

Laboratorijske vaje iz Splošne zoologije, skripta

1. del: Celična biologija in histologija

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

Naslov: **Laboratorijske vaje iz Splošne zoologije, skripta – 1. del:
Celična biologija in histologija**

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: **doc. dr. Martina Lužnik, doc. dr. Katja Adam**

Naslov dela: **Laboratorijske vaje iz Splošne zoologije, skripta – 1. del: Celična biologija in histologija**

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
CELICA IN CELIČNE STRUKTURE	5
EPITELNO TKIVO	21
MIŠIČNO TKIVO	27
TKIVO Z BOGATO MEDCELIČNINO	33
ŽIVČNO TKIVO IN ŽIVČNI SISTEMI	38
IZVLEČEK	44
UPORABLJENA LITERATURA IN VIRI	45
SEZNAM PRIPOROČENE LITERATURE	47

UVOD

V prvem delu vaj pri predmetu Splošna zoologija, ki ga izvajamo v okviru 1. letnika študija Varstvena biologija, se študentje osredotočajo na osnovne biološke strukture in tkiva, ki sestavljajo živalska telesa. Cilj vaj je omogočiti študentom poglobljeno razumevanje celičnih struktur, različnih vrst tkiv in njihovih funkcij v živalih. Spoznavanje teh osnovnih struktur je ključno za nadaljnje razumevanje kompleksnih organskih sistemov, ki jih obravnavamo v drugem delu vaj.

Vaje pričenjamo s celično biologijo, kjer študenti spoznavajo organizacijo celic, njihove komponente in njihove osnovne funkcije. Nadalje se poglobimo v različne vrste tkiv, ki jih najdemo v živalih: epitelno tkivo, ki prekriva in ščiti organe, mišično tkivo, odgovorno za gibanje, tkivo z bogato medceličnino, kot so kri, kostno in hrustančno tkivo, ter živčno tkivo in živčni sistemi, ki omogočajo komunikacijo in nadzor znotraj telesa. Skripta vključuje teoretično podlago za praktične vaje pri predmetu.

Želiva vam uspešno delo in obilo novih odkritij!

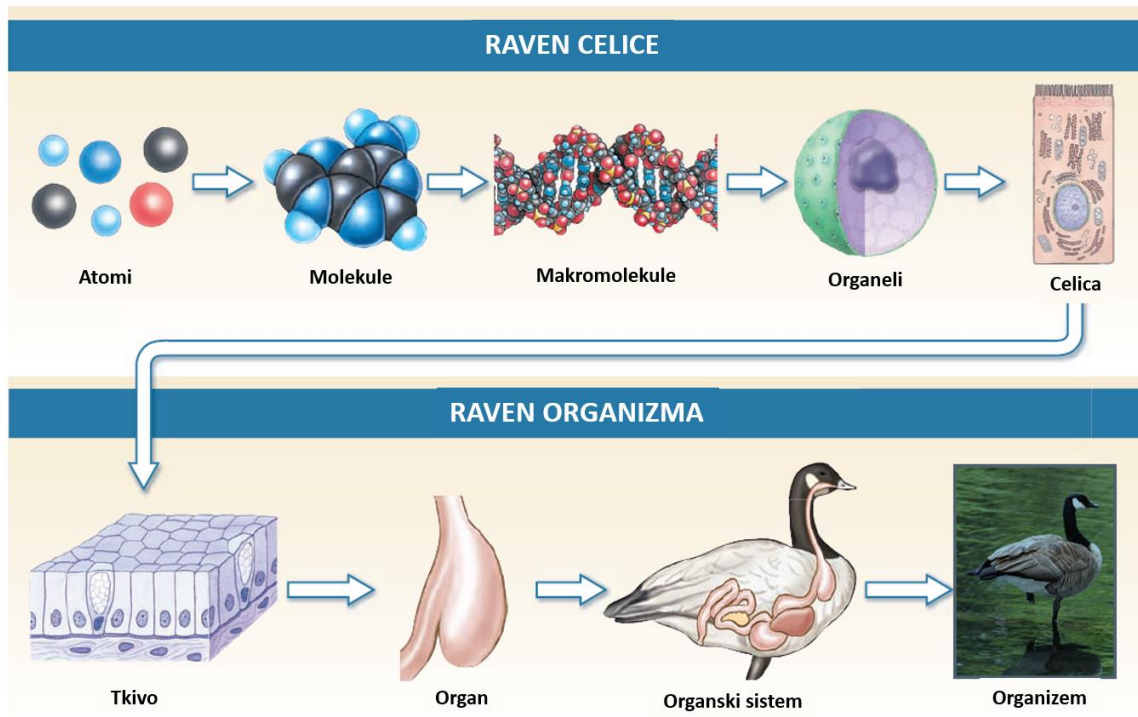
Dr. Martina Lužnik

Dr. Katja Adam

CELICA IN CELIČNE STRUKTURE

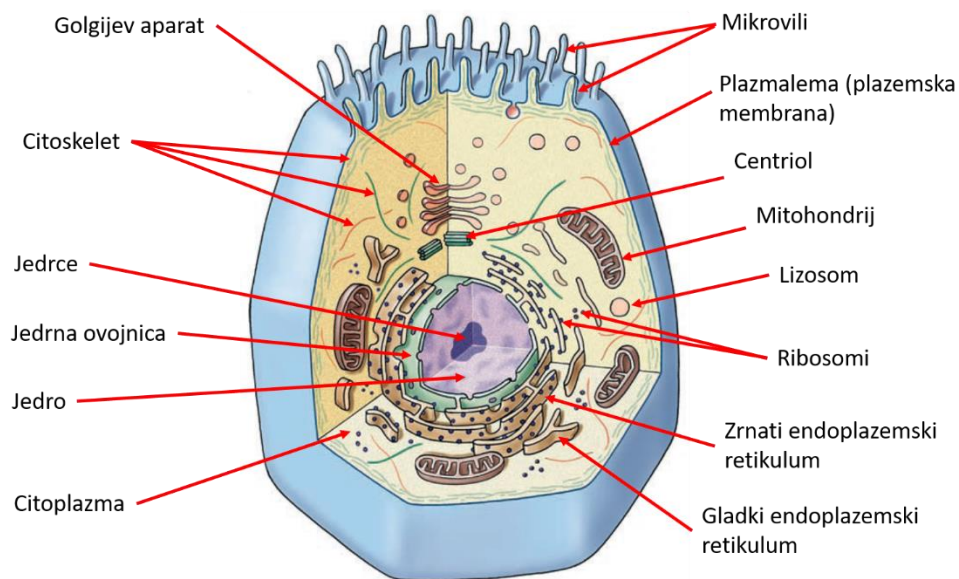
EVKARIONTSKA CELICA

Celica je kompleksna struktura in je **osnovna strukturna in funkcionalna enota življenja**. Pri enoceličarjih ena sama celica opravlja vse funkcije organizma, pri večceličnih organizmih, kot je človek, pa telo sestavlja več milijonov celic (ocene za človeško telo so od 10 do 50 milijon milijonov (trilijonov) ali 10 do 50×10^{12}). Tudi najpreprostejše celice so izjemno kompleksne strukture. Misel, da celice predstavljajo osnovno enoto vsega živega, je pomemben koncept poenotenja v biologiji.



Biološka organizacija od preprostih atomov do kompleksnih organizmov. Atomi molekul in makromolekul so organizirani v organele znotraj vsake celice. Celice se združujejo v tkiva, organe in organske sisteme in tako oblikujejo kompleksne večcelične organizme (prirejeno po: Hickman in sod. 2008)

Celice so prostemu očesu večinoma nevidne, izjeme so jajčne celice, ki dosegajo največje velikosti (npr. jajca dvoživk, plazilcev, ptičev), izjemno dolge pa so živčne celice (aksoni). V preteklosti, ko z mikroskopijo še ni bilo mogoče tako natančno videti strukture celic, so predvidevali, da celice poleg jedra vsebuje zrnato protoplazmo. Z razvojem mikroskopije in napredkom histoloških tehnik (natančno rezanje tkiv in barvanje struktur) je postalo jasno, da so evkariontske celice visoko organizirane in poleg jedra, vsebujejo še številne celične organele.



Schema živalske celice (prirejeno po: Hickman in sod. 2008)

ORGANIZACIJA CELICE

Žive celice niso statične strukture, kot jih vidimo na preparatih. V telesu vseskozi spreminjajo obliko, utripajo, se morda celo premikajo. Citoplazma potuje po celici, z njo pa tudi molekule in organeli, ki se združujejo, zlivajo itd. Vsi ti premiki niso naključni, ampak usklajeni, organizirani.

Prokariotska celica, ki je preprostejša od evkariontske, je značilna za nekatere enocelične organizme (arheje in bakterije). Notranja struktura prokariotov je enostavna; celica ne vsebuje celičnih organelov, krožna DNK se nahaja prosto v citoplazmi, tam poteka tudi transkripcija v mRNK in translacija v proteine. Delitev je preprosta cepitev na dva dela. Poleg plazmaleme iz lipoproteinov, jih obdaja še celična stena iz lipidov, proteinov ali ogljikovih hidratov. Velike so večinoma od 1 – 10 μm , pri nekaterih skupinah pa celo 100 – 200 μm .

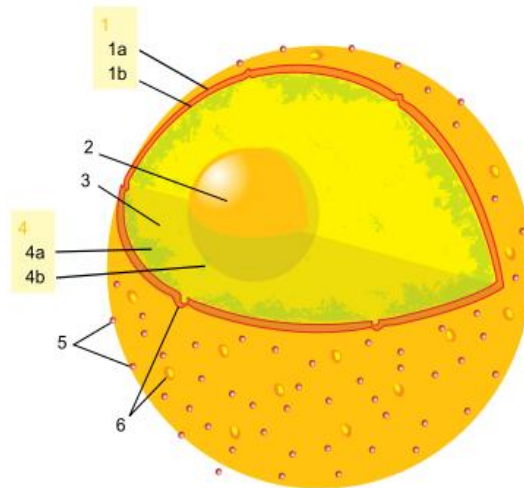
Med evkarionte uvrščamo organizme, ki jih sestavljajo **evkariontske celice**, to pa so poleg živali tudi rastline, glive in nekateri enoceličarji – protisti. Evkariontske celice so velike od 10 do 100 μm . Citoplazma je predeljena v številne celične organele, vključno z jedrom, ki ga obdaja membranska ovojnica. Tam je shranjen genetski material – DNK – ki je povezan s histoni in drugimi proteini ter tvori kromosome. Delitev celice poteka z mitozo, pri kateri so prisotni centrioli in mitotsko vreteno iz mikrotubulov. Pri večini evkariontov je prisoten spolni sistem z dvema spoloma, pri razmnoževanju pa pride do združitve gamet. Prehrana celic poteka z absorpcijo, ingescijo (endocitozo) snovi, ki se nahajajo v okolici celice, ali s fotosintezo. Energetski metabolizem poteka na notranji mitohondrijski membrani s pomočjo oksidativnih encimov. Oksidativni metabolizem je pri vseh evkariontih zelo podoben.

KOMPONENTE EVKARIONTSKE CELICE IN NJIHOVA FUNKCIJA

Protoplasma je sestavljena iz citoplazme (vsebina celice brez jedra) in nukleoplazme (vsebina jedra). Citoplazmo sestavljajo citosol (tekoči del) in celični organeli. Citosol je pretežno iz vode, ionov, majhnih molekul in velikih vodotopnih molekul, kot so proteini.

CELIČNO JEDRO

V vsaki celici je jedro središče genetsko determiniranih informacij, služi pa tudi kot regulacijsko središče celičnih funkcij. Jedro je v večini celic kroglasto, v podaljšanih celicah je elipsasto ali vretenasto, v ploskih epitelnih celicah pa je tudi jedro sploščeno. Nekatere krvne celice (granulociti) imajo večdelno jedro.



Shema celičnega jedra: 1. jedrna ovojnica (1a. zunanja, 1b. notranja); 2. jedrce; 3. nukleoplazma; 4. kromatin (4a. heterokromatin, 4b. evkromatin); 5. ribosomi; 6. jedrne pore (Wikipedia 2021a).

V jedru razločimo več struktur: jedrno ovojnico, jedrno lamino, nukleoplazmo in kromosome (kromatin, jedrce). Kromatin je na mikrofotografijah celic v interfazi lahko fino zrnat (**evkromatin**) ali v elektronsko gostejši obliki (**heterokromatin**). Pri heterokromatinu je DNK mnogo tesneje zapakirana, kot pri evkromatinu (to je aktivna oblika kromatina), zato je tudi pod elektronskim mikroskopom (EM) in histoloških preparatih videti gostejše ali intenzivneje obarvane predele, posebej na obrobju jedra. Med celično delitvijo (mitozo) se iz kromatina kondenzirajo kromosomi. Jedro vsebuje tudi **jedrce**, to je mesto, kjer se prepisuje ribosomalna RNK (rRNK). V jedrcih so odseki DNK, ki vsebujejo gene za rRNK ter proteini, ki sodelujejo pri sintezi ribosomov. Ta območja imenujemo nukleolarni organizatorji. V celicah, kjer je intenzivna sinteza proteinov, so jedrca povečana.

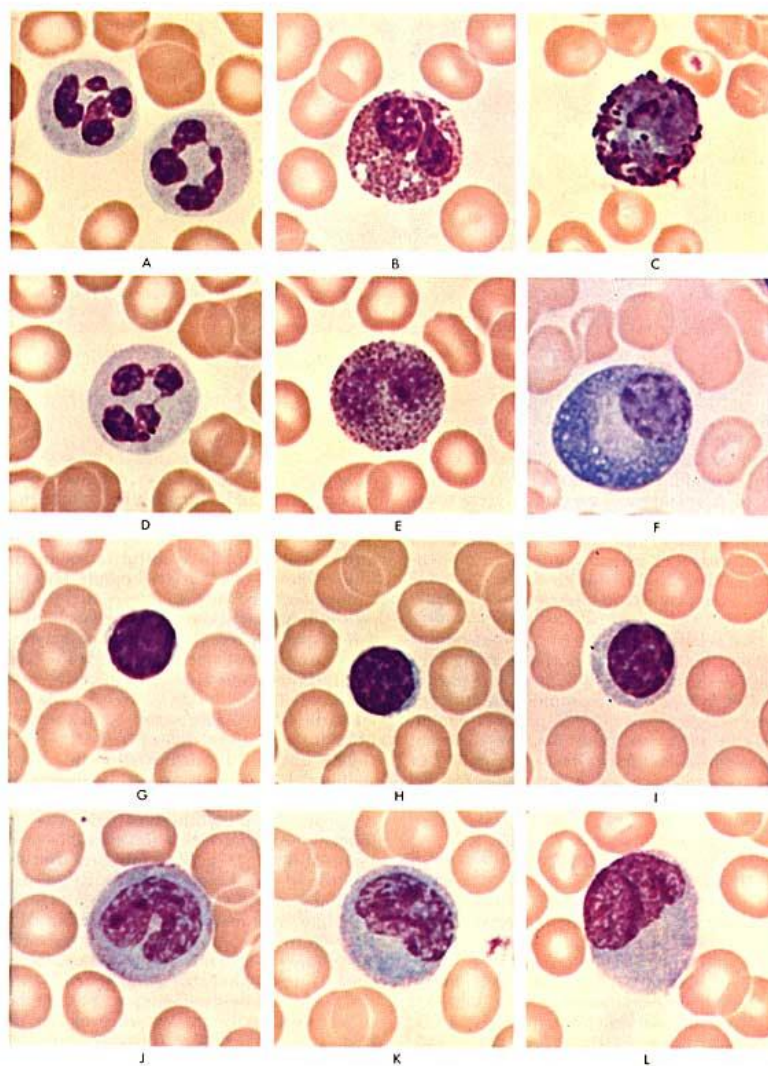
Jedrno ovojnico sestavljata dve membrani, med njima pa je **perinuklearni prostor**. Zunanja jedrna membrana je zvezna z membrano zrnatega ER, ki obdaja jedro, in ima prav tako vezane ribosome. Jedrno ovojnico prekinjajo številne **jedrne pore**, preko katerih nukleoplazma komunicira s citoplazmo, skozi prehajajo molekule RNK in proteini. Tik pod notranjo jedrno membrano leži **jedrna lamina**, zamrežena struktura iz intermediarnih filamentov (proteini), ki podpira in daje obliko jedrni ovojnici.

Jedra krvnih celic pri človeku

V periferni krvi poleg najpogostejših **eritrocitov** ali rdečih krvničk, ki so kroglaste oblike in brez jedra ter prenašajo dihalne pline, prepoznamo tudi **levkocite** ali bele krvničke. Slednje imajo obrambno funkcijo in jih delimo na:

- **Granulocite:** vsebujejo številna obarvana zrna in imajo različna jedra, poimenovani so glede na obarvanje citoplazemskih granul - **nevtrofilni**, **eozinofilni** in **bazofilni** granulociti.
- **Agranulocite: limfocite** in **monocite**.

Trombociti ali krvne ploščice, ki so prav tako pogosti, pa niso celice, ampak so majhni ostanki celic in sodelujejo pri strjevanju krvi.



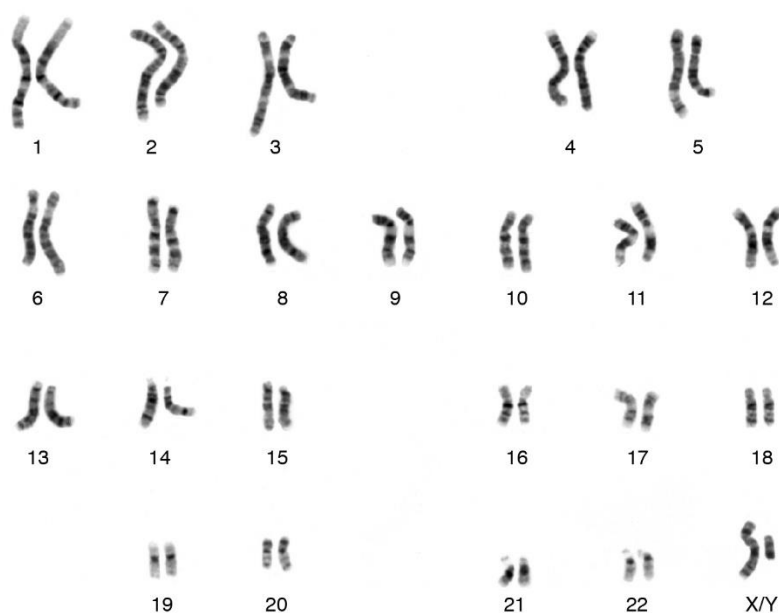
Cellice v človeški krvi (razmaz) in različne oblike jeter:

A in D - nevtrofilni granulociti: eno jedro z več režnji (2-5); B in E - Eozinofilni granulociti: jedro z dvema režnjema in številne granule; C - Bazofilni granulociti: svetlo jedro z dvema do tremi režnji, temne granule (so zelo redki); F – plazma celica (ni običajna komponenta krvi); G, H, I - limfociti: majhni, jedro zapolnjuje skoraj celo citoplazmo; J, K, L - monociti: veliki, z ledvičastim jedrom; na vseh slikah so vidni eritrociti (majhni, brez jedra) (Cross 1995).

Kariotip in človeški kromosomi

Kariotip je pojem, ki zajema vse značilnosti kromosomov določenega osebk, vrste, rodu ali večje sistematske skupine. Upošteva število in izgled kromosomov v jedru evkariontske celice, kot so videti pod mikroskopom, pri čemer so pomembni znaki: dolžina kromosoma, položaj centromere, progavost, razlike med spolnimi kromosomi in druge morfološke značilnosti. Grafični prikaz kariotipa imenujemo **kariogram**. Uporabljamo ga v citogenetiki – npr. za določanje vrst, ugotavljanje evolucijskih procesov in tudi v medicini (npr. za ugotavljanje kromosomskih aberacij – anomalij).

