

Laboratorijske vaje iz Splošne zoologije, skripta

2. del: Organski sistemi

Ime in priimek avtoric: **doc. dr. Katja Adam, doc. dr. Martina Lužnik**

Naslov: **Laboratorijske vaje iz Splošne zoologije, skripta – 2. del: Organski sistemi**

Študijski program in predmet:

- Študijski program: **Varstvena biologija, dodiplomski študijski program**
- Študijski predmet: **Splošna zoologija**
- Izvajalka študijskega programa: **Univerza na Primorskem, Fakulteta za matematiko, naravoslovje in informacijske tehnologije**

Študijsko leto: **2024/2025**

Kraj in letnica izdelave: **Izola, 2025**

KOLOFON

Ime in priimek avtorja/avtorjev: **doc. dr. Katja Adam, doc. dr. Martina Lužnik**

Naslov dela: **Laboratorijske vaje iz Splošne zoologije, skripta – 2. del: Organski sistemi**

Tipologija dela: **2.05 Drugo učno gradivo**

Kraj in letnica izdelave: **Izola, 2025**

Založba: **Samozaložba**

Licenciranje: **Odprti dostop Creative Commons CC BY-SA**



KAZALO VSEBINE

UVOD.....	4
SORODSTVENI ODNOSI V KRALJESTVU ŽIVALI	5
INTEGUMENT	6
GIBANJE.....	14
OPORNI ALI SKELETNI SISTEM.....	18
PREBAVILA.....	23
IZLOČALA.....	34
DIHALNI IN OBTOČILNI SISTEM	40
ČUTILA.....	54
RAZMNOŽEVANJE IN RAZVOJ	66
IZVLEČEK.....	82
UPORABLJENA LITERATURA IN VIRI	83
SEZNAM PRIPOROČENE LITERATURE.....	84

UVOD

Drugi del vaj pri predmetu Splošna zoologija se osredotoča na proučevanje organskih sistemov živali. Po temeljitem preučevanju osnovnih celičnih struktur in tkiv v prvem delu skripte, v tem delu študentje spoznavajo, kako so posamezni organski sistemi organizirani in delujejo v povezavi z življenjskimi procesi. Cilj gradiva, ki je pred vami, je omogočiti študentom poglobljeno razumevanje delovanja organskih sistemov, kot so prebavni, dihalni, obtočni, izločalni, živčni in reproduktivni sistem, ter njihove vloge pri vzdrževanju homeostaze in prilagajanju okolju.

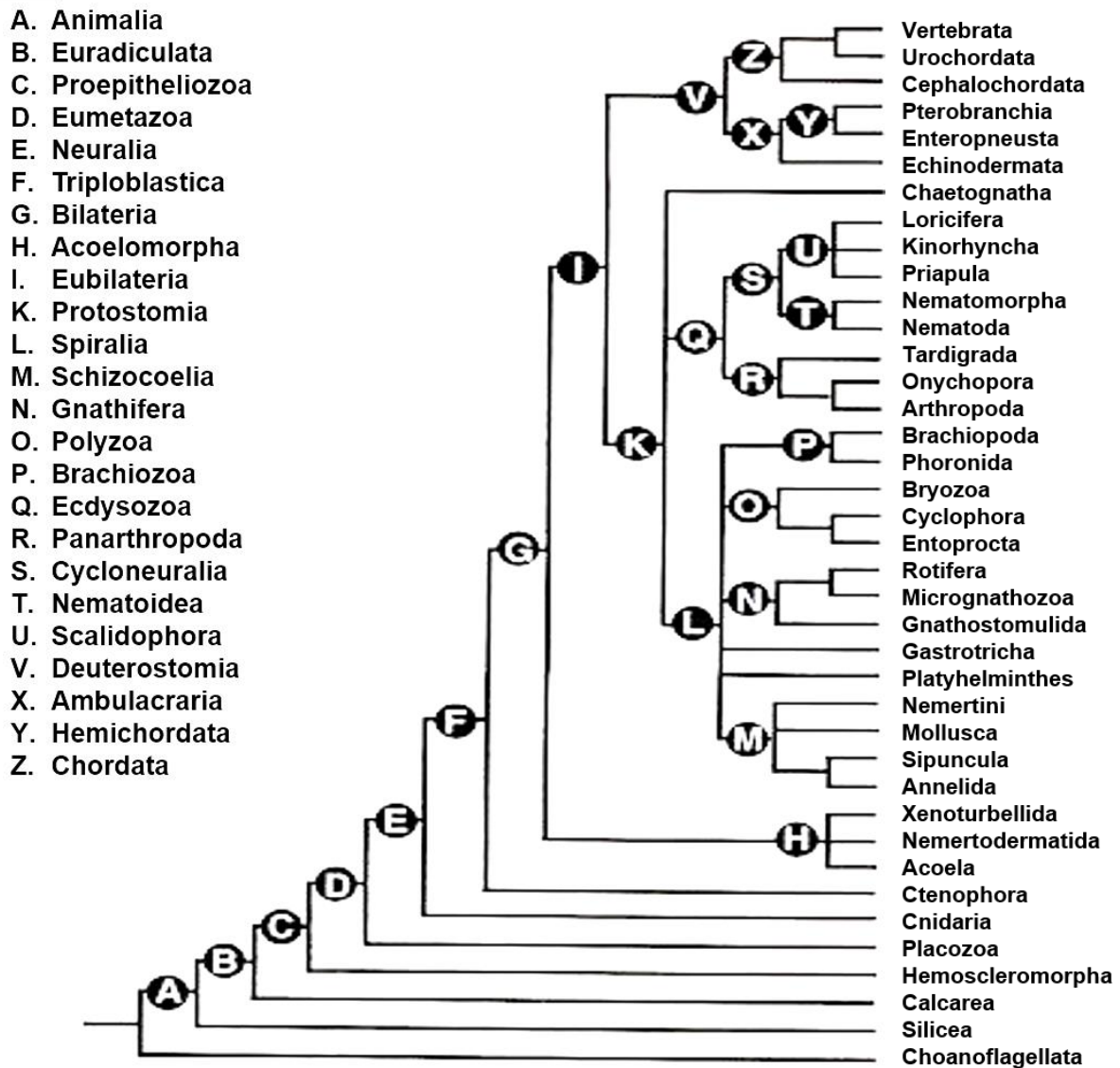
Med vajami študenti preučujejo posamezne organe in njihove funkcije ter analizirajo, kako so ti sistemi med seboj povezani in sodelujejo. S tem študenti pridobijo celostno sliko o delovanju živalskih organizmov in pripravljenost za nadaljnje študije v smeri varstvene biologije. Skripta vključuje teoretično podlago za praktične vaje pri predmetu.

Želiva vam uspešno delo in obilo novih odkritij!

Dr. Martina Lužnik

Dr. Katja Adam

SORODSTVENI ODNOSI V KRALJESTVU ŽIVALI



Sorodstveni odnosi v kraljestvu živali (Nielsen 2012).

INTEGUMENT

Integument je organski sistem, ki predstavlja mejo med notranjim in zunanjim okoljem. Delovanje raznih zunanjih dejavnikov v okolju se najprej odraža na krovnem sistemu ter se preko tega prenese na notranje organe. Telesu živali daje stalno obliko, sodeluje pa tudi pri gibanju (npr. pri migetalkarjih). Zgradba integumenta je pogosto odraz okolja, v katerem organizem živi: koža vodnih vretenčarjev je mokra in sluzasta, koža kopenskih pa suha in pokrita z zaščitnimi strukturami (luskami, perjem, dlako). Integument nevretenčarjev je zelo raznolik in v manjši meri odraža značilnosti okolja (npr. organizmi, ki živijo v prsti, imajo zelo različne telesne površine).

Glavne naloge integumenta so:

- zaščita pred mehanskimi in kemičnimi poškodbami,
- mehanska opora,
- zaščita pred vdorom mikroorganizmov,
- zaščita pred izgubo tekočin iz telesa (izsušitvijo) ,
- regulacija sprememb temperature,
- zaščita pred škodljivimi UV žarki in sončnim sevanjem.

Koža homeotermnih živali sodeluje pri regulaciji stalne telesne temperature (termoregulaciji). Ta poteka s spremembo količine krvi, ki se prenese do kože, in sicer s krčenjem (vazokonstrikcijo) ali širjenjem površinskih žil (vazodilatacijo), izparevanjem znoja, nastalega v žlezah znojnicah, ter izolacijo kože s perjem in dlakami. Integument tako sodeluje pri vzdrževanju stalnega stanja v organizmu ali homeostazi. Poleg termoregulacije ima krovn sistem še ekskrecijsko (izločalno, tudi sekretorno) vlogo in dopolnjuje delo organov za izločanje (nefridijev in ledvic). V znoju sesalcev, ki vsebuje 90 % vode, so še anorganske soli, sečnina, sečna kislina, amonijak, kreatin, itd., s čimer je po sestavi podoben urinu. Živali brez posebnih organov za izločanje izločajo odvečne dušikove spojine skozi integument (npr. ožigalkarji). Tako sodeluje pri osmotski in ionski regulaciji. Na površini kože nevretenčarjev in vretenčarjev so izvodila številnih žlez, ki izločajo mastne, lepljive, strupene, aromatične in druge snovi. Pri sesalcih posebne žleze izločajo loj, ki ščiti kožo pred izsuševanjem in prevelikim delovanjem UV žarkov. V koži so nameščena mnoga čutila, npr. za dotik, toploto, bolečino idr., ki preko živčnih vlaken do centralnega živčnega sistema prenesejo informacije o tem, v kakšnem okolju se nahaja organizem. Integument mnogih nevretenčarjev ter rib in dvoživk sodeluje pri delni izmenjavi plinov. Pri nekaterih vodnih živalih koža s številnimi migetalkami na površini celic sodeluje pri gibanju. Nazadnje, koža sodeluje pri obarvanosti živali, ki ima veliko vlogo pri različnih vidikih obnašanja in interakcij z drugimi organizmi (potencialnimi spolnimi partnerji, kompetitorji iste vrste, plenilci, plenom).

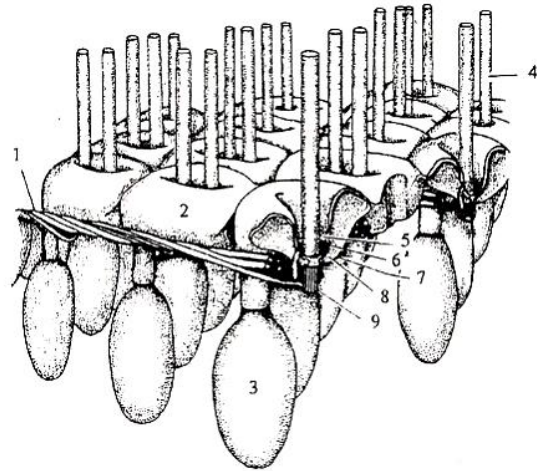
INTEGUMENT IN NJEGOVE NALOGE PRI POSAMEZNIH SKUPINAH ŽIVALI

Nekateri enoceličarji (Protista, »praživali«), kot so npr. gole amebe, imajo na površini samo zunanjo celično dvoslojno lipoproteinsko membrano. Večinoma pa jih pokriva čvrsta in elastična pelikula (lat. *pellis* – koža), ki je proizvod citoplazme in jim daje obliko. Najdemo jo pri »migetalkarjih«, »trosovcih« in vseh »bičkarjih«.

1) Integument enoceličarjev (Protista):

- Pelikula bičkarjev (npr. rod *Peranema*) je iz spiralasto zadebeljenih predelov membrane.

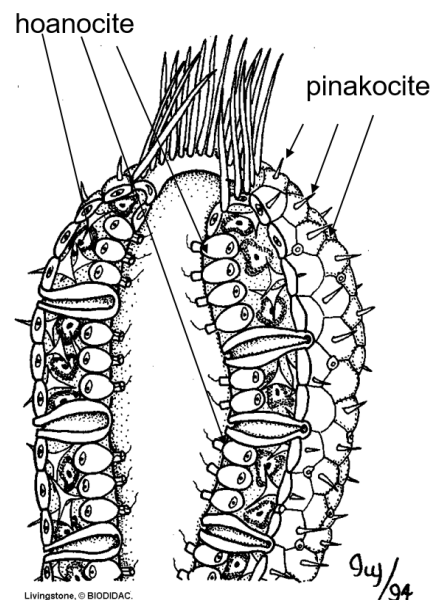
- Pelikula migetalkarjev (slika) je iz plazmaleme (6, 7) (zunanja celična membrana, ki služi za zaščito, daje obliko in omogoča gibanje), pod katero je sistem alveolov oz. mešičkov (2). Med mešički so razporejena bazalna telesa migetalk – kinetosomi (9), iz sredine bazalnih teles pa izhajajo navzven migetalki (4) in navznoter trihociste (3). Trihociste so posebni organi v spodnjem sloju pelikule – sprožijo se na kemijski, mehanični ali električni dražljaj in imajo obrambno funkcijo ali pa jih živali uporabljajo za paralizo plena.



Pelikula migetalkarjev (Matoničkin in Erben 2002).

2) »Spužve«* (Porifera):

Zunanjo površino telesa pokrivajo ploščate, poligonalne celice **pinakocite** (tvorijo pinakoderm, krovni sloj spužve). Med pinakocitami se nahajajo **porocite**, celice, ki oblikujejo pore v telesni steni spužev, skozi katere vstopa voda in po sistemu kanalov potuje do osrednje votline, **spongocela**. Notranje votline spužev v glavnem pokrivajo bičkaste celice ovratničarke ali **hoanocite**, ki z bičkom ustvarjajo vodni tok skozi telo živali in sodelujejo pri prebavi hrane. V želatinoznem matriksu (mezohil) se nahajajo **amebocite**, ameboidne totipotentne celice, ki sodelujejo pri prebavi hrane s fagocitozo. Te se lahko razvijejo v različne tipe celic: **arheocite**, ki sodelujejo pri razmnoževanju in regeneraciji, **sklerocite**, ki izločajo spikule, **spongocite**, ki izločajo spongin ter **tesocite**, ki sodelujejo pri transportu in shranjevanju hrane.



Integument spužve (prirejeno po: Biodidac 2010).

*Spužve pišemo v narekovajih, saj po novejši sistematiki ta skupina ni monofiletska, ampak parafiletska. To je torej nabor treh debel, ki pa vseeno imajo nekatere podobne značilnosti in jih še vedno obravnavamo skupaj.

3) Ožigalkarji (Cnidaria)

Ožigalkarji so diploblastične živali, njihova telesna stena je sestavljena iz dveh epitelov, epiderma in gastroderma, vmes pa se nahaja zdrizasta mezogleja. V **epidermu** so najštevilčnejše epitelno-mišične celice, ki imajo kontraktilne beljakovine. Med njimi so za ožigalkarje zelo pomembne celice ožigalke ali **nematocite**, ki vsebujejo posebne organele, knide, po katerih je skupina dobila ime. V enoslojnem epidermu ožigalkarjev najdemo tudi čutilne in živčne celice ter intersticijske, iz katerih nastajajo celice ožigalke, živčne in čutilne celice.

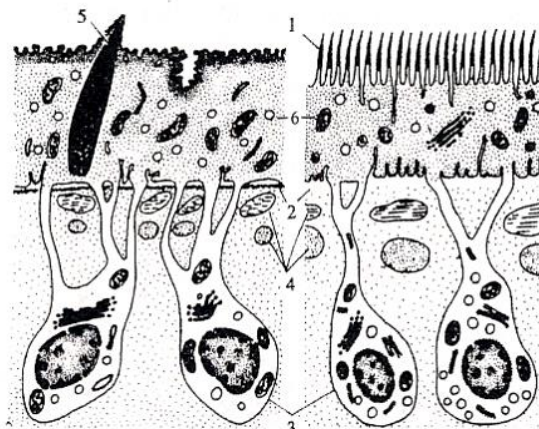
Gastrovaskularno votlino ožigalkarjev (notranji prostor za prebavo) pokriva **gastroderm**, ki je po zgradbi podoben epidermu. Tu so najštevilčnejše gastrodermalno-mišične celice, ki imajo za razliko od epitelno-mišičnih bičke, s katerimi mešajo vsebino gastrovaskularne votline, ter sodelujejo pri izločanju ostanka neprebavljene hrane. Poleg gastrodermalno-mišičnih celic so v gastrodermu številčne tudi žlezno-encimatske celice, ki izločajo prebavne encime v gastrovaskularno votlino. Med gastrodermom in epidermom se nahaja **mezogleja**, ki je od gastroderma in epiderma ločena z ovojnicama.

4) Ploski črvi (Platyhelminthes)

Za ploske črve je značilen enoslojni epiderm, ki je pri različnih skupinah različno zgrajen.

Vrtinčarji (Turbellaria) – epiderm je zgrajen iz migetalčnega epitela, ki je sincicijalne zgradbe (z več jedri v enotni citoplazmi). Večja omigetalčenost ventralnega (trebušnega) dela jim omogoča gibanje. V epidermu se nahajajo tudi adhezivne žleze (omogočajo pritrjanje na podlago in olajšajo premikanje po sluzi). V parenhim ugreznjene žlezne celice izločajo strelne paličice ali **rabdite**, ki se ob izločanju iz telesa razgradijo v sluz, ki nudi zaščito živali. Pod epidermom se nahajajo krožne, vzdolžne in diagonalne mišice, pod katerimi je mezodermalni parenhim.

Sesači (Trematoda, slika spodaj levo) in trakulje (Cestoda, slika spodaj desno) – citoplazma se nahaja nad bazalno membrano (2) in tvori enotno plast, imenovano tegument, medtem ko se jedra nahajajo spodaj (3), v parenhimu. Na površino tegumenta izločajo polisaharidni sloj – glikokaliks – ki jih ščiti pred prebavnimi encimi gostiteljev in obenem sodeluje pri absorpciji hrane. V tegumentu nekaterih metlajev se nahajajo bodice (5), medtem ko imajo trakulje nagubano in s tem povečano površino (1), saj nimajo prebavila.



Integument sesačev (levo) in trakulj (desno) (Matoničkin in Erben 2002).

Pri mnogih skupinah nevretenčarjev epiderm na površino izloča **KUTIKULO**, ki je najpogosteje skleroproteinska. Pri različnih vrstah je kutikula različne debeline, čvrstosti in zgradbe ter je ponavadi zgrajena iz več slojev različne kemijske sestave. Glavna vloga kutikule je zaščita telesa pred neugodnimi vplivi.

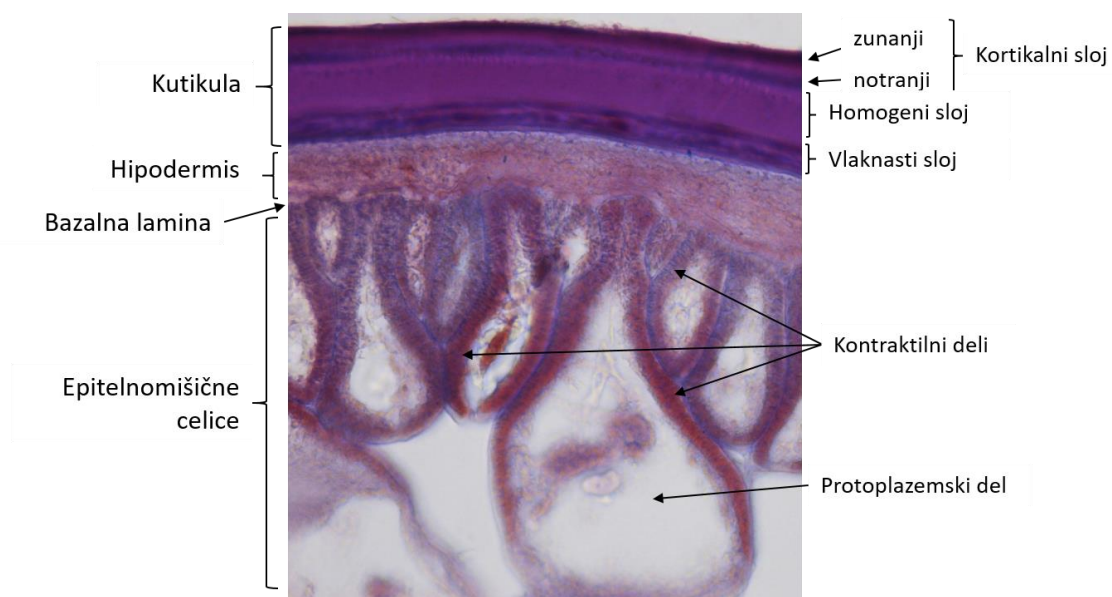
5) Gliste (Nematoda)

Integument navadne človeške gliste (*Ascaris lumbricoides*) sestavljata epiderm (hipoderm), ki navzven izloča večslojno debelo kutikulo. Gliste kutikulo pogosto levijo. Sodeluje pri vzdrževanju visokega hidrostatskega tlaka (turgorja), ki ga vrši tekočina v psevdocelu, in nudi zaščito živali, npr. pred izsušitvijo v suhi zemlji, pred prebavnimi sokovi gostiteljev parazitskih glist.

KUTIKULA je sestavljena iz treh slojev:

1. kortikalni sloj – keratinizirani (zunanj in notranji);
2. homogeni sloj – iz beljakovine matricin, na histoloških preparatih se enotno obarva;
3. vlaknati sloj – iz kolagenskih vlaken, 2-3 sloji.

HIPODERM je sincicielna struktura – večjedrna struktura, ki nastane z združevanjem več celic. Njegova jedra se nahajajo v štirih **hipodermalnih letvah**, ki gledajo navznoter. V lateralnih hipodermalnih letvah se nahajata izločalna kanala, v trebušni (ventralni) in hrbtni (dorzalni) pa živčevje.



Prečni prerez telesne stene gliste s posebej označenimi elementi integumenta.

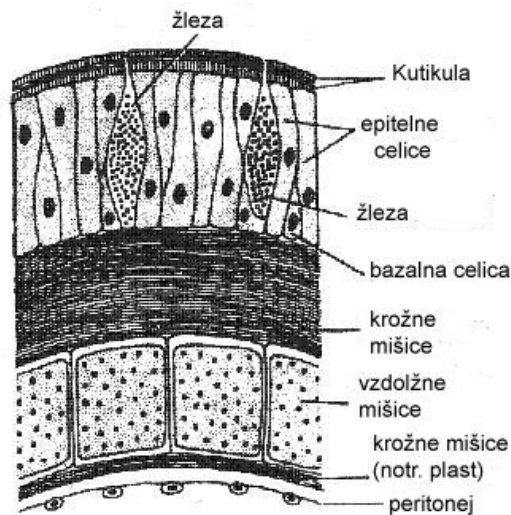
6) Mehkužci (Mollusca)

Mehkužci imajo enoslojni migetalčni žlezni epitel, ki izloča lupino in ga lahko pokriva kutikula. Celice so diferencirane v migetalčne, žlezne, pigmentne in čutilne. Žlezne celice izločajo mukus, ki je pomemben za gibanje, zaščito kopenskih živali pred izsuševanjem, ter olajšuje privzem hranilnih snovi.

7) Kolobarniki (Annelida)

Integument deževnika (*Lumbricus terrestris*, Oligochaeta - maloščetinci)

Epiderm kolobarnikov, kot npr. maloščetincev (Oligochaeta), je zgrajen iz enega sloja **stebričastih celic**, ki jih pokriva tanka **kutikula**. Številne od teh celic so se pretvorile v **enocelične mukozne (sluzne) žleze**, ki se praznijo skozi odprtine na tanki kutikuli. Med kutikulo in stebričastimi celicami je mnogo **čutilnih celic**. Pod slojem epiderma ležita dva sloja mišic (krožne in vzdolžne), ki skupaj z epidermom tvorita funkcionalno enoto: **kožomišičnico**. Koža mnogoščetincev je zgrajena podobno kot koža maloščetincev.



Telesna stena deževnika, z integumentom in mišicami (priprajeno po: Kullabs 2021)

8) Členonožci (Arthropoda)

Členonožce pokriva enoslojni epiderm, rečemo mu tudi hipoderm, ki pogosto na površino izloča čvrsto kutikulo. Ta je pri rakih lahko impregnirana s kalcijevim karbonatom. Od epiderma do površinskega dela kutikule (epikutikule) vodijo številne majhne cevke. Kutikula je različno strukturirana in se obnavlja (levitev). Epidermalne celice členonožcev se lahko diferencirajo v številne kožne žleze in štiricelične čutilne organe.

9) Iglokožci (Echinodermata)

Telesna površina iglokožcev je prekrita z migetalčnim epidermom, pod njim pa je apnenčasti skelet. Pri nekaterih skupinah je epiderm popolnoma reduciran in se skelet nahaja na površini.

10) Vretenčarji (Vertebrata)

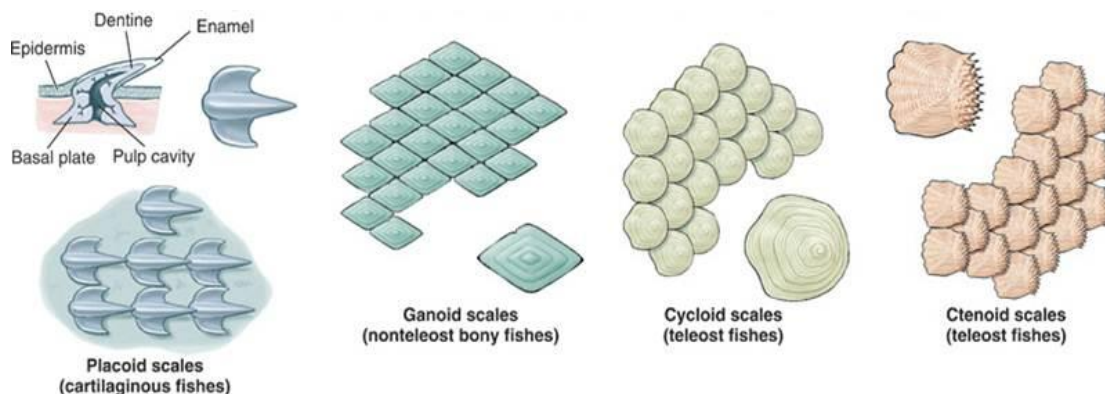
Koža vretenčarjev (= *cutis*) je sestavljena iz dveh delov: **povrhnjice (*epidermis*)** in **usnjice (*dermis*)**, ki ju deli bazalna lamina. Kot pri nevretenčarjih, se na površini nahaja epiderm ektodermalnega izvora, zgrajen pa je iz večslojnega epitela. Pri sesalčji koži so sloji naslednji:

- Na bazalni lamini je nameščen klični oz. zarodni sloj (***stratum germinativum*** ali ***stratum basale***), v katerem se celice (keratinocite) neprestano delijo in potiskajo stare celice proti površini. Čim bolj so celice oddaljene od kličnega sloja, tem bolj so poroženele (vsebujejo več roževine oz. keratina).
- Trnasti sloj (***stratum spinosum***) s keratinociti, ki tvorijo keratin in dobijo vretenasto obliko.
- Zrnati sloj (***stratum granulosum***): keratinocite izgubijo jedro in njihova citoplazma postane zrnata (granularna). Granule se ob pomikanju celic navzgor spremenijo v keratin in lipide povrhnjice.
- Svetleči sloj (***stratum lucidum***): celice ležijo tesno skupaj in so sploščene, meje med njimi pa so zabrisane. Ta sloj ni vedno viden na preparatih.
- Poroženi sloj (***stratum corneum***). Najbolj zunanja plast povrhnjice, iz sploščenih odmrlih celic. Ta sloj se neprestano obnavlja (npr. človek) ali se periodično odlušči kot t.i. lev (npr. kače, kuščarji, tudi nekatere dvoživke).

Pod povrhnjico se nahaja usnjica, ki je mezodermalnega izvora. Ta je iz **vezivnega tkiva** (kolagenska in elastična vlakna) in se deli na tanjšo papilarno plast in debelejšo retikularno plast. V usnjici najdemo tudi **pigmentne celice** (kromatofore), **večcelične kožne žleze** (sluzne, mukozne, strupne), **mišična vlakna**, **krvne žile** in **živce**. Pri človeku žleze znojnice ležijo v koži skoraj na vsakem delu telesa, posebej pogoste pa so na dlaneh in stopalih. To so merokrine, cevaste žleze s preprostim izvodom. V dermisu najdemo zavite dele znojnic. Koža je pri vretenčarjih, ki neprestano živijo v vodi, bogata z različnimi žlezami, katerih izloček med drugim omogoča lažje gibanje v vodi.

Koža rib (Pisces)

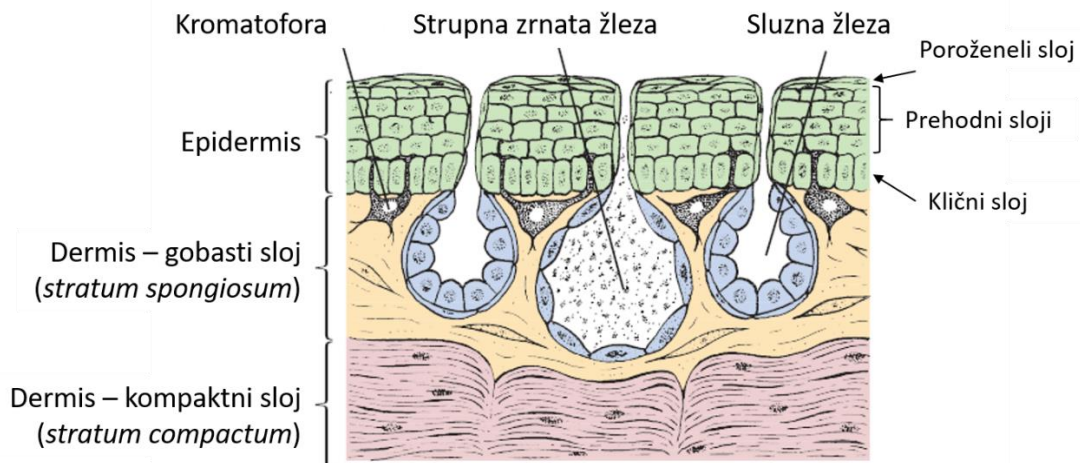
Večslojna povrhnjica je povezana z usnjico. V povrhnjici so enocelične žlezne celice in okušalni brstiči, v usnjici so številna kolagenska vlakna in pigmentne celice. Sluz, ki jo proizvajajo žleze v koži kostnic, zmanjšuje trenje telesa z vodo in deluje antimikrobno. Ribje luske so mezodermalne tvorbe – nastanejo iz usnjice in se ne luščijo. Poznamo različne tipe lusk: **plakoidne** (pri hrustančnicah), **ganoidne** (npr. pri jesetih), **cikloidne** (npr. pri postrvih) in **ktenoidne** (npr. pri ostrižih).



Luske rib (prirejeno po: Hickman in sod. 2008)

Dvoživke (Amphibia): koža žabe

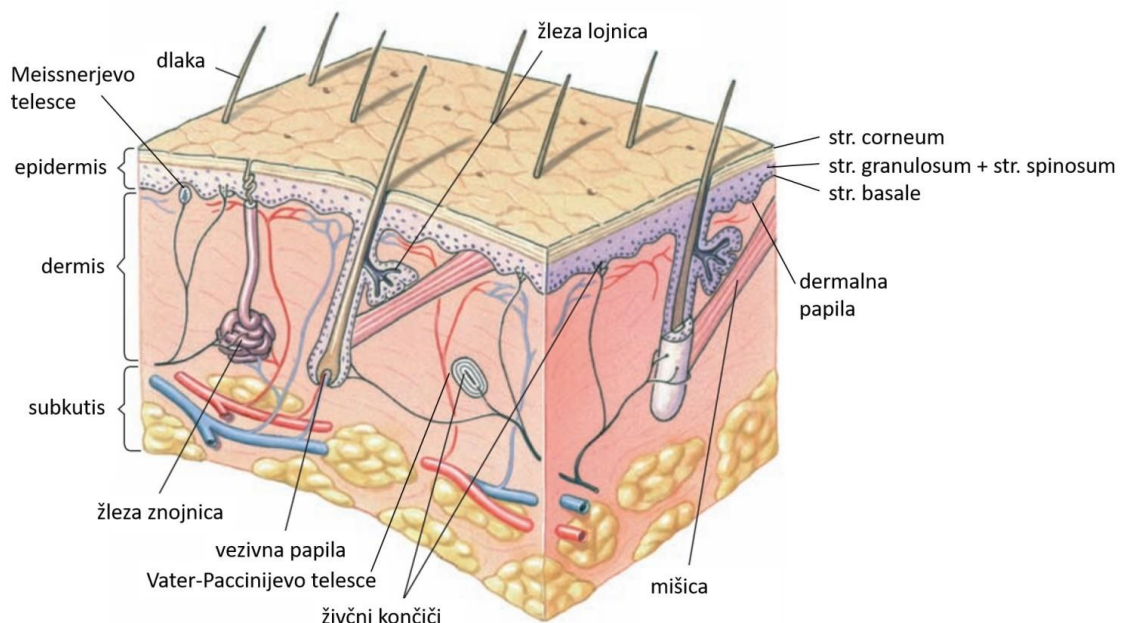
Večslojna povrhnjica dvoživk leži na plasti rahlega dermisa (gobasti sloj), ki je povezan s kompaktnim slojem dermisa. Poroženi sloj, ki se periodično levi, skrbi za manjše izgube vode in preprečuje abrazijo kože. Pri bolj terestričnih dvoživkah je ta sloj debelejši. V dermis segajo žleze: manjše sluzne žleze, ki skrbijo za vlaženje kože in večje zrnate žleze, ki proizvajajo strupe (vse dvoživke so vsaj malo strupene) – kot obrambo proti plenilcem ali mikrobom. Pod epidermisom najdemo tudi kromatofore (pigmentne celice).



Koža dvoživk (prirejeno po: Hickman in sod. 2008)

Koža sesalcev (Mammalia)

Koža sesalcev je iz večplastne povrhnjice (epidermis), pod njo je usnjica (dermis) z žlezami, pigmentnimi celicami, receptorji in živčnimi končiči. V podkožju (subkutis) so maščobne celice, živci in krvne žile.



Koža sesalcev (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Koža ptic (Aves)

Koža je tanka in rahlo pritrjena na spodaj ležeča tkiva. V njej večinoma ni kožnih žlez. Za ptice so značilne razne roževinaste tvorbe: perje, kljun, luske na nogah in bazi kljuna, ostroge na nogah.

ROŽENE TVORBE

Pri dvoživkah poroženi samo najbolj zgornji sloj, medtem ko je pri pravih kopenskih vretenčarjih ali amniotih **poroženela plast** večslojna in debela. Za še dodatno zaščito telesne površine so iz povrhnjice nastale še dodatne **rožene tvorbe**, kot npr. luske, ploščice in ščiti pri plazilcih, perje pri pticah ter dlake pri sesalcih. Koža plazilcev je zelo poroženela in tvori luske (kače in kuščarji) in ploščice (krokodili in želve). Koža plazilcev je suha, za razliko od rib in dvoživk, saj ne vsebuje žlez ali jih ima zelo malo. Dihanje se pri njih odvija samo preko pljuč in nimajo potrebe po dodatnem vlaženju kože, kot npr. pri dvoživkah, ki dihanje delno tudi skozi kožo. Med perjem ptic in dlako sesalcev se nabira zrak, s čimer je telo živali obdano v zaščitni ovoj. Zrak je namreč slab prevajalec toplote in ščiti telo pred njeno izgubo. Zaradi tega se pernate in dlakave živali ponašajo z edinstveno fiziološko lastnostjo – samo ptice in sesalci lahko namreč vzdržujejo stalno telesno temperaturo. Nekatere druge živali lahko delno regulirajo temperaturo svojega telesa, pri čemer koristijo zunanje vire toplote (sončno sevanje). Poznamo še več drugih roževinastih tvorb: kremplji za zaščito vrha prsta (nekateri dvoživke, plazilci, sesalci), pri primatih se pojavijo nohti, pri kopitarjih kopita. Na čelu mnogih prežvekovalcev zrastejo rogovi, ki nikoli ne odpadejo (npr. pri govedu) ali rogovje, ki se periodično menja (npr. pri jelenu).

GIBANJE

Živali in snovi v njih se lahko gibljejo na 3 načine:

- s spremembo oblike (ameboidno gibanje);
- z udarjanjem citoplazemskih organelov (premikanje z bički in migetalkami);
- s kontrakcijo (krčenjem) mišičnih vlaken.

1) AMEBOIDNO GIBANJE

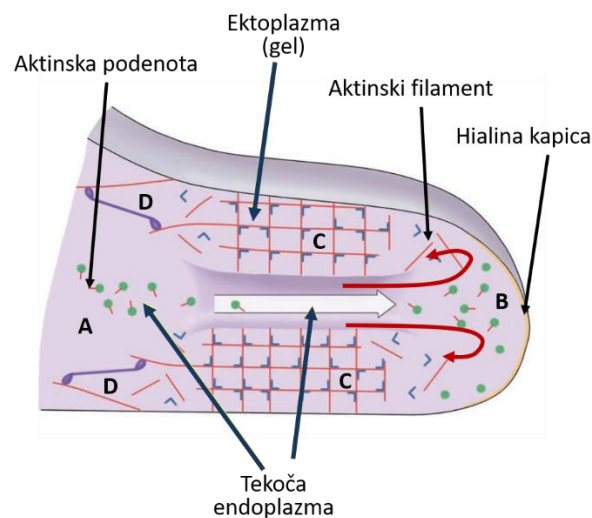
Ta tip gibanja srečamo pri praživalih ter pri specifičnih celicah številnih živalskih skupin (npr. pri celicah telesnih tekočin mnogoceličnih živali). Pri ameboidnem gibanju se tvorijo panožice ali psevdopodiji, s katerimi se celice premikajo. Citoplazma amebe je razdeljena na 2 dela – zunanjo gostejšo ektoplazmo ter notranjo redkejšo endoplazmo. Ob tvorjenju psevdopodija se tekoči del citoplazme prelije naprej. Pri tvorjenju psevdopodijev sodelujeta beljakovini aktin in miozin. Aktinske molekule so v normalnem stanju difuzno razpršene v citoplazmi. Ko polimerizirajo, postanejo vlaknaste v področju, kjer se začne tvoriti psevdopodij. Ko pride do interakcije med aktinom in miozinom, pride do kontrakcije. Endoplazma se zaradi tega povleče naprej in vrine v nepomično ektoplazmo. S tem se aktin v ektoplazmi depolimerizira ter potuje naprej v endoplazmo. Na sliki je prikazanih več faz:

A – regulatorni ABP je vezan na aktin, kar preprečuje polimerizacijo v endoplazmi;

B – ob stimulusu teče endoplazma skozi tunel ektoplazme do hialine kapice;

C – podenote se povežejo v filamente in tvorijo ektoplazmo (gel);

D – v sodelovanju s Ca^{2+} se aktinsko omrežje sprostí in poveže z miozinom (na zadnjem koncu).



