

UNIVERZITA MATEJA BELA
BANSKÁ BYSTRICA

Fakulta prírodných vied

Radovan Malina

Všeobecná zoológia

Vysokoškolské skriptá

práci

Banská Bystrica
2004

Copyright © 2004 Mgr. Radovan Malina

Toto dielo je voľným textovým dielom; môžete ho celé alebo jeho časti kopírovať a šíriť podľa ustanovení Verejnej licencie pre šírenie voľných textových diel. Kópiu tejto licencie ste mali obdržať spolu s týmto textom ak sa tak nestalo požiadajte o ňu na adrese: mln@post.sk

Všeobecná zoológia
Vysokoškolské skriptá

1. vydanie

Recenzenti:

PaedDr. Valerián Franc, CSc.
RNDr. Jozef Šteffek, CSc.

Obsah

Úvod	5
1. Čo je živá hmota	5
2. Živočíšna bunka.....	6
2. 1 Tvar a veľkosť buniek	6
2. 2 Zloženie bunky	7
Cytoplazmatická membrána	7
Jadro (nucleus)	8
Cytoplazma	9
Mitochondrie	9
Endoplazmatické retikulum (ER)	10
Golgiho aparát (GA)	10
Lyzozómy	10
Centrozóm	11
Mikrotubuly a mikrofilamenty	11
2. 3 Delenie buniek	12
Mitóza	12
Meióza – redukčné delenie	12
3. Živočíšne tkanivá - histológia	13
3. 1 Epitelové tkanivá	13
3. 2 Rozdelenie epitelov	13
Krycie epitely	15
Riasinkové a resorbčné epitely	15
Žľazový epitel	15
Respiračný epitel	16
Zmyslový epitel	16
Zárodčný epitel	16
3. 3 Podporné tkanivá	16
Väzivá	17
Chrupavka	18
Kosť	19
Vývoj kostného tkaniva	20
Zubné tkanivo	21
3. 4 Trofické tkanivá	21
Zloženie krvi	22
3. 5 Svalové tkanivá	23
3. 6 Nervové tkanivo	24
4. Ontogenéza	26
4. 1 Rozmnožovanie	26
Nepohlavné rozmnožovanie	26
Pohlavné rozmnožovanie	28
Partenogenéza	29
Merospermia (pseudogamia)	29
Eugamia	29
4. 2 Vznik a vývin pohlavných buniek	30
Vývin samčích pohlavných buniek – spermatogenéza	30
Vývin samičích pohlavných buniek – oogenéza	31
4. 3 Oplodnenie	32
Určenie pohlavia	33
4. 4 Vývin zárodka – embryogenéza	34
Ryhovanie vajíčka – blastulácia	34
Gastrulácia	35
Organogenéza	37

4. 5 Postembryonálny vývin	38
Nepriamy vývin	38
Priamy vývin	45
Rast jedinca	46
Starnutie a smrť	47
5. Organológia	47
5. 1 Krycia sústava	47
5.2 Oporná sústava	50
5.3 Pohybová sústava	54
Formy pohybu	57
Elektrické orgány	58
5.4 Sústavy výmeny látok	58
5. 4. 1 Tráviaca sústava	58
Tráviace sústavy hlavných skupín živočíchov	60
Pečeň a jej funkcie	65
5.4.2 Dýchacia (respiračná) sústava	66
Ektodermálne dýchacie orgány	66
Endodermálne dýchacie orgány	67
Prenos dýchacích plynov	69
5.4.3 Obehová sústava	69
Cievne sústavy hlavných skupín živočíchov	70
5.4.4 Vylučovacia sústava	73
Typy vylučovacích sústav živočíchov	74
5.4.5 Svetielkujúce orgány	76
5.5 Riadiace (koordinačné) sústavy	76
5. 5. 1 Nervová sústava	76
Nervové sústavy bezchordát	77
Nervová sústava chordát	79
Vegetatívna (autonómna) nervová sústava	82
Obvodová nervová sústava	82
Zmyslové orgány	82
Mechanoreceptory	83
Chemoreceptory	87
Fotoreceptory	88
5.5.2 Hormonálna sústava	90
Hormóny bezstavovcov	91
Hormóny stavovcov	91
Použitá a doplnková študijná literatúra	95

Úvod

Množstvom poznatkov patrí zoológia k najobtiažnejším biologickým disciplínam. Tieto skriptá by mali študentom pomôcť pri získavaní základných vedomostí z oblasti zoológie, bez ktorých sa nezaobídu pri ďalšom štúdiu. Oboznámia sa so stavbou živočíšneho tela a postupným zdokonaľovaním jednotlivých orgánov a ich funkcií v priebehu fylogénzy u stavovcov i bezstavovcov, čím získajú dobrý základ pre následné štúdium zoologického systému. Okrem morfológických a anatomických poznatkov získajú študenti aj informácie o spôsoboch rozmnožovania a následnom embryonálnom a postembryonálnom vývine živočíchov. Odborné názvy používam aj s ich slovenským ekvivalentom (pokiaľ je to možné) a často ich opakujem. Tento prístup som zvolil preto, aby si študenti zvyknutí na slovenské názvy postupne zvykli aj na latinčinu a nemuseli sa tieto názvy „bifľovať“.

Prosím ctených študentov, aby pri štúdiu týchto skript (ale aj ďalších) mali vždy na pamäti, že sa v nich jedná o živé tvory. Hoci ďalej sa budeme zaoberať iba určitými časťami živočíšneho tela, nezabudnite prosím, že tieto časti patria živej bytosti, ktorá si zasluhuje našu úctu a náš rešpekt. Neskôr pri svojom štúdiu pochopíte, že byť živým vôbec nie je také jednoduché, ako by sa mohlo zdať. Majte preto život v úcte, a až sa raz stanete učiteľmi, vychovávajte prosím svojich žiakov v tomto duchu. Ak sa nám podarí vychovať mladšie generácie tak, aby si vážili život nie len ľudský, ale všetkých živých organizmov, vyriešime tým mnoho problémov, ktoré sa v súčasnosti na nás hrnú. Ak by bol toto jediný poznatok, ktorý si z týchto skript odnesiete, bolo by to určite veľmi dôležité a ja by som mohol byť spokojný, lenže sa obávam, že by to mohlo byť zároveň aj tým posledným, čo by ste si z vysokoškolského štúdia biológie odniesli. Preto vám odporúčam prelúskat' sa aj nasledujúcim textom, a to poctivo. Uvidíte, že konečný výsledok bude stáť za to. Na záver vás ešte prosím, aby ste v prípade, že vám získavanie týchto vedomostí bude činiť obťaž, nezanevrelí na celú prírodu a ani na autora týchto skript. My naozaj nie sme príčinou toho, že tak nesmierne zložitý orgán akým je váš mozog, nie je schopný pochopiť veci, ktoré vo svojom živote bežne využíva aj ten najjednoduchší tvor tejto planéty.

1. Čo je živá hmota

Odpovedať na túto, na prvý pohľad jednoduchú otázku, nie je vôbec jednoduché. Biológia je podľa slovníka cudzích slov definovaná ako veda o zákonitostiach života a vývoja živých organizmov, o vzťahoch medzi nimi a neživou prírodou, ako aj o vzťahoch medzi organizmami navzájom. Podobné definície sa dajú nájsť v každej učebnici biológie, ale čo je to vlastne živý organizmus, a kde je hranica medzi živým a neživým, o tom sa už tak často nepíše.

Každý z nás dokáže určiť, čo živé je a čo nie, ale definovať živú hmotu v celej jej rozmanitosti tak, aby bola odlišená od hmoty neživej to už také jednoduché nie je. Ani biológovia sa doposiaľ nezhodli na žiadnej všeobecnej definícii života. Naše skúsenosti s jeho možnými formami sú zatiaľ príliš obmedzené. Napriek tomu, že sa odborníci líšia v názoroch, ktoré vlastnosti sú nutné pre to, aby niečo bolo nazvané „živým“, rozumná zhoda panuje v tom, ktoré vlastnosti sú pre to postačujúce. Každá snaha vymenovať nutné podmienky má sklon degradovať k príliš úzkej špecifikácii. Vždy sa nájde nejaký nepochybne živý organizmus, ktorý tú či onú podmienku nespĺňa. Je užitočnejšie zhodnúť sa na tom, že postačujúcou podmienkou pre to, aby sme niečo považovali za živé, je schopnosť reprodukcie seba samého v určitom prostredí a určitá úroveň organizácie, ktorá je dosiahnutá prírodným výberom. Reprodukcia neznamená, že sa v každej generácii robia presné kópie, ale že presná kópia má v danom prostredí väčšiu pravdepodobnosť na prežitie, ako kópie trochu pozmenené. Technicky vzaté, nie všetky organizmy by túto podmienku spĺňali. (Napríklad jedna ľudská bytosť by ju nespĺnila, nemôže sa sama reprodukovať, ale je zložená z množstva buniek, ktoré už túto požiadavku spĺňajú. Muž a žena dohromady by túto podmienku splnili.)

Život, ako ho doposiaľ poznáme a ako mu čiastočne rozumieme, je príkladom toho, čo môže nastať, ak je dosiahnutý určitý stupeň zložitosti. Táto zložitosť je veľmi citlivo vyladená na prostredie, ktoré ju obklopuje. To nás ani veľmi neprekvapuje, keď si uvedomíme, že táto zložitosť je výsledkom prírodného výberu, v ktorom prostredie hrá kľúčovú úlohu pri výbere tých výhodných vlastností, ktoré

sa majú odovzdať nasledujúcim generáciám. Vznik takýchto zložitých útvarov prirodzenou cestou vyžaduje postupné kroky.

Zamyslime sa teraz spoločne, ktorými vlastnosťami sa vyznačujú živé systémy. Prvou je princíp **programu**, resp. plánu opisujúceho základné ingrediencie živých systémov a spôsob, ktorým tieto zložky navzájom interagujú. Tento plán uskutočňuje kyselina deoxyribonukleová (DNA), ktorá kóduje gény organizmov a s malými zmenami ich prenáša do ďalších generácií. V génoch sú zakódované informácie o základných chemických látkach, tvoriacich živé organizmy. Druhou vlastnosťou je „**improvizácia**“, ktorá umožňuje základnému plánu pružne sa prispôsobiť zmenám prostredia. Improvizáciu v praxi zabezpečuje prírodný výber. Treťou vlastnosťou živých systémov je ich existencia v určitých relatívne **oddelených jednotkách** – biochorochoch. Organizmy sú viazané na určitý objem, ktorý je v priestore vymedzený bunkovou membránou alebo pokožkou. Vo vnútri tohoto priestoru sa živý organizmus snaží udržať všetky potrebné látky a všetko škodlivé sa snaží dostať mimo tento vymedzený priestor. Štvrtou vlastnosťou je potreba **energie**. Táto je potrebná pre udržanie neustáleho toku látok a na zabezpečenie rastu a pohybu tela alebo jeho častí. Piatou vlastnosťou je schopnosť **regenerácie**. Organizmus musí neustále dopĺňať látky a obnovovať jednotlivé časti. Deje sa to buď prísunom zvonka, alebo opakovanou produkciou v organizme. (Dobrym príkladom je ľudské srdce. Žiadny známy umelý materiál by nevydržal jeho záťaž. V zdravom organizme však neustále prebieha produkcia nových bielkovín srdcového svalu, ktoré nahrádzajú poškodené. Regenerácia nie je dokonalá a poškodenia sa časom kumulujú – organizmus starne. Tomuto procesu život čelí trikom – začne odznova. Na to slúži reprodukcia.) Šiesta vlastnosť spoločná pre živé organizmy je **adaptabilita**. Je to schopnosť okamžitej improvizácie pri rýchlych zmenách prostredia, pri ktorých by dlhodobá evolučná reakcia znamenala zánik organizmu. Siedmou vlastnosťou je **odlúčenie** dôležitých chemických reakcií, ktoré v živom organizme prebiehajú. Špecializácia enzýmov zabezpečuje, aby sa tieto reakcie vzájomne nemiešali, a aby v obmedzenom priestore bunky mohli efektívne prebiehať tisíce chemických reakcií.

Základným chemickým prvkom, ktorý spája všetky známe živé organizmy, je uhlík. Biochemici veria, že hoci môžeme uvažovať aj o formách života založených na iných chemických prvkoch ako je uhlík, či dokonca na niečom nechemickom, iba život založený na uhlíku sa mohol rozvinúť spontánne. Iné formy zložitosti, ktoré by sa dali označiť pojmom „život“, môžu vzniknúť iba nespontánne pomocou zložitých operácií uskutočnených životom na báze uhlíku. Jednoduchým príkladom môže byť počítačová revolúcia, ktorá prebehla v poslednom období. Bol to evolučný proces. Generácie malých počítačov sa „reprodukovujú“ výrobným procesom a každá nová generácia znamená zlepšenie oproti predošlej vďaka informáciám od spotrebiteľov alebo prostredníctvom trhu. Defektné či druhoradé typy sú postupne vyradené a nahradené novými. Táto forma rozvíjajúcej sa zložitosti nie je založená na báze uhlíku, ale na kremíkovej báze. Takáto forma kremíkoveho života by sa však nemohla rozvinúť spontánne sama, za dobu, ktorá uplynula za dobu od vzniku prvých hviezd a planét. Potrebovala katalyzátor a tým sme my, ako forma života založená na uhlíku.

2. Živočíšna bunka

2.1 Tvar a veľkosť buniek

Bunky môžu mať rozmanitý tvar. Základným tvarom je guľovitý, s ktorým sa prevažne stretávame u voľných buniek. Bunky zoskupené do tkanív nadobúdajú rôzne tvary, ktoré sú závislé od ich funkcie a miesta, ktoré v organizme zaberajú. V živočíšnom tele sa stretávame s celou škálou tvarov od guľovitého až po vláknitý s rôznymi prechodmi. Bunky krycích epitelov bývajú kubické, prípadne valcovité, svalové bunky bývajú vretenovité, väzivové bunky nadobúdajú hviezdovitý tvar, nervové a kostené majú mnoho výbežkov.

Podobne sa bunky odlišujú aj veľkosťou. Väčšina buniek svojimi rozmermi neprekročí 10 – 30 μm . Niektoré bunky však dosahujú extrémne rozmery (napr. axóny niektorých nervových buniek človeka dosahujú dĺžku až 1m). Medzi najväčšie bunky patria živočíšne vajčká. Najväčšou známou bunkou je vajce pštrosa, ktoré obsahuje veľa prídavných látok a má obsah niekoho litrov. (Vajcia najväčších

druhohorných dinosaurov boli, samozrejme, ešte väčšie.) Medzi najmenšie bunky patria spermie. Čo sa týka dolnej hranice, priemer bunky nemôže klesnúť pod 20 nm.

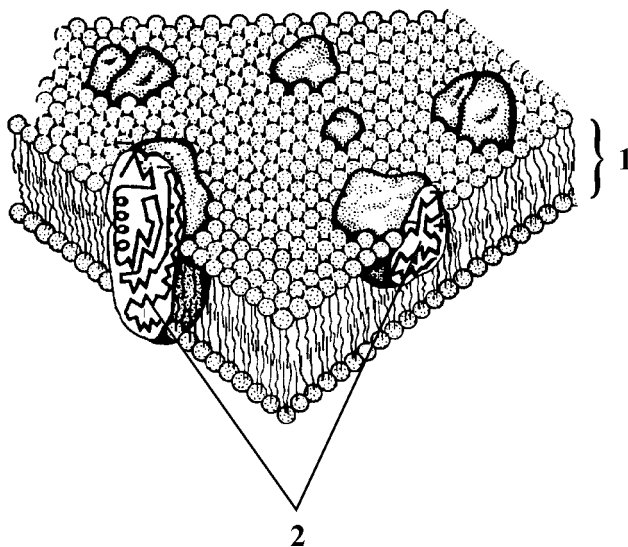
Zaujímavé je, hoci to nie je pravidlom, že rozmery buniek a organizmov sú si úmerné. Veľké živočíchy majú veľké bunky. Bunky zhodných orgánov u rôznych jedincov majú obyčajne zhodné rozmery. Podobne aj počet buniek v telách živočíchov toho istého druhu kolíše v určitom rozmedzí. (Človek má približne 25×10^{15} buniek.) Poznáme aj prípady, keď je počet buniek stály. Tento jav sa nazýva eutélia a pozorujeme ho u niektorých hlístovcov a iných pseudocoelomových živočíchov.

2. 2 Zloženie bunky

Bunky živočíšneho tela sú aj napriek značnej špecializácii jednotlivých orgánov, v podstate zhodné vo svojej stavbe. Rozlišujeme v nich nasledujúce časti:

Cytoplazmatická membrána

Ohraničuje živý obsah buniek a tvorí hranicu medzi bunkou a jej okolím, a zároveň zabezpečuje kontakt s vonkajším prostredím. Cytoplazmatická membrána je tvorená fosfolipidmi, ktoré sú usporiadané do dvoch vrstiev a molekulami bielkovín, ktoré sú ponorené rôzne hlboko do lipidov a niektoré prenikajú celou dvojvrstvou (obr. 1). Lipidy ani bielkoviny nie sú pevne viazané, ale môžu sa pohybovať v ploche membrány. Svojimi vlastnosťami umožňuje cytoplazmatická membrána reguláciu výmeny látok medzi bunkou a prostredím. Je semipermeabilná čo má obrovský význam pri osmóze a látkovej výmene.



Obr. 1 Cytoplazmatická membrána

1 – dvojvrstva fosfolipidov

2 – globulárne bielkoviny

(Upravené podľa O. Pravda a kol., 1985)

Prenos látok cez cytoplazmatickú membránu sa uskutočňuje rôznymi mechanizmami. Z nich najjednoduchšia je **difúzia**, pri ktorej látka voľne prechádza cez membránu v smere svojho koncentračného spádu. Ďalším spôsobom je **endocytóza**. Pri nej sa membrána vliaci dovnútra bunky, vliачené úseky sa postupne oddeľujú od cytoplazmatickej membrány a vytvárajú vaky, ktoré sa dostávajú do cytoplazmy. Tam sa membrána týchto váčkov rozloží a

ich obsah sa vylieva voľne do cytoplazmy. Takýto príjem látok je typický pre niektoré jednoduché organizmy a pre bunky epitelu krvných kapilár. K endocytóze patrí aj **fagocytóza**, pri ktorej dochádza k obklopeniu častíc výbežkami cytoplazmy – pseudopódiami. U niektorých jednobunkovcov sa na príjem látok špecializovala určitá časť cytoplazmatickej membrány – **cytostóm** (napr. u Ciliophora).

Exocytóza je v podstate obrátenou endocytózou, ktorá slúži na vylučovanie látok z bunky. Pri vylučovaní môže ísť buď o **sekréciu** (vylučovanie látok, ktoré môžu využiť iné bunky – napr. hormóny, enzýmy atď.), **exkréciu** (vylučovanie odpadových látok) a o **rekréciu** (vylučovanie látok, ktoré prechádzajú metabolizmom bunky bez zmeny).

Povrch cytoplazmatickej membrány býva niekedy modifikovaný a vytvára mikroklky (epitel tenkého čreva), ktoré slúžia na zväčšenie vstrebávacieho povrchu bunky.

Jadro (nucleus)

Jadro sa vyskytuje vo všetkých eukaryotických bunkách s výnimkou zreých erytrocytov cicavcov (Mammalia). Väčšinou je v bunke jedno jadro, ale u nálevníkov (Ciliophora) sú jadrá dve, pričom väčšie z nich – macronucleus zabezpečuje bežné životné funkcie a menšie – micronucleus má význam pre rozmnožovanie. Niekedy sa vyskytuje i polynukleizmus (Sarcodina – kore ňonožce).

Veľkosť jadra môže byť rôzna. Závisí od typu bunky, jej metabolickej aktivity, ontogenetického vývinu, stupňa diferenciácie, fyziologického stavu a funkcie, ktorú bunka vykonáva. V mladých bunkách s vysokou metabolickou aktivitou zaberajú jadrá značný objem a sú relatívne väčšie oproti jadram starších buniek. Avšak pomer objemu jadra k objemu cytoplazmy zostáva viac-menej stály a označuje sa ako nukleo-cytoplazmatický pomer.

Tvar jadra sa obyčajne prispôsobuje tvaru bunky a v rôznych bunkách môže byť značne variabilný. Najčastejšie býva jadro guľovitého, elipsovitého, alebo až laločnatého tvaru. U mladých buniek je jadro lokalizované približne v geometrickom centre bunky. Neskôr, v dôsledku špecializácie buniek, môže dôjsť k excentrickej lokalizácii jadra. Obsah DNA je u rovnakých buniek zhodný, zatiaľ čo obsah RNA značne kolíše v závislosti od druhu a fyziologického stavu bunky.

Jadro eukaryotických buniek je od základnej cytoplazmy oddelené **dvojitou membránou**. Priestor medzi dvojitou membránou sa nazýva perinukleárny priestor. Vonkajšia časť jadrovej membrány je v tesnom kontakte s membránami endoplazmatického retikula. So svojím okolím jadro komunikuje prostredníctvom pórov, ktoré sú v jadrovej membráne. Tieto póry nie sú jednoduché otvory, ale zložité štruktúry, ktorých počet na jednotku plochy kolíše v závislosti od aktivity bunky. Bunky s vyššou syntetickou aktivitou majú vyšší počet jadrových pórov ako bunky z nižšou syntetickou aktivitou.

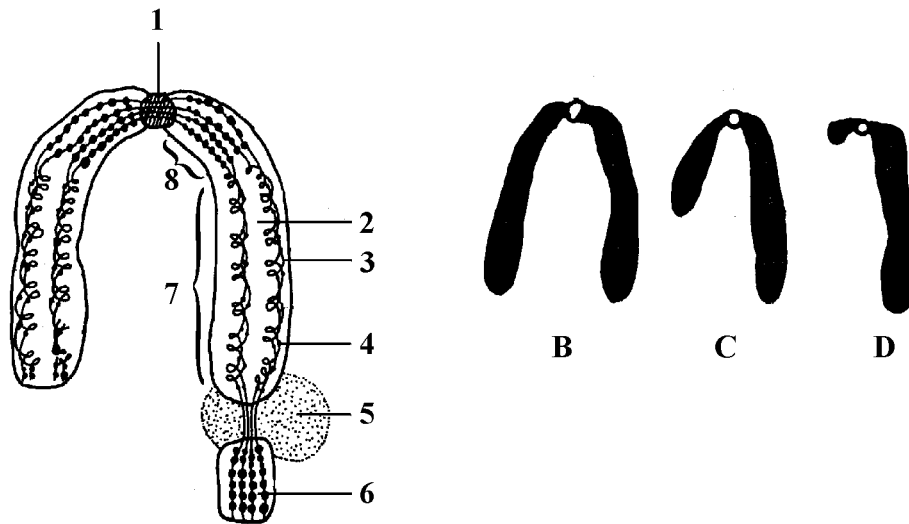
Vnútro jadra je vyplnené vláknami i granulami chromatinu. Chromatín predstavuje vlastne chromozómy počas interfázy. Jeho špiralizáciou sa zviditeľňujú chromozómy počas mitotického delenia.

Chromozómy predstavujú základné funkčné jednotky jadra. Sú nositeľmi genetickej informácie zakódovanej do molekuly DNA. Počet chromozómov v jadre môže byť diploidný – u somatických buniek, alebo haploidný – u pohlavných buniek. V diploidnej sade sa vyskytujú páry homologických chromozómov, ktoré majú rovnaký tvar, veľkosť, štruktúru aj funkciu. Počet, tvar a veľkosť chromozómov je stálym znakom pre určitý druh. Súbor všetkých morfológických znakov v bunke sa nazýva – karyotyp.

Základnou štrukturálnou jednotkou chromozómu je **chromonéma** – špirálovito stočené vlákno. Vnútri chromozómu sú obyčajne štyri takéto vlákna, ktorých špiralizáciou a prekrížením vznikajú na nich útvary nazývané **chromoméry**. Tieto obsahujú zhľuky molekúl DNA. Dve chromonémy spolu s chromomérmi tvoria **chromatidu** a dve chromatidy tvoria celý chromozóm. V mieste spojenia týchto dvoch chromatíd sa nachádza **centroméra**, ku ktorej sa počas mitózy pripájajú vlákna deliaceho vretienka. Toto miesto na chromozóme označujeme ako **primárna konštrikcia**. Niektoré chromozómy obsahujú aj **sekundárnu konštrikciu**, ktorá sa vyskytuje na jednom z ramien a oddeľuje tzv. satelit (trabant). V tejto oblasti dochádza k rekonštrukcii jadierka po skončení procesu mitózy. Jednotlivé úseky chromozómu nemajú jednotné chemické zloženie. Rozlišujeme euchromatínové a heterochromatínové úseky. Euchromatínový úsek je tvorený hlavne DNA a globulínmi, naproti tomu heterochromatínový úsek obsahuje komplex DNA, RNA a bielkovín histónového typu. Chromozómy nemajú na svojom povrchu membránu (obr. 2).

Jadierko (nucleolus) je miestom najvyššej proteosyntetickej aktivity. V jadre ich môže byť i viac a sú tvorené vláknami DNA, RNA a bielkovín. Jeho hlavnou funkciou je syntéza jednotlivých typov RNA, zvlášť ribozomálnej RNA. Táto potom cez póry v jadrovej membráne uniká do cytoplazmy a dáva vznik ribozómom.

Funkcie jadra sa dajú rozdeliť na genetické a biochemické. Genetická funkcia je viazaná na chromozómy, kde sú usporiadané gény, ktoré sú nositeľmi dedičných vlastností. Genetická informácia obsiahnutá v DNA je prepisovaná na rôzne typy RNA, ktoré sa v cytoplazme stávajú základom proteosyntézy.



A

Obr. 2 Stavba a typy chromozómov

A – základná stavba chromozómu, B – metacentrický, C – submetacentrický, D – akrocentrický chromozóm.

1 – centoméra, 2 – chromatída, 3 – chromonéma, 4 – chromoméra, 5 – jadierko, 6 – satelit, 7 – euchromatínový úsek, 8 – heterochromatínový úsek

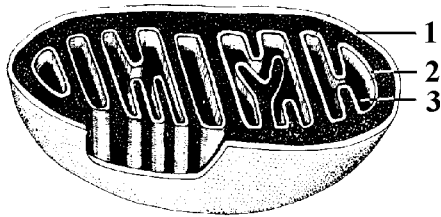
Cytoplazma

Cytoplazma je základné tekuté prostredie bunky, v ktorom sú uložené všetky bunkové organely. Má celý rad špecifických funkcií. Prebiehajú v nej procesy ako anaeróbna glykolýza, počiatočné fázy syntézy bielkovín, hydrolytické procesy, štiepenie cukrov, rozvod živín po tele bunky atď. Pre živú bunku je charakteristický pohyb základnej cytoplazmy vrátane organel. Z hľadiska chemického zloženia sa cytoplazma zo 75 – 80 % skladá z vody, obsahuje značné množstvo anorganických látok, aminokyselín, lipidov, cukrov, mastných kyselín a celý rad enzýmov. Cytoplazma v bunke nie je homogénnou emulziou. Pri povrchu bunky je viskóznejšia – ektoplazma, vo vnútri tekutejšia – endoplazma.

Mitochondrie

Mitochondrie (obr. 3) sú integrálnou súčasťou všetkých živočíšnych buniek. Chýbajú iba u extrémne špecializovaných parazitov, napr. Haemosporidia a Microspora. U Pelomyxozoa ich funkciu vykonávajú symbiotické baktérie. Na povrchu sú mitochondrie obalené dvojitou membránou. Vonkajší list tejto membrány je hladký, vnútorný list vbieha vo forme úzkych záhybov do mitochondrie a vytvára priehradky – **kristy**. Niekedy tieto priehradky nadobúdajú tvar rúrok – tubulárny typ mitochondrií. Kristy zväčšujú vnútorný povrch mitochondrií. Ich počet je priamo úmerný metabolickej aktivite mitochondrie i bunky ako takej. Bunky s vysokou metabolickou aktivitou majú mitochondrie s vyšším počtom kríst, ako bunky s nižšou metabolickou aktivitou. Rovnaký vzťah platí aj pre počet mitochondrií v bunke. Priestor medzi kristami vyplňa základná hmota – **matrix**. V nej prebieha Krebsov cyklus, preto sú tu lokalizované všetky potrebné enzýmy. Na kristách dochádza k uvoľňovaniu elektrónov a vzniku H^+ . Takto získaná energia sa postupne zabudováva do ATP. Hlavnou funkciou mitochondrií je aeróbna oxidácia niektorých metabolitov, syntéza ATP a transport elektrónov. Plnia teda úlohu akejsi „elektrárne“ v bunke. Ich druhotnou funkciou je zásobná funkcia (lipidy, bielkoviny, soli vápnika). Mitochondrie v erytroblastoch sa podieľajú aj na syntéze hemoglobínu.

Mitochondrie vznikajú len delením už existujúcich. Majú vlastnú DNA a mitochondriálne ribozómy, čo im umožňuje syntézu potrebných enzýmov. Preto sa o nich hovorí, ako o **semiautonómnych** organelách (existujú aj teórie o symbiotickom pôvode mitochondrií).



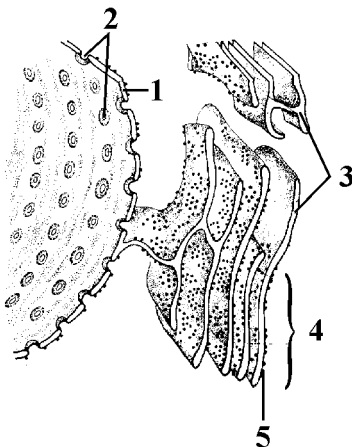
Obr. 3 Stavba mitochondrie

- 1 – vonkajšia membrána mitochondrie
 - 2 – vnútorná membrána mitochondrie
 - 3 – mitochondriálna matrix (základná hmota)
- (Podľa O. Pravda a kol., 1985)

Endoplazmatické retikulum (ER)

Endoplazmatické retikulum je tvorené systémom vnútrobunkových membrán, vytvárajúcich systém kanálikov a cisterien, ktoré zvyčajne komunikujú s jadrovou a cytoplazmatickou membránou (obr. 4). ER zväčšuje vnútorný povrch bunky, čo má význam pre metabolické procesy. Rozlišujeme drsné a hladké ER. **Drsné** (granulárne) ER má na vonkajšom povrchu membrán naviazané ribozómy. Tento typ ER má predovšetkým význam pri syntéze štrukturálnych a enzymatických cytoplazmatických bielkovín. Takto vytvorené bielkoviny sú potom transportované do rôznych častí bunky.

Hladké (agranulárne) ER je bez ribozómov a jeho úloha spočíva v syntéze lipidov (napr. v mazových žľazách), hormónov (steroidné hormóny v gonádach) a v zabezpečovaní pohybu iónov Ca^{2+} vo svalových vláknach, čo je nepostrádateľné pre schopnosť kontrakcie.



Obr. 4 Schéma stavby endoplazmatického retikula

- 1 – jadrová membrána
 - 2 – jadrové póry
 - 3 – hladké endoplazmatické retikulum
 - 4 – drsné endoplazmatické retikulum
 - 5 – ribozómy
- (Upravené podľa O. Pravda a kol., 1985)

Golgiho aparát (GA)

Golgiho aparát má podobu zložitého sieťovitého útvaru tvoreného súborom navzájom pospájaných diktyzómov, z ktorých sa odškrucujú drobné vaky – vezikuly. To svedčí o aktívnej úlohe Golgiho aparátu pri sekrečnej činnosti bunky. Okrem toho sa GA podieľa na transporte a ukladaní proteínov syntetizovaných v ER, obnove cytoplazmatickej membrány pri endocytóze alebo jej poškodení, na syntéze mukopolysacharidov (tvoria ochranný hlien na povrchu epitelov napr. u Mollusca (mäkkýše), Annelida (obručkávce), alebo v ľudskom žalúdku) a glykoproteínov. Syntéza imunoglobulínov svedčí o aktívnej účasti GA na obranných mechanizmoch celého organizmu.

Lysozómy

Termínom lysozómy sú označované rozličné štruktúry guľovitého tvaru, ktoré obsahujú enzýmy hydrolázy. Tieto slúžia na odbúravanie endogénneho a exogénneho materiálu v bunkách a bunkových štruktúrach, ktoré stratili funkčnosť. Tomuto javu hovoríme **autofágia**. Autofágia je normálny

fyziologický proces v každej zdravej bunke. V mŕtvych, alebo ireverzibilne poškodených bunkách membrány lyzozómov praskajú a enzýmy rozložia celý obsah bunky.

Lyzozómy sa rozdeľujú do troch kategórií. **Primárne lyzozómy** ešte nemajú vhodný materiál pre lýzu. Obsahujú hydrolázy pripravené na budúce použitie. **Sekundárne lyzozómy** obsahujú hydrolázy spolu s materiálom, ktorý má byť alebo už je čiastočne rozložený (zbytky bunkových organel a pod.). **Reziduálne telieska**, v ktorých väčšinu obsahu tvorí zvyškový materiál, nepodliehajúci ďalšiemu rozkladu. Obsah týchto teliesok je pomocou exocytózy vylučovaný z bunky.

Centrozóm

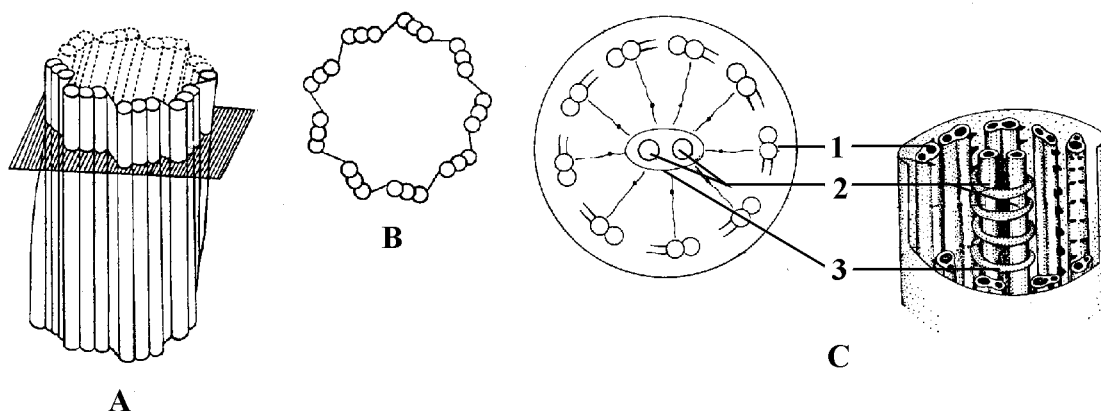
Centrozóm sa nachádza v blízkosti jadra živočíšnych buniek. Je zložený z dvoch valcovitých teliesok – centriolov. Každý **centriol** je tvorený deviatimi zväzkami podlhovastých tubulov a každý zväzok sa skladá z troch mikrotubulov (obr. 5). Tieto sú po chemickej stránke tvorené bielkovinami, glukózou a malým množstvom RNA. Centrozóm zohráva nezastupiteľnú úlohu pri mitotickom delení bunky. V profáze centrioly migrujú na protiľahlé póly jadra a medzi nimi sa vytvorí deliace vretienko.

Okrem tejto dôležitej úlohy plní centrozóm aj úlohu bazálneho telieska riasiniek a bičíkov. Na začiatku diferenciácie nových riasiniek dochádza k autoreprodukcii centriolov, ktoré putujú k povrchu bunky a stávajú sa bazálnymi telieskami vyrastajúcich riasiniek.

Mikrotubuly a mikrofilamenty

Mikrotubuly sú tubulárne útvary zložené zo 6 – 13 mikrofilamentov. Po chemickej stránke predstavujú mikrotubuly súbor makromolekúl bielkoviny tubulínu, ktorý je druhovo špecifický. Mikrotubuly tvoria v bunke cytoskeletový systém, ktorý zabezpečuje rozdelenie a orientáciu bunkových organel v základnej cytoplazme, určuje smer cytoplazmatických prúdov, tvar bunky a priestorové usporiadanie v rámci orgánov. V deliacich sa bunkách tvoria mikrotubuly vlákna deliaceho vretienka, ktoré zabezpečujú pohyb chromozómov k pólom bunky.

Mikrotubuly sa vyskytujú aj v brvách a bičíkoch buniek. Ultraštruktúra brv a bičíkov je v podstate rovnaká. Skladajú sa z dvoch centrálnych mikrotubúl, ktoré sú obklopené 9-timi párami ďalších mikrotubúl (obr. 5). Celá táto štruktúra je ponorená do základnej matrix, obklopenej membránou, ktorá prechádza do cytoplazmatickej membrány. Na báze brv a bičíkov je uložené bazálne teliesko – **kinetozóm**, ktoré je tvorené 9-timi tripletmi mikrotubúl (vzniklo z centriolu). Bazálne teliesko sa zúčastňuje na tvorbe a diferenciácii brv a bičíkov.



Obr. 5 Tubulárne organely

A – schéma stavby centriolu (šrafované je vyznačená rovina rezu), B – pričný rez centriolu, C – stavba bičika
1 – periférny pár tubulov, 2 – centrálny pár tubulov, 3 – obal centrálnych tubulov
(Upravené podľa O. Pravda a kol., 1985)

2. 3 Delenie buniek

Mitóza

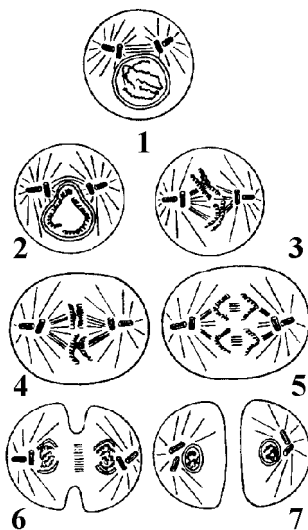
Mitóza je základným spôsobom reprodukcie jadra, za ktorým nasleduje delenie celej bunky. Prvá fáza – delenie jadra sa všeobecne označuje ako karyokinéza. Druhá fáza – delenie bunky sa označuje ako cytokinéza. V procese mitózy rozlišujeme štyri fázy:

Profáza predstavuje prvú fázu mitózy. Charakterizuje ju špiralizácia chromozómov, ktoré hrubnú a stávajú sa viditeľnými. Počas profázy zaniká jadierko a rozpadá sa jadrová membrána. Po rozrušení jadrovej membrány sa formuje mitotický aparát. Centrioly sa oddialia a medzi nimi vzniká deliace vretienko. Jeho hlavnou úlohou je rovnomerné rozdelenie genetického materiálu. Táto fáza trvá približne 10 – 15 minút.

Metafáza začína zoskupovaním chromozómov do ekvatoriálnej roviny a v mieste centroméry sa spájajú s mikrotubulami deliaceho vretienka. Dôležitým procesom v tejto fáze mitózy je pozdĺžne rozdelenie chromozómov. Celý proces trvá približne 25 – 35 minút.

Anafáza je charakterizovaná vzdľavovaním sesterských chromozómov k protiľahlým pólom bunky. Týmto procesom je zabezpečené rovnomerné rozdelenie genetickej informácie medzi budúce dcérske bunky. Anafáza trvá približne 5 – 8 minút.

Telofáza začína zoskupením chromozómov okolo pólom deliaceho vretienka. Dochádza k dešpiralizácii chromozómov, rekonštrukcii jadierka a jadrovej membrány. Tým vznikajú dve dcérske jadrá. Zároveň prebehne rozdelenie vlastného tela bunky a vznikajú dve dcérske bunky. Trvá to približne 20 minút.



Obr. 6 Schéma mitózy

1, 2 – profáza

3 – metafáza

4, 5 – anafáza

6 – telofáza

7 – interfáza

(Podľa F. Sládečka, 1986)

Meióza – redukčné delenie

Meióza je zložitý typ delenia jadra, výsledkom ktorého je redukcia počtu chromozómov na polovicu. Z pôvodnej diploidnej materskej bunky vznikajú 4 haploidné bunky. Meiózu možno charakterizovať ako dve po sebe nasledujúce mitotické delenia. Prvé z nich sa označuje ako heterotypické, druhé ako homeotypické.

Heterotypické delenie je charakterizované redukciou počtu chromozómov.

Profáza sa od profázy normálnej mitózy odlišuje hlavne dĺžkou svojho trvania a zložitou priebehom. Homologické chromozómy sa vzájomne približia. Vzniknú útvary označené ako bivalenty. Zároveň sa chromozómy skracujú a hrubnú. Každý chromozóm sa pozdĺžne rozštiepi na dve chromatídy. Chromozómy sa od seba postupne oddeľujú. V tejto fáze dochádza k výmene homologických častí chromozómov – crossing over. Potom sa chromatídy oddeľujú. V poslednom štádiu zaniká jadrová membrána.

Metafáza je podobná metafáze klasickej mitózy. Vzniká deliace vretienko a zaniká jadierko.

Anafáza je charakterizovaná rozdelením bivalentov na dva chromozómy, ktoré sú centromérmi ťahané k opačným pólom bunky. Týmto procesom dochádza k skutočnej redukcii počtu chromozómov. Z každého bivalentu, tvoreného dvomi homologickými chromozómami, je ku každému pólu bunky prirahovaný iba jeden z homologických chromozómov.

Telofáza sa od mitotickej telofázy líši tým, že chromozómy sú tvorené obomi chromatídami.

Homotypické delenie prebehne po určitej dobe od ukončenia prvého delenia.

Profáza je odlišná tým, že bunky už majú haploidný počet chromozómov. Ich chromatídy nie sú k sebe takmer priložené. Vytvárajú sa dve vretienka na póloch bunky.

Metafáza je charakteristická zoskupením chromozómov v ekvatoriálnej rovine bunky. Centroméry sa rozdeľujú a chromatídy sa od seba vzdávajú.

Anafáza – chromatídy putujú k pólom bunky a sú postupne dešpiralizované.

Telofáza je analogická mitotickej telofáze. Na konci homotypického delenia dochádza k rozdeleniu na štyri bunky so štyrmi jadrami a jadričkami. Každá bunka má haploidný počet chromozómov.

3. Živočíšne tkanivá - histológia

Bunky mnohobunkových organizmov sa tvarovo diferencujú v súvislosti so špecializáciou na určitú funkciu. Súborny buniek viac-menej rovnakého tvaru a funkcie nazývame **tkanivá**. Niektoré typy tkanív sú tvorené viacerými odlišnými typmi buniek (nervové tkanivo). V takomto prípade odlišujeme bunky hlavné a pomocné. Tkanivá sú stavebným materiálom, z ktorého sú zložené orgány. V každom orgáne je niekoľko typov tkanív, pričom jedno je hlavné a určuje jeho funkciu. Medzi tkanivami v orgánoch sú obyčajne tesné vzťahy. Zmena v jednom z nich sa odrazí zmenami v ostatných tkanivách. Živočíšne tkanivá rozdeľujeme do piatich veľkých skupín: tkanivá **epitelové, podporné, trofické, svalové a nervové**.

3. 1 Epitelové tkanivá

V epitelových tkanivách značne prevažuje bunková zložka nad medzibunkovou hmotou. Bunky sú uložené tesne vedľa seba a majú polárnu orientáciu. Rozlišujeme na nich **distálny** – voľný koniec a **proximálny** – v tele viazaný koniec. Vo vývine sa epitely objavujú ako prvé. Vznikajú zo všetkých zárodočných vrstiev – endodermy, mezodermy a ektodermy. Väčšina epitelov vzniká z endodermy a ektodermy. Mezoderma má u bezstavovcov menší podiel na vývine epitelov. Ektodermálneho pôvodu sú krycie epitely, výstelka ústnej dutiny a konečníka u stavovcov (Vertebrata) a zmyslové epitely. Endodermálneho pôvodu je tráviaca sústava a všetky žľazy (u Vertebrat), ktoré k nej patria, ako aj výstelka dýchacích ciest. Mezodermálny pôvod majú gonády, obličky a výstelky obehovej a lymfatickej sústavy. Vo všeobecnosti platí, že epitely pokrývajú povrch tela a vystielajú všetky jeho dutiny, takže je to jediné tkanivo, ktoré prichádza do styku s okolitým prostredím. Všetko, čo vstupuje do tela, musí prejsť cez epitel a rovnako všetko, čo z tela vychádza, prechádza cez toto tkanivo. Epitel má tak okrem ochrannej aj regulačnú funkciu.

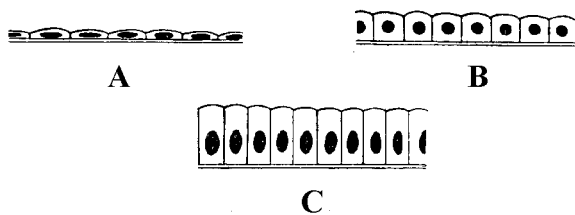
3. 2 Rozdelenie epitelov

Epitely môžeme rozdeliť podľa viacerých kritérií. Najvhodnejšie je delenie podľa funkcie. Pritom treba mať na pamäti, že ten istý epitel môže mať viac funkcií. Napr. epitel tenkého čreva má funkciu kryciu aj resorbčnú, epitel žalúdka má okrem krycej aj sekrečnú funkciu a pod. **Podľa funkcie**, ktorú epitely plnia rozlišujeme:

1. *Krycie epitely*
2. *Riasinkové epitely*
3. *Resorbčné epitely*
4. *Žlazové epitely*
5. *Respiračné epitely*
6. *Zmyslové epitely*
7. *Zárodočné epitely*

Podľa tvaru buniek môžeme epitely rozdeliť na:

1. *Plochý (dlaždicový) epitel* – bunky sú ploché, ich šírka je výrazne väčšia ako výška. Tento typ epitelu vystiela pľúcne alveoly, tvorí mezotel (výstelka telesných dutín) a endotel (výstelku ciev).
2. *Kubický epitel* – šírka a výška bunky sú približne zhodné (napr. pigmentový epitel sietnice oka, epidermis kopijovcov).
3. *Cylindrický epitel* – výška buniek značne prevláda nad ich šírkou. Vyskytuje sa v tráviacej sústave takmer všetkých živočíchov (obr. 7).

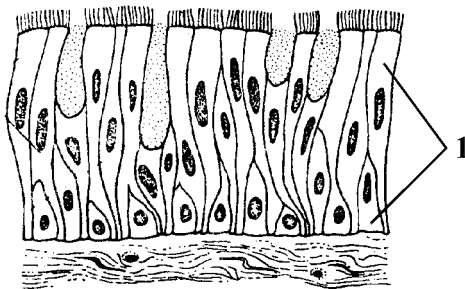


Obr. 7 Typy epitelov

A – plochý, B – kubický, C – cylindrický
(Podľa O. Pravda a kol., 1985)

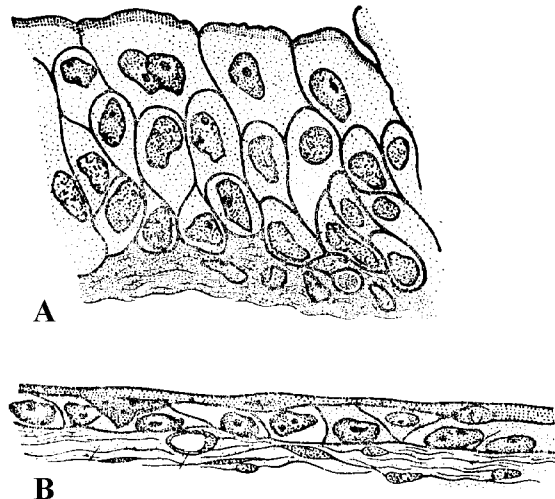
Podľa počtu vrstiev buniek sa rozlišuje:

1. *Jednovrstvový epitel* – tvorený iba jednou vrstvou buniek, ktoré môžu byť ploché, kubické alebo cylindrické. Jednovrstvový epitel je charakteristický pre bezstavovce.
2. *Viacradový epitel* (obr. 8) – má nerovnako vysoké bunky. Všetky nasadajú na bazálnu membránu, ale nie všetky dosahujú na povrch. Takýto epitel vystiela napr. dýchaciu sústavu cicavcov.
3. *Vrstevnatý epitel* – tvorený niekoľkými vrstvami buniek nad sebou, pričom iba spodná vrstva buniek nasadá na bazálnu membránu.
4. *Prechodný epitel* (obr. 9) – je typický pre močové cesty cicavcov. Je prispôbený rozťahovaniu a sťahovaniu močového mechúra. Pri stiahnutom orgáne tvoria bunky 4 až 5 vrstiev, pri silno rozťahnutom 2 až 3 vrstvy, pričom sa povrchové bunky splošňujú.



Obr. 8 Viacradový epitel

1 – bunky epitelu
(Upravené podľa O. Pravda a kol. 1985)



Obr. 9 Prechodný epitel

A – orgán nenaplnený
B – orgán naplnený (bunky sú maximálne sploštené)
(Upravené podľa O. Pravda a kol., 1985)

Krycie epitely

Krycie epitely tvoria bariéru medzi vonkajším a vnútorným prostredím organizmu. Povrch tela pokrýva – **epidermis**, ktorá je u bezstavovcov jednovrstvová, u článkonožcov pokrytá kutikulou a u stavovcov spolu s coriom (zamšou) vytvára kožu – **integument**. Okrem toho tieto epitely vystielajú telové dutiny, kde sú súčasťou serózných blán (**mezotel**), vystielajú cievy systém (**endotel**) a vnútro dutých orgánov (epitel čreva, maternice, močového mechúra, vývodov žliaz atď.).

Jednotlivé krycie epitely sa od seba morfológicky líšia. Podľa toho z kolíkych vrstiev buniek sa epitel skladá rozlišujeme epitely **jednovrstvové** a **viacvrstvové**. Podľa tvaru buniek rozlišujeme epitel **kubický**, **dlaždicový** a **cylindrický**. Voľný povrch krycích epitelov býva špecializovaný na určitú funkciu a vytvárať špecifické útvary. Takýmito útvarmi môžu byť **mikroklky**, ktoré zväčšujú voľný povrch bunky. Mikroklky nachádzame v epiteli tenkého čreva u stavovcov i bezstavovcov. Stavovce majú ešte navyše povrch tenkého čreva zväčšený aj klkami, ktoré u bezstavovcov nenachádzame. Ďalšou špecializáciou povrchu krycieho epitelu sú **riasinky**. Ich charakteristickou vlastnosťou je kmitavý pohyb. Týmto spôsobom sa pohybuje hlien a v ňom zachytené nečistoty von z dýchacích ciest. Primárnym larvám a evolučne primitívnym živočíchom slúži takýto obrvený epitel na pohyb. U suchozemských stavovcov je častým javom **rohovatenie epitelu**. Môžeme ho pozorovať na miestach, kde je povrch epitelu vystavený mechanickým vplyvom. Povrchové bunky takéhoto epitelu strácajú jadrá a niektoré organely. Cytoplazma týchto buniek sa postupne naplní zrnami keratínu (rohoviny) a celé bunky sa postupne odlupujú od povrchu.

Riasinkové a resorbčné epitely

Obom typom bola venovaná pozornosť v predchádzajúcom texte, preto iba stručne pripomeniem základnú charakteristiku. Riasinkový epitel má na povrchu riasinky, ktoré sa kmitavo pohybujú. Je viac rozšírený u bezstavovcov. Nachádza sa v rozličných orgánoch od epidermis cez pohlavné orgány, tráviaci systém až po nervovú sústavu a zmyslové orgány. Resorbčný epitel sa skladá z buniek prispôbených vstrebávaniu látok. Plní túto úlohu mu pomáhajú mikroklky na povrchu buniek, ktoré zväčšujú resorbčnú plochu.

Žľazový epitel

Bunky žľazového epitelu majú schopnosť produkovať sekrety. Najjednoduchším prípadom sú **jednobunkové žľazy**, ktoré môžu byť vtrúsené v epiderme (máloštetinavce, ryby, larvy obojživelníkov) alebo v epiteli dýchacích ciest (pohárikovité bunky). Ak sa súbor žľazových buniek vliaci pod povrch epitelu vzniká **mnohobunková žľaza**. Sekrety zo žliaz môžu byť odvádzané pomocou vývodu, vtedy hovoríme o **exokrinných** žľazách, alebo je sekret priamo vylučovaný do okolia bunky, vtedy hovoríme o **endokrinných** žľazách. Podľa tvaru sekrečných dutín a stupňa členitosti ich vnútorného priestoru delíme žľazy na (obr. 10):

Tubulózne – sekrečné dutiny majú trubicovitý tvar. Ak sa táto trubica vetví na niekoľko oddielov, označujeme žľazu ako rozvetvená tubulózna žľaza. Niekedy sa trubica stáča do kľbka (potné a pachové žľazy cicavcov). V takom prípade hovoríme o stočenej (kľbkovitej) žľaze.

Alveolárne – sekrečné dutiny majú tvar vačka (alveoly), alebo acinusu (vačka, ktorý nasadá na veľmi tenký vývod). Rozvetvené alveolárne žľazy sa skladajú z viacerých alveolov alebo acínov, ktoré ústia do jedného spoločného vývodu (mazové žľazy stavovcov).

Zložené – na spoločný vývod naväzuje viac rozvetvených jednotiek. Takýmto spôsobom vznikajú tubuloalveolárne žľazy (mliečne žľazy cicavcov).

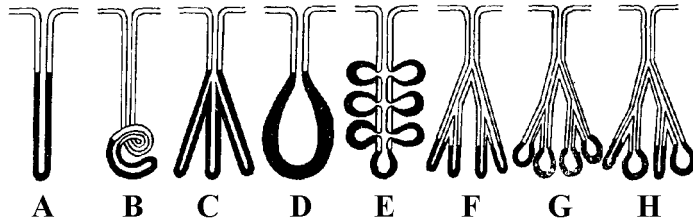
Podľa toho, akým spôsobom vystupuje sekret z tela žľazovej bunky, rozlišujeme nasledujúce druhy sekrecie:

Holokrinná – bunka hromadí sekret a potom sa rozpadá, čím sa sekret uvoľňuje a bunka hynie.

Apokrinná – apikálna časť bunky sa plní sekretom. Potom sa táto časť oddelí od tela bunky a odchádza spolu so sekretom. Zostávajúca časť bunky s jadrom zostáva zachovaná, postupne dorastá a celý cyklus sa opakuje.

Ekrinná (merokrinná) – bunka vylučuje sekret bez svojho poškodenia prostredníctvom exocytózy alebo difúzie.

Endokrinným žľazám sa budeme bližšie venovať pri popise systému hormonálneho riadenia. U bezstavovcov veľmi významnú úlohu plnia žľazy produkujúce feromóny, ktoré slúžia hmyzu na vzájomnú komunikáciu. Často sa vyskytujú tzv. repelentné žľazy produkujúce fenoly a chinóny (Heteroptera, Diplopoda a i.). Niektoré ulitníky (rod *Dolium*) produkujú až 4 % kyselinu sírovú.



Obr. 10 Schématické znázornenie žliaz

A – jednoduchá tubulózna, B – stočená tubulózna, C – rozvetvená tubulózna, D – jednoduchá alveolárna, E – rozvetvená alveolárna, F – zložená tubulózna, G – zložená alveolárna, H – zložená tubuloalveolárna (Podľa O. Pravda a kol., 1985)

Respiračný epitel

Respiračný epitel umožňuje výmenu plynov medzi krvou a vzduchom v pľúcnych alveolách. Podobný epitel pokrýva aj žiabrové lístky rýb.

Zmyslový epitel

Zmyslový epitel má schopnosť zachytávať špecifické impulzy z vonkajšieho prostredia a vzniknuté impulzy odovzdáva pomocou nervových výbežkov do príslušného nervového centra (čuchový epitel, chuťový epitel ...).

Zárodočný epitel

Zárodočný epitel predstavuje miesto delenia a dozrievania pohlavných buniek. Tvorí výstelku gonád, kde prebieha spermiogéza a oogenéza.

3. 3 Podporné tkanivá

Podporné tkanivá sa vyvinuli z mezodermy. V tele vyplňujú priestory medzi orgánmi, obaľujú orgány, tvoria oporné a spevňovacie systémy. Skladajú sa z buniek, medzibunkovej hmoty a z vlákien. Rozlišujú sa hlavne podľa konzistencie medzibunkovej hmoty na väzivá (polotekuté), chrupavky (tuhé) a kosti (tvrdé). Analógiou podporných tkanív je u vývojovo nižších živočíchov **mezoglea** (Porifera – hubky, Coelenterata – mechúrniky) a **mezenchým** (Plathelminthes – ploskavce, Nemertini – pásnice, ale i Hirudinea – pijavice).

Väzivá

Väzivá sú zložené z buniek, vlákien a medzibunkovej hmoty, ktorá je pomerne riedka až tekutá.

