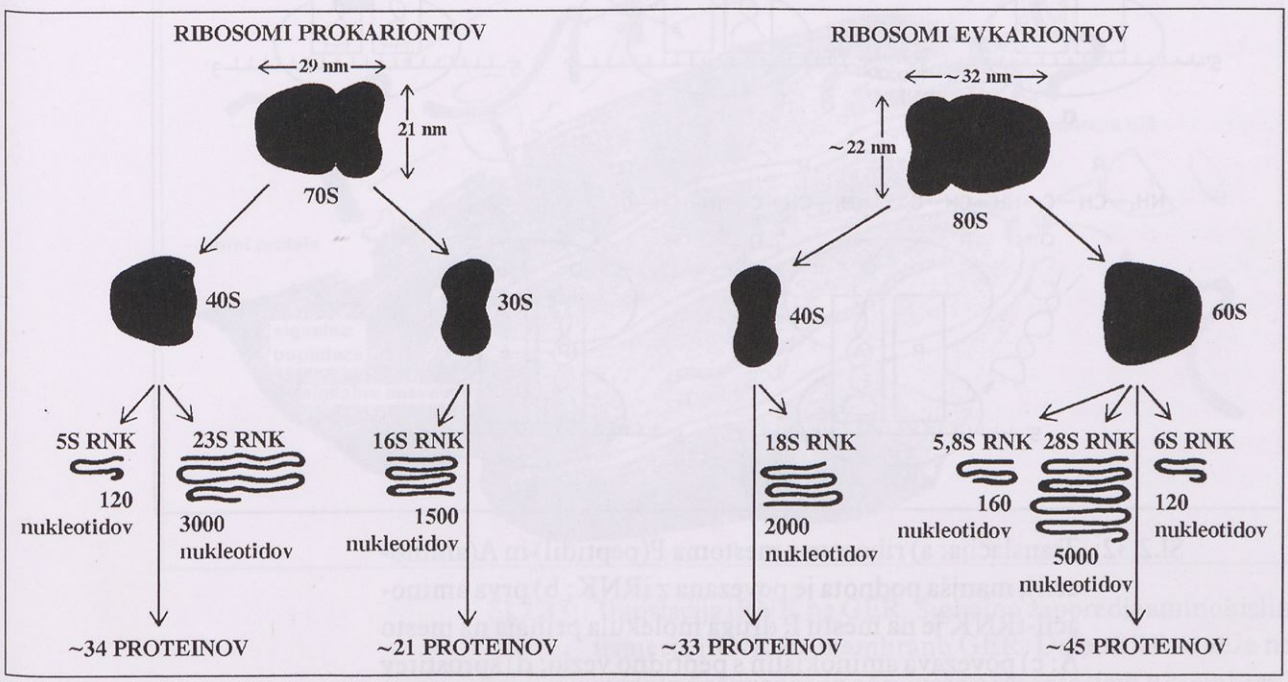
### 2.6.3 Translacija

Informacijska RNK vsebuje informacijo o zgradbi proteina, ki ga kodira ustrezen gen.

Zaporedje nukleotidov, ki se začenja s kratko začetno sekvenco (start kodon) in končuje s končno sekvenco (stop kodon) se dekodira na ribosomih v citoplazmi, v procesu translacije. **Ribosomi** (sl.2.31) so iz dveh podenot, ki nastaneta v jedrcu in se povežeta šele v citoplazmi. Podenoti sta iz

| | U | C | A | G | |
|---|---|---|---|---|---|
| U | UUU Phe<br>UUC<br>UUA Leu<br>UUG | UCU<br>UCC<br>UCA Ser<br>UCG | UAU Tyr<br>UAC<br>UAA t.k.<br>UAG t.k. | UGU Cys<br>UGC<br>UGA t.k.<br>UGG Try | U<br>C<br>A<br>G |
| C | CUU<br>CUC<br>CUA Leu<br>CUG | CCU<br>CCC<br>CCA Pro<br>CCG | CAU His<br>CAC<br>CAA Gln<br>CAG | CGU<br>CGC<br>CGA Arg<br>CGG | U<br>C<br>A<br>G |
| A | AUU<br>AUC Ile<br>AUA<br>AUG Met | ACU<br>ACC<br>ACA Thr<br>ACG | AAU Asn<br>AAC<br>AAA Lys<br>AAG | AGU Ser<br>AGC<br>AGA Arg<br>AGG | U<br>C<br>A<br>G |
| G | GUU<br>GUC<br>GUA Val<br>GUG | GCU<br>GCC<br>GCA Ala<br>GCG | GAU Asp<br>GAC<br>GAA Glu<br>GAG | GGU<br>GGC<br>GGA Gly<br>GGG | U<br>C<br>A<br>G |

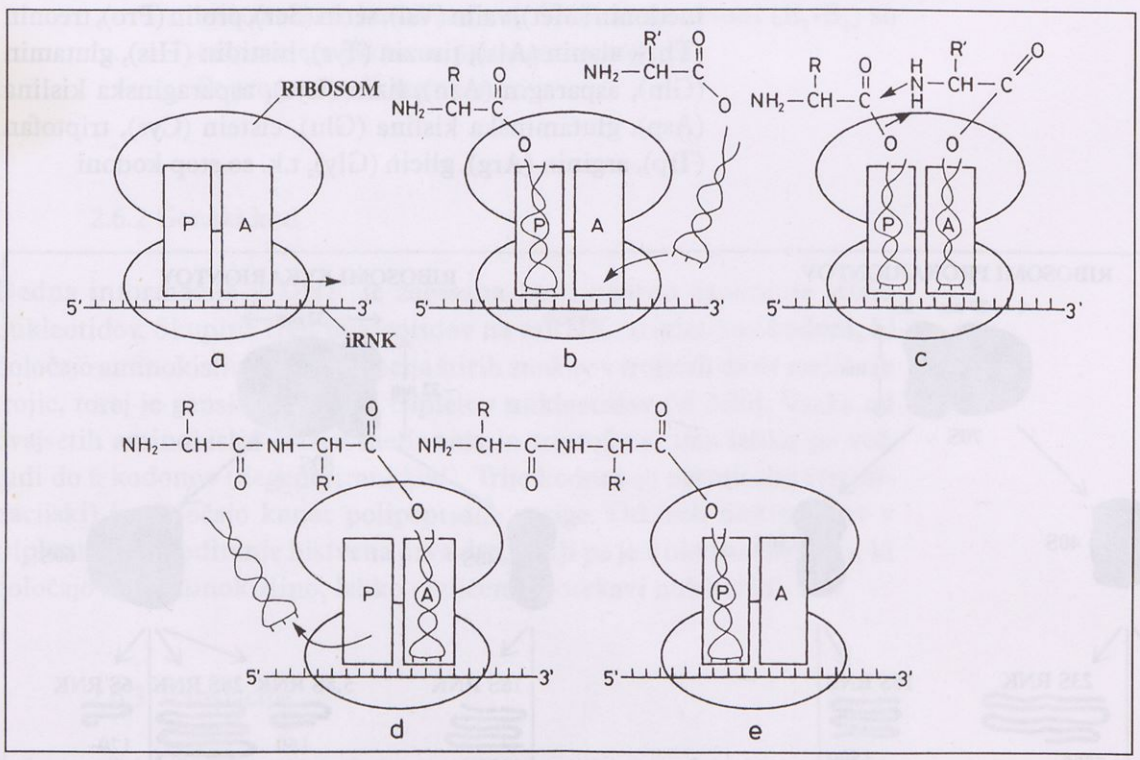
Sl.2.30: Genski kod. Tripleti nukleozidov v iRNK (uridin-U, adenozin-A, citidin-C, gvanidin-G) kodirajo sledeče aminokisline: fenilalanin (Phe), leucin (Leu), izoleucin (Ile), metionin (Met), valin (Val), serin (Ser), prolin (Pro), treonin (Thr), alanin (Ala), tirozin (Tyr), histidin (His), glutamin (Gln), asparagin (Asn), lizin (Lys), asparaginska kislina (Asp), glutaminska kislina (Glu), cistein (Cys), triptofan (Trp), arginin (Arg), glicin (Gly), t.k. so stop kodoni




Sl.2.31: Zgradba ribosomov prokariontov (70S) in evkariontov (80S)

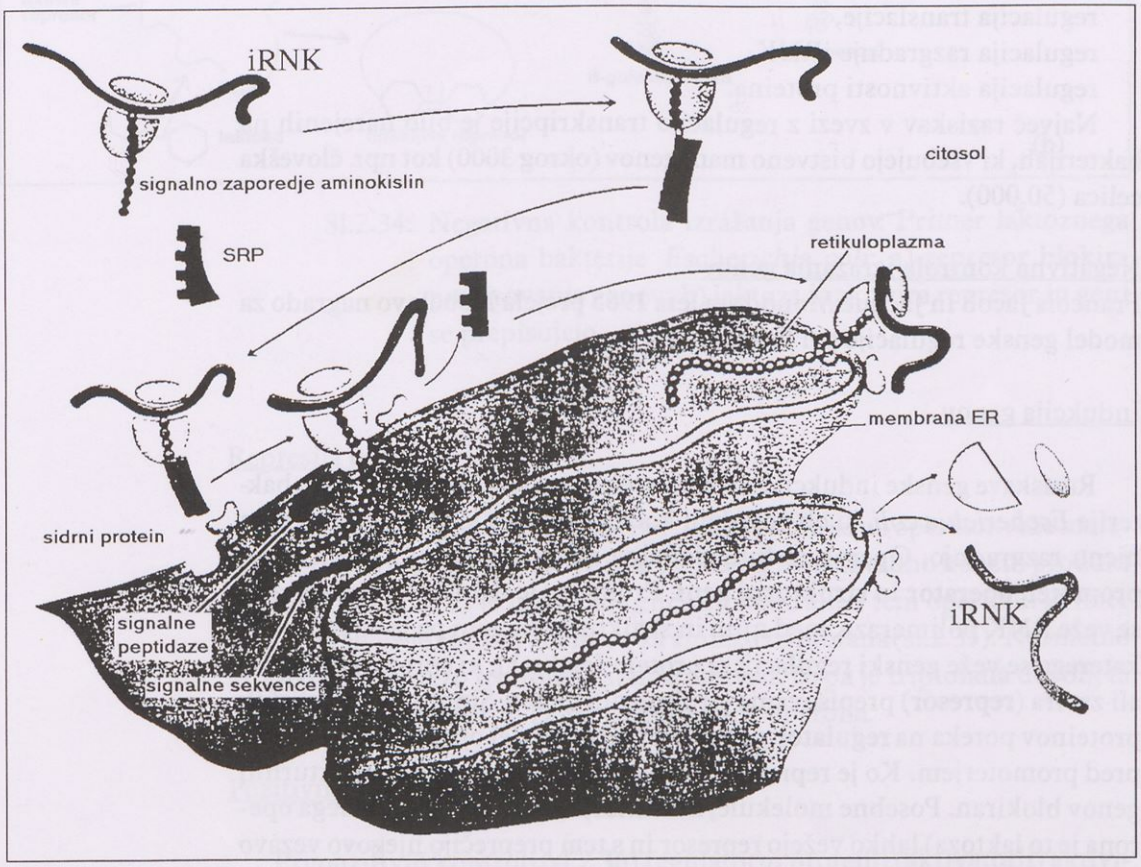
kompleksa rRNK, encimov in strukturnih proteinov. Ribosomi evkariontov so 80S (sedimetacijska konstanta, 1Svedberg = 10-13s) delci, sestavljeni iz 40S in 60S podenote s štirimi tipi rRNK in številnimi proteini. Ribosomi prokariontov so manjši, 70S delci iz treh tipov rRNK in iz več kot 50 proteinov.

Translacija (sl.2.32) se začne tako, da se informacijska RNK s 5' koncem poveže s komplementarnim delom rRNK v vgreznitvi majhne podenote ribosoma, ki nato veže še večjo podenoto. To je začetek translacije ali **iniciacija,** kjer sodelujejo iniciacijski faktorji. Ti se vežejo na manjšo podenoto ribosoma in določijo ustrezen bralni okvir na iRNK. V tej fazi so pomembne tudi prenašalne RNK (tRNA), ki prenašajo aminokisline do ribosoma. Prenašalne RNK vsebujejo antikodon, zaporedje treh baz, ki ustreza kodonu na iRNK. Aminokisline se aktivirajo z delovanjem encima aminoacil tRNK sintetaze ob prisotnosti ATP in se vežejo na 3' konec tRNK. Prva prenašalna RNK z aminokislino metionin (formil metionin pri prokariontih) se najprej veže na majhno enoto ribosoma na mesto P (peptidil mesto), nato se povežeta antikodon in začetni kodon iRNK (AUG) in doda se še večja enota ribosoma. Translacija se nadaljuje kot **elongacija,** v kateri se ribosom pomika vzdolž iRNK od 5'proti 3' koncu, tako da se na mesto A (aminoacil mesto) ribosoma, dodaja vedno nova tRNK, ki prinaša ustrezno aminokislino. Encim peptidil transferaza, ki je katalitski del večje podenote ribosoma (23S rRNK), prenese aminokislino (pri tem sodeluje elongacijski faktor in GTP) z mesta P in jo poveže v dipeptid z aminokislino na mestu A. Prenašalna RNK z mesta P se sprosti, ribosom pa se premakne vzdolž iRNK za en kodon in s tem prenese tRNK s peptidno verigo iz




Sl.2.32: Translacija: a) ribosom z mestoma P(peptidil) in A(aminoacil), manjša podnota je povezana z iRNK; b) prva aminoacil-tRNK je na mestu P, druga molekula prihaja na mesto A; c) povezava aminokislin s peptidno vezjo; d) sprostitev prve tRNK z mesta P; e) druga aminoacil-tRNK se prenese na mesto P.

mesta A na mesto P. Mesto A je sedaj prosto za vezavo nove tRNK. Ko pride na mesto A terminacijski kodon (stop kodoni so lahko UAA,UAG , UGA), se dodajanje aminokislin ustavi. **Terminacijo** regulirajo terminacijski faktorji, citoplazmatski proteini, ki se vežejo direktno na stop kodon. S tem spremenijo aktivnost peptidil transferaze, ki namesto aminokisline doda molekulo $H_2O$, ki prekine povezavo COOH skupine s tRNK in sprosti polipeptid z ribosomskega kompleksa. Ribosomi razpadejo v podenote, iRNK pa se odcepi. V 30 sekundah se lahko sintetizira protein, ki ima med 300 in 500 aminokislin. Proteini, ki se sintetizirajo v celici, lahko ostanejo v citoplazmi ali v različnih organelih, lahko se vgradijo v plazmalemo ali pa se izločijo s sekrecijo. Celice imajo zelo dovršen sistem označevanja, ki že vnaprej določa razporejanje določenega proteina. Proteini imajo na začetku posebne **signalne sekvence** iz 12-15 hidrofobnih aminokislin, ki se na koncu odcepijo. Proteini, ki ostanejo v celici, se sintetizirajo na polisomih in to tako, da hkrati nastaja veliko kopij enega proteina. Ko je sinteza zaključena potujejo v organele ali na mesta, kjer so potrebni (posttranslacijski transport). V celicah evkariontov se proteini, ki so namenjeni za sekrecijo, za plazmalemo ali ER, sintetizirajo na GER (kotranslacijski transport, sl.2.33). Sinteza se začne na ribosomih v citoplazmi, nato pa signalna sekvenca na rastoči polipeptidni verigi veže poseben delec SRP ("signal recognition particle"), ki prekine translacijo in usmeri polipeptid proti ER. Kompleks ribosoma in iRNK se veže na membrano ER na posebnem receptorskem mestu (sidrni protein), SRP pa se odcepi. Translacija se nadaljuje, rastoča polipeptidna veriga pa skozi kanal v membrani ER preide




Sl.2.33: Translacija iRNK na GER. Signalno zaporedje aminokislin usmerja iRNK na membrano GER. Delec SRP se veže na signalno sekvenco in se poveže z receptorjem v membrani GER.

v lumen ER. Tak polipeptid lahko ostane v ER ali pa v veziklu potuje naprej v Golgijev aparat, kjer se nadalje procesira. Signalne sekvence usmerjajo proteine v različne dele celice in določajo njegovo procesiranje.

Sinteza beljakovin je kompleksen proces. Pogostost napak, katerih posledica so spremembe v zgradbi in delovanju proteinov, je zelo majhna (na 10.000 aminokislin se vgradi 1 napačna aminokislina) tako, da je od 25 beljakovinskih molekul le ena napačna. Zanesljivost sinteze kontrolirata dva mehanizma: vezava aminokisline na tRNK in vezava kodona iRNK z antikodonom tRNK. Popravljalna mehanizma pa sta encim aminoacil sintetaza, ki odstranjuje napačne aminokisline in vezava elongacijskega faktorja z GTP med elongacijo. Hitrost elongacije je regulirana s hidrolizo GTP in pri tem elongacijski faktor preverja ustreznost aminoacil tRNK.

### 2.6.4 Regulacija sinteze beljakovin

Vse celice večceličnega organizma izvorno vsebujejo enak dedni material, pa so vendar zelo različne! V bistvu se le majhen del vse dedne informacije uporabi za sintezo specifičnih proteinov.

Za življenje in diferenciacijo celic je bistvena selektivna aktivacija genov in stopnja regulacije **izražanja genov** (ekspresija genov). Izražanje genov se lahko regulira na več mestih v procesu sinteze proteina:

regulacija transkripcije iRNK (pri evkariontih je ključna regulacija procesiranja),
regulacija transporta iRNK,
regulacija translacije,
regulacija razgradnje iRNK,
regulacija aktivnosti proteina.

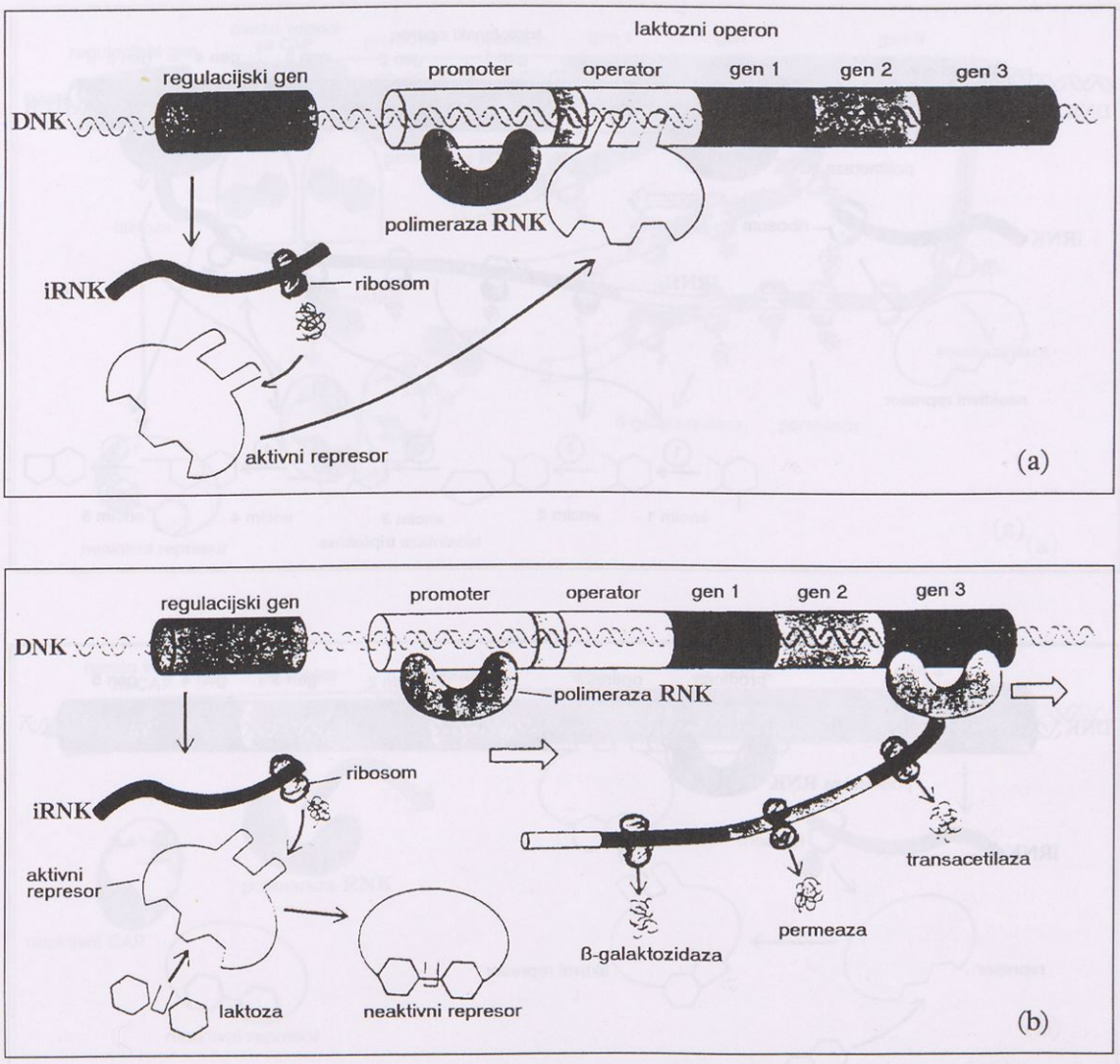
Največ raziskav v zvezi z regulacijo transkripcije je bilo narejenih na bakterijah, ki vsebujejo bistveno manj genov (okrog 3000) kot npr. človeška celica (50.000).

Negativna kontrola izražanja genov

Francois Jacob in Jacque Monod sta leta 1965 prejela Nobelovo nagrado za model genske regulacije pri bakterijah

Indukcija genov

Raziskave genske indukcije so bile narejene na laktoznem **operonu** bakterije *Escherichia coli*, ki ob povečani količini laktoze sintetizira encim za njeno razgradnjo. Operon je funkcionalna enota DNK, ki jo sestavljajo **promoter, operator** in **strukturni geni**. Promoter je del DNK, na katerega se veže RNK polimeraza, med njim in strukturnimi geni pa je operator, na katerega se veže genski regulacijski protein (efektor), ki sproži **(aktivator)** ali zavira (**represor)** prepisovanje strukturnih genov. Sinteza regulacijskih proteinov poteka na **regulator genu,** ki ni sestavni del operona, ampak leži pred promoterjem. Ko je represor vezan na operator, je prepis strukturnih genov blokiran. Posebne molekule, **induktorji** (v primeru laktoznega operona je to laktoza) lahko vežejo represor in s tem preprečijo njegovo vezavo na operator, tako da transkripcija lahko poteka. Tak način regulacije, kjer represor blokira prepisovanje je **negativna kontrola** genske ekspresije (sl.2.34).



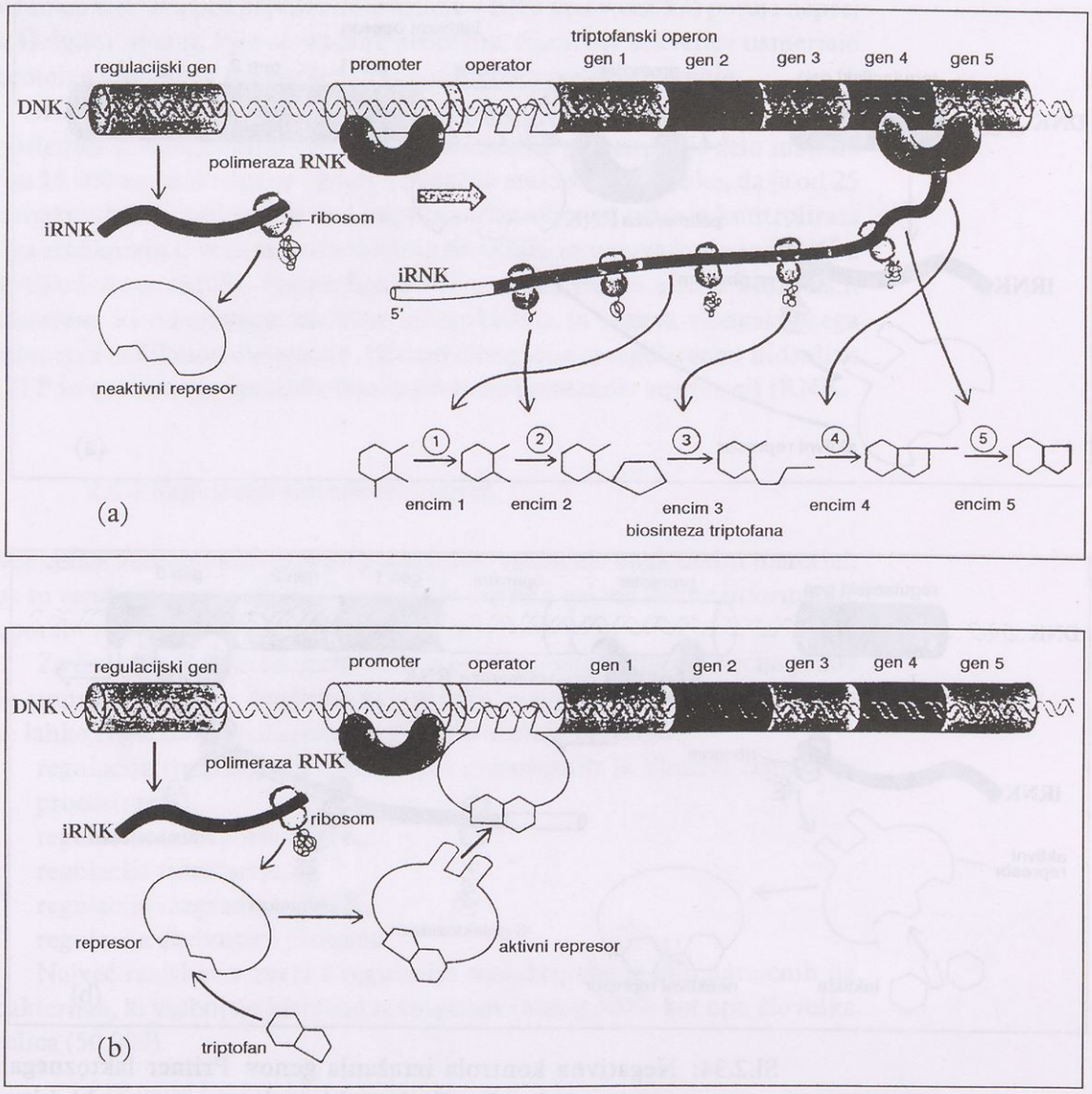

Sl.2.34: Negativna kontrola izražanja genov. Primer laktoznega operona bakterije *Escherichia coli*: a) represor blokira prepisovanje genov; b) laktoza inaktivira represor in geni se prepisujejo.

Represija genov

Negativna kontrola lahko poteka tudi tako, da se na operator veže molekula represorja šele, ko jo aktivira **korepresor,** ki je navadno končni produkt biokemijske poti, ki jo usmerjajo encimi, kodirani v tem operonu. Primer take regulacije je sinteza encimov za sintezo triptofana (sl.2.35). Normalno je operon za sintezo triptofana stalno aktiven, če pa je triptofana dovolj, ta deluje kot korepresor in zavre prepisovanje operona.

Pozitivna kontrola genske ekspresije

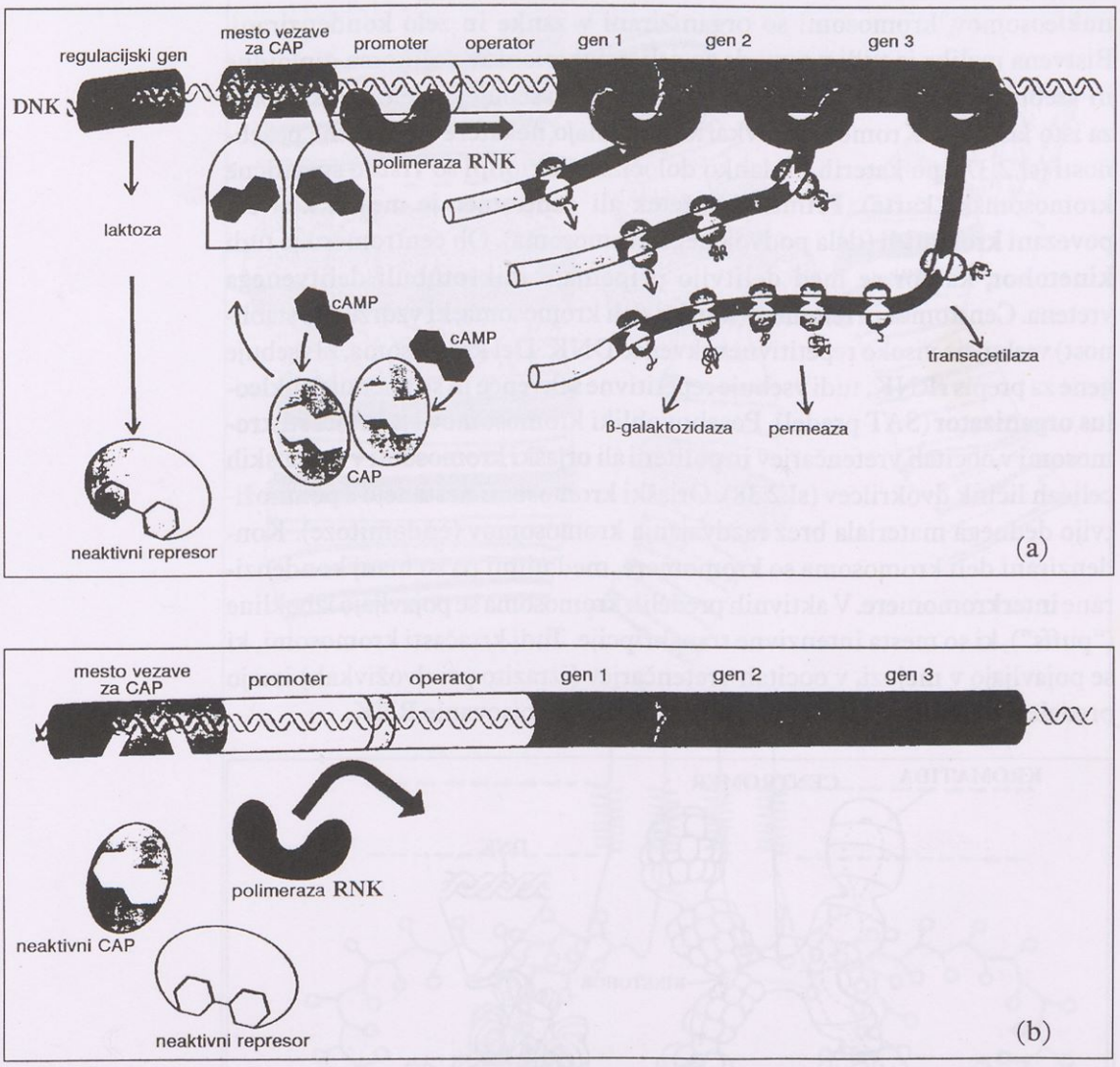
Pri pozitivni kontroli (sl.2.36) regulatorni proteini (**aktivatorji**) aktivirajo gene tako, da se vežejo na del DNK pred promoterjem in omogočijo vezavo RNK polimeraze na promoter. Tudi pri pozitivni kontroli sta dva načina aktivacije. V prvem primeru se na aktivator veže katabolični aktivatorski protein CAP, ki ga aktivira cAMP. Količina cAMP je regulirana s




Sl.2.35: Negativna kontrola izražanja genov. Primer triptofanskega operona: a) geni se prepisujejo, ker je represor neaktiven; b) triptofan z vezavo aktivira represor, tako da ta blokira prepisovanje genov.

količino glukoze v bakterijski celici. Če koncentracija glukoze pade, se sintetizira cAMP, ta pa aktivira CAP protein in tako poveča transkripcijo drugih operonov, npr. laktoznega. Drugi način pa je, da normalno aktivni kontrolni protein blokira vezava majhne molekule in s tem zmanjša transkripcijo. Hkrati tudi cAMP, ki preko CAP proteina aktivira druge operone, inaktivira kontrolni protein, tako da je transkripcija ustavljena. Laktozni operon ima tako negativno kot pozitivno kontrolo in je najbolj aktiven, ko je na razpolago dovolj laktoze in nič glukoze.

Kontrola genske ekspresije je pri evkariontih bolj kompleksna. Vzrok je v zgradbi in organizaciji DNK v kromosome, kjer povezava s histoni otežuje prepisovanje. V genomu evkariontov je več skupin genov (senzorični, integracijski, receptorski), značilne so tudi visoko repetitivne sekvence genov. Aktivnost genov je pogosto regulirana z metilacijo baz. Večina evkariontskih genov ima pozitivno regulacijo, toda vezavo transkripcijskih faktorjev na induktorsko regijo kontrolirajo številne molekule (ojačevalci),




Sl.2.36: Pozitivna kontrola izražanja genov: a) aktiviran protein CAP se veže na vezavno mesto in sproži prepisovanje genov; b) neaktivni protein CAP se ne more vezati in prepisovanje genov je blokirano.

ki se vežejo na predelih, ki so lahko zelo oddaljeni od promoterja. Pri evkariontih je zelo učinkovita regulacija tudi na posttranskripcijskem nivoju, npr. procesiranje in transport iRNK.

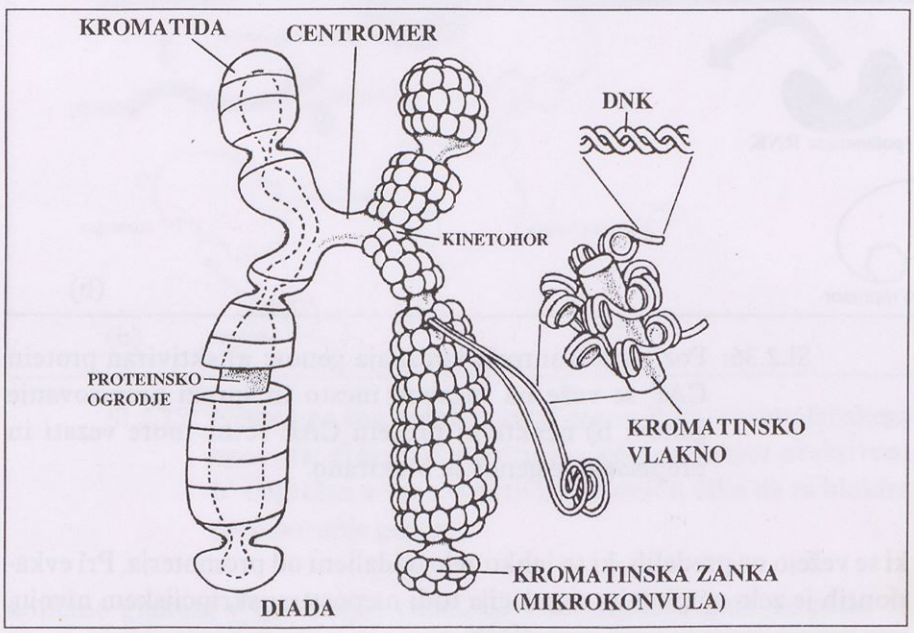
## 2.7 Razmnoževanje celic

### 2.7.1 Kromosomi

Razmnoževanje je ena od bistvenih lastnosti živih bitij, ker omogoča ohranjanje dednega materiala. Delitev celice je osnova razmnoževanja organizmov. Pred delitvijo je nujna podvojitev dednega materiala, ki poteka z replikacijo. Delitev celic prokariontov je bolj enostavna in poteka s **cepitvijo.** Krožni kromosom se podvoji, ločena dela se pritrdita na različni mesti na membrani in celica se razcepi.

Delitev evkariontskih celic je bolj kompleksna zaradi organizacije kromosomov. Kromosomi evkariontov so linearni, DNK je zavita okrog histonskih

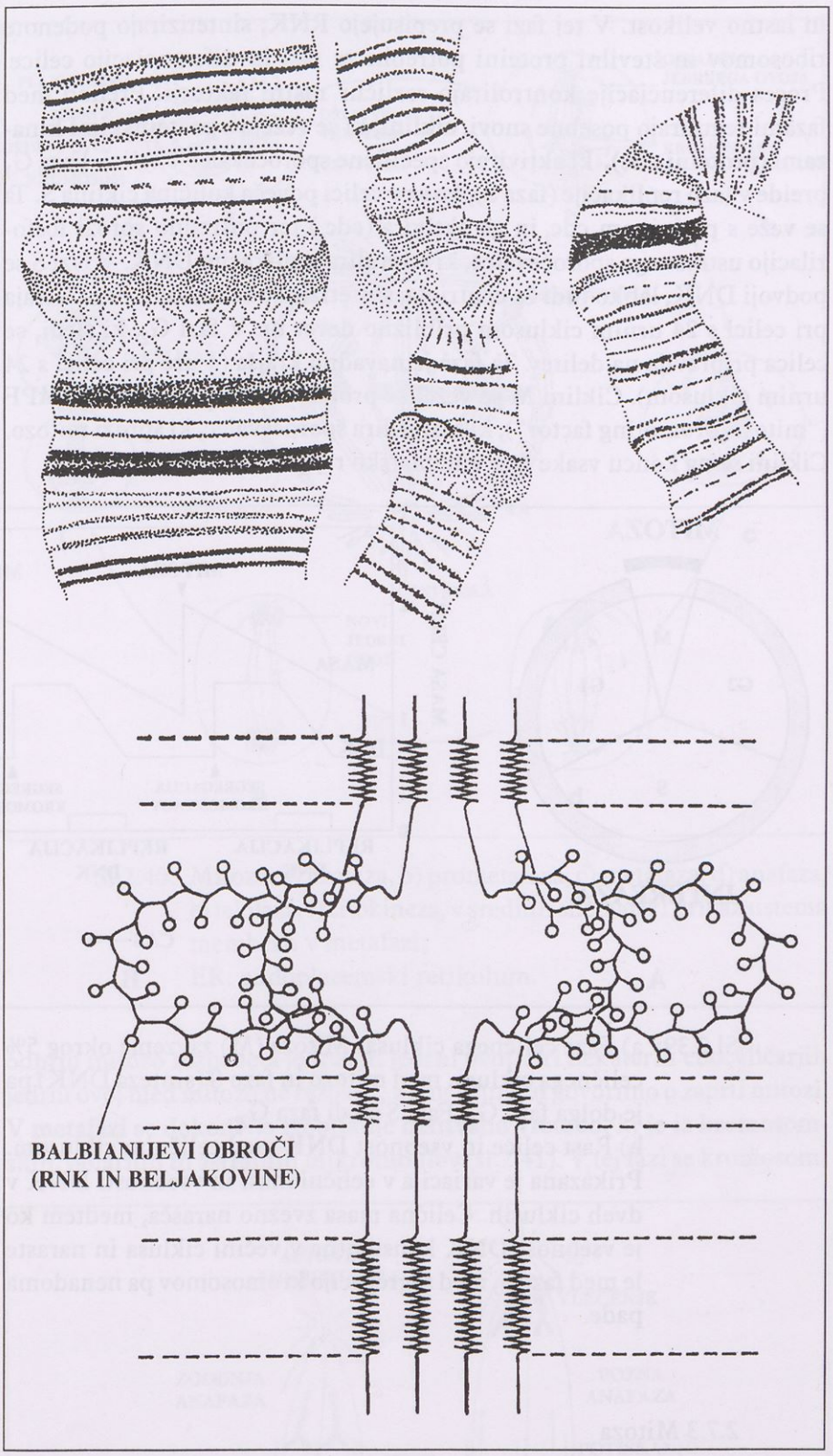
nukleosomov, kromosomi so organizirani v zanke in zelo kondenzirani. Bistvena razlika je tudi v tem, da so celice evkariontov večinoma diploidne in vsebujejo **homologne pare** kromosomov, ki vsebujejo **alele**, genske pare za isto lastnost. Kromosomi evkariontov imajo nekatere strukturne posebnosti (sl.2.37), po katerih jih lahko določimo (kariotipi so vrstno specifične kromosomske karte). Primarni zažetek ali **centromer** je mesto, kjer sta povezani **kromatidi** (dela podvojenega kromosoma). Ob centromeru je tudi **kinetohor,** kamor se med delitvijo pripenjajo mikrotubuli delitvenega vretena. Centromer in **telomere** (končni deli kromosoma, ki vzdržujejo stabilnost) vsebujejo visoko repetitivne sekvence DNK. Del kromosoma, ki vsebuje gene za prepis rRNK, tudi vsebuje repetitivne sekvence in se imenuje **nukleolus organizator** (SAT predel). Posebni obliki kromosomov sta **krtačasti kromosomi** v oocitah vretenčarjev in **politeni** ali **orjaški kromosomi** v somatskih celicah ličink dvokrilcev (sl.2.38). Orjaški kromosomi nastanejo s pomnožitvijo dednega materiala brez razdvajanja kromosomov (endomitoze). Kondenzirani deli kromosoma so **kromomere**, med njimi pa so manj kondenzirane **interkromomere.** V aktivnih predelih kromosoma se pojavljajo izbokline ("puffs"), ki so mesta intenzivne transkripcije. Tudi krtačasti kromosomi, ki se pojavljajo v mejozi, v oocitah vretenčarjev (izrazito pri dvoživkah) imajo predele v obliki zank, kjer poteka intenzivno prepisovanje RNK.




Sl.2.37: Model metafaznega kromosoma. Kromatidi sta povezani v centromeru in tvorita diado.

### 2.7.2 Celični ciklus

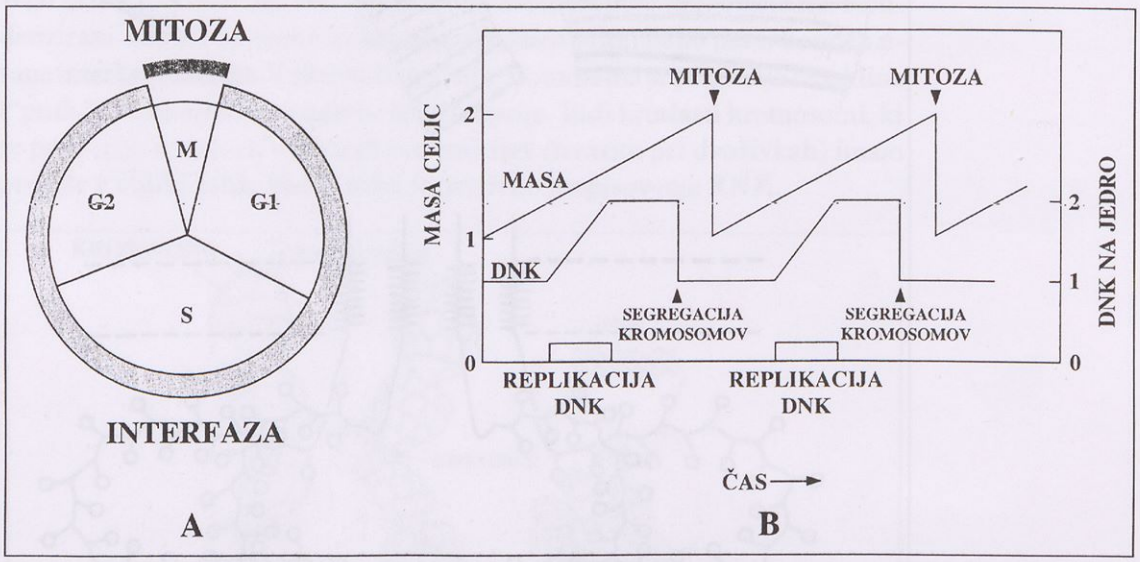
V življenju vsake celice so različna obdobja, ki so povezana s spremembami v organizaciji in količini dednega materiala in v količini in razporeditvi snovi v citoplazmi. Nekatere celice se delijo zelo pogosto (embrionalne), nekatere redkeje, nekatere pa se sploh ne delijo (živčne, mišične). Povprečna živalska celica se deli vsakih 18-24 ur. Serijo zaporednih procesov med eno in drugo celično delitvijo imenujemo **celični ciklus** (sl.2.39). Celice, ki se ne delijo, so v **interfazi** (90% celičnega ciklusa). V tej fazi je dedni material v obliki različno gostega kromatina, vidna so jedrca, v citoplazmi sta opazna




Sl.2.38: Izseki orjaškega kromosoma dvokrilca trzače (*Chironomus*); Shematski prikaz nastanka Balbianijevih obročev (»puffs«); prikazane so štiri kromatide.

**centriola,** strukturi iz mikrotubulov, razporejenih v vzorcu 9x3. Interfaza celic, ki se delijo, je različno dolga in je razdeljena v tri podfaze, v katerih potekajo priprave na delitev. V prvi fazi $G_1$, ki sledi mitozi (pri nekaterih celicah je tako dolga, da jo označujemo kot fazo $G_0$), celica kontrolira okolje

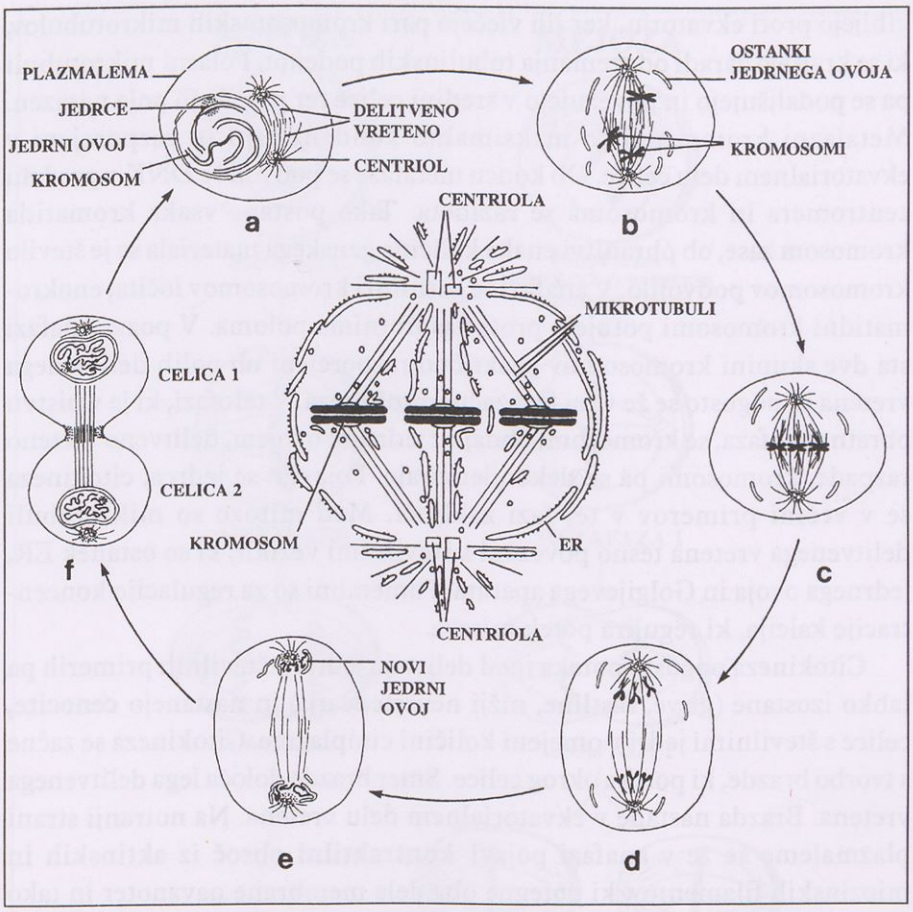
in lastno velikost. V tej fazi se prepisujejo RNK, sintetizirajo podenote ribosomov in številni proteini potrebni za rast in diferenciacijo celice. Proces diferenciacije kontrolirajo različni **rastni faktorji**. Prehod med fazami regulirajo posebne snovi, **ciklini,** ki se vežejo s **proteinskimi kinazami (proteini cdc),** ki aktivirajo specifične sporočevalce v celici. Faza $G_1$ preide v fazo replikacije (faza S), ko se v celici poveča količina ciklina S. Ta se veže s proteinom $cdc_i$ in ga aktivira ($cdc_s$) ter posredno sproži fosforilacijo ustreznega sporočevalca, ki stimulira replikacijo DNK. V fazi S se podvoji DNK, lahko tudi že centriola, sintetizirajo se histoni. Faza S traja pri celici s 24 urnim ciklusom približno devet ur. V fazi $G_2$, ki sledi, se celica pripravlja na delitev. Ta faza je navadno krajša (4 ure pri celici s 24 urnim ciklusom). Ciklini M se vežejo s proteinom $cdc_i$ v kompleks MPF ("mitosis promoting factor"), ki fosforilira sporočevalec, ki sproži mitozo. Ciklini se na koncu vsake faze encimatsko razgradijo.




Sl.2.39: a) Faze celičnega ciklusa: Mitoza (M) zavzema okrog 5% celičnega ciklusa, med mitozo in fazo S (sinteza DNK) pa je dolga faza $G_1$. Fazi S sledi faza $G_2$.
b) Rast celice in vsebnost DNK med celičnim ciklusom. Prikazana je variacija v celični masi in vsebnosti DNK v dveh ciklusih. Celična masa zvezno narašča, medtem ko je vsebnost DNK konstantna v večini ciklusa in naraste le med fazo S, med segregacijo kromosomov pa nenadoma pade.

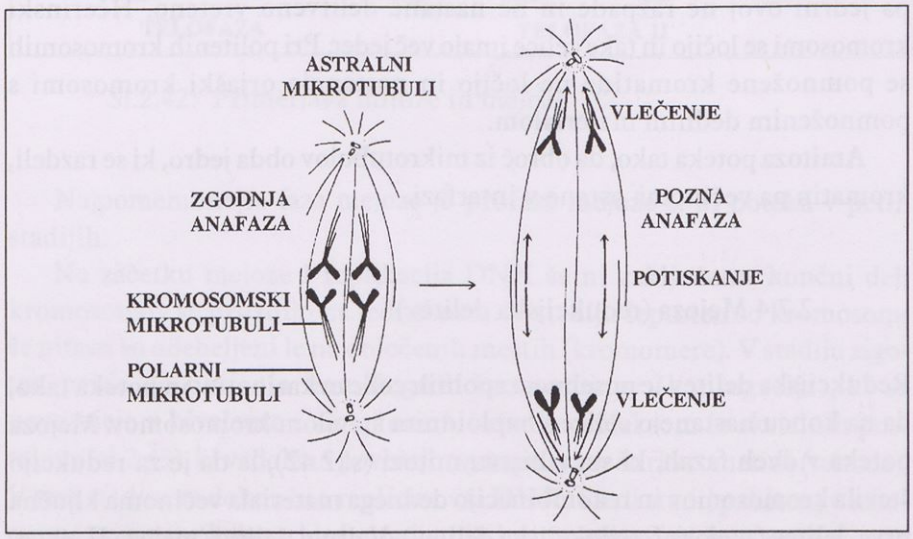
### 2.7.3 Mitoza

Mitoza je **delitev jedra** evkariontov (sl.2.40), kjer se kromosomi enkomerno porazdelijo na hčerinski jedri. V povprečju traja od ene do nekaj ur. Poteka v štirih različno dolgih fazah, ki se razlikujejo v porazdelitvi kromosomov in organizaciji mitotskega aparata. Najdaljša je **profaza,** v kateri so kromosomi že iz dveh kromatid, povezanih v predelu centromera. Na začetku so še dolgi in nitasti, proti koncu profaze pa se skrajšajo in odebelijo. V tej fazi se začnejo na polih celice tvoriti mikrotubuli delitvenega vretena, kjer sta oba centriola v centrosomih. Proti koncu profaze pri organizmih, ki imajo




Sl.2.40: Mitoza: a) profaza, b) prometafaza, c) metafaza, d) anafaza, e) telofaza, f) citokineza, v sredini: shematski prikaz sistema membran v metafazi;
ER: endoplazemski retikulum.

odprto mitozo razpadeta jedrce in jedrni ovoj. Pri nekaterih enoceličarjih jedrni ovoj med mitozo ne razpade, v tem primeru govorimo o zaprti mitozi. V **metafazi** se dokončno izoblikuje **delitveno vreteno,** ki je iz kromosomskih, polarnih in astralnih mikrotubulov (sl.2.41). V tej fazi se kromosomi




Sl.2.41: Delitveno vreteno iz mikrotubulov, ki vlečejo in potiskajo kromosome proti poloma

gibljejo proti ekvatorju, ker jih vlečejo pari kromosomskih mikrotubulov, ki se krajšajo zaradi odvzemanja tubulinskih podenot. Polarni mikrotubuli pa se podaljšujejo in povezujejo v sredini celice ter potiskajo pola narazen. Metafazni kromosomi so maksimalno kondenzirani in razporejeni v ekvatorialnem delu celice. Ob koncu metafaze se podvoji še DNK v predelu centromera in kromosoma se razideta. Tako postane vsaka kromatida kromosom zase, ob ohranitvi enake količine genskega materiala se je število kromosomov podvojilo. V anafazi se garnituri kromosomov ločita, enokromatidni kromosomi potujejo proti nasprotnima poloma. V pozni anafazi sta dve skupini kromosomov praktično razporejeni ob polih delitvenega vretena in pogosto se že v tej fazi začne **citokineza.** V **telofazi,** ki je v bistvu obratna profaza, se kromosomi obdajo z jedrnim ovojem, delitveno vreteno razpade, kromosomi pa se dekondenzirajo. Pojavijo se jedrca, citokineza se v večini primerov v tej fazi zaključi. Med mitozo so mikrotubuli delitvenega vretena tesno povezani s številnimi vezikli, ki so ostanek ER, jedrnega ovoja in Golgijevega aparata. Pomembni so za regulacijo koncentracije kalcija, ki regulira potek mitoze.

Citokineza pogosto poteka med delitvijo jedra, v številnih primerih pa lahko izostane (glive, rastline, nižji nevretenčarji) in nastanejo **cenocite,** celice s številnimi jedri v omejeni količini citoplazme. Citokineza se začne s tvorbo brazde, ki poteka okrog celice. Smer brazde določa lega delitvenega vretena. Brazda nastane v ekvatorialnem delu vretena. Na notranji strani plazmaleme se že v anafazi pojavi **kontraktilni obroč** iz aktinskih in miozinskih filamentov, ki potegne oba dela membrane navznoter in tako predeli celico med obema jedroma. Organeli se večinoma enakomerno razporedijo med obema deloma citoplazme, tako da jih vsebujeta obe na novo nastali celici. Mitozo regulirajo številni dejavniki. Zelo pomembno je razmerje med količino citoplazme in velikostjo jedra, saj določena količina genskega materiala lahko obvlada le določeno maso citoplazme. Reverzibilna fosforilacija in defosforilacija jedrnih proteinov ob delovanju $cdc_2$ proteinske kinaze regulira začetek in konec mitoze pri evkariontih.

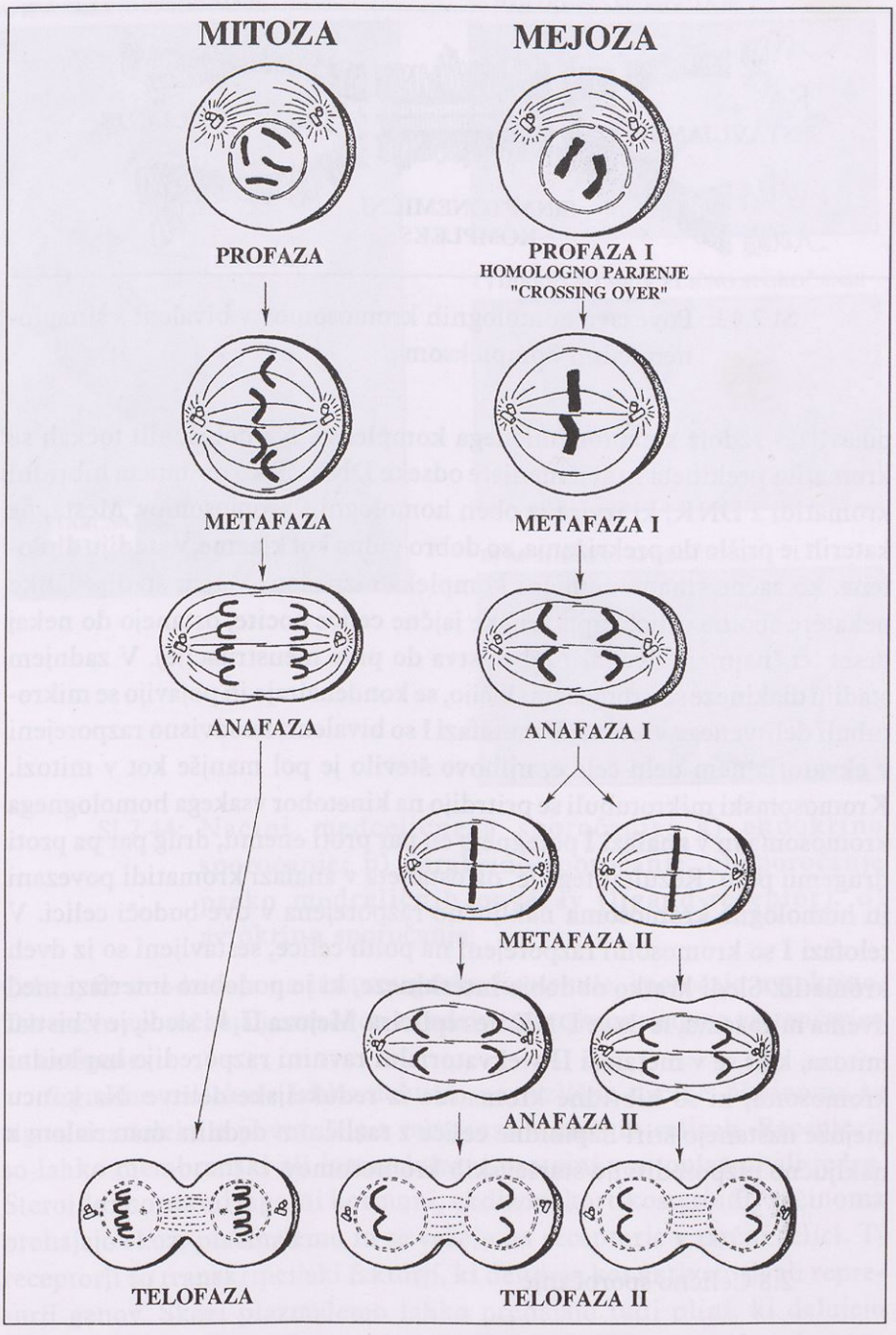
Poleg mitoze potekajo v celicah še nekatere delitve jedra, ki so bolj specifične.

**Endomitoza** poteka tako, da se število kromosomov podvoji, pri čemer pa jedrni ovoj ne razpade in ne nastane delitveno vreteno. Hčerinski kromosomi se ločijo in take celice imajo več jeder. Pri politenih kromosomih se pomnožene kromatide ne ločijo in nastanejo orjaški kromosomi s pomnoženim dednim materialom.

**Amitoza** poteka tako, da obroč iz mikrotubulov obda jedro, ki se razdeli, kromatin pa večinoma ostane v interfazi.

### 2.7.4 Mejoza (redukcijska delitev)

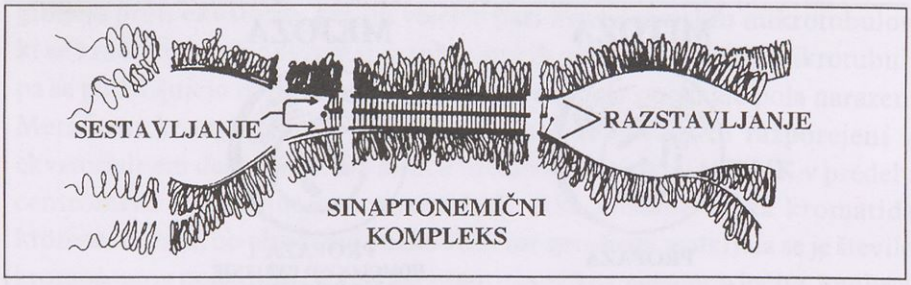
Redukcijska delitev je posebnost spolnih celic evkariontov in poteka tako, da na koncu nastanejo celice s haploidnim številom kromosomov. Mejoza poteka v dveh fazah, ki sta v bistvu mitozi (sl.2.42), le da je za redukcijo števila kromosomov in rekombinacijo dednega materiala večinoma ključna prva delitev (mejoza I, redukcijska delitev). V drugi delitvi (mejoza II, ekvacijska delitev) so procesi podobni kot v normalni mitozi, v tej fazi se ločijo kromatide.




Sl.2.42: Primerjava mitoze in mejoze

Najpomembnejša faza mejoze je **profaza mejoze I**, ki poteka v petih stadijih.

Na začetku mejoze I replikacija DNK še ni zaključena, končni deli kromosomov se pritrdijo na jedrni ovoj. V stadiju **leptoten** so kromosomi še nitasti in odebeljeni le na določenih mestih (kromomere). V stadiju **zigoten** pride do parjenja homolognih kromosomov (konjugacija), ki se povezujejo v **bivalente** s sinaptonemičnim kompleksom iz aksialnih proteinov (sl.2.43), ki vzdolžno povežejo (**synapsis**) vse štiri kromatide (tetrade). V tem stadiju se dokončno replicira vsa DNK. Sledi stadij **pahiten,** v katerem se povezane kromatide homolognih kromosomov na določenih mestih **prekrižajo (crossing over)** in izmenjajo genski material. Mesta prekrižanja verjetno določajo rekombinacijski noduli, beljakovinski kompleksi, ki se




Sl.2.43: Povezava homolognih kromosomov v bivalent s sinaptonemičnim kompleksom

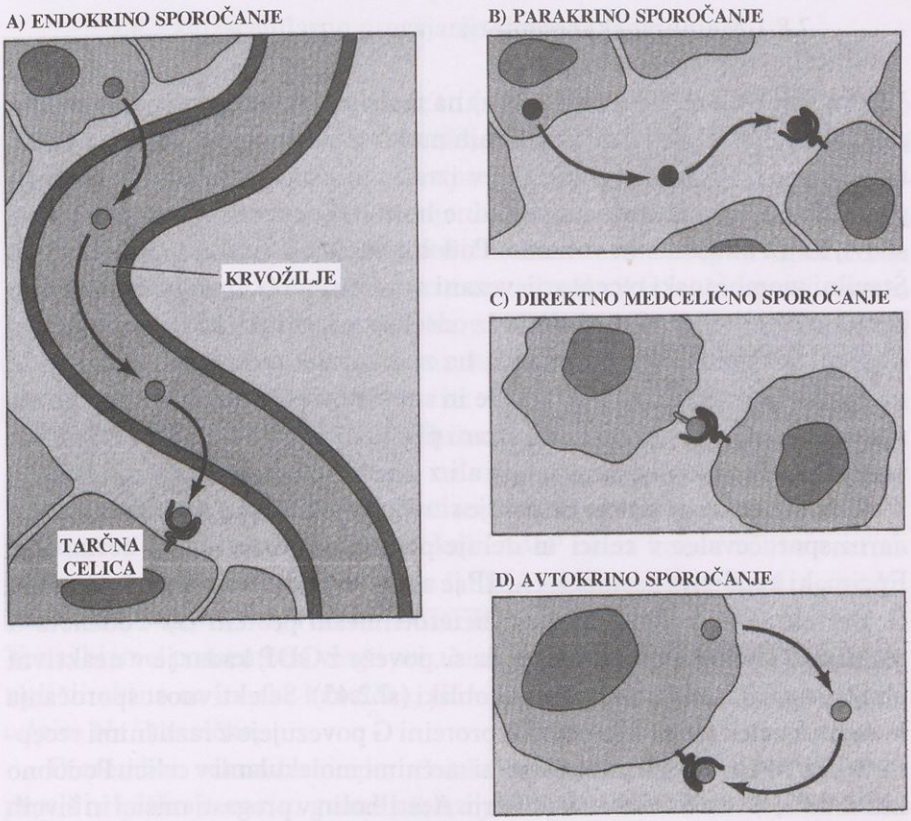
pojavljajo vzdolž sinaptonemičnega kompleksa. Na določenih točkah se kromatidi prekineta in si izmenjate odseke DNK. Tako nastaneta hibridni kromatidi z DNK, ki izvira iz obeh homolognih kromosomov. Mesta, na katerih je prišlo do prekrižanja, so dobro vidna kot **kjazme,** v stadiju **diplotena**, ko začne sinaptonemični kompleks razpadati. V tem stadiju lahko nekatere spolne celice, npr. ženske jajčne celice oocite, ostanejo do nekaj deset let (najmanj dvanajst od rojstva do prve menstruacije). V zadnjem stadiju **diakineze** se kromosomi ločijo, se kondenzirajo in pojavijo se mikrotubuli delitvenega vretena. V **metafazi** I so bivalenti neodvisno razporejeni v ekvatorialnem delu celice, njihovo število je pol manjše kot v mitozi. Kromosomski mikrotubuli se pritrdijo na kinetohor vsakega homolognega kromosoma in v **anafazi I** potegnejo en par proti enemu, drug par pa proti drugemu polu. Rezultat tega je, da ostaneta v anafazi kromatidi povezani **in homologna kromosoma** naključno razporejena v dve bodoči celici. V **telofazi I** so kromosomi razporejeni na polih celice, sestavljeni so iz dveh kromatid. Sledi kratko obdobje **interkineze,** ki je podobno interfazi med dvema mitozama, le da se DNK ne replicira. **Mejoza II,** ki sledi, je v bistvu mitoza, kjer se v metafazi II v ekvatorialni ravnini razporedijo haploidni kromosomi, ki so hibridne kromatide iz redukcijske delitve. Na koncu mejoze nastanejo štiri haploidne celice z različnim dednim materialom z naključno razporeditvijo starševskih kromosomov.

## 2.8 Celično sporočanje

Vse celice, tako prokariontske kot evkariontske se odzivajo na signale iz okolja.

Pri večceličarjih je sporočanje med celicami pogoj za obstoj organizma. Signalne molekule so zelo različne in z vezavo na receptor sprožijo niz reakcij, ki usmerjajo metabolizem, delitev, rast in diferenciacijo celic.

**Signalne molekule** so lahko plini (npr. NO) ali pa kompleksne beljakovinske, steroidne in druge molekule. Razlikujejo se v tem, kako delujejo na tarčne celice. Nekatere lahko prehajajo skozi plazmalemo, druge se vežejo na membranske receptorje. Glede na to, kako se prenašajo signali iz celice v celico, razlikujemo tri tipe sporočanja (sl.2.44). **Endokrino sporočanje** posredujejo hormoni, ki so lahko aminokisline, peptidi ali steroidi. Hormoni so signalne molekule, ki sporočajo na večje razdalje in se prenašajo po krvožilju ali živčevju (nevrohormoni). **Parakrino sporočanje** je značilno za celice, ki izločajo signalne molekule, s katerimi vplivajo na bližnje celice. Tako sporočanje je pogosto med živčnimi celicami in poteka preko sinaps.



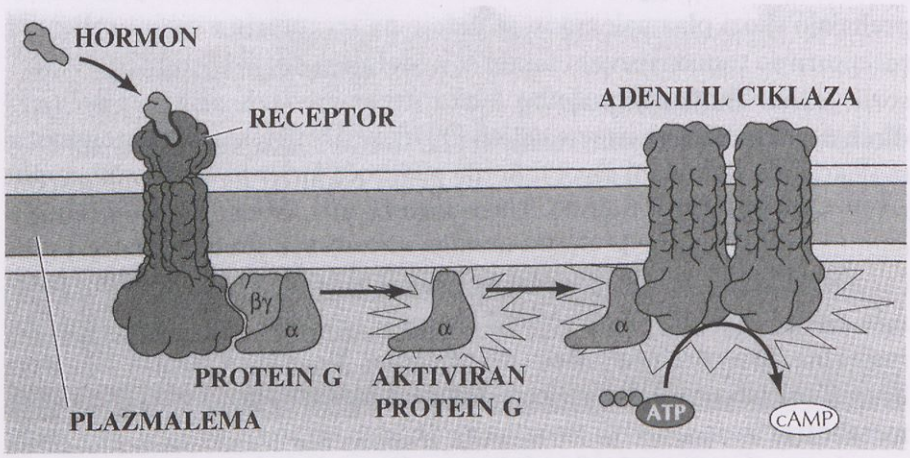

Sl.2.44: Načini medceličnega sporočanja: a) endokrino sporočanje; b) parakrino sporočanje, c) sporočanje preko medceličnih povezav (ligand-receptor), d) avtokrino sporočanje.

Celice, ki se odzivajo na lastne signalne molekule, sporočajo **avtokrino.** Tak način sporočanja je značilen za odziv imunskega sistema vretenčarjev na antigene.

Signalne molekule lahko delujejo na različne načine. Večinoma se signalne molekule povezujejo z receptorji v tarčnih celicah. Receptorji so lahko membranski ali intracelularni proteini v citoplazmi ali jedru. Steroidni hormoni (spolni hormoni, ekdizon, kortikosteroidi) večinoma prehajajo skozi plazmalemo in se vežejo na receptorje v tarčni celici. Ti receptorji so transkripcijski faktorji, ki delujejo kot aktivatorji ali represorji genov. Skozi plazmalemo lahko prehajajo tudi plini, ki delujejo direktno na tarčne encime v celici. Dušikov oksid je parakrina signalna molekula, ki deluje lokalno, tako da povzroča širjenje krvnih žil zaradi relaksacije gladkih mišičnih vlaken v steni žile. Deluje preko aktivacije encima gvanil ciklaze, ki katalizira nastanek cGMP, sekundarnega sporočevalca, ki deluje na mišična vlakna. Nevrotransmiterji (adrenalin, glutamat, GABA, histamin) in peptidni hormoni ter rastni faktorji so signalne molekule, ki ne prehajajo skozi plazmalemo. Delujejo v povezavi z membranskimi receptorji. Receptorje delimo v **ionotropne** (ionski kanalčki), **metabotropne** (receptorji vezani s proteinom G) in **receptorje, povezane z encimom** (lastna encimska aktivnost ali povezava z drugim encimom). Metabotropni receptorji lahko delujejo preko regulacije ionskih kanalčkov (receptorji za nevrotransmiterje) ali pa preko encimov (receptorji za peptidne hormone).

### 2.8.1 Membranski receptorji

Vezava signalne molekule (liganda) na receptor v membrani sproži serijo reakcij v celici. Z aktivacijo različnih molekul v citoplazmi in jedru lahko tako ligand vpliva na spremembe v izražanju genov. Receptorji, vezani s proteinom G, se odzivajo na peptidne hormone, nevrotransmiterje ter na snovi, ki jih okušamo in vohamo. Podobno delujejo tudi receptorji za vid. Številni membranski receptorji, vezani s proteinom G, imajo zelo podobno zgradbo. Večinoma so sestavljeni iz odsekov vijačnic α, ki sedemkrat predrejo plazmalemo. Vezava liganda na zunanji del receptorja sproži spremembo v notranjem delu molekule in s tem omogoči povezavo receptorja s proteinom G, ki je na notranji strani plazmaleme. Protein G se tako aktivira in poveže z encimom v celici ali z ionskim kanalčkom v membrani. Značilen in dobro raziskan primer je sinteza cAMP, ki je pomemben sekundarni sporočevalec v celici in deluje pod vplivom različnih hormonov. Encim, ki katalizira nastanek cAMP je adenil ciklaza, ki jo aktivira protein G. Protein G je iz treh podenot (heterotrimerni protein G). Podenota α regulira aktivnost proteina tako, da se poveže z GDP, kadar je v neaktivni obliki in z GTP, kadar je v aktivni obliki (sl.2.45). Selektivnost sporočanja je zagotovljena, tako da se različni proteini G povezujejo z različnimi receptorji, ki so tako povezani z različnimi tarčnimi molekulami v celici. Podobno lahko delujejo tudi nevrotransmiterji. Acetilholin v progasti mišici in živcih deluje preko receptorja, ki je ionski kanalček, medtem ko v srčni mišici deluje preko receptorja, ki je vezan s proteinom G. Podenota α proteina G inhibira encim adenil ciklazo, podenoti β in γ pa odpirata $K^+$kanalčke v membrani in tako upočasnita delovanje srca. Nekateri površinski receptorji so lahko direktno povezani z encimi v celici. Najbolj raziskana skupina takih receptorjev so receptorski proteini-tirozin kinaze, ki fosforilirajo tarčne proteine na tirozinskih ostankih. To so predvsem receptorji za številne rastne faktorje, ki regulirajo rast in diferenciacijo celic. Nekateri receptorji (npr. za citokine) se povezujejo z nereceptorskimi proteini-tirozin kinazami ali pa z drugimi encimi v celici, kot so gvanil ciklaze, protein-tirozin fosfataze idr. Ti se aktivirajo z vezavo liganda.




Sl.2.45: Hormonalna aktivacija adenilil ciklaze. Vezava hormona omogoča reakcijo receptorja s proteinom G. Aktivirana podenota a proteina G se odcepi z receptorja in stimulira adenilil ciklazo, ki katalizira pretvorbo ATP v cAMP.

## 2.8.2 Intracelularno prevajanje signalov

Večina receptorjev celične površine stimulira znotrajcelične encime, ki nato širijo in ojačajo signal, tako da vežejo določene ligande. V končni fazi vplivajo na izražanje genov (delujejo preko transkripcijskih faktorjev). Najbolj raziskan primer je delovanje adrenalina, hormona, ki regulira razgradnjo glikogena ob indukciji mišične aktivnosti. Receptor za adrenalin je preko proteina G povezan z encimom adenil ciklazo, ki sproži sintezo cAMP, ki je sekundarni sporočevalec v celici. Delovanje posreduje encim kinaza A (od cAMP odvisna protein kinaza), ki fosforilira druge encime na serinskih ostankih. Zadnji encim v seriji je glikogen fosforilaza, ki katalizira razgradnjo glikogena v glukozo-1-fosfat. Encim kinaza A deluje tudi v nasprotni smeri in vpliva na sintezo glikogena (preko glikogen sintaze). Začetna vezava molekule adrenalina na en receptor se proti koncu ojača, tako da nastane veliko molekul cAMP in na koncu veliko encima glikogen fosforilaze. Nekatere gene lahko cAMP inducira direktno preko vezave transkripcijskega faktorja CREB, ki ga fosforilira protein kinaza A. Ta naj bi imel pomembno vlogo pri učenju in spominu. cAMP lahko deluje tudi direktno na ionske kanalčke, pri zaznavanju različnih vonjev cAMP odpira $Na^+$kanalčke.