Tvorba psevdopodija s polimerizacijo in depolimerizacijo aktina (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Poznamo več tipov psevdopodijev:

- lobopodiji (amebe) – eden do nekaj, debeli;
- filopodiji (luknjičarke) – tanki in dolgi, številni;
- retikulopodiji (mreževci) – v obliki mreže;
- aksopodiji (mreževci, sončeca) – v sredini je osni skelet, ki je zgrajen iz dvodelne spirale mikrotubularnih fibril.

2) PREMIKANJE Z BIČKI IN MIGETALKAMI

Številni enoceličarji in nekatere mnogocelične živali se premikajo s pomočjo migetalk in bičkov. Bičke najdemo pri bičkarjih (npr. skupine protistov), celicah ovratničarkah (hoanocitah) pri spužvah, v enostavnih izločalnih organih (protonefridijih), spermijih. Bički so evplazmatski organeli, dolgi do 150 μm . Če se biček zaraste z membrano, lahko nastane valujoča (undulirajoča) membrana, ki se nato konča s prostim koncem bička. Migetalke so v primerjavi z bički krajše (5 do 20 μm) in jih najdemo predvsem pri migetalkarjih (Alveolata, Ciliophora) ter pri večceličnih živalih: na telesni površini različnih ličink, vrtničarjev (Turbellaria), rebrač (Ctenophora), na epitelu mnogih organov (nosni in dihalni epitel, jajcevod), v migetalčnem lijaku metanefridija pri kolobarnikih (Annelida) ter mehkužcih (Mollusca) itd. Migetalke se lahko med seboj združijo in tvorijo enotne membranele, cire (v obliki vretena) ali valujoče membrane.

Sestava migetalk in bičkov: zgrajeni so iz devetih parov proteinskih mikrotubulov, nameščenih tik pod celično membrano, ter centralnega para mikrotubulov (struktura $9 \times 2 + 2$). Radialne ročice segajo od perifernih mikrotubulov proti centralnemu paru, periferne mikrotubule med seboj povezujejo dineinske ročice.

3) PREMIKANJE S KRČENJEM MIŠIČNIH VLAKEN

Pri večjih živalih psevdopodiji, bički in migetalke ne zadostujejo njihovim potrebam po gibanju. Zato se je pri njih razvil mišični sistem, ki ima biokontraktilne sposobnosti. Najenostavnejše mišične celice imajo dvojno vlogo. Pri ožigalkarjih ima večji del epitelno-mišičnih celic epitelno vlogo, medtem ko ima bazalni del kontraktilni aparat. Pri večini ostalih živalskih skupin mišične celice nimajo dvojne vloge. Za mišične celice je značilno, da vsebujejo miozinske in aktinske filamente ter da so sposobne kontrakcije.

STRUKTURE, KI SODELUJEJO PRI GIBANJU POSAMEZNIH ŽIVALSKIH SKUPIN

a) Ožigalkarji (Cnidaria) – epitelno-mišične celice

Epitelno-mišične celice srečamo pri ožigalkarjih (Cnidaria), kjer sestavljajo večino epidermisa ter imajo krovno in kontraktilno funkcijo.

b) Gliste (Nematoda) – vzdolžno mišičje

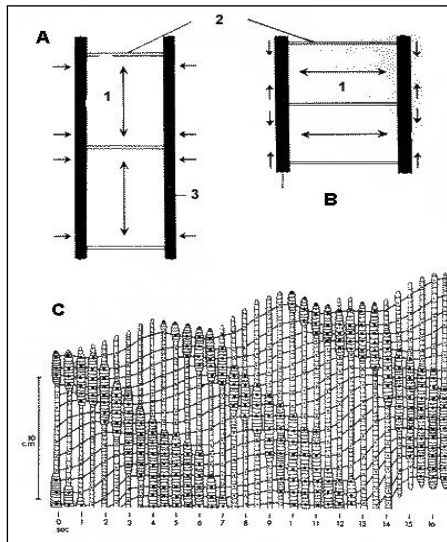
Pod hipodermom se nahaja posebno mišičje, ki je nameščeno v longitudinalni (vzdolžni) smeri. Kot antagonist mišičju delujeta hidrostatski skelet in kutikula, krožnega mišičja pa gliste nimajo. Mišičje je organizirano v štiri pasove, ki so med seboj ločeni s hipodermalnimi letvami. Vsaka mišična celica ima **kontraktilni in osrednji protoplazmatski del (telo celice)**. Kontraktilni del leži pod hipodermom in vsebuje pasove aktina in miozina, ki sta podobno organizirana kot v skeletnem prečno-progastem mišičju vretenčarjev. Telesa celic ležijo blizu psevdocelu. V njih so jedra in tu se shranjuje glikogen. Mišične celice se s **prevajalnim delom** povezujejo z živci v dorzalni oz. ventralni hipodermalni letvi. Taka ureditev mišičja in živčevja je nenavadna pri živalih. Običajno se živci iztezajo do mišičja, pri glistah pa je obratno.

c) Ploski črvi (Platyhelminthes) – kožomišičnica

Kožomišičnica je pri vrtničarjih sestavljena iz enoslojnega epiderma in treh plasti mišic: vzdolžne, krožne in diagonalne.

d) Kolobarniki (Annelida) – kožomišičnica in ščetine ali okončnine (parapodiji)

Kožomišičnica je sestavljena iz epiderma, krožne in vzdolžne plasti mišic. Kolobarniki se premikajo s peristaltiko (izmeničnim krčenjem vzdolžnih in krožnih mišic) in s pomočjo ščetin (maloščetinci - Oligochaeta) ali okončin (parapodiji mnogoščetincev - Polychaeta). S skrčenjem krožnih mišic se posamezni člen zoža in podaljša, s skrčenjem vzdolžnih mišic pa se posamezen člen skrči in razširi.



Premikanje deževnikov:

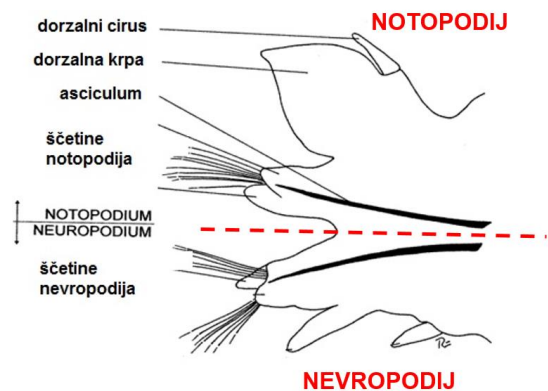
A. S krčenjem **krožnih mišic** v kožomišičnici se žival vzdolžno podaljša, temu sledi tudi vzdolžno raztezanje celomske tekočine.

B. S krčenjem **vzdolžnih mišic** v kožomišičnici se telo skrajša, celomska tekočina se razširi.

C. Način gibanja. Členi, kjer so skrčene vzdolžne mišice, so dvakrat širši od členov s skrčenimi krožnimi mišicami. Oznake: **1.** smer raztezanja celomske tekočine, **2.** pregrade med členi, **3.** telesna stena.

Diagram vzdolžnega prereza dveh členov deževnika (Matoničkin in Erben 2002).

Mnogoščetinci (Polychaeta) poleg peristaltike pri gibanju uporabljajo še parne izrastke, okončine imenovane **parapodiji**. Zanje so značilne številne ščetine. Vsak parapodij je sestavljen iz **notopodija** (dorzalne krpe) in **nevropodija** (ventralne krpe). V vsaki krpi je oporna struktura, imenovana **asciculum**, na vsaki krpi pa je po en **cirus** s čutilno vlogo.



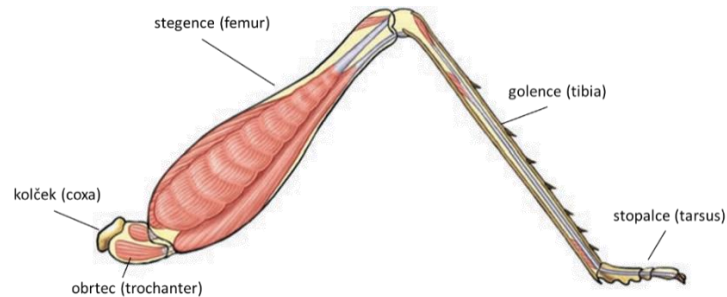
Parapodij mnogoščetinca (prirejeno po: Biodidac 2010).

d) Členonožci (Arthropoda), žuželke (Insecta)

Mišice so pri členonožcih razporejene po členih, s čimer je mogoče bolj kontrolirano gibanje. Gibanje trdnih telesnih členov pri členonožcih je možno s pomočjo mehkih membran med členi, sestavljenih iz beljakovine rezilin.

Noge žuželk

Noge žuželk so sestavljene iz naslednjih členov: kolček (coxa), obrtec (trochanter), stegence (femur), golence (tibia), stopalce (tarsus; večdelen). Noge večinoma uporabljajo za hojo, pa tudi za skakanje, kopanje rovov, plavanje, nabiranje cvetnega prahu. Glede na funkcijo noge so različni členi različno razviti.



Noga žuželke (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Krila žuželk

Krila žuželk so nameščena na drugem in tretjem členu trupa. En par kril je lahko pri žuželkah reduciran (pri muhah in drugih dvokrilcih). Žuželke lahko premikajo krila s pomočjo direktnih ali indirektnih mišic. Indirektne mišice so značilne za dobre letalce (čebele, ose, muhe...) in niso pritrjene na krila, ampak na telesno steno. Krila se premikajo posredno, z gibanjem ter ožanjem/širjenjem telesnih členov. Krila z indirektnimi mišicami se premikajo istočasno. Za razliko od indirektnih, so direktne mišice povezane s krili. Žuželke s takim mišičjem lahko premikajo vsako krilo posebej.

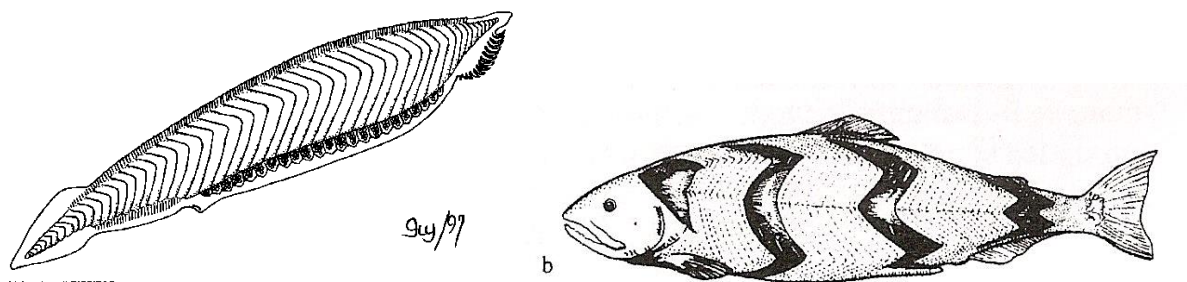
e) Vretenčarji (Vertebrata)

Skeletne mišice - povezane so s trdnim skeletom. Mišice so na dveh koncih s tetivami pritrjene skelet.

Visceralne mišice - mišice, ki se povezujejo z notranjimi organi.

Somatske mišice

Mišice, ki so povezane s telesno steno. Izvorno so metamerno (segmentalno) razporejene. Dober primer za to so škrigoustke (brezglavci - Cephalochordata), kjer se vzdolž telesa nizajo mišični segmenti, **miomere**, ločeni med seboj z **mioseptami**. Pri ribah se enaka razporeditev mišic ohrani na lateralni strani trupa ter v repu. S prehodom živali na kopno se močnejše razvijejo mišice okončin. Mišice niso členjene.



Škrigoustka s prikazanimi segmentalno razporejenimi mišicami (oblika črke V, levo) (Biodidac 2010). Riba s prikazanimi in poudarjenimi mišičnimi segmenti (oblika črke W, desno) (Matoničkin in Erben 2002).

OPORNI ALI SKELETNI SISTEM

Grško *skeleton* = trd, suh

Vloga opornega sistema:

- oblika, opora, trdnost in zaščita telesa;
- gibanje (v povezavi z mišicami);
- skladiščenje in izmenjava rezervnih snovi (mineralov);
- regulacija količine vode;
- regulacija ustrezne koncentracije ionov v telesni tekočini (predvsem fosfata, kalcija in karbonatnih ionov);
- vretenčarji: mesto, kjer se shranjujeta kalcij in fosfat, ter mesto nastanka krvnih celic (kostni mozeg);
- obramba organizma (nastanek krvnih celic).

I. HIDROSKELET oz. HIDROSTATSKO OGRODJE

Oporni sistem ni vedno zgrajen iz trdnih snovi. Ožigalkarji (Cnidaria), ploski črvi (Platyhelminthes), gliste (Nematoda), mnogi kolobarniki (Annelida) in druge živali imajo **hidrostatski skelet** ali **hidroskelet**. Ta je sestavljen iz nestisljive tekočine v zaprtem prostoru, ki je pod pritiskom zaradi delovanja telesne stene in mišic. Krčenje kateregakoli dela mišic ustvari pritisk na tekočino, ki se prenese v razne smeri na ostale dele telesa in s tem povzroči spremembo oblike telesa. Pri večini nečlenjenih živali potekajo mišična vlakna v vzdolžnih in krožnih slojih glede na telesno os (vlakna v enem sloju so nameščena pravokotno na drugi sloj), lahko pa tudi prečno. Mišice delujejo nasprotujoče (antagonistično): krčenje vzdolžnih mišic telo skrajša, krčenje krožnih pa ga podaljša. Mišice se lahko skrčijo, za sprostitev (relaksacijo) pa potrebujejo dodatno, nasprotno silo. Zato ponavadi mišice delujejo v parih – s kontrakcijo ene mišice se druga relaksira. Pri gibanju se porablja velike količine energije.

Hidrostatski skelet se pojavlja v različnih oblikah, od gastrovaskularne votline pri ožigalkarjih, psevdoceloma pri glistah, hemocela pri mehkužcih, do celoma pri kolobarnikih. Pri nekaterih živalih (npr. ploskih črvih) je hidroskelet enoten in krčenje vzdolžnih oziroma krožnih mišic na enem delu telesa podaljša oziroma skrči celo telo. To je tudi slabost hidroskeleta, saj so reakcije počasne, pri hitrem gibanju pa porabljajo veliko energije. Pri členjenih živalih so te slabosti delno odpravljene: krčenje/raztezanje je omejeno samo na posamezen člen in je tako bolj regulirano. S tem je omogočena kontrola nad posameznim delom telesa. Kolobarniki imajo hidrostatski skelet, ki ga tvorijo posamezni telesni členi (segmenti, kolobarji) in s tekočino napolnjena sekundarna telesna votlina (celom).

II. TRDEN SKELET

Pri večini živali je skelet trden, čvrst. Prednosti takega skeleta so:

- mehanska zaščita,
- boljša kontrola in natančnost, ter ponavadi tudi večja hitrost gibanja,
- omogoča večje dimenzije živali (predvsem velja za kopenske živali).

Poznamo 2 tipa čvrstega skeleta: zunanji **eksoskelet** in notranji, **endoskelet**. Prvi je prisoten pri večini živali in je **ektodermalnega** nastanka, drugi je **mezodermalnega** nastanka.

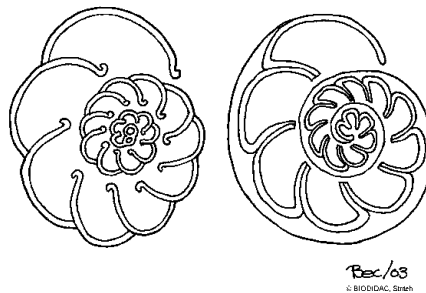
Pri nekaterih živalih sta prisotna oba tipa trdnega skeleta (npr. pri želvah, pasavcih), kar jim daje še večjo zaščito in oporo. Pri nekaterih živalih (npr. morskih ježkih, spužvah, koralah) je skelet negiben, medtem ko je pri drugih živalih (npr. členonožcih in vretenčarjih) razdeljen in povezan s sklepi, ki omogočajo gibljivost.

A) EKSOSKELET

Ta tip skeleta je pogostejši od notranjega. Je čvrst skelet, ki se nahaja na zunanji strani telesa in tvori nekakšen "oklep"- hišice, lupinice, ploščice. Eksoskelet daje živalim stalno obliko in čvrstost ter dobro zaščito pred raznimi neugodnimi okoliščinami. Slabost eksoskeleta je, da onemogoča rast, zato so živali z eksoskeletom praviloma manjše. Številne mnogocelične živali na površino telesa izločajo kutikulo, ki služi kot vrsta eksoskeleta.

LUKNJIČARKE - Foraminifera (Protista, Rhizaria)

Skelet luknjičark je zgrajen iz kalcijevega karbonata ali drugih snovi (pseudohitina, kremena) in je v obliki ene ali več kamric, ki so sestavljene na različne načine. To so večinoma bentoške živali (živijo na dnu morja v pesku ali mulju), planktonskih pa je manj. Pri planktonskih, kot je npr. rod *Globigerina*, je skelet zgrajen iz več kroglastih kamric, kar jim olajša lebdenje v morju.

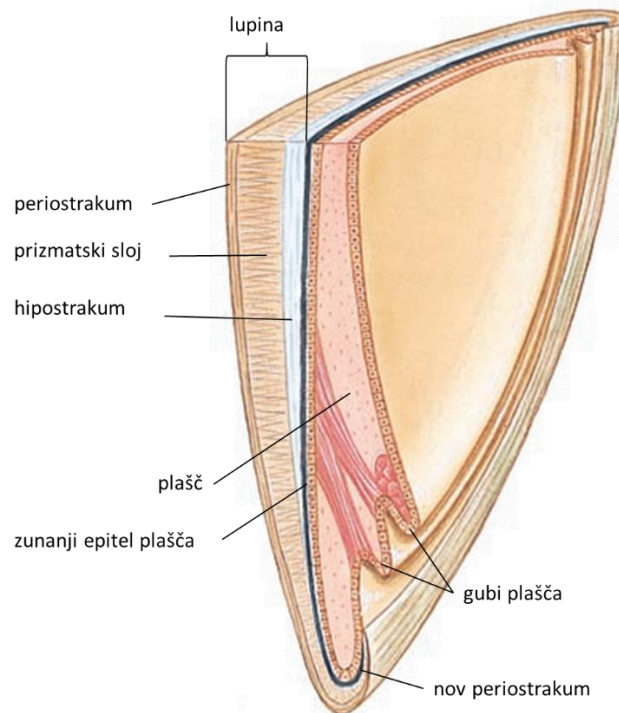


Kamričasti sklet *Globigerina* sp. (Biodidac 2010).

MEHKUŽCI (Mollusca)

Mehkužci imajo dobro razvit eksoskelet, ki ga izloča enoslojni epitel plašča. Organska osnova skeleta je beljakovina **konhiolin**, v katerega je naloženega veliko apnenca. Zunanji skelet mehkužcev je lahko enodelen (**hišica** polžev), dvodelen (**lupina** školjk) ali večdelen (hitoni). Rast poteka z dodajanjem snovi na robovih lupine, pri polžih in školjkah so zato pogosto dobro vidni pasovi prirastka. Lupina je običajno sestavljena iz treh slojev:

- zunanji **periostrakum** iz beljakovine konhiolin in pigmenta;
- sredinski **ostrakum** – apneni prizmatični sloj;
- notranji **hipostrakum** – apneni listasti sloj, pri katerem tanki lističi apnenca odbijajo svetlobo, kar daje biserni sijaj notranji strani lupine.



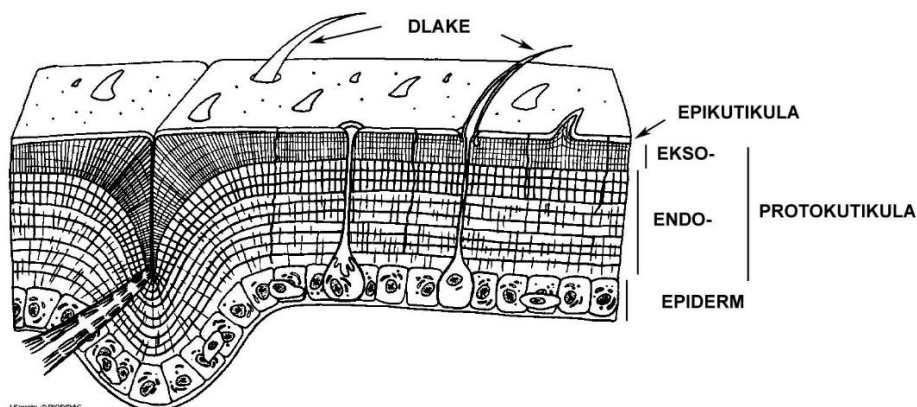
Plasti lupine školjke (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

KOLOBARNIKI (Annelida)

Epiderm na površino izloča tanko kutikulo. Epiderm sesilnih (pritrjenih) mnogoščetincev (Polychaeta) izloča skelet v obliki ravnih ali zavrtih cevi, ki so lahko apnenčaste ali hitinske.

ČLENONOŽCI (Arthropoda)

Kutikula je zgrajena iz dveh slojev: razmeroma debele, notranje **protokutikule** (ali prokutikule), ki je dvoslojna (iz **endo-** in **eksokutikule**), ter zelo tanke zunanje **epikutikule**. Glavna naloga epikutikule je zadrževanje vode v telesu. To nalogo opravlja eden izmed slojev epikutikule – voskasti sloj. Debelina prokutikule je zelo različna – že pri posameznem osebkju je na različnih mestih različno debela. Prokutikula je večinoma sestavljena iz **hitina**, polisaharida podobnega celulozi. Hitin najdemo tudi pri mehkužcih, ožigalkarjih, mahovnjakih itd. To je ena najbolj razširjenih makromolekul na svetu. Površina kutikule je različno strukturirana, npr. v dlake (te so lahko čutilne - povezane s spodaj ležečim epidermom), luske na krilih metuljev, zobce in druge oblike.



Zunanji skelet členonožcev (kutikula) ter epidermis (prirejeno po: Biodidac 2010).

Ker je kutikula trdna, preprečuje rast. Zaradi tega jo morajo živali, dokler rastejo, leviti. Proces je hormonsko reguliran in poteka v več fazah:

- ločevanje stare kutikule od epiderma;
- nastanek votline med novo in staro kutikulo, izloči se eksuvijalna tekočina (pospeši ločevanje stare kutikule in razgradnjo endokutikule);
- resorpcija endokutikule in izločanje nove kutikule;
- odstranitev stare kutikule (lev).

Kutikula členonožcev ni enotna, ampak je na določenih delih med členi bolj prožna, npr. v sklepkih. Členonožci imajo na svojih členih različne parne priveske: antene, čeljusti, noge, krila. Vsi ti priveski so pokriti z zunanjim skeletom.

PLAŠČARJI (Tunicata)

Plaščarji imajo dobro razvit eksoskelet, sestavljen iz posebne beljakovine tunicina. V plašč izražajo tudi celični elementi in krvne žilice, zato zunanji skelet ni neživa struktura, kot je kutikula, temveč sodeluje pri izmenjavi snovi.

B. ENDOSKELET (notranje ogrodje)

Notranje ogrodje sestavljajo čvrste oporne strukture, nameščene v notranjosti telesa med mehki tkivi. Najpogostejše je zgrajen iz kremenca ali kalcijevega karbonata (apnenca). Tako ogrodje imajo »spužve«, iglokožci in strunarji, najdemo pa ga tudi pri enoceličarjih (npr. mreževcih – Polycystinea). Notranji skelet sesalcev je iz več kot 200 kosti, povezanih s sklepi.

»SPUŽVE (Porifera)«

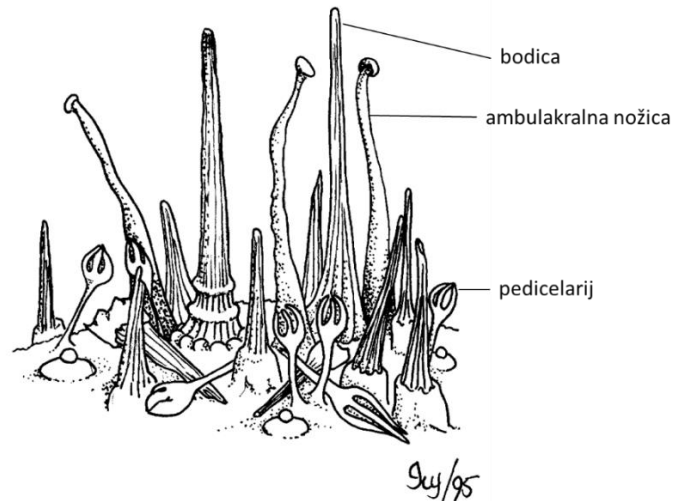
Skelet spužev je lahko kremenast, apnenčast ali pa iz posebne beljakovine, **spongina**. Trden skelet spužev je sestavljen iz mnogih majhnih iglic, **spikul**, ki so različnih oblik (enokrake, dvokrake, trokrake, zvezdaste). Te so medsebojno povezane v čvrst skelet, ki nudi oporo mehkega telesu spužve. Nekatere spužve (npr. *Euspongia officinalis*) nimajo spikul, njihovo ogrodje je mehko, zgrajeno iz niti spongina.

OŽIGALKARJI (Cnidaria):

Vrste iz skupine Octocorallia imajo v integumentu številna apnena telesca (sklerite), ki so odložena v epidermisu ali pa so zlepljena z apnenčasto snovjo v čvrste osne opore. Posebno so čvrsti zunanji in notranji apnenčasti skeleti v velikih kolonijah kamenih koral (Madreporaria). Ti so tako številni, da v morju tvorijo velike, kilometre dolge koralne grebene.

IGLOKOŽCI (Echinodermata)

Iglokožci imajo dobro razvite apnenčaste skelete. Ker skelet prekriva enoslojni epidermis, je to notranji skelet. Njihov skelet je zgrajen iz **osikul** (apnenih telesc) v integumentu. Pri morskem ježku so osikule enakomerno razporejene in tvorijo oklep, pri morskih zvezdah pa so medsebojno pomično povezane. Iz tega čvrstega oklepa izražajo še druge strukture, npr. **bodice**, **ambulakralne nožice** in **pedicelariji** – ti služijo za prehranjevanje, obrambo, čiščenje.



I. Livingstone © BIODIDAC

Strukture, ki izraščajo s površine morskega ježka (nad endoskeletom) (prirejeno po: Biodidac 2010).

Skelet morskega ježka je iz dveh tipov radialno razporejenih plošč, ki so zrasle med seboj. **Ambulakralne plošče** so preluknjane in skozi njih segajo **ambulakralne nožice**. Na površini plošč so gibljive sklepno vezane **bodice**, med katerimi so kleščasti pedicelariji, s katerimi čistijo površino. Med ambulakralnimi ploščami so **interambulakralne plošče**. Okoli anusa, ki je na zgornji strani, so še genitalne ploščice, na katerih se odpirajo spolne odprtine, ter sitasta ploščica, skozi katero voda vstopa v vodovodni ali ambulakralni sistem. Pravilni morski ježki (Regularia) imajo v predelu ust še **Aristotelovo leščerbo**, poseben del skeleta, ki ga sestavlja 35 apnenčastih zobcev. Bodice sedijo na majhnih, kroglastih izboklinah in so pritrjene z glavičastim sklepom ter so gibljive na vse strani.

STRUNARJI (Chordata)

Med oporna tkiva strunarjev štejemo hrustanec, kostno tkivo in tkivo hrbtne strune. Skelet vretenčarjev (Vertebrata) je zgrajen iz kosti in hrustanca ter vezivnih tkiv, ki jih gradijo celice in medceličnina. S skupnim imenom opornemu sistemu vretenčarjev pravimo **okostje**. Ker okostje vretenčarjev ne omejuje pri rasti, so lahko te živali dosegle velike dimenzije (npr. kiti, sloni, dinosavri).

Glavni del notranjega skeleta pri strunarjih je **osni skelet**, za potrebe gibanja pa se je razvil še **skelet okončin**. Zaradi gibljivosti je skelet vretenčarjev razčlenjen na dele (posamezne kosti), ki so medsebojno povezani in lahko tvorijo sklepe. S pomočjo mišic se kosti v sklepih premikajo. V valjastih sklepih se kosti lahko gibajo samo v eno smer (npr. koleno), v kroglastih pa v več smereh (kolk, rama). Začetek osnega skeleta je v **hrbtni struni (notohorda)**. Hrbtne strune so poglobitvena oporna struktura »nižjih« strunarjev (npr. plaščarjev, škrgoustk). Prisotna je tudi pri vretenčarjih, pri odraslem človeku je ohranjena v sredici medvretenčnega diska. Namesto tega tkiva se je pri vretenčarjih razvila hrbtenica iz hrustančnega in kostnega tkiva. Hrbtenica je sestavljena iz medsebojno gibljivo povezanih vretenc. Pri vodnih vretenčarjih (»ribe«) razlikujemo samo trupna in repna vretenca, pri kopenskih vretenčarjih pa se je zaradi drugačnih sil (težnost) tudi hrbtenica diferencirala. Pri sesalcih ločimo vratna, prsna, ledvena, križna in repna vretenca. Začetka hrbtenice se drži lobanja, v trupu rebra. Pri kopenskih vretenčarjih se reber ventralno drži prsna in skupaj tvorijo prsni koš. V stranskem delu okostja je razvito okostje okončin, ki je pri vretenčarjih v stiku z opletjem in medenico.

PREBAVILA

Živali neprestano porabljajo snovi in energijo, ki jih pridobijo s hrano, za opravljanje življenjskih procesov, za vzdrževanje homeostaze ter za rast. Med hrano uvrščamo snovi, ki v naravni obliki ali po razgradnji lahko potujejo skozi celično membrano v celice, kjer jih te uporabijo za izgradnjo celice ali pa kot vir energije. Take snovi so voda, soli, beljakovine, ogljikovi hidrati, maščobe, vitamini, itd. Celice lahko kot vir energije uporabijo ogljikove hidrate, maščobe in tudi beljakovine, za izgradnjo celičnih ter izvenceličnih sestavin pa beljakovine, lipide, vodo, ogljikove hidrate in soli. Voda lahko predstavlja tudi do 90% telesne mase živali, v njej so raztopljene snovi (hrana, plini), ki se z njo prenašajo, sodeluje pri izgradnji hidroskeleta, itd.

NAČIN PREHRANE

Prehrana vključuje vse procese, s katerimi žival privzema, prebavlja, absorbira in izkorišča hrano, da bi zadovoljila potrebe metabolizma, obnavljanja celic in tvorbe gamet. Glede na vrsto hrane, ki jo živali privzemajo, ločimo **mesojede (karnivore)**, **vsejede (omnivore)** in **rastlinojede (herbivore)** živali. Nekatere živali so se specializirale v prehrani. **Monofagi** se tako hranijo samo z eno vrsto organizmov/hrane (tak primer je oljčna muha). Živalim, ki se hranijo z več rastlinskimi ali živalskimi vrstami, ki so si sorodstveno blizu, pravimo **oligofagi** (npr. številne gosenice in odrasli metulji, koale, itd.), medtem ko se **polifagi** lahko hranijo z več organizmi iz različnih višjih sistematskih kategorij.

NAČINI PRIVZEMANJA HRANE V ORGANIZEM

Najenostavnejše je privzemanje hrane preko **telesne površine**. Tako se hranijo nekateri enoceličarji in tudi večcelični organizmi, npr. metljaji, trakulje in drugi organizmi, ki živijo v telesnih tekočinah gostiteljev (paraziti in simbionti). Ostale živali privzemajo hrano v **prebavilo** s pomočjo različnih tehnik in pomožnih organov. Vrtinčarji privzemajo plen, ki ga najdejo s pomočjo čutil, z mišičastim **izvihljivim žrelom**. Morske kumare in nekateri mnogoščetinci potiskajo pesek in mulj skozi črevo, hranilne snovi absorbirajo, neprebavljive pa iztrebijo. Mnoge vodne živali privzemajo hranilne snovi iz vodnega okolja s **precejanjem (filtriranjem)** vode preko omigetalčenih škrg, škržnega žrela ali drugih organov. To so npr. spužve, vodne bolhe, školjke, plaščarji, vosati kiti. Gliste izsesavajo hrano s pomočjo žrelnih mišic. Paraziti rastlin imajo za prebadanje membran rastlinskih celic bodala, če parazitirajo v črevesu živali, pa hitinske zobce. Nekatere živali začnejo s prebavo že izven telesa, in sicer s pomočjo encimov, ki hrano utekočinijo. Organi v ustih so pri takih živalih reducirani, saj ni potrebe po drobljenju hrane. Primer: morska zvezda izloči želodčne sokove, ki omrtvičijo in razgradijo plen (npr. školjko), ter z izvihljivim žrelom posesa prebavljen plen; primer so tudi pajki.

Nekatere živali za grabljenje hrane uporabljajo noge, ki so posebno grajene (npr. kleščaste noge pri potočnem raku, škorpionih, grabilne noge bogomolke). Ličinke kačjih pastirjev imajo spodnjo ustno (labium) razširjeno v lovilno krinko, ki jo lahko hitro iztegnejo proti plenu, katerega nato prežvečijo s pomočjo zgornje in spodnje čeljusti. Poleg zgoraj naštetih načinov si živali pri hranjenju pomagajo še s sprednjimi okončinami, lepljivim jezikom (žabe, kameleoni), kljunom (ptice), zobmi (kače, sesalci) itd.

PREBAVA

Prebava je mehanska in kemijska razgradnja hrane na manjše delce, ki jih lahko privzamejo in izkoristijo posamezne celice živali. Beljakovine se razgradijo v aminokisline, ogljikovi hidrati v monosaharide ter maščobe v glicerol in maščobne kisline.

Prebava hrane je lahko:

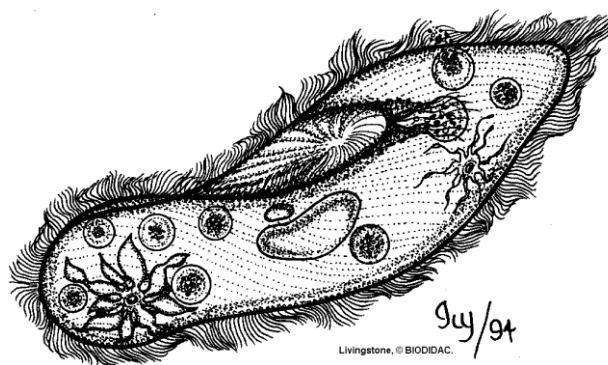
- **Intracelularna** (znotrajcelična) – odvija se znotraj celic in je zato omejena z velikostjo delcev hrane. Značilna je za protiste in spužve. Pri večini nevretenčarjev se vsaj zaključni del prebave odvija intracelularno.
- **Ekstracelularna** (izvencelična) – odvija se izven celic v prebavnem kanalu, v katerega se izločajo encimi. Tako poteka največji del prebave pri večini živali.

Ne glede na vrsto prebave morajo vsi organizmi delce hrane vnesti v svoje celice, kar se dogaja z **endocitozo**, ki vključuje **pinocitozo** (privzem tekočine) in **fagocitozo** (privzem trdih delcev). Ostanki neprebavljene hrane se iz celic izločajo z **eksocitozo**. Pri vseh metabolnih procesih (razgradnji, sintezi ter nekaterih oblikah kemijskega prenosa) sodelujejo encimi.

OBLIKE PREBAVNEGA SISTEMA

1. PREBAVA PROTISTOV

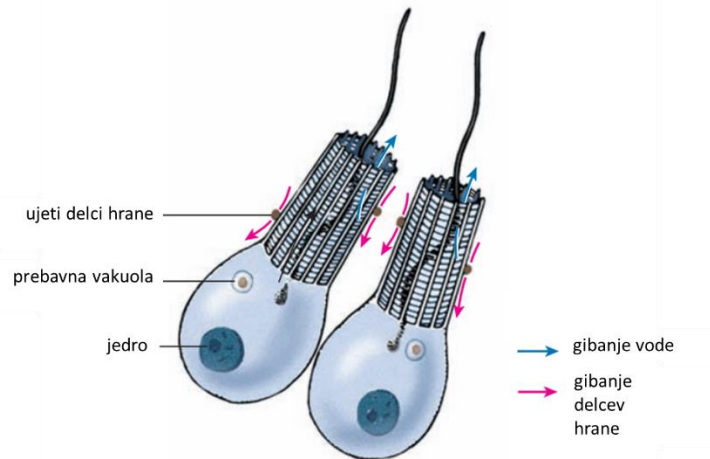
Protisti sprejemajo hrano z endocitozo ali difuzijo. Amebe lahko hrano privzemajo na kateremkoli delu telesa. Migetalkarji (paramecij) imajo pelikulo, zato hrane ne morejo privzemati kjerkoli. Diferencirano imajo ustno polje (**peristom**), obdano z migetalkami, ki skrbijo za precejanje hrane. Hrano sprejemajo skozi celična usta (**citostom**), ta pa se nadaljujejo v **citofarinks**, ojačan z mikrotubuli. Hrana pride v celico s sprejemno vakuolo, ta se združi s primarnim lizosomom, ki vsebuje encime, ter skupaj z njim tvori sekundarni lizosom (**prebavno vakuolo**). Hrana se postopoma prebavi v procesu kroženja sekundarnih lizosomov, imenovanem **cikloza**. Neprebavljeni ostanki se izločijo skozi celično izločalno odprtino (**citopigo**).



Paramecij (Biodidac 2010).

