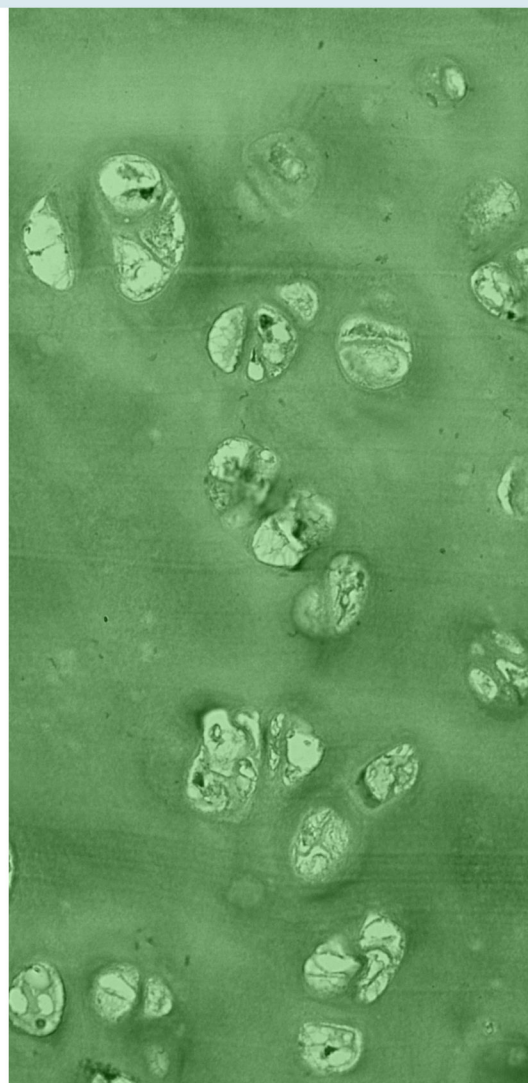
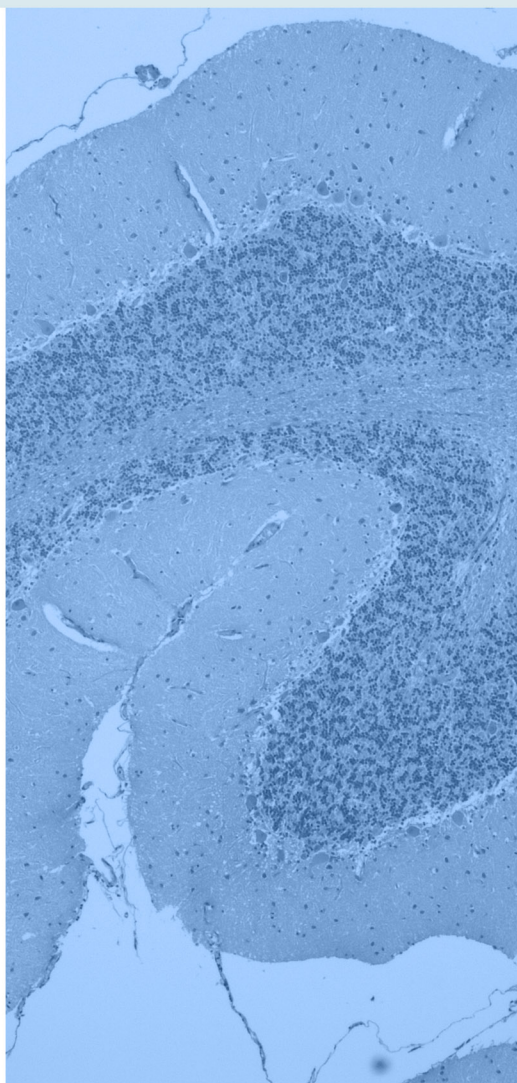
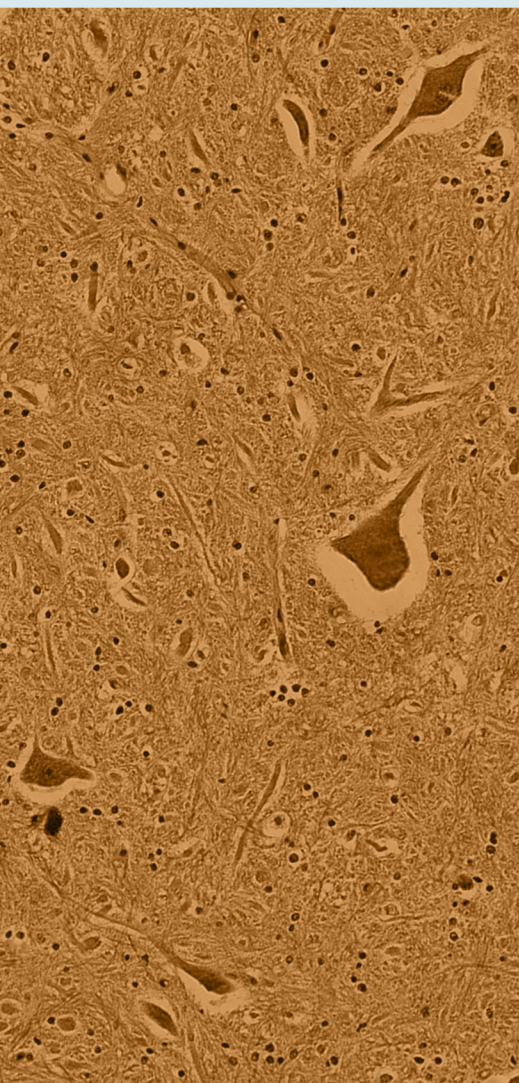




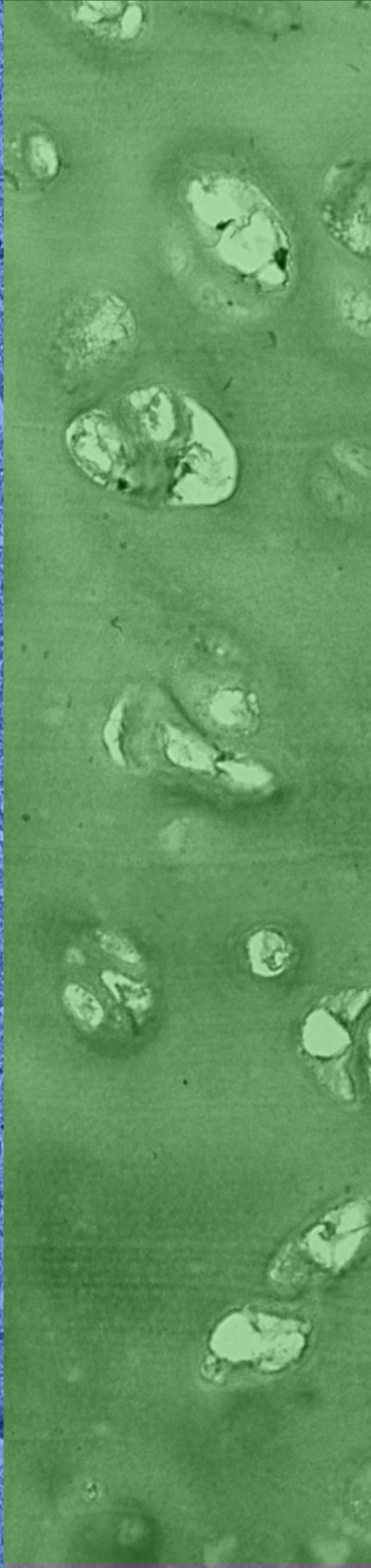
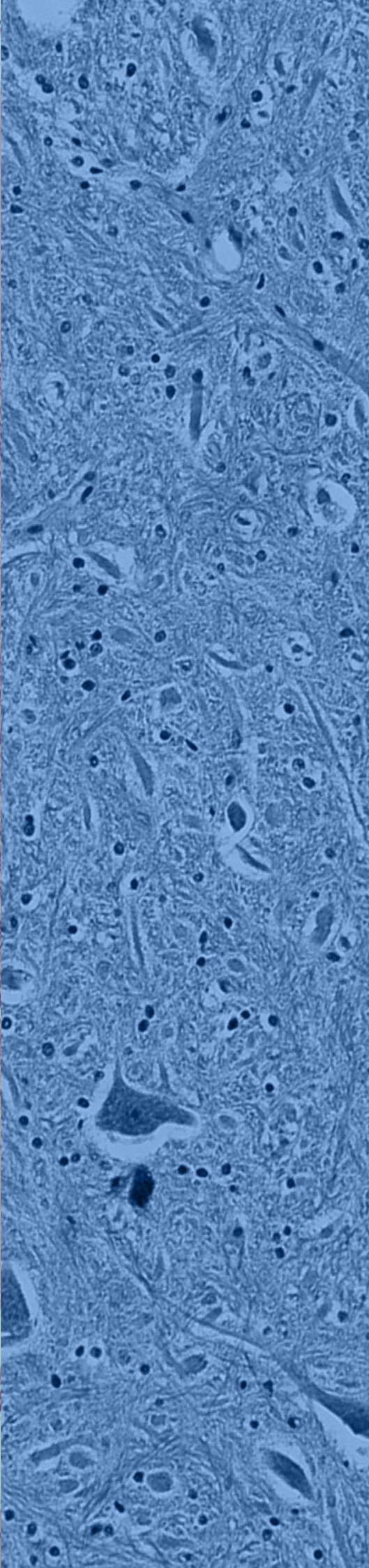
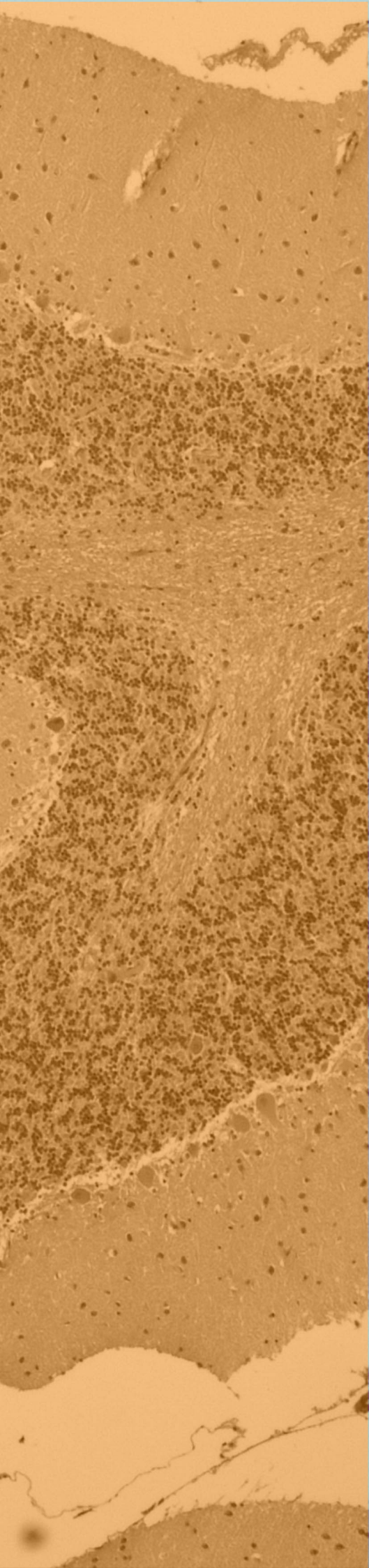
Univerzitetna založba
Univerze v Mariboru



CITOLOGIJA IN HISTOLOGIJA ČLOVEKA

Visokošolski učbenik

Saška Lipovšek in Eva Veler





Univerza v Mariboru

Fakulteta za naravoslovje
in matematiko

Citologija in histologija človeka

Visokošolski učbenik

Avtorici

Saška Lipovšek

Eva Veler

Avgust 2026

Naslov <i>Title</i>	Citologija in histologija človeka <i>Human Cytology and Histology</i>
Podnaslov <i>Subtitle</i>	Visokošolski učbenik <i>University Textbook</i>
Avtorici <i>Authors</i>	Saška Lipovšek (Univerza v Mariboru, Fakultete za naravoslovje in matematiko) Eva Veler (Univerza v Mariboru, Fakultete za naravoslovje in matematiko)
Recenzija <i>Review</i>	Jasna Štrus (Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta) Božena Pejkovič (Univerza v Mariboru, Medicinska fakulteta)
Lektoriranje <i>Language editing</i>	Nina Šimanovič
Tehnična urednika <i>Technical editors</i>	Jan Perša (Univerza v Mariboru, Univerzitetna založba) Marina Bajić (Univerza v Mariboru, Univerzitetna založba)
Oblikovanje ovitka <i>Cover designer</i>	Jan Perša (Univerza v Mariboru, Univerzitetna založba)
Grafika na ovitku <i>Cover graphics</i>	Fotografije: Saška Lipovšek
Grafične priloge <i>Graphic material</i>	Vsi viri so lastni, če ni navedeno drugače. Lipovšek, Veler (avtorici), 2026
Založnik <i>Published by</i>	Univerza v Mariboru Univerzitetna založba Slomškov trg 15, 2000 Maribor, Slovenija https://press.um.si , zalozba@um.si
Izdajatelj <i>Issued by</i>	Univerza v Mariboru Fakulteta za naravoslovje in matematiko Koroška cesta 160, 2000 Maribor, Slovenija https://fnm.um.si , dekanat.fnm@um.si
Izdaja <i>Edition</i>	Prva elektronska izdaja
Vrsta publikacije <i>Publication type</i>	E-knjiga
Izdano <i>Published at</i>	Maribor, Slovenija, avgust 2026
Dostopno na <i>Available at</i>	https://press.um.si/index.php/ump/catalog/book/1139



© Univerza v Mariboru, Univerzitetna založba

/ University of Maribor, University of Maribor Press

Besedilo / Text © Avtorji prispevkov in Meško, Ulčnik (urednika), 2026

To delo je objavljeno pod licenco Creative Commons Priznanje avtorstva-Nekomercialno-Deljenje pod enakimi pogoji 4.0 Mednarodna. / *This work is released under a Creative Commons Attribution-Noncommercial-Share Alike 4.0 International license.*

Uporabnikom je dovoljeno reproduciranje, distribuiranje, dajanje v najem, javno priobčitev in predelavo avtorskega dela, če navedejo avtorja in širijo avtorsko delo/predelavo naprej pod istimi pogoji. Za nova dela, ki bodo nastala s predelavo, ni dovoljena komercialna uporaba.

Vsa gradiva tretjih oseb v tej knjigi so objavljena pod licenco Creative Commons, če ni navedeno drugače. Če želite ponovno uporabiti gradivo tretjih oseb, ki ni zajeto v licenci Creative Commons, boste morali pridobiti dovoljenje neposredno od imetnika avtorskih pravic.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Kataložni zapis o publikaciji (CIP) pripravili v Narodni in univerzitetni knjižnici

COBISS.SI-ID 288470787

ISBN 978-961-299-186-9 (PDF)

ISBN 978-961-299-186-9 (pdf)

DOI <https://doi.org/10.18690/um.fnm.4.2026>

Cena Brezplačni izvod

**Odgovorna oseba
založnika**

For publisher

Prof. dr. Dean Korošak,
rektor Univerze v Mariboru

Citiranje

Attribution

Lipovšek, S., Veler, E. (2026). *Citologija in histologija človeka: Visokošolski učbenik*.
Univerza v Mariboru, Univerzitetna založba. doi: 10.18690/um.fnm.4.2026

Kazalo

PREDGOVOR	1
1 CITOLOGIJA	3
1.1 Osnovne značilnosti človeške celice	3
1.2 Podrobna zgradba (ultrastruktura) celice	5
1.3 Značilnosti podrobne zgradbe celic so povezane z njihovimi specifičnimi funkcijami	9
2 HISTOLOGIJA	11
2.1 Splošna zgradba tkiv	11
2.2 Tkiva opravljajo raznolike funkcije	13
3 EPITELIJSKA TKIVA	15
3.1 Epiteliji	15
3.1.1 Krovni epiteliji	16
3.1.2 Žlezna epiteljska tkiva	17
3.1.2.1 Podrobna zgradba sekrecijskih celic	18
3.1.3 Čutilni epiteliji ali nevroepiteliji	19
3.1.4 Mioepitelij	20
4 VEZIVNA TKIVA	21
4.1 Osnovna veziva	22
4.1.1 Podrobna zgradba fibroblasta	23
4.1.2 Raznolikost osnovnih veziv	25
4.2 Maščobno tkivo	27
4.3 Opornine	29
4.3.1 Hrustančevina	29
4.3.2 Kostnina	34
4.4 Kri	39
5 MIŠIČNA TKIVA	47
5.1 Skeletno mišično tkivo	47
5.1.1 Podrobna zgradba prečno progaste mišične celice	48
5.2 Srčno mišično tkivo	49
5.3 Gladko mišično tkivo	50
6 ŽIVČNA TKIVA	53
6.1 Podrobna zgradba živčnih celic	53
6.2 Celice opornega živčnega tkiva	54

7	KRI, OBTOČILA IN LIMFNI SISTEM	57
7.1	Obtočilni sistem.....	57
7.1.1	Krvne žile.....	58
7.1.1.1	Podrobna zgradba endotelijske celice.....	60
7.1.2	Limfne žile.....	61
7.2	Limfni sistem.....	61
7.2.1	Bezgavke	62
7.2.2	Vranica	63
7.2.3	Priželjc ali timus	65
8	KOŽA IN KOŽNI DERIVATI	67
8.1	Koža	67
8.1.1	Povrhnjica.....	68
8.1.2	Usnjica.....	70
8.1.3	Podkožje	72
8.2	Kožne žleze in drugi derivati	72
8.2.1	Žleze znojnice	72
8.2.2	Žleze dišavnice.....	73
8.2.3	Žleze lojnice	73
8.2.4	Mlečna žleza	75
8.2.5	Lasje in dlaka	76
8.2.6	Nohti	78
9	DIHALA.....	79
9.1	Nos in nosna votlina	81
9.2	Žrelo in grlo.....	83
9.3	Sapnik in pljuča	84
9.3.1	Anatomska zgradba.....	84
9.3.2	Sapnik	84
9.3.3	Glavni bronhusi (sapnici), lobarni in segmentni bronhusi	85
9.3.4	Bronhioli	86
9.3.5	Respiracijska cona: respiracijski bronhioli, alveolarni vodi in alveolarne vrečke	87
9.3.6	Pljučni mešički.....	88
10	PREBAVILA.....	91
10.1	Jezik	94
10.2	Žleze slinavke.....	95
10.3	Požiralnik	97
10.4	Želodec.....	99
10.5	Tanko črevo.....	102
10.5.1	Podrobna zgradba absorpcijskih celic	106
10.6	Debelo črevo	108
10.7	Jetra.....	111
10.7.1	Podrobna zgradba hepatocitov.....	114
10.8	Trebušna slinavka	115
10.8.1	Eksokrini del trebušne slinavke.....	115

11	SEČILA	119
11.1	Ledvica	120
11.1.1	Nastanek seča in podrobna zgradba reabsorpcijskih celic.....	127
11.2	Sečna izvodila	130
11.2.1	Podrobna zgradba površinskih celic urotelija.....	132
11.2.2	Sečevod	133
11.2.3	Sečni mehur.....	133
12	ŽIVČEVJE IN ČUTILA	135
12.1	Živčevje.....	135
12.1.1	Živec.....	136
12.1.2	Hrbtenjača	138
12.1.3	Mali možgani.....	140
12.1.4	Veliki možgani.....	142
12.2	Čutila.....	144
12.2.1	Koža kot čutilo.....	144
12.2.2	Čutilna vloga skeleta in mišic.....	144
12.2.3	Čutilo ravnotežja in sluha	144
12.2.4	Vohalni epitelij	144
12.2.5	Okušalni epitelij	144
12.2.6	Oko	145
13	ENDOKRINI SISTEM	149
13.1	Hipofiza	150
13.2	Epifiza	155
13.3	Ščitnica	155
13.4	Nadledvična žleza	157
13.5	Trebušna slinavka	161
13.6	Priželjc.....	165
13.7	Testisi.....	165
13.8	Jajčniki.....	166
13.9	Posteljica	167
13.10	Ledvice	168
13.11	Srce	168
LITERATURA.....		171

PREDGOVOR

Visokošolski učbenik za predmet Citologija in histologija na Oddelku za biologijo Fakultete za naravoslovje in matematiko Univerze v Mariboru je namenjen predvsem študentom magistrskega študijskega programa Biologija in ekologija z naravovarstvom in vsem, ki bi želeli pridobiti ali obnoviti znanje s tega področja.

Pri predmetu Citologija in histologija obravnavamo strukturo in funkcijo celic ter tkiv v normalnem stanju. Namen laboratorijskih vaj je spoznavanje različnih vrst tkiv, živalskih celic ter njihovih strukturnih značilnosti v povezavi z delovanjem in zgradbo v organskih sistemih človeka. Študenti spoznavajo zgradbo in delovanje celic in tkiv s praktičnim delom, predvsem z opazovanjem trajnih histoloških preparatov in analizo mikrofotografij.

Zgradba celic in tkiv je urejena in povezana z njihovimi funkcijami. Zgradba celice omogoča njeno specifično delovanje, kar velja tudi za tkiva. Želiva, da bi študenti razumeli povezanost zgradbe in delovanja na nivojih celic in tkiv. To omogoča tudi bolj celostno razumevanje delovanja organov in organskih sistemov.

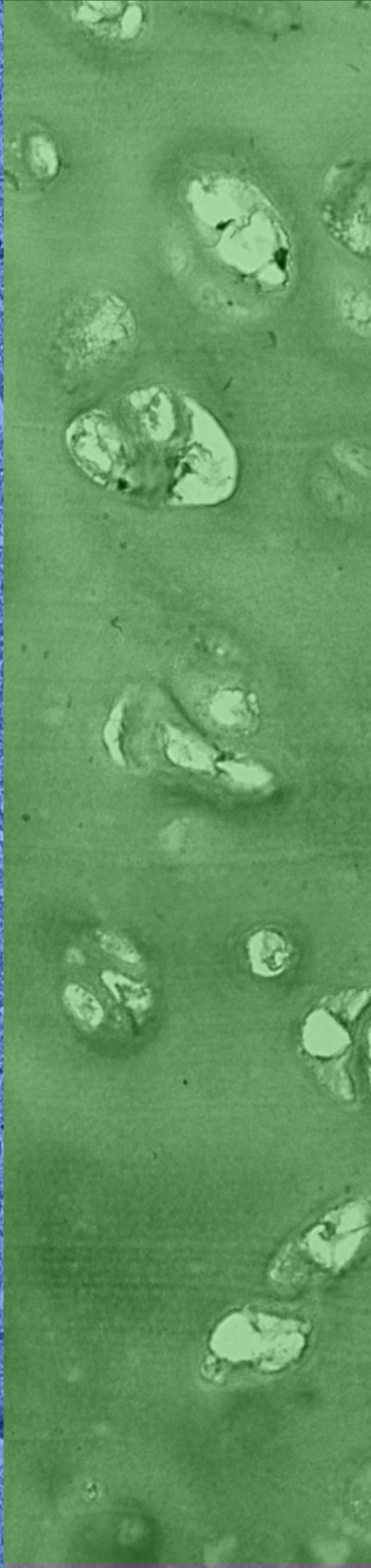
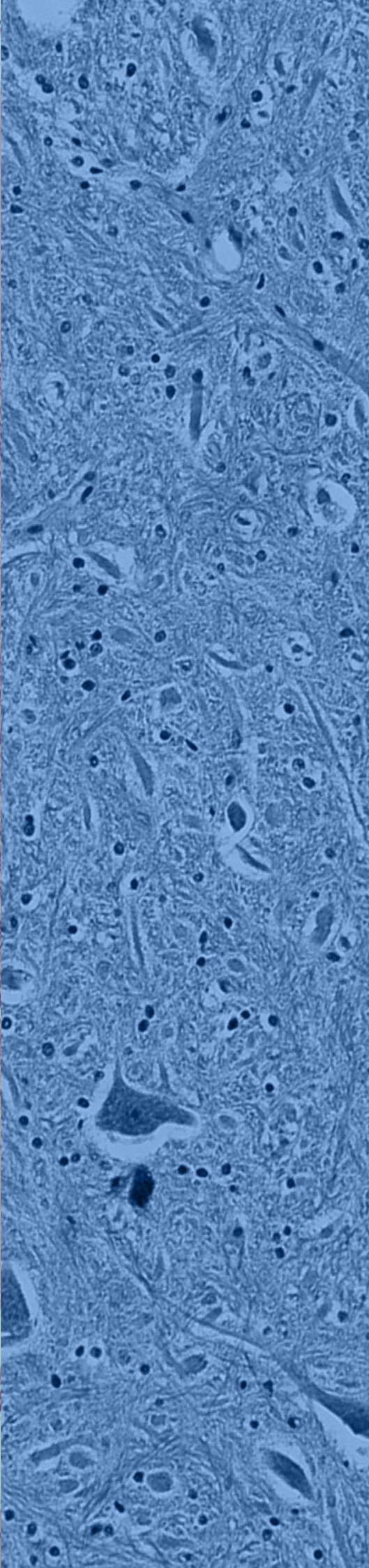
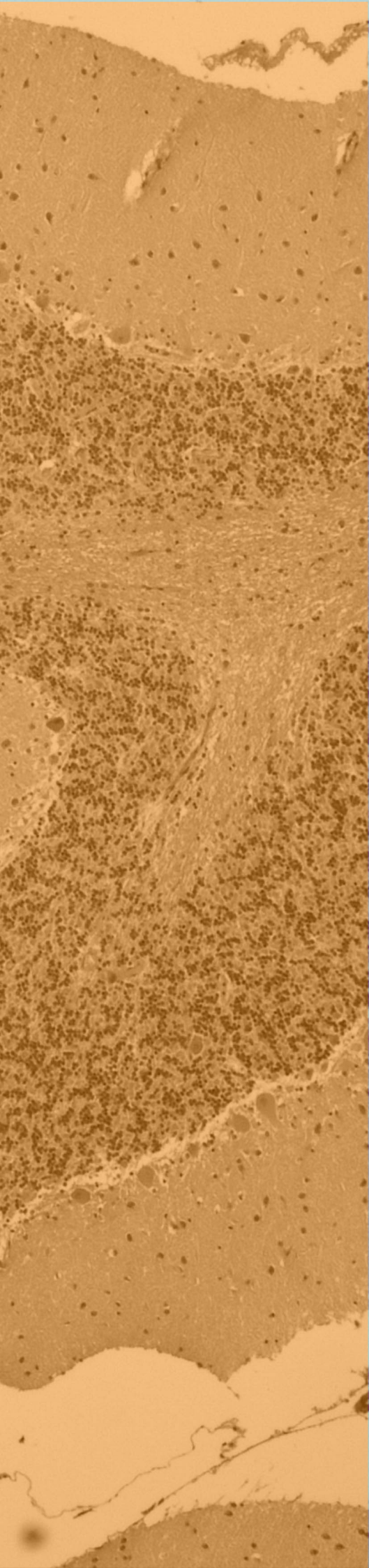
Učbenik je sestavljen iz 12 poglavij. V prvem poglavju so predstavljeni temelji citologije, v naslednjih enajstih poglavjih pa so podana teoretična znanja, potrebna za razumevanje zgradbe in delovanja različnih tkiv in organov.

Tkiva razvrščamo v štiri osnovne skupine in za vsako od njih je predstavljena podrobna zgradba vsaj ene specializirane celice. V nekaterih poglavjih je podrobneje predstavljena še podrobna zgradba ali ultrastruktura izbranih tipov specializiranih celic. Iz skupine epiteljskih tkiv so opisane sekrecijska celica trebušne slinavke, jeter, sluznice tankega črevesa (časička), absorpcijska celica tankega črevesa, reabsorpcijski celici ledvic (epiteljska celica proksimalne in distalne cevke glomerula), površinska celica urotelija sečnega mehurja in endoteljska celica krvnih žil, iz skupine vezivnih tkiv je opisana ultrastruktura fibroblasta, iz skupine mišičnih tkiv podrobna zgradba prečno progaste mišične celice skeletnih mišic ter iz skupine živčnih tkiv živčna celica.

Avtorici se iskreno zahvaljujema recenzentkama zaslužni prof. dr. Jasni Štrus, univ. dipl. biol., in redni prof. dr. Boženi Pejkovič, dr. med., za konstruktivne pripombe in strokovne predloge, ter lektorici Nini Šimanovič, dipl. slov. in mag. prev., za dragocene jezikovne izboljšave.

Študentom in študentkam želiva zanimiv in uspešen študij!

Avtorici



1 Citologija

Citologija je znanstvena veda, ki proučuje zgradbo (strukturo) in delovanje (funkcijo) celic. Njena spoznanja so ključnega pomena za različna področja, kot so biologija, medicina, veterina, farmacija, biokemija, fiziologija, mikrobiologija, agronomija in številne druge vede. Razvoj sodobnih aparatov, raziskovalnih metod in tehnologij je omogočil izjemen napredek v citologiji. Poglobljeno razumevanje zgradbe in funkcije celic omogoča razumevanje delovanja tkiv, organov in celotnega organizma.

1.1 Osnovne značilnosti človeške celice

Osnovne značilnosti celic so velikost, oblika in posebna zgradba. Celice so organizirane v tkiva. **Prokariotske celice** so evolucijsko starejše in imajo bolj preprosto zgradbo od evkariotskih. Nimajo jedra, njihov dedni material (DNK) se nahaja prosto v citosolu v območju, ki ga imenujemo nukleoid. Imajo celično membrano in večina tudi celično steno. Večine drugih organelov, značilnih za evkariotske celice, nimajo. Prokariotske celice so v povprečju manjše od evkariotskih, velike le 1 μm .

Človeške celice, na katere se osredotočamo pri tem predmetu, so glede na organizacijo **evkariotske celice** in so obdane s celično membrano (plazmalemo), v notranjosti sta celično jedro in citoplazma. Citoplazmo sestavljajo citosol, membranski predelki in citoskelet. Citosol je vodna zmes različnih snovi in zavzema največji delež citoplazme; v njem so membranski predelki, med katere sodijo vezikli in različni organeli. Citoskelet so

proteini, ki s svojo razporeditvijo in organizacijo omogočajo vzdrževanje celične oblike in dinamike, delitev in polarizacijo celice ter gibanje pri premikajočih se celicah.

Evkariotske celice so v povprečju velike 10–100 μm . V človeškem telesu so največje živčne celice, katerih izrastki lahko merijo 1 m, najmanjše celice so trombociti, ki v povprečju merijo le 2 μm in so fragmenti megakariocitov ter nimajo jedra.

Celice se v večceličnem organizmu povezujejo s celičnimi stiki in skupaj z medceličnino tvorijo različna tkiva. **Ločimo štiri osnovne tipe tkiv:** epitelije, vezivna, mišična in živčna tkiva.

Značilnosti celic in tkiv opazujemo z mikroskopi. Najpogostejši in za uporabo najpreprostejši so **svetlobni mikroskopi**, ki nam omogočajo prepoznavanje osnovnih značilnosti evkariotskih celic; njihove velikosti, oblike in organiziranosti v tkiva.

Celice v določenem tkivu imajo praviloma stalno obliko, ki je povezana z njihovo funkcijo. Na obliko celice vplivajo stiki s sosednjimi celicami, sestava citoplazme, organizacija citoskeleta, plazmalema in stopnja diferenciacije.

Prvotna **oblika celice** je kroglasta. Nekatere celice to obliko ohranijo (npr. levkociti in jajčna celica), druge pa se prilagodijo okolju oz. specifični funkciji, ki jo opravljajo:

- **poligonalne** ali izodiametrične celice (npr. jetrne celice),
- **ploščate, kubične** ali **visokoprizmatske** celice (v epitelijih),
- **vretenaste** celice (npr. gladke mišične celice),
- **asimetrične** celice (npr. živčne, kostne in pigmentne celice).

S svetlobnimi mikroskopi lahko opazujemo sveže ali trajne mikroskopske preparate. Prednost svežih mikroskopskih preparatov je, da jih lahko hitro pripravimo in so primerni za opazovanje živih celic, npr. celic ustne sluznice, semenčic, krvničk in celic iz celičnih kultur. Slabosti svežih preparatov sta neobstoynost in slab kontrast, če ti niso obarvani. Poleg tega je priprava dovolj tanke rezine tkiva, da bi jo bilo mogoče opazovati s presevanjem svetlobe, brez predhodne fiksacije in obdelave tkiva, pogosto nemogoča. Večinoma zato pripravljamo in opazujemo trajne mikroskopske preparate, v katerih lahko s posebnimi histološkimi tehnikami tkivo pripravimo za analizo izbranih značilnosti, ki nas posebej zanimajo.

Kadar želimo analizirati podrobnejšo strukturo posameznih celic (njihovo ultrastrukturo), uporabljamo **elektronske mikroskope**, ki imajo bistveno boljšo ločljivost in večjo povečavo kot svetlobni, a so manj dostopni in zahtevnejši za uporabo.

1.2 Podrobna zgradba (ultrastruktura) celice

Ultrastruktura celice je podrobna zgradba celice (slika 1.2a), ki jo proučujemo s pomočjo transmisijskega elektronskega mikroskopa. Ta omogoča vpogled v notranjo organizacijo celice na nanometrski ravni. Poleg osnovnih značilnosti celic, ki jih je mogoče opazovati tudi s svetlobnim mikroskopom, nam uporaba elektronskega mikroskopa omogoča opazovanje posameznih struktur in organelov znotraj njih. Vsak organel ima specifično strukturo in funkcijo. Na podlagi takšne analize celične zgradbe lahko sklepamo tudi o funkciji, ki jo posamezna celica opravlja.

Organel ima membrano in je z njo zamejen, oddeljen od preostalega območja celice.

Biološke membrane so membrana celice (plazmalema) in membrane organelov. **Plazmalema** je mejna struktura celice, ki razmejuje celico od zunajceličnega prostora. Njena debelina znaša 6–10 nm. Specializirane celice imajo diferencirano plazmalemo. Diferenciacije plazmaleme omogočajo različne funkcije, npr. pritrditev sosednjih celic, pritrditev celice na zunajcelični matriks, transport snovi med celicami in absorpcijo snovi med celico in zunajceličnim prostorom. Skozi plazmalemo potekajo procesi endocitoze in eksocitoze; plazmalema je ključna tudi v procesih vezave signalnih molekul. Biološke membrane sestavljajo lipidi, proteini in ogljikovi hidrati. Na zunanji površini celice je glikokaliks, območje, kjer so ogljikovi hidrati. Glikokaliks vsebuje predvsem oligosaharidne verige, vezane na membranske proteine (glikoproteine) in lipide (glikolipide), ter polisaharidne verige integralnih membranskih proteoglikanov.

Organeli človeških celic so jedro, mitohondrij, endoplazemski retikulum, Golgijev aparat, lizosom in peroksisom.

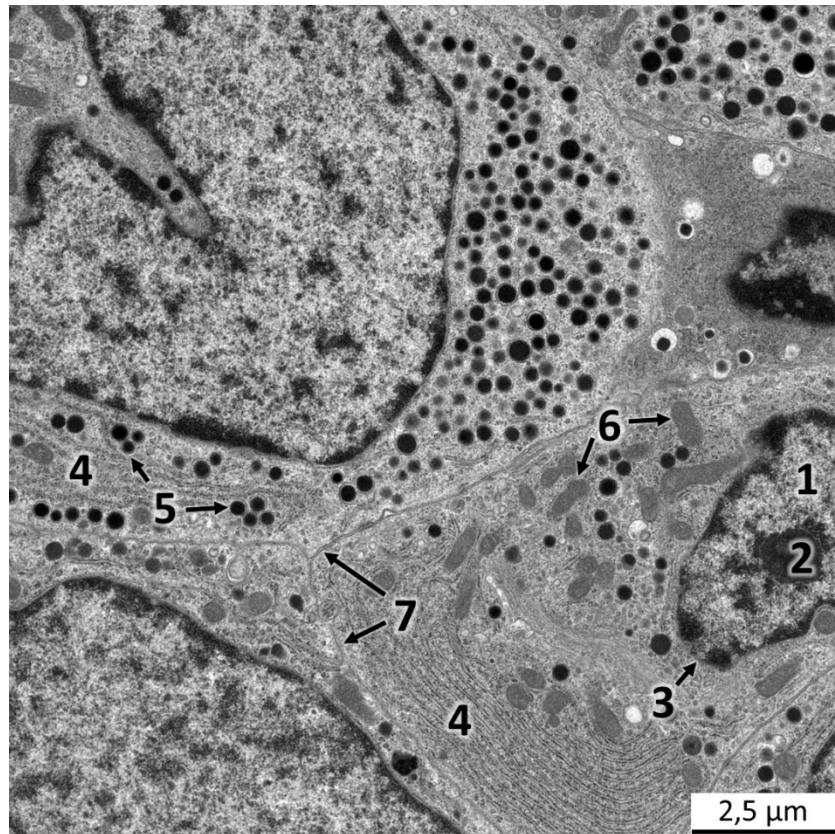
Jedro ima premer okrog 10 μm in predstavlja približno 10 % prostornine celice. Večina celic ima eno jedro, ki je lahko zelo različnih oblik in velikosti. Nekatere celice, npr. celice prečno progastih skeletnih mišic, imajo več jeder, saj nastanejo z združevanjem posameznih enojedrnih mioblastov. Eritrociti sesalcev so celice brez jedra. V jedru je jedrni matriks ali nukleoplazma, ki vsebuje dedni material oziroma kromatin (molekule DNK, histone in nehistske proteine). Znotraj jedra lahko opazimo tudi eno ali več jedrc. Jedrna ovojnica ločuje nukleoplazmo od citoplazme. Jedrno ovojnico sestavljata zunanja

jedrna membrana in notranja jedrna membrana; med njima je perinuklearni prostor. Jedrne pore omogočajo izmenjavo snovi med jedrom in citoplazmo. V jedru poteka podvajanje DNK, prepisovanje genov (transkripcija) in posttranskripcijske modifikacije mRNK (informacijske RNK). V **jedrcu** poteka sinteza rRNK (ribosomske RNK) in sestavljanje prekursorjev podenot ribosomov ter tvorba drugih ribonukleoproteinskih kompleksov.

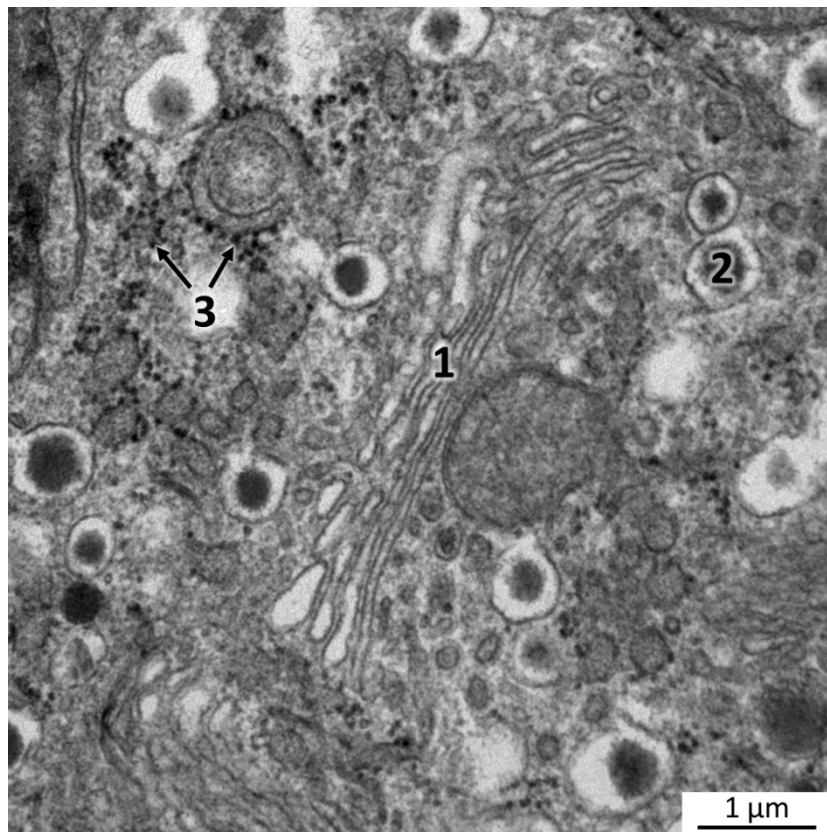
Mitochondriji so centralni organeli biološke oksidacije, kjer se organske snovi razgradijo na anorganske snovi (ogljikov dioksid in vodo), pri čemer se porablja kisik in nastajajo energijsko bogate molekule adenozin trifosfata (ATP). Mitochondriji so lahko različnih oblik – na prerezih so pogosto razvidni kot nekaj μm velike valjaste strukture z zaobljenima koncema. Imajo zunanjo in notranjo membrano, med njima je medmembranski prostor. Notranja membrana je nagubana v številne gube (kriste), ki so usmerjene proti osrednjemu delu mitochondrija, kjer je osnovna snov mitochondrija matriks. Na notranji membrani, kjer so encimi dihalne verige in črpalke ATP-aze, potekajo procesi prenosa elektronov, črpanja protonov in sinteze ATP.

Endoplazemski retikulum (ER) je relativno obsežen celični organel s strukturno in funkcionalno različnimi deli. Gladki ER sestavljajo membranske cevke – membranske cisterne, na katerih so ribosomi, pa imenujemo zrnati ER. V zrnatem ER poteka sinteza proteinov za ER, Golgijev aparat, lizosome, plazmalemo, in tudi sinteza proteinov, ki se iz celice izločajo (sekrecijskih proteinov). V ER poteka tudi sinteza membranskih lipidov. Gladki ER sodeluje pri sintezi steroidov in v procesih razstrupljanja.

Golgijev aparat (GA) je sestavljen iz sploščenih membranskih cistern in številnih veziklov (slika 1.2b). Membranske strukture Golgijevega aparata tvorijo pet strukturno in funkcionalno različnih predelov. Predel, ki je usmerjen proti zrnatemu ER in od njega sprejema snovi, je cis-Golgijevo mrežje. Golgijevo skladovnico tvorijo cis-, medialni in trans-predel. Trans-Golgijevo mrežje je sortirno območje za razvrščanje končnih produktov, od koder se ti usmerijo proti plazmalemi (se vgradijo vanjo ali zapustijo celico z eksocitozo) ali v endo-lizosomski sistem. V različnih predelih GA potekajo različni biokemijski procesi, npr. dodajanje in odzemanje specifičnih sladkorjev na glikoproteinih.



Slika 1.2a: evkariotska celica. 1 – nukleoplazma; 2 – jedrce; 3 – jedrna ovojnica; 4 – zrnati endoplazemski retikulum; 5 – sekrecijski vezikli; 6 – mitohondriji; 7 – plazmalema.



Slika 1.2b: Golgijev aparat. 1 – cisterna Golgijevega aparata; 2 – sekrecijski vezikel; 3 – ribosomi.

Lizosomi so okrogli organeli, premera okrog 1 μm . Njihovo prisotnost lahko nedvomno dokažemo le s specifičnimi reakcijami. Vsebujejo številne hidrolitske encime za razgradnjo nukleinskih kislin, proteinov, ogljikovih hidratov in lipidov. Lizosomi razgrajujejo izrabljene in poškodovane celične sestavine ter snovi, ki jih celica sprejme iz okolja.

Peroksisomi so okrogli organeli, premera okrog 1 μm . Sodelujejo pri različnih metabolnih reakcijah, npr. oksidaciji nekaterih vrst maščobnih kislin, sintezi holesterola in žolčnih kislin. Pri teh reakcijah nastaja vodikov peroksid, ki je zelo močan oksidant in ga razgrajuje encim katalaza v peroksisomih. Peroksisomov v celici običajno ne moremo prepoznati le po morfologiji; dokažemo jih s specifično reakcijo, npr. za katalazo.

Citoskelet celice so citosolni proteini, ki sodelujejo pri vzdrževanju oblike celice in omogočajo njeno gibanje. Razlikujemo tri osnovne tipe citoskeletnih elementov:

- aktinske filamente,
- intermediarne filamente in
- mikrotubule.

Aktinski filament so dinamične strukture, ki se lahko sestavljajo ali razstavljajo glede na potrebe v celici. Običajno tvorijo oporno kortikalno mrežo pod plazmalemo in določajo obliko celic, omogočajo iztezanje delov celice v določeno smer (npr. ameboidno gibanje), krčenje mišičnih celic in celic med delitvijo ter vplivajo na viskoznost citoplazme.

Osnovna razporeditev aktinskih filamentov v celici in opravljanje številnih funkcij sta povezana z dodatnimi proteini, ki se vežejo nanje (npr. miozin, gelsolin, tropomiozin).

Intermediarni filament so gladke, dolge, nerazvejane proteinske niti, ki so razporejene okoli jedra in se raztezajo proti plazmalemi. So stabilni citoskeletni elementi, ki zagotavljajo celici mehansko trdnost in mehansko odpornost. Kemijsko so raznolika skupina, poleg tega so tkivno-specifični.

Mikrotubuli so sestavljeni iz tubulinskih dimerov (α -tubulina in β -tubulina). Dimeri se povezujejo v protofilamente, 13 protofilamentov tvori cevko mikrotubula. Tudi mikrotubuli so dinamični. Razlikujemo citosolne mikrotubule ter mikrotubule bičkov in migetalk.

Citosolni mikrotubuli omogočajo znotrajcelični transport, vzdrževanje ustrezne lege organelov, vzdrževanje oblike celice in določanje njene polarnosti ter porazdeljevanje kromosomov med celično delitvijo.

Mikrotubuli tvorijo tudi **centriol**. To je cilindrična struktura, sestavljena iz devetih trojic mikrotubulov, in je organizacijski center mikrotubulov, ki sodelujejo pri porazdeljevanju kromosomov med celično delitvijo. Večina živalskih celic ima v interfazi dva centriola, ki ležita pravokotno eden na drugega v bližini jedra in se med delitvijo premakneta na nasprotna pola celice.

Mikrotubuli bičkov in migetalk so ključni gradniki teh organelov. **Bički** in **migetalke** so izvihki plazmaleme in omogočajo gibanje celic ali transport snovi vzdolž migetalčne površine celic. V prečnem prerezu bička ali migetalke so mikrotubuli specifično razporejeni: devet parov mikrotubulov je razporejenih obrobno in en par je v sredini ($9 \times 2 + 1 \times 2$, aksonema). Bički in migetalke so zgrajeni enako, razlikujejo pa se po številčnosti, dolžini in načinu utripanja.

1.3 Značilnosti podrobne zgradbe celic so povezane z njihovimi specifičnimi funkcijami

Diferencirane celice imajo specifično obliko in značilno podrobno zgradbo (ultrastrukturo) ter so specializirane za opravljanje določenih dejavnosti (funkcij) v organizmu.

Bolj kot je celica aktivna (npr. intenzivna sinteza sekrecijskih produktov), bolj so izražene in tudi vidne njene **ultrastrukturne posebnosti** (npr. močno razvit zrnati endoplazemski retikulum v sekrecijskih celicah). Maščobne celice, ki intenzivno shranjujejo snovi, glikogen in lipide, imajo v citoplazmi številne lipidne kaplje in zrna (granule) glikogena. Sekrecijske celice, npr. eksokrine celice trebušne slinavke, ki intenzivno sintetizirajo sekrecijske produkte, imajo zelo razvit endomembranski sistem (endoplazemski retikulum in Golgijev aparat), ki jim omogoča specifično sekrecijsko dejavnost.

Na osnovi podatkov, ki jih pridobimo z natančnim opazovanjem in analiziranjem ultrastrukturnih značilnosti diferenciranih celic, lahko torej sklepamo o njihovi funkciji in o intenzivnosti specifičnih procesov. Pri takšni **analizi ultrastrukture** smo še posebej pozorni na:

- značilnosti plazmaleme (npr. apikalna plazmalema absorpcijskih celic, diferencirana v mikrovile);
- količino in razporeditev organelov (npr. endoplazemskega retikuluma, mitohondrijev);
- vrsto, količino in razporeditev elementov citoskeleta (npr. mikrotubulov, aktinskih, miozinskih filamentov),
- vrsto in količino snovi, ki se kopičijo v celici (npr. glikogena in lipidov).

Nekateri primeri izbranih tipov diferenciranih celic so podrobneje predstavljeni v poglavjih o tkivu ali organskem sistemu, kjer delujejo. Izbrane celice so:

- fibroblasti vezivnega tkiva;
- prečno progaste mišične celice skeletnih mišic;
- sekrecijske celice trebušne slinavke, jeter in sluznice tankega črevesa (čšaice);
- absorpcijske celice tankega črevesa;
- reabsorpcijske celice v ledvicah;
- površinske celice urotelija sečnega mehurja;
- endotelijske celice krvnih žil in
- živčne celice živčnega tkiva.

2 Histologija

2.1 Splošna zgradba tkiv

Tkivo sestavljajo **celice**, ki so specializirane za opravljanje specifičnih funkcij, in **medceličnina** med njimi.

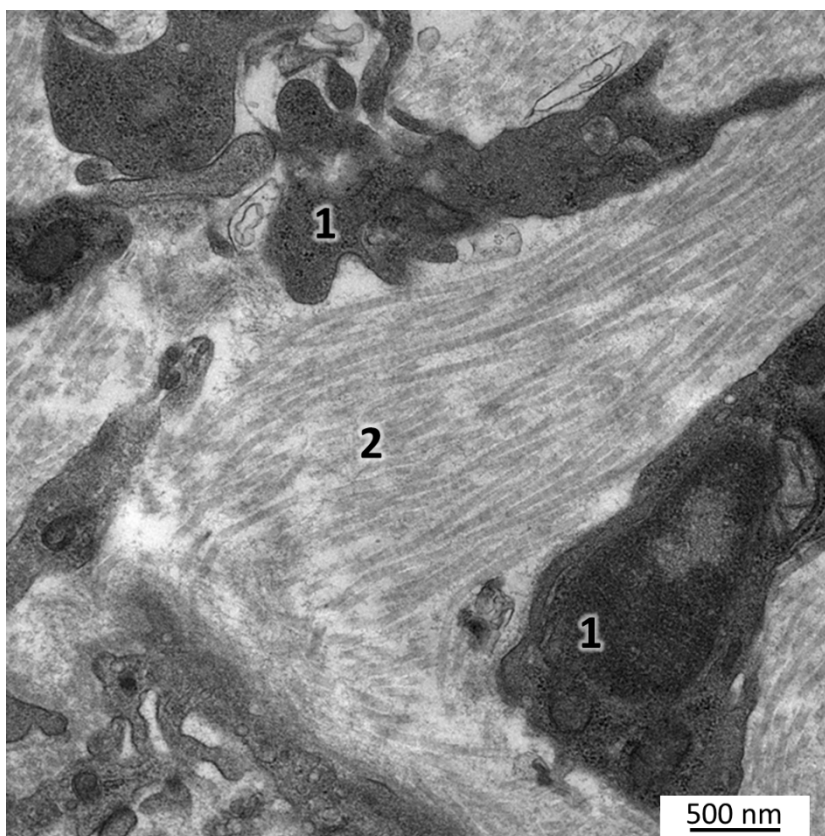
Vse celice organizma se razvijejo iz **matičnih celic**. To so nediferencirane celice zarodka ali odraslega, ki so se sposobne množiti (mitotsko deliti) in nato diferencirati v specifične tkivne celice. Pri tem najprej nastanejo celice prednice (**prekurzorji**) specializiranih tkivnih celic, iz njih pa **funkcionalne celice tkiv**, ki imajo posebne lastnosti in opravljajo specifične funkcije.

Medceličnino ali **zunajcelični matriks** sestavljajo različne molekule, kot so glikozaminoglikani, proteoglikani in glikoproteini.

Proteoglikani so velike molekule, zgrajene iz proteinov, na katere so vezani glikozaminoglikani (GAG). Proteoglikani se v medceličnini združujejo v velike komplekse, ki imajo pomembno vlogo pri zagotavljanju strukture tkiva, saj zaradi negativnega naboja na molekulah GAG privlačijo katione in vežejo velike količine vode. Medceličnina ima zato lastnosti hidratiranega gela. V medvretenčnih ploščicah (diskih) obdaja močna vezivna ovojnica hidratiran gel v sredini, kar omogoča enakomerno blaženje (amortizacijo) pritiskov med vretenci, in to kljub upogibanju hrbtenice.

Poleg teh molekul so v medceličnini tudi razna **vlakna**: kolagenska, elastinska in/ali retikulinska, ki dajejo medceličnini specifične lastnosti.

Kolagenska vlakna (slika 2.1) so glavna sestavina medceličnine pri večini tkiv. Njihova značilnost je natezna trdnost, saj preprečujejo preveliko raztezanje in dajejo tkivom ter organom **čvrstost**. Kolagenska vlakna se nahajajo v tetivah mišic, ligamentih, v kosteh in koži. Najdemo jih v stenah vseh organov, kjer ojačajo steno in omogočajo vzdrževanje oblike. Zgrajena so iz molekul kolagena, ki je dolg protein s trojno vijačno strukturo. Večina **kolagena I**, ki sestavlja kolagenska vlakna, se sintetizira v celicah vezivnega tkiva, fibroblastih, v zrnatem endoplazemskem retikulumu. V lumnu organela se tri polipeptidne verige povežejo v trojno vijačnico prokolagena. Šele v medceličnini se kolagen lahko povezuje v kolagenske fibrile in vlakna.



Slika 2.1: Kolagenska vlakna v okolici fibroblastov. 1 – fibroblast; 2 – kolagenska vlakna.

Elastinska vlakna, ki so poleg kolagenskih prav tako prisotna v medceličnini, omogočajo raztezanje in krčenje tkiv. Sestavljena so iz molekul **elastina**. Največ elastinskih vlaken je v koži, pljučih in krvnih žilah.

Posebno območje zunajceličnega prostora v tkivih je tudi **bazalna lamina**. To je zunajcelična mrežasta struktura, ki razmejuje epitelne, mišične, Schwannove in maščobne celice od vezivnega tkiva. Osnovni sestavini bazalne lamine, ki tvorita mrežasto strukturo, sta **kolagen IV** in **laminin**.

Funkcije bazalne lamine so številne: zaradi rahle mrežaste strukture lahko skozi bazalno lamino prehajajo živčni končiči in makrofagi ter limfociti; v ledvičnem glomerulu opravlja funkcijo makromolekularnega filtra, z omogočanjem podpore je pomembna za regeneracijo poškodovanega tkiva.

2.2 Tkiva opravljajo raznolike funkcije

Vsa tkiva so zgrajena iz specializiranih celic ter medceličnine. Lastnosti katerega koli tkiva so odvisne od gostote, razporeditve, relativne povezanosti in strukturnih ter funkcionalnih lastnosti celic, ki ga gradijo. Prav specifične celice posameznega tkiva so namreč tiste, ki sintetizirajo in v svoje okolje izločajo za to tkivo značilno medceličnino ali zunajcelični matriks. **Medceličnina** je amorfna, prosojna snov, ki je medij za prehod molekul med celicami in določa fizikalne lastnosti tkiv. Funkcionalne značilnosti vsakega tkiva so tako odvisne od prisotnosti specifičnih celic in specifične sestave medceličnine. Glede na zastopanost različnih molekul in način organizacije v medceličnini razlikujemo različne oblike medceličnine, ki so funkcionalno prilagojene zahtevam posameznih tkiv. Medceličnina lahko tvori specializirane strukture, kot je bazalna lamina, ki ločuje nekatera tkiva ali celice od vezivnega tkiva. **Makromolekule medceličnine** so proteoglikani in nitasti (fibrilarni) proteini. Nitasti proteini so strukturni proteini (različni tipi kolagena in elastin) ali pa sodelujejo pri povezovanju celic na podlago in povezavah med celico in molekulami medceličnine (fibronektin, laminin, kolagen IV).

Ko spoznamo strukturne in funkcionalne lastnosti celic (citološke lastnosti) določenega tkiva, je mogoče razumeti zgradbo in delovanje tkiva (histološke značilnosti). Ker so celice v različnih tkivih drugačne po zgradbi in sestavi, lahko vsako tkivo opravlja specifično funkcijo, ki je ključna za delovanje organizma kot celote.

Tkiva razvrščamo v 4 osnovne skupine:

- **Epitelijska tkiva (epiteliji)** so iz celic, tesno povezanih s celičnimi stiki. Za epitelijska tkiva je značilno malo medceličnine. Specifična struktura je bazalna lamina, ki se nahaja pod bazalno plazmalemo epitelijskih celic.
- **Vezivna tkiva (veziva)** vsebujejo številne celice in veliko medceličnine.
- **Mišična tkiva (mišičnina)** iz mišičnih celic ali mišičnih vlaken in malo medceličnine.
- **Živčna tkiva** iz živčnih in opornih celic.

Z morfološkim in funkcionalnim povezovanjem različnih tkiv nastanejo **organi**.

Organski sistemi so skupine organov, ki delujejo skupaj in omogočajo specifično delovanje organizma (npr. dihala so sestavljena iz organov, ki omogočajo dihanje in govor).

3 Epitelijska tkiva

3.1 Epiteliji

Epitelij se nahaja po celotnem telesu in opravlja izjemno **raznolike naloge**, kot so zaščita (koža, ustna sluznica), absorpcija (želodec, črevo), izmenjava plinov (dihalna pot), sekrecija (žleze), ekskrecija (ledvice), prenos (jajcevod), krčenje (mioepitelne celice), zaznavanje ali senzorična funkcija (notranje uho, pigmentni epitelij očesa, vohalni epitelij, okušalne brbončice).

Skupna značilnost vseh epitelijev je, da so sestavljeni iz tesno prilegajočih se celic, med katerimi je le nekaj medceličnine. Celice so lahko v enem ali več skladih (slojih).

Krovni epiteliji so tkiva na zunanem in notranjem površju telesa (npr. koža, mezotelij v telesnih votlinah, endotelij v krvnih in limfnih žilah). **Žlezni epiteliji** tvorijo parenhim eksokrinih žlez (npr. žleze slinavke, eksokrini del trebušne slinavke) in endokrinih žlez (npr. endokrini del trebušne slinavke, nadledvične žleze). Žlezne celice so ponekod **posamično prisotne** znotraj krovnega epitelija, kot je značilno za čašaste celice v epiteliju sluznice prebavne cevi. Čašaste celice so enocelične žleze med absorpcijskimi celicami v tankem črevesju. **Čutilne epitelije** sestavljajo nevroepitelijske celice, ki sprejemajo dražljaje in jih pretvorijo v električne spremembe.

Ker imajo epiteljske celice različne funkcije (npr. krovno, sekrecijsko, absorpcijsko, reabsorpcijsko, čutilno), je različnim dejavnostim prilagojena **specifična ultrastruktura** različnih tipov epiteljskih celic. Celice epitelija imajo specifično obliko prizme z **apikalno**, **lateralno** in **bazalno** površino, ki ga od spodaj ležečega veziva loči **bazalna membrana** (*lamina basalis* + *lamina fibroreticularis*). **Specifične strukture** na apikalni površini so glikokaliks, krusta, mikrovilusi, stereocilije, kinocilije, roževina; na lateralni površini epitelnih celic pa so pogosti tesni stiki, priležni stiki, presledkovni stiki in prstaste povezave (interdigitacije).

Glede na značilnosti in raznolike funkcije epitelnih celic ločimo:

- **krovni epitelij** (vrhnjice),
- **žlezni epitelij** (eksokrine žleze, endokrine žleze),
- **čutilni epitelij** in
- **mioepitelij**.

3.1.1 Krovni epiteliji

Krovni epiteliji ali **vrhnjice** so mejna tkiva zunanje površine telesa in mejna tkiva notranjih votlin, votlih organov in kanalskih sistemov. Epitelije podrobneje opredelimo ali **poimenujemo glede na število slojev** celic, ki epitelij tvorijo (eno- ali večskladen) in **obliko zgornjega sloja** celic (ploščate, kubične, visokoprizmatske).

Sestavljeni so lahko iz enega sloja (**enoskladni** epitelij, preglednica 3.1.1a) ali več slojev (**večskladni** epitelij, preglednica 3.1.1b) enakih ali različnih celic, ploščatih, kubičnih ali visokoprizmatskih oblik. Pri **večskladnih** epitelijih so celice nameščene ena na drugo, kar pomeni, da le najnižja plast celic leži na bazalni membrani, prosto površino epitelija pa dosežejo le celice najvišje plasti.

Preglednica 3.1.1a: Opredelitev enoskladnih epitelijev

Tip epitelija	Značilnosti
Enostavni ploščati	Nizke, sploščene celice z ovalnim ali sploščenim centralno-ležečim jedrom.
Enostavni izoprizmatski	Izoprizmatske celice z okroglimi, centralno-ležečimi jedri.
Enostavni visokoprizmatski	Visokoprizmatske celice z ovalnimi jedri v bazalnem delu; pogosto z mikrovilusi ali migetalkami.
Večvrstni visokoprizmatski	Vse celice imajo stik z bazalno membrano, nimajo pa stika s površino. Jedra celic so v različnih ravneh (več vrstah). Lahko je pokrit z migetalkami.

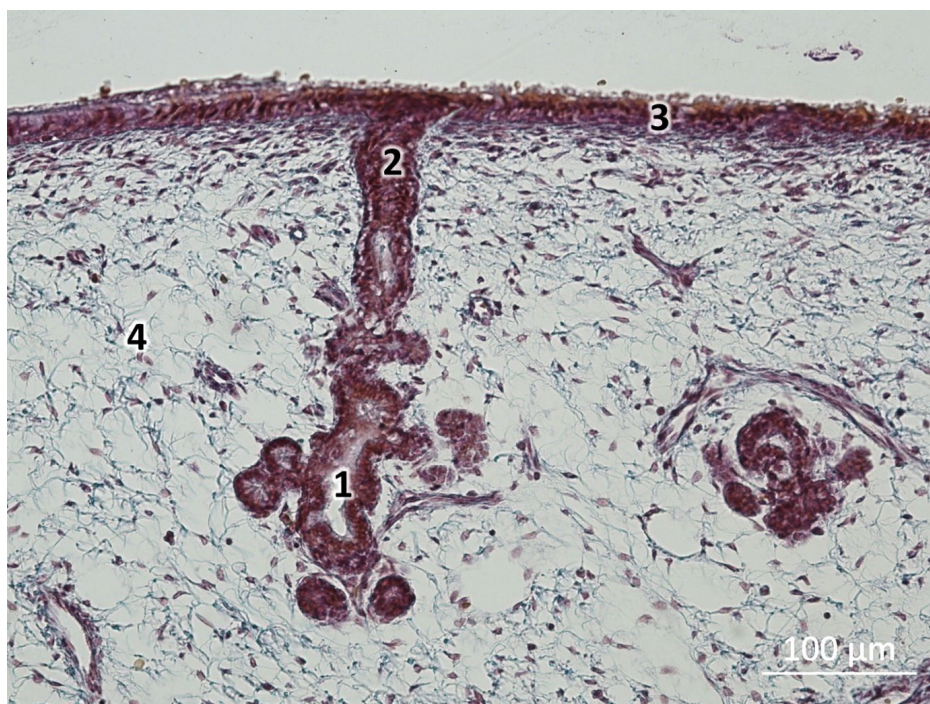
Preglednica 3.1.1b: Opredelitev večskladnih epitelijev

Tip epitelija	Značilnosti
Ploščati neporoženel	V več skladov razporejene celice, pri čemer je zgornji sloj celic ploščate oblike.
Ploščati poroženel	V več skladov razporejene bolj ali manj poroženele celice, pri čemer je zgornji sloj celic ploščate oblike.
Prehodni	Odvisno od razpetosti organa so celice v 2–4 (razpet) ali pa v 5–6 skladih (skrčen).

3.1.2 Žlezna epitelijska tkiva

Žlezni epiteliji in žleze se razvijejo iz površinskega epitelija. To so epitelne celice ali skupine le-teh, katerih glavna naloga je **sinteza in izločanje celičnih produktov** (npr. encimov, hormonov). Pogosto ni jasne razmejitve med krovnim in žleznim epitelijem, saj imajo mnogi krovni epiteliji hkrati tudi žlezno funkcijo.

Ločimo **žleze z zunanjim izločanjem (eksokrine žleze)** (slika 3.1.2), ki imajo izvodilo, skozi katerega svoje produkte izločajo v zunanje okolje, in **žleze z notranjim izločanjem (endokrine žleze)**, ki z razvojem izgubijo povezavo s površinskim epitelijem, svoje produkte pa izločajo neposredno v kri ali limfo in nimajo izvodila. Eksokrine žleze podrobneje opredelimo, kot je prikazano v preglednici 3.1.2, endokrine pa bomo podrobneje spoznali v poglavju o endokrinem sistemu.



Slika 3.1.2: Mešana eksokrinska sluzna žleza v nosu. 1 – žlezno dno; 2 – izvodilo; 3 – respiratorni epitelij; 4 – vezivno tkivo.

Preglednica 3.1.2: Opredelitev eksokrinih žlez

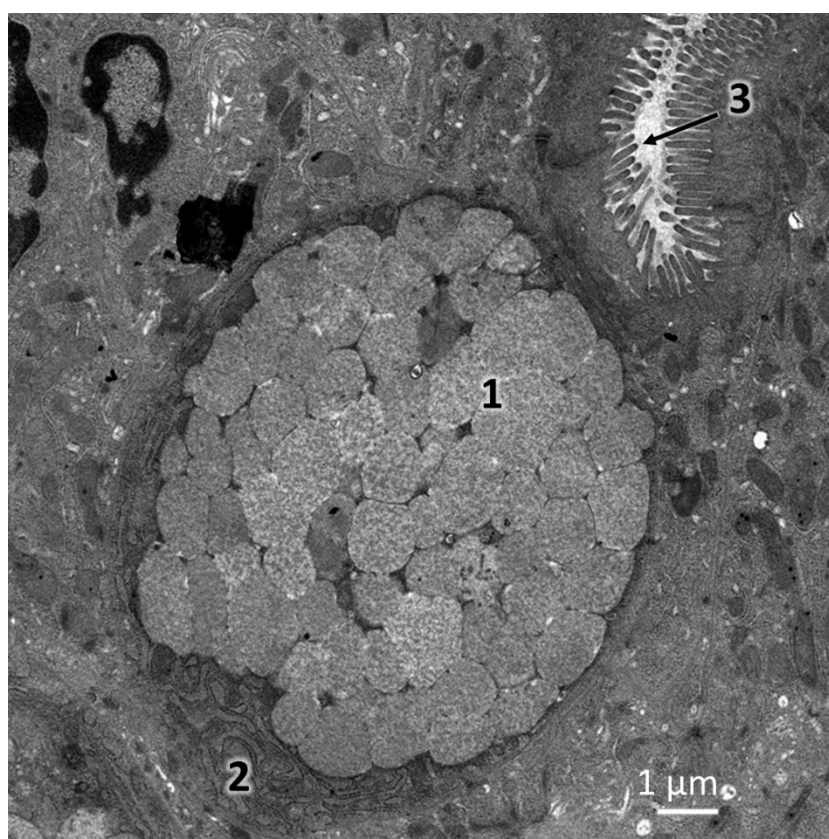
Kriterij	Poimenovanje žleze	Opis značilnosti
število žleznih celic	enocelične	Žlezo sestavlja ena sama celica.
	večcelične	Žlezo sestavlja več žleznih celic.
položaj žleznih celic	intraepitelijske	Ležijo znotraj površinskega epitelijskega, lahko posamično ali v skupinah.
	ekstraepitelijske	Ležijo v vezivnem tkivu pod površinskim epitelijem, kjer tvorijo t. i. žlezno dno , s površinskim epitelijem pa so povezane preko izvodil (kanalov).
oblika žleznega dna	cevasta ali tubularna	Žlezno dno v obliki cevke.
	mešičkasta (alveolarna/acinarna)	Žlezno dno okroglasto (alveolarna) ali hruškasto (acinarna).
	grozdasta	Razvejano žlezno dno.
	tubulo-alveolarne ali tubulo-acinarne	Žlezno dno mešane oblike.
oblika žleznega izvodila	enostavna	Nerazvejano izvodilo.
	sestavljena	Razvejano izvodilo iz dveh ali več razvejitev; večinoma velike žleze, ki tvorijo samostojne organe, s čvrstim vezivom razdeljene na režnje (lobuse) in režnjiče (lobuluse).
naslojenost celic v žleznem dnu	monoptihe	Žlezne celice le v enem skladu.
	poliptihe	Žlezne celice v več skladih/slojih.
vrsta žleznega izločka	serozne	Izločajo s proteini in glikoproteini bogato vodeno tekočino, acinozna oblika, ozek lumen, žlezne celice z bazalno ležečimi sferičnimi jedri .
	mukozne	Izločajo mucinogen , sluz; cevasta oblika, širok lumen, žlezne celice večinoma nižje kot pri seroznih , celične meje jasno vidne, žlezne celice z bazalno ležečimi, pogosto sploščenimi jedri .
	mešane (heterokrine)	Sestavljene iz mukoznih in seroznih sekrecijskih celic. Med pripravo preparata se lahko pojavi t. i., Ebner-Giannuzzijev polmesec (slika 8b) iz seroznih celic, ki obdajajo mukozne.
način izločanja žleze	merokrine	Izločanje z eksocitozo.
	apokrine	Odcepi se z membrano obdan zgornji del citoplazme.
	holokrine	Izloči se celotna vsebina žlezne celice, celica pri tem propade.

3.1.2.1 Podrobna zgradba sekrecijskih celic

Sekrecijske celice proizvajajo in izločajo **sekrecijske produkte** (biološko aktivne molekule, npr. prebavne encime, hormone, rastne faktorje, molekule medceličnine) v zunajcelični prostor. **Ultrastrukturalna značilnost** sekrecijskih celic je zelo dobro razvit **endomembranski sistem** (endoplazemski retikulum in Golgijev aparat), v citosolu so **sekrecijski vezikli**.

Celice, ki izločajo sekrecijske produkte z **regulirano sekrecijo**, imajo zelo dobro razvit endomembranski sistem, v citoplazmi so nakopičeni sekrecijski vezikli. Regulirana sekrecija je značilna za čašaste celice (slika 3.1.2.1), ki so enocelične žleze med

absorpcijskimi celicami v tankem črevesju. Regulirano sekrecijo imajo tudi endokrine celice trebušne slinavke, celice žleze lojnice in epitelne celice mlečnih žlez. Tudi celice, ki svoje produkte izločajo s **konstantno sekrecijo** (konstitutivno sekrecijo), imajo zelo dobro razvit endomembranski sistem. Ker pa se sekrecijski vezikli izločajo konstantno, se le-ti ne kopičijo v citoplazmi. Tak primer so fibroblasti, ki nenehoma izločajo topne proteine in elemente medceličnine (proteoglikane, glikoproteine, prokolagen).



Slika 3.1.2.1: Čašasta celica tankega črevesa. 1 – sekrecijski vezikli; 2 – zrnati endoplazemski retikulum; 3 – mikrovili.

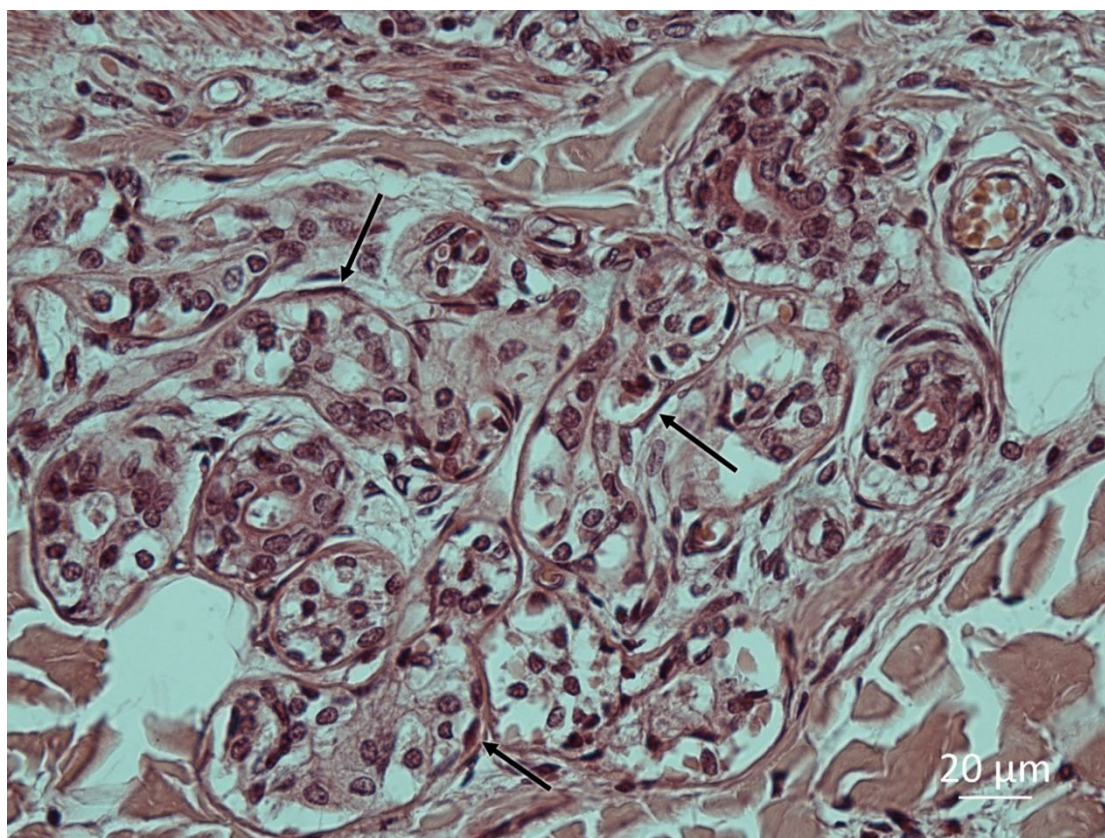
3.1.3 Čutilni epiteliji ali nevroepiteliji

Čutilni epiteliji so visoko diferencirani, specializirani epiteliji za zaznavo različnih fizikalnih in kemijskih dražljajev. Sestavljeni so iz **čutilnih** (senzoričnih) in **podpornih** celic.

Podrobneje bomo čutilne epitelije obravnavali v poglavju 12 Živčevje in čutila.

3.1.4 Mioepitelij

Mioepitelijske celice so specializirane epitelne kontraktilne celice košaraste ali vretenaste oblike z razmeroma velikim jedrom. V citoplazmi imajo kontraktilne elemente (**miofilamente**) in s krčenjem olajšajo iztiskanje sekreta iz celic in svetline žleznih acinusov ter izvodil znojnic, dišavnic, ustnih žlez slinavk, solznih žlez in mlečnih žlez.



Slika 3.1.4: Mioepitelijske celice (puščice) v žlezi znojnici.

4 Vezivna tkiva

Vsa **vezivna tkiva** (**veziva**) izvirajo iz embrionalnega veziva (**mezenhima**). Sestavljena so iz celic in **bogate medceličnine**. Za vsako vrsto veziva so značilne specifične celice in posebna zgradba zunajceličnega matriksa.

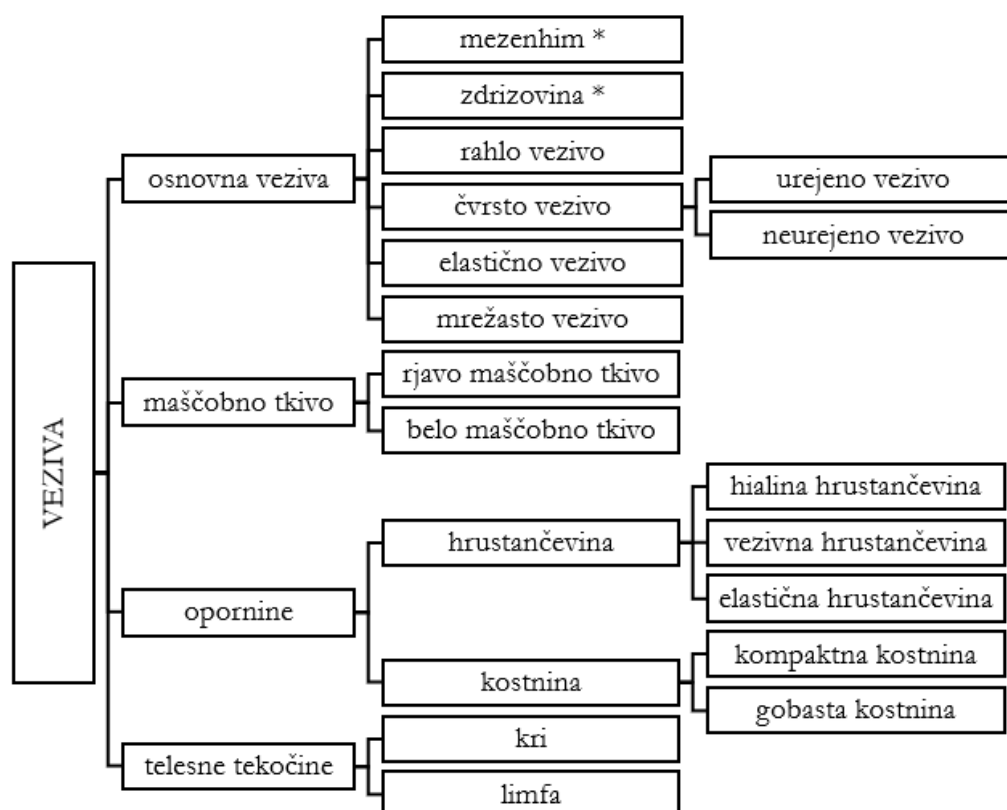
Sestava veziva: Veziva sestavljajo različni tipi vezivnih celic, hrustančne, kostne, maščobne in krvne celice, ki jih obdaja medceličnina, specifična za posamezni tip veziva.

Naloge veziv: vzdrževanje oblike organov in organizma, povezovanje tkiv in organov, oskrba tkiv s hranilnimi snovmi (prehranjevanje), shranjevanje snovi, obramba organizma, termoregulacija, prenos natezne sile, metabolizem vode, regeneracija poškodovanih tkiv. Oporno funkcijo imajo veziva s trdno medceličnino (opornine).

Veziva v splošnem razvrščamo v štiri večje skupine tkiv:

- osnovna veziva,
- opornine,
- telesne tekočine in
- maščobno tkivo.

Nadaljnja razvrstitev specifičnih tkiv, ki temelji na zgradbi in funkciji tkiv, je prikazana v diagramu (slika 4).



Slika 4: Razvrščanje veziv.