Pomemben sekundarni sporočevalec je tudi cGMP. Dušikov oksid in peptidi aktivirajo encim gvanil ciklazo, ki vpliva na dilatacijo krvnih žil. Deluje preko od cGMP odvisne protein kinaze. Najbolj razložen mehanizem delovanja cGMP je na očesu vretenčarjev. Rodopsin je receptor, ki je povezan s proteinom G. Pod vplivom svetlobe povzroči transformacija retinala spremembo opsinske molekule, ki deluje na protein G (transducin), ta stimulira encim cGMP fosfodiesterazo, ki zniža količino cGMP v celici. Ker cGMP regulira $Na^+$ kanalčke v membrani vidne čutnice, znižan nivo cGMP v celici povzroči disociacijo vezanega cGMP s kanalčkov in s tem njihovo zapiranje. Sekundarni sporočevalci so lahko tudi membranski fosfolipidi. Fosfatidilinozitol 4,5-bifosfat ($PIP_2$) je lociran v notranji strani fosfolipidnega dvosloja. Veliko hormonov in rastnih faktorjev stimulira hidrolizo $PIP_2$ v diacilglicerol in inozitoltrifosfat ($IP_3$), ki jo katalizira encim fosfolipaza C. Oba produkta hidrolize sta sekundarna sporočevalca in sicer deluje diacilglicerol na encim protein kinazo C, $IP_3$ pa na mobilizacijo kalcija iz endoplazemskega retikuluma. Diacilglicerol je vezan na membrano in deluje večinoma preko receptorjev protein-tirozin kinaz. $IP_3$ pa se sprosti v citosol, kjer sproži sproščanje kalcija iz znotrajceličnih rezerv, tako da se veže na receptorje v membrani ER, ki so snovni $Ca^{++}$ kanalčki. Zaradi povečane količine kalcija v citosolu, se ta pogosto veže na kalmodulin in kompleks aktivira različne protein kinaze. Kompleks Ca/kalmodulin pogosto deluje v kombinaciji s cAMP.

Zelo pomembni regulatorji rasti in diferenciacije pri vretenčarjih so encimi MAP kinaze. Poleg regulacije metabolizma in izražanja genov je pomemben mehanizem celičnega sporočanju tudi preko citoskeleta. Receptorji, ki omogočajo povezave celic, tudi vplivajo na znotrajcelično sporočanje. Integrini so povezani z nereceptorskimi proteini-tirozin kinazami (FAK), ki delujejo preko aktivacije MAP kinaz. Rastni faktorji vplivajo na celično gibljivost, tako da vplivajo na citoskelet preko regulatornih proteinov Rho, ki vežejo GTP.

Tretje poglavje

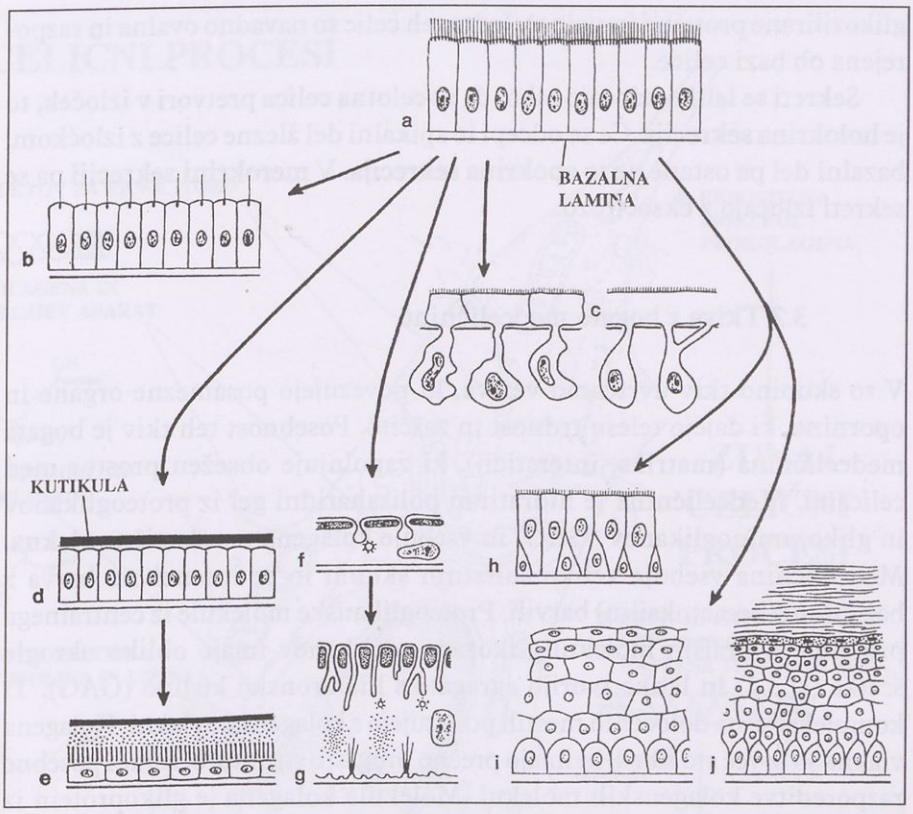
# Histologija, zgradba in delovanje tkiv

Tkivo je skupina enako diferenciranih, organiziranih celic, ki delujejo usklajeno. Skupine celic v tkivih so povezane z medceličnimi stiki in obdane z **medceličnino (matriks).** V osnovi razlikujemo le štiri tipe tkiv: **epitelno tkivo, tkivo z bogato medceličnino, mišično in živčno tkivo.** Delitev tkiv temelji na morfoloških in funkcionalnih posebnostih. Epiteli imajo značilno urejene, tesno povezane celice z malo medceličnine, veziva in opornine imajo bogato medceličnino, mišice in živci pa imajo funkcionalne morfološke posebnosti, kot sta krčljivost in prevodnost. Tkiva se razvijejo v embrionalnem razvoju iz vseh treh zarodnih plasti, v procesu **histogeneze.** Tkiva večceličnih organizmov proučuje **histologija.**

## 3.1 Epitelno tkivo in žleze

Epitelno tkivo se lahko razvije iz vseh treh zarodnih plasti, večinoma pa je ektodermalnega izvora. Iz endoderma so epiteli prebavil, dihal, ščitnice in obščitnice. Iz mezoderma pa so mezotel, epiteli ledvic, spolnih žlez in nadledvične žleze ter endotel žil. Epitelne celice se povezujejo v sloje, ki pokrivajo notranje in zunanje površine. Celice so na različnih površinah različno diferencirane. Apikalni deli so lahko diferencirani v mikrovile, bičke in migetalke ali pa izločajo različne zaščitne sloje. Na stičnih površinah so celice tesno povezane z medceličnimi stiki, medceličnine je zelo malo. Epitelne celice komunicirajo med seboj in z matriksom tudi z adhezijskimi molekulami, kot so beljakovine **kadherini** in **N-CAM glikoproteini.** Ti so pomembni v procesih morfogeneze. Bazalni deli celic ležijo na **bazalni lamini,** ki je iz dveh ali treh plasti. Svetla plast iz laminina in fibronektina, tik pod plazmalemo je **lamina lucida (rara),** pod njo je temna **lamina densa,** ki je v glavnem iz kolagena (tip IV) in heparan sulfata (proteoglikan). Na meji z vezivom je **lamina fibroreticularis** iz retikularnih vlaken. Ta nastane iz veziva. Vloga bazalne lamine je povezava epitela z vezivom, na njej poteka diferenciacija in proliferacija epitela med embriogenezo. Epitelno tkivo ni ožiljeno, snovi vstopajo iz veziva skozi bazalno lamino, ki je filter med vezivom in epitelnimi celicami. Skozi bazalno lamino prodirajo tudi živčni končiči senzoričnih živcev. Epiteli se stalno obnavljajo. Epiteli kože, mehurja in črevesa se luščijo (deskvamacija) in obnavljajo vsakih nekaj dni (črevo) ali vsakih šest do osem tednov (vrhnjica kože).

Epiteli (sl.3.1) se morfološko razlikujejo po obliki celic (**ploščati, kubični, prizmatski**) in po številu slojev (**enoslojni, večslojni**). Večslojni epitel navadno poimenujemo po obliki celic v zgornjem sloju (večslojni ploščati epitel ima zgoraj ploščate celice). Posebna oblika enoslojnega epitela je **večstopenjski** epitel, kjer vse celice ležijo na bazalni lamini, a niso enako visoke. Glede na funkcijo razlikujemo **absorpcijske** epitele, ki so večinoma




Sl.3.1: Različni tipi epitelov: a) enoslojni, prizmatični migetalčni epitel, b) bičkasti epitel, c) vgreznjeni epitel (celični in sincicialni), d), e) epitela s kutikulo, f), g) epitela z intrasincicialnim ogrodjem (Rotatoria-f, Acantocephala-g), h) večstopenjski epitel, i) neporoženel večslojni epitel, j) poroženel večslojni epitel.

enoslojni, **žlezne, čutilne** in **krovne** epitele. Krovni epiteli nevretenčarjev so vedno enoslojni, vretenčarjev pa večslojni. Vrhnjica (epidermis) vretenčarjev je večslojni ploščati epitel, v katerem lahko ločimo do pet slojev. Celice so tesno povezane z medceličnimi stiki. Poleg **keratinocit** so v epidermisu pogoste še **melanocite** in Langerhansove ter Merklove celice. Keratinocite vsebujejo zrnati endoplazemski retikulum in veliko tonofilamentov iz keratina. Melanocite sintetizirajo melanin, ki nastaja v melanosomih, veziklih Golgijevega aparata. Čutilni epiteli so pri nevretenčarjih in nižjih vretenčarjih pogosto omigetalčeni in vsebujejo različne tipe čutilnih celic.

Žlezni epiteli se v podrobni zgradbi zelo razlikujejo od krovnih ali absorpcijskih epitelov. Žlezne celice s poudarjeno funkcijo sekrecije so lahko razporejene posamič v epitelu (**enocelične** čašaste **žleze** črevesne sluznice) ali pa so organizirane v **večcelične žleze.** Žlezne celice sintetizirajo različne snovi, ki jih izločajo navzven (**eksokrine žleze**), v telesne tekočine (**endokrine žleze**) ali v medceličnino (**parakrine žleze**).

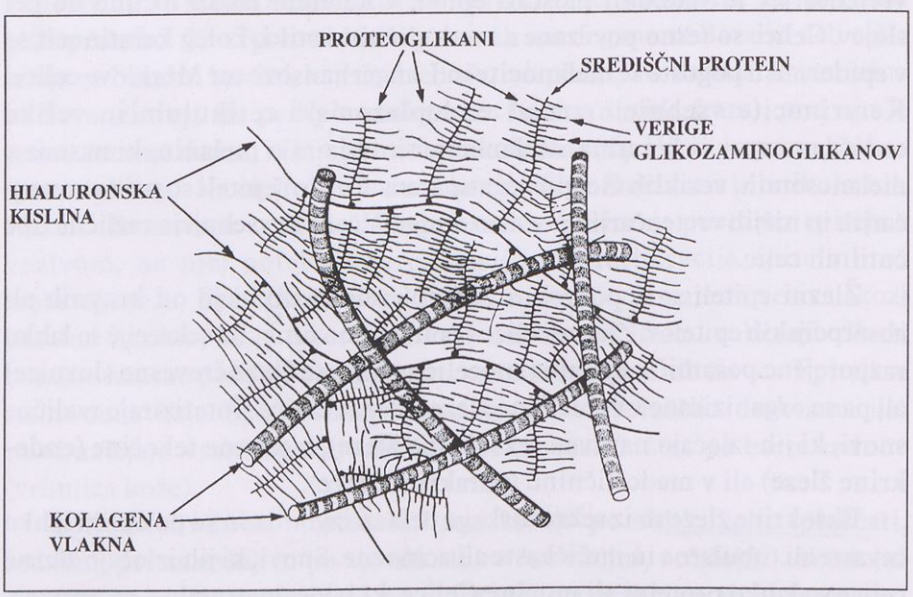
Eksokrine žleze so iz sekrecijskega dela in izvodila in so po obliki lahko cevaste ali tubularne in mešičkaste ali acinozne. Snovi, ki jih izločajo žlezne celice so lahko proteini ali mucini. Celice, ki izločajo proteine, so **serozne**, imajo veliko GER, Golgijevega aparata, mitohondrijev in sekrecijskih zrn, jedro je okroglo in večinoma v sredini celice. Izloček teh celic je navadno voden. Drug tip so **mukozne** celice, katerih izloček je gostejši in vsebuje

glikozilirane proteine (mucine). Jedra teh celic so navadno ovalna in razporejena ob bazi celice.

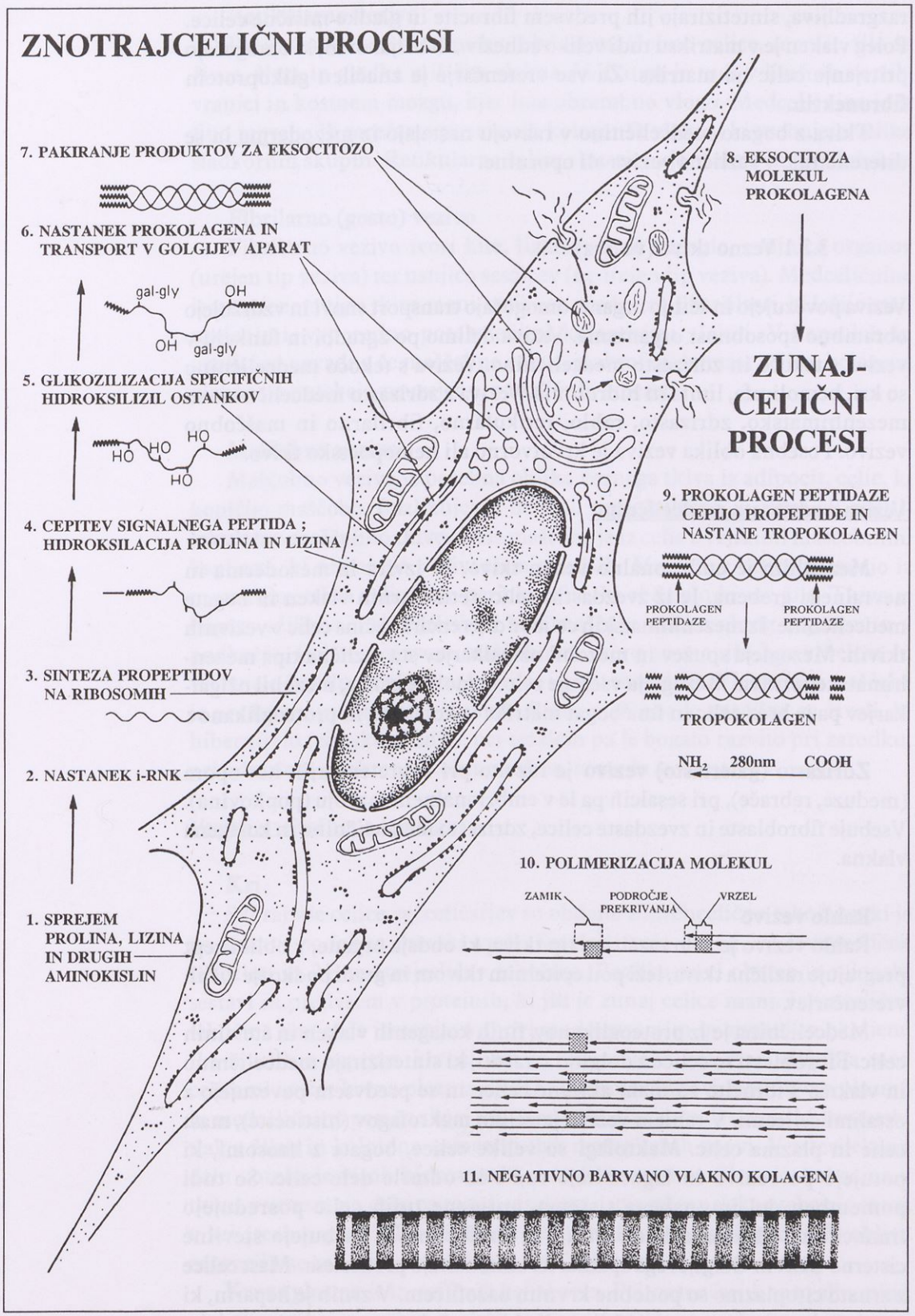
Sekreti se lahko izločajo tako, da se celotna celica pretvori v izloček, to je **holokrina sekrecija.** Če se odcepi le apikalni del žlezne celice z izločkom, bazalni del pa ostane, je to **apokrina sekrecija.** V **merokrini sekreciji** pa se sekreti izločajo z eksocitozo.

### 3.2 Tkiva z bogato medcelično

V to skupino tkiv uvrščamo **veziva,** ki povezujejo posamezne organe in **opornine,** ki dajejo telesu trdnost in zaščito. Posebnost teh tkiv je bogata medcelična (matriks, intersticij), ki zapolnjuje obsežen prostor med celicami. **Medcelična** je hidratiran polisaharidni gel iz proteoglikanov in glikozaminoglikanov (GAG) in vsebuje **kolagena** ter **elastična vlakna.** Medcelična vsebuje veliko sulfatnih skupin in se intenzivno barva z bazičnimi (hematoksilin) barvili. Proteoglikanske molekule iz centralnega proteina in krajših molekul glikozaminoglikanov imajo obliko okrogle ščetke (sl.3.2) in lahko tvorijo agregate s hialuronsko kislino (GAG). Ti kompleksi se na določenih mestih povezujejo s kolagenimi vlakni. Kolagena vlakna so iz več sto fibril, ki imajo prečno progasto strukturo, zaradi posebne razporeditve kolagenskih molekul. Molekula **kolagena** je glikoprotein iz treh polipeptidnih verig, urejenih v trojni heliks povezanih s sladkorji. Beljakovine vsebujejo veliko prolina in hidroksiprolina. Posamezne verige so zgrajene različno in to je osnova za razlikovanje petnajst različnih tipov kolagena (več kot deset vrst je značilnih za sesalce). Kolagen se sintetizira v različnih celicah (fibroblasti, osteoblasti, hondroblasti) in z eksocitozo izloča v medcelično (sl.3.3). Razgrajuje ga encim kolagenaza, ki je zelo aktiven med rastjo in diferenciacijo. Elastična vlakna so iz hidrofobnega proteina **elastina,** ki vsebuje aminokislini prolin in glicin in posebno, zelo veliko aminokislino dezmozin. Vlakna so zgrajena iz elastina, obdanega z glikoproteinskimi mikrofibrilami premera 10 nm. Elastična vlakna so težko




Sl.3.2: Shematski prikaz organizacije hrustančnega matriksa. Zgrajen je iz kolagenih vlaken, med katerimi so skupki proteoglikanov.




Sl.3.3: Shematski prikaz biosinteze kolagena. Na levi strani je prikazano zaporedje procesov, ki potekajo v fibroblastu; na desni so prikazani procesi, ki potekajo v izvenceličnem prostoru.

razgradljiva, sintetizirajo jih predvsem fibrocite in gladke mišične celice. Poleg vlaken je v matriksu tudi veliko adhezivnih beljakovin, ki omogočajo pritrjanje celic na matriks. Za vse vretenčarje je značilen glikoprotein **fibronektin.**

Tkiva z bogato medceličnino v razvoju nastajajo iz mezoderma in se diferencirajo v različna veziva ali opornine.

### 3.2.1 Vezno tkivo (veziva)

Veziva povezujejo in ščitijo organe, omogočajo transport snovi in vzdržujejo obrambno sposobnost organizma. Veziva delimo po zgradbi in funkciji v veziva s tekočo in zdrizasto medceličnino. Veziva s tekočo medceličnino so kri, hemolimfa, limfa in hidrolimfa. Veziva z zdrizasto medceličnino so mezenhimatsko, zdrizasto, rahlo, retikularno, fibrilarno in maščobno vezivo. Posebna oblika veziva je krvotvorno ali hemopoetsko tkivo.

Veziva z zdrizasto medceličnino

**Mezenhim** je embrionalno vezno tkivo, ki izvira iz mezoderma in nevralnega grebena. Je iz zvezdastih celic, retikularnih vlaken in bogate medceličnine. Iz mezenhimatskih celic se diferencira večina celic v vezivnih tkivih. Mezogleja spužev in mezohil ožigalkarjev sta različna tipa mezenhimatskega tkiva. Mezogleja vsebuje zelo raznolike celice, mezohil ožigalkarjev pa je brez celic in ima bogat matriks iz kolagena in proteoglikanov.

**Zdrizasto (galertasto) vezivo** je razvito pri nevretenčarjih kot opora (meduze, rebrače), pri sesalcih pa le v embrionalnem razvoju (popkovina). Vsebuje fibroblaste in zvezdaste celice, zdrizasto medceličnino in kolagena vlakna.

**Rahlo vezivo**

Rahlo vezivo je zelo razširjen tip tkiva, ki obdaja organe, v obliki sept pregrajuje različna tkiva, leži pod epitelnim tkivom in gradi podkožje višjih vretenčarjev.

Medceličnina je iz proteoglikanov, finih kolagenih vlaken in številnih celic. **Fibroblasti** so celice z dolgimi izrastki, ki sintetizirajo medceličnino in vlakna. **Fibrocite** so manj aktivne celice in se predvsem povezujejo z ostalimi celicami. V rahlem vezivu je veliko makrofagov (histiocite), mast celic in plazma celic. **Makrofagi** so velike celice, bogate z lizosomi, ki potujejo po vezivu in fagocitirajo tujke in odmrle dele celic. So tudi pomemben del imunskega sistema, antigene tujih celic posredujejo limfocitom. **Plazma celice** izvirajo iz limfocitov B, vsebujejo številne cisterne GER in Golgijevega aparata ter sintetizirajo protitelesa. **Mast celice** z zrnato citoplazmo so podobne krvnim bazofilcem. V zrnih je heparin, ki preprečuje strjevanje krvi, in histamin, ki povečuje prepustnost kapilar ter še dve kemotaktični substanci, ki se sproščata ob alergijskih reakcijah. Mast celice imajo na membrani specifične receptorje, ki vežejo imunoglobuline E. Reakcija antigena, npr. peloda, in vezanega protitelesa aktivira mast celice, sproščajo se snovi, ki povzročajo alergijski odziv organizma (rdečice, srbenje, edemi, astma). Poleg teh celic, ki so večinoma stalne, je v rahlem vezivu veliko prehodnih celic, ki pridejo iz krvi (limfociti, monociti, granulociti) in drugih tkiv (mezenhimatske celice, adipocite).

**Retikularno vezivo**

Retikularno vezivo navadno obdaja maščobne celice, manjše žile in živce, žleze in gladka mišična vlakna. Veliko ga je tudi v limfnih vozlih, vranici in kostnem mozgu, kjer ima obrambno vlogo. Medceličnina je iz fino razvejanih mrežasto povezanih kolagenih vlaken, ki vsebujejo veliko sladkornih skupin. Retikularne celice sintetizirajo vlakna in jih obdajajo.

**Fibrilarno (gosto) vezivo**

Fibrilarno vezivo tvori kite, ligamente in kapsule, ovojnice organov (urejen tip veziva) ter usnjico sesalcev (neurejen tip veziva). Medceličnine je v urejenem tipu tkiva manj, celice so predvsem fibroblasti, ki ležijo med urejenimi, vzporedno potekajočimi kolagenimi vlakni. V kapsulah in usnjici so navadno še maščobne celice, makrofagi in mast celice, kolagena vlakna pa potekajo neurejeno, v različnih smereh.

**Maščobno vezivo**

Maščobno vezivo je posebna oblika veznega tkiva iz **adipocit,** celic, ki kopičijo maščobo. Razlikujemo **belo** ali **unilokularno** in **rjavo** ali **multilokularno maščobno tkivo.** Bela maščoba je iz celic z velikimi maščobnimi kapljami, ki nastanejo z zlivanjem manjših. Maščobne celice nastajajo iz mezenhimatskih celic in iz **pericit,** celic, ki obdajajo krvne žile. Tkivo je bogato ožiljeno. Pri sesalcih je bele maščobe veliko okrog organov in v podkožju. Celice v rjavem maščobnem tkivu so manjše kot v belem in vsebujejo številne maščobne kapljice in mitohondrije. Vloga rjave maščobe je predvsem proizvajanje toplote. Rjava maščoba je značilna za živali, ki hibernirajo (zimsko spanje), pri sesalcih pa je bogato razvito pri zarodku, pri odraslem se ohrani le okrog ledvic, aorte in v vratu.

Veziva s tekočo medceličnino

**Kri**

Skoraj vse celice večceličarjev so obdane z izvencelično tekočino, ki je po sestavi podobna morski vodi. Sesalci imajo okrog 1/3 izvencelične tekočine in 2/3 znotrajcelične tekočine. Razlika med obema je v ionski sestavi in predvsem v proteinih, ki jih je zunaj celice manj. Izvencelična tekočina omogoča izmenjavo snovi med notranjim in zunanjim okoljem. Pri živalih z zaprtim krvožiljem je razporejena kot medceličnina med celicami in kot krvna plazma v žilah. Izmenjava snovi med krvno plazmo in medceličnino poteka skozi kapilare z difuzijo, uravnavata jo hidrostatski tlak v žilah in koloidno-osmotski tlak raztopljenih snovi. V arterijelnem delu obtoka je visok hidrostatski tlak, ki pospešuje filtracijo tekočine v tkivo, v venoznem delu pa zaradi visokega osmotskega tlaka prehajajo snovi v kri (reabsorpcija). Pri živalih z odprtim krvožiljem **hemolimfa** obliva organe in se zadržuje v večjih prostorih (lakunah).

**Krvna plazma** je iz različnih beljakovin. Pri vretenčarjih so to albumini, globulini, fibrinogeni in encimi. V hemolimfi nevretenčarjev so v plazmi raztopljeni tudi krvni pigmenti. **Albumini** vzdržujejo osmotski tlak in prenašajo težko topne snovi. **Globulini** so pomembni pri transportu lipidov, bakra in železa (globulini $\alpha$, $\beta$), globulini $\gamma$ so protitelesa, ki lahko tvorijo precipitate, razgrajujejo celice (lizini), reagirajo s toksini (antitoksini) ali s krvnimi skupinami eritrocitov (hemaglutinini). **Fibrinogeni** so največji proteini in so pomembni pri strjevanju krvi. Sintetizirajo se v glavnem v jetrih in plazma celicah, ki sintetizirajo tudi $\gamma$ globuline.

**Krvne celice (hemocite)** so v glavnem levkociti in eritrociti. **Eritrociti** imajo malo organelov, pri odraslih sesalcih so brez jedra. Življenjska doba človeških eritrocitov je 3 do 4 mesece. Vsebujejo krvni pigment hemoglobin in prenašajo dihalne pline. Membrana eritrocitov vsebuje vrsto specifičnih polisaharidno-aminokislinskih kompleksov, **aglutinogenov,** ki delujejo kot antigeni. **Aglutinini** pa so specifična protitelesa, ki so v krvni plazmi. Aglutinogeni so osnova za razlikovanje krvnih skupin (ABO sistem sesalcev). **Levkociti** so večinoma celice, ki so aktivne izven krvožilnega sistema, pri nevretenčarjih so to amebocite. **Granulociti** so skupina levkocitov s segmentiranim jedrom in zrnato citoplazmo. Zrna vsebujejo različne snovi, pri nevtrofilnih levkocitih predvsem encime, ki omogočajo razgradnjo bakterij in tujkov. Zrna eozinofilnih levkocitov vsebujejo peroksidazo in encime, ki omogočajo razgradnjo kompleksov antigen-protitelo. Bazofilni levkociti vsebujejo zrna s histaminom in heparinom. Delujejo podobno kot mast celice. **Agranulociti** so levkociti brez izrazitih zrn v citoplazmi, jedra so velika in ovalna. **Monociti** so velike celice, v krvi so le nekaj dni, nato potujejo na mesto infekcije, kjer se razvijejo v tkivne makrofage. **Limfociti** so manjše celice, ki so odgovorne za imunske odzive organizma na celičnem nivoju. Imunski odziv vretenčarjev sprožijo različni antigeni, ki aktivirajo **limfocite T** in **limfocite B**. Limfociti T nastajajo v timusu in so pomembni pri celično-posredovanem imunskem odzivu. Limfociti B, ki nastajajo v jetrih zarodka, pri odraslem pa v kostnem mozgu, tvorijo prototelesa. Vsak klon limfocitov B ima gensko specifični receptor, ki je pri nezrelih limfocitih B membranska molekula imunoglobulina, pri plazma celicah pa se izloča kot protitelo. Tudi celice T imajo specifične receptorje za antigene. Človek lahko tvori okrog 10 milijonov različnih protiteles in prav toliko receptorjev celic T. Celice T so pomembne pri **celično posredovanih imunskih procesih**, lahko se namreč diferencirajo v različne tipe, ki delujejo citotoksično ("killer cells"), regulirajo delovanje drugih celic posredno s produkcijo limfokinov ("helper cells") ali zmanjšajo aktivnost celic B ("supressor cells"). Celice se razlikujejo po membranskih antigenih. Kratkožive celice B omogočajo **humoralne imunske procese. Plazma celice** producirajo protitelesa, ki so beljakovine imunoglobulini (IgM, IgA, IgG, IgE, IgD). Po stimulaciji z antigenom nastanejo z delitvijo limfocitov tudi spominske celice, ki se po ponovnem stiku z antigenom zelo hitro množijo. Imunski odgovor s protitelesi je hiter (5 milijonov protiteles v eni uri) in specifičen ter omogoča nadaljnjo fagocitozo patogenih dejavnikov. Nevretenčarji ne tvorijo protiteles, večinoma se branijo s fagocitozo ali pa se obdajo z zaščitnimi ovoji.

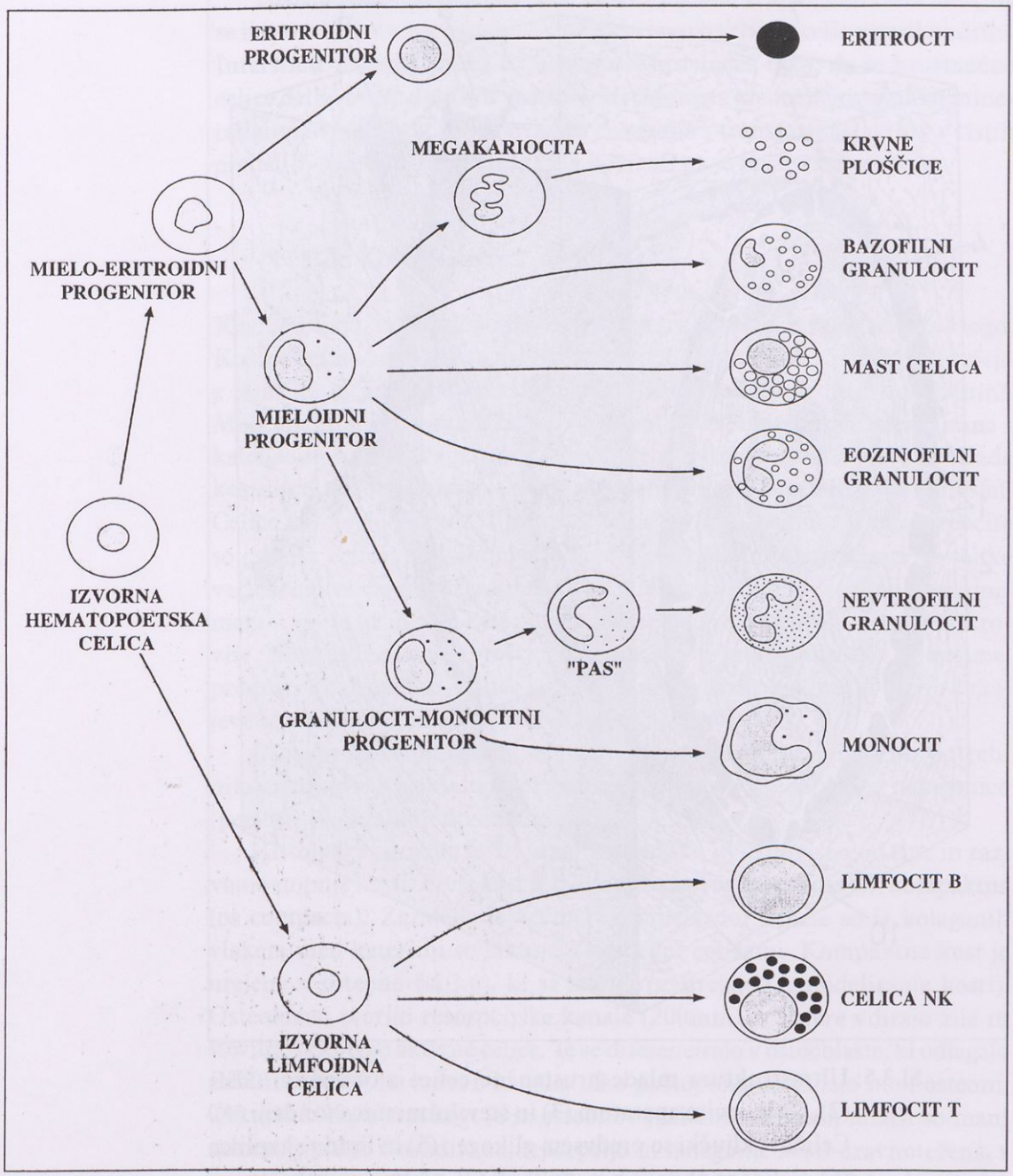
V krvi vretenčarjev so še **trombociti,** ki so pomembni pri strjevanju krvi. Sesalci imajo krvne ploščice, ki so delci velikih celic megakariocit, ki nastajajo v kostnem mozgu. Strdek se naredi tako, da se nitasti fibrin, ki nastane iz fibrinogena, veže na skupino krvnih ploščic, vezanih na kolagen in zapre rano. Pretvorbo fibrinogena v fibrin katalizira trombin, ki nastane iz neaktivnega protrombina. Pri strjevanju sodeluje še cel niz proteinskih faktorjev v plazmi in pa tromboplastin, ki ga izloča tkivo.

### Limfa

Limfa je tkivna tekočina, ki jo limfne kapilare absorbirajo in posredujejo v limfni obtok. Ker so te kapilare bolj prepustne za beljakovine kot krvne, v bistvu regulirajo osmotski tlak telesnih tekočin, tako da resorbirajo proteine iz tkivne tekočine. Po sestavi je podobna krvi, le da vsebuje samo limfocite. V limfi so večje količine maščob, ki se resorbirajo v črevesu.

### Hematopoetsko tkivo

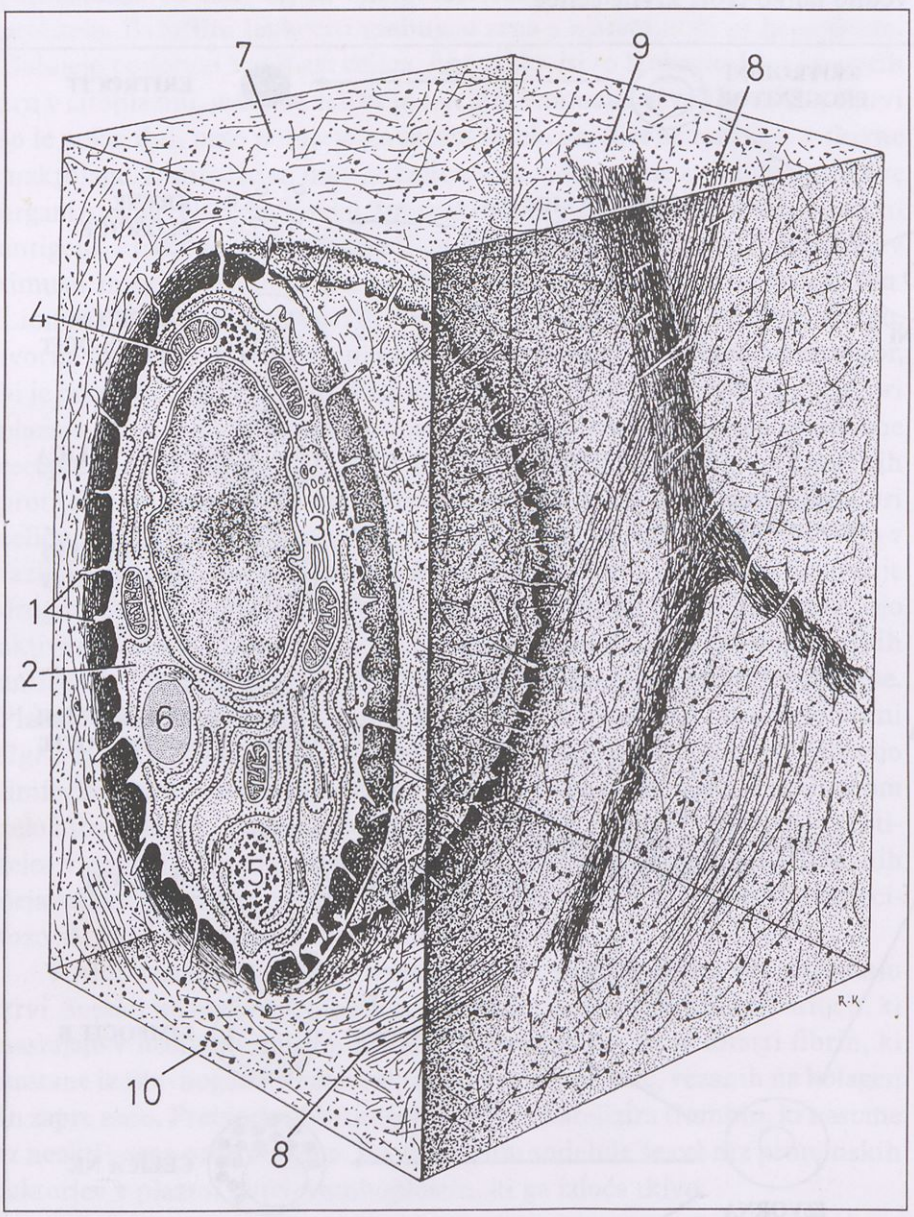
Hematopoeza ali hemopoeza je proces nastajanja krvnih celic (sl.3.4). Vse krvne celice vretenčarjev nastajajo iz skupne zarodne celice, v rumenjakovi vrečki zarodka. Te pri različnih živalskih skupinah migrirajo v specifična tkiva in organe (ledvice, gonade, jetra, limfatski organi, kostni mozeg), kjer se razvijejo v eritrocite in levkocite. Iz **limfoidne veje** se razvijejo limfociti, iz **mieloidne veje** pa monociti, granulociti, megakariocite in eritrociti. Po rojstvu nastajajo krvne celice predvsem v kostnem mozgu, razen limfocitov , ki nastajajo v limfatskih organih. Rdeč kostni mozeg je iz krvnih sinusov in omrežja hemopoetskih celic. Celice so razporejene v trakovih, se diferencirajo in skozi endotel sinusov prehajajo v kri. Rumen kostni mozeg vsbuje predvsem maščobne celice, vendar, če je potrebno, še vedno lahko tvori krvne celice.




Sl.3.4: Shematski prikaz nastajanja krvnih celic (hematopoeza)

### 3.2.2 Hrustančno tkivo

Hrustanec je čvrsto in elastično tkivo. Hrustančne celice, **hondrocite** so v skupkih po dve ali več (hondroni) razporejene v lakunah, obdanih z medcelično, ki vsebuje veliko kolagenih ali elastičnih vlaken. Hrustanec ni ožiljen in snovi prehajajo z difuzijo skozi hrustančni matriks. Matriks vsebuje 60-78% vode in je iz proteoglikanov, predvsem hondroitin in keratan sulfata ter hialuronske kisline. Hondrocite vsebujejo veliko maščob in glikogena, plazmalema je izoblikovana v mikrovile (sl.3.5). Hrustanec je obdan s **perihondrijem**, hrustančno ovojnico iz fibrilarnega veziva, ki je ožiljena. V ovojnici so mezenhimatske celice, ki se lahko diferencirajo v mlade hrustančne celice hondroblaste in v fibroblaste.




Sl.3.5: Ultrastruktura mlade hrustančne celice z obsežnim GER (2), Golgijevim aparatom (3) in številnimi mitohondriji (4). Celični vključki so predvsem glikogen (5) in lipidne kapljice (6). Celice so obdane z matrikosm (7), v katerem so kolagena (8) in elastična (9) vlakna.

Glede na sestavo matriksa in tip vlaken razlikujemo tri tipe hrustanca. **Hialini hrustanec** je iz homogenega matriksa s steklastim videzom in vsebuje kolagena vlakna (kolagen II). Skelet zarodka vretenčarjev je iz hialinega hrustanca, ki ga v razvoju nadomesti kost. Hialini hrustanec pokriva sklepne površine kosti in tvori obročke v traheji in bronhijih. **Elastični hrustanec** vsebuje elastična vlakna in je razvit predvsem v predelih, kjer je potrebna večja raztegljivost. Iz elastičnega hrustanca so poklopec (epiglotis), uhelj, Evstahijeva cev in grlo. **Vezivni ali fibrilarni hrustanec** je histološko zelo podoben fibrilarnemu vezivu. Hondrocite so nanizane v trakovih, med gostimi snopi kolagenih vlaken. Razvit je v predelih s povečanim pritiskom, gradi medvretenčne ploščice, simfizo in pritrdišča kit na kosteh. V razvoju nastaja hrustanec iz mezenhima, celice se izoblikujejo v maso z malo medceličnine (blastema) in sintetizirajo matriks.

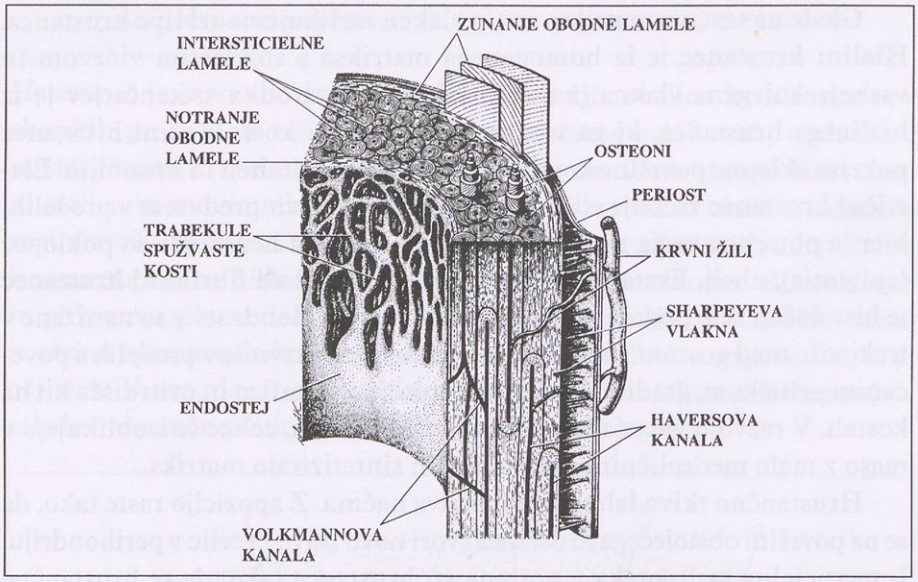
Hrustančno tkivo lahko raste na dva načina. Z apozicijo raste tako, da se na površini obstoječega hrustanca tvori novo tkivo iz celic v perihondriju. Intersticielna rast poteka v notranjosti hrustanca tako, da se hrustančne celice delijo in izločajo nov matriks. Hrustančna medceličnina lahko mineralizira. Mineralizacija je navadno povezana s transformacijo tkiv v tistih predelih, kjer hrustanec prehaja v kost, ali pa je posledica staranja.

### 3.2.3 Kostno tkivo

Kost je čvrsto, neelastično tkivo, z zaščitno, oporno in regulacijsko vlogo. Kostne celice **osteocite** so zvezdaste oblike, ležijo v lakuni in se povezujejo z izrastki, ki potekajo skozi kanalčke (kanalikuli) v trdni medceličnini. Medceličnina je iz organske snovi (osteoid), ki je močno mineralizirana s kalcijevim hidroksi apatitom in vsebuje številna kolagena vlakna. Mlade kostne celice, **osteoblasti** izločajo medceličnino, kolagen in kalcijev fosfat. Celice vsebujejo veliko GER, mitohondrijev in lizosomov. Zrele osteocite so manjše celice, popolnoma obdane z matriksom. **Osteoklasti** so velike večjedrne celice, ki razgrajujejo kost. Celice vsebujejo številne lizosome, membrana je na mestu, kjer poteka resorpcija, izoblikovana v goste mikrovile. Na tem mestu se sproščajo vezikli, ki vsebujejo hidrolitske encime, predvsem kolagenazo. Celice izločajo tudi organske kisline, ki topijo kalcijeve soli in zvečujejo aktivnost hidrolitskih encimov.

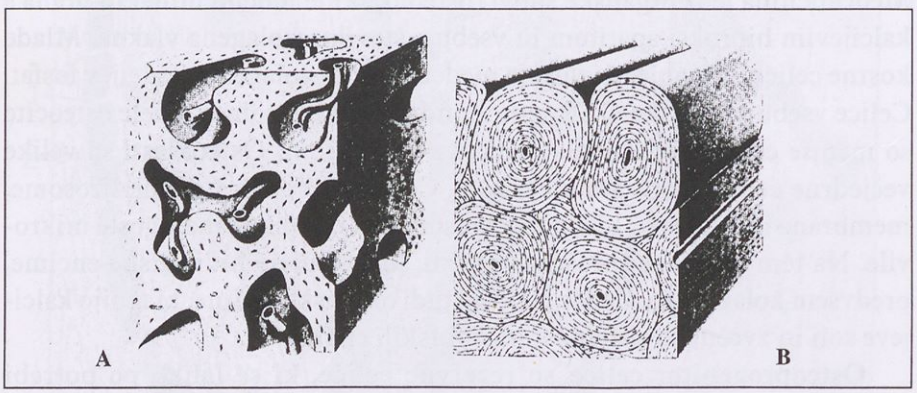
**Osteoprogenitor celice** so rezervne celice, ki se lahko po potrebi diferencirajo v osteoblaste. Navadno so zgoščene v predelih pod pokostnico (periost) in se lahko intenzivno delijo.

Histološka zgradba kosti je zelo raznolika in je odvisna od tipa in razvojne stopnje kosti. Zrela kost je lahko **gobasta (os spongiosa)** ali **kompaktna (os compacta).** Zgrajena je večinoma lamelarno, lamele so iz kolagenih vlaken, med katerimi so lakune s kostnimi celicami. Kompaktna kost je urejena v **osteone** (sl.3.6), ki se stalno preurejajo (remodeliranje kosti). Osteoklasti tvorijo resorpcijske kanale (200mm), v katere vdirajo žile in številne mitotsko aktivne celice. Te se diferencirajo v osteoblaste, ki odlagajo celični matriks na stenah kanala, tako postopoma nastajajo novi osteoni. Odrasla kompaktna kost je iz osteonov različnih starosti, mlajši so manj mineralizirani. Navadno sta resorpcija in nalaganje kosti uravnotežena, s starostjo pa prevladuje resorpcija, kar povzroči osteoporozo. Odrasla gobasta kost je podobna kompaktni, le da je urejena v **trabekule,** med katerimi so številni različno veliki prostori z žilami, živci in osteoblasti.




Sl.3.6: Shematski prikaz izseka dolge kosti; osteoni so iz koncentrično urejenih lamel, med katerimi so intersticielne lamele; zunanjost in notranjost pokrivajo obodne lamele.

Nezrela, mlada kost se od odrasle razlikuje v zgradbi, hitrosti nastajanja in stopnji mineralizacije. Mlada kost nastaja zelo hitro, nima lamelarne zgradbe, vsebuje več celic, ki so razporejene naključno, vsebuje več medcelične in je bolj enotno mineralizirana. Zaradi značilne zgradbe jo imenujemo **snopasta** ali **zavita** kost (sl.3.7).




Sl.3.7: Tridimenzionalni shematski prikaz zgradbe snopaste (A) in lamelarne kosti (B)

Kost lahko nastaja na dva načina. **Nadomestna kost** nastaja na mestu hrustanca v procesu **endohondralne osifikacije.** Tako nastajajo dolge kosti okončin in vretenca. Kost se zasnuje kot hrustančni model, ki raste v dolžino in se debeli. Pod perihondrijem se celice začno diferencirati v osteoblaste, ki izločajo kostni matriks in perihondrij postopoma prehaja v periost. Na periferiji tako nastaja kostna manšeta. Proces, v katerem se od periosta proti notranjosti tvori kompaktna kost, se imenuje **periostalna osifikacija** (intramembranska). Ko nastane kostna manšeta, hondrocite v sredini hrustančnega modela hipertrofirajo in izločajo alkalno fosfatazo, ki sproži mineralizacijo hrustančnega matriksa. Celice začno propadati zaradi zmanjšane difuzije. Osteoblasti, ki pridejo s krvjo v centralno votlino odlagajo kostno tkivo na

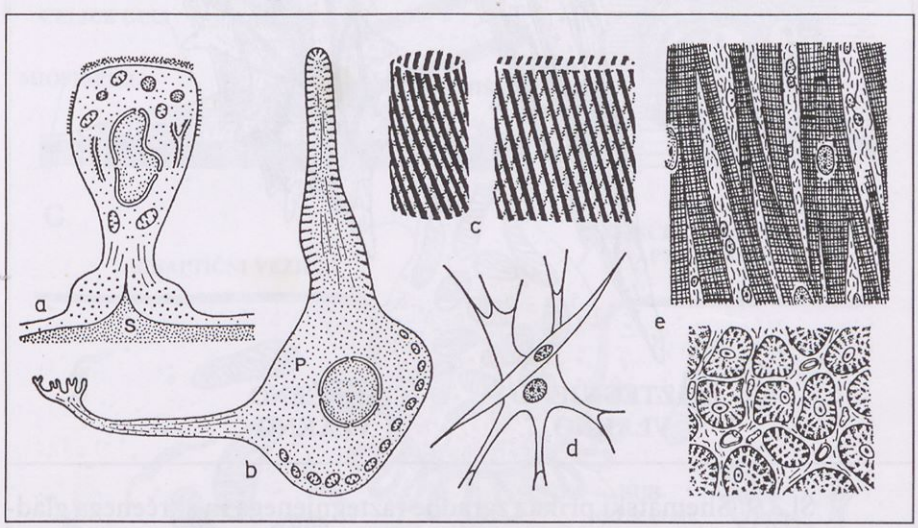
ostanke hrustančnega matriksa. Tako v centralnem delu kosti nastaja gobasta kost. **Membranska** ali **dermalna kost** nastaja iz mezenhima z **intramembransko osifikacijo**. Tako nastajajo krovne, lobanjske kosti in kožne kosti. Najprej se zasnuje membranska plošča iz mezenhimatskih celic in kolagenih vlaken. Mezenhimatske celice se povečajo in zaokrožijo ter se diferencirajo v osteoblaste. Ti izločajo medceličnino in kolagen. Matriks se odlaga v obliki spikul, ki mineralizirajo, celice se oddaljujejo in so povezane le še z izrastki. Sprva nastaja mlada snopasta kost, ki se nato preuredi v lamelarno odraslo kost.

### 3.3 Mišično tkivo

Mišično tkivo se lahko razvije iz vseh treh zarodnih plasti, največ pa iz mezoderma.

Zgrajeno je iz specializiranih celic, **mišičnih vlaken**, s poudarjeno funkcijo krčljivosti. Osnovni elementi krčljivosti so beljakovinske molekule aktina in miozina, ki tvorijo **miofilamente.** Mišično vlakno je praviloma podolgovata celica, obdana s **sarkolemo,** celično membrano z retikularnimi vlakni, ki je pri prečno progastih vlaknih povezana s sistemom longitudinalnih kanalov **sarkoplazemskega retikuluma (SER).** Povezave so v obliki **triad (sistem T),** ki jih tvori kanal vgreznjene sarkoleme (tubul T), obdan s prečnima kanaloma SER. Povezave so pomembne pri prevajanju vzburjenja. **Sarkoplazma** vsebuje številne **sarkosome,** ki preskrbujejo celico z energijo. Glede na ureditev miofilamentov in še druge morfološke posebnosti razlikujemo **gladka** in **prečno progasta** mišična vlakna.

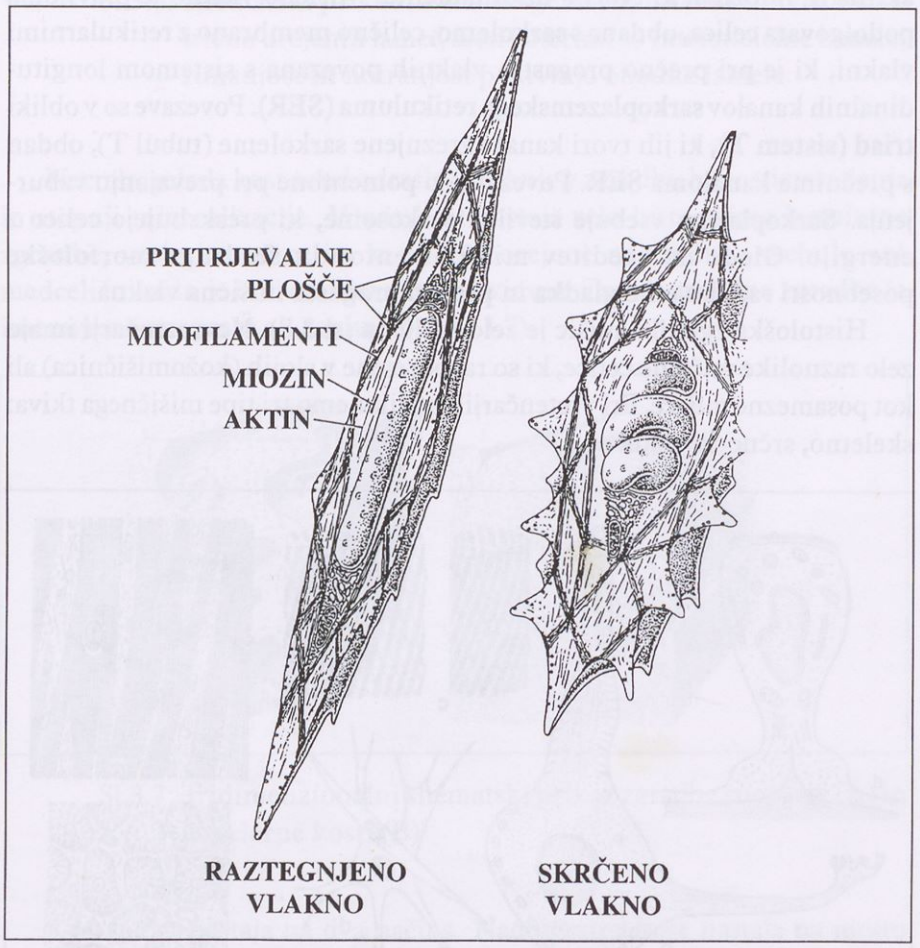
Histološka zgradba mišic je zelo različna (sl.3.8). Nevretenčarji imajo zelo raznolike mišične celice, ki so razporejene v slojih (kožomišičnica) ali kot posamezne mišice. Pri vretenčarjih razlikujemo tri tipe mišičnega tkiva: skeletno, srčno in gladko.




Sl.3.8: Različni tipi mišičnih celic: a) epitelnomišične celice hidre; apikalni del je pokrit z izločki, bazalni del z miofilamenti je razcepljen in leži na mezogleji (S); nematoidna mišična celica gliste; iz perikariona (P) izraščata dva izrastka, eden je povezan z živčevjem, drugi vsebuje kontraktilne proteine; c) shematski prikaz kontraktilnih snovi v prečnoprogasti mišici. Pasovi A so temne, široke linije; d) gladke mišične celice; e) srčne mišice vretenčarjev; zgoraj: vzdolžno, spodaj: prečno.

### 3.3.1 Gladko mišično tkivo

Celice so vretenaste oblike z enim jedrom, ki je v sredini celice (sl.3.9). Povezujejo se s presledkovnimi stiki, **neksusi.** Navadno se združujejo v sloje, ki so sestavni del stene različnih kanalov, žil, črevesa. Oživčujejo jih postganglionarni nevroni avtonomnega živčnega sistema. Živčno-mišične povezave so v obliki različno širokih špranj (20-200 mm), skozi katere prehaja nevrotransmiter. Vlakna so obdana z bazalno lamino, ki s kolagenom in elastičnimi vlakni tvori ovojnico. Gladka mišična vlakna nimajo progaste ureditve, miofilamenti aktina in miozina so urejeni drugače. Značilna **gosta telesa ("pritrjevalne plošče"),** ki se pojavljajo med miofilamenti in na notranji strani sarkoleme gladkih mišičnih vlaken, so pritrdišča za miofilamente in po zgradbi ustrezajo liniji Z v sarkomeri. Kontrakcija poteka s fosforilacijo miozina, ki jo sproži povečana količina kalcija v sarkoplazmi. Gladka mišična vlakna delujejo počasi, vendar zelo ekonomično in za krčenje porabijo bistveno manj energije kot skeletne mišice.

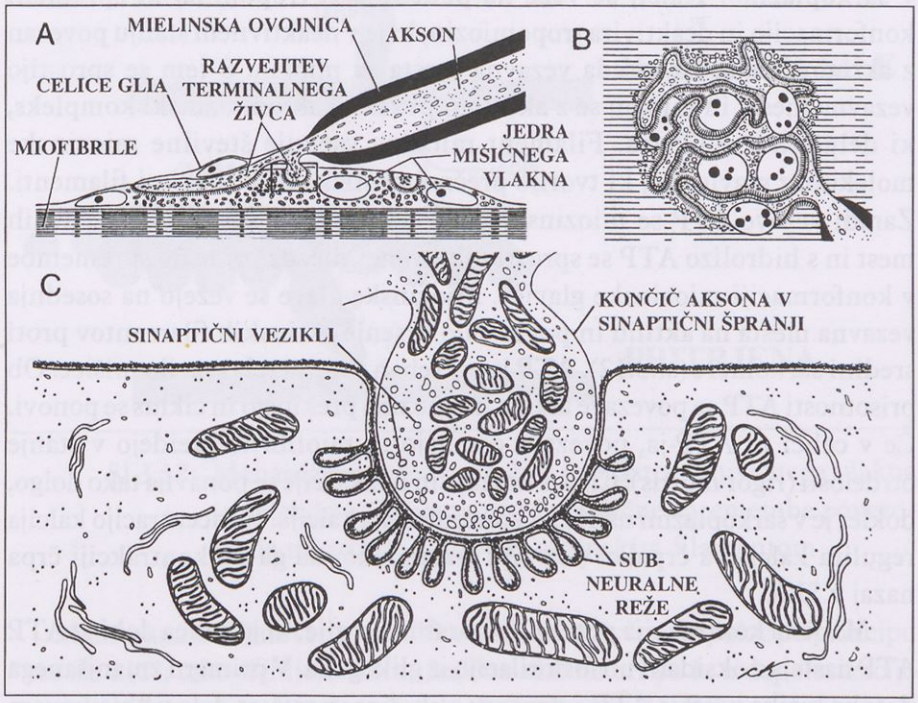



Sl.3.9: Shematski prikaz zgradbe raztegnjenega in skrčenega gladkega mišičnega vlakna

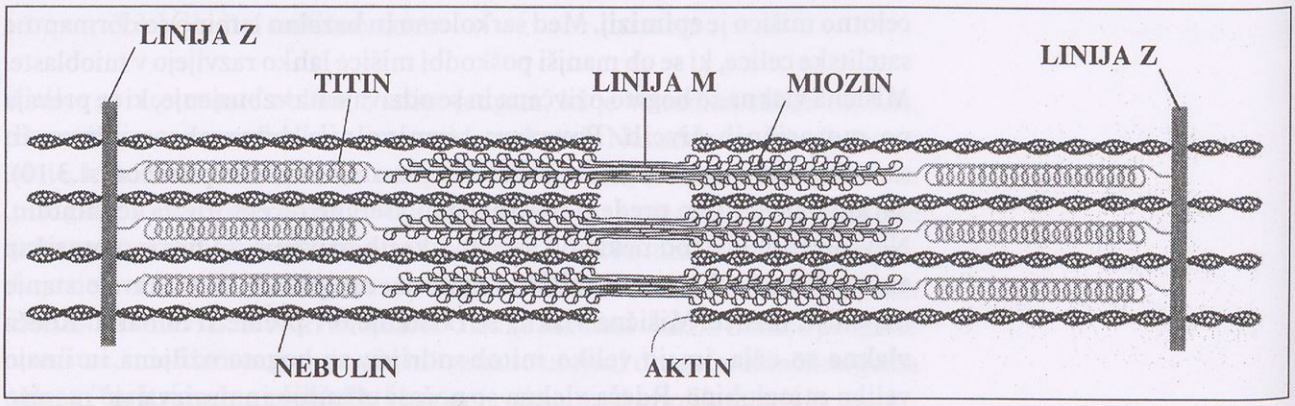
### 3.3.2 Prečno progasto mišično tkivo

Mišična vlakna so nekaj cm dolge, večjedrne celice, povezane z vezivom. **Endomizij** je ovojnica iz rahlega veziva, ki vsebuje kapilare in direktno ovija posamezno mišično vlakno. Snope mišičnih vlaken (fascikule) obdaja **perimizij**, vezivna ovojnica, ki vsebuje večje žile. Gosto vezivo, ki obdaja

celotno mišico je **epimizij.** Med sarkolemo in bazalno lamino so dormantne satelitske celice, ki se ob manjši poškodbi mišice lahko razvijejo v mioblaste. Mišična vlakna so bogato oživčena in se odzivajo na vzburjenje, ki se prevaja po motoričnih živcih. Povezava terminalnih delov aksona živca in sarkoleme mišice je živčnomišična sinapsa ali **motorična ploščica** (sl.3.10). Sarkolema je v tem predelu nagubana in vsebuje receptorje za acetilholin. Nevron in celice (od nekaj do več sto), ki jih oživčuje, so **nevromotorična enota.** V mišicah so tudi **mišična vretena**, receptorji, ki zaznavajo stanje napetosti mišice. Mišična vlakna se razlikujejo v premeru in barvi. **Rdeča vlakna** so ožja, imajo veliko mitohondrijev, so bogato ožiljena in imajo veliko mioglobina. Rdeča vlakna se počasi utrudijo in proizvajajo manjšo mišično napetost kot **bela vlakna.** Ta so širša, imajo manj mitohondrijev, so slabo ožiljena, imajo manj mioglobina in se hitro utrudijo. V mišicah sta navadno oba tipa vlaken. Mišica je zgrajena iz mišičnih snopov, ti so iz mišičnih vlaken (celice) in mišična vlakna so iz velikega števila **miofibril,** ki so še vidne s svetlobnim mikroskopom. V miofibrili so miofilamenti miozina in aktina urejeni tako, da se vzdolž vlakna izmenjujejo svetli, izotropni pasovi in temni, anizotropni pasovi, kar daje videz prečne progavosti. Osnovna strukturna in funkcionalna enota miofibrile je **sarkomera** (sl.3.11). Obdana je z linijama Z, iz beljakovin α aktinina in desmina. Polarni aktinski filamenti so s pozitivnim delom direktno povezani z linijo Z. Miozinski filamenti so povezani z linijo Z posredno preko beljakovine **titina.** Miozinski filamenti so debeli in sestavljeni iz številnih molekul, z encimsko aktivnimi (ATPaza) deli, ki so v obliki glavic. Aktinski filamenti (aktin F) so polarne molekule, ki nastanejo s polimerizacijo globularnega aktina (aktin G). Aktin je spiralasto ovit z molekulo **tropomiozina** (iz dveh zvitih heliksov), ki je v mirujočem stanju tesno povezana z aktinom. V enakomernih




Sl.3.10: Shematski prikaz motorične ploščice: A, B: shema motorične ploščice iz histološke rezine mišičnega vlakna, A-pogled s strani, B-pogled od zgoraj; C: shematski prikaz motorične ploščice iz elektronsko mikroskopskega posnetka na okvirjenem predelu iz slike A

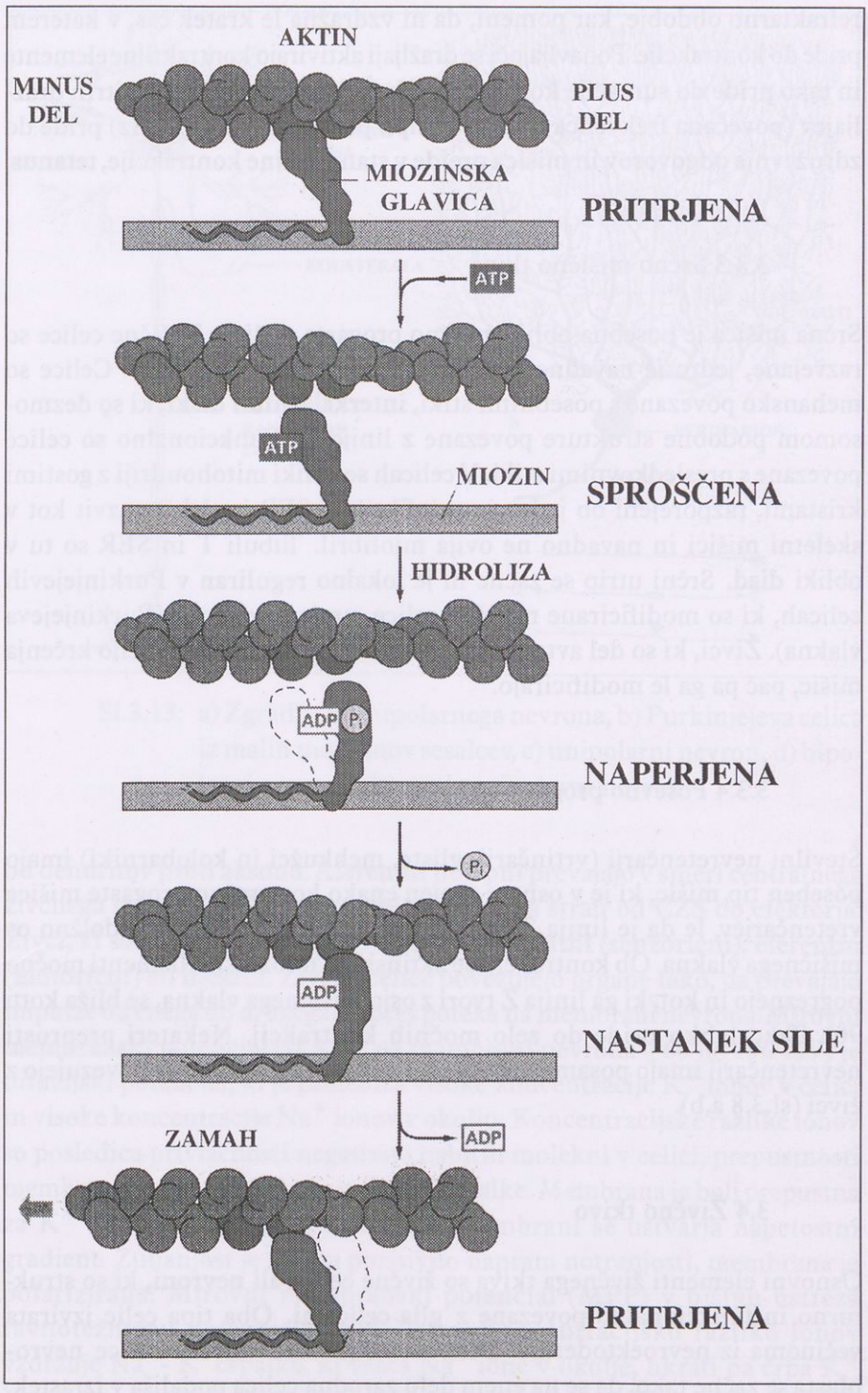



Sl.3.11: Shematski prikaz sarkomere v prečno progastem mišičnem vlaknu vretenčarjev. Ob miozinskih filamentih so velike molekule titina, ki se povezujejo z linijo Z in segajo do linije M. Aktinski filamenti so obdani z molekulami nebulina.

razdaljah je na aktin vezana še kompleks **troponina,** ki je iz treh polipeptidov. Podenota C veže kalcijeve ione, podenota T utrjuje povezavo aktina in tropomiozina, podenota I pa se veže z aktinom in v povezavi s podenoto T in tropomiozinom inhibira povezavo aktina in miozina.

Vzburjenje se prevaja po motoričnem živcu do motorične ploščice, ki je sinapsa med živčno in mišično celico. V presinaptični, živčni celici nastaja v sinaptičnih veziklih nevrotransmiter acetilholin, ki se sprosti v sinaptično špranjo in se veže na receptorska mesta na membrani postsinaptične celice. To povzroči depolarizacijo sarkoleme, vzburjenje se hitro razširi in preko triad, kjer je sarkolema povezana s SER, povzroči sproščanje kalcija iz SER v sarkoplazmo. Kalcij se veže na podenoto C troponina, ki spremeni konformacijo in deaktivira tropomiozin, ki je v neaktivnem stanju povezan z aktinom tako, da zaseda vezavna mesta za miozin. S tem se sprostijo vezavna mesta in miozin se z aktinom poveže v aktomiozinski kompleks, ki deluje kot ATP-aza. Filament miozina vsebuje številne miozinske molekule z glavicami, ki tvorijo prečne mostičke z aktinskimi filamenti. Zaradi vezave ATP se miozinske glave za trenutek sprostijo z vezavnih mest in s hidrolizo ATP se sprosti toliko energije, da pride do spremembe v konformaciji miozinske glavice. Miozinske glave se vežejo na sosednja vezavna mesta na aktinu in povzročijo drsenje aktinskih filamentov proti sredini sarkomere (sl.3.12). ATP je potreben tudi za relaksacijo mišice. Ob prisotnosti ATP se povezave aktina in miozina prekinejo in ciklus se ponovi. Če v celici ni ATP-ja, povezave ostanejo in miofibrile preidejo v stanje otrdelosti (rigor mortis). Ciklus krčenja in relaksacije se ponavlja tako dolgo, dokler je v sarkoplazmi ustrezna koncentracija kalcija. Koncentracijo kalcija regulira kalcijeva črpalka (Ca –ATP-aza) tako, da ga po kontrakciji črpa nazaj v SER.

Mišična kontrakcija poteka ob porabi energije, ki jo celica dobi iz ATP. ATP nastaja z oksidativno fosforilacijo iz glikogena. V primeru zmanjšanega dotoka kisika nastaja ATP v procesu glikolize in mišica dela v "kisikovem dolgu", pri čemer nastaja mlečna kislina. Ta se nato v jetrih dokončno oksidira. Pomembna rezerve energije za regeneracijo ATP v mišični celici sta tudi **kreatinfosfat** (vretenčarji) in **argininfosfat** (nevretenčarji). Mišice letalcev (žuželke, ptiči) in srčne mišice uporabljajo kot osnovni energetski vir maščobe, kjer nastaja ATP z oksidacijo maščobnih kislin.




Sl.3.12: Mehanizem krčenja prečno progastega mišičnega vlakna (model drsečih filamentov); ciklične spremembe povezovanja miozinskih glavic z aktinskim filamentom

Membrana mišične celice se lahko odziva na živčne impulze po principu "vse ali nič", tako delujejo hitra, **fazična vlakna** ali pa le z depolarizacijo na mestih inervacije pri počasnih, **toničnih vlaknih.** V obeh primerih pride do kontrakcije, ki traja različno dolgo. Mišice lahko vsebujejo oba tipa vlaken in celo v enem mišičnem vlaknu lahko potekata oba načina kontrakcije, ki jih sprožijo različni aksoni. Celotna mišica pa se ne odziva po principu "vse ali nič", ker se sprva aktivira le del vlaken in ker imajo posamezna vlakna različen prag občutljivosti. Membrana mišice ima zelo kratko

refraktarno obdobje, kar pomeni, da ni vzdražna le kratek čas, v katerem pride do kontrakcije. Ponavljajoči se dražljaji aktivirajo kontraktilne elemente in tako pride do sumacije kontrakcij. Ob daljšem ponavljanju hitrih dražljajev (povečana frekvenca impulzov, npr. pri sesalcih 50-100Hz) pride do združevnja odgovorov in mišica preide v stanje trajne kontrakcije, **tetanus**.