Bunky väziv môžu byť v tkanive umiestnené pevne (fixne) alebo volne (pohyblivé, blúdivé bunky). Z pevných buniek sa najčastejšie vyskytujú **fibrocyty**, obyčajne pevne späté s vláknami. Tieto majú vretenovité telo s oválnym jadrom a často sa navzájom spájajú svojimi výbežkami. Podobne sa svojimi hviezdovitými telami dotýkajú aj **retikulárne bunky**, ktoré sa často vyskytujú najmä v lymfatických uzlinách. Niektoré retikulárne bunky majú schopnosť fagocytózy. **Tukové bunky** sa v tkanive vyskytujú buď jednotlivito alebo v malých skupinách. Tieto bunky majú schopnosť hromadiť tuk, a to buď v jednej veľkej vakuole (univakuolárne bunky), alebo v podobe množstva menších vakuol (multivakuolárne bunky). Univakuolárne tukové bunky vytvárajú biele tukové väzivo, ktoré predstavuje bežný typ tukového väziva väčšiny cicavcov. Multivakuolárne tukové bunky sú súčasťou hnedého tuku, ktorý sa vyskytuje hlavne u zimných spáčov a u mláďat cicavcov.

K pohyblivým typom buniek patria **histocyty**, ktoré majú veľkú schopnosť fagocytózy. Objavujú sa aj blúdivé krvné elementy, napr. neutrofilné a eozinofilné granulocyty, monocyty a lymfocyty. Podrobnejšie sa o nich hovorí na inom mieste.

Vlákná väziv môžu byť kolagénové, elastické a retikulárne. **Kolagénové vlákna** sú najrozšírenejšie väzivové vlákna. Hlavnou stavebnou zložkou je kolagén, z ktorého varením vzniká gelej. Kolagénové vlákna sú zložené z menších jednotiek – fibril, ktoré sú tvorené paralelne usporiadanými mikrofibrilami. Vlákna z kolagénu sú veľmi pevné. Šľacha znesie ťah až niekoľko sto kilogramov na 1 cm². Väzivá, v ktorých majú prevahu kolagénové vlákna majú v čerstvom stave bielu až namodralú farbu. **Elastické vlákna** sú tenšie a vyznačujú sa veľkou pružnosťou. Znesú natiahnutie až o 50% pôvodnej dĺžky a po skončení pôsobenia ťahu sa vrátia do pôvodného stavu. Základnou stavebnou zložkou týchto vlákien je elastín. Tieto vlákna na rozdiel od kolagénových nevytvárajú zväzky, ale prebiehajú jednotlivito. Väzivo s prevahou elastických vlákien má žltkastú farbu. **Retikulárne vlákna** sú charakteristické svojím mrežovitým usporiadaním. Nachádzajú sa najmä v riedkych väzivách a okolo ciev.

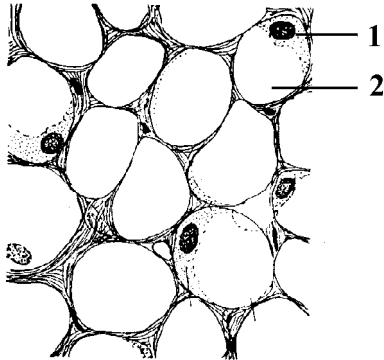
Základná **medzibunková hmota** predstavuje homogénnu hmotu, v ktorej sú uložené vlákna a bunky väziva. Je tvorená prevažne vodou a rozpustenými polysacharidmi. Plní prevažne podpornú funkciu, ale tiež predstavuje prostredie pre difúziu tkanivového moku, ktorý prináša bunkám výživu, kyslík a odvádza splodiny metabolizmu.

Podľa toho, ktorá zložka vo väzive prevláda rozlišujeme niekoľko skupín väziv.

Riedke väzivo je rozšírené v organizme všetkých živočíchov. Má za úlohu vyplňovať dutiny a medzery. Vyskytuje sa pod bazálnou membránou takmer všetkých krycích epitelov a skoro vo všetkých vnútorných orgánoch. Z vláknitej zložky majú na stavbe riedkeho väziva najväčší podiel kolagénové vlákna, ale zastúpené sú aj elastické vlákna. Z buniek sa vyskytujú najmä fibrocyty a histocyty. Značne prevláda medzibunková hmota, ktorá je polotekutej konzistencie. Dôležitou úlohou riedkeho väziva je sprostredkovanie výživy a látkovej výmeny iných druhov tkanív. **Retikulárne väzivo** predstavuje priestorovú sieť zloženú z retikulárnych buniek a retikulárnych vlákien. V okách tejto siete sa zachytávajú voľné bunky, najmä lymfocyty. Retikulárne väzivo nachádzame najmä v ústrojoch, ktoré majú úlohu pri filtrácii a pri tvorbe krvi (kostná dreň, lymfatické uzliny). **Tukové väzivo** (obr. 11) vzniká nahromadením tukových buniek a predstavuje zásobárňu energie a izolačný materiál organizmu. Okrem toho obaľuje niektoré orgány a plní funkciu ochranného puzdra (okolo obličiek). U bezstavovcov sa zhromažďujú tukové kvapôčky v bunke okolo jadra. U stavovcov sa vytvára spojitá tuková hmota, vyplňujúca bunku a zatlačujúca jadro. Tukové tkanivo má u stavovcov, ale i u mnohých bezstavovcov (corpus adiposum u lariev hmyzu) aj vedľajšiu funkciu exkrécko-kumulatívnu, pretože sa v ňom ukladajú niektoré metabolity a toxické látky.

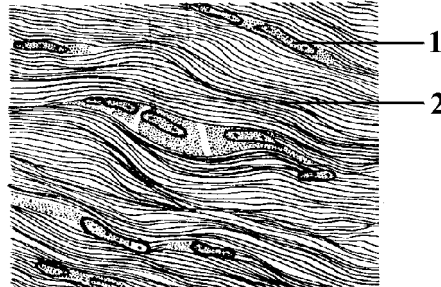
Tuhé neusporiadané väzivo má v prevahe vláknitú zložku, hlavne kolagénové vlákna prebiehajúce rozličnými smermi (plst'ovite). Elastické a retikulárne vlákna sú zastúpené menej. Z buniek prevládajú hlavne fibrocyty, ale prítomné sú i ostatné typy buniek. Tento typ väziva sa vyskytuje ako väzivovitá zložka kože, tvorí väzivové púzdra rozličných orgánov (obličky) a tvorí „vankúšiky“ na chodidlách mnohých druhov cicavcov. **Tuhé usporiadané väzivo** vytvára šľachy (tendines) a väzy (ligamenta). **Väzy** sú zložené prevažne z elastických vlákien, ktoré prebiehajú rovnobežne a sú pospájané malým množstvom riedkeho väziva. **Šľachy** (obr. 12) sa skladajú zo

zväzkov rovnobežne prebiehajúcich kolagénových vlákien vytvárajúcich povrazce. Pomedzi vlákna sa nachádzajú fibrocyty, ktorých výbežky zasahujú hlboko medzi vlákna. Primárne zväzky sú na povrchu obalené riedkym väzivom. Tento obal sa nazýva endotendineum. Niekoľko primárnych zväzkov vytvára sekundárny zväzok obalený väzivovým obalom – peritendineom. Celú šľachu obaluje puzdro, ktoré sa označuje epitendineum.



Obr. 11 Tukové väzivo

1 – tuk, 2 – cytoplazma s jadrom
(Upravené podľa O. Pravda a kol., 1985)

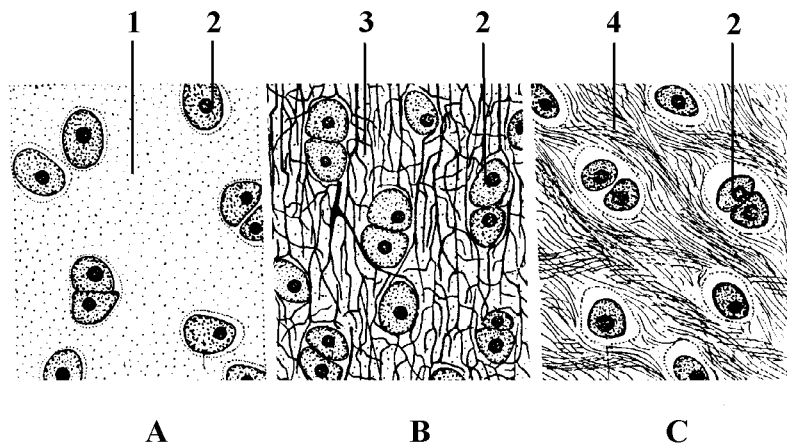


Obr. 12 Šľacha

1 – fibrocyt, 2 – kolagénové vlákna
(Upravené podľa O. Pravda a kol., 1985)

Chrupavka

Chrupavka spĺňa požiadavky organizmu na pevnosť a pružnosť. Na jej stavbe sa podieľajú bunky, vlákna a medzivláknová hmota, ktorá je pomerne tuhá a pružná. Podľa štruktúry základnej hmoty rozlišujeme tri druhy chrupavky: hyalinnú, elastickú a väzivovú (obr. 13). **Hyalinná chrupavka (sklovitá)** je najrozšírenejším typom. Vyskytuje sa už u mnohoštetinavcov (Polychaeta), tvorí subradulu ulitníkov (Gastropoda), kostru žralokov (Selachiformes) (u veľkých druhov inkrustovaná CaCO_3), vytvára zárodočný skelet vyšších stavovcov (postupne osifikuje), a v dospelosti tvorí iba hrtan, konce rebier, spevňuje nos a vytvára kĺbové chrupavky. Tento typ chrupavky je ohybný a elastický, belasej až namodralej farby. Bunky (chondrocyty) sklovitej chrupavky sú obyčajne oválneho tvaru. Sú uložené v komôrkach buď jednotlivito, alebo v skupinách. U staršej chrupavky prevláda medzibunková hmota, u mladšej sú bunky hustejšie vedľa seba. Základná hmota je buď amorfná, tvorená z mukopolysacharidov a vody (až 80 %), alebo vláknitá, tvorená z jemnej siete kolagénových fibríl, ktorá je zaliata do amorfnej hmoty. Na povrchu je chrupavka obalená väzivovým obalom z tuhého kolagénu s prímiesou elastických vlákien – **perichondrium**. **Elastická chrupavka** má podobné zloženie ako chrupavka hyalinná. V základnej hmote má však okrem kolagénových aj veľa elastických vlákien. Farba tejto chrupavky je vďaka týmto vláknam nažltlá. Vyskytuje sa v ušnici, sluchovej a Eustachovej trubici. **Väzivová chrupavka** sa vyskytuje pomerne vzácné. Výraznú prevahu majú kolagénové vlákna, amorfnej hmoty je málo. Chondrocyty sú uložené medzi kolagénovými vláknami a sú pomerne málo zastúpené. Tento typ chrupavky dobre odoláva tlaku i ťahu a u stavovcov sa vyskytuje v podobe medzistavcových platničiek (menisci intervertebrales) a v sponě lonovej kosti.



Obr. 13 Chrupavka

A – hyalinná, B – elastická, C – väzivová

1 – základná hmota, 2 – chondrocyt, 3 – elastické vlákna, 4 – kolagénové vlákna

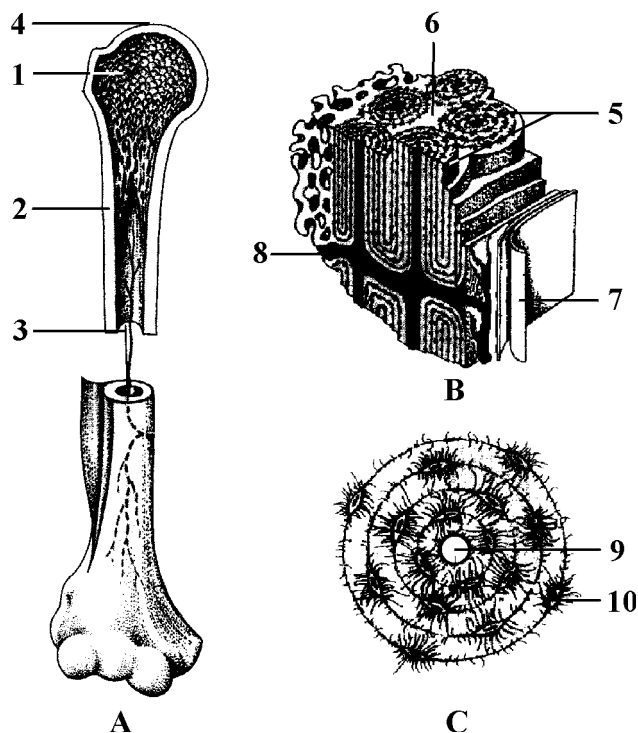
(Upravené podľa O. Pravda a kol., 1985)

Kosť

Kostné tkanivo tvorí podstatnú časť skeletu stavovcov. Základná hmota je silne mineralizovaná (hydroxyapatit CaHPO_4 , CaCO_3 , MgHPO_4), čím toto tkanivo získava značnú tvrdosť. Minerálna zložka predstavuje až 65 % hmotnosti kosti. Prítomnosť vlákien kolagénu dodáva kostnému tkanivu potrebnú pružnosť. Okrem podpornej funkcie slúži kostné tkanivo ako zásobárň minerálnych látok, ktoré sú podľa potreby vydávané do krvného obehu. Kostné bunky – **osteocyty** sú uložené v dutinkách (lakúnach), ktoré sú navzájom pospájané jemnými kanálkami (canaliculi ossium). Tieto bunky sa zúčastňujú na uvoľňovaní minerálnej zložky z kostného tkaniva a tým sa podieľajú na regulácii hladiny vápnika v krvi. Osteocyt sa môže premeniť na osteoblast, alebo osteoklast. **Osteoblasty** sa zúčastňujú na tvorbe základnej kostnej hmoty, ktorú produkujú v podobe granúl. **Osteoklasty** sú obrovské bunky, ktoré sú schopné rozpúšťať a resorbovať kostné tkanivo. Rozlišujeme dva základné typy kostného tkaniva: kostné tkanivo väzivové a kostné tkanivo lamelárne. U cicavcov nachádzame takmer výlučne lamelárnu kosť. Väzivová kosť sa nachádza hlavne u nižších stavovcov, u cicavcov sa tento typ vyskytuje iba prechodne, v priebehu osifikácie.

Väzivové kostné tkanivo predstavuje primitívny druh kosti a u cicavcov sa vyskytuje iba prechodne, ako výsledok primárnej osifikácie. U nižších stavovcov, napr. rýb, sa vyskytuje ako trvalé kostné tkanivo. Skladá sa z plst'ovito usporiadaných kolagénových fibríl a predstavuje prechod medzi väzivom a kosťou. Osteocyty sú uložené v lakúnach pomedzi zväzky vlákien. Lamely sa v tomto type kostného tkaniva nenachádzajú vôbec.

Lamelárne kostné tkanivo sa skladá z mikroskopických platničiek – lamiel. Tieto lamely môžu prebiehať lineárne, pričom niekoľko súbežných lamiel vytvára voľným okom viditeľný kostný trámček. Takýmto spôsobom je usporiadaná **špongiózna kosť**, ktorá predstavuje hlavne tkanivo výplňové, nie nosné. Vyskytuje sa v epifýzach (hlaviciach) dlhých kostí a ako výplň krátkych kostí. Ak sú kostné lamely usporiadané koncentricky, vytvárajú trubice zasunuté jednu do druhej, hovoríme o **kompaktnej (osteonálnej) kosti**. Koncentrickým usporiadaním lamiel vznikajú tzv. osteóny (Haversove systémy). Dutina v ich strede sa nazýva Haversov kanálik, v ktorom prebiehajú cievy a nervy upevnené riedkym väzivom. Haversove kanáliky sú navzájom pospájané spojovacími kanálkami. Priestor medzi osteónmi je vyplnený vmedzerenými (intersticiálnymi) lamelami. Takúto stavbu majú diafýzy dlhých kostí (obr. 14).



Obr. 14 Stavba kosti

A – prierez dlhej kosti

B – stavba kosti (dobře viditeľné je tubicovitě usporiadanie kostných lamiel)

C – osteón

1 – špongiózne kostné tkanivo

2 – kompaktné kostné tkanivo

3 – dutina vyplnená dreňou

4 – kĺbová chrupavka

5 – osteóny

6 – vmedzerené lamely

7 – okostica

8 – krvné cievy

9 – Haversov kanálik

10 – osteocyty uložené v lakúnach (lakúny spájajú jemné kanáliky)

(Upravené podľa rôznych zdrojov)

Vývoj kostného tkaniva

Najbližším fylogenetickým predchodcom kostry stavovcov je chrbtová struna (chorda dorsalis), ktorú nájdeme u chordát. U vyšších stavovcov sa chorda dorsalis objavuje v embryonálnych štádiách ontogenézy, ale na stavbe kostry sa priamo nezúčastňuje. Túto úlohu preberá mezenchým, ktorý je derivátom mezodermu. Z mezenchýmu sa vyvíjajú všetky tkanivá, ktoré sa podieľajú na stavbe kostry, t. j. kompaktné i špongiózne kostné tkanivo, hyalínová chrupavka a väzivá. Kostné tkanivo sa z mezenchýmu vyvíja buď priamo (**dezmozogénna osifikácia**), alebo nepriamo, pričom sa z mezenchýmu vyvinie najprv hyalinná chrupavka, ktorá neskôr osifikuje (**chondrogénna osifikácia**). U embryí je takmer celá kostra budovaná hyalinnou chrupavkou. Tá sa postupne odbúrava a nahradzuje sa kostným tkanivom. Tento proces pokračuje aj po narodení jedinca a zakončuje sa až v dospelosti. Aj u dospelých jedincov sa zachováva chrupavka na kĺbových plochách v nosovej priehradke a inde. Niektoré kosti (krycie kosti na lebke, tvárové kosti a pod.) vznikajú na väzivovom podklade a neprechádzajú chrupavkovým štádiom.

Z chrupavkového základu vzniká kosť dvojakým spôsobom: perichondrálne a enchondrálne. Pri **perichondrálnej osifikácii** vytvára osteogénne tkanivo kostnú manžetu na povrchu chrupavkového modelu kosti. Táto manžeta sa stáva základom compactnej kosti. Chrupavkový model zodpovedá svojim tvarom budúcej kosti. Východiskom tohto typu osifikácie je perichondrium, neskôršie periost, ktorý nadobúda funkciu osteogénneho tkaniva. Osteoblasty uložené na spodnej strane perichondria vytvárajú na začiatku osifikácie tenkú manžetu, ktorá neskôr zhrubne. Dokonalé osteóny sa objavujú až po narodení jedinca. V tomto procese sa pôvodné kostné tkanivo odbúrava a na jeho mieste sa vytvára dokonalejšie kostné tkanivo. Pri perichondriálnej osifikácii rastie kosť do hrúbky. Po nej nasleduje enchordálna osifikácia.

Enchordálna osifikácia prebieha vo vnútri chrupavkového modelu kosti. Pri tomto type osifikácie vzniká špongiózne kostné tkanivo. Aby mohla začať osifikácia, musí najprv do vnútra chrupavkového modelu kosti preniknúť osteogénne tkanivo, postupne ju odbúrať a nahradiť kostným tkanivom. V strede chrupavkového modelu dochádza najprv k hypertrofii chondrocytov, ktoré neskôr začínajú vápenať. Tak dochádza k redukcii základnej chrupavkovej hmoty, ktorá vápenať a vytvára priehradky súbežné s dlhou osou budúcej kosti. V chondrocytoch vznikajú regresívne zmeny a postupne zanikajú. Jednotlivými kanálikmi v kosti preniká do vnútra väzivo a spolu s ním cievy.

Väzivo s cievmi vrastá do dutiniek, ktoré vznikli pôsobením chondroklastov (buniek rozrušujúcich chrupavkové tkanivo). Činnosťou týchto buniek vznikajú v osifikačnom centre ďalšie dutinky, ktoré predstavujú prvotný dreňový priestor. Osteoblastické väzivo sa rozrastá a rozrušuje mechúrikovitú a zväpatenú chrupavku. Takto vzniká stále väčší a členitejší priestor, ktorý sa postupne vyplňuje primárnou kostnou dreňou. Časť buniek primárnej kostnej drene sa diferencuje na krvotvorné bunky, ktoré časom nadobudnú prevahu a primárna dreň sa mení na sekundárnu (krvotvornú).

Osifikácia začína podľa typu kosti v rôznom veku a vychádza z jedného alebo viacerých osifikačných bodov. Dlhé kosti majú najmenej tri osifikačné body. Jeden v diafýze a po jednom v hornej a dolnej epifýze. Medzi epifýzami a diafýzou zostáva až do skončenia rastu kosti vrstva chrupavky – epifýzodiafýzárna platnička. Ak sa táto platnička poškodí, zastaví sa vývin kosti a kosť prestane rásť do dĺžky. Čím je kosť staršia, tým viac obsahuje anorganických látok a stáva sa krehkejšou.

Na vývin kosti má vplyv rastový hormón hypofýzy a hormón prítitných teliesok, ktorý má vzťah k hospodáreniu s vápnikom. Brzdíaci vplyv na vývin kostí majú pohlavné hormóny. Pri blokovaní ich účinku v mladom veku (kastrácia) dochádza k intenzívnejšiemu rastu kostí do dĺžky.

Zubné tkanivo

Zubné tkanivo sa podobá na tkanivo kostí. Základná hmota obsahuje okrem kolagénových vlákien aj amorfnú hmotu, ktorá má ešte vyššiu koncentráciu minerálnych látok ako v kosti. Na okraji tejto hmoty ležia bunky zuboviny – odontoblasty, ktoré vytvárajú zubovinu – dentín pretkaný dentínovými kanálkami (podobné Haversovým kanálkom kosti). Pod zubovinou sa nachádza zubná dreň, do ktorej prenikajú nervy a cievy. Z vrchu je zubovina chránená sklovinou, ktorá má ektodermálny pôvod. Spodná časť koreňa zuby je pokrytá hrubo vláknitou kosťou bez kanálikov – tzv. cement, ktorý upevňuje zub v čeľusti.

3. 4 Trofické tkanivá

K trofickým tkanivám sa zaraďujú telové tekutiny, hoci najjednoduchšie z nich sú tvorené prevažne vodou a obsahujú iba málo buniek. Telové tekutiny preberajú z vonkajšieho prostredia živiny, rozvádzajú ich po organizme a odvádzajú z neho produkty metabolických dejov. Okrem toho zohrávajú úlohu pri imunitných reakciách organizmu, hormonálnom riadení a u endotermných stavovcov plnia aj termoregulačnú funkciu. Podieľajú sa aj na rozvoje dýchacích plynov (okrem vzdušnicovcov – Tracheata). Počas fylogenézy sa vyvinulo niekoľko typov telových tekutín. Čím je živočích fylogeneticky dokonalejší, tým dokonalejšie sú aj jeho telové tekutiny.

Hydrolymfa predstavuje telovú tekutinu ostnokožcov (Echinodermata). Koluje vo zvláštnom systéme ciev s pentaradiálnou súmernosťou – tzv. **ambulakrálna sústava**. Je to takmer číra tekutina, ktorá má zloženie podobné fyziologickému roztoku. Obsahuje iba niektoré soli a málo voľne plávajúcich buniek amébovitého tvaru. Neobsahuje bielkoviny usposobené na transportnú funkciu. Iba niekedy sa v nej vyskytujú bielkoviny, ktoré slúžia ako primitívne prenášače kyslíka. V staršej literatúre sa uvádza, že sa hydrolymfa vyskytuje aj u primitívnych skupín ako mechúrniky (Coelenterata) a ploskavce (Plathelminthes). V súčasnosti sa však preferuje názor, že tekutina, ktorá vyplňa medzibunkové priestory v tkanivách týchto primitívnych živočíchov bez obehovej sústavy, je tkanivový mok.

Hemolymfa je zložitejšia telová tekutina, ktorá obieha buď v uzavretej, alebo v otvorenej obehovej sústave (napr. u mäkkýšov – Mollusca, článkonožcov – Arthropoda). Obsahuje viac organických a anorganických látok, a aj dýchacie pigmenty (väčšinou hemocyánín). Dýchacie pigmenty nie sú okrem výnimočných prípadov sústredené v erytrocytoch, ale voľne rozpustené v tekutine.

Lymfa je telová tekutina fylogeneticky vyšších skupín živočíchov cirkulujúca v uzavretých lymfatických cievmi, ktoré vyúsťujú do krvného obehu. Vzniká v medzibunkových priestoroch z tkanivového moku. Zbiera sa do lymfatických kapilár, potom prúdi do širších ciev, ktorých súčasťou sú lymfatické uzliny. V nich sa odstraňujú produkty metabolizmu a ničia baktérie. Očistená lymfa potom prúdi do krvných žíl.

Krv je veľmi zložitá telová tekutina a neexistuje jej jednoznačná definícia. Má pomerne stále zloženie a cirkuluje v uzavretej cievnej sústave. Niekedy sa uvádza, že krv a lymfa sa navzájom podmieňujú. V takomto ponímaní sa krv vyskytuje iba u podkmeňa Vertebrata (stavovce).

Zloženie krvi

Krv sa skladá z tekutej a tuhej zložky. Tekutú zložku predstavuje **krvná plazma**. Plazma je tvorená z 90 % vodou. Zbytok predstavujú minerálne látky (Na, K, Ca, Mg, Cl, Fe, Cu...), bielkoviny (albumíny, globulíny a fibrinogén) a iné organické látky (lipidy, cholesterol, aminokyseliny, močovina...). Tuhú zložku predstavujú krvinky a krvné doštičky.

Červené krvinky (erytrocyty) predstavujú jednu z najšpecializovanejších a zároveň najjednoduchších buniek. Majú okrúhly až elipsovité tvar a u cicavcov sú v strede preliačené. Erytrocyty cicavcov neobsahujú jadro ani väčšinu ostatných bunkových organel. Červené krvinky rýb, obojživelníkov, plazov a vtákov majú jadro. Veľkosť červených krviniek je druhovo rozdielna a do istej miery kolíše aj u toho istého jedinca. Z cicavcov má najväčšie erytrocyty ťava (10,5 µm) a mrož (10 µm). Najmenšie erytrocyty má kabar pižmový (*Moschus moschiferus*) 2,5 µm. Červené krvinky človeka majú veľkosť 7,2 µm. Počet erytrocytov je u jednotlivých živočíšnych druhov rozdielny a približne závisí od veľkosti krviniek (čím sú väčšie, tým ich je menej). Najdôležitejšou súčasťou erytrocytov je hemoglobín, ktorý tvorí 90 % ich sušiny. V pľúcnych alebo žiabrových kapilárach sa na hemoglobín viaže kyslík a vzniká oxyhemoglobín. V tkanivách sa kyslík uvoľňuje a na hemoglobín sa viaže oxid uhličitý (vzniká karboxyhemoglobín). Červené krvinky vznikajú v kostnej dreni z proerytroblastov a zanikajú v pečeni a slezine.

Biele krvinky (leukocyty) majú schopnosť amébovito sa pohybovať. Na rozdiel od červených krviniek sú bezfarebné a vždy obsahujú jadro. Ich počet v krvi je podstatne nižší. V organizme plnia obrannú funkciu a možno ich nájsť aj v iných tkanivách. Podľa obsahu špecifických granúl ich delíme na granulocyty a agranulocyty.

Granulocyty rozdelíme podľa schopnosti granúl farbiť sa rôznymi farbivami na neutrofilné, eozinofilné a bazofilné. **Neutrofilné granulocyty** patria k najhojnejšie sa vyskytujúcim bielym krvinkám (s výnimkou prežúvavcov). Ich cytoplazma obsahuje drobné granuly, ktoré sa farbia neutrálnymi farbivami. Tieto granulocyty patria k najaktívnejším leukocytom so silno vyvinutou schopnosťou fagocytózy. Látky z granúl slúžia na likvidáciu pohltených častíc. Môžu vystupovať cez stenu vlásočnic do tkanív a tam sa zúčastňujú na likvidácii bakteriálnej infekcie. Vznikajú v kostnej dreni, žijú 2 – 4 dni a zanikajú v tkanivách, močovom a tráviacom systéme. **Eozinofilné granulocyty** majú veľké granuly farbiace sa eozinom. Sú väčšie ako predchádzajúce ale je ich menej. Ich fagocytárna aktivita je pomerne slabá. Uplatňujú sa pri alergických a parazitárnych ochoreniach, pri ktorých sa ich počet zvyšuje. Vyskytujú sa hlavne v slizniciach na tých miestach, ktorými prenikajú do tela parazity a alergény (pľúca, tráviace ústroje). **Bazofilné granulocyty** sú najmenej zastúpené biele krvinky. Jadro týchto granulocytov je nevýrazne segmentované. Granuly obsiahnuté v cytoplazme sa farbía zásaditými farbivami a obsahujú značné množstvo heparínu a histamínu. Obsah svojich granúl uvoľňujú v tkanivách postihnutých zápalovým procesom. Ich hlavná úloha pravdepodobne spočíva pri niektorých typoch alergických reakcií.

Agranulocyty majú cytoplazmu bez granúl. Delia sa na lymfocyty a monocyty. **Lymfocyty** sú po neutrofilných granulocytoch najrozšírenejším typom leukocytov. Vyskytujú sa hlavne v lymfe a vo všetkých orgánoch lymfatickej sústavy. Majú veľké jadro, ktoré vyplňa takmer celú bunku. Majú dobre vyvinutú schopnosť pohybu a fagocytózy. Lymfocyty sú jediné bunky schopné špecificky rozpoznávať antigén! Preto sa stali základom špecifickej (získanej) imunity. **Monocyty** sú najväčšími spomedzi bielych krviniek, ale ich jadro je pomerne malé, oválne. V tkanivách môžu žiť niekoľko mesiacov (možno aj rokov). Ich konečnú diferenciáciu ovplyvňujú miestne faktory a tak existujú vo viacerých špecializovaných podobách a funkciách. Napriek tejto špecializácii prejavujú niektoré spoločné funkcie: fagocytóza, schopnosť produkovať biologicky aktívne látky a prezentovať antigén. (Prezentácia antigénu spočíva v tom, že makrofág fagocytuje cudzorodú látku, čiastočne ju strávi a zložky antigénnej povahy exponuje na svojom povrchu, kde ich „ponúkne“ lymfocytom, ktoré si ho zapamätajú.) Pre fagocytózu sú vybavené početnými receptormi, pomocou ktorých rozoznávajú častice určené na pohltenie a likvidáciu.

Krvné doštičky (trombocyty) sú oválne alebo okrúhle útvary bez jadra. Vznikajú fragmentáciou cytoplazmy veľkých buniek v červenej kostnej dreni – megakaryocytov. Žijú iba niekoľko dní. Pri poškodení cievnej steny sa zhlukujú, rozpadajú a uvoľňujú trombokinázu, ktorá premieňa fibrinogén z krvnej plazmy na vláknitý fibrín a vytvára krvnú zrazeninu – trombus. Podobnú funkciu u bezstavovcov plnia **koaguloocyty**, ktoré na rozdiel od trombocytov majú jadro.

3. 5 Svalové tkanivá

Svalové tkanivo sa skladá z buniek alebo syncýtií (mnohojadrové útvary), ktoré sa vyznačujú špecifickou schopnosťou kontrakcie. Hoci táto schopnosť patrí k bežným vlastnostiam živej hmoty, v prípade svalového tkaniva je výrazne vystupňovaná. Už u buniek prvokov (Protozoa) môžeme pozorovať diferencované vláknité útvary – myonémy, ktoré majú schopnosť kontrakcie. Podobne svalové bunky majú vo svojej cytoplazme osobitné vláknité – myofibrily, ktoré sú nositeľmi svalového pohybu. Svalové tkanivo je u väčšiny druhov mezodermálneho pôvodu. Existujú však výnimky, najmä medzi najjednoduchšími mnohobunkovcami, ktoré majú svalovinu ektodermálneho, prípadne aj endodermálneho pôvodu. Svalové tkanivá rozdeľujeme na hladké, priečne pruhované a srdcové.

Hladká svalovina je zložená z buniek (myocytov) pretiahnutého, vretenovitého tvaru s centrálnym uloženým paličkovitým jadrom. V ich cytoplazme je pozorovateľný aktíno-myozínový komplex umožňujúci pohyb. (Princíp pohybu bude bližšie vysvetlený pri priečne pruhovanej svalovine.) Tieto bunky patria medzi najväčšie, nakoľko môžu dosiahnuť dĺžku až 500 μm (gravidná maternica), pri hrúbke iba 4 – 7 μm . Myocyty bývajú uložené paralelne vedľa seba. Medzi nimi sa nachádza len málo intercelulárneho priestoru, v ktorom je nepatrné množstvo retikulárnych a elastických vlákien, ktoré potom vytvárajú šľachu. Hladká svalovina často vytvára svalové vrstvy. Najčastejšie býva vrstva longitudiálna kombinovaná s vrstvou cirkulárnou, čo umožňuje peristaltický pohyb – veľmi názorná je predstava dáždovky. Tento typ svaloviny prevláda u bezstavovcov s výnimkou článkonožcov (Arthropoda) a srdcového svalu mäkkýšov (Mollusca). U stavovcov je inervácia tejto svaloviny zabezpečená vegetatívnym nervstvom, preto tieto svaly nepodliehajú vôli individua. Nachádza sa v stene tráviaceho traktu, v dýchacom a močovopohlavnom systéme, v stenách ciev, v koži a tiež v žľazových vývodoch.

Priečne pruhovaná (kostrová) svalovina je tvorená vláknami (myónmi), ktoré vznikli splynutím viacerých buniek a majú mnoho (až niekoľko 100) jadier. Takémuto útvaru hovoríme syncýtium. Vlákna priečne pruhovaného svalu sú približne 10 – 100 μm široké a až do 20 cm dlhé. Povrchová membrána svalových vlákien sa označuje **sarkolema**. Je vystužená retikulárnymi vláknami a mierne zhrubnutá. Cytoplazma svalového vlákna je **sarkoplazma**. Sarkoplazmy je pomerne málo, vyskytuje sa hlavne v blízkosti jadra, ktoré je uložené periférne pod sarkolemou. Vo vnútri vlákien (myofibril) sú kontraktilné proteíny a ďalšie proteíny dôležité pre funkciu svalu (napr. myoglobín, ktorý zaisťuje prenos O_2). Vlákna sa spájajú do snopcov obalených väzivom (perimysium). Viac takýchto snopcov vytvára sval, ktorý je na povrchu obalený takisto väzivovou pošvou (epimýziou). Epimýzium postupne prechádza do šľachy, alebo inej štruktúry podľa typu svalu.

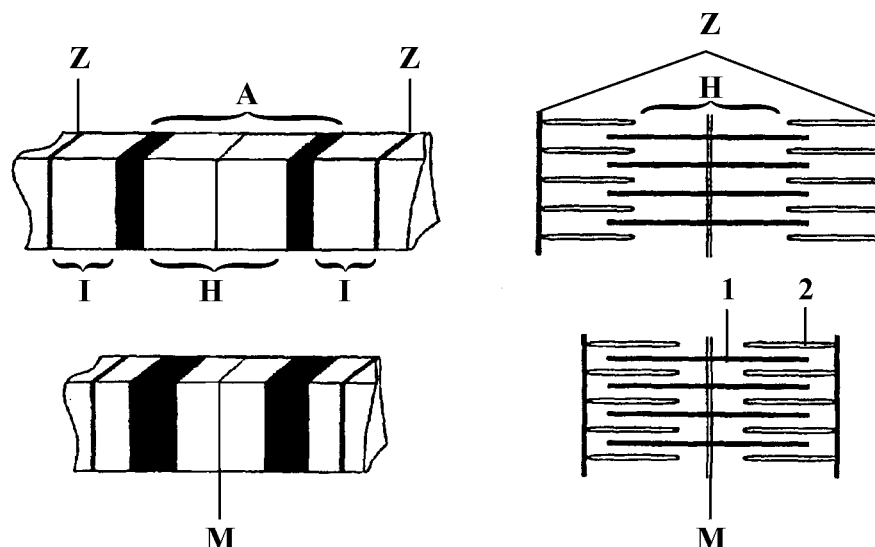
Svalové vlákna zastúpené vo svale nie sú rovnaké. Rozlišujeme svalové vlákna biele a svalové vlákna červené. V tom istom svale môžu byť zastúpené oba typy vlákien. **Červené vlákna** obsahujú veľké množstvo mitochondrií, čo znamená, že tieto svaly využívajú energiu respiračného cyklu. Tieto svalové vlákna reagujú na podnet pomalšie, a kontrakčná vlna pretrváva dlhšie. **Biele vlákna** obsahujú glykolytické enzýmy, čo poukazuje na to, že získavajú energiu glykolýzou za vzniku kyseliny mliečnej. Sú schopné reagovať rýchlejšie, ale skoro sa unavia.

Myofibrily predstavujú funkčnú podstatu svalového vlákna. Sú usporiadané pozdĺžne a majú osobitú štruktúru. Každá fibrila je tvorená striedavo zo svetlejších izotropných aktínových vlákien a tmavších anizotropných myozínových vlákien (obr. 15). Priečne cez izotropný úsek sa tiahne platnička – telofragma (Z-línia), ktorá prestupuje všetkými myofibrilami a upevňuje sa na sarkolemu. **Aktínové** vlákna sa upínajú kolmo na Z-líniu z oboch strán. Stredom myofibrily sú paralelne s osou bunky a tenkými aktínovými filamentami umiestnené hrubé **myozínové** vlákna. Ich stredy sú naprieč spojené bielkovinou, ktorá je viditeľná ako M-línia. Aktínové a myozínové vlákna sa čiastočne prekrývajú a vytvárajú tak obraz priečneho pruhovania, kde sa striedajú izotropné (aktínové) a anizotropné

(myozínové) úseky. Izotropné úseky sú medzi myofibrilami predelené Z-líniami. Anizotropné prúžky majú ešte vnútornú H-zónu, tj. miesto, kde sa aktín a myozín vzájomne neprekrývajú. Pri kontrakcii, ktorá vedie ku skráteniu, sa aktínové a myozínové filamente zasúvajú medzi seba a tým sa skráti izotropný úsek a H-zóna. Dĺžka anizotropného úseku sa pritom nemení.

Najnovšie poznatky ukázali, že v myofibrilách je prítomný ešte aj tretí systém filament, tvorený vláknom obrovskej molekuly bielkoviny pomenovanej ako titín. Jednotlivé molekuly titínu siahajú od Z-línie až po M-líniu a prepájajú tak myofibril po celej dĺžke (obr. 16).

Srdcová svalovina (myokard) u stavovcov (Vertebrát) predstavuje typ svaloviny, ktorý sa svojimi vlastnosťami nachádza medzi hladkou a priečne pruhovanou svalovinou. Skladá sa z jednotlivých buniek, pretiahnutého tvaru, ktoré majú jadrá uložené uprostred bunkových tiel. Na povrchu majú tenkú sarkolemu, vnútro vyplňa sarkoplazma. Aj v bunkách myokardu sú prítomné vlákna aktínu a myozínu. Ich usporiadanie je také isté ako vo vláknach priečne pruhovanej svaloviny.

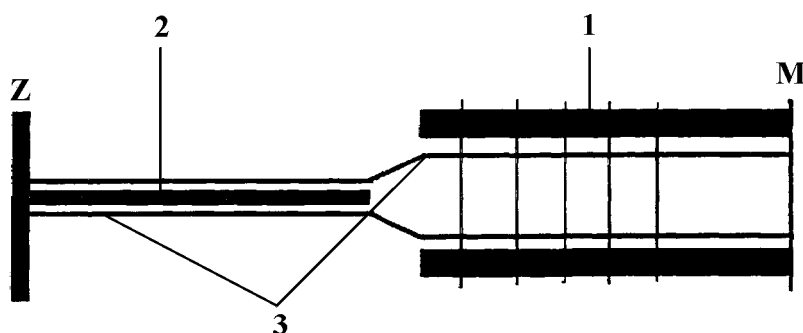


Obr. 15 Schematické znázornenie myofibrily.

Hore myofibrila v kľude, dolu myofibrila kontrahovaná.

A – anizotropný úsek, I – izotropný úsek, Z – Z-línia, M – M-línia, H – H-zóna, 1 – myozín, 2 – aktín.

(Upravené podľa S. Trojan a kol., 1996)



Obr. 16 Znázornenie polohy molekuly titínu v myofibrile.

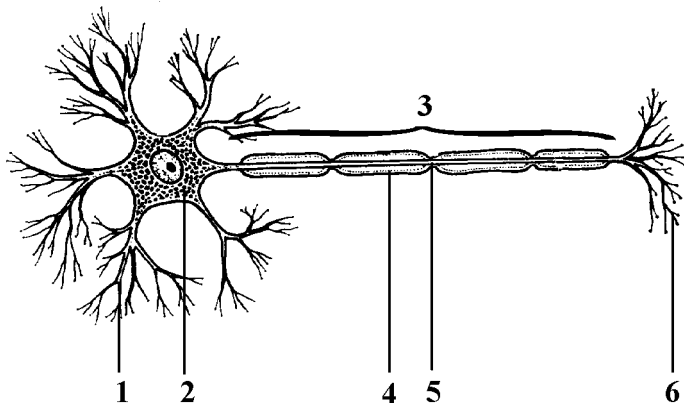
Z – Z-línia, M – M-línia, 1 – myozín, 2 – aktín, 3 – titín.

(Upravené podľa S. Trojan a kol., 1996)

3. 6 Nervové tkanivo

Základnou vlastnosťou nervového tkaniva je dráždivosť. Je to schopnosť reagovať podráždením na podnety rozličného charakteru, viesť takto vzniknuté vzruchy na miesto určenia a vhodne na ne reagovať. V tele živočíchov má toto tkanivo zvláštne postavenie, pretože spája všetky ostatné tkanivá a orgány. Nervové tkanivo sa skladá z nervových buniek (neurónov) a z podporných buniek (neuroglie).

Neurón je základným stavebným a funkčným prvkom nervového tkaniva (obr. 17). Skladá sa z tela bunky, ktoré má prevažne význam centra látkovej premeny a z vodivých výbežkov. Výbežky nervovej bunky sú dvojaké. Výbežky, ktoré prijímajú vstupnú informáciu – **dendrity** a výbežky, ktoré vedú informáciu od tela neurónu – **neurity (axóny)**. Dendritov má neurón spravidla väčší počet, bývajú kratšie a bohato rozvetvené. Ich povrch býva často pokrytý dendritickými tŕňmi, na ktoré sa pripájajú synapsie. Neurit (axón) býva spravidla jeden, na konci môže byť značne rozvetvený, každá vetva je zakončená synapsiou. Vo väčšine prípadov je neurit po celej dĺžke, okrem začiatočného (iniciálneho) segmentu a tenkých vetiev terminálneho vetvenia, obalený **myelínovou pošvou**, ktorá sa významne podieľa na prenose vzruchu. Čím sú nervové vlákno a myelínová pošva hrubšie, tým rýchlejšie je vzruch vedený. Myelínová pošva nepokrýva povrch axónu súvisle, ale je prerušovaná **Ranvierovými zárezmi**.



Obr. 17 Schéma neurónu

- 1 – dendrity
- 2 – telo nervovej bunky
- 3 – neurit (axón)
- 4 – myelínová pošva
- 5 – Ranvierov zárez
- 6 – koncové rozvetvenie neuritu so synapsiami

Kontakty medzi neurónmi navzájom a medzi neurónmi a inými bunkami zabezpečujú **synapsie**. K prenosu vzruchu dochádza väčšinou z axónu na dendrit ďalšieho neurónu (axo-dendritické synapsie), alebo na jeho telo (axo-somatické synapsie). Menej časté sú spojenia axo-axonové, dendro-dendritické, somato-dendritické a somato-somatické. Synapsie sa skladajú z časti presynaptickej, postsynaptickej a medzi nimi sa nachádzajúcej synaptickej štrbiny. **Presynaptická časť** je vlastne vakovito rozšírenou koncovou časťou axónu. Táto časť okrem mitochondrií a ďalších organel obsahuje predovšetkým synaptické vaky. Tieto sa hromadia pri synaptickej štrbine, a potom čo šíriaci sa vzruch dosiahne túto časť neurónu sa z vakov mechanizmom exocytózy uvoľňuje chemická látka – **mediátor** do synaptickej štrbiny. Mediátor putuje synaptickou štrbinou až dosiahne membránu **postsynaptického útvaru**. Väzbou mediátora na receptory tohto útvaru v ňom dochádza k spusteniu cyklu procesov, ktorého výsledkom je vznik excitačného potenciálu a ďalšie šírenie vzruchu. Ak synapsie fungujú popísaným spôsobom, hovoríme o **chemických synapsiach**. Tieto prevládajú u človeka a vyšších stavovcov. Okrem chemických existujú ešte elektrické a zmiešané synapsie. **Elektrické synapsie** umožňujú neobyčajne rýchly prenos vzruchovej aktivity medzi neurónmi. Presynaptická a postsynaptická membrána sú pri tomto type prenosu veľmi blízko (ich vzdialenosť je menšia ako 2 nm), čo umožňuje priamy prechod vzruchu. U cicavcov (Mammalia) sa tento typ vyskytuje iba zriedka (napr. v mozóčku potkanov a mačiek). **Zmiešané synapsie** predstavujú kombináciu chemickej a elektrickej synapsie. Je to zvláštny typ spojenia, kde sa na jednej a tej istej synapsii uskutočňuje chemický aj elektrický prenos vzruchu. Tento typ sa vyskytuje iba u nižších stavovcov (napr. v CNS rýb, v mozóčku a mieche žiab...).

Neuroglie majú okrem podpornej aj vyživovaciu a ochrannú funkciu. Niektoré majú schopnosť fagocytovať poškodené nervové bunky. Rozlišujeme nasledujúce typy:

1) Ependymové bunky sú fylogeneticky aj ontogeneticky najstarším gliovým elementom. U vyšších stavovcov tvoria výstelku dutín centrálného nervového systému (CNS). Svojím usporiadaním pripomínajú jednovrstvový epitel, preto sa im hovorí aj ependým. Na povrchu je ependým pokrytý brvami, ktoré sú zrejme jedným z mechanizmov pohybu mozgovomíechového (cerebro-spinálneho) moku. Ependymové bunky sa podieľajú aj na transcelulárnom transporte.

2) Astrocyty sú rozvetvené hviezdicové bunky s dlhými výbežkami. Jedným výbežkom zvyčajne priliehajú na stenu kapiláry a druhým sa dotýkajú povrchu neurónu. Tým zabezpečujú jeho výživu.

3) Oligodendroglie obklopujú výbežky neurónov v CNS a vytvárajú myelínovú pošvu axónov. Myelínová pošva vzniká rotáciou výbežku oligodendroglie okolo axónu. Jedna takáto bunka môže vytvárať myelín až pre 35 axónov. Okrem toho sa pri zvýšenom funkčnom zaťažení podieľa oligodendroglia aj na zaistení metabolizmu neurónu.

4) Mikroglie sú najmenšími gliovými elementmi. Sú schopné fagocytózy a javia výraznú pohyblivosť. Zúčastňujú sa na obranných reakciách a „upratovaní“ v CNS, hlavne pri patologických stavoch.

5) Schwannove bunky majú funkciu v periférnom nervovom systéme (PNS) veľmi blízko oligodendroglám v CNS. Rotáciou Schwannovej bunky okolo axónu vzniká myelínová pošva. Na rozdiel od CNS, kde rotuje iba výbežok oligodendroglie, Schwannova bunka rotuje celá a preto môže tvoriť myelín iba pre jeden axón. Ak sa pri prerušení periférneho axónu zachová jeho pošva, zohráva pri následnej regenerácii úlohu vodiacej štruktúry. Okrem mechanického významu majú Schwannove bunky význam aj pri metabolizme neurónov. Navyše sa podľa najnovších výskumov ukazuje, že za patologických podmienok je Schwannova bunka schopná fagocytózy.

6) Satelitné bunky (amficyty) sú niekedy považované za modifikáciu Schwannových buniek. Nepodieľajú sa však na tvorbe myelínu. Väčšinou priliehajú na povrch neurónov v PNS a sú dôležité pre ich metabolizmus.

4. Ontogenéza

Ontogenéza každého jedinca začína jedinou bunkou. Tou bunkou môže byť buď zygota alebo neoplozené vajíčko. Z tejto jedinej bunky sa vyvinie mnohobunkové individuum s najrôznejšími typmi tkanív, orgánov a orgánových sústav, špecializovaných na vykonávanie najrozmanitejších funkcií. U primitívnych živočíchov môže niekedy ontogenéza začínať aj viacerými bunkami (napr. fragmentom tela iného jedinca). Každé mnohobunkové individuum rastie, vyvíja sa, rozmnožuje sa, starne a umiera. Tomuto cyklu hovoríme **ontogenéza**. Prejavuje sa zmenami tvaru, veľkosti, funkcií a vzťahov k prostrediu.

4.1 Rozmnožovanie

Rozmnožovanie patrí k základným prejavom živých organizmov. Zaručuje vznik stále nových generácií a vyrovnáva prirodzené úbytky v rámci druhu. Rozlišujeme dva základné spôsoby rozmnožovania, a to rozmnožovanie nepohlavné a rozmnožovanie pohlavné.

Nepohlavné rozmnožovanie

Pri nepohlavnom (asexuálnom, vegetatívnom) rozmnožovaní nedochádza ku vzniku pohlavných buniek a teda ani k meióze. Nový jedinec vzniká z jednej, či niekoľkých buniek materského organizmu, alebo rozdelením materského organizmu. Nepohlavné rozmnožovanie sa vyskytuje u prvokov (Protozoa) a jednoduchých bezstavovcov ako sú hubky (Porifera), niektoré pľhivce (Cnidaria), ploskavce (Plathelminthes), obrúčkavce (Annelida), chytadlovce (Tentaculata), plášťovce (Tunicata, Urochordata) a vzácné aj ostnokožce (Echinodermata).

Nový jedinec pri tomto type delenia vzniká z telových (somatických) buniek a je geneticky zhodný s rodičovským organizmom. Vývin jedinca vzniknutého nepohlavným rozmnožovaním (blastogenéza) býva jednoduchší ako vývin oplodneného vajíčka (embryogenéza) a do určitej miery sa podobá regenerácii. V ontogenéze takto vzniknutého individua sa neprejavujú známky fylogenézy. (E. Haeckel, 1866 – Biogenetický zákon: „Ontogenéza je skrátenou rekapituláciou fylogenézy.“) Tento spôsob rozmnožovania dovoľuje, aby určitý druh za priaznivých podmienok obsadil v krátkom čase rozsiahle územie, ale neumožňuje, aby sa takto vzniknuté jedince prispôsobili meniacim sa podmienkam, respektíve dovoľuje to iba v obmedzenej forme.

Nepohlavné rozmnožovanie prvokov (Protozoa) je vlastne delením bunky, ktorá tvorí ich telo. Pri **binárnom delení** sa materský jedinec rozdelí mitózou na dva dcérske jedince. Delenie môže byť buď priečne (nálevníky – Ciliophora), alebo pozdĺžne (bičíkovce – Mastigophora). Obe dcérske bunky si po oddelení dopĺňujú, regenerujú chýbajúce časti. Špeciálnym prípadom binárneho delenia je **pučanie**. Tento spôsob sa vyskytuje u cicaviek (Suctoria) a veľmi vzácne aj u niektorých koreňonožcov (Sarcodina), bičíkovcov a nálevníkov. Na povrchu materského jedinca (u niektorých druhov smerom dovnútra) sa vytvoria bunkové výrastky, do ktorých prechádzajú dcérske jadrá. Keď pupene dosiahnu určitú veľkosť osamostatňujú sa, nejaký čas voľne plávajú, potom prisadajú a postupne nadobúdajú tvar materských jedincov.

U niektorých prvokov (Protozoa) predchádza deleniu bunky niekedy **konásobné delenie jadra**. Bunka sa rozdelí až dodatočne a naraz. Materský jedinec sa tak rozpadne na viac dcérskeho jedincov. Tomuto množeniu rozpadom hovoríme **polytomia**. Rozlišujeme v rámci nej **sporogóniu**, pri ktorej sa materský jedinec rozpadne na viac spór (u výtrusovcov – Apicomplexa, výtrusníkov – Cnidosporidia), **schizogóniu**, keď sa materský jedinec rozpadne na väčšie množstvo zárodok (mrežovce – Radiolaria, dierkavce – Foraminifera, výtrusovce – Apicomplexa) a **gamogóniu** – vznik gamét.

Nepohlavné rozmnožovanie môže u prvokov súvisieť so vznikom kolónií. Jednotlivé bunky vznikajúce delením materského jedinca zostanú spojené buď v spoločnom rôsolovitom obale, alebo pomocou siete výbežkov, ktoré vznikli z povrchových vrstiev cytoplazmy. Na vyššom vývojovom stupni sa jednotlivé bunky kolónie špecializujú na určité funkcie ako príjem potravy, pohyb atď. (rod váľáč – *Volvox*). Schopnosť rozmnožovania zostáva už iba niektorým bunkám a u ostatných sa stráca. Jednotlivé bunky kolónie tak strácajú samostatnosť a stávajú sa súčasťou nového celku – kolónie. Tieto typy prvokov tak naznačujú, ako asi prebiehala evolúcia mnohobunkových organizmov.

Nepohlavné rozmnožovanie mnohobunkových živočíchov (Animalia) prebieha z už značne diferencovaných bunkových komplexov. Nový jedinec vzniká z celej skupiny buniek materského organizmu. Rozlišujeme dva základné spôsoby nepohlavného rozmnožovania: delenie a pučanie.

Delenie (fisiparia) sa vyskytuje u primitívnych živočíchov s veľkou regeneračnou schopnosťou. Jeden jedinec sa pri tomto spôsobe rozdelí na dva rovnaké. Pozorovať ho môžeme u nezmarov (Hydrida), koralov (Anthozoa), polypovcov (Hydrozoa) a u niektorých ploskúlí (Turbellaria) a obrúčkavcov (Annelida). Predpokladom pre tento typ delenia je schopnosť dcérskeho jedinca regenerovať chýbajúce časti. Táto regenerácia môže nastať ešte pred rozdelením jedinca – **paratomia** (ploskule – Turbellaria), alebo nastáva až dodatočne – **architomia**. Oddelenie môže byť násilné – **traumatická architomia** (nezmary – Hydrida), ale za určitých okolností môže byť aj normálnym spôsobom rozmnožovania (dážďovky z radu Lumbriculida). V niektorých prípadoch dôjde k vzniku viacerých dcérskeho jedinca ešte skôr, ako sa oddelia od predného materského jedinca a vzniká tak celý reťazec zooidov, dočasne navzájom spojených. Tomuto spôsobu delenia hovoríme **schizogenezá**.

U niektorých morských mnohoštetinavcov (Polychaeta) pozorujeme špeciálny variant architomie – **epitókiu**, pri ktorej nepohlavný jedinec oddeľuje na konci tela postupne reťaz článkov s pohlavnými orgánmi – epitokná časť. Tieto po oddelení voľne plávajú na morskej hladine, kde dochádza k výmene spermií. Epitokná časť má iba rozmnožovaciu funkciu, nevyvíja sa v samostatné individuum. Vývin a oddeľovanie epitokných častí je závislý na najvyššom prílive, ktorý nastáva pri splne mesiaca v určitom ročnom období. Podobným procesom – „**postupnou epitókiou**“ sa rozmnožujú aj pásomnice (Cestodes). Vytvárajú nepravé články (proglotidy), ktoré zostávajú spojené s hlavičkou (scolex), až kým pohlavne dozrejú. Potom sa oddeľujú a slúžia k rozmnožovaniu.

Pučanie (gemiparia) predstavuje spôsob rozmnožovania, pri ktorom vzniká nový jedinec v podobe pupeňa, ktorý postupne rastie a nakoniec sa oddelí. Materský organizmus pritom neprestáva existovať a môže vytvárať ďalšie pupene. Môže sa vyskytovať u polypovcov (Hydrozoa), machoviek (Bryozoa), a dokonca aj u najprimitívnejších chordát, u plášťovcov (Urochordata, Tunicata). Pučaním na centrálnom stvole (stolon, cenosac) vznikajú aj kolónie niektorých polypovcov (rúrovníky – Siphonophora). Špeciálnym prípadom je **vnútorné pučanie (gemulácia)**, ktorým vznikajú hibernačné štádiá sladkovodných hubiek (gemuly) a hibernačné štádiá machoviek (statoblasty). Takto vzniknuté útvary sú veľmi odolné proti nepriaznivým vplyvom prostredia. Keď nastanú vhodné podmienky, zárodek sa uvoľní a vyvíja sa na nového živočicha.

Prechod medzi delením a pučaním predstavuje **strobilácia**, ktorou sa rozmnožujú medúzovce (Scyphozoa). Prisadnuté **polypové štádium** sa postupne delí na ústnom konci, ale novovzniknuté jedince sa úplne neoddelia. Tak vzniká reťazec jedincov, ktorý označujeme ako **strobila**. Najstarší,

vrchný jedinec sa postupne oddeľuje, otáča sa a volne pláva už ako mladá medúza. Tomuto štádiu hovoríme **efyra**. Efyre postupne dorastajú ramená a mení sa na **dospelú medúzu**. Z oplodnených vajíčok dospelaj medúzy sa vyľiahne larva – **planula**, ktorá prisadá na dno, mení sa na polypa a celý cyklus sa opakuje.