V človeških somatskih celicah je diploidno ($2n$) število kromosomov 46, od teh je 44 (22×2) avtosomov in 2 spolna kromosoma. Spolne celice, ki so haploidne, imajo tako 23 kromosomov – 22 avtosomov in spolni kromosom X ali Y.



Človeški kariogram, moški (NIH 2021).

Nastanek orjaških kromosomov

Orjaški kromosomi so specializirana oblika kromosomov, ki se pojavlja v nekaterih celicah, kjer poteka intenzivno prepisovanje z DNK v RNK. V žlezah slinavkah dvokrilcev z endomitozo nastanejo orjaški kromosomi. Pri endomitozi se kromosomi večkrat zaporedoma podvojujejo, vendar ne poteče delitev jedra. Tako nastanejo kromosomi z velikim številom kromatid. Vzdolž njega se v značilnem vzorcu izmenjujejo temni (**kromomere**) in svetli pasovi (**interkromomere**), ki odgovarjajo mestom večje in manjše kondenzacije kromatina. Na podlagi njihove razporeditve se izdeluje kromosomske karte. Na nekaterih mestih se pojavijo **nabreklne** (angl. *puffs*), kjer je kromatin popolnoma despiraliziran in se prepisuje v RNK. Mesto nabreklina se spreminja, saj je odvisno od aktivacije genov, medtem ko je mesto kromomer in interkromomer konstantno.

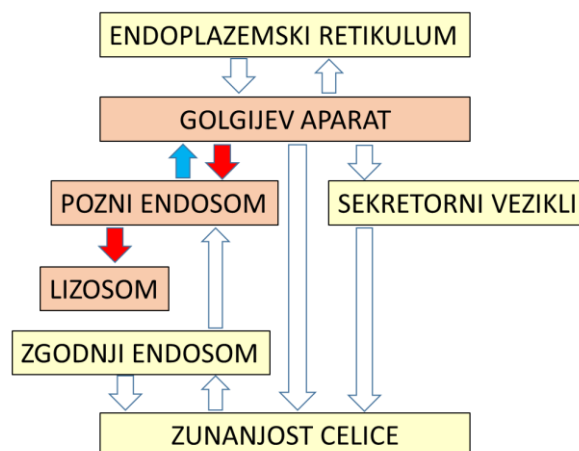
ENDOPLAZEMSKI RETIKULUM (ER)

To je sistem med seboj povezanih celičnih membran (membranski labirint) v obliki cevok, veziklov ali sploščenih cistern, ki se razprostirajo po citoplazmi. Membrana ER je lahko gladka ali pa vsebuje ribosome, ki jih na mikrofografijah vidimo kot 25 nm velike granule. Na podlagi tega ločimo **zrnati ali granularni ER** (zER, angl. rough ER – rER, tudi gER) in **gladki ali agranularni ER** (aER, angl. smooth ER – sER). Prehod med zER in aER je lahko zvezen. Na membranah zER poteka sinteza membranskih in sekrecijskih proteinov ter lizosomskih encimov. V velikih količinah je prisoten v celicah, kjer poteka intenzivna sinteza teh komponent, npr. v žlezah, jetrnih celicah itd. V aER poteka sinteza lipidov in steroidnih molekul (npr. holesterola) ter metabolizem ksenobiotikov (zdravil, pesticidov, karcinogenih snovi itd.); tako je to najpomembnejši center za detoksikacijo v celici. Veliko aER najdemo v celicah hormonskih žlez (npr. v skorji nadledvične žleze, rumenem telesu v jajčniku in intersticijskih celicah testisov). V mišičnih celicah je poseben tip aER, ki ima vlogo shranjevanja kalcijevih ionov, in ga imenujemo **sarkoplazemski retikulum**.

Cisterne gladkega in zrnatega ER lepo vidimo na elektronskih mikrofografijah, medtem ko s svetlobnim mikroskopom vidimo specifično obarvane celice z izrazito veliko količino ER. Za te celice je značilna velika sinteza proteinov, tako obarvano citoplazmo pa imenujemo ergastoplazma.

GOLGIJEV APARAT (GA)

GA sestavljajo skladovnice sploščenih membranskih cistern, ki tvorijo osnovno enoto – **diktiosom**. Diktiosom je polarizirana struktura: bližje jedru in ER je *cis*, bližje plazmalemi pa *trans* del. V bližini GA so vedno membranski transportni vezikli z različno vsebino. Vezikli prenašajo membrane, proteine, glikoproteine in lipide od ER do *cis* dela diktiosoma ali pa iz ene cisterne GA v drugo. Od *trans* dela diktiosoma se odcepljajo izločalni (sekretorni) vezikli in lizosomi. *Cis* in *trans* del GA se razlikujeta v vsebnosti encimov, saj se snovi ob potovanju skozi GA modificirajo (npr. glikozilacija proteinov). Poleg **modifikacije** makromolekul (proteinov) je funkcija GA tudi **usmerjanje produktov** v različne membranske vezikle in diferenciacija membran, ki potujejo na različne dele celice.

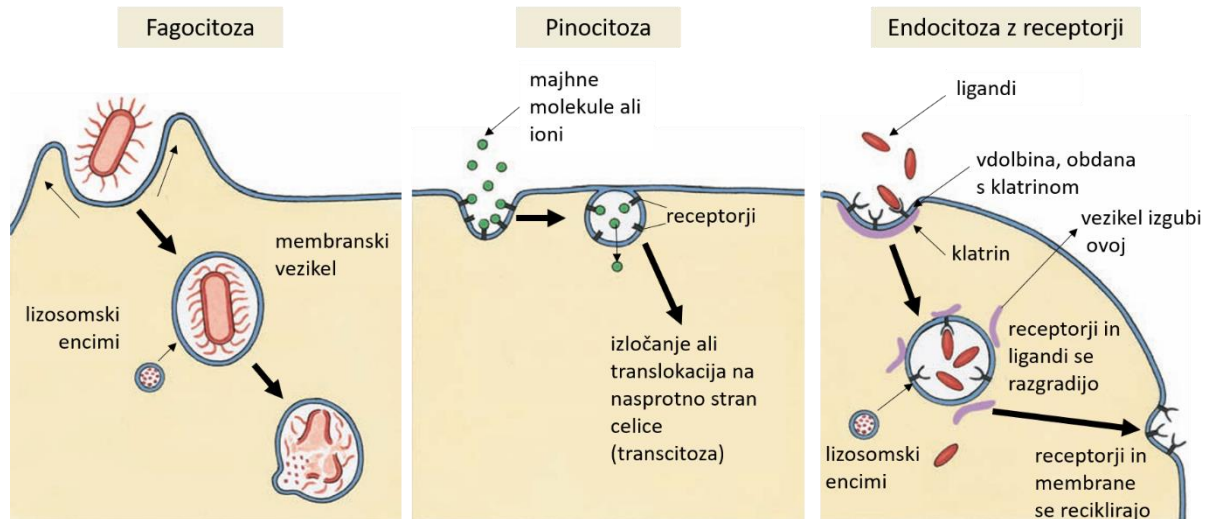


Pot makromolekul in membran med različnimi celičnimi organeli in zunajceličnim prostorom.

LIZOSOM

Nekateri proteini, ki potujejo skozi GA in se tam modificirajo, so namenjeni v **lizosome**. Lizosome najdemo v vseh živalskih celicah, razen eritrocitih. Posebej pogosti so v fagocitnih celicah ter v celicah jeter in ledvic, mišičnih, živčnih in žleznih celicah. Lizosomi so glavni prebavni centri za makromolekule, vsebujejo **hidrolitične encime** in so obdani z membrano. Encimi so kisle hidrolaze (proteaze, nukleaze, glikozidaze, lipaze, fosfolipaze, fosfataze in sulfataze) in za optimalno aktivnost rabijo kislo okolje (pH okoli 5,0 – pH citosola je okoli 7,2). Za vzdrževanje kislega okolja s prenosom H^+ iz citosola v lumen lizosomi porabljajo ATP. V lizosomih poteka razgradnja različnih znotraj- in izvenceličnih ostankov, uničenje fagocitiranih mikroorganizmov in nastanek hranil. Končni produkti razgradnje makromolekul (monomeri, kot so aminokisline, sladkorji, nukleinske kisline) se s pomočjo transportnih proteinov v membrani lizosoma prenesejo v citosol, kjer jih lahko celica ponovno uporabi ali pa jih izloči.

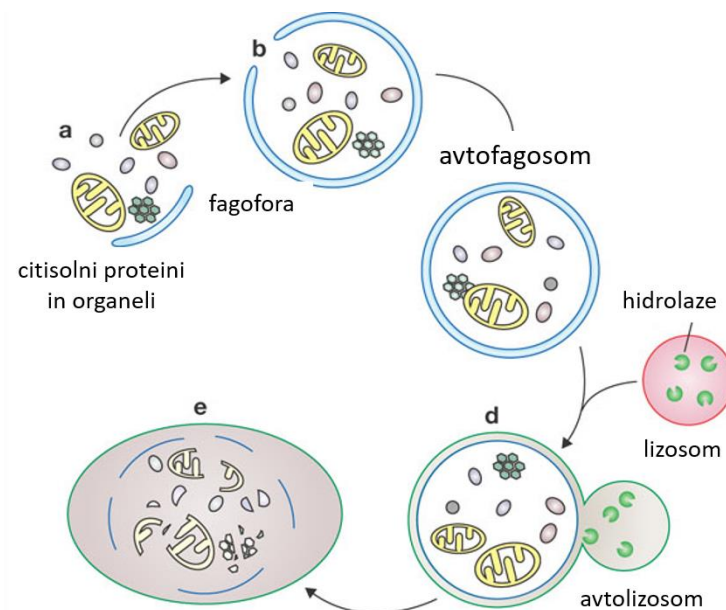
Material za razgradnjo lizosomi dobijo po različnih poteh: z endocitozo (npr. fagocitozo, pinocitozo) in avtofagijo. **Endocitoza** je zbirno ime za več procesov: fagocitozo, pinocitozo in z receptorji pogojeno endocitozo. Je aktivni transport, saj se pri tem porablja energija. Pri endocitozi plazmalema obda makromolekule v izvenceličnem prostoru, nastanejo vezikli nepravilnih oblik (zgodnji in pozni endosomi). Ti se združijo z vezikli s hidrolitičnimi encimi in tako nastane lizosom. Fagocitoza je sprejem večjih, trdnih delcev v celico (ta delce obda s plazmalemo), značilna je za prehranjevanje protozojev in nekatere levkocite (makrofage). S pinocitozo celica sprejema izvencelično tekočino, to je nespecifičen proces. Z receptorji pogojena endocitoza pa je, nasprotno, zelo specifičen proces, saj receptor prepozna točno določen ligand, na tem mestu se membrana uviha in prenese molekule v celico.



Fagocitoza, pinocitoza ter od receptorjev odvisna endocitoza (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Odstranjevanje neprebavljenih in izrabljenih delov iz celice poteka z **eksocitozo**, na podoben način pa poteka tudi izločanje iz celice (sekrecija).

Avtofagija je visoko reguliran proces, pri katerem celice reciklirajo izrabljeni celični material. Proces se začne s tem, da membrana obda material, namenjen za razgradnjo. Nastane **avtofagosom**, ki se zlije z lizosomom.

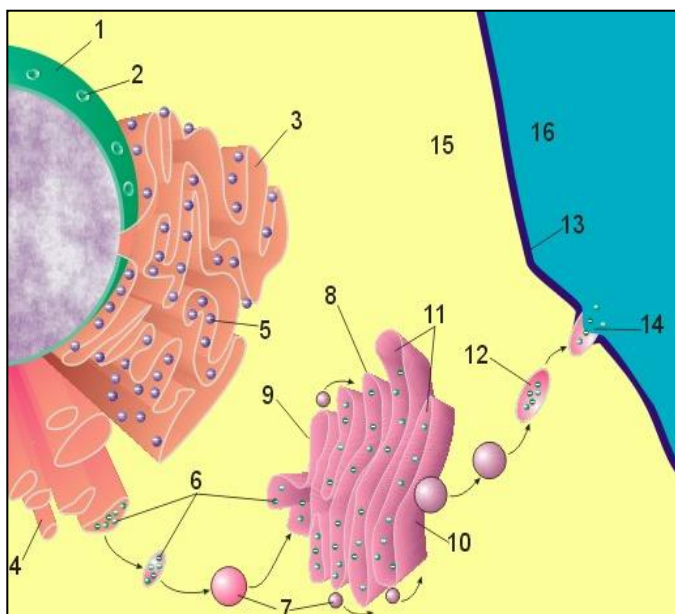


Nastanek in razgradnja avtofagosoma (prirejeno po: Xie in Klionsky 2007)

Z mikroskopom so lizosomi videti zelo raznoliki, od drugih podobnih organelov jih lahko ločimo samo s histokemijskimi reakcijami ali z označevanjem s protitelesi.

Endomembranski sistem

Jedrna ovojnica, ER, GA, lizosomi in vezikli, ki se odcepljajo od teh organelov ter plazmaleme, skupaj tvorijo endomembranski sistem celice. V teh organelih in na njihovih membranah potekajo biokemijski procesi ločeno od citosola. V citosolu potekajo drugi metabolni procesi, med drugim tudi sinteza beljakovin na prostih ribosomih.

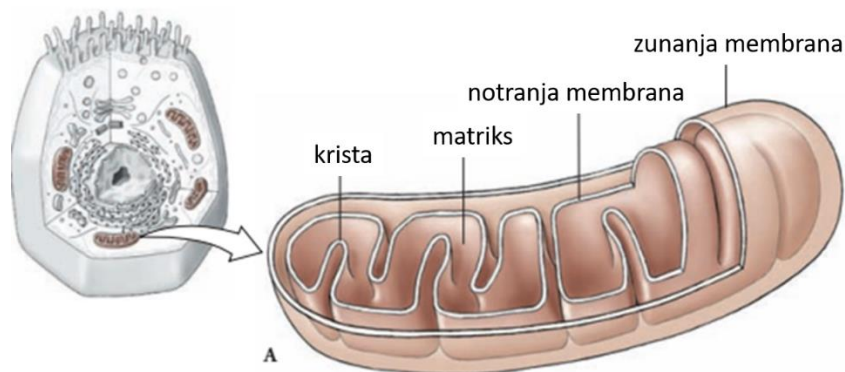


ENDOMEMBRANSKI SISTEM – Izločalna pot proteinov od jedra, ER, GA do izvenceličnega prostora (The endomembrane system 2021)

1. jedrna ovojnica
2. jedrna pora
3. granularni ER
4. agranularni ER
5. ribosom
6. makromolekule (proteini)
7. transportni vezikli
8. Golgijev aparat (GA)
9. cis del GA
10. trans del GA
11. cisterne GA
12. sekretorni (izločalni) vezikel
13. celična membrana (plazmalema)
14. zlivanje vezikla s plazmalemo
15. citoplazma
16. izvencelični prostor (ekstracelular)

MITOHONDRIJ

Mitohondriji so pogosti celični organeli v celicah z veliko porabo energije oz. intenzivno metabolno (presnovno) aktivnostjo, saj so **glavni proizvajalci energije v celici**. So zelo različnih oblik (od paličastih do skoraj okroglih), ki jo lahko tudi spreminjajo. V celicah jih je različno veliko, tudi njihova namestitve v celicah je zelo variabilna, saj se premikajo s pomočjo citoskeleta. Za mitohondrije je značilna dvojna membrana: zunanja je gladka in precej propustna, notranja pa je nagubana v različne oblike (kriste – grebene ali tubule – cevke). Na ta način se močno poveča površina notranje membrane, kjer s pomočjo encimov aerobnega metabolizma poteka **oksidativna fosforilacija** in nastaja **ATP**. Mitohondriji imajo lastno molekulo DNK (mtDNK), to je **krožen kromosom** v več kopijah, ki je podoben prokariotskemu (enako velja za plastide pri rastlinah). Tudi notranja membrana, proteini in ribosomi teh organelov so močno podobni nekaterim bakterijskim. Te podobnosti so podlaga za endosimbiontsko teorijo (nastanek evkariontske celice): mitohondriji in plastidi so se razvili iz bakterij, ki so jih večje bližnje celice »pogoltnile« oz. obdale z lastno membrano. Celici sta tako živel v simbiozi, saj ni prišlo do razgradnje pogoltnjene celice.



Shematski prikaz mitohondrija (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

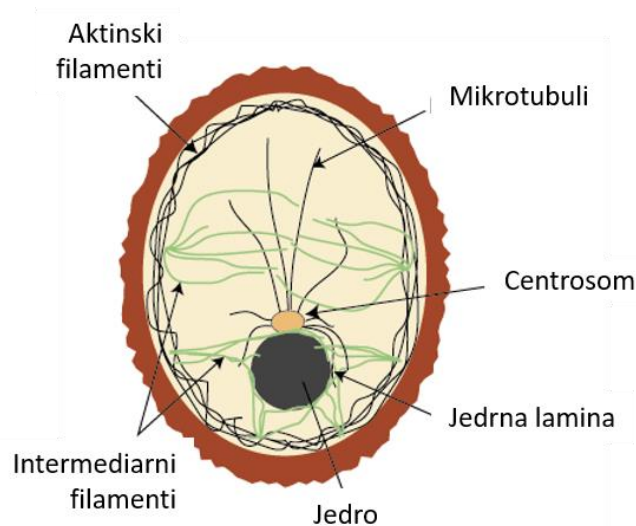
Lasten genom omogoča mitohondrijem delno **avtonomijo**, kar se kaže tudi kot samopodvajanje (s cepitvijo, kot pri bakterijah). Na mtDNK je zapis za številne mitohondrijske proteine, vendar ne za vse, saj so bili številni v toku evolucije preneseni na jedro. Do evolucije (spreminjanja) mtDNK prihaja razmeroma počasi (počasneje kot velja za jedrne gene), poleg tega pa je v celicah prisotna velikem številu, zato je mnogokrat uporabna za študije sorodnosti organizmov (filogenijo).

PEROKSISOM

Peroksisomi so kroglasti organeli z enojno membrano, ki jih najdemo v vseh evkariontskih celicah, pogostejši so v celicah jeter in ledvic. Njihova vsebina je drobno zrnata, v nekaterih primerih pa vsebujejo tudi kristalno jedro. Peroksisomi vsebujejo katalazo, urat oksidazo in številne druge **oksidativne encime** (peroksidaze). Vključeni so v številne presnovne procese, kot je razgradnja maščobnih kislin, sinteza holesterola in žolčnih kislin, zaščita celic pred toksičnostjo kisika, katabolizem purinov, termogeneza in metabolizem alkoholov. Pri nekaterih vretenčarjih vsebujejo peroksisomi tudi amorfn ali kristalino jedro iz urat oksidaze, pogosto pa so brez takega jedra. Peroksisomi so pogosto v bližini lipidnih kapelj in med zgostitvami glikogena v celici, kar je povezano z oksidacijo lipidov v tem organelu. Njihovo identiteto na elektronskih mikrofografijah moramo potrditi s citokemijskimi analizami za specifične encime (katalaze in peroksidaze).

CITOSKELET

Celično ogrodje ali citoskelet je dinamična in prilagodljiva struktura, ki je prisotna v vseh celicah, tudi prokariotskih. Celici nudi strukturno podporo in zaščito, s pomočjo bičkov in migetalk omogoča gibanje celic, gibanje celičnih organelov in sodeluje pri celični delitvi. Citoskelet tvori mreža nitastih proteinskih makromolekul, ki jih delimo v tri skupine: **mikrofilamenti**, **intermediarni filamenti** in **mikrotubuli**. S temi molekulami sodelujejo še pomožni proteini (npr. motorični proteini), ki omogočajo njihove premike in usklajujejo delovanje.



