

Veterinarska fakulteta
Univerza v Ljubljani
Ljubljana
2015



Univerza v Ljubljani
Veterinarska fakulteta

OSNOVE PRIMERJALNE ANATOMIJE VRETENČARJEV

Srdan V. Bavdek

IN SODELAVCI:

Zlatko Golob

Franc Janžekovič

Valentina Kubale Dvojmoč

Janko Skok



Okoli je čudovita evolucijska pridobitev, ki omogoča vidno zaznavanje okolja. Pomembno vpliva na vedenje živali, človek pa je izumil vrsto orodij za opazovanja, ki služijo znanju in znanosti. Z vidom najbolj neposredno doživljamo biotsko pestrost ter dogajanje na Zemlji in v vesolju. Vretenčarji imajo precej podobno zgradbo očesa, vendar obstajajo tudi evolucijske posebnosti pri posameznih vrstah. Na tem mestu posredujemo oko kameleona (naslovnica) in dveh rib (zadnja stran platnice).

Poleg vretenčarjev imajo oko tipa kamere tudi glavonožci (*Cephalopoda*), vendar pa so v zgradbi očesa med vretenčarji in glavonožci tudi pomembne razlike. Glavonožci imajo v svoji dednini pet različkov gena *PAX6*, ki naj bi nastali neodvisno od vretenčarskih genov *PAX6*, kot pridobitev konvergentnega razvoja. (Op.: Pri vseh vretenčarjih in nevretenčarjih urejajo nastanek očes transkripcijski geni *PAX*; glej. III: Pojasnilo o genu *PAX6*)

Slika na naslovnici:

Zgornja in spodnja veka kameleonovega očesa sta združeni in oblikujeta majhno odprtino za prehod svetlobe. Kameleon lahko obrača očesi ločeno in na ta način hkrati opazuje dva različna objekta. To mu omogoča popoln pregled okolice. Ko opazi plen ali plenilca, se obe očesi osredotočita v isto smer, kar omogoča dober stereoskopski vid in ustrezno globino zaznavanja. Kameleoni torej lahko opazujejo okolico monokularno in binokularno.

(Foto: Z. Golob)

OSNOVE PRIMERJALNE ANATOMIJE VRETENČARJEV

Š T U D I J S K O G R A D I V O

Srdan V. Bavdek

IN SODELAVCI:

Zlatko Golob

Franc Janžekovič

Valentina Kubale Dvojmoč

Janko Skok

UREDITEV SLIKOVNEGA GRADIVA:

Srdan V. Bavdek

Lidija Smolar

Veterinarska fakulteta

Univerza v Ljubljani

Ljubljana, 2015



Univerza v Ljubljani
Veterinarska fakulteta

OSNOVE PRIMERJALNE ANATOMIJE VRETENČARJEV

študijsko gradivo

IZDAJATELJ:
Veterinarska fakulteta
Univerza v Ljubljani

PRIPRAVA IN UREDITEV GRADIVA:
SIB, d. o. o., Cerklje
Golob d. o. o., Ambulanta za male, divje in eksotične živali, Muta

COBISS KLASIFIKACIJA:
2.03 Univerzitetni učbenik z recenzijo

AVTOR:
Srdan V. Bavdek

IN SODELAVCI:
Zlatko Golob
Franc Janžekovič
Valentina Kubale Dvojmoč
Janko Skok

UREDITEV SLIKOVNEGA GRADIVA:
Srdan Bavdek
Lidija Smolar

RECENZENTA:
doc. dr. Lilijana Bizjak Mali, univ. dipl. biolog.
prof. dr. Gregor Fazarinc, dr. vet. med.

LEKTORICA SLOVENSKEGA JEZIKA:
Ivanka Stopar, prof.

GRAFIČNO OBLIKOVANJE:
Lidija Smolar, u. d. i. a.

© Srdan V. Bavdek

Brez predhodnega pisnega dovoljenja SRDANA V. BAVDKA je prepovedana vsakršna reprodukcija, distribucija, predelava ali dajanje na voljo javnosti tega avtorskega dela ali njegovih delov v kakršnemkoli obsegu ali postopku, vključno s fotokopiranjem, tiskanjem ali shranitvijo v elektronski obliki. Tako ravnanje je, razen v primerih 46. do 57. člena Zakona o avtorskih in sorodnih pravicah, kršitev avtorske pravice.

Ljubljana, 2015

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

597/599:611.019(075.8)(0.034.2)

BAVDEK, Srdan V.
Osnove primerjalne anatomije vretenčarjev [Elektronski vir] : študijsko gradivo / Srdan V. Bavdek
in sodelavci Zlatko Golob ... [et al.] ; [ureditev slikovnega gradiva Srdan V. Bavdek,
Lidija Smolar]. - El. knjiga. - Ljubljana : Veterinarska fakulteta, 2015

ISBN 978-961-6199-75-9 (pdf)

281434112

OSNOVE
PRIMERJALNE
ANATOMIJE
VRETENČARJEV

Š T U D I J S K O G R A D I V O



KAZALO

OSNOVE PRIMERJALNE ANATOMIJE VRETENČARJEV.....	3
Predgovor	7
ŽIVLJENJSKE OBLIKE IN ČASOVNI OKVIR NJIHOVEGA NASTANKA.....	8
Najpomembnejše oblike življenja ter časovno obdobje njihovega obstanka in razvoja.....	8
Občasna izumrtja so začasno zelo zmanjšala diverziteto življenjskih oblik.....	8
Diverziteta živečih sesalcev	9

1. PRIMERJALNA ANATOMIJA IN SPOZNANJA O EVOLUCIJI VRETENČARJEV 11

1.1. UVOD	12
I. Pojasnilo o tipih repne plavuti	13
1.2. PRIMERJALNA ANATOMIJA V HISTORIČNEM IN NEHISTORIČNEM KONTEKSTU.....	14
1.3. NAČELA EVOLUCIJSKE TEORIJE.....	15
1.4. ZNANOST O EVOLUCIJI IN KREACIONIZEM	17
1.4.1. Opredelitev razmerja do kreacionizma	17
II. Pojasnilo o kreacionizmu.	18
1.4.2. Opredelitev bistvenih značilnosti znanosti.....	19
1.5. ZGODOVINSKI PREDHODNIKI SODOBNE PRIMERJALNE ANATOMIJE IN VPRAŠANJE TELESNIH NAČRTOV VRETENČARJEV.....	21
1.6. ANATOMSKI KONCEPTI IN NEKATERE TERMINOLOŠKE OPREDELITVE.....	23
1.7. PODOBNOST ANATOMSKIH ENOT.....	24
1.7.1. Homologija in analogija	24
1.7.2. Homologija procesov.....	26
III. Pojasnilo o genu PAX6	26
1.7.3. Ontogenetska homologija	27
1.7.4. Heterokronija	27
1.7.5. Homoplazija.....	28
1.7.6. Primeri homologije, homoplazije in analogije.....	28
1.8. TELESNA SIMetriJA.....	30
1.9. TELESNA SEGMENTACIJA.....	32
1.10. ZGODOVINA ZEMLJE IN EVOLUCIJA VRETENČARJEV	32
1.11. FILOGENETSKA RAZMERJA IN EMBRIONALNI RAZVOJ.....	36

2. ANATOMSKE ZNAČILNOSTI SODOBNIH VRETENČARJEV 39

2.1. TEMELJNE ANATOMSKE ZNAČILNOSTI STRUNARJEV	40
2.1.1. Splošne značilnosti strunarjev	40
IV. Pojasnilo o kozoljnakah (Ascidacea)	40
2.1.2. Tri osnovne strategije prehranjevanja strunarjev	42
2.1.3. Dve pomembni anatomske pridobitvi kraniatov: lobanja in hrbtenica	43
2.1.4. Telesna zgradba kraniatov	47
2.1.5. Osnovno o zobeh.....	49
2.1.6. Osnovno o telesnih votlinah	51
2.1.7. Srčno-krvožilni sistem	53
2.1.7.1. Srce, aortni loki in arterije.....	53
2.1.7.2. Evolucija venskega sistema	56
2.1.7.3. Evolucija limfatičnega sistema	59
2.1.8. Glavne evolucijske pridobitve urogenitalnega sistema	60

2.1.8.1. Izločala (ekskrecijski organi).....	60
2.1.8.2. Splovila	62
2.1.9. Embriionalna predhodna nevrogena tkiva	63
V. Pojasnilo o tkivih	64
VI. Pojasnilo o nevronih	65
2.1.10. Nasledki nevrogenih plakod in nevrlnega grebena.....	69
VII. Pojasnilo o BMP in Wnt	71
VIII. Pojasnilo o hrbtenjačnih in možganskih živcih	72
2.1.11. Centralni živčni sistem.....	76
2.1.12. Mediana očesa in češerika (epifiza ali pinealna žleza)	82
2.2. DIVEZITETA, FILOGENIJA IN BISTVENE ANATOMSKE ZNAČILNOSTI KRANIATOV	85
2.2.1. Brezčeljjustnice	85
IX. Pojasnilo izraza »ribe«	85
2.2.2. Čeljjustnice.....	88
X. Pojasnilo: škržni ali žrelni loki	88
2.2.2.1 Ribe hrustančnice (<i>Chondrichthyes</i>).....	89
2.2.2.2 Ribe kostnice (<i>Osteichthyes</i>).....	90
(a) Žarkoplavutarice (<i>Actinopterygii</i>).....	90
(b) Mesnatoplavutarice (<i>Sarcopterygii</i>).....	91
XI. Pojasnilo o respiratornih organih rib	92
2.2.2.3. Dvoživke (<i>Amphibia</i>).....	93
2.2.2.4. Živorodnost (viviparnost) anamniotov	97
2.2.3. AMNIOTI (<i>AMNIOTA</i>)	97
2.2.3.1. Nekatere anatomske značilnosti amniotov	97
(a) Zunajembrionalne (ekstraembrionalne) ovojnice	97
(b) Živorodnost (viviparnost) amniotov	99
(c) Tipi lobanje amniotov	100
(d) Prvotni in drugotni čeljjustni sklep.....	101
XII. Pojasnilo o žvekalnih mišicah	104
(e) Kinetična in akinetična lobanja	106
XIII. Pojasnilo o tipih kineze lobanje ptičev	109
2.2.3.2 Plazilci (<i>Reptilia</i>)	111
2.2.3.3 Ptiči (<i>Aves</i>).....	114
XIV. Pojasnilo izvora ptičev	114
(a) Paleognatni ptiči (<i>Paleognathae</i>).....	114
(b) Neognatni ptiči (<i>Neognathae</i>).....	115
XV. Pojasnilo o golšjem mleku	116
XVI. Pojasnilo o sirinksu ptičev	117
2.2.3.4 Sesalci (<i>Mammalia</i>)	118
(a) Predniki sesalcev.....	118
(b) Nekatere anatomske značilnosti sesalcev	119
(c) Živeči predstavniki sesalcev.....	122
(d) Prvaki (<i>Primates</i>).....	123

3. EVOLUCIJA ANATOMSKIH ZNAČILNOSTI ČLOVEKA127

3.1. NEKATERA NOVEJŠA ODKRITJA O EVOLUCIJI ČLOVEKA	134
--	-----

STVARNO KAZALO	136
----------------------	-----

Predgovor

Gradivo je namenjeno vsem, ki jih zanima telesna zgradba vretenčarjev z evolucijskim ozadjem, predvsem pa študentom Veterinarske fakultete Univerze v Ljubljani (anatomija eksotičnih živali), Fakultete za naravoslovje in matematiko Univerze v Mariboru (sistematika in filogenija vretenčarjev, sistematska zoologija) in Fakultete za matematiko, naravoslovje in informacijske tehnologije Univerze na Primorskem (anatomija in histologija vretenčarjev). Naslov dela opozarja, da gre za osnove primerjalne anatomije in ne za celovito (opisno) primerjalno anatomijo vretenčarjev. Naš osnovni namen je bil pripraviti gradivo za uvod v študij zgradbe vretenčarjev ter lažje razumevanje snovi predavanj in praktičnega pouka.

Delo je zasnovano na vodilu, da bralcu pojasni zgodovinski in strokovni okvir vsebin, zato so nekatere vsebine obdelane bolj temeljito in druge bolj obrobno. Besedilu so dodane preglednice in precej bogat izbor slikovnega gradiva, kar naj bi prispevalo k zanesljivejšemu razumevanju tematike. Temu so namenjene tudi razlage strokovnih izrazov in posebej opredeljene nekatere vsebine v obliki pojasnil.

Pri razvrščanju vsebin smo v precejšni meri upoštevali taksonomsko opredelitev vretenčarjev, težišče dela pa je na določenih anatomskih značilnostih, ki so prepoznavne evolucijske pridobitve. V ta namen so nekoliko bolj podrobno obravnavane podobnosti morfoloških enot, problematika senčničnega področja lobanje in čeljusti ter živorodnost. Bolj obsežno je obravnavano tudi živčevje, med drugim zaradi razumevanja obnašanja in zavesti živali.

Gradivo je razporejeno v tri poglavja. Prvo obravnava primerjalno anatomijo in spoznanja o evoluciji vretenčarjev, drugo nekatere anatomske značilnosti in filogenijo sodobnih vretenčarjev in tretje evolucijo človekovih anatomskih značilnosti.

Pri pripravi gradiva smo se naslonili predvsem na učbenik *Functional Anatomy of the Vertebrates – An Evolutionary Perspective* (K. F. Liem, W. E. Bemis, W. F. Walker, L. Grande; Harcourt, Inc., Orlando, 2001, 3. izdaja), v določeni meri pa še na učbenika *Comparative Anatomy, Function, Evolution* (K. V. Kardong; McGraw Hill, 2006, četrta izdaja, in 2009, peta izdaja) in *Developmental Biology* (S. F. Gilbert; Sinauer Associates, Inc., 2006, osma izdaja, in 2010, deveta izdaja). Upoštevali smo še številna druga dela, ki jih navajamo v poglavju Viri in v besedilu.

Osnovno slikovno gradivo smo povzeli iz tretje izdaje učbenika *Functional Anatomy of the Vertebrates* (Liem, Bemis, Walker in Grande, 2001), in to iz FAOV3 – Links to Download PowerPoint Lecture Presentations (http://www.eeb.cornell.edu/bemis/Powerpoint_Links.htm), skladno z elektronsko komunikacijo z W. E. Bemisom (web24@cornell.edu) in njegovo prijazno podporo našim prizadevanjem (10. junija 2015). V gradivu je vsaka slika označena tudi z izvorno številko iz učbenika. Podobno so označene slike, ki smo jih povzeli iz *Developmental Biology* (Sinauer Associates, Inc.: Permissions agreement FEIN 06-085-5012, March 11, 2015), iz *Comparative Anatomy, Function, Evolution*, 4/e © 2006 (McGraw Hill Education, Permission license, Request ID/Invoice Number: SRD2223, *Amended 4/24/2015*) in iz *Comparative Anatomy Laboratory Dissection Guide* © 1998 (avtorja Kardong, Kenneth in Zalisko, Edward; McGraw Hill Education, Permission License, Request ID/Invoice Number: SRD2122, April 14, 2015). Nosilec pogodbenih obvez je S. V. Bavdek.

V slikovno gradivo smo vključili tudi slike iz drugih virov, med drugim iz medmrežja (Wikipedia in drugi, s programskim orodjem Mozilla/Firefox in Google) in izvirne slike (Z. Golob, G. Aljančič in T. Makovec). Risba glave (Slika XII/3) je delo Pie Cigler. Slikovno gradivo sta uredila S. V. Bavdek in Lidija Smolar.

Za slikovne prispevke, kritične pripombe in strokovne predloge ter za jezikovne izboljšave se vsem iskreno zahvaljujemo, še posebej Lilijani Bizjak Mali, Gregorju Fazarincu, Ivanki Stopar in Lidiji Smolar. Za pomoč in objavo dela se zahvaljujemo Veterinarski fakulteti Univerze v Ljubljani.

Srdan V. Bavdek in sodelavci

ŽIVLJENJSKE OBLIKE IN ČASOVNI OKVIR NJIHOVEGA NASTANKA

Okrog 4,6 milijarde let kroženja Zemlje okoli Sonca je omogočilo nastanek raznovrstnih življenjskih oblik našega časa. Na podlagi znanstvenih spoznanj je mogoče okvirno opredeliti najpomembnejša obdobja posameznih življenjskih oblik in njihov razvoj (evolucijo).

Najpomembnejše oblike življenja ter časovno obdobje njihovega obstanka in razvoja:

- Enostavne celice (prokarionti): 3,6 milijarde let.
- Fotosintetične cianobakterije: 3,4 milijarde let.
- Sestavljene celice (evkarionti): 2 milijardi let.
- Mejoza (redukcijska delitev) in spolno razmnoževanje evkariontov: 1,2 milijarde let.
- Mnogocelično življenje: 1 milijarda let.
- Enostavne oblike živali (celice in celične kolonije): 600 milijonov let.
- Bilateralne vodne živali: 550 milijonov let.
- Ribe: 500 milijonov let.
- Kopenske rastline: 475 milijonov let.
- Insekti: 400 milijonov let.
- Dvoživke: 360 milijonov let.
- Plazilci: 300 milijonov let.
- Sesalci: 200 milijonov let.
- Ptiči: 150 milijonov let.
- Cvetnice: 130 milijonov let.
- Prvaki: 60 milijonov let.
- Homo (človek): 2,5 milijona let.
- Sodobni človek: 250.000 let.

Občasna izumrtja so začasno zelo zmanjšala diverziteto življenjskih oblik:

- Pred 2,4 milijarde let, v času oksigenacije ozračja, izumrtje obvezno anaerobnih mikrobov.
- Pred 542 milijoni let izumrtje organizmov t. i. ediakaranske periode (op.: poimenovanje po najdišču fosilov na pobočju Ediacara Hills v južni Avstraliji), ki mu je sledila kambrijska eksplozija organizmov. Ediakaranske oblike življenja so prvi veliki sestavljeni (kompleksni) mnogocelični organizmi, živeči v obdobju pred 580 do 542 milijoni let.
- Pred 252 milijoni let izumrtje členonožcev trilobitov (*Trilobites*; gr. *tri-*, *lobos* krpa; trokrparji), tj. v permu (pozni paleozoik) in triasu (zgodnji mezozoik).
- Pred 65 milijoni let izumrtje pterozavrov in neaviarnih dinozavrov, tj. v kredi.
- Pred 1,7 milijona let izumrtje avstralopitekov.
- Pred 28.000 leti izumrtje neandertalca.

(Vir: *Timeline of the evolutionary history of life*. Wikipedia, the free encyclopedia; 17. 4. 2015)

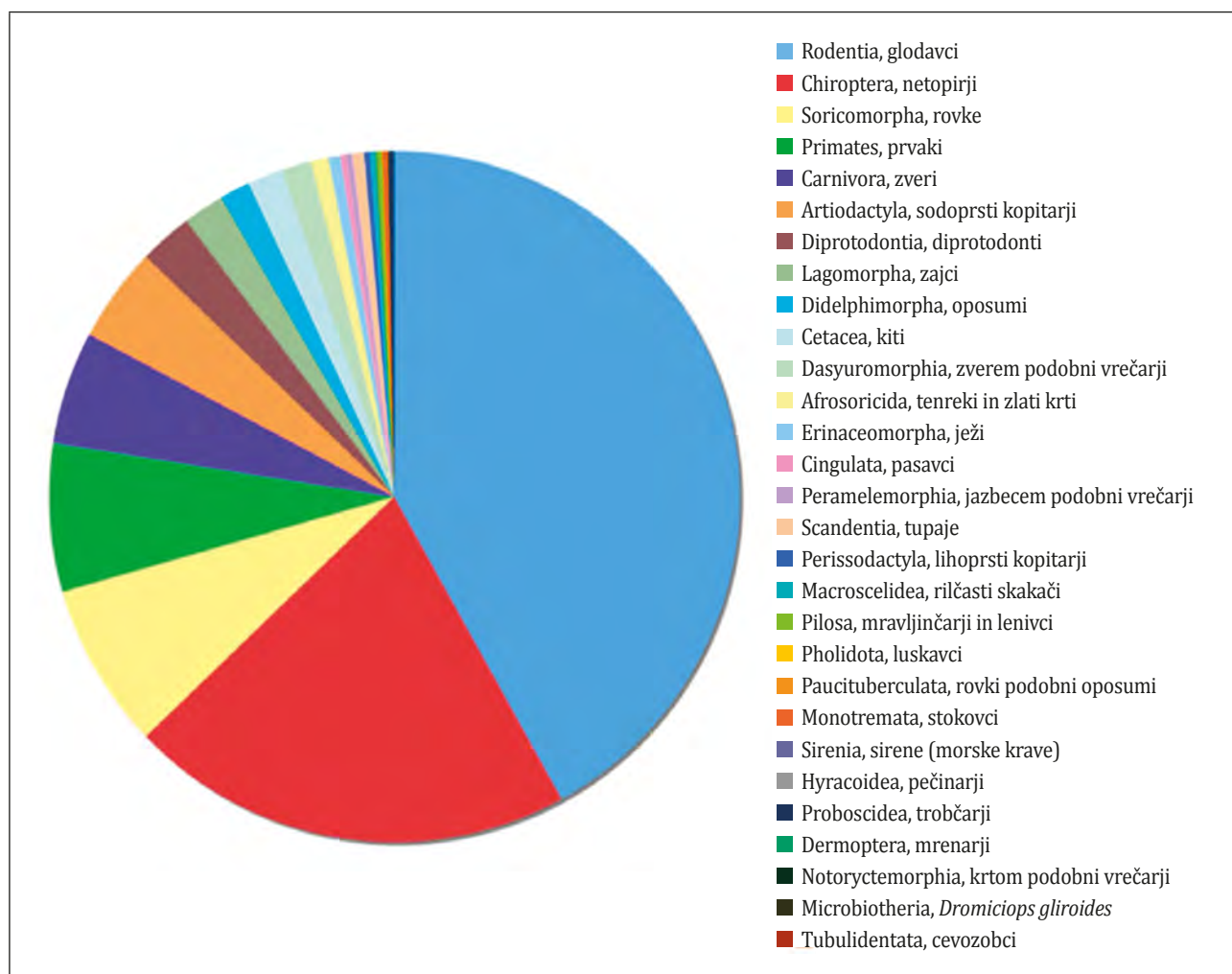
Diverziteta živečih sesalcev:

Obsežne znanstvene razprave povzroča t. i. kambrijska eksplozija ali radiacija življenjskih oblik. To je razmeroma kratka evolucijska doba v kambriju, ki se je pričela pred približno 542 milijoni let in je trajala okrog 20 do 25 milijonov let. Kambrijska eksplozija je povzročila divergenco večine sodobnih mnogoceličnih skupin živali (t. i. *phyla* = debla ali kolena). Deblo je taksonomska kategorija organizmov, ki se nahaja pod živalskim kraljestvom in nad razredom, pravzaprav združuje razrede, ki imajo enako telesno zgradbo oz. enak telesni načrt. Vretenčarje (**Vertebrata*) uvrščamo v deblo **strunarji** (**Chordata*). (Priporočeno branje: M. S. Y. Lee, J. Soubier, G. D. Edgecombe, 2013 in *Cambrian explosion*, Wikipedia, the free encyclopedia: http://en.wikipedia.org/wiki/Cambrian_explosion)

(*) **Splošna opomba:** Praviloma pišemo poševno imena rodov in vrst, v tem delu pa smo zaradi boljše preglednosti besedila (poudarka) zapisali poševno tudi imena debla, poddebla, razredov, redov, podredov in družin živalskega kraljestva.

Razporeditev živečih in nedavno izumrlih vrst sesalcev v redove (prim. s Sl. 12). Več kot 70 % vrst sesalcev spada v rede *Rodentia* (modro), *Chiroptera* (rdeče) in *Soricomorpha* (rumeno)

(Prirejeno po Wilsonu in Reederju, 2005: skupno 5.416 vrst; http://commons.wikipedia.org/wiki/File:Mammal_species_pie_chart.png)



1

PRIMERJALNA ANATOMIJA IN SPOZNANJA O EVOLUCIJI VREtenČARJEV

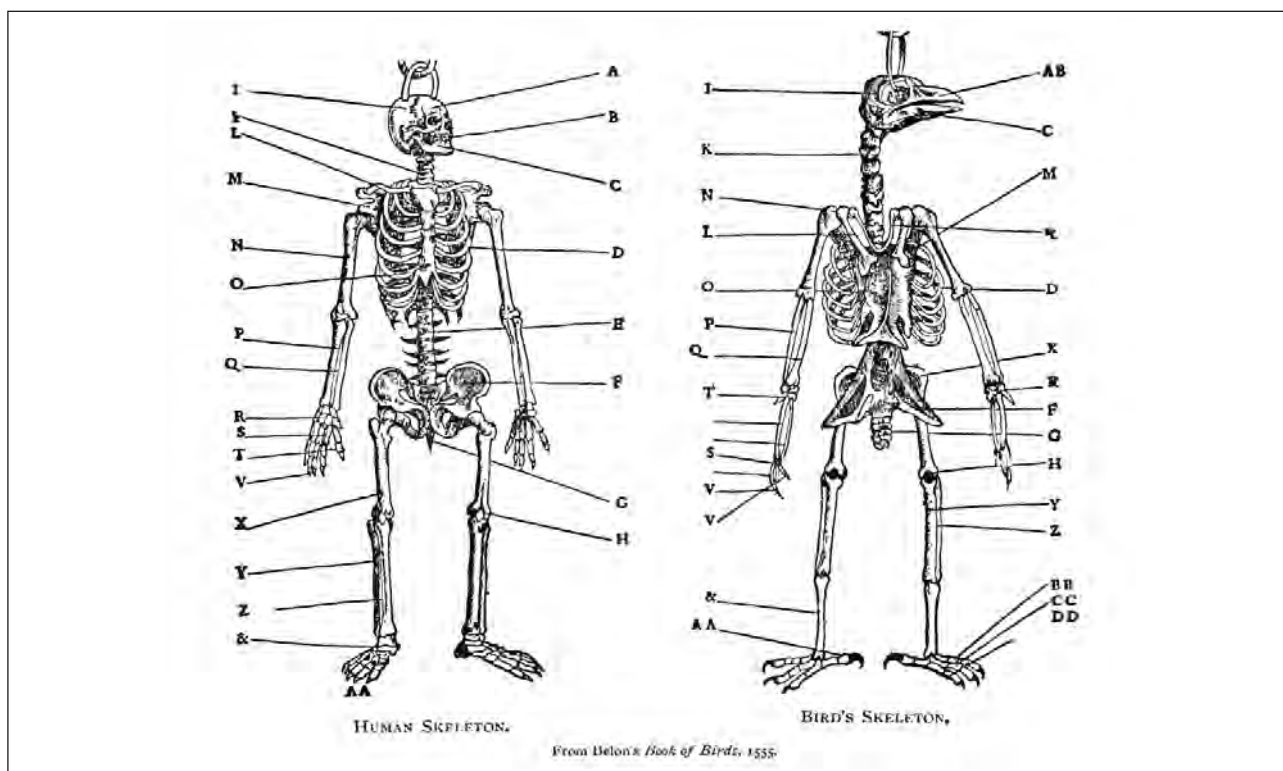
NEKATERE POMEMBNEJŠE VSEBINE PRVEGA POGLAVJA:

- Opredelitev primerjalne anatomije.
- Načela evolucijske teorije.
- Opredelitev temeljnih značilnosti znanosti; obrazložitev samokorekcijskega mehanizma znanosti.
- Zgodovinski predhodniki sodobne primerjalne anatomije in njihove zamisli.
- Razmislek o telesnih načrtih v živalskem kraljestvu.
- Filogenetska razmerja in primerjalna anatomija.
- Opredelitev podobnosti anatomske enote: homologija, homoplazija in analogija.
- Opredelitev telesnih presekov (ravnin) in smeri ter telesne segmentacije.
- Opredelitev pojavljanja in razširitve vretenčarjev v geoloških obdobjih Zemlje; temeljne anatomske pridobitve.
- Embrionalni razvoj in filogenija: protostomiji, devterostomiji in globoka homologija.

1.1. UVOD

Primerjalna ali komparativna anatomija je veda o telesni zgradbi različnih organizmov, v našem primeru vretenčarjev, o primerjavi med njimi, in daje nekatera pojasnila o funkcionalnem pomenu telesne zgradbe. Dolgo je bila dokazna veda o evoluciji kot pokazateljica tega, da imajo različni organizmi skupnega prednika. Zanje sta

značilna dva koncepta. Prvi obravnava homologne strukture, ki kažejo na skupnega prednika, t. i. **adaptivna radiacija**; drugi pa se nanaša na analogne strukture, ki so rezultat **konvergentnega razvoja** in se pojavljajo pri različnih taksonih kot posledica prilagajanja enakim omejitvam okolja.



Slika 1: Primerjava med skeletoma človeka in ptiča, kot jo je videl Pierre Belon (*L'histoire de la nature des oyseaux*, Pariz 1555). Njegove raziskave embriev pri delfinih in primerjave med skeletom človeka in ptiča so prispevale k nastanku sodobne primerjalne anatomije.

(<http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/6/68/BelonBirdSkel.jpg>)

Z izrazom **anatomija** večinoma mislimo na makroskopsko zgradbo organizmov. Anatomijo dopolnjujeta **histologija** (nauk o tkivih) in **mikroskopska anatomija** (proučevanje anatomske zgradbe z mikroskopom). Slednja proučuje organiziranost tkiv v posameznih organih in organskih sistemih. Pomembne podatke o zgradbi organizmov prispeva tudi **embriologija**, nauk o embrionalnem razvoju organizmov, med katerim nastajajo, se preoblikujejo ali izginejo določene anatomske značilnosti živalskih vrst.

K nastanku sodobne primerjalne anatomije so precej prispevale raziskave francoskega natu-

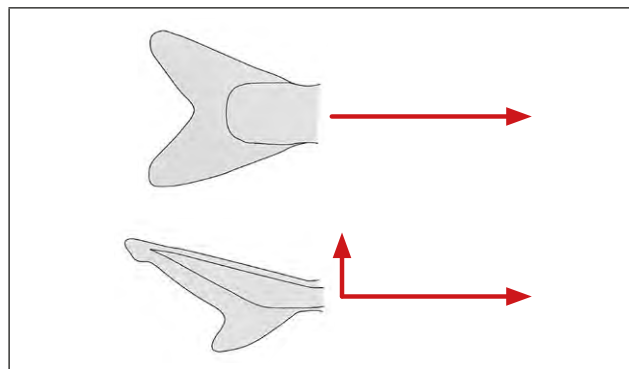
ralista Pierra Belona (1517 – 1564) (Sl. 1).

Anatomske značilnosti nekdanjih izumrlih vretenčarjev obravnava **paleontologija vretenčarjev**, veda, ki med drugim proučuje tudi obnašanje, razmnoževanje in pojavljanje izumrlih vretenčarjev ter evolucijsko sorodnost taksonov iz preteklosti in sedanosti. V tem delu se bomo osredotočili na nekatera pomembnejša vprašanja o telesni zgradbi vretenčarjev in na primerjave med njimi. Izraz »primerjava« v primerjalni anatomiji ni le prigoden ali naključen, ampak pomeni sredstvo. S primerjavo lahko poudarimo povezanost med funkcijo in evolucijo, ki se izraža

v telesni zgradbi ter zgradbi posameznih organskih sistemov, organov in tkiv. Primerjava nam pomaga zastaviti vprašanja o pomenu zgradbe.

Primer soodvisnosti med zgradbo in funkcijo lahko ponazorimo z različno obliko repne plavuti. Pri **homocerkalni** repni plavuti sta obe krpi enake velikosti, plavut je simetrična, medtem ko je pri **heterocerkalni** repni plavuti (npr. pri morskem psu; spada med ribe hrustančnice) zgornja krpa podaljšana (Sl. 2). Zakaj te razlike? Homocerkalno repno plavut najdemo pri teleostih (npr. postrv, tuna, losos; spadajo med ribe kostnice), ki praviloma imajo plavalni mehur, z zrakom napolnjeno vrečo; z njim uravnavajo specifično težo, ta pa zagotavlja telesu določen vzgon. Zadržujejo se (lebdijo) v vodnem stolpcu, ne potopijo se na dno niti ne plavajo na površini, zato se jim ni treba truditi za ohranitev svojega položaja v vodi. Telo morskih psov, ki nimajo vzdušnega (plavalnega) mehurja, pa težnost (gravitacija) sili k potopitvi. Podaljšana (in s tem

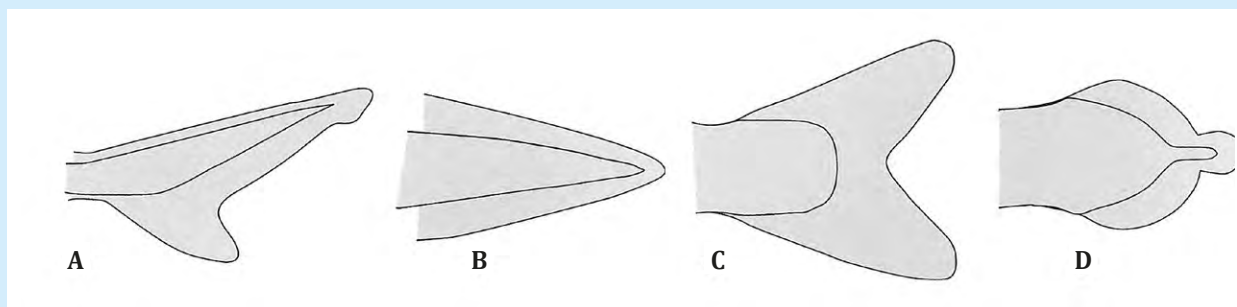
povečana) zgornja krpa repne plavuti v povezavi z vzgonom prsnih (pektoralnih) plavuti zagotavlja dvig telesa med plavanjem in s tem ohranjanje položaja v vodi (oz. manevriranje v vertikalni smeri). Razlika v zgradbi homocerkalnega in heterocerkalnega repa je torej v razmerju z razliko v njuni funkciji. Iz tega lahko povzamemo, da **sta oblika in funkcija soodvisni**. Govorimo o **funkcionalni anatomiji**.



Slika 2: **Homocerkalna (simetrična; zgoraj) in heterocerkalna (asimetrična; spodaj) repna plavut.**

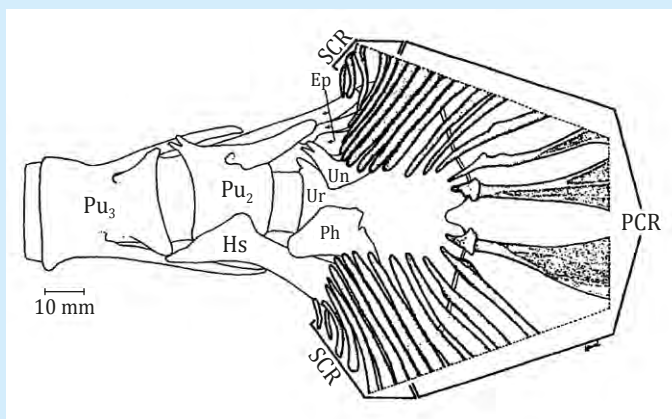
I. POJASNILO O TIPIH REPNE PLAVUTI

Repna (kavdalna) plavut je na kavdalnem koncu telesa in služi pogonu. Večina hrustančnic in nekatere primitivne kostnice (jesetrovke) imajo **heterocerkalno repno plavut** (Sl. I/1 A), pri kateri se hrbtenica razteza v zgornjo krpo plavuti in jo podaljša, medtem ko so ribe kostnice med evolucijo pridobile simetrični krpi repne plavuti (**homocerkalni rep**; Sl. I/1 C). Vendar pa je simetričnost predvsem zunanja. Na kavdalnem koncu hrbtenice mnogih kostnic je nekaj vretenc reduciranih in zlitih v trnasti **urostil** (gr. *oura* = rep + *stylos* = steber) (Sl. I/2, Sl. I/3), ki je usmerjen v zgornji del plavuti. Nekatere mesnatoplavutarice pa imajo drugačen tip simetrične repne plavuti, **dificerkalnega** (gr. *diphyes* = dvojen; Sl. I/1D).

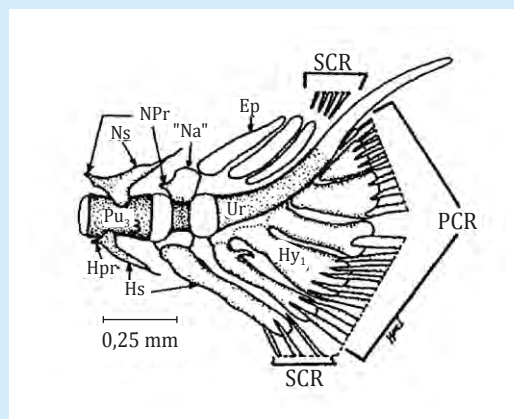


Slika I/1 Štirje osnovni tipi repne plavuti. A = heterocerkalna plavut, značilna za večino hrustančnic in za nekatere žarkoplavutarice (npr. za veslokljune, *Polyodontidae*, in jesetre, *Acipenseridae*). B = protocerkalna plavut, značilna za škrgoustko (*Branchiostoma*). C = homocerkalna plavut, značilna za večino rib, z več različki (zaokrožena na koncu, viličasta, čokata idr.). D = dificerkalna plavut, značilna za ribe pljučarice, piškurje idr. (Povzeto: <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/88/PletwyRyb.svg>)

Med vsemi plavutmi je samo repna neposredno povezana s hrbtenico. Raziskovalci so natančno proučili (embrionalni) razvoj repnih (uralnih) in predrepnih (preuralnih) vretenc žarokoplavutaric, kakor tudi njihovo osifikacijo in spremembe, ki prispevajo k nastanku (koščene) repne plošče ali repnega kompleksa in specifičnega hipuralnega sklepa, s katerim je repna plavut pripeta na zadnje popolno vretence hrbtenice (Sl. I/2). Zaradi lažjega razumevanja zlitja repnih koščic dodajamo razvojno stopnjo repnega skeleta pri pravi mečarici (*Xiphias gladius*) (Sl. I/3).



Slika I/2 Stranski pogled na repni kompleks odrasle prave mečarice (*Xiphias gladius*): hipuralni sklep med urostilom (Ur) in predrepnim vretencem (Pu2). Nekateri deli repnega kompleksa se med razvojem zlijejo (npr. hipuralne kosti 1 – 4 se zlijejo med seboj in z urostilom) in oblikujejo repno ploščo. **Legenda:** Ep = epuralne kosti; Hs = avtogeni (samonikli) hemalni trn; PCR = osnovne repne plavutnice; Ph = parhipuralna kost (specializiran hemalni lok s hemalnim trnom); SCR = pomožne repne plavutnice; Un = uronevralna kost; Ur = urostil. Kostni deli repnega kompleksa so svetle (bele), repne plavutnice pikčaste. (Vir: Potthoff in Kelley, 1982)



Slika I/3 Stranski pogled na repni kompleks pri kasnejši razvojni stopnji prave mečarice (*Xiphias gladius*; standardna dolžina 12,6 mm). Urostil (Ur) je izrazito trnast, nad njim so epuralni in pod njim hipuralni elementi (tj. modificirani spinalni in hemalni trni zasnove centrov repnih vretenc, zlitih v urostilu). **Legenda:** HPr = prezigapofiza hemalnega loka; »Na« = specializiran nevralni lok; NPr = prezigapofiza nevralnega loka; Ns = nevralni trn. Druge okrajšave kot pri Sl. I/2. Hrustanec je svetel (bel), kosteneči deli so pikčasti. (Vir: Potthoff in Kelley, 1982)

1.2. PRIMERJALNA ANATOMIJA V HISTORIČNEM IN NEHISTORIČNEM KONTEKSTU

Primerjalna analiza vključuje vrsto metod in postopkov, s katerimi iščemo odgovore na različna biološka vprašanja. Primerjalno analizo lahko razumemo v historičnem ali v nehistoričnem kontekstu. S **historično** analizo proučujemo evlucijske pojave in s tem zgodovino življenja. Tako npr. na temelju primerjave izbranih morfoloških lastnosti lahko organizme klasificiramo v skupine ali pa rekonstruiramo evlucijski razvoj,

oz. filogenezo neke skupine. Pogosto takšne historične primerjave niso omejene samo na klasifikacijo, ampak se ukvarjajo z evlucijskim procesom na podlagi morfoloških enot, kot so: sklepi, okončine, oči itn.

Pri **nehistoričnih** primerjavah gre za analizo zunaj evlucijskega okvira in ne za sklepanje o klasifikaciji organizmov ali osvetlitvi njihovega evlucijskega izvora. Nehistorične primerjave so

navadno ekstrapolacijske. Navajamo naslednji primer: ob testiranju nekaj mišic pri vretenčarjih lahko ugotovimo, da tvorijo moč 15 N (njutnov) na kvadratni centimeter preseka mišičnega snopa. Moč izračunamo iz mase, ki jo pomnožimo s

pospeškom ($1\text{N} = \text{kg} \times \text{m/s}^2$). V praksi večinoma ne testiramo vseh mišic, ampak sklepamo, da tudi druge mišice istega preseka tvorijo podobno moč (pri enakih drugih pogojih). Skratka, izmerjeno moč v nekaterih mišicah ekstrapoliramo na druge.

1.3. NAČELA EVOLUCIJSKE TEORIJE

Zamisel o evoluciji se običajno veže na Charlesa **Darwina**. Vendar pa Darwin ni bil prvi, ki bi predvidel, da se organizmi evolucijsko razvijajo oz. spreminjajo. Misel, da se živali in rastline sčasoma spreminjajo, je bila znana že v antični grški filozofiji, pred 2500 leti. **Anaksimander** je razvil zamisli o poteku sprememb iz ribam podobnih in luskastih živali v kopenske oblike. V 18. stoletju je prevladovala misel, da so vrste ustaljene in nespremenljive. Tako je mislil tudi Carl **Linne** (latinizirano Carolus Linnaeus, 1707–1778), utemeljitelj poimenovanja rastlin in živali z binarno nomenklaturo. Čeprav so se v omenjenem stoletju znanstveniki večinoma izogibali striktni religiozni obrazložitvi narave, je nasploh veljala biblijska razlaga o stvaritvi.

Med tistimi, ki so se postavili na stran evolucije – ni jih bilo veliko – je bil Jean Baptiste de Monet **Lamarck** (1744–1829). Opredelil je tri podlage evolucijske misli, in sicer: dejstvo, smer in mehanizem. Kot **dejstvo** evolucije je utemeljeval, da se živali skozi čas spreminjajo. Vendar pa v tem ni bil dosleden, saj je menil, da najenostavnejše oblike življenja nastanejo spontano. Kot **smer** evolucije je opredelil progresivne spremembe pri vrstah na dvigajoči se (premočrtni) lestvi (»veliki verigi bitij«, lat. *scala naturae* = lestva narave; *scalae* = stopnice, lestva), od najnižjih na enem koncu do najbolj zapletenih in »popolnih« (gre za označitev ljudi) na drugem. **Mehanizem evolucije** je opredelil kot **nujo, ki sama po sebi tvori dedne spremembe**. Ko se okolje spremeni, se živali soočijo z novimi zahtevami in razvijejo ustrezne odgovore (koncept adaptacije). Nuja (potreba) spremeni presnovo, spremeni se torej »notranja« fiziologija organizma, ki sproži pojav novih sestavin kot odgovor

na nujo. Novonastale značilnosti pa se nato prenesejo na potomce. Takšen Lamarckov pogled na evolucijo je v bistvu pomenil »dedovanje pridobljenih značilnosti«. Vendar pa je Lamarck **pomešal neposredne fiziološke učinke** (nastale npr. pri določenem opraviilu), **torej »notranje« potrebe organizma, z dolgoročnimi učinki evolucijskih sprememb**.

Lamarck je leta 1809 objavil delo Zoološka filozofija (*Philosophie Zoologique*), ki so ga njegovi sodobniki imeli sprva predvsem za zabavno tuhtanje »poeta«, sčasoma pa je postala njegova utemeljitev evolucije ugledno znanstveno delo.

Darwin (1809–1882) torej ni prvi izrazil ideje o evolucijskem razvoju živali, je pa nazorno razložil pogoje in mehanizme evolucijskih sprememb. Opozoril je, da se število pripadnikov katerekoli vrste naravno povečuje, ker imajo visok reprodukcijski potencial. Zaradi večjega števila se sredstva za preživetje porabljajo hitreje in se redčijo. To sproži tekmovanje za njihovo pridobitev, saj razpoložljiva količina dobrin ne omogoča preživetja vseh osebkov. Darwin je označil mehanizem determinacije, po katerem določeni organizmi preživijo in drugi ne, kot mehanizem naravne selekcije (naravnega izbora). **Zanj je bila naravna selekcija mehanizem evolucijskih sprememb**.

Mehanizem evolucije z naravno selekcijo sta neodvisno drug od drugega odkrila in leta 1858 javnosti predstavila dva znanstvenika, Charles Darwin in Alfred Wallace, oba predstavnika ugledne naturalistične tradicije v viktorijanski Angliji. To je bil čas opazovanja rastlin in živali v njihovem naravnem okolju.

Alfred Russel **Wallace** (1823–1913), eden od utemeljiteljev zoogeografije, je bil 14 let mlaj-

ši od Darwina. V Angliji in nato v tujini je iskal redke rastline in živali ter jih iz eksotičnih dežel prinašal v domovino. Zgodaj leta 1858 je zbolel na enem od otokov v Moluškem morju in se spomnil dela duhovnika in ekonomista Malthusa, ki ga je svoj čas prebral. V tem delu (*An Essay on the Principle of Population as it affects the Future Improvement of Society*, 1798) Robert Thomas **Malthus** (1766–1834) obravnava demografsko vprašanje in piše, da **nenadzorovano razmnoževanje v človeški družbi povzroči geometrijsko rast populacije, medtem ko je rast pridobivanja hrane počasnejša**. Če pride do pomanjkanja hrane, nekateri preživijo in mnogi ne. To idejo je Wallace prenesel na vse vrste. Svoje poglede je zapisal in delo poslal Darwinu s prošnjo za mnenje. Darwin je bil presenečen, saj je Wallace opisal ideje, s katerimi se je sam ukvarjal. Pravzaprav je Darwin že 20 let pripravljalk rokopi o mehanizmu evolucije. Tudi Darwina je spodbudila Malthusova razprava in ga napeljala na misel o prednostih prilagoditve (adaptacije). Če živalim zmanjka hrane, podobno kot pri ljudeh, pride do **kompeticije** (tekmovalnosti): tiste živali z ustrezno prilagoditvijo so v prednosti. Darwin in Wallace sta pripravila vsak svoje besedilo, ki so ju v odsotnosti avtorjev prebrali na srečanju Linnean Society v Londonu julija 1858. Naslednje leto pa je izšlo znamenito Darwinovo delo Izvor vrst (s polnim imenom: *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*). Darwin je h konceptu evolucije prispeval znanstveno doslednost in skladnost, zato se je evolucijske teorije prijelo ime **darwinizem**.

V tedanjem času sta bili znanost in religija tesno povezani. Stoletja je bila na vprašanje o izvoru življenja priročna razlaga o božji stvaritvi, kot je bilo opisano v Genezi (prvi knjigi Starega testamenta). Darwinizem je v to podvomil na podlagi naravne razlage. To je povzročilo takojšnjo polemiko, ki v nekaterih pogledih še vedno traja. Sam Darwin se je ognil sporom in prepustil drugim, da v javnosti branijo idejo o evoluciji.

Že Darwin se je zavedal dveh kritičnih točk svoje razlage evolucije, in to vprašanja o variaci-

jah in o času izvora vrst. Danes poznamo predvsem na podlagi izsledkov v genetiki znanstvene odgovore na obe vprašanji. Variacije povzročajo mutacije genov. Starost Zemlje pa je že lord **Kelvin** (William Thompson, Kelvin of Largs, 1824–1907) znanstveno ocenil na podlagi merjenja temperature v globokih rudarskih rovih. Na podlagi presoje o ohlajevanju Zemlje in upoštevanje stalno stopnjo ohlajanja od njenega prvotnega raztopljenega stanja do nove dobe, je Kelvin ekstrapoliral, da Zemlja ni starejša od 24 milijonov let. Ni pa Kelvin vedel, da naravna radioaktivnost v Zemljini skorji prispeva k ogrevanju površine. Novejša proučevanja dokazujejo, da je Zemlja stara nekaj milijard let ($4,54 \pm 0,05$ milijarde let).

Evolucija je sprememba podedovanih značilnosti pri bioloških populacijah skozi zaporedne generacije. Evolucijski proces zajema diverziteteto na vsaki stopnji biološke organiziranosti, tj. živalske vrste, posameznega organizma in molekule, kot so DNK in proteini. Obstoječi vzorci bi-odiverzitetete so nastali tako s **speciacijo** (nastajanjem novih vrst med evolucijo) kot z **ekstinkcijo** (izumrtjem vrst).

Sodobna evolucijska misel je v letih 1920–1930 združila Darwinov naravni izbor, teorijo mutacij in mendeliansko dedovanje v enotno teorijo, ki je lahko razložila opažene vzorce vrst v populacijah v primerjavi s fosilnimi ostanki v paleontologiji kot tudi kompleksne celične mehanizme v embriologiji (razvojni biologiji). Z razložitvijo zgradbe DNK (James Watson in Francis Crick, 1953) je molekularna biologija izboljšala naše razumevanje odnosov med genotipi in fenotipi. Napredovala je tudi filogenetska sistematika. Leta 1973 je evolucijski biolog Theodosius Dobzhansky poudaril, da je v biologiji smiselno le tisto, kar je razložljivo z evolucijo.

Naravni izbor lahko povzroči evolucijo, če obstoji dovolj genetskih variacij v populaciji. **Variacije** pa izvirajo iz (1) mutacij dednega materiala, (2) premešanja genov med spolnim razmnoževanjem (rekombinacija genov med mejozo), (3) s selitvijo genov med populacijami (genski tok) in tudi s (4) pridružitvijo dednine nekaterih virusov in njene ustalitve v genomu živali. Genski

tok nastane z zamenjavo genov med populacijami in med vrstami in je lahko vir novih variacij v populaciji ali v vrsti.

François Jacob (Nobelov nagrajenec) je pomembno prispeval k razumevanju operonske regulacije izražanja genov. Slikovito je rekel (1977), da **evolucija deluje s tistim, kar ima: prej kombinira z obstoječimi deli na nov način, kot ustvarja nove dele**. Drugič, napovedal je, da se takšno početje (»šušmarjenje« oz. naključno ravnanje z obstoječimi deli dednine) najverjetneje pojavi pri tistih genih, ki sodelujejo pri izgradnji (razvoju) embria in ne pri funkcionalnih genih odraslega organizma. Wallace Arthur (2004) je predvidel štiri načine Jacobovega »šušmarjenja« na ravni izražanja genov, ki določajo fenotipske variacije, primerne za naravni izbor. To so **heterotopija** (sprememba položaja), **heterokronija** (sprememba časa), **heterometrija** (sprememba količine) in **heterotipija** (sprememba načina) izražanja genov.

Omenjeno Jacobovo trditev pa moramo dopolniti. Med evolucijo je prihajalo tudi do »ustvarjanja« novih delov genoma živali, in to **s pridobitvijo dednine virusov**. V genom vretenčarjev, tudi v človekovo dednino, so se med evolucijo naselili retrovirusi in se v njem delno ustalili. Ti vključeni retrovirusi, poimenujemo jih endogeni (notranji) retrovirusi, se dedujejo vertikalno po Mendeljevih načelih (op.: za razliko od zunanjih retrovirusov, ki se prenašajo horizontalno). Večina endogenih retrovirusov pa je defektnih z vidika replikacije, zaradi točkovnih mutacij in izgube delčkov dednine (delecije).

Biološki pomen večine endogenih retrovirusov je sicer majhen, vendar pa nekateri ohran-

najo sposobnost izražanja vsaj določenih genov, ki delujejo ugodno ali škodljivo na gostitelja. Pri sesalcih so znanstveniki odkrili več endogenih retrovirusov, ki pomembno vplivajo na njihovo reprodukcijo, še posebej na morfogenezo placente. Izražajo se npr. v sinciciotrofoblastu človeka in miši ter povzročajo zlitje posameznih trofoblastnih celic v sincicij (celično gmoto z več oz. veliko jedri). Ta pa povzroči invazivno vraščanje zunanjih plodovih ovojnica v sluznico maternice. **Pravzaprav je uspešen razvoj placente in embriev dobesedno odvisen od teh endogenih retrovirusov**. Blokiranje njihovega izražanja povzroči zastoj v razvoju placente in posledično odmrtje embriev. Podobne ugotovitve veljajo še za druge sesalce (npr. za kunce, mesojede, ovce, govedo).

Skratka, vključitev retrovirusnih genov v genom sesalcev je s konvergentno evolucijo omogočila nastanek razčlenjenih placentalnih struktur. **Nekatere sekvence endogenih retrovirusov so postale nujne za dokončanje nosečnosti, kar kaže na kompleksnost in mnogostranskost molekulskega ustroja, ki se je razvil skozi placentalno evolucijo** (A. Dupressoir in sod., A pair of co-opted retroviral envelope *syncytin* genes is required for formation of the two-layered murine placental syncytiotrophoblast; www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1112304108).

To pa hkrati pomeni, da genomske in genetske analize ne smejo obravnavati samo mutacij in rekombinacij genov, ampak morajo upoštevati tudi na novo pridobljene eksogene gene parazitskega izvora, ki so lahko odgovorni za dramatične evolijske prehode. Prehod z valečih (oviparih) na placentalne sesalce bi lahko bil nazoren primer (Cornelis in sod., 2012).

1.4. ZNANOST O EVOLUCIJI IN KREACIONIZEM

1.4.1. Oprelitev razmerja do kreacionizma

Kreacionizmu ni mogoče pripisati temeljnih značilnosti znanosti, pač pa teološke in ideološko-politične (vzemimo primer predsednika ZDA

Georga W. Busha, ki je podpiral uvedbo kreacionizma v šole), zato se bomo od njega omejili. V okvirju pa vendarle posredujemo nekaj vsebin, ki jih biolog mora poznati, saj se z njimi srečuje pri svojem strokovnem delu v sekularnem družbenem okolju.

II. POJASNILO O KREACIONIZMU.

Leta 1925 je bil učitelj biologije John Scopes obsojen (popularno poimenovanje sojenja je bilo »**Scopesovo opičje sojenje**«, angl. »the Scopes Monkey Trial«), ker je prekršil t. i. Butlerjevo listino, tj. zakon države Tennessee, ki je eksplicitno prepovedoval poučevanje evolucije. Ta zakon je med drugim določal, da *'protizakonito ravna vsak učitelj na kateri koli univerzi, realki ali drugi javni šoli v državi ..., če razlaga katero koli teorijo, ki zanika pripoved o božji stvaritvi človeka, kot jo uči Biblija, ter namesto tega uči, da je človek potomec nižje živalske vrste'*. Sodnik ga je obsodil in kaznoval z globo 100 dolarjev. To pa je bilo v nasprotju z zakonom, ki je omejeval višino globe, ki jo lahko izreče sodnik sam, in sicer do 50 dolarjev. Zaradi te tehnične napake je vrhovno sodišče države Tennessee obsodbo zavrnilo.

Leta 1981 je bil še en podoben sodni postopek v ZDA, na okrajnem sodišču v Little Rocku, državi Arkansas. V tem primeru je bil povod ustavni akt 590 države Arkansas, ki je določal, da *'morajo javne šole v tej državi uravnoteženo obravnavati kreacijsko znanost in evolucijsko znanost'*. Ta akt je definiral »kreacijsko znanost«, in sicer na naslednji način: »Kreacijska znanost« vključuje znanstvene podatke in zaključke, ki nakazujejo (1) nenadno stvaritev vesolja, energije in življenja iz nič, (2) nezadostnost mutacij in naravne selekcije za razvoj vseh živih organizmov iz enega organizma, (3) možnost sprememb le znotraj določenih meja prvotnega stvarjenja rastlin in živali, (4) obstoj ločenih prednikov človeka in opic, (5) razlago geologije Zemlje s katastrofičnostjo, ki vključuje vesoljni potop, ter (6) razmeroma nedaven pojav Zemlje in nekoliko kasneje življenja.

Akt 590 je torej še vedno predpostavljal religiozno prepričanje, sicer nekoliko spremenjeno (tako je npr. sprejemal obstoj mutacij in naravne selekcije), o stvaritvi sveta. Seveda pa »kreacijska znanost« sploh ni znanost. 5. januarja 1982 je sodnik William Overton ovrzel akt 590 države Arkansas, ki je bil znan kot »the balanced-treatment law«. Zaradi svojega blagega in neškodljivega naslova je zakon 590 – podoben zakon sta imeli tudi Louisiana in Tennessee – predstavljal glavno oviro pravemu poučevanju znanosti v javnih šolah. Podporniki tega zakona so dokazovali, da je evolucija le teorija in zato na istih podlagah kot druge teorije o naravi in o izvoru sodobnega človeka, *Homo sapiens*. Še posebej je zakon 590 zahteval, da naj bi kreacionisti poučevali biologijo. Kreacionisti so dokazovali, da je trditev »na začetku je Bog ustvaril Nebesa in Zemljo« tudi teorija.

Pri razglasitvi neustavnosti akta 590 je sodnik Overton med drugim zapisal: »... očitno je, da je namen in učinek akta 590 napredek v javnih šolah ... Sodišče ne bi nikoli kritiziralo ali diskreditiralo katere koli osebne izpovedi, ki temelji na prepričanju. Kajti vsakdo lahko svobodno pristopi k znanstvenemu poizvedovanju na kateri koli način, ne more pa pravilno opisati uporabljene metode kot znanstvene, **če izhaja iz določene (vnaprejšnje) ugotovitve in odklanja to spremeniti glede na dokaze, ki se pojavijo med preiskovanjem.**«

Sodobni kreacionisti še vedno zagovarjajo tezo o »znanstvenem kreacionizmu« in »inteligentnem načrtu«, pri čemer pogosto zanikajo pomen genov v razvoju, kajti priznanje genskih sprememb bi upravičilo pojav evolucije. Tako npr. trdijo, da populacijska genetika ne zmore razložiti izvora nekaterih struktur, npr. očesa, zato naj bi bil darvinizem napačen. Kako naj bi se tako sestavljena struktura pojavila z naborom naključnih mutacij? Mutacije naj bi po njihovi razlagi le uničile sestavljene organe, ne ustvarile. Ne omenjajo številnih proučevanj gena *Pax6* ali recipročne indukcije. Toda če dodamo populacijski genetiki ugotovitve razvojne genetike, takoj uvidimo, da se oko lahko razvije z indukcijo ter da koncepta moduliranja (spreminjanja) in soodvisnega napredovanja zlahka razložita tak pojav. In če upoštevamo še to, da je nastanek očesa pri vseh znanih filogenetskih linijah osnovan na enak način pretvarjanja signalov in z rabo gena *Pax6*, ni težko prepoznati dedovanja z modifikacijami, ki omogoča nastanek raznih tipov oči.

Populacijska genetika obravnava variacije v populaciji, tj. gene pri odraslih organizmih, ki omogočajo boljši reprodukcijski uspeh, preživetje najprimernejših osebkov in naravni izbor; medtem ko se **razvojna genetika** ukvarja z variacijami med populacijami, tj. z geni, ki sodelujejo pri izgradnji organizmov med embrionalnim in larvalnim razvojem.

Med sodobnimi kreacionisti se je uveljavil Michael J. Behe, ameriški biokemik (profesor biokemije na Lehigh University v Pensilvaniji). Najbolj je znan po svojem argumentiranju nerazdružljive zapletenosti (angl. irreducible complexity); po njegovem mnenju so nekatere biokemične in celične strukture preveč zapleteno sestavljene, da bi njihov obstoj lahko razložili z znanimi evolucijskimi mehanizmi in so zato verjetno posledica **inteligentnega načrta**. To razlago velika večina znanstvene skupnosti zavrača. Zavračajo jo tudi sodelavci Beheja na biološkem univerzitetnem oddelku. V svoji javni izjavi so zapisali, da inteligentni načrt nima osnove v znanosti; ni bil eksperimentalno preverjen in ga ni mogoče sprejeti za znanstvenega. Vendar pa Behe za razliko od mnogih kreacionistov sprejema splošno descendenco vrst (tj. znanstveno trditev, da vsi organizmi izhajajo iz skupnega prednika), vključno z ugotovitvami, da je človek potomec prednikov primatov. Prav tako sprejema znanstveno ugotovljeno starost Zemlje in vesolja. (http://en.wikipedia.org/wiki/Michael_Behe)

Razmerje med religijo in znanostjo so od klasične antike naprej opredeljevali filozofi, teologi, znanstveniki in drugi razumniki. Ocenjujejo ga različno, kot konfliktno, harmonično ali medsebojno neprimerljivo (Wikipedia: *Relationship between religion and science*; 14. 7. 2015). O znanosti je spregovoril tudi papež Frančišek v svoji encikliki *O skrbi za naš skupni dom* (*On care for our common home*), izrecno v poglavju *Religije v dialogu z znanostjo* (*Religions in dialogue with science*). Parlamentarna skupščina Sveta Evrope je 4. oktobra 2007 sprejela resolucijo 1580 z naslovom *Nevarnosti kreacionizma v izobraževanju* (*The dangers of creationism in education*), v kateri je razmejlila kreacionizem od znanosti: odklanja poučevanje kreacionističnih idej v kateremkoli predmetu, razen v verouku.

1.4.2. Opredelitev bistvenih značilnosti znanosti

Za razumevanje bistva znanosti je treba nekoliko osvetliti njene **temeljne značilnosti**. Filozofi in zgodovinarji znanosti, prav tako tudi sami znanstveniki, imajo v podrobnostih različna mnenja glede vprašanja, kaj je znanost. Široko soglasje pa so dosegli glede treh glavnih značilnosti prave znanosti. Te so:

Materializem. Znanstvene razlage morajo temeljiti na materialnih vzrokih in ne smejo prizadeti naravnih zakonov.

Preverljivost. Znanost predpostavlja, da je ugotovitve mogoče preveriti (testirati) v materialnem svetu. To pa pomeni, da mora biti izhodišče znanstvenega raziskovanja opredeljeno in s tem poskus ponovljiv, rezultat pa preverljiv.

Zmotljivost. Znanstvena razlaga mora biti takšna, da jo lahko pri novih spoznanjih (glede na nove dokaze ali poglede) izpodbijamo. Ta drža

predstavlja izhodišče samokorekcijskega značaja znanosti. Kot primer samokorekcije navajamo staro in novo razlago evolucije možganov (Sl. 3).

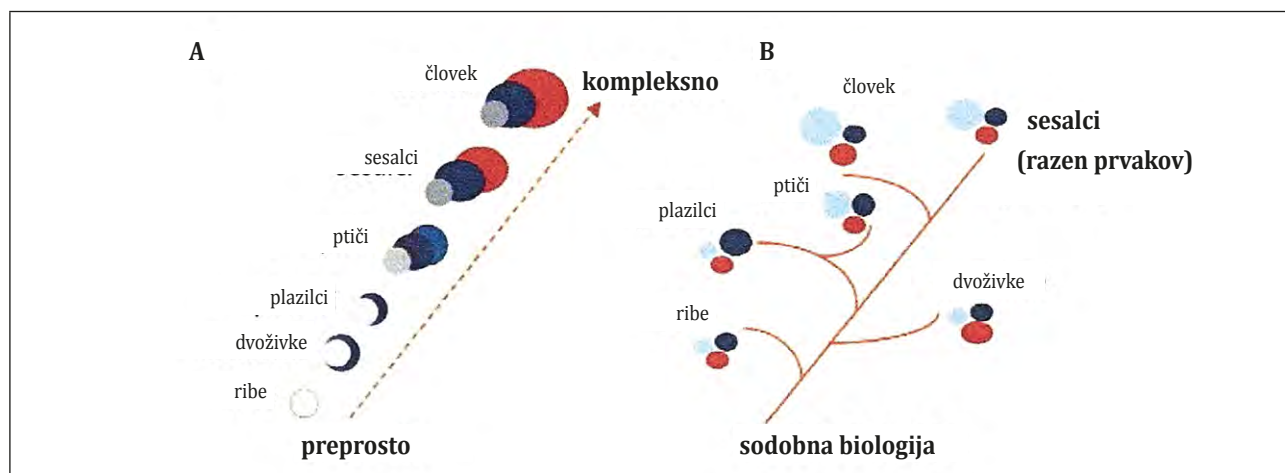
V zvezi z obravnavano snovjo naj najprej opredelimo pojem **teorije**. Kot že rečeno, so kreacionisti hoteli zožiti koncept evolucije na »teorijo«, ki naj ne bi bila dejstvo. Toda teorija ni zgolj neko dejstvo. Je sistem idej in zasnov povezanih v red: sistem, ki osmisli pridobljene podatke (rezultate) opazovanj. **Teorije so intelektualno jedro znanosti.** Specifične preverljive trditve, ki izhajajo iz znanstvenih teorij, imenujemo **hipoteze**. Končno, znanost pridobiva **podatke** ali dejstva iz različnih virov: iz opazovanj, raziskovalnih postopkov, poskusov in primerjav. Smisel raziskovanja je torej v tem, da se podatki (vedno) zbirajo glede na določeno hipotezo ali teorijo. Seveda pa obstoji stalno prepletanje med teorijo in podatki in dober znanstvenik spremeni in prilagodi svojo teorijo, ko mu podatki (dejstva) to nakazujejo. Vse to pa omogoča odstranjevanje napak in oblikovanje **novih teorij**.

Smisel zoologije in s tem tudi primerjalne anatomije je razumeti življenje živali: njihov izvor, evolucijo in funkcijo, kakor tudi njihovo organiziranost. Poleg drugih znanstvenih kriterijev sta za zoologijo in druge veje biologije pomembni dve lastnosti živega sveta: **historičnost** in **hierarhičnost**. Pravzaprav pridobi raziskovanje organizmov in njihovega delovanja popoln smisel (duhovno celost) šele tedaj, ko spoznanja primerjamo in razlagamo s stališča evolucije.

Na tem mestu se je primerno spomniti **začetkov znanosti**, ki segajo v šest/sedmo stoletje pred našim štetjem v čas antičnih Grkov, in to jonskih naravoslovcev. Ti so zavrgli vsako izročilo in razodetje ter zahtevali popolno avtonomijo duha. Prvi naravoslovec, ki je uporabljal znanstveno metodo mišljenja, je bil **Tales iz Mileta** (624–545). Prvi je opozoril na pomen Malega voza za nočno plovbo, Egipčanom je pokazal način, kako izračunati višino piramid iz dolžine sence itn. Talesu sta bili snov in sila eno, ta **hiloizem** (gr. *hyle* = snov, *zoe* = življenje) pa je pomenil napredek od mitologije k naravoznanstvu. Omeniti velja nadalje **Anaksimandra** (ok. 611–546), ki je menil, da so organska bitja vzniknila iz zemljine vlage ter se nato stopnjema razvijala: prve naj bi bile ribe, iz njih naj bi po osušitvi zemlje nastale kopenske živali, iz teh pa na koncu človek.

Anaksimander velja za najstarejšega prednika **descendenčne teorije**, tj. razlage o potomstvu (izhajanju iz prednikov). **Empedokles** (ok. 495–435) je med drugim trdil, da se stvari porajajo po naključju, ohranijo pa se tiste, ki imajo dovolj moči v boju za obstanek, kar je pravzaprav načelo naravnega izbora (naravne selekcije). V tem pogledu je bil tudi Empedokles Darwinov daljni predhodnik.

Aristotel (384–322) je sistematično in celovito povzel znanje antične Grčije. Za nas je posebej zanimivo njegovo delo *Historia animalium*, v katerem je med drugim razdelil opice v tri osnovne skupine: (1) **pithekoi**, oblike z reduciranim repom; (2) **keboi**, oblike z dolgim repom; in (3) **kynokephaloi**, »pasjeglave oblike«, pavijani. **Plinij starejši** (23–79), rimski pisec, je v svojem delu **Naravoslovje** (*Naturalis historia*; kompilacija 37 knjig, pravzaprav nekakšna enciklopedija) navedel, da so prvaki zelo podobni človeku. **Galen iz Pegama** (129–199), grški zdravnik in medicinski pisec, pa je seciral vrsto opic, tudi tiste človeku podobne, in ugotovil, da so po skeletu, prebavnem traktu ter mišičnem in krvožilnem sistemu podobne človeku. Opravljal je tudi fiziološke poskuse. Njegova dela (skupaj preko 100) so bila skoraj 15 stoletij najpomembnejši vir medicinskega znanja.



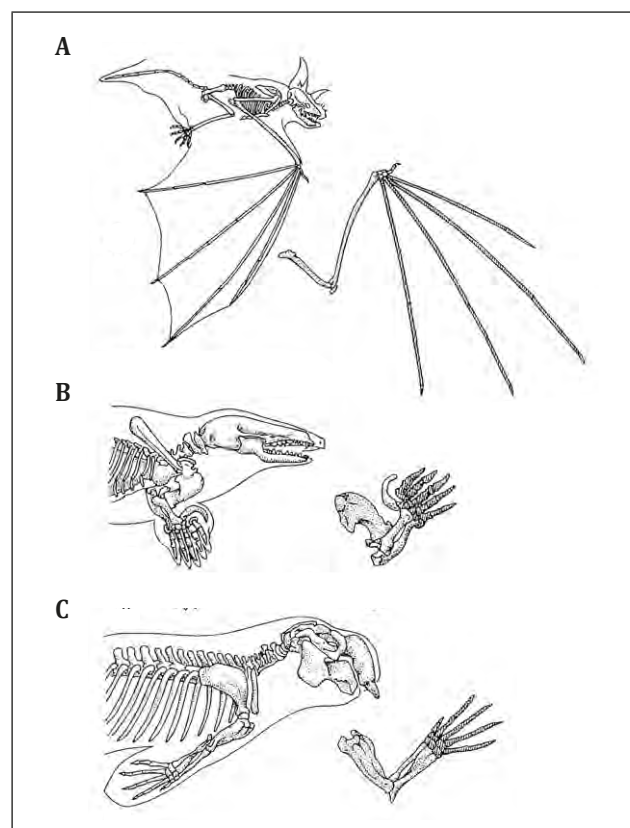
Slika 3: **Shematična predstavitev dveh teorij o evoluciji možganov.** (A) Zastarela teorija 'scala naturae', po kateri je evolucija ponazorjena z linearno progresivno lestvijo: iz 'nižjih' (preprostejših) vrst naj bi se razvile 'višje' (kompleksne) vrste; od rib in dvoživk na dnu, preko plazilcev in ptičev do primatov in človeka na vrhu. Vsak krogec predstavlja različno področje možganov, bodisi staro ali novo. (B) Sodobna teorija, pri kateri je evolucija prikazana v obliki drevesa in so se nove vrste razvile iz starejših predhodnih oblik. Glede na evolucijo možganov izhaja večja kompleksnost možganov iz živčnih struktur, ki so že bile prisotne pri prednikih, in to tako, da so se posamezna področja možganov povečala. Skratka, ne nastajajo novi deli možganov, pač pa se določena področja specializirajo. Krogi predstavljajo tri dele možganov (sprednji možgani, *Prosencephalon*; srednji možgani, *Mesencephalon*; zadnji ali rombasti možgani, *Rhombencephalon*), ki se med evolucijo povečajo ali zmanjšajo in s tem se spreminja tudi njihova kompleksnost. (Vir: Emery in Slayton, 2005)

1.5. ZGODOVINSKI PREDHODNIKI SODOBNE PRIMERJALNE ANATOMIJE IN VPRAŠANJE TELESNIH NAČRTOV VRETENČARJEV

Proučevanju zgradbe in evolucije organizmov sta povezani in se podpirata. Evolucijo je mogoče v veliki meri razlagati neposredno po anatomiji fosilov. Vendar pa anatomi 19. stoletja glede evolucije niso bili enotni. Thomas Henry **Huxley** (1825–1895) jo je goreče zagovarjal, nekateri drugi, npr. Richard **Owen** (1804–1892), pa ne. Evolucijske spremembe je odklanjal tudi zoolog George **Cuvier** (1769–1832). Cuvier je poudarjal povezanost med funkcijo in zgradbo telesnih delov. Organizme je razumel kot funkcionalne celote. Telesne dele je razvrstil na nadrejene (dominantne) in podrejene, vsi pa so po njegovem med seboj kompatibilni (adaptirani). Menil je, da je pravilno delovanje organizma odvisno od njihove medsebojne harmoničnosti. V kolikor se en del spremeni, to prekine normalno delovanje z njim povezanih delov in delovanje celote odpove. Cuvier je sklepal, da do evolucijskih sprememb preprosto ne more priti: končale bi se, preden bi se začele. Dodajmo, da je Cuvier proučeval tudi fosile in ugotovil, da se tisti iz starejših plasti kamenin zelo razlikujejo od najdenih v mlajših plasteh in od sodobnih živali; svoje najdbe je objavil leta 1812. Čeprav je odločno zavračal evolucijo, je njegovo delo dokazovalo v takratnem času heretično misel o izumiranju živalskih vrst. Podobno kot Cuvier je tudi Owen verjel, da vrste niso spremenljive. Je pa trdil, za razliko od Cuvierja, da je treba razložiti skladnost med določenimi telesnimi deli pri različnih živalih, npr. primerljivost ogrodja prhuti netopirja z ogrođjem sprednjih okončin krta oziroma plavuti dugonga (Sl. 4).

Owen je našel rešitev v (domnevnem) obstoju pravzorcev, arhetipov. Menil je, da je **arhetip** vrsta biološke matrice (shema) domnevnega načrta, po katerem so organizmi zgrajeni. Vsi telesni deli izvirajo iz tega načrta. Pripadniki vsake pomembnejše živalske skupine naj bi bili zgraje-

ni na podlagi istega temeljnega načrta. Owen se je poglobil v zgradbo vretenčarjev in ugotovil, da je hrbtenica sestavljena iz ponavljajočih se vretenčnih enot, kar je označil kot **vretenčarski arhetip** (Sl. 5).

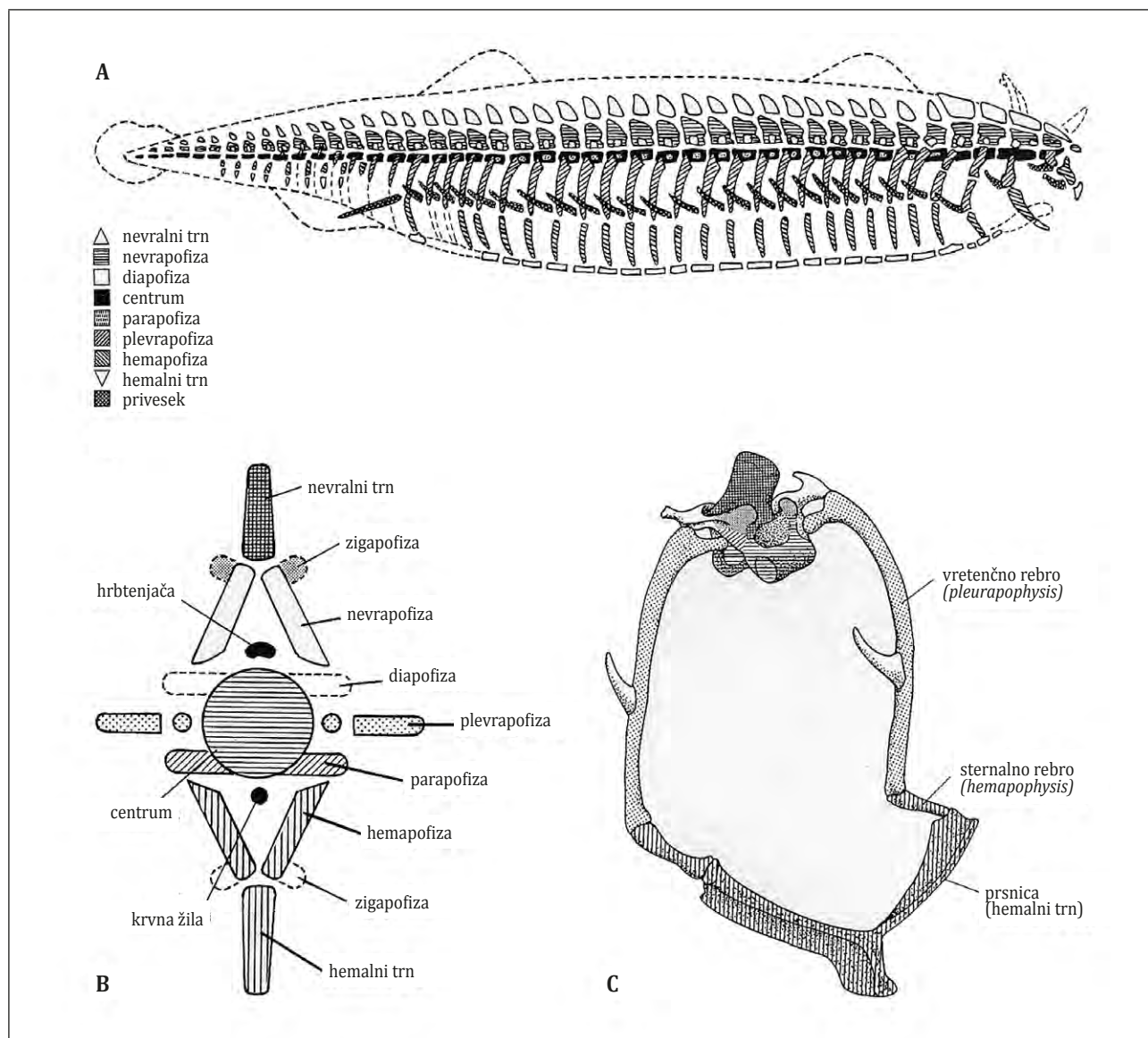


Slika 4: **Skelet sprednje okončine netopirja (A), krta (B) in dugonga** (vilastorepe morske krave) (C) (Vir: R. Owen). **Opis:** Sprednje okončine netopirja, krta in dugonga izhajajo iz njihovega skupnega prednika, so pa anatomsko prilagojene različni funkciji: letenju v zraku, kopanju v zemlji in plavanju v vodi.

Owen je telesno zgradbo idealiziral. Tudi v zgradbi lobanje je videl vretenčne enote. Zanimivo pa je, da je pesnik **Johann Wolfgang von Goethe** (1749–1832), ki se je ukvarjal tudi z anatomijo, prvi domneval, da nastane lobanja vretenčarjev iz modificiranih in združenih vretenc. To zamisel so nato razširili **Lorenz Oken** (1779–1851) in drugi.

T. H. Huxley je v letih 1857–1859 javnosti predstavil »vertebralno teorijo lobanje«. Obdelal je kost za kostjo, očrtal homologijo vsake kosti in njen razvoj. Ugotovil je, da je lobanja vseh vretenčarjev zgrajena po enakem načrtu, vendar ta načrt ni identičen tistemu pri vretencih. Preprosto, lobanja vretenčarjev ni vretenčni podaljšek hrbtenice. Zmagoslavje darvinizma v 20. stoletju je, razumljivo, zamaknilo zanimanje za delo morfologov, kot sta bila Cuvier in Owen.

Tudi pojav molekularne biologije je prispeval k temu. Vse pomembnejše delo na področju biologije se je v glavnem skrčilo in poenostavilo na kemične postopke, ki urejajo molekule (molekularna biologija). Sčasoma pa so se vprašanja, ki sta jih obravnavala Cuvier in Owen, prenesla v sodobni kontekst. Cuvierjevo poudarjanje adaptacije je dobilo nov zalet pri pojasnjevanju biološkega načrta (angl. *biological design*) oz. telesnega ustroja.



Slika 5: **Vretenčarski arhetip** (Richard Owen). A: Owen je menil, da telo vretenčarjev sestoji iz ponavljajoče se vrste vretenčnih enot, kar je poimenoval vretenčarski arhetip. B: Idealno vretence po Ownu: vsako vretence potencialno vključuje številne elemente, četudi niso vsi izraženi pri vsakem vretencu. C: Idealiziran tip vretenca prsnega področja.

Anatomija se je v 19. stoletju uveljavila kot sodobna znanstvena disciplina, vendar pa zaradi tega ne smemo pozabiti zgodnejših znanstvenikov. Francoskega zdravnika **Pierra Belona**

(1517–1564) lahko obravnavamo kot predhodnika primerjalne anatomije, za utemeljitelja te vede pa se običajno navaja **Edwarda Tysona** (1651–1708), angleškega znanstvenika in zdrav-

nika. Slednji je leta 1680 ugotovil, da so pliskavice sesalci, leta 1698 pa je seciral šimpanza (velika opica, angl. 'ape') in spoznal, da je bolj podoben človeku kot nižjim opicam (angl. 'monkeys').

V obravnavanem obdobju je vredno omeniti **William Harveya** (1578–1657), ki je leta 1651 objavil znamenito delo *Exercitationes de Generatione Animalium*, v katerem je podrobno opisal **embrionalni razvoj piščanca**. Zapisal je tudi, da **je ovum** (jajce; op.: kasnejše mikroskopske raziskave so pokazale, da je dosledneje jajčna celica ali jajčece, *ovulum*) **začetek, ki je skupen vsem živalim**. Po izumu sestavljenega optičnega mikroskopa se je embriologija razvila v sodobno vedo, nastali pa sta tudi novi znanstveni disciplini **histologija** in **citologija**.

Raznolikost biološkega telesnega načrta je razmeroma omejena, saj **obstojijo le okrog trije ducati živalskih linij, ki predstavljajo vse glavne telesne tipe živalskega kraljestva**. Lahko si je sicer zamisliti tudi druge tipe in si predstavljati živali, ki ne obstajajo. Zakaj ni večjega števila telesnih načrtov? Pri odgovoru na to vprašanje je treba upoštevati pritiske (nujo), ki organizme silijo v evolucijsko spreminjanje (prilagajanje). Število fenotipov in njihovih oblik ni neskončno, omejujejo ga interakcije, ki so mogoče med molekulami in sestavljivimi enotami (moduli). G. W. Leibniz (1646–1716), nemški filozof, matematik, fizik in diplomat, je domnevno zelo vplival na Darwina. Ugotavljal je, da **obstoja ne opredeljuje le možnost, ampak tudi somožnost**, kar pomeni, da bi lahko številne stvari obstajale,

toda obstanejo le tiste, ki so medsebojno združljive. Torej, četudi so možne številne razvojne spremembe, bodo postale vidne in stalne le tiste, ki se bodo integrirale v ostali del organizma oz. povzročile kompenzatorno (nadomestno) spremembo v organizmu.

Evolucijski zadržki (oz. ovire) so v glavnem treh vrst: **fizikalni, morfogenetski** in **filogenijski**. Zakoni difuzije, hidravlike in fizične podpore niso mutacijski in dovoljujejo pojavljanje le nekaterih fenotipov. Tako npr. vrteče se okončine vretenčarjev v naravi ne morejo obstajati, kajti kri ne more krožiti v rotacijskem organu. Med morfogenetskimi zadržki omenimo naslednji primer. Če imajo v danem okolju prednost dolge okončine, se vedno podaljša obstoječa kost, npr. nadlahtnica (humerus), nikoli ne nastaneta dve manjši nadlahtnici v tandemu. Med filogenetskimi zadržki je zanimiv primer pomanjkanja variacij okončin pri vrečarjih (*Marsupialia*). Čeprav obstojijo pri evterijih (*Eutheria*) okončine s številnimi posebnostmi (šapa, prhut, plavut, plavalna okončina, roka ipd.), pa so okončine vrečarjev bolj ali manj enake. Plod (fetus) vrečarja se mora namreč splaziti iz roditelja v vrečo matere, kar sili k hitrejšemu razvoju okončin, npr. njihovega mišičja in opornin (hrustancev). Okončine se morajo zelo zgodaj razviti v strukturo, ki plodom omogoča oprijemanje in plazenje. Vsaka morebitna variacija te lastnosti se je med evolucijo brez sledi odstranila.

1.6. ANATOMSKI KONCEPTI IN NEKATERE TERMINOLOŠKE OPREDELITVE

Pri načrtnem pregledu vrst kraniatov (*Craniata*) upoštevamo njihova filogenetska razmerja (sorodstvo), ki jih ugotavljamo z metodami primerjalne funkcionalne anatomije. To pa je mogoče le, če živalske vrste razvrstimo v zaporedja **monofiletskih skupin** (gr. *monos* = enojen, sam + *phylon* = rod) ali **kladov** (gr. *klados* = veja, šiba;

klad = homogena oz. monofiletska rodovna linija). Pri tem se osredotočimo na vzorec pomembnejših anatomskih značilnosti, ne da bi podrobneje obravnavali lastnosti množice vrst. Običajno lahko natančno izrazimo diagnostične značilnosti vsake od podskupin kraniatov s povzemanjem tistih lastnosti, s katerimi delijo **skupne izpelja-**

ne značilnosti ali **sinapomorfije** (gr. *syn* = s, z, skupaj, hkrati + *morphe* = oblika, zgradba; **sinapomorfija** = **filogenetska homologija**).

Sopomenka za **monofiletsko skupino** je **takson** (gr. *taxis* = urejanje + *nomos* = načelo, pravilo; **taksonomija** torej združuje načela za klasifikacijo organizmov). Takson je skupina organizmov, ki vključuje vse znane potomce hipotetičnega prednika in ne vključuje drugih morebiti podobnih organizmov. Domnevno monofiletske skupine imajo značilne (diagnostične) strukture s hierarhijo posebnih podobnosti (označenih tudi kot **znamenja**, **filogenijska podobnost** ali **sinapomorfija**). Primeri takšnih znamenj so: npr. dlake in mlečne žleze za sesalce, perje za ptiče, čeljusti za čeljustnice (*Gnathostomata*) in kosti pri ribah kostnicah. Evolucijsko sorodnost vrst oz. skupin živali lahko vnesemo v razvejan diagram, **kladogram**, in to na podlagi hierarhične razporeditve znamenj. Lastnosti, ki na kladogramu izkazujejo skladnost oz. ujemanje, razumemo za indikativne za določeno evolucijsko sorodstvo.

Hierarhično opredeljevanje vrst in njihovih morfoloških značilnosti nam omogoča tudi ponazoriti evolucijo specifičnih funkcionalno-anatomskih sistemov, kot sta: npr. sistema peruti (oz. prhuti ali kril) in letenja pri ptičih, netopirjih in pterozavrih, ter jasno razlikovati hipotezi o homologiji (gr. *homologos* = skladen, ustrezen,

podoben, istovrsten) in homoplaziji. **Homologija** (npr. homologija organov) obsega bodisi podobno ali različno obliko/zgradbo, ki se je razvila iz iste morfološke osnove pri organizmih s skupnim evolucijskim prednikom. Pri umeščanju vrst v hierarhični sistem veliko pripomorejo fosili, še posebej fosili izumrlih vrst, ki omogočajo razlago različnih kombinacij **pleziomorfni** (= primitivnih; gr. *plesis* = blizek) in **apomorfni** (= podedovanih, izvornih; gr. *apo-* = od, iz, po) lastnosti; te kombinacije lastnosti namreč lahko opazimo tudi pri neki živeči vrsti. To pa pomeni, da lahko anatomsko zgradbo fosilov zanesljivo interpretiramo le s pomočjo primerjalne anatomije živečih vrst. **Homoplazija** (gr. *plastos* = oblikovan) pa obsega morfološke podobnosti, ki **niso filogenetsko** (gr. *phylon* = rod, *genesis* = rojstvo, nasledstvo) **homologne**. Pravimo, da gre za navidezno podobnost, saj se podobne strukture lahko nahajajo pri različnih vrstah, ki nimajo skupnega prednika. Drugače povedano, gre za lastnost ali lastnosti, ki jih prednik ni imel. Skratka, pri homoplaziji obravnavamo neodvisno nastale podobnosti, ki ne izvirajo iz najbližjega skupnega evolucijskega prednika, tj. pri njem niso bile razvite (npr. peruti ptiča in prhuti netopirja).