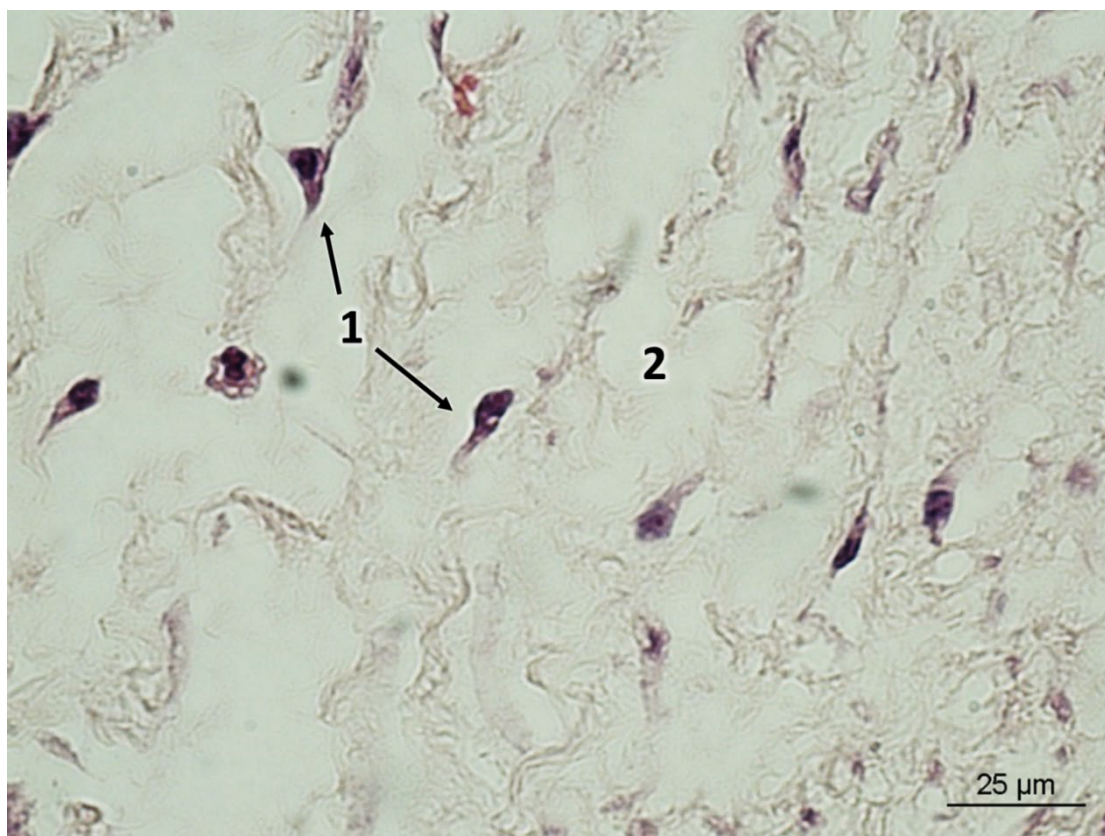
* Tkivo, prisotno le v obdobju embrionalnega razvoja.

4.1 Osnovna veziva

V vezivu so **stalne (fiksne) celice** ali pa celice, ki v vezivno tkivo prehajajo iz krvi in so v tkivu le prehodno. Slednje, torej **mobilne**, imajo obrambne funkcije, fiksne celice veziv pa proizvajajo specifično medceličnino in tkivo vzdržujejo. Vsa osnovna veziva imajo **veliko sposobnost obnove**. Pri poškodbah tkiv, ki se ne obnavljajo, se poškodovano tkivo nadomesti z vezivno brazgotino.

Fiksne **celice v osnovnih vezivih** so fibroblasti, fibrociti, miofibroblasti, maščobne celice (adipociti), mezenhimske, pigmentne in matične celice. Iz krvi v osnovna vezivna tkiva pa prehajajo tudi levkociti (tkivni bazofilci (mastociti ali ang. *mast cells*), nevtrofilci, eozinofilci, limfociti, plazmatke in histiociti (makrofagi veziva)).

Vse fiksne celice osnovnih veziv se razvijejo iz **mezenhimskih celic**. Najštevilnejše, osnovne vezivne celice zrelega osnovnega veziva, so **fibroblasti** (slika 4.1a). To so mlade in biosintetsko zelo aktivne celice, ki sintetizirajo osnovne snovi vezivne medceličnine in različna vlakna. Zrele celice vezivnega tkiva so **fibrociti**, ki so sintetsko manj aktivni od fibroblastov.

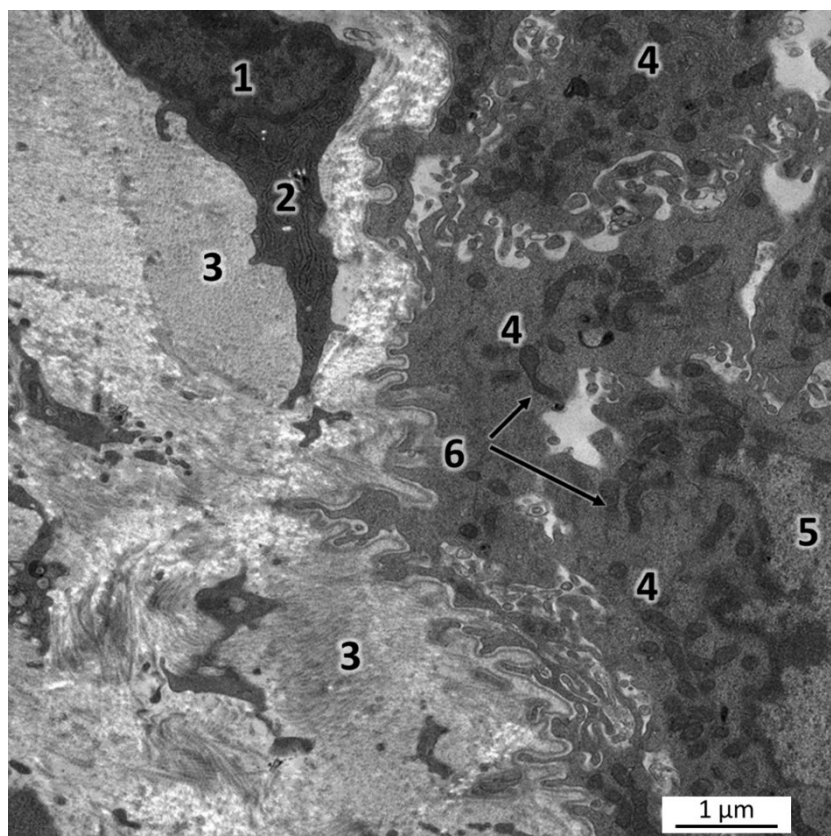


Slika 4.1a: Vezivno tkivo. 1 – fibroblasti; 2 – zunajcelični matriks.

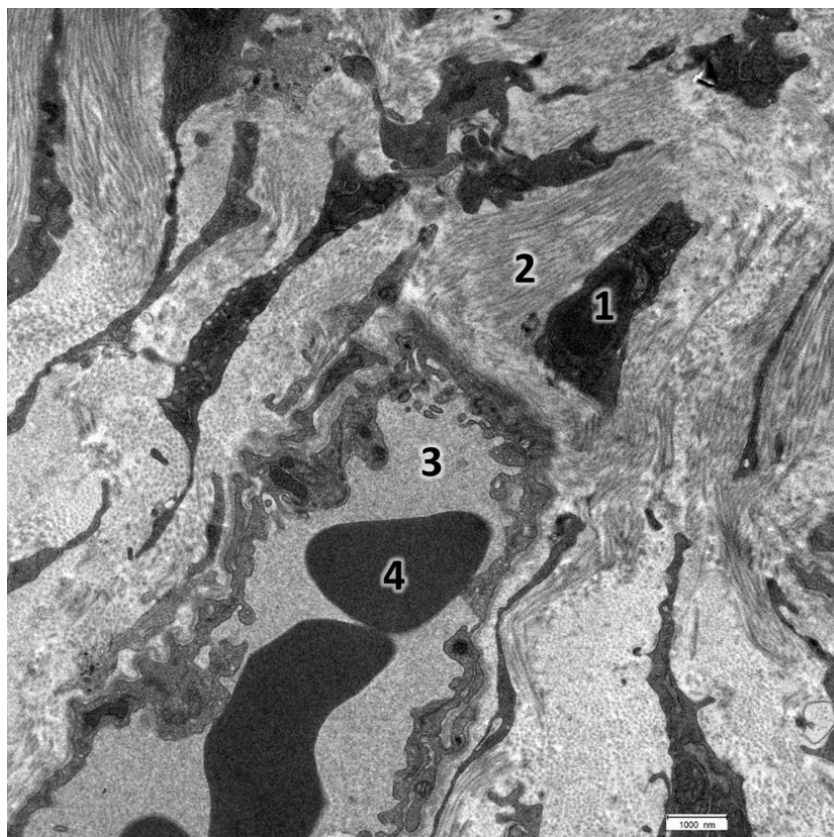
4.1.1 Podrobna zgradba fibroblasta

Fibroblasti so celice vezivnega tkiva. So nepravilne, podolgovate (vretenaste) oblike, z ovalnim jedrom v osrednjem delu celice, jasno vidnimi jedrci in dolgimi citoplazemskimi izrastki (sliki 4.1.1a in 4.1.1b). **Sintetizirajo in izločajo sestavine zunajceličnega matriksa**: proteoglikane, glikozaminoglikane (npr. hondroitin sulfat in keratan sulfat) in fibrilarne proteine (npr. kolagen in elastin). Zaradi velike biosintetske aktivnosti imajo v citoplazmi zelo razvit zrnati endoplazemski retikulum, Golgijev aparat in številne mitohondrije.

Fibroцитi, ki so manj aktivni od fibroblastov, imajo v primerjavi z njimi manj citoplazme in manjše, zgoščeno ter vretenasto oblikovano jedro.



Slika 4.1.1a: Fibroblast v vezivnem tkivu sečnega mehurja. 1 – jedro fibroblasta; 2 – zrnati endoplazemski retikulum; 3 – kolagenska vlakna; 4 – epitelijska bazalna celica; 5 – jedro bazalne celice; 6 – mitohondrij.

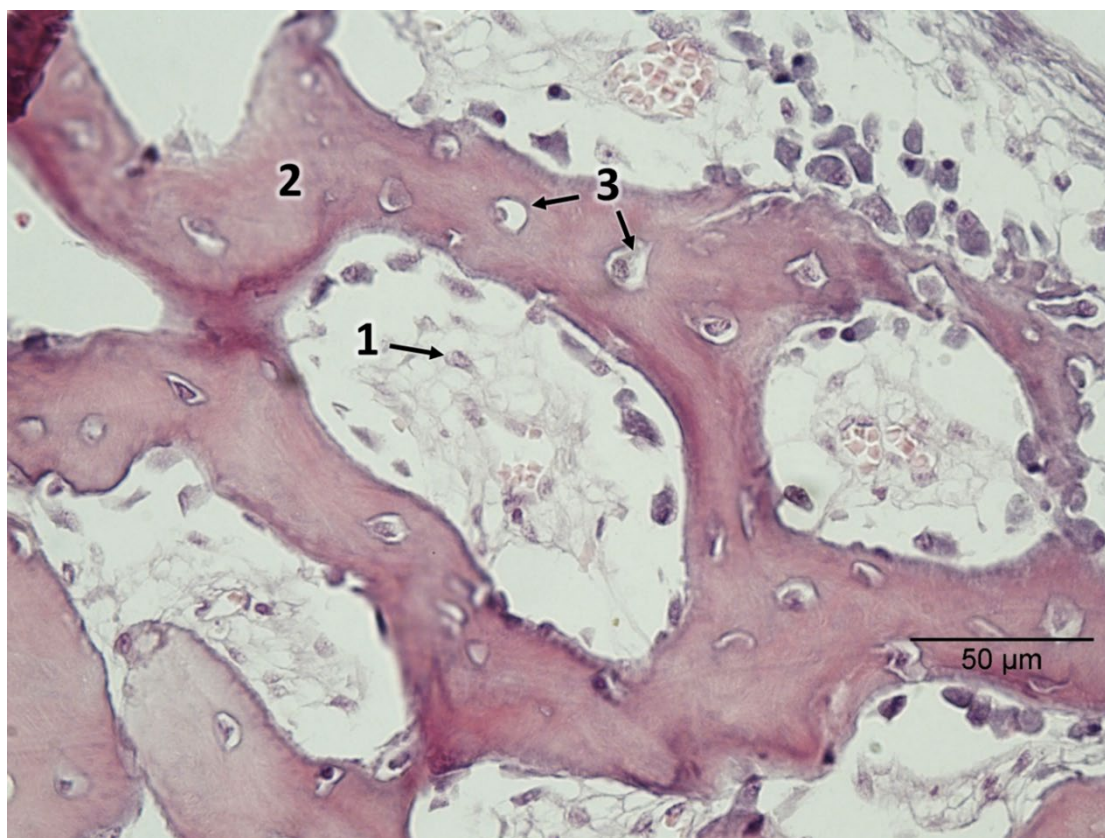


Slika 4.1.1b: Fibroblasti v rahlem vezivnem tkivu kože. 1 – jedro fibroblasta; 2 – kolagenska vlakna; 3 – kapilara; 4 – eritrocit.

4.1.2 Raznolikost osnovnih veziv

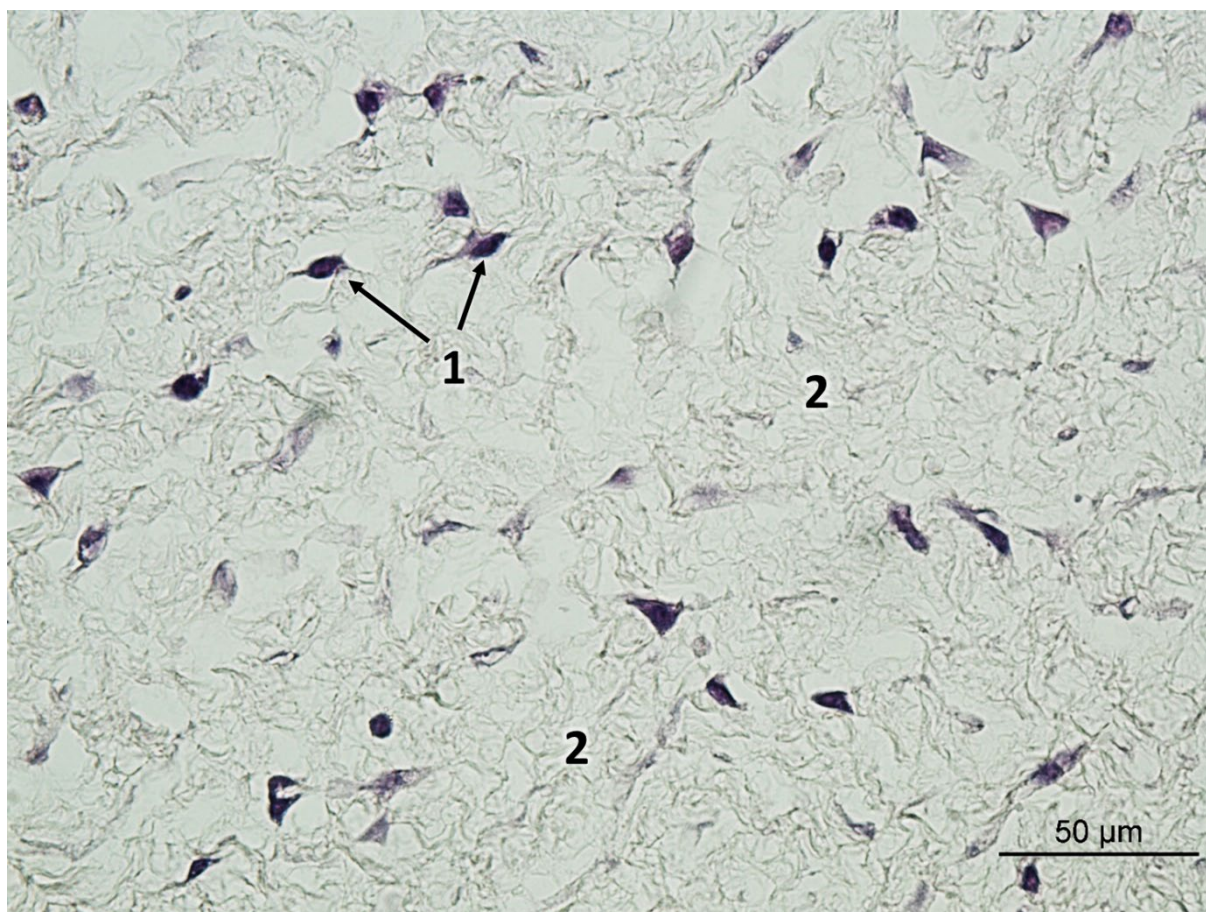
Med osnovna veziva uvrščamo **mezenhim** in **zdrizovino**, ki sta prisotna že med embrionalnim razvojem, v odraslem človeku pa razlikujemo **rahlo**, **čvrsto**, **elastično** in **retikularno vezivo**.

Mezenhim je iz zvezdasto oblikovanih **mezenhimskih celic** in medceličnine iz tkivne tekočine (slika 4.1.2a), ki je **večinoma brez vlaken** ali z nekaj retikulinskimi (= kolagen tip III) vlakni. Mezenhim je del mezoderma zarodka, iz njega pa se razvijejo vsi tipi ostalih osnovnih veziv, kostnina, hrustančevine, vsebuje pa tudi matične celice krvi, endotelija in mišic.



Slika 4.1.2a: Mezenhim v lobanjski kosti ploda. 1 – mezenhimska celica; 2 – primarna kostnina; 3 – osteocita.

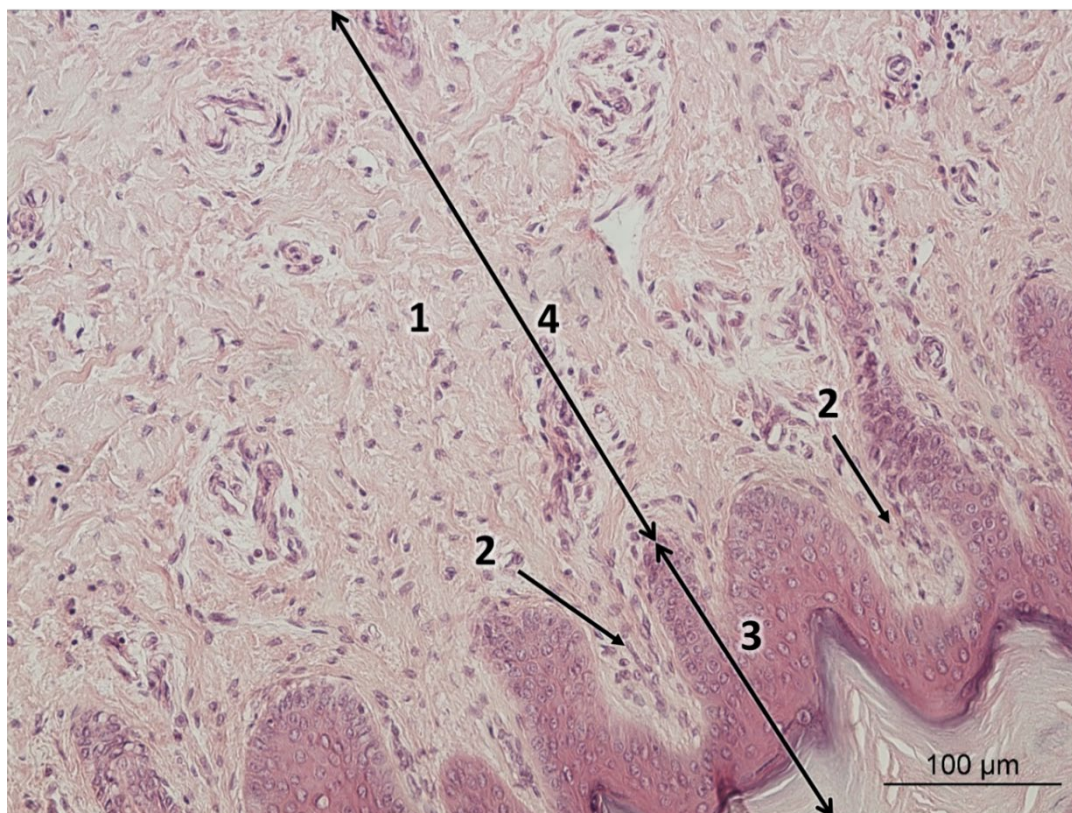
V zarodku je poleg mezenhima prisotno še eno embrionalno vezivo – **zdrizovina** (slika 4.1.2b). V zdrizovini, ki je v plodovi koži, popkovnici in zobni pulpi mladega zoba, so že prisotna **prva kolagenska**, **retikulinska** in **elastična vlakna**, ki jih sintetizirajo **fibroblasti**. Poleg fibroblastov so v zdrizovini tudi še **mezenhimske celice**, osnovna snov medceličnine zdrizovine pa vsebuje veliko **hialuronske kisline**.



Slika 4.1.2b: Zdrizovina. 1 – fibroblasta; 2 – vlakna v medceličnini.

Rahlo vezivo izpolnjuje prostore med celicami, tkivi in organi, prisotno je pod epiteliji in ob kapilarah, kjer omogoča difuzijo vode in metabolitov iz kapilar v celice. Tvorijo ga **fibrociti**, a so v njem prisotne tudi **druge celice veziv**. Medceličnina rahlega veziva vsebuje **vse tri osnovne skupine vlaken**, je pa teh v primerjavi s številom celic **razmeroma malo**.

V tem se bistveno razlikuje od **čvrstega veziva**, v katerem je celic (fibrocitov) razmeroma malo, **prevladujejo** pa **vlakna**, predvsem kolagenska. Glede na orientacijo vlaken v čvrstem vezivu razlikujemo **urejena** in **neurejena čvrsta veziva**. Primeri **urejenega čvrstega veziva** so ligamenti in kite, kjer so kolagenska vlakna **urejena v vzporedne snope**, med njimi so območja rahlega veziva, v katerem so krvne žile in živci. **Neurejeno čvrsto vezivo** je v usnjici kože (slika 4.1.2c) in v ovojnicah organov. Snopi vlaken v teh predelih **niso vzporedno urejeni**, ampak potekajo v vse smeri, kar tkivu omogoča, da učinkovito prenaša mehanske obremenitve in stres, ki delujejo iz več smeri hkrati. Takšna zgradba zagotavlja večjo prilagodljivost in odpornost tkiva na raznolike sile, značilne za anatomske predele, kjer je obremenitev nepredvidljiva ali večsmerna.



Slika 4.1.2c: Rahlo in čvrsto vezivo v koži podplata. 1 – čvrsto vezivo v fibrilarni plasti usnjice; 2 – rahlo vezivo v papilarni plasti usnjice; 3 – povrhnjica; 4 – usnjica.

Mrežasto vezivo sestavljajo zvezdaste **retikulumske celice** in medceličnina z **retikulinskimi vlakni**. Retikulumske celice ostanejo z retikulinskimi vlakni, ki jih sintetizirajo, medsebojno povezane in tako tvorijo nekakšno mrežasto ogrodje krvotvornih in limfnih organov.

4.2 Maščobno tkivo

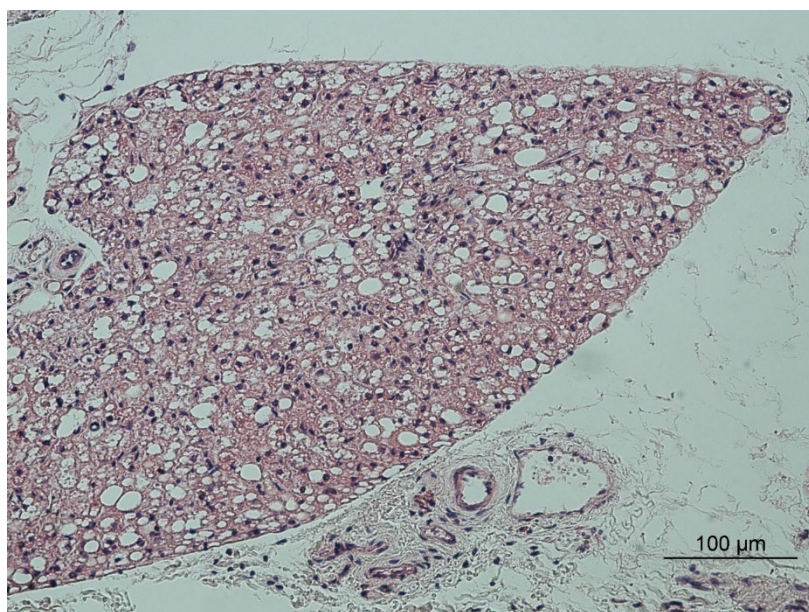
Maščobno tkivo je presnovno aktivno tkivo, podobno rahlemu vezivu. Osnovna celica je maščobna celica (**adipocit**). Adipociti se lahko, posamezni ali kot skupina celic, nahajajo tudi v drugih tkivih (npr. v rahlem vezivu).

Poznamo dva tipa maščobnih celic, ki se razvijejo iz **lipoblasta**, posebne diferencirane mezenhimske celice vretenaste oblike:

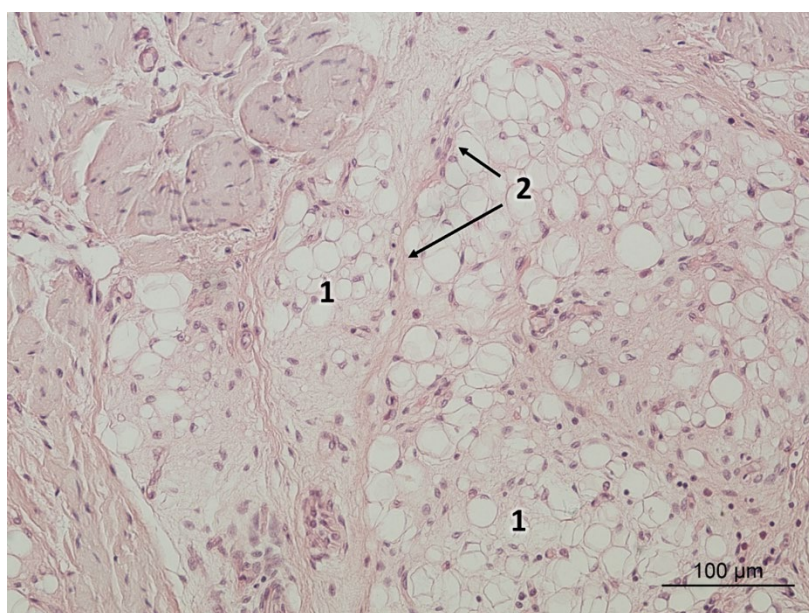
- **rjava** ali **plurivakuolarna** maščobna celica in
- **bela** ali **univakuolarna** maščobna celica.

Rjavo maščobno tkivo (slika 4.2a) sestavljajo celice, v katerih je več maščobnih kapelj. Tudi v teh celicah je jedro na periferiji celice, citoplazme je malo. Rjavo maščobno tkivo je termoregulacijski organ in proizvaja toploto. Pri novorojenčkih je v zatilju, ob vratnih arterijah, v pazduhah, v ledvični lini, pri odraslih v predelu hrbta.

Belo ali rumeno maščobno tkivo (slika 4.2b) je iz maščobnih celic, v katerih je ena sama maščobna kaplja, ki zavzema velik del celične prostornine. Ovalno in sploščeno jedro je potisnjeno na periferijo celice, tik pod plazmalemo, citoplazme je malo. Belo maščobno tkivo je energijska zaloga, prav tako ima zaščitno funkcijo, saj varuje strukture, ki so ob njem.



Slika 4.2a: Rjavo maščobno tkivo.



Slika 4.2b: Belo maščobno tkivo. 1 – belo maščobno tkivo; 2 – rahlo vezivno tkivo.

4.3 Opornine

Opornine zagotavljajo oporo. Tako kot za druga veziva je tudi za njih značilna **bogata medceličnina**, ki je ključna za zagotavljanje fizičnih lastnosti teh tkiv. Opornini sta hrustančno tkivo (**hrustančevina**) in kostno tkivo (**kostnina**).

4.3.1 Hrustančevina

Hrustančevina (hrustančno tkivo) omogoča oporo telesne mase, podpira ostala tkiva, omogoča drsenje v sklepih, osifikacijo (nastanjanje kosti), preprečuje kolaps dihalnih poti in podpira slušne poti.

Sestavljajo ga hrustančne celice (**hondroblasti, hondrociti**) in medceličnina. Značilna **amorfna medceličnina** vsebuje sulfatirane kisle mukopolisaharide (npr. hondroitin sulfat, keratan sulfat), ki z visoko sposobnostjo vezave vode tkivu dajejo čvrstost in viskoznost, glikoproteine, hondronektine in predvsem kolagenska vlakna, elastični hrustanec pa vsebuje tudi elastična vlakna.

Tudi hrustančno tkivo se **razvije iz mezenhima** v procesu **hondrofikacije**. **Mezenhimske celice** se diferencirajo v **hondroblaste**, ki se hitro množijo (proliferirajo) in izločajo medceličnino hrustanca. Dokler je matriks hrustanca še mehak, se lahko novonastali hondroblasti ločijo in nadaljujejo z delitvijo (**intersticijska rast**). Po zaključku rasti in zorenja matriksa intersticijskega hrustanca, hondroblasti preidejo v **hondrocite**, skrčene, zvezdaste celice, ki hrustanec le še vzdržujejo.

Vsaka hrustančna celica se v medceličnini nahaja v majhni votlinici, **lakuni**, ki jo obdaja **kapsula** (pericelularni matriks). Medceličnina v neposredni okolici kapsule ima nekoliko drugačno sestavo od druge medceličnine in jo imenujemo **celični dvor**. Hrustančne celice, ki so nastale iz zadnjih celičnih delitev (pred pretvorbo iz hondroblastov v hondrocite, ki se več ne delijo), lahko ostanejo skupaj v tako imenovanih **izogenih skupinah**. Posamezne celice ali skupine celic v svojih lakunah skupaj z njihovo kapsulo in celičnim dvorom imenujemo **hondron (teritorij)**, ta pa predstavlja osnovno gradbeno in funkcionalno enoto hialinega hrustanca. Medceličnina med posameznimi hondroni je **interteritorij**.

Površino hrustanca prekriva vezivni ovoj, **perihondrij** (slika 4.3.1a). Izjema je vezivni hrustanec, ki nima perihondrija.

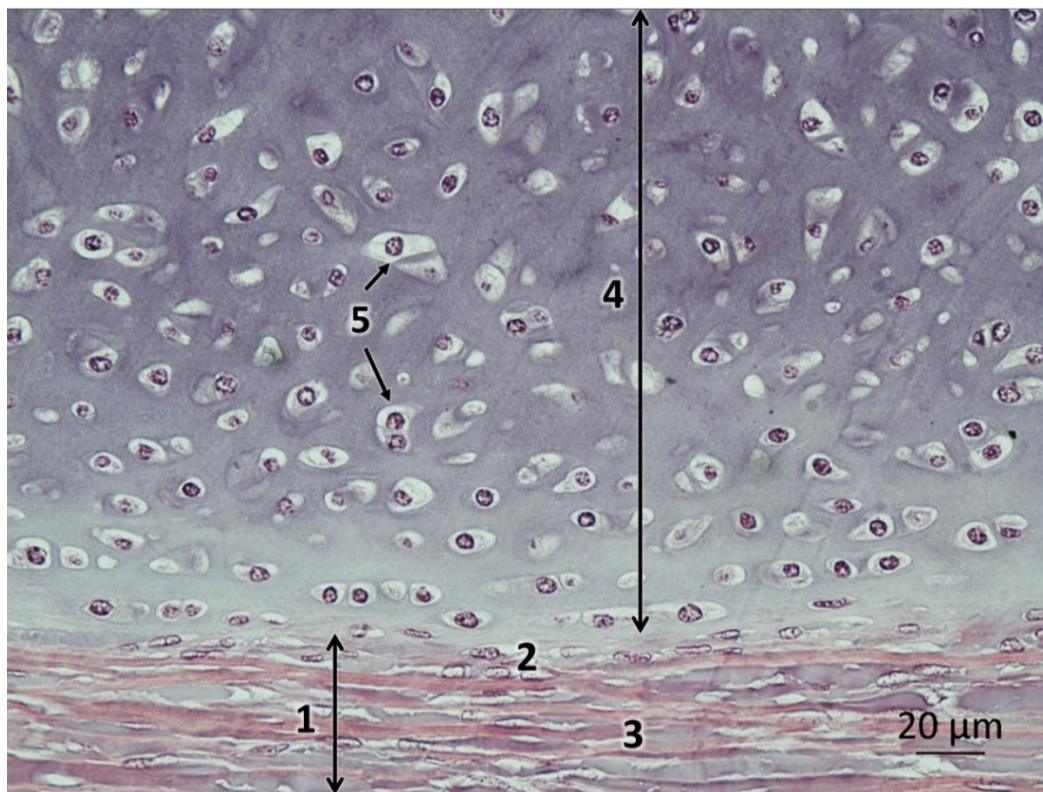
Tudi perihondrij nastane iz mezenhima in je iz dveh plasti:

- zunanje, **fibrilarne**, iz čvrstega veziva in
- notranje, **kambijske**, iz nediferenciranih matičnih (kambijskih) celic.

Kambijske celice perihondrija na notranji strani prehajajo v hondroblaste in omogočajo **apozicijsko rast** hrustanca.

Hrustančno tkivo **ni prekrvljeno** in se prehranjuje z difuzijo iz žil, ki se nahajajo v perihondriju. Zato ima to tkivo **slabo regeneracijsko sposobnost**.

Glede na vrsto in količino vlaken, ki so prisotna v amorfni medceličnini, **razlikujemo tri vrste hrustanca**: **steklasti** ali **hialini** hrustanec, **vezivni** hrustanec in **elastični** hrustanec.



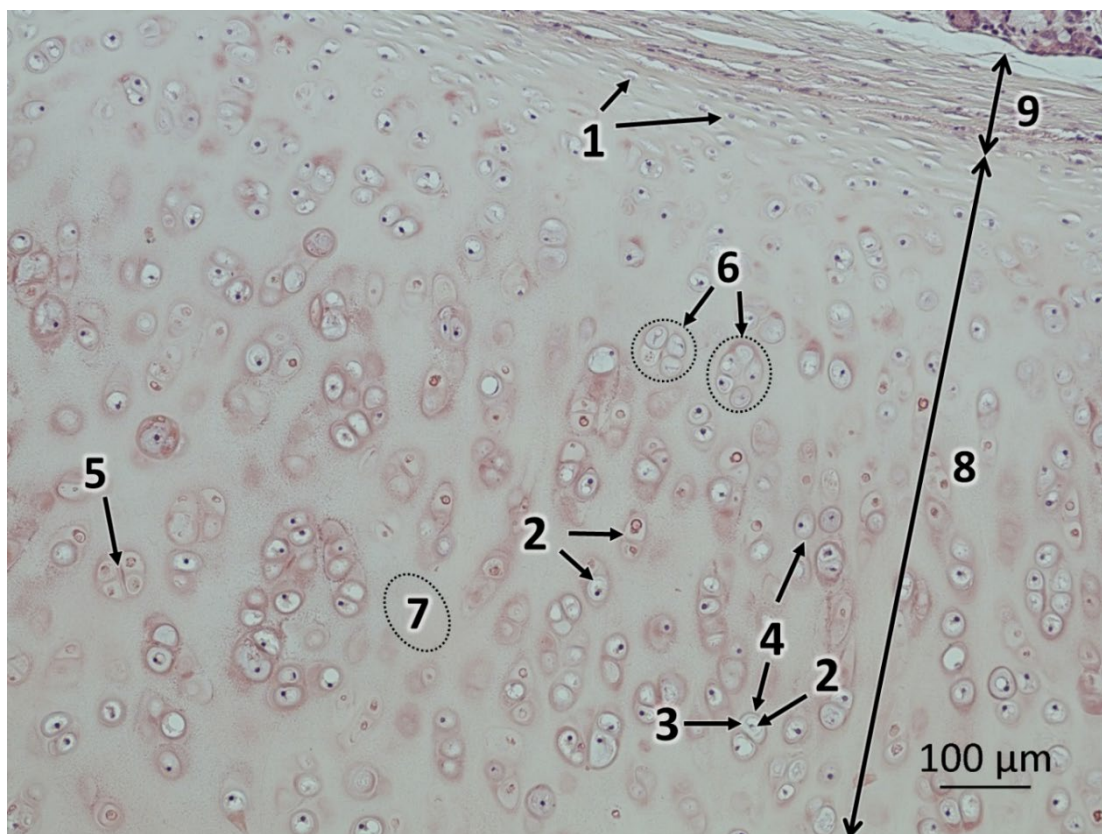
Slika 4.3.1a: Perihondrij na razvijajoči se hialini hrustančevini. 1 – perihondrij; 2 – kambijska plast; 3 – fibrilarna plast; 4 – hrustančevina; 5 – hondrociti v lakunah.

Hialina hrustančevina

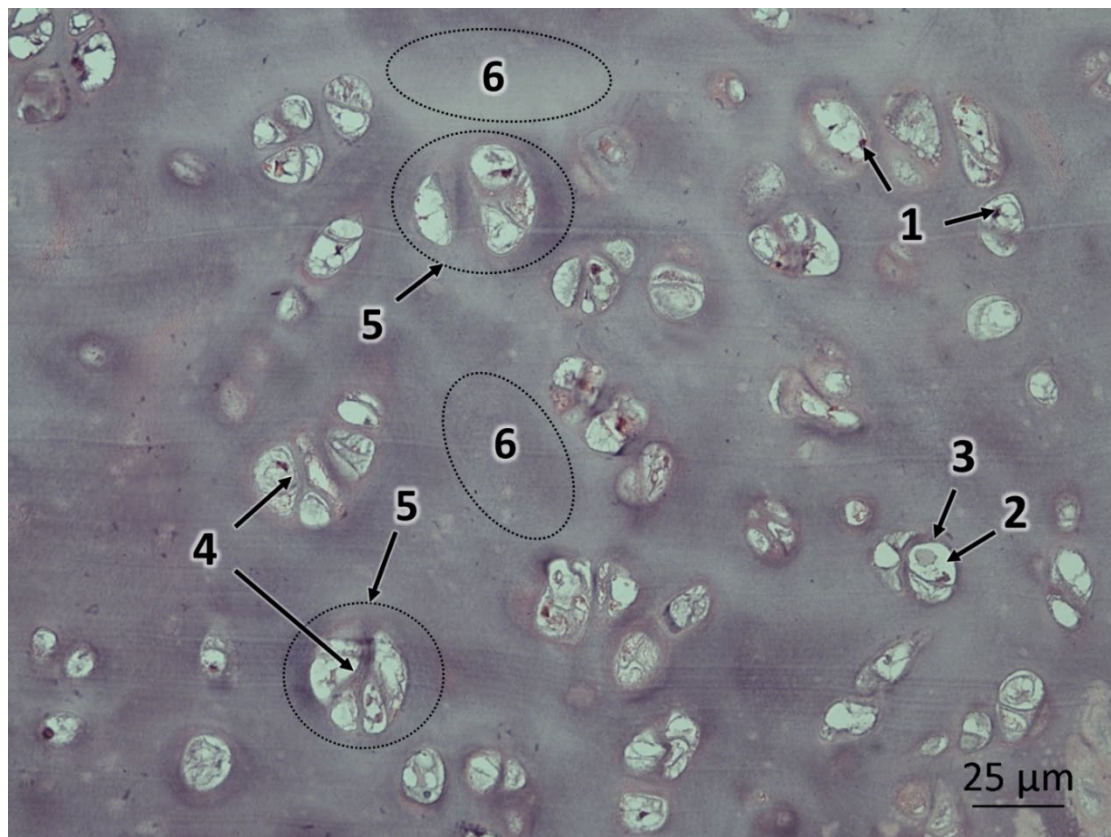
Hialina hrustančevina (slika 4.3.1b) je **najpogostejši tip** hrustanca v telesu. V zarodku tvori hrustančno ogrodje, ki ga pozneje zamenja kostno tkivo, v odraslem človeku pa tvori sklepe dolgih kosti, nudi oporo dihalnim potem, pritrdja rebra na prsnico ipd.

Čvrsta medceličnina hialine hrustančevine vsebuje **veliko kolagenskih vlaken tipa II**, ki v histoloških preparatih znotraj bazofilno obarvanega matriksa iz proteolikanov (predvsem **agrekana**) in strukturnih glikoproteinov niso prepoznavna, kar daje temu tipu hrustančevine gladek, **steklast izgled**. Ker medceličnina v neposredni bližini hondrocitov vsebuje nekoliko več glikozaminoglikanov (GAG) ali razmeroma manj kolagenskih vlaken, se tukaj obarva temneje; značilna je **teritorijska zgradba**, ki je vidna na slikah 4.3.1b in 4.3.1c.

Pod perihondrijem, na periferiji hialinega hrustanca, so **hodroblasti**, ki so v primerjavi s hondrociti v osrednjem delu hrustanca, **manjši** in **bolj ovalni**. **Hondrociti** so razporejeni **posamično** (zrejši) ali v **izogenih skupinah** do osem celic.



Slika 4.3.1b: Hialina hrustančevina. 1 – hodroblast; 2 - hondrocit; 3 – lakuna; 4 – kapsula; 5 – izogena skupina; 6 – teritorij; 7 – interteritorij; 8 – hrustančevina; 9 – perihondrij.

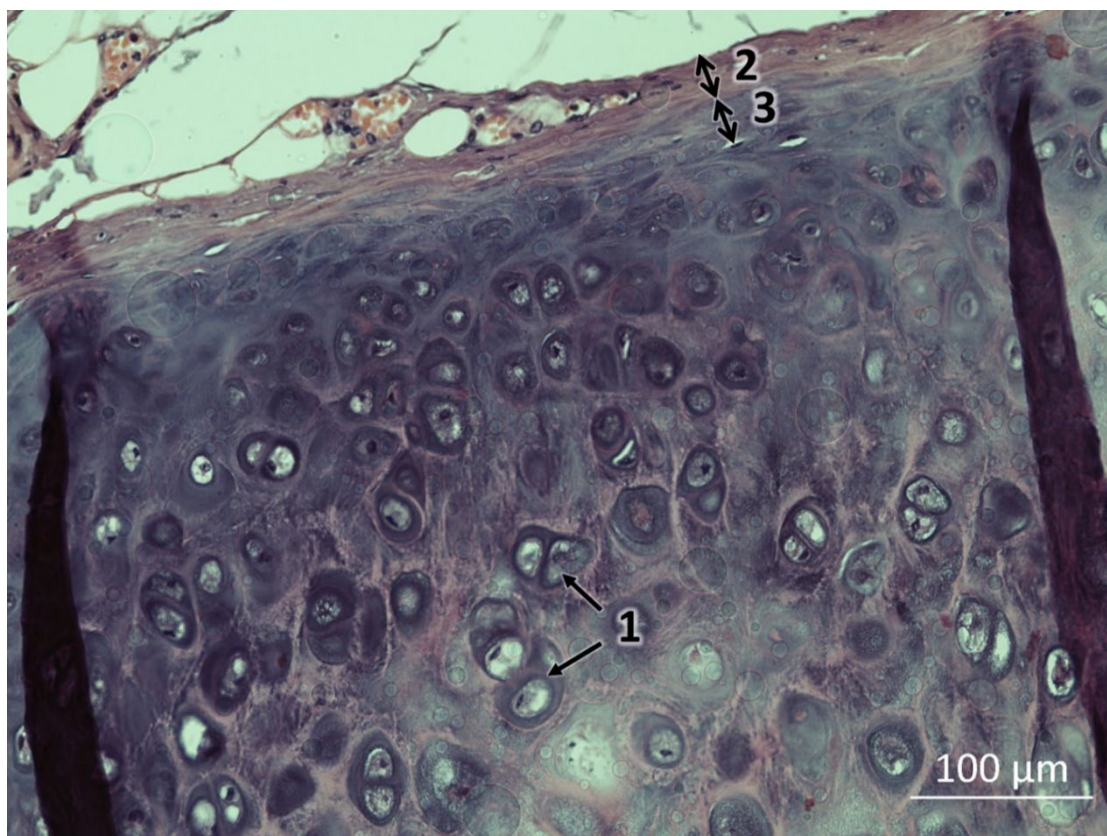


Slika 4.3.1c: Teritorijska zgradba hialine hrustančevine: 1 – hondrocit; 2- lakuna; 3 – kapsula; 4 – izogena skupina; 5 – teritorij; 6 – interteritorij.

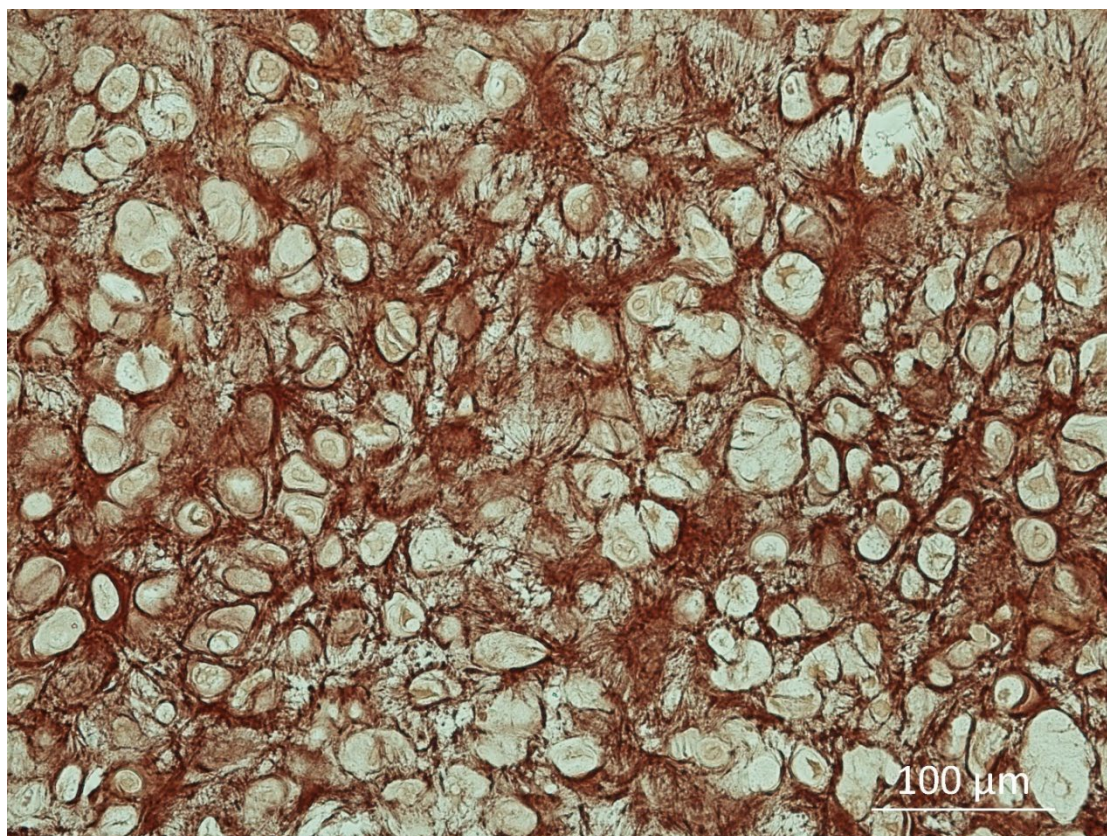
Elastična hrustančevina

Elastični hrustanec (slika 4.3.1d) je precej podoben hialinemu hrustancu, vendar se od njega razlikuje predvsem po **mnogih elastičnih vlaknih v medceličnini**, ki so prisotna poleg kolagena tipa II. Elastična vlakna lahko z diferencialnim barvanjem (npr. **po Weigertu**) v preparatih dobro prikažemo (slika 4.3.1e).

Hondrociti v elastični hrustančevini se navadno nahajajo v manjših izogenih skupinah, **skoraj nikoli posamično**. Ta tip hrustančevine tvori ogrodje uhljev, Evstahijevih cevi, poklopca itd.



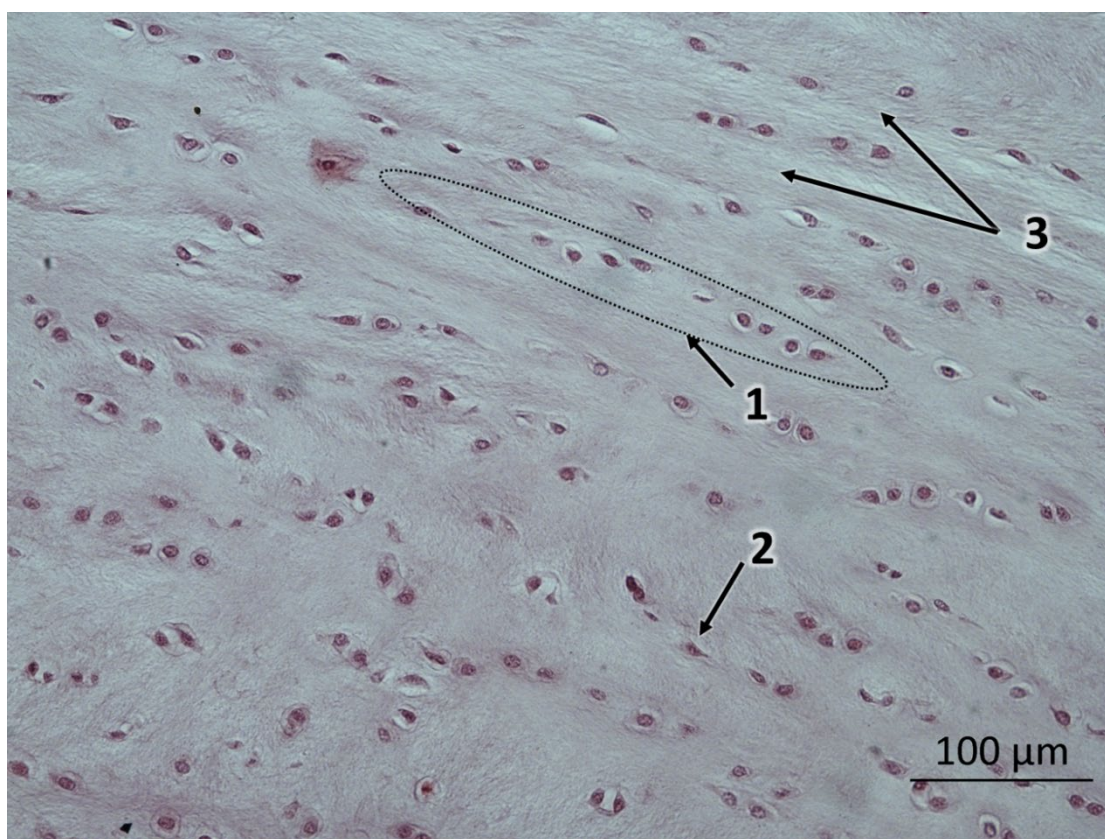
Slika 4.3.1d: Elastični hrustanec. 1 - hondrociti; 2 – fibrilarna plast perihondrija; 3 – kambijska plast perihondrija.



Slika 4.3.1e: Specifično rdeče obarvana elastična vlakna v elastičnem hrustancu.

Vezivna hrustančevina

Vezivna hrustančevina (slika 4.3.1f) tvori medvretenčne ploščice, simfizo medeničnih kosti in omogoča pritrdjevanje nekaterih ligamentov na kosti. Je nekakšna **mešanica hialine hrustančevine in čvrstega veziva**. **Hodrociti** se v njej nahajajo **posamično** ali **v vrste urejenih skupinah iz nekaj celic**, ločuje pa jih čvrsto vezivo, ki ga tvorijo **fibrociti** (ne hodrociti). Ker čvrsto vezivo namesto kolagena II, značilnega za hrustančevino, vsebuje kolagenska vlakna iz **kolagena I**, mu slednja dajejo **dodatno čvrstost**, vezivna hrustančevina pa se zaradi tega tudi **močneje eozinofilno obarva**.



Slika 4.3.1f: Vezivna hrustančevina v medvretenčni ploščici. 1 – v vrsto razporejeni hondrociti; 2 – fibrocit; 3 – mnoga kolagenska vlakna (tip I) v medceličnini.

4.3.2 Kostnina

Kostnina (kostno tkivo) daje telesu oporo, omogoča gibanje, varuje notranje organe, skladišči kalcijeve in fosfatne ione, sodeluje pri uravnavanju koncentracije kalcija v krvi in ima pomembno vlogo pri tvorbi krvnih celic (kostni mozeg).

Za kostnino je značilna **kalcinirana (poapnela) medceličnina**. Sestavljena je iz organskih (kolagena tipa I, glikoproteinov in glikozaminoglikanov) in anorganskih (mineralnih) snovi (kalcijevih in fosfatnih ionov, ki so v obliki kristalov **hidroksiapatita**).

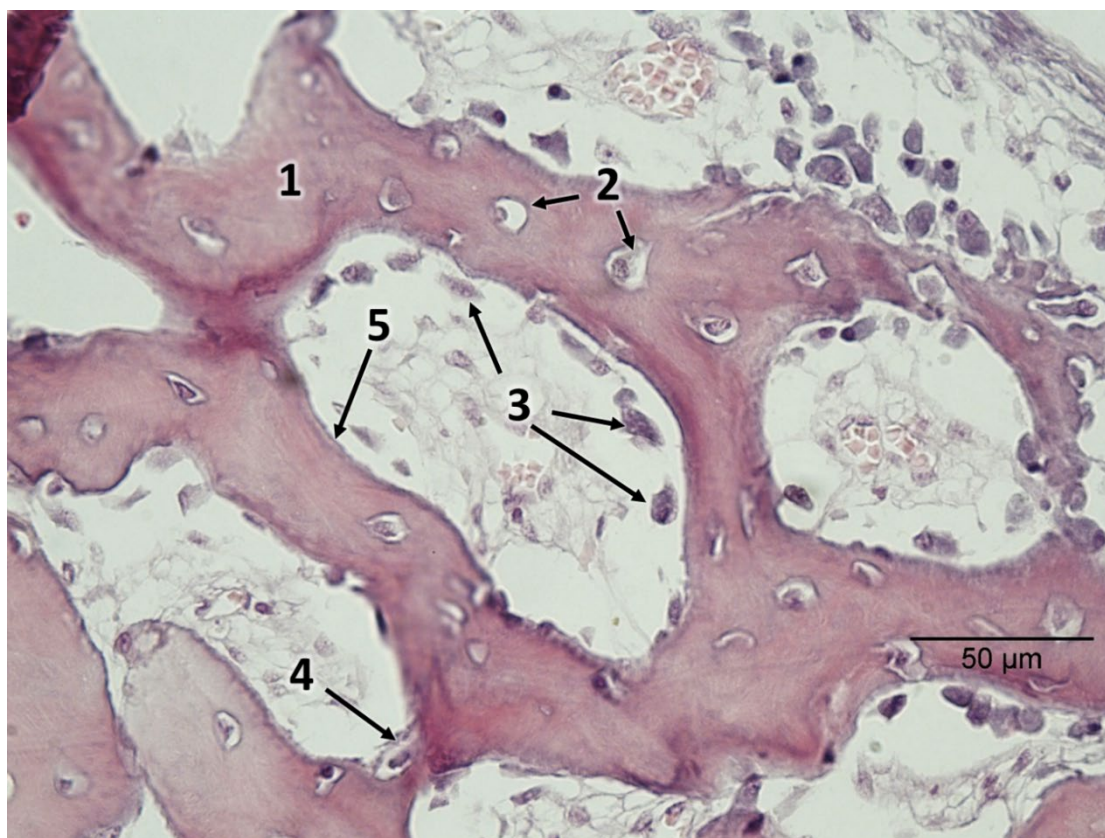
Kostno tkivo vsebuje **štiri tipe kostnih celic**: osteoprogenitorne celice, osteoblaste, osteocite in osteoklaste. Iz **mezenhimskih celic** najprej nastanejo nediferencirane **osteogene (osteoprogenitorne)** celice, iz njih pa osteoblasti, ki se nahajajo na površini kostnine. **Osteoblasti** so biosintetsko zelo aktivne celice, saj izgrajujejo s kolagenom bogato organsko medceličnino, ki jo imenujemo **osteoid** (nekalcinirana medceličnina). Sintetizirajo in izločajo proteoglikane, glikoproteine in predstopnje kolagena tipa I. Izločajo tudi matriksne vezikle, mešičke, ki so odgovorni za tvorbo kristalov kalcijevega hidroksiapatita ter s tem utrditev mehkega osteoida. Ko se osteoblasti obdajo z medceličnino, se njihova aktivnost zmanjša in se preoblikujejo v zrele kostne celice, **osteocite**. Ti vzdržujejo medceličnino in ležijo v kostnih votlinicah ali **lakunah**. Med seboj so povezani s številnimi dolgimi **citoplazemskimi izrastki**. Ti se nahajajo v kanalčkih, ki jih imenujemo **kanalikuli**. Povezovanje sosednjih celic s pomočjo njihovih izrastkov je zelo pomembno za komunikacijo, ki jo omogočajo presledkovni stiki. **Osteoklasti** so velike večjedrne celice, ki se razvijejo iz monocitov in kostnino encimsko razgrajujejo. Ker imajo v citoplazmi številne lizosome, je njihova citoplazma acidofilna. V tkivu se nahajajo v resorpcijskih **Howshipovih lakunah** oz. vdolbinicah (slika 4.3.2a).

Kostno tkivo je ožiljeno in oživčeno. Krvne žile, ki tkivo preskrbujejo s hranilnimi snovmi, segajo v notranjost kostnega tkiva iz **površinskega vezivnega ovoja**: periosta in endosta. **Periost** pokriva površino kosti na zunanji strani. Je iz **fibrozne** (čvrsto vezivo) in **kambijske plasti** iz osteoprogenitornih celic, pomembnih za rast in obnovo kosti. **Endost** je bistveno tanjši, pokriva notranjo površino Haversovih ter Volkmanovih kanalov (glej spodaj). Endost je sestavljen iz neprekinjene plasti sploščenih mirujočih osteoprogenitornih celic, iz katerih se lahko razvijejo osteoblasti, in tanke plasti **nemineraliziranega matriksa (osteoida)**, v katerem prevladujejo retikulinska vlakna.

Kostno tkivo nastane v procesu **osifikacije**. Razlikujemo direktno, **primarno** ali **dezmalno osifikacijo**, in indirektno, **sekundarno** ali **hondralno osifikacijo** (perihondralna in endohondralna osifikacija).

Pri **dezmalni osifikaciji** kosti nastanejo direktno iz mezenhima. Mezenhimske celice se diferencirajo v osteoblaste, ki sintetizirajo osteoid; slednji mineralizira. Tako »zazidani«
osteoblasti se diferencirajo v osteocite. Na tak način nastanejo **kostne trabekule** (= stebrički kostnega tkiva). Na njihovi površini se iz mezenhimskih celic nenehno razvijajo

novi osteoblasti, ki nalagajo dodaten osteoid, in kost raste. Z dezmalno osifikacijo nastane večina ploščatih kosti (kosti lobanje, lopatice).



Slika 4.3.2a: Lobanjska kost ploda, primarna kostnina. 1 – kostnina; 2 – osteociti; 3 – osteoblasti; 4 – osteoklast v Howshipovi lakuni; 5 – osteoid.

Pri **hondralni osifikaciji** se na mestu nastajanja nove kosti mezenhimske celice najprej diferencirajo v hondroblaste, ki izgradijo **hrustančni model** (iz **hialine hrustančevine**) bodoče kosti. Hrustančevina se razgradi in postopoma se razvije kost. Med hondralno osifikacijo poteka sinteza kostnine na površini hrustanca (**perihondralno**) na podoben način kot pri dezmalni osifikaciji. Poleg perihondralne osifikacije poteka tudi **enhondralna osifikacija**, med katero se najprej razgradi hrustančno tkivo v notranjosti hrustančnega modela in se kostno tkivo sintetizira v tako nastalem prostoru, v notranjosti razvijajoče se kosti. Tako nastane večina dolgih kosti (npr. stegnenica).

Značilnosti enhondralne osifikacije so:

1. Hrustančne celice se na območju enhondralne osifikacije hitro delijo (proliferacija), razporedijo se v stebričke in se povečajo, hipertrofirajo.
2. Sledi mineralizacija hrustančnega matriksa in odmiranje hondrocitov, za katerimi v matriksu ostanejo njihove povečane votlinice (lakune).

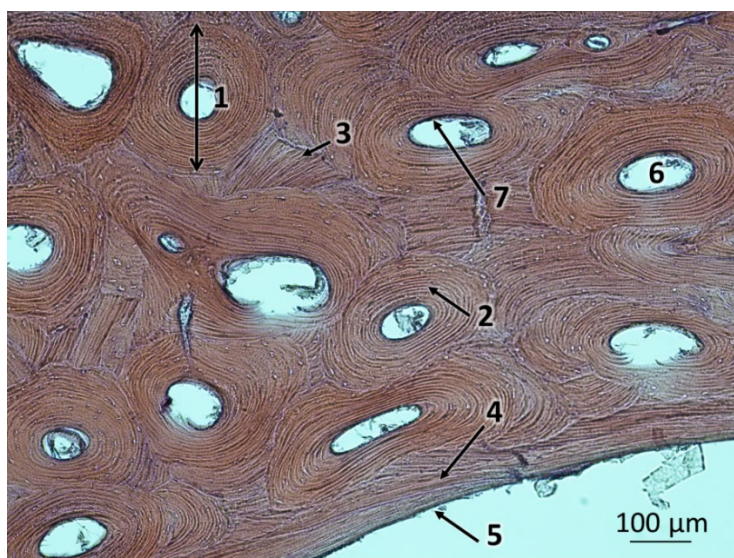
3. Hondroklasti (celice, enakovredne osteoklastom) razgradijo še poapneli hrustančni matriks.
4. V tako nastali prostor s površine hrustančnega modela vdirajo mezenhimske celice, ki se tam diferencirajo v osteoblaste, ti pa tvorijo enhondralno kostnino.

Oblike kostnine

V obeh primerih osifikacije najprej nastane nezrela, **primarna (prepletena) kostnina**, ki se šele med razvojem pretvori v zrelo, **sekundarno (lamelarno) kostnino**. Oba tipa kostnine se med seboj razlikujeta na mikroskopskem nivoju, lamelarno kostnino pa nadalje, glede na makroskopske značilnosti, delimo na **kompaktno** in **gobasto (spongiozno) kostnino**.

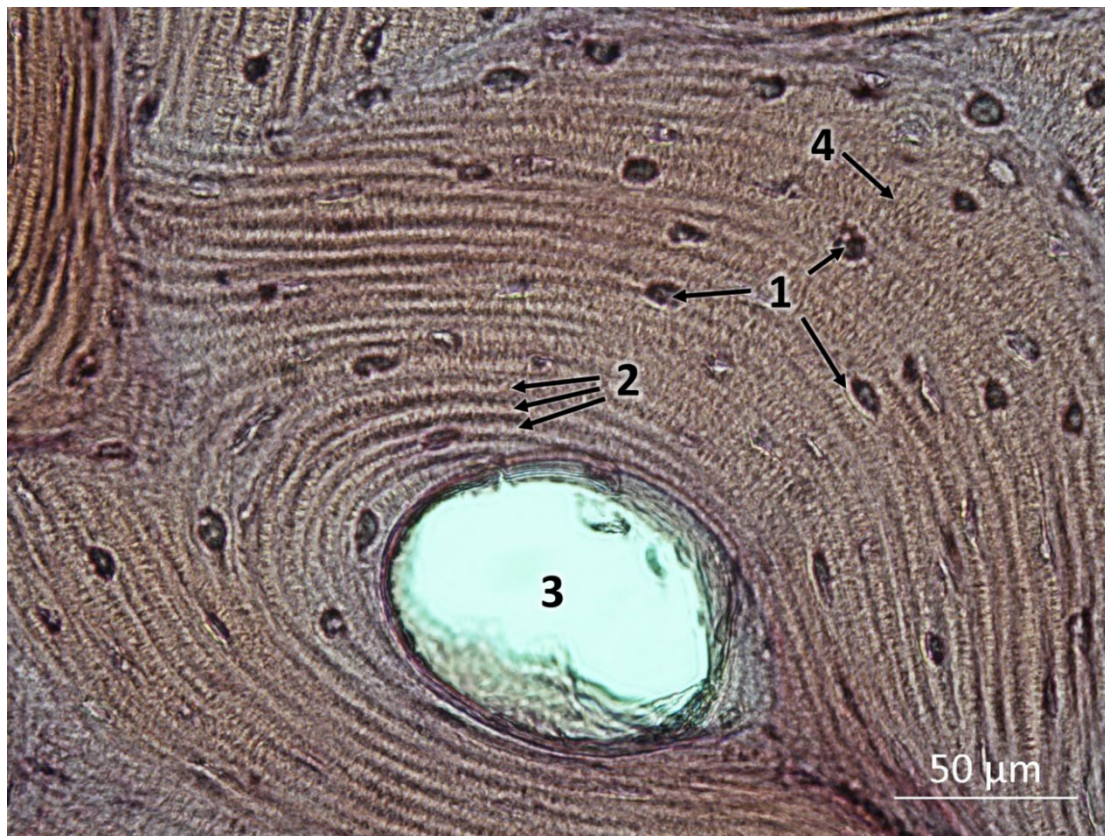
V vseh oblikah kostnine ležijo osteociti v medceličnih votlinicah (lakunah). V primarni kostnini so vlakna v medceličnini razporejena neurejeno, medtem ko se v zreli kostnini razporejajo v urejene sloje oziroma plasti, ki jih imenujemo kostne lamele. Takšni razporeditvi vlaken sledijo tudi osteociti – v primarni kostnini se razporejajo naključno, medtem ko so v zreli kostnini tudi celice razporejene urejeno, med plastmi trdne medceličnine kostnine.

V **kompaktni kostnini** (slika 4.3.2b) so te **lamelle koncentrično razporejene okoli** t. i. **Haversovih kanalov** in skupaj z njim tvorijo posamezno funkcionalno in morfološko enoto tega tkiva, imenovano **osteon**. Med osteoni so še **vmesne lamelle** (niso koncentrične), ostanki starejših osteonov, ki med stalnim preoblikovanjem kosti niso bili popolnoma razgrajeni.



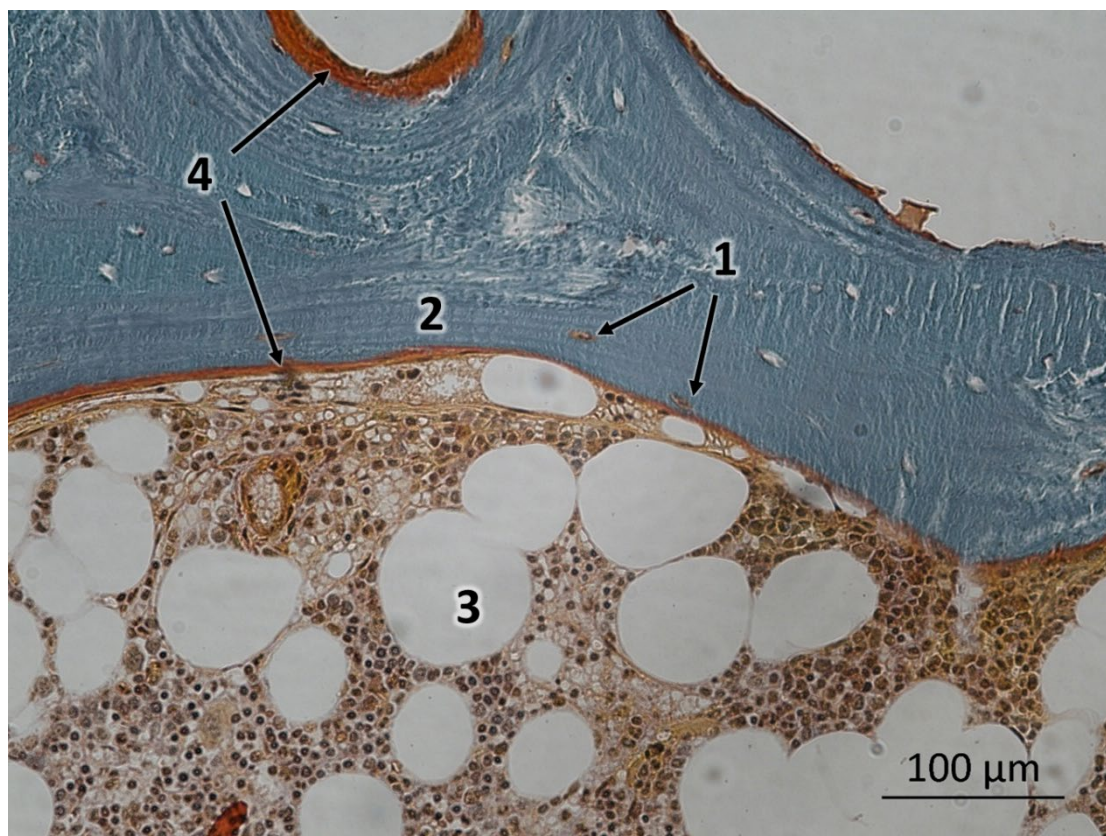
Slika 4.3.2b: Kompaktna kostnina. 1 – osteon; 2 – koncentrične lamelle; 3 – vmesne lamelle; 4 – zunanje splošne lamelle; 5 – periost; 6 – Haversov kanal; 7 – endost.

Vsak **osteon** (slika 4.3.2c) je vzdolžno cilindrične oblike, v prečnem prerezu pa je okrogel/ovalen. **Haversovi kanali** (v sredini vsakega osteona) so med seboj prečno povezani z **Volkmanovimi kanali**. V njih potekajo krvne žile in živci. Z izrastki se osteociti povezujejo med seboj skozi **kanalikule** (slika 4.3.2b). Kompaktna kostnina sestavlja površino diafiz dolgih kosti.



Slika 4.3.2c: Osteon. 1 – osteociti v lakunah; 2 – koncentrične lamele; 3 – Haversov kanal; 4 – kanalikuli.

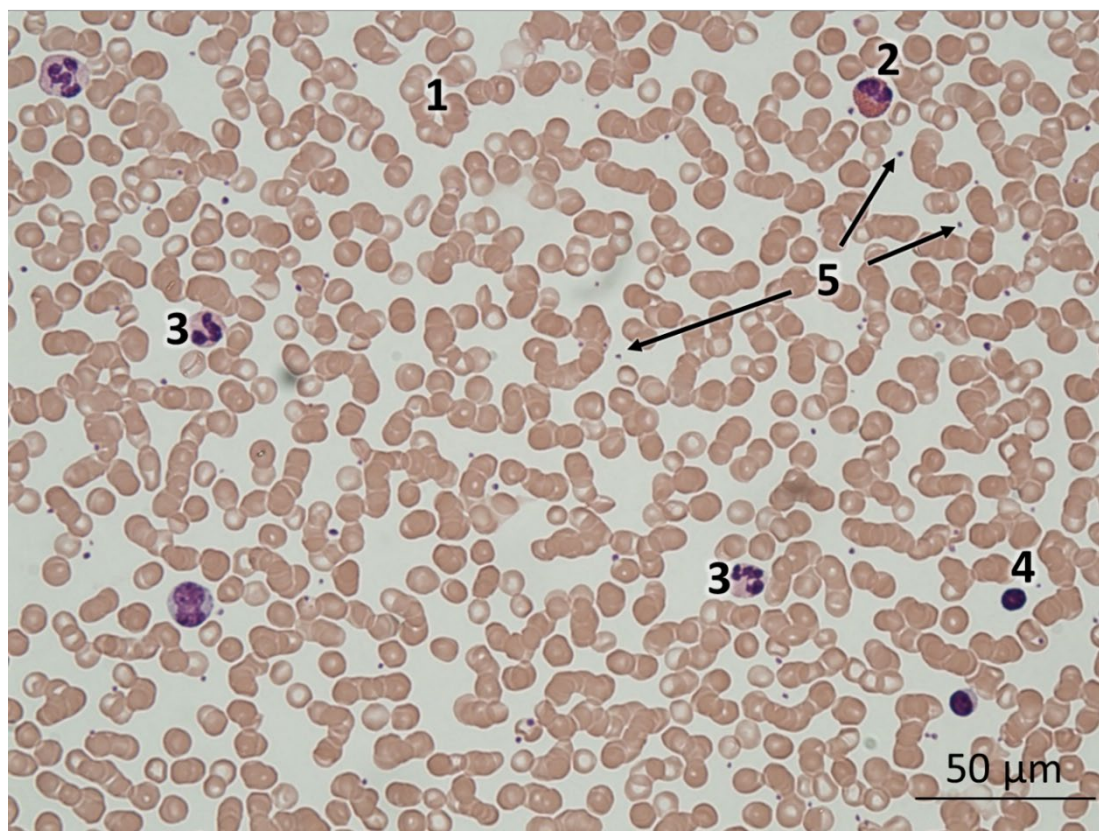
V **spongiozni kostnini** (slika 4.3.2d) lamele potekajo **vzporedno s površino kostnih trabekul** (gredic, stebričkov) in niso razporejene v koncentrične kroge (slika 4.3.2d). Takšna kostnina se nahaja v epifizah (končnih delih) dolgih kosti in v notranjosti ploščatih kosti.



Slika 4.3.2d: Gobasta kostnina. 1 – osteociti v lakunah; 2 – lamele potekajo vzporedno s površino trabekule; 3 – kostni mozeg; 4 – osteoid.

4.4 Kri

Kri (slika 4.4) je vezivno tkivo s **tekočo medceličnino**, ki sestoji iz **krvnih celic** (približno 45 % celotne prostornine krvi) in **krvne plazme** (približno 55 % celotne prostornine krvi). Je del krvožilnega (kardiovaskularnega) sistema in ima **pomembno vlogo pri različnih procesih**. Omogoča prenos kisika iz pljuč do tkiv in ogljikovega dioksida iz tkiv do pljuč, hranilnih snovi iz prebavil do celic, odpadnih snovi celičnega metabolizma iz tkiv v organe, kjer se predelajo ali izločijo, hormonov, encimov ter levkocitov med različnimi predeli telesa. Kri uravnava telesno temperaturo, kislinsko-bazično ravnovesje s prenosom pufrov, količino vode in elektrolitov v telesnih tekočinah. Sodeluje pri uravnavanju telesne temperature s prenašanjem toplote iz osrednjega dela telesa do periferije. Omogoča zaščito telesa pred škodljivimi mikroorganizmi in drugimi tujimi snovmi (imunski odziv).



Slika 4.4: Razmaz krvi. 1 – eritrociti; 2 – eozinofilni granulocit; 3 – neutrofilni granulocit; 4 – limfocit; 5 – trombociti.

Krvna plazma je vodna raztopina različnih soli, ogljikovih hidratov, beljakovin (albuminov, globulinov, fibrinogena) in lipidov. Voda predstavlja okrog 90 % celotne prostornine krvne plazme in je pomembno topilo z različnimi snovmi malih in velikih molekulskih mas, beljakovinami, plini, elektroliti, hormoni, vitamini, hranilnimi in odpadnimi snovmi, ki predstavljajo 10 % prostornine plazme.

Plazemske beljakovine so albumini, globulini in fibrinogen, ki nastajajo večinoma v jetrih. **Albumini** omogočajo vzdrževanje koloidno-osmotskega tlaka, ki pomembno vpliva na normalno prostornino tkivne tekočine in krvi, ki je pri odraslem 7 do 8 % telesne teže, in to 5 do 6 l pri moškem ter 4 do 5 l pri ženskah. Albumini so nosilci hormonov do ciljnih celic. **Globulini** α in β so nosilci lipidov, v lipidih topnih vitaminov in kovinskih ionov. Globulini γ so imunoglobulini, pomembni v imunskem odzivu. **Fibrinogen** je največja plazemska beljakovina, iz katere nastaja fibrin (sestavina krvnega strdka).

Krvne celice v periferni krvi so:

- **eritrociti** ali rdeče krvne celice (rdeča krvna telesca),
- **levkociti** ali bele krvne celice (bela krvna telesca) in

- **trombociti** ali krvne ploščice (niso prave celice, ampak delci celic megakariocitov).

Eritrociti prenašajo kisik in ogljikov dioksid. So nosilci antigenov krvnih skupin. Eritrociti **nimajo jedra in organelov**, v citosolu so raztopljeni encimi, ki omogočajo glikolizo (tvorbo ATP). **Hemoglobin** predstavlja 33 % citoplazme. Plazmalema eritrocita je tanka in prožna, nanjo je pripeta specifična proteinska mreža, ki eritrocitom zagotavlja prožnost in jim omogoča prehajanje skozi najožje krvne žile.

Tvorba eritrocitov ali **eritropoeza** poteka v rdečem kostnem mozgu (pri odraslem v ploščatih kosteh glave, kosteh medenice, rebrih, grodnici). Za nastajanje eritrocitov je nujno potrebno železo; pri pomanjkanju železa nastanejo majhni eritrociti z malo hemoglobina (mikrociti). Pri pomanjkanju vitamina B12 in folne kisline nastajajo veliki eritrociti (makrociti). Nastajanje eritrocitov vzpodbudi **eritropoetin**, ki ga izloča ledvično tkivo v razmerah hipoksije. Življenjska doba eritrocitov je med 80 in 120 dni (makrofagi fagocitirajo iztrošene eritrocite v vranici, delno v jetrih in kostnem mozgu).

Levkociti delujejo v krvi, prav tako pa se s krvjo prenašajo do različnih delov telesa, kjer opravljajo svoje naloge. K levkocitom uvrščamo celice, ki se med seboj bistveno razlikujejo tako po obliki kot tudi po funkciji. Levkociti imajo jedro in citoplazmo, v kateri so **specifična** in **nespecifična zrna**. V različnih tipih levkocitov je **jedro različno oblikovano**.

Glede na zrnca v citoplazmi levkocite delimo na:

- **granulocite**, ki imajo v citoplazmi specifična (vežejo specifična barvila in se specifično barvajo) in nespecifična zrna (lizosomi, ki vsebujejo proteaze in druge snovi, pomembne za uničevanje in razgradnjo fagocitiranih mikroorganizmov) in
- **agranulocite** (limfociti in monociti), ki imajo v citoplazmi le nespecifična zrna.