U niektorých živočíchov sa nepohlavné rozmnožovanie vyskytuje už vo veľmi ranných štádiách embryonálneho vývinu, prípadne je obmedzené iba na toto obdobie a neskôr sa už nevyskytuje. Nepohlavné rozmnožovanie počas embryonálneho vývinu sa nazýva **polyembryonia**. Vyskytuje sa hlavne u živorodých a parazitických živočíchov, kde zárodky majú dostatok výživy. Pri tomto spôsobe rozmnožovania sa rýhujúce vajíčko rozdelí na viac častí (blastomér), ktoré sa následne vyvinú na úplné jedince. Z jedného vajíčka tak môže vzniknúť 100 aj viac lariev (parazitické čeľade hmyzu Chalcididae, Braconidae a rad Strepsiptera). Polyembryonia sa vyskytuje aj u cicavcov (Mammalia). Je normálnym spôsobom rozmnožovania pásavcov (Dasypodidae), u ktorých z jedného vajíčka vzniká druhovo charakteristický počet 4 – 12 mláďat. Aj u človeka môže dôjsť k fakultatívnej (príležitostnej) polyembryonii pri vzniku jednovaječných dvojčiat, trojčiat atď. Jedinci, ktorý vzniknú týmto spôsobom, sú rovnakého pohlavia a geneticky úplne zhodní (na rozdiel od dvojvaječných dvojčiat, ktoré vznikli oplodnením dvoch vajíčok, preto môžu mať rozličné pohlavie).

Zvláštnym spôsobom rozmnožovania je **pedogenéza**. Pri pedogenéze vznikajú z oplodneného vajíčka larvy, ktoré po krátkom období rastu, ešte pred metamorfózou, dávajú vznik ďalším generáciám lariev. Zárodočné bunky v larvách prekonávajú predčasné zretie bez redukcie chromozómov a vyvíjajú sa v hemolymfe. Larvy z týchto vajíčok parazitujú v materskej larve (alebo sa ňou živia). Takýto vývin pokračuje za priaznivých podmienok ďalej. Pri zhoršení životných podmienok vznikajú larvy, ktoré sa zakuklia a dávajú vznik samčím a samičím individuám, ktoré sa pária. Z oplodnených vajíčok sa ľahnu pedogenetické larvy ďalšej generácie. Tento typ rozmnožovania je často spojený so živorodosťou a objavuje sa u niektorých čeľadí hmyzu (Chironomidae, Cecidomyidae) a mnohonásobná pedogenéza sa objavuje u motolíc (Trematodes), u ktorých vznikajú rôzne typy lariev, v súvislosti so striedaním hostiteľov.

Pohlavné rozmnožovanie

Pri pohlavnom (sexuálnom) rozmnožovaní vzniká nový jedinec splynutím (kopuláciou) dvoch špecializovaných buniek – gamét, do jednej oplodnenej bunky – zygoty. Takýto spôsob rozmnožovania bol významným krokom v evolúcii organizmov. V dôsledku spojenia, kombinácie rodičovských genómov (amfimixie), má zygota rozšírenú dedičnosť. Tým sa zvyšuje variabilita potomkov a aj ich prispôbivosť zmenám prostredia. Možnosť pôsobenia prírodného výberu sa tak zvyšuje a evolúcia druhov sa pohlavným rozmnožovaním značne urýchľuje.

Účinnosť reprodukcie pri pohlavnom rozmnožovaní je oproti nepohlavnému v nevýhode v tom, že k produkcii potomstva sú potrebné dva jedince namiesto jedného, a že dochádza k stratám pri meióze a oplodnení (nevhodné kombinácie, nadprodukcia potomstva). V konštantnom prostredí, ktoré sa nemení, je vegetatívne rozmnožovanie dobre adaptovaných druhov výhodnejšie. Mnohé druhy jednobunkových a mnohobunkových živočíchov využívajú kombináciu oboch typov rozmnožovania, v závislosti na podmienkach prostredia. Počas priaznivých, stálych podmienok sa takéto druhy množia vegetatívne, v nepriaznivých, premenlivých podmienkach sa rozmnožujú pohlavne. U niektorých mnohobunkových živočíchov, kde zložitá telesná organizácia neumožňuje vegetatívne množenie, sa vyskytuje vývin vajíčka bez oplodnenia – partenogenéza, ktorá sa dá po stránke genetického a ekologicko-evolučného efektu zrovnáť s nepohlavným rozmnožovaním. Podobné dôsledky má aj obojpohlavnosť – hermafroditizmus, spojený so samooplodnením – autofertilizáciou. Výhody plynúce z efektívneho množenia a predávania nezmenenej genetickej informácie potomkom, spojené s týmito spôsobmi rozmnožovania sú relatívne krátkodobé a objavujú sa iba v nemennom prostredí. Pri väčších zmenách prostredia prináša nedostatočná variabilita potomstva nebezpečenstvo vymretia.

Partenogenéza

Partenogenéza predstavuje akýsi prechodný typ medzi nepohlavným a pohlavným rozmnožovaním, pri ktorom sa vajíčko vyvíja bez oplodnenia spermiou. Partenogenéza sa prirodzene vyskytuje u rôznych skupín bezstavovcov. U stavovcov sa prirodzene vyskytuje iba u niektorých druhov rýb (Osteichthyes) a jašteríc (Lacertidae). Z vtákov (Aves) bola partenogenéza pozorovaná iba u moriek, u ktorých sa malé percento vajíčok vyvíja týmto spôsobom. Rozlišujeme tri typy partenogenézy.

Arrhenotokia sa vyskytuje hlavne u sociálne žijúcich blanokřídlavcov (Hymenoptera), ale aj u niektorých červcov (Coccinea) a údajne (F. Sládeček, 1986) aj u vírnikov (Rotifera) a roztočov (Acarina). Pri tomto spôsobe sa z neoplozených vajíčok liahnu samčekovia (trúdy), ktoré sú vždy haploidné a spermie u nich vznikajú bez redukčného delenia. Z oplodnených vajíčok sa vyvíjajú samičky, buď matky alebo robotnice (rozhoduje kvalita potravy).

Thelytokia je spôsobom rozmnožovania, ktorý sa vyskytuje za priaznivých podmienok. Z neoplozených vajíčok sa môžu vyvinúť samičky aj samčekovia, ktoré sú ale veľmi vzácné, prípadne sa nevyskytujú vôbec. Samičky sú skoro vždy diploidné. Diploidizácia sa uskutočňuje náhradným splynutím vajíčka s jednou z pólých buniek (viď oogenéza). Thelytokiou sa rozmnožujú niektoré vírniky (Rotifera), perloočky (Cladocera), pakobyľky (Phasmida), červce (Coccinea), švoly (Mallophaga), saga stepná (*Saga pedo*) a nosáčky (*Otiorrhynchus* spp.).

Amphitokia (deuterotokia) sa vyskytuje ako súčasť cyklickej partenogenézy, pri ktorej sa strieda pohlavné rozmnožovanie s partenogenezou. Z neoplozených vajíčok sa vyvíjajú samičky i samčekovia, ktorých je ale menej. Amphitokia je súčasťou zložitých rozmnožovacích cyklov vošiek (Aphidinea). Na jar sa u nich liahne z oplodneného vajíčka samica zakladateľka – **fundatrix**, ktorá znáša partenogeneticky sa vyvíjajúce vajíčka. Z nich v priebehu sezóny vznikajú čisto samičie – **thelytokné generácie**. Koncom leta vzniká **jedna amphitokná generácia** samčekov i samičiek, ktoré po kopulácii kladú oplodnené (zimné) vajíčka. Tie prezimujú a na jar sa z nich liahnu zakladateľky.

Merospermia (pseudogamia)

Merospermia sa podobá partenogéze, ale vajíčko je aktivované spermiou, ktorá iba iniciuje brázdenie, ale nesplýva s vajíčkom a nezúčastňuje sa ďalšieho vývinu, ani neprispieva ku genetickej výbave embrya. Prirodzene sa tento spôsob vyskytuje u niektorých hlíst (rod *Rhabditis*) a u niektorých ploskúl (rod *Polycelis*). Meióza je potlačená a celý vývin je diploidný. U niektorých druhov chýbajú samčekovia a vývin ameiotických vajíčok je iniciovaný spermiou iného druhu (napr. amazonská ryba *Poecilia formosa*). Umelo sa dá docieľiť merospermia oplodnením vajíčka spermiami toho istého druhu, ktoré boli predtým chemicky, alebo fyzikálne upravené tak, aby ich chromatin bol inaktivovaný. U obojživelníkov vedú tieto zásahy k haploidnému vývinu, ktorý sa skôr či neskôr zastavuje. Bunky haploidných jedincov sú menšie, ale je ich viac, takže celková veľkosť jedinca sa približne zachováva.

Eugamia

Eugamia je spôsob rozmnožovania, pri ktorom dochádza k splynutiu vajíčka a spermie, ktoré vznikajú v samičích resp. samčích pohlavných orgánoch. Samčie a samičie pohlavné orgány môžu byť prítomné na tom istom jedincovi, a to buď oddelene alebo v spoločnej žľaze. V takomto prípade (keď sú obe pohlavné žľazy prítomné na tom istom jedincovi) hovoríme o **hermafroditizme**. Vzácnu výnimku tvorí **autogamia** (funkčný hermafroditizmus), pri ktorej dochádza k samooplodneniu. Pozorovať ju môžeme u hlísty *Caenorhabditis elegans*, u ulitníkov rodu *Patella* a u červca *Pericerya purchasi*. K oplodneniu vajíčka spermiou toho istého jedinca dochádza iba výnimočne. Najčastejšou zábranou samooplodnenia je dozrievanie pohlavných buniek v rôznom čase. Rozlišujeme **proterandriu**, pri ktorej dozrievajú ako prvé samčie pohlavné bunky a **proterogyniu**, keď ako prvé dozrievajú samičie pohlavné bunky. Oplodnenie pohlavnými bunkami iného jedinca sa nazýva **heterogamia**. V rámci heterogamie rozlišujeme hermafroditizmus, pri ktorom rozdielna doba

dozrievania gamét bráni samooplodneniu a **gonochorizmus**, ak ide o rozmnožovanie jedнопohlavných jedincov. **Primárny hermafroditizmus** sa vyskytuje u mnohých primitívnych skupín živočíchov ako sú hubky (Porifera), ploskavce (Plathelminthes), máloštetinavce (Oligochaeta) a ďalšie. **Sekundárny hermafroditizmus** sa objavuje ako dôsledok parazitárnej alebo sesílnej (trvale prisadnutie) regresie u machoviek (Bryozoa), parazitujúcich kôrovcov (Crustacea), prisadnutých lastúrníkov (Bivalvia) a u mnohých ďalších skupín. Vo všeobecnosti sa dá povedať, že hermafroditizmus sa vyskytuje hlavne u druhov, u ktorých je malá pravdepodobnosť stretnutia dvoch jedincov (malá hustota populácie, prisadnuté a parazitické druhy).

V prípade, keď sú pohlavné žľazy umiestnené na odlišných jedincoch, hovoríme o oddelenom pohlaví, čiže **gonochorizme**. V súvislosti s gonochorizmom sa často vyvíjajú samčie a samičie jedince s morfológicky odlišnými pohlavnými znakmi. Primárne pohlavné znaky predstavujú gonády. Sekundárne pohlavné znaky tvoria súbor znakov, rozlišujúcich jedincov opačného pohlavia (vývody pohlavných žliaz, kopulačné orgány, mliečne žľazy, ochlpenie, mohutnosť telesnej stavby...) a podmieňujú sexuálny dimorfizmus. Vývin sekundárnych pohlavných znakov je riadený hormonálne, alebo priamo genetickou konštitúciou samčích a samičích jedincov.

4. 2 *Vznik a vývin pohlavných buniek*

Pohlavné bunky (gaméty) vznikajú u najnižších mnohobunkových živočíchov, hubiek (Porifera) z archeocytov, ktoré sa voľne pohybujú v mezoglei. U prhlivcov (Cnidaria) sa budúce pohlavné bunky tvoria iba v určitých častiach tela. Sústredením tvorby pohlavných buniek do určitých častí tela vznikajú gonády (pohlavné žľazy). V najjednoduchších prípadoch, u mechúrníkov (Coelenterata), nemajú ešte zvláštny vývod a gaméty opúšťajú telo cez gastovaskulárnu sústavu a cez prvoústa. Gonády môžu byť ektodermálneho pôvodu (polypovce – Hydroidea), endodermálneho pôvodu (medúzy – Scyphozoa) alebo mezodermálneho pôvodu (všetky triblastica – živočichy tvorené tromi zárodočnými vrstvami).

U väčšiny mnohobunkovcov, hlavne fylogeneticky vyšších, vznikajú budúce pohlavné bunky, tzv. **primordiálne gonocyty**, už vo veľmi ranných štádiách vývinu a odlišujú sa od ostatných buniek. Vznikajú na iných miestach zárodka ako gonády a dostávajú sa do nich druhotne buď pasívnym transportom krvou, alebo aktívne. Primordiálne gonocyty, ktoré vcestovali do gonád v zárodočnom období, predstavujú zásobu pre vznik pohlavných buniek, ktorá stačí živočíchovi na celý život. (V prípade človeka končí delenie primordiálnych gonocytov 56 dní po oplodnení. Potom sú tieto bunky izolované od ostatných tkanív a nestýkajú sa so zvyškom embrya. Vďaka tejto izolácii ich neovplyvnia žiadne mutácie alebo zranenia, ktoré ovplyvnia všetky ostatné bunky ľudského tela. Nič, čo sa nám stane po 56 dni prenatálneho života, nemôže ovplyvniť gény našich potomkov, pokiaľ choroba nezasiahne priamo gonády.)

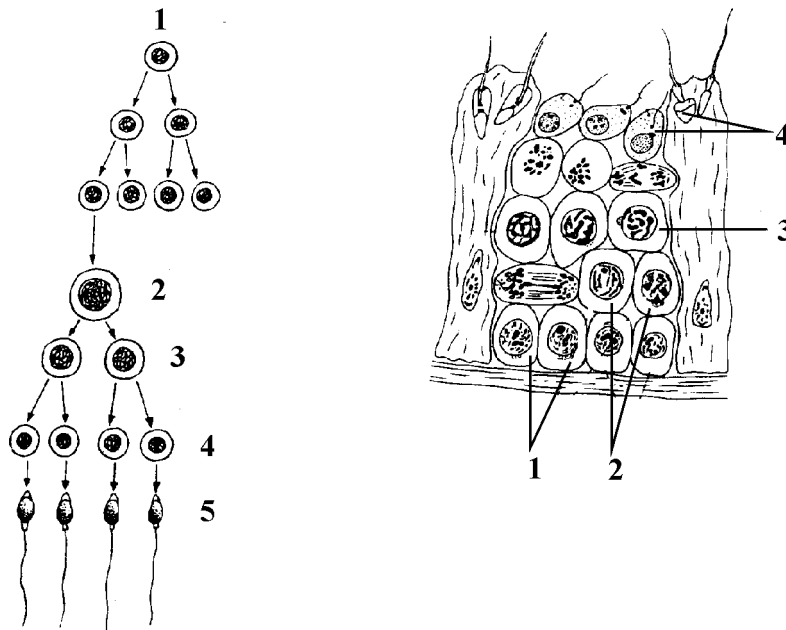
Pohlavné orgány sú buď obojpohlavné (ovotestis), alebo sú rozlíšené na samčie semenníky (testes) a samičie vaječníky (ovaria). Embryonálne sa gonády zakladajú ako párové genitálne lišty, vytvárajúce zárodočný epitel, nazývaný kortex, v ktorom sa ukladajú primordiálne gonocyty. V gonádach dochádza k rozmnožovaniu primordiálnych gonocytov a k ich dozrievaniu, pre ktoré je charakteristické zrecie (redukčné) delenie, pri ktorom sa dosiahne haploidný počet chromozómov.

Vývin samčích pohlavných buniek – spermatogéza

Primordiálne gonocyty, ktoré u väčšiny živočíchov vznikajú v malom počte (u stavovcov 20 až 100) sa začnú v gonádach mitoticky deliť. V samčích semenníkoch (testes) sa menia na **spermatogónie**. Tieto sa ďalej mitoticky delia. Z každej štvorice označovanej ako **spermatogónie A**, zostane jedna ako kmeňová bunka a ostatné sa rozdelia na 6 spermatogónií prechodného typu, ktoré dajú vznik 24 **spermatogóniám B**. Tieto sú východzími bunkami pre vývin spermii v jednom spermatogenetickom cykle. Spermatogónie A sú zdrojom ďalšieho cyklu. Spermatogónie B prekonajú ešte niekoľko mitotických cyklov a menia sa na **primárne spermatocyty**. Tieto sa zväčšujú a vstupujú do prvého meiotického delenia. Tak vzniknú z jedného primárneho spermatocytu dva **sekundárne spermatocyty**, ktoré prechádzajú druhým meiotickým delením a menia sa na 4

spermatidy. Každá spermatída prekonáva bez ďalšieho delenia tzv. spermateliózu, pri ktorej je odvrhnutá časť cytoplazmy, kondenzuje sa jadro a u bičíkatých spermii vzniká bičík. Tento proces ukončuje vývin **spermii** (obr. 18).

Priebeh spermateliózy môže byť rôzne modifikovaný podľa typu spermii, ktoré týmto procesom vznikajú. Niektoré ryby (Osteichthyes) a obojživelníky (Amphibia) majú spermie **s undulujúcou membránou**, ktorá sa vytvára po celej dĺžke bičíka. Spermie niektorých druhov nemajú bičík a nie sú schopné plávať (niektoré pavúky – Araneae, stonožky – Chilopoda). U lupeňonožcov (Phyllopoda) sa vyskytujú **amébovité** spermie približne guľovitého tvaru. Perloočky (Cladocera) majú spermie nepravidelného tvaru s mnohými výbežkami. Niektoré desaťnohé rakovce (Decapoda) majú tzv. **explozívne** spermie. Tieto majú chitínovú kapsulu a vystreľovací vlákňitý aparát. Keď sa kapsula prichytí na povrch vajička, je telo spermie vystrelené do vajička.



Obr. 18 Schéma spermatogenézy a prierez časťou stočeného kanálika v semeníku

1 – spermatogónie, 2 – primárny spermatocyt, 3 – sekundárny spermatocyt, 4 – spermatidy, 5 – spermie
(Podľa O. Pravda a kol., 1985)

Vývin samičích pohlavných buniek – oogenéza

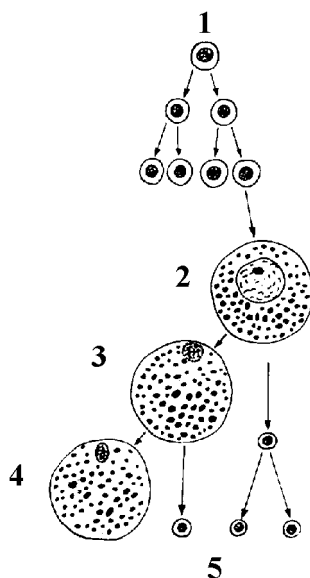
Vajička sa rovnako ako spermie vyvíjajú z primordiálnych gonocytov, ktoré sa usadili vo vaječníku (ovarium). Z nich vznikajú **oogónie**, ktoré sa množia mitotickým delením. Menia sa na **primárne oocyty**, ktoré vstupujú do rastovej fázy a mnohonásobne sa zväčšia, v dôsledku hromadenia žltkových rezerv. (U človeka je oocyt 85 000 krát väčší ako spermia.) Počas rastovej fázy vstupuje oocyt do profázy prvého meiotického delenia a zostáva v nej až do ukončenia rastovej fázy. Po ukončení obdobia rastu nastupuje fáza zretia, v ktorej sa dokončuje prvé meiotické delenie. Z primárneho oocytu vzniká jediný **sekundárny oocyt** a jedna malá **pólová bunka**. Druhým meiotickým delením potom vzniká **ootida** (v podstate už zrelé vajičko – **ovum**) a druhá **pólová bunka**. Niekedy sa prvá pólová bunka ešte rozdelí, takže výsledkom zretieho delenia je jedna vajíčková bunka a tri malé bunky pólové (obr. 19). Pólové bunky väčšinou zanikajú a sú resorbované, ale u niektorých živočíchov sa podieľajú na tvorbe zárodočného obalu. Druhé zretie delenie sa zastavuje v metafáze a pokračuje až po oplodnení, ktoré je impulzom pre jeho dokončenie.

Cicavce (Mammalia) majú primárne oocyty umiestnené v kortexe vaječníkov a obklopené vrstvou folikulárných buniek, ktoré vytvárajú **primárny folikul**. Tieto bunky sa postupne množia a neskôr sa uprostred folikulu vytvára dutina, do ktorej vyčnieva hrbolček, v ktorom je uzavretý oocyt. Tomuto

štádiu hovoríme **Graafov folikul**. Folikulárne bunky vyživujú vajíčko, sprostredkujú selektívny transport látok syntetizovaných mimo vaječník a samé tiež syntetizujú niektoré proteíny a RNA.

Počas rastovej fázy sa vytvárajú primárne obaly vajíčka, ktoré vznikajú činnosťou oocyty a folikulárných buniek (napr. žltková membrána). Sekundárne obaly sa formujú až po oplodnení a sú to sekrety prídavných žliaz pohlavných vývodov (napr. rôsolovité obaly vajíčok obojživelníkov, bielok a škrupina vajca plazov a vtákov).

V priebehu oogenézy dosiahne vajíčko konečnú veľkosť, ktorá závisí predovšetkým od množstva a rozloženia žltka. Podľa množstva žltka delíme vajíčka na **alecítálne** – bez žltka, **oligolecítálne** – málo žltka, **mezolecítálne** – stredný obsah žltka a **polylecítálne** – s veľkým obsahom žltka. Žltkové granuly môžu byť vo vajíčku rozložené rovnomerne – **izolecítálne** (homolecítálne) vajíčka (väčšinou oligolecítálne vajíčka, napr. u ostnokožcov – Echinodermata), u mezolecítálnych vajíčok býva väčšina cytoplazmy sústredená pri jednom póle vajíčka – **heterolecítálne** vajíčka (napr. u obojživelníkov – Amphibia), u polylecítálnych vajíčok zaberá žltok podstatnú časť vajíčka a cytoplazma s jadrom je obmedzená na oblasť pri jednom póle vajíčka – **telolecítálne** vajíčka (napr. u hlavonožcov – Cephalopoda, parýb – Chondrichthyes, rýb – Osteichthyes, plazov – Reptilia a vtákov – Aves). Polylecítálne vajíčka hmyzu majú cytoplazmu na povrchu, žltok zaberá celý vnútrošok vajíčka a jadro leží na cytoplazmatickom ostrovčeku v žltku – **centrolecítálne** vajíčka.



Obr. 19 Schéma oogenézy

- 1 – oogónie
 - 2 – primárny oocyt
 - 3 – sekundárny oocyt
 - 4 – zrelé vajíčko (ootida)
 - 5 – pólové bunky
- (Podľa O. Pravda a kol., 1985)

4. 3 Oplodnenie

K oplodneniu dochádza splynutím samčej a samičej gaméty, pričom vzniká zygota. Splynutie jadier z oboch gamét zabezpečí obnovenie diploidného počtu chromozómov v zygotе. Pôvodný význam oplodnenia spočíval v rozšírení dedičnosti v dôsledku kombinácie rodičovských genómov (amfimixie), čo vedie k zväčšeniu variability a tým aj schopnosti druhov prispôbovať sa meniacim podmienkam prostredia v priebehu evolúcie.

K tomuto pristupuje ďalšia úloha oplodnenia spočívajúca v aktivácii vajíčka k vývinu. U prvokov nie je aktivačná úloha oplodnenia vyvinutá. Naopak, po oplodnení nasleduje väčšinou obdobie kľudu, v ktorom zygota vytvára ochranné obaly a mení sa na spóru schopnú prečkať nepriaznivé obdobie.

Pôvodným typom je **vonkajšie oplodnenie**, pri ktorom sú pohlavné bunky vypúšťané do vodného prostredia. Aby sa zvýšila pravdepodobnosť stretu gamét rôzneho pohlavia, musia byť produkované v obrovskom množstve. (Rozmnožovacie obdobie ježoviek – Echinoidea trvá niekoľko mesiacov a samica za to obdobie vyprodukuje 400 miliónov vajíčok a samec 100 miliárd spermii.) V priebehu evolúcie sa vyvinuli rôzne mechanizmy a formy správania, ktoré zvyšujú pravdepodobnosť stretu jedincov opačného pohlavia a tým aj gamét, čo umožnilo znížiť počet produkovaných gamét, hlavne vajíčok. K takýmto mechanizmom patrí napríklad synchronizácia produkcie gamét do určitého obdobia, chemická atraktancia gamét, mechanické zblížovanie jedincov a gamét, tesný kontakt jedincov rôzneho pohlavia apod. Vonkajšie oplodnenie je charakteristické pre primárne aquatické organizmy ako sú: kruhoustnice (Cyclostomata), ryby (Osteichthyes), väčšina obojživelníkov (Amphibia), ostnokožce (Echinodermata) a lastúrniky (Bivalvia).

Vnútorne oplodnenie je charakteristické zavedením spermii priamo do pohlavných ústrojov samice pomocou kopulačných orgánov. Pritom rozlišujeme **insemináciu**, ktorá predstavuje prenesenie spermii do genitálneho traktu samice a **fertilizáciu**, ktorá je vlastným oplodnením. Spermie môžu byť vstrekané do vagíny (u človeka, oviec, mačiek, psov, králikov), do hrdla maternice (u koní) alebo priamo do maternice (prasce, hlodavce). Vajcovodmi (oviduct) sa spermie pohybujú v podstate

pasívne, peristaltikou svalov až do rozšírených častí (ampúl). Tam sa väčšinou stretávajú s vajíčkom a iba v tejto fáze sa uplatňuje ich vlastná pohyblivosť. U niektorých živočíchov nedochádza k oplodneniu hneď po vniknutí spermii, ale spermie sú skladované v spermateke (receptakulum seminis) samice a odtiaľto sú potom vajíčka oplodňované, niekedy aj dlho po inseminácii (hmyz, niektoré slimáky a plazy).

Vnútorne oplodnenie je jediným možným spôsobom oplodnenia u suchozemských živočíchov, ale vyskytuje sa aj u mnohých vodných živočíchov. Pravdepodobnosť oplodnenia vajíčok je tak proti vonkajšiemu oplodneniu prudko zvýšená a preto môže byť produkcia gamét, hlavne vajíčok, podstatne nižšia.

Okrem týchto základných spôsobov existuje ešte niekoľko modifikácií oplodnenia. U mnohých druhov sa vyskytujú tzv. **spermatofory**. V najjednoduchšom prípade sú to iba zhluky spermii v hlienovitom obale, ktoré samček v období rozmnožovania necháva v blízkosti samice, ktorá si ich potom vkladá do vývodných ciest svojich pohlavných orgánov. Vyskytujú sa u mlokov (Urodella) a máloštetinavcov (Oligochaeta). Spermatofor s mäkkým chitinóznym obalom majú niektoré pijavice (Hirudinea), hlavonožce (Cephalopoda), stonožky (Chilopoda), škorpióny (Scorpionoidea), šťúriky (Pseudoscorpionoidea), šváby (Blattodea) a primitívny entognátny hmyz (Entognatha).

Dvojžiabrové hlavonožce (Dibranchia) majú modifikované jedno rameno, ktoré nesie spermatofor – **hektokotylové rameno**. U druhu *Argonauta argo* (chobotnica, argonaut pelagický) sa toto rameno odtŕha a samostatne na základe chemotaktickej reakcie vyhadáva samicu. Samcom štvoržiabrových hlavonožcov (Tetrabranchia) modifikuje niekoľko tentakúl na kopulačný orgán **spadix** (napr. lodenky – Nautiloidea).

Modifikácia končatín sa vyskytuje aj u ďalších živočíšnych skupín. Cyklopy (Cyclopoidea) majú prvý pár končatín modifikovaný na **kopulačné nôžky**. Mnohonožky (Diplopoda) majú modifikované dva páry končatín na **gonopody**. U vážok (Odonata) modifikovali nôžky druhého bruškového somitu na kopulačný orgán **hamulus**. Samce pavúkov majú na pedipalpách (hmatadlách) **bulbus** (primitívne druhy), alebo **embolus** (dokonalejšie), ktorý si pred kopuláciou naplnia spermiami. Embolus je zložitá skulpturovaná dutá vačka, ktorý presne zapadá do epigyny samice (ako kľúč do zámky). Zložitá stavba embolu a prídavných výrastkov (apofýz) je druhovo špecifická, čím je na minimum redukovaná možnosť kríženia príbuzných druhov. Keďže vývod gonád majú pavúky na brušku, musia si samce pred kopuláciou naplniť embolus spermiami. Modifikácia končatín sa vyskytuje aj u žralokov (Selachiformes), u ktorých modifikujú časti análnych plutiev na párový kopulačný orgán – **pterygopod**.

Určenie pohlavia

O pohlaví novo vznikajúceho jedinca sa rozhoduje buď už pred oplodnením vajíčka, v dobe jeho zretia – **programné určenie**, alebo v okamihu splynutia jadra vajíčka a spermie – **syngamné určenie**, alebo až v období vývinu jedinca – **epigamné určenie**.

Programné určenie pohlavia je dané podmienkami, v ktorých sa vyvíjajú pohlavné bunky. Napríklad u mnohoštetinavcov druhu *Dinophilus apatris* sú niektoré vajíčka vyživované viac a iné menej. Z lepšie živých, väčších vajíčok sa vyvíjajú samice a z menších, horšie živých vznikajú samce.

Syngamné určenie pohlavia súvisí s pohlavnými chromozómami X a Y. Pri haploidnom počte chromozómov obsahujú napr. všetky vajíčka chromozóm X, zatiaľ čo spermie obsahujú chromozóm X alebo Y. Po splynutí vajíčka a spermie môžu vzniknúť kombinácie chromozómov XX alebo XY. Pri kombinácii chromozómov XX vznikne z oplodneného vajíčka samica, pri kombinácii XY samec. (Môže to byť aj opačne, napr. u vtákov.)

Epigamné určenie pohlavia sa vyskytuje napr. u druhu *Bonellia viridis*, žijúceho v Stredozemnom mori (kmeň chobotohlavce – Cephalorhyncha). Oplodnenie vajíčok prebieha vo vode a v tomto prostredí prebieha aj embryonálny vývin. Z vajíčok sa liahnu pohyblivé larvy. Niektoré prisadajú na chobot samice a pod vplyvom ektohormónu, ktorý samica produkuje, sa vyvíjajú samce. Larvy, ktoré nenájdu samicu, prisadajú k podkladu a vyvíjajú sa ako samice.

4. 4 Vývin zárodku – embryogenéza

Embryogenéza je u mnohobunkových živočíchov rozhodujúcim obdobím pre organizáciu tela jedinca. Táto špecifická organizácia vzniká na základe delenia buniek, ich pohybu a rozlíšenia špeciálnych funkcií pri utváraní tkanív a orgánov. Celý tento proces prebieha podľa presných časových a priestorových zákonitostí a možno ho rozdeliť na dve etapy: blastogenézu a organogenézu. **Blastogenéza** zahŕňa rýhovanie, gastruláciu a vznik orgánových základov. Zárodok v tomto období väčšinou nerastie. Mnohonásobným delením vajíčka pri rýhovaní vzniká veľký počet stále menších buniek, takže celková veľkosť zostáva v podstate nezmenená. Naopak v období **organogenézy** dochádza k intenzívnemu rastu, pretože pri delení sa už bunky nezmenšujú. Ďalší rast je spôsobený zväčšovaním buniek a vznikom rôznych telových dutín, medzibunkových hmôt, ukladaním minerálnych látok a prijímaním vody.

Ryhovanie vajíčka – blastulácia

Oplozené vajíčko pri ryhovaní prekonáva celú radu rýchlo po sebe nasledujúcich mitotických delení, ktorými vznikajú dcérske bunky tzv. **blastoméry**. Z jedinej bunky sa tak v priebehu niekoľkých hodín alebo dní stáva útvar tvorený niekoľkými stovkami až tisíckami buniek. Ryhovanie neprebieha u všetkých živočíchov rovnako. Jeho typ určuje predovšetkým množstvo a rozloženie žltka v cytoplazme vajíčka, ktorý značne brzdí ryhovanie.

Rozlišujeme dva základné typy blastulácie. Blastulácia **determinačná** vysoko dominuje u prvoústovcov (Protostomia). Pri tomto type je už dopredu určené, ktorý orgán vznikne z ktorej blastoméry. Vajíčko je už natoľko rozlíšené, že z každej jeho blastoméry sa môže vyvinúť iba určitý orgán. Ak sa blastoméra poškodí, zárodok sa vyvinie bez určitého orgánu alebo zahynie. Touto determináciou je presne vymedzený spôsob ďalšieho vývinu každej blastoméry. Naproti tomu u druhoústovcov (Deuterostomia) prevažuje blastulácia **indeterminačná**. Po odstránení niekoľkých blastomér sa nevyvinie defektné embryo, ale dôjde k nahradeniu chýbajúcich častí vplyvom okolitých blastomér. Jednotlivé blastoméry majú širšiu vývinovú potenciú, než aká sa za normálnych podmienok uplatní. Tento typ blastulácie umožňuje okrem iného polyembryoniú (vznik jednovaječných dvojčiat). Medzi týmito typmi neexistuje ostrá hranica. Niekedy aj determinaçne sa ryhujúce vajíčka vykazujú istú schopnosť nahradiť poškodené bunky, najmä v začiatkových fázach ryhovania.

Podľa priebehu ryhovania rozlišujeme niekoľko typov tohto procesu. Najprimitívnejším typom je nepravidelné, **anarchické** ryhovanie, časté u hubiek (Porifera) a pŕhlivcov (Cnidaria). Priebeh ryhovania je chaotický, asynchrónny a často sa rozryhované vajíčko rozpadá na jednotlivé blastoméry. Až v neskorších štádiách vývinu sa bunky organizujú do celistvého zárodku. Ryhovanie je indeterminaçné a z každej blastoméry môže vzniknúť samostatná larva.

Totálne (celkové) ryhovanie sa vyskytuje u vajíčok s malým obsahom žltka (oligo až alecitatálnych). Celé vajíčko sa postupne delí na stále menšie bunky, ktoré sú po celom povrchu aj v hĺbke zárodku ostro ohraničené.

Parciálne (čiasočné) ryhovanie je charakteristické pre vajíčka s vysokým obsahom žltka (polylecitatálnych). Časť vajíčka, ktorá obsahuje žltok sa neryhuje vôbec. Ryhy neprenikajú do hĺbky zárodku a v niektorých prípadoch nie je rozryhovaný ani celý povrch vajíčka.

Radiálne ryhovanie vedie k vzniku blastomér radiálne súmerných vzhľadom k osi, ktorá prechádza cez animálny a vegetatívny pól vajíčka. Blastoméry ležia v rovinách nad sebou a pri ich vzniku sa strieda delenie prebiehajúce súhlasne so smerom animálno-vegetatívnej osi s delením kolmým na túto os. Je to asi najstarší spôsob ryhovania. V mnohých prípadoch je budúca rovina dvojstrannej súmernosti embrya súhlasná s prvou ryhou.

Spirálne ryhovanie vytvára blastoméry ležiace striedavo nad sebou (podobne ako tehly). Všetky blastoméry sú nakopené v guľovitom útvere. Tento typ ryhovania je výrazne determinaçným typom. Počet delení je pomerne malý, takže orgánové základy vznikajú z pomerne malého počtu buniek.

Bilaterálne ryhovanie je častým prípadom ryhovania, pri ktorom sú blastoméry rôznej veľkosti rozložené podľa jednej roviny súmernosti. Každá blastoméra na pravej polovici tela zodpovedá svojej veľkosťou, polohou a svojím tvarom rovnakej blastomére v ľavej polovici.

Po sebe nasledujúce delenia blastomér môžu prebiehať u všetkých materských buniek súčasne – **synchronne ryhovanie**, alebo sa delí najskôr jedna časť a neskôr ďalšia – **asynchronne ryhovanie**. Väčšina ryhovaní býva spočiatku synchronna a neskôr, v štádiu väčšieho počtu buniek, dochádza k asynchronizácii.

Ryhovaním sa vajíčko rozdelí na mnoho blastomér a prechádza štádiom, kedy je tvorený guľatými bunkami. Toto štádium sa nazýva **morula**. Na povrchu je morula krytá tenkou vrstvičkou hyalínnej hmoty a oplodňovacou membránou. Ďalším delením sa bunky naďalej zmenšujú a vzniká štádium nazývané **blastula**, ktorým končí ryhovanie vajíčka. Medzi bunkami vznikajú tesné spoje a vytvára sa prvý epiteliálne usporiadaný zárodočný list, **blastoderm**. Dutina, ktorá vzniká uprostred blastuly, je prvotnou telovou dutinou a nazývame ju **blastocoel**. Táto dutina je vyplnená vodou s obsahom solí, bielkovín a glykogénu, ktorá sa tam hromadí v priebehu ryhovania. Rozlišujeme niekoľko typov blastúl. Základným typom je **coeloblastula**, ktorá bola popísaná vyššie. **Amfiblastula** má menšiu blastocoelovú dutinu, ktorá je posunutá smerom k animálnemu pólu. **Sterroblastula** má len nepatrnú centrálnu umiestnenú dutinu, ktorá prípadne úplne chýba. Bunky blastodermu majú kužeľovitý tvar a sú radiálne rozmiestnené okolo stredu zárodka. **Plakula** je podobná terčiku zloženému z dvoch vrstiev buniek. Blastocoel je sploštený alebo úplne potlačený. Tento typ predstavuje v podstate prechod medzi coeloblastulou a sterroblastulou. **Blastocysta** má blastoderm rozlíšený na povrchový trofoblast, slúžiaci na výživu zárodka a embryoblast, ktorý je zložený zo zárodočných buniek a vyčnieva do centrálnej dutiny.

Gastrulácia

Gastrulácia je vo vývine embrya veľmi významným obdobím, v ktorom z rozryhovaného vajíčka vzniká morfogenetickými pohybmi základný útvar s charakteristickými priestorovými vzťahmi – **gastrula**, ovplyvňujúcimi celú ďalšiu embryogenézu. Z blastodermy, pri gastrulácii vznikajú usporiadané zárodočné listy, tvorené jednou alebo viacerými vrstvami buniek. Zárodočné listy sú základom pre vznik orgánov. Nižším mnohobunkovým živočíchom vznikajú pri gastrulácii dva zárodočné listy, a to vonkajší **ektoderm** a vnútorný **endoderm**, preto sa tieto živočíšne kmene označujú ako **Diblastica**. Medzi Diblastica patria hubky (Porifera), pľhľivce (Cnidaria), nepľhľivce (Acnidaria). Všetky ostatné kmene mnohobunkovcov, s bilaterálnou súmernosťou majú tri zárodočné listy, pretože medzi vonkajším ektodermom a vnútorným endodermom vzniká stredný zárodočný list **mezoderm**. Tieto živočíchy označujeme ako **Triblastica** alebo **Coelomata**. Mezoderm totiž vytvára u nich **druhotnú, pravú telovú dutinu – coelom**, ktorý u diblastík neexistuje. Pri gastrulácii vznikajú **prvoústa (blastoporus alebo gastroporus)**, ktorými ústi na povrch gastruly dutina endodermu, predstavujúca **prvočrevo – archenteron**.

Obdobne ako ryhovanie, neprebíha ani gastrulácia u všetkých živočíchov rovnakým spôsobom. Najjednoduchšou a pravdepodobne aj fylogeneticky najstaršou formou je **invaginačná gastrulácia**, čiže gastrulácia vličením (obr. 20). Vyskytuje sa u coeloblastúl s priestornou dutinou blastocoelu, do ktorej sa vliči blastoderm. Vličená časť predstavuje endoderm. V mieste invaginácie sa zachová otvor (blastoporus), ktorým komunikuje archenteron s vonkajším povrchom. Dutina blastocoelu je vličeným endodermom potlačená. Invaginácia sa vyskytuje u koralov (Anthozoa), medúz (Scyphozoa), kopijovcov (Cephalochordata), drsnokožcov (Chondrichthyes), kostnatých rýb (Osteichthyes) a hubiek (Porifera). U hubiek (Porifera) dochádza v ontogenéze k zvratu, pri ktorom sa z tých buniek, z ktorých u ostatných živočíchov vzniká ektoderm, vyvíja u hubiek endoderm a opačne z buniek, z ktorých u ostatných živočíchov vzniká endoderm, sa u hubiek vyvíja ektoderm. Tomuto zvratu hovoríme **gastrulárna inverzia**.

Ďalšou jednoduchou formou gastrulácie je **imigrácia** (obr. 20), pri ktorej vstupujú jednotlivé bunky do blastocoelu, kde následne sformujú endoderm. Prvoústa vznikajú sekundárne až po tomto procese. Rozlišujeme **unipolárnu imigráciu**, pri ktorej vstupujú dovnútra bunky iba na vegetatívnom póle a **multipolárnu imigráciu**, keď vstupujú bunky do blastocoelu z celého povrchu.

Delaminácia (obr. 20) je typom gastrulácie, pri ktorej vzniká endoderm súčasným rozdelením všetkých buniek blastodermu ako súvislá vrstva dcérskych buniek. Blastoporus vzniká až dodatočne. K delaminácii môže dôjsť aj počas ryhovania. Vtedy nevzniká typická coeloblastula, ale blastocoel je

hneď zaplnený bunkami, ktoré ďalším delením vytvoria endoderm. Delamináciou a imigráciou vznikajú gastruly u polypovcov (Hydrozoa), plazov (Reptilia), vtákov (Aves) a cicavcov (Mammalia).

Epibolická gastrulácia (obr. 20) je charakteristická pre blastuly s malým alebo žiadnym blastocoelom. Určitá skupina buniek sa začne rýchlo množiť a obrastá ostatné bunky, z ktorých vznikne endoderm. Bunky, ktoré sa rýchlo množia vytvoria ektoderm. Týmto spôsobom vzniká gastrula, ktorej dlhšiu dobu chýbajú archenteron a blastoporus. Epiboliu pozorujeme u nepŕhlivcov (Acnidaria), niektorých medúz (Scyphozoa), ploskavcov (Plathelminthes), u väčšiny mäkkýšov (Mollusca), obrúčkavcov (Annelida), pazúrikavcov (Onychophora), článkonožcov (Arthropoda), obojživelníkov (Amphibia) a u cicavcov (Mammalia).

Podobné procesy ako pri vzniku endodermy sa uplatňujú aj pri vzniku tretieho zárodočného listu – **mezodermy**. Mezoderm môže vzniknúť **evagináciou**, čiže vyličením epitelových vŕčkov z endodermy do dutiny blastocoelu medzi endodermom a ektodermom. Z mezodermálnych vŕčkov vzniká coelómový epitel, ktorý uzatvára dutinu coelomu, čiže druhotnú telovú dutinu. Druhotná telová dutina zatlačá blastocoel. Iný spôsob vzniku mezodermy predstavuje **emigrácia** jednotlivých buniek do blastocoelu. Tieto bunky až druhotne po namnožení vytvoria mezoderm.

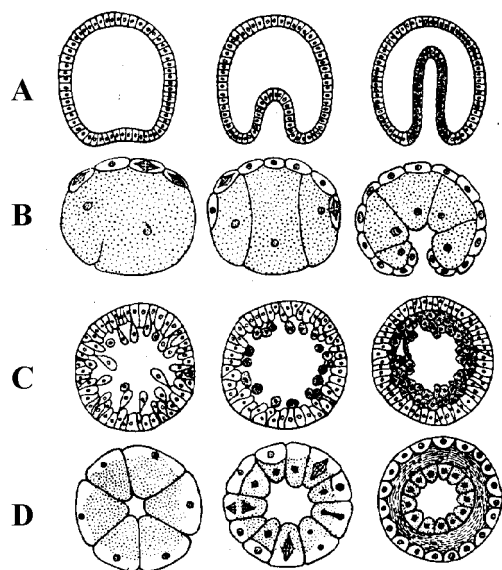
Ako už bolo vyššie spomenuté, typický coelom úzko súvisí so vznikom mezodermy. Živočíchy, ktoré nemajú vytvorenú tretiu zárodočnú vrstvu (všetky diblastica), môžu mať vytvorené nepravé telové dutiny. Prvotnú telovú dutinu predstavuje blastocoel, ktorý je vznikom endodermy redukovaný na priestor medzi ektodermom a endodermom. Tento priestor môže byť vyplnený riedkym tkanivom. V takom prípade hovoríme o **acoelomovom type** (bez súvislej telovej dutiny). U hubiek (Porifera) je priestor medzi ektodermom a endodermom vyplnený mezogleou a spevnený spikulami z CaCO_3 alebo SiO_2 . U ploskavcov (Plathelminthes) a pásnic (Nemertini) je tento priestor vyplnený riedkym vyplňovacím tkanivom – mezenchýmom. Niekedy dochádza k rozostupu buniek mezenchýmového pojiva, čím vzniká nepravá telová dutina – **schizocoel**. Medzi schizocoelomata patria brušnobrvky (Gastrotricha), hlístovce (Nematoda), vírniky (Rotifera), háčikohlavce (Acanthocephala), chobotohlavce (Cephalorhyncha) a pomalky (Tardigrada).

Živočíšne kmene patriace medzi Triblastica majú vyvinutý coelom. Rozlišujeme štyri varianty utvárania coelomu. Mäkkýše (Mollusca) majú tzv. **redukovaný coelom**, ktorý vzniká jednorázovým, výnimočne dvojnásobným párovým vyličováním endodermy. Dôsledkom tohoto zložitého procesu je deficit segmentácie a nápadná zhoda v počte orgánov, ktoré sú mezodermálneho pôvodu. U mäkkýšov vždy korešponduje počet predsiení srdca, metanefrídií, gonád a žiabier. Tieto orgány sa najčastejšie vyskytujú vo dvojici. Výnimočným prípadom je rad Nautiloidea (lodičky), u ktorých sa mezoderm vyvinul dvojnásobným párovým vyličováním endodermy, preto sa u nich vyskytujú po štyri tieto orgány. U veľkej väčšiny ulitníkov (Gastropoda) sa v dôsledku ďalších vývinových zmien (laterálna torzia) zachovali tieto orgány iba po jednom.

Eucoelomové usporiadanie (priehradkovaný coelom) je charakteristický pre živočíchy s vonkajšou i vnútornou segmentáciou tela (obručkavce – Annelida). Každý pravý coelomový somit obsahuje primárne 1 pár coelomových dutiniek a 1 pár dvojvetvových parapódií. Coelomové dutinky sú naplnené tekutinou, z ktorej metanefrídie odfiltrávajú látky určené na vylúčenie. Telo sa primárne skladá z hlavy a z takmer rovnakých telových segmentov (**homonómna segmentácia**), v procese fylogénzy sa prejavujú tendencie k narušeniu homonómnosti a vzniká **heteronómna segmentácia**.

Rozpadom intersegmentálnych priehradok a splynutím coelomových dutiniek so zvyškami prvotnej telovej dutiny (blastocoelu) vzniká **mixocoel**. Tento zmiešaný typ telovej dutiny je charakteristický pre článkonožce (Arthropoda) a pazúrikavce (Onychophora).

Chyťadlovce (Tentaculata) a všetky druhoústovce (Deuterostomia) majú coelom tvorený tromi asymetrickými oddielmi (**triméria coelomu**), pričom tretí, teda trupový oddiel je najväčší. U chordát sa triméria coelomu zachováva len embryonálne, pričom v dospelosti zanecháva stopy v podobe hlavového, hrudného a brušného oddielu.



Obr. 20 Schéma gastrulácie

A – invaginácia, B – epibolia, C – imigrácia, D – delaminácia
(Podľa O. Pravda a kol., 1985)

Organogenéza

V období organogenézy sa z orgánových základov tvoria orgány embrya. Nastáva intenzívne bunkové delenie a rast, prebieha diferenciácia buniek, vyvíja sa medzibunková hmota a dochádza k vzniku tkanív. Počas embryogenézy prekonáva embryo ďalekosiahle zmeny celkového tvaru tela. Väčšinou sa jedná o predĺžovanie tela, ktoré je často sprevádzané segmentáciou, vytváraním chvostovej časti, rozlíšením tela na hlavový, hrudný a brušný oddiel (prípadne rôzne varianty tohoto usporiadania) a vývin telesných prívěskov (končatín). Jednotlivé orgány vznikajú z určitých zárodočných listov. Niektoré, napr. končatiny stavovcov, vznikajú za spolupráce viacerých zárodočných listov. Pri nepohlavnom rozmnožovaní, alebo pri regenerácii môžu určité orgány vznikáť aj z iných zárodočných listov ako v prípade normálneho vývinu. Jednotlivé orgány živočíchov možno rozdeliť podľa ich pôvodu do troch skupín na: orgány ektodermálne, endodermálne a mezodermálne.

Ektodermálne orgány sú: pokožka a jej deriváty (chlpy, perie, kožné žľazy apod.) a nervová sústava aj so zmyslovými orgánmi. U bezstavovcov sú ektodermálneho pôvodu aj dýchacie orgány (žiabre, vzdušnice, pľúcne dutinky, pľúcne vaky), exkretčné orgány (Malphigioho trubice) a svalovina pŕhlivcov (Cnidaria).

Endodermálny pôvod má: tráviaca sústava u druhoústovcov (Deuterostomia), okrem koncových častí (ústnej dutiny a anusu), tráviace žľazy a dýchacie orgány stavovcov (Vertebrata), ktoré vznikajú vyličením tráviacej trubice. U prvoústovcov (Protostomia) je endodermálneho pôvodu iba žalúdok. Všetky ostatné časti tráviacej sústavy sú ektodermálneho pôvodu! Trubica tráviacej dutiny nie je v konečnom dôsledku iba endodermálneho pôvodu. Endoderm (resp. ektoderm) tvorí iba jej výstelku, ale svalovina zažívacieho traktu je u stavovcov aj bezstavovcov mezodermálneho pôvodu.

Mezodermálneho pôvodu sú všetky ostatné orgány, ktoré neboli spomínané v predchádzajúcich dvoch odstavcoch. Sú to výplňové a oporné tkanivá, svalová sústava, sústava obehu telových tekutín, vylučovacie orgány a základy rozmnožovacích orgánov.

4. 5 Postembryonálny vývin

Po ukončení prvej etapy organogenézy sa zárodok u mnohých druhov uvoľňuje z vaječných obalov a mení sa na larválne štádium schopné samostatne sa živiť. Larválne štádium sa ďalej vyvíja a po odbúraní a prestavbe larválnych orgánov sa mení na dospelého jedinca. Takýto postembryonálny vývin označujeme ako **nepriamy vývin** (vývin s premenou).

V niektorých prípadoch sa zárodok aj po ukončení prvej etapy organogenézy môže vyvíjať vo vaječných obaloch alebo v tele matky a rodí sa jedinec, ktorý sa svojim vzhľadom a svojimi orgánmi príliš nelíši od dospelého jedinca. Takéhoto jedinca nazývame mláďa (juvenilný jedinec). Mláďa iba dokončuje rast a pohlavne dospieva. Tento typ vývinu je **priamy**.

Nepriamy vývin

Pre nepriamy vývin je charakteristické **larválne štádium**, ktoré predchádza dospelému jedincovi. Rozlišujeme primárne, sekundárne larvy a prechodné štádia medzi týmito dvoma typmi.

Primárne larvy majú veľmi jednoduchú stavbu a morfológicky sú úplne odlišné ako dospelý jedinec. Často sa podobajú na zložito utváranú gastrulu a primárne larvy rôznych druhov sú si navzájom veľmi podobné. Majú vždy o jeden vývojový stupeň nižší typ telovej dutiny ako dospelý živočích a pri metamorfóze prekonávajú ďalekosiahlu premenu na dospelého jedinca. Zároveň sú tieto larvy aj hlavným inváznym štádiom príslušných živočíšnych druhov.

Primárne larvy sa vyskytujú u hubiek (Porifera), mechúrnikov (Coelenterata), ploskavcov (Plathelminthes), obrúčkavcov (Annelida), niektorých mäkkýšov (Mollusca), ostnokožcov (Echinodermata) a niektorých ďalších skupín. Žijú vždy vo vode, sú oválneho tvaru a pohybujú sa pomocou brv. Rozlišujeme planuloidné, trochoforoidné a dipleuruloidné primárne larvy. **Planuloidné larvy** (obr. 21) sa vyskytujú u všetkých živočíchov tvorených dvoma zárodočnými vrstvami (Diblastica). Patrí sem **infuzóriová larva** vyskytujúca sa u druhov z oddelenia Mesozoa, **amfiblastula** hubiek (Porifera) a **planula** pŕhlivcov (Cnidaria).

Trochoforoidné larvy (obr. 21) majú prvoústovce (Protostomia). Medzi trochoforoidné larvy patria: **Müllerova** a **Göttheho** larva vyskytujúce sa u morských ploskúl z radu Polyclada, **pilidium** pásnic (Nemertini), **trochofora** mnohoštetinavcov (Polychaeta) a **veliger** morských mäkkýšov okrem triedy Cephalopoda.

Dipleuruloidné larvy (obr. 22) môžeme pozorovať u primitívnejších druhoústovcov, napr. ostnokožcov (Echinodermata), ktorých larva sa nazýva vo všeobecnosti **dipleurula** (existuje niekoľko typov) a žaluďovcov (Balanoglossa), vyvíjajúcich sa cez larválne štádium nazvané **tornaria**.

Sekundárne larvy (obr. 24) bývajú zložitejšie a majú rozmanitejšiu stavbu. Typ telovej dutiny majú vždy rovnaký ako dospelé jedince a pri metamorfóze neprekonávajú tak ďalekosiahlu premenu ako primárne larvy. Tieto larvy sú iba zriedka hlavným expanzným štádiom. Z veľkého počtu sekundárnych lariiev možno ako prvú uviesť **metatrochofóru** mnohoštetinavcov (Polychaeta), ktorá vzniká postupným dorastaním jednotlivých článkov na spodnom okraji trochofóry. Ďalším typom patriacim medzi sekundárne larvy je **nauplius** nižších kôrovcov (Crustacea). Nauplius má tri páry končatín (dva páry tykadiel a jeden pár hryzadiel). Na hlavovom konci je na chrbtovej strane umiestnené jedno nepárové naupliové oko. Rakovce (Malacostraca) sa vyvíjajú cez **zoeu**.

U hmyzu predstavuje larválne obdobie často najdlhšie obdobie života jedinca. Podľa tvaru tela rozlišujeme larvy **oligopódne (kampodeové)**, ktoré majú iba tri páry kráčavých nôh a podobajú sa na bezkrídly hmyz, **polypódne** majúce okrem troch párov kráčavých končatín aj niekoľko párov parapódií a **apódne**, teda beznohé larvy. Oligopódne larvy sa vyskytujú u sieťokridlovcov (Neuroptera), chrobákov (Coleoptera), potočníkov (Trichoptera) a ďalšie. Polypódne larvy majú motýle (Lepidoptera). Apódne larvy sú napr. u chrobákov z čeľade nosáčikovité (Curculionidae), u štíhlopásnych blanokridlovcov (Apocrita) a iných skupín.

Sekundárne larvy sa vyskytujú aj u niektorých chordát (Chordata). Najznámejšie sú **žubrienky** obojživelníkov (Amphibia). Ďalším typom je **appendicularia** u vršoviek (Copepoda).

Medzi **prechodné typy** (obr. 23) patrí **glochídium** škl'abiek (Unionoidea), **miracídium** motolíc (Trematodes) a infekčné štádiá pásomnic (Cestodes), medzi ktoré patria: **koracídium**, **onkosféra**, **procerkoid**, **pleurocerkoid**, **cysticerkoid**, **cysticercus**, **coenurus** a **echinokokus**.

U niektorých skupín živočíchov sa vyskytujú rôzne modifikácie lariev a vývinových medzištádií. Niektoré sú zobrazené na obrázku 25.

Vzdušnicovce (Tracheata), hlavne hmyz (Insecta), majú nepriamy vývin značne zložitý. Rozlišujeme neúplnú premenu, úplnú premenu a nadpremenu. **Neúplná premena (hemimetamorfóza, hemimetabolia)** prebieha bez štádia kukly. Larva sa niekoľkokrát zvlieka a postupne sa stále viac podobá na dospelého jedinca. V rámci hemimetamorfózy rozlišujeme:

Prometamorfózu, ktorá sa vyskytuje u podeniek (Ephemeroptera). Larvy žijú vo vode a dýchajú tracheálnymi žiabrami. Posledný instar sa kuklí v subimago, ktoré vylieza z vody a o niekoľko hodín sa mení na imago (dospelého jedinca). (Instar – obdobie medzi dvoma zvliekaniami.)

Archimetamorfóza sa vyskytuje u vážok (Odonata) a pošvatiek (Plecoptera). Aj pri tomto type premeny žijú larvy vo vode a dýchajú tracheálnymi alebo rektálnymi žiabrami. Subimago sa nevyskytuje. Larvy pri týchto dvoch typoch premien nazývame **najády**. Charakteristickým znakom prometamorfózy a archimetamorfózy je veľký počet larválnych instarov, ktorý nemusí byť konštantný a za nepriaznivých podmienok sa tento počet zvyšuje.