2. PREBAVILA »SPUŽEV«

Spužve imajo obsežen **gastralni prostor (spongocel)** do katerega vodijo kanali s površine ali iz kamric, v katerih so celice **ovratničarke (hoanocite)**. Voda s hrano priteka v spužvo skozi pore (dotelke, **ostije**) v kanale z vodnim tokom, ki ga ustvarjajo hoanocite. Voda se ob tem preceja, hrana s fagocitozo vstopa v hoanocite, v katerih poteka delna prebava hrane, ta pa se dokončno prebavi v **amebocitah** v mezohilu. Voda iz spužve odteka skozi odtekalko ali **oskulum**.

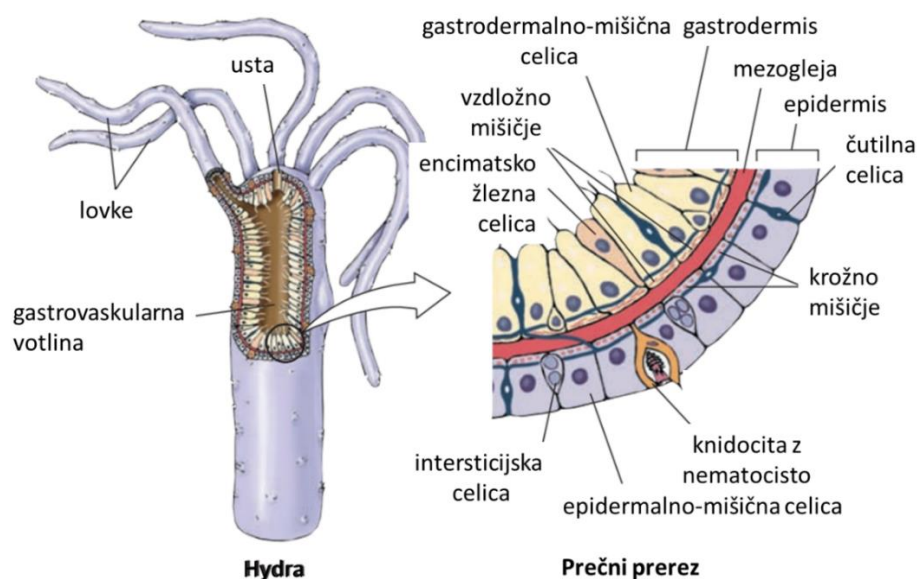


Celica ovratničarka (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Vse ostale skupine mnogoceličnih živali (razen izjem, kot so predstavniki skupine Acoela) imajo **usta** in **prebavilo**. Če prebavila ni, je to zaradi sekundarne redukcije.

3. PREBAVILA OŽIGALKARJEV (CNIDARIA)

Ožigalkarji imajo vrečasto telo, ki ima v notranjosti **gastrovaskularno votlino**. Ta je lahko predeljena s septi (pri koralnjakih) ali pa je enotna (pri trdoživnjakih). Septe so pokrite z gastrodermom, kjer so **gastrodermalno-mišične celice**, ki sodelujejo pri mešanju hrane v gastrovaskularni votlini, in **encimatsko-žlezne celice**, ki izločajo prebavne encime).



Zgradba telesne stene ožigalkarjev (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

4. PREBAVILA VRTINČARJEV (TURBELLARIA; Planaria)

Vrtinčarji so mesojede živali (plenilci), katerih prebavila so **zaprta** – usta oz. farinks uporabljajo tako za sprejem kot izločanje hrane. Analne odprtine ni, zato jih imenujemo **aprokte živali**. **Usta** so nameščena na sredini ventralnega dela telesa, sledi **žrelo**, ki se lahko izviha navzven. S pomočjo izvihljivega žrela se vrtinčarji lahko prisesajo na plen in ga »izsesajo« (ekstracelularna prebava). Delno prebavljena hrana gre nato iz žrela v razvejano **črevo**. Pri vrstah iz rodu *Polycelis* je, za razliko od ostalih vrst vrtinčarjev, prebava le intracelularna, vrsta *Cycloporus papillosus* pa prebavlja hrano samo ekstracelularno.

5. PREBAVILA TRAKULJ (CESTODA)

Trakulje nimajo črevesja, hrano sprejemajo skozi telesno površino. Izločajo pa posebne snovi, ki inhibirajo prebavne encime gostitelja.

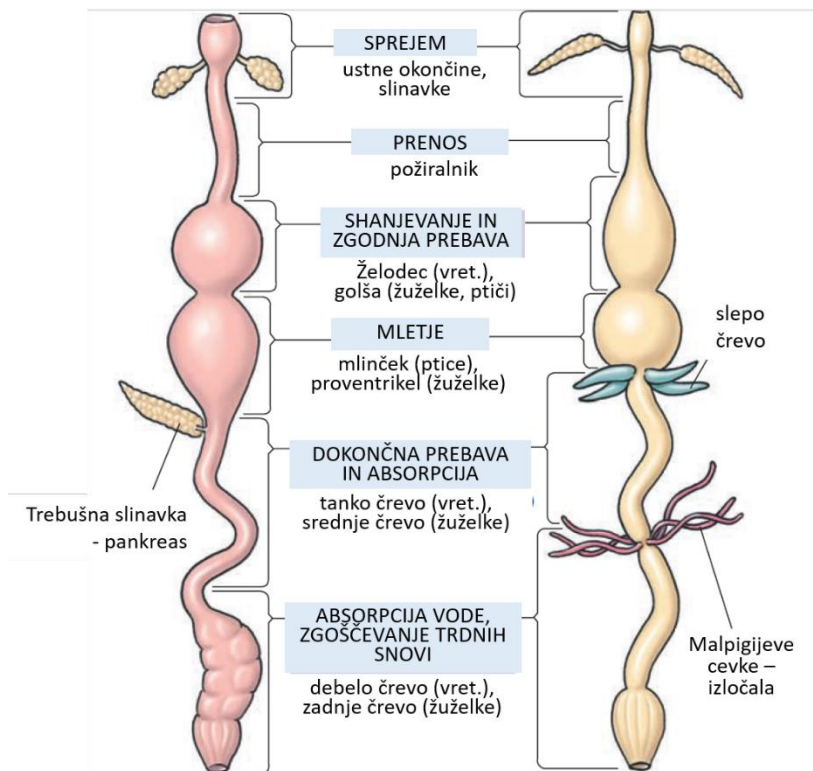
OSNOVNI PRINCIP ZGRADBE PREBAVIL VEČINE PREOSTALIH ŽIVALI

Pri ekstracelularni prebavi se v črevo izločajo prebavni encimi za kemijsko razgradnjo hrane. Celice prebavnega epitela samo vpijajo (absorbirajo) končne proizvode prebave. Tak način hranjenja zahteva razdelan prebavni sistem, ki ima **prehodno** oz. **odprto** prebavilo – to se odpira z analno odprtino (običajno na zadnjem delu telesa). S tem je omogočen neprekinjen tok hrane. Živalim z odprtim prebavilom pravimo **evprokte živali**.

Nevretenčarji in tudi vretenčarji imajo v glavnem cevasto črevo, ki je sestavljeno iz:

- I. prednjega črevesa – STOMODEUM: je ektodermalnega izvora, nastalo je z zavijanjem ektoderma v notranjost telesa;
- II. srednjega črevesa – MEZENTERON: je endodermalnega izvora, samo ta del ima prebavni epitel s prebavno funkcijo (razgradnjo in absorpcijo hrane);
- III. zadnjega črevesa – PROKTODEUM: ektodermalnega nastanka.

Na različnih stopnjah organizacije živali in njihovega načina življenja se na prebavilu diferencirajo različni deli, ki dopolnjujejo njegovo delovanje (npr. želodec, posebne žleze kot so slinavke).

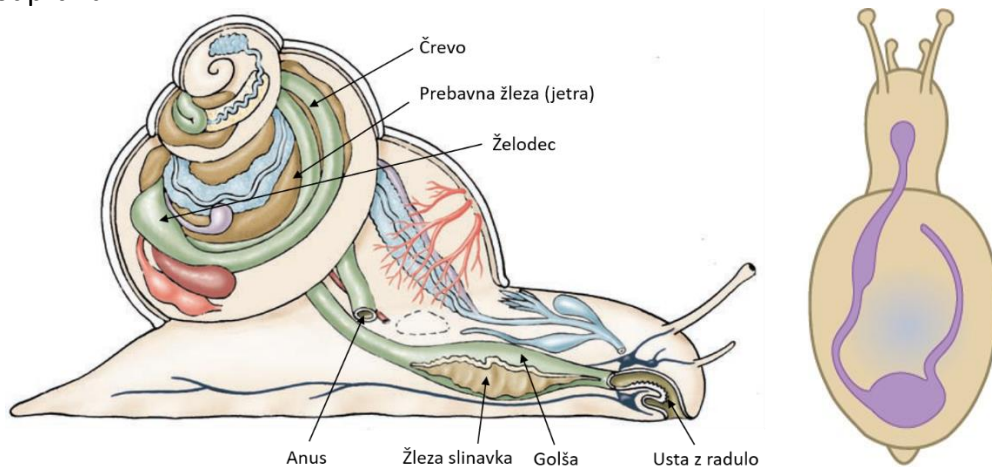


Primerjava splošne zgradbe in funkcije prebavnega sistema vretenčarja (levo) in žuželke (desno) (prirejeno po Hickman in sod. 2008).

6. PREBAVILA MEHKUŽCEV (MOLLUSCA)

Nekateri mehkužci (kot npr. polži, glavonožci) imajo v ustih **strgačo ali radulo** za strganje hrane s podlage in njeno drobljenje. Radula je hitinasta, nazobčana tvorba, podprta s hrustančnim tkivom, ki jo mišice premikajo naprej in nazaj.

POLŽI: Največ polžev je rastlinojedi (strgajo hrano/alge s podlage), nekateri pa so mrhovinarski ali mesojedi. Pri pljučarjih žleze slinavke v usta izločajo encime za delno razgradnjo hrane. Srednje črevo se prične z mišičastim predželodcem z žvečilno vlogo. Hrana gre nato v želodec. Iz srednjega črevesa v želodec vstopata dve žlezi, ki izločata prebavne encime, saj želodec ne tvori nobenih encimov. Srednjemu črevesu sledi zadnje črevo in nato analna odprtina.



Notranja zgradba polža z označenimi prebavili (levo) in prikaz prebavnega sistema z dorzalne strani (desno) (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

ŠKOLJKE: Školjke se prehranjujejo s filtracijo, pri kateri so udeležene migetalke na škrgah. Delci hrane iz obškržnega prostora vstopijo skozi usta in nato v želodec, kjer se nahaja kristalna palčka – ta se vrti in vsebuje (izloča) prebavne encime v želodec in meša hrano. Delno prebavljena hrana gre v prebavno žlezo, kjer poteka intracelularna prebava. Ostanki neprebavljene hrane gredo v črevo.

7. PREBAVILA KOLOBARNIKOV (ANNELIDA)

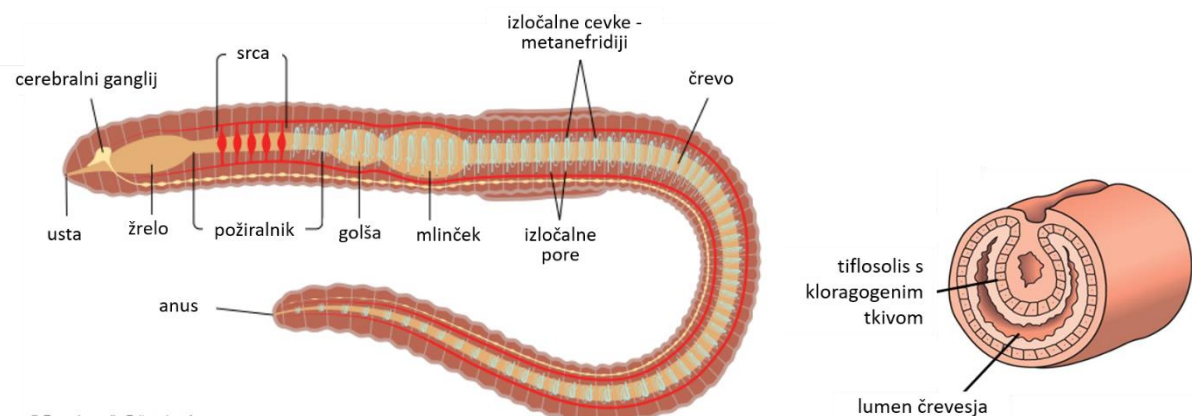
Prebavilo deževnika (*Lumbricus terrestris*, maloščetinci – Oligochaeta) je zgrajeno iz:

I. sprednjega črevesa: usta → mišično žrelo (goltanje hrane) → požiralnik → prednji del želodca (golša) za shranjevanje hrane → zadnji del želodca (mlinček) za mehansko obdelavo hrane;

II. srednjega črevesa – vanj se izločajo prebavni encimi, na hrbtni strani ima gubo (**tiflosolis**), s čimer se poveča aktivna absorpcijska površina;

III. zadnjega črevesa, ki se konča z analno odprtino.

Črevo obdaja **kloragogeno tkivo**, ki zapolnjuje tudi večino dorzalne gube. V kloragogenem tkivu se sintetizirajo maščobe in glikogen ter presnavljajo beljakovine.



Notranja zgradba deževnika s prebavnim sistemom (levo) (prirejeno po: Encyclopaedia Britannica 2021); prečni prerez skozi črevo (desno) (prirejeno po: Digestive systems... 2021).

8. PREBAVILA ČLENONOŽCEV (ARTHROPODA)

Prebavilo členonožcev je razdeljeno v več odsekov (glej zgoraj). Okoli ustne odprtine imajo več parov ustnih organov za prijemanje in drobljenje hrane (zgornje čeljusti, spodnje čeljusti, čeljustne okončine, spodnjo ustno, klešče...). Obustne okončine členonožcev so po zgradbi prilagojene načinu prehranjevanja in vrsti hrane.

ŽUŽELKE

Prebavilo se začne z ustno odprtino, ki jo obdaja obustni aparat – skupek okončin, ki obkrožajo usta. Osnovna zgradba je:

- zgornja ustna (**labrum**);
- parnih zgornjih čeljusti (dve **mandibuli**);
- parnih spodnjih čeljusti (dve **maksili**);
- spodnja ustna (**labium** – zrasel drugi par maksil).

Okončine obustnega aparata so lahko različno spremenjene glede na način hranjenja in tip hrane. Tako poznamo različne obustne aparate:

- GRIZALO (osnovni tip, ki ga imajo ščurki, kobilice, hrošči, tudi raki):

Mandibule so kratke, čvrste in nazobčane, maksile so nežnejše in sestavljene iz več delov, ter imajo spodnječeljustne pipalke (**maksilarne palpe**). Neparen labium, ki je nastal z zaraščanjem drugega para maksil, ima prav tako pipalke (**labialne palpe**).

- SESALO (metulji):

Mandibule so zakrnele, iz zunanjih režnjev maksil se tvori cev za sesanje, labium je majhen.

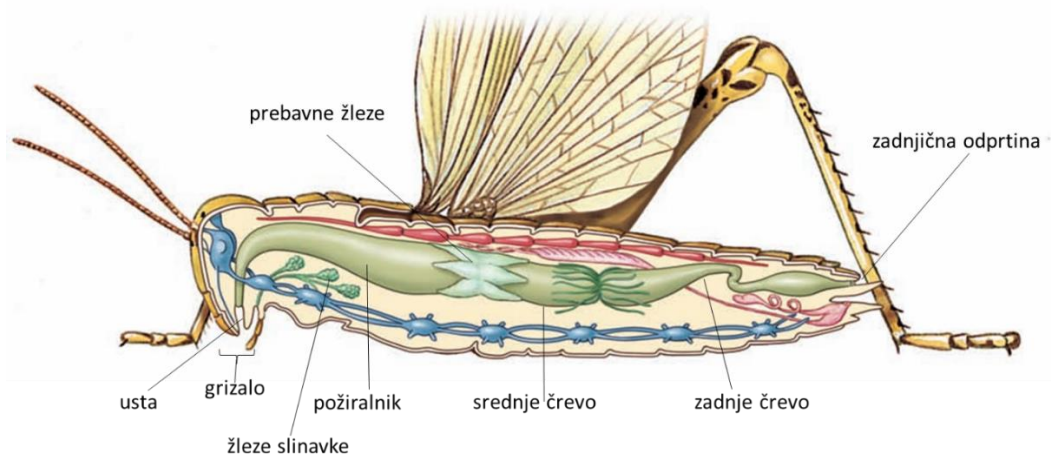
- LIZALO-SESALO (čebela):

Mandibule so zelo majhne, labium je spodaj okrogel in tvori cev za srkanje nektarja.

- BODALO-SESALO (samice komarjev):

Vse obustne okončine so podaljšane, obkroža jih labium. Labrum skupaj s podžrelom (**hipofarinks**) tvori glavno cev, skozi katero samice srkajo kri. V hipofarinku se nahaja še manjša cevka, po kateri samice komarjev v gostitelja spuščajo slino. V tej so antikoagulant, ki preprečujejo strjevanje krvi in omogočajo samici nemoteno pitje krvi. Parne mandibule in maksile so prisotne in skupaj tvorijo **stilet** za prebadanje kože gostitelja. Med hranjenjem labium ostane zunaj, na površini kože gostitelja, in se uviha stran od stileta. Samci imajo labrum in hipofarinks združena in krajša v primerjavi s samicami, mandibule in maksile pa so zelo reducirane.

Usta se nadaljujejo v požiralnik (vsebuje encime iz žlez slinavk in srednjega črevesa). Sledita srednje (izločanje encimov, absorpcija prebavljene hrane) ter zadnje črevo (absorpcija vode). V rektumu so rektalne bradavice, ki resorbirajo vodo, ione in aminokisline, ki so prispele iz predhodnih delov prebavil ali z ekskrecijo iz Malpighijevih cevč.



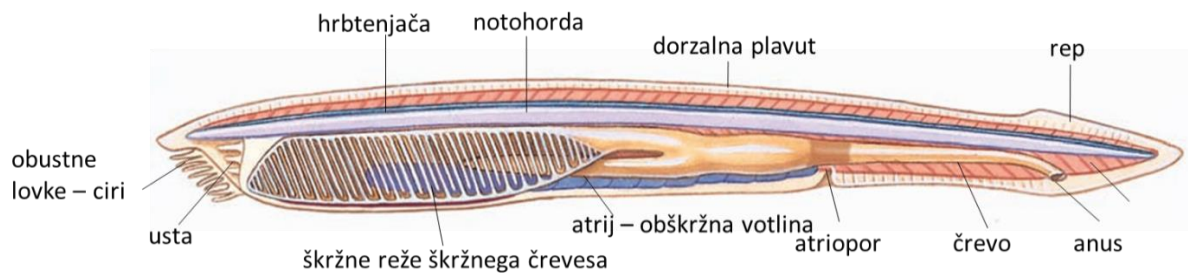
Prebavni sistem žuželk (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

9. STRUNARJI (CHORDATA)

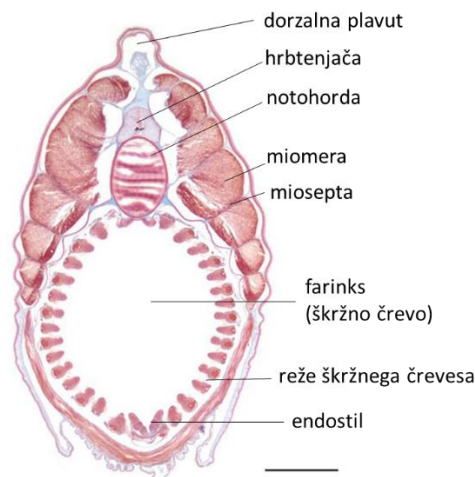
Osnovne značilnosti strunarjev so hrbtna struna, hrbtenjača, srce, rep in **škržno črevo**.

ŠKRŽNO ČREVO ŠKRGoustKE (*Brachistoma lanceolatum*, brazglavci – Acrania)

Prebavna cev se začne z lovkami ali **ciri**, ki obdajajo usta. Voda vstopa v usta, prehaja skozi škržno žrelo (**farinks**), kjer se delci hrane ujamejo na sluz. Filtrirana voda teče v posebenobškržni prostor (**atrij**) in se izliva ven skozi **atrioporus**, delci hrane pa prehajajo v črevo. Neprebavljena hrana se izloči skozi zadnjično odprtino (**anus**).



Prebavni sistem škrghostke (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).



Prečni prerez skozi škrghostko v predelu škržnega črevesa (prirejeno po: Wikipedia 2021a).

ZGRADBA PREBAVIL VREtenČARJEV

Vretenčarji so se prilagodili na različne načine življenja in različne načine prehrane, v osnovi pa je prebavna cev zgrajena iz naslednjih delov: usta, žrelo, požiralnik, želodec, črevo (tanko in debelo). Pri ribah kostnicah in sesalcih se dank konča z analno odprtino, medtem ko se pri ribah hrustančnicah, dvoživkah, plazilcih, pticah in stokovcih (sesalci, ki odlagajo jajca) prebavna cev zaključi s stokom (**kloako**), ki je skupno izvodilo tudi za sečila in spolna izvodila. Poleg prebavne cevi so pomemben del prebavil tudi prebavne žleze (slinavke, jetra in trebušna slinavka).

Ustna votlina – v ustih se nahajata zgornja in spodnja čeljust ter zobje (vsi vretenčarji razen ptic, želv, vosatih kitov in mravljinčarjev). Zobje imajo pri večini živali vlogo pridržanja hrane, pri sesalcih pa tudi za njeno drobljenje. Pri pticah roževinasti robovi ustne votline tvorijo kljun, želve pa imajo čeljusti, prevlečene z roževino. Pri mnogih vretenčarjih se na dnu ustne votline

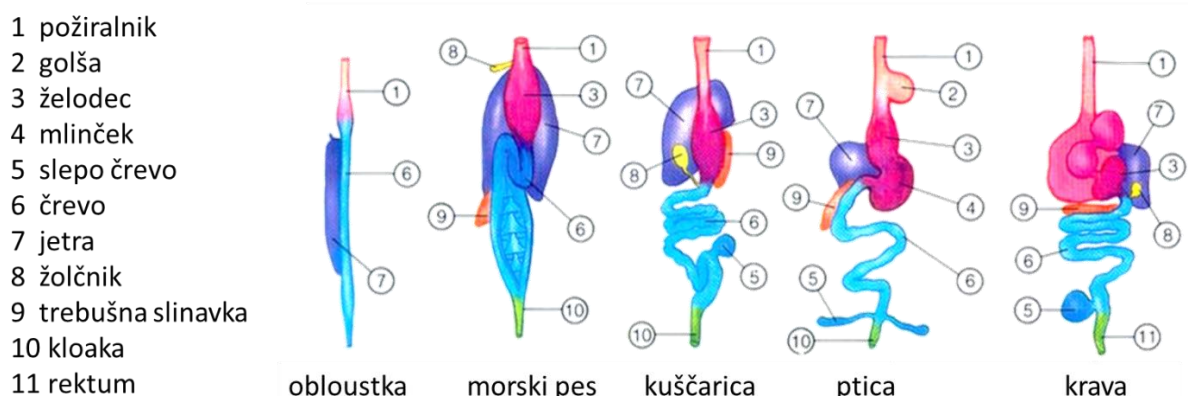
nahaja jezik ali podobne strukture. Vsi kopenski vretenčarji imajo žleze slinavke, ki so pri sesalcih dobro razvite.

Žrelo (pharynx, farinks) – nahaja se za nosno in ustno votlino, zatem se loči v dihalni sistem (grlo) in prebavni sistem (požiralnik).

Požiralnik (oesophagus) – krajši pri ribah in dvoživkah, ter daljši pri amniotih (Amniota). Požiralnik se pri pticah na dnu razširi v golšo, ki služi za shranjevanje in mehčanje hrane.

Želodec (ventriculus) – je različne velikosti in oblike, kar je povezano z vrsto hrane. Glenavice in piškurji nimajo želodca, pri ribah je slabo razvit ali reduciran. Pri pticah ima želodec (mlinček) vlogo drobljenja hrane, saj ne drobijo hrane z zobmi. Vanj se lahko naložijo kamenčki, ki s pomočjo mišične želodčne stene meljejo hrano. Pri mesojedih živalih je želodec majhen, pri vsejedih pa velik in služi delno za shranjevanje hrane, delno pa za njeno prebavo. Pri sesalcih delimo želodec na tri dele: kardija (del na meji s požiralnikom – **cardia**), pilorus (na meji s tankim črevesom – **pylorus**) ter vmesni fundusni del (**fundus**). Pri prežvekovalcih je želodec razdeljen na 4 dele, od katerih so prvi trije (kapica, vamp, prebiralnik) namenjeni mehanski in mikrobiološki razgradnji hrane, četrti (siriščnik) pa izloča prebavne sokove.

Črevo – tu poteka glavni del absorpcije hrane. Črevo je tanjše in enodelno pri ribah. Pri kopenskih vretenčarjih je črevo daljše in deljeno na tanko črevo (intestinum tenue) in debelo črevo (intestinum crassum). Tanko črevo sestoji iz dvanajstnika (duodenum) – vanj se izlivajo prebavni sokovi iz jeter in trebušne slinavke, teščega črevesa (jejunum) in vitega črevesa (ileum), debelo pa iz slepega črevesa (coecum; pri nekaterih veliko, vsebuje mikroorganizme za prebavo celuloze) s slepičem (appendix), kolona (colon; večji del, resorpcija vode, ionov, oblikovanje iztrebka) in danke (rectum). Sluznica črevesa je nagubana, poleg tega tvori **črevesne resice** in tudi epitelne celice imajo površino oblikovano v **mikrovile**, kar vse povečuje aktivno absorpcijsko površino črevesa.



Prebavna cev različnih vretenčarjev (prirejeno po: DeftStudios 2021).

PREČNI PREREZ TANKEGA ČREVEŠA IN ŽELODCA

Prebavila vretenčarjev so sestavljene iz več plasti. Osnovne štiri plasti stene prebavila so:

- **tunica mucosa** (črevesna ali želodčna sluznica) je iz: enoplastnega epitela (*lamina epithelialis mucosae*), vezivnega tkiva in limfnih kapilar (*lamina propria mucosae*) ter tanke plasti gladkih mišic (*lamina muscularis mucosae*);
- **tunica submucosa** ali podsluznica je iz veziva, v katerem so žile in živčni pleteži, lahko pa tudi žleze;
- **tunica muscularis** ali mišična plast je iz dvojne plasti **gladkih mišic: notranja krožna in zunanja vzdolžna** mišična plast;
- **tunica serosa** (peritonej) ali vezivna ovojnica, ki je iz dveh slojev: *lamina propria tunice serose* in *lamina epithelialis tunice serose* (enoslojni epitel vezivnega oz. mezenhimatskega izvora).



Tanko črevo ptiča.

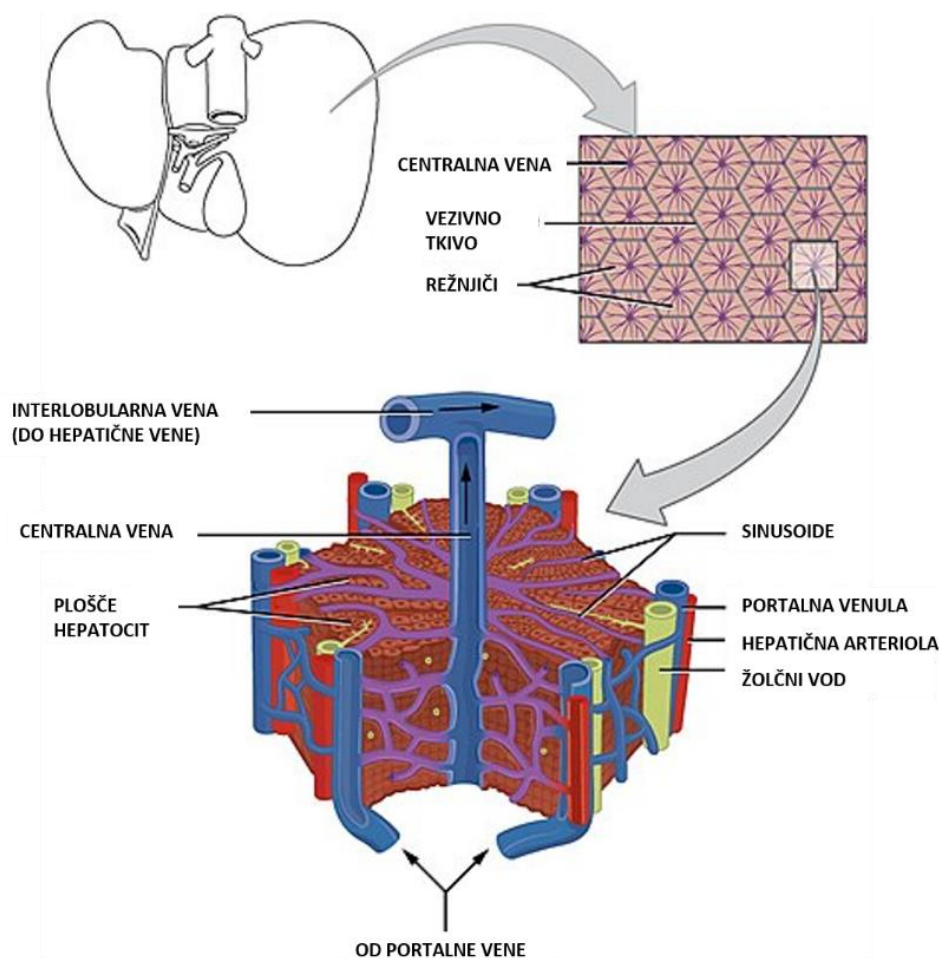
JETRA

Jetra so največji organ v trebušni votlini in največja žleza v telesu vretenčarjev. Embrionalno se razvijejo kot izrastek črevesa (iz endoderma). V jetrih nastaja eksokrini izloček žolč, ki se po sistemu vodov izloča v dvanajstnik in sodeluje pri razgradnji maščob v tankem črevesu. Poleg tega pa so jetra še mesto za shranjevanje glikogena, v njih se sintetizirajo proteini in poteka detoksifikacija metabolitov, tu se razgradijo stare rdeče krvničke ter so center za metabolizem maščob, aminokislin in ogljikovih hidratov. Vsa kri, ki prihaja iz prebavnega trakta, vranice in trebušne slinavke, gre skozi jetra, zato so tudi najbolj izpostavljena toksičnim snovem. Kot glavni »kemijski laboratorij« v telesu porabijo kar 12% vsega kisika v telesu in posledično se tudi bolj segrevajo od preostalega telesa. Pri odraslem človeku jetra tehtajo okoli 1,5 kg, proizvedejo okoli 1 l žolča na dan. Kri, ki pride iz jeter, ima 41°C.

Jetra sesalcev so sestavljena iz ovalnih **jetrnih režnjev** ali **lobulov**. Večinoma so večkotnih oblik in obdani z vezivnim tkivom. Jetra imajo posebno oskrbo s krvjo, saj prejemajo oksigenirano kri po **hepatični (jetrni) arteriji** ter deoksigenirano kri po **portalni veni**, ki vodi kri iz prebavnega trakta, pankreasa in vranice ter nosi produkte prebave, kot so glukoza, aminokisline in druge snovi. Lobuli so pokriti z razvejitvami portalne vene (venule). V sredini

lobulov je **centralna jetrna vena**, ki ima preluknjano steno. Od sredine lobula proti zunanosti se nahajajo jetrne celice (**hepatociti**), ki so organizirane v hepatične plošče. Med njimi so nameščene **jetrne kapilare**, imenovane **sinusoidi**, ki povezujejo portalno veno s centralno jetrno veno. V vezivu med lobuli so **portalne triade**, ki jih sestavljajo odcepi portalne vene, jetrne arterije in žolčnega voda, v vezivu vmes pa so še žile in živci. Kri iz jeter odavaja **jetrna (hepatična) vena**. Žolč se tvori ob razgradnji eritrocitov in se zbira v žolčne vode po katerih teče do žolčnika.

Hepatociti so poligonalne (večkotne) oblike in vsebujejo veliko, sredinsko nameščeno kroglasto jedro, včasih pa sta prisotni dve jedri. Poleg tega imajo veliko organelov in vključkov, saj v citoplazmi shranjujejo tudi glikogen in lipide. So izjemno metabolno aktivne celice, saj procesirajo produkte prebave in nekatere tudi shranjujejo.



Jetra sesalcev (na spodnji sliki je s puščicami je prikazana smer pretoka krvi) (prirejeno po: Wikipedia 2021b).

IZLOČALA

Glavna naloga izločal je izločanje organizmu nepotrebnih ali škodljivih metabolitov, ki nastanejo predvsem ob razgradnji beljakovin (dušikove snovi). Izločala skrbijo tudi za osmotsko regulacijo (regulacija izločanja ionov in vode). Živali glede na to, v kakšni obliki izločajo dušikove snovi, delimo na tri tipe:

- I. AMONIOTELIČNE – izločajo amonijak (protisti; vodni nevretenčarji, npr. ožigalkarji, raki, iglokožci; večina rib kostnic, ličinke dvoživk)
- II. UREOTELIČNE – izločajo sečnino (ureo), ki jo sintetizirajo v jetrih (ribe hrustančnice, dvoživke, sesalci)
- III. URIKOTELIČNE – pretvarjajo amonijak v kristalno sečno (urično) kislino (kopenski polži, žuželke, plazilci, ptice). Sečno kislino izločajo večinoma živali, ki živijo v okolju s pomanjkanjem vode, saj je na ta način zelo malo izločijo.

Poleg zgoraj omenjenih treh dušikovih produktov lahko živali izločajo še aminokisline (iglokožci, raki, mehkužci), gvanin (pajki) in kreatinin (vretenčarji). Večina živali ima za izločanje ekskretov posebne organe – izločala. Ta so tesno povezana s krvožiljem ali s telesno votlino (celomom) s telesno tekočino. V celicah izločal potekajo intenzivni transportni, resorpcijski in sekrecijski procesi. Živali s hidrolimfo (spužve in ožigalkarji) nimajo izločal.

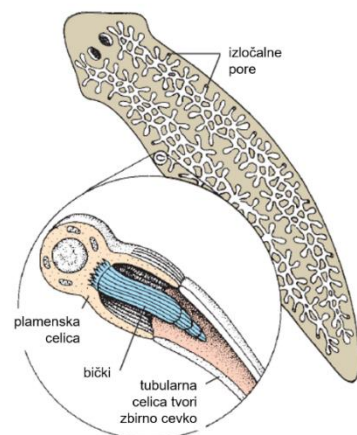
NAČINI IZLOČANJA PRI POSAMEZNIH SKUPINAH ŽIVALI

1) IZLOČALNI MEHURČKI ali KONTRAKTILNE VAKUOLE

Pri praživalih so se razvili posebni izločalni mehurčki – kontraktilne vakuole. Osnovna funkcija kontraktilnih vakuol je osmoregulacija – izločajo višek vode, ki z osmozo prihaja v telo, z njo pa se izloča tudi amonijak. Pri nekaterih migetalkarjih, npr. parameciju, so kontraktilne vakuole sestavljene iz **centralnega rezervoarja**, v katerega se izliva **5 radialnih kanalov z ampulami**. Krčenje ampul potiska izločke v rezervoar, ki iztisne tekočino skozi **centralno poro** v okolje. Vakuole se praznijo večkrat v eni minuti. Pri parazitskih ali morskih migetalkarjih kontraktilne vakuole ne obstajajo ali delujejo zelo počasi.

2) PROTONEFRIDIJI

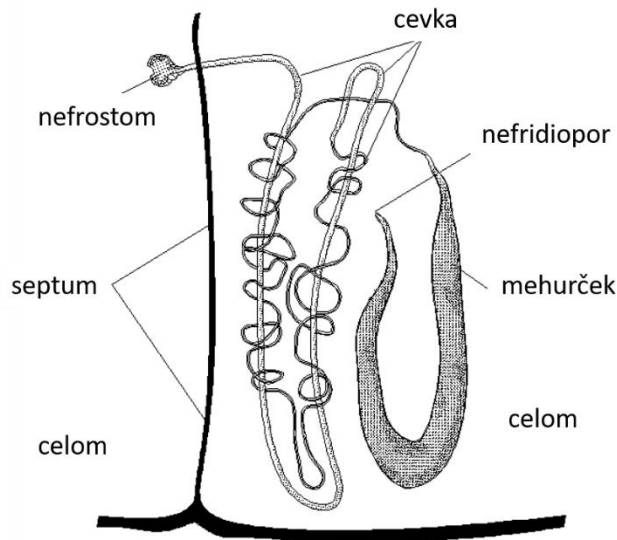
Protonefridiji so slepo zaprte cevke, ki nastanejo iz cevastih ugreznitev epidermisa. Zgrajeni so iz **plamenske** in **tubularne celice**, ki sta med seboj prstasto povezani. Utripanje migetalk v plamenski celici ustvarja podtlak v cevki in tekočina se filtrira skozi odprtine na stiku plamenske in tubularne celice. Navzven se protonefridiji odpirajo z **nefroporom**, in sicer se izlivajo na telesno površino ali pa v črevo. Protonefridiji so razviti pri ploskih črvih, kotačnikih, nitkarjih, ličinkah mehkužcev, nekaterih mnogoščetincih in škrogustkah.



Zgradba protonefridija vrtnčarja (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

3) METANEFRIDII

V vsakem členu maloščetincev (Oligochaeta, npr. deževniki) se nahaja par metanefridijev, ki je povezan s krvožiljem. Vsak metanefridij sega v dva člena živali. V sprednjem členu se odpira s širokim lijakom ali **nefrostrom** v sekundarno telesno votlino (celom), ki je zapolnjena s celomsko tekočino. Nefrostom se nadaljuje v naslednji člen z **zavito omigetalčeno cevko**, ki se konča na strani telesa z odprtino – **nefridiopor**. Pred nefridioporom se nahaja mehurček, kjer se nabira izločena tekočina. Metanefridiji iz celomske tekočine filtrirajo in izločajo dušikove ostanke, določene snovi pa se resorbirajo nazaj v kapilare, ki obdajajo cevke. Podobne metanefridije imajo poleg kolobarnikov tudi mehkužci in nekateri členonožci.