Specifična zrna različnih granulocitov se zaradi kemijske sestave obarvajo z različnimi barvili v postopku barvanja histološkega vzorca krvi (krvnega razmaza). Po afiniteti zrn do različnih barvil **razvrstimo granulocite v tri skupine**:

- **nevtrofilni** granulociti,
- **eoziophilni** granulociti in
- **bazofilni** granulociti.

Jedro granulocitov je vsaj enkrat močno zažeto (= **segmentirano**). Živijo le nekaj dni, iz tkiv se odstranijo s fagocitozo.

Nevtrofilni granulociti (nevtrofilci) so po količinskih zmožnostih požiranja in uničevanja tujkov najbolj učinkovite fagocitne celice. Količinsko **prevladujejo med krvnimi levkociti** (približno 70 %). Njihova življenjska doba je kratka, saj so v krvi le od 8 do 12 ur, v tkivih do 8 dni.

Nevtrofilci imajo segmentirano jedro iz **dva do pet segmentov**. V citoplazmi so organeli, glikogen in dva tipa zrnca. **Večji del zrnca**, ki so specifična zrnca, **se obarva šibko** s kislimi ali z bazičnimi barvili (zato jih imenujemo nevtrofilni granulociti) in vsebuje različne encime (npr. elastaza, kolagenaza, lizocim). Manjši del zrnca predstavljajo azurofilna zrnca, ki vsebujejo encime in mikrobicidne snovi (npr. defenzine). Glavna naloga nevtrofilcev je razgrajevanje mikroorganizmov in odmrlih celic s fagocitozo in sproščanjem hidrolitskih encimov. Vnetni mediatorji (npr. interlevkin-8, levkotrien B4) jih mobilizirajo, da skozi kapilare vstopijo v vneta tkiva in tam požirajo tujke. Nevtrofilci izločajo pirogen, ki preko prostaglandinov v termoregulacijskem centru v hipotalamusu sproži povišano telesno temperaturo. Ker so nevtrofilci najbolj pomembne celice za odstranjevanje tujkov, pomeni njihovo pomanjkanje v krvi (nevtropenija) veliko nevarnost za okužbe.

Eozinofilni granulociti (eozinofilci) so majhna populacija levkocitov (1–5 %), pogostejši so predvsem pod sluznicami. V krvi so od 3 do 8 ur, nato potujejo v kožo, pljuča, prebavila. Življenjska doba je 8 do 12 dni. V krvi so prisotni v večjih količinah pri parazitskih boleznih in alergijah. Njihova biološka vloga je predvsem uničevanje parazitov in hidroliza kompleksa antigen-protitelo. Vsebujejo beljakovino plazminogen, ki sodeluje pri raztapljanju krvnih strdkov.

Jedro eozinofilcev ima dva režnja. V citoplazmi eozinofilcev so **specifična eozinofilna zrna** s citotoksičnimi molekulami in nespecifična azurofilna zrnca s hidrolitskimi encimi. Glavni bazični protein poškoduje ploske in valjaste črve (helmente) tako, da povzroči nabrekanje in odstopanje njihove ovojnice. Toksičen za parazite je tudi kationski protein eozinofilcev. Obe beljakovini sta toksični tudi za epiteljske celice. V eozinofilnih granulah sta še nevrotoksin in eozinofilna peroksidaza, ki povzročata degranulacijo mastocitov.

Povečano število eozinofilcev v krvi je eozinofilija, povezana z nekaterimi alergijskimi reakcijami (reakcija na zdravila, astma) in z okužbami s paraziti.

Bazofilni granulociti predstavljajo **manj kot 1 %** celotne populacije levkocitov. Njihova življenjska doba je 12–15 dni. **Jedro** je v **obliki črke S** ali segmentirano **v dva segmenta**. V citoplazmi so nespecifična azurofilna zrna (lizosomi) in specifična zrna, ki vsebujejo histamin, heparin, peroksidazo, levkotriene. Plazmalema bazofilnih granulocitov vsebuje receptorje za IgE.

Histamin, ki je prisoten v številnih bazofilnih zrnih, se veže s histaminskimi receptorji v tkivih in povzroči histaminsko vnetje z močnim otekanjem tkiva (zaradi povečane prepustnosti kapilar), pospešenim izločanjem sluzi in krčenjem gladkih mišic v sluznicah. Takšno vnetje je značilno za alergije; na koži se odraža kot koprivnica, v prebavilih kot driska, v spodnjih dihalih kot astmatičen napad in v zgornjih dihalih kot seneni nahod. Antigen, ki sproži alergijsko vnetje, se imenuje alergen.

Bazofilcem so morfološko podobni **mastociti**, ki se nahajajo v tkivih. Ena podskupina mastocitov je pretežno v sluznicah (ti mastociti sintetizirajo tripsin), druga podskupina mastocitov je pretežno v vezivnem tkivu (ti mastociti sintetizirajo tripsin in hemotripsin). Mastociti so osrednji regulatorji vnetja v tkivih, saj ob aktivaciji sproščajo številne mediatorje vnetja.

K **agranulocitom** spadajo **monociti** in **limfociti**. Zanje je značilno **okroglo ali nekoliko zažeto** (a ne segmentirano) **jedro**, v citoplazmi imajo lizosome. Ne vsebujejo specifičnih zrn.

Monociti so predstopnje celic mononuklearnega fagocitnega sistema, h kateremu pripadajo tkivni makrofagi (histiociti), Kupfferjeve celice jeter in alveolarni makrofagi pljuč.

Monociti so mononuklearni fagociti (polimorfonuklearni fagociti so nevtrofilci, ki se tako imenujejo zaradi segmentiranega jedra). Imajo **ledvičasto oblikovano jedro**, v citoplazmi so azurofilna zrna (lizosomi). Nastajajo v kostnem mozgu iz matičnih krvnih celic, od koder prehajajo v kri. Monociti so **okrogle** in **največje celice v krvi** (12 do 20 µm) in predstavljajo 3–8 % celotne populacije levkocitov. V krvi so kratek čas (1 do 3 dni), nato iz kapilar prehajajo v različna tkiva (navadno zaradi lokalnih tkivnih vnetnih signalov), kjer se preoblikujejo v nepravilno oblikovane **tkivne makrofage** ali **histiocyte**. Makrofagi so fagociti in fagocitirajo ter razgrajujejo odmrle celice (eritrocite) in telesu tuje snovi (bakterije). Tvorijo citokine, ki sprožijo tako vnetni odgovor kot tudi proliferacijo ter dozorevanje drugih celic.

Monociti se diferencirajo v makrofage v prisotnosti vnetnih citokinov (diferenciacijskih dejavnikov, ki nastajajo v vnetih tkivih). Monociti so navzoči v vseh tkivih in se lahko diferencirajo v osteoklaste ali dendritske celice. Pomembni so tudi pri odstranjevanju postaranih in apoptotskih celic. Med okužbo fagocitirajo mikrobe, izdelujejo protimikrobne snovi in so glavni vir vnetnih mediatorjev. Kot antigen predstavljajoče celice sodelujejo tudi pri pridobljeni imunosti.

Makrofagi izvirajo iz monocitov. V nekaterih organih so prisotni tudi rezidenčni makrofagi, ki so v tkiva migrirali iz rumenjakeve vrečke in fetalnih jeter v embrionalnem razvoju. Primeri rezidenčnih makrofagov so Kupfferjeve celice v jetrih, makrofagi v vranici, peritonealni makrofagi, alveolarni makrofagi, mikroglija v možganih in periciti (kontraktilne celice ob endoteliju kapilar).

Makrofagi prepoznavajo, fagocitirajo tujke in izločajo vnetne mediatorje, ki sprožijo vnetni odziv. Fagocitirajo tudi tkivne celice, ki so v fazi apoptoze. Makrofagi fagocitirane in razgrajene tuje molekule predstavljajo celicam T pomagalkam in tako sprožijo specifični imunski odziv, ki se odraža v nastanku protiteles ali citotoksičnih limfocitov T ali obojih, specifično usmerjenih proti tujim molekulam (antigenom). Makrofagi imajo pomembno vlogo tudi pri obnavljanju tkiv, saj s svojimi citokini spodbujajo nastanek novih žil in tvorbo novega zunajceličnega matriksa. Pod vplivom specifičnih citokinov se lahko makrofagi diferencirajo v osteoklaste ali dendritske celice in so izvor Langerhansovih celic v koži. Makrofagi se običajno ne delijo, nekateri od njih, npr. mikroglija, pa so sposobni proliferacije.

Dendritske celice so heterogena celična populacija v večini tkiv, npr. koži, prebavilih. So relativno velike celice različnih oblik, lahko so bipolarne, zvezdaste, asimetrične. Fagocitirajo tujke in izločajo vnetne mediatorje, ki organizirajo vnetni odziv ter predstavljajo antigene celicam T pomagalkam. Dendritske celice je prvi opazil Paul Langerhans leta 1868 v povrhnjici kože. Kasneje so celice poimenovali po odkritelju Langerhansove celice, sicer pa so te celice opredeljene kot epiteljska podskupina dendritskih celic v koži in sluznicah.

Limfociti predstavljajo od 20 do 25 % celic od skupnega števila vseh levkocitov. Njihova dejavnost je evolucijsko mlajša od fagocitoze. S svojo aktivnostjo dopolnjujejo prvo obrambno linijo, ki jo tvorijo prirojene fizične pregrade in nespecifičen imunski odziv (fagocitoza in aktivacija vnetja). Naloge limfocitov so bolj dolgoročno usmerjene in omogočajo specifičen (pridobljen, spominski) imunski odziv, ki je specifično usmerjen proti molekulam (antigenom) povzročitelja bolezni. Tako nastane zavora okužbe v zgodnji

fazi, ko se patogeni še ne razmnožijo in razširijo po organizmu, zato je ob okužbi manj vnetja in manj vnetnih tkivnih okvar (npr. zaradi sproščanja vnetnih mediatorjev).

Limfociti imajo **relativno veliko jedro**, običajno **okroglo**, lahko je rahlo zažeto, in **ozek rob citoplazme**. V citoplazmi je majhno število lizosomov (azurofilnih zrn) in veliko število prostih ribosomov. Delimo jih v limfocite B in T, ki jih razlikujemo na osnovi različnih površinskih molekul. Življenjska doba limfocitov je različna, od nekaj dni pri limfocitih B, do nekaj let pri limfocitih T.

Limfociti imajo specifične receptorje za antigene, s pomočjo katerih specifično prepoznavajo in odstranjujejo tuje molekule. **Antigeni** so molekule, na katere se vežejo limfocitni receptorji za antigene. To so imunoglobulinske molekule limfocitov B in T-celični receptorji limfocitov T. Antigen je torej vsaka molekula, ki se veže na antigenske receptorje limfocitov T (T-celične receptorje ali TCR) ali limfocitov B (BCR, Ig). **Paratop** je mesto na TCR ali BCR, ki prepozna antigen in se nanj specifično veže. **Epitop** je del antigena, na katerega se paratop neposredno veže. Ko pride limfocit v stik s specifičnim epitopom, se sproži zaporedje dogodkov, katerega posledica je namnožitev klonov tega limfocita. Zrelim imunokompetentnim limfocitom, ki še niso bili v stiku z antigenom, pravimo **naivni limfociti**.

Limfociti B sodelujejo v **humoralni imunosti** specifične obrambe. Čeprav izvirajo iz kostnega mozga, se tvorijo v bezgavkah, črevesnem limfnem tkivu, vranici in nebnicah. Nekateri limfociti B se v imunskem odgovoru (odzivu) aktivirajo in transformirajo v **plazmatke**, ki proizvajajo protitelesa v primarnem imunskem odgovoru (prva izpostavitve nekemu antigenu). Plazmatke imajo **ekscentrično jedro** in **velik rob bazofilne citoplazme**; živijo le nekaj dni. Primarni imunski odziv temelji na razmnoženih limfocitih, ki so specifično usmerjeni proti tuji antigenski molekuli. Limfocitom B, ki se ne pretvorijo v plazmatke, pravimo **spominske celice** in se lahko aktivirajo pri **sekundarnem imunskem odgovoru** (naslednja izpostavitve nekemu že poznanemu antigenu). Plazmatke pričnejo s tvorbo protiteles po direktni stimulaciji antigena s tem, ko se ta veže na površino plazmatke ali po direktnem kontaktu z aktiviranimi limfociti T. Sekundarni imunski odziv je hitrejši in bolj intenziven od primarnega. Limfociti B potrebujejo za svojo aktivacijo v večini primerov celice T pomagalk.

Limfociti T tudi izvirajo iz celic kostnega mozga, dozorevajo pa v priželjcu (timusu). So dolgoživeče celice in sodelujejo v celični imunosti specifične obrambe. Na plazmalemi imajo receptorje za antigen – TCR (angl. *T cell receptor*). TCR lahko prepozna antigen samo,

če je antigen vezan na MHC (angl. *major histocompatibility complex*) beljakovine, ki so na plazmalemi antigen predstavitvenih celic. Poznamo tri osnovne tipe limfocitov T.

Citotoksični limfociti (CTL, celice T ubijalke) so prva linija obrambe pri celični imunosti. Prepoznajo in napadajo tuje celice in celice z izraženimi tujimi antigeni na svoji površini (npr. virusno inficirane celice). Ko se vežejo na tujo celico, sprožijo njeno lizo ali apoptozo. Citotoksične limfocite imenujemo tudi $CD8^+$ T celice. Tako so poimenovane po specifičnem površinskem označevalcu, molekuli z oznako $CD8^+$ (angl. *cluster of differentiation*, CD).

Celice T pomagalke (angl. *helper T cells*) uravnavajo imunski odziv z izločanjem citokinov. Po prepoznavi antigena s pomočjo kompleksa MHC izločajo citokine, ki stimulirajo limfocite B k transformaciji v plazmatke in k izločanju protiteles, ali spodbujajo druge celice, npr. citotoksične limfocite in makrofage. Citokini so različni glede na vrsto antigena. Celice T pomagalke tudi inducirajo vnetno reakcijo. Imenujemo jih še $CD4^+$ T celice.

Spominski limfociti T so dejavni pri ponovni okužbi z že znanim antigenom in pospešijo imunski odziv. Nekateri se razvijejo v efektorske limfocite različnih tipov, drugi ostanejo spominski in mirujejo.

Supresorski limfociti T zavirajo aktivnost limfocitov B ter celic T pomagalk in so pomembni pri zaviranju avtoimunskih reakcij.

Trombociti ali krvne ploščice so **brezjedrne celice**, življenjska doba je manj kot 14 dni. Periferni pas celice je hialomera (prevladujejo mikrotubuli, aktinski filament), osrednji del celice je granulomera, kjer so trije tipi zrn. Zrnca alfa vsebujejo fibrinogen in različne koagulacijske dejavnike. Zrnca delta vsebujejo serotonin in histamin. V zrnih lambda so hidrolitski encimi. Trombociti sodelujejo pri zaustavljanju krvavitve po poškodbi krvne žile.

5 Mišična tkiva

Osnovna značilnost **mišičnega tkiva** (**mišičnine**), ki gradi mišice, je **krčljivost**. Mišice omogočajo gibanje, vzdrževanje pokončne ali kakršnekoli drugačne drže, sodelujejo pri termoregulaciji (proizvajajo telesno toploto) ter omogočajo pretakanje in premikanje tekočin in snovi v telesu.

Osnovna funkcionalna enota mišičnega tkiva je **mišična celica** (= **mišično vlakno**, **miocit**), ki se lahko na pobudo živčevja krči zaradi **miofilamentov** (npr. aktin, miozin). Med mišičnimi celicami se nahaja vezivno tkivo, ki omogoča, da se mišično tkivo prehranjuje in prenaša silo krčenja.

Glede na zgradbo in delovanje mišičnih celic **razlikujemo gladke mišične celice, srčne mišične celice in skeletne mišične celice**. **Glede na zgradbo in razporeditev miofilamentov** v citoplazmi mišičnih celic pa **mišično tkivo delimo na gladko in prečno progasto**.

5.1 Skeletno mišično tkivo

Skeletno mišično tkivo sestavlja skeletne mišice, dele prebavne cevi (začetne dele prebavne cevi do srednje tretjine požiralnika in končne dele zadnjika), končne dele sečnice ter zunanje očne mišice. Delovanje je pod vplivom naše volje (somatsko živčevje).

Mišične celice (**mišična vlakna**) so ozke in različno dolge s podolgovatimi, ovalnimi jedri, ki so razporejena tik pod plazmalemo (**sarkolemo**). Mišična celica nastane s spajanjem ali zlivanjem posameznih **mioblastov**. V citoplazmi (**sarkoplazmi**) so številni mitohondriji (**sarkosomi**), ki zagotavljajo potrebno energijo za delovanje celice. **Sarkoplazemski retikulum**, posebna oblika gladkega endoplazemskega retikuluma, je skladišče kalcijevih kationov, ki so ključni v procesu krčenja mišične celice. Specifične strukture mišične celice so tanki (**aktin**, **tropomiozin**, **troponin**) in debeli (**miozin**) **miofilamenti**. Ko opazujemo skeletne mišične celice s polarizacijskim mikroskopom, opazimo značilno **prečno progavost** z enakomerno razporejenimi svetlimi in temnimi progami. Temne proge, ki jih sestavljajo tanki in debeli miofilamenti, so **anizotropni pasovi** (**pasovi A**), svetle proge iz tankih miofilamentov so **izotropni pasovi** (**pasovi I**). Osnovna strukturna in funkcionalna enota krčenja skeletne mišične celice je **sarkomera**, ki obsega polovico pasu I, pas A in naslednjo polovico pasu I.

V mišicah mišično-skeletnega sistema so mišična vlakna morfološko in funkcionalno povezana z žilnim ter živčnim tkivom v vezivnem tkivu, ki jih obdaja. Posamezna mišična vlakna ovija ovojnica **endomizij** iz rahlega veziva z mnogimi kapilarami. Vlakna so urejena v **mišične snope**, vsak snop pa obdaja vezivni **perimizij**. Na površju mišice in med mišičnimi snopi je čvrsto vezivo z maščobnimi celicami in žilami, imenovano **epimizij**.

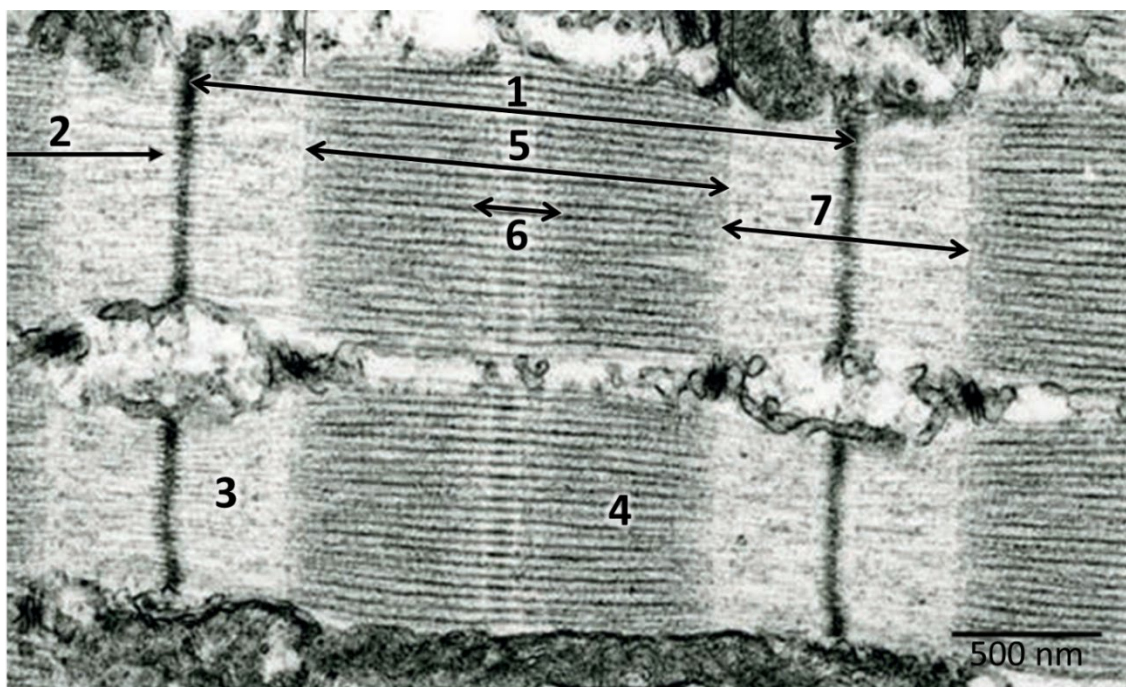
Skeletno mišično tkivo je sestavljeno iz **vlaknen tipa I** (počasna, rdeča vlakna) in **vlaknen tipa II** (hitra, bela vlakna), ki se med seboj razlikujejo v podrobni zgradbi in primarnem tipu metabolizma ter s tem povezano sposobnostjo dolgotrajnega ali intenzivnega krčenja.

5.1.1 Podrobna zgradba prečno progaste mišične celice

Prečno progaste mišične celice so zelo **velike** in **podolgovato-cilindrične oblike**. Dolge so lahko nekaj cm, zato jih imenujemo tudi mišična vlakna. Med embrionalnim razvojem se zarodne mišične celice hitro delijo, vendar ostanejo novonastale celice med seboj povezane. Dokončno diferencirano mišično vlakno ima sarkolemo in **več jeder**. V sarkoplazmi so **številni mitohondriji**, ki zagotavljajo potrebno energijo (**ATP**) za delovanje celice. Ultrastrukturna značilnost prečno progastih mišičnih celic je obsežen in specializiran **gladki endoplazemski retikulum** (sarkoplazemski retikulum), ki opravlja vlogo **skladiščenja kalcijevih ionov**. Ti so ključni v procesu krčenja mišične celice, saj regulirajo začetek njenega krčenja oziroma sproščanja.

Specifične strukture mišične celice so tudi **miofibrile** (slika 5.1a). To so snopi medsebojno povezanih tankih (aktin, tropomiozin, troponin) in debelih (miozin) beljakovin (miofilamentov). Potekajo vzporedno ena ob drugi vzdolž celotne dolžine vsake mišične

celice in zapolnjujejo večino njene notranjosti. Strukturna in funkcijska enota vsake miofibrile je **sarkomera**, ki je zamejena z **Z-diskoma**. Zaradi **specifične urejenosti miofilamentov** v vseh miofibrilah so mišične celice skeletnomišičnega tkiva opazovane s svetlobnim mikroskopom **prečno progaste**. Temnejši anizotropni pasovi A se izmenjujejo s svetlejšimi izotropnimi pasovi I.



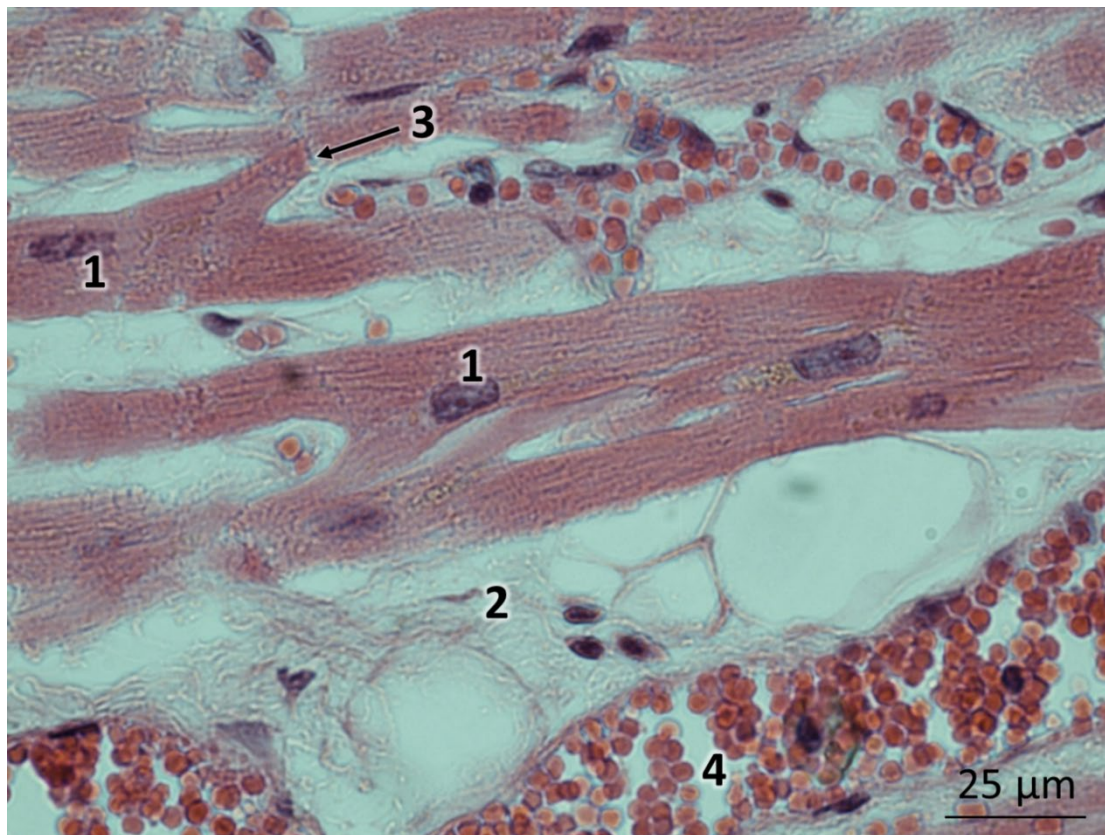
Slika 5.1a: Miofibrile. 1 – sarkomera; 2 – Z-disk; 3 – aktinski filament; 4 – miozinski filament; 5 – A-pas; 6 – H-pas; 7 – I-pas.

5.2 Srčno mišično tkivo

Srčna mišičnina (miokard) je vrsta prečno progaste mišičnine. Po strukturi in funkciji razlikujemo delovno in prevodno srčno mišičnino. Krčenje srčne mišičnine ni pod vplivom naše volje, oživčuje ga vegetativno ali avtonomno živčevje.

Osnovna strukturna in funkcionalna enota delovne mišičnine je **srčna mišična celica (kardiomiocit)**. Srčne mišične celice imajo **eno ali dve jedri** v osrednjem delu celice (slika 5.2). V citoplazmi so **številni mitohondriji**, ki celico oskrbujejo z energijo. Poleg **miofibril** so v citoplazmi še obsežen **sarkoplazemski retikulum**, glikogen in pigment lipofuscin ter sekrecijski vezikli s predstopnjo natriuretičnega hormona. Srčne mišične celice so obdane z endomizijem, ki je zelo dobro ožiljen. Posebnost srčnih mišičnih celic je **razvejanost in medsebojna povezanost sosednjih celic s stičnicami (anastomozami)**, ki jih lahko vidimo s svetlobnim mikroskopom. Na teh stičnih mestih sosednjih srčnih mišičnih celic so **dezmosomi**, celični stiki, ki omogočajo mehansko

povezanost sosednjih celic. V področju stičnic so tudi **presledkovni stiki**, ki omogočajo hitro prevajanje električnega impulza iz ene v drugo celico.



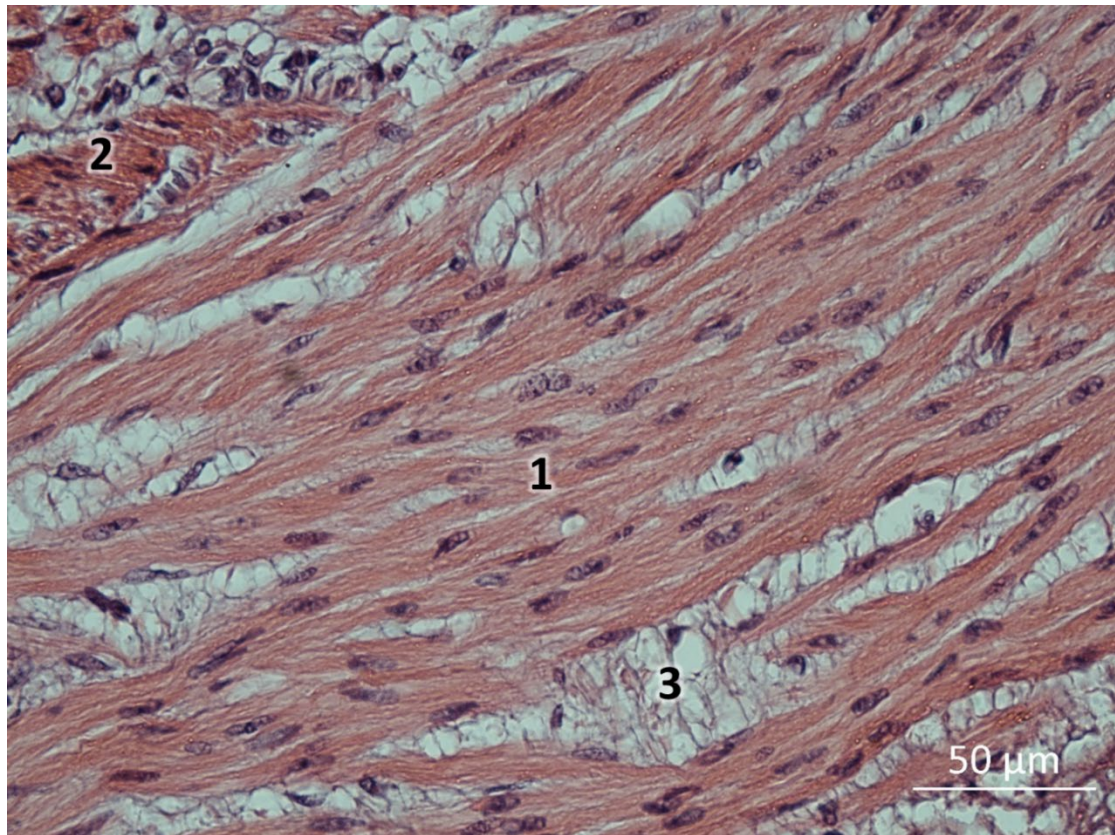
Slika 5.2: Srčna mišičnina je močno prekrvljena. 1 – jedro kardiomiocita; 2 – rahlo vezivo; 3 – stičnica; 4 – kapilara.

5.3 Gladko mišično tkivo

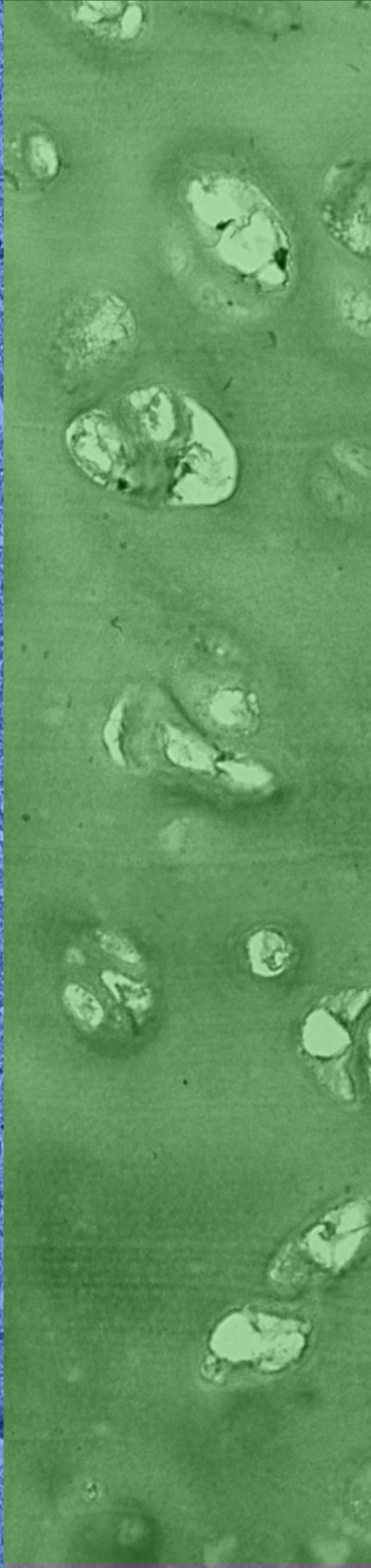
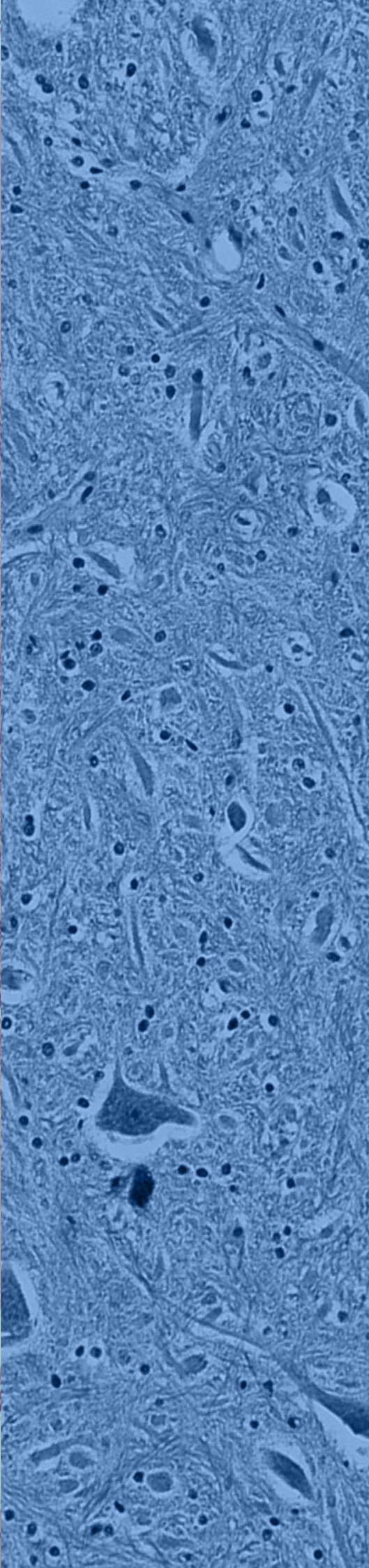
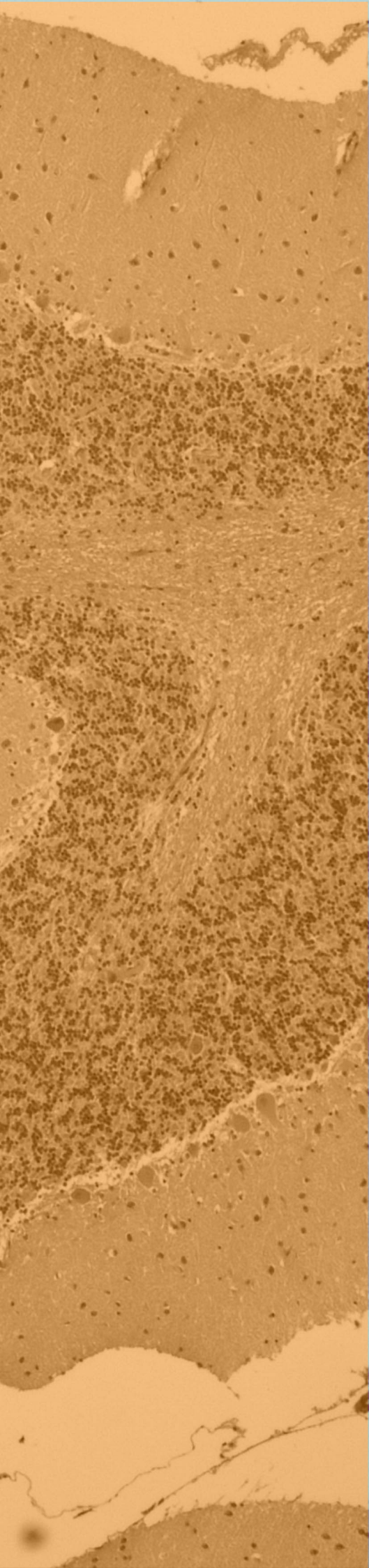
Gladko mišično tkivo (slika 5.3) je prisotno v krvnih žilah in stenah cevastih ter votlih organov. Krčenje gladke mišičnine ni pod vplivom naše volje, oživčuje ga vegetativno ali avtonomno živčevje. Glede na proces proženja krčenja (oživčenost) **ločimo večenotne** in **visceralne** gladke mišične celice. Posebne oblike gladkih mišičnih celic so **mioepitelijske celice**, **periciti** in **miofibroblasti**.

Osnovna celica gladkega mišičnega tkiva je **enojedrna gladka mišična celica**, ki je dolga in **vretenasta**. Celice so **urejene v snope in plasti**. V sarkoplazmi so mitohondriji, zrnati endoplazemski retikulum, Golgijev aparat in miofilamenti (tanki aktin in tropomiozin, debeli miozin in srednje debeli intermediarni miofilamenti (**dezmin**)). V krvnih žilah je prisoten tudi intermediarni filament **vimentin**. Aktinski in miozinski filamenti **niso urejeni v sarkomere**, organizacija je manj izrazita. Gladke mišične celice sintetizirajo proteoglikane, kolagen in elastin. Posamezne celice so obdane z bazalno lamino. Tudi

gladkomišične celice so med seboj **pogosto funkcionalno povezane** s presledkovnimi stiki.



Slika 5.3: Gladka mišičnina. 1 – vzdolžno prerezane gladke mišične celice vretenaste oblike; 2 – prečni prerez gladke mišičnine; 3 – rahlo vezivo.



6 Živčna tkiva

Živčno tkivo je sestavljeno iz **živčnih celic (nevronov)** in različnih **opornih celic (glija celic)**. Glija celice, ki gradijo živčno tkivo perifernega živčnega sistema (PŽS), so drugačne od glija celic centralnega živčnega sistema (CŽS).

6.1 Podrobna zgradba živčnih celic

Osnovna dejavnost živčnih celic je **prevajanje živčnih signalov** oziroma vzburljenja. Živčne celice so **asimetrične oblike** z osrednjim delom (telesom, **somo** ali **perikarionom**) in številnimi odrastki (dva ali več krajših odrastkov (**dendritov**) in en daljši odrastek (**nevrin** ali **akson**)).

Glede na število izrastkov, ki izvirajo iz perikariona, ločimo različne strukturne tipe živčnih celic:

1. **unipolarni nevroni** imajo samo nevrin, dendritov pa nimajo (fotoreceptorji – paličice in čepki v mrežnici). Če se nevrini razvejijo v obliki črke T, jih imenujemo **pseudounipolarni nevroni** (senzorični nevroni v spinalnih ganglijah);
2. **bipolarni nevroni** imajo en nevrin in en dendrit (v mrežnici in vohalni sluznici);
3. **multipolarni nevroni** imajo en nevrin in številne dendrite; so najpogostejši v CŽS in PŽS (nevroni v hrbtenjači in možganih ter vsi motorični nevroni).

Ta specifična oblika celice in specifične lastnosti plazmaleme **omogočajo sprejemanje, prevajanje in oddajanje živčnih signalov**. Dendriti sprejemajo dražljaje in jih vodijo do telesa živčne celice. V tem delu celice se nahaja okroglo celično jedro, ki je revno s kromatinom in ima izrazito jedrce ter večino celičnih organelov (zrnati ER, Golgijev aparat, mitohondriji). Posebnost nevronov so skupki ribosomov (Nisslova zrna).

Prisotnost vseh naštetih struktur je povezana z **veliko metabolno aktivnostjo** živčnih celic, ki zagotavlja zadostno količino strukturnih proteinov, encimov in drugih molekul za delovanje celic. Poleg organelov so v citoplazmi some nevrona tudi različne količine rumenorjavkastih zrn lipofuscina, katerih količina s starostjo narašča.

V somi se informacije integrirajo, nato se po enem daljšem izrastku (nevritu) prenesejo do sosednjega nevrona (ali efektorske celice drugega tkiva).

Vsaka živčna celica prevaja vzbujenje v eno smer. Celice, ki sprejemajo dražljaje iz zunanjega ali notranjega okolja (**čutilne** ali **receptorske celice**) in/ali informacije prevajajo v centralno živčevje, imenujemo **afherentni** ali **senzorični nevroni**, tiste, ki informacije prevajajo iz CZS v periferijo (do **efektorjev**; npr. do mišic, žlez ipd.), imenujemo **eferentni** ali **motorični** (gibalni) **nevroni** (**motonevroni**).

Mnogi nevroni tvorijo le graduirane električne potenciale, ki za prenos informacij na daljše razdalje niso učinkoviti. Hiter prenos informacij na daljše razdalje tako omogočajo nevroni, ki tvorijo akcijske potenciale.

6.2 Celice opornega živčnega tkiva

Celice opornega tkiva živčevja (**glija celice** ali **celice nevroglije**) so v živčnem tkivu do desetkrat pogostejše kot živčne celice. Obdajajo živčne celice, jih električno izolirajo, zapolnjujejo prostor med živčnimi celicami, ločujejo živčno tkivo od drugih tkiv in ključno uravnavajo presnovo nevronov.

Glija celice PŽS so Schwannove celice in satelitske celice.

1. **Satelitske (plaščne) celice** so ploščate in kot epitelij ovijajo perikarione nevronov v perifernih ganglijih, jih izolirajo ter strukturno in metabolno podpirajo.
2. **Schwannove celice** ovijajo in vzdržujejo aksone živčnih celic. Nevrit, obdan s Schwannovo celico, imenujemo **živčno vlakno**. Ovojnica je lahko mielinizirana ali ne. V primeru **nemieliniziranih vlaken** več nevritov leži v vdolbinah v celični membrani Schwannove celice. Plazmalema Schwannovih celic, ki tvorijo **mielinizirana vlakna**, pa je večkrat ovita okoli aksona in je pomembna predvsem za električno izolacijo. **Mielin** je maščobi podobna snov (lipoid) bele barve, zato sta beli tudi notranjost možganov in periferija hrbtenjače, kjer je mnogo mieliniziranih živčnih vlaken. V rutinskih histoloških preparatih se lipidi mielinske ovojnice raztopijo z organskimi topili, zato tam z mikroskopom vidimo praznino.

Glija celice CŽS so oligodendrociti, astrociti, endodimske celice in celice mikroglije (slika 6.1a).

1. **Oligodendrociti** imajo v CŽS enako funkcijo kot Schwannove celice v PŽS; so v tesnem stiku z nevriti in tvorijo mielinske ovojnice. V rutinskih histoloških preparatih jih lahko prepoznamo po **svetli citoplazmi** in **majhnem okroglem celičnem jedru**. Celična jedra oligodendrocitov so **bogata s heterokromatinom**.
2. **Astrociti** so ob krvnih žilah in skupaj z žilami tvorijo krvno-možgansko pregrado. So najpogostejše glija celice CŽS. Imajo bistveno **večja jedra** kot oligodendrociti, ki so **okrogla** in **bogata** predvsem **z evkromatinom** (zato so videti svetlejša od jeder oligodendrocitov) in z **izrazitim jedrcem**. Med seboj so povezani s številnimi izrastki (so zvezdaste oblike). Z razširjenimi konci izrastkov obdajajo tudi telesa živčnih celic, prekrivajo dendrite in sinapse. Imajo predvsem prehranjevalno in obrambno vlogo. Astrociti se v mrežnici očesa diferencirajo v **Müllerjeve celice**.
3. **Celice mikroglije** so različnih oblik in imajo **majhna podolgovata jedra**, zmerno bogata s kromatinom (bolj rahla struktura kot jedra oligodendrocitov). Nastanejo iz monocitov, so mobilne in imajo obrambno vlogo, fagocitozo.
4. **Endodimske celice** tvorijo visokoprizmatški enoskladni epitelij možganskih prekatov in centralnega kanala hrbtne mozga. Proizvajajo cerebrospinalno tekočino. Apikalna plazmalema je diferencirana v **migetalke** in **mikrovile**, z daljšimi izrastki iz bazalne plazmaleme pa se povezujejo z astrociti v tkivu CŽS.



Slika 6.1a: Različne celice opornega živčnega tkiva CZS v hrbtenjači. 1 – ependimske celice; 2 – centralni kanal; 3 – nevropila; 4 – jedro astrocita; 5 – jedro oligodendrocita; 6 – jedro mikroglija celice.

V živčnem tkivu CZS makroskopsko ločimo svetlejšo **belino** (bela možganovina, bela snov) in temnejšo **sivino** (siva možganovina, siva snov).

V **belini** se nahajajo predvsem **mielinizirani aksoni živčnih celic** (**živčna vlakna**), oligodendrociti, mikroglijske celice in astrocite, medtem ko perikarionov živčnih celic skorajda ni, zato je tkivo svetle barve.

Večina perikarionov je namreč zbranih v sivini. **Sivo možganovino** poleg celičnih teles nevronov in glija celic (astrociti, mikroglija) sestavlja tudi **nevropil** – gosta mreža izrastkov živčnih in glija celic, v kateri so številni sinaptični stiki. Zaradi velikega števila dendritov in aksonskih končičev predstavlja nevropil glavno področje **sinaptične komunikacije** med nevroni.

7 Kri, obtočila in limfni sistem

7.1 Obtočilni sistem

Obtočila so v telesu tesno povezan sistem srca, krvnih in limfnih žil različnih velikosti, ki je odgovoren za prenos krvi in limfe po telesu.

Celoten sistem obtočil sestavljajo veliki telesni krvni obtok, mali pljučni krvni obtok, portalni krvni obtok, embrionalni (vitelinski in umbilikalni) ter limfni obtok.

V obtočilni sistem so povezani:

- **srce**, katerega naloga je vzdrževanje stalnega kroženja krvi v telesu (kardiovaskularni obtok);
- **arterije**, ki odvajajo kri iz srca v tkiva telesa;
- **kapilare** (mikrovaskularni obtok), skozi katere poteka izmenjava snovi;
- **vene**, ki dovajajo kri v srce in
- **mezgovnice** (mezgovne ali limfne kapilare in žile), ki odvajajo odvečno intersticijsko tekočino nazaj v vensko kri.

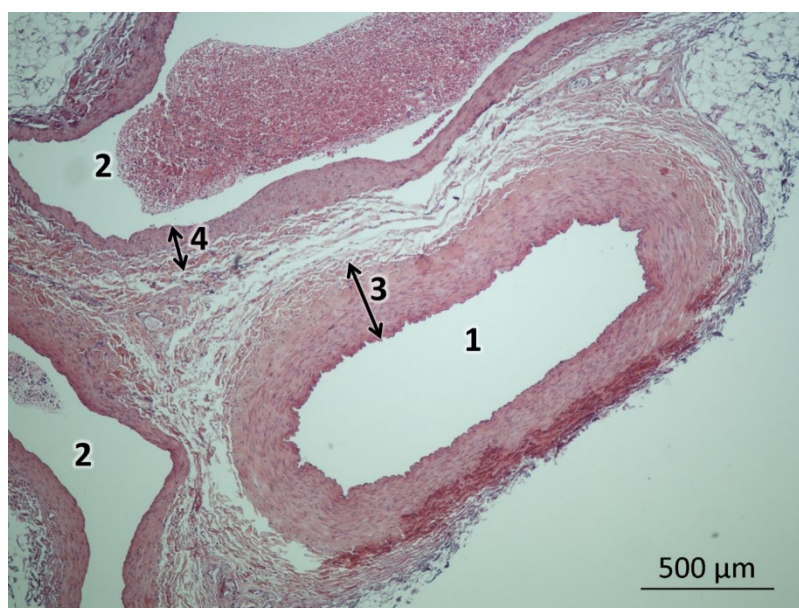
7.1.1 Krvne žile

Krvne žile (slika 7.1.1a) so cevaste strukture, po katerih se pretaka kri. Steno krvnih žil od znotraj navzven sestavljajo:

1. notranja plast (*tunica interna, t. intima*)
 - endotelijske celice, bazalna lamina, subendotelijsko rahlo vezivo, gladke mišične celice,
2. srednja plast (*tunica media*) (kapilare in postkapilarne venule nimajo srednje plasti)
 - gladke mišične celice, elastična vlakna, retikulinska vlakna, proteoglikani, glikoproteini,
3. zunanja plast (*tunica adventitia, t. externa*)
 - fibroblasti, kolagenska in elastična vlakna, žile žil (*vasa vasorum*).

Notranjo in srednjo plast loči **notranja elastična membrana** (*membrana elastica interna*), srednjo in zunanjo pa **zunanja elastična membrana** (*membrana elastica externa*).

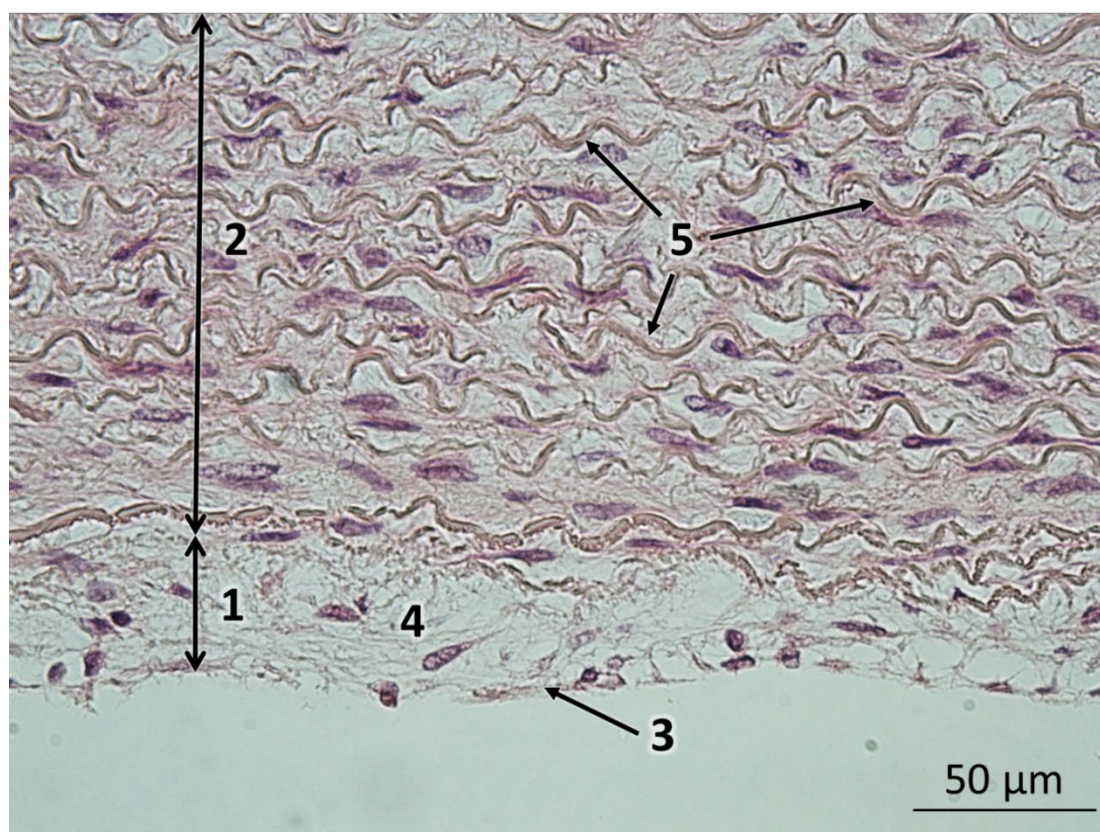
Glede na histološko zgradbo in funkcijo razlikujemo dva tipa arterij: elastične (slika 7.1.1b, slika 7.1.1c) in mišične arterije. Ključna značilnost **arterij elastičnega tipa** (npr. aorta), ki delujejo kot pomožne črpalke, so **fenestrirane (preluknjane) elastične membrane** iz elastičnih vlaken v *tuniki mediji*. Te jim omogočajo, da učinkovito razporejajo krvni tlak in pretok krvi kljub krčenju in sproščanju srca. Elastičnih vlaken je v *t. mediji* **arterij mišičnega tipa** manj, jasneje pa sta pri njih razviti **notranja in zunanja elastična membrana**. Take arterije se nahajajo v možganih in okončinah.



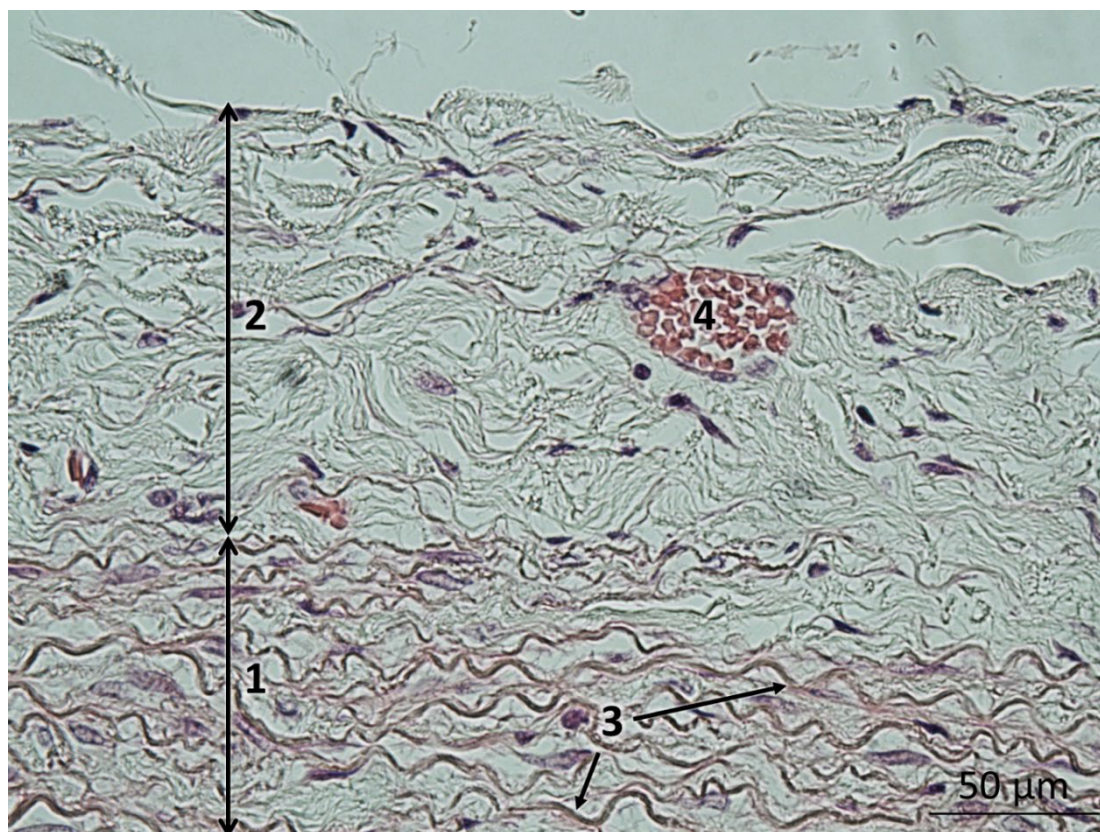
Slika 7.1.1a: Prerez arterije (1) in dveh ven (2). Stena arterij je širša (3) kot stena ven (4).

Ker je pretok krvi skozi **vene** počasnejši, imajo običajno **tanjše stene** in večji lumen kot arterije. Ključna **razlika med steno arterij in ven** je **debelina *t. medije***, ki je pri venah bistveno tanjša. V venah je pogosto **najdebelejša plast *t. adventitia***, v kateri se nahajajo tudi posamezne gladke mišične celice. V lumnu ven so **zaklopke** iz endotelijskih celic, ki zagotavljajo enosmeren pretok krvi.

Steno kapilar tvori le **ena plast endotelijskih celic** in **bazalna lamina**, na zunanji strani pa so običajno prisotni tudi **periciti**. To so kontraktilne vezivno-tkivne celice z lastno bazalno lamino, ki s številnimi izrastki delno obdajajo kapilarno steno. Premer kapilar približno ustreza premeru eritrocita. Glede na prepustnost kapilar v različnih organih ločimo **zvezne**, **fenestrirane** in **sinusoidne kapilare**.



Slika 7.1.1b: Notranja (*t. intima*) in srednja (*t. media*) plast stene elastične arterije. 1 – *t. intima*; 2 – *t. media*; 3 – endotelij; 4 – rahlo vezivo; 5 – fenestrirane elastične lamele v gladkomišični *t. mediji*.



Slika 7.1.1c: Srednja (*t. media*) in zunanja (*t. adventitia*) plast stene elastične arterije. 1 – *t. media*; 2 – *t. adventitia*; 3 – fenestrirane elastične lamele; 4 – žila žil (*vasa vasorum*) v vezivu zunanje plasti.

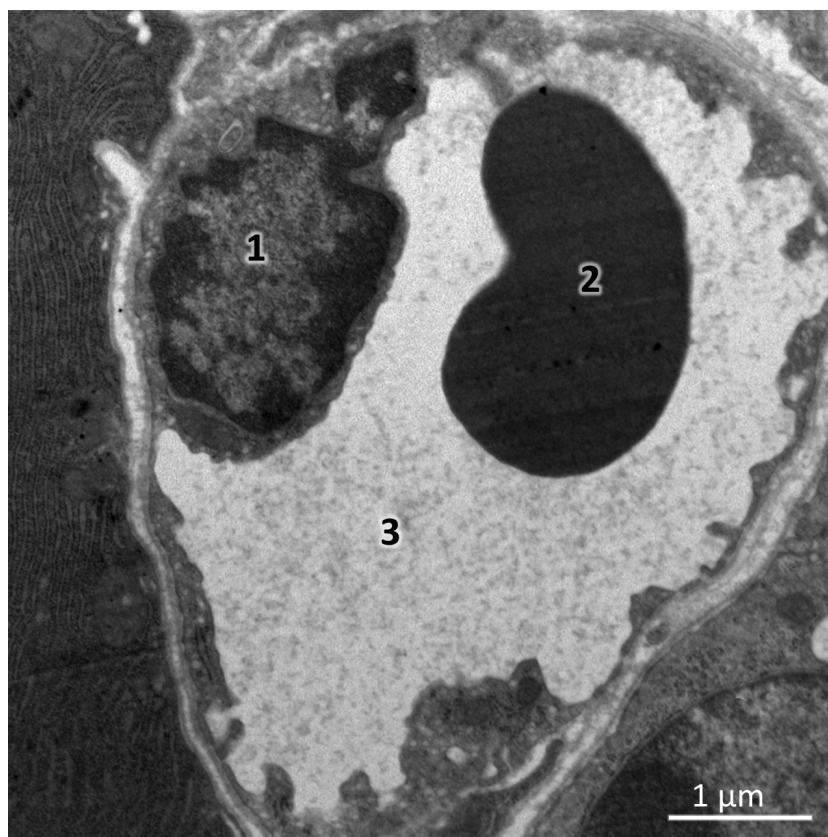
7.1.1.1 Podrobna zgradba endotelijske celice

Endotelijske celice (slika 7.1.1.1) so ploščate epiteljske celice krvnih žil, s premerom 10–20 μm in višino le 1–2 μm. Tudi **jedro celic je sploščeno**, ovalno in orientirano vzporedno z bazalno plazmalemo. Jedro je tisto, ki predstavlja najdebelejši del teh celic (celice so na območju jedra izbočene).

Skozi endotelijske celice kapilar prehajajo snovi iz krvi v tkivo in obratno. V njihovi citoplazmi so zato opazni **mnogi vezikli**. Ti so lahko endocitozni ali pa vsebujejo različne sintezne produkte, saj imajo te celice tudi mnoge regulacijske funkcije (parakrino, endokrino in avtokrino delovanje). Dobro razvit je **endomembranski sistem**.

Glede na strukturo in funkcijo **razlikujemo tri tipe kapilar**. **Sklenjene** ali **somatske kapilare** imajo sklenjen endotelij. Značilne so za mišice, veziva, eksokrine žleze in živčevje. V **fenestriranih** ali **visceralnih kapilarah** so med endotelijskimi celicami razmiki (fenestre), bazalna lamina je sklenjena. Takšne kapilare so značilne v organih s hitro izmenjavo snovi med krvjo in tkivi, npr. v črevesju, ledvicah, endokrinih žlezah. **Nesklenjene sinusoidne kapilare** imajo relativno velik premer (med 30 in 40 μm), zato

je tok krvi upočasnen. Med endotelijskimi celicami so večji presledki, bazalna lamina pa je neskljenjena. Neskljenjene sinusoidne kapilare so značilne npr. za jetra in hematopoetske organe.



Slika 7.1.1.1: Endotelijska celica v kapilari. 1 – jedro endotelijske celice, 2 – eritrocit; 3 – lumen kapilare.

7.1.2 Limfne žile

Limfni žilni sistem se začneja prosto v tkivih telesa kot **limfne kapilare**, ki prehajajo v večje limfne žile. Te vodijo limfo skozi bezgavke, prsni in desni mezigovod nazaj v venski del krvnega žilnega sistema. Limfni sistem omogoča zbiranje in enosmerno (iz telesa proti srcu) prevajanje limfe in zunajcelične tekočine nazaj v srčno-žilni sistem. Celoten srčno-žilni sistem pa omogoča dvosmerni obtok.

7.2 Limfni sistem

Limfni sistem brani organizem pred tujimi makromolekulami, virusi, bakterijami, virusno spremenjenimi celicami, paraziti ipd.

Osnovna celica limfnega tkiva je limfocit. **Limfociti** so prisotni po celotnem telesu – v krvi, limfi, epitelnih in vezivnih tkivih. Nahajajo se lahko **posamično**, v večjih **skupinah** ali organizirano v **limfnih organih**, v sistem pa jih povezujeta krvni in limfni obtok. Ločimo limfocite T in limfocite B. **Limfociti B** zagotavljajo humoralni imunski odziv (proizvodnja protiteles), **limfociti T** pa so odgovorni predvsem za celični imunski odgovor.

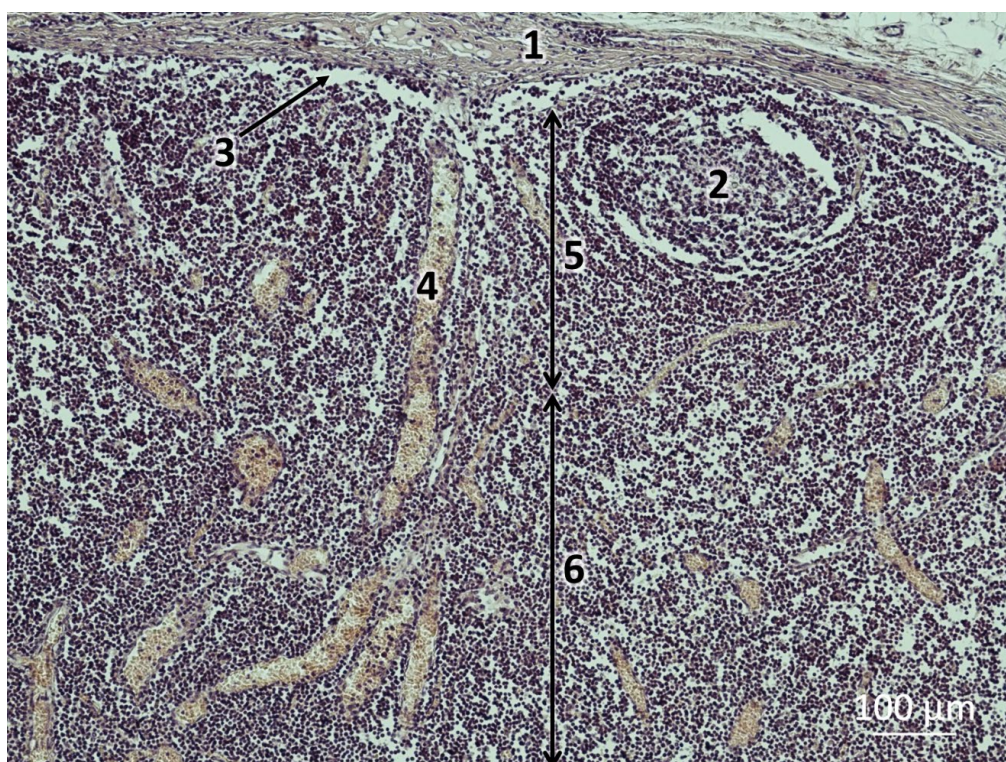
Vsi **limfociti nastanejo v kostnem mozgu**. Limfociti B v njem tudi dozoriijo, limfociti T pa dozoriijo v priželjcu (timusu). Priželjc in kostni mozeg sta zato definirana kot **primarna limfna organa**. Od tod se limfociti s krvjo prenesejo v druga tkiva po celotnem telesu, kjer se ob srečanju z antigeni aktivirajo in opravljajo različne naloge. Center njihove aktivnosti so predvsem **sekundarni limfni organi** (bezgavke, vranica, mandlji) in **difuzno limfno tkivo** (MALT = *mucosa-associated lymphoid tissue*; GALT (*gut-ALT*) in BALT (*bronchus-ALT*)).

7.2.1 Bezgavke

Bezgavke so periferni limfni organi okrogle, fižolaste ali ledvičaste oblike. Nahajajo se po celem telesu vzdolž limfnih žil. Vsaka bezgavka (slika 7.2.1) sestoji iz **čvrste vezivne ovojnice (kapsule)** na površju in proti sredini segajočih **čvrstih vezivnih stebričkov (trabekul)**. Med njimi je **parenhim** iz limforetikularnega tkiva, ki ga gradijo **retikulumske celice** (imajo veliko, svetlo, okroglo ali ovalno jedro) in **retikulinska vlakna** ter **celice limfociti, limfoblasti** in **plazmatke**.

Območje parenhima pod ovojnico imenujemo **skorja** (korteks), v kateri so **kortikalni limfonoduli**. V njih se nahajajo predvsem limfociti B. Proti sredini organa sledi **parakorteks** s številnimi **venulami**, a **brez foliklov**. V notranjosti bezgavke je sredica z **medularnimi povezki** v obliki podolgovatih pasov iz limfocitov.

Med ovojnico in periferijo kortikalnih limfonodulov je **subkapsularni (marginalni) sinus**, med kortikalnimi limfonoduli potekajo **kortikalni (perinodularni, trabekularni) sinusi**, med medularnimi povezki in trabekulami pa so **medularni sinusi**, ki se združijo v **odvodno mezovalnico**.



Slika 7.2.1: Bezgavka. 1 – čvrstovezivna kapsula; 2 – kortikalni limfonodul; 3 – subkapsularni sinus; 4 – krvna žila; 5 – skorja; 6 – parakorteks.

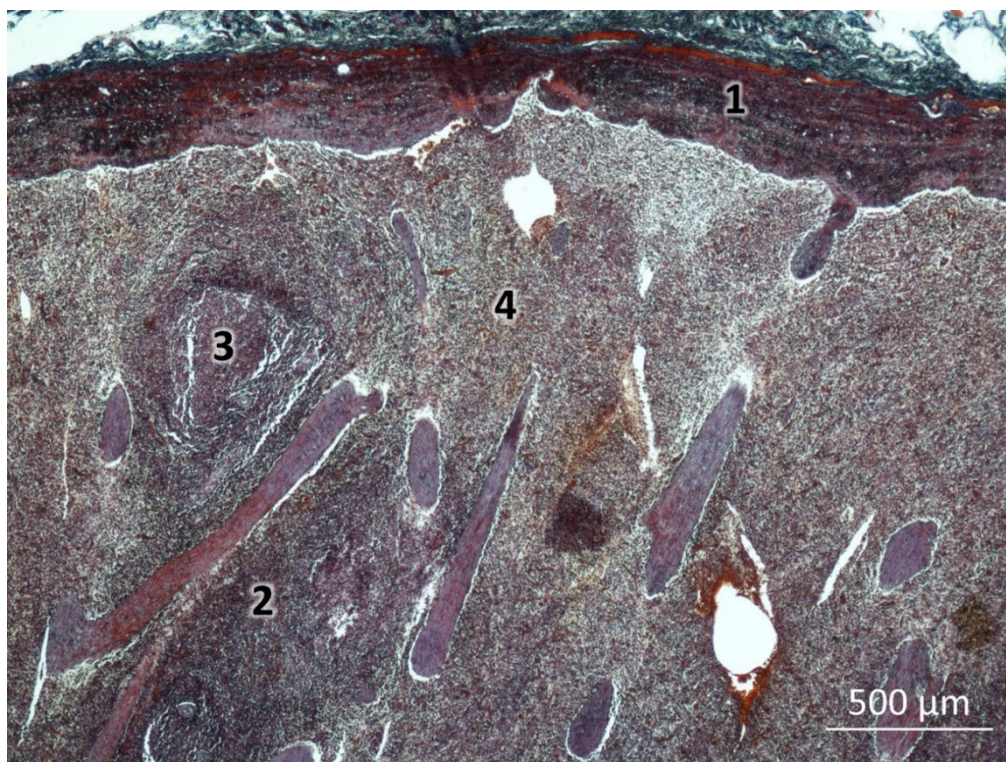
Limfa doteka v bezgavko po **dovodnih mezgovnicah** (*vasa afferentia*) na konveksni strani bezgavke. Na konkavni strani bezgavke je **hilus**, kjer **odvodne mezgovnice** (*vasa efferentia*) odvajajo limfo iz bezgavke, vstopajo in izstopajo pa tudi krvne žile in živci.

7.2.2 Vranica

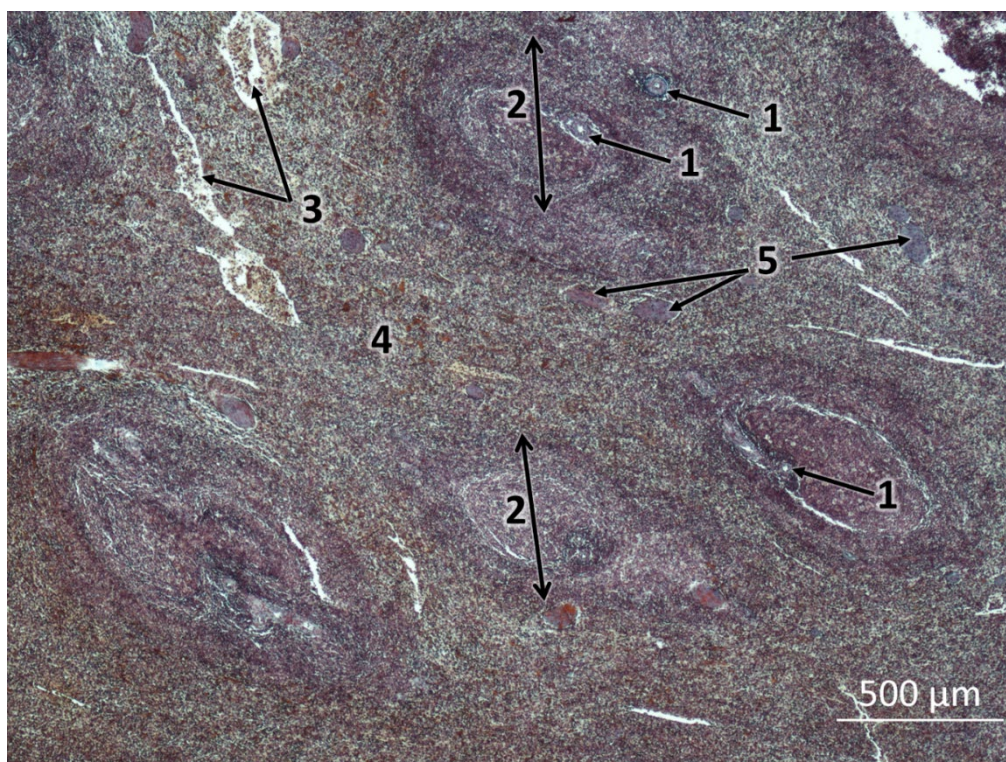
Vranica je največji limfni organ v telesu. Vključena je v krvni obtok in deluje kot filtrirna postaja, v njej pa poteka tudi razgradnja eritrocitov. **Čvrstovezivna ovojnica** s posameznimi gladkimi mišičnimi celicami pokriva površje organa. Od ovojnice se proti sredini vranice ugrezajo **čvrstovezivne trabekule**. Med takšnim vezivnim ogrodjem se nahaja **parenhim** iz retikularnega veziva, ki ga zaradi mehke konsistence imenujemo **pulpa**. Ločimo belo in rdečo pulpo (slika 7.2.2a, slika 7.2.2b).

Rdečo pulpo tvorijo ozki pasovi limforetikularnega tkiva, t. i. **vranični povezki**, med katerimi potekajo **venozni sinusi**, ki so napolnjeni s krvjo in dajejo rdeči pulpi ime.

Belo pulpo tvorijo ovojnice **limforetikularnega tkiva** (**periarterialno limfno tkivo (PALS)**) in **limfonodulusi** (**limfni folikli**). PALS spremlja **arteriole** in vsebuje predvsem limfocite T in makrofage, limfonodulusi, v katere se PALS mestoma razširja, pa vsebujejo predvsem še neaktivirane limfocite B.



Slika 7.2.2a: Vranica. 1 – kapsula; 2 – PALS; 3 – limfonodul; 4 – rdeča pulpa.



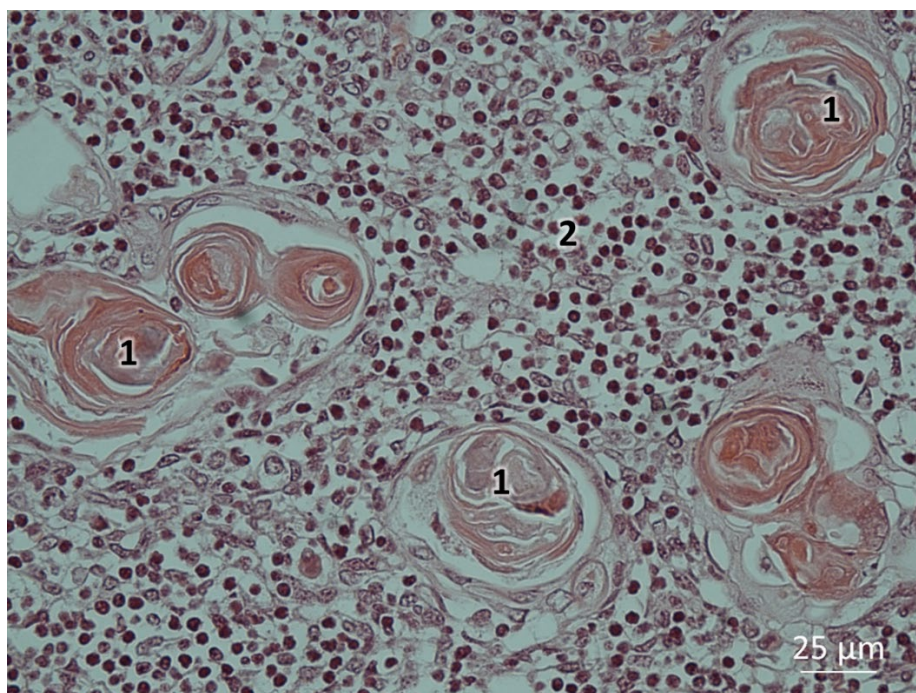
Slika 7.2.2b: Vranica. 1 – centralna arteriola; 2 – PALS; 3 – venozni sinusi; 4 – rdeča pulpa/vranični poveзки; 5 – vezivne trabekule.

Kri vstopi v vranico po arterijah, ki se razvejijo v **arteriole** (**centralne arteriole**), obdane s PALS. Arteriole se razvejijo do kapilar, ki se nadaljujejo v sinusoidne venule. Kri se lahko iz kapilare izlije v parenhim rdeče pulpe (v vranične povezke), od koder se lahko v krvni obtok vrne le skozi venozne sinusoide, kar za poškodovane eritrocite ni mogoče, zato ostanejo ujeti v vranici, kjer jih razgradijo makrofagi.