Paurometamorfóza predstavuje iba nevýraznú premenu. Larva má ten istý typ ústneho ústrojenstva a obyčajne prijíma ten istý typ potravy ako imago. Okrem toho sa larva značne podobá na dospelého jedinca, ale má menší počet somitov (článkov tela), nemá krídla ani pohlavné orgány, ktoré postupne dorastajú pri jednotlivých zvliekaniach. Takáto premena sa vyskytuje u kohorty Polyneoptera a u väčšiny druhov z kohorty Paraneoptera.

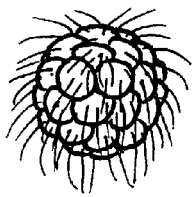
Neometamorfóza je typom premeny, pri ktorej larva v prvých instaroch len kvantitatívne rastie a celá premena je posunutá do posledného instaru. Neometabolia sa vyskytuje u červcov (Coccinea), molíc (Aleyrodinea) a strapiiek (Thysanoptera). Larvy posledných dvoch typov premien nazývame **nymfy** a na rozdiel od najád majú nymfy konštantný počet instarov.

Úplná premena (holometamorfóza, holometabolia) je charakteristická pre celú kohortu Oligoneoptera. Larvy pri tomto type premeny sa výrazne líšia od imág a ich prestavba na dospelé jedince sa deje v ľudovom štádiu – kukle.

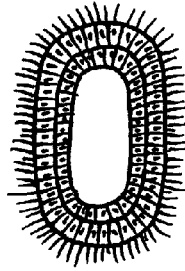
Nadpremena (hypermetamorfóza, hypermetabolia) je zložitým typom premeny, pri ktorej sa vyskytuje viac ako jedno larválne štádium. Hypermetamorfózou sa vyvíjajú chrobáky z čeľade májkovité (Meloidae), riasavce (Strepsiptera) a niektoré parazitické blanokrídlowce (Hymenoptera).

Kukly hmyzu môžu byť buď hryzavé (pupa dectica) alebo nehryzavé (pupa adectica). **Pupa dectica** má voľné a sčasti pohyblivé hryzadlá. Vyskytuje sa u potočníkov (Trichoptera), primitívnych motýľov z podradu Jugata, sieťokrídlovcov (Neuroptera), dlhokrčiek (Raphidioptera) a bystrinárok (Megaloptera).

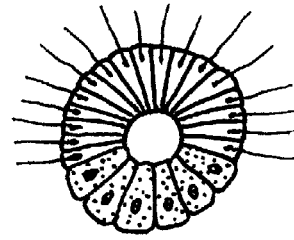
Pupa adectica má vždy nepohyblivé mandibuly. Končatiny môžu byť v niektorých prípadoch čiastočne pohyblivé. Vyskytuje vo viacerých variantoch. **Pupa adectica libera** má zreteľné telové prívesky (nohy a tykadlá) uložené pozdĺž tela. Takúto kuklu majú chrobáky (Coleoptera) a väčšina blanokrídovcov (Hymenoptera). **Pupa adectica obtecta** je chránená silnou kutikulou, takže končatiny sú viditeľné iba ako kontúry na povrchu kukly. Tento typ sa vyskytuje u väčšiny motýľov (Lepidoptera), väčšiny rovnošvých múch (Orthorrhapha), u lienok (Coccinellidae) a liskaviek (Cassidinae). **Pupa adectica incompleta** predstavuje prechodný typ medzi pupa obtecta a libera. Končatiny sú sčasti voľné, ale nepohyblivé. Takúto kuklu majú niektoré primitívne motýle, napr. drevotočovitité (Cossidae), podobníkovité (Sessidae), vretienkovité (Zygaenidae) a niektoré ďalšie. **Pupa adectica coarctata** je v podstate voľná kukla (libera) umiestnená v súdkovitom obale (pupáriu). Takúto kuklu majú kruhošvé muchy (Cyclorrhapha).



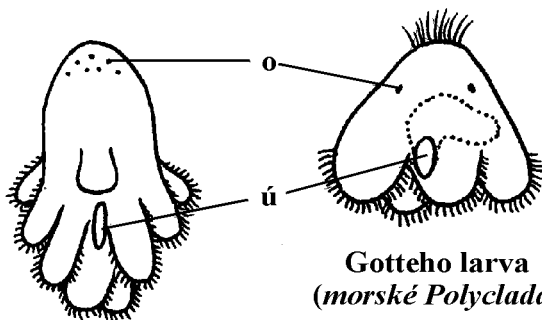
Infuzóriová larva
(*Mesozoa*)



Planula (*Cnidaria*)

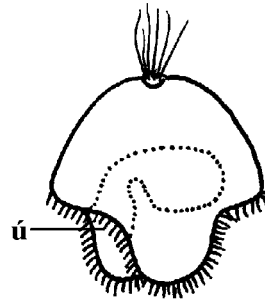


Amfiblastula
(*Porifera*)

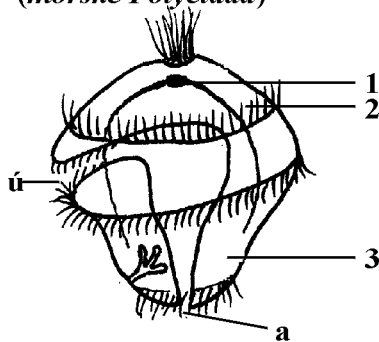


Mullerova larva
(*morské Polyclada*)

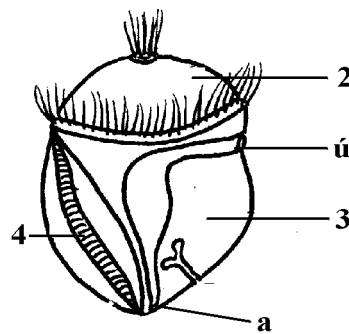
Gotteho larva
(*morské Polyclada*)



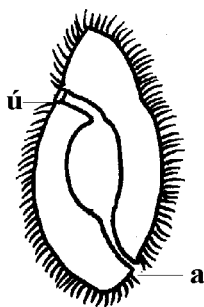
Pilidium (*Nemertini*)



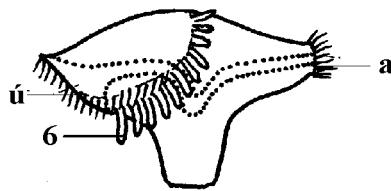
Trochofóra (*Polychaeta*)



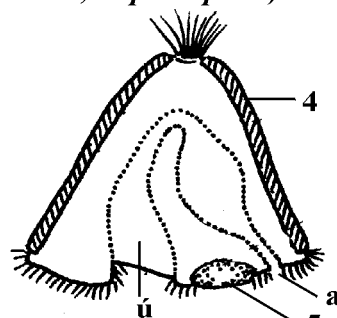
Veliger (*Mollusca okrem*
Aplacophora, Pulmonata,
Unionoidea, Cephalopoda)



Aktinotrocha (*Phoronidea*)



začiatok premeny

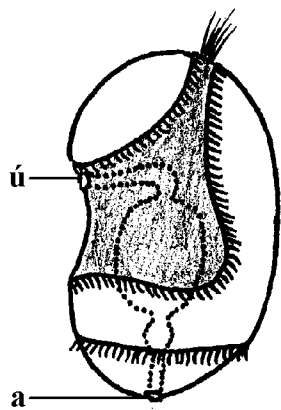


Cyphonautes
(*morské Bryozoa*)

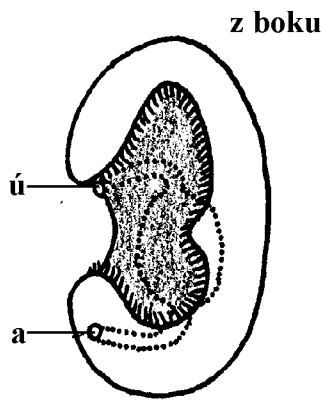
Obr. 21 Primárne larvy planuloidné a trochoforoidné

Planuloidné larvy živočíchov nižších ako Bilateralia sú v prvom riadku. Ostatné sú trochoforoidné larvy prvoústovcov.

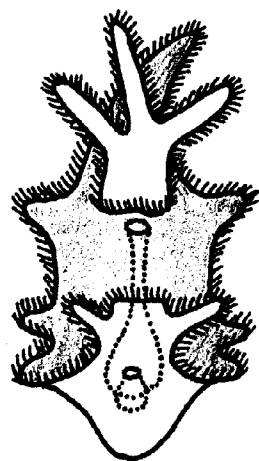
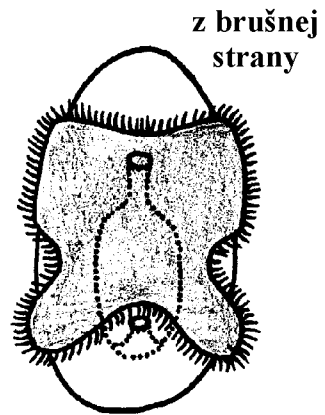
1 – mozgová uzlina, 2 – episféra, 3 – hyposféra, 4 – základ schránky, 5 – prisávací terčik, 6 - vznik lophophoru s tentaculami ú – ústny otvor, a – anus, o – oči (Autor V. Franc)



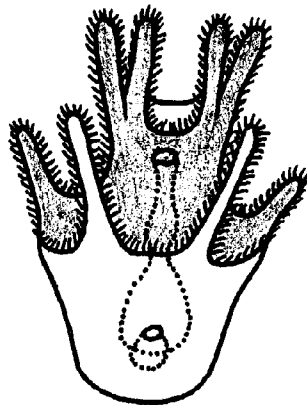
Tornaria (*Balanoglossa*)



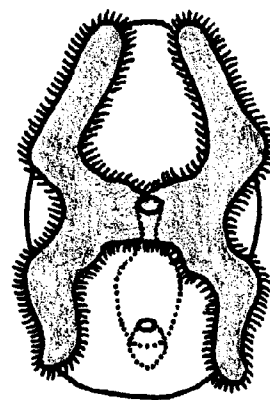
Dipleurula (*Echinodermata*)



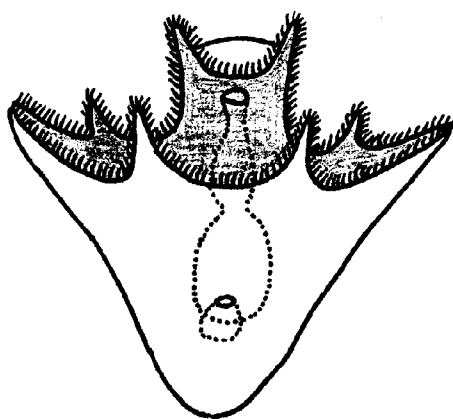
Bipinaria (*Asterozoa*)



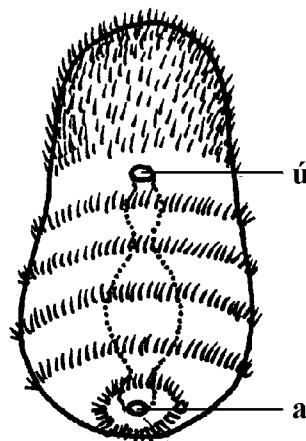
(Echino)pluteus
(*Echinozoa*)



Auricularia
(*Holothurozoa*)

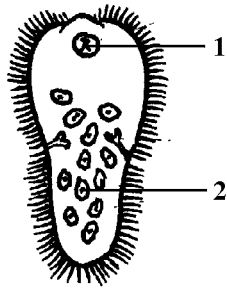


Ophiopluteus (*Ophiurozoa*)

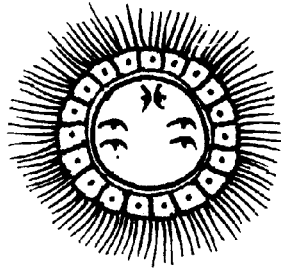


Doliolária (*Crinozoa*)

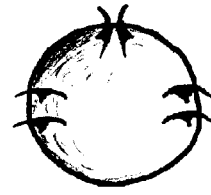
Obr. 22 Primárne larvy dipleuruloïdné (*Echinodermata*, *Balanoglossa*)
ú – ústny otvor, a – anus (Autor V. Franc)



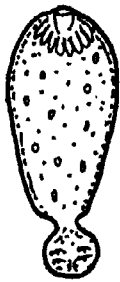
Miracidium
(*Trematodes*)



Koracidium
(*Pseudophyllidea*)



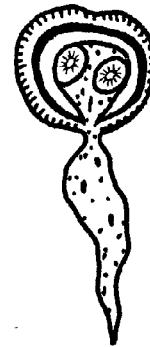
Onkosféra
(*Cyclophyllidea*)



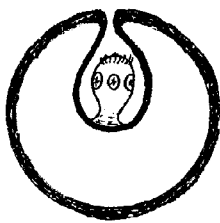
Procerkoid
(*Pseudophyllidea*)



Plerocerkoid



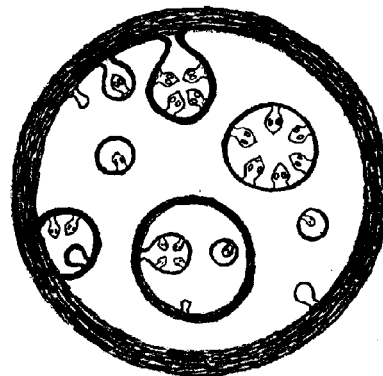
Cysticerkoid
(napr. *Dipylidium*)



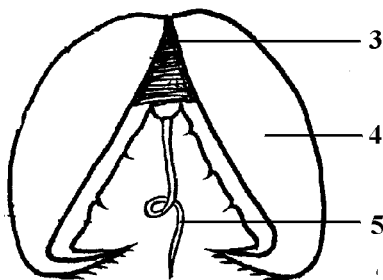
Cysticercus
(*Taenia* ...)



Coenurus
(napr. *Multiceps*)

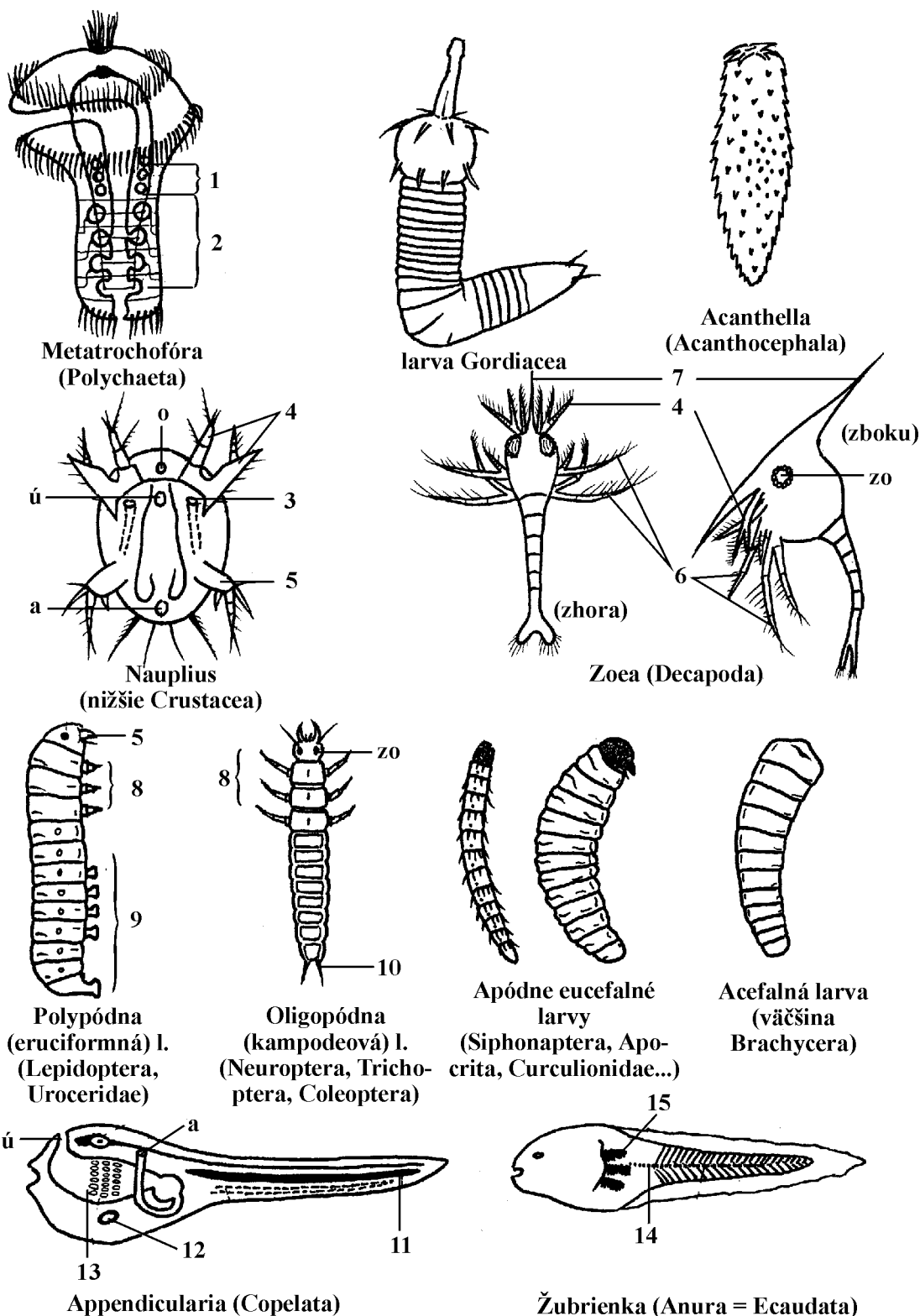


Echinokokus
(napr. *Echinococcus*)



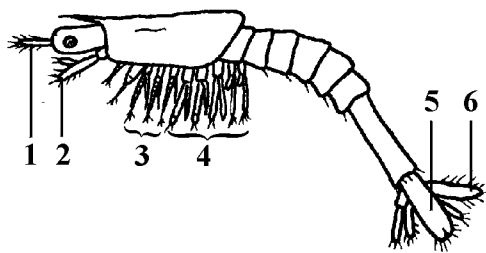
Glochidium (*Unionoidea*)

Obr. 23 Odvozené larválne a invázne štádiá, prechodné typy medzi primárnymi a sekundárnymi larvami
1 – nepárové očko, 2 – zárodočné bunky, 3 – zvierac, 4 – základ lastúry, 5 – byssovú vlákno (Autor V. Franc)

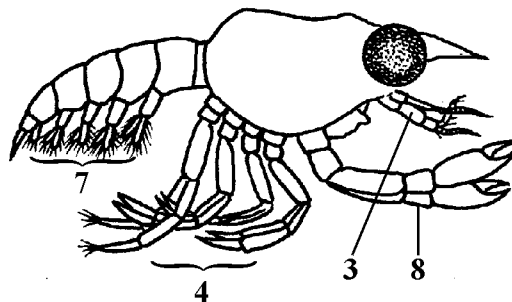


Obr. 24 Sekundárne larvy

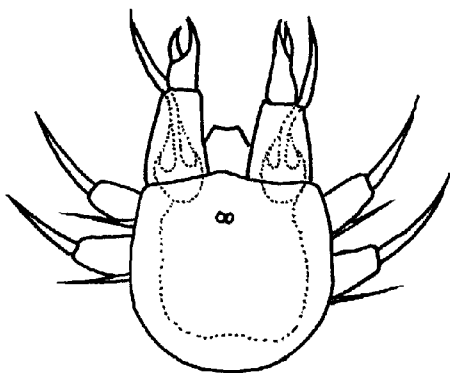
1 – larválny mezoderm, 2 – postlarválny mezoderm, 3 – vývod nefrídie, 4 – tykadlá 1. a 2. páru, 5 – mandibuly, 6 – základy ústnych končatín, 7 – tíne, 8 – pravé kráčavé nohy, 9 – parapódiá, 10 – cerci, 11 – chorda dorsalis, 12 – srdce, 13 – hltanožiabrový vak, 14 – postranná čiara, 15 – žiabrové privesky, ú – ústny otvor, a – anus, o – oko, zo – zložené oko (Autor V. Franc)



Mysis (*Macrura marina*)



Megalopa (*Brachyura*)



Phoxichilidium (*Pantopoda*)

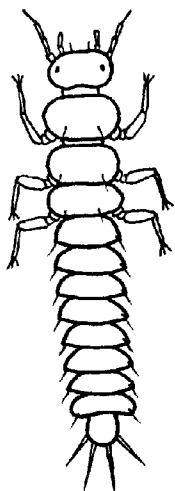


(odspodu)

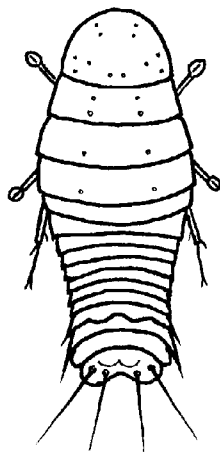


(zhora)

Planidium (invázne larválne štádium *Chalcidoidea*)



Triungulin (1. invázny instar u *Meloe* spp.)



Triungulinoid (1. invázny instar u *Strepsiptera*)

Obr. 25 Modifikované larvy – invázne štádiá a vývinové medzištádiá

1 – antennula, 2 – antenna, 3 – maxillipedy, 4 – pereopody, 5 – telson, 6 – uropod, 7 – abdominálne nôžky, 8 – cheliped (Autor V. Franc)

Priamy vývin

Priamy vývin (bez larválneho štádia) sa vyskytuje u živočíchov, u ktorých je o výživu zárodka dobre postarané buď veľkým množstvom žĺtka vo vajíčku, alebo keď je embryo vyživované telom matky. S prechodom na suchozemský spôsob života súvisí **vývoj zárodočných obalov**, ktoré nahrádzajú embryu pôvodné vodné prostredie, poskytujú mu ochranu a slúžia ako vyživovacie a sekrečné orgány. U tracheát vznikajú tieto obaly ako záhyby po obvode zárodočného prúžku. Neskôr tieto obaly nad zárodkom zrastajú a uzatvárajú ho do **amniovej dutiny**, ktorá je ohraničené dvoma blanami. Vnútoraná blana sa nazýva **amnion**, vonkajšia **seróza** alebo **chorion**.

Nižšie triedy stavovcov (ryby – Osteichthyes, obojživelníky – Amphibia) nemajú embryonálne obaly, preto sa označujú ako **anamnia**. Ich vývin prebieha vo vode, hoci dospelé jedince obojživelníkov žijú väčšinou na súši.

Embryonálny vývin plazov (Reptilia), vtákov (Aves) a cicavcov (Mammalia) je vždy spojený s tvorbou zárodočných obalov. Tieto skupiny sa preto nazývajú **amniota**. Zárodočné obaly sa vytvárajú aj u skupín amniot žijúcich vo vode (veľryby – Cetacea, vodné korytnačky – Chelonia aquatica a iné).

Zárodočné obaly amniot sa vyvíjajú z extraembryonálnych (mimozárodočných) častí embrya, ktoré sa na rozdiel od zárodočného prúžku rozrastajú po celom povrchu vajíčka. Záhyby extraembryonálnych zárodočných listov vznikajú pri okrajoch zárodka a rozrastajú sa, až nakoniec uzavrujú zárodok do **amniového vaku**. Tento vak je vyplnený **amniovou tekutinou**, ktorá chráni zárodok pred vyschnutím a mechanickými vplyvmi. Okrem toho vzniká pri žĺtkovom vaku **alantois**, ktorý sa stále zväčšuje a preniká medzi žĺtkový vak, stenu amniotu a vonkajšiu membránu – **serózu**. Dutina alantoisu je vyplnená alantoickou tekutinou, v ktorej sa hromadia odpadové látky z tela zárodka. Okrem toho slúži blana alantoisu na dýchanie. Vonkajšia stena alantoisu postupne zrastá so serózou a vytvára tzv. **chorioalantois**, ktorý u plazov (Reptilia) a vtákov (Aves) obrastá bielok a resorbuje ho. Všetky zárodočné obaly sú prestúpené cievmi a spojené tzv. **pupočným povrazcom** s ostatným embryom. Cievky zaisťujú výmenu látok medzi embryom, zárodočnými obalmi a výživnými hmotami. Pri narodení mláďaťa je pupočný povrazec spolu so zárodočnými obalmi odvrhnutý.

Cicavce (Mammalia), ktorých vajíčka sú alecítálne a vyvíjajú sa vnútromaternicovo, majú odlišný vývin zárodočných obalov. Predovšetkým je tento vývin oproti vývinu zárodka značne zrýchlený. Po zahniezdení (nidácii) vajíčka v sliznici maternice sa rozlíši trofoblast a embryoblast. Trofoblast zrastá so sliznicou maternice buď celý, alebo niekoľkými výrastkami. Tieto výrastky potom označujeme ako primárne klky. Z nich sa neskôr vytvárajú sekundárne klky, ktorých vnútro je tvorené mezenchýmom a cievmi prenikajúcimi sem z alantoisu. Tieto zabezpečujú výživu zárodka. Takto zmenený trofoblast označujeme ako **chorion**, ktorý je homologický seróze plazov a vtákov. Klky vrastené do sliznice maternice vytvárajú **placentu**.

Placenta je selektívne priepustná. Funguje ako bariéra proti choroboplodným zárodkom, do zárodka cez placentu prenikajú živiny a obranné látky z krvi matky a zo zárodka prenikajú odpadové látky do matkinej krvi. Placenta produkuje aj hormóny regulujúce priebeh tehotenstva. Chýba iba u najprimitívnejších cicavcov. Vajcorodé (Prototheria) kladú vajcia, v ktorých sa vyvíja zárodok podobne ako u vtákov. Vačnaté (Metatheria) nemajú vyvinuté choriálne klky, chorion je iba tesne priložený k sliznici maternice a vytvára tzv. semiplacentu. Nedokonalá výživa spôsobuje, že zárodočný vývin je krátky a nedokonalý zárodok pokračuje po pôrode v ďalšom vývine vo vaku, kde prijíma potravu dočasne prirastený k bradavke mliečnej žľazy. Ostatné, tzv. placentárne cicavce (Placentalia, Eutheria), majú placentu vyvinutú v rôznej miere. Prežúvavce (Ruminantia) majú klky chorionu spojené s maternicou pomerne voľne, takže sa pri pôrode ľahko uvoľňujú. U ostatných je toto spojenie natoľko pevné, že sa pri pôrode klky chorionu trhajú a dochádza ku krvácaniu. Zvyšok placenty opúšťa maternicu až po pôrode.

U živorodých žralokov a niektorých jašteríc sa vyskytujú orgány podobné svojou funkciou placente. Podobne aj u niektorých druhov živorodého hmyzu, kde sú zárodočné tkanivá v styku s tkanivami materského organizmu a dochádza medzi nimi k výmene látok, možno hovoriť o určitej obdobe placenty – často sa používa termín pseudoplacenta.

Podľa spôsobu zrodzenia mláďaťa rozlišujeme **živorodosť** – **vivipariu**, pri ktorej embryonálny a časť postembryonálneho vývinu prebehne v tele matky a rodia sa viac či menej vyvinuté mláďatá. Živorodosť môžeme pozorovať u placentálií, niektorých žralokov (Selachiformes) a rýb (Osteichthyes), živorodých mäkkýšov (Viviparidae) a škorpiónov (Scorpionoidea). Špeciálne prípady viviparie predstavujú **larviparia** a **pupiparia**. Pri larviparii opúšťajú telo matky mladé larvy, vyskytuje sa u niektorých mlokov (Urodela), mäsiarok (Sarcophagidae) a bodaviek (*Glossina* spp.). O **pupiparii** (kuklorodosti) hovoríme, ak v tele matky prebieha celý embryonálny i larválny vývin a telo matky opúšťajú larvy v poslednom instare, ktoré sa zakrátko kukli. Pupiparia sa vyskytuje najmä u múch z čeľade Hippoboscidae. Ďalším spôsobom je **vajcorodosť** – **oviparia**. Tento spôsob sa vyskytuje u druhov, ktoré majú vajíčka bohaté na žltok. Samice týchto druhov kladú určitý počet vajíčok, ktorých inkubácia prebieha mimo tela matky. Medzi takéto druhy patria vtáky (Aves), plazy (Reptilia), niektoré obojživelníky (Amphibia), ryby (Osteichthyes), článkonožce (Arthropoda) a väčšina mäkkýšov (Mollusca). Prechod medzi vivipariou a ovopariou predstavuje **vajcoživorodosť** – **ovoviviparia**. Ovoviviparné druhy kladú vajíčka, z ktorých sa bezprostredne po znesení liahnu mláďatá. Takýto spôsob môžeme pozorovať u mnohých žralokov (Selachiformes), ploskúl (Turbellaria) a niektorých mäkkýšov (Mollusca).

U bezstavovcov rozlišujeme epimérny a anamérny vývin. **Epiméria** sa vyskytuje u článkonožcov (Arthropoda), u ktorých jedinec už pri vyliahnutí má konečný počet somitov a predstavuje „zmenšeninu dospelého jedinca“. Epimérny vývin majú pavúkovce (Arachnoidea), perloočky (Cladocera), hľbinovky (Bathynellae), rovnakonôžky (Isopoda), rôznonôžky (Amphipoda), sladkovodné raky (Astacidae), stonôžky z radov Scolopendromorpha a Geophilomorpha, švehly (Thysanura) a entognátny hmyz okrem hmyzoviek (Protura).

Anaméria predstavuje prechod medzi priamym a nepriamym vývinom. Jedinec liahnuce sa z vajíčka sa podobá dospelému jedincovi, ale má menší počet somitov, ktoré dorastajú postupne medzi jednotlivými zvliekami. Anamérne sa vyvíjajú všetky mnohonôžky (Diplopoda), stonožičky (Symphyla), stonôžky z radov Scutigeraomorpha a Lithobiomorpha, hmyzovky (Protura) a niektoré roztoče (Acarina). Anaméria môže byť iba časťou ontogenézy napr. u veslonôžok (Copepoda), u ktorých vývin začína larvou – naupliom, z ktorej vzniká tzv. kopepoditové štádium (má menej telových prívěskov) a toto sa anamérnym procesom mení na dospelého jedinca.

Rast jedinca

Vo včasných fázach zárodočného vývinu, v období blastogenézy, je rast pasívny a zakladá sa na prijímaní vody, tvorbe dutín atď. Aktívny rast sa deje množením buniek, tvorbou medzibunkovej hmoty a malej miere aj zväčšovaním buniek. Tento rast je najintenzívnejší po ukončení zárodočného vývinu a trvá do pohlavnej dospelosti. U mnohých živočíchov rast nekončí ani v období dospelosti, hovoríme o **neohraničenom (nedeterminovanom) raste**. Po dosiahnutí dospelosti sa tento typ rastu spomaľuje, ale až do smrti nekončí. Takýto permanentný spomaľujúci sa rast sa vyskytuje u mnohoštetinavcov (Polychaeta), máloštetinavcov (Oligochaeta), mäkkýšov (Mollusca), článkonožcov (Arthropoda), ktoré sa zvliekajú a u stavovcov, ktoré nemajú stálu teplotu tela (ryby, obojživelníky, plazy). Rast, ktorý končí v dospelosti, je rast **limitovaný, ohraničený (determinovaný)**. Konečná veľkosť individua je geneticky ustálená v určitom rozmedzí. Takýto typ rastu majú homoiotermné (so stálou teplotou tela) stavovce (cicavce, vtáky) a hmyz.

Pre obdobie rastu je charakteristické, že prevládajú anabolické (syntetické) procesy nad katabolickými (rozkladnými). Pri vyrovnávaní anabolických a katabolických procesov sa rast zastavuje a v starobe prevládajú katabolické procesy. Pre syntézu je dôležitá dodávka základných živín. Počas embryogenézy sú živiny dodávané žltkom alebo materským organizmom. V postnatálnom období je rast, hlavne u stavovcov, regulovaný hormonálne.

Starnutie a smrť

Starnutie je integrálnou súčasťou života. Prejavuje sa v bunkách degeneračnými procesmi, ako ukladanie pigmentu, tuku (hoci tukového tkaniva ubúda), bielkovinových zŕn, nervové bunky zanikajú a nahrádzajú ich gliové bunky, v tkanivách ubúda vody a hromadia sa v nich vápenaté soli, v kostiach prevládne anorganická zložka v dôsledku čoho sa stávajú krehkými. Klesá bazálny metabolizmus, spomaľujú sa životné procesy a dochádza k poruchám telesných funkcií. Toto obdobie senility je zvlášť viditeľné u živočíchov, ktorý majú ohraničený rast. Živočích s neobmedzeným rastom nemajú prejav starnutia až tak viditeľné.

Smrť nastáva dôsledkom zlyhania niektorej dôležitej funkcie (činnosti srdca, dýchania...), čo je následok zmien spojených so starnutím. Po smrti organizmu dochádza aj k smrti jeho jednotlivých buniek, ktoré môžu ešte rôzne dlho prežívať (nervové bunky iba krátko, pokožkové pomerne dlho).

5. Organológia

Organológia je vedný odbor, ktorý sa zaoberá štúdiom orgánov. Podobne ako združovaním buniek vznikajú jednotlivé tkanivá, tak spojením rôznych tkanív vznikajú zložité útvary nazývané orgány, ktoré sú špecializované na vykonávanie určitej životnej funkcie. Túto špecifickú úlohu každého orgánu určuje **hlavné tkanivo**. Všetky ostatné tzv. **vedľajšie tkanivá**, ktoré sa podieľajú na stavbe orgánu, zaisťujú optimálnu činnosť hlavného tkaniva. Čím dokonalejšie orgán danú funkciu plní, tým väčší býva počet vedľajších tkanív a tým viac je vyvinuté hlavné tkanivo. (Např. v orgánoch pohybu je hlavné svalové tkanivo, ostatné sú vedľajšie.)

Súbor orgánov, ktorý v tele zaisťuje určitú základnú funkciu, sa nazýva **sústava orgánov**. (Např. orgány opory – kostra a orgány pohybu – svalovina, tvoria sústavu pohybovú zaisťujúcu pohyb organizmu.) Niektoré orgány a orgánové sústavy sú v organizme viac-menej ostro oddelené a ohraničené, ale iné (např. nervová sústava) prestupujú všetky ostatné orgány. V každom prípade sú však všetky orgány v rámci organizmu vo veľmi úzkom funkčnom vzťahu. Tento vzájomný vzťah – **korelácia orgánov**, zaisťuje fungovanie celého organizmu. Zmena určitého orgánu sa preto prejaví zmenou ďalších orgánov.

V priebehu ontogenézy vznikajú orgány diferenciáciou z rôznych častí ektodermy, endodermy a mezodermy. Orgány, ktoré sa u rôznych živočíchov vyvinuli z toho istého embryonálneho tkaniva, a teda majú rovnaký pôvod označujeme ako **orgány homologické**, a to aj v prípade, že sú tvarovo a funkčne značne odlišné (ruky človeka, predné končatiny tuleňov a párnokopytníkov, krídla vtákov). Naproti tomu orgány, ktoré vznikli z odlišných embryonálnych tkanív a majú teda odlišný pôvod, ale po ukončení vývoja plnia rovnaké funkcie a v dôsledku toho často nadobúdajú podobný tvar, označujeme ako **analogické** (kráčavé končatiny stavovcov a hmyzu, krídla vtákov, netopierov a hmyzu...). Analógia je podmienená životom v rovnakom prostredí a podobným spôsobom života. U rôznych, vzájomne vzdialených taxónov tak môžu vznikať podobné morfológické znaky. Vtedy hovoríme o **tvarovej konvergencii** (tvar tela rýb a morských cicavcov). Orgány, ktoré v priebehu fylogénézy stratili svoju funkciu, ale doposiaľ sa zachovali, nazývame orgánmi **rudimentárnymi** (zvyšok kostry zadných končatín u veľrýb, červovitý výbežok slepého čreva človeka, atď.).

5.1 Krycia sústava

Krycia sústava súvisle pokrýva celý povrch tela, ktoré do určitej miery chráni proti vplyvom vonkajšieho prostredia (mechanickým, chemickým a fyzikálnym), ako aj proti pôvodcom chorôb a biologickým nepriateľom. Môže plniť funkciu termoregulačnú a druhotne vylučovaciu (potné žľazy), dýchaciu, môže byť sídlom povrchového sfarbenia živočicha, nositeľom rôznych drobných orgánov (mazové, jedové žľazy, zmyslové orgány a pod.) V mnohých prípadoch je jej funkcia spojená aj s opornou funkciou (např. u článkonožcov).

Prvky (Protozoa) majú na povrch iba cytoplazmatickú membránu. U niektorých sa vyskytuje schránka (dierkavce – Foraminifera, mrežovce – Radiolaria) a nálevníky (Ciliophora) majú na povrchu pelikulu.

Pokožka (epidermis) u bezstavovcov je ektodermálneho pôvodu a je tvorená jednovrstvovým epitelom. Výnimku tvoria iba kmene ostnokožce (Echinodermata) a štetinatóustky (Chaetognatha), u ktorých je krycí epitel viacvrstvový. Niekedy je tento epitel opatrený brvami a umožňuje pohyb (ploskule – Turbellaria). Pokožka často na povrchu produkuje kutikulu, ktorá môže mať rôznu hrúbku. Kutikula je obvykle tvorená chitínom a zabezpečuje lepšiu ochranu tela. Kutikula často vytvára rôzne útvary, ako háčiky, ostne, ihlice apod. Väčšina z nich má iba mechanickú funkciu, ale niektoré sú spojené so zmyslovými orgánmi a plnia funkciu receptorov. K pokožkovým útvarom patria aj prísavky pásomnic (Cestodes), pijavíc (Hirudinea) a hlavonožcov (Cephalopoda). Prísavky majú tvar okrúhlejších jamky, v ktorej strede je pripojený sval. Jeho kontrakciou vznikne v jamke podtlak, ktorý povolí až po uvoľnení svaly. Ako duplikátúra pokožky vznikajú aj krídla hmyzu (na rozdiel od krídel vtákov, ktoré vznikli premenou končatín a sú teda s krídlami hmyzu iba analogické)!

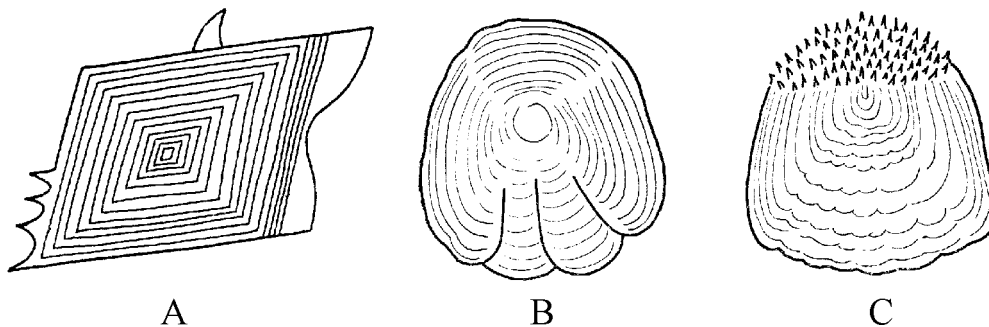
Kožné žľazy bezstavovcov sú väčšinou jednobunkové a sekrét, ktorý produkujú tvorí ochranu tela a často uľahčuje pohyb (obručkavce – Annelida, pásnice – Nemertini, mäkkýše – Mollusca...) kým vliacím pokožky vznikli u niektorých skupín mnohobunkové žľazy. Produkty týchto žliaz majú väčšinou špecifickú funkciu. K takýmto žľazám patria napr. snovacie žľazy pavúkov (Araneae) a húseníc, byssová žľaza lastúrníkov (Bivalvia), voskové žľazy včiel (Apidae), jedové žľazy, repelentné žľazy bzdôch (Heteroptera) a mnohonožiek (Diplopoda), a atramentová žľaza dvojžiabrových hlavonožcov (Dibranchia).

Telesná pokrývka stavovcov (koža) má zložitú stavbu. Vždy je mnohovrstvová a rozlišujeme jej dve základné vrstvy. Na povrchu je tenká ektodermálna **pokožka (epidermis)**, a pod ňou leží hrubšia mezodermálna **zamša (corium)**. Epidermis je mnohovrstvový epitel. Spodná (bazálna) časť je tvorená deliacimi sa bunkami. Tie postupujú smerom k povrchu, rohovatejú, splošťujú sa, odumierajú a postupne sa z povrchu odlupujú. Vodné stavovce majú povrchové bunky iba málo zrohovatené. Suchozemské majú povrchovú vrstvu (**stratum corneum**) tvorenú úplne zrohovatenými bunkami. Tieto sú nepriepustné pre vodu a chránia telo pred vysychaním. Zrohovatené bunky sa z povrchu oddeľujú buď v celku (u hadov – Ophidia), v kusoch (u jašterov – Sauria), alebo v drobných šupinkách (u cicavcov – Mammalia). Oddelené bunky sú nahradzované delením bazálnych buniek epidermy.

Zamša je pevná a veľmi pružná vrstva, ktorá obsahuje elastické vlákna. Jej najvrchnejšia časť, ktorá sa prikladá k epiderme, tvorí u cicavcov vrstvu bradaviek – **stratum papillare** (otlačky prstov u človeka). Pod touto vrstvou sa nachádza **stratum reticulare**, vrstva so sieťovitou štruktúrou. Spodnú časť zamše tvorí tukové pletivo. Celá zamša je preštruktúrovaná krvnými cievami, nervami a sú v nej uložené hmatové ústroje.

Významnú zložku kože stavovcov predstavujú **kožné žľazy**. Vo vrchných vrstvách pokožky rýb (Osteichthyes) sú rovnomerne rozmiestnené početné pohárikovité bunky vylučujúce hlienovité látky. Tieto bunky predstavujú **jednobunkové mucinózne (hlienové) žľazy**. U obojživelníkov sa tieto bunky zhlukujú do jednoduchých alveolárnych žliaz. Okrem hlienových žliaz bývajú v ich pokožke roztrúsené **serózne žľazové bunky**, ktoré zaisťujú trvalo vlhký povrch tela. Niektoré druhy majú vyvinuté aj **jedové žľazy** (ropuchovité – Bufonidae, niektoré mloky – Triturus). U plazov a vtákov sa vyskytujú kožné žľazy len vzácné. Vtáky (Aves) majú iba párové **mazové žľazy**, ktoré bývajú silne rozvinuté najmä u vodných vtákov. Plazy (Reptilia) majú kožné žľazy napr. na vnútornej strane zadných stehien. Na každej nohe vyúsťujú tieto žľazy do stehenných pórov. Väčší počet týchto žliaz sa vyskytuje u krokodílov (Loricata). Majú ich uložené na chrbte, spodnej čeľusti a okolo anusu. Funkcia týchto žliaz nie je doposiaľ objasnená. Na rozdiel od plazov a vtákov, majú cicavce (Mammalia) kožu bohatú na žľazy. Podľa funkcie rozlišujeme u cicavcov žľazy potné, mazové, mliečne a pachové. **Potné žľazy** sa podieľajú na termoregulácii, exkrécii a osmoregulácii. **Mazové žľazy** ústia do pošvy chlupov (vlasov) a produkujú maz, ktorý chráni chlpy a udržuje pokožku vláčnu. **Mliečne žľazy** sa vyvinuli z potných a slúžia na výživu mláďat. Sú uložené v dvoch paralelných líniách na brušnej strane tela a s výnimkou vajcorodých (Prototheria) ústia na zvláštnych bradavkách. Bradaviek býva 2-20 párov, tento počet je druhovo stály a približne zodpovedá počtu mláďat vo vrhu. **Pachové žľazy** zaisťujú charakteristický druhový a často aj individuálny pach, ktorý umožňuje sexuálne vábenie, označovanie teritórií a je dôležitý pri sociálnom živote.

Povrch tela stavovcov je často krytý šupinami. Základom šupiny je zamšová bradavka, ktorá sa vyklenie do epidermy. **Plakoidné šupiny** (u žralokov – Selachiformes) vznikajú tak, že bunky týchto bradaviek sa menia na odontoblasty a produkujú dentín. Bunky epidermy potom na povrch produkujú sklovinu. V podstate rovnakým spôsobom ako plakoidné šupiny vznikajú aj zuby stavovcov. U rýb (Osteichthyes) sa stretávame s cykloidnými, ktenoidnými a ganoidnými šupinami (obr. 26). **Cykloidné** a **ktenoidné** šupiny, vznikajú ako osifikačný produkt zamše. Sú to vlastne tenké kostené doštičky na povrchu radiálne ryhované. Cykloidné šupiny vrastajú do zamše hladkým okrajom a dajú sa z nej ľahko vytrhnúť. S týmto typom šupín sa stretávame napr. u našich kaprovitých rýb (Cyprinidae). Okraj, ktorým do zamše vrastajú ktenoidné šupiny je drsný, pokrytý niekedy radami trňov a len veľmi ťažko sa oddeľujú. Takéto šupiny majú napr. ostriežovité ryby (Percidae). **Ganoidné** šupiny majú kosoštvorcový tvar a na povrchu sú kryté zvláštnou sklovinou – ganoin. Sú charakteristické pre lúčoplutvé ryby (Actinopterygii).



Obr. 26 Šupiny rýb

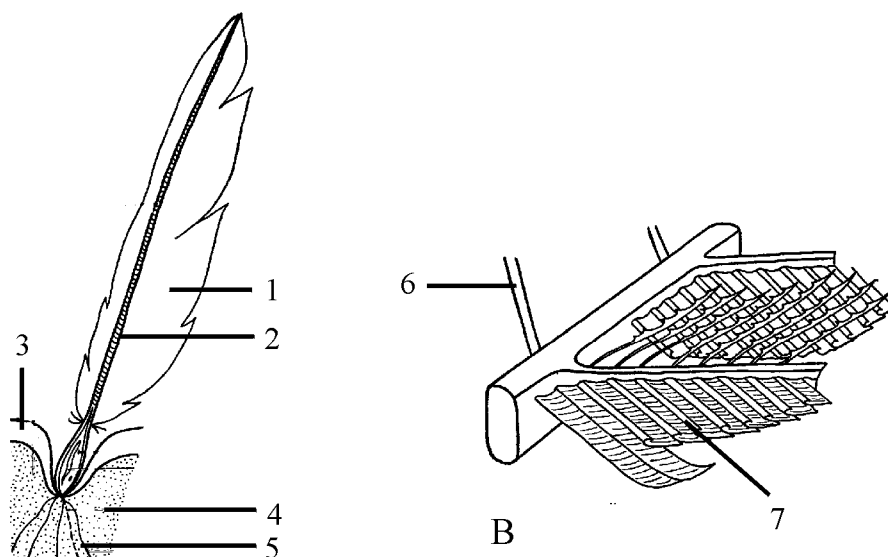
A – ganoidná, B – cykloidná, C – ktenoidná.

Šupiny plazov pokrývajú celý povrch tela týchto živočíchov. Vznikajú rohovatením povrchovej časti epidermy v určitom období sa odlupujú a plaz sa zvlieka. Hadom sa zrohovatená po kožka oddeľuje v celku, jaštericiam po častiach. Šupiny sú na povrchu rôzne usporiadané a môžu sa prekrývať. Základom rohovitej šupiny plazov je navonok vyklenutá zamšová bradavka, ktorej epidermálny povrch silne rohovatie.

Podobný základ má aj **perie vtákov**. Postupne ako perie rastie do dĺžky, vyličená bradavka poklesáva do kože. Epidermálna časť bradavky vytvorí zrohovatená stredná os. Rozlišujeme prachové perie a obrysové perie. **Prachové perie (páperie)** sa skladá z ostňa a z krátkych, jemných, trsovito na ostni umiestnených lúčov, ktoré sú po bokoch opatrené hebkými výbežkami. Takéto perie tvorí prvý povrch tela u vtáčích mláďat a spodnú vrstvu pernatého povrchu dospelých vtákov. **Obrysové perie (krycie)** sa skladá z osi, ktorá je na konci upevnenom v tele dutá – **brko** a na voľnom konci plná – **kostrnka**. Po stranách vyrastajú vetvičky – **perútky**, ktoré sa vetvia na **lúče** opatrené **háčikmi**, pomocou ktorých sa lúče do seba zachytávajú a vytvárajú zdanlivo jednoliatu plochu – **zástavicu** (obr. 27). Perie slúži ako mechanická ochrana tela, tepelný izolátor a napomáha pri lietaní. Okrem peria nachádzame u vtákov aj šupiny (na zobáku a behádoch), ktoré sú pozostatkom po ich fylogenetických predkoch – plazoch. **Zobák vtákov** patrí tak isto medzi zrohovatené produkty kože.

Chlpy cicavcov sa zakladajú ako epidermálne výbežky prenikajúce do zamše. Tak sa postupne diferencuje vlasová pošva a na jej spodnej časti vlasová (chlpová) cibuľka, z ktorej vyrastajú chlpy alebo vlasy. Po stranách ústia do pošvy mazové žľazy a pripája sa k nim zväzok hladkých svalových vlákien.

Z ďalších kožných derivátov rohovinovej povahy sa u cicavcov vyskytujú **nechty**, ktoré vyrastajú ako ploché platničky z nechtového lôžka a sú po troch stranách voľné. Nechty pokrývajú posledný článok prsta. **Pazúre** pokrývajú len koniec posledného článku a sú kužeľovité a špicaté. **Kopytá** pošvovito obaľujú väčšiu časť posledného článku prsta. Podobný pôvod majú aj **roh**y, ktoré vznikajú nadmerným rohovatením pokožky, ktorá pokrýva povrch kostného výbežku čelnej kosti. Rohy sú duté, živočichy ich nezhadzujú a nachádzajú sa tak u samíc ako aj u samcov. (Parohy možno považovať iba za analogické útvary, pretože sú iného – kostného pôvodu.) Ku kožným derivátom patria aj ostne dikobraza a ježa (*Erinaceus*).

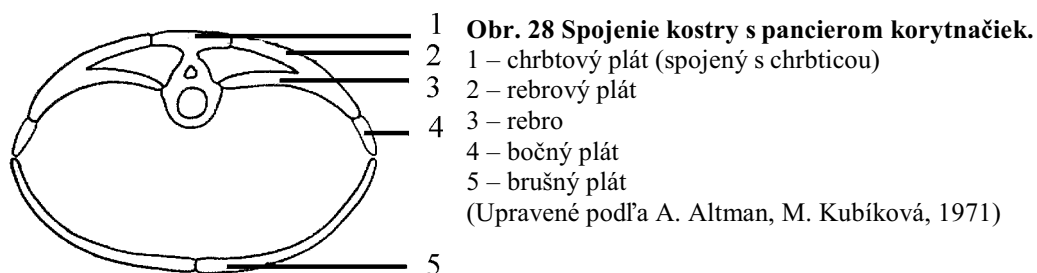


A
Obr. 27 Stavba peria.

1 – zástavica, 2 – os, 3 – pokožka, 4 – zamša, 5 – cievy a nerv, 6 – perútky, 7 – lúče sháčikmi.

Pancier korytnačiek (Chelonia) vzniká zrastom kostných plátov zamšového pôvodu s kosťami skeletu (s chrbticou, lopatkami a panvou). Na povrchu kostného panciera sú ešte rohovinové plátky pokožkového pôvodu (obr. 28).

Sfarbenie živočíchov spôsobujú zrnká rôznofarebných pigmentov, ktoré sú obsiahnuté hlavne v pigmentových bunkách zamše a pokožky. Okrem toho môžu mať na sfarbenie vplyv látky rozpustené v tukových vakuolách buniek (napr. karotén). Popri týchto chemických látkach sa pri sfarbení živočíchov uplatňujú aj fyzikálne javy spôsobujúce lom, odraz a interferenciu lúčov svetla. Tak vzniká kovové a dúhové sfarbenie povrchu kutikuly niektorých druhov hmyzu, alebo povrchu vtáčieho peria. Ak je telesný povrch bezfarebný, presvitá farba telovej tekutiny alebo črevného obsahu. Funkcia sfarbenia u živočíchov môže byť rôzna. Veľmi nápadné sfarbenie má buď sexuálnu funkciu (napr. perie vtákov), varovnú (salamandra, hady), alebo je signálom k úteku (biele škvrny okolo chvosta u srncov). Nenápadné sfarbenie podobajúce sa prostrediu má naopak ochrannú funkciu. Rovnakú funkciu má aj schopnosť meniť farbu (chameleón, niektoré hlavonožce). Okrem týchto základných funkcií môže zaisťovať sfarbenie živočíchov aj iné funkcie (napr. čierne sfarbenie poikilotermných stavovcov aj mnohých bezstavovcov je akumulátorom tepelnej energie).



Obr. 28 Spojenie kostry s pancierom korytnačiek.

1 – chrbtový plát (spojený s chrbticou)

2 – rebrový plát

3 – rebro

4 – bočný plát

5 – brušný plát

(Upravené podľa A. Altman, M. Kubíková, 1971)

5.2 Oporná sústava

Oporná sústava predstavuje systém pevných útvarov, vytvorených telom živočicha, ktoré umožňujú oporu mäkkých častí tela a ich ochranu. Pasívne sa oporná sústava môže podieľať aj na pohybe, a to tým, že sa na ňu upína svalstvo. Spolu s telesným povrchom určuje tvar tela.

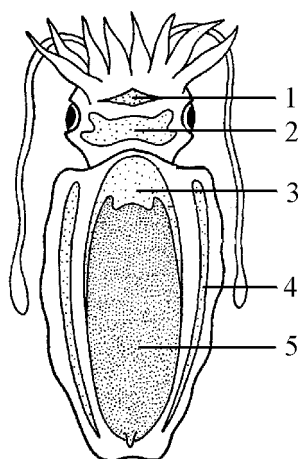
Už u niektorých prvokov (Protozoa) nájdeme organely opory. Živočíšne bičíkovce (Zoomastigophorea) majú vo svojej bunke stredom prebiehajúcu osovú tyčinku – **axostyl**, ktorá vystužuje bunku a dáva oporu filamentom, ktoré pohybujú bičíkom. Funkciu primitívnej opory môže plniť aj zosilená pelikula, alebo vápenatá, kremičitá alebo celulózová schránka (mrežovce – Radiolaria, dierkavce – Foraminifera, obrnenky – Dinoflagellida).

Živočíchy (Animalia) môžu mať iba kožnosvalový vak, ktorý plní aj opornú funkciu (ploskule – Turbellaria, pásnice – Nemertini, obrúčkavce – Annelida), ale väčšina živočíchov má vyvinuté dokonalejšie spevňujúce systémy. Rozlišujeme **schránku** a **skelet**. Rozdiely medzi nimi sú vysvetlené v nasledujúcej tabuľke:

Schránka	Skelet
• vždy ektodermálneho pôvodu	• ektodermálneho alebo mezodermálneho pôvodu
• fyziologicky nie je integrálnou súčasťou organizmu	• fyziologicky je integrálnou súčasťou organizmu
• nie je inervovaná	• je inervovaný
• vždy je z väčšej časti anorganického pôvodu	• aspoň v juvenilnom štádiu prevláda organická zložka
• nedovoľuje žiadnu, alebo dovoľuje iba obmedzenú pohyblivosť	• vždy je pohyblivý
• nevstupujú do nej coelomové štruktúry	• vstupujú do neho coelomové štruktúry

Hubky (Porifera) a časť koralov (Anthozoa) vytvára **spikulárny endoskelet** tvorený kremičitými alebo vápenitými ihlicami rôzneho tvaru. Ihlice (spikuly) vznikajú ako výlučky zvláštnych mezogleových buniek – skleroblastov. Koraly môžu mať tieto spikuly rôzne sfarbené (napr. do červena u *Corallium rubrum* zo Stredozemného mora).

Väčšina mäkkýšov (Mollusca) má **schránku** (lastúru alebo ulitu), ktorá vzniká činnosťou plášťového epitelu. Sekundárne môže dôjsť k redukcii tejto schránky a jej následnému vrastaniu do tela (kalmary – Teuthoidea a sépie – Sepioidea; rudiment schránky predstavuje známa sépiová kosť), alebo k úplnému zániku (chobotnice – Octobranchia a bezulitové sli máky). Ojedinele pozorujeme u mäkkýšov aj endoskelet. Radulu (jazyk) ulitníkov (Gastropoda) spevňuje subradulárna chrupavka. Dvojžabrové hlavonožce (Dibranchia) majú dokonca vyvinutý **chrupavčitý oporný systém** (obr. 29). Tento oporný systém tvorí chrupavčité mozgové puzdro, ktoré je nápadne analogické s lebkou stavovcov a pevným chrupavčítym väzom, ktorý prebieha zhruba stredom tela a poskytuje úpony pre svalstvo. Aj v tomto prípade vznikol konvergentným vývojom útvar nápadne podobný chorde dorsalis (chrbovej strune) stavovcov. Chrupavka hlavonožcov má ale odlišnú histologickú štruktúru ako chrupavka stavovcov a je ektodermálneho pôvodu!