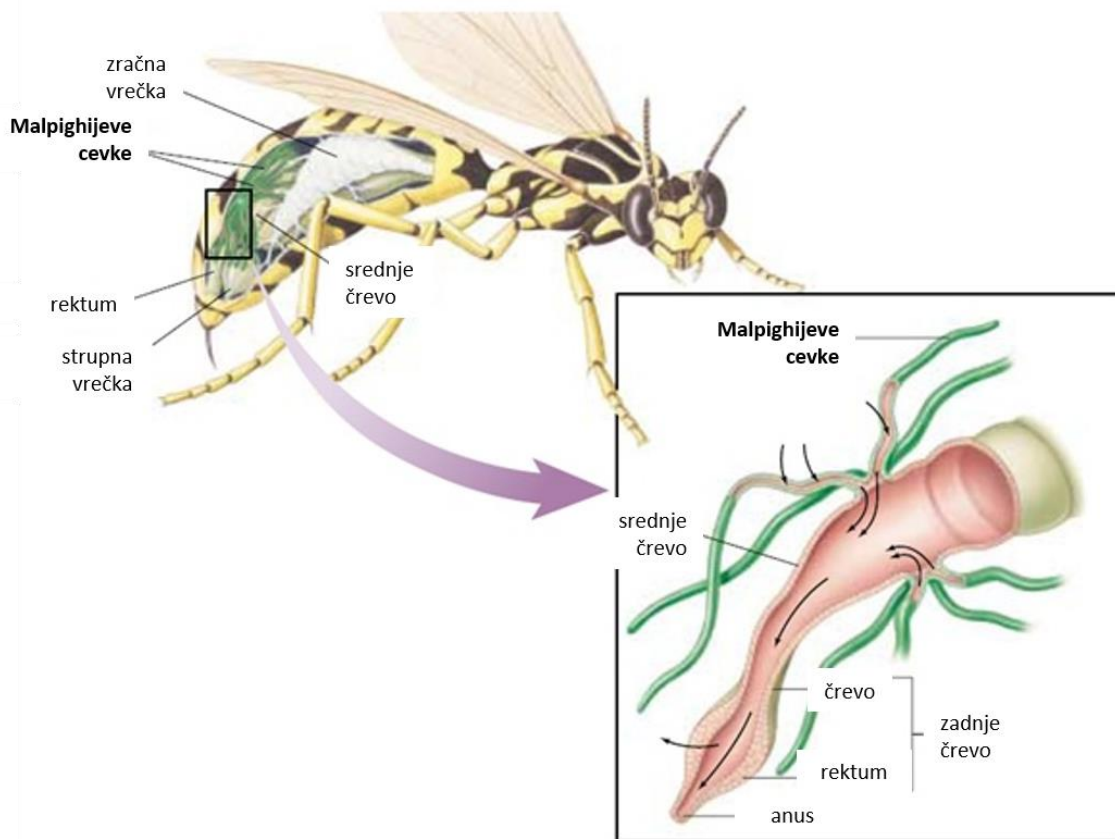
Zgradba metanefridija deževnika (prirejeno po: Biodidac 2010).

4) IZLOČALA ČLENONOŽCEV

Pri raki in pajkovcih srečamo **ANTENALNE ŽLEZE** (odpirajo se na osnovi anten) in **MAKSILARNE ŽLEZE** (odpirajo se pri drugi maksili). Mnogi pajkovci imajo **KOKSALNE ŽLEZE**, ki se odpirajo na bazi 3. para hodilnih nog. Te žleze imajo v osnovi podobno zgradbo in funkcijo kot metanefridiji, vendar filtrirajo hemocel.

MALPIGHIJEVE CEVKE

Izločalni organi žuželk, stonog in pajkovcev so Malpighijeve cevke – slepo zaprti izrastki zadnjega dela srednjega črevesa ali zadnjega črevesa, večinoma na meji med obema deloma. Epitel cevk filtrira telesno tekočino (hemolimfo) in prenaša nerabne snovi v zadnji del črevesa, kjer se skozi epitel resorbira večina vode. S tem je izločanje vode minimalno, ostanejo pa le kristali sečne kisline, ki so pomešani z neprebavljeno hrano. Živali imajo lahko od nekaj do okoli 100 Malpighijevih cevčic – število je odvisno od vrste.



Malpighijeve cevke žuželke (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

5) IZLOČALA VRETENČARJEV

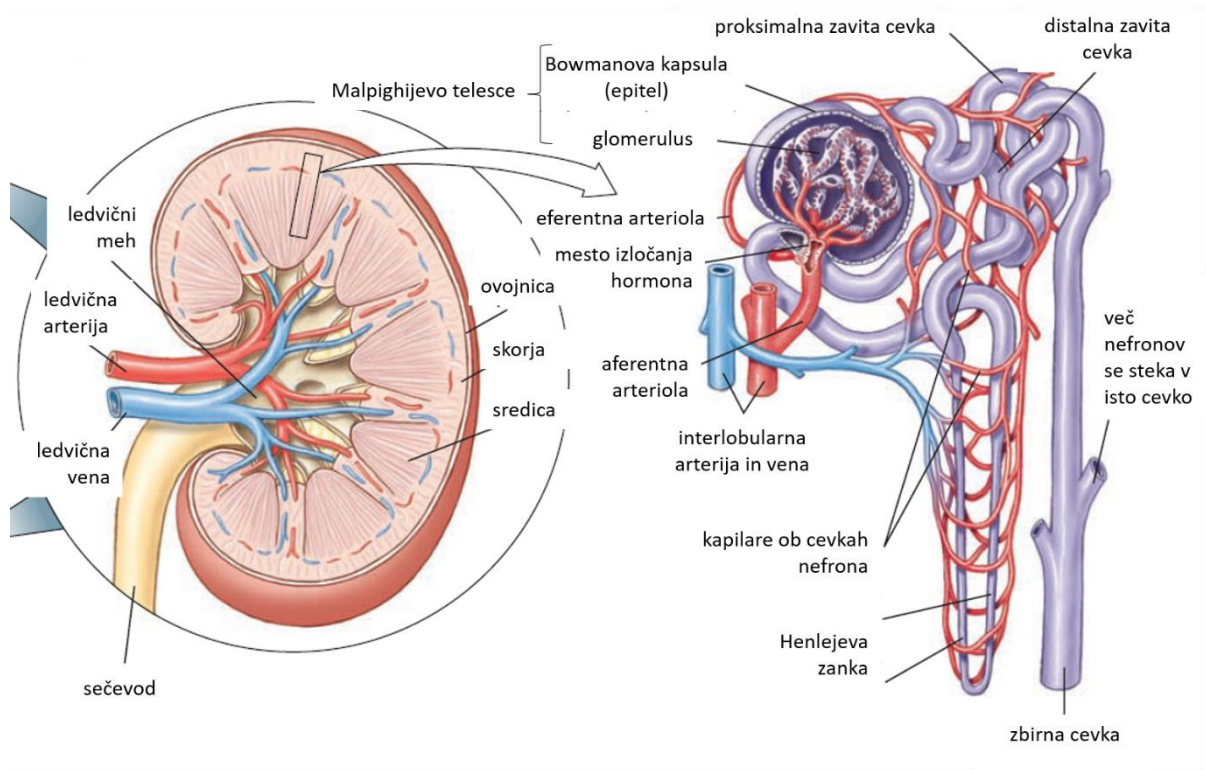
LEDVICE

Ledvice so zelo različno grajene pri različnih skupinah živali. V osnovi so to skupine cevok, **nefronov**, ki se začnejo s **filtracijskim sistemom** in se izlivajo v **zbirne cevke**. V cevkah nastane **primarni seč (urin)**, ki je filtrat krvne plazme brez beljakovin.

ZGRADBA NEFRONA

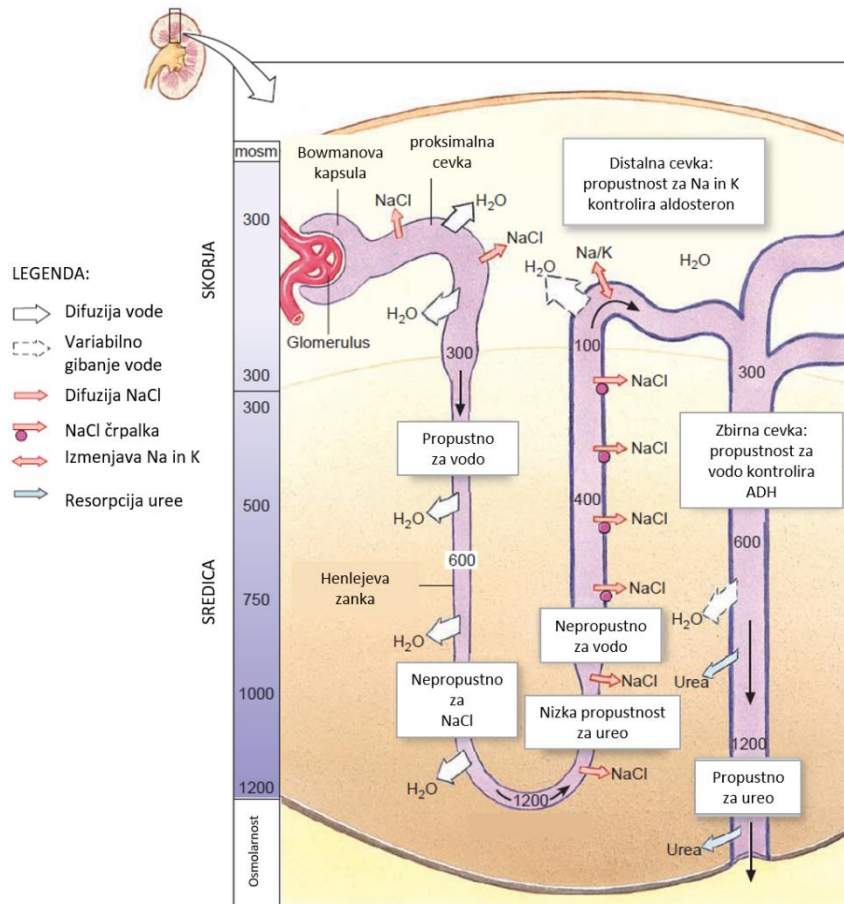
Del nefrona, kjer poteka ultrafiltracija krvi, imenujemo **Malpighijevo telesce**. Zgrajeno je iz kapilarnega prepleta (**glomerulus**) in **Bowmanove kapsule**. Ta ima čašasto obliko in tvori dvojno steno: notranja pokriva glomerul, zunanja pa obdaja celotno strukturo, med njima se nahaja **Bowmanov prostor**. Ultrafiltrat nastaja tako, da se kri pod visokim pritiskom preceja skozi endotelne celice kapilar in vstopa preko **podocit** (razvejanih celic kapsule, ki prihajajo v stik s kapilarami) v Bowmanov prostor. Do filtracije krvi v Malpighijevem telescu prihaja zaradi visokega pritiska arterijske krvi glomerulusa ter veliko bolj **permeabilnih kapilar**, kot so v ostalih delih telesa. Ultrafiltrat vsebuje skoraj vse komponente krvi (glukozo, aminokisline, dušikove spojine, ione, vodo), vendar **brez celic in makromolekul**. Bowmanova kapsula se nadaljuje v **cevko nefrona**, obdano s kapilarnim omrežjem, kjer poteka aktivna resorpcija vseh za organizem potrebnih snovi z vračanjem v kapilare in krvni obtok ter sekrecija drugih snovi v nefron. Sestava urina je na koncu zelo drugačna od ultrafiltrata v začetku nefrona. Funkcija cevok v ledvicah je tako **kontrola sestave urina z aktivno sekrecijo in resorpcijo specifičnih molekul**.

Posamična cevka nefrona se začne v **ledvični skorji** (Malpighijevo telesce, ki se nadaljuje v **proksimalno zavito cevko**), se spusti v **ledvično sredico** v obliki **Henleyeve zanke** in se kot **distalna zavita cevka** nadaljuje v skorji ter ponovno spusti v sredico, kjer se združi z drugimi nefroni v **zbirno cevko**. Več zbirnih cevk se izliva preko **ledvične čaše** in ledvičnega **meha** v levi in desni **sečevod** (*ureter*), ki se nato izlivata v sečni **mehur**. Iz tega nato vodi enotno izvodilo, sečnica.



Ledvica človeka s povečanim nefronom (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

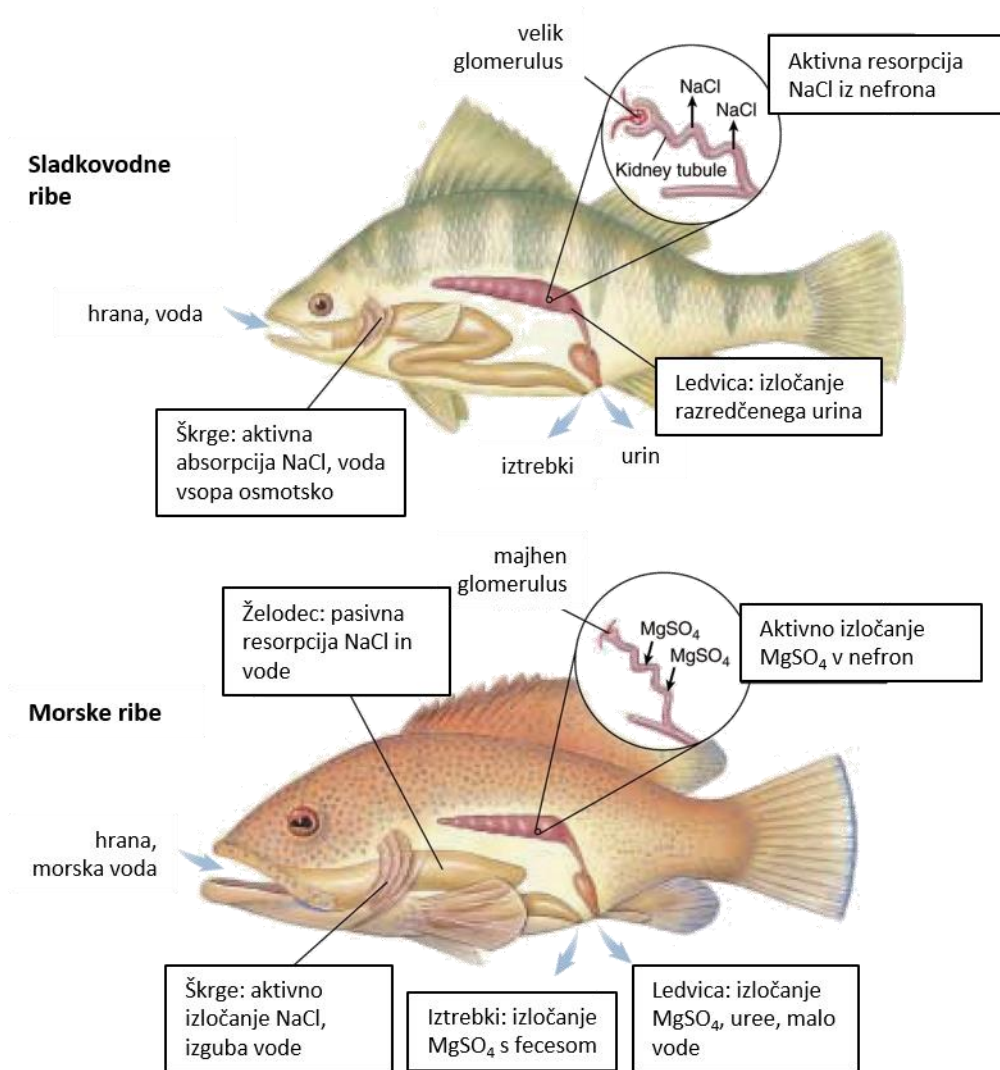
Resorpcijski procesi v cevki nefrona potekajo za različne snovi s pasivnim ali aktivnim transportom (s črpalkami). V proksimalni zaviti cevki prihaja do resorpcije glukoze, aminokislin, natrijevih in drugih ionov, kar omogoča povečana površina celic z mikrovili. V Henlejevi zanki, ki ima obliko črke U, najprej poteka intenzivna resorpcija vode, v dvigajoči veji zanke pa preko črpalk tudi intenzivna resorpcija natrijevih in klorovih ionov v okoliško tkivo. V distalni zaviti cevki in v zbiralnem delu potekata aktivno izločanje natrijevih ionov in vode. Sečnina se koncentrira v predelu ledvične sredice.



Ledvice sesalcev: mehanizem koncentracije urina – procesi, ki potekajo v različnih delih nefrona (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

DRUGI VREtenČARJI

Zgradba nefrona je pri različnih 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 živali jo aktivno izločajo, pri tem pa resorbirajo soli. **Morski vretenčarji** (ribe) so izpostavljeni dehidraciji, ker je okolje hipertonično, zato iz telesnih tekočin aktivno izločajo soli in zadržujejo vodo. Filtracijski del nefrona je majhen ali manjka, zato izločajo zelo majhne količine urina. Soli izločajo skozi telesno površino ali škrge. Posebnost so morski psi, ki v krvi zadržujejo visoko koncentracijo sečnine, ki bi bila za druge vretenčarje smrtna. Tako so izotonični z morskimi vodo, njihovi glomeruli pa so zelo veliki. Tudi **kopenski vretenčarji** morajo vodo stalno zadrževati. Plazilci imajo zato majhen filtracijski del, ptiči in sesalci pa imajo dober sistem za resorpcijo vode.



Razlika v izločanju med sladkovodnimi (zgoraj) in morskimi ribami (spodaj) (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

SOLNE ŽLEZE

Nekatere morske ptice in plazilci izločajo odvečno sol skozi nosne ali solne žleze. Izloček teh žlez je bogat z NaCl.

DIHALNI IN OBTOČILNI SISTEM

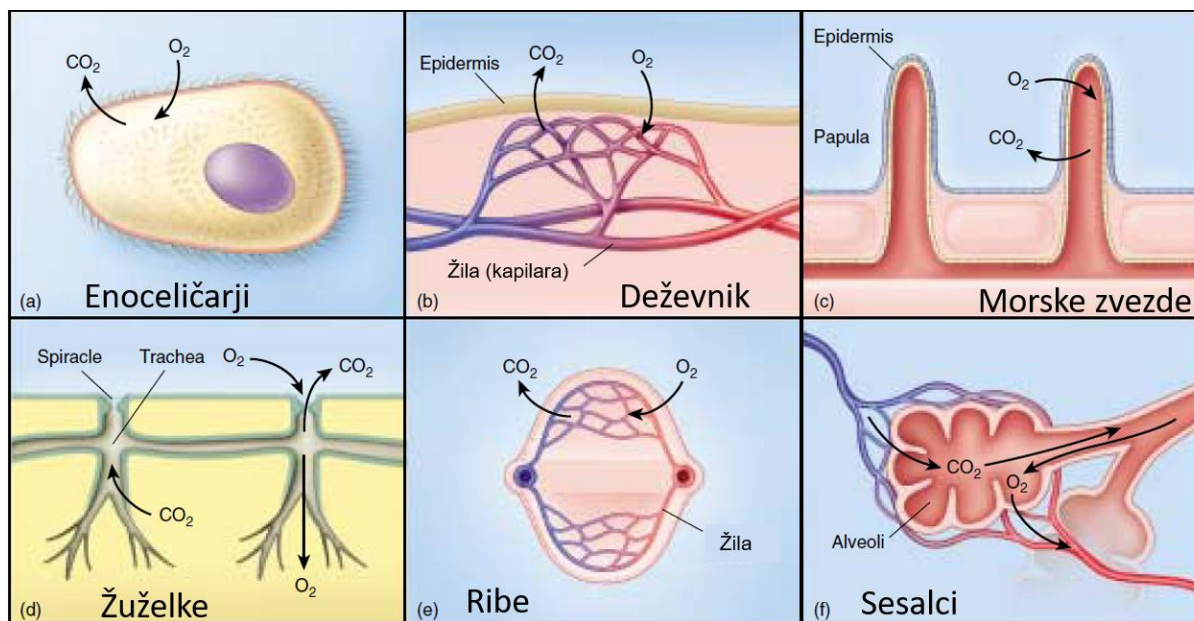
DIHALA

Dihanje je izmenjava dihalnih plinov, kisika (O_2) in ogljikovega dioksida (CO_2), preko vlažne dihalne površine. Kisik se transportira po telesu do mitohondrijev tarčnih celic, kjer je končni prejemnik elektronov pri celičnem dihanju. Difuzija je lahko edini način izmenjave plinov med telesnimi tekočinami živali in okoljem (zrakom ali vodo). Pri živalih, kjer samo difuzija ni zadostna za transport plinov, se razvijejo dihalni sistemi s prilagoditvami, ki jim omogočajo maksimalno izmenjavo plinov z okoljem. Te prilagoditve vključujejo:

- specializirane telesne površine za izmenjavo plinov;
- dihalne sisteme, ki prinesejo svež (oksigeniran) zrak ali vodo do teh površin;
- obtočilni sistem za transport plinov po telesu.

DIHALNI ORGANI:

1. POVRŠINA TELESA – enoceličarji, spužve, ožigalkarji, ploski črvi, gliste, planktonski raki, nekateri kolobarniki, večina iglokožcev, dvoživke (delno).
2. ŠKRGE – zunanje, notranje (vodni organizmi). Pri kopenskih živalih dihanje s škrgami ni možno, saj mora biti površina škrg vlažna oziroma oblita s tekočino.
3. TRAHEJE ali VZDUŠNICE – kopenski členonožci.
4. PLJUČA – kopenski vretenčarji (ventilacijska pljuča), polži pljučarji (difuzijska pljuča).



Načini izmenjave dihalnih plinov: (a) difuzija preko celične membrane, primer enoceličarji; (b) difuzija preko kože, primer deževnik; (c) kožne gube – papule, primer morske zvezde; (d) traheje s spirakli, primer žuželke; (e) škrge, primer ribe; (f) pljučni mešički, primer sesalci (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

TELESNA POVRŠINA

Dihanje skozi telesno površino ali črevo poteka predvsem pri živalih, ki imajo ugodno razmerje med telesno površino in volumnom, ter pri živalih s počasno presnovo. Na ta način lahko dodatno izmenjujejo pline tudi živali, ki imajo specializirane dihalne organe (npr. dvoživke), razen tistih s kutikulo (npr. žuželke) in poroženelo kožo (npr. plazilci).

ŠKRGE

Škrge so zelo razvejane in njihova velika površina omogoča vodnim živalim, da pridobijo več kisika, kot bi ga samo skozi telesno površino.

ZUNANJE ŠKRGE: kri v njih prihaja v neposreden tesen stik z respiratornim medijem (vodo), saj niso obdane z nobeno posebno zaščitno strukturo. Najdemo jih pri ličinkah številnih dvoživk, nekaterih žuželk, v odraslem stanju pa tudi pri **neoteničnih** dvoživkah, ki so v celoti vezane na vodo (npr. človeška ribica *Proteus anguinus*) ter pri nekaterih vodnih žuželkah in mnogoščetincih. Pomanjkljivosti:

- voda se mora okoli škrg neprestano premikati, saj po določenem času v okolici škrg postane revna s kisikom;
- zaradi tankega epitela, ki je potreben za izmenjavo plinov, so zelo ranljive.

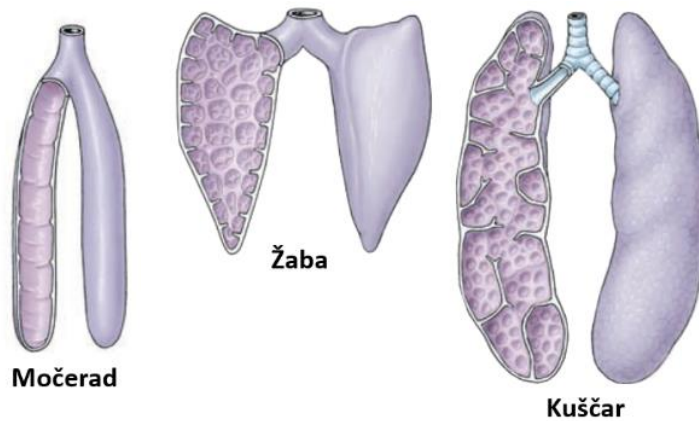
NOTRANJE ŠKRGE: nahajajo se v **škržni votlini**, ki sodeluje pri črpanju vode preko nepremičnih škrg, ter jim nudi zaščito. Najdemo jih pri ribah (kostnice, hrustančnice), školjkah, glavonožcih in nekaterih raki. Izoblikovani morajo biti mehanizmi, ki omogočajo pretok sveže vode preko škrg.

TRAHEJE IN TRAHEALNE ŠKRGE

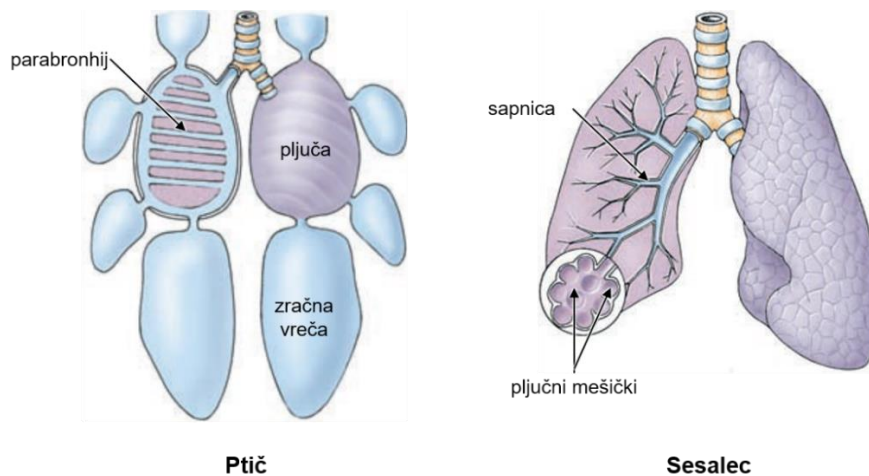
Traheje ali vzdušnice so pri žuželkah kožne ugreznitve v obliki cevčic, ki so razvejane do te mere, da dosežejo vsako tkivo telesa. Podrobnejša razlaga zgradbe je v podpoglavju o dihalih žuželk.

PLJUČA

Polži pljučarji in kopenski raki deseteronožci imajo **difuzijska pljuča**. To je prekrvavljena stena plaščeve votline, ki deluje kot pljuča. Pljuča vretenčarjev so **ventilacijska** ter so bolj ali manj razvejana in s tem dosegajo zelo veliko površino. Ribe pljučarice, dvoživke in nekateri plazilci imajo še dokaj enoten pljučni prostor, pri sesalcih pa je razvejan v bronhialno drevo iz bronhijev, ki se končajo s prekrvavljenimi pljučnimi mešički (alveoli). Ptice imajo posebno oblikovana pljuča. Pljuča so elastična, kar omogoča njihovo polnjenje in praznjenje z zrakom.



Pljuča različnih vretenčarjev: dvoživke in plazilci (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).



Pljuča različnih vretenčarjev: ptiči in sesalci (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

OBTOČILNI ALI CIRKULACIJSKI SISTEM

Obtočila vzdržujejo konstantno notranje okolje in se povezujejo z drugimi organskimi sistemi, predvsem **dihali**, **prebavili** in **izločali**. Obtočilni sistem skrbi za prenos dihalnih plinov do celic (O_2) in od celic (CO_2), prenos hranil iz prebavil do tarčnih celic, produktov presnove, odvečne vode in ionov iz celic v izločala ter prenos hormonov. Poleg tega sodeluje pri regulaciji osmotskega tlaka, prenosu protiteles in levkocitov in pri termoregulaciji.

Poznamo različne tekočine, ki lahko služijo za prenos snovi po telesu živali:

- **Hidrolimfa** – tkivna tekočina, ki jo imajo spužve, ožigalkarji in ploski črvi. Sestava je zelo podobna okoliški vodi, dodatno pa so prisotne fagocitne celice in beljakovine. Kisik je raztopljen v hidrolimfi, ker **nimajo dihalnih pigmentov**.
- **Celomska tekočina** – v celomski votlini.
- **Hemolimfa** – imajo jo živali z nesklenjenim obtočilnim sistemom in je sestavljena iz tekočine, ki teče po žilah, ter medcelične tekočine.
- **Kri** – značilna za živali z zaprtim obtočilnim sistemom. Pri sesalcih jo sestavlja plazma (voda in v njej raztopljeni elektroliti, proteini, hranila, hormoni, plini ter druge snovi) in celice oz. njihovi fragmenti (rdeče in bele krvničke ter trombociti).
- **Limfa** – za razliko od krvi je revna s celicami. Pri vretenčarjih v glavnem služi za prenos snovi, ki so se resorbirale v črevesju, ter za obrambo.

PRENOS KISIKA

Kisik se lahko **po telesu** prenaša z difuzijo (pri manjših živalih in enoceličarjih), raztopljen v telesni tekočini (pri živalih s hidrolimfo) ali pa z vezavo na dihalne pigmente v telesni tekočini oz. v krvnih celicah (večina živali). **DIHALNI PIGMENTI** so beljakovine, ki vsebujejo ione kovin, na katere se vežejo plini. Najbolj poznan dihalni pigment z železovim ionom je **hemoglobin**, ki je sestavljen iz beljakovinskega dela (*globin* – 4 verige) ter prostetične skupine (*hem* – 4x). Po vezavi kisika na železov ion nastane svetlo rdeč oksihemoglobin. Hemoglobin veže tudi CO₂, še večjo afiniteto pa ima do ogljikovega monoksida (CO), zato je slednji nevaren blokator dihanja. Hemoglobin je edini dihalni plin pri vretenčarjih, imajo pa ga še kolobarniki, mehkužci, členonožci in iglokožci. Poleg hemoglobina poznamo pri nevretenčarjih še druge dihalne pigmente z železovim ionom: rdeč **hemeritrin** (pri mnogoščetincih, ramenonožcih), zelen oz. rdeč **klorokruorin** (pri nekaterih mnogoščetincih), z bakrovim ionom pa brezbarven oz. moder **hemocianin** (pri polžih, raki, pajkih).

ŽIVALI BREZ OBTOČILNEGA SISTEMA

Obtočilni sistem je nepotreben, če so celice organizmov dovolj blizu zunanjemu okolju, tako da lahko hranila, dihalni plini in metaboliti med celicami in okoljem prehajajo z difuzijo, v celici pa se prenašajo s ciklozo (delovanjem endoplazmatskega retikuluma in citoplazme). Pri predstavniku ožigalkarjev, **trdoživu** (*Hydra* sp., trdoživjaki Hydrozoa), so vse celice v kontaktu ali v neposredni bližini zunanjega okolja ali pa gastrovaskularne votline. Nekateri drugi nevretenčarji, npr. **planarije** (vrtinčarji Turbellaria), imajo zelo razvejan prebavni sistem, ki se izteza v vse regije sploščenega telesa živali. Ker preko njega poleg prebave poteka tudi izmenjava drugih snovi, ga imenujemo tudi gastrovaskularni sistem.

Pri večjih živalih gastrovaskularni sistem ni več zadosten zaradi slabšega razmerja med površino in volumnom telesa, večjega števila celičnih plasti ter intenzivne presnove in večje aktivnosti. Zato se razvije obtočilni sistem, ki prenaša snovi do in od vseh regij v telesu in s tem vzdržuje optimalno sestavo tkivnih tekočin, ki pokrivajo potrebe celic.

OBTOČILNI SISTEM

Obtočilni ali cirkulacijski sistem je sestavljen iz **tekočine**, ki lahko prenaša pline in metabolite, serije cevi (**žil**), skozi katere se lahko tekočina transportira po telesu, ter pri večini živali tudi črpalke, ki jo tvorijo posebni deli žil oz. je iz njih diferencirano **srce**.

Transport tekočin po telesu pri večceličarjih pospešujeta gibanje telesa in mišice v steni žil. Pri večjih in bolj kompleksnih živalih pri usmerjanju krvi sodeluje srce – posebni deli žil z zaklopkami. Poznamo dva tipa src:

- **cevasto**: to je lahko dolgo ali pa kratko in mišičasto. Tako srce najdemo pri členonožcih.
- **kamričasto**: srce z močno mišičasto steno, sestavljeno iz kamric. Obdano je s perikardom (delom celoma), prostorom, napolnjenim s telesno tekočino, ki s pod pritiskom vpliva na polnjenje srca. Pomembna pri črpanju krvi v srce je razlika v debelini stene med atrijem in ventrikлом: atrij ima tanko steno, ventrikel pa debelejšo steno, s še več mišicami. Smer pretoka krvi uravnavajo srčne zaklopke.

Pri nekaterih živalih srečamo tudi **pomožna srca**. Glavonožci imajo npr. poleg systemskega srca še poseben **par škrgnih src**, ki potiska kri skozi kapilarno omrežje v škrgah.

Pri živalih, ki imajo srce, ločimo 2 tipa žil: **arterije**, ki vodijo kri od srca, in **vene**, ki vodijo kri nazaj k srcu (ne glede na to ali je kri (de)oksigenirana). Žile so elastične in krčljive, kar omogoča kontinuiran pretok krvi, ki sledi utripu srca ali žilnih odebelitev. Pritisk je najvišji v arterijah – te imajo veliko elastičnega in mišičnega tkiva, kar jim omogoča kljubovanje visokim pritiskom. Hitrost pretoka se z manjšanjem premera žil zmanjšuje in je najmanjši v **kapilarah**, kar je pomembno pri izmenjavi snovi med krvjo in celicami. Dlje časa kot se kri zadržuje v kapilari, več snovi se lahko izmenja. V venah je pritisk nizek, zato so v nekaterih prisotne zaklopke, ki preprečujejo tok v nasprotno smer.

NESKLENJEN ali ODPRT OBTOČILNI SISTEM

Za nesklenjen obtočilni sistem je značilno, da nima kontinuiranega sistema žil (žile niso med seboj povezane, **ni kapilarnega prepleta**). Telesna tekočina se iz glavnih žil izlije v votle prostore okoli organov (večji – sinusi, manjši – lakune), ki jim skupno pravimo **hemocel**. Pri živalih z nesklenjenim obtočilnim sistemom je težko ločiti medceličnino in tekočino, ki teče po žilah, zato to skupno imenujemo **hemolimfa**. Običajno mišičasto cevasto srce sodeluje pri prenosu tekočine po telesu. To ob skrčenju potisne kri v sprednjo arterijo, ob relaksaciji pa se srce razširi, odprejo se srčne reže (**ostia**), skozi katere hemolimfa ponovno vstopi v srce. Nesklenjen obtočilni sistem je razvit pri večini mehkužcev, nekaterih mnogoščetincih, členonožcih in plaščarjih.

SKLENJEN ali ZAPRT OBTOČILNI SISTEM

Kri teče skozi zaprt obtočilni sistem in je ločena od tkivnih tekočin: iz srca gre v arterije, arteriole, **kapilare**, venule in po venah nazaj do srca. Endotel kapilar je zelo tanek, kar olajša izmenjavo snovi med kapilaro in tarčnim tkivom. Vretenčarji imajo dva kapilara prepleta – enega v dihalih, kjer poteka izmenjava plinov z vdihanim zrakom, ter telesnega, kjer poteka izmenjava hrane in plinov med krvjo in tkivi. Kri se črpa skozi žile s pomočjo enega ali več mišičastih src. Zaprt obtočilni sistem imajo: nitkarji (Nemertina), nekateri glavonožci, kolobarniki in vsi vretenčarji.

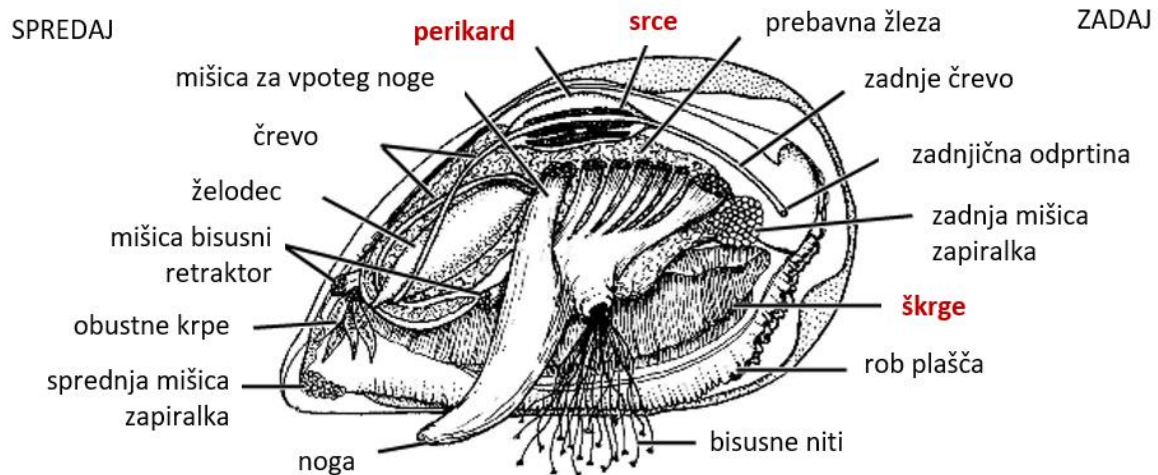
PREGLED DIHAL IN OBTOČILNEGA SISTEMA PO ŽIVALSKI SKUPINAH

1. MEHUŽCI (Mollusca)

ŠKOLJKE (Bivalvia)

Školjke so filtratorji. Obdaja jih dvoloputasa lupina, ki jo izloča dvokrpi plašč. Loputi povezuje nemineraliziran del lupine – elastični ligament, ki skrbi, da sta lupini razprti. Antagonistično delujejo mišice zapiralke. Lupini obdajata plaščevo votlino, ki vsebuje škrge in mišičasto nogo; glava je reducirana. Na bazi noge večine vrst se nahajajo sluzne žleze. Izločajo sluz, ki se v vodi strdi v dolga žilava vlakna – **bisusne niti** za pritrjanje na podlago. Robova plašča se pogosto zrasteta v zadnjem delu, ostaneta odprtini skozi kateri se pretaka voda: dotekalka in odtekalka. **Škrge so notranje** (obdaja jih plaščeva votlina), lamelaste, zavzemajo veliko površino in služijo izmenjavi plinov. **Obtočilni sistem školjk je odprt**. Kisik, raztopljen v vodi, ki obliva škrge, se veže na hemolimfo in se po venah prenese do srca. Hemolimfa najprej vstopi v 2 atrija, nato v ventrikel, ter se po arterijah prenese do organov in se v njihovi okolici izlije. Vene nato zberejo hemolimfo, revno s kisikom, in jo odvedejo do škrg. Tam se hemolimfa razlije v okolico škrg, se oksigenira ter po venah ponovno prenese do srca. Srce školjk je t. i.

arterijsko – po njem se pretaka samo oksigenirana kri. **Škrge služijo tudi prehranjevanju**, saj lovijo drobce hrane. Pokrite so z omigetalčnim žleznim epitelom, ki izloča sluz in skrbi za prenos hrane proti ustom. Usta obdajajo obustne krpe. Hrana pride v želodec s pomočjo omigetalčenega epitela. V želodec sega kristalna palčka, ki skrbi za mešanje hrane in sproščanje prebavnih encimov, hrana se tam delno prebavi in tudi prebere: večji delci potujejo v črevo, manjši pa v prebavno žlezo (hepatopankreas), kjer je prebava intracelularna.