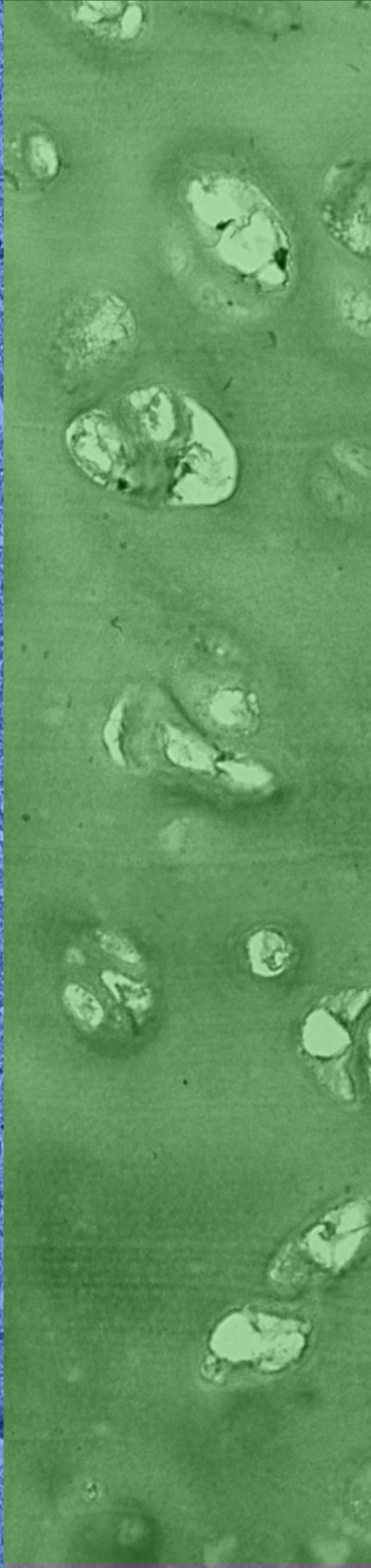
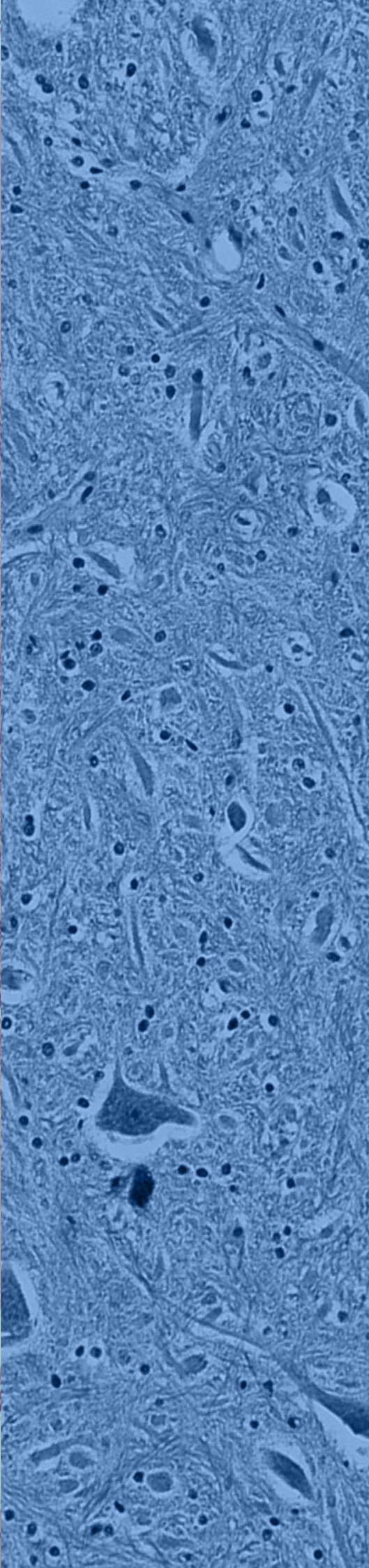
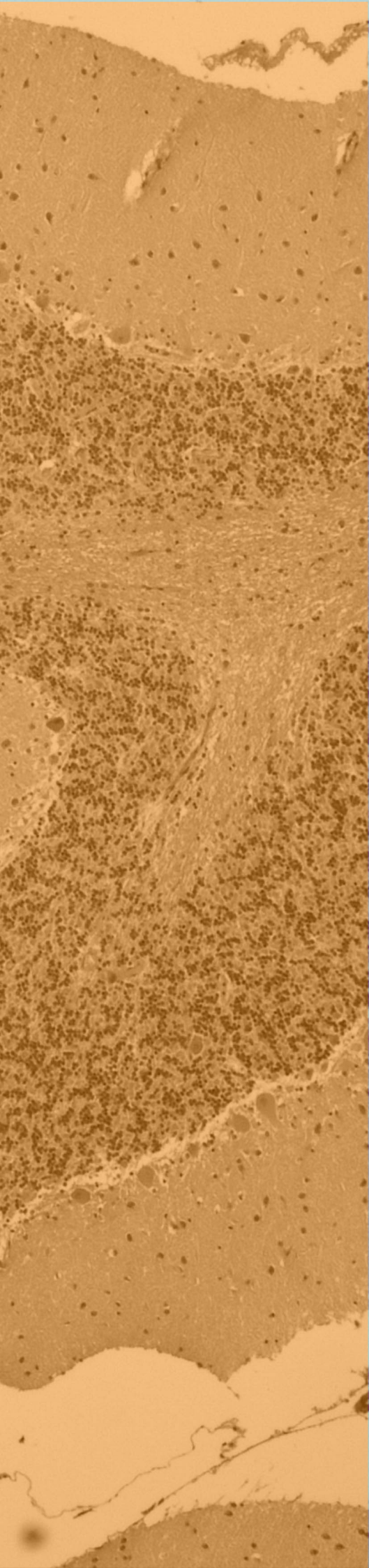
7.2.3 Priželjc ali timus

Priželjc je primarni limfni organ, ki se nahaja v sprednjem delu prsnega koša tik za prsnico. V njem zorijo limfociti T. **Vezivna ovojnica** pokriva celotno površje organa. **Vezivni septum** deli organ v dva, večinoma neenakomerno velika **lobusa**, ki sta nadalje razdeljena na številne **režnjiče** (**lobuluse**). **Parenhim** je bogato ožiljen. Sestoji iz **limfocitov** in **retikulumskih celic epitelijskega izvora**.

Očitna je delitev parenhima posameznih režnjičev na **temnejšo, bolj bazofilno skorjo**, in **svetlejšo, bolj eozinofilno sredico**. V skorji vsakega režnjiča so limfociti številnejši, v sredici pa so limfociti redkejši, večji in zrelejši, zato so med njimi bolj vidne **retikulumske epitelijske celice (TEC)**, ki s svojimi izrastki tvorijo tridimenzionalno mrežo. TEC izločajo štiri hormone, pomembne za uravnavanje zorenja limfocitov T, opravljajo pa tudi druge funkcije. V sredici se sploščene TEC mestoma združujejo v eozinofilna, koncentrično zgrajena **timusova (Hassalova) telesca** (slika 7.2.3).



Slika 7.2.3: Sredica timusa. 1 – Hassalova telesca; 2 – parenhim sredice z retikulumskimi epitelijskimi celicami in limfociti.



8 Koža in kožni derivati

8.1 Koža

Koža je organ, ki razmejuje notranje okolje organizma od zunanjega okolja, obenem pa ju tudi povezuje in omogoča komunikacijo med njima. Skozi kožo sprejemamo različne dražljaje iz okolja. Koža vsebuje veliko živčnih končičev, ki so občutljivi na dotik, pritisk, bolečino in temperaturne spremembe. Končiči so posebej gosti na občutljivih območjih, kot so ustnice, dlani, podplati in konice prstov. To omogoča zaznavanje in prenašanje informacij iz okolja do možganov ter vzdrževanje homeostaze.

Koža omogoča tudi zaščito pred ultravijoličnimi (UV) žarki. Vsebuje pigmentne celice, melanocyte, ki proizvajajo melanin. Ta absorbira UV-žarke sonca in tako pomaga zaščititi notranje plasti kože pred njihovimi škodljivimi učinki (npr. opeklinami in poškodbami DNK).

Koža je pomemben organ pri tvorbi vitamina D. Ob izpostavljenosti sončni svetlobi se v koži tvori predhodnik vitamina D, ki se nato pretvori v aktivno obliko vitamina D. Vitamin D je ključen za zdravje kosti in delovanje imunskega sistema. Koža sodeluje tudi pri uravnavanju telesne temperature, žleze v koži pa sintetizirajo in izločajo specifične snovi. Ko znoj izhlapeva, se koža ohlaja, kar pomaga ohranjati stalno telesno temperaturo. Pri regulaciji telesne temperature je pomembna usnjica, ki vsebuje bogato omrežje krvnih žil. Termoregulacija telesa se vrši s krčenjem in širjenjem krvnih žil.

Koža vretenčarjev sestoji iz dveh osnovnih plasti, **povrhnjice** (**epidermisa**) in **usnjice** (**dermisa**). Pod usnjico je **podkožni sloj** (**hipodermis** ali *tela subcutanea*).

8.1.1 Povrhnjica

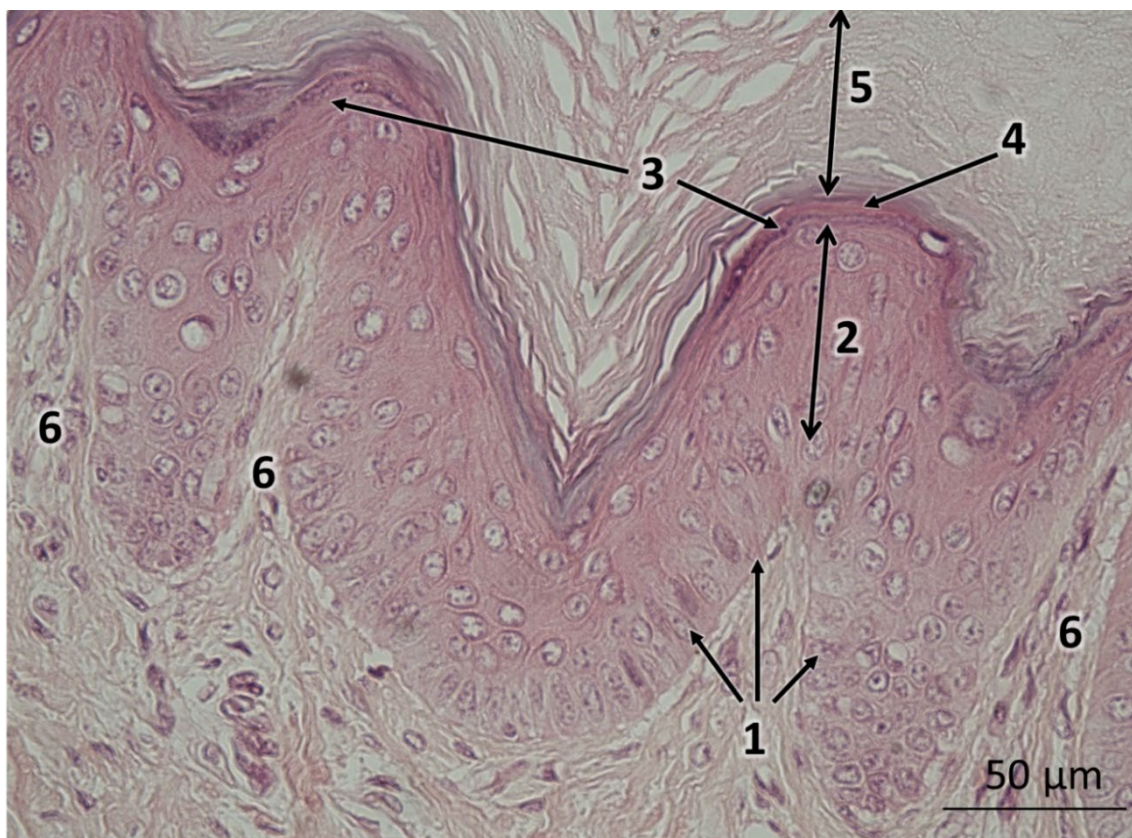
Povrhnjica (pokožnica; **epidermis**) je zunanja plast kože, ki ne vsebuje krvnih žil. V glavnem je zgrajena iz živih **epitelnih celic** (**keratinocitov**), med katerimi so tudi **pigmentne** (**melanociti**), **čutilne** (**Merklove**) in **antigen predstavitvene** (**Langerhanskove**) **celice**, površinski sloj povrhnjice pa je iz neživih odmrlih celic (**korneocitov**), ki oblikujejo **kutikulo** ali **roženo plast**.

Keratinociti v pokožnici so razporejeni v več slojev, ki si od notranje proti zunanji plasti sledijo v naslednjem zaporedju (slika 8.1.1a):

1. **Rodna plast** (*stratum germinativum*), ki jo sestavljata:
 1. **Temeljna plast** (*stratum basale*) iz visokoprizmatskih celic, ki ležijo na bazalni lamini in se mitotsko delijo (progenitorne celice).
 2. **Trnata plast** (*stratum spinosum*), ki je najdebelejša plast povrhnjice iz več slojev poligonalnih celic (povezanih z dezmosomi, keratin v snopih pa daje trnasti videz), ki se prav tako lahko v spodnjih slojih mitotsko delijo.
2. **Zrnata plast** (*stratum granulosum*) iz več plasti vse bolj sploščenih celic, ki v citoplazmi vsebujejo temna **keratohialinska zrnca** in predstavljajo začetek procesa keratinizacije.
3. **Svetleča plast** (*stratum lucidum*) iz ploščatih celic brez jedra in s citoplazmo, zapolnjeno s keratinskimi filamenti (posamezne celice niso vidne).
4. **Rožena plast** (*stratum corneum*) iz več plasti ploščatih, poroženelih celic (korneocitov).
5. **Odluščena plast** (*stratum disjunctum*) iz odluščenih korneocitov.

Keratinociti so prevladujoče celice povrhnjice, ki nenehno keratinizirajo. **Keratinizacija** ali roženenje je proces, pri katerem se s pomočjo biokemičnih in morfoloških sprememb v celicah tvorijo rožene strukture. Keratinociti vsebujejo protein **keratin**, intermediarni filament, katerega količina se v celicah med diferenciacijo povečuje, ko **se keratinociti iz rodne plasti premikajo proti površini** in na koncu predstavlja kar polovico vseh proteinov v površinskih korneocitih. Odmrli keratinociti tvorijo površinsko plast kože, katero nadomeščajo keratinociti, ki izhajajo iz nižjih plasti povrhnjice. Imajo pomembno nalogo v koži, saj obnavljajo epidermalno bariero, ki je bistvena za obnovo kože, sodelujejo pa tudi pri krčenju ran skupaj s fibroblasti. Po poškodbi kože so keratinociti prvi v obrambni liniji, saj v zgodnji fazi celjenja rane sproščajo velike količine citokinov,

ki aktivirajo imunske celice in neposredno ubijajo patogene, poleg tega pa okrepijo tudi imunski sistem in zmanjšajo vnetje rane.



Slika 8.1.1a: Koža podplata. 1 – temeljna plast; 2 – trnata plast; 3 – zrnata plast; 4 – svetleča plast; 5 – rožena plast; 6 – papile papilarne plasti usnjice.

Kot omenjeno, med keratinociti se v epidermisu nahajajo tudi melanociti, Merkleve in Langerhansove celice.

Melanociti so dendritske celice, ki izvirajo iz celic nevralnega grebena. Od tam melanoblasti med embrionalnim razvojem potujejo v povrhnjico pa tudi v druge epitelne plasti, kar vpliva na končno pigmentacijo kože, las in oči.

Večina melanocitov se nahaja **v temeljni plasti pokožnice**, vendar niso omejeni nanjo, saj jih v koži najdemo tudi v lasnih mešičkih, kjer prispevajo pigment v lasno steblo. Dendritski izrastki melanocitov se iz temeljne plasti pokožnice raztezajo v vse smeri.

Melanociti sintetizirajo **melanin**. Zrna melanina, obdana z membrano, se imenujejo melanosomi. Melanin je makromolekula, ki razprši ali absorbira UV-sevanje, epidermalni keratinociti pa ga uporabljajo za zaščito svojega jedra pred poškodbami DNK, ki ga

povzroči UV sevanje. Melanociti so del obrambnega sistema pred poškodbami UV-sevanja.

Barva kože je – bolj kot od števila melanocitov – odvisna predvsem od števila in velikosti melanosomov, ki so prisotni tudi v keratinocitih. Melanin je lahko rdeč (feomelanin) ali rjavo-črn (eumelanin), najpomembnejša funkcija te spojine pa je **zaščita globljih plasti kože** pred škodljivimi učinki neionizirajočega ultravijoličnega sevanja.

Ker se s starostjo število melanocitov v koži zmanjšuje, se zmanjšuje tudi razpoložljivost melanina za keratinocyte. Zaradi pomanjkanja melanina v koži se zmanjša naravna zaščita pred škodljivimi vplivi sončnih žarkov, kar poveča tveganje za kožne bolezni, vključno s kožnim rakom.

Langerhansove celice so makrofagi, ki nastanejo iz monocitov. Na površini imajo receptorje za protitelesa oz. imunoglobuline, s **citoplazemskimi podaljški pa segajo med keratinocyte v trnasti plasti**. Imajo pomembno vlogo pri imunskem odzivu kože.

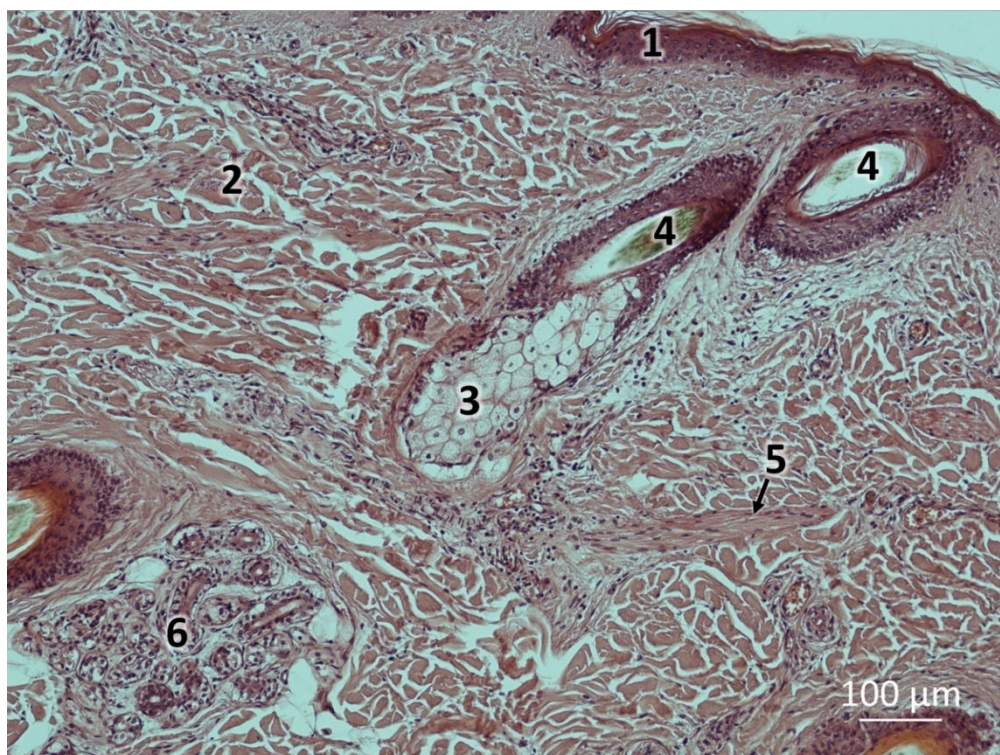
Merklove celice so mehanoreceptorji v **temeljni plasti vrhnjice** in zaznavajo dotik. Tudi te celice se razvijejo iz celic nevralnega grebena. Veliko jih je predvsem v koži na konicah prstov, ob lasnih foliklih, v koži dlani, stopal in ustnic.

8.1.2 Usnjica

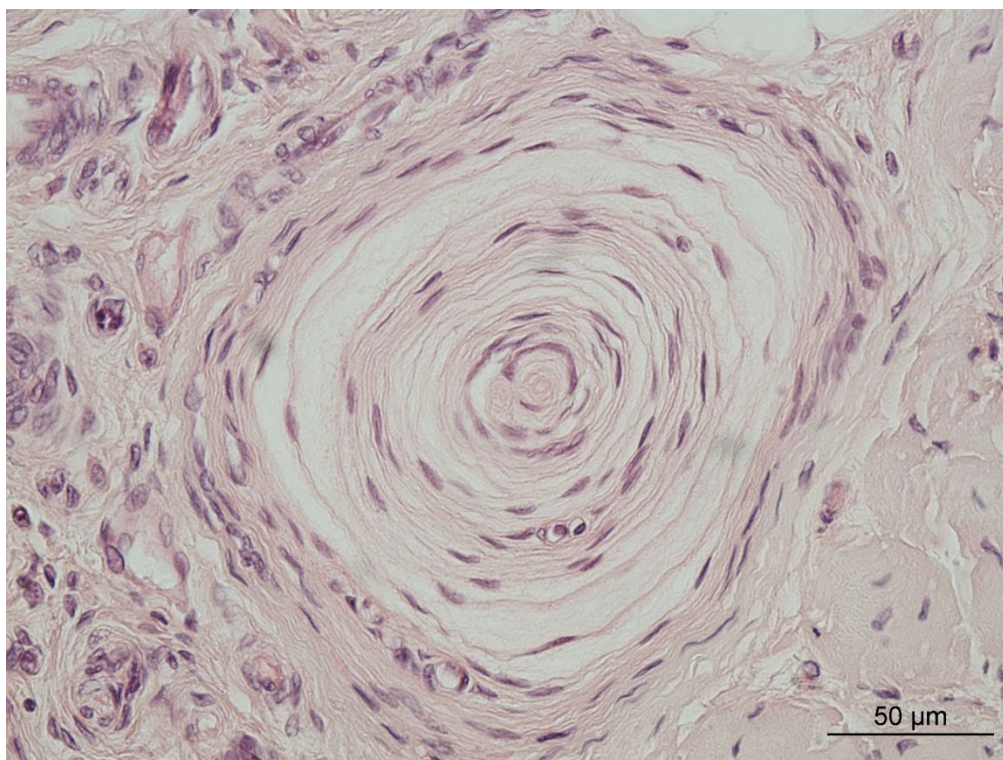
Usnjica (dermis) je **vezivna plast kože**, v kateri je veliko elastičnih, kolagenskih in retikulinskih vlaken, ki pripomorejo k čvrstosti kože. Celice usnjice so fibroblasti, makrofagi, limfociti, maščobne celice. Usnjica podpira epidermis in ga povezuje s podkožjem.

Usnjica (slika 8.1.2a) vsebuje **papilarno plast** (*stratum papillare*) in **mrežasto ali retikularno plast** (*s. reticulare*). **Papilarna plast** je iz dobro prekrvljenega rahlega veziva in na prehodu v epidermis nagubana v t. i. **dermalne papile**, kar povečuje tesnost povezave med epidermisom in dermisom. Močno prekrvljene papile prehranjujejo epiteljske celice. V njej so tudi kožni derivati, krvne in limfne žile in živčni končiči ter živčni končiči za zaznavanje dotika, imenovani **Meissnerjeva tipalna telesca**. Loči jih bazalna membrana, ki omogoča difuzijo hranil iz usnjice v neožiljeno povrhnjico. Pod papilarno je **retikularna plast**, bogata s krvnimi in limfnimi žilami. Retikularna plast je iz čvrstega veziva s snopi kolagenskih in elastičnih vlaken, ki so razporejena neurejeno, v različne smeri. Tu so tudi živci, prosti živčni končiči, maščobne celice, žleze in dlačni

folikli. Receptorji za dotik, imenovani **Vater-Paccinijeva telesca**, so v usnjici in podkožju (slika 8.1.2b).



Slika 8.1.2a: Koža lasišča. 1 – povrhnjica; 2 – usnjica; 3 – lojnica; 4 – las v lasnem mešičku; 5 – mišica naježevalka.



Slika 8.1.2b: Vater-Paccinijevo ali lamelarno telesce.

8.1.3 Podkožje

Podkožje ali **hipodermis** (*tela subcutanea*) je iz rahlega vezivnega tkiva in je nadaljevanje usnjice brez prave meje. Usnjico pritrdja na spodaj ležečo mišico ali kost. V njem se nahajajo živci, krvne in limfne žile ter številne maščobne celice. Žile se infiltrirajo v vezivno tkivo in so odgovorne za prehrano podkožja, medtem ko maščobne celice (adipociti) služijo kot termoregulator, saj skladiščijo maščobo, ki deluje kot toplotni izolator.

8.2 Kožne žleze in drugi derivati

Med kožne žleze uvrščamo žleze znojnice, dišavnice, lojnice in mlečne žleze, poleg teh pa se v koži človeka oblikujejo tudi dlake (lasje) in nohti.

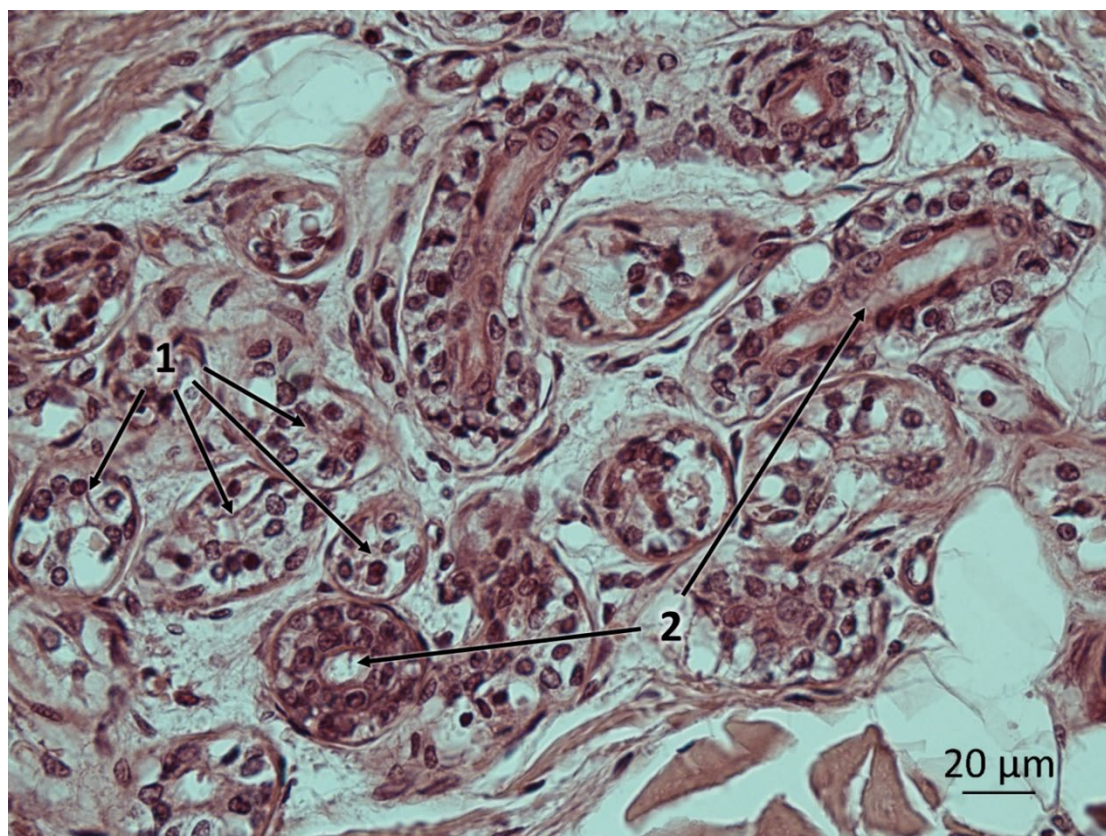
8.2.1 Žleze znojnice

Znojnice (slika 8.2.1) so **enostavne klobčičaste cevaste** in **merokrine žleze**, ki ležijo na meji med usnjico in podkožjem povsod po telesu razen na ustnicah in zunanjih spolovilih.

V žlezem dnu se nahajajo trije tipi celic:

- **svetle celice**, ki transportirajo intersticijsko tekočino v lumen izvodila in izločajo znoj;
- **temne celice**, ki so napolnjene z eozinofilnimi granulami in niso v stiku z bazalno lamino ter izločajo mešanico glikoproteinov z baktericidno aktivnostjo;
- **mioepitelijske celice**, ki so na bazalni membrani in sodelujejo pri iztiskanju znoja v izvodilo.

Izvodila so iz **dvoslojnega izoprizmatskega epitelija** in so v prerezu kože običajno videti temneje, ker so celice manjše in so celična jedra zato videti bližje skupaj kot v žlezem dnu. Kanali potekajo spiralno skozi povrhnjico in se odprejo na površini kože.



Slika 8.2.1: Žleza znojnica. 1 – prerezi cevastega žleznega dna (svetle in temne žlezne in mioepitelijske celice); 2 – izvodilo žleze.

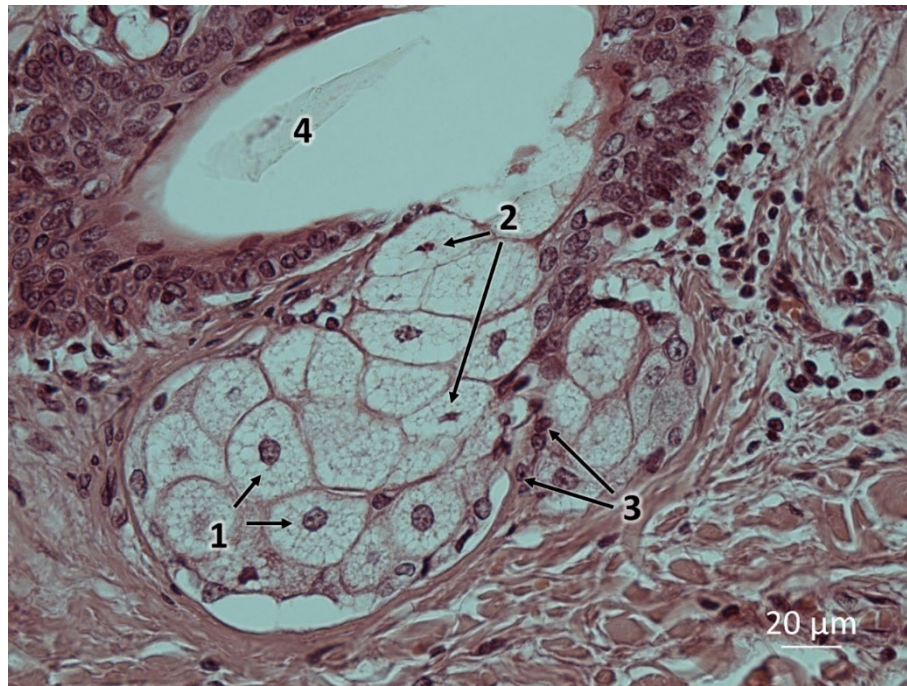
8.2.2 Žleze dišavnice

Dišavnice so **enostavne klobčičaste cevaste** in **apokrine žleze** (merokrine po mnenju mnogih raziskovalcev), ki ležijo globoko v usnjici ali v maščevju podkožja pod pazduho, okrog analne odprtine, v genitalnem predelu, modificirane tudi v zunanjem sluhovodu. Navadno se izlivajo v folikle dlak.

Žlezno dno sestavlja ena plast **izoprizmatških žleznih celic**, njegov lumen pa je bistveno večji kot pri žlezah znojnicah. Bolj razvite so tudi **mioepitelijske celice**. Proizvajajo feromone, njihov s proteini bogat izloček pa lahko ob bakterijski aktivnosti razvije specifičen vonj.

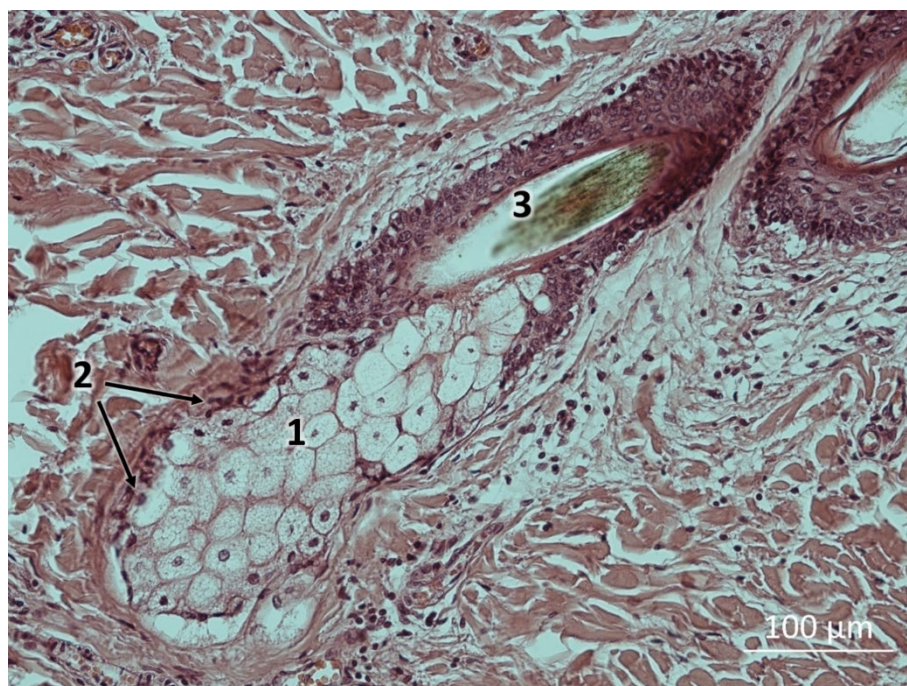
8.2.3 Žleze lojnice

Gre za **enostavne, grozdaste** in **holokrine žleze**, ki **ležijo ob foliklih las in dlak**, kamor izločajo svoje produkte (**loj**), lahko pa tudi prosto po vsem telesu. Ne najdemo jih na dlaneh, podplatih in hrbtni strani stopal. Proste lojnice, ki se ne izlivajo v folikle dlak, najdemo na ustnicah, dlesnih, bradavici dojke in glaviči moškega spolnega uda.



Slika: 8.2.3a: Lojnica. 1 – aktivne žlezne celice; 2 – jedra odmrlih žleznih celic; 3 – bazalne celice; 4 – lasni mešiček, kamor se izločajo produkti lojnice.

Vsak **mešiček žlez lojnic** ima **bazalno plast** sploščenih **bazalnih celic** (slika 8.2.3a). Ležijo na bazalni membrani in se mitotsko delijo ter proliferirajo proti sredini mešička. Med dokončno diferenciacijo v **žlezne celice** se zapolnijo z **lojnimi kapljicami**, nato propadejo in vsebina celic se skozi kratko izvodilo sprosti v lasni mešiček (slika 8.2.3b). Mioepitelijske celice niso prisotne.



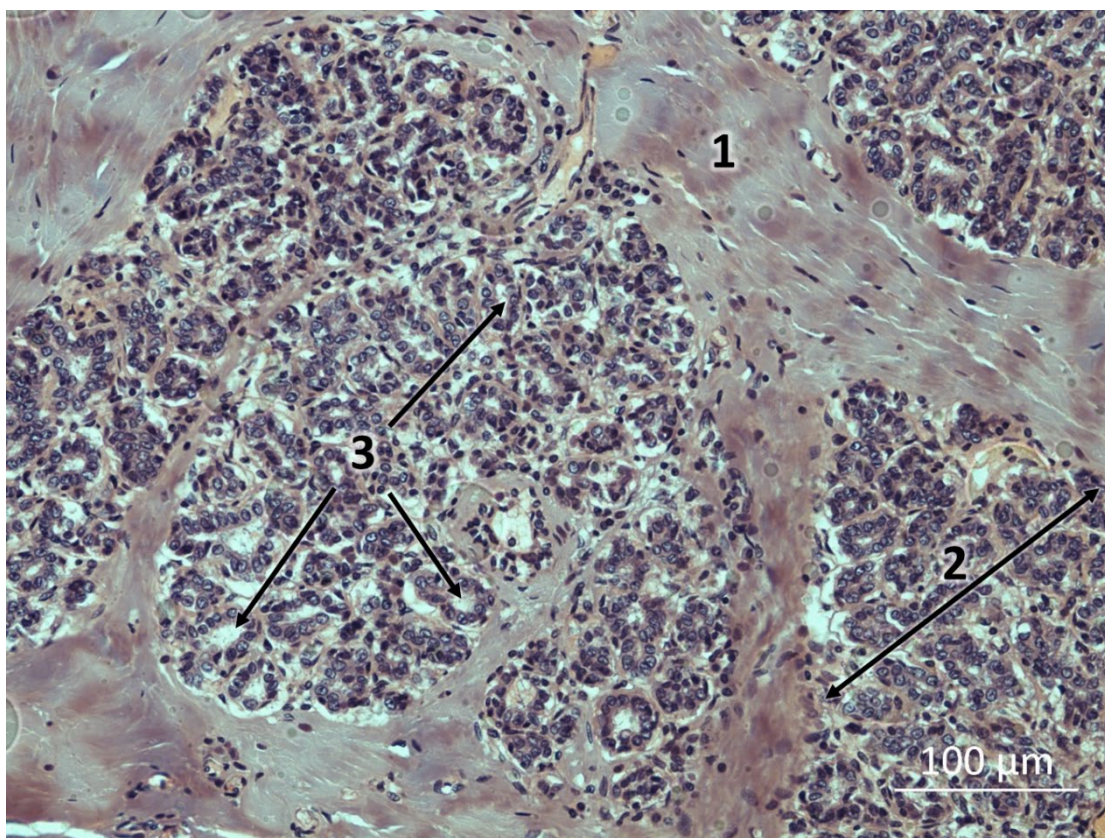
Slika: 8.2.3b: Lojnica. 1 – žlezne celice; 2 – bazalne celice; 3 – lasni mešiček z lasom (rumeno-rjavo).

8.2.4 Mlečna žleza

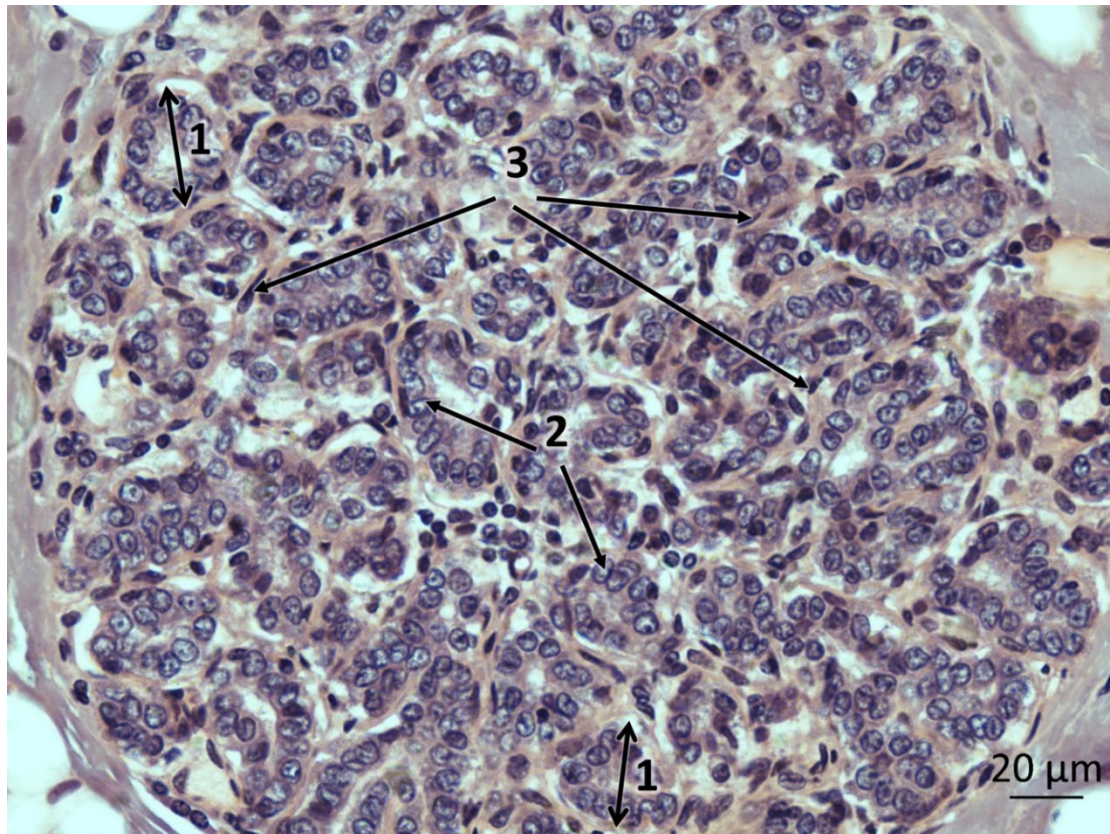
Mlečna žleza je **sestavljena**, **grozdasta tuboalveolarna** in **merokrina** (proteini) ter **apokrina žleza** (lipidi). Urejena je v 15–25 režnjev, med katerimi sta čvrsto vezivo in maščobno tkivo. Vsak reženj predstavlja ločeno žlezo z lastnim izvodilom, vsa pa se odpirajo na površino skozi pore v bradavici dojke.

Vsak alveol je iz **sloja izoprizmatških žleznih celic** in obdan z **mioepitelijskimi celicami** (sliki 8.2.4a in 8.2.4b).

Ločimo več razvojnih faz mlečne žleze: juvenilna, inaktivna, aktivna, regresivna, senilna.



Slika 8.2.4a: Mlečna žleza. 1 – čvrsto vezivo med režnji mlečne žleze; 2 – reženj; 3 – žlezni mešički.

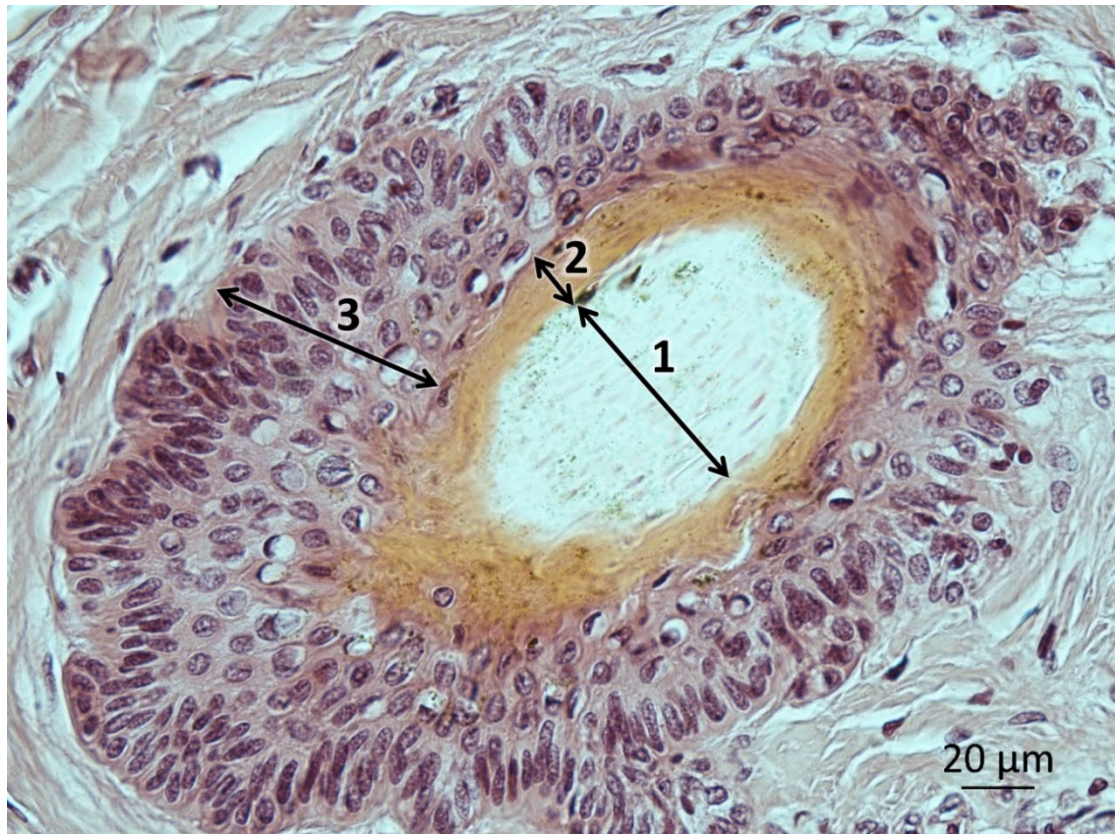


Slika 8.2.4b: Mlečna žleza. 1 – žlezni mešiček; 2 – izoprizmatske žlezne celice; 3 – mioepitelijske celice.

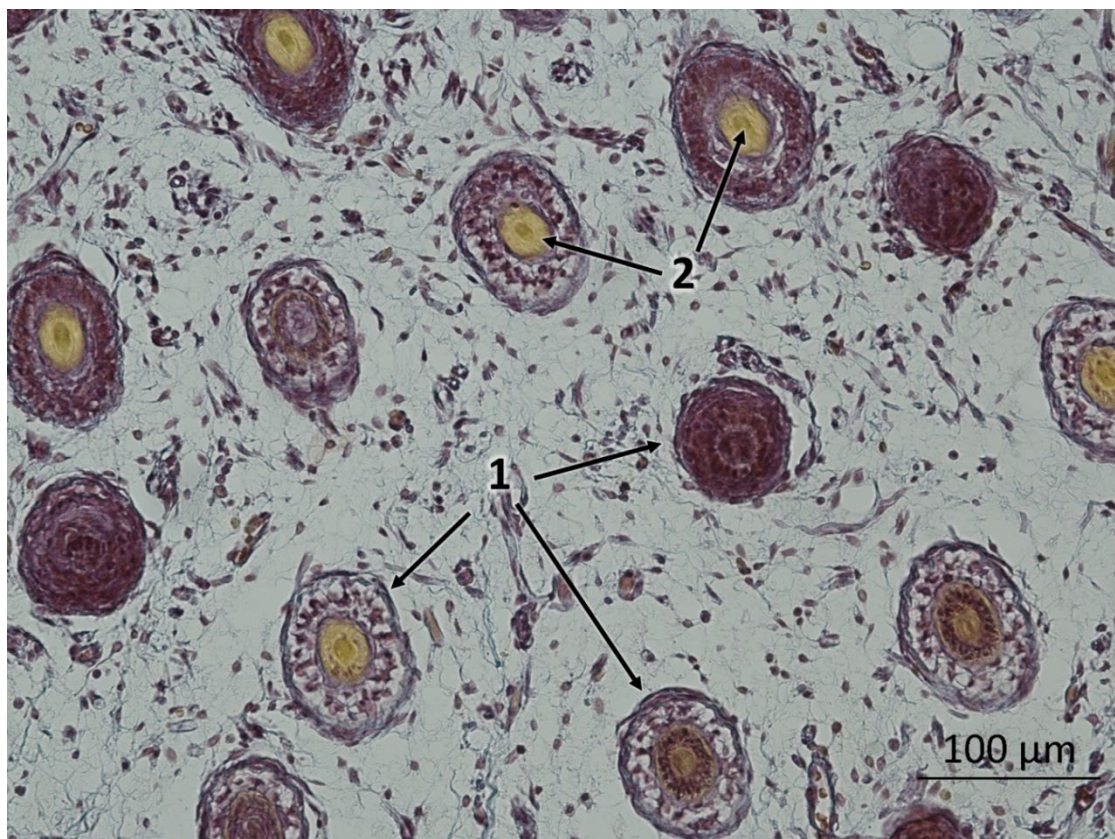
8.2.5 Lasje in dlaka

Las (ali **dlaka**) leži v **lasnem mešičku** (**foliklu**), kamor se izliva tudi žleza dišavnica ali lojnica (sliki 8.2.5a in slika 8.2.5b). Del lasu v koži je **korenina**, ki je bazalno zadebeljena v **čebulico**, del lasu nad površino kože pa je **steblo**.

V **prečnem prerezu** vsakega lasu ločimo osrednji del – **sredico** (**medulo**), ki jo obkrožata širša **skorja** (**cortex**) in periferno še tanka **kutikula**. Las v lasnem mešičku dodatno obdajata tanjša **notranja** in **večplastna zunanja lasna ovojnica**, ki jima v koreninskem delu lasu sledi še **vezivni tulec**. **Mišica naježevalka** lasu ali dlake je iz gladke mišičnine.



Slika 8.2.5a: Prerez lasnega mešička v zgornjem predelu. 1 – skorja lasu; 2 – kutikula lasu; 3 – zunanja lasna ovojnica.



Slika 8.2.5b: Dlačni mešički v usnjici kože nosu. 1 – prerezi mešičkov v različnih predelih; 2 – dlake v mešičkih.

8.2.6 Nohti

Noht je **rožena** plošča na končni prstnici prstov, ki nastaja z razmnoževanjem in poroženelostjo celic v **podnohtju** pod **nohtnim korenem**. Sprednji rob nohta je prost, ostali trije pa so skriti v **žlebu** in jih deloma pokriva **obnohtna guba**, iz katere na noht sega **rožena kožica**.

9 Dihala

Glavna vloga dihal je izmenjava dihalnih plinov med krvjo in zrakom, ki poteka v pljučih. Dihala vključujejo tudi zračne prevodne dihalne cevi, po katerih zrak priteka v pljuča, se v njih navlaži, segreje in očisti. Dihala omogočajo nenehno oskrbovanje telesa s kisikom, zagotavljajo odstranjevanje ogljikovega dioksida, vzdržujejo homeostazo z uravnavanjem pH v krvi in omogočajo tvorbo glasu.

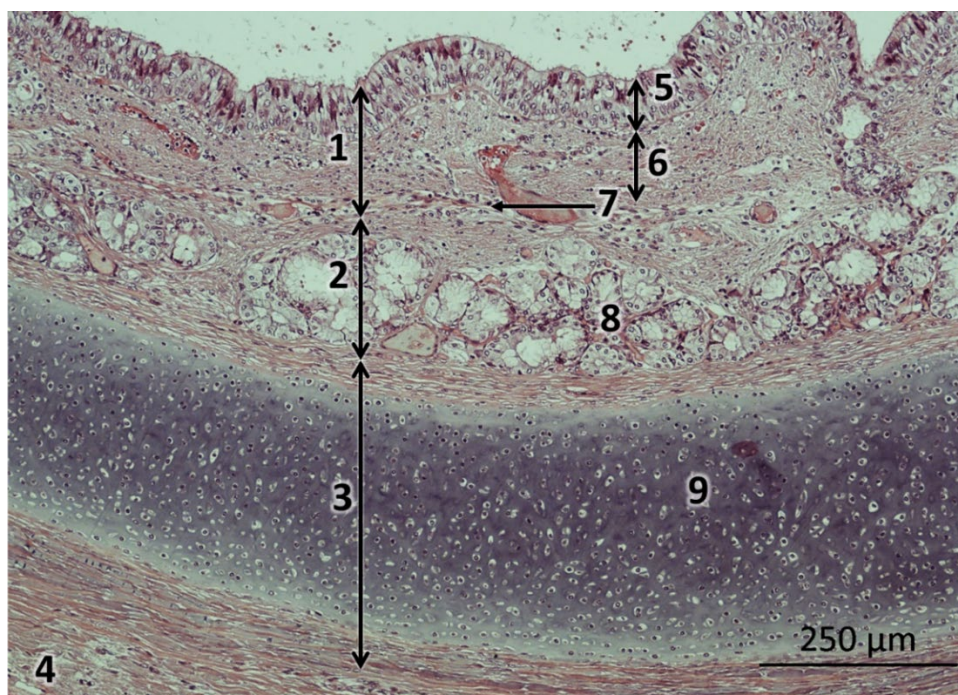
K **zgornjemu delu dihal** spadajo nos, nosna in obnosne votline ter žrelo, k **spodnjemu delu dihal** pa grlo, sapnik (slika 9a), sapnici in pljuča. Meja med zgornjim in spodnjim delom dihal je žrelo, ki je tudi križišče dihalne in prebavne poti (ločimo nosni in ustni del žrela).

Glede na funkcijo lahko **dihala razdelimo na prevodni in respiracijski del**. Po **prevodnem delu** dihalne poti zrak potuje do respiracijskega dela, ki ga tvorijo nosna votlina, žrelo, grlo, sapnik, bronhusi, bronhioli in terminalni bronhioli. V **respiracijskem delu**, ki je cevast sistem in se razširi v **bronhialno drevo**, poteka izmenjava plinov med zrakom in krvjo. Ta del dihal sestavljajo respiracijski bronhioli, alveolni vodi in alveoli.

Dihalna pot mora biti ves čas odprta, kar omogočajo hrustanci, gladke mišice ter elastična vlakna v steni dihalne cevi.

Steno dihalnih organov sestavlja več plasti (slika 9a):

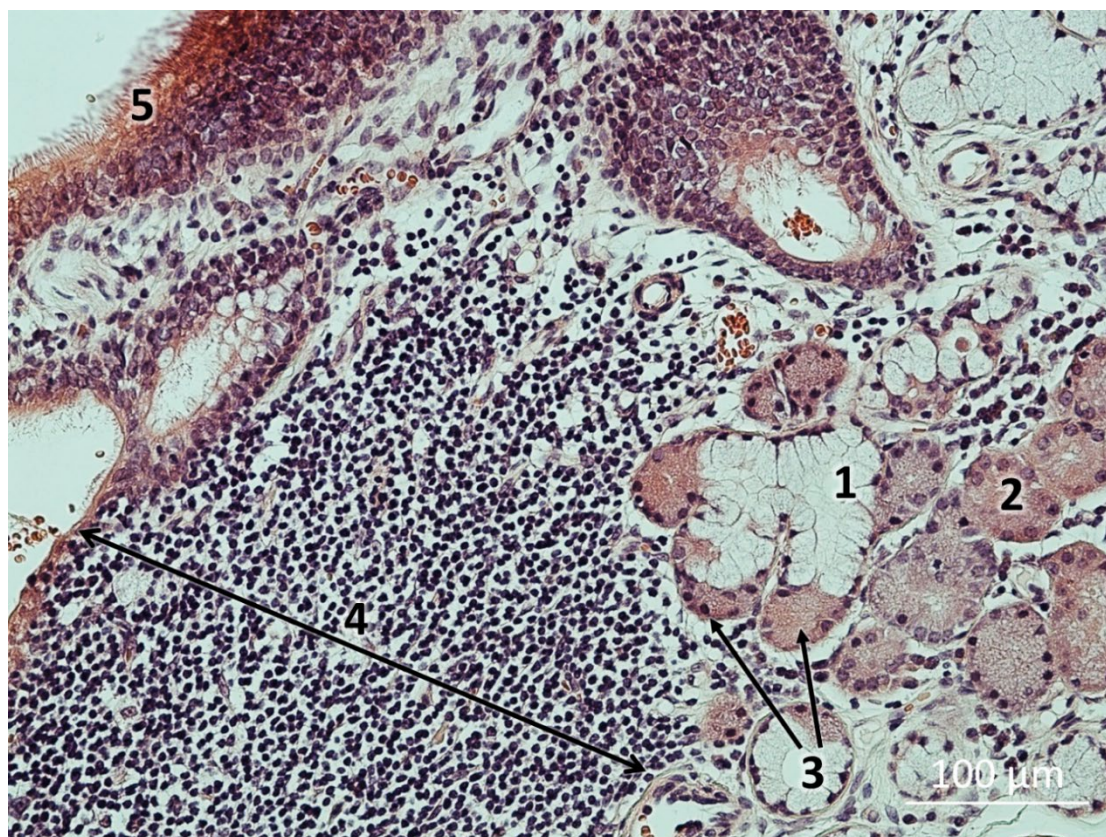
1. **Sluznica** (*tunica mucosa*), mejna plast ob svetlini (lumnu) dihalnih cevi, je iz treh plasti (slika 9b):
 1. **Epitelijska plast** (*lamina epithelialis mucosae*), ki jo, odvisno od funkcije posameznega dela dihalne cevi, tvorijo različne vrste epitelijev, ti pa lahko vsebujejo tudi žlezne in druge celice.
 2. **Vezivna plast** (*lamina propria; lamina propria mucosae*), ki je večinoma iz rahlega vezivnega tkiva.
 - Odvisno od dela dihalne cevi so lahko tukaj prisotne tudi **mešane seromukozne žleze** in občasno še **limfni folikli**.
 - V njej so tudi manjše **krvne** in **limfne žile** ter **živci**.
 3. **Mišična plast** (*lamina muscularis mucosae*), ki je iz gladke mišičnine.
2. **Podsluznica** (*tunica submucosa, tela submucosa*) je iz čvrstega veziva z elastičnimi vlakni, limfatičnimi folikli in žlezami. Ponekod so tudi v podsluznici prisotne **mešane seromukozne žleze**.
3. **Vezivno mišična hrustančna ovojnica** (*tunica muscularis* oziroma *tunica fibromusculocartilaginea*), v kateri se poleg gladke mišičnine in fibroelastičnega veziva v določenih delih dihalne poti nahajajo tudi **hrustančni prstani**.
4. **Vezivna ovojnica** (*tunica adventitia*) je zunanja plast dihalne cevi iz rahlega veziva s krvnimi in limfnimi žilami ter živci.



Slika 9a: Prerez dihalne cevi v predelu sapnika. 1 – sluznica; 2 – podsluznica; 3 – vezivno mišična hrustančna ovojnica; 4 – vezivna ovojnica; 5 – epitelijska plast sluznice; 6 – vezivna plast sluznice; 7 – mišična plast sluznice; 8 – mešane seromukozne žleze; 9 – hialina hrustančevina.

Epitelij dihal je na površini prekrit s sluzjo, ki jo proizvajajo **seromukozne žleze** sluznice in podsluznice. Vanjo se ujamejo delci prahu iz vdihanega zraka, ki se z utripajočimi gibi migetalk epitelnih celic prenašajo proti grlu, nakar jih skupaj s sluzjo pogoltnemo ali izkašljamo.

Podrobnejša zgradba posameznih plasti stene dihalnih cevi je za posamezne dihalne organe opisana v nadaljevanju.



Slika 9b: Sluznica dihalne cevi. 1 – mukozne žlezne celice seromukoznih žlez; 2 – serozne žlezne celice seromukoznih žlez; 3 – Ebner-Giannuzzijev polmesec; 4 – limfonodul; 5 – respiratorni epitelij.

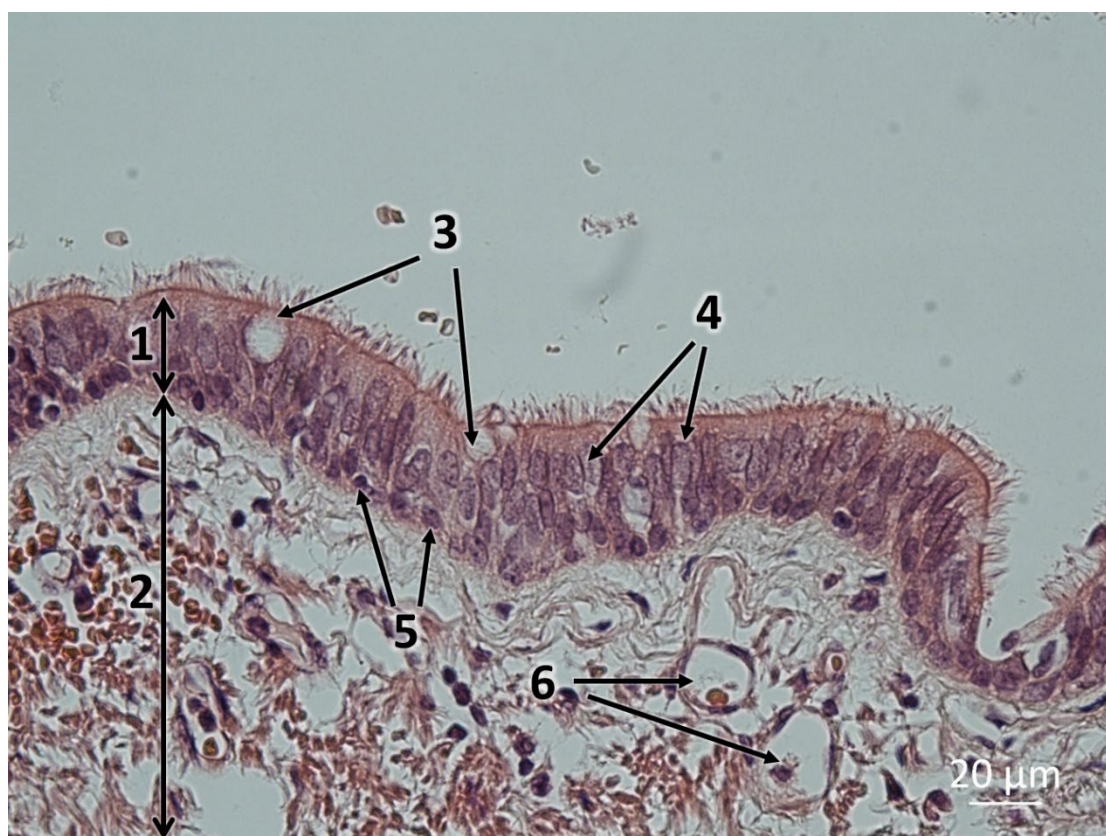
9.1 Nos in nosna votlina

Nos je začetni del poti za zrak in čutilo za voh. Zrak vstopa skozi nosnici v nosno votlino. V **nosni votlini** se zrak čisti, ovlaži, segreje in vstopi v žrelo. Z nosno votlino so povezane **obnosne votline** (paranazalni sinusi). Za vse je značilna sluznica s številnimi **sluznimi žlezami**, **krvnimi žilami** in **limfatskim tkivom**.

Vrsta epiteljskega tkiva (*l. epithelialis mucosae*) v nosu in nosni votlini je glede na področje nosu različna:

1. Večino nosne votline (**respiracijsko področje**) prekriva **respiracijski epitelij**. To je **večvrstni visokoprizmatški migetalčni epitelij**, sestavljen iz več vrst epitelnih celic, in sicer:
 - **visokoprizmatških celic z migetalkami** na apikalni plazmalemi;
 - med njimi posamično ali v skupinah ležečih **vrčastih celic**, ki so endoepiteljske, eksokrine žlezne celice in tvorijo **mucine** (tvorijo sluz), ki jih sproščajo na površino epitelija. Imajo bazalno nameščena jedra in, kadar so v skupinah, tvorijo **endoepiteljske večcelične sluzne žleze**.
 - **Bazalnih celic**, ki so manjše in ne dosežejo proste epiteljske površine, lahko se razmnožujejo in so predhodniki drugih tipov celic.
 - **Celic difuznega nevroendokrinega sistema**, ki so prisotne vzdolž celotne dihalne cevi, a jih pri rutinski pripravi preparatov ne vidimo.
2. Strop nosne votline (t. i. **olfaktorno področje**) prekriva **olfaktorni epitelij**. Tudi to je **večvrstni visokoprizmatški migetalčni epitelij**, ki poleg visokoprizmatških migetalčnih **podpornih celic** in **bazalnih celic**, vsebuje tudi **olfaktorne receptorske živčne celice**; to so čutne celice, ki omogočajo zaznavanje vonja.
3. Zunanost nosu in nosni preddvor prekriva **večskladni ploščati poroženeli epitelij**.
4. Ustni in žrelni del nosu prekriva **večskladni ploščati neporoženeli epitelij**.

Pod epitelijem je v *lamini propriji* nosne sluznice (slika 9.1) poleg vezivnih celic predvsem veliko **limfocitov**. Zelo pomemben je tudi **venski pletež**, s pomočjo katerega se vdihan zrak segreje. *Lamina propria* olfaktornega epitelija pa vsebuje tudi številne **Bowmanove žleze**, ki proizvajajo tekočino, ki prekriva sluznico in omogoča raztapljanje kemikalij iz zraka ter s tem njihovo zaznavo.



Slika 9.1: Sluznica nosne votline. 1 – respiratorni epitelij; 2 – vezivna plast sluznice; 3 – čašaste celice; 4 – visokoprizmatske migetalčne epitelne celice; 5 – bazalne celice; 6 – krvne žile.

9.2 Žrelo in grlo

Iz nosne votline zrak potuje v **žrelo**. Najvišji del žrela, **epifarinks** (*pars nasalis pharyngis*, nazofarinks), je izključno dihalna pot z **respiratornim epitelijem** in **seromukoznimi žlezami**. Skozi srednji in spodnji del (**mezofarinks** (*pars oralis*) in **hipofarinks** (*pars laryngea*)) pa poleg zraka iz nosne votline med požiranjem prehaja tudi hrana in ju prekriva **večskladni neporoženi ploščati epitelij**.

Grlo (*larynx*) je del respiratornega aparata, ki leži v srednjem delu vratu med žrelom in sapnikom, in je poleg prevajanja zraka odgovoren tudi za tvorbo glasu. Med požiranjem je vhod v grlo zaprt s **poklopcem** (**epiglottisom**), ki preprečuje, da bi hrana pri prehodu v požiralnik zašla v spodnje dihalne poti.

Grlo je zgrajeno iz **hrustancev**, ki so med seboj povezani s sklepi, ligamenti in mišicami. Mišice grla premikajo posamezne hrustance, sodelujejo pri napenjanju in popuščanju **glasilk** in uravnavajo razporek med glasilkama, zapirajo dostop v spodnja dihalna in služijo fonaciji. Dolge vratne mišice na ogrodju grla premikajo grlo navzdol in navzgor. Večino

grla prekriva **respiratorni epitelij**, del poklopca in pravo glasilko pa **večskladni ploščati neporoženi epitelij**.

9.3 Sapnik in pljuča

9.3.1 Anatomska zgradba

Grlo se nadaljuje v **sapnik**. Ta se deli na dva **glavna bronhusa (sapnici)**, ki vstopata vsak v svoje **pljučno krilo** skozi pljučni hilus. Skozi pljučni hilus vstopajo poleg glavnih bronhusov še bronhialne arterije, pljučna arterija in živci. Izstopajo pa pljučne vene, bronhialne vene in mezgovnice. Glavna bronhusa se delita na **lobularne bronhuse** (tri v desnem in dva v levem pljučnem krilu), ki oskrbujejo vsak svoj **pljučni reženj**. Lobularni bronhusi se ponovno razdelijo na **segmentne bronhuse**, ki oskrbujejo samostojne **respiracijske segmente** znotraj vsakega pljučnega režnja. Segmentni bronhusi so razdeljeni v še manjše **bronhiole**, ki oskrbujejo **pljučne reženjčke**. V vsakem reženjčku se bronhioli nadalje razvejijo na 5–7 **terminalnih bronhiolov** in vsak od teh na dva ali več **respiratornih bronhiolov**. Respiratorni bronhioli se nadaljujejo v **alveolne vode**, ki se na koncu razširijo v **alveolne vrečice**.

Iz respiratornih bronhiolov, alveolnih vodov in vrečk se bočijo **pljučni mešički (alveoli)**, kjer z difuzijo poteka **izmenjava dihalnih plinov**.

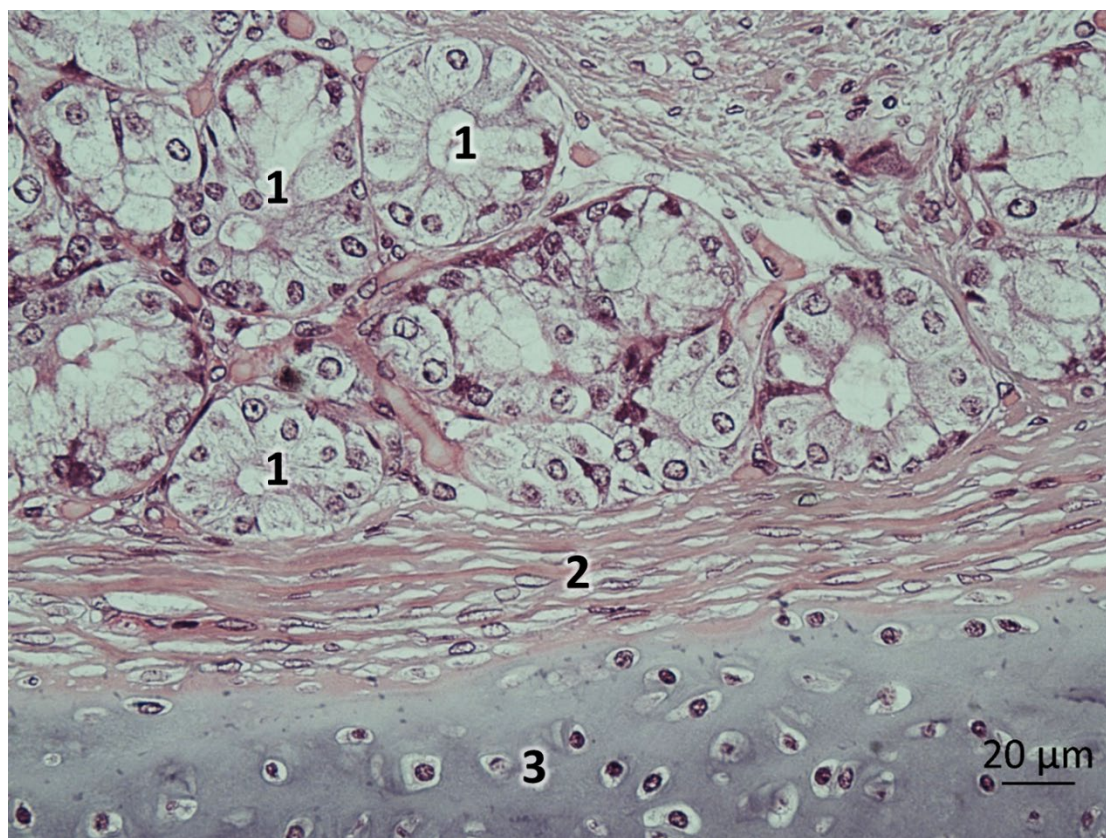
Respiratorni bronhioli, alveolni vodi, vrečice in pljučni mešički (alveoli) tako sestavljajo **respiracijsko (izmenjalno) cono pljuč**.

9.3.2 Sapnik

Sapnik je elastična cev, ki ohranja dihalno pot ves čas odprto s 16–20 **podkvastimi sapniškimi** hrustanci (*cartilagine tracheales*) iz hialine hrustančevine. Ti hrustanci ovijajo samo sprednjo in stransko steno sapnika, zadnja stena cevi pa je sestavljena iz vezivnega tkiva in pretežno prečnih snopov gladkih mišičnih celic.

Takšna **vezivno mišična hrustančna ovojnica** (*tunica fibromusculocartilaginea*) je z notranje strani prekrita s pretežno vezivno **podsluznico** z mešanimi **seromukoznimi sapničnimi žlezami** (slika 9.3.2a) in nato še s **sluznico**. Tudi ta v vezivni plasti, ki je bogata z elastičnimi vlakni, vsebuje **mešane seromukozne žleze** (slika 9.3.2b), epitelna plast sluznice pa je iz **respiratornega epitelija**.

Na zunanji površini sapnik prekriva še **vezivna ovojnica** (*tunica adventitia*) iz ohlapnega vezivnega tkiva.



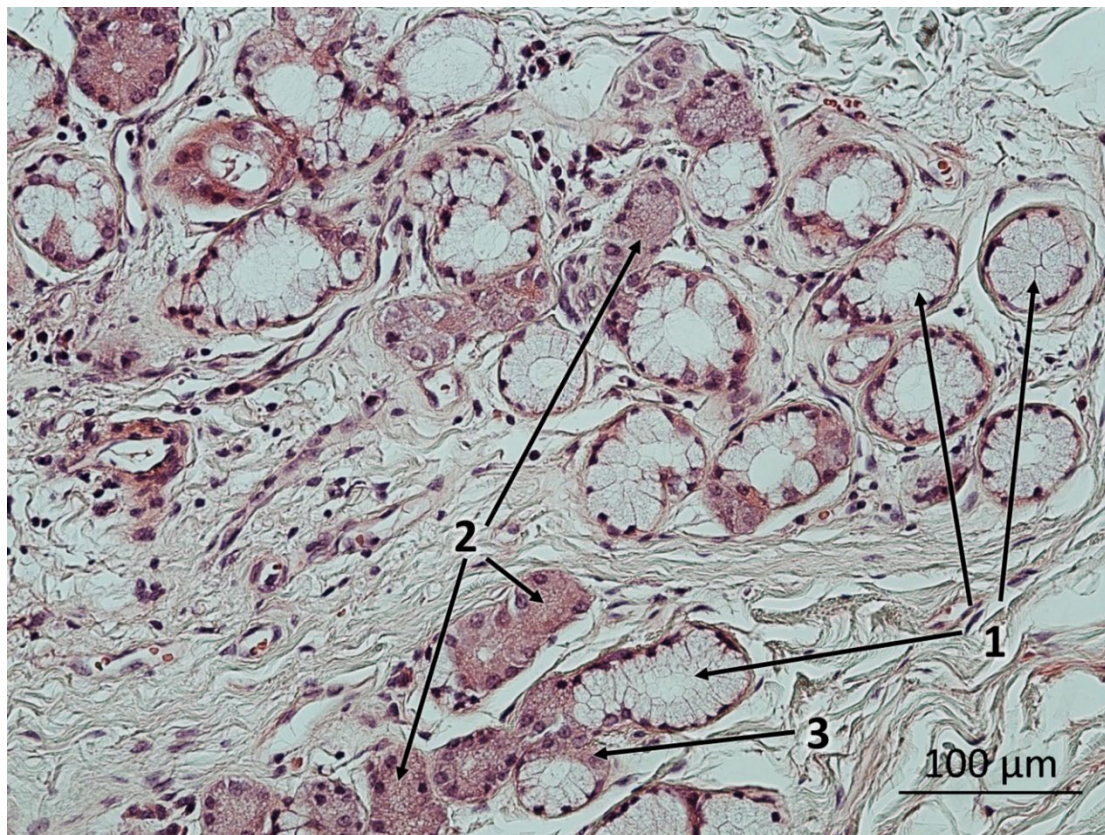
Slika 9.3.2a: Podsluznica in vezivno mišična hrustančna ovojnica sapnika. 1 – mešički seromukoznih žlez; 2 – vezivni perihondrij; 3 – hrustančni prstan.

9.3.3 Glavni bronhusi (sapnici), lobarni in segmentni bronhusi

Histološka organizacija epitelne in vezivne plasti sluznice s prehajanjem od sapnika proti terminalnim bronhiolom postaja vse bolj poenostavljena. **Bronhusi imajo podobno histološko zgradbo kot sapnik, a z nekaj razlikami:**

- V respiratornem epiteliju bronhijev, ki **postaja tanjši**, ko se njihov premer zmanjšuje, je v primerjavi s sapnikom **vse manj vrčastih celic**.
- **Manj** je tudi **mešanih seromukoznih žlez** v elastični vezivni plasti sluznice.
- Namesto hrustančnih prstanov so v vezivno-mišični hrustančni ovojnici le še posamezni otočki hialine hrustančevine v obliki **hrustančnih ploščic**, ki postajajo z manjšanjem premera bronhusov vse bolj nepravilnih oblik, hialini hrustanec v njih pa pri najmanjših bronhijih zamenja elastični.

V vezivnem tkivu podsluznice med koščki hrustanca se običajno tudi v bronhijih nahajajo **seromukozne** bronhialne žleze.

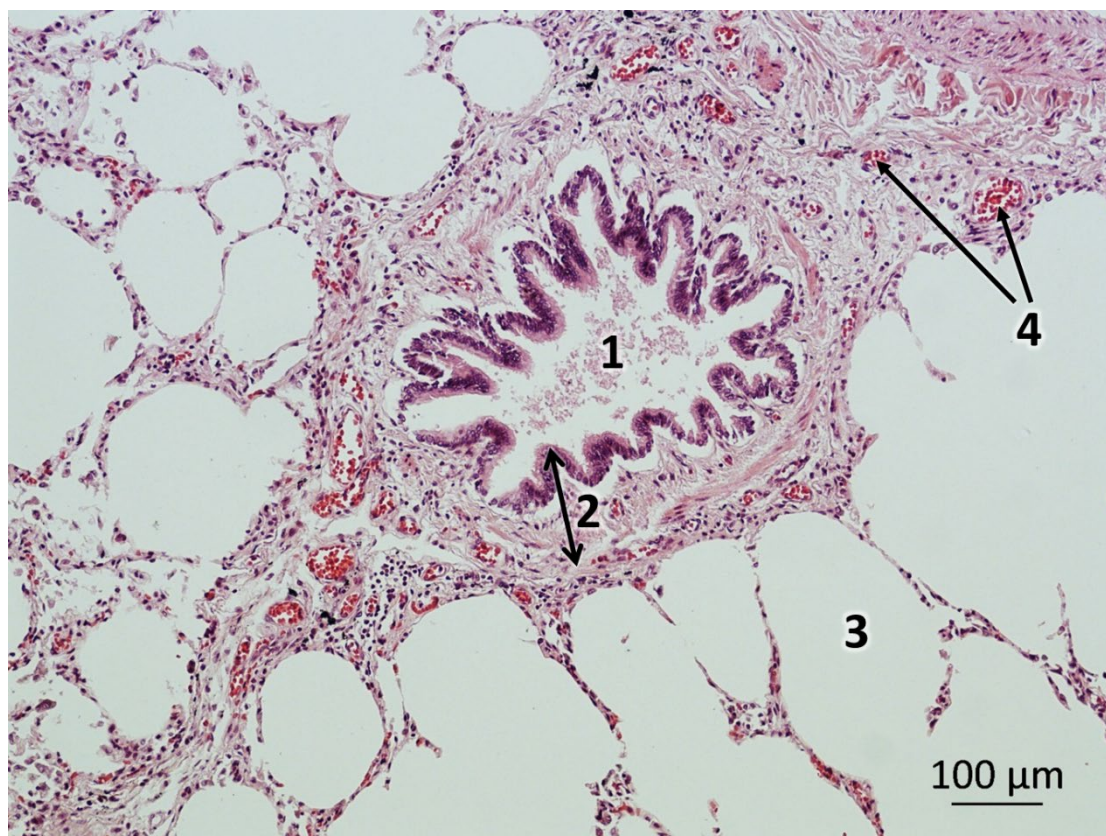


Slika 9.3.2b: Mešane seromukozne žleze. 1 – mukozne žlezne celice; 2 – serozne žlezne celice; 3 – Ebner-Giannuzzijev polmesec.

9.3.4 Bronhioli

Segmentni bronhusi se dalje razvejijo na še manjše **bronhiole** (premera manj kot 1 mm), ki pa v steni več **nimajo niti hrustanca niti seromukoznih žlez**. Mišična plast sluznice iz gladke mišičnine je razmeroma dobro razvita, zaradi česar je lumen bronhiolov v prerezu **zvezdast**, saj se sluznica ob krčenju naguba (slika 9.3.4).

Epitelij bronhiola je **enoskladen visoko- ali izoprizmatški migetalčni epitelij**, namesto vrčastih celic pa se med njimi pojavijo posamezne eksokrine sekrecijske celice, imenovane **celice Clara**. Te **nimajo migetalk**, so **kupolaste** in vsebujejo **sekrecijska zrna**. Izločajo antimikrobne snovi za imunsko obrambo ter lipoproteine in mucine, ki preprečujejo zlepljanje terminalnih bronhiolov in pljuč.

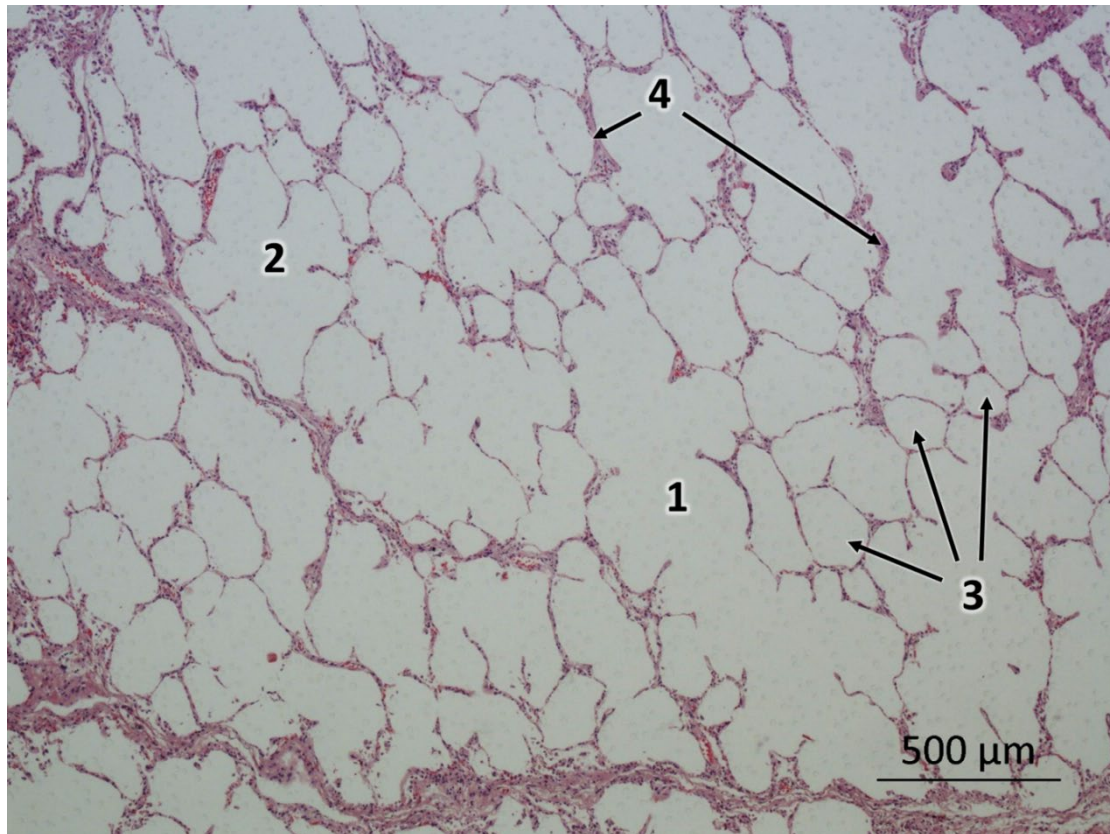


Slika 9.3.4: Bronhiol v pljučih. 1 – lumen bronhiola; 2 – stena bronhiola; 3 – lumen alveola; 4 – krvne žile.