Obr. 29 Chrupavčitý oporný systém sépie

- 1 – ramenná chrupavka
 - 2 – hlavová chrupavka
 - 3 – chrbtová chrupavka
 - 4 – chrupavka v plutvovom leme
 - 5 – „sépiová kosť“ (rudiment schránky)
- (Upravené podľa A. Altman, M. Kubíková, 1971)

Obrúčkavce (Annelida) sú buď bez spevňovacieho systému, alebo si vytvárajú trubicovitú schránku z CaCO_3 , v ktorej potom žijú (niektoré morské druhy). U niektorých morských mnohoštetinavcov (Polychaeta) sa stretávame aj s chrupavčitou oporou žiabrového aparátu, ktorý je často veľmi rozmerný. Ani túto chrupavku však nemožno stotožňovať s chrupavkou stavovcov!

Článkonožce (Arthropoda) majú chitinózny ektoskelet, ktorý je hlavne u kôrovcov (Crustacea) značne inkrustovaný uhličitanom vápenatým. Najdokonalejšie je tento typ skeletu vyvinutý u hmyzu. Každý článok tela hmyzu je krytý jedným chrbtovým plátom (tergum) a jedným brušným plátom (sternum). Po stranách sú tieto pláty – sklerity spojené membránami (pleury) a medzi článkami sú intersegmentálne membrány. Hlava býva značne sklerotizovaná, pretože jej skelet slúži hlavne ako opora ústnych a zmyslových orgánov. Silná sklerotizácia sa prejavuje aj na hrudných článkoch, kde ektoskelet tvorí pevnú oporu končatinám a hlavne mohutne rozvinutému svalstvu krídel. Články končatin sú u článkonožcov kryté hrubostennými chitinóznymi trubičkami, ktoré sú vzájomne na rozhraní článkov pospájané blanitou membránou.

Druhoústovce (Deuterostomia) majú skelet vždy mezoderimálneho pôvodu, na rozdiel od prvoústovcov (Protostomia), ktoré majú všetky spevňovacie systémy ektoderimálneho pôvodu. Dôležitým javom vo vývoji skeletu u druhoústovcov bol vznik chordy dorsalis, ktorá tvorí základ opornej sústavy chordát. **Chorda dorsalis** (chrbtová struna) spravidla vzniká vyličením dorzálnej strany čreva. Má valcovitý tvar, je pružná a vystužuje telo po celej dĺžke. U plášťovcov (Tunicata) a kopijovcov (Cephalochordata) sa chorda zachováva po celý život. Kruhoústniciam (Cyclostomata) sa pozdĺž chordy vytvárajú rady chrupaviek a prvýkrát sa u nich stretávame z náznakom chrupavkovitej lebky a s mohutne vyvinutou chrupavkovitou výstužou žiabrových prepážok.

Drsnokožce (Chondrichthyes) majú z chrupavčitých tkanív vyvinutú v hlavných obrysoch celú kostru. Rozlišujeme na nej **chrbticu** s náznakmi rebier, mozgovú časť lebky (**neurocranium**) a tvárové žiabrové chrupavky (**splanchnocranium**). Majú už vyvinuté aj **lopatkové pásmo**, ktoré na brušnej strane za hlavou ukotvuje párové prsné plutvy a **panvové pásmo**, ktoré tvorí oporu brušným plutvám.

Nasledujúce skupiny stavovcov majú chordu založenú iba počas embryonálneho vývinu, neskôr ju nahradzuje chrupavkovitá kostra a koncom embryonálneho vývinu značná časť chrupaviek osifikuje, takže v dospelosti majú kostru kostenú, doplnenú malým množstvom chrupaviek. Zbytky chordy sa do dospelosti zachovávajú iba u niektorých rýb.

Kostru stavovcov tvoria tri hlavné oddiely: chrbtica, lebka a kostra končatin. **Chrbtica** je zložená zo **stavcov** (vertebrae) a tvorí opornú os tela. Každý stavec sa skladá z tela (corpus vertebrae), chrbtových výbežkov (neurapophysis), ktoré po zrastení obklopujú nervovú trubicu (nervový kanál, ktorým prechádza miecha) a z priečných výbežkov (diapophysis) slúžiacich ako opora rebrám. V chvostovej časti tela chýbajú priečne výbežky. Rybám sa na spodnej strane tela stavcov vyvíja hemálny oblúk, ktorým prechádza chrbtová tepna a chvostová žila. Telá stavcov nebývajú vždy plné, ale majú rôzne dutiny, v ktorých sa aj v dospelosti zachovávajú niektorým skupinám stavovcov zvyšky chordy. Podľa spôsobu vydutia tela stavcov rozlišujeme stavce **amficelne** (dvojduté), vyhlbené na oboch stranách (u rýb, hatérií atď.), **procelné** – vyhlbené na strane obrátenej k hlave (bezchvosté obojživelníky – Ecaudata), **opistocelne** – vyhlbené na strane obrátenej k zadnému koncu tela (chvostnaté obojživelníky – Caudata), **heterocelne**, ktoré k sebe priliehajú sedlovitými plôškami (u vtákov) a **platycelne** – ploché na prednej i zadnej strane a medzi nimi sú uložené medzistavcové platničky (menisci intervertebrales), vyskytujú sa u cicavcov (obr. 30). Počet stavcov je u jednotlivých skupín stavovcov značne premenlivý, ale druhovo alebo skupinovo je stály. Po stranách sa na stavce pripájajú **rebrá** (costae). U obojživelníkov a vyšších skupín sa rebrá pripájajú iba na hrudné stavce a na druhom konci sa spájajú s **hrudnou kosťou** (sternum). Celý útvar vytvára **hrudný kôš**, ktorý chráni vnútorné orgány.

K prednej časti chrbtice sa pripája **lebka** (cranium) tvoriaca ochranné puzdro pre mozog. Na lebke rozlišujeme **mozgovú časť** (**neurocranium**) a **tvárovú časť** (**splanchnocranium**, **viscerocranium**). U všetkých stavovcov sa stretávame s tými istými kosťami, ale v rôznych obmenách. Niektorým skupinám zrastajú rôzne kosti a iným sa naopak niektoré kosti rozpadajú. Hlavné kosti lebky si môžeme uviesť na príklade lebky cicavcov:

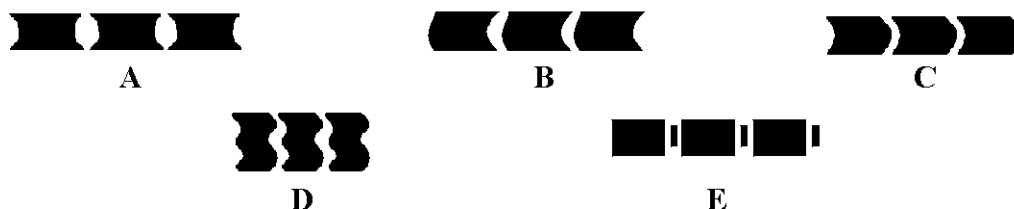
Prehľad hlavných kostí neurocrania:

- kosti tylové (ossa occipitalia)
- kosti temenné (ossa parietalia)
- kosť čelná (os frontale)
- kosti spánkové (ossa temporalia)
- kosť čuchová (os ethnoidale)
- kosť klinová (os sphenoidale)

Prehľad hlavných kostí viscerocrania:

- kosti slzné (ossa lacrymalia)
- kosti jarmové (ossa zygomatica)
- kosti nosné (ossa nasalia)
- horná čeľusť (os maxillae)
- medzičeľusť (os intermaxilla)
- dolná čeľusť (os mandibulae)
- kosti podnebné (ossa palatina)
- kosť radličná (vomer)
- jazykka (os hyoides)

Kosti viscerocrania vznikajú premenou chrupavkovitých žiabrových oblúkov, ktoré sú v pôvodnej podobe zachované u kruhoustnic (Cyclostomata). Za východzí počet sa väčšinou považuje 7 žiabrových oblúkov. Pravdepodobne jeden až dva prvé oblúky vymizli v prospech zväčšenia ústnej dutiny. **Prvý pár žiabrových oblúkov** (tzv. čeľustný oblúk) dáva vznik **hornej a dolnej čeľusti** drsnokožcov (Chondrichthyes). U všetkých tried od rýb (Osteichthyes) po vtáky (Aves) vzniká z hornej časti prvého žiabrového oblúka **štvorcová kosť** a z jeho dolnej časti **kosť kĺbová**. Medzi nimi je primárny čeľustný kĺb, na ktorý sa pripája dolná čeľusť. Čeľusti sú postupne tvorené iba kryciami kosťami. Počínajúc obojživelníkmi zrastá horná čeľusť tvorená kryciami kosťami s mozgovňou. Cicavce (Mammalia) majú hornú časť tohoto oblúka premenenú na **nákovku** a dolnú časť na **kladivko**. Nákovka aj kladivko sa potom premiestňujú do stredoušnej dutiny. U cicavcov vybieha zo spodnej čeľuste výbežok, ktorý sa pripája k mozgovni – sekundárny čeľustný kĺb. **Druhý pár žiabrových oblúkov** (tzv. jazykový) je takisto rozdelený na hornú a dolnú časť. Horná časť slúži u drsnokožcov a rýb na **zavesenie čeľusti** k neurocraniu. Dolná časť slúži ako **opora žiabier**. Obojživelníky, plazy a vtáky majú hornú časť premenenú na **sluchovú kostičku** – columellu a spodnú časť na **jazykku**. U cicavcov horná časť vytvára **strmienok** a spodná časť **jazykku**. Sluchová kostička sa uvoľňuje do stredoušnej dutiny a jazykka podopiera jazyk. **Ostatné žiabrové oblúky** plnia u vodných živočíchov svoju pôvodnú funkciu. U suchozemských živočíchov sú aj tieto oblúky redukované a menia sa na niektoré chrupavky a kosti hlavovej časti (jazykka, chrupavky hrtanu a priedušnice).



Obr. 30 Schématické znázornenie rozličných typov stavcov

A – amficeltné, B – proceltné, C – opistoceltné, D – heteroceltné, E – platiceltné (hlavový koniec je napravo)

U väčšiny stavovcov sa k osovej kostre pripájajú **dva páry končatín**. Jedine kruhoustnice (Cyclostomata) sú bez končatín a telo majú lemované nepárovým plutvovým lemom. Rozpadom a modifikáciou tohto lemu vznikli plutvy rýb. Nepárové plutvy (chrbtová, chvostová a análna) stratili u suchozemských stavovcov svoj význam a vymizli. Párové plutvy (prsne a brušné) dali vznik rôznym typom končatín. Z brušných plutiev sa vyvíjali kráčavé zadné končatiny, z prsných sa vyvíjali predné nohy a z nich buď krídla (vtákojaštery, vtáky, netopiere) alebo ruky (primáty). Pri návrate niektorých druhov späť do vodného prostredia sa menili nohy na orgány analogické s plutvami rýb (morské cicavce). Niektorým suchozemským stavovcom končatiny úplne zanikli (hady, červone a i.).

Ak nedošlo k zániku končatín, možno na nich rozlíšiť zhruba rovnaké kosti (obr. 31 a 32). Na kostre končatín rozlišujeme tzv. pletence, ktorých základ je viditeľný aj u primárne vodných živočíchov (slúžia na ukotvenie končatín v tele) a kosť vlastnej končatiny, pričom predná a zadná končatina majú väčšinu kostí analogických. Pre kosť končatín možno uviesť túto základnú schému (analogické kosti sú v jednom riadku):

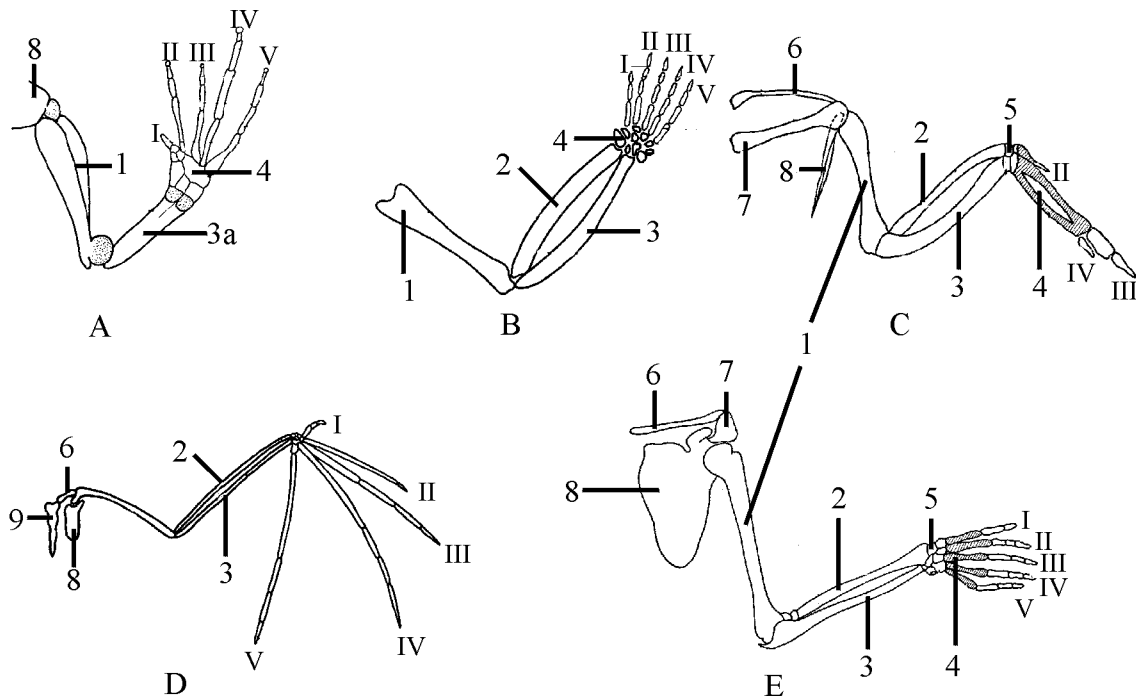
Predná končatina	Zadná končatina
Kosti pletenca končatiny:	
lopatka (scapula)	bedrová kosť (os ilium)
klúčna kosť (clavicula), krkavčia kosť (os coracoides)	lonová kosť (os pubis), sedacia kosť (os ischii)
Kosti vlastnej končatiny:	
ramenná kosť (humerus)	stehenná kosť (femur)
lakt'ová kosť (ulna), vretenná kosť (radius)	lýtková kosť (fibula), holenná kosť (tibia)
zápästné kosti (ossa carpi)	priehlavkové kosti (ossa tarsi)
záprstné kosti (ossa metacarpi)	predpriehlavkové kosti (ossa metatarsi)
kosti prstov (ossa digitorum)	kosti prstov (ossa digitorum)

Jednotlivé kosti môžu byť navzájom spojené pevne alebo pohyblivo. **Pevné spoje – synarthrosy** sú tvorené buď väzivom alebo chrupavkou. **Pohyblivé, kĺbové spoje – diarthrosy** sú tvorené vyhlbeninou na jednej kosti do ktorej zapadá vyvýšenina druhej kosti. Styčné plochy sú hladké, kryté vrstvou chrupavky. Kĺbový spoj je uzavretý vo väzivovom kĺbovom puzdre, ktoré vytvára vzduchoprázdny obal, takže hladké plochy kĺbu sú k sebe pútané okrem iného aj silami podtlaku. Kĺbová dutina je vyplnená mazľavou tekutinou – synoviálnym mokom, ktorý umožňuje plynulý pohyb kĺbu.

5.3 Pohybová sústava

Pohyb organizmu alebo jeho častí je základnou reflexnou odpoveďou živočíšneho organizmu na podráždenie. Pohyb umožňuje aktívne vyhľadávanie potravy, jedinca opačného pohlavia, únik pred nebezpečením alebo z nevhodného prostredia. Uskutočňuje sa buď prelievaním plazmy (amébovitý pohyb), alebo pomocou brv a bičikov, alebo kontrakciou svalových vlákien (svalový pohyb). Okrem toho existuje ešte pohyb cytoplazmy v rámci každej bunky. Tento pohyb rozvádza v bunke živiny a ďalšie látky, zaisťuje transport sekrétov a exkrétov, ribozómov a transferovej RNA. Presný mechanizmus pohybu cytoplazmy nie je doposiaľ známy.

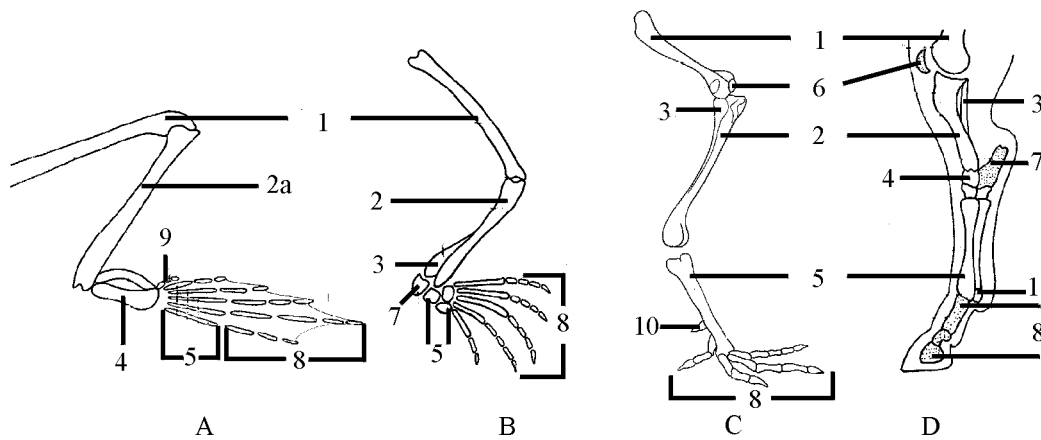
Najjednoduchším spôsobom pohybu je **meňavkovitý (amébovitý) pohyb**. Tento slúži jednak k lokomócií a jednak k fagocytóze (koreňonožce, lymfocyty, améboocyty hubiek...). Bunky pri tomto pohybe vytvárajú pomocou pohybov cytoplazmy **panôžky (pseudopodie)** rôzneho tvaru.



Obr. 31 Porovnanie predných končatín stavcov.

A – obojživelníky, B – plazy, C – vtáky, D – netopiere, E – cicavce

1 – ramenná kosť, 2 – vretenná kosť, 3 – lakt'ová k., 3a – u obojživelníkov sú vretenná a lakt'ová kosť zrastené, 4 – zápästné kosti, 5 – zápästné kosti, 6 – kľúčna kosť, 7 – krkavčia kosť, 8 – lopatka, 9 – prsná kosť, I až V – kosti prstov



Obr. 32 Porovnanie zadných končatín stavcov.

A – obojživelníky, B – plazy, C – vtáky, D – cicavce

1 – stehenná kosť, 2 – holenná kosť, 2a – zrastená holenná a lýtková kosť, 3 – lýtková kosť, 4 – priehlavkové kosti, 5 – predpriehlavkové kosti, 6 – jabĺčko, 7 – päta, 8 – články prstov, 9 – rudiment prídavného prstu (iba u obojživelníkov), 10 – kostený základ ostrohy kohúta, 11 – sézamovitá kosť (opora šliach a svalov kopyta u kopytníkov).

Pohyb pomocou bičikov a brv je charakteristický pre mnoho prvokov (bičikovce, opalinky, nálevníky), ale aj pre niektoré živočíchy (ploskavce, pásnice, brušnobrvky, vírniky) a larválne štádiá mnohých vodných živočíchov (hubky, prhlivce, pamachovky, žalud'ovce, ostnokožce a kopijovce). Pomocou bičika sa pohybuje aj prevažná väčšina spermíí. Pohyb bičikov môže zais'tovať aj trvalý prúd vody a tým aj prívod potravy a kyslíka u prisadnutých vodných živočíchov. Podobne aj odstraňovanie odpadových produktov z tela zais'tuje pohyb bičikov (protonefrídie) a pohyb riasiniek (metanefrídie). Obrvený epitel nájdeme aj vo vývodoch žliaz, v tráviacej trubici, vo vajcovodoch, dýchacích cestách a inde. Vždy zais'tuje transport látok určitým smerom.

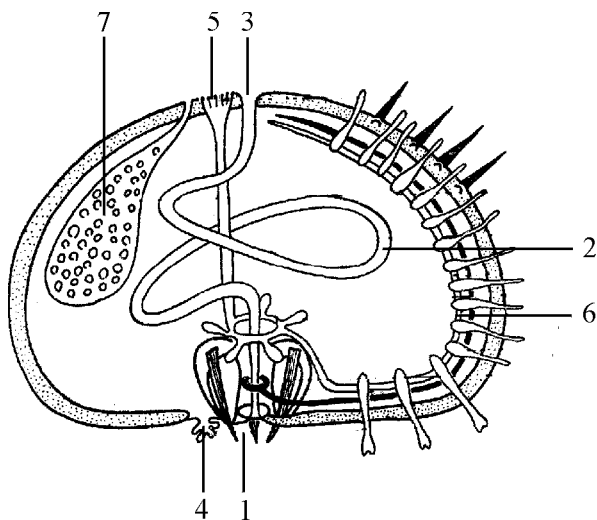
Prevažná väčšina mnohobunkových živočíchov sa pohybuje pomocou svalov. Svalový pohyb je založený na kontrakčnej schopnosti svalových vlákien (viď kapitolu Svalové tkanivá). Pre uskutočnenie pohybu organizmu alebo jeho častí musia byť svalové vlákna pripevnené na pevný ektoskelet alebo endoskelet. Z histologického hľadiska rozoznávame svalovinu hladkú, priečne pruhovanú a srdcovú. Podľa uloženia svalov v tele živočicha rozoznávame svalovinu pozdĺžnu (longitudiálnu), okružnú (cirkulárnu), priečnu (transverzálnu) a šikmú (diagonálnu). Rôzne kombinácie týchto typov umožňujú aj tie najzložitejšie pohyby.

Väčšina primitívne organizovaných **mechúrnikov (Coelenterata)** má svalový epitel, ktorý tvorí podkožný svalový vak (okrem medúz – okružná svalovina zvonu). Ostatné živočichy majú svalový aparát zložený z rôznych kombinácií hladkých a priečne pruhovaných svalov. U väčšiny červovitých živočíchov, ktoré ešte nemajú vyvinutú pevnejšiu kostru, je lokomočná svalovina sústredená v kožno-svalovom vaku. Kožno-svalový vak umožňuje určitým rytmom sťahov jednotlivých svalových vrstiev (okružnej, diagonálnej a pozdĺžnej) červovitý – peristaltický pohyb tela.

Mäkkýše (Mollusca) majú väčšinu svaloviny sústredenú v mohutnej svalnatej nohe na brušnej strane. Lastúrniky (Bivalvia) väčšinou nemajú vyvinutú nohu. Významné sú pre ne svaly udržiavajúce telo v lastúre (zvierajúce lastúr), ktoré prebiehajú naprieč telom a upínajú sa na vymedzené plošky na vnútornej strane lastúr. U ulitníkov (Gastropoda) plní podobnú funkciu stĺpkový sval (musculus columellaris), ktorým je živočích upútaný v ulite.

Článkonožce (Arthropoda) majú vyvinutý dokonalý ektoskelet. Podkožný svalový vak sa rozpadol na zväzky svalov, ktoré sa upínajú na vnútornú stranu ektoskeletu a sú zachytené buď na protiľahlých stranách jednotlivých článkov, alebo prebiehajú rôznym spôsobom z jedného článku do druhého. Iba výnimočne sa svaly upínajú na povrch vnútorných orgánov. U hmyzu je mohutne vyvinutá hlavne svalovina krídel, ktoré sú ovládané skupinami zvláštnych dorzoventrálnych svalov, ktoré prebiehajú naprieč telom z brušnej na chrbtovú stranu v druhom a treťom hrudnom článku.

Ostnokožce (Echinodermata) majú svaloviny pomerne málo. Pohyb zaisťuje predovšetkým **ambulakrálny systém** (obr. 33). Je to v podstate systém tenkostenných ciev, ktorého hlavnou časťou je okružný kanál prebiehajúci okolo pažeráka. Z neho radiálne odstupuje päťka slepo zakončených vetiev. Tieto radiálne cievy majú po oboch stranách tenké odbočky, ktoré vyčnievajú cez otvory skeletu v podobe množstva drobných nožičiek von z tela. Pomocou tohoto systému sa ostnokožce pohybujú tak, že sa jednotlivé nožičky najprv prisajú k podkladu a potom sa pomocou svalového tkaniva v ich stene skracujú a priťahujú celé telo k miestu ich prichytenia. Kým niektoré nôžky telo priťahujú, iné sa uvoľňujú a upínajú v smere pohybu. Celý systém je naplnený morskou vodou zmiešanou s telesnou tekutinou. Voda do ambulakrálneho systému priteká cez pórovitú doštičku na povrchu tela, ktorá uzatvára tzv. kamenný kanál ústiaci do okolopažerárovej cievy. Okrem pohybu zabezpečuje táto sústava aj dýchanie a vylučovanie. Kombinácia týchto znakov je naprosto unikátna, a je súčasne dôkazom nesmiernej starobylosti a izolovaného postavenia ostnokožcov v systéme živočíchov.



Obr. 33 Stavba tela ježovky

- 1 – ústny otvor
- 2 – tráviaca trubica
- 3 – análny otvor
- 4 – žiabre
- 5 – madreporova doštička
- 6 – ambulakrálna sústava
- 7 – gonáda

(Upravené podľa A. Altman, M. Kubíková, 1971)

Svalovina **stavovcov (Vertebrata)** tvorí približne tretinu až polovicu celkovej hmotnosti ich tela. Z anatomickeho hľadiska ju rozdeľujeme na kostrovú svalovinu a útrobnú (viscerálnu) svalovinu. Ryby (Osteichthyes), ktorých hlavným kostrovým útvarom je chrbtica, majú svalovinu usporiadanú prevažne pozdĺž nej po oboch stranách. Svalovina vytvára pruhy – myoméry, tiahnuce sa od lebky až ku chvostu. Po celej dĺžke sú tieto pruhy členené v podobe do seba zapadajúcich dutých kužeľov oddelených väzivovými stenami. Okrem toho majú ryby vyvinutú aj svalovinu v okolí končatinových pletencov, ktorá zaisťuje pohyb plutiev. V porovnaní so suchozemskými stavovcami je však táto svalovina vyvinutá v oveľa menšej miere.

U suchozemských stavovcov s kĺbovito členenými končatinami je pohyb končatín zaistený sústavami **svalových antagonistov** (dvoch svalov s protichodnou funkciou). Jeden sval končatinu v kĺbe ohýba – **ohýbač (flexor)**, druhý ju narovnáva – **napínač (extensor)**. Svaly prebiehajúce oblúkovito okolo kĺbov, ktoré umožňujú krúživý pohyb končatiny nazývame **krútiče (rotatory)**. Antagonistické skupiny svalov sa vyskytujú aj v končatinách článkonožcov. Podľa funkcie ďalej rozlišujeme **príťahovače (adduktory)**, **odťahovače (abduktory)**, **zvierace (sfinktery) a rozširovače (dilatátory)**. Skupiny svalov, ktoré pracujú súhlasne nazývame **synergisty**. Podľa tvaru môžeme svaly rozdeliť na **vretenovité, ploché a okružné**. Na vretenovitom svale rozoznávame bruško svalu a hlavu svalu – podľa počtu hláv potom svaly delíme na **dvojhlavé (biceps), trojhľavé (triceps)** atď.

Formy pohybu

Počas fylogény živočíšnych druhov sa v súvislosti s ich prispôbením prostrediu vyvinuli najrôznejšie formy pohybu. Niekedy môže byť lokomócia živočicha zaisťovaná aj kombináciou rôznych druhov pohybu (napr. u ploskavcov kombináciou vírivého pohybu riasiniek a kontrakciami podkožného svalového vaku). V zásade môžeme rozlíšiť pohyb po pevnom podklade a pohyb v nejakom médiu (vode alebo vzduchu).

K najprimitívnejším spôsobom pohybu patrí pohyb amébovité a pohyb pomocou bičíkov a b.r.v. Dokonalejší je pohyb svalový umožnený rôznymi skupinami svalov. **Vo vode** sa živočích môže pohybovať buď vlnitým prehýbaním tela (ryby, larvy obojživelníkov a plazy), alebo pomocou zvláštnych telesných výrastkov (plutvovitý lem tela hlavonožcov), alebo pomocou viac či menej adaptovaných končatín ako napr. tykadlá (perloočky – Cladocera), plávacie nohy (potápniky – Dytiscidae), predné končatiny tučniakov (Sphenisciformes) a adaptované päťprsté končatiny druhotne vodných stavovcov. Zvláštnou formou pohybu vo vodnom prostredí je reaktívny pohon (rytmické sťahovanie zvonu medúz, svalový lievik hlavonožcov, rektálna dutina lariev šidiel – Anisoptera).

Po súši sa živočích môže pohybovať plazivým pohybom, ktorý je často spojený s prehýbaním tela (hlístovce – Nematoda, ulitníky – Gastropoda, obrúčkavce – Annelida, niektoré plazy – Reptilia). Ďalším spôsobom je piadivý pohyb, pri ktorom sa dočasne upevní niektorá časť tela k podkladu, často pomocou zvláštnych prísaviek (pijavice – Hirudinea, larvy piadiviek – Geometridae). Najčastejším spôsobom je pohyb pomocou rôzne modifikovaných končatín (článkonožce a väčšina stavovcov).

Lietanie je vždy zaistené špecializovanými kožnými záhybmi. Krídla hmyzu vznikajú ako duplikatúry pokožky. Ak sú krídiel dva páry, pracuje každý samostatne (sieťokrídlovce – Neuroptera, rovnokrídlovce – Orthoptera a i.), alebo sú spojené dohromady rôznymi zariadeniami (blanokrídlovce – Hymenoptera, motýle – Lepidoptera, potočníky – Trichoptera). Lietacie svaly predstavujú 8 – 24 % telesnej hmotnosti hmyzu. Počet mávnutí krídel za sekundu sa pohybuje od 9 (motýle) po 300 (komáre – Nematocera). Rýchlosť letu dosahuje u niektorých múch až takmer sto kilometrov za hodinu. Neuveriteľné svalové výkony hmyzu umožňuje najmä priame zásobovanie svalov kyslíkom tracheálnou sústavou, bez komplikovaného prenosu O₂ dýchacími pigmentami s rizikom kyslíkového dlhu u stavovcov.

Prvým stupňom letu u stavovcov je padákový let, ktorý je obvyklý u stromových cicavcov. Tento typ letu súvisí s kožným záhybom, ktorý sa tiahne medzi prednými a zadnými končatinami (prípadne chvostom). Vtáky sú schopné už dokonalého letu, umožneného rozvojom lietacieho svalstva a prispôbením predných končatín.

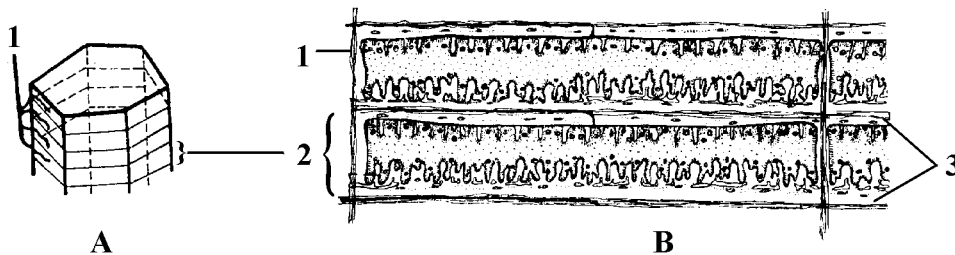
Okrem uvedených foriem **aktívneho** pohybu sa môžu živočichy pohybovať aj **pasívne** – pohybom okolitého prostredia. Tento typ pohybu môže byť do určitej miery ovplyvnený zmenou špecifickej

hmotnosti (hustoty) tela organizmu, napr. pomocou kvapiek tuku (planktónne organizmy), plynových mechúrikov (plynový mechúr rýb), alebo zmenou odporu tela pomocou telesných príveskov (tykadlá cyklopov, dafnií ai.).

Elektrické orgány

Pri svalovej činnosti vzniká aj elektrická energia, ktorá je zvyčajne iba vedľajším produktom. Iba u niektorých živočíchov sa vyvinula schopnosť hromadiť a využívať takto vzniknutý elektrický prúd. Premenu svaloviny vznikli zvláštne orgány, ktoré môžu vytvoriť napätie až 550 V a prúd 0,5 A (paúhor elektrický – *Electrophorus electricus*). U raje mramorovanej (*Torpedo marmorata*) bolo namerané napätie až 220 V, u ostatných sa elektrické napätie pohybuje rádovo od niekoľko stotín po niekoľko desiatok voltov. Predpokladá sa, že tie organizmy, u ktorých vzniká pomerne malé množstvo elektrickej energie, využívajú elektrické pole na orientáciu vo vodnom prostredí. Tieto živočíchy vytvárajú okolo seba slabé elektrické pole a zaznamenávajú aj jeho najmenšie zmeny spôsobené prítomnosťou rôznych telies. Silné výboje slúžia na omráčenie alebo usmrtenie koristi a na ochranu pred predátorom.

Elektrické orgány sú zložené z množstva elektrických doštičiek – **elektroplaxov**. Každá doštička predstavuje malý elektrický článok a ich súbor tvorí **Voltov stĺp** (obr. 34). Os Voltovho stĺpu obyčajne prebieha v smere pozdĺžnej osi tela a aj výboj prebieha pozdĺžne. Paúhor elektrický má elektrický orgán tvorený z 5000 až 6000 elektroplaxov, každý vytvára napätie približne 0,1 V. Výboj je riadený z mozgu. Mechanizmus, ktorý chráni živočicha pred vlastným výbojom, je zatiaľ neznámy.



Obr. 34 Stavba elektrických orgánov

A – Voltov stĺp, B – stavba dvoch elektrických doštičiek

1 – nervové vlákno, 2 – jedna elektrická doštička, 3 – izolačný obal
(Upravené podľa O. Pravda a kol., 1985)

5.4 Sústavy výmeny látok

Charakteristickým znakom živého organizmu je metabolizmus, čiže látková výmena. Metabolizmus si vynucuje neustály prísun živín do tela a odvádzanie odpadových látok z tela. Celý systém orgánov, ktoré sa zúčastňujú na zabezpečovaní jednotlivých fáz priebehu metabolizmu sa delí na :

1. **Sústavu tráviacu**, ktorá prijíma a spracováva potravu.
2. **Sústavu dýchaciu**, ktorá obstaráva výmenu plynov.
3. **Obehovú sústavu**, ktorá rozvádza látky po tele.
4. **Sústavu vylučovaciu**, ktorá z tela odstraňuje nepotrebné, odpadové a škodlivé produkty metabolizmu, okrem CO₂.

5. 4. 1 Tráviaca sústava

Úlohou tráviacej sústavy je prijať potravu a potom ju stráviť, teda rozložiť na jednoduché časti, z ktorých môžu byť v ďalšom procese syntetizované látky telu vlastné. Látky prijaté potravou slúžia

teda telu ako stavebný materiál. Okrem toho môžu byť tieto látky aj zdrojom energie pre životné pochody.

Iba u malého počtu mnohobunkovcov môže tráviaca sústava chýbať. Volne žijúce jedince v tom prípade žijú iba krátku dobu a živiny čerpajú zo zásob, ktoré do ich tkanív prešli z vaječnej bunky (napr. samce niektorých druhov vírnikov – Rotifera), alebo žijú zo zásob, nahromadených počas larválneho vývinu (podenky – Ephemeroptera a i.). Veľmi často je tráviaca sústava redukovaná, alebo úplne chýba u vnútorných parazitov, ktorí žijú v prostredí s dostatkom potravy spracovanej telom hostiteľa (v krvi, črevách a pod.). Živiny do týchto organizmov prenikajú difúziou celým povrchom tela.

Potrava je do tela prijímaná buď osmoticky (tekutiny a nízkomolekulárne látky), alebo fagocytózou (väčšie častice) alebo ústnym otvorom na začiatku tráviacej sústavy. Niektoré druhy prvokov (nálevníky – Ciliophora) prijímajú potravu iba cez určité miesto na bunkovom povrchu. Toto miesto sa špecializovalo na prijímanie potravy a nazýva sa **cytostóm** (bunkové ústa). Zvyčajne býva na bunkovom povrchu vyčlenené aj ďalšie miesto špecializované na vylučovanie látok – **cytopyge** (bunkový anus).

Prijatá potrava sa spracúva mechanicky a chemicky. **Mechanicky** je potrava spracovaná buď v oblasti ústneho otvoru (pomocou mandibúl – hryzadiel, maxíl – čeľustí alebo zubov), alebo v ďalších častiach tráviacej sústavy (svalnatý žalúdok vtákov). Mechanicky najdokonalejšie spracúvajú potravu bylinožravce. **Chemické** spracovanie potravy (trávenie) zabezpečujú enzýmy tráviacej sústavy, ktoré zabezpečujú štiepenie látok prijatých v potrave na jednoduchšie. Tie sa potom vstrebávajú a pomocou telových tekutín sa dostávajú k bunkám jednotlivých tkanív. Trávenie môže prebiehať buď priamo v tráviacej dutine – **extracelulárne trávenie**, alebo sú čiastočky prijatej potravy najskôr fagocytované a až v bunkách sú chemicky spracované – **intracelulárne trávenie**. Trávenie niektorých živočíchov (rebrovky – Ctenophora, medúzovce – Scyphozoa, nezmary – Hydrida) stojí na prechode medzi týmito dvoma typmi, pretože trávenie sa začína extracelulárne, ale dotrávenie prebieha intracelulárne v bunkách čreva. Špeciálnym prípadom trávenia je tzv. mimotelové – **extrasomatické trávenie**. Takýto typ trávenia sa vyskytuje u pavúkov (Araneae) a u niektorých druhov hmyzu napr. u potápnikov (Dytiscidae) a lariev niektorých bystrušiek (Carabidae). Pri extrasomatickom trávení sú do tela koristi vstreknuté sliny s proteolytickými enzýmami, ktoré rozložia tkanivá, premenia ich na tekutinu a až takto natrávenú potravu živočích prijíma.

Najjednoduchšiu tráviacu sústavu pozorujeme u hubiek (Porifera). Je tvorená vrstvou golierikátých buniek (**choanocytov**), ktoré predstavujú najprimitívnejší tráviaci epitel. Tieto bunky vystielajú vnútro prvočreva (typ ascon), kanáliky (typ sycon) alebo dutinky v stene hubky (typ leucon). Trávenie hubiek je intracelulárne. Hubky sa živia planktónom, ktorý choanocyty vychytávajú z vody prúdiacej bočnými otvormi (ostie) do hubky a opúšťa telo hlavným otvorom na vrchole hubky (osculum). Takéto usporiadanie umožňuje vypudiť cudziu časticu, ktorá by inak zostala v tele hubky a mohla by v dôsledku hnilobných procesov spôsobiť jej uhynutie (napr. mŕtva ryba).

U ostatných živočíchov rozoznávame tráviacu sústavu uzavretú a otvorenú. **Uzavretá tráviaca sústava** je charakteristická pre mechúrniky (Coelenterata) a pre ploskavce (Plathelminthes) a nazývame ju aj **gastrovaskulárna**, pretože plní kumulovanú funkciu tráviacej, obehovej a vylučovacej sústavy (u ploskavcov zabezpečujú vylučovanie protonefrídie). Uzavretá tráviaca sústava je vakovitá a má iba jeden otvor, ktorý slúži na príjem potravy aj na vyvrhovanie zvyškov. Výnimku tvorí iba motolica *Opercoelus sphaericus*, ktorej črevo je v spojení s okolím prostredníctvom úzkeho kanáliku – nepravý anus.

Otvorená tráviaca sústava sa prvý krát objavuje u pásníc (Nemertini). Tento typ tráviacej sústavy je trubicovitý a okrem ústneho otvoru má aj anus slúžiaci na vylučovanie nestrávených zvyškov. Tráviaca trubica vzniká pretiahnutím pôvodne vakovitého prvočreva do dĺžky, pričom sa na ňom okrem blastoporu vytvára ešte druhý otvor. Prvoústovcom (Protostomia) sa blastoporus mení na ústa a anus vzniká druhotne. Druhoústovce (Deuterostomia) majú blastoporus premenený na análny otvor a ústny otvor vzniká druhotne. V tomto procese však poznáme aj určité modifikácie a niekoľko výnimiek.

Stredná časť tráviacej trubice – **mesenteron** je pôvodne endodermálneho pôvodu a zodpovedá pôvodnému prvočrevu. Časť tráviacej dutiny za ústnym otvorom – **stomodeum** a časť pred anusom – **proctodeum** je ektodermálneho pôvodu. Prvoústovce majú mesenteron pomerne krátky, tvorí ho iba

žalúdok a časť čreva. Druhoustovce majú túto časť naopak dlhú a mesenteron u nich tvorí všetky časti tráviacej dutiny okrem úst a anusu.

Vo fylogénéze je dobre pozorovateľná tendencia zväčšovania plochy tráviacej sústavy. Kým u nezmarov (Hydrida) má tráviaca sústava jednoduchý vakovitý tvar, u medúz (Scyphozoa) sa črevo vetví a je usporiadané po obvode zvona. Podobne u koralov (Anthozoa) zväčšujú plochu čreva **septy** (priehradky vo vnútri tela koralov, ktorých počet je väčšinou deliteľný šiestimi alebo ôsmimi). Obrúčkavce (Annelida) a mäkkýše (Mollusca) majú plochu čreva zväčšenú záhybom tiahnúcim sa takmer po celej dĺžke čreva. Tento záhyb sa nazýva **typhlosolis**. Podobný útvar sa nachádza aj u drsnokožcov (Chondrichthyes). Často býva plocha čreva zväčšená rôznymi slepými výbežkami a vyliačeninami. Pre stavovce (Vertebrata) je charakteristické zväčšovanie plochy čreva pomocou **klkov** a **mikroklkov**.

Tráviace sústavy hlavných skupín živočíchov

Pásnice (Nemertini) sú prvou živočíšnou skupinou, u ktorej pozorujeme otvorenú tráviacu sústavu. Začína na hlavovom konci tela jednoduchým ústnym otvorom, ktorý pokračuje krátkym hltanom. Hltan sa u niektorých druhov pásníc vetví na vlastnú tráviacu trubicu a na vakovitý útvar – **rhynchocoel**, v ktorom je uložený zvláštny vyliačiteľný chobot s ostrým bodcom a jedovou žľazou. Vlastná tráviaca trubica je ďalej členená na pažerák, žalúdok a lalokovité črevo ukončené análnym otvorom.

Hlístovce (Nematoda) majú veľmi jednoduchú tráviacu sústavu. Terminálne ústa majú 3 alebo 6 pier. Ústna dutina je často vybavená kutikulárnymi trňmi, zubkami alebo inými útvarmi. Nasleduje svalnatý hltan (**pharynx**), ktorý slúži na nasávanie tekutej potravy. Pharynx je na konci často rozšírený do tzv. bulbusu. Za hltanom nasleduje nerozlíšené črevo, zakončené anusom. Endoparazitické druhy majú tráviacu sústavu často zakrpatenú, alebo ju nemajú vôbec.

Obrúčkavce (Annelida) majú tráviacu trubicu značne členitú. Ústa prechádzajú do svalnatého hltana, ktorý je často vybavený chitinóznymi zubkami. Za hltanom nasleduje pažerák, do ktorého ústia zvláštne **vápnité žľazy**. Ich sekrét reguluje chemickú reakciu (pH) črevného obsahu. Za pažerákom je u dážďoviek (Lumbricidae) rozšírený hrvoľ, zásobáreň prijatej potravy. Potrava ďalej prechádza cez svalnatý žalúdok, v ktorom je rozdrvená, do čreva, kde dochádza k tráveniu a vstrebávaniu. Črevo je vybavené pozdĺžnym chrbtovým závesom – **typhlosolisom**.

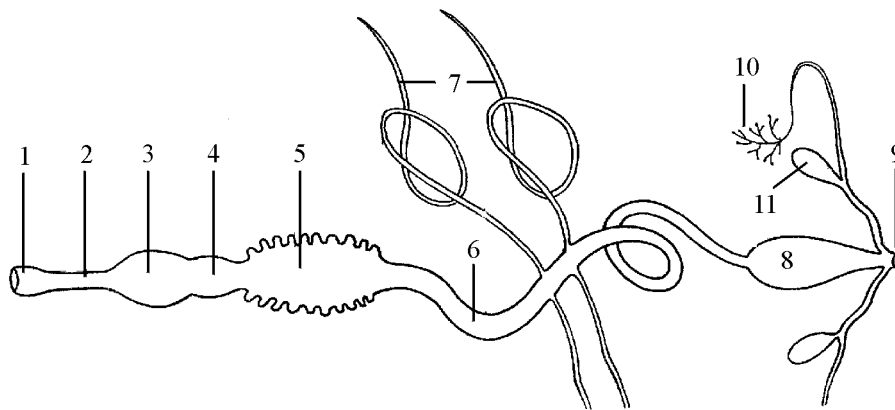
Mäkkýše (Mollusca) musíme rozlíšiť na dravé a bylinožravé, pretože tieto dve skupiny majú odlišne utváranú tráviacu sústavu. Bylinožravé majú ústnu dutinu vybavenú radulou. **Radula** je jazykovitý útvar, spevnený chrupavkou, na povrchu opatrený množstvom drobných kutikulárnych zúbkov, ktoré slúžia k strúhaniu potravy. Hltanom a pažerákom pokračuje potrava do svalnatého žalúdku, ktorého sliznica je vybavená vápnitými alebo rohovinovými lištami, ktoré rozdrvia prijatú potravu. Črevo (ileum) prebieha kľukato telom a u ulitníkov vstupuje aj do ulity. Črevo lastúrníkov prebieha osrdcovníkom. Vnútorňa plocha čreva je zväčšená **typhlosolisom**. Súčasťou tráviacej sústavy je aj **hepatopankreas**, ktorý okrem sekrécie pôsobí aj ako zásobný orgán (ukladá tuky a glykogén) a prebieha v ňom aj resorpcia prijatej potravy. Niektoré bylinožravé druhy majú za žalúdkom zvláštnu žľazu – bielkovinový kryštál. Je to bielkovinová tyčinka v žľaznatej vačke, ktorá produkuje tráviace enzýmy. Dravé druhy nemajú radulu, prípadne je spolu so subradulárnou chrupavkou premenená na útvar podobný zobáku papagája (hlavonožce – Cephalopoda). U homôlok (Conidae) sú radulárne zúbky premenené na ostré stiletý, napojené na žľazu s prudkým jedom. Do ústnej dutiny ústia slinné žľazy, ktoré u dravých druhov môžu produkovať sekrét s vysokým obsahom H₂SO₄. Tento slúži na rozpustenie schránok iných mäkkýšov.

Článkonožce (Arthropoda) rozlišujeme na tri hlavné skupiny (klepietkavce – Chelicerata, kôrovce – Crustacea, vzdušnicovce – Tracheata) a každá má tráviacu sústavu iného typu. Rozdiely sú už v utváraní ústnych ústrojov. Spoločným znakom je iba to, že tieto ústroje vznikli z článkovaných končatín predného oddielu tela. U jednotlivých skupín sa ústne ústroje rôzne modifikovali. Napr. u hmyzu bývajú podľa charakteru potravy vyvinuté ústne ústroje hryzavé (napr. šváby, kobylky, chrobáky), bodavé (komáre, vošky, ploštice), lízavé (muchy) a cicavé (motýle).

Kôrovce majú za krátkym pažerákom svalnatý (žuvací) žalúdok a žľaznatý (pylorický) žalúdok, v ktorom sa prijatá potrava rozkladá prostredníctvom enzýmov. Svalnatý žalúdok má kutikulárnu výstelku s chitínovými zúbkami. V jeho dutine sa nachádzajú vápnité zrnká tzv. račie očka. Stredná časť tráviacej trubice (mesenteron) je u kôrovcov veľmi krátka (tvorí iba 1/20 dĺžky tráviacej trubice). V tejto časti prebieha trávenie a vstrebávanie potravy. Veľké druhy kôrovcov majú v tejto časti párovitú žľazu, ktorá sa niekedy označuje ako pečeň. Od pečene stavovcov sa však značne líši! Každý jej lalok je tvorený množstvom rozvetvených trubičiek, ktoré ústia do spoločného vývodu ústiaceho do mesenteronu. Epitel týchto trubičiek vylučuje tráviace enzýmy. Týmito enzýmami je potrava trávená v žľaznatom žalúdku, mesenterone aj v samotných pečenejších kanálikoch. V mesenterone a pečenejších kanálikoch sa potrava aj vstrebáva. V poslednej časti čreva (proctodeum) sa potrava zahusťuje a nakoniec vylučuje anusom.

Klepietkavce rozdrvia potravu v prednej časti tráviacej sústavy. Stomodeum zároveň slúži aj k nasávaniu potravy. Pavúky (Araneae) majú stomodeum rozlíšené na **hltan (pharynx)** a **pažerák (oesophagus)** a **savý žalúdok**. Do hltanu ústia vývody slinných žliaz, ktoré vylučujú proteolytické enzýmy. Tieto sú vstreknuté do tela koristi a mimotelovo ju trávia. V polotekutom stave je potrava nasatá savým žalúdkom do mesenteronu, kde sa jej trávenie dokončuje. Mesenteron je vybavený početnými slepými prívieskami, ktoré prenikajú do hlavovej časti a do končatín. Časť mesenteronu za žalúdkom sa nazýva **tenké črevo**. To prechádza bruškovou časťou tela a vyliačuje sa z neho zložito vetvený **hepatopankreas**. Na konci z mesenteronu odstupuje rektálny vačok (kloaka), do ktorej vyúsťujú **Malphigiho žľazy** (vylučovacie orgány). Za kloakou nasleduje pomerne krátke proctodeum s análnym otvorom.

Hmyz (obr. 35) má za ústnou dutinou (cavum oris) krátky svalnatý hltan (pharynx) a úzky pažerák (oesophagus), ktorý sa niekedy na konci rozširuje do vakovitého hrvoľa (ingluvies). Za ním nasleduje svalnatý žalúdok (proventriculus). Mesenteron je u hmyzu pomerne krátky, niekedy so slepými výbežkami (coeca). Tieto výbežky môžu obsahovať symbiotické baktérie alebo prvoky (napr. u xylofágnych druhov, ktorým umožňujú tráviť celulózu). Do koncovej časti mesenteronu, ktorej sa niekedy hovorí aj žľaznatý žalúdok, ústia Malphigiho žľazy. Za nimi nasleduje proctodeum. Spravidla sa delí na hrubé črevo, rovné črevo a konečník.



Obr. 35 Tráviaca sústava hmyzu.

1 – hltan, 2 – pažerák, 3 – hrvoľ, 4 – svalnatý žalúdok, 5 – žľaznatý žalúdok, 6 – črevo, 7 – Malphigiho žľazy, 8 – konečník, 9 – análny otvor, 10 – análne žľazy, 11 – rezervoár análnych žliaz.

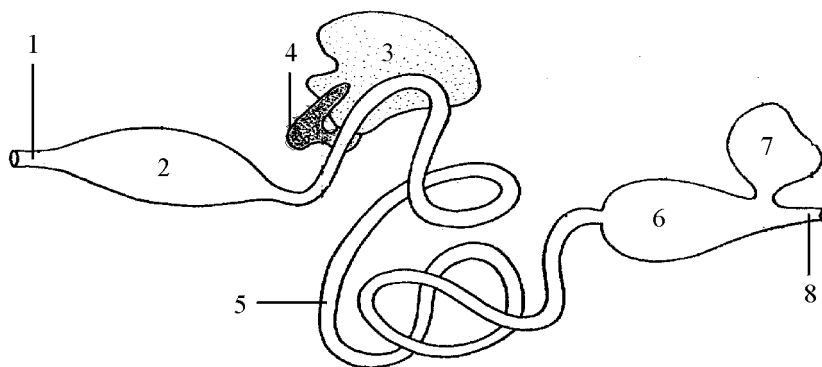
(Upravené podľa A. Altman, M. Kubíková, 1971)

Ostnokožce (Echinodermata) už patria medzi druhoústovce, preto sú u nich ektodermálne časti tráviacej trubice veľmi krátke, a mesenteron je mohutne vyvinutý. Ústa vedú do krátkého hltanu ústiaceho do objemného vakovitého žalúdku, alebo do dlhého mesenteronu. Hviezdice (Stellaroida) môžu žalúdok vyliačiť von z tela a uchvátiť ním korisť. Zo žalúdku niekedy vybieha 5 párov výbežkov, ktoré slúžia ako tráviace žľazy. Zadná časť mesenteronu prechádza do krátkého proctodea s análnym otvorom.

Plášťovce (Urochordata, Tunicata) a kopijovce (Cephalochordata) patria medzi mikrofágy (živia sa planktónom). Voda je spolu s časticami potravy vháňaná do žiabrového hltanového koša. Tam je voda filtrovaná a zachytená potrava je pomocou hlienu, ktorý vylučujú mucinózne žľazy, zlepovaná do chumáčikov a transportovaná do žalúdka a čreva. Trávenie je u plášťovcov extracelulárne, u kopijovcov intracelulárne!

Drsnokožce (Chondrichthyes) a ryby (Osteichthyes) sú väčšinou mäsožravé, vzácnejšie všežravé a iba ojedinele bylinožravé. Druhy živiace sa planktónom, nasávajú vodu, ktorú pomocou žiabier filtrujú. Drobné organizmy sa pritom zachytávajú a zostávajú v hltane. Dravé druhy majú ústnu dutinu vybavenú ostrými, zahnutými zubami. Pomocou nich pevne zachytia korisť a posúvajú ju do pažeráka. Niektoré ryby majú na začiatku pažeráka zvláštny typ tzv. pažerákových zubov, ktoré vznikli premenou žiabrových oblúkov (napr. kaprovité – Cyprinidae). Tráviaca trubica rýb je málo diferencovaná a často nie je odlišný ani žalúdok od čreva. Nie sú vyvinuté slinné žľazy a u niektorých druhov ani žalúdočné žľazy. Pečeň (hepar) a podžalúdková žľaza (pankreas) sú vždy prítomné. Pečeň rýb vylučuje okrem žlče aj tráviace enzýmy a ukladá sa v nej veľké množstvo tuku (rybí tuk sa získava z pečene žralokov).

Obojživelníky (Amphibia) sú v dospelosti mäsožravé a počas larválneho vývinu mikrofágne bylinožravce. Preto je tráviaca trubica u dospelých (obr. 36) relatívne (v pomere k telu) kratšia než u žubrienok. V ústnej dutine bývajú vyvinuté kužeľovité zuby a lepkavý jazyk, ktorý slúži na lovenie hmyzu. Hltan a pažerák sú krátke, žalúdok trubcovitý, ale vždy dobre odlišný od ostatných častí. Žalúdok má dobre vyvinuté žalúdočné žľazy. Črevo je kľukaté a ústi do kloaky. Slinné žľazy (glandulae salivales), pečeň aj pankreas sú vždy vyvinuté. Pečeň a pankreas majú zrastený vývod, takže do čreva ústia spoločne. Vplyvom ich sekrétov sa pH čreva mení z kyslého na slabo zásadité. Pri trávení sa uplatňujú zhruba rovnaké enzýmy ako u cicavcov.



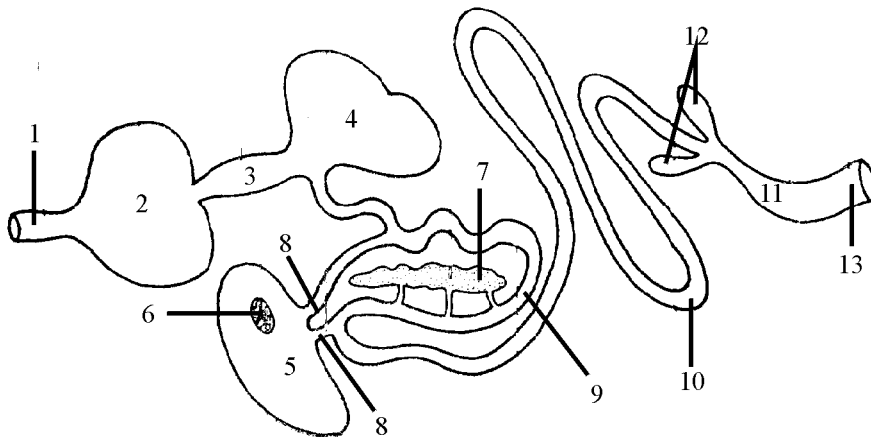
Obr. 36 Tráviaca sústava obojživelníkov.

