



TÁMOP 4.1.2.B.2-13/1-2013-0007
„ORSZÁGOS KOORDINÁCIÓVAL A PEDGÓGUSKÉPZÉS MEGÚJÍTÁSÁÉRT”

ÁLLATSZERVEZETANI GYAKORLATOK

Szerkesztette: **Dr. Lippai Mónika**

Dr. Csikós György
Csizmadia Tamás
Dr. Csörgő Tibor
Dr. Kárpáti Manuéla
Kis Viktor
Dr. Kovács Attila
Dr. Molnár Kinga
Pálfia Zsolt

SZÉCHENYI 



MAGYARORSZÁG
KORMÁNYA

Európai Unió
Európai Szociális
Alap



BEFEKTETÉS A JÖVŐBE

Állatszervezettani gyakorlatok

felsőoktatási jegyzet

szerkesztő:

Dr. Lippai Mónika

szerzők:

Dr. Csikós György, Csizmadia Tamás, Dr. Csörgő Tibor, Dr. Kárpáti Manuéla, Kis Viktor, Dr. Kovács Attila, Dr. Molnár Kinga, Pálfia Zsolt

szaklektor:

Dr. Majoros Gábor

Szent István Egyetem, Állatorvos-tudományi Kar, Parazitológiai és Állattani Tanszék

műszaki szerkesztő:

Pálfia Zsolt

Szerzői jog © 2015 ELTE TTK Biológiai Intézet

Minden jog fenntartva.

Tartalom

Előszó – mit fogunk tanulni, és ebben mi a gyakorlat szerepe?.....	1
1. Bevezető – a Jolly Joker fejezet (Molnár Kinga)	2
Mik is azok az állatok?.....	2
A szövetesség.....	3
A testszerveződés kialakulásának egyedfejlődéstani alapjai.....	3
Szimetriaviszonyok az állatvilágban.....	10
Az ős- és újszájú állatok csoportja – a tápcsatorna tagolódása.....	11
Fogalomtár.....	13
2. Fülespanária (<i>Dugesia gonocephala</i>) (Molnár Kinga)	14
Általános bevezető	14
Testfelépítésük külső jellemzői.....	14
A kültakaró és a parenchyma-állomány	15
Az emésztőszervek.....	16
Ozmoreguláció és kiválasztás	17
Az ivarszervrendszer és a szaporodás	18
Az idegrendszer	19
Az érzékszervek.....	21
Fogalomtár.....	22
3. Sertés orsóféreg (<i>Ascaris suum</i>) (Kovács Attila)	24
Testfelépítésük külső jellemzői.....	24
A bőrizomtömlő és a mozgás.....	25
Az emésztőszervek.....	26
A kiválasztás.....	28
Az ivarszervek és az egyedfejlődés.....	29
Az idegrendszer és az érzékszervek.....	30
Fogalomtár.....	30
4. Földigiliszta (<i>Lumbricus terrestris</i> L.) (Csizmadia Tamás)	32
Általános bevezető.....	32
Testfelépítésük külső jellemzői – az első megfigyelések.....	32
A köztakaró és a mozgás	34
Az emésztőszervek.....	36
A légzés.....	38
A keringési rendszer és a testüregek.....	38
A kiválasztás.....	40
Az ivarszervrendszer és a szaporodás	41
Az idegrendszer	43
Az érzékszervek.....	44
Fogalomtár.....	45
5. Éticsiga (<i>Helix pomatia</i>) (Pálfia Zsolt).....	47
Testfelépítésük külső jellemzői.....	47