9.3.5 Respiracijska cona: respiracijski bronhioli, alveolarni vodi in alveolarne vrečke

Končne veje bronhiolov, t. i. **terminalni bronhioli**, se razvejijo v **respiratorne bronhiole**. Iz njihove stene, ki jo prekriva **enoskladen izoprizmatični epitelij**, se že bočijo posamezni pljučni mešički (slika 9.3.5). Celice z migetalkami postajajo redkejše, vse pogostejše pa so celice Clara.

Po približno treh zaporednih delitvah se respiracijski bronhioli nadaljujejo v **alveolarne vode**, ki se končajo v **alveolarnih vrečkah**, iz stene obojih pa se bočijo **pljučni mešički**. Epitelij alveolarnega voda in vrečk je **enoskladen ploščati epitelij**. Vezivna plast sluznice je izjemno tanka, vsebuje elastična in retikulinska vlakna ter mrežo kapilar.



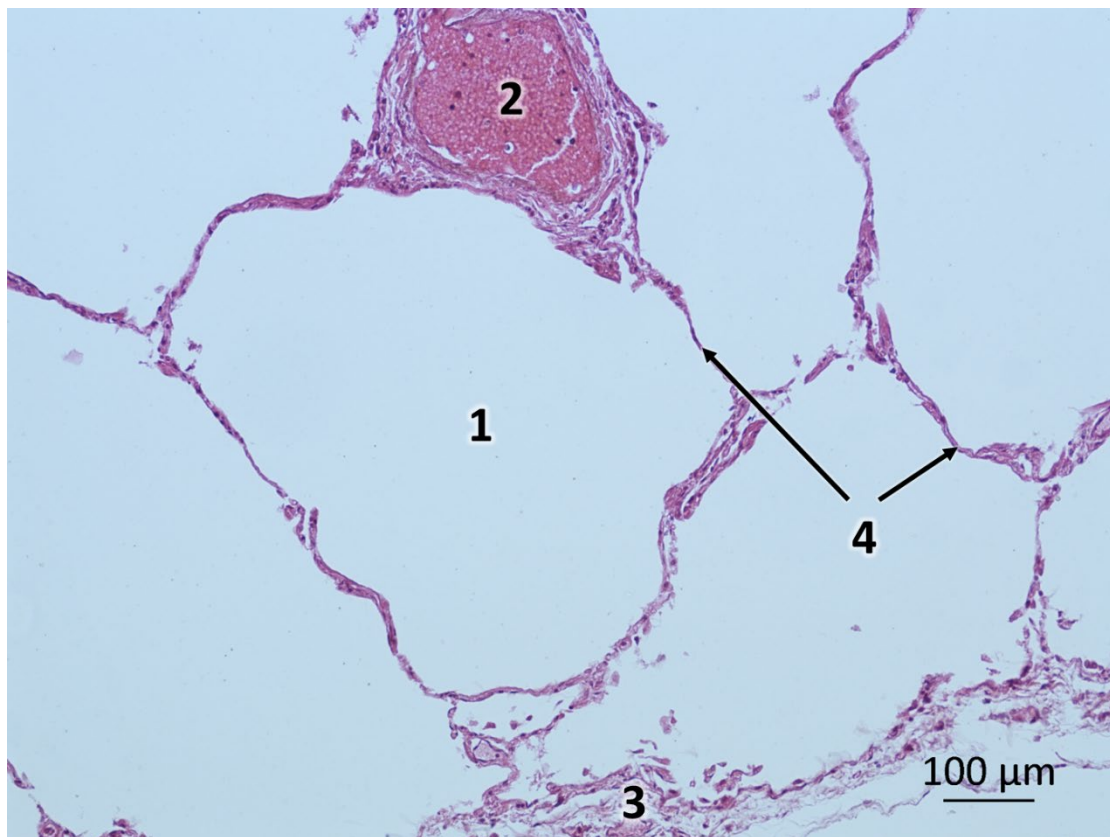
Slika 9.3.5: Pljuča. 1 – alveolarni vod; 2 – alveolarna vrečka; 3 – alveoli; 4 – vezivni intersticij.

9.3.6 Pljučni mešički

Pljučni mešički (**alveoli**; slika 9.3.6a) so obdani z eno plastjo **alveolarnega epitelijskega** iz dveh tipov alveolarnih epitelijskih celic (**pneumocitov**):

- 95 % je **pneumocitov I**, ki so izjemno nizke, **ploščate** epitelijske celice;
- 5 % je **pneumocitov II**, ki so **izoprizmatske žlezne** epitelijske celice. Izločajo **surfaktant** za zmanjševanje površinske napetosti in preprečevanje zlepljanja mešičkov.

Med dvema sosednjima alveoloma je **medalveolni pretin (interalveolarni septum)** s fibroblasti, elastičnimi in retikulinskimi vlakni, tkivnimi bazofilci, limfociti in kapilarami.



Slika 9.3.6a: Alveoli. 1 – lumen alveola; 2 – krvna žila; 3 – vezivni intersitcij; 4 – pneumociti I.

V njem se nahajajo tudi **pljučni (alveolarni) makrofagi**. To so monociti, ki so migrirali iz kapilar in v pljučih fagocitirajo bakterije, poškodovane eritrocite in prašne delce iz zraka, zato so lahko temno/črno obarvani in jih imenujemo tudi **prašnice** (slika 9.3.6c). Nekaj jih izkašljamo, lahko pa migrirajo in se odložijo v vezivno tkivo pljuč ali po limfnem sistemu dosežejo regionalne bezgavke.

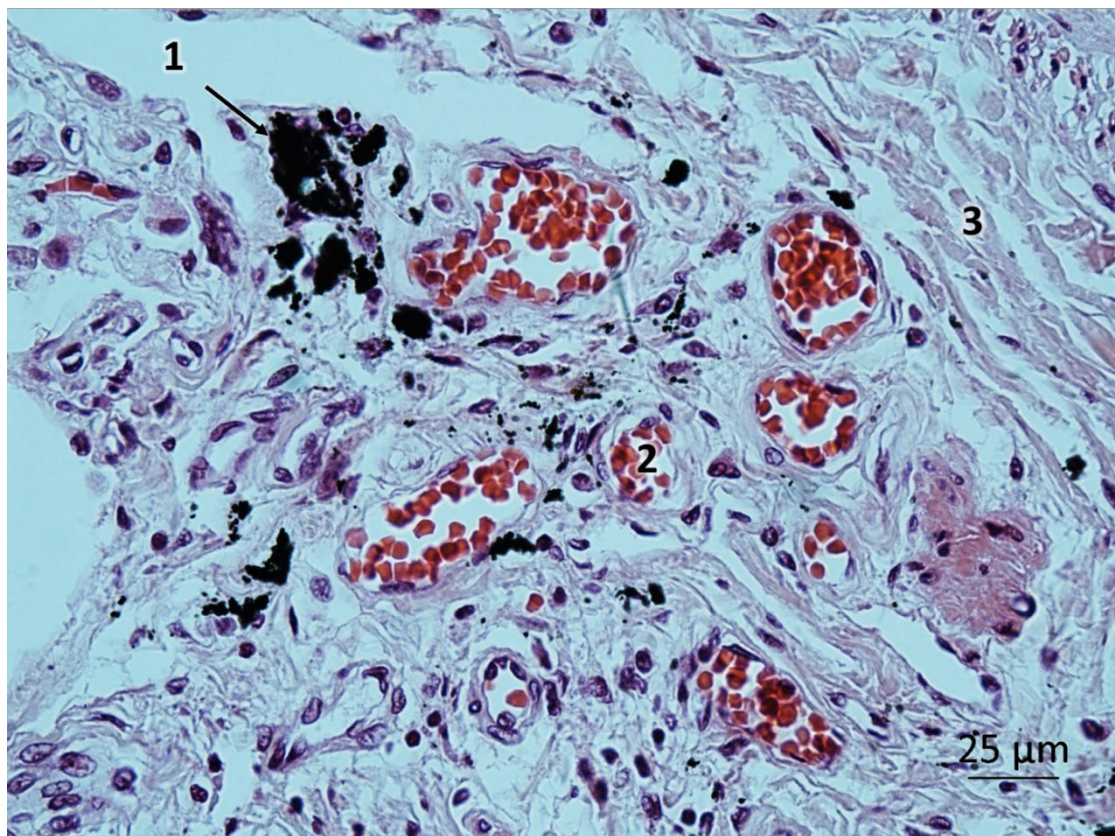
Zrak je od krvi ločen s t. i. **respiracijsko membrano** oz. **pljučno-krvno bariero** (slika 9.3.6b), ki jo od lumna alveola proti lumnu kapilare tvorijo:

- notranja površina alveolusa (pneumocit I),
- njegova bazalna membrana,
- intersticijski prostor,
- bazalna membrana kapilare,
- endotelna celica kapilare.

V pljučnem tkivu je veliko limfatskega tkiva, vezivno tkivo pljuč pa je izjemno bogato tudi z elastičnimi vlakni.



Slika 9.3.6b: Pljučno-krvna bariera. 1 – pneumocit I; 2 – krvna kapilara; 3 – lumen alveola.



Slika 9.3.6c: Prašnice v pljučih. 1 – prašnice; 2 – krvne kapilare; 3 – vezivno tkivo.

10 Prebavila

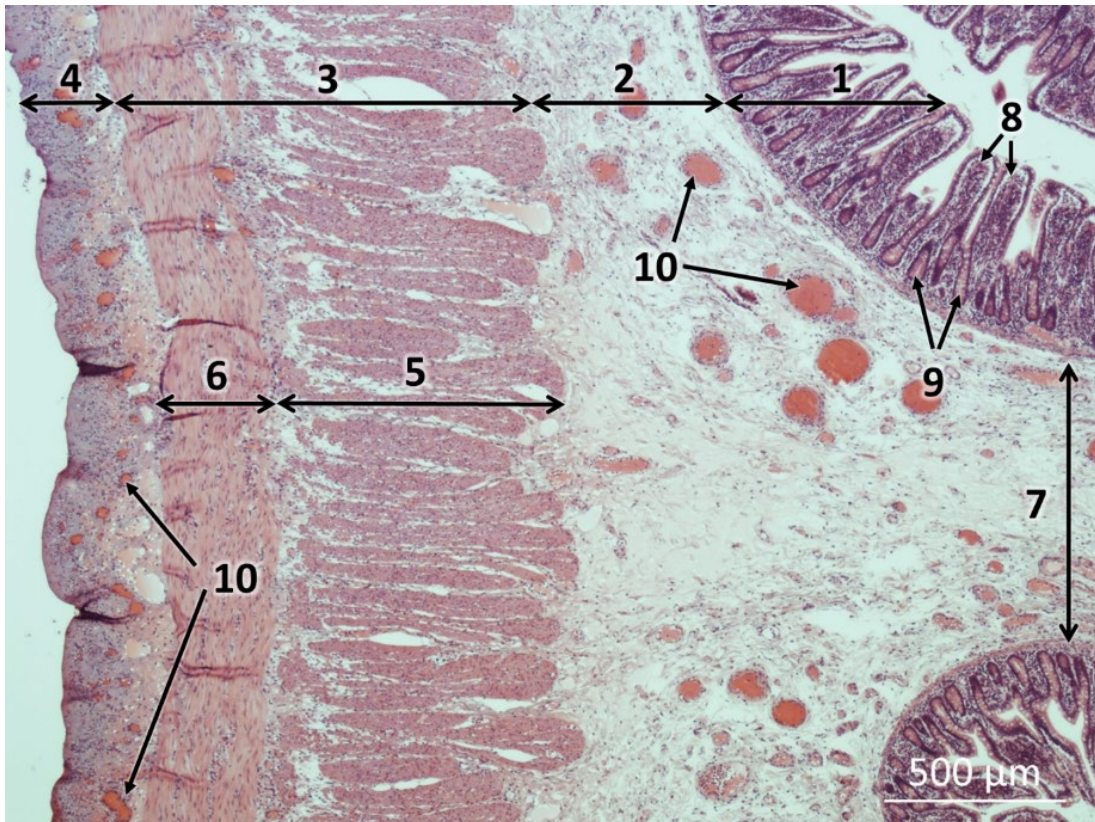
Prebavila so cevast sistem. Sestavljajo ga ustna votlina, žrelo, požiralnik, želodec, tanko črevo, debelo črevo, danka in zadnjik ter prebavne žleze: žleze slinavke, trebušna slinavka in jetra. Prebavne žleze sintetizirajo in izločajo snovi (prebavne sokove), ki po izvodilih potujejo v prebavno cev ter omogočajo normalno prebavo in presnovo. Hrana se prebavlja mehanično in kemijsko, sluznica prebavne cevi pa razgrajene snovi absorbira v kri.

Stena prebavne cevi (slika 10a) ima vzdolž celotne dolžine podobno **osnovno zgradbo iz štirih ovojnic**: sluznice (*tunica mucosa*), podsluznice (*tunica submucosa*), mišične ovojnice (*tunica muscularis*) in vezivne ovojnice (*tunica serosa adventitia*).

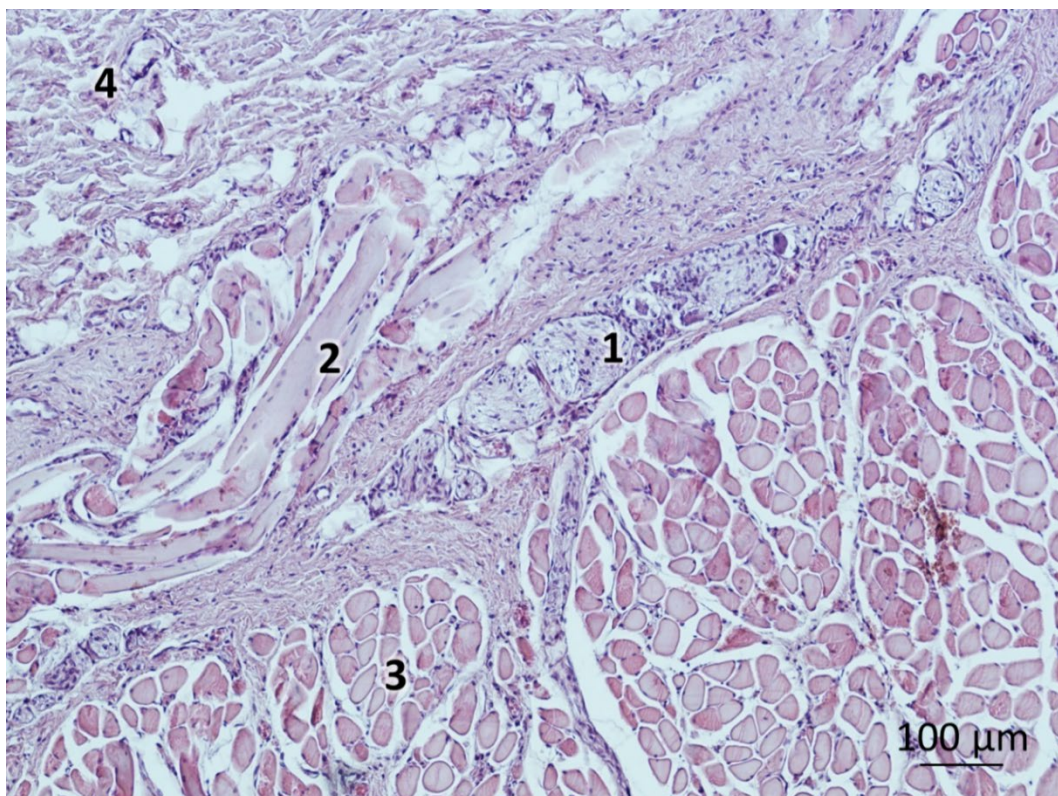
1. **Sluznica** (*tunica mucosa*), mejna plast ob svetlini (lumnu) prebavne cevi, je iz treh plasti:
 1. **epitelijske plasti** (*lamina epithelialis mucosae*), ki jo, odvisno od funkcije posameznega dela prebavne cevi, gradi:
 - večskladni ploščati epitelij (ustna votlina, žrelo, požiralnik in analni kanal) ali
 - enoskladni visokoprizmatški epitelij (želodec, tanko črevo in debelo črevo).
 2. **Vezivne plasti** (*lamina propria, lamina propria mucosae*), ki je v osnovi iz rahlega vezivnega tkiva s številnimi retikularnimi vlakni.
 - Odvisno od dela prebavne cevi, so lahko v *l. propriji* prisotne tudi enostavne ali razvejane **cevaste žleze**.

- V tej plasti je tudi veliko prostih celic, zlasti limfocitov, zato ga nekateri avtorji opisujejo tudi kot **limforetikularno vezivno tkivo**.
 - Vsebuje še manjše krvne in limfne žile ter živce.
3. **Mišične plasti** (*lamina muscularis mucosae*), ki je iz gladke mišičnine.
2. **Podsluznica** (*tunica submucosa, tela submucosa*) je iz rahlega veziva z večjimi krvnimi in limfnimi žilami ter živci, ki tvorijo **Meissnerjev živčni pletež** (*plexus submucosus*). V požiralniku in dvanajstniku vsebuje tudi **žleze**.
3. **Mišična ovojnica** (*tunica muscularis*) omogoča peristaltično gibanje prebavne cevi in je iz dveh plasti mišičnine – **notranje krožne** (*stratum circulare*) in **zunanje vzdolžne** (*stratum longitudinale*). Njuno aktivnost uravnava **mienterični (Auerbachov) živčni pletež** (slika 10b), ki se nahaja v vezivnem tkivu med obema mišičnima plastema, od žrela do danke.
4. **Vezivna ovojnica** (*tunica adventitia, t. serosa*) je periferna plast prebavne cevi.
- Od ust do požiralnika prebavno cev obdaja ovoj rahlega vezivnega tkiva (*t. adventitia*) s krvnimi in limfnimi žilami ter maščobnimi celicami.
 - Večino preostale prebavne cevi, ki leži znotraj trebušne votline (naprej od zadnjega dela požiralnika, ki prodre skozi diafragmo), pokriva **potrebušnica** (*peritoneum*; peritonej) ali **serozna mrena** (*tunica serosa*), ki se nadaljuje in obdaja tudi celotno notranjo steno trebušne votline. V potrebušnici ločimo:
 1. tanko vezivno plast (*lamina propria serosae*) in
 2. epitelno plast (*lamina epithelialis serosae*) iz enoslojnega ploščatega epitelija; **mezotelija**.

V sluznici vseh delov prebavnega trakta se nahajajo tudi posamezne **enteroendokrine celice**, ki proizvajajo hormone in sodelujejo pri uravnavanju prebavnih procesov. Podrobnejša zgradba posameznih odsekov prebavne cevi je odvisna od njihovih funkcij.



Slika 10a: Vzdolžni prerez stene prebavne cevi na predelu tankega črevesa. 1 – sluznica; 2 – podsluznica; 3 – mišična ovojnica; 4 – vezivna ovojnica; 5 – krožna mišičnina; 6 – vzdolžna mišičnina; 7 – krožna guba; 8 – črevesna resica; 9 – Lieberkühnove kripte; 10 – krvna žila.



Slika 10b: Mienterični živčni pletež v požiralniku (1) med krožno (2) in vzdolžno (3) potekajočo plastjo mišične ovojnice. 4 – podsluznica.

10.1 Jezik

Zgornja površina **jezika** je hrapava, značilna je specializirana sluznica z **jezičnimi papilami**, v katerih so **okušalne brbončice**. Spodnja površina jezika je gladka, skozi zelo tanko sluznico lahko vidimo vene. Jezik je sestavljen pretežno iz **skeletne mišičnine**. Omogoča okušanje, sodeluje pri mehanični obdelavi hrane v ustni votlini in njenem požiranju pa tudi pri proizvodnji zvoka in oblikovanju govora.

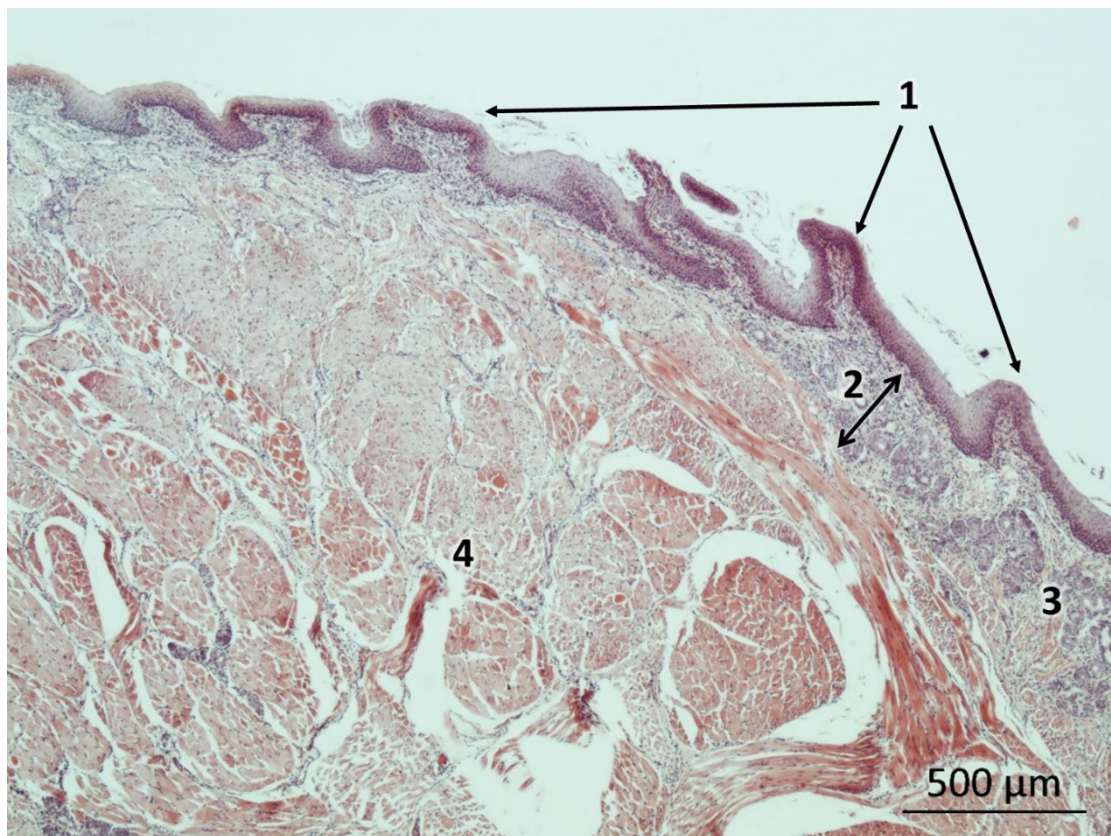
Histološka zgradba (slika 10.1a):

1. **Sluznica** (slika 10.1b):

1. **Epitelijska plast**: večskladni ploščati epitelij, ki na mestih poroženeva.
2. **Vezivna plast**: vezivno tkivo, ki se boči v epitelij in tvori papile. V *l. propriji* jezika so tudi krvne žile in **male žleze slinavke**.
3. **Mišična plast**: gladke mišične celice.

2. **Podsluznica**: fibrilarno vezivo, krvne žile, živci.

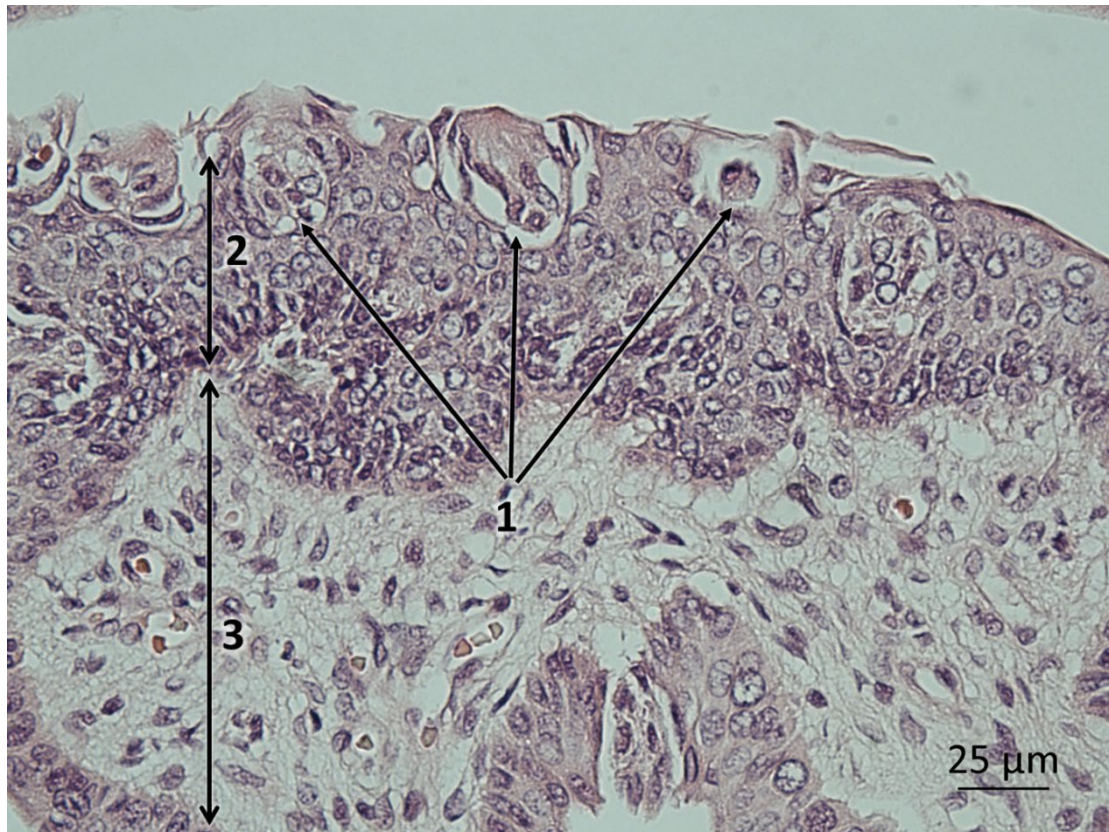
3. **Mišična ovojnica**: v več smereh potekajoča **skeletna mišičnina**. Snopi mišičnih vlaken se med seboj močno prepletajo in so orientirani **pravokotno eden na drugega**.



Slika 10.1a: Jezik. 1 – papile; 2 – vezivna plast sluznice z žlezami slinavkami (3); 4 – skeletna mišičnina.

Papile jezika so lahko nitaste, listaste, otočkaste ali gobaste. **Nitaste** so najštevilčnejše, močno keratinizirane in ustvarjajo grobo površino jezika za manipulacijo hrane. Največje in pretežno na robovih jezika so **gobaste**, ki niso keratinizirane.

Epitelij predvsem **otočkastih** in **listastih papil** vsebuje tudi **okušalne brbončice**. To so skupki **čutnih celic** (**kemoreceptorjev**) **z mikrovili**, ki omogočajo okušanje. V vsaki brbončici so poleg čutnih celic (50–150) tudi **oporne** in **bazalne celice**.



Slika 10.1b: Sluznica jezika. 1 – okušalne brbončice; 2 – epitelij; 3 – vezivna plast sluznice.

10.2 Žleze slinavke

V ustno votlino svoje produkte izlivajo tudi **žleze slinavke**. To so **večcelične mešane žleze**, sestavljene iz albuminoznih in mukoznih žleznihi celic. **Albuminozne žlezne celice** izločajo tekočo, redko slino, ki je bogata s proteini in vsebuje ptialin ter amilazo. **Mukozne žlezne celice** izločajo bolj gosto, vlečljivo in sluzasto slino. Produkti žleznihi celic se po žleznihi izvodilih stekajo v svetlino prebavne cevi.

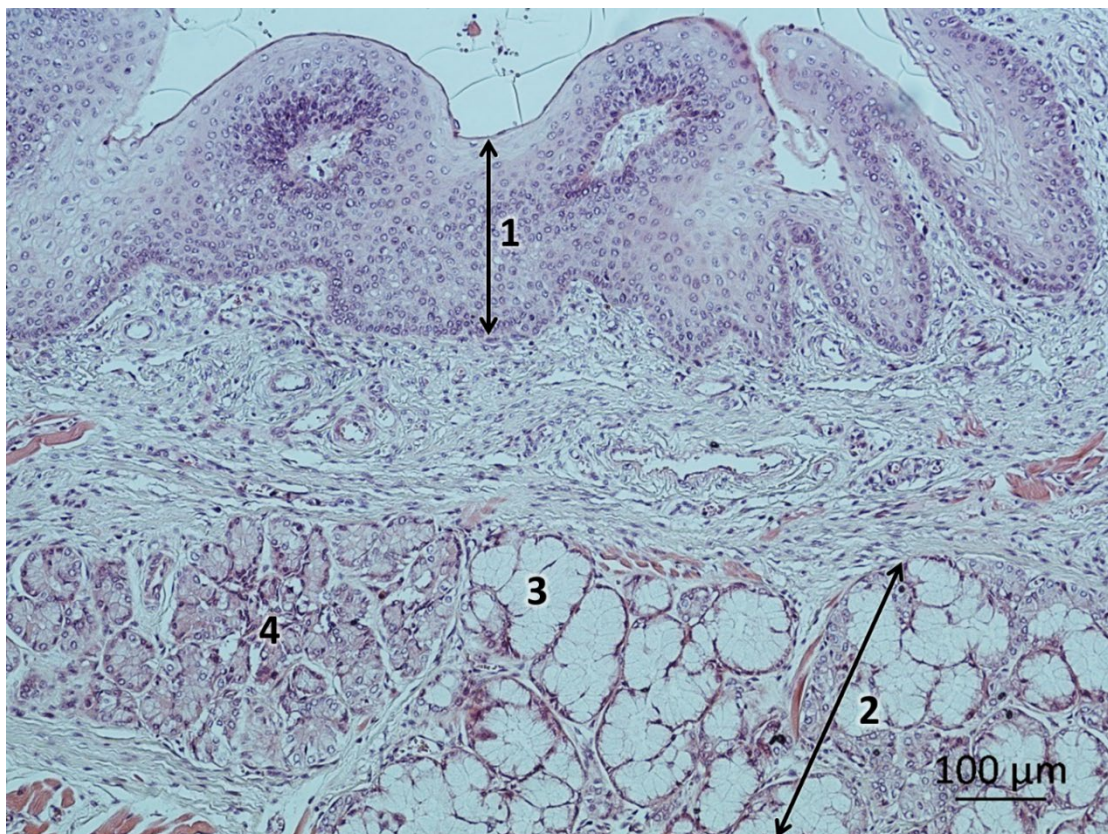
Ločimo male in velike žleze slinavke. **Male slinavke** se nahajajo v *lamini propriji* sluznice ustne votline in jezika (slika 10.2).

Velike slinavke so parne žleze, obdane s čvrstim vezivom, ki jih tudi deli na režnje in režnjiče. Njihov sekretijski del poleg **seroznih** in **mukoznih žleznihi celice** sestavljajo tudi **mioepiteljske celice**, ki sodelujejo pri izločanju sline.

Glede na mesto žleze ločimo:

- **obušesne slinavke**, ki so albuminozne žleze mešičkastega tipa;
- **podčeljustne slinavke**, ki so mukoalbuminozne žleze cevasto-mešičkastega tipa (prevladujejo serozni acinusi);
- **podjezične slinavke**, ki so albuminomukozne žleze cevasto-mešičkastega tipa (prevladujejo mukozni tubuli).

Kjer se v istem **acinusu** pojavljajo tako serozne kot tudi mukozne žlezne celice, je v preparatu pogosto vidna specifična razporeditev le-teh: albuminozne žlezne celice v obliki polmeseca obdajajo mukozne celice (**Ebner-Giannuzzijev polmesec**).



Slika 10.2: Žleze slinavke v jeziku. 1 – epiteljska plast sluznice; 2 – žleze slinavke; 3 – mukozne žlezne celice; 4 – serozne žlezne celice.

10.3 Požiralnik

Požiralnik je cevasta struktura, po kateri se prevaja hrana od žrela do želodca.

Histološka zgradba (slika 10.3a):

1. **Sluznica:**

1. **Epitelijska plast:** večskladni ploščati neporoženi epitelij, Langerhansove celice.
2. **Vezivna plast:** vezivno tkivo, ki tudi v tem predelu tvori **papile**. Vsebuje žile in na prehodu požiralnika v želodec tudi **mukozne kardialne žleze**.
3. **Mišična plast:** gladke mišične celice. Običajno je jasno razvita le v spodnjem delu.

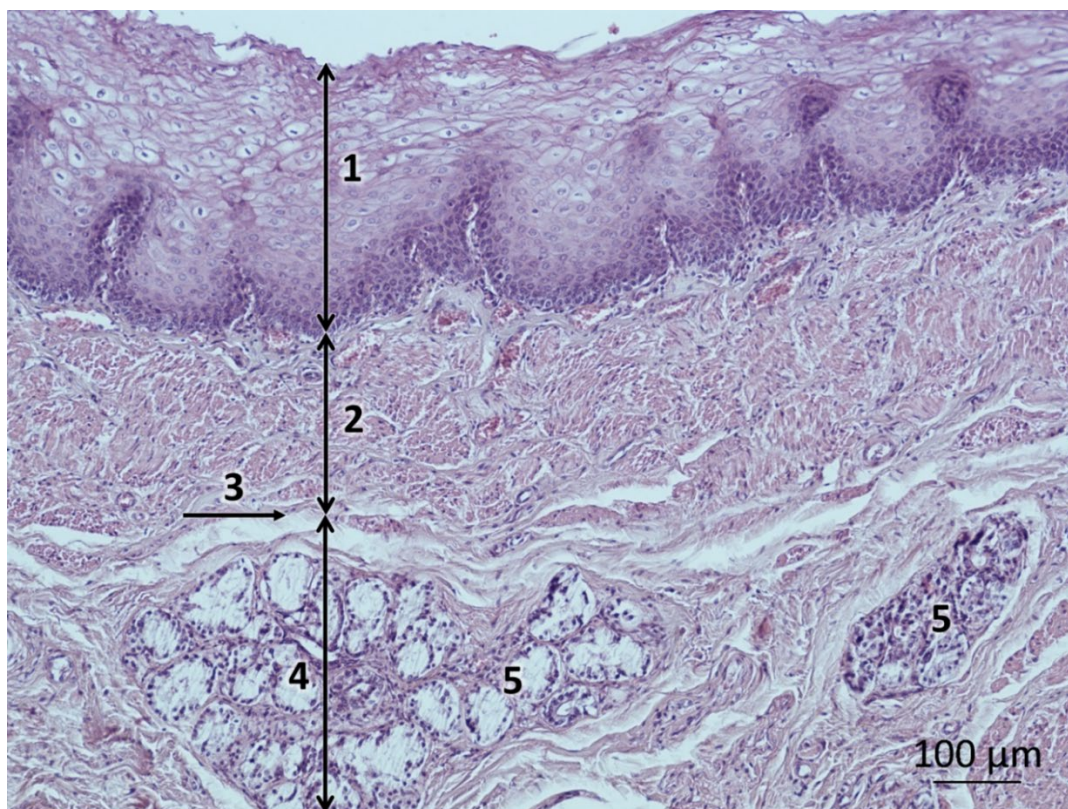
2. **Podsluznica:** fibrilarno vezivo, **mešane mukozne žleze** (*glandulae oesophageae*), žile, živci (Meissnerjev živčni pletež), limfatsko tkivo, maščobne celice.

3. **Mišična ovojnica:** dve plasti mišičnine, med njima je mienterični (Auerbachov) živčni pletež.

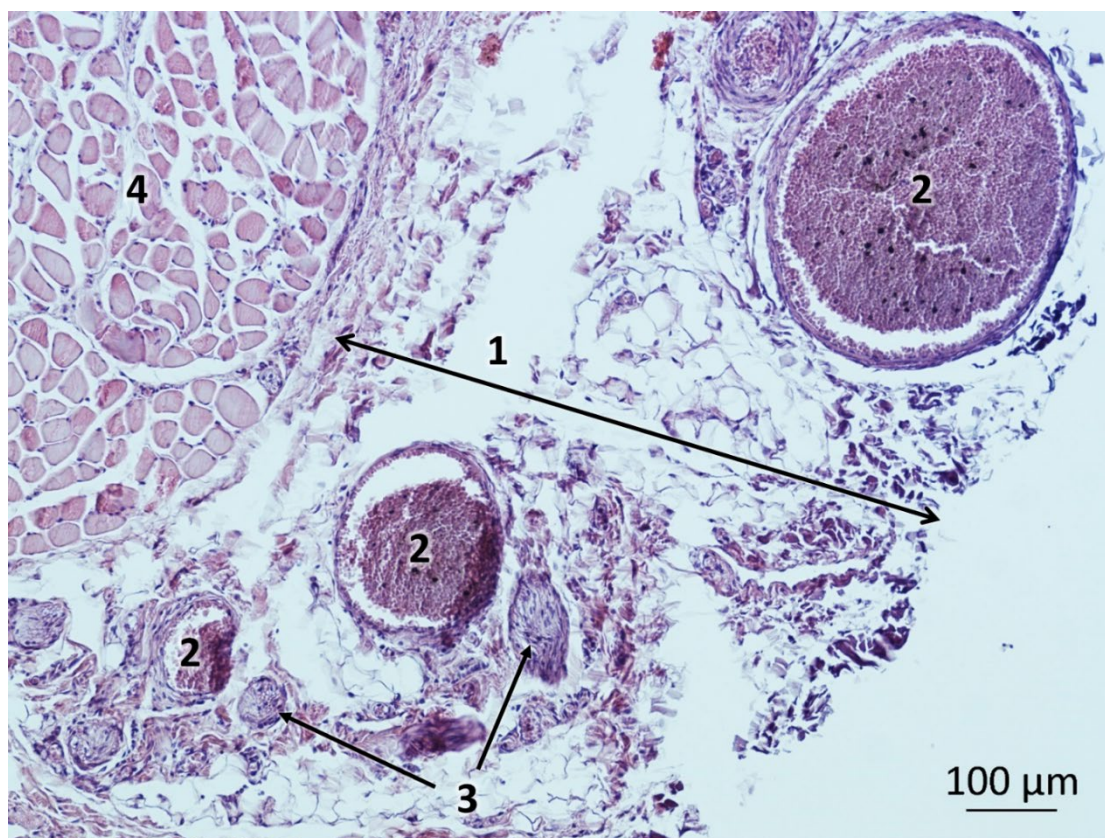
- V zgornji tretjini požiralnika je mišičnina v tej plasti **skeletna**.
- V srednjem, prehodnem, delu je *t. muscularis* deloma sestavljena iz **gladkih in deloma iz skeletnih mišičnih celic**.
- V zadnji tretjini je **mišičnina gladka**, tako kot v preostalih delih prebavne cevi.

4. **Vezivna ovojnica** (slika 10.3b):

- zgornji del požiralnika obdaja ***t. adventitia***: vezivo, žile, maščobno tkivo,
- spodnji del pa ***t. serosa***: vezivo, enoskladni ploščati mezotelij.



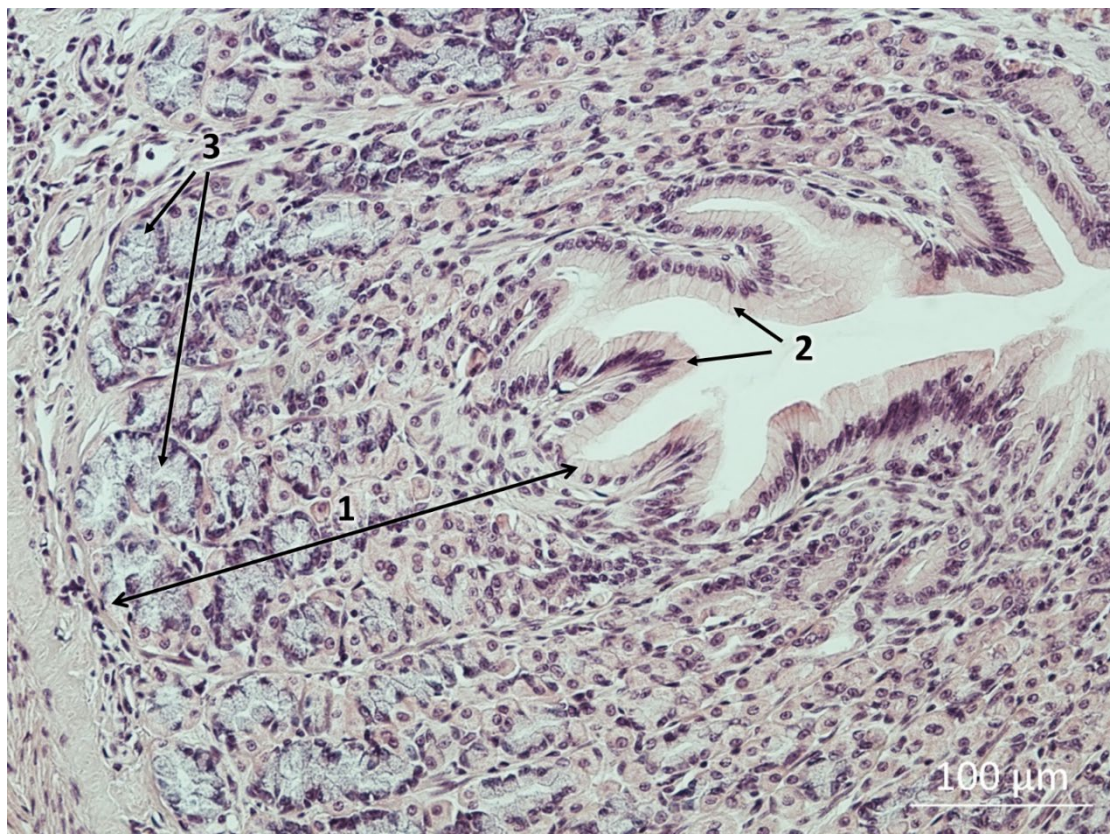
Slika 10.3a: Sluznica in podsluznica požiralnika. 1 – epiteljska plast sluznice; 2 – vezivna plast sluznice; 3 – mišična plast sluznice; 4 – podsluznica; 5 – mešane seromukozne žleze.



Slika 10.3b: Vezivna ovojnica požiralnika. 1 – *tunica adventitia*; 2 – krvna žila; 3 – živec; 4 – mišična ovojnica.

10.4 Želodec

V **želodcu** se zaužita hrana pomeša z izločkom želodčne sluznice, ki vsebuje klorovodikovo kislino in encime. Notranja površina želodca je prekrita z debelo plastjo **sluzi** in se mestoma ugreza v t. i. **želodčne jamice**, ki se globlje nadaljujejo v cevaste **želodčne žleze** (*glandulae gastricae*). **Enoslojni žlezni epitelij** teh žlez vsebuje različne vrste **žleznih celic**, ki proizvajajo izločke: **mukus**, **HCl**, **pepsinogen** in **hormone**. V vsako želodčno jamico se odpira več želodčnih žlez.



Slika 10.4a: Sluznica želodca. 1 – želodčne žleze; 2 – površinske mukoidne celice; 3 – žlezne celice.

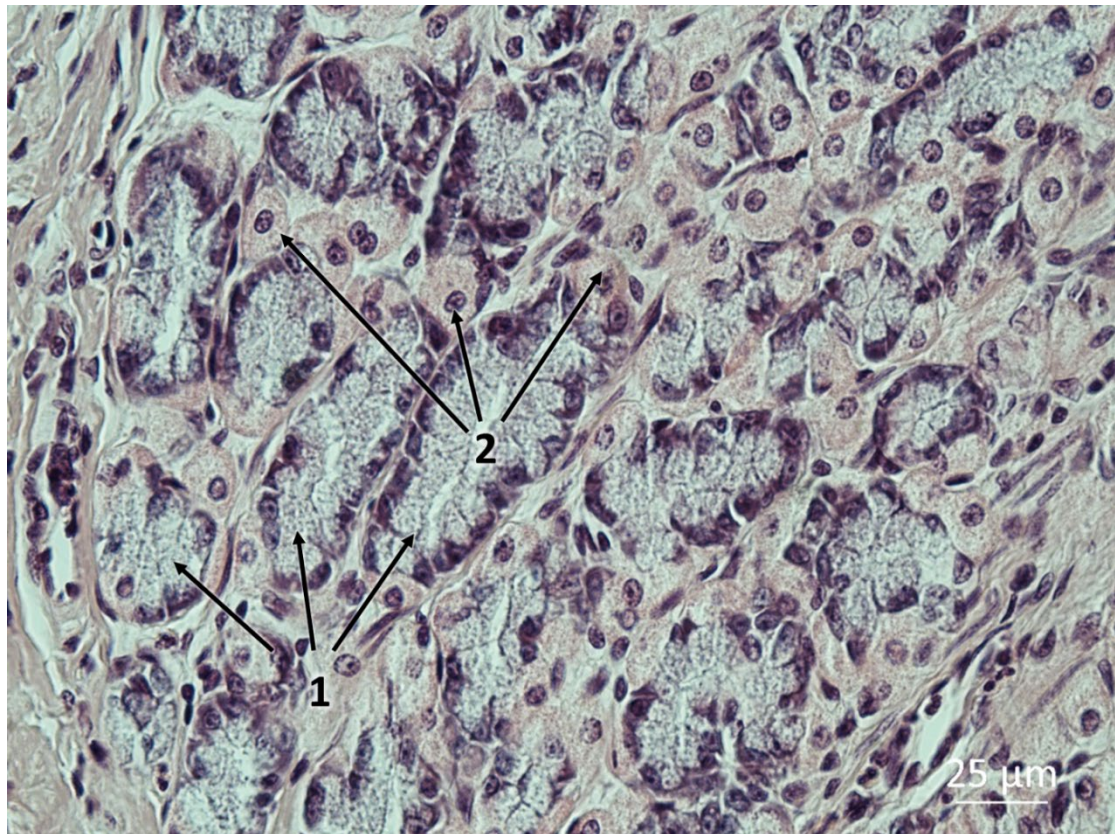
Histološka zgradba:

1. **Sluznica** (slika 10.4a):

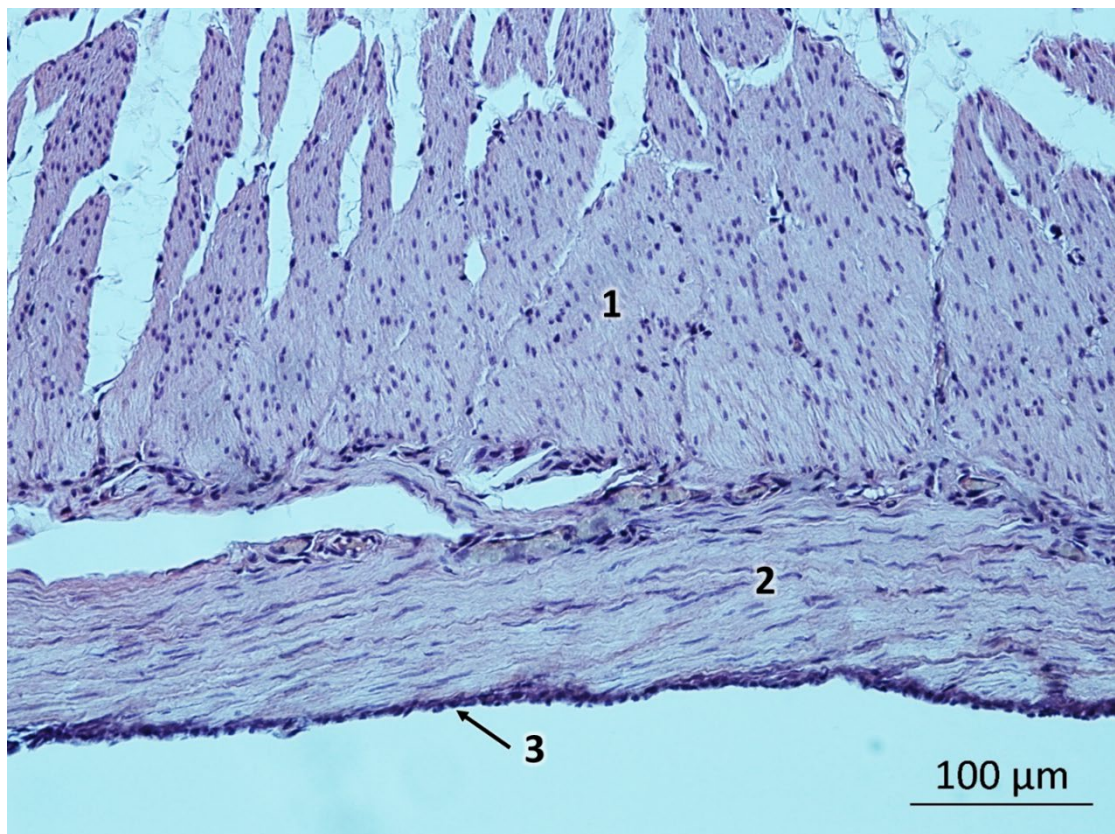
1. **Epitelijska plast**: enoskladni visokoprizmatški epitelij.

- Na površini ga sestavljajo predvsem **površinske mukoidne celice** (sekrecijski epitelij), ki izločajo **mukus** (bazičen izloček z mucinom), varovalni glikoprotein.
- Tem podobne so **mukoidne vratne celice** (**mukozne vratne celice**) na prehodu površine v želodčne jamice, ki prav tako izločajo **mukus**, le da je njihov izloček manj bazičen.

- Predvsem v vratnem delu žlez, pa tudi globlje, se med njimi posamično nahajajo **acidogene** ali **parietalne celice** (slika 10.4b), ki so nekoliko **večje** in **okrogle** ali **piramidaste oblike** ter imajo **eozinofilno citoplazmo**. Pogosto imajo dve jedri. Izločajo **klorovodikovo kislino (HCl)** in intrinzični faktor, pomemben za absorpcijo vitamina B12.
 - Predvsem **v bazalnem delu želodčnih žlez** se v skupkih nahajajo **pepsinogene** ali **glavne zimogene celice** (slika 10.4b). Te so **izoprizmatske** ali **piramidaste oblike** z **bazofilno citoplazmo** in sferičnimi jedri. Izločajo **pepsinogen** (predhodnik **pepsina**) in želodčno lipazo.
 - Med naštetimi celicami so še **nediferencirane regenerativne celice**, pomembne za stalno obnavljanje želodčne sluznice, in
 - **enteroendokrine celice**, ki izločajo gastrointestinalne **hormone** in **nevrotransmitorje** (**gastrin**, **serotonin**), pomembne za regulacijo prebave. Tudi te so okrogle ali piramidaste oblike in imajo blede citoplazmo.
2. **Vezivna plast:** večji del *l. proprije* zapolnjujejo **želodčne žleze**, ki se ugrezajo iz površine. **Parietalne** in glavne zimogene celice vsebujejo le želodčne žleze osrednjega dela želodca (*fundus* in *corpus*), v vhodnem (*cardia*) in izhodnem (*antrum* in *pylorus*) predelu pa želodčne žleze izločajo le sluz in nekatere hormone, saj ne vsebujejo specifičnih acidogenih in pepsinogenih celic.
3. **Mišična plast:** krožne gladke mišične celice.
2. **Podsluznica:** retikularno vezivo, maščobne celice, žile, mezigovnice.
3. **Mišična ovojnica** (slika 10.4c): gladka mišičnina v **treh plasteh**, mienterični živčni pletež.
4. **Vezivna ovojnica** (slika 10.4c) je **t. serosa**: vezivo, enoskladni ploščati mezotelij.



Slika 10.4b: Želodčne žleze. 1 – pepsinogene celice; 2 – acidogene celice.



Slika 10.4c: Mišična in vezivna ovojnica želodca. 1 – prečni prerez gladke mišičnine; 2 – vzdolžni prerez gladke mišičnine; 3 – *tunica serosa*.

10.5 Tanko črevo

Tanko črevo, dolžine tri do pet metrov, je najdaljši del prebavne cevi. Razdelimo ga na dvanajstnik (*duodenum*), zgornje črevo (tešče črevo, *jejunum*) in spodnje črevo (vito črevo, *ileum*). V njem poteka kemijska prebava hrane in absorpcija hranil pa tudi vitaminov, elektrolitov in vode. Tanko črevo je pomembno za imunsko obrambo pred bakterijskimi in virusnimi patogeni ter antigeni v zaužiti hrani in sodeluje pri imunskem odzivu na alergene.

Absorpcijska površina tankega črevesa **je na več nivojih močno povečana** (slika 10a in slika 10.5a):

1. Notranja površina tankega črevesa je nagubana že na makroskopskem nivoju. Vidne so **krožne gube**, ki jih tvorita **sluznica** in **podsluznica**.
2. Celotna sluznica je nadalje nagubana in tvori prstaste podaljške, **črevesne resice**, katerih gostota in dolžina se proti *ileumu* zmanjšuje. Posamezne resice so sestavljene iz **enoskladnega visokoprizmatskega epitelija** in **vezivne plasti sluznice** (*l. proprije*). V rahlem vezivu slednje so krvne kapilare in slepa limfna kapilara za absorpcijo hranil.
3. **Apikalna plazmalema** posameznih celic črevesnega epitelija (**enterocitov**) je diferencirana v **mikrovile**, ki povečajo apikalno površino celic in s tem tudi učinkovitost procesov absorpcije hranil.



Slika 10.5a: Sluznica in podsluznica tankega črevesa. 1 – resica; 2 – Lieberkühnova kripta; 3 – mišična plast sluznice; 4 – podsluznica; 5 – čašaste celice; 6 – krvna žila.

Med črevesnimi resicami se v vezivno plast sluznice ugrezajo **Lieberkühnove kripte** (slika 10.5b). To so enostavne ali razvejane cevaste črevesne žleze.

Histološka zgradba:

1. Sluznica:

1. Epitelijska plast: enoskladni visokoprizmatški epitelij, ki ga sestavlja **več tipov celic**.

- **Na površini črevesnih resic** ga tvorijo:
 - **enterociti**, ki s povečano površino apikalne plazmaleme omogočajo hitro absorbiranje hidrofilnih spojin;
 - enocelične **čашaste žleze**, ki izločajo sluz.
- **Kjer se epitelij ugrezne v Lieberkühnove kripte**, ga sestavljajo predvsem:
 - **Panethove celice** (v bazalnem delu kript), ki izločajo baktericidni lizocim.
 - **Enteroendokrine** (enterokromafine) celice (na dnu kript), ki nadzorujejo izločanje hormonov, ki uravnavajo gibanje črevesa.
 - Matične ali **regenerativne celice**, iz katerih se diferencirajo vsi ostali tipi epiteljskih celic tankega črevesa.
 - **Mukozne čашaste celice** (v kriptah).
 - **Celice M**, ki prenašajo antigene do makrofagov v tankem črevesu, se v epiteliju pojavljajo nad limfnimi folikli, ki so pogosti v vezivni plasti sluznice.

2. Podsluznica: fibroelastično vezivo, Meissnerjev živčni pletež, limfociti, tkivni bazofilci, plazmatke, histiociti, krvne in limfne žile. V dvanajstniku so v podsluznici tudi **mukoidne Brunnerjeve žleze**, ki izločajo **sluz** in **bikarbonatne ione** (nevtralizirajo kisel pH želodca).

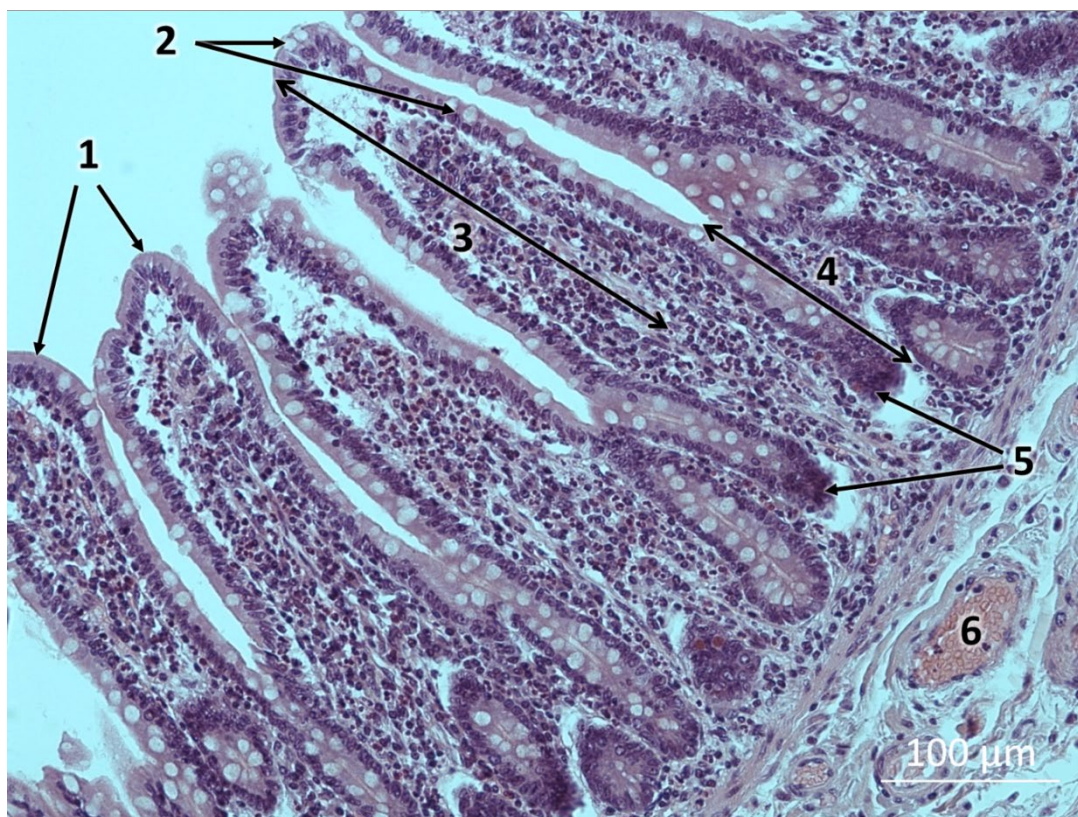
3. Mišična ovojnica: dve plasti gladke mišičnine in mienterični živčni pletež med njima.

4. Vezivna ovojnica je **t. serosa**: vezivo, enoskladni ploščati mezotelij.

Zelo pomembna lastnost črevesnega epitelija je obnavljanje. V enem dnevu se odlušči in nadomesti 1,7 milijarde epiteljskih celic tankega črevesa. Črevesni epitelij se popolnoma obnovi v enem tednu.

Proces obnove je odvisen od citokinov, hormonov, rastnih faktorjev in interakcij med celicami. Obnovo omogočajo v veliki meri regenerativne matične celice, ki se nahajajo v bazi kript. Imajo dve pomembni lastnosti: sposobnost samoobnavljanja in zmožnost generiranja vseh **petih različnih tipov diferenciranih epiteljskih celic** sluznice tankega črevesa, tj. enterocitov ali absorpcijskih celic, mukoznih ali čашastih celic, enteroendokrinih

celic, Panethovih celic in celic M. Diferenciacija matičnih celic v različne epiteljske celice je gensko regulirana.



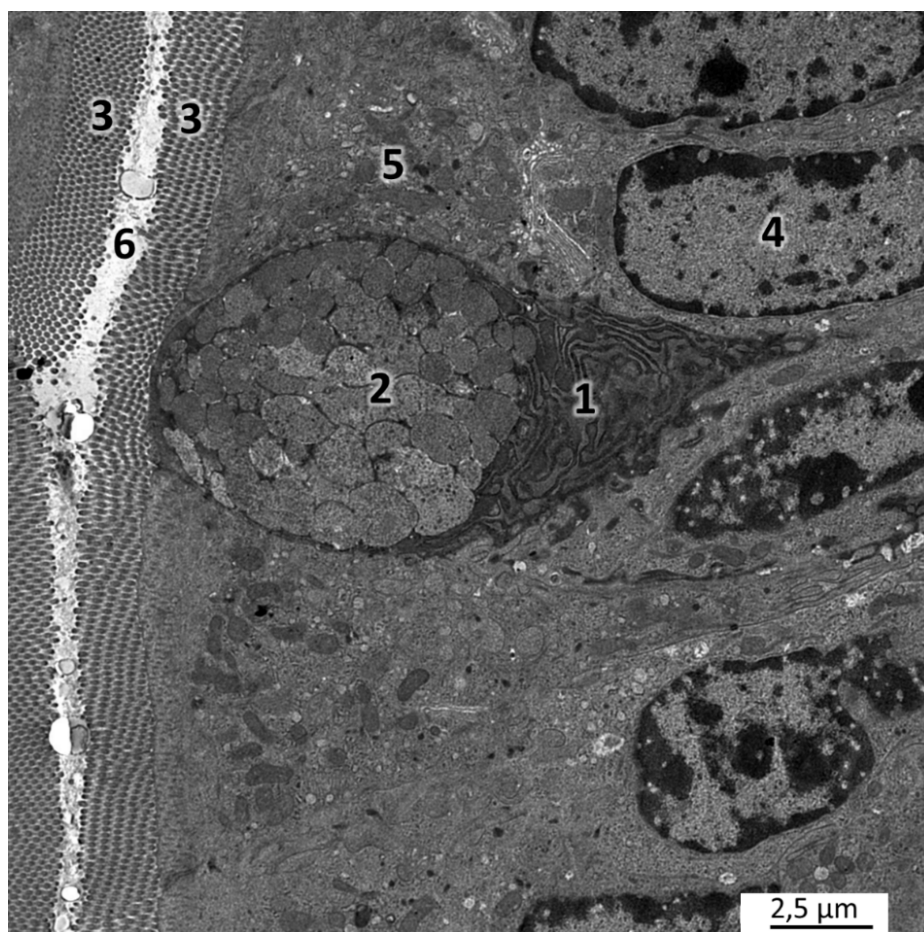
Slika 10.5b: Črevesne resice. 1 – enterociti; 2 – čašaste celice; 3 – resica; 4 – Lieberkühnova kripta; 5 – Panethove celice; 6 – krvna žila v podsluznici.

Vsak tip celic ima svoj specifični način diferenciacije, dokončno diferencirane celice pa so nato specializirane za **opravljanje specifičnih funkcij**:

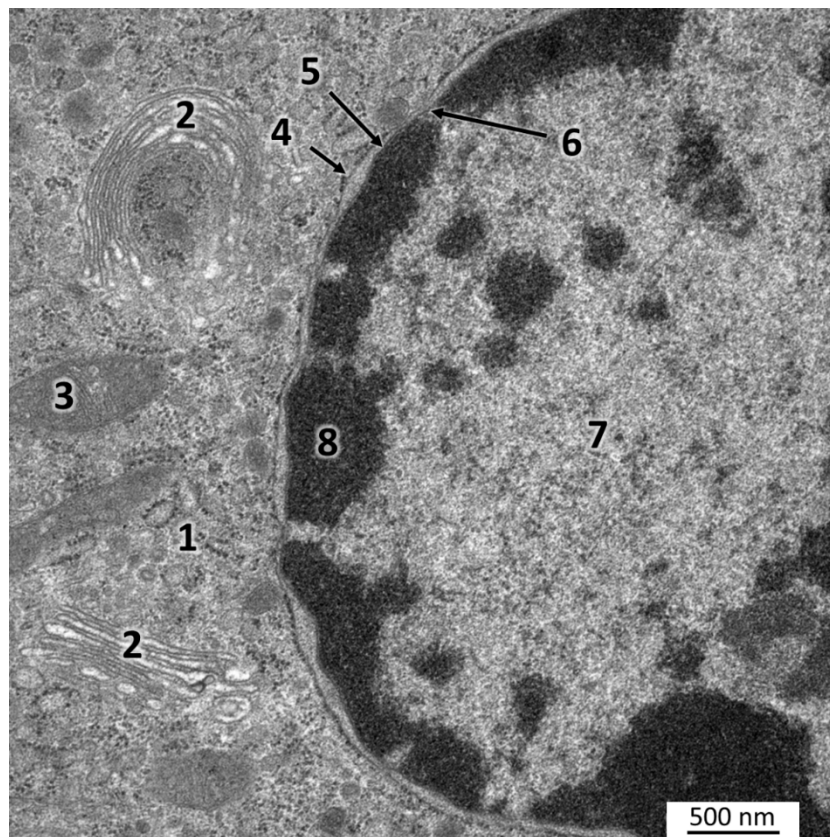
- **Enterociti** so absorpcijske celice, ki imajo **apikalno plazmalemo** diferencirano v **mikrovile**. V apikalni plazmalemi so številni proteini, ki omogočajo transportne procese, npr. transportni protein za prenos natrijevih kationov in glukoze (SGLT1), transportni proteini za prenos aminokislin, transportni protein za maščobne kisline tipa 4 (FATP4).
- V **bazolateralni plazmalemi** so transportni proteini za aminokisline, transportni protein za glukozo in natrij-kalijeva črpalka.
- **Čašaste** ali **mukozne celice** (sliki 10.5.c in 10.5d) izločajo kisli in nevtralni zaščitni **mukus**. Zagotavljajo zaščito tankega črevesa pred strižnimi napetostmi in kemičnimi poškodbami. Delež čašastih celic narašča od dvanajstnika proti debelemu črevesu.
- **Enteroendokrine** ali **nevroendokrine** celice uravnavajo delovanje tankega črevesa z izločanjem peptidnih hormonov in bioaktivnih aminov, npr. serotonina, sekretina,

somatostatina in motilina. Opisanih je okoli petnajst različnih podtipov enteroendokrinih celic glede na morfologijo in izražanje specifičnih intestinalnih hormonov ter ekspresije različnih genskih markerjev.

- **Panethove celice** so v bazi Lieberkühnovih kript. Sodelujejo pri prirojeni imunosti in uravnavanju črevesne flore. **Vsebujejo sekrecijske vezikle** s specifičnimi beljakovinami (lizocim, pepsin in tripsinski inhibitorji).
- **Celice M** so del mononuklearnega fagocitnega sistema. Nahajajo se nad limfatičnimi folikli. Celice M sprejmejo antigen iz lumna tankega črevesa s pomočjo endocitoze, fagocitoze ali transcitoze in omogočajo transport mikroorganizmov in delcev iz črevesnega lumna v *lamino proprijo*. V *lamini propriji* pride do interakcije s celicami imunskega sistema. Za celice M so značilne močne medcelične povezave – **tesni stiki**. Le-ti predstavljajo fizično pregrado patogenim mikroorganizmom. Kljub slednji lahko nekateri antigeni infiltrirajo pregrado celic M in okužijo bližnje celice. Po selektivni endocitozi antigenov in njihovem prenosu v intraepitelijske makrofage in limfocite se celice M preselijo v bezgavke. Tam se sproži imunski odziv.



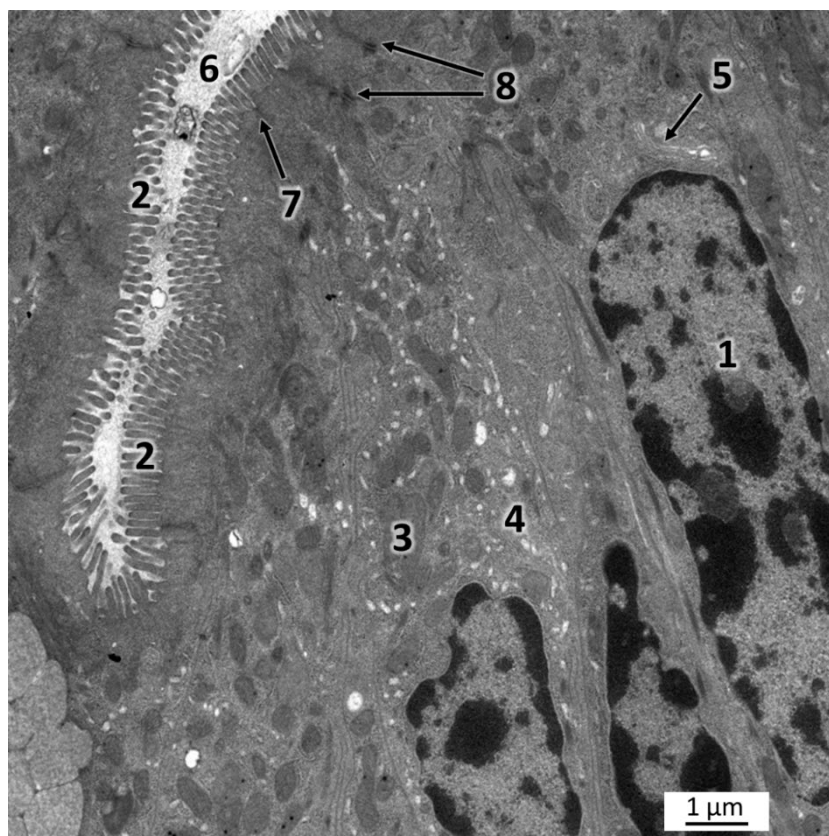
Slika 10.5c: Enocelična čašasta žleza. 1 – zrnati endoplazemski retikulum; 2 – sekrecijski vezikli; 3 – mikrovili; 4 – jedro absorpcijske celice; 5 – mitohondrij; 6 – lumen tankega črevesa.



Slika 10.5d: Dobro razvit endomembranski sistem v citoplazmi čašaste celice. 1 – zrnati endoplazemski retikulum; 2 – Golgijev aparat; 3 – mitohondrij; 4 – zunanja jedrna ovojnica; 5 – notranja jedrna ovojnica; 6 – jedrni porni kompleks; 7 – evkromatin; 8 – heterokromatin.

10.5.1 Podrobna zgradba absorpcijskih celic

Enterociti (slika 10.5.1a) so primer **absorpcijskih celic**. **Absorpcija** je proces privzemanja snovi iz okolice s pomočjo specifičnih proteinov v plazmalemi. Absorpcijske celice so **visokoprizmatske oblike**. Glavne značilnosti podrobne zgradbe celic, ki opravljajo funkcijo sprejemanja snovi iz svoje okolice, so povečana površina apikalne plazmaleme zaradi **mikrovilov** in **tesni stiki**.

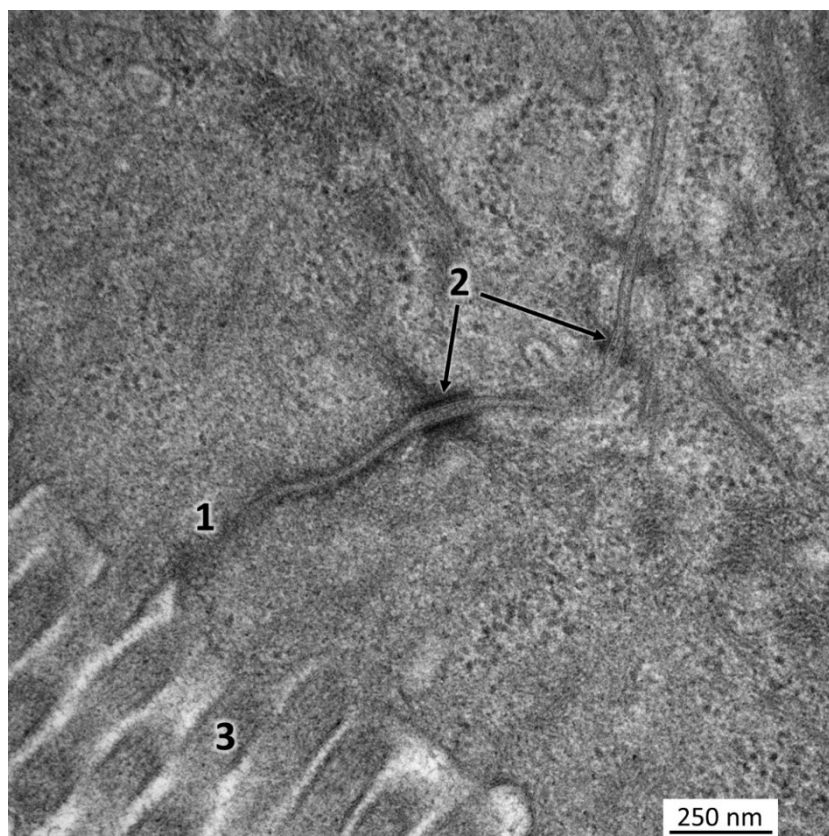


Slika 10.5.1a: Absorpcijske celice tankega črevesa. 1 – jedro; 2 – mikrovili; 3 – mitohondrij; 4 – zrnati endoplazmatski retikulum; 5 – Golgijev aparat; 6 – lumen tankega črevesa; 7 – tesni stik; 8 – dezmosom.

Tesni stiki (slika 10.5.1b) so specializirane strukture, ki razmejujejo plazmalemo epitelne celice v apikalno plazmalemo in bazolateralno plazmalemo ter **vzdržujejo polarizacijo** celice tako, da preprečujejo lateralno difuzijo lipidov in membranskih proteinov iz apikalnega v bazolateralni predel in obratno. Hkrati **preprečujejo nenadzorovano paracelularno prehajanje snovi** (po medceličnih prostorih) z ene strani absorpcijske celice na drugo; snovi lahko skozi absorpcijske celice prehajajo le s **transcitozo**.

Mikrovili so številni, drobni, tanki prstasti izrastki apikalne plazmaleme, katerih obliko vzdržujejo aktinski filamenti. V področju mikrovilov so v plazmalemi **prenašalni proteinski kompleksi**, s katerimi se snovi (npr. Na^+ in glukoza) selektivno transportirajo v celico. Pod mikrovili je terminalno mrežje, kjer se aktinski filamenti mikrovilov pripenjajo na intermediarne filamente. Povezava teh elementov citoskeleta omogoča pokončen položaj mikrovilov in njihovo nagibanje v smeri hranil.

V citoplazmi absorpcijskih celic so številni **mitohondriji** ter **lizosomi**, **endoplazemski retikulum** in **Golgijev aparat**. V gladkem endoplazemskem retikulumu absorpcijskih celic se iz prostih maščobnih kislin tvorijo lipoproteinski delci (LDL, HDL). Primer absorpcijskih celic so enterociti.



Slika 10.5.1b: Epitelijske celice so povezane s tesnimi stiki in dezmosomi. 1 – tesni stik; 2 – dezmosom; 3 – mikrovil.

10.6 Debelo črevo

Naslednji del prebavne cevi je debelo črevo, ki ga delimo na **blepo črevo** (*caecum*), **blepič** (*appendix*), **kolon** (*colon*), **danko** (*rectum*) in **zadnjik** (*anus*). Tukaj poteka predvsem absorpcija vode in elektrolitov, bakterijska razgradnja nerazgrajenih sestavin hrane in tvorba iztrebka.

Sluznica debelega črevesa ni **pokrita z resicami**, prav tako tudi ni **nagubana** (razen v danki) in ima v primerjavi s sluznico tankega črevesa bistveno več **člašlih celic**.

Cevaste črevesne žleze (**Lieberkühnove kript**) so tukaj **daljše** kot v tankem črevesu. **Panethove celice v njih niso prisotne**. Celotna podsluznica je tanjša kot v tankem črevesu in običajno **vsebuje več maščobnih celic**. Podsluznica vsebuje tudi **limfatične folikle**, ki so v tankem črevesu prisotni le v vezivni plasti sluznice (*l. propriji*), v podsluznici pa jih v tankem črevesu ni.

Histološka zgradba:

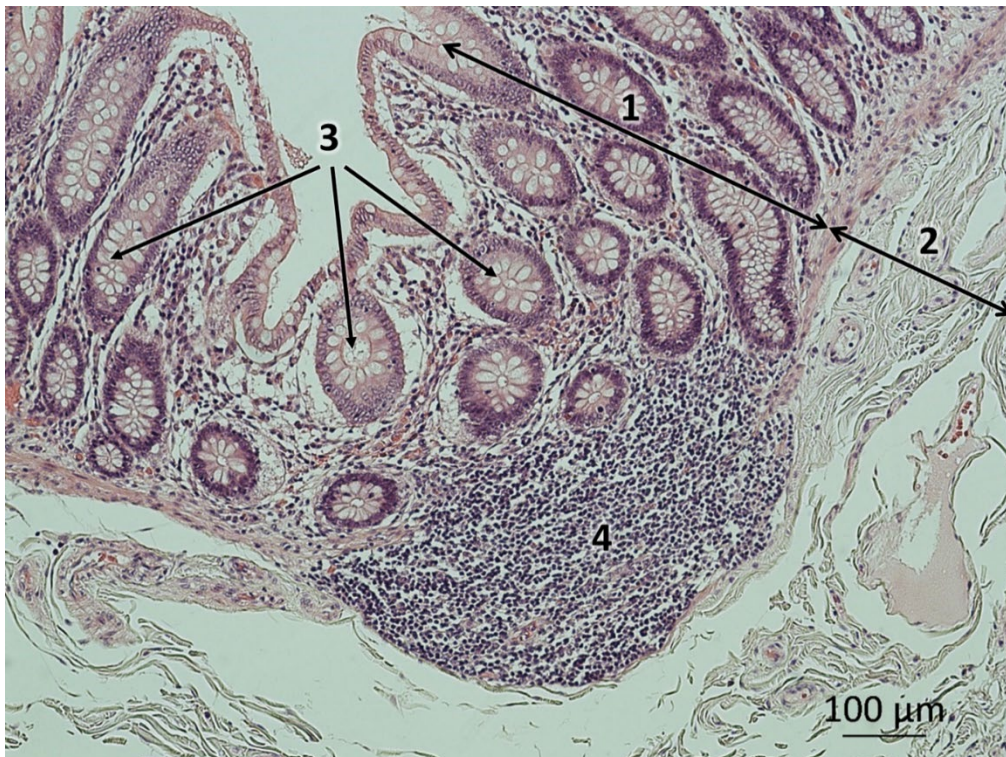
1. Sluznica (sliki 10.6a in 10.6b):

1. **Epitelijska plast:** enoskladni visokoprizmatški epitelij.
 - Prevladujejo enocelične **čашaste žleze**, med njimi so **kolonociti** z **mikrovili** in **celice M**.
 - V kriptah so poleg čašastih žlez še **regenerativne** in **enteroendokrine** celice (ni pa Panethovih celic).
2. **Vezivna plast:** vanjo se s površine ugrezajo **Lieberkühnovе kriptе**, tu pa so tudi **limfatični folikli** in posamezni limfociti ter druge **celice imunskega sistema**, manjše žile, živci.
3. **Mišična plast:** krožne gladke mišične celice.