1 – pažerák, 2 – žalúdok, 3 – pečeň, 4 – pankreas, 5 – črevo, 6 – konečník, 7 – močový mechúr, 8 – kloaka. (Upravené podľa A. Altman, M. Kubíková, 1971)

Plazy (Reptilia) sú až na niektoré korytnačky a jaštery mäsožravé. Majú ostré dozadu ohnuté zuby, ktoré slúžia na pridržanie koristi. Čeluste hadov sú k lebke pripevnené pružným väzivom, čo im uľahčuje prehĺtanie koristi. Okrem toho sa do ústnej dutiny vylučujú mucinózne sekréty, ktoré takisto uľahčujú prehĺtanie koristi. Jed hadov okrem usmrtenia koristi, vplýva aj na jej strávenie. Zistilo sa, že korisť, do ktorej nebol vstreknutý jed, trávi had trikrát dlhšie ako korisť s jedom. Pažerák plazov je dlhý a ústi do dobre vyvinutého a značne rozťahovateľného žalúdka so silnou vrstvou svaloviny. Pečeň aj pankreas sú vyvinuté. Trávenie prebieha v žalúdku a čreve.

Vtáky (Aves) majú ústny otvor vybavený **zobákom**, ktorý môže mať podľa druhu potravy rôzne tvary. Zvláštny zobák majú pelikány (*Pelecanus*), ktoré majú dno zobáka tvorené rozťahovateľným kožovitým vakom, do ktorého chytajú ryby. Aj jazyk nadobúda podľa spôsobu života rôzne tvary. Býva vystužený jazykovou kosťou a často ďaleko vysunutelný a lepkavý (u d'atľov môže byť vystrčený až 10 cm pred zobák). Je to prispôbenie na lovenie hmyzu pod kôrou a v štrbinách stromov. U papagájov (Psittaciformes) je, naopak, krátky a mäsitý. Do ústnej dutiny ústia **slinné žľazy**. Ich sekréty uľahčujú prehĺtanie potravy a u niektorých druhov sú využívané ako tmel pre

lepenie hniezda. **Hltan** je u vtákov krátky a svalnatý. Ústi do silne rozťahnutého **pažeráka** (obr. 37), ktorého koniec sa rozširuje do **hrvoľa** (ingluvies). U zrnožravých v ňom dochádza k zmäkčovaniu a zvlhčeniu prijatej potravy, u dravcov sa v ňom hromadí nadbytočná potrava po naplnení žalúdka. Zvláštnu úlohu zohráva u holubovitých (Columbidae), u ktorých má hrvoľ podobu dvojlokovitého vaku. V dobe hniezdenia jeho sliznica zhubne a rozpadá sa na hmotu, ktorá slúži ako potrava pre mláďatá. Pažerák prechádza do **žľaznatého žalúdka**, ktorého sliznica obsahuje žalúdočné žľazy vylučujúce pepsinogén, ktorý sa vplyvom kyslého prostredia v žalúdku mení na aktívny pepsín rozkladajúci bielkoviny. Za žľaznatým žalúdkom nasleduje **svalnatý žalúdok**, ktorý slúži hlavne u zrnožravých na mechanické spracovanie potravy. Jeho stena obsahuje silnú vrstvu svaloviny a jeho dutina je vystlaná tvrdou, rohovinovou hmotou. Drviaci účinok svalnatého žalúdka sa zvyšuje zrnkami piesku a drobnými kameňkami (gastrolity), ktoré vtáky inštinktívne vyhadávajú a prehltávajú. Enzymatické trávenie potravy pokračuje tak, ako v žľaznatom žalúdku, ale sekrécia tráviacej šťavy v tejto časti neprebíha. Mäsožravé druhy majú svalnatý žalúdok funkciou aj stavbou podobný žalúdku žľaznatému. **Črevo** je u vtákov pomerne krátke. U mäsožravých druhov je pomer dĺžky tela k črevu 1 : 1,9 u bylinožravých 1 : 4. Člení sa na tenké a hrubé črevo. **Tenké črevo** začína dvanástnikom (duodenum), do ktorého ústi žľčovod a vývod pankreasu. Ďalšie oddiely tenkého čreva lačník (jejunum) a bedrovník sú kľučkovite a špirálovite stočené. Ich sliznica je zvrásnená klkmi, ktoré zväčšujú resorbčnú plochu. **Hrubé črevo** ústi do kloaky. Je pomerne krátke a slúži na resorbciu vody a zahustenie nestrávených zvyškov. Na prechode medzi tenkým a hrubým črevom sa nachádzajú **dve slepé črevá**, ktoré môžu slúžiť na trávenie, alebo majú krvotvornú funkciu. Vznikajú v nich biele krvinky (lymfocyty). Do kloaky okrem čreva vyúsťuje aj močový orgán a gonády.



Obr. 37 Tráviaca sústava vtákov.

1 – pažerák, 2 – hrvoľ, 3 – žľaznatý žalúdok, 4 – svalnatý žalúdok, 5 – pečeň, 6 – slezina, 7 – pankreas, 8 – žľčovody, 9 – dvanástnik, 10 – tenké črevo, 11 – hrubé črevo, 12 – slepé črevo, 13 – kloaka. (Upravené podľa A. Altman, M. Kubíková, 1971)

Cicavce (Mammalia) majú priestranú ústnu dutinu, vybavenú jazykom, ozubenými čeľusťami a ohraničenú lícami a svalnatými pyskami. **Pysky** slúžia na zachytávanie potravy a okrem toho sú aj hmatovým orgánom. **Lícne časti** ústnej dutiny napomáhajú žuvaniu potravy a u niektorých druhov nesú líčne vaky, v ktorých si živočích prenáša a uchováva potravu (napr. škrečok – *Cricetus*). Pri žuvaní potravy pomáhajú **zuby** štyroch typov: rezáky – dentes incisivi (I), očné zuby – dentes canini (C), predné stoličky (črenové zuby) – dentes premolares (P) a stoličky – dentes molares (M). Uvedené typy sa u jednotlivých skupín cicavcov vyvíjajú v rôznom počte a často môže niektorý typ chýbať. Pre charakteristiku cicavčieho chrupu sa používa nasledujúci zubný vzorec:

	vpravo	vľavo
horná čeľusť	M P C I	I C P M
dolná čeľusť	M P C I	I C P M

Keďže je zdravý chrup zrkadlovo symetrický, stačí na jeho charakteristiku uvádzať iba ľavú polovicu vzorca. Pre chrup človeka platí vzorec:

$$\frac{2 \ 1 \ 2 \ 3}{2 \ 1 \ 2 \ 3}$$

Uvedený vzorec hovorí, že človek má hornú čeľusť osadenú dvoma rezákmi, jedným očným zubom, dvoma prednými stoličkami a tromi stoličkami. Rovnako je osadená aj spodná čeľusť. Pre porovnanie vzorec pre chrup mačky domácej vyzerá nasledovne:

$$\frac{3 \ 1 \ 3 \ 1}{3 \ 1 \ 2 \ 1}$$

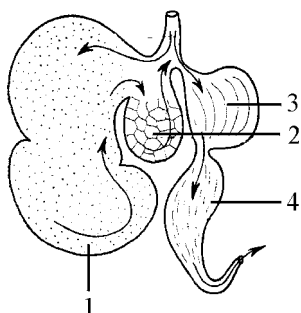
A pre chrup ovce vyzerá takto:

$$\frac{0 \ 0 \ 3 \ 3}{3 \ 1 \ 3 \ 3}$$

Rovnako sa dá zostaviť zubný vzorec pre každého cicavca. Väčšina cicavcov má zuby s ukončeným rastom, ktoré rastú iba určitú dobu. Hlodavé zuby však dorastajú nepretržite. Na každom zube rozlišujeme korunku (corona dentis) a koreň (radix dentis). Na niektorých zuboch rozlišujeme medzi koreňom a korunkou ešte krček (colum dentis). Na povrchu je zub obalený veľmi tvrdou sklovinou (substancia adamantina), pod ňou je vrstva zuboviny (substancia eburnea) a v strede sa nachádza zubná dreň (pulpa dentis) vyplňajúca dutinu zuba. Koreň je obalený cementovou vrstvou, ktorá upevňuje zub v čeľusti.

Jazyk cicavcov je rôzneho tvaru. Ježura (*Echidna*) a mravčiare (Myrmecophagidae) sa živia lovením mravcov. Ich jazyk je preto dlhý, vysunutelný a lepkavý. Mnohé ďalšie druhy majú jazyk nepohyblivý, prirastený, alebo majú jazyk, ktorý plní uchopovacia funkciu. Do ústnej dutiny ústi niekoľko párov **slinných žliaz**. Súčasťou slín býva enzým ptyalín, ktorý už v ústnej dutine štiepi polysacharidy na jednoduchšie cukry. Produkcia slín býva u niektorých druhov značne vysoká (napr. hovädzí dobytok vyprodukuje až 50 litrov slín za deň).

Hltan je svalnatý a umožňuje prehĺtať sústa. **Pažerák** nie je nikdy rozšírený do hrvoľa a slúži iba na presun sústa do žalúdka. Pažerák môže byť od žalúdka oddelený okružným svalom, zvieračom žalúdka (cardia). **Žalúdok** cicavcov je uložený naprieč telom a je oblúkovito prehnutý. Rozlišujeme na ňom kardiálnu časť, vlastný žalúdok (fundus) a vrátnikovú (pylorickú) časť. Na prechode žalúdka do čreva je zvierač sval tzv. vrátnik (pylorus). Niektoré druhy majú žalúdok značne špecializovaný. Zvláštnu úpravu žalúdka majú prežúvavce (Ruminantia). Ich žalúdok (obr. 38) je viackomorový a umožňuje im tráviť celulózu. Žalúdok prežúvavcov je rozlíšený na bachor (rumen), čepiec (reticulum), knihu (omasus) a slez (abomasus). Rastlinná potrava rozžutá v ústnej dutine sa dostáva do bachoru a



Obr. 38 Zložený žalúdok prežúvavcov

- 1 – bachor
- 2 – čepiec
- 3 – kniha
- 4 – slez

(Upravené podľa A. Altman, M. Kubiková, 1971)

čepca. Tam je za spoluúčasti symbiotických prvokov a baktérii natrávená. Takto natrávená sa vracia späť do úst, kde je opäť rozžutá a prehltaná do knihy a slezu. V sleze dochádza už k chemickému tráveniu. Žliazky v sliznici žalúdka produkujú pepsinogén, čo je neaktívna forma pepsínu, enzýmu, ktorý v žalúdku rozkladá bielkoviny. Pepsinogén sa aktivizuje vplyvom kyslého prostredia, ktoré v žalúdku vzniká vplyvom kyselín vylučovaných takisto žliazkami v stene žalúdka. Pred vplyvom kyselín je stena žalúdka chránená hlienom. V žalúdku sa mení prijatá potrava na kašovitú hmotu – tráveninu (chýmus).

Trávenina prechádza zo žalúdka do predného oddielu **tenkého čreva**, do dvanástnika (duodenum). Do tohoto oddielu vyúsťujú žľčovody a vývody podžalúdkovej žľazy (pankreas). **Podžalúdková žľaza** produkuje pankreatickú šťavu, ktorá obsahuje aj proenzýmy trypsinogén a chymotrypsinogén a enzýmy amylázu štiepiacu sacharidy a lipázu štiepiacu tuky. Proenzýmy sa aktivizujú až v čreve, kde sa najprv aktivizuje trypsinogén vplyvom enterokinázy (enzým vylučovaný sliznicou čreva). Aktivovaný trypsin následne aktivuje chymotrypsín. Oba tieto enzýmy štiepia v zásaditom prostredí bielkoviny a ich štiepne produkty až na aminokyseliny. **Žlč**, ktorá sa do dvanástnika dostáva z pečene, neobsahuje žiadne enzýmy. Obsahuje žľčové farbivá, soli žľčových kyselín, cholesterol a ďalšie látky, ktoré sa dostávajú do tráveniny. Úlohou žlče je spolu s pankreatickou šťavou neutralizovať chýmus prichádzajúci zo žalúdka, napomáhať emulgácii a vstrebávaniu tukov. Samotná sliznica čreva tiež obsahuje žliazky, ktoré produkujú črevnú šťavu. Tá okrem spomínanej enterokinázy obsahuje aj ďalšie enzýmy, ako sú napr. aminopeptidáza a dipeptidáza (dokončujú trávenie bielkovín), invertáza, maltáza a laktáza (štiepia sacharidy) a črevnú lipázu (dokončuje trávenie tukov). Tieto enzýmy dokončujú trávenie, rozkladajú tráveninu na jednoduché látky, ktoré potom telo vstrebáva. Vstrebávanie prebieha cez sliznicu čreva a vstrebané látky prechádzajú do krvi (aminokyseliny a cukry) alebo do lymfy (tuky). V čreve zostane vždy určitá časť nestráviteľnej hmoty. Táto sa u niektorých druhov môže dostávať do slepých čriev na rozhraní tenkého a hrubého čreva, kde môže byť ešte za spoluúčasti symbiotických mikroorganizmov trávená. Ostatné nestrávené zvyšky prechádzajú do **hrubého čreva (colon)**, ktoré na rozdiel od tenkého nemá zriadenú sliznicu a prebieha v ňom vstrebávanie vody a látok vzniknutých rozkladnou činnosťou mikroorganizmov. Takto dochádza k tvorbe výkalov (faeces), ktoré sú vylučované z tela.

Pečeň a jej funkcie

Pečeň (hepar) je orgán nevyhnutný pre život. Pôvodne bola zložitým tubulárnym orgánom, s akým sa stretávame u nižších stavovcov. U vyšších má skôr lalôčkovitú štruktúru. Jednotlivé lalôčky majú tvar päť až šesťbokého hranola a ich stredom prechádza centrálna žila, okolo ktorej sú lúčovito usporiadané pečeňové bunky. Volné priestory medzi jednotlivými lalôčkami sú vyplnené riedkym väzivom a prestúpené krvnými a lymfatickými cievami, žľčovými kanálikmi a nervami. Výstelka krvných kapilár je prestúpená zvláštnymi bunkami, ktoré majú schopnosť tvoriť protilátky. Pečeňové bunky vylučujú žlč, ktorá sa kanálikmi odvádza do žľčového mechúra (vesica felea). Z neho je potom odvádzaná do dvanástnika žľčovodom (ductus choledochus).

Pečeňový krvný obeh sa rozlišuje na funkčný a výživný. Funkčný obeh privádza do pečene nových lalôčkových látok, ktoré sú spracované pečeňovými bunkami a potom transportované späť do krvi, alebo do žľčových kanálikov. Výživný obeh slúži na zásobovanie pečene nového tkaniva potrebnými živinami a kyslíkom.

Funkcie pečene možno zhrnúť do nasledujúcich bodov:

- 1) **Produkcia žlči**, ktorá už bola spomenutá. Žlč má zásadný význam pre vstrebávanie tukov.
- 2) **Detoxikačná funkcia**. Toxické látky sú v pečeni likvidované napr. pomocou kyseliny sírovej. Do tejto funkcie patrí aj schopnosť pečene inaktivovať niektoré hormóny napr. inzulín.
- 3) **Produkcia tepla**. Vysoká metabolická aktivita pečene má za následok, že krv vytekajúca z pečene má najvyššiu teplotu (u ľudí 39°C).
- 4) **Zásobná funkcia**. Pečeň slúži ako zásobný orgán pre mnoho látok. Vo forme ferritinu sa v pečeni uskladňuje železo. Glykogén uložený v pečeni slúži ako rýchla energetická rezerva. Podobne sa v pečeni môžu ukladať niektoré vitamíny (najmä skupiny B).

- 5) **Syntetická funkcia.** V pečeni sa syntetizujú mnohé plazmatické bielkoviny a pri jej poškodení dochádza k rýchlemu úbytku týchto bielkovín. Okrem toho sú v pečeni syntetizované aj látky dôležité pre zrážanie krvi. Preto má pečeň aj **hemokoagulačnú** funkciu.

Okrem týchto najvýznamnejších funkcií má pečeň aj mnohé ďalšie dôležité funkcie, ktoré napr. vyplývajú z kombinácie už spomenutých funkcií. Hoci na jednej strane je pečeňové tkanivo veľmi citlivé na niektoré chemické látky, na strane druhej vykazuje značnú regeneračnú schopnosť. Odobratá časť môže byť pomerne rýchlo nahradená. Proti mechanickému poškodeniu je zvonku pečene chránená väzivovým puzdrom (capsula fibrosa) a epitelialným puzdrom (capsula serosa). Podobné blany tvoria aj steny žľzníka.

5.4.2 Dýchacia (respiračná) sústava

Dýchanie zaisťuje výmenu plynov medzi telom živočícha a vonkajším prostredím, pričom do tela je prijímaný kyslík, potrebný pre oxidačné procesy a z tela je odstraňovaný oxid uhličitý, ktorý vzniká v procesoch metabolizmu. Vonkajším prostredím môže byť vzduch alebo voda. Transport plynov v tele zabezpečujú telové tekutiny (výnimkou sú iba Tracheata). Výmena plynov podlieha zákonom difúzie, teda plyny sa pohybujú vždy z miest vyššej koncentrácie do miest s koncentráciou nižšou.

Rozlišujeme vonkajšie a vnútorné dýchanie. **Vonkajšie dýchanie** predstavuje výmenu plynov medzi vonkajším prostredím s pomerne vysokou koncentráciou kyslíka a nízkou koncentráciou oxidu uhličitého a medzi telovou tekutinou s nízkou koncentráciou O₂ a vysokou koncentráciou CO₂. **Vnútorné dýchanie** je výmenou plynov medzi telesnou tekutinou a tkanivami. Aj táto výmena sa deje na princípe koncentračného spádu. (Vzduch obsahuje 21,5 % O₂ a 0,03 % CO₂, voda pri 15 °C obsahuje približne 0,72 % O₂ a 0,03 % CO₂. Obsah O₂ vo vode je značne premenlivý a závislý od rôznych faktorov ako napr. rýchlosť prúdenia, stupeň znečistenia a hlavne teplota. So stúpajúcou teplotou vody v nej klesá obsah kyslíka.)

Najjednoduchším spôsobom dýchania je **dýchanie celým povrchom tela (difúziou)**. Tento spôsob sa objavuje u primitívnych vodných aj suchozemských organizmov od prvokov (Protozoa) po obrúčkavce (Annelida). Možnosti tohoto typu dýchania sú obmedzené veľkosťou tela a intenzitou látkovej výmeny. Kožné dýchanie je ako pomocný spôsob zachované aj u niektorých vývojovo vyšších živočíchov, ktoré majú vytvorené špecializované dýchacie orgány (niektoré mäkkýše, obojživelníky, človek).

Živočích, ktorým kožné dýchanie už nepostačuje, majú vytvorené zvláštne dýchacie orgány. Tieto môžu byť buď ektodermálneho alebo endodermálneho pôvodu. **Dýchacie orgány ektodermálneho pôvodu** sú vytvorené u prvoústovcov a môžu byť tvorené buď ako vyliacnininy ektodermy (žiabre u bezchordát vrátane tracheálnych žiabier), alebo vliacnininy ektodermy (trachey). K ektodermálnym útvarom patria aj pľúcne dutinky (niektoré pavúkovce – Arachnoidea), ktoré vznikli ako sekundárne vliacnininy a pľúcny vak (pľúcnaté ulitníky – Pulmonata). **Dýchacie orgány endodermálneho pôvodu** sa vyskytujú u všetkých druhoústovcov okrem štetinatoústiek (Chaetognatha). Patria k nim žiabre a pľúca.

Ektodermálne dýchacie orgány

Žiabre u prvoústovcov sú vlastne vyliacninami ektodermy, ktoré volne vyčnievajú do vodného prostredia. Povrch je dvojito až trojito zriadený a pokrytý jemným dýchacím epitelom, ktorý ľahko prepúšťa O₂ a CO₂. Vo vnútri sú vystužené rôznymi opornými tkanivami. Vždy sú prestúpené cievnymi vlásočnicami alebo lakunami, ktoré sú vyplnené hemolymfou. Žiabre bývajú rôzneho tvaru a ich členitosť je tým väčšia, čím je prostredie chudobnejšie na kyslík. Vo fylogenetickom rade živočíchov môžeme pozorovať tendenciu k postupnému znižovaniu počtu žiabier od niekoľkých desiatok u mnohoštetinavcov až po dve (väčšina mäkkýšov) alebo dokonca jednu u takmer všetkých ulitníkov. Umiestnenie žiabier na tele živočíchov je rozmanité a charakteristické pre jednotlivé skupiny. Zvonku bývajú žiabre často chránené kožnými záhybmi (napr. v plášťovej dutine mäkkýšov), alebo pancierom kôrovcov. Vzhľadom na nízky obsah kyslíka vo vode je nutné, aby v okolí žiabier

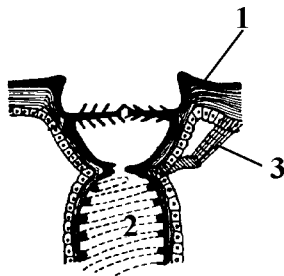
bola neustále vymieňaná voda. Preto bývajú žiabre umiestnené v blízkosti pohybových orgánov (napr. na parapódiách – panôžkach mnohoštetinavcov).

Pľúcne dutinky sa prvý krát vyskytujú u škorpiónov (Scorpionoidea), kde ich 4 páry tvoria výhradný dýchací orgán. Spolu s jednoduchými vzdušnicami sa objavujú aj u pavúkov (Araneae). Primitívnejšie pavúky majú 2 páry pľúcnych dutiniek (podrady Liphistiomorpha a Theraphosomorpha), dokonalejšie iba 1 pár (podrad Araneomorpha). Pľúcne dutinky pravdepodobne vznikli vliacím žiabrových priveskov do tela, čo súvisí s prechodom na suchú zem. Každá dutinka ústi na povrch tela otvorom (stigmou) na brušnej strane. Vnútro dutinky je zriadené v podobe lupeňovitých plátok. Tieto plátky sú duté, vystlaté dýchacím epitelom a vyplnené hemolymfou. Výmena plynov nastáva medzi vzduchom, ktorý preniká do pľúcnej dutinky medzi jednotlivé plátky a dýchacím epitelom. Okysličená hemolymfa je potom nasávaná srdcom do tela a CO₂ sa dostáva stigmou z tela von.

Pľúcny vak dýchajú niektoré ulitníky (podtrieda Pulmonata). Tento vak vzniká z časti paliálnej (plášťovej) dutiny, ktorej stena je dobre popretkávaná cievami. Plášťová dutina komunikuje s prostredím iba nevelkým uzatvoreným otvorom. Druhy pľúcnych ulitníkov, ktoré sa vrátili späť k životu vo vodnom prostredí, majú vytvorený zvláštny vačok ústiaci do pľúc. Tento slúži ako zásobník vzduchu pri ich dlhšom pobyte vo vode.

Vzdušnice (trachey) sú trubicovité útvary zložito rozvetvené v tele. Vnútorý povrch je jemný chitínózny vystužený silnejším špirálovite stočeným vláknom. Na povrch vyúsťujú vzdušnice otvorom (stigmou), pod ktorým je dutinka s ochlpením. Toto ochlpenie slúži ako filter a zabraňuje vstupu nečistôt do tracheálneho systému. Spodná časť tejto dutinky je zúžená. Na túto zúženinu sa pripája sval, ktorý môže uzatvoriť vstup do vzdušnic (obr. 39). V tele sa vzdušnice vetvia na jemné rúročky (tracheoly) a tie sa ďalej ešte delia na jemné kapiláry, ktoré vedú do jednotlivých tkanív. V niektorých prípadoch sú vzdušnice rozšírené do vzdušných vakov, ktoré hlavne u lietajúceho hmyzu majú nadľahčovaciu funkciu. Mnohonôžky (Diplopoda) majú tracheálne systémy jednotlivých somitov (telových článkov) oddelené. Vyššie vzdušnicovce majú vzdušnice spojené do jedného systému. Systém vzdušnic dokáže lepšie zásobovať telo kyslíkom, ako systémy napojené na telové tekutiny. Svaly vzdušnicovcov preto nemusia pracovať na kyslíkový dlh. Takýto systém zásobovania kyslíkom si ale vyžaduje krátku vzdialenosť medzi povrchom tela a vnútornými tkanivami. Telo väčšie ako 25 cm nedokáže vzdušnice dostatočne zásobiť kyslíkom.

Larvy hmyzu žijúce vo vode dýchajú tzv. **tracheálnymi žiabrami**. Tieto vznikli spojením tracheálneho a žiabrového princípu dýchania. Tvarom tieto žiabre zodpovedajú normálnym žiabram, ale namiesto cievami sú prestúpené sieťou vzdušnic.



Obr. 39 Stigma vzdušnic

1 – kutikula s ochlpením

2 – trachea (čiarkovane je naznačená špirálna výstuž)

3 – sval, ktorý umožňuje vstup do vzdušnic uzavrieť

Endodermálne dýchacie orgány

Žiabre druhoústovcov vznikajú premenou hltanu na žiabrový kôš. Hltan je rozšírený a má rôzny počet štrbín, ktorými komunikuje s vonkajším prostredím – tento fylogenetický proces označujeme ako faryngotremia. Počet týchto štrbín sa vo fylogenéze postupne znižuje z niekoľkých desiatok (primitívne chordáta) cez 7 u kruhoústnic (Cyclostomata), 5 u drsnokožcov (Chondrichthyes) až na 4 u rýb (Osteichthyes). Plocha dýchacieho epitelu sa však podstatne zväčšila tým, že zo žiabrových oblúkov sa vyliacili žiabrové lupienky. Primárnou funkciou týchto štrbín bolo získavanie planktónu filtráciou vody. Dýchacia funkcia vznikla až druhotne. O tom svedčí aj fakt, že plášťovce (Tunicata) a kopijovce (Cephalochordata) majú dýchanie z veľkej časti povrchové a žiabrové štrbiny slúžia hlavne na získavanie potravy.

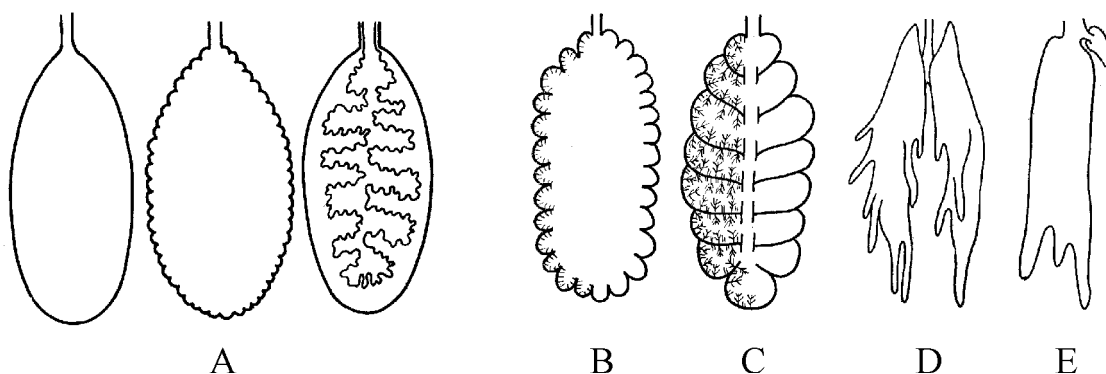
Na rozdiel od vnútorných žiabier rýb majú larvy obojživelníkov žiabre vonkajšie. Ich pôvod je rovnaký ako u žiabier vnútorných, sú to vyliačeniny stien žiabrových oblúkov.

Ryby žijúce vo vodách chudobných na kyslík majú okrem žiabier ešte pomocné dýchacie orgány. Z nich najvýznamnejší je **plynový mechúr**, ktorý sa považuje za primárny dýchací orgán stavovcov! Dýchaciu funkciu si zachoval u stopkatoplutvých rýb (Crossopterygii), ktoré sa považujú za predchodcov všetkých suchozemských stavovcov. Plynový mechúr týchto rýb je dvojločnosť a tieto ryby môžu prijímať aj vzdušný kyslík. Ostatné ryby majú plynový mechúr jednodielny a plní u nich hydrostatickú funkciu (umožňuje pohyb hore a dolu vo vodnom stĺpci).

Pľúca suchozemských stavovcov sa vyvíjajú ako vyliačeniny steny hltanu, približne na mieste, kde je u rýb posledný pár žiabrových štrbín. Zakladajú sa v podobe jednoduchého vaku, ktorý sa postupne rozdeľuje a z jeho jednotlivých častí vznikajú pravé a ľavé pľúca. Pľúca obojživelníkov majú podobu dvoch dutých vakov, ktorých steny sú síce dobre prekrvené, ale iba málo zriadené (u mlokov bez zriadenia, u žiab sa už vytvára jednoduché zriadenie). U plazov dochádza k ďalšiemu zriadeniu, čím sa postupne zväčšuje dýchacia plocha a pôvodná pľúcna dutina sa môže zmenšovať. Hady majú vzhľadom k pomerne malému priemeru tela zachovanú iba pravú časť pľúc (obr. 40). Ľavá úplne zaniká, prípadne je zachovaná iba ako rudiment. Pravá strana je pretiahnutá do dĺžky a zriadená iba v prednej časti. Zadná časť je hladká a málo prekrvená. Pri prehltaní koristi, keď sú dýchacie cesty dosť dlho uzatvorené, je z tejto zadnej časti dodávaný potrebný kyslík do zriazenej prednej časti.

Vtáky majú pľúca veľmi zvláštnej trubicovitej stavby. Objem pľúc je pomerne malý, ale u väčšiny vtákov sa k nim pripájajú tenkostenné pľúcne vaky, ktoré zasahujú medzi orgány tela a vnikajú do vnútra niektorých kostí (pneumatizácia kostí). Výmena plynov v týchto vakoch je minimálna. Vaky sa uplatňujú pri lietaní. Keď vták zdvíha krídla, vaky sa rozširujú a je do nich cez pľúca nasávaný vzduch. Keď krídla spúšťa, nastáva výdych a cez pľúca prúdi vzduch z vakov. Až v tejto fáze dochádza k vstrebávaniu kyslíka. Takto je zabezpečené dýchanie počas letu, ktorú je veľmi namáhavý a svaly pri ňom spotrebujú veľké množstvo energie. Ďalší význam vzdušných vakov spočíva v tom, že pri nasávaní vzduchu medzi orgány dochádza k ochladzovaniu tela, ktorého teplota pri intenzívnej svalovej činnosti za letu prudko stúpa.

Pľúca stavovcov sú relatívne veľké. Vnútornou stavbou sa podobajú pľúcam plazov, ale sú ešte bohatšie členené, a tým je značne zväčšená aj respiračná plocha. Zložitá stavba pľúc cicavcov (aj vtákov) súvisí aj so zvýšenou spotrebou kyslíka, nutnou pre získanie energie na udržanie stálej teploty tela, ktorá je nezávislá od teploty prostredia. Na základe tejto vlastnosti ich označujeme ako teplokrvné alebo **homoiotermné** (endotermné). Ostatné skupiny, ktorých teplota závisí od teploty okolitého prostredia, sa súborne označujú ako studenokrvné – **poikilotermné** (ektotermné).



Obr. 40 Pľúca (zväčšovanie plochy).

A – obojživelníky, B – niektoré plazy, C – korytnačky a krokodíly, D – chameleón (pľúca s pľúcnyimi vakmi), E – hady (ľavá časť pľúc zakrpatená).

Na stavbe dýchacích orgánov sa okrem pľúc podieľajú aj dýchacie cesty. Začínajú vstupnými otvormi – **vonkajšie nozdry (nares)**, pokračujú cez **nosnú dutinu (cavum nasale)**, v ktorej sa vzduch čistí a ohrieva (u homoiotermných) a cez **vnútorné nozdry (choány)** do dolných dýchacích ciest. V **hltane** sa dráhy tráviacich a dýchacích orgánov krížia. **Hrtan (larynx)** má **príklopku (epiglottis)**,

ktorá uzatvára vstup do priedušnice. Cicavce majú v tejto časti hlasivky. Vzduch ďalej pokračuje cez **priedušnicu (trachea)** vystuženú prstencovými chrupavkami, ktorá sa delí na dve **priedušky (bronchi)**. Tu sa u vtákov nachádza hlasový orgán (syrinx). Priedušky vstupujú do pľúc a delia sa na čoraz jemnejšie **priedušničky (bronchioli)**, ktoré končia v pľúcnych **alveolách**.

Prenos dýchacích plynov

Kyslík a oxid uhličitý môže byť prijímaný celým povrchom tela a difúziou sa šíriť postupne od jednej vrstvy buniek k ďalšej na základe rozdielu koncentrácií. Dokonalejší systém je rozvod dýchacích plynov pomocou telových tekutín, v ktorých môžu byť dýchacie plyny buď iba rozpustené, alebo sa viažu na farbivá, čím sa zvyšuje kapacita prenosu. Dýchacie pigmenty sa prvýkrát objavujú u obrúčkavcov. Väčšina bezstavovcov má dýchacie pigmenty voľne rozptýlené v hemolymfe. Výnimku tvoria iba archaická trieda chytadlovky (Phoronidea), ktoré majú hemoglobín podobne ako stavovce viazaný na erytrocyty a kmeň Sipunculidea, kde dýchacím pigmentom je hemerytrín viazaný takisto na erytrocyty! Existuje niekoľko druhov dýchacích pigmentov.

Asi najznámejším je **hemoglobín**. Je to červené farbivo stavovcov, suchozemských obrúčkavcov, pijavíc, lariev pakomárov a niektorých pásnic. Jeho molekula sa skladá z bielkovinovej zložky (globin) a z prostetickej skupiny (hem). Hem je tvorený štyrmi jednotkami, z ktorých každá obsahuje kation Fe^{2+} . Hemoglobín má značnú afinitu ku kyslíku, ale oveľa väčšiu k oxidu uhľovému, ktorý zneškodňuje kyslíku viazať sa na hemoglobín. Preto aj malé množstvo tohoto bezfarebného plynu môže spôsobiť zadusenie.

Chlorokruorín má zložitejšiu stavbu ale tiež obsahuje kation Fe^{2+} . V hrubších vrstvách je toto farbivo červené, v tenších nazelenalé. Afinita tohoto farbiva ku kyslíku je pomerne malá. Vyskytuje sa rozpustený v telových tekutinách niektorých mnohoštetinavcov (napr. *Spirographis*).

Hemerytrín je fialovo-červené farbivo, ktoré takisto obsahuje kation Fe^{2+} . Vyskytuje sa u niektorých obrúčkavcov.

Hemocyanín obsahuje kation Cu^{2+} . Okysličený je namodralý, neokysličený bezfarebný. Patrí medzi najrozšírenejšie krvné farbivá v živočíšnej ríši (týka sa počtu druhov, u ktorých sa vyskytuje). Nájdeme ho u mäkkýšov, kôrovcov a klepietkavcov.

Hemovanadín je zriedkavý dýchací pigment obsahujúci vanád. Vyskytuje sa u morských ascidií.

5.4.3 Obehová sústava

Základnou funkciou telových tekutín je transport živín, dýchacích plynov (okrem vzdušnicovcov), hormónov, protilátok, odpadových a iných látok. Aby mohli túto funkciu vykonávať, musia sa telové tekutiny neustále pohybovať po tele. Tento pohyb im umožňujú rôzne typy obehových sústav.

V hubkách (Porifera), ktoré ešte nemajú telové tekutiny, zabezpečujú transportnú funkciu **archoocyty**. Sú to amébovité bunky schopné pohybu, ktoré sa vyskytujú v mezoglei. Fylogeneticky vyššie postavené skupiny už majú vytvorený nejaký typ telovej tekutiny, ktorá obieha v obehovej sústave, alebo aspoň v intercelulárach. Mechúrniky (Coelenterata) a ploskavce (Plathelminthes) majú **gastrovaskulárnu** sústavu, ktorá okrem tráviacej a vylučovacej funkcie plní aj funkciu obehovú. Hlístovce (Nematoda) nemajú vytvorenú samostatnú obehovú sústavu a jej funkciu plní samotná **schizocoelová dutina**. Zaujímavé postavenie má acoelomový kmeň pásnice (Nemertini), u ktorého sa **prvýkrát** v živočíšnej ríši objavuje **uzavretá obehová sústava** (rovnako prvýkrát sa u nich objavuje otvorená tráviaca sústava)! Ďalšie kmene bezstavovcov majú **otvorenú obehovú** sústavu. Výnimku tvoria iba obrúčkavce (Annelida), u ktorých sa opäť objavuje uzavretá obehová sústava, rovnako ako u stavovcov.

V **otvorenej obehovej sústave** je hemolymfa vedená zo srdca krátkymi cievami do telových dutín tzv. lakún, kde sa telová tekutina voľne rozlieva medzi orgány. Tu sa z nej určité látky vstrebávajú do tkanív a iné sú do nej vylučované. Na inom mieste je krvomiazga nasatá späť do srdca a kolobeh sa opakuje.

Uzavreté obehové sústavy sú tvorené systémom navzájom pospájaných ciev, v ktorých prúdi krv alebo krvomiazga a nemajú lakúny, do ktorých by sa mohla telová tekutina rozlievať. **Cievy (vasa)** sa rozlišujú na tepny a žily. **Tepny (arteriae)** vedú krv pod vysokým tlakom smerom od srdca, alebo ak živočích ešte nemá vytvorené srdce, sú tepny schopné rytmicky sa sťahovať (tepať) a tým uvádzajú telovú tekutinu do pohybu. Majú okrúhly prierez a pomerne hrubé steny, tvorené okrem hladkej svaloviny aj elastickými vláknami, ktoré zabezpečujú značnú elasticitu. **Žily (venae)** privádzajú telovú tekutinu späť do srdca, pod tlakom, ktorý je značne nižší ako v tepnách. Steny žíl sú tenšie ako steny tepien, obsahujú menej elastických vlákien. Vo vnútri majú žily chlopňovité výrastky zabraňujúce spätnému pohybu krvi. **Srdce (cor)** vzniká premenou niektorej z hlavných tepien na dutý svalnatý útvar. Srdce slúži ako pumpa, ktorá uvádza do pohybu telovú tekutinu a usmerňuje jej prúd do rôznych častí cievneho riečišťa. Stena srdca je tvorená z vnútornej vrstvy (**endokard**), strednej vrstvy (**myokard**) a vonkajšej vrstvy (**epikard**). Celé srdce je voľne uložené do vakovitého obalu – **osrdcovník (perikard)**. **Endokard** je tenká vrstva tvorená endotelovou výstelkou a vláknitými spojivami. Môžu v ňom byť uložené aj vodivé vlákna prevodného systému, ktoré po srdci rozvádzajú nervové vzruchy. **Myokard** tvorí veľmi hrubú vrstvu, zloženú predovšetkým z buniek srdcovej svaloviny a zo siete oporných tkanív. Pomedzi svalové bunky sú usporiadané bunky, ktoré sa spolu s prevodným systémom endokardu podieľajú na šírení vzruchov po srdci. **Epikard** je tenká povrchová vrstva tvorená mezotelom a väzivami, ktoré môžu byť prestúpené tukovým tkanivom. Cez epikard prebiehajú cievy do srdca a prechádzajú ním aj koronárne cievy, ktoré sa rozvetvujú v myokarde a zásobujú samotné srdce potrebnými živinami.

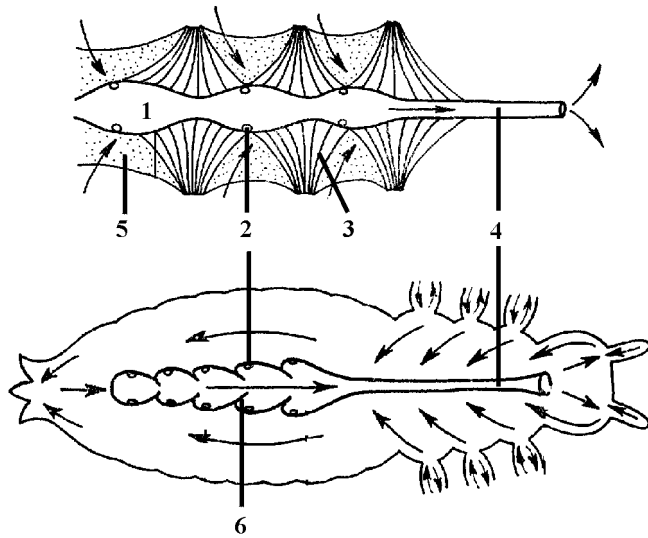
Krv zo srdca je v uzavretých obehových sústavách vedená cez tepny do siete drobných cievok – **kapilár (vlásočníc)**, ktoré zásobujú jednotlivé orgány. Kapiláry sa potom spájajú do väčších ciev, ktoré ústia do žíl, vedúcich späť do srdca. Tak je obehová sústava uzavretá a telová tekutina nikdy neopustí sústavu ciev. Výmena látok medzi telovou tekutinou a tkanivami sa deje difúziou cez steny kapilár a prostredníctvom tkanivového moku.

Cievne sústavy hlavných skupín živočíchov

Pásnice (Nemertini) sú najprimitívnejšou skupinou živočíchov s uzavretou cievnu sústavou. Tvorená je dvomi postrannými (laterálnymi) cievami a jednou chrbtovou (dorzálnou) cieťou. Navzájom sú tieto cievy pospájané väčším počtom priečných okružných ciev. Chrbtovou cieťou prúdi hemolymfa od zadného konca tela k hlavovému koncu a postrannými cievami prúdi v opačnom smere. Srdce nie je vyvinuté. Prúdenie hemolymfy zabezpečuje iba pravidelné tepanie tepien.

Podobný typ obehovej sústavy majú aj **obrúčkavce (Annelida)**. Hlavnou cieťou je chrbtová cieva (arteria dorsalis), ktorá svojimi sťahmi zabezpečuje pohyb krvomiazgy. Okrem tejto artérie majú obrúčkavce vyvinuté ešte dve ďalšie cievy na brušnej strane tela. V každom článku sú všetky tri cievy navzájom spojené postrannými polkruhovitými spojkami (komisúrami). Niekedy tepajú aj tieto postranné spojky, hlavne v prednej časti tela, a tým napomáhajú obehu telovej tekutiny, ktorá prúdi chrbtovou tepnou smerom k hlavovej časti, cez komisúry do brušných ciev a z nich je v zadnej časti tela nasávaná do chrbtovej cievy.

Článkonožce (Arthropoda) majú otvorenú cievnu sústavu. Väčšina z nich má vyvinuté srdce, ktoré vzniklo premenou časti chrbtovej cievy. Zvyčajne je srdce článkonožcov tvorené článkovane usporiadanými komôrkami, medzi ktorými sú postranné otvory (ostie). Cez tieto otvory sa krvomiazga dostáva zo zadnej časti telovej dutiny do srdca. Srdce je uložené v dutine (perikardiálny sinus) oddelenej od zvyšku telovej dutiny blanou (perikardiálne septum). Zo srdca je hemolymfa cez aortu vystrekovaná do hlavovej časti k cerebrálnemu gangliu. Cez dutinky (sinusy) oddelené blanitými priepustkami sa krvomiazga dostáva do zadnej časti telovej dutiny a do perikardiálneho sinusu, z ktorého je potom nasatá opäť do srdca (obr. 41). U menších druhov (drobné pavúkovce a kôrovce) dochádza k znižovaniu počtu ostí – srdce sa skracuje a stáva sa vakovitým. Perloočky (Cladocera) a lastúrničky (Ostracoda) majú redukovanú aj aortu a prítomné je iba srdce. V niektorých prípadoch môže srdce úplne chýbať a hemolymfa je uvádzaná do pohybu peristaltikou čreva a pohybmi svalov (cyklopy – Cyclopoidea).

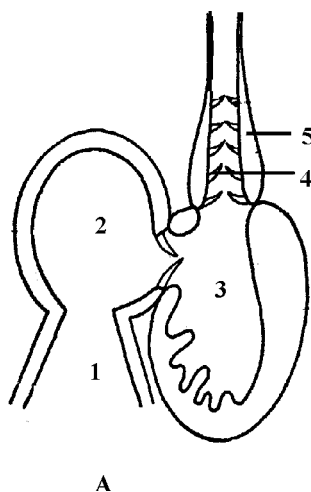


Obr. 41 Schéma srdca hmyzu a obehu hemolymfy.

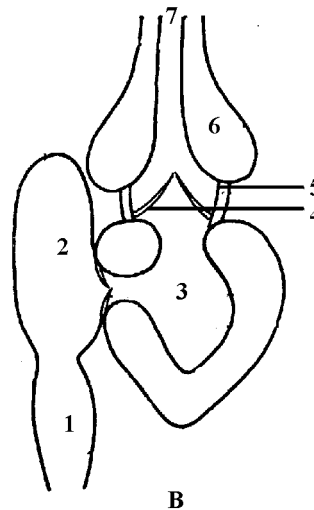
- 1 – srdce
- 2 – ostie
- 3 – srdcové svaly
- 4 – hlavová tepna
- 5 – osrdcovník
- 6 – chlopne

Mäkkýše (Mollusca) majú obehovú sústavu usporiadanú podobne. Srdce tvorené **priečne pruhovanou svalovinou** je uložené v osrdcovníku a má 1 komoru a 1 (ulitníky – Gastropoda), 2 (väčšina mäkkýšov) alebo 4 (lodičky – Nautiloidea) predsieni. Z tela prichádza krvomiazga do dýchacích orgánov a z nich do osrdcovníka. Z neho je cez predsieni nasávaná do komory a je vystrekovaná k jednotlivým orgánom, kde sa voľne rozlieva. Hlavonožce majú ešte naviac svalmi zosilnené cievy, ktoré vedú zo žiabier do srdca. Tieto cievy napomáhajú čerpaniu hemolymfy zo žiabier do srdca.

Kruhoustnice (Cyclostomata), drsnokožce (Chondrichthyes) a ryby (Osteichthyes) majú krvný obeh uzavretý a veľmi podobný. Srdce (obr. 42, obr. 43) je tvorené jednou predsieňou a jednou komorou. Prechádza ním iba neokysličená krv a je umiestnené na brušnej strane tela živočicha. Krv vypudená zo srdca prebieha cez žiabre, kde sa okyslíči do tela a z tela sa brušnou cievnou vracia do srdca.



A



B

Obr. 42 Schéma srdca drsnokožcov (A) a rýb (B).

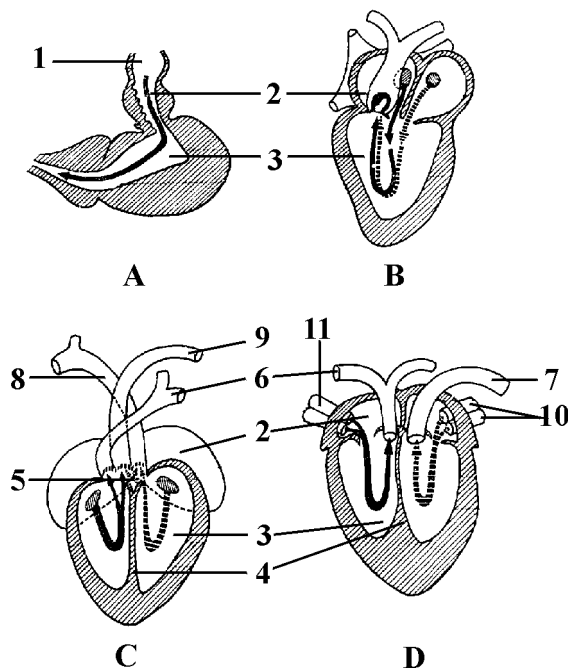
- 1 – žilný splav
- 2 – predsieň
- 3 – komora
- 4 – chlopne
- 5 – srdcový násadec
- 6 – tepnový násadec
- 7 – brušná aorta.

Žiabrových tepien je pôvodne 6 a v priebehu embryonálneho vývinu sa u väčšiny stavovcov takýto počet žiabrových tepien aj zakladá (obr. 44). V ďalšom vývine sa ich počet redukuje na 5 párov u drsnokožcov a na 4 páry u rýb a lariev obojživelníkov. Prechod na dýchanie pľúcami znamená ďalšie zmeny v schéme žiabrových oblúkov. Už u dvojdyšných rýb (Dipnoi) odstupujú zo 6. páru žiabrových tepien cievy k vzdušným vakom. **Obojživelníky (Amphibia)** dýchajú pľúcami, preto je u nich 3. pár žiabrových tepien premenený na krčné tepny, 4. pár tvorí korene aorty, 5. pár zaniká a 6. pár sa mení na pľúcne tepny. Srdce je trojdielne (2 predsieni + 1 komora). Odkysličená krv z tela je privádzaná

párom predných dutých žíl (**vena cava anterior**) a nepárovou zadnou dutou žilou (**vena cava posterior**) do pravej predsieni a odtiaľ do komory. Do ľavej predsieni prichádza okysličená krv pľúcnou žilou (**vena pulmonalis**) a prechádza do komory, kde sa mieša s odkysličenou krvou (obr. 43). Takto zmiešaná je vystrekovaná do brušnej aorty, ktorá ju vedie sčasti do pľúcnych tepien (**arteriae pulmonales**), sčasti do koreňov aorty a do krčných tepien, ktoré zásobujú hlavovú časť. Korene aorty sa otáčajú a spájajú do chrbtvej aorty, ktorá zásobuje krvou zadnú časť tela.

Plazy (Reptilia) majú srdce ešte trojdielne, ale komora je rozdelená neúplnou priehradkou na pravú a ľavú časť (obr. 43). Okysličená krv pritekajúca do ľavej časti sa mieša už iba sčasti z neokysličenou krvou pravej časti. Prepážka v komore u krokodílov (*Loricata*) je takmer úplná a zostáva v nej iba malý otvor (foramen Panizzae). Krvný obeh plazov je značne podobný obehu obojživelníkov.

Vtáky (Aves) a **cicavce (Mammalia)** majú už typické štvordielne srdce, v ktorom sa krv nemieša (obr. 43). Rozlišujeme u nich **malý (pľúcny) krvný obeh** medzi srdcom a pľúcami a **veľký (telový) obeh**, medzi srdcom a telom. V malom obehu prúdi neokysličená krv z pravej komory **pľúcnou tepnou (arteria pulmonalis)** do pľúc. V nich sa okysličí a **pľúcnymi žilami (venae pulmonales)** prichádza do ľavej predsieni. Odtiaľ prúdi do ľavej komory, z ktorej je vystrekovaná do aorty veľkého krvného obehu. Odkysličená krv z tela sa zbiera do prednej a zadnej dutej žily (*vena cava anterior* a *vena cava posterior*), ktoré ju vedú do pravej predsieni. Z nej prechádza do pravej komory a do malého krvného obehu. Jediný rozdiel medzi krvným obehom vtákov a cicavcov je v tom, že u vtákov vznikla aorta premenou pravej časti 4. páru žiabrových tepien, preto zatáča doprava a u cicavcov aorta vznikla premenou ľavej časti oblúku žiabrovej tepny, preto zatáča doľava!



Obr. 43 Porovnanie stavby srdca niektorých skupín stavovcov.

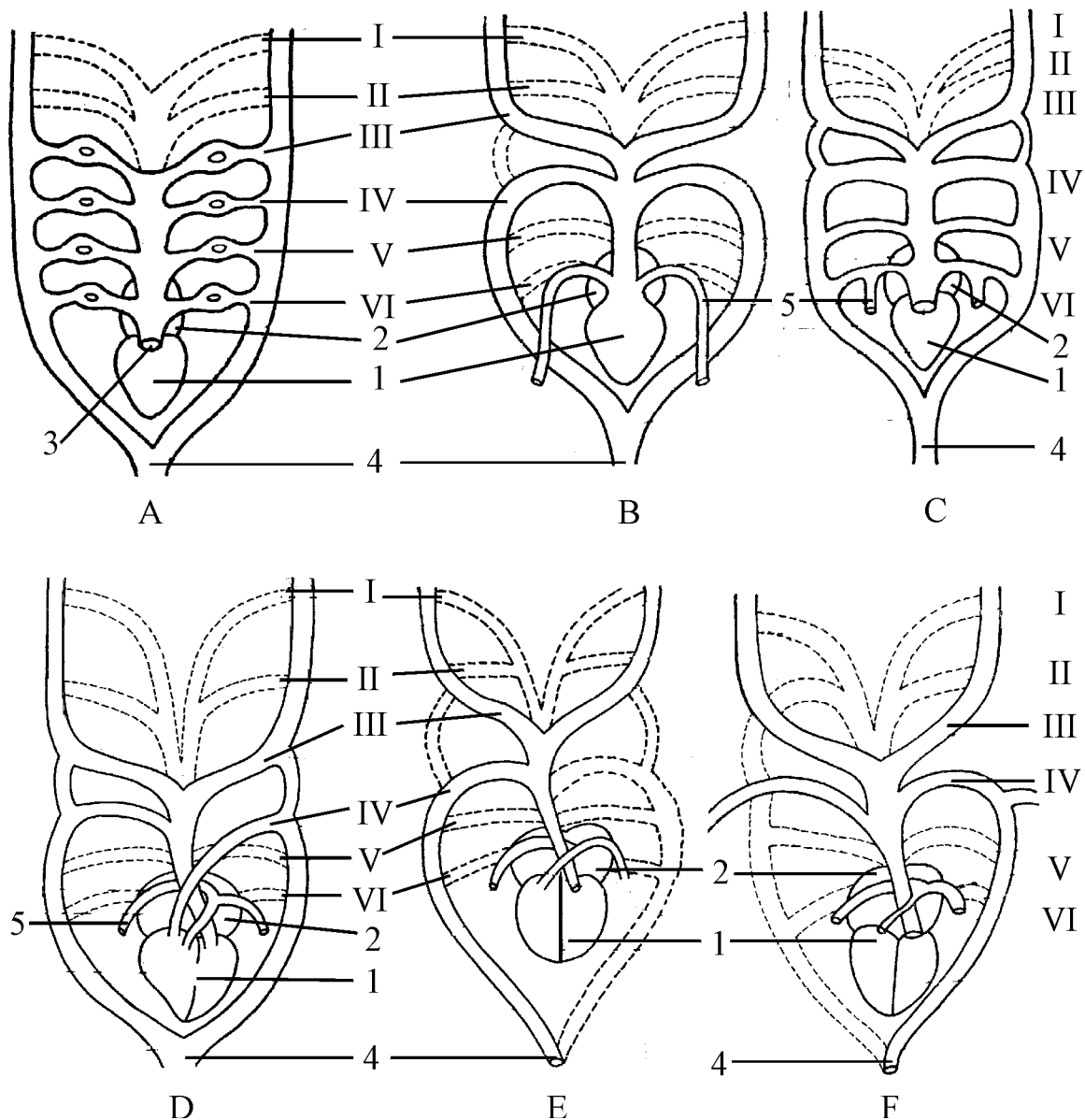
Šípky označujú smer prúdenia krvi (plná šípka – odkysličená krv, čiarkovaná – okysličená krv).

A – ryby
B – obojživelníky (žaby)
C – plazy (krokodýly)
D – cicavce

1 – žilný splav
2 – predsieň
3 – komora
4 – komorová prepážka
5 – foramen Panizzae
6 – pľúcna tepna
7 – aorta
8 – pravý oblúk aorty
9 – ľavý oblúk aorty
10 – pľúcne žily
11 – duté žily

(Upravené podľa O. Pravda a kol., 1985)

Lymfatická sústava je samostatnou zložkou obehu telových tekutín väčšiny stavovcov. Chýba iba u kruhoustnic a drsnokožcov. Obzvlášť silno je rozvinutá u obojživelníkov, kde pod kožou vytvára veľké lymfatické uzliny. Lymfatické kapiláry začínajú ako slepé vetvy, do ktorých presakuje z okolitých tkanív tkanivový mok. Postupne sa tieto kapiláry spájajú do väčších ciev, ktoré sú opatrené lymfatickými uzlinami. Všetky lymfatické cievky sa spájajú do jedného lymfatického kmeňa (ductus lymphaticus), ktorý nad srdcom vyúsťuje do žilného obehu. Prúdenie lymfy zaisťujú sťahy okolitej svaloviny. Iba obojživelníky majú vytvorené zvláštne orgány – lymfatické srdcia. Lymfatické cievky sú podobne ako krvné žily vybavené chlopňami, ktoré zabraňujú jej spätnému toku. Lymfa sa podieľa na obranných funkciách organizmu a na transporte tukov.



Obr. 44 Schéma premeny žiabrových tepien.

A – ryby, B – žaby, C – chvostnaté obojživelníky, D – plazy, E – vtáky, F – cicavce,

I až VI – jednotlivé tepenné oblúky (čiarkovane sú naznačené nevyvinuté)

1 – komora, 2 – predsieň, 3 – brušná aorta (aorta ventralis), 4 – zostupná aorta (a. descendens), 5 – pľúcna aorta.

5.4.4 Vylučovacia sústava

Látkovou premenou vznikajú v organizme nepotrebné odpadové látky, ktoré by pri dlhšom pobyte v organizme pôsobili ako jedy. Okrem toho sa do tela pri dýchaní dostávajú ďalšie látky, ktoré narušajú osmotické pomery. Všetky tieto látky musia byť z tela pravidelne odstraňované. Niektoré spodiny metabolizmu, časť vody a CO_2 odchádzajú dýchacími orgánmi, alebo povrchom tela. Ostatné odpadové látky sú odstraňované vylučovacími (exkrečnými) orgánmi. Veľmi dôležité je odstraňovanie odpadového dusíka, ktorý vzniká pri štiepení bielkovín. Z buniek je dusík vylučovaný najmä v podobe amoniaku. Hromadenie amoniaku má ale nepriaznivé účinky na organizmus. Preto je amoniak u mnohých druhov odvádzaný do určitých tkanív (napr. do pečene nových buniek), kde prebieha jeho detoxikácia. Amoniak sa mení na menej škodlivé zlúčeniny, napr. na močovinu, kyselinu močovú, kreatin a iné. Až v tejto podobe je dusík v určitých intervaloch odstraňovaný z tela.