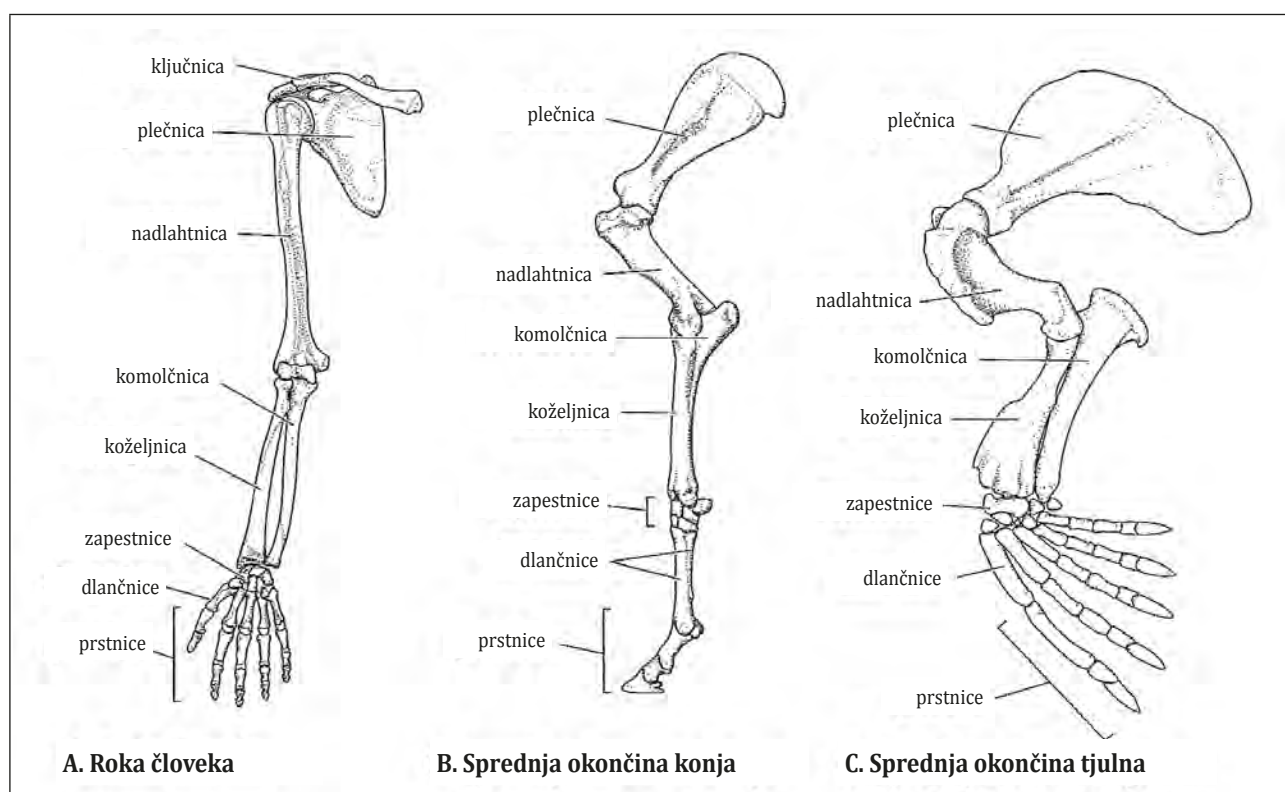
Za proučevanje biološkega načrta so se razvili novi koncepti oz. merila, ki vključujejo podobnost, simetrijo in segmentacijo.

1.7. PODOBNOST ANATOMSKIH ENOT

Pri različnih organizmih so določene morfološke enote lahko podobne na podlagi treh kriterijev: **rodovnika** (tj. prednikov), **funkcije** (vloge) in **zgradbe** (tj. zunanje oblike in notranje zgradbe). Pri vretenčarjih obstajajo najrazličnejše kombinacije navedenih podobnosti. Tako imajo lahko morfološke enote določenega skupnega izvora prav takšno zgradbo in funkcijo kot one, ki imajo drug evolucijski izvor. Zato je ugotavljanje izvora morfoloških enot in definiranje koncepta homologij, predvsem v teoretičnem pogledu, še danes predmet številnih polemik in različnih interpretacij. Govorimo o **homologiji**, **analogiji** in **homoplaziji**.

1.7.1. Homologija in analogija

Koncepta homologije in analogije je prvi opredelil Richard Owen (1843). **Analogija** je zanj pomenila *del oz. organ neke živali, ki ima isto funkcijo kot drug del oz. organ različne živali*. **Homologijo** pa je opredelil kot *enak organ pri različnih živalih ne glede na drugačno obliko in funkcijo* (*The same organ in different animals under every variety of form and function*). Pravzaprav je Owen razlikoval tri tipe homolognih razmerij: specialno, serijsko in splošno homologijo.



Slika 6: Primer homologije kosti plečne okončine treh sesalcev, človeka (A), konja (B) in tjulna (C), ki imajo podoben topografski medsebojni odnos, čeprav so okončine namenjene različnim funkcijam: oprijemanju, teku in plavanju. **Legenda:** ključnica (*clavicula*), plečnica (*scapula*), nadlahtnica (*humerus*), komolčnica (*ulna*), koželjnica (*radius*), zapestnice (*ossa carpalia*), dlančnice (*ossa metacarpalia*), prstnice (*phalanges*).

(Vir: Liem in sod., 2001, Figure 1 – 7)

Specialna homologija, danes jo imenujemo filogenetska homologija, predvideva razmerja neke morfološke enote med živalskimi vrstami (taksoni), medtem ko **serijska homologija** opredeljuje ponavljajoče se elemente v telesu nekega organizma. **Splošna homologija** pa je po Ownu predstavljala ustreznost elementov med vrstami v primerjavi z arhetipom. Specialna in serijska homologija sta v splošni rabi še sedaj. Prva je še posebej uporabna pri sistematiki, kjer se pretvarja v znamenja za filogenetske rekonstrukcije in jo razumemo kot podobnost, ki izhaja iz skupnega prednika. Splošna homologija skupaj z arhetipom se danes omenja predvsem zgodovinsko, pri opredeljevanju idej iz 19. stoletja. Vendar je v svojem času pomembno vplivala na Charlesa Darwina, ki je idejo o arhetipih preoblikoval v evolucijski pogled na prednika: »If we suppose that the ancient progenitor, the archetype as it may be called, of all mammals, had its limbs constructed on the existing general pattern, for whatever purpose they serve, we can at once perceive

the plain signification of the homologous construction of the limb throughout the whole class« (Če predpostavimo, da je davni prednik vseh sesalcev, lahko ga imenujemo arhetip, imel okončine sestavljene po obstoječem splošnem vzorcu, ne glede na namen, kateremu so služile, lahko takoj opazimo preprost pomen homolognih sestavov okončin pri celotnem razredu; Darwin, C.: *On the Origin of Species*. 1859). V tej povezavi tipološko razmišljanje, ki ga je opredeljeval Owen, če odmislimo razprtije med zagovorniki in nasprotniki evolucijske razlage izvora vrst v 19. stoletju, ni nasprotno evolucijskemu razmišljanju, ampak je njegov pomemben sestavni del.

Istovetnost oz. ekvivalentnost, ki jo je izpostavil Owen, je še danes osnova različnim pristopom in definicijam homologij. Glede na vidik istovetnosti razlikujemo dva osnovna koncepta homologij, zgodovinskega in biološkega. **Zgodovinski koncept** (sin. sistematski ali filogenetski) temelji na skupnem predniku, z naslednjo definicijo: »**Značilnost dveh ali več skupin je homo-**

logna, če je – ta značilnost – prisotna tudi pri skupnem predniku teh skupin, oziroma značilnosti skupin so homologne, če so izvedene druga iz druge.«

Biološki koncept homologije izhaja iz predpostavke o izhodiščni točki strukturne identičnosti neke morfološke enote ter o obstajanju skupnih razvojnih omejitev, ki so povzročile potek morfološke evolucije. Ena od opredelitev biološkega koncepta pravi, da *so strukture dveh organizmov oz. istega organizma homologne, če delijo skupne razvojne omejitve, ki jih povzročajo lokalni samoregulacijski mehanizmi pri diferenciaciji organa. Te strukture so z vidika razvoja individualizirani deli fenotipa.*

Poznamo več tipov homologij. **Supraspecijska homologija** obravnava homologijo morfoloških enot med različnimi skupinami organizmov (Sl. 6). Nekateri organi so homologni pri isti živalski vrsti, vzemimo spolni organi samca in samice, ko govorimo o **spolni homologiji**. Tako so npr. jajčnik in modo ter penis in klitoris homologni pari organov pri isti vrsti. **Serijska homologija** (iterativna ali ponavljajoča se homologija oz. homonomija) je homologija morfoloških enot pri osebk, npr. homologija vretenc, pri čemer je iz-

razitejša homologija med vretenci istega področja hrbtenice (vratno, prsno, ledveno, križno, repno področje). Primeri ponavljajoče se homologije so ledvične enote nefroni, zobje, škržni loki idr.

1.7.2. Homologija procesov

Homologijo lahko prepoznamo na treh stopnjah biološke organizacije, in to pri genih (homologija genov), pri anatomskih strukturah (homologija morfoloških struktur) in pri obnašanju (vedenjska homologija). Popolne homologne povezave obstajajo samo znotraj iste hierarhične stopnje, med stopnjami pa jih ni. Embriologi in molekularni biologi razvijajo koncept **homologije procesov** in ne le struktur. Klasična homologija je zasnovana na odnosih med strukturami (npr. skeleta), pri homologiji procesov pa se ugotavlja, ki jih opredeljujejo razvojni mehanizmi. Pri tem je bistveno urejanje procesov, ki temeljijo na zaporedju izražanja genov in posledično učinkov pri tem nastalih specifičnih proteinov, ki razvoj urejajo neposredno. Ena izmed analognih struktur v področju glave žuželk in vretenčarjev je organ vida. Med homolognimi geni, ki urejajo razvoj očesa, je posebej dobro proučen gen *PAX6*.

III. POJASNILO O GENU *PAX6*

Pri človeku je ta gen umeščen na kratki roki kromosoma 11 (položaj 13), med embrionalnim razvojem pa njegov protein (torej *PAX6*) aktivira vrsto genov in njihovo transkripcijo ter s tem nastanek proteinov, ki so vključeni v tvorbo očesa, možganov in hrbtenjače, celo trebušne slinavke. Pripisujemo mu več načinov nadzora pri razvoju očesa, protein *PAX6* pa je dejaven tudi po rojstvu v več očesnih strukturah, kot urejevalec izražanja raznih genov. Genu *PAX6* homologne gene so odkrili tudi pri žuželkah, mehkužcih in drugih živalih. Pri žuželkah, miši in hobotnici so oči po zgradbi precej različne in v nobenem primeru niso homologne, vse navedene živali pa imajo homologe gena *PAX6*. Njegove homologe so našli celo pri živalih, ki nimajo bilateralne telesne zgradbe. Sklepajo, da je gen *PAX6* sodeloval pri razvoju čutnih celic – tudi fotosenzoričnih – pri organizmih pred divergenco na protostomije in devterostomije. V sedanosti deluje gen *PAX6* kot eden od ključnih razvojnih genov v zgodnjem stopničastem zaporedju (kaskadi) izražanja genov med embrionalnim razvojem, tj. genov, ki tvorijo med drugim nehomologne oči pri filogenetsko različnih živalih.

Sicer pa se pojavljajo geni *PAX* pri sesalcih v skupinah, npr. gena *PAX1* in *PAX9* v skupini 1, geni *PAX2*, *PAX5* in *PAX8* v skupini 2, gena *PAX3* in *PAX7* v skupini 3 ter gena *PAX4* in *PAX6* v skupini 4.

Ortološki geni, tj. homologni geni pri različnih vrstah, ki izvirajo iz istega gena najbližjega skupnega prednika, obstajajo pri vseh metazojih. Veliko so proučevali ektopično izražanje mišjega gena *PAX6* pri vinski mušici (*Drosophila*). Pri napačnem izražanju mišjega gena *PAX6* se oko ni

pojavi na običajnem mestu ampak ektopično na telesnih priveskih. Vendar pa je bilo to ektopično oko povsem razvito, z vsemi celicami in strukturami, vključno s fotoreceptorji. Pri vinski mušici je genu *PAX6* homologen gen *ey* (*eyless*), njegove mutacije pa povzročijo očesne okvare, ki so podobne tistim pri mutaciji gena *PAX6* sesalcev.

Gen *ey* (*eyeless*) vinske mušice, gen *Pax-6* miši (*Small eye*) in gen *Pax-6* človeka (imenovan tudi gen *aniridia*; *aniridia* = odsotnost mrežnice) se izražajo podobno v razvijajočem se živčnem sistemu in očesu med njihovo morfogenezo. Mutacijska izguba njihove genske funkcije ima za posledico redukcijo ali odsotnost očesnih struktur tako pri insektih kot pri sesalcih, kar opozarja na pomen omenjenih genov med morfogenezo očesa. Pri ciljnem izražanju *ey* komplementarne DNK na razvojni stopnji imaga vinske mušice se pojavijo očesne strukture ektopično na krilih, nogah in antenah (G. Halder in sod., 1995).

1.7.3. Ontogenetska homologija

O **ontogenetski homologiji** govorimo, ko vrste v isti taksonomski kategoriji izkazujejo razvojne podobnosti. Z izrazom ontogeneza namreč označujemo razvoj posameznega organizma od oplojenega jajčeca do smrti (gr. *on*, *ontos* = bitje, gr. *genesis* = nastanek, razvoj). Podobnosti in razlike v ontogenezi živali niso nepomembne, saj odsevajo evolucijska razmerja taksonov. Pri proučevanju ontogeneze različnih vretenčarjev lahko na določenih stopnjah embrionalnega razvoja ugotovimo podobnosti med njimi, ki pa se lahko kasneje izgubijo in jih pri odraslih organizmih ne opazimo (npr. hrbtna struna). Na ta način lahko zelo natančno določimo, ali so strukture, ki so si podobne, homologne ali analogne. **Na sicer bizarno vprašanje, ali sta si glavi vretenčarjev in žuželk kakorkoli podobni v razvojnem smislu (vretenčarji imajo večinoma trdo koščeno zaščito možganov, žuželke pa trdo hitinsko zaščito šopa živčevja v področju glave); je ontogenetski odgovor jasen: njihova razvojna pot se razhaja na stopnji gastrule.** Pri eni skupini živali se iz t. i. blastoporusa (praust) razvije ustna odprtina (prvousti) in pri drugi zadnjična odprtina, anus (drugousti) (gl. naprej: Filogenetska razmerja glede na embrionalni razvoj). Žuželke spadajo med prvouste in vretenčarji med drugouste.

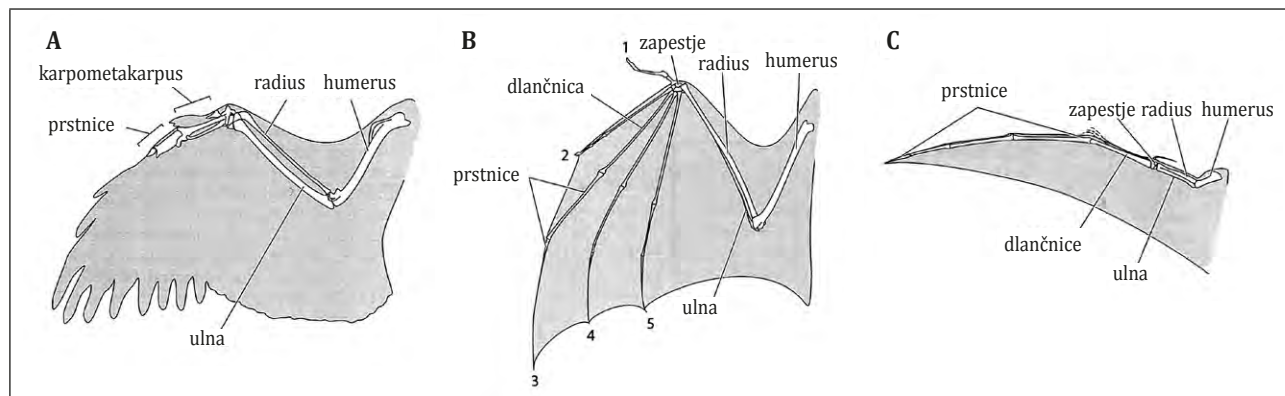
1.7.4. Heterokronija

V zadnjem času se posveča precej pozornosti **heterokroniji**, tj. ontogenetskimi razlikam, ki so posledica različne rasti v določenem času, pri čemer upoštevamo (1) nastop in izhod (dovršitev) določenega procesa ter (2) njegovo stopnjo (obseg) pri dveh (ali več) opazovanih vrstah. Mnoge živali rastejo **enakomerno** (izometrično), npr. po levitvi do odraslosti. To pomeni, da rastejo vsi telesni deli s približno enako hitrostjo. V tem primeru so razmerja med telesnimi deli odraslega organizma zelo podobna tistim v juvenilni dobi (npr. pri aksolotlu). Heterokronična sprememba pa vodi v **neenakomerno** (alometrično; gr. *allo* = različen, *metr* = mera) rast, pri kateri se različni deli telesa razvijajo z različno stopnjo rasti. Človek predstavlja dober primer alometrične rasti glede na izometrično rast daljnih prednikov. Glava, okončine in telo rastejo z različno stopnjo intenzivnosti in s tem z različno hitrostjo, kar ima za posledico pri odraslem organizmu povsem drugačna medsebojna razmerja, kot so bila pri novorojencu. Ena od oblik heterokronije je **pedogeneza**, pri kateri razvoj telesa zastane, ko žival doseže spolno zrelost, druga pa **pedomorfizem**, pri katerem se juvenilne poteze ohranijo pri spolno zrelem (odraslem) organizmu. Heterokronijo, pri kateri se juvenilni znaki ohranijo pri odraslem osebk, imenujemo tudi **neotenija**. Pedomorfizem pripisujejo rasti glave pri človeku (*Homo sapiens*). Ob rojstvu sta

si glavi šimpanza in človeka precej podobni, po rojstvu pa se pri šimpanzu oblika obraznega dela glave zelo spremeni (pedogeneza), medtem ko se pri človeku v veliki meri ohrani juvenilni videz (pedomorfizem).

1.7.5. Homoplazija

O homoplaziji govorimo pri strukturnih podobnostih, kadar so morfološke enote po različnih poteh prišle do podobnih funkcionalnih rešitev (Sl. 7).



Slika 7: Prikaz homoplazije s tremi primeri neodvisnega evolucijskega izvora plečnih okončin, ki so omogočala vzdržno letenje. A = skelet in obris peruti pri ptiču, površino peruti pokrivajo peresa (J. Z. Young). B = skelet in obris prhuti pri netopirju, kožno prhut podpirajo štirje prsti 2, 3, 4, 5 (R. Owen). C = skelet in obris površine krila pri pterozavru, kožno krilo podpira samcat podaljšan prst (W. K. Gregory). Kot krilate tvorbe (perut, prhut, kožno krilo) so primer homoplazije, saj se je vsaka razvila neodvisno od drugih dveh. Vendar pa so, če jih primerjamo kot priveske (tj. okončine), vsi trije primeri homologni, saj vsak predstavlja modifikacijo okončine skupnega kopenskega prednika. **Legenda:** karpometakarpus = zapestodlančnica; humerus = nadlahtnica; radius = koželjnica; ulna = komolčnica; 1, 2, 3, 4, 5 = prsti.

Z drugimi besedami, gre za navidezno podobnost med morfološkimi enotami dveh ali več skupin (taksonov) organizmov, katerih skupni prednik ni imel te (skupne) značilnosti, mogoča pa je tudi podobnost med morfološkimi enotami, ko ena ne izvira iz druge. Kadar imamo opravka s skupinami, ki nimajo bližnjega skupnega prednika, je neodvisno pridobljena podobnost nastala s **konvergenco** (prehodne stopnje: divergenca $A \rightarrow B \rightarrow C$ in konvergenca $E \rightarrow D \rightarrow C$), v primeru bližnjega skupnega prednika pa govorimo o **paralelizmu** (prehodne stopnje: $A \rightarrow B \rightarrow C$ in $A_1 \rightarrow B_1 \rightarrow C_1$). Do homoplazije lahko pride tudi zaradi vračanja na »stare« morfološke rešitve v procesu **reverzije** (tranzicijske stopnje: $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow B \rightarrow A$).

Med dejavniki, ki vplivajo na homoplazijo, so: razvojni pritiski, neenakomerna rast (alometrija) in prilagodljivost (adaptacija). Ti vplivajo drug na drugega in lahko določajo razlago homoplastičnih pojavov. Zaradi ponavljanja dogajanj pa so pojasnitve homoplastičnih oblik lahko za-

nesljivejše od homolognih in služijo kot učinkovito preverjanje hipotez o evolucijskem procesu. Morfološke enote so lahko prilagodljive ali pa zelo epigenetske (epigeneza = naziranje, da se morfološke enote izoblikujejo postopno v razvojnem procesu) oziroma lahko pripadajo anatomskemu sistemu, ki je bolj nagnjen k homoplaziji kot drugi anatomske sistemi. Vendar pa takšno posploševanje temelji na teoretičnih predpostavkah in lahko pripelje do različnih oziroma celo nasprotujočih si pričakovanj.

1.7.6. Primeri homologije, homoplazije in analogije

Pri analizi **homolognih organov** je pomembno, da spremljamo njihov evolucijski razvoj pri skupinah organizmov, ki vključuje njihovega najbližjega skupnega prednika, analiziramo samo njegove evolucijske potomce. Npr. prednja okončina sesalcev je homologen organ, pri evolucijskem predniku sesalcev je bila pe-

tprstna noga v funkciji hoje po tleh. Z razvojem različnih skupin sesalcev se je plečna okončina prilagodila različnim funkcijam in razvila v raz-

lične oblike, npr.: roka pri človeku (prijemanje), plavut pri delfinu (plavanje), prhut pri netopirju (letenje), noga pri mački (hoja), ipd.

Voda	Prehod	Kopno	Zrak	
			jadranje/letenje	kriljenje
kit				
delfin		sesalci	jadranje	netopir
	tjulenj		albatros	
	pobrežniki	noj		ptiči
pingvin				
	želva	plazilci	jadrajoči kuščar	
morska želva				<i>Pterodactylus</i>
	dvoživke	krastača	žabe jadralke	
neotenične				
<i>Osteichthyes</i>	sprehajalke		leteča riba	
<i>Chondrichthyes</i>				
<i>Agnatha</i>				

Slika 8: **Primeri konvergentnosti telesne oblike.** V različnih habitatih (voda, kopno okolje, zrak; pri gibanju v zraku razlikujemo dve skupini živali: tiste, ki jadrajo oz. lebdi v zraku, in tiste, ki letijo s pomočjo zamahov »kril« oz. peruti) nastanejo različne oblike pripadnikov iste skupine. Večina ptičev leti, toda nekateri (npr. noj) ne morejo in so izključno kopenske živali; drugi, npr. pingvini, preživijo večino svojega življenja v vodi, prehajajo občasno na kopno in tudi ne letijo. Mnogi sesalci so kopenski, toda nekateri letijo (netopirji) in drugi živijo izključno v vodi (kiti, delfini). »Leteče« ribe se dvigajo v zrak. Različne skupine živali se soočajo v podobnih habitatih s podobnimi biološkimi zahtevami. S prilagoditvijo nekemu okolju se pridobijo tudi nekatere podobne morfološke lastnosti. Vsak biološki oris pa nosi v sebi historične razlike, ki obstajajo ne glede na življenje v podobnem habitatu.

(Vir: Kardong, 2006, Figure 1.12)

Homologi organi so tudi prednje okončine vseh štirinožcev, vendar jih moramo izvajati iz najbližjega skupnega prednika, to so bile dvoživke (*Acanthostega* in *Ichthyostega* iz zgodnjega devona). V tem kontekstu so homologne prednje okončine, ki so različne po funkciji in obliki. Npr. noga žabe (hoja), plavut morske želve (plavanje), noga krokodila (hoja), perut ptiča (letenje) in noga konja (hoja).

O **homoplaziji** govorimo, kadar primerjamo zgradbo in funkcijo organa, ki ni bila razvita pri skupnem evolucijskem predniku, organ pa izhaja iz istega embrionalnega materiala. Npr.: Prednja okončina netopirja, ptiča in pterozavra (Sl. 7) je v funkciji letenja po zraku, živali z njo ustvarjajo vzgon. Najbližji skupni prednik netopirja, ptiča in pterozavra je bil plazilec iz skupine anapsidov (*Anapsida*; gl. naprej: Tipi lobanje amniotov); pri

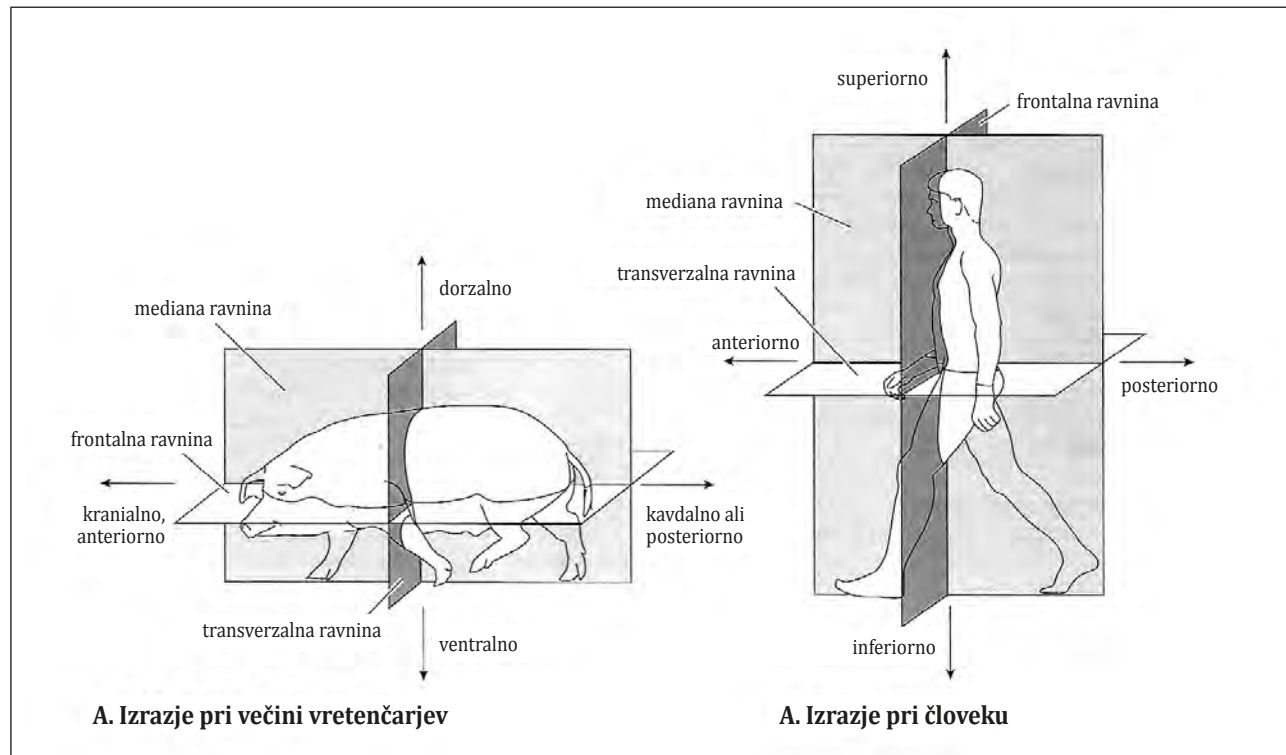
njem je bila plečna okončina petprstna hodilna noga. Med evolucijo je prišlo do neodvisnega razvoja plečne okončine v obliko, ki omogoča vzgon. Pri pterozavru je vzgon ustvarjala kožna krpa razpeta čez nadlaket, podlaket in samo en zelo podaljšan prst; pri netopirju omogoča vzgon kožna krpa razpeta čez nadlaket, podlaket in štiri zelo podaljšane prste; pri ptiču ustvarjajo vzgon peresa, oporo pa jim nudijo nadlaket, podlaket in zapestje, medtem ko so prsti reducirani. Homologija in homoplazija se razlikujeta po vključevanju najbližjega skupnega prednika. Pri homologiji je v obravnavo vključen skupni prednik, pri obravnavi homoplazije pa primerjamo samo posamezne vrste brez njihovega najbližjega skupnega prednika.

Pri **analognih organih** gre za identično funkcionalno vlogo organa, ki je ni imel skupni prednik, organ pa tudi izhaja iz različnega embrionalnega materiala. Npr. zobje piškurja so rože-

vinaste tvorbe, podprte s hrustančnimi sestavinami, zobje rib pa so iz zobovine in sklenine. Pri obeh skupinah živali so zobje v funkciji sprejemanja hrane.

Delfini in netopirji živijo povsem različno, pri njihovem biološkem načrtu, tj. anatomski zgradbi, pa lahko prepoznamo bistvene podobnosti, npr. dlake (vsaj nekatere), mlečne žleze, podobnost skeleta. Te lastnosti so skupne, tj. **homologe**, kajti obe vrsti spadata med sesalce in izhajata iz istega evlucijskega prednika. Delfini in ihtiozavri pa spadajo k povsem različnim vretenčarskim prednikom, vendar imajo določene podobnosti, npr. hidrodinamično telo in okončine (plečne in medenične) modificirane v plavuti. Te podobne strukturne lastnosti so se pojavile pri obeh živalskih oblikah, ustrezno biološkemu načrtu za hidrodinamične potrebe in omejitve življenja na odprtem morju. V tem primeru govorimo o **homoplaziji** in **konvergenci** telesnih oblik (Sl. 8).

1.8. TELESNA SIMETRIJA



Slika 9: Označitev smeri in ravnin (presekov) pri telesu vretenčarjev. A. Terminologija, ki zadeva večino vretenčarjev in ustreza kvadripedalni drži. B. Terminologija, ki se uporablja pri človeku in ustreza bipedalni drži. (Vir: Liem in sod, 2001, Figure 1 – 13)

Pri anatomskem opisu živali uporabljamo tri osnovne skupine telesnih presekov oz. ravnin. To so **sagitalne** (s sredinsko ravnino vzporedne ravnine), **čelne** (frontalne) in **prečne** (transverzalne) **ravnine** (Sl. 9). Temeljna sagitalna ravnina je sredinska sagitalna ali **mediana ravnina**, ki razdeli telo na enaki bilateralni polovici. Vse druge sagitalne ravnine so vzporedne z njo in delijo telo na levi in desni del.

Čelne ali frontalne **ravnine** razdelijo telo na dorzalni (hrbtu) in ventralni (trebušni) del. Pri štirinožnih živalih so to **horizontalne** (vodoravne) **ravnine**.

Prečne ali transverzalne **ravnine** razdelijo telo na kranialni in kaudalni del.

Pri opredelitvi telesa človeka so nekatere posebnosti, ki izvirajo iz dvonožne (bipedalne)

drže. Čelne (frontalne) ravnine so navpične ravnine glede na tla, ki delijo telo na sprednji (anteriorni) in zadnji (posteriorni) oz. na trebušni (ventralni) in hrbtne (dorzalni) del. Prečne (transverzalne) ravnine so horizontalne.

Pri človeku so torej v postembrionalnem obdobju čelne ravnine vertikalne in prečne horizontalne, medtem ko so pri embriih in štirinožnih (kvadripedalih) živalih čelne ravnine horizontalne in prečne vertikalne.

V rabi so še druge opredelitve, npr. **vzdolžna** (longitudinalna) **ravnina**. Vzдолžna je vsaka ravnina, ki je pravokotna na prečno ravnino. Tako so npr. čelne in sagitalne ravnine primeri vzdolžnih ravnin. Poleg ravnin (presekov) uporabljamo tudi izraze, ki označujejo smeri (1. preglednica).

1. preglednica: Opredelitev nekaterih telesnih ravnin in smeri pri štirinožnih živalih.

Izraz (termin)	Opis oz. pomen
mediana ravnina	zamišljena ravnina, ki razdeli telo na dve (enaki) polovici
sagitalne ravnine	ravnine, ki so vzporedne z mediano ravnino
transverzalne ravnine	ravnine, ki prečkajo vzdolžno os telesa pod pravim kotom
horizontalne ravnine	s horizontom vzporedne ravnine, vodoravne ravnine
longitudinalne ravnine	potekajo pravokotno na prečno ravnino
kranialen, kranialno	proti glavi
kavdalen, kavdalno	proti repu
dorzalen, dorzalno	proti hrbtu
ventralen, ventralno	proti trebuhu
medialen, medialno	(s strani) proti sredini
lateralen, lateralno	proč od sredine, vstran
median, mediano	na sredini, sredinsko
proksimalen, proksimalno	proti (bližnji) trupu; predvsem na okončinah
distalen, distalno	proč (oddaljeno) od trupa; predvsem na okončinah
oralen, oralno	proti ustom; na glavi
rostralen, rostralno	proti nosni konici, proti konici rilca; na glavi
(*) anterioren, anteriorno	ki je v telesu pred čim, sprednji, spredaj
(**) posterioren, posteriorno	od zadnji, zadaj

Opomba: Za anatomsko orientacijo pri človeku (tj. pri pokončni drži telesa) pomeni (*) tudi ventralen (ventralno) in (**) bliže hrbtu, dorzalni (dorzalno).

1.9. TELESNA SEGMENTACIJA

Za telo, ki je zgrajeno iz ponavljajočih se ali podvojenih enot, pravimo, da je **segmentirano** (**metamerizirano**). Posamezno enoto imenujemo **segment** (**metamera**) in proces, ki razdeli telo na

enote **segmentacija** (**metamerizacija**). Hrbtenica je npr. zgrajena iz vretenc in ima segmentalno zgradbo. Tudi lateralno telesno mišičje rib je zgrajeno iz ponavljajočih se mišičnih enot.

1.10. ZGODOVINA ZEMLJE IN EVOLUCIJA VRETEŃČARJEV

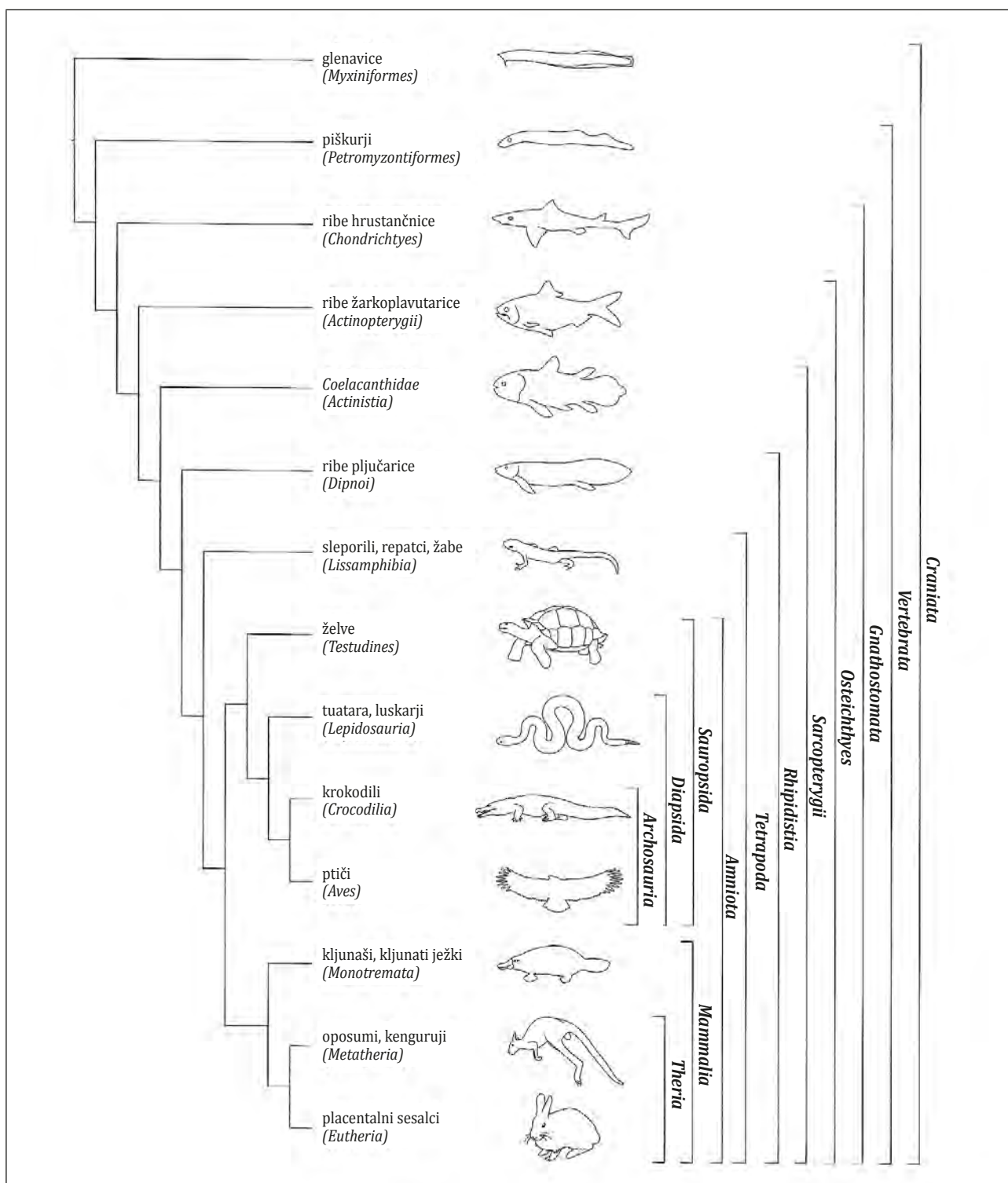
Za razumevanje raznovrstnosti telesnih oblik in anatomske zgradbe vretenčarjev je smiselno pogledati v filogenetski razvoj in klasifikacijo vretenčarjev (Sl. 10). Pri tem nas zanimajo čas pojavljanja in razširjenost (diverziteta) posameznih oblik vretenčarjev (zgodovinski pregled), kot tudi njihova osnovna razdelitev glede na pojav amnija med evolucijskim razvojem (anamnioti in amnioti) (Sl. 11).

Sesalci so se pojavili v poznem triasu, najprej majhni in podobni glodavcem. Živeče oblike vključujejo **stokovce** (*Monotremata*) ter **vrečarje** (*Marsupialia*) in **višje sesalce** oz. **placentalne sesalce** (*Placentalia*) (Sl. 12). Vrečarji izvirajo iz Novega sveta (Sl. 13) v času pozne krede, od koder so se razširili v eocenu proti severu in preko Evrope v Afriko, ter južno preko Južne Amerike in Antarktike v Avstralijo. Placentalni sesalci pa so nastali v Starem svetu in so se razširili proti Novemu svetu ter proti Afriki (Sl. 13).

Zgodovino Zemlje razdelimo na **eone**, **ere** in **periode** (Sl. 14). Z radioaktivnimi metodami so ugotovili, da so najstarejše kamnine na Zemlji stare približno 4,6 milijarde let, najstarejši znani zapleteni mnogoceličarji pa okrog 1 milijardo let. V fosilih so našli trde skelete, ki so bili stari več kot 600 milijonov let. Označujejo začetek **fanerozoičnega eona** (gr. *phaneros* = viden + *zoos* = živali). V tem eonu si sledijo tri ere, in to **paleozoik** (gr. *palaios* = star), **mezozoik** (gr. *mesos* = srednji) in **kenozoik** (gr. *kainos* = sedanji). Periode paleozoika so **kambrij**, **ordovicij**, **silur**, **devon**, **karbon** in **perm**, periode mezozoika pa **trias**, **jura** in **kreda**. Poslednja era geološkega razvoja Zemlje je kenozoik, ki traja okrog 65 milijonov let (Sl. 12). Kenozoik delimo na

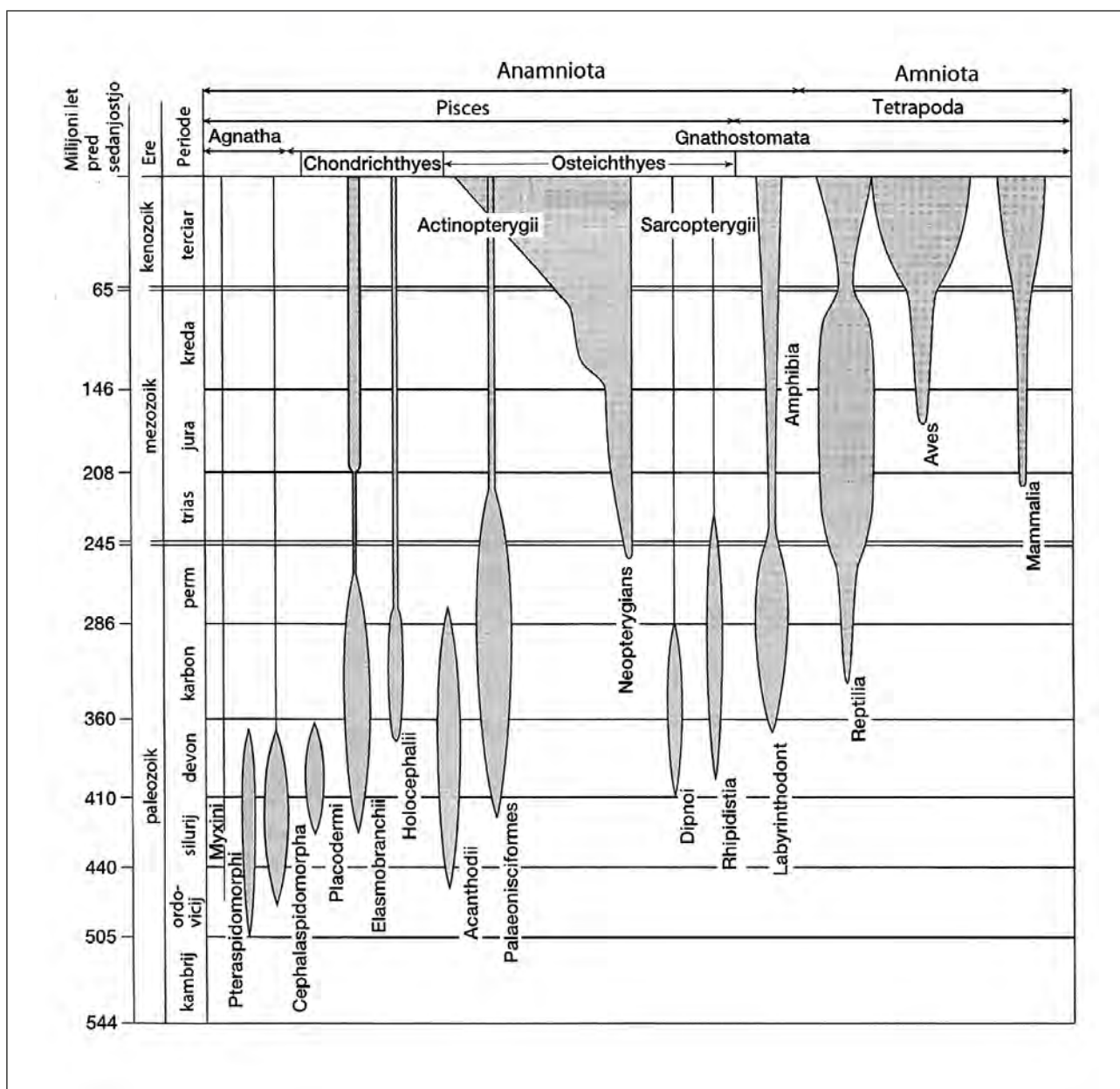
terciar in **kvartar**. Terciar Mednarodna komisija za stratigrafijo ne priznava več kot uradno enoto, v praksi pa se še uporablja. Namesto terciara sta vpeljeni periodi **paleogen** in **neogen** (<https://en.wikipedia.org/wiki/Tertiary>).

Različne skupine nevretenčarjev, vključno z **mehkužci** (*Mollusca*), **členonožci** (*Arthropoda*) in **iglokožci** (*Echinodermata*), poznamo že iz kambrijske periode, ki je najzgodnejša perioda paleozoika. Najstarejše fosile, ki nedvomno pripadajo kranatom, so raziskovalci našli v kamninah ordovicija, iz zgodnjega obdobja devona pa fosile vseh glavnih skupin rib. Devon nekateri poimenujejo **prva era** (vek) **rib** (Sl. 11). Že na koncu devona so se pojavili **kopenski vretenčarji** (*Tetrapoda*). Tetrapodi so se razširili in zavzeli različne habitate v periodah karbon in perm. V mezozoiku so se pojavili amnioti (gr. *amnion*: notranja plodova ovojnica pri plazilcih, ptičih in sesalcih). V kamninah iz triasa so ohranjene najzgodnejše oblike sesalcev. Mnogi amnioti, popularno jih imenujemo **dinozavri**, so se pojavili v mezozoiku; ta s taksonomskega, morfološkega in ekološkega vidika raznovrstna skupina živali (klad *Dinosauria*) je vključevala poleg neaviarnih dinozavrov tudi ptiče. Obstojijo dokazi, da so vsi dinozavri valili jajca in gnezdili; bili so dejavni in imeli so intenzivno presnovo. Sodobni paleontologi so v veliki večini soglasni, da so ptiči nasledniki teropodnih dinozavrov (<http://en.wikipedia.org/wiki/Dinosaur>). Nekateri ptiči naj bi preživel izumrtje pred 66 milijoni let in njihovi potomci so nadaljevali linijo dinozavrov do današnjih dni. Sorodnost ptičev z dinozavri naj bi dokazovala oblika kolčnega sklepa, zapestja in ključnice.



Slika 10: **Shematična predstavitev glavnih obstoječih kladov kraniatov**, ki osvetljuje tudi glavne vzorce evolucije vretenčarjev in filogenetske klasifikacije. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 3 – 1)

Komentar: Živeče vretenčarje običajno imamo grobo rečeno za predstavnike minulega evlucijskega razvoja in zaporedja. Seveda pa sodobne ribe niso prednice sedanjih sesalcev ali ptičev. Ko govorimo o zaporedju od rib do sesalcev in ptičev, moramo biti pri razlagi evlucijskih prednikov previdni. Primerjava med sodobnimi živalmi pa vendarle pogosto omogoča določen vpogled v razvojne smeri, ki so se pojavile med evolucijo. Pri proučevanju filogenetske klasifikacije na desni strani slike sledimo njeni logiki. Pričnemo z vseobsežno skupino, s kladom kraniat (*Craniata*) ter nadaljujemo z vretenčarji (*Vertebrata*; vključujejo vse živeče kraniate, razen glenavic), čeljustnicami (*Gnathostomata*; vključujejo vse živeče vretenčarje, razen piškurjev), kostnicami (*Osteichthyes*; vključujejo vse živeče čeljustnice, razen hrustančnic), mesnatoplavutarice (*Sarcopterygii*; vključujejo vse živeče kostnice, razen žarkoplavutaric), itn.

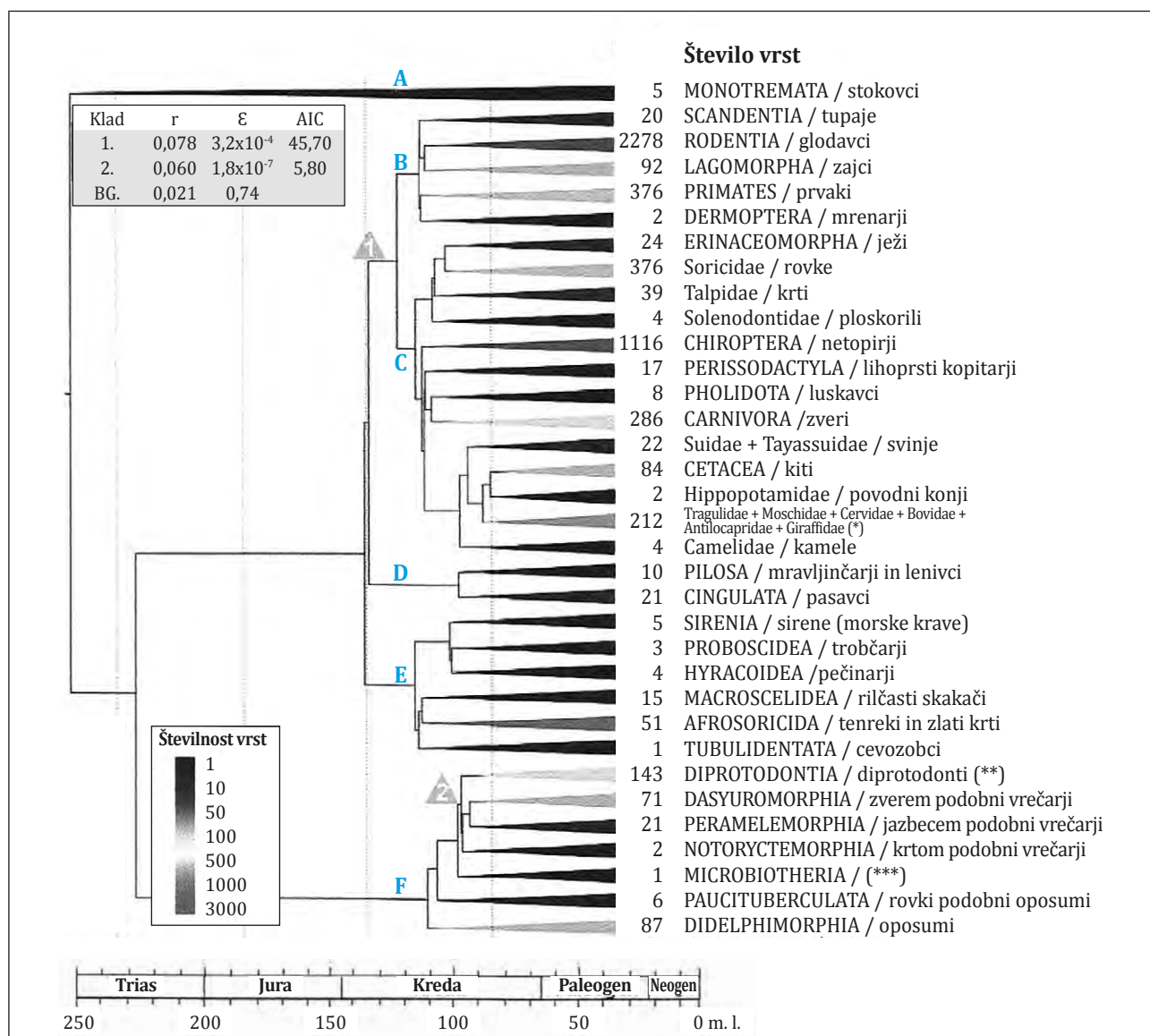


Slika 11: Vertikalna skala na levi strani predstavlja geološka obdobja v milijonih let, šteto od sedanjosti. Vsaka kolona grafa se pričinja s prvimi znanimi fosilnimi ostanki specifične skupine. Različna širina posameznih kolon izraža subjektivno presojo o obsežnosti in diverziteti določene skupine živali skozi časovna obdobja. Op.: Manjka predstavitev kinodontov (*Cynodontia*), ki so bili predniki sesalcev. Pojavili so se v permu in bili dominantni v zgodnjem triasu. (Vir: Kardong, 2006, Figure 3.1)

Nekateri znanstveniki pa trdijo, da imajo ptiči le skupnega prednika z dinosavri, pri čemer se med drugim sklicujejo na večjo sestavljenost pljuč ptičev in različen embrionalni razvoj prstov.

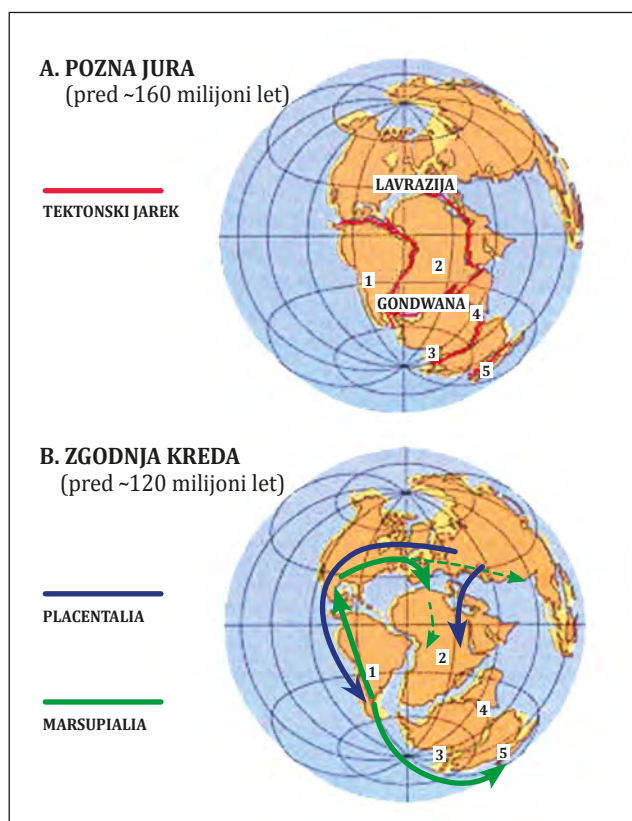
Mezozoik pogosto imenujemo **era plazilcev**, toda več pove izraz **era diapsidov** (op.: gre za označitev amniotov po tipu lobanje, tj. za prisotnost dveh okenc v področju senčnice; gl. naprej: Tipi lobanje amniotov). Proti koncu mezozoika

so izumrle mnoge skupine amniotov, vključno z orjaškimi dinosavri. Sesalci so doživeli hitro evolucijsko razširitev med kenozoikom, ki ga včasih imenujemo **era sesalcev**. Kenozoik bi lahko označili tudi kot **druga era rib**, kajti v tem obdobju so se razširile naprednejše ribe kostnice, znane kot teleosti (Sl. 11).

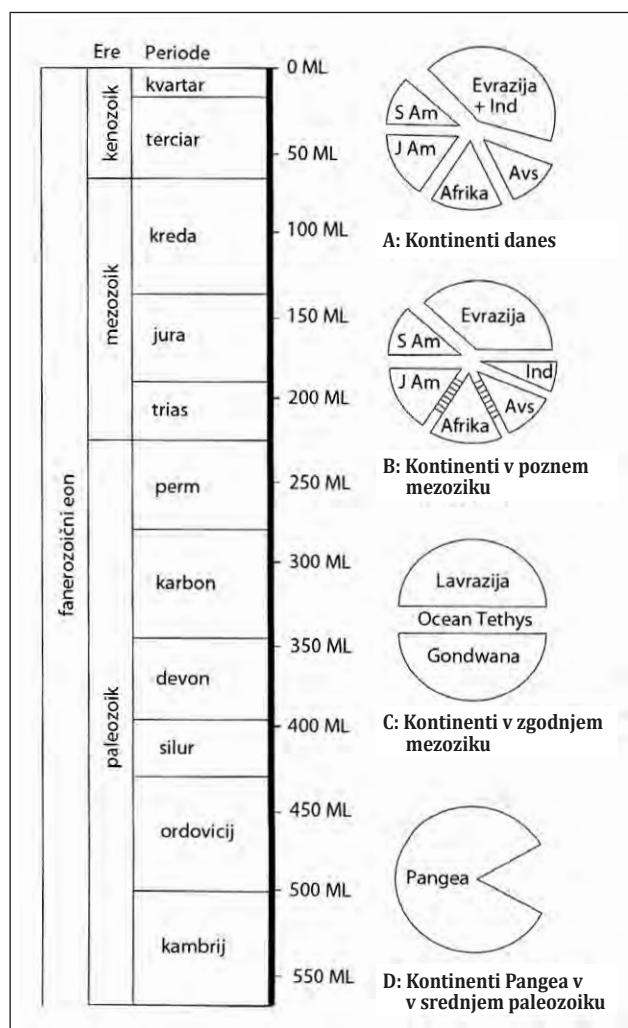


Slika 12: **Diverziteteta in filogenetski odnosi med redovi živečih sesalcev na podlagi analize DNK. Legenda:** (*) Pritlikavi pižmarji (kozlički) + pižmarji + jeleni + vilorogi (antilopska koza) + žirafe. (**) Kenguruji, valabiji, posumi, koala, vombati idr. (***) Vrsta *Dromiciops gliroides*. **Obrazložitev:** Filogenetske analize sekvenc DNK redov in družin sesalcev opozarjajo na hitro širitev skupin terijev **Boreoeutheria** (gr. *bóreio* = sever + *eu* = dober, pravi + *theriō* = zver) in **Euastralidelphia** (gr. *adelfos* = brat, *Euastralidelphia* = pravi južni bratje; vrečarji iz Avstralije in ena vrsta iz Južne Amerike; vsi drugi ameriški vrečarji spadajo v skupino *Ameridelphia*). Po eni od taksonomskih opredelitev predstavljajo **Boreoeutheria** klad placentalnih sesalcev, ki sestoji iz sestrskih taksonov *Laurasiatheria* (lavrazijski teriji; *Erinaceomorpha*, *Soricidae*, *Talpidae*, *Solenodontidae*, *Chiroptera*, *Perissodactyla*, *Pholidota*, *Carnivora* idr.) in *Euarchontoglires* (arhont gr. *archon*, *archontos* = vladar, dostojanstvenik, iz *archein* = vladati; *glires* = polhi, klad iz glodavcev in zajcev; *Scandentia*, *Rodentia*, *Lagomorpha*, *Primates*, *Dermoptera*). Takson *Euarchontoglires* imenujemo tudi *Supraprimates*. Širitvena eksplozija boreoevterijev pred okrog 100 milijoni let je sprožila napredovanje placentalnih sesalcev. Glavna divergenca vrečarjev se je dogodila pred okrog 77 milijoni let. **Pojasnilo izračunov v okviru:** Oceno splošnega vzorca diverzifikacije in stopnje sprememb (premikov) med redovi so raziskovalci med drugim naslonili na izračun stopnje speciacije vrst (parameter *b*, *birth* ali nastanek vrst) in njihovega izumrtja (parameter *d*, *death*), oziroma razmerja med njima ($BD = birth - death$). Za splošno ozadje diverzifikacijskega vzorca ($BG = background$) je značilna nizka stopnja diverzifikacije ($r = 0,021$ vrst/milijon let) in razmeroma visoka stopnja izumrtja ($\epsilon = d/b = 0,74$). Dve obsežni skupini sesalcev kažeta značilen dvig diverzifikacijske stopnje v zgodovini sesalcev, in to klad **Boreoeutheria** (*Laurasiatheria* + *Euarchontoglires*) ($r = 0,078$ vrst/milijon let; klad 1 na sliki), ki obsega preko 90 % živečih sesalcev, in klad **Euastralidelphia** ($r = 0,060$ vrst/milijon let; klad 2 na sliki), ki obsega okrog 7 % živečih sesalcev. AIC = Akaike Information Criterion. (W. Yu in sod., 2012)

Dodatek: Zaradi lažje uskladitve terminoloških in taksonomskih pojmov smo Sl. 12 opremili s črkami A, B, C, D, E in F. I. **Prototheria:** A = *Monotremata*, stokovci. II. **Eutheria:** B = *Euarchontoglires*, pravi vladarji in polhi. C = *Laurasiatheria*, lavrazijski teriji. D = *Xenarthra*, sočlenkarji. E = *Afrotheria*, v Afriki živeči in iz Afrike izvirajoči teriji. III. **Metatheria:** F = *Euastralidelphia*, pravi južni bratje; *Marsupialia*, vrečarji, in njihovi najbližji predniki.



Slika 13: Širitev vrečarjev in placentalnih sesalcev (*Theria*) v obdobju krede. Tektonski jarek (A) je razdelil celino Gondwano na več enot (B): nastale so Južna Amerika (1), Afrika (2), Antarktika (3), Indija (4) in Avstralija (5). Placentalni sesalci so se širili iz Lavrazije v Afriko in preko Severne Amerike v Južno, vrečarji pa iz Južne Amerike proti severu v Lavrazijo in Afriko ter proti jugu v Avstralijo. Severna veja vrečarjev je izumrla v Evropi in Afriki. (Vir skic Zemlje: http://www.abelaid.org/briefings/tectonic_plates.php)



Slika 14: Konfiguracija Zemljinih kontinentov (brez Antarktike). Levo je prikazana geološka časovna lestvica in desno premiki kontinentov. **Legenda:** (A) sedanjost, (B) pozni mezozoik pred 120 milijoni let, (C) zgodnji mezozoik pred 200 milijoni let, (D) srednji paleozoik pred 400 milijoni let. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 1 – 10)

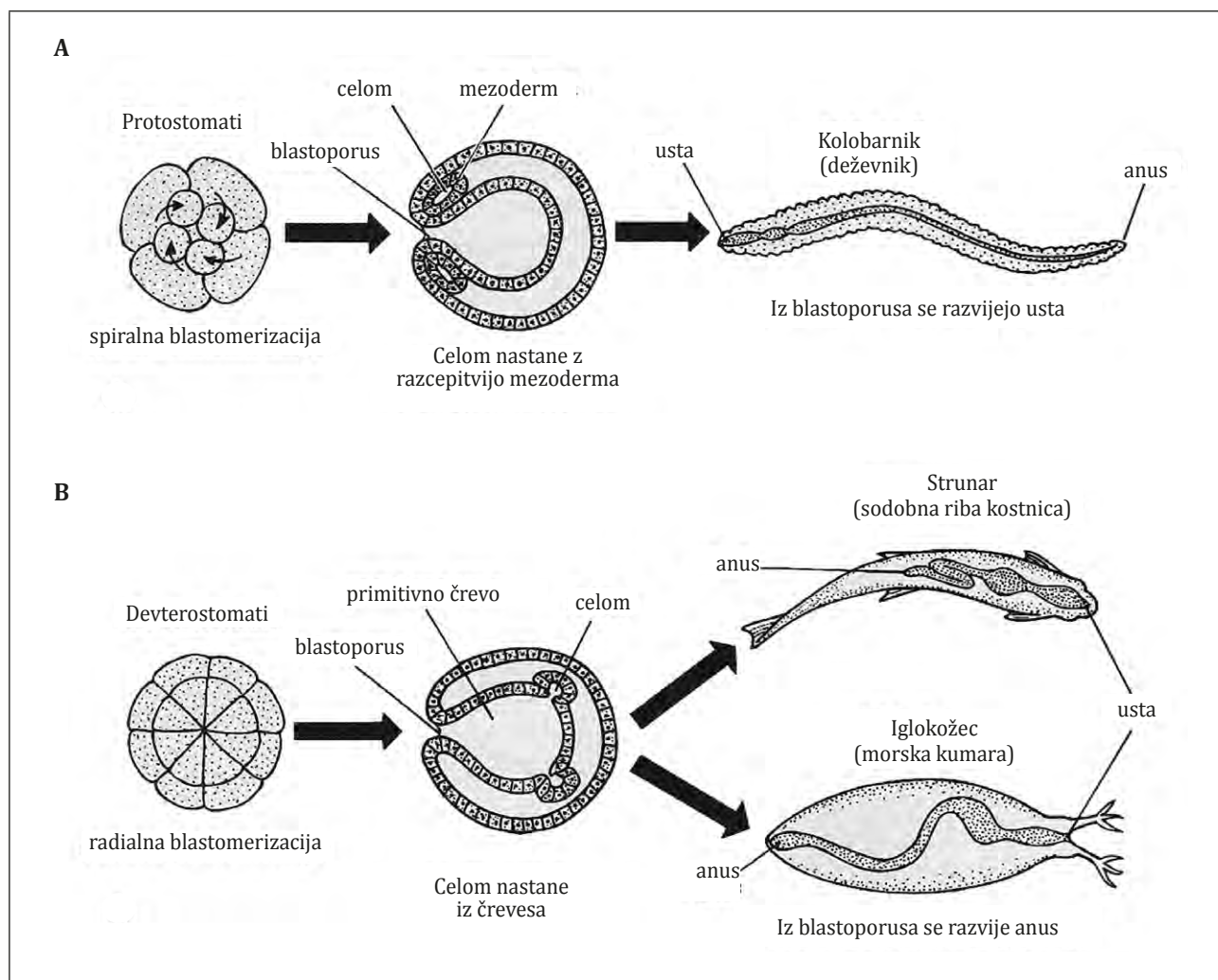
1.11. FILOGENETSKA RAZMERJA IN EMBRIONALNI RAZVOJ

Značilnosti filogenetskega razmerja med živalmi lahko prepoznamo tudi pri embrionalnem razvoju. Na tej podlagi, npr. glede na pomen **prau** ali **blastoporusa** (*blastoporus*; gr. poros, nlat. porus = odprtina na površini, póra) in način nastanka **telesne votline** ali **celoma** (gr. *koilma* = votlina), v osnovi razlikujemo **protostomije** (*Protostomia*; gr. *protos* = prvi, prvotni + *stoma* = usta, torej prvousti) in **devterostomije** (*Deu-*

terostomia; gr. *deuteros* = naknadni, drugotni + *stoma* = usta; torej drugousti) (Sl. 15). Delitev oplojenih jajčec, **brazdanje** ali **blastomerizacija**, je pri prvoustih spiralna in determinantna, kar pomeni, da je usoda posameznih celic določena že ob njihovem nastanku. Blastomerizacija drugoustih pa je radialna in nedeterminantna. Za nedeterminantnost blastomer sta značilni dve dejstvi, in sicer: da je od prvih štirih blastomer

(tj, po dveh delitvah) vsaka sposobna tvoriti celoten organizem, če pa v nadaljnjem razvoju od-

stranimo posamezno celico iz blastule, njen izostanek nadomestijo druge celice.



Slika 15: Poenostavljen prikaz razvoja protostomijev (A) in devterostomijev (B). Glede na način nastanka telesne votline (celoma), imenujemo protostomije shizocelomati in devterostomije enterocelomati. **Opomba:** Z izrazom **blastomerizacija** označujemo v embriologiji (večkratno) delitev oplojene jajčne celice (zigote); nastanejo celice **blastomere**. V zgodnjem embrionalnem razvoju tvorijo blastomere embrio iz celične gmote, **morulo**, ki se izvotli in nastane **blastula** (mehurčku podoben embrio) iz nje pa **gastrula** (embrio s tremi embrionalnimi listi). Blastomerizacijo poimenujemo v slovenščini **brazdanje**. **Anus** je končni del črevesa, **zadnjik**; analna odprtina = zadnjična odprtina; primitivno črevo = **pračrevo**. (Vir: Kardong, 2006, Figure 2.3)

Razvojni stopnji **blastule** (embrio z votlino) sledi **gastrula**, ki ima preprosto črevesno votlino, **pračrevo** (*archenteron*; gr. *arche* = izvor, praporeklo + *enteron* = črevo). Pri kolobarnikih (*Annelida*), členonožcih (*Arthropoda*) in mehkužcih (*Mollusca*) nastanejo pri odraslem organizmu iz blastopora usta, zato te živali imenujemo **protostomiji** (Sl. 15 A). Iglokožce (*Echinodermata*), polstrunarje (*Hemichordata*) in strunarje (*Chordata*) imenujemo **devterostomiji**. Njihova usta ne nastanejo iz praust, marveč iz naknadne in-

vaginacije (vgreznitve) na sprednjem koncu embria (Sl. 15 B).

Pri deževniku torej nastane na eni strani zgodnjega embria globel, **blastoporus**, ki se pogloblja in postane **pračrevo** (primitivno črevo), prva stopnja v razvoju črevesa; iz blastopora nastanejo usta, zadnji del črevesa (**anus**) z zadnjično odprtino pa nastane kasneje, ko se črevo podaljša skozi embrio. Pri devterostomijih (vključno s človekom) pa nastane iz izhodiščne globeli (blastopora) anus in črevo

se podaljšuje skozi embrio, dokler ne doseže druge strani in oblikuje usta. Genetske raziskave potrjujejo domnevo o monofiletični skupini drugoustih kot sestrške skupine monofiletični skupini prvoustih. Imeli naj bi skupnega dvo-bočnega (bilateralnega) prednika s slepim črevesom. Pri njem naj bi se razvila alternativna načina razvoja anusa (zadnjika), ki sta vodila v dve skupini organizmov. Preprosto rečeno, devterostomiji (drugousti) niso izšli iz protostomijev (prvoustih); gre za ločeni evolucijski liniji (http://en.wikipedia.org/wiki/Embryological_origins_of_the_mouth_and_anus).

Protostomiji in devterostomiji se razlikujejo še po eni lastnosti, povezani z nastankom **mezoderma** (gr. *mesos* = srednji, vmesni + *derma* = koža; iz mezoderma nastanejo »srednja« telesna tkiva, npr. mišice in obtočila), in **celoma** (telesne votline). Pri protostomijih nastane mezoderm z zgodnjim razmikom celic (razcepni mezoderm; Sl. 15 A: srednja slika), pri devterostomijih pa se mezodermalna zasnova odcepi od stene embrionalnega pračrevesa (Sl. 15 B: srednja slika). Ta način razvoja, pri katerem nastane telesna votlina iz odprte povezave z votlino pračrevesa, je pri naprednejših kraniatih modificiran. Poleg tega se pri amniotih telesna votlina embria (notranja telesna votlina ali **endocelom**) razteza navzven v področje plodovih ovojnic (zunanja telesna votlina ali **eksocelom**). Na začetku enostavni intraembrionalni celom, umeščen med listoma stranskega mezoderma, kasneje tvori tri glavne telesne votline: pljučno (plevralno), obsrčno (perikardialno) in trebušno (peritonealno) (gl. naprej: Sl. 29, 30).

Kot smo omenili, nastane mezoderm pri protostomijih z zgodnjo segregacijo, razmikom celic (Sl. 15 A: vmesna slika) in celom ni nikdar povezan z votlino pračrevesa. Zato pravimo, da je celom pri protostomijih **shizocelom** (gr. *schizein* = razcepiti, razklati), tj. razcepna votlina. Živali s takim embrionalnim razvojem imenujemo **shizocelomati**. Iz votlin enterocelomnih vreč devterostomijev (Sl. 15 B: vmesna slika) pa nastane telesna votlina **enterocelom** in živali s takšnim razvojem imenujemo **enterocelomati**.

Vendar pa moramo k opisani delitvi na protostomije in devterostomije dodati, da obstojijo pri obojih homologni regulacijski geni in tudi homologne poti prevajanja signalov. V nekaterih primerih se homologne poti koristijo za iste funkcije pri protostomijih in devterostomijih. Temu pravimo **globoka homologija**. Tako je npr. način opredelitve nevrogenega tkiva (tj. njegove diferenciacije iz ektoderma) prvoten in enkraten pojav, ki je zaznamoval nastanek centralnega živčnega sistema. Ventralni položaj centralnega živčnega sistema pri prvoustih oz. dorzalni položaj pri drugoustih je drugoten oz. naknaden pojav.

Šolska primera globoke homologije sta skupina homeotičnega gena (gena *Hox*), ki nadzoruje diferenciacijo vzdolž glavne telesne osi, in skupina gena *PAX* (še posebej *PAX6*; gl. Pojasnilo o genu *PAX6*); slednja skupina genov je dejavna pri nadzoru razvoja očesa in drugih senzoričnih organov. Geni *Hox* (skrajšano od homeobox) oz. njihovi proteini opredeljujejo pri embriih tip segmentne zgradbe (npr. noge, antene in krila pri vinski mušici; podobno tudi pri vretenčarjih in človeku). Določajo torej segmentno značilnost (identiteto), vendar pa le posredno, sami neposredno (snovno) ne tvorijo segmentov. Proteini *Hox* so namreč transkripcijski faktorji. Geni *Hox* torej urejajo vzorec anatomskega razvoja (morfogenezo), in to pri živalih, glivah in rastlinah. Molekulske raziskave so razkrile prisotnost omejenega števila *Hox*-genov pri ožigalkarjih (*Cnidaria*), tj. pred najzgodnejšimi pravimi dvobočnimi živalmi, kar označuje te gene za predpaleozoične.

2

ANATOMSKE ZNAČILNOSTI SODOBNIH VREtenČARJEV

NEKATERE POMEMBNEJŠE VSEBINE DRUGEGA POGLAVJA:

- Opredelitev temeljnih anatomskih značilnosti strunarjev.
- Prehranjevanje in anatomske pridobitve med evolucijo.
- Opredelitev pomena pridobitve lobanje in hrbtenice z rebri.
- Opredelitev živčnega sistema in njegovega embrionalnega izvora pri vretenčarjih (nevralna cev, nevralni greben in nevralne ali nevrogene plakode).
- Nekateri nasledki nevralnih plakod.
- Nastanek nevralnega grebena in potovanje njegovih celic.
- Nekateri nasledki nevralnega grebena; regionalni vidik.
- Pomembnejše značilnosti centralnega živčnega sistema vretenčarjev.
- Mediana očesa in češerika.
- Opis drugih organskih sistemov in telesnih votlin vretenčarjev.
- Srčno-krvožilni sistem
- Glavne anatomske pridobitve evolucije urogenitalnega sistema.
- Nekateri anatomske značilnosti brezčeljstnic, npr. piškurja.
- Osnovne značilnosti čeljstnic in pomen škržnih lokov.
- Nekateri posebnosti rib hrustančnic in kostnic.
- Respiratorni organi rib.
- Dvoživke in njihove anatomske ter razvojne značilnosti.
- Živorodnost anamniotov.
- Opredelitev amniotov glede na ekstraembrionalne ovojnice.
- Živorodnost amniotov.
- Tipi lobanje amniotov.
- Čeljstni sklep pri različnih razvojnih stopnjah čeljstnic.
- Kinetična in akinetična lobanja
- Opredelitev nekaterih anatomskih značilnosti plazilcev.
- Bistvene anatomske značilnosti ptičev.
- Anatomske značilnosti sesalcev, še posebej prvakov.

2.1. TEMELJNE ANATOMSKE ZNAČILNOSTI STRUNARJEV

2.1.1. Splošne značilnosti strunarjev

Poznamo tri linije oz. poddebela strunarjev (*Chordata*): **plaščarje** ali **repate strunarje** (*Tunicata* ali *Urochordata*; gr. *oura* = rep + *khordé* = struna), **brezglavce** (*Acrania*; gr. *a-* = predpona, ki daje nikalni pomen + *kranion* = lobanja, tudi *Cephalochordata*; vključujejo rod *Branchiostoma* ali škrgoustke; lat. *branchiae* = škrge + *stoma* = ustna odprtina) in **kraniate** (*Craniata*; gr. *kranion*, nlat. *cranium* = lobanja), ki vključujejo vretenčarje (*Vertebrata*; lat. *vertebra* = vretence).

Na prvi pogled so razlike med temi tremi linijami strunarjev večje kot podobnosti, ki jih združujejo. **Plaščarji** in **škrghostke** so morske

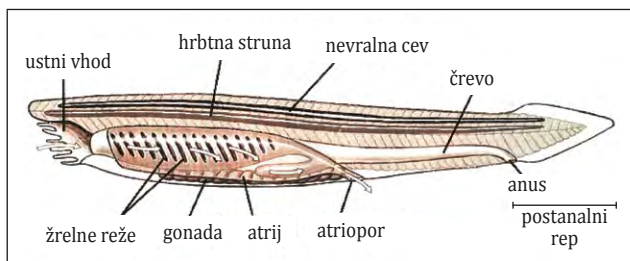
živali in pri vseh manjka kostni oziroma hrustančni skelet. Vendar njihov podporni sistem lahko vključuje strukture iz kolagena. Večina **vretenčarjev** ima notranji – podkožni – skelet (endoskelet), tj. sistem togih notranjih sestavin iz kosti in hrustanca. **Endoskelet** sodeluje pri gibanju, opori in zaščiti notranjih organov. Nekateri vretenčarji so kopenski in večina ima **čeljusti**, ki so pomembna evolucijska pridobitev v funkciji prehranjevanja. Vsem trem linijam, tj. vsem strunarjem, je skupnih pet temeljnih anatomskih sestavin (izvornih sinapomorfnihih značilnosti): **hrbтна struna**, **škržne (žrelne) reže** oziroma **škržni loki**, **endostil** (žrelni ali podžrelni žlebič) ali njegovi derivati (npr. ščitnica), **dorzalna nevralna cev** in **postanalni rep** (Sl. 16).

IV. POJASNILO O KOZOLNJAKIH (*ASCIDIACEA*)

Odrasli kozolnjaki in večina **plaščarjev** nimajo hrbtne strune, pač pa jo imajo njihove plavajoče ličinke. Vendar ličinke nimajo te opore po vsem telesu, kakor jo ima npr. škrgoustka, ampak samo v repu. Zato imenujemo plaščarje (*Tunicata*) tudi 'repati strunarji' (*Urochordata*). Ličinke imajo dobro razvito živčevje, z razločnim možganskim delom hrbtenjače. Pri odraslih plaščarjih se namreč od osrednjega živčnega sistema ohrani le nekaj živčni ganglij, ki leži na hrbtni strani pod kožo, med odprtinama dotekalko (oralni ali bukalni sifon) in odtekalko (kloakalni ali atrijski sifon), in se iz njega širijo živci v vse organe in telesne dele. Odrasli kozolnjaki torej nimajo niti hrbtne strune niti hrbtenjače. Kozolnjaki so zanimivi zaradi svojega evolucijskega položaja, saj kot približek k davnim strunarjem omogočajo vpogled v povezovalni člen med strunarji in predniškimi nestrunarskimi devterostomiji, kakor tudi v izvor vretenčarjev iz enostavnih strunarjev. Prvi fosili strunarjev izvirajo iz časa njihove kambrijske širitve (pred okrog 550 milijoni let). Njim so podobne ličinke sodobnih kozolnjakov. Pri mehkem ali črevesastem kozolnjaku (*Ciona intestinalis*) so odkrili devet *HOX* genov (*Ci-HOX1, 2, 3, 4, 5, 6, 10, 12* in *13*), kakor tudi njihov položaj na kromosomih.

(a) Hrbтна struna je paličaste oblike in se razvije iz mezoderma. Leži nad telesno votlino, celomom in pod nevralno cevjo. Hrbтна struna je sestavljena iz vakuoliziranih nabreklih (turgescentnih) celic in intersticijske tekočine ter obdajajoče vezivne ovojnice. Tekočina je včasih v celicah, ki imajo zato vakuolaren videz, drugič pa med celicami stržena hrbtne strune. Hrbтна

struna ima mehnične lastnosti elastične palice in se lahko upogiba stransko (lateralno); preprečuje zgruditev (kolabiranje) telesa. Pravzaprav gre za skupno mehnično dejavnost fibrozne (vezivne) ovojnice in tekočine v strženu hrbtne strune. Tekočina v hrbtni struni je statična in se ne pretaka.



Slika 16: Splošne značilnosti strunarjev, prikazane pri škrgoustki (*Branchiostoma*). Voda vstopa v enotnem toku skozi usta, teče v žrelo in se preceja skozi škržne reže v atrij, zaprt prostor ob žrelu; nato se skozi atriopore vrne v okolje. (Vir: <http://www.nicholls.edu/biol-ds/Biol156/Lectures/Animal%20Diversity%204.pdf>)

Mehanični pomen hrbtne strune postane razumljiv pri vprašanju, kaj bi se zgodilo, če bi se mišica nekega področja na eni strani telesa skrčila pri odsotnosti strune: pri krajšanju mišice bi se skrajšalo tudi telo. **Struna zagotavlja, da krčenje določene mišične skupine telesa ne skrajša, pač pa pomakne rep v stran.** Izmenično krčenje mišic na obeh straneh telesa v sodelovanju s hrbtno struno sproža stransko valovanje telesa.

(b) Škržne (žrelne ali faringealne) reže (razpoke, špranje). Žrelo je del prebavnega trakta neposredno za usti. Na določeni stopnji embrionalnega razvoja vseh strunarjev se stena žrela lateralno predre (ali skoraj predre) in nastane vrsta zaporednih odprtin, faringealnih ali žrelnih rež (Sl. 16). Z izrazom (prave) **škrge** pa opredelimo specializirane strukture iz tankih plošč ali gub, v katerih so kapilarni pleteži, ki omogočajo dihanje (izmenjavo plinov) v vodi.

Žrelne reže se pojavijo zgodaj v embrionalnem razvoju in lahko obstanejo do odraslosti organizma (pri vodnih organizmih) ali pa izginejo pred rojstvom oz. izvalitvijo.

Primitivni strunarji (npr. škrgoustka) imajo žrelo pogosto razširjeno v **žrelno** ali **branchialno košaro**. Reže v njeni steni so pomnožene, kar poveča površino žrelne stene, ki je izpostavljena toku vode. Na sluz vzdolž žrela se lepijo delci hrane. Nizi migetalk vzdolž žrela tvorijo vodni tok. S hrano obloženo sluz migetalk nato usmerijo v požiralnik (glej endostil).

Pri vretenčarjih, ki se hranijo z večjimi kosi hrane, sluz in migetalk nimajo takega pomena

in **žrelno črpalko** poganjajo mišice, ki tvorijo tok vode namesto migetalk. Reže še vedno služijo kot priročni izhodi za višek vode, medtem ko sosedne škržne (tj. žrelne) strukture sodelujejo pri dihanju. Pri ribah in nekaterih ličinkah vodnih dvoživk žrelne reže tvorijo izhodni kanal, skozi katerega se pretoči voda namenjena hranjenju in dihanju. Pri kopenskih vretenčarjih se embrionalne žrelne reže oz. žepki pojavijo v zgodnjih fazah embrionalnega razvoja in se nato zaprejo, razen prve. Iz nje nastane votlina srednjega ušesa (bobničeva votlina) in povezava med votlino srednjega ušesa in žrelom (slušna ali evstahijeva cev).

(c) Endostil (žrelni ali podžrelni žlebič). Dno škržnega dela črevesa imenujemo endostil. Pri plaščarjih (kozolnjakih) in brezglavcih (škr-goustki) je branchialna košara opremljena z nizi migetalk, ki zbirajo s hrano obloženo sluz in jo posredujejo naprej v prebavno cev. Kozolnjaki in škrgoustke z migetalkami ustvarjajo vodni tok skozi dotealko (vstopni sifon oz. usta) v žrelo. Celice endostila izločajo sluz. Majhni delci hrane v vodi se prilepijo na sluz, višek vode pa odteče skozi škržne reže. **Nekatere celice endostila vežejo jod na proteine.** Te celice naj bi bile homologne ščitničnim (folikularnim) sekretornim celicam vretenčarjev, ki prav tako vključujejo jod v sintezo ščitničnih hormonov.

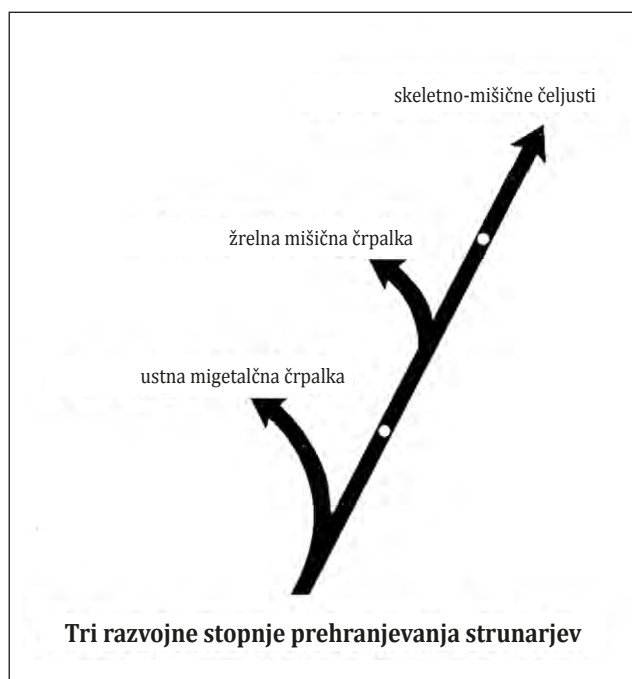
(d) Dorzalna nevralna cev. Naslednja značilnost strunarjev je dorzalno umeščena nevralna prog v obliki cevi. Centralni živčni sistem živali je **ektodermalnega** izvora, toda le pri strunarjih se oblikuje značilna nevralna cev v posebnem embrionalnem procesu (nevrolaciji), z **invaginacijo** (uvihavanjem). Bodoče celice nevralne cevi se pri zgodnjih embriih strunarjev nahajajo dorzalno v zadebeljeni **nevralni plošči** v površinskem ektodermu. Nevralna plošča se nato vzdolžno ob straneh dvigne, robova se združita in nastali cevasti organ se nato vgrezne v notranjost in ustali znotraj embria v dorzalnem (hrbtnem) položaju (gl. naprej, Sl. 46). Pri nevretenčarjih pa je, nasprotno, glavni živčni snop v ventralnem (trebušnem) položaju in je klen (poln).

(e) Postanalni rep. Strunarji imajo posteriorno podaljšano telo, raztezajoče se od anusa

navzad. Rep je prvotno podaljšanje lokomotorne- ga aparata, segmentalnih mišic in hrbtne strune.

Omenjene značilnosti strunarjev se lahko pojavijo le bežno med embrionalnim razvojem, lahko pa se ohranijo do odraslosti organizma. Vendar **so prisotne pri vseh strunarjih na do- ločeni stopnji njihovega življenja**. Strunarji so tudi bilateralno simetrični in izkazujejo segmen- tiranost. Mišične skupine, miomere, so razpore- jene zaporedno vzdolž telesa in repa kot del zu- nanje telesne stene.

Škržne reže in endostil predstavljajo pred- vsem **sistem za filtriranje oz. hranjenje**, med- tem ko delujejo hrbtne struna, nevralna cev, čuti- la in postanalni rep pri **lokomociji**, gibanju.



Slika 17: Načini prehranjevanja strunarjev.

Migetalčna in mišična črpalka sta omogočili prehranjevanje s suspendiranimi delci v vodi in parazitizem, pojav močnih mišičnih čeljusti pa je bistveno povečal možnosti prehranjevanja, ne glede na velikost plena.

Pri vretenčarjih (*Vertebrata*) nastanejo mnoge morfološke posebnosti, ki med drugim vključujejo: (1) muskulaturo prebavne cevi (2) diferencirane prebavne organe z izrazito regi- onalizacijo vzdolž prebavne cevi, (3) lobanjo in hrbtenico, (4) gibalni sistem iz skeleta in mišic, (5) škrge oz. pljuča, (6) nevralni greben, (7) ne-

vrogene plakode, (8) sklop čutnih organov, (9) hrbtenjačne in možganske živce, (10) tridelne oz. petdelne možgane, (11) endokrine organe, (12) srčno-krvožilni sistem in (13) urogenitalni sistem. V eritrocitih se nahaja hemoglobin.

Učinkovitost **krvožilnega sistema** se je po- večala z razvojem mišičnega srca z več prostori. Vretenčarji imajo tudi sistem **sklenjenega ka- pilarnega ožila**, ki povezuje arterije z venami, in dihalni pigment **hemoglobin**, ki reverzibilno veže kisik. Specializirane **ledvične cevke** omo- gočajo boljše odstranjevanje dušikovih odpad- kov in boljše nadzorovanje ravnotežja (homeo- stazo) vode. **Endokrini organi** izločajo hormone v telesni obtok, s katerimi urejajo procese, kot so: presnova, rast in razmnoževanje. Kriati imajo vrsto glavnih endokrinih organov, vključno **hipo- fizo**, **ščitnico** in **nadledvične žleze**. Drugi orga- ni, npr. **pankreas** (trebušna slinavka) in **gonade** (spolne žleze: jajčniki in moda), imajo prav tako pomembno endokrino funkcijo. Z evlucijskega vidika pa je še posebej zanimiva **češerika**.

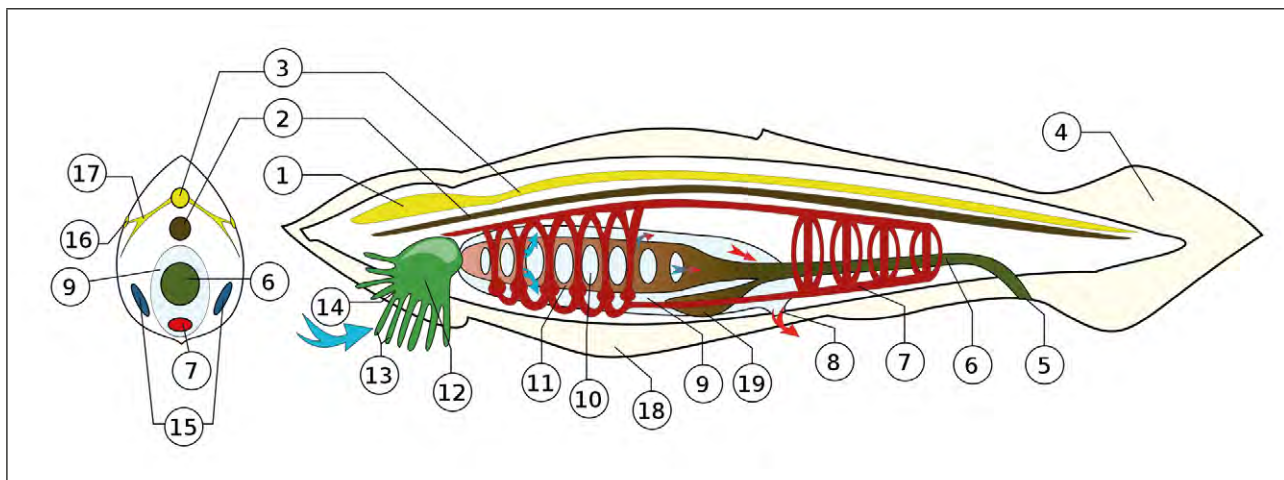
2.1.2. Tri osnovne strategije prehranjevanja strunarjev

Glede na **način prehranjevanja** razlikujemo tri razvojne stopnje strunarjev, ki temeljijo na de- lovanju migetalčne in mišične črpalk ter čeljusti (Sl. 17). Pri brezglavcih (npr. škrigoustki) je priso- ten **sesalni način hranjenja**, ki temelji na ustni **migetalčni črpalki** (Sl. 18).

Evolucijski napredek v področju glave vklju- čuje dve mehanični spremembi žrela, ki zadevata **žrelno mišično črpalko**. In sicer so se v žrelu razvili krožni mišični snopi, **hrustanec pa je za- menjal žrelno ogrodje iz kolagenskih vlaken**. Kontrakcije mišičnih snopov v tem primeru zo- žijo žrelo in iztisnejo vodo skozi škržne reže. Po sprostitvi (relaksaciji) mišic hrustančno ogrod- je omogoča razširitev žrela in vrnitev v prvotno stanje, kar pritegne v žrelo novo vodo. V začetku je ta mišična črpalka preprosto dopolnila obsto- ječo migetalčno črpalko. Večanje telesne mase strunarjev je verjetno povezano z razvojem bolj uspešne mišične črpalko.

Slednje je privedlo do strunarjev na stopnji **brežčeljjustnic** (*Agnatha*), ki so iskale hrano v blatu in rile po sedimentu, bogatem z organskimi delci in mikroorganizmi. Četudi so migetal-

ke in sluz branhialne košare še vedno služili pri sprejemanju teh snovi in njihovem predajanju v požiralnik, so mišični snopi žrela tvorili močnejši vodni tok skozi usta.