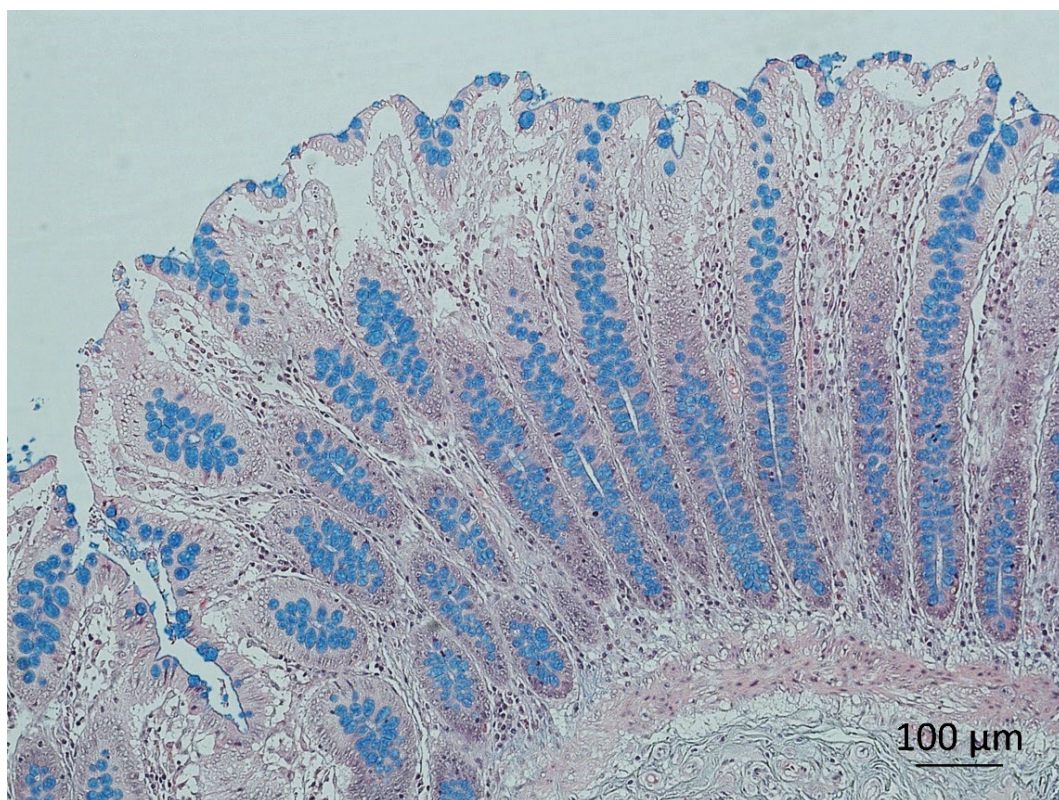
2. Podsluznica (slika 10.6a): fibroelastično vezivo, **limfatični folikli**, **maščobno tkivo**, Meissnerjev živčni pletež, limfociti, tkivni bazofilci, plazmatke, histioci, krvne in limfne žile.

3. Mišična ovojnica (slika 10.6c): dve plasti gladke mišičnine in mienterični živčni pletež med njima. Vzdolžna muskulatura je odebeljena v **tri trakaste strukture** (*teniae coli*), ki potekajo vzporedno z vzdolžno osjo črevesa.

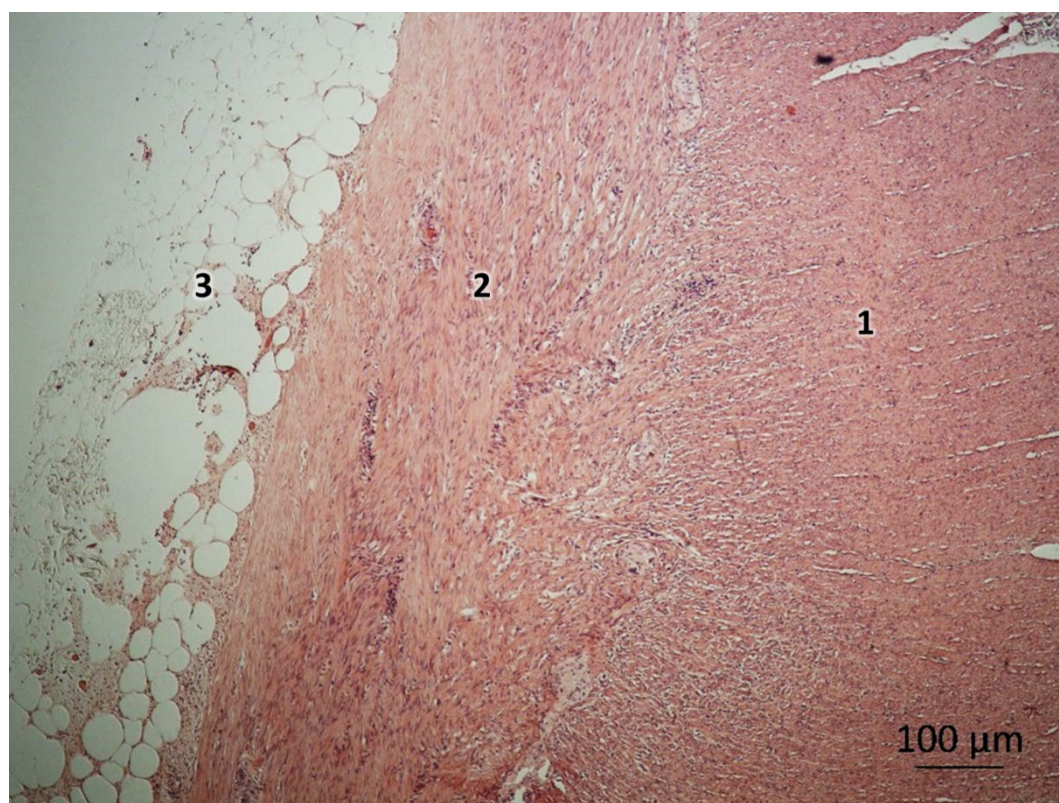
4. Vezivna ovojnica je *t. serosa* (slika 10.6c): vezivo, enoskladni ploščati mezotelij, **maščobne krpice**.



Slika 10.6a: Debelo črevo. 1 – sluznica; 2 – podsluznica; 3 – Lieberkühnovе kriptе; 4 – limfni folikel.



Slika 10.6b: Sluznica debelega črevesa. Sekrecijski vezikli čašastih celic so obarvani z alcianskim modrilom (barvanje po Kreibergu).

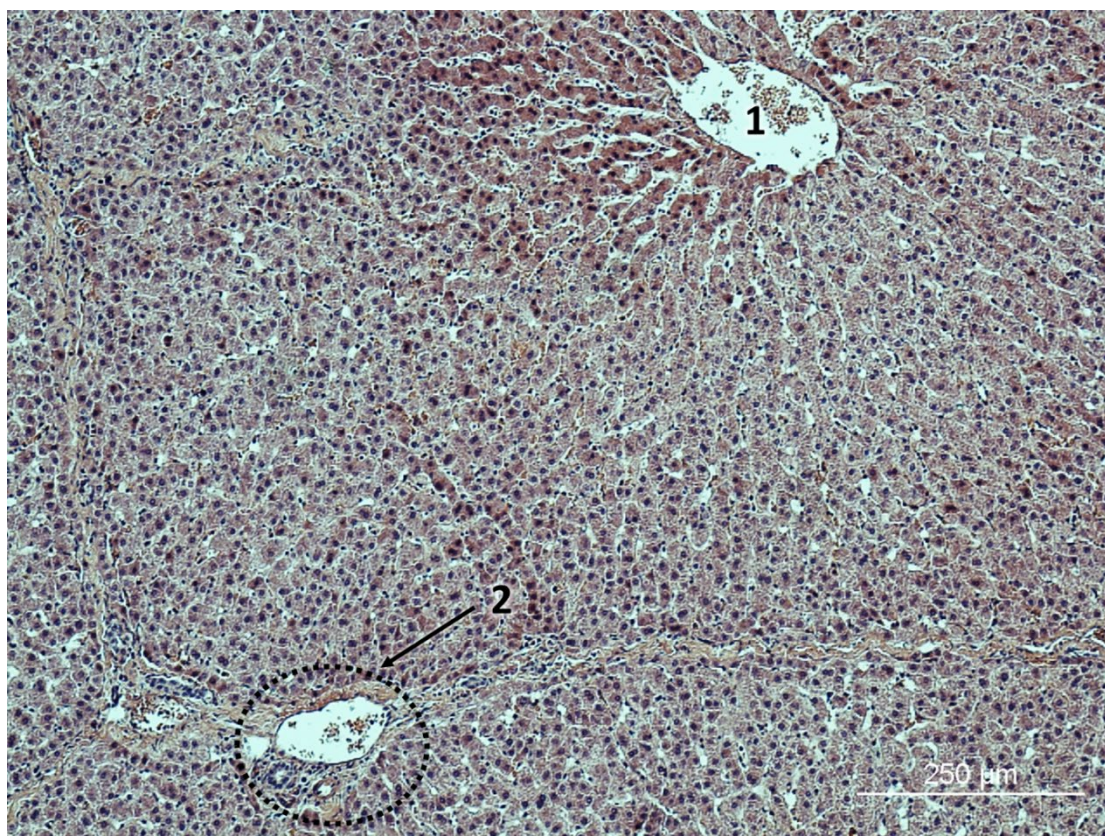


Slika 10.6c: Mišična in vezivna ovojnica debelega črevesa. 1 – krožna mišičnina; 2 – vzdolžna mišičnina; 3 – maščobno tkivo v vezivni ovojnici.

10.7 Jetra

Jetra so največja žleza in **osrednji presnovni organ** v človeškem telesu. Skladiščijo glikogen, v njih poteka razgradnja in razstrupljanje mnogih endogenih in eksogenih snovi.

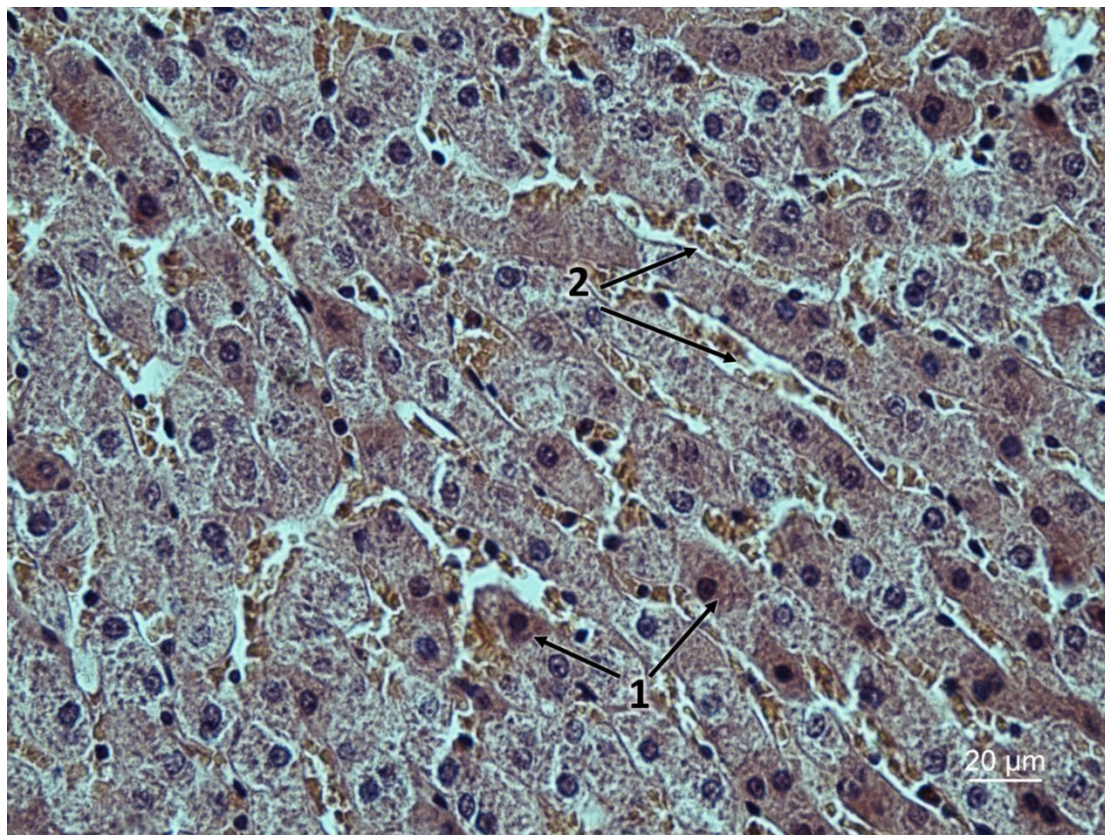
Površino jeter pokriva **vezivna kapsula**, ki se mestoma ugreza proti notranjosti in jih razdeli na **režnjiče** ali **lobule** (slika 10.7a). Ti so na prerezu **šesterokotne oblike** s premerom 1–2 mm.



Slika 10.7a: Jetrni režnjič. 1 – centralna vena; 2 – portalno polje.

Parenhim jeter in vsakega režnjiča tvorijo **jetrne celice** ali **hepatociti** (slika 10.7b). To so **poligonalne** epiteljske celice z **ezinofilno citoplazmo** in **okroglimi jedri**. Vsaka jetrna celica je vsaj na eni strani v stiku z **jetrnim sinusoidom** (sinusoidno kapilaro), kjer poteka absorpcija snovi iz krvi (npr. glukoze, aminokislin, odpadnih snovi), pa tudi sproščanje produktov sinteze hepatocitov (npr. beljakovin) v kri. Jetrne celice sintetizirajo številne krvne in koagulacijske beljakovine ter holesterol. Ena izmed mnogih funkcij jeter je tudi **proizvodnja žolča**, ki se shranjuje v **žolčniku** in se iz njega odvaja v tanko črevo, kjer sodeluje pri prebavi lipidov.

Jetрна celica je v stiku z **žolčno kapilaro**, kamor oddaja žolč, in s **krvnimi kapilarami**. Ob slednjih so **Kupfferjeve celice**.



Slika 10.7b: Parenhim jeter. 1 – hepatocit; 2 – kapilara z eritrociti.

Kri vstopa v jetra po dveh velikih žilah:

- **Oksigenirana kri** iz telesnega krvnega obtoka vstopa skozi **jetrno arterijo** in jih oskrbuje s kisikom.
- **Venska kri**, ki je bogata s hranili, a revna s kisikom, iz kapilarnih predelov vranice in trebušne slinavke ter iz prebavil v jetra priteka po **portalni veni** in predstavlja 75 % krvi, ki vstopa v jetra.

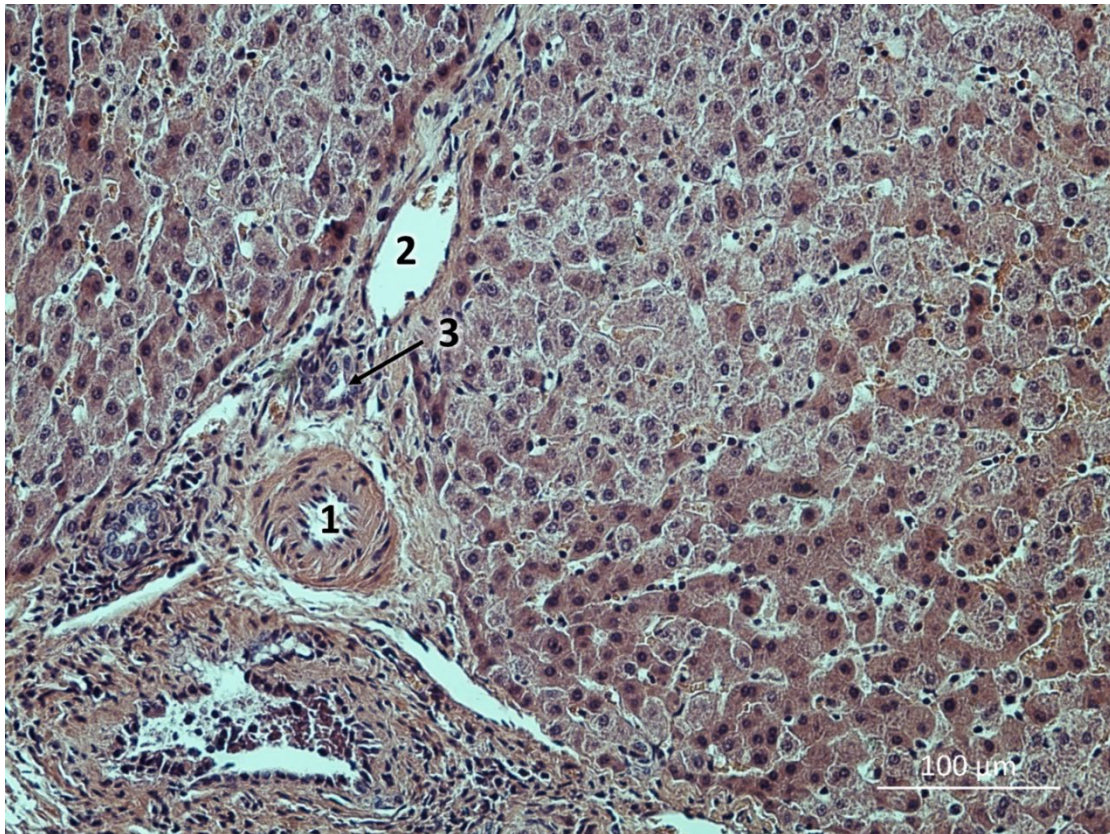
Obe žili se v jetrih razvejita in vodita kri med **jetrne režnjiče**.

V **interlobularnem vezivu** na stiku med robovi dveh sosednjih režnjičev je **portalno polje** (slika 10.7c), ki vsebuje **jetrno triado** in **limfne žile**.

Posamezno **triado vsakega portalnega polja sestavljajo:**

- **žolčni vod**, ki ga obdaja **enoslojni kubični do visokoprizmatški epitelij** in zbira žolč;
- **interlobularna arterija**: veja jetrne arterije, ki ima **manjši premer** in debelejšo plast *tunice medije* iz gladkih mišičnih celic kot vena, in
- **interlobularna vena**: veja portalne vene, ki ima **večji premer** in tanjšo steno kot arterija.

Interlobularna arterija hepatocyte oskrbuje s kisikom, kri v portalni veni pa do njih prinaša sveže absorbirana hranila iz prebavne cevi.



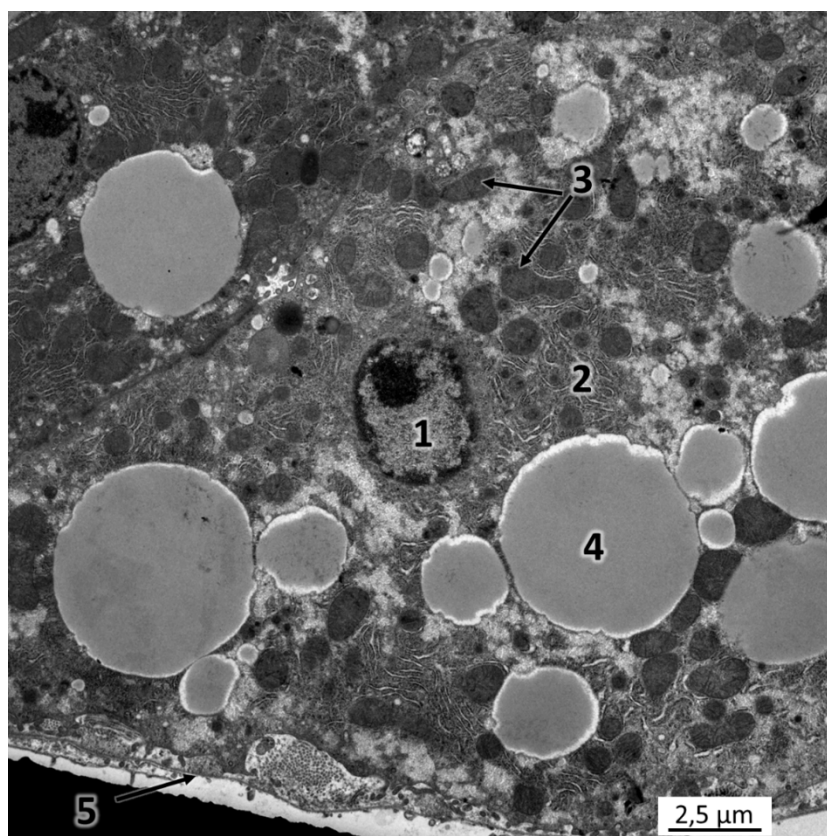
Slika 10.7c: Portalno polje. 1 – interlobularna arterija; 2 – interlobularna vena; 3 – žolčni vod.

Po **jetrnih sinusoidih** teče kri iz portalnih polj (interlobularnih ven in arterij) proti sredini vsakega režnjiča, kjer se zbira v **centralni veni**. Med jetrnimi celicami so tudi **žolčne kapilare**, v katere hepatocyte oddajajo **žolč**. Te se v smeri od središča vsakega režnjiča proti portalnim poljem stekajo v **žolčni vod jetrne triade**.

Centralne vene iz posameznih režnjičev se združijo v eno ali več **jetrnih (hepatičnih) ven** in vodijo kri nazaj v **spodnjo votlo veno**. Žolč se po žolčnih vodih zbere v **žolčniku**, od koder se skozi žolčevod sprošča v dvanajstnik, kjer sodeluje pri prebavi maščob.

10.7.1 Podrobna zgradba hepatocitov

Hepatociti so funkcionalno zelo raznolike celice, saj so **sekrecijske, presnovne, razstrupljevalne** in **založne celice**. Proizvajajo žolčne soli, holesterol in druge komponente žolča, ki se izločajo v žolčne kanale in pomagajo pri prebavi maščob. Sintetizirajo plazemske proteine, npr. albumin, faktorje strjevanja krvi (fibrinogen) ter transferin, in jih izločajo v kri. Hepatociti presnavljajo zdravila, toksine, hormone in alkohol ter izločajo produkte v kri ali žolč. Prav tako se v njih shranjujejo založne (rezervne) komponente, npr. maščobe in glikogen. Imajo zelo bogat zrnati in **gladki endoplazemski retikulum** (slika 10.7.1). V citoplazmi so **številni mitohondriji** in **Golgijev aparat**.



Slika 10.7.1: Hepatocit. 1 – jedro; 2 – zrnati endoplazemski retikulum; 3 – mitohondrij; 4 – lipidna kaplja; 5 – plazmalema.

10.8 Trebušna slinavka

Trebušna slinavka ali **pankreas** je žleza z **zunanjim** in **notranjim** izločanjem, obdana z **vezivno ovojnico**. Je pomembna **prebavna žleza**, ki sintetizira predstopnje vseh treh glavnih skupin encimov (proteaze, lipaze in amilaze), poleg tega pa izloča tudi hormone.

Vezivni pretini (rahlo vezivo), v katerih potekajo **krvne žile in izvodila eksokrinega dela žleze**, jo delijo v **režnjiče (lobule)**, od katerih je vsak razdeljen na še nekaj manjših lobulov, pri čemer je njihova velikost sorazmerna z velikostjo organizma. Tako imajo lobuli ljudi premer 1–10 mm, mišji lobuli pa le 0,5–1,5 mm.

Parenhim režnjičev tvorijo v glavnem **serozni žlezni acinusi** (eksokrini del) in **Langerhansovi otočki** (endokrini del) ter **izvodila**. **Eksokrini del**, ki ga sestavljajo v **acinuse urejene žlezne celice**, predstavlja 96–99 % parenhima ali celotnega prostornine trebušne slinavke. To je eksokrina **sestavljena mešičkasta serozna žleza**. Preostali del parenhima tvorijo manjši **skupki svetleje obarvanih celic**, endokrini mikroorgani – **Langerhansovi otočki**. To je **endokrini del** pankreasa.

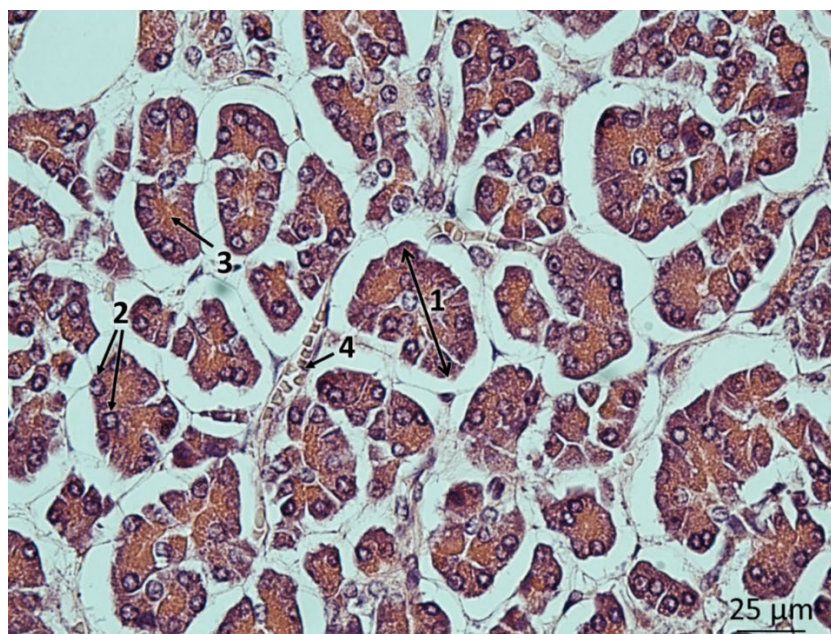
Zgradbo Langerhansovih otočkov (slika 12.3a) si bomo podrobneje pogledali v poglavju o endokrinem sistemu, med obravnavo prebavil pa se osredotočimo na eksokrini del trebušne slinavke.

10.8.1 Eksokrini del trebušne slinavke

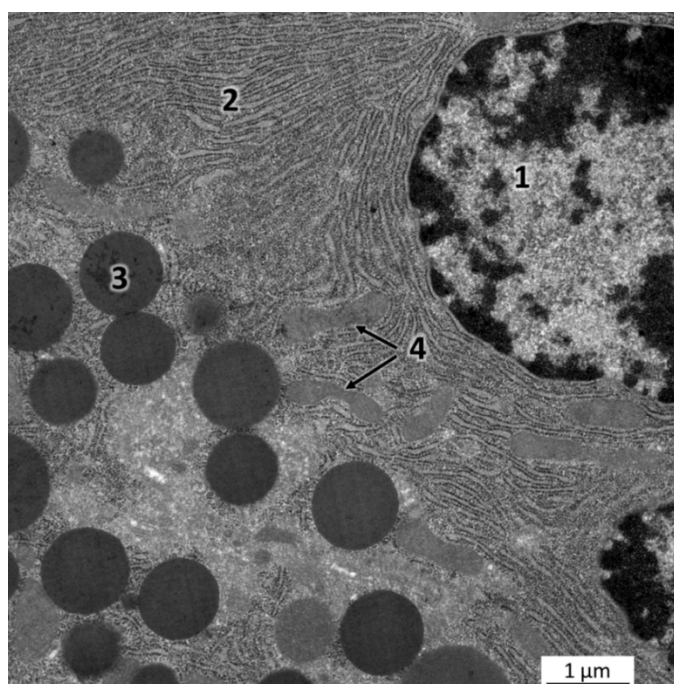
Eksokrini del trebušne slinavke (slika 10.8.1a) je sestavljen iz žleznih celic, urejenih v **kupulaste strukture (acinuse)** in medsebojno povezanih **kanalov** različnih velikosti, v katerih se proizvedeni **prebavni sokovi** iz acinusov zbirajo in skozi **glavni kanal (pankreatični vod)** izločijo iz pankreasa v prebavno cev (dvanajstnik).

Acinuse sestavljajo eksokrine **acinarne celice** (slika 10.8.1a) **piramidaste oblike** in z **bazalno nameščenim jedrom**. Zaradi zrnatega endoplazemskega retikuluma je ob barvanju z eozinom in hematoksilinom (HE-barvanje) citoplazma teh celic v bližini jedra tudi bolj **vijolično (bazofilno) obarvana**. V apikalnem delu citoplazme acinarnih celic so **acidofilni sekrecijski vezikli (cimogena zrnca)** s predstopnjami prebavnih encimov (cimogeni/proencimi), ki se izločajo skozi apikalno plazmalemo acinarnih celic v **lumen interkalarnega kanala**.

Ko opazujemo acinarne celice s presevnim transmissijskim mikroskopom, lahko vidimo njihovo **značilno ultrastrukturo**. **Zrnati endoplazemski retikulum** je zaradi intenzivne sinteze sekrecijskih produktov zelo obsežen in zapolnjuje velik del citoplazme okrog **okroglega jedra** (slika 10.8.1b), v apikalni citoplazmi so **številni sekrecijski vezikli** (sliki 10.8.1c in 10.8.1d), ki se skozi apikalno plazmalemo izločajo v lumen posameznega acinusa (slika 10.8.1c).



Slika 10.8.1a: Eksokrini del trebušne slinavke. 1 – acinus; 2 - jedro eksokrine celice; 3 – citoplazma eksokrine celice z cimogenimi zrci; 4 – kapilara z eritrociti.

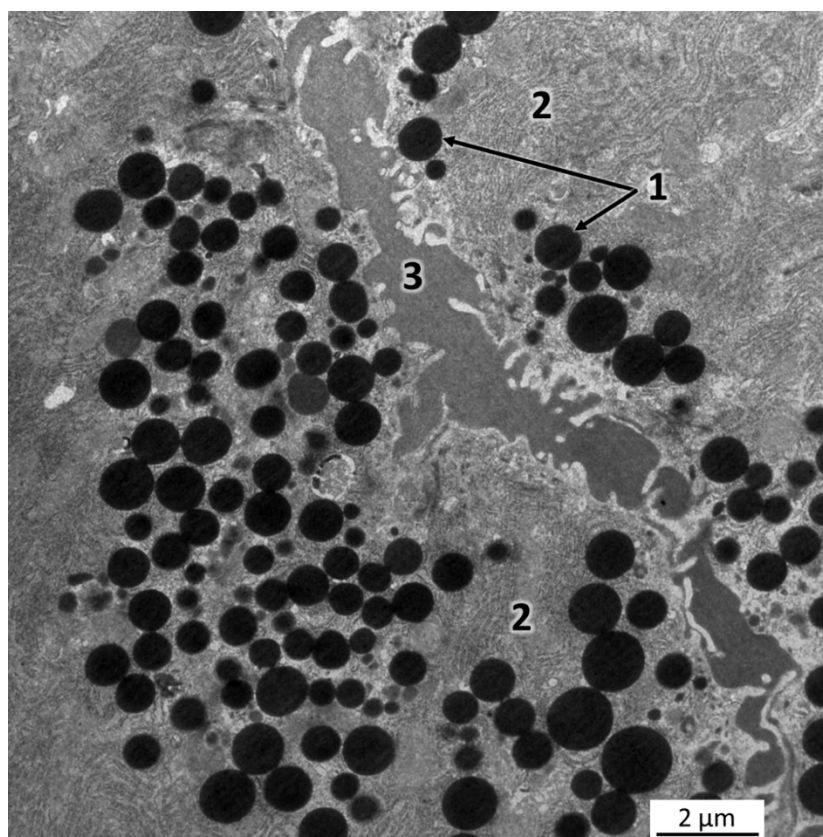


Slika 10.8.1b: Acinarna celica trebušne slinavke. 1 – jedro; 2 – zrnati endoplazemski retikulum; 3 – sekrecijski vezikel; 4 – mitohondrij.

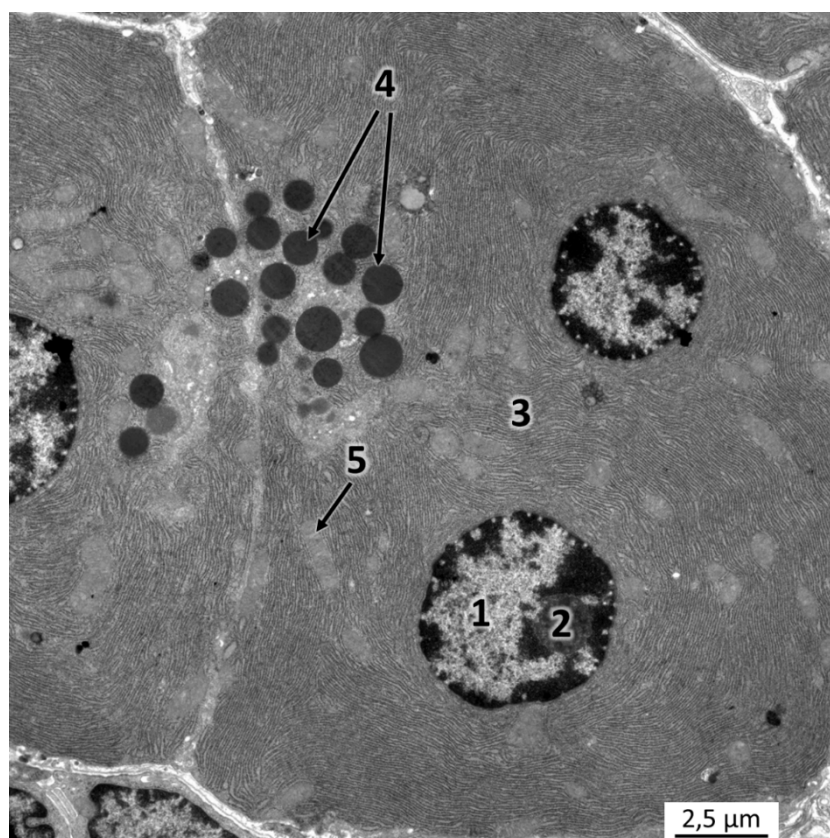
Interkalarni kanali so kratki kanalčki, ki se začnejo znotraj lumna posameznega acinusa. Začetni del stene vsakega interkalarnega kanala sega v notranjost acinusa, katerega produkte zbira, in je sestavljena iz sploščenih t. i. **centroacinarnih epitelnih celic**. Te so **svetlejšje od acinarnih**, njihovo jedro leži centralno. Imajo pomembno vlogo pri regeneraciji trebušne slinavke in vzdrževanju ionskega ravnovesja.

Interkalarni kanali, ki zbirajo izločke posameznih acinusov enega lobula, se združujejo v nekoliko večje **intralobularne kanale** (izvodila), ki se nahajajo znotraj lobulov. Nato izločki iz več lobulov (oz. intralobularnih kanalov) odtekajo v **interlobularne kanale**, ki imajo večji premer in ležijo med lobuli. Steno interkalarnih kanalov izven acinusov in drugih večjih kanalov sestavljajo **duktalne celice kubične oblike**.

Iz interlobularnih kanalov izločki odtekajo v **glavno izvodilo trebušne slinavke (Wirsungov vod)**, ki se razteza vzdolž celotne trebušne slinavke. Izvodila, ki vstopajo v lobule, so večinoma veje drugega ali tretjega reda glavnega izvodila trebušne slinavke. Iz glavnega kanala se izločki izprazniijo v **dvanajstnik**. Izločanje spodbujajo hormoni enteroendokrinih celic in avtonomnega živčnega sistema.



Slika 10.8.1c: Sekrecijski vezikli se shranjujejo v apikalnem delu acinarne celice in se izločajo v lumen posameznega acinusa. 1 – sekrecijski vezikel; 2 – zrnati endoplazemski retikulum; 3 – lumen acinusa.



Slika 10.8.1d: Eksokrina celica trebušne slinavke. 1 – jedro; 2 – jedrce; 3 – zrnati endoplazemski retikulum; 4 – sekrecijski vezikel; 5 – mitohondrij.

11 Sečila

Sečila tvorijo ledvice in sistem izvodil, ledvični meh, sečevod, sečni mehur in sečnica. V delovanje ledvic so neposredno vključene tudi krvne žile. Sečila uravnavajo ravnovesje tekočin in elektrolitov, izločanje presnovkov, ohranjajo kislinosko-bazično ravnovesje, krvni tlak in delovanje hormonov.

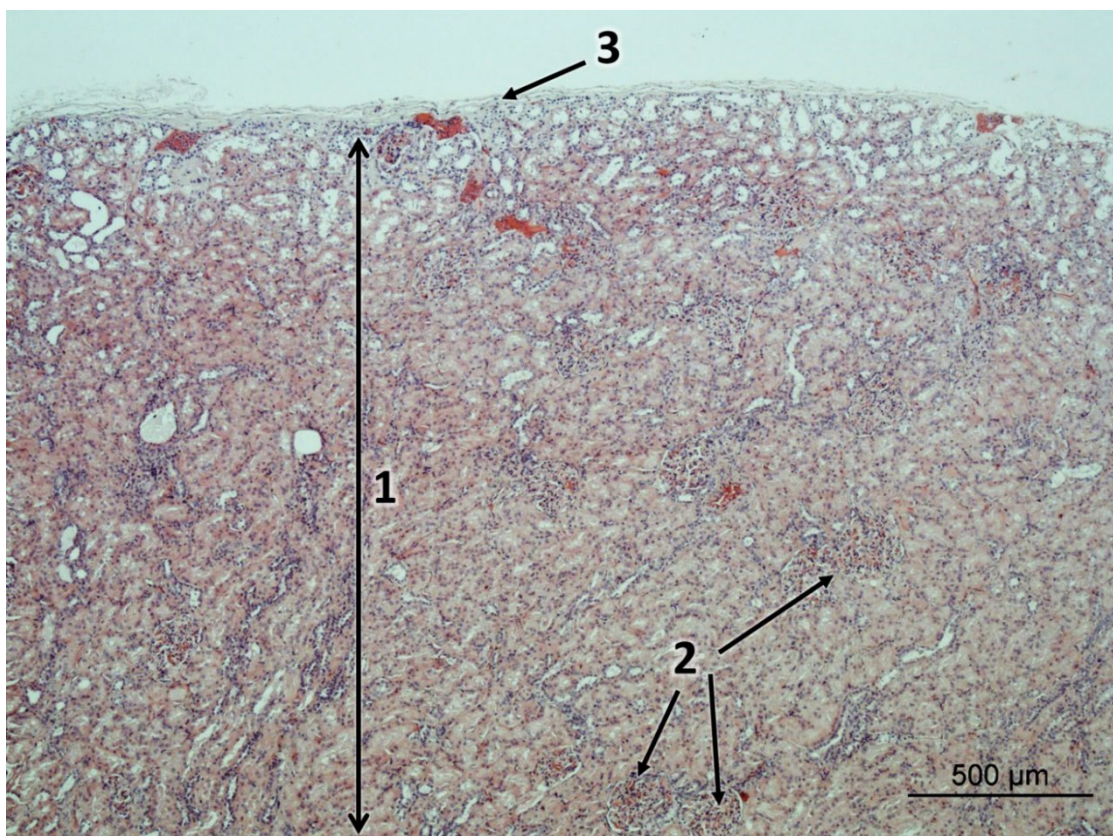
Ledvice so najpomembnejši **organ za vzdrževanje homeostaze notranjega okolja**. Glavna naloga ledvic je tvorba in izločanje seča. Seč nastaja v osnovni strukturni in funkcionalni enoti ledvic – **nefronu**. Nastanek seča omogočajo trije procesi: **glomerulna filtracija**, **tubulna reabsorbcija** in **tubulna sekrecija**.

Ledvice s filtriranjem krvne plazme iz nje najprej odstranijo odpadne produkte celične presnove, snovi, ki so telesu potrebne in še uporabne pa ponovno vsrkajo v krvni obtok. Poleg tvorbe seča, s katerim se izločajo telesu škodljivi oziroma nepotrebni presnovni produkti, ledvice uravnavajo elektrokemijsko ter kislinosko-bazično ravnovesje v krvi. Regulirajo tudi količino vode, ki se v organizmu ves čas spreminja. Nastajanje seča je pomemben fiziološki proces, ki uravnava količino in sestavo telesnih tekočin ter omogoča izločanje odpadnih presnovkov iz telesa. S hormonsko aktivnostjo (renin) ledvice vplivajo na krvni tlak ter spodbujajo nastanek eritrocitov v rdečem kostnem mozgu (eritropoetin).

Ledvice so izjemno dobro prekrvljene. Ledvični arteriji, ki izhajata iz trebušne aorte, oskrbujeta vsaka svojo ledvico. Iz njih se kri v spodnjo veliko dovodnico izteka skozi ledvični veni. Skozi sečne poti ledvice izločajo **seč (urin)**, ki je filtrat krvne plazme. Krvna plazma se v ledvicah filtrira skozi ledvična telesca s hitrostjo 125 ml/min, tako da dnevno nastane 180 L primarnega seča. Ta se zbira v cevkah in zbirnih kanalih, kjer iz njega s procesi reabsorpcije in sekrecije nastane končni (sekundarni) urin, ki se zbere v ledvičnem mehu, od tam pa po sečevodu odteka v sečni mehur in nato v sečnico. Količina izločenega seča znaša le 1,5 L, saj se večina vode reabsorbira v nefronu.

11.1 Ledvica

Na prerezu ledvic **makroskopsko ločimo temnejšo skorjo** in **svetlejšo sredico organa** (sliki 11.1a in 11.1b). Ledvično tkivo tvorita **parenhim** in **intersticij** (vezivo s fibroblasti in celicami, podobnimi limfocitom).



Slika 11.1a: Ledvica. 1 – skorja; 2 – ledvična telesca; 3 – vezivna ovojnica.

Parenhim ledvic je iz **nefronov** in **zbiralc**. **Nefroni** so osnovna morfološka in funkcionalna enota ledvic. Vsak nefron sestavlja **ledvično (Malpighijevo) telesce** (*corpusculum renale*) in **ledvična cevka** (s proksimalnim, prevodnim, distalnim predelom),

zbiralca pa so večji kanali, ki zbirajo vsebino cevke (urin) iz več nefronov in jo vodijo v **ledvični meh**.

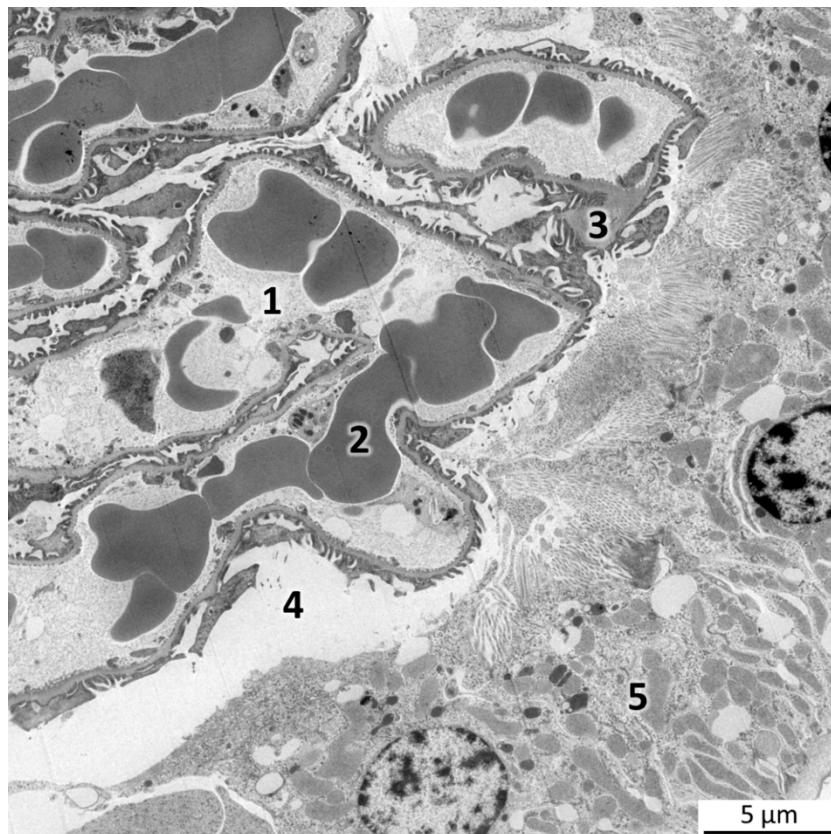
Nefroni so orientirani tako, da se **ledvična telesca nahajajo v skorji ledvic**, cevke pa se spustijo v sredico in nazaj. Vsako telesce ima **žilni (vaskularni) pol**, kjer vanj vstopi in izstopi krvna **areteriola (aferentna; eferentna)**, in **sečni pol**, kjer iz njega izhaja ledvična cevka. Notranjost ledvičnega telesca je v večji meri zapolnjena s **kapilarnim klobčičem (glomerulusom)**, v katerega se po vstopu razveji aferentna arteriola. **Stena glomerularnih kapilar** ima specifično zgradbo: poleg **endotelnih celic** in **debele bazalne membrane** pod njimi jo tvorijo še **podociti** in **mezangijske celice**.

Mezangijske celice so specializirane kontraktilne vezivne celice zvezdaste oblike. V glomerulu podpirajo kapilare, s krčenjem sodelujejo pri uravnavanju pretoka krvi skozi kapilare in s tem hitrosti filtriranja krvne plazme ter opravljajo obrambno funkcijo (fagocitozo). **Intraglomerularne mezangijske celice** zapolnjujejo tudi prostor med kapilarami, kjer tvorijo t. i. **intraglomerularni mezangij**, na žilnem polu pa se med aferentnimi in eferentnimi arteriolami nahajajo še **ekstraglomerularne mezangijske celice**, ki so del **jukstaglomerularnega aparata** (glej spodaj).



Slika 11.1b: Skorja ledvice. 1 – glomerul; 2 – Bowmanov prostor; 3 – parietalni list Bowmanove kapsule; 4 – visceralni list Bowmanove kapsule; 5 – proksimalna cevka; 6 – distalna cevka; 7 – zbiralce.

Glomerulus obdaja **Bowmanova kapsula** (slika 11.1c). Tvorita jo dva epitelija. **Notranji** ali **visceralni list kapsule**, ki je v direktnem stiku s kapilarnim klobčičem, je iz podocitov. **Podociti** so asimetrične epiteljske celice, katerih citoplazemski podaljški, **pediceli**, se ovijajo okoli glomerularnih kapilar in sodelujejo pri filtraciji krvi. **Zunanji** ali **parietalni list** Bowmanove kapsule je iz ploščatih epiteljskih celic.



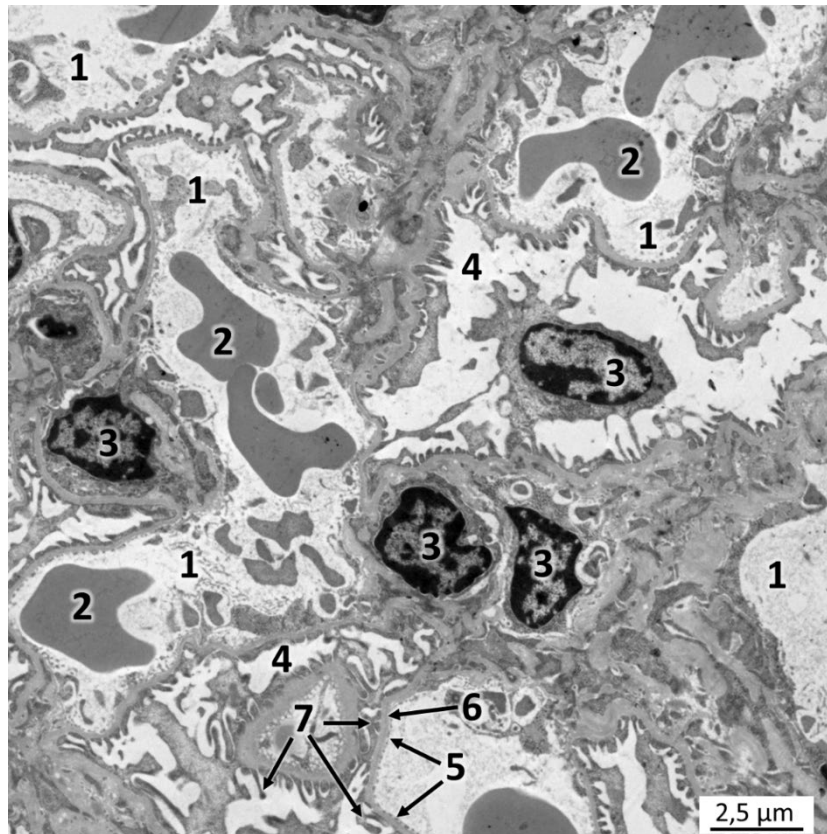
Slika 11.1c: Glomerul in Bowmanova kapsula. 1 – kapilara; 2 – eritrocit; 3 – podocit; 4 – urinski (kapsularni) prostor; 5 – epiteljska celica zunanjega (parietalnega) lista Bowmanove kapsule.

Oba lista se na vaskularnem polu, kjer vstopajo arteriole, združita, na sečnem polu pa zunanji list prehaja v epitelij proksimalne ledvične cevke. Svetlina ledvične cevke je tako povezana z urinskim (kapsularnim ali **Bowmanovim**) **prostorom**, ki nastane med obema listoma kapsule. V njem se zbira tekočina (= **primarni seč**), ki se iz krvi prefiltrira skozi kapilare in visceralni list kapsule (podocyte), in odteče v proksimalno cevko.

Glomerulna filtracija – začetek čiščenja krvne plazme

Proces filtracije oziroma čiščenja krvne plazme se **začne v ledvičnem telescu**, ki ga sestavljata glomerul in Bowmanova kapsula (slika 11.1d). V **glomerulu** se krvna plazma skupaj z raztopljenimi snovmi filtrira preko filtracijske membrane v **kapsularni prostor** (sliki 11.1d in 11.1e). Ta proces imenujemo **glomerulna filtracija**.

Pomembno vlogo pri tem ima razlika v premeru aferentne in eferentne arteriole. Aferentna arteriola, po kateri priteka kri v glomerul, ima večji premer kot eferentna arteriola, kar povzroča povečan hidrostatski tlak v glomerularnih kapilarah. Tlak znotraj glomerula je večji od tlaka v kapsularnem prostoru Bowmanove kapsule, zaradi česar je omogočena glomerulna filtracija, s katero nastaja **glomerulni filtrat**.

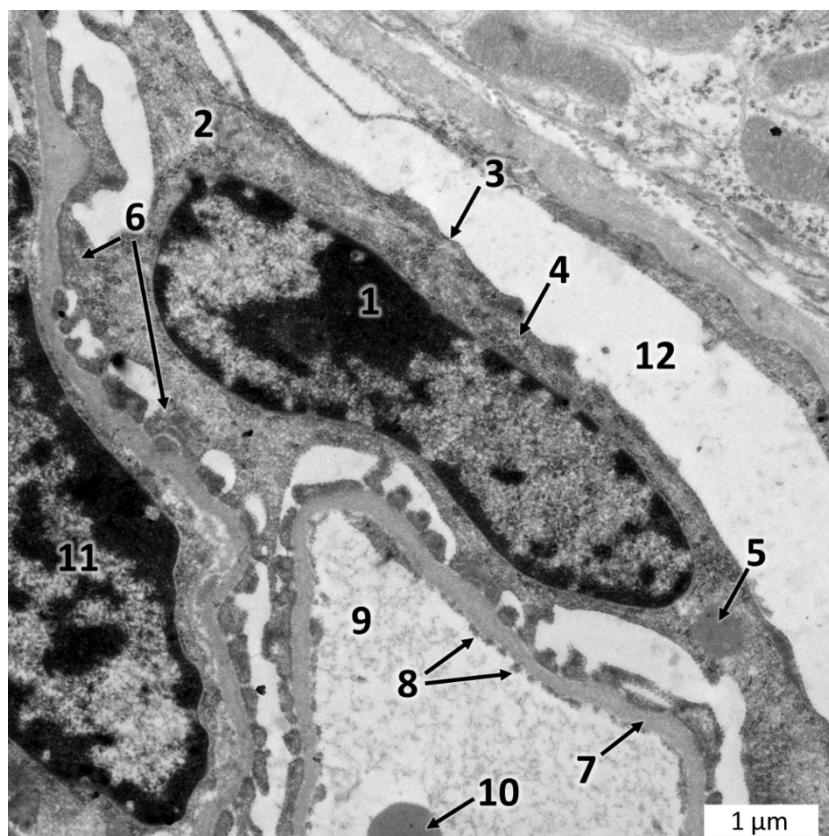


Slika 11.1d: Glomerul. 1 – kapilara; 2 – eritrocit; 3 – podocit; 4 – urinski (kapsularni) prostor; 5 – fenestriran endotelij kapilare; 6 – bazalna membrana; 7 – nožice podocita.

Urinska membrana in nastanek seča

Urinska pregrada predstavlja filter, skozi katerega se filtrira krvna plazma. Iz krvne plazme nastaja glomerulni filtrat. **Urinska pregrada je sestavljena iz treh glavnih slojev:**

- sloja **fenestriranih endotelijskih celic** glomerulnih kapilar,
- sloja **bazalne membrane** (debeline 100–200 nm) in
- sloja **podocitov** s podaljški (nožicami) (sliki 11.1e in 11.1f).



Slika 11.1e: Fenestriran endotelij kapilare, bazalna membrana in podociti omogočajo ultrafiltracijo krvne plazme v ledvičnem telescu. 1 – jedro podocita; 2 – citoplazma podocita; 3 – plazmalema podocita; 4 – zrnati endoplazemski retikulum; 5 – mitohondrij; 6 – nožica podocita; 7 – bazalna membrana; 8 – fenestriran endotelij; 9 – lumen kapilare; 10 – eritrocit; 11 – jedro endotelijske celice; 12 – urinski (kapsularni) prostor.

Za **endotelij glomerulne kapilare** so značilne **pore** s premeri 3–8 nm. Na teh mestih je lahko krvna plazma v direktnem stiku z bazalno membrano. **Bazalna membrana** se nahaja med endotelijem in podociti ter deluje kot **selektivni makromolekulski in celični filter**. Molekule, večje od približno 10 nm, skozi njo težko prehajajo. Zato je urinska pregrada prepustna za vodo in manjše raztopljene snovi, skozi njo pa ne prehajajo krvne celice in večina plazemskih beljakovin.

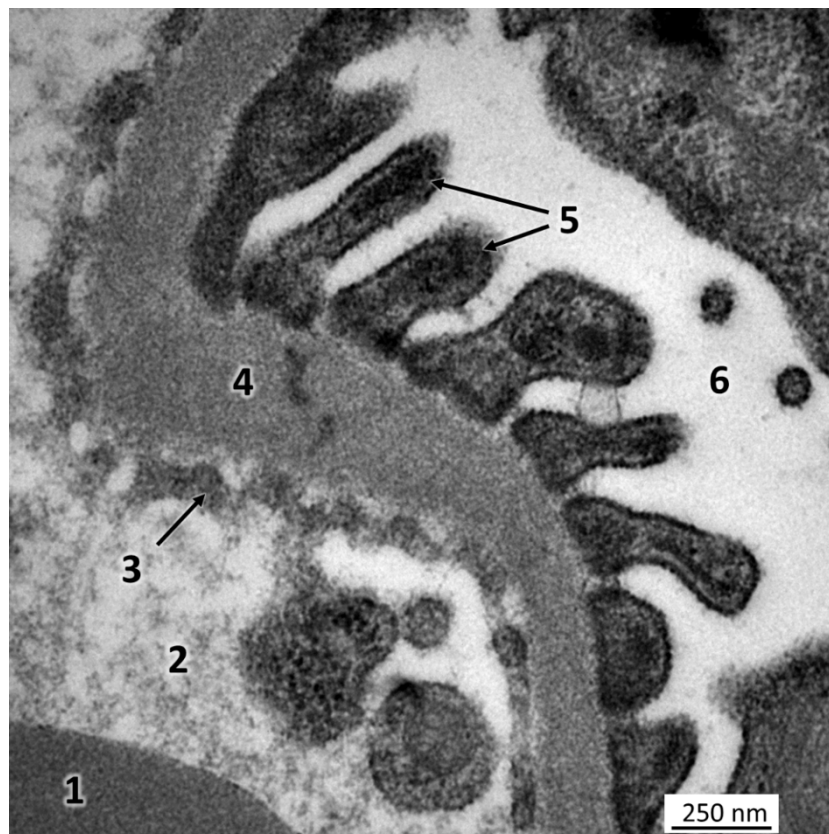
Na drugi strani bazalne membrane so specializirane epiteljske celice Bowmanove kapsule – **podociti**. Zanje so značilni številni **citoplazmatski podaljški** (prvega in drugega reda), ki obdajajo kapilare.

Glomerulni filtrat, ki priteče iz ledvičnega telesca v proksimalni tubul, je **primarni seč**. Po sestavi je podoben krvni plazmi, vendar vsebuje zelo malo beljakovin.

Filtrat iz ledvičnega telesca odteče v **proksimalni tubul**, kjer se začne nadaljnja obdelava seča. Večji del primarnega seča se vzdolž ledvičnega tubula **reabsorbira**, **koncentrira** ali **redči**, glede na sestavo plazme.

V ledvičnem tubulnem sistemu potekata:

- **tubulna reabsorpcija** (vračanje snovi, npr. vode, glukoze, nazaj v kri) in
- **tubulna sekrecija** (izločanje nekaterih ionov v lumen cevke).



Slika 11.1f: 1 – eritrocit; 2 – lumen kapilare; 3 – fenestriran endotelij kapilare; 4 – bazalna membrana; 5 – nožica podocita; 6 – urinski (kapsularni) prostor.

Na dan se v ledvicah filtrira približno **180 litrov primarnega seča**, vendar se večina reabsorbira. Tako v sečevod v eni minuti odteče le okoli 1 ml končnega (sekundarnega) seča, kar pomeni približno **1500 ml urina na dan**.

Stene **ledvičnih cev** sestavlja **epitelij z bazalno membrano**. Na vsaki cevki ločimo več predelov, od katerih so nekateri zaviti, nekateri ravni, nekateri se nahajajo v skorji in nekateri v sredici.

Začetni del vsake cevke, ki sprejme tekočino iz Bowmanovega prostora kapsule, je t. i. **proksimalna zavita cevka** (*pars convoluta*). Izstopa na sečnem polu ledvičnega telesca in se nahaja **v skorji ledvic**. Za proksimalne cevke je značilen **izoprizmatški epitelij**, ki ga sestavljajo celice z dolgimi in gostimi **mikrovili** ter **centralno ležečim okroglim jedrom**. Zaradi mikrovilov na apikalni površini epitelnih celic je **svetlina teh cevk s svetlobnim mikroskopom videti zvezdasta in zamegljena**. Ker se bazolateralna membrana sosednjih epitelnih celic prepleta, **meja med njimi ni vidna**. V proksimalnih cevkah poteka reabsorpcija vode, elektrolitov in organskih hranil (glukoze, aminokislin, vitaminov ...), dodatno pa se izločajo organski anioni in kationi (žolčne soli, kreatinin, antibiotiki, zdravila ...).

Proksimalna zavita cevka se na prehodu proti sredici ledvice izravna (= t. i. **proksimalna ravna cevka**, *pars recta*) in nadaljuje v **prevodno cevko** (*tubulus intermedius*). Ta je ozka in v obliki črke U sega **v sredico ledvice**. Čeprav je zunanji premer tega dela cevke za približno dve tretjini manjši od premera proksimalnih cevk, je širina njihove svetline skoraj enaka, saj so **epitelne celice enoslojnega epitelija močno sploščene**, le njihova jedra se lahko bočijo proti svetlini. Ko se prevodna cevka vrača proti skorji, se ponovno razširi, epitelij pa postane **izoprizmatški**.

Naslednji predel ledvičnih cevk imenujemo **distalne cevke**, ki so ponovno nekoliko širše od prevodnih. V prvem delu, na prehodu nazaj iz sredice v **skorjo ledvice**, so distalne cevke najprej **ravne** (*pars recta*) in segajo do žilnega pola svojega ledvičnega telesca, nato pa se cevke ponovno zvijejo v **distalne zavite cevke** (*pars convoluta*). Distalne cevke imajo **enostavni kubični epitelij**. Celice so nekoliko **nižje** in imajo **manj eozinofilno citoplazmo** kot epitelne celice proksimalnih cevk, ki jih prav tako vidimo v skorji ledvice. So **brez mikrovilov**, zato je **svetlina distalnih cevk** okrogla, **jasneje omejena** in **širša od proksimalnih**. Meje med celicami pa tudi pri distalnih cevkah **niso jasno vidne**.

Ravni deli proksimalnih in distalnih cevk ter vmesna prevodna cevka, tvorijo t. i. **Henlejevo zanko**. Ta uravnava vsebnost NaCl v filtratu in vzdržuje hipertoničnost veziva ledvične sredice.

Distalne zavite cevke se nadaljujejo v **zbiralca**. Ta imajo najprej **izo-, pozneje pa visokoprizmatški epitelij** in **okroglo svetlino**. Meje med posameznimi celicami **so jasno vidne**. Zbiralca vodijo seč nazaj proti sredici ledvice v **ledvične čašice**, iz katerih se zbere v **ledvičnem mehu** ter dalje skozi sečevod odteka v sečni mehur.

Na mestu, kjer se **distalne zavite cevke** po vrnitvi iz sredice staknejo z ekstraglomerularnimi mezangijskimi celicami med aferentnimi in eferentnimi arteriolami ob žilnem polu ledvičnega telesca, se v njihovi steni oblikuje **makula denza** (*macula densa*). To je skupina približno 20–30 **visokoprizmatskih epitelnih celic**, razporejenih **tesno ena ob drugi**, ki zaznavajo koncentracijo NaCl v urinu na koncu Henlejeve zanke. Na tem mestu stika z distalno cevko ima tudi **aferentna arteriola** v svoji steni posebne mišične celice s sekrecijskimi zrnci, imenovane **jukstaglomerularne celice**. Te delujejo kot receptorji za pritisk in izločajo renin. *Macula densa* in jukstaglomerularne celice skupaj z ekstraglomerularnimi mezangijskimi celicami med njimi sestavljajo **jukstaglomerularni aparat**, ki uravnava hitrost filtracije v glomerulu in krvni tlak.

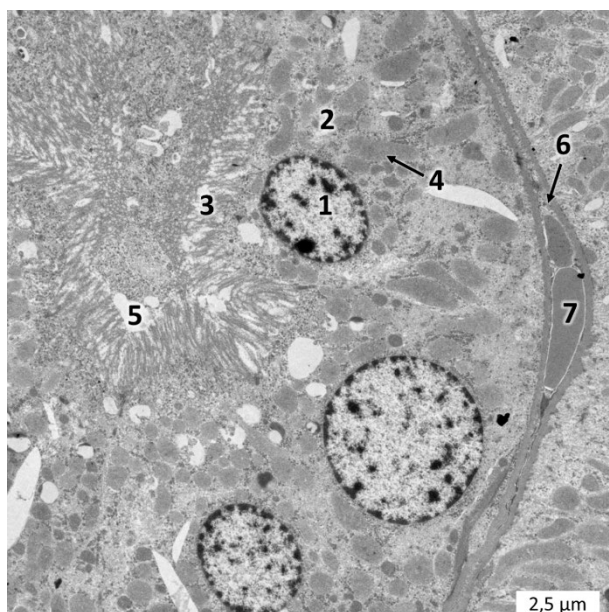
11.1.1 Nastanek seča in podrobna zgradba reabsorpcijskih celic

Seč nastaja v osnovni strukturni in funkcionalni enoti ledvic – nefronu. Nastanek seča omogočajo trije procesi: glomerulna filtracija, tubulna reabsorpcija in tubulna sekrecija. Proces tubulne reabsorpcije in sekrecije se pričnejo v začetnem delu cevke nefrona, ki sprejme tekočino iz Bowmanovega prostora kapsule, to je v proksimalno zaviti cevki (*pars convoluta, tubulus contortus proximalis*). Proksimalno zavita cevka izstopa na sečnem polu ledvičnega telesca v skorji ledvic. Na sečnem polu Bowmanove kapsule se ploščati enostavni epitelij parietalnega lista nadaljuje v enostavni izoprizmatski epitelij proksimalnega tubula.

Epitelne celice proksimalno zavite cevke (slika 11.1.1a) imajo **reabsorpcijsko** in **sekrecijsko funkcijo** in tvorijo značilen enoslojni izoprizmatski epitelij. Sodelujejo pri reabsorpciji snovi, saj vračajo v kri večino filtrirane vode, glukoze, aminokislin, vitaminov, ionov (Na^+ , Cl^- , K^+ , HCO_3^-). Prav tako so sekrecijske celice, saj izločajo specifične snovi iz krvi v lumen proksimalno zavite cevke (npr. protone, žolčne soli, amonijak).

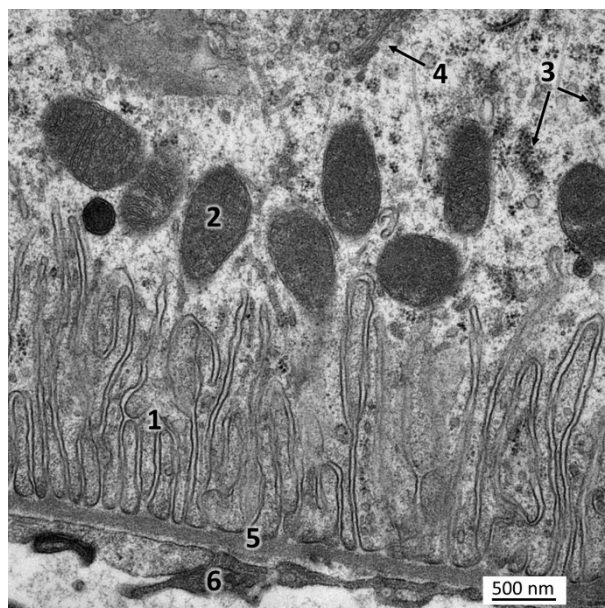
Za epitelne celice proksimalnega tubula je značilna **izrazita polarnost** (slika 11.1.1a). **Apikalna plazmalema**, orientirana proti lumnu cevke, je diferencirana v številne **mikrovile**, s čimer se močno poveča površina apikalne plazmaleme.

Bazalna plazmalema, ki je v stiku s kapilaro, je **močno nagubana**; značilni so izraziti uvihki (invaginacije) bazalne plazmaleme, ki tvorijo t. i. **bazalni labirint** (slika 11.1.1b). Kot zanimivost, podobne strukturne značilnosti lahko opazimo tudi pri epitelijских celicah Malpighijevih cevok žuželk (slika 11.1.1c).

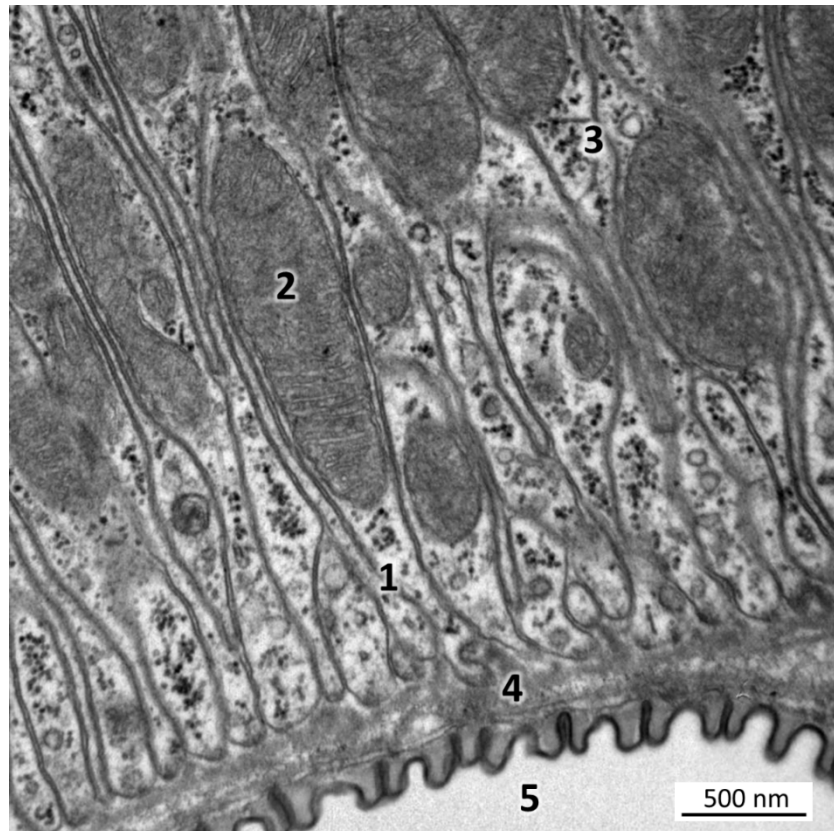


Slika 11.1.1a: Epitelijske celice proksimalno zavite cevke v ledvicah. 1 – jedro; 2 – citoplazma; 3 – mikrovili; 4 – mitohondrij; 5 – lumen cevke; 6 – kapilara; 7 – eritrocit.

S povečanjem površine apikalne in bazalne plazmaleme se močno poveča tudi učinkovitost procesov reabsorpcije in sekrecije epitelnih celic proksimalnega tubula. Jedro celic je okroglo, nahaja se v osrednjem delu celice. Večina **mitohondrijev** je v apikalni citoplazmi, tik pod mikrovili ter v območju bazalnega labirinta, kjer so potrebe po energiji zelo visoke (procesi aktivnega transporta). V citoplazmi so še **zrnati endoplazemski retikulum**, **Golgijev aparat** in **pinocitozni vezikli** (procesi reabsorpcije). Pod epitelnimi celicami je dobro razvita **bazalna membrana**.



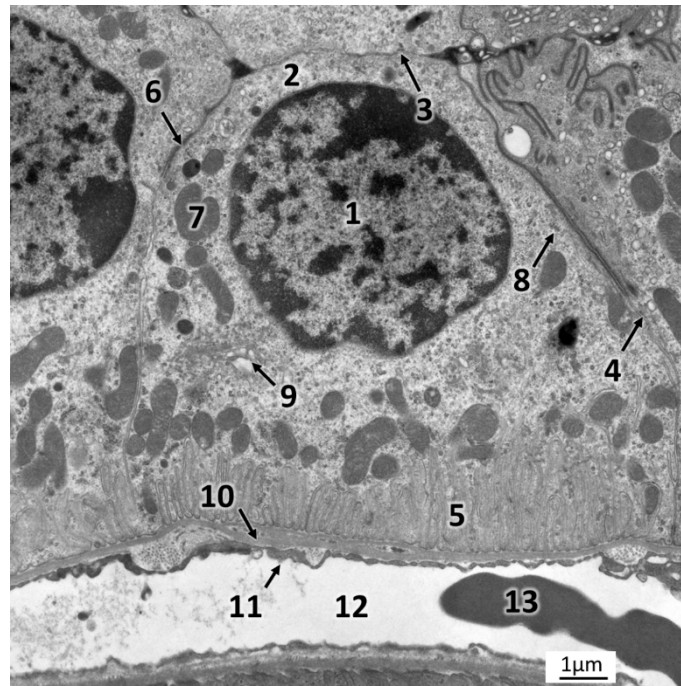
Slika 11.1.1b: Bazalni del epiteljske celice proksimalno zavite cevke. Bazalna plazmalema je nagubana v bazalni labirint. 1 – bazalni labirint; 2 – mitohondrij; 3 – zrnati endoplazemski retikulum; 4 – Golgijev aparat; 5 – bazalna lamina; 6 – mišična celica.



Slika 11.1.1c: Bazalni labirint epitelne celice Malpighijeve cevke jamske kobilice *Troglophilus cavicola*. 1 – bazalni labirint; 2 – mitohondrij; 3 – zrnati endoplazemski retikulum; 4 – bazalna lamina; 5 – traheja.

Tudi **epitelijske celice distalno zavite cevke** (slika 11.1.1d) tvorijo značilen enoslojni epitelij in imajo pomembno reabsorpcijsko ter sekrecijsko funkcijo. V primerjavi z epitelijem proksimalno zavite cevke so te celice nižje in večinoma kubične oblike. Njihova glavna vloga je reabsorpcija ionov (npr. Na^+ , Cl^- , Ca^{2+} , Mg^{2+}), ki jih vračajo iz primarnega urina v kri. Poleg tega opravljajo tudi sekrecijo, saj izločajo protone ter ione K^+ in NH_3^+ v lumen distalno zavite cevke. Ta proces je ključen za vzdrževanje kislinsko-baznega ravnovesja v telesu.

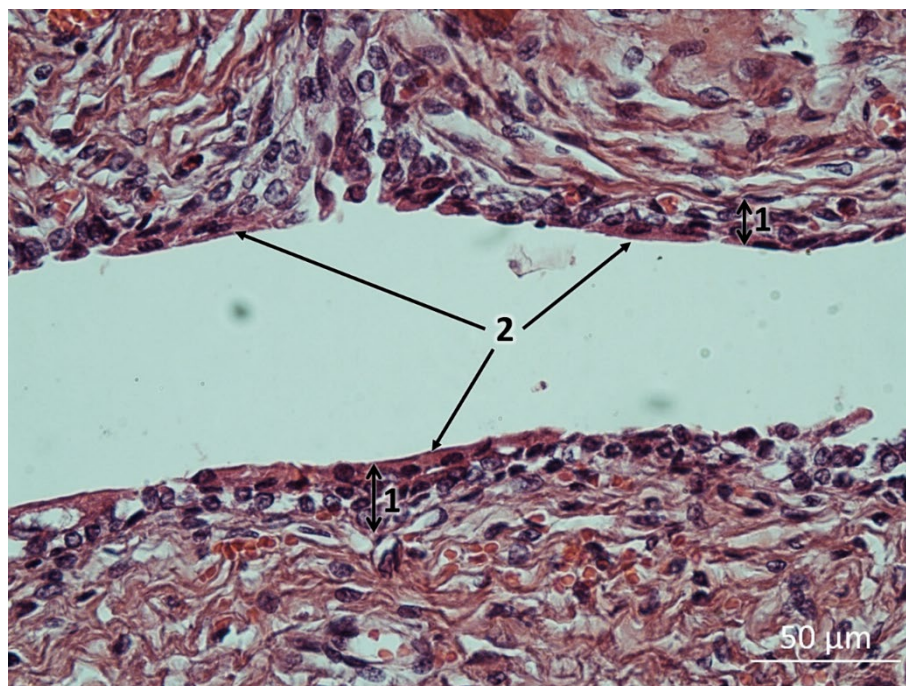
Tudi za epitelijske celice distalne cevke je značilna **izrazita polarnost** (slika 11.1.1d). Apikalna plazmalema, orientirana proti lumnu cevke, ima posamične mikrovile ali pa so le-ti odsotni. Površina bazalne plazmaleme je povečana z bazalnim labirintom, ob katerem se nahajajo številni mitohondriji. V citoplazmi so tudi zrnati endoplazemski retikulum, Golgijev aparat in pinocitozni vezikli (procesi reabsorpcije).



Slika 11.1.1d: Epitelijska celica v distalnem tubulu. 1 – jedro; 2 – citoplazma; 3 – apikalna plazmalema; 4 – bazolateralna plazmalema; 5 – bazalni labirint; 6 – tesni stik; 7 – mitohondrij; 8 – zrnati endoplazemski retikulum; 9 – Golgijev aparat; 10 – bazalna lamina; 11 – endotelij; 12 – lumen kapilare; 13 – eritrocit.

11.2 Sečna izvodila

Sečna izvodila sestojijo iz ledvičnega meha z velikimi in malimi ledvičnimi čašicami, sečevoda, sečnega mehurja in sečnice.



Slika 11.2a: Raztegnjen urotelij. 1 – urotelij; 2 – odebeljena apikalna plazmalema površinskih celic urotelija.

Sistem izvodil sestavljajo tri ovojnice:

1. Sluznica (*tunica mucosa*):

1. Epitelijska plast: prehodni epitelij ali **urotelij** (slika 11.2a in 11.2b).

Organiziran je v tri plasti:

- **sklad bazalnih celic** na bazalni membrani,
- sledi 1–7 skladov **izoprizmatskih vmesnih celic** in
- zgornji sklad velikih, kupolastih ali eliptičnih **dežnikastih (površinskih) celic**.

2. **Vezivna plast:** čvrsto vezivo, elastična vlakna, žile, živci, gladke mišične celice.

3. **Mišična plast:** gladke mišične celice.

2. **Mišična ovojnica:** močna, večskladna gladka mišičnina.

3. **Vezivna ovojnica** je lahko *tunica adventitia* ali *t. serosa*: rahlo vezivo, žile; enoskladni epitelij (mezotelij).