A bőrizomtömlő és a héj felépítése.....	48
Az emésztőszervek.....	49
A légszűrőszerv.....	50
A keringés és a testüregviszonyok.....	51
A kiválasztás és az ozmoreguláció.....	52
Az ivarszervrendszer és a szaporodás.....	52
Az idegrendszer.....	55
Az érzékszervek.....	57
Fogalomtár.....	58
6. Óriáscsótány (<i>Blaberus giganteus</i>) (Kárpáti Manuéla).....	59
Testfelépítésük külső jellemzői – az első megfigyelések.....	60
A köztakaró és izomzat felépítése, a vedlés.....	62
Az emésztőszervek.....	66
A zsírtest.....	67
A légzőszervek.....	67
A keringési rendszer és a testüregek.....	68
A kiválasztás.....	70
Az ivarszervrendszer és a szaporodás.....	71
Az idegrendszer.....	72
Az érzékszervek.....	77
Fogalomtár.....	79
7. A gerincesek alapvető tulajdonságai (Molnár Kinga).....	82
Testszerveződésük közös vonásai.....	82
A test alapszabásának kialakulása.....	83
A vázrendszer (systema sceleti).....	89
Izomrendszer (systema musculorum).....	93
Emésztőkészülék (apparatus digestorius).....	93
Légzőkészülék (apparatus respiratorius).....	95
Húgyivarkészülék (apparatus urogenitalis).....	97
Keringés (systema vasculorum/angiologia).....	102
A testüregviszonyok.....	105
A köztakaró (integumentum tenue).....	106
Idegrendszer (systema nervosum).....	106
Érzékszervek (organa sensuum).....	114
Fogalomtár.....	118
8. A gerincesek vázrendszere (systema sceleti) (Kárpáti Manuéla, Pálfia Zsolt).....	122
A törzsváz.....	122
A végtagváz.....	127
A koponya felépítése.....	129
Csontoshalak.....	130
Intermezzo – néhány szó a hulló koponyáról.....	134
A madarak koponyája.....	136
Az emlősök koponyája.....	139
9. Ezüstkárász (<i>Carassius auratus gibelio</i>) (Csikós György).....	146

Testfelépítésük külső jellemzői.....	146
Köztakaró (integumentum commune).....	147
Izomzat (systema musculorum) és mozgásszervek.....	147
Emésztőkészülék (apparatus digestorius).....	148
Légzőkészülék (apparatus respiratorius).....	149
Kiválasztószervek (organa uropoetica).....	151
Ivarszervek (organa genitalia).....	153
Keringés (angiologia).....	154
Idegrendszer (systema nervosum).....	156
Fogalomtár.....	168
10. A madarak (Aves) (Csörgő Tibor).....	171
Bevezetés.....	171
Szervezettani bemutatásuk.....	171
Köztakaró (integumentum commune).....	172
Izomzat és mozgásszervek (systema musculorum).....	178
Emésztőkészülék (apparatus digestorius).....	180
Légzőkészülék (apparatus respiratorius) és hangadás.....	182
Kiválasztószervek (organa uropoetica).....	184
Ivarszervek, szaporodás.....	184
Keringés (angiologia).....	185
A testüregviszonyok.....	187
Idegrendszer (systema nervosum).....	187
Neuroendokrin rendszer.....	189
Érzékszervek (organa sensuum).....	190
Fogalomtár.....	193
11. Az emlősök (Kis Viktor).....	195
Köztakaró (integumentum commune).....	195
Az izomrendszer (systema musculorum).....	196
Emésztőkészülék (apparatus digestorius).....	197
Kiválasztószervek (organa uropoetica).....	199
Légzőkészülék (apparatus respiratorius).....	200
Ivarszervek (organa genitalia).....	202
Keringés (angiologia).....	204
Testüregviszonyok.....	206
Idegrendszer (systema nervosum).....	206
Az érzékszervek (organa sensuum).....	210
Fogalomtár.....	212

Előszó – mit fogunk tanulni, és ebben mi a gyakorlat szerepe?

A gyakorlatok elnevezése: összehasonlító funkcionális anatómia gyakorlat. Vegyük sorra mind a négy szót: mit jelentenek?

Az anatómia a biológiai tudományok egyike, amelynek neve (*anatemnien*, görög: metszeni, szétdarabolni), nem fejezi ki a tudomány lényegét, csupán az alkalmazott módszert, a tetemek boncolását (*sectio*, latin) jelöli. A boncolás akkor tájékoztat az élőben jellemző viszonyokról, ha megfontolt, pontos, kidolgozott tematika szerint zajlik: az ilyen munka neve preparálás (*praeparatio*, latin: előállítás, előkészítés).