### 3.3.3 Srčno mišično tkivo

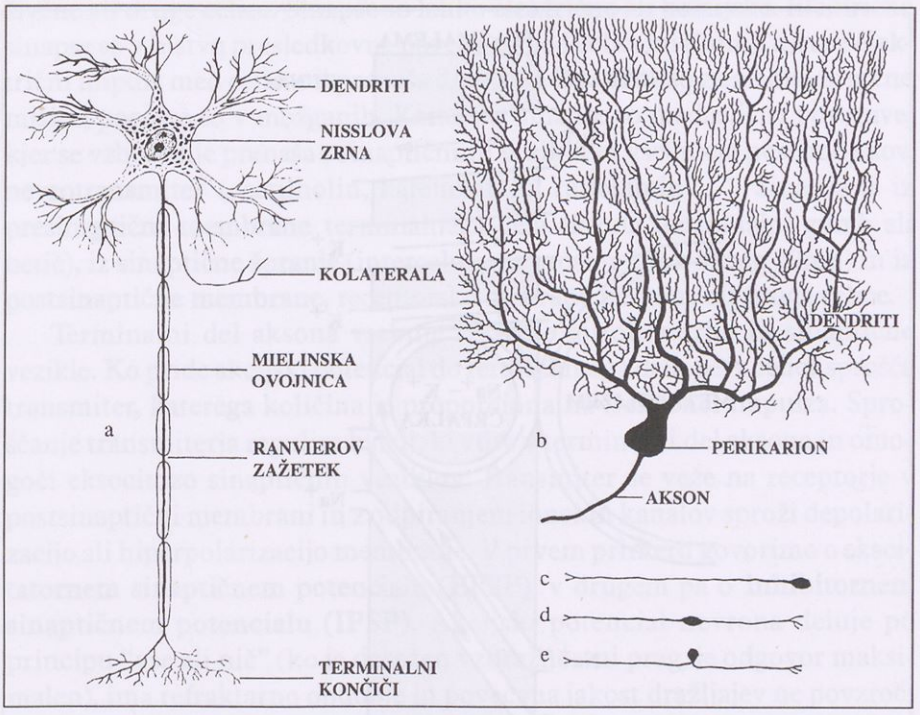
Srčna mišica je posebna oblika prečno progaste mišice. Mišične celice so razvejane, jedro je navadno eno samo in pogosto poliploidno. Celice so mehansko povezane s posebnimi stiki, **interkalarnimi diski,** ki so dezmosomom podobne strukture povezane z linijo Z. Funkcionalno so celice povezane s presledkovnimi stiki. V celicah so veliki mitohondriji z gostimi kristami, razporejeni ob jedru in miofibrilah. SER je slabše razvit kot v skeletni mišici in navadno ne ovija miofibril. Tubuli T in SER so tu v obliki **diad.** Srčni utrip se začne in je lokalno reguliran v Purkinjejevih celicah, ki so modificirane mišične celice, urejene v snope (Purkinjejeva vlakna). Živci, ki so del avtonomnega živčevja (vagus) ne sprožijo krčenja mišic, pač pa ga le modificirajo.

### 3.3.4 Poševno progasto mišično tkivo

Številni nevretenčarji (vrtinčarji, gliste, mehkužci in kolobarniki) imajo poseben tip mišic, ki je v osnovi grajen enako kot prečno progaste mišice vretenčarjev, le da je linija Z orientirana pod kotom 45 °na vzdolžno os mišičnega vlakna. Ob kontrakciji se aktinski in miozinski filamenti močno pogreznejo in kot, ki ga linija Z tvori z osjo mišičnega vlakna, se bliža kotu 90°. Tako lahko pride do zelo močnih kontrakcij. Nekateri preprosti nevretenčarji imajo posamezne mišične celice z izrastki, ki se povezujejo z živci (sl.3.8 a,b).

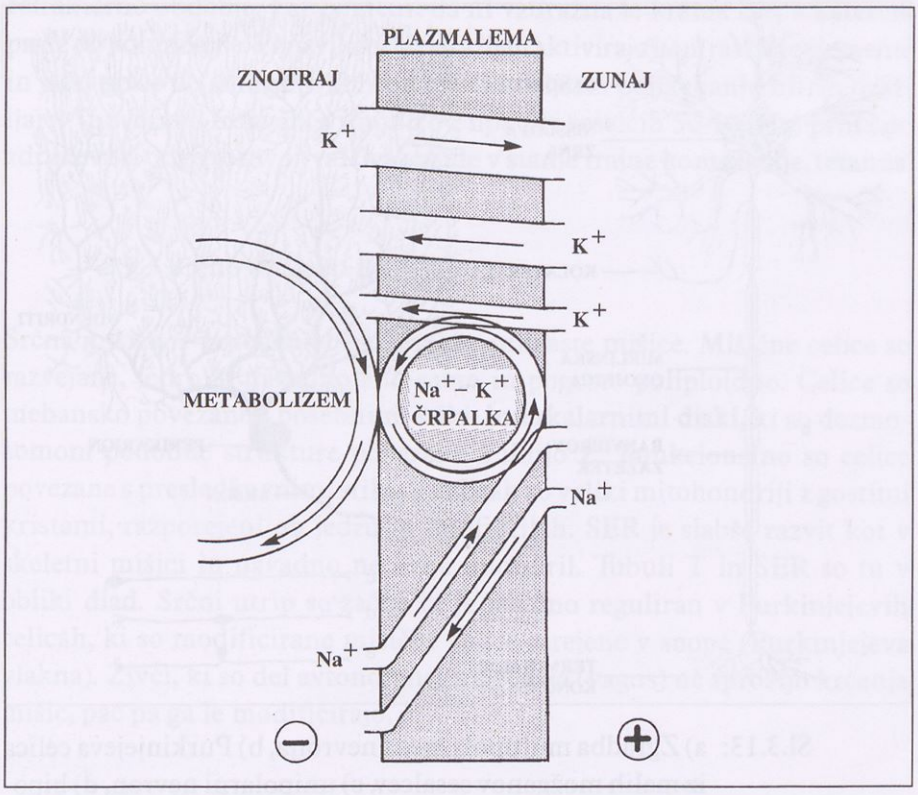
## 3.4 Živčno tkivo

Osnovni elementi živčnega tkiva so živčne celice ali **nevroni,** ki so strukturno in funkcionalno povezane z **glia celicami.** Oba tipa celic izvirata večinoma iz nevroektoderma. Diferenciacija mlade živčne celice **nevroblasta** se začne tako, da se na enem delu zarodna celica podaljša v izrastek, **nevrit** ali **akson,** ki vsebuje nevrofilamente in mikrotubule. Kasneje iz centralnega dela celice, **perikariona,** izraščajo številni manjši izrastki, **dendriti.** Nevroni, ki imajo le en izrastek, so **unipolarni ,** tisti z dvema izrastkoma so **bipolarni** ali sekundarno **psevdounipolarni,** nevroni z več razvejanimi dendriti so **multipolarni** (sl.3.13). Velikost nevronov je zelo raznolika. Aksoni so lahko do en meter dolgi, telesa pa so velika od nekaj do 100 in več mm. Jedro je veliko, z izrazitim jedrcem. V celicah je obsežen Golgijev aparat, GER (Nisslova zrna) in številni mitohondriji. Teh je veliko v aksonu in lahko potujejo po aksoplazmi skupaj z ostalimi molekulami (aksonalni transport, ki poteka v obe smeri). V citoplazmi so pogosto pigmenti lipofuscini in melanin. Diferencirani nevroni se ne delijo, celični izrastki pa se lahko obnovijo. Živčne celice prevajajo vzburjenje v smeri




Sl.3.13: a) Zgradba multipolarnega nevrona, b) Purkinjejeva celica iz malih možganov sesalcev, c) unipolarni nevron, d) bipolarni nevron, e) psevdounipolarni nevron

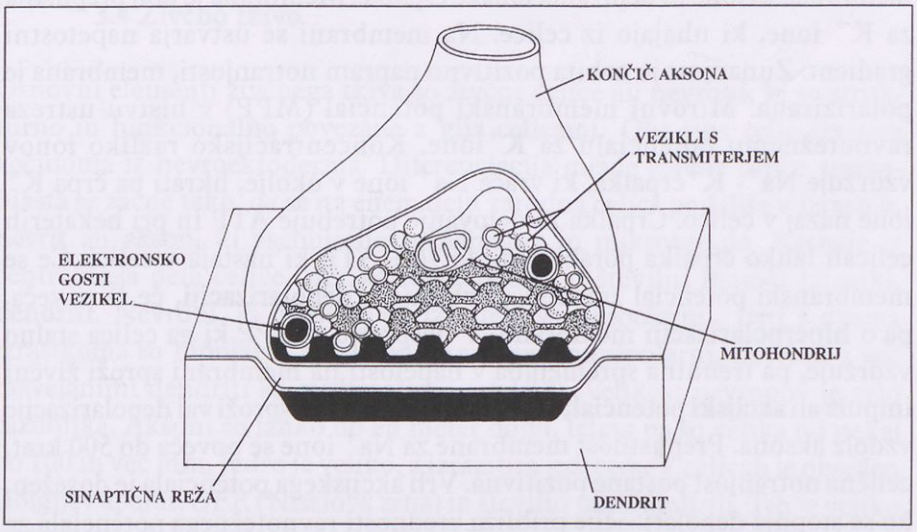
od dendritov proti aksonu. **Aferentni** nevroni prevajajo v smeri centralnega živčnega sistema (CŽS), **eferentni** nevroni pa stran od CŽS do efektorja. Živci, ki so iz številnih aksonov so lahko **aferentni (senzorični), eferentni (motorični)** ali **mešani.** Živčne celice povezujejo organe tako, da prevajajo impulze od enega do drugega. Proces poteka na membrani nevrona. **Mirovni membranski potencial** (sl.3.14) na membrani nevrona (-60 do –90 mV) je difuzijski potencial, ki je posledica visoke koncentracije $K^+$ ionov v celici in visoke koncentracije $Na^+$ ionov v okolju. Koncentracijske razlike ionov so posledica privlačnosti negativno nabitih molekul v celici, prepustnosti membrane za ione in delovanja ionske črpalke. Membrana je bolj prepustna za $K^+$ ione, ki uhajajo iz celice. Na membrani se ustvarja napetostni gradient. Zunanjost je nabita pozitivno napram notranjosti, membrana je polarizirana. Mirovni membranski potencial (MPP) v bistvu ustreza ravnotežnemu potencialu za $K^+$ione. Koncentracijsko razliko ionov vzdržuje $Na^+$- $K^+$črpalka, ki vrača $Na^+$ ione v okolje, hkrati pa črpa $K^+$ ione nazaj v celico. Črpalka za delovanje potrebuje ATP in pri nekaterih celicah lahko črpalka porabi tudi do 70% ATP, ki nastaja v celici. Če se membranski potencial zmanjša, govorimo o **depolarizaciji,** če se poveča, pa o **hiperpolarizaciji membrane.** V nasprotju z MPP, ki ga celica stalno vzdržuje, pa trenutna sprememba v napetosti na membrani sproži živčni impulz ali **akcijski potencial,** ki potuje po aksonu in sproži val depolarizacije vzdolž aksona. Prepustnost membrane za $Na^+$ ione se poveča do 500 krat, celična notranjost postane pozitivna. Vrh akcijskega potenciala je dosežen, ko se stopnja depolarizacije približa vrednosti ravnotežnega potenciala za $Na^+$ ione. Hkrati se spremeni tudi prepustnost za $K^+$ ione, ki vdrejo iz celice, kar spet povzroči spremembo napetosti (repolarizacija). Končno stanje, ki usteza MPP, vzpostavi ionska črpalka. Takoj nato lahko sledi nov akcijski potencial. Akcijski potencial se širi s konstantno, za določen tip




Sl.3.14: Mirovni membranski potencial: pasivni in aktivni transport kalijevih in natrijevih ionov skozi membrano. Pasivni transport poteka skozi ionske kanalčke v smeri koncentracijskega gradienta, $Na^+$- $K^+$ črpalka pa ustvarja tok, ki je nasproten koncentracijskemu gradientu.

celice značilno hitrostjo. Sprememba v okolju je **dražljaj** ali **stimulus**, ki povzroči **vzburjenje** živčne celice. Jakost dražljaja se odraža v številu akcijskih potencialov v določenem času in je **frekvenčno modulirana**.

Nevroni se povezujejo s **sinapsami**. Sinapse (sl.3.15) so različno široki prostori med terminalnimi deli ene živčne celice in sprejemnim delom



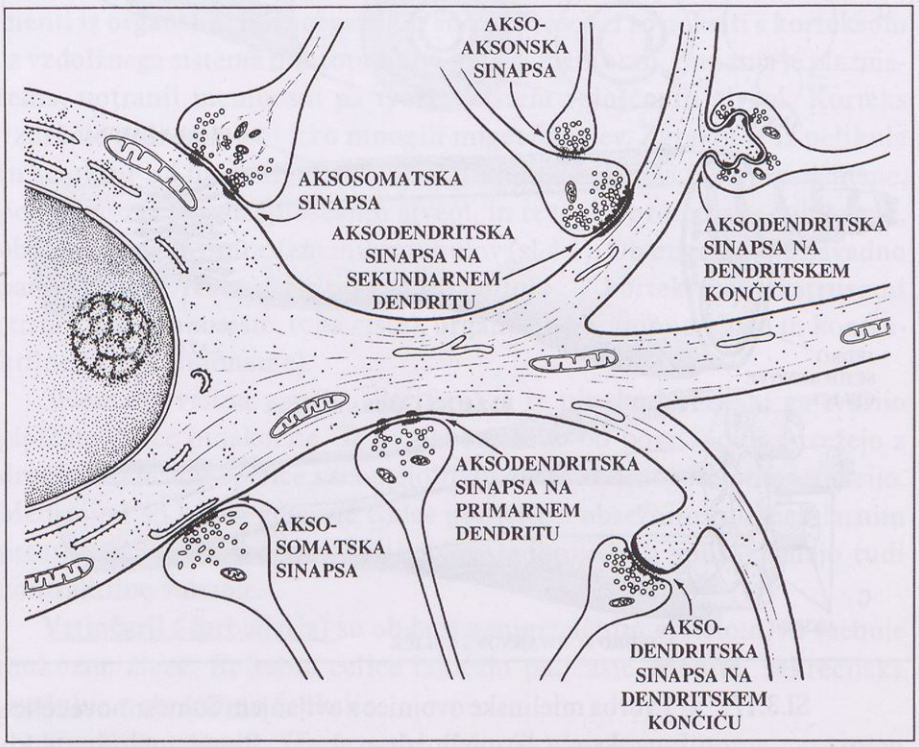

Sl.3.15: Shematski prikaz kemijske sinapse s presinaptičnimi membranskimi strukturami v končiču aksona. Gosti vezikli vsebujejo transmiterje. Postsinaptična membrana dendrita je iz homogenega elektronsko gostega materiala.

živčne ali druge celice. Sinapse so lahko **električne** ali **kemijske**. Električne sinapse so v bistvu presledkovne povezave med celicami (2nm), kjer se električni impulz med celicami prenaša direktno. Značilne so za gladke in srčne mišice, pogoste so v možganih. Kemijske sinapse so medcelične povezave, kjer se vzburjenje prenaša s sinaptičnimi vezikli, ki vsebujejo posebno snov, **nevrotransmiter** (acetilholin, kateholamin, indolamin ...). Sinapsa je iz **presinaptične membrane** terminalnega dela aksona (terminalni gumb ali betič), iz **sinaptične špranje** (intercelularni prostor širok okrog 20nm) in iz **postsinaptične membrane,** receptorske mebrane nevrona ali druge celice.

Terminalni del aksona vsebuje številne mitohondrije in sinaptične vezikle. Ko pride akcijski potencial do terminalnega dela, se iz celice sprošča transmiter, katerega količina je proporcionalna frekvenci impulza. Sproščanje transmiterja regulira kalcij, ki vdre v terminalni del aksona in omogoči eksocitozo sinaptičnih veziklov. Transmiter se veže na receptorje v postsinaptični membrani in z odpiranjem ionskih kanalov sproži depolarizacijo ali hiperpolarizacijo membrane. V prvem primeru govorimo o **ekscitatornem sinaptičnem potencialu (EPSP)**, v drugem pa o **inhibitornem sinaptičnem potencialu (IPSP)**. Akcijski potencial nevrona deluje po principu "vse ali nič" (ko je dosežen vzdražnostni prag, je odgovor maksimalen), ima refraktarno obdobje in povečana jakost dražljajev ne povzroči sumacije. V tem primeru govorimo o frekvenčni modulaciji dražljaja. Nasprotno pa IPSP in EPSP ne delujeta po principu "vse ali nič", tu prihaja do sumacije in govorimo o amplitudno moduliranem dražljaju.

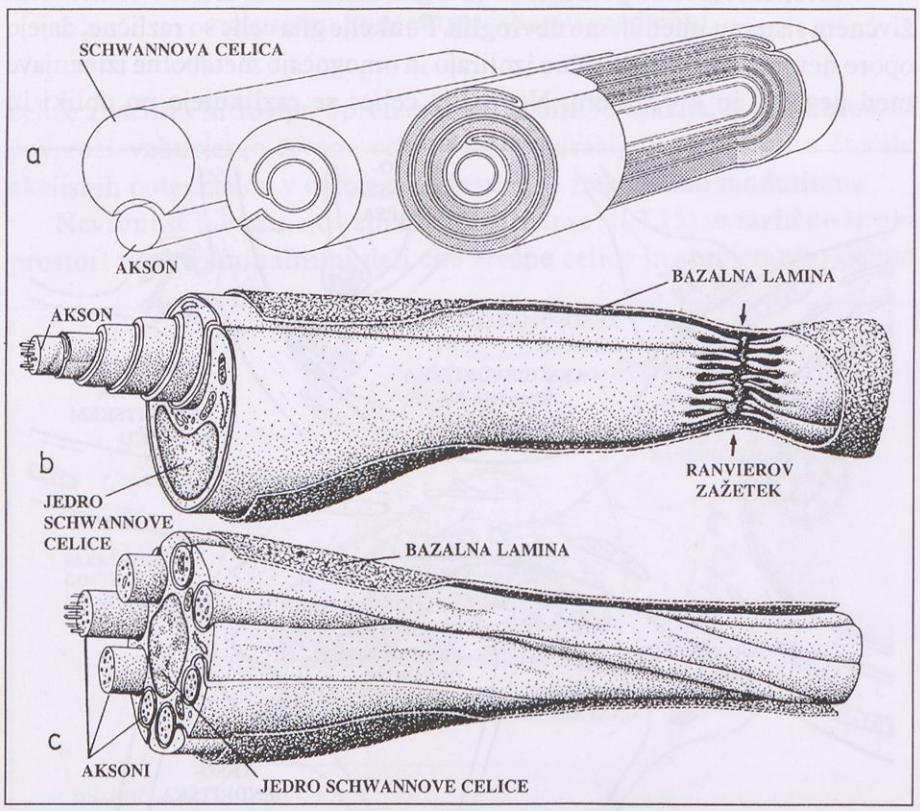
Sinapse med nevroni (sl.3.16) so lahko v obliki povezave dendrita z aksonom (aksodendritske), aksona z aksonom (aksoaksonske), aksona z somo (aksosomatske) in dendrita z dendritom (dendrodendritske).

V živčnem tkivu so pomembne tudi **glia celice**. Glia celice v centralnem živčnem sistemu imenujemo **nevroglia.** Funkcije glia celic so različne, dajejo oporo nevronom, jih električno izolirajo in omogočajo metabolne izmenjave med nevroni in krvožiljem. Nevroglia celice se razlikujejo po obliki in




Sl.3.16: Tipi in terminologija sinaps, ki se pojavljajo v različnih delih nevrona.

funkciji. **Astrocite** ali **makroglia** so najštevilnejše in povezujejo žile in telesa nevronov. Pogosto tvorijo zaščitne sloje na površini CŽS. Imajo pomembno vlogo pri regulaciji $K^+$ ionov, ki jih lahko vežejo iz medceličnih prostorov, v katerih se akumulirajo med vzburjenjem. Na ta način ustvarjajo optimalno ionsko okolje v živčnem tkivu. Razlikujemo dva tipa astrocit, protoplazmatske in fibrilarne. Protoplazmatske astrocite so zelo razvejane celice in večinoma prisotne v sivini CŽS. Fibrilarne astrocite so v glavnem v belini CŽS. **Mikroglia** celice nastajajo iz krvnih celic, so ameboidne in fagocitirajo tujke. **Ependim** obdaja votline, napolnjene z likvorjem (možganski ventrikli in centralni kanal hrbtenjače), in je iz omigetalčenih tesno povezanih celic. Likvor nastaja v posebnem delu možganske ovojnice (plexus choroideus), kjer so celice ependima povezane s krvožiljem. **Oligodendrocite** so celice, ki v CŽS tvorijo mileinsko ovojnico aksonov. Ena celica lahko z izrastki obda več aksonov in se zavije okrog njih. **Schwannove celice** so po funkciji podobne oligodendrocitam, le da tvorijo mielinsko ovojnico v perifernem živčnem sistemu (sl.3.17). Celica se večkrat ovije okrog aksona, citoplazma se iztisne in lipoproteinska membrana iz več koncentričnih slojev tvori mielinsko ovojnico, ki je dober izolator prevajanja vzburjenja. Sosednji Schwannovi celici sta ločeni z Ranvierovim zažetkom, kar omogoča skokovito prevajanje vzburjenja vzdolž živca. Razdalja med sosednjima zažetkoma je tako dolga, da sprememba napetosti na enem lahko sproži depolarizacijo na naslednjem zažetku. **Mielizirani živci** so obdani z mielinsko ovojnico in prevajajo bistveno hitreje (100m/s) kot **nemielizirani živci.** Prevodnost živca je odvisna tudi od premera živca. Vlakna A z večjim premerom (13 mm) vsebujejo več aksonov in prevajajo bistveno hitreje (15-100m/s) kot vlakna B s premerom 3-9 mm (3-14m/s) ali vlakna C s premerom pod 1mm (0.5-2m/s).




Sl.3.17: a) Tvorba mielinske ovojnice z ovijanjem Schwannove celice okrog aksona; b) mieliniziran akson z Ranvierovimi zažetki; Schwannova celica obdaja le en akson; c) v nemieliziranem živcu Schwannova celica obdaja več aksonov.

Četrto poglavje

# Zgradba in delovanje organskih sistemov živali

## 4.1 Integument

Telesna površina živali je pokrita z epitelom, ki skupaj z mezodermalnim slojem tvori **integument (kožo).** Zgradba in funkcija integumenta živali sta raznoliki in predvsem pri vretenčarjih odvisni od načina življenja ter okolja. Integument omogoča stik organizma z okoljem, sprejema dražljaje, ščiti organizem pred neugodnimi vplivi in izmenjuje snovi med notranjim in zunanjim okoljem (dihanje, prehranjevanje, izločanje). Pri manjših organizmih je lahko tudi gibalo (migetalčni epitel).

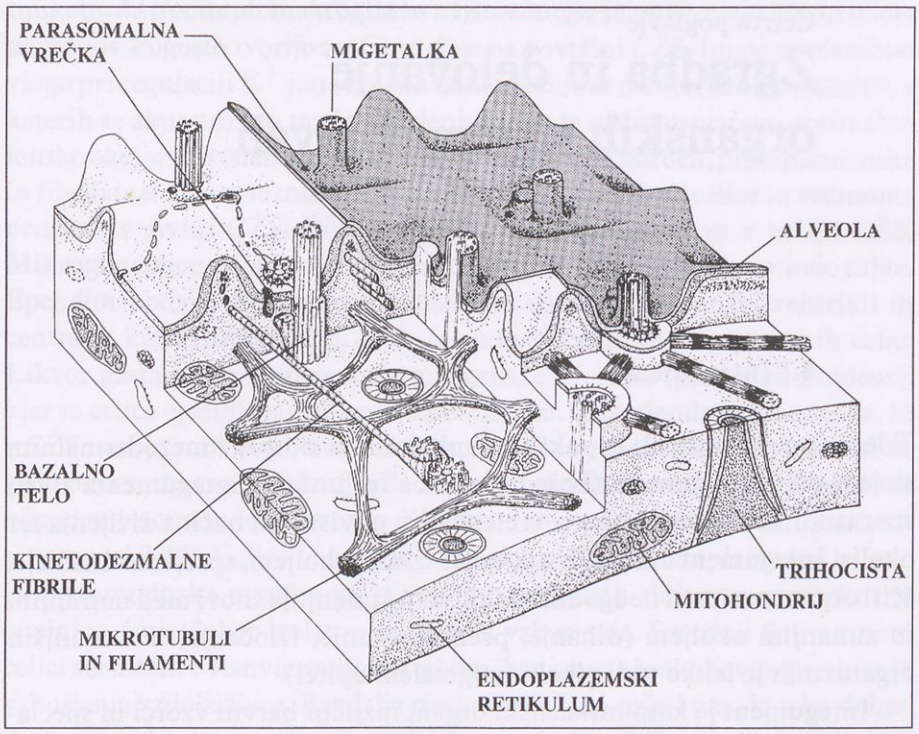
Integument je komunikacijski organ, različni barvni vzorci in specializirane tvorbe so pomembni za izražanje vedenjskih vzorcev in razpoznavanje vrst. Živalske skupine lahko prepoznamo po specifičnih strukturah integumenta.

Telesna površina praživali (Protozoa) je lahko preprosta plazmalema ali pa čvrstejša **pelikula.** Pelikula evglen je v obliki trakastih odebelitev, ki lahko potekajo spiralasto vzdolž telesa, med trakovi pa so brazde, ki omogočajo spreminjanje oblike telesa (metabolijo). Nekateri bičkarji (opaline) imajo nagubano plazmalemo, ojačano s fibrilami, ki dajejo čvrstost. Telo korenonožcev je obdano s plazmalemo, ki lahko izloča mukopolisaharide, ali pa s tanko pelikulo. Pogosto so na površini skeletni elementi iz organskih in anorganskih snovi. Trosovci so pokriti s **korteksom** iz vzdolžnega sistema mikrotubulov in treh membran. Zunanja je plazmalema, notranji membrani pa tvorita sistem sploščenih alveol. Korteks vzdržuje tudi stalno obliko mnogih migetalkarjev. Zgrajen je iz pelikule in struktur na bazi migetalk (infraciliature). Pelikula je iz plazmaleme, pod katero je sistem sploščenih alveol, in iz tanke proteinske epiplazme, obdane z gostim omrežjem mikrotubulov (sl.4.1). Ob migetalki je navadno parasomalna vrečka, kjer poteka pinocitoza. V korteksu so **ekstrusomi** (trihociste, mukociste, toksiciste), organeli z obrambno vlogo in kontraktilne fibrile (mioneme).

Telesna površina spužev (Porifera) je iz **pinakoderma,** ki ga tvorijo ploščate celice pinakocite. Te se zlahka ločijo od površine in povežejo z drugimi celicami. Celice vsebujejo filamente, ki omogočajo kontrakcijo. Med njimi so lahko posebne celice porocite z obsežnim intracelularnim prostorom, ki tvori poro. Pinakocite sladkovodnih spužev imajo tudi kontraktilne vakuole.

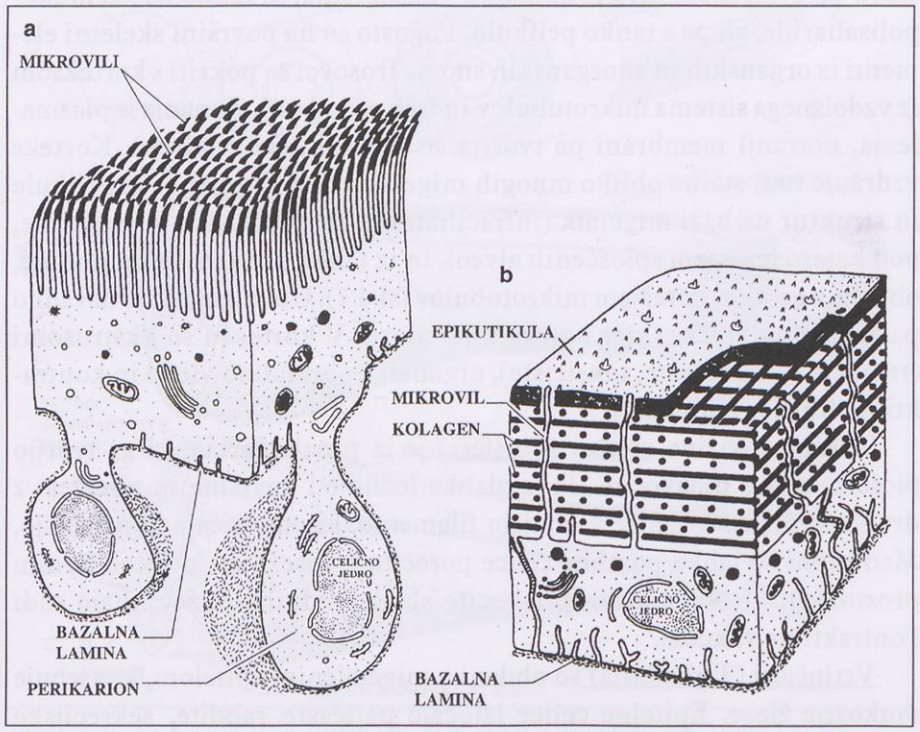
Vrtinčarji (Turbellaria) so obdani z migetalčnim epitelom, ki vsebuje mukozne žleze. Epitelne celice izločajo paličaste **rabdite,** sekrecijske produkte z obrambno funkcijo.

Sesači in trakulje (Trematoda, Cestoda) imajo večinoma vgreznjen epitel, zgornji del je enotna citoplazemska masa (sincicij) z organeli. Leži na bazalni lamini, celična jedra pa so globoko v mezenhimu. Pri trematodih



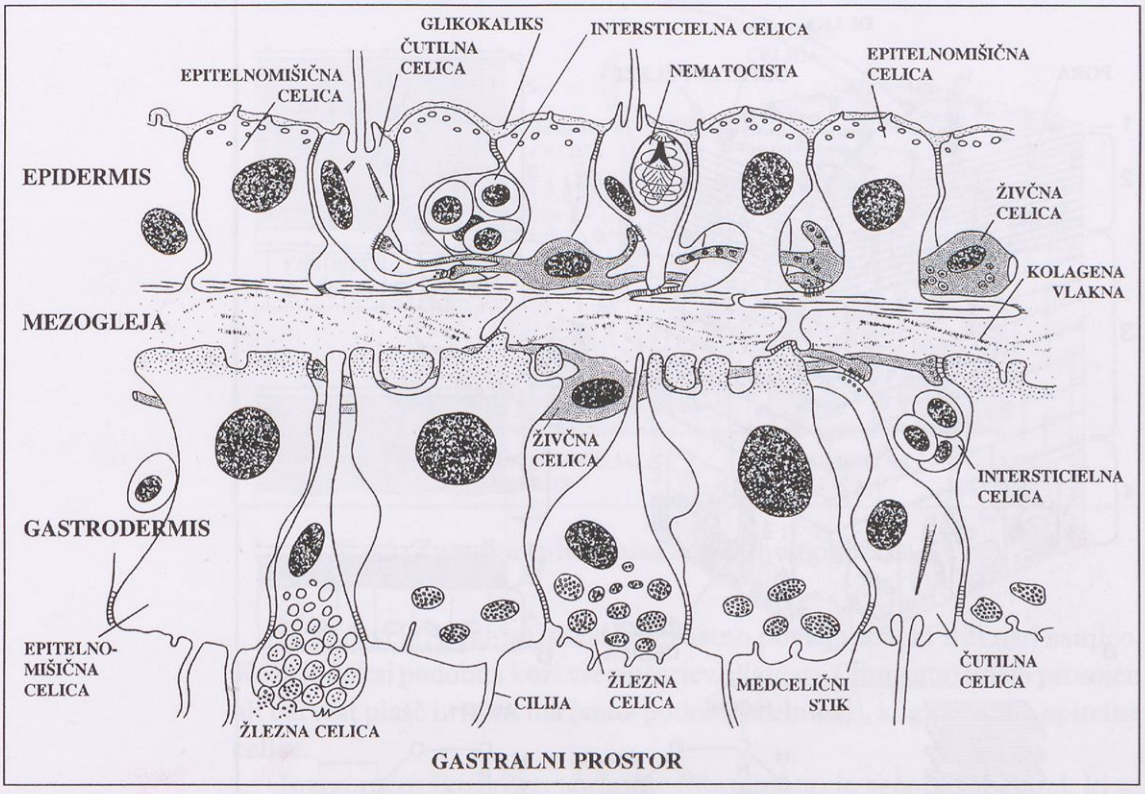

Sl.4.1: Shematski prikaz zgradbe korteksa paramecija (*Paramecium caudatum*) na podlagi rekonstrukcije elektronskomikroskopskega posnetka

so v citoplazemski masi pogosto beljakovinski trni. Pri trakuljah (sl.4.2a) je vrhnji del epidermisa izoblikovan v goste mikrovile, ki povečujejo površino in omogočajo **parenteralno prehranjevanje**.




Sl.4.2: Integument trakulj (a) in kolobarnikov (b-d). V obeh primerih so apikalni deli epitelnih celic izoblikovani v mikrovile, ki so pri trakuljah izrazito gosti. Epitel kolobarnikov izloča kutikulo iz kolagenih vlaken.

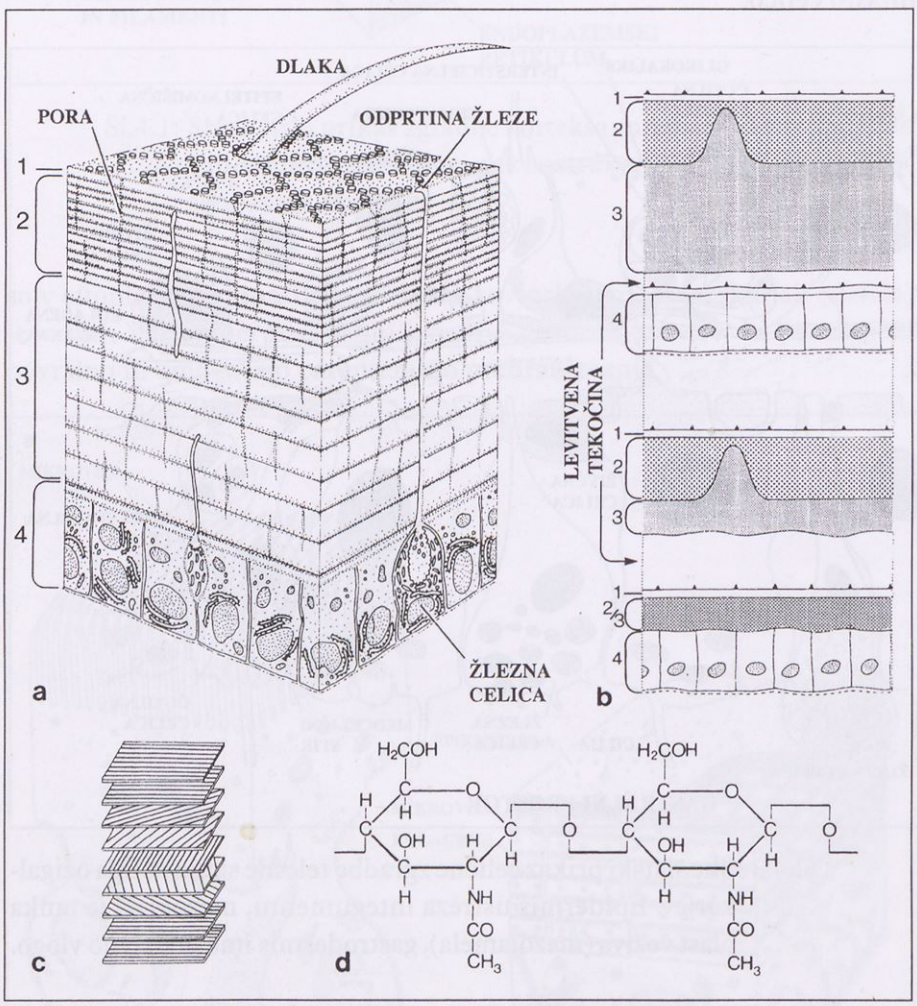
Ožigalkarji (Cnidaria) imajo vrečasto troslojno telo, z zelo difrenciranim epitelom (sl.4.3). Osnovne celice so **epitelnomišične celice,** ki v bazalnem delu vsebujejo miofibrile. Med njimi so posamezne receptorske celice, na bazi pa manjše živčne celice. Med epitelnimi celicami so **knidocite,** ki sintetizirajo knide (nematociste). Ožigalkarji se s knidami lahko pritrjajo in branijo, z njimi omrtvijo plen. Knida je dvoslojna kapsula. Notranja stena je distalno uvihana in tvori dolgo nit, ki ima lahko trnaste stilete. Knide so različne po obliki in funkciji (penetrante, volvente, glutinante). Na površini celice je knidocil iz migetalk, ki ob vzdraženju posreduje sprožitev knide. Knide lahko vsebujejo strupene snovi, ki so nizkomolekularni peptidi z mio- in nevro-toksičnimi učinki. Nekatere snovi so lahko nevarne tudi človeku (knide kubomeduz iz rodov *Chironex* in *Chiropsalmus*). Nekateri organizmi lahko knide privzamejo tudi iz hrane. **Kleptoknide** imajo rebrače, vrtinčarji in goli polži, ki se hranijo z ožigalkarji. Epitel rebrač (Ctenophora) je iz migetalčnih plošč, ki so urejene v pasovih in so pomembno gibalo. Rebrače imajo za lovljenje hrane posebne lepljive celice **koloblaste,** iz spiralasto zavite migetalke, ki ovija nitasto celico.




Sl.4.3: Shematski prikaz celične zgradbe telesne stene polipa ožigalkarjev. Epidermis ustreza integumentu, mezogleja je tanka plast veziva (mezolamela), gastrodermis ima prebavno vlogo.

Vsi nevretenčarji, z izjemo ščetinočeljustnic imajo enoslojni epitel, ki lahko izloča različne snovi za zaščito ali gibanje. Epitel večine višjih nevretenčarjev izloča trdne strukture, ki ščitijo organizem in na katere se pripenjajo mišice. Najbolj značilen izloček epitela nevretenčarjev je **kutikula,** ki lahko otrdi in tvori **zunanje ogrodje** (**eksoskelet**). Živali, ki imajo kutikulo, rastejo in se levijo. Apnenčasto ogrodje lahko izjemoma nastaja tudi v mezodermu in sekundarno prodre v epitel. Poseben primer

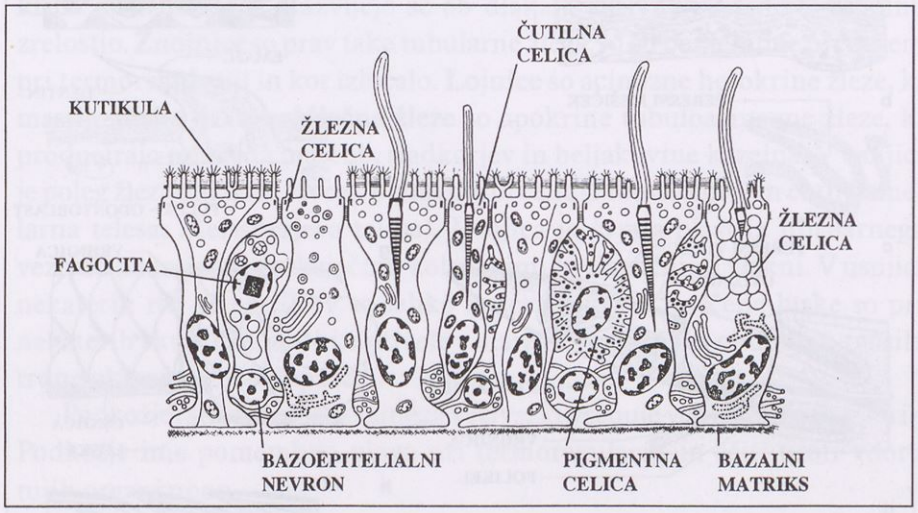
je intracelularno ogrodje kotačnikov (Rotatoria) in ježerilcev (Acanthocephala), ki nastaja v distalnem delu epidermalnega sincicija. Vanj vdre apikalna plazmalema in tako povečana površina omogoča učinkovito izmenjavo snovi. Epidermis glist (Nematoda) izloča debelo, večslojno kutikulo, ki se pogosto levi. Kutikulo iz kolagenih vlaken , ki se nalagajo med apikalnimi mikrovili, imajo tudi kolobarniki (Annelida) (sl.4.2b). Epitel kolobarnikov ima poleg epitelnih in bazalnih celic z regeneracijsko vlogo še številne žlezne celice, ki izločajo sluz. Veliko jih je predvsem v predelu žlezastega pasu (kliteluma). V epitelu so receptorji, ki zaznavajo svetlobo (dermatoptični čut). Poseben tip epitelnih celic izloča ščetine (hete), ki so pomembne za gibanje. Mehkužci (Mollusca) imajo večinoma migetalčni epitel, bogat z žlezami, ki izloča **lupino.** Epitel členonožcev (Arthropoda) s številnimi žlezami in čutilnimi celicami izloča večslojno hitinsko kutikulo (sl.4.4), ki je različno mineralizirana. Kutikula je večslojna in se z rastjo menja. Pred levitvijo se epitelne celice ločijo od stare kutikule (apoliza) in začnejo sintetizirati hitinske komponente nove kutikule po vzorcu, ki ga oblikujejo apikalni deli epitelnih celic. Na številnih




Sl.4.4: Kutikula členonožcev: a) Shema integumenta: 1. epikutikula, 2. eksokutikula, 3. endokutikula, 4. epidermis. Ekso- in endokutikula sta iz številnih lamel (c); b) shematski prikaz poteka levitve. Encimi v levcitveni tekočini najprej razgradijo dele endokutikule, nato se začne sintetizirati nova epikutikula; c) potek hitinskih slojev v lameli endokutikule; d) kemijska formula disaharida hitobioze, ki je osnova hitina

mestih je kutikula preluknjana s porami in kanali, skozi katere se izločajo različne snovi. Po levitvi se skozi kanale prenašajo snovi za mineralizacijo, utrjevanje in voskanje kutikule. V področju čutilnih senzil in dlak je kutikula posebej diferencirana. Dlako tvori posebna, trihogena celica, obdana s tormogeno celico.

Maločlenarji (Oligomeria) so zelo raznolika skupina. Telesna površina je lahko zaščitena s kutikulo kot pri sipunkulidih (Sipunculida) ali izloča cevasto ogrodje kot pri pogonoforih in foronidih (Pogonophora, Phoronida). Ramenonožci (Brachipoda) so živi fosili z ogrodjem iz dorzalne in ventralne apnenčaste lupine, iz katere sega podolgovat pecelj. Planktonske ščetinočeljustnice (Chaetognatha) so edine med nevretenčarji, ki imajo večplastno povrhnjico in to le na sprednejm delu telesa. Povrhnjica je pokrita s tanko kutikulo. Mahovnjaki (Bryozoa) so kormijski organizmi, osebki (zoidi) živijo v škatlasti hišici (cistid) iz hitinske kutikule, impregnirane z apnencem. Iglokožci (Echinodermata) imajo tanek migetalčni epitel (sl.4.5), ki pokriva obsežen mezodermalni skelet. Epitel je pokrit s tanko kutikulo iz glikoproteinov. Večstopenjski epitel črevoškrgarjev (Hemichordata) je pokrit s tanko kutikulo in vsebuje številne mukozne celice.




Sl.4.5: Zgradba epidermisa odraslih iglokožcev

Brezglavci (Acrania) imajo enoplastno povrhnjico, ki leži nad usnjico. Koža je dokaj podobna koži vretenčarjev. Plaščarji (Tunicata) imajo prosojen ali barvast plašč iz tunicina (snov podobna celulozi), ki ga izločajo epitelne celice.

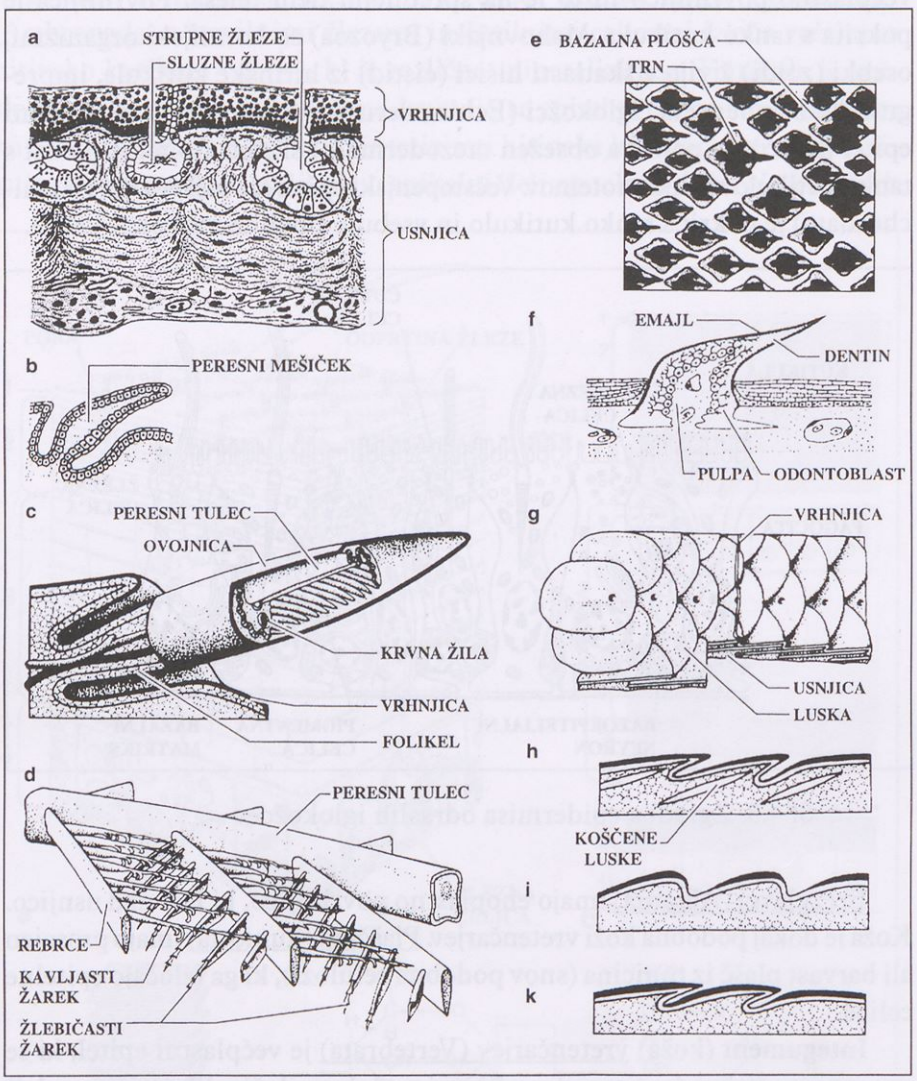
Integument (koža) vretenčarjev (Vertebrata) je večplastni epitel, ki se povezuje z usnjico (corium, dermis), pri toplokrvnih živalih (ptiči, sesalci) pa še s podkožjem (subcutis), ki ima pomembno vlogo pri termoregulaciji.

Epitel rib je večplasten in vsebuje veliko žleznih celic in kemoreceptorjev (okušalni brstiči). Žlezne celice lahko izločajo strupe ali pa posebne svarilne snovi. Pri globokomorskih ribah lahko tvorijo svetilne organe.

Epitel dvoživk je že delno poroženel, večcelične žleze pa so v usnjici (sl.4.6a). Strupne žleze izločajo toksine, ki varujejo pred škodljivimi mikroorganizmi, sluzne žleze pa proizvajajo sluz, ki ščiti kožo pred izsušitvijo.

Izrazito poroženel zgornji del kože (stratum corneum) imajo plazilci in ostali kopenski vretenčarji. Poroženeli sloj je iz sploščenih celic brez jedra, ki vsebujejo keratinske filamente. Ta sloj se lušči v obliki lusk ali pa v celoti (kačji levi). Keratin se sintetizira v keratinocitah, celicah srednjega

sloja kože (stratum spinosum) in se odlaga v obliki keratohilinih granul (stratum granulosum). Poleg keratinocit so v epitelu še pigmentne celice (pri sesalcih melanocite) in čutilne Merklove celice, ki so oživčene. V epitelu sesalcev so posebne Langerhansove celice, ki so pomembne pri imunoloških procesih v koži. Epitel se stalno obnavlja, ker se zarodne celice v bazalnem delu epitela (stratum basale ali germinativum) stalno delijo. Ves epitel se lahko obnovi v nekaj tednih. Rast in poroženevanje epitela regulirajo številni dejavniki: epidermalni rastni faktor (EGF), haloni (zavirajo proliferacijo), vitamin A (pomanjkanje povzroča pretirano poroženevanje). Epitel višjih vretenčarjev izloča številne tvorbe, ki imajo zaščitno in komunikacijsko vlogo (sl.4.6b-k). **Ribje luske** so lahko epitelne (cikloidne,




Sl.4.6: Strukture integumenta vretenčarjev: a) koža dvoživk s strupnimi in sluznimi žlezami; b) zasnova peresa iz dvoslojnega epitela; c) pero tik preden predre zunanji sloj epidermisa (peresna ovojnica je obrobljena s temno, debelo črto); d) shematski prikaz zgradbe kosmače krovnega peresa; e) plakoidne luske na koži morskega psa; f) zgradba plakoidne luske, ki je podobna zgradbi zoba; g) shematski prikaz zgradbe kože ribe kostnice; v sredini so pore bočne linije; h) prerez kože kuščarja (pod roževinastimi luskami so koščene luske); i) prerez kože kuščarja, ki ima le roževinaste luske; k) prerez kačje kože s strehasto naloženimi roževinastimi luskami

ktenoidne luske kostnic) ali mezodermalne tvorbe (plakoidne luske hrustančnic). **Roževinaste luske** in oklepi plazilcev so ojačitve poroženelega sloja. Pri kačah in kuščarjih se strehasto prekrivajo in omogočajo večjo gibljivost. Želve in krokodili pa imajo **oklepe**, ki so lahko podloženi s koščenimi ploščami. Pri ptičih in sesalcih so se luske ohranile le še na nekaterih delih telesa (ptičje noge, rep glodalcev) ali pa so nastale sekundarno kot pri pasavcih. Poroženele tvorbe so tudi **kremplji, nohti in rogovi.** Ptičje **perje** se je razvilo iz plazilčjih lusk. Izvira iz epidermisa, ki se je naknadno vgreznil v usnjico. Razlikujemo krovno, puhasto in letalno perje. Krovno perje je iz kosmače in tulca (rachis). Perjanica je iz več 1000 ramusov, ki se razvejujejo v radiuse, povezane s kaveljci. Puhasto perje je zgrajeno preprosteje in leži pri odraslih ptičih pod krovnim perjem. Pri večini ptičev se perje enkrat letno obnovi. **Dlake** in **lasje** sesalcev izvirajo iz epidermisa, a so vgreznjeni v usnjico in so iz številnih poroženelih celic.

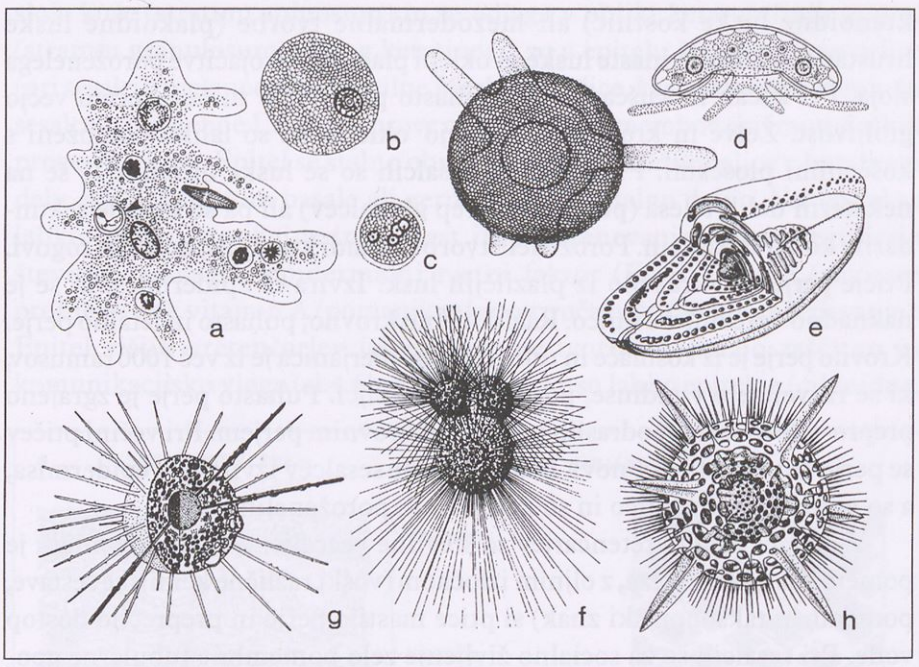
V usnjici višjih vretenčarjev so številne večcelične žleze. Pri ptičih je pomembna **trtična žleza,** z oljnim izločkom (voski različne kemijske sestave, pomemben taksonomski znak) si ptice mastijo perje in preprečijo dostop vode. Pri sesalcih so za socialno življenje zelo pomembne tubularne **apokrine dišavne žleze.** Razvijejo se ob dlakah, aktivne postanejo s spolno zrelostjo. **Znojnice** so prav tako tubularne žleze, ki so pomembne predvsem pri termoregulaciji in kot izločalo. **Lojnice** so acinozne holokrine žleze, ki mastijo dlake in lase. **Mlečne žleze** so apokrine tubuloacinozne žleze, ki producirajo mleko iz maščob, sladkorjev in beljakovine kazeina. V usnjici je poleg žlez veliko žil, živcev, pigmentnih celic (kromatofore) in čutil (lamelarna telesa, Meissnerjeva telesa). Usnjica je čvrsta plast iz fibrilarnega veziva z neurejeno potekajočimi kolagenimi in elastičnimi vlakni. V usnjici nekaterih rib in plazilcev so lahko koščene luske. Koščene luske so pri nekaterih skupinah rib, ki so živele v starejših geoloških obdobjih, tvorile trdne oklepe (ribe oklepnice).

Podkožje (subcutis) je iz rahlega veziva, ki vsebuje veliko maščobe (kiti). Podkožje ima pomembno vlogo pri termoregulaciji in ščiti proti vdoru tujih organizmov.

### 4.2 Ogrodje in gibala

Ogrodje in gibala večinoma delujejo vzajemno. Ogrodje podpira in ščiti organe, hkrati pa je pritrdišče za mišice, ki omogočajo gibanje. Ogrodje živali je dveh tipov: **hidrostatsko ogrodje,** ki je značilno za živali z mehkim telesom in telesnimi prostori, napolnjenimi s tekočino, in **trdno ogrodje,** ki je lahko **zunanje** (**eksoskelet**) ali **notranje** (**endoskelet**). Zunanje ogrodje je lahko **oklep**, ki je zrasel s telesno površino, **lupina**, ki se tesno prilega telesu, **hišica,** ki se prilega le na določenih mestih, lahko pa je iz različno urejenih **ploščic**. Notranje ogrodje je lahko v obliki kapsule ali ploščic. Pri strunarjih je razvit osni skelet, ki je lahko hrbtna struna (chorda dorsalis) ali hrbtenica (medulla spinalis) z rebri. Pri vretenčarjih je razvito tudi ogrodje glave in okončin.

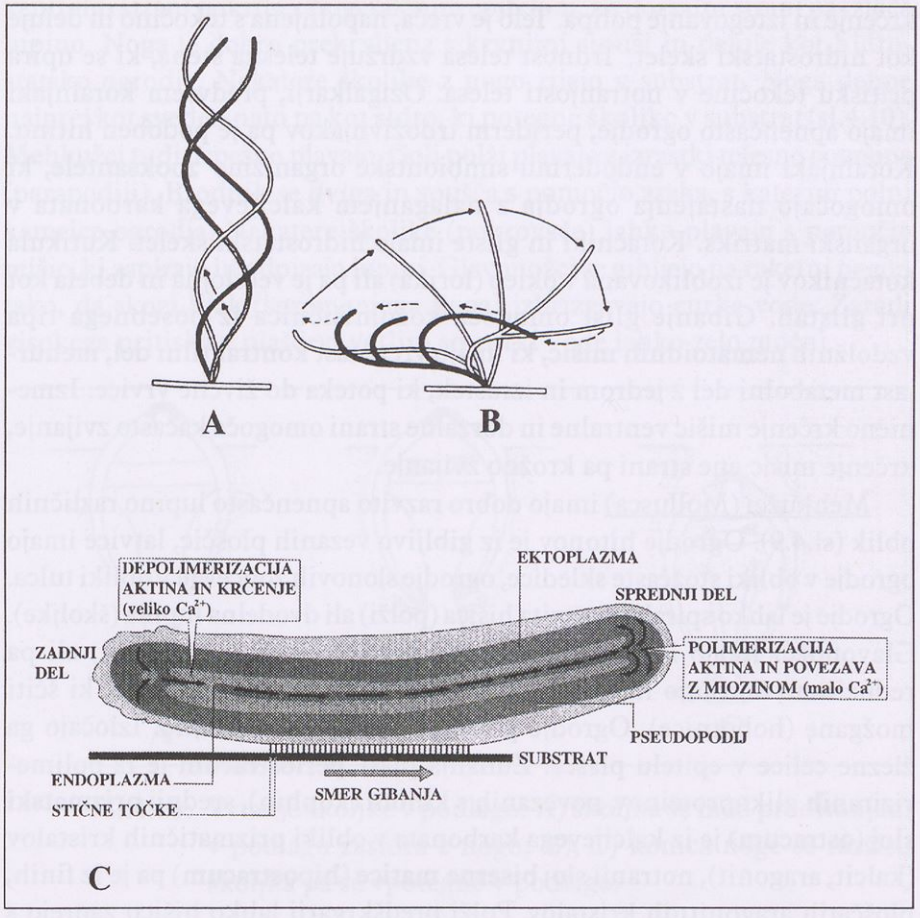
Praživali (Protozoa) imajo zelo raznoliko **zunanje ogrodje,** v obliki hišic, lupinic ali ploščic (sl.4.7). Ogrodje je iz organskih snovi, apnenca ali kremena, lahko je tudi iz stroncijevega sulfata. Bičkarji so pestra skupina z različnim ogrodjem. Dinoflagelati imajo oklep iz celuloznih ploščic, hoanoflagelati izločajo želatinsko ovojnico s kremenčastimi rebrci,




Sl.4.7: Oblike korenonožcev (Rhizopoda): a) *Amoeba proteus*, ameba požira kremenasto algo. Puščica kaže kotačnika (večceličar) v prebavni vakuoli. b), c) *Entamoeba hystolitica* b) tkivna oblika, c) štirijedrna cista, d) *Arcella* (Testacea), pogled od zgoraj (levo) in prerez (desno), e) *Fasciolites* (Foraminifera), f) *Globigerina* (Foraminifera), g) *Actinophrys* (Heliozoa), h) *Hexacontium* (Radiolaria, odprt skelet).

evglenofiti so pokriti s trdno pelikulo. Tekamebe izločajo lupinico iz organskega materiala, ki je pogosto pokrita z anorganskimi delci. Luknjičarke imajo različno oblikovane preluknjane lupinice iz organske snovi (tektin), zlepljenih delcev ali apnenca, ki so lahko enodelne (monotalamne) ali predeljene v kamrice (politalamne). Mreževci imajo kremenasto notranje ogrodje iz centralne kapsule in spikul iz stroncijevega sulfata.

Praživali se gibljejo na različne načine. Gibalni organeli praživali so **bički, migetalke** in **psevdopodiji**. Paraziti lahko polzijo v telesnih tekočinah gostitelja tako, da valuje telesna površina. Bički in migetalke (undulipodiji) so enako zgrajeni (9x2+2 mikrotubulov), razlikujejo se v dolžini, številu in delovanju. Biček je navadno dolg, en sam ali v paru. Nekatere skupine bičkarjev (opaline) imajo pomnožene bičke. Gibanje bička je lahko veslajoče, helikoidalno ali sinusno (sl.4.8a). Mehanizem gibanja bička temelji na drsenju dvojčkov mikrotubulov, ki so med seboj prečno povezani z beljakovino dineinom (dinein deluje kot ATP-aza), bazalno pa z neksinom in bazalnim telesom v citoplazmi. Migetalke so krajše in delujejo koordinirano (metakrono ritmično gibanje). Posamezna migetalka ima značilen ciklus udarjanja. Naprej zamahne z močnim, hitrim zamahom in se počasi vrne v začetni položaj (sl.4.8b). Migetalke se lahko združujejo v **membranele,** ki so ob ustnem polju (peristomu) in dovajajo vodo skozi usta v telo. **Ciri** so šopi migetalk, združeni v ščetinaste strukture za hojo. **Ameboidno gibanje** (sl.4.8c) je značilno predvsem za korenonožce, ki imajo zelo raznolike psevdopodije. Amebe se gibljejo s krpastimi **lobopodiji,** ki jih iztegujejo v sprednjem delu, kjer se tekoča endoplazma zliva s trdnim slojem ektoplazme. Pri gibanju sodelujejo tudi aktinski in miozinski filamenti.




Sl.4.8: Gibanje praživali: a) krožno gibanje bička; b) metakrono ritmično delovanje migetalk; c) ameboidno gibanje amebe; psevdopodij se iztegne naprej zaradi polimerizacije aktina in povezave z miozinom v sprednjem delu telesa. Do krčenja v zadnjem delu telesa pride zaradi depolimerizacije aktina.

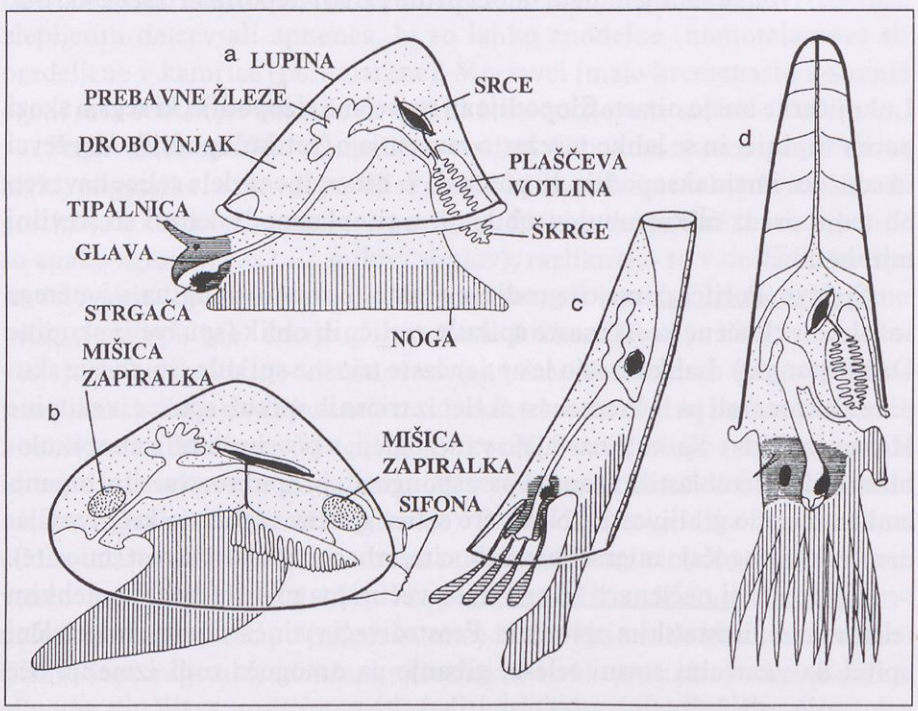
Luknjičarke imajo nitaste **filopodije** ali razvejane **rizopodije,** ki segajo skozi pore v lupinici in se lahko mrežasto razvejujejo **(retikulopodiji).** Mreževci in sončeca imajo **aksopodije,** ki potekajo iz centralnega dela celice navzven ob trdni osi iz mikrotubulov, obdanih s citoplazmo, v kateri so številni mitohondriji.

Spužve (Porifera) imajo ogrodje iz organske snovi, spongina, v katerega so lahko vključene kremenaste **spikule** različnih oblik (spužve iz skupine Demospongia). Lahko imajo le apnenčaste triosne spikule (spužve iz skupine Calcarea) ali pa le kremenast skelet iz triosnih spikul (spužve iz skupine Hexactinellida). Spikule nastajajo v mezogleji, v posebnih celicah spikuloblastih ali skleroblastih, spongin pa v spongocitah. Spužve so sesilni organizmi z omejeno gibljivostjo. Nekatere celice spužev vsebujejo krčljive filamente, ki omogočajo migracije (amebocite, arheocite) in krčljivost (miocite).

Preprostejši nečlenarji (Ameria) so večinoma manjše živali z mehkim telesom in hidrostatskim ogrodjem. Prostoživeči vrtinčarji imajo migetalčni epitel na ventralni strani telesa, gibanje pa omogoča tudi izmenjujoče valovanje mišičnih slojev (peristaltika), ki potekajo v različnih smereh (cirkularno, longitudinalno, diagonalno). Na telesni površini imajo lahko različne žlezno-mišične pritrjevalne strukture. Ožigalkarji imajo vrečasto telo. Vzdolžni miofilamenti v ektodermu in krožni v endodermu omogočajo

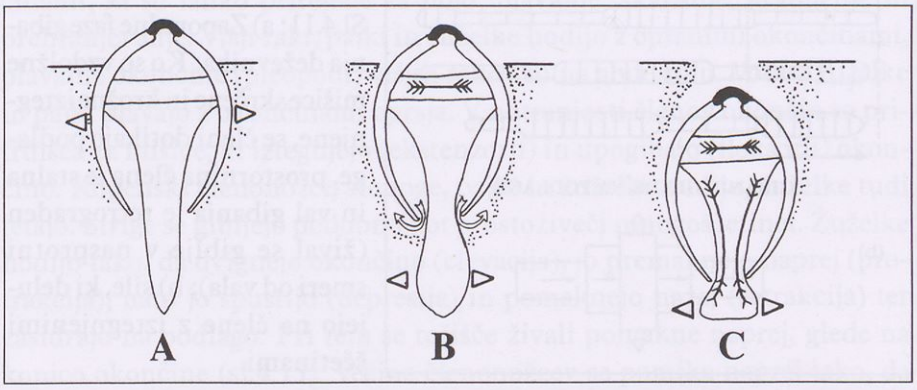
krčenje in iztegovanje polipa. Telo je vreča, napolnjena s tekočino in deluje kot hidrostatski skelet. Trdnost telesa vzdržuje telesna stena, ki se upira pritisku tekočine v notranjosti telesa. Ožigalkarji, predvsem koralnjaki imajo apnenčasto ogrodje, periderm trdoživnjakov pa je podoben hitinu. Koralnjaki imajo v endodermu simbiontske organizme **zooksantele**, ki omogočajo nastajenja ogrodja z nalaganjem kalcijevega karbonata v organski matriks. Kotačniki in gliste imajo hidrostatski skelet. Kutikula kotačnikov je izoblikovana v oklep (lorika) ali pa je večslojna in debela kot pri glistah. Gibanje glist omogoča kožomišičnica iz posebnega tipa vzdolžnih **nematoidnih mišic,** ki imajo vretenast kontraktilni del, mehurjast metabolni del z jedrom in izrastek, ki poteka do živčne vrvice. Izmenično krčenje mišic ventralne in dorzalne strani omogoča kačasto zvijanje, krčenje mišic ene strani pa krožno zvijanje.

Mehkužci (Mollusca) imajo dobro razvito apnenčasto lupino različnih oblik (sl.4.9). Ogrodje hitonov je iz gibljivo vezanih ploščic, latvice imajo ogrodje v obliki stožčaste skledice, ogrodje slonovih zobcev je v obliki tulca. Ogrodje je lahko spiralasto zavita hišica (polži) ali dvodelna lupina (školjke). Glavonožci imajo lahko večkamrično zunanjo lupino (brodnik) ali pa reducirano notranjo lupino (sipina kost) in hrustančno kapsulo, ki ščiti možgane (hobotnice). Ogrodje polžev in školjk je troslojno. Izločajo ga žlezne celice v epitelu plašča. Zunanja plast **periostracum** je iz polimeriziranih glikoproteinov, povezanih s kinoni (konhin), srednji **prizmatski sloj** (**ostracum**) je iz kalcijevega karbonata v obliki prizmatičnih kristalov (kalcit, aragonit), notranji sloj **biserne matice** (**hipostracum**) pa je iz finih, ploščatih aragonitnih kristalov. Polži predškrgarji lahko hišico zaprejo s poroženelim ali debelejšim poklopcem (opekulumom). Pri školjkah, ki imajo dvodelno lupino je periostracum še enoten in tvori **ligament,** sklepno vez, ki povezuje lupini. Mišice zaklepnice so iz hitro krčljivih vlaken in toničnih vlaken. Gibanje omogoča mišičasta noga, ki je pri polžih na



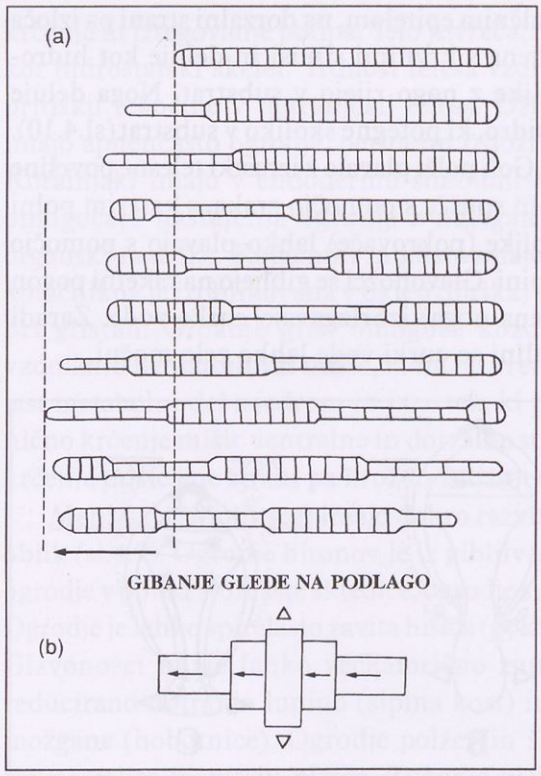

Sl.4.9: Telesna zgradba mehkužcev: a) izvorna oblika je zelo podobna polžem (Gastropoda); b) školjke (Bivalvia); c) slonovi zobci (Scaphopoda); d) glavonožci (Cephalopoda).

ventralni strani pokrita z migetalčnim epitelom, na dorzalni strani pa izloča lupino. Noga je dobro prekrvljena s krvnimi sinusi in deluje kot hidrostatsko ogrodje. Nekatere školjke z nogo rijejo v substrat. Noga deluje najprej kot sveder, nato pa kot sidro, ki potegne školjko v substrat (sl.4.10). Mehkužci tudi uspešno plavajo. Goli polži plavajo z izrastki telesne površine (parapodiji). Brodnik se dviga in spušča s pomočjo zraka, s katerim polni kamrice ogrodja. Nekatere školjke (pokrovače) lahko plavajo s pomočjo mišic, ki zapirajo in odpirajo lupini. Glavonožci se gibljejo na raketni pogon tako, da skozi lijak (spremenjena noga) izbrizgavajo curke vode. Zaradi visokega pritiska v plaščevi votlini so curki vode lahko zelo močni.

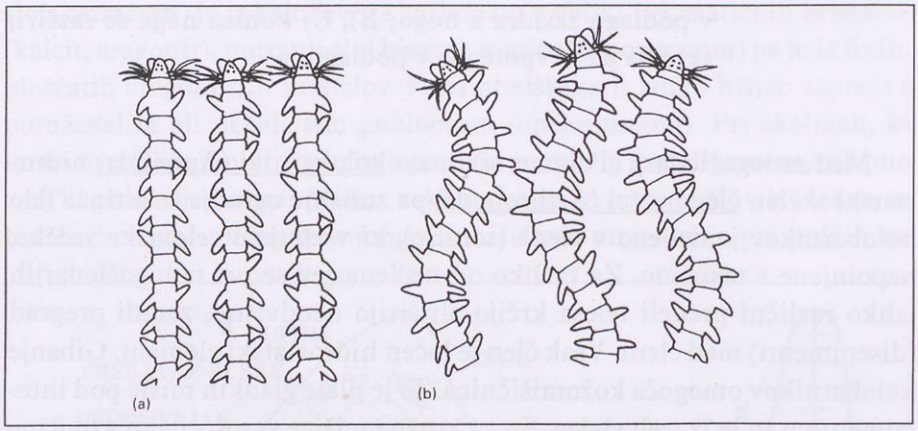



Sl.4.10: Vrtanje školjke v podlago: A) školjka se med prodiranjem v podlago zasidra z nogo; B), C) konica noge se razširi, školjka pa se vpotegne v podlago.

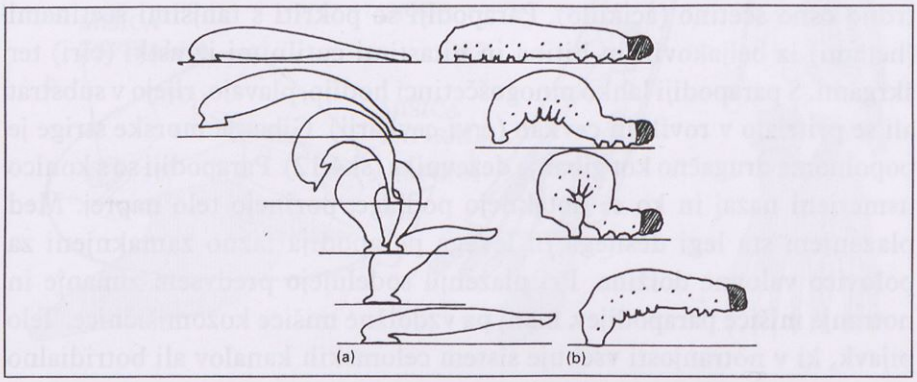
Med mnogočlenarji (Polymeria) imajo kolobarniki (Annelida) hidrostatski skelet, členonožci (Arthropoda) pa zunanje ogrodje iz hitina. Telo kolobarnikov je deljeno v člene (somite), ki vsebujejo celomske vrečke, napolnjene s tekočino. Za razliko od nečlenarjev se pri mnogočlenarjih lahko različni predeli telesa krčijo ali širijo neodvisno, zaradi pregrad (disepimenti) med členi. Vsak člen je ločen hidrostatski element. Gibanje kolobarnikov omogoča **kožomišičnica.** To je plast gladkih mišic pod integumentom in je iz treh slojev. Ko so krožne mišice sproščene in vzdolžne skrčene, so členi v stiku s podlago. Drsenje po podlagi preprečujejo toge ščetine, ki se ob stiku s podlago iztegnejo (sl.4.11). Diagonalne mišice omogočajo zvijanje telesa. Mnogoščetinci se gibljejo s **parapodiji,** ki so parne okončine, iz dorzalne (notopodium) in ventralne krpe (nevropodium) s trdno osno ščetino (acikulo). Parapodiji so pokriti s tanjšimi ščetinami (hetami) iz beljakovin in hitina in nitastimi čutilnimi izrastki (ciri) ter škrgami. S parapodiji lahko mnogoščetinci hodijo, plavajo, rijejo v substrat ali se pritrjajo v rovih in cevkah (črvi cevkarji). Gibanje morske strige je popolnoma drugačno kot gibanje deževnika (sl.4.12). Parapodiji so s konico usmerjeni nazaj in ko se dotaknejo podlage, porinejo telo naprej. Med plazenjem sta legi desnega in levega parapodija fazno zamaknjeni za polovico valovne dolžine. Pri plazenju sodelujejo predvsem zunanje in notranje mišice parapodijev, manj pa vzdolžne mišice kožomišičnice. Telo pijavk, ki v notranjosti vsebuje sistem celomskih kanalov ali botridialno tkivo, v celoti deluje kot hidrostatsko ogrodje. S priseski se izmenično pritrjujejo na podlago s sprednjim in zadnjim delom telesa in se gibljejo s pednjanjem. Podobno se gibljejo nekatere ličinke žuželk (sl.4.13).