Slika 18: **Anatomska shema škrgoustke (*Branchiostoma lanceolatum*).** Legenda: 1 = možganska razširitev; 2 = hrbtna struna; 3 = hrbtenjača; 4 = postanalni rep; 5 = anus; 6 = prebavni kanal (črevo); 7 = krvni sistem; 8 = atrij; 9 = atrijski listič; 10 = škrajna reža; 11 = žrelo; 12 = ustna votlina; 13 = ustna migetalna črpalka; 14 = ustna odprtina; 15 = gonade (jajčnik/modo); 16 = fotoreceptorne celice; 17 = živec; 18 = abdominalna guba; 19 = slepo črevo (*caecum*). ([http://en.wikipedia.org/wiki/File: BranchiostomaLanceolatum_PioM.svg](http://en.wikipedia.org/wiki/File:BranchiostomaLanceolatum_PioM.svg); avtor: Piotr Michal Jaworski)

Migetalna in mišična črpalka sta omogočali prehranjevanje s suspendiranimi delci v vodi in parazitizem. Prehod brezčeljjustnic k **čeljjustnicam** (*Gnathostomata*) je vključeval prehod na drugačno hranjenje. Prehodne vrste so postale **plenilske živali**, ki so selektivno zbirale posamezne delce hrane iz suspenzije ali s površine. Nekatere so zbirale zooplankton, pripravljene zgrabiti ga, ko se približa.

Plenilsko hranjenje je terjalo hitro in silovito razširitev žrelne črpalke s sledečim zaprtjem ust, da plen ne pobegne. Elastičen premik prožnega hrustančnega ogrinja je omogočil brezčeljjustnim vretenčarjem sesanje hrane z usti. Vendar pa je bil ta sistem prešibek za plenjenje in prevzemanje obsežnejše hrane. S pojavom **čeljjusti**, ki jih je podpirala močna mišična dejavnost, so se zmanjšale tudi omejitve glede velikosti plena. Dejavnost plenitev je postala običajen način življenja vretenčarjev.

2.1.3. Dve pomembni anatomske pridobitvi kraniatov: lobanja in hrbtenica

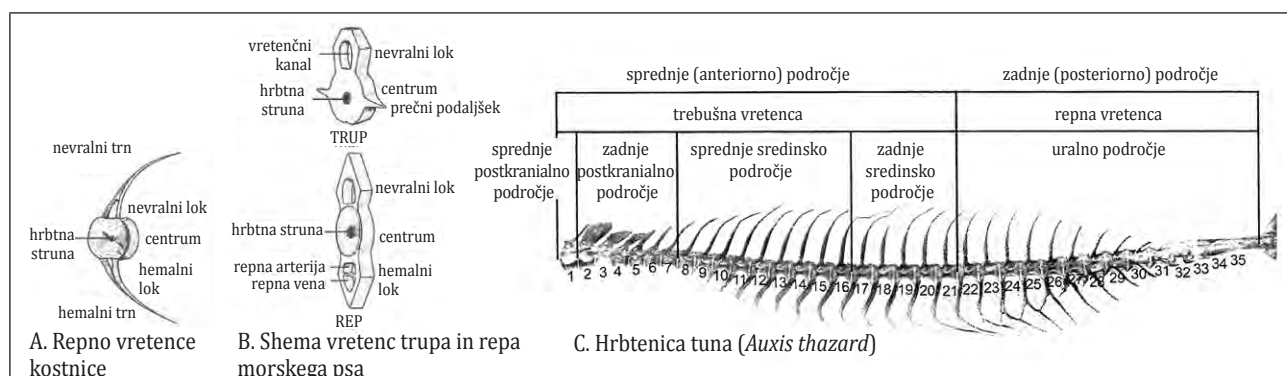
Zgodba vretenčarjev se odvija že skoraj 544 milijonov let. V tem času so se med vretenčarji razvili nekateri največji in najbolj zapleteni organizmi. Pestrost vretenčarjev je povezana z novimi prilagoditvami v anatomske zgradbi; najbolj očiten je nastanek **lobanje** (*cranium*) in **hrbtenice** ali vretenčnega stebra (*columna vertebralis*) s pripadajočimi rebri v področju trupa.

(a) **Lobanja** (*cranium*) je sestavljena struktura iz kosti in hrustanca, ki podpira čutne organe na glavi in obdaja oziroma deloma obdaja in varuje možgane, sodeluje pa tudi pri sprejemanju hrane. Čutni organi na glavi (npr. vida, sluha, voha) so postali izrazitejši v primerjavi s tistimi pri protohordatih. Tisti del nevralske cevi, s katerim so pri protohordatih povezani čutni organi, je pri vretenčarjih razširjen in oblikuje sprednje možgane.

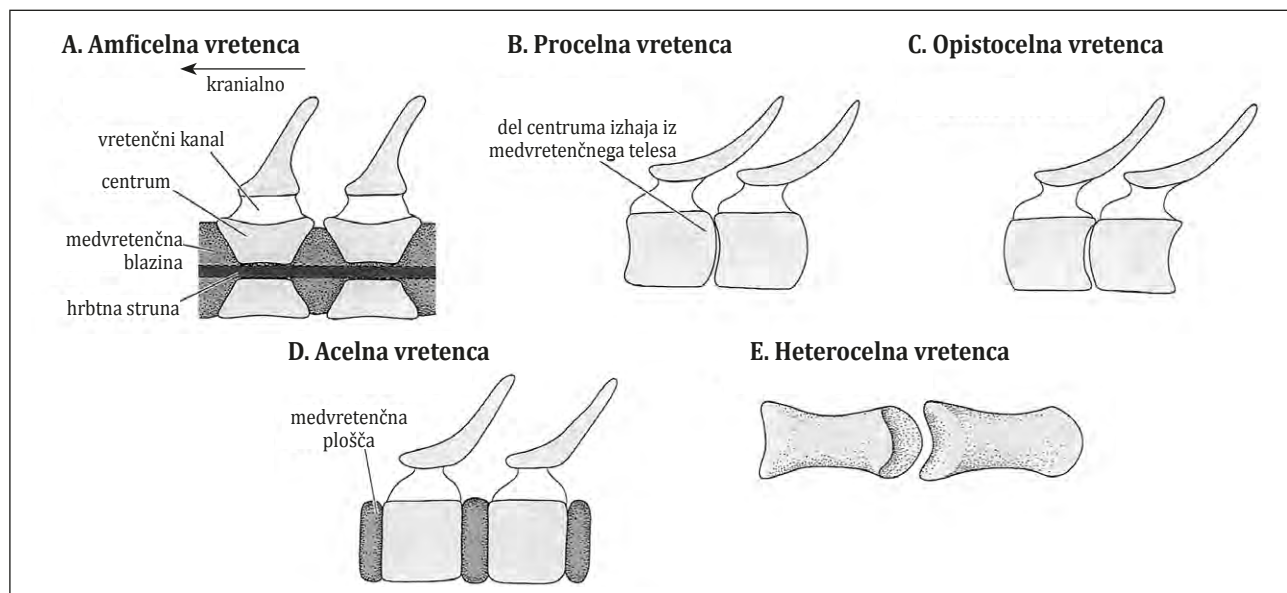
Evolucijo vretenčarjev označuje pestrost sestavin lobanje, ki skupaj oblikujejo glavo. Med ontogenezo se dovršen del sestavin glave razvije iz **celic nevralnega grebena**, skupin embrionalnih celic, ki so v smislu sooblikovanja glave dejavne le pri vretenčarjih. To so prehodne embrionalne celice (gl. naprej: Predhodna nevrogena tkiva).

(b) **Hrbtenica** je sestavljena iz vretenc, medsebojno ločenih koščenih ali hrustančnih blokov, ki so tesno povezani v glavno telesno os. Med zaporednimi vretenci so umeščene tanke kompre-

sijske blazinice, medvretenčni diski (koluti) oz. **medvretenčne ploščice** (Sl. 19). Značilno vretence je iz klenega **vretenčnega telesa** (uporablja se tudi izraz *centrum*), ki pogosto (npr. pri ribah in nekaterih dvoživkah) obdaja hrbtno struno. Dorsalna vretenčna loka obdajata hrbtenjačo in tvorita **nevralni lok**, medtem ko ventralna loka, npr. pri repnih vretencih rib, obdajata krvne žile (**hemalni lok**). Nevralni in hemalni lok se končujeta s podaljškom, **nevralnim** in **hemalnim trnom** (Sl. 19).



Slika 19: **Osnova skeleta vretenčarjev na primerih rib.** Vretenca nadomestijo hrbtno struno kot glavno telesno oporo. Hrbtna struna je vključena v centrum ali vretenčno telo, pri odraslih sesalcih pa se ohranijo gelasti ostanki embrionalne hrbtne strune v medvretenčnih ploščicah. **A:** Repno vretence ribe kostnice. **B:** Shema vretenc trupa in repa morskega psa (sliki sta prirejeni po <http://people.eku.edu/ritchison/342notes2.htm>, *BIO 342 Comparative Anatomy – Skeletal System*). **C:** Hrbtenico tuna (*Auxis thazard*) delimo na tri področja: na postkranialni, sredinski in repni del (op.: lat. *cauda*, gr. *oura* = rep). (Vir: L. A. Jawad, 2013)



Slika 20: **Oblika vretenčnih teles. Legenda:** puščica kaže kranialno smer; - **cela** (gr. *koiloma*) je zadnji del zloženk in ima več pomenov, med drugim votlino (vdolbino) in prostor. A = amficelna (na obeh straneh vdolbljeni centrumi) vretenca ribe, B = procelna (spredaj vdolbljena) vretenca zgodnjega zavropsida, C = opistocelna (zadaj vdolbljena) vretenca zgodnjega zavropsida, D = acelna (nevodolbljena telesa) vretenca sesalca, E = dorzalni pogled na telo dveh heterocelnih (različnih) vratnih vretenc ptiča, sedlast medvretenčni sklep. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 8 – 2)

Najzgodnejši vretenčarji še niso imeli povsem razvitih vretenc in hrbtna struna je bila še vedno glavna opora telesu in lokomociji. Ko so se vretenca pričela pojavljati, so se njihove sestavine sprva opirale na hrbtno struno in ta je še vedno služila kot pomembna telesna opora. Pri kasnejših ribah in kopenskih vretenčarjih pa je hrbtenica prevzela funkcije pri telesni opori in gibanju. S krepitvijo vloge hrbtenice je upadal pomen hrbtne strune. Pri odraslih najbolj razvitih vretenčarjih se hrbtna struna pojavi in tudi izgine med embrionalnim razvojem; pri sesalcih

obstane le kot majhen želatinast stržen znotraj medvretenčnih ploščic, **pulpozno jedro** (*nucleus pulposus*).

Hrbtenico višjih vretenčarjev (ptičev in sesalcev) sestavljajo vretenca z več področnimi anatomskimi značilnostmi. Govorimo o: **vratnih** (cervikalnih), **prsni** (torakalnih), **ledvenih** (lumbalnih), **križnih** (sakralnih) in **repnih** (kavdalnih) **vretencih** (2. preglednica) ter o njihovih modifikacijah. Pri ribah razlikujemo vretenca trupa in repa (Sl. 19). Prvo vretence trupa je nekoliko modificirano in oblikuje sklep z lobanjo.

2. preglednica Področna raznolikost hrbtenice (*) (Vir: Liem in sod., 2001).

Vretenčarji	Telesna področja hrbtenice in področna števila vretenc			
Sesalci	vrat (7)	prsa + ledja (14–30)	križ (3)	rep
Ptiči	vrat (11–25)	prsa (3–19)	ledja + križ (10–23)	rep
Plazilci	vrat (6–10)	trup (10–22)	križ (2–3)	rep
Dvoživke	vrat (1)	trup (8–22)	križ (1)	rep
Ribe	–	trup	–	rep

(*) Navedeno število vretenc predstavlja značilno število oz. razpon; obstojijo izjeme.

Vretenčna telesa zgodnjih rib in tetrapodov imajo na kranialni in kavdalni strani konkavno površino, pravimo, da so **amficelna** (gr. *amphi* = oboje, *koiloma* = votlina; *koilos* = votel, votlinast) (Sl. 20). Pri kopenskih vretenčarjih obstoji več oblik vretenc, odvisno od stopnje in smeri gibanja, ki ga omogočajo. Trdnost medvretenčnega stika se zelo poveča, kadar se izbokli konec nekega vretenčnega telesa prilega vboklini sosednjega, zmanjšajo se možnosti izpaha (dislokacije). Če je konkavna površina na kranialni strani vretenčnega telesa, je to **procelna** oblika vretenca (gr. *pro* = pred), in če je na kavdalni strani, **opistocelna** oblika (gr. *opisthen* = zadaj).

Mnoge dvoživke in zgodnji reptilomorfi (op.: reptilomorfi so taksonomski klad iz amniotov in tistih tetrapodov, ki imajo bližje skupne prednike z amnioti kot s sodobnimi dvoživkami) imajo vretenca amficelne oz. procelne oblike. Telesna vretenca nekaterih drugih zgodnjih reptilomorf, ptičev in sesalcev pa so **acelna** (gr. *a* = brez), s plosko površino, vmes pa so medvretenčne plo-

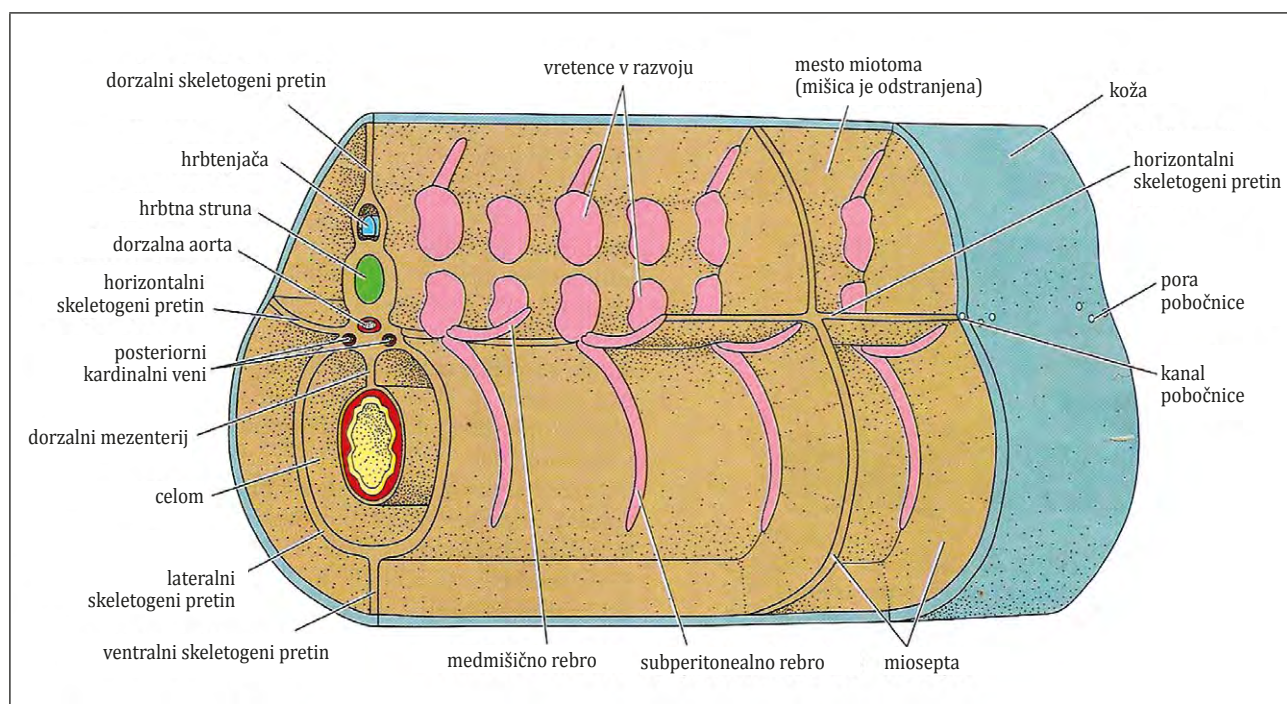
ščice, ki so iz veziva, ostankov hrbtne strune in vezivnega hrustanca. Vratna vretenca ptičev so **heterocelna** (gr. *hetero* = različen, drugačen). Pri njih je površina vretenčnega telesa na eni strani sedlasta v horizontalni ravnini, ki artikulira z recipročno vertikalno sedlasto površino telesa sosednjega vretenca. Takšna razporeditev vretenc preprečuje zvijanje in hkrati omogoča pri vsakem sklepu vertikalne in stranske gibe. Vrat je zelo gibljiv in omogoča ptičem obračanje glave v različne smeri.

(c) Na vretenca se s sklepom pripenjajo **rebra** (*costae*; rebro = *costa*), ki okrepijo mišične pretine (miosepta) in telesno steno. Nanje se pripenjajo mnoge mišice trupa in repa. Če se rebra raztezajo daleč ventralno, ščitijo tudi visceralne organe. Žarkoplavutarice (*Actinopterygii*) imajo več tipov reber. **Medmišična** ali **dorzalna rebra** se razvijejo v mišičnih pretinah na njihovem presečišču s horizontalnim skeletnim pretinom (Sl. 21). Raztezajo se lateralno med epaksialnimi telesnimi mišicami, ki ležijo dorzalno od hori-

zonalnega skeletnega pretina, in hipaksialnimi mišicami, ki ležijo ventralno. Vsako rebro se pripenja z enojno glavo na lateralno površino vretenčnega telesa.

Subperitonealna (to je tista pod potrebusnico oz. mreno telesne votline) ali **ventralna rebra** (Sl. 21) se razvijejo v mišičnih pretinih na njihovem presečišču z lateralnim skeletnim pretinom. Vsako rebro se pripenja z enojno glavo na stranski (lateralni) podaljšek baze ventralnega loka vretenca, t. i. bazapofizo (gr. *basis* = osno-

va, temelj, baza; *apophysis* = izrastek, poganjek). **Bazapofiza** je homologna bazi hemalnega loka kavdalnih vretenc (serijska ali ponavljajoča se homologija). Subperitonealna rebra se raztezajo ventralno v telesni steni tik ob celomu (telesni votlini). Nekatere ribe imajo medmišična rebra, druge subperitonealna, nekatere oba tipa in nekatere rebra, ki jih ni mogoče uvrstiti niti med prva niti med druga.

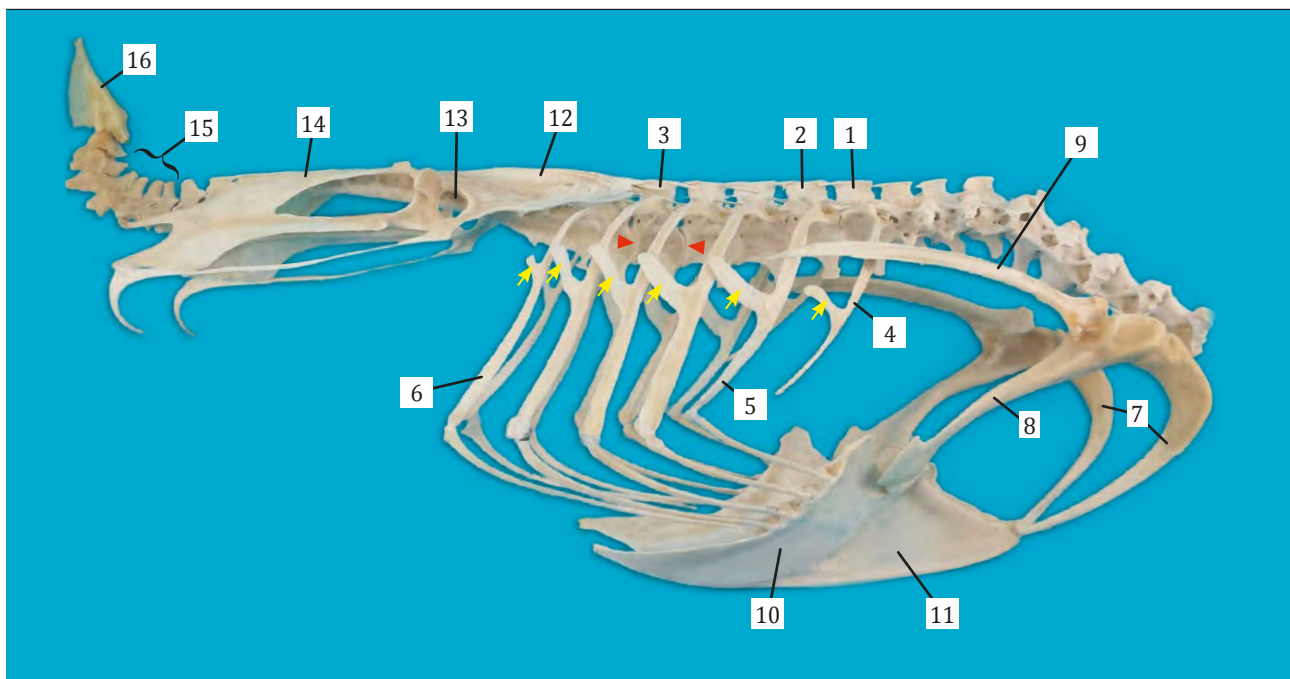


Slika 21: **Stereodiagram vretenčne osi, skeletogenih pretinov in reber pri ribi čeljustnici.** Za razumevanje navedene zgradbe je nujno spoznati pomen somitov med embrionalnim razvojem. Deli vretenc nastanejo iz mezenhimskih celic, ki potujejo iz določenega dela somitov, iz sklerotoma, in se zbirajo okrog razvijajoče se hrbtenjače in hrbtne strune ter na področju prečnih mišičnih pretinov (miosept), ki ležijo med embrionalnimi miotomi oz. telesnimi mišicami. Navedeni pretini tvorijo presečišča z drugimi vezivnimi pretini. Pravimo, da so pretini skeletogeni oz. skeletotvorni, kajti v njih pogosto nastane kostno tkivo. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 8 – 3)

Čeprav rebra okostenijo, ostane njihov distalni del večinoma hrustančen in ga imenujemo **rebrni hrustanec**. Rebra kopenskih vretenčarjev se pripenjajo na **prsnico** (*sternum*; op.: želve in kače nimajo prsnice) in prožnost rebrnega hrustanca dovoljuje dihalne gibe. Pri ptičih rebrni hrustanec okosteni. Na dorzalnem koncu reber, v kavdalni smeri, pa je pri ptičih **kavljasti podaljšek**, *processus uncinatus* (lat. *uncinatus* = kavljast; Sl. 22): na kavljaste podaljške se pripenjajo nekatere mišice trupa, ki okrepijo rebrno

ogrodje. Kratka rebra sodobnih dvoživk se ne pripenjajo na prsnico.

Reber nimajo glenavice in piškurji, pri ribah hrustančnicah pa so slabo razvita (imajo dorzalna rebra). Ker ribe izmenjujejo pline skozi škrge, njihova rebra ne sodelujejo pri dihalnih gibih. So predvsem del lokomotorne sistema: okrepijo miosepta (Sl. 21) in pomagajo pri prenosu sil mišičnega krčenja na hrbtenično os.



Slika 22: **Skelet velikega kormorana (*Phalacrocorax carbo*) z desne strani. Legenda:** 1 = zadnje vratno vretenca; 2 = prvo prsno vretenca; 3 = četrti prsni vretenca; 4 = nepravo rebro (op.: manjka prsnični del rebra; rebro se pripenja na zadnje vratno vretenca); 5 = prvo pravo rebro (op.: oblikuje sklep s prvim prsnim vretencem in prsnico); 6 = nepravo rebro (op.: njegov prsnični del ne oblikuje sklepa s prsnico, ampak se naslanja na zadnje pravo rebro); 7 = vilice (*furcula*; op.: ključnici sta združeni v vilice); 8 = krokarnica (*os coracoideum*); 9 = plečnica (*scapula*); 10 = prsnica (*sternum*); 11 = prsnični gredelj (*carina sterni*); 12 = predkolčno krilo črevnice (*ala preacetabularis ilii*); 13 = sklepna odprtina črevnice (*foramen acetabuli*); 14 = izzakolčni (postacetabularni) del medenice; puščice = kavljasti podaljšek (*processus uncinatus*) reber; 15 = prosta repna vretenca; 16 = pigostil; glava puščice = pregibna sklepa četrtega prsnega vretenca (op.: sklepi med zadnjim vratnim in prvimi tremi prsnimi vretenci niso prepoznavni, so togi).

Komentar: Močne vilice, ki tvorijo sklep s prsničnim gredljem, izrazit prsnični gredelj in kavljasti podaljški reber so anatomske značilnosti ptičev, ki se spretno gibljejo v zraku in vodi (potapljanje pri plenitvi). (Foto: Z. Golob)

2.1.4. Telesna zgradba kraniatov

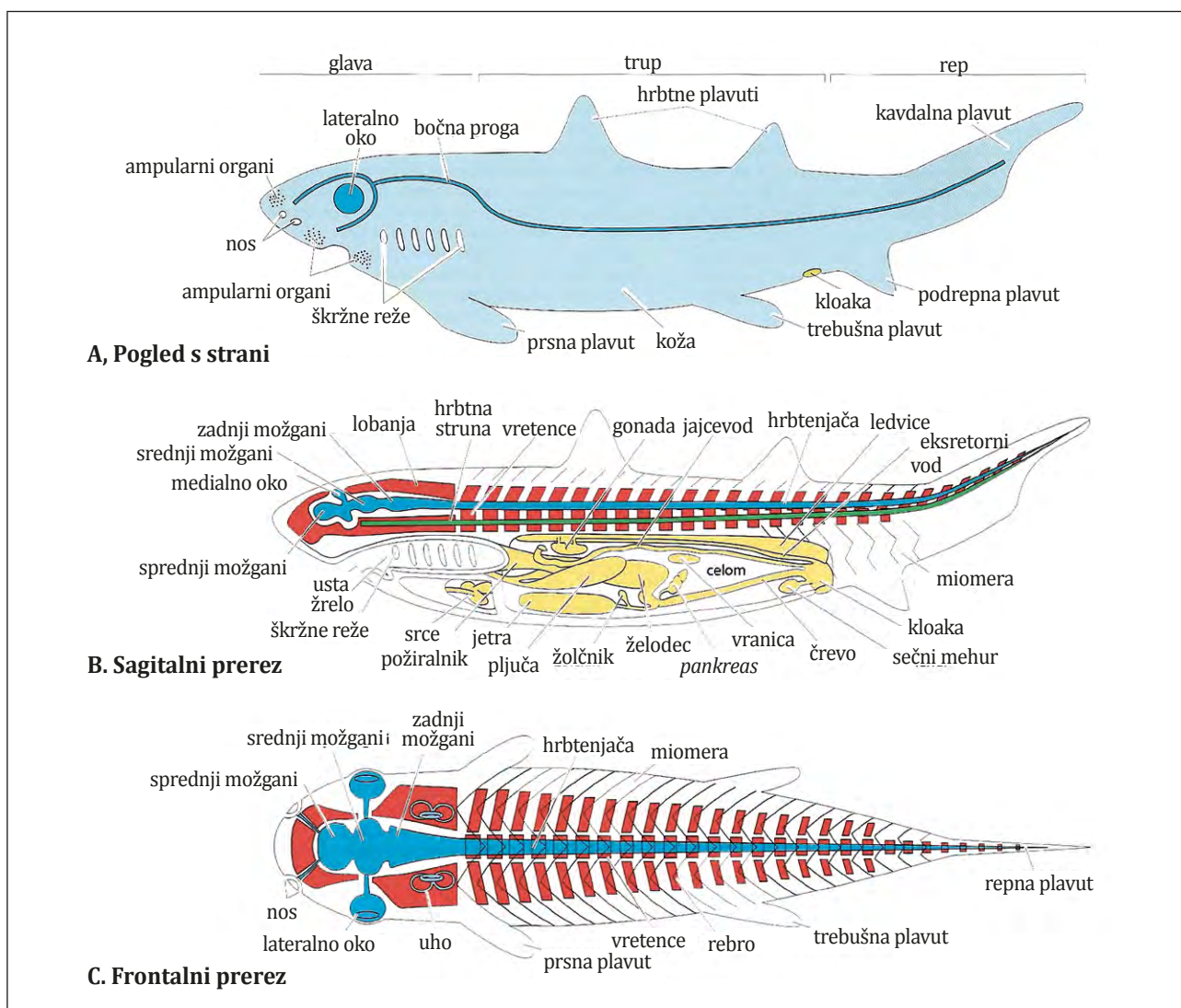
Na splošno **organizem kraniatov** sestavljajo: **glava, trup** in **rep** (Sl. 23). Pravimo, da so **glavati** strunarji, ker je njihova glava večinoma jasno ločena od trupa. Na področju glave so **usta** in **žrelne reže**.

Embrii kraniatov imajo žrelne žepke, ki pri obloustkah, ribah in nekaterih larvalnih dvoživkah prodrejo skozi steno žrela in oblikujejo žrelne reže (Sl. 24, 25). Notranje škrge označujemo kot vrečaste, septalne in aseptalne (Sl. 24), zgodnje ličinke brezrepcev in ličink repatcev pa imajo zunanje škrge (gl. naprej, Sl. 72).

Zaradi orientacije v okolju je večina čutil in veliko živčnega tkiva v področju glave. Kraniati imajo dobro razvite **parne čutne organe**, vključno nos (organ voha), lateralni očesi (organ vida)

in ušesa (organ sluha in ravnotežja) (Sl. 23). Mnogi imajo tudi **mediano oko**, umeščeno na dorzalni strani glave (Sl. 23 B; gl. naprej: Mediana očesa in češerika).

Lokomotorni sistem omogoča aktivno gibanje. Večina vretenčarjev plava s stransko (lateralno) undulacijo telesa in repa, medtem ko kiti plavajo z dorzalno-ventralno undulacijo telesa. Gibanje s stransko undulacijo je, npr. pri škrgoustki, ki sicer ne spada k vretenčarjem, posledica kontrakcij zaporednih segmentalnih miomer. Kot smo že zapisali, dejavnost miomer in obsežnejša velikost večine vretenčarjev terjata močnejšo oporo od tiste, ki jo zagotavlja hrbtna struna. Pritiskom pri potiskanju živali skozi vodo bolj ustreza vretenčni steber, **hrbtenica**, ki je sestavljena iz številnih **vretenc**.

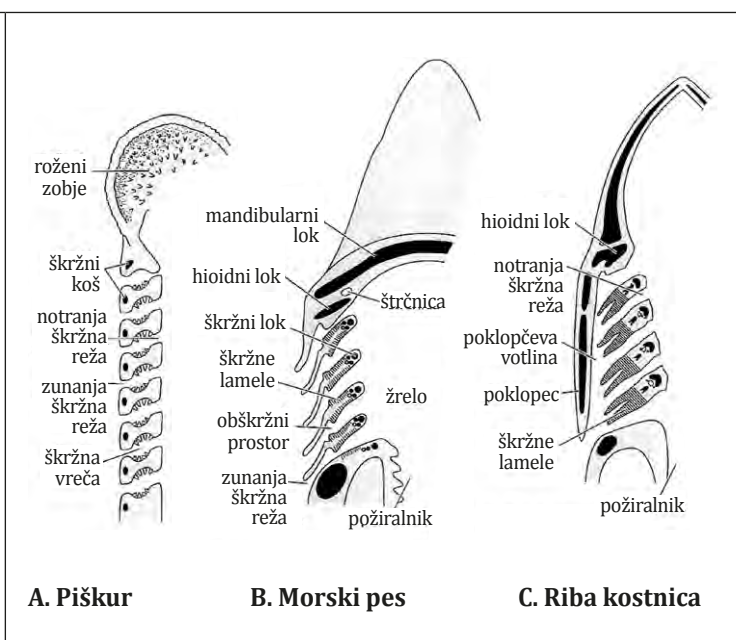
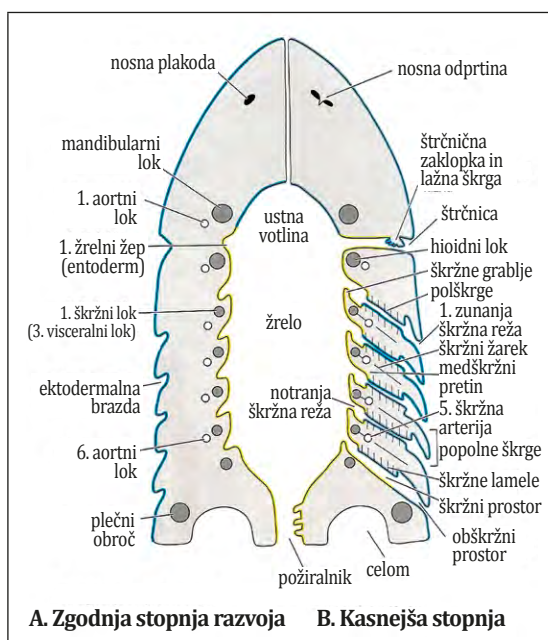


Slika 23: **Shematični prikaz glavnih organskih sistemov kraniatov**, na osnovi čeljustnice. Mnoge podrobnosti so poenostavljene in nekatere (npr. večina kranialnih živcev) niso prikazane. Op.: Ampularni organi (gl. A) so oblika elektropotopljene, potopljene v globeli kože, pretežno na glavi rib. Odzivajo se na šibka električna polja. Bočna proga → pobočnica. (Liem in sod., 2001, Figure 2 – 11)

Povečana telesna aktivnost in večja telesna masa pa nista mogoči brez ustreznega povečanja **presnove** (metabolizma). Izmenjati se mora več kisika in ogljikovega dioksida z okoljem, presnova terja več hranil in snovi se morajo učinkovito razporejati po telesu. Vodni vretenčarji imajo škrge, ki imajo oporo v hrustančnem ali kostnem skeletu v obliki **škržnih lokov**; ti nastanejo v steni žrela med žrelnimi režami (Sl. 24). Tudi črevesna stena je opremljena z mišičnim tkivom, česar ni pri plaščarjih in brezglavcih. Škržne loke in mišice v steni žrela oživčujejo senzorični in motorični kranialni živci. Škržnim lokom se pridružijo specializirane **mišice**, njihova aktivnost širi

in oži žrelo. To gibanje poseja respiratorni tok vode v usta in ga usmeri skozi škrge. Tako naj bi lovili plen zgodnji plenilci, kar je ohranjeno še pri ličinkah piškurjev.

Kasneje se je v evoluciji vretenčarjev sprednji žrelni lok preoblikoval v **čeljust**, to pa je omogočilo nove načine prehranjevanja. Mišice v steni črevesa so učinkovito pomikale hrano skozi vrsto zaporednih prostorov, ki so specializirani za hrambo, prebavo in absorpcijo. **Jetra** so razvila poleg mnogih funkcij tudi sposobnost skladiščenja, npr. glikogena in lipidov. **Pankreas** (trebušna slinavka) izdeluje in izloča prebavne encime v **črevo**.



Slika 24: Čelni (frontalni) prerez skozi žrelo (pharynx) hrustančnice (Elasmobranchia).

A = zgodnja razvojna stopnja. B = stanje pri odrasli živali. **Legenda:** A. Z zunanje površine žrelne stene se poglobljajo v notranjost ektodermalne brazde, z notranje površine žrelne stene pa prodirajo navzven žrelni (škrlčni) žepki. B. Entoderm žrelnih žepkov in ektoderm žrelnih brazd se v notranjosti stene srečata, preideta drug v drugega in nastanejo žrelne (škrlčne) reže. V spiraklovo režo moli s strani mandibularnega loka spiraklova zaklopka z lažnim škrlčnim organom.

Hioidnemu loku pripada polškrlčni organ (škrlčne lamele manjkajo v področju škrlčnice), temu pa sledijo kavdalno štirje popolni škrlčni organi. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 18 – 1)

Slika 25: Čelni (frontalni) prerez področja škrg, s prikazom števila in ureditve škrlčnih vreč ter tipov škrg. A = Vrečaste škrge piškurja. B = Septalne škrge morskoga psa. C = Aseptalne škrge ribe kostnice. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 18 – 2)

A: Pri piškurjih priteče voda v žrelo skozi usta, vstopi v branhialne vrečke skozi notranje škrlčne reže in jih zapusti skozi zunanje škrlčne reže.

B: V medškrlčnih pretinih hrustančnic nastanejo škrlčne lamele, ki se raztezajo proti telesni površini (**septalne škrge**; pretinske). Med škrlčnimi prostori (komorami) in zunanjimi škrlčnimi režami je obškrlčni prostor. Distalni vrhovi medškrlčnih pretinov delujejo kot zaklopke, ki lahko zaprejo zunanje škrlčne reže. **C:** Škrlčni aparat rib kostnic je nekoliko drugačen od tistega pri hrustančnicah. Loputo telesne stene, **škrlčni poklopec** ali **operkulum** podpirajo kosti; poklopec se razteza od področja hioidnega loka glave lateralno in kavdalno nad škrgami. Škrge označujemo kot **aseptalne** (nepretinske): medškrlčni pretini so namreč reducirani, zato se škrlčne lamele (škrge) raztezajo prosto v poklopčevo votlino.

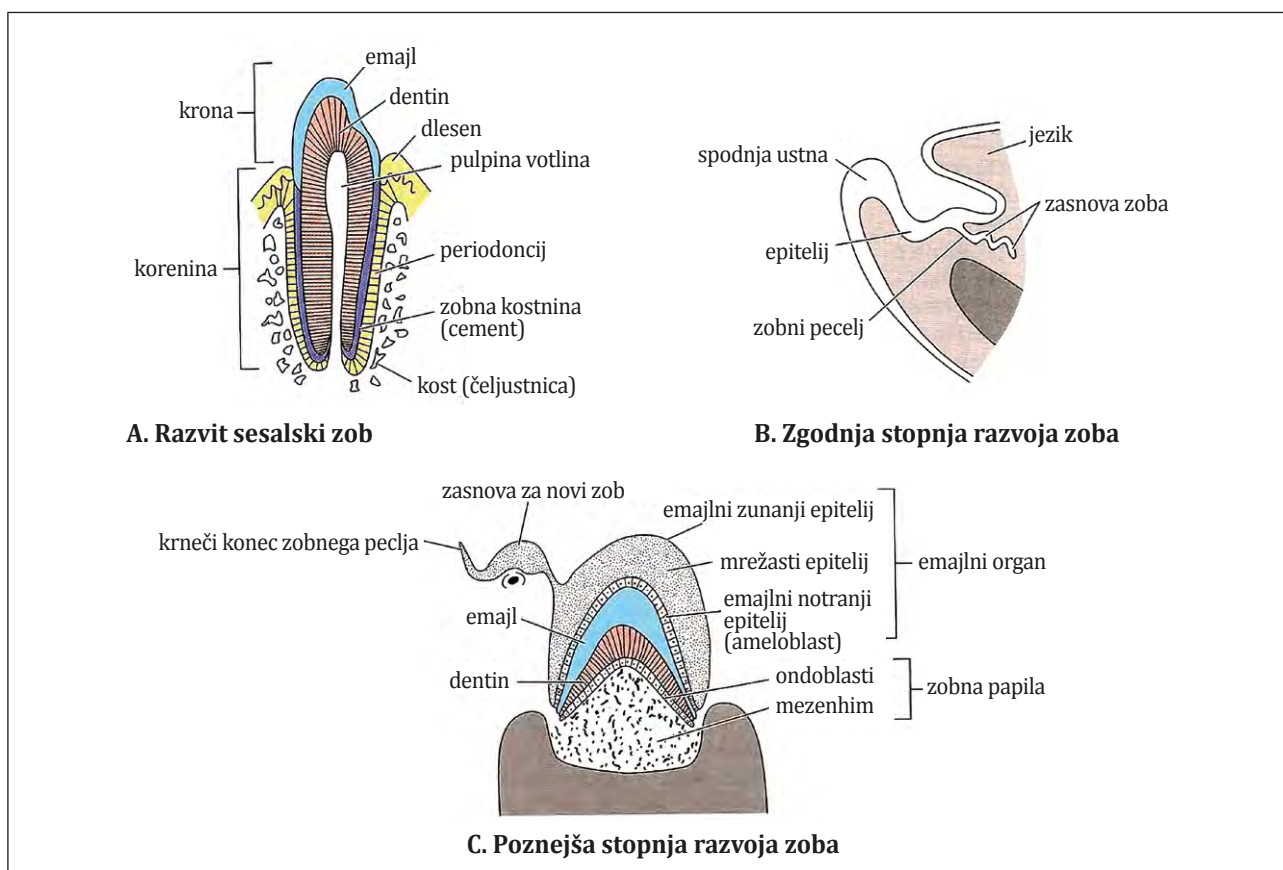
2.1.5. Osnovno o zobeh

Obstoječe brezčeljustnice (*Agnatha*) nimajo koščenih zob, ampak rožene (keratinske); nahajajo se v ustih in na jeziku odraslih glenavic in piškurjev (gl. naprej, Sl. 65). Emajlu podobne proteine so ugotovili v roženih zobeh glenavic. Roženi zobje piškurjem omogočajo poseben način hranjenja: pritrdijo se na svoj plen, nastrgajo njegovo površino in sesajo kri ali druge telesne tekočine.

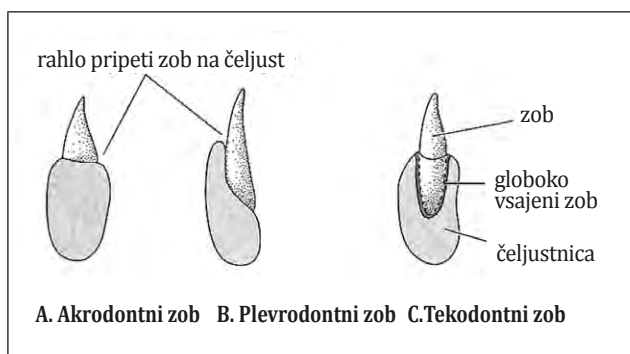
Pravi zobje se pojavijo s čeljustmi, tj. pri čeljustnicah (*Gnathostomata*), in so razporejeni na določenih delih čeljusti. Značilen odrasli zob je sestavljen iz **dentina** (zobovine), ki ga pokriva na izpostavljeni površini **emajl** (sklenina) (Sl. 26). Krvne žile in živci vstopajo v **zobno pulpo**. Del zoba nad dlesnijo imenujemo **zobna krona**, del v dlesni oz. v zobnem alveolu pa **zobna korenina** (Sl. 26 A).

Ribe imajo zobe razporejene po celotni ustni votlini in žrelu: na čeljustih, nebu, jeziku in nekaterih škrlčnih lokih. Drugače je pri tetrapodih, ki imajo zobe razporejene na čeljustnih robovih (in včasih na nebu). Na podlago so pritrjeni z vezivnimi vlakni, ki tvorijo **periodoncij** (tj. vezivno membrano, ki obdaja zobno korenino in jo pripenja na kost) in včasih tudi zobni cement. **Cement** (zobna kostnina) je mineralizirano vezivo, podobno kostnemu tkivu; služi za pripetje periodontnih vlaken. Tvorijo ga celice cementoblasti. Nekatere oblike cementa lahko nastanejo tudi na površini zobne sklenine, tj. na zobni kroni.

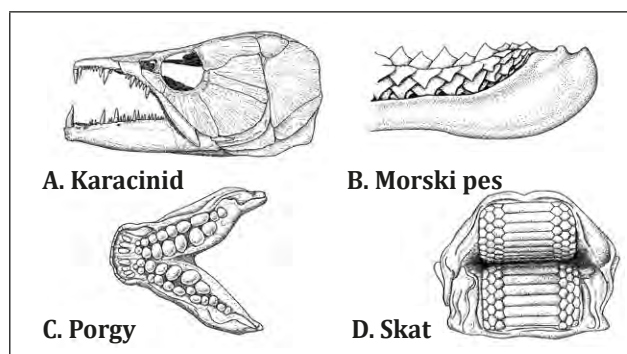
Površinsko pripetje zob na čeljust je **akrodontno** ali **plevrodontno**, globoko pa **tekodontno** (gr. *theke* = posoda) (Sl. 27). V slednjem primeru zobje zdržijo velike strižne sile.



Slika 26: **Zgradba in razvoj sesalskega zoba.** A. Razvit sesalski zob (sekalec). B. Zgodnja stopnja v razvoju zoba. C. Kasnejša stopnja razvoja zoba, na kateri zobni brst tvori sklenino (emajl) in zobovino (dentin). (Vir: Liem in sod., m 2001, Fiure 16 – 3)



Slika 27: **Vertikalni prerez skozi zob in spodnjo čeljustnico.** A. in B. Površinsko pripeti zobje na čeljust. Akrodončni zobje (npr. kače) se razlikujejo od plevrodončnih (npr. kuščarja) po tem, da so pripeti na vrh (vršni zobje) ali znotraj roba čeljusti (obstranski zobje) in ne na zunanjem robu in so težje nadomestljivi. C. Tekodončni zobje (npr. krokodila) so globlje v votlini čeljusti. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 16 – 4)

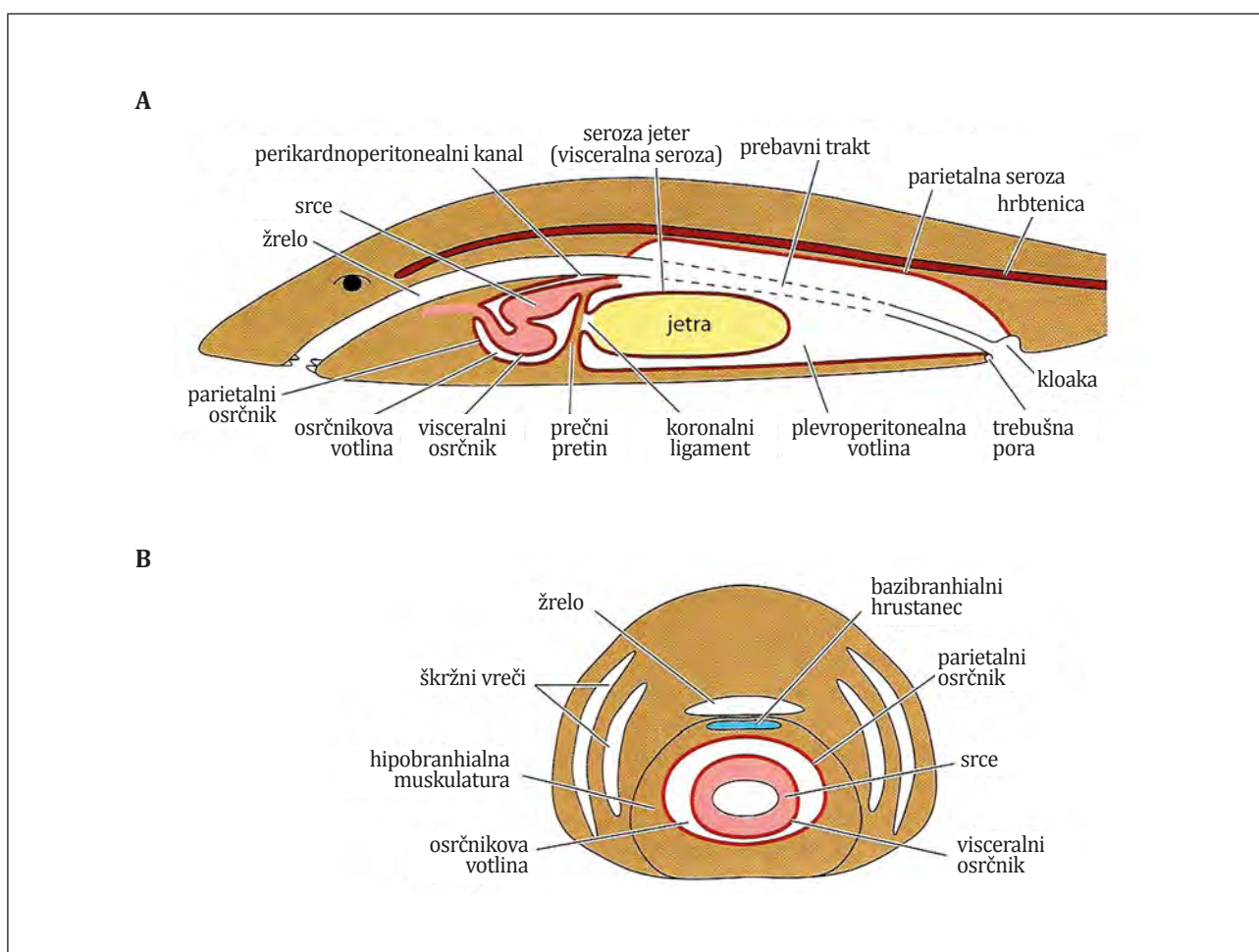


Slika 28: **Primeri različnih tipov homodontnih zob pri nekaj ribah.** A. Karacinidi (red južnoameriških in afriških rib) se razlikujejo od krapovcev po tem, da imajo na čeljustih zobe, nimajo pa goltnih zob; zobje so konični (gr. *kônos* = podoben stožcu). Takšni zobje predvsem pridržijo plen in mu preprečujejo pobegniti. B. Trikotni funkcionalni in nadomestni zobje morskega psa. Morski psi prebadajo in režejo plen na večje kose. Zobe imajo ostre in včasih nazobčane; slednji so učinkoviti pri rezanju. C. Ostriževci (*Percomorphi*), obče ime za različne ribe, še posebno – a ne izključno – iz družine špári (*Sparidae*). Večina vrst ima za mletje primerne kočnikom (meljakom) podobne zobe. D. Drobilne zobne plošče skata, primerne za prehrano s trdopolinastimi mehkužci ali z rastlinami. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 16 – 5)

Pri nekaterih vretenčarjih nastanejo novi zobje iz ohranjenih zobnih zasnov (Sl. 26) ves čas življenja živali; ko starejši zobje odpadejo ali se obrabijo, jih zamenjajo novi. To so **polifiodontne** živali (gr. *polyphyes* = mnogokrat + *odont* = zob). Večina sesalcev je **difiodontnih**. Imajo dva niza zob, mlečne (minljive) in stalne. Zobati kiti so **monofiodontni**, imajo le en niz zob. Četudi velikost zob lahko variira, so pri večini rib, večini dvoživk in pri plazilcih podobne oblike, **homodontni** (Sl. 43), pri sesalcih pa so specializirani (sekalci, podočniki, predmeljaki in meljaki; predmeljake in meljake poimenujemo s skupnim imenom ličniki) in različne oblike, **heterodontni**.

2.1.6. Osnovno o telesnih votlinah

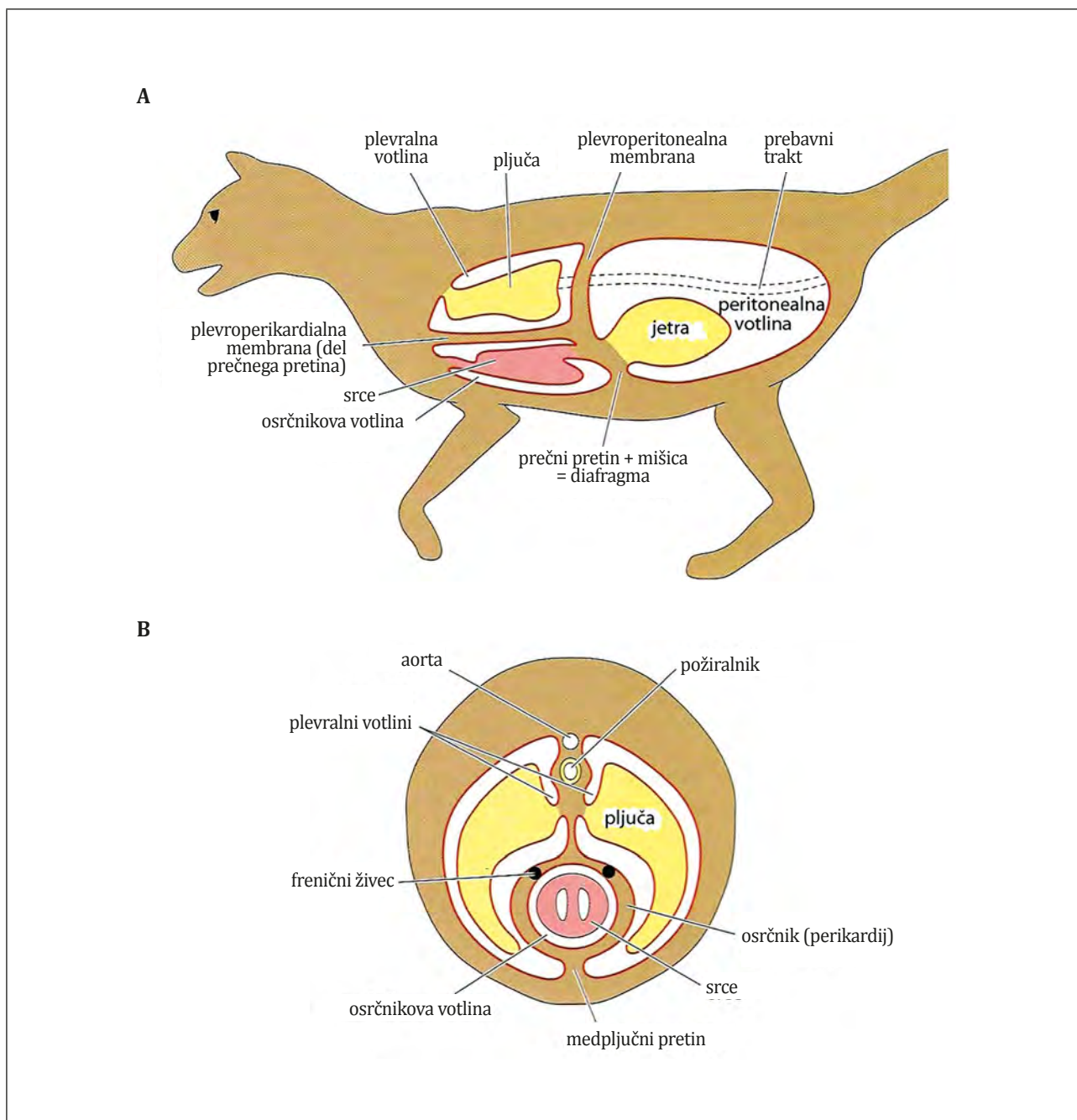
Gibe črevesa, srca in drugih visceralnih organov olajšuje celom (telesna votlina), ki jih obdaja. **Celom** rib in dvoživk je razdeljen na **perikardno votlino**, okrog srca, in **plevroperitonealno votlino**, okrog večine prebavnih in drugih organov (Sl. 29). Ti telesni votlini ločujeta prebavno cev in srce od telesne stene. Skelet, mišice in živci v telesni steni tvorijo **somatični del** organizma (somatičen = telesen), ki je povezan z lokomocijo. Obrazni skelet ali viscerokranij, mišice in živci prebavne cevi in srca pa tvorijo **visceralni del** organizma (viscera = drobovje), ki je povezan predvsem s presnovnimi funkcijami. Pri sesalcih je celom razdeljen na tri dele, ki so: obsrčna ali perikardialna votlina, parna pljučna ali plevralna votlina in trebušna ali peritonealna votlina (Sl. 30), trebušna prepona (diafragma) pa ločuje prsni del od trebušnega.



Slika 29: Shema celoma in njegove razdelitve pri morskem psu (*Squalus*). A = pogled s strani, B = prečni prerez v področju žrela in obsrčne votline. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 4 – 32)

Organe v votlinah pripenjajo na telesno steno mezodermalni **oporki** (serozne duplikature, v njih se nahajajo krvne žile, mezgovnice ali limfne žile in živci; npr. oporek danke ali mezorektum, oporek debelega črevesa ali mezokolon, oporek tankega črevesa ali mezenterij, oporek želodca ali mezogastrij), ki jih v nekaterih primerih imenujemo tudi vezi (ligamenti; npr. oporek jajcevoda je del maternične vezi). Oporki ohr-

njajo organe v pravem medsebojnem položaju in omogočajo prehode cevastim organom, krvnim žilam in živcem. V nekaterih oporkih sesalcev je uskladiščena tolšča. **Seroza** (serozna membrana ali serozna mrena, *tunica serosa*) sestoji iz tanke plasti veznega tkiva, ki ga pokriva enoskladni ploščati epitelij, **mezotelij**. Seroza obdaja telesne votline (npr. potrebušnica), pokriva organe v njih (npr. popljučnica, osrčnik) in oblikuje oporke.



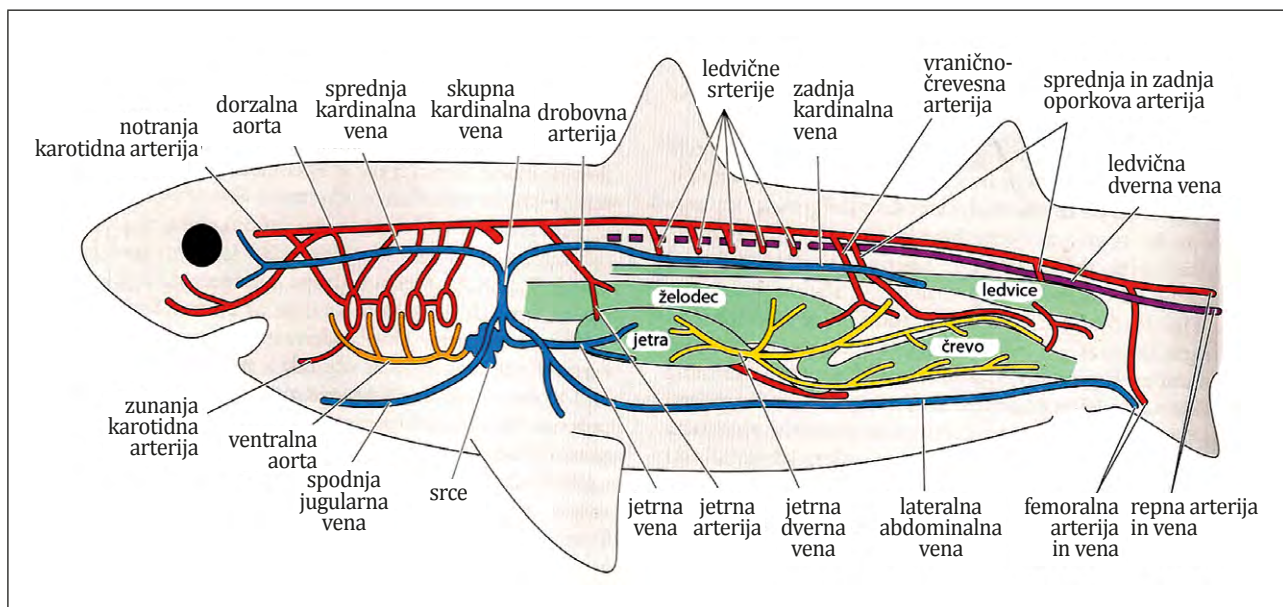
Slika 30: Celom in njegovi trije deli pri sesalcih; prikazano na primeru mačke. A = pogled s strani, B = prečna slika v področju plevralne in perikardialne votline; frenični živec, *n. phrenicus* = preponski živec. Neprekinjena črta, ki obdaja trebušno votlino, plevralno votlino, osrčnikovo votlino, opornik (mezenterij) in visceralne organe, predstavlja serozo. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 4 – 35)

2.1.7. Srčno-krvožilni sistem

Srčno-krvožilni sistem sestavljajo: **srce**, **žile odvodnice** (arterij), **žile dovodnice** (ven) in **kapilarno omrežje** (Sl. 31), dopolnjuje pa ga **limfni obtok**. Glavne evolucijske spremembe srčno-žilnega sistema zadevajo srce in aortne loke. Te

spremembe so ustrezale spremembi rabe škrg in razvoju pljuč kot organa za izmenjavo plinov, ki se je dogodila s prehodom živali iz vode na kopno.

2.1.7.1. Srce, aortni loki in arterije



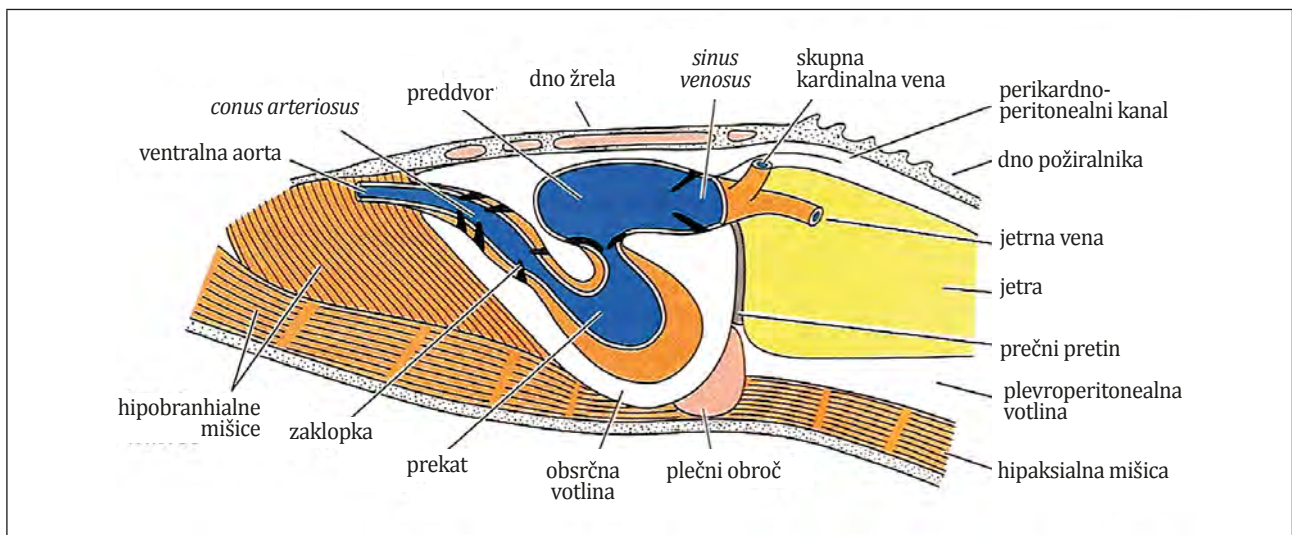
Slika 31: Pogled s strani na glavne arterije in vene ribe hrustančnice. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 19 – 7)

Arterije: Iz ventralne aorte se dviga pet aortnih lokov (prvi manjka), ki se kot dovodne branhialne (škržne) arterije raztezajo vsaka k svojim škrgam. V škrgah so zbirne zanke, od katerih vodijo odvodne branhialne (škržne) arterije v dorzalno aorto. Dorzalna aorta oskrbuje s krvjo glavo, trup in telesne organe ter parne plavuti in rep. **Vene:** Zbirajo kri s področja glave (sprednji kardinalni veni in spodnja jugularna vena, v. *jugularis inferior*) ter trupa in repa (kavdalni kardinalni veni z ledvičnima dvernima venama in repno veno; jetrne vene z jetrno dverno veno; stranski trebušni veni zbirata kri iz parnih plavuti). **Opomba:** Ribe kostnice nimajo stranskih trebušnih ven; kri iz trebušnih plavuti zbirata femoralni veni in jo predajata ledvičnima dvernima venama, iz vsake pektoralne (prsne) plavuti pa zbira kri podključnična vena (v. *subclavia*), ki jo predaja skupni kardinalki. Kardinalni veni sta glavni parni anteroposteriorni veni, ki dovajata srcu kri. Dobro sta razviti pri embriih vseh vretenčarjev in človeka, pri odraslih organizmih pa sta povsem razviti le pri ribah in repatih dvoživkah. Pri kopenskih vretenčarjih opravlja funkcijo zadnjih kardinalnih ven kavdalna votla vena (*vena cava caudalis*), ki deloma nastane iz kardinalk. Sprednji kardinalni veni postaneta del kranialne (sprednje) votle vene (*v. cava cranialis*).

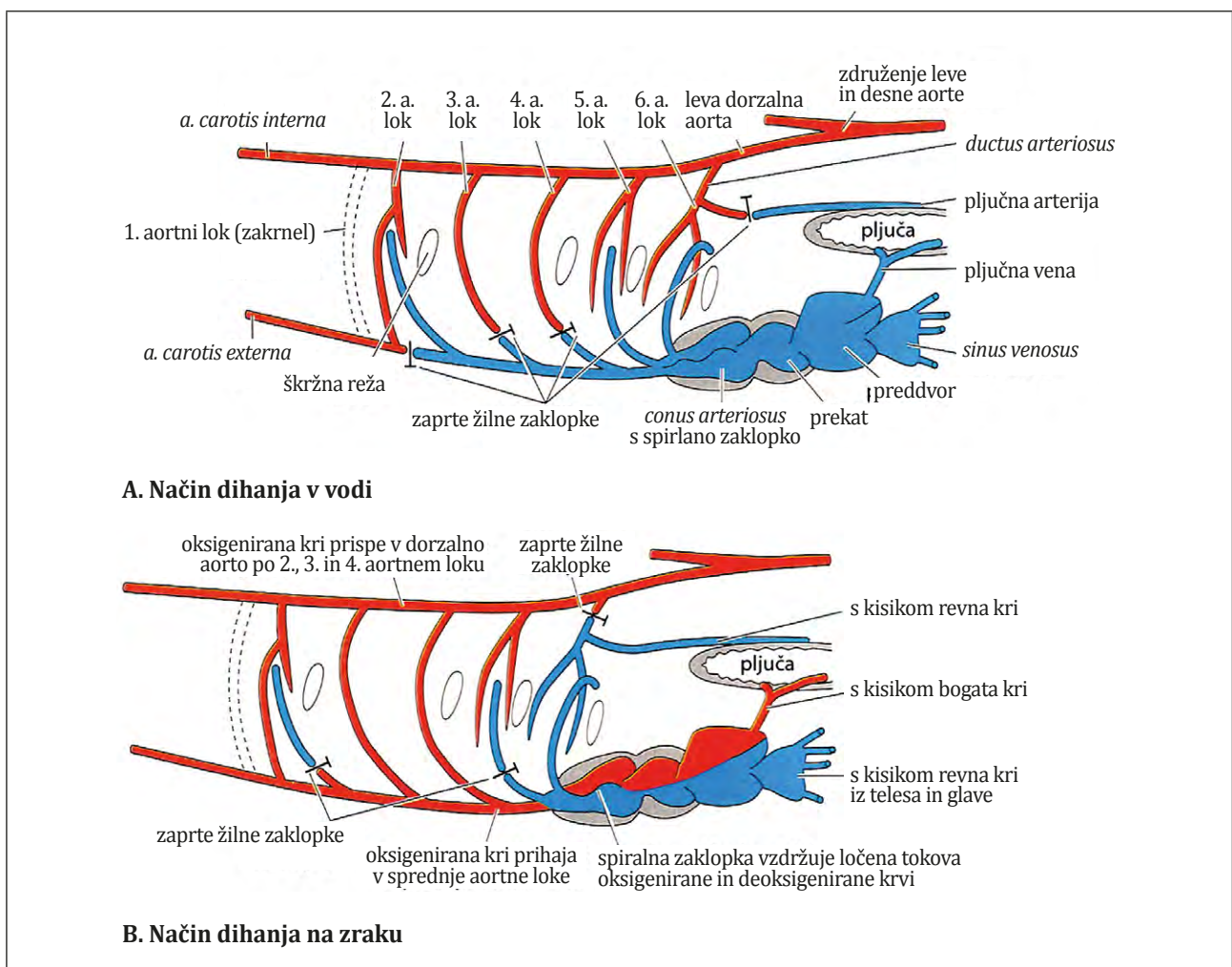
Morski psi in skati (*Elasmobranchia*) imajo srce in obsrčno (perikardno) votlino blizu posteriornega konca žrelnega dna, tj. blizu škrg, skozi katere srce poganja kri, ki nato kroži po telesu. Ker raste cevasto embrionalno srce intenzivneje, kot se večja obsrčna votlina, se v odraslem organizmu esasto zvije (Sl. 32): **venski sinus** (*sinus venosus*) in **preddvor** (*atrium*) sta zgoraj, **prekat** (*ventriculus*) pa se navpično spušča navzdol in nato kranialno prehaja v **arterijski stožec** (*conus arteriosus*). Ribje srce ni razdeljeno na levo in desno stran, sicer pa črpa kri z nizko vsebnostjo

kisika. Pri večini rib je srce iz omenjenih štirih prostorov, ki si sledijo linearno. Zaklopke med prostori preprečujejo vračanje krvi.

Ribe kostnice (*Teleostei*) nimajo mišičnega arterijskega stožca, ampak arterijsko razširitev **bulbus arteriosus** z elastično (raztezno) steno. *Elasmobranchia* in mnoge primitivne ribe kostnice imajo perikardno-peritonealni kanal (Sl. 32), ki prehaja skozi **prečni pretin** (*septum transversum*) in povezuje perikardno votlino s plevroperitonealno votlino.



Slika 32: **Sagitalni prerez srca ribe hrustančnice.** (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 19 – 6)



Slika 33: **Aortni loki afriške pljučarice (*Protopterus*), s strani.** Srčni prostori so prikazani linearno. A: Škržna cirkulacija. B: Pljučna cirkulacija. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 19 – 9)

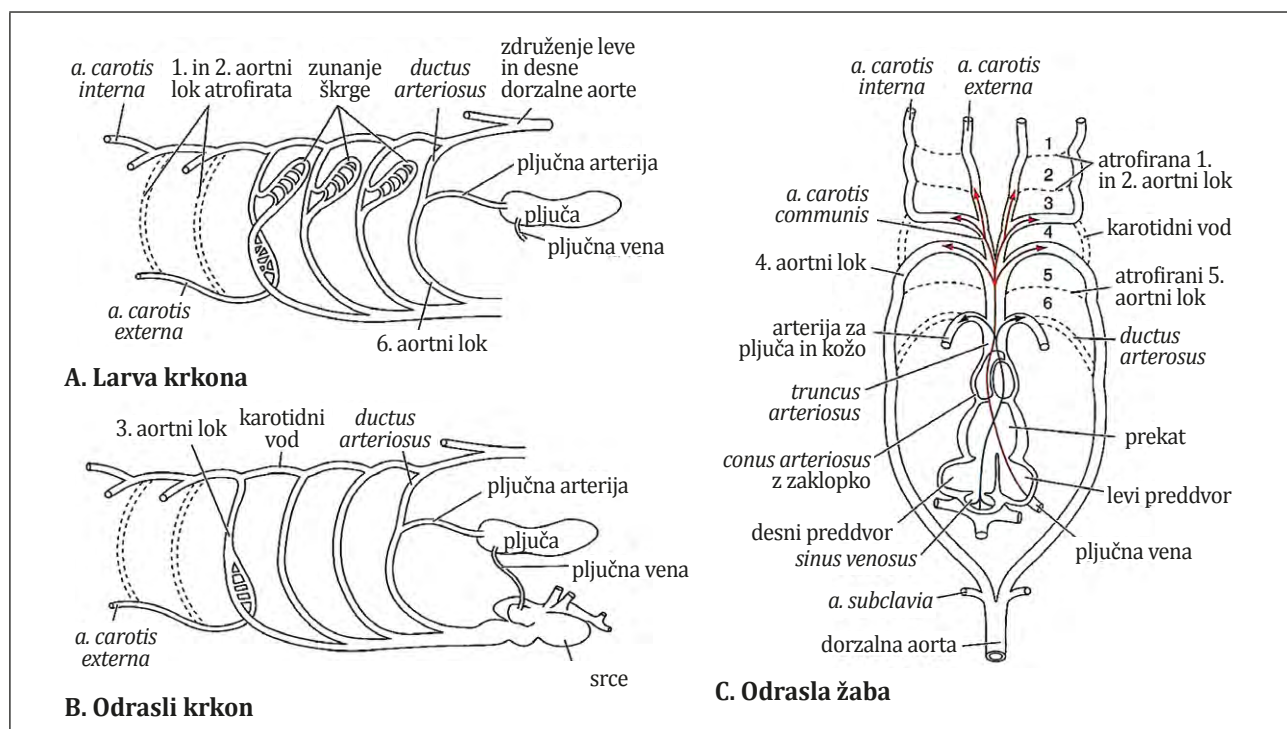
Kroženje krvi skozi škrge omogoča učinkovito izmenjavo plinov rib, ki dihaajo v vodi. Vendar pa ribe, ki živijo v vodi z nizkim tlakom kisika ali s sušnimi obdobji, ne morejo preživeti le v odvisnosti od škrge. Potrebujejo dodatni respiratorni organ (glej XI. Pojasnilo o respiratornih organih rib). **Ribe pljučarice** (*Dipnoi*) pridobijo kisik iz zraka v pljuhih (pulmonalna cirkulacija), niso pa opustile dihanja s škrkami (branhialna ali škržna cirkulacija) (Sl. 33).

Dvoživke (*Amphibia*) in **plazilci** (*Reptilia*) imajo podobno kot ribe pljučarice dolge periode brez dihanja (apnea), ki jih prekinjajo kratke periode pljučne ventilacije. Na ta način ne zračijo pljuč neprekinjeno, kar je sicer značilno za ptiče in sesalce.

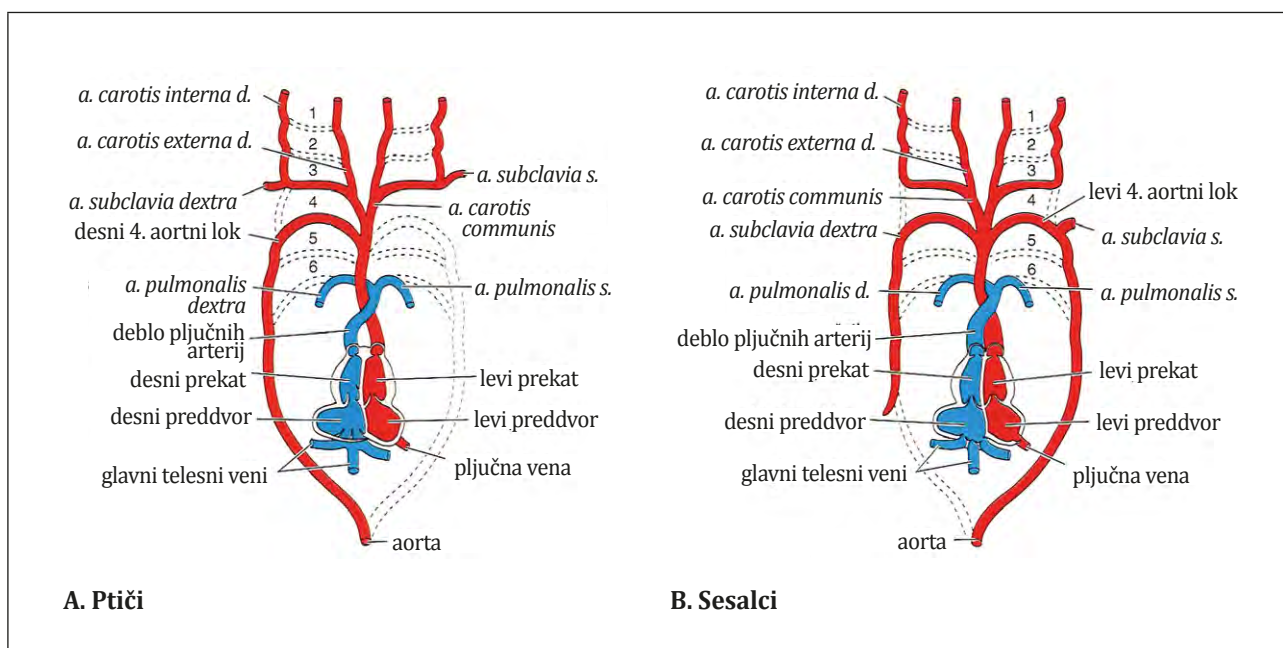
Ličinke dvoživk zadržijo škrge, pridobijo pa tudi pljuča, ki postanejo funkcionalna proti

koncu preobrazbe (metamorfoze) (Sl. 34 A). Med metamorfozo škrge zakrnijo, srce pa se pomakne kavalneje proti pljučem; **pljučna cirkulacija zamenja škržno**. Dvoživke imajo razmeroma nizko raven presnove, zato njihove potrebe po kisiku niso velike. Nekaj kisika pridobijo tudi skozi kožo, še posebej med bivanjem v vodi. **Srce dvoživk** je v preddvoru predeljeno na levi in desni preddvor, medtem ko je prekat nepredeljen (Sl. 34 B, C).

Embrii želv in lepidozavrov (tuatara, kače, kuščarji) nimajo škržne cirkulacije, izmenjavo plinov jim omogoča zunajembrionalna ovojnica **horioalantois**. Levi in desni srčni preddvor sta ločena s pretinom, medtem ko je srčni prekat delno predeljen, z izjemo **krokodilov**, ki imajo prekat predeljen s pretinom na levo in desno stran.



Slika 34: **Aortni loki dvoživk**. A in B: Aortni loki s strani pri larvalnih in odraslih krkonih (repatih dvoživkah, *Urodela*). C: Ventralni pogled aortnih lokov in srca odrasle žabe; srčni prostori so prikazani linearno. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 19 – 10)



Slika 35: **Ventralni pogled na srce in aortne loke ptičev (A) in sesalcev (B).** Prekinjene dvojne črte označujejo aortne loke, ki se pojavijo med embrionalnim razvojem in nato zakrtnijo; ohranijo se nasledki treh: tretjega (notranji karotidni arteriji), četrtega (aorta) in šestega (pljučni arteriji). (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 19 – 14)

Ptiči (*Aves*) in **sesalci** (*Mammalia*) imajo srce v celoti predeljeno na levo in desno stran, tj. v področju preddvora in prekata. Obstojijo pa nekatere razlike v aortnih lokih (Sl. 35). Ptiče označuje četrti desni aortni lok, ki preide v dorzalno aorto (Sl. 35 A), medtem ko je za sesalce značilen levi četrti aortni lok (Sl. 35 B). Oboji pa se razlikujejo od dvoživk (Sl. 35 C) in plazilcev, pri katerih se levi in desni četrti aortni lok združita v dorzalno aorto.

Zavropsidna linija (plazilci in ptiči) se je ločila od sesalske v karbonu (pred več kot 250 milijoni let), zato sta imeli obe liniji dolgo neodvisno evolucijo. Sesalci so postali dejavni endotermni vretenčarji s pljuči, ki se med dihanjem neprestano ventilirajo; razvili pa so tudi povsem ločeni srčni polovici, podobno kot ptiči in krokodili. Vendar pa je medprekatni pretin nastal neodvisno, kar je opazno tudi pri njegovem embrionalnem razvoju; ta je nekoliko drugačen in medprekatni pretin sesalcev ni homologen ptičjemu ali krokodiljemu.

Pomembna razlika med ptiči in sesalci je tudi v poteku podključničnih arterij, ki oskrbuje ta plečni okončini (*a. subclavia dextra et sinistra*) (Sl. 35).

2.1.7.2. Evolucija venskega sistema

Vsi vretenčarji imajo **jetrni dverni sistem** (*v. portae*). Med evolucijo se je spreminjal le v zvezi s konfiguracijo visceralnih organov, ki jih drenira. Jetrne sinusoidne dvoživk in plazilcev prejemajo tudi nekaj krvi iz zadnjih okončin; vene zadnjih okončin so namreč povezane z jetrnim dvernim sistemom ali neposredno z jetri (Sl. 36 C). Te žilne povezave dovajajo v jetra veliko krvi.

Pljučne vene so značilne za ribe pljučarice in kopenske vretenčarje; oksigenirano kri dovajajo iz pljuč v srce.

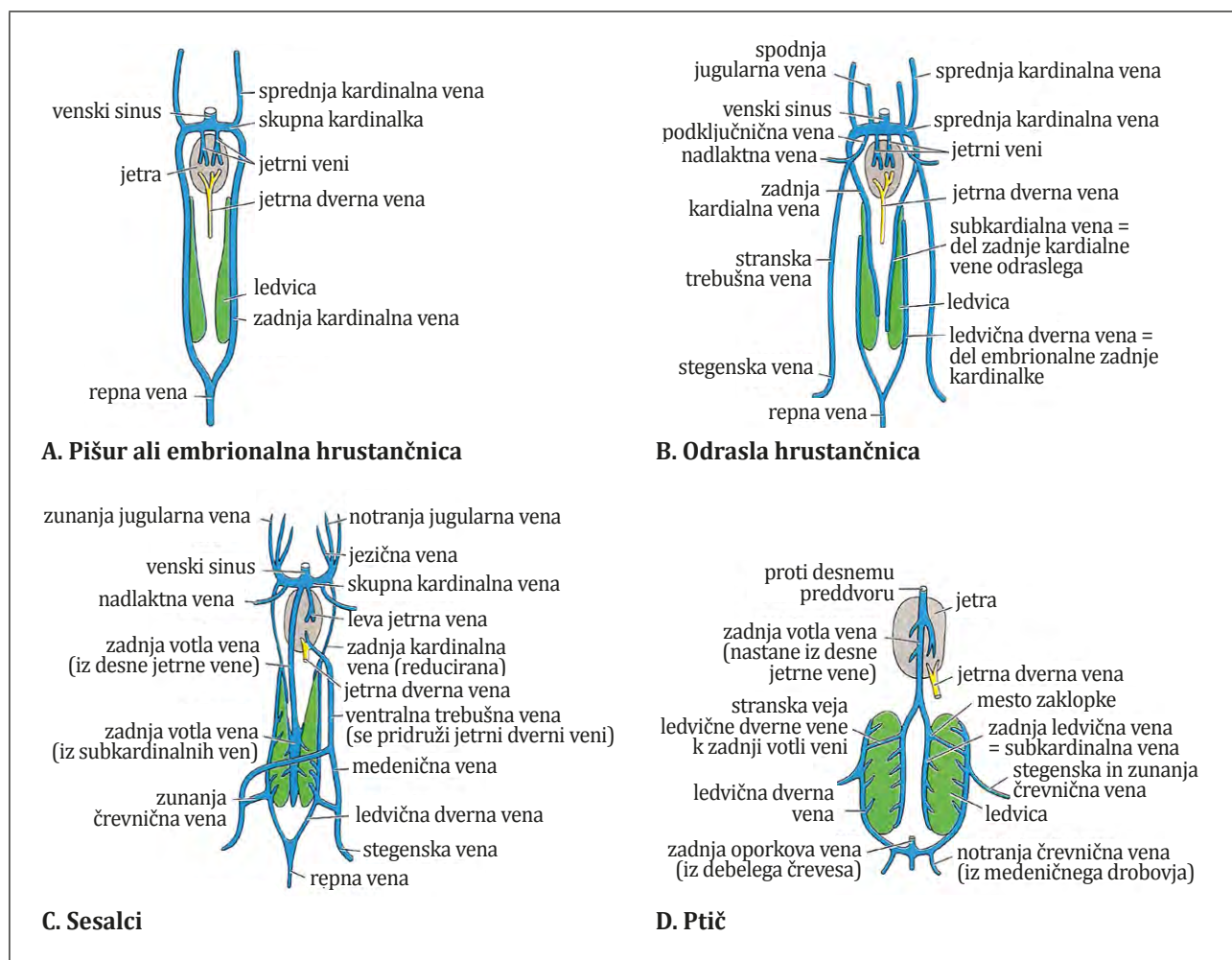
Druge spremembe venskega sistema zadevajo (a) dreniranje okončin, (b) ledvični dverni sistem in sistem kavdalne kardinalne vene, ki ju zamenja kavdalna votla vena (*v. cava caudalis*), ter (c) sistem kranialnih kardinalnih ven, ki ga nadomestijo jugularne vene (*vv. jugulares*) in kranialna votla vena (*v. cava cranialis*).

Drenaža okončin. Ribe brezčeljustnice nimajo parnih priveskov (Sl. 36 A), medtem ko pri primitivnih čeljustnicah, npr. pri hrustančnicah (*Elasmobranchia*, morski psi in skati, Sl. 36 B), drenira priveske par **lateralnih abdominalnih ven**. Pri dvoživkah se lateralni abdominalni veni

povežeta z jetri; del teh ven kranialno od povezave z jetri pri odraslih organizmih zakrni ter iz plečne okončine vstopita nadlaktna vena (*v. brachialis*) in podključnična vena (*v. subclavia*) neposredno v skupno kardinalko (*v. cardinalis communis*). Del sistema lateralne abdominalne vene kavdalno od jeter ostane paren pri plazilcih, a se pri dvoživkah združi in oblikuje enojno mediano **ventralno abdominalno veno**.

Stegenska vena (*v. femoralis*) dvoživk in plazilcev pridobi novo povezavo z ledvičnim dvernim sistemom, **zunanjjo črevnično veno** (*v. iliaca externa*). Kri iz zadnjih okončin se sedaj

usmerja v jetra z lateralnim abdominalnim sistemom ali pa v ledvice z ledvičnim dvernim sistemom. Jetra in ledvice dvoživk ter plazilcev sprejemajo veliko več krvi kot pri ribah. Povezava zunanje črevnične vene z ledvičnim dvernim sistemom postane končno dominantna in lateralna abdominalna vena izgine pri ptičih (Sl. 36 D) in sesalcih. Pri embriih ptičev in sesalcev pa se del primitivnega lateralnega abdominalnega sistema pojavi kot parna **alantoisna oz. popkovnična vena** (*v. umbilicalis*), ki vrača kri iz alantoisa ptičev oz. iz plodove placente sesalcev v srce.



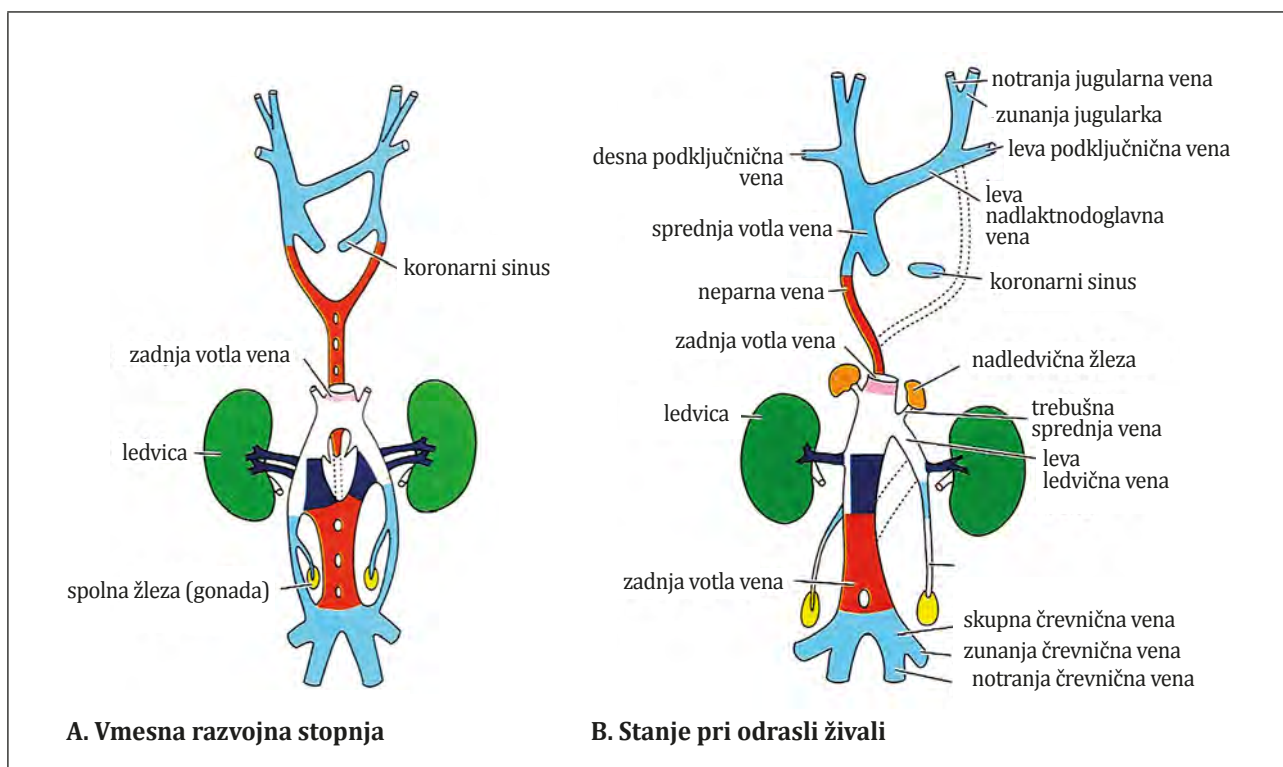
Slika 36: **Ventralni pogled na pomembne stopnje evolucije venskega sistema.** A: Piškur. B: *Elasmobranchia*. C: *Urodela*. D: Ptiči. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 19 – 17)

Kavdalna votla vena (*v. cava caudalis*). Pri večini rib sistem ledvične dverne vene in kavdalne kardinalne vene drenira rep, ledvice in trup. Začetek alternativnega pretoka krvi s kavdalno votro veno se pojavi pri ribah pljučaricah in dvoživkah.