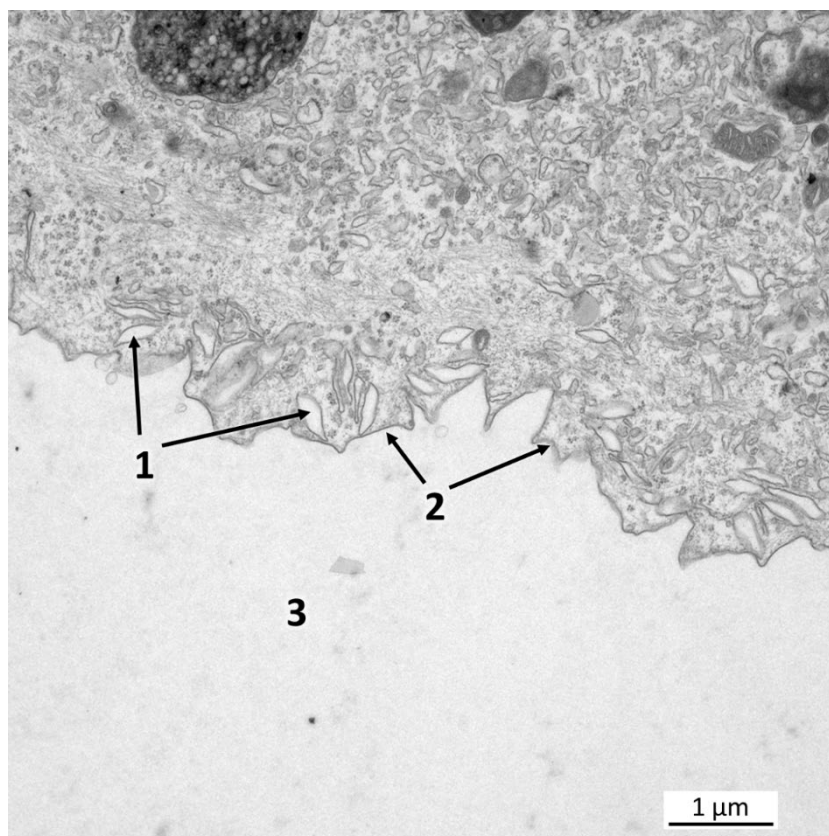


Slika 11.2b: Skrčen urotelij sečnega mehurja. 1 – urotelij; 2 – površinske celice urotelija z odebeljeno apikalno plazmalemo; 3 – vmesne celice urotelija; 4 – bazalne celice urotelija.

11.2.1 Podrobna zgradba površinskih celic urotelija

Površinske celice (tudi **dežnikaste** ali **urotelne celice**; slika 11.2.1) so **velike, pogosto dvojedrne** epitelne celice večplastnega epitela sečnega mehurja, ki so v stiku s hipertoničnim urinom in zagotavljajo **krvno-urinsko pregrado** (bariero). Med seboj so povezane s tesnimi in adhezijskimi stiki. Zaradi stika površinskih celic s hipertoničnim urinom in zagotavljanja učinkovite bariere imajo te celice **specializirano** in mestoma v t. i. **lehe odebeljeno apikalno plazmalemo**, ki ščiti spodaj ležeče tkivo pred toksičnimi učinki urina. Povprečna debelina plazmaleme različnih celic je približno 7,5 nm, plazmalema površinskih celic urotelija pa je debela kar 12 nm. Poleg odebeljene apikalne plazmaleme so zanje značilni še dobro razviti **tesni stiki**, ki preprečujejo uhajanje urina med celicami in številni fuziformni vezikli. **Fuziformni vezikli** so specializirani vezikli, ki omogočajo podaljšanje apikalne plazmaleme, kadar se mehur polni z urinom, in njeno obnavljanje.

Ko je mehur prazen in se urotelij skrči, se zmanjša tudi apikalna površina dežnikastih celic tako, da se **lehe ugreznejo v celico in odcepijo od membrane**, pri čemer pod njo nastanejo **fuziformni vezikli**. Ti se ob raztegnitvi mehurja ponovno **spojijo z membrano** in jo znova povečajo.

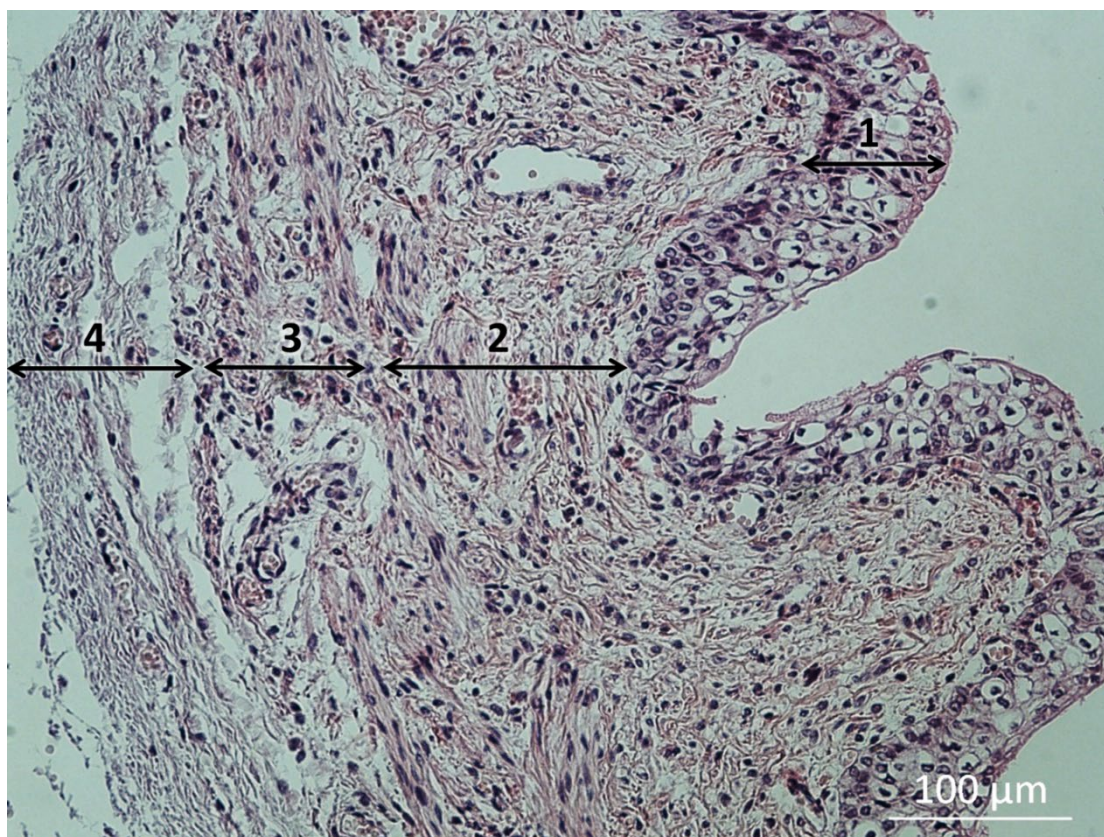


Slika 11.2.1: Površinska celica v uroteliju. 1 – fuziformni vezikel; 2 – leha; 3 – lumen sečnega mehurja.

11.2.2 Sečevod

Sluznica sečevoda je iz **urotelija** in vezivne *lamine proprije* s številnimi elastičnimi vlakni. Je vzdolžno nagubana, zato je **svetlina** sečevoda na prečnem prerezu **zvezdasta** (slika 11.2.2).

Sledi široka, **dvoplastna mišična plast** iz notranje vzdolžne in zunanje krožne plasti gladkih mišičnih celic. Vezivna ovojnica, *t. adventitia*, je iz rahlega veziva, pokritega z enoskladnim epitelijem, z žilami in živci.

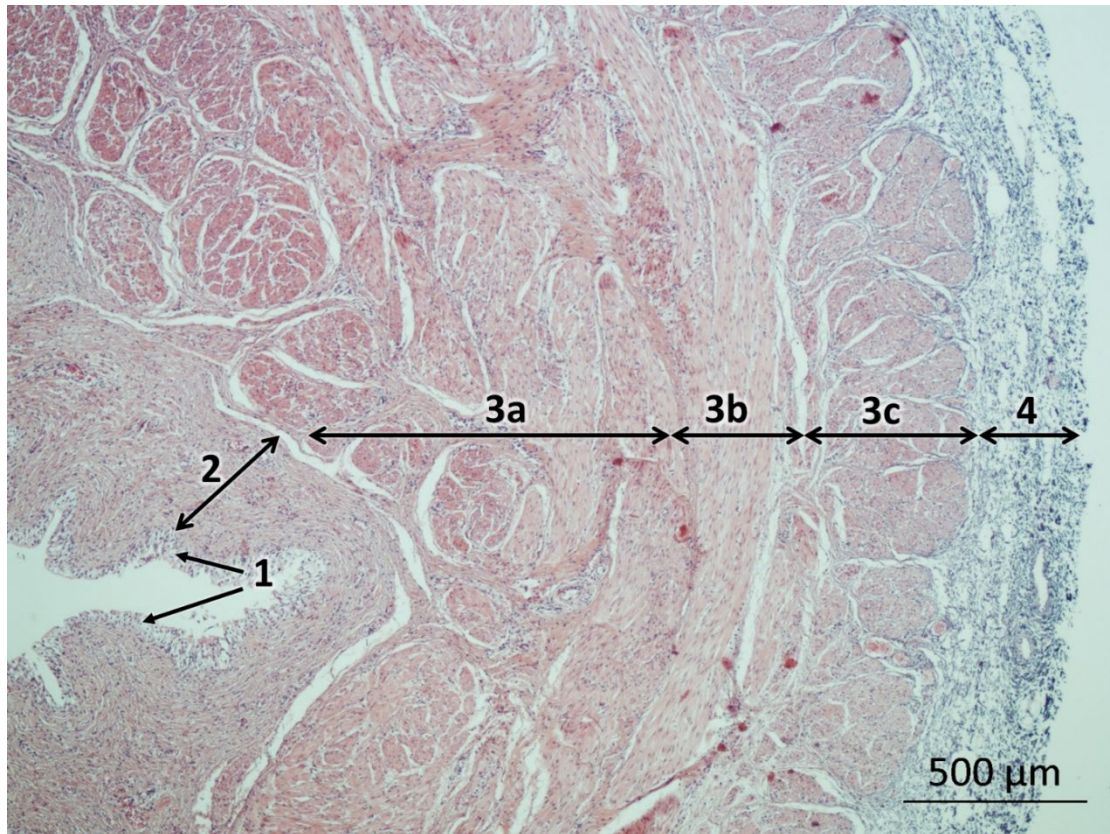


Slika 11.2.2: Stena sečevoda. 1 – urotelij; 2 – vezivna plast sluznice; 3 – mišična ovojnica; 4 – vezivna ovojnica (*t. adventitia*).

11.2.3 Sečni mehur

Zgradba stene sečnega mehurja (slika 11.2.3) je podobna kot pri sečevodu. Tudi **sluznica mehurja je nagubana**, gube pa izginejo, ko se sečni mehur raztegne.

Močan mišični sloj sestavljajo **tri plasti gladke mišičnine**; zunanja in notranja plast potekata pretežno vzdolžno, sredinska plast pa krožno. Med njimi je pogosto veliko vezivnega tkiva.



Slika 11.2.3: Stena sečnega mehurja. 1 – urotelij; 2 – vezivna plast sluznice; 3a–c – tri plasti mišičnine v mišični ovojnici; 4 – vezivna ovojnica (*t. adventitia*).

Najbolj zunanja plast je **na večini površine** sečnega mehurja *tunica adventita*, v **zgornjem delu**, ki ga pokriva *peritoneum*, pa *tunica serosa*. Sečni mehur z zunanje strani obdaja še debelejša plast **maščobnega tkiva**.

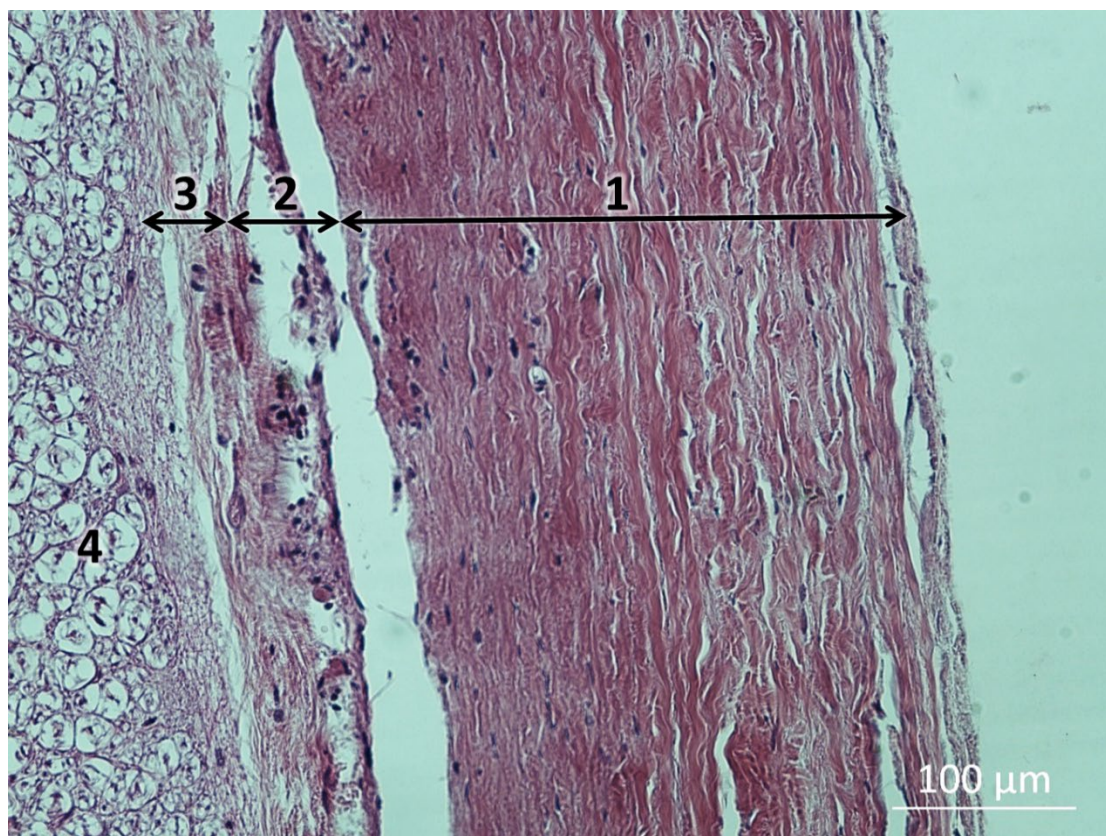
12 Živčevje in čutila

12.1 Živčevje

Živčevje omogoča sprejem, prevajanje in integracijo informacij ter tako nadzoruje in usklajuje delovanje organizma.

Anatomsko ga delimo v centralno in periferno živčevje. **Centralno živčevje (CŽS)** sestavljajo hrbtenjača (hrbteni mozeg), možgansko deblo, mali možgani, medmožgani in veliki možgani. **Periferno živčevje (PŽS)** sestavljajo možganski, hrbtenjačni in vegetativni živci, gangliji in živčni končiči. Po **načinu delovanja živčevje delimo na somatski** (pod vplivom naše volje) in **vegetativni** (ni pod vplivom naše volje) živčni sistem.

Centralno živčevje je obdano s **trema možganskimi ovojnicami** (slika 12.1), ki ga varujejo pred poškodbami, omogočajo pa tudi normalen pretok cerebrospinalnega likvorja in ga ščitijo pred mikroorganizmi. Na površju je **čvrsta možganska ovojnica** (*dura mater*), sledi neizrazita **pajčevnica** (*arachnoidea*) in pod njo še **mehka možganska ovojnica** (*pia mater*), ki je bogato ožiljena in vezana na površino hrbtenjače in možganov.



Slika 12.1: Možganske ovojnice hrbtenjače. 1 – čvrsta možganska ovojnica (*dura mater*); 2 – pajčevnica (*arachnoidea*); 3 – mehka možganska ovojnica (*pia mater*); 4 – belina hrbtenjače.

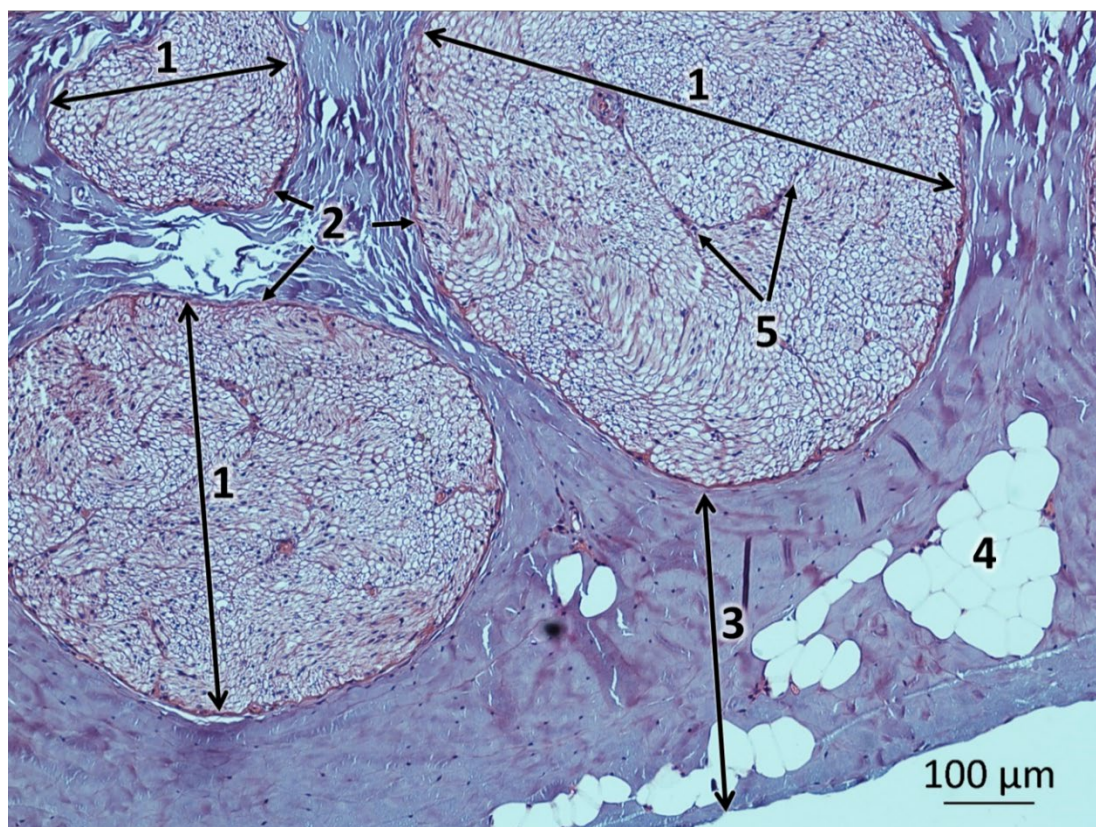
Cerebrospinalni likvor je bistra tekočina v možganskih ventriklih, centralnem kanalu hrbtenjače in v prostoru med pajčevnico in mehko možgansko ovojnico (subarahnoidni prostor). Vsebuje elektrolite in nekaj proteinov ter limfocitov.

12.1.1 Živec

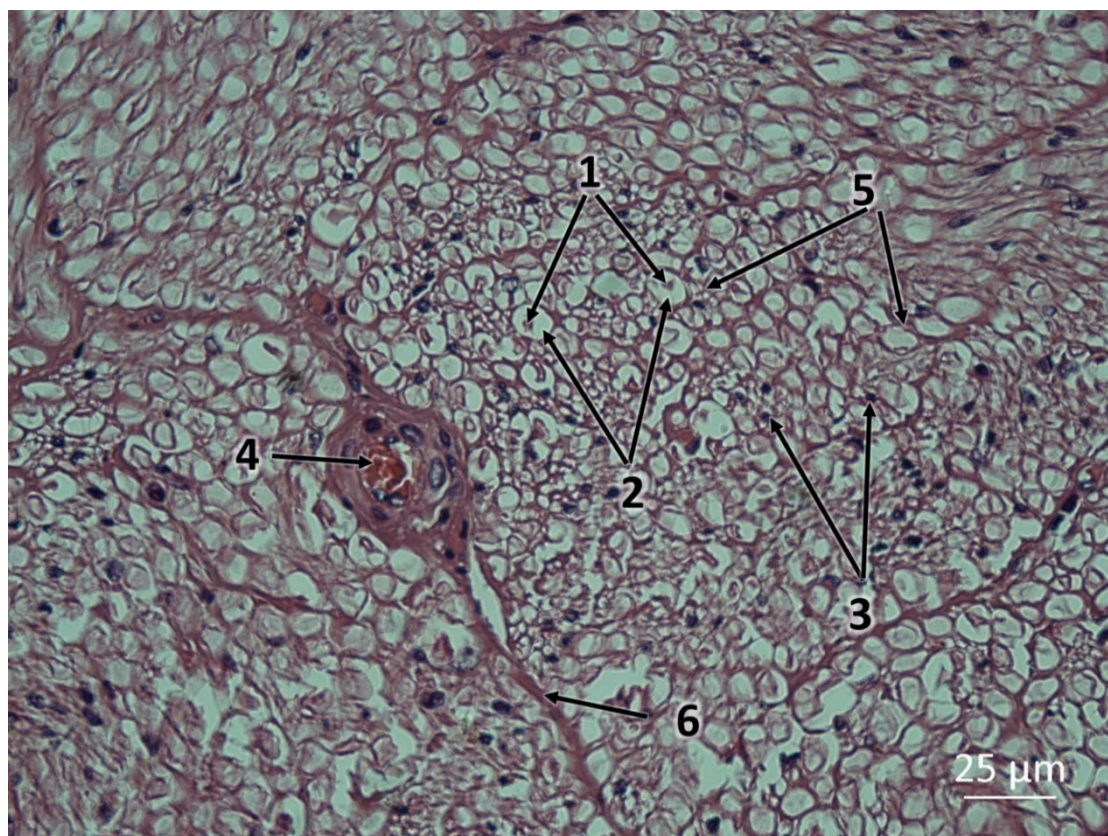
Glavni **periferni živec** je sestavljen iz več **snopov živčnih vlaken**, ki ga sestavljajo mielinizirana in nemielinizirana živčna vlakna (slika 12.1.1a).

Posamezno **mielinizirano živčno vlakno** znotraj vsakega snopa je sestavljeno iz **nevrita** (**aksona**) in **mielinske ovojnice** (ki jo v PŽS tvorijo **Schwannove celice**). Ta ima v preparatih pogosto mrežasto strukturo.

Vsako živčno vlakno (nevrit in mielinska ovojnica) je obdano z **endonevrijem**, vzdolžno urejenim ohlapnim vezivom z žilicami, v snop pa so živčna vlakna povezana s **perinevrijem**, krožno urejenim čvrstim vezivom. **Celična jedra**, ki jih opazimo na prerezu živca znotraj snopa živčnih vlaken, tako pripadajo **Schwannovim celicam** ali **celicam endonevrija** (fibrociti, endotelne celice kapilar).

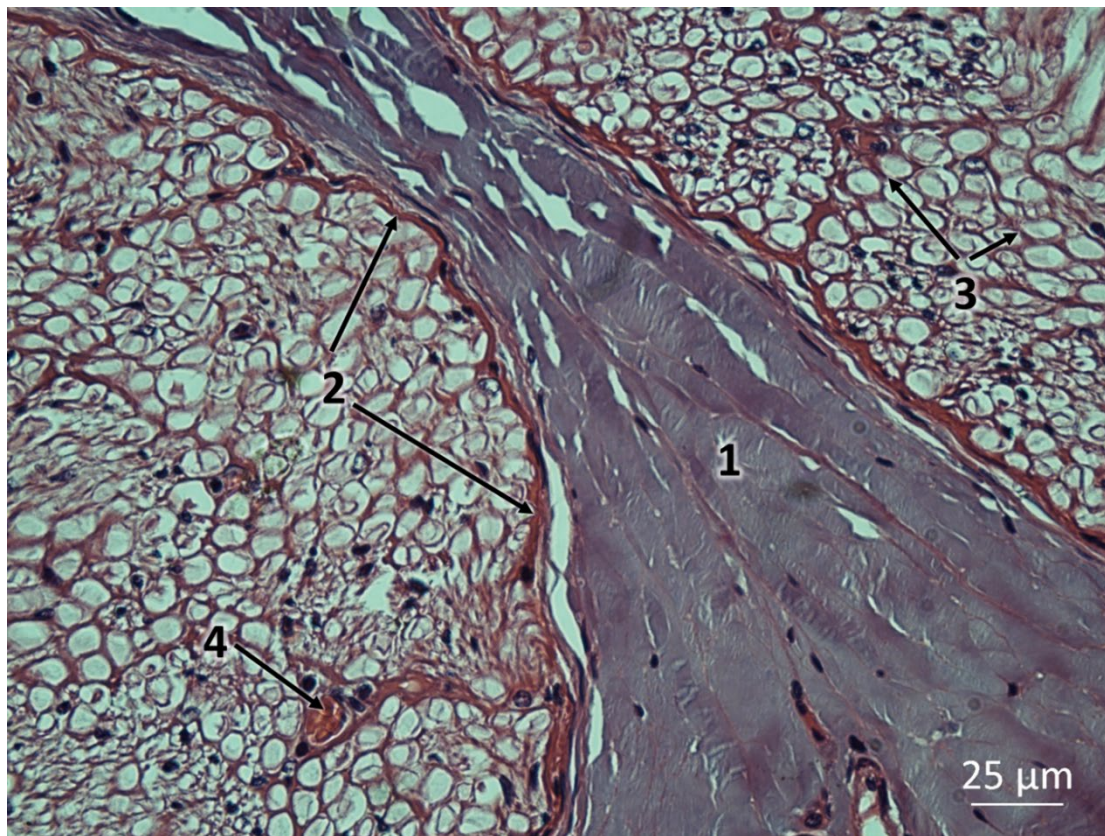


Slika 12.1.1a: Živec. 1 – snop živčnih vlaken; 2 – perinevrij; 3 – epinevrij; 4 – maščobno tkivo; 5 – vezivne septe.



Slika 12.1.1b: Prerez snopa živčnih vlaken. 1 – aksoni nevronov; 2 – mielinska ovojnica; 3 – jedra Schwannovih celic; 4 – krvna žila; 5 – endonevrij; 6 – vezivne septe znotraj snopa živčnih vlaken.

V večjih živcih je več snopov živčnih vlaken (slika 12.1.1b), od katerih je vsak obdan s svojim perinevrijem, povezani pa so z **epinevrijem**; vzdolžno urejenim čvrstim vezivom z žilami in maščobnimi celicami. Ta prekriva tudi površino večjih živcev. Manjši periferni živci so sestavljeni iz enega samega snopa živčnih vlaken, ki ga obdaja perinevrij (slika 12.1.1c).

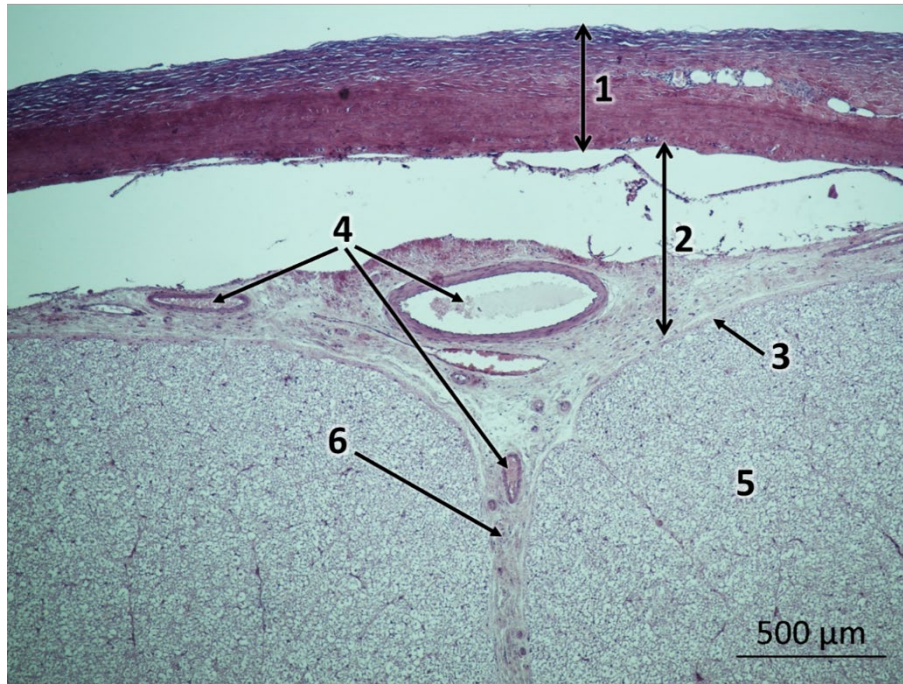


Slika 12.1.1c: Vezivne ovojnice v živcu. 1 – epinevrij; 2 – perinevrij; 3 – endonevrij; 4 – krvna žila.

12.1.2 Hrbtenjača

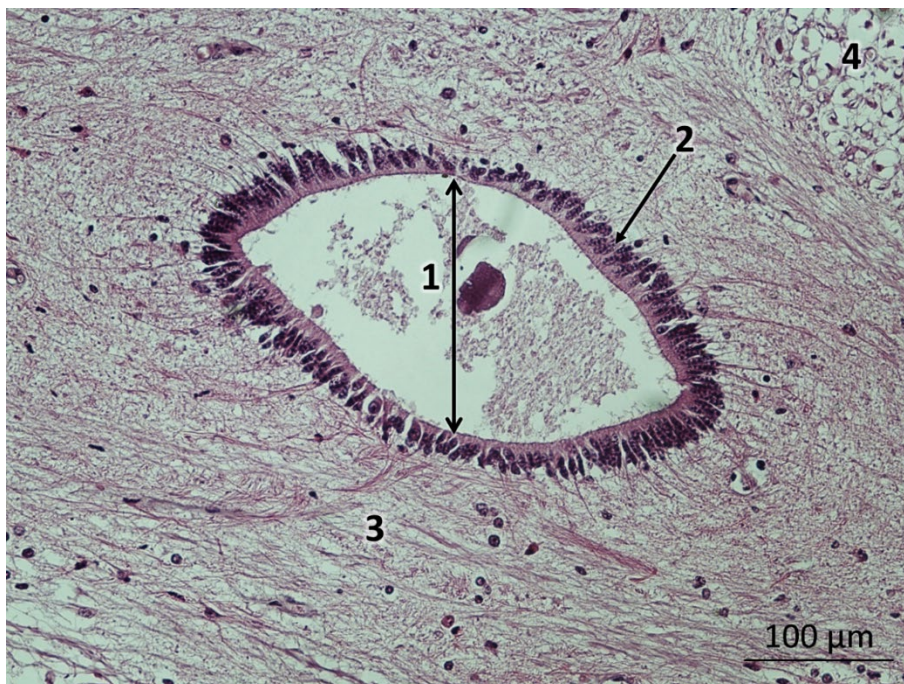
Hrbtenjača je del centralnega živčnega sistema. Na prerezu ločimo belino in sivino (slika 12.1.2a). **Belina** leži na periferiji in obdaja centralno ležečo sivino. Belino sestavljajo predvsem **mielinizirana živčna vlakna** in **celice nevroglije CŽS** (oligodendrociti, astrociti, mikroglija).

Na sredini **ventralne strani** beline je **večja zajeda** (*fissura mediana*), ki se iz periferije uvihava proti notranjosti, na sredini **dorzalne strani** pa je le **plitva brazda** (*sulcus medianus*), ki se proti sredini nadaljuje v **septum**. Zajedo in brazdo zapolnjuje mehka možganska ovojnica (*pia mater*). Na površini hrbtenjačo obdajata še pajčevnica in čvrsta možganska ovojnica.



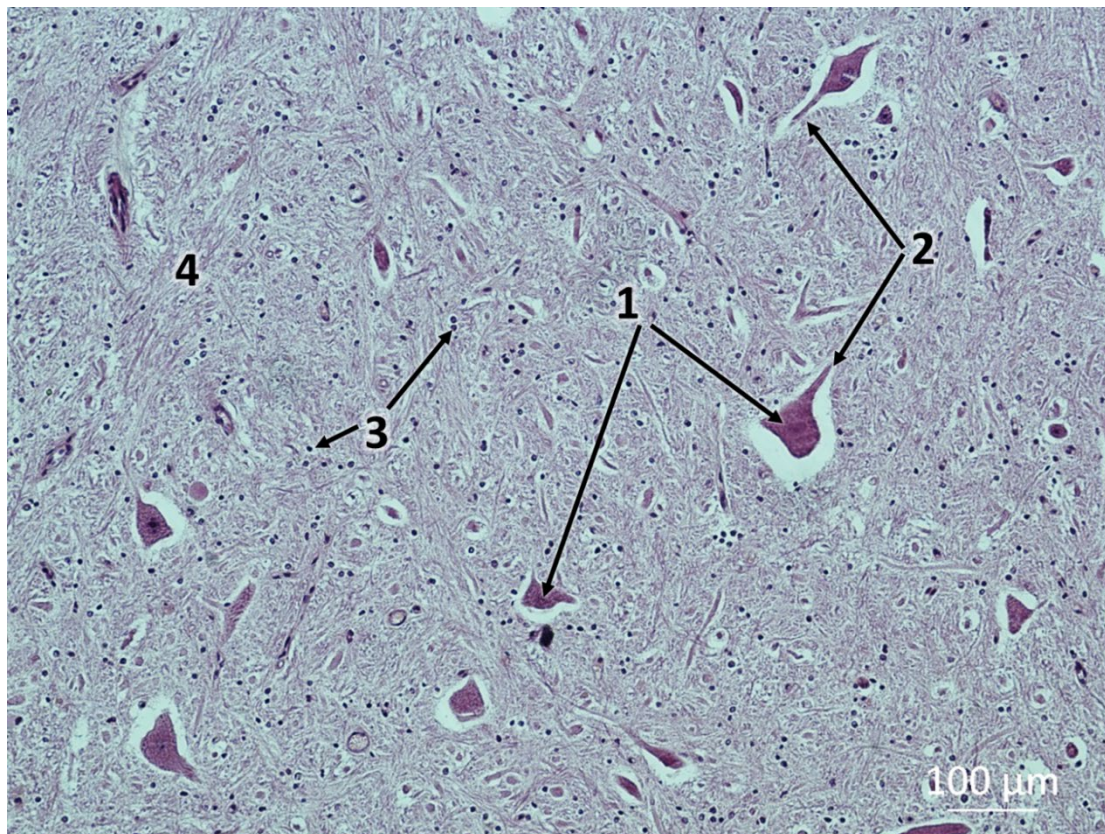
Slika 12.1.2a: Hrbtenjača, ventralno. 1 – *dura mater*; 2 – *arachnoidea*; 3 – *pia mater*; 4 – krvne žile; 5 – belina; 6 – *fissura mediana*.

Osrednji del hrbtenjače je **sivina**, ki jo zajeda in brazda delita v zrcalni polovici in ima **obliko metulja**. Del sivine, ki polovici povezuje, imenujemo **siva komisura** (**sivi prečni spoj**), sredi katere poteka **centralni kanal** (slika 12.1.2b). Ta je obdan z enoskladnim visokoprizmatskim epitelijem iz **ependimskih celic**, ki producirajo in vanj oddajajo **likvor**.



Slika 12.1.2b: Osrednji predel hrbtenjače. 1 – centralni kanal; 2 – ependimske celice; 3 – siva komisura.

Vsaka polovica sivine je razdeljena na **sprednji (ventralni)** in **zadnji (dorzalni) steber**. V **sprednjem** (slika 12.1.2c) so poleg **perikarionov internevronov** tudi veliki **perikarioni multipolarnih motoričnih ganglijskih celic**, **nemielinizirana živčna vlakna** in **celice nevroglije** (astrociti, mikroglija). V **zadnjem stebru** so pretežno nemielinizirana **senzorična živčna vlakna**.



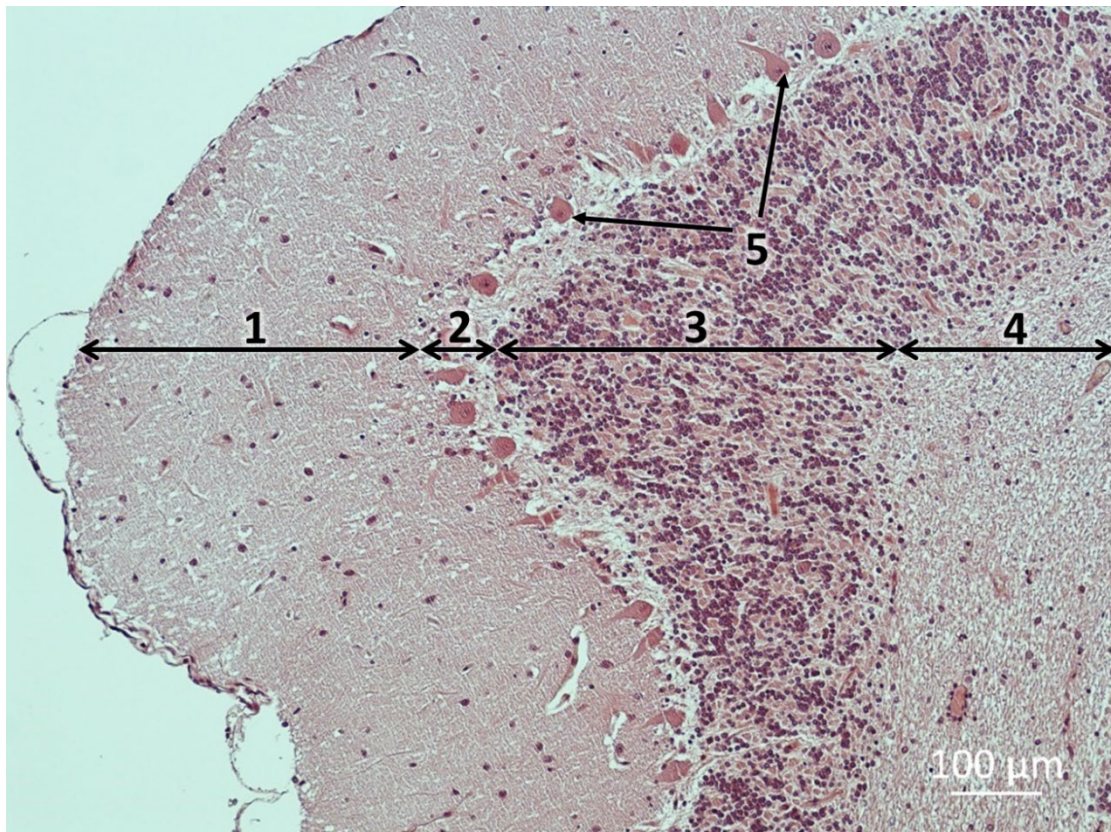
Slika 12.1.2c: Ventralni steber sivine hrbtenjače. 1 – perikarioni motoričnih nevronov; 2 – izrastki motoričnih nevronov; 3 – jedra glija celic; 4 – nevropil.

12.1.3 Mali možgani

Mali možgani vzdržujejo mišični tonus in držo telesa, koordinirajo hojo in gibanje oči. Tudi površino malih možganov obdajajo možganske ovojnice. Notranja mehka ovojnica se ugreza tudi v **žlebove nagubane skorje** malih možganov. Ta je iz temnejše **sivine**, v notranjosti malih možganov pa je svetlejša **sredica** iz **beline**.

V skorji ločimo tri plasti (slika 12.1.3a):

- najbolj periferno leži **molekularna plast**, v kateri so v notranji tretjini vidna predvsem redka jedra **košarastih**, v zunanji tretjini pa predvsem **zvezdastih celic**;
- sledi **plast Purkynjevih celic** z velikimi perikarioni (slika 12.1.3b), iz katerih izhajata dva močna dendritska izrastka in
- **zrnata plast** z bazofilnimi jedri malih in velikih **zrnastih celic**.

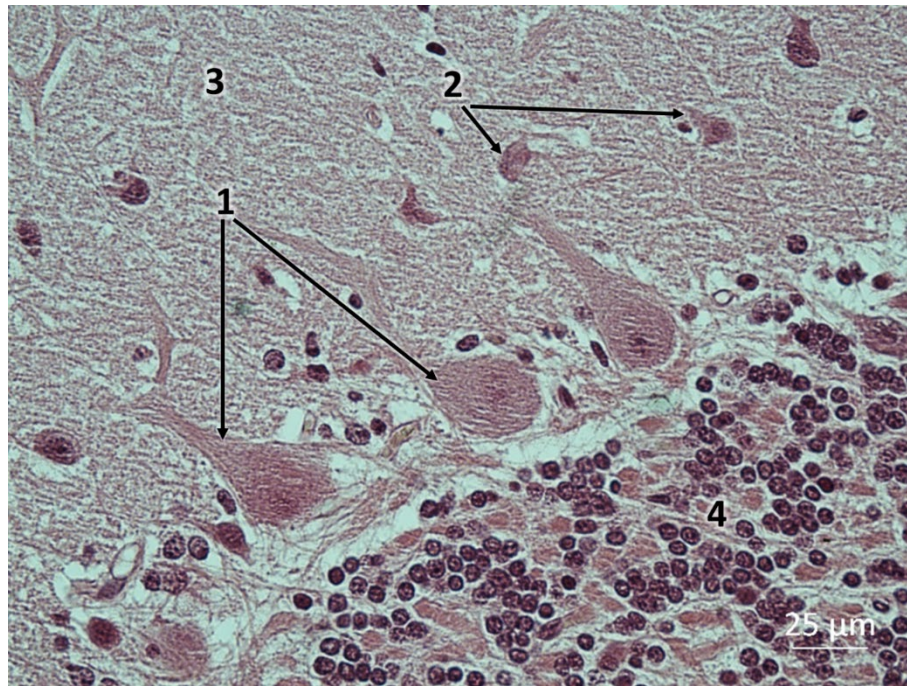


Slika 12.1.3a: Mali možgani. 1 – molekularna plast skorje; 2 – plast Purkynjevih celic; 3 – zrnata plast skorje; 4 – sredica (belina); 5 – Purkynjeve celice.

Okoli jeder naštetih živčnih celic so **v sivini tudi celice nevroglije**, prostor med njimi pa je zapolnjen s prepletom njihovih izrastkov, dendritov (nemieliniziranih živčnih vlaken, **nevropil**).

V **skorji malih možganov ploda** človeka je oblikovana tudi **zunanja zrnata plast**, ki pa v prvem letu starosti izgine.

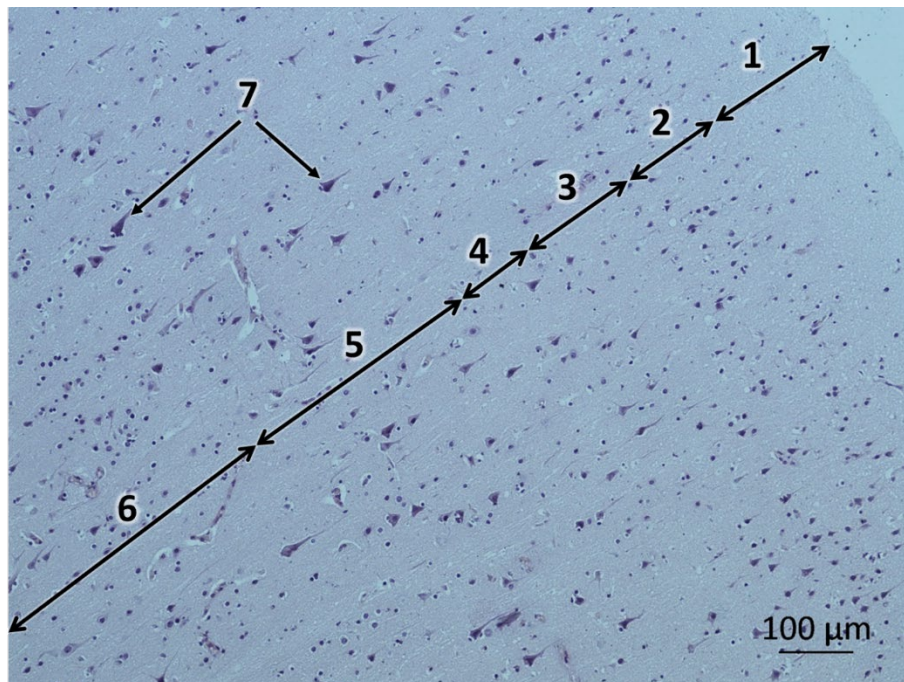
Belina v notranjosti malih možganov je iz **mieliniziranih živčnih vlaken** (aksonov) in različnih celic **nevroglije**: astrocitov, oligodendrocitov in mikroglije.



Slika 12.1.3b: Plast Purkynjevih celic v skorji malih možganov. 1 – perikarioni Purkynjevih celic; 2 – perikarioni košarastih celic; 3 – nevropil; 4 – zrnata plast skorje.

12.1.4 Veliki možgani

Tudi **velike možgane delimo na skorjo in sredico** in tudi njih obdajajo zgoraj omenjene tri možganske ovojnice.

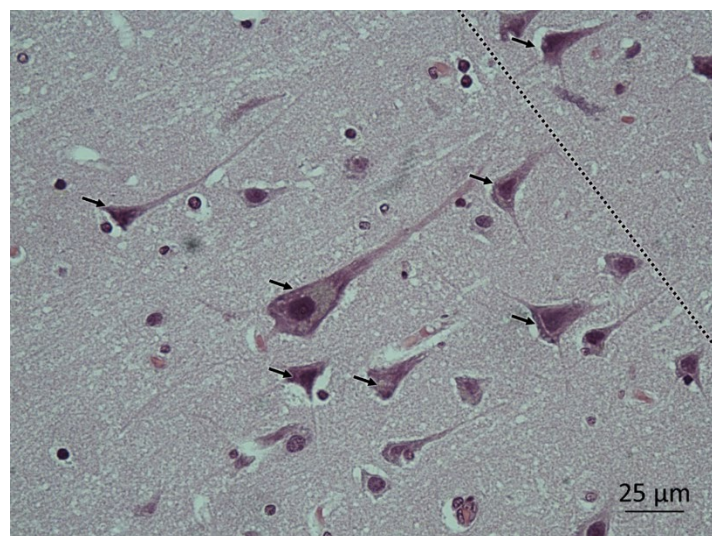


Slika 12.1.4a: Skorja velikih možganov. 1 – molekularna plast; 2 – zunanja zrnata plast; 3 – zunanja piramidasta plast; 4 – notranja zrnata plast; 5 – notranja piramidasta plast; 6 – multiformna plast; 7 – piramidaste celice.

V **sivi skorji** velikih možganov lahko **razločimo šest slojev** nevronov različnih oblik, velikosti in gostote (slika 12.1.4a):

- **molekularna plast** (*lamina molecularis*), ki je na površini skorje in vsebuje redka jedra;
- **zunanja zrnata plast** (*lamina granularis externa*), v kateri so majhna, okrogla jedra gostejša;
- **zunanja piramidasta plast** (*lamina pyramidalis externa*), z nekoliko večjimi (trokoničastimi) perikarioni piramidastih oblik;
- **notranja zrnata plast** (*lamina granularis interna*), kjer so jedra znova manjša, okrogla in gosta; dobro je razvita v senzoričnih predelih možganske skorje, v motoričnih predelih pa je večinoma odsotna;
- **notranja piramidasta plast** (*lamina pyramidalis interna*), ki poleg srednje velikih vsebuje tudi velike piramidaste celice;
- **multiformna plast** (*lamina multiformis*), v kateri so srednje velike ganglijske celice različnih oblik.

Piramidaste celice (12.1.4b) so glavni vzbujevalni (ekscitatorni) nevroni skorje velikih možganov. Njihov **perikarion** je v prerezu bolj ali manj **trikotne oblike**, vsebuje veliko jedro, v citoplazmi pa zrna lipofuscina (količina tega s starostjo narašča). Proti površini se iz perikariona razraščajo mnogi razvejani dendriti, iz baze trikotnega perikariona pa proti notranjosti izrašča močnejši in daljši izrastek (akson), ki se lahko tudi večkrat razveji. Po njem se informacije, ki nastanejo v skorji velikih možganov, prenašajo v sosednje predele skorje in predvsem tudi v globlje ležeče možganske centre v notranjosti velikih možganov. Piramidaste celice so **orientirane** tako, da je njihova **baza vzporedna s površino možganov, konica pa je nanjo pravokotna**.



Slika 12.1.4b: Piramidaste celice (puščice). Črtkana črta poteka vzporedno s površino možganov.

Sredica je iz **beline**, ki jo sestavljajo **mielinizirana živčna vlakna** in **glija celice**.

12.2 Čutila

Vsako čutilo ima **receptorske celice** ali **živčne končiče**, ki sprejemajo različne **dražljaje** in jih spreminjajo v **živčno vzburjenje**. Najpreprostejši sprejemniki dražljajev so **prosti končiči senzoričnih živčnih vlaken** v koži. Druga čutila sprejemajo dražljaje s pomočjo posebnih **čutilnih telesc** ali dodatnih struktur, ki so lahko organizirane v **čutilne organe**, kot sta na primer oko in uho. Vsako čutilo je občutljivo za specifične dražljaje.

12.2.1 Koža kot čutilo

Koža je občutljiva za **mehanske**, **toplotne**, **kemične** in **bolečinske dražljaje**. Sprejemajo jih **končiči senzoričnih nevronov**, ki se razvejujejo v kožni povrhnjici ter posebna **čutilna telesa** v usnjici in ob dlakah.

12.2.2 Čutilna vloga skeleta in mišic

Posebna **čutilna telesa** so v pokostnici, sklepnih ovojnicah, kitah in mišicah. Telesa so občutljiva na **pritisk** ali na **nateg** (npr. mišično vreteno).

12.2.3 Čutilo ravnotežja in sluha

Čutni epitelij je sestavljen iz **čutnih** in **opornih celic**. Čutne celice (**dlačnice**) v **vrečici** in **mešičku vestibularnega labirinta** ter v obliki grebena nameščene v **polkrožnih vodih** so odgovorne za **ravnotežje**, čutne celice v **polževem vodu** pa za **sluh**.

12.2.4 Vohalni epitelij

Čutilne celice v **zgornjem delu nosne votline** so občutljive za **kemične lastnosti** plinov in hlapljivih snovi v vdihanem zraku. **Vohalni** (**olfaktorni epitelij**) je podrobneje opisan v poglavju Dihala – Nos in nosna votlina.

12.2.5 Okušalni epitelij

Okušalne brbončice v papilah jezika sprejemajo **kemijske dražljaje** snovi (hrane), ki prihajajo v ustno votlino. Brbončice so podrobneje opisane v poglavju Prebavila/Jezik.

12.2.6 Oko

Sprejem **svetlobe** omogočajo in regulirajo mnoge **pomožne strukture**, ki so organizirane v **čutilni organ**, **oko**. Očesno zrklo je v grobem **sestavljeno iz treh slojev**.

Zunanji sloj očesa je iz **beločnice (sklera)**, ki spredaj prehaja v **roženico (cornea)**. Osrednji del roženice je neožiljeno, s kolagenom bogato vezivo, ki je **na zunanji strani** pokrito s 5–6-skladnim **ploščatim neporoženelim epitelijem**, **na notranji** pa ga pokriva **enoskladni ploščati epitelij**.

Zunanja plast beločnice (episklera) je iz rahlega veziva, osrednja plast (*stroma*) vsebuje gosto vezivo s svežnji kolagenskih vlaken in posameznimi elastičnimi vlakni, notranja plast (*lamina fusca*), ki meji na žilnico, vsebuje tudi melanocite.

Sprednji del srednjega sloja očesa tvori **šarenica**. Pokriva za njo ležečo **lečo**, v sredini šarenice pa je odprtina, imenovana **zenica**. Spredaj šarenica **nima epitelija**; pokrita je s **fibroblasti** in **pigmentnimi melanociti**. Slednji se nahajajo tudi v rahlovezivnem osrednjem delu šarenice, zadaj pa jo pokriva epitelij iz dveh plasti celic: notranji, **nepigmentiran epitelij** je iz **mioepitelijskih celic** (*musculus dilatator pupillae*), ki sodelujejo pri širjenju zenice, zunanega pa sestavlja plast močno **pigmentiranih celic**, ki preprečujejo prehod svetlobe globlje v notranjost očesa. Ob zenici so krožno urejene **gladke mišične celice** (*musculus sphincter pupillae*), ki sodelujejo pri krčenju zenice.

Poleg šarenice je v sprednjem delu srednjega sloja očesa še **ciliarnik** (gladka mišičnina, rahlo vezivo, elastična vlakna, krvne žile), ki omogoča **akomodacijo leče**. Tudi ciliarnik je pokrit z **dvoplastnim, nepigmentiranim in pigmentiranim epitelijem** (**melanociti**, nepigmentirane epitelijske celice). **Leča**, obdana z **izoprizmatskim epitelijem**, je **neožiljena** prozorna bikonveksna struktura za šarenico, ki usmerja svetlobo na mrežnico očesa.

Žilnica, ki tvori zadnji dve tretjini srednjega sloja zrkla, je v glavnem iz rahlega, **dobro prekrvljenega vezivnega tkiva** (kolagenskih in elastičnih vlaken, fibrocitov, limfocitov, tkivnih bazofilcev, plazmatk, krvnih žil).

Čutilne celice, občutljive za svetlobo, so v najbolj **notranjem sloju** očesnega zrkla, **mrežnici**. Mrežnica je sestavljena iz **nečutilnega pigmentnega epitelija** in **čutilnega epitelija**, ki je iz **več plasti živčnih** in **opornih** celic (naslednja stran).

Funkcionalno lahko celice, ki sestavljajo čutilni epitelij, razvrstimo v štiri skupine:

- **fotoreceptorski nevroni** (paličnice in čepki) – transdukcija;
- **prevodni nevroni** (bipolarne in ganglijske celice) – prenos signala v CZS;
- **povezovalni nevroni** (horizontalne in amakrine celice) – integracija;
- **oporne celice nevroglije** (Müllerjeve celice) – podporna funkcija.

Zaradi natančnih specifičnih povezav in s tem povezane razporeditve živčnih (fotoreceptorskih, prevodnih in povezovalnih) in opornih celic v mrežnici lahko na prerezu mrežnice s svetlobnim mikroskopom jasno ločimo 10 slojev (skladov) (slika 12.2.6):

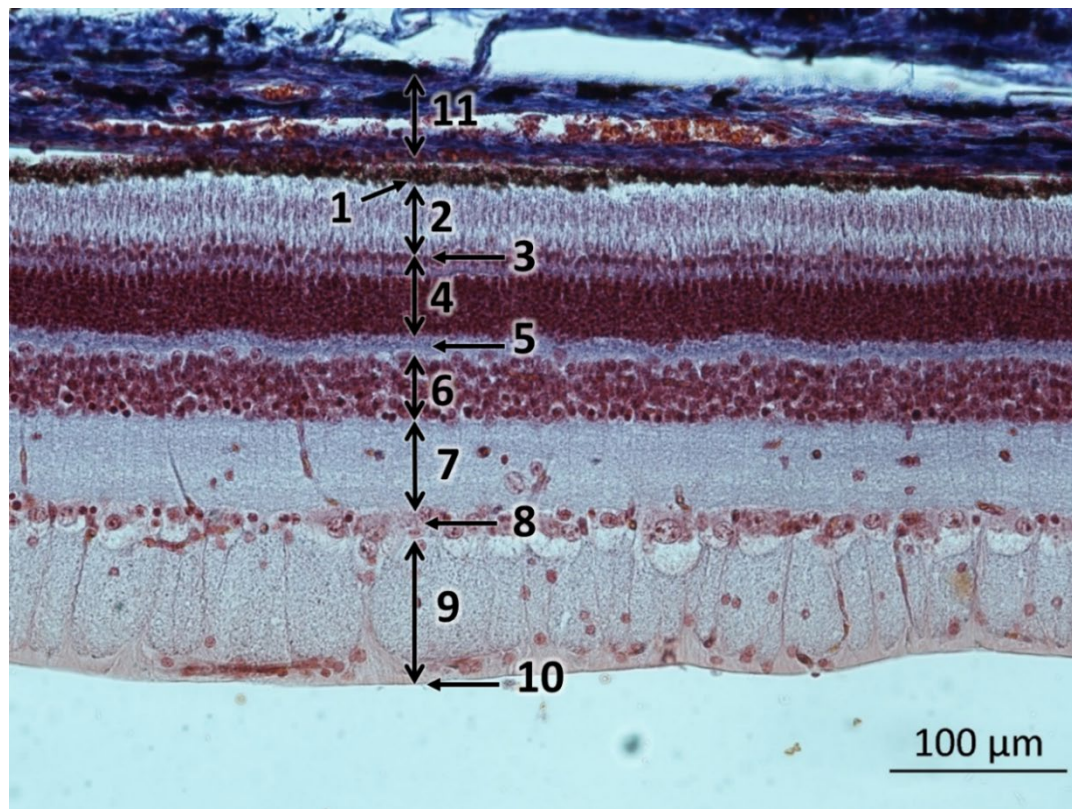
- **pigmentni sklad** iz ene plasti **izoprizmatskih epitelnih pigmentnih celic** (vsebujejo **melanin**), kamor so bolj ali manj ugreznjene čutilne celice;
- **nevroepitelijski sklad** iz zunanjih in deloma notranjih segmentov **fotoreceptorjev** paličic in čepkov in nevronov I. reda (ne zajema njihovih jeder);
- **zunANJI mejni sklad**, ki se vidi zaradi **tesnih stikov** med opornimi Müllerjevimi celicami (celice nevroglije) in fotoreceptorskimi celicami;
- **zunANJI jedrni sklad** iz notranjih segmentov **fotoreceptorjev**, ki je temnejši;
- **zunANJI mrežasti sklad**, ki zajema **sinapse** med fotoreceptorji in bipolarnimi celicami ter izrastki horizontalnih celic, ki je svetlejši (v njem ni jeder);
- **notranji jedrni sklad** z jedri **bipolarnih celic** (nevroni II. reda), jedri internevonov (**amakrinih** in **horizontalnih celic**) ter jedri opornih **Müllerjevih celic** (celic glija);
- **notranji mrežasti sklad**, ki zajema **sinapse** med aksoni bipolarnih in dendriti multipolarnih ganglijskih celic (nevroni III. reda) ter izrastki amakrinih celic;
- **ganglijski sklad** z jedri multipolarnih **ganglijskih celic**;
- **sklad živčnih vlaken** iz **aksonov** ganglijskih celic in
- **notranji mejni sklad**, ki ga tvorijo **bazalna membrana** in **podaljški Müllerjevih celic**. Je meja med mrežnico in steklovino.

Paličnice in **čepki** sprejmejo svetlobno energijo in jo pretvorijo v električno spremembo, ki se izraža kot receptorski potencial. Pretvorbo imenujemo **transdukcija**, omogočata pa jo posebna **pigmenta** – **rodopsin** v paličnicah in **iodopsin** v čepkih –, ki se nahajata v **plazmalemi** teh celic.

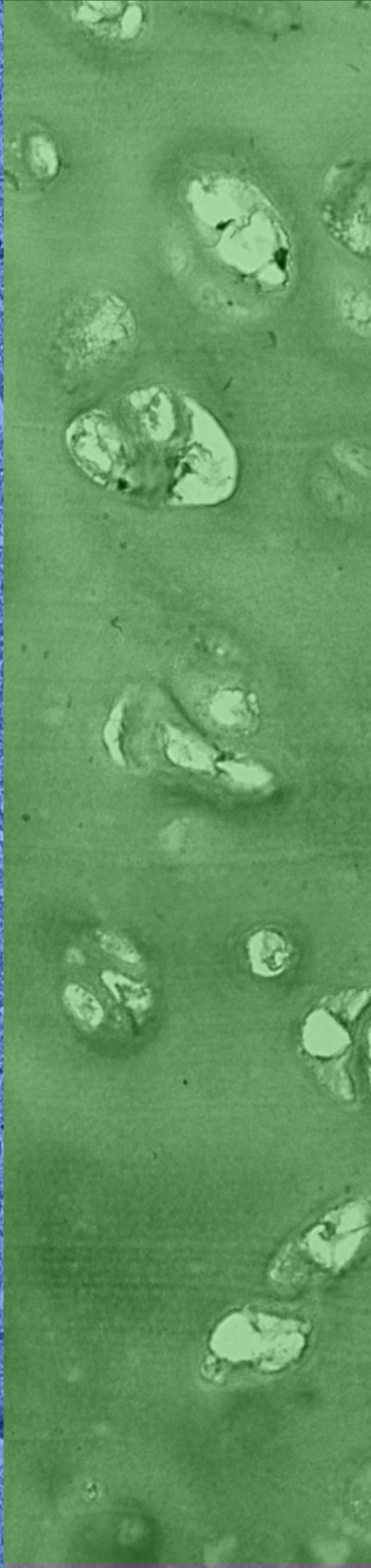
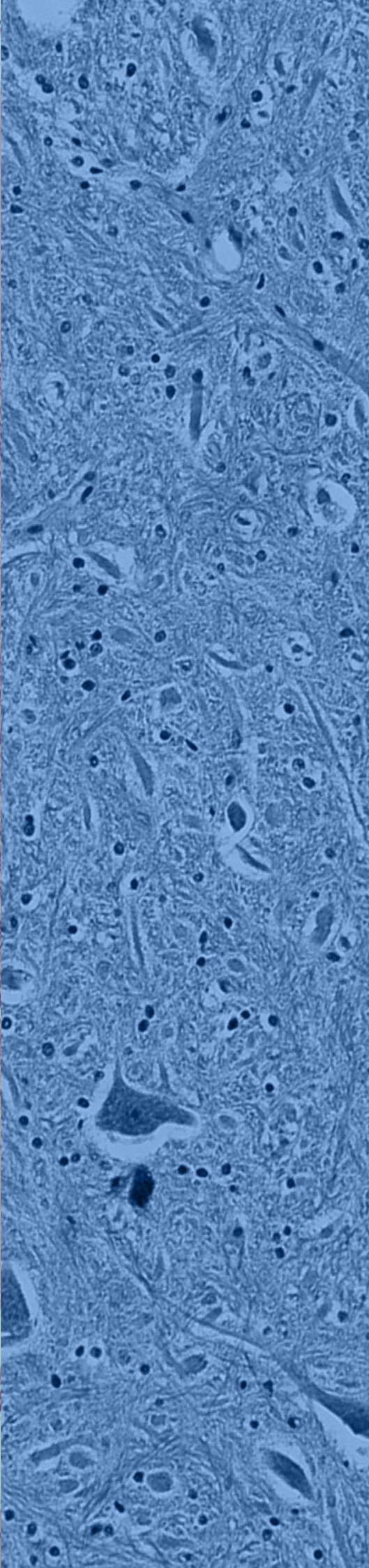
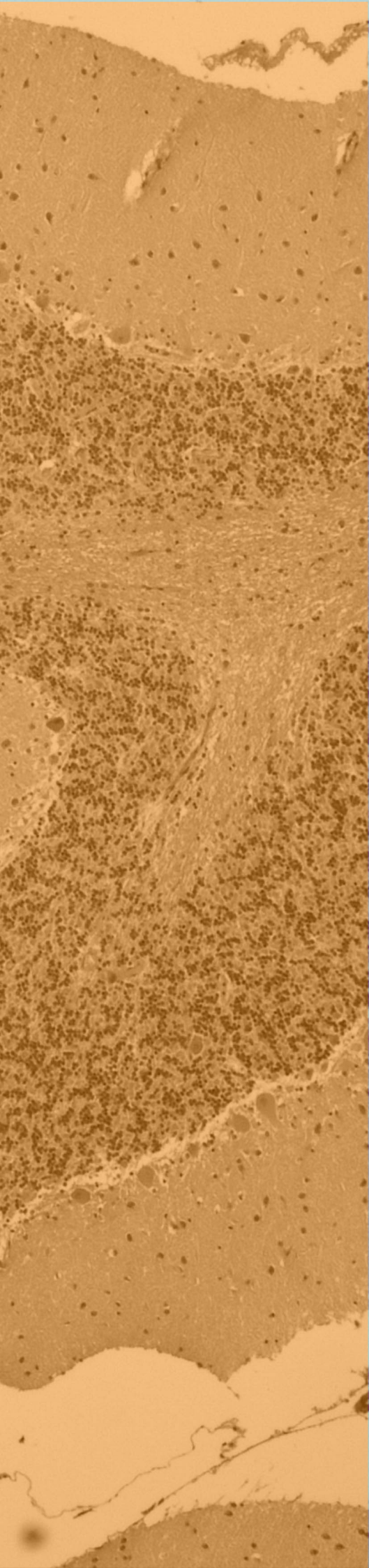
Paličnic je več kot čepkov in se vzdražijo že ob **zelo nizki intenziteti svetlobe**, a **ne omogočajo zaznavanja barv**. To je mogoče s **čepki**, a le ob nekoliko **večji jakosti dražljaja**, torej svetlobe. Čepki se nahajajo predvsem v **rumeni pegi**, srednjem območju mrežnice. Glede na to, na katero barvo svetlobe (rdečo, zeleno oziroma modro) so najbolj občutljivi, pa razlikujemo tri funkcionalne oblike.

Vsak fotoreceptor je funkcijsko sestavljen iz **zunanjega segmenta (sprejemnega dela)**, kjer je plazmalema, ki vsebuje **fotopigment**, oblikovana v **membranske diske**, in **notranjega segmenta** (metabolno aktivnega dela), v katerem se nahaja jedro in veliko mitohondrijev. Segmenta povezuje zožan **vezni pecelj**.

Fotoreceptorske celice električni signal prenesejo **bipolarnim celicam**, te pa preko naslednje sinapse še **ganglijskim celicam**, katerih aksoni po **vidnem živcu** vodijo v možgane. Že v mrežnici se informacije sosednjih paličnic in čepkov obdelujejo (**integrirajo**, npr. se medsebojno inhibirajo), kar omogočajo **povezovalni nevroni** (**horizontalne** in **amakrine celice**), ki se z njimi povezujejo na območjih sinaps med čutnimi, bipolarnimi in ganglijskimi celicami in tako regulirajo prenos informacij med njimi.



Slika 12.2.6: 1 – pigmentni sklad; 2 – neuroepitelijski sklad; 3 – zunanji mejni sklad; 4 – zunanji jedrni sklad; 5 – zunanji mrežasti sklad; 6 – notranji jedrni sklad; 7 – notranji mrežasti sklad; 8 – ganglijski sklad; 9 – sklad živčnih vlaken; 10 – notranji mejni sklad; 11 – žilnica.



13 Endokrini sistem

Endokrini sistem vključuje **endokrine celice**, ki proizvajajo **hormone**. V telesu so lahko endokrine celice različno organizirane. **Posamično** ali **v skupinah** so prisotne v sluznici vseh delov prebavnega (enteroendokrine celice), respiratornega in urogenitalnega trakta, nahajajo se v trebušni slinavki (Langerhansovi otočki), testisih (Leydigove celice), jajčnikih (rumeno telesce), hipotalamusu (živčne celice, ki proizvajajo hormone) in ledvicah (intersticijske celice ledvične skorje, epitelne celice proksimalnega tubula). Te posamične endokrine celice sestavljajo **difuzni ali razpršeni endokrini sistem**, poleg tega pa so lahko endokrine celice tudi kompleksnejše **organizirane v žlezne organe (žleze)**, kot so hipofiza, epifiza (pinealna žleza), ščitnica, obščitnica in nadledvična žleza. Endokrine žleze **nimajo lastnih izvodil**, imajo pa **bogato žilno mrežo**.

Celice endokrinega sistema izločajo hormone in druge izločke v kri ali limfo, po katerih dosežejo **ciljne organe**. **Hormoni** so telesu lastne dejavne organske spojine (polipeptidi, amidi, steroidi, derivati nenasičenih maščobnih kislin), ki so učinkovite že v zelo nizkih koncentracijah. Tvorijo se po potrebi in delujejo specifično, torej samo na celice, ki imajo ustrezen **receptor** za specifičen hormon.

Endokrini in avtonomni živčni sistem sodelujeta pri uravnavanju aktivnosti različnih organov in tkiv ter tako vzdržujeta **homeostazo telesa**. Oba skupaj tvorita **nevroendokrini sistem (nevroendokrina integracija)**. Njune aktivnosti usklajuje **hipotalamus**, ki je del centralnega živčevja (možganov), tako da je tudi delovanje

endokrinih žlez v osnovi odvisno od živčevja. Povezava med živčnim in endokrinim sistemom so **nevroendokrine celice**. To so specializirane živčne celice, ki ob vzdraženju hormone iz terminalnih končičev izločijo v kri. Primer tovrstnih celic so **živčne celice hipotalamusa**, ki sintetizirajo in izločajo **nadzorne hormone**, ki vplivajo na nastajanje in sproščanje **glandotropnih hormonov** iz adenohipofize (npr. *tiroideo* (ščitnico) stimulirajoči hormon (TSH), adrenokortikotropni hormon (ACTH)). Ti nadzorujejo tvorbo in sproščanje **efektorskih hormonov** v drugih perifernih endokrinih tkivih (drugih žlezah; npr. v ščitnici ali nadledvični žlezi), šele slednji pa imajo specifične fiziološke učinke v **ciljnih tkivih in organih**. Tudi endokrine žleze imajo medsebojen vpliv in sestavljajo enoten endokrini sistem.

Glede na to, na katere tarčne celice hormoni delujejo, ločimo:

- **endokrino izločanje**, pri katerem hormon učinkuje na oddaljene celice, do katerih se prenese s krvjo;
- **parakrino izločanje**, pri katerem se hormon v ekstracelularnem matriksu z difuzijo razširja v bližnjo okolico žlezne celice in učinkuje na sosednje celice le v njeni neposredni bližini;
- **avtokrino izločanje**, pri katerem hormon učinkuje na celico, ki ga je sintetizirala in izločila.

Podrobneje si bomo ogledali histološko zgradbo hipofize, ščitnice, nadledvične žleze in trebušne slinavke.

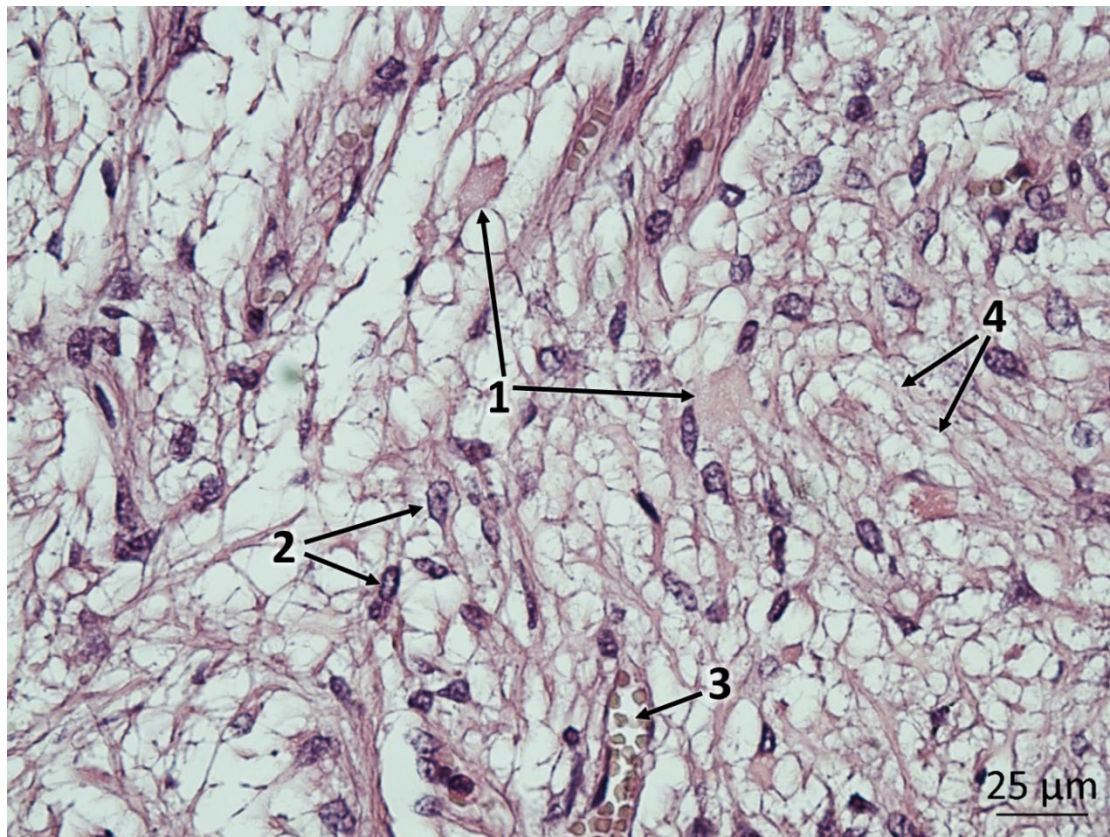
13.1 Hipofiza

Hipofiza ali **možganski privesek** (*glandula pituitaria*) je kot fižol velika žleza z **vezivno ovojnico**. Zgrajena je iz dveh razvojno, morfološko in funkcionalno različnih delov: **sprednjega žleznega dela** (adenohipofize) in **zadnjega režnja** (nevrohipofize), ki je živčni del hipofize.

Nevrohipofiza (slika 13.1a) je iz **nemieliniziranih živčnih vlaken** in **celic nevroglija** ter je preko **nevralnega peclja** (*infundibulum*) povezana s hipotalamusom. V njej se zbirajo in prehajajo v kri izločki **živčnih (nevroendokrinih) celic**, katerih perikarioni se nahajajo v **hipotalamusu**. Nevrohipofizo dosežejo skozi *infundibulum* le njihovi izrastki (**nemielinizirana živčna vlakna**). Ti se terminalno razširjajo v mehurčaste strukture, t. i.

nevrosekrecijska (Herringova) telesca, kjer se shranjujeta hormona, ki jih te celice sintetizirajo.

Jedra, ki jih v prerezu tega dela hipofize opazimo pod svetlobnim mikroskopom, pripadajo specifičnim celicam nevroglije (**pituiciti** ali oporne živčne celice).



Slika 13.1a: Nevrohipofiza. 1 – Herringovo telesce; 2 – jedra pituicitov; 3 – krvna kapilara; 4 – nemielinizirana živčna vlakna.

Nevrohipofiza izloča:

- **oksitocin**, ki spodbuja krčenje gladkih mišičnih celic maternice med porodom in izločanje mleka iz mlečne žleze po porodu;
- **antidiuretski hormon (ADH/vazopresin)**, ki vzdržuje ravnovesje tekočin v telesu tako, da poveča prepustnost ledvičnih cevok za reabsorpcijo vode v kri. Vpliva tudi na povišanje krvnega tlaka s krčenjem arteriol, zato tudi ime vazopresin.

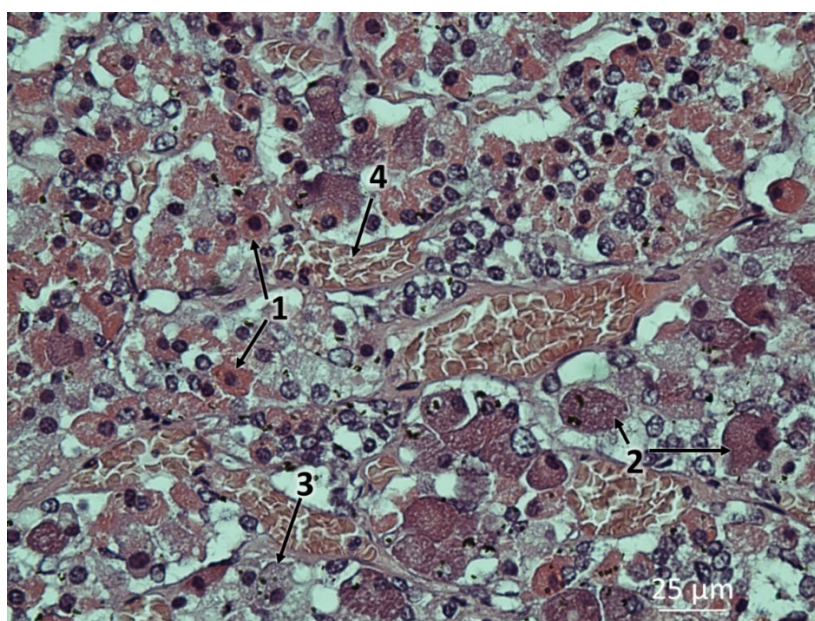
Adenohipofiza (slika 13.1b) je **endokrini del** organa, ki je neposredno povezan s hipotalamusom preko hipofiznega portalnega sistema krvnih žil, s čimer ta regulira njeno aktivnost. Vsebuje veliko **sinusoidnih kapilar**, kamor izločajo hormone epitelne endokrine žlezne celice adenohipofize, ki so okoli njih razporejene v **povezkah** ali **foliklih**.

Adenohipofizo delimo na tri predele: sprednji (*pars anterior*), srednji (*pars intermedia*) in tuberalni (*pars tuberalis/infundibularis*) predel.

S svetlobnim mikroskopom lahko v preparatu, obarvanem z eozinom in hematoksilinom, **na podlagi prisotnosti in obarvanosti zrn v citoplazmi epitelnih (žleznih) celic adenohipofize**, ki vsebujejo njihove hormone, **razlikujemo**:

- **acidofilne celice**, ki so zaobljene, imajo acidofilna zrnca in izločajo rastni hormon ter prolaktin;
- **bazofilne celice**, ki vsebujejo bazofilna zrnca in izločajo kortikotropne (ACTH in MSH), gonadotropne (FSH, LH) ter tirotropne (TSH) hormone;
- **kromofobne celice**, katerih citoplazma se med pripravo preparata slabo obarva, so manjše, morfološko različne in vključujejo različne tipe celic, ki jih s svetlobnim mikroskopom ne moremo razločiti. V to skupino med drugim vključujemo:
 - **degranulirane kromofilne celice**, ki so svoje hormone (shranjene v granulah) že izločile,
 - **nedefinirane matične celice** in
 - majhne, **zvezdaste celice**, ki z dolgimi, tankimi izrastki obkrožajo skupine aktivnih žleznih epiteljskih celic.

Ker se obarvajo z barvilom, acidofilne in bazofilne celice s skupnim izrazom imenujemo tudi **kromofilne celice**.