Az anatómiának több ága van. A leíró anatómia az élőlények szervezetének, szerveinek alaktani, morfológiai bemutatásával foglalkozik, adatokat, lexikális ismereteket ad. Az erre épülő funkcionális anatómia a szerkezetet és az ebből levezethető funkció összefüggéseit vizsgálja. A könyvben típusállatok leírását adjuk, hiszen a gyakorlatok során konkrét állatfajokat boncolunk, és a későbbi és szükségszerű általánosításoknak a konkrét tapasztalatokból és ismeretekből kell kiindulniuk. A példaállatokat szerkezeti felépítésük komplexitásának sorrendjében tárgyaljuk és boncoljuk, ami nem feltétlenül tükrözi evolúciós kapcsolataikat. Az azonos szempontokat követő, tematikus tárgyalás lehetőséget ad arra, hogy összehasonlítsuk az állatok egyes szerveit, megvizsgáljuk, hogy ezek felépítése és működése milyen kapcsolatban van az állat környezetével, élőhelyével. Választ kaphatunk például arra, hogy miért nincsenek óriás rovarok, hogy a halak hogyan képesek úszni és arra is, hogy a madarak mellső végtagja mennyiben más, mint a miénk, hogy miért képesek repülni és hogyan teszik ezt.

A gyakorlatok során a hallgatók egyéni munkájuk eredményeként, szakemberek vezetésével ismerkedhetnek meg a kiválasztott típusállatok szabad szemmel és sztereomikroszkóppal is látható, kiboncolható részeivel. Lehetőséget kapnak arra, hogy az előadásokon vagy a könyvekből szerzett ismereteiket a valóságos viszonyokkal összevegyék, és az anatómiai preparálásban, az állatokkal, eszközökkel való bánásban alapfokú jártasságra tegyenek szert. Közismert, hogy a saját munkával elért eredményekre, a munka során szerzett tapasztalatokra mindenki jobban visszaemlékszik, mint a csak hallott vagy olvasott adatokra. Ez azzal áll összefüggésben, hogy a megismerés folyamatában és a jelenségek értelmezésében, azaz a tanulásban a személyes tapasztalat megszerzése elengedhetetlen. Egy megfigyelések sorozatára alkalmas adó boncolásból azonban csak akkor tanulhatunk, ha a várható viszonyokról előzetesen tájékozódunk, azaz a gyakorlatra felkészülünk, majd azok után ismét átgondoljuk a tanultakat és a látottakat. Könyvünkkel, valamint a gyakorlatokkal ehhez a munkához kívánunk segítséget nyújtani.

1. Bevezető – a Jolly Joker fejezet

Ez a fejezet bevezető, azokat a legfontosabb ismereteket foglalja össze röviden, amelyekre lehet támaszkodni a boncolásokat megelőző felkészülés során. Ennek megfelelően az egyes példaállatokat bemutató (gerinctelen) fejezetek elején pontokba szedve visszautalunk az itt szereplő, adott állatra vonatkozó azon állításokra, amelyek a testszerveződésüket alapvetően meghatározzák. Ennek a fejezetnek az anyaga tehát rendszeresen előkerül és olyan kiindulópontnak szánjuk, ami bármikor elővehető, ha segítségre van szükség – bízunk benne, hogy a példaállatokban tapasztalható viszonyok jobb megértését fogja szolgálni.

Mik is azok az állatok?