Razporeditev elementov citoskeleta v celici (prirejeno po: Bernstein 2021).

Mikrofilamenti

To so aktinski filamenti, ki jih sestavljata dve prepleteni verigi v obliki dvojnega heliksa, nanizani iz monomerov aktina. So zelo fleksibilne in dinamične strukture, ki se organizirajo v linearne snope, mreže ali v tridimenzionalni gel. Največ aktinskih filamentov je tik pod plazmalemo, kjer vzdržujejo obliko celice, sodelujejo pri medceličnih stikih in tvorbi izrastkov, kot so psevdopodiji in mikrovili. Poleg tega so pomembni pri prenosu celičnih signalov in pri citokinezi (fazi celične delitve). Skupaj z miozinom, ki je motorični protein, so ključni za krčenje (kontrakcijo) mišične celice in tok citoplazme. Premer aktinskih filamentov je okoli 7 nm.

Intermediarni filamenti

To je skupina zelo raznolikih proteinskih molekul z oporno funkcijo. Tako kot aktin sodelujejo pri vzdrževanju oblike celice (kljubujejo natezanju, medtem ko mikrotubuli pritiskom), vendar so bolj stabilni. Intermediarni filamenti organizirajo položaj celičnih organelov, sestavljajo jedrno lamino in sarkomere v mišičnih celicah. Sodelujejo tudi pri nekaterih medceličnih stikih. Premer intermediarnih filamentov je od 8 do 12 nm. Nekaj primerov intermediarnih filamentov: keratin (epitelne celice kože, lasje, nohti), lamin (podpora jedrne ovojnice), nevofilamenti (aksoni nevronov), dezmin (sarkomere), vimentin (strukturna opora mnogih celic) itd.

Mikrotubuli

Mikrotubuli so votli cilindri, ki jih sestavlja protein tubulin. Cilindre sestavlja 13 protofilamentov (nitk), polimerov iz alfa in beta tubulina. So izjemno dinamični, saj hitro

polimerizirajo, pri tem pa porabljajo energijo. Pogosto so na enem koncu pritrjeni na centrosom (ali *MTOC – microtubule organising centre*). Mikrotubuli so ključna struktura v centriolu (9x3 cevke) ter bičkah in migetalkah (9x2 + 2 cevki na sredini). Mikrotubuli sodelujejo tudi pri celičnem transportu organelov npr. mitohondrijev in veziklov, tvorijo mitotsko vreteno in sodelujejo pri izgradnji celične stene pri rastlinah.

DRUGI CELIČNI VKLJUČKI

Za nekatere celice so značilni različni celični vključki, ki večinoma niso obdani z membrano. Ti so lahko produkt metabolizma ali izvirajo iz fagocitiranega materiala.

Glikogen

V jetrnih celicah s posebnimi barvanji dokažemo glikogen, ki je založna spojina. Na gladkem ER namreč poteka razgradnja glikogena v glukozo – enostaven sladkor, ki je najpomembnejši vir energije za celice. Glikogen je prisoten v obliki razpršenih granul v citoplazmi, ki se lahko združujejo v rozete. Lepo je viden z elektronskim mikroskopom, za njegovo dokazovanje na histoloških rezinah pa uporabimo t.i. PAS reakcijo (barvanje Periodic acid – Schiff).

Lipidne kaplje

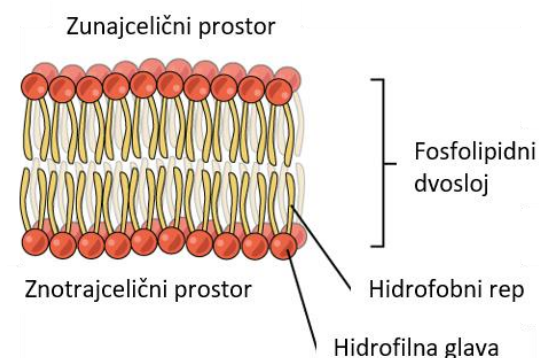
Lipidni vključki so posebej pogosti v celicah, ki proizvajajo steroidne hormone (npr. v nadledvični žlezi). Poleg tega pri nekaterih živalih predstavljajo založno snov v jetrih. Pri običajni pripravi tkiva se lipidi sperejo in na večini preparatov niso vidni. Lipidne kaplje lahko ohranimo z zamrzovanjem tkiva in dokažemo z barvanjem s specifičnimi barvili. Pri pripravi tkiva za elektronsko mikroskopijo se lipidi ohranijo, zato so lepo vidni lipidni vključki na poltankih rezinah in tudi z elektronskim mikroskopom.

Pigmenti

Pigmenti so kemijske spojine, ki imajo svojo lastno obarvanost in jih zato vidimo v celicah brez dodatnega barvanja. Pogosto so produkt metabolizma in se kopičijo v celicah in tkivih. Primeri: hemoglobin, hemosiderin, melanin, lipofuscin itd. Hemoglobin je rdeči pigment v eritrocitih, na katerega se vežejo dihalni plini (O₂, CO₂), njegov razpadni produkt pa je rumeno rjavi hemosiderin. Najdemo ga v tkivih, kjer poteka razgradnja eritrocitov: vranici, jetrih, kostnem mozgu. Melanin je kožni pigment, ki je prisoten v kožnih celicah in njihovih derivatih (npr. lasih), kjer je njegova vloga predvsem zaščita pred oksidacijo. Melanin je prisoten tudi v nekaterih drugih tkivih (npr. jetrih), bodisi kot produkt razgradnje, bodisi se tam tudi sintetizira. Lipofuscinske granule ali rezidualna telesa so produkt razgradnje materiala v lizosomih, v dolgoživečih celicah (mišičnih, živčnih) je teh granul sčasoma vedno več. Lipofuscin lahko zaznamo s pregledovanjem zamrznjenih rezin s fluorescentnim mikroskopom.

CELIČNA MEMBRANA IN NJENE DIFERENCIACIJE

Biološka membrana je izjemno dinamična, aktivna, selektivno propustna struktura iz **fosfolipidnega dvosloja**. Je ločnica med zunanostjo in notranostjo celice oz. organelov ter regulira pretok molekul, omogoča znotrajcelično komunikacijo (npr. pri živčnih celicah), tvori različne membranske izrastke, zagotavlja funkcionalnost specializiranih celic itd. Večina encimskih reakcij poteka na številnih membranah znotraj celice. Poleg fosfolipidnih molekul so integralne sestavine biološke membrane tudi različne (trans)membranske molekule: **holesterol** in raznoliki **proteini**. Proteinske molekule so lahko **periferne** ali **integralne**, slednje so **transmembranske** ali pa so vgrajene v membrano le z lipidnim delom. Periferni proteini so povezani z integralnimi proteini, vendar niso vstavljeni v fosfolipidni dvosloj. Na zunanji strani celične membrane so na proteine in lipide vezani ogljikovi hidrati, ki tvorijo **glikokaliks**. Membranske molekule lahko potujejo v ravnini dvosloja lateralno, iz ene plasti v drugo pa je gibanje bolj omejeno (model tekočega mozaika).

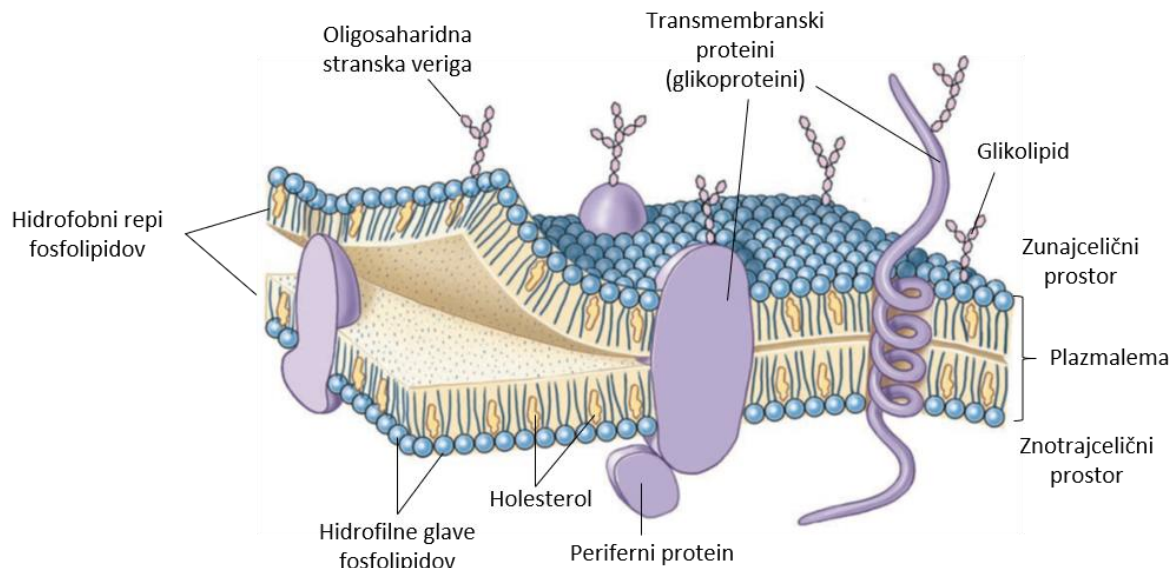


Fosfolipidni dvosloj (prirejeno po: Wikipedia 2021b).

Plazmalema

Membrano, ki obdaja celico, imenujemo celična ali plazemska membrana ali plazmalema. Je polarizirana oz. asimetrična struktura, saj se membranske molekule na notranji in zunanji strani razlikujejo. Na zunanji strani se nahaja glikokaliks iz glikoproteinov, glikolipidov in proteoglikanov. Na notranji strani se na membrano lahko pripenjajo elementi citoskeleta. Transmembranski proteini v plazmalemi tvorijo kanale preko katerih prehajajo različne molekule.

Struktura plazmaleme je odvisna tudi od vrste celice ter od strani celice, kjer se nahaja. Pri različnih epitelnih celicah je **apikalna** (zgornja, gleda v lumen) membrana drugačna od **bazalne** (na dnu) in **lateralne** (meji na ostale epitelne celice) – take celice so polarizirane. To omogoča usmerjen transport skozi celico (absorpcija, sekrecija). Polarizirane so npr. epitelne celice sekretornih tkiv (žlez), absorpcijske (črevesne c.), urotelne (v sečnem mehurju) in receptorske celice.



Diagram, ki prikazuje plazmalemo (prirejeno po: Hickman in sod. 2008)

Specializacije plazmaleme

Biček (flagellum) in migetalka (cilium)

Mnogi enocelični organizmi uporabljajo bičke ali migetalke za gibanje skozi medij. V večceličnih organizmih so celice z bički spermiji, migetalke vsebujejo npr. epitelne celice v dihalnih poteh. Bički in migetalke imajo v osnovi enako notranjo strukturo (aksonemo), ki je obdana s plazmalemo. Aksonema je struktura iz devetih parov mikrotubulov, ki so razporejeni v krogu, v sredini pa je še en par mikrotubulov (struktura $9 \times 2 + 2$). Na bazi bičkov je bazalno telo, ki je po strukturi enako centriolu, ki je ključen pri celični delitvi (struktura 9×3).

Pseudopodiji

So ključni pri ameboidnem gibanju enoceličarjev, nekaterih embrionalnih celic in levkocitov. Pri tem gibanju je ključna polimerizacija aktina in gibanje citoplazme.

Mikrovili

To so izrastki apikalne plazmaleme pri nekaterih celicah, ki so specializirane za absorpcijo (npr. celice črevesnega epitela) ali izločanje. Mikrovile pokriva celična membrana, vsebujejo pa elemente citoskeleta (aktinske in intermediarne filamente) in citoplazmo.

Medcelični stiki

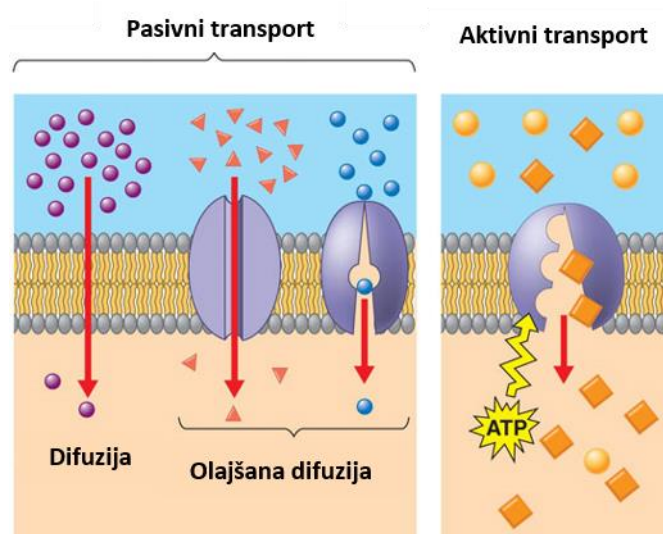
Ti povezujejo lateralne površine epitelnih in drugih celic. Tik pod apikalno površino celice so **tesni stiki**, ki zatesnijo prostor med sosednjima celicama in tako preprečijo prehajanje molekul iz apikalnega dela v medcelični prostor (npr. iz lumna črevesja med črevesne epitelne celice). Sledijo **dezmosomi**, ki s pripenjanjem celic eno na drugo zagotavljajo trdnost epitela. Sestavljajo jih glikoproteini v medceličnini, transmembranski proteini in citoskelet v notranjosti celice. **Presledkovni stiki** omogočajo neposredno komunikacijo celic. Oblikovani so iz proteinov, ki tvorijo kanal med obema celicama. Skozi presledkovne stike prehajajo manjše molekule in ioni. Poznamo tudi druge medcelične stike, ki jih najdemo med specializiranimi celicami, npr. med živčnimi celicami (nevroni) so sinapse, med živčno celico in mišično celico pa t.i. motorične ploščice.

Prenos snovi preko plazmaleme

Difuzija s pomočjo osmoze: plazmalema je selektivno propustna, skozi jo lahko prehajajo voda in nekatere manjše molekule, kot so plini, urea, sladkorji itd. Vzpostavi se osmotski potencial za posamezno snov.

Olajšani transport oz. olajšana difuzija poteka s pomočjo posebnih proteinov – kanalčkov ali pa prenašalnih proteinov. Olajšana difuzija poteka v smeri koncentracijskega gradienta snovi, pri čemer se ne porablja energija. Značilna je npr. za nekatere ione in glukozo, ki sicer ne prehaja prosto čez membrano.

Aktivni transport poteka v nasprotno smer od koncentracijskega gradienta snovi, pri čemer se porablja energija v obliki ATP. Primer je prehod Na^+ in K^+ ionov, ki je omogočen z Na/K ATPazo.



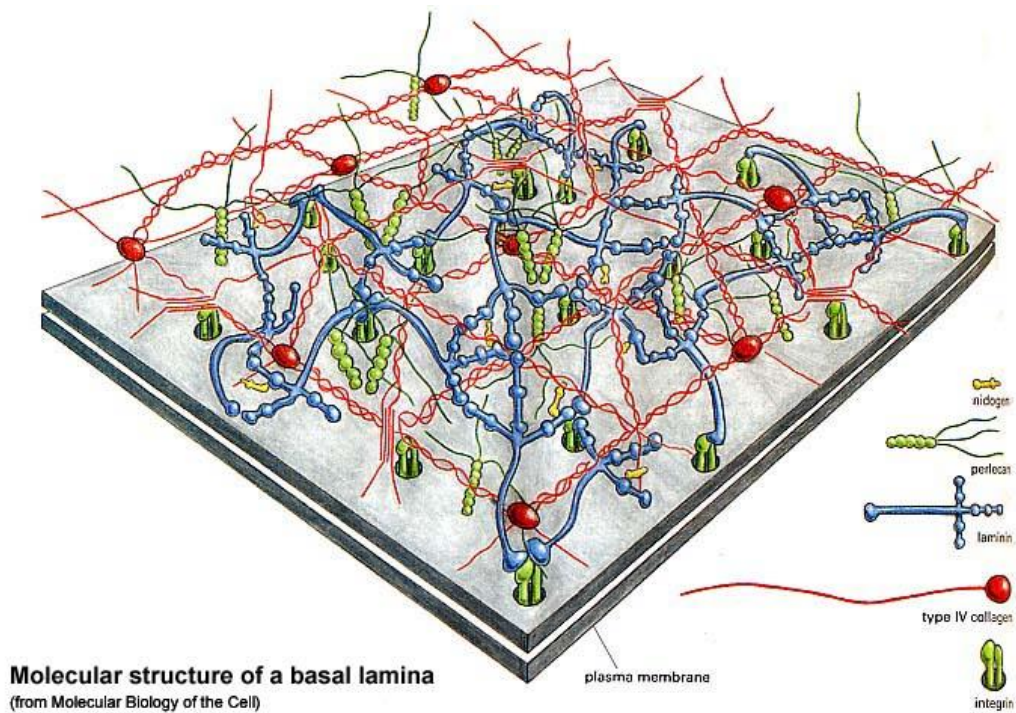
Prenos snovi preko plazmaleme: pasivni transport (difuzija, olajšana difuzija) in aktivni transport (Socratic 2021).

IZVENČELIČNI MATRIKS ALI MEDČELIČNINA

Poleg celic je sestavni del tkiv tudi izvenčelični matriks. Posebej obsežen je v tkivih z bogato medceličnino (vezivnem tkivu v širšem pomenu, kostnem tkivu, hrustančnem tkivu). Molekule v medceličnini delimo na proteoglikane in fibrilarne proteine. **Fibrilarni proteini** sestavljajo kolagenska in elastična vlakna, fibronektin in bazalno lamino. **Proteoglikani** so razvejane strukture, osnovo predstavlja glikoprotein, nanj pa so vezani glikozaminoglikani. Te molekule vežejo velike količine vode, kar je vzrok velike mehanske odpornosti takega tkiva. Proteoglikani vežejo tudi različne obveščevalne molekule in hormone, kar vpliva na delovanje tkiv. Njihova funkcija je predvsem strukturna.

Kolagenska vlakna so sestavljena iz številnih verig proteina kolagena in so debela nekaj μm . Odporna so proti natezanju, zato jih najdemo v tetivah, kosteh in koži, pa tudi okoli vseh organov v telesu. **Elastična vlakna** so sestavljena predvsem iz elastina, ki je povezan v mrežo. Ta vlakna dajejo elastičnost koži, pljučem in krvnim žilam. **Fibronektin** se povezuje s kolagenom in različnimi celicami, kar omogoča njihovo pritrditev in usmerja gibanje. **Bazalna lamina** je struktura, ki ločuje celice epitelov in druge vrste celic od vezivnega tkiva. Bazalno

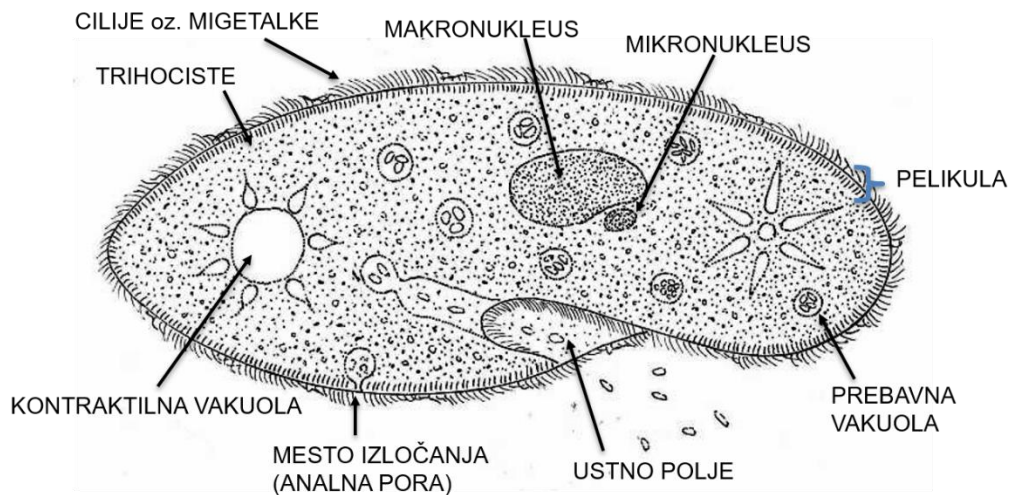
lamino sestavljata kolagen in laminin, ki oblikujeta mrežasto strukturo, kar omogoča prehod makrofagov, limfocitov in živčnih končičev. Bazalna lamina tudi preprečuje kontakt med epitelom in vezivnim tkivom in omogoča filtriranje krvi v ledvičnih glomerulih.