Sl.4.11: a) Zaporedne faze gibanja deževnika: Ko so vzdolžne mišice skrčene in krožne iztegnjene, se členi dotikajo podlage, prostornina člena je stalna in val gibanja je retrograden (žival se giblje v nasprotni smeri od vala); b) sile, ki delujejo na člene z iztegnjenimi ščetinami.

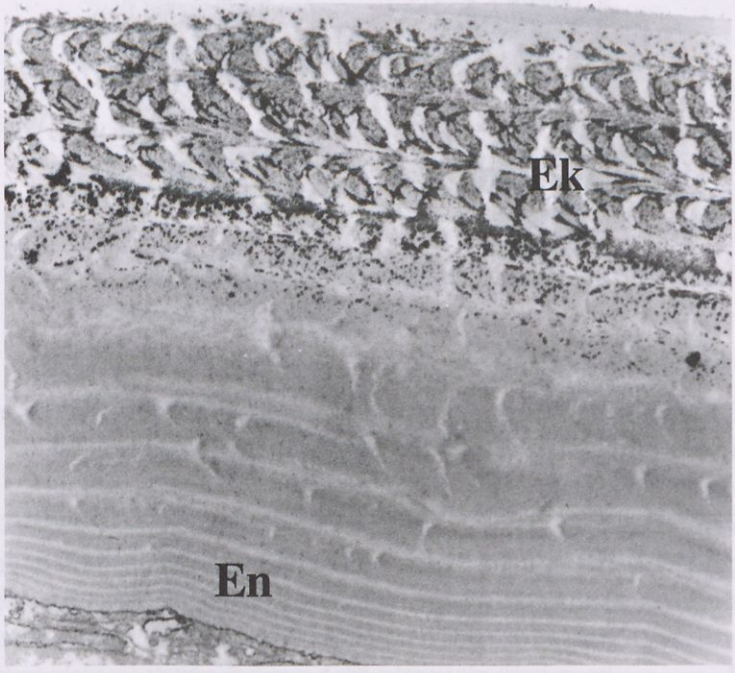



Sl.4.12: Shematski prikaz gibanja morske strige: a) počasno plazenje; b) hitro plazenje; z iztegovanjem in vpotegovanjem ščetin lahko še povečajo dolžino koraka.



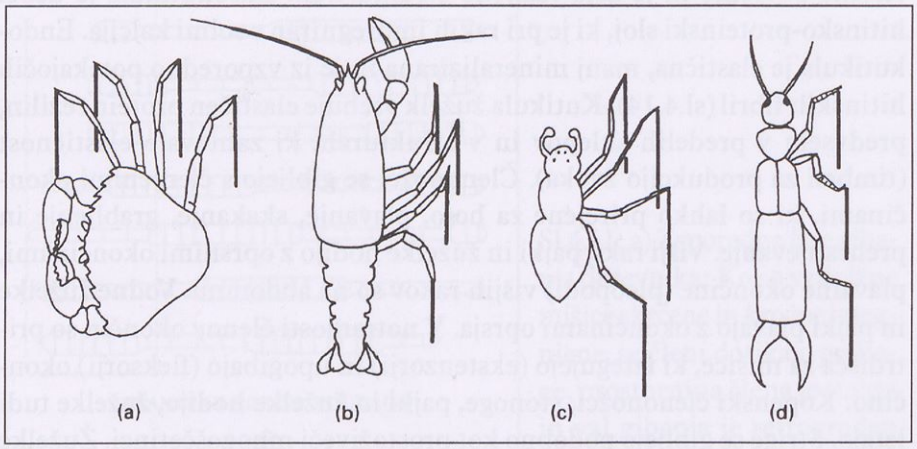

Sl.4.13: Pednjanje je gibanje, kjer se žival izmenično pritrja na podlago s sprednjim in zadnjim delom telesa; a) pijavka; b) gosenica.

Ogrodje členonožcev (Arthropoda) je lahko močno mineraliziran hitinski oklep rakov ali pa sklerotizirana kutikula (proteini, ustrojeni s kinoni) pajkov in žuželk. Troslojno hitinsko kutikulo izločajo epitelne celice. Epikutikula je iz kutikulina in voskov. Ta sloj regulira prepustnost telesne površine in je zelo različno strukturiran. Eksokutikula je debel hitinsko-proteinski sloj, ki je pri rakih impregniran s solmi kalcija. Endokutikula je elastična, manj mineralizirana in je iz vzporedno potekajočih hitinskih fibril (sl.4.14). Kutikula žuželk vsebuje elastičen protein **rezilin,** predvsem v predelih sklepov in v strukturah, ki zahtevajo elastičnost (timbali za produkcijo zvoka). Členonožci se gibljejo s členjenimi okončinami, ki so lahko prirejene za hojo, plavanje, skakanje, grabljenje in prehranjevanje. Višji raki, pajki in žuželke hodijo z oprsnimi okončinami, plavalne okončine (pleopodi) višjih rakov so na abdomnu. Vodne žuželke in pajki plavajo z okončinami oprsja. V notranjosti členov okončin so pritrdišča za mišice, ki iztegujejo (ekstenzorji) in upogibajo (fleksorji) okončino. Kopenski členonožci, stonoge, pajki in žuželke hodijo, žuželke tudi letajo. Strige se gibljejo podobno kot prostoživeči mnogoščetinci. Žuželke hodijo tako, da dvignejo okončino (elevacija), jo premaknejo naprej (protrakcija), nato jo spustijo (depresija) in pomaknejo nazaj (retrakcija) ter zasidrajo na podlago. Pri tem se težišče živali pomakne naprej, glede na konico okončine (sl.4.15). Večina členonožcev se pomika naprej tako, da rotira bazalni člen okončine glede na telo. Krilate žuželke so razvile poseben način lokomocije, ki ga omogoča tudi ustrezna zgradba kutikule. Kutikula je sklerotizirana in dovolj lahka za letenje. Krila so se verjetno razvila v povezavi z regulacijo temperature in dihanja. Krila današnjih žuželk delujejo po dveh različnih mehanizmih (sl.4.16). Kačji pastirji imajo direktne mišice, ki se pritrjajo na bazo krila in omogočajo sinhrono dviganje in spuščanje kril ter oprsja. Krila lahko delujejo ločeno. Večina žuželk ima indirektne letalne mišice. Te potekajo dorziventralno in longitudinalno v oprsju in spreminjajo njegovo obliko ter posredno dvigajo in spuščajo krila.

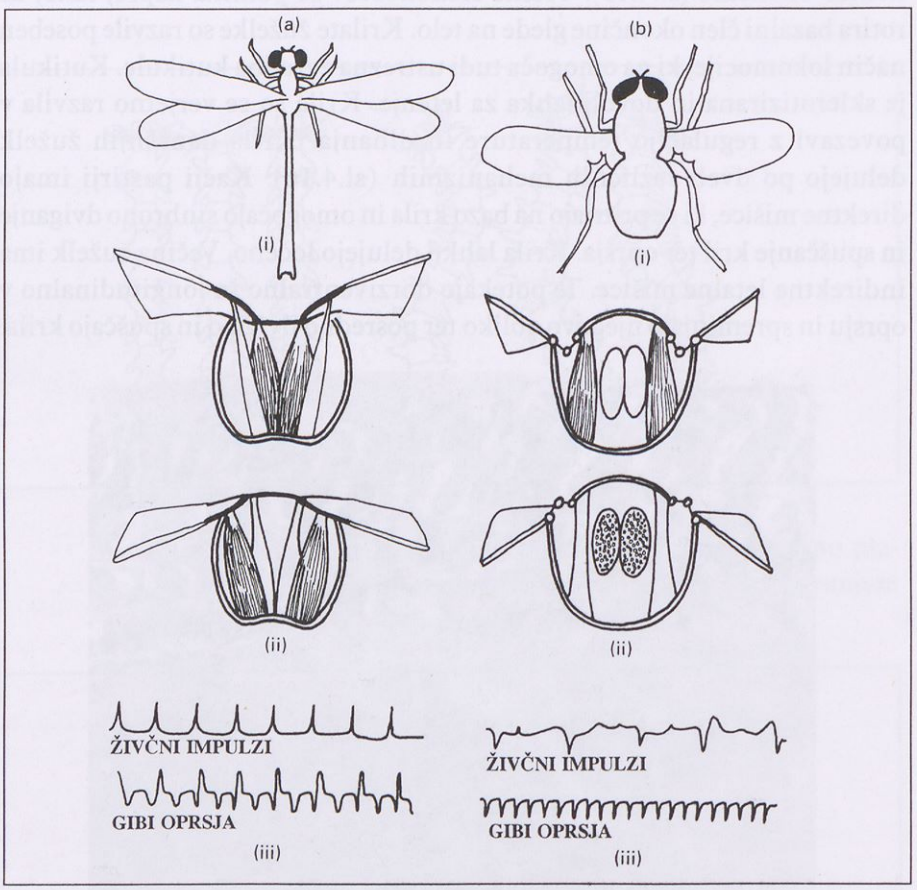



Sl.4.14: Zgradba kutikule rakov. Eksokutikula (Ek) je mineraliziran hitinsko-proteinski sloj, endokutikula (En) pa je iz vzporednih hitinskih lamel.

Pogosto so parna krila žuželk povezana v enotno ploskev (metulji, čebele) ali pa je par kril reduciran in stabilizira let (muhe, komarji). Prednja krila hroščev so pokrovke (elitre), lahko pa imajo aerodinamično vlogo pri hitrem letu (majski hrošči).

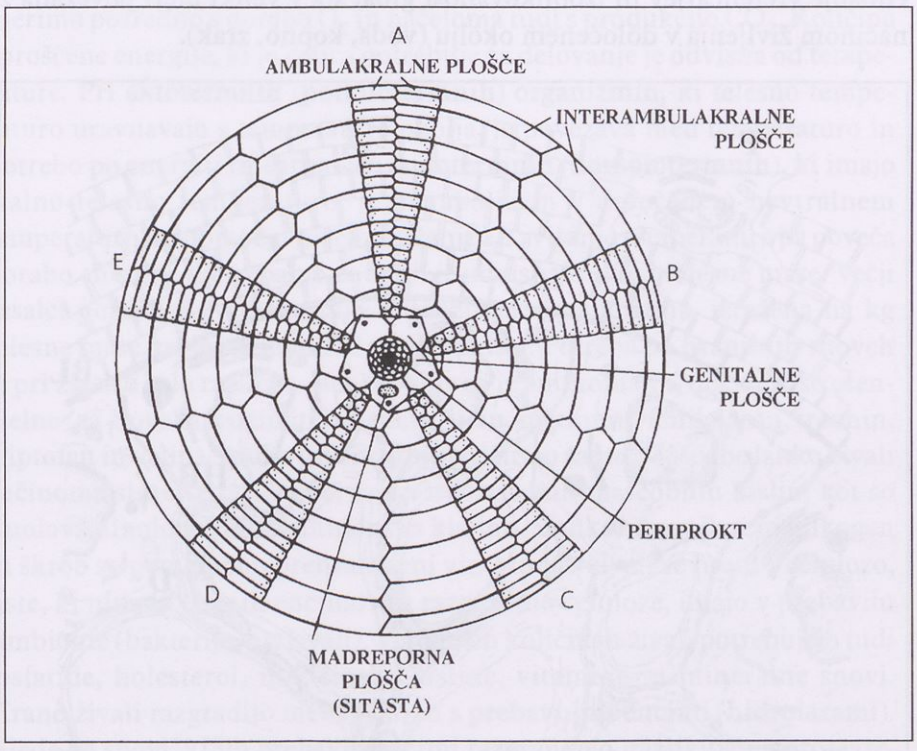



Sl.4.15: Trajektorije okončin različnih členonožcev se navadno ne prekrivajo: a) rakovica; b) jastog, c) pajek; d) žuželka.




Sl.4.16: Strukturne in nevromuskularne prilagoditve letu pri žuželkah: a) direktne letalne mišice kačjih pastirjev (i); prečni prerez oprsja (ii) z direktnimi mišicami, ki se pritrjajo na bazo kril; posnetki sinhronih živčnih impulzov in gibov oprsja (iii); b) indirektne letalne mišice muhe (i); prečni prerez oprsja (ii) z antagonističnimi letalnimi mišicami; posnetki asinhronih živčnih impulzov in gibov oprsja (iii).

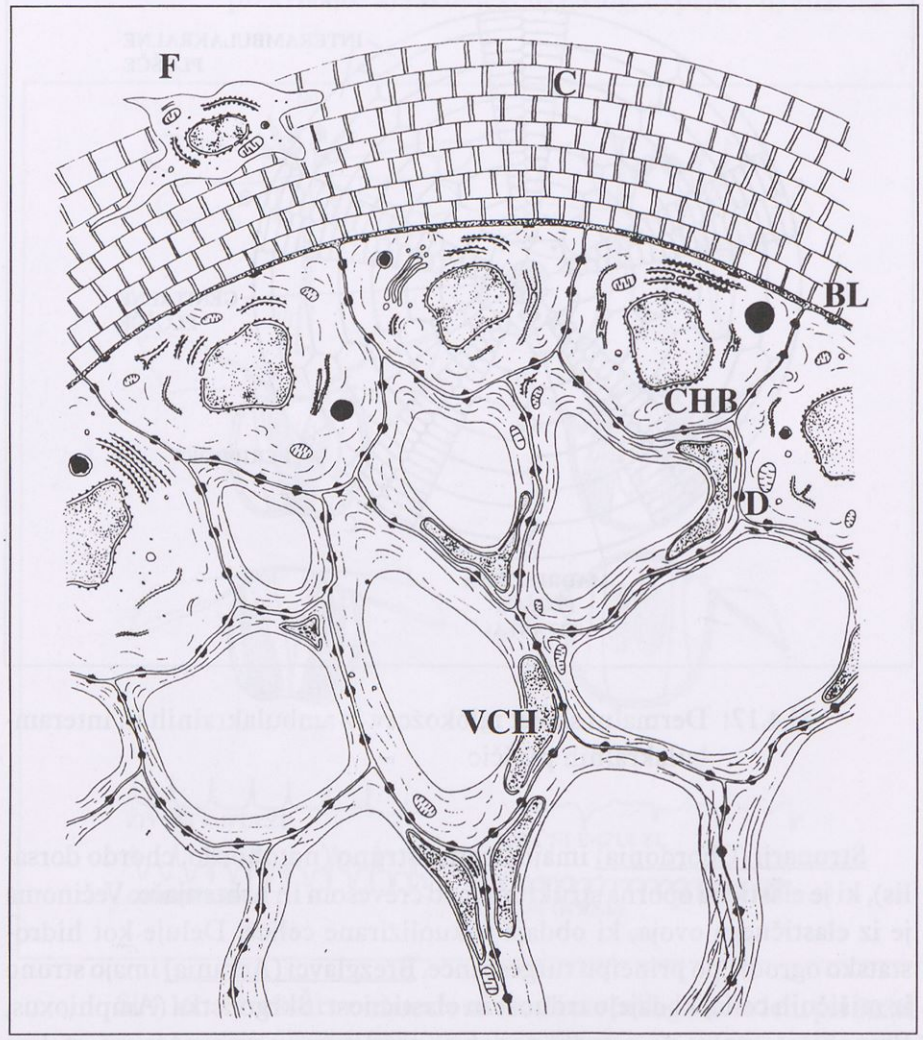
Iglokožci (Echinodermata) imajo apnenčast **dermalni skelet** iz mezodermalnih ambulakralnih in interambulakralnih plošč (sl.4.17). Plošče so lahko povezane v enotno lupino (ježki) ali pa so iz centralne plošče, iz katere potekajo žarkasto razporejeni kraki (kačjerepi, morske zvezde). Koža brizgačev je mehka in vsebuje posamezne skeletne plošče. Gibljejo se z bodicami (iglami), ki so sklepno vezane s skeletnimi ploščami. Pomembno gibalo je **ambulakralni sistem,** ki je iz petih radialnih kanalov (pentamerna radialna simetrija), povezanih s cirkumoralnim obročem. Vzdolž vsakega radialnega kanala je niz ampul, ki prehajajo v cevaste ambulakralne nožice. V ampulah in nožicah so mišice, ki delujejo antagonistično. Krčenje mišic ampule potiska vodo v nožico, krčenje nožice pa sproži tok vode v ampulo. Ambulakralne nožice s priseskom na konici se iztegujejo pod vplivom hidrostatskega tlaka. Črevoškrgarji (Hemichordata) imajo v sprednjem delu telesa oporno strukturo **stomohordo,** ki je podobna struni vretenčarjev. Med režami škržnega črevesa so skeletni elementi iz fibril in veziva.




Sl.4.17: Dermalni skelet iglokožcev iz ambulakralnih in interambulakralnih ploščic

Strunarji (Chordonia) imajo **hrbtno struno** (notohordo, chordo dorsalis), ki je elastična oporna struktura med črevesom in hrbtenjačo. Večinoma je iz elastičnega ovoja, ki obdaja vakuolizirane celice. Deluje kot hidrostatsko ogrodje po principu turgescence. Brezglavci (Acrania) imajo struno iz mišičnih celic, ki dajejo trdnost in elastičnost. Škrgoustka (Amphioxus, Branchiostoma) je po zgradbi podobna primitivnim vretenčarjem, mišice so še segmentalno razporejene (miomere). Živijo zakopane v pesek morskega dna z ventralno stranjo navzgor. Plavajo s kačastim zvijanjem. Plaščarji (Tunicata) so večinoma sesilni organizmi in imajo hrbtno struno le v larvalnem stadiju. Repati plaščarji (Copelata) so pelagični in obdržijo struno v repnem delu. Epitel izloča acelično želatinsko maso, ki deluje kot ogrodje

in filtracijska naprava. Vretenčarji (Vertebrata) imajo hrustančen ali koščen **notranji skelet (endoskelet)**, hrbtno struno pa v glavnem le v embrionalnem stadiju. Hrbtna struna je iz velikih epitelnih celic z glikogenom in vakuolo, ki vsebuje tekočino (sl.4.18). Obdana je z ovojnico iz kolagena, proteoglikanov in elastičnih vlaken. Okrog strune se pojavljajo segmentalno urejeni dorzalni in ventralni loki iz hrustanca ali kosti, ki se bazalno povezujejo s struno (basiventrale) in obdajajo nevralno cev (basidorsale). V razvoju vretenca nadomestijo loke in obdajo struno ter nevralno cev. Osnovne funkcije skeleta vretenčarjev so opora, gibanje, zaščita organov, krvotvorna funkcija in rezerva mineralnih snovi. Osni skelet vretenčarjev je iz **hrbtenice,** ki je povezana **z rebri.** Zgornje okončine so vezane na **ramenski obroč (oplečje),** spodnje pa na **medenični obroč (okolčje).** Okostje v glavi je **lobanja,** ki je iz nevrokraniuma, viscerokraniuma in dermatokraniuma. Skelet je pritrdišče mišic, ki so pomembno gibalo vretenčarjev. Mišice so somatske (skeletne), visceralne (črevesne) dermalne (dvigovalke dlačic v koži) in ektodermalne (mišice šarenice očesa). Ribe imajo še segmentalno urejene skeletne mišice. Gibanje vretenčarjev in izoblikovanost gibal sta v veliki meri povezana z načinom življenja v določenem okolju (voda, kopno, zrak).




Sl.4.18: Shematski prikaz zgradbe hrbtne strune piškurja (*Eudontomyzon*): Vakuolizirane celice (VCH) so povezane z dezmosomi (D) in obdane z elastičnim ovojem. F: fibroblast, C: kolagena vlakna, BL: bazalna lamina hordoblasta (CHB).

## 4.3 Prehranjevanje, prebavila in prebava

S **prehranjevanjem** organizem dobi snovi, ki jih potrebuje za sintezo lastnih snovi in za pridobivanje energije. Proizvajalci hrane so večinoma zelene rastline (**avtotrofi**), ki iz ogljikovega dioksida in vode s pretvorbo sončne energije sintetizirajo ogljikove hidrate. Rastline in nekateri mikroorganizmi so **primarni producenti** in so začetni člen v **prehranjevalni verigi**, ki je iz serije povezanih organizmov (členov), kjer je vsak člen vir hrane za naslednjega. Vsaka skupina organizmov v prehranjevalni verigi je določen **trofični nivo.** Hrana večine živali (**heterotrofi**) je iz različnih organskih in anorganskih molekul in jo večinoma sprejemajo z **ingescijo**. Hrano mehansko in encimatsko predelajo in **resorbirajo** v celice. Neprebavljena hrana se izloči kot iztrebek (feces). Kemijska razgradnja večjih molekul hranil v manjše, ki lahko prehajajo v celice je **prebava**. Prebava je lahko izvencelična (ekstracelularna) kot pri glavonožcih in sesalcih ali znotrajcelična (intracelularna) kot pri praživalih, ožigalkarjih in drugih nečlenarjih. Za mehansko, osmotsko in kemično delo je **potrebna energija.** Porabo energije lahko merimo posredno s porabo $O_2$ in načeloma tudi s produkcijo $CO_2$. Količina sproščene energije, ki jo celica potrebuje za delovanje je odvisna od temperature. Pri **ektotermnih** (**poikilotermnih**) **organizmih,** ki telesno temperaturo uravnavajo s temperaturo okolja, je povezava med temperaturo in potrebo po energiji linearna. Pri **endotermnih** (**homoiotermnih**), ki imajo stalno telesno temperaturo, je metabolizem v določenem nevtralnem temperaturnem območju nizek, znižanje ali zvišanje temperature pa poveča porabo energije. Potreba po energiji je odvisna tudi od telesne mase. Večji sesalci porabljajo več energije. Intenziteta metabolizma, izražena na kg telesne mase, pa je pri manjših sesalcih višja. Potreba po hranilnih snoveh je pri živalih zelo različna. Beljakovine so iz aminokislin, nekatere so esencielne (za človeka leucin in izoleucin, lizin, metionin, fenilalanin, treonin, triptofan in valin), veliko jih živali sintetizirajo same. Maščobe lahko živali večinoma sintetizirajo same, razen nenasičenih maščobnih kislin, kot so linolova, linolenska in arahidonska kislina. Sladkorji, predvsem glikogen in škrob so pomemben prehrambeni vir. Mnogo živali se hrani s celulozo, tiste, ki nimajo lastnih encimov za razgradnjo celuloze, imajo v prebavilu simbionte (bakterije, praživali). V manjših količinah živali potrebujejo tudi fosfatide, holesterol, nukleinske kisline, vitamine in mineralne snovi. Hrano živali razgradijo mehansko in s **prebavnimi encimi** (**hidrolazami**). Glede na snovi, ki jih prebavni encimi razgrajujejo, razlikujemo proteaze, lipaze, karbohidraze, fosfatidaze, ribonukleaze.

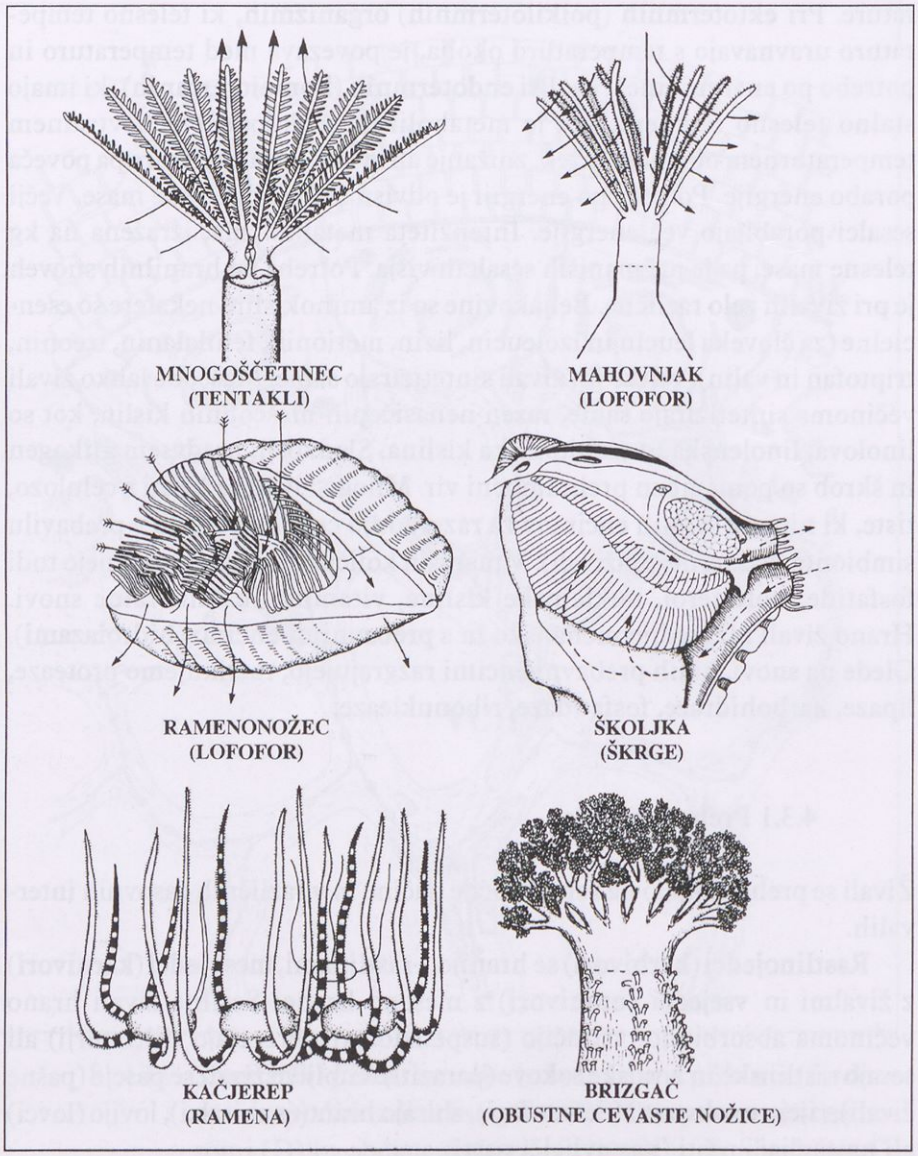
### 4.3.1 Prehranjevanje

Živali se prehranjujejo na zelo različne načine in v različnih časovnih intervalih.

**Rastlinojedci** (**herbivori**) se hranijo z rastlinami, **mesojedci** (**karnivori**) z živalmi in **vsejedci** (**omnivori**) z mešano hrano. Sesilne živali hrano večinoma absorbirajo, vrtinčijo (suspenziofagi), precejajo (filtratorji) ali sesajo rastlinske in živalske sokove (paraziti). Gibljive živali se pasejo (pašne živali), rijejo v substratu (detritofagi), zbirajo hrano (nabiralci), lovijo (lovci) ali nastavljajo pasti (nastavljalci pasti).

Praživali, mehkokožnate in preproste sladkovodne živali ter številni endoparaziti **absorbirajo** raztopljeno hrano iz vodnega okolja skozi telesno

površino. Zunanji paraziti, predvsem žuželke **sesajo** živalske in rastlinske sokove in imajo dobro razvit obustni aparat za prebadanje tkiv in sesanje sokov. V črevesu teh živali se lahko nakopiči veliko hrane. Nekatere iz sokov absorbirajo samo nujno potrebne snovi, ostale pa izločijo. Tak primer so listne uši, ki izločajo sladkorno raztopino (mana, medena rosa), s katero se lahko hranijo mravlje in čebele. Živali, ki se hranijo z delci, ki lebdijo v vodi, so **suspenziofagi** ali **filtratorji** (sl.4.19). Hrano sprejemajo z vrtinčenjem, ki ga ustvarjajo z migetalkami, in delce lovijo v sluzasti sloj na površini telesa (mukociliarno prehranjevanje). Suspenziofagi so spužve, mahovnjaki, školjke, morske lilije, kotačniki, črvi cevkarji, ramenonožci, nižji strunarji in drugi. Nekateri filtratorji lahko vodo precejajo skozi posebne filtre, ki so v želodcu (višji raki), v predelu ust (nižji raki, vosati kiti, morski psi kitovci) ali so modificirane škrge (ribe, ličinke dvoživk). **Pašne živali** se hranijo z muljenjem rastlin ali strganjem organizmov s podlage. Te živali imajo trdne zobe ali posebne obustne okončine, s katerimi lahko raztrgajo celulozne stene rastlin. Kopenske pašne živali so predvsem členonožci in vretenčarji, morske pa polži in morski ježki. **Detritofagi** rijejo v substrat in se hranijo predvsem z organskimi delci. Tako se hranijo pred-




Sl.4.19: Zunanji organi, s katerimi suspenziofagi lovijo hranilne delce iz okolja (mukociliarno prehranjevanje)

vsem kolobarniki in nekateri iglokožci. Podobno se hranijo tudi številne ličinke žuželk, ki živijo v organskih substratih (endofagi). Ribe, ptiči, opice in človek so **nabiralci** hrane. **Lovci** plen zasledujejo in ga usmrtijo z ugrizom ali strupom. Lovci so predvsem sesalci, med nižjimi živalmi pa nekateri pajki in žuželke. Veliko živali lovi plen tako, da **nastavljajo pasti.** Najbolj značilni so pajki, ki predejo mreže, ličinke vodnih žuželk in volkcev ter nekateri polži. Nekatere živali **privabljajo plen** s posebnimi signali, npr. ribe trnkarice imajo črvast izrastek na plavuti, s katerim privabljajo druge ribe, globokomorske ribe pa imajo svetilne organe. Živali lahko plen obdajo, bodisi z lovkami (ožigalkarji, glavonožci) ali z vsem telesom (sesači, kače). Omrtvičijo ga z žleznim izločkom ali ugrizom. Včasih je lahko plen celo večji od plenilca. Kače lahko pogoltnejo cel plen in ga počasi prebavljajo. Veliko živali ima **simbionte**, ki olajšujejo prebavo. Simbionti so lahko bakterije, kvasovke, bičkarji, migetalkarji. Živijo v črevesu in izločajo specifične encime. Bičkarji v črevesu lahko zavzemajo več kot polovico telesne mase termita. Nekatere pijavke imajo simbionte, ki olajšujejo razgradnjo eritrocitov v krvi gostitelja. Ožigalkarji, mehkužci in vrtinčarji imajo simbiontske organizme, ki jih preskrbujejo z organskimi snovmi in omogočajo nastajanje ogrodja. Sladkovodni imajo večinoma zelene alge **zooklorele,** morski pa rumene **zooksantele.**

### 4.3.2 Prebavila nevretenčarjev

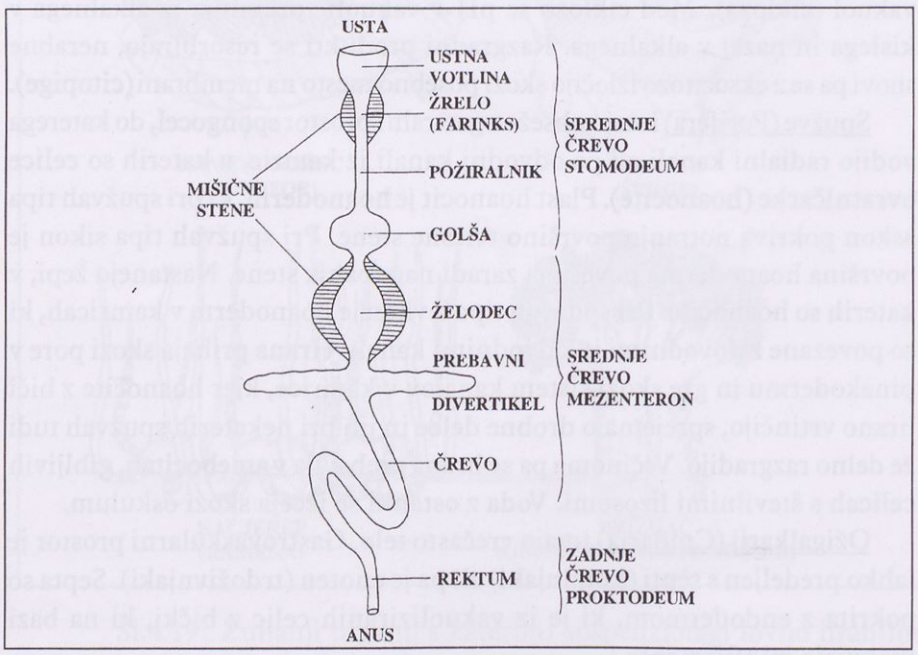
Praživali (Protozoa) sprejemajo hrano z **endocitozo** ali pa z difuzijo. Amebe nimajo določenega mesta za sprejem hrane, delce obdajo s psevdopodijem in hrano sprejmejo v celico (fagocitoza). Hrano direktno resorbirajo tudi parazitski bičkarji. Praživali s trdno pelikulo pa imajo ustno polje (peristom), ki je obdano z migetalkami. Hrano sprejemajo skozi **celična usta (citostom).** Migetalkarji imajo pogosto ob peristomu migetalke urejene v membranele, s katerimi delajo vodni tok in hrano precejajo. Citostom se nadaljuje v **citofarinks,** ki je ojačan z mikrotubuli. Hrana pride v celico s sprejemno vakuolo in se postopoma prebavi v procesu kroženja prebavnih vakuol (**cikloza).** Med ciklozo se pH v vakuoli spreminja iz alkalnega v kislega in nazaj v alkalnega. Razgradni produkti se resorbirajo, nerabne snovi pa se z eksocitozo izločijo skozi posebno mesto na membrani **(citopige).**

Spužve (Porifera) imajo obsežen gastralni prostor **spongocel,** do katerega vodijo radialni kanali ali pa odvodni kanali iz kamric, v katerih so **celice ovratničarke (hoanocite).** Plast hoanocit je **hoanoderm,** ki pri spužvah tipa askon pokriva notranjo površino telesne stene. Pri spužvah tipa sikon je površina hoanoderma povečana zaradi nagubanja stene. Nastanejo žepi, v katerih so hoanocite. Pri spužvah tipa levkon je hoanoderm v kamricah, ki so povezane z dovodnimi in odvodnimi kanali. Hrana prihaja skozi pore v pinakodermu in gre skozi sistem kanalov v kamrice, kjer hoanocite z biči hrano vrtinčijo, sprejemajo drobne delce in jih pri nekaterih spužvah tudi že delno razgradijo. Večinoma pa se hrana prebavlja v **amebocitah,** gibljivih celicah s številnimi lizosomi. Voda z ostanki se izceja skozi oskulum.

Ožigalkarji (Cnidaria) imajo vrečasto telo. Gastrovaskularni prostor je lahko predeljen s septi (koralnjaki) ali pa je enoten (trdoživnjaki). Septa so pokrita z endodermom, ki je iz vakuoliziranih celic z bički, ki na bazi vsebujejo miofilamente.

Vrtinčarji (Turbellaria) in sesači (Trematoda) imajo slepo zaprt **gastrovaskularni sitem,** ki se odpira le z eno odprtino (aprokte živali). Prebavilo je lahko le celična masa (acelni vrtinčarji), ki hrano fagocitira, ali pa je v obliki bolj ali manj razvejane cevi iz enoslojnega epitela. Vrtinčarji imajo v ustih navadno iztegljiv ektodermalni farinks, s katerim lahko rijejo po podlagi. Prebava je večinoma intracelularna, pri nekaterih polikaldnih vrtinčarjih je ekstracelularna. Sesači imajo rogovilasto ali razvejano črevo, ki se včasih lahko izliva v sečnem mehurju, večinoma pa so aprokti. Trakulje (Cestoda) nimajo črevesa, hrano sprejemajo skozi telesno površino. Izločajo posebne snovi, ki inhibirajo prebavne encime gostitelja.

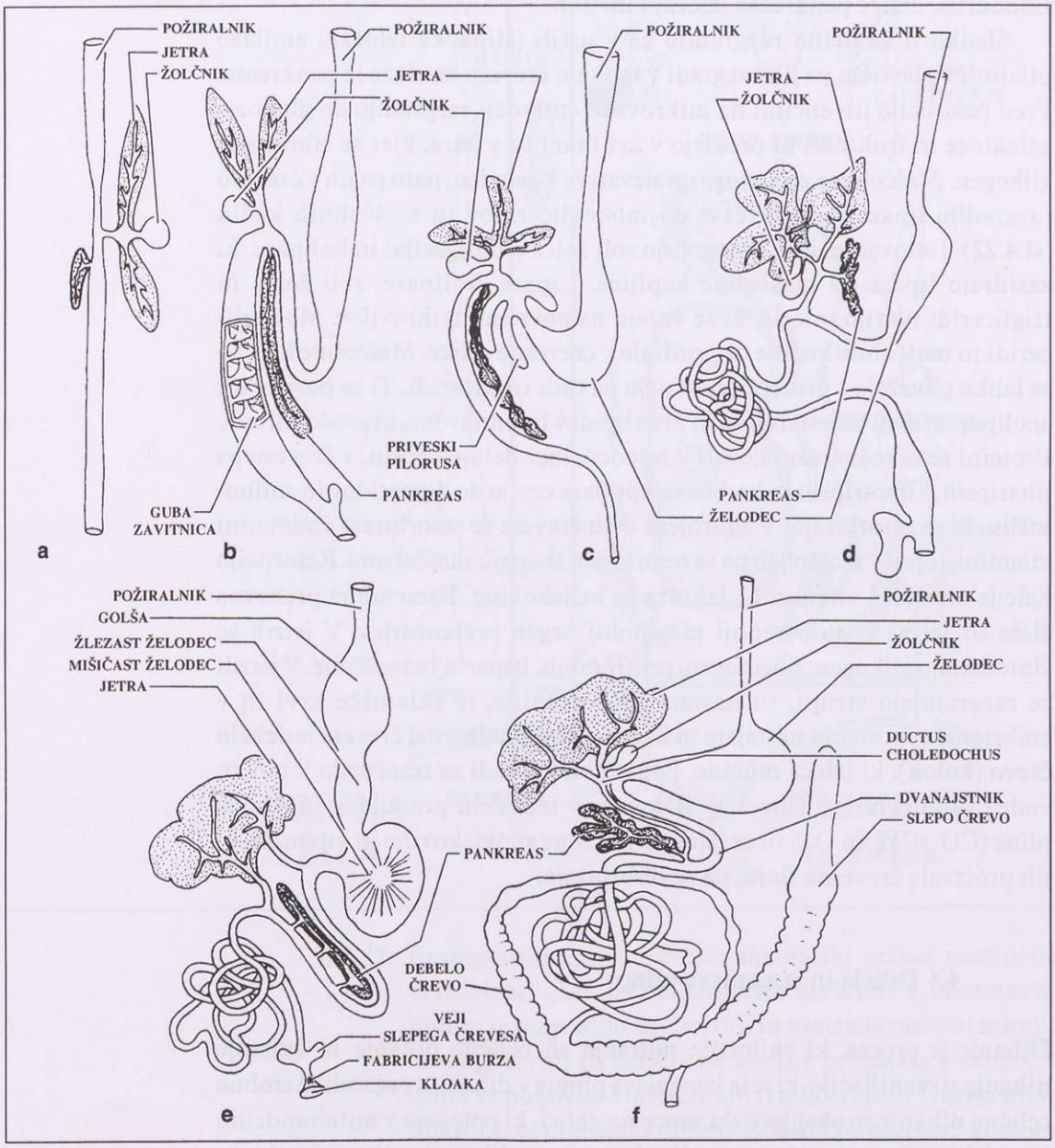
Ostale skupine nevretenčarjev imajo v glavnem cevasto črevo (sl.4.20), z ektodermalnim sprednjim (**stomodeum**) in zadnjim črevesom (**proktodeum**) ter endodermalnim srednjim črevesom (**mezenteron**). Črevo se odpira navzven z usti in anusom (evprokti organizmi). Hrana se v črevesu transportira z delovanjem migetalk ali z mišično peristaltiko. Črevo je razdeljeno v različne odseke, ki pri različnih sistematskih skupinah živali niso nujno homologni. Sprednje črevo je iz ustne votline, ki se nadaljuje v različno oblikovano mišičasto žrelo (farinks), ta pa v požiralnik (ezofagus), ki se razširi v golšo ali sprednji del želodca, ki lahko shranjuje hrano. Mehanska predelava hrane poteka večinoma v sprednjem delu prebavila, kjer so številne strukture, ki omogočajo drobljenje in stiskanje hrane (radula polžev, čeljusti glavonožcev, mnogoščetincev in pijavk, zobci iglokožcev). Srednje črevo je iz mišičastega želodca, kjer se hrana nadalje mehansko predela, sortira in tu so lahko tudi žlezne celice, ki proizvajajo encime (kristalna palčka mehkužcev). Kotačniki imajo spredaj žvekalni del želodca (mastaks), ki se nadaljuje v omigetalčen mehurjast želodec. Zelo raznolik želodec imajo členonožci, kjer se hrana lahko drobi, filtrira, sesa ali shranjuje. Črevo ima različne izrastke z žlezno funkcijo (žleze slinavke, hepatopankreas), ki izločajo encime (prebavne žleze rakov) in sluz za zaščito, lahko pa tudi strupe (kače) in snovi, ki preprečujejo strjevanje krvi (pijavke). Srednji del črevesa ima absorpcijsko vlogo, njegova površina se lahko poveča z nagubanjem (tiflosolis maloščetincev) ali pa je črevo zavito v spiralno gubo (zavitnica rib hrustančnic). Črevo herbivorov je v primerjavi s karnivori daljše. Zadnje črevo z rektumom ima navadno pomembno vlogo pri resorpciji vode (žuželke), osmoregulaciji in iztrebljanju.




Sl.4.20: Shematski prikaz odsekov prebavne cevi nevretenčarjev

### 4.3.3 Prebavila vretenčarjev

Črevo vretenčarjev je večdelno in v sprednjem delu (farinks) izoblikovano v škržno črevo, ki se pri višjih pojavlja le še embrionalno. Škržno črevo v obliki obsežne omigetalčene škržne košare imajo že plaščarji, kjer ima predvsem filtracijsko vlogo. Črevo se začenja z usti, ki imajo lahko različne priveske (škrgoustka, ribe), oblikujejo sesalno cev (piškur), kljun (želve, ptiči) ali pa so izoblikovane mišičaste ustnice (ribe, sesalci). Dno ustne votline tvori jezik, ki je zelo raznolik (žabe, netopirji). V ustno votlino se izlivajo **žleze slinavke**, ki izločajo sluzast sekret z encimi (amilaze, lipaze pri sesalčjih mladičih), v ustih so različne kožne tvorbe za mehansko obdelavo hrane (zobje). Oblika in dolžina črevesa sta pri različnih skupinah vretenčarjev odvisni predvsem od vrste hrane (sl.4.21). **Požiralnik** je večinoma cev za



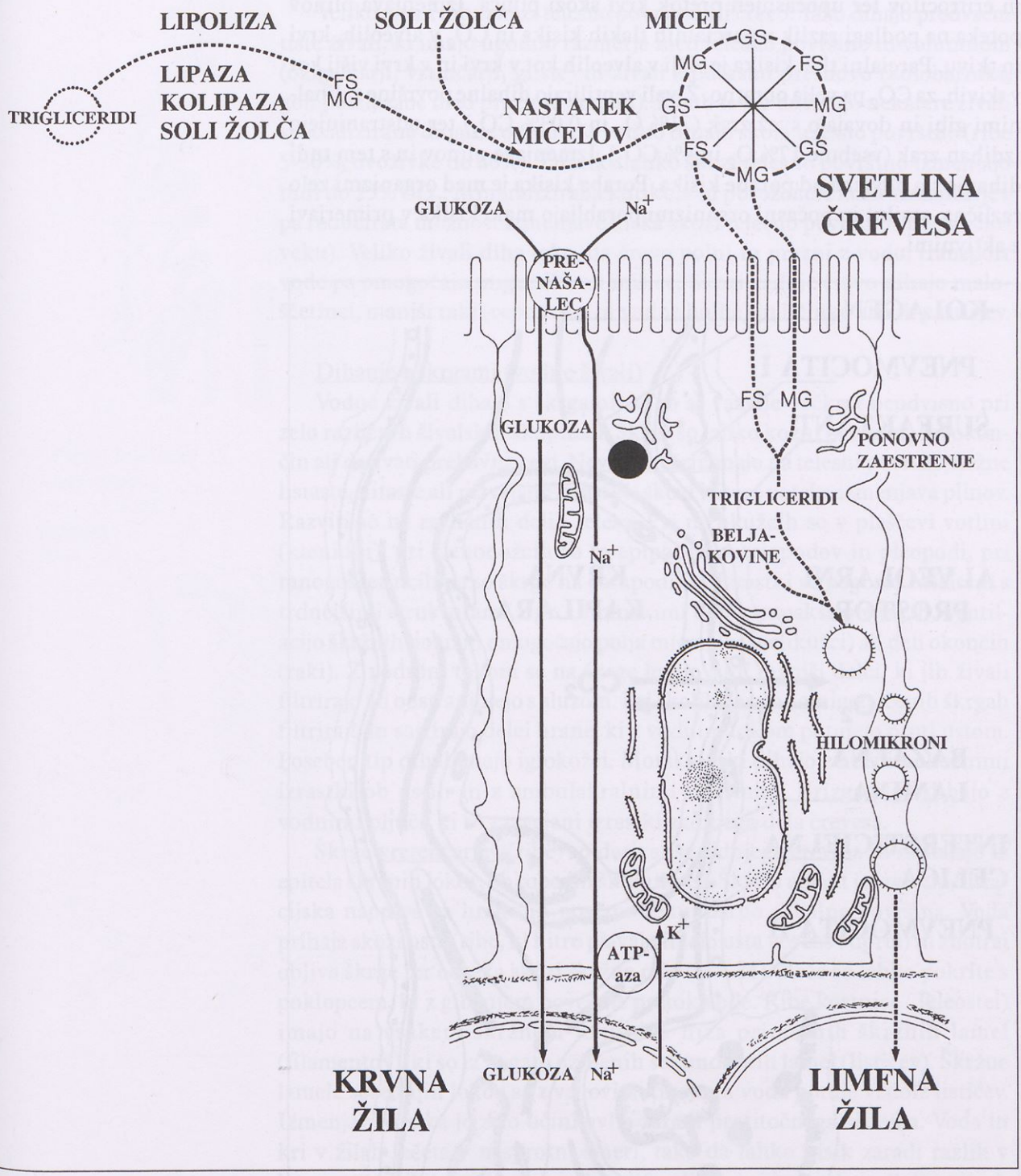

Sl.4.21: Prebavna cev z večjima žlezama (jetra, pankreas) različnih vretenčarjev: a) obloustka iz rodu *Myxine*, b) morski pes, c) riba kostnica, d) žaba, e) golob, f) zajec. Endokrini del pankreas je pri obloustkah in ribah kostnicah ločen od eksokrinega dela.

transport hrane. **Želodec** hrano shranjuje, v njem se začne prebava. Glede na potek mišic se deli v začetni del (cardia), srednji del (fundus) in zadnji del (pylorus). V želodcu so fundusne žleze, kjer epitelne celice sintetizirajo pepsinogen in izločajo solno kislino. Ta je zaščita proti bakterijam in ustvarja ugodno okolje pH za aktivacijo pepsinogena. V želodcu se izloča tudi zaščitna sluz (mucini) in resorbira se vitamin $B_{12}$. Želodec prežvekovalcev ima posebno zgradbo. Je štiridelen in omogoča shranjevanje in encimsko razgradnjo rastlinske hrane. Sprednji del je vamp (rumen). V njem so simbiontske bakterije, tu se hrana predela v kašo in se skozi kapico (retikulum) vrača nazaj v usta. Ko žival hrano prežveči, jo potisne v devetogub (omasus) in nazadnje v siriščnik (abomasus). **Tanko črevo** ima predvsem žlezno in resorpcijsko vlogo. Žleze v steni črevesa izločajo različne encime (peptidaze, lipaze, maltaze), pankreas izloča amilaze, lipaze in tripsin. Endokrine celice pankreasa izločajo inzulin.

Sladkorji se delno razgradijo že v ustih (slinavke izločajo amilazo ptialin), v glavnem pa jih razgradi v tankem črevesu amilaza iz pankreasa. Pred resorbcijo jih encimi na mikrovilih enterocit razgradijo do glukoze, galaktoze in fruktoze, ki preidejo v kri in od tu v jetra, kjer se sintetizira glikogen. Maščobe se začnejo razgrajevati že v želodcu, nato pa jih v črevesu razgradijo lipaze iz pankreasa do monogliceridov in maščobnih kislin (sl.4.22). Delovanje lipaz omogočajo soli žolča (emulgacija) in kolipaze, ki zasidrajo lipaze na maščobne kapljice. Lipaze, kolipaze, soli žolča in trigliceridi tvorijo micele, ki se vežejo na površino mikrovilov. Monogliceridi in maščobne kisline difundirajo v črevesne celice. Maščobne kisline se lahko povežejo s proteini, nastajajo pa tudi trigliceridi. Ti se povežejo z apolipoproteini, holesterolom in fosfolipidi v hilomikrone, ki gredo v limfo. Proteini se začnejo razgrajevati v želodcu, kjer deluje pepsin, v črevesu pa jih tripsin, kimotripsin in karboksipeptidaze cepijo do dipeptidov in aminokislin, ki se resorbirajo. V zgornjem delu črevesa se resorbirajo vodotopni vitamini, topni v maščobah pa se resorbirajo skupaj z maščobami. Resorpcijo kalcija omogoča vitamin D, laktoza in beljakovine. Pomembna prebavna žleza so **jetra**, ki so osrednji metabolni organ vretenčarjev. V jetrih se sintetizirajo glikogen, fibrinogen, protrombin, heparin in maščobe. V jetrih se razgrajujejo strupi, tu nastaja žolč, sečnina, je skladišče krvi in v embrionalnem stanju nastajajo tu krvne celice. Zadnji del črevesa je **debelo črevo (kolon)**, ki izloča mucine. Pomembno je tudi za resorpcijo ionov in vode (5 l dnevno pri človeku). Bakterije v tem delu producirajo različne pline ($CO_2$, $CH_4$ in $O_2$), tu se izločajo nerabne snovi, kovine in vitamini, ki jih proizvaja črevesna flora, pa se resorbirajo.

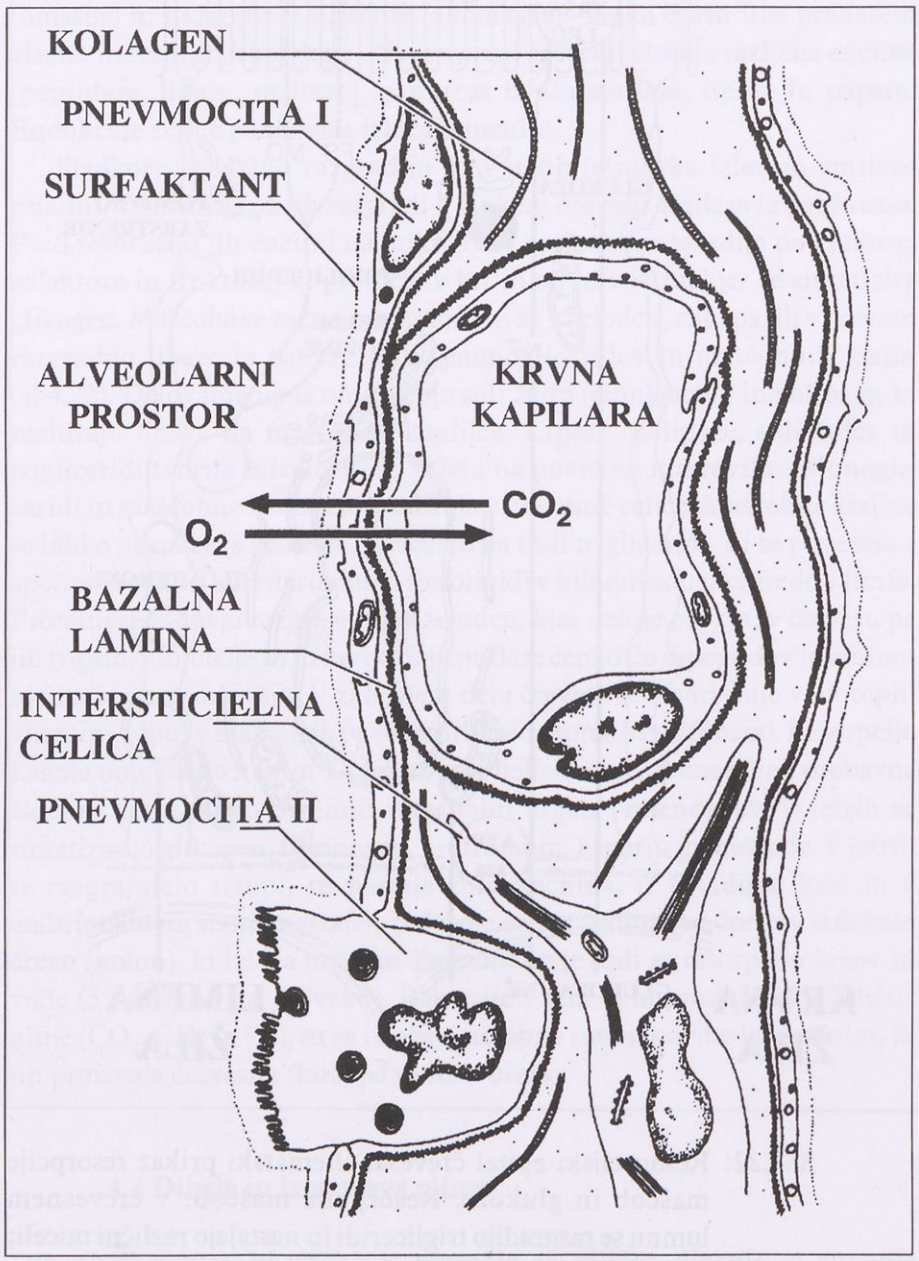
### 4.4 Dihala in izmenjava plinov

Dihanje je proces, ki vključuje **notranje** ali **celično dihanje** in **zunanje dihanje** ali **ventilacijo,** ki je le izmenjava plinov v dihalnih organih. Aerobno celično dihanje so oksidacijski procesi v celici, ki potekajo v mitohondrijih in pri katerih se sprošča energija. Izmenjava dihalnih plinov, kisika in ogljikovega dioksida poteka skozi tanko in povečano površino dihal, ki so bogato ožiljena. Zunanje dihanje pri kopenskih vretenčarjih poteka v pljučih, pri vodnih v škrgah, pri nevretenčarjih pa so razvite traheje, škrge ali škrgam podobne tvorbe. Zunanje dihanje v pljučih je izmenjava plinov




Sl.4.22: Resorpcijski epitel črevesa: shematski prikaz resorpcije maščob in glukoze. Resorpcija maščob: v črevesnem lumnu se razgradijo trigliceridi in nastajajo različni miceli; monogliceridi in maščobne kisline prehajajo v celico; v celici se ponovno sintetizirajo trigliceridi in tvorijo hilomikrone, ki prehajajo v limfo. Resorpcija glukoze: glukoza in galaktoza prehajata v celico z indirektnim aktivnim transportom hkrati z natrijevimi ioni. MK: maščobne kisline, MG: monogliceridi, SŽ: soli žolča.

med alveoli in krvjo (sl.4.23). Izmenjavo omogoča velika površina alveolov in eritrocitov ter upočasnjen pretok krvi skozi pljuča. Izmenjava plinov poteka na podlagi razlik v parcialnih tlakih kisika in $CO_2$ v alveolih, krvi in tkivu. Parcialni tlak kisika je višji v alveolih kot v krvi in v krvi višji kot v tkivih, za $CO_2$ pa velja obratno. Živali ventilirajo dihalne površine z dihalnimi gibi in dovajajo svež zrak (21% $O_2$ in 0.03% $CO_2$) ter odstranjujejo izdihan zrak (vsebuje 17% $O_2$ in 4% $CO_2$). Izmenjava plinov in s tem tudi dihanje sta odvisna od porabe kisika. Poraba kisika je med organizmi zelo različna, sesilni in počasni organizmi porabljajo malo kisika v primerjavi z aktivnimi.




Sl.4.23: Ultrastruktura alveolarnega septuma v pljučih sesalcev. Endotel krvne kapilare je le z bazalno lamino ločen od alveolarnega epitela, ki je iz pnevmocit I in II. V tem predelu se izmenjujejo plini (puščica). Na površini alveolarnega epitela je tanek film tekočine. Od zračnih prostorov ga ločuje surfaktant, ki ga izločajo pnevmocite II. V alveolarnem septumu so kontraktilne intersticielne celice.

Dihanje skozi telesno površino (integumentalno ali kožno dihanje)

Veliko živali diha skozi telesno površino ali črevo. Tako dihajo predvsem tiste živali, ki imajo ugodno razmerje med telesno površino in volumnom (ožigalkarji, vrtinčarji, gliste) in živali s počasno presnovo (kolobarniki, goli polži, žabe med prezimovanjem). Kljub temu da imajo nekatere živali specializirane dihalne organe, še vedno dihajo skozi telesno površino (ribe 5-30%, dvoživke do 60%). Žuželke lahko skozi telesno površino izmenjajo tudi do 25% $CO_2$. Mineralizirana kutikula in poroženela koža vretenčarjev pa reducirata možnost izmenjave kiska skozi telesno površino (1% pri človeku). Veliko živali diha tako, da črevo polni in prazni z vodo, transport vode pa omogočajo migetalke ali mišice. Skozi zadnje črevo dihajo maloščetinci, manjši raki (ceponožci in vodne bolhe) in ličinke kačjih pastirjev.

Dihanje s škrgami (vodne živali)

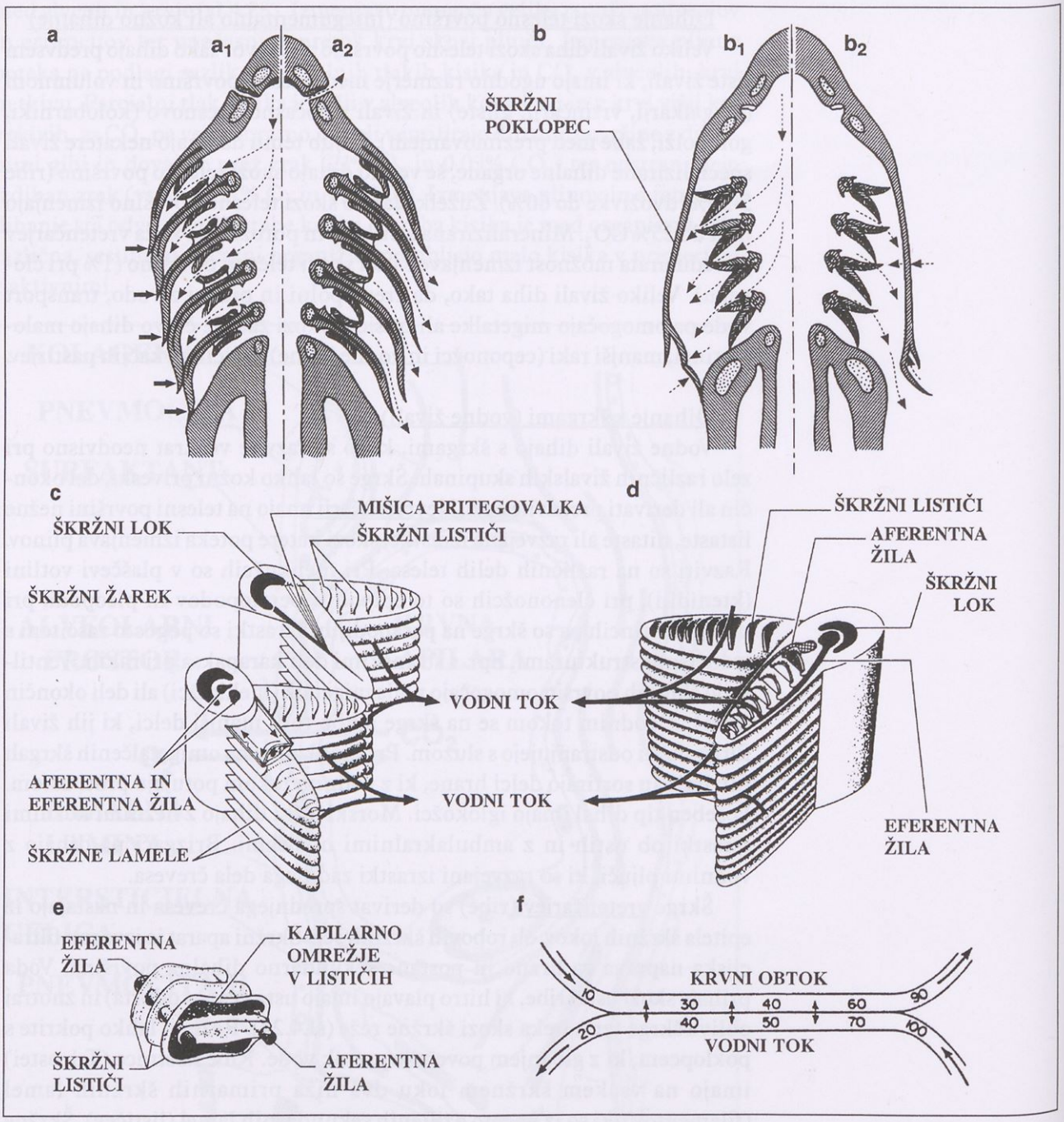
Vodne živali dihajo s škrgami, ki so se razvile večkrat neodvisno pri zelo različnih živalskih skupinah. Škrge so lahko kožni priveski, del okončin ali derivati prebavne cevi. Nevretenčarji imajo na telesni površini nežne listaste, nitaste ali razvejane izrastke, skozi katere poteka izmenjava plinov. Razviti so na različnih delih telesa. Pri mehkužcih so v plaščevi votlini (ktenidiji), pri členonožcih so to epipoditi pereiopodov in pleopodi, pri mnogoščetincih pa so škrge na parapodijih. Izrastki so pogosto zaščiteni s trdnejšimi strukturami, npr. s stranskimi deli karapaksa pri rakih. Ventilacijo škržnih površin omogočajo polja migetalk (mehkužci) ali deli okončin (raki). Z vodnim tokom se na škrge lovijo tudi manjši delci, ki jih živali filtrirajo ali odstranjujejo s sluzom. Pri školjkah se na omigetalčenih škrgah filtrirajo in sortirajo delci hrane, ki z vodnim tokom potujejo proti ustom. Poseben tip dihal imajo iglokožci. Morski ježki dihajo z nežnimi kožnimi izrastki ob ustih in z ambulakralnimi nožicami. Brizgači pa dihajo z vodnimi pljuči, ki so razvejani izrastki zadnjega dela črevesa.

Škrge vretenčarjev (ribe) so derivat sprednjega črevesa in nastajajo iz epitela škržnih lokov, ob robovih škržnih rež. Škržni aparat je izvorno filtracijska naprava za hrano in postane sekundarno dihalna površina. Voda prihaja skozi usta (ribe, ki hitro plavajo imajo usta ves čas odprta) in znotraj obliva škrge ter odteka skozi škržne reže (sl.4.24). Reže so lahko pokrite s poklopcem, ki z gibanjem povečuje pretok vode. Ribe kostnice (Teleostei) imajo na vsakem škržnem loku dva niza primarnih škržnih lamel (filamentov), ki so iz bogato ožiljenih sekundarnih lamel (lističev). Škržne lamele sosednjih lokov se z vrhovi dotikajo in voda potuje vzdolž lističev. Izmenjava kisika je zelo učinkovita zaradi protitočnega sistema. Voda in kri v žilah tečeta v nasprotni smeri, tako da lahko kisik zaradi razlik v koncentracijskih gradientih stalno difundira v kri (pri nekaterih kostnicah je učinkovitost privzema kiska iz vode do 85%).

Zunanje škrge ličink dvoživk, rib pljučaric (Dipnoi) in morskih psov nastanejo iz dorzalnih škržnih lističev.

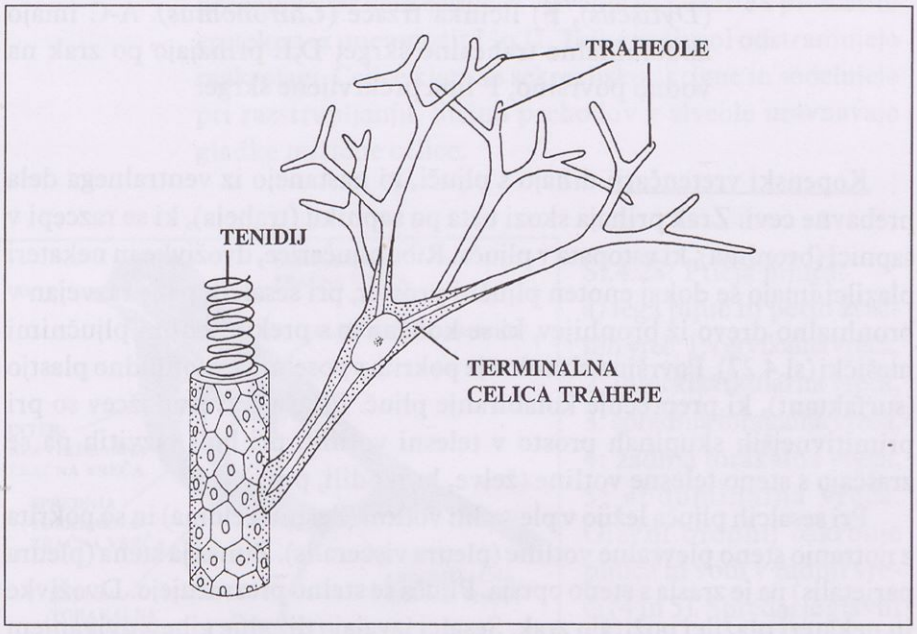
Dihanje na zraku (kopenske živali)

Posebna prilagoditev življenju na kopnem je razvoj učinkovitega sistema dihal, ki omogočajo intenzivno ventilacijo in izkoriščanje konstantno visoke vsebnosti kisika v zraku (v vodi je le 8-10% $O_2$, v zraku pa 21%). Problem zračnega dihanja je izsušitev dihalnih površin, zato škrge niso ustrezno dihalo na kopnem. Dihala kopenskih živali so vgreznjena v telo.




Sl.4.24: Ribje škrge: a) b) dihalni mehanizmi hrustančnic in kostnic: a) morski pes, horizontalni prerez: a 1: vdih, a 2: izdih; b) kostnica, horizontalni prerez: b 1: vdih, b 2: izdih. Polne puščice označujejo smeri gibanja delov škržnega aparata, črtkaste puščice pa smer vodnega toka; c) shematski prikaz dveh škržnih lokov kostnic s po dvema vrstama škržnih lamel. Voda teče od ustne votline v prostor pod škržnim poklopcem (debele puščice). Majhne puščice v škržni lameli označujejo smer krvnega toka; d) škržni lok z dvema vrstama škržnih lamel. Kri priteka po žili dovodnici (aferentni žili) v škržno lamelo in odteka po žili odvodnici (eferentni žili). Med obema žilama je kapilarno omrežje, ki je razvejano po lističih; e) škržni lističi s krvnimi žilami; f) protitočni sistem krvi in vode. Številke označujejo količino kisika v odstotkih v obeh sistemih.

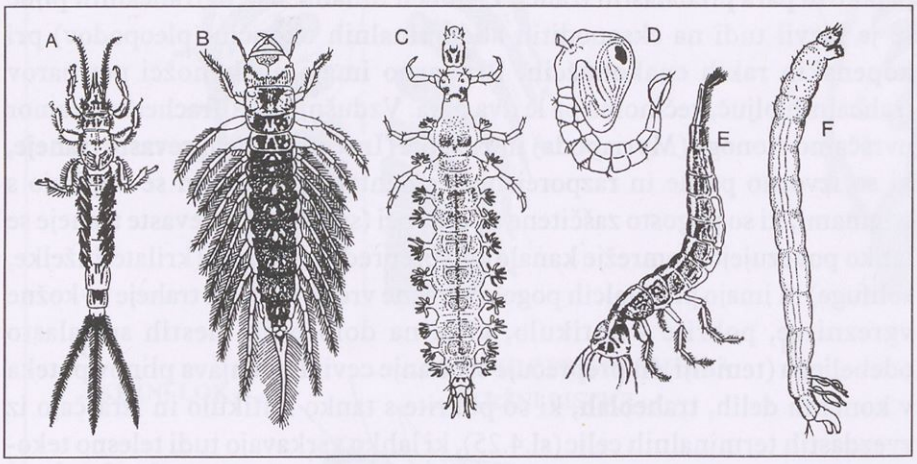
Kopenski nevretnčarji dihajo z **vzdušnicami** (**trahejami**), ki so se večkrat neodvisno razvile pri različnih skupinah členonožcev. Pajkovci imajo različne tipe trahej, od predalastih do cevastih. **Predalaste traheje** (trahealna pljuča) so se razvile kot listaste invaginacije dihalnih površin abdominalnih okončin, ki jih z notranje strani obliva hemolimfa. Lističi so pokriti s hitinskimi ščetinami, ki omogočajo kroženje zraka. Škorpijoni imajo štiri pare, pajki dva para predalastih trahej. Podoben dihalni sistem trahealnih pljuč se je razvil tudi na eksopoditih abdominalnih okončin (pleopodov) pri kopenskih rakih enakonožcih. Primarno imajo enakonožci pet parov trahealnih pljuč, večinoma pa le dva para. Vzdušničarji (Tracheata); kamor uvrščamo stonoge (Myriapoda) in žuželke (Insecta), imajo **cevaste traheje**, ki so izvorno parne in razporejene segmentalno. Navzven se odpirajo s stigmami, ki so pogosto zaščitene s poklopci (spirakula). Cevaste traheje se lahko povezujejo v omrežje kanalov, ki prepredajo vse telo (krilate žuželke, solifuge) in imajo pri letalcih pogosto zračne vreče. Cevaste traheje so kožne vgreznitve, pokrite s kutikulo, ki je na določenih mestih spiralasto odebeljena (tenidiji) in preprečuje stiskanje cevi. Izmenjava plinov poteka v končnih delih, **traheolah**, ki so pokrite s tanko kutikulo in izraščajo iz zvezdastih terminalnih celic (sl.4.25), ki lahko vsrkavajo tudi telesno tekočino. Spremembe v pritisku hemolimfe lahko spreminjajo volumen traheje in tako vplivajo na prezračenost (krilate žuželke). Hrošči pred vzletom povečajo pretok hemolimfe v krilih tako, da s kontrakcijami zadka povečujejo ventilacijo v zadnjem delu telesa.




Sl.4.25: Del traheje žuželke. Traheole so končne razvejitve traheje, ki so obdane s citoplazmo terminalne celice.

Drugi nevretenčarji dihajo s **pljuči,** ki so ektodermalnega izvora in nastajajo kot vgreznitve telesne površine. Polži pljučarji in kopenski raki deseteronožci imajo pljučno votlino, ki nastane iz škržne votline. Škrge se reducirajo in prekrvljena stena votline deluje kot pljuča. Kopenski nevretenčarji, ki so sekundarno prešli v vodo, predvsem številni polži, so ohranili pljuča in sprejemajo vodo v pljučno votlino ali pa prihajajo po zrak na površje. Le redki so sekundarno razvili škrge (roženi svitek). Členonožci, ki so sekundarno prešli v vodo, dihajo na zelo raznolike načine.

Hrošči, stenice in ličinke dvokrilcev sprejemajo zrak skozi dihalne odprtine na zadku in dihajo s trahejami ali pa imajo posebne cevaste strukture, s katerimi sprejemajo zrak s površja (vodni škorpijon). Pajki in številne žuželke nosijo zračne mehurčke pod krili ali na ščetinastem zadku. Ličinke nekaterih žuželk (sl.4.26) imajo **trahealne škrge**, kožne priveske s trahealnim omrežjem.