Az egysejtűek körében minden életműködést egyetlen sejt végez. A többsejtűség kialakulásával az együtt maradó sejtek között megjelentek az alaki és funkcionális különbségek, differenciák (**differenciáció**): az életműködések ellátására a **testi sejtek**, a szülőihez képest genetikai változatosságot hordozó következő generáció létrehozására pedig az **ivarsejtek** specializálódtak (megjelent az **ivaros szaporodás**). A környezettől elhatárolódó teleppé szerveződött sejtek az általuk létrehozott **extracelluláris állományba (ECM)** ágyazódtak (ez fizikailag összetartotta a sejtcsoportot), és sejt-sejt kontaktusok (**sejtadhézió**) segítségével, valamint az ECM-en keresztül küldött **jelátviteli (szignál-) molekulákkal** szoros kapcsolatot tartottak fenn egymással: kommunikáció révén összehangolták működésüket. Ez lehetővé tette azt, hogy egy-egy sejtcsoport csak egy meghatározott feladatkört lánsson el (**specializálódás**): létrejöttek a szövetek. A **szövet** 1) azonos csíralemez eredetű, 2) meghatározott feladatok ellátására szerveződött, 3) többé-kevésbé azonos alakú, 4) egymással állandósult (sejtkapcsolatok révén közvetlen vagy ECM-en keresztüli közvetett) kapcsolatban álló, 5) differenciálódott sejtek együttese.

Az **állatok** ma ismert csoportja (**Metazoa**) egyetlen közös őstől származik (**monofiletikus**). Az ősi forma (**Urmetazoa**) evolúcióját alapvetően meghatározó tulajdonság, hogy szaporodása során a testi sejtektől funkcionálisan és genetikailag is elkülönülő, számfelező osztódással (**meiosis**) kialakuló **ivarsejteket** képez. Mivel az ivarsejt-fázis a testi sejtek alkotta generációk közé ékelődik, az utódok teljes szerkezeti komplexitása mindig egyetlen sejtől alakul ki.

Ez az egyetlen sejt, a két ivarsejt egyesülésével (**megtermékenyítés, fertilisatio**) létrejövő **zigóta** szabályozott (számított) osztódások (**mitosisok**) sorozatán megy keresztül: az osztódó sejtek kapcsolatokat létesítenek egymással (sejtadhézió), sejten kívüli állományt (ECM) hoznak létre és az egész halmazra kiterjedő kommunikációt folytatnak. A sejthalmaz különböző pontjain termelt szignálmolekulák az alaki fejlődést szabályozó, ún. **morfogének**; mivel eloszlásuk nem egyenletes az embrióban, az általuk létrehozott gradiens-tér alkalmas arra, hogy a fejlődő állat minden sejtje számára egyedi kombinációval határozza meg annak térbeli helyét. Ez az egyik alapja annak a „programozásnak”, ami lehetővé teszi azt, hogy az egyes sejtek által létrehozott (immár „programozott”) sejtvonalak az állat eltérő testrészeit alakítsák ki: létrejön a fajra jellemző testi felépítés, az adott egyed fenotípusa. Az állatok esetében e fenotípus felépítése (morfológiája) és mérete (sejtjeinek száma) meghatározott, az állatokat, mint korlátozott növekedésű szervezeteket definiáljuk – ellentétben például a növények, gombák vagy algák által képviselt sok egységből álló (moduláris), korlátlan növekedésű formákkal.

A szövetesség

A Metazoa testszerveződésének két alapvető sejtípusa a hámjellegű (**epithelialis**) és a differenciálatlan kötőszöveti jellegű **mesenchymalis** sejt.

A sajátos felépítésű epithelialis sejt megjelenése mind az egyedfejlődésben, mind a törzsfejlődésben alapvető jelentőségű. Az általa alkotott hámszövet alkalmas 1) terek (az egész szervezet vagy annak csak egy belső egysége, kompartmentuma) környezettől való elhatárolására, és egyben 2) a környezettel való kapcsolattartás kialakítására is (pl. transzportfolyamatok lebonyolítása, érzékhám kialakulása).

Mindkét feladatkört az teszi lehetővé, hogy sejtjei:

- 1) **polarizáltak** (specializálódott összetételű felszínnel fordulnak a külvilág, egymás és a szervezet felé),
- 2) szorosan kapcsolódnak egymáshoz (lásd: **sejtkapcsoló struktúrák**) és
- 3) alapi felszínükkel ún. **alaplemezen** (**lamina basalis**) / **alaphártyán** (**membrana basalis**) ülnek (ez rögzítésként és határfelzín jelzéseként is szolgál). (Ugyan az alaplemez része az alaphártyának, tehát nem ugyanazt jelenti a két elnevezés, ennek ellenére sok makroszkópos leírásban egymás szinonimájaként használják a két fogalmat.) A hámszövetnek sejtközötti állománya gyakorlatilag nincsen.