Source: © BIODIDAC

Notranja zgradba školjke, s poudarjenimi deli dihalnega in obtočilnega sistema (prirejeno po: Biodidac 2010).

GLAVONOŽCI (Cephalopoda), sipa (*Sepia officinalis*)

Sipe imajo **zaprt obtočilni sistem s srcem ter dvema pomožnima (škržnima) srcema**. Kri se v **kapilarah**, ki obdajajo škrge, oksigenira ter prenese po venah do srca. Iz srca izstopajo arterije, ki prenesejo kri do kapilar v okolici tarčnih celic. V kapilarah pride do izmenjave dihalnih plinov. Kri, revna s kisikom, se nato po žilah prenese do dveh **škržnih src**, ki prečrpata kri do kapilar v okolici škrge, kjer se ponovno oksigenira.

2. ČLENONOŽCI (Arthropoda)

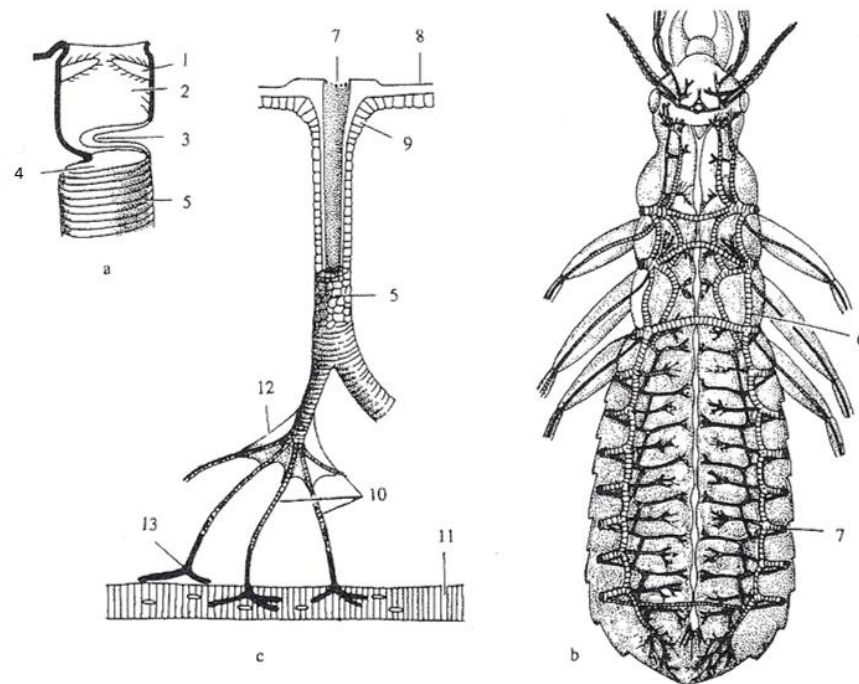
Členonožci imajo **odprt obtočilni sistem**. Hemolimfa se vrača v srce skozi odprtine (**ostia**). Ob skrčenju srce potisne hemolimfo v sprednjo arterijo, ob relaksaciji pa se srce razširi, odprejo se srčne reže in hemolimfa vstopi nazaj v srce.

ŽUŽELKE (Insecta)

Za izmenjavo dihalnih plinov so se pri žuželkah razvile vzdušnice ali **traheje** – kožne ugreznitve v obliki cevčic, ki so razvejane do te mere, da dosežejo vsako tkivo telesa žuželke. S tem je vloga krvožilja pri prenosu dihalnih plinov reducirana, čeprav hemolimfa žuželk vsebuje nekatere dihalne pigmente.

Traheje so pokrite s kutikulo, ki je na določenih mestih spiralasto odebeljena in s tem preprečuje stiskanje cevi. Hkrati z levitvijo telesa, se levijo tudi traheje. Pri letalcih se lahko izoblikujejo tudi posebne zračne vreče. Traheje se navzven odpirajo z odprtinami (**spirakli**, tudi stigmami), ki so lahko pokrite s poklopci. Izmenjava plinov poteka v najtanjših končnih delih trahej, **traheolah**. Zaradi zelo dobro razvitega omrežja trahej je obtočilni sistem žuželk poenostavljen. Širjenje in ožanje trahej (»vdih« in »izdih«) se v veliki meri dogaja zaradi

mišičnih aktivnosti, npr. med gibanjem, lahko pa tudi s širjenjem oprsja ali premikanjem glave. Ponovno obliko traheje pridobijo zaradi nestisljivih spiralnih zadebelitev. Nekatere vrste žuželk, ki se potapljajo in ostajajo pod vodo tudi dlje časa lahko s seboj nesejo **zračni mehurček**, iz katerega nato črpajo kisik.

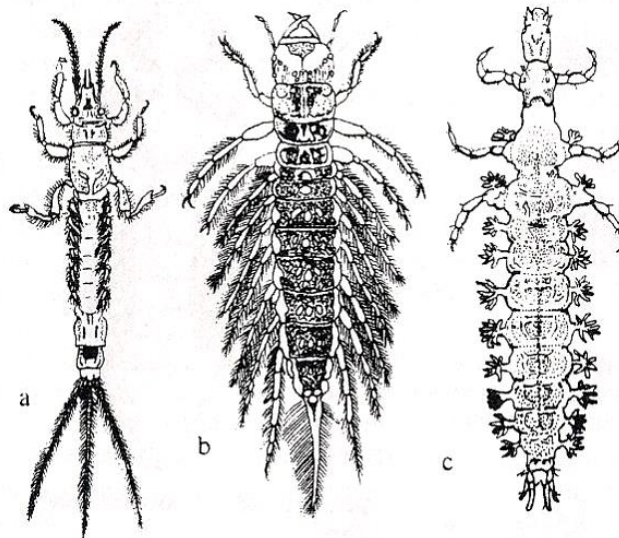


Zgradba trahealnega sistema: a. spirakel, b. trahealni sistem žuželke, c. položaj spirakla, trahej in traheol: 1 – aparat za filtriranje, 2 – preddvor, 3 – guba, 4 – lumen traheje, 5 – traheja, 6 – vzdolžna traheja, 7 – spirakel, 8 – površina telesa, 9 – epitelna celica, 10 – traheole, 11 – mišica, 12 – celica traheole, 13 – tekočina v traheoli (Matoničkin in Erben 2002).



Obtočilni sistem žuželke (rdeče) (Biodidac 2010).

Pri nekaterih vodnih ličinkah žuželk se razvijejo **trahealne škrge** – listasti zunanji izrastki, ki se nahajajo na zadku ali trupu. V te izrastke so se vrasle traheje, plini pa se izmenjujejo preko tankega površinskega epitela škrge.

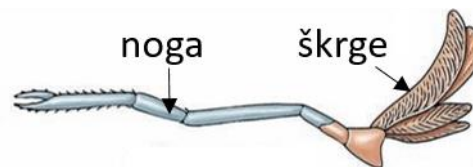


Trahealne škrge pri vodnih ličinkah žuželk:

a. enodnevnica *Ephemera* sp., b. mrežekrilec *Sialis* sp., c. mladoletnica *Rhyacophila* sp. (Matoničkin in Erben 2002).

RAKI (Crustacea)

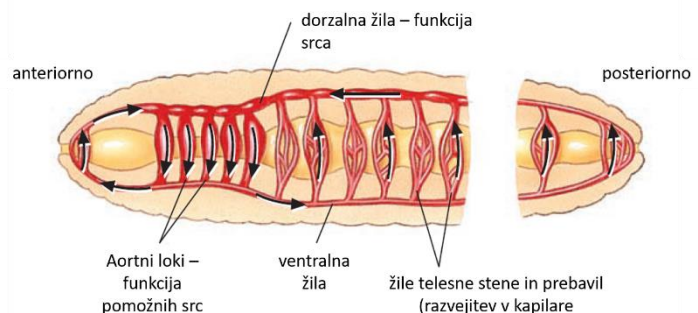
Raki imajo **notranje škrge**, ki so obdane z eksoskeletom živali – karapaksom. Ta tvori **škržno votlino**, ki se odpira navzven pri nogah. S premikanjem noge voda vstopa v škržno votlino in tako neprestano obliva škrge.



Namestitev škrge na bazi noge raka (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

3. KOLOBARNIKI (Annelida)

Preprost primer **zaprtega obtočilnega sistema** imajo deževniki. Velika žila na ventralni strani prevaja kri iz anteriornega do posteriornega dela živali. Od te žile se odcepljajo manjše žile, ki se še dodatno razvejajo in oskrbujejo tkiva po vsem telesu. V najmanjših žilah, kapilarah, se izmenjujejo dihalni plini, hranila in metaboliti med krvjo in tkivnimi tekočinami. Kri nato potuje iz teh žil v veliko žilo na dorzalni strani živali in teče proti anteriornemu delu telesa. **Pet parov žil** povezuje ventralno in dorzalno žilo v anteriornem delu živali. Ventralna, dorzalna in 5 parov vmesnih žil delujejo kot **srce** – njihova kontrakcija poganja kri po telesu. Smer toka krvi je določena z enosmernimi zaklopkami v dorzalni in povezujočih žilah. Kopenski in manjši vodni kolobarniki dihajo s površino kože, večje vodne vrste pa z zunanjimi škrkami in viticami.

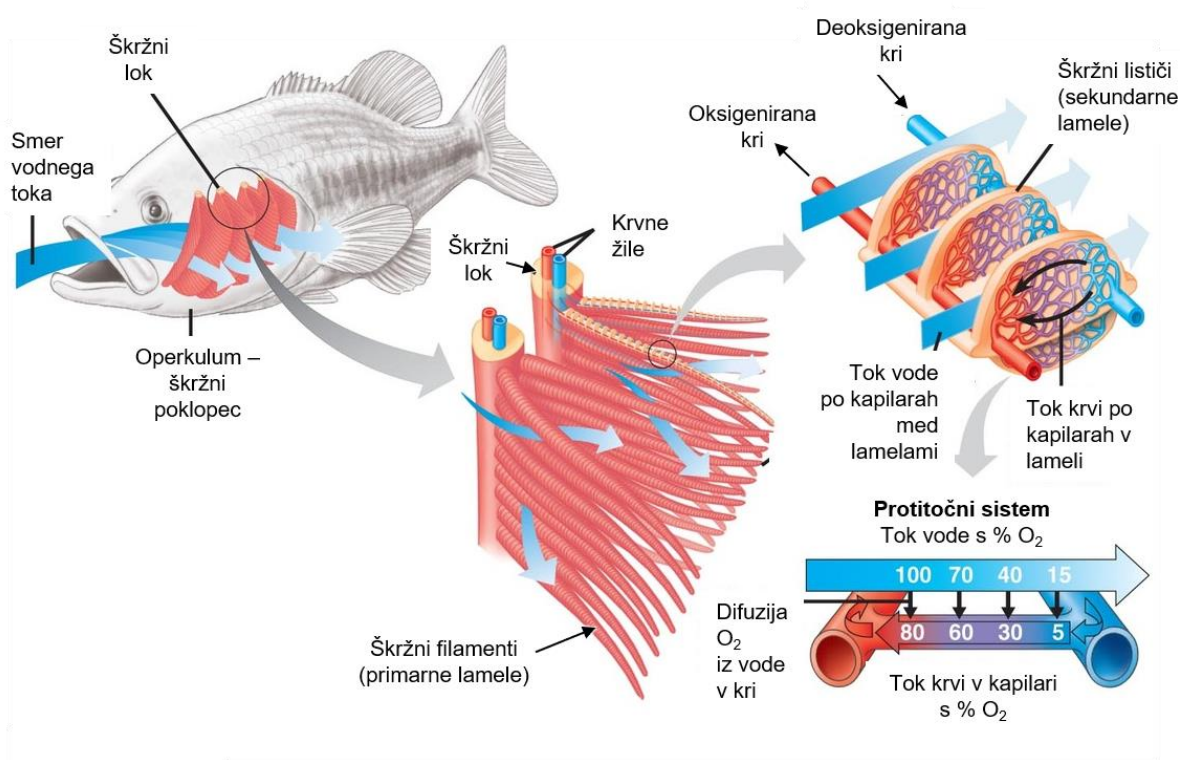


Obtočilni sistem deževnika (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

4. VRETENČARJI (Vertebrata)

RIBE (Pisces)

Dihala: **Notranje škrge** rib so običajno podprte s štirimi **škržnimi loki**. Voda se pretaka skozi usta v škržno votlino, oblije škrge in gre skozi škržne reže ven. Reže se lahko odpirajo navzven vsaka posebej (hrustančnice) ali pa so pokrite s **škržnim poklopcem** (operculum), ki z gibanjem povečuje pretok vode (kostnice). Škrge so zelo razvejane – vsaka je zgrajena iz **škržnih filamentov** (primarnih lamel), na katerih je na stotine **škržnih lističev** (sekundarnih lamel). Izmenjava kisika je pri ribah učinkovita zaradi **protitočnega sistema** – voda in kri v žilah tečeta v nasprotni smeri, tako da lahko kisik zaradi razlik v koncentracijskih gradientih stalno prehaja z difuzijo v kri.

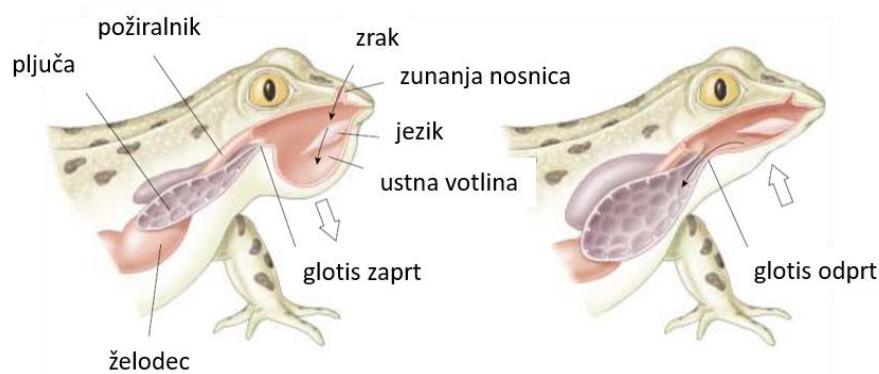


Škrge pri kostnici (poklopec, škržni loki, primarne in sekundarne lamene). Prikazan je tok krvi in vode (prirejeno po: Taylor in sod. 2016).

Obtočila: Ribe imajo **dvodavno srce** – **atrij** dobi kri iz telesa in se nato izliva v bolj mišičasti **ventrikel**. Pri kostnicah ventrikel črpa kri v arterije in nato v kapilare, ki obdajajo štiri škržne loke. V škrghah prihaja do izmenjave plinov. Kri, bogata s kisikom, se nato prenese iz škrgh do tarčnih organov in tkiv v telesu. V tkivih kri potuje skozi kapilare in se nato zbira v venulah in venah, ki vodijo do srca. Srce rib je t.i. vensko – po njem se pretaka samo deoksigenirana kri.

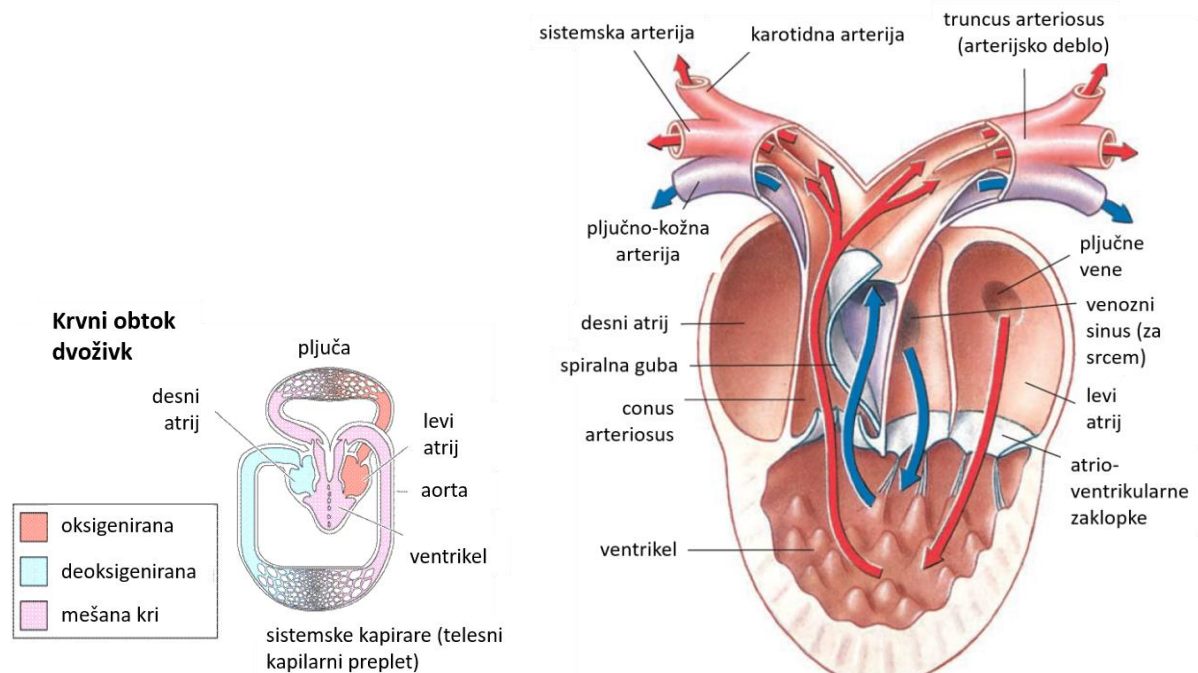
DVOŽIVKE (Amphibia)

Dihala: Dvoživke imajo vrečasta pljuča, ki so pri repatih dvoživkah skoraj gladkostena, pri žabah pa nekoliko bolj razdeljena. Potek dihanja pri žabah (t.i. požiranje zraka): zrak vstopi skozi nosnici in usta v ustno votlino. Nato živali zaprejo nosnici in usta ter dvignejo dno ustne votline. S tem pritisk v ustni votlini naraste, kar sproži odprtje glotisa (poklopca, ki pokriva pljuča) in zrak vstopi v pljuča.



Dihanje dvoživk (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Obtočila: Pljučni in sistemski (telesni) krvni obtok sta pri odraslih dvoživkah delno ločena. Pri ribah gre kri direktno iz škrg v telesne organe, pri dvoživkah pa se oksigenirana kri iz pljuč vrne nazaj v srce, ki jo nato prečrpa do ostalih organov. Srce je trodelno: iz dveh atrijev in enega ventrikla, ki črpa kri v pljuča in ostalo telo. Telesne vene z deoksigenirano krvjo se izlivajo v venozni sinus in ta v **desni atrij**. Preko enotnega **ventrikla** kri potuje naprej v pljuča (preko pljučno-kožnih arterij). Preko pljučnih ven se oksigenirana kri steka v **levi atrij**, ventrikel in v conus arteriosus, ki usmeri kri v arterijsko deblo in naprej v telo. Kljub temu, da je samo en ventrikel, je mešanje krvi omejeno zaradi anatomskih lastnosti srca: **spiralne gube**, ki kri usmeri v pljuča ali telo, pregrad v arterijah in različnega pritiska v žilah.



Krvni obtok (levo) in srce dvoživk (desno) (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

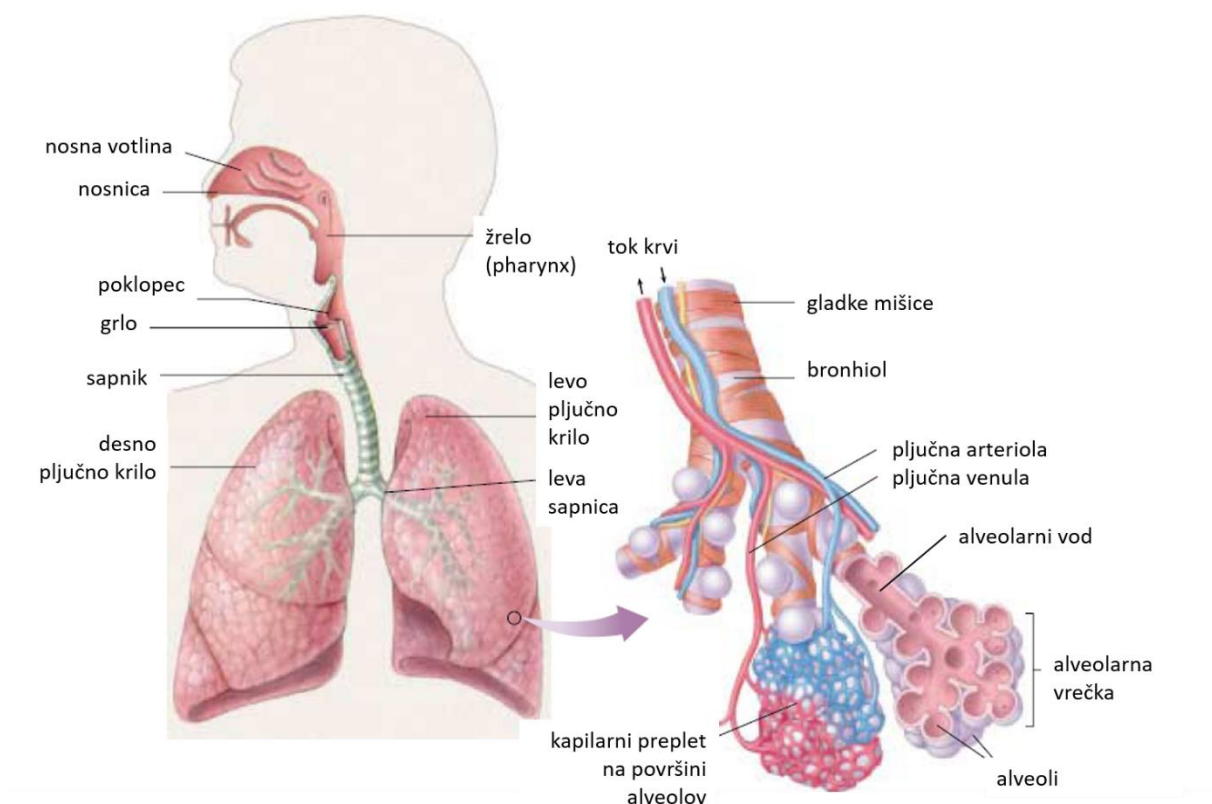
SESALCI (Mammalia)

Dihala: Pljuča ležijo v plevralni votlini. Dvoživke in nekateri plazilci požirajo zrak, medtem ko sesalci sprejemajo zrak z dviganjem in spuščanjem prsnega koša, pri čemer sodelujejo dihalne mišice med rebri in trebušna prepona. Izmenjavo plinov med alveoli in krvjo omogočajo:

- velika površina alveolov (človek 50 - 90 m²) in eritrocitov,
- upočasnen pretok krvi skozi pljuča,
- razlika v parcialnih tlakih O₂ in CO₂ v alveolih, krvi in tkivu. Parcialni tlak kisika je najvišji v alveolih, nekoliko nižji v krvi ter najnižji v tkivih, za parcialni tlak CO₂ pa velja obratno. S tem je omogočeno prehajanje plinov iz območij z višjim parcialnim tlakom v območja z nižjim parcialnim tlakom.

Bronhialno drevo pri sesalcih:

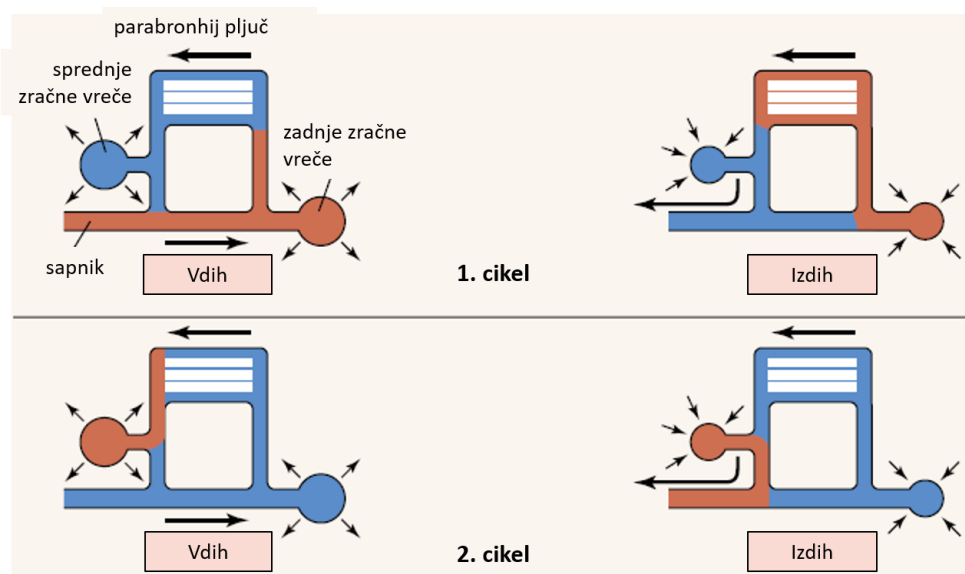
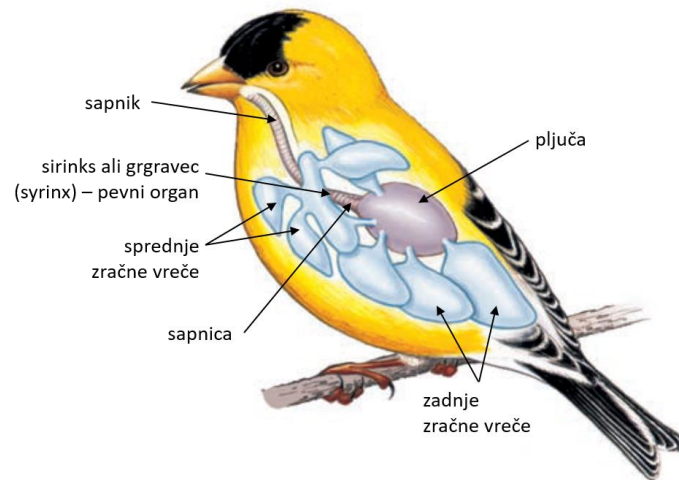
Zrak vstopa iz ust/nosa v **sapnik (trachea)**, ta se razveji dve **sapnici (bronchus)**, ki oskrbujeta levo in desno pljučno krilo, nato v sekundarne in terciarne sapnice (obdane s hrustancem), **sapničice (bronchioli)** večjih stopenj (brez hrustanca) ter v **končne sapničice** (terminalni bronchioli). To so končen prevodni element v pljučih – najtanjše cevke – obdaja jih enoslojni kubični epitel z migetalkami, nekaj veziva in mišice. S še tanjšim epitelom mu sledijo **respiratorne sapničice/bronchioli** (premera 0,5 mm), **alveolarni vodi** ter **alveolarne vrečke** iz katerih se bočijo končni deli – **mešički (alveoli)**. Mešičke obdaja enoslojni ploščati epitel, ki omogoča prehod plinov v kri, plini pa lahko v kri prehajajo že vse od respiratornih bronhiolov. V stenah mešičkov so krvne kapilare s ploščatim endotelom. V tkivu so tudi večje krvne žile (arterije).



Dihala pri človeku, izsek iz pljučnega debla (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

PTICE (Aves)

Dihala: Pljuča so, za razliko od sesalčjih, v vseh delih zrasla s telesno steno, poleg tega so pljuča prehodna – zrak teče samo v eno smer (pri sesalcih se slepo končajo z alveoli). Njihov sistem izmenjave plinov temelji na **protitočnem sistemu**. Osnovna enota pljuč je cevast **parabronhij**, ki se razvejuje v **zračne kapilare** – te s krvnimi kapilarami tvorijo tridimenzionalno omrežje v steni parabronhija. Posebnost ptičjih pljuč je pet parov **zračnih vreč**, ki ležijo pred in za pljuči in sodelujejo pri ventilaciji pljuč. **Sapnik** je razširjen v **primarni sapnici**, ki vodita do pljuč in zadnjih vreč. Od glavne sapnice se odcepljajo sekundarne, katerih razvejitve segajo v tri sprednje vreče.



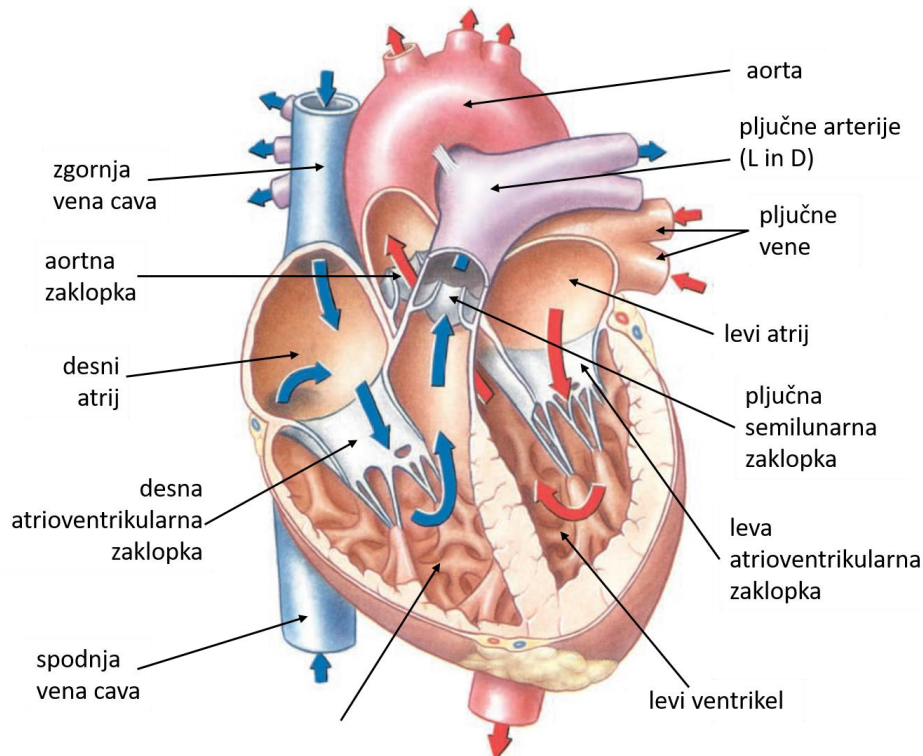
Dihala pri ptičih in pot zraka pri dihanju (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Pot zraka (vdihani zrak, ki mu sledimo, je na sliki zgoraj označen z rdečo):

- VDIH: večina zraka gre v zadnje vreče, majhen del v pljuča;
- IZDIH: zrak iz zadnjih vreč se sprazni v parabronhije pljuč;
- VDIH: zrak iz pljuč prehaja v sprednje vreče;
- IZDIH: zrak iz sprednjih vreč se izprazni ven.

Obtočila sesalcev in ptic:

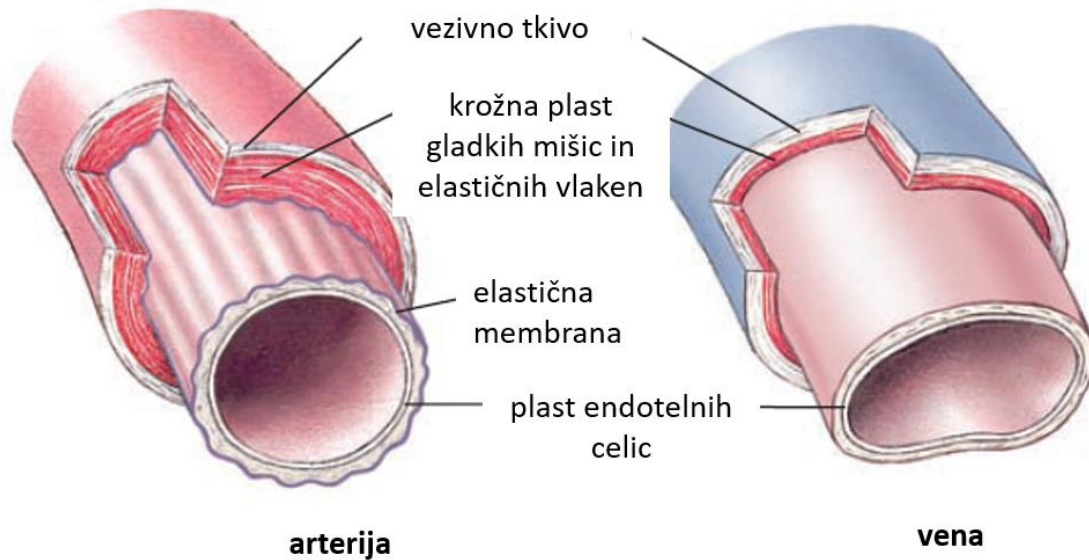
Štiridelno srce ptic in sesalcev popolnoma ločuje **pljučni krvni obtok** (ali mali) in **sistemski krvni obtok** (telesni). S tem se deoksigenirana in oksigenirana kri ne mešata in sistemski krvni obtok vedno dobi kri z najvišjo možno koncentracijo kisika. Avtonomno delovanje srca omogočajo posebne mišice, ritmovniki, ki z vzbujenjem sprožijo kontrakcijo srca.



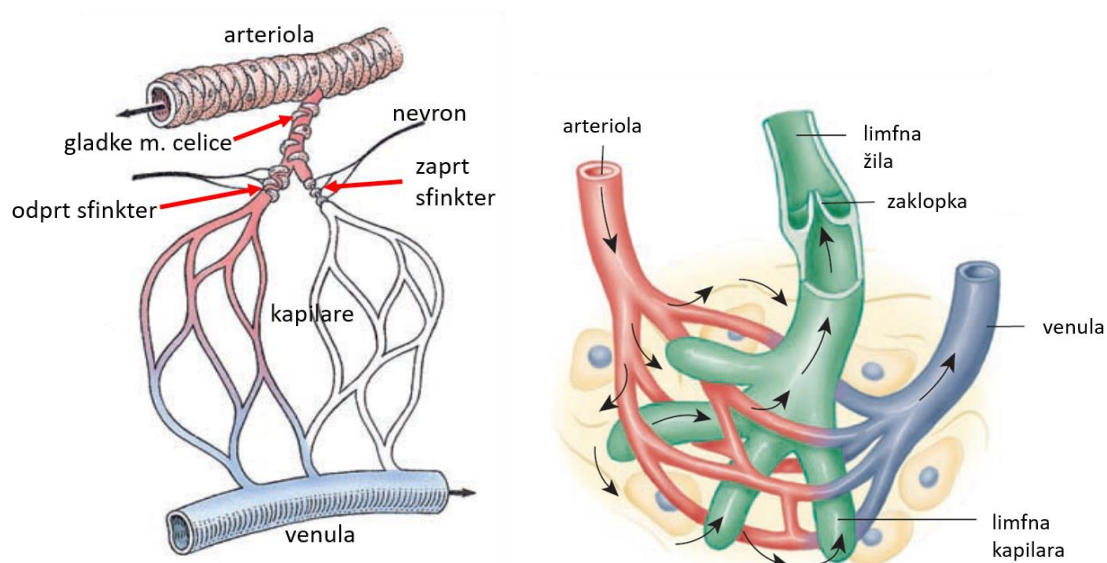
Človeško srce s popolnoma ločenim tokom oksigenirane in deoksigenirane krvi (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Žile, ki vodijo od srca, so **arterije** – ne glede na to, ali prevajajo oksigenirano (aorta) ali deoksigenirano kri (pljučne arterije). To so žile z debelo plastjo **elastičnih vlaken** (elastične arterije, ki izhajajo iz srca) ali **gladkih mišic** (mišične arterije) ter obdane s tanjšo plastjo **vezivnega tkiva**. Manjše arterije, ki se odcepljajo od večjih (**arteriole**) imajo le eno do dve plasti mišičnih vlaken ter v notranjosti plast **endotela** (ploščati epitel, značilen za vse žile). Žile se v tarčnih tkivih stanjšajo v izjemno tanke **kapilare** – kapilarni preplet tako povezuje najtanjšje arterije z najtanjšimi venami. Pri sesalcih so kapilare premera okoli 8 μm , kar še komaj omogoča prehod rdečih krvničk. Kapilare tvorijo izjemno obsežno mrežo v vseh tkivih (npr. v mišicah jih je več kot 2000 na mm^2). Pomembno je, da se kapilare lahko zapirajo, in tako je v mirujoči mišici le 1 % kapilar pretočnih. Steno kapilar tvori le plast endotela, ki leži na tanki **bazalni lamini**. Kapilare so izjemno propustne za majhne ione, hranila in vodo, ki prehajajo med endotelnimi celicami ali pa skozi njih (pinocitotski vezikli). Kri iz kapilar prejemajo **venule**, ki se stekajo v vedno večje **vene**. Vene imajo tanjšo steno od arterij in so manj elastične, vsebujejo pa zaklopke, ki preprečujejo tok krvi v napačno smer (stran od srca, npr. v nogah navzdol). V pomoč pri črpanju krvi proti srcu so tudi okoliške mišice ob kontrakciji, podtlak med diastolo v srcu in ritmično gibanje pljuč med dihanjem. Pri vretenčarjih poznamo tudi **limfatični sistem**, ki ga sestavljajo tankostene žile. Te se slepo začenjajo kot kapilare v telesnih tkivih, se združujejo v večje žile in končno izlijejo v vene na območju vratu. Naloga

limfatičnega sistema je črpanje odvečne tkivne tekočine (**limfe**), ki se je prefiltrirala skozi kapilare – podobna je krvni plazmi, vendar z manj beljakovinami. V okolici črevesja limfni sistem absorbira tudi maščobne molekule. Pomemben del limfnega sistema so tudi **limfni vozli** ali **bezgavke**, ki so vpletene v obrambne procese in so tudi krvotvoren organ (limfociti!).



Prikaz prereza arterije in vene: ustrezna arterija ima ožji premer, a debelejšo steno (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).