To je obsežna vena, ki se razteza kavdalno od venskega sinusa (*sinus venosus*) in vključuje združene embrionalne subkardinalne vene (Sl. 36 C). Sprednji del kavdalne votle vene se pri pljučaricah razvije kot sestavina sprednjega dela embrional-

ne desne kavdalne kardinalke, pri vseh kopenskih vretenčarjih pa kot kavdalni podaljšek desne jetrne vene (*v. hepatis dextra*; Sl. 36 C). Pri repatcih (*Urodela*) *v. cava caudalis* drenira ledvice in poleg tega sprejema večino drenaže iz repa; glavni del krvi iz repa vstopa v ledvice po ledvičnem dvernem sistemu. Ta povezava pa se izgubi pri žabah, plazilcih in ptičih (Sl. 36 D), tako da kavdalna votla vena sprejme vso kri iz ledvic in repa kot tudi večino krvi iz medeničnih okončin, ki vstopa v ledvični dverni sistem. V evoluciji sesalcev se je kavdalna votla vena podaljšala kavdalno in se združila z večino kavdalnega dela ledvičnega dvernega siste-

ma z delom, ki sprejema zunanji črevnični veni in repni veni. Večino prsne stene sesalcev drenirajo **medrebrne vene** (*vv. intercostales*), ki vodijo v **neparno veno** (*v. azygos*; gr. *a* = brez + *zygon* = jarem) (Sl. 37 B). Zakaj zamenja *v. cava caudalis* ledvični dverni sistem in večino sistema kavdalnih kardinalk, ni povsem jasno. Zamenjava je lahko povezana s povečanim arterijskim krvnim tlakom. Ledvične arterije namreč zagotavljajo ledvičnim cevkam zadostno količino krvi, ki je nujna za čiščenje (odstranjevanje) dušikovih in drugih odpadkov. Kavdalna votla vena tudi neposredneje in hitreje dovaja kri iz kavdalnih delov telesa v srce.



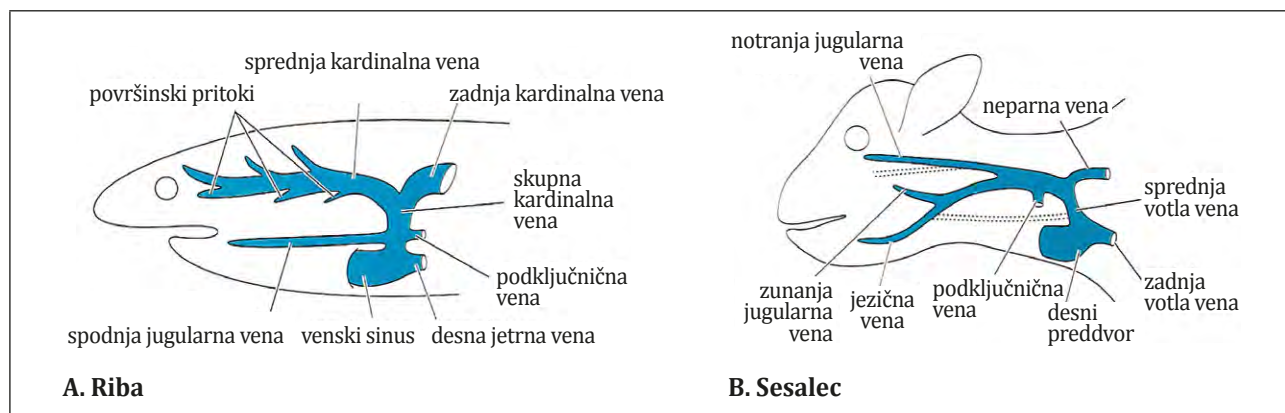
Slika 37: **Ventralni pogled na razvoj glavnih telesnih ven mačke.** A: Vmesna stopnja v kasnejšem embrionalnem razvoju. B: Glavne vene odrasle živali. Primitivni sistem kardinalnih ven se postopoma pretvori v kranialno in kavdalno votlo veno (*v. cava cranialis*, *v. cava caudalis*). **Legenda:** Z oranžno barvo je označen del kavdalne votle vene, ki izvira iz desne jetrne vene, z zeleno sta označeni kardinalni veni oz. njuni nasledki, z belo subkardinalni veni oz. njuni nasledki, z rdečo suprakardinalni veni oz. njuni nasledki ter z modro subsuprakardinalni anastomozi oz. njuni nasledki. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 19 – 18)

Kranialna votla vena (*v. cava cranialis*). Glavo in čeljusti rib drenira sprednja (kranialna) kardinalka (t. i. lateralna vena glave) in **spodnja jugularna vena** (*v. jugularis inferior*), obe pa vstopata v skupno kardinalko (Sl. 36 B, Sl. 38 A). Pri tetrapodih se globlje veje kranialne kardinalne vene, ki so znotraj lobanje, zlijejo v **notranjo**

jugularno veno (*v. jugularis interna*). Površinske veje sprednje kardinalne vene pa se združijo in oblikujejo **zunanjo jugularno veno** (*v. jugularis externa*). Pri nekaterih vrstah dobi zunanja jugularna vena kri v glavi (v orbitalnem področju) po anastomozah iz notranje jugularne vene. Spodnja jugularna vena, ki jo imenujemo sedaj **jezič-**

na vena (*v. lingualis*), pridobi povezavo z zunanjo jugularno veno (Sl. 38 B). Z evolucijo zunanje in notranje jugularne vene se je izgubila prvotna kranialna kardinalna vena, razen njenega kavdalnega konca, v katerega se zlivata jugularni veni

in (običajno) podključnična vena (*v. subclavia*). Ostanek kranialnih kardinalnih ven in skupno kardinalno veno sedaj imenujemo **kranialna votla vena** (*v. cava cranialis*).



Slika 38: Pogled s strani na vene glave: Ilustracija nastanka notranje in zunanje jugularne vene (B) iz sprednje kardinalne vene in spodnje jugularne vene (A). (Vir: Liem in sod., 2001)

2.1.7.3. Evolucija limfatičnega sistema

Glenavice, piškurji, hrustančnice in kostnice imajo mrežja slepih žil, ki spremljajo vene in pomagajo krvožilnim kapilaram drenirati tkiva. Te žile nastanejo iz ven in se vanje v intervalih praznijo. Četudi so podobne limfnim žilam, včasih vsebujejo nekaj eritrocitov. Predstavljajo neodvisno nastali sistem s funkcijo, ki je podobna funkciji limfnih žil.

Tetrapodi so pridobili poseben limfatični sistem, pri katerem limfne kapilare pomagajo drenirati večino telesnih tkiv (izjeme so oko, notranje uho in CŽS, ki imajo svoj drenažni sistem: vlago v očesu, endolimfo v notranjem ušesu in cerebrospinalno tekočino v CŽS; limfna drenaža manjka tudi v kostnem mozgu, hrustancu in rdeči pulpi vranice).

Dvoživke imajo značilne podkožne vode (drenirajo kožo in površinske mišice) in visceralne pleteže (v glavnih notranjih organih). Limfo potiskajo kontrakcije telesnih mišic v okolici in pulzirajoča področja limfnih žil, **limfna srca**, ki zagotavljajo pomikanje limfe v eno smer. Te žile nimajo zaklopk. Limfne žile se običajno izlivajo v kranialno kardinalno veno in ledvično dverno veno.

Sesalci imajo skupni **limfni sinus** (*cisterna chyli*; gr. *khylos* = sok, juha), ki leži dorzalno od aorte tik za trebušno prepono. Sprejema celotno limfno drenažo kavdalno od prepone. Iz črevesnih resic prihajajo **lakteali** (mlečni vodi; lat. *lac* = mleko); v njih se kopičijo maščobne molekule, ki se absorbirajo iz črevesne vsebine. Limfni sinus (*cisterna chyli*) se nadaljuje v obsežen **podvretenčni vod** (*ductus thoracicus*), v katerega se izlivajo limfne žile prsne stene, vod pa se končno pridruži levi podključnični veni (*v. subclavia sinistra*) blizu njene združitve z jugularno veno. Limfne žile leve strani glave, vratu, leve strani pleč in leve okončine se pridružijo podvretenčnemu vodu blizu njegovega vhoda v podključnično veno. Z desne strani primerljive žile oblikujejo kratek **desni limfni vod**, ki vstopi v desno podključnično veno. Številne zaklopke preprečujejo vračanje limfe.

Limfatični sistem sestavljajo poleg limfnih žil še **limfatični organi** (bezgavke, tonzile, Peyerjeve plošče, bela pulpa vranice, timus, bursa Fabricii idr.), ki so pomembni za odpornost organizma proti povzročiteljem bolezni (imunost). Sesalci imajo številne bezgavke (*lymphonodi*), med ptici pa imajo razmeroma slabo razvite bezgavke le nekatere vodne vrste.

2.1.8. Glavne evolucijske pridobitve urogenitalnega sistema

Urogenitalni sistem združuje izločala (gr. *ouron*, n lat. *urina* = urin, seč) in reprodukcijske organe (lat. *genitalia* = genitalije, spolovila). Med embrionalnim razvojem nastane iz srednjega embrionalnega lista (mezoderma), in to v vmesnem področju med obosnim (paraksialnim ali dorzalnim) mezodermom, iz katerega se izoblikujejo somiti, ter stranskim (lateralnim) mezodermom (Sl. 39). Zato imenujemo to vmesno področje mezoderma tudi vmesna (intermediarna) ali **urogenitalna plošča**. Sistem izločal in reprodukcijski sistem je zato smotrno obravnavati skupaj: razvijeta se iz sosednih tkiv in koristita skupne vode za prehod njihovih produktov (seča in spolnih celic) na telesno površino.

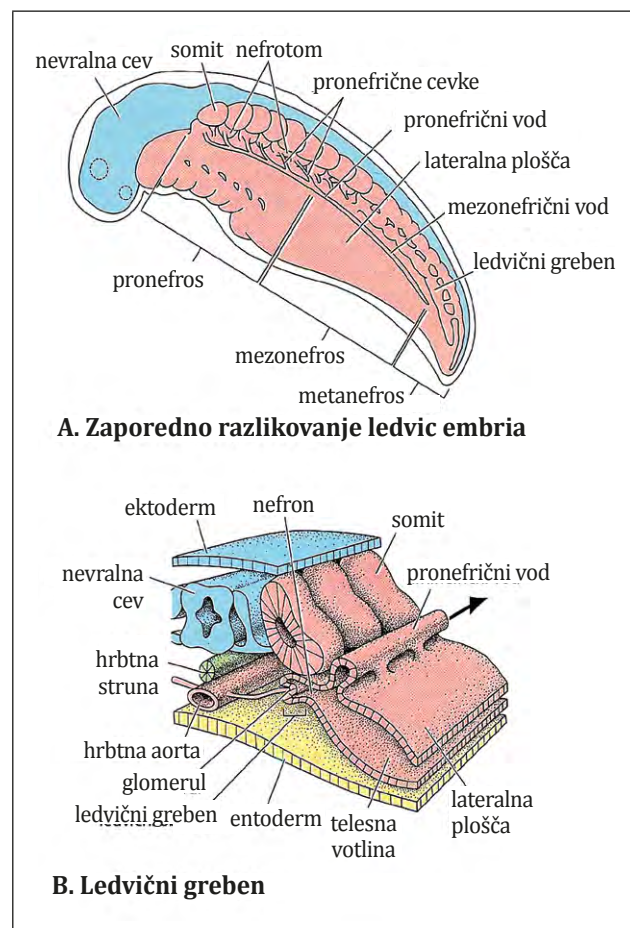
2.1.8.1. Izločala (ekskrecijski organi)

Osnovni organ izločal je **ledvica** (*nephros*), ki skupaj s škrgami, pljuči, kožo, prebavnim traktom in solnimi žlezami odstranjuje iz organizma odpadne snovi (presnovke), kot so amonjak, sečna kislina in urea, ter nadzorovano ureja promet vode in soli (homeostaza). Na ta način ledvice ohranjajo ustrezno notranje telesno okolje. Ledvice izvirajo iz urogenitalne plošče, ki se diferencira v **ledvični** (nefrični) **greben**, ta pa se predeli (segmentira) v tkivne enote **nefrotome**; iz nefrotomov nastanejo **ledvične cevke**. Ledvične cevke skupaj s prilegajočim se klopčičem kapilar (glomerulom; (Sl. 39 B) tvorijo **ledvična telesca**, ki so filtracijski aparat ledvic. Takšne ledvične cevke, ki sodelujejo pri filtraciji krvi (v področju ledvičnega telesa) in nato nadzorovano posredujejo seč v odvodni sistem (pronefrični oz. mezonefrični vod; Sl. 40), imenujemo **nefroni**.

Embrionalni razvoj ledvic amniotov je časovno postopen: najprej se pojavi **pronefros**

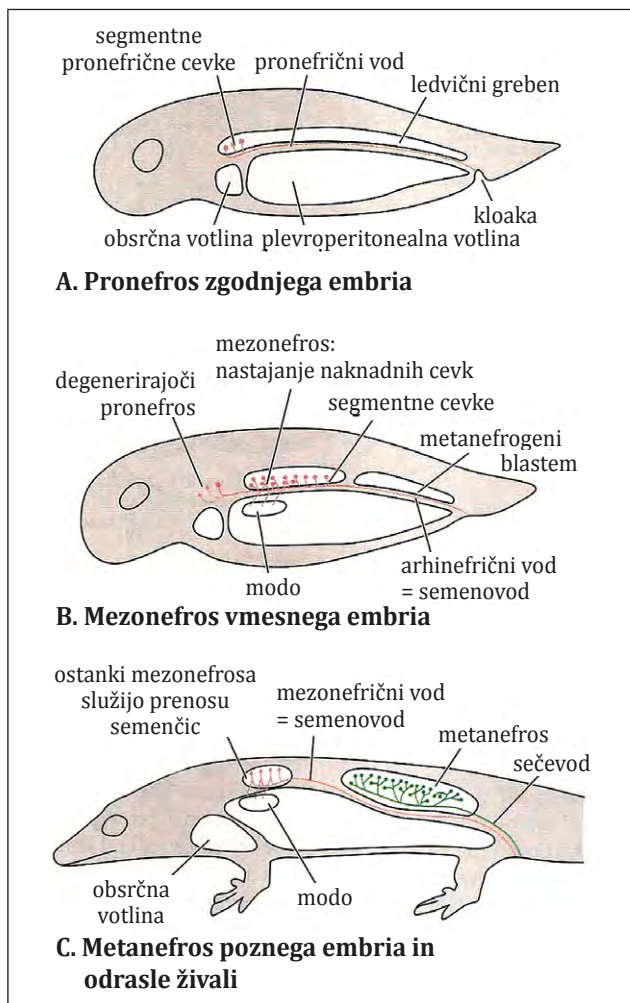
(gr. *pro* = spredaj, pred; predledvice), kavdalneje **mezonefros** (gr. *mesos* = srednji; srednje ledvice ali praledvice) in še kavdalneje **metanefros** (gr. *meta* = po; poledvice ali stalne ledvice) (Sl. 39

A, 40). Pri vseh kraniatih (*Craniata*) se med embrionalnim razvojem pojavi **pronefros** z zbirnim pronefričnim ali **predledvičnim vodom** (Sl. 40). Ta je pri samicah odraslih amniotov močno reduciran ali se izgubi, nastane pa nov par vodov, **Müllerjeva voda**, iz katerih nastanejo rodila.



Slika 39: **Embrionalni razvoj ledvičnih enot nefronov**. Nefroni nastanejo iz dveh temeljnih delov: glomerula (kapilarnega klopčiča) in ledvične cevke. A: Pogled s strani na embrio amniota; prikaz zaporednih stopenj nefronov (s kranialnega konca proti kavdalnemu) v ledvičnem grebenu. Ledvični greben je med somiti in lateralno (stransko) ploščo mezoderma. B: Stereodigram ledvičnega grebena in sosednih struktur. (Povzeto: Liem in sod., 2001, Figure 20 – 1)

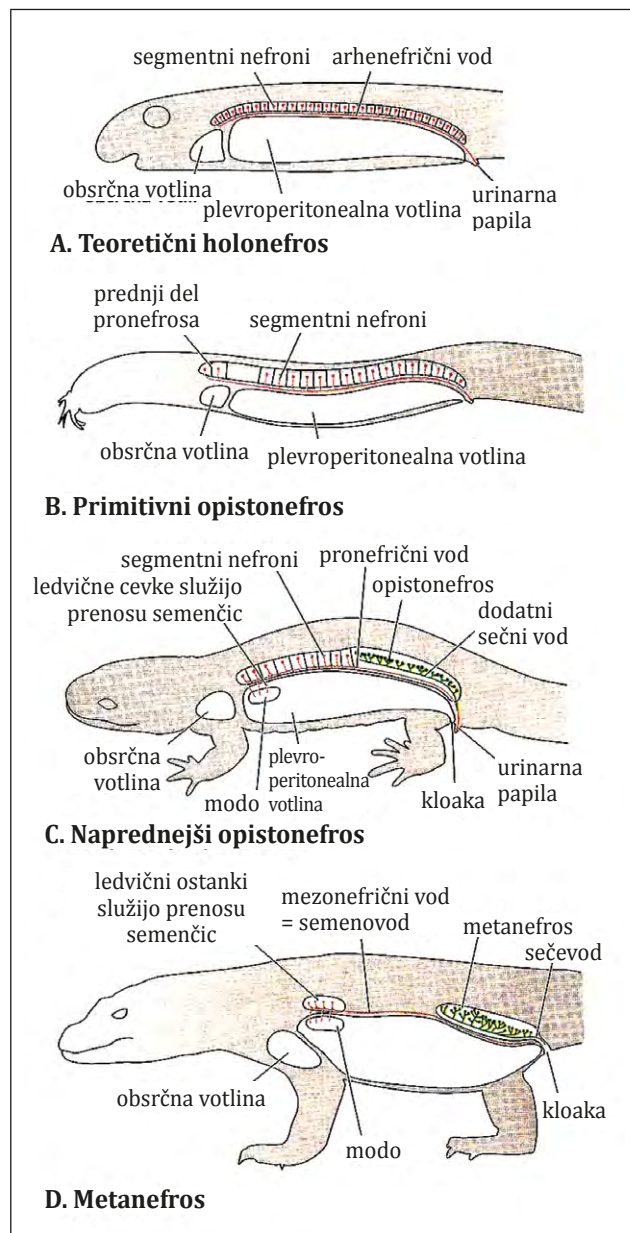
Mezonefros je za amniote pomemben ekskrecijski organ med embrionalnim razvojem; pri piščancu npr. od 5. do 11. dneva inkubacije, nato pa degenerira in njegovo vlogo prevzame metanefros, ki se pojavi 4. dan inkubacije. Mezonefros je segmentiran, vendar je v vsakem segmentu (nefrotomu) nekaj nefronov (Sl. 40 B; nastajanje naknadnih cevok). Metanefros ni segmentiran.



Slika 40: A – C: Pogled s strani na dele ledvic, ki se zaporedno pojavijo med embrionalnim razvojem amniotov. **Legenda:** metanefrogeni blastem = embrionalno tkivo, iz katerega nastanejo sestavine metanefrosa (nefroni). (Povzeto: Liem in sod., 2001, Figure 20 – 6)

Glenavice imajo preprost **funkcionalen pronefros**, iz segmentnih nefronov in predledvični vod služi odvajanju seča (Sl. 41 B). Ličinke glenavic imajo primitivno obliko ledvic, **holonefros** (holo-: prvi del zloženke, ki izraža celoto, celost; holonefros = ledvična celost, celotne embrionalne ledvice imajo enako zgradbo).

Drugi kraniati, tj. vretenčarji (*Vertebrata*), razvijejo drugačne funkcionalne ledvice odraslih osebkov; pri anamniotih je to naprednejši (nesegmentni) **opistonefros** ali zadnje ledvice (Sl. 41 C; gr. *opisthen* = zadaj) in pri amniotih **metanefros** (Sl. 41 D). V prvem primeru nastaneta dve razvojni fazi ledvic (pronefros in opistonefros), v drugem pa tri (pronefros, mezonefros in metanefros).

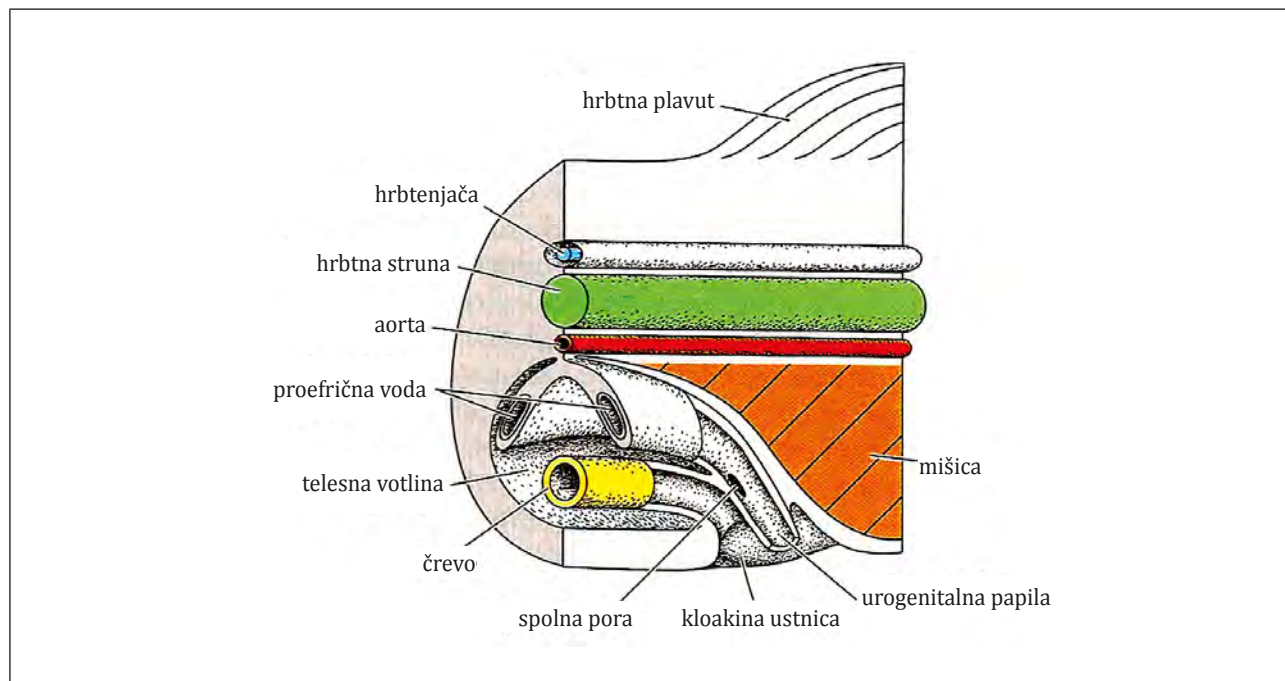


Slika 41: Pogled s strani na evolucijske spremembe ledvic in njenih vodov pri odraslih kraniatih (*Craniata*). A: Teoretični holonefros. B: Primitivni opistonefros glenavic iz segmentnih nefronov. C: Naprednejši (pravi) opistonefros, značilen za večino rib in dvoživk. D: Metanefros amniotov. **Legenda:** arhinefrični vod (gr. *arkhé* = prvi, začetek) je skupno izvodilo prve oblike ledvic, arhinefroza (holonefroza); izraz se pogosto uporablja v povezavi z ledvicami anamniotov. (Povzeto: Liem in sod., 2001, Figure 20 – 5)

Stalne ledvice (metanefros) amniotov imajo dvojni izvor. Osnovni funkcionalni del ledvic, nefroni (metanefrična telesa in metanefrične cevke), nastane iz **metanefrične zasnove** (t. i. metanefričnega blastema; Sl. 40 B), medtem ko nastane odvodni sistem iz zbirnih cevok (*tubuli collectivi*),

ledvične čaše (*calix renalis*) in sečevoda (*ureter*) iz **metanefričnega divertikla**, ki je stranski podaljšek mezonefričnega (Wolffovega) voda. Metanefrični divertikel se podaljša v metanefrični vod (Sl. 43) in ta naprej do ledvic. Končni del cevastega

sistema metanefričnega voda (tj. zbirne cevke) in cevasti sistem metanefričnega blastema (tj. metanefrične cevke) oblikujeta na stičnih mestih prehode, ki omogočijo odtekanje seča iz ledvic.



Slika 42: **Stereodiagram kloakalnega področja odraslega piškurja; prikaz spolne (genitalne) pore.**
(Povzeto: Liem in sod., 2001, Figure 21 – 11)

2.1.8.2. Spolovila

Glenavice razvijejo posamezno gonado (spolno žlezo) in imajo funkcionalne spolne pore: preko parnih spolnih por sprostijo gamete v celom in v končni del pronefričnega (predledvičnega) voda. Piškurji imajo prav tako enojno gonado kot glenavice, a je podobnost z glenavicami navidezna, kajti (enojna) gonada nastane naknadno z zlitjem dveh. Vse čeljustnice (*Gnathostomata*) pa imajo **reprodukcijske vode**, ki prenašajo gamete (spolne celice) od gonad do zunanosti telesa.

Notranja oploditev se je najprej pojavila pri ribah hrustančnicah; samci hrustančnic imajo na skeletu medenične plavuti dodatek (klasper, zatičnik ali sponka), ki služi osemenitvi samice kot kopulacijski organ. Pri samcih hrustančnic postane sprednji del opistonefroza del reprodukcijskega sistema, t. i. **Leydigova žleza**; ta izloča seminalno tekočino, potrebno za notranjo osemenitev. Zadnji

del opistonefroza ohrani ledvično funkcijo. Samice hrustančnic imajo **jajcevod**, ki nastane z vzdolžno razcepitvijo predledvičnega voda.

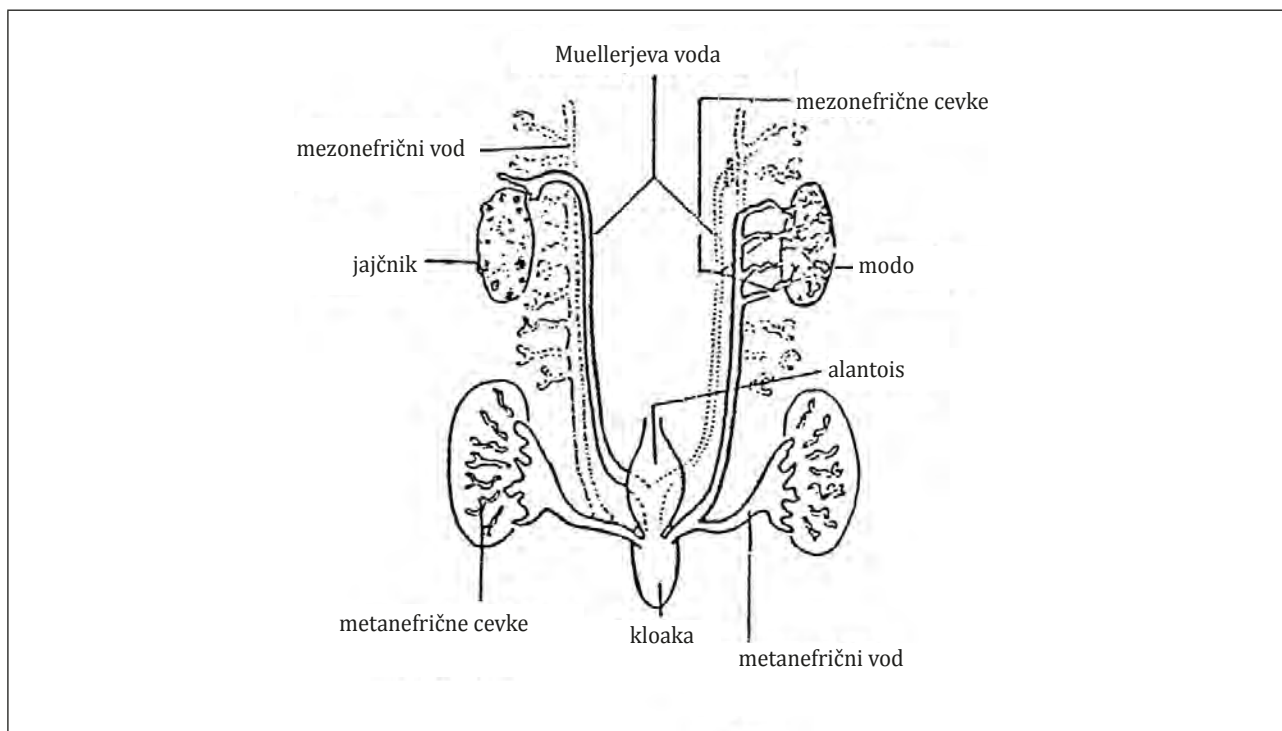
Žarkoplavutarice (*Actinopterygii*), tako samice kot samci, so izgubile **kloako** (stok) in imajo edinstvene reprodukcijske vode. Spermalni vod je neposreden podaljšek modovega kanala, medtem ko je jajcevod preprost cevasti podaljšek jajčnikovega kanala (votli tip jajčnika).

Vsi ostali vretenčarji (ribe mesnatoplavutarice, ribe pljučarice, dvoživke, plazilci, ptiči in sesalci) imajo **jajcevod**, ki se pojavi med embrionalnim razvojem kot vzdolžna jarkasta invaginacija celomovega epitelijskega na lateralni površini mezonefroza. Samci žab med dvoživkami in samci amniotov imajo v modih **zavite semenske cevke**.

Po involuciji (nazadovanju) mezonefroza se pri amniotih dokončno razvije spolni aparat, deli mezonefričnega cevastega sistema dobijo nove naloge. Končni del mezonefrične-

ga ali Wolffovega voda skupaj s pripadajočimi ledvičnimi cevkami oblikuje pri samcu nadmodek (*epididymis*), preostali del mezonefričnega voda pa postane semenovod (*vas deferens*) (Sl. 43). **Pri samcih mezonefrična voda zakrtna**, zelo pa se razvijeta Müllerjeva voda, iz katerih nastane **cevasti del** ženskega spolnega aparata. Pri amniotih nastaneta Müllerjeva voda neodvisno od mezonefričnih vodov, kot cevasti

invaginaciji celomske vrhnjice na sprednjem koncu mezonefrosa. Pri večini placentalnih sesalcev oblikujeta Müllerjeva voda skupen uterovaginalni (maternično-nožnični) kompleks (**rodila**: jajcevod, maternica, del nožnice), pri drugih vretenčarjih pa ostaneta ločena tudi v odraslem organizmu. **Pri samcih Müllerjeva voda zakrtna** (Sl. 43).

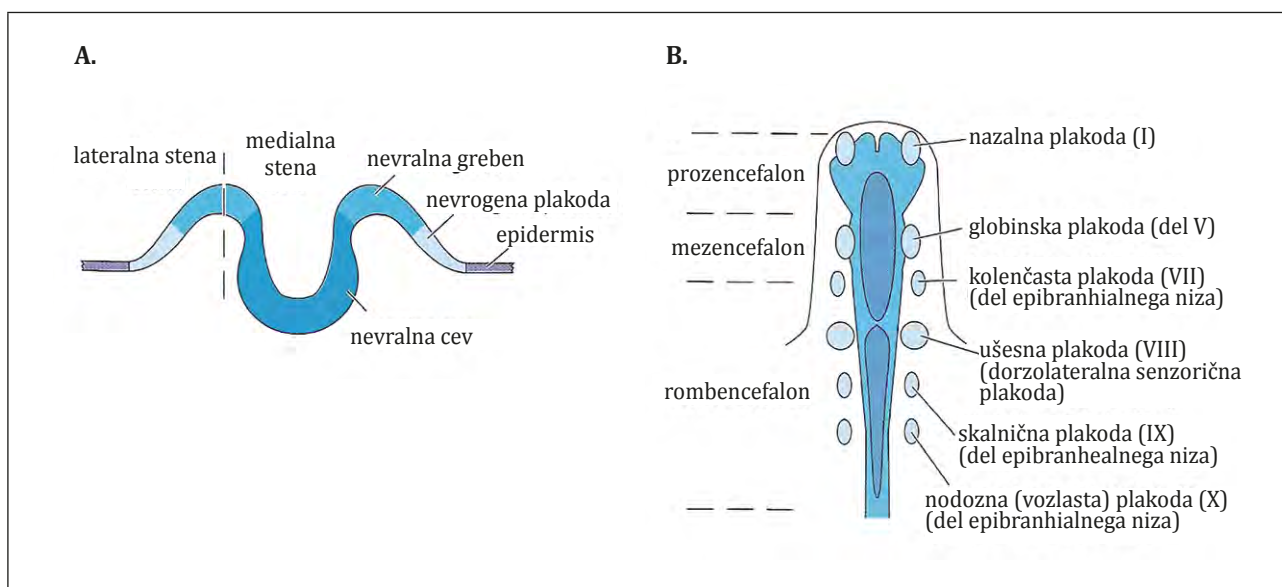


Slika 43: **Spolne razlike v razvoju reprodukcijskega aparata amniotov.** Opomba: Pri večini ptičev je desni jajcevod skupaj z desnim jajčnikom zakrnel ali manjka.

2.1.9. Embrionalna predhodna nevrogena tkiva

Predhodna nevrogena tkiva so tista embrionalna tkiva, ki so izhodišče živčnim celicam, **nevromom**. Škrgoustka ima samo en tip nevrogenega predhodnega tkiva, in sicer nevralno cev. Nevroni, ki izvirajo iz stene nevralne cevi, imajo na splošno dve razvojni možnosti: (1) nekateri rastejo proč od nevralne cevi, da dosežejo svoja ciljna mesta, drugi pa (2) ustvarijo vse svoje povezave v centralnem živčnem sistemu (CŽS).

Vretenčarji pa imajo, drugače od škrgoustke, tri tipe predhodnih nevrogenih tkiv, ki so: (1) nevralna cev, (2) nevralni greben in (3) nevrogene plakode (Sl. 44). Nevralna cev prispeva glavni del nevronov, vendar pa so nevroni drugih dveh izvorov povezani z mnogimi pomembnimi strukturami vretenčarjev, predvsem pa s čutnimi organi, živci glave in obsežnim delom perifernega živčnega sistema.



Slika 44: **Položaj nevrogenih predhodnih tkiv glede na nevralni greben in nevralno cev v področju glave v obdobju nevrulacije embria.** A: Shematski prikaz nevralnih gub (povzeto po embriu dvoživke); B: Idealiziran prikaz sheme možganov, nevralnega grebena in nevrogenih plakod v področju glave amnijskega embria. Pogled z dorzalne strani. **Legenda:** nazalna ali nosna plakoda, vohalni živec (*nervus olfactorius* I); globinska ali trigeminalna plakoda, trivejni živec (*n. trigeminus* V), in to njegova očesna veja (*n. ophtalmicus*); kolenčasta ali genikulatna plakoda, izhodišče genikulatnega ganglija, ki predstavlja senzorični ganglij obraznega živca (*n. facialis* VII); ušesna ali otična plakoda, preddvorno-polžev živec (*n. vestibulocochlearis* VIII); jezično-žrelni živec (*n. glossopharyngeus* IX); vagusni živec (*n. vagus* X). (Vir: Liem in sod., 2001)

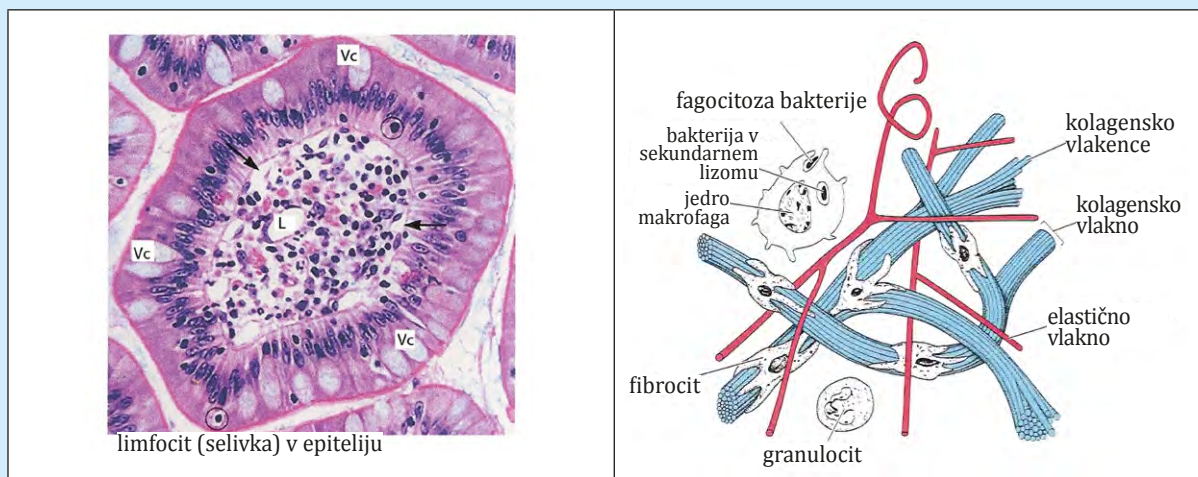
V. POJASNILO O TKIVIH

Posamezno tkivo tvorijo istovrstne celice z enako funkcijo. Istovrstnost celic lahko označimo tudi kot enako njihovo diferenciranost. To pa pomeni, da je pomembno poznavanje osnov nastanka in razvoja različnih celičij (tkiv) med embrionalnim razvojem. Kajti pri nastanku tkiv je smiselna opredelitev njihovega izvora iz kličnih (embrionalnih) listov (ektoderm, entoderm, mezoderm) oz. iz nevralnega grebena.

V sistematiki tkiv poznamo štiri osnovna tkiva oz. skupine tkiv. To so: vrhnjice (epiteliji), veziva, mišična tkiva in živčno tkivo. **Vrhnjice** vključujejo krovni epitelij (prava vrhnjica), žlezni epitelij, čutni epitelij in mioepitelij. **Veziva** vključujejo embrionalno vezivo (mezenhim) in vlaknata veziva (veziva v ožjem pomenu besede; vlakna so kolagenska, elastična in retikulinska) ter opornine (hrustanec, kost; hrbtna struna), maščobno tkivo in kri. Iz **embrionalnega veziva mezenhima** nastanejo med drugim: veziva in opornine, kri, sinovijske membrane, vrhnjica skle-pov, endotelij, večina gladkih mišičnih celic in srčna mišica (miokard). **Mišična tkiva** so gladko, skeletno in srčno mišično tkivo. **Živčno tkivo** razdelimo na tkivo v centralnem živčnem sistemu (CŽS) in v perifernem živčnem sistemu (PŽS).

Pri posamezni skupini tkiv so številne podrobnosti, tako npr. **krovne epitelije** opredeljujemo po njihovi naslojenosti (enoskladni, večvrstni, prehodni in večskladni), dejavnosti (respiratorni, resorpcijski, čutni itn.) in položaju. Po položaju razlikujemo **epitelij** telesne površine (kože) in proste površine cevastih organov (njihove sluznice), ki so povezani s telesnimi odprtinami (epitelij v ožjem pomenu besede), **endotelij** (enoskladni ploščati epitelij obtočil) in **mezotelij** (enoskladni ploščati epitelij seroze, ki pokriva telesne votline in organe v njih).

Nekatera tkiva so čista celičja, med celicami se nahaja le določena količina tkivne vlage (npr. epiteliji in živčno tkivo ČŽS) (Sl. V/1, vrhnjica resice), medtem ko je za veziva značilna medceličnina (amorfnost in vlaknata), v kateri se lahko nahajajo tudi potujoče celice (**celice selivke**) (Sl. V/1, Sl. V/2). Srčno in skeletno mišično tkivo vključuje **rahlo vezivo** (intersticijsko), ki spremlja kapilare in druga obtočila, saj je delovanje teh tkiv odvisno od dobre oskrbe s kisikom (izmenjave plinov) in s hranili. Podobno velja za ožiljenost maščobnih tkiv. **Čvrsto** (fibrozno) **vezivo** in **opornine** tvorijo ogrodje gibalnega sistema.



Slika V/1 Prečno prerezana črevesna resica.

Na površini resice je enoskladni visokoprizmatični epitelij s ščetkastim obrobkom (tj. s številnimi mikrovili, ki omogočajo učinkovito absorpcijo: rdečkast obrobek), v notranjosti resice pa vezivo s številnimi celicami selivkami in malo vezivnih vlaken. Epitelijske celice so tesno spete med seboj. V epitelij se vrinjajo tudi celice selivke. **Legenda:** Vc = vrčasta (žlezna) celica; L = limfna kapilara, lakteal. Puščici označujeta razmejitev med epitelijem in vezivom.

Slika V/2 Shematični prikaz vlaknatega

veziva. Matične celice tega veziva so fibroblasti oz. fibrociti, v medceličnini pa se nahajajo kolagenska in elastična vlakna ter celice selivke (prikazana sta makrofag in granulocit). Amorfnost medceličnina ni nakazana. (Povzeto: Liem in sod., 2001, Fig. 5–6 A)

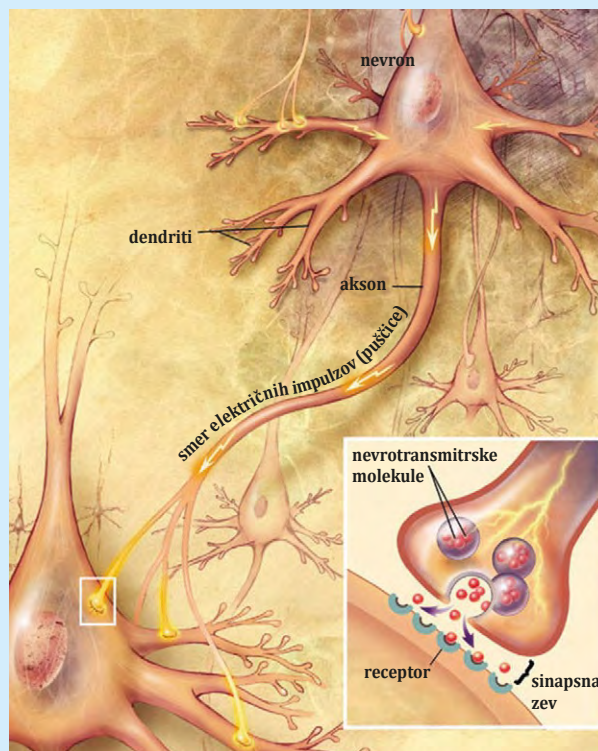
VI. POJASNILO O NEVRONIH

Nevron ali **živčna celica** je specializirana oblika celice, ki tvori električni signal in ga prenaša do stičnic, **sinaps**, te pa nevron povezujejo z drugimi celicami. Nevroni se lahko povezujejo med seboj in tvorijo živčno omrežje.

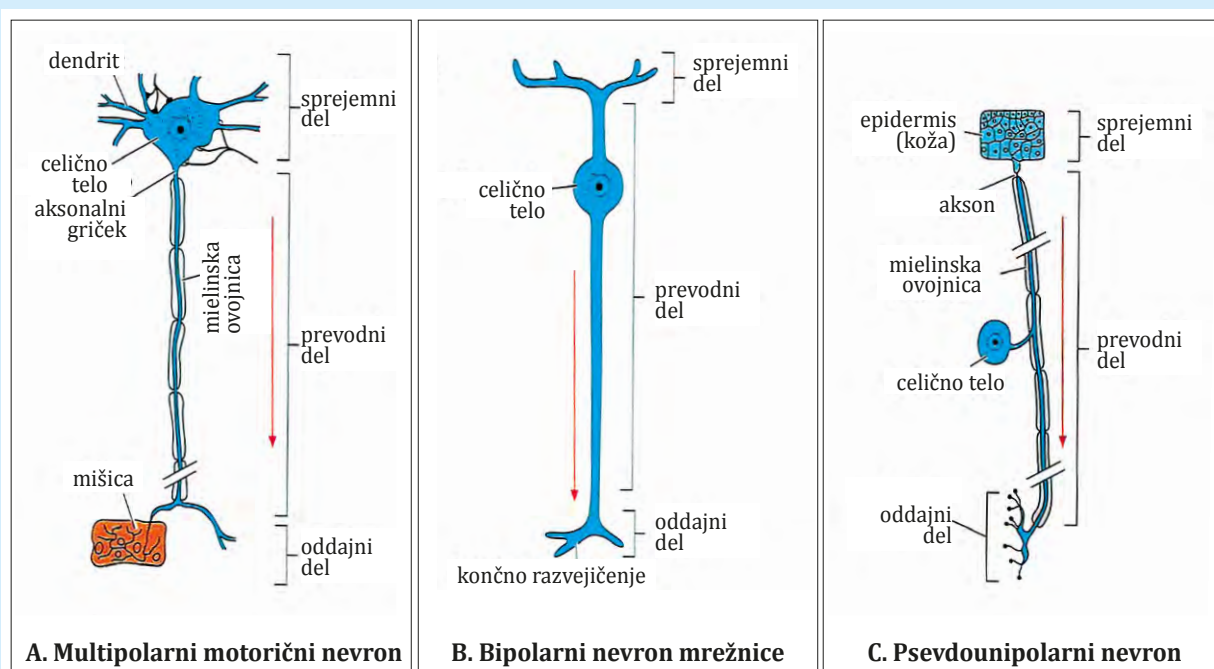
Nevrone najpreprosteje opredelimo kot:

- aferentne ali senzorične nevrone,
- eferentne ali motorične nevrone,
- vmesne ali povezovalne nevrone.

Značilen nevron ima **celično telo** (soma ali perikarion), **dendrite** in **akson** (Sl. VI/1). V celičnem telesu so številni celični organeli in jedro. Celično telo je torej glavno mesto celičnih procesov in celične prehrane (trofični segment), dendriti so sprejemni del nevrona in akson prevodni del nevrona. **Akson** je poseben celični podaljšek, ki izhaja iz **aksonalnega grička** celičnega telesa (Sl. VI/2 A) in sega do drugih celic, ki so različno oddaljene (pri človeku lahko meter daleč, pri nekaterih živalih še dlje).



Slika VI/1 Multipolarni nevroni (živčne celice) v CZS in način prenosa njihovega vzbujenja: akson prenese električni signal do sinaps, tam pa signal sproži sproščanje nevrottransmitskih molekul, ki vzbujenje prenesejo na sosednjo celico (kemični prenos vzbujenja; idealiziran prikaz v okviru desno spodaj).
(Vir: »Chemical synapse scheme cropped« by user: Loorie 496 created file)



Slika VI/2 Trije glavni tipi nevronov vretenčarjev (op.: obstojijo tudi unipolarni nevroni). Multipolarni motorični nevron ima več dendritov, bipolarni nevron ima dva izrazita podaljška, pseudounipolarni nevron služi sprejemanju čutnih zaznav (senzorični nevron). Vsak nevron ima samo en akson. Akson lahko obdaja mielinizirana ovojnica (v PŽS iz Schwannovih celic; A in C). Rdeča puščica označuje smer prevajanja živčnih impulzov. (Vir: Liem in sod., 2001)

Živčni sistem je sestavljen iz **centralnega živčnega sistema** (CŽS: možgani in hrbtenjača) in **perifernega živčnega sistema** (PŽS: živci in gangliji). Zgoraj omenjene tri kategorije nevronov pa lahko razčlenimo na **somatične** (telesne) in **visceralne** (drobovne) **nevrone**, glede na njihovo funkcijo pa v naslednje glavne skupine:

- **somatični senzorični nevroni** se odzivajo na razne tipe zaznavanj v telesu (npr. na dotik, tlak, bolečino, toploto, položaj sklepov in mišic) ter prenašajo signale v hrbtenjačo in možgane;
- **somatični motorični nevroni**, ki prejmejo signale od možganov ali hrbtenjače in povzročijo krčenje mišic;
- **vmesni nevroni**, ki medsebojno povezujejo nevrone določenega področja v možganih ali hrbtenjači v živčno omrežje (Sl. VI/1);
- **visceralni senzorični nevroni**; ti zaznavajo predvsem bolečino, ki nastane bodisi zaradi prekomerne razširitve drobovja ali zaradi spazma (krča) gladke muskulature oz. srčne mišice; za visceralno bolečino je značilno, da se ne zaznava na mestu nastanka, ampak drugje (npr. srčni napad pogosto zaznavamo kot bolečino, ki žarči v levi roki);
- **visceralni motorični nevroni** ali **nevroni avtonomnega živčnega sistema**; visceromotorični sistem tvorijo nevroni simpatikusa in parasimpatikusa;
- **enterični nevroni**, ki tvorijo (lokalni) enterični živčni sistem; nevroni tega sistema so senzorični, vmesni in motorični.

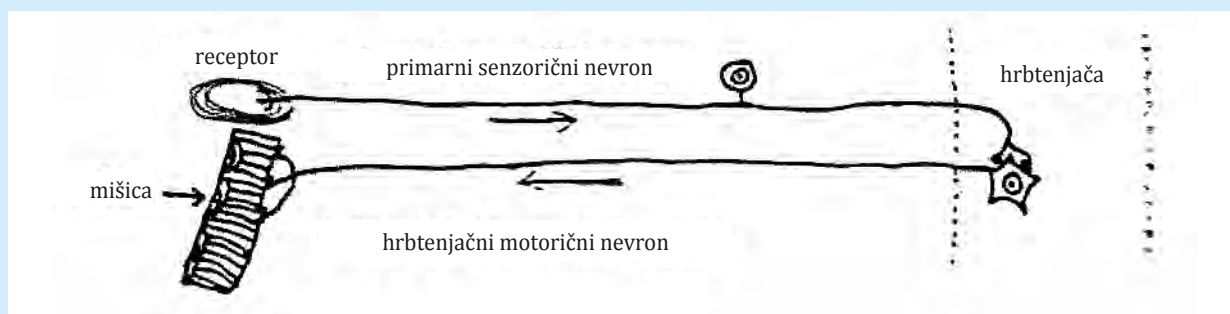
Somatični senzorični sistem posreduje informacije od senzoričnih receptorjev v koži, sklepih in skeletnih mišicah v centralni živčni sistem, s tem pa omogoča zaznavanje in odgovore na dražljaje, ki izvirajo iz okolja ali iz sprememb telesnega položaja med gibanjem. Vzporedno s somatosenzorično potjo delujejo tudi vlakna, ki oblikujejo **visceralni senzorični sistem** in posredujejo informacije o stanju visceralnih organov. To omogoča telesu, da ohranja notranje ravnotežje (homeostazo) z ustreznimi odgovori, s katerimi spreminja svoje notranje okolje. Visceralni senzorični nevroni imajo tako kot nevroni somatičnega senzoričnega sistema svoje telo (perikarion) umeščeno v spinalnih ganglijah..

Visceralni motorični del PŽS (simpatikus in parasimpatikus) oskrbuje srce, gladko mišičje in žleze. Za te nevrone se je mislilo, da urejajo telesne funkcije samodejno, brez nadzora volje, npr. bitje srca, krvni tlak, črevesno gibljivost idr. Vendar pa novejša raziskava kažejo, da so te funkcije do neke mere pod nadzorom volje. Zato se izraz avtonomni živčni sistem vse bolj opredeljuje kot visceralni motorični sistem.

Stena prebavne cevi (požiralnika, želodca in črevesja) je zelo dobro oživčena. Poleg postganglionarnih parasimpatičnih nevronov se v njej nahaja mreža milijonov živčnih celic, ki so pomembne pri urejanju črevesne gibljivosti. Ta mreža tvori t. i. **enterični živčni sistem**; v njem naj bi bilo več nevronov kot v hrbtenjači, glavni neurotransmiter pa je serotonin.

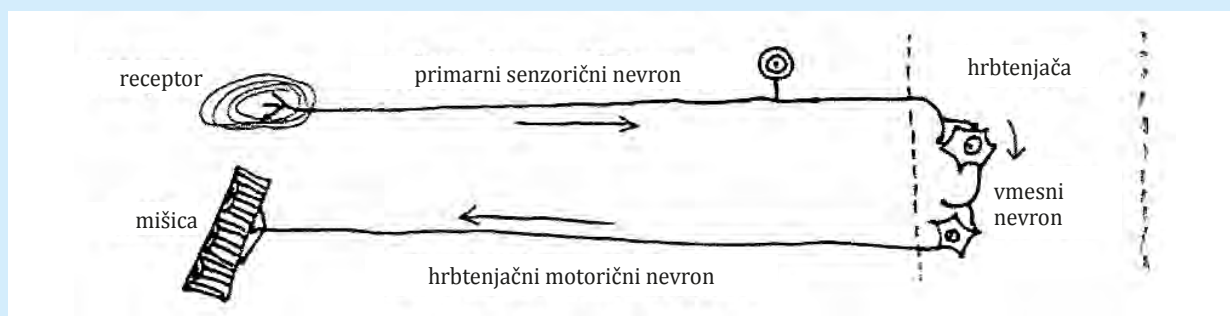
Simpatični in parasimpatični živčni sistem delujeta v mnogih primerih nasprotno (antagonistično). Simpatikus spodbuja tiste mehanizme, ki omogočajo živali hitre odzive, npr. boj ali beg (poveča moč srčne mišice, sprošča sladkor iz jeter v kri, razširi bronhule in s tem poveča izmenjavo plinov v pljuči, z vplivom na arterije preusmeri tok krvi iz prebavil v mišice ipd.), medtem ko parasimpatikus zagotavlja počitek in prebavo (umiri delo srca, pospeši pretok žolča v tanko črevo in s tem prebavo maščob, spodbudi peristaltiko črevesa ter izločanje želodčnih žlez in trebušne slinavke ipd.). Znani so tudi drugačni učinki (visceralnega) motoričnega živčevja. Tako npr. parasimpatikus spodbuja spolno slo in erekcijo zunanjih spolovil, simpatikus pa orgazem, ejakulacijo.

Živčni sistem deluje tako, da zaznava spremembe v okolju in notranjosti telesa ter se odziva nanje. Vsi senzorični nevroni vodijo v ČŽS, kajti v PŽS ni neposrednih povezav med senzoričnimi in motoričnimi vlakni. Najpreprostejši lok je iz dveh nevronov, senzoričnega in motoričnega, ki se s sinapsami povežeta v hrbtenjači (Sl. VI/3); senzorični nevron se povzpne v hrbtenjačo (v njen dorzalni rog) z dorzalno korenino hrbtenjačnega (spinalnega) živca, medtem ko motorični nevron zapušča ventralni rog hrbtenjače z ventralno korenino hrbtenjačnega (spinalnega) živca. (gl. Pojasnilo o hrbtenjačnih in možganskih živcih). Takšen je refleksni lok pri kolenskem trzajnem ali razteznem refleksu.



Slika VI/3 Najpreprostejši je dvonevronski refleksni lok ali monosinaptični refleksni krog, ki ga tvorita senzorični in motorični nevron s stikališčem v hrbtenjači. Primarni senzorični nevron prinaša sporočilo s telesne periferije v hrbtenjačo, motorični nevron hrbtenjače ali eferentni nevron pa prenaša odgovor iz hrbtenjače na telesno periferijo. Primarni senzorični nevron ima svoje podaljške v koži ali mišicah, kjer so običajno v stiku s posebnimi receptorji (npr. za dotik ali mišično raztezanje). Senzorični nevron oblikuje v hrbtenjači sinapse z drugimi nevroni, v primeru na sliki z motoričnim nevronom, ki zapusti hrbtenjačo in se razteza do skeletne mišice. Motorično vlakno tvori nevromišične povezave (t. i. motorične ploščice), kjer prenese vzburljenje na mišico s posredovanjem nevrottransmitterja acetilholina.

Pogostejši so reflesni loki, pri katerih se nahaja med senzoričnim in motoričnim nevronom eden ali več vmesnih nevronov. Tudi pri umikalnih refleksih, npr. ko si opečemo prste, obstoji vsaj en vmesni nevron (internevron) (Sl. VI/4).



Slika VI/4 Refleks z enim vmesnim nevronom med senzoričnim in motoričnim nevronom v hrbtenjači. Senzorični in motorični nevron sta živčni celici z dolgim aksonom; prva ima svoj perikarion v spinalnem gangliju (dorzalna korenina hrbtenjačnega živca) in druga v ventralnem rogu hrbtenjače.

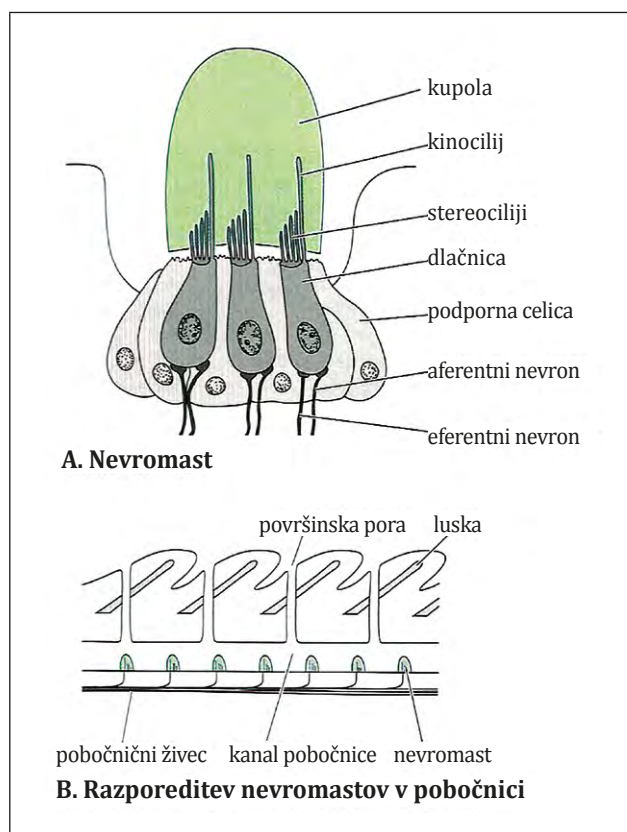
Pri bolj zapletenem obnašanju refleksni lok vključuje povezave, ki se raztezajo v možgane in vračajo v hrbtenjačo. (*Organization of the Nervous System: An introduction for students in the Human Anatomy Course*; http://www.emory.edu/ANATOMY/AnatomyManual/nervous_system.html)

Del lateralne stene nevralne gube v področju glave oblikuje **nevralne ali nevrogene plakode**. S splošnim izrazom **plakoda** označujemo vsako ektodermalno zadebelitev, ki nastane ali s povečano velikostjo celic ali pa s povečanjem števila celic na določenem telesnem področju. Iz plakodnih zadebelitev nastanejo – vsaj deloma – očne leče in številna tkiva in organi kože, npr. luske, zobje, kožne žleze in dlačni folikli. Zato uporabimo izraz nevrogene ali nevralne za tiste plakode, ki tvorijo nevrone.

Moramo pa dodati naslednje. Celicam nevralnega grebena kraniatov podobne celice so ugotovili pri plaščarjih (*Tunicata*). To so skupine potujočih celic, ki zapustijo nevralni greben in sintetizirajo dva označevalca, značilna za celice nevralnega grebena (HNK1 in Zic). Vendar pa te celice niso namenjene tvorbi skeleta, ampak pigmenta. Pigment je namreč pomembno zaščitno sredstvo pred sončnim žarčenjem. Novejše raziskave dednine in zgradbe plaščarjev prav tako kažejo na to, da so bližji sorodniki vretenčarjev kot škrgoustka.

2.1.10. Nasledki nevrogenih plakod in nevralnega grebena

Čutila nosa in ušes se razvijejo embrionalno iz ustreznih **nevrogenih plakod**. Nevrogene plakode so posebnost kraniatov in jih najdemo le na področju glave embriev, njihovi derivati pa so lahko razporejeni po trupu ali repu (potovanje celic med embrionalnim razvojem). Nevrogene plakode se invaginirajo ali delaminirajo (odcepijo v obliki plasti) iz epidermisa ter tvorijo (ali sprožijo nastanek v nekaterih primerih) senzorične (čutne, zaznavne) receptorne celice in senzorične nevrone. Ti nevroni rastejo od receptorja v epiteliju proti možganskemu deblu. Postanejo pomembna sestavina **kranialnih** (možganskih) **živcev**. Iz drugih nevrogenih plakod nastaneta **pobočnica** (stranska proga) (Sl. 23, Sl. 45) in **elektroreceptorski sistem**, ki se razveji na glavi (Sl. 23).



Slika 45: Shematičen prikaz zgradbe pobočnice, nevromasta (A), in položaja pobočnice v koži pri ribi kostnici (B). Kupola je želatinasta struktura, ki obdaja receptorje dlačnih celic (dlačnic); ti so občutljivi na hidrodinamični tok. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 12 – 8)

Pobočnica in elektroreceptorski sistem zagotavljata primarno vodnim vretenčarjem (tj. piškurjem, ribam, ličinkam dvoživk in tistim odraslim dvoživkam, ki ostajajo vodne) informacije o gibanju vode in električnih polj, ki delujejo na telo. Pri vretenčarjih se je elektrorepcija izgubila vsaj v treh primerih, pri žabah (*Anura*), amniotih (*Amniota*) in neopterigijskih ribah (*Holostei* in *Teleostei*). Kasneje se je neodvisno pojavila pri nekaj teleostnih skupinah, npr. pri *Siluriformes* (somi), *Gymnotiformes* (električne jegulje) in *Mormyridae* (spadajo med koščenojezičnice, *Osteoglossiformes*).

Čutni sistem pobočnice je iz niza aferentnih in eferentnih živčnih celic, nevronov, ki segajo s svojimi podaljški proti kanalu pobočnice do baze t. i. nevromastov (Sl. 45). Nevromasti in aferentni nevroni za nevromaste in ampularne organe nastajajo iz kranialnih pobočničnih (treh preotičnih in treh postotičnih) plakod, nevromom pa

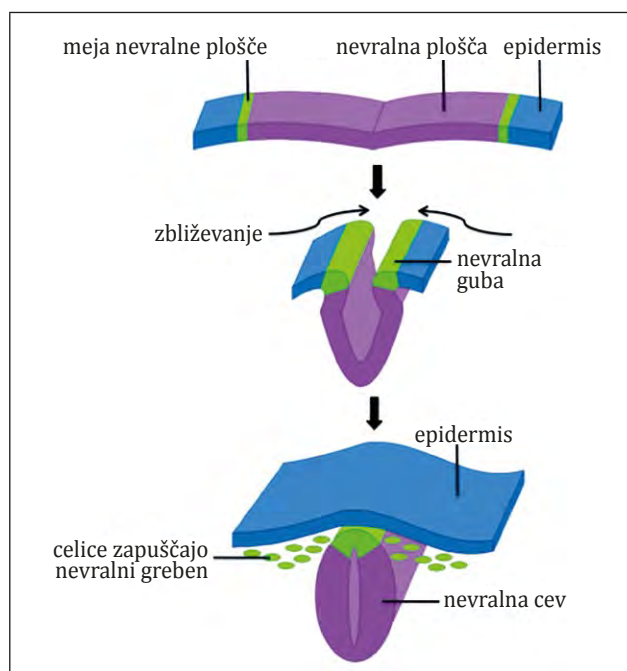
se pridruži glia iz nevralnega grebena. Nevromasti so razporejeni v kanalu pobočnice v področju glave, trupa in repa, medtem ko se nahajajo elektoreceptorji predvsem v področju glave (t. i. ampularni organi, pri hrustančnicah Lorenzinijeve ampule) in so vključeni le v aferentno prevodno pot. Ampularni organi mesoplavutaric (*Sarcopterygii*) in osnovnih žarkoplavutaric (*Chondrostei*) so homologni Lorenzinijevim ampulam hrustančnic (*Elasmobranchia*; prvi jih je opisal Stefano Lorenzini, leta 1678).

Med sesalci imajo svojevrstno konvergentno pridobljeno elektorecepcijo stokovci (*Monotremata*; zelo razvito kljunaš, *Ornithorynchus anatinus*) in vsaj ena vrsta delfinov (*Sotalia guianensis*), ki jo zagotavljajo specializirani živčni končiči trivejnega živca (*n. trigeminus V*). Trivejni živec deloma izhaja iz globinske ali trigeminalne plakode (Sl. 44).

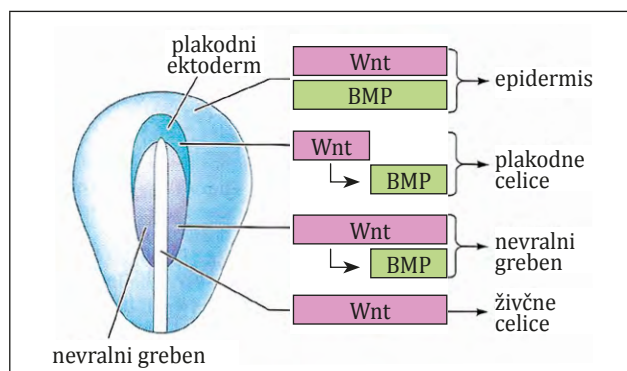
Nevrogene plakode žrelnega področja sprožijo nastanek **gustatornega** (okušalnega) sistema (tj. okušalnih brbončic). **Vidni živec** (*nervus opticus II*) in **očesna mrežnica** pa nastaneta iz stene diencefalona, tj. vmesnih možganov ali medmožganov, sta torej derivat možganskega tkiva.

Nevralni greben sicer nastane iz ektoderma, vendar je s svojimi nasledki tako pomemben, da ga nekateri imenujejo četrti embrionalni (zarodni) list (op.: osnovni trije zarodni listi so: ektoderm, mezoderm in entoderm). Celice nevralnega grebena so opredeljene že zgodaj v embrionalnem razvoju, v fazi nevralnega žleba, in to v področju nevralne gube (Sl. 46).

Specifikacija nevralnega grebena na meji med nevralno ploščo (tj. tistim delom embrionalnega ščita, ki je izhodišče živčnemu sistemu) in **epidermisom** (vrhnjico kože) je večstopenjski proces. Pri embriu piščanca se ta specializacija dogodi med gastrulacijo, ko je razmejitev med nevralnim in nenevralnim ektodermom še v nastajanju. Tu se sprožilni signali za nevralno ploščo (še posebej BMP in Wnt; gl. Pojasnilo o BMP in Wnt) izločajo iz ventralnega področja ektoderma in obosnega (paraksialnega) mezoderma, učinkujejo med seboj in opredelijo razmejitev.



Slika 46: **Shematični prikaz nastanka nevralnega grebena med embrionalnim razvojem živčnega sistema v procesu nevrlucije.** Zasnova celic nevralnega grebena nastane na stičnem mestu med nevralno ploščo in epidermalnim ektodermom, kjer tvori razmejiteni pas. V fazi nevralnega žleba se ta razmejiteni pas nahaja na vrhovih nevralne gube. Po zaprtju žleba in nastanku nevralne cevi se celice razmejitenega pasu ločijo od dorzalnega dela nevralne cevi in ektoderma (epidermisa), nastane nevralni greben. Nevralni greben je prehodna struktura, saj ga celice postopoma zapustijo. (http://en.wikipedia.org/wiki/Neural_crest; Neural_Crest.png)



Slika 47: **Specifikacija celic nevralne plošče.** Levo sta shematično prikazana izhodiščna položaja plakodnega ektoderma in nevralnega grebena, desno pa opredelitev epidermisa, plakodnih celic, nevralnega grebena in živčnih (nevralnih) celic, odvisno od prisotnosti oz. odsotnosti Wnt in BMP. **Opis:** Prvi par vrst zgoraj: Wnt in BMP delujeta neprekinjeno. Drugi par vrst: Wnt sproži izražanje BMP nato pa se signaliziranje Wnt prekine. Tretji par vrst: Wnt sproži izražanje BMP nato se signaliziranje Wnt nadaljuje. Četrta vrsta: Signaliziranje Wnt ni omejeno, blokirano pa je izražanje BMP. (Vir: Gilbert, 2010, Figure 10.3 A)

VII. POJASNILO O BMP IN WNT

BMPs ali **bone morphogenetic proteins** (proteini kostne morfogeneze) so skupina rastnih faktorjev, ki so znani tudi kot citokini in metabološki. Najprej je bila odkrita njihova sposobnost sprožiti tvorbo kosti in hrustanca, danes pa se smatrajo za bistvene morfogenetske signale, ki urejajo tkivno zgradbo v celotnem telesu. **BMP-4 in njegovi inhibitorji** imajo med drugim posebno vlogo pri nevrulaciji in razvoju nevralne plošče. BMP-4 usmerja razvoj ektodermalnih celic v epitelij kože, izločanje njegovih inhibitorjev v mezodermu v neposredni bližini nevralnega žleba pa blokira delovanje BMP-4 in dopušča nadaljnji razvoj ektoderma v živčno tkivo. BMP-4 ureja tudi tvorbo zob, okončin in kosti iz veziva ter je pomemben pri celjenju kostnih zlomov, pri nastanku dorzo-ventralne telesne osi in pri razvoju foliklov v jajčnikih.

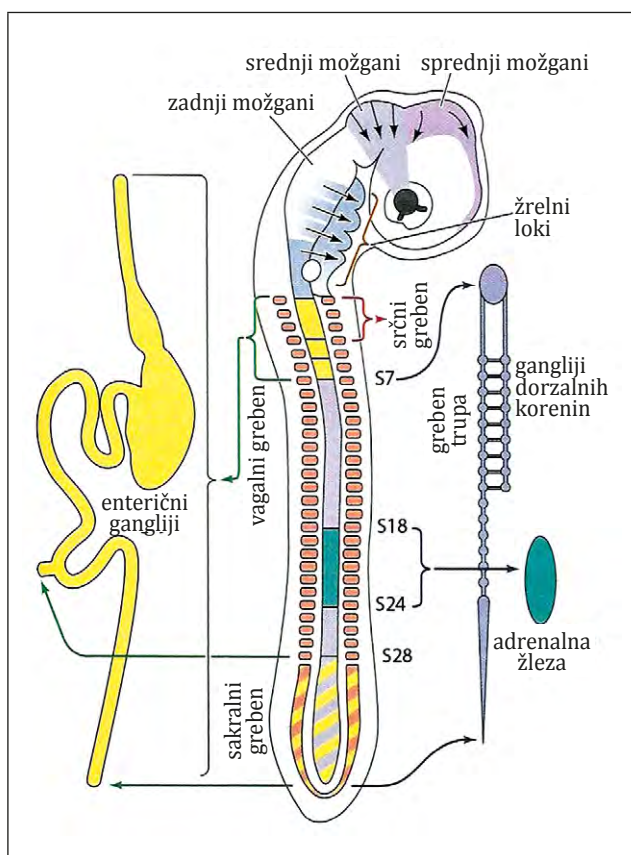
Wnt predstavlja novo (skupno) poimenovanje dveh prejšnjih izrazov (integration 1 ali int 1 in že prej znanega Wingless ali Wg). Signaliziranje Wnt je odločilno pri embrionalnem razvoju vretenčarjev in nevretenčarjev, npr. pri nastanku anteroposteriorne in dorzoventralne telesne osi. Spodbuja tudi celično diferenciacijo in zagotavlja razvoj tkiv s pravilnim urejanjem celične proliferacije (razmnoževanja celic) in potovanja (migracijo) celic. Po funkciji lahko gene in proteine Wnt razvrstimo v štiri skupine, ki so: **urejanje telesne osi**, **specifikacija celične usode** (diferenciacija celic), **celična proliferacija** in **celična migracija**. Signaliziranje Wnt je pomembno za diferenciacijo celic nevralnega grebena. Družina proteinov Wnt človeka je sestavljena iz 19 različkov. (http://en.wikipedia.org/wiki/Bone_morphogenetic_protein; http://en.wikipedia.org/wiki/Wnt_signaling_pathway)

V sprednjem (anteriornem) področju embrionalnega ščita je kritično časovno opredeljeno izražanje signalov BMP in Wnt za razmejitev med nevralno ploščo, epidermisom, zasnovo nevralnih plakod in celicami, iz katerih nastanejo tkiva nevralnega grebena (Sl. 47). Če je signaliziranje BMP in Wnt neprekinjeno, nastane iz ektoderma epidermis (vrhnjica kože; desno zgoraj), če pa antagonisti BMP blokirajo njegovo izražanje, nastane iz ektoderma živčno tkivo. Nadalje, če Wnt sproži BMP in se nato signaliziranje Wnt prekine, celice postanejo opredeljene za tvorbo prednjih (nevrogenih) plakod, če pa je Wnt dejaven tudi po spodbuditvi BMP, nastanejo celice nevralnega grebena.

Nevralni greben je prehodna sestavina, njegove celice se razpršijo kmalu po zaprtju nevralne cevi. Celice nevralnega grebena lahko razdelimo v štiri (deloma prekrivajoča se) področja, vsako pa ima svoje nasledke (derivate) in funkcije. **Kranialne** (cefalične) **celice nevralnega grebena** potujejo dorzolateralno (Sl. 48) in tvorijo kraniofacialni mezenhim (mezektoderm), ki se diferencira v obrazna veziva, hrustanec in kost

ter v kranialne nevrone in glio. Te celice vstopijo tudi v žrelne loke in žepe, kjer predstavljajo izhodiščno tkivo za nastanek timusa, ščitnice, obščitnic, odontoblastov ter kosti srednjega ušesa in čeljusti.

Celice nevralnega grebena v področju trupa (Sl. 48) imajo dve glavni potovanji. **Zgodaj potujoče celice** se pomikajo ventrolateralno skozi sprednjo (anteriorno) polovico vsakega sklerotoma (op.: sklerotomi izvirajo iz somitov; so skupine mezodermalnih celic, ki se diferencirajo v vretenčni hrustanec hrbtenice). Tiste celice nevralnega grebena, ki ostanejo v sklerotomih, tvorijo ganglije dorzalnih korenin ob hrbtenjači (t. i. spinalne ganglije) in vsebujejo senzorične (zaznavne) nevrone. Ti postanejo psevdounipolarne živčne celice in se z dolgim dendritom raztezajo iz ganglija proti periferiji organizma. Tiste celice, ki se pomaknejo nekoliko ventralneje, pa tvorijo simpatične ganglije, sredico nadledvičnih žlez in živčne skupke ob aorti. **Kasneje potujoče celice nevralnega grebena** postanejo melanociti, tj. pigmentne celice. Potujejo dorzolateralno v kožo.



Slika 48: **Shematični prikaz področij nevralnega grebena pri embriju piščanca.** Leva stran telesa prikazuje parasimpatikus ter desna stran simpatikus in senzorične ganglije dorzalnih korenin (tj. spinalne ganglije) hrbtenjačnih živcev. Seveda pa imamo pred seboj ponazoritveno shemo, saj se derivati nevralnega grebena oblikujejo bilateralno (prim. Sl. 25). Celice kranialnega področja potujejo v žrelne (faringealne) loke in v obrazni del glave, kjer tvorijo hrustanec ter kosti obraza in vratu. Prav tako tvorijo nekatere kranialne (tj. možganske) živce. Nevralne celice grebena telesnega področja (od šestega somita do repa) tvorijo simpatične nevrone in pigmentne celice (melanocyte), iz celic nevralnega grebena v področju od 18. do 24. somita pa nastane sredica nadledvične žleze. **Legenda:** S7 = sedmi somit, S18 = osemnajsti somit, S24 = štiriindvajseti somit, S28 = osemindvajseti somit (Vir: Gilbert, 2010, Figure 13.2)

Celice nevralnega grebena **od prvega do sedmega somita**, tj. v področju vratu (celice vagusnega ali vagalnega grebena), in celice v področju **za osemindvajsetim somitom** (tj. v področju križnega dela grebena) tvorijo **parasimpatične** (enterične) ganglije. Če je potovanje teh celic moteno, enterični gangliji ne nastanejo, to pa ima za posledico izostanek peristaltike v črevesju.

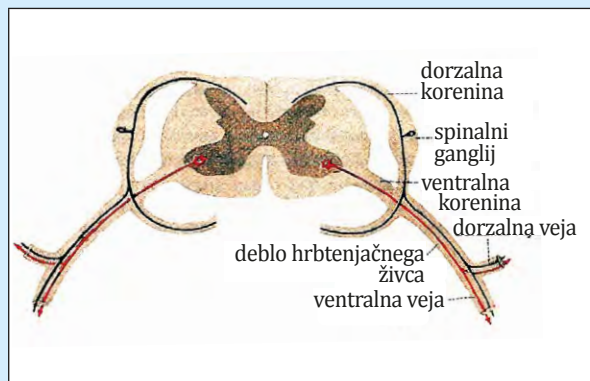
Srčni nevralni greben je del nevralnega grebena trupa, od prvega do tretjega somita. Celice tega področja se lahko razvijejo v melanocyte, nevrone, hrustanec ter vezivo tretjega, četrtega in šestega faringealnega (žrelnega) loka. To področje tvori nadalje mišično-vezivno tkivo stene velikih odvodnic, ki zapiščajo srce; prispeva tudi k nastanku pretina, ki loči pljučno arterijo od aorte.

Iz nevralnega grebena nastanejo torej različne celice in z njimi različne tkivne strukture, npr. pigmentne celice, senzorični del nekaterih možganskih živcev (*n. trigeminus* V, *n. facialis* VII, *n. glossopharyngeus* IX, *n. vagus* X), ganglij *n. vagusa* (blodnega živca), spinalni gangliji (tj. psevdounipolarne živčne celice s sedežem v spinalnih ganglijih), avtonomni živčni sistem (parasimpatični in simpatični gangliji), glia celice perifernega živčnega sistema (schwanove celice, satelitske glia celice v ganglijih), nekateri endokrini organi (sredica nadledvične žleze, kalцитонinske ali C-celice oz. parafolikularne celice ščitnice, celice karotidnih teles tipa I) ter skeletna in vezna tkiva (t. i. mezektoderm ali ektomezenhim), npr. škržni loki, odontoblasti, membranske kosti idr. Potujoče celice nevralnega grebena se torej pretvorijo tudi v odontoblaste, ti pa tvorijo dentin zob (zobovino).

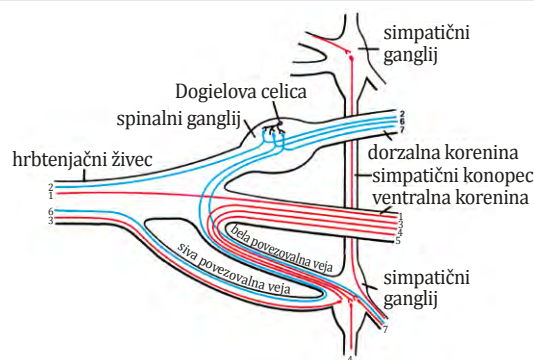
VIII. POJASNILO O HRBTENJAČNIH IN MOŽGANSKIH ŽIVCIH

Periferni živci in gangliji so priključeni na hrbtenjačo in možgane ter predstavljajo tisti del živčnega sistema, ki ga imenujemo **periferni živčni sistem** (*systema nervosum periphericum*). Vsi periferni živci in gangliji so torej neposredno ali posredno spojeni s **centralnim živčnim sistemom** (*systema nervosum centrale*), tj. s hrbtenjačo oz. možgani.

Vsak **hrbtenjačni** (spinalni) **živec** je povezan s hrbtenjačo z dvema koreninama, z ventralno (*radix ventralis*) in dorzalno (*radix dorsalis*) (Sl. VIII/1). V dorzalni korenini je **spinalni ganglij** (*ganglion spinale*), ki predstavlja sedež aferentnih senzoričnih psevdounipolarnih živčnih celic (glej komentar k sliki VIII/1). Vlakna ventralne korenine so eferentna, motorična (Sl. VIII/2). V deblu hrbtenjačnih živcev se motorična in senzorična vlakna pomešajo, pridružijo pa se tudi simpatična oz. parasimpatična vlakna, ki tvorijo t. i. **visceralni motorični** ali **avtonomni živčni sistem** (*systema nervosum autonomicum*). Senzorične psevdounipolarne celice ter simpatične in parasimpatične celice, kakor tudi nevroni enteričnega živčnega sistema, nastanejo iz nevralnega grebena.

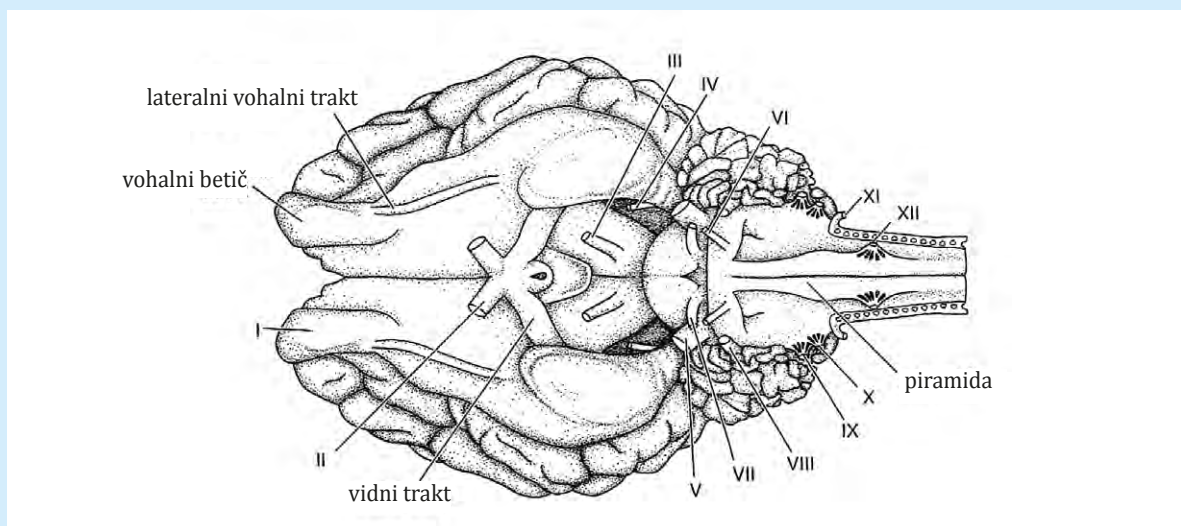


Slika VIII/1 Shematični prikaz hrbtenjače in hrbtenjačnega (spinalnega) živca. Deblo hrbtenjačnega živca ima dve korenini, dorzalno (senzorično) in ventralno (motorično). V dorzalni korenini je spinalni ganglij s telesi (perikarioni) senzoričnih psevdounipolarnih celic. Senzorična živčna vlakna vstopajo v hrbtenjačo z dorzalno korenino, motorična pa zapuščajo ventralni rog hrbtenjače in tvorijo ventralno korenino. Zaradi lažje predstave odnosa med hrbtenjačo in hrbtenjačnim živcem so izpuščena vlakna avtonomnega živčnega sistema.



Slika VIII/2 Tipi nevronov v hrbtenjačnem živcu in njegovih koreninah (dorzalni ali senzorični in ventralni ali motorični) ter razmerje med hrbtenjačnim živcem in simpatičnim konopcem.

Legenda: modri nevroni so senzorični, rdeči motorični; 1 = somatični eferentni (motorični) nevron; 2 = somatični aferentni (senzorični) nevron; 3, 4, 5 = simpatični (viscero) motorični ali eferentni nevroni; 6, 7 = viscerosenzorična ali aferentna nevrone. **Bela povezovalna veja** = veja iz mieliniziranih (belih) živčnih vlaken; **siva povezovalna veja** = veja iz nemieliniziranih (sivih) živčnih vlaken. (Vir: Gray799Public Domain)



Slika VIII/3 Ventralna stran možganov ovce in razmestitev možganskih živcev.

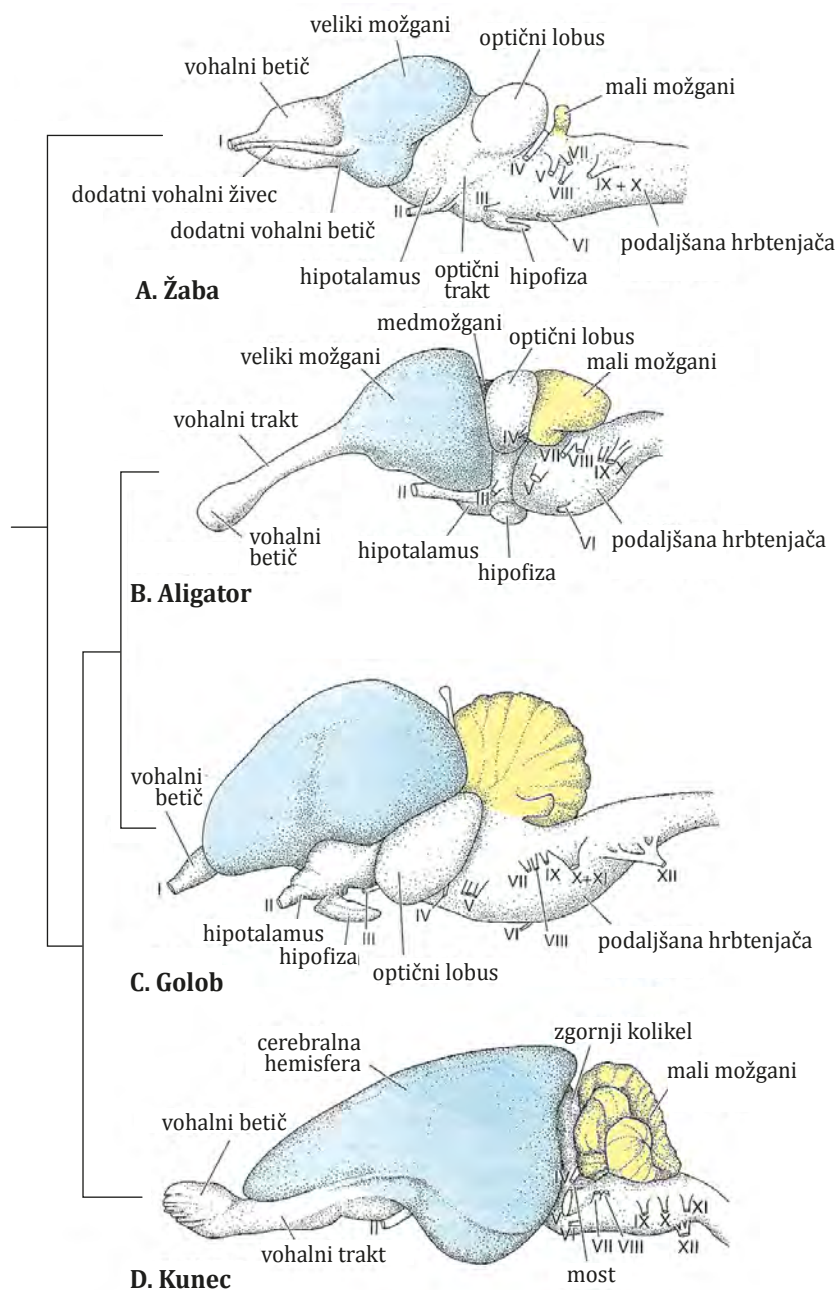
Legenda: I = vohalni živec (*n. olfactorius*), II = vidni živec (*n. opticus*), III = očesni gibalni živec (*n. oculomotorius*), IV = škripčev živec (*n. trochlearis*), V = trivejni živec (*n. trigeminus*), VI = odmikalni živec (*n. abducens*), VII = obrazni živec (*n. facialis*), VIII = preddvorno-polžev živec (*n. vestibulocochlearis*), IX = jezično-žrelni živec (*n. glossopharyngeus*), X = vagusni živec (*n. vagus*), XI = akcesorni živec (*n. accessorius*), XII = podjezični živec (*n. hypoglossus*).

Amnioti imajo 12 parov možganskih živcev, ki jih označujemo z rimskimi številkami (I – XII; Sl. VI/3) (op.: nižji vretenčarji jih imajo deset parov; možganski živec XI amniotov nastane z ločitvijo akcesorne veje vagusnega živca X, možganski živec XII pa iz zatilničnih živcev amniotov). Nastanejo bodisi iz možganske osnove ali iz nevralnega grebena oz. nevralnih plakov. Možganski ali kranialni živci I (*n. olfactorius*), II (*n. opticus*) in VIII (*n. vestibulocochlearis*) so povsem senzorični, možganski živci IV (*n. trochlearis*), VI (*n. abducens*), XI (*n. accessorius*) in XII (*n. hypoglossus*) so povsem motorični in možganski živci VII (*n. facialis*), IX (*n. glossopharyngeus*) in X (*n. vagus*) mešani (tj. iz motoričnih in senzoričnih vlaken). Parasimpatična vlakna pridobijo sicer (izvorno) motorični očesni gibalni živec (*n. oculomotorius* III) ter mešani možganski živci VII, IX in X. Simpatična vlakna dobijo možganski živci izključno iz kranialnega vratnega simpatičnega ganglija (*ggl. cervicale craniale*; glej Sl. 63), ki se jim pridružijo po precej zapletenih poteh, večinoma zunaj lobanjske votline.

Možganski živci skupaj s pridruženimi čutili služijo funkcijam celotnega organizma (npr. za orientacijo v prostoru, pri uživanju hrane, predelavi hrane in njenem potiskanju naprej, za dihanje, krvni obtok, sposobnost izražanja in pri človeku za govor).

V **srednjih možganih (mesencephalon)** sesalcev je med embrionalnim razvojem razmeroma malo razvojnih sprememb. Iz prvotne široke svetline nastane **vodovod srednjih možganov** (*aqueductus mesencephali*), ki povezuje tretji in četrti možganski prekat. V osnovni plošči (na bazi) nastane **tegmentum** (osrednji del možganskega debla), v katerem so jedra (med drugim jedro očesnega gibalnega živca in škripčevega živca), v njem pa nastane tudi parasimpatično visceromotorično jedro (*nucleus accessorius n. oculomotorius*), ki se prilega somatomotoričnemu jedru očesnega gibalnega živca. V **ostrešnem delu** (*tectum*) srednjih možganov se izoblikujejo štirje hribčki (četveroglavičje, *corpora quadrigemina*), dva sprednja ali zgornja (*colliculi rostrales*, pri človeku *colliculi superiores*) in dva zadnja ali spodnja (*colliculi caudales s. inferiores*). Rostralna hribčka predstavljata optični tektum, tj. optična refleksna centra, kaudalna pa akustična refleksna centra.