A mesenchymalis állomány laza szerkezetű kötőszövet, amelynek polarizálatlan sejtjei még differenciálatlanok, egymáshoz és a jelentős mennyiségű sejtközötti állomány (ECM) komponenseihez csak lazán kapcsolódnak.

A valódi szövetes állatokban – az említetteken kívül – megjelenik még az idegszövet és az izomszövet is. Az idegszövet ingerületek felvételére, feldolgozására, válaszreakciók kidolgozására és leadására differenciálódott, míg az izomszövet alapvető tulajdonsága az összhúzókonyság: aktin és miozin tartalmú myofibrillumokat tartalmaz, mozgásra/mozgatásra specializálódott.

E négy alapszövet építőelemként szolgál a szervek (pl. vese, tüdő) felépítésében: a szerv (organum) az a szöveti együttes, amelynek önálló formája, alakja van, kiboncolható a test többi része közül és önálló működéssel, szabályozással rendelkezik. Ha a szervegyüttes az egész szervezetre szétterjed, akkor szervrendszerrel (systema) beszélünk (pl. keringési rendszer, izomrendszer). Ha igen eltérő felépítésű, de egymáshoz funkcionálisan kapcsolódó szervek képeznek nagyobb működési egységeket, akkor ennek készülék (apparatus) a neve (pl. húgyivarkészülék, légzőkészülék).

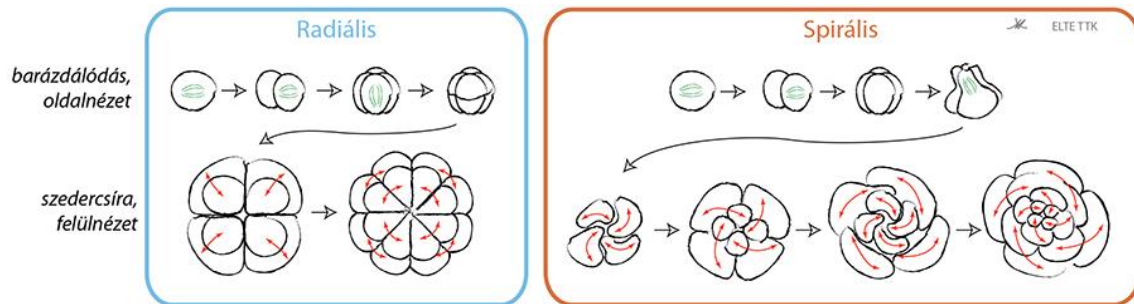
A testszerveződés kialakulásának egyedfejlődéstani alapjai

A barázdálódás

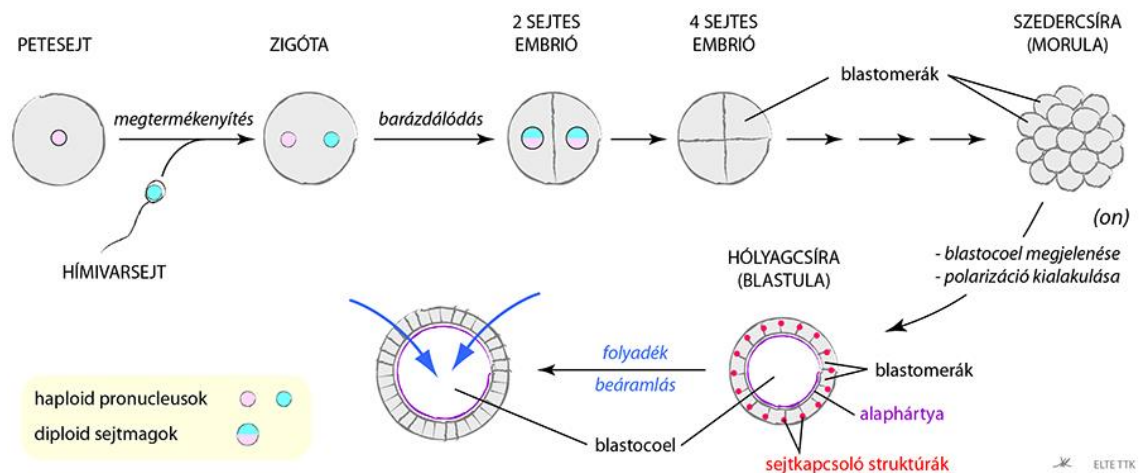
A többsejtű, valódi szövetes állatok kialakulása során fosszilis maradványok nem képződtek, de ezen események közös folyamatainak alapvető mozzanatait az egyedfejlődés többé-kevésbé megőrizte (lásd: **Müller-Haeckel biogenetikai alaptörvény**), így azok (elvileg) rekonstruálhatók.