Molekularna struktura bazalne lamine (na dnu je vidna plazmalema prilegajoče se celice) (Alberts in sod. 2008).

Struktura celice pri enoceličarjih (Protista)

Zgradbo ene celice je lahko opazovati pri enoceličnih organizmih, npr. pri paramecijah (*Paramecium* sp.). Nekatere celične strukture so vidne s svetlobnim mikroskopom, druge pa se razložijo na elektronskih mikrografijah.



Struktura paramecija (prirejeno po: Mackean 2021).

Med strukturami, ki jih vidimo s svetlobnim mikroskopom, so:

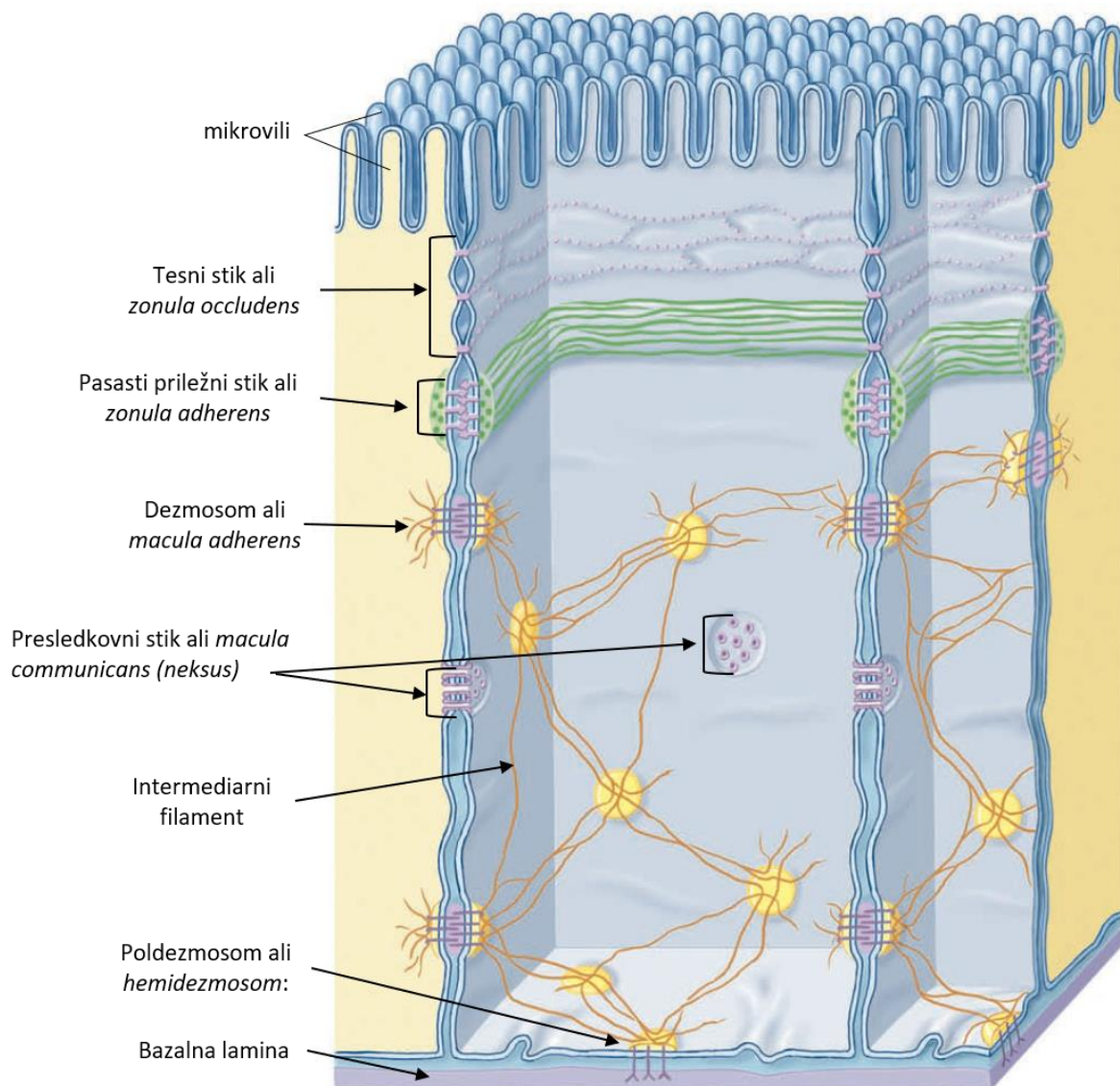
- makronukleus,
- ustno polje,
- prebavne vakuole,
- kontraktilna vakuola oz. krčljivi mehurček, ki ima pomembno vlogo pri osmoregulaciji,
- pelikula (integument celice) s trihocistami z obrambno funkcijo in migetalkami, ki sodelujejo pri premikanju.

EPITELNO TKIVO

Tkiva so organizirani skupki celic v telesu živali. Lahko so enostavna (sestavljena iz enakega tipa celic) ali sestavljena (iz različnih tipov celic). Poznamo samo štiri različne **osnovne tipe** tkiv: epitelno tkivo, tkivo z bogato medceličnino, mišično in živčno tkivo.

EPITELNO TKIVO (EPITEL, EPITELIJ)

Pri mnogoceličnih živalih **epitelne celice** pokrivajo zunanjo površino ter vse notranje votline (prebavilo, žleze, krvne žile...). Epitelne celice so zelo tesno povezane med seboj, med njimi ni krvnih žil ali medceličnine. Na apikalni površini so različne modifikacije (mikrovili, bički ali migetalke), pod epitelom pa je **bazalna lamina**. Funkcije epitelnega tkiva so: absorpcija, izločanje, zaščita (ali krovna funkcija), vlaženje in sprejem senzoričnih signalov. Epitele razvrščamo glede na obliko celic, število slojev in modifikacije površine (migetalke, mikrovili).



Shema diferenciranih epitelnih celic (prirejeno po: Hickman in sod. 2008)

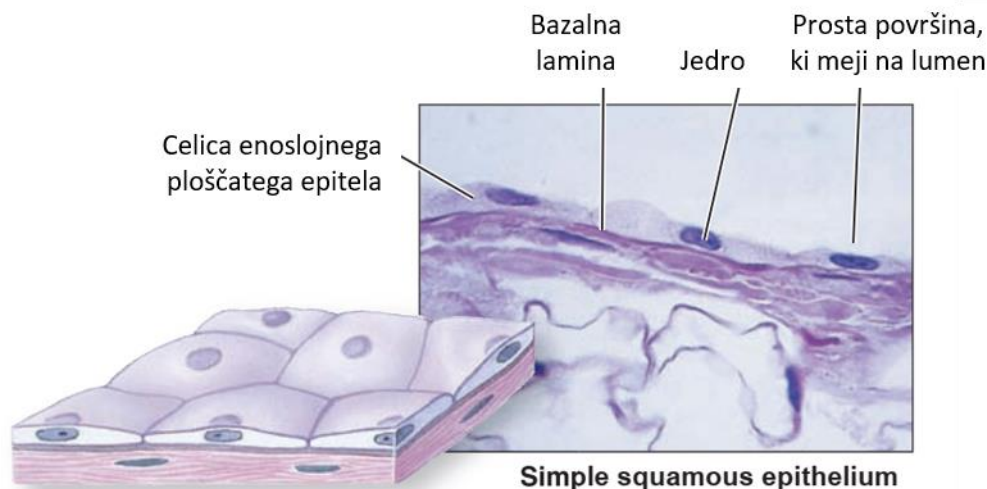
Epitelne celice se lahko razvijejo iz vseh treh zarodnih plasti: ektoderma, mezoderma ali endoderma. Ektodermalni epitel sestavlja zunanjo površino telesa in ga imenujemo **EPIDERM(IS)** (gr. *epi* – nad, *dermis* – koža). Epiderm večine nevretenčarjev je zgrajen iz enoslojnega epitela, za razliko od vretenčarjev, kjer ga tvori večslojni epitel. Iz mezoderma nastane epitel, ki pokriva sekundarno telesno votlino (celom), številni žlezni epiteli in npr. epitel žil. Iz endoderma nastane epitel, ki gradi del prebavila.

KLASIFIKACIJA EPITELOV

- a) Po funkciji: krovni, absorpcijski, žlezni, čutilni epitel (okušalni brstiči in vohalni epitel) ter posebne vrste, npr. mioepitel, reprodukcijski epitel itd.
- b) Po skladih oz. številu slojev: enoslojni, večslojni, večstopenjski, prehodni
- c) Glede na razmerje med višino in dolžino: ploščati oz. nizkoprizmatični, kubični oz. izoprizmatični, stebričasti oz. visokoprizmatični

Enoslojni (nizkoprizmatični) ploščati epitel

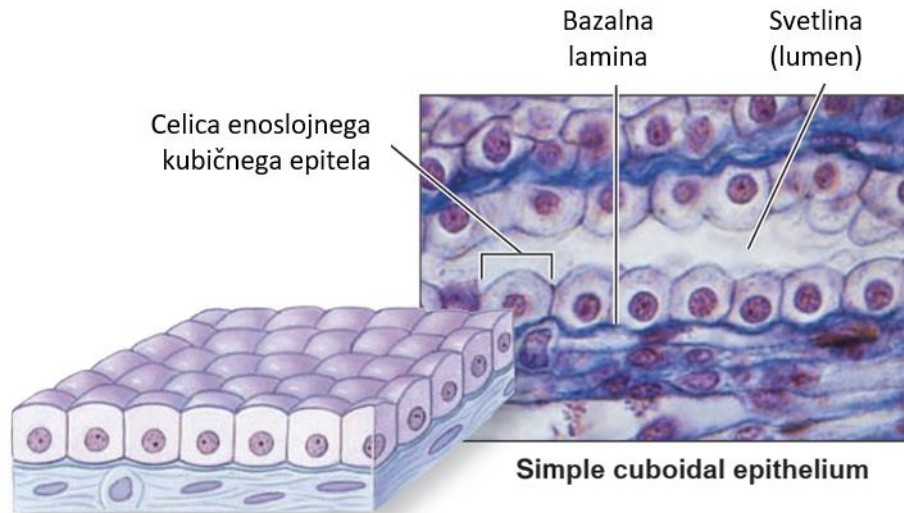
Sestavljajo ga izredno tanke, sploščene celice, ki zagotavljajo gladko površino. Metabolno niso zelo aktivne, vendar omogočajo prehod vode in določenih snovi skozi nekatera tkiva. Jedro je pogosto izbočeno v svetlino (ali lumen) organa. Prekrivajo številne površine v telesu: svetlino krvnih in limfnih žil (endotelne celice), telesne votline (mezotelne celice), filtracijske cevke v ledvicah, pljučne alveole itd.



Enoslojni ploščati epitel (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Enoslojni kubični epitel

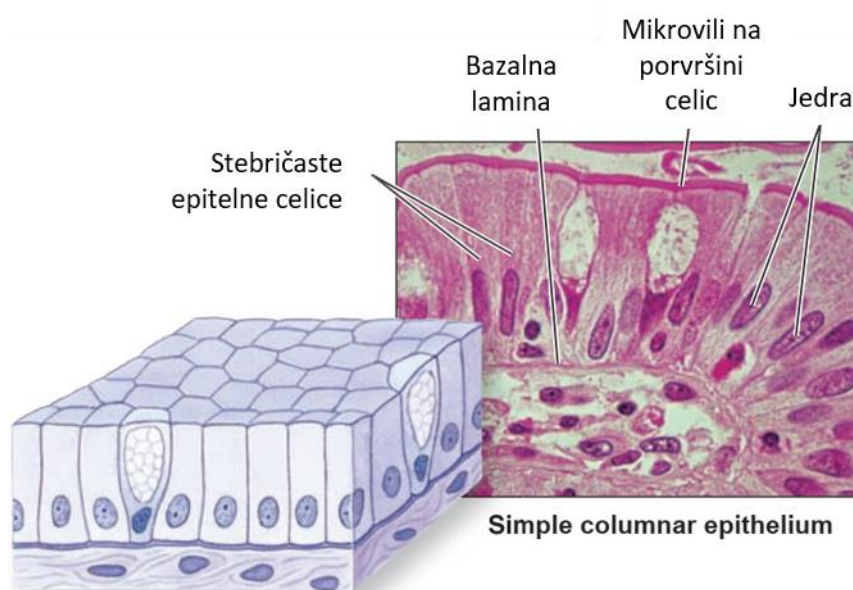
Dolžina celice je približno taka kot širina, okroglo jedro je večinoma na sredini celice. Kubični epitel je prisoten na nekaterih delih zbirnih cevk (tubulov) nefrona, tak je epitel ščitnice (folikularne celice), manjših žolčnih vodov ter germinalni (zarodni) epitel ovarijev in testisov.



Enoslojni kubični epitel (prirejeno po: Hickman in sod. 2008)

Enoslojni stebričasti (prizmatški) epitel

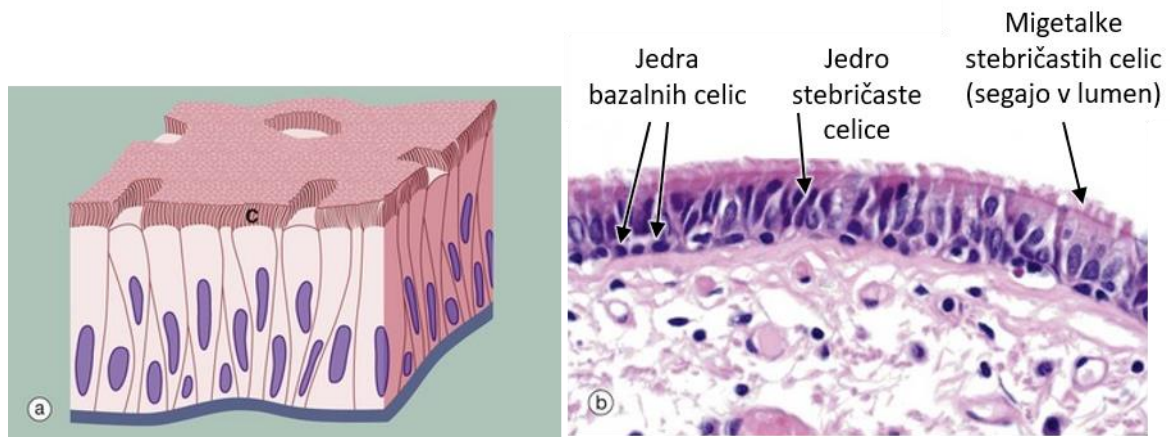
Tvorijo ga stebričaste (visokoprizmatične) celice, vsa jedra ležijo bazalno. Njihova funkcija je večinoma absorpcija ali izločanje. Obdajajo večino prebavnega trakta in večje vode različnih žlez, maternico, jajcevod. V tankem črevesju so med epitelnimi celicami tudi enocelične čašaste žleze, ki zločajo sluz (mukus). Apikalna površina, kjer poteka absorpcija, je oblikovana v mikrovile in na ta način močno povečana, s svetlobnim mikroskopom to vidimo kot ščetinasti rob (brush border). Epitel jajcevoda je omigetalčen (med izrastki vidimo prostorčke, zato to niso mikrovili). V ledvicah so s stebričastim epitelom obdani večji zbirni kanali (papillary ducts).



Enoslojni stebričasti epitel (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Večstopenjski (psevdostratificirani) stebričasti epitel

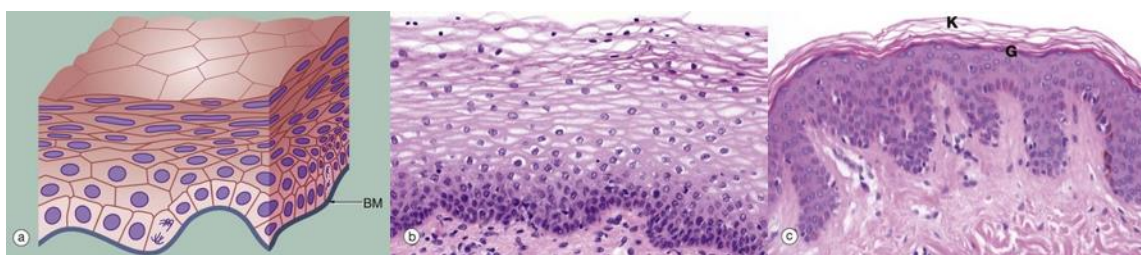
Ta tip epitela je podoben prejšnjemu, saj vse celice ležijo na bazalni lamini, vendar vse ne dosežajo apikalne površine. Jedra celic niso vsa v isti ravnini. Najdemo ga v sapniku, grlu (larinks) in nosu ter obmodku (epididymis) in seminalnem veziklu.



Večstopenjski dihalni epitel sapnika (prirejeno po: BasimedicalKey 2021)

Večslojni ploščati epitel

Poznamo dva tipa takega epitela: poroženevajoč (**keratinski**) in neporoženevajoč (**nekeratinski**) epitel. Večslojni ploščati epitel sestavlja **epidermis (povrhnjico)** kože vretenčarjev in nekaterih drugih derivatov ektoderma (roženice, epitelov v ustni votlini), požiralniku itd. Sestavljen iz velikega števila celičnih slojev. Zgornji sloji so iz sploščenih celic, ki vsebujejo jedra (pri nekeratinskem tipu; to so sluznice ust, požiralnika, tudi roženice) ali pa so te celice mrtve in jedra odsotna (keratinski tip; koža – predvsem na dlaneh in podplatih). Spodnje celice povrhnjice so nepravilne, večinoma poligonalne oblike. Večinoma je ta tip epitelov **papilaren** – spodaj ležeči sloji so nagubani; tako je pri koži, jeziku, požiralniku. Epitel roženice pa ni papilaren, je kompakten in popolnoma gladek, kar omogoča vid.



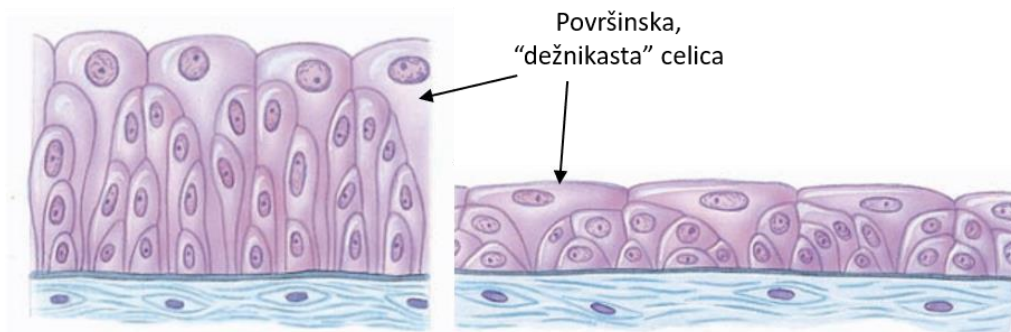
Večslojni ploščati epitel: a) shema, b) nekeratinski epitel, c) keratinski epitel. BM – bazalna lamina; K – keratinska plast; G – granularna plast (BasimedicalKey 2021).