Tektum srednjih možganov je slojevit, število slojev pa je vrstno značilno. Površinski sloji sprejemajo zaznave iz oči in tudi iz drugih čutnih (senzoričnih) sistemov. Globoki sloji so povezani z motoriko; lahko aktivirajo očesno gibanje (npr. očesni gibalni živec III) in druge motorične odgovore. Pri nekaterih nesesalskih vrstah, vzemimo **pri ribah kostnicah in ptičih, je tektum eden izmed najobsežnejših delov možganov**, sestavljen iz dveh zaobljenih **optičnih lobusov** (Sl. VII/4 C), pri sesalcih – še posebej pri prvakih – pa se razmeroma obsežni srednji možgani med embrionalnim razvojem skrčijo; namesto optičnih lobusov nastaneta manjša **sprednja ali zgornja kolikla** (Sl. VIII/4 D). Optična lobusa sta pomembna sestavina možganov tudi pri dvoživkah in plazilcih (Sl. VIII/4 A, B).



Slika VIII/4 Štiri stopnje evolucije možganov in možganskih živcev tetrapodov, s poudarjenim prikazom sprememb v obsežnosti velikih možganov (*cerebrum*), optičnega lobusa (*lobus opticus*) in malih možganov (*cerebellum*). A = dvoživka (žaba); B = diapsidni plazilec (aligator); C = ptič (golob); D = sesalec (kunec; op.: cerebrum kunca je »gladek«, nima možganskih vijug). (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 14 – 9)

Nevralni greben in nevrone (nevrogene) plakode spadajo med najbolj zagonetne sinapomorfne tvorbe kranioev. Med obema struktura- ma so nekatere podobnosti, in sicer sta obe (1) derivat ektoderma, celice obeh (2) migrirajo in obe (3) tvorita senzorične nevrone in posebne

čutne organe. Iz nazalne plakode (Sl. 44) npr. iz- virajo **olfaktorne živčne celice** in snopi živcev, ki skupaj predstavljajo prvi možganski živec (*n. olfactorius* I). Snopi živčnih vlaken (*nervi olfac- torii*) nimajo mielinske ovojnice. Ta vlakna so pravzaprav nevriti vohalnih živčnih celic, ki so

razporejene v vohalni sluznici. Povezujejo jih z vohalnim betičem sprednjih možganov (telencefalona).

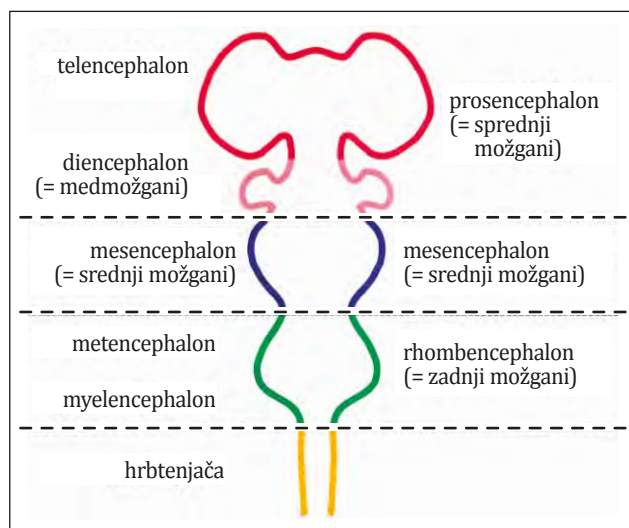
Plakodnemu živčnemu sistemu je skupna mreža čutnih (senzoričnih) celic. Razporejene so v koži ali pa v posebnih organih, ki nastanejo embrionalno iz sestavin kože. Npr. iz otične ali ušesne plakode nastane otični mešiček, ki tvori **notranje uho** in slušno-ravnotežni ganglij (*ganglion vestibulo-cochleare* VIII). Obstoji določena podobnost med celicami zaznavnih sistemov, npr. v večini primerov imajo senzorične receptorske celice čutne dlačice. Notranje uho je preprosto navznoter preguban del embrionalne kože.

Posebna okušalnega (gustatornega) živca ni, pač pa obstojijo **specializirana visceralna senzorična vlakna**, ki prenašajo zaznavo okusa in se razvijejo iz nekaj nevrogenih plakod. Te plakode nastanejo pri embriu dorzalno od branhioimer (tj. branhialnih segmentov ali žrelnih lokov, ki vključujejo visceralni lok, pridružene mišice in živce ter pri večini tudi aortni lok; nahajajo se med žrelnimi žepi oz. škržnimi režami) in jih zato imenujemo **epibranhialne nevrogene plakode** (Sl. 44; gr. *epi-* na, nad, vrh). **Gustatorna vlakna** se pridružijo trem kranialnim živcem, ki so obrazni (*n. facialis* VII), jezično-žrelni (*n. glossopharyngeus* IX) in vagusni ali blodni (*n. vagus* X); povezana so s kemoreceptivnimi okušalnimi brbončicami. Iz kolenčaste plakode (Sl. 44) izhaja senzorični ganglij obraznega živca (VII); prek tega živca gre k podaljšani hrbtenjači tisti del okušalnih vlaken, ki izvirajo iz sprednjih dveh tretjin jezika. Za prenos okušalnih vlaken zadnje tretjine jezika je pomemben jezično-žrelni (IX. možganski) živec, za področje korena jezika in žrela pa blodni (X. možganski) živec.

Obstojijo tudi nekatere bistvene razlike med derivati nevralnega grebena in nevrogenih plakod. Tako npr. oblikujejo celice nevrogenih plakod, kar smo že omenili, nekatere senzorične receptorske celice, kot je vohalni (olfaktorni) epitelij ali s čutnimi dlačicami opremljene celice notranjega ušesa (t. i. dlačnice), celice nevralnega grebena pa ne.

2.1.11. Centralni živčni sistem

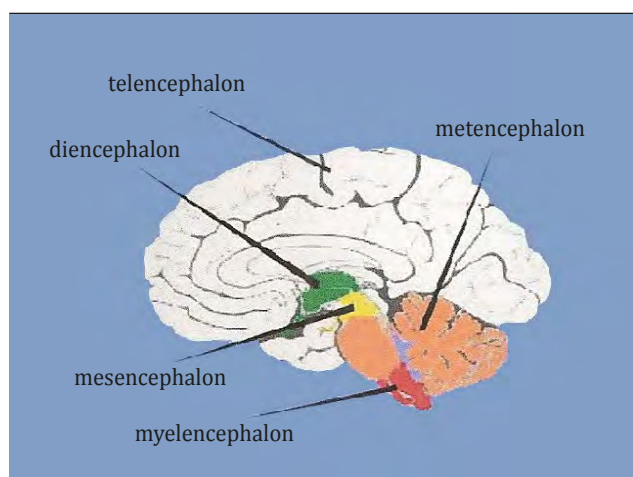
Pri vretenčarjih se sprednji del nevralne cevi razširi in oblikuje **možgane** (Sl. 23 B in C, Sl. 49), ki sprejete dražljaje iz čutil integrirajo in nato koordinirajo motorične nevrone pri nadzoru gibanja in hranjenja. Možgani so iz treh delov. **Sprednji možgani** (*prosencephalon*) integrirajo olfaktorne informacije iz nosu in druge senzorične poti ter oblikujejo ustrezne ukaze. **Srednji možgani** (*mesencephalon*) procesirajo informacije iz očesa in slušne informacije iz notranjega ušesa. **Zadnji ali rombasti možgani** (*rhombencephalon*) so prehodno področje med možgani in hrbtenjačo. Tudi ta del možganov prejema senzorična sporočila, in sicer iz gustatornega aparata in ravnotežnega organa, lateralne proge ali pobočnice in elektoreceptorskih sistemov.



Slika 49: Shematični prikaz oddelkov možganov (*encephalon*) vretenčarskega embrija. Desno:

Osnovna tri področja oz. možganske razširitve so: **sprednji možgani** (*prosencephalon*), **srednji možgani** (*mesencephalon*) in **rombasti ali zadnji možgani** (*rhombencephalon*). **Levo:** Naslednja razvojna stopnja, ki jo oblikujejo: **telencefaloni** (*telencephalon*; iz njega nastanejo veliki možgani, *cerebrum*), **medmožgani** ali **vmesni možgani** (*diencephalon*; del možganov, ki povezuje možganski hemisferi in mu pripadajo epitalamus, talamus, hipotalamus in metatalamus), **srednji možgani** (*mesencephalon*), **metencefaloni** (*metencephalon*; sprednji del rhombencefalona, iz katerega se razvijejo most, *pons*, in mali možgani, *cerebellum*) in **mielencefaloni** ali **podaljšana hrbtenjača** (*myelencephalon*). (Prirejeno po <http://commons.wikimedia.org/wiki/File:EmbryonicBrain.svg>)

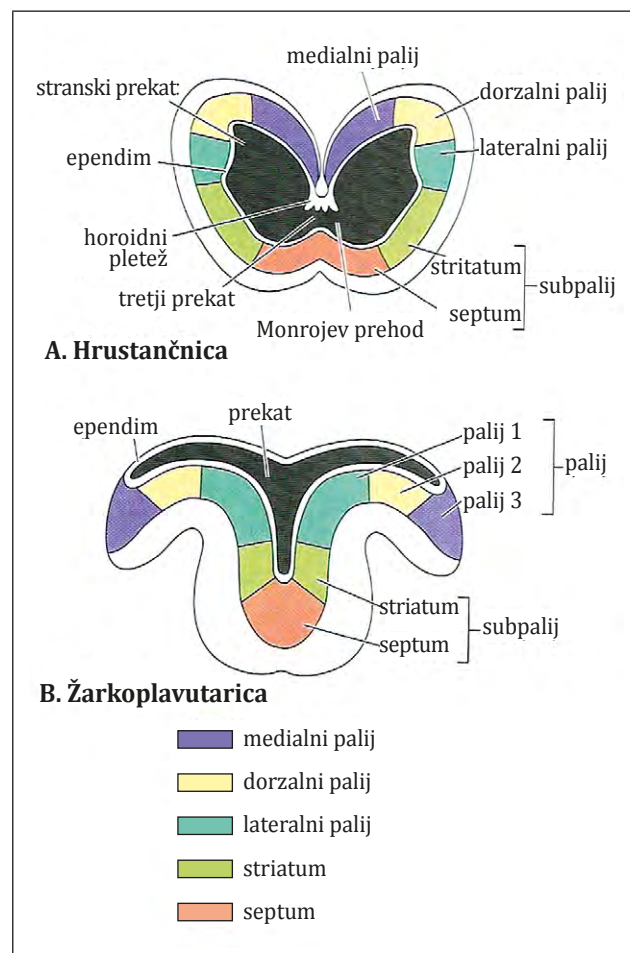
Med embrionalnim razvojem nastane iz treh osnovnih možganskih delov (*prosencephalon*, *mesencephalon*, *rhombencephalon*) (Sl. 49, desna stran) pet anatomsko prepoznavnih delov (*telencephalon*, *diencephalon*, *mesencephalon*, *metencephalon*, *myelencephalon*) (Sl. 49, leva stran, Sl. 50). Z izrazom telencefalon (končni možgani) opredelimo embrionalno strukturo, iz katere nastanejo **veliki možgani** (*cerebrum*). Veliki možgani so razdeljeni v približno simetrični polovici, levo in desno hemisfero. Veliki možgani zajemajo dele možganov s **cerebralno skorjo** (*cortex cerebri*) in nekaj subkortikalnih struktur (npr. hipokampus, bazalna jedra in vohalni betič). **Subkortikalna** (bazalna) **jedra** se raztezajo iz telencefalona v diencefalon in mezencefalon. Povezana so z vrsto dejavnosti, npr.: z zavestnim gibanjem, postopkom učenja, priučenim obnašanjem, gibanjem oči, zavedanjem in čustvovanjem.



Slika 50: **Anatomska razporeditev petih osnovnih delov možganov človeka:** *telencephalon* (veliki možgani), *diencephalon* (medmožgani), *mesencephalon* (srednji možgani), *metencephalon* (most in mali možgani) in *myelencephalon* (podaljšana hrbtenjača). (Vir: <http://www.rice.edu/about/cr-notice.html>)

Glenavice in piškurji imajo preprosto zgradbo velikih možganov, ki sprejemajo živčne impulze iz vohalnega betiča. Hrustančnice (Sl. 51 A) in mesnatoplavutarice (*Sarcopterygii*) ter tudi dvoživke imajo bolj sestavljeno zgradbo velikih možganov, iz treh izrazitejših področij. Veliki možgani rib žarkoplavutaric (*Actinopterygii*) so izvihani (Sl. 51 B), medtem ko so pri hrustančnicah in podobno tudi pri dvoživkah in amniotih razpo-

rejeni krožno okrog levega in desnega stranskega prekata (Sl. 51 A). Možgani dvoživk se le malo razlikujejo od možganov mnogih rib (Sl. VIII/4 A). Glavni zaznavni vnos je še vedno vohalni, obstojijo pa tudi drugi (nekateri somatosenzorični, vidni, slušni idr.).



Slika 51: **Shematični prikaz prečnega prereza dveh tipov cerebralnih hemisfer vretenčarjev.**

A. Krožni hemisferi hrustančnice z laminarno razporeditvijo možganske sivine. B. Izvihani hemisferi žarkoplavutarice z laminarno razporeditvijo možganske sivine. (Vir: Liem in sod., 2001, Fiure 14 – 7)

Evolucija velikih možganov (*cerebruma*), dorzalnega palija in tektuma amniotov je tesno medsebojno povezana. Veliki možgani vseh amniotov so zelo povečani v primerjavi z dvoživkami. Podaljšani so kavalno in deloma (plazilci, ptiči) oz. skoraj povsem (sesalci) pokrivajo dorzalno in lateralno površino diencefalona (Sl. VIII/4 B–D). K temu povečanju prispevata predvsem rast in razširitev dorzalnega palija. Medialni (limbični) palij je potisnjen medialno in se (pri sesalcih)

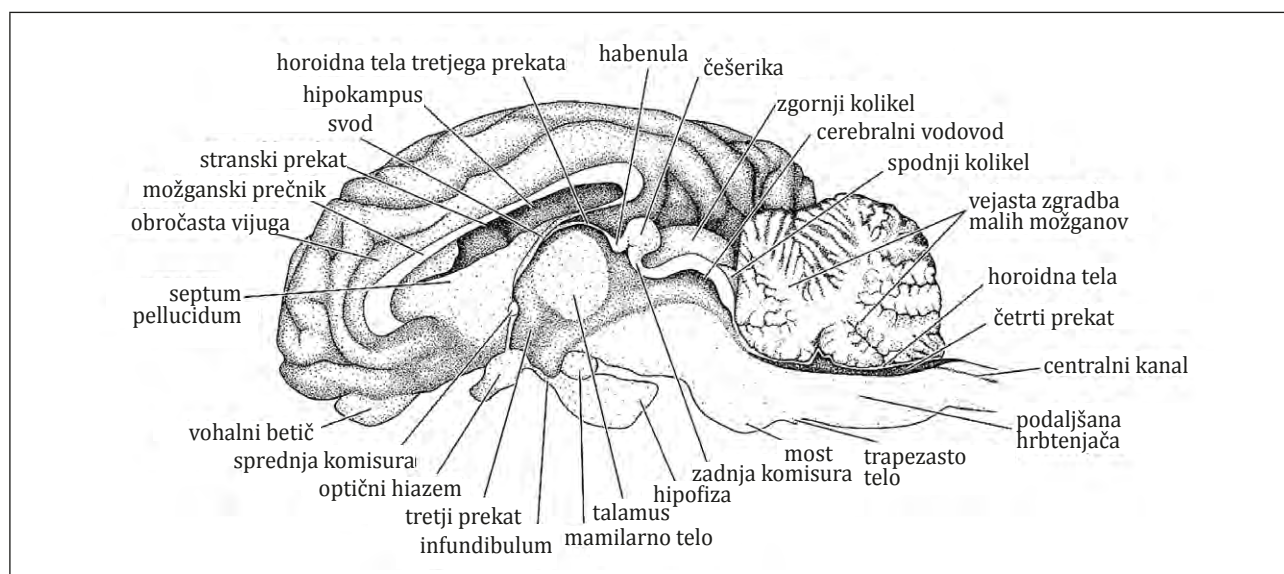
zviije na medialno stran stranskega prekata ter oblikuje hipokampus (Sl. 52). Lateralni palij je odrinjen lateralno in ventralno ter pri sesalcih tvori hruškasti lobus (primarno vohalno skorjo). Navedena področja možganov imajo v bistvu iste funkcije pri amniotih in anamniiotih.

Z izrazom **palij** (*pallium*, plašč) označimo plasti sivine in beline, ki tvorijo zgornji površinski del velikih možganov vretenčarjev. Primitivni vretenčarji imajo preprost palij iz treh slojev z nekaj (3–4) histološko različnimi področji. Palij pravzaprav pomeni skorjo (*cortex*) velikih možganov, subpalij pa subkortikalna jedra. Iz palija

telencefalona nastanejo sestavine skorje (*allocortex* in *isocortex*) kot tudi palijska jedra (klastro-amigdaloidni kompleks). Lateralni in medialni palij imata tri plasti nevronov, kar označujemo kot **alokorteks**. Kompleksnejši dorzalni palij tvori na površini cerebralnih hemisfer šeststojni **izokorteks** ali **neokorteks**. Subpalij vključuje **striatum** (progasti del subpalija s skupino jeder na bazi velikih možganov) in **septum** (pretinasti del subpalija s skupino majhnih jeder v rostralni ventromedialni steni subpalija). Omenjena jedra striatuma in septuma poimenujemo (cerebralna) **subkortikalna jedra**.

3. preglednica Opredelitev področij hemisfer s krožno razporeditvijo sivine (Liem in sod., 2001).

Cerebralna sivina	Sodobna opredelitev	Strukture sesalcev	Stara opredelitev
Palij	medialni palij	hipokampus	arhipalij
	dorzalni palij	izokorteks	neopalij
	lateralni palij	piriformni (hruškasti) lobus (primarna vohalna skorja)	paleopalij
Subpalij	striatum	striatum	striatum
	septum	septum	septum

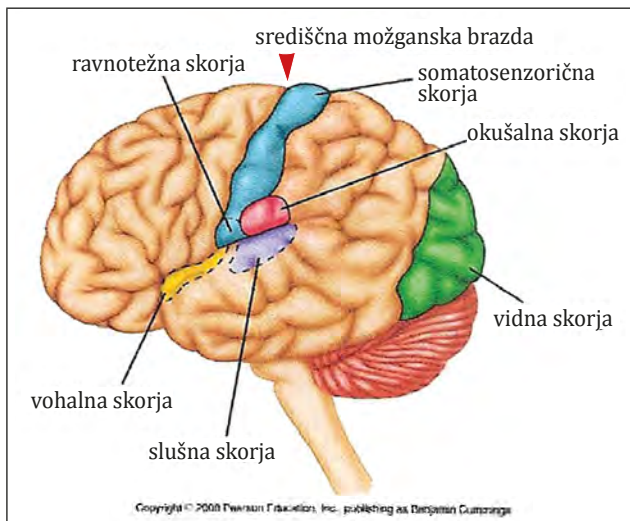


Slika 52: Sagitalni prerez možganov ovce. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 14 – 11 C)

Kot smo že omenili, pri sesalcih (Sl. 52) pokriva **možganska skorja** skoraj v celoti obe cerebralni hemisferi, še posebej pri prvaki (Sl. 50). Lateralni palij je odrinjen na ventralno površino možganov kot **vohalni lobus**, medtem ko se medialni palij zviije preko medialnega dorzalnega roba

in oblikuje **hipokampus** (Sl. 52), izredno pomemben del možganske sivine za pomnjenje (spomin kodira in ga shranjuje ter ga pomaga najti) in tudi za prostorski spomin, ki omogoča uspešno orientacijo in navigacijo živali. Hemisferi velikih možganov placentalnih sesalcev povezuje **možganski**

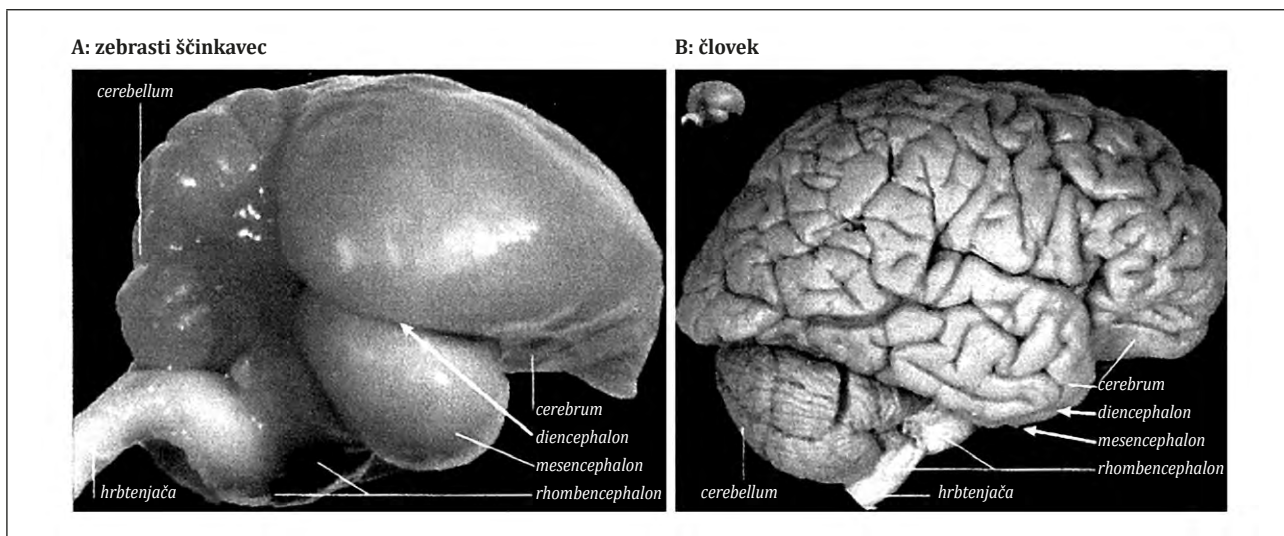
prečnik (*corpus callosum*). Površina cerebruma višjih sesalcev je nagubana in oblikuje možganske vijuge (*gyri*). Nekateri sesalci imajo zelo obsežne velike možgane (npr. slon), vendar so poleg človeka delfini edina vrsta, pri kateri znašajo veliki možgani 2 % telesne mase. V sivini velikih možganov se prostorsko značilno nahajajo primarna področja za zaznave in za aktivno gibanje (Sl. 53).



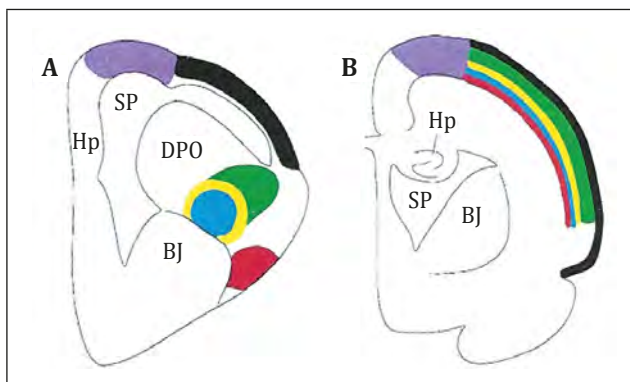
Slika 53: Primarna zaznavna področja v skorji (izokorteksu) velikih možganov človeka. Primarna motorična skorja je rostralno od središčne možganske brazde, vzporedno s pasom somatosenzorične skorje. (<http://www.d.umn.edu/~jfitzake/Lectures/DMED/SensoryPhysiology/GeneralPrinciples/CodingTheories>)

Mali možgani (*cerebellum*). Glenavice nimajo malih možganov, piškurji imajo le slabo zasnovano tega organa, medtem ko so pri (drugih) ribah kar obsežni. Povezave malih možganov omogočajo nadzirati telesni položaj in telesno gibanje, tj. mišično aktivnost ter vidno, slušno, prostorsko in električno zaznavanje okolja. Pomembni so za usklajevanje mišične aktivnosti, vključno z gibanjem oči, saj zagotavljajo, da so stopnja, trajanje in časovna opredelitev mišičnega krčenja skladni s podatki o položaju in gibanju ribe. Mali možgani sodelujejo tudi pri učenju motoričnega obnašanja.

Gibanje dvoživk ni tako zapleteno kot gibanje mnogih rib, zato so njihovi mali možgani sorazmerno manjši. Pač pa so amnioti med prilagajanjem na probleme v zvezi s telesno oporo, gibanjem in hranjenjem na kopnem, tj. na raznovrstne oblike gibanja na tleh, drevesih, v zraku in vodi razvili razna gibanja glave, trupa, okončin in prstov. Mali možgani so še posebej obsežni pri ptičih in sesalcih; pri njih je zunanja površina povečana z gubami (Sl. VIII/4 C, D).



Slika 54: Stranski pogled na možgane zeburtega škinkavca (*Taeniopygia guttata*) (A) in človeka (B; v levem kotu zgoraj so v enakem merilu prikazani možgani zeburtega škinkavca) kot predstavnika ptičev in sesalcev. Pri zeburtem škinkavcu veliki možgani (*cerebrum*) pokrivajo medmožgane (*diencephalon*) in pri človeku medmožgane in srednje možgane (*mesencephalon*). *Cerebellum* = mali možgani. (Vir: Jarvis, E. D. in sod., 2005)

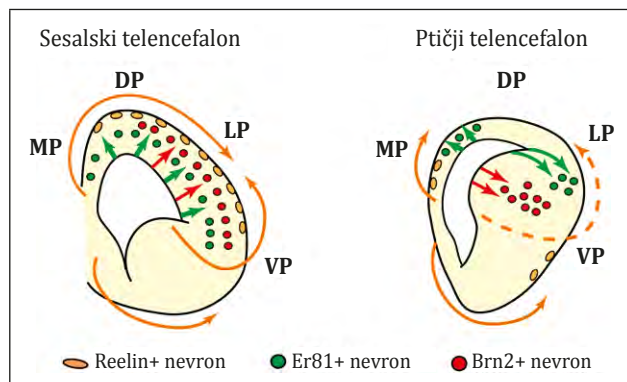


Slika 55: Shematični prikaz organizacije zaznavnega sistema pri ptičih/plazilcih (A) in razporeditev homolognih nevronov v skorji velikih možganov sesalcev (B). Ptičji telencefalon ima le tanko plast lateralne skorje (črna proga) in izrazito izboklino ob stranskem možganskem prekatu (SP), t. i. dorzalni prekatni obmejek (DPO).

V njem so različne populacije nevronov, ki ustrezajo tistim v različnih plasteh neokorteksa (skorje velikih možganov) sesalcev.

Legenda: Hp = hipokampus, BJ = bazalna jedra; SP = svetlina stranskega možganskega prekata; DPO = dorzalni prekatni obmejek.

(Vir: Karten, 1997)

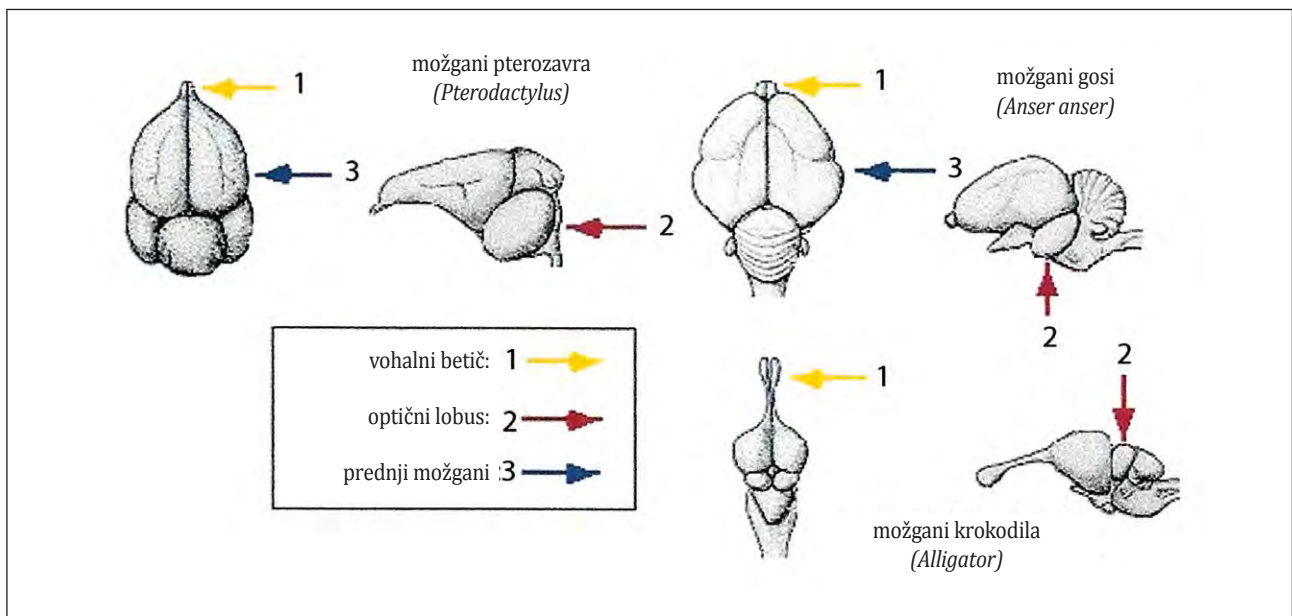


Slika 56: Shematična predstavitev razlik v nevrofiziološki specifikaciji in poteku migracije nevronov med sesalskim in ptičjim telencefalom (*pallium*).

V razvoju sesalskega telencefalona imajo t. i. Reelin-pozitivne celice svoj izvor v vseh delih paliuma (medialnem, dorzalnem, lateralnem in ventralnem), podobno se pojavljajo tudi Er81 in Brn2-pozitivni nevroni na vseh področjih paliuma. Nasprotno pa pri razvijajočem se telencefalonu ptičev Reelin-pozitivne celice, ki jih je zelo malo v primerjavi s sesalskimi možgani, ne izvirajo iz ventralnega paliuma, Er81 in Brn2-pozitivni nevroni pa nastanejo v določenih področjih paliuma (v dorzalnem lateralnem obmeju) kot celične skupine. **Legenda:** MP = medialni palium; DP = dorzalni palium; LP = lateralni palium; VP = ventralni palium. (Vir: Nomura in sod., 2008)

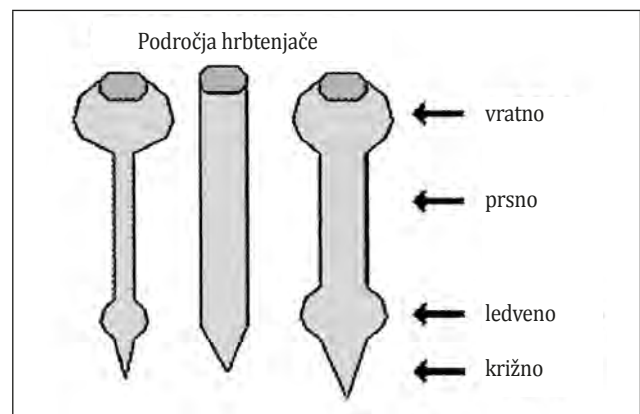
Glede na telesno maso imajo najboljše možgane ptiči in sesalci ter še posebej človek (Sl. 54). Medtem ko imajo sesalci obsežno in **slojevito skorjo velikih možganov**, je ta pri ptičih tanka (Sl. 55). Zato pa imajo ptiči dobro razvito posebno možgansko izboklino v področju stranskega možganskega prekata, t. i. **dorzalni prekatni obmejek** (angl. *dorsal ventricular ridge*; Sl. 55, Sl. 56), ki opravlja podobne funkcije kot slojevita skorja velikih možganov sesalcev. Predstavlja naj bi center za učenje in inteligenco ptičev. Natančneje, v dorzalnem prekatnem obmeju je nekaj različnih populacij nevronov (živčnih celic), ki ustrezajo tistim v različnih slojih skorje velikih možganov sesalcev (Sl. 56).

Podobno zgradbo možganov kot ptiči imajo tudi plazilci, seveda pa obstojijo anatomske razlike (Sl. 57). Plazilci imajo izrazitejša vohalna betiča, ptiči pa večje velike možgane (telencefalon) in optična lobusa. V primerjavi s plazilci imajo ptiči slabše razvit vohalni sistem. Treba pa je dodati, da so glede zaznavanja vonja razlike tudi med ptiči. Nekateri imajo dobro razvit čut za vonj. Podobno zgradbo možganov kot sodobni ptiči imajo tudi fosili pterozavrov (Sl. 57 levo).

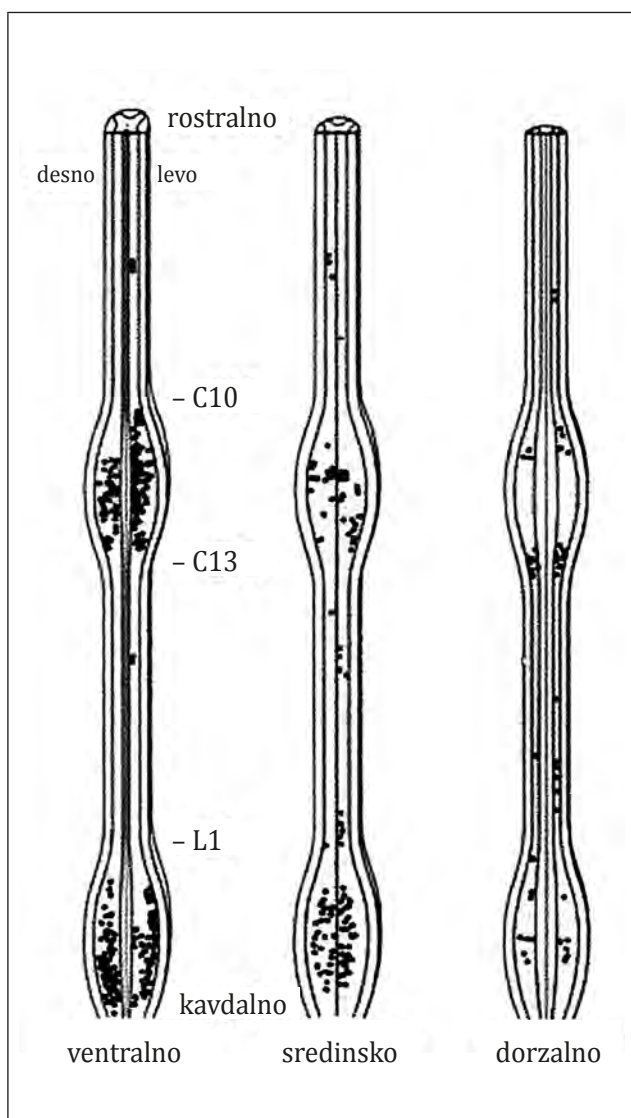


Slika 57: **Primerjava možganov pterozavra, ptiča in sodobnega plazilca.** Opaziti je relativno redukcijo vohalnih betičev ter povečanje prednjih možganov in optičnih režnjev pri pterozavrih in ptičih.
(Vir: <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/husband/avc5vpth.html>)

Tudi pri relativni obsežnosti hrbtenjače so anatomske razlike. Vratni in ledveni del sta pri ptičih (Sl. 58 levo, Sl. 59) in sesalcih (Sl. 58 desno) zaradi večjega števila nevronov, ki nadzorujejo gibanje okončin povečana. Pri kačah takih razširitev ni opaziti, saj nimajo funkcionalnih okončin (Sl. 58 sredina). V prsnem področju je hrbtenjača ptičev relativno ožja kot pri sesalcih, saj ni potrebna posebna koordinacija med peruti in medeničnima okončinama, medtem ko je pri sesalcih koordinacija med plečnimi in medeničnimi okončinami bistvena.



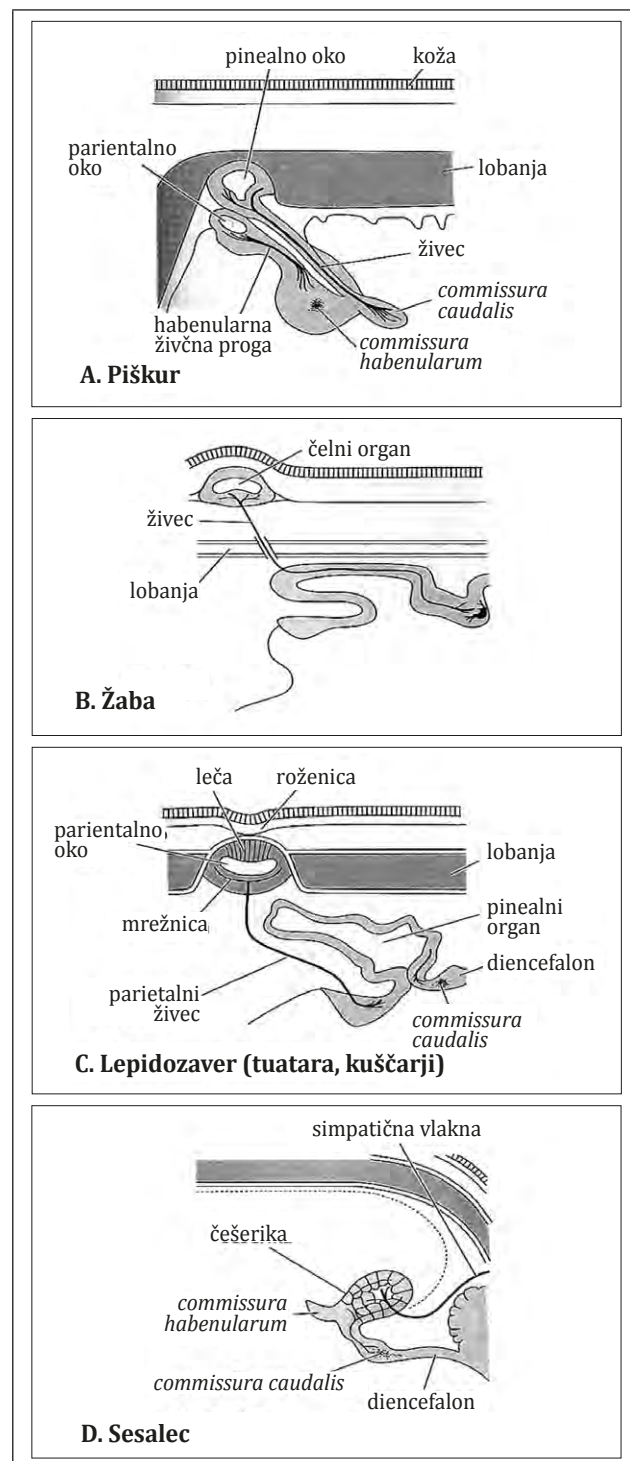
Slika 58: **Shematični prikaz vratnega, prsnega, ledvenega in križnega področja hrbtenjače pri značilnem ptiču (levo), kači (sredina) in človeku (desno).** Razširitev hrbtenjače v vratnem področju ptiča kaže na številne aksone, ki nadzorujejo mišice peruti. (Vir: <http://faculty.washington.edu/chudler/spemap.html>)



Slika 59: **Kopičenje testosterona v hrbtenjači samca zlatovratnega manakina (*Manacus vitellinus*), za katerega je značilno dovršeno dvorjenje.** Prikazana je razporeditev celic, dobljena z avtoradiografsko metodo (^3H označenim testosteronom; vsako zrno predstavlja tri aktivne celice). Največ s testosteronom označenih celic je v ventralnih rogovih hrbtenjače (leva slika), in to v njeni vratni in ledveni razširitvi, kjer so nevroni za okončine. Ti nevroni nadzorujejo mišice peruti in medeničnih okončin, zato sklepamo, da imajo s testosteronom označene celice večstransko funkcijo, med drugim nadzor nad dovršenim gibanjem nog in zamahi peruti.

Legenda: ventralno = vzdolžni prerez hrbtenjače v višini ventralnih rogov; sredinsko = vzdolžni prerez hrbtenjače v središčnem delu; dorzalno = vzdolžni prerez hrbtenjače v višini dorzalnih rogov; C10 = višina desetega vratnega (cervikalnega) hrbtenjačnega živca; C13 = višina trinajstega vratnega (cervikalnega) hrbtenjačnega živca; L1 = višina prvega ledvenega (lumbalnega) hrbtenjačnega živca. (Vir: <http://people.eku.edu/ritchisong/birdbrain.html>)

2.1.12. Mediana očesa in češerika (epifiza ali pinealna žleza)



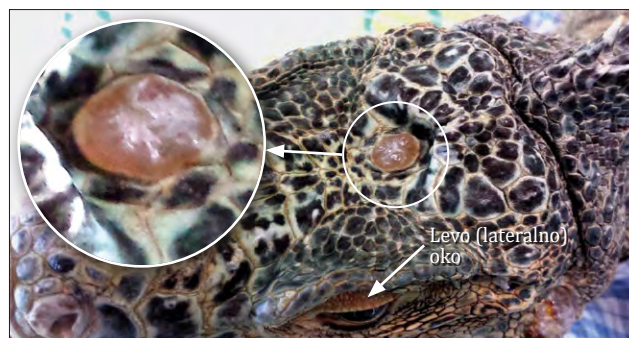
Slika 60: **Kompleks medianega očesa predstavnikov vretenčarjev in njihov odnos s centralnim živčnim sistemom.** A = piškur, B = žaba, C = lepidozaver (tuatara, kuščarji), D = sesalec. (Vir: Liem in sod., 2001, 12 – 23)

Pri mnogih vretenčarjih zaznavajo spremembe v osvetlitvi in dolžini dnevne osvetlitve drugačni fotoreceptorji od tistih, ki tvorijo slike (t. i. slikotvorni fotoreceptorji). Dodatno k slikotvornim stranskim (lateralnim) očem imajo anamnioti in mnogi diapsidi eno ali dve svetlobo zaznavajoči sredinski (mediani) očesi na vrhu glave (parietalno in pinealno oko), ki nastaneta podobno kot mrežnica slikotvornih oces, tj. kot **embrionalna izrast diencefalona** (medmožganov ali vmesnih možganov).

Pri **odraslem piškurju** je v koži na vrhu glave nepigmentirana pega, pod njo pa pinealno oko (Sl. 60), nekoliko globlje pa še drug organ, parietalno ali parapinealno oko. Obe očesi sta votli celični obli. Celice v globini obeh obel so fotoreceptivne in deloma zaščitene s pigmentom. Senzorični nevroni se iz njih raztezajo v možgane. Poskusi na **piškurjevih ličinkah** (amocetah) so pokazali, da kompleks medianega očesa proizvaja nizko raven nevronske aktivnosti v motni svetlobi, sorazmerno z nočno dejavnostjo larve. Močna svetloba namreč zavre živčno aktivnost in ličinka podnevi počiva. Poleg tega je kompleks medianega očesa piškurja **nevroendokrini prevodnik**, ki prevaja svetlobne signale v kemična sporočila. V odsotnosti svetlobe tvori kompleks medianega očesa encim, ki pretvarja nevrotransmitter serotonin v hormon **melatonin**. Melatonin se sprošča v krvni obtok in sproži kopičenje pigmenta v melanoforah (pigmentnih celicah) kože (tj. prehajanje pigmenta iz podaljškov k jedru melanofor), koža živali pa posledično obledi. Svetloba zavre tvorbo oz. aktivnost omenjenega encima in pigment dispergira (se razprši) v podaljške kromatofor, koža živali pa potemni. S poskusi je bilo dokazano tudi to, da je dejavnost kompleksa medianega očesa bistvena za metamorfozo živali, vpliva pa tudi na spolno zoritev piškurjev. Iz povedanega izhaja, da kompleks medianega očesa vpliva na dnevni in sezonski ritem piškurja.

Čeprav kompleks medianega očesa ni prisoten pri vseh živalih, menimo, da predstavlja starodavno in zelo razširjeno tvorbo vretenčarjev. Pri mnogih fosilih kraniatov (npr. pri plakodermih, zgodnjih hrustančnicah in kostnicah ter pri zgodnjih tetrapodih) se namreč nahaja v lobanji odprtina za ta kompleks. Pri sodobnih vrstah rib lahko odprtina zanj manjka, pinealni organ pa je

reduciran. Parietalno oko manjka pri sodobnih **ribah hrustančnicah**, tako pri morskih podganah (*Holocephali*) kot pri morskih psih in skatih (*Ela-smobranchii*), imajo pa ga **ribe kostnice**.



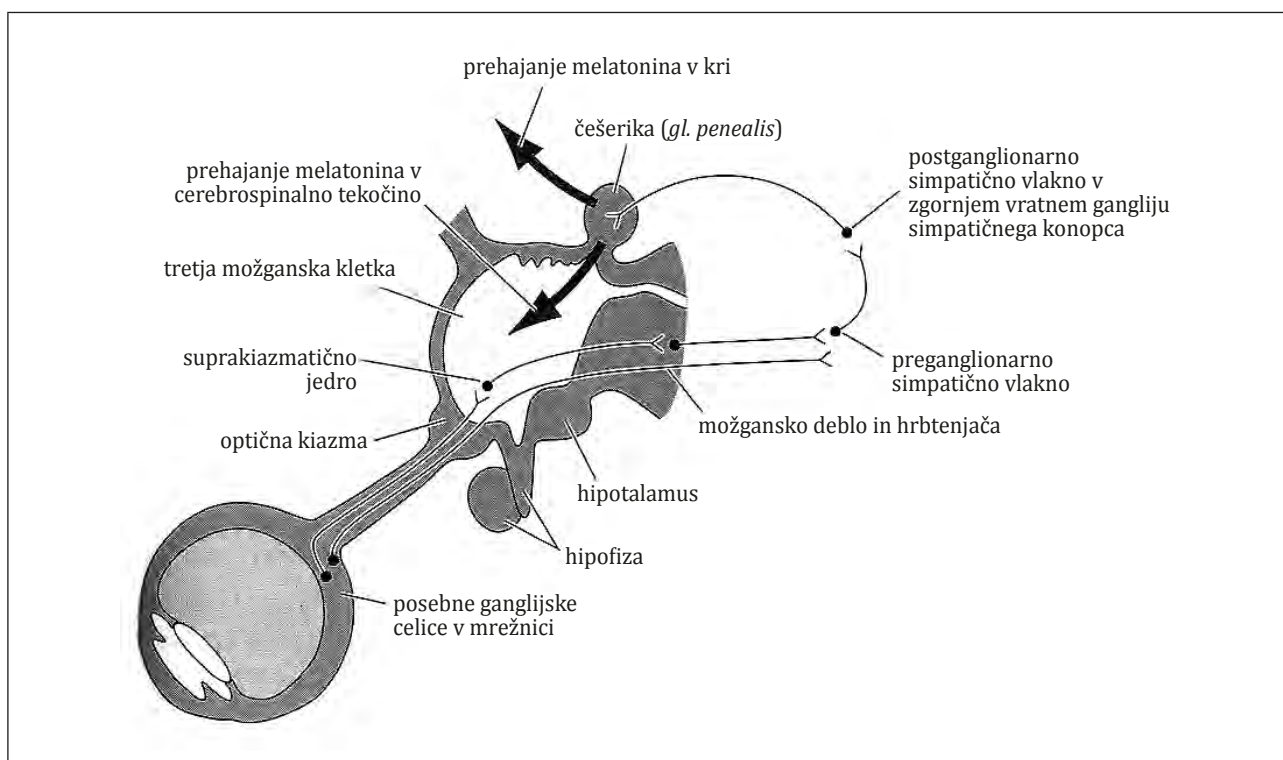
Slika 61: Tretje (parietalno ali pinealno) oko na temenu glave zelenega legvana (*Iguana iguana*).

Legenda: s puščico je označeno levo stransko oko.

(Foto: Z. Golob)

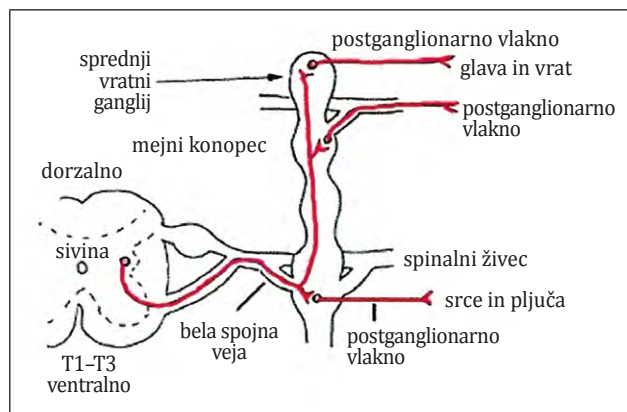
Paglavci in **žabe** imajo majhen frontalni (čelni) organ, ki predstavlja parietalno oko (Sl. 60 B). **Tuatara** (sfenodon) in **mnogi luskarji** imajo dobro razvito parietalno oko in reduciran pinealni organ pod lobanjskim svodom (Sl. 60 C, Sl. 61). Parietalno oko teh živali je sestavljeno iz dorzalne leče in ventralne mrežnice, ki sta pod transparentno roženico. Parietalno oko meri raven sončne osvetlitve in vpliva na orientacijo živali glede na položaj sonca (npr. pri premikih s sončne osvetlitve v senco). Pri **ptičih** in **sesalcih** (Sl. 60 D) obstoji kompleks kot endokrina **pinealna žleza** (*glandula pinealis*; lat. *pineus* = pripadajoč oz. podoben boru piniji) ali **češerika**. Na njeno dejavnost prav tako vpliva svetloba, četudi se žleza nahaja globoko pod lobanjskim svodom.

Češeriko imajo mnogi plazilci, ptiči in sesalci, izjema so kiti. Češerika (Sl. 62) je majhna, mediana, češarkasta tvorba, ki se pripenja na svod medmožganov (diencefalona). Bistvena sestavina žleze so celice **pinealociti**, ki tvorijo hormon **melatonin**. Melatonin sintetizirajo iz aminokislinske triptofan z nekaj vmesnimi stopnjami (produkti), ena od njih je serotonin. Svetloba zavira dejavnost nekaterih encimov na tej poti, zato nastaja melatonin ponoči. Pri nekaterih vrstah ptičev vpliva svetloba neposredno na dejavnost češerike, pri večini vrst ptičev in pri sesalcih pa je dejavnost pinealocitov pod živčnim nadzorom.



Slika 62: **Sagitalni prerez skozi sesalsko oko, medmožgane (diencefalon) in češeriko; prikaz živčne poti, po kateri svetloba zavira sintezo melatonina v češeriki.** Večina melatonina preide iz češerike v kri, nekaj pa tudi v cerebrospinalno tekočino. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 15 – 6)

Raven melatonina v krvi se cirkadiano spreminja; višja je ponoči. Nadzorni mehanizem je v **suprakiazmatičnem jedru** (*nucleus suprachiasmaticus*) v hipotalamusu možganov, ki deluje kot 'biološka ura'. Vzburljenje potuje od nekaterih ganglijskih celic mrežnice preko suprakiazmatičnega jedra, možganskega debla in hrbtenjače do **zgornjega vratnega simpatičnega ganglija** (tj. izven CŽS) in nato po postganglijskih simpatičnih nevronih v češeriko (Sl. 62, 63). Vendar pa v tem primeru ne posredujejo svetlobne zaznave čutne celice v zunanjem delu mrežnice (paličnice in čepnice s fotopigmentom rodopsinom), ampak posebne notranje fotosenzitivne ganglijske celice v notranji plasti mrežnice, ki jim fotosenzitivnost (občutljivost na svetlobo) zagotavlja opsinski fotopigment melanopsin. **Melanopsin** sodeluje pri urejanju cirkadianih ritmov, zeničnem svetlobnem refleksu in drugih t. i. nevizualnih (**slikonetvornih**) odgovorih na svetlobo (tj. odgovorih, pri katerih ne nastane slika).



Slika 63: **Prenos fotosignalov po simpatičnem sistemu hrbtenjače in mejnega konopec proti češeriki.** Preganglionarna simpatična vlakna v sprednjem prsnem področju hrbtenjače (T1–T3; T = torakalno ali prsno vretence) izvirajo iz intermediolateralnega ali vmesnostranskega roga (tj. iz jedra v njem), potekajo z ventralno korenino spinalnega (hrbtenjačnega) živca in belo spojno vejo (*ramus communicans albicans*) v mejni (simpatični) konopec (*truncus sympathicus*) ter v sprednji vratni ganglij (*ganglion cervicale cranialis*); tu se preklapijo na postganglionarna simpatična vlakna za glavo in med drugim oživčujejo tudi češeriko. (Vir: <http://www.biokurs.de/skripten/12bs12-44.htm>)

V ganglijski plasti mrežnice so odkrili pet tipov (M1–M5) melanopsin izražajočih celic (skupaj jih je okrog 1–2 % od vseh ganglijskih celic mrežnice), od katerih je le eden (t. i. M1) povezan s suprakiazmatičnim jedrom in cirkadiano fotoregulacijo.

Paličnice in čepnice v zunanji plasti mrežnice so prevladujoče fotoreceptorske celice v sesalski mrežnici, ki omogočajo osnovo t. i. **slikotvornega vida**. Toda že desetletja je znano, da mnogi bolniki in živalski raziskovalni modeli z izgubo paličnic/čepnic lahko ohranjajo določene **slikonetvorne funkcije**, ki izginejo ob izgubi obeh očes. Višek spektralne občutljivosti mnogih slikonetvornih odgovorov leži v območju valovne dolžine ~460–500 nm (tj. v območju modrovijoličnega dela barvnega spektra), tako pri normalnih osebkih kot tudi pri osebkih s hudo prizadetimi paličnicami/čepnicami. To pomeni, da alternativni fotoreceptorji opravljajo pomembno vlogo pri slikonetvornih odzivih. Odkritje melanopsina v maloštevilnem

nizu mrežničnih ganglijskih celic v notranjem delu mrežnice je omogočilo spoznanje o notranji (intrinzični) fotosenzitivnosti teh celic (M. Hatori in S. Panda: The emerging roles of melanopsin in behavioral adaptations to light. Trends in Molecular Medicine 2010, 16 (10): 435–446).

Hormon **melatonin** ureja mnoge endogene (notranje) ritme, med drugim spanje, apetit in raven nekaterih drugih hormonov pri diurnalnih in sezonskih ciklih. Znižanje izločanja ščitničnih hormonov ponoči je pri mnogih sesalcih najverjetneje posledica povečane ravni melatonina v krvnem obtoku. S svojim delovanjem preko adenohipofize lahko češerika pomembno vpliva na sezonski reprodukcijski cikelus (lat. *cyclos* iz gr. *kyklos* = krog, kolo; razmnoževalni krog). Mnoge živali se namreč pariijo spomladi, ko narašča dolžina dneva. Klinične raziskave pri človeku kažejo na to, da znižanje ravni melatonina v krvnem obtoku (za okrog 75 %) pri starosti 7 do 12 let, spodbudi nastop pubertete.

2.2. DIVEZITETA, FILOGENIJA IN BISTVENE ANATOMSKE ZNAČILNOSTI KRANIATOV

2.2.1. Brezčeljustnice

IX. POJASNILO IZRAZA »RIBE«

V poljudnem besedišču z izrazom »ribe« označujemo polifiletsko skupino organizmov, ki jim je skupno življenje v vodi, dihanje s škrgami in plavuti. Takšna opredelitev »rib« zajema takšne: plakodermi, obloustke, ribe hrustančnice, akantode in ribe kostnice. V literaturi pa pogosto naletimo še na oznako »ostrakodermi«, to je nesistematska oznaka za skupino izumrlih brezčeljustnic z močnim zunanjim skeletom. Natančneje, z izrazom **Ostracoderma** (gr. *ostrakon* = lupina, *derma* = koža) zajamemo nekaj redov rib brezčeljustnic iz paleozoika. Zanje je bila značilna intenzivna tvorba kostnih plošč v koži, sicer pa so ostrakodermi uporabljali škrge izključno za dihanje. Čeljustnice **Placodermi** (v področju glave in toraksa so imeli dermalne koščene plošče, ostali deli telesa pa so imeli dermalne luske ali pa so bili goli) in **Acanthodii** (gr. *akanthodes*, lat. *acanthodius* = bodičast, trnast; bodičasti morski psi; sodobni morski psi z njimi niso v sorodu) so se pojavili v silurju, dosegli višek razširjenosti v devonu in izumrli v permu.

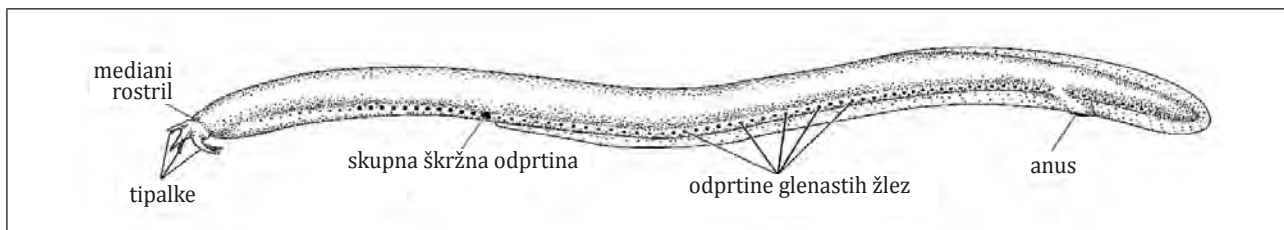
Pri sistematiki kraniatov je pomembno morfološko znamenje odsotnost oz. prisotnost čeljusti, tj. delitev na **brezčeljustnice** (*Agnatha*) in **če-**

ljustnice (*Gnathostomata*).

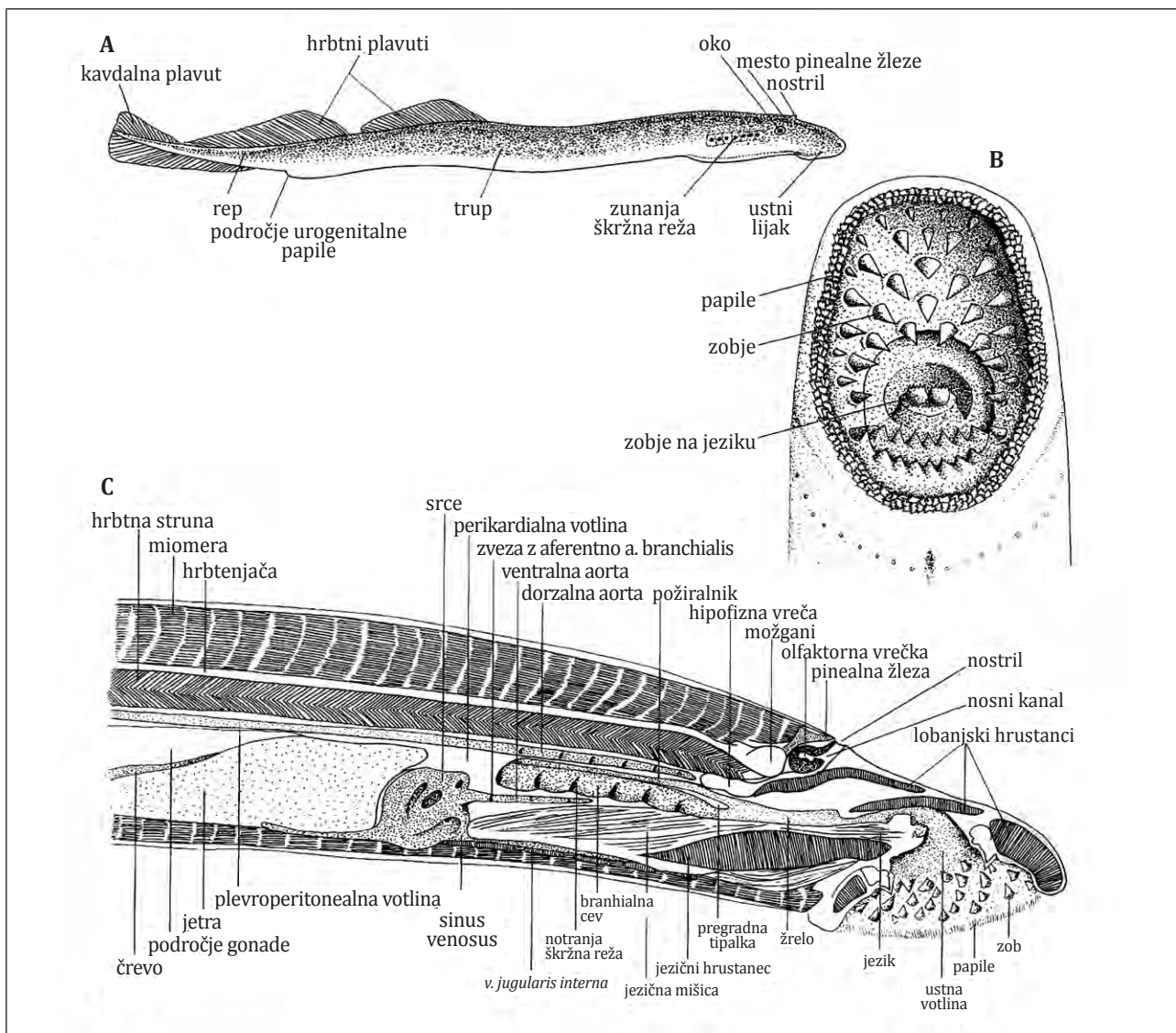
V skupino brezčeljustnic spadajo **glenavice** (*Myxiniiformes*) (Sl. 64), ki jih štejemo za sestrsko

skupino vseh drugih kraniatov, tj. vretenčarjev. Vse glenavice imajo veliko kožnih žlez vzdolž telesa in repa, ki izločajo znatne količine zaščitne sluzi. Ta skupina živali ima prve dobro ohranjene fosilne ostanke v poznem paleozoiku. Glenavice imajo anatomske značilnosti kraniatov (op.: govorimo o **sinapomorfiji**), kot so: skeletna zaščita možganov, možgani in možganski živci, mediana nosnica

na sprednjem koncu glave (op.: voda vstopa skozi enojno nosno odprtino in se pretaka naprej po nazohipofiznem vodovodu in neparni nazalni vreči), lateralni očesi, sredinsko dorzalno pinealno oko, mehanoreceptorski sistem pobočnic, notranje uho s polkrožnim vodom (ravnotežni organ), jetra, srce, ledvične cevke in škrge v vrečastih škržnih prostorih, ki se odpirajo na površino s parno odprtino.



Slika 64: **Glenavica z lateralne strani.** Prikazane so nekatere posameznosti na površini telesa.



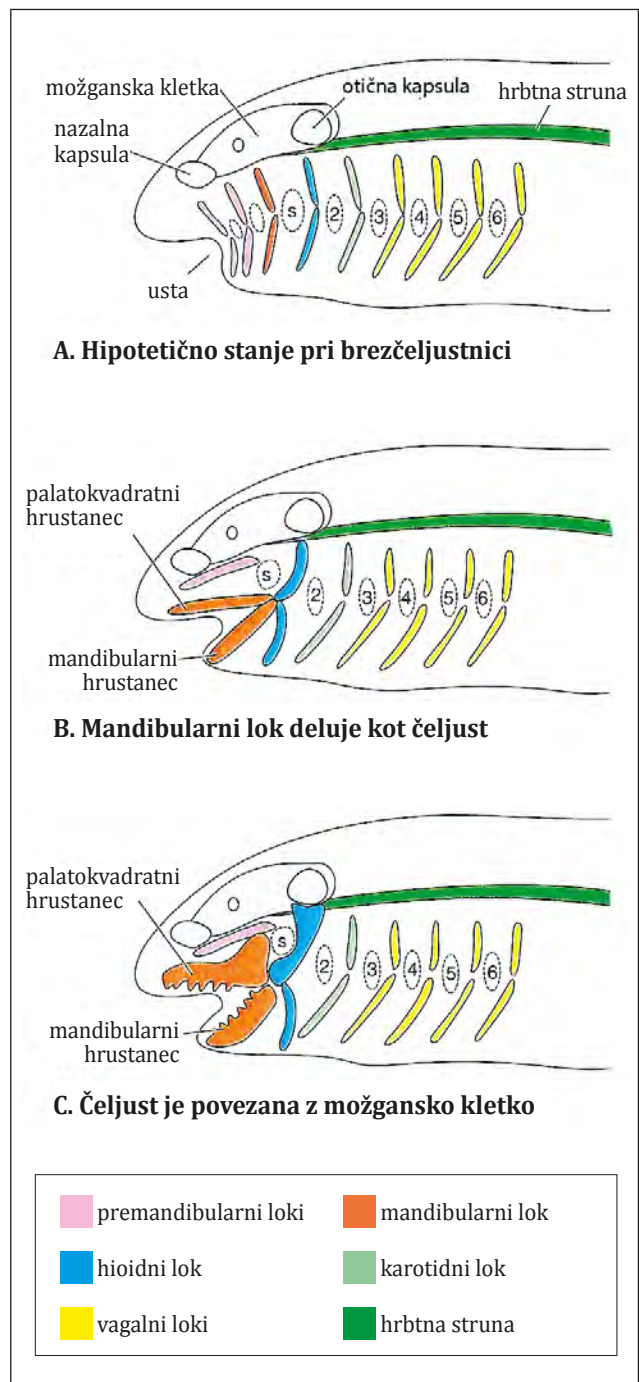
Slika 65 A: **Odrasel piškur, *Petromyzon*.** Prikazani so; zunanji videz piškurja (a), ventralni pogled v zgradbo ust (b) in položaj organov pri sagitalnem prerezu sprednjega dela telesa (c). (Vir: Kardong, K.V., Zalisko, E.J., 1998, Figure 3.6)

Imajo pa glenavice tudi nekatere primitivne podobnosti s plaščarji, škrgoustko in iglokožci (**pleziorfija**): nimajo čeljusti, parnih okončin in skeleta. **Pri njih ni prepoznati sledi vretenca in je hrbtna struna edina osna opora.** Glenavice imajo poseben način hranjenja, pri čemer uporabljajo keratinizirane »zobce« in »čeljusti« (op.: to so analogni organi zobem in čeljustim čeljustnic, oz. so homoložni roženim strukturam čeljustnic, npr. krempljem, nohtom) kot organe, s katerimi trgajo koščke svojega plena (morske nevretenčarje, mrtve ribe). Hrano najdejo s pomočjo kemoreceptorjev, ki so razporejeni na čutnih tentaklih okrog ust in mediani nosnici.



Slika 65 B: **Pogled v usta piškurja.** (Foto: Tihomir Makovec, Biološka postaja v Piranu)

K brezčeljustnicam (in obloustkam) prištevamo tudi **piškurje** (*Petromyzontiformes*) (Sl. 65 A in B), ki pa **imajo tudi nekatere značilnosti vretenčarjev.** Odrasli piškurji so plenilci ali zunanji zajedalci. Večinoma zajedajo ribe kostnice, in sicer izsesavajo telesne sokove z okroglim sesalnim ustnim lijakom. Keratinizirane, zobem podobne tvorbe pokrivajo jezik (Sl. 65 Ab in B), ki se lahko podaljša (op.: podaljšanje omogoči poseben hrustanec) in s struganjem naredi gostitelju rano.



Slika 66: **Izvor čeljusti.** **A:** Hipotetični primer brez čeljusti: škržni loki so v nizu pod lobanjo in hrbtno struno. **B:** Mandibularni lok deluje kot čeljusti, pri tem pa ga podpira hioidni lok. **C:** Čeljust se pridruži lobanji. S = spirakel, škržna reža med mandibularnim in hioidnim lokom; z arabskimi številkami od 2 do 6 so označene škržne reže, ki se odpirajo med posteriornimi škržnimi loki. Pri čeljustnicah je prvi lok mandibularni in drugi hioidni, ki mu sledi pet branhialnih; prvi branhialni lok je karotidni, temu pa sledijo štirje vagalni. Slednje oz. njihove mišice namreč oživčuje *n. vagus*. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 3 – 4)

Ustne žleze izločajo antikoagulant, ki prepreči strjevanje gostiteljeve krvi med hranjenjem. Ustni lijak in hrustanec sta sinapomorfna za piškurje. Sesalno žrelo je vzdolžno razdeljeno na dorzalni del za prehod hrane (imenujemo ga tudi požiralnik) in na ventralno respiratorno cev, ki se konča slepo. Mnogi drugi vidiki njihove notranje anatomije, vključno s hrbtno struno, ki se ohrani tudi pri odraslih živalih, in nevralni loki, ki obdajajo hrbtenjačo, odsevajo pleziomorfne lastnosti vretenčarjev. Nekateri menijo, da so piškurji med filogenezo izgubili mineralizirani zunanji skelet in prsne plavuti ter so zato podobni glenavicam, kar naj bi bilo rezultat konvergentne evolucije.

Nekatere vrste piškurjev so morske (*Petromyzon marinus*), toda vse se drstijo v tekoči ('sladki') vodi. Morske oblike včasih potujejo daleč na dristišče. Med drstenjem oplojena jajčeca odložijo v pripravljena gnezda v rahlem vodnem sedimentu. Po drstenju odrasli piškurji poginejo. Iz jajčec se čez približno dva tedna izvalijo **ličinke** (larve), ki živijo in rastejo zakopane v sedimentu (sedentarne živali) tekočih voda šest ali sedem let. Prehranjujejo se s precejanjem (filtriranjem) vode. Ličinke piškurja (*ammocoetes*, amoceti) so brezzobe in brez oči; le malo spominjajo na odrasle piškurje. Po **metamorfozi** v odraslo obliko potujejo morski piškurji v morje, kjer živijo in hitro rastejo leto ali dve in se vrnejo na svoje dristišče v sladko vodo. Za razliko od morskih piškurjev se nekateri drugi kot odrasle živali ne hranijo, ampak se razmnožujejo in poginejo kmalu po svoji metamorfozi. Pri nas se nahajata t. i. laški potočni piškur (*Letenteron zanandreae*) v jadranskem povodju in vzhodni potočni piškur

(*Eudontomyzon mariae*) v donavskem povodju. Vse piškurje uvrščamo med ogrožene živalske vrste.

2.2.2. Čeljustnice

Prve znane vretenčarje s čeljustmi so odkrili v plasteh iz poznega silurja. **Čeljustnice** (*Gnathostomata*; gr. *gnathos* = čeljust + *stoma* = usta) imajo **parno nosnico**, pet **žrelnih rež** in vrsto visceralnih ali žrelnih lokov, **branchiomer** (X. Pojasnilo: škržni ali žrelni loki). Žrelni loki čeljustnic so pomaknjeni v globino, ležijo tik ob žrelni votlini in so členjeni, kar pomeni, da jih sestavlja več med seboj povezanih enot.

Evolucijsko so čeljusti nastale iz sprednjega škržnega loka (op.: ni nujno, da je bil prvi, tj. najsprednejši), ki je ležal tesno ob ustni odprtini. Imenujemo ga **mandibularni lok** (Sl. 66), zgrajen je iz zgornjega in spodnjega loka (iz hrustanca oz. iz kosti, ki zamenja hrustanec). Dorzalni lok imenujemo **nebni kvadratni hrustanec** (palatokvadratni hrustanec), ventralni del pa **mandibularni** oz. **meklov** (Meckelov) **hrustanec**. Ko omenjena hrustanca zamenja kostno tkivo, oblikuje njun kavalni del **kvadratno kost** (*os quadratum*) in **sklepno kost** (*os articulare*), ti pa oblikujeta čeljustni sklep (primarni čeljustni sklep). Drugi žrelni lok imenujemo **hioidni lok**, za njim pa je pet branchialnih ali tipičnih škržnih lokov. **Žrelni žepki** se odpirajo na površino s **škržnimi režami**, ki ležijo med škržnimi (branchialnimi) loki. Reža med mandibularnim in hioidnim lokom je ali zmanjšana (t. i. **spirakel** ali **štrčnica**) ali pa je ni, vidna je pri ribah hrustančnicah (Sl. 24, 25 B).

X. POJASNILO: ŠKRŽNI ALI ŽRELNI LOKI

V slovenski terminologiji, tudi v medicinski (Slovenski medicinski slovar. Ljubljana: Medicinska fakulteta, 2002), je uveljavljen izraz **branchialni ali škržni loki**. Poleg izraza branchialni loki se je v literaturi uveljavil izraz **faringealni ali žrelni loki** in se v tem primeru kot škržni (branchialni) loki poimenujejo le tisti loki, ki so v zvezi z nastankom škrge (pet branchialnih lokov, Sl. 66).

V embrionalnem razvoju človeka in vretenčarjev nasploh se najprej pojavi mandibularni lok, ki razmeji **ustni zaliv** (*stomodeum*) od perikarda. S postopno rastjo embria nastajajo novi loki; končno ima žrelo šest lokov. V vsakem loku so: hrustanec, arterija in kranialni živec; nastanejo pa tudi mišice. Peti lok se pojavi prehodno in zakrni. V nadaljnjem razvoju, npr. pri človeku, nastajajo organi iz prvega, drugega, tretjega, četrtega in šestega loka (X/1. preglednica).

X/1. preglednica: Derivati žrelnih (škržnih) lokov človeka. (Vir: http://en.wikipedia.org/wiki/Pharyngeal_arch)

Lok	Skelet	Mišice
Mandibularni	Maksila, mandibula (tj. zasnova mandibule), nakovalce (<i>incus</i>), kladivce (<i>malleus</i>)	Mastikatorne mišice, <i>m. digastricus</i> (sprednji trebuh), <i>m. mylohyoideus</i> , <i>m. tensor tympani</i> , <i>m. tensor veli palatini</i>
Hioidni	Stiloidni podaljšek senčnice, podjezičnica (manjši rog in zgornji del telesa podjezičnice, Reichertov hrustanec in iz njega nastalo stremence (<i>stapes</i>))	Obrazne mišice, <i>m. buccinator</i> , platizma, <i>m. stapedius</i> , <i>m. stylohyoideus</i> , <i>m. digastricus</i> (zadnji trebuh)
Tretji	Podjezičnica (veliki rog in nižji del telesa podjezičnice); organi: timus, spodnji obščitnici	<i>M. stylopharyngeus</i>
Četrty	Ščitasti (tiroidni) hrustanec, hrustanec epiglotisa (poklopca) in zgornji obščitnici	<i>M. crycothyroideus</i> , vse notranje mišice mehkega neba, razen <i>m. tensor veli palatini</i>
Šesti	Obročasti (krikoidni) in piramidni (aritenoidni) hrustanec, klinasti (kuneiformni) hrustanec	Vse notranje mišice grla, razen krikotiroidne (<i>m. cricothyroideus</i>)

Izraza škržni loki (v širšem pomenu) in žrelni loki sta torej sopomenki, isto pomenita tudi izraza visceralni loki in branhiomere. Liem in sod. (2001) opozarjajo, da se v mnogih učbenikih in v literaturi nasploh uporabljajo izrazi »faringealni (žrelni) loki«, »visceralni loki« in »branhialni (škržni) loki« nedosledno, kar lahko povzroča nerazumevanje. Izraz »lok« lahko povzroči zamenjavo z aortnimi (arterijskimi) loki in skeletnimi loki, ki nastanejo znotraj »branhialnih (škržnih) lokov«. Nadalje, pri ribah se z »branhialnimi (škržnimi) loki« označuje funkcionalne škržne loke, ki so opremljeni s škržnimi filamenti. Zato Liem in sod. menijo, da je embrionalne (žrelne) loke najbolje označiti kot branhialne segmente ali **branhiomere**. Izraz branhiomere jasno nakazuje segmentiranost škržnega/žrelnega področja, izognemo pa se tudi dvomu, ali gre za embrionalno stanje ali za povsem diferencirano stanje odraslega organizma.

2.2.2.1 Ribe hrustančnice (*Chondrichthyes*)

Okrog 800 živečih vrst morskih psov, skatov in himer pripada **hrustančnicam** (*Chondrichthyes*; gr. *chondros* = hrustanec, *ichthys* = riba). Njihov notranji skelet je med zgodnjo ontogenezo hrustančen, takšen pa se ohrani tudi pri odraslih organizmih (3. preglednica). Hrustančnice nimajo kostnih

dermalnih plošč, ki jih najdemo pri kostnicah, pač pa imajo plakoidne luske iz dentina in emajla. Precej hrustanca sicer kalcificira, toda to kalcificirano tkivo se bistveno razlikuje od kostnega tkiva.

Sodobne hrustančnice lahko razdelimo v dve skupini, in to v skupino **morskih psov in skatov** (*Elasmobranchia*) ter v skupino **himer** (*Holocephali*). Pri tem pa je treba upoštevati, da je bilo kostno tkivo prisotno že pri zelo zgodnjih brezčeljjustnicah. Odsotnost kosti pri hrustančnicah torej govori o naknadni izgubi te lastnosti. Takšno oceno podpirajo ostanki kosti v plakoidnih luskah in zobeh. Kostno tkivo v obliki tanke oplastitve vretenc obstaja tudi pri nekaterih sodobnih morskih psih. Nek fosilni morski pes iz perma pa je imel celo debelejšo plast kostnega tkiva okrog spodnje čeljusti.

Za razliko od rib kostnic imajo hrustančnice relativno majhno število mladičev. Nekatere samice ležejo jajca, druge pa obdržijo svoje mladiče v reprodukcijskem traktu, dokler se povsem ne razvijejo (gl. naprej: Živorodnost anamniotov). Gravidnost (brejost) lahko traja dolgo, leto ali celo več.

Lobanja hrustančnic je običajno obsežna. Glavno telesno ogrodje zgodnjih vrst hrustančnic je hrbtne struna, se pa pri njih pojavljajo tudi hrustančni nevralni trni vzdolž hrbtne površine. Sodobne hrustančnice imajo hrbtenico iz hrustanca.

2.2.2.2 Ribe kostnice (*Osteichthyes*)

4. preglednica: Nekatere anatomske razlike med morskimi psi (hrustančnice) in ribami kostnicami

Anatomska značilnost	Morski psi	Ribe kostnice
Oblika	Običajno dorzo-ventralna sploščenost	Običajno bilateralna sploščenost
Endoskelet	Hrustančen	Večinoma koščen
Dermatokranij	Manjka	Prisoten
Repna plavut	Heterocerkalna	Homocerkalna ali dificerkalna
Škržne odprtine	Običajno pet parov škržnih rež, ki jih ne ščiti škržni poklopec	Pet parov škržnih rež, zaščiteneh s škržnim poklopcem
Tip škrj	Septalen, z dolgim medškržnim pretinom	Aseptalen, z reduciranim medškržnim pretinom
Štrčnica (spirakel)	Prva škržna reža običajno postane štrčnica, ki se odpira za ocesom	Manjka, razen pri nekaterih primitivnih kostnicah (jesetri, mnogoplavutarji)
Dovodne škržne arterije	Pet parov, izhajajočih iz ventralne aorte	Štirje pari
Odvodne škržne arterije	Devet parov	Štirje pari
<i>Conus arteriosus</i>	Prisoten	Manjka (imajo <i>bulbus arteriosus</i>)
Kloaka (stok)	Pravo kloako imajo le ribe hrustančnice (in krpasto-plavute ribe kostnice)	Pri večini rib kostnic manjka: prebavni, sečni in spolni trakt se odpirajo ločeno (Sl. 54)
Črevo	Kratko s spiralno zaklopko (gubo zavitnico) v svetlini črevesne cevi	Različno dolgo (odvisno od prehranjevanja), večinoma dolgo, brez gube zavitnice, z izjemo nekaterih primitivnih kostnic
Vzdušni mehur	Manjka	Običajno prisoten
Možgani	Obsežni vohalna betiča in veliki možgani; majhen optični reženj in mali možgani	Majhni vohalna betiča in veliki možgani, obsežna optična reznja in mali možgani
Lorenzinijeve ampule (elektroreceptorji)	Prisotne	Manjkajo
Urinarne in spolne odprtine	Združene in urogenitalni aparat se odpira v skupno kloako	Ločene in se odpirajo neodvisno na telesno površino
Jajčeca	Majhno število obsežnejših jajčec z obilo rumenjaka	Veliko število manjših jajčec
Oploditev	Notranja	Običajno zunanja

Večina vrst sodobnih vretenčarjev so ribe kostnice. S taksonomskim izrazom *Osteichthyes* (pomeni »kost« in »riba«) poudarimo izrazito prisotnost kostnega tkiva. Pri prvih kostnicah je notranji skelet povsem osificiran. Pri večini kasnejših naslednikov se je osifikacija ohranila oz. je napredovala. Ta trend je obraten le pri nekaj skupinah, kot so: jesetrovke in nekatere kasnejše pljučarice, pri katerih je endoskelet prvotno hrustančen. Medtem ko večina hrustančnic rešuje problem vzgona (tj. pri svojem položaju v vodnem stopcu) z zamaščenimi jetri (tj.

z zmanjšanjem specifične mase), ima večina kostnic z zrakom napolnjen **vzdušni** (plavalni) **mehur** (Sl. 67; 4. preglednica), ki zagotavlja nevtralen vzgon (hidrostatični organ). Kostnice razdelimo v dve glavni skupini, na **žarkoplavutarice** (*Actinopterygii*) in **mesnatoplavutarice** (*Sarcopterygii*).

a) Žarkoplavutarice (*Actinopterygii*)

Žarkoplavutarice obsegajo številne skupine izumrlih in današnjih rib kostnic. Predvsem zaradi množice skupin in različnih oblik teh rib ni enotnega pogleda na njihovo sistematiko. V zadnjem času

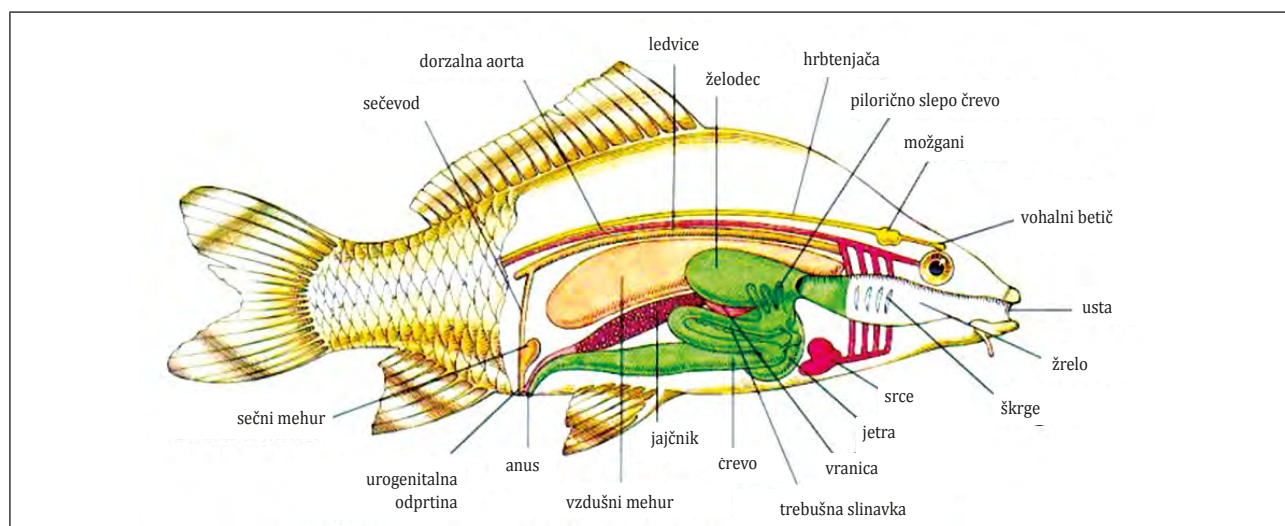
se je ustalila njihova razdelitev na tri skupine: *Chondrostei*, *Holostei* in *Teleostei*.

Podrazred **Chondrostei** (gr. *chondros* = hrustanec + *osteon* = kost), sklenoluskavke, je skupina prvotnih rib kostnic, ki so bile zelo razširjene v karbonsu. Njihov skelet se sestoji iz hrustanca in kosti. Med sklenoluskavke uvrščamo jesetrovke (*Acipenseriformes*; npr. atlantskega jesetra, *Acipenser sturio*, in jesetrom podobnega veslokljuna, *Polyodon spatula*) in mnogoplavutarje (*Polypteriformes*). Telo jesetrovk pokrivajo koščene plošče. Ribe podrazreda **Neopterygii** (gr. *neos* = nov; novoplavutarice) so se pojavile v poznem permu. Med evolucijo so njihove luske in kosti postajale lažje in čeljusti močnejše. Ribe tega podrazreda so izgubile čutilo za elektrorepcijo, ki se je kasneje pri nekaterih kostnicah ponovno pojavilo (npr. pri električnih jeguljah, *Gymnotiformes*, in somih, *Siluriformes*). Podrazred *Neopterygii* sestavlja infrarazreda **Holostei** (gr. *holos* = ves + *osteon* = kost) in *Teleostei* (prave kostnice; gr. *tele* = daleč, tj. najnaprednejše kostnice). **Teleostei** obsegajo okrog 30.000 vrst. To je najštevilnejša in v anatomskem pogledu najnaprednejša skupina žarkoplavutaric. Imajo homocerkalen rep, koščene kožne luske brez ganoina, osificirana vretenca, vzdušni mehur in lobanjo z zapleteno čeljustno gibljivostjo, ki omogoča hiter ulov in manipulacijo s hrano.

b) Mesnatoplavutarice (*Sarcopterygii*).

Že od evolucijskega pojava rib kostnic lahko spremljamo vzporeden razvoj treh osnovnih linij,

poleg žarkoplavutaric še **resoplavutaric** (*Crossopterygii*) in **pljučaric** (*Dipnoi*). Resoplavutarice in pljučarice združujemo v klad **mesnatoplavutarice** (*Sarcopterygii*). Njihova skupna značilnost je razširjena osnova plavuti, v katero segajo mišice (pri žarkoplavutaricah je plavut samo iz koščenih elementov in kože). Čeprav te ribe nikdar niso bile zelo razširjene, je njihov evolucijski pomen velik. Iz njih so nastali prvi kopenski vretenčarji. Okončine četrtonožcev so se namreč razvile iz plavuti mesnatoplavutaric. Mesnatoplavutarice so bile običajne v tekočih vodah paleozoika. Do danes so preživeli le trije rodovi pljučaric, ki živijo v tropskih celinskih vodah, in redki pripadniki družine **Coelacanthidae**. Mesnate plavuti omogočajo ribam manevriranje v plitkih vodah in na oceanskem dnu. Med globokomorske *Coelacanthidae* spada **latimerija**, ki je plenilka in tehta do 73 kg. Živi v morski globini od 100 do 400 metrov ob obali južne Afrike. Nekateri ji pravijo »živi fosil«. Preostanek pljuč latimerije je napolnjen s tolščo in ne služi dihanju. **Pljučarice** (*Dipnoi*; gr. *di-* iz *dis* = dva-, dvo-, dvojen + *pnoe* = dih; sposobnost dihanja ali s škrgami ali s pljuči) so se pojavile v devonu. Vse takratne pljučarice so bile morske, medtem ko sedanje oblike najdemo v celinskih vodah in predvsem v močvirjih. Imajo parna pljuča, ki jim omogočajo dihanje v času, ko se količina kisika v vodi zniža ali kadar voda v sušnem obdobju presahne. Sodobne pljučarice imajo skelet pretežno iz hrustanca, imajo pa tudi izrazito hrbtno struno.



Slika 67: Poenostavljen prikaz notranjih organov ribe kostnice (*Teleostei*).

(Povzeto: http://en.wikipedia.org/wiki/Fish_anatomy)

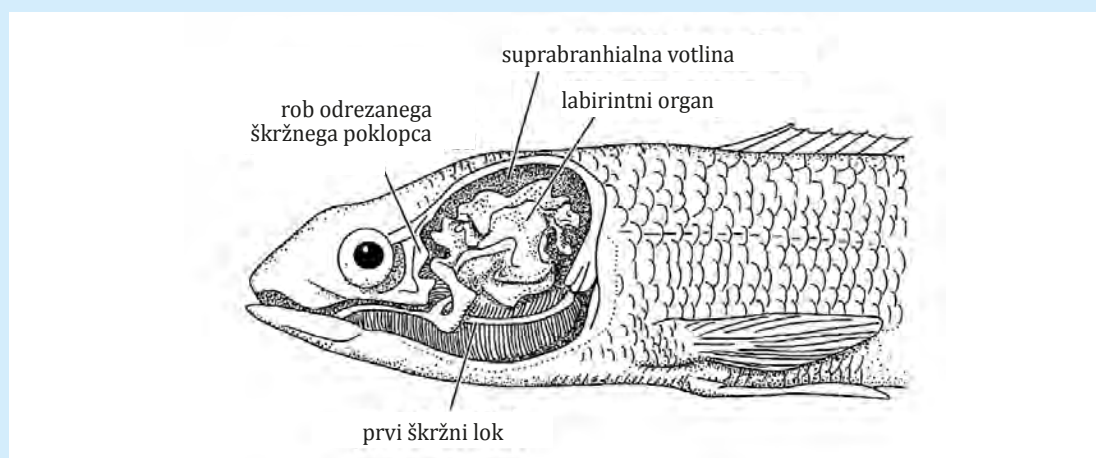
XI. POJASNILO O RESPIRATORNIH ORGANIH RIB

Pljuča so le eden od mnogih zračnih respiratornih organov, ki so se razvili pri ribah. Škrge kostnic so učinkovit respiratorni organ, ki predajo krvi 80–90 % od omejenih količin razpoložljivega kisika v vodi. V nekaterih razmerah pa škrge same ne zmorejo zadovoljiti potreb. Raven kisika je namreč v plitvi, topli ali močvirnati vodi zelo nizka. V takšnih habitatih ribe ne morejo preživeti brez dodatnega respiratornega organa, ki omogoča prevzemanje kisika iz zraka. Škrge v tem primeru niso dovolj učinkovite, kajti nežne škržne lamele v zraku kolabirajo, s tem pa se bistveno zmanjša dihalna površina. Mnoge kostnice imajo ali pljuča ali plavalni mehur, razen tistih, ki bivajo na dnu, pri katerih so se ti organi naknadno izgubili. Sicer pa so se pljuča pri ribah pojavila zgodaj v evoluciji.