Ahogy korábban említettük, az állatok ivarsejteket képeznek, egyedfejlődésük a megtermékenyített petesejt, **zigóta** osztódásával (**barázdálódás**, **segregatio**) kezdődik. Ennek során a keletkező utódsejtek (**blastomérák**) felosztják egymás között a hajdani petesejt citoplazma-terét, azaz minél többen lesznek, méretük annál kisebb: kialakul a **szedercsíra** (**morula**). A legegyszerűbben áttekinthető esetben a folyamat a teljes embriót érinti, azaz minden sejt osztódik, így valóban egy szederhez hasonló sejtegyüttes keletkezik. Ha felülről ránézünk arra a szedercsíra állapotú embrióra, amelyben az osztódási síkok egymásra merőlegesen váltogatják egymást (máshogy

fogalmazva: az utódsejtek vagy pontosan egymás mellé, vagy egymás alá kerülnek), azt látjuk, hogy a blastomérák egy kiszemelt főtengelyhez képest sugárirányban helyezkednek el. Ez jellemző a sugárirányú, **radiális barázdálódásra**. Ha ugyanilyen nézetből úgy látjuk, hogy a keletkező testvér-blastomérák nem pontosan egymás alá kerülnek, hanem spirálvonal mentén sorakoznak (helyzetük a főtengellyel párhuzamos vonal által kijelölt pozíciótól kissé eltér), akkor **spirális barázdálódás**ról beszélünk (1.1 ábra).



1.1 ábra. A két fő barázdálódási típus. A zigóta osztódásaival többsejtű szedercsíra alakul ki, melynek sejtei a radiális barázdálódás esetén egymás alá kerülnek, míg a spirális barázdálódáskor a függőleges tengelytől kissé eltolódott pozícióba. Utóbbi oda vezet, hogy az egyre nagyobb számú sejtek spirálvonal mentén szerveződnek.



1.2 ábra. Az általánosított embrionális fejlődés korai lépései a hólyagcsíra állapotig. A haploid petesejt a megtermékenyítés során diploid zigótává alakul (tartalmazza mindkét ivarsejt pronucleusát), ami barázdálódni kezd. A tömör szedercsíra (morula) belsejében üreg (blastocoel) nyílik, felszíni sejtei hámjellegűvé válnak, azaz polarizálódnak, alaphártyát termelnek és sejtkapcsolatokat alakítanak ki. A polarizált hám működése eredményeként megindul szabályozott folyadék-beáramlás megnöveli a blastocoelt (az embrió mérete megnő).

(Az ábrásor a sejtmagokat és összetételüket csak a 2-sejtés állapotig mutatja; on: oldalnézet.)