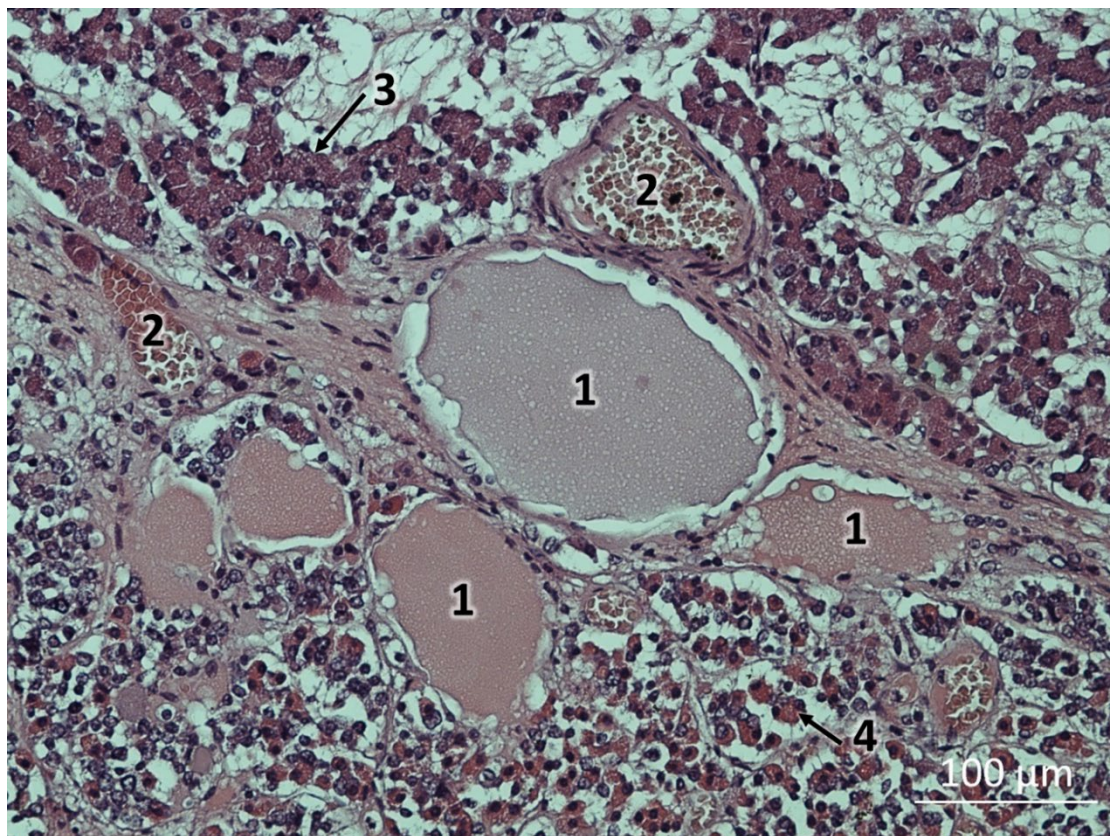


Slika 13.1b: Adenohipofiza, *pars anterior*. 1 – acidofilne celice; 2 – bazofilne celice; 3 – kromofobne celice; 4 – krvna žila.

Pars anterior je endokrino najaktivnejši predel, sestavljen iz nepravilno oblikovanih povezkov kromofilnih in kromofobnih žleznih celic. Med kromofilnimi celicami prevladujejo predvsem acidofilne.

Pars tuberalis je tisti predel adenohipofize, ki se **ovija okoli nevrálnega peclja** (snopa aksonov nevroendokrinih celic hipotalamusa). Ima podobno celično zgradbo kot *pars anterior*, le da **prevladujejo** predvsem **kromofobne** in ne kromofilne celice, kot v sprednjem predelu adenohipofize.

Pars intermedia (slika 13.1c) je ozko območje adenohipofize med *pars anteriorom* in nevrohipofizo. V njem **prevladujejo bazofilne in kromofobne celice**, ki ponekod prodirajo tudi v nevrohipofizo, s katero se *pars intermedia* neposredno stika. Za ta predel adenohipofize so značilni tudi **folikli iz ploščatih žleznih epitelnih celic**, ki vsebujejo eozinofilni **koloid**.

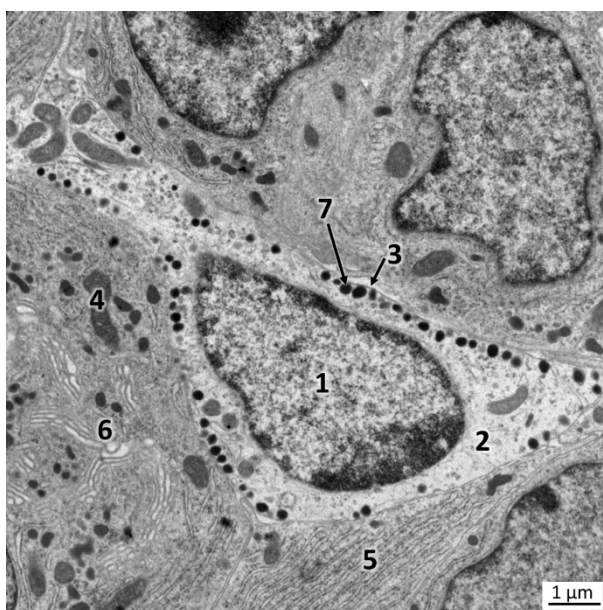


Slika 13.1c: Adenohipofiza, *pars intermedia*. 1 – folikli s koloidom; 2 – krvna žila; 3 – bazofilna celica na prehodu v nevrohipofizo; 4 – acidofilna celica na prehodu v *pars anterior* adenohipofize.

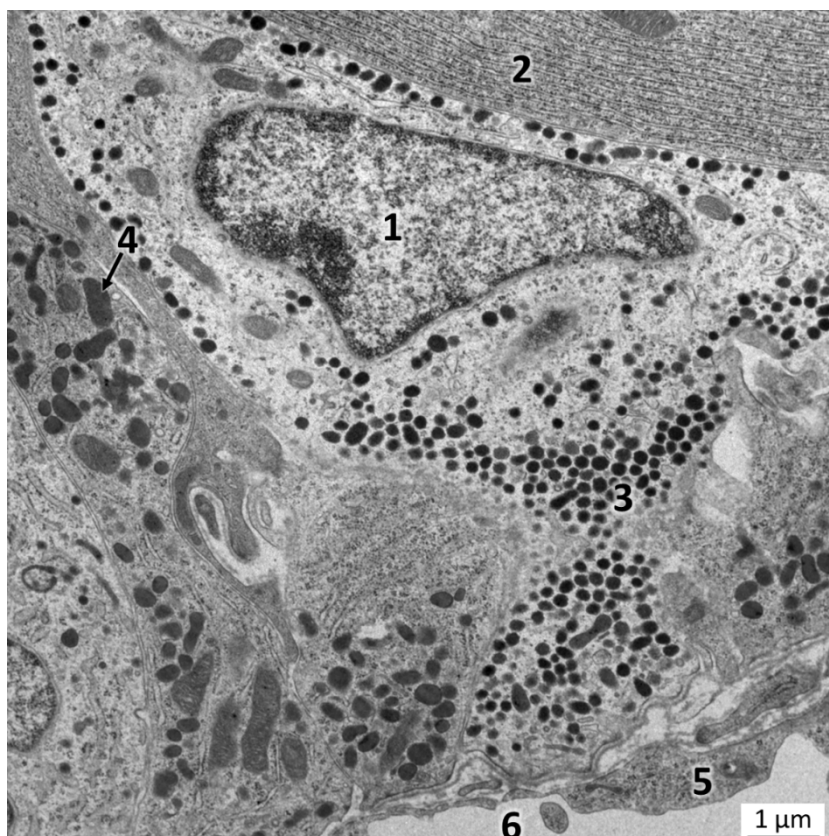
Adenohipofiza izloča številne hormone:

- **Rastni hormon (somatotropin)**, ki vzpodbuja delitev celic in tako vpliva na rast vseh telesnih tkiv, predvsem skeletnih mišic in kosti.
- **Prolaktin**, ki skupaj s spolnim hormonom estrogenom spodbuja razvoj izvodil mlečne žleze med nosečnostjo ter tvorbo mleka po porodu.
- **Tirotropni hormon (TSH)**, ki spodbuja normalen razvoj in delovanje ščitnice tako, da v njej spodbuja sintezo in izločanje tiroksina in trijodtironina.
- **Adrenokortikotropni hormon (ACTH ali kortikotropin)**, ki spodbuja izločanje steroidnih hormonov iz skorje nadledvične žleze.
- **Luteinizirajoči hormon (LH)** je gonadotropni hormon, ki pri ženskah spodbuja ovulacijo, pri moških pa izločanje moških spolnih hormonov iz Leydigovih celic. Imenovan je po rumenem telescu, ki je občasno endokrino telo v jajčniku.
- **Folikle spodbujajoči hormon (FSH)**, ki pri ženskah spodbuja rast jajčnih foliklov in foliklove celice, da izločajo estrogen. Pri moških spodbuja tvorbo semenčic.
- **Melanocyte stimulirajoči hormon (MSH)**, ki spodbuja sintezo pigmenta melanina.

Vsi hormoni adenohipofize so polipeptidi, ki učinkujejo na podrejene endokrine žleze. **Celice adenohipofize** imajo v citoplazmi številne mitohondrije, obsežen zrnati endoplazemski retikulum, v katerem se sintetizirajo hormoni, in Golgijev aparat, v katerem se hormoni modificirajo. Nastali polipeptidi se shranijo v **številnih sekrecijskih veziklih** (slike 13.1c, 13.1d in 13.1e).



Slika 13.1d: Žlezna celica adenohipofize. 1 – jedro; 2 – citoplazma; 3 – plazmalema; 4 – mitohondrij; 5 – zrnati endoplazemski retikulum; 6 – Golgijev aparat; 7 – sekrecijski vezikel.



Slika 13.1e: Žlezna celica adenohipofize. 1 – jedro; 2 – zrnati endoplazemski retikulum; 3 – sekrecijski vezikli; 4 – mitohondrij; 5 – fenestriran endotelij kapilare; 6 – lumen kapilare.

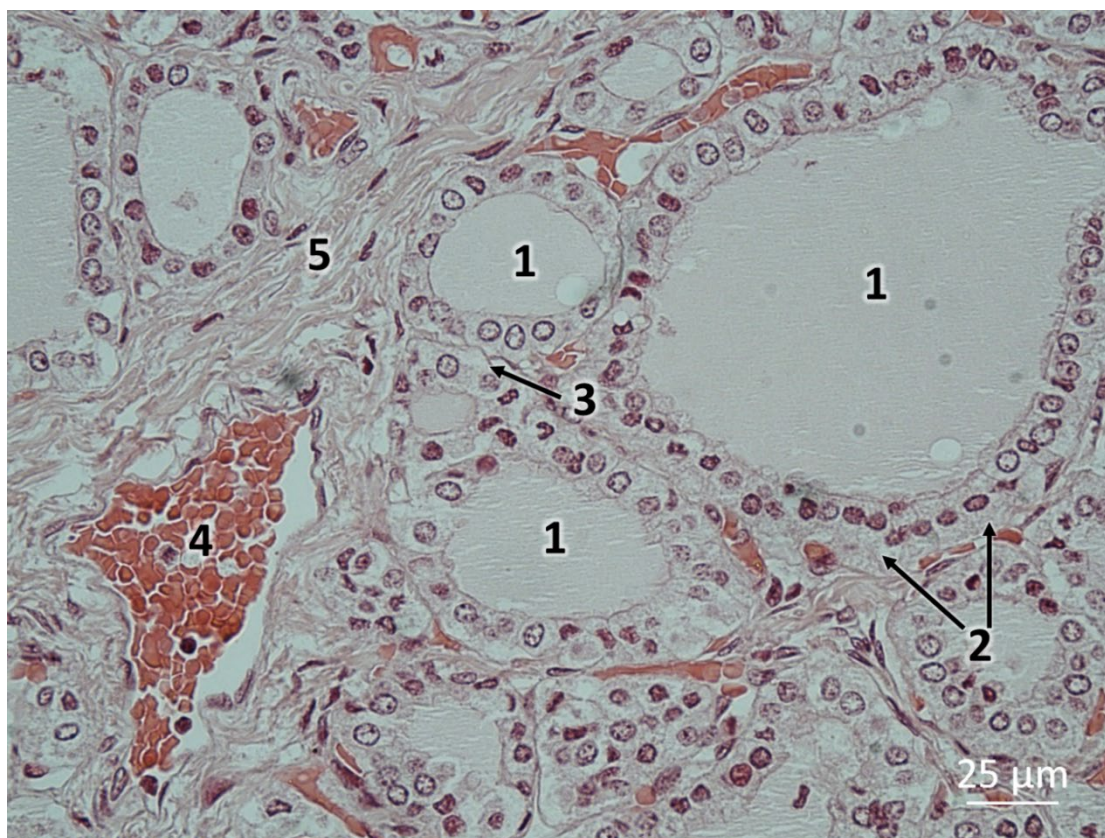
13.2 Epifiza

Epifiza (česerika ali **pinealna žleza**) je manj kot 1 cm velika, močno prekrvljena nevroendokrina žleza, ki se nahaja v osrednjem delu možganov med obema možganskima hemisferama. 95 % celic česerike so **pinealociti**, ki pod vplivom osvetlitve posebnih celic v mrežnici očesa sintetizirajo in izločajo **melatonin**. Ta hormon ima ključno vlogo pri usklajevanju bioloških ritmov telesa.

13.3 Ščitnica

Ščitnica ali **tiroidna žleza** je z **vezivno ovojnico** pokrita lobularna žleza, katere hormoni regulirajo hitrost metabolizma, stimulirajo rast in sodelujejo pri regulaciji metabolizma kalcija. **Vezivno tkivo** (**septe**), po katerem vanjo vstopajo tudi krvne in limfne žile ter živci, jo delijo na **režnjiče** (**lobuluse**) različnih velikosti. Vsak je sestavljen iz mnogih **ščitničnih foliklov**, ki so osnovna morfološka in funkcionalna enota ščitnice.

Steno vsakega folikla sestavlja en sklad epiteljskih **žleznih folikularnih celic**, ki sintetizirajo in izločajo hormona **trijodtironin (T3)** in **tiroksin (T4)**. Te so pri neaktivni žlezi **ploščate**, pri bolj aktivni pa imajo **izo-** ali **visokoprizmatsko** obliko (slika 13.3). T3 in T4 se shranjujeta v notranjosti ščitničnih foliklov v obliki **acidofilnega koloida** (sekrecijskega glikoproteina tiroglobulina). Endokrino aktivnost folikularnih celic nadzira TSH iz adenohipofize.



Slika 13.3: Ščitnica. 1 – ščitnični folikel; 2 – folikularne celice; 3 – parafolikularna celica; 4 – krvna žila; 5 – intersticij.

Med folikularnimi celicami in v rahlo vezivnem **intersticiju** med folikli so posamezne **parafolikularne endokrine celice** imenovane tudi **celice C**. So **večje**, poligonalne, z ovalnim, ekscentričnim jedrom in **svetlejšje od folikularnih celic**. Tiste, ki ležijo med folikularnimi celicami v steni foliklov, **niso v stiku z lumnom folikla**. Izločajo **kalcitonin**, hormon, ki spodbuja nalaganje kalcija in fosfata iz krvi v kostno tkivo.

V intersticiju so tudi številne **krvne kapilare** (fenestrirani endotelij krvnih kapilar), po katerih se ščitnični hormoni prenesejo v telesni krvni obtok.

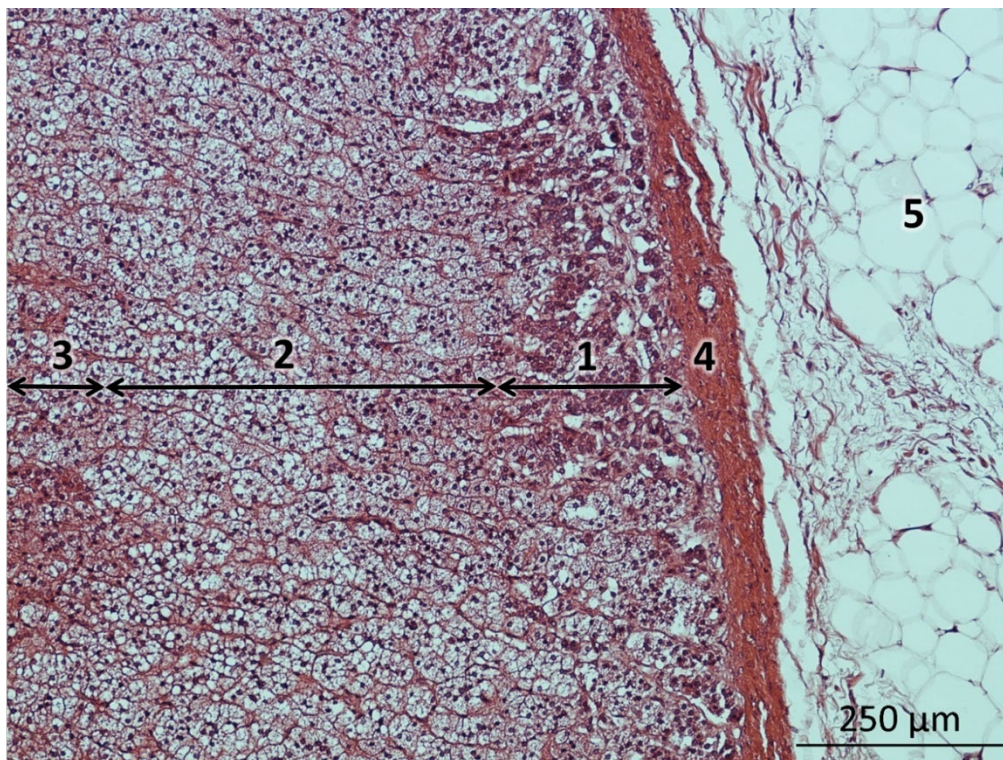
13.4 Nadledvična žleza

Žleza leži na zgornjem polu ledvice. Obdaja jo **vezivna ovojnica**, ki se mestoma ugreza tudi v notranjost. Sestavljena je iz dveh razvojno in funkcionalno različnih delov, **skorje** in **sredice**.

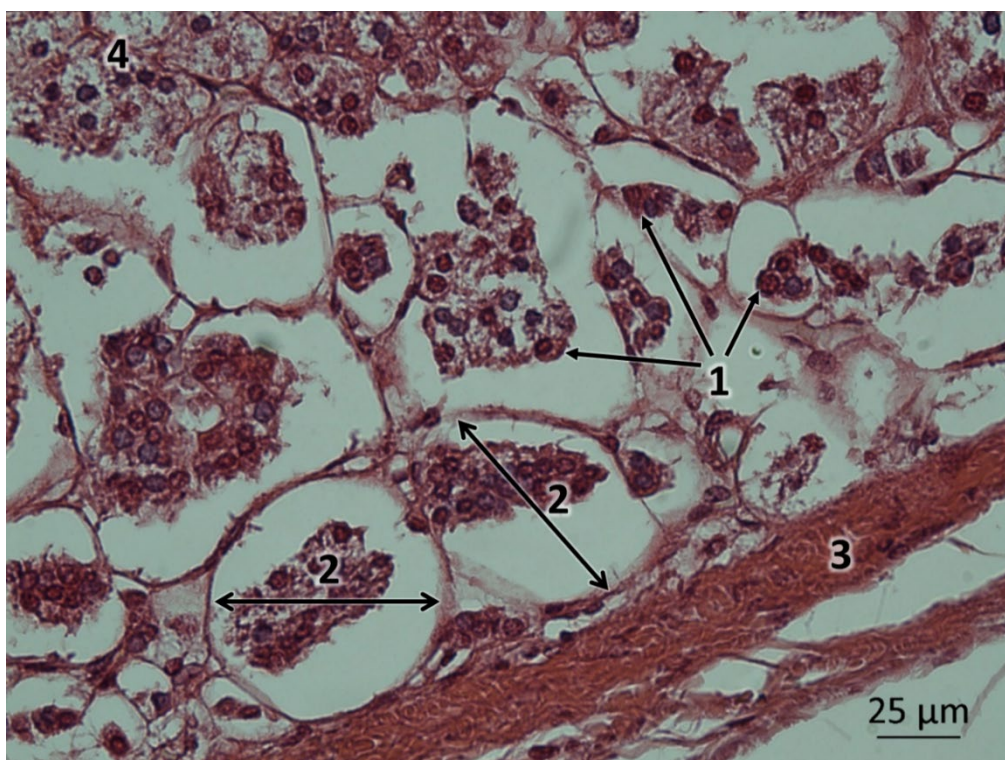
Skorja je **svetlejša, eozinofilno obarvana** in sestavljena iz povezanih **žleznih epitelijских celic**, med katerimi so kapilare (slika 13.4a). Celice skorje izločajo **steroidne hormone**.

Glede na razporeditev celičnih povezav in videz celic, lahko od roba proti sredici ločimo tri plasti skorje:

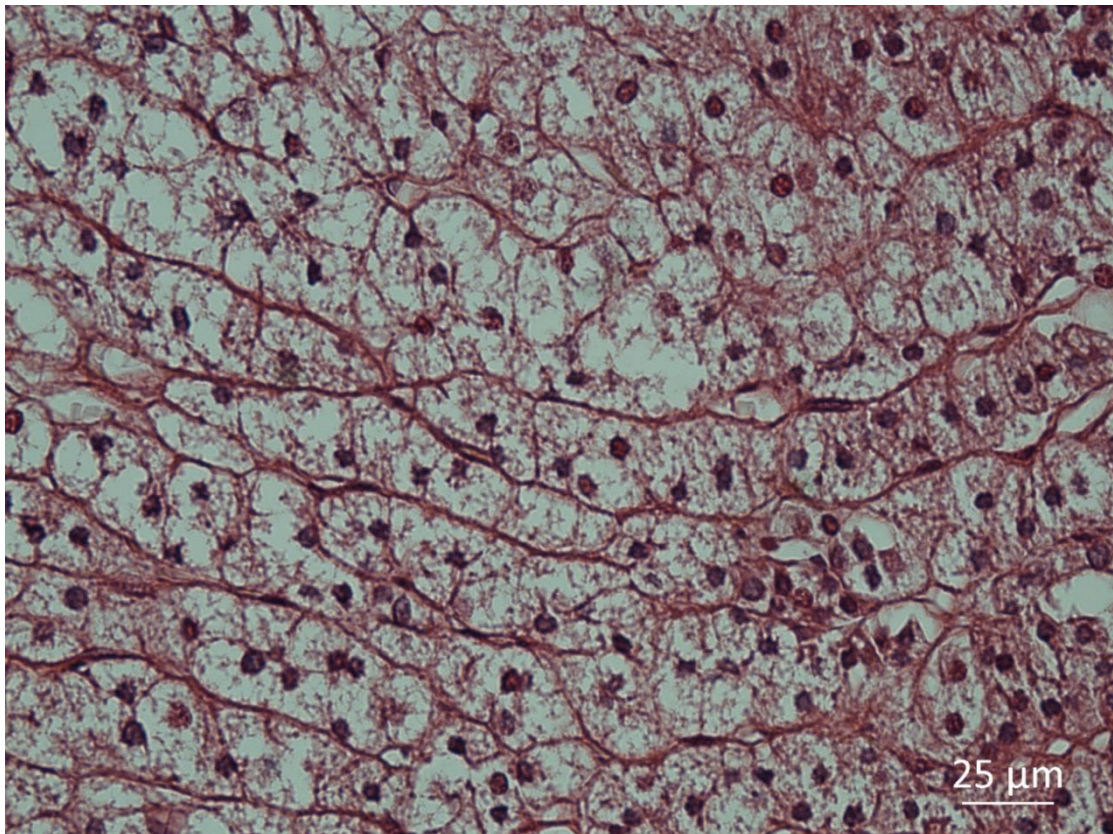
1. **Klobčičasta plast** (*zona glomerulosa*), v kateri so žlezne celice **kroglasto razporejene**, združene v klobčič s kapilarami (slika 13.4b). So majhne, kompaktne, **acidofilne**, z okroglim, centralno ležečim jedrom. V citoplazmi je mnogo **drobnih lipidnih kapljic** (s hormoni). Izločajo **mineralokortikoide** (aldosteron). Stimulira jih angiotenzin, oligopeptid, ki ga sintetizirajo jetra.
2. **Snopičasta plast** (*zona fasciculata*) je najširša od vseh treh, celice pa so v njej **razporejene v snopiče** s širino dveh ali treh celic. Med snopiči so kapilare (slika 13.4c). Te celice so večje, vsebujejo tudi **večje lipidne kapljice**, ki se v histoloških pripravah tkiva raztopijo in izperejo iz celic z organskimi topili, zato so celice svetle, njihova **citoplazma pa je videti luknjičasta kot satje**. Izločajo **glukokortikoide** (kortizol in kortikosteron), katerih aktivnost stimulira adrenokortikotropni hormon (ACTH) iz adenohipofize.
3. **Mrežasta plast** (*zona reticularis*) je najbolj notranja plast na meji s sredico. Povezave celic so **urejene v mrežo** s številnimi kapilarami. Celice so majhne, acidofilne in pogosto vsebujejo rjavi pigment **lipofuscin**. Tudi te celice tvorijo hormone; androgene, ki jih izločajo pod vplivom ACTH.



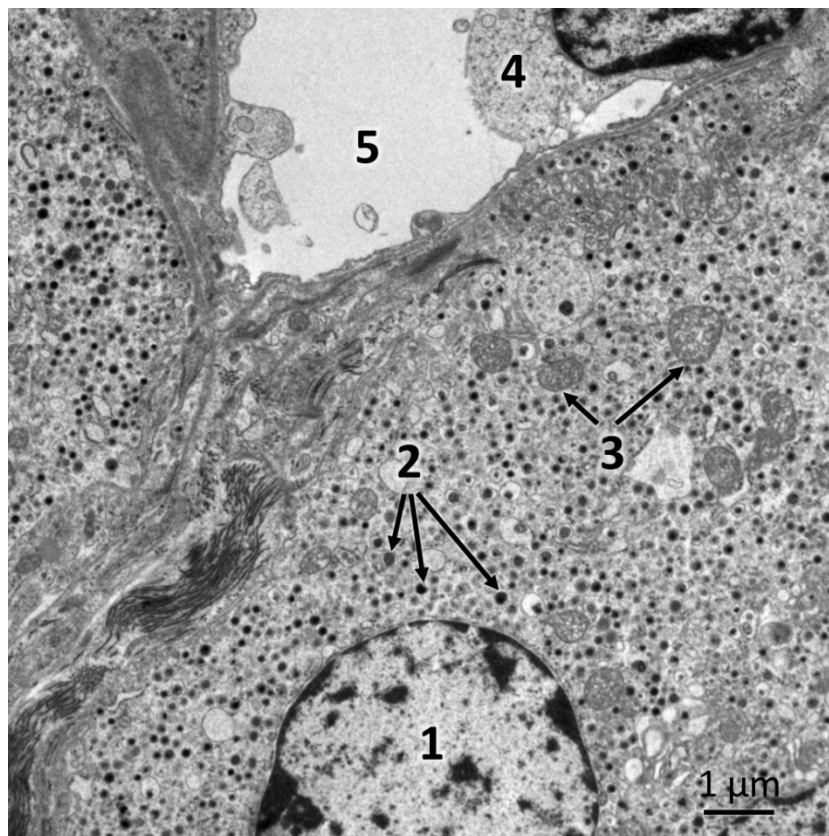
Slika 13.4a: Nadledvična žleza, skorja. 1 – klobčičasta plast; 2 – snopičasta plast; 3 – mrežasta plast; 4 – vezivna ovojnica; 5 – maščobno tkivo.



Slika 13.4b: Klobčičasta plast skorje. Žlezne celice so majhne, acidofilne in razporejene v klobčiče. 1 – žlezne celice; 2 – klobčič; 3 – vezivna ovojnica; 4 – snopičasta plast.

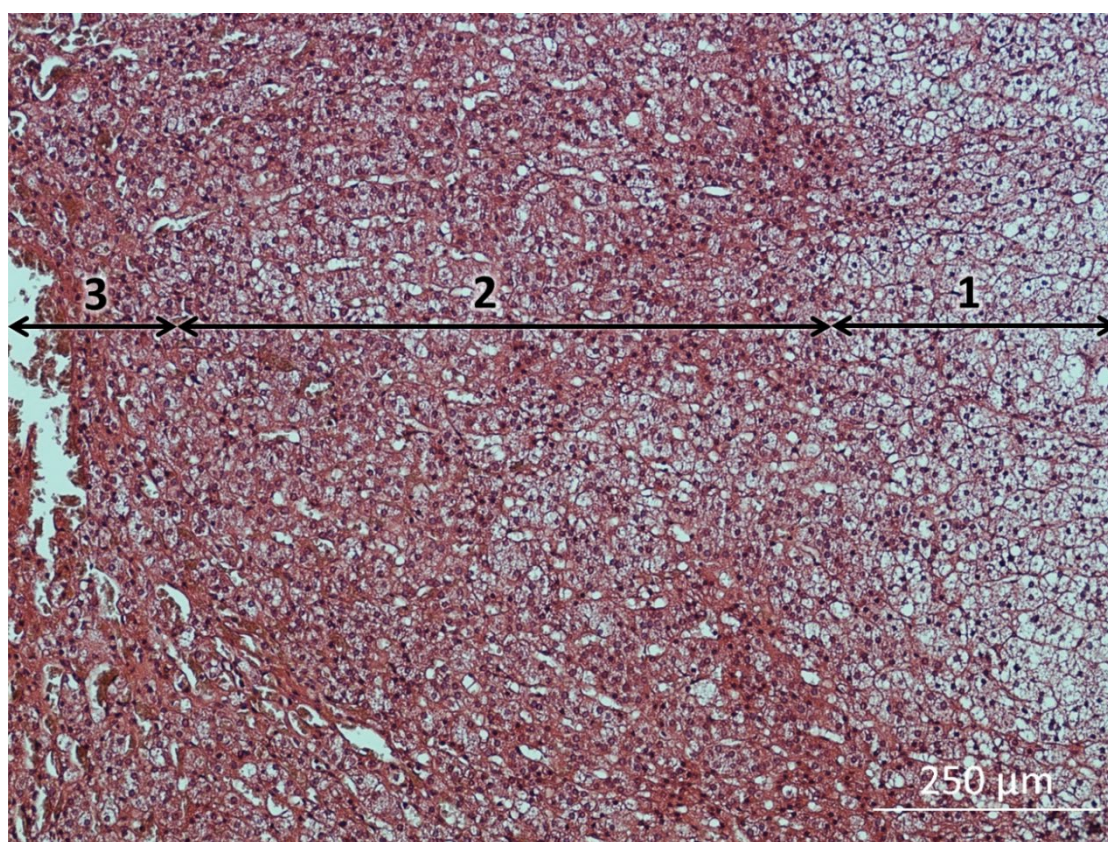


Slika 13.4c: Snopičasta plast. Žlezne celice so večje in razporejene v snope.

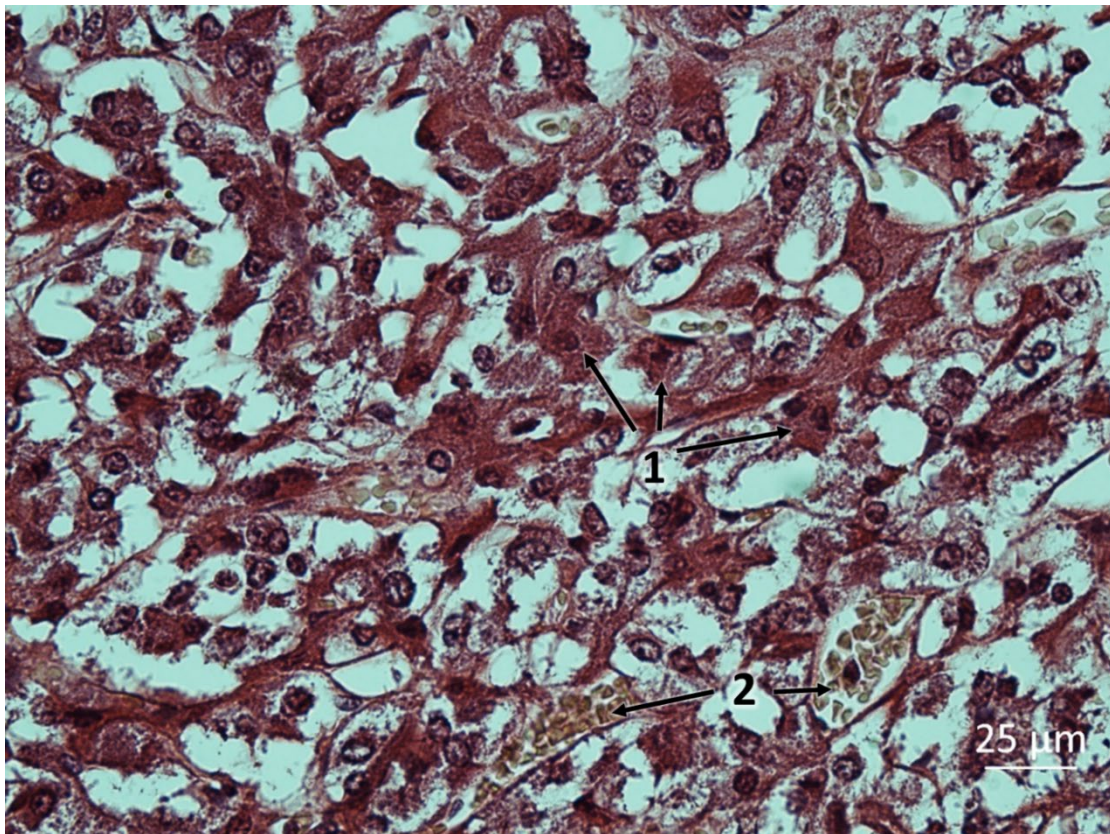


Slika 13.4d: Nadledvična žleza. 1 – jedro; 2 – sekrečnijski vezikli; 3 – mitohondrij; 4 – endotelijska celica; 5 - lumen kapilare.

Sredica nadledvične žleze (slika 13.4e, slika 13.4f) je temnejša od skorje in **bazofilno obarvana**. V njej se nahajajo poligonalne **kromafinske celice** s svetlimi jedri različnih velikosti. To so **nevroendokrine celice**, ki sintetizirajo in sproščajo hormona adrenalin in noradrenalin (**epinefrinske** in **norepinefrinske** celice) pod vplivom avtonomnega živčnega sistema. Ker peptidne hormone do izločanja shranjujejo v **sekrecijskih veziklih** v citoplazmi, je ta videti **zrnata** (slika 13.4d). Signal za izločanje produktov dobijo direktno od ganglijskih celic simpatičnega živčnega sistema, ki jih prav tako lahko opazimo v tem predelu žleze. **Ganglijske celice** imajo veliko jedro in obilno bazofilno citoplazmo, ki **ni zrnata** kot citoplazma kromafinskih celic. Med naštetim so v sredici še **nemielinizirana živčna vlakna** in mnoge kapilare.



Slika 13.4e: Notranji predel skorje in sredica nadledvične žleze. 1 – snopičasta plast skorje; 2 – mrežasta plast skorje; 3 – sredica.



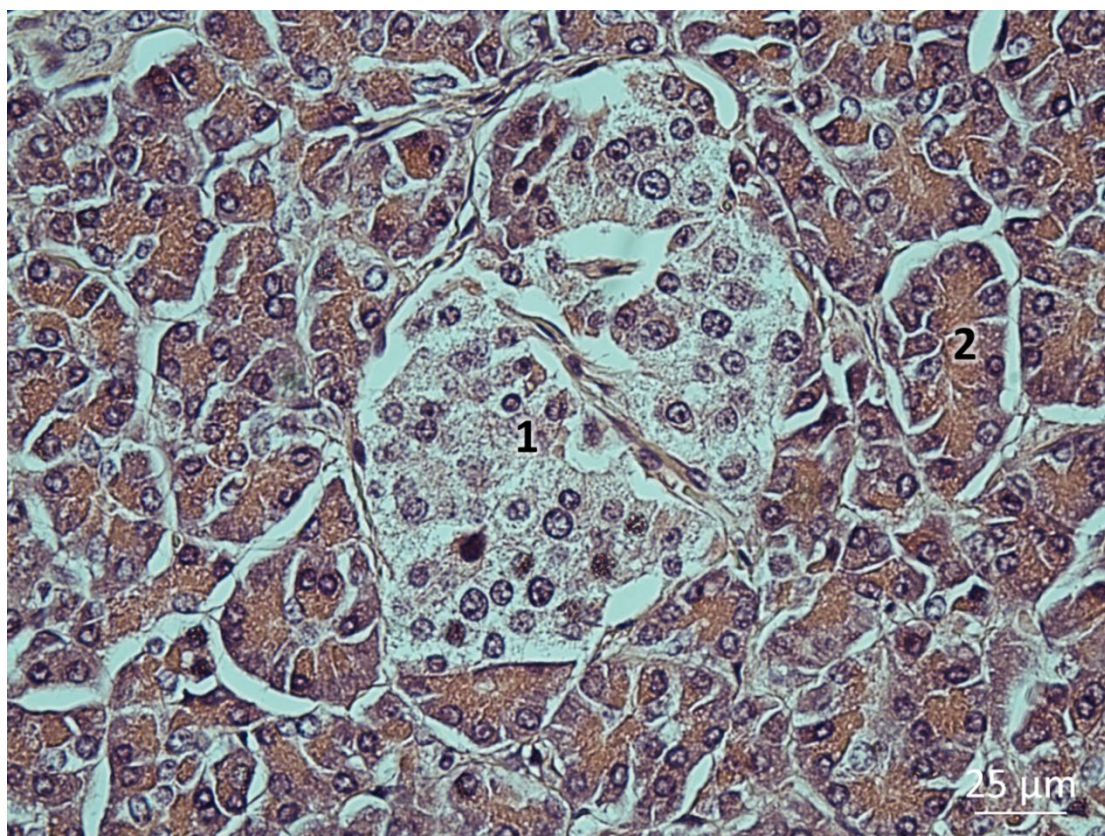
Slika 13.4f: Sredica nadledvične skorje. 1 – kromafinske celice; 2 – krvne kapilare.

13.5 Trebušna slinavka

V splošnem je zgradba **trebušne slinavke** (**pankreas**) opisana v poglavju o prebavilih. Tukaj si podrobneje pogledjmo predvsem **endokrini del te žleze** (slika 13.5a).

Kot je predstavljeno v poglavju o prebavilih, ima trebušna slinavka poleg prebavne tudi hormonsko vlogo. Endokrini del pankreasa predstavljajo **Langerhansovi otočki** (inzularni aparat), ki zavzemajo **le 1–4 % prostornine** parenhima. Langerhansovi otočki so bolj ali manj **krožni ali ovalni skupki**, ki jih sestavlja od nekaj do več tisoč poligonalnih **žleznih epiteljskih celic**, razpršeno vključenih v eksokrinno pankreasno tkivo. Endokrine celice v otočkih so **večje** in **svetleje obarvane** kot eksokrini del žleze.

Med endokrinimi celicami so mnoge fenestrirane **krvne kapilare** (slika 13.5b), tako da je vsaka od njih v kontaktu z bogato kapilarno mrežo, skozi katero hormoni vstopajo v krvni obtok. Vsak skupek endokrinih celic obdaja tudi tanka **fibrokolagenska kapsula**, ki jih ločuje od okolnega eksokrinega tkiva.

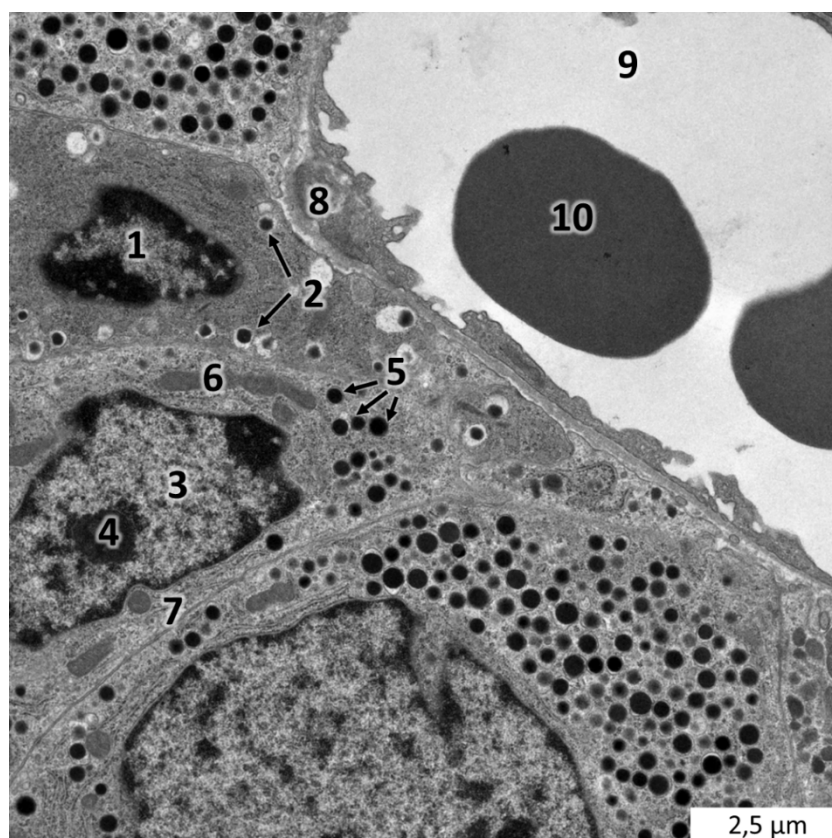


Slika 13.5a: Trebušna slinavka. 1 – Langerhansov otoček; 2 – eksokrine acinarne celice.

Do nedavnega je veljalo, da imajo otočki odraslega človeka štiri tipe endokrinih celic, ki se delijo glede na polipeptidne hormone, ki jih te celice proizvajajo (celice beta, alfa, delta in PP). Taka delitev je temeljila na odkritjih iz 20. stoletja ob uporabi treh glavnih pristopov: histokemijskih metod barvanja, transmissijske elektronske mikroskopije in imunohistokemije. Pozneje je bil na Langerhansovih otočkih opisan in potrjen obstoj vsaj še enega novega, petega tipa celic, celic epsilon.

Danes **v Langerhansovih otočkih razlikujemo pet glavnih tipov endokrinih celic:**

- **celice β** (beta, **bazofilne**), ki jih je največ (50–70 %) ter izločajo inzulin in amilin;
- **celice α** (alfa, **acidofilne**) (20–40 %), ki izločajo glukagon;
- **celice δ** (delta) (5–10 %), ki izločajo somatostatin;
- **celice ϵ** (epsilon) (1 %), ki izločajo grelin;
- **celice Γ** (gamma) (1–2 %), ki izločajo pankreasne polipeptide (celice PP).



Slika 13.5b: Del Langerhansovega otočka. 1 – jedro celice beta; 2 – sekrecijski vezikli inzulina; 3 – jedro celice alfa; 4 – jedrce; 5 – sekrecijski vezikli glukagona; 6 – mitohondrij; 7 – zrnati endoplazemski retikulum; 8 – fenestriran endotelij kapilare; 9 – lumen kapilare; 10 – eritrocit.

Najbolj številčne so **celice beta**, ki pri ljudeh tvorijo 50–70 % endokrinega dela trebušne slinavke. V Langerhansovih otočkih glodavcev celice beta zapolnjujejo predvsem sredino otočka, druge pa so razporejene na njegovi periferiji, medtem ko so druge endokrine celice v otočkih človeške trebušne slinavke med prevladujočimi celicami beta razporejene bolj naključno. Celice beta izločajo **inzulin** in **amilin**. Inzulin je anabolni hormon, ki deluje predvsem v možganih, jetrih, mišicah in v maščobnem tkivu. V tarčnih tkivih usmerja glukozo iz krvi v celice, pospešuje njeno polimerizacijo v glikogen in tvorbo maščob. Poleg neposrednega vpliva na presnovo ogljikovih hidratov, inzulin posredno vpliva tudi na presnovo maščob in beljakovin. Ob zvišanju koncentracije glukoze v krvi (hiperglikemiji) celice beta poleg inzulina izločajo še amilin. Ta parakrino deluje na celice alfa in s tem zavira izločanje glukagona, upočasnjuje pa tudi praznjenje želodca, kar upočasni privzem glukoze iz prebavil v kri, ter signalizira možganom stanje sitosti (zavira apetit). Oba **hormona celic beta** torej **znižujeta koncentracijo glukoze v krvi** in delujeta nasprotno kot glukagon.

Glukagon izločajo **celice alfa**, ki so druge **najpogostejše** endokrine celice Langerhansovih otočkov. So nekoliko večje od celic beta in tvorijo 20–40 % endokrinega tkiva ljudi. Pri miših je razmerje med celicami beta in alfa večje kot pri ljudeh (beta: 60–80 %; alfa: 10–20 %). Glukagon deluje na hepatocite v jetrih, kjer spodbuja razgradnjo že obstoječega glikogena (glikogenolizo) in sintezo glukoze (glukoneogenezo). Spodbuja tudi oksidacijo maščob, pri čemer lahko nastajajo ketoni. Tudi za glukagon je znano parakrino delovanje; deluje na celice delta in spodbuja izločanje **somatostatina**. Ta hormon, izloček **celic delta**, inhibira izločanje vrste drugih hormonov (rastnega hormona, inzulina, glukagona, gastrina, TSH), pospešuje pa izločanje želodčne kisline (HCl).

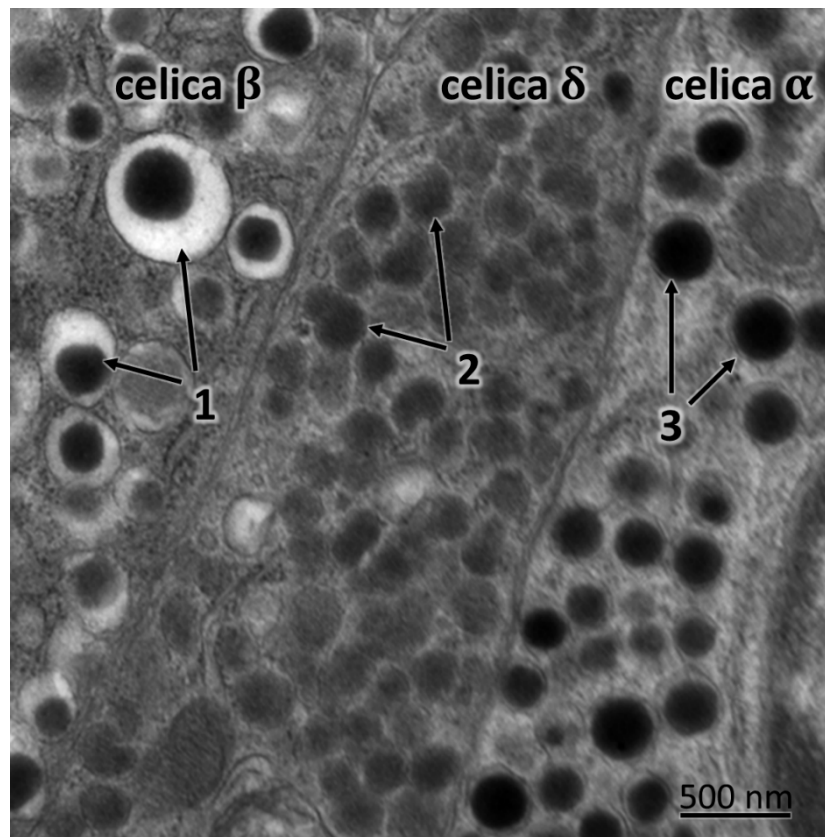
Celice delta in **epsilon** obsegajo okoli 10 % vseh endokrinih celic trebušne slinavke pri ljudeh in manj kot 5 % pri miših. To pa ne drži za posteriorni del trebušne slinavke ljudi, kjer so prav celice PP prevladujoče in predstavljajo kar okoli 70 % endokrinih celic vsakega otočka.

Endokrinih celic **epsilon** je pri ljudeh in miših manj kot 1 %. **Grelin**, ki ga proizvajajo, zavira izločanje inzulina, glukagona in pankreasnih polipeptidov iz drugih celic v otočku, stimulira pa apetit in izločanje rastnega hormona.

Le okoli 1–2 % pa je **celic PP (gamma)**. Te izločajo **pankreasne peptide**, katerih funkcija trenutno še ni dobro pojasnjena.

Hormoni trebušne slinavke se pogosto izločajo v **odvisnosti eden od drugega**. Inzulin in amilin (celice beta) zavirata izločanje glukagona (celice alfa), izločanje inzulina pa zavirata somatostatin (celice delta) in grelin (celice epsilon). Slednji zavira tudi izločanje glukagona in pankreasnih polipeptidov. Nasprotno pa glukagon aktivira izločanje inzulina in somatostatina.

Sekrecijske vezikle endokrinih celic trebušne slinavke je mogoče opazovati le s transmisijskim elektronskim mikroskopom (slika 13.5c).



Slika 13.5c: Endokrine celice alfa, beta in delta trebušne slinavke. 1 – sekrecijski vezikel inzulina; 2 – sekrecijski vezikel somatostatina; 3 – sekrecijski vezikel glukagona.

13.6 Priželjč

Priželjč proizvaja hormone **timozin**, **timopoetin** in **timulin**, ki spodbujajo nastanek in diferenciacijo limfocitov T ter njihovo aktivacijo kot tudi aktivacijo drugih imunskih celic (makrofagov, dendritičnih celic), ki sodelujejo v vnetnih procesih in imunskih odgovorih, da le-te zagotavljajo učinkovito delovanje imunskega sistema. Njegovi hormoni vplivajo tudi na druge sisteme v telesu, povezane z rastjo in razvojem.

13.7 Testisi

Testisi (moda) so moške spolne žleze, v katerih poteka **spermatogeneza** (dozorevanje moških spolnih celic, spermijev).

Testisi imajo **čvrsto vezivno ovojnico**, večino notranjosti zapolnjujejo **semenske cevke** (**testisovi kanalčki**) in rahlo vezivo med njimi. Steno zvitih cevk, kjer poteka spermatogeneza, tvori **večskladni semenski epitelij** iz zarodnih celic v različnih stopnjah zorenja, med njimi pa so tudi velike razvejane **Sretolijeve celice**, ki imajo oporno, prehranjevalno, varovalno in endokrino vlogo.

Tekom embrionalnega razvoja Sertolijeve celice izločajo **antimüllerjev hormon**, ki zavira razvoj ženskih spolovil v zarodku, sintetizirajo pa tudi hormon inhibin, ki zavira izločanje folikel stimulirajočega hormona (FSH) iz adenohipofize, s čimer preko negativne povratne zanke sodelujejo pri regulaciji spermatogeneze, ki jo FSH spodbuja.

Testisi so tudi mesto tvorbe **testosterona**, ki omogoča dozorevanje semenčic ter razvoj in vzdrževanje primarnih in sekundarnih spolnih znakov, spodbuja rast mišic in kosti, vpliva na razporeditev maščobnega tkiva v telesu in tvorbo eritrocitov. Sintetizirajo ga **Leydigove celice**, ki se posamezno ali v skupkih nahajajo v **intersticiju** med testisovimi kanalčki. So poligonalne oblike, njihova citoplazma pa se močno eozinofilno obarva.

13.8 Jajčniki

Jajčniki (ovariji) so parne endokrine žleze, v katerih poteka **oogeneza** (razvoj ženskih spolnih celic, jajčec). Vsak jajčnik pokrivata **enoskladni kubični epitelij** in relativno tanka **čvrsta vezivna ovojnica**. Parenhim jajčnika je iz skorje in sredice. **Sredica** je iz rahlega veziva, v katerem so krvne in limfne žile ter živci. V **skorji** jajčnika so **jajčni folikli** v različnih stopnjah razvoja in strukture, ki nastanejo po sprostitvi oocita. To so **rumena** (*corpus luteum*) in **bela telesca** (*corpus albicans*).

Jajčni folikli so sestavljeni iz rastoče **jajčne celice** (**oocyte**) in **folikularnega epitelija** iz **folikularnih celic** (celic granuloze), ki jih v kasnejših razvojnih fazah obdajata notranja in zunanja vezivna ovojnica (**teka**). **Notranja ovojnica** (*theca folliculi interna*) je iz mnogih velikih poligonalnih celic in skrbi za prekrvljenost folikla ter sodeluje pri tvorbi hormonov. **Zunanja ovojnica** (*theca folliculi externa*) je pretežno iz čvrstega vezivnega tkiva.

Oogeneza (razvoj jajčne celice) in **folikulogeneza** (razvoj foliklov od **primordialnega**, **primarnega**, **sekundarnega** do **terciarnega** (zrelega **Graafovega** folikla) potekata sočasno. Sekundarni oocit se iz jajčnika sprosti pod vplivom **luteinizirajočega hormona** (**LH**) hipofize, kar povzroči visoka koncentracija **estrogena**, ki je eden pomembnejših hormonov, ki nastaja v jajčnikih. Proizvajajo ga celice granuloze (v sodelovanju s celicami notranje teke), ki v manjših količinah proizvajajo tudi hormon **progesteron**.

Estrogen poleg sproščanja LH iz hipofize tik pred ovulacijo sicer spodbuja oogenezo, rast sluznice maternice (endometrija) in razvoj ženskih sekundarnih spolnih znakov (rast prsi, dlak, porazdelitev maščobnega tkiva ...). Poleg mnogih funkcij, vezanih na razmnoževanje, je estrogen pomemben tudi za ohranjanje zdravih kosti, saj spodbuja absorpcijo kalcija v črevesju in aktivnost osteoblastov ter hkrati zavira aktivnost

osteoklastov, vzdrževanje stabilnega čustvenega ravnovesja, saj vpliva na raven nevrottransmiterjev v možganih (serotonina, dopamina) in mnoge druge funkcije, povezane z metabolizmom in splošnim zdravjem.

Granulozne celice, ki po sprostitvi oocite iz jajčnega folikla ostanejo v jajčniku, se preoblikujejo v **granulozne luteinske celice** in znotraj jajčnika tvorijo začasno endokrino žlezo, **rumeno telesce**. Izloča **progesteron** (v manjših količinah tudi estrogen), ki je pomemben predvsem za uspešno vzpostavitev in zgodnje ohranjanje nosečnosti. Če do oploditve ne pride, se po približno 12 dneh razgradi in nadomesti z vezivnim tkivom (belim telescem).

Poleg estrogena in progesterona v granuloznih celicah jajčnih foliklov nastajata tudi hormona, ki zavirata oogenezo, **antimüllerjev hormon** (AMH) in **inhibin**. AMH zavira pretvorbo iz primordialnega v primarni jajčni folikel, inhibin pa zavira sproščanje FSH iz hipofize, ki sicer spodbuja oogenezo. Pomembna sta za regulacijo zorenja spolnih celic.

13.9 Posteljica

Posteljica (placenta) je organ, ki se med nosečnostjo razvije iz trofoblasta blastociste in ima ključno vlogo pri oskrbi ploda s hranili, podpori in zaščiti ter pri izmenjavi plinov. Poleg tega je placenta **tudi pomemben endokrini organ**, saj sintetizira in izloča vrsto hormonov, ki so nujni za razvoj in vzdrževanje nosečnosti ter med drugim omogočajo tudi prilagoditev materinega metabolizma, endokrinega sistema in imunskega sistema.

Hormonsko najdejavnejši del posteljice je **sinciciotrofoblast**, večjedrni sincicij, ki nastane z zlivanjem citotrofoblastov, tj. celic trofoblasta, ki ohranjajo sposobnost proliferacije in diferenciacije v vse ostale tipe celic posteljice.

Med pomembnejšimi hormoni posteljice je **humani horijev gonadotropin (hCG)**, ki že takoj po nastanku zarodka ohranja in spodbuja proizvodnjo progesterona v celicah rumenega telesca v jajčniku, katerega vlogo po četrtem mesecu nosečnosti v celoti prevzame posteljica, in signalizira endometriju o bližajoči se ugnezditvi. hCG spodbuja tudi tvorbo krvnih žil (angiogenezo) v maternični žilni mreži, preprečuje imunske reakcije matere proti placentalnim celicam, spodbuja rast maternice in zavira kontrakcije maternice med nosečnostjo. Posteljica izloča tudi vrsto drugih hormonov, med katerimi omenimo vsaj **progesteron**, ki med drugim spodbuja apetit nosečnice in rast mlečnih žlez, **estradiol**, ki povečuje maščobne zaloge in je ob koncu nosečnosti pomemben za proženje kontrakcij maternice, in **somatomamotropin**, ki omogoča tvorbo materinega mleka v mlečni žlezi.

Endokrina funkcija posteljice je torej ključna za vzpostavitev in ohranitev nosečnosti, saj vpliva na vse procese, povezane s tem kompleksnim obdobjem.

13.10 Ledvice

Poleg izločanja odpadnih produktov metabolizma, imajo ledvice tudi pomembno endokrino funkcijo. Proizvajajo več hormonov, ki vplivajo na tvorbo krvnih celic, uravnavajo krvni tlak, ravnotežje tekočin in homeostazo elektrolitov.

Fibroblasti v ledvični skorji izločajo hormon **eritropoetin (EPO)**, ki uravnava **eritropoezo**, proizvodnjo rdečih krvnih celic. V večjih količinah se eritropoetin izloča, kadar smo izpostavljeni hipoksičnemu okolju, ko je za zadostno preskrbo telesa s kisikom potrebna večja količina eritrocitov. **Celice proksimalnih zviti ledvičnih cevčic** proizvajajo manjšo količino **trombopoetina** **hormona TPO**, odgovornega za proizvodnjo in aktivacijo trombocitov, ki nastaja tudi v jetrih.

Jukstaglomerularne celice ob zaznavi znižanja krvnega tlaka, nizke koncentracije natrija v filtratu ali povišane količine kateholaminov (npr. norepinefrina) v krvi proizvajajo encim **renin**, ki v telesu sproži zaporedje reakcij, katerih rezultat je proizvodnja hormona **angiotenzina II**, ta pa spodbuja proizvodnjo **aldosterona** in **antidiuretičnega hormona (ADH)**.

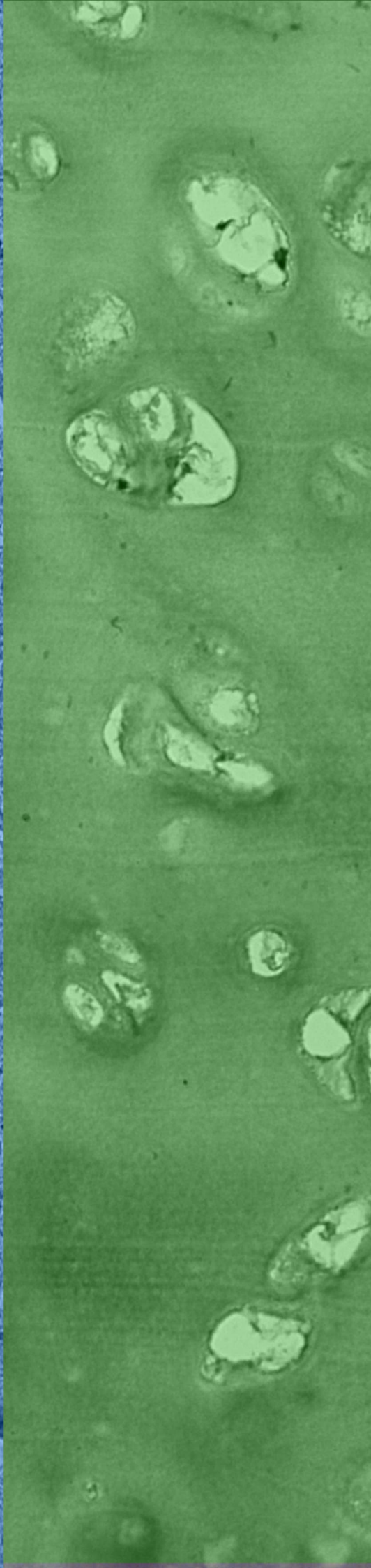
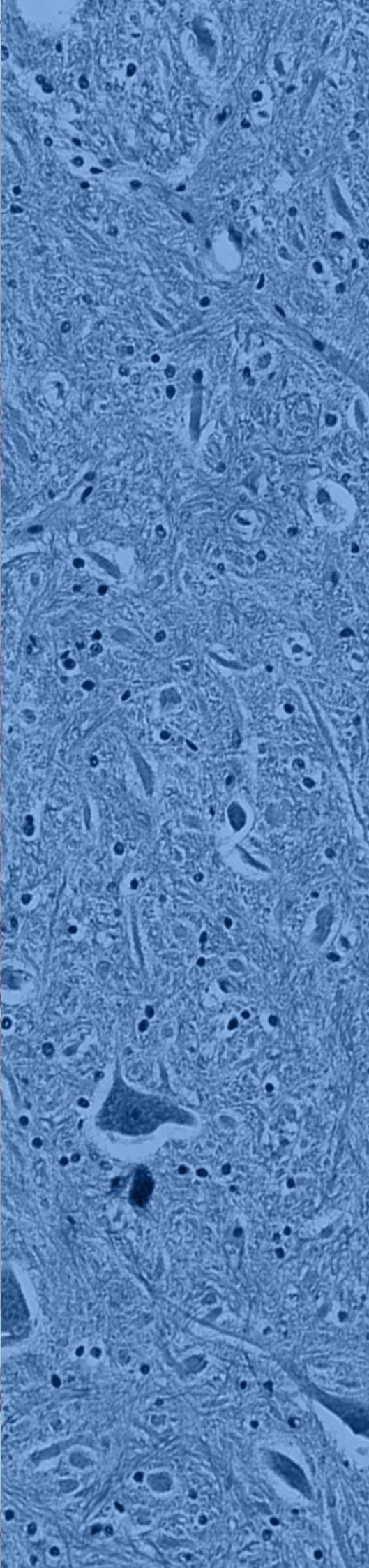
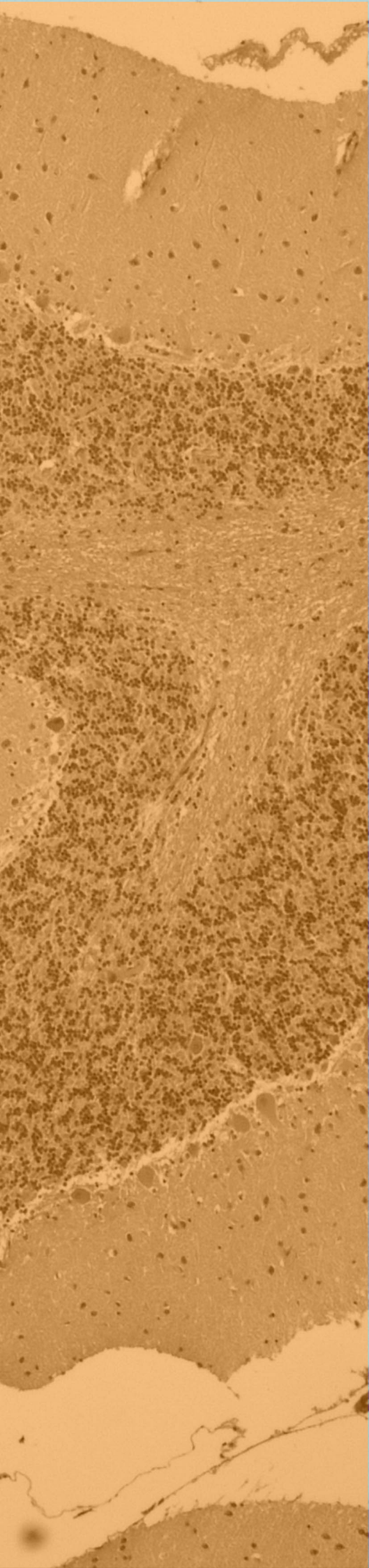
Angiotenzin II povzroča vazokonstrikcijo, posredno pa poveča tudi reabsorpcijo natrija (preko aldosterona) in zadrževanje vode (preko ADH) v ledvicah. Vsi omenjeni učinki dvignejo krvni tlak in uravnajo volumen tekočine ter elektrolitov v krvi na ustrezno raven. Nasproten učinek pa imajo **ledvični natriuretični peptidi** (urodilatini), ki se prav tako sintetizirajo v tubularnih celicah ledvic in zavirajo reabsorpcijo natrija ter sproščajo gladke mišice ledvičnih arterij. To vodi v povečano izločanje vode in vazodilatacijo ledvičnih, koronarnih in pljučnih žil.

13.11 Srce

Tudi srce izloča molekule, ki vstopijo v krvni obtok in vplivajo na delovanje drugih organov. Na sintezo in izločanje hormonov srca vplivajo spremembe v lastni zmogljivosti srca (npr. poškodba, bolezen) ali v potrebah telesa (npr. večja fizična aktivnost), saj je njihova vloga, da usklajujejo delovanje drugih organov glede na trenutno stanje srca in potrebe organizma.

Primeri takih hormonov, ki izvirajo iz srca, so **natriuretični peptidi (NP)** (npr. atrijski natriuretični peptid (ANP) in možganski natrijev peptid (BNP)), ki se izločajo ob zaznavi povečane prostornine krvi v srcu. NP razširjajo krvne žile (vazodilatacija), da se ohranja ustrezen krvni tlak, in spodbudijo odvajanje vode (diurezo), da se iz telesa odstrani odvečna tekočina. NP se v večji količini izločajo ob srčnem popuščanju, če kri zastaja v srcu, zato so v medicini NP tudi pomembni indikatorji srčnega popuščanja.

Poleg NP, srce izloča tudi **rastni diferencijski faktor** (GDF-15) in **miostatin**, ki zavirata rast in se v večjih količinah izločata, ko je funkcija srca okrnjena.



Literatura

1. Acharya, V., Olivero, J. (2018). The kidney as an endocrine organ. *Methodist DeBakey Cardiovascular Journal*, 14(4), 305.
2. Alberts, B., Heald, R., Johnson, A., Morgan, D., Raff, M., Roberts, K., Walter, P. (2022). *Molecular Biology of the Cell (7th Ed.)*. New York: W. W. Norton & Company.
3. Alberts, B., Heald, R., Hopkin, K., Johnson, A., Morgan, D., Roberts, K., & Walter, P. (2023). *Essential Cell biology* (6th Ed). New York: W.W. Norton & Company.
4. Bartenjev, I. (2018). *Praktični napotki za zgodnje odkrivanje melanoma kože*. V: N. Kern, M. Starbek Zorko, M. Marovt, N. Koser-Kolar, V. Dragoš, M. Urbanc, A. Murnik-Rauh, I. Bartenjev, M. Tomšič, V. Petric (Eds.). *Zdrava koža - naše ogledalo: zbornik prispevkov*. Ljubljana: Lek. pp. 43–50.
5. Baskin, D. G. (2015). A Historical Perspective on the Identification of Cell Types in Pancreatic Islets of Langerhans by Staining and Histochemical Techniques, *Journal of Histochemistry & Cytochemistry*. 63(8), 543–558.
6. Bosco, D., Armanet, M., Morel, P., Niclauss, N., Sgroi, A., Muller, Y. D., Giovannoni, L., Parnaud, G., Berney, T. (2010). Unique arrangement of α - and β -cells in human islets of Langerhans. *Diabetes*, 59(5), 1202–1210.
7. Brat, D. J. (2018). Normal brain histopathology. In: Perry, A., Brat, D. J. (Eds.), *Practical surgical neuropathology: a diagnostic approach*. New York: Churchill Livingstone, Elsevier. pp. 19–37.
8. Brodusch, N., Brahimi, S. V., Barbosa De Melo, E., Song, J., Yue, S., Piché, N., & Gauvin, R. (2021). Scanning Electron Microscopy versus Transmission Electron Microscopy for Material Characterization: A Comparative Study on High-Strength Steels. *Scanning*, 2021(1), 5511618.
9. Cooper, G. M. (2019). *The Cell: a molecular approach*. (8th Ed) .New York (NY): Sinauer Associates, Oxford University Press.
10. Costa, M. A. (2016). The endocrine function of human placenta: an overview. *Reproductive biomedicine online*, 32(1), 14–43.
11. Da Silva Xavier, G. (2018). The cells of the islets of Langerhans. *Journal of clinical medicine*, 7(3), 54.
12. Dykstra, M. J., Reuss, L. E. (2003). *Biological electron microscopy*. New York (NY): Kluwer Academic/Plenum.
13. El Sayed, S. A., Mukherjee, S. (2023). Physiology, Pancreas. *Treasure Island (FL): StatPearls Publishing*.
14. Erman, A., Hudoklin, S., Resnik, N., Romih R. Zupančič, D. (2015). *Celična biologija*. Ljubljana: Medicinska fakulteta, Inštitut za biologijo celice.
15. Ghista, D. (2008). *Applied biomedical engineering mechanics*. Boca Raton: CRC press, Taylor & Francis group.
16. Goodhew, P. J., Humphreys, J., Beanland, R. (2001). *Electron microscopy and analysis* (3rd ed.). Boca Raton (FL): CRC Press.
17. Gunstream, S. E. (2009). *Anatomy and physiology with integrated study guide* (4th Ed.). Maidenhead, England: McGraw Hill Higher Education.
18. Gunstream, S. E., & Harold, S. B. (2010). *Anatomy and Physiology with integrated study guide*, (4th Ed.). Maidenhead, England: McGraw Hill Higher Education. 334–350.
19. Hall, J.E., Hall, M. E. (2020). *Guyton and Hall Textbook of Medical Physiology* (14th Ed.). Elsevier.
20. Hartmann, M. Pabst, M.A., Dohr R., Schmied, G. Caluba, H. C. (2011). *Zytologie, Histologie und mikroskopische Anatomie: licht- und elektronenmikroskopischer Bildatlas* (5th Ed.). Vienna, Austria: Facultas.
21. Hayat, M. A. (2000). *Principles and techniques of electron microscopy*. Cambridge: Cambridge University Press.
22. Inkson, B. J. (2016). *Scanning electron microscopy (SEM) and transmission electron microscopy (TEM) for materials characterization*. In *Materials characterization using nondestructive evaluation (NDE) methods*. Woodhead Publishing.
23. Jezernik, K., Veranič, P., Sterle, M. (2012). *Celična biologija. Učbenik za študente Medicinske fakultete*. Ljubljana: DZS.

24. Jiang Y., Tsoi, L. C., Billi, A. C., Ward, N. L., Harms, P. W., Zeng, C., Maveraksi, E., Kahlenberg, J., Gudjonsson, J. E. (2020). *Cytokines: the diverse contribution of keratinocytes to immune responses in skin*. JCI insight, 5(20).
25. Junqueira, L. C., & Carneiro, J. (2013). *Histologie: Zytologie, Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen. Unter Berücksichtigung der Histophysiologie*. Springer-Verlag.
26. Karp, G. (2015). *Cell and molecular biology. Concepts and experiments*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
27. Longnecker, D. S. (2014). *Anatomy and Histology of the Pancreas (version 1.0)*. *Pancreapedia: Exocrine Pancreas Knowledge Base*. ZDA: American Pancreatic Association.
28. Lodish, H. F., Berk, A., Kaiser, C. A., Krieger, M., Bretscher, A., Ploegh, H. L., Amon, A., Martin, K. C. (2016). *Molecular cell biology* (8th Ed.). New York: W. H. Freeman & Company.
29. Nishimura E. K. (2011). Melanocyte stem cells: a melanocyte reservoir in hair follicles for hair and skin pigmentation. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 24(3), 401–410.
30. Mills, S. (2019). *Histology for Pathologists* (5th Edition). Lippincott: Williams & Wilkins.
31. Pavelka M., Roth J., (2015). *Functional Ultrastructure: Atlas of Tissue Biology and Pathology* (3rd Ed.), Wien: Springer Austria.
32. Petrovič, D., Zorc, M. (2012). *Histologija*. Ljubljana: Univerza v Ljubljani, Medicinska fakulteta, Inštitut za histologijo in embriologijo. pp. 115–123.
33. Randall, D. J., Burggren, W., French, K., Eckert, R. (2002). *Eckert animal physiology: mechanisms and adaptations* (5th Ed.). New York: W. H. Freeman & Company. pp. 596-613.
34. Rmírez-Domínguez M. (2016). Historical Background of Pancreatic Islet Isolation. *Advances in experimental medicine and biology*, 938, 1–9.
35. Robinson, D. G., Ehlers, U., Herken, R., Herrmann, B., Mayer, F., Schürmann, F. W. (2012). *Methods of preparation for electron microscopy: An introduction for the biomedical sciences*. Berlin: Springer Science & Business Media.
36. Ross, M. H., Reith, E. J., Romrell, L. J. (1989). *Histology: A Text and Atlas* (2nd Ed.). Baltimor: Williams & Wilkins.
37. Sobotta, J., Welsch U. (2005). *Atlas Histologie: Zytologie, Histologie, Mikroskopische Anatomie* (7th Ed). München: Elsevier, Urban & Fischer.
38. Stern, C., Schwarz, S., Moser, G., Cvitic, S., Jantscher-Krenn, E., Gauster, M., Hiden, U. (2021). Placental endocrine activity: adaptation and disruption of maternal glucose metabolism in pregnancy and the influence of fetal sex. *International journal of molecular sciences*, 22(23), 12722.
39. Štiblar Martinčič, D., Cvetko E., Cör, A., Marš, T. Finderle, Ž. (2012). *Anatomija histologija Fiziologija*. Ljubljana: Univerza v Ljubljani, Medicinska fakulteta. pp. 21–27.
40. Štiblar Martinčič, D., Munda, M. (2019). *Histologija: navodila za vaje*. Maribor: Univerzitetna založba Univerze v Mariboru.
41. Ude, J., Koch, M., (2022). *Dei Zelle: Atlas der Ultrastruktur*; 3. Auflage. Hedelberg: Spektrum Akademischer Verlag, (21) 213-224.
42. Veranič, P., Romih, R., Pšeničnik, M. (2009). *Praktični pouk celične biologije*. Ljubljana: TZS.
43. Wierup, N., Sundler, F., Heller, R. S. (2014). The islet ghrelin cell. *Journal of molecular endocrinology*, 52(1), R35-R49.
44. Zemljič, M., Kocbek, L. (2016). *Navodila za vaje iz citologije in histologije*. Maribor: Univerza v Mariboru, Medicinska fakulteta.
45. Zhao, J., Pei, L. (2020). Cardiac endocrinology: heart-derived hormones in physiology and disease. *Basic to Translational Science*, 5(9), 949-960.
46. Zorc, M., Petrovič, D., Cör, A., Legan, M., Milutinović Živin, A., Štiblar-Martinčič, D., Vraspir-Porenta, O., Zorc-Pleskovič, R. (2012). *Histologija: učbenik*. Ljubljana: Univerza v Ljubljani, Medicinska fakulteta, Inštitut za histologijo in embriologijo.
47. Zorc, M., Zorc-Pleskovič, R., Petrovič, D., Milutinović Živin, A. (2010). *Histologija in embriologija: navodila za vaje in album*. Ljubljana: Univerza v Ljubljani, Medicinska fakulteta.
48. Zorc-Pleskovič, R., Petrovič, D. Milutinović-Živin, A. (2017). *Histologija: učbenik in navodila za vaje*. Ljubljana: Univerza v Ljubljani, Medicinska fakulteta.

CITOLOGIJA IN HISTOLOGIJA ČLOVEKA: VISOKOŠOLSKI UČBENIK

SAŠKA LIPOVŠEK,^{1, 2, 3} EVA VELER¹

¹ Univerza v Mariboru, Fakulteta za naravoslovje in matematiko, Maribor, Slovenija
saska.lipovsek@um.si, eva.veler@gmail.com

² Univerza v Mariboru, Fakulteta za kemijo in kemijsko tehnologijo, Maribor, Slovenija
saska.lipovsek@um.si

³ Univerza v Mariboru, Medicinska fakulteta, Maribor, Slovenija
saska.lipovsek@um.si

Univerzitetni učbenik Citologija in histologija človeka obsega 13 poglavij. V prvem poglavju so predstavljeni temelji citologije. V naslednjih dvanajstih poglavjih so teoretična znanja, ki omogočajo razumevanje zgradbe in delovanja tkiv in organov. Zgradba celic in tkiv je urejena in povezana z njihovimi funkcijami. Delo je pregled osnovnih vrst tkiv in za vsako od njih je opisana podrobna zgradba vsaj ene specializirane celice. Iz skupine epiteljskih tkiv sekrecijska celica trebušne slinavke, jeter, sluznice tankega črevesa (čášica), absorpcijska celica tankega črevesa, reabsorpcijski celici ledvic (epiteljska celica proksimalne in distalne cevke glomerula), površinska celica urotelija sečnega mehurja in endoteljska celica krvnih žil, iz skupine vezivnih tkiv je opisana ultrastruktura fibroblasta, iz skupine mišičnih tkiv podrobna zgradba prečnoprogaste mišične celice skeletnih mišic ter iz skupine živčnih tkiv živčna celica. Specifična zgradba celice omogoča njeno specifično delovanje. Enako velja tudi za tkiva. Poznavanje značilnosti celic in tkiv omogoča bolj celostno razumevanje delovanja organov in organskih sistemov.

DOI

[https://doi.org/
10.18690/um.fnm.4.2026](https://doi.org/10.18690/um.fnm.4.2026)

ISBN

978-961-299-186-9

Ključne besede:

biologija celice,
histologija,
mikroskopija,
struktura,
funkcija

DOI
[https://doi.org/
10.18690/um.fnm.4.2026](https://doi.org/10.18690/um.fnm.4.2026)

ISBN
978-961-299-186-9

Keywords:
cell biology,
histology,
microscopy,
structure,
function

HUMAN CYTOLOGY AND HISTOLOGY: UNIVERSITY TEXTBOOK

SAŠKA LIPOVŠEK,^{1, 2, 3} EVA VELER¹

¹ University of Maribor, Faculty of Natural Sciences and Mathematics, Maribor, Slovenia
saska.lipovsek@um.si, eva.veler@gmail.com

² University of Maribor, Faculty of Chemistry and Chemical Engineering, Maribor, Slovenia
saska.lipovsek@um.si

³ University of Maribor, Faculty of Medicine, Maribor, Slovenia
saska.lipovsek@um.si

The university textbook Human Cytology and Histology consists of 13 chapters. The first chapter presents the foundations of cytology. The following twelve chapters provide theoretical knowledge that enables understanding of the structure and function of tissues and organs. The structure of cells and tissues is organized and related to their functions. The work is an overview of the basic types of tissues and for each of them the detailed structure of at least one specialized cell is described. From the epithelial tissue group, the secretory cell of the pancreas, liver, mucosa of the small intestine (calyx), the absorption cell of the small intestine, the reabsorption cell of the kidney (epithelial cell of the proximal and distal tubule of the glomerulus), the surface cell of the urothelium of the urinary bladder and the endothelial cell of the blood vessels are described; from the connective tissue group, the ultrastructure of the fibroblast is described; from the muscle tissue group, the detailed structure of the striated muscle cell of skeletal muscles is described; and from the nervous tissue group, the nerve cell. The specific structure of the cell enables its specific function. The same applies to tissues. Knowledge of the characteristics of cells and tissues allows for a more holistic understanding of the functioning of organs and organ systems.



University of Maribor Press



Univerza v Mariboru

Fakulteta za naravoslovje
in matematiko