Mnogi teleosti lahko dopolnijo vodno dihanje s škrkami z **dodatnimi zračnimi respiratornimi organi**. Te ribe večinoma, toda ne izključno, živijo v vodah z nizkimi vrednostmi kisika. Lahko dihamo v vodi ali pa odvisno od razmer v okolju pridobivajo kisik iz atmosferskega zraka. Nekateri teleosti celo postanejo obvezni zračni dihalci. Sicer pa ti t. i. bimodalni dihalci ohranijo škrge in hkrati razvijejo posebne organe za dihanje iz atmosferskega zraka. **Nekatere ribe imajo prilagojeno kožo za dihanje**, kot npr. sladkovodne jegulje, ki pogosto potujejo po kopnem. Pri drugih pa nastanejo **modifikacije na različnih delih črevesa: vzdolž ust, žrela, požiralnika in črevesa (tudi zadnjega dela črevesa)**.

Ostrižem podobne soškržnice (*Synbranchii*) imajo izredno ožiljena usta, žrelo in požiralnik, ki delujejo kot dihalni organi. Živali požirajo zrak in ga zadržijo od pol ure do treh ur ter iz njega črpajo kisik. Te ribe lahko bivajo na kopnem do šest mesecev. Guramiji, plezajoči ostriž, siamska bojna riba, kačjeglavci idr. pa razvijejo dorzalno, nad škrkami, žepasto **suprabranhialno zračno votlino** (Sl. XI/1), ki se lahko napolni z zrakom. Eden izmed škržnih lokov lahko razvije zgubano, izredno dobro ožiljeno tvorbo, ki jo imenujemo **labirintni organ** (Sl. XI/1). Ta štrli v zračno votlino in deluje podobno kot »pljuča« oz. kot organ za zunanje dihanje.

Mladice labirintovcev (*Anabantidae*) sicer dihamo samo s škrkami, pri odraslih pa so škrge skoraj brez pomena. Brez delovanja labirinta se zadušijo. Ta prilagoditev jim omogoča življenje v tropskih močvirjih, ki se poleti tako izsušijo, da ostane v njih le vlažno blato. So sladkovodne ribe, nekatere živijo tudi v potokih in manjših rekah. Zaradi atrofije (zmanjšanja, krnitve) škrk so obvezni dihalci atmosferskega zraka tudi električne jegulje, ki se utopijo, če jim zmanjka kisika iz zraka.



Slika XI/1 Adaptacija na dihanje zraka pri teleostih s suprabranhialno zračno votlino in labirintnim organom; plezajoči ostriž. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 18 – 8 A)

2.2.2.3. Dvoživke (*Amphibia*)

Dvoživke uvrščamo med četrtonožce (*Tetrapoda*). Tetrapodi vključujejo kopenske vretenčarje kot tudi mnoge dvoživke, vodne živali in letalce. Izraz tetrapod dobesedno pomeni štirinožec. Nekatere skupine živali so naknadno izgubile okončine, npr. kače. Na splošno imajo četrtonožci mišične okončine z dobro razvitimi sklepi in prsti.

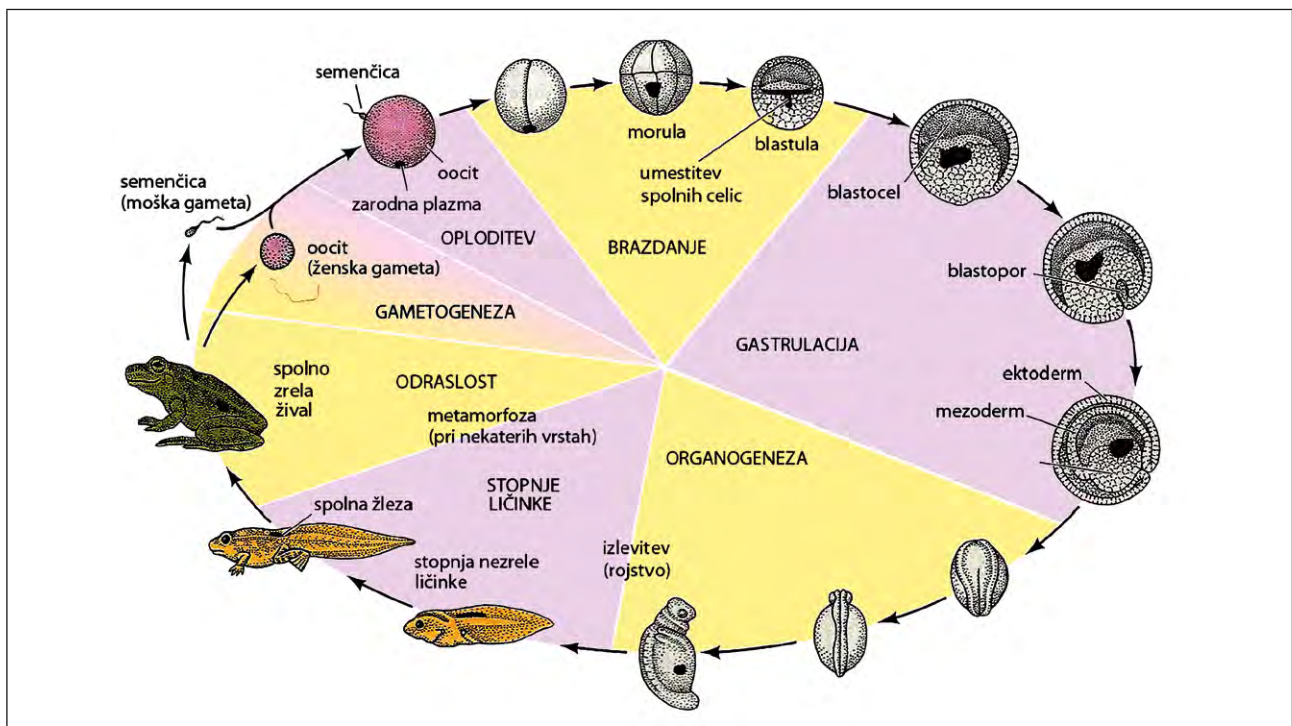
Sodobne dvoživke (*Amphibia*; gr. *amphi* = dvo- + *bios* = življenje; večina dvoživk ima dvojno življenje: iz oplojenih jajčec se razvijejo vodne ličinke, ki se preobrazijo v kopenske odrasle živali) imajo prednike izpred 200 milijonov let, iz obdobja jure. Tri sodobne skupine, **repati krkoni**, **žabe** in **sleporili**, vključujejo skoraj 4.000

vrst. Večina taksonomov uvršča živeče dvoživke v skupino *Lissamphibia* (gr. *lissos* = gladek), **sodobne dvoživke**.

Dvoživke izležejo jajčeca, in to v vodo (Sl. 68) ali na vlažno mesto. Jajčeca nimajo lupine in med embrionalnim razvojem ne tvorijo zunajembrionalnih membran oz. ovojnic (Sl. 69). Za žabe (brezrepce) je značilna zunanja oploditev, medtem ko je pri večini repatih dvoživk in verjetno pri vseh sleporilih posredna notranja. Imajo parna pljuča, pri nekaterih vrstah krkonov pa so ta reducirana ali celo povsem manjkajo. Mukozne kožne žleze ohranjajo kožo dvoživk navlaženo, medtem ko tvorijo zrnate (strupne) kožne žleze kemične snovi, ki so za plenilce neprijetne ali celo strupene.



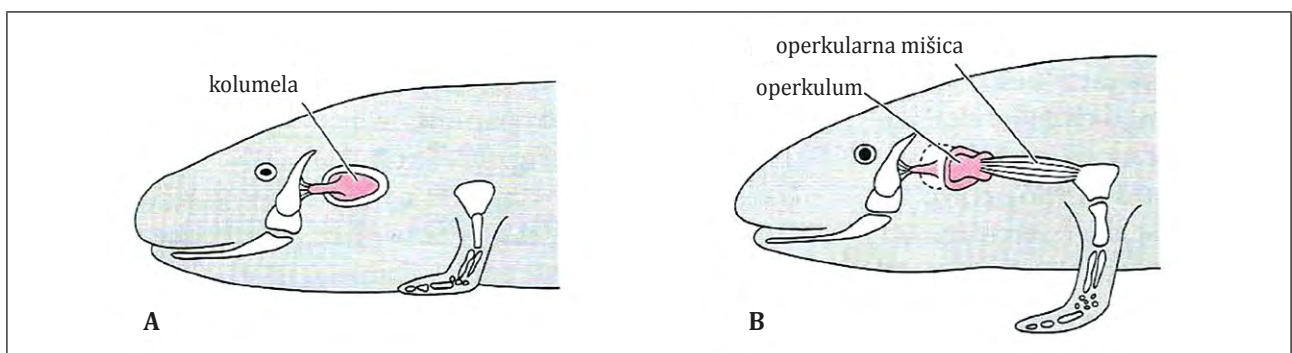
Slika 68: Več deset samcev in samic navadne sekulje (*Rana temporaria*) odlaga mrest v obliki velikih strnjenih blazin (puščica). (Foto: Z. Golob)



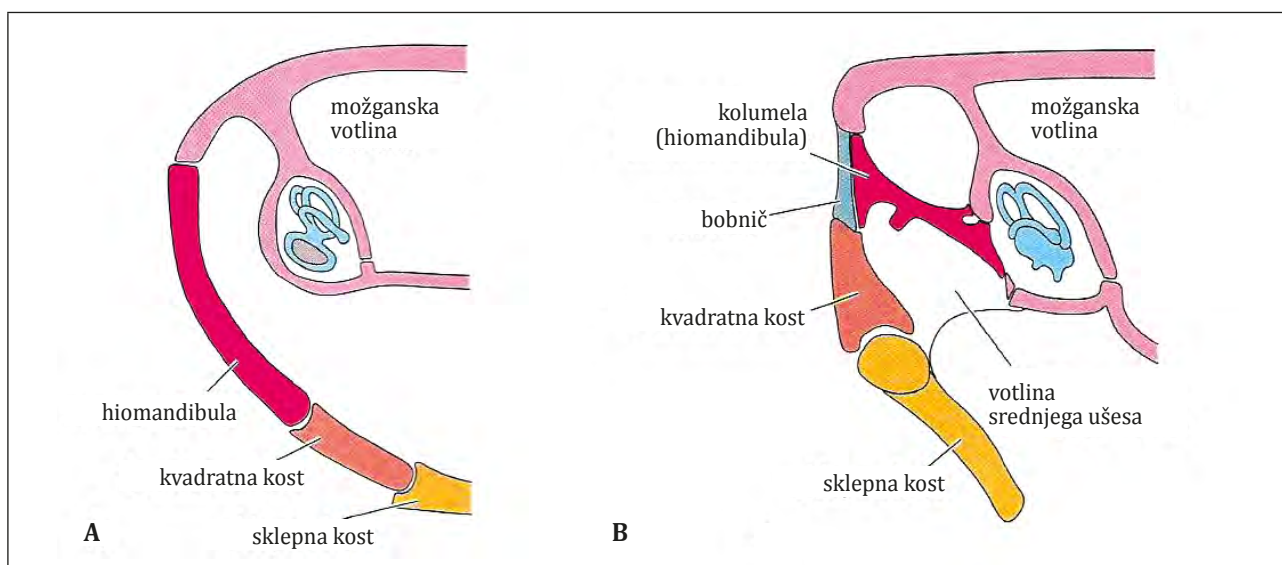
Slika 69: **Razvojni krog žabe leopardovke (*Rana pipiens*)**. Iz oplojene jajčne celice se postopoma razvije embrio, ki nima ekstraembrionalnih plodovih ovojnic. Po izlevitvi preide v larvalno obliko, paglavca, in ta po metamorfozi v odraslo žabo. **Opomba:** Zarodna plazma vsebuje citoplazemske sestavine (mRNK in proteine) v jajčecu nekaterih vrst (npr. žab, nematodov, muh), ki samodejno specificirajo izhodiščne (primordialne) spolne celice. (Vir: Scott F. Gilbert, 2006, Figure 2.1)

Sodobne dvoživke uvrščamo na evlucijsko stopnjo med ribami in višjimi tetrapodi. Pomembne so za razumevanje nekaterih vprašanj prehoda živali iz vode na kopno. Repatce (*Urodela*) in žabe (*Anura*) združujemo v skupino **Batrachia** (gr. *batrachos* = žaba). Zanje je značilen poseben prevodni sistem zvoka, **operkularni aparat**; je iz koščice operkuluma (*operculum auricularis*; *operculum* = poklopec; ni homologen poklopcu rib) – nahaja se v ušesnem področju lobanje – in iz posebne mišice (operkularna mišica, *m. opercularis*), ki koščico povezuje s plečnim obročem (Sl. 70 B). Oper-

kularni aparat omogoča zaznavanje vibracij tal z nizko frekvenco, ki se prenašajo s tal na telo preko sprednjih okončin. **Operkularni slušni aparat dopolnjuje sistem slušne kosti kolumele (*columella* = stebrec) in bobniča (*tympanum*)** (Sl. 71 B), ki zaznava zvoke v zraku z visoko frekvenco. Sistem z bobničem je dobro razvit pri odraslih žabah, medtem ko pri odraslih repatcih kolumela bolj ali manj zakrni (Sl. 70 B) in ni funkcionalna. Sodobne dvoživke dihaajo skozi kožo in imajo pedicelatne zobe, katerih krona in baza (pedicel) sta iz dentina, loči pa ju tanek nemineraliziran pas.



Slika 70: **Shematični prikaz slušnega mehanizma ličinke (A) in odraslega repatca (B)** (Vir: Liem in sod., 2001, Fig. 12 – 20)



Slika 71: **Shematični prikaz prečnega prereza ušesnega področja pri primitivnem teleostu (A) in lisamfibiji (B).** **Legenda:** kvadratna kost = *os quadratum*; sklepna kost = *os articulare*. **Opomba:** Drugi ali hioidni žrelni lok podpira čeljusti pri mnogih čeljustnicah (*Gnathostomata*). Njegov zgornji del (prim. Sl. 66) imenujemo **hiomandibula** oziroma hiomandibularna kost (*os hyomandibulare*).
(Vir: Liem in sod., 2001, Figure 22 – 1)

(a) **Repati krkoni, repatci** (*Urodela* = *Caudata*) vključujejo **pupke** in **močerade**. Pupki so vodna oblika repatih krkonov. Po telesni zgradbi repati krkoni spominjajo na dvoživke iz paleozoika: imajo parne okončine in dolg rep. Kopenski krkoni običajno sprožijo svoj jezik pri hranjenju, toda vodne oblike s hitrim odpiranjem ust ustvarjajo srk, ki omogoča prehranjevanje. Pri primitivnih krkonih je oploditev zunanja, pri naprednejših pa posredna notranja (s spermatofori): med paritvenim obredom samec odloži spermatofor na podlago, samica pa ga posrka s kloako in jajčeca se nato oplodijo v kloaki. **Močerilarji** (*Proteidae*) so svojevrstni repati krkoni, ki dajejo vtis trajnih neoteničnih ličink. Človeška ribica, tudi močeril ali proteus (*Proteus anguinus*), je edini evropski predstavnik družine močerilarjev, edini predstavnik rodu *Proteus* in edini jamski vretenčar v Evropi. Preostale predstavnike družine uvrščamo v rod *Necturus* (npr. *N. alabamensis*, *N. maculosus*, *N. punctatus*). Trajne ličinke imajo tudi **prečnozobci** (*Ambystomatidae*). Tako se npr. **ličinke tigrastega prečnozobca** (*Ambystoma tigrinum*) ne preobrazijo, če v krvi ni dovolj ščitničnega hormona (op.: v hladnem okolju naj bi bila produkcija ščitničnega hormona bistveno

zmanjšana) in pri spolni zrelosti ohranijo zunanje škrge.

Vsi močerilarji, vključno s človeško ribico (*Proteus anguinus*), obdržijo vse življenje **vejna-te zunanje škrge**, imajo pa poleg tega dve popolnoma razviti **pljučni vreči** (hidrostatični organ). Človeška ribica živi v podzemnih vodah dinarskega krasa od Slovenije do Hercegovine. Zraste do največ 30 cm, njena koža je mlečno bela (Sl. 72 A; op.: pri umetni izpostavljenosti svetlobi se koža sčasoma obarva, kar pomeni, da žival ni izgubila sposobnosti tvorbe kožnega barvila). Okončine močerila so okrnele (imajo le še po tri prste spredaj in dva zadaj) prav tako manjkajo kosti zgornje čeljusti. Zobje so na splenialni kosti (*os spleniale*) mandibule in na pterigoidni kosti (krilatki). Ustna odprtina je majhna, drobni zobje pa so nameščeni tako, da zadržijo večje delce. Omenimo še podvrsto močerila, pigmentiranega parklja (*Proteus anguinus parkelj*). Odkrili so ga leta 1986 v Dobličici v Beli krajini. Ima razmeroma dobro razvite oči, krajšo in širšo glavo ter krajše noge od belega močerila (Sl. 72 B). Je endemit plitkega belokranjskega krasa.



Slika 72 A: **Bela podvrsta človeške ribice (*Proteus anguinus anguinus*) z lateralne strani.** Oči so zakrnele in prekrite s kožo. Zunanje škrge so dobro prekrvavljene, sprednja in zadnja okončina pa daleč narazen. Na sprednji okončini so trije prsti, na zadnji pa dva. Sploščen rep obrobja kožna plavut. Koža je brez temnega pigmenta, rumenkasta zaradi riboflavina in rahlo rožnata zaradi presevanja krvnih žilic.



B: **Črna podvrsta človeške ribice (*Proteus anguinus parkelj*), nova podvrsta močerila, slovenski endemit.** Odkrit leta 1986 v Dobličici v Beli krajini. Ima razmeroma dobro razvite oči, krajšo in širšo glavo ter krajše noge od belega močerila. Zunanje škrge so dobro ožiljene. (Foto: Gregor Aljančič, Jamski laboratorij Tular)

(b) **Žabe, brezrepici (*Anura*).** Njihovi dolgi zadnji okončini sta del skakalnega aparata, od tod alternativno ime *Salientia* (lat. *saliaris* = skakač). Z izjemo rodu *Ascaphus* (t. i. »repata« žaba) je pri večini žab in krastač oploditev zunanja. Ličinka, **paglavc** (Sl. 69), je posebna specializacija žab. Običajno se hranijo s strganjem alg. Po kratkem obdobju paglavci doživijo hitro in radikalno

spremembo, **metamorfozo** v odraslo obliko, s povsem drugačno telesno zgradbo (5. preglednica). Odrasle živali imajo zadebeljeno telo in običajno sprožijo svoj jezik pri hranjenju. Krastače imajo »bradavičasto« kožo in **parotidne žleze** (op.: njihov izloček vsebuje alkaloidi) in obsežno žlezno maso za oči. »Bradavice« so iz skupkov kožnih žlez, razmeščenih po telesni površini.

5. preglednica: Nekaterne anatomske razlike med larvo (paglavcem) in odraslo žabo

Organski sistem	Ličinka (paglavc)	Odrasla žival
Gibalni sistem	Vodna žival: repna plavut	Kopenska žival: brezrepi četveronožec
Dihala	Škrge, koža, pljuča; larvalni hemoglobin	Koža, pljuča; hemoglobin odraslih živali
Prebavila	Rastlinojeda žival: dolgo spiralno črevo; majhna usta, labialni zobje	Mesojeda žival: kratko črevo; velika usta z dolgim jezikom
Živčevje in čutila	Brez žmurke; razviti pobočnica in Mauthnerjevi nevroni (njihovi aksoni so močno mielinizirani, omogočajo sunkovit umik, npr. hiter upogib trupa)	Nastanek očesnih mišic in žmurke; izguba pobočnice in omejitev Mauthnerjevih nevronov na sunkovito iztezanje zadnjih nog; bobničeva membrana (<i>tympanum</i>)
Koža	Tanka; tanki sta vrhnjica in usnjica; brez mukoznih ali granuloznih žlez	Keratinizirani večskladni ploščati epitelij; dobro razvita usnjica in v njej mukozne in granulozne (strupne) žleze, ki izločajo protimikrobne peptide

(c) **Sleporili (*Gymnophiona* = *Apoda*; gr. *gymnos* = gol + *ophion* = kača)** so sestrski skupina batrahij (*Batrachia*); nimajo okončin. Omejeni so na vlažne tropske habitate, kjer rijejo v mehki zemlji. Lobanja sleporilov je kompaktna

in klena. Samci imajo kopulacijski (plodilni) organ: oploditev je notranja. Primitivni sleporili ležejo jajca, iz njih se izvalijo vodne ličinke, medtem ko naprednejši izležejo žive kopenske mladiče.

2.2.2.4. Živorodnost (viviparnost) anamniotov

Pri anamniotih je običajna oviparnost, tj. razmnoževanje z odloženimi oplojenimi jajčeci. Znanih pa je tudi cela vrsta anamniotov z živoro-dnim načinom razmnoževanja. Pri njih poznamo več načinov embrionalnega razvoja glede na po-ložaj v telesu samice ali samca in glede na pre-hrano plodov. Pri nekaterih morskih psih se iz-oblikuje ekstraembrionalna rumenjakaova vreča, ta pa skupaj s steno jajcevoda tvori placento (t. i. **placento rumenjakeve vreče** ali omfaloplacento). Pri večini anamniotskih vretenčarjev se raz-vijajoči embrii zadržijo v jajcevodu oz. maternici samice, so pa tudi druge možnosti. Nekatere ribe kostnice (npr. živorodni krapovci, *Poeciliidae*) nimajo jajcevoda, pač pa na kavdalnem koncu jajčnika spolni (jajčnikov) vod, ki se odpira na telesno površino. Zato samice zadržijo oplojena jajčeca v svetlini jajčnikovih foliklov oz. v jajčni-kovi svetlini, ki postanejo organ za embrionalni razvoj. Embrii sicer redkih viviparnih rib kostnic se torej lahko razvijajo v jajcevodu, v celotnem prostoru jajčnika ali celo v samih jajčnikovih foli-klah (Liem in sod., 2001, str. 674).

Znanih je nekaj primerov, ko ali samec ali sa-mica pripne razvijajoča se jajčeca na svoje telo in jih nosi ves čas ali del njihovega razvoja. Izreden primer takega načina embrionalnega razvoja je pri morskem konjičku (*Hippocampus*): samica od-loži oplojena jajčeca na trebušno površino samca; tam jih obraste koža, mejno področje nastale **va-lilne vreče** pa izloča hranilne snovi za embrie.

Pri dvoživkah živorodni močeradi in slepori-li zadržijo razvijajoče se embrie v jajcevodih, po-dobno tudi nekatere žabe, medtem ko so nekatere žabe razvile vrsto drugih načinov živorodnega razmnoževanja (npr. odložitev oplojenih jajčec na kožo hrbtne področja samice, kjer ostanejo lahko tudi med metamorfozo). Znan je primer pri neki vrsti avstralskih žab, ko samice požrejo oplo-jena jajčeca. Ta se razvijejo v želodcu matere do dokončane metamorfoze, ko jih »izbruha«. Ugotovi-li so, da embrii izločajo prostaglandin, ki zavre prebavno delovanje želodca. Pri dveh južnoame-riških vrstah žab samci »požrejo« oplojena jajčeca

in jih zadržijo v vokalnih vrečkah, pri eni od ome-njenih dveh vrst celo med metamorfozo.

Pri živorodnih (viviparnih) živalih so tri možnosti prehranjevanja embriev: izključno z rumenjacom (**lecitotrofna viviparnost**), z ru-menjakom in dodatnimi hranili s strani samice (**matrotrofna viviparnost**; pri nekaterih mor-skih psih in močeradih prehrana vključuje tudi neoplojena jajčeca ali celo druge embrie, kar imenujemo **oofagija** oz. **intrauterini kanibali-zem**) in s placento (**placentalna viviparnost**). Pri intrauterinem kanibalizmu je razvoj prebavil embriev pospešen in nastanejo tudi zobje, ki jim omogočajo aktivno hranjenje. Torej je njihov ra-zvoj z evolucijskega vidika prezgoden v primer-javi z oviparnimi embrii pri drugih morskih psih in repatih krkonih, kar lahko označimo kot obli-ko heterokronije.

2.2.3. AMNIOTI (*AMNIOTA*)

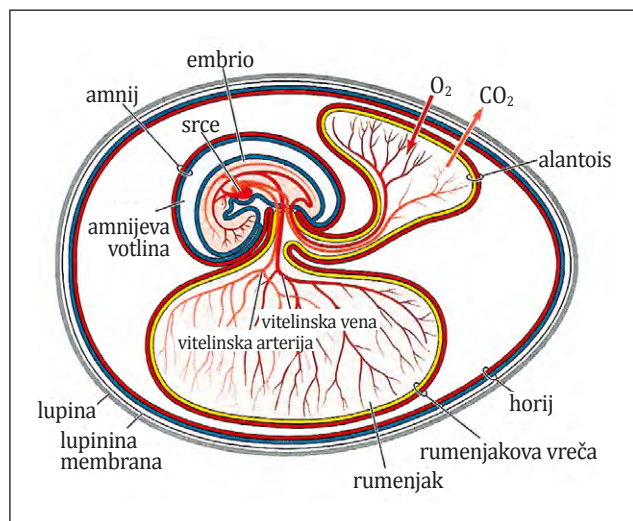
2.2.3.1. Nekatere anatomske značilnosti amniotov

a) Zunajembrionalne (ekstraembrional-ne) ovojnice

Amnioti so pravi kopenski vretenčarji, ka-terih razmnoževanje ni vezano na vodno okolje. Njihova temeljna posebnost je, da med embrio-nalnim razvojem tvorijo štiri **zunajembrional-ne** (ekstraembrionalne) **ovojnice**, ki jih pri ne-katerih skupinah amniotov obdaja **kalcificirana** oz. **usnjata jajčna lupina**. Te ovojnice so: **amnij** (*amnion*), **alantois**, **horij** (*chorion*) in **rumenja-kova vreča** (Sl. 73).

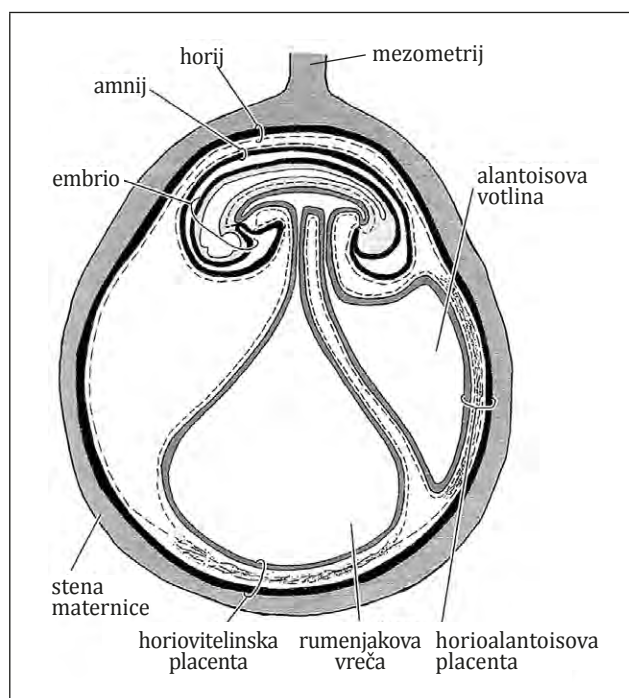
Embrionalni razvoj plazilcev, ptičev in sesal-cev je namreč z amniotskim jajcem oz. jajčecem ubral novo evolucijsko smer. Pojavila se je pri pla-zilcih in jim omogočila razširitev na kopnem, proč od voda. Pri embrionalnem razvoju amniotov na začetku, tj. po oploditvi, ne razlikujemo embrio-nalnega in zunajembrionalnega področja. Ko pa se v procesu gastrulacije izoblikuje zasnova em-brievega telesa (t. i. embrionalni ščit), se prično epitelijske celice ektoderma in entoderma – sku-paj s priloženimi celicami mezoderma – na meji med embriem in zunajembrionalnim področjem

množiti; nastaneta dve gubi. Guba nad embriem (t. i. somatoplevra) izoblikuje plodovo ovojnico, ki jo imenujemo **amnij** (po njej poimenujemo skupino *Amniota*), pri tem pa se izdvoji **horij** (*chorion* = resičasta mrena), zunanja plodova ovojnica. Guba na trebušni strani embria (t. i. visceroplevra ali splanhnoplevra) pa obraste rumenjak, pri čemer nastane **rumenjaka vreča** (Sl. 73).



Slika 73: Poenostavljena shema amniotskega jajca pri piščancu, ki prikazuje embrionalne ovojnice sedmi dan inkubacije. Rumenjak jajčne celice je obdala ovojnica, ki rumenjak oddeli od embriovega črevesa in nastala je rumenjaka vreča. Rumenjaka vreča je povezana z embrionalnim črevesom in stena rumenjake vreče neposredno prehaja v steno črevesa. Steni rumenjake vreče in alantoida sta ožiljeni. To omogoča prenos hranilnih snovi iz rumenjaka v telo embria, žile v alantoidu pa omogočajo zunanje dihanje. Alantoid se združi s horijem v alantohorij, ki embriu priskrbuje kalcij iz jajčne lupine, ta pa je nujen za nastanek kosti. (Vir: Gilbert, 2006, Figure 2.19)

V nadaljnjem embrionalnem razvoju nastane v zadnjem embrionalnem črevesu še ena vrečasta tvorba, ki se podaljša v eksocelom (telesno votlino zunaj embria, tj. ekstraembrionalno), **alantoid** (Sl. 73, 74). Evolucijski nastanek placente in razvoj embriev v maternici (Sl. 74) pa sta imela za posledico opustitev trde lupine in zmanjšanje količine rumenjaka v jajčni celici. **Placenta** (posteljica) zagotavlja embriu hranila in menjavo plinov, opravlja pa še druge naloge, npr. endokrino. Pojavile so se tudi nove strategije rojevanja sesalcev (gl. naprej: Nekatere anatomске značilnosti sesalcev).



Slika 74: Shematični prikaz razvoja embria v maternici višjih sesalcev (Placentalia; primer t. i. centralnega položaja); stena maternice je pripeta (zgoraj) na posebno vez (mezometrij). Slika prikazuje položaj **horiovitelinske** (imenujemo jo tudi placenta rumenjake vreče) in **horioalantoidne** placente. Prvo tvori horij s sluznico maternice po predhodni združitvi z rumenjako vrečo; žile rumenjake vreče se razširijo v horij in na ta način zagotovijo prehrano embria. Ta vrsta placente je dejavna pri nekaterih sesalcih, predvsem pri mesojedih in kopitarjih, sicer pa je pri večini prehodna struktura, ki zakrni. Drugi tip placente tvori **horioalantoid**, ki se pri različnih vrstah višjih sesalcev vraste v sluznico maternice z različno intenzivnostjo in na ta način oblikuje placento z različno obsežno placentalno bariero. Z izrazom **placentalna bariera** opredeljujemo tkivne plasti, ki v placenti razmejujejo kri matere od krvi embria.

Mnogi diapsidi iz mezozoika so legli jajca in fosilizirana dinosavrova jajca so razmeroma pogosta. Vendar fosili le redko omogočijo prepoznati reprodukcijsko strategijo in s tem taksonomsko uvrstitev. Najstarejša amniotska fosilna jajca so znana iz perma. Predpostavljamo, da so v evoluciji takšnega jajca morali biti izpolnjeni nekateri pogoji, npr:

- odrasle živali so bile kopenski organizmi, ki so imeli notranjo oploditev;
- velikost telesa se je manjšala in število jajc se je reduciralo, vzporedno s tem pa so se jajca povečala, še posebej količina rumenjaka v njih;
- larvalni stadij se je krajšal oziroma izostal;
- živali so odlagale jajca na kopnem.

b) Živorodnost (viviparnost) amniotov

Med amnioti, tj. živalskimi vrstami z amnijem, so nekateri oviparni (mnogi plazilci, vsi ptiči, stokovci med sesalci) in drugi viviparni (nekateri kuščarji in kače med plazilci ter večina sesalcev, tj. vrečarji in višji sesalci). Za opredelitev viviparnosti sta značilni preskrba embriev s placento in rojstvo mladičev. Stopnja razvitosti placentalne preskrbe embriev je lahko različna, kar je razvidno iz nadaljnjega opisa viviparnosti luskarjev in sesalcev.

Pri **luskarjih** (kuščarjih in kačah) je viviparnost zelo običajen reprodukcijski pojav v hladnem klimatskem področju. Gravidne samice v hladnem podnebju lahko ohranjajo embrie pri višji temperaturi, kot bi jih v gnezdju, s tem pa pospešujejo njihov razvoj. S termoregulacijo lahko zagotovijo rojstvo potomcev v primerni sezoni ali v nekaterih razmerah omogočijo, da je reprodukcija sploh uspešna (npr. pri kratkem dovolj toplem podnebju, kajti mladiči se morajo pripraviti na zimsko obdobje). Viviparnost je prednostna tudi v zelo vlažnih ali zelo suhih okoljih.

Pri plazilcih je viviparnost povezana z vrsto morfoloških in fizioloških prilagoditev (t. i. biotični dejavniki), ki jih oviparni plazilci nimajo. Te prilagoditve so domnevno nujne za uspešen embrionalni razvoj v jajcevodu oz. maternici. Zajemajo med drugim redukcijo (stanjšanje) ali odsotnost jajčne lupine in nastanek nekaterih oblik placent, s tem pa: povečano ožiljenje jajceveda, povečano ožiljenje embrionalnih ovojnic, povečanje površine za transmembranski transport pri celicah placentalnega stika (z mikrovili) ter stopnjevanje afiniteto hemoglobina v fetalni krvi za vezavo kisika. Na viviparno reprodukcijsko strategijo vplivajo tudi abiotični dejavniki; med slednjimi je za preživetje embriev in njihovo počutje še posebej pomembna inkubacijska temperatura.

Luskarji imajo različne oblike viviparnosti in placencije, odvisno od razmerja med zunajembrionalnimi ovojnicami embria in maternico. Večina ima enostavno, od rumenjaka odvisno **lecitotrofno viviparnost** (Sl. 75 A). Kaže se z ohranjanjem velikih z rumenjacom bogatih jajc, redukcijo jajčne lupine in omejeno izmenjavo hranil za rast embriev (histotrofo) med materničnim epitelijem

in plodovo omfaloplacento. Izmenjava plinov poteka skozi dobro ožiljeno zunanjo plodovo ovojnico (alantohorion), ki se neposredno prilega k epiteliju maternice. Takšno preprosto placentalno razmerje imenujemo **tip I epiteliohorialne placent**.

Kuščarji lahko imajo prav tako bolj specializirane oblike placent, nekateri predstavniki družine skinkov (*Scincidae*, npr. *Niveoscincus* spp.) imajo **tip II** placent, pri katerem se horionove celice tesno prilegajo h grebenom materničnega epitelija iz sploščenih celic, pod katerimi je gosta kapilarna mreža. **Tip III** placencije se nahaja pri nekaterih avstralskih skinkih (npr. *Pseudomonia* spp.) in mediteranski bronasti kačici (*Chalcides chalcides*). Ta horioalantoisna placenta je deloma izrazito nagubana, maternični in horionov epitelij pa sta prepletena; to mesto imenujemo placentom. **Placentom** je specializirano mesto za prenos **matrotrofne hrane** (tj. hrane od matere), okoljnje področje (**paraplacentom**) pa za izmenjavo plinov. Najbolj napreden je **tip IV** placencije, ki so ga odkrili pri južnoameriških pripadnikih rodu mabuji (*Mabuya*). Spominja na razmere pri placenciji evterijskih sesalcev. Tako omenjeni mabuji kot evterijske živali ovulirajo majhna jajčeca brez rumenjaka (premer jajčeca je manjši od 1 mm) in prehrano embriev zagotavlja nad 99 % placenta. D.G. Blackburn (1988) je zapisal, da ima preko 100 vrst luskarjev jajcevod urejen za viviparno nosečnost, kar predstavlja stopnjo evolucijske konvergence, ki nima primerjave v zgodovini vretenčarjev. (http://www.mapoflife.org/topics/topic_331_Viviparity-in-lizards-snakes-and-mammals/) Dodajmo spoznanje, da pri večini viviparnih luskarjev samice ovulirajo obsežna in z rumenjacom bogata jajca, ki zagotavljajo hranila za razvoj embria. Samica afriškega skinka *Tra-chylepis ivensi* pa ovulira drobna jajčeca in hranila za embrionalni razvoj zagotavlja v celoti s placento rumenjake (omfaloplacento), ki predstavlja tesen »endoteliohorialni« stik z maternico. Za to vrsto je značilna invazivna oblika implantacije, tj. vraščanja horiona v sluznico maternice (D. G. Blackburn in A. F. Flemming: Reproductive specializations in a viviparous African skink and

its implications for evolution and conservation; http://www.herpconbio.org/Volume_5/Issue_2/Blackburn_Flemming_2010.pdf).

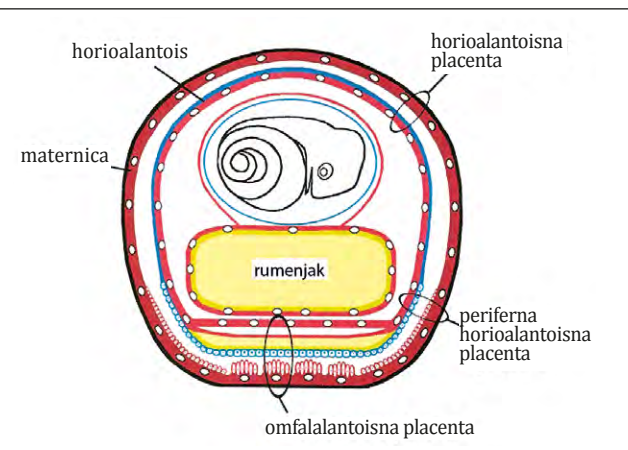
Obvezna **placentotrofija**, to je prehrana embriev s posredovanjem placente, je najizrazitejša pri vrstah z evolucijsko redukcijo rumenjake vsebine in z morfološko specializiranimi placenta-

mi. V nasprotju s kačami pridobivajo nekateri kuščarji glavni del hranil s placentalnim prenosom. Vendar pa je še prezgodaj izključiti to možnost tudi pri kačah (tj. ekstenzivno placentotrofijo), kajti tovrstne raziskave so doslej zajele premalo primerov viviparnih kač.



Slika 75 A: Embrii ovoviviparnega pasjeglavega udava (*Corallus caninus*) v jajcevodu (lecitotrofna viviparnost). Opazna je ožiljenost plodove obojnice. Samice pasjeglavega udava so spolno zrele pri starosti 4-5 let in rodijo 6-14 mladičev hkrati, včasih več.
(Foto: Z. Golob)

Na splošno menimo, da je **vzorec viviparnosti kač** podoben (ne pa enak) tistemu pri kuščarjih. Vendar pa je pomembno spoznanje, da razvoj rumenjake vreče luskarjev ni podoben tistemu pri drugih amniotih. Ta razvoj se v učbenikih le redko opisuje, včasih pa se celo primerja z razvojem pri domačem piščancu. To je napačno, saj se pri tem zaobide značilnosti rumenjake vreče luskarjev, ki so gotovo pomembne s funkcionalnega in evolucijskega vidika. Natančen anatomski opis plodovih membran je znan za kače podvezničarke rodov *Thamnophis*, *Virginia*, *Storeria*, *Nerodia* in *Tropidoclonion*. **Placentacija** (nastanek placente) je bila opisana tudi pri štirih veslaricah (*Hydrophiinae*) in eni predstavnici povodnih goževcev (*Homalopsinae*). V vseh primerih se razvije morfološko razločna placenta iz horioalantoisa in omfalalantoisne membrane (Sl. 75 B). Lupinina membrana se ohranja med plodovo obojnico in maternico.



Slika 75 B: Položaj embria kače *Virginia striatula* v maternici in dveh tipov placentalnega stika, horioalantoisne in omfalalantoisne placente. Horioalantoisna placenta obkroža večino embria, omfalalantoisna pa ventralni pol jajca. Periferna horioalantoisna placenta je pri *V. striatula*, ni pa bila opisana pri drugih podvezničarkah (Vir: Blackburn in Stewart, 2011).

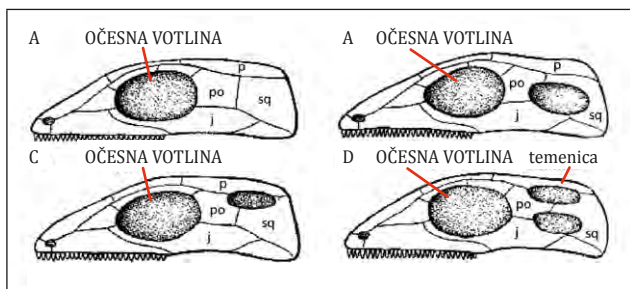
Med zgodnjim razvojem luskarjev se ekstraembrionalni ektoderm, mezoderm in entoderm širijo periferno od drobnega embria ter pokrijejo dorzalno in lateralno površino rumenjake vreče. Mezoderm se vraste v rumenjak kot trak »intravitelinskega mezoderma« in s tem loči t. i. »osamljeno maso rumenjaka« od glavne mase rumenjaka (Sl. 73), kar je ena od značilnosti luskarjev.

c) Tipi lobanje amniotov

Po kladističnem principu klasifikacije prepoznamo tri osnovne monofiletske evolucijske linije amniotov. To so **sinapsidi** (*Synapsida*), kamor vključujemo nekatere fosilne plazilce in sesalce (*Mammalia*), in jim je skupen sinapsidni tip lobanje. Želve (*Testudines*) in njihovi neposredni predniki oblikujejo lasten klad; za njih je značilna **anapsidna** lobanja (*Anapsida*). Tretji klad obliku-

jejo **diapsidi** (*Diapsida*), ki vključujejo obsežne skupine fosilnih plazilcev, živeče plazilce (brez želv) in ptiče (*Aves*); za njih je značilna diapsidna lobanja. Četrty tip lobanje je **evriapsidna lobanja**, značilna za ihtiozavre.

Presojanje sorodnosti med amnioti temelji v veliki meri na ugotavljanju **fenestracij lobanje**, tj. po značilnostih področja **senčnice** (*os temporale*), ki leži za vsakim očesom. To področje je dober pokazatelj evlucijskih sprememb. Pri tem presojava mo dve zadevi: število odprtín, ki jih imenujemo *fenestrae temporales* (senčnična okna), in položaj **senčničnih** (temporalnih) **lokov** (lat. *apsis* tudi *absis*, izhaja iz gr. *hapsis*, *hapsidos* = svod, obok). Na podlagi teh kriterijev razlikujemo štiri osnovne tipe (Sl. 76). Pri primitivnih amniotih kot tudi pri njihovih neamnijskih prednikih temporalno področje pokriva kost brez odprtín. To je **anapsidna lobanja**, ki so jo našli pri prvih amniotih ter pri kasnejših želvah (Sl. 77) in njihovih sorodnikih. Želve torej tradicionalno uvrščamo med anapside, novejšje molekularne raziskave pa dokazujejo, da naj bi bile potomke diapsidov.

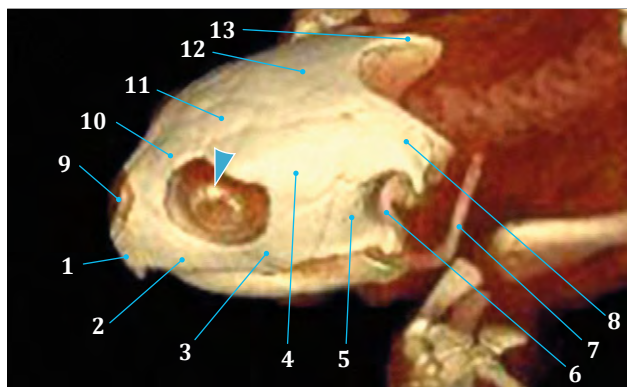


Slika 76: **Tipi lobanje amniotov.** Značilne so razlike v temporalnem (senčničnem) področju lobanje, ki je brez fenestracije (A), z enim oknom (B, C) ali z dvema oknoma (D). **A** = anapsidna lobanja (želve in mnoge skupine izumrlih plazilcev). **B** = sinapsidna lobanja (sesalci in izumrli sinapsidni plazilci). **C** = evriapsidna ali parapsidna lobanja (vsi evriapsidi so izumrli; vključujejo ihtiozavre in pleziozavre). **D** = diapsidna lobanja (dinozavri, krokodili, ptiči, tuatari, kuščarji in kače).

Legenda: j = jugalna kost ali ličnica; p = parietalna kost ali temenica; po = postorbitalna kost; sq = skvamozna ali luskasta kost. (Prirejeno po [http://www.blc.arizona.edu/courses/schaffer/182/Reptile Skulls.htm](http://www.blc.arizona.edu/courses/schaffer/182/Reptile%20Skulls.htm))

Sinapsidna lobanja je značilna za sesalce, oz. je morfološko znamenje za razlikovanje prednikov sesalcev v času njihove ločitve od evolucij-

skih prednikov. Ta lobanja ima enojno odprtino na desni in levi strani glave, ki jo obdaja zgoraj **senčnični lok** iz skvamozne (luskaste) in postorbitalne kosti. Pri naslednji skupini, ki se je ločila od anapsid, je **diapsidna lobanja** z dvema parnimi odprtinama, ki ju razmejuje temporalni lok. Anatomsko ga označimo kot **zgornji senčnični lok** za razliko od **spodnjega**, ki definira spodnji rob spodnjega temporalnega (senčničnega) okna. Diapsidi, vključno s pterozavri in dinozavri, so bili dominantni v mezozoiku, iz njih pa izhajajo ptiči in sodobni plazilci (razen želv).



Slika 77: **Lobanja želve: anapsidna lobanja.** Površina lobanje med postorbitalno in luskasto kostjo je zgglajena, brez okna. Računalniško-tomografski (CT) posnetek lobanje karete s strani.

Legenda: 1 = premaksila (*premaxilla*), 2 = maksila (*maxilla*), 3 = ličnica (*os zygomaticum s. jugale*), 4 = postorbitalna kost (*os postorbitale*), 5 = kvadratojugalna kost (*os quadratojugale*), 6 = kvadratna kost (*os quadratum*), 7 = podjezičnica (*os hyoideum*), 8 = luskasta kost (*os squamosum*, senčnica), 9 = nosna odprtina, 10 = predčelnica (*os prefrontale*), 11 = čelnica (*os frontale*), 12 = temenica (*os parietale*), 13 = nadzatlilnica (*os supraoccipitale*). Pri očesu je opazen krožni niz beloočničnih koščic (*anulus ossicularis sclerae*; puščica). (Foto: Z. Golob)

d) Prvotni in drugotni čeljustni sklep

Čeljustni sklep stika spodnjo čeljustnico z lobanjo. **Anatomsko razlikujemo prvotni (primarni) in drugotni (sekundarni) čeljustni sklep.** Pri nižjih čeljustnicah je prvotni sklep na koncu lobanje, oblikujeta pa ga sklepna kost (*os articulare*) spodnje čeljustnice in kvadratna kost (*os quadratum*) lobanje. Podobno stanje je tudi pri diapsidnih plazilcih, npr. pri tuatari (*Sphenodon*) (Sl. 78). Na sklepni kosti tuatarine mandibule je t.

i. retroartikularni podaljšek, na katerega se pripenja mišica, ki čeljust odpira.

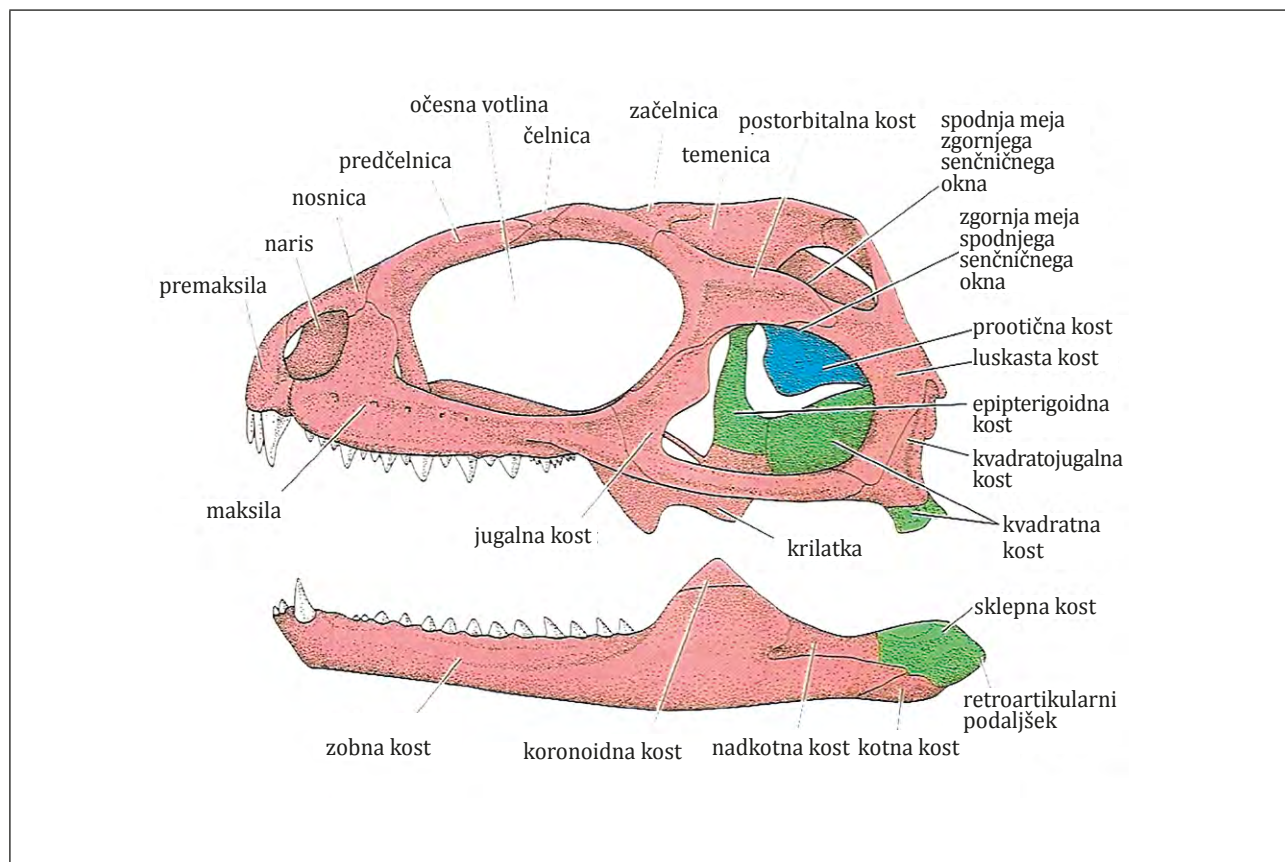
Izjemen razvoj osrednjega živčevja v lobanji ptičev in sesalcev je spremljalo večanje lobanjske votline in prerazporeditev (remodeliranje) lobanjskih kosti okrog možganske votline. Kvadratna kost se je pri ptičih pomaknila navzpred v področje orbite, vendar še vedno tvori sklep s spodnjo čeljustnico (Sl. 79). **Pri neognatih ptičih je kvadratna kost osrednja kost kinetične lobanje.**

Pri sesalcih se je odvila evolucijska strategija, ki je omogočila drugačen način hranjenja. Čeljustnici sta pridobili zmožnost drobljenja, mletja, rezanja, lomljenja in s tem razkosavanja hrane (plena) in požiranja manjših kosov hrane. Za požiranje hrane ni bila več potrebna kinetična lobanja. Senčnično okno je omogočilo razširitev mišice primikalke mandibule (*m. adductor mandibulae*) ter njeno diferenciacijo v **senčnično mišico** (*m. temporalis*) in mišico **žvekalco** (*m. masseter*), slednja pa se je nato razdelila na

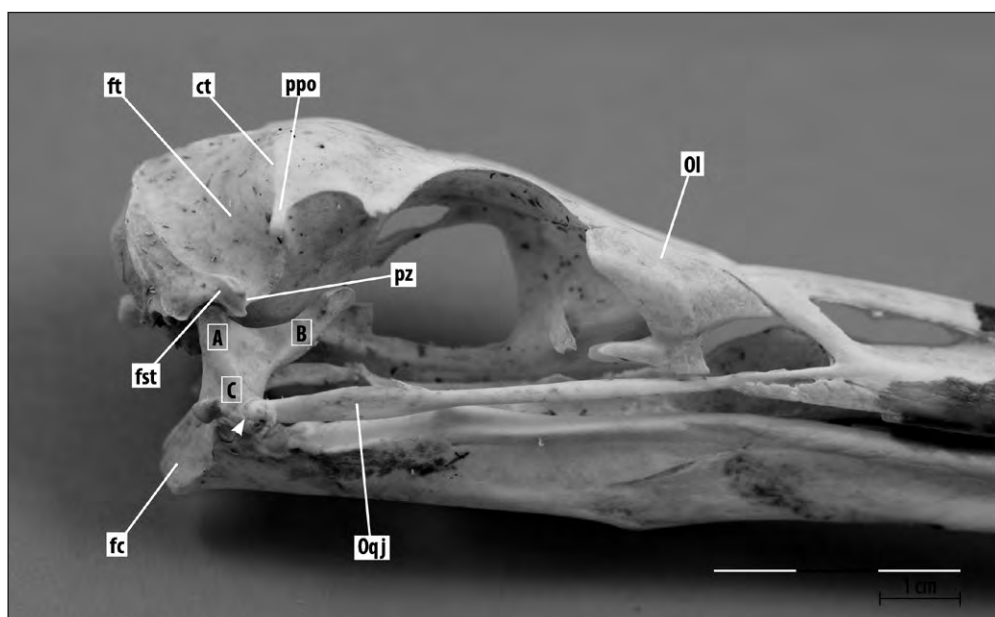
površinski in globoki del. **Nastale so močne žvekalne mišice.**

V tem razvojnem toku je iz skromnega kronskega vzviška mandibule (*eminentia coronoidea*) nastajal vse obsežnejši **koronoidni** ali **kronski podaljšek** (*processus coronoideus*) mandibule, ki se je podaljšal proti temporalnemu oknu. Končno je postal sestavina novega čeljustnega sklepa, skupaj z luskasto kostjo (senčnico) lobanje (Sl. 80), medtem ko je sklep s kvadratno kostjo krnel in odpadel.

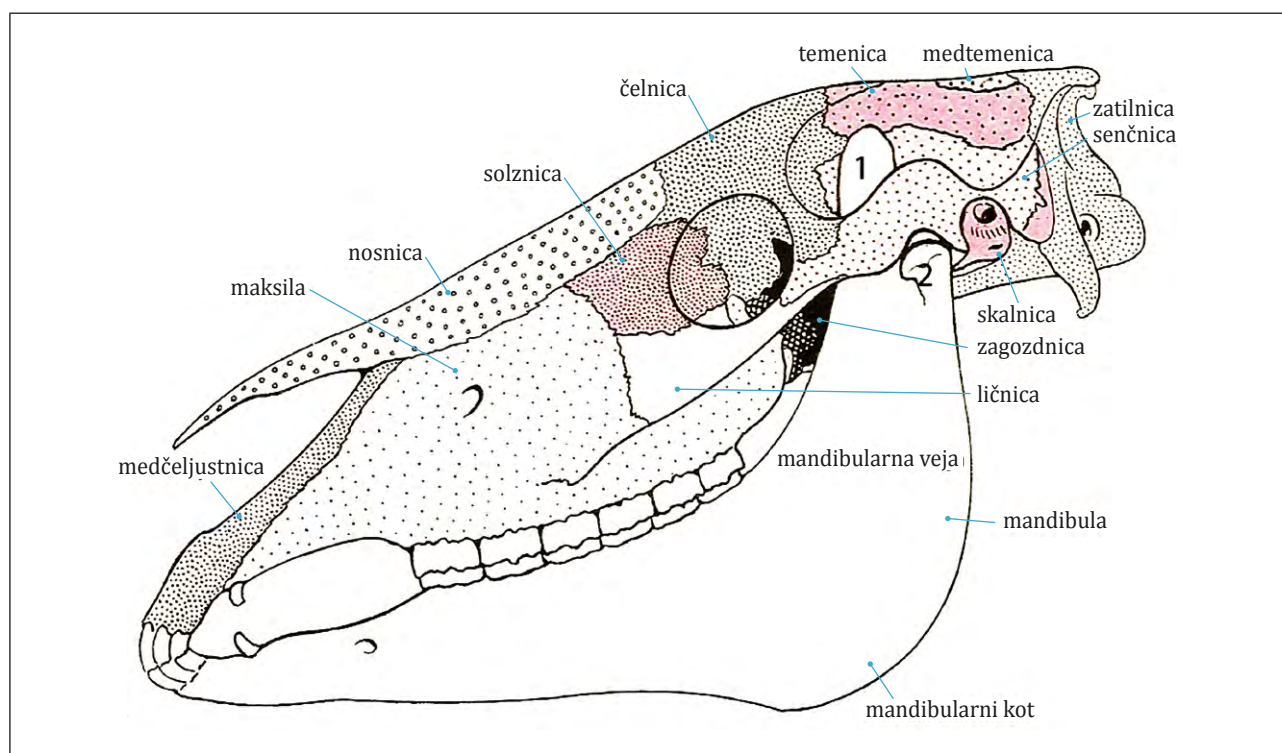
Sklepna kost mandibule in kvadratna kost sta se manjšali in se ločili od sklepa. Priključili sta se srednjemu ušesu kot dodatni slušni koščici, značilni za sesalce. Iz sklepne kosti je nastalo **kladivce** (*malleus*) in iz kvadratne **nakovalce** (*incus*). Remodeliranje spodnje čeljustnice in prvotnega čeljustnega sklepa je torej omogočilo dve zadevi: **nastanek novega – drugotnega – čeljustnega sklepa in izboljšanje sistema za prenos zvoka v srednjem ušesu.**



Slika 78: Lateralni pogled na lobanjo in spodnjo čeljustnico (mandibulo) tuatare (*Sphenodon*). Čeljustni sklep je zaradi boljše preglednosti razmaknjen (mandibula je odmaknjena od lobanje); tvorita ga sklepna kost mandibule in kvadratna kost lobanje. (Povzeto po: Liem in sod., 2001, Figure 7 – 19, A)



Slika 79: **Lobanja in spodnja čeljustnica sive čaplje (*Ardea cinerea*)**. Kvadratna kost s svojimi tremi glavnimi podaljški: A = otični podaljšek (*processus oticus*), B = orbitalni podaljšek (*processus orbitalis*) in C = mandibularni podaljšek (*processus mandibularis*). Svetla glava puščice nakazuje sklep med mandibulo in kvadratno kostjo; ct = crista temporalis transversa, fc = kavdalna globel (*fossa caudalis*) mandibule, fst = podsenčnična globel (*fossa subtemporalis*), ft = senčnična globel (*fossa temporalis*), Ol = solznica (*os lacrimale*), Oqj = kvadratojugalna kost (*os quadratojugale*), ppo = postorbitalni podaljšek (*processus postorbitalis*), pz = ličnični podaljšek (*processus zygomaticus*) senčnice. (Foto: Z. Golob)



Slika 80: **Lobanja in spodnja čeljustnica konja**. Čeljustni sklep tvorita mandibula in luskasta kost (senčnica). Spodnja čeljustnica se v zadnjem delu pod pravim kotom dvigne v mandibularno vejo (*ramus mandibulae*), ki oblikuje dva okrajka: koronoidni podaljšek (*processus coronoideus*: 1) in čvršni podaljšek (*processus condylaris*: 2); slednji tvori sklep z luskasto kostjo. **Legenda:** medčeljustnica (*os incisivum*); maksila (*maxilla*); nosnica (*os nasale*); solznica ali solzna kost (*os lacrimale*); čelnica (*os frontale*); temenica (*os parietale*); medtemenica (*os interparietale*); zatilnica (*os occipitale*); senčnica (*os temporale*); skalnica (*os petrosa*); zagozdica (*os sphenoidale*); ličnica (*os zygomaticum*); mandibularni kot (*angulus mandibulae*). (B. Rebesko in L. Rigler: Slikovni priročnik za anatomijo domačih živali. DZS, 1983, Sl. 64)

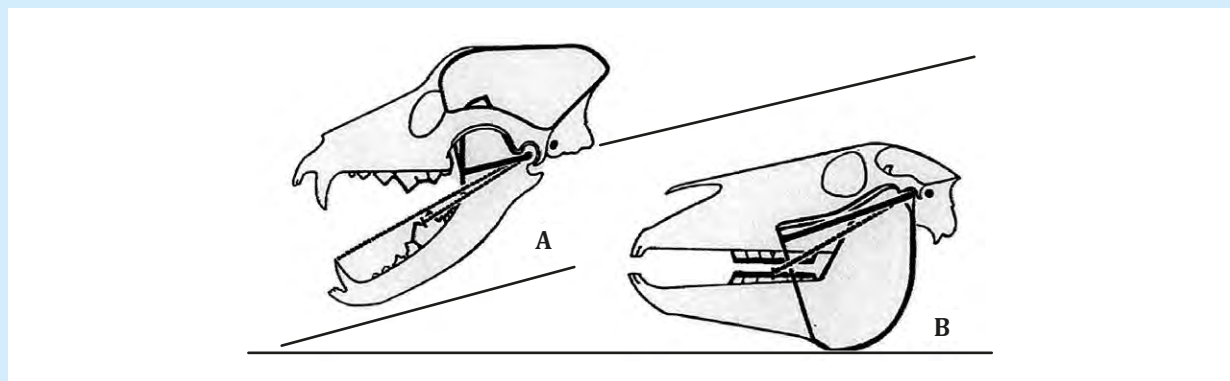
XII. POJASNILO O ŽVEKALNIH MIŠICAH

Nesalci uporabljajo usta za sprejem hrane, ki jo pogoltnejo nerazkosano in neprežvečeno. Prehranjevanje sesalcev se bistveno razlikuje od drugih vretenčarjev po žvečenju hrane (mastikaciji), sesanju in sestavljenem prenosu hrane, vključno s požiranjem. Zobje, kosti lobanje in mišice glave so prilagojeni tem nalogam.

Žvekalne mišice zavzemajo precejšen del glave, vendar pa so posamezne mišice različno močne. Pri nekaterih živalih prevladuje **senčnična mišica** (*m. temporalis*; značilna je za mesojede), pri drugih pa **mišica žvekalka** (*m. masseter*) skupaj z **medialno perutasto mišico** (*m. pterygoideus medialis*; značilni sta za vsejede in rastlinojede živali) (Sl. IX/1 in IX/2). Navedene tri mišice (*m. temporalis*, *m. masseter* in *m. pterygoideus medialis*) zapirajo čeljustni sklep, odpirajo pa ga s svojim krčenjem **dvotrebušna mišica** (*m. digastricus*), **lateralna perutasta mišica** (*m. pterygoideus lateralis*) in še nekatere mišice.

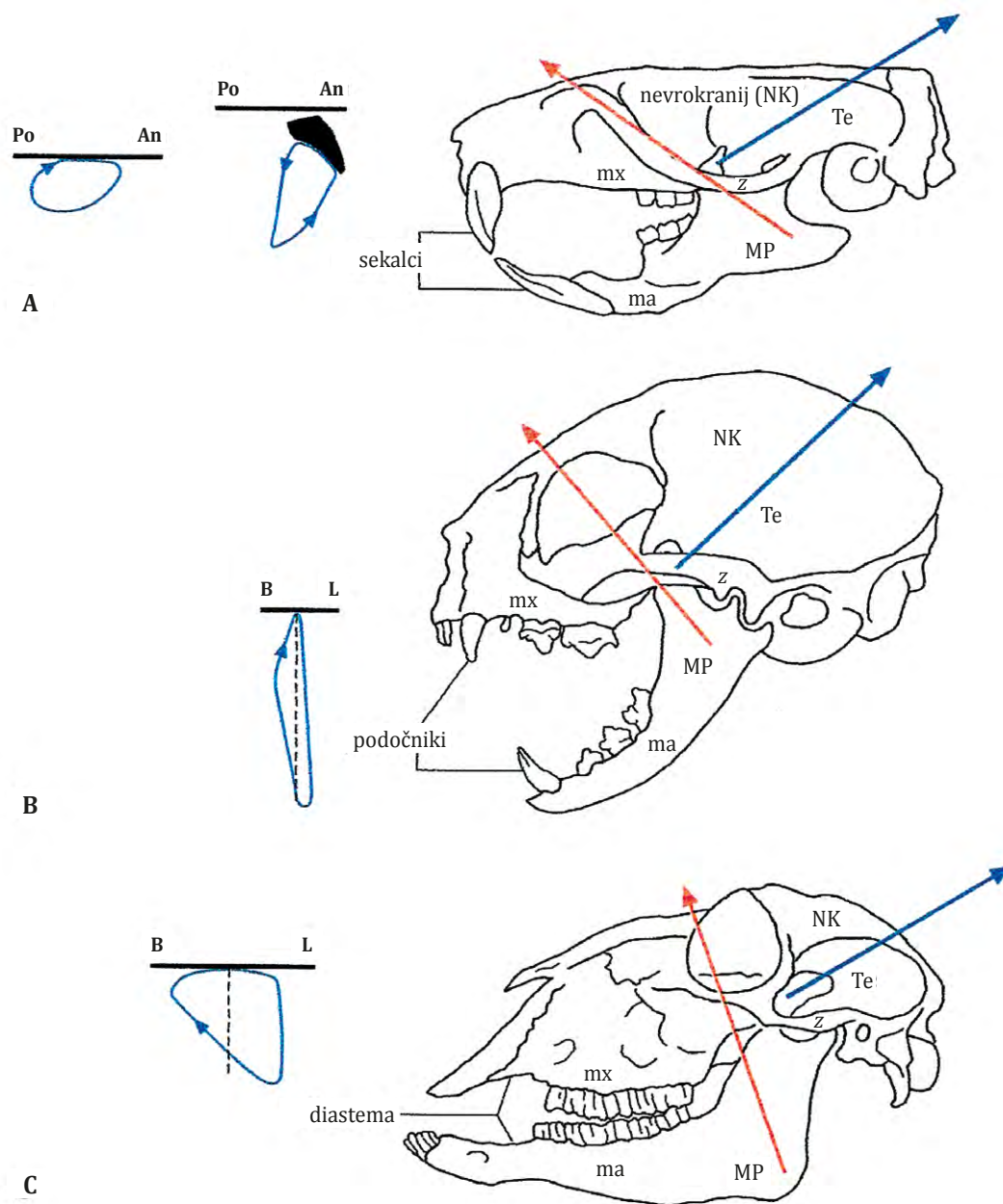
Žvekalne mišice so pri vseh sesalcih anatomsko in funkcionalno sestavljene, njihova relativna velikost, smer delovanja in predelitev z vezivnimi trakovi (fascijami) pa zelo variira pri različnih vrstah, in to v povezavi s posebnim, za vrsto značilnim načinom zapiranja čeljusti.

Žvečenje (mastikacija) je proces, pri katerem se hrana drobi, kosa, reže ipd. z **mehanično prebavo** v ustni votlini. Pri tem lica in jezik delujejo tako, da se hrana umesti med zobe. Žvečenje terja natančno mišično gibanje in artikulacijo čeljustnega sklepa. Pravilno delovanje jezika je prav tako odločilno, urejajo pa ga t. i. zunanje mišice jezika.



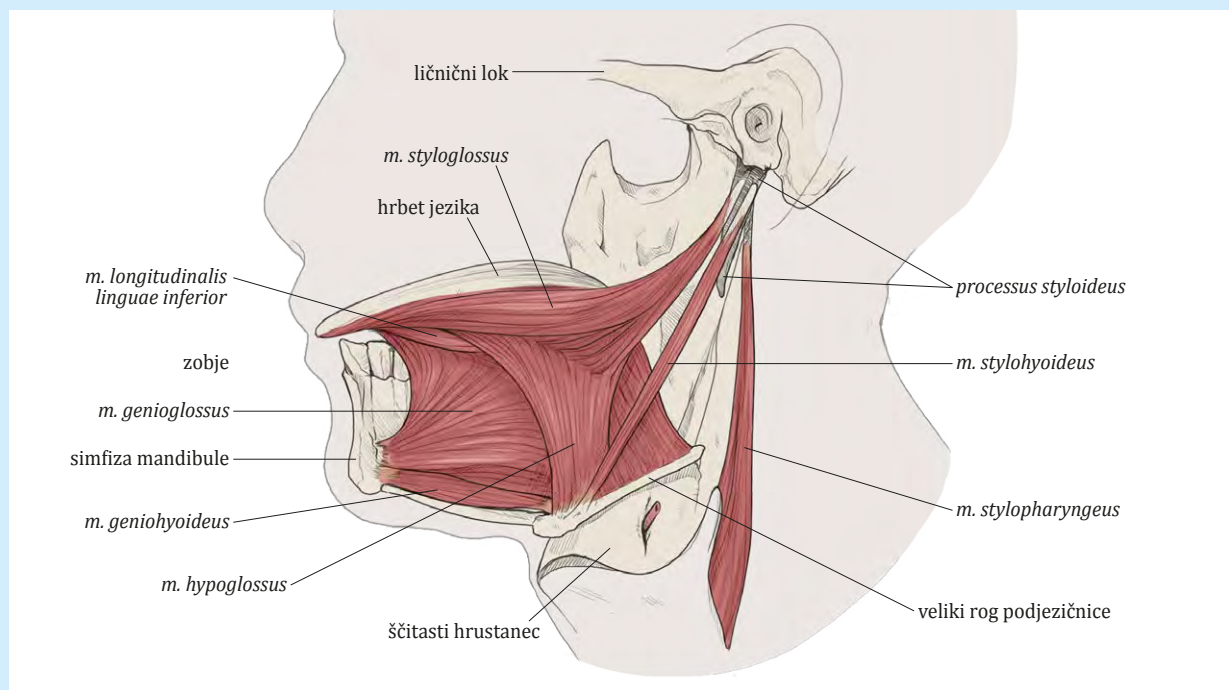
Slika XII/1 Stilizirana lobanja in mandibula mesojeda (A) in rastlinojeda (B). Čeljusti mesojedov so grajene za hitro delovanje; senčnična mišica (*m. temporalis*) je obsežna. Čeljust rastlinojedov služi temeljitemu (počasnemu) žvečenju hrane; mišica žvekalka (*m. masseter*) je obsežna in senčnična mišica majhna. **Legenda:** Pikčasta črta označuje roko zobnega vzvoda. Pri mesojedu sta naznačeni dve: daljša za zagrabitve plena in krajša za rezanje in žvečenje.

Za žvečenje sta značilni **prečno premikanje zob** in **enostransko** (unilateralno) **žvečenje**. Obojestransko (bilateralno) žvečenje se sicer tudi pojavlja pri nekaterih glodavcih, vendar je enostransko žvečenje glavna oblika žvečenja, ki sesalce razlikuje od drugih vretenčarjev. Žvečenje vključuje ritmično gibanje zgornje in spodnje čeljusti ter jezika. Spodnja čeljust (mandibula) se lahko giblje v različnih smereh: dorzalno (navzgor), ventralno (navzdol), anteriorno (naprej), posteriorno (nazaj), bukalno (lateralno proti zobem in licu) in lingvalno (proti jeziku) (Sl. IX/2).



Slika XII/2 Stilizirana lobanja in mandibula glodavca (A), mesojeda (B) in rastlinojeda (C) na desni strani slike in gibanje spodnje čeljustnice (mandibule) med žvečenjem na levi strani slike. Pri glodavcu je prikazano anteriorno – posteriorno gibanje spodnje čeljustnice med žvečenjem (mastikacija; položni oval) in med glodanjem (pokončni oval). Pri mesojedu in rastlinojedu je prikazano bukalno – labialno gibanje spodnje čeljustnice med žvečenjem. **Legenda:** *Po* = posteriorno; *An* = anteriorno; *mx* = maksila; *ma* = mandibula; *MP* = *m. masseter* in *m. pterygoideus medialis*; *Te* = *m. temporalis*; *NK* = nevrokranij (del lobanje, ki obdaja možgane); *B* = bukalno (lat. *buccalis* = ličen, ki se nanaša na lice; proti licu); *L* = lingvalno (lat. *lingualis* = jezičen, ki se nanaša na jezik; proti jeziku); *z* = *arcus zygomaticus* (ličnični lok); **diastema** = prostor med sosednjima zoboma v isti zobni vrsti (medzobni presledek), razporek. **Rdeča puščica** = približna smer vleka mišice žvekalke in medialne perutaste mišice (*MP*). **Modra puščica** = smer vleka senčnične mišice.
(Vir: C. E. Wall in K. K. Smith, 2001)

Gibanje jezika med žvečenjem zagotavljajo **zunanje jezične mišice**. Med njimi so najpomembnejše tiste, ki jezik pritrjujejo na simfizo spodnje čeljustnice (*m. genioglossus*), na podjezičnico (*m. hyoglossus*) in na stiloidni podaljšek skalnice (*m. styloglossus*) (Sl. IX/3). Mišično maso jezika tvorijo **notranje jezične mišice**, ki so razporejene v navpičnih, prečnih in vzdolžnih mišičnih snopih.



Slika XII/3 Shematični prikaz položaja glavnih zunanjih mišic jezika pri človeku. Genioglosna mišica (*m. genioglossus*) poteka z mandibule v jezik in poteza jezik navzven. **Hioglosna mišica** (*m. hyoglossus*) poteka s podjezičnice na lateralno stran jezika; jezik poteza navzdol in navzad. **Stiloglosna mišica** (*m. styloglossus*) izvira s stiloidnega podaljška (*processus styloideus*; stiloiden = zašiljeni palci podoben) senčnice in se prirašča na lateralni rob jezika; jezik dviga in krči. **Geniohoidna mišica** (*m. geniohyoideus*) poteka z mandibule na podjezičnico; dviga ali poteza mandibulo navzdol. **Stilohoidna mišica** (*m. stylohyoideus*) izvira s stiloidnega podaljška senčnice in se pripenja na podjezičnico; dviga podjezičnico oz. grlo in jezik. Prikazana je tudi spodnja vzdolžna mišica jezika (*m. longitudinalis linguae inferior*), ki spada med notranje mišice jezika. (Vir: Gray 1019; obris glave je delo Pie Cigler)

e) Kinetična in akinetična lobanja

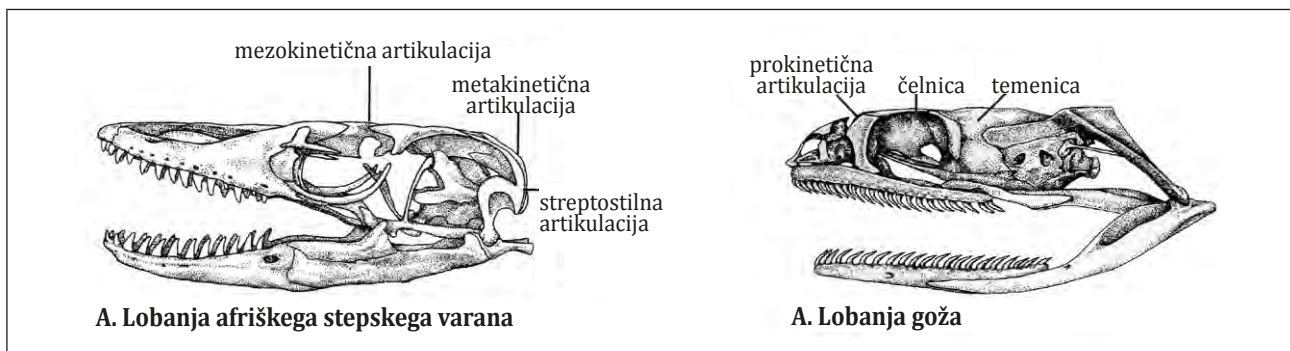
Pri kinezi lobanje obravnavamo gibljivost med zgornjo čeljustjo in lobanjo. To sposobnost ima večina vretenčarjev, npr. ribe kostnice, večina plazilcev in ptiči. Govorimo o **kinetični lobanji** (Sl. 81). Kinetične lobanje nimajo sodobne dvoživke, želve, krokodili in sesalci. V tem primeru govorimo o **akinetični lobanji**.

Tako kineza kot akineza imata svoje prednosti. **Akinetična lobanja sesalcev** omogoča mladičem lažje **sesanje**. Juvenilni in odrasli sesalci lahko **žvečijo** čvrsto, natančno in varno z nizi posebnih zob.

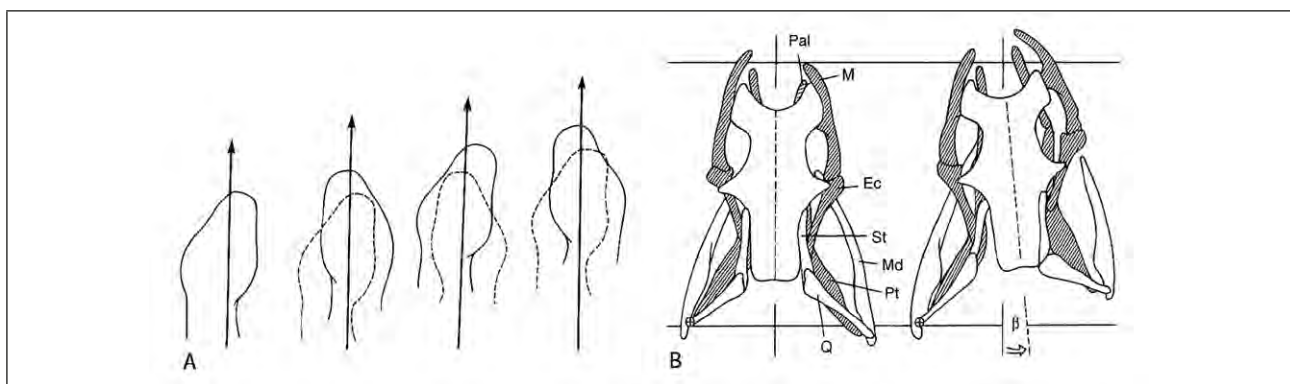
Kranialna kineza omogoča način hitrega spreminjanja velikosti in konfiguracije ust. Pri

ribah in drugih vretenčarjih, ki se hranijo v vodi, hitra kineza nenadno zniža tlak v ustni votlini, tako da žival lahko poseša plen. Kranialna kineza omogoča, da se z zobmi opremljene kosti **prožno premaknejo** v ugoden položaj za hitro hranjenje.

Nekatere ribe lahko sunejo svoje sprednje z zobmi opremljene kosti naprej, da dosežejo izbrani plen. Mnoge ribe in plazilci s kinetično lobanjo lahko zobe zgornje čeljusti reorientirajo glede na plen, da dosežejo ugodnejši položaj za zajetje plena ali za prestavitev plena v položaj, ki je primernejši za goltanje. V tem primeru kineza omogoča skladno delovanje obeh čeljusti. Usklajevanje zajema tudi gibe levo – desno (Sl. 82).

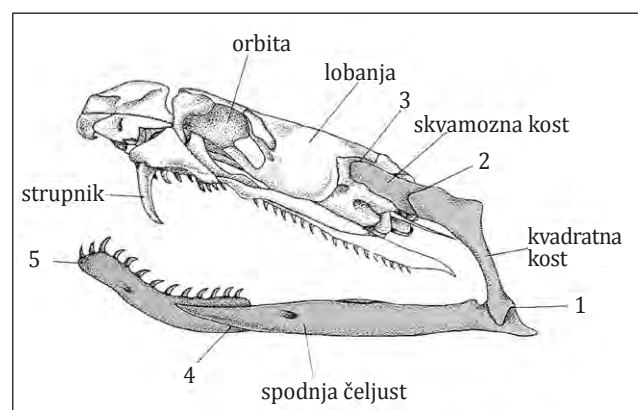


Slika 81: Kineza lobanje pri kuščarjih (A: afriški stepski varan, *Varanus exanthematicus*) in kačah (B: gož, *Nerodia rhombifer*). Lobanja kuščarjev in kač ima pregibno nebico, ki omogoča dorzoventralen upogib (sklepi med nebico, krilatko in ektopterigoidno kostjo. V drugih pogledih se lobanji kuščarjev in kač bistveno razlikujeta. Za kuščarje so značilne mezokinetična (sklep med temenico in čelnico), metakinetična (sklep za lobanjo) in streptostilna artikulacija (sistem sklepov omogoča odprtje ust: mandibula in nebica sta hkrati potisnjeni navzpred), za kače pa prokinetična lobanja (sklep med čelnico in predčelnico). Streptostilno kinezo lobanje imajo vsi kuščarji, razen družine kuščarice (*Lacertidae*). (Vir: Prirejeno po Poughu in sod., 2004)

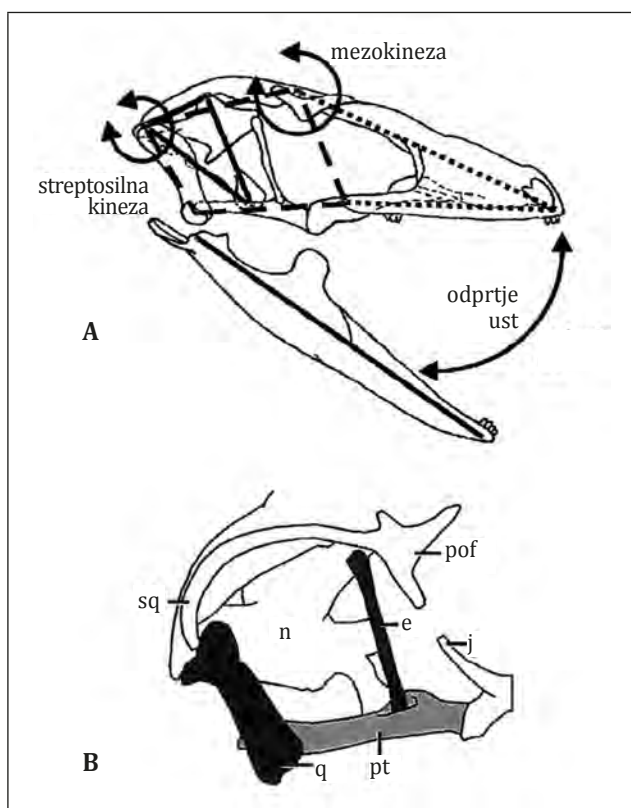


Slika 82: Požiranje pri ameriški podganarici (*Elaphe obsoleta*), ki spada med velike nestrupene kače (zraste do 2,5 m). A: Obrisi kačine glave med zaporednimi požiralnimi gibi. B: Premične kosti glave (črtano) se na eni strani pomaknejo ob plenu nekoliko naprej, nato sledi faza odmora v novem položaju. Premične kosti nasprotne strani glave se pomaknejo naprej. Pri takšnem recipročnem gibanju čeljusti potujejo vzdolž plena. Poleg čeljusti se premakne tudi lobanja, in sicer v stran od osi požiranja (puščica, β). Ec = ektopterigoidna kost; M = maksila; Md = mandibula; Pal = nebica (*os palatinum*); Pt = pterigoidna kost; Q = kvadratna kost; St = supratemporalna kost. (Vir: Prirejeno po Poughu in sod., 2004)

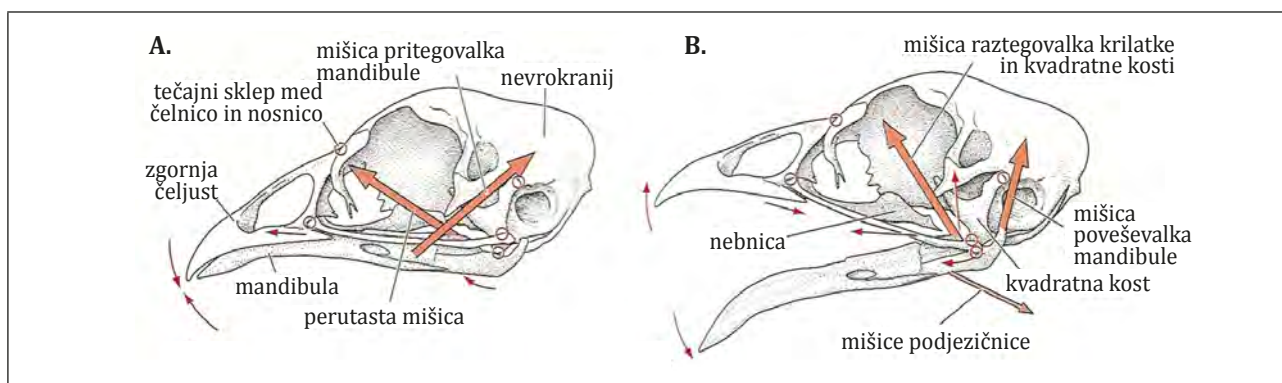
Čeljusti kač (npr. kobre) imajo vrsto **pregibnih stikov** (Sl. 83), poleg sklepa med kvadratno kostjo in spodnjo čeljustnico še sklep med kvadratno in luskasto kostjo ter med luskasto kostjo in lobanjo. Pri spodnji čeljustnici sta še dve pregibni mesti, in sicer nekje na polovici njene dolžine (Sl. 83, 4) ter medialno spredaj (Sl. 83, 5), kjer polovici spodnje čeljustnice nista čvrsto zrasli.



Slika 83: Lobanja kobre. Premična mesta kosti so označena s števkami. 1 = sklep med kvadratno kostjo in spodnjo čeljustnico, 2 = sklep med kvadratno in luskasto kostjo, 3 = stik med luskasto kostjo in lobanjo, 4 = premični stik pri spodnji čeljustnici, 5 = stik med levo in desno polovico spodnje čeljustnice.



Slika 84: Grafična predstavitev kineze lobanje pri kuščarjih (A) in anatomskega razmerja med kvadratno (q), pterigoidno (pt) in epipterigoidno kostjo (e) pri varanu (B). Legenda: n = nevrokranij, sq = luskasta kost, j = jugalna kost (ličnica). (Vir: Herrel in sod., 2004, za Sl. 84 A ter Moazem in sod., 2009, za Sl. 84 B)



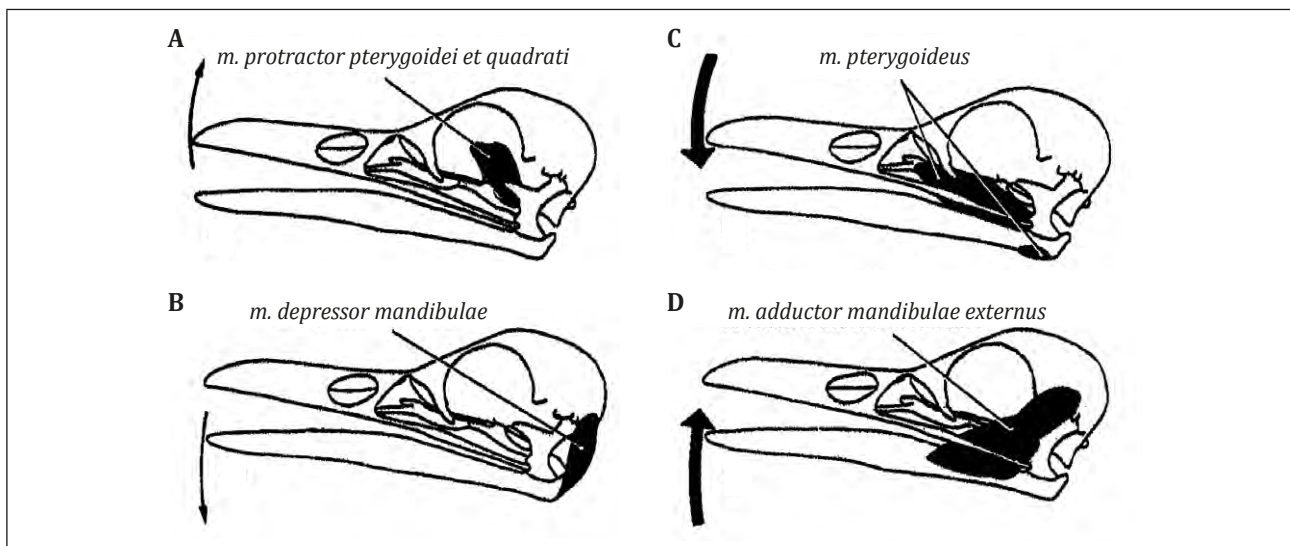
Slika 85: Piščanec z zaprtimi (levo) in odprtimi čeljustmi (desno). (Vir: Liem in sod., 2001, stran 547)

Spust spodnje čeljusti povzroči s svojim krčenjem **mišica povešalka mandibule** (*m. depressor mandibulae*; Sl. 86 B), ki se pripenja na lobanjo predvsem v podsenčnični jami (*fossa subtemporalis*; Sl. 79 fst) in se nasaja na zadnjem koncu mandibule, v njeni globeli (*fossa caudalis*; Sl. 79 fc). Zaprtje čeljusti zagotavljata **perutasta mišica** (*m. pterygoideus*; Sl. 86 C) in **mišica pritegoval-**

Kinetično lobanjo imajo tudi sodobni ptiči (Sl. 79). Po funkciji je lobanja ptičev iz štirih enot, ki so: (1) nevrokranij, (2) nebnica s kvadratno kostjo, (3) zgornja čeljust in (4) spodnja čeljust.