Kapilarni preplet in prikaz odprtega/zaprtega kapilarnega sistema (levo); umeščenost limfnih kapilar (desno) (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

ČUTILA

Čutilni sistem živali je sposoben prejemati različne dražljaje iz svojega telesa in okolice, ki so pomembni za preživetje in razmnoževanje. Aktivnost živčnega in hormonskega sistema sta pogosto vezani na informacijo, ki jo dobita od čutilnega sistema. Čutila so lahko organi, celice, tkiva ali organi, skupaj jih imenujemo **receptorji**. Dražljaji ali stimulusi so ena izmed oblik energije: električna, mehanska, kemična ali svetlobna. Receptorji te različne vrste energije pretvorijo v akcijske potenciale nevronov – to je skupen jezik živčnega sistema. Lahko rečemo, da so receptorji naravni pretvorniki.

DELITEV RECEPTORJEV

Glede na vrsto dražljaja, ki jih sprejemajo:

I. MEHANORECEPTORJI – sprejemajo mehanske dražljaje

- čutila za dotik, premikanje vode, sluh, ravnotežje
- reagirajo na mehanske dražljaje ki povzročijo različne deformacije npr. pritisk, dotik, raztezanje, valovanje, vibracije (zvok), gravitacija itd.

II. KEMORECEPTORJI – sprejemajo kemične dražljaje

- čutila za voh in okus
- dražljaj izzovejo plini ali v njih raztopljene snovi ter tekoče ali v tekočini raztopljene snovi

III. FOTORECEPTORJI – občutljivi na svetlobo

- dražljaj izzove svetlobna energija

IV. TERMORECEPTORJI – zaznavajo toploto

- dražljaj izzove sprememba temperature

V. HIGRORECEPTORJI – občutljivi na vlažnost zraka

VI. ELEKTORECEPTORJI – za detekcijo električnih dražljajev

Glede na lokacijo detekcije dražljaja:

- EKTORECEPTORJI ali EKSTERORECEPTORJI – čutilne strukture, ki sprejemajo dražljaje izven telesa živali

- INTRARECEPTORJI – čutilne strukture, ki zaznajo dražljaje znotraj telesa, delimo jih na:

- VISCERORECEPTORJE – zaznavajo krvni tlak, koncentracijo kisika v krvi, bolečino itd.
- PROPRIORECEPTORJE – zaznavajo položaj organov, ravnotežje itd.

Glede na povezavo s centralnim živčnim sistemom:

- PRIMARNI receptorji, ki po aksonu neposredno komunicirajo s centralnim živčnim sistemom.
- SEKUNDARNI receptorji, kjer pri komunikaciji s centralnim živčnim sistemom posredujejo vmesni nevroni.

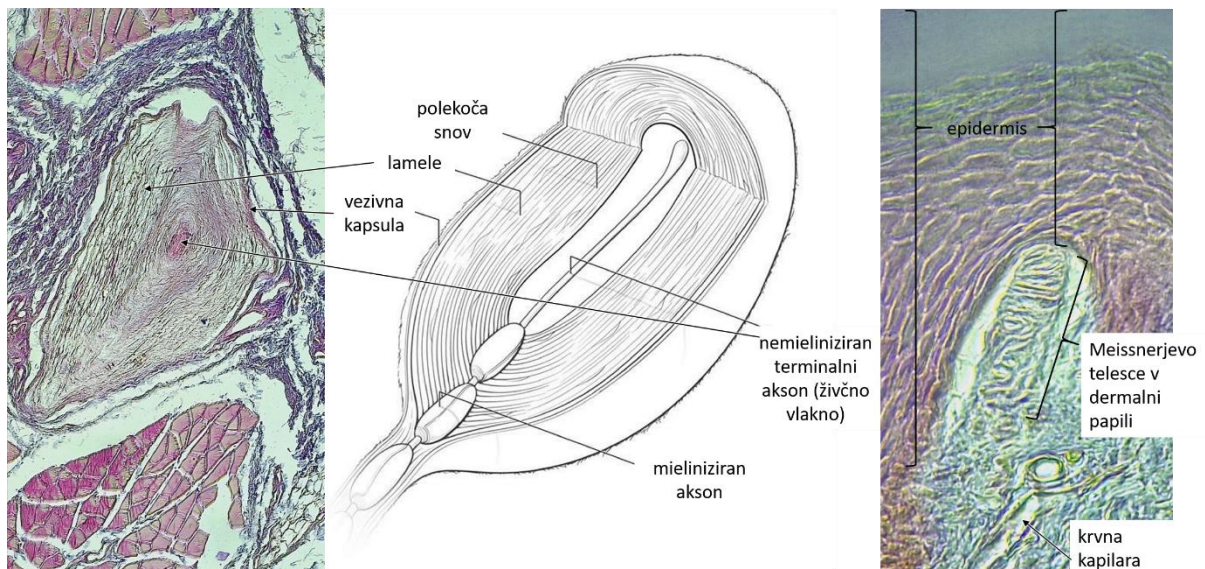
S čutilnim delom pogosto sodelujejo pomožne strukture. Človeško oko npr. ne more prejemati UV svetlobe, ker se ta pred prihodom na mrežnico že filtrira (pomožni organi so leča, roženica, žilnica, šarenica, mišice). Žuželke nimajo take strukture očesa, zato lahko zaznavajo UV svetlobo.

MEHANORECEPTORJI

A) ČUTILA ZA TIP

Kot mehanoreceptorji za tip pri nevretenčarjih služijo posebne čutilne živčne celice in čutilne celice s prostimi dlačicami ali ščetinami. Koža mehkužcev in kolobarnikov ima čutilne celice z dlačicami, ki ležijo v epidermu ali pod njim, členonožci pa imajo v epidermu nameščene čutilne celice, ki so povezane s čutilnimi dlakami na površini kutikule. Pri vretenčarjih so čutila za dotik **prosti živčni končiči** v vezivnem tkivu ali pa **čutilna telesca**, obdana z vezivno ovojnico. Primer sta Vater-Paccinijevo telesce in Meissnerjevo telesce.

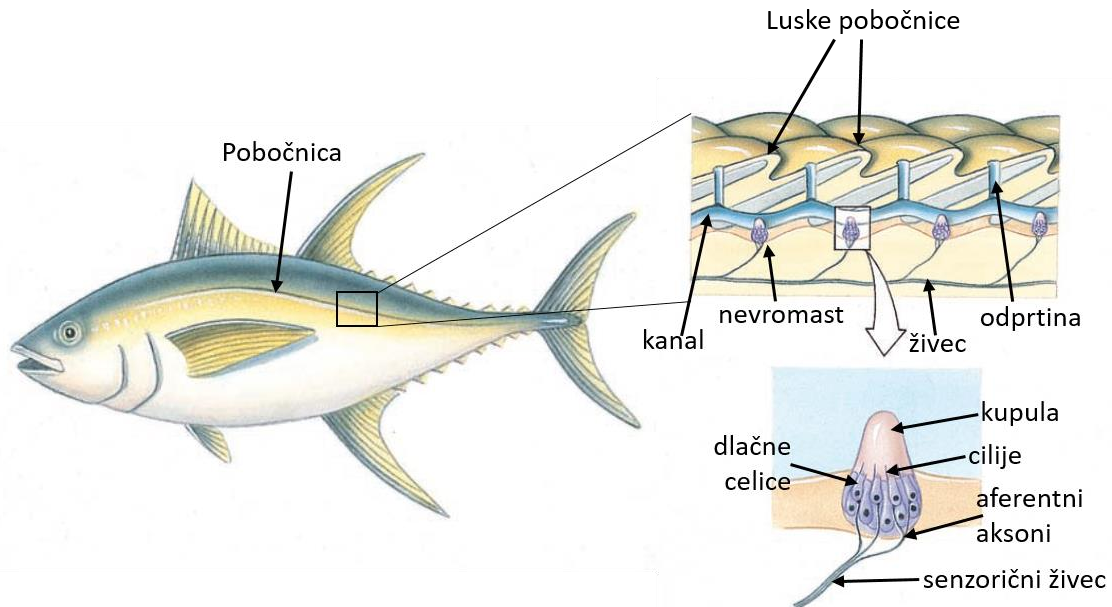
Vater-Paccinijevo telesce za tip in predvsem pritisk je ovalne oblike in obdano z debelo vezivno ovojnico. Sestavljeno je iz številnih koncentrično razporejenih lamel. Vsaka lamela je zgrajena iz zelo sploščenih vezivnih celic, ki so obkrožene s kolagenskimi vlakni, med njimi pa se nahaja poltekoča snov. V sredini telesca se nahaja prost živčni končič, ki ob pritisku iz katerekoli smeri, sproži receptorski potencial. Ležijo globoko v dermisu kože sesalcev pa tudi okoli notranjih organov, v vezivu okoli mišic in kit. **Meissnerjeva telesca** so manjša in se nahajajo v dermalnih papilah – izboklinah dermisa. Občutljiva so na zelo blag dotik. Posebej pogosta so v koži brez dlak, npr. na konicah prstov.



Vater-Paccinijevo telesce (povečava 100x) v dermisu in Meissnerjevo telesce (povečava 400x) v dermalni papili (shema prirejena po Rhodes in sod. 2019).

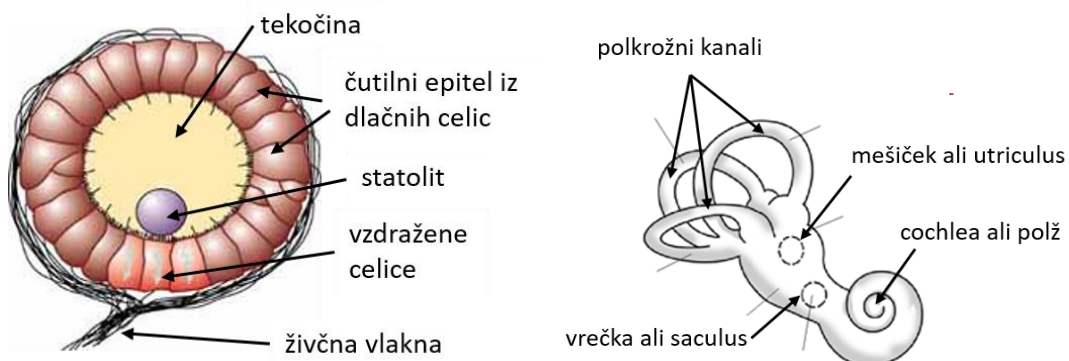
B) **PROPRIORECEPTORJI** nudijo informacijo o položaju telesa, imajo jih nevretenčarji in vretenčarji.

C) POBOČNICA pri ribah in dvoživkah – področje z receptorji (nevromasti), ki prejemajo dražljaje ob premikanju vode. Ribe s pobočnico zaznavajo tresljaje in spremembe vodnega toka. S tem določajo položaj svojega telesa v vodi in tudi drugih organizmov (plen, plenilci). Nevromaste sestavljajo dlačne celice s čutilnimi cilijami (migetalkami) v želatinasti kupuli. Kupula sega v kanal z vodo, kamor se prenesejo tresljaji in valovanje vode. Pri nekaterih ribah so s pobočnico povezane tudi elektroreceptorske celice, ki zaznavajo šibke elektrilčne signale, ki nastanejo npr. zaradi aktivnosti mišic ali srca drugih organizmov.



Pobočnica pri ribi (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

D) GEORECEPTORJI zaznavajo položaj telesa živali v prostoru glede na gravitacijo. Večino georeceptorjev sestavljajo **statociste**, ki so v osnovi enako zgrajene pri vseh živalih: v posebnih mehurčkih, zapolnjenih s tekočino, in v notranjosti prekritih s čutilnim epitelom, se nahajajo **statoliti** (čvrsta zrnca). Statoliti skupaj s tekočino prenesejo pritisk na čutilne dlake, ki so nameščene na vrhu celice, in tako nudijo informacijo o hitrosti in smeri gibanja.



Statocista (levo) (prirejeno po: Hickman in sod. 2008) in labirint notranjega ušesa pri sesalcu (desno) (prirejeno po: Wikipedia 2021c).

Pri vretenčarjih je čutilo za ravnotežje del notranjega ušesa, ki ga imenujemo **membranski labirint**. Ta vsebuje tako čutilo za sluh, kot za **statično** in **dinamično ravnotežje**. Del notranjega ušesa s čutilom za ravnotežje je **vestibularni organ**, ki vsebuje: dorzalni **mešiček (utricle)**, ventralno **vrečko (sacculus)** ter tri **polkrožne kanale**. V mešičku in vrečki so čutila z dlačnimi celicami in **otoliti**, ki zaznavajo nagib glave in lego telesa glede na gravitacijo (statično ravnotežje). Iz mešička izhajajo trije polkrožni kanali, na bazi katerih so odebelitve (**ampule**). Kanali vsebujejo **endolimfo**, ki se v skladu z gibanjem telesa pretaka po njih (odvisno od jakosti in smeri pospeševanja), dlačne celice v ampulah pa zaznavajo te premike (dinamično ravnotežje). Polkrožni kanali so nameščeni v treh prostorskih ravninah, tako da vedno lahko določijo smer gibanja v prostoru. Poleg tega se sestavijo informacije iz levega in desnega vestibularnega organa. Pomembno vlogo pri ravnotežju imajo tudi vidni signali, ki jih prejmemo z očmi, in signali iz mehanoreceptorjev za natezanje (ang. *stretch receptors*) v vratu (za položaj glave) in po celem telesu (položaj telesa).

HALTERE – Betičasta krila

Dvokrilci (Diptera, Insecta) imajo drugi par kril preobražen v haltere. Te sodelujejo pri letu in imajo receptorje, občutljive na napetost mišic kril, kar omogoča premočrtni let.

E) ČUTILA ZA SLUH - FONORECEPTORJI

Sposobnost za sprejemanje zvočnih valov je posebno razvita pri žuželkah in vretenčarjih.

Organi za sluh so:

- TIMPANALNI ORGANI – pri žuželkah, nahajajo se na različnih delih telesa (npr. na tibijah ali na zadnjem telesnem členu pri kobilicah, na bazi prednjih kril pri dnevnih metuljih);
- SLUŠNE DLAKE – pri pajkih;
- NOTRANJE UHO – pri vretenčarjih.

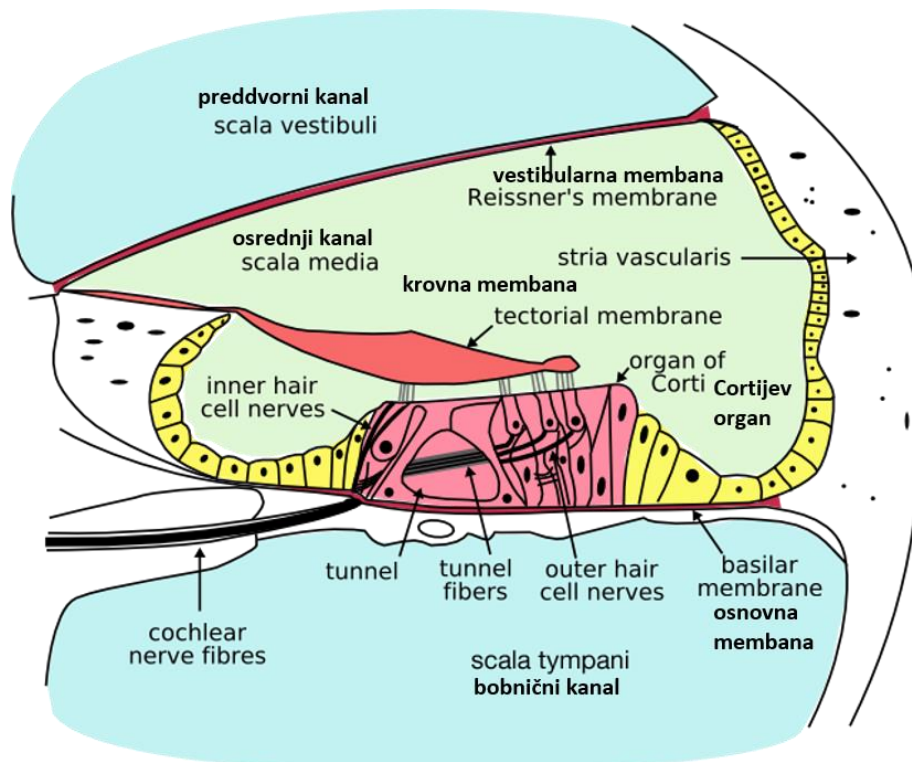
ZGRADBA UŠESA (čutilo za sluh):

Kot slušni organ pri vretenčarjih deluje del labirinta notranjega ušesa: **lagena** je izvorno čutilo za sluh pri vretenčarjih, ki se v evoluciji podaljša in razvije v **polža (cochlea)**. Ribe kostnice imajo slabše razvito notranje uho, saj voda bolje prevaja zvok od zraka, poleg tega tudi ne potrebujejo dodatnega organa za prenos. Polž je pri dvoživkah, plazilcih in pticah raven, pri sesalcih pa zavrt (od tod tudi ime). Pri kopenskih vretenčarjih se razvije aparat za dovod zvoka. Ptice in sesalci imajo najbolj razvit organ za sluh. Ta se začne z **zunanjim ušesom**, sestavljenim iz **uhlja** (sesalci) in **sluhovoda**, ki vodi do bobniča. V uhlju so lahko dobro razvite mišice za premikanje uhljev v smeri zvoka, določene skupine pa imajo uhlje lahko tudi reducirane. Zunanjemu ušesu sledi **srednje uho** s tremi slušnimi koščicami (**kladivce – malleus, nakovalce – incus** in **stremence – stapes**), ki povezujejo bobnič z **ovalnim okencem**. Membranski labirint notranjega ušesa obdaja koščeni labirint.

Polž je z dvema membranama predeljen v tri kanale (*scala*):

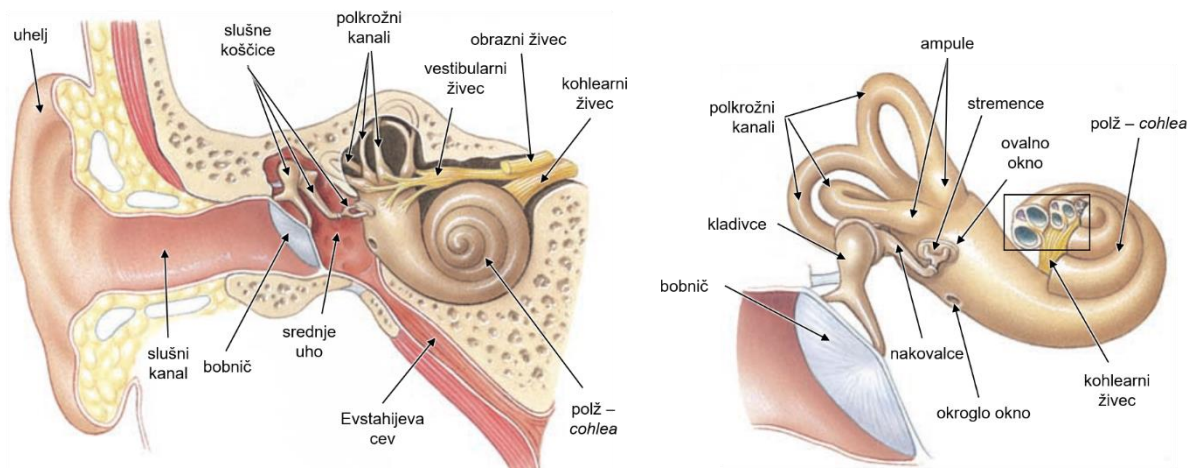
- **bobnični kanal (scala tympani)**, ki je z **osnovno (bazilarno)** membrano ločen od osrednjega kanala, zapolnjen je s perilimfo;
- **preddvorni kanal (scala vestibuli)**, ki ga omejuje **vestibularna** membrana (ali Reissnerjeva membrana), zapolnjen je s perilimfo;
- **osrednji kanal (scala media ali ductus cochlearis)**, zapolnjen z endolimfo.

Čutilo za sluh (**Cortijev organ**) leži na osnovni membrani. Sestavljajo ga dlačne (migelčne) celice, ki jih pokriva **krovna** (tektorialna) **membrana**. Ob polžu vidimo tudi **spiralni ganglij** (veja slušnega živca).

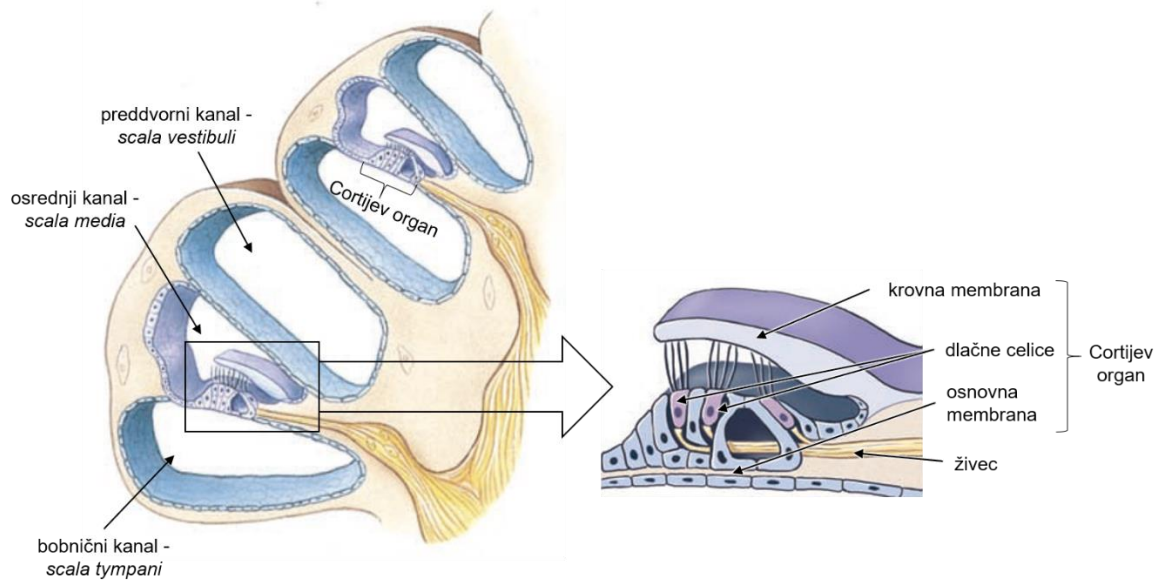


Prečni prerez skozi polža notranjega ušesa (prirejeno po: Wikipedia 2021c).

Zvok izzove vibriranje bobniča, kar se preko slušnih koščic prenese na ovalno okence in na perilimfo med koščenim in membranskim labirintom. Perilimfa prenese valove čez vestibularno in timpanalno stran polža, ter tako vzdraži Cortijev organ na določenem mestu (višje frekvence na bazi, nižje na vrhu polža).



Prenos zvoka v ušesu od uhlja, preko srednjega, do notranjega ušesa (prirejeno po: Hickman in sod. 2008)



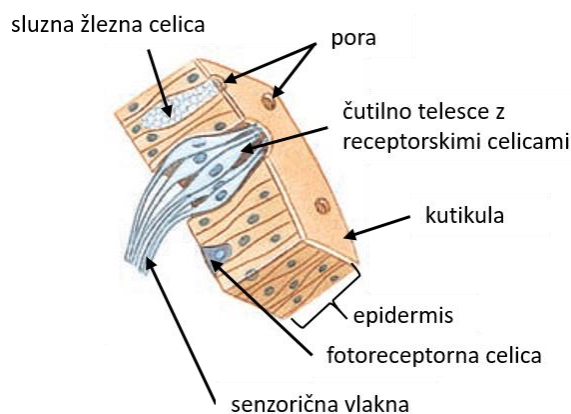
Podroben prikaz prenosa zvoka v notranjem ušesu do Cortijevega organa (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

KEMORECEPTORJI

Kemorepcija je najstarejši in najbolj univerzalen čut, razvit pri vseh živalih in tudi pri enoceličarjih. Med kemoreceptorje uvrščamo **čutila za voh** in čutila za **okus**. Vedno so nameščeni na končnih delih telesa, kot so npr. rob glave in avrikule pri vrtničarjih, tipalke pri polžih, lovke pri ožigalkarjih, ambulakralne nožice pri iglokožcih. Pri številnih nevretenčarjih ne ločujemo voha in okusa, ampak je to združeno v **enem tipu kemoreceptorjev** (npr. pri deževniku), ti dve čutili pa lahko dobro ločimo pri žuželkah in vretenčarjih. Voh lahko imenujemo tudi kemorepcija na razdaljo in pri določenih živalih je razvit do skrajnosti ter je odločilen za hranjenje, iskanje in izbiro spolnega partnerja, teritorialnost in podobno. Čutila za okus so ponavadi manj občutljiva, odzivi nanj so bolj omejeni, poleg tega se signali iz obeh vrst čutil zbirajo v različnih delih možganov.

A) Kemoreceptorji pri deževniku (*Lumbricus terrestris*, Oligochaeta – maloščetinci)

Čutilne celice so nameščene v posebnih jamicah, ki skupaj tvorijo **čutilna telesca**. Pri deževniku ta ležijo v v epidermalni plasti integumenta. Tam najdemo tudi posamezne fotoreceptorne celice in enocelične sluzne žleze.



Receptorji v integumentu deževnika (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

B) Čutila za okus – GUSTORECEPTORJI

Čutila za okus reagirajo na tekoče ali v tekočini raztopljene snovi. Živali jih uporabljajo predvsem za zaznavanje kvalitete hrane, vode in zraka.

Nameščenost gustoreceptorjev pri živalih:

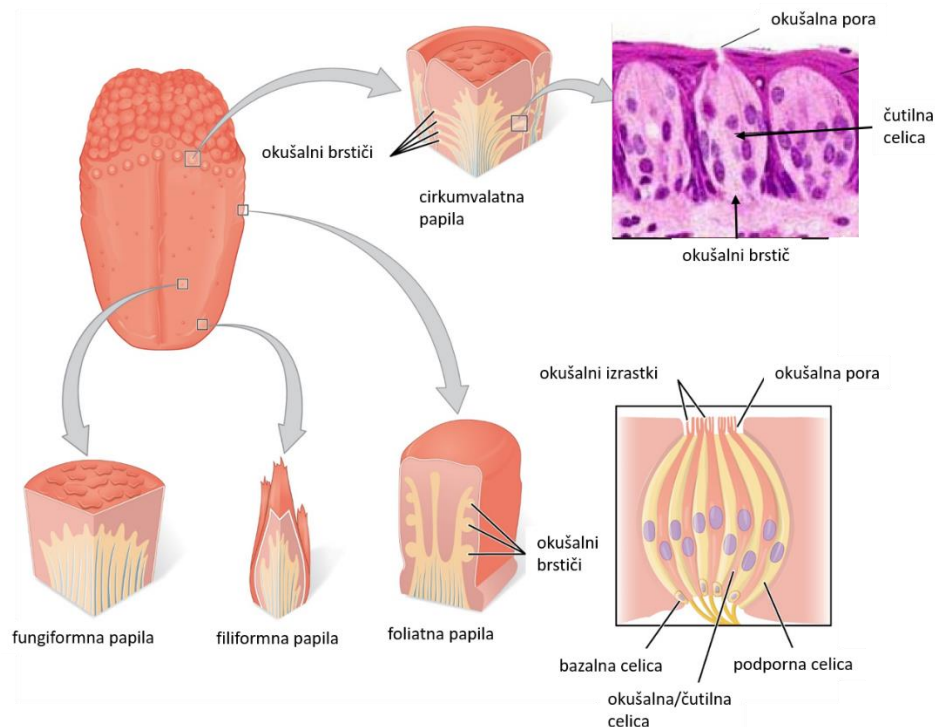
- polži: področje ust,
- pajki: prednje noge, obustne okončine, žrelo,
- žuželke: antene, tarzusi sprednjih nog, nadžrelni žleb,
- hobotnica: lovke,
- morski ježki: 5 parov nožic okoli ust.

VRETENČARJI

Gustoreceptorji so organizirani v **okušalne brstiče**, ki so pri ribah razporejeni po vsem telesu, pri kopenskih vretenčarjih pa predvsem v jeziku in ustni votlini. Pri sesalcih je več okušalnih brstičev združenih in se nahajajo v epitelu jezičnih **brbončic (papil)**.

Jezik s papilami

Papile so tvorbe na površini jezika, pokrite z večslojnim ploščatim epitelom (pokriva ga takna plast poroženelih celic). Poznamo cirkumvalatne, fungiormne – gobaste, foliatne – listaste (ob strani jezika) in filiformne papile (brez gustoreceptorjev, zaznavajo strukturo hrane). Okušalni brstiči so umeščeni v epitel papil ter so grajeni iz čutilnih in podpornih celic. Okušalni brstiči se navzven odpirajo s poro, v katere segajo izrastki čutilnih celic (mikrovili), te celice pa se v bazalnem delu povezujejo z živčnimi vlakni. Pod epitelom je plast vezivnega tkiva z žilami in žlezami, ki izločajo slino. Še globlje pa je debela plast mišic, ki potekajo v več smeri. Razlikujemo 5 kvalitet okusa: kislo, sladko, grenko, slano in umami (vsak s svojimi specifičnimi receptorji), ki pa niso specifično vezane na določen del jezika.



Histološka zgradba kemoreceptorjev na jeziku (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

C) Čutila za voh

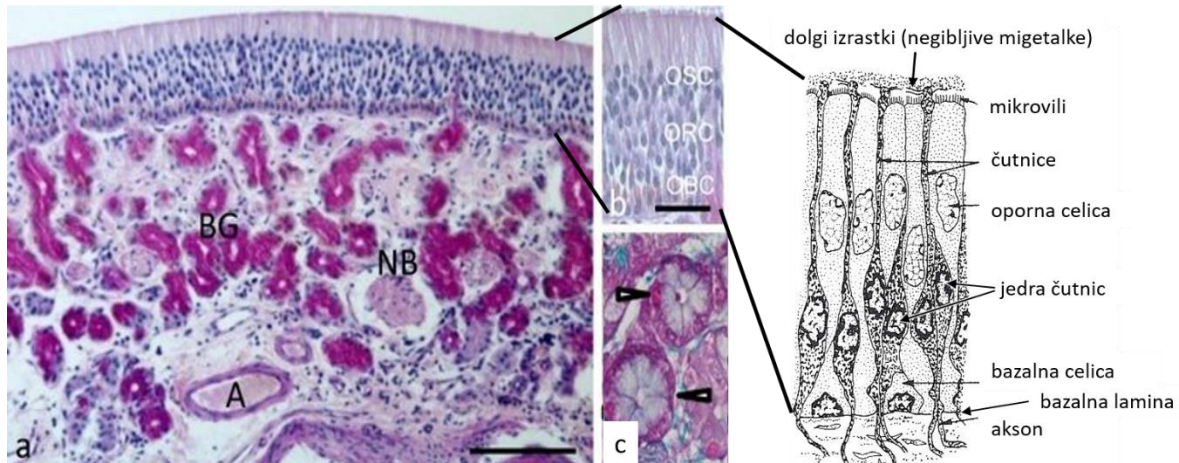
Čutila za voh reagirajo na plinaste in v plinih topne snovi. Živali jih uporabljajo v najrazličnejše namene – iskanje spolnega partnerja, hrane, vode, mesta za razvoj potomcev. Pri nevretenčarjih se nahajajo na različnih mestih, pri vretenčarjih pa v nosni votlini.

Tipi čutil za voh pri nevretenčarjih:

- mehkužci: **osfradij** na vhodu v škržno votlino, poleg njega pa še veliko drugih čutilnih celic, ki so najbolj gosto nameščene na tipalih;
- raki: na **antenah** (tipalkah) se nahajajo majhne peresaste dlačice z eno čutilno celico. Enaki organi se nahajajo tudi na področju ust;
- pajki: **lirasti organi** na sprednji strani telesa in na nogah ter posebni stopalni organi in čutilne dlačice v koži;
- žuželke: čutila za voh so koncentrirana predvsem na **antenah**, ter dodatno na **spodnjih čeljustih** in **labiumu**. Žuželke naj bi bile živali z najbolj razvitim vohom. Antene samcev so ponavadi zelo košate, saj z njimi zaznavajo feromone samic;
- iglokožci: predvsem na **ambulakralnih nožicah**.

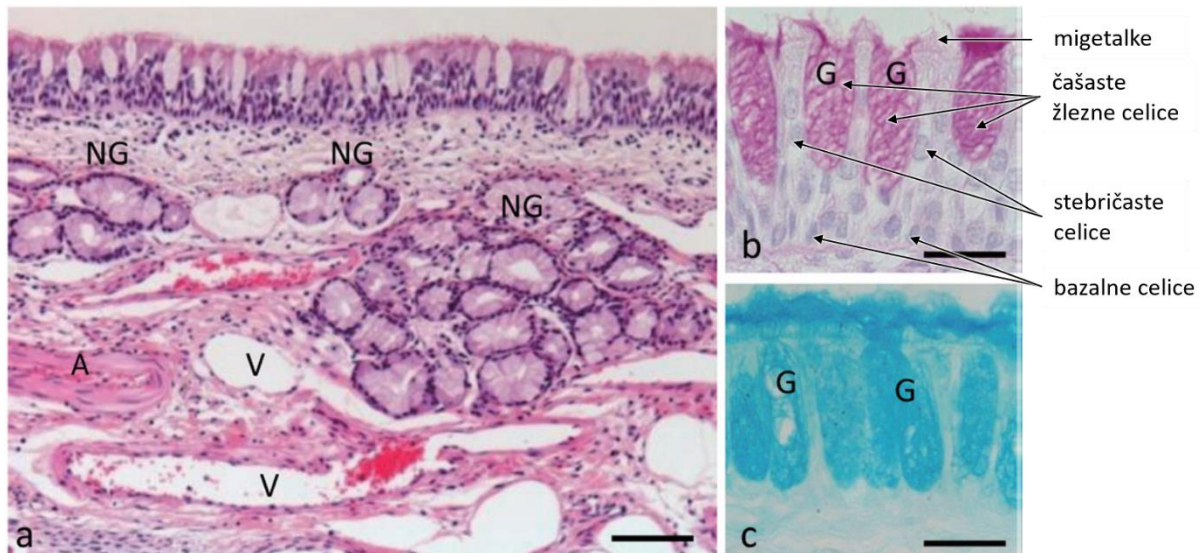
Vohalna (in dihalna) sluznica sesalca

V nosni votlini se nahajata dihalni in vohalni epitel. **Vohalni epitel** pokriva predvsem streho nosne votline pri človeku. Je višji od dihalnega in vsebuje več celic (vidnih je več jeder). Sestavljajo ga **čutnice** (receptorji) z dolgimi **migetalkami**, ki ležijo v mukusu, **oporne celice** z **mikrovili** (jedra so vidna v zgornjem delu epitela) in **bazalne celice**. Pod epitelom ležijo številne mukozne (sluzne) žleze.



Vohalna sluznica – histološka in celična struktura. a. vohalni epitel z lamino propio (merilo = 100 μ m); b. povečan vohalni epitel; c. povečane Bowmanove žleze (merilo = 30 μ m). A – arterija; BG – Bowmanove žleze; NB – živec; OSC – oporne celice; ORC – čutnice; OBC – bazalne celice (mikrografije – Ibrahim in sod. 2014; shema – Matoničkin in Erben 2002).

Dihalna sluznica obdaja nosne školjke. Je iz večstopenjskega epitela (bazalne celice, ki ne segajo na površino, stebričaste celice z migetalkami, ne vsebuje čutnic), zanj pa so značilne tudi številne **čašaste sluzne žleze**. Pod epitelom so v vezivu mukozne in serozne žleze ter krvne žile.



Dihalna sluznica: a. večstopenjski dihalni epitel z lamino propio (merilo = 100 μ m); b. in c. povečava epitela, različni obarvanji (merilo = 20 μ m). A – arterija, G – čašaste sluzne žleze; NG – mukozne in serozne žleze; V – vene (Ibrahim in sod. 2014).

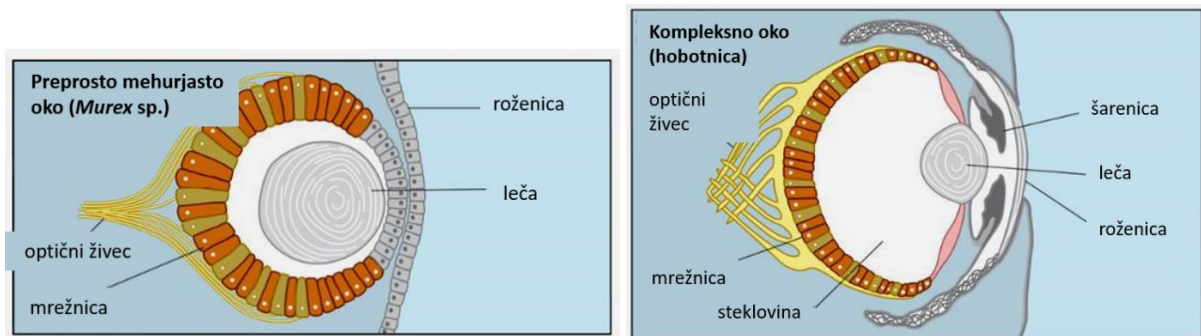
FOTORECEPTORJI

Fotoreceptorji, čutila za zaznavanje svetlobe, so lahko različno zgrajeni in natančni: od razlikovanja svetlega in temnega ter prepoznavanja premikanja predmetov do popolne slike predmeta. Glavni del vseh organov za vid so vidne celice s palčko, ki je občutljiva na svetlobne dražljaje. Vidne celice so običajno obdane s pigmentnimi celicami ter s tem optično izolirane, da svetloba do njih prehaja samo iz ene smeri. Večje število čutnih vidnih celic in pigmentnih celic tvori vidni epitel – **mrežnico (retino)**, ki je glavni del vsakega očesa. Jasnost vida je odvisna od dodatnih struktur (leča, šarenica, roženica, mišice, veke itd.).