Večslojni kubični in stebričasti epitel

V telesu se pojavlja zelo omejeno. Najboljši primer za to so žleze znojnice v **usnjici** kože vretenčarjev (**dermis**), pojavlja pa se tudi v nekaterih žlezah (npr. slinavkah).

Prehodni epitel

Je specializiran tip epitela v raztegljivih organih, kot sta sečni mehur in sečevod. Tkivo se odziva na natezanje in spremembo volumna ter je videti drugačno, ko je organ skrčen (sproščen) in ko je raztegnjen. V skrčenem stanju je videti veliko število slojev, površinske celice so okrogle, debele. V raztegnjenem, napetem stanju je videti manj slojev, površinske celice pa so bolj sploščene, imenujemo jih »dežnikaste« celice.



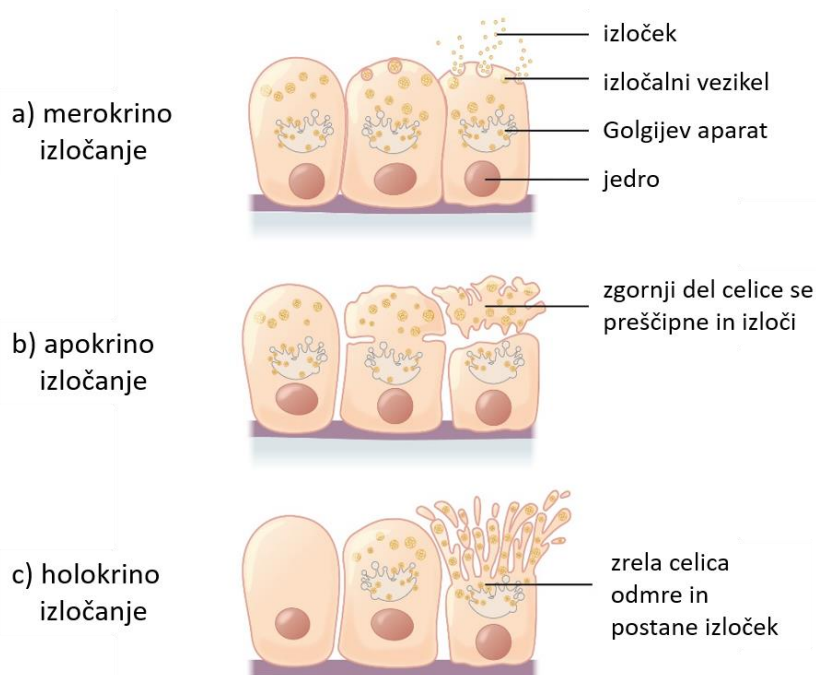
Prehodni epitel mehurja: sproščeno (levo) in raztegnjeno stanje (desno) (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

ŽLEZNI EPITEL

V epitelu živali se pogosto nahajajo žleze. Te so lahko enocelične (pretežno pri nevretenačarjih) ali večcelične. Celice, ki jih tvorijo, imajo sposobnost izločanja sekreta (izločka).

Izločanje sekreta je lahko:

- (a) merokrino – sekret se izloča z eksocitozo, celice ostanejo cele (žleze slinavke)
- (b) apokrino – sekret se izloča v obliki kapljice, skupaj z vrhnjim slojem celice (mlečne žleze)
- (c) holokrino – izloči se cela celica, skupaj s sekretom (lojnice)



Izločanje sekreta: (a) merokrino, (b) apokrino, (c) holokrino (prirejeno po: Anatomy Physiology 2021).

Razdelitev glede na vrsto sekreta:

- **serozne** žleze – izločajo voden sekret, bogat z encimi (trebušna slinavka, znojnice)
- **mukozne** ali sluzne žleze – izločajo viskozen sekret, bogat z ogljikovimi hidrati (žleze v materničnem vratu)
- **mešane** žleze (čšašaste žleze v dihalih)

Razdelitev glede na lokacijo izločanja:

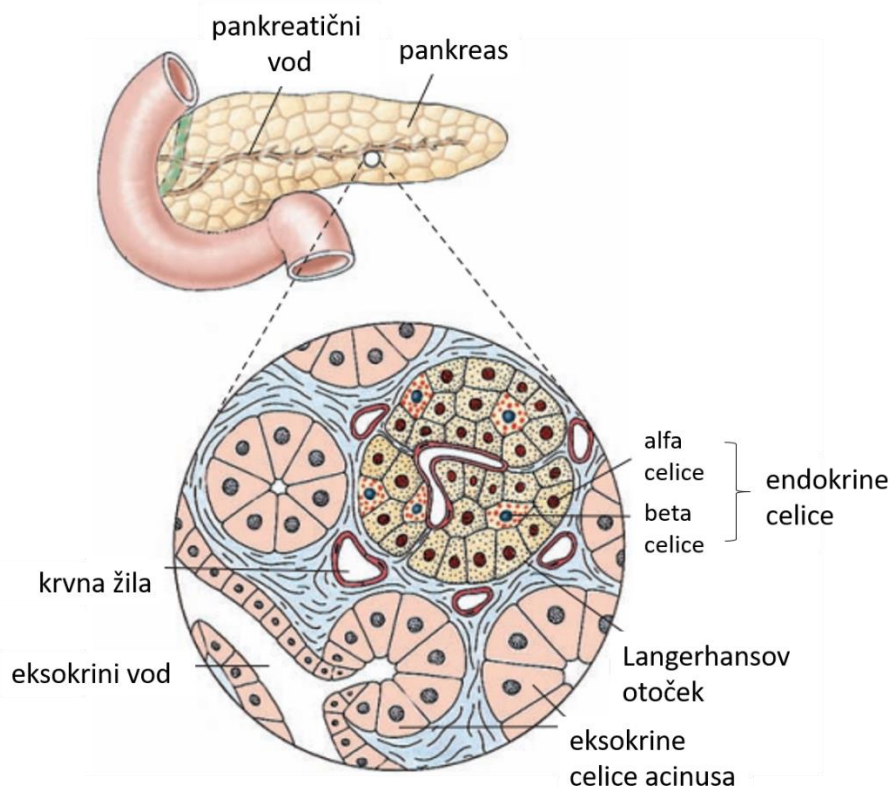
- **eksokrine** – izločanje na površino telesa ali sluznice (lojnice, slinavke...)
- **endokrine** – izločanje v krvni obtok (hipofiza, ščitnica, žleze v jajčnikih, testisih...)

Žlezni epitel trebušne slinavke (pankreas) prašiča

Trebušna slinavka je serozna žleza (voden izloček, bogat z encimi) z dvojnim delovanjem:

- endokrino: celice v **Langerhanskih otočkih** v kri izločajo insulin in glukagon in
- eksokrino: izločanje prebavnih sokov v dvanajstnik za prebavo ogljikovih hidratov, maščob in beljakovin ter bikarbonata za nevtralizacijo želodčne kisline.

Med Langerhansovimi otočki se nahajajo celice, ki tvorijo **acinus** - skupek izločalnih celic, povezanih z **izvodilom**. So bolj ali manj stebričaste oblike, z **bazalnimi jedri**. **Apikalna citoplazma** je polna **izločalnih granul**, medtem ko je bazalna citoplazma napolnjena z ER (= **ergastoplazma**). Med posameznimi acini je tanko **vezivo**, v katerem so številne **krvne kapilare**.



Zgradba žleze slinavke z Langerhansovim otočkom in acinusi (vsebujejo izločalne granule) (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

MIŠIČNO TKIVO

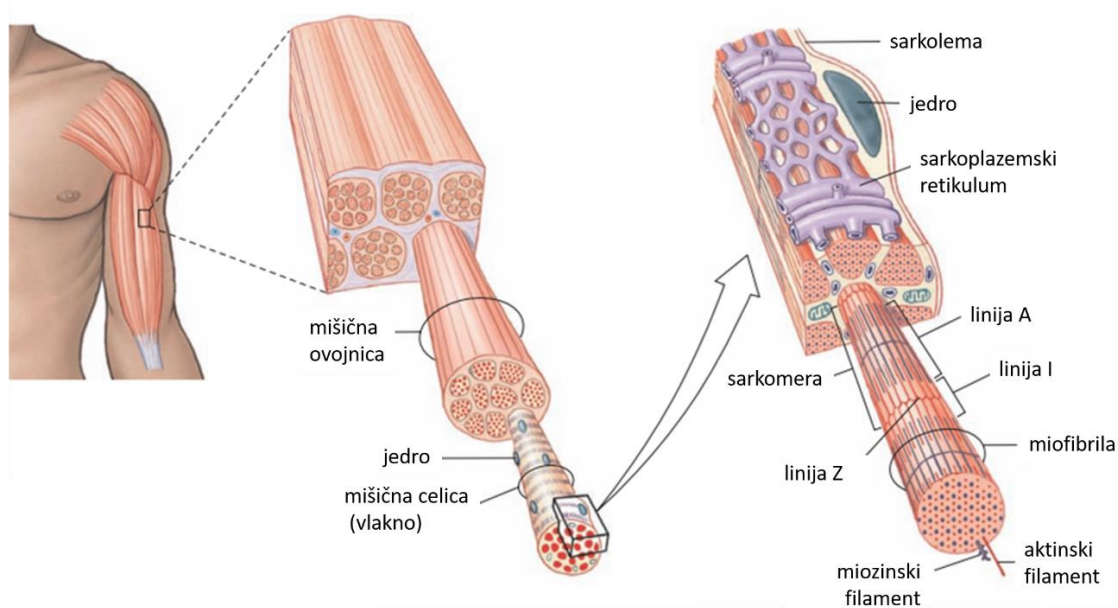
Funkcija mišic je predvsem gibanje (telesa), premikanje tekočin in drugih snovi po telesu (v prebavni cevi, žilah, maternici itd.), pa tudi homeostaza (premik živali v ugodno okolje, uravnavanje telesne temperature – npr. z drgetanjem).

Ločimo tri tipe mišic: **prečno progaste skeletne**, **prečno progaste srčne** in **gladke** mišice, ki se razlikujejo po strukturi, lokaciji v telesu in oživitvenosti. Za krčenje je pri vseh treh tipih odgovorna interakcija beljakovin miozina in aktina. Mišice porabijo večino telesne energije, saj se za premik miozina ob aktinu porablja ATP (adenozin trifosfat). Tega pridobijo iz založnih snovi: kreatin fosfata, glukoze (to pa iz polisaharida glikogena) ali maščob.

Strukture mišičnih celic imajo posebno poimenovanje: citoplazma = sarkoplazma (veliko mitohondrijev → ATP); plazmalema = sarkolema; gladki endoplazemski retikulum = sarkoplazemski retikulum; mitohondrij = sarkosom.

SKELETNO PREČNO PROGASTO MIŠIČJE

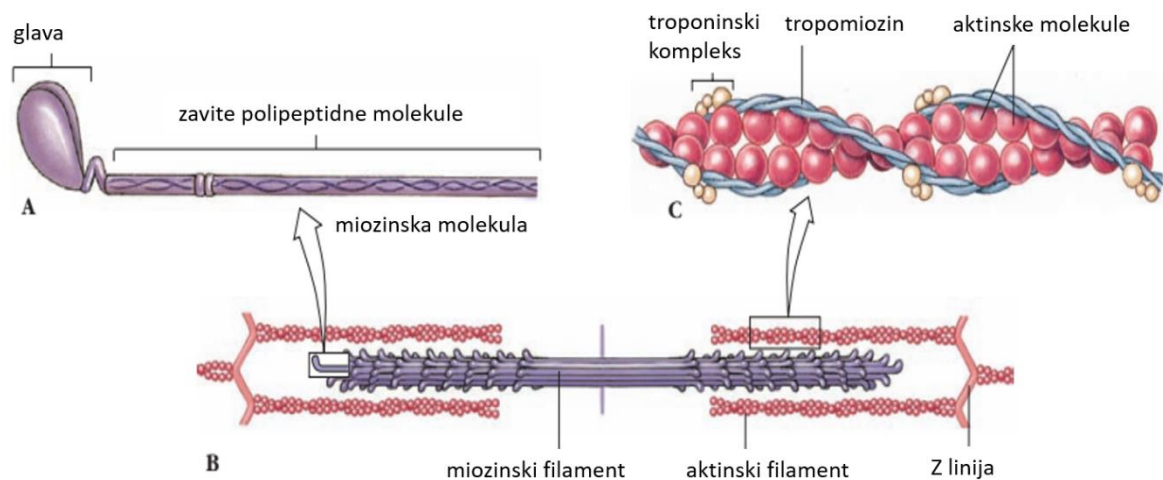
Mišične celice so izjemno podaljšane, vretenaste oblike. Zaradi njihove dolžine (tudi do nekaj cm) jih imenujemo tudi **mišična vlakna**. Nastanejo z združitvijo predhodnikov mišičnih celic (mioblastov) v večjedrni **sincicij**. Mišično vlakno vsebuje tudi **več kot 100 jeder**, ki ležijo **ob sarkolemi**. Notranjost zapolnjujejo **miofibrile** iz aktinskih in miozinskih filamentov, ki so v prečno-progastih mišicah urejene v zaporednih pasovih in dajejo videz progavosti. Aktin je element citoskeleta, miozin pa motorični protein. Oba sta prisotna v vseh evkariontskih celicah, v mišičnih celicah pa je njuna količina izjemno povečana. Ob poškodbah se skeletna mišična vlakna lahko regenerirajo iz nediferenciranih celic v mišičnem tkivu, za razliko od srčne mišice, kjer regeneracije ni!



Sestava prečno-progaste skeletne mišice (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Posamezna mišična vlakna (celice) obdaja kolagenska vezivna membrana, imenovana **endomizij**. Ta je iz **retikularnega veziva**, v njej so krvne kapilare, ki oskrbujejo celice s hrano in kisikom ter skrbijo za odvajanje produktov metabolizma. Poleg tega so mišična vlakna obdana s številnimi živčnimi končiči in vsebujejo **mišična vretena** (čutila za napetost mišice). Naslednja ovojnica, ki povezuje več mišičnih vlaken v snope, se imenuje **perimizij** (iz gostega neurejenega veziva). Ovojnica, ki pokriva celotno mišico, se imenuje **epimizij** (iz gostega urejenega veziva).

Aktin in miozin se v mišični celici ob natančno določenih pogojih povežeta. Že s svetlobnim mikroskopom prepoznamo pasove različne gostote, ki so zaradi tega svetleje ali temneje obarvani. Temnejši, **anizotropni pasovi** (A), se izmenjujejo s svetlejšimi, **izotropnimi pasovi** (I). Osnovna enota je **sarkomera**, ki se začne na sredini enega pasu I z **linijo Z** (tudi disk Z), zajema pa še pas A in polovico naslednjega pasu I. Na linijo Z se pripenjajo filamenti aktina in tudi miozina. Pas A vsebuje filamente miozina in aktina ter je vedno enako dolg. Po sredini teče svetlejša **linija H**, kjer so samo miozinski filamenti in je vidna samo v sproščeni mišici, na sredini pa vsebuje še temnejšo **linijo M**, ki povezuje miozinske filamente med seboj.

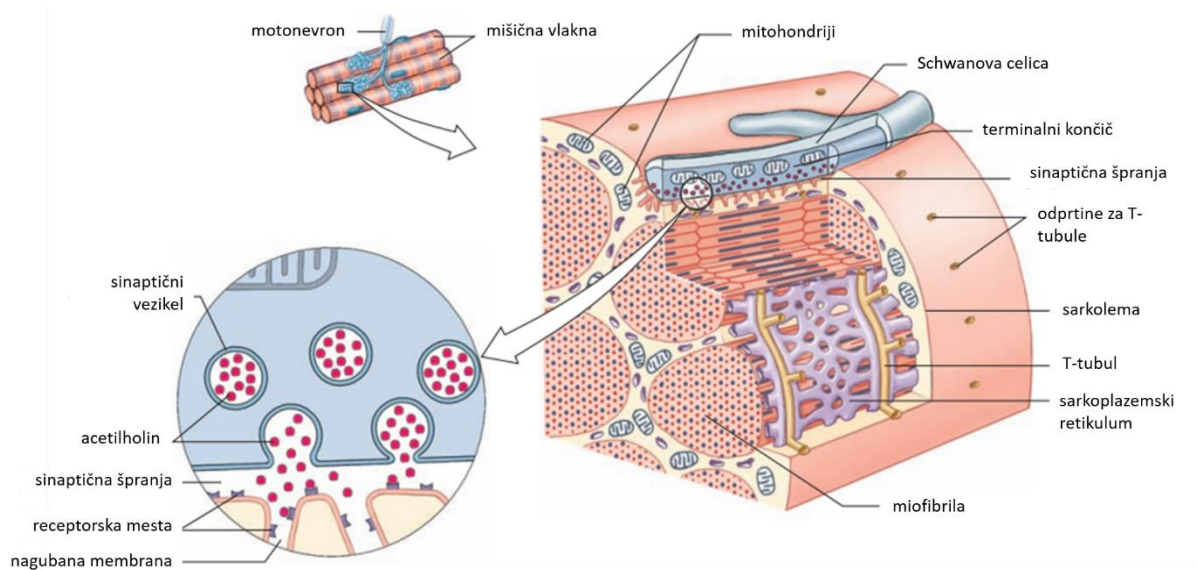


Postavitev aktinskih in miozinskih molekul v prečno-prograstih mišicah (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

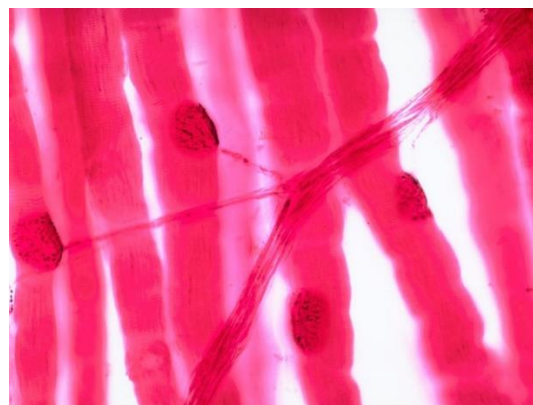
Srednji del miozinskega filamenta je gladek in tanjši, končna dela pa vsebujeta miozinske glave, ki se povezujejo z aktinskimi filamenti. Miozin lahko drsi od aktinu ob prisotnosti ionov kalcija (Ca^{2+}) in uporabi energije (ATP). Sarkomera se v tem primeru skrči (zmanjšata se pas I in linija H), s tem pa se skrčijo tudi miofibrila, mišična celica in celotna mišica. Pri tem se kemična energija (ATP) pretvarja v mehansko. Iz širine linije H in pasu I tako lahko ugotovimo, ali je mišično vlakno v skrčenem ali sproščenem stanju. V ozkih pasovih sarkoplazme med miofibrilami so prisotne cisterne in cevke sarkoplazemskega retikuluma ter sarkosomi, ki zagotavljajo zadostne količine ATPja.