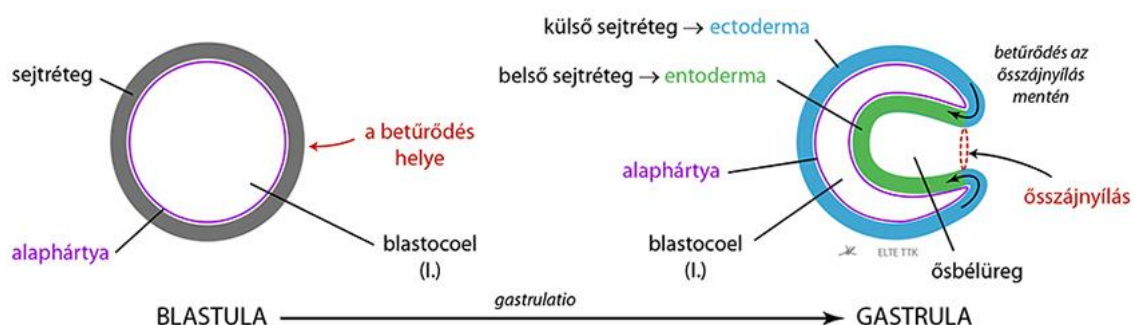
Egy általánosított, leegyszerűsített fejlődésmenetet követve a barázdálódás korai időszakában a felszíni sejtek polarizálttá válnak (csúcsi felszín alakítanak ki a külvilág felé, alaphártyát hoznak létre a sejtcsoport belseje felé). Ez azt jelzi, hogy a fejlődő szervezet igen korán elhatárolja már magát attól a környezettől, amivel ettől kezdve csak szabályozott transzportfolyamatok révén áll kapcsolatban. A sejtek között üreg jelenik meg, amely anyagbeáramlás (iontranszport és az azt követő folyadék-beáramlás) következtében megnő, növelve az embrió méretét is. Kialakul a **hólyagcsíra (blastula)**, amelynek ürege az ún. **blastocoel**: ez az üreg az állat fejlődése során elsőként megjelenő, külvilágtól elhatárolt (minden tekintetben az állat belsejében lévő) üreg – ennek

alapján az ebből kialakuló, kifejlett állatban található üreg neve ún. **elsődleges testüreg (protoceoloma)**. A blascoelt a blastomerák rétege (pontosabban ennek alaphártyája) határolja. Fontos szerepe abban van, hogy helyet biztosít a későbbiekben az embrió belsejébe vándorló sejtek számára (1.2 ábra).

A csíralemezek

A **bélcsíra (gastrula)** stádium elején a blastocoelt határoló, továbbra is osztódó sejtek egy része – intenzív vándorlást követően – az embrió belsejébe fordul, a blastocoelbe túrva a blastomerák rétegének egy területét. A folyamat neve bélcsíráképződés, gasztruláció (gastrulatio). Ezzel kialakul egy külvilággal közlekedő üreg, az ősbélüreg (archenteron); azok a sejtek, amik az embrió belsejébe kerülve ennek terét határolják, a belső csíralemez (**endoderma** vagy **entoderma**) sejteivé differenciálódnak, míg a folyamat végén a felszínt alkotó (itt maradt) sejtek együttese a külső csíralemezt (**ectoderma**) hozza létre. E két csíralemez egymással folytonos réteget képez; a találkozási vonalukban fekvő, az ősbélüregtet a külvilággal összekötő nyílás az ősbélüreg nyílása, az **összjányílás** (blastoporus vagy gastroporus; 1.3 ábra). Az összjányílás területén olyan anyagok termelődnek, amelyek az embrió alakjának fejlődését (morfogenezisét) koncentrációjuk függvényében szabályozzák (tehát morfogének): hatásukra az összjányílás területén áthaladó sejtek alakja megváltozik, ezért a sejtréteg a mélybe fordul.

A **csíralemez** elnevezés onnan ered, hogy az azokat alkotó sejtek hámszerű (ugyan nem a kifejlett hámra jellemző, de ahhoz hasonló sejtkapcsolatokat és alaphártyát mutató) réteget képeznek (lásd: -lemez utótag), és **szervtelepeket** hoznak létre (lásd: csíra- előtag). Ilyen szervtelep az idegrendszer telepe, amely az embrió felszínén lévő, azaz ectodermális rétegben (nem az összjányílás területén!) jelenik meg (ún. **neuralis ectoderma**) és (részben vagy egészben) innen süllyed a mélybe. E folyamat a valódi szövetes állatok két nagy csoportjában, az ő- és újszájú állatokban (lásd később!) az embrió ellentétes oldalain zajlik: az előbbieken a hasi, míg az utóbbiakban a háti oldalon. (Ennek következménye az, hogy az összjányílás állatokat a hasi oldalukra, az újszájúakat a háti oldalukra fektetve boncoljuk annak érdekében, hogy a központi idegrendszerük épségét megőrizzük és vizsgálhassuk.) Az entoderma által létrehozott szervtelep a tápcsatorna emésztéssel és felszívással foglalkozó szakasza (lásd: később!), míg az idegrendszer kialakulása után a felszínen maradó, ún. **epidermalis ectoderma** sejtek a köztakaró/testfal hámrétegének (**felhám, epidermis**) telepét hozzák létre.