Ptiči razprejo čeljusti z dvigom zgornje in spustom spodnje čeljusti (Sl. 85 A, Sl. 86 A, B). Dvig zgornje čeljusti omogoča **prečni tečajni sklep** med nebnico in nosnico (Sl. 85) in **mišica raztegovalka krilatke in kvadratne kosti** (*m. protractor pterygoidei et quadrati*; Sl. 86 A), ki s svojim krčenjem potisne »most nebnice in kvadratne kosti« navzpred ter s tem raztegne in dvigne zgornjo čeljust. Takšno delovanje mišice omogoča njeno pripetje na bazo medočesnega pretina (*septum interorbitale*) in (dvodelna) nasaditev na krilatko (*os pterygoideum*) ter kvadratno kost (*os quadratum*).

ka mandibule (*m. adductor mandibulae*); Sl. 86 D). Perutasta mišica (*m. pterygoideus*) je pri papigah pomembna tudi za pomikanje spodnje čeljusti navzpred in za spuščanje zgornje čeljusti med žvečenjem, pri žolnah pa za blažitev sunkov, ki nastanejo pri udarjanju s kljunom v drevesno deblo.



Slika 86: Shematičen prikaz glavnih štirih mišic, ki s svojim delovanjem odpirajo in zapirajo čeljusti ptičev. (Prirejeno po Büchlerju, 1981)

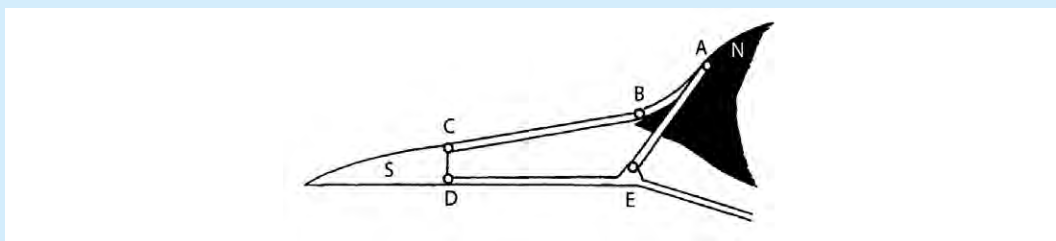
Kranialna kineza omogoča ptičem vrsto alov in graditev gnezd, čiščenje perja idr. Zagotavlja stalno vidno linijo (polje) med hranjenjem. opravil s čeljustmi, npr. odpiranje semen in izluščanje užitnih delov, oprijemanje raznih materi-

XIII. POJASNILO O TIPIH KINEZE LOBANJE PTIČEV

Vsi sodobni ptiči pregibajo zgornjo čeljust oz. nekatere dele čeljusti glede na nevrokranij. Mehanizem kranialne kineze (kinetike, kinematike) vključuje – poleg zgornje čeljusti – razne dele lobanje, spodnjo čeljust, kvadratno kost, nebico, kvadratojugalno kost, nekatere čeljustne mišice, vezi in razne sklepe ter koščena stanjšanja (upogibne tečaje). Skratka, dovršen del struktur ptičje glave sodeluje pri kinezi lobanje.

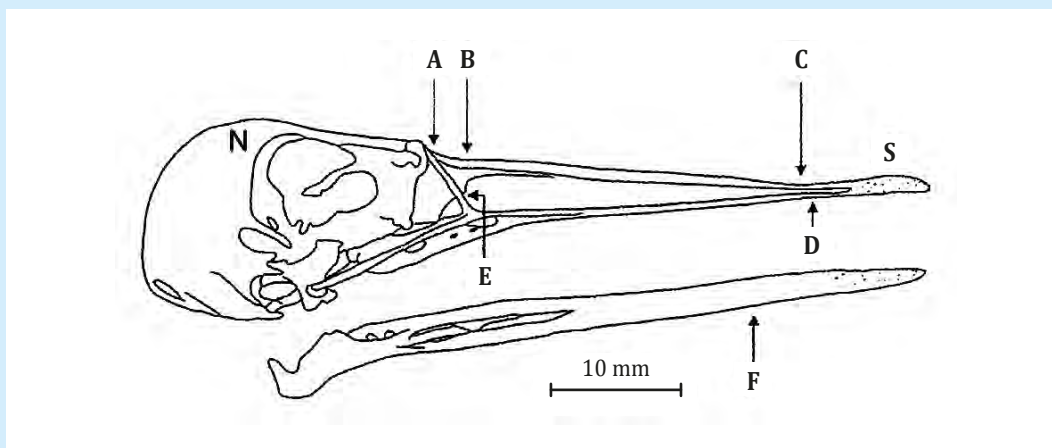
Kinezo lobanje ptičev torej omogočajo poleg sinovialnih sklepov tudi upogibni deli kosti; gre za upogibnost (fleksibilnost), ki jo omogočajo stanjšanja kosti, upogibno mesto pa imenujemo tečaj, npr. tečaj med čelnico in nosnico (Sl. 82). Mesto tega kraniofacialnega tečaja, tj. med zgornjo čeljustjo in nevrokranijem, kakor tudi položaj dorzalnega in lateralnega dela nosnice, vidimo pri lobanji sive čaplje (Sl. 76).

Kinezo lobanje opredeljujemo anatomske, vendar se je uveljavila tudi **funkcionalna definicija**, ki je uporabnejša (Sl. XIII/1, Sl. XIII/2). Po slednji je zgornja čeljust iz dorzalnega opornika (A – C), dveh lateralnih (A – E), dveh ventralnih, ki sta včasih združena v enega (D – E), in simfize (S).



Slika XIII/1 Funkcionalna opredelitev zgornje čeljusti ptičev: Modelni prikaz petih kinetičnih tečajev.

Ogrodje skeleta z upogibnimi (tečajnimi) mesti je vpeto med simfizo (S) in nevrokranijem (N). Vseh pet upogibnih mest najdemo le pri nekaj rinohokinetičnih ptičih. Upogibna mesta so označena z velikimi črkami. A = mesto na lateralnem oporniku kinetične zanke blizu stika z nevrokranijem; B = mesto na dorzalnem oporniku blizu stika z nevrokranijem ali mezetmoidnim podaljškom; C = mesto na dorzalnem oporniku blizu stika s simfizo; E = mesto na lateralnem oporniku blizu stika z ventralnim opornikom. (Op.: Poleg navedenih mest obstajajo še upogibna mesta na nebici in kvadratojugalni kosti). (Vir: Zusi, 1984)

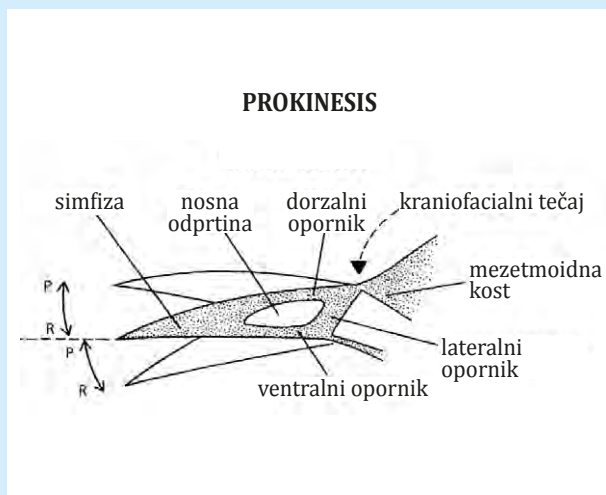


Slika XIII/2 Upogibne zone pri zgornji čeljusti prodnika (*Calidris canutus*); pogled s strani. Spodnja čeljust je odmaknjena od lobanje. Legenda: Tečajna upogibna mesta kot na Sl. XI/1; A = zona flexoria craniofacialis lateralis; B = zona flexoria craniofacialis medialis; C = zona flexoria rostradorsalis; D = zona flexoria rostroventralis; E = zona flexoria nasalis dorsalis; F = zona flexoria mandibularis; N = nevrokranij; S = simfiza maksile. (Prirejeno po: S. W. S. Gussekloo, 2000)

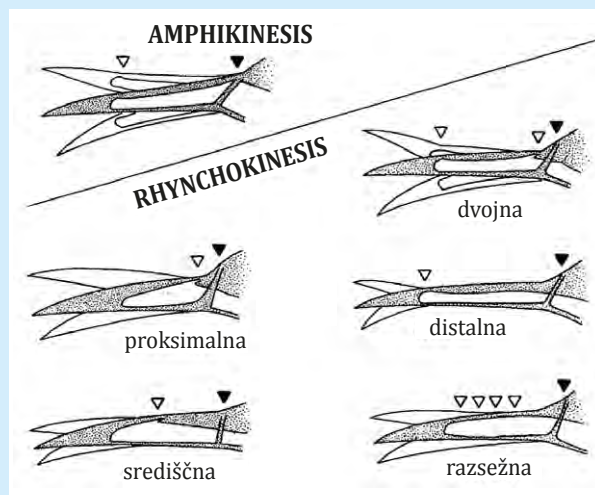
Kranialna kineza vključuje rotacijo (vrtenje) zgornje čeljusti navzgor (dvig) in navzdol (spust) glede na nevrokranij. Ti gibanji običajno poimenujemo **protrakcija** in **retrakcija** (Sl. XIII/3). Protrakcija in retrakcija pomenita rotacijo v smeri nad ali pod (običajnim) zaprtim položajem čeljusti.

Osnovne oblike kineze lobanje ptičev po R. L. Zusiju (1984) so tri: **prokineza** (*prokinesis*), **rinohkineza** (*rynchokinesis*) in **amfikineza** (*amphikinesis*).

Prokineza (gr. *pro* = spredaj + *kinesis* = premikanje, gibanje): Zgornja čeljust je v svojem poteku nepregibna in se vrti (upogiba) le okrog kraniofacialnega prečnega tečaja (Sl. XIII/2). V nekaj primerih imajo ptiči kraniofacialni tečaj iz pravega (sinovialnega) sklepa. Nosni odprtini sta kratki.



Sl. XIII/3 Prokineza: Upogibno mesto se nahaja samo pri kraniofacialnem tečaju. Pikčasta figura predstavlja zgornjo čeljust v običajnem zaprtem položaju, P = protrakcija; R = retrakcija. Zgornja čeljust se lahko odpre (zgornji svetli lik čeljusti) in zapre (retrahira) do te mere (spodnji svetli lik čeljusti), da je nižje kot pri običajni zaprti čeljusti. (Vir: Zusi, 1984)



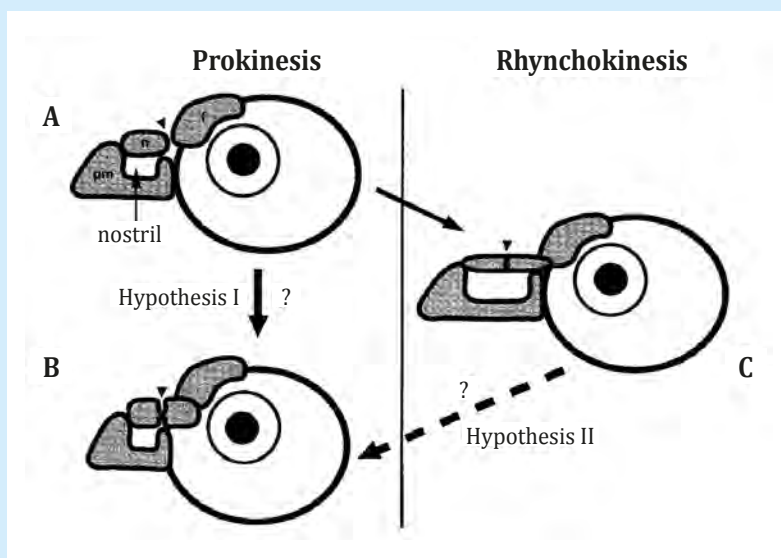
Slika XIII/4 Prikaz upogibnih mest pri amfikinezi in petih oblikah rinohkineze (proksimalna, središčna, dvojna, distalna in ekstenzivna ali razsežna). Legenda: polno kazalo = kraniofacialni tečaj; prazno (svetlo) kazalo = dodatni tečaj(i) na dorzalnem loku. (Vir: Zusi, 1984)

Amfikineza (gr. *amphi* = na obe strani; dvostranska kineza): Od prokineze se razlikuje po tem, da se nosni odprtini raztezata navzad skoraj do kraniofacialnega tečaja, dorzalni in ventralni opornik pa sta upogibna v bližini simfize (Sl. XIII/4, prazno/svetlo kazalo). Dodatno sta lateralna opornika upogibna blizu svoje povezave z dorzalnim opornikom. To omogoča prenos protrakcijskih sil na simfizo preko lateralnega in ventralnega opornika (vzvoda). Med protrakcijo se dvigne celotna zgornja čeljust in dodatno še vrh čeljusti, medtem ko se med retrakcijo čeljust upogibne navzdol. Amfikineza je opisana pri tukalicah (*Rallidae*), vendar imajo nekatere tukalice prokinetično lobanjo.

Rinhokineza (gr. *rhyncho* = kljun): Nosni odprtini sta podaljšani. Pri vseh oblikah rinhokineze je dorzalni opornik upogiben rostralno od baze zgornje čeljusti, ki jo razmejujeta lobanjski pripetji lateralnih krakov nosnice. Središčna rinhokineza je značilna za večino tekačev in tinamid, zato jo imenujemo tudi **paleognatna rinhokineza**.

Večina deževnikov (*Charadiidae*) ima dvojno rinhokinezo, prav tako večina plevic in žličark (*Threskiornithidae*). Žerjavi (*Gruidae*) imajo dvojno rinhokinezo, vendar brez pregibnega mesta E (gl. Sl. XIII/1, E) na lateralnem oporniku nosnice v bližini ventralnega opornika kinetične zanke zgornje čeljusti. Galebi (*Laridae*) imajo dvojno ali proksimalno rinhokinezo, martinci in sloke (*Scolopacidae*) pa vse mogoče oblike rinhokineze, razen središčne. Škarjekluni (*Rynchopidae*) imajo proksimalno in dvojno rinhokinezo, prav tako golobi (*Columbidae*).

Že iz zgornjega bežnega prikaza je mogoče spoznati, da imajo sodobni ptiči različne oblike kineze lobanje, prilagojene na različne načine hranjenja. Tudi pri prokinezi lahko govorimo o nekaterih razlikah, predvsem o standardni obliki in o (psevdo)prokinezi (Sl. XIII/5).



Slika XIII/5 Shematični prikaz standardne prokineze vrane, *Corvus* (A), (psevdo)prokineze pri papigi skobčevki, *Melopsittacus undulatus* (B) in rinhokineze (C) ter dveh hipotez o nastanku (psevdo)prokinetične čeljusti papige. Legenda: f = čelnica (*os frontale*); n = nosnica (*os nasale*); pm = premaksila (*os premaxillare*); glava puščice kaže na tečajni sklep med nosnico in čelnico (A), pri nosnici (B) oz. pri dorzalnem loku zgornje čeljusti (C). (M. Tokita, 2003)

2.2.3.2 Plazilci (*Reptilia*)

V to skupino združujemo parareptile in evreptile (prave plazilce). Želve (parareptili) nimajo okna v senčnici (anapsidna lobanja), medtem ko

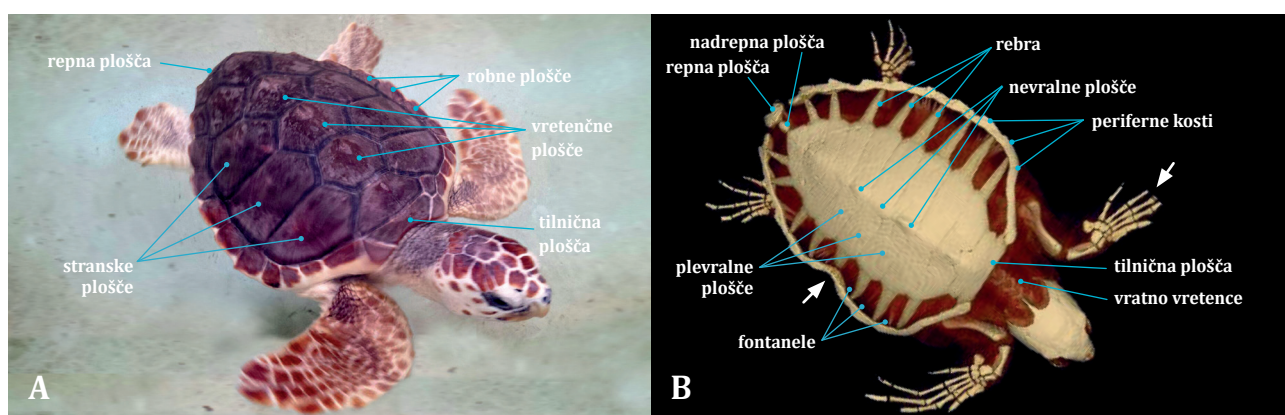
imajo evreptili dve okni (diapsidna lobanja).

Parareptili (*Parareptilia*, gr. *para-* = poleg, vzporedno, nepravilo). K parareptilom tradicionalno uvrščamo **želve** (*Testudines*) in nekatere

fosilne skupine. Želve so se najprej pojavile v poznem triasu; tedaj so že imele značilen koščeni **oklep** iz dorzalnega (karapaks) in ventralnega dela (plastron). **Karapaks** je sestavljena koščena tvorba: vretenca trupa in rebra so zlita s koščeniimi kožnimi (dermalnimi; *dermis* = usnjica) ploščami. Glavni del karapaksa tvorijo plevralne (rebrne) in nevralne (vretenčne) koščene plošče, ki so endoskeletnega izvora. Eksoskeletnega (dermalnega) izvora pa so tilnična, periferne, nadrepna (suprapigalna) in repna (pigalna) plošča karapaksa (Hirasawa in sod., 2013) (Sl. 87 B). **Plastron** sestavlja devet zlitih kosti, štiri

parne in ena neparna koščena plošča. V plastron so vključena abdominalna rebra. Koščeni oklep obdaja okolčje in oplečje ter vse notranje organe, pokriva pa ga plast roženih (epidermalnih) plošč. Skozi sprednjo odprtino se iz oklepa iztegujejo glava z vratom in sprednje okončine (Sl. 87), skozi zadnjo pa rep in zadnje okončine.

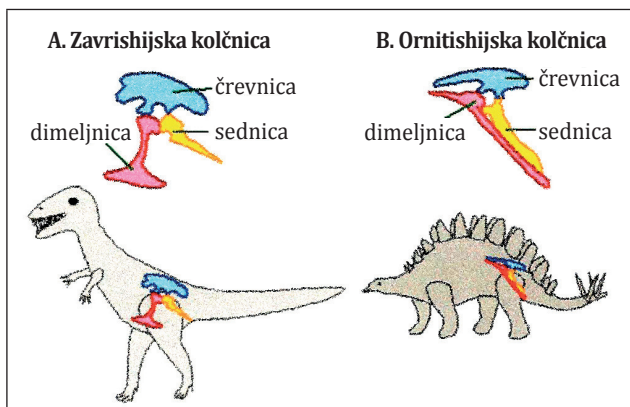
Evreptili (*Eureptilia*, gr. *eu-* = dober, prav, pravi) so diapsidi, najstarejši je bil *Petrolacosaurus* iz poznega karbona. Med radiacijo (širitvijo) evreptilov sta nastali dve glavni liniji, *Lepidosauromorpha* in *Archosauromorpha*.



Slika 87: **Hrbtne rožene plošče (A) in hrbtni koščeni ščit (karapaks, B) karete (*Caretta caretta*).** **A:** Tilnična, robne, vretenčne (pet), stranske ali rebrne (2-krat štiri) in repne plošče (lat. *scutum* = ščit, zaščita; množ. *scuta* = plošče). **B:** Računalniško-tomografski (CT) posnetek skeleta karete z dorzalne strani. Trup pokriva karapaks, ki ga sestavljajo periferne kosti, zlite v periferni lok, tilnična plošča, plevralne (rebrne) plošče, nevralne (vretenčne) plošče, nadrepna plošča in repna plošča. Nevralne plošče so sicer dobro zlite s plevralnimi, vendar razmeroma obsežne fontanele (mečave) kažejo na mlajšo žival. Fontanele so prostori med rebri in karapaksom, ki jih pri odraslih kareтах zapolni kostno tkivo. **Opomba:** Žival je utrpela vsaj dve telesni poškodbi (puščici), domnevno pri trkih s plovili. (Poimenovanje po J. Wyneken: The anatomy of sea turtles, www.ivis.org.; IVIS = International Veterinary Information Service; opis skeleta želv je dosegljiv tudi na: users.clas.ufl.edu/sdef/.../sea_turtle_skeletal_anatomy.pdf) (Foto: Z. Golob)

Lepidosauromorpha. **Lepidozavri** (*Lepidosauria*) so **prakušarji** (*Rhynchocephalia*), **kušarji** (*Sauria*) in **kače** (*Serpentes*). Od sodobnih prakušarjev se je ohranila le **tuatara** (*Sphenodon punctatus*), ki se nahaja na nekaterih območjih Nove Zelandije. Ta rod ima primitivno lobanjo, podobno lepidozavrom iz perma/triasa, s popolnima temporalnima lokoma, ki opredeljujeta zgornje in spodnje temporalno okno (Sl. 78). Pri kušarjih manjka zgornji lok, pri kačah pa zgornji in spodnji lok. Zaradi tega imajo kušarji in še posebno kače gibljivejše čeljusti, kar je pomembno za ulov in požiranje plena (Sl. 82, 84).

Kače, kušarji in skupine tropskih ali subtropskih plazilcev **kolutnikov** (*Amphisbaenidae*) spadajo med **luskarje** (*Squamata*). Kolutniki imajo le eno pljučno krilo. Rijejo po zemlji, njihovo telo je črvaste oblike in na njem vidimo v pravilnem zaporedju nekoliko poglobljene obročje. Glava in rep sta topo zaokrožena, pri vseh manjkajo zadnje in pri nekaterih tudi sprednje okončine. Okončin podobno kot kače nimajo tudi nekatere vrste kušarjev (npr. slepec). Prisotnost ali odsotnost okončin sama po sebi ne omogoča razlikovanja med praviimi kušarji in kačami. Primerneje je upoštevati razlike v zgradbi skeleta in še posebej lobanje.



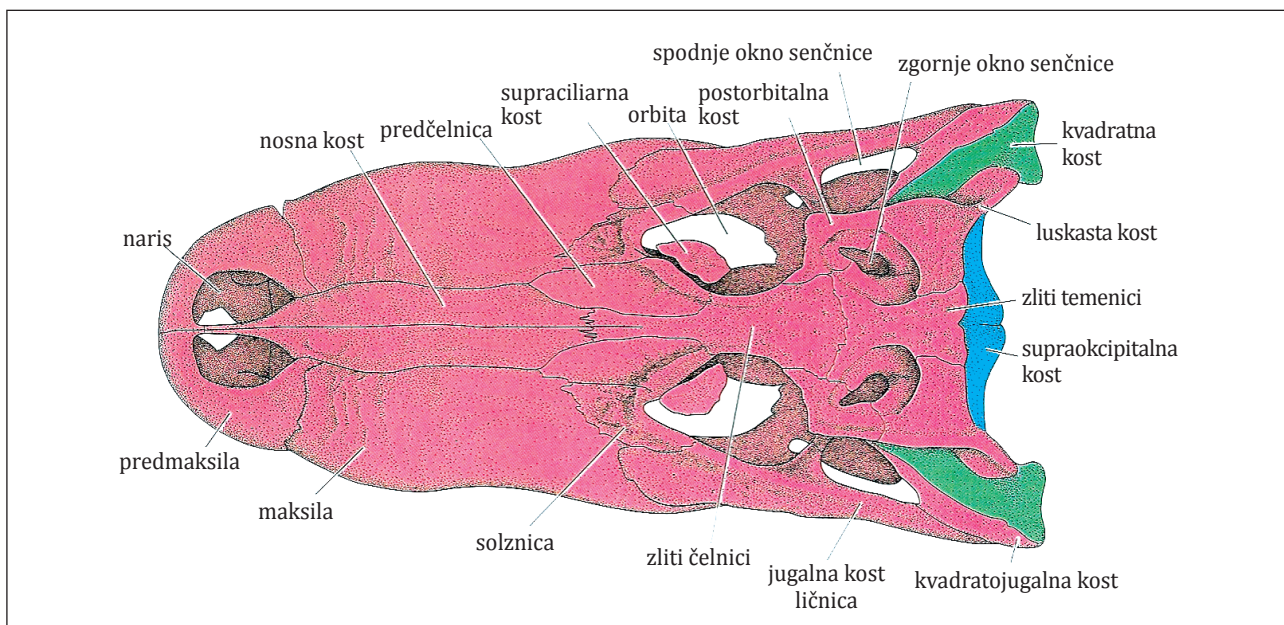
Slika 88: Dva tipa obroča medenične okončine pri dinozavrih. A: Zavrishijska kolčnica, pri kateri sta sednica (*os ischii*) in dimeljnica (*os pubis*) narazen. B: Ornitishijska kolčnica, pri kateri sta sednica in dimeljnica vzporedni. (Prirejeno po <http://www.enchantedlearning.com/subjects/dinosaurs/dinoclassification/>)

Archosauromorpha. Med arhozavromorfe štejemo nekaj izvornih skupin, majhne diapside (op.: poznani le v fosilni obliki) in zelo veliko skupino **arhozavrov**, ki vključuje **krokodile**, **dinozavre** in **ptiče**. Arhozavromorfi so razvili poleg štirinožne hoje tudi gibanje na dveh okončinah (bipedalizem). Plečni okončini sta nazadovali (zakrneli), medtem ko sta medenični okončini postali glavni za nošenje telesne mase in za giba-

nje (Sl. 88 A). Njihova lobanja je diapsidna, nastalo pa je še dodatno predorbitalno okno (*fenestra antorbitalis*) med zgornjo čeljustnico (*os maxillae*) in solzno kostjo (*os lacrimale*).

Dinozavri vključujejo dva sestrška klada arhozavrov, **Saurischia** in **Ornithischia**, ki se razlikujeta po zgradbi medenice. Pri zavrishijih so namreč kosti **medenice** (*pelvis*), **črevnica** (*os ilii*), **sednica** (*os ischii*) in **dimeljnica** (*os pubis*), razporejene radiarno (vsaksebi, proč od središča medenice), medtem ko sta pri ornitishijih sednica in del dimeljnice vzporedni ter usmerjeni navzad proti repu (Sl. 88).

Izmed predstavnikov arhozavrov so ptiči, krokodili, aligatorji in njihovi sorodniki (kajmani in gaviali) preživel mezozoik in živijo v sodobnem svetu. Sodobne krokodile so prepoznali že v kamninah pozne krede. Mnoge strukture aligatorjev in krokodilov, še posebej lobanja in nart (*tarsus*), niso zelo oddaljene od primitivnih **tekodontov** (gr. *thece* = posoda + *odont*, *odont* = zob; pomeni, da so zobje v zobnih alveolah; Sl. 27). Pri krokodilih in sorodnikih so se mnoge dermalne koščice lobanje izgubile, podobno kot pri tuatari in luskarjih, predvsem v področju senčnice (*os temporale*). Večina drugih pa se je ohranila (Sl. 89).



Slika 89: Dorzalni pogled na lobanjo aligatorja. Modro je obarvan hondrokranij, zeleno derivati mandibularnega loka in rdeče dermalne kosti. Lobanja je diapsidna, z izrazitim zgornjim in spodnjim oknom. (Vir: Liem in sod., 2001, Figure 7 – 20)

2.2.3.3 Ptiči (*Aves*)

Ptiči imajo diapsidno lobanjo. So potomci mesojedih zavrishijev iz skupine **teropodov** (*Theropoda*; gr. *ther*, *therion* = zver). Označujejo jih: **perje**, **endotermija**, **bipedalna hoja** in sposobnost **letenja**. Teropodi so bili razširjeni predvsem v juri. Nekateri so bili orjaški (npr. *Tyrannosaurus*) in drugi manjši (npr. *Struthiomimus*). Njihove velike oči in dobro razvito notranje uho kažejo, da so imeli napreden sistem čutil, ki je značilen za sodobne ptiče.

Perje in podkožna tolšča ptičem zagotavljata **toplotno izolacijo** in višek toplote se odstranjuje z izdihavanjem zraka. Za letenje so potrebne peruti, lahko telo in s tem povezana nizka obtežitev peruti (ugodno razmerje med razponom oz. velikostjo peruti in telesno maso) ter visok energijski izkoristek (primerna presnova). Prsni okončini imata med drugim obsežna, močna in lahka **primarna in sekundarna letalna peresa**. Pri večini ptičev **repna letalna peresa** pahljačasto molijo proč od skupine repnih vretenc, ki so združena v **pigostilu**. Predniki sodobnih ptičev

so namreč imeli dolg plazilski tip repa, pri živečih ptičih pa se je zadnjih 4–7 repnih vretenc združilo v skupno tvorbo, omenjeni pigostil (*pygostyl*; gr. *pyge* = rep, *stylos* = steber).

Obširna gredljasta prsnica (*os sternum*) je evolucijska pridobitev, ki je omogočila prijetje obsežnih letalnih mišic. Ptičje kosti so razmeroma močne in mnoge imajo zračne žepe (so pnevmatizirane, z izjemo slapnikov, *Gaviidae*), ki so povezani z dihalnim sistemom (z zračnimi vrečami). Medenični okončini ptičev delujejo kot blažilca sunkov pri pristajanju. Kadar ptiči ne letijo, so dvonožni hodci, skakalci ali plavalci. Medenica (*os pelvis*) je toga, kajti z združitvijo ledvenih in križnih vretenc se oblikuje **synsacrum** (sokrižnica; gr. *syn* = skupaj hkrati; lat. *os sacrum* = križnica); močen sinsakrum pa prav tako sodeluje pri prestrezanju sunkov, ki nastajajo med pristajanjem letalcev. Prebavni, dihalni in obtočilni sistem so prilagojeni za vzdrževanje visoke ravni presnove, keratinizirani kljun pa je zamenjal zobe pri vseh obstoječih ptičih.

XIV. POJASNILO IZVORA PTIČEV

O izvoru učinkovitega letenja ptičev priča več fosilnih ostankov. Sedem primerov fosilov **arheopteriksa** (*Archaeopteryx*; gr. *arche* = prvi, pra-, *pteryg* = perut, krilo) velikosti vrane je znanih iz kamnin jure. Arheopteriks je imel dolg rep, značilne teropodske medenične okončine, teropodsko medenico in zobe. Odkritje arheopteriksa leta 1860 je pomagalo pri promoviranju Darwinove teorije o evolucijskih spremembah (op.: ponovimo, da je Darwin leta 1859 objavil znamenito delo *On the Origin of Species*), kajti arheopteriks predstavlja zanimivo mešanico dinosavrskih in ptičjih lastnosti. Detajli pernate strukture so nakazovali, da je bil arheopteriks sposoben zamahovati s perutmi (prhutati in vzleteti), toda zaradi ne prav močnega gredlja pri prsnici najbrž ni mogel biti izrazit letalec. Tudi drugi odkriti fosili ptičev so bili iz mezozoika, npr. 135 milijonov let star, poimenovan **Sinornis** (na Kitajskem; bil je velikosti vrabca). Sinornis je imel široko in dobro osificirano prsnico z gredljem za pritrditev letalnih mišic, zadnja repna vretenca pa so bila združena v pigostil. Te lastnosti dokazujejo, da je bil sposoben leteti vzdržema. Sinornisa in večino drugih ptičev iz krede uvrščamo med **enanciornite** (*Enantiornithes*), ki jim pravimo tudi 'obrnjeni ptiči', zaradi načina združitve nartnic v stopalu, ki je nasprotna tisti pri živečih ptičih.

a) Paleognatni ptiči (*Palaeognathae*)

Paleognatni (gr. *gnathos* = čeljust) ptiči so ohranili primitivno (plazilcem podobno) nebo ustne votline. V to skupino uvrščamo **splavarje** (ratite), ki v glavnem niso sposobni leteti (z izjemo

ene skupine). So praviloma večje živali, najznačilnejši predstavniki pa so noji (*Struthionidae*). Med paleognatne ptiče uvrščamo še nanduje (*Rheidae*), emuje (*Dromiceidae*), kazuarje (*Casuariidae*), kivijske (*Apterygidae*) in tinamide (*Tinamidae*, dolgo-

noge kure). Ime ratiti izhaja iz široke prsnice brez gredlja (lat. *ratis* = splav). Če splavarji niso monofiletska skupina, je njihov tip prsnice nastal konvergentno v zvezi z mnogimi neodvisnimi razlogi, ki niso vključevali nuje letenja. Svoji dolgi in močni medenični okončini sta v funkciji teka (**tekači**), peruti pa so reducirane. Vendar pa široka prsnica in ostanki peruti dokazujejo, da tekači izvirajo iz prednikov, ki so leteli. Njihovo **paleognatno** nebo spominja na teropodne prednike. Lemežnica (*vomer*) je razmeroma velika kost, nebica (*os palatinum*) pa je čvrsto zraščena s krilatka (*ossa pterygoidea*).

b) Neognatni ptiči (*Neognathae*)

Sodobni ptiči (*Neornithea*) imajo **neognatno** nebo, pri katerem nebne kosti dopuščajo večjo gibljivost med nebico in krilatka, s tem pa tudi večjo gibljivost lobanje (kraniokinezo) pri hranjenju. Ornitologi poznajo 23 monofiletskih skupin neornitov in najmanj 9.500 vrst. Te skupine so se, podobno kot sodobne ribe in sesalci, močno razširile v kenozoiku. Primerjava gosi, pingvinov, galebov, orlov, kolibrijev in ščinkavcev dokazuje, da imajo sodobni ptiči nešteto posebnosti (specializiranosti) glede prehrane, habitata in načina gibanja. Očitne so razlike v zgradbi kljuna, peruti, repa in medeničnih okončin. V zgradbi skeleta so številne posebnosti. V določenih primerih, tako npr. na majhnih otokih, kjer ni bilo kopenskih plenilcev, so se nekaterim vrstam ptičev zmanjšale peruti in so se ponovno prilagodili povsem kopenskemu načinu življenja.

Filogenetski liniji **kur** (divje kure, *Tetraonidae*; fazani, *Phasianidae* in pegatke, *Numididae*) in **gosi** (*Anserinae*) sta sestrski skupini vsem drugim neognatom. **Galiformni** ptiči, kot so prej naštete kure in **purani** (*Meleagridae*), so orientirani na tla, kjer uporabljajo svoje noge in kratek močan kljun za brskanje po zemlji. **Anserini** so večinoma vodni vegetarijanci: imajo širok in sploščen kljun. **Slapniki** (*Gaviidae*) in **ponirki** (*Podicipedidae*) so prav tako vodni ptiči; med vodne ptiče štejemo nadalje **pingvine** (*Spheniscidae*), ki so med najbolj specializiranimi ptiči; npr. pingvin *Pygoscelis adeliae*, ki živi na Antarktiki. Drugi pingvini živi-

jo v toplejših in celo tropskih delih južne poloble, toda vsem živečim vrstam manjkajo primarna in sekundarna peresa peruti in ne morejo leteti. Njihova kratka in kocinasta peresa niso omejena le na posamezne kožne trakke, značilne za druge ptiče, pač pa se nahajajo po vsej telesni površini in oblikujejo neprekinjeno izolacijsko plast. Pingvini uporabljajo svoje kratke in čvrste peruti za podvodno plavanje/veslanje in so sposobni eksplozivno pospešiti gibanje pri zasledovanju plena.

Cevonosci (*Procellariidae*), npr. **klateški albatros** (*Diomedea exulans*), so pravo nasprotje v prejšnjem odstavku navedenim ptičem. Ozki peruti merita v razponu 3,5 m in omogočata dinamično letenje visoko nad površino oceana. **Plezalci** (*Piciformes*), npr. žolne in detli, uporabljajo svoj jezik, podprt s podaljšanim hloidnim aparatom, pri pobiranju insektov iz črvlin, ki jih napravijo v lesu s svojim ostrim kljunom. Njihovi zigodaktilni stopali, pri katerih sta dva prsta usmerjena naprej in dva navzad, jim omogočajo oprijemati se na vertikalnih drevesnih deblih. **Vpijati** (*Coraciiformes*), npr. smrdokavre in tukani, gnezdiijo v votlinah drevesnih debel ali na tleh. Večinoma imajo podaljšan kljun, pri nekaterih (npr. pri **afriškem kljunorožcu**) je kljun prav obsežen. Nekateri od specializiranih mesojedcev, kot so npr. **vodomci**, se potaplajo in lovijo ribe. **Trogoni** (*Trogonidae*) so duplarji (votlinski gnezdilci) tropskih krajev, npr. mehiški **kvecal**. Kvecal ima lepa dolga peresa dolžine okrog enega metra, ki vihrajo za njim in se prelivajo v prekrasni zeleni barvi (op.: Maji in Azteki so s temi peresi ovenčali glave najvišjih dostojanstvenikov; kvecal je bil znamenje božanstva). Za majhno skupino južnoafriških **mišakov** (*Coliidae*; grmičarji) nekateri domnevajo, da so sestrška skupina preostalih neognatov, in to na podlagi anatomskih proučevanj zadnjih udov. **Kukavičarji** (*Cuculidae*) oblikujejo svojo skupino.

Papige (*Psittacidae*) so široko razširjeni tropski in subtropski rastlinojedi z razmeroma obsežnimi možgani in očmi; mnoge so čudovito obarvane. Kljun papig je kljukast; uporabljajo ga za trenje trde hrane kot tudi za trganje sadežev. Papige spreminjajo obliko jezika s pomočjo notranjega žilnatega erektilnega tkiva, kar omogo-

ča sproten nadzor pri manipuliranju z objekti in oglašanju (vokalizaciji).

V skupino **pobrežnikov** (*Charadriidae*) spadajo galebi, čigre, pribe, sloke, njorke. To so na vodo navezani mesojedi ptiči (plenijo ribe in nevretenčarje); gnezdiijo na tleh na obrežjih in čereh, lahko celo v notranjosti, tj. proč od vode. Nekateri pobrežniki so razvili sposobnost potapljanja in podvodnega gibanja.

Ujede (*Falconiformes*), npr. orli, sokoli in jastrebi, so diurnalni mesojedi. Mnoge vrste se hranijo z mrhovino, nekatere, npr. **sokol selec** (*Falco peregrinus*), pa so specializirane za lov drugih ptičev v letu.

Sove (*Strigidae*) so nočne plenilke s specializiranimi peresi, ki omogočajo skoraj neslišno letenje. Majhne sesalce prepoznajo kot svoj plen z ostrim sluhom in vidom.

Ležetrudniki (*Caprimulgidae*) so prav tako nočni ptiči, ki pa se hranijo zgolj z žuželkami (op.: vraže jim pripisujejo, da sesajo kozam mleko, na kar spominja latinsko ime: *capra* = koza + *mulgeo* = molsti). Kljun imajo obdan s pahljačo iz finih kocinastih peres, ki koristijo pri lovu plena.

Hudourniki in kolibriji (*Apodiformes*) imajo skrajšane (reducirane) medenične okončine. Kolibriji so večinoma tropski ptiči, ki izkazujejo vrsto anatomskih adaptacij, značilnih za lebdenje v zraku. Imajo dolg in ozek kljun ter hrapav vrh jezika, kar omogoča pitje nektarja iz cvetov.

Žerjavi in sorodniki (*Gruidae*) so močvirni ptiči z dolgimi medeničnimi okončinami, ki omogočajo brodenje po vodi. Naslednja skupina dolgo-nogih ptičev so močvirniki (*Ciconiidae*), ki vključujejo **štorklje**, **čaplje**, **žličarke** in **plamence** (flaminge). Na podlagi novejših genetskih proučevanj pa čapelj ne uvrščamo več k močvirnikom, ampak k pelikanom (*Pelecanidae*). Plamenci filtrirajo hrano pri potapljanju glave v vodo; na kljunu in jeziku so za to delo ustrezne anatomske specializacije (npr. cevast jezik in roževinaste resice).

Golobi (*Columbidae*) imajo kratek kljun. Ta skupina ptičev vključuje tudi velike neleteče oblike, kot je bil **dodo** (*Raphus*; op.: iztrebil ga je človek). Golobi in grlice (skupaj je okrog 300 vrst) so hitro leteči predstavniki skupine, ki imajo svoja gnezda na drevesih in v skalovju. Večina vrst se prehranjuje s semeni; mladiče hranijo s t. i. **golšjim mlekom**.

XV. POJASNILO O GOLŠJEM MLEKU

Golšje mleko je izloček golše (*ingluvies*, razširjen del požiralnika) starševskih ptičev, ki ga regurgitirajo (izbljuvajo) in z njim hranijo mladiče. Pri golobih ga imenujemo tudi golobje mleko. Golšje mleko tvorijo tudi plamenci (flamingi) in nekateri pingvini. Golšje mleko nastane iz epitelnih celic, ki proliferirajo (se intenzivno delijo in množijo) in se odstranijo iz vrhnjice golše; je torej suspenzija celic in ne izloček (raztopina). Pri golobih in plamencih tvorijo golšje mleko samice in samci, pri pingvinih le samci. Nastajanje golšjega mleka ureja prolaktin, tj. isti hipofizni hormon, ki ureja laktacijo sesalcev.

Golobi in grlice prično tvoriti golšje mleko okrog dva dni pred izvalitvijo mladičev. Starši se v tem času prenehajo hraniti, da zagotovijo mladičem hrano, ki ne vsebuje semen, saj jih mladiči (še) ne morejo prebaviti. Okrog teden dni se mladiči hranijo izključno z golšjim mlekom.

Golšje mleko vsebuje izredno veliko beljakovin in maščob (več kot kravje ali človeško mleko), pa tudi antioksidante, imunost pospešujoče dejavnike in protitelesa IgA.

Red Passeriformes obsega več kot 5000 vrst (skupaj okrog 100 družin) v treh podredih (*Acanthisitti*, *Thyranni* in *Passeri*), od katerih je najobsežnejši podred **pevcev** (*Passeri* ali *Orsines*; okrog 4000 vrst, vključuje vse ptiče pevce). Izraz *Passeriformes* izhaja iz *passer* (lat. vrabec), z njim

torej označujemo vrabce in druge ptiče pevce. Filogenetska razmerja med njimi so zapletena, zaradi njihove novejšje divergence in mnogih konvergentnih speciacij. Ptiči pevci imajo dobro razvit **sirinks** (*syrinx*, tudi *larynx caudalis*, tj. kavdalno grlo), ki jim omogoča velik glasovni razpon in

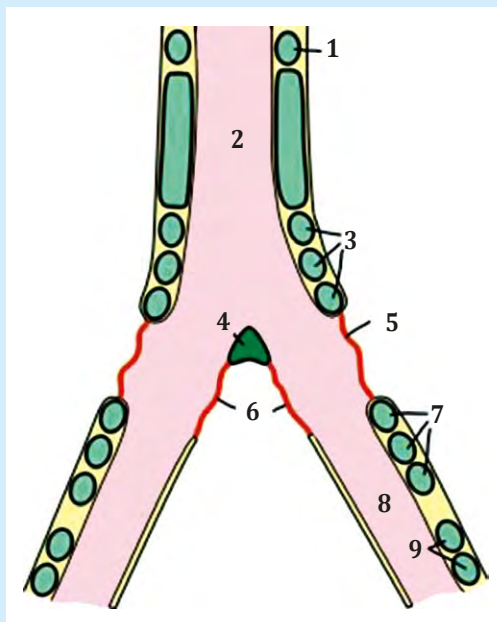
pestrost oglašanja (vokalizacije). S sposobnostjo petja so se vzporedno povečali možganski centri za posredovanje in interpretacijo petja. Večina skupin pevcev je diurnalna, so z vidom usmerjane živali in mnoge so presenetljivo barvite. **Škrjanci** (*Alaudidae*) in **lastovice** (*Hirundinidae*) so zadržali nekaj pleziomorfni anatomskih potez. Med

pevce spadajo še **vrani** (*Corvidae*), **gozdni pevci** (*Parulidae*), **stržki** (*Troglodytidae*), **drozgi** (*Turdidae*), **škorci** (*Sturnidae*), **škorčevci** (*Icteridae*), **ščinkavci** (*Fringillidae*), **pastirice** (*Motacillidae*), **vrabci** (*Passeridae*; vključno z vrabcem, *Passer*), **penice** (*Sylviidae*), **oponašavci** (*Mimidae*) idr. Mnogi pevci sezonsko migrirajo.

XVI. POJASNILO O SIRINKSU PTIČEV

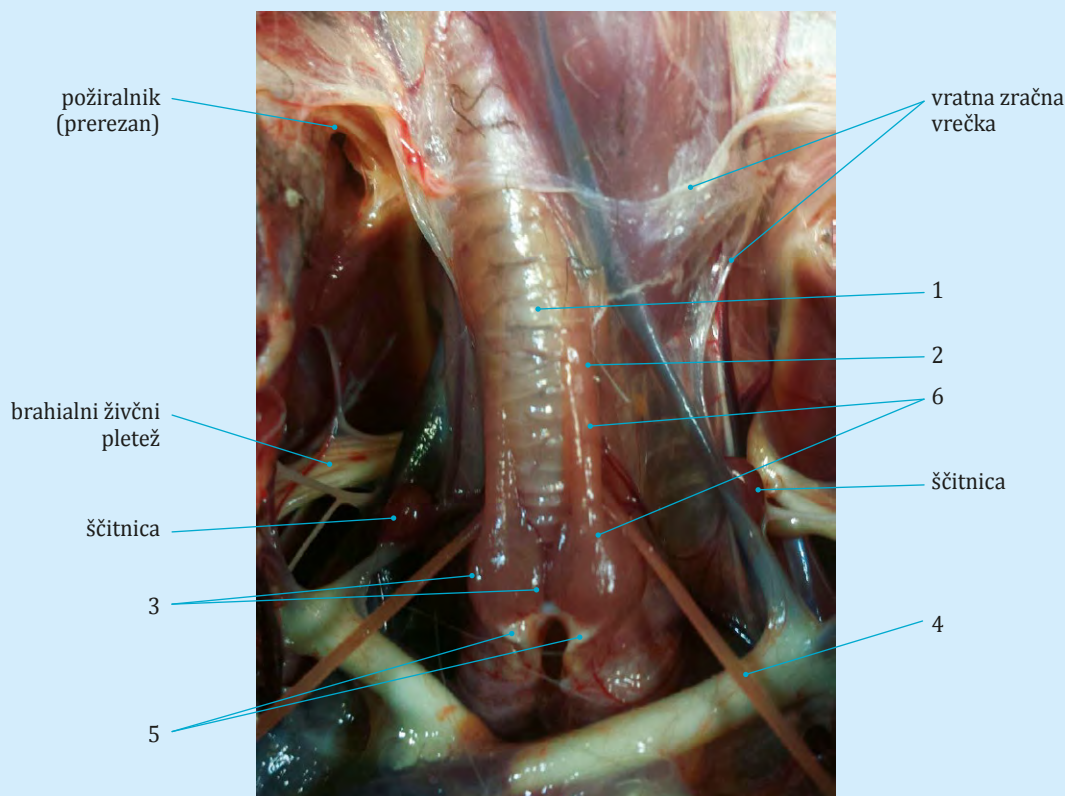
Sesalci tvorijo glas v grlu (*larynx*), ki se nahaja na kranialnem koncu sapnika. Glasovni aparat je iz dveh parov sluzničnih gub, glasilk; dve sta nepravi, pokriti z respiratornim (migetalčnim) epitelijem, in dve pravi glasilki, pokriti z večskladnim ploščatim epitelijem.

Pri pticah je glasovni aparat – **sirinks** (gr. piščalka, tudi Panova piščalka) – na mestu razcepa (bifurkacije) sapnika v primarna bronhija, tj. na kavdalnem koncu sapnika (Sl. XVI/1). V sapnikovem področju sirinksove stene so popolni in čvrsti hrustančni obroči, v področju bifurkacije se nahajajo vibrirajoče membrane in na začetku bronhijev nepopolni hrustančni obroči (v obliki črke C). Napetost membran urejajo posebne sirinksove mišice (Sl. XVI/2); te omogočajo vsaki polovici sirinksa delovati neodvisno od druge polovice in s tem sočasno tvorbo dveh različnih tonov. Prav tako je mogoča enostranska tvorba zvoka, tj. na eni strani sirinksa, medtem ko je druga polovica zaprta. Opisano obliko imenujemo **traheobronhialni sirinks**, saj ga tvorijo sapnik in primarni sapnici (primarna bronhija). Najdemo ga pri večini ptic. Pravi **trahealni sirinks** imajo predstavniki naddružine *Furnarioidea* (podred *Thyranni*) in nekatere štorke (*Ciconiidae*); tvori ga le sapnik. **Bronhialni sirinks** se pojavlja pri nekaterih kukavicah in sovah; tvorijo ga izključno bronhijeve sestavine.



Slika XVI/1 Shematični prikaz sirinksa enostavnejše zgradbe. Legenda: 1 = zadnji prosti hrustančni obroč sapnika; 2 = *tympanum* (lat. boben; op.: pri domači kokoši so v njegovi steni tesno speti ali zliti štirje sapnikovi obroči, pri bronhialnem tipu sirinksa boben manjka); 3 = prva skupina sirinksovih obročev; 4 = *pessulus* (lat. zapah; hrustanec klinaste oblike, ki vertikalno predeli zračni poti); 5 = *membrana tympaniformis lateralis*; 6 = *membrana tympaniformis medialis*; 7 = druga skupina sirinksovih obročev; 8 = glavni bronhij; 9 = bronhialni hrustanci. ([http://en.wikipedia.org/wiki/Syrinx_\(bird_anatomy\)](http://en.wikipedia.org/wiki/Syrinx_(bird_anatomy)))

Primarni vir oglašanja ptičev je torej sirinks, medtem ko sapnik, grlo, usta in kljun vplivajo na zvok kot **resonančni organ**. Nekaterе vrste ptičev (npr. papige) uporabijo pri tvorbi glasu tudi jezik (pri večini ptičev je jezik tog). Anatomska zgradba sirinksa in resonančnega aparata precej variirata pri različnih rodovih ptičev, lahko tudi pri različnih družinah istega roda. Nekaterim vrstam ptičev (papige, vrane, škorec veliki beo – *Gracula religiosa*) sirinks omogoča oponašanje človeške govorice (v ujetništvu), tako npr. sivi papagaj (*Psittacus erithacus*) zmore besednjak do 1000 besed in celo oblikovanje enostavnih stavkov. Sirinksa nimajo jastrebi Novega sveta (*Cathartidae*), ki lahko le sikajo ali stokajo.



Slika XVI/2 Sapnik krokarja (*Corvus corax*) s sirinksom in primarnima sapnicama z ventralne strani. Sirinksove mišice predvsem obdajajo razcepišče sapnika v sapnici. **Legenda:** 1 = sapnik; 2 = *m. tracheolateralis* (stranska sapnikova mišica); 3 = *m. syringealis ventralis* (siringealna ventralna mišica; lateralni in medialni del mišice); 4 = *m. sternotrachealis* (prsnično-sapnikova mišica; zunanja sirinksova mišica, ki se razteza od prsnice do sapnika in se pripenja stransko na sapnik v bližini sirinksa); 5 = primarni sapnici; 6 = *m. tracheobronchialis ventralis* (sapnik-sapnična mišica). (Foto Z. Golob)

Ptiči pevci imajo sestavljene sirinksove mišice (Sl. XVI/2). Pri njih je značilen spolni dimorfizem, večinoma pojejo samci v času sezonskega parjenja. Pri nekaj vrstah ptičev pevcev pojejo tudi samice, lahko celo v paru s samcem. Ptičji klici so večinoma kratki in preprosti, a tudi sestavljeni in jih lahko zamenjamo za petje. Kličejo samci in samice, in to celo leto. Klici so različni in imajo določen pomen, poznamo npr. alarmni klic, klic za hranjenje, let ipd. (skupaj okrog 10).

2.2.3.4 Sesalci (*Mammalia*)

a) Predniki sesalcev

Terapsidi (*Therapsida*) so se pojavili v poznem permu in so se uveljavili v zgodnjem triasu, v obdobju razmeroma milega podnebja. Ko-

penske habitate so zavzeli temeljiteje kot pred njimi pelikozavri. Tudi različnost njihove telesne zgradbe je bila večja. Bili so četveronožni, s po petimi prsti na vsaki okončini. Položaj nog je bil manj razmaknjen kot pri prednikih: noge so bile

umeščene bolj neposredno pod telesom. To kaže na učinkovitejše in dejavnejše gibanje. Zobje so se verjetno zaradi posebnosti žvečenja izdiferencirali v heterodontno zobovje. Lobanja, še posebno spodnja čeljust, je postala enostavnejša. Na podlagi histološke zgradbe kosti domnevajo, da so terapsidi postajali endotermni neodvisno od arhozavrov (ptičev), ki so bili njihovi sodobniki.

Kinodonti (*Cynodontia*) so bili še posebej uspešna skupina terapsidov. Nekateri so bili rastlinojedi, večinoma pa mesojedi. Pojavili so se v permu in postali dominantni kopenski mesojedi v zgodnjem triasu, dokler jih niso v poznem triasu v glavnem zamenjali kopenski zavropsidi, plazilci. Zobe so imeli specializirane za rezanje; njihova mišična lica so lahko potiskala hrano med zobe in na ta način omogočala žvečenje. Senčnica in mišice lobanje so se med evolucijo spremenile, kar je omogočilo modifikacijo čeljustnega mehanizma vzporedno z evolucijo ušesnega področja. Spremembe so vključevale večje spodnje temporalno okno (sinapsidna lobanja).

Okončine so bile postavljene tik ob telo (niso bile razprte), kar je omogočalo lahkotnejše in učinkovitejše gibanje na suhem pa tudi skoke in zgrabitev plena. Lahkotnejše gibanje je omogočalo tudi to, da so vretenca ledvenega področja izgubila rebra, kar je povzročilo nadaljnjo regionalizacijo in specializacijo **hrbtenice**. V nosu so imeli **školjke** iz tankih zviti oz. zgubanih kostnih ploščic, kar kaže na sposobnost ogrevanja in vlaženja zraka. Te značilnosti nakazujejo **dejaven življenjski stil kinodontov, osnovan na endotermni presnovi**. Med svojo evolucijo so se značilno zmanjšali do velikosti psa ali celo podlasice. Vendar pa je večina kinodontov v triasu izumrla, razen skupine, ki je obstala in se uveljavila po izginotju dinosavrov konec krede. Ti preživeli kinodonti so bili sesalci.

b) Nekateri anatomske značilnosti sesalcev

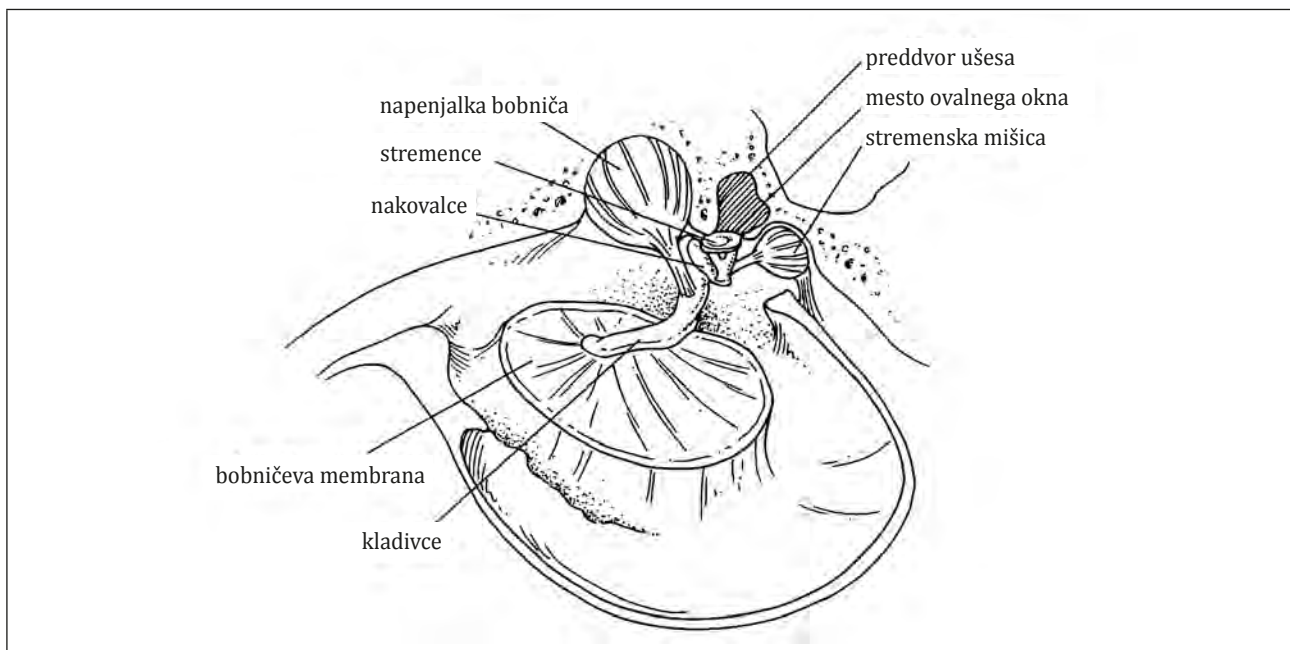
Sesalci so se pojavili v obdobju razširitve terapsidov v poznem triasu, najprej kot majhne glodavcem podobne živali. Živeče oblike vključujejo **Monotremata** (stokovci: kljunaši in kljunati ježki) in **Theria** (gr. *therion* = zver), pri slednjih pa sta skupini **Metatheria** (*Marsupialia*, **vrečarji**, npr. oposum in kenguru) in **Eutheria** (evteriji, tj. višji sesalci s popolno placento, **Placentalia**) (Sl. 11, 12).

Dlake in mlečne žleze predstavljajo osnovne značilnosti (sinapomorfije) živečih sesalcev. Na splošno so sesalci endotermne kožuhaste živali. Mladiči se hranijo z mlekom matere. Vsi predstavniki imajo dlake, pri nekaterih pa so zelo zreducirane, npr. pri kitih, pasavcih in še nekaterih sesalcih. Kožuh je prvotno izolacijsko sredstvo, ki varuje telo pred mrazom in vročino. Nekateri dlake imajo tudi čutno vlogo (taktilni organi; npr. *vibrissae* na obustju in obnosju).

Z dlakami so povezane kožne žleze, **lojnice** in **znojnice**. Izloček znojnic omogoča koži evaporacijo in s tem oddajanje odvečne telesne toplote. **Rdeče krvničke** (eritrociti), ki v krvi prenašajo kisik in ogljikov dioksid, **na koncu eritropoeze izgubijo svoje jedro**. Ko dozori in vstopijo v splošni krvni obtok, so brezjedrni krvni elementi. Pri sesalcih tudi **trombociti** niso celice, ampak delčki citoplazme t. i. megakariocitov, ki se nahajajo v krvotvornih tkivih, predvsem v rdečem kostnem mozgu. Te citoplazemske fragmente imenujemo **krvne ploščice**.

Dlake, mlečne žleze, znojnice in lojnice ter brezjedrni eritrociti in krvne ploščice so posebnost sesalcev. Nekateri druge značilnosti niso značilne le za sesalce, npr. obsežni možgani in očesa v razmerju z velikostjo telesa, ohranjanje stalne in razmeroma visoke telesne temperature (z izjemo pri nekaterih mladičih in pri sezonskem spanju) idr.

Pri fosilih se dlake in mlečne žleze le redko ohranijo, zato nimajo posebne vrednosti za presojo evolucije sesalcev. Pač pa so koristne **tri značilnosti skeleta**. Prva je **veriga koščic v srednjem ušesu** (*malleus* = kladivce, *incus* = nakovalce, *stapes* = stremence), ki s posredovanjem bobničeve membrane prenašajo zvok k čutnemu organu v notranjem ušesu (Sl. 90). Plazilci imajo le eno in včasih dve koščici, nikoli pa treh. Nadalje, spodnja čeljustnica sesalcev, **mandibula**, je le iz ene kosti (*os mandibulare*), medtem ko je pri plazilcih sestavljena iz več kosti. Tretja značilnost sesalcev je **sklep med dentalno** (tj. mandibulo) **in luskasto** (skvamozno) **kostjo** ali **senčnico** lobanje (Sl. 80). Za presojo evolucije so na razpolago še nekateri fosilni ostanki, npr. zobje. Pri mnogih sesalcih (op.: torej ne pri vseh) se večina zob zamenja le enkrat v življenju in ne rastejo neprekinjeno.



Slika 90: **Pogled v notranjost srednjega ušesa sesalca.** Kladivce (*malleus*) je pritrjeno na bobnič (*membrana tympani*) in stremence (*stapes*) se pripenja na vestibularno (ovalno) okence (*fenestra ovalis* s. *fenestra vestibuli*). Vestibulum ušesa (*vestibulum auris*) je del koščenega labirinta notranjega ušesa. Mišična vretena mišic *m. tensor tympani* in *m. stapedius* se refleksno skrčijo pri močnem trušču, pri tem napnejo bobnič in omejijo njegovo tresenje, prav tako zmanjšajo tudi gibanje stremenca.

Podobno kot terijski sesalci imajo tudi **stokovci** (*Monotremata*) dlake ter njihovi **mladiči sesajo mleko in so endotermni**. Vendar pa se njihovi embrii razvijajo v lupinastih jajcih. **Kljunaš** (*Ornithorhynchus*) običajno znese dve jajci v gnezdo 15 dni po parjenju; po izvalitvi mladiči ostanejo v gnezdu 15 tednov in dobivajo hrano iz mlečnih žlez, ki se nahajajo na materinem trebuhu. Mlečne žleze so razporejene na obeh straneh sredinske trebušne črte; nimajo seskov, pač pa

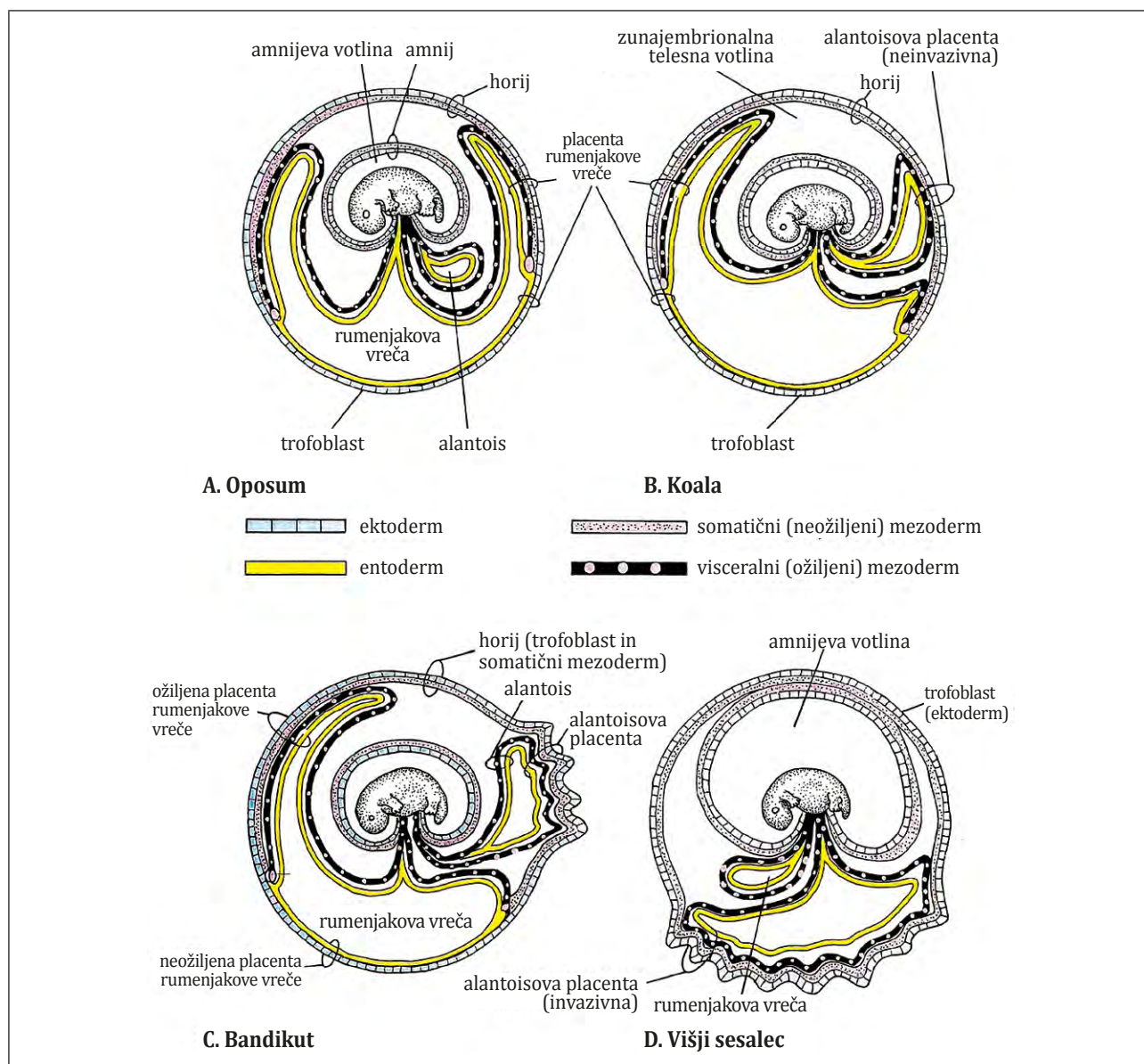
močne toge dlake, po katerih mleko polzi in mladiči ga sesajo. **Kljunati ježki** (*Tachyglossidae*) razvijejo na začetku paritvene sezone vrečo na trebuhu; znesena drobna jajca z usnjato lupino nato s kljunom prenesejo v vrečo, kjer se mladiči izvalijo in se prehranjujejo z mlekom. Mlečne žleze kljunatega ježka se razlikujejo od žlez pri kljunašu po tem, da pri kljunatem ježku mleko kaplja v majhno globel znotraj vreče in se ne cedi po dlakah.



Slika 91: **Levo:** Kompleks mlečne žleze valabija. Mladič (novorojenec) je prisesan na enega od seskov. Daljši sesek je še vedno aktiven; mladič je trenutno zunaj vreče. **Desno:** Slika prisesanega mladiča pri večji povečavi. (<http://ansci.illinois.edu/static/ansc438/Lactation/marsupials.html>)

Pri **vrečarjih** (*Marsupialia*) se kotijo mladiči na zgodnji embrionalni stopnji in se splazijo v trebušno vrečo, kjer se prisesajo in nadaljujejo svoj razvoj (Sl. 91). Vrečarji imajo kratko embrionalno fazo z nepopolno razvito placento (Sl. 92) in dolgo »mlečno« fazo razvoja. Mlečne žleze so bolj razvite kot pri stokovcih in se odpirajo v vrečo z mnogimi (tudi dvajsetimi) seski. Med najbolj proučenimi vrstami vrečarjev je valabij (*Macropus eugenii*), ki se rodi pri 28 dneh gravidnosti, težek le 350–400 miligramov (mati tehta okrog 4–5 kg). Novorojenec ostane neprekinjeno pripet na enega od seskov 100 dni laktacije (Sl.

91), v tem času pa zraste na okrog 100 gramov. Možgani se razvijejo nesorazmerno hitro v tem obdobju. Mladič odpre oči 140. dan, samostojno pa stoji 160. dan, vendar pa ostane v vreči do 190. dne. Ko zapusti vrečo, se vanjo vrača in sesa še nekaj tednov: višek hranjenja z mlekom doseže okrog 240. dne, rastlinska hrana pa predstavlja vse večji del prehranskega obroka. Mladič dokončno zapusti vrečo 250 dni po rojstvu in preneha sesati pri starosti 300 do 350 dni. (<http://ansci.illinois.edu/static/ansc438/Lactation/marsupials.html>)



Slika 92: Plodove ovojnice treh vrečarjev (A: oposuma, B: koale in C: bandikuta) in splošen prikaz placente pri višjih sesalcih (*Eutheria*; D). (Prirejeno po Dawsonu)

Višji sesalci (*Eutheria* ali *Placentalia*) so sesalci z dobro razvito (popolno) placento, ki deluje kot hranilni in dihalni organ, opravlja pa tudi druge funkcije (npr. endokrino). V maternici vrečarjev pa se razvije nepopolna placenta (Sl. 92); zagotavlja pogoje za krajše obdobje embrionalnega razvoja, ki se nadaljuje v vreči (Sl. 91). Dodajmo, da imajo prehransko in respiratorno podporo maternice tudi embriji pri nekaterih plazilcih, ribah in dvoživkah, kar smo opisali pri živorodnosti amniotov in anamniotov.

Sesalci imajo vrsto različnih placentacij glede na odnos plodovih sestavin placente (tj. alantohorija in omfaloplacente ali placente rumenjakeve vreče) s sluznico maternice. Pri tem mislimo na obsežnost **placentarne bariere**, na število tkivnih plasti med krvjo v kapilarah maternične sluznice in krvjo v kapilarah plodove ovojnice (epiteliohorialna, endoteliohorialna in hemohorialna placenta), kakor tudi na način placentarnega stika (difuzna, točkasta, zonalna, diskoidalna placenta).

Proučene placente najstarejših nadredov (*Afrotheria* in *Xenarthra*) so ali **endoteliohorialne** ali **hemohorialne**. Pri nadredu *Euarchontoglires* ima večina vrst hemohorialno placento, pri nadredu *Laurasiatheria* pa imajo endoteliohorialno placento le zveri (*Carnivora*). **Epiteliohorialna placenta** naj bi bila naknadna specializacija, ki se je pojavila dvakrat: pri večini redov nadreda *Laurasiatheria* (*Cetartiodactyla*: kiti, svinje, povodni

konji, kamele in prežvekovalci; *Perrisodactyla*: konji, tapirji in nosorogi; *Pholidota*: luskavci) in pri podredu *Strepsirrhini* reda prvaki (lemurji in loriiji). **Novejše raziskave potrjujejo misel, da je hemohorialna placenta preprostejša od epiteliohorialne: slednja naj bi bila rezultat naknadne konvergentne evolucijske poenostavitve** (A. M. Carter in A. C. Enders, 2004). Mogoče je sklepati, da epiteliohorialna placenta omogoča večjo verjetnost preživetja mladičev in porodnic v izpostavljenem okolju, na račun zahtevnejše časovno omejene pridobitve pasivne imunosti mladičev z mlezivom.

Prav tako je različna stopnja razvitosti novorojencev. Govorimo o negodnih (nemočnih) mladičih, ki imajo ob rojstvu zaprte oči in ne morejo hoditi (npr. glodavci, kunci, mesojedi) ter o (pre)zgodnjih mladičih, ki so ob rojstvu že precej fizično razviti, lahko vidijo, slišijo, hodijo ali tečejo (npr. prašiči, govedo, ovce, koze, konji, zebre).

Mlečne žleze višjih sesalcev so enostavne ali sestavljene. Enostavna mlečna žleza oddaja mleko skozi eno odprtino na prosto površino, medtem ko ima sestavljena mlečna žleza več odprtin, od katerih vsaka črpa mleko iz funkcionalno ločene enostavne žleze. Mlečne žleze se pri samicah pod vplivom hormonov razvijejo v funkcionalne enote, ki izločajo mleko. Posamezne živalske vrste imajo različno število dejavnih žlez, ki so lahko razporejene bilateralno vzdolž prsi, trebuha in ingvinalnega (dimeljskega) področja (6. preglednica).

6. preglednica Število in položaj mlečnih žlez (vimen, dojk) pri različnih evterijskih sesalcih.

Vrsta živali	Skupaj število (vimen, dojk)	Prsno področje	Trebušno področje	Ingvinalno področje	Odprtine / sesek	Skupaj enostavnih žlez
Govedo	4	–	–	4	1	4
Kamele *	4	–	–	4	2	8
Koze, ovce	2	–	–	2	1	2
Konji	2	–	–	2	2	4
Prašiči	12–14	4	6	4	2	24–28
Mačke	8	4	2	2	4–8	32–64
Psi	10	4	4	2	8–22	80–220
Podgane	12	6	2	4	1	12
Miši	10	6	–	4	1	10
Budra	2	–	–	2	1	2
Človek	2	2	–	–	10–20	20–40

* Kamele (*Camelidae*) Starega (dromedar, dvogrba kamela in divja dvogrba kamela) in Novega sveta (gvanako, lama, alpaka in vikunja). Sprednji, tj. prsni položaj mlečnih žlez imajo tudi sloni, morske krave in netopirji, posteriorni (ingvinalni) položaj pa tudi kiti.

c) Živeči predstavniki sesalcev

Nekdanji red *Insectivora* (lat. *insectum* = insekt, žuželka + *vorō* = pogoltniti, požreti; žužkojedi) je opuščen: nekatere vrste so umaknjene iz tega reda, preostale pa uvrščene v red *Eulipotyphla* (gr. *eu* = pravi + *lipos* = tolšča, maščoba + *typhlon* = *caecum*, slepo črevo; op.: med drugimi anatomskimi posebnostmi je zanje značilna odsotnost slepega črevesa) znotraj obsežnega klada *Laurasiatheria* (gl. obrazložitev Sl. 12), enega od temeljnih kladov placentalnih sesalcev. Red *Eulipotyphla* (= »*Insectivora*«) vključuje družine *Erinaceidae* (ježi), *Soricidae* (rovke), *Talpidae* (krti) in *Solenodontidae* (ploskorili). Nekdanji red *Edentata* (redkozobci) je preimenovan v nadred *Xenarthra* (lat. *xenos* = tuj + *arthron* = sklep). Njihova vretenca so posebna, predvsem v področju zadnjega prsnega in ledvenih vretenc (dodatna medvretenčna artikulacija), sednica pa je zlita z repnimi vretenci. Nadred *Xenarthra* vključuje reda *Cingulata* (pasavci) in *Pilosa* (mravljinčarji in lenivci). **Netopirji** (*Chiroptera*) so edini sesalci s sposobnostjo aktivnega letenja, so pa znani tudi jadralci, npr. leteči **mrenarji** (*Dermaptera*; gr. *derma* = koža, *pteron* = perut) v Aziji (Kitajska, Indokina, Sumatra, Borneo, Java, Filipini; mrenarji so nočni samotarji, z drevesa na drevo lahko prejadrajo razdaljo 70 metrov) in leteči glodavci (**veverice poletuše**, *Petaurista*; nekateri pripisujejo določeno sposobnost jadranja tudi **luskorepim poletušam**, *Anomalurus*). Dve placentalni skupini sta povsem vodni: **kiti** (*Cetacea*), ki vključujejo **zobate kite** (*Odontoceti*) in **vosate kite** (*Mystacoceti*) ter **sirene** ali **morske krave** (*Sirenia*).

Kopitarji (*Ungulata*) imajo roženo kopito oz. parkelj in so večinoma značilni rastlinojedi (svinje so vsejedi in kiti mesojedi). V to skupino spadajo lihoprsti kopitarji (*Perissodactyla*; konji, osli, zebre, tapirji, nosorogi) in sodoprsti kopitarji (*Artiodactyla* = *Cetartiodactyla*; svinje, povodni konji, kamele, jeleni, severni jeleni, žirafe, goveda, antilope, kiti). H kopitarjem smo prej uvrščali tudi takson *Paenungulata* (lat. *paene* = skoraj, blizko; blizki kopitarjem), tj. trobčarje (*Proboscidea*), morske krave (*Sirenia*) in pečinarje (*Hyra-*

coidea), novejša morfološke in molekularne raziskave pa kažejo, da so te živali bližje tenrekom in zlatim krtom (afroterijem) (gl. Sl. 12 in <http://en.wikipedia.org/wiki/Ungulate>). Vamp je specializiran del prebavnega trakta prežvekovalcev (*Ruminantia*; lat. *ruminatio* = prežvekovanje): žirafe, jeleni, goveda, bizon, jak, ovce, koze, antilope in sorodniki ter pritlikavi pižmarji. V skupino **mesojedov** uvrščamo red **zveri** (*Carnivora*; lat. *carnis*, *caro* = meso + *voro* = pogoltniti, požreti) in red **plavutonožci** (*Pinnipedia*) (tjulnji in mroži; lat. *pinna* = plavut; op.: izraz *pinna* ima sicer še nekaj drugih pomenov). Kopenske zveri imenujemo **fizipedi** (lat. *fissilis* = razcepljen, razklan, *pedes* = pešec, *pedatus* = ima noge; fizipedi so torej živali, ki hodijo z raznožnimi udi; raznožne živali).

Red **glodavci** (*Rodentia*) je največja placentalna skupina, ki jo delimo na tri glavne podrede: **vevericam podobne** (*Sciuromorpha*), **mišim podobne** (*Myomorpha*) in **ježevcu podobne** živali (*Hystricomorpha*). Manjša podreda sta *Anomaluromorpha* (npr. leteča miš, *Idiurus macrotis*) in *Castorimorpha* (npr. evropski bober, *Castor fiber*).

d) Prvaki

Red prvakov (*Primates*) (7. preglednica) razdelimo na podreda *Strepsirrhini* in *Haplorrhini* (op.: nekdanja ureditev na podreda *Prosimi* in *Anthropoidea* je torej spremenjena). **Strepsirini** (primati s smrčkom) imajo sinusni odprtini nosnic in vlažen smrček, ki je neposredno povezan z zgornjo ustnico in ta z dlesnijo, kar omejuje obrazno izražanje. Obrazni del glave je rilčasto podaljšan. Strepsirini so zadržali sposobnost z lastnimi encimi izdelati vitamin C, ki je haplorini nimajo več. Strepsirini so večinoma nočne živali (okrog ¾ predstavnikov), njihov podred (suborder) je sestavljen iz dveh podpodredov (infradov), iz *Lemuriformes* (lemurji) in *Lorisiformes* (loriji in galagi).

Podred **Haplorrhini** (gr. *haploos* = preprost) ima preprost in suh nos. Zgornja ustnica z nosom niti z dlesnijo ni neposredno povezana. To omogoča obsežno obrazno izražanje.

Večinoma so dnevne (diurnalne) živali, razen nartničarjev in ponočnih opic. Haplorini se razlikujejo od strepsirinov tudi po reprodukciji. Strepsirini imajo paritveno obdobje (sezonsko parjenje) in leglo novorojencev (imajo nekaj parov dojk), medtem ko je paritev haplorinov vezana na reden (mesečni) spolni ciklus ter imajo načeloma enega novorojenca (op.: pri marmozetkah in tamarinkah so pogosti dvojčki) in en par dojk.

Podred **Haplorrhini** razdelimo na podreda (infrareda) **Tarsiiformes** (tarziji ali nartničarji) in **Simiiformes** (lat. *simis* = opica; navadne opice in višje opice). Podred **Simiiformes** pa je iz dveh manjših redov (takšen tip reda, parvorder, je specifična taksonomska kategorija med naddružino in infraredom; lat. *parvus* = majhen, mali, nizek), ki ju imenujemo **Plathyrrhini** (gr. *plathys* = širok in *rhis, rhinos* = nos; torej **širokonose opice**) in **Catarrhini** (gr. *kata* izraža podobnost, torej skupina prvakov, ki so si podobni po ozkem nosu; **ozkonose opice**).

Parvorder **Plathyrrhini** (širokonose opice Novega sveta) tvorijo družine *Callitrichidae* (krempeljčarke; marmozetke in tamarinke), *Cebidae* (kapucinke in sajmiriji), *Aotidae* (ponočne opice), *Pitheciidae* (skakačke, sakiji in kratkorepe opice ali vakariji) in *Atelidae* (vriskači, obešalke in volnački).

Skupino **Catarrhini** (ozkonose opice Starega sveta) tvorita naddružini **Cercopithecoidea** (zamorske mačke, makaki, pavijani, mandril idr.) in **Hominoidea** (človeku podobne opice). V slednjo naddružino uvrščamo družini **Hylobatidae** (giboni) in **Hominidae** (velike človeku podobne opice in človek). Družino hominidov delimo na poddružini **Ponginae** (rod *Pongo*: orangutan z Bornea, *Pongo pygmaeus*, in orangutan s Sumatre, *Pongo abelii*) in **Homininae**. Slednjo delimo na pleme **Gorillini** z rodом *Gorilla* (zahodna gorila, *Gorilla gorilla*, in vzhodna gorila, *Gorilla beringei*) in pleme **Hominini** (človečnjaki), ki združuje roda **Pan** (običajni šimpanz, *Pan troglodytes*, in bonobo, *Pan paniscus*) in **Homo** (človek, *Homo sapiens*).



Slika 93: Vodilna šimpanzja samica Mojca je bila izvrstna krušna mati. Če mlada samica ni ustrezno ravnala s svojim mladičem ali pa mladič pri njej ni dosegel prsne bradavice, ga je posvojila. Dojila ga je dve leti in v tem času ni imela spolnega ciklusa.
(Foto: Z. Golob; ZOO Ljubljana, 2007)

Prvaki imajo širok spekter posebnosti. Nekateri, vključno z velikimi človeku podobnimi opicami in pavijani, ne živijo predvsem na drevesih, **imajo pa anatomske prilagoditve za plezanje**. Gibalne tehnike vključujejo preskakovanje z drevesa na drevo, hojo na dveh ali štirih okončinah, členkasto hojo (šimpanzi in gorile) in kolebanje z veje na vejo (znano kot **brahiacija**, pregugavanje; npr. giboni in obešalkarji). Zanašajo se na **stereoskopski vid**, in to na račun slabšega voja, ki sicer predstavlja pri drugih sesalcih glavni zaznavni sistem. To velja še posebej za haplorine, manj za strepsirine. Nekateri primati (katarini in nekateri platirini) vidijo tribarvno, katarini imajo **palec nasproti drugim prstom** in nekatere vrste imajo **oprijemalni rep**. Palec (lat. *pollex*) rok in nog razvitejših antropoidov se lahko po-

makne vstran, nasproti drugim prstom, kar razume memo kot sinapomorfno opic Starega sveta. Ta

sposobnost je pomembna pri nekaterih načinih gibanja in ravnanja z objekti.

7. preglednica: Klasifikacije živih prvakov (red, tri stopnje podredov, naddružine in družine, z navedbo števila vrst in posebnim poudarkom na umestitvi človeka) (število vrst povzeto po: [http://en.wikipedia.org/wiki/ Primate](http://en.wikipedia.org/wiki/Primate))

Order: Primati, prvaki

Suborder: Strpesirrhini

Infraorder Lemuriformes

Družina: Cheirogaleidae, pritlikavi in mišji lemuri (34 vrst)

Družina: Daubentonidae, (1 vrsta: Aye-aye)

Družina: Lemuridae, lemuri (21 vrst)

Družina: Lepilemuridae, podlasičji ali 'akrobatski' lemuri (26 vrst)

Družina: Indriidae, volnati lemuri idr. (19 vrst)

Infraorder: Lorisiformes

Družina: Lorisidae, loriji, potoji idr. (14 vrst)

Družina: Galagidae, galagi (19 vrst)

Suborder: Haplorrhini

Infraorder: Tarsiiformes

Družina: Tarsiidae, nartničarji (11 vrst)

Infraorder: Simiiformes ali Anthroidea (*)

Parvorder: Platyrrhini (opice novega sveta)

Družina: Callitrichidae, marmozetke in tamarinke (42 vrst)

Družina: Cebidae, kapucinke in sajmiriji (14 vrst)

Družina: Aotidae, ponočne opice (11 vrst)

Družina: Pitheciidae, skakačke, sakiji in kakaji (43 vrst)

Družina: Atelidae, vriskač, obešalke in volnački (29 vrst)

Parvorder: Catarrhini

Naddružina: Cercopithecoidea (opice starega sveta)

Družina: Cercopithecidae, zamorske mačke, makaki, pavijani, mandril idr. (138 vrst)

Naddružina: **Hominoidea**

Družina: Hylobatidae, giboni (17 vrst)

Družina: **Hominidae**, velike opice in človek (7 vrst)

Poddružina: Ponginae

Rod: *Pongo*, orangutan

Poddružina: **Homininae**

Pleme: Gorillini

Rod: *Gorilla*, gorila

Pleme: **Hominini** (**)

Rod: *Pan*, šimpanz

Rod: **Homo**, človek

(*) **Opomba:** Prejšnji izraz antropoidi (*Anthroidea*) se v sistematiki prvakov opušča, med drugim zato, ker s končnico *-iformes* (npr. *Simiiformes*) označujemo infraorder, s končnico *-oidea* (npr. *Anthroidea*) pa naddružino (superfamilijo).

(**) **Opomba:** Nekateri pleme **Hominini** delijo na podplemena, in to na podpleme **Hominina** (rod **Homo**), podpleme **Australopithecina** (rodovi †*Paranthropus*, †*Australopithecus*, †*Sahelanthropus*, †*Urrorin*, †*Ardipithecus* in †*Kenyanthropus*) in podpleme **Panina** (rod **Pan**).

Pri mnogih vrstah je izražen **spolni dimorfizem**, kar pomeni, da imajo samci in samice različne fizične lastnosti, vključno s telesno maso,

velikostjo podočnikov in telesno obarvanostjo. Stopnja rasti oz. razvoja je nižja kot pri drugih sesalcih podobne velikosti in primati dozoriijo

kasneje, zato pa živijo dlje. Nekatere vrste živijo ločeno, nekatere v moško-ženskih parih – včasih skupaj z mladičem – in druge v skupinah, lahko celo v skupinah z nekaj sto člani. Opice Novega sveta oblikujejo monogamne vezi v paru in izkazuje posebno starševsko skrb mladičem, drugače kot večina opic Starega sveta. Tudi giboni živijo v monogamni skupnosti, vendar pa »monogamnost« v tej povezavi ne pomeni nujno popolne spolne zvestobe. **Nasploh so prvaki zelo socialna bitja** (Sl. 93), s prilagodljivo hierarhijo dominantnosti. Mogoče je tudi prehajanje posameznikov iz ene skupine v drugo, pri čemer obstojita dva sistema. Pri nekaterih vrstah (npr. pri šimpanzih) zapustijo matično skupino samice, medtem ko samci ostanejo v skupini in sodelujejo pri obrambi teritorija. Pri večini vrst prvakov pa samci zapustijo matično skupino (kot adolescenti), medtem ko samice ostanejo. V to kategorijo se uvrščajo nekateri lemurji, kapucinke in cerkopitecini, pri katerih se samec v skupini pari z več samicami.

Opice Starega sveta imajo **nosnici**, ki sta usmerjeni ventralno, tesno skupaj; pravimo jim **ozkonose opice**. Najdemo jih na območju Gibraltarja (gibraltarski magot, *Macaca sylvanus*, iz skupine makakov), v Afriki, južni Aziji ter na Kitajskem in Japonskem. Opice **makaki**, npr. *Macaca mulatta*, so družabni, diurnalni in omnivori cerkopitecidi, ki se držijo dosledno na zemlji. Med opice Starega sveta prištevamo tudi pavijane (*Papio*), npr. grivastega in rdečega, katerim je domovina Afrika oz. Arabski polotok.

Genetska proučevanja kažejo, da so se prvaki ločili od drugih sesalcev pred okrog 85 milijoni let, v pozni kredi, najzgodnejši najdeni fosili pa so stari okrog 55 milijonov let. Družina *Hominidae* se je ločila od družine *Hylobatidae* (giboni) pred 15–20 milijoni let, orangutani (*Ponginae*) so se ločili od homininske linije (*Hominini*) pred okrog 14 milijoni let, šimpanz (*Panina*) pa pred okrog 7–5 milijoni let (v poznem miocenu). S sekvenciranjem človekovega in šimpanzovega genoma je ugotovljena podobnost med DNK sekvencami med 95 % in 99 %.