NEKATERI TIPI FOTORECEPTORJEV:

- **Očesne pege – oceli:** epidermalne strukture, ki jih sestavlja večje število čutilnih celic. Zaznavajo samo intenziteto svetlobe. Najdemo jih pri meduzah, mnogih žužkah (poleg sestavljenih oči), nekaterih vrtnicarjih.
- **Čašasto oko** – npr. pri polžu latvici (*Patella* sp.). Epitel s povečanim številom čutilnih celic se povezuje v kožo. V vdolbini so čutilne celice, katerih palčke molijo ven. Pred čutnice se izloča izloček, ki sprejema svetlobo.
- **Jamičasto oko** – očesna čaša se lahko še pogrezne ter dobi obliko očesne jamice, ki je izpolnjena s sluzno tekočino, ter še bolje zbira in lomi svetlobne žarke. Tako oko ima npr. polž petrovo uho (*Haliothis* sp.).
- **Mehurjasto oko** – v naprednem razvoju očesa se zaprejo očesne jamice, tako da ostane samo majhna odprtina, zenica, skozi katero lahko svetloba vstopa do čutilnih celic. V njem nastaja obratna slika predmeta. V nadaljnjem razvoju očesa se pojavi leča (na odprtini čašice ali nad čutilnim epitelom). Pri vrtnem polžu (*Helix pomatia*) se je kožni epitel ločil od čutilnega, ki se je razvil v očesni mehurček (mehurjasto oko). Na delu očesnega mehurčka, ki je obrnjen proti zunanosti, ostaja njegov epitel in tvori lečo v obliki krogle. Oddvojeni kožni epitel je na tem mestu prozoren. Leča omogoča, da vsi žarki iz ene točke predmeta padajo na isto mesto čutilnega dela, kjer nastaja obratna slika predmeta. Še bolj razvito oko imajo glavonožci. Na sprednjem delu epitel izloči lečo, ki lomi svetlobo, v notranjosti pa je steklovina, ki lomi

svetlobo, a slabše od leče. Razvite so tudi mišice, ki lahko približajo ali oddaljujejo lečo od zunanje strani očesa (ciliarnik).

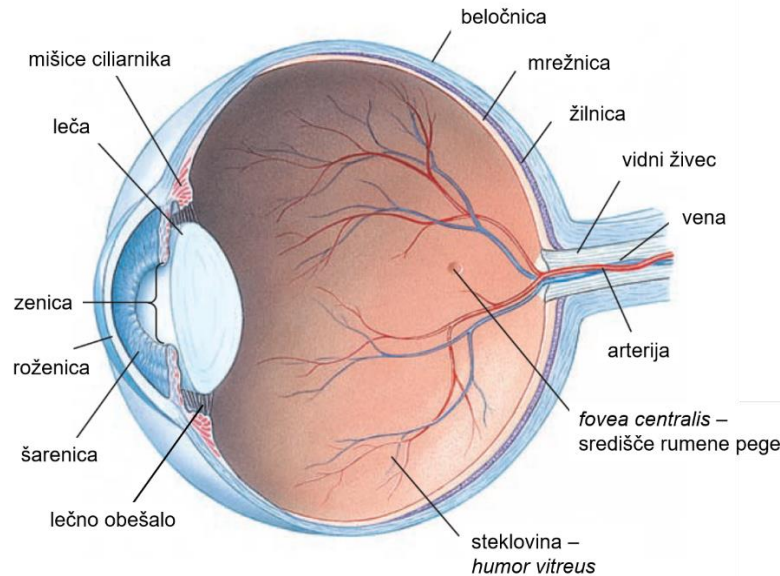


Preprosto mehurjasto oko polža (*Murex* sp.) (levo) in kompleksno mehurjasto oko hobotnice (desno) (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

OČI VRETNČARJEV

Očesno zrklo obdaja čvrsta **beločnica (sclera)**, ki je na sprednji strani prozorna – ta del imenujemo **roženica (cornea)**. Beločnico z notranje strani obdaja nežna **žilnica (choroidea)** z mnogimi krvnimi žilami, med katerimi je veliko pigmenta. V sprednjem delu je **šarenica (iris)**, ki uravnava količino svetlobe, ki prihaja v oko. V šarenici je odprtina – **zenica (pupilla)**, ki se ob različni jakosti svetlobe širi ali oža. Za zenico je prozorna **leča**. Med roženico in šarenico je prostor, izpolnjen s tekočino (sprednja **očesna komora**), med šarenico in lečo pa je zadnja očesna komora (zapolnjuje ju očesna vodica, *humor aqueous*). V notranjosti očesnega zrkla se nahaja **mrežnica (retina)** s čutilnimi celicami in se s svojim pigmentnim delom drži žilnice. Mrežnica pri sesalcih vsebuje deset plastni. Med lečo in mrežnico je oko zapolnjeno s **steklovino (humor vitreous)**. Na zadnjem delu iz njega izhaja vidni živec. Do akomodacije očesa ali »fokuseranja« lahko pride s spremembo oblike leče (pri kopenskih vretenčarjih), ali pa s približevanjem/oddaljevanjem leče od mrežnice (ribe; tudi pri glavonožcih).

V očesu vretenčarjev se nahajata dva tipa čutnic – **paličice** (daljše, več pigmenta – zaznavanje svetlobe, tudi ko je te manj) in **čepki** (zaznavanje barv v dobrih svetlobnih pogojih). V čutnicah se nahaja svetlobno občutljivi pigment – **rodopsin** (beljakovina **opsin** + karotenoidni pigment **retinal**), v katerem se pod vplivom svetlobe odvijajo kemijske spremembe, ki sprožijo hiperpolarizacijo in se kot živčni impulz po vmesnih nevronih prenašajo v možgane. Vsa svetloba, ki preide skozi lečo iz ene točke predmeta, pada na eno točko mrežnice, kjer nastaja obrnjena in ostra slika predmeta.

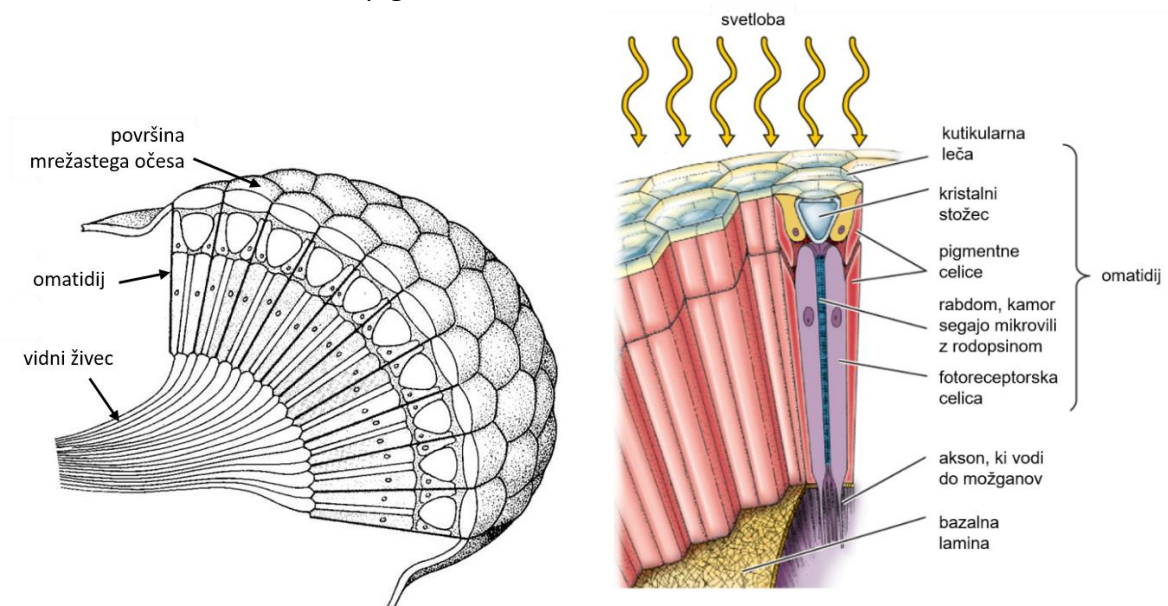


Oko sesalca (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

SETAVLJENO (MREŽASTO) OKO ČLENONOŽCEV (npr. žuželke)

Žuželke imajo poleg ocelov še sestavljene oči. Te so sestavljene iz večjega števila očesc (**omatidijev**) (tudi do 30.000 v enem očesu), ki so običajno šesterokotni. Vsak omatidij je samostojna enota in prejme del slike, vsi skupaj pa ustvarijo sliko celotnega predmeta (mozaični vid). Številne žuželke vidijo barve, UV svetlobo in tudi polarizirano svetlobo.

Površina vsakega omatidija (spodnja slika – desno) je prekrita s šesterokotno kutikularno lečo, ki je nastala iz dveh matriksnih (korneagenih) celic. Pod lečo je kristalni stožec zgrajen iz štirih kristalnih celic. Pod njimi je osem podaljšanih vidnih čutilnih celic (fotoreceptorjev) s številnimi mikrovili. Vseh osem čutilnih celic tvori t.i. rabdom, ki vsebuje rodopsin in sprejema svetlobne dražljaje. Iz vsake vidne čutilne celice izhaja živčno vlakno, ki vodi informacijo v možgane. Čutilne celice so obkrožene s pigmentnimi celicami.



Oko žuželke v prerezu (levo) (prirejeno po: Biodidac 2010) in posamezen omatidij (desno) (prirejeno po: Macmillanlearning 2021).

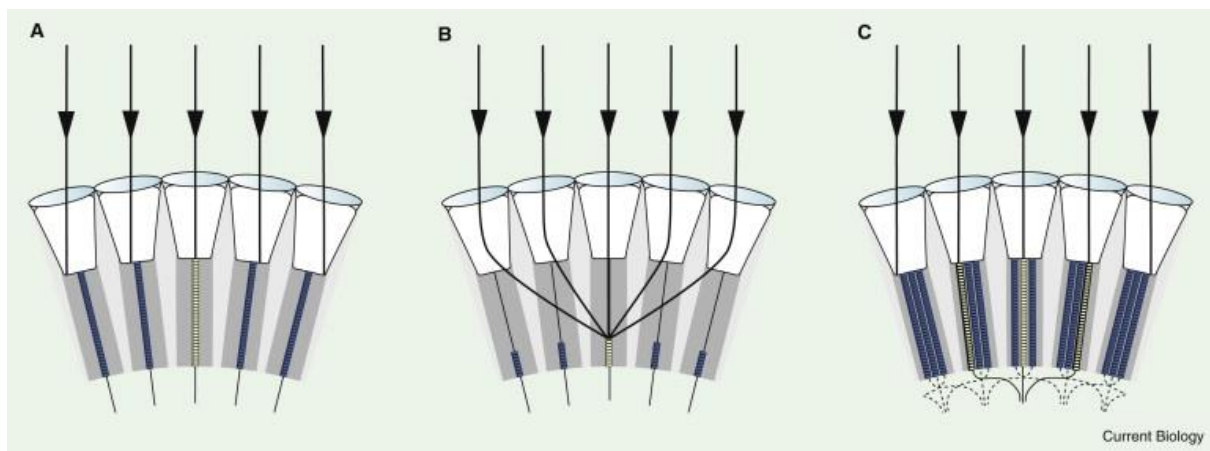
Žuželke imajo lahko (glej sliko spodaj):

A: **Apozicijsko oko**: omatidiji so optično ločeni (pigmentne celice), svetloba med njimi ne prehaja in zato je ločljivost višja, slabša pa občutljivost (primerno za dobre svetlobne razmere). Prisotno pri dnevnih žuželah.

B: **Superpozicijsko oko**: omatidiji med seboj niso optično ločeni, zato rabdomski del omatidija zadane svetloba, ki prihaja skozi sosednje omatidije. Prisotno pri npr. nočnih metuljih.

C: **Nevralno superpozicijsko oko**: omatidiji so optično ločeni, vendar pa v predelu lamine (pod mrežnico) prihaja do zbiranja informacije iz večih omatidijev. Prisotno pri muhah.

Pigmentne celice se lahko v omatidiju tudi premikajo, tako da lahko žival podnevi, v močni svetlobi, uporablja apozicijski vid (mozaična slika), ponoči, v šibki svetlobi, pa se pigmentne celice umaknejo in tako omogočijo superpozicijski vid.



Struktura (A) apozicijskega, (B) superpozicijskega in (C) nevralnega superpozicijskega očesa (Borst 2009).

RAZMNOŽEVANJE IN RAZVOJ

Osnovna značilnost vsakega organizma je sposobnost razmnoževanja (reprodukcije). Razmnoževanje je postopek nastanka novih organizmov. V razmnoževanje večceličnih organizmov ne spada samo prenos biološke informacije iz enega organizma na drugega, temveč tudi hormonska regulacija oogeneze, ovulacije, spermatogeneze, obnašanja. Živali se lahko razmnožujejo nespolno ali spolno.

NESPOLNO RAZMNOŽEVANJE

Z nespolnim razmnoževanjem nastajajo novi osebki (eden ali več), ki so genetsko identični odraslim osebkom. Ta način razmnoževanja je po eni strani zelo učinkovit, saj ni potrebno parjenje dveh osebkov – potreben je samo en osebek. Po drugi strani pa nespolno razmnoževanje ne povečuje genetske pestrosti, kar je lahko za določeno vrsto uničujoče ob spremenjenih okoljskih pogojih. Nespolno se razmnožujejo pritrjene (sesilne) živali in živali, ki živijo v zelo raztresenih populacijah in redko srečajo partnerja. Tako vrsto razmnoževanja srečamo tudi pri protistih in mnogih nevretenčarjih, redkeje pri vretenčarjih. Poznamo več načinov nespolnega razmnoževanja:

- mitotske delitve – zelo razširjeno pri enoceličarjih;
- brstenje – novi osebki nastajajo z mitotskimi delitvami dela materinskega osebka; brstenje je prisotno npr. pri ožigalkarjih;
- regeneracija – iz dela ali odseka organizma se tvori nov osebek (iglokožci, ožigalkarji, vrtničarji – npr. planarije, nekateri mehkužci, spužve);
- partenogeneza – novi osebki se razvijejo iz neoplojenih jajčec (nekateri členonožci, redkeje tudi nekatere dvoživke, ribe, plazilci).

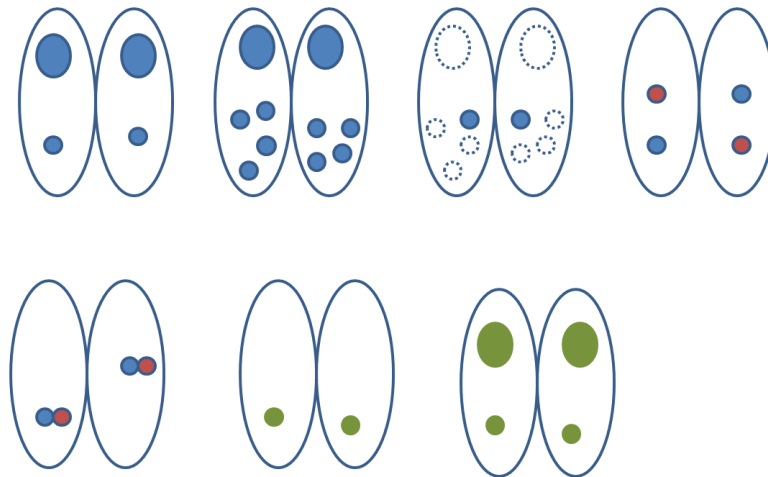
SPOLNO RAZMNOŽEVANJE

Pri spolnem razmnoževanju potrebujemo dva starša, pri katerih v procesu gametogeneze nastanejo spolne celice ali **gamete** – pri samicah jajčeca in pri samcih spermiji. Pri združevanju jajčne celice in spermije v **zigoto** pride do novih kombinacij genov, kar je glavna evolucijska prednost spolnega pred nespolnim razmnoževanjem. Potomci tako niso popolnoma enaki staršem. Enoceličarji (protisti), nimajo posebnega spolnega aparata.

SPOLNO RAZMNOŽEVANJE PARAMECIJEV

Pri paramecijah poleg nespolnega srečamo tudi spolno razmnoževanje s **konjugacijo**. Parameciji imajo 2 tipa jeder: mikronukelus (generativno j.) in makronukleus (vegetativno j.). Potek:

- paramecija (t.i. **gamonta**) se povežeta;
- **mikronukleus** (diploidno jedro = $2n$) se mejotsko razdeli na štiri **mikronukleuse** (haploidna jedra = n);
- trije haploidni mikronukleusi in makronukleus propadejo;
- preostali mikronukleus se še enkrat mitotsko deli na 2 jedri: **stacionarno** in **migracijsko** jedro;
- gamonta si preko plazmatskega mosta izmenjata migracijski jedri;
- združitev migracijskega (n) in stacionarnega (n) jedra v **zigoto** → nastaneta mikronukleus in zasnova makronukleusa;
- sledi somatska delitev celice.



Spolno razmnoževanje paramecijev.

MENJAVA GENERACIJ

Pojavu, ko se pri isti vrsti živali izmenjujeta nespolno in spolno razmnoževanje, pravimo **menjava generacij** ali **METAGENEZA**. Poleg praživali imajo metagenezo še npr. ožigalkarji, trakulje, mahovnjaki, mnogoščetinci in nekateri raki.

Ožigalkarji:

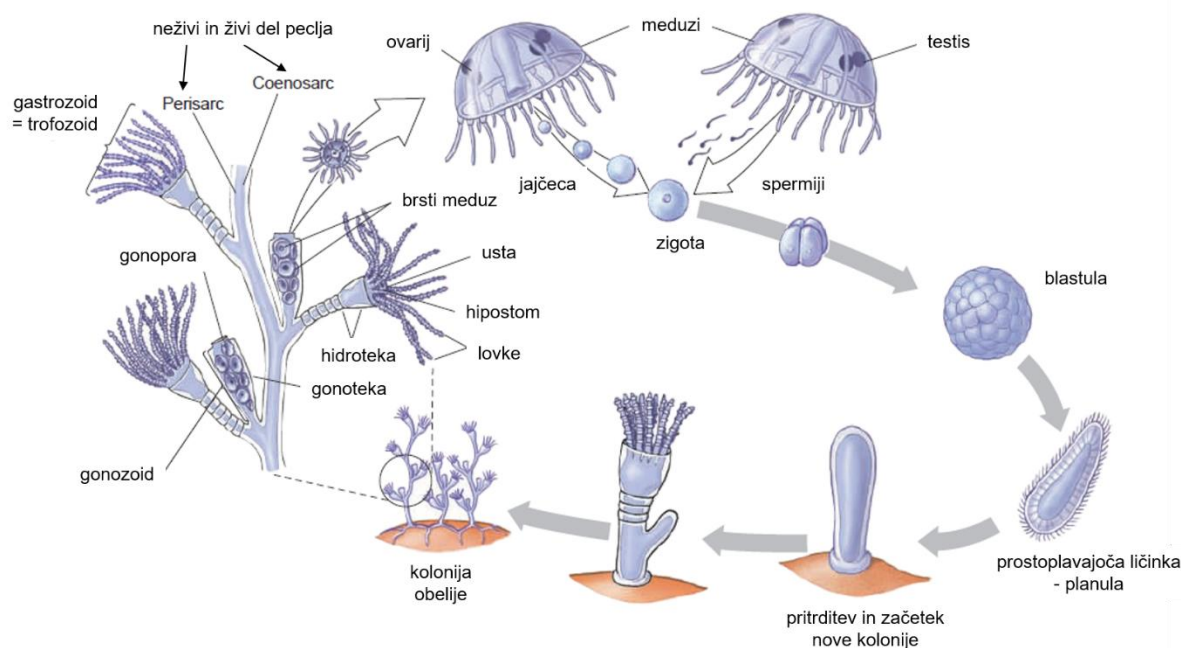
KLOBUČNJAKI (Scyphozoa): izmenjava spolne in nespolne generacije (strobilacija); 2 obliki: polip in meduza.

KORALNJAKI (Anthozoa): spolna in nespolna generacija, samo polipna oblika.

TRDOŽIVNJAKI (Hydrozoa): izmenjava spolne in nespolne generacije (brstenje); 2 obliki: polip in meduza. Polipi so lahko kormijski, kjer imajo osebki različne vloge.

Kolonije trdoživnjaka *Obelia* sp. so grajene iz številnih polipov. Na podlago se pritrjajo s **stolonom**, ki je ponavadi na komercialno pripravljenih preparatih slabo viden. Iz stolona izraščajo številni pediceli s polipi, ki pa so različni glede na nalogo, ki jo opravljajo. Poznamo 2 tipa polipov:

- **Gastrozoidi** – so udeleženi pri hranjenju (lovijo plankton), zato imajo lovke okoli ustne votline.
- **Gonozoidi** – njihova naloga je razmnoževanje – sodelujejo pri nastajanju novih meduz z **nespolnim** razmnoževanjem. V primerjavi z **gastrozoidi** so podolgovati, se ne hranijo in nimajo lovk. Gonozoide obdaja ovojnica, ki ji pravimo **gonoteka** in je odprta proti morju. V gonoteki se nahaja **blastostil**, kjer so brsti novih meduz. Ti se sčasoma odcepijo od blastostila in se skozi odprtino gonoteke sprostijo v morje.



Menjava generacij pri trdoživnjakih (*Obelia* sp.) (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

SPOLNI ORGANI

Pri kompleksno grajenih živalih se za potrebe spolnega razmnoževanja razvijejo posebni organi, ki so grajeni iz treh delov:

1. GONADE – SPOLNE ŽLEZE – v njih dozorevajo spolne celice. Pojavljajo se lahko posamezno, v parih ali so zelo številne (ploski črvi jih imajo lahko do 100). Poznamo:
 - jajčnik (*ovarij*) – tvorba jajčec;
 - moda (*testis*) – tvorba semenčic;
 - obojespolna žleza (*ovotestis*) – v isti spolni žlezi proizvajajo oba tipa spolnih celic, npr. pri polžih pljučarjih (*Pulmonata*).
2. IZVODILA GONAD
 - jajcevedi (*ovidukt*), lahko spremenjeni tudi v maternico (*uterus*);
 - semenovodi (spermidukti, *vas deferens*).
3. POMOŽNI ORGANI ZA KOPULACIJO (*penis*, *vagina* ali pa *kloaka* – votlina, kamor se izločajo prebavila, izločala in spolne žleze), dodatne ŽLEZE.

Spolni aparat se razlikuje med vrstami, kar je odvisno od načina razmnoževanja. Pri nekaterih živalih (predvsem tistih z zunanjo oploditvijo) lahko manjkajo kopulacijski organi, pri nekaterih tudi izvodila.

Živali so lahko **gonohoristi** (enospolniki) ali **hermafroditi** (dvospolniki). Pri gonohoristih so za vrsto značilne živali obeh spolov. Samci in samice so navadno različni po telesni zgradbi in velikosti, kar imenujemo **spolni dimorfizem**. Ta je pri nekaterih živalih manj izražen, pri drugih (npr. ptice, sesalci) pa bolj. Primarni spolni dimorfizem vključuje razlike v zgradbi spolnega aparata, sekundarni spolni dimorfizem pa razlike v telesni zgradbi, fizioloških značilnostih in obnašanju. Osebk nasprotnih spolov se prepoznavajo tako, da proizvajajo in zaznavajo različne signale (barvne vzorce, feromone, oglašanje).

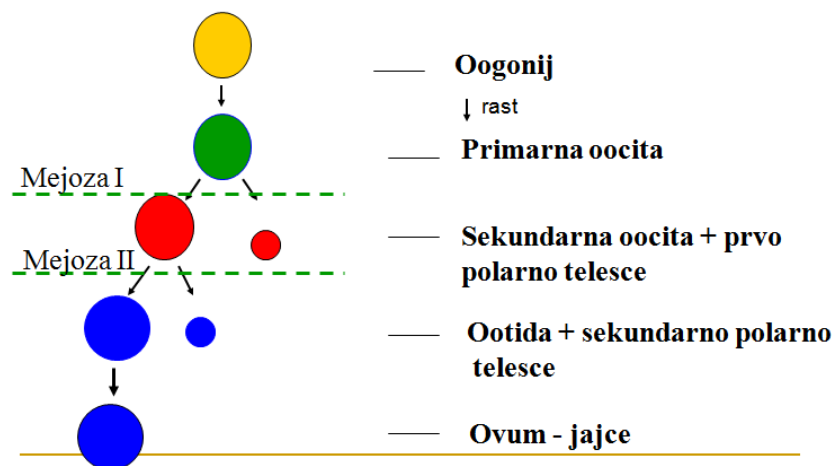
Pri hermafroditih ima ena žival spolne žleze obeh spolov. To so večinoma sesilne in parazitske živali (npr. trakulje, ploski črvi, pijavke in plaščarji, pa tudi maloščetinci in polži pljučarji). Primer hermafroditkega razmnoževanja imajo deževniki, kjer si dva osebka ob kopulaciji izmenjata spermo, ta pa oplodi jajčeca v osebkih. Poznamo pa tudi živali, ki so lahko ali samci ali samice v različnih časovnih obdobjih (zaporedni hermafroditizem).

GAMETOGENEZA – nastanek gamet

Gamete ali spolne celice nastajajo v procesu gametogeneze v primarnih spolnih organih. Ta proces je sestavljen iz štirih stopenj: delitve, rasti, zoritvene delitve (mejoze) in nastanka gamet. Gamete nastajajo z mejozo, kar pomeni, da imajo haploidno (n) število kromosomov, medtem ko so somatske celice pri večini živali diploidne ($2n$). Večceličarji imajo dva tipa gamet, **semenčice** (spermije; ed. **spermatozoon**, mn: spermatozoa) in **jajčne celice** (jajčeca; ed. **ovum**, mn. ova). Spermiji so gibljive celice, ki ponavadi migrirajo do jajčne celice. Jajčne celice so v primerjavi s spermiji večje in nemobilne.

OOGENEZA

Pri oogenezi (tudi ovogenezi) iz diploidnih **oogonijev** v več fazah nastajajo haploidne jajčne celice. Diploidni oogoniji se večkrat zaporedoma mitotsko delijo. Fazi delitev sledi faza rasti, v kateri nastanejo velike **primarne oocite** z veliko količino citoplazme. V naslednji fazi delitev se primarne oocite mejotsko delijo (mejoza I), pri čemer nastane ena **sekundarna oocita** (n) in **polarno telesce** (polocita). Sekundarna oocita se še enkrat deli (mejoza II), nastane **ootida** in še eno polarno telesce. Oocite ohranijo vso citoplazmno, polarna telesca pa propadejo. Pogosto (pri večini vretenčarjev in številnih nevretenčarjih) se mejotska delitev ne zgodi pred fertilizacijo: razvoj se ustavi v profazi I prve mejotske delitve (v fazi primarne oocite). Mejoza se nadaljuje in zaključi v času ovulacije (ptiči in sesalci) ali takoj po fertilizaciji. Ootida dozori v zrelo jajčno celico, ki vsebuje hranivo in je obdana z več ovojnicami.



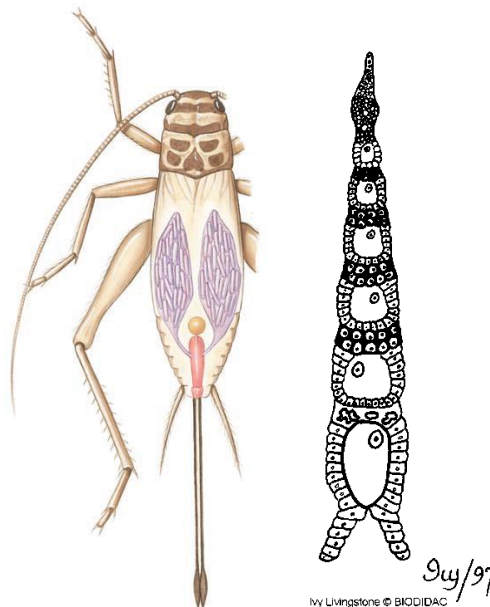
Ovogeneza (ali oogeneza).

Hranivo ali rumenjak je lahko sestavljeno iz beljakovin, lipidov in vitaminov; prisoten je lahko tudi glikogen. Pri nekaterih živalih (žuželke, ploski črvi) so razviti **vitelariji** – posebni deli ovarija, v katerih nastaja hranivo (vitelum ali rumenjak), ki se s pinocitozo prenese v jajčno celico, jajčnik pa v tem primeru imenujemo **germarij**. Jajčne celice vsebujejo tudi veliko količino mRNA, ki se aktivira šele ob fertilizaciji. Zaradi akumulacije teh snovi so jajčne celice

izjemno velike – tako relativno – v primerjavi s somatskimi celicami in doseajo tudi velike absolutne vrednosti (npr. zrela žabja oocita je velika 1,5 mm; ptičja jajca pa so celo centimetrskih velikosti!).

ZGRADBA JAJČNIKA ŽUŽELK

Samice žuželk imajo par glavničastih jajčnikov, ki sta grajena iz velikega števila **ovariolov** (zarodnih ali jajčnih cevčic). Vsak jajčnik se odpira v svoj jajcevod, ki se nato združita v skupno izvodilo – ovidukt. Ovariol paličnjakov je grajen iz: **terminalnega filameta**, **germarija** (zarodna plast), **mitelarija** (cona zorenja) in **vitelarija** (cona rasti), kjer se nahaja zrelo jajčece, obdano s trdo sekundarno jajčno ovojnico (horion). Spermij vstopi v jajčno celico v skozi **mikropilo**.



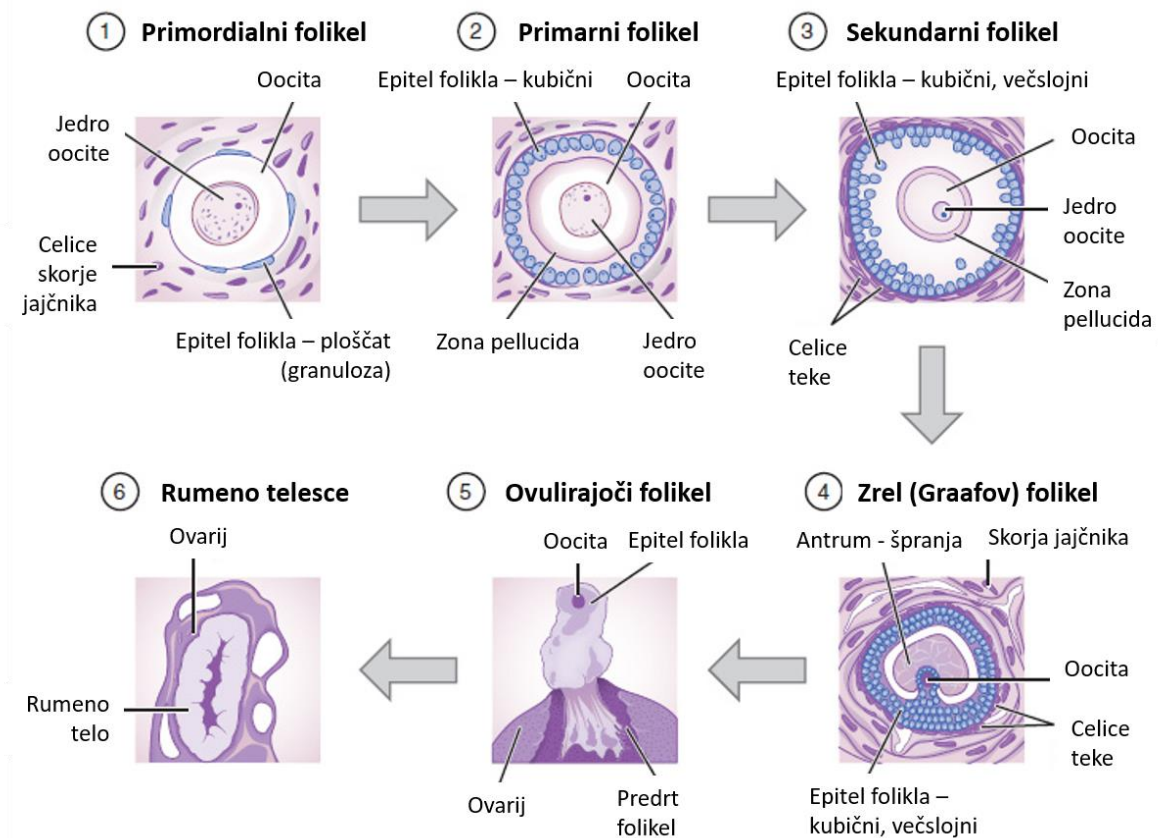
Reprodukcijski sistem samice žuželk – kobilica (levo) (Hickman in sod. 2008); ovariol (desno) (Biodidac 2010).

ZGRADBA JAJČNIKA SESALCA

Jajčne celice so navadno kroglaste ali podolgovate, negibljive celice, z različno količino rumenjaka. Glede na količino rumenjaka ločimo: **oligolecitalno** jajce (malo ali nič rumenjaka; iglokožci, sesalci), **mezoolecitalno** jajce (srednje količine rumenjaka; dvoživke) in **polilecitalno** jajce (veliko rumenjaka; členonožci, nekatere ribe, plazilci, ptiči). Od količine rumenjaka je odvisen način brazdanja (holo- ali meroblastično). Izjemno veliko število jajčec proizvajajo paraziti in morski organizmi z zunanjo oploditvijo. Jajčeca imajo ponavadi poleg plazmaleme še različne **zaščitne ovojnice**. V njih so molekularni receptorji za **vrstno specifično prepoznavo** spermijev.

Jajčnik pri sesalcih je citogenetski organ in endokrini žleza. Pokriva ga enoslojni epitel (germinalni epitel – ki pa ne ustreza svojemu imenu – le pokriva jajčnik), vezivna ovojnica (tunica albuginea), pod njo je **skorja s folikli**, med njimi je **stroma**, znotraj pa je **sredica** iz veziva in žil. Sesalci imajo v skorji jajčnika **folikle** (mešičke) z jajčno celico v različnih stopnjah razvoja. Z razvojem oocite folikel raste in zori v razvojnih fazah (folikulogeneza):

- **Primordialni folikel** – oocita, ploščati epitel folikla.
- **Primarni folikel** – primarna oocita (diploidna, prisotna že ob rojstvu samice). Oocito obdaja eno- ali večslojni kubični foliklov epitel, okoli oocite je zona pellucida.
- **Sekundarni folikel** – sestavlja ga sekundarna oocita (nastane po prvi mejotski delitvi primarne oocite) in okoliški večslojni foliklov epitel, celico obdaja zona pellucida (polisaharidi), v notranjosti folikla je špranja (antrum);
- Terciarni, zrel ali **Graafov folikel** – špranja, ki je nastala v prejšnji fazi, se poveča in je napolnjena s tekočino (antrum). Vsebuje zrelo sekundarno oocito, ki ostane pritrjena na pecelj in se sprostí iz jajčnika v jajcevod v ovulaciji. Tudi ta folikel ima večslojni epitel in ta tvori pecelj (cumulus oophorus) s katerim se jajčna celica pritrja na epitel folikla.
- Potem ko se sekundarna oocita sprostí v jajčnik, od folikla ostane **rumeno telesce**, ki izloča hormona progesteron in estrogen. Sekundarna oocita ne vstopi v 2. mejotsko delitev vse do oploditve.



Faze zorenja folikla (prirejeno po Wikipedia 2021d).

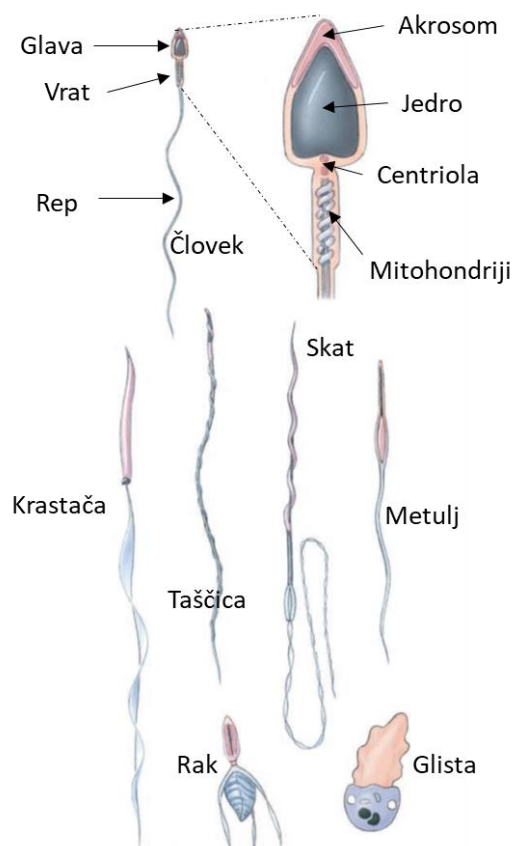
PTIČJE JAJCE

Ptičje jajce sestavljajo:

- Lupina, ki ščiti in obdaja jajce. Sestavljena je večinoma iz kalcijevega karbonata.
- Membrani lupine – notranja in zunanja – ki obdajata beljak in ga ščitita pred vdorom bakterij. Žep z zraka se naredi med tema dvema membranama.
- Žep zraka – ta se nahaja na širšem koncu jajca in se povečuje s staranjem jajca zaradi počasnega izhlapevanja vode.
- Zunanji redek beljak in notranji gost beljak (največji vir riboflavina in proteinov).
- Rumenjak (vir vitaminov, mineralov in lipidov), ki ga obdaja rumenjaka membrana.
- Blastodisk (iz katerega nastane zarodek!).
- Halaza – beljakova vrvica, ki je zavita in vpenja rumenjak v sredino jajca.