Vodné bezstavovce vylučujú väčšinou dusík vo forme amoniaku a amónnych solí. Suchozemské bezstavovce, vtáky a väčšina plazov vylučuje kyselinu močovú. Kôrovce, ostnokožce, drsnokožce a cicavce vylučujú močovinu. Niektoré živočíchy, ako ryby, vodné korytnačky a obojživelníky vylučujú dusík súčasne ako močovinu aj ako amoniak.

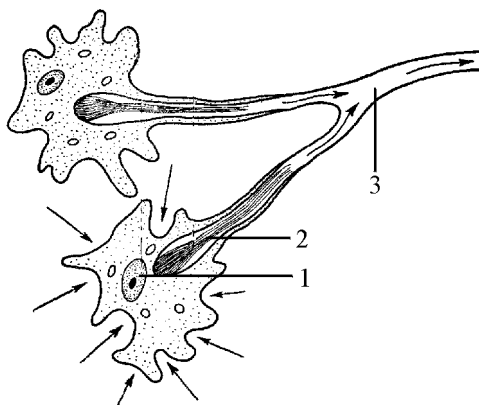
Vylučovacie orgány majú zároveň aj významnú osmoregulačnú funkciu. Sladkovodné živočíchy sú vystavené hypotonickému prostrediu, vďaka čomu do ich tiel preniká neustály prúd vody, ktorá musí byť vylučovacími orgánmi odstraňovaná. Naopak u suchozemských organizmov majú vylučovacie orgány predovšetkým zabrániť prílišným stratám vody. U morských živočíchov a endoparazitov táto funkcia exkretčných orgánov prakticky odpadá.

Typy vylučovacích sústav živočíchov

Hubky (Porifera) a mechúrniky (Coelenterata) nemajú ešte vytvorenú špeciálnu vylučovaciu sústavu. Vylučovanie u hubiek zabezpečujú améboocyty a mechúrniky majú vytvorenú gastrovaskulárnu sústavu, ktorá zabezpečuje aj vylučovanie. Všetky ostatné živočíchy majú vytvorené vylučovacie sústavy, ktorých základnými funkčnými a morfológickými jednotkami sú protonefrídie, metanefrídie, Malphigiho trubice, alebo nefróny. Podľa toho rozlišujeme štyri základné typy vylučovacích sústav.

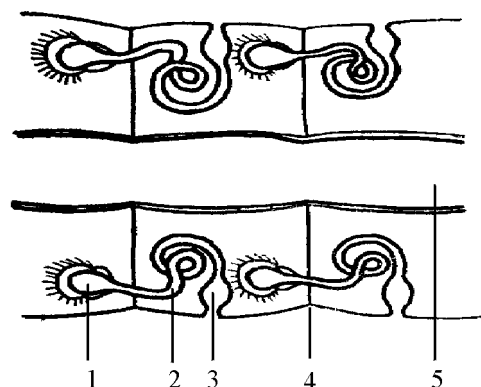
Protonefridiálnu sústavu tvoria **plamienkové bunky (protonefrídie)**. Každá takáto bunka sa skladá z distálnej bunky a odvodového kanáliku (obr. 45). Tieto kanáliky môžu ústiť von z tela samostatne, alebo vyúsťujú do spoločnej chodby, ktorá vyúsťuje navonok. Vnútro odvodového kanáliku je vybavené trsom bičikov, ktoré neustálym kmitaním zabezpečujú pohyb metabolitov správnym smerom. Protonefrídie sú vždy ektodermálneho pôvodu. Vznikajú vyliačovaním obrveného epitelu, pričom obrvenie sa zachováva iba v spodnej časti kanáliku.

Takúto vylučovaciu sústavu môžeme v rôznych obmenách pozorovať u ploskavcov (Plathelminthes), pásníc (Nemertini), brušnobrviek (Gastrotricha), vírnikov (Rotifera), háčkohlavcov (Acanthocephala) a chobotohlavcov (Cephalorhyncha). V jednoduchšej podobe sa protonefrídie vyskytujú aj u niektorých lariev, napr. u trochofóry a veligera. Zvláštnu modifikáciu protonefrídií majú kopijovce (Cephalochordata). Vylučovacím orgánom sú u tejto skupiny tzv. **solenocyty**, čo sú vlastne zväzky protonefrídií vyúsťujúce do spoločného kanáliku. Ten odvádza metabolity do hltano-žiabrovej dutiny.



Obr. 45 Protonefrídie

1 – jadro bunky, 2 – kmitajúce brvy, 3 - odvodný
4 – prepážka, 5 – črevo.



Obr. 46 Metanefrídie

1 – nálevka, 2 – kanálik, 3 – močový mechúrik, kanálik.

(Oba obrázky upravené podľa A. Altmann, M. Kubíková, 1971)

Metanefridiálna sústava (obr. 46) je charakteristická pre väčšinu bezstavovcov s vyvinutou druhotnou telovou dutinou (coelomom). Základnou funkčnou a stavebnou jednotkou tejto sústavy sú

metanefrídie, ktoré slúžia ako vylučovací orgán u prevažnej väčšiny obrúčkavcov (Annelida). Sú vyvinuté párovito v každom telovom článku okrem akronu, pygidia a aspoň troch larválnych hrudných článkov. Každá metanefrídia začína obrvenou nálevkou (nefrostomom), ktorý odvádza odpadové produkty z coelomovej dutiny a pokračuje zložitou vinutým kanálikom prechádzajúcim do nasledujúceho, alebo až do tretieho článku, kde vyúsťuje na povrch tela. Pri prechode týmto kanálikom sú spätne vstrebávané látky užitočné pre telo a prebytočná voda spolu s odpadovými látkami je vylučovaná.

U ďalších skupín bezstavovcov sa stretávame s rôznymi modifikáciami metanefrídii. Pre mäkkýše (Mollusca) je typický tzv. **Bojanove orgány**, ktoré odvádzajú metabolity z dutiny perikardu (osrdcovníka) a vyúsťujú v plášťovej dutine. **Antenálne žľazy** slúžia ako vylučovacie orgány u vyšších kôrovcov (rakovce – Malacostraca). Sú vytvorené vždy v pároch a vyúsťujú pri báze druhého páru tykadiel. Ostatným kôrovcom zabezpečujú vylučovanie **maxilárne žľazy**, vyúsťujúce pri báze maxíl (čelústí). **Koxálne žľazy** sa v dospelosti vyskytujú u niektorých primitívnejších skupín klepietkavcov (Chelicerata), kde slúžia spolu s Malpighiho trubicami. U fylogeneticky vyšších skupín sa vyskytujú iba v mladosti a potom zanikajú. Vyúsťujú na pri báze kráčavých končatín.

Malpighiho trubice sú špecifickými exkretčnými orgánmi klepietkavcov (Chelicerata) a vzdušnicovcov (Tracheata). U klepietkavcov bývajú tieto trubice súčasťou mesenteronu (sú teda endodermálneho pôvodu), u vzdušnicovcov sa vyvíjajú z proctodea, preto majú ektodermálny pôvod. Počet týchto trubic je druhovo charakteristický a pohybuje sa od 4 do 100. Konce Malpighiho trubic vstrebávajú telovú tekutinu aj s odpadovými látkami a odvádzajú ju do čreva. Zvyšok trubice spolu s koncovou časťou čreva slúži na spätnú resorbciu vody a v nej rozpustených látok.

Obličky stavovcov rozlišujeme podľa stavby a fylogenetického stupňa vývoja na tri typy: pronefros, mesonefros a metanefros. Základnou stavebnou a funkčnou jednotkou je vždy **nefrón** (obr. 47). V najprimitívnejšom prípade má nefrón stavbu veľmi podobnú metanefrídii, ale na rozdiel od nich nefrón odčerpáva odpadové produkty metabolizmu z krvi a nie z telovej dutiny. V priebehu fylogény sa nefrón dostáva do čoraz tesnejšieho kontaktu s krvným obehom, čo umožňuje dokonalejšiu filtráciu krvi.

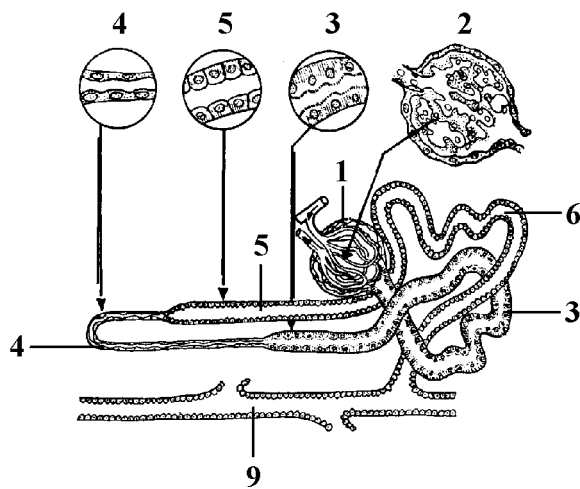
V priebehu embryogenézy sa u všetkých stavovcov najskôr zakladajú obličky primitívneho typu – **pronefros**. Ich stavba je podobná stavbe metanefrídii obrúčkavcov. Do druhej telovej dutiny sa na chrbtovej strane tela otvárajú dva rady náleviek – **nefrostómov**. Medzi nimi prebieha chrbtová aorta, z ktorej vystupujú k jednotlivým nefrostómom tepničky s krvou. Nad nefrostómom sa tepničky vetvia a vytvárajú kľbko kapilár – **glomerulus**. Množstvo krvi, ktorá prichádza do glomerulu je väčšie, ako množstvo krvi, ktoré môže užšou odvodovou tepničkou odtekať. Tým vzniká v kapilárach vysoký tlak krvi, ktorý spôsobí filtráciu tekutých častí krvi do nefrostómu. Zachytený filtrát je vedený močovým kanálikom a po spätnej resorbcií vody a v nej rozpustených látok je moč odvádzaný do **primárneho močovodu** (Wolfovej chodby) a odtiaľ z tela von. Glomerulus, nefrostóm a močový kanálik predstavujú základnú jednotku pronefrosu, označovanú nefrón. V dospelosti sa tento typ obličiek vyskytuje iba u kruhoústnic (Cyclostomata) a niektorých rýb (Osteichthyes).

Mesonefros vznikajú podobne ako pronefros, ale nefrónov vzniká oveľa väčší počet. Novým vývojovým prvkom je **Bowmanov vačok**, ktorý vzniká vyliačením stien močových kanálikov hneď za ústím nefrostómu. Do tohoto vačku vstupuje kľbko vlásočnic, z ktorých je filtrovaný primárny moč. V močovom kanáliku je resorbovaná voda a vzniká sekundárny moč, ktorý odchádza do močového mechúra alebo do kloaky. Ako vylučovací orgán sú mesonefros v dospelosti zachované u väčšiny rýb (Osteichthyes), u obojživelníkov (Amphibia) a u plazov (Reptilia). U vtákov (Aves) a cicavcov (Mammalia) sa tento typ obličiek objavuje iba počas embryonálneho vývinu a neskôr je nahradený dokonalejšími pravými obličkami – metanefros.

Metanefros majú nefróny vždy bez nefrostómu. Filtrácia prebieha v Bowmanových vačkoch. Skupiny močových kanálikov ústia do zberných kanálikov, ktorými je moč odvádzaný do dutiny v obličke (**obličková panvička**). Z panvičky je moč odvádzaný **druhotným močovodom (ureter)** do **močového mechúra (vesica urinaria)** alebo do kloaky (u vtákov močový mechúr chýba). Z neho sa moč dostáva von z tela cez **močovú rúru**.

Pravé obličky (ren) sú vyvinuté ako párový orgán fazuľovitého tvaru. Rozlišujeme na nich **kôrovú** (vonkajšiu) vrstvu, tvorenú nefrónmi a **dreňovú** (vnútornú) vrstvu, tvorenú zbernými kanálíkmi, vyúsťujúcimi do obličkovej panvičky. V blízkosti močovodu vstupuje do každej obličky prívodná tepna (arteria renalis) odstupujúca z aorty. Tá sa v obličke vetví a privádza krv k jednotlivým

nefrónom. Okrem toho odstupujú z obličkovej tepny cievy zaisťujúce výživu obličiek. Odkysličená krv je z obličky odvádzaná do obličkovej žily (vena renalis). Lymfatické cievy prenikajú iba do kôrovej vrstvy.



Obr. 47 Stavba nefrónu cicavcov

- 1 – Bowmanov vačok
- 2 – glomerulus
- 3 – stočený kanálik I. rádu
- 4 – zostupné rameno Henleovej kľučky
- 5 – vzostupné rameno Henleovej kľučky
- 6 – stočený kanálik II. rádu
- 7 – zberný kanálik

(Prevzaté O. Pravda a kol., 1985)

5.4.5 Svetielkujúce orgány

S látkovou premenou súvisia aj vzácné sa vyskytujúce svetielkujúce orgány. Ti eto orgány sú tvorené žľaznatými bunkami, ktoré produkujú zvláštnu tukovitú látku **luciferin** a enzým **luciferázu**. Keď je svetielkujúci orgán zásobený kyslíkom, sprostredkuje luciferáza oxidáciu luciferínu, pričom vzniká chladné krátkovlnné svetlo modrej, zelenej alebo žltej farby. Tento dej nazývame **bioluminiscencia**. Niekedy majú tieto orgány vytvorenú aj spojnú šošovku, ktorá sústreďuje vytvorené svetlo a vrhá ho v podobe lúča do diaľky. Bioluminiscenciu rozlišujeme na **primárnu**, pri ktorej živočích vytvára svetlo vo vlastných tkanivách a **sekundárnu**, ktorú spôsobujú rôzne druhy symbiotických mikroorganizmov.

Biologický význam bioluminiscencie u prvokov (napr. *Noctiluca miliaris*) zatiaľ nepoznáme. Hmyz využíva tieto orgány hlavne pri hľadaní opačného pohlavia (napr. svetluška svätováňska – *Lampyris noctiluca*). Morským hlavonožcom a hlbinným rybám slúži svetielkovanie na prilákanie koristi.

5.5 Riadiace (koordinačné) systavy

So stúpajúcim počtom telových buniek a s ich diferenciáciou do pletív a orgánov súvisí vznik sústav, ktoré zaisťujú harmonickú súhru funkcií jednotlivých orgánov a správnu reakciu celého organizmu na neustále sa meniace podmienky vonkajšieho, ale i vnútorného prostredia. Tieto koordinačné úlohy plní nervová sústava v súčinnosti so sústavou hormonálnou. Väčšina základných životných funkcií je riadená oboma sústavami, čo si vyžaduje dokonalú koordináciu medzi nimi. Táto koordinácia je zabezpečená pomocou neurosekretorických buniek, ktoré ako odpoveď na nervové podráždenie produkujú do vnútorného prostredia organizmu špecifický hormón.

5.5.1 Nervová sústava

Nervová sústava je základným regulačným mechanizmom, ktorý zabezpečuje jednotu organizmu a vonkajšieho prostredia pomocou receptorov a efektorov. Podráždenie je z receptoru na efektor prevedené pomocou vodivej sústavy, skladajúcej sa z jedného alebo viacerých neurónov. Tento mechanizmus nazývame **reflexný oblúk**, ktorý predstavuje základný anatomický a funkčný prvok nervovej sústavy. Reflexný oblúk zaisťuje odpoveď organizmu na podráždenie – **reflex**. Niektoré bunky reflexného oblúku fungujú ako centrá, v ktorých dochádza k integrácii informácii a zabezpečujú

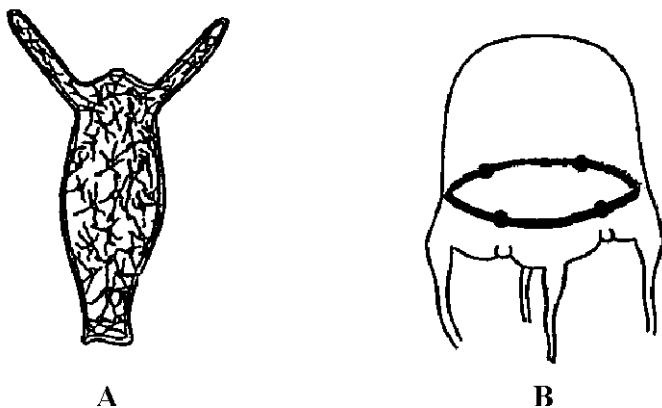
tak adekvátnu odpoveď organizmu na podnet. Čím je živočích vývojovo vyšší, tým viac riadiacich reflexných centier má sústredených v mozgu. Reflexný oblúk živočíchov sa skladá z **receptoru** (zmyslový orgán), **dostredivej (afarentnej) nervovej dráhy**, **nervového centra**, **odstredivej (eferentnej) nervovej dráhy** a **efektoru** (výkonného orgánu). Vrzuchy z rovnakého receptoru sa môžu šíriť rôznymi dráhami k rôznym efektorom, alebo naopak môžu byť vzruchy z rôznych receptorov privedené k tomu istému výkonnému orgánu. Takto je organizmus schopný vyrovnávať sa s mnohými prekážkami, ktoré ohrozujú jeho existenciu. Receptory sú dráždené zmenami prostredia oveľa skôr, ako môžu tieto zmeny škodlivo pôsobiť na organizmus. Iné zmeny v okolí alebo vo vnútri tela sú podnetom k takej činnosti, ktorá organizmu zaistí niektorú z jeho životných potrieb. (Pocit hladu vyvolá hľadanie potravy, vnímanie pachu koristi umožní jej ľahšie ulovenie a pod.)

Nervové sústavy bezchordát

Počas fylogenetického vývoja sa vyvinulo viacero rôznych typov nervových sústav. Najprimitívnejší typ majú **hubky (Porifera)**. Hoci sa v minulosti myslelo, že tieto primitívne organizmy nemajú žiadne bunky schopné prenášať vzruchy, predsa len bolo u nich neskôr popísaných viacero typov bipolárnych a multipolárnych buniek s dlhými výbežkami, ktoré sú schopné prenášať vzruchy. Tieto vzruchy sa však v tele hubiek šíria veľmi pomaly a iba na krátku vzdialenosť.

Prvým typom nervovej sústavy je **difúzna (rozptýlená) nervová sústava**, s ktorou sa stretávame u **mechúrnikov (Coelenterata)**. Zvláštny typ nervových buniek (tzv. protoneuróny) je usporiadaný do dvoch plošných sietí. Jedna sieť je vytvorená pod ektodermou, druhá medzi mezogleou a endodermou. Navzájom sú tieto siete prepojené v okolí ústneho otvoru (obr. 48). Zvláštnosťou u mechúrnikov je vznik nervových buniek. Mechúrniky sú jedinou skupinou živočíchov, kde nervové bunky vznikajú z ektodermu aj z endodermu! **Protoneuróny** majú na rozdiel od bežných nervových buniek všetky výbežky rovnocenné, nerozlíšené na dendrity a neurit. Všetky výbežky môžu viesť vzruchy obojsmerne. Na synapsiách dochádza k podstatnému spomaleniu šírenia vzruchov. Vzruchy sú vedené všetkými smermi a živočích reaguje na podráždenie stiahnutím celého tela.

U **medúz** (obr. 48) došlo v dôsledku väčšej pohyblivosti ku koncentrácii neurónov do prstenca prebiehajúceho po okraji zvona (**cirkumumbrelárny prstenec**). Od polypov sa medúzy líšia aj prítomnosťou zmyslových orgánov a koncentráciou neurónov do niekoľkých riadiacich centier (**okrajových ganglií**). Prvýkrát sa u nich vyskytujú aj polarizované synapsie vedúce vzruch iba jedným smerom.



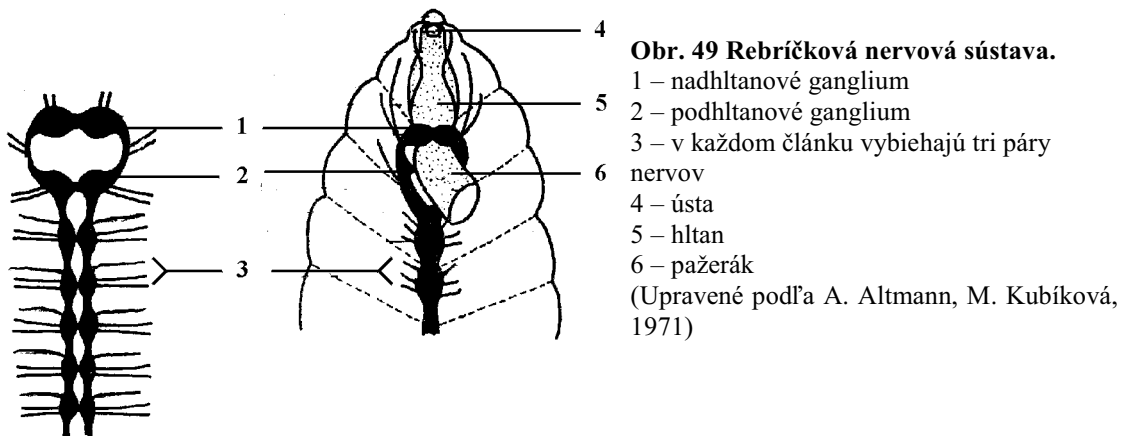
Obr. 48 Difúzna nervová sústava (A) mechúrnikov a cirkumumbrelárny prstenec (B) medúz.

Analogicky majú nervovú sústavu vyvinuté aj **ostnokožce (Echinodermata)**. Ich nervová sústava je tvorená jedným okoloústnym prstencom – **ambulakrálny prstenec** a piatimi výbežkami, ktoré vybiehajú z prstenca buď do ramien, alebo smerom k zadnej časti tela.

Pásová nervová sústava je charakteristická pre **ploskavce (Plathelminthes)**. U tohoto živočíšneho kmeňa možno dobre sledovať proces prechodu od difúznej sústavy ku vzniku ganglií. Bezčrevné ploskavce (Acoelomorpha), ktoré ešte nemajú dobre vyvinuté zmyslové orgány, je ešte zachovaná difúzna nervová sústava. Je však tvorená iba jedinou vrstvou, ktorá sa diferencuje

z ektodermy. U dokonalejších druhov, ktoré už majú vyvinuté na hlavovom konci tela zmyslové orgány (oči a statocystu), dochádza ku koncentrácii neurónov a vzniká nervový uzol predstavujúci **cerebrálne ganglium**. Z tohoto primitívneho mozgu vybiehajú pruhy koncentrovanej difúznej sústavy smerom k zadnému koncu tela. Tieto pruhy označujeme ako **konektívy** a môže ich byť jeden až tri páry. Postupným prepojením týchto konektívov priečnymi nervovými vláknami, tzv. komisúrami vzniká postupne rebríčkovitá štruktúra nervovej sústavy.

Rebríčková nervová sústava (obr. 49) je charakteristická pre **obrúčkavce (Annelida)** a jej vznik súvisí so vznikom segmentácie coelomu. Okrem jednoduchkej alebo párovej cerebrálnej (mozgovej) uzliny sa u nich vyskytujú aj párové podpažerákové uzliny a po jednom páre uzlín v každom telovom článku. Párové gangliá sú v každom somite navzájom spojené polkruhovitými komisúrami. Prevažná časť nervovej sústavy je u obrúčkavcov sústredená na brušnej strane v typicky utváranom rebríčku. Najvyšší stupeň rozvoja dosiahla rebríčková nervová sústava u primitívnejších skupín článkonožcov (Myriapoda a nižšie Crustacea). Mozgová uzlina sa stala dôležitým sensorickým a riadiacim centrom. Stala sa centrom najzložitejších nepodmienených reflexov a vytvárajú sa tu i dráhy jednoduchých podmienených reflexov. Podhltanová uzlina inervuje ústne ústroje. Gangliá v jednotlivých telových somitoch sú ešte samostatné a rovnocenné a podieľajú sa na riadení končatín.

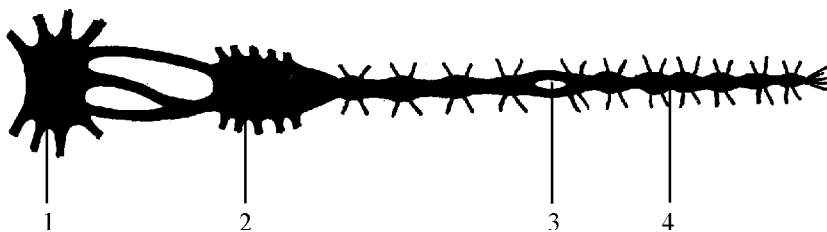


Obr. 49 Rebríčková nervová sústava.

- 1 – nadhltanové ganglium
- 2 – podhltanové ganglium
- 3 – v každom článku vybiehajú tri páry
- 6 nervov
- 4 – ústa
- 5 – hltan
- 6 – pažerák

(Upravené podľa A. Altmann, M. Kubíková, 1971)

Splývaním ganglií rebríčkovej nervovej sústavy vznikla u dokonalejších **článkonožcov (Arthropoda)** a **mäkkýšov (Mollusca)** **gangliová nervová sústava** (obr. 50). Dominantné postavenie získala pôvodne párová, neskôr integrovaná **cerebrálna (mozgová) uzlina**, ktorá vznikla integráciou 2-3 párových uzlín príslušných hlavových segmentov v procese cefalizácie (vytvorenia hlavy). Okrem toho sa v hlave nachádza aj **podhltanová uzlina**, ktorá inervuje ústne orgány. Z hlavy vedú smerom do tela dva hlavné nervové povrazce, ale tie zvyčajne integrujú do jedného, ktorý vytvára uzlinu v každom somite. Zvlášť veľké gangliá vznikajú v hrudných somitoch, ktoré inervujú zložité svalstvo končatín a u hmyzu aj lietacie svaly. U odvodených typov článkonožcov jednotlivé gangliá často zrastajú, čo súvisí so zrastaním hlavných telových oddielov (napr. u vyššieho hmyzu pozorujeme iba jednu mohutnú hrudnú uzlinu).



Obr. 50 Gangliová nervová sústava článkonožcov.

- 1 – nadhltanové ganglium, 2 – podhltanové ganglium, 3 – otvor, ktorým prechádza aorta

(Prevzaté od A. Altmann, M. Kubíková, 1971)

S modifikovanou gangliovou sústavou sa stretávame u mäkkýšov. Stratou telesnej segmentácie nadobúda nervová sústava u tejto živočíšnej skupiny odlišné priestorové usporiadanie. Neuróny sa zoskupujú do niekoľkých párov uzlín. V najjednoduchšom prípade sú to 3 páry navzájom spojených nervových uzlín. Z dvoch **mozgových uzlín (ganglion cerebrale)** umiestnených v hlave zostupujú dve nervové vlákna k **uzlinám nožným (ganglion pedale)** a k dvom alebo trom **uzlinám v plášťovej dutine (ganglion viscerale)**, ktoré inervujú väčšinu vnútorných orgánov. Táto základná schéma môže byť ešte doplnená ďalšími párami uzlín. Ústredím vegetatívneho nervstva je párová **bukálna uzlina (ganglion bucale)**, ktorá inervuje ústne orgány. **Pleurálne uzliny (ganglion pleurale)** inervujú plášť (pallium) a svalovinu, ktorá zaťahuje telo do ulity. **Parietálne uzliny (ganglion parietale)** inervujú prednú časť plášťovej dutiny, niektoré receptory a žiabre. Hlavonožce (Cephalopoda) majú všetky tieto gangliá sústredené v hlavovej časti a vzniká u nich jediná mozgová uzlina s niekoľkými lalokmi, ktoré zodpovedajú pôvodným párom uzlín. Naopak, ulitníkom (Bivalvia) atrofujú bukálne, a prisadnutým formám aj pedálne, parietálne a čiastočne aj pleurálne gangliá.

Nervová sústava chordát

Trubicová nervová sústava je charakteristická pre **chordáty (Chordata)**. Základom tejto sústavy je trubicovitý útvar, ktorý vzniká vličením ektodermy na chrbtovej strane. Tento útvar sa postupne odškrucuje od povrchu tela a dáva vznik nervovej trubici, ktorá je základom centrálného nervového systému (CNS). V takejto jednoduchej polohe zostáva CNS po celý život u vršoviek (Appendiculata) a kopijovcov (Cephalochordata). U stavovcov (Vertebrata) sa predný oddiel tejto trubice rozširuje a vyvíja sa zložito utváraný mozog. Zostávajúca časť nervovej trubice nadobúda zložitejšiu stavbu a pretvára sa na miechu.

Miecha (medulla spinalis) je uložená v nervovom kanáliku chrbtice a rovnako ako mozog je obalená blanami, ktoré sa nazývajú pleny. Kruhoústnice, ryby a obojživelníky majú iba jedinú plenu, obojživelníky, plazy a vtáky najmenej dve a cicavce vždy tri. Vonkajšia sa nazýva **tvrdá plena (dura mater)** a je z hustého kolagénového väziva, stredná, **pavúčnica (arachnoidea)**, je z riedkeho kolagénového väziva a vnútorná, **mäkká plena (pia mater)**, je jemná, väzivová, bohato prekrvená a inervovaná. V pravidelných vzdialenostiach, zodpovedajúcich šírke jednotlivých stavcov, vystupujú z miechy dva nervy z jej zadnej (dorzálnej) strany – **dorzálne miechové korene** a dva nervy z prednej (ventrálnej) strany – **ventrálne miechové korene**. Na zadných (dorzálnych) miechových koreňoch sú vytvorené **miechové uzliny (spinálne gangliá)**. Dorzálne a ventrálne korene sa zakrátko spájajú a opúšťajú chrbticový kanál ako jeden nerv.

Miechu tvorí stĺpec šedej hmoty (prevažne telá nervových buniek) obalený bielou hmotou (prevažne axóny). Stredom tohoto stĺpca prebieha **miechový kanálik**. Jeho povrch je vystlatý ependýmom a dutina je vyplnená mozgomiechovým mokom (liquor cerebrospinalis). Na priečnom priereze má šedá hmota obrys písmena H. Cípy šedej hmoty, smerujúce k chrbtovej strane tela, označujeme ako **zadné (dorzálne) miechové rohy** a cípy smerujúce k brušnej časti tela označujeme ako **predné (ventrálne) rohy**. Z predných rohov vystupujú odstredivé nervové dráhy smerujúce ku kostrovej svalovine. V zadných rohoch končia dostredivé dráhy, ktoré privádzajú informácie z receptorov.

Miecha je sídlom reflexných centier predovšetkým lokomočných (pohybových) reflexov a zároveň plní funkciu dôležitej spojnice medzi perifériou tela a mozgom. Túto funkciu zaisťujú dlhé nervové dráhy prebiehajúce bielou hmotou až do mozgu.

Mozog (encephalon, cerebrum) vznikol radikálnou premenou prednej časti nervovej trubice, ktorá sa rozšírila do pretiahnutého vaku (obr. 51). Z neho sa postupne vytvorili tri základné oddiely mozgu: **predný (prosencephalon)**, **stredný (mesencephalon)** a **zadný mozog (rhombencephalon)**. V neskoršom období sa predný mozog rozdelil na koncový alebo **veľký mozog (telencephalon)** a na **medzimozog (diencephalon)**. **Stredný mozog** zostal nerozdelený a **zadný** sa rozdelil na dve časti. Prvú z nich označujeme ako **zadný mozog (metencephalon)** a druhá časť **tvorí predĺženú miechu (myelencephalon, medulla oblongata)**. Veľký mozog sa v priebehu ďalšieho vývoja rýchlo zväčšoval a od obojživelníkov vyššie je pozdĺžne rozdelený na pravú a ľavú pologuľu (hemisféru). Pôvodné lineárne usporiadanie, aké sa vyskytuje ešte u rýb a obojživelníkov, sa postupne mení na

priestorové usporiadanie a to tak, že veľký mozog a zadný mozog, ktoré sú mohutne vyvinuté, zatlačajú medzi seba menej vyvinuté časti medzimotozgu a stredného mozgu. Súčasne sa miechový kanálik rozšíril na **4 mozgové komory**. Prvé dve sú v pologuliach veľkého mozgu, tretia je v medzimotozgu a štvrtá v predĺženej mieche. Štvrtá komora je spojená s miechovým kanálikom. Mozgové komory sú podobne ako miechový kanálik vystlaté ependýmom a vyplnené mozgomiechovým mokom. Povrch mozgu je podobne ako miecha krytý tromi obalovými vrstvami, tvrdou plenou, pavúčnicou a mäkkou plenou.

Šedá mozgová hmota býva uložená na povrchu a tvorí kôrovú vrstvu (cortex). Biela hmota tvorí vnútornú (dreňovú) vrstvu mozgu. V bielej mozgovej hmote sa na rozdiel od miechy nachádzajú aj početné okrsky gangliových buniek, ktoré vytvárajú tzv. jadrá (nuclei) a telesá (corpora). Tieto útvary sú asociačnými oblasťami rôznych funkcií.

Veľký mozog (telencephalon) predstavuje u primitívnych stavovcov iba čuchové puzdro, ktoré má tvar párových mechúrikov (hemisfér). Na ich spodnej strane sa nachádzajú bazálne gangliá, tzv. **žihané teleso (corpus striatum)** a vo vnútri sú prvé dve mozgové komory. Vrechnú časť hemisfér tvorí mozgový plášť (pallium), tvorený **mozgovou kôrou (cortex)**. Hrúbka kôry je závislá na stupni fylogenetického vývoja, takže najhrubšia je u cicavcov, u ktorých zaberá aj najväčšiu plochu. U vyšších stavovcov je jej povrch zväčšený početnými závitmi (gyri) vzájomne oddelenými hlbokými zárezmi (sulci). Tým je dosiahnuté nahromadenie veľkého počtu gangliových buniek, ktoré sú sídlom pamäti, vedomia a iných psychických javov. Vpredu vybiehajú hemisféry do čuchových lalokov (lobi olfactorii), ktorými vstupuje do mozgu I. pár mozgových nervov – **čuchový nerv (nervus olfactorius)**. Tento nerv prináša vzruchy z čuchových receptorov.

Medzimotozog (diencephalon) dáva počas embryonálneho vývinu vznik sietnici a pigmentovej vrstve oka, ktoré vznikajú vyliačovaním z jeho bočných častí. Zo stopkovitých spojok sietnice s medzimotozgom vzniká II. pár mozgových nervov – **zrakový nerv (nervus opticus)**. Do mozgu nevstupujú zrakové nervy priamo, ale najskôr dochádza k ich dočasnému spojeniu (chiasma opticum). V tomto spojení časť nervových vlákien z pravého nervu prechádza do nervu ľavého a naopak. Až takto pomiešané vlákna vstupujú do **zrakových lalokov (lobi optici)** umiestnených po stranách medzimotozgu. Takéto usporiadanie zrakového nervu umožňuje v mozgu spojiť dva odlišné obrazy vnímané jednotlivými očami do jediného obrazu.

Vnútornú hmotu medzimotozgu tvorí **thalamus**, v ktorom sú ústredia mnohých dostredivých nervových dráh. Spodná časť je tvorená **hypothalamom**, v ktorom sú niektoré najvyššie vegetatívne centrá (termoregulácie, osmoregulácie, krvného tlaku) a zároveň je centrom neurosekrečnej aktivity. Na spodine medzimotozgu je umiestnená **hypofýza**, ktorá plní funkciu endokrinnnej žľazy. Bližšie sa o jej funkcií hovorí v časti o hormonálnom riadení. Z vrchnej strany medzimotozgu sa vyliačujú dva stopkaté výbežky. Prvý z nich, **parietálny orgán**, privádzal pôvodne vzruchy od nepárového temenného oka a u dnešných stavovcov je zakrpatený. Druhý výbežok, **šištička (epifýza)**, plní funkciu endokrinnnej žľazy.

Stredný mozog (mesencephalon) tvoria u väčšiny stavovcov dva hrboly (corpora bigemina), u cicavcov sú tieto hrboly štyri (corpora quadrigemina). V hrboloch sa nachádzajú dôležité zrakové a sluchové centrá a končia tu senzorické nervy z bočnej čiary. Zo spodiny stredného mozgu vystupuje III. a IV. pár mozgových nervov, **nerv okohybný (nervus oculomotorius)** a **nerv kladkový (nervus trochlearis)**, ktoré ovládajú očné svaly. Obzvlášť mohutne je stredný mozog rozvinutý u stavovcov, ktoré sa orientujú v priestore prevažne opticky (ryby aj pomocou bočnej čiary, vtáky). U cicavcov je optické centrum posunuté do veľkého mozgu. Stredný mozog predstavuje centrum riadenia pohybov, a centrum orientácie v priestore.

Zadný mozog (metencephalon) je u nižších stavovcov jednoduchý, zložený z dvoch pologulí spojených nepárovým úsekom zvaným červ (vermis). U cicavcov sa rozlišuje na dve časti. Prvú tvorí **Varolov most (pons Varoli)**, ktorým prebiehajú rôzne nervové dráhy spájajúce vyššie a nižšie oddiely CNS. Druhá časť sa nazýva **mozoček (cerebellum)** a býva na povrchu členená a u cicavcov zbrázdnená podobne ako veľký mozog. Na priečnom reze môžeme vidieť stromovito rozvetvený obrazec, označovaný ako **strom života (arbor vitae)**. Mozoček je centrom rovnováhy a koordinácie pohybov. V súvislosti s tým je u rôznych skupín rôzne vyvinutý. Nepatrný je u obojživelníkov a väčšiny plazov, zato u žralokov, vtákov a cicavcov je mohutne vyvinutý a zaisťuje vysoké nároky na rýchlu a presnú koordináciu ich motoriky.

Predĺžená miecha (myelencephalon, medulla oblongata) tvorí prechod medzi mozgom a miechou. Svojou stavbou je veľmi podobná mieche. Vo vnútri sa nachádza štvrtá mozgová komora. V predĺženej mieche sú uložené centrá niektorých jednoduchých a zložitých reflexov ako aj centrá významných vegetatívnych funkcií (dýchanie, krvný obeh, látková výmena). Z predĺženej miechy vychádza väčšina mozgových nervov (V. až XII.).

V. pár – **trojklanný nerv (nervus trigeminus)** obsahuje prevažne senzitivne vlákna, vstupujúce do neho z kože hlavy a zo zubov. Jeho motorické vlákna inervujú svaly čeľustí.

VI. pár – **odťahujúci nerv (nervus abducens)** inervuje spolu s III. a IV. párom svalstvo očí.

VII. pár – **tvárový nerv (nervus facialis)** obsahuje u cicavcov iba motorické vlákna, ktoré prechádzajú k svalovine tváre. U ostatných skupín môže obsahovať aj senzorické vlákna (napr. od bočnej čiary).

VIII. pár – **sluchový nerv (nervus statoacusticus)** je tvorený senzorickými vláknami od rovnovážnych a sluchových orgánov.

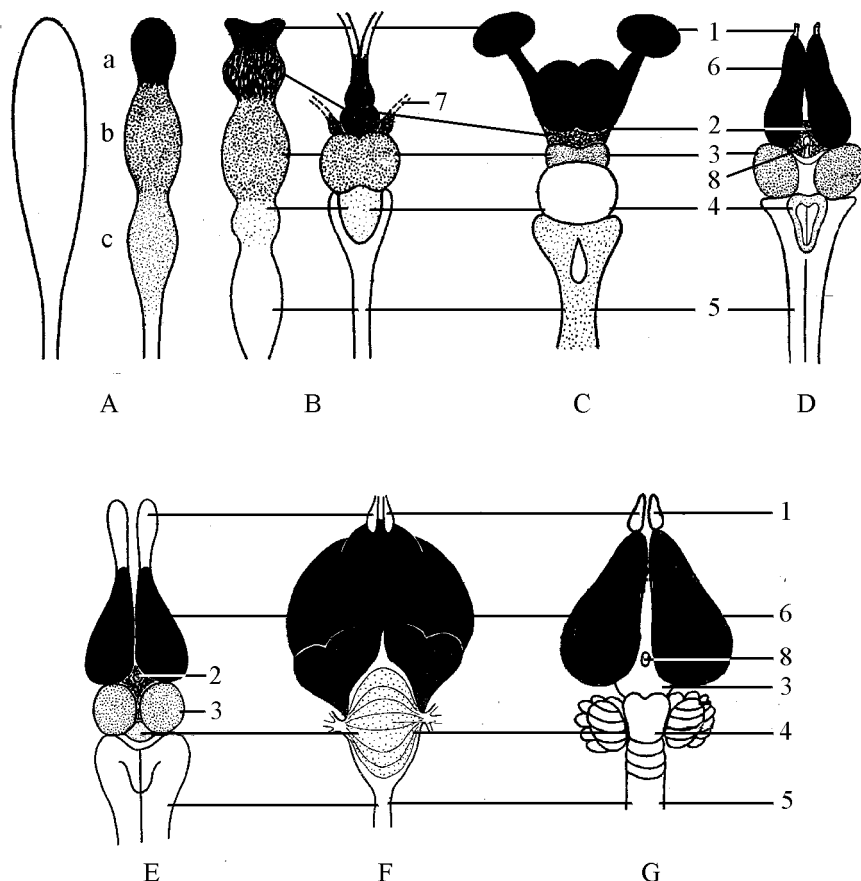
IX. pár – **jazykovhltanový nerv (nervus glossopharyngeus)** inervuje svalovinu hltanu a jazyka, slinné žľazy a receptorické bunky na jazyku.

X. pár – **blúdívý nerv (nervus vagus)** inervuje svalovinu krku, štítnu žľazu, tráviacu trubicu a vnútorné orgány. Je súčasťou parasympatickej časti vegetatívneho nervstva.

Nižšie stavovce majú iba týchto desať párov mozgových nervov. Od plazov vyššie sa vyskytujú ešte ďalšie dva páry nervov.

XI. pár – **prídavný nerv (nervus accessorius)** inervuje spolu s predchádzajúcim párom svalovinu krčnú a niektoré svaly hltanu.

XII. pár – **podjazykový nerv (nervus hypoglossus)** vzniká splynutím niekoľkých párov nervov z predného oddielu miechy. K mozgovým nervom sa počíta hlavne preto, že preniká do tela lebky. Je to motorický nerv inervujúci svalovinu jazyka.



Obr. 51 Porovnanie mozgu jednotlivých skupín stavovcov.

A – počiatočný stav (rozšírená nervová trubica), z ktorej sa postupne diferencuje predný (a), stredný (b) a zadný mozog (c), B – mozog rýb, C – mozog žraloka (drsnokožce), D – mozog obojživelníkov, E – mozog plazov, F – mozog vtákov, G – mozog cicavcov.

1 – čuchové laloky, 2 – mezimozog, 3 – stredný mozog, 4 – mozoček, 5 – predĺžená miecha, 6 – hemisféry veľkého mozgu, 7 – zrakový nerv, 8 – epifýza.

Vegetatívna (autonómna) nervová sústava

Činnosť vnútorných orgánov je väčšinou nezávislá na centrálnej nervovej sústave. Vyššie mozgové centrá neprijímajú podnety, ktoré z nich vychádzajú a ani nezaistujú motorickú odpoveď na ne. Činnosť týchto orgánov je do určitej miery riadená samostatnou vegetatívnou nervovou sústavou. Táto je tvorená dvomi radmi ganglií, ktoré sú uložené tesne po pravej a ľavej strane chrbtice v oblasti hrudných a bedrových stavcov. Gangliá sú vzájomne spojené a inervujú vnútorné orgány. Táto časť vegetatívnej nervovej sústavy sa nazýva **sympatikus**. Antagonistickou časťou je **parasympatikus** tvorený niektorými vláknami III., VII. a IX. páru mozgových nervov a predovšetkým X. párom (blúdovým nervom). Okrem toho ho tvoria ešte niektoré vlákna miechových nervov najmä z krížovej oblasti miechy. Sympatikus povzbudzuje činnosť srdca, urýchľuje krvný obeh a spomaľuje tráviace pochody. Parasympatikus má opačný účinok a jeho prostredníctvom je vegetatívna nervová sústava spojená s CNS. V jednoduchšej forme je vegetatívna nervová sústava vyvinutá aj u bezstavovcov, jej činnosť však dosiaľ nie je dostatočne preskúmaná.

Obvodová nervová sústava

Mozgové a miechové nervy predstavujú zväzky axónov, ktoré sa v tele postupne delia a rozvetvujú na menšie zväzky a nakoniec až na jednotlivé axóny, končiace pri zmyslových alebo výkonných bunkách. Podľa toho, ktorým smerom nervové vlákna vedú vzruchy, ich delíme na dostredivé a odstredivé vlákna. **Dostredivé (afarentné) vlákna** privádzajú vzruchy zo senzorických buniek do CNS, preto sa im niekedy hovorí aj vlákna senzorické. **Odstredivé (eferentné) vlákna** privádzajú vzruchy z CNS k bunkám kostrového (priečne pruhovaného) svalstva – **motorické vlákna**, alebo k bunkám hladkého svalstva a srdcového svalu – **vegetatívne vlákna**.

Zmyslové orgány

Úlohou zmyslových orgánov je zachytiť podráždenie a transformovať ho do takej podoby, ktorá je schopná ďalej prechádzať nervovou sústavou. Hlavným predpokladom činnosti zmyslových orgánov je **dráždivosť – iritabilita** buniek. Vo zvýšenej miere sú touto vlastnosťou vybavené iba niektoré bunky – bunky zmyslové (receptorické). Receptory sú bunky, alebo ich skupiny, ktoré prijímajú informácie o stave vonkajšieho (**exteroreceptory**) a vnútorného prostredia (**interoreceptory**) a predávajú ich pomocou dostredivých nervových vlákien do CNS. V živočíšnom tele môžeme rozlíšiť mnoho typov receptorov. Každý z nich je prispôbený na príjem určitého typu podnetu. Podnet, na príjem ktorého je receptor prispôbený, označujeme ako **adekvátny podnet**. Adekvátny podnet vyvolá v receptore podráždenie, aj keď je jeho intenzita pomerne slabá a pôsobí iba krátko. V opačnom prípade označujeme podnet ako **inadekvátny**. (Napri. pre sietnicu oka je viditeľné svetlo podnetom adekvátnym ale infračervené žiarenie alebo zvuk sú pre ne podnetom inadequate. Zvuk je zase adekvátnym podnetom pre receptorické bunky v uchu.) Aby podnet spôsobil podráždenie receptora, musí mať určitú intenzitu. Podnetu s najmenšou intenzitou, ktorá ešte vyvolá podráždenie, nazývame **prahový podnet**. Podnety s nižšou intenzitou (**podprahové podnety**) podráždenie nevyvolávajú.

Zmyslové orgány sa skladajú z vlastných zmyslových buniek a pomocných útvarov, ktoré pomáhajú pri zachytení podnetu (šošovka, vonkajšie ucho atď.). Vzruchy vychádzajúce zo zmyslových orgánov sú vedené do centra u bezstavovcov jedným, u stavovcov viacerými neurónmi. V šedej kôre veľkého mozgu cicavcov majú jednotlivé zmysly svoje oblasti, v ktorých dochádza k ich spracovaniu a kde sa tvoria príslušné vnemy. Nižšie stavovce majú tieto oblasti aj v iných častiach mozgu. U bezstavovcov nie je tento proces zatiaľ dostatočne preskúmaný.

Vo fylogenetickom vývoji nedochádza k postupnému zdokonaľovaniu zmyslových orgánov. Vytvárajú sa v závislosti na životnom prostredí viac-menej samostatne. Často vývojovo vyšší živočích má určitý zmyslový orgán jednoduchší ako živočích vývojovo nižší.

Podľa druhu energie, ktorá vyvolá podráždenie (podľa druhu adekvátneho podnetu) delíme zmyslové orgány na: mechanoreceptory, chemoreceptory a fotoreceptory.

Mechanoreceptory

Mechanoreceptory sprostredkujú mechanické vnemy ako sú dotyk, zmena polohy, vlnenie vzduchu prípadne vody. Podnetom pre mechanoreceptory sú mechanické vplyvy ako tlak, gravitácia, zvuk, prúdenie vody... K mechanoreceptorom sa často priraďujú aj termoreceptory, vnímajúce mieru tepla a chladu. Mechanoreceptory vytvárajú zmysel hmatový, sluchový a rovnovážny. Sluchový a rovnovážny zmysel často splyývajú, najmä u stavovcov a vytvárajú statoakustický zmysel. U bezstavovcov môže dôjsť k splynutiu hmatového a sluchového zmyslu.

Hmatový zmysel reaguje na dotyk a čiastočne slúži aj na vnímanie vlhkosti, drsnosti a tepla. Pôvodne sú na dotykové podráždenia citlivé všetky bunky telesného povrchu aj vnútorných slizníc. Časom došlo k špecializácii skupín buniek nachádzajúcich sa na tých častiach tela, ktoré sa najčastejšie dostávajú do styku s okolitým prostredím (tykadlá, končatiny, sliznica úst apod.). Stavba hmatových ústrojov je rozmanitá. Bezstavovce majú tento zmysel tvorený väčšinou voľnými nervovými zakončeniami v pokožke, ktoré môžu byť napojené na jemné štetinky. Takéto štetinky sa vyskytujú najmä u článkonožcov, ktoré majú povrch tela chránený vrstvou chitínu. Rozlišujeme tri typy hmatových senzíl (chlpkov). **Trichiové senzily (sensillum trichodeum)** sú ostro zakončené chlčky, na spodnú časť ktorých sa napája receptorická bunka (niekedy zväzok buniek). **Štetinkové senzily (sensillum setiforme)** majú tvar tupo zakončených hrubších chlpkov. **Trichobothrie** alebo **bothriotrichie (sensillum trichobothrium** alebo **s. bothriotrichium)** sú veľmi jemné, dlhé, ostro zakončené hmatové senzily, ktoré sa vyskytujú u pavúkovcov, ale aj u niektorého hmyzu (najmä u troglobiontov). Predpokladá sa, že tieto jemné senzily sú schopné vnímať aj zvuk.

Stavovce vnímajú pomocou voľných nervových zakončení bolesť. Na vnímanie ostatných podnetov majú niekoľko typov špeciálnych hmatových teliesok. Princíp ich stavby je spoločný. Zvyčajne je to terčovito rozšírené nervové zakončenie uložené medzi dvoma alebo viacerými bunkami a celok je obalený väzivovým puzdrom (obr. 52). Jednoduchú stavbu majú **Grandryho telieska** slúžiace ako hmatový orgán u plazov a vtákov. Vyskytujú sa na jazyku, podnebí a u vtákov aj v okolí zobáka. Zložitejšiu stavbu majú **Meisnerove telieska**. Sú uložené v papilách zamše, hlavne na lysých častiach tela (chodidlá, dlane a pod.). Tieto telieska reagujú na vibrácie ale nie sú smerovo citlivé (nedokážu určiť, z ktorého smeru sa vibrácie šíria). **Krausove telieska** sa vyskytujú v zamši po celom povrchu tela. Obzvlášť hojné sú na perách a jazyku. Slúžia ako receptory chladu. Podobné rozmiestnenie majú aj **Ruffiniho telieska** slúžiace na vnímanie tepla. **Herbstove telieska** majú podobu dlhých väzivových paličiek. Nachádzajú sa v koži a epiteli ústnej dutiny. Slúžia ako hmatový orgán. **Merkelove telieska** nie sú obklopené väzivovým puzdrom a nachádzajú sa v hlbších vrstvách epidermy, napr. v rypáku prasaťa. **Vater-Pacciniho telieska** reagujú na mechanický tlak. Vyskytujú sa v zamši, ale aj vo svalových úponoch, v okostici a vo väzivových obaloch všetkých vnútorných orgánov. K hmatovým orgánom priraďujeme aj **hmatové chlpy cicavcov (pili tactiles)** a **hmatové pierka vtákov (vibrisae)**. Vyskytujú sa najčastejšie okolo ústneho otvoru a ich zakončenia sú opatrené hmatovými telieskami.

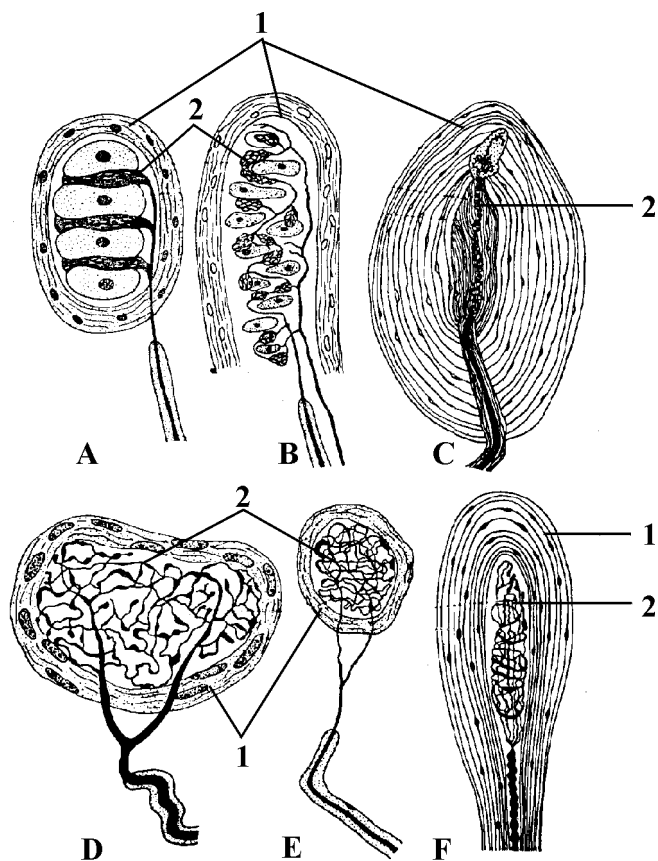
Interoreceptory rovnako patria mechanoreceptorom. Sú uložené vo vnútorných orgánoch, svaloch a šľachách a ich pomocou živočích vníma napätie svalov a šliach pri pohybe (**proprioceptory**), tlak a bolesť vo vnútorných orgánoch (**visceroreceptory**). Stavba týchto teliesok je podobná ako u hmatových teliesok. Podobné orgány sa z bezstavovcov vyskytujú iba u hmyzu. Sú to **skolopídiové (chordotonálne) orgány**, ktoré registrujú otrasy, svalové napätie a frekvenciu pohybu krídel. Ich hlavnou časťou je bunka napnutá ako struna medzi dvoma pevnými bodmi (stenami kutikuly). Jeden koniec bunky je zakončený ostrým zmyslovým čapíkom a na druhý sa napája nervové vlákno. V minulosti boli tieto orgány považované za orgány sluchové.

Prúdový zmysel veľmi úzko súvisí so zmyslom hmatovým. Obzvlášť dobre je tento zmysel vyvinutý u živočíchov žijúcich v prúdiacich vodách (reofilné živočích). Podráždenie je spôsobené tlakom vody na povrch tela (napr. u ploskavcov). Zvláštny orgán je vyvinutý u rýb a lariev obojživelníkov. Tento orgán, nazývaný **postranná čiara (linea lateralis)**, pozostáva zo sústavy kanálikov, ktoré sú uložené v koži na hlave a po bokoch tela (obr. 53). Navonok tieto kanáliky ústia

početnými krátkymi vývodmi, ktorými do nich prúdi voda. Na stenách kanálikov sú okrsky zmyslových buniek. Voda narážajúca na telo preniká do týchto kanálikov a dráždi rôzne skupiny buniek, ktoré registrujú smer jej prúdenia, jeho silu resp. tlak, ktorým voda na telo pôsobí. Keďže vodné prúdy vznikajú aj pri pohybe iných živočíchov vo vode, je ryba informovaná o blížiacom sa nebezpečenstve, či možnej koristi. Rovnakú funkciu majú aj **Lorenziniho ampuly** u žralokov, uložené na hlave hlbšie pod kožou.

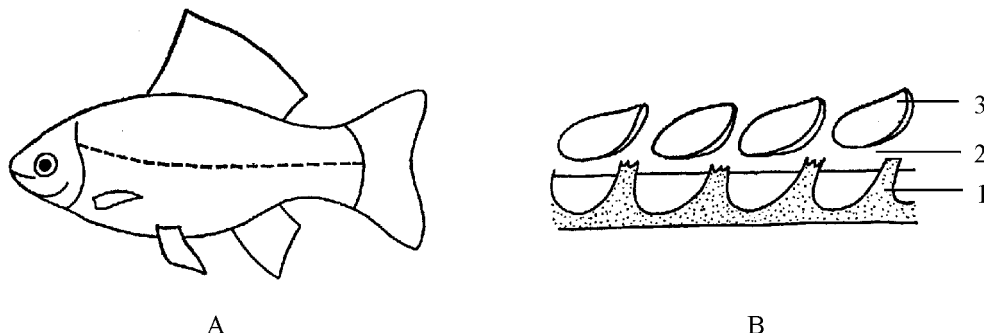
K prúdovému zmyslu by sa dal zaradiť aj **pedicelový (Johnstonov) orgán**, ktorý sa vyskytuje u vyššieho (ektognátneho) hmyzu. Tento orgán je tvorený skopolídiami, ktoré sú umiestnené v druhom tykadlovom článku (tento článok sa volá pedicellus) a reaguje na prúdenie a odpor vzduchu. Pedicelový orgán upozorňuje hmyz na príliš silný vietor, pri ktorom už lietanie môže byť rizikové. Úloha tohto receptora bude zrejme širšia, o čom sa medzi vedcami stále vedú polemiky.