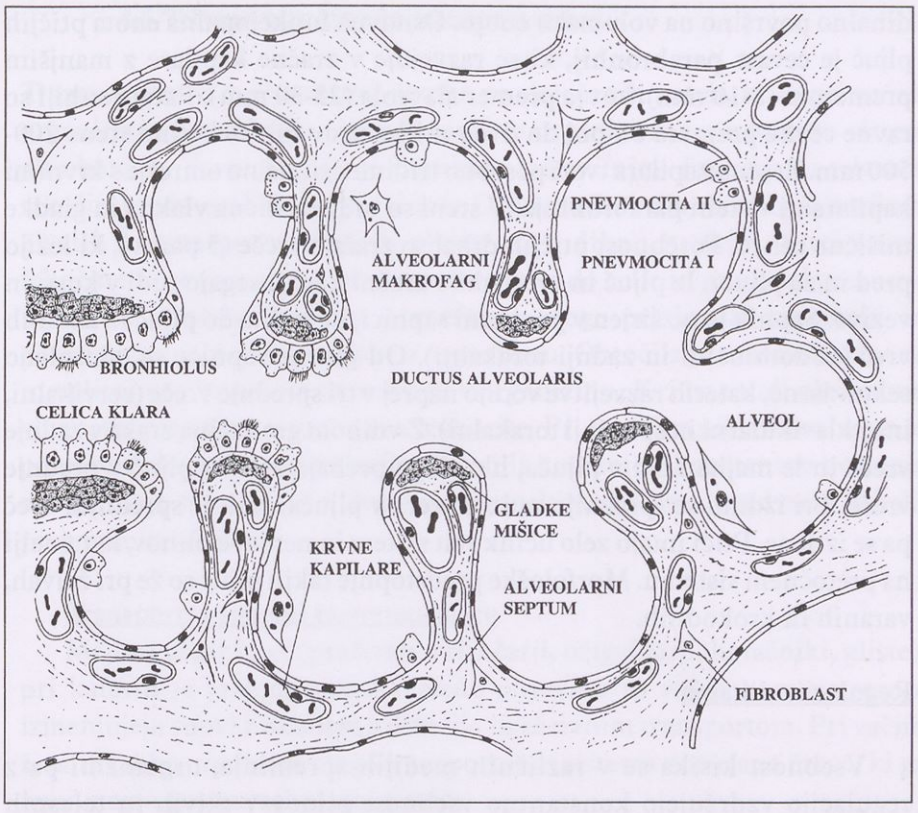



Sl.4.26: Dihalni organi razvojnih stadijev žuželk, ki živijo v vodi: A) ličinka enodnevnice (*Ephemera*), B) ličinka blatnice (*Sialis*), ličinka mladoletnice (*Rhyacophila*), D) ličinka komarja (*Culex*) , E) ličinka obrobljenega kozaka (*Dytiscus*), F) ličinka trzače (*Chironomus*). A-C imajo abdominalne trahealne škrge; D,E prihajajo po zrak na vodno površino, F ima prekrvljene škrge.

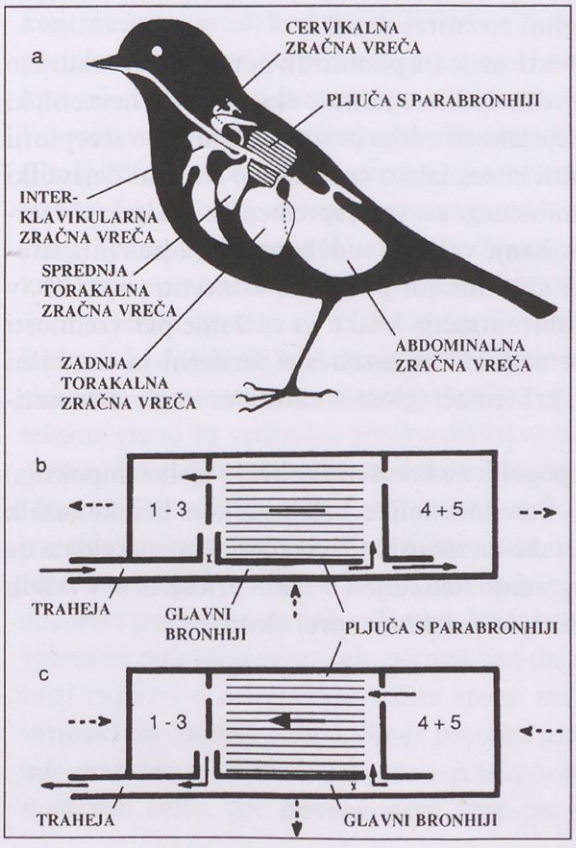
Kopenski vretenčarji dihajo s pljuči, ki nastanejo iz ventralnega dela prebavne cevi. Zrak prihaja skozi usta po sapniku (traheja), ki se razcepi v sapnici (bronhija), ki vstopata v pljuča. Ribe pljučarice, dvoživke in nekateri plazilci imajo še dokaj enoten pljučni prostor, pri sesalcih pa je razvejan v bronhialno drevo iz bronhijev, ki se končujejo s prekrvljenimi pljučnimi mešički (sl.4.27). Površina alveolov je pokrita s posebno fosfolipidno plastjo (surfaktant), ki preprečuje kolabiranje pljuč. Pljuča četveronožcev so pri primitivnejših skupinah prosto v telesni votlini, pri bolj razvitih pa se zraščajo s steno telesne votline (želve, krokodili, ptiči).

Pri sesalcih pljuča ležijo v plevralni votlini (derivat celoma) in so pokrita z notranjo steno plevralne votline (pleura visceralis). Zunanja stena (pleura parietalis) pa je zrasla s steno oprsja. Pljuča se stalno prezračujejo. Dvoživke in nekateri plazilci požirajo zrak. Sesalci izvajajo dihalne gibe z dviganjem in spuščanjem prsnega koša, kjer imajo pomembno vlogo dihalne mišice med rebri in trebušna prepona. Prostor med rebri in in pljuči je nestisljiv (plevralna votlina), ker je napolnjen s tekočino. Pljuča sledijo gibom prsnega koša in se ob vdihu napolnijo z zrakom. Ob vdihu se pritisk v plevralni votlini zmanjša in zaradi podpritiska se pljuča razširijo. Ker je pritisk v alveolih nižji od zračnega, zrak vdre v alveole. Pri izdihu se zaradi gibanja prsnega koša in prepone v plevralni votlini vzpostavi normalni pritisk in pljuča se vrnejo v prvotno lego. Pritisk v alveolih je višji od zračnega in "predihani" zrak se iztisne v okolje.

Popolnoma drugačen sistem pljuč imajo ptiči (sl.4.28). V vseh delih so zrasla s telesno steno in imajo v primerjavi s sesalčjimi do desetkrat večjo




Sl.4.27: Shema histološke zgradbe dela bronhiola in alveolarnih predelov v pljučih sesalcev. Alveole so pokrite s ploščatim epitelom iz pnevmocit I in II. Tujke iz alveol odstranjujejo makrofagi. Celice klara so sekrecijsko aktivne in sodelujejo pri razstrupljanju. Širino prehodov v alveole uravnavajo gladke mišične celice.




Sl.4.28: Ptičja pljuča: a) lega pljuč in petih zračnih vreč: 1: cervikalna vreča, 2: interklavikularna vreča, 3: sprednja torakalna vreča, 4: zadnja torakalna vreča, 5: abdominalna vreča. Glavni bronhij oskrbuje pljuča in vodi v zadnji vreči (4 in 5). Spredaj je glavni bronhij povezan s sprednjimi (1-3) vrečami; b), c) shematski prikaz dihalnega sistema ptiča ob vdihu (b) in izdihu (c). Prekinjene puščice kažejo, da se zračne vreče ob vdihu razširijo, ob izdihu pa skrčijo. Polne puščice označujejo smer zračnega toka, predeli, kjer ni pretoka zraka, so označeni z »X«.

dihalno površino na volumsko enoto. Osnovna funkcionalna enota ptičjih pljuč je cevast **parabronhij**, ki se razvejuje v zračne kapilare z manjšim premerom (3-10 mm), kot je premer alaveola (25-30 mm). Parabronhiji so ravne cevke premera od pol do dveh milimetrov in z debelino stene 200-500 mm. Zračna kapilara tvori posebno tridimenzionalno omrežje s krvnimi kapilarami v steni parabronhija. V steni so tudi elastična vlakna in gladke mišične celice. Posebnost ptičjih dihal so **zračne vreče** (5 parov), ki ležijo pred in za pljuči. Iz pljuč in vreč lahko zračni kanali segajo tudi v kosti in vezivo. Sapnik je razširjen v primarni sapnici, ki vodita do pljuč in zadnjih vreč (abdominalni in zadnji torakalni). Od glavne sapnice se odcepljajo sekundarne, katerih razvejitve vodijo naprej v tri sprednje vreče (cervikalni, interklavikularni in sprednji torakalni). Z vdihom gre večina zraka v zadnje vreče in le majhen del v pljuča, hkrati pa prehaja zrak iz pljuč v prednje vreče. Pri izdihu se spraznijo zadnje vreče v pljuča, zrak iz sprednjih vreč pa se iztisne. Ptiči imajo zelo učinkovit sistem izmenjave plinov, ki temelji na pretočnem sistemu. Morfološke predstopnje takih pljuč so že pri želvah, varanih in krokodilih.

Regulacija dihanja

Vsebnost kisika se v različnih medijih spreminja, organizmi pa z regulacijo vzdržujejo konstantno vsebnost plinov v tkivih in telesnih tekočinah. Ker so spremembe v količini kisika v vodi večje, vodni oragnizmi (mnogoščetinci, pijavke, ličinke žuželk, raki) z dihalnimi gibi stalno dovajajo svežo vodo. Ribe prezračujejo škržni prostor z dviganjem in spuščanjem poklopca. Pri kopenskih živalih je prezračevanje bolj problematično, ker so dihala v notranjosti. Boljšo ventilacijo omogočajo dihalni gibi z mišicami (žuželke), razširjene dihalne odprtine (polži), požiranje zraka (dvoživke, plazilci) in gibanje prsnega koša (ptiči, sesalci). Dihalno mišičje aktivira živčni center v podaljšani hrbtenjači (retikularna formacija), ki je povezan še z drugimi živčnimi centri.

Dihalni ciklus se začne z aktivacijo inspiratornih nevronov, ki vzburjajo motorične nevrone mišic za vdih. Izdih regulirajo ekspiratorni nevroni, ki vzburjajo mišice za izdih. Meje jakosti vdiha in izdiha regulirajo receptorji v steni pljuč. Osnovni dihalni ritem lahko spremenijo številni dejavniki (fizični napor deluje preko limbičnega sistema, spremenjeni vedenjski vzorci preko hipotalamusa). Na dihanje vplivajo tudi hormoni (adrenalin, tiroksin, progesteron). Dihanje stimulirajo: povečana koncentracija $CO_2$ v arterielni krvi, zmanjšana koncentracija kisika in znižanje pH vrednosti krvi. Spremembe v koncentraciji kisika zaznavajo periferni in centralni kemoreceptorji v podaljšani hrbtenjači (glomus caroticus in glomus aorticum aortnega loka).

Veliko živali lahko živi v pogojih z zmanjšano količino kisika (hipoksija) ali celo brez kisika (anoksija). Številne školjke, kolobarniki in ličinke žuželk lahko živijo v takih pogojih, tako da zmanjšajo metabolizem in preidejo na glikolitično (anaerobno) razgradnjo sladkorjev. V takih primerih se v tkivih poveča količina mlečne kisline, ki jo lahko naprej oksidirajo.

## 4.5 Telesne tekočine in transport snovi

Transport snovi v organizmu poteka po določenih poteh, ki so pri večjih organizmih morfološko in funkcionalno organizirane v krvožilni sistem ali obtočila. Vloga obtočil je povezana s številnimi funkcijami telesnih tekočin, predvsem krvi in hemolimfe. Osnovna funkcija obtočil pri številnih živalih je **transport dihalnih plinov** med dihali in tkivi. S telesnimi tekočinami se prenašajo tudi **hranilne snovi** do celic in produkti presnove iz celic v izločala. Kri ima pomembno vlogo pri **ionski regulaciji** in ohranjanju ionske homeostaze v organizmu. Obtočila prenašajo **hormone** in vplivajo na kemijsko ravnovesje v organizmu. Kri ima tudi **obrambno** vlogo, saj prenaša protitelesa in levkocite. Pri toplokrvnih vretenčarjih je pomebna vloga **termoregulacije.** Obtočila vzdržujejo **konstantno notranje okolje** in se povezujejo z drugimi organskimi sistemi, predvsem dihali, prebavili in izločali.

Transportni sistemi nevretenčarjev

Majhni organizmi (praživali, vrtinčarji, ožigalkarji, kotačniki, gliste), pri katerih je razmerje med telesno površino in volumnom ustrezno, izmenjujejo snovi z okoljem z difuzijo in aktivnim transportom. Pri večjih živalih lahko prevzame vlogo transportnega sistema razvejano črevo, ki ga imenujemo **gastrovaskularni sistem.**

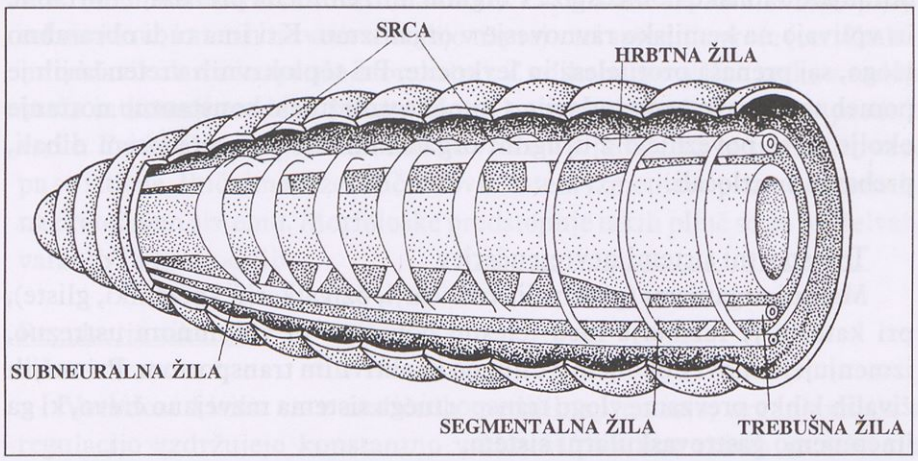
Živali z višjo stopnjo diferenciacije tkiv, intenzivno presnovo in večjo gibljivostjo imajo obtočila, v katerih lahko telesna tekočina potuje v več smereh. Krvožilje je lahko pri nekaterih skupinah sekundarno reducirano in transportno funkcijo prevzamejo drugi organski sistemi (celomsko omrežje pri pijavkah, telesna votlina glist, trahealni sistem žuželk).

Filogenetsko se je razvil sistem obtočil iz prostorov med celomom, tako da je stena žil iz celotela, lumen pa je ostanek primarne telesne votline. Pomembna lastnost žil je njihova elastičnost in krčljivost, ki omogoča kontinuiran pretok krvi, ki sledi utripu srca ali žilnih odebelitev. Hitrost pretoka je odvisna od premera žil, zato je omrežje kapilar, kjer je pretok krvi zelo upočasnjen, pomembno za izmenjavo snovi med krvjo in celicami. Pri vseh večceličarjih telesno gibanje pospešuje transport telesnih tekočin (limfni sistem človeka). Transport telesnih tekočin pospešujejo tudi mišice v steni žil, ki lahko delujejo zelo neusmerjeno in potiskajo kri v različne smeri (parapodiji mnogoščetincev). Pri višjih organizmih usmerjajo tok krvi **srca,** posebni deli žil, ki imajo sistem zaklopk in delujejo kot črpalke. Srce je lahko cevasto ali kamričasto. **Cevasto srce** imajo členonožci in je lahko zelo dolgo ali pa kratko in mišičasto. Obdano je s **perikardialnim sinusom,** prostorom, napolnjenim s tekočino in je z ligamenti pritrjeno na telesno steno in ventralni perikardialni septum. Ob kontrakciji (sistola) potisne kri v sprednjo arterijo in elastična vlakna se napnejo. Ob relaksaciji (diastola) se odprejo srčne reže (ostia), srce se razširi in posrka kri. Zelo pogosta so pomožna srca. **Kamričasto srce** imajo mehkužci in vretenčarji. Srce ima močno mišično steno in deluje kot sesalka in tlačilka. Srce je obdano s prostorom (perikard), napolnjenim s tekočino, ki s podpritiskom vpliva na polnjenje srca. Zelo pomemben dejavnik za črpanje krvi v srce je tudi razlika v debelini mišične stene med atrijem (tanka stena) in ventriklom (debela stena). Smer pretoka uravnavajo srčne zaklopke. Pri **miogenem srcu** poteka krčenje na osnovi avtonomne ritmike specializiranih mišičnih celic, pri **nevrogenem srcu** pa pod vplivom živčnih celic.

JANA knjižnica

Nevrogena srca imajo kolobarniki in členonožci. Sesalci, plaščarji, mehkužci, nekateri členonožci in kolobarniki imajo miogena srca. Glavonožci imajo poseben par **škržnih src,** ki potiskajo kri skozi kapilarno omrežje v škrgah. Pomožna srca imajo tudi vretenčarji (limfna srca žab, srca v letalnih venah netopirjev).

Krvožilni sistem je lahko sklenjen (glavonožci, kolobarniki, vretenčarji), veliko nevretenčarjev pa ima nesklenjen krvožilni sistem (členonožci). **Sklenjen krvožilni sistem** je iz srca in neprekinjenega sistema žil (sl.4.29). Po takem sistemu se prenaša relativno majhna količina krvi (sipa




Sl.4.29: Sklenjen krvožilni sistem deževnika (*Lumbricus*): Prikazan je sprednji del živali z glavnimi žilami. Pet parov src črpa kri iz dorzalne v ventralno žilo, po kateri teče kri v zadnji del telesa (naprej teče le v prvih šestih členih).

15% telesnega volumna, človek 6-8%). Vene vedno vodijo proti srcu, arterije pa od srca, ne glede na sestavo krvi. Iz srca navadno izstopa večja žila, aorta, ki se cepi v manjše arterije, te se razvejujejo v kapilare. Endotel kapilar je pri vretenčarjih zelo tanek, celice endotela so lahko povezane na različne načine. Endotel slabo prepustnih zveznih kapilar vsebuje številne pinocitotske vezikle, celice so povezane s tesnimi medceličnimi stiki. Endotel fenestriranih kapilar je na nekaterih mestih preluknjan s porami. Endotel sinusoidnih kapilar je iz celic, med katerimi so široke paracelularne reže. Vretenčarji imajo dva kapilarna prepleta, enega v dihalih (pljuča, škrge), kjer poteka izmenjava plinov, v drugem pa poteka izmenjava hrane in plinov med krvjo in tkivi. Pri večini živali se kisik, ki vstopa skozi dihalne površine v telesno tekočino, veže na dihalne pigmente v telesni tekočini ali v krvnih celicah. Dihalni pigmenti so zelo različni in vsebujejo ione kovin. Najbolj razširjen je **hemoglobin**, ki ga imajo tudi nevretenčarji in to mehkužci, kolobarniki, členonožci ter iglokožci. Hemoglobin je iz proteinskega dela (globina) in prostetične skupine (hem). Ta je iz porfirinskega obroča z železovim atomom v sredini. Molekula hemoglobina je iz štirih peptidnih verig hemov. Kisik se veže na železo, pri tem nastane svetlo rdeč **oksihemoglobin.** Podoben hemoglobinu je **eritrokruorin,** ki je raztopljen v plazmi in značilen za kolobarnike in polže. **Mioglobin** v mišicah vretenčarjev in nekaterih nevretenčarjev (ličinke dvokrilcev) je soroden hemoglobinu, le da je iz ene peptidne verige. Pogosti dihalni pigmenti so še **hemocianin** (polži, raki, pajki), **hemeritrin** (mnogoščetinci, ramenonožci, priapulidi) in **klorkruorin** (mnogoščetinci). Afiniteto hemoglobina do kisika lahko prikažemo s

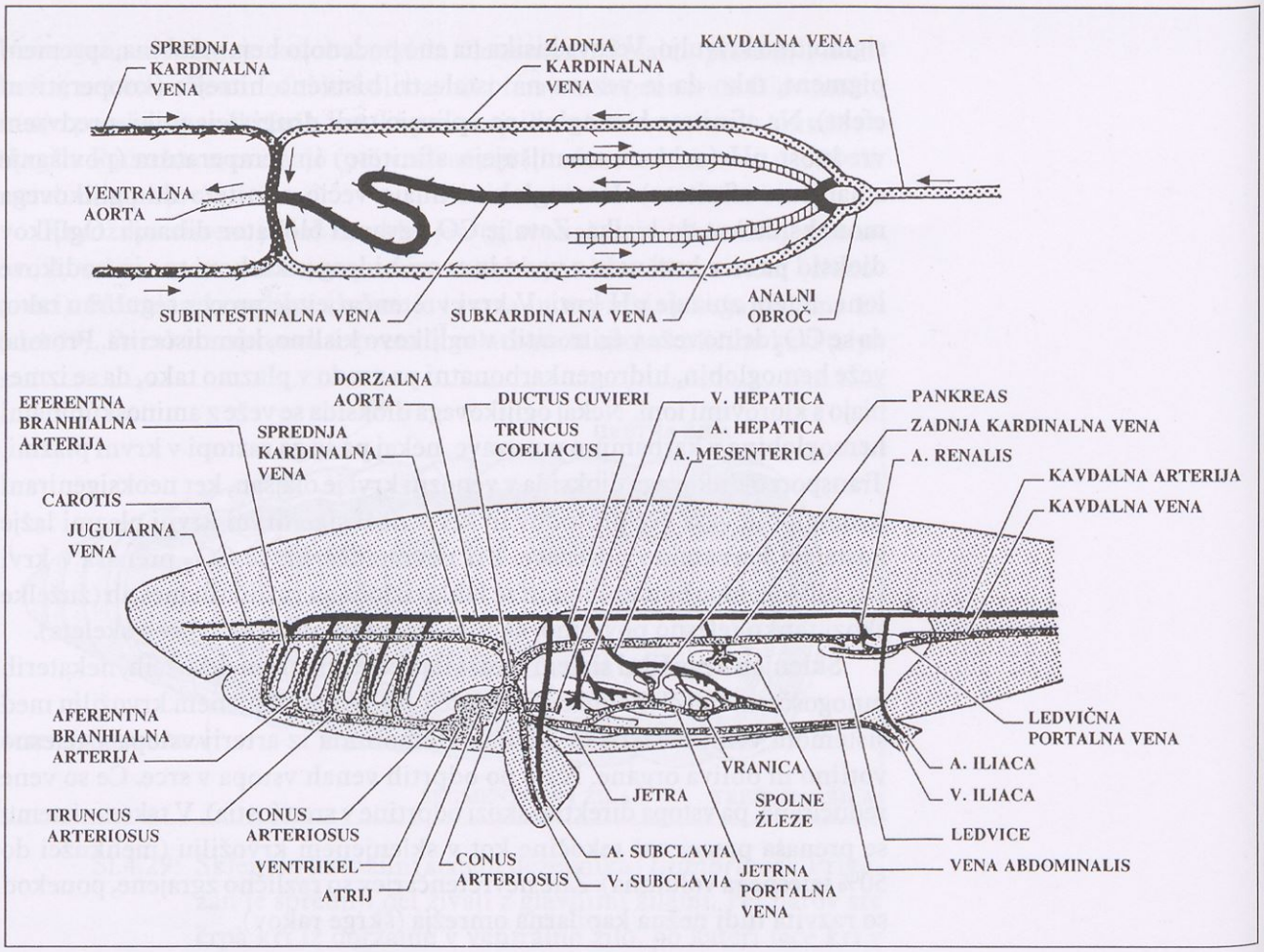
sigmoidno krivuljo. Vezava kisika na eno podenoto hemoglobina, spremeni pigment, tako da je vezava na ostale tri bistveno hitrejša (kooperativni efekt). Na afiniteto hemoglobina vplivajo tudi drugi dejavniki, predvsem vrednost pH (acidoze zmanjšujejo afiniteto) in temperatura (povišanje zmanjšuje afiniteto). Hemoglobini imajo večjo afiniteto do ogljikovega monoksida kot do kisika. Zato je CO nevaren blokator dihanja. Ogljikov dioksid pa se v krvi veže z vodo in tvori hidrogenkarbonatne in vodikove ione. S tem znižuje pH krvi. V krvi vretenčarjev je proces reguliran tako, da se $CO_2$ delno veže v eritrocitih v ogljikovo kislino, kjer disociira. Protone veže hemoglobin, hidrogenkarbonatni pa gredo v plazmo tako, da se izmenjajo s klorovimi ioni. Nekaj ogljikovega dioksida se veže z aminoskupinami hemoglobina v karbamino povezave, nekaj pa se ga raztopi v krvni plazmi. Transport ogljikovega dioksida v venozni krvi je olajšan, ker neoksigenirani hemoglobin veže več protonov in ker v neoksigenirani krvni plazmi lažje nastajajo karbamino povezave. Pri nevretenčarjih se $CO_2$ prenaša v krvi kot hidrogenkarbonatni ion in se lahko izloča na različnih mestih (žuželke skozi tanko telesno površino, školjke ga uporabljajo za tvorbo skeleta).

**Sklenjen krvožilni sistem** je razvit predvsem pri mehkužcih, nekaterih mnogoščetincih, členonožcih in plaščarjih. V nesklenjenem krvožilju med sistemom ven in arterij ni kapilar. **Hemolimfa** iz arterij vstopa v telesno votlino in obliva organe. Nato po odprtih venah vstopa v srce. Če so vene reducirane, pa vstopa direktno skozi odprtine v srcu (ostia). V takem sistemu se prenaša precej več tekočine kot v sklenjenem krvožilju (mehkužci do 50% telesnega volumna). Žile nevretenčarjev so različno zgrajene, ponekod so razvita tudi nežna kapilarna omrežja (škrge rakov).

Transportni sistemi vretnčarjev

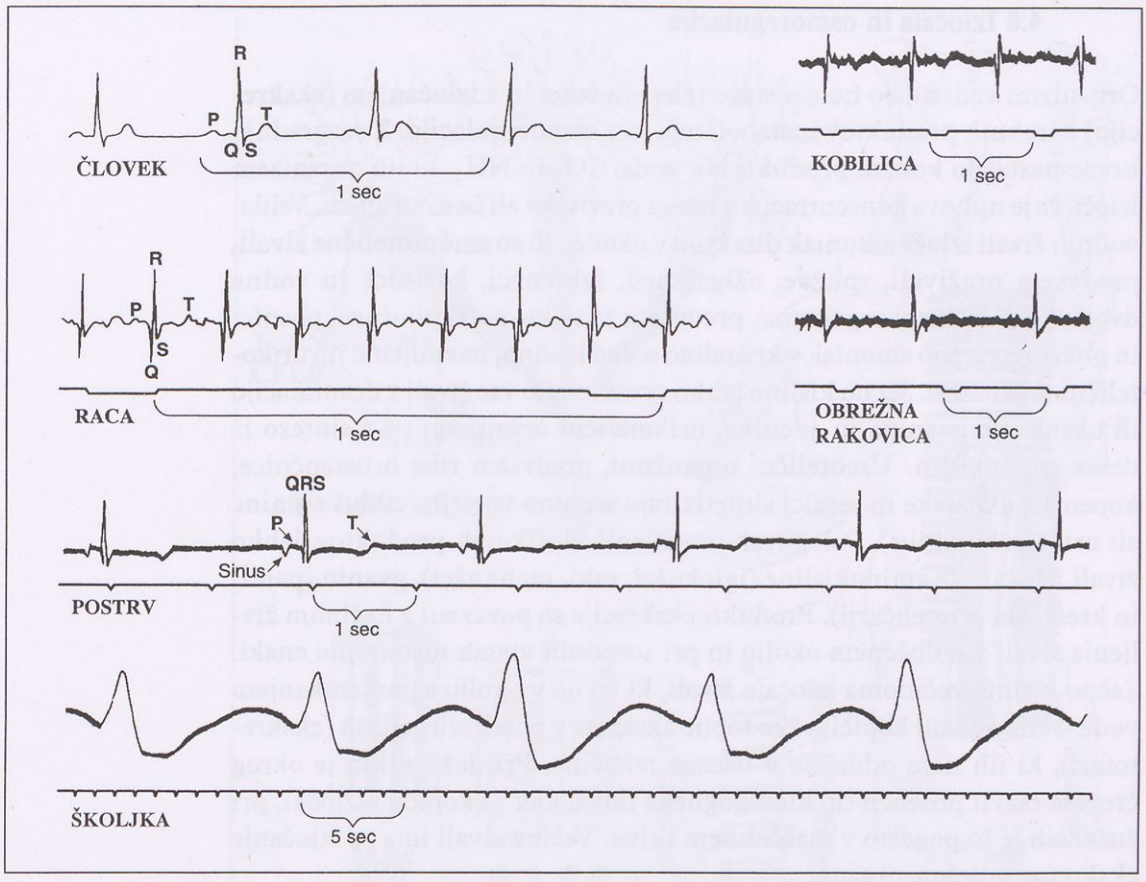
Krvožilje vretenčarjev je sklenjenega tipa in je iz srca, arterij, ven in kapilar (sl.4.30). Srce leži na ventralni strani, za škržnimi loki. Iz srca izstopa neparna ventralna aorta, ki vodi kri v prednji del telesa. V predelu škrg se odcepljata parna aortna loka, ki vodita kri v v dorzalno aorto, ta pošilja kri v različne organe. Bolj kompleksen je venozni sistem, kjer se številne vene (kavdalne, kardinalne, subintestinalne, subkardinalne) zlivajo v srce s posebnim kanalom (ductus Cuvieri). Z razvojem jeter se je pri vretenčarjih razvil jetrni ali **portalni krvni obtok.** Ta je iz portalne vene, ki nosi s hrano bogato kri iz črevesa v jetra, kjer se razvejuje v kapilarno omrežje. Podoben kapilarni sistem je razvit tudi v predelu hipofize in pri nižje razvitih vretenčarjih (od hrustančnic do plazilcev) v predelu ledvic. V ledvicah se iz krvi izločajo nerabne snovi, koristne pa se absorbirajo. Pri sesalcih portalnega sistema v ledvicah ni več, venozni sistem je manj kompleksen in vsa venozna kri s spodnjega dela telesa se zbira v veno cavo posterior, ki se izliva v srce. Vena cava anterior pa nosi kri iz sprednejga dela telesa. Posebnost rib pljučaric in kopenskih organizmov je **pljučni krvni obtok.** S kisikom revna kri gre po pljučnih arterijah iz srca v pljuča. Pljučne vene pa se izlivajo v levi ventrikel in nosijo v srce kri, bogato s kisikom. Pritisk v pljučnem krvnem sistemu je veliko nižji kot v **sistemskem krvnem obtoku.**

Srce vretenčarjev izvira iz predela ventralne aorte za škržnimi režami. Ko se je v predelu škrg razvilo kapilarno omrežje z dihalno funkcijo (ribe), se je funkcija srca povečala in srce se je razvilo v močnejši mišični organ. Pri ribah ima srce vlogo zbiranja krvi iz vsega telesa in s pritiskom poganja kri skozi kapilarni preplet. Atrij in sinus venosus imata tanko steno in zbirata kri, mišičasta conus arteriosus in ventrikel pa poganjata kri iz srca pod




Sl.4.30: Zgoraj: Venozni sistem primitivne oblike vretenčarja (pogled z ventralne strani). Sprednja in zadnja kardinalna vena se izlivata v ductus Cuvieri (vena cardinalis communis). Spodaj: Krvožilje morskega psa. Žile, ki vsebujejo kri, bogato s kisikom, so označene črno, tiste, ki imajo kri z malo kisika pa točkasto.

pritiskom. Srce rib je v obliki črke S, tako da leži atrij dorzalno pred in nad ventriklom. Pri višjih vretenčarjih je srce pregrajeno in zaklopke omogočajo usmerjen pretok krvi. Pri kopenskih vretenčarjih pride do ločevanja dela srca, v katerega prihaja oksigenirana kri iz pljuč od dela, v katerega vstopa kri bogata s $CO_2$. Atrij se razdeli v levi in desni del. Tako srce imajo že dvoživke in večina plazilcev. Pri krokodilih je srce že štiridelno. Popolno ločitev oksigenirane in neoksigenirane krvi omogoča zgradba srca ptic in sesalcev. Avtonomno delovanje srca ptičev in sesalcev omogočajo posebne mišične celice, ritmovniki (angl. pacemakers), ki z vzburjenjem v predelih sinuatrialnega in atrioventrikularnega vozla, Hissovega snopa ter Purkinjejevih vlaken sprožijo kontrakcijo srca. Električno aktivnost miogenega srca lahko odčitamo iz elektrokardiograma (EKG), ki ga lahko posnamemo s telesne površine (sl.4.31). Posamezni deli odgovarjajo vzburjenju določenih predelov srca (vrhovi P,Q,R,S,T). Na frekvenco srčnega utripa vplivajo številni dejavniki, temperatura, mehanski, kemijski in živčni dejavniki. Pri nižji temeperaturi se utrip zmanjša. Živčni sistem vpliva na delovanje srca z vlakni, ki izhajajo iz podaljšane hrbtenjače. Adrenalin aktivira vretenčarsko srce, acetilholin pa zavira njegovo delovanje. Pri nevretenčarjih imajo lahko te snovi drugačen učinek, acetilholin na primer stimulira nevrogena srca.




Sl.4.31: Elektrokardiogram različnih živali

Limfni sistem

Limfni sistem se je razvil pri vretenčarjih v povezavi s povečevanjem krvnega pritiska v krvožilju. Limfni sistem zbira medcelično tekočino in jo po limfnih žilah vrača v obtok, hkrati pa odstranjuje tudi produkte presnove. Pri žabah je to sistem cistern, v katerih se zbira limfa. Pri repatih krkonih in plazilcih pa je že razvito ožilje z limfnimi srci. Ptiči in sesalci nimajo limfnih src, v limfnih žilah so zaklopke, ki usmerjajo tok limfe. Limfa se pretaka s telesno aktivnostjo. Limfni sistem je iz slepo zaprtih kanalov, ki zbirajo kri, ki se filtrira iz žil v prostore med celicami. V bistvu je to pomožni drenažni sistem, ki zbira tudi snovi, ki ne prehajajo skozi endotel žil. Pri človeku se dnevno prefiltrira okrog 20 l telesne tekočine iz kapilar v tkivo, od tega se je 18 l vrne v kapilare, 2 l pa v limfni sistem. **Limfne kapilare** tvorijo gosto kapilarno omrežje v organih in nosijo limfo v večje limfne žile, ki se izlivajo v kanal (ductus toracicus), ki vodi v veno v bližini srca. V črevesu limfne žile (hilusne žile) transportirajo resorbirane maščobe. Pomembni limfatski organi vretenčarjev so priželjc (thymus), vranica, bezgavke, limfno tkivo v črevesu in Fabricijeva bursa pri ptičih. **Priželjc** je pomeben v ontogenetskem razvoju, ker izloča različne hormone, ki vplivajo na razvoj drugih limfatskih organov. V **vranici** nastajajo in razpadajo krvne celice in se tvorijo protitelesa. **Bezgavke** vsebujejo limfocite in so pomembni centri cirkulacije limfocitov med infekcijo.

## 4.6 Izločala in osmoregulacija

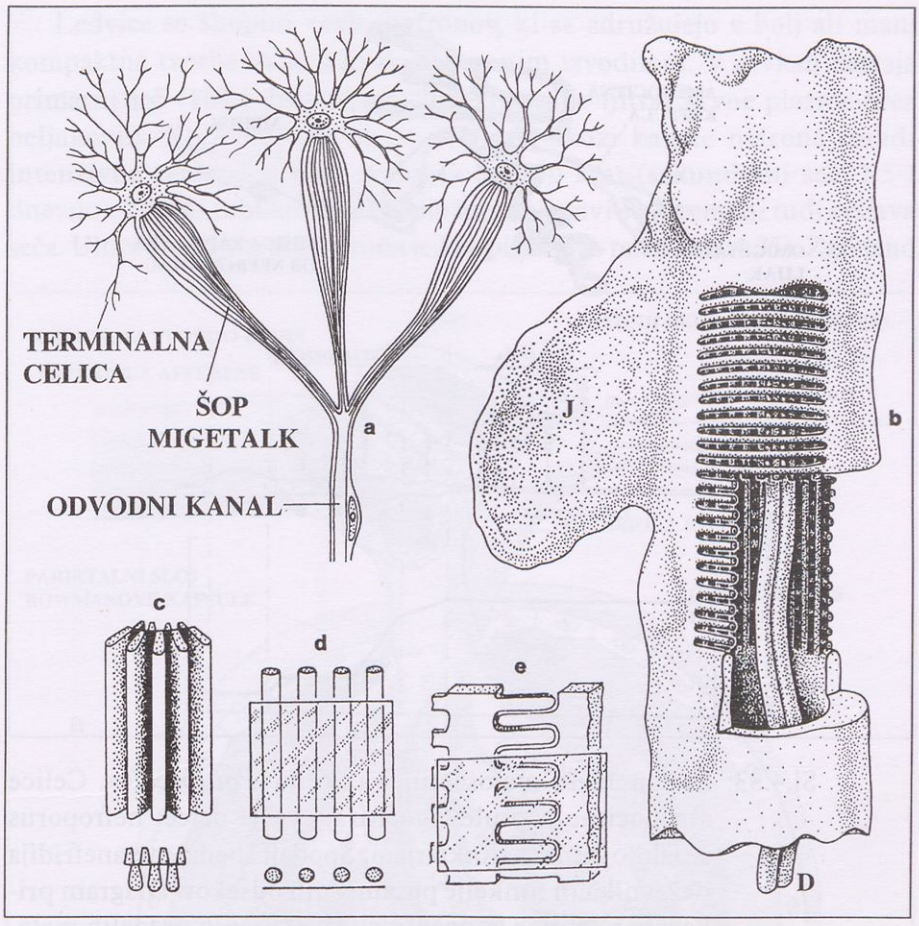
Organizmi vzdržujejo homeostazo telesnih tekočin z **izločanjem (ekskrecijo)** nerabnih produktov metabolizma in z **osmoregulacijo.** Z razgradnjo hrane nastajajo končni produkti kot voda, $CO_2$ in $NH_3$, ki jih organizem izloči, če je njihova koncentracija v telesu previsoka ali če so strupeni. Veliko vodnih živali izloča amoniak direktno v okolje. To so **amonioteličnе živali,** predvsem praživali, spužve, ožigalkarji, iglokožci, kostnice in vodne dvoživke. Kopenski organizmi, predvsem žuželke, polži pljučarji, plazilci in ptiči pretvarjajo amoniak v kristalino sečno kislino, imenujemo jih **urikotelični organizmi**. Sečno kislino lahko sintetizirajo vse živali z deaminacijo in oksidacijo gvanina in adenina, urikotelični organizmi pa s sintezo iz delov aminokislin. **Ureotelični organizmi**, predvsem ribe hrustančnice, kopenske dvoživke in sesalci sintetizirajo sečnino v jetrih (ciklus sečnine ali ornitinski ciklus). Poleg treh omenjenih dušikovih produktov, lahko živali izločajo še aminokisline (iglokožci, raki, mehkužci), gvanin (pajki) in kreatinin (vretenčarji). Produkti ekskrecije so povezani z načinom življenja živali v določenem okolju in pri sorodnih vrstah niso nujno enaki. Sečno kislino večinoma izločajo živali, ki živijo v okolju s pomanjkanjem vode. Veliko živali kopiči težko topne ekskrete v posebnih celicah (ekskretofori), ki jih nato oddajajo v telesne tekočine. Pri deževnikih je okrog črevesa razvit poseben tip **kloragognega tkiva,** kjer se kopičijo izločki, pri žuželkah je to pogosto v **maščobnem tkivu**. Večina živali ima za izločanje ekskretov posebne organe.

Organi za izločanje (izločala)

Organi za izločanje so navadno tesno povezani s krvožiljem ali pa s telesno votlino. Poleg izločanja vzdržujejo tudi izotoničnost notranjega okolja. V celicah izločal potekajo poleg izločalnih tudi intenzivni transportni, reabsorpcijski in sekrecijski procesi. Filtracijsko pregrado med cevkami izločal in telesnimi tekočinami tvori epitel iz celic **podocit,** ki so razvejane in se z bazalno lamino povezujejo s celicami endotela. Kri se preceja v ultrafiltrat, ki razen celic in večjih proteinov vsebuje vse komponente krvi. Osnovna naloga izločal je, da iz tega ultrafiltrata resorbirajo vse za organizem koristne snovi in jih vrnejo v telesne tekočine.

Praživali izločajo v okolje z eksocitozo, imajo pa tudi izločalne mehurčke ali **kontraktilne vakuole.** Vakuola večine praživali je obdana s številnimi manjšimi vezikli, ki jih obdajajo mitohondriji. Iz veziklov se aktivno črpajo ioni v citosol in ko tekočina v njih postaja hipotonična, se zlijejo z vakuolo. Vakuola se polni in ko je dovolj velika, se skrči, zlije s plazmalemo in iztisne vodo iz celice. Pri nekaterih migetalkarjih (paramecij) so okrog vakuole razporejeni radialni kanali. Kontraktilna vakuola paramecija je iz centralnega rezervoarja, v katerega se izliva pet radialnih kanalov z ampulami. Ob kanalih je omrežje manjših kanalčkov, ki verjetno izvirajo iz endoplazemskega retikuluma. Krčenje ampul potiska izločke v rezervoar, ki iztisne tekočino skozi centralno poro v okolje. Kontraktilne vakuole so tudi pomembni osmoregulacijski organeli in so razvite predvsem pri sladkovodnih praživalih ter spužvah.

Najpreprostejši evmetazoji imajo **protonefridije** (sl.4.32), slepo zaprte kanalčke s terminalno celico, ki z migetalkami ustvarja pretok v kanalu. Zaradi podpritiska v kanalu, tekočina iz okolja vdira v kanal skozi špranjaste strukture. Kanal se izliva na telesni površini ali v črevo. Protonefridiji so



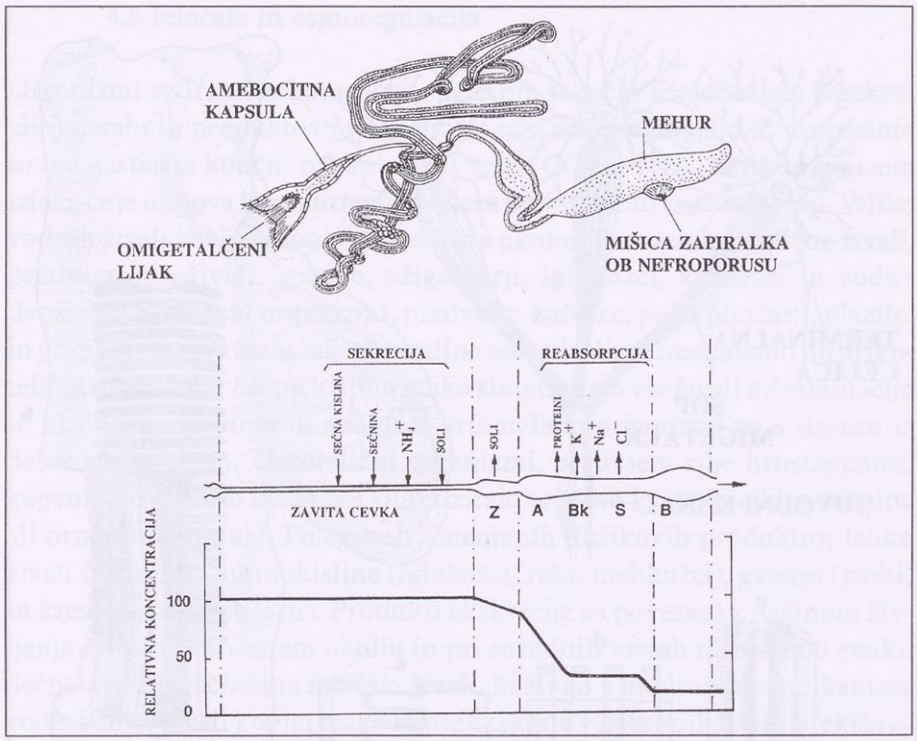

Sl.4.32: Protonefridiji: a) protonefridij s terminalno celico, ki je bogato razvejana (trakulja); b) terminalna celica z bičkoma (D) in s kratkim izrastkom ki vsebuje jedro (J) pri vrtinčarju iz rodu *Stenostomum*. Del cevke, kjer poteka filtracija (vrša), je izrezan; c-e) filtracijski deli različnih terminalnih celic: c) Trematoda, d) *Lymnea* (Gastropoda), e) *Urnatella* (Kamptozoa).

razviti predvsem pri živalih s primarno telesno votlino in nastanejo iz cevastih vgreznitev epidermisa. Razviti so pri ploskavcih, nekaterih valjevcih, nitkarjih, ličinkah mehkužcev, nekaterih mnogoščetincih in škrgoustkah.

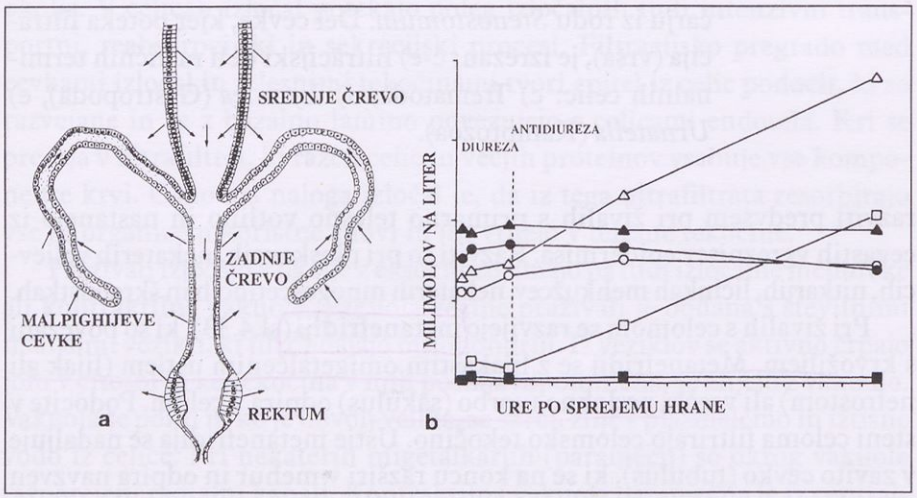
Pri živalih s celomom se razvijejo **metanefridiji** (sl.4.33), ki so povezani s krvožiljem. Metanefridij se z lijakastim omigetalčenim ustjem (lijak ali nefrostom) ali vrečki podobno tvorbo (sakulus) odpira v celom. Podocite v steni celoma filtrirajo celomsko tekočino. Ustje metanefridija se nadaljuje v zavito cevko (tubulus), ki se na koncu razširi v mehur in odpira navzven z nefroporusom.V metanefridiju potekata tudi sekrecija in reabsorpcija snovi. Segmentalno razporejeni metanefridiji kolobarnikov imajo ustje v enem segmentu, cevka predre steno med segmentoma (disepiment) in se izliva navzven v drugem segmentu.

Kopenski členonožci (stonoge, žuželke, pajki) imajo **Malpighijeve cevke** (sl.4.34). To so cevasti, slepo zaprti izrastki, ki izraščajo iz srednjega črevesa na meji z zadnjim delom črevesa. Epitel cevk filtrira telesno tekočino in prenaša nerabne snovi v črevo, kjer se izločijo. V predelu rektuma se cevke povezujejo z epitelom rektalnih papil, kjer se resorbira voda.

Izločala vretenčarjev so **ledvice**, ki so zelo različno zgrajene pri različnih skupinah.

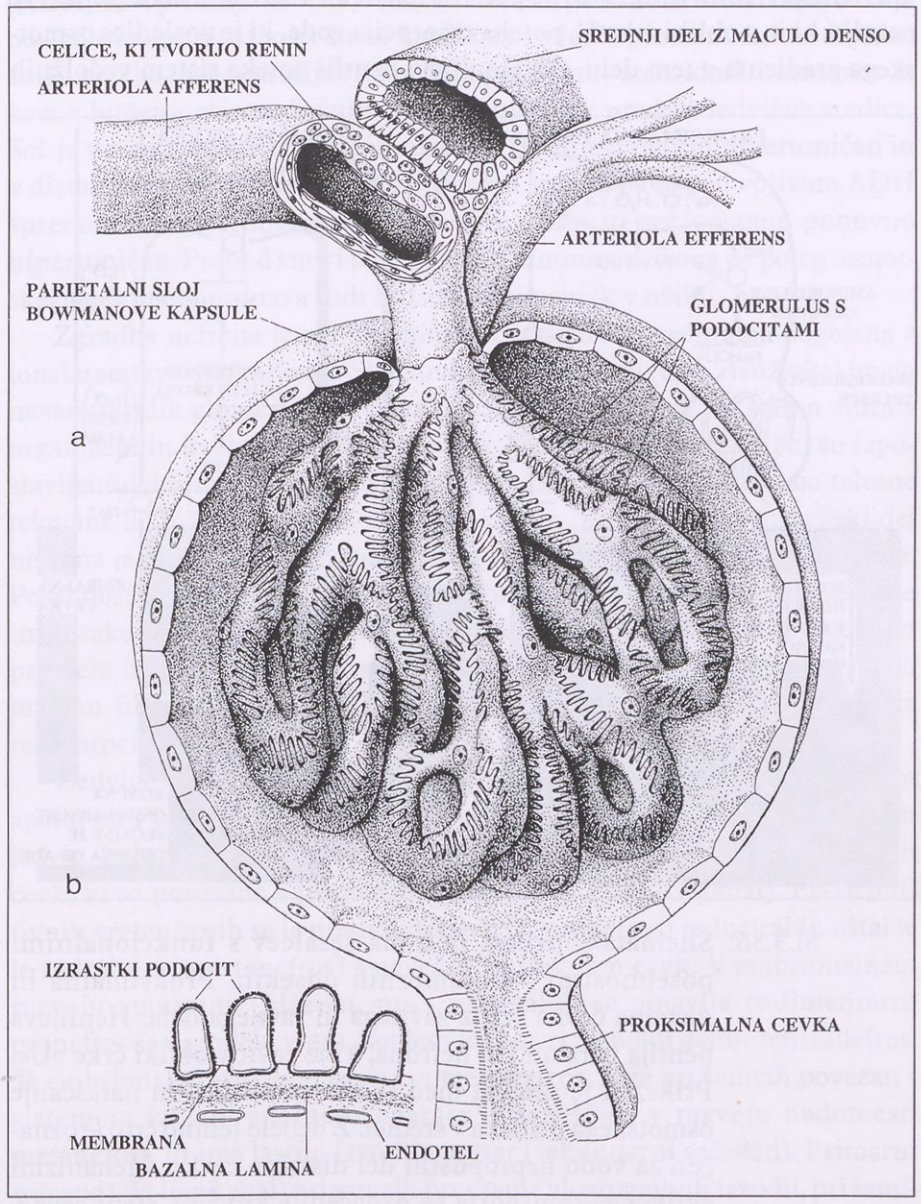



Sl.4.4.33: Metanefridij maloščetinca iz rodu *Pontoscolex*. Celice amebocitne kapsule fagocitirajo večje delce; nefroporus se lahko zapira s sfinkterjem; Spodaj: shema metanefridija deževnika in funkcije posameznih odsekov. Diagram prikazuje relativne koncentracije v različnih predelih metanefridija. Z:ciliarni kanal, A: ampula, Bk: mehurčkasti kanal, S: paličasti kanal, B: mehur.



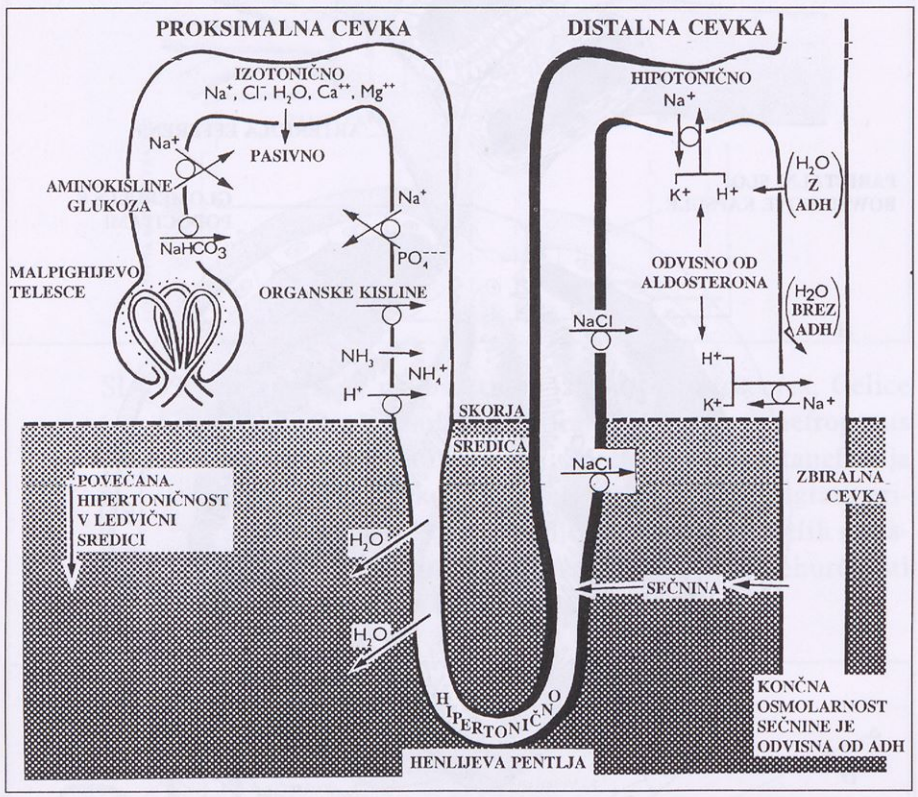

Sl.4.4.34: a) Malpighijeve cevke in zadnje črevo žuželk. Anatomska zgradba in smer vodnega toka (puščice); v srednjem črevesu se lahko voda iz lumna resorbira v hemolimfo ali pa se iz notranjosti telesa izloči v črevo; voda teče iz Malpighijevih cevk v zadnje črevo, ki je pokrito s kutikulo, in se resorbira v rektalnih žlezah.
b) *Rhodinus*, osmotski pritisk v sečni tekočini (prazni trikotniki) in v hemolimfi (polni trikotniki) ter koncentracije $Na^+$ (krogci) in $K^+$ ionov (kvadratki) v sečni tekočini (prazni znaki) in hemolimfi (polni znaki), en dan po sprejemu hrane.

Ledvice so skupine cevk, **nefronov,** ki se združujejo v bolj ali manj kompaktne tvorbe in se izlivajo s skupnim izvodilom. V cevkah nastaja **primarni seč** (180 l dnevno pri človeku), ki je filtrat krvne plazme brez beljakovin. Količina seča se po prehodu skozi kanale nefrona zaradi intenzivne resorpcije vode zmanjša do 100 krat (sekundarni seč, 1.5 l dnevno). Zaradi tubularne sekrecije topnih snovi se spremeni tudi sestava seča. Ultrafiltracijski del nefrona je **Malpighijevo telesce** (sl.4.35). Zgrajeno




Sl.4.35: Malpighijevo telesce v ledvicah sesalcev: a) Kri pride po aferentni arterioli v glomerulus in odteka po eferentni arterioli. Podocite obdajajo glomerulus in tvorijo visceralno steno Bowmanove kapsule, ki v predelu žil prehaja v parietalno steno. V predelu med obema stenama se zbira ultrafiltrat. Distalna cevka nefrona je v predelu aferentne arteriole izoblikovana v maculo denso, ki je iz kemoreceptivnih celic. Te so povezane s celicami v arterioli, ki tvorijo renin. b) Podrobna zgradba krvno-urinske pregrade, ki jo tvori endotel krvnih kapilar, skupna bazalna lamina endotela in podocit ter membrana iz glikoproteinov, ki se nahaja med prstastimi izrastki (pedicele) podocit.

je iz čašasto vgreznejene Bowmanove kapsule in glomerulusa, kapilarnega prepleta aferentne in eferentne arteriole. Med kapilarnim omrežjem je tkivo **mezangij.** Celice mezangija izločajo encim **renin,** ki posredno regulira produkcijo aldosterona. Aldosteron je hormon, ki uravnava ionsko sestavo seča. Ultrafiltrat nastaja tako, da se kri pod visokim pritiskom preceja skozi endotelne celice kapilar in podocite. Primarni seč se pomika v proksimalni del kanala, kjer se resorbirajo glukoza, aminokisline in z aktivnim transportom natrijevi ioni, drugi ioni pa pasivno (sl.4.36). V ravnem delu Henlijeve pentlje, ki je v obliki črke U, poteka resorpcija vode, ki je posledica osmotskega gradienta v tem delu. Ob Henlijevi pentlji poteka sistem vzdolžnih




Sl.3.36: Shematski prikaz nefrona sesalcev s funkcionalnimi posebnostmi v posameznih odsekih. Proksimalna in distalna cevka sta iz zavitega in ravnega dela. Henlijeva pentlja je ravni del nefrona, ki je zavit v obliki črke »U«. Prikazan je prehod med skorjo in sredico in naraščanje osmotskega pritiska v sredici. Z debelo temno črto je označen za vodo nepropustni del distalne cevke. Mehanizmi aktivnega transporta so označeni s krogci v steni cevke. Resorpcija glukoze in aminokislin je povezana s transportom natrijevih ionov. Dve tretjini filtriranega natrija in vode se reabsorbirata že v proksimalni cevki; od aldosterona odvisen transport natrija v končnem delu distalne cevke in zbiralnega kanala je povezan s sekrecijo protonov ali kalijevih ionov; $NH_4^+$ ioni nastajajo v lumnu cevke iz $NH_3$ in $H^+$; amoniak nastaja intracelularno v epitelu cevke iz aminokisline glutamina. Seč difundira iz zbiralnega kanala v intersticij in tako vzdržuje hipertoničnost okolja. V cevki se seč spremeni iz izotoničnega preko hipertoničnega v hipotoničnega. ADH: antidiuretični hormon.

žil, vasa recta. V tem delu sta tokova filtrata in krvi urejena protitočno. Osmotski gradient nastane zaradi aktivnega izločanja soli v predelu ledvične sredice. V predelu Henlijeve pentlje potekata aktivni in pasivni transport klorovih in natrijevih ionov v okoliško tkivo. To regulira hormon **aldosteron,** ki vpliva na povečano resorpcijo natrija in zmanjšano resorpcijo kalija. V distalnem delu cevke in zbiralnem kanalu poteka sekrecija, aktivno izločanje natrija in resorpcija vode, ki jo pospešuje **antidiuretični hormon (ADH, vazopresin).** Izločanje natrija in resorpcija vode v distalni cevki je posledica nepropustnosti stene kanala za vodo. V proksimalni in distalni cevki poteka tudi sekrecija razgradnih produktov steroidnih hormonov iz krvi v lumen nefrona. Sečnina se koncentrira v predelu ledvične sredice. Seč je v proksimalni cevki **izotoničen,** v Henlijevi pentlji **hipertoničen** in v distalni cevki **hipotoničen.** V zbiralnem kanalu pa se pod vplivom ADH spremeni propustnost stene kanala za vodo in seč postane ponovno **hipertoničen.** Prehod snovi med krvjo in lumnom nefrona pa poleg osmotskega gradienta urvnava tudi hidrostatski pritisk v ožilju.

Zgradba nefrona je pri vretenčarjih različna in večinoma pogojena z ionsko sestavo okolja živali. Sladkovodni vretenčarji (ribe, dvoživke) imajo navadno velik glomerulus, ker prefiltrirajo veliko vode. Ta stalno vdira v organizem in jo živali aktivno izločajo. Morski organizmi (ribe) so izpostavljeni dehidraciji, ker je okolje hipertonično in zato regulirajo telesne tekočine tako, da zadržujejo vodo in aktivno izločajo soli. Filtracijski del nefrona je majhen ali celo manjka, soli izločajo skozi površino ali škrge. Posebnost so morski psi, ki v krvi vzdržujejo visoko koncentracijo sečnine in so tako izotonični z morsko vodo. Glomeruli so zelo veliki. Podoben problem imajo kopenske živali. Te morajo vodo zadrževati. Plazilci imajo majhen filtracijski del, ptiči in sesalci pa imajo dobro razvit sistem za reabsorpcijo vode.

Ledvice vretenčarjev so se pri samcih razvile v povezavi s spolnim aparatom v **urogenitalni sistem.** Hipotetični, primitivni tip vretenčarskih ledvic, **holonefros** (podaljšani pronefros), je iz segmentalno razvrščenih cevk, ki so povezane s primarnim sečevodom (Wolfov kanal). Pri primitivnih vretenčarjih se je prednji del ledvic (pronefros) reduciral in ostal je le zadnji del (opistonefros) s povečanim številom cevk. V embrionalnem razvoju amniotov (plazilci, ptiči in sesalci) se pojavlja rudimentarni pronefros še v predelu vratu, kot ledvice pa pri zarodku deluje opistonefros. Ta embrionalna tvorba se razvije v **mezonefros,** ki je pri samcih povezan s sistemom izvodil spolnega aparata. Kasneje ga v razvoju nadomesti **metanefros,** ki ima lastno izvodilo ureter (sekundarni sečevod). Primarni sečevod (Wolfov kanal) pri samcih prevzame vlogo spolnih izvodil, pri samicah pa se reducira. Kako je potekal filogenetski razvoj ledvic pri vretenčarjih, ni čisto jasno, vendar so trije omenjeni tipi ledvic do neke mere razviti pri predstavnikih danes živečih skupin vretenčarjev. Pogosto z izrazom mezonefros označujemo ledvice anamniotov, kot metanefros pa ledvice amniotov.

Osmoregulacija

Vsebnost tekočin v organizmu je v raznih okoljih zelo različna. Ionska sestava tekočin primarnih morskih organizmov (npr. morske zvezde) je zelo podobna morski vodi.

Intracelularna tekočina je po ionski sestavi lahko zelo raznolika. Živali lahko ionsko sestavo telesnih tekočin regulirajo (ionska regulacija).

Osmotska vrednost ekstracelularnih tekočin (kri, hemolimfa) je pri vseh živalih zelo različna. Če so razlike v osmotski vrednosti telesne tekočine in okolja velike, živali to regulirajo z **osmoregulacijo.** Osmotska vrednost telesnih tekočin se lahko spremeni s spremembo vsebnosti vode, z aktivnim transportom ionov ali sintezo in razgradnjo aminokislin. Večina morskih nevretenčarjev je **poikiloosmotskih,** kar pomeni, da so izoosmotski z okoljem in se aktivno prilagajajo spremembam ionske sestave okolja. Take so **stenohaline živali** (ožigalkarji, mehkužci, raki, iglokožci, plaščarji), ki živijo v dokaj konstantnem ionskem okolju. **Evrihaline** živali lahko živijo v okolju s spremenljivo ionsko sestavo. Živali, ki lahko kljub spremembam v ionski sestavi okolja vzdržujejo konstantno ionsko sestavo telesnih tekočin, so **homoiosmotske.** Če je telesna tekočina hipertonična, so **hipertonični regulatorji,** če je hipotonična, so **hipotonični regulatorji.** Morske ribe kostnice (sekundarno morske živali) so hipotonični regulatorji. Stalno izločajo soli skozi škrge ter pijejo veliko vode. Morski plazilci in ptiči izločajo soli skozi solne žleze, sesalci pa s hiperosmotskim sečem. Sladkovodne živali imajo hiperoosmotsko telesno tekočino, zato izločajo veliko hipotoničnega urina, tako da posebne celice absorbirajo ione in jih izločajo v kri (raki skozi škrge, ličinke žuželk skozi analne papile). Kopenske in sladkovodne živali imajo nižjo ionsko koncentracijo ekstracelularne tekočine kot primarno morske živali. Stalno izgubljajo vodo. Zato so se postopoma prilagodile na življenje v vlažnih okoljih, so nočno aktivne, v sušnih obdobjih preidejo v stanje mirovanja. Z zmanjševanjem prepustnosti telesne površine in koncentriranjem seča uravnavajo izgubo vode. Kopenske živali morajo kljub temu privzemati vodo skozi površino ali s pitjem. Nekatere celo izkoriščajo metabolno vodo, ki nastaja pri oksidaciji (kengurujska podgana).

### 4.7 Čutila in zaznavanje dražljajev

Živali se odzivajo na različne energijske in snovne spremembe v okolju (dražljaji, stimulusi). Dražljaje zaznavajo s čutili in jih pretvarjajo v informacije (receptorski potencial, spremenljivo število akcijskih potencialov), ki jih posredujejo centralnemu živčevju. Pretvorbo dražljaja v informacijo imenujemo **senzorična transdukcija,** ki je tip **vzdražnosti** značilen za čutilne celice (receptorje). Transdukcija poteka z regulacijo ionskih kanalov v membrani receptorja bodisi preko sekundarnih sporočevalcev (kemo- in foto-receptorji) ali pa direktno z draženjem določene čutilne strukture (elektro-, mehano-receptorji). Pri kemotransdukciji je lahko na primer sekundarni sporočevalec cAMP, ki sproži odpiranje ionskih kanalčkov in generacijo receptorskega potenciala. Pri fototransdukciji pa absorpcija svetlobe v vidnih pigmentih sproži odpiranje (nevretenčarji) ali zapiranje (vretenčarji) ionskih kanalčkov. Pri mehanotransdukciji sproži odpiranje ionskih kanalčkov mehanska deformacija čutilnega nastavka receptorske celice. Transdukcijski procesi potekajo večinoma na zunanjih strukturah čutilnih celic, predvsem na migetalkah. Ojačitev pa poteka v citoplazmi čutilne celice, ki vsebuje številne mitohondrije.

Dražljaje iz zunanjega sveta zaznavajo **eksteroreceptorji,** iz notranjega pa **interoreceptorji.** Med zadnjimi lahko razlikujemo še visceroreceptorje (čutila notranjih organov) in proprioreceptorje (čutila gibal). Glede na specifično povezavo med živčevjem in čutilnimi celicami poznamo primarne, sekundarne in čutilnoživčne celice. **Primarne čutilne celice** imajo lasten

akson, po katerem se širi akcijski potencial do živčevja. **Sekundarne čutilne celice** so na bazi telesa povezane z aferentnim živčnim vlaknom. Telo **čutilnoživčnih celic** je navadno pod epitelom, dražljaje zaznavajo le dendriti, ki so lahko prosti ali obdani z ovojnimi celicami. Primarne čutilne celice in čutilnoživčne celice so izvorno nevroni. Sekundarne čutilne celice pa so epitelne celice. Receptorji se odzivajo na različne dražljaje, za njihovo delovanje pa je bistvena visoka občutljivost za ustrezni dražljaj. Sprememba mirovnega membranskega potenciala receptorske celice je **receptorski potencial**. Ta temelji na spremembi prevodnosti membrane za različne katione, predvsem za natrij. Receptorji **spreminjajo** in **ojačujejo** dražljaje. Receptorski potencial se prevaja z dekrementom do generacijskega mesta (nastavek aksona). Če je na tem mestu sprememba potenciala še dovolj velika, se sproži akcijski potencial. Pri sekundarnih čutilnih celicah pa receptorski potencial vpliva na sproščanje transmiterja, ki sproži akcijski potencial na postsinaptičnem vlaknu. Vzburjenje receptorja poteka v dveh fazah, najprej kot **transdukcija,** nastanek receptorskega potenciala, ki je odvisen od jakosti dražljaja in nato kot **transformacija**, tvorba niza akcijskih potencialov različnih frekvenc. Jakost receptorskega potenciala in frekvenca impulzov sta linearno odvisni. Po daljšem delovanju dražljaja pride pri receptorjih pogosto do adaptacije. Na tej osnovi razlikujemo fazične in tonične receptorje. Pri **toničnih receptorjih** je adaptacija počasna, stalno se odzivajo na jakost dražljaja (npr. receptorji za bolečino). **Fazični receptorji** pa označujejo časovni interval dražljaja in se hitro adaptirajo (čutilo za tip).

Informacije, ki jih receptorji sprejmejo, pogosto sprožijo določene odzive organizma, ki jih lahko označimo kot **orientacijo.** Organizmi se orientirajo s tropizmi, kinezami in taksijami. **Tropizmi** so usmerjena gibanja, na primer rast sesilnih živali v odvisnosti od svetlobe (pozitivno in negativno fototropni organizmi). **Kineze** so neusmerjena gibanja prostoživečih živali, ki pa se večinoma končajo tam, kjer je za žival najbolj ugodno. **Taksije** so usmerjena gibanja v smeri določenega dražljaja (pozitivne taksije) ali stran od njega (negativne taksije).

Glede na vrsto energijske spremembe, ki jo receptor zazna in prevede v ustrezno informacijo, razlikujemo kemoreceptorje, termoreceptorje, mehanoreceptorje, fotoreceptorje, elektroreceptorje in magnetoreceptorje.

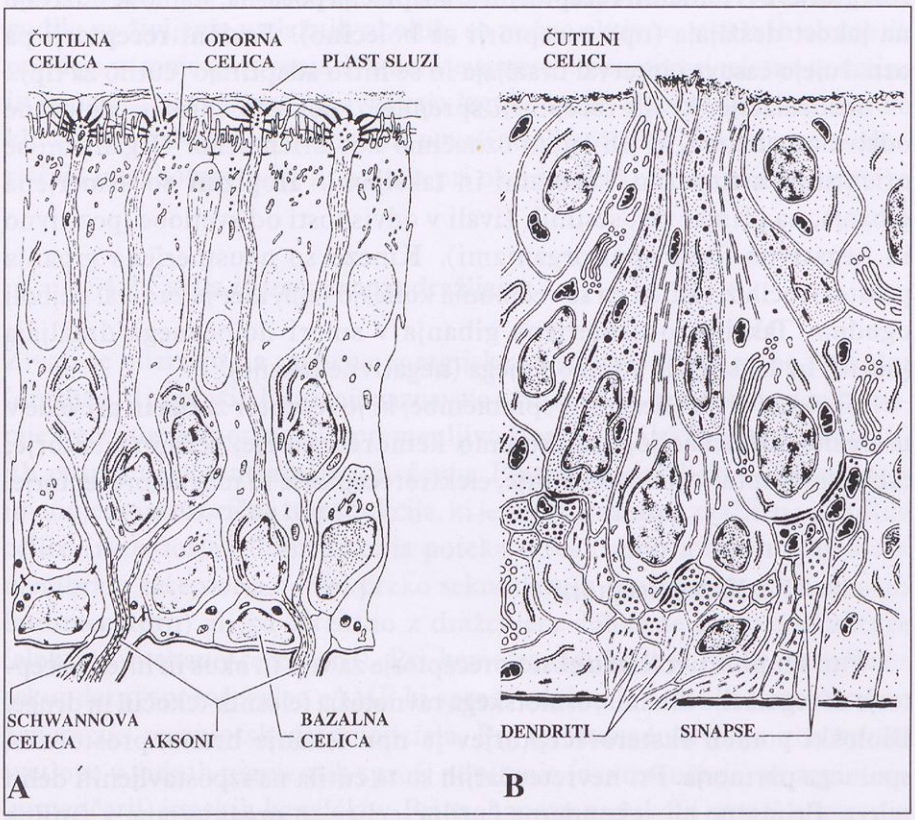
### 4.7.1 Kemoreceptorji

V to skupino uvrščamo eksteroreceptorje za voh in okus in interoreceptorje za regulacijo dihanja, osmotskega ravnotežja telesnih tekočin in druge. Biološki pomen eksteroreceptorjev je npr. iskanje hrane, prostora in spolnega partnerja. Pri nevretenčarjih so ta čutila na izpostavljenih delih telesa. Primarne ali sekundarne čutilne celice so organizirane v čutilne strukture na glavi ali tentaklih ožigalkarjev, vrtinčarjev in polžev, na robu plašča školjk, na antenah in obustnih okončinah rakov, pajkov in žuželk (ščetine, pokrite s tanko perforirano kutikulo) ter ambulakralnih nožicah iglokožcev. Kemijske snovi se bolj ali manj specifično vežejo na posebne beljakovine v membrani čutilne celice. To povzroči odpiranje ionskih kanalčkov ali pa aktivacijo specifičnih encimov, ki sprožijo niz reakcij v citoplazmi celice.

Čutilo za voh (olfaktoreceptorji)

Živali lahko vohajo dobro (makrozmatiki), slabše (mikrozmatiki) ali sploh ne vohajo (anozmatiki). Zelo dobro vohajo žuželke, voh uporabljajo pri iskanju spolnega partnerja (feromoni), kjer so molekule, ki jih zaznavajo, zelo specifične. Receptorji so pri členonožcih navadno bipolarne čutilne celice, **senzile,** ki so obdane z ovojno celico s perforirano kutikulo. Na distalnem delu čutilne celice je razcepljena cilija, ki vsebuje mikrotubule.

Pri kopenskih vretenčarjih je čutilo za voh v dorzalnem delu sluznice nosne votline (regio olfactoria), preostali del (regio respiratoria) pa ima dihalno vlogo, predvsem vlaženje in segrevanje zraka. Epitel je iz primarnih čutilnih celic z dolgimi cilijami, ki so obdane s sluzom. Med njimi so oporne celice z mikrovili, na bazi pa majhne nediferencirane bazalne celice (sl.4.37a). Plazilci imajo poleg tega še posebno čutilo vomeronazalni **Jacobsonov organ,** ki je povezan z ustno votlino. Vomeronazalne organe imajo tudi dvoživke in sesalci z izjemo primatov. Ribe dobro vohajo, nos je ločen od ustne votline, in ko riba plava, voda vstopa skozi nosnici. Nekatere ribe (jegulje) imajo v tem delu goste migetalke, s katerimi ustvarjajo vodni tok, ko riba miruje. Lososi se z morja po več letih vračajo v rojstne sladke vode s pomočjo voha.




Sl.4.37: a) Ultrastruktura vohalnega epitela sesalca. Vohalne čutnice so primarne čutilne celice, katerih aksoni tvorijo vohalni živec. V distalnem delu imajo dolge cilije, ki so potopljene v tanko plast sluzi. Čutilne celice olfaktornega sistema sesalcev živijo en mesec; b) Ultrastruktura okušalnega brstiča ribe kostnice. Sekundarne čutilne celice imajo na površini mikrovile in so v bazalnem delu povezane z dendriti živčnih celic. Celice živijo deset dni.