Sarkomere prekrivajo cevke in cisterne, ki skupaj tvorijo t.i. sistem triade in omogočajo krčljivost sarkomere. Triado sestavljajo tubuli T (transverzalni oz. prečni) in cisterne sarkoplazemskega retikuluma. Tubul T tvori ugreznjena plazmalema, ki na ta način zelo približa ekscitacelni prostor sarkoplazemskemu retiklu (sER). To je pomembno, ko po motoričnem nevronu pride živčni impulz do **motorične ploščice** (stik terminalnega dela aksona in mišičnega vlakna). S tem se spremeni električni naboj membrane in sprosti se

nevrotransmitter acetilholin. Ta sproži spremembo električnega naboja na mišičnem vlaknu, kar se širi po površini sarkoleme in s pomočjo tubulov T tudi v notranjosti mišičnega vlakna. Tesen stik tubulov T in sER omogoča prenos signala in sproščanje ionov Ca^{2+} iz sER ter posledično drsenje miozinskih filamentov ob aktinu. Pri tem sta udeležena še dva proteina: troponin in tropomiozin; slednji je ob odsotnosti Ca^{2+} vezan na aktin in prekriva aktivno mesto za vezavo miozina. Ob vezavi na troponin se tropomiozin odmakne iz vezavnih mest na aktinu, zato se lahko miozin sploh poveže z aktinom in pride do kontrakcije. Ta traja le dokler je v celici prisoten Ca^{2+} , ko pa ga črpalke prečrpajo nazaj v sER, se povezava aktina in miozina prekine in miofibrila se sprostijo.



Sproščanje acetilholina iz živčne celice, ki se veže na mišično celico, sproži serijo dogodkov na mišični celici (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).



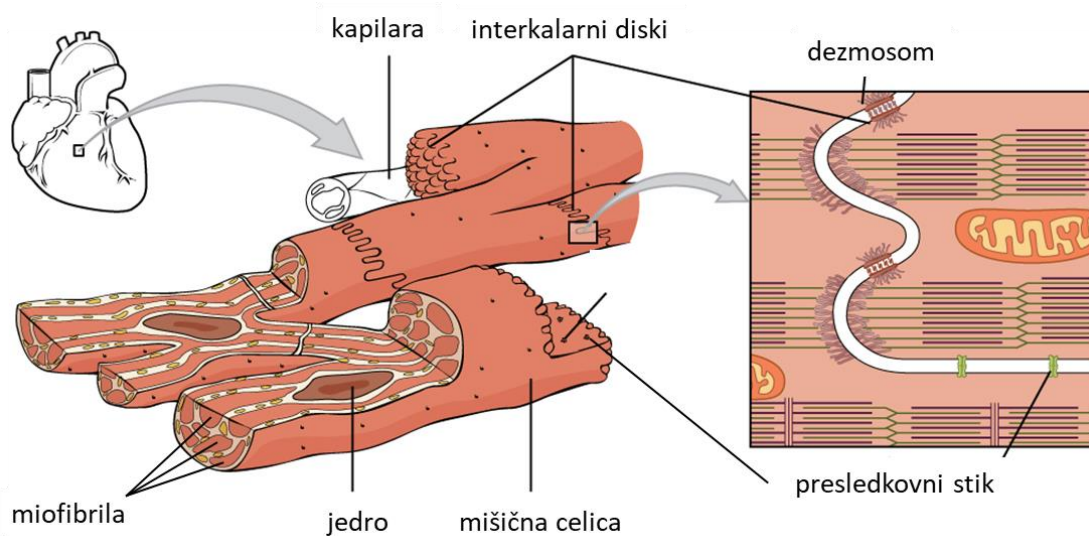
Motorične ploščice (Histology... 2021).

Ločimo dva tipa prečno-progastih mišic oz. mišičnih vlaken: počasna ali rdeča vlakna (tip I) in hitra ali bela vlakna (tip II). Rdeča vlakna so tanjša, vsebujejo več mioglobina (barvila sorodnega hemoglobinu) in sarkosomov, krčijo se počasneje, vendar so bolj vzdržljiva. Ta vlakna pridobivajo energijo oksidativno (na sarkosomih). Zadolžena so za vzdrževanje oblike telesa. Bela vlakna so debelejša, vsebujejo manj mitohondrijev, krčijo se hitreje, vendar se

tudi hitro utrudijo. Ta vlakna so bogato oživčena. Taka je npr. mišica *musculus sartorium* v nogi žabe.

SRČNO PREČNO PROGASTO MIŠIČJE

Celice srčne mišice so progaste, tako kot celice skeletnih mišic, vendar miofibrile niso tako pravilno urejene. Poleg tega imajo eno do največ dve centralno ležeči jedri, so tanjše in tudi krajše. Okoli jedra je svetleje obarvana sarkoplazma brez miofibril. Na koncih se razvejajo in povezujejo s sosednjimi celicami ter tako tvorijo omrežje. Med srčnimi mišičnimi celicami je bogato prekrvavljeno vezivno tkivo, pogosto so vidne celice vezivnega tkiva (fibrocite) z opaznim jedrom.



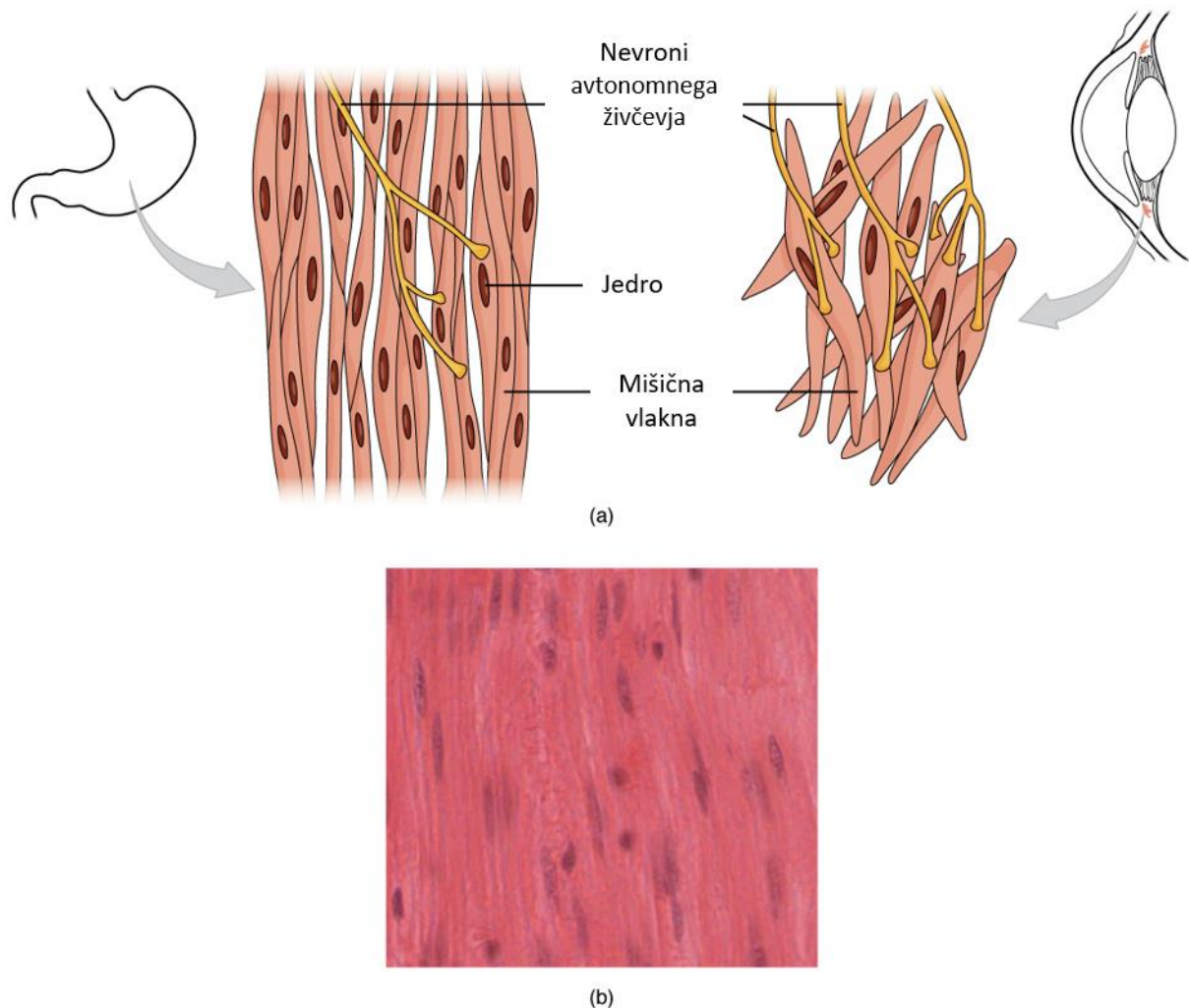
Sestava srčnega mišičja (prirejeno po Wikipedia 2021c)

Celice srčne mišice se med seboj povezujejo z **interkalarnimi diski**. Ti so poseben tip medceličnih stikov, na preparatih vidni kot temne goste proge, in ležijo prečno na miofibrile. Tvorijo jih dezmosomi (navadni oz. točkovni in pasasti) in presledkovni stiki. Imajo dvojno funkcijo: dezmosomi pripenjajo sosednje celice skupaj, zato da se ne ločijo pri srčnih kontrakcijah. Presledkovni stiki skrbijo za enotno delovanje srčnih celic, še posebej prenos ionov in s tem električnega naboja. Celice niso združene v pravi sincicij, vendar pa srčna mišica ravno zaradi povezav s presledkovnimi stiki deluje kot t.i. **funkcionalni sincicij**.

Čeprav so celice srčne mišice podobne skeletnim, pa na njihovo kontrolo ne moremo zavestno vplivati. Srce se namreč samodejno krči pod vplivom srčnih ritmovnikov, na hitrost utripanja pa vpliva tudi avtonomno živčevje: simpatično živčevje pospešuje utripanje, npr. ob fizičnem naporu; parasimpatično ga pa zavira.

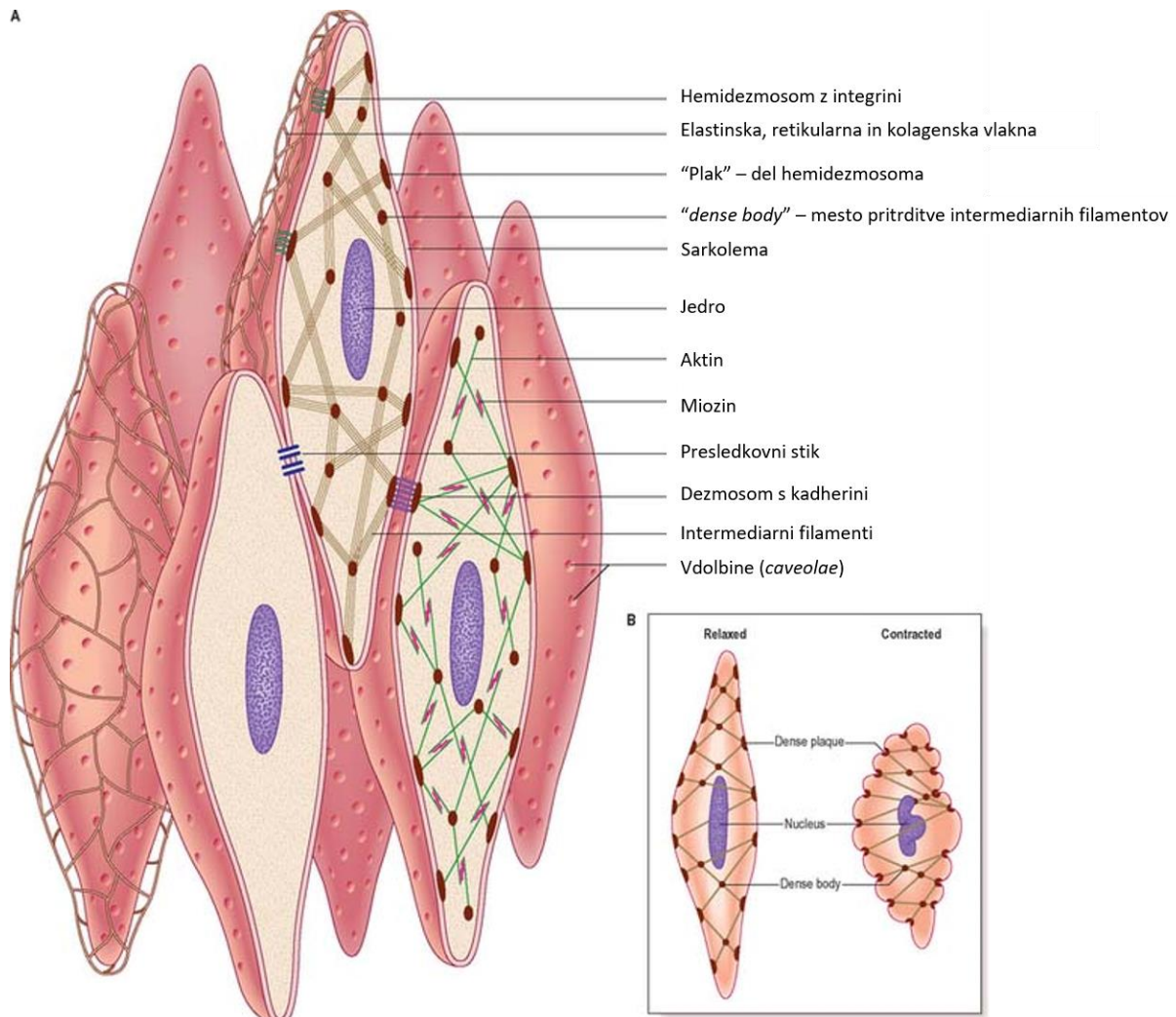
GLADKO MIŠIČJE

Gladke mišice so pri nevretenčarjih najpogostejše. V telesu vretenčarjev se nahajajo v steni notranjih organov (v prebavni cevi, žilah, maternici, sečnem mehurju, žlezah itd.), poleg tega pa so to mišice šarenice in ciliarnika v očesu ter mišice ob dlakah (odgovorne za njihove premike). Te mišice so pod nadzorom avtonomnega živčevja, torej nanje zavestno ne moremo vplivati. Krčenje je veliko počasnejše in manj tonično kot pri prečno-progastih mišicah, vendar njihove kontrakcije trajajo dlje časa. Na njihovo delovanje vplivajo tudi nekateri hormoni, ki pa delujejo na različne organe različno.



Sestava gladkega mišičja (prirejeno po: BCcampus... 2021).

Celice gladkih mišic so vretenaste oblike, vsebujejo eno samo jedro in so krajše od prečno-progastih (od 50 do 200 μm). Mišične celice maternice sesalcev se lahko med nosečnostjo oz. brejostjo izjemno podaljšajo (800 do 1000 μm). Aktinski in miozinski filamenti potekajo v vseh smereh, zato ne vidimo prečne progavosti, pa tudi celice se ne krčijo samo v eni smeri, temveč v vseh smereh.



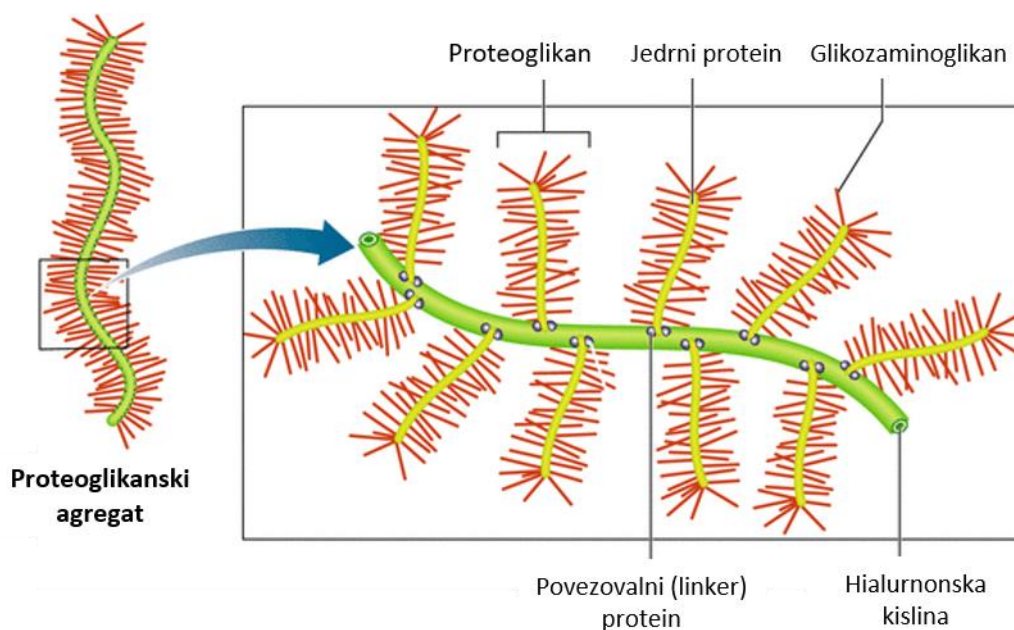
A. Zgradba gladkih mišičnih celic in povezave med njimi; B. sproščena celica (levo) in skrčena (desno) (prirejeno po: Clinicalgate... 2021).

Gladke mišične celice se lahko pojavljajo posamično ali pa so povezane v snope, ki so v stenah notranjih organov oblikovani v tanjše ali debelejše sloje. Sosednje celice se povezujejo s prstastimi povezavami membrane (interdigitacijami). V steni črevesja sta dve plasti gladkih mišic: notranja krožna plast in zunanja vzdolžna plast, kar omogoča peristaltično gibanje. Previdno pri opazovanju stene notranjih organov: smer vlaken notranje in zunanje strani je različna pri prečnem in vzdolžnem prerezu!

TKIVO Z BOGATO MEDCELIČNINO

Tkivo z bogato medceličnino v širšem pomenu imenujemo tudi vezivno tkivo. Med tkiva z bogato medceličnino uvrščamo različna tkiva, ki imajo razne povezovalne in podporne vloge v telesu. Zanj so značilne razmeroma redke in v nekaterih primerih gibljive celice ter velike količine medcelične snovi (medceličnine). Slednja je sestavljena iz osnovne mase in različnih vrst vlaknastih struktur (fibril) – to skupaj imenujemo tudi matriks.

Osnovna masa je viskozna snov (poltekoča do želatinasta), ki zapolnjuje prostor med celicami in vlakni. Ta snov vlaži celice in blaži trenja. Je vodotopna in jo težko ohranimo v histoloških rezinah. Osnovna masa je iz verig **proteoglikanov** (proteinsko jedro + polisaharidne verige glikozaminoglikanov - GAG), vezanih na **hialuronsko kislino**. Različna tkiva vsebujejo proteoglikane z različnim proteinskim jedrom in GAG.



Shematski prikaz agregata proteoglikanov: osnova je molekula hialuronske kisline, na katero se vežejo proteoglikani z jedrnim proteinom in vezanimi glikozaminoglikani (hondroitin sulfat in/ali keratan sulfat) (prirejeno po: Rehfeld in sod. 2017).

Celice vezivnega tkiva so fibroblasti in fibrocite, mezenhimske celice, maščobne celice, hondrocite, osteocite ter obrambne celice: limfociti, monociti, makrofagi, mast celice, plazma celice, nevtrofilci in eozinofilci.

V embrionalnem razvoju je vezivno tkivo imenovano **mezenhim**. Tvorijo ga mezenhimske celice z malo citoplazme in razvejanimi izrastki. Medceličnina je viskozna, želatinozna in vsebuje malo vlaken. Tvori jo agregat proteoglikanov s hialuronsko kislino, ki veže velike količine vode. Iz mezenhima nastane vse vezivno tkivo, žile in gladke mišične celice. Primer želatinoznega ali mukoznega tkiva pri embrijih je popkovina. Tam najdemo fibroblaste in fibrocite, ki se z izrastki povezujejo v mrežo. Medceličnina je homogena, želatinozna ter vsebuje retikularna in kolagenska vlakna.