Polohový zmysel je veľmi dôležitý pre pohyblivé vodné aj suchozemské živočíchy. Polohové receptory informujú CNS o zmenách polohy tela a tým umožňujú udržiavať telesnú rovnovahu. Rozlišujeme **orgány statickej rovnováhy**, ktoré reagujú na gravitáciu a **orgány dynamickej rovnováhy**, ktoré reagujú na pohyb tela resp. na jeho zrýchlenie. Stavba orgánov statickej rovnováhy je u väčšiny živočíšnych skupín veľmi podobná. Sú tvorené váčkom – **statocystou**, ktorý je vystlatý zmyslovými brvami. Vo váčku je pohyblivé teleso – **statolit**, alebo viacero drobných teliesok – **statokonie**. Zmena polohy tela vedie k zmene polohy statolitu, ktorý začne dráždiť iné zmyslové bunky ako v pôvodnej polohe. Toto podráždenie reflexne vyvolá kompenzačné pohyby.



Obr. 52 Hmatové telieska

- A – Grandryho teliesko
 - B – Meissnerove teliesko
 - C – Vater – Pacciniho teliesko
 - D – Dogelove teliesko
 - E – Krauseho teliesko
 - F – Golgi – Mazzoniho teliesko
 - 1 – puzdro telieska
 - 2 – zakončenie nervového vlákna
- (Prevzaté od O. Pravda a kol. 1985)



Obr. 53 Postranná čiara rýb

A – priebeh postrannej čiary, B – stavba postrannej čiary

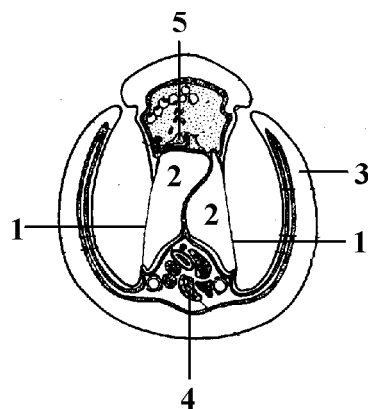
1 – receptor, 2 – kanálik, 3 – šupiny (Upravené podľa A. Altmann, M. Kubíková, 1971)

Prvýkrát sa s orgánmi statickej rovnováhy stretávame u medúz. Sú umiestnené spolu s fotoreceptormi a chemoreceptormi na zvláštnych príveskoch po okraji zvonu – **rhopáliá**. Bilaterálne symetrické živočíchy majú rovnovážny orgán uložený väčšinou v hlavovej časti, iba zriedkavo v časti chvostovej. Statocysty bezstavovcov často komunikujú s vonkajším prostredím a namiesto endolymfy je v nich voda. Funkciu statolitu často plnia cudzie telieska (zvyčajne drobné zrnká piesku). Niektoré kôrovce (napr. rak) majú otvorenú statocystu v bazálnych článkoch prvého páru tykadiel. Pri zvliekaní sa oddelí aj kutikulárna vrstvička, ktorá vystiela dutinu statocysty a spolu s kutikulou sú odvrhnuté aj statokonie. Rak je nútený po každom zvliekaní vkladať si pomocou klepiet vždy nové zrnká piesku, ktoré mu slúžia ako statokonie. Ak umiestnime raka tesne po zvliekaní do nádoby, na dne ktorej sú rozsypané železné piliny, vloží si ich do statocysty namiesto piesku. Keď sa potom priblížime k rakovi s magnetom, bude sa jeho priestorová orientácia riadiť podľa magnetického poľa a nie podľa gravitácie.

Stavovce majú statické orgány uložené vo **vajcovitom (utriculus)** a **gulovitom vačku (sacculus)** vnútorného ucha. Statolity môžu byť veľké (u rýb), alebo mikroskopické kryštáliky CaCO_3 , uložené na zmyslových bunkách. Ako orgán dynamickej rovnováhy slúžia tri polkruhové chodby, uložené v troch navzájom kolmých rovinách. Zmyslové bunky v ich rozšírených koncových častiach (ampulách) registrujú prúdenie endolymfy pri rôznych pohyboch hlavy a tela. Takto slúžia ako receptory dynamickej rovnováhy. Na zaisťovaní rovnováhy tela sa podieľajú aj zrakové orgány a proprio-receptory.

Sluchový zmysel reaguje na mechanický účinok zvukových vln. Pravý sluchový zmysel, ktorý je schopný zachytiť frekvenciu, amplitúdu a smer vlnenia, majú iba stavovce a niektoré skupiny hmyzu. Základný princíp stavby sluchových orgánov je u všetkých skupín rovnaký. Zvukové vlny rozochvievajú jemnú blanu (bubienok) a jej chvenie sa prenáša na zmyslové bunky.

Úlohu sluchového receptoru plnia u hmyzu **tympanálne orgány** (obr. 54). Sú tvorené tenkou blanou napnutou nad dutinkou v kutikule. Dutinka je obyčajne tvorená vakovito rozšírenou vzdušnicou a funguje ako rezonátor. Na jej dne sú vlastné receptorické bunky. Tympanálne orgány sa



Obr. 54 Priečný prierez tympanálnym orgánom v tibii kobyľky

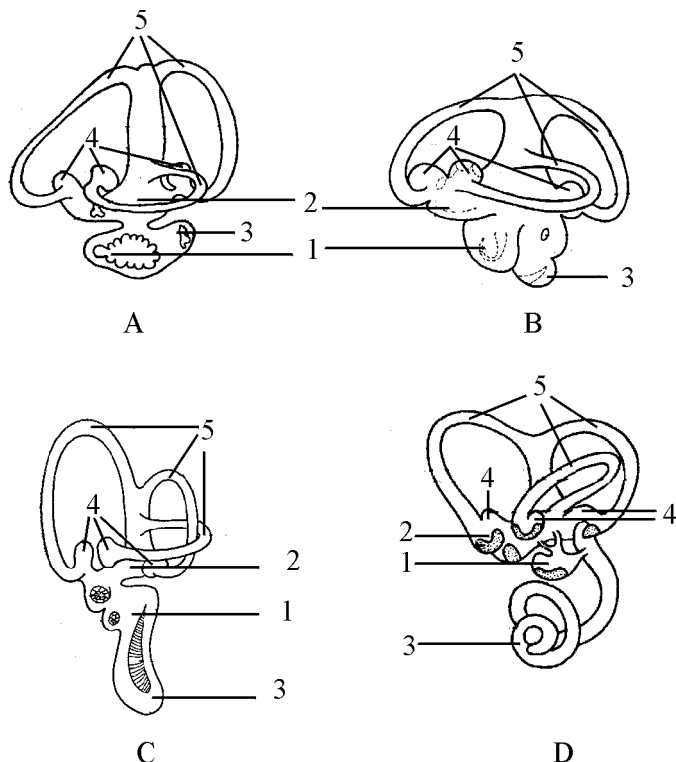
1 – bubienok
2 – rezonančná dutina
3 – chitinózny kryt
4 – svalovina
5 – zmyslová bunka

(Upravené podľa O. Pravda a kol., 1985)

nachádzajú na rôznych miestach tela (napr. na predných tibiách kobyliiek, na chrbtovej strane prvého bruškového somitu u samíc cikád a pod.). Tympanálne orgány sa nachádzajú len u hmyzu, ktorý má schopnosť vydávať zvuky (**stridulovať**). Kobylinky stridulujú trením hrán prvého páru krídel, koníky trením prvého páru krídel o drsné hrany stehien. Stridulačné orgány samcov cikád majú podobu zväčšeného tympanálneho orgánu – zvuk vzniká veľmi rýchlym vliacovaním a vyliacovaním viečok nad rezonančnými dutinkami na báze spodnej strany abdomenu.

Sluchové orgány stavovcov (obr. 55) majú veľmi zložitú stavbu a sú vo veľmi úzkom vzťahu k orgánom rovnovážnym, takže často hovoríme o **statoakustických orgánoch**. Ich základom je párový ektodermálny vačok (**vestibulum**), uložený na bokoch hlavy. Vestibulum je základom budúceho vnútorného ucha. Z jeho hornej časti sa vyliačia 3 polkruhové chodby s ampulami. Nakoniec sa táto časť premení na **vajcovitý vačok (utriculus)** a z dolnej časti vznikne **guľovitý vačok (sacculus)**. Oba vačky zostanú spojené. Sluchový receptor vzniká ako vyliačenina sacculu – **lagena**. Ryby a obojživelníky majú túto vyliačeninu pomerne krátku, u plazov a vtákov sa predlžuje a cicavce ju majú stočenú do **slimáka (cochlea)**. Vo vnútri je vlastný sluchový ústroj – **Cortiho orgán**. Všetky časti sú tvorené jemnými blanami (**blanitý labyrint**) a sú vyplnené endolymfou. Celok je obklopený perilymfou a je uložený v chrupavkovitom puzdre, ktoré neskôr kostnatie (**kostný labyrint**).

Prenos zvukových vln u rýb zabezpečuje sústava drobných kostičiek napojených na plynový mechúr, ktorý je funkčnou obdobou bubienka. Obojživelníky majú medzi povrchom hlavy a vnútorným uchom vyvinuté stredné ucho s bubienkom a Eustachovou trubicou. Bubienok je na vrchu hlavy a jeho chvenie prenáša jediná kostička (**columella**) na okienko, ktoré spája stredné a vnútorné ucho. Cicavcom vnútorné ucho pokleslo ešte hlbšie do hlavy a na povrchu sa vytvorilo vonkajšie ucho. **Vonkajšie ucho** je tvorené ušnicou a zvukovodom. Do zvukovodu ústia mazové žľazy, ktorých lepkavé sekréty zabraňujú prenikaniu nečistôt do ďalších častí ucha. Zvukové vlny zachytené vonkajším uchom sa dostávajú do **stredného ucha**. Rozochvejú bubienok a jeho chvenie sa pomocou troch sluchových kostičiek – kladivko (malleus), nákovka (incus) a strmienok (stapes) prenáša na blanu oválneho okienka. Chvenie blany rozochvieva perilymfu **vnútorného ucha**. Z perilymfy sa chvenie prenáša na endolymfu a tým aj na Cortiho orgán, v ktorom sú na bazálnej membráne uložené vlastné zmyslové bunky. Zvrchu je Cortiho orgán krytý Reissnerovou membránou. Slimák je teda po celej dĺžke rozdelený na tri chodby. Horná (scala vestibuli) je Reissnerovou membránou oddelená od strednej chodby, v ktorej sa nachádza Cortiho orgán. Pod základnou membránou sa nachádza dolná chodba (scala tympani). Na konci slimáka sú všetky chodby spojené.



Obr. 55 Stavba vnútorného ucha

- A – ryby
- B – plazy
- C – vtáky
- D – cicavce
- 1 – guľovitý vačok
- 2 – vajcovitý vačok
- 3 – lagena
- 4 – ampuly
- 5 – polkruhové chodby

Rozsah sluchového vnímania je u rôznych živočíchov rôzny. Špecifickú funkciu má sluchový orgán netopierov. Netopiere vydávajú ultrazvukové impulzy v oblasti okolo 120 kHz v intervaloch 11 milisekúnd. Odraz týchto impulzov slúži netopierom na orientáciu v priestore.

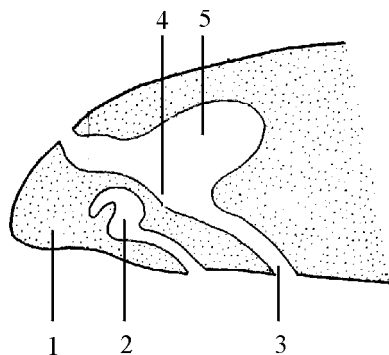
Chemoreceptory

Chemoreceptory zachytávajú molekuly látok, ktoré sú rozptýlené v prostredí (vo vode alebo vo vzduchu). Mnoho bezstavovcov nemá žiadne chemoreceptory, hoci reagujú na chemické zmeny prostredia. Vodné bezstavovce majú veľmi jednoduché chemoreceptory. Väčšinou sú tvorené jednoduchými obrvenými bunkami, ktoré sú uložené na rôznych miestach tela (rhopáliá medúz, tykadlá článkonožcov). Suchozemské článkonožce a stavovce majú dvojaký typ chemoreceptorov. Diferencovali sa u nich orgány chuťové a čuchové.

Chuťové orgány registrujú látky rozpustené vo vode. U hmyzu sú na ústnych ústrojoch alebo na tykadlách, u stavovcov sú sústredené v ústnej dutine v podobe chuťových pohárikov. Ryby majú chuťové receptory rovnomerne rozptýlené po celej ústnej dutine a aj na prívieskoch okolo ústneho otvoru. Obojživelníky majú chuťové bunky iba v ústnej dutine. Plazy, ktoré prehltávajú potravu v celku majú iba málo chuťových pohárikov. Väčšina z nich je sústredená na jazyku, pod jazykom, na vnútornom okraji spodnej čeľusti a na podnebí ústnej dutiny. Vtáky majú jazyk krytý rohovinou, a preto sú chuťové bunky sústredené na koreni jazyka a v hltanovej sliznici. Cicavce majú chuťové bunky sústredené predovšetkým na jazyku. Existujú štyri základné chute: sladká, slaná, kyslá a horká.

Čuchové receptory vnímajú molekuly plynov. U bezstavovcov majú najčastejšie podobu kožných jamiek vystlatých zmyslovým epitelom (rhopáliá medúz, plášťová dutina niektorých mäkkýšov). Článkonožce majú čuchové orgány sústredené na tykadlách. Stavovce majú čuchový receptor v nosovej dutine. Iba kruhoustnice, drsnokožce a ryby, ktoré nemajú vyvinutú nosovú dutinu, majú čuchové receptory uložené v čuchových jamkách na prednom konci hlavy. Kruhoustnice majú čuchovú jamku jedinú, drsnokožce a ryby majú po dve čuchové jamky. Z týchto párových jamiek sa u vyšších stavovcov vyvinuli vonkajšie nozdry. Obzvlášť dobre majú vyvinutý čuch plazy a niektoré cicavce. Vtáky, ktoré sa v prostredí orientujú hlavne zrakom, majú čuch pomerne slabý. Medzi cicavcami rozlišujeme druhy **makrosmatické**, s veľmi dobre vyvinutým čuchom (šelmy, prežúvavce, hlodavce); druhy **mikrosmatické**, ktoré majú slabo vyvinutý čuch (opice, človek) a druhy **anosmatické**, úplne bez čuchu (veľryby). Najcitlivejší čuch má hmyz, hlavne nočné motýle, ktoré dokážu zaregistrovať 3-4 molekuly feromónu rozpustené v 1 litri vzduchu (1 liter vzduchu = 10^{22} molekúl). Čuch cicavcov je rádovo 1000 krát menej citlivý.

Zvláštny typ čuchových orgánov pozorujeme u plazov a niektorých obojživelníkov. Označujeme ho ako **Jacobsonov orgán** (obr. 56). Je to párovitá dutina oddelená od nosnej dutiny a spojená s dutinou ústnou prostredníctvom úzkej chodbičky. Tento orgán slúži na hodnotenie pachov, ktoré sú do tohoto orgánu zanášané jazykom.



Obr. 56 Čuchový a Jacobsonov orgán

- 1 – horná čeľusť
- 2 – Jacobsonov orgán
- 3 – nosohltanová chodba
- 4 – dýchacia časť
- 5 – čuchová časť

(Upravené podľa A. Altmann, M. Kubíková, 1971)

Fotoreceptory

Fotoreceptory reagujú na elektromagnetické vlnenie v oblasti viditeľného žiarenia (u niektorých živočíchov aj v oblasti ultrafialového alebo infračerveného žiarenia). **Fotoreceptorické bunky** vytvárajú hlavné tkanivo zrakového orgánu. Z vedľajších tkanív sa na stavbe zrakových orgánov podieľajú hlavne **pigmentové bunky**, plniace funkciu clony. Tieto bunky prepúšťajú do oka svetelné lúče iba v určitom smere a svetlo, ktoré do oka prenikne, odrážajú smerom k receptorickým bunkám.

Dôležitou časťou orgánov zraku je **dioptrický aparát**. Dioptrický aparát tvorí sklovce, šošovka a rohovka. **Sklovec** sa skladá zo silne svetlolomných buniek, alebo rôsolovitých sekrétov sklovcových buniek. Jeho funkciou je sústrediť svetlo na zmyslové bunky. **Šošovka** je tvorená z pevnej a veľmi pružnej priehľadnej hmoty. Táto hmota je vylučovaná špeciálnymi priehľadnými bunkami. Šošovka funguje ako optická šošovka a vytvára prevrátený obraz predmetov, od ktorých sa odráža svetlo prichádzajúce do oka. **Rohovka** slúži ako ochrana vnútorných častí oka a je tvorená takisto priehľadnou hmotou. Jednotlivé zložky dioptrického aparátu môžu byť rôznym spôsobom pozmenené alebo redukované.

V živočíšnej ríši pozorujeme zrakové ústroje rôzneho stupňa dokonalosti. V najjednoduchšom prípade sú tvorené iba jednotlivými zmyslovými bunkami roztrúsenými v pokožke (niektoré obrúčkavce). Častejšie však bývajú zrakové bunky usporiadané v určitých oblastiach a vytvárajú **sietnicu** – tkanivo citlivé na svetlo. Sietnica tvorí základ zrakového orgánu – oka. Najjednoduchšie **oko** je tvorené iba sietnicou. Takéto oči umožňujú iba **kontrastné videnie** – sú schopné rozlišovať iba intenzitu svetla (svetlo, šero a tmu). Ak je sietnica podložená vrstvou pigmentových buniek, je oko schopné registrovať aj smer, z ktorého sa svetlo šíri. Takéto videnie označujeme ako **videnie smerové**. Keď je súčasťou oka aj dioptrický aparát, dopadá na sietnicu obraz predmetov, od ktorých sa svetlo odrazilo. Živočích s takýmto typom očí je schopný rozlišovať predmety. Hovoríme o **obrazovom videní**.

Podľa toho, ako je oko usporiadané, rozlišujeme oči ploché, miskovité, zložené a komorové.

Ploché oči sú tvorené iba svetlocitlivým epitelom umiestneným na úrovni pokožky. Takéto oči majú niektoré medúzy obvyčajne na rhopáliách na okrajoch klobúka.

Miskovité oči (obr. 59) majú sietnicu vličenú hlbšie pod úroveň pokožky a vzniknutá jamka je vyplnená rôsolovitou hmotou – **sklovcom**. Ak začne cez oko prerastať pokožka, vytvorí sa vačok vyplnený sklovcom, ktorý je s okolím spojený iba prostredníctvom úzkeho otvoru. Takáto stavba umožňuje premietiť na sietnicu nezreteľné obrazy okolitých predmetov a tým zabezpečuje obrysové videnie. Kvalita obrazu môže byť zlepšená sklovcom, alebo vytvárajúcou sa šošovkou. Niekedy pokožka úplne prerastie cez oko a stane sa priehľadnou – vzniká **rohovka**. Tento typ očí sa vyskytuje u mäkkýšov.

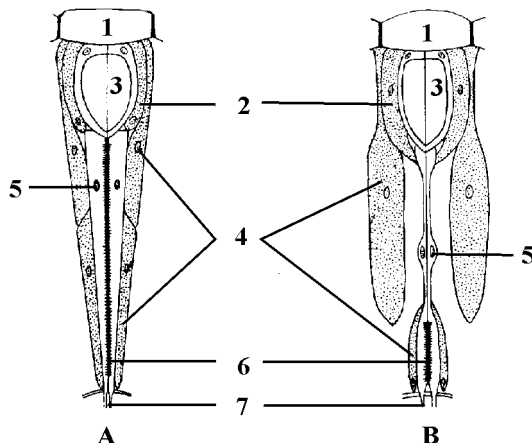
Zložené oči článkonožcov (obr. 57) sa skladajú z veľkého počtu jednoduchých kužeľovitých očiek (ommatídií). Jednotlivé ommatídiá majú kužeľovitý tvar a z vonkajšej strany sú prekryté päťbokou alebo šesťbokou priehľadnou kutikulou s funkciou rohovky. Pod tým sú spravidla štyri **krištáľotvorné bunky**, ktoré vylučujú okolo osi ommatídia **krištáľový kužeľ**. Tento kužeľ plní funkciu šošovky s pevnou ohniskovou vzdialenosťou. Z vonkajšej strany sú krištáľotvorné bunky obalené dvomi vrstvami **pigmentových buniek**. Pod krištáľotvornými bunkami je kruhovito okolo osi usporiadaných 4 – 8 zrakových buniek, ktoré smerom do stredu vylučujú vlákna, tvoriace tyčinkovitý útvar – **rhabdóm**. Súbor zrakových buniek aj s rhabdómom sa označuje ako **sietnička (retinula)**. Z jednotlivých buniek sietničky vystupujú vlákna zrakového nervu. Aj sietnička je z vonkajšej strany obalená vrstvou pigmentových buniek.

Stavba zložených očí umožňuje obrazové videnie. Videnie hmyzu je pravdepodobne mozaikové a obraz je roztrieštený na toľko drobných políčok, koľko je v oku ommatídií. Stála ohnisková vzdialenosť šošovky neumožňuje oko zaostriť do rôznych vzdialeností. Preto majú niektoré skupiny hmyzu rozdelené oči na dve časti, z ktorých jedna je zaostraná do diaľky a druhá na blízko. Ostrosť videnia závisí do značnej miery od toho, ako je modifikovaná vnútorná stavba ommatídia.

Apozičné ommatídium má sietničku aj dioptrický aparát svetelne izolovaný od ostatných očiek prostredníctvom pigmentových buniek. Do každého ommatídia tak môže prenikáť iba svetlo, ktoré dopadá kolmo na jeho povrch. Svetelné lúče dopadajúce šikmo sú pohltené pigmentovými bunkami (obr. 57). Takáto stavba umožňuje svetlo, ktoré sa do ommatídia dostane, spracovať na pomerne ostrý

obraz. Ommatídiá tohoto typu sú charakteristické pre denný hmyz, ktorý vidí cez deň pomerne dobre, ale keď sa zotmie, nevidí takmer vôbec.

Superpozičné ommatídiá majú v pigmentových bunkách pohyblivé pigmentové zrná. Pri zníženej intenzite svetla sa pigment sústreďuje iba v okolí dioptrického aparátu. Pigmentové bunky v okolí sietničky prepúšťajú aj svetlo, ktoré prichádza cez okolité očká. Svetlo, ktoré takýmto spôsobom dopadá na sietničku neprináša ostrý obraz, ale naopak, rozptyľuje obraz vytvorený dioptrickým aparátom príslušného ommatídia. Superpozičné ommatídiá sa vyskytujú u nočného hmyzu a umožňujú mu registrovať pohyb aj pri slabom nočnom svetle. Pri dennom svetle sa funkcia tohoto typu ommatídií podobá funkcii apozičných, pretože sa pigmentové zrná rovnomerne rozptýlia v pigmentových bunkách, čím sa zamedzí prenikaniu svetla z okolitých ommatídií (obr. 58).



Obr. 57 Schéma stavby zloženého oka

A – ommatidium apozičného typu

B – ommatidium superpozičného typu

1 – faceta

2 – krištáľotvorné bunky

3 – krištáľový kužeľ

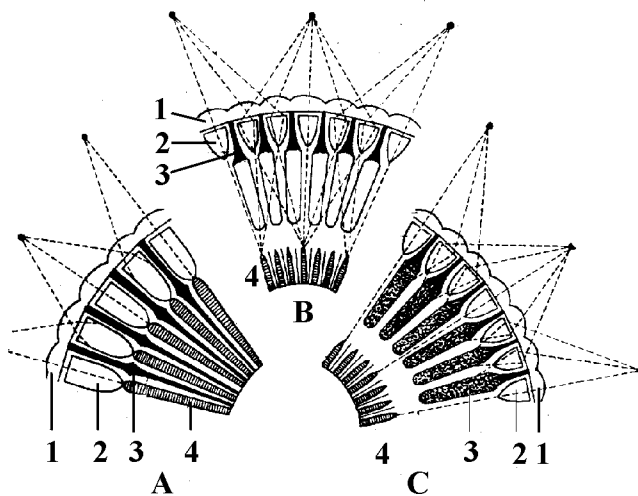
4 – pigmentové bunky

5 – sietničkové bunky

6 – rhabdom

7 – nerv

(Upravené podľa O. Pravda a kol., 1985)



Obr. 58 Priebek svetelných lúčov v zloženom oku

A – v apozičnom oku

B – v superpozičnom oku za tmy

C – v superpozičnom oku za plného svetla

1 – faceta

2 – krištáľový kužeľ

3 – pigmentové bunky

4 – sietničkové bunky

(Upravené podľa O. Pravda a kol., 1985)

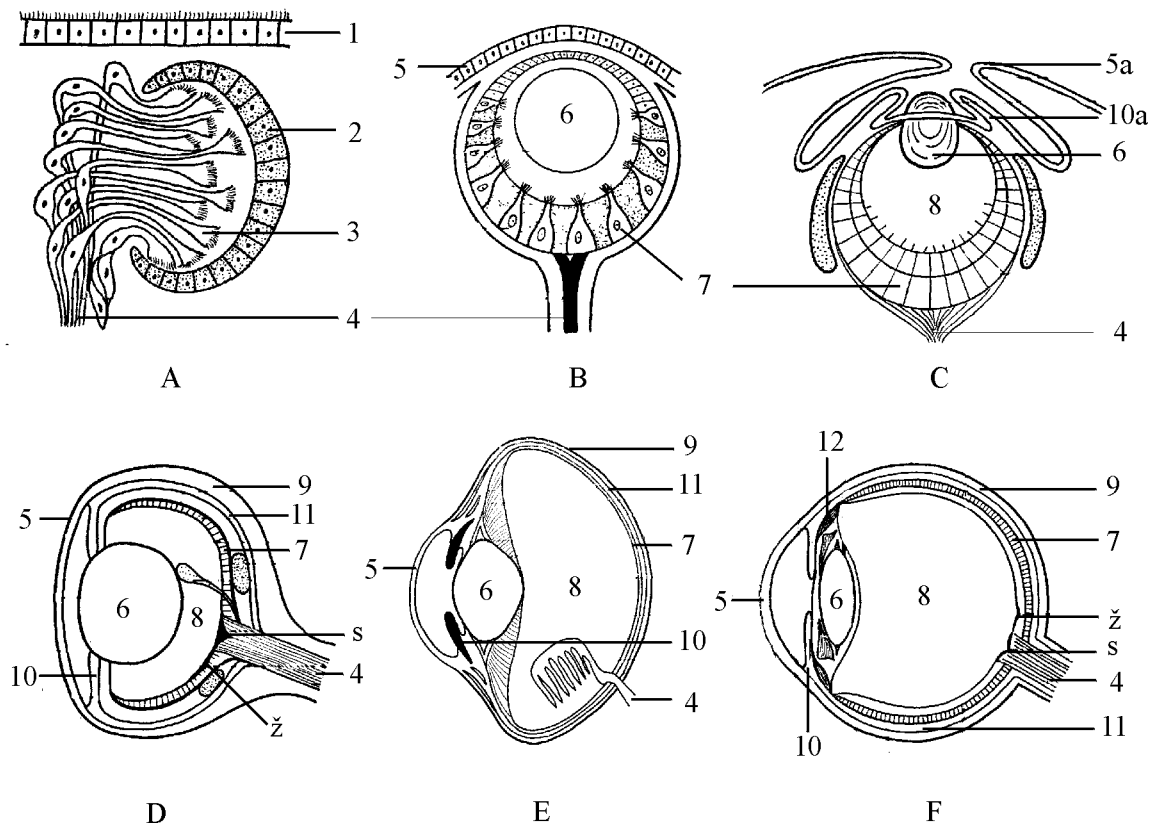
Niektoré skupiny článkonožcov majú okrem zložených očí vyvinuté aj jedno alebo viac jednoduchých očiek – **ocelli**. Niektoré kôrovce majú vyvinuté iba jedno nepárové, tzv. **naupliové oko**.

Komorové oči (obr. 59) – majú guľovitý tvar a sú tvorené tromi základnými vrstvami. Na povrchu je nepriehľadné **očné bielko (sclera)**, ktoré vpredu prechádza do priehľadnej **rohovky (cornea)**. Stredná vrstva – **cievnatka (chorioidea)** je prestúpená cievami a pigmentovými bunkami. V prednej časti oka, pod rohovkou, tvorí silne pigmentovanú **dúhovku (iris)**, ktorá má v strede otvor **zrenicu (pupilla)**. Pomocou svalových vlákien v dúhovke sa môže meniť priemer zrenice, čím sa reguluje množstvo svetla, ktoré preniká do oka. Priestor medzi rohovkou a dúhovkou je vyplnený očným mokom (humor aqueus) a označuje sa ako **predná očná komora**. Za dúhovkou je na **vráskovitom telese (corpus ciliare)** zavesená **šošovka (lens)**. Šošovka plazov, vtákov a cicavcov je značne pružná a pomocou vráskovitého telesa môže meniť svoj tvar a tým aj ohniskovú vzdialenosť bez toho, aby menila svoju polohu v oku. Šošovky ostatných stavovcov nie sú pružné a zaostrovanie oka sa deje zmenou vzdialenosti šošovky voči sietnici. **Sietnica (retina)** tvorí tretiu, vnútornú vrstvu oka. Jej

základnou zložkou sú dva typy receptorických buniek. **Tyčinky** umožňujú vnímať zmenu intenzity svetla, teda videnie iba v odtieňoch šedej farby. **Čapíky** rozlišujú vlnovú dĺžku svetla a umožňujú farebné videnie, ale iba za plnej intenzity svetla. V sietnici denných stavovcov prevládajú čapíky, v sietnici nočných druhov prevládajú tyčinky. Receptorické bunky sietnice sú svojimi svetlocitlivými výbežkami obrátené k pigmentovej vrstve cievnatky a na protiľahlej strane z nich vybiehajú výbežky, napojené na nervové bunky. Dutina očnej gule za šošovkou je vyplnená rôsolovitým **sklovcom (corpus vitreum)**.

Na optickej osi oka leží na sietnici miesto najostrejšieho videnia – **žltá škvrna (fovea lutea)**. Toto miesto obsahuje najviac čapíkov. Neďaleko leží **slepá škvrna (fovea caeca)**, kadiaľ z oka vystupuje zrakový nerv. Na tomto mieste nie sú žiadne receptorické bunky, a preto živočích nevidí predmet, ktorého obraz dopadá na toto miesto.

Z vonkajšej strany je oko kryté horným a dolným **viečkom (palpebrae)**. Medzi rohovkou a viečkami je **spojivka (conjunctiva)**. Do nej vyúsťujú **slzné žľazy (glandulae lacrimales)**. Slzy obsahujú enzým lyzozým, ktorý má baktericídne účinky. Slzným kanálikom sa slzy dostávajú do nosovej dutiny. Pohyb očí zabezpečujú 3 páry okohybných svalov, ktoré sa pripájajú na povrch očnej bulvy.



Obr. 59 Porovnanie očí u niektorých skupín živočíchov

A – ploskuľa, B – slimák, C – sépia, D – oko rýb, E – vtáky, F – cicavce

1 – epiderma, 2 – pigmentové bunky, 3 – svetlocitlivé bunky, 4 – nervové vlákna, 5 – rohovka, 5a – záhyb zodpovedajúci rohovke 6 – šošovka, 7 – sietnica, 8 – sklovec, 9 – bielko, 10 – dúhovka, 10a – záhyb zodpovedajúci dúhovke, 11 – cievnatka, 12 – vráskavcové teleso, s – slepá škvrna, ž – žltá škvrna.

5.5.2 Hormonálna sústava

Na riadení a koordinácii funkcií tkanív a orgánov živočíšneho tela sa okrem nervovej sústavy podieľa aj sústava hormonálna. Jej základom sú žľazy umiestnené na rôznych miestach tela, ktoré sa pomocou svojich produktov – hormónov podieľajú na riadení organizmu. **Hormóny** katalyzujú mnoho chemických reakcií v bunkách. Ich účinok je špecifický z hľadiska tkanív, ale nešpecifický

z hľadiska druhového. To znamená, že hormón jedného živočíšneho druhu (u stavovcov) pôsobí rovnako na príslušné tkanivo aj u iného druhu. Všetky hormóny pôsobia už v nepatrnom množstve a navzájom sa pozitívne alebo negatívne ovplyvňujú.

Hormóny bezstavovcov

Hormonálne riadenie u bezstavovcov je najlepšie preskúmané u hmyzu. Dominantné postavenie majú **neurosekretorické bunky** cerebrálnej uzliny, ktoré podobne ako hypofýza stavovcov ovplyvňujú produkciu ďalších hormónov. Neurosekretorické bunky produkujú **aktivačný hormón**. Tento hormón má stimulačný účinok na metabolizmus a vplýva na produkciu ďalších hormónov. Ďalším hormónom, ktorý tieto bunky produkujú, je **bursicon**. Tento hormón pôsobí stimulačne na vytvrdenie novej kutikuly po zvliekaní.

Druhou oblasťou, v ktorej sú produkované hormóny, sú **prsrdcovnicové žľazy (corpora cardiaca)**. Pôvodne vznikajú ako párový orgán umiestnený pri aorte, ale neskôr môžu splynúť do jedného orgánu. Produkujú niekoľko hormónov, ktoré majú celkovo stimulačný účinok na metabolizmus (majú podobnú funkciu ako tyroxín u stavovcov).

Predohrudné žľazy (glandulae prothoracales) sa vyskytujú u lariev všetkých druhov hmyzu a u dospelých jedincov tých druhov, ktoré sa zvliekajú aj v dospelosti (nižší hmyz – Entognatha). Produkujú **zvliekací hormón (ekdyzon)**, ktorý vyvoláva metamorfózu lariev a zvliekanie imág.

Primožgové žľazy (corpora allata) predstavujú párový orgán uložený v hlavovej časti, ktorý môže takisto splynúť do jedného orgánu. Produkujú **juvenilný hormón (neotenín)**, ktorý inhibuje metamorfózu lariev (vplyv ekdyzonu) a u dospelých stimuluje tvorbu gamét. V poslednom larválnom instare poklesne jeho tvorba, čo vedie k zakukleniu. Nadbytok tohoto hormónu vedie k vzniku obrovských lariev, ktorých zakuklenie spravidla nebýva úspešné.

Hormóny stavovcov

Centrom hormonálnej sústavy stavovcov je hypothalamus (obr. 60), ktorý reguluje tvorbu hormónov v hypofýze, a hypofýza potom riadi činnosť ďalších, tzv. závislých žliaz (štítna žľaza, pohlavné žľazy a kôra nadobličiek). Okrem nich rozlišujeme ešte žľazy nezávislé, ktoré nie sú pod kontrolou hypofýzy a ani samy neovplyvňujú iné žľazy (podžalúdková žľaza, prištítna telieska, thymus a dreň nadobličiek).

Hypofýza sa skladá z troch lalokov (predný, stredný a zadný). **Predný lalok (adenohypofýza)** produkuje niekoľko rôznych hormónov. Prvý z nich je **somatotropný (rastový) hormón (STH)**. Tento hormón zasahuje do metabolizmu a ovplyvňuje rast organizmu. Nedostatok STH u mláďat spôsobuje nanizmus (trpasličí vzrast), nadbytok naopak gigantizmus (obrí vzrast). Nadbytočná produkcia tohoto hormónu v dospelosti spôsobuje nadmerný rast niektorých častí tela (akromegáliu). Ďalšie hormóny vznikajúce v adenohypofýze sú:

Thyreotropný hormón (TSH) regulujúci sekrečnú činnosť štítnej žľazy.

Adrenokortikotropný hormón (ACTH) riadiaci sekréciu hormónov kôry nadobličiek.

Folikulostimulačný hormón (FSH), ktorý stimuluje u samcov spermatogézu a u samíc dozrievanie folikulov. FSH nemá vplyv na tvorbu pohlavných hormónov.

Luteinizačný hormón (LH) podporuje tvorbu testosterónu u samcov, a tým ovplyvňuje vývin druhotných samčích pohlavných znakov. Vo vaječníkoch pôsobí tento hormón na tvorbu žltého telieska a produkciu estrógenov, čím vplýva na vývin druhotných samičích pohlavných znakov.

Luteotropný hormón (LTH), niekedy sa nazýva aj **prolaktín**, vplýva na vývin mliečnych žliaz, tvorbu mlieka a ovplyvňuje nástup materských inštinktov.

Stredný lalok hypofýzy produkuje **intermedin**, alebo tzv. **melanoforový hormón (MSH)**. Tento hormón riadi pohyb pigmentu v pigmentových bunkách poikilotermných živočíchov. U homiootermných živočíchov sa vyskytuje tiež, ale jeho funkcia nie je známa.

Zadný lalok (neurohypofýza) je iba zásobárňou hormónov, ktoré vznikajú v hypothalame. K týmto hormónom patrí oxytocin a vasopresin.

Oxytocin vyvoláva kontrakcie buniek maternice pri pôrode a kontrakcie buniek mliečnych žliaz.

Vasopresin – antidiuretický hormón (ADH) zvyšuje spätnú resorbciu vody v obličkách, a tým udržuje stálu hladinu vody v organizme.

Štítina žľaza (glandula thyreoidea) je fylogeneticky najstaršou endokrinnou žľazou stavovcov. Produkuje štyri hormóny obsahujúce jód, z ktorých najvýznamnejší je **tyroxín**. Tento hormón ovplyvňuje celkový metabolizmus, vegetatívne funkcie, rast, vývin pohlavných žliaz, činnosť obehovej sústavy atď. U obojživelníkov vplýva tyroxín na ich metamorfózu. Hyperfunkcia tejto žľazy spôsobuje nadmerné zvýšenie metabolizmu, znižuje telesnú hmotnosť aj pri zvýšenom príjme potravy a typický je aj psychomotorický nekľud (u ľudí tzv. Basedovova choroba). Hypofunkcia štítnej žľazy v mladosti spôsobuje poruchy vývinu a rastu, oneskorené dospievanie a poruchy centrálnej nervovej sústavy (kretenizmus). V dospelosti vedie zníženie funkcie tejto žľazy k zníženiu metabolizmu a celkovej výkonnosti. Príčinou hypofunkcie býva zvyčajne nedostatok jódu v potrave.

Nadobličky (glandulae suprarenales) sa nachádzajú na prednom konci obličiek. Rozlišujeme v nich dve vrstvy (dreň a kôru) rozdielne pôvodom aj funkciou. Primitívne ryby majú tieto dve časti ešte samostatné, u ostatných sa spájajú do jedného celku.

Dreň (medula) je ektodermálneho pôvodu a produkuje **adrenalín** a **noradrenalín**. Účinok týchto hormónov je v podstate podobný. Zrýchľujú činnosť srdca, sťahujú cievy, zvyšujú krvný tlak, rozširujú priedušky a spomaľujú peristaltiku čriev. Adrenalín ešte pôsobí na štiepenie glykogénu, čím zvyšuje obsah glukózy v krvi.

Kôra (cortex) je mezodermálneho pôvodu a produkuje dve skupiny hormónov – **mineralokortikoidy** a **glukokortikoidy**. Z mineralokortikoidov je najvýznamnejší **aldosteron**, ktorý v obličkách reguluje spätnú resorbciu sodíka. Jeho nedostatok spôsobuje únik sodíka z tela. Pri nadbytku sa v tele zadržiava soľ a tým aj nadbytočné množstvo vody, čo spôsobuje vznik opuchov. Voči draslíku je jeho účinok opačný. Z glukokortikoidov je najdôležitejší **kortizol**. Tento hormón pôsobí na metabolizmus glukózy a tvorbu glykogénu. Má význam pri udržiavaní odolnosti voči rôznym stresovým faktorom (chlad, horúčava, bolesti, infekcie apod.) a prejavuje aj výrazný protizápalový účinok.

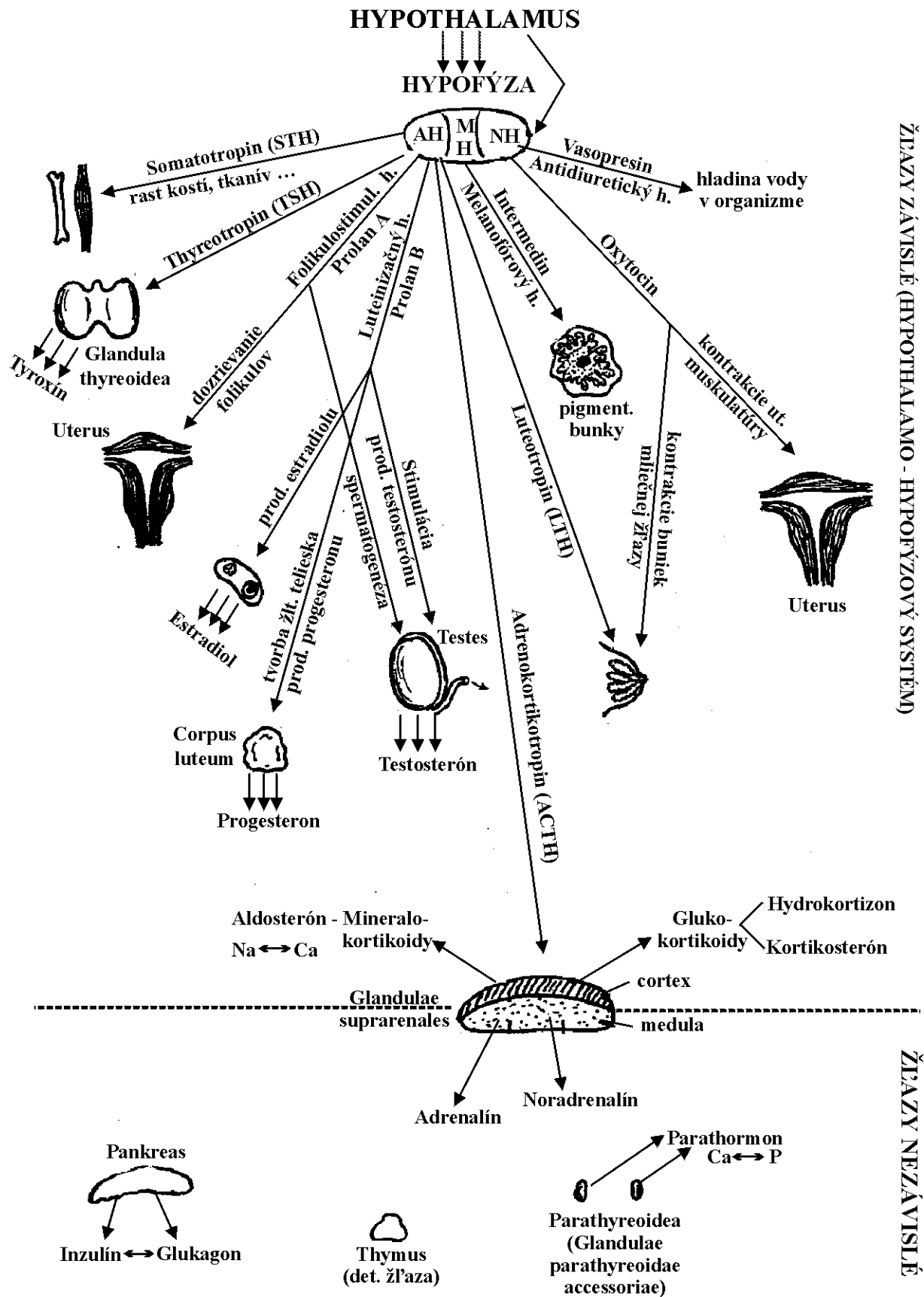
Pohlavné žľazy (ovarium, testes) vylučujú tzv. steroidné hormóny. Okrem vplyvu na pohlavné hormóny majú výrazný vplyv aj na rast a vývin organizmu. Samčie pohlavné hormóny sa nazývajú androgény, samičie sú dvojaké – estrogény a gestagény. Obe pohlavia produkujú aj malé množstvo hormónov opačného pohlavia. Počas ontogenézy sa vplyvom genetického určenia pohlavia naruší pôvodná rovnováha produkcie oboch typov hormónov a prevládne produkcia hormónu typického pre dané pohlavie.

Samičie pohlavné žľazy (ovaria) produkujú **estrogény** a **gestagény**. Z estrogénov sú najúčinnéjšie **estradiol** a **estron**. Tvoria sa v dozrievajúcom Graafovom folikule, v žltom teliesku a počas gravidity v placentе. Počas ovariálneho cyklu ich produkcia kolíše. Najviac sa ich tvorí tesne pred ovuláciou. Estrogény pôsobia na vývin druhotných pohlavných znakov, utváranie pohlavných orgánov a sexuálneho správania. U dospelých samíc pripravujú ovuláciu, spôsobujú bujnenie sliznice maternice a citlivosť jej svalstva na účinky oxytocínu. Vyvolávajú ochotu páriť sa.

Najdôležitejší gestagén je **progesteron**, ktorý vzniká v žltom teliesku. Tento hormón zabraňuje dozrievaniu ďalších folikulov, potláča vplyv oxytocínu, stimuluje rozvoj mliečnych žliaz a pripravuje maternicu na graviditu.

Samčie pohlavné žľazy (testes) produkujú **androgény**, z ktorých najvýznamnejší je **testosterón**. Niektoré ďalšie androgény vznikajú v kôre nadobličiek. Počas dospievania zaisťujú tieto hormóny vývin druhotných pohlavných znakov, rozvoj samčích pohlavných orgánov a v dospelosti udržiavajú ich funkčnú aktivitu. Majú vplyv aj na správanie sa samcov.

Podžalúdková žľaza (pankreas) tvorí v tkanive Langerhansových ostrovčekov dva hormóny, ktorých účinok je protichodný (antagonistický). V tzv. beta-bunkách sa tvorí **inzulín**, ktorý zvyšuje priepustnosť bunkových membrán pre glukózu a tým uľahčuje jej prenikanie do buniek. Inzulín zvyšuje tvorbu glykogénu vo svaloch, brzdí jeho štiepenie v pečeni a zvyšuje syntézu bielkovín. **Glukagón** sa tvorí v alfa-bunkách a má opačnú funkciu ako inzulín. Glukagón urýchľuje odbúravanie glykogénu, čím zvyšuje obsah glukózy v krvi.



Obr. 60. Schéma pôsobenia hormónov u stavovcov
 AH – predný lalok (adenohypofýza), MH – stredný lalok, NH – zadný lalok (neurohypofýza)
 (Autor V. Franc)

Thymus (detská žľaza) ako žľaza funguje v mladosti a počas dospievania. Potom sa zmenšuje. Pravdepodobne produkuje hormóny, ktoré pôsobia ako antagonisti pohlavných hormónov a brzdia rozvoj pohlavných orgánov. Tieto hormóny sa však doposiaľ nepodarilo izolovať. Hlavný význam thymusu je pravdepodobne spojený s imunitou a tvorbou T-lymfocytov.

Prištítné telieska (glandulae parathyreoidae) sa nachádzajú na okraji štítnej žľazy. Produkujú **parathormón**, ktorý uvoľňuje vápnik a fosfor z kostného tkaniva, v obličkách zvyšuje vylučovanie fosforu a znižuje vylučovanie vápnika. Tým sa podieľa na udržiavaní rovnováhy medzi týmito dvomi prvkami. Pri nedostatku parathormónu sa znižuje obsah vápnika v krvi, čo má za následok zvýšenie dráždivosti svalov a vznik tetanických kŕčov.

Tkanivové hormóny sú látky, ktoré sa netvorí v typických žľazách, a ktorých pôsobenie je obmedzené na okolie miesta ich vzniku. Takéto hormóny vznikajú napr. v tráviacom trakte (gastrin, serotonin, sekretin), v cievach (endotelin), v obličkách (renin) a pod.

Použitá a doplnková studijná literatúra

- ALTMANN A., KUBÍKOVÁ M., 1971: **Biologický náčrtník/Zoologie**. SPN, Praha, 172 pp.
- BURNIE D. a kol., 2002: **Zviera**. Ikar, Bratislava, 624 pp.
- FRANC V., 2001: **Systém a fylogénéza živočíchov – bezchordáty**. UMB, Banská Bystrica, 158 pp.
- GAISLER J., 1983: **Zoologie obratlovců**. Academia, Praha, 536 pp.
- HORÁK J., 1990: **Všeobecná zoológia 1**. UPJŠ Košice, 338 pp.
- HORÁK J., 1989: **Všeobecná zoológia 2**. UPJŠ Košice, 136 pp.
- JASIČ J. a kol., 1984: **Entomologický náučný slovník**. Príroda, Bratislava, 674 pp.
- KNOZ J., 1990: **Obecná zoologie 1**. SPN, Praha, 328 pp.
- KNOZ J., 1990: **Obecná zoologie 2**. SPN, Praha, 341 pp.
- KOLEKTÍV, 1990: **Svet živočíšnej ríše**. Osveta, Martin, 608 pp.
- KORBEL L., KREJČA J., 1993: **Veľká kniha živočíchov**. Príroda, Bratislava, 345 pp.
- KŮRKA A., PFLEGER V., 1984: **Jedovatí živočíchové**. Academia, Praha, 165 pp.
- LANG J. a kol., 1962: **Zoologie 1**. SPN, Praha, 327 pp.
- MATIS D., 1997: **Zoológia bezchordátov 1**. UK, Bratislava, 288 pp.
- NOVÁK V. a kol., 1969: **Historický vývoj organismů**. Academia, Praha, 835 pp.
- PAPÁČEK M. a kol., 1997: **Zoologie**. Scientia, Praha, 286 pp.
- PRAVDA O. a kol., 1985: **Zoologie 3**. SPN, Praha, 328 pp.
- ROSYPAL S. a kol., 1994: **Přehled biologie**. Scientia, Praha, 638 pp.
- SLÁDEČEK F., 1986: **Rozmnožování a vývoj živočichů**. Academia, Praha, 478 pp.
- TROJAN S. a kol., 1996: **Lékařská fyziologie**. Grada, Praha, 496 pp.

Verejná licencia pre šírenie voľných textových diel

Preambula

Pri klasickom spôsobe šírenia textových diel, vám väčšinou autorské práva nedávajú možnosť voľného zdieľania a kopírovania diela. Zmyslom Verejnej licencie pre šírenie voľných textových diel je zaručiť voľnosť v šírení voľných textových diel, a tým zabezpečiť každému záujemcovi voľný prístup k týmto dielam. Môžete ju použiť aj pre vami vytvorené nové textové diela.

Pokiaľ sa hovorí o voľných textových dielach, táto licencia hovorí o voľnosti týkajúcej sa ich šírenia nie ceny. Licencia je navrhnutá pre zaistenie toho, aby ste mohli voľne šíriť kópie voľných textových diel alebo ich častí (a účtovať si poplatok za túto službu, pokiaľ chcete), a aby ste vedeli, že to smiete robiť.

Aby mohli byť tieto vaše práva zabezpečené, bolo nutné vytvoriť obmedzenia, ktoré komukoľvek zabránia tieto práva vám odopierať, alebo vás žiadať aby ste sa týchto práv vzdali. Tieto obmedzenia sa premietajú do istých povinností, ktoré musíte dodržiavať, pokiaľ šírite kópie dotyčných diel.

Taktiež musíte všetkým príjemcom týchto kópií poskytnúť všetky práva, ktoré máte vy sám a musíte im ukázať túto licenciu, aby poznali svoje práva.

Definície pojmov

Textové dielo (TD) - dielo, ktoré má podobu písaného textu, a ktoré môže obsahovať aj obrázky, grafy, videosekvencie, audiosekvencie, prípadne iné doplnky, buď ako súčasť textu, alebo ako jeho prílohu. Textové dielo môže byť vydané v klasickej "papierovej" podobe alebo v elektronickej (digitálnej) podobe.

Voľné textové dielo (VTD) - textové dielo, ktorého držiteľ autorských práv sa rozhodol šíriť ho podľa tejto licencie, a ktoré obsahuje zmienku, umiestnenú v ňom držiteľom autorských práv, o tom, že dielo môže byť šírené podľa ustanovení Verejnej licencie pre šírenie voľných textových diel.

Ustanovenia a podmienky pre kopírovanie a šírenie VTD

§1 Táto licencia sa vzťahuje na každé TD, ktoré obsahuje zmienku, umiestnenú v ňom držiteľom autorských práv, o tom, že dielo môže byť šírené podľa ustanovení Verejnej licencie pre šírenie voľných textových diel.

Iné činnosti ako kopírovanie a šírenie VTD alebo jeho časti nie sú pokryté touto licenciou; siahajú mimo jej rámec.

§2 Smiete kopírovať a šíriť doslovné kópie VTD alebo jeho časti, tak ako ste ich obdržali, a na ľubovoľnom médiu, za predpokladu, že na každej kópii vidíte ľne a náležite zverejníte zmienku o autorských právach a tejto licencií, ponecháte bez zmeny všetky zmienky vzťahujúce sa k tejto licencií a dáte každému príjemcovi spolu s TD aj kópiu tejto licencie.

Za fyzický akt prenesenia kópie môžete žiadať poplatok, neprevyšujúci vaše výdaje vynaložené na vyhotovenie a prenesenie tejto kópie.

§3 Nesmiete kopírovať, poskytovať sublicencie alebo šíriť VTD iným spôsobom ako výslovne uvedeným v tejto licencií. Akýkoľvek iný pokus o kopírovanie, poskytnutie sublicencie alebo šírenie VTD je neplatný a automaticky ukončí vaše práva dané touto licenciou. Strany, ktoré od vás obdržali kópie alebo práva v súlade s touto licenciou, nemajú svoje licencie ukončené, pokiaľ sa im plne podriaďujú.

§4 Nie je vašou povinnosťou túto licenciu prijať, pretože ste ju nepodpísali. Nič iného vám však nedáva možnosť kopírovať a šíriť VTD alebo jeho časti. V prípade, že túto licenciu neprijmete, sú tieto činnosti zákonom zakázané.

Kopírovaním alebo šírením VTD vyjadrujete svoje podriadenie sa tejto licencií a všetkým jej ustanoveniam a podmienkam pre kopírovanie a šírenie VTD.

§5 Zakaždým, keď redistribuujete VTD alebo jeho časti získava príjemca od pôvodného držiteľa licencie právo kopírovať a šíriť VTD alebo jeho časti v súlade s ustanoveniami a podmienkami tejto licencie. Nesmiete klásť žiadne ďalšie prekážky výkonu licenciou zaručených práv príjemcu. Nie ste zodpovedný za vymáhanie dodržiavania tejto licencie tretími stranami.

§6 Pokiaľ sú vám z rozhodnutia súdu, zmluvou alebo z akéhokoľvek iného dôvodu uložené také podmienky, ktoré sa vylučujú s podmienkami tejto licencie, nie ste tým oslobodený od podmienok tejto licencie. Pokiaľ nemôžete kopírovať a šíriť VTD alebo jeho časti tak, aby ste vyhovel zároveň záväzkom vyplývajúcim vám z tejto licencie a iným platným záväzkom, nesmiete v dôsledku toho kopírovať a šíriť VTD alebo jeho časti vôbec.

§7 Ak si prajete zahrnúť časti VTD do iných VTD, ktorých distribučné podmienky sú odlišné, zašlite autorovi žiadosť o povolenie.

VTD ani ich časti nesmú byť zahrnuté ani nijako ináč použité v iných ako voľných textových dielach.

Dodatok: Uplatnenie tejto licencie na vami vytvorené nové TD.

Pokiaľ vytvoríte nové TD a chcete, aby bolo verejnosti čo najviac na úžitok, môžete to najlepšie dosiahnuť tým, že ho prehlásite za VTD, ktoré môže ktokoľvek redistribuovať za podmienok uvedených v tejto licencií.

Na to stačí, najlepšie na začiatok diela, pripojiť údaje podľa nasledujúceho vzoru:

Copyright © /rok/ /meno autora/

Toto dielo je voľným textovým dielom; môžete ho celé alebo jeho časti kopírovať a šíriť podľa ustanovení Verejnej licencie pre šírenie voľných textových diel. Kópiu tejto licencie ste mali obdržať spolu s týmto textom ak sa tak nestalo požiadajte o ňu na adrese: (vaša adresa alebo e-mail), alebo na mln@post.sk.

Za týmto odstavcom alebo na inom vhodnom mieste vášho diela by ste mal zverejniť doslovnú a nezmenenú kópiu tejto licencie.

Radovan Malina

Autor: Mgr. Radovan Malina

Názov: Všeobecná zoológia
Vysokoškolské skriptá

Vydanie: 1. vydanie

Vydavateľ: Telperion



Rok: 2004

Rozsah: 98 strán

Formát: A 4