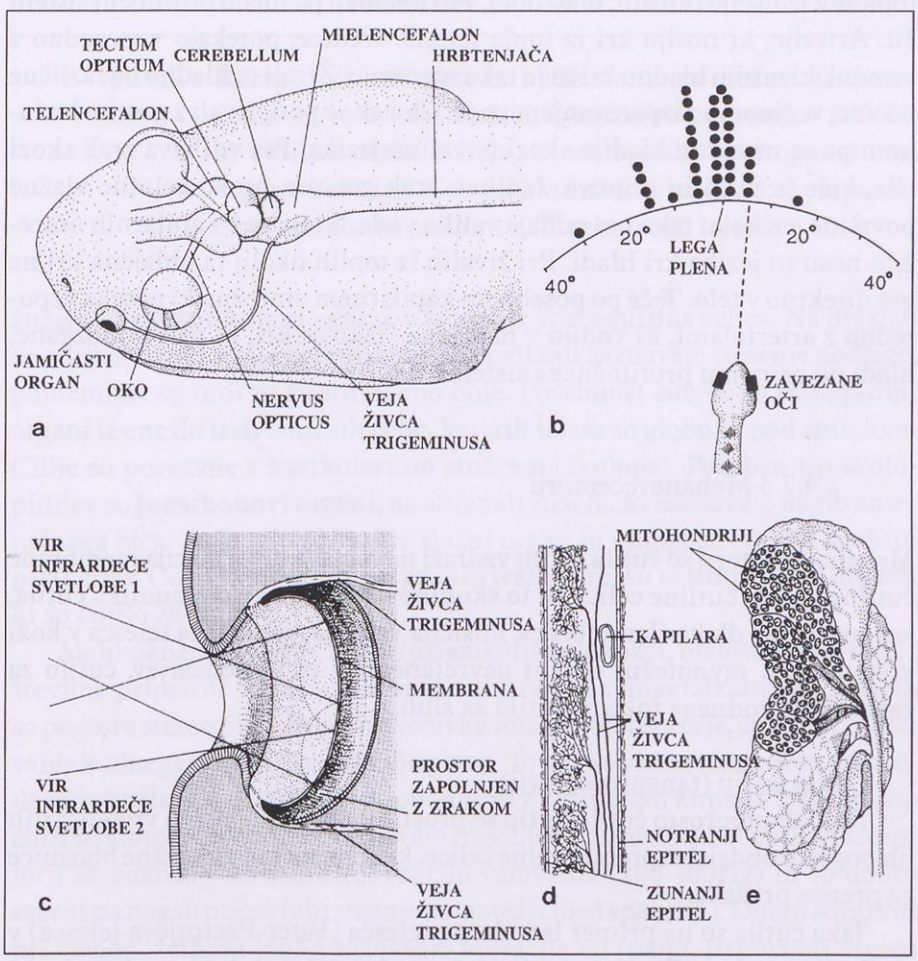
Čutilo za okus (gustoreceptorji)

Kemoreceptorni organi žuželk in nekaterih pajkovcev so dlakaste senzile z odprtino v distalnem delu, do katere segajo migetalke receptorske celice.

Receptorji za okus so pri vretenčarjih organizirani v **okušalne brstiče,** ki so pri ribah razporejeni po vsem telesu, pri kopenskih vretenčarjih pa predvsem v ustni votlini in na jeziku. Brstiči so iz sekundarnih čutilnih celic, z mikrovili v apikalnem delu, na bazi pa se povezujejo z živčnimi vlakni (sl.4.37b). Pri človeku so razporejeni v epitelu epiglotisa in brbončic jezika. Človek poleg štirih osnovnih okusov zaznava tudi alkalno in metalno, poseben okus ima glutamat (umami). Različni receptorji verjetno zaznavajo različne okuse. Receptorji za določen okus pa so razporejeni v različnih predelih jezika.

### 4.7.2 Termoreceptorji in termoregulacija

Živali s pomočjo različnih intero- in ekstero-receptorjev, katerih zgradba je slabo poznana, zaznavajo temperaturo notranjega in zunanjega okolja in skušajo doseči temperaturni optimum. **Poikiloterme živali** imajo termoreceptorje, ki zelo dobro zaznavajo bližino toplega plena. Klopotače imajo jamičaste organe med očmi in nosnicami (sl.4.38). V njih so številni




Sl.4.38: Termoreceptorji klopotač: a) glava z jamičastim organom, b) lociranje plena pri klopotači, ki so ji zavezali oči, c) shematski prikaz jamičastega organa in potek infrardečih žarkov, d) histološka zgradba membrane jamičastega organa, e) ultrastruktura živčnega končiča.

prosti živčni končiči z vrečasto odebeljenimi konicami, ki vsebujejo številne mitohondrije. S temi čutili zelo natančno določijo velikost in lego plena. V človeški koži so na površini **Krausovi betički**, receptorji za mraz, globlje pa ležijo **Ruffinijeva telesca**, receptorji za toploto. Sprememba temperature povzroči verjetno spremembo v koloidnem stanju citoplazme v receptorskem betiču, to pa spremembo v frekvenci impulzov. Z nižanjem temperature kože se veča frekvenca impulzov živčnih vlaken receptorjev za mraz in se zelo hitro približa vrednosti, ki je značilna za določeno temeperaturo. Če se temperatura poviša nad 40°C, impulzi prenehajo, pri bistveno višjih temperaturah pa se čutnice za mraz ponovno vzdražijo (pojav "kurje polti" ob vstopu v vročo kopel). Receptorji za toploto začnejo proizvajati impulze pri temperaturi 25°C in dosežejo maksimum med 39° in 48°C.

Organizmi s **termoregulacijo** vzdržujejo glede na okolje dokaj konstantno telesno temperaturo. **Endotermni** organizmi se morajo aktivno ogrevati. Če temperatura okolja ni prenizka in je žival dobro izolirana, za ogrevanje zadostuje toplota, ki nastaja med presnovo. Če te toplote ni dovolj, se večina živali odziva z drgetanjem, tako da se kri segreva ko teče skozi mišice in širi toploto po telesu. Majhne živali, kot so veverice, netopirji in nekatere ptice lahko za kratek čas znižajo telesno temeperaturo, podobno kot živali, ki hibernirajo. Dvig telesne temperature omogoča oksidacija zalog rjave maščobe. Živali arktičnih predelov so zavarovane pred izgubo toplote z izolacijo (kožuh, maščobe), v okončinah pa imajo protitočni sistem žil. Arterije, ki nosijo kri iz tople telesne sredice, potekajo vzporedno z venami, ki nosijo hladno kri in jo tako segrevajo. Živali se hladijo na različne načine, večinoma z izparevanjem vode. Človek se poti, živali z gostim kožuhom pa se navadno hladijo skozi površino jezika. Pes vdihava zrak skozi nos, kjer se vlaži in segreva. Izdihan zrak gre ven preko celotne vlažne površine jezika in tako pes oddaja veliko vode. S tem se v kapilarnih omrežjih nosu in jezika kri hladi. Pri živalih iz toplih okolij ta ohlajena kri ne gre direktno v telo. Teče po posebnem kapilarnem omrežju, ki poteka vzporedno z arteriolami, ki vodijo v možgane. Tako se kri, ki teče v možgane, hladi po principu protitočnega sistema.

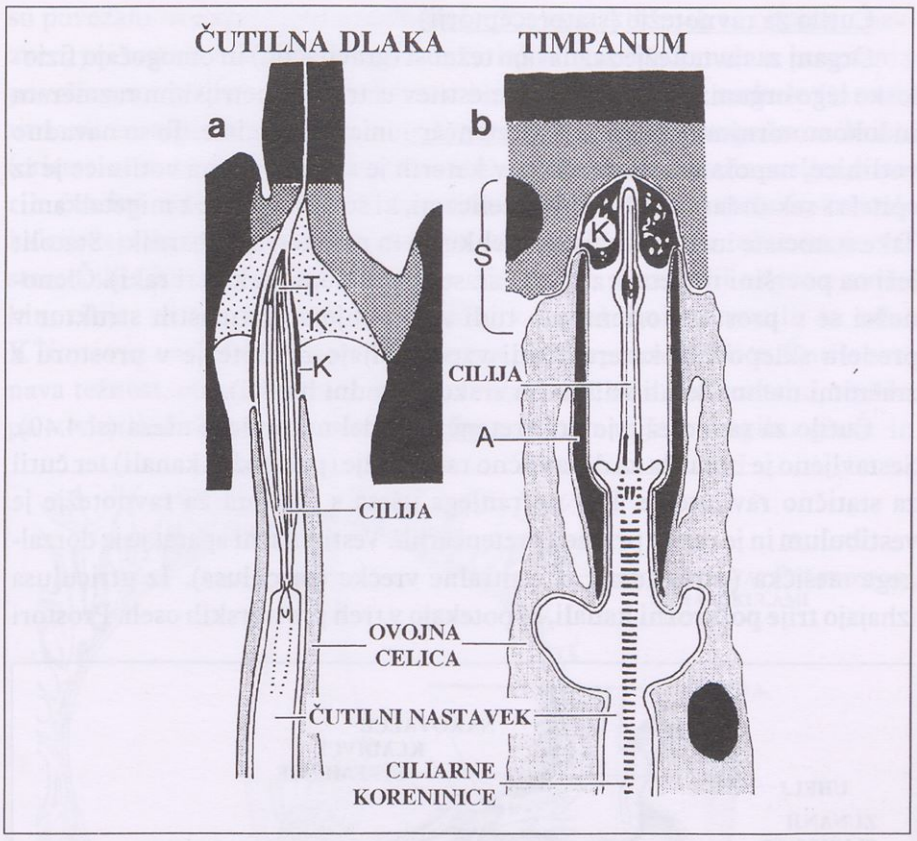
### 4.7.3 Mehanoreceptorji

Mehanoreceptorji so čutila, ki jih vzdraži mehanska deformacija membrane čutilnega dela čutilne celice. V to skupino uvrščamo zelo raznolika čutila, kot so čutilne dlake členonožcev, mišična vretena, lamelarna telesca v koži vretenčarjev, ravnotežni organi nevretenčarjev in vretenčarjev, čutilo za zaznavanje vodnega toka in čutilo za sluh.

Čutila za tip (tangoreceptorji)

Najbolj preprosto čutilo za tip so prosti živčni končiči. Pri vretenčarjih jih pogosto obdajajo spremljevalne celice, ki delujejo kot nekakšne blazinice za prenos pritiska.

Taka čutila so na primer **lamelarna telesca** (Vater-Pacinijeva telesca) v podkožju sesalcev. Zgrajena so iz živčnega končiča, obdanega z lamelarno razporejenimi spremljevalnimi celicami. Zelo dobro so razviti tangoreceptorji pri členonožcih (sl.4.39). Dendriti čutilnih dlak imajo distalno razvejano migetalko s številnimi tubuli v konici. Pogosti so gibljivi **trihobotriji**, ki lahko zaznavajo že zelo šibke zračne tokove. **Kampaniformne senzile**




Sl.4.39: Receptorni nastavek in kutikularne pomožne strukture (črno in točkasto) različnih mehanoreceptorjev žuželk: a) čutilna dlaka čebele, b) skolopidij iz timpanalnega organa kobilice. A:snop aktinskih vlaken, S:skolops, K: ekstracelularni poklopec, T: tubularno telesce

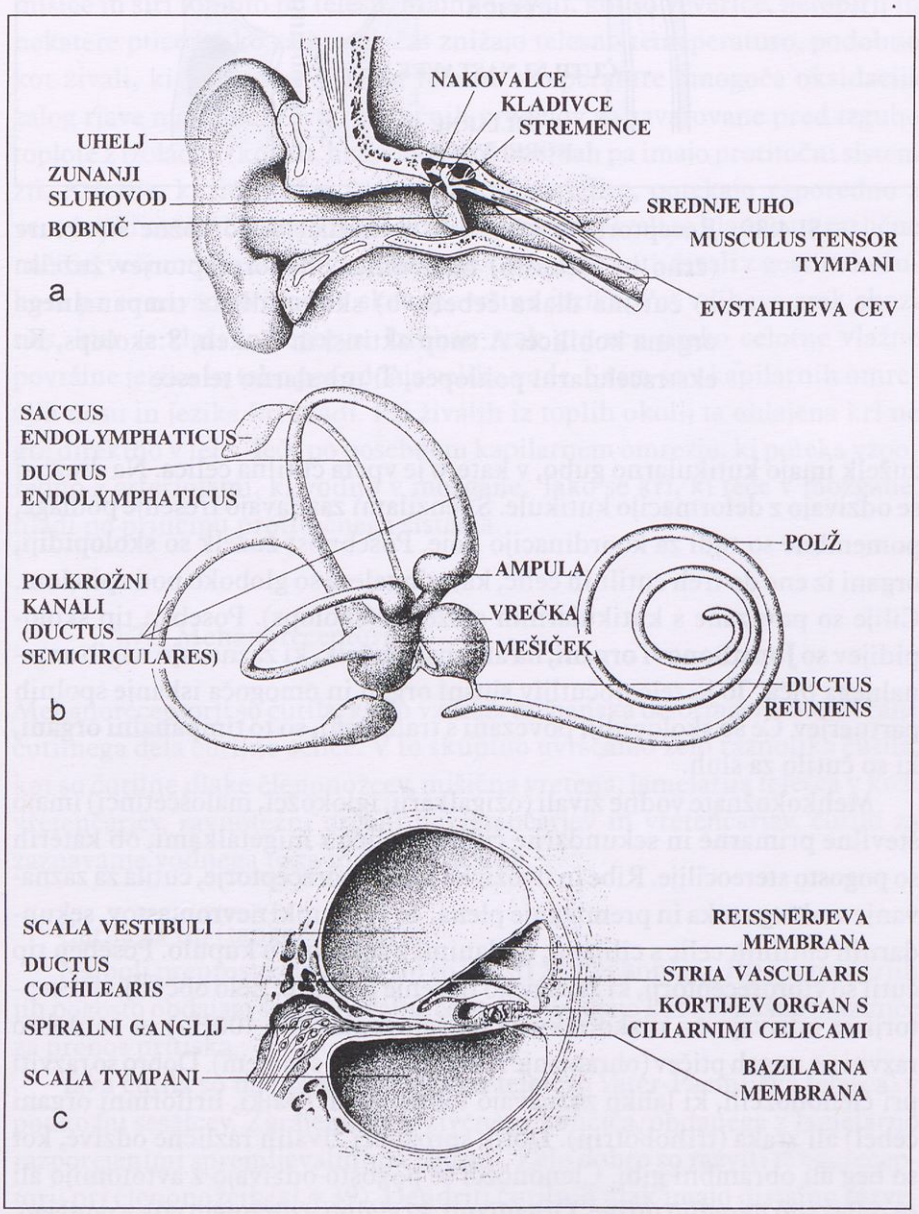
žuželk imajo kutikularno gubo, v katero je vpeta čutilna celica. Na dražljaj se odzivajo z deformacijo kutikule. S senzilami zaznavajo tresenje podlage, pomembne so tudi za koordinacijo hoje. Posebnost žuželk so **skolopidiji,** organi iz ene do treh čutilnih celic, katerih telesa so globoko pod epitelom. Cilije so povezane s kutikularnim stožcem (skolops). Poseben tip skolopidijev so **Jonsthonovi organi,** na antenah žuželk, ki zaznavajo nagib antenalnega biča. To je zelo občutljiv slušni organ in omogoča iskanje spolnih partnerjev. Če so skolopidiji povezani s trahejami, so to **timpanalni organi,** ki so čutilo za sluh.

Mehkokožnate vodne živali (ožigalkarji, iglokožci, maloščetinci) imajo številne primarne in sekundarne čutilne celice z migetalkami, ob katerih so pogosto stereocilije. Ribe in dvoživke imajo **reoreceptorje,** čutila za zaznavanje vodnega toka in premikanje plena. To so skupki **nevromastov,** sekundarnih čutilnih celic s cilijami, obdanimi z želatinsko kupulo. Poseben tip čutil so **vibroreceptorji,** ki zaznavajo tresenje podlage. Zelo občutljivi receptorji se odzivajo na nizkofrekvenčna valovanja (200-400Hz) in so dobro razviti na nogah ptičev (ohranjanje ravnotežja med spanjem). Dobro so razviti pri členonožcih, ki lahko zaznavajo vibracije tal (pajki, liriformni organi čebel) ali zraka (trihobotriji). Dotik sproži pri živalih različne odzive, kot so beg ali obrambni gibi. Členonožci se pogosto odzivajo z avtotomijo ali se refleksno naredijo mrtve. Organizmi, ki stalno vzdržujejo stik s podlago, so pozitivno **tigmotaktični.** Vodni organizmi so **reotaktični,** orientirajo se glede na vodne tokove.

Čutilo za ravnotežje (statoreceptorji)

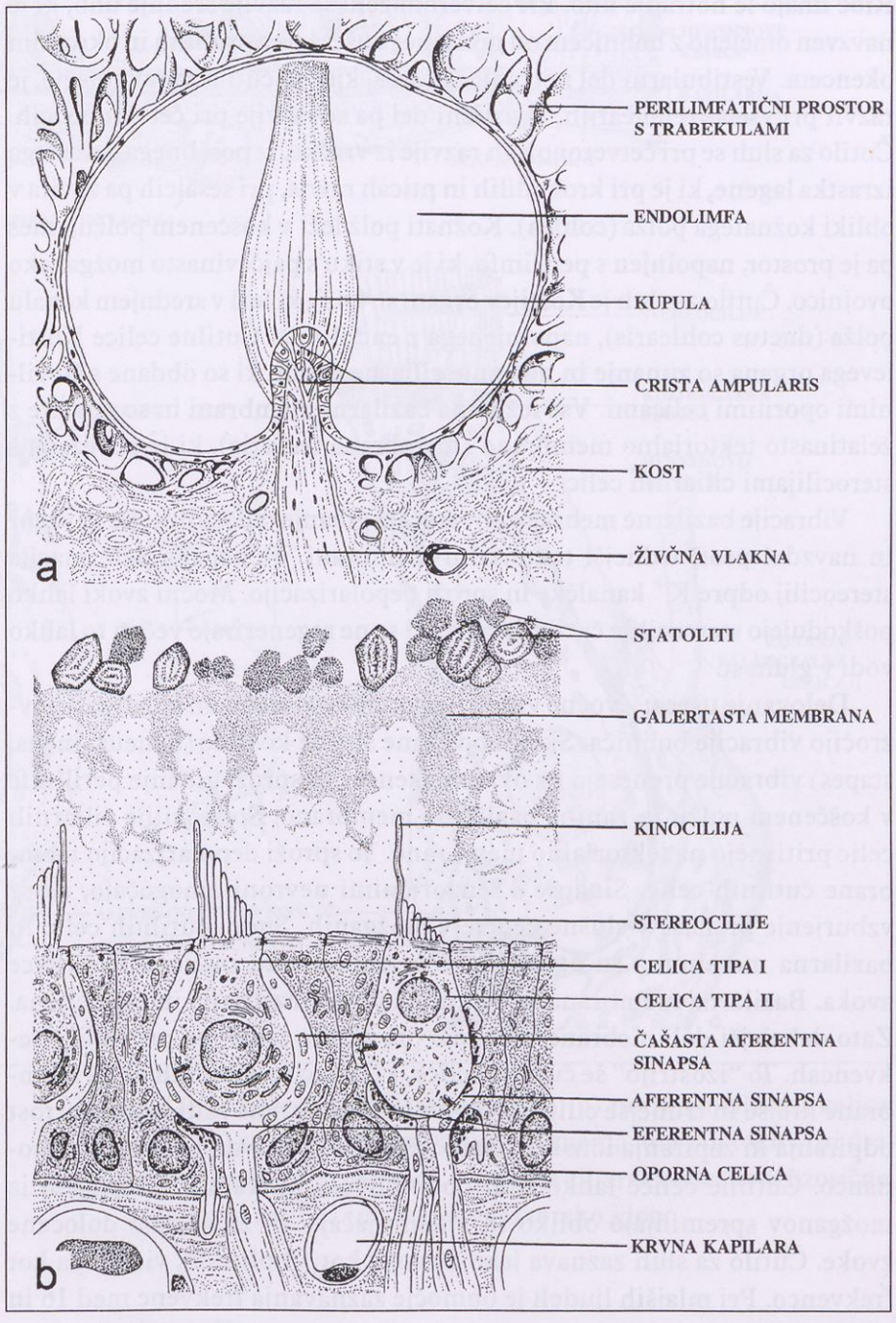
Organi za ravnotežje zaznavajo težnost (gravitacijo) in omogočajo fiziološko lego organizma. Njihova namestitev ustreza simetrijskim razmeram in lokomotornim organom. Nevretenčarji imajo **statociste**. To so navadno votlinice, napolnjene s tekočino, v katerih je statolit. Stena votlinice je iz epitela s sekundarnimi čutilnimi celicami, ki so opremljene z migetalkami. Take statociste imajo vrtinčarji, mehkužci in nekateri kolobarniki. Statolit leži na površini migetalk ali pa je zrasel z epitelom (nekateri raki). Členonožci se v prostoru orientirajo tudi z draženjem ščetinastih struktur v predelu sklepov. Nekatere živali vzpostavljajo ravnotežje v prostoru z zračnimi mehurčki ali vdihanim zrakom (vodni hrošči).

Čutilo za ravnotežje je pri vretenčarjih del notranjega ušesa (sl.4.40). Sestavljeno je iz čutila za dinamično ravnotežje (polkrožni kanali) ter čutil za statično ravnotežje. Del notranjega ušesa s čutilom za ravnotežje je **vestibulum** in je razvit pri vseh vretenčarjih. Vestibularni aparat je iz dorzalnega mešička **(utriculusa)** in ventralne vrečke **(sacculusa).** Iz utriculusa izhajajo trije **polkrožni kanali,** ki potekajo v treh prostorskih oseh. Prostori




Sl.4.40: Človeško uho: a) zunanje uho, srednje uho in Evstahijeva cev, b) notranje uho, c) prečni prerez polža (kohlea).

so povezani in napolnjeni z endolimfo. Pri morskih psih se odpirajo navzven, pri ostalih vretenčarjih pa so z endolimfatičnim kanalom povezani s površino možganov. Čutilni deli v mešičku in vrečki so **makule** (macula utriculi in macula sacculi), v polkrožnih kanalih pa **ampularne kriste** (cristae ampulares). V makulah (sl.4.41a) so sekundarne čutilne celice, katerih čutilni deli so pokriti z izvenceličnim slojem, ki vsebuje kristale kalcijevega karbonata (otoliti, statoliti, otokoniji). Čutilne celice imajo več stereocilij (30-150) in eno kinocilijo. Ko se šop stereocilij nagne v smeri kinocilije, se odprejo ionski kanalčki v membrani stereocilij in vdor $K^+$ ionov iz endolimfe sproži depolarizacijo receptorske celice. Čutilo zaznava težnost, ob pokončni drži je makula mešička v horizontalni, vrečke pa v vertikalni legi. Čutilo posreduje informacijo o nagibu glave in




Sl.4.41: a) Prerez ampule s kupulo in ampularno kristo (crista ampularis), b) prerez utrikularne makule (macula utriculi) z dvema čutilnima celicama in statoliti

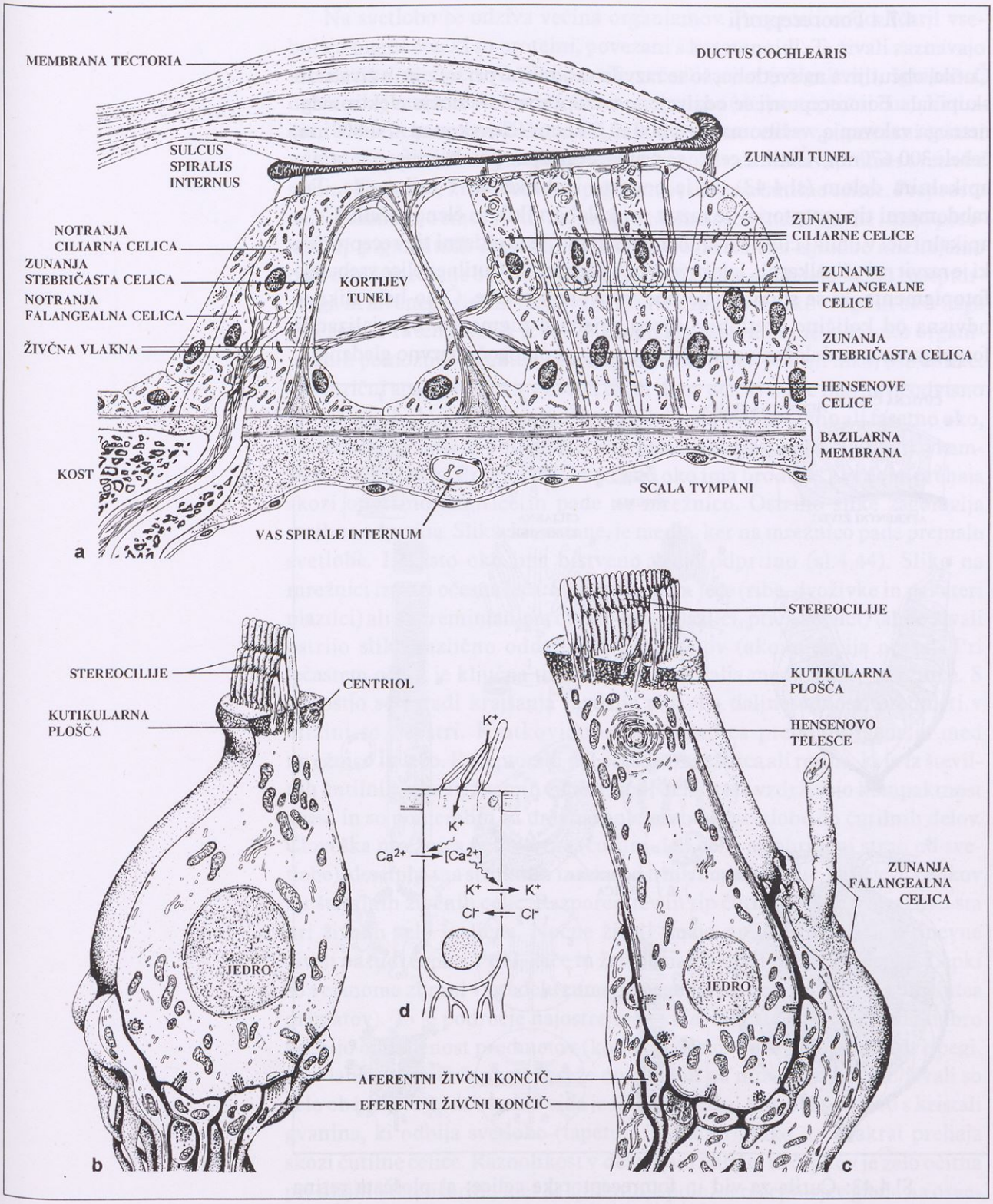
spremembi lege telesa. Ampularne kriste (sl.4.41b) so čutila, ki ležijo v ampulah, na bazi polkrožnih kanalov. Čutilne celice so s konicami migetalk pogreznjene v želatinasto kupolo. Z vrtenjem glave in telesa se premika tekočina v kanalih in nagiba kupolo. To vzdraži čutilne celice. Zaradi viskoznosti tekočina zaostaja, poveča se pritisk na čutilne strukture in informacija o smeri gibanja gre v možgane, ki integrirajo različne stopnje stimulacije iz vseh treh kanalov. Tako določijo jakost in smer pospeševanja. Če glavo vrtimo dalj časa in se nenadno ustavimo, endolimfa kroži naprej in to čutimo kot rahlo omotico.

Čutilo za sluh (fonoreceptorji)

Čutilo za sluh je dobro razvito pri vretenčarjih, predvsem pri sesalcih. Ribe imajo le notranje uho. Pri četveronožcih se razvije srednje uho, ki je navzven omejeno z bobničem od notranjega ušesa pa z ovalnim in okroglim okencem. Vestibularni del notranjega ušesa, kjer so čutila za ravnotežje, je razvit pri vseh vretenčarjih, akustični del pa se razvije pri četveronožcih. Čutilo za sluh se pri četveronožcih razvije iz vrečke, iz posebnega cevastega izrastka **lagene,** ki je pri krokodilih in pticah ravna, pri sesalcih pa zavita v obliki kožnatega polža **(cohlea).** Kožnati polž leži v koščenem polžu,vmes pa je prostor, napolnjen s perilimfo, ki je v stiku s pajčevinasto možgansko ovojnico. Čutilo za sluh je **Kortijev organ** (sl.4.42), ki leži v srednjem kanalu polža (ductus cohlearis), napolnjenega z endolimfo. Čutilne celice Kortijevega organa so **zunanje in notranje ciliarne celice**, ki so obdane s številnimi opornimi celicami. Vse ležijo na **bazilarni membrani** in so pokrite z želatinasto tektorialno membrano **(membrana tectoria)**, ki je povezana s sterocilijami ciliarnih celic.

Vibracije bazilarne mebrane povzročajo gibanje ciliarnih celic navzgor in navzdol proti trdnejši tektorialni membrani. Mehanska deformacija stereocilij odpre $K^+$ kanalčke in sproži depolarizacijo. Močni zvoki lahko poškodujejo stereocilije čutilnih celic. Ti se ne regenerirajo več in to lahko vodi v gluhost.

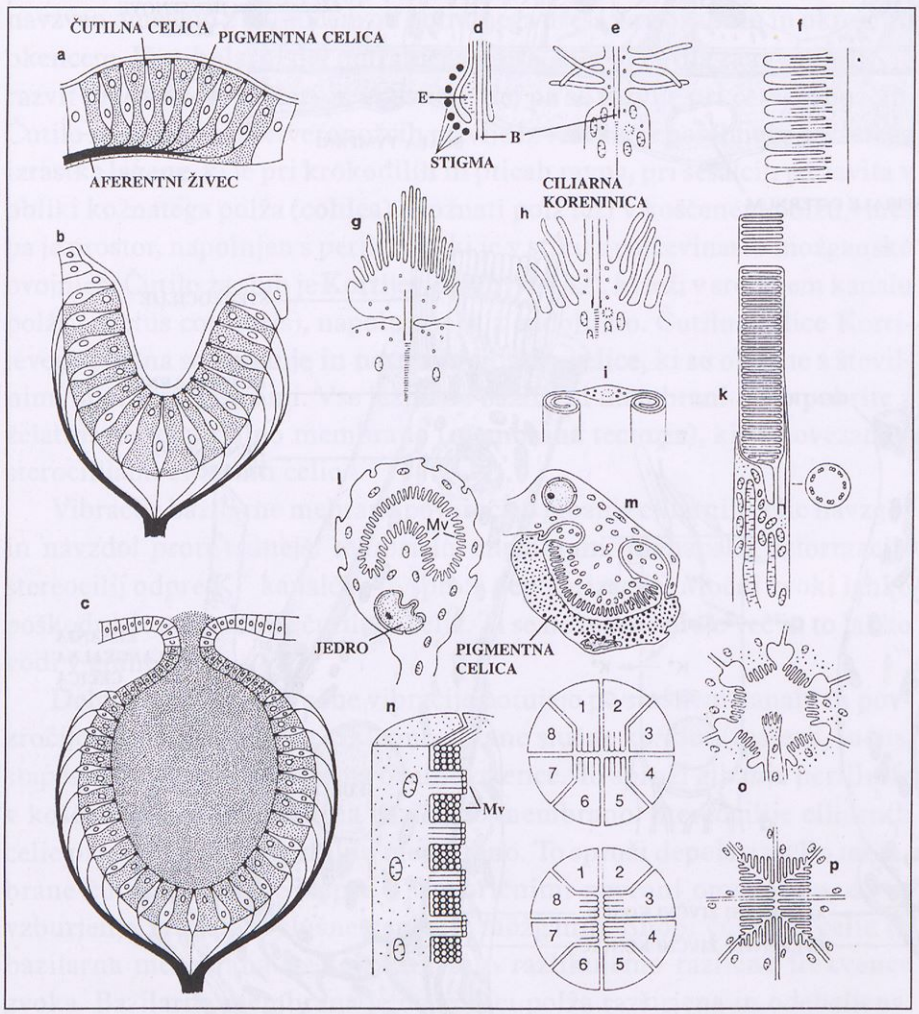
**Delovanje ušesa:** Zvočne vibracije potujejo po slušnem kanalu in povzročijo vibracije bobniča. Sklepno vezane slušne koščice (maleus, incus, stapes) vibracije prenesejo na ovalno okence. To sproži gibanje perilimfe v koščenem polžu in zaniha bazilarno membrano. Stereocilije ciliarnih celic pritisnejo na tektorialno membrano. To sproži depolarizacijo membrane čutilnih celic. Sinapse s senzoričnimi nevroni omogočajo, da se vzburjenje prenaša v slušne centre v možganih. Snopi čutilnih celic in bazilarna membrana so uglašeni, zato razlikujemo različne frekvence zvoka. Bazilarna membrana je na konici polža razširjena in odebeljena. Zato debelejši deli mebrane vibrirajo pri nižjih, tanjši pa pri višjih frekvencah. To "izostrijo" še čutilne celice, ki imajo na končnih delih membrane krajše in trdnejše cilije. Proti konici membrane tudi upada hitrost odpiranja in zapiranja ionskih kanalčkov. Vse to ustvarja določeno resonanco. Čutilne celice lahko tudi pod vplivom povratnih informacij iz možganov spreminjajo obliko in s tem ojačajo ali zmanjšajo določene zvoke. Čutilo za sluh zaznava jakost zvoka kot amplitudo, višino pa kot frekvenco. Pri mlajših ljudeh je območje zaznavanja frekvenc med 16 in 20.000 Hz, pri starejših je zgornja meja 5000Hz. Največja ločljivost sluha je v območju med 80-600 Hz.




Sl.4.42: a) Prerez Kortijevega organa: b) notranja ciliarna celica, c) zunanja ciliarna celica, d) shema ionskih tokov pri draženju ciliarne celice. Notranje ciliarne celice so senzorične, zunanje pa imajo bolj efektorsko vlogo.

### 4.7.4 Fotoreceptorji

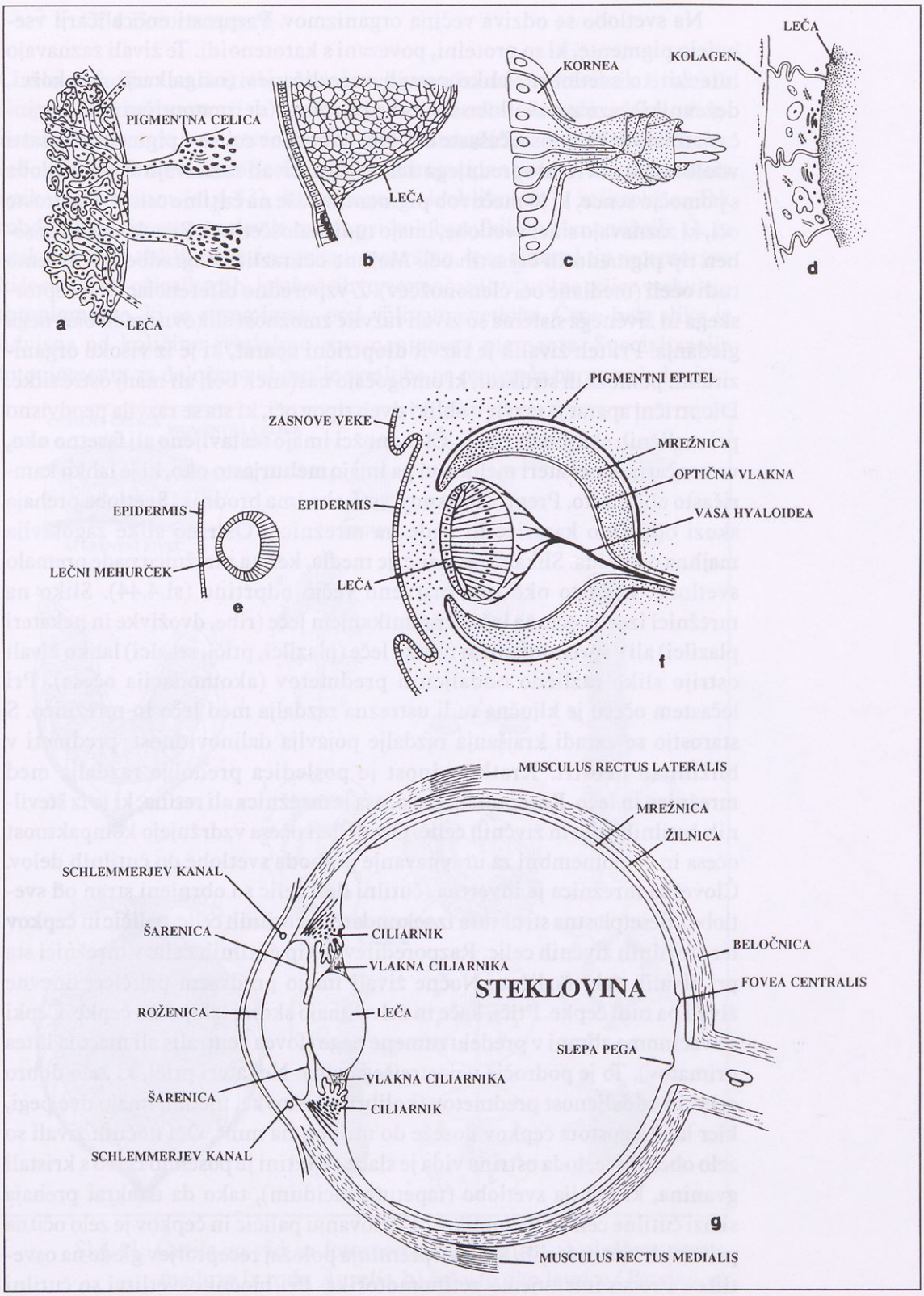
Čutila, občutljiva na svetlobo, so se razvila neodvisno pri številnih živalskih skupinah. Fotoreceptorji se odzivajo le v določenem območju elektromagnetnega valovanja, večinoma med 300 in 800 nm (človek med 400-800nm, čebele 300-670nm). Čutilne celice so primarnega tipa s posebej diferenciranim apikalnim delom (sl.4.43), ki je pogosto izoblikovan v mikrovile. Tak **rabdomerni tip** receptorjev je razvit pri kolobarnikih in členonožcih. Če je apikalni del v obliki cilije z nagubano površino, je to **ciliarni tip** receptorjev, ki je razvit pri ožigalkarjih, iglokožcih in vretenčarjih. Čutilne celice vsebujejo **fotopigmente**, ki se spreminjajo pod vplivom svetlobe. Črno-bela slika je odvisna od količine svetlobno spremenjenega pigmenta. Specializacija fotopigmenta za določeno območje svetlobe pa omogoča barvno gledanje.




Sl.4.43: Čutila za vid in fotoreceptorske celice: a) ploščata retina meduze iz rodu *Aurelia*, b) čašasto oko latvice (*Patella*), c) mehurjasto oko polža iz rodu *Haliotis*, d-k) ciliarni tipi fotoreceptorjev, d) *Euglena*: B: bazalno telo, E: razširitev baze cilije, e) hidromeduza, f) mnogoščetinec iz skupine Sabellidae, g) kozolnjak, h) morska zvezda, i) rebrača, k) vretenčar (zgoraj: čepek, spodaj: paličica), l-p) rabdomerni tip fotoreceptorjev: l) pijavka, m) mnogoščetinec iz skupine Opheliidae, n) rak deseteronožec (levo: vzdolžni prerez omatidija, desno: prečna prereza omatidija v različnih višinah, o) muha: prečni prerez odprtega rabdoma, p) čebela: prečni prerez zaprtega rabdoma; Mv: mikrovili.

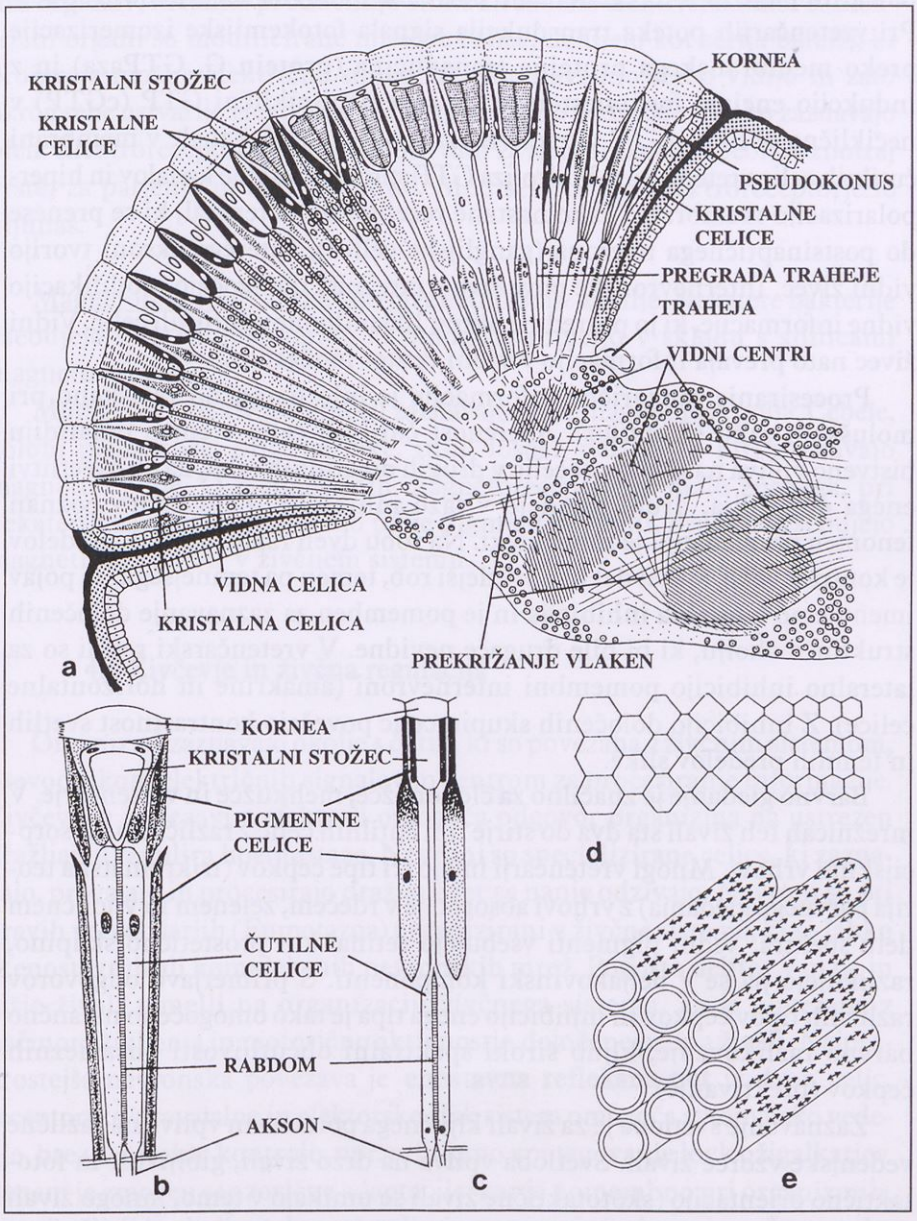
Na svetlobo se odziva večina organizmov. Preprosti enoceličarji vsebujejo pigmente, ki so proteini, povezani s karotenoidi. Te živali zaznavajo intenziteto svetlobe. Veliko pravih večceličarjev (ožigalkarji, iglokožci, deževniki) zaznava svetlobo s telesno površino (dermatoptični čut). Vrtinčarji imajo že preproste **čašaste oči,** kjer so čutilne celice v pigmentni čašasti vdolbini na površini sprednjega dela telesa. Živali zaznavajo smer svetlobe s pomočjo sence, ki jo meče rob pigmentne čaše na čutilne celice. Preproste oči, ki zaznavajo smer svetlobe, imajo tudi maloščetinci. Pijavke imajo poseben tip pigmentnih čašastih oči. Majhne oči različne zgradbe imenujemo tudi **oceli** (mediane oči členonožcev). Z vzporedno diferenciacijo receptorskega in živčnega sistema so živali razvile zmožnost slikovnega in barvnega gledanja. Pri teh živalih je razvit **dioptrični aparat,** ki je iz visoko organiziranih pomožnih struktur, ki omogočajo nastanek bolj ali manj ostre slike. Dioptrični aparat je razvit v obliki dveh tipov oči, ki sta se razvila neodvisno pri različnih skupinah živali. Členonožci imajo **sestavljeno** ali **fasetno oko,** vretenčarji in nekateri mehkužci pa imajo **mehurjasto oko,** ki je lahko kamričasto ali lečasto. Preprosto kamričasto oko ima brodnik. Svetloba prehaja skozi odprtino kamrice in pade na mrežnico. Ostrino slike zagotavlja majhna odprtina. Slika, ki nastane, je medla, ker na mrežnico pade premalo svetlobe. Lečasto oko ima bistveno večjo odprtino (sl.4.44). Sliko na mrežnici izostri očesna leča. S premikanjem leče (ribe, dvoživke in nekateri plazilci) ali s spreminjanjem oblike leče (plazilci, ptiči, sesalci) lahko živali ostrijo sliko različno oddaljenih predmetov (akomodacija očesa). Pri lečastem očesu je ključna tudi ustrezna razdalja med lečo in mrežnico. S starostjo se zaradi krajšanja razdalje pojavlja daljnovidnost, predmeti v bližini so neostri. Kratkovidnost je posledica predolge razdalje med mrežnico in lečo. Receptorski del očesa je **mrežnica** ali **retina,** ki je iz številnih čutilnih, glia in živčnih celic. Ostali deli očesa vzdržujejo kompaktnost očesa in so pomembni za uravnavanje prehoda svetlobe do čutilnih delov. Človeška mrežnica je invertna (čutilni deli celic so obrnjeni stran od svetlobe), desetplastna struktura iz sekundarnih čutilnih celic, **paličic** in **čepkov** ter številnih živčnih celic. Razporeditev in tip čutilnih celic v mrežnici sta pri živalih zelo različna. Nočne živali imajo predvsem paličice, dnevne živali pa tudi čepke. Ptiči, kače in želve imajo skoraj izključno čepke. Čepki so večinoma zbrani v predelu **rumene pege** (fovea centralis ali macula lutea primatov). To je področje najostrejšega vida. Nekateri ptiči, ki zelo dobro ocenijo oddaljenost predmetov (kolibriji, lastovke, ujede), imajo dve pegi, kjer lahko gostota čepkov doseže do milijon na $mm^2$. Oči nočnih živali so zelo občutljive, toda ostrina vida je slaba. V retini je posebno tkivo s kristali gvanina, ki odbija svetlobo (tapetum lucidum), tako da dvakrat prehaja skozi čutilne celice. Raznolikost v delovanju paličic in čepkov je zelo očitna pri nižjih vretenčarjih, kjer se spreminja položaj receptorjev glede na osvetlitev. Proces imenujemo **retinomotorika**. Pri močni osvetlitvi so čutilni deli paličic pogreznjeni med mikrovile pigmentnih celic, čepki pa skrčeni in izpostavljeni svetlobi, pri slabši osvetlitvi pa obratno. Poleg tega potujejo tudi pigmentna zrna v pigmentnih celicah. Ob močni osvetlitvi se razpršijo med mikrovili, ob slabši pa se koncentrirajo v telesu.

**Fasetno oko** členonožcev je iz številnih očesc, **omatidijev** (sl.4.45). Nekateri raki in kačji pastirji imajo lahko do 30.000 omatidijev v očesu. Vsak omatidij je iz 3 do11 celic rabdomerenega tipa **(celice retinula),** ki so ločene s pigmentnimi celicami. Mikrovili celic so razporejeni v osi omatidija in tvorijo **rabdom.** Svetloba vstopa skozi korneo in kristalni stožec (leči)




Sl.4.44: a-d) Različni tipi leč: a) leča morske strige (*Nereis*) je iz izrastkov pigmentnih celic, b) večcelična leča pokrovače (*Pecten*), c) nastajanje leče iz izrastkov roženice pri glavonožcu, d) leča peripatusa je iz izločka epitelnih celic. e), f) razvojna stadija oči sesalcev: e) lečni mehurček se je odcepil od epitela in pomaknil v globino, f) oko v kasnejši fazi. Dvoslojna očesna čaša nastane iz medmožganov, zunanjo steno (pigmentna) in notranjo steno (retina) ločuje vidni ventrikel. Steklovino prepredajo žile (vasa hyaloidea), ki preskrbujejo lečo, ki ima v tej fazi že reducirano osrednjo votlino, g) prerez očesa odraslega človeka.

in potuje do fotopigmentov v rabdomu. Nekateri razlikujejo **apozicijske** in **superpozicijske oči** glede na lego rabdoma in razporeditev pigmentnih celic. Pri apozicijskih očeh sega rabdom do kristalnega stožca, pri superpozicijskih pa je rabdom le bazalno. Superpozicijske oči imajo večinoma nočni členonožci. Posebnost sestavljenih oči je tudi zmožnost zaznavanja polarizirane svetlobe, ki temelji na ureditvi mikrovilov in razporeditvi fotoreceptorjev v mebrani.




Sl.4.45: Sestavljeno oko: a) shematski prikaz prereza fasetnega očesa in vidnih centrov, b), c) omatidija apozicijskega in superpozicijskega očesa, d) vzorec poligonalno oblikovane kornealne leče muhe, e) izrez rabdomere retinula celice. Celična membrana vsebuje molekule rodopsina, katerih absorpcijske osi potekajo v ravnini membrane (puščice). Tako lahko zaznavajo nihanja polarizirane svetlobe.

**Delovanje očesa**: Osnova vida so fotokemijski procesi v čutilnih celicah. Vidni pigmenti v membranah čutilnih delov čutilni celic absorbirajo določen kvant svetlobe. Najbolj raziskan vidni pigment je **rodopsin** iz

paličic vretenčarjev in čutilnih celic različnih nevretenčarjev. Zgrajen je iz beljakovine **opsina** in **11-cis-retinala** (aldehid vitamina A). Ob absorpciji enega svetlobnega kvanta preide 11-cis-retinal v trans obliko (fotoizomerizacija), ki pri vretenčarjih povzroči razpad rodopsina, pri nevretenčarjih pa le sterične spremembe molekule rodopsina. Produkti teh reakcij vzburijo čutilne celice. Končni produkt je oksidirana oblika rodopsina, ki se pri vretenčarjih v temi preko vitamina A regenerira v prvotno obliko. Pri nevretenčarjih pa je za fotoregeneracijo potrebna ponovna absorpcija svetlobe. Pri vretenčarjih poteka transdukcija signala fotokemijske izomerizacije preko membranskega proteina transducina (protein G, GTPaza) in z indukcijo encima fosfodiesteraze. Ta spremeni ciklični GTP (cGTP) v neciklično obliko. cGTP v temi vzdržuje odprte $Na^+$ kanale v membrani čutilnih celic vretenčarjev. Hidroliza GTP sproži zapiranje kanalov in hiperpolarizacijo membrane. Tako nastane receptorski potencial, ki se prenese do postsinaptičnega nevrona (ganglijska celica), katerega aksoni tvorijo vidni živec. Internevronske povezave v mrežnici omogočajo modifikacijo vidne informacije, ki jo posreduje okrog 100 milijonov čutilnih celic. Vidni živec nato prevaja informacijo v vidni center možganov.

Procesiranje senzorične informacije je bilo natančno raziskano pri moluškem raku (*Limulus*). Aktivnost čutilnih celic v enem omatidiju bistveno vpliva na aktivnost celic v drugih omatidijih tako, da ob osvetlitvi enega omatidija, drugi preidejo v fazo inhibicije. Zelo dobro poznan fenomen pri gledanju je robni efekt. Na robu dveh različno sivih predelov je kontrast večji, svetel del ima svetlejši rob, temen pa temnejšega. Ta pojav imenujemo **lateralna inhibicija** in je pomemben za zaznavanje določenih struktur v okolju, ki bi bile drugače nevidne. V vretenčarski retini so za lateralno inhibicijo pomembni internevroni (amakrine in horizontalne celice). Z inhibicijo določenih skupin celic povečajo kontrastnost svetlih in temnih predelov slike.

Barvno gledanje je značilno za členonožce, mehkužce in vretenčarje. V mrežnicah teh živali sta dva do štirje tipi čutilnih celic z različnimi absorpcijskimi vrhovi. Mnogi vretenčarji imajo tri tipe čepkov (trikromatska teorija barvnega gledanja) z vrhovi absorpcije v rdečem, zelenem in vijoličnem delu spektra. Vidni pigmenti vsebujejo retinal kot prostetično skupino, razlikujejo pa se v beljakovinski komponenti. S primerjavo odgovorov različnih tipov čepkov in inhibicijo enega tipa je tako omogočeno natančno barvno razlikovanje, kljub široki spektralni občutljivosti posameznih čepkov (prekrivanje).

Zaznavanje svetlobe je za živali ključnega pomena in vpliva na različne vedenjske vzorce živali. Svetloba vpliva na držo živali, gibljivost in fototaktično orientacijo (skototaktične živali se umikajo v temo, mnogo živali se orientira po soncu).

Mnoge živali proizvajajo svetlobo s **svetilnimi organi**. Svetijo predvem morski organizmi in nekateri kopenski nevretenčarji. Svetlobo oddajajo organi, tkiva (maščobno tkivo žuželk) in celice, ki vsebujejo mitohondrijem podobna svetilna zrnca. Kompleksni svetilni organi so po zgradbi podobni očem, le da imajo posebne reflektorne plasti s kristali gvanina ali urata. Organizmi proizvajajo hladno svetlobo, ki nastaja s **kemoluminiscenco** (luciferin se razgradi ob prisotnosti kisika in encima luciferaze). Veliko živali ima simbiontske bakterije, ki svetijo v odvisnosti od količine kisika. Biološki pomen svetilnih organov je zelo raznolik in še slabo poznan. Pomembni so za medsebojno prepoznavanje, privabljanje plena (ribe trnkarice) in izogibanje predatorjev.

### 4.7.5 Elektroreceptorji in magnetoreceptorji

Največ raziskav je bilo narejenih na elektroreceptorjih rib afriških somičev in skatov. Pri ribah kostnicah so elektroreceptorji povezani s sistemom pobočnice (sekundarne čutilne celice). Receptorski organi so lahko **ampularni**, ki so tonični in se odzivajo na daljše električne dražljaje in **cevasti**, ki se hitro adaptirajo. Njihovo delovanje je povezano z delovanjem **električnih organov**, ki lahko producirajo šibke ali močne električne tokove. Električni organi so modificirane mišične celice, delujejo kot serija baterij, ki proizvaja močne električne sunke. Te ribe navadno slabo vidijo in zato okrog sebe ustvarijo električno polje, ki ga stalno nadzirajo in tako zaznavajo plen. Elektroreceptorji so pomembni tudi za komunikacijo osebkov znotraj vrste, za parjenje in skrb za zarod. Med sesalci ima elektroreceptorje le kljunaš.

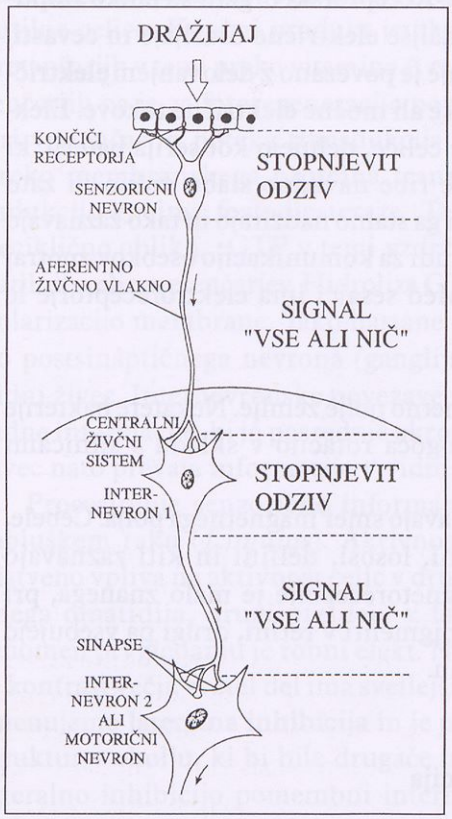
Magnetoreceptorji zaznavajo magnetno polje zemlje. Nekatere bakterije vsebujejo kristale magnetita, ki omogoča rotacijo v skladu s silnicami magnetnega polja.

Morski psi z elektroreceptorji zaznavajo smer magnetnega polja. Čebele, golobi pismonoše, ptice selivke, tuni, lososi, delfini in kiti zaznavajo magnetno polje. O mehanizmih magnetorecepcije je malo znanega, pri nekaterih zaznavajo magnetno polje pigmenti v retini, drugi pa vsebujejo magnetitne kristale v živčnem sistemu.

## 4.8 Živčevje in živčna regulacija

Organizmi zaznavajo okolje s čutili, ki so povezana z **živčnim sistemom,** prevodnikom električnih signalov in centrom za procesiranje informacije. Živčevje v povezavi z efektorji omogoča odgovor organizma na ustrezen dražljaj in regulira hoemostazo. **Nevroni** so specializirane celice, ki zaznavajo, prevajajo in procesirajo dražljaje ter se nanje odzivajo. Nevroni so pri pravih večceličarjih (Eumetazoa) organizirani v živčne sisteme, ki so lahko iz enostavnih ali kompleksnih nevronskih mrež. Pogosto delitev v nižje in višje živali temelji na organizaciji živčnega sistema. Ta je povezana z načinom življenja in motorično aktivnostjo določenega tipa živali. Najpreprostejša nevronska povezava je **enostavna refleksna pot** iz dveh celic, receptorsko/prevajalne in efektorske. Tak sistem omogoča avtomatsko vedenje, brez centralne kontrole, npr. refleksno vpotegovanje lovk ožigalkarjev. Sistem je zmožen senzorične adaptacije, kar je pomembno pri organizmih, kjer dražljaji iz okolja stalno stimulirajo receptorje (valovanje vodnega toka stalno deluje na lovke ožigalkarjev). Refleksne poti so večinoma iz treh celic, receptorske, prevajalne in efektorske. Z dodajanjem vmesnih celic, **internevronov,** se poveča možnost procesiranja informacije (sl.4.46). Najbolj preprosti živčni sistemi so **živčne mreže** ožigalkarjev, preprostih vrtinčarjev in maločlenarjev (sl.4.47 a-e). Tu so živčne celice povezane v difuzno omrežje ali obroče, brez centralne kontrole. Pri bilateralno simetričnih živalih se je v povezavi s **cefalizacijo** in razvojem receptorjev razvil kompleksen živčni sistem. Razvili so se možgani in vzdolžne **živčne vrvice,** ki prevajajo vzburjenja le v eni smeri. Aferentne vrvice prevajajo v smeri proti centralnemu živčnemu sistemu (CŽS), eferentne pa v nasprotni smeri. Pri glistah je CŽS v obliki krožne komisure (commisura cephalica), ki je

že središče za analizo informacij (sl.4.47f). Centralizacija živčnega sistema, povečano število internevronov ter funkcionalna segregacija živčnih celic v skupine so osnovne značilnosti kompleksnih živčni sistemov kolobarnikov, mehkužcev, členonožcev in vretenčarjev.

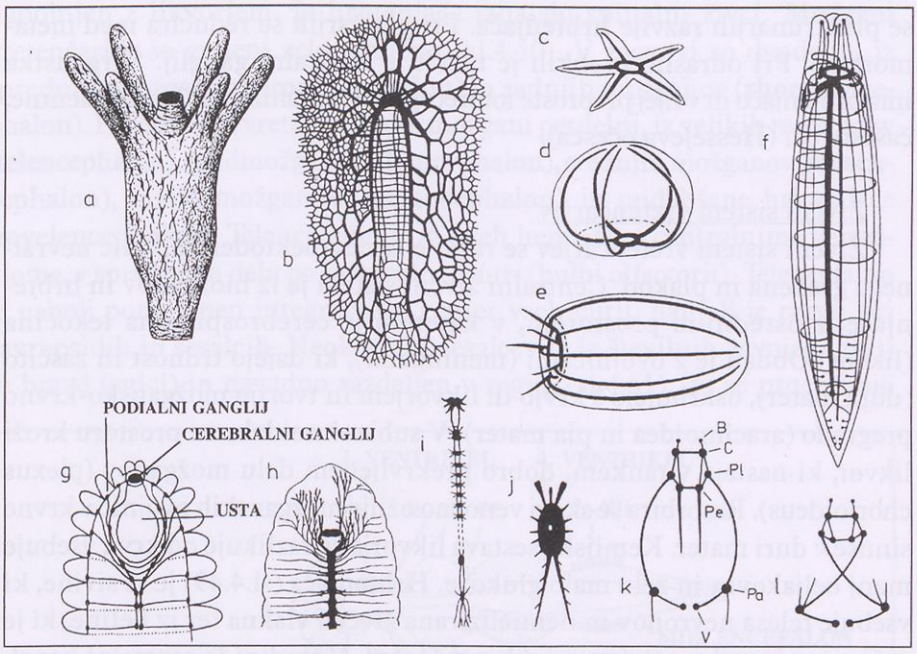



Sl.4.46: Internevronske povezave povečajo možnost komuniciranja v živčnem sistemu. Informacija se prenaša po nevronskem tokokrogu v obliki akcijskih potencialov in potencialov v kemijskih sinapsah. Tanjše puščice označujejo tok informacij. Čutilni končiči senzoričnega nevrona reagirajo na dražljaj z odzivom, ki je proporcionalen jakosti dražljaja, čeprav ta odvisnost ni linearna. Vzburjenje se prevaja do predela, kjer se inducirajo akcijski potenciali (signal "vse ali nič"), ki se širijo po aksonu. Ko signali pridejo do končičev aksona, sprožijo sproščanje nevrotransmiterja iz presinaptične celice. Nevrotransmiter sproži odziv (sinaptični potencial) v postsinaptičnem nevronu. Če je sprememba membranskega potenciala dovolj velika, nastanejo v postsinaptičnem nevronu signali "vse ali nič".

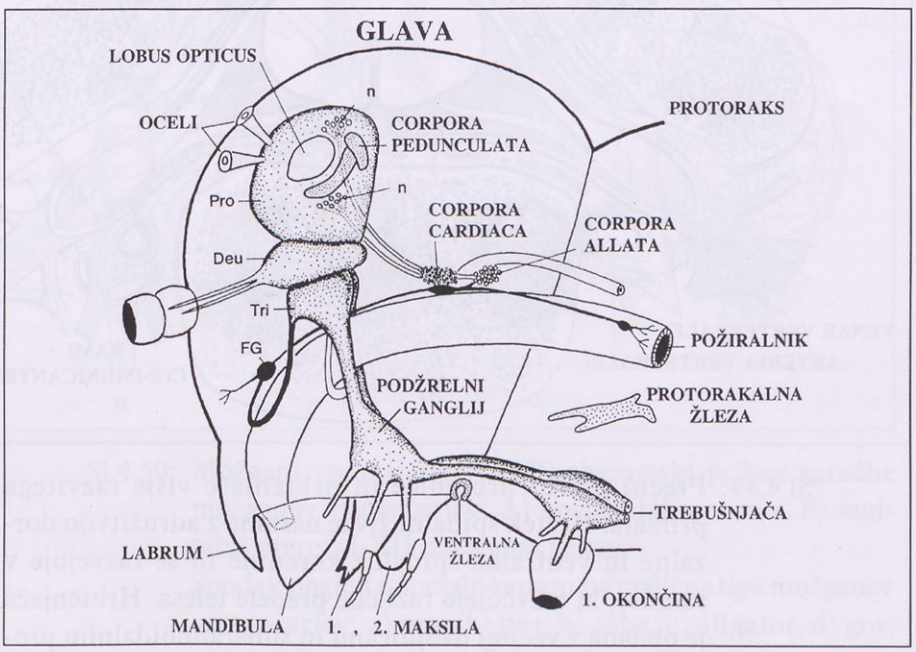
Živčni sistem nevretenčarjev

Centralni živčni sistem višjih **nevretenčarjev** (sl.4.47 g-l) je iz para ventralno potekajočih vrvic, kjer se telesa celic združujejo v **ganglije,** aksoni pa v **živce.** Kolobarniki imajo lestvičasto trebušnjačo s parom ganglijev v vsakem segmentu. Možgani so zliti gangliji v predelu glave s poudarjeno senzorično vlogo in asociacijskimi centri (corpora pedunculata). Mehkužci imajo v osnovi šest parov ganglijev (cerebralni, pedalni, plevralni, bukalni, palialni in visceralni par), povezanih s komisurami (prečne povezave ) in konektivi (vzdolžne povezave). Torzija drobovnjaka je povzročila prekrižanje plevrovisceralnih živčnih vrvic, ki se sekundarno v razvoju lahko ponovno odvijeta (pljučarji in goli polži). Zelo kompleksno živčevje imajo glavonožci. Dobro so razviti vidni deli možganov in številni orjaški nevroni. Kolobarniki in členonožci imajo visoko stopnjo cefalizacije. Možgani so trodelni (sl.4.48). Prvi del je **protocerebrum,** ki nadzira oči in vsebuje asociacijske centre (corpora pedunculata). **Devtocerebrum** nadzoruje prve antene, **tritocerebrum** pa druge antene in prebavni sistem. Prvi trije pari ganglijev trebušnjače tvorijo **podžrelni ganglij,** ki nadzoruje tri pare obustnih okončin. Trebušnjača je vrvičasta, parni gangliji v segmentih se zlivajo v enotno maso. V trebušnjači so pogosto **orjaška (kolosalna) vlakna,** ki omogočajo hitre reakcije.

Iglokožci, črevoškrgarji in primitivni plaščarji imajo epitelialni živčni sistem. Živčevje leži v ekto-in endo-dermu, pri iglokožcih tudi v mezodermu. Črevoškrgarji imajo na bazi gibljive prosome koncentrirano živčevje, podobno hrbtenjači, ki se razvije tudi v mezosomi. Z invaginacijo nevroektoderma




Sl.4.47: Živčni sistemi nevretenčarjev: a) živčna mreža hidre in vrtinčarja (b), c-e) živčni sistemi iglokožcev: c) morska zvezda, d) morski ježek, e) brizgač, f) živčni sistem gliste z živčnim obročem (commisura cephalica) v sprednjem delu telesa, g) živčni sistem primitivnega mnogoščetinca z dvema lateralnima živčnima vrvicama (s podialnim ganglijem) in medianim lestvičastim živčnim sistemom (tetranevralni živčni sistem), h) maloščetinec, i) rak (kril, Euphausiacea), j) ceponožec, k) izvorna oblika živčnega sistema polžev; B: bukalni ganglij, C: cerebralni ganglij, Pl: plevralni ganglij, Pe: pedalni ganglij, Pa: palialni ganglij, V: visceralni ganglij; l) polž predškrgar s hiastonevrijo (prekrižanje živčnih vrvic).

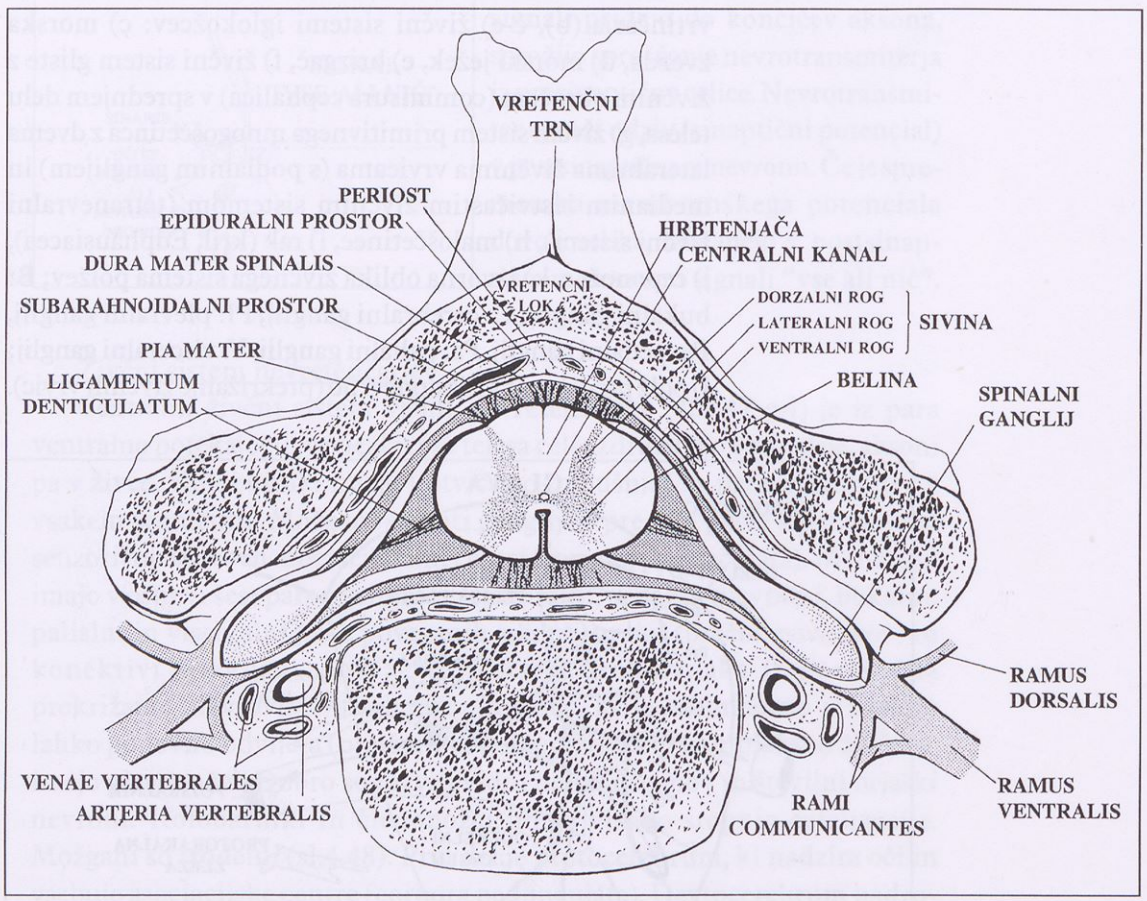



Sl.4.48: Povezanost centralnega živčnega in hormonskega sistema žuželk. Pro: protocerebrum, Deu: devtocerebrum, Tri: tritocerebrum, FG: frontalni ganglij, n; nevrosekretorični nevroni. Živci iz devtocerebruma vodijo v antene.

se pri strunarjih razvije **hrbtenjača**. Pri plaščarjih se reducira med metamorfozo. Pri odraslih osebkih je razvit le cerbralni ganglij. Škrgoustka ima hrbtenjačo in v njej preproste fotoreceptorje, organizirane kot pigmentne, čašaste oči (Hessejeva očesca).