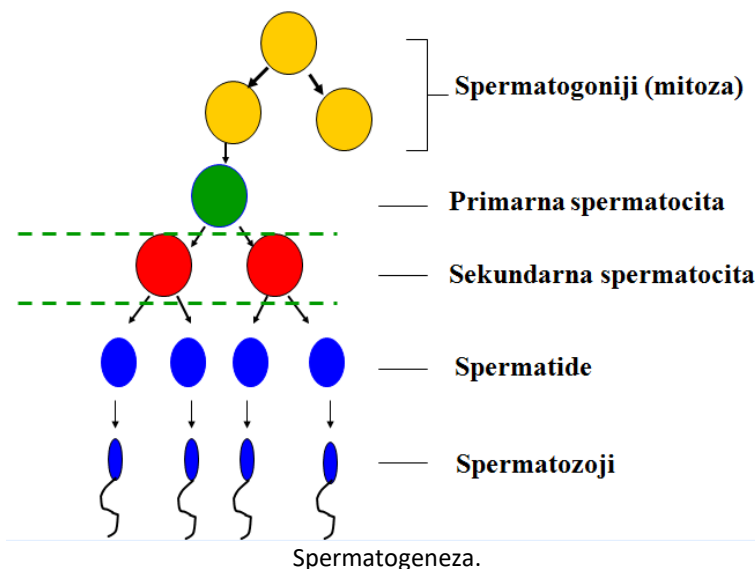
SPERMATOGENEZA

V procesu spermatogeneze v testisih nastajajo gibljivi spermiji. Sestavljeni so iz glave, vrata in repa. V glavi je gosto kondenzirano **jedro** in **akrosom**, ki nastaja z zlivanjem Golgijevih veziklov. Vsebuje hidrolitske encime, ki omogočijo prodor skozi ovojnice jajčne celice. Glavica se lahko nadaljuje v **vrat**, kjer so mikrotubuli in mitohondriji, ti pa lahko segajo v **rep** (biček). Spermiji so lahko pri različnih živalih zelo različni. Prvobitne bičaste spermije imajo nevretenčarji z zunanjo oploditvijo (mehkužci, mnogoščetinci, iglokožci, brezglavci). Pri ostalih skupinah z notranjo oploditvijo je oblika bičastega spermija precej drugačna. Nekateri organizmi imajo spermije brez repa (gliste, raki deseteronožci, pršice).



Oblike spermijev pri različnih živalih (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Spermatogoniji (zarodne celice spermijev) se na začetku intenzivno mitotsko delijo (več delitev kot pri oögonijih). Po fazi rasti nastajajo **primarne spermatocite**. V **spermatogenezi** (fazi mejotskih delitev) nato nastanejo štiri haploidne **spermatide**, ki se nato diferencirajo v **spermije**. Med mejozami se moške spolne celice ne ločujejo, ampak ostanejo povezane s citoplazmatskimi povezavami vse do konca zorenja. Spermiji dozorevajo v lumnu semenskih kanalčkov, kjer dozorevanje regulirajo pomožne **Sertolijeve celice** (hranijo, ščitijo in obdajajo nastajajoče spermije).



Spermiji se aktivirajo v ustreznem okolju. Človeški spermiji lahko živijo v jajcevodu samo en ali dva dni, medtem ko pri komarjih ena oöemenitev zadošča za vse življenje. Samci členonožcev in dvoživk lahko tvorijo **spermatofore** – skupke spermijev z oöojnico, ki jih pritrjajo na podlago ali pripenjajo na samice oz. jih odložijo v spolne kanale samic.

ZGRADBA TESTISA SESALCA

Testisi so obdani z **vezivno kapsulo**, notranjost pa je prepređena s številnimi semenskimi kanalčki. Te sestavljajo: **bazalna lamina** pod katero leži plast kolagena, stebričaste **Sertolijeve celice**, germinalne (klične) celice, ki so v različnih fazah zoritve. Bazalno so **spermatogoniji** (se držijo bazalne lamine, ovalno jedro), naprej proti lumnu primarne in sekundarne **spermatocite** (veliko okroglo, dokaj temno in strukturirano jedro), v lumnu pa so **spermatide** (svetlejšje in manjše jedo, citoplazma) ali **spermatozoji** (spermiji). V nekaterih prerezih vidimo spermatide, v nekaterih pa spermije. Med kanalčki ležijo **Leydigove** ali intersticijske celice, ki izločajo testosteron.

OPLODITEV

Združitvi gamet ali spolnih celic, ki poteka pri spolnem razmnoževanju, pravimo oploditev ali **fertilizacija**. S tem se v jajčni celici združita garnituri kromosomov dveh partnerjev: dve haploidni gameti se združita v diploidno **zigoto**.

Živali so razvile veliko anatomskih, fizioloških prilagoditev in načinov obnašanja, kot pomoč pri oploditvi. Specifične molekule omogočajo prepoznavanje sperme in jajčeca iste vrste, kar

je še posebej pomembno pri živalih z zunanjo oploditvijo. **Zunanja oploditev** poteka v vodi, kjer živali preprosto v okolje izločijo gamete. Ta proces mora biti seveda pri obeh spolih sinhroniziran. Spermiji se lahko premikajo samo v vodnem okolju in nežna jajčeca bi se na zraku posušila. Pri kopenskih živalih se je zato razvila **notranja oploditev**, do katere lahko pride na različne načine. Poleg kopulacije s pomožnimi spolnimi organi, poznamo že prej omenjeno prenašanje spermatoforja (npr. sipe, pajki, škorpijioni, pupki). Zunanji spolni organi (genitalije) žuželk so vrstno specifične oblike in delujejo po principu ključ-ključavnica.

Z oploditvijo nastane zigota, ki je podvržena seriji delitev. Ob vstopu spermija v jajčno celico se v površinskem sloju jajčne celice odvijejo fizikalno-kemijske spremembe, ki preprečujejo vstop drugim spermijem (blok proti polispermiji). Načeloma eno jajčno celico oplodi en spermij. Skoraj vso citoplazmo zigoti prispeva jajčna celica, medtem ko spermij večinoma prispeva le jedrno DNA. Vsi mitohondriji spermijev degenerirajo, zaradi česar se mitohondriji dedujejo le po materini strani (obstajajo izjeme). Ob oploditvi se v jajčni celici reorganizira citoplazma, kar kasneje določa simetrijo živali in telesne osi živali.

Jajca smo že razdelili glede na količino rumenjaka (oligo-, mezo- in polilecitalna). Nadalje jih delimo tudi glede na položaj rumenjaka, kar določa način brazdanja. Jajca so lahko:

- **TELOLECITALNA** – rumenjaki je nameščen na spodnji strani, ki mu pravimo **vegetativni pol**, nasprotno stran pa imenujemo **animalni pol**. Spermij vedno vstopi na animalnem polu. Takšna so lahko mezolecitalna jajca (nekateri dvoživke, polži, školjke) in polilecitalna jajca (glavonožci, večina rib, plazilci, ptiči).
- **CENTROLECITALNA** – citoplazma se nahaja na površini jajca in obdaja rumenjaki. Jedro je nameščen v sredini ali pomaknjeno proti enem polu in obdano s tankim slojem citoplazme (členonožci, predvsem žuželke).
- **IZOLECITALNA (homolecitalna)** – imajo malo rumenjaka (oligolecitalna), ki je razpršen po celotnem jajcu (iglokožci).
- **ALECITALNA** – skrajno oligolecitalna jajca; brez rumenjaka (placentalni sesalci).

Embrionalni razvoj živali lahko razdelimo na štiri procese: blastulacijo (brazdanje), gastrulacijo, histogenezo (razvoj tkiv) in organogenezo (razvoj organov).

BRAZDANJE – BLASTULACIJA

Oploditvi takoj sledi proces brazdanja jajčeca, pri čemer iz ene celice nastanejo številne **blastomere**. Pri večini živali je za blastulacijo značilna hitra sinteza DNA in mitoze, brez rasti celic. Embrio je sestavljen iz vedno manjših celic. Z nadaljnjimi delitvami nastane **morula** (okrogel skupek celic, blastomer), nato pa **blastula** z votlino **blastocelom**. Tega obdaja enoslojna stena – **blastoderm**.

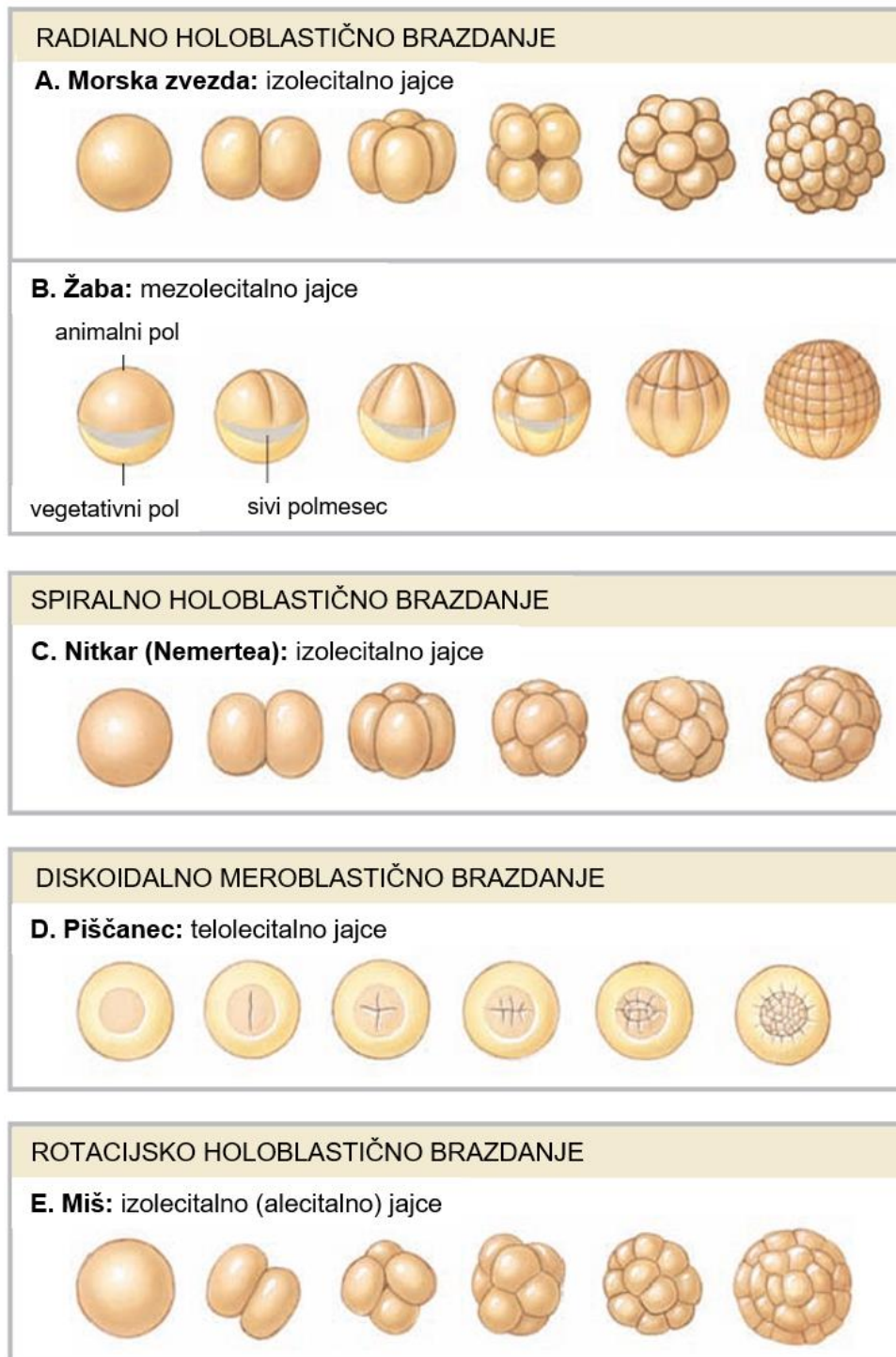
Glede na količine in razporeditve rumenjaka v jajčnih celicah pri različnih živalskih skupinah poznamo različne načine brazdanja:

I. **TOTALNO – HOLOBLASTIČNO BRAZDANJE** – brazda se celotno jajce

a) ekvalno - pri izolecitalnih in alecitalnih jajcih. Celice, ki nastanejo z deljenjem (blastomere) so enakih velikosti. Tako se brazdajo jajčeca spužev, ožigalkarjev, iglokožcev, brezglavcev in placentarnih sesalcev.

b) inekvalno - pri mezo- in telolecitalnih jajcih. Pri tem tipu brazdanja so celice na vegetativnem polu večje (pravimo jim makromere) od tistih na animalnem polu (tem pravimo

mikromere), ker je brazdanje na vegetativnem polu počasnejše. Tako se brazdajo jajčeca rebrač, mnogih mehkužcev in dvoživk.



Različni načini brazdanja jajčne celice (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

2. PARCIALNO - **MEROBLASTIČNO** BRAZDANJE - ne brazda se celo jajce

a) diskoidalno – pri ekstremno telolecitalnih jajcih se vegetativni pol sploh ne brazda, brazdanje je omejeno na ozek disk citoplazme nad rumenjacom. Tako se brazdajo jajca ptic, plazilcev, rib kostnic in glavonožcev.

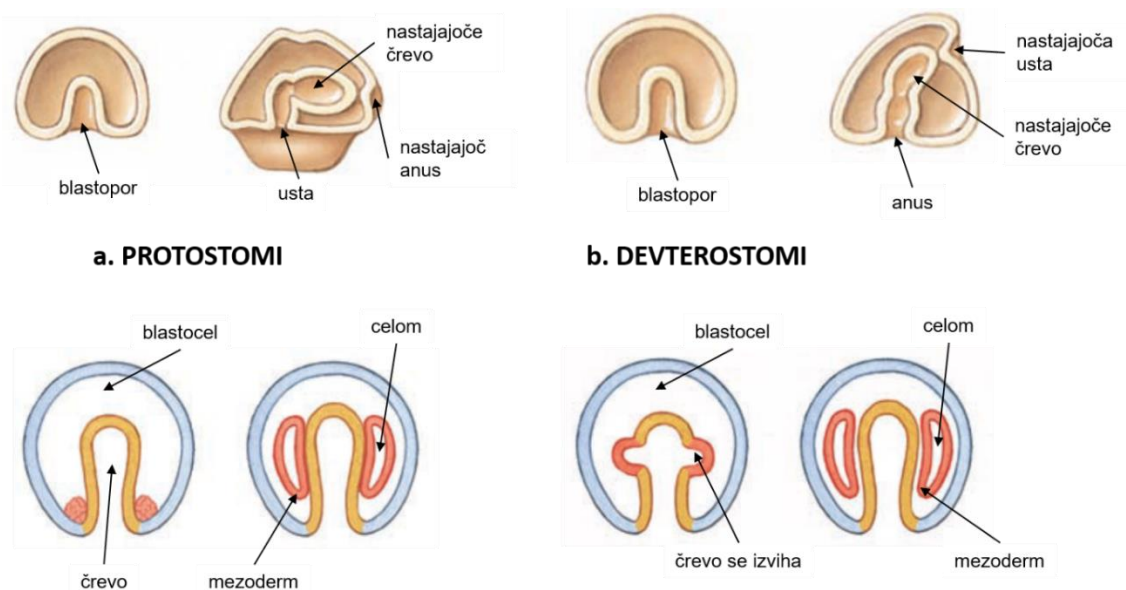
b) superficialno – pri centrolecitalnih jajcih se brazdajo samo celice na površini (členonožci).

Glede na lego delitvenega vretena ločimo:

- Radialno** brazdanje – poteka v radialni smeri, tako da so vse blastomere urejene ena nad drugo in ena ob drugi. Primer: žaba, morski ježek.
- Spiralno** brazdanje – celice zaporednih mitotskih delitev niso pravokotne na druge. Primer: mehkužci.
- Rotacijsko** brazdanje – blastomere se po delitvi obrnejo za 90 stopinj. Primer: sesalci.

GASTRULACIJA

V tej fazi poteka intenzivna sinteza beljakovin. Celice se diferencirajo in se začnejo intenzivno premeščati. Iz blastule se razvije **gastrula**. Na vegetativnem polu se celice začnejo invaginirati (uvihati) v notranjost – nastaneta dve zarodni plasti: **endoderm** in **ektoderm**. Odprtini, ki nastaja z uvihavanjem, pravimo **blastopor**. Iz njega se lahko razvijejo usta (Protostomia) ali anus (Deuterostomia), usta pa se pri slednjih razvijejo naknadno na animalnem polu. Med obema zarodnima plastema se pri večini živali naknadno razvije tretja zarodna plast – **mezoderm**, ki obdaja sekundarno telesno votlino – **celom**. Živali z dvema zarodnima plastema pravimo diploblasti, živalim s tremi pa triploblasti.



Razvoj ust in nastanek treh zarodnih plasti pri a. protostomih (shizocelno) in b. devterostomih (enterocelno) (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Iz treh zarodnih plasti nastajajo zarodna tkiva in organi:

EKTODERM:

- epidermis kože s pripadajočimi žlezami in diferenciacijami (dlake, kremplji, perje, luske);
- epitel ust, očesna leča, notranje uho, vohalni in dihalni epitel;
- pri nevretenčarjih poleg integumenta tudi dihala in izločala (z vgrezanjem ektoderma).

NEVROEKTODERM:

Pri vretenčarjih se iz dorzalne strani srednjega dela ektoderma razvije nevroektoderm. Njegovi derivati so živčevje (možgani, hrbtenjača, motorični nevroni). Ob robu nevroektoderma, imenovanem nevralne letve, se razvije mezoektoderm – iz njega nastanejo senzorični gangliji in živci, pigmentne celice, lobanjske kosti, škržni loki in dentin.

MEZODERM:

- notranje ogrodje (večina kosti, hrbtna struna), mišice, dermis in vezivo (somiti);
- krvožilje s srcem in krvjo;
- endokrini in limfatični organi;
- epitel trebušne votline (mezotel);
- urogenitalni sistem (izločala, spolne žleze in izvodila).

ENDODERM:

- črevesni epitel, prebavne žleze (jetra, pankreas; tudi pri nevretenčarjih);
- gladke mišice in vezivo prebavnega trakta;
- epitel dihal pri vretenčarjih;
- požiralnik, ščitnica, škržni žepi;
- epitel sečnega mehurja.

EMBRIONALNI RAZVOJ MORSKEGA JEŽKA (blastulacija in gastrulacija)

Morski ježki so **gonohoristi** – spola sta ločena. So dober študijski primer in pri njih je bila oploditev zelo dobro raziskana. Induciranje sproščanja spolnih celic je preprosto, saj se lahko začne ob povišanih koncentracijah K^+ ionov, ki sprožijo kontrakcijo mišic okoli ovarijev/testisov. Oploditev je zunanja in jo je lahko ponoviti tudi *in vitro* ter opazovati začetne faze razvoja.

Zrela jajčna celica je končala mejotsko delitev, pred oploditvijo je neaktivna. Vsebuje enakomerno razporejeno hranivo (**izolecitalno** jajčece). Jajčece se aktivira ob vstopu spermija – takrat poteče vrsta procesov. **Želatinski ovoj**, ki obdaja jajčece, vsebuje različne snovi, ki privabljajo spermije s t.i. kemotaksijo (polipeptida *speract* ali *resact*, polisaharide, določene glikoproteine). Med tem ovojem in plazmalemo je še **vitelinska ovojnica**, ki skrbi za vrstno specifično prepoznavanje jajčne celice in spermijev. V celici so pod plazmalemo **kortikalna zrna** z različnimi encimi in polisaharidi. Ob stiku spermija in želatinskega ovoja se v spermiju sproži **akrosomska reakcija**, ki temelji na polimerizaciji aktina in tvori akrosomski filament – ta omogoči prodiranje skozi ovoje v jajčno celico. Akrosomska reakcija se lahko sproži tudi ob mehanski poškodbi.

Polispermija ni zaželena, saj jajčece tako pridobi več kot en centrosom, delitveno vreteno se ne more pravilno organizirati in razvoj se ustavi – zigota propade. Razvita sta dva **mehanizma proti polispermiji**: (1) hitri blok proti polispermiji, ki temelji na depolarizaciji membrane (membranski potencial se spremeni iz -70mV na + 20mV – ob pozitivnem potencialu se spermiji ne morejo zlit z jajčno celico), sproži se v 0,1 s in traja nekaj minut; (2) počasni blok, ki popolnoma in dokončno prepreči polispermijo, se zgodi po eni minuti in vključuje **dvig fertilizacijske membrane**. V ta proces je vključena vitelinska ovojnica in kortikalna zrna, ki se z eksocitozo zlijejo v perivitelinski prostor (zaradi sprostitve kalcijevih ionov iz ER); ta membrana je sprva tekoča, potem otrdi.

Nekaj deset minut po vstopu spermija pride do zlitja jeder v sinkarion, na ta proces vpliva povišan pH v celici, aktivacijo pa povzroči tudi višja koncentracija kalcija. Sledi serija mitotskih delitev (brazdanje ali blastulacija: radialno, holoblastično) v številne blastomere.

Razvoj morskih ježkov poteka v naslednjih fazah:

a) neoplojena jajčna celica

b) oplojena jajčna celica (pri izolecitalnem jajcu spermij vstopi na animalnem polu)

c) brazdanje (radialno, holoblastično)

- prvi dve brazdi sta meridionalni (gresta od animalnega proti vegetativnemu polu)
- sledijo ekvatorialne brazde, ki so pravokotne na meridionalne
- celice, ki nastanejo, se imenujejo **blastomere** ($2 \rightarrow 4 \rightarrow 8 \rightarrow 16 \rightarrow 32 \rightarrow 64$)
- do 8-celičnega stadija je brazdanje ekvalno, po tem je inekvalno (nastajajo blastomere različnih velikosti - makromere, mezomere, mikromere)

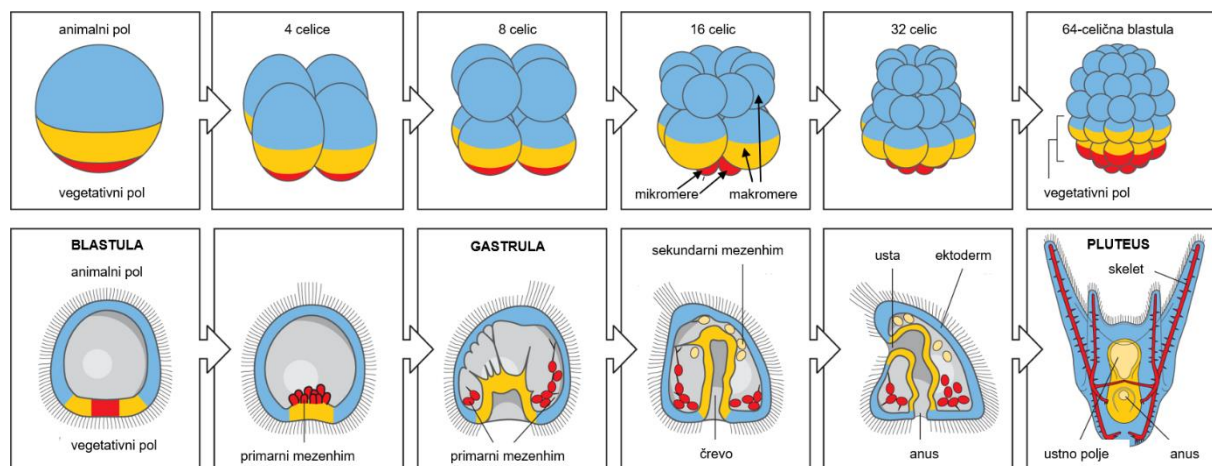
d) po deseti delitvi nastane MORULA

e) z nadaljno blastulacijo morule nastane BLASTULA (z blastocelom)

- **blastulacija** = blastomere se pomikajo proti površini, kjer tvorijo enoslojno steno ali **blastoderm**, pod njim pa se nahaja **primarna telesna votlina** ali **blastocel**

f) nato v procesu gastrulacije nastane GASTRULA

- **gastrulacija** = z delitvami se število celic blastoderma povečuje, manjše celice na vegetativnem polu se prično uvihati (invaginirati) v notranjost. S tem nastaneta 2 sloja celic: zunanji **EKTODERM** in notranji **ENDODERM**
- votlina, nastala z invaginacijo celic vegetativnega pola, je **arhenteron** ali **pračrevo**, odprtina v pračrevo pa je **blastopor** ali **prausta**.

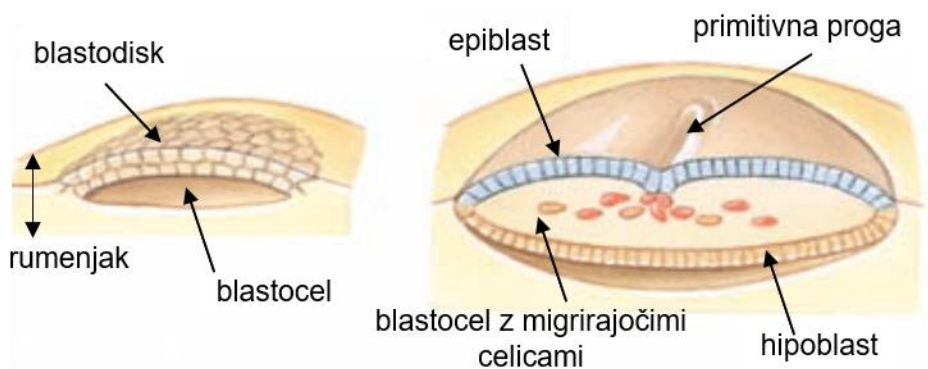


Blastulacija in gastrulacija morskih ježkov (prirejeno po: Staveley 2021)

Blastulacija in gastrulacija plazilcev in ptic

Jajca plazilcev in ptic imajo veliko količino rumenjaka, zato je brazdanje **diskoidalno**. Gastrulacija se tako odvija samo na disku celic, za razliko od npr. morskega ježka, kjer poteka gastrulacija celega skupka celic.

Gastrulacija ptic, npr. pri kokoših, poteka v ploščatem, okroglem sloju celic, ki mu pravimo **blastodisk**. Med blastodiskom in rumenjaki se nahaja prostor, ki je napolnjen s tekočino. Nekatere celice blastodiska se delijo in potujejo v ta prostor. Druge celice rastejo v ta prostor iz posteriornega roba blastodiska. Te celice se spojijo in tvorijo enotno plast – **hipoblast**. Celice zgornje plasti tvorijo **epiblast**. Tako je ptičja blastula sploščena struktura, zgrajena iz zgornjega epiblasta in spodnjega hipoblasta. Blastocel je prostor, napolnjen s tekočino, ki se nahaja med tema dvema plastema. Gastrulacija se prične z uvihavanjem epiblasta, s čimer nastane uvihani **primitivni greben** – zametek blastopore. Preko primitivnega grebena celice potujejo v blastocel in iz njih se razvijeta mezoderm in endoderm. Pri ptičjih embrijih ni arhenterona, ampak endoderm in mezoderm potujeta naprej in tvorita črevo in druge strukture. V sprednjem koncu primitivnega grebena se nahaja zožitev, Hensenov voz. Celice, ki potujejo preko Hensenovega vozla, se diferencirajo v tkiva in strukture glave in dorzalnega dela embria.



Gastrulacija pri ptičih (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

ORGANOGENEZA

Rezultat gastrulacije je embrio s tremi zarodnimi plastmi. V organogenezi hkrati nastane veliko organov in organskih sistemov. Zgodnja stopnja organogeneze, ki je neposredno povezana z gastrulacijo, je **nevrulacija**, nastanek živčevja. Na dorzalni strani se iz mezoderma pri vretenčarjih najprej oblikuje hrbtne struna ali **notohorda**. Iz notohorde se postopoma v razvoju živali razvije hrbtenica. Nad njo se prične uvihavati ektoderm, ki tvori zaprto živčno cev (nevroektoderm). Ta se začne oblikovati že po 18h, po 33h so vidni že tudi zametki oči in nastajajoči možgani. V zgodnjih fazah se razvijejo tudi amnion, ena izmed membran, ki bodo ščitile embrio.

POSTEMBRIONALNI RAZVOJ

Postembrionalni razvoj imenujemo razvoj mlade živali od izleganja iz jajčeca do spolne zrelosti. Ta faza ne vključuje le rasti, vendar tudi bistvene spremembe telesa živali, ki vključujejo razvoj določenih delov telesa, predvsem pa spolnih organov (vključno z dozorevanjem spolnih žlez in celic). Poznamo posreden (s fazo ličinke) in neposreden postembrionalni razvoj (brez ličinke).

I. NEPOSREDEN (DIREKTEN) razvoj

Mlada žival je po obliki in zgradbi telesa podobna staršem, lahko živi tudi v istem okolju. Postembrionalni razvoj se odraža v rasti, spolnem dozorevanju in izoblikovanju sekundarnih spolnih znakov. Tak razvoj je značilen za živali, ki imajo v embrionalnem razvoju na voljo veliko hranil (npr. telolecitalno jajce ali razvoj v maternici): plazilci, ptiči in sesalci. Pojavlja pa se tudi pri drugih živalskih skupinah, npr. nekaterih spužvah, mehkužcih (glavonožci), kolobarnikih (Oligochaeta, Hirudinea), raki (npr. Astacidea, Cladocera), skakačih (Collembola), brezkrilih žuželkah (Thysanura), nekaterih iglokožcih, hemihordatih, hrustančnicah.

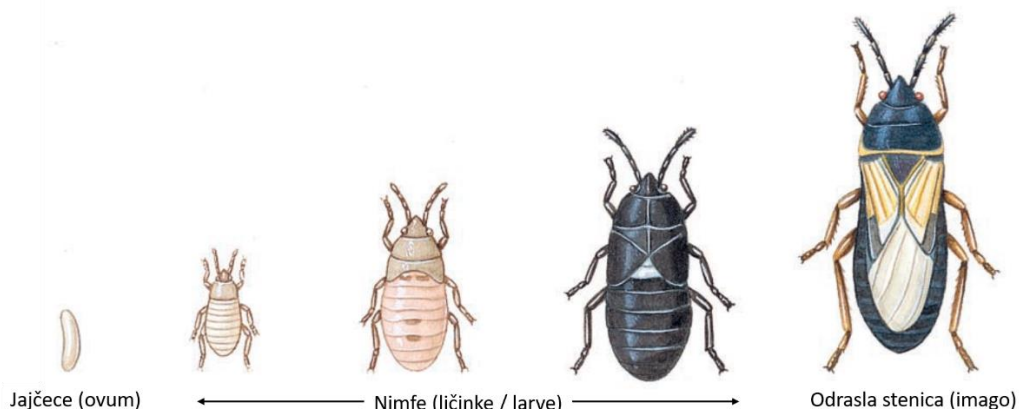
II. POSREDEN (INDIREKTEN) razvoj

Mnogo živali pa se ne razvija direktno v odraslo žival, ampak imajo vmesno fazo ličinke (**larva**). Pogosto so ličinke razvijajo v drugačem okolju kot odrasle živali in si tako ne predstavljajo konkurence pri hrani (npr. bentoška odrasla faza / planktonska ličinka; odrasli kopenski letalci / ličinke vodne). Ličinka v procesu **PREOBRAZBE** ali **METAMORFOZE** (potekajo procesi histolize in histogeneze) preide v odrasel in običajno tudi spolno zrel osebek. Najbolj značilni primeri so pri žuželkah, iglokožcih in dvoživkah, vendar je posreden razvoj značilen tudi za številne druge skupine (npr. ožigalkarje, mehkužce, mnogoščetince, rake). Pri dvoživkah predstavlja jajce fazo embrionalnega razvoja; iz jajca se izleže ličinka (pri žabah se imenuje paglavec), sledi preobrazba v mlado (juvenilno) žival. Ta mnogokrat še ni spolno zrela (odrasla), pri naših dvoživkah traja še nekaj let do spolne zrelosti in prvega razmnoževanja.

Pri žuželkah poznamo 2 tipa postembrionalnega razvoja:

a) Nepopolna preobrazba (ali HEMIMETABOLIJA) brez bube

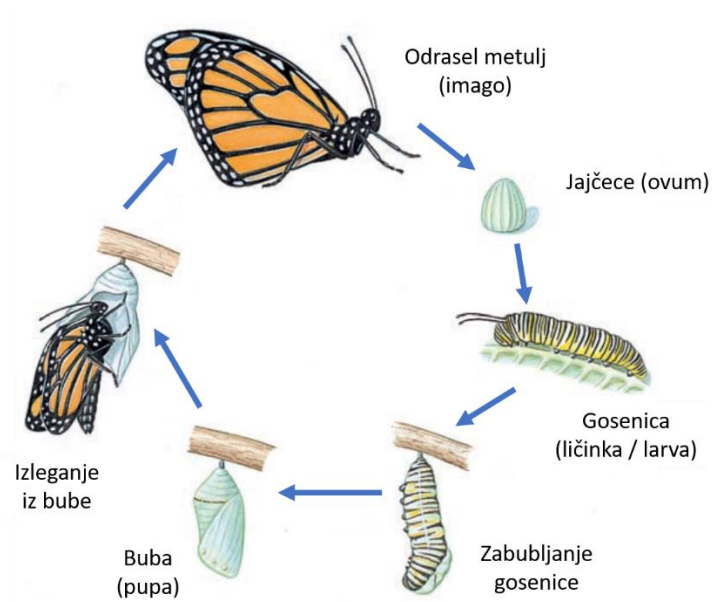
Stopnje so: jajčece – ličinka podobna odrasli obliki (nimfa) - odrasla oblika (imago) s krili. Primeri (redovi): stenice (Heteroptera, polkrilci - Hemiptera), kačji pastirji (Odonata), paličnjaki (Phasmatodea), kobilice (Orthoptera) in drugi.



Primer nepopolne preobrazbe: razvojne stopnje stenice (Heteroptera) (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

b) Popolna preobrazba (ali HOLOMETABOLIJA) s stopnjo bube

Stopnje so: jajčece – ličinka – buba – odrasla oblika (imago). Na stopnji bube se razgradijo larvalni organi in se oblikujejo organi odraslega organizma, predvsem krila in spolni priviski. Primeri (redovi): hrošči (Coleoptera), dvokrilci (Diptera), metulji (Lepidoptera), kožokrilci (Hemiptera) in drugi.



Primer popolne preobrazbe: razvojne stopnje metulja (Lepidoptera) (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

IZVLEČEK

Drugi del vaj pri predmetu Splošna zoologija študentom omogoča poglobljeno razumevanje organskih sistemov živalskih organizmov. Obravnavani so ključni sistemi, kot so prebavni, dihalni, obtočni, izločalni, živčni in reproduktivni sistem, z namenom razumevanja njihovega delovanja in medsebojnega sodelovanja. Vaje so osredotočene na povezovanje teoretičnega znanja z analizo organov in sistemov. Z uspešno opravljenimi vajami študenti pridobijo celostno sliko delovanja organskih sistemov in pomembno osnovo za nadaljnje študijske vsebine v biologiji ter varstvu narave.

UPORABLJENA LITERATURA IN VIRI

Hickman C. P., Roberts L. S., Keen S. L., Larson A., l'Anson H., Eisenhour D. J. 2008. Integrated Principles of Zoology, 14th ed. McGraw Hill Higher Education, Boston.

Hickman C. P., Kats L. B., Keen S. L. 2011. Laboratory Studies in Integrated Principles of Zoology, 15th ed. McGraw Hill Higher Education, Boston.

Matoničkin I., Erben R. 2002. Opča zoologija, 4. izdaja. Školska knjiga, Zagreb.

Nielsen C. 2012. Animal evolution: interrelationships of the living phyla. Oxford University.

Štrus J. 2002. Splošna zoologija, 2. izdaja. Študentska založba, Ljubljana.

Štrus J., Drobne D., Zidar P. 2002. Navodila za vaje iz splošne zoologije. Študentska založba, Ljubljana.

VIRI SLIK

Biodidac: a bank of digital resources for teaching biology. (dostop 2010)

Bergey E. A., Bright E. C., Phylum Annelida. University of Oklahoma

Borst A. 2009. *Drosophila's* View on Insect Vision. Current Biology 19 (1), R36-R47.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.11.001>

DeftStudios 2021 The digestive systems of vertebrates. (dostop 24. 8. 2021)
<http://www.deftstudios.com/bioweb/images/bimg47sm.jpg>

Digestive systems of different groups. (dostop 24. 8. 2021)
<https://digestivesystemgroup2.weebly.com/earth-worm-lumbricus-terrestris.html>

Encyclopaedia Britannica. Digestive systems compared, Earthworm. (dostop 24.8.2021)
<https://kids.britannica.com/students/assembly/view/193074>.

Hickman C. P., Roberts L. S., Keen S. L., Larson A., l'Anson H., Eisenhour D. J. 2008. Integrated Principles of Zoology, 14th ed. McGraw Hill Higher Education, Boston.

Ibrahim D., Nakamuta N., Taniguchi K., Yamamoto Y., Taniguchi K. 2014. Histological and Lectin Histochemical Studies on the Olfactory and Respiratory Mucosae of the Sheep. Journal of Veterinary Medical Science 76(3): 339–346. doi: 10.1292/jvms.13-0436

Kullabs 2021 Introduction to Earthworm. (dostop 23.8.2021)
<https://kullabs.com/class-11/biology11/earthworm-1/introduction-to-earthworm>

Macmillanlearning. 2021. Ommatidia: The Functional Units of Arthropod Eyes. (dostop 19. 8. 2021)

<https://www.macmillanlearning.com/college/us>

https://www.macmillanhighered.com/BrainHoney/Resource/6716/digital_first_content/trunk/test/hillis2e/asset/img_ch34/c34_fig20.html

Matoničkin I., Erben R. 2002. Opča zoologija, 4. izdaja. Školska knjiga, Zagreb.

Nielsen C. 2012. Animal evolution: interrelationships of the living phyla. Oxford University.

Rhodes N. G., Murthy N. S., Lachman N., Rubin D. A. 2019. Normal Pacinian corpuscles in the hand: radiology–pathology correlation in a cadaver study. *Skeletal Radiology* 48: 1591–1597. <https://doi.org/10.1007/s00256-019-03223-y>

Staveley B.E. 2021. Molecular & Developmental Biology (BIOL3530). (dostop 19. 8. 2021) https://www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL3530/DEVO_06/devo_06.html

Taylor M.R., Simon E.J., Dickey J.L. 2016. Campbell Biology: Concepts & Connections. Vol. 8. 2015: Pearson Education.

Wikipedia. 2021a. Amphioxus pharyngeal CS. (dostop 24.8.2021)

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Amphioxus_pharyngeal_CS.jpg

Wikipedia. 2021b. Microscopic anatomy of liver. (dostop 3. 9. 2021)

https://en.wikipedia.org/wiki/Liver#/media/File:2423_Microscopic_Anatomy_of_Liver.jpg

Wikipedia. 2021c. Cochlea. (dostop 19. 8. 2021)

<https://en.wikipedia.org/wiki/Cochlea>

Wikipedia. 2021d. Folliculogenesis. (dostop 19. 8. 2021)

<https://en.wikipedia.org/wiki/Folliculogenesis>

SEZNAM PRIPOROČENE LITERATURE

Hickman C. P., Roberts L. S., Keen S. L., Larson A., l'Anson H., Eisenhour D. J. 2008. Integrated Principles of Zoology, 14th ed. McGraw Hill Higher Education, Boston.