3

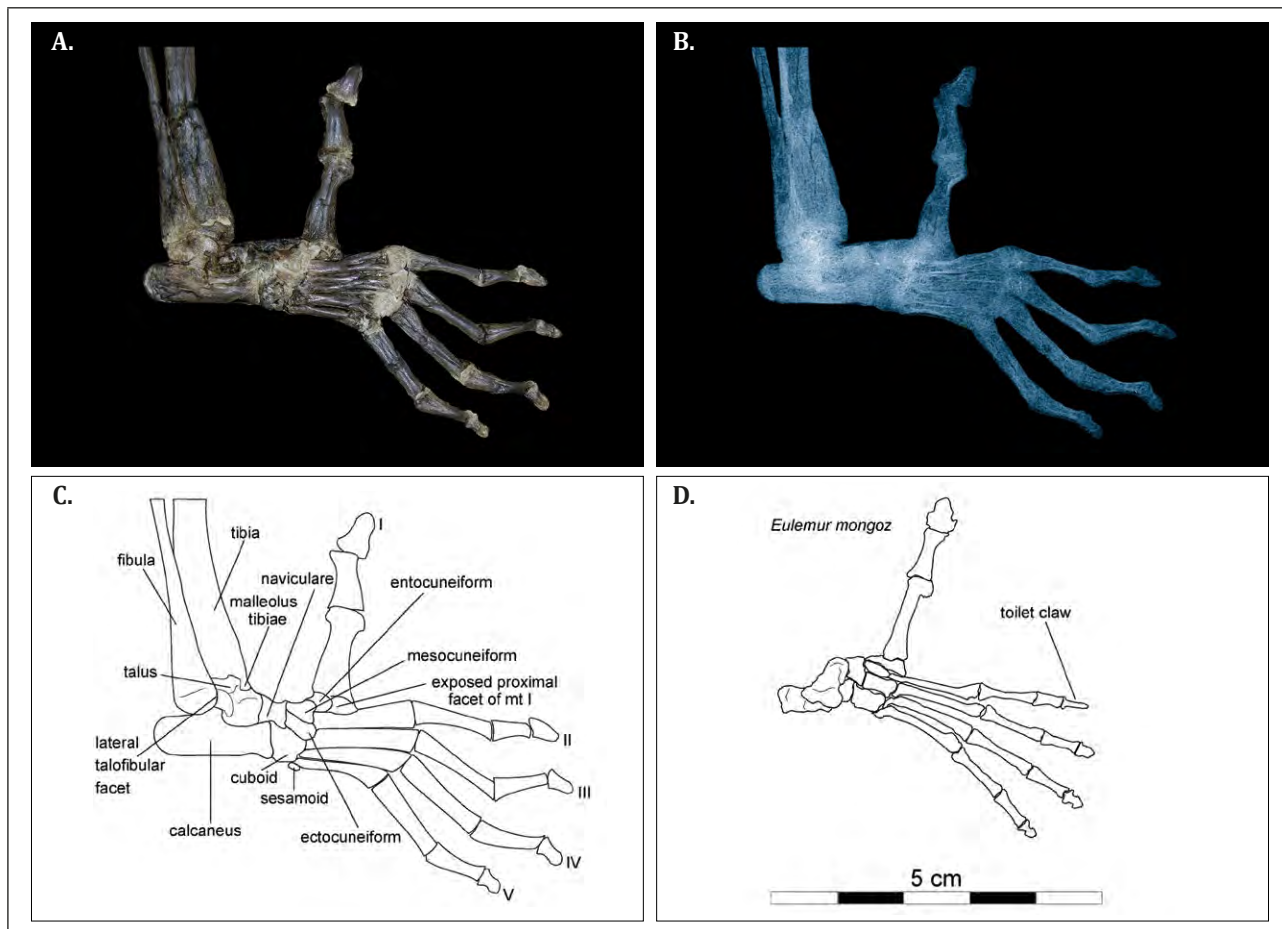
EVOLUCIJA ANATOMSKIH ZNAČILNOSTI ČLOVEKA

NEKATERE POMEMBNEJŠE VSEBINE TRETJEGA POGLAVJA:

- Najzgodnejše anatomske pridobitve v evoluciji človeka.
- Bipedalizem in evolucijski razvoj človeka.
- Pomembnejše evolucijske oblike človeške vrste (*Homo*) in prostornina možganov.
- Delovne in govorne zmožnosti človeških predstavnikov med evolucijo.
- Anatomska primerjava med mislečim človekom (*Homo sapiens*) in neandertalcem (*Homo neanderthalensis*).
- Širitveni valovi človeške vrste (*Homo erectus* in *Homo sapiens*)
- Nekatera novejša odkritja o evoluciji človeka.

19. maja 2009 je skupina raziskovalcev objavila delo **Complete Primate Skeleton from the Middle Eocene of Messel in Germany: Morphology and Paleobiology** (PloS ONE 2009: 4(5), e5723), v katerem je opisala primerek fosila starega 47 milijonov let. Šlo je za okrog sedem

mesecev staro samico z anatomskimi znamenji, ki označujejo prehod od lemurga k antropoidom. Popularno so jo poimenovali Ida, strokovno pa *Darwinius masillae* v počastitev Ch. Darwina. Del imena (masillae) ponazarja najdišče globel Messel (Grube Messel, Nemčija) ali kratko Messel.



Slika 94: **Desna noga Ide (*Darwinius masillae*), novega roda in vrste.** Fotografija (A) in rentgenski posnetek (B) spodnjega dela noge. (C) Pojasnitvena risba. (D) Risba spodnjega dela noge lemurga *Eulemur mongoz* za primerjavo. (doi:10.1371/journal.pone.0005723.g011)

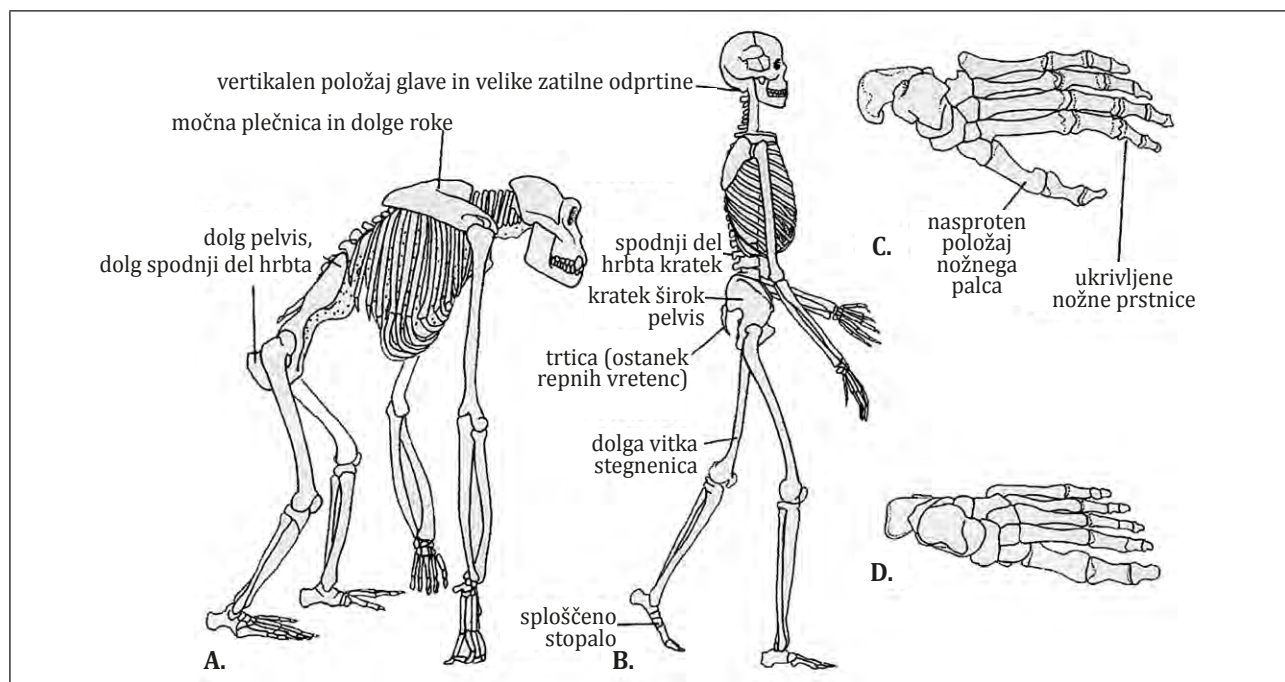
Izmed anatomskih značilnosti Ide je najpomembnejša kost talus (nartna kost med golenjo in petnico; skočnica) v tarsusu (nartu), ki je lemurgi nimajo in je torej značilna za antropoide (tj. za infraorder *Simiiformes*; opice, človeku podobne opice in evolucijske oblike človeka) (Sl. 94 C). Pri Idi tudi ni toaletnega (negovalnega) kremplja na drugem prstu, pač pa noht, podobno kot na drugih prstih. Primerjava z nogo sodobnega lemurga mongoza (*Eulemur mongoz*) jasno pokaže navedeni razliki (Sl. 94 D). Avtorji razprave menijo, da Ida (*Darwinius masillae*) predstavlja najzgodnejši doslej odkriti fosil na poti k antropoidom.

Na podlagi proučevanja fosilov se ocenjuje, da so živeli zadnji skupni predstavniki človeka in šimpanza pred okrog 7 milijoni let. Nekateri trdijo, da je bil to *Sahelanthropus tchadensis*, drugi temu oporekajo. Za razumevanje evolucije človeka pa takšna natančnost niti ni nujna. Najzgodnejši znani človekov prednik po ločitvi človekove in šimpanzove linije naj bi bil *Ororin tugenensis*, ki je živel v Keniji pred okrog 6,2 milijoni let. Tako trdijo avtorji najdbe Ororina leta 2000, drugi pa ga uvrščajo k skupnim predstavnikom človeka in šimpanza. Bil je dober plezalec, sicer pa naj bi se na tleh gibal bipedarno. Za obe liniji naj bi bilo zna-

čilno grlo (*larynx*), ki se med prvima dvema letoma življenja umesti na točki med žrelom (*pharynx*) in sapnikom (*trachea*) oz. pljuči. Na tej podlagi sklepajo, da so skupni predniki človeka in šimpanzov že imeli to razvojno anatomsko značilnost, ki se je pri človeku (*Homo*) razvila v organ za govor s pripadajočimi glasilkami.

Na razvojni stopnji ***Ardipithecus*** (*Ardipithecus kadabba*: živel je pred 5,6 milijoni let, v

pozmem miocenu; *Ardipithecus ramidus*: živel je pred 4,4 milijoni let, tj. v zgodnjem pliocenu) je že mogoče prepoznati anatomske značilnosti, iz katerih lahko sklepamo o dvonožni hoji (npr. skledasta oblika medenice, kot prehoda med lobanjsko votlino in hrbteničnim kanalom in zapestne kosti). Vendar pa so bile njegove noge bolj prilagojene za oprijemanje kot za hojo na večje razdalje.



Slika 95: **Primerjava skeletov gorile in sodobnega človeka**; A. = skelet gorile, B. = skelet človeka, C. = stopalo gorile, D. = stopalo človeka. Nakazane so najpomembnejše razlike v drži in anatomske spremembe, ki so povezane z bipedalizmom.

Za evolucijo človeka so bile najpomembnejše pridobitve dvonožna hoja (bipedalizem) (Sl. 95), izguba lobanjskega grebena s pomikom temporalne mišice navzdol in drugimi prilagoditvami kosti lobanje, povečanje možganske mase (encefalizacija) in razvoj možganskih centrov, ki so povezani z govorom in razumevanjem človeške govorice. Zmanjšale so se spolne razlike (t. i. spolni dimorfizem; npr. podočniki samcev v primerjavi z velikimi opicami, nasploh je zmanjšana robustnost samcev v primerjavi s samicami), spolni cikel se je prikril (bonobo in človek sta edina hominida, pri katerih samice v ploditvenem obdobju nimajo izrazitih znamenj spolnega ciklusa, npr. genitalne nabrekutve v estrusu). Je pa človek zadržal določeno stopnjo spolnega dimorfiz-

ma, npr. v zvezi z razporeditvijo dlak in podkožne maščobe ter splošno velikostjo (moški je okrog 15 % obsežnejši od ženske).

Za evolucijo človeka so značilne še nekatere anatomske spremembe, npr. večji pomen vida (od voha), krajše črevo, izguba telesnih dlak, evolucija kožnih žlez znojnic, sprememba zobnega loka iz oblike črke U v obliko parabole, razvoj brade (nahaja se le pri sodobnem človeku, *Homo sapiens*), razvoj spuščene grla idr.

V zadnjem času se je utrnilo mnenje, da se je bipedalizem uveljavil v obdobju od ločitve opic in človečnjakov pred 7–5 milijoni let do **zgodnjih avstralopitecinov** pred tremi milijoni let. Bipedalizem je omogočil nadaljnje adaptacije, npr. rabo orodja ter morebiti povečanje možganske

mase in govor. S prehodom na bipedarno hojo naj bi prsni koš izgubil prvotno vlogo pri gibanju (lokomociji), ki je značilna za štirinožno hojo, s tem pa se je prekinila odvisnost dihanja od dolžine korakov. To je človeku omogočilo drugačno uređitev dihanja in končno tudi govor.

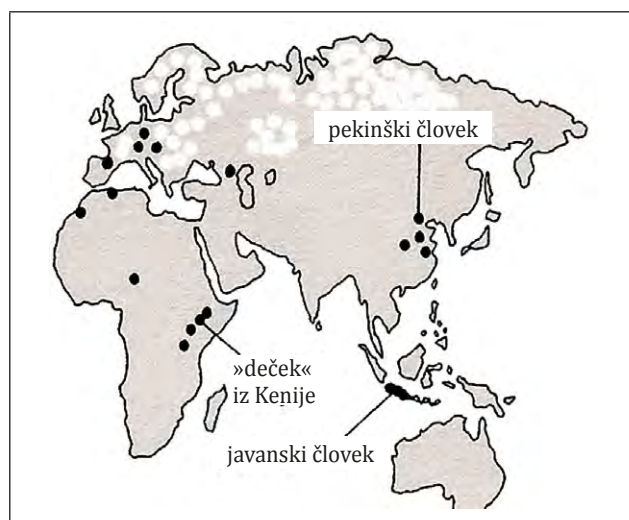
Najstarejši predstavnik človeškega rodu, ki ga poimenujemo **Homo**, je spretni človek (**H. habilis**). Pojavil se je pred okrog 2,3 milijoni let in je povsem obvladal dvonožno hojo. Imel je nekoliko obsežnejše možgane kot šimpanz (8. preglednica), vendar je mogoče, da se je prav v njegovem času pospešil razvoj čelne skorje možganov; bil je sposoben rokovati z orodji (lat. *habilis* = ročen, spreten). V naslednjih milijon letih je potekal proces encefalizacije in prostornina možganov pokončnega človeka (*Homo erectus*) se je podvojila. Takemu povečanju možganov ustreza dodatnih 125.000 nevronov pri vsaki generaciji glede na predhodno (starševsko). V tem obdobju naj bi človek (*Homo ergaster* in *Homo erectus*) uporabljal ogenj in bolj zapletena orodja.

Zgodnji avstralopitecini (lat. *australis* = južen; lat. *pithecium* = opica; avstralopitek je torej južni opičji človek) so se razširili v obdobju pliocena in poznega miocena ter jih razlikujemo od kasnejših avstralopitekov. Med prvotne hominine spada predčlovek ***Praeanthropus anamensis***, ki so ga odkrili v Keniji (starost 4,1–3,9 milijonov let), najznamenitejši fosil iz tega obdobja pa je ***Praeanthropus afarensis*** ženskega spola (t. i. Lucy, njena starost je ocenjena na 3,2 milijona let). Predstavniki predčloveka *Praeanthropus afarensis* so bili visoki 1,0–1,2 m, prostornina možganov je znašala 415 cm³, po obraznih potezah pa so bili podobni opicam. Tudi med sekalci in podočnikom je obstajala zev (diastema), ki je značilna za opice, roke so bile dolge in noge kratke, prstnice rok in nog pa so bile rahlo ukrivljene, kar kaže na rabo okončin pri oprijemanju drevesnih vej, podobno kot pri opicah. Vendar pa je bilo zapestje že specializirano in je nakazovalo napredek od členkaste hoje, ki se je ohranila pri šimpanzu in gorili. Na razmerje *Praeanthropus afarensis* s človekom kažejo krožna razporeditev zob (pri opicah je zobni lok pravokoten) in zadnje okončine z medenico.

Noge in medenica so bile prilagojene dvonožnemu gibanju.

Pri avstralopitekih so ugotovili vsaj 6 vrst (*Australopithecus africanus* in *Paranthropus robustus* iz južne Afrike, *A. garhi*, *Paranthropus boisei* in *Paranthropus aethiopicus* iz vzhodne Afrike ter *A. bahrelghazali* iz Čada) in opazili določen evolucijski napredek: sploščevanje obraza, izgubo diasteme pri zobeh in manjše podočnike. Ohranile pa so se še nekatere anatomske značilnosti opic, npr. pri robustnih avstralopitekih sagitalni greben na vrhu lobanje in obsežni kočniki, vsaj pri samcih, kar nakazuje močno žvekalno aktivnost. Tak je bil npr. *Paranthropus boisei*, ki je bil razširjen v Tanzaniji, Keniji in Etiopiji v obdobju pred 1,8–1,4 milijona leti. Robustni avstralopiteki naj bi uživali tršo hrano (korene in gomolje), nežnejši *A. africanus* pa sadje in listje.

Sledila je razvojna stopnja, ki jo označujemo z izrazom **Homo**, med njimi že omenjeni ***Homo habilis*** in ***Homo rudolfensis***. Njuna najdišča izvirajo iz obdobja od 2,4 do 1,5 milijonov let pred našim štetjem, na istih najdiščih pa so bili še nekateri drugi fosili, ki so pripadali avstralopitekom. Raziskovalci ocenjujejo, da je tedaj obstajalo 4–5 različnih človeških vrst, ki so živele druga ob drugi.



Slika 96: Poselitev pokončnega človeka (*Homo ergaster* in *Homo erectus*) izpred okrog 1,9 milijona let naprej. Deček iz Kenije je znan kot Turkanski deček; njegov angleški vzdevek je 'Turkana Boy', starost fosila pa 1,6 milijona let.

Prva velika človeška selitev spada v obdobje t. i. **pokončnega človeka** (*Homo erectus*).

Pred okrog 1,9 milijona let se je razširil iz južne in severne Afrike v Evropo in Azijo (Sl. 96). Fosile predhodnih razvojnih stopenj človeka so namreč odkrili le v Afriki, predvsem na območju med Etiopijo in južno Afriko. *Homo erectus* predstavlja bistven evolucijski napredek glede na prednika *H. habilis*. V začetnem obdobju pokončnega človeka (*H. erectus*) je živel človek, ki ga poimenujemo *Homo ergaster* (**delavni človek**). Pojavil se je v času globalnega ohlajanja in suše pred okrog 2 milijonoma let. Njegov razmeroma dobro ohranjen fosil so našli v Keniji, blizu Rudolfovega jezera, sedanjega Turkanskega jezera, ki je pripadal okrog 12 let staremu dečku (starost fosila: 1,6 milijona let; znan kot Turkanski deček). Visok je bil 1,6 m, kar pomeni, da bi odrasel meril v višino okrog 185 cm. Možgani so bili razmeroma prostorni, 830 cm³. Imel je močan obrvni lok in težko čeljust brez jasno oblikovane brade. Skelet je bil povsem prilagojen dvonožnemu gibanju.

Homo ergaster je bil zmožen prehoditi velike razdalje in se gibati na soncu. Telesno temperatura je urejal z znojenjem in kožo je imel razmeroma gladko ter slabo poraščeno z dlakami. Njegova medenica je bila razmeroma ozka in je pri ženskah omejevala porodni kanal. To posredno pomeni, da so se že na tej evolucijski stopnji med nosečnostjo razvili plodovi z ne povsem razvitimi ('zrelimi') možgani. Novorojenci so bili nemočni in ranljivi, zato so jih morale matere dojiti dalj časa in so potrebovale pomoč drugih članov takratne socialne skupnosti.

Tedaj so se zmanjšale tudi nekatere spolne razlike v primerjavi z avstralopiteki (ocenjujejo, da za okrog 20 %), ženska je bila npr. po velikosti bolj primerljiva z moškim. Zmanjšala se je tudi tekmovalnost med samci, kar vse je prispevalo k višji stopnji socialne organiziranosti. Zmanjšanje tekmovalnosti in spolnega dimorfizma je sovpadalo s povečanjem možganov in večjo učinkovitostjo rabe kamnitih orodij.

Delavnega človeka (*Homo ergaster*) nekateri imenujejo tudi afriški pokončni človek (afriški *Homo erectus*), medtem ko naj bi krajši izraz pokončni človek (*Homo erectus*) veljal za azijske

populacije skupne vrste *Homo erectus*. Se pa je *Homo ergaster* razlikoval od *Homo erectus* po tanjših lobanjskih kosteh. *Homo ergaster* je izdeloval različnejša in naprednejša kamnita orodja kot *Homo habilis*.

Zunaj Afrike so našli fosile pokončnega človeka na Kitajskem (starost 1,9 milijona let), v Gruziji (starost fosilov 1,7 milijona let), na Javi (starost okrog 50.000 let). Javanski človek se je torej ohranil daleč v obdobje sodobnega mislečega človeka (*Homo sapiens*). Najbogatejša nahajališča pokončnega človeka so odkrili v bližini Pekinga (t. i. pekinški človek), starost teh fosilov pa so ocenili na 600.000 do 200.000 let. Lobanjska votlina je omogočala velikost možganov 900–1100 cm³. Pokončni človek je uporabljal ogenj, kar je mogoče sklepati po najdišču v Izraelu (starost fosilov 800.000 let). Tudi v Evropi je nekaj najdišč pokončnega človeka, tisto iz Španije (Atapuerca) je vsebovalo fosile starosti 780.000–858.000 let.

Evolucijski prehod s pokončnega človeka na sodobnejšega t. i. arhaičnega človeka ni bil oster (Sl. 97), raztezal se je preko nekaj stotisočletij v srednjem pleistocenu. Tudi razvojne stopnje različnih najdišč iz istega obdobja niso enake. Evolucijske spremembe v področju vratu in glave, ki so vodile v sodobnega mislečega človeka, so se pričele pojavljati v južni Evropi in vzhodni Afriki pred 800.000 do 700.000 leti, drugod v Starem svetu pa pred okrog 400.000 leti ali celo pozneje. Pravzaprav se prehod v sodobnega mislečega človeka ni povsem sklenil niti pred 100.000 leti. V tem prehodnem obdobju je živel t. i. **heidelberški človek** (*Homo heidelbergensis*). Poimenovali so ga po odkritju njegovih ostankov v Heidelbergu v Nemčiji (starost fosilov 500.000 let). Njegova najdišča so razširjena v Afriki, Evropi in Aziji (Kitajska). Pred okrog 300.000 leti so se pri heidelberškem človeku pojavile populacije, ki so doživele prehod v **neandertalca** (*Homo neanderthalensis*) (Sl. 98) in v **arhaičnega človeka** (arhaični *Homo sapiens*), ki ga imenujemo tudi predmoderni človek. Pred 100.000 leti so nekatere populacije napredovale v sodobne-

ga **mislečega človeka** (*Homo sapiens sapiens*; lat. *sapiens* = razumen, misleč, moder). Neandertalec se je ohranil do okrog 28.000 let pred našim štetjem (na območju Gibraltarja do pred 24.000 let), nato pa je izginil. *Homo erectus* je v Indoneziji izginil pred 53.000 leti, pritlikavi *Homo floresiensis* (odrasel je bil visok 1,0 m in je tehtal 25 kg; kapaciteta lobanjske votline pa je merila le 400 cm³) pa šele pred 18.000 leti.

Prehodne oblike iz arhaičnega v sodobnega človeka so našli v vzhodni Afriki, pri fosilih starosti 190.000–120.000 let. Za sodobnega človeka so značilni: zaokrožena lobanja, podaljšana brada in ozek obrvni lok. 160.000 let stara lobanja iz Etiopije (Herto) je imela še vedno širok obrvni lok, ki je značilen za arhaičnega človeka in prednike. Sodobni človek se je razširil iz južne Afrike v jugovzhodno Azijo pred 100.000 leti, drugod po Starem svetu pa v obdobju pred 60.000–40.000 leti. Prve fosile zgodnjega sodobnega človeka v zahodni Evropi so odkrili leta 1868 v Franciji (vas Les Eyzies) v 27.000–23.000 let starem zavetišču (t. i. Cro-Magnon-ski človek). **Kromanjonski človek** je bil visok 1,6–1,8 m, torej je bil okrog 10–31 cm višji od

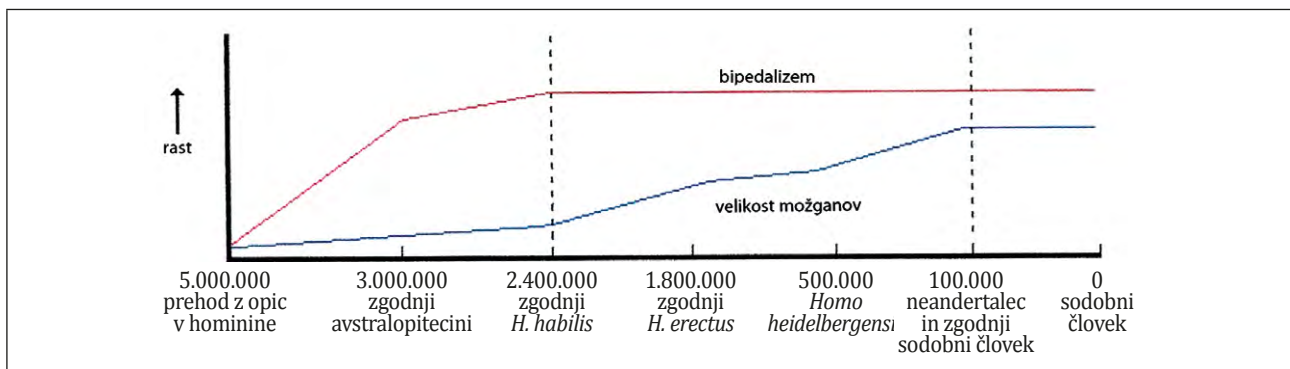
neandertalca, prostornina njegove možganske votline pa je znašala do 1590 cm³.

Kot je razvidno iz 8. preglednice se je možganska masa med evolucijo človeka povečala približno 4-krat. Vendar pa je treba podatke v preglednici ocenjevati dinamično. Navedene povprečne vrednosti so sicer dober pokazatelj trenda, ne pa dejanskega evolucijskega dogajanja. Če si predstavljamo časovno zaporedje (neprekinjenega) razvoja, dobimo krivuljo rasti z nekaterimi vmesnimi razmeroma skokovitimi prehodi (Sl. 94). Vzemimo primer heidelberškega človeka (tj. obdobje okrog 500.000 let, od 750.000 do 250.000 let pred našim štetjem), ki predstavlja etapo razvoja pokončnega človeka pred delitvijo na neandertalca in mislečega človeka pred okrog 300.000 leti. Iz časovne krivulje rasti možganske mase lahko spoznamo, da se je možganska masa med evolucijo heidelberškega človeka hitreje povečala kot pred tem v glavnem obdobju pokončnega človeka v dobrih milijon letih. Rast možganske mase se je ustalila pred 100.000 leti, tj. pri neandertalcu in sodobnem človeku.

8. preglednica: Primerjava kapacitet kranija (možganske votline) med šimpanzom (*Pan*) in pomembnejšimi razvojnimi stopnjami človeka (*Homo*) (http://anthro.palomar.edu/homo2/mod_homo_2.htm)

	Razpon (cm ³)	Povprečje (cm ³)
Šimpanz	300–500	–
Avstralopiteki	390–545	–
<i>Homo habilis</i>	509–752	610
<i>Homo erectus</i>	750–1250	930
<i>Homo heidelbergensis</i>	1100–1390	1206
<i>Homo neanderthalensis</i>	1200–1750	1450
Sodobni <i>Homo sapiens</i> (*)	900–1880	1345

(*) Opomba: Pri sodobnem človeku je razmeroma velik razpon telesne mase, zato je povprečje velikosti možganov manjše, kot bi pričakovali. Je pa povprečje možganske prostornine pri nekaterih modernih populacijah, še posebno evropskih in afriških, nekoliko večje kot pri neandertalcu. Možgani človeka predstavljajo okrog 2 % telesne mase. Pri sodobnem človeku so ženski možgani okrog 10 % manjši od moških, kar ustreza razliki v telesni masi.



Slika 97: Shematični prikaz obdobj v evoluciji človeka s poudarkom na razvoju hoje (bipedalizma) in večanja možganov. Črti nista premočrtni, ampak iz velikega števila skokovitih prehodov, kar je še posebej opazno pri prikazu večanja obsega možganov. Vendar pa velikost možganov ni neposredni pokazatelj razlik v inteligenci. Za razumevanje razvoja inteligence, govora in drugih mentalnih sposobnosti je koristnejše proučevati spremembe v specifičnih področjih možganov in mutacije genov, ki nadzorujejo njihov razvoj.
(http://anthro.palomar.edu/homo2/mod_homo_2.htm)



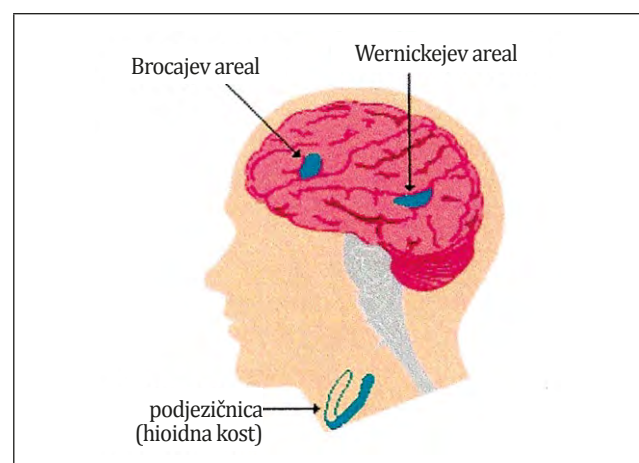
Slika 98: Rekonstrukcija lobanje neandertalca (*Homo neanderthalensis*). (Wikimedijina Zbirka, IMG 2942.JPG)

Pri primerjavi lobanje neandertalca (*Homo neanderthalensis*) in sodobnega človeka (*Homo sapiens sapiens*) so opazne nekatere razlike. Neandertalec je imel med drugim položnejše čelo, močnejši obrvni lok in kvrgo na zatilju; brada človeka pa je ostra, pomaknjena naprej, medtem ko je pri neandertalcu zamaknjena in zaobljena.

Za neandertalca in sodobnega človeka velja, da sta dosegla visoko in medsebojno primerljivo stopnjo evlucijskega razvoja, ki vključuje

tudi sposobnost govora in sporazumevanja.

To je mogoče sklepati po razvitosti dveh možganskih centrov, ki urejata govor (Brocajev center, ki je motorični govorni center) in razumevanje govora (Wernickejev center) (Sl. 99), po obliki in položaju podjezičnice v vratu in po nekaterih genih, predvsem po t. i. genu *FOXP2*. Ti geni določajo delovanje (giblјivost) mišic, ki omogoča izgovorjavo besed (predvsem giblјivost mišic ustnic in jezika). Zaradi nekaterih anatomskih razlik pri ustih in nosnih votlinah pa je mogoče sklepati, da je zvenela govorica neandertalca nekoliko drugače kot pri sodobnem človeku. Na podlagi primerjave površine možganov pa nekateri raziskovalci ugotavljajo, da je bil tudi heidelberški človek zmožen govoriti.



Slika 99: Tri za govor izredno pomembne anatomske sestavine: Brocajev in Wernickejev center v velikih možganih ter podjezičnica. (http://anthro.palomar.edu/homo2/mod_homo_3.htm)

Zelo verjetno je, da se je že delavni človek (*Homo ergaster*) sporazumeval z določeno govorico in gestikulacijami. Pripisujejo mu, da je bil prvi hominid, ki je »uporabljal človeške glasove«. Ni pa zanesljivih arheoloških podatkov, ki bi dokazovali, da je bil *Homo ergaster* zmožen uporabljati simbolično mišljenje (npr. figurativno umetnost). Na podlagi razvitosti možganov in fizičnih sposobnosti (predvsem v zvezi z delovanjem dihalnega aparata) pa nekateri znanstveniki posredno sklepajo o njegovi zmožnosti komuniciranja pogovorno in simbolno.

3.1. Nekatera novejša odkritja o evoluciji človeka

V zadnjem času odkrivajo genetske in anatomske dokaze, da je prišlo med neandertalcem in sodobnim človekom do omejenega parjenja, odvisno od sobivanja (npr. na območju Gibraltarja pred okrog 24.000 leti, ponekod pa že nekaj tisočletij ali desetisočletij pred tem). Pri sodobnem človeku so ugotovili v dednini okrog 1–4 % neandertalskih genov. Pri tem je treba upoštevati dejstvo, da je bil neandertalec razširjen v Evropi in jugozahodni Aziji, ne pa v Afriki. Sicer pa omenjajo tudi možnost večkratnega preseljevanja pokončnega človeka iz Afrike, ki se je pri tem srečeval s potomci prvotne naselitve in se domnevno z njimi paril (npr. na Kitajskem). Vendar pa naj bi bilo križanje le v zelo omejenem obsegu.

V zvezi z omenjenimi predpostavkami je zanimiva naslednja vest iz marca 2010 z Max-Planckovega inštituta za evolucijsko antropologijo v Nemčiji. V sibirski votlini Denisova na območju Altaja so odkrili dotlej neznano obliko človeka, katerega fosili so bili stari 50.000–30.000 let. Torej je novi najdeni človek živel v času neandertalca in sodobnega človeka. Proučili so njegovo mitohondrijsko dednino (The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia: *Nature* **464**, 894–897, 8 April 2010) in ugotovili, da ima ta človek skupnega prednika z modernim človekom in neandertalcem v času pred okrog 1,0 milijonom let. To pa pomeni, da izhaja iz obdobja homininske migracije iz Afrike, ki je drugačna od tiste pri neandertalcu in sodobnem človeku. Novejše sporočilo (Genetic history of an archaic hominin group from Denisova cave in Siberia: *Nature* **468**, 1053–1060, 23 December 2010) pa nakazuje določeno gensko povezanost živečih Melanezijcev s človekom iz votline Denisova (4–6 % dednine). Iz tega je mogoče povzeti, da je bil nekoč (med poznim pleistocenom) človek iz votline Denisova razširjen po Aziji. Po obliki zob se človek iz votline Denisova razlikuje od neandertalca in sodobnega človeka.

Med fosili, ki so jih našli v Atapuerci (Španija), je bilo 25 % takih, ki so pričali o kanibalizmu. Ni pa še povsem razjasnjeno, ali ti fosili pripadajo pokončnemu človeku, kar je bilo prvotno mnenje, ali heidelberškemu človeku ali novi vrsti, ki so jo poimenovali *Homo antecessor* (tj. človek prednik ali poljubno 'prvi človek v Evropi'). Slednji naj bi bil prednik heidelberškega človeka. Iz 400.000 let stare stegenice so osamili mitohondrijsko DNK (mtDNK), ki je bližja mtDNK homininov iz votline Denisova kot mtDNK neandertalca. (http://en.wikipedia.org/wiki/Archaeological_Site_of_Atapuerca)

- R. M. Andrews, T. Mathies. Natural History of Reptilian Development: Constraints on the Evolution of Viviparity. Bioscience 2000; 50(3): 227-238.
- S. V. Bavdek. Temelji embriologije. Univerza v Ljubljani, Veterinarska fakulteta, 1993.
- M. J. Benton. Vertebrate Palaeontology. Blackwell Publishing, 2005, tretja izdaja.
- C. Bertolucci, A. Foà. Extraocular photoreception and circadian entrainment in nonmammalian vertebrates. Chronobiology International 2004; 21(4-5): 501-519.
- D. G. Blackburn, J. R. Stewart. Viviparity and Placentation in Snakes (2011, strani 119-181) v: Reproductive Biology and Physiology of Snakes (R.D. Aldrich in D.M. Sever, eds). Science Publishers, Enfield, New Hampshire, ZDA.
- Marta Carapuço, Ana Nóvoa, Nicoletta Bobola, et al. Hox genes specify vertebral types in the presomitic mesoderm. Genes Dev. 2005 19: 2116-2121; genesdev.cshlp.org; doi:10.1101/gad.338705.
- A. M. Carter, A. C. Enders. Comparative aspects of trophoblast development and placentation. Reproductive Biology and Endocrinology 2004, 2:46; doi: 10.1186/1477-7827-2-46; <http://www.rbej.com/content/2/1/46>.
- D. Chipman. Family Mormyridae: Form, Function, Phylogeny, Evolution, and Comparison. Term Paper, Biology 303, 17 November 2003; www.public.iastate.edu/~.../Mormyridae-Example.pdf.
- G. Cornelis, O. Heidemann, S. Bernard-Stoecklin, K. Reynaud, G. Véron, B. Mulot, A. Dupressoir, T. Heidemann. Ancestral capture of syncytin-Car1, a fusogenic endogenous retroviral envelope gene involved in placentation and conserved in Carnivora. Proc Natl Acad Sci U.S.A. 2012; 109(7): E432-E441; doi: 10.1073/pnas.1115346109.
- F. Delsuc, F. M. Catzeflis, M. J. Stanhope, E. J. P. Douzery. The evolution of armadillos, anteaters and sloth depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil *Eurotamandua* (http://fdelsuc.perso.neuf.fr/fd_files/Delsuc-ProcRSocB01.pdf) Proc. R. Soc. Lond. B 2001; 268: 1605-1615. doi: 10.1089/rspb.2001.1702.
- R. L. Dorit, W. F. Walker Jr, R. D. Barnes. Zoology. Saunders College Publishing, 1991.
- T. J. Gaudin, A. A. Biewener. The functional morphology of xenarthrous vertebrae in the armadillo *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra). Journal of Morphology 1992; 214: 63-81.
- S. F. Gilbert. Developmental biology. Sinauer Associates, Inc., 2006, osma izdaja.
- S. F. Gilbert. Developmental biology. Sinauer Associates, Inc., 2010, deveta izdaja.
- J. A. Gillis, M. S. Modrell, R. G. Northcutt, K. C. Catania, C. A. Luer, C. V. H. Baker. Electrosensory ampullary organs are derived from lateral line placodes in cartilaginous fishes. Development 2012; 139: 3142-3146; doi:10.1242/dev.084046.
- R. G. Gilmore. Reproductive biology of lamnoid sharks. Environmental Biology of Fishes 38:95-114, 1993.
- S. W. S. Gussekloo. Functional analysis of the rhynchokinetic jaw apparatus in the red knot (*Calidris canutus*), 2000. (<https://openaccess.leidenuniv.nl/bitstream/.../03.pdf?...5>)
- A. Herrel, P. Aerts, F. de Vree. Cranial kinesis in geckoes: Functional implications. The Journal of Experimental Biology 2000; 203: 1415 - 1423.
- S. W. Herring. Masticatory muscles and the skull: A comparative perspective. Arch. Oral Biol. 2007; 52(4): 296-299.
- T. Hirasawa, H. Nagashima, S. Kuratani. The endoskeletal origin of the turtle carapace. Nature Communications 2013; 4, Article number: 2107; doi:10.1038/ncomms3107; <http://www.nature.com/ncomms/2013/130709/ncomms3107>.
- K. V. Kardong, T. L. Kiene, V. Bels. Evolution of trophic systems in squamates. Netherlands Journal of Zoology 1997; 47(4): 411-427.
- K. V. Kardong. Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution. Mc Graw Hill, 2006, četrta izdaja.
- K. V. Kardong, E. J. Zalisko. Comparative vertebrate anatomy: a laboratory dissection guide. With considerable artistic contributions by F.C. Prevedell. McGraw-Hill Companies, 1998.
- H. J. Karten. Evolutionary developmental biology meets the brain: The origins of mammalian cortex. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 1997, 94, 2800-2804.
- A. S. King, J. McLelland. Birds their structure and function . Baillière Tindall, 1984, druga izdaja.
- O. N. Larsen, F. Goller. Direct observation of syringeal muscle function in songbirds and a parrot. The Journal of Experimental Biology 2002; 205: 25-35.
- M. S. Y. Lee, J. Soubier, G. D. Edgecombe. Rates of phenotypic and genomic evolution during the Cambrian explosion. Current Biology 2013; 23: 1889-1895; <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2013.07.055>.
- V. F. Levchenko, A. B. Kazansky, M. A. Sabirov, E. M. Semenova. Early biosphere: origin and evolution. www.intechopen.com/download/pdf/31338.
- K. F. Liem, W. E. Bemis, W. F. Walker Jr, L. Grande. Functional Anatomy of the Vertebrates. An Evolutionary Perspective. Harcourt

College Publishers, Orlando, ZDA, 2001, tretja izdaja.

- D. Linzey. Vertebrate Biology. McGraw-Hill Higher Education, 2001, prva izdaja.
- List of human evolution fossils: http://en.wikipedia.org/wiki/List_of_human_evolution_fossils
- G. Magiorkinis, D. Blanco-Melo, R. Belshaw. The decline of human endogenous retroviruses: extinction and survival. *Retrovirology* 2015; 12: 8. DOI 10.1186/s12977-015-0136-x.
- M. Moazen, N. Curtis, P. O'Higgins, S. E. Evans, M. J. Fagan. Biomechanical assessment of evolutionary changes in the lepidosaurian skull. *www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0813156106*.
- M. S. Modrell, W. E. Bemis, R. G. Northcutt, M. C. Davis, C. V. H. Baker. Electrosensory ampullary organs are lateral line placode-derived in bony fishes. *Nat Commun.* 2011; 2: 496. Published online 2011 Oct 11. doi: 10.1038/ncomms1502; <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4212271/>
- T. Nomura, M. Takahashi, Y. Hara, N. Osumi. Patterns of neurogenesis and amplitude of Reelin expression are essential for making a mammalian-type cortex. *PloS ONE* 2008, 3(1): e1454. doi:10.1371/journal.pone.0001454.
- S. L. Payne, C. M. Holliday, M. K. Vickaryous. An osteological and histological investigation of cranial joints in Geckos. *The Anatomical Record* 2011; 294:399–405; doi 10.1002/ar.21329.
- X. Penin, C. Berge, M. Baylac. Ontogenetic study of the skull in modern humans and the common chimpanzees: Neotenic hypothesis reconsidered with a tridimensional procrustes analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 2002; 118:50–62; www.interscience.wiley.com; DOI 10.1002/ajpa.10044.
- B. J. A. Pollux, M. N. Pires, A. I. Banet, D. N. Reznick. Evolution of placentas in the fish family Poeciliidae: An empirical study of macroevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 2009, 40: 271–289; doi: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120209.
- Th. Potthoff, Sharon Kelley. Development of the vertebral column, fins and fin supports, branchiostegal rays, and squamation in the swordfish, *Xiphias gladius*. *Fishery Bulletin* 1982; 80(2): 161–186.
- D. Rendall, A. Di Fiore. Homoplasy, homology, and the perceived special status of behavior in evolution. *Journal of human evolution* 2007; 52: 504–521; www.sciencedirect.com; doi:10.1016/j.jhevol.2006.11.014.
- T. M. Schmidt, S-K. Chen in S. Hattar. Intrinsically photosensitive retinal ganglion cells: many subtypes, diverse functions. *Trends in Neurosciences* xx(2011)1–9; doi: 10.1016/j.tins.2011.07.001.
- M. Spaulding, M. A. O'Leary, J. Gatesy. Relationships of Cetacea (Artiodactyla) among mammals: Increased taxon sampling alters interpretations of key fossils and character evolution. *PloS ONE* 2009; 4(9): e7062. doi: 10.1371/journal.pone.0007062.
- Timeline of human evolution: http://en.wikipedia.org/wiki/Timeline_of_human_evolution.
- M. Tokita. The skull development of parrots with special reference to the emergence of a morphologically unique cranio-facial hinge. *Zoological Science* 20: 749–758 (2003).
- Ch. E. Wall, K. K. Smith. Ingestion in mammals. *Encyclopedia of Life Sciences* / © 2001 Macmillan Publishers Ltd, Nature Publishing Group / www.els.net; (biology.duke.edu/kksmithlab/.../wall%20and%20smith.pdf)
- R. W. Warner. The anatomy of the syrinx in passerine birds. *Journal of Zoology, London* 1972; 168: 381–393.
- X. Zhou, Sh. Xu, J. Xu, B. Chen, K. Zhou, G. Yang. Phylogenomic analysis resolves the interordinal relationships and rapid diversification of the laurasiatherian mammals. *Systematic Biology Advance Access published November 25, 2011*. DOI:10.1093/sysbio/syr089. Downloaded from <http://sysbio.oxfordjournals.org/> on August 30, 2015.
- R. L. Zusi. A functional and evolutionary analysis of rhynchokinesis in birds. *Smithsonian contributions to zoology*, 1984 (SCtZ-0395-Lo_res.pdf).
- W. Yu, J. Xu, Y. Wu, G. Yang. A comparative study of mammalian diversification pattern. *International Journal of Biological Sciences* 2012; 8(4): 486–497; doi: 10.7150/ijbs.3982.

(*) Nekateri viri so navedeni v besedilu.

Stvarno kazalo

A

Acanthodii.....	85
acelna vretenca	44, 45
Acrania.....	40
Actinopterygii.....	45, 62, 77, 90
adaptacija	15, 16, 22, 28, 116, 129
Afrotheria.....	35
Agnatha.....	43, 49, 85
akineza lobanje.....	106
akson.....	65, 66, 68, 81, 96
alantois.....	57, 97, 98
alometrija.....	28
amficelna vretenca.....	44, 45
amfikineza	110, 111
amnij, amnion.....	32, 97, 98
amnioti.....	32, 60, 61, 63, 74, 77, 97, 98, 99, 100
Amniota.....	97, 98
Amphibia.....	55, 93
Amphisbaenidae	112
ampularni organi	48, 69
Anabantidae.....	92
Anaksimander	15, 20
analna odprtina.....	37
analogija.....	24, 28
analogni organi.....	87
Anamniota	34, 61
anamnioti	32, 34, 61, 78, 83, 97
Anapsida	29, 100
anapsidi.....	29
anapsidna lobanja.....	100, 101, 111
anatomija.....	12, 22
- mikroskopska.....	12
- primerjalna.....	12
- paleontološka.....	12
Anthropoidea	123, 125
anulus ossicularis sclerae.....	101
Anura.....	94, 96
anus.....	27, 37, 38, 41, 43
aorta.....	53, 56
- dorzalna.....	53, 55
- ventralna.....	53
aortni loki.....	53, 54, 56, 76
- dvoživk.....	55
- plazilcev.....	56
- ptičev.....	56
- rib pljučaric	54
- sesalcev.....	56
Apoda.....	96
apomorfija	24
arcus zygomaticus.....	105
Archaeopteryx.....	114
Archosauromorpha	112, 113
arhetipi.....	21, 25
- vretenčarski.....	21, 22
arhozavri.....	113
Aristotel.....	20
arterije.....	42, 53, 56
- a. carotis communis	55, 56
- a. carotis externa	54, 55, 56
- a. carotis interna	54, 55, 56
- femoralna, a. femoralis.....	53
- ledvična	53, 58
- pljučna, a. pulmonalis.....	55, 56
- podključnična, a. subclavia.....	56
- repna.....	53
arterijski stožec	53
Arthropoda.....	32, 37
Artiodactyla	9, 123

Ascidacea	40
atrij.....	41, 43
atriopor	41, 43
Australopithecina	125
Aves.....	56, 100, 114
avstralopiteki.....	130, 132

B

Batrachia	94
bazalna jedra	77, 80
bazapofiza	46
Belon, Pierre.....	12, 22
beločnične koščice.....	101
bipedalizem.....	113, 129
blastomere.....	37
blastomerizacija.....	36, 37
blastula.....	37
blodni živec	72, 76
BMP.....	70, 71
bobnič	94, 120
bobničeva votlina.....	41
bonobo.....	124, 129
Boreoeutheria.....	35
branhialni loki.....	88
branhimere.....	89
Branchiostoma.....	13, 40, 41, 43
brazdanje	36, 37
brezčeljstnice.....	49, 56, 85
brezglavci	41, 42, 48
Brocajev center.....	133
bronhij	117
bulbus arteriosus	53, 90

C

Carnivora.....	9, 35, 123
Catarrhini.....	123, 125
Caudata.....	95
celice nevrlnega grebena 69, 70, 71, 72, 76	
celična migracija	71
celična proliferacija	71
celom.....	36, 37, 38, 40, 46, 51, 52, 62
- eksocelom	38, 98
- endocelom	38
cement, zobni.....	49
centrum vretenca.....	44
cerebellum.....	75, 76, 79
cerebrum.....	75, 76, 77, 79
Chondrichthyes.....	89
Chordata.....	9, 37, 40
chorion	97, 98
Cingulata	9, 35, 122
Ciona intestinalis.....	40
cirkulacija	
- pljučna	54, 55
- škrljčna.....	54, 55
cisterna chyli	59
Coelacanthidae	91
columella.....	94
columna vertebralis.....	43
conus arteriosus.....	53, 54, 90
corpus callosum.....	79
cortex cerebri.....	77, 78
costa.....	45
cranium.....	40, 43
Craniata	23, 33, 40, 60
Cuvier, George	21, 22
Cynodontia.....	34, 119

Č

čaplja.....	102, 103, 116
čeljusti.....	24, 40, 42, 43, 48, 49, 50, 85, 87, 88
- spodnja čeljust.....	89
- zgornja čeljust.....	95
čeljstnica (kost).....	101, 102, 103
čeljstnice.....	24, 62, 85, 88
čeljstni sklep.....	88, 101
- drugotni.....	101
- kobre.....	107
- konja.....	103
- prvotni	88, 101
- sive čaplje.....	102
- tuatara.....	102
češerika	82, 83, 85
četveronožci.....	32, 93
členonožci	32, 37
človek.....	8, 17, 20, 25, 27, 28, 30, 31,
.....	77, 79, 81, 89, 106, 122, 124, 125, 127
- arhaični	131
- delavni.....	131
- heidelberški.....	131
- javanski.....	131
- kromanjonski	132
- misleči	131
- sodobni.....	131
- neandertalski.....	131
- pekinški	131
- pokončni	130
- ročni (spretni).....	130
- votline Denisova.....	134
človeška ribica.....	95
črevnica.....	113
črevo	37, 43, 48, 53, 90, 96, 129
čutila.....	42, 47, 69, 74, 76, 96, 114

D

darwinizem.....	16
Darwin, Charles	15, 16, 25
Darwinius masillae.....	128
delecija dednine	17
dendrit	65, 66, 71
dentin.....	49, 50, 72, 89, 94
dermalne, eksoskeletne kosti	85, 112, 113
Deuterostomia.....	36
devon.....	29, 32, 85, 91
devterostomiji	36, 37
diafragma	51
Diapsida.....	100
diapsidi	83, 98, 100, 101, 112
diastema.....	130
diencefalon	70, 77, 83, 84
dihalni organi rib.....	92
dihanje.....	41, 56, 74, 85, 91, 02, 98
dimeljnica.....	113
Dinosauria	32
dinozavri.....	32, 34, 100, 101, 113
Dipnoi.....	55, 91
distalno.....	31
divergenca.....	28, 35
dlake.....	24, 30, 119, 120, 131
DNK.....	16, 35, 125
- komplementarna.....	27
- mitohondrijska.....	134
dorzalni prekatni obmejek	80
dorzalni palij	78
dorzalna aorta	53, 55
dorzalna korenina	68, 73
dorzalna nevrlna cev	40, 41
dorzalna rebra	45, 46

drugousti27, 36, 38
ductus arteriosus55
ductus thoracicus59
dvotrebušna mišica104
dvoživke8, 20, 41, 45, 46, 47, 51, 55, 56, 57,
.....59, 61, 62, 69, 74, 75, 77, 79, 93, 94, 95, 97, 106

E

Echinodermata32, 37
ediakarska perioda8
ekskrecijski organi60
eksocelom38, 98
ekstinkcija16
ekstraembrionalne ovojnice97
Elasmobranchia49, 53, 56, 57, 89
elektrorepcija69, 76, 91
emajl49, 50, 89
emajlni organ50
embrio37, 60, 94, 98
embriologija12, 23
embrionalni razvoj23, 36, 60, 97
embrionalni ščit97
Empedokles20
encefalizacija129
endocelom38
endoderm → entoderm
endogeni retrovirusi17
endokrini organi42, 72
endoskelet40, 90, 112
endostil40, 41, 42
endotelij64
enterocelom37, 38
enterocelomati38
entoderm49, 64, 70, 97, 100
eoni32
epibranhialne nevrogene plakode76
epidermis69, 70, 71
epifiza82
epigeneza28
epitelij52, 62, 64, 65, 69, 71, 76, 96, 97, 99, 117
era diapsidov34
era plaziocev34
era rib
- prva32
- druga34
era sesalcev34
ere32
eritrociti42, 119
Euarchontoglires35
Euastralidelphia35
Eutheria23, 35, 119, 121, 122
evolucija16, 17, 20
- človeka127
evolucijski zadržki23
evreptili111, 112

F

fanerozoik32
fenestra antorbitalis113
fenestrae temporales101
fenestracija lobanje100
fenotipi16
fizipedi123
filogenija85

G

Galen iz Pegama20
ganglij40, 64, 67, 68, 71, 72, 73, 76
- parasimpatični72
- simpatični71, 72, 74, 84

- spinalni68, 71, 72, 73
ganglijska celica84, 85
gastrula27, 37
gastrulacija70, 97
genetika16
genotipi16
geni15, 16, 17, 26, 27, 38, 71
- homologni27
- FOXP2133
- HOX38, 40
- ortologni27
- PAX26,
geološke dobe32, 34, 36
glandula pinealis83
glava47
glenavice46, 59, 61, 62, 77, 79, 85, 86, 87
glia celice72
globoka homologija38
glomerul60
Gnathostomata24, 33, 43, 49, 62, 85, 88
gonade42, 43, 62
golšje mleko116
grlo117, 118, 129
gustatorna vlakna76
Gymnophiona96
gyri79

H

Haplorrhini123, 125
hemalni lok14, 44
hemalni trn14, 44
Hemichordata37
hemoglobin42, 96, 99
heterocelna vretenca44, 45
heterocerkalna repna plavut13, 90
heterodontni zobje51, 119
- ličniki51
- podočniki51, 124, 129, 130
- sekalci51, 130
heterokronija17, 27, 97
heterometrija17
heterotipija17
heterotopija17
hiloizem20
himere89
hioidni lok87, 88
hiomandibula95
hipofiza42, 85
hipokampus77, 78, 80
Hippocampus97
hipotalamus76, 84
histologija12, 23
historična primerjalna analiza14
Holocephali83, 89
holonefros61
homeostaza67
Hominidae123, 125
Hominina125
Homininae124, 125
Hominini124, 125
Hominoidea123, 125
Homo8, 124, 125, 129, 132
- H. antecessor134
- H. erectus130, 131, 132
- H. ergaster130, 131, 134
- H. floresiensis132
- H. habilis130, 131
- H. heidelbergensis131
- H. neanderthalensis131, 133
- H. rufolensis130

- H. sapiens18, 27, 124, 129, 131
- votline Denisova134
homodontni zobje50, 51
homologija22, 24, 25, 30
- filogenetska24, 25
- genov26
- globoka38
- ontogenetska27
- serijska24, 25, 26
- specialna24, 25, 46
- splošna24, 25
- spolna26
- supraspecijska26
- vedenjska26
homologija procesov26
homologni organi29
homocerkalna repna plavut13, 90
homoplazija24, 28, 29, 30
- konvergentna28
- paralelna28
- reverzna28
horij, horion97, 98
horioalantois55, 98, 99, 100
hrbtenica13, 21, 22, 26, 32, 43, 44,
.....45, 71, 89, 119
hrbtenjača40, 43, 67, 68, 72, 73, 76,
.....79, 81, 82, 84
hrbtenjačni živec42, 68, 72, 73, 82, 84
- dorzalna korenina68, 71, 72, 73
- ventralna korenina68, 73, 84
hrbtenja struna40, 41, 42, 43, 45, 46, 64, 87, 91
hrustanec14, 40, 42, 43, 45, 64, 71, 72,
.....88, 89, 90, 117
hrustančnice13, 33, 46, 49, 53, 54,
.....56, 62, 69, 77, 83, 85, 88, 89, 90
Huxley, Henry21, 22

I

iglokožci32, 37, 87
ihtiozaver30, 100
incus89, 103, 119
intrauterini kanibalizem97
izometrična rast27

J

jajce23, 32, 98, 99
jajcevod62, 63, 97, 99
jajčece23, 91, 93, 95, 99
- amniotsko97
- oplojeno36, 37, 88, 97
jajčna lupina97, 98, 99, 120
jajčnik26, 42, 43, 62, 71
jetra48, 56, 57, 86, 90
jezičnica → podjezičnica
jezično-žrelni živec64, 73
jezik49, 76, 87, 95, 96, 104, 106, 115, 116, 133

K

kače46, 50, 55, 81, 93, 99, 107, 112
- živornost kač99, 100
kalcitoninske (C) celice72
kambrij8, 9, 32, 36, 40
kambrijska eksplozija8, 9
kapilare41, 42, 53, 59, 60, 99, 122
karapaks112
karbon32, 56, 112
kavdalna votla vena53, 56, 57, 58
kavdalno grlo116
kavljasti podaljšek46, 47
Kelvin16

kenozoik.....	32, 34, 36, 115	lakteali.....	65	medceličnina.....	65
kineza lobanje.....	106, 107, 108, 109, 110, 111, 115	Lamarck, Baptiste de Monet.....	15	medenica.....	47, 113, 114, 129, 131
kinodonti.....	34, 119	larynx.....	117, 129	medenične okončine.....	58, 81, 82, 113, 114, 115
klad.....	23, 33, 35	lateralna perutasta mišica.....	104	medialna perutasta mišica.....	104, 105
kladivce.....	89, 103, 119, 120	lateralni palij.....	78	medialni palij.....	78
kladogram.....	24	lateralno oko.....	83	mediana ventralna abdominalna vena.....	57
kljunaš.....	119, 120	latimerija.....	91	mediana ravnina.....	31
kljunati ježki.....	119, 120	Laurasiatheria.....	35	mediano oko.....	47, 82, 83
kloaka.....	62, 90, 91, 95	lecitrofna viviparnost.....	99	medvretenčne ploščice.....	44, 45
kolčnica.....	113	ledvica.....	57, 58, 60, 61, 62	mehanorecepcija.....	69, 86
- ornitishijska.....	113	ledvične cevke.....	42, 60, 86	mehkužci.....	26, 32, 37
- zavrishijska.....	113	ledvični greben.....	60	melanociti.....	71
kolenski trzajni refleks.....	68	ledvična telesca.....	60, 61	melanopsin.....	84, 85
kolumela.....	94	Lepidosauria.....	112	melatonin.....	83
kolutniki.....	112	letalna peresa.....	114	mesencephalon.....	76, 77
kompeticija.....	16	letalne mišice.....	114	mesnatoplavutarice.....	13, 33, 62, 77, 90, 91
konvergenca.....	17, 28, 30	ličinke.....	40, 95	metamere.....	32
kopenski vretenčarji.....	32, 91, 97	- dvoživk.....	41, 55, 93, 94	metamerizacija.....	32
kopitarji.....	98, 123	- glenavic.....	61	metamorfoza.....	55, 83, 84, 94, 96, 97
- lihoprsti.....	123	- kozolnjakov.....	40	metanefrične cevke.....	61, 62
- sodoprsti.....	123	- piškurjev.....	48, 83, 88	metanefrični blastem.....	61
kormoran.....	47	ličnica.....	100, 101, 103, 108	metanefrični divertikel.....	62
kost, os.....		ličnični lok.....	105, 106	metanefrični vod.....	62
- čelnica.....	101, 103, 111	ličnični podaljšek.....	102	metanefros.....	60, 61
- črevnica.....	113	limfatični organi.....	59	metencephalon.....	77
- dimeljnica.....	113	limfatični sistem.....	59	Metatheria.....	35, 119
- krilatka.....	96, 108, 115	limfna srca.....	59	mezenterij.....	52
- kvadratna kost.....	88, 95, 101, 108	limfne kapilare.....	65	mezoderm.....	38, 40, 52, 60, 64, 70, 71, 79, 100
- kvadratojugalna kost.....	101, 102	limfne žile.....	52, 59	mezonefrični vod.....	60, 62, 63
- ličnica.....	101, 103	Linne, Carl.....	15	mezonefros.....	60, 61, 62
- luskasta kost.....	100, 101, 119	Lissamphibia.....	93	mezotelij.....	52, 64
- maksila.....	101, 103, 113	lobanja.....	21, 22, 40, 42, 43, 87, 89, 96, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 113, 119, 129, 130, 133	mezozoik.....	8, 32, 34, 36, 98, 101, 113, 114
- mandibula.....	89, 101, 102, 103, 104, 105, 119	- akinetična.....	106	miomere.....	42, 47
- nosnica.....	103, 111	- anapsidna.....	100, 101, 102	miosepta.....	45, 46
- postorbitalna kost.....	101	- diapsidna.....	100, 102	mišice.....	15, 38, 41, 42, 46, 48, 51, 59, 89, 91
- sednica.....	113	- evriapsidna.....	100	- dvotrebušna.....	104
- senčnica.....	100, 103, 113	- kinetična.....	101, 106, 108, 109	- operkularna.....	94
- sklepna kost.....	88, 96, 101	- metakinetična.....	107	- perutasta, lateralna.....	104
- solznica.....	102, 103, 113	- mezokinetična.....	107	- perutasta, medialna.....	104
- temenica.....	101, 103	- prokinetična.....	107	- povešalka mandibule.....	108
- zagozdnica.....	103	- sinapsidna.....	100, 101, 119	- pritegovalka (primikalka) mandibule.....	101, 108
- zatilnica.....	103	- streptostilna.....	107	- raztegovalka krilatke in kvadratne kosti.....	108
kostnice.....	13, 24, 33, 34, 44, 49, 53, 59, 74, 83, 85, 89, 90, 91, 92, 97, 106	lobanjska votlina.....	101, 129, 131, 132	- senčničnice.....	101, 104
kozolnjaki.....	8, 40, 41	lobus opticus.....	74, 75, 80	- sirinksove (siringealne).....	117
koža.....	55, 59, 60, 64, 68, 69, 70, 71, 76, 83, 85, 90, 92, 96, 115	lojnice.....	119	- zunanje jezične.....	105, 106
kožne žleze.....	69, 86, 93, 96, 119, 129	Lorenzini, Stefano.....	70	- žvealka.....	101
kranialna votla vena.....	50, 58	Lorenzinijeve ampule.....	69, 91	mišična črpalka.....	42, 43
kraniati.....	75, 83, 85, 86	luskarji.....	83, 99, 100, 112	mišični pretin.....	45, 46
kreacionizem.....	17	luskasta kost.....	100, 101, 103, 107, 108, 119	mišično tkivo.....	48, 64, 65
kri.....	23, 53, 56, 57, 58, 64	M.....		mlečna žleza.....	24, 30, 119, 120, 121, 122
krilatka (kost).....	96, 107, 108, 115	Macropus eugenii.....	121	mlečni vod.....	59
krkoni.....	55, 93, 95, 97	maksila.....	89, 101, 103, 105, 107, 110	močeradi.....	95, 97
krvne žile.....	44, 49, 52	malleus.....	89, 103, 119, 120	močerilarji.....	95
- aorta.....	53, 56	mali možgani.....	75, 76, 79	modo.....	26, 42, 62
- dovodnice (vene).....	53, 56, 57, 58, 59	Malthus, Robert Thomas.....	16	Mollusca.....	32, 37
- odvodnice (arterije).....	53, 54, 55, 56	Mammalia.....	56, 100, 118	Monofiletičnost.....	23, 24, 38, 100, 115
krvni obtok.....	74, 83, 85, 119	- Placentalia.....	32, 36, 98, 119, 122	Monotremata.....	9, 32, 35, 119, 120
krvožilni sistem.....	53	mandibula.....	101, 102, 103, 104, 105, 107, 119	morske krave.....	21, 122, 123
kuščarji.....	99, 100, 107, 108, 112	- živorodnost kuščarjev.....	99, 100	morske želve.....	29, 69
- živorodnost kuščarjev.....	99, 100	mandibularni podaljšek.....	101	morski konjiček.....	97
kvadratna kost.....	88, 95, 101, 102, 103, 107, 108, 109	mandibularni hrustanec.....	88	morski psi.....	13, 44, 49, 50, 51, 53, 56, 83, 85, 89, 90, 97
kvartar.....	32	mandibularni lok.....	49, 87, 88, 89	most (možgani).....	76, 77
L.....		Marsupialia.....	23, 32, 35, 119, 121	možgani.....	19, 20, 26, 42, 64, 68, 73, 75, 76, 77, 78, 81, 91, 130, 131, 132, 133
labirintni organ.....	92	mastikacija.....	104, 105	- mali.....	75, 79
labirintovci.....	92	materializem.....	19	- medmožgani.....	70, 76, 77, 83, 84
		matrotrofna viviparnost.....	97, 99	- sprednji.....	20, 43, 76
		Meckelov hrustanec.....	88		

- srednji.....	20, 74
- veliki.....	75, 77, 79, 80
- zadnji.....	20, 76
možganska belina.....	78
možganska sivina.....	77, 78, 79
možganska skorja.....	77, 78
možganske vijuge.....	79
možganski centri.....	117, 129, 133
možganski prečni.....	79
možganski živci.....	69, 72, 74, 75
mrežnica.....	27, 70, 83, 84, 85
musculus	
- m. adductor mandibulae.....	101, 108
- m. depressor mandibulae.....	108
- m. digastricus.....	89, 104
- m. masseter.....	101, 104, 105
- m. protractor pterygoidei et quadrati.....	108
- m. pterygoideus lateralis.....	104
- m. pterygoideus medialis.....	104, 105
- m. sternotrachealis.....	118
- m. syringealis ventralis.....	118
- m. temporalis.....	101, 104, 105
- m. tracheobronchialis.....	118
- m. tracheolateralis.....	116
Müllerjev vod.....	60, 63
myelencephalon.....	76, 77
Myxiniformes.....	85

N

nadledvična žleza.....	42, 71, 72
nadmodek.....	63
nakovalce.....	89, 103, 119
naravni izbor.....	15, 16, 17, 19, 20
nebni kvadratni hrustanec.....	88
nefrični greben.....	60
nefron.....	26, 60, 61
nefrotom.....	60
nehistorična primerjalna analiza.....	14
neognatni ptiči.....	115
Neornithea.....	115
neotenija.....	27
nephros.....	60
nervus	
- n. abducens VI.....	73, 74
- n. accessorius XI.....	72, 74
- n. facialis VII.....	64, 72, 73, 74, 76
- n. glossopharyngeus IX.....	64, 72, 73, 74, 76
- n. hypoglossus XII.....	73, 74
- n. oculomotorius III.....	74
- n. olfactorius I.....	73, 74, 75
- n. optalmicus.....	64
- n. opticus II.....	73, 74
- n. trigeminus V.....	64, 72, 73
- n. trochlearis IV.....	73, 74
- n. vagus X.....	64, 72, 73, 74, 76, 87
- n. vestibulocochlearis VIII.....	64, 73, 74
nevralna cev.....	40, 41, 42, 43, 63, 70, 76
nevralna plošča.....	41, 70, 71
nevralna guba.....	64, 69, 70
nevralna (nevrogena) plakoda.....	64, 69, 76
nevralni greben.....	42, 43, 63, 64, 69, 70, 72,
.....	73, 74, 75, 76,
- potovanje celic nevralnega grebena.....	70
nevralni lok.....	14, 44, 88
nevralni trn.....	14, 44, 89
nevrit → akson	
nevrogena predhodna tkiva.....	63, 64
nevromast.....	69
nevron.....	63, 65, 66, 67, 73, 75, 80, 81, 82, 130
- aferentni, senzorični.....	65, 69, 73

- bipolarni.....	66
- eferentni, motorični.....	65, 68, 69, 73
- enterični.....	67, 73
- Mauthnerjev.....	96
- motorični.....	48, 65, 66, 67, 68, 76
- multipolarni.....	66
- parasimpatični.....	67, 72, 73, 74
- psevdounipolarni.....	66, 71, 72, 73
- senzorični.....	48, 65, 67, 68, 69, 71, 75
- simpatični.....	67, 72, 73, 74, 84
- somatični, telesni.....	67, 73
- unipolarni.....	66
- visceralni, drobovni.....	67
- vmesni, intermediarni.....	65, 67, 68
nosne školjke.....	119
nosnica (kost).....	103, 108, 109, 111
nucleus pulposus.....	45

O

obrazni živec.....	64, 73, 76
očesni gibalni živec.....	73, 74
očesni živec.....	64
odmikalni živec.....	73
oko.....	14, 18, 26, 27, 38, 47, 59, 83, 84
- lateralno.....	47, 83, 86
- mediano, temensko, tretje.....	47, 82, 83
okušalne brbončice.....	69, 76
omfaloplacenta.....	97, 99, 122
omfalalantoisna placenta.....	100
ontogeneza.....	27
oofagija.....	97
operculum.....	49, 94
operculum auricularis.....	94
operkularna mišica.....	94
operkularni aparat.....	94
opistocelna vretenca.....	44, 45
opistonefros.....	61
oporek.....	52
opornina.....	23, 64, 65
optični lobus.....	74, 75, 80
ordovicij.....	32
Ornithorhynchus.....	120
Orrorin tugenensis.....	123, 128
os (kost)	
- o. articulare.....	88, 96, 101
- o. frontale.....	101, 103, 111
- o. ilii.....	113
- o. ischii.....	113
- o. jugale.....	101
- o. lacrimale.....	102, 103, 113
- o. mandibulare.....	89, 101, 102, 103,
.....	104, 105, 119
- o. maxillae.....	101, 103, 113
- o. nasale.....	103, 111
- o. occipitale.....	103
- o. parietale.....	101, 103
- o. postorbitale.....	101
- o. pterygoideum.....	96, 108, 115
- o. pubis.....	113
- o. quadratojugale.....	101, 102
- o. quadratum.....	88, 95, 101, 108
- o. sphenoidale.....	103
- o. squamosum.....	100, 101, 119
- o. temporale.....	100, 103, 113
- o. zygomaticum.....	101, 103
osrčnik.....	52
Osteichthyes.....	90
Ostracoderma.....	85
oviparnost.....	97, 99
ovum.....	23
Owen, Richard.....	21, 22, 24, 25, 28

P

Paenungulata.....	123
paglavec.....	96
palatokvadratni hrustanec.....	88
paleognatni ptiči.....	114
paleontologija vretenčarjev.....	12
paleozoik.....	8, 32, 36, 85, 86, 91, 95
palijski, pallium.....	78
Pan.....	124, 125, 132
Panina.....	125
pankreas.....	42, 48
paralelizem.....	28
paraplacentom.....	99
parareptili.....	111
parasimpatikus.....	67, 72, 73, 74
Passeriformes.....	116
Pedogeneza.....	27, 28
pedomorfizem.....	28
pelvis.....	113, 114
peresa.....	28, 30, 114, 115
perikarion.....	65, 67, 68, 73
periode.....	8, 32
periodoncij.....	49
Perissodactyla.....	9, 35, 123
perje.....	24, 114
perm.....	32, 85, 89, 98, 112, 118
peruti.....	24, 28, 29, 114, 115
perutasta mišica (m. pterygoideus).....	108
Petromyzontiformes.....	87
pharynx.....	49, 129
pigostil.....	47, 114
Pilosa.....	9, 122
pinealna žleza.....	82, 83
pinealociti.....	83
pinipedi, Pinnipedia.....	123
piškurji.....	13, 30, 46, 49, 59, 62, 69, 77,
.....	79, 83, 86, 87, 88
placenta.....	17, 97, 98, 99, 121
- endoteliohiorialna.....	122
- epiteliiohiorialna.....	99, 122
- hemohiorialna.....	122
- hiorioalantoisna.....	99, 110
- hioriovitelinska.....	98
- omfaloplacenta.....	97, 99
- omfalalantoisna.....	100, 122
- rumenjakeve vreče.....	98, 122
placentacija.....	99, 100, 122
Placentalia.....	119, 122
placentalna viviparnost.....	97
placentalni sesalci.....	32, 35, 36, 63, 98
placentarna bariera.....	98, 122
placentom.....	99
placentotrofija.....	99, 100
Placodermi.....	85
plakoda.....	69
- globinska, trigeminalna.....	64
- kolenčasta, genikulatna.....	64, 76
- nevrogena.....	42, 64, 69, 71, 74, 75, 76
- nosna, nazalna.....	64, 75
- skalnična.....	64
- ušesna, otična.....	64, 76
- vozlasta, nodozna.....	64
plakodni ektoderm.....	70
plakodni živčni sistem.....	76
plastron.....	112
plaščarji.....	40, 41, 48, 69, 87
Plathyrhini.....	123, 125
plavalni mehur.....	13, 90, 92
plavut.....	13, 23, 30, 48, 53, 62, 85, 91
- hrbtna.....	48, 62, 86

- medenična.....	62	ratiti.....	114, 115	Sinornis	114
- prsna, pektoralna.....	53, 88	razcepna votlina.....	38	sinsakrum.....	114
- repna.....	13, 14, 90, 96	rebrni hrustanec.....	46	sinus venosus	53, 57
plavutnice	14	rebro.....	43, 45, 46, 47, 112	sirene, Sirenia	123
plazilci ...	62, 74, 80, 81, 83, 97, 99, 100, 101, 106, 111, 119, 122	- medmišično, dorzalno.....	45, 46	sirinks	116, 117, 118
pleziomorfija	24, 88, 117	- nepravno, lažno.....	47	sirinksove mišice.....	118
pleziazaver.....	100	- pravo.....	47	skati	53, 56, 83
Plinij starejši	20	- subperitonealno	46	skelet.....	21, 28, 32, 44, 47, 51, 89, 112, 119, 129
pljuča	42, 53, 55, 56, 67, 91, 92, 93	- ventralno	46	- eksoskelet, dermalni.....	85, 112, 113
pljučarice.....	55, 56, 57, 62, 91	refleksni lok	68	- endoskelet	40, 90, 112
pljučna votlina	51	repatci.....	58, 94, 95	- hrustančni.....	40, 48, 89
plodove ovojnice.....	17, 99, 121	repna plavut.....	13, 14, 90, 96	- kostni.....	48, 90
- alantois.....	97	- dificerkalna.....	13, 90	skeletne mišice	67, 68
- amnij, amnion.....	32, 97	- heterocerkalna	13, 90	skeletno mišično tkivo.....	65
- horij, chorion.....	97	- homocerkalna	13, 90	sklenina.....	30, 49, 50
- horioalantois, alantohorij.....	55, 99	- protocerkalna.....	13	sklep.....	93, 119
- rumenjakova vreča.....	97	Reptilia	55, 111, 112	- čeljustni	101, 102, 103, 104, 107
pobočnica	48, 69, 76, 86, 96	resoplavutarice.....	91	- tečajni.....	108, 110
podaljšana hrbtenjača	76, 77	retrovirusi	17	sklepna kost	95, 101, 102, 103
podjezičnica.....	89, 101, 106, 133	- endogeni (notranji).....	17	sklerotom	46, 71
podvezničarke	100	rhombencephalon.....	20, 76, 79	skorja velikih možganov ..	77, 78, 79, 80, 130
podvretenčni vod	59	ribe.....	20, 29, 44, 45, 49, 53, 85	sleporili.....	96
Poeciliidae.....	97	- hrustančnice.....	54, 89, 90	slikonetvorni vid	83, 84, 85
polstrunarij	37	- kostnice.....	34, 44, 53, 90	slikotvorni vid	83, 85
pons, most	76, 77	- pljučarice.....	13, 55, 91	sodobni ptiči.....	80, 108, 109, 111, 114, 115
popljučnica	52	rinohokineza	110, 111	sokrižnica	114
postanalni rep	40, 41, 42, 43	rodila	60, 63	somatični nevroni	67, 73
potrebušnica	46, 52	rombasti možgani.....	20, 76, 79	somatoplevra.....	98
požiralnik	41, 43, 67, 92, 116, 118	rumenjak.....	91, 97, 98, 99	somit	46, 60, 71, 72
prachevo.....	37, 38	rumenjakova vreča.....	97, 98, 100, 122	speciacija	16, 35, 116
prakuščarji	112	S		Sphenodon	101, 102, 112
prausta	27, 36	sagitalna ravnina.....	31	spinalni ganglij	67, 68, 71, 72, 73
pravzorec	21	sagitalni greben.....	130	spinalni živec	68, 73, 84
- vretenčarski.....	22	sapnica	117, 118	spirakel.....	49, 87, 88, 90
prečnozobci	95	Sarcopterygii.....	77, 90, 91	splanhnoplevra	98
predvor.....	53, 55, 56	Sauria	112	splavarji	114
predledvični vod	60, 61, 62	seč	60	spolna pora	62
prekat, možganski.....	74, 77, 78, 80	sečevod	62	spolna žleza	42, 43, 62
prekat, srčni	53, 55, 56	segmenti	32, 38, 47, 60, 89	spolni dimorfizem	118, 124, 129
preponski živec.....	52	segmentacija	24, 32, 60, 89	spolovila	60, 62, 67
prhuti	21, 23, 24, 28, 29	segmentalne mišice.....	42	Squamata	112
Primates.....	9, 35, 123	sekulja, navadna	93	srce.....	53
procelna vretenca	44, 47	semenska cevka.....	62	- dvoživk.....	55
processus coronoideus	101, 103	senčnica.....	34, 100, 101, 103, 113, 119	- Elasmobranchia.....	53
processus styloideus.....	106	senčnična mišica	101, 104, 105	- kostnic.....	53
processus uncinatus.....	46, 47	senčnični lok	101	- krokodilov.....	55
prokineza	110, 111	senčnično okno.....	101	- ptičev	56
pronefrični vod.....	60, 62	septum interorbitale.....	108	- sesalcev.....	56
pronefros	60, 61	septum, možganski	78	srčno-krvožilni sistem.....	42, 53
prosencephalon	20, 76, 77	septum transversum.....	53	sredica nadledvične žleze ..	71, 72
Proteidae.....	95	serijska homologija	24, 25, 26, 46	srednje uho	41, 71, 103, 119, 120
Proteus anguinus	95	Serpentes	112	srednji možgani	20, 74, 76, 77, 79
Proteus anguinus parkelj	96	seroza	52, 64	stapes	89, 119, 120
Protostomia.....	36	sesalci.....	8, 9, 17, 25, 29, 32, 34, 35, 36, 45, 51, 52, 56, 57, 58, 59, 74, 78, 79, 80, 81, 83, 97, 98, 100, 101, 103, 104, 106, 118, 119, 120, 122	sternum	46, 47, 114
protostomiji	37, 38	- placentalni, višji	63, 99, 119, 122	stiloidni podaljšek senčnice.....	106
Prototheria	35	shizocelom	37, 38	stokovci.....	9, 32, 35, 99, 119, 120
prsna	46, 47, 114, 115	sifon		stomodeum	88
prvaki.....	8, 9, 20, 74, 78, 123, 124, 125,	- kloakalni, atrijev.....	40	stranski možganski prekat	80
prvousti	27, 36, 38	- oralni, bukalni	40	stremence.....	89, 119, 120
ptiči	8, 24, 28, 29, 32, 33, 44, 45, 46, 47, 56, 57, 58, 59, 62, 63, 74, 75, 79, 80, 81, 83, 97, 100, 101, 108, 109, 114, 115, 116, 117	silur	32, 85, 88	Strepsirrhini.....	123
pupki	95	simetrija.....	24, 30	striatum	78
R		simpatikus.....	67, 72	strunarij	9, 37, 40, 41, 42, 43
radix dorsalis	73	- mejni (simpatični) konopec.....	73, 84	subkortikalna jedra	77, 78
radix ventralis	73	sinapomorfija	24, 86, 119	subpalij	78
Rana temporaria	93	sinapsa	65, 66, 68	suprabranhialna zračna votlina	92
		sinapsidi	100	suprakiazmatično jedro	84, 85
				synsacrum	114
				Synapsida	100
				systema nervosum autonomicum	73

systema nervosum centrale	72
systema nervosum periphericum	72
Š	
ščitnica	40, 42, 71, 118
škrge41, 42, 46, 47, 48, 49, 55, 85, 86, 90, 92	
- aseptalne.....	49
- nepretinske	49
- notranje.....	47
- pretinske.....	49
- septalne	49
- vrečaste.....	49
- zunanje.....	95, 96
škrgoustka.....	13, 40, 41, 43, 47, 63, 87
škržne lamele.....	49, 92
škržne reže.....	40, 41, 42, 43, 49, 87
škržni loki.....	87, 88, 89
škržni poklopec	49, 90
škržni pretin	49
štrčnica.....	49, 88, 90
T	
Tachyglossidae	120
takson.....	24, 25, 35, 85
taksonomija.....	23
talamus	76
tectum	74
tegumentum	74
tekači.....	111, 115
tekodonti	49, 50, 113
telencephalon	76, 77
Teleostei.....	53, 90, 91
telesna segmentacija.....	32
telesna simetrija.....	30
telesne ravnine.....	30, 31
telesne smeri.....	30, 31
telesne votline.....	51, 36, 37
- celom.....	36, 38
- notranja, endocelom.....	38
- perikardialna, osrčnikova	51
- peritonealna, trebušna	51
- plevralna.....	51
- plevroperitonealna.....	51
- zunanja, eksocelom	38, 98
temporalni lok.....	101, 112
terciar	32
teriji, Theria	36, 119
teropodi, Theropoda.....	114
Testudines	100
Tetrapoda.....	32, 93
Therapsida.....	118
tkiva	12, 38, 64, 65
- epiteliji, vrhnjice.....	64
- mišična tkiva.....	48, 64
- nevralnega grebena	71
- vezna, veziva.....	52, 64
- živčno tkivo.....	47, 64
transverzalna ravnina.....	31
trebušna prepona	51, 59
trebušna slinavka	26, 42, 48, 67
trebušna votlina	51, 52
trebušna vreča.....	121
trebušna vretenca.....	44
trivejni živec	64, 73
trombociti	119
trup	43, 45, 47, 71, 72, 112
tuatara.....	55, 82, 83, 100, 101, 102, 112
Tunicata	40, 69
tympaum	94, 96, 117
Tyson, Edward.....	22

U	
Ungulata	123
urin	60
Urochordata.....	40
Urodela.....	55, 57, 58, 94, 95
urogenitalna plošča	60
urogenitalni sistem	42, 60
urostil	13, 14
usta	36, 37
ustna migetalčna črpalka.....	42, 43
ustna votlina	43, 49, 104, 106, 114
V	
vagusni (vagalni) greben.....	72
vagusni, vagalni živec	72, 73, 74, 76, 87
valabij	35, 120, 121
valilna vreča	97
vamp.....	123
variacije	16, 17, 19
veliki možgani	75, 76, 77, 78, 79, 80
vene	53, 56, 57, 58
- črevnična zunanja, v. iliaca externa.....	57
- dverna (jetrna), v. portae	53, 56, 57
- jetrna, v. hepatis.....	58
- jezična, v. lingualis.....	58
- jugularna spodnja, v. jugularis inferior.....	58
- jugularne vene, vv. jugulares... 56, 58, 59	
- kardinalna, v. cardinalis; sprednja,	
zadnja.....	56, 59
- ledvična dverna	53, 56, 57
- nadlaktka, v. brachialis	57
- medrebrne, vv. intercostales.....	58
- neparne, v. azygos.....	58
- pljučna, v. pulmonalis.....	56
- podključnična, v. subclavia	57
- popkovnična, v. umbilicalis.....	57
- repna.....	57
- stegenska, v. femoralis	57
- votla kavdalna, v. cava caudalis ... 56, 58	
- votla kranialna, v. cava cranialis . 56, 58	
venski sinus	53, 57
ventralna aorta	53, 54
ventralna korenina	68, 73, 84
vertebra → vretence	
Vertebrata.....	9, 33, 40, 42, 61
vezivna vlakna	49, 64, 65
vezivni hrustanec.....	45
vezivo	64
vidni živec	69, 73
viscera.....	51
visceralni loki.....	88, 89
visceralni nevroni.....	67, 76
visceralni organi.....	45, 52, 67
visceroplevra	98
viviparnost	97, 99
- amniotov	99
- anamniotov	97
- lecitotrofna	97, 99
- placentalna	97, 99
- matrotrofna	97
vmesni možgani, medmožgani.....	70, 76, 83
vohalni betič	76, 77, 80, 81, 91
vohalni živec	64, 73
vranica	59
vrečarji	9, 23, 32, 35, 36, 99, 119, 121, 122
vretence.....	22, 26, 32, 40, 44, 45
- hemalni lok	44
- hemalni trn	44
- križno, sakralno.....	45
- ledveno, lumbalno	45

- nevralni lok.....	44
- nevralni trn	44
- prsno, torakalno.....	45, 47
- repno, kavdalno	14, 44, 45, 47
- trupa, trebušno.....	44
- vratno, cervikalno.....	45, 47
vretenčarji → Vertebrata	
vretenčarski arhetip	21
vretenčno telo.....	44, 45
- acelno.....	45
- amficelno	45
- heterocelno	45
- opistocelno.....	45
- procelno.....	45
vzdušni mehur	13, 90
Z	
zadnjik	37
zadnjična odprtina	27, 37
zatilnica	103
zarodna plazma	94
zeleni legvan	83
zgodovinska obdobja Zemlje	32, 36
zgornji kolikel.....	74
znanost	16, 17, 19
znojnice	119, 129
zobje.....	26, 30, 49
- akrodontni.....	49, 50
- difiodontni.....	51
- heterodontni.....	51
- homodontni	51
- mlečni.....	51
- monofiodontni.....	51
- plevrodontni.....	49, 50
- polifiodontni.....	51
- pravi.....	49
- roženi.....	30
- stalni	51
- tekodontni	49, 50
- razvoj zob	50, 51
zobna korenina	49
zobna kostnina, zobni cement.....	49
zobna krona	49
zobna pulpa.....	49
zobna sklenina	49, 50
zobovina	49, 50
zona flexoria.....	110
zunajembrionalne ovojnice	55, 93, 97
zunanje škrge.....	95, 96
zveri	9, 35, 114, 123
Ž	
žabe.....	55, 83, 93, 94, 96, 97
žarkoplavutarice.....	13, 45, 62, 77, 90
želodec	52, 67, 97
želve.....	46, 55, 69, 100, 101, 106, 111, 112
žile	49, 52, 53, 98
- dovodnice, vene.....	53
- kapilare	53
- krvne	53
- limfne.....	59
- odvodnice, arterije.....	53
živčna celica	65
živčni sistem.....	67
- avtonomni	73
- centralni.....	72, 76
- periferni	72
živčno tkivo	47, 64
živec, nervus	

- akcesorni živec	72, 74	žrelne reže	
- blodni, vagusni živec	64, 72, 73, 74, 76, 87	40, 41, 47	
- jezično-žrelni živec	64, 72, 73, 74, 76	žrelni loki	
- hrbtenjačni, spinalni živec	42, 68, 72, 73, 84	88, 89	
- mešani živec	74	žrelo	41, 42, 43, 49, 51, 92
- motorični živec	74	žvečenje	104, 105, 106
- možganski, kranialni	42, 69, 72, 73, 74, 75	- enostransko	104
- obrazni živec	64, 72, 73, 74, 76	- obojestransko	104
- očesni živec	64	žvekalne mišice	101, 104
- očesni gibalni živec	74		
- odmikalni živec	73, 74	W	
- podjezični živec	73, 74	Wallace, Alfred Russel	15, 16
- senzorični živec	74	Wernickejev center	133
- škripčev živec	73, 74	Wnt	70, 71
- trivejni živec	64, 72, 73	Wolffov vod	62, 63
- vidni živec	73, 74		
- vohalni živec	73, 74, 75	X	
živorodni krapovci	97	Xenarthra	
živorodnost → viviparnost		35, 122	
žrelna črpalka	41, 42, 43		
žrelna (branhialna) košara	41, 43		

Sliki na zadnji strani platnice:

ZGORAJ:

Ribe roda *Anableps* (družina *Anablepidae*) plavajo tik pod vodno površino in imajo očesi anatomsko urejeni in prilagojeni za hkratno opazovanje nad in pod vodo (zanje se je uveljavilo ime štiriočesne ribe).

LEGENDA:

- a) Oko ribe *A. anableps* na vodni površini. Dorzalna roženica (DC) sprejema svetlobo iz zraka, ventralna roženica (VC) pa iz vodnega okolja (Foto: A. Werth).
- b) Samica vrste *Jenynsia onca*, iz *Anablepsu* sestrskega roda, ki je v raziskavi služila za primerjavo. Oko te vrste je normalno (Foto: L. van der Meer).
- c) Shematični prikaz sagitalnega prereza očesa *A. anableps* in smeri vpada svetlobe. Zelena in rumena polja označujejo mesto izražanja genov *rh2-1* in *lws* (glej sliko d). Ael = zračna smer vida; Aql = vodna smer vida; D = dorzalna mrežnica; DC = dorzalna roženica; DT = dorzalni rob mrežnice; L = leča; M = medialna mrežnica; ON = vidni živec (*nervus opticus*); V = ventralna mrežnica; VC = ventralna roženica.
- d) *In situ* hibridizacija mrežnice odrasle ribe *A. anableps* z riboprobami za *rh2-1* (tj. za opsin, ki je občutljiv na svetlobo srednje valovne dolžine) ali *lws* (tj. za opsin, ki je občutljiv na svetlobo dolge valovne dolžine): čepnice s temi geni so obarvane vijolično.

(Vir: G. L. Owens, D. J. Rennison, W. Ted Allison, J. S. Taylor, 2011)

SPODAJ:

Pred nekaj leti so podrobneje proučili anatomijo očesa ribe *Dolichopteryx longipes*, ki živi v morskih globinah (okrog 1000 m in več pod površjem). Očesi sta iz glavnega in stranskega dela. Prvi je opremljen z lečo in je namenjen opazovanju navzgor, drugi del pa ima iz kristalov sestavljeno zrcalo in omogoča zaznavanje svetlobe od spodaj.

LEGENDA:

(A–C) Posnetki z bliskovko: *D. longipes* z dorzalne in ventralne strani. Opazen je rumeno-oranžen sijaj glavnega dela očes z dorzalnega pogleda (A, B) in sijaj očesne vreče (divertikuluma) z ventralnega pogleda (C). Črna struktura lateralno od glavnega dela očesa (A, B) je zgornja površina vrečastega dodatka očesa.

(D) Ventralni pogled kaže srebrnkast odsev na bazi glavnega dela očes, v vrečastem očesnem dodatku (puščica) pa se skozi transparentno roženico jasno vidi ventralni rob »zrcala«.

(Vir: H.-J. Wagner, R. H. Douglas, T. M. Frank, N. W. Roberts, J. C. Patridge, 2009; Copyright © Elsevier Ltd.)