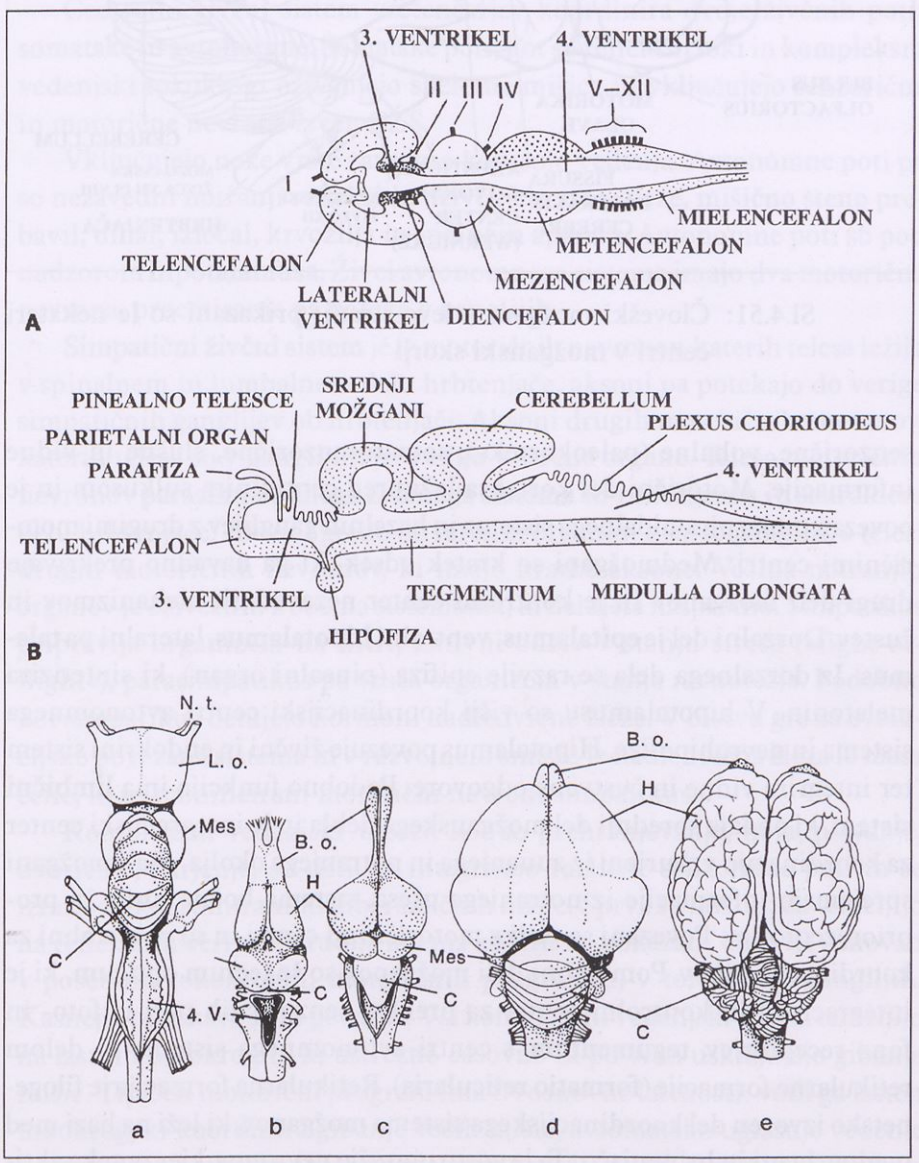
Živčni sistem vretenčarjev

Živčni sistem vretenčarjev se razvije iz nevroektoderma, celic nevralnega grebena in plakod. Centralni živčni sistem je iz možganov in hrbtenjače, z osrednjim prostorom, v katerem je cerebrospinalna tekočina (likvor).Obdan je z ovojnicami (meningami), ki dajejo trdnost in zaščito (dura mater), oskrbujejo s krvjo in likvorjem in tvorijo možgansko-krvno pregrado (arachnoidea in pia mater). V subarahnoidalnem prostoru kroži likvor, ki nastaja v tankem, dobro prekrvljenem delu možganov (plexus chorioideus). Resorbira se skozi venozno ožilje možganskih ovojnic v krvne sinuse v duri mater. Kemijska sestava likvorja se razlikuje od krvi, vsebuje manj beljakovin in zelo malo glukoze. **Hrbtenjača** (sl.4.49) je iz sivine, ki vsebuje telesa nevronov in nemielizirana živčna vlakna ter iz **beline**, ki je večinoma iz traktusov, povezanih z možgani. V sredini je centralni kanal,

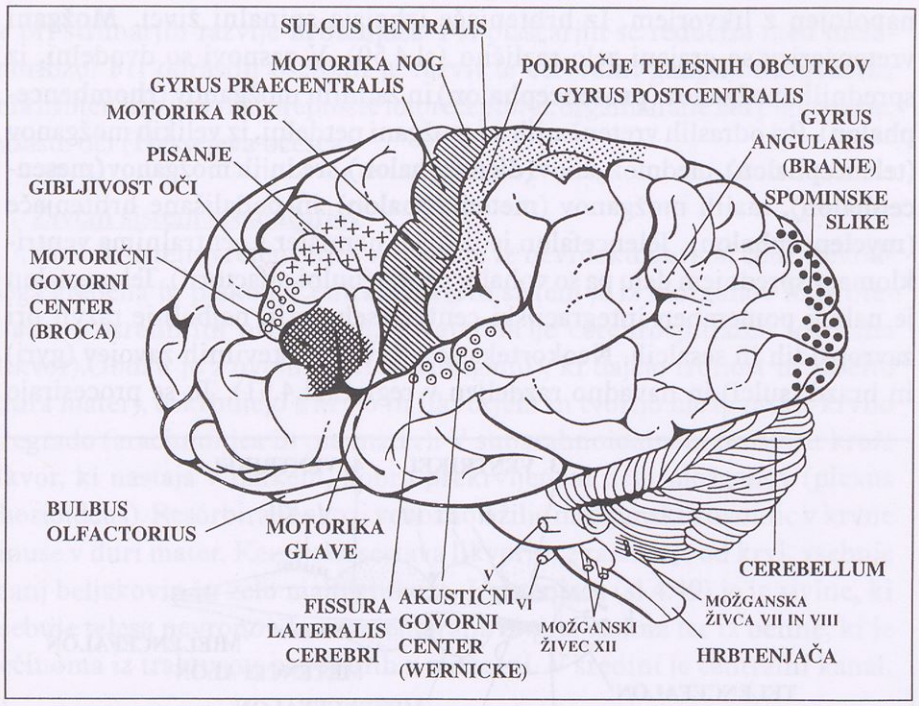



Sl.4.49: Prečni prerez hrbtenice in hrbtenjače višje razvitega primata. Kratek spinalni živec nastane z združitvijo dorzalne in ventralne spinalne korenine in se razvejuje v ramuse, ki oživčujejo različne predele telesa. Hrbtenjača je obdana z večimi ovojnicami in subarahnoidalnim prostorom in je ob strani pritrjena s pasovi veziva (ligamenta denticulata). Epiduralni prostor med duro mater in periostom vretenca je zapolnjen z maščobnim tkivom in venoznim pleksusom.

napolnjen z likvorjem. Iz hrbtenjače izhajajo spinalni živci. **Možgani** vretenčarjev so grajeni zelo različno (sl.4.50). V zasnovi so dvodelni, iz sprednjih možganov (**prosencephalon**) in zadnjih možganov (**rhombencephalon**). Pri odraslih vretenčarjih so možgani petdelni, iz velikih možganov (**telencephalon**), medmožganov (**diencephalon**), srednjih možganov (**mesencephalon**), malih možganov (**metencephalon**) in podaljšane hrbtenjače (**myelencephalon**). Telencefalon je iz dveh hemisfer s centralnima ventrikloma, v sprednjem delu pa so vohalni centri (bulbi olfactorii). Telencefalon je nabolj pomemben integracijski center vseh čutil, najbolj je razvit pri zavropsidih in sesalcih. Neokorteks sesalcev je iz številnih zavojev (gyri) in brazd (sulci) in navadno razdeljen v regije (sl.4.51). Tu se procesirajo




Sl.4.50: Možgani vretenčarjev: A),B) shematski prikaz zgradbe možganov vretenčarjev: A) horizontalni prerez, B) sagitalni prerez. I-XII možganski živci.
Spodaj: pogled z dorzalne strani na različne tipe možganov vretenčarjev: a) morski pes, b) žaba, c) aligator, d) gos, e) konj. C: cerebellum, B.o.: bulbus olfactorius, H: hemisferi telencefalona, L.o.: lobus olfactorius, Mes.: streha mezencefalona, N.t.: nervus terminalis, 4.V: četrti ventrikel.




Sl.4.51: Človeški možgani z leve strani: prikazani so le nekateri centri v možganski skorji

senzorične, vohalne (paleokorteks), somatosenzorične, slušne in vidne informacije. Motorični del korteksa leži pred centralnim sulkusom in je povezan preko piramidalnega sistema in bazalnih ganglijev z drugimi motoričnimi centri. Medmožgani so kratek odsek, ki ga navadno prekrivajo drugi deli možganov in je kontrolni center nezavednih mehanizmov in čustev. Dorzalni del je **epitalamus**, ventralni **hipotalamus,** lateralni pa **talamus**. Iz dorzalnega dela se razvije epifiza (pinealni organ), ki sintetizira melatonin. V hipotalamusu so višji koordinacijski centri avtonomnega sistema in nevrohipofize. Hipotalamus povezuje živčni in endokrini sistem ter integrira vidne in čustvene odgovore. Podobno funkcijo ima **limbični sistem,** ki obdaja sprednji del možganskega debla in je integracijski center za koordinacijo vzburjenj iz zunanjega in notranjega okolja. Mali možgani sprejemajo informacije iz notranjega ušesa, sistema bočne linije in proprioreceptorjev. Povezani so tudi z motoričnimi centri in so pomembni za koordinacijo gibov. Pomembni deli možganov so še **tectum opticum**, ki je integracijski in kontrolni center za preklop senzoričnih poti iz foto- in fono-receptorjev, **tegumentum** s centri avtonomnega sistema in delom retikularne formacije (**formatio reticularis**). Retikularna formacija je filogenetsko izvoren del koordinacijskega sistema možganov, ki leži na bazi med medmožgani in hrbtenjačo. To je gosto omrežje nevronov, kjer poteka aktivacija ostalih delov možganov. Tu so centri za budnost, nevroni vsebujejo serotonin. Podaljšana hrbtenjača je pomemben kontrolni center nekaterih avtonomnih in somatskih poti (dihanje, srčni utrip) in povezava med hrbtenjačo ter možgani.

Organizacija živčnih omrežij vretenčarjev

Najpreprostejši sistem živčne kontrole vretenčarjev je **refleksni lok.** Take živčne povezave so osnova refleksnih vedenjskih vzorcev, ki potekajo hitro in avtomatsko.

Enostavni refleksni lok je iz senzoričnega nevrona, katerega telesa so v **spinalnih ganglijih** ob hrbtenjači. Aksoni vstopajo v dorzalni del hrbtenjače in se s sinapsami povezujejo z dendriti motoričnih nevronov, katerih telesa so v ventralnem delu sivine hrbtenjače. Aksoni motoričnih nevronov izstopajo v ventralnem delu hrbtenjače in vodijo do mišic. Senzorični in motorični nevroni potekajo skupaj v mešanem živcu, kljub temu da prevajajo impulze v nasprotnih smereh (senzorični so aferentni, motorični so eferentni). Vsi spinalni živci (človek jih ima 31) so mešani. Kranialni živci (človek jih ima 12) vodijo direktno v možgane in so lahko le senzorični, motorični ali mešani. Večina refleksnih lokov vključuje več kot dva nevrona, vmes so številni internevroni. Refleksni loki so povezani tudi z možgani.

Centralni živčni sistem vretenčarjev koordinira dvoje živčnih poti: **somatske** in **avtonomne.** Somatske poti, kot so refleksni loki in kompleksni vedenjski tokokrogi oživčujejo skeletne mišice in vključujejo senzorične in motorične nevrone izven CŽS.

Vključujejo neke vrste zavestno kontrolo vedenja. Avtonomne poti pa so nezavedni notranji refleksi in oživčujejo srce, žleze, mišično steno prebavil, dihal, izločal, krvožilja in spolnega aparata. Avtonomne poti so pod nadzorom **hipotalamusa.** Živci avtonomnega sistema imajo dva motorična nevrona, procesiranje pa poteka v ganglijih.

**Simpatični živčni sistem** je iz motoričnih nevronov, katerih telesa ležijo v spinalnem in lumbalnem delu hrbtenjače, aksoni pa potekajo do verige simpatičnih ganglijev ob hrbtenjači. Aksoni drugih motoričnih nevronov, katerih telesa so v ganglijih, pa vodijo v tarčne organe. Telesa motoričnih nevronov **parasimpatičnega živčnega sistema** so v možganih in sakralnem delu hrbtenjače. Aksoni gredo do tarčnih organov, kjer so gangliji, s telesi drugih motoričnih nevronov, ki imajo kratke aksone. Večina notranjih organov je oživčenih z obema sistemoma, ki delujeta nasprotno. Simpatikus pripravlja organizem na hitri, aktivni odziv v stanju stresa (»fight-or-flight«), parasimpatikus pa vrača organizem v stanje ravnotežja. Podobno kot simpatikus delujejo hormoni nadledvične žleze. V bistvu gre za evolucijsko povezana sistema in v razvojnem smislu je nadledvična žleza le masa celic, ki so modificirani motorični nevroni simpatikusa.

Kompleksni vedenjski vzorci, kot so prehranjevanje, hoja, plavanje, dvorjenje, parjenje, so tisti, ki integrirajo različne senzorične poti in se izražajo s koordiniranimi gibi različnih mišic. Sprva so mislili, da temeljijo na refleksnih verigah. Študije letenja kobilic so pokazale, da je let osnovan v posebnih tokokrogih, **motoričnih programih**, v torakalnih ganglijih. Kasnejše raziskave so to potrdile. Vsi kompleksni vedenjski vzorci temeljijo na lastnih tokokrogih, ki ustrezno časovno in po vrsti usklajujejo gibanje mišic. Tipičen motorični program ima tri osnovne lastnosti: vodi ga lasten tokokrog, ki koordinira gibanje večih mišic, avtomatsko uglašuje vedenje s senzorično povratno informacijo in je pod direktno kontrolo možganov.

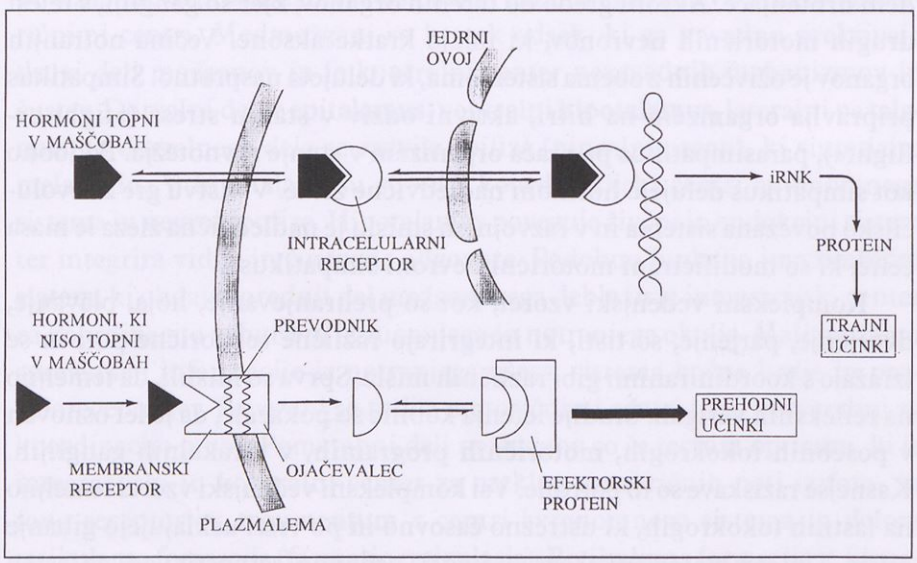
### 4.9 Endokrine žleze in hormonska regulacija

Endokrine žleze so organi z notranjim izločanjem. Poleg živčevja so ključnega pomena za regulacijo procesov in vzdrževanje homeostaze v organizmu. Žleze izločajo hormone, ki delujejo na tarčne organe, tkiva, celice in molekule. Hormoni so snovi, ki vplivajo na presnovo, regulirajo odzive organizma na okolje, uravnavajo rast, razvoj in razmnoževanje.

Hormoni lahko delujejo **avtokrino,** s povratnim učinkom na celico, ki jih je izločila. **Parakrino** delujejo na bližnje celice v tkivu ali organu in **endokrino** v povezavi s krvožiljem v celotnem organizmu. **Nevrohormoni** nastajajo v živčnih celicah. Mehanizem, ki uravnava količino hormonov je negativna ali pozitivna **povratna zveza**. Deluje tako, da količina hormona vpliva na potek biokemijskih procesov, ki pospešijo (pozitivna) ali zavrejo (negativna) sintezo hormona. Hormoni so lahko amini, aminokisline ali njihovi derivati, peptidi, beljakovine, steroidi in maščobne kisline (eikozanoidi). Predstopnje hormonov so **prohormoni,** ki se v različnih celicah lahko pretvorijo v različne hormone. Steroidni hormoni se sintetizirajo iz holesterola in lahko prehajajo skozi membrane. Beljakovinski hormoni se sintetizirajo v sistemu GERL in izločajo iz celic z eksocitozo. Žleze lahko hormone shranjujejo v različnih oblikah (npr. koloid v ščitnici). Hormoni se prenašajo z albumini v krvi ali pa so vezani na posebne prenašalne beljakovine. Količino hormonov v krvi uravnavajo različni signali iz krvožilja (glukoza v krvi uravnava nivo inzulina) ali pa hormoni drugih žlez (hipofizno-hipotalamusni kompleks), ki delujejo preko povratne zveze.

Delovanje hormonov

Steroidni hormoni (ekdison, kortikoidi) lahko prehajajo skozi membrano ali pa se vežejo na receptorje v membrani (sl.4.52). V citoplazmi se povežejo z intracelularnimi receptorskimi molekulami in kompleks receptor/hormon z vezavo na DNK sproži prepisovanje genov. Beljakovinski hormoni, ki ne prehajajo skozi plazmalemo večinoma delujejo tako, da se vežejo na **receptorske molekule** v membrani celice tarčnega organa. Aktivirane molekule

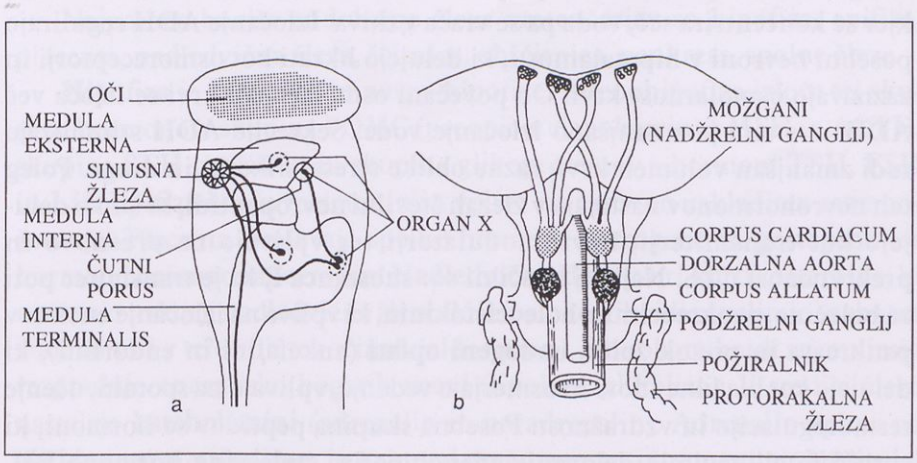



Sl.4.52: Mehanizmi delovanja večine steroidnih hormonov, ki so topni v maščobah so različni od tistih, ki v maščobah niso topni. Hormoni, topni v maščobah večinoma prehajajo skozi membrano in se povežejo z intracelularnimi receptorji. Ti kompleksi regulirajo izražanje genov. Hormoni, ki niso topni v maščobah, se vežejo na membranske receptorje in ojačajo signal z intracelularnim sporočanjem preko sekundarnih sporočevalcev (cAMP, $Ca^{++}$). Ti se z efektorskimi proteini vežejo v metabolno aktivne komplekse. Prostaglandini so sicer topni v maščobah, a se kljub temu vežejo na membranske receptorje.

delujejo na trimerni protein G na notranji strani plazmaleme, ki z aktivacijo encima adenilat ciklaze vpliva na nastajanje sekundarnega sporočevalca cikličnega AMP (cAMP). Ta aktivira encime protein kinaze, ki fosforilirajo substrate in vplivajo na serijo presnovnih procesov, ki vključujejo številne encime. S tem se učinek hormona močno ojača (**amplifikacija**). Razporeditev receptorjev za določen tip hormonov je celično specifična, zato določen hormon lahko izzove delovanje le pri celicah, ki imajo ustrezen receptor (npr. glukagon deluje le na jetrne celice, adrenalin pa na jetrne in mišične celice). Hormoni lahko delujejo tudi direktno s **proteinsko fosforilacijo** (npr. receptorske tirozinkinaze za inzulin in rastne faktorje) ali s **spremembo membranskega potenciala** (npr. aktivacija ionskih kanalčkov). Pri teh procesih so pomemben sekundarni sporočevalec $Ca^{2+}$ ioni. Ko se hormon veže na receptor, se odprejo $Ca^{2+}$ kanalčki in kalcijevi ioni vdrejo v celico. Z vezavo aktivirajo specifične molekule, najpogosteje kalmodulin, ta kompleks pa nato aktivira serijo encimskih reakcij v celici. Tak način hormonske regulacije je značilen za delovanje adrenalina v mišičnih celicah. Adrenalin lahko stimulira receptor na oba načina, bodisi s sintezo c AMP ali z delovanjem na ionske kanalčke. Ko se adrenalin veže na receptor, se odprejo kalcijevi kanalčki in kalcij se poveže s kalmodulinom v kompleks, ki se veže na kinazo, ta pa aktivira glikogen fosforilazo, encim, ki pretvarja glikogen v glukozo.

Hormonalna regulacija nevretenčarjev

Pomembno vlogo pri sekreciji hormonov ima živčevje nevretenčarjev. Ožigalkarji imajo nevroendokrine celice, ki proizvajajo rastni hormon in nevropeptide. Pri vrtinčarjih nevrohormoni regulirajo regeneracijo, pri glistah levitev, pri kolobarnikih in polžih regulirajo regeneracijo, rast in razvoj. Dobro je raziskana regulacija ovogeneze pri morskih zvezdah. V nevronih radialnih živcev nastaja snov, ki stimulira gonade. Folikularne celice izločajo hormon L-metiladenin, ki deluje na jajčne celice in vpliva na kordinirano sproščanje spolnih celic pri obeh spolih. Najbolj poznano je delovanje hormonov pri žuželkah, predvsem v zvezi z regulacijo levitve in metamorfoze. Zunanji dražljaji, predvsem temperatura in svetloba, vplivajo na levitev in inducirajo tvorbo polipetidnega nevrohormona v možganih. Ta deluje na nevrohemalni organ **corpora cardiaca** (sl.4.53 in 4.48). Hormon, ki ga izločajo, aktivira **protorakalno žlezo**, ki sintetizira




Sl.4.53: Endokrini in nevroendokrini sistemi členonožcev, a) razporeditev nevroendokrinih skupin celic v očesnem peclju kozice iz rodu *Palaemon*, b) hormonalni organi insektov.

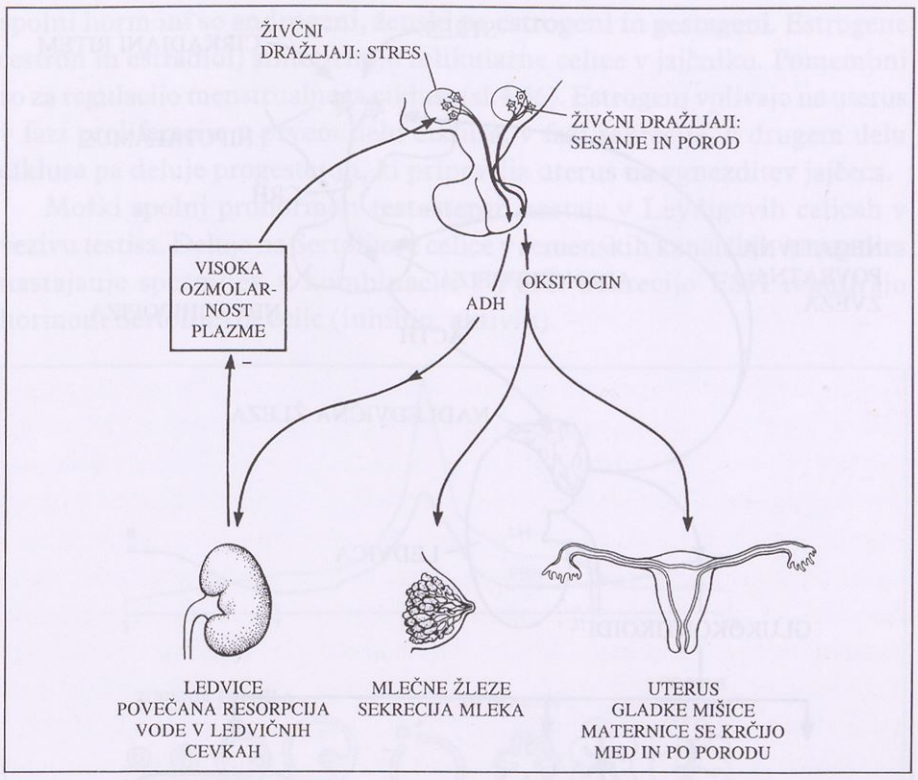
steroidni prohormon **ekdison.** Ekdison se v maščobnih telesih aktivira v **ekdisteron,** ki vpliva na presnovo epitelnih celic s sintezo specifičnih iRNK, ki producirajo encime za razgradnjo stare in sintezo nove kutikule. Za razvoj žuželk je pomembna regulacija metamorfoze. **Juvenilni hormon,** ki ga izločajo žleze **corpora allata,** vpliva na izražanje larvalnih znakov in inhibira metamorfozo ličinke v odraslo žuželko (imago). Ko se ličinka zabubi, količina juvenilnega hormona v hemolimfi upade. Pri rakih so pomembni nevroendokrini organi, **organi X,** v ganglijih očesnih pecljev ali v glavi. Povezani so s **sinusno žlezo,** ki je glavni nevrohemalni organ. Drugi nevrosekretorični nevroni so v možganih in se končujejo v **postkomisuralnem organu.** Tu hormoni prehajajo v hemolimfo. Periferni nevroendokrini organi so organi Y, ovariji in androgene žleze.

Na levitev rakov vpliva hormon **krustekdison,** ki ga izloča **organ Y.** Regulacija poteka tako, da v fazi med levitvama organ X inhibira delovanje organa Y. Organ X deluje tudi na spolne žleze tako, da z uravnavanjem produkcije hraniva regulira ovogenezo. **Androgene žleze** proizvajajo hormon, ki vpliva na razvoj primarnih in sekundarnih spolnih znakov pri samcih. Tudi potovanje pigmenta v celicah retinula in pigmentnih celicah omatidijev regulirajo hormoni. To je pomembno pri adaptaciji rakov na različne svetlobne razmere.

Podobne snovi kot hormoni so **feromoni,** le da se ne izločajo v kri, pač pa v okolje. Pomembno vlogo imajo pri žuželkah, kjer privabljajo spolnega partnerja. Feromoni so tudi alarmne snovi, ki jih izločajo mnoge ribe in socialne žuželke. Sesalci in socialne žuželke izločajo tudi označevalce, snovi, s katerimi označujejo teritorij. Živali zaznavajo feromone s kemoreceptorji, predvsem z vohom, nekatere npr. čebele pa tudi z usti. Delavke sprejemajo posebno matično snov, ki nastaja v mandibularnih žlezah in preprečuje dozorevanje ovarijev.

Hormonalna regulacija vretenčarjev

Najpomembnejši nevroendokrini organ nevretenčarjev je **nevrohipofiza,** ki je povezana s **hipotalamusom.** Predstopnje nevrohormonov, ki nastajajo v hipotalamusu gredo v hipofizo (nevrohemalni organ) in se tam hranijo, dokler se ne izločijo v kri. Oksitocin vpliva na kontrakcije uterusa med porodom in stimulira gladke mišice v mlečnih žlezah (sl.4.54). Vasopresin je antidiuretični hormon (ADH), ki regulira vsebnost telesnih tekočin v organizmu. Vpliva tudi na prepustnost membran nefronov v ledvicah, kjer se koncentrira seč, voda pa se vrača v tkiva. Izločanje ADH regulirajo posebni nevroni v hipotalamusu, ki delujejo hkrati kot osmoreceptorji in zaznavajo osmolarnost krvi. Ob povečani osmolarnosti krvi se izloča več ADH in s tem je zmanjšano izločanje vode. Sekrecijo ADH stimulirajo tudi zmanjšan volumen krvi, razne oblike stresa, nikotin in droge. Poleg teh nevrohormonov nastajajo v žlezah številni **nevropeptidi,** ki lahko delujejo kot transmiterji, nevromodulatorji ter vplivajo na presnovo in prekrvljenost CŽS. Najbolj značilni so: **substanca P,** ki je transmiter poti za bolečino, **pankreocimin-holeocistokinin,** ki vpliva na izločanje encimov pankreasa in pretok žolča, **endogeni opiati** (enkefalini in endorfini), ki delujejo kot blažilne snovi in usmerjajo vedenje, vplivajo na spomin, učenje termoregulacijo in vzdražnost. Posebna skupina peptidov so hormoni, ki sproščajo ali zavirajo delovanje adenohipofize (**releasing hormone-RH, inhibiting hormone-IH**) in nastajajo v hipotalamusu. Med te hormone uvrščamo **TRH** (tirotropin RH), ki vpliva na sekrecijo tirotropina, ki regulira delovanje ščitnice. GnRH (gonadotropin RH) vpliva na sekrecijo

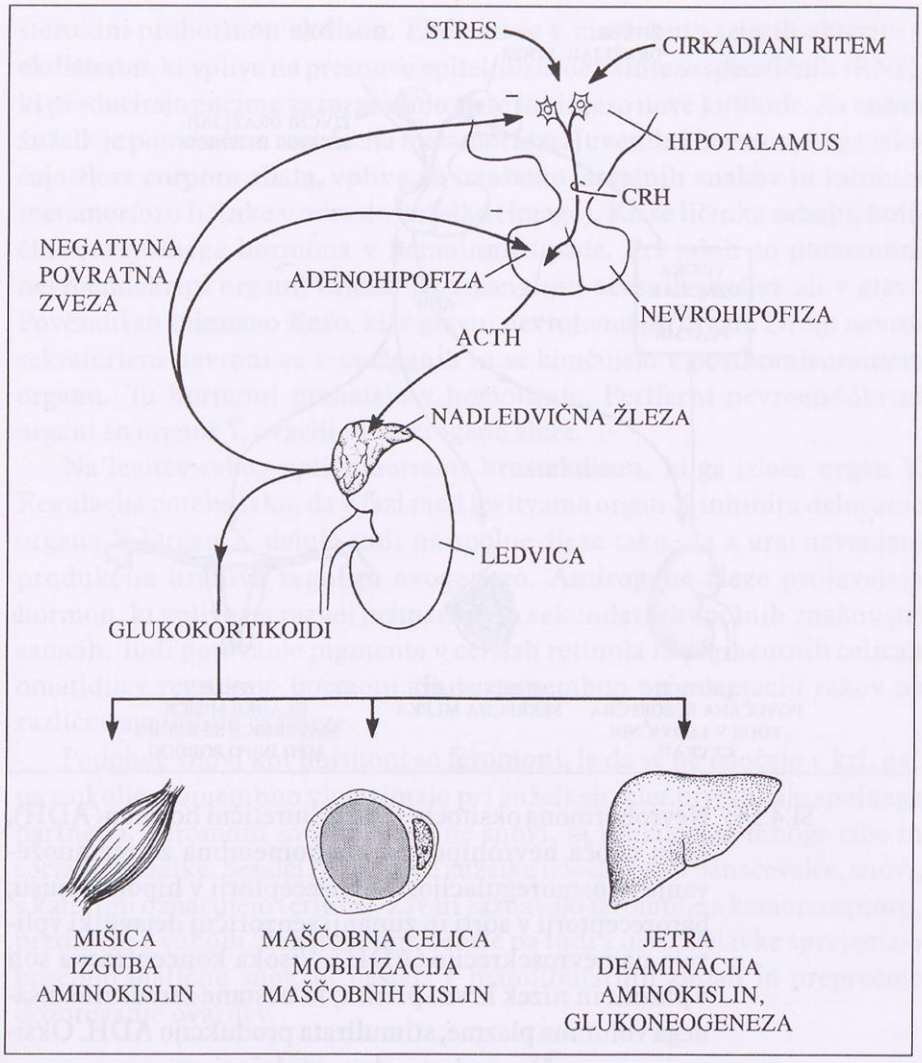



Sl.4.54: Nevrohormona oksitocin in antidiuretični hormon (ADH), ki ju izloča nevrohipofiza, sta pomembna za razmnoževanje in osmoregulacijo. Osmoreceptorji v hipotalamusu, baroreceptorji v aorti in zunanji senzorični dejavniki vplivajo na nevrosekrecijo (ADH). Visoka koncentracija soli v plazmi in nizek krvni pritisk, ki nastane zaradi zmanjšanega volumna plazme, stimulirata produkcijo ADH. Oksitocin se sprošča med porodom in dojenjem.

gonadotropnih hormonov. **GHRH** (rastni RH) vpliva na sproščanje rastnega hormona somatotropina, medtem ko **somatostatin** zavira sproščanje somatotropina. **CRH** (kortikotropin RH) stimulira izločanje kortikotropina (ACTH) iz adenohipofize in sproščanje glukokortikoidov iz nadledvične žleze (sl.4.55). Ti delujejo na jetra in vplivajo na povečano sintezo glukoze (glukoneogenezo) in glikogena iz maščobnih kislin in aminokislin.

Najpomembnejše endokrine žleze vretenčarjev so hipofiza, epifiza, placenta, nadledvična žleza, ščitnica, obščitnica, pankreas, spolne žleze.

**Hipofiza** je iz adeno- in nevro-hipofize. Adenohipofiza izloča tri skupine hormonov: skupina POMC (proopiomelanokortin) z MSH in ACTH, skupina STH-prolaktin in skupina glikoproteinov s hormoni TSH, FSH in LH. **Epifiza** izloča melatonin in vpliva na časovno uskladitev razmnoževanja. **Placenta** proizvaja spolne hormone **estrogene in gestagene** ter hormon **horiongonadotropin. Nadledvična žleza** tvori **kortikosteroide,** ki nastajajo v skorji nadledvične žleze. Mineralokortikoidi regulirajo vsebnost vode in soli v telesnih tekočinah (aldosteron), glukokortikoidi stimulirajo razgradnjo energijsko bogatih snovi (lipoliza, glikoliza). V sredici žleze nastajajo **kateholamini** (adrenalin in noradrenalin). Adrenalin vpliva na oksidativni metabolizem in pripravi organizem na obremenitev. V **ščitnici** nastajata **trijodtironin ($T_3$)** in **tiroksin ($T_4$)** in pri sesalcih še **kalcitonin.** Prva dva hormona delujeta direktno preko transkripcije DNK tako, da vplivata na sintezo in presnovo različnih substratov v celicah. Kalcitonin

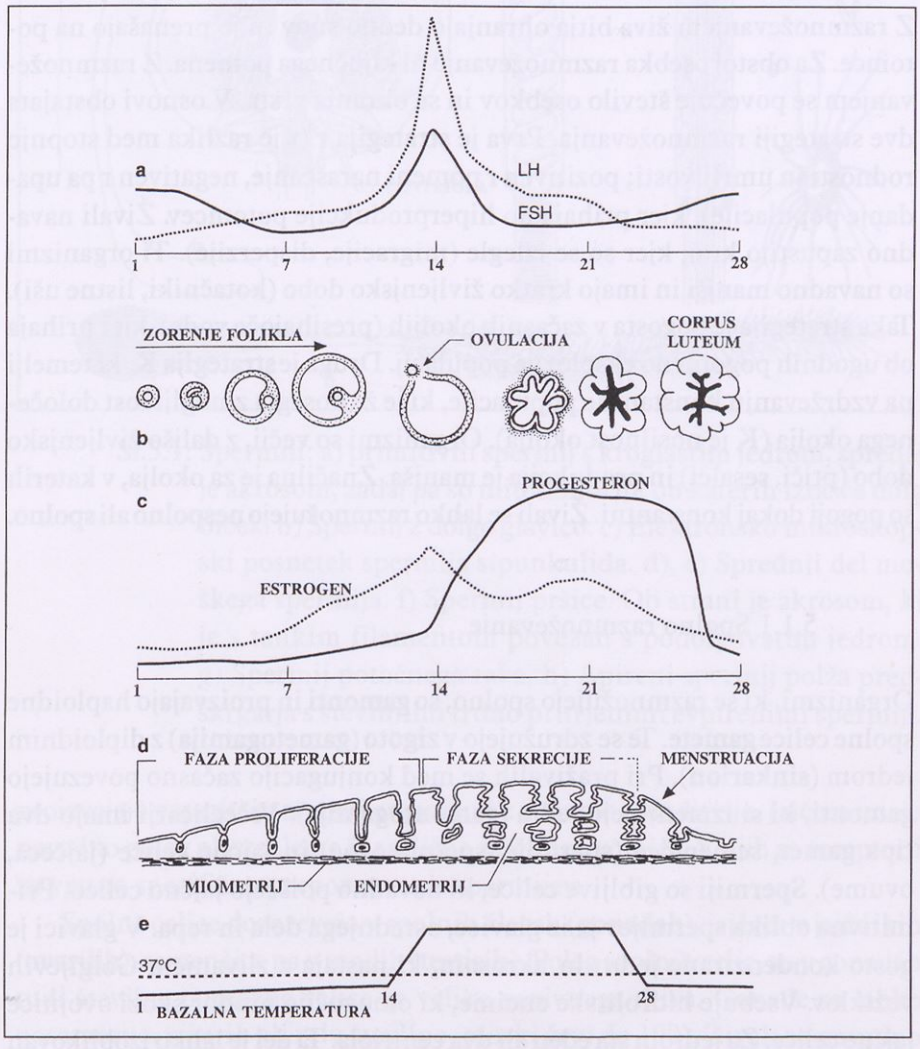



Sl.4.55: Sekrecijo glukokortikoidov in njihovih učinkov na tarčne organe regulirajo živčni dražljaji in mehanizem negativne povratne zveze. Živčni impulzi inducirajo sproščanje CRH (kortikotropin RH) iz nevrosekretoričnih celic hipotalamusa. Izločanje adrenokortikotropnega hormona (ACTH) iz adenohipofize stimulira sekrecijo glukokortikoidov iz skorje nadledvične žleze. Ti steroidi vplivajo na povišanje krvnega sladkorja in glikogena v jetrih s stimulacijo pretvorbe aminokislin in maščob v glukozo. Negativna povratna zveza glukokortikoidov na adenohipofizo in hipotalamus inhibira sproščanje ACTH.

regulira nivo kalcija v krvi. **Obščitnice** izločajo **parathormon**, ki regulira količino kalcijevega fosfata in deluje skupaj s kalcitoninom in vitaminom D. Endokrini del **pankreasa** so Langerhansovi otočki, kjer nastajajo tri vrste hormonov: **inzulin, glukagon** in **somatostatin.** Insulin omogoča transport glukoze skozi membrano jetrnih in mišičnih celic ter nastanek glikogena. V maščobnih celicah omogoča sintezo maščob in sprejem aminokislin. Zvišana koncentracija glukoze v krvi poveča sintezo glikogena. Glukagon pospešuje razgradnjo glikogena ob upadu sladkorja v krvi. Veliko hormonov nastaja tudi v celicah prebavnega trakta, v ledvicah in v jetrih. V **spolnih žlezah** sesalcev nastajajo različni spolni hormoni, ki vplivajo na zorenje spolnih celic, ovulacijo, menstrualni ciklus, spolno vedenje. Moški

spolni hormoni so **androgeni**, ženski pa **estrogeni** in **gestageni**. Estrogene (estron in estradiol) sintetizirajo folikularne celice v jajčniku. Pomembni so za regulacijo menstrualnega ciklusa (sl.4.56). Estrogeni vplivajo na uterus v fazi proliferacije v prvem delu ciklusa, v fazi sekrecije, v drugem delu ciklusa pa deluje progesteron, ki pripravlja uterus na vgnezditev jajčeca.

Moški spolni prohormon **testosteron** nastaja v Leydigovih celicah v vezivu testisa. Deluje na Sertolijeve celice v semenskih kanalčkih in regulira nastajanje spermijev v kombinaciji s FSH. Sekrecijo FSH regulirajo hormoni Sertolijevih celic (inhibin, aktivin).




Sl.4.56: Shematski prikaz najpomembnejših sprememb v menstruacijskem ciklusu ženske: a) različne koncentracije gonadotropinov, b) spremembe folikla v ovariju. Jajčna celica (majhni beli krogci) je obdana z epitelnimi (folikularnimi) celicami. Vmes je prostor (antrum) napolnjen s tekočino, ki vsebuje hormone in vanj sega griček (cumulus oophorus), v katerem je jajčna celica. Tak folikel imenujemo Graafov folikel. Ko doseže velikost okrog 25 mm, poči in jajčna celica se sprosti (ovulacija). Folikel, ki je ostal v ovariju, se spremeni v rumeno telesce (corpus luteum), c) različne koncentracije hormonov v ovariju, d) spremembe sluznice uterusa (endometrija). V fazi proliferacije se zadebeli, v fazi sekrecije pa se poveča žlezno izločanje. V tej fazi se lahko vgnezdi oplojeno jajčece, e) bazalna temperatura se v fazi sekrecije zviša za 0.3-0.5°C.

Peto poglavje

# Razmnoževanje in razvoj

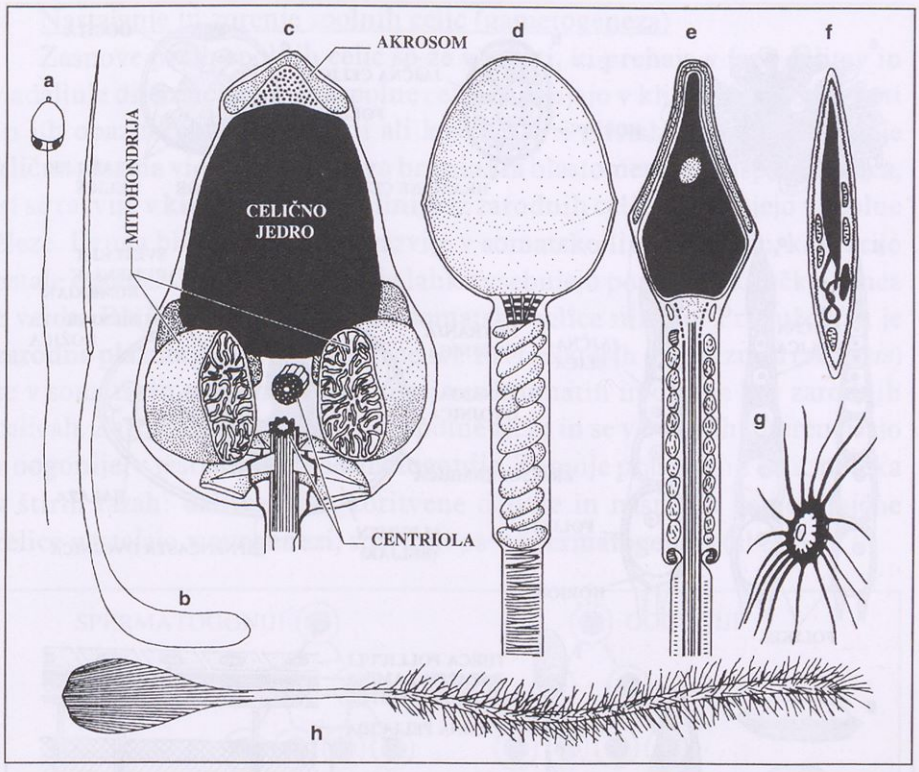
## 5.1 Razmnoževanje

Z razmnoževanjem živa bitja ohranjajo dedno snov in jo prenašajo na potomce. Za obstoj osebka razmnoževanje ni ključnega pomena. Z razmnoževanjem se povečuje število osebkov in se ohranja vrsta. V osnovi obstajata dve strategiji razmnoževanja. Prva je **strategija r** (r je razlika med stopnjo rodnosti in umrljivosti; pozitiven r pomeni naraščanje, negativen r pa upadanje populacije), kjer prihaja do hiperprodukcije potomcev. Živali navadno zapustijo kraj, kjer so se izlegle (migracije, disperzije). Ti organizmi so navadno manjši in imajo kratko življenjsko dobo (kotačniki, listne uši). Taka strategija je pogosta v začasnih okoljih (presihajoče vode), kjer prihaja ob ugodnih pogojih do eksplozije populacij. Druga je **strategija K**, ki temelji na vzdrževanju konstantne populacije, ki je že dosegla zmogljivost določenega okolja (K je nosilnost okolja). Organizmi so večji, z daljšo življenjsko dobo (ptiči, sesalci) in produkcija je manjša. Značilna je za okolja, v katerih so pogoji dokaj konstantni. Živali se lahko razmnožujejo **nespolno** ali **spolno.**

### 5.1.1 Spolno razmnoževanje

Organizmi, ki se razmnožujejo spolno, so **gamonti** in proizvajajo haploidne spolne celice **gamete**. Te se združujejo v **zigoto** (**gametogamija**) z diploidnim jedrom (**sinkarion**). Pri praživalih se med konjugacijo začasno povezujejo gamonti, ki si izmenjujejo jedra (**gamontogamija**). Večceličarji imajo dva tipa gamet, semenčice (spermije, spermatozoe) in jajčne celice (jajčeca, ovume). **Spermiji** so gibljive celice, ki navadno poiščejo jajčno celico. Primitivna oblika spermijev je iz glavice, osrednjega dela in repa. V glavici je gosto kondenzirano jedro in **akrosom**, ki nastaja z zlivanjem Golgijevih veziklov. Vsebuje hidrolitske encime, ki omogočijo prodor skozi ovojnice jajčne celice. Za jedrom sta eden ali dva centriola. Ta del je lahko izoblikovan v vrat. V osrednjem delu so mitohondriji in mikrotubuli, ki segajo v bičast rep. Primitivne, bičaste spermije (flagelospermije) imajo nevretenčarji z zunanjo oploditvijo (mehkužci, mnogoščetinci, iglokožci, brezglavci). Pri ostalih skupinah z notranjo oploditvijo je oblika bičastega spermija precej drugačna (sl.5.1). Nekateri organizmi (gliste, raki deseteronožci, pršice) imajo spermije brez biča (aflagelatni spermiji).

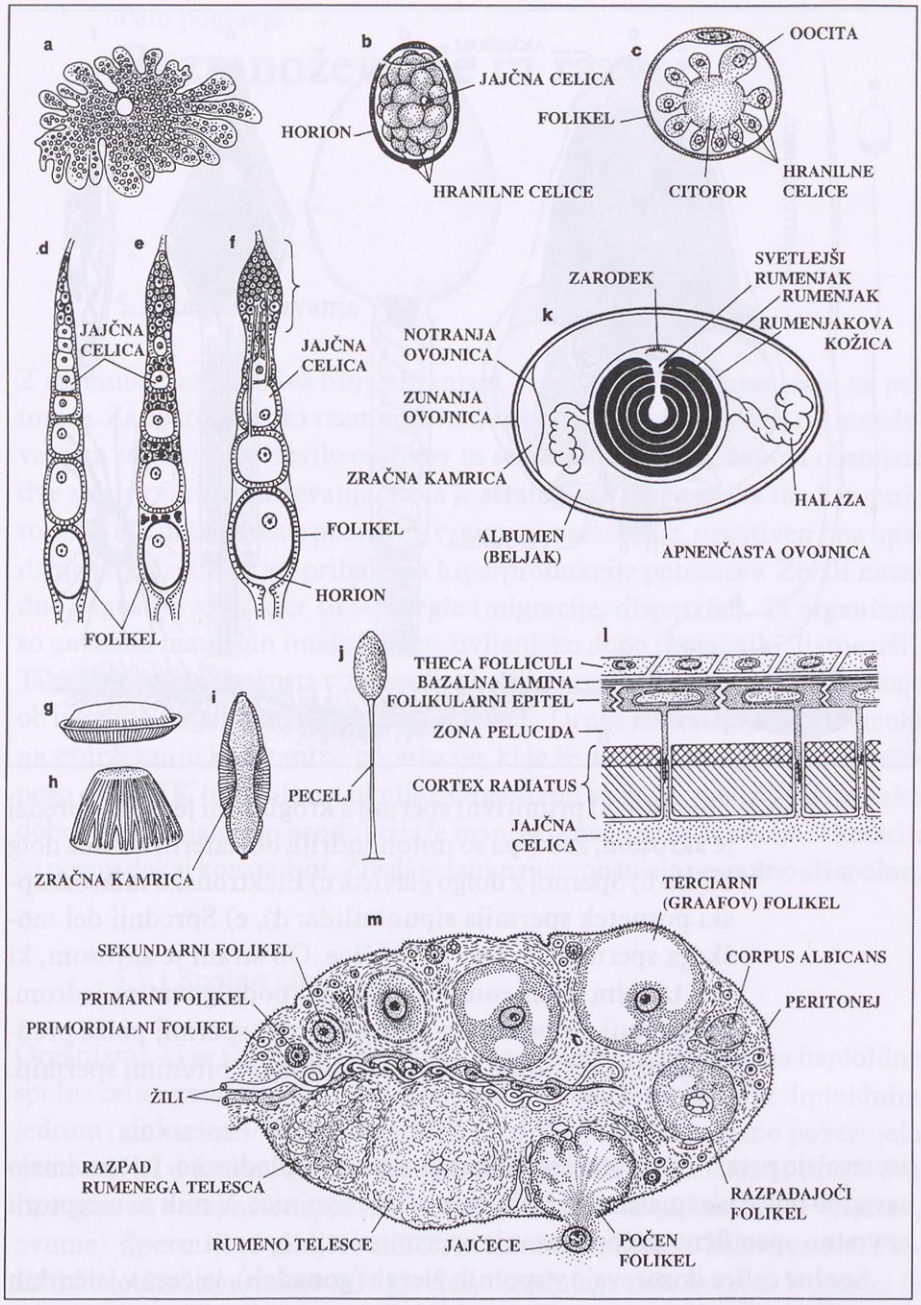
Pri veliko organizmih se spermiji aktivirajo šele v določenem okolju, kar imenujemo **kapacitacija.** Pri morskih organizmih je to morska voda, pri sesalcih pa spolni kanal samic, ki izloča specifične snovi. Atipični ali apireni spermiji imajo lahko tudi pomnoženo DNK in ti niso sposobni oploditve. Pri nekaterih polžih so pomembni za transport pravih, evpirenih spermijev. Jajčne celice so navadno kroglaste ali podolgovate, negibljive celice z različno količino hraniva (sl.5.2). Velikost jajčnih celic vretenčarjev je zelo različna, od 10 cm (ptiči) do 0.1mm (sesalci). Veliko število jajčec




Sl.5.1: Spermiji: a) primitivni spermij s kroglastim jedrom, spredaj je akrosom, zadaj pa so mitohondriji, ob katerih izrašča dolg biček. b) Spermij z dolgo glavico. c) Elektronsko mikroskopski posnetek spermija sipunkulida. d), e) Sprednji del moškega spermija. f) Spermij pršice. Ob strani je akrosom, ki je s tankim filamentom povezan s podolgovatim jedrom. g) Spermij potočnega raka. h) Apireni spermij polža predškrgarja s številnimi trdno pritrjenimi evpirenimi spermiji.

proizvajajo paraziti in morski organizmi z zunanjo oploditvijo. Jajčeca imajo navadno poleg plazmaleme še različne zaščitne ovojnice. V njih so receptorji za vrstno specifično prepoznavanje spermijev.

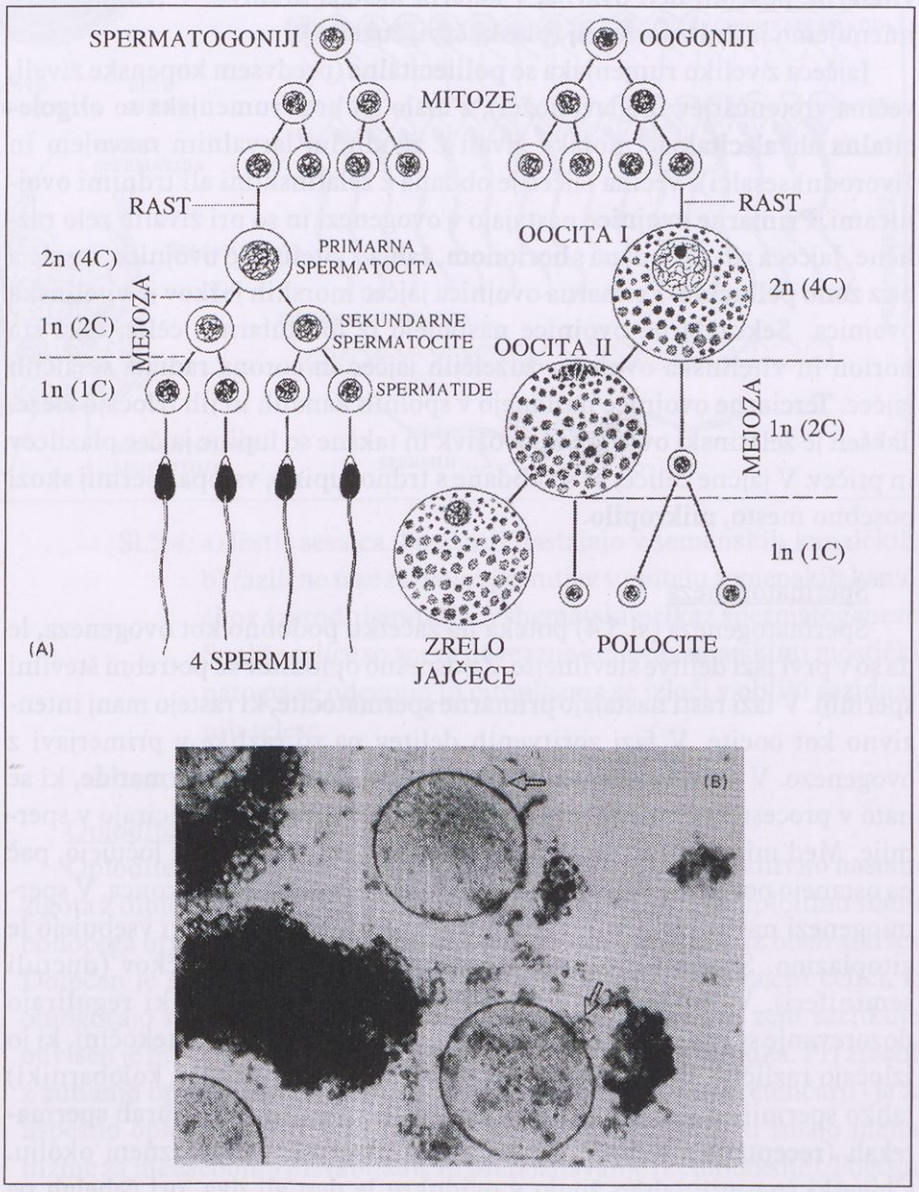
Spolne celice dozorevajo v spolnih žlezah (**gonadah**), jajčeca v jajčnikih (**ovarijih**), semenčice pa v modih (**testisih**). Poleg spolnih celic, so v gonadah tudi številne pomožne celice in veliko vezivnega tkiva. Gonade so lahko posamezne, v parih ali zelo številne (ploski črvi do 100). Živali so navadno ločenega spola, to so enospolniki (**gonohoristi**), pogosti pa so tudi dvospolniki (**hermafroditi**), ki imajo obe vrsti spolnih žlez. Hermafroditi so predvsem pritrjene in parazitske živali, kot so ploskovci, maloščetinci, pijavke, pljučarji in plaščarji. Nekateri polži pljučarji lahko v isti spolni žlezi proizvajajo oba tipa spolnih celic. Samci in samice določene vrste so navadno različni po zgradbi in velikosti. To imenujemo **spolni dimorfizem.** Primarni spolni znaki so razlike v zgradbi spolnega aparata, sekundarni spolni znaki pa so razlike v telesni zgradbi ali fizioloških značilnostih. Samci veliko živali imajo posebne oprijemalne organe, s katerimi držijo samico med parjenjem. Samice imajo pogosto pomožne organe za nego zaroda. Osebki nasprotnih spolov se prepoznavajo tako, da proizvajajo in zaznavajo različne signale (barvni vzorci, feromoni, oglašanje).




Sl.5.2: Jajčeca in ovariji: a) Jajčece hidre (*Hydra viridissima*) s psevdopodiji. b) Sestavljeno jajčece ribje trakulje (*Diphyllobothrium latum*). Ovojnica je iz gibljivega poklopca. c) Sestavljeno jajčece ribje pijavke. Od dveh oogonijev tvori eden ovojnico (folikel), drugi se večkrat deli, hčerinske celice pa ostanejo povezane s citoplazemsko maso (citofor). Iz ene se razvije jajčece, iz ostalih pa hranilne celice. d-f) Ovarioli (jajčne cevke) žuželk. d) Panoistični ovariol ima na konici le zarodne celice (germarij), ki potujejo proti bazi cevke, kjer jih obdajo hranilne (folikularne) celice. e,f) Meroistična ovariola. V germariju so zarodne in hranilne celice. V politrofnem ovariolu potujejo hranilne celice z jajčnimi proti bazi cevke in tvorijo med jajčnimi celicami hranilne kamrice (e). Pri telotrofnih ovariolih (f) pa hranilne celice ostanejo v germariju. Povezavo z jajčno celico ohranijo s prehranjevalnimi nitmi. g-j) Jajčeca različnih žuželk (g,h – metulja iz rodov *Tortrix* in *Panolis*, i – komar *Anopheles*, j – tenčičarica iz rodu *Chrysopa*) s specializiranimi ovojnicami (horioni). k) Ptičje jajce. l) Shematski prikaz stene folikla ribe kostnice. Med jajčno celico in folikularnim epitelom, ki sta povezana z mikrovili so različni ekstracelularni sloji. m) Vzdolžni prerez ženskega ovarija. V zgornji polovici je prikazano zorenje jajčne celice, ki se začne v zarodnem foliklu, ki preide v primarni folikel, ta v večslojni sekundarni folikel in na koncu v terciarni (Graafov) folikel, ki vsebuje prostor, napolnjen s tekočino (antrum). Desno je odmrli folikel, spodaj pa folikel med ovulacijo in rumeno telesce (corpus luteum), ki preide v corpus albicans. Folikli so obdani s posebnimi celicami (celice teka), ki so v vezivu ovarija in tako kot folikularne celice tvorijo ženske spolne hormone.

Nastajanje in zorenje spolnih celic (gametogeneza)

Zasnove prvih spolnih celic so že v zigoti, ki prehaja v fazo delitev in nadaljnje diferenciacije. Praspolne celice nastajajo v klični ali zarodni poti in jih opazimo po prvi brazdi ali kasneje. Pri glistah iz rodu *Ascaris* je klična plazma vidna že med prvo brazdo. Ta blastomera je praspolna celica, ki se razvije v **klično (zarodno) linijo** iz zarodnih celic, ki potujejo v spolne žleze. Druga blastomera pa se razvije v **somatsko linijo** iz celic, ki tvorijo ostale organe. Celice klične linije lahko vsebujejo posebne vključke, zrnca z veliko RNK (ektosome), ki jih somatske celice nimajo. Pri žuželkah je **zarodna plazma** vidna že v jajčni celici. Pri nekaterih organizmih (*Ascaris*) se v somatskih celicah izgubi skoraj ves kromatin in ostane le v zarodnih celicah. Zarodne celice potujejo v spolne žleze in se v ovarijih diferencirajo v **oogonije,** v testisih pa v **spermatogonije.** Zorenje praspolnih celic poteka v štirih fazah: delitve, rast, zoritvene delitve in nastanek gamet. Jajčne celice nastajajo v **ovogenezi,** spermiji pa v **spermatogenezi** (sl.5.3).




Sl.5.3: A) Shematski prikaz poteka spermatogeneze in ovogeneze. Iz diploidnih spermatogonijev nastanejo štirje spermiji, iz diploidnih oogonijev pa nastane ena haploidna jajčna celica in tri polocite. B) Prva polocita (puščica) in oocita ženske

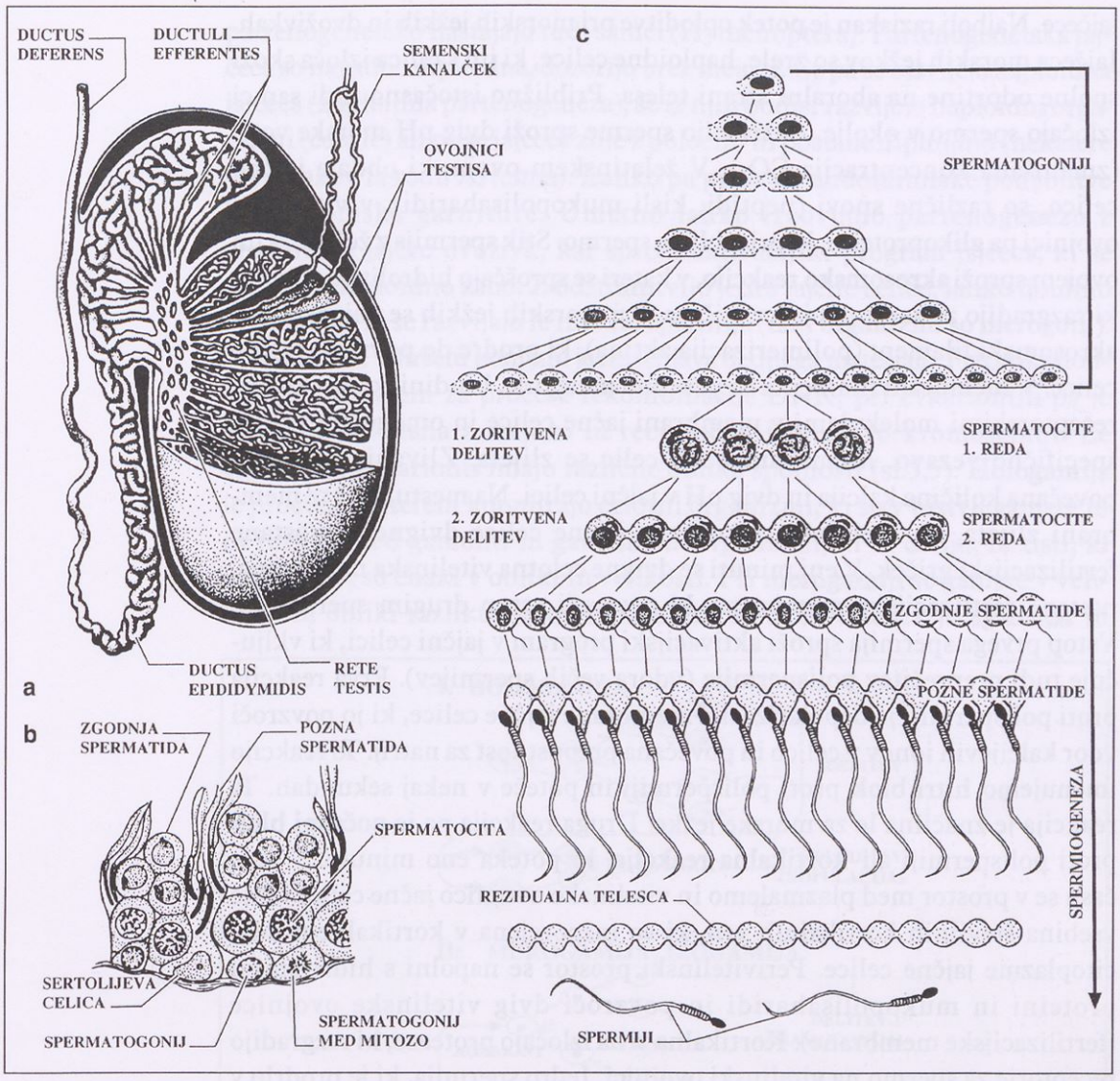
Ovogeneza

V ovogenezi iz diploidnih oogonijev nastanejo haploidne jajčne celice. Praspolne celice v ovariju (diploidni oogoniji) se večkrat zaporedoma mitotsko delijo. Pri nekaterih živalih v odraslem stanju še ohranijo zmožnost delitve, pri sesalcih pa se delitve zaključijo v embrionalnem in zgodnjem mladostniškem obdobju (pri deklicah do drugega leta starosti nastane več kot 400.000 oogonijev). Fazi delitev sledi faza rasti, kjer se zelo pomnoži citoplazma. Na koncu faze rasti nastanejo velike **primarne oocite** (**oocite I**). V fazi **zoritvenih delitev** (**mejozi**), nastanejo po dveh delitvah iz diploidne primarne oocite štiri haploidne celice, ena **sekundarna oocita** (**oocita II**) in dve ali tri **polocite**. Sekundarna oocita sintetizira hranivo in ovojnice in se razvije v **jajčno celico** (**ovum**). Hranivo je rumenjak (vitellum), ki je iz lipidov in proteinov ter vitaminov. Hranivo lahko nastaja v oocitah (intenzivna sinteza iRNK), v pomožnih celicah (folikularnih celicah), ki so povezane z oocitami, ali v jetrih (vitelogenin). Pri nekaterih živalih so razviti **vitelariji**, posebni deli ovarija, v katerih nastaja hranivo. V tem primeru imenujemo jajčnik **germarij** (ploski črvi, žuželke).

Jajčeca z veliko rumenjaka so **polilecitalna** (predvsem kopenske živali, večina vretenčarjev in glavonožci), z malo ali brez rumenjaka so **oligolecitalna** ali **alecitalna** (morske živali z zgodnjim larvalnim razvojem in živorodni sesalci). Večina jajčec je obdana z želatinskimi ali trdnimi ovojnicami. **Primarne ovojnice** nastajajo v ovogenezi in so pri živalih zelo različne. Jajčeca rib so obdana s **horionom**, žabja z **vitelinsko ovojnico**, sesalčja pa z **zono pellucido**. Primarna ovojnica jajčec morskih ježkov je vitelinska ovojnica. **Sekundarne ovojnice** nastanejo iz folikularnih celic, taka sta horion in vitelinska ovojnica žuželčjih jajčec in corona radiata sesalčjih jajčec. **Terciarne ovojnice** nastanejo v spolnih kanalih in jih izločajo žleze. Takšen je želatinski ovoj jajčec dvoživk in takšne so lupine jajčec plazilcev in ptičev. V jajčne celice, ki so obdane s trdno lupino, vstopa spermij skozi posebno mesto, **mikropilo**.

Spermatogeneza

Spermatogeneza (sl.5.4) poteka na začetku podobno kot ovogeneza, le da so v prvi fazi delitve številnejše. Za uspešno oploditev so potrebni številni spermiji. V fazi rasti nastajajo **primarne spermatocite**, ki rastejo manj intenzivno kot oocite. V fazi zoritvenih delitev pa so razlike v primerjavi z ovogenezo. V spermatogenezi nastanejo štiri haploidne **spermatide**, ki se nato v procesu **spermiogeneze** (**spermatocitogeneza**) diferencirajo v spermije. Med mitozami in mejozami se moške spolne celice ne ločujejo, pač pa ostanejo povezane s citoplazmatskimi povezavami vse do konca. V spermiogenezi nastanejo gibljivi **spermiji** in rezidualna telesa, ki vsebujejo le citoplazmo. Spermiji dozorijo v lumnu semenskih kanalčkov (ductuli seminiferi). V kanalčkih so pomožne **Sertolijeve celice**, ki regulirajo dozorevanje spermijev. V izvodilih živijo spermiji v posebni tekočini, ki jo izločajo različne žleze. Samice nekaterih živali (členonožci, kolobarniki) lahko spermije dalj časa hranijo v posebnih vrečastih strukturah **spermatekah** (**receptacula seminis**). Spermiji se aktivirajo v ustreznem okolju. Človeški spermiji lahko živijo v oviduktu le dan ali dva, pri čebelah pa kmalu po izlevitvi zadošča ena ali nekaj osemenitev za vse življenje. Nekateri samci (členonožci, dvoživke) tvorijo **spermatofore**, pakete spermijev, obdane z ovojnico. Spermatofore pritrjajo na podlago ali pripenjajo na samice, lahko jih vložijo tudi v spolne kanale.




Sl.5.4: a)Testis sesalca. Spermiji nastajajo v semenskih kanalčkih; b) različne faze razvoja spermijev v epitelu semenskih kanalčkov (zarodni epitel); c) shematski prikaz spermatogeneze. Spolne celice so sprva povezane s citoplazmatskimi mostički, nato pa se odcepijo in citoplazma se izloči v obliki rezidualnih telesc.

Oploditev

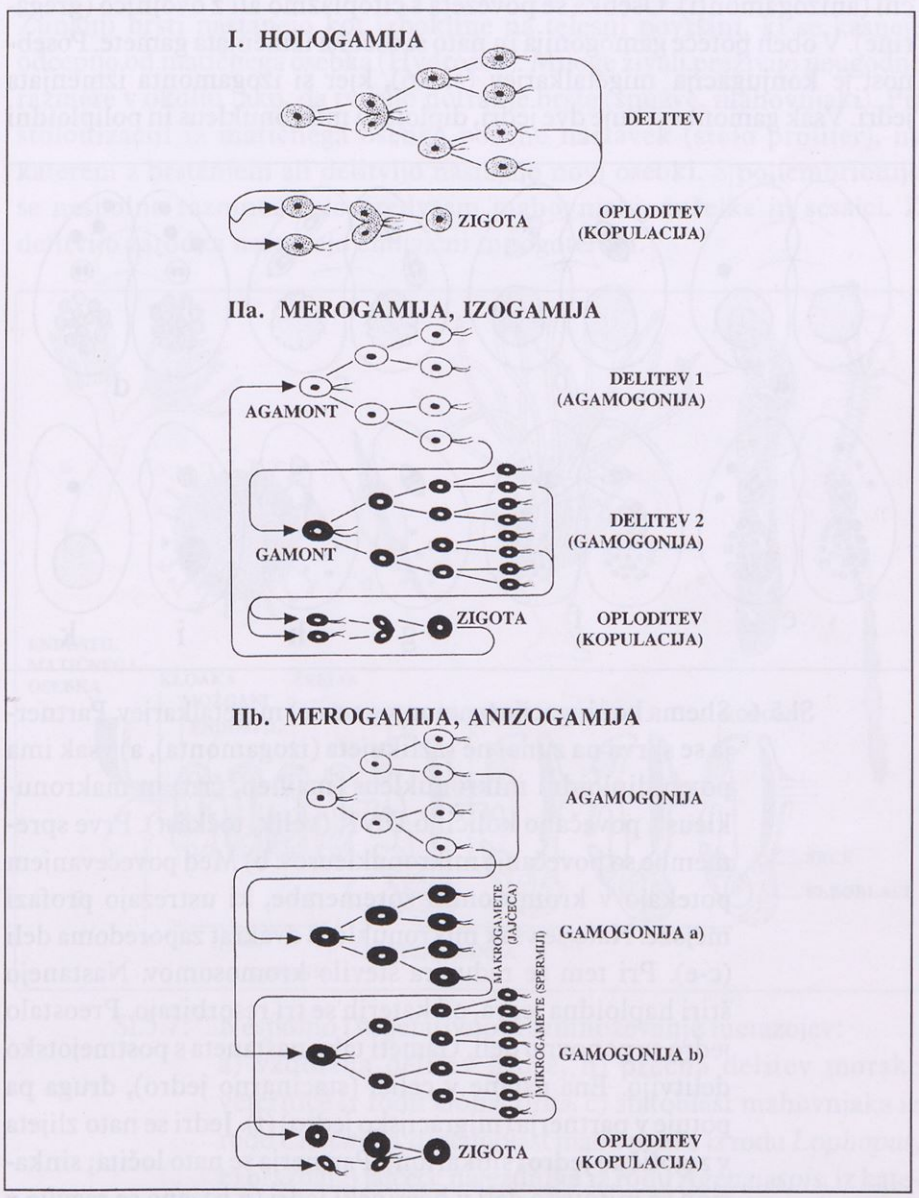
Oploditev je združitev jajčne celice in semenčice. Z oploditvijo nastane zigota z diploidnim jedrom (sinkarion). Tako se vzpostavi diploidno stanje bodočega organizma z novo gensko kombinacijo, ki izvira iz obeh staršev. Določen je spol osebka in sprožijo se številne reakcije v jajčni celici, ki omogočajo razvoj zarodka. Potek oploditve se pri živalih zelo razlikuje, odvisen je predvsem od okolja in od nadaljnjega razvoja zarodka. Pri živalih z **zunanjo oploditvijo** (številni morski in sladkovodni nevretenčarji) je za uspešno oploditev potrebno veliko število spolnih celic, ki imajo mehanizme za medsebojno privabljanje in prepoznavanje (kemotaksije). Pogosto jajčne celice izločajo posebne snovi (speract, resact pri morskih ježkih), ki kemotaktično privabljajo spermije. Pri živalih z **notranjo oploditvijo** (kopenski nevretenčarji in vretenčarji), pa je ključnega pomena aktivacija sperme (kapacitacija), ki jo omogočajo **ginogamoni**, snovi, ki jih izloča

jajčece. Najbolj raziskan je potek oploditve pri morskih ježkih in dvoživkah. Jajčeca morskih ježkov so zrele, haploidne celice, ki jih samica izloča skozi spolne odprtine na aboralni strani telesa. Približno istočasno tudi samci izločajo spermo v okolje. Aktivacijo sperme sproži dvig pH morske vode (zmanjšana koncentracija $CO_2$). V želatinskem ovoju, ki obdaja jajčno celico, so različne snovi (peptidi, kisli mukopolisaharidi), v vitelinski ovojnici pa glikoproteini, ki privabljajo spermo. Stik spermija z želatinskim ovojem sproži **akrosomsko reakcijo**, v kateri se sproščajo hidrolitski encimi, ki razgradijo zunanje ovojnice jajčeca. Pri morskih ježkih se najprej tvori akrosomski filament (polimerizacija aktina), ki prodre do površine jajčne celice. V membrani filamenta so posebne molekule, bindini, ki se vežejo z receptorskimi molekulami v membrani jačne celice in omogočijo vrstno specifično vezavo. Membrani obeh celic se zlijeta. Zlivanje omogoča povečana količina kalcija in dvig pH v jajčni celici. Na mestu, kjer se membrani zlijeta, se vitelinska membrana jajčne celice dvigne in nastane fertilizacijski gričeк. V eni minuti se dvigne celotna vitelinska membrana, nastane **fertlizacijska membrana,** ki prepreči vstop drugim spermijem. Vstop prvega spermija sproži aktivacijski program v jajčni celici, ki vključuje tudi preprečitev **polispermije** (vdora večih spermijev). Prva reakcija proti polispermiji je depolarizacija membrane jajčne celice, ki jo povzroči vdor kalcijevih ionov v celico in povečana prepustnost za natrij. To reakcijo imenujemo **hitri blok** proti polispermiji in poteče v nekaj sekundah. Ta reakcija je značilna le za morske ježke. Druga reakcija pa je **počasni blok** proti polispermiji ali **kortikalna reakcija**, ki poteka eno minuto. V tem času se v prostor med plazmalemo in vitelinsko ovojnico jačne celice izlije vsebina številnih kortikalnih zrn, ki so razporejena v kortikalnem delu citoplazme jajčne celice. Perivitelinski prostor se napolni s hidriranimi proteini in mukopolisaharidi in povzroči dvig vitelinske ovojnice (fertilizacijske membrane). Kortikalna zrna izločajo proteaze, ki razgradijo receptorje za spermo na vitelinski ovojnici. Jedro spermija, ki je prodrlo v jajčno celico, mora pred zlitjem dozoreti. Dozorevanje vključuje povečanje jedra (dekondenzacija kromatina), razgraditev starega ovoja in nastanek novega. Jedro se sedaj imenuje **pronukleus** in se približuje pronukleusu jajčne celice. Centriol spermija inducira astralne niti, ki omogočajo potovanje pronukleusa. Približno 20 minut po vstopu spermija se jedri zlijeta in oploditev je končana. Zigota tako vstopi v celični ciklus, v katerem si sledijo pogoste mitoze in replikacije DNK. Oploditev pri človeku poteka drugače, posebnosti so predvsem v zgradbi membran jajčne celice in spermija in v poteku akrosomske reakcije (hitrega bloka pri človeku ni) ter v poteku kortikalne reakcije. Jajčna celica je pred vstopom spermija v metafazi mejoze II (sekundarna oocita) in šele vstop spermija sproži dokončanje redukcijske delitve. Vrstno specifično penetracijo spermija omogočajo glikoproteini (protein ZP-3), ki so aktivatorske molekule. Pri sesalcih ne pride do zlivanja pronukleusov, ampak le do zbližanja in šele v prvi mitozi zigote se kromosomi obeh jeder pomešajo.