Tkiva z bogato medceličnino delimo pri odraslih vretenčarjih na:

- vezivno tkivo (v ožjem pomenu besede) s tekočo ali zdrizasto medceličnino
- oporna tkiva: hrustanec (s čvrsto, vendar prožno medceličnino) in kostno tkivo (medceličnina je trda zaradi odlaganja kalcijevih soli)

VEZIVNO TKIVO V OŽJEM POMENU (VEZIVA)

Vezivna tkiva delimo na:

1. **Veziva z zdrizasto medceličnino:**

mezenhim, zdrizasto (želatinozno) vezivo, rahlo vezivo, retikularno vezivo, fibrilarno (gosto) vezivo, maščobno vezivo

2. **Veziva s tekočo medceličnino:**

- kri, hemolimfa, limfa, hidrolimfa, hematopoetsko tkivo

Zdrizasto (želatinozno) vezivo

Zdrizasto vezivo je razvito pri nevretenčarjih in nudi oporo telesu (mezohil pri spužvah, mezogleja pri ožigalkarjih in rebračah), pri vretenčarjih pa je prisotno le v embrionalnem razvoju (mezenhim). Sestavljeno je iz želatinozne medceličnine, fibroblastov, zvezdastih (ameboidnih) celic in kolagenskih vlaken.

Rahlo vezivo

Rahlo vezivo je neke vrste polnilo telesa. Obdaja krvne žile, živce in organe ter sestavlja podkožje višjih vretenčarjev. Ima pa tudi številne metabolne funkcije: shranjuje večje količine vode, zagotavlja elastičnost, igra pomembno vlogo pri regeneraciji tkiva. Vsebuje fibroblaste in fibrocite, ki sintetizirajo vlakna in osnovno maso vezivnega tkiva, ter makrofage, ki fagocitirajo patogene ali poškodovane celice. Rahlo vezivo vsebuje kolagenska in razvejana elastična vlakna, poleg tega pa tudi številne celice (makrofagi, mast celice, fibroblasti in fibrocite).

Fibrilarno (gosto) vezivno tkivo

Fibrilarno vezivno tkivo delimo v dva tipa:

a) Neurejeno fibrilarno vezivo, ki vsebuje snope kolagenskih vlaken in razvejana elastična vlakna. Od celic so prisotni fibroblasti in fibrocite. Ta tip veziva najdemo v usnjici kože in sestavlja kapsulo notranjih organov.

b) Urejeno fibrilarno vezivo sestavljajo gosti snopi vzporedno potekajočih kolagenskih vlaken. Najdemo ga v kitah (pripenjajo mišice na kosti) in ligamentih (vezeh; povezujejo kosti med seboj). Vlakna kolagena v kitah (t.i. belo vezivno tkivo) tečejo vzporedno in so tesno povezana v snopiče. Vlakna so prožna, ampak neraztegljiva. Med vlakni so fibroblasti s podolgovatimi jedri in sploščenim telesom. Snopiče obdaja rahlo vezivno tkivo. Med urejeno fibrilarno vezivo uvrščamo tudi elastično vezivo. Ta tip najdemo v elastičnih vezeh, npr. ob hrbtenici (t.i. rumeno vezivo). Sestavljajo ga snopiči vzporednih elastičnih vlaken, ki so povezani med seboj, obdajajo pa jih kolagenska in retikularna vlakna ter fibrocite.

Retikularno vezivno tkivo

Retikularno vezivo je podobno mezenhimu saj vsebuje malo vlaken, celice pa so povezane preko mrežasto povezanih kolagenih vlaken. Je podporno tkivo vranice, bezgavk in kostnega mozga.

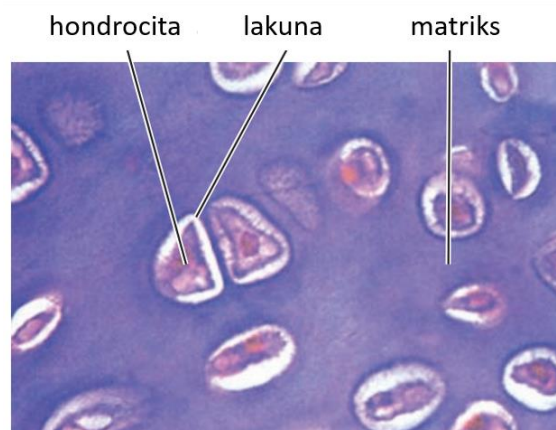
Maščobno vezivno tkivo

Maščobno ali adipozno vezivno tkivo je posebna oblika vezivnega tkiva, ki je sestavljeno iz adipocit, celic ki kopičijo maščobe (lipide). Razlikujemo BELO (unilokularno) in RJAVO (multilokularno) maščobno tkivo. Pri **belem maščobnem tkivu** so jedra celic stisnjena ob rob, tako kot tanka plast citoplazme. Celice tako zapolnjuje velika maščobna kaplja, ki je nastala iz številnih manjših. Maščobne celice nastanejo iz mezenhimatskih celic in iz pericit (celic, ki obdajajo krvne žile). Belo maščobno tkivo je bogato ožiljeno. Pri sesalcih se veliko takega maščobnega tkiva nahaja okoli organov in v podkožju. Celice **rjavega maščobnega tkiva** vsebujejo številne manjše maščobne kaplje in mitohondrije in sodelujejo pri proizvodnji toplote. Rjavo maščobno tkivo najdemo pri živalih, ki hibernirajo. Pri sesalcih je veliko takega tkiva pri zarodkih, pri odraslih okoli ledvic, aorte in v vratu.

Maščoba je odlična zaloga energije in da več energije kot ogljikovi hidrati. Odlaga se v podkožje in med notranje organe, kjer je na razpolago kot vir energije. Poleg tega maščobno tkivo na številnih delih telesa absorbira udarce in ščiti telo pred izgubo toplote.

HRUSTANČNO TKIVO

Hrustančno tkivo služi za pritrdjevanje mišic na kosti, sodeluje pri gibanju (v sklepih) in ima oporno vlogo. Velika količina vode v hrustančnem tkivu je dober blažilec udarcev. Hrutanec vsebuje dva tipa celic: **hondroblaste** in **hondrocite**, ki pa tvorijo samo 5% hrustančnega tkiva. Prvi izločajo hrustančni matriks, ki ga sestavljajo glikozaminoglikani, vlakna (kolagenska ali elastična) in voda (60-80 %). Hondroblasti izločajo te snovi na vse strani in se tako zagradijo (izolirajo), postopoma pa dozori v hondrocite, ki ležijo znotraj votlinic (**lakun**). V njih se hondrocite še delijo in tako dobimo znotraj ene lakune več celic, ki jih obdaja osnovna masa – teritorialni matriks. Celice znotraj lakun in pripadajoči teritorialni matriks skupaj imenujemo **hondron**. **Teritorialni matriks** je temneje obarvan kot **interteritorialni matriks**. Hrutančni matriks ni prekrvavljen, zato snovi prehajajo z difuzijo. Hrutanec raste na dva načina: intersticijsko (iz sredine) in apozicijsko (od roba). Hrutanec obdaja dobro prekrvavljeno fibrilarno vezivo, imenovano **perihondrij (pohrustančnica)**.

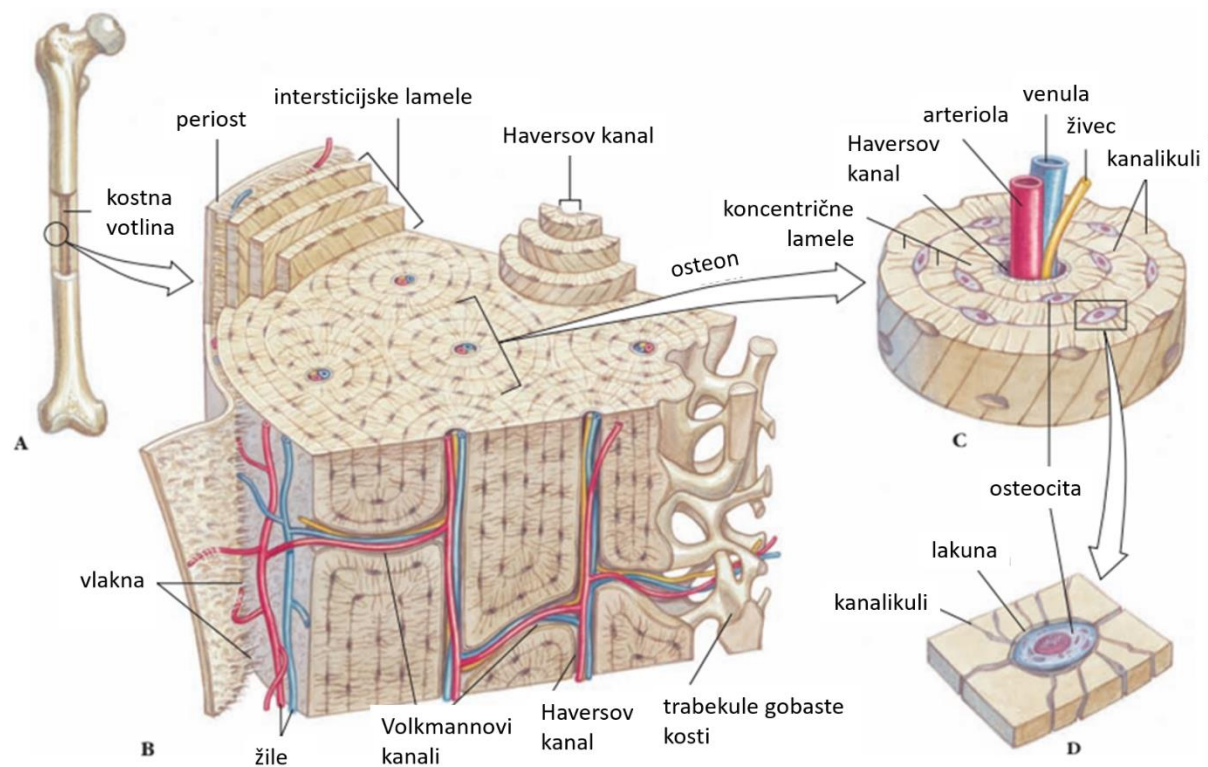


Sestava hialinega hrustanca (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

Hrustanec delimo na tri tipe: hialini, elastični in fibrilarni hrustanec. Osnovni tip je **hialini hrustanec**, ki tvori zasnovo za kosti, sicer pa ga najdemo v sklepkih in sprednjih delih reber, ob sapniku in sapnicah (bronhijih). **Elastični hrustanec** se razlikuje od hialinega po tem, da vsebuje omrežje iz elastičnih vlaken, kar omogoča njegovo prožnost. Hrustančne celice ležijo v lakunah, ki so si precej blizu. Tak hrustanec moramo barvati s posebnimi barvili, da razločimo elastična vlakna. Nahaja se v uhlju, poklopcu sapnika (epiglotisu), grlu itd. **Fibrilarni** (ali vlaknasti) hrustanec ne nastopa sam, ampak je zvezen s hialinim hrustancem ali fibroznim tkivom. Pojavlja se tam, kjer potrebujemo trdno oporo in odpornost na natezne sile, saj združuje kvalitete hialinega hrustanca in kit; npr. kolenski hrustanci, medvretenčne ploščice itd. Zanj so značilni debeli snopi kolagenskih vlaken znotraj hialinega matriksa in manjše število hondrocit (v hialinem hrustancu so veliko manjše količine kolagena!). Elastični in hialini hrustanec obdaja perihondrij. To je plast gostega neurejenega vezivnega tkiva, sestavljena iz dveh delov: zunanji fibrozni oz. vlaknasti del s fibroblasti in notranji hondrogeni del s hondroblasti ali hondrocitami.

KOSTNO TKIVO

To je kalcificirano oz. mineralizirano vezivno tkivo. Poznamo dva tipa kostnega tkiva, ki se razlikujeta po gostoti: **gobasto** in **kompaktno**. Gobasto tkivo je sestavljeno iz omrežja kostnega tkiva, imenovanega trabekule, ki se prepleta v tridimenzionalnem prostoru. Vmesni prostori so zapolnjeni s kostnim mozgom in žilami. Tako tkivo nudi strukturno oporo in fleksibilnost, najdemo ga v delih kosti, ki so podvrženi velikim mehanskim obremenitvam. Ponavadi je obkroženo s kompaktnim kostnim tkivom, ki je gostejše in zato bolj rigidno in močnejše. Osnovna funkcionalna enota takega tkiva se imenuje **osteon**.



Sestava kompaktne kosti (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

V osteonu snopi mineraliziranih kolagenskih vlaken v kompaktni kosti tvorijo **Haversove lamele**, ki so koncentrično razporejene okoli centralnega **Haversovega kanala**. Med lamelami se nahajajo votlinice, imenovane **lakune**, v katerih so kostne celice - zvezdaste **osteocite** (vzdržujejo kostni matriks). Celice so med seboj povezane s tankimi izrastki, ki potekajo po številnih majhnih kanalih, imenovanih **kanalikuli**. Ti omogočajo komunikacijo med celicami s presledkovnimi stiki in služijo za prenos hranil po kosti. Lamelle prepredajo **Volkmannovi kanali**, ki medsebojno prečno povezujejo Haversove kanale. V obeh so živci in žile, ki oskrbujejo kosti s kisikom in hrano. Med osteoni so **intersticijske lamele**, ki so manj urejeno organizirane in so ostanek prvotnih osteonov.

Medceličnina v kosteh (tudi kostni matriks) je sestavljena iz:

- anorganskih snovi (65 %): največ je kalcijevega fosfata, sestavljajo jih pa še drugi minerali (kalcij, natrij, magnezij, karbonati).
- organskih snovi (35 %): kolagenska vlakna in amorfna medceličnina iz različnih glikoproteinov.

V kostnem tkivu so naslednje celice:

- osteoblasti – zarodne celice, nahajajo se na površini kosti
- osteocite – osteoblasti, ki so popolnoma obkroženi s kostnim matriksom, in v katere se naložijo mineralne soli
- osteoklasti – celice v notranjosti kosti, ki izločajo kisline, kolegenazo in druge proteolitične encime in tako razkrajajo kostni matriks in sproščajo minerale.

Kostno tkivo je dinamično in preoblikovanje kosti in rast sta kompleksna procesa, ki vključujeta tako razgradnjo kosti z osteoklasti, kot tudi nalaganje tkiva z osteoblasti. Oba procesa se odvijata istočasno in morata biti uravnotežena.

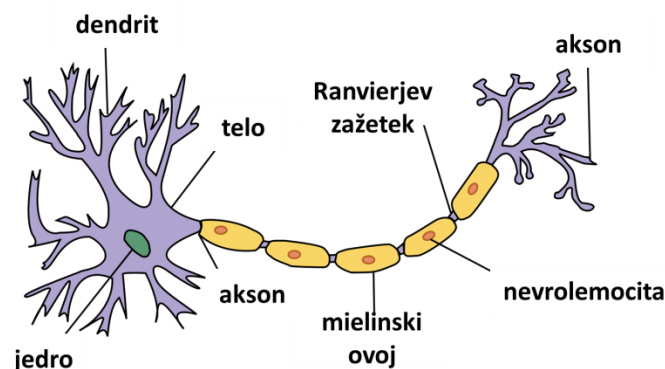
V notranjosti večjih kosti kompaktno kostno tkivo preide v gobasto. Cevaste votline dolgih kosti in votline v gobastem tkivu so zapolnjene s **kostnim mozgom**, mehkim želatinoznim maščobnim tkivom. Ločimo dva tipa kostnega mozga, rdečega in rumenega. Obe tkivi sta prepleteni s krvnimi žilami in kapilarami. V rdečem kostnem mozgu nastajajo eritrociti, krvne ploščice (trombociti) in večina belih krvničk, zato ga prištevamo h krvotvornim organom. Rumeni kostni mozeg vsebuje zarodne mezenhimske celice, ki tvorijo maščobo, hrustanec in kost. Rdeči krvni mozeg je ob rojstvu skoraj še v vseh kosteh, nato pa ga večinoma nadomesti manj aktiven rumeni kostni mozeg. Ta večinoma deluje kot skladišče za maščobo, pomaga zagotoviti prehrano in vzdrževati pravilno okolje za delovanje kosti. V nujnih primerih, kot je npr. huda izguba krvi ali povišana telesna temperatura, se rumeni mozeg lahko spremeni v rdečega. Rdeči kostni mozeg se v odrasli dobi nahaja večinoma v ploščatih kosteh in gobastem kostnem tkivu epifiz dolgih kosti, rumeni kostni mozeg pa se nahaja v kostnih votlinah v dolgih kosteh.

ŽIVČNO TKIVO IN ŽIVČNI SISTEMI

Živčni sistem je posrednik med okoljem in notranjo organizacijo živali. Skupaj s hormonskim sistemom nadzoruje, integrira in koordinira delovanje vseh organov in organskih sistemov ter skrbi za homeostazo. Bolj kompleksna kot je živalska vrsta, večji del živčevja in drugih sestavov sodeluje pri vzdrževanju homeostaze. Ustvarjanje impulza v živčnem sistemu poteka od dražljaja (zunanjega ali notranjega), sprejetega na receptorju (čutila) in se prenese preko aferentnih (ponavadi senzoričnih) nevronov v enega od koordinirajočih, integrativnih centrov ali področij, kjer se nahajajo interneuroni. Informacija se tako obdela in sproži ustrezen odgovor. Motorični nevron nato pošlje impulz do efektorja (npr. mišice).

ŽIVČNE CELICE - NEVRONI

Živčna celica je zgrajena iz telesa, dendritnega področja in aksona. **Telo celice** ali **soma** opravlja osnovne življenjske funkcije, npr. celično dihanje, metabolizem. Na **dendritnem področju** prihaja do sprejema dražljajev, če je pa nevron del motoričnega živca, se dendritno področje povezuje s konci aksonov drugih nevronov. **Akson** ali **živčno vlakno** je daljši izrastek, ki prenese živčne impulse iz telesa živčne celice in jih s pomočjo posebnih nastavkov preda drugim nevronom na področju dendritov ali na telesu celice. Dendriti se skupaj s telesom živčnih celic pogosto združujejo v **ganglije**, medtem ko aksoni gradijo **živce**.



Zgradba nevrona (prirejeno po Wikipedia 2021d).

Funcionalna razvrstitev nevronov:

- Aferentni (dovodni) nevroni - prevajajo informacije iz tkiv in organov v osrednje živčevje.
- Eferentni (odvodni) nevroni - prenašajo signale iz osrednjega živčevja do efektorskih celic. Sem sodijo tudi motorični nevroni.
- Interneuroni (vmesni nevroni) - povezujejo nevrone med specifičnimi predeli osrednjega živčevja.

Strukturna razvrstitev nevronov:

- Unipolarni nevroni - imajo le en izrastek (ali akson ali dendrit, pogosti pri nevretenčarjih).
- Bipolarni nevroni - imajo en akson in en dendrit (interneuroni in nekateri senzorični n.).
- Multipolarni nevroni - imajo več kot en dendrit in en akson (moto- in interneuroni).
- Piramidne celice (tip multipolarnih n.) – njihova telesa piramidaste oblike ležijo v možganski skorji.

Poleg teh poznamo tudi nepolarne n. (pri ožigalkarjih) in psevdounipolarne n. (senzorični).

Mnogi aksoni so obdani z nizom celic – **nevrolemocit** (star izraz zanje je Schwannove celice). Ena prekriva okoli 1 mm dolžine živčne celice. Nevrolemocite tvorijo **mielinsko ovojnico** iz lipidov in beljakovin, ki pospešuje prenos impulza po aksonu, zahvaljujoč svojemu izolacijskemu učinku. Mielinsko ovojnico imajo vsi vretenčarji, razen najbolj prvotnih, kot so obloustke (Cyclostomata). Pri nevretenčarjih mielinski ovoj najdemo pri nekaterih kolobarnikih (maloščetincih in mnogoščetincih) ter nekaterih raki (veslonožci, Copepoda...). Mielinski ovoj prekinjajo nevrofibrilarni ali t.i. **Ranvierjevi zažetki**, kjer je ovojnica prekinjena in so aksoni nekoliko debelejši.