Včasih za razvoj zarodka ni nujna prisotnost moškega pronukleusa (**psevdogamija**). Pri nekaterih organizmih (gliste, vrtinčarji, nekatere ribe) vstop spermija samo sproži aktivacijski program jajčne celice, jedro pa razpade. Mnogo organizmov se razvija brez oploditve jajčne celice. Tak način razmnoževanja je **deviškorodnost** ali **partenogeneza.** Pogosta je pri organizmih, ki se v določenem okolju zelo hitro namnožijo (vodne bolhe, kotačniki). Potomke partenogenetskega razmnoževanja so vedno samice, včasih lahko

partenogenetsko nastajajo tudi samci (Hymenoptera). Partenogenetska jajčeca so navadno diploidna, dozorijo brez mejoze. Če pa se razvijejo haploidna jajčeca (haploidna partenogeneza), se iz njih bodisi razvijejo haploidni organizmi (čebele) ali pa se jajčece zlije z polocito in postane diploidno (nekatere vrste rakov iz rodu *Artemia*). Lahko pa pride do endomitotske podvojitve kromosomske garniture. Umetno lahko izzovemo partenogenezo z zbadanjem jajčec dvoživk, kar sproži aktivacijski program jajčeca, ki se razvije v haploidno žabo. Z odstranitvijo jedra jajčne celice, lahko dobimo organizme, ki se razvijajo le iz jedra spermija (taki organizmi so merogoni).

Spolnost v širšem pomenu je izmenjava dednega materiala. Pri prokariontih gre predvsem za procese rekombinacije DNK, pri evkariontih pa je spolnost povezana z mejozo in recipročno izmenjavo kromosomov. Že enocelični evkarionti imajo različne oblike spolnosti (sl.5.5). **Hologamija** je proces, v katerem kopulirajo celotni organizmi, ki so v bistvu gamete in ni razlike med gamonti in gametami. Organizmi, ki se delijo, in tisti, ki kopulirajo, so enaki v obliki in velikosti. Pri **merogamiji** se gamete v velikosti in obliki razlikujejo od normalnih osebkov. Osebek je **agamont** in



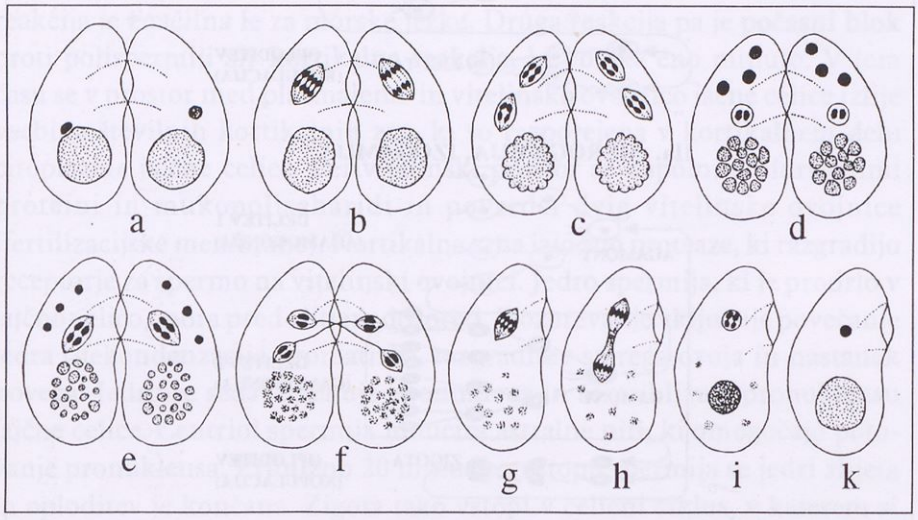

Sl.5.5: Shematski prikaz hologamije (I), izogamne (IIa) in anizogamne (IIb) merogamije.

delitev agamonta, ki da normalne osebke, je **agamogonija.** Delitev gamontov v gamete pa je **gamogonija (gametogonija).** Gamete, ki nastanejo, so lahko enako velike **(izogamija)** ali različne **(anizogamija).** Pri večceličarjih prevladuje anizogamija. Prednosti spolnega razmnoževanja, pri katerem ima veliko pomembnejšo vlogo samica, so številne. Nove kombinacije dednega materiala omogočajo **hitro evolucijo.** Zaradi velike genske variabilnosti in prilagodljivosti je **manjša možnost izumrtja,** zaradi rekombinacije in selekcije pa poteka **hitra eliminacija negativnih mutacij.**

Posebnosti spolnega razmnoževanja praživali:

Medtem ko pri metazojih mejoza večinoma poteka pred oploditvijo (gametska ali progamna redukcija), pa lahko pride pri praživalih do mejoze po oploditvi (zigotična ali postgamna redukcija). Pogosta je predvsem pri bičkarjih in trosovcih. Pri nekaterih skupinah (luknjičarkah) pa se lahko izmenjujeta oba tipa redukcije (intermediarna redukcija).

Pri praživalih je pogosta **gamontogamija,** kjer pride do združevanja spolnih osebkov (**gamontov**). Gamonti so lahko enaki (izogamonti) ali različni (anizogamonti). Osebka se povežeta s citoplazmo ali z ovojnico (gregarine). V obeh poteče gamogonija in nato si osebka izmenjata gamete. Posebnost je **konjugacija** migetalkarjev (sl.5.6), kjer si izogamonta izmenjata jedri. Vsak gamont vsebuje dve jedri, diploidni mikronukleus in poliploidni

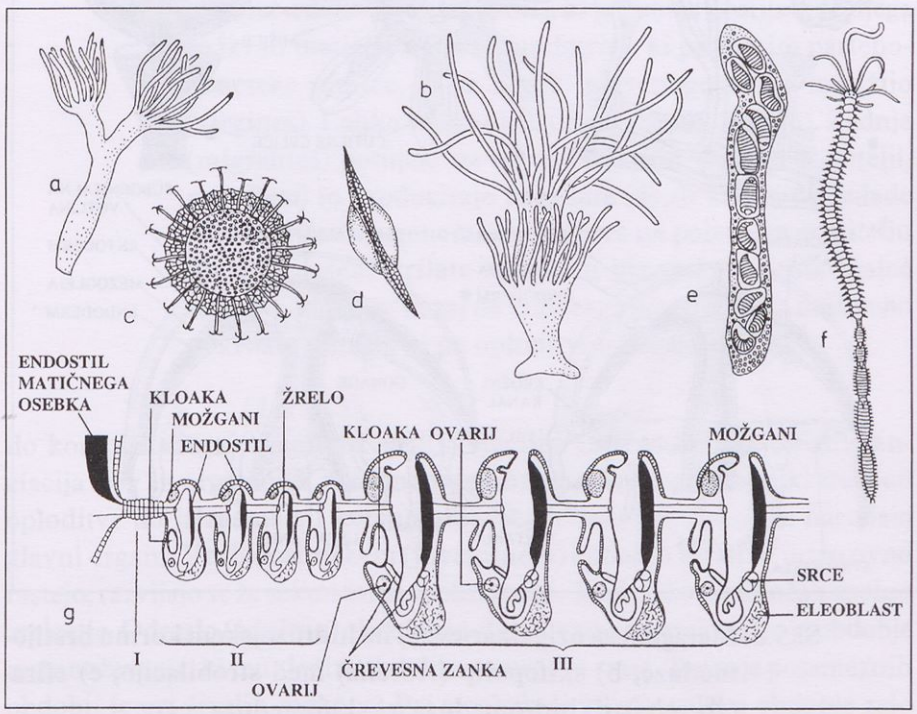



Sl.5.6: Shema konjugacije (gamontogamije) migetalkarjev. Partnerja se sprva na zunaj ne razlikujeta (izogamonta), a) vsak ima po en diploidni mikronukleus (majhen, črn) in makronukleus s povečano količino DNK (velik, točkast). Prve spremembe so povečanje mikronukleusov. b) Med povečevanjem potekajo v kromosomih spremembe, ki ustrezajo profazi mejoze. Nato se vsak mikronukleus dvakrat zaporedoma deli (c-e). Pri tem se reducira število kromosomov. Nastanejo štiri haploidna jedra, od katerih se tri resorbirajo. Preostalo jedro se ponovno deli. Gameti tako nastaneta s postmejotsko delitvijo. Ena ostane v celici (stacinarno jedro), druga pa potuje v partnerja (migracijsko jedro) (f). Jedri se nato zlijeta v zigotično jedro (sinkarion). Partnerja se nato ločita; sinkarion se mitotsko deli v hčerinski jedri (g,h), eno se razvije v mikro- drugo pa v makro-nukleus (i,k). Prejšnji makronukleus se je med konjugacijo resorbiral.

makronukleus. Makronukleus med konjugacijo razpade, mikronukleus pa se dvakrat zaporedoma redukcijsko deli. Tri jedra propadejo, četrto pa se deli še mitotsko. Na koncu v vsakem gamontu nastaneta migratorno in stacionarno jedro s haploidnim številom kromosomov. Gamonta si izmenjata migratorni jedri, ki se nato s stacionarnima zlijeta v sinkarion.

### 5.1.2 Nespolno razmnoževanje

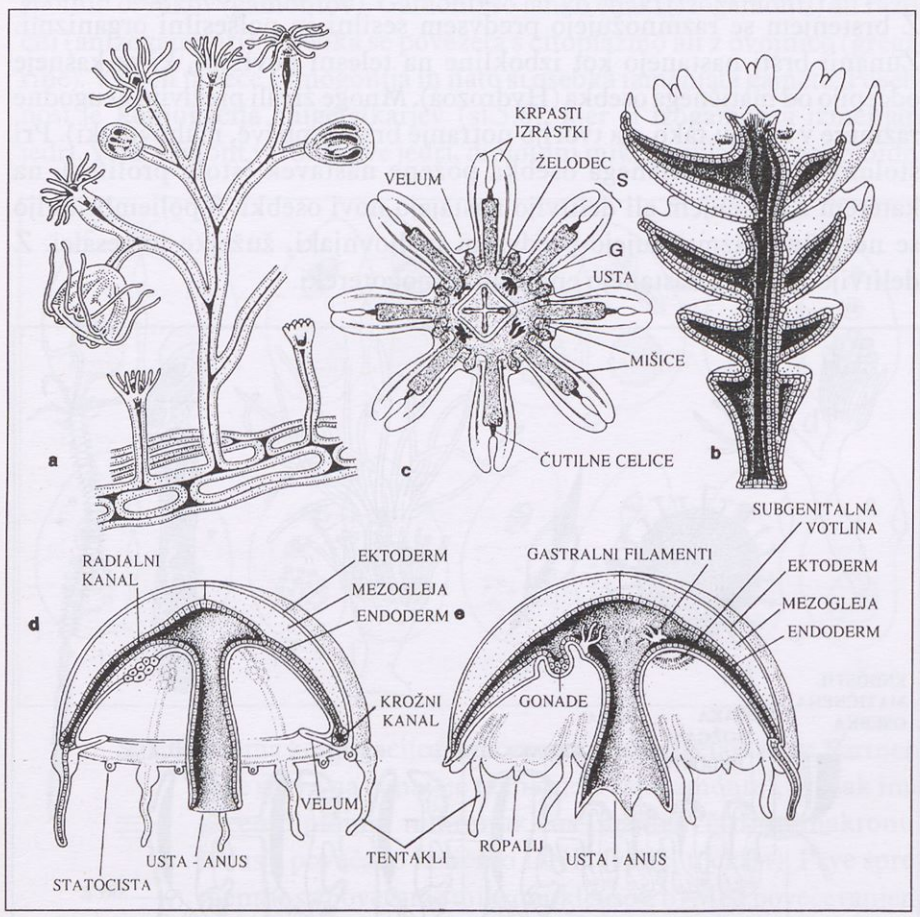
Nespolno razmnoževanje enoceličarjev je **agamogonija. Nespolno (vegetativno) razmnoževanje** je značilno tudi za sesilne in preprosto organizirane večceličarje (sl.5.7). Poteka lahko kot enostavna **delitev, brstenje, stolonizacija** ali **poliembrionija.** Redkeje se pojavlja pri višje razvitih členonožcih, mehkužcih in vretenčarjih in je omejeno predvsem na **poliembrionijo**. Z enostavno **delitvijo (arhitomija)** kompleksnega osebka bi nastala hčerinska osebka z različno zgradbo, zato pred delitvijo pri nekaterih organizmih (*Nereis, Microstomum*) vnaprej nastanejo novi organi (**paratomija**). Z brstenjem se razmnožujejo predvsem sesilni in polsesilni organizmi. Zunanji brsti nastanejo kot izbokline na telesni površini, ki se kasneje odcepijo od matičnega osebka (Hydrozoa). Mnoge živali preživijo neugodne razmere v okolju tako, da tvorijo notranje brste (spužve, mahovnjaki). Pri stolonizaciji iz matičnega osebka požene nastavek (stolo prolifer), na katerem z brstenjem ali delitvijo nastajajo novi osebki. S poliembrionijo se nespolno razmnožujejo predvsem mahovnjaki, žuželke in sesalci. Z delitvijo zarodka nastanejo enojajčni mnogoterčki.




Sl.5.7: Nespolno (vegetativno) razmnoževanje metazojev: a) vzdolžna delitev hidre, b) prečna delitev morske veternice ir rodu *Gonactinia*, c) statoblast mahovnjaka iz rodu *Cristatella*, d) statoblast mahovnjaka iz rodu *Lophopus*, e) brazdano jajčece najezdnika iz rodu *Agenaiaspis*, iz katerega nastane več zarodkov (poliembrionija), f) veriga mnogoščetincev rodu *Autolytus*, g) različne generacije (I-III) pri stolonizaciji salp (Tunicata).

### 5.1.3 Menjava (izmena) generacij

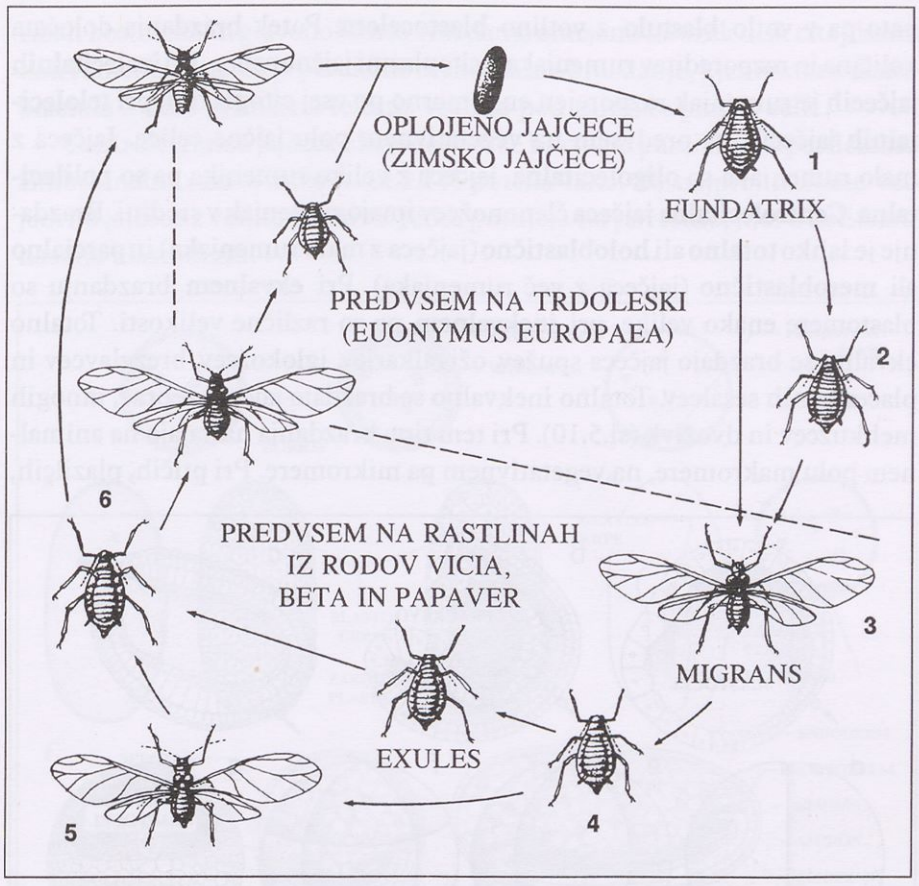
Menjava generacij pomeni, da se zaporedne generacije neke živalske vrste razmnožujejo spolno in nespolno. **Primarna menjava generacij** je izmenjava gamogonije in agamogonije pri praživalih. Če so zaporedne generacije enake (haploidne ali diploidne) je to homofazična menjava, če pa so različne, je menjava heterofazična (luknjičarke). **Sekundarna menjava generacij** je značilna za večceličarje. Menjava vegetativnega in spolnega razmnoževanja je **metageneza,** menjava partenogeneze in dvospolnega razmnoževanja pa je heterogonija. Metageneza je pogosta pri ožigalkarjih (sl.5.8), trakuljah, mahovnjakih, kozolnjakih in mnogoščetincih. Pravo heterogonijo imajo kotačniki in vodne bolhe, listne uši (sl.5.9) in parazitske ose. Značilna je tudi za sesače in gliste. Različne generacije samic so si zelo podobne, medtem ko so samci pritlikavi in imajo reducirane organe. Jajčeca dvospolnih generacij so trajna, jajčeca partenogenetskih generacij so subitana in se pogosto razvijejo kar v samici (ovoviviparija).




Sl.5.8: Metageneza ožigalkarjev: a) na hidrozojskem kormu brstijo meduze, b) skifopolip (*Aurelia*) med strobilacijo, c) efira (*Aurelia*), d) hidromeduza, e) skifomeduza

## 5.2 Ontogenetski razvoj

Ontogenetski razvoj praživali je v bistvu proces celične diferenciacije. Tako poteka transformacija mladostnega flagelatnega stadija v odrasli ameboidni stadij ali pa tvorba kompleksnih struktur, kot so večprekatne lupinice luknjičark. V ontogenetskem razvoju večceličarjev pa si v razvoju od zigote



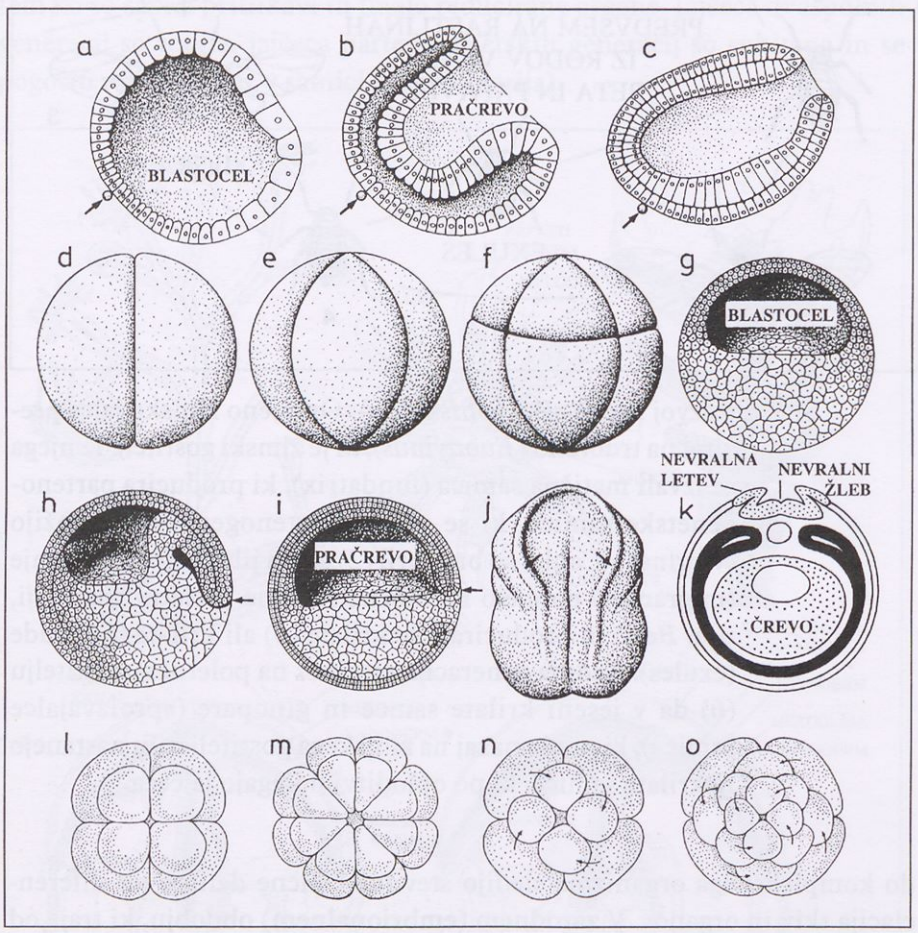

Sl.5.9: Razvoj listne uši (*Aphis fabae*): Oplojeno zimsko jajce prezimi na trdoleski (*Euonymus*), ki je zimski gostitelj. Iz njega se izvali matična samica (fundatrix), ki producira partenogenetske samice, ki se naprej partenogenetsko množijo (virgines). Lahko so brez kril (2) ali pa jih imajo (3). Zadnje (migrantes) potujejo na močne rastline (poletni gostitelji, npr. *Beta*) in producirajo nekrilate (4) ali krilate (5) mlade (exules). Zadnja generacija virgines na poletnem gostitelju (6) da v jeseni krilate samce in ginopare (»proizvajalce samic«), ki gredo nazaj na zimskega gostitelja. Tu nastanejo nekrilate samice, ki po oploditvi odlagajo jajčeca.

do kompleksnega organizma sledijo številne celične delitve ter diferenciacija tkiv in organov. V **zarodnem (embrionalnem) obdobju**, ki traja od oploditve do izleganja ali kotenja mladih, se množijo celice in nastajajo glavni organi. V **mladostniškem (juvenilnem)** obdobju živali še intenzivno rastejo, razvijajo se že sekundarni spolni znaki. To obdobje se konča s spolno zrelostjo. **Odraslo (adultno) obdobje** je obdobje spolne zrelosti, to je obdobje razmnoževanja, ki mu sledita obdobje staranja in smrt. Trajanje posameznih obdobij je pri živalih različno. Pri sesalcih je mladostniško obdobje zelo dolgo pri večjih organizmih (sloni dosežejo spolno zrelost po 12-15 letih, miške po nekaj mesecih).

Embrionalni razvoj navadno razdelimo v štiri faze: brazdanje ali blastulacijo, gastrulacijo, organogenezo in histogenezo.

Z **brazdanjem** se zigota ali pa neoplojeno jajčece hitro razdeli v številne majhne celice **blastomere**. Celice se najprej organizirajo v kompaktno **morulo**,

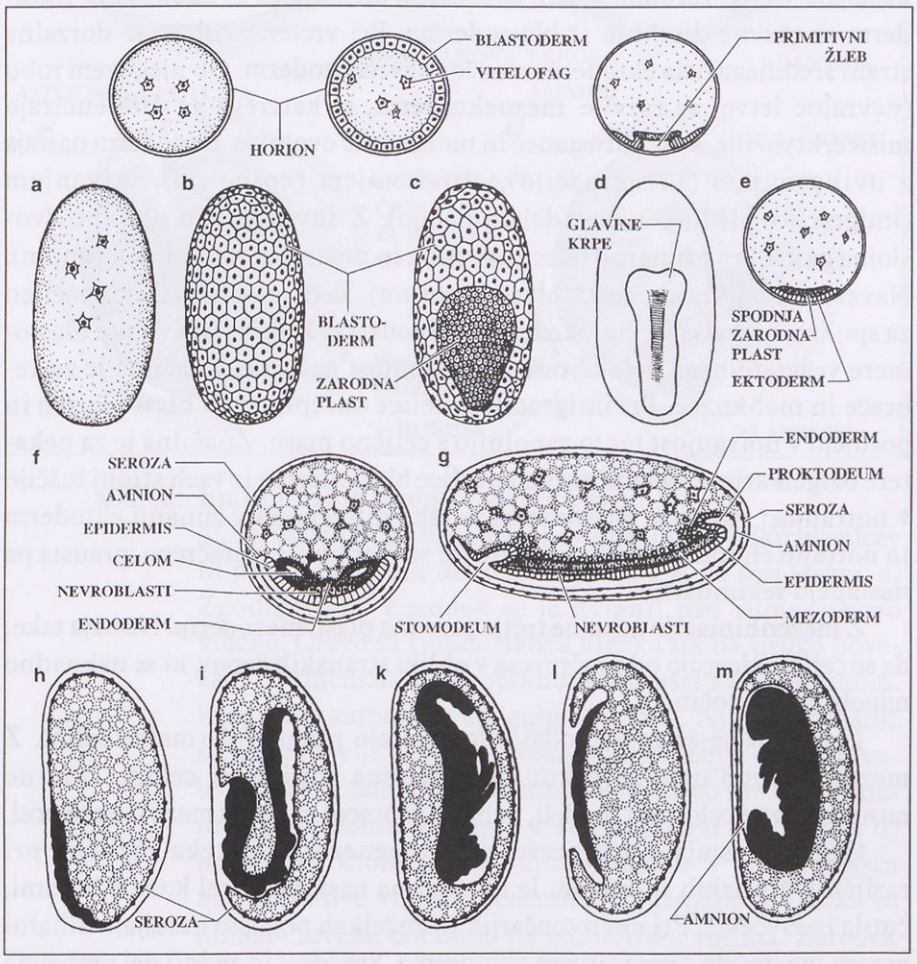
nato pa v votlo **blastulo** z votlino **blastocelom**. Potek brazdanja določata količina in razporeditev rumenjaka v citoplazmi jajčne celice. Pri **izolecitalnih jajčecih** je rumenjak razporejen enkomerno po vsej citoplazmi, pri **telolecitalnih jajčecih** pa predvsem na vegetativnem polu jajčne celice. Jajčeca z malo rumenjaka so **oligolecitalna**, jajčeca z veliko rumenjka pa so **polilecitalna**. **Centrolecitalna jajčeca** členonožcev imajo rumenjak v sredini. Brazdanje je lahko **totalno** ali **holoblastično** (jajčeca z malo rumenjaka) in **parcialno** ali **meroblastično** (jajčeca z več rumenjaka). Pri **ekvalnem** brazdanju so blastomere enako velike, pri **inekvalnem** pa so različne velikosti. Totalno ekvalno se brazdajo jajčeca spužev, ožigalkarjev, iglokožcev, brezglavcev in placentalnih sesalcev. Totalno inekvalno se brazdajo jajčeca rebrač, mnogih mehkužcev in dvoživk (sl.5.10). Pri tem tipu brazdanja nastajajo na animalnem polu makromere, na vegetativnem pa mikromere. Pri ptičih, plazilcih,




Sl.5.10: Brazdanje in gastrulacija (holoblastični tip): a-c) *Branchiostoma*, zarodek vzdolžno, levo spodaj (puščica) polarno telesce; a) blastula, b) invaginacija, c) gastrula; endoderm se prilega ektodermu, blastocel je stisnjen; d-k) začetni razvojni stadiji skupine Anura: d) dvocelični stadij; e) štiricelični stadij; f) osemcelični stadij; g-i) vzdolžni rezi: g) blastula; h), i) nastanek endoderma; puščica kaže dorzalno ustno blastoporusa; j) nevrula, pogled od zgoraj; puščici kažeta nevralno letev, k) prečni prerez nevrule. Nevralni greben in nevralne letve so označeni točkasto, hrbtna struna je bela, črevo je točkasto, mezoderm je črn. l), m) radialno brazdanje; n), o) spiralno brazdanje, od l do o je pogled na animalni pol.

ribah kostnicah in glavonožcih je brazdanje omejeno na ozek disk citoplazme nad rumenjakom. To je parcialno **diskoidalno** brazdanje, kjer nastane **diskoblastula** z ozko **primarno telesno votlino** pod zarodno plastjo celic.

Centrolecitalna jajčeca členonožcev se brazdajo parcialno **superficielno**. Embrionalni razvoj žuželk (sl.5.11) poteka tako, da najprej nastane večjedrno jajčece z veliko hraniva. Jedra potujejo na površino, kjer z delitvami nastaja blastoderm.




Sl.5.11: Razvoj žuželk: a-e) Prečni prerezi in ventralne strani (ovalne) različnih stadijev brazdanja. a) stadij s štirimi jedri, ki potujejo proti robu; b) stadij s popolnim, a še nediferenciranim blastodermom; c) stadij z blastodermom, ki je v ventralnem delu diferenciran v zarodno plast; d) nastanek dvoplastnega zarodka, ki nastane z vgubanjem dela zarodne plasti; e) stadij dvoplastnega zarodka; f), g) kasnejši stadiji z zarodnimi votlinami (amnion in seroza), ki pokrivata zarodek; spodnji del zarodka se je razvil v endoderm in celomske vrečke; f) prečni prerez; g) vzdolžni prerez (stomodeumom in proktodeumom); h-m) nastanek zarodkovih ovojnic; zarodek je črn; h-k) uvihanje zarodne plasti (invaginacija) l), m) vgreznitev zarodne plasti (imerzija).

Potek brazdanja je odvisen tudi od lege delitvenega vretena. **Radialno** brazdanje poteka v radialni smeri, tako da so blastomere urejene ena nad drugo in ena ob drugi. Značilno je za jajčeca spužev, ožigalkarjev in iglokožcev. **Spiralno brazdanje** je značilno za kolobarnike, mehkužce (Spiralia),

nitkarje in ploskovce. **Bilateralno brazdanje** je značilno za dvobočno (bilateralno) simetrične organizme (gliste, kozolnjake, brezglavce). **Rotacijsko brazdanje** poteka tako, da se blastomere po delitvi obrnejo za 90 stopinj. Značilno je za jajčeca sesalcev.

**Gastrulacija** je podaljšana faza G celičnega ciklusa, v kateri poteka intenzivna sinteza beljakovin. Celice se diferencirajo in se začnejo intenzivno premeščati (translokacije). To je faza morfogenetskih gibanj, v kateri nastajajo vse tri zarodne plasti, **ektoderm, mezoderm** in **endoderm**. Ektoderm se razvije direktno iz blastoderma. Pri vretenčarjih se iz dorzalne strani srednjega dela ektoderma razvije **nevroektoderm**. Ob njegovem robu (nevralne letve) se razvije **mezoektoderm**, iz katerega se diferencirajo mišice, krvožilje, kosti, hrustanec in možganske ovojnice. Endoderm nastaja z uvihavanjem (invaginacijo), obraščanjem (epibolijo), vrivanjem (imigracijo) ali luščenjem (delaminacijo). Z **invaginacijo** nastane dvoslojna gastrula s primarno telesno votlino in pračrevesom (arhenteronom). Navzven se odpira s prausti (blastoporusom). Ta tip gastrulacije je značilen za spužve, ožigalkarje, iglokožce in škrgoustke. Z **epibolijo** velike blastomere vegetativnega pola obraščajo notranjost gastrule. Značilna je za rebrače in mehkužce. Pri **imigraciji** se celice odcepljajo od blastoderma in potujejo v notranjost ter jo zapolnijo s celično maso. Značilna je za nekatere ožigalkarje. Z **delaminacijo** se celice blastoderma iz vseh strani luščijo v notranjost gastrule. Blastoderm se tako diferencira v zunanji ektoderm in notranji endoderm, notranji prostor se izoblikuje v pračrevo, prausta pa nastanejo sekundarno.

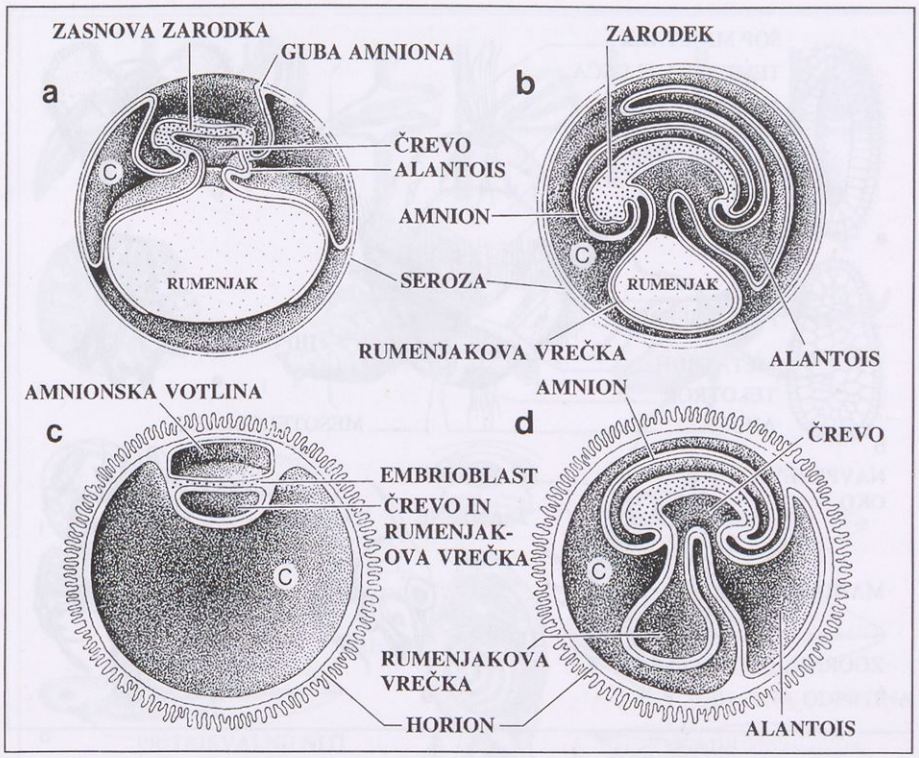
Z **mezenhimacijo** nastane tretja zarodna plast, mezoderm. Nastaja tako, da se celice odcepijo od pračrevesa v obliki stranskih žepov, ki se naknadno napolnijo s tekočino.

Lahko pa se že zelo zgodaj diferencirajo pramezodermalne celice. Z mezenhimacijo nastane **sekundarna telesna votlina** ali **celom**. Izvorno nastanejo trije celomski predeli, neparni **protocel** in parna **mezo-** in **metacel**.

Organi nastajajo v procesu **organogeneze**, ki poteka različno pri različnih živalskih skupinah. Iz ektoderma nastane epitel kože z žlezami, čutila in živčevje. Pri nevretenčarjih in žuželkah pogosto nastajajo dihalni organi in izločala z vgrezanjem ektoderma. Sprednji in zadnji del prebavne cevi sta prav tako ektodermalnega izvora.

Iz nevroektoderma se razvijejo nevralne letve, iz katerih se pri vretenčarjih razvijejo gangliji, pigmentne celice, kožni skelet, škržni loki in del sistema bočne linije. Iz endoderma se razvijejo: srednje črevo s priveski, prebavne žleze nevretenčarjev, jetra in pankreas vretenčarjev, škržni žepi, pljuča in plavalni mehur. Endokrini in limfatični organi so iz mezoderma. Iz stene pračrevesa se pri strunarjih razvije hrbtna struna. Iz mezoderma se razvijejo mišice, vezivo, krvožilje s srcem, notranje ogrodje, nefridiji, izvodila spolnih žlez in spolne žleze višje razvitih živali (Bilateralia). Iz mezoderma so vse ovojnice organov in usnjica s kožnim skeletom. Plevralni, perikardialni in peritonealni epitel vretenčarjev se razvijejo iz mezodermalne stene celoma. Pri vretenčarjih se dorzalni del mezoderma razčleni v dermatom, miotom in sklerotom, ventralni pa tvori steno telesne votline in mezenterije.

Iz celic zarodka se pri živalih razvijejo različne ovojnice, ki so dobro razvite pri žuželkah in amniotih (sl.5.12). Pri zadnjih se iz ektoderma in iz stene celoma razvije amnionska guba, ki obda zarodek. Tako nastane dvoslojna ovojnica iz ekto- in mezo-derma, zunanja **seroza** in notranji

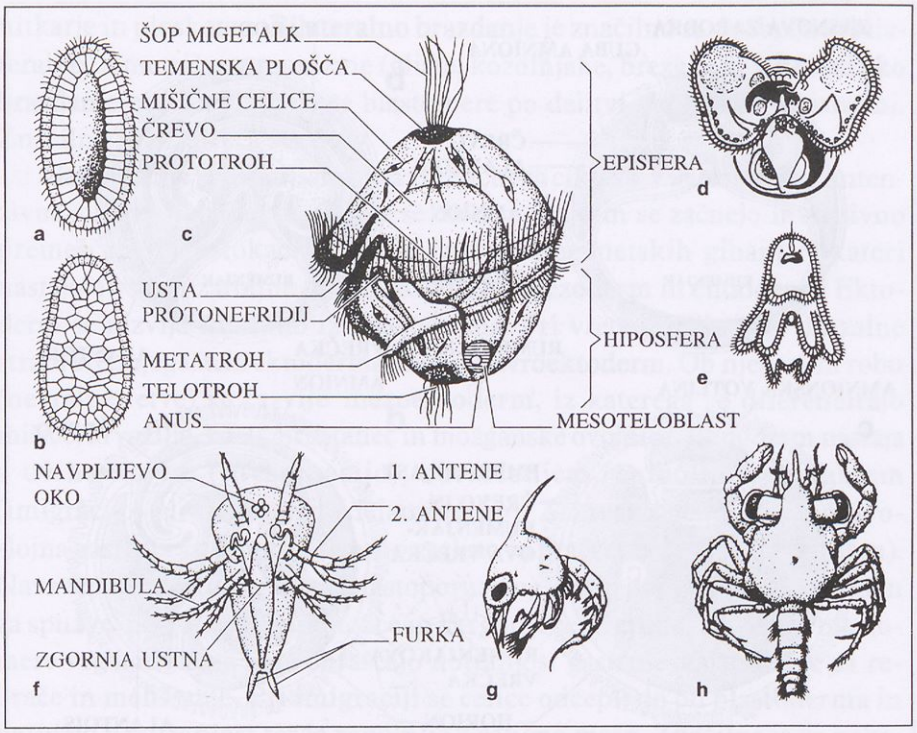



Sl.5.12: Embrionalne ovojnice vretenčarjev:
a), b) Nastanek embrionalnih ovojnic pri zarodku plazilcev in ptičev. Sprednji del telesa zarodka je na levi strani. a) Zgodnja faza. Zarodek se je dvignil nad rumenjakovo vrečko. Črevo in rumenjakova vrečka sta na široko povezana. Rumenjak še ni popolnoma obrasel z endodermom. Pred in za zarodkom sta gubi amniona. Njihova zunanja stena se razvije v serozo. Nakazane so zasnove alantiosa. b) Kasnejša faza. Embrionalne ovojnice so razvite, rumenjak je popolnoma zaprt v rumenjakovi vrečki. c), d) Razvoj embrionalnih ovojnic primatov. V embrioblastu nastaneta dve votlini: ventralna rumenjakova vrečka in lumen črevesa, dorzalno pa amnionska votlina. Zarodek leži med obema votlinama. Zelo zgodaj se med ektoderm in endoderm vrine embrionalno vezivo, ki nastane iz zunanje ovojnice trofoblasta. Rese trofoblasta se imenujejo horionske resice (vili). C: ekstraembrionalni celom.

**amnion**, med katerima je celom. **Alantois** je izvihek embrionalne kloake, ki jo obdaja endoderm. Je pomemben dihalni in izločalni organ. Z endodermom je pokrita tudi **rumenjakova vrečka**, ki se kasneje resorbira. V razvoju placentalnih sesalcev se zarodek razvije iz **blastociste**, katere steno tvori **trofoblast**, epitel, ki je povezan z maternico in gradi placento. Zarodek nastane iz notranje celične mase **embrioblasta**.

Postembrionalni razvoj

Mnogo živali se razvija preko stadija ličinke (larve). Ličinke se razlikujejo od odraslih v številnih značilnostih. Ličinke spužev, ožigalkarjev, mehkužcev, mnogoščetincev in rakov se v odrasle razvijajo **direktno**, brez preobrazbe (sl.5.13). Ličinke so v glavnem planktonske, odrasli pa živijo sesilno ali v bentosu. Omigetalčena ličinka ožigalkarjev je na začetku




Sl.5.13: Različne oblike ličink: planula s pračrevesom (a) in planula brez pračrevesa (b), c) trohofora, d) veliger, e) Müllerjeva larva vrtinčarjev (Polycladida), f-h) ličinke rakov: f) navplij, 1.A: prve antene, 2.A: druge antene, g) zoea, h) megalopa-stadij (iz zoeae), ki se bo razvil v rakovico.

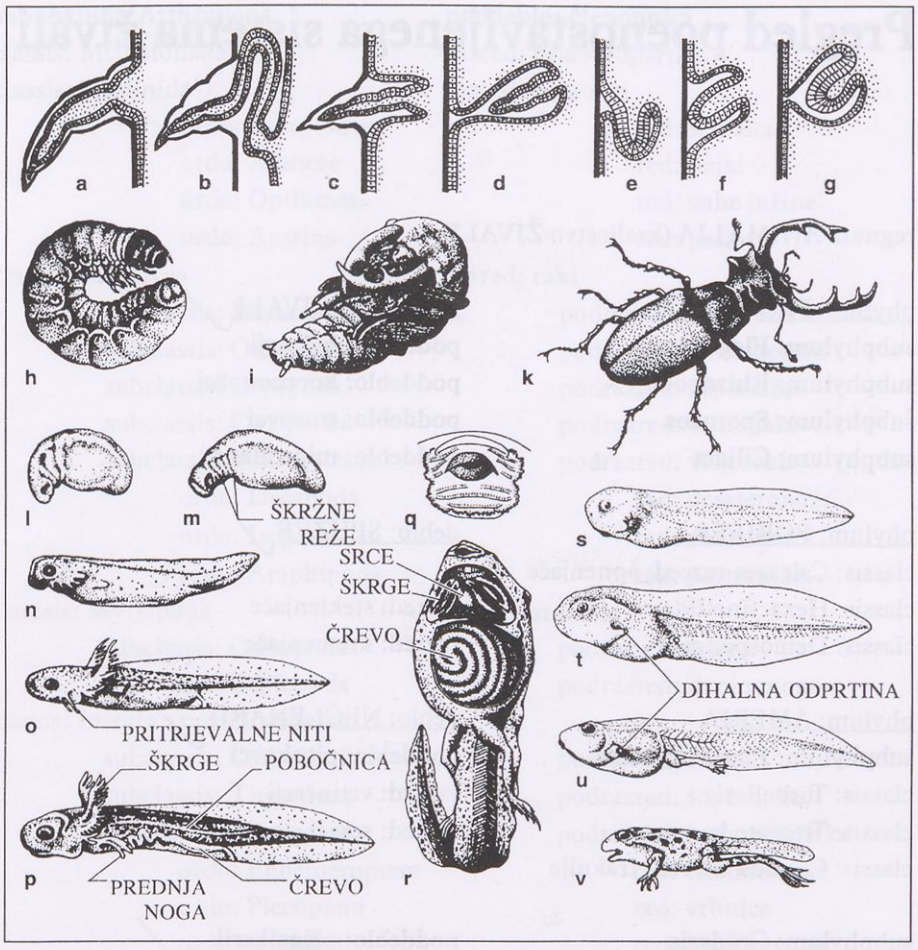
podobna blastuli, v fazi gastrule pa jo imenujemo **planula**, ki vsebuje masiven endoderm. Omigetalčena ličinka spužev je lahko **parenhimula** ali **amfiblastula**. Omigetalčena ličinka nečlenarjev je podobna trohofori kolobarnikov.

Take so larva **veliger** mehkužcev, **pilidium** nitkarjev in **Müllerjeva larva** vrtinčarjev.

**Trohofora** mnogoščetincev je kroglasta ličinka s preoralnim vencem migetalk (prototroh) in s postoralnim obročem (metatroh), ki se lahko konča s šopom migetalk (telotroh). Ličinka ima dobro razvito črevo, protonefridije, cerebralni ganglij in čutila.

V fazi metatrohofore se že razvije celom. Zelo preprosta je ličinka nižjih rakov, ki jo imenujemo **navplij**. Telo je iz treh členov, z dvema paroma anten in mandibulami. Ima navplijevo oko. Ličinka rakov deseteronožcev je **zoea**, ki ima podaljšan zadek z zasnovami okončin. Ličinka ima karapaks.

Mnogo ličink se ne razvija direktno v odraslo žival, pri teh gre razvoj s **preobrazbo** (metamorfozo). Tako se razvijajo ličinke iglokožcev, žuželk in dvoživk (sl.5.14). Do preobrazbe pride proti koncu larvalnega razvoja. Postembrionalni razvoj žuželk poteka preko stadija ličinke, ki se iz levitve v levitev spreminja. Razvoj je lahko nepopolna preobrazba ali **hemimetabolija**. Pri hemimetabolnih žuželkah (Hemimetabola) so ličinke zelo podobne odraslemu (imagu). Razvoj je večinoma imaginipetalen, kar pomeni, da so ličinke z vsako levitvijo bolj podobne imagu. Tako se razvijajo žuželke, katerih ličinke živijo v vodi (vrbnice, enodnevnice in kačji pastirji). Nepopolno preobrazbo imajo tudi ravnokrilci in stenice. Pri žuželkah s popolno preobrazbo (Holometabola) se ličinke in odrasli zelo razlikujejo. Vmes je še stadij bube (pupe), ki se preobrazi v odraslo žival. V tem stadiju




Sl.5.14: Postembrionalni razvoj ličink s preobrazbo: a-k) žuželke, l-v) dvoživke.
a-g) Imaginalne zasnove okončin (a-d) in kril (e-g); a) zunanje imaginalne zasnove; noga imaga se zasnuje pod kutikulo larvalne noge; b) proste imaginalne zasnove; noga se iztegne šele po naslednji levitvi; c) vgreznjene imaginalne zasnove; d) pecljate imaginalne zasnove; e) zavihane zasnove kril; f) vgreznjene zasnove kril; g) pecljate zasnove kril; h-k) Razvoj rogača *Lucanus cervus*: h) ličinka, i) buba, k) imago (samec);
l-p) razvoj repatih krkonov (*Ambystoma*): l) pozna nevrula; m), n) pozna embrionalna stadija z zasnovo repa, o), p) ličinki z zasnovami okončin in zunanjimi škrgami; q-v) razvoj žab (*Rana*): q) usta paglavca z vrstami zobcev; r) prepariran paglavec;
s) stadij z zasnovo repa; t) paglavec z dihalno odprtino; u) paglavec z zadnjimi okončinami; v) žaba, rep v fazi degeneracije.

se razgradijo larvalni organi in se razvijejo organi odraslega organizma, predvsem krila in spolni priveski. Postembrionalni razvoj dvoživk poteka preko ličinke, ki je pri repatih krkonih podobna odraslim. Ličinka žab je brez ust in se hrani z rumenjakom dokler se ne zaključi organogeneza.

# Pregled poenostavljenega sistema živali

regnum ANIMALIA (kraljestvo ŽIVALI)

| | |
|---|---|
| phylum: PROTOZOA | deblo: PRAŽIVALI |
| **subphylum: Flagellata** | **poddeblo: bičkarji** |
| **subphylum: Rhizopoda** | **poddeblo: korenonožci** |
| **subphylum: Sporozoa** | **poddeblo: trosovci** |
| **subphylum: Ciliata** | **poddeblo: migetalkarji** |
| | |
| phylum: PORIFERA | deblo: SPUŽVE |
| classis: Calcarea | razred: apnenjače |
| classis: Hexactinellida | razred: steklenjače |
| classis: Demospongiae | razred: kremenjače |
| | |
| phylum: AMERIA | deblo: NEČLENARJI |
| **subphylum: Plathelminthes** | **poddeblo: ploskavci** |
| classis: Turbellaria | razred: vrtinčarji |
| classis: Trematoda | razred: sesači |
| classis: Cestoda | razred: trakulje |
| | |
| **subphylum: Cnidaria** | **poddeblo: ožigalkarji** |
| classis: Anthozoa | razred: koralnjaki |
| classis: Scyphozoa | razred: klobučnjaki |
| classis: Hydrozoa | razred: trdoživnjaki |
| | |
| subphylum: Aschelminthes | poddeblo: valjevci |
| classis: Gastrotricha | razred: trebuhodlačniki |
| classis: Rotatoria | razred: kotačniki |
| classis: Nematoda | razred: gliste |
| classis: Nematomorpha | razred: žive niti |
| classis: Acantocephala | razred: ježerilci |
| | |
| **subphylum: Nemertina** | **poddeblo: nitkarji** |
| | |
| **subphylum: Mollusca** | **poddeblo: mehkužci** |
| classis: Polyplacophora | razred: hitoni |
| classis: Gastropoda | razred: polži |
| classis: Bivalvia | razred: školjke |
| classis: Cephalopoda | razred: glavonožci |
| | |
| phylum: POLYMERIA | deblo: MNOGOČLENARJI |
| subphylum: Annelida | poddeblo: kolobarniki |
| classis: Polychaeta | razred: mnogoščetinci |
| classis: Clitellata | razred: sedlarji |
| subclassis: Oligochaeta | podrazred: maloščetinci |
| subclassis: Hirudinea | podrazred: pijavke |
| classis: Echiurida | razred: zvezdaši |

| | |
|---|---|
| **subphylum: Arthropoda** | **poddeblo: členonožci** |
| classis: Merostomata | razred: praskrluparji |
| classis:Arachnida | razred: pajkovci |
| ordo: Scorpiones | red: ščipalci |
| ordo: Araneae | red: pajki |
| ordo: Opiliones | red: suhe južine |
| ordo: Acarina | red: pršice |
| classis: Crustacea | razred: raki |
| subclassis: Phyllopoda | podrazred: listonožci |
| subclassis: Ostracoda | podrazred: dvoklopniki |
| subclassis: Copepoda | podrazred: ceponožci |
| subclassis: Cirripedia | podrazred: vitičnjaki |
| subclassis: Malacostraca | podrazred: višji raki |
| ordo: Decapoda | red: deseteronožci |
| ordo: Isopoda | red: enakonožci |
| ordo: Amphipoda | red: postranice |
| classsis: Myriapoda | razred: stonoge |
| subclassis: Chilopoda | podrazred: strige |
| subclassis: Diplopoda | podrazred: dvojnonoge |
| classis: Insecta razred: žuželke | |
| subclassis: Collembola | podrazred: skakači |
| subclassis: Thysanura | podrazred: šoporepke |
| subclassis: Pterygota | podrazred: krilate žuželke |
| ordo: Ephemeroptera | red: enodnevnice |
| ordo: Plecoptera | red: vrbnice |
| ordo: Odonata | red: kačji pastirji |
| ordo: Saltatoria | red: kobilice |
| ordo: Phasmida | red: paličnjaki |
| ordo: Dermaptera | red: strigalice |
| ordo: Blattaria | red: ščurki |
| ordo: Mantodea | red: bogomolke |
| ordo: Isoptera | red: termiti |
| ordo: Phthiraptera | red: uši |
| ordo: Heteroptera | red: stenice |
| ordo: Homoptera | red: enakokrilci |
| ordo: Hymenoptera | red: kožokrilci |
| ordo: Coleoptera | red: hrošči |
| ordo: Neuroptera s.l. | red: mrežekrilci |
| ordo: Lepidoptera | red: metulji |
| ordo: Trichoptera | red: mladoletnice |
| ordo: Diptera | red: dvokrilci |
| ordo: Siphonaptera | red: bolhe |
| phylum: OLIGOMERIA | deblo: MALOČLENARJI |
| classis: Chaetognatha | razred: ščetinočeljustnice |
| classis: Bryozoa razred: mahovnjaki | |
| classis: Echinodermata | razred: iglokožci |
| ordo: Crinoidea | red: morske lilije |
| ordo: Asteroidea | red: morske zvezde |
| ordo: Ophiuroidea | red: kačjerepi |
| ordo: Echinoidea | red: morski ježki |
| ordo: Holothuroidea | red: brizgači |

| phylum: CHORDONIA | deblo: STRUNARJI |
|---|---|
| **subphylum: Tunicata** | **poddeblo: plaščarji** |
| classis: Copelata | razred: repati plaščarji |
| classis: Ascidiacea | razred: kozolnjaki |
| classis: Thaliacea | razred: salpe |
| **subphylum: Acrania** | **poddeblo: brezglavci** |
| **subphylum: Vertebrata** | **poddeblo vretenčarji** |
| classis: Cyclostomata | razred: obloustke |
| classis: Chondrichthyes | razred: hrustančnice |
| classis: Osteichthyes | razred: kostnice |
| classis: Amphibia | razred: dvoživke |
| classis: Reptilia | razred: plazilci |
| classis: Aves | razred: ptiči |
| classis: Mammalia | razred: sesalci |

# Indeks


adipocita 65
adultno obdobje 161
aeroben 36
agamogonija 158
agamont 157
aglutinini 66
aglutinogeni 66
akcijski potencial 77
akrosom 150
akrosomska reakcija 156
akson 76
aksopodiji 89
aktivator 46
aktivni transport 19
alantois 165
albumini 65
aldosteron 121
alel 50
ambulakralni sistem 95
amebocite 99
ameboidno gibanje 88
amfiblastula 166
aminokisline 11
amitoza 54
amnion 165
amonioteličnе živali 116
amplifikacija 145
ampularna krista 129
anabolizem 36
anaeroben 36
androgena žleza 146
androgeni hormoni 148
anizogamija 158
antihemoragični vitamin (K) 37
anulatne lamele 33
argininfosfat 74
arhitomija 159
astrocita 80
avtofagija 31
avtotrofi 97

bazalna lamina 22
bazilarna membrana 130
bazni labirint 22
bezgavke 115
biči 22
biokatalizatorji 36
biološke oksidacije 36
biserna matica 90
bivalent 55
blastocel 162
blastocista 165
blastomere 161
blastula 161
brazdanje 161
-totalno 162
-holoblastično 162
-parcialno 162
-meroblastično 162
-ekvalno 162
-inekvalno 162
-diskoidalno 163
-superficielno 163
-radialno 163
-spiralno 163
-bilateralno 164
-rotacijsko 164
brstenje 159

cefalizacija 137
celica retinula 133
celični ciklus 50
celični organeli 14, 28
celom 164
cenocita 54
centriol 51
centromer 50
cepitev 49
ciklini 52
cikloza 99
ciliarne celice 130
-zunanje 130
-notranje 130
ciri 88
citofarinks 99
citokineza 54
citokromi 40
citopige 99
citoplazma 14
citoskelet 14
citosol 14, 28
citostom 99

cohlea 130
corpora allata 146
corpora cardiaca 145
crossing over 55

čepek 133
črevo 102
-tanko 102
-debelo 102
čutilne celice 122
-primarne 122
-sekundarne 122
čutilnoživčne celice 123

delitev jedra 52
delitev 159
delitveno vreteno 53
dendrit 76
depolarizacija 77
detritofagi 98
deviškorodnost 156
devtocerebrum 138
dezmosomi 21
diade 76
diencephalon 141
dihanje 102
-celično 102
-zunanje 102
diktiosom 30
dioptrični aparat 133
disaharidi 11
diskoblastula 163
dlaka 87
dražljaj 78

efektorji 36
ekdison 146
ekdisteron 146
eksocitoza 20
ekson 42
eksoskelet 83, 87
eksteroreceptorji 122
ekstrusom 81
ektoderm 164
elastična vlakna 62
elastin 62
električni organi 137
-ampularni 137
-cevasti 137
elektroreceptorji 137
elongacija 44
embrioblast 165
embrionalno obdobje 161

encimi 36
endocitoza 20, 99
endoderm 164
endokrine žleze 143
endomitoza 54
endomizij 72
endoplazemski retikulum 29
-zrnati (GER) 29
-gladki (AER) 29
endoskelet 87, 96
endosom 31
enostavna difuzija 18
enostavna refleksna pot 137
ependim 80
epifiza 147
epimizij 72
epitalamus 142
epitelno tkivo 60
epitelnomišične celice 83
eritrociti 66
eritrokruorin 112
estrogen 147
evcita 14
evkariontska celica 14
evkromatin 35
evrihalin 122

fagocitoza 20
fagosom 31
fermentacija 39
feromoni 146
fertlizacijska membrana 156
fibrinogen 65
fibroblast 64
fibrocita 64
fibronektin 64
filopodiji 89
filtratorji 98
formatio reticularis 142
fosfageni 37
fosfokreatin 37
fosfolipidi 11
fotopigment 132
fotoreceptorji 132
-rabdomerni 132
-ciliarni 132
gameta 150
gametogamija 150
gamogonija 158
gamont 150
gamontogamija 150
ganglij 138
gastrovaskularni sitem 100, 111

gastrulacija 164
-invaginacija 164
-epibolija 164
-imigracija 164
-delaminacija 164
geni 25
germarij 154
gestagen 147
ginogamoni 155
glia celica 76
glikokaliks 20
glikoproteini 11, 60
globulini 65
glukagon 148
Golgijev aparat 29
gonada 151
gonohorist 151

hematopoetsko tkivo 67
hemeritrin 112
hemimetabolija 166
hemocianin 112
hemoglobin 112
hemolimfa 65, 113
herbivori 97
hermafrodit 151
heterofagija 31
heterokromatin 35
hidrolaze 36, 97
hiperpolarizacija 77
hipertonični regulatorji 122
hipofiza 147
hipostracum 90
hipotalamus 142
hipotonični regulatorji 122
histogeneza 60
histologija 60
hišica 87
hoanocita 99
hoanoderm 99
hologamija 157
holometabolija 166
holonefros 121
homeostaza 14
homoiosmotski 122
homoiotermi organizmi 97
homologna kromosoma 55
hondrocita 68
horion 154
horiongonadotropin 147
hormonska regulacija 143
-avtokrina 144
-parakrina 144
-endokrina 144
hrbtenica 96
hrbtenjača 140
hrbtna struna 95
hrustanec 69
-hialini 69
-elastični 69
-vezivni, fibrilarni 69

induktorji 46
iniciacija 44
integument 81
interfaza 50
interkalarni diski 76
interkineza 55
interkromomera 50
intermediarni filamenti 28
internevron 137
interoreceptorji 122
intron 42
inzulin 148
izogamija 158
izomeraze 36
izražanje genov 46

Jacobsonov organ 124
jajčna celica 154
-polilecitalna 154
-oligolecitalna 154
-alecitalna 154
-centrolecitalna 162
-izolecitalna 162
-telolecitalna 162
jajčne ovojnice 154
-primarne 154
-sekundarne 154
-terciarne 154
jedrce 35
jedrna lamina 33
jedrni ovoj 33
jedro 14
jetra 102
Jonsthonov organ 127
juvenilni hormon 146
juvenilno obdobje 161

kadherini 60
kalcitonin 147
kampaniformne senzile 126
kapacitacija 150
karnivori 97
karotenoidi 11
katabolizem 36

kateholamini 147
kemoluminiscenca 136
keratinocita 61
kinetohor 50
kineze 123
kinocilije 22
kjazma 55
kleptoknida 83
klična (zarodna) linija 153
kloragogno tkivo 116
klorkruorin 112
knidocita 83
kodogena veriga DNK 42
kodon 42
koencim 36
kolagena vlakna 62
koloblast 83
kompleksi por 33
konjugacija 158
kontraktilna vakuola 116
kontraktilni obroč 54
korepresor 47
korteks 81
Kortijev organ 130
kortikalna reakcija 156
kortikosteroidi 147
kost 69
-gobasta (os spongiosa) 69
-kompaktna (os compacta) 69
-snopasta 70
-zavita 70
-nadomestna 70
-membranska 71
-dermalna 71
kožomišičnica 91
Krausovi betički 126
kreatinfosfat 74
Krebsov ciklus 40
kri 65
kromatida 50
kromatin 33
kromomera 50
kromosomi 35
krtačasti kromosomi 50
krustekdison 146
krvna plazma 65
krvni obtok 113
-portalni 113
-pljučni 113
-sistemski 113
kutikula 83

lagena 130
lamelarno telesce 126
lamina densa 60
lamina fibroreticularis 60
lamina lucida 60
lasje 87
lateralna inhibicija 136
ledvice 117
levkociti 66
-granulociti 66
-agranulociti 66
liaze 36
ligament 90
ligaze 36
limbični sistem 142
limfa 66
limfociti B 66
limfociti T 66
lizosomi 29
lobanja 96
lobopodiji 88
lovci 99
lupina 84,87
luske 86
-ribje 86
-roževinaste 86

magnetoreceptorji 137
makrofagi 64
makroglia 80
makula 129
Malpighijeve cevke 117
Malpighijevo telesce 119
mast celice 64
maščobne kisline 11
maščobno tkivo 65,116
-belo 65
-unilokularno 65
-rjavo 65
-multilokularno 65
matriks 60
medcelični stiki 21
medceličnina 60
mejoza, stadiji 54,154
-leptoten 55
-zigoten 55
-pahiten 55
-diploten 55
-diakineza 55
melanocita 61
membrana tectoria 130
membrana, asimetrična 17
membranele 88
menjava generacij 160

-primarna 160
-sekundarna 160
merogamija 157
mesencephalon 141
mesojedci 97
metacel 164
metafaza 52
metageneza 160
metanefridij 116
metanefros 121
metencephalon 141
mezangij 120
mezenhim 64
mezenhimacija 164
mezenteron 100
mezocel 164
mezoderm 164
mezoektoderm 164
mezonefros 121
migetalke 22
mikrofilamenti 28
mikroglia 80
mikropila 154
mikrotelesca 29
mikrotubuli 28
mikrovili 22
miofibrila 73
miofilamenti 71
mioglobin 112
mirovni
membranski potencial 77
mišično tkivo 60
mišično vreteno 73
mitohondriji 29
mitoza 52
monociti 66
morula 161
motorična ploščica 73
možgani 141
mrežnica 133
Müllerjeva larva 166
myelencephalon 141

nabiralci 99
nadledvična žleza 147
navplij 166
nefron 117
negativna kontrola 46
nematoidne mišice 90
nevrit 76
nevroblast 76
nevroektoderm 164
nevroglia 79
nevrohipofiza 146
nevrohormoni 144
nevromasti 127
nevromotorična enota 73
nevron 76
-unipolarni 76
-bipolarni 76
-psevdounipolarni 76
-multipolarni 76
-aferentni 77
-eferentni 77
-senzorični 77
-motorični 77
nevrotransmiter 79
niacin 37
nucleus 14
nukleinske kisline 11
nukleolus organizator 35, 50
nukleolus 35
nukleoplazma 33
nukleosomi 33
nukleotid fosfati 37
nukleotid 11, 24
nukleozid 24

obščitnice 148
oceli 133
ogljikovi hidrati 10
ogrodje 87
-hidrostatsko 87
-zunanje 87
-notranje 87
oklep 84, 87
oko 133
-sestavljeno 133
-fasetno 133
-mehurjasto 133
-čašasto 133
-apozicijsko 135
-superpozicijsko 135
okolčje 96
oksidacija β 41
oksidativna fosforilacija 39
oksidoreduktaze 36
oksihemoglobin 112
okušalni brstiči 125
oligodendrocite 80
omatidij 133
omnivori 97
ontogenetski razvoj 160
oogonij 153
operator 46
operon 46

oplečje 96
oploditev 155
-zunanja 155
-notranja 155
opornine 62
opsin 135
organ Y 146
organi X 146
organogeneza 164
orjaška vlakna 138
orjaški kromosomi 50
osifikacija 70
-endohondralna 70
-periostalna 70
-intramembranska 71
osmoregulacija 116
osteoblast 69
osteocita 69
osteoklast 69
osteon 69
osteoprogenitor celica 69
ostracum 90
ovarij 151
ovogeneza 153
ovum 154

paličica 133
pankreas 148
pantotenska kislina 37
parabronhij 110
parapodij 91
parathormon 148
paratomija 159
parenhimula 166
partenogeneza 156
pasivni transport 18
pašne živali 98
pelikula 81
pericita 65
perihondrij 68
perikardialni sinus 111
perikarion 76
perimizij 72
periostracum 90
perje 87
pilidium 166
pinakoderm 81
pinocitoza 20
placenta 147
planula 166
plazma celice 64, 66
plazmalema 14
pljuča 107
podocita 116
podžrelni ganglij 138
poikiloosmotski 122
poikilotermi organizmi 97
poliembrionija 159
polimeraza RNK 41
polipeptidi 11, 22
polisaharidi 11
polisomi 29
polispermija 156
politeni kromosomi 50
polkrožni kanali 128
polocita 154
pospešena difuzija 18
postkomisuralni organ 146
postsinaptična membrana 79
povratna zveza 144
požiralnik 101
prebava 97
prebavnimi encimi 97
prehranjevalna veriga 97
prehranjevanje 97
preobrazba 166
presinaptična membrana 79
presledkovni stiki 21
primarna oocita 154
primarna spermatocita 154
primarni lizosomi 31
primarni producenti 97
prizmatski sloj 90
priželjc 115
profaza 52
prohormoni 144
prokariontska celica 14
proktodeum 100
promoter 41, 46
pronukleus 156
prosencephalon 141
proteini cdc 52
proteini N-CAM 60
proteinska fosforilacija 145
proteinske kinaze 52
proteoglikani 11
protocel 164
protocerebrum 138
protocita 14
protonefridij 116
protoplazma 14
protorakalna žleza 145
psevdogamija 156
psevdopodiji 88

rabdit 81

rabdom 133
rastlinojedci 97
rastni faktorji 52
razmnoževanje 150
-nespolno 159
-spolno 150
receptacula seminis 154
receptorji 123
-tonični 123
-fazični 123
-ionotropni 57
-metabotropni 57
-povezani z encimom 57
receptorske molekule 144
receptorski potencial 123
receptorsko-posredovana endocitoza 20
refleksni lok 142
regulator gen 46
renin 120
reoreceptorji 127
reotaktični organizmi 127
replikacija, semikonservativna 25
represor 46
respiratorni kvocient 36
retikulopodiji 89
retina 133
retinomotorika 133
rezidualna telesa 31
rezilin 93
rhombencephalon 141
ribosomi 28, 42
rizopodiji 89
rodopsin 135
Ruffinijeva telesca 126
rumena pega 133
rumenjakova vrečka 165
sacculus 128
sarkolema 71
sarkomera 73
sarkoplazemski retikulum (SER) 71
sarkoplazma 71
sarkosom 71
Schwannova celica 80
sekrecija 62
-holokrina 62
-apokrina 62
-merokrina 62
slinavke 101
sekundarna oocita 154
sekundarni lizosomi 31
senzile 124
senzorična transdukcija 122
septirani stiki 22
seroza 164
Sertolijeve celice 154
signalne molekule 56
signalne sekvence 45
simbionti 99
sinapsa 78
-električna 79
-kemijska 79
sinaptična špranja 79
sinaptični potencial 79
-ekscitatorni (EPSP) 79
-inhibitorni (IPSP) 79
sinkarion 150
sinusna žleza 146
skolopidiji 127
somatostatin 147
somatska linija 153
spermateka 154
spermatida 154
spermatocitogeneza 154
spermatofor 154
spermatogeneza 153
spermatogonij 153
spermij 150
spermiogeneza 154
spikule 89
spinalni gangliji 143
spolne žleze 148
spolni dimorfizem 151
spongocel 99
sporočanje 56
-endokrino 56
-parakrino 56
-avtokrino 56
srce 111
-cevasto 111
-kamričasto 111
-miogeno 111
-nevrogeno 111
-škržno 112
statociste 128
stenohalin 122
steroidi 11
stimulus 78
stolonizacija 159
stomodeum 100
stomohorda 95
strukturni geni 46
suspenziofagi 98
svetilni organi 136

synapsis 55
ščitnica 147

taksije 123
talamus 142
tectum opticum 142
tegumentum 142
telencephalon 141
telesna votlina 163
-primarna 163
-sekundarna 164
telofaza 54
telolizosomi 31
telomera 50
terciarni lizosomi 31
terminacija 45
termoregulacija 126
tesni stiki 21
testis 151
testosteron 148
tigmotaktični organizmi 127
timpanalni organ 127
tiroksin ($T_4$) 147
titin 73
tkivo z bogato medcelično 60
trabekule 69
trahealne škrge 108
traheje 107
-predalaste 107
-cevaste 107
traheole 107
transferaze 36
triade (sistem T) 71
trigliceridi 11
trihobotriji 126
trijodtironin ($T_3$) 147
tritocerebrum 138
trofični nivo 97
trofoblast 165
trohofora 166
trombociti 66
tropizmi 123
tropomiozin 73
troponin 73
trtična žleza 87

ureotelični organizmi 116
urikotelični organizmi 116
urogenitalni sistem 121
utriculus 128

vazopresin (ADH) 121
veliger larva 166
ventilacija 102
vestibulum 128
vezivo 62
vibroreceptorji 127
vitamini 37
-askorbinska kislina (C) 37
-biotin (H) 37
-retinol (A) 37
-kalciferol (D) 37
-tokoferol (E) 37
vitelarij 154
vitelinska ovojnica 154
vranica 115
vsejedci 97
vzburjenje 78
vzdušnice 107

zarodna plazma 153
zigota 150
zoea 166
zona pellucida 154
zooklorele 99
zooksantele 90, 99
zoritvena delitev 154
zračne vreče 110

želodec 101
živčne mreže 137
živčne vrvice 137
živčni sistem 143
-simpatični 143
-parasimpatični 143
-centralni (CŽS) 137
-periferni (PŽS) 137
živčno tkivo 60
živec 80
-mielizirani 80
-nemielizirani 80
žleze 61
-enocelične 61
-večcelične 61
-eksokrine 61
-endokrine 61
-parakrine 61
-serozne 61
-mukozne 61
-mlečne 87
-dišavne 87
-znojnice 87
-lojnice 87

# Slovstvo


ALBERTS, B., D.BRAY, J. LEWIS, M.RAFF, K. ROBERTS, J.D. WATSON (1994). Molecular Biology of the Cell. Garland Publ., Inc., New York/London.

BARNES, R.S.K., P.CALOW, P.J.W. OLIVE (1994). The Invertebrates, a New Synthesis, Blackwell Scientific Publications.

BOLSOVER, R., J.S.HYAMS, S. JONES, E.A.SHEPARD, H.A.WHITE (1997). From Genes to Cells, Wiley-Liss.

COOPER, G.M.( 1997). The Cell. A Molecular Approach. ASM Press, Oxford University Press.

GOULD, J.L. and T.K. KEETON (1996). Biological Science. Norton & Company.

RANDALL D, W. BURGGREN, K. FRENCH (1997). Eckert Animal Physiology, Mechanisms and Adaptations. w.h. Freeman and Company.

ROBERTS, M., M. REISS, G. MONGER (1993). Biology. Principles and Processes. Nelson and Sons Ltd.

SOLOMON, BERG, MARTIN VILLEE (1996) Biology, 4th edition, Saunders Coll. publ.

ROSS, M.H., L.J. ROMRELL, G.I.KAYE (1995) Histology. A text and atlas. 3 rd edition, Williams & Wilkins.

STORCH V., WELSCH U. (1994). Kurzes Lehrbuch der Zoologie. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.



Narodna in univerzitetna knjižnica LJUBLJANA

# scripta

| | MPC v SIT | študentska cena v SIT |
|---|---|---|
| M. Saje: **Zgodovina Kitajske** | | *razprodano* |
| A. Židan: **Aktivno učenje mladih v družboslovju** | *840* | *630* |
| J. Kocijan: **Praktikum regulacijske tehnike** | | *razprodano* |
| F. Adam: **Kompendij sociooloških teorij** | *2940* | *2058* |
| I. Grdina: **Starejša slovenska nabožna književnost** | *1260* | *882* |
| M. Kos, B. Bulog: **Embriologija vretenčarjev** | | *1155* |
| M. Zupan: **Meščanska drama v 18. stoletju** | *840* | *630* |
| A. Štern, I. Jerman: **Evolucija s teoretično biologijo** | | *razprodano* |
| J. Štrus: **Splošna zoologija - vaje** | *1680* | *1176* |
| M. Demastia, B. Turk: **Botanika** | *1680* | *1176* |
| T. Turk, K. Sepčić, G. Anderluh, P. Maček: **Biokemijski praktikum** | *2274* | *1365* |
| A. Židan: **Didaktizacija družboslovja za mlade** | *1470* | *882* |
| M. Štefančič, V. Pohar: **Evolucija človeka. Okolje in kulture v pleistocenu** | *2026* | *1158* |
| Rajko Bratož: **Grška zgodovina** | *3200* | *1600* |
| Dejan Jelovac: **Poslovna etika** | *1714* | *1200* |
| B. Herzog-Velikonja, K. Gruden: **Praktikum iz molekularne biologije** | *2310* | *1155* |
| K. Šterk: **O težavah z mano** | *2940* | *1470* |
| D. Vodnik: **Simbioze in parazitizem** | | *600* |
| T. Perovič, Š. Šipek: **TV novice** | *3200* | *1600* |
| M. Rupnik, M. Janc: **Splošna mikrobiologija** | *2300* | *1150* |
| G. Bervar: **C++ na kolenih** | *6000* | *3000* |
| več avtorjev: **Uvod v umetnostno zgodovino** | *3150* | *2205* |
| G. Jäger: **Uvod v klasično filologijo** | *5000* | *2500* |
| J. Štrus, D. Drobne, P. Zidar: **Navodila za vaje iz splošne zoologije – 2. del** | *2400* | *1200* |
| S. Prevorčnik: **Navodila za vaje iz sistematske zoologije nevretenčarjev** | *2200* | *1100* |

Knjige so na voljo po študentski ceni v **Študentski knjigarni**, Kersnikova 4, Ljubljana in na Internetu na naslovu študentske knjigarne (**http://www.knjigarna.uni-lj.si**).

curriculum vitae

Narodna in univerzitetna knjižnica
v Ljubljani

II 505928

**Dr. Jasna Štrus**

Dr. Jasna Štrus je izredna profesorica za področji splošne zoologije in biologije celice na Oddelku za biologijo Biotehniške fakultete (BF) v Ljubljani. V okviru dodiplomskega študija Oddelka za biologijo predava predmet "Splošna zoologija" za študente prvih letnikov biologije na BF in študente Pedagoške fakultete ter predmet "Biologija celice" za študente živilske tehnologije na BF in študente biokemije na Fakulteti za kemijo in kemijsko tehnologijo. V okviru podiplomskega študija biologija pa predava predmet "Funkcionalna morfologija nevretenčarjev in biologija živalske celice". Vodi raziskovalno skupino za področje funkcionalne morfologije nevretenčarjev in ekotoksikologijo na Oddelku za biologijo.

scripta

NARODNA IN UNIVERZITETNA
KNJIŽNICA
C0815S 2
00000208733

Narodna in univerzitetna knjižnica
v Ljubljani

505928