V živčnih vlaknih z mielinsko ovojnico se impulz prevaja skokovito po ovojnici oz. od zažetka do zažetka. Do **depolarizacije membrane** aksona prihaja samo na mestu zažetkov, s tem pa je prenos signala energetsko varčnejši in hitrejši v primerjavi z nemieliniziranim aksonom. Ojačan signal prispe do oddaljenega organa ali več organov hkrati (npr. draženje očesa ima lahko kot odgovor istočasno premikanje roke in noge). S kombinacijo več različnih dražljajev se večja natančnost delovanja telesa ter izboljša koordinacija gibanja. Hitrost živčnega impulza v živcih vretenčarjev npr. pri žabah in tudi pri človeku je 20-40 m/s.

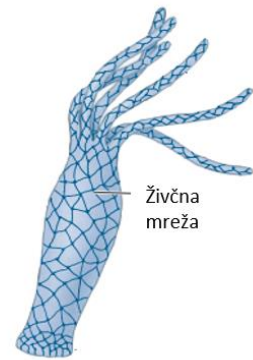
Mesta, kjer se živčni impulzi prenesejo z enega nevrona v drugega ali iz enega nevrona na tarčno efektorsko celico, imenujemo **sinapse**. Te povezujejo aksone enega nevrona z dendriti drugih oz. s tarčno celico. Poseben primer povezave nevrona s celico je **motorična ploščica** v mišicah (sinapsa med motoričnim nevronom in mišično celico). Prenos dražljajev v sinapsah je enosmeren in zelo hiter. Sinapse najdemo pri vretenčarjih in tudi nevretenčarjih, npr. v celicah živčne mreže ožigalkarjev.

Nevroni nevretenčarjev in vretenčarjev se razlikujejo po obliki in nameščenosti. Nevroni nevretenčarjev so običajno večji, redkejši in nameščeni na periferiji. So unipolarni, medtem ko imajo vretenčarji tudi multipolarne nevrone. Nevroni se razlikujejo tudi po debelini in dolžini aksonov. Od debeline aksona je odvisna hitrost prevajanja impulza – ta je pri debelejših aksonih hitrejša. Take (debelejše) aksone imajo mehkužci, kolobarniki in členonožci. Sipe in drugi glavonožci imajo aksone z največjim premerom (večjim od 1 mm), kar jim omogoča hiter beg pred plenilcem. Večina aksonov vretenčarjev je debeline 10µm. Aksoni ledvene hrbtenjače (ki vodijo v okončine) so lahko dolgi tudi 1 m.

PREGLED ŽIVČNEGA SISTEMA PRI RAZLIČNIH SKUPINAH ŽIVALI

1. OŽIGALKARJI (CNIDARIA)

Ožigalkarji imajo mrežast živčni sistem, ki ga sestavljajo čutilne živčne celice (sprejemanje dražljajev; nameščene so v epidermu in gastrodermu), motorične živčne celice (prenos dražljajev; nameščene v epidermu in gastrodermu) ter medživčne celice, ki povezujejo prva dva tipa celic. Posledica take mrežaste razporeditve celic je difuzen prenos dražljaja, impulz pa se širi v vse smeri. Živčna mreža je gostejša na robu zvona meduze, okoli čutilnih organov in ust. V takem živčnem sistemu ni diferenciacije celic na aksone in dendrite, zato se lahko dražljaj prenese preko sinaps v vse smeri. Odziv takega živčevja je počasen.



Mrežast živčni sistem hidre (prirejeno po: Hickman in sod. 2008).

2. PLOSKI ČRVI (PLATYHELMINTHES)

Najenostavnejši ploski črvi imajo mrežasti živčni sistem, pri bolj razvitih pa se pojavi **cefalizacija** - kocentracija središčnega dela živčevja in čutil zaradi povečane aktivnosti in pojava bilateralne simetrije: v predelu glave se pojavita dva cerebralna ganglija. S cefalizacijo se receptorji in živčno tkivo koncentrirajo v sprednjem delu telesa. Živčni sistem se nahaja na ventralni strani živali in je organiziran v obliki živčnih vrvic, ki potekajo od parnih cerebralnih ganglijev.

Mrežasti živčni sistem se pojavlja kot avtonomna živčna mreža v nogi polža, srcu in črevesju vretenčarjev.

3. MEHKUŽCI (MOLLUSCA)

Mehkužci imajo 5 parov ganglijev:

- cerebralni gangliji (ganglij glave)
- plevralni gangliji (ganglij plašča)
- parietalni (škržni) gangliji
- pedalni (stopalni) ganglij
- visceralni (drobovni) gangliji

Plevralni gangliji sipe (*Sepia officinalis*, Cephalopoda - glavonožci)

Za glavonožce so značilni dobro razviti možgani z optičnimi gangliji (del cerebralnih ganglijev). Njihov celoten centralni živčni sistem je nameščen v glavi ter obdan s hrustančnim tkivom. Pri sipah poleg možganov srečamo še dva velika zvezdasta ganglija, ki oživčujeta plašč (plevralna ganglija).

4. KOLOBARNIKI (ANNELIDA)

Kolobarniki imajo »lestvičast« živčni sistem (dvojna trebušna živčna vrvica). Ta je sestavljen iz velikega glavnega (cerebralnega) ganglija, ki se nahaja na dorzalni strani, ter je z obžrelnim prstanom povezan z manjšim podžrelnim ganglijem, nameščenim na ventralni strani živali. Gangliji se nadaljujejo v živčno vrvico, ki se nadaljuje v posamezne telesne člene. V vsakem členu je par ganglijev, ki so vzdolžno in prečno povezani.

5. GLISTE (NEMATODA)

Gliste imajo poseben tip živčevja. Iz obžrelnega prstana izhajata ventralna in dorzalna živčna vrvica ter lateralne živčne vrvice.

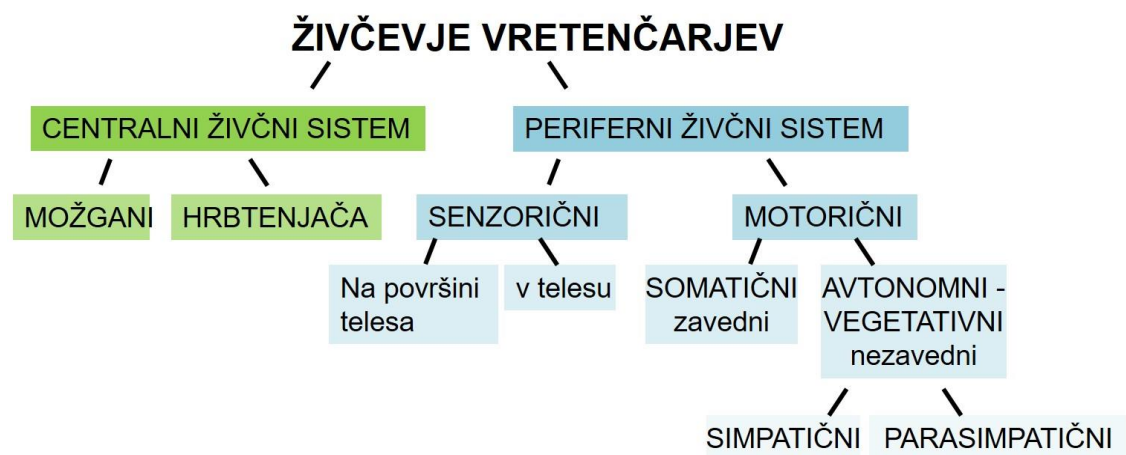
6. ČLENONOŽCI (ARTHROPODA)

Živčni sistem členonožcev je lestvičast in je sestavljen iz cerebralnih in podžrelnih ganglijev ter trebušne vrvice. Pri njih prihaja do postopnega združevanja živčnega sistema (vzdolžno in prečno), zato je prvobitni lestvičasti razpored komaj viden. Možgani členonožcev so trodelni in so z obžrelnim prstanom povezani s podžrelnimi gangliji.

7. STRUNARJI (CHORDATA)

Živčni sistem pri strunarjih delimo na:

- centralni živčni sistem (možgani in hrbtenjača),
- periferni živčni sistem (periferni ali cerebrospinalni živci – izhajajo iz možganov ali hrbtenjače).



Shema sestave živčnega sistema strunarjev

Centralni živčni sistem

Centralni živčni sistem vretenčarjev je sestavljen iz dveh tipov celic: **nevronov** ali živčnih celic, ki sprejemajo in prevajajo dražljaje ter **glia celic**, ki imajo podporno, hranilno in zaščitno vlogo. V perifernem živčnem sistemu so to nevrolemocite ali Schwannove celice (tvorijo mielinsko ovojnico), v centralnem živčnem sistemu pa:

- astrocite: zvezdaste oblike, podporne celice, popravljajo živčne celice, spreminjajo sinaptični prenos dražljajev s proizvodnjo in izločanjem glutamata, pogosto obkrožajo živčne sinapse,
- oligodendrocite: tvorijo mielinsko ovojnico in
- mikroglija: makrofagi – aktivna zaščita, odstranjujejo tujke, poškodovane nevrone in sinapse.

Osrednji votli prostor centralnega živčnega sistema vretenčarjev je zapolnjen s **cerebrospinalno tekočino**, ki ublažuje udarce in nagle spremembe položaja telesa in s tem predstavlja mehansko zaščito možganov, ter nudi zaščito pred mikroorganizmi. Centralni živčni sistem obdajajo ovojnice – **meninge**. Ribe imajo samo eno, dvoživke, ptice in plazilci pa dve.

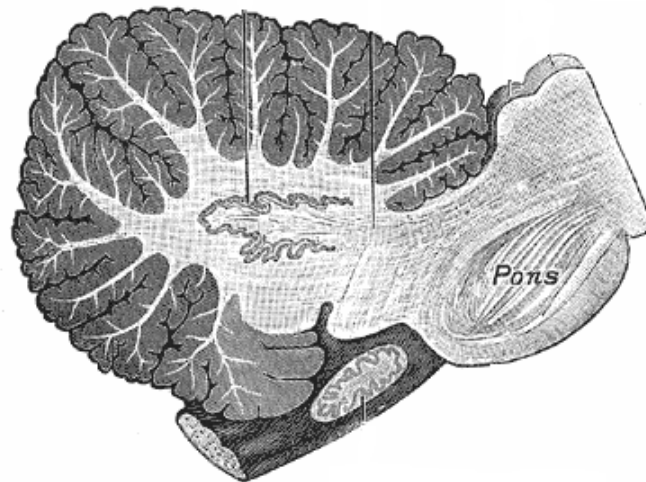
Sesalci imajo tri meninge:

- **dura mater** – zunanja, trda, neelastična, vezivna, prirasla na lobanjo;
- **arachnoidea** – tanka elastična ovojnica brez živcev in krvnih žil, pod njo je prostor, izpolnjen s cerebrospinalno tekočino;
- **pia mater** – notranja tanka ovojnica z mnogo krvnimi žilami.

Možgani so sestavljeni iz dveh prepoznavnih delov. Na površini možganov je **sivina**, v kateri so živčne celice z dendriti, v notranjosti pa **belina** z živčnimi vlakni, ki izhajajo iz sivine.

Zgradba malih možganov

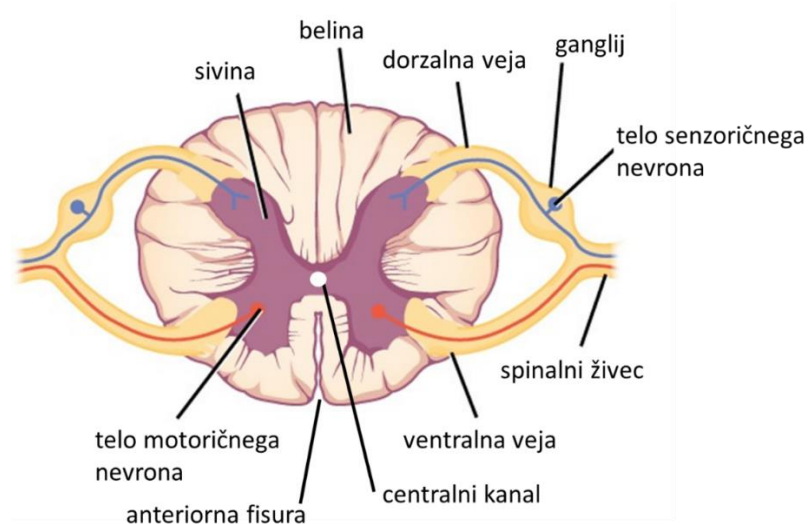
Sivina je iz treh slojev: granularni sloj iz bipolarnih celic, sledi sloj s telesi Purkinjejevih celic (po njih se prevaja informacija iz malih možganov v ostale dele) in molekularni sloj z aksoni bipolarnih nevronov, dendriti Purkinjejevih celic in glia celicami. V belini so živčna vlakna, glia celice in krvne žile.



Prerez malih možganov, kjer sta vidna dva sloja, zunanja sivina in notranja belina (prirejeno po Wikipedia 2021e).

Zgradba hrbtenjače

Hrbtenjača večine vretenčarjev je nameščena v cevi, ki jo tvorijo in ščitijo vretenca. Hrbtenjačo obdajajo tri ovojnice (dura mater, arachnoidea in pia mater). Zunanji del hrbtenjače je belina iz mieliniziranih aksonov in glia celic. Sivina se nahaja v notranjosti, v njej pa so dobro vidna telesa motoričnih nevronov. V sredini se nahaja centralni kanal. Sivina ima funkcijo sprejemanja dražljajev, belina pa oddaja dražljaje. Hrbtenjača ima na vsaki strani 2 roglja (dorzalni in ventralni roglj), iz katerih izhajajo hrbtenjačni živci. Dorzalna roglja vsebujeta ganglije in dovodna (senzorična) živčna vlakna, ki prenašajo živčne dražljaje iz različnih delov telesa do možganov. Ventralna roglja vsebujeta motorična živčna vlakna, v njih pa ni ganglijev.



Prečni presek hrbtenjače (prirejeno po Lumen... 2021).

Periferni živčni sistem - avtonomni ali vegetativni živčni sistem

Vsebuje centralne in periferne živčne celice. Ta sistem ni pod nadzorom volje (centralnega živčnega sistema) ter z upravljanjem notranjih organov (želodca, črevesa, srca, krvnih žil, pljuč, izločal in reprodukcijskega sistema, žlez...) vzdržuje homeostazo v organizmu. Avtonomni živčni sistem delimo na 2 dela:

- **simpatici**ni – za povečevanje sposobnosti organizma, da preide napore ter sodeluje pri emotivnih spremembah;
- **parasimpatici**ni – izboljšuje prehrano živali ter jih ščiti pred prevelikimi napori. Je antagonist simpatičnemu živčnemu sistemu.

IZVLEČEK

V prvem delu vaj pri predmetu Splošna zoologija študentje pridobijo temeljno razumevanje celičnih struktur in različnih tipov tkiv, ki sestavljajo živalska telesa. Skripta obravnava organizacijo celice in njene ključne komponente, kot so celična membrana, jedro, organeli in citoskelet. Sledi poglobljen pregled epitelnega tkiva, ki opravlja zaščitne in absorpcijske funkcije, mišičnega tkiva, ki je ključno za gibanje, tkiv z bogato medceličnino, ki imajo podporno in transportno vlogo, ter živčnega tkiva in živčnih sistemov, ki omogočajo komunikacijo in nadzor med celicami.

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 biology. McGraw-Hill, New York. 14th ed.

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

Veranič P., Pšeničnik M., Romih R., Sterle M., Kralj M. 1997. Navodila za vaje iz biologije celice. Medicinska fakulteta, Univerza v Ljubljani.

The histology guide. White blood cells. Faculty of Biological Sciences, University of Leeds (30.9.2020)

http://www.histology.leeds.ac.uk/blood/blood_wbc.php

VIRI SLIK:

Alberts B., Johnson A., Walter P., Lewis J., Raff M., Roberts, K. 2008. Molecular cell biology. New York: Garland Science.

Anatomy Physiology. 2021. The Tissue Level of Organization (e-book).

<https://iitway.com/course/view.php?id=30> (dostop 14.4.2021)

Basimedical key. 2021. Epithelial tissues.

<https://basicmedicalkey.com/epithelial-tissues/> (dostop 14.4.2021)

BCcampus Open Publishing. 2021. Smooth muscles.

<https://opentextbc.ca/anatomyandphysiologyopenstax/chapter/smooth-muscle/> (dostop 14.4.2021)

Bernstein. 2021. Leaders in Pharmaceutical Business Intelligence (LPBI) Group: Cytoskeleton and Cell Membrane Physiology.

<https://pharmaceuticalintelligence.files.wordpress.com/2014/10/cytoskeleton.gif> (dostop 14.4.2021)

Clinicalgate. 2021. Smooth muscle and the cardiovascular and lymphatic systems.

<https://clinicalgate.com/smooth-muscle-and-the-cardiovascular-and-lymphatic-systems/> (dostop 14.4.2021)

Cross C. E. 1995. Bloom and Fawcett: A Textbook of Histology. JAMA, 274(4), 352-352.

Hickman C.P., Roberts L.S., Keen S.L., Larson A., l'Anson H., Eisenhour D.J. 2008. Integrated principles of biology. McGraw-Hill, New York. 14th ed.

Histology at Yale. 2021. Neuromucular junction.

http://medcell.med.yale.edu/histology/muscle_lab.php#slides (dostop 14.4.2021)

Lumen, Human Anatomy and Physiology Lab (BSB 141). 2021. The spinal cord.
<https://courses.lumenlearning.com/ap1x94x1/chapter/the-spinal-cord/> (dostop 14.4.2021)

Mackean. 2021. Biological Drawings: Protista. Paramecium.
<http://www.biology-resources.com/drawing-paramecium.html>

NIH (National human genome research institute). 2021. Karyotype.
<https://www.genome.gov/genetics-glossary/Karyotype> (dostop 14.4.2021)

Rehfeld A., Nylander M., Karnov K. 2017. Connective Tissue. In: Compendium of Histology. Springer, Cham.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-41873-5_7

Socratic Q&A. 2021. How is facilitated diffusion different from active transport?
<https://socratic.org/questions/how-is-facilitated-diffusion-different-from-active-transport> (dostop 14.4.2021)

The endomembrane system. 2021. The endomembrane system of eukaryotic cells.
<https://theendomembranesystem.weebly.com/vesicles.html> (dostop 14.4.2021)

Webpath (The Internet Pathology Laboratory for Medical Education). 2021. Normal islet of Langerhans.
<https://webpath.med.utah.edu/HISTHTML/NORMAL/NORM010.html> (dostop 14.4.2021)

Wikipedia. 2021a. Cell nucleus.
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Diagram_human_cell_nucleus.svg (dostop 14.4.2021)

Wikipedia. 2021b. Phospholipid Bilayer.
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:0302_Phospholipid_Bilayer.jpg (dostop 14.4.2021)

Wikipedia. 2021c. Cardiac muscle.
https://commons.wikimedia.org/wiki/File:2017abc_Cardiac_Muscle.jpg (dostop 14.4.2021)

Wikipedia. 2021d. Dendrite.
<https://en.wikipedia.org/wiki/Dendrite>

Wikipedia. 2021e. Anatomy of the cerebellum.
https://en.wikipedia.org/wiki/Anatomy_of_the_cerebellum (dostop 14.4.2021)

Xie Z., Klionsky D. J. 2007. Autophagosome formation: core machinery and adaptations. Nature cell biology, 9(10), 1102-1109.

SEZNAM PRIPOROČENE LITERATURE

Hickman C.P., Roberts L.S., Keen S.L., Larson A., l'Anson H., Eisenhour D.J. 2008. Integrated principles of biology. McGraw-Hill, New York. 14th ed.