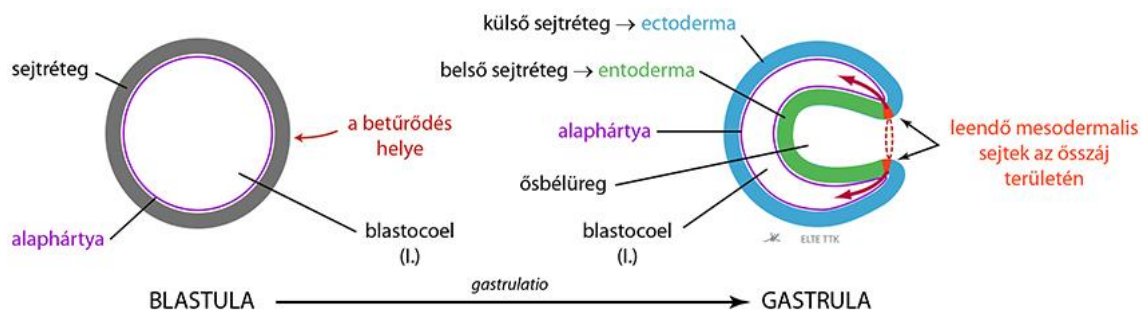
1.3 ábra. Bélcsíráképződés a diploblasticus állatoknál. A gasztruláció (bélcsíráképződés) kezdetén a blastula (hólyagcsíra) felszíne egy ponton betűródik, kialakul a gastrula (bélcsíra). Ennek belsejében az összjányíláson keresztül a környezettel kapcsolatban lévő ősbélüreg van. Az ősbélüregtet bélelő sejtek az entodermát (belső csíralemezt), a felszínen maradókat az ectodermát (külső csíralemezt) hozzák létre. Az összjányílás pontos helye e két csíralemez találkozásánál van. A blastocoelt, ami az elsődleges testüregnek felel meg (lásd: I. jelzés) a csíralemezek alaphártyája határolja (a sejtrétegek különálló sejtjeit az ábra nem jelzi).

Összefoglalva elmondhatjuk tehát, hogy a gasztruláció során:

- 1) intenzív sejtvándorlások révén kialakulnak a csíralemezek,
- 2) ezzel végleges helyükre kerülnek a belőlük fejlődő szervtelepek, kialakul az állat testének alapszabása.

Azok az állatok, amelyek minden szövete és szerve a fenti két csíralemezből fejlődik, az ún. **diploblasticus** (két csíralemezzel rendelkező) állatok (ilyenek a csalánozók).

Az állatok túlnyomó többsége **triploblasticus**, azaz fejlődése során megjelenik a harmadik, középső csíralemez (**mesoderma**) is. A csíralemezek számának növekedésével a testszerveződés komplexitása nő. Ezen állatcsoport embrióiban az összájnyílás területén olyan morfogének is termelődnek, amelyek az ide kerülő sejtek (és utódaik) sorsát kétféle irányba terelik: azokat vagy az ento-, vagy a mesoderma kialakítására „programozzák”. A leendő mesodermális sejtek alakja eltérővé válik a később belső csíralemezt létrehozó sejtektől, ezután kiválnak az entodermális sejtekkel közösen alkotott sejtrétegből, és bekerülnek a blastocoelbe (az entodermális sejtek a belső hámrétegben maradnak; 1.4 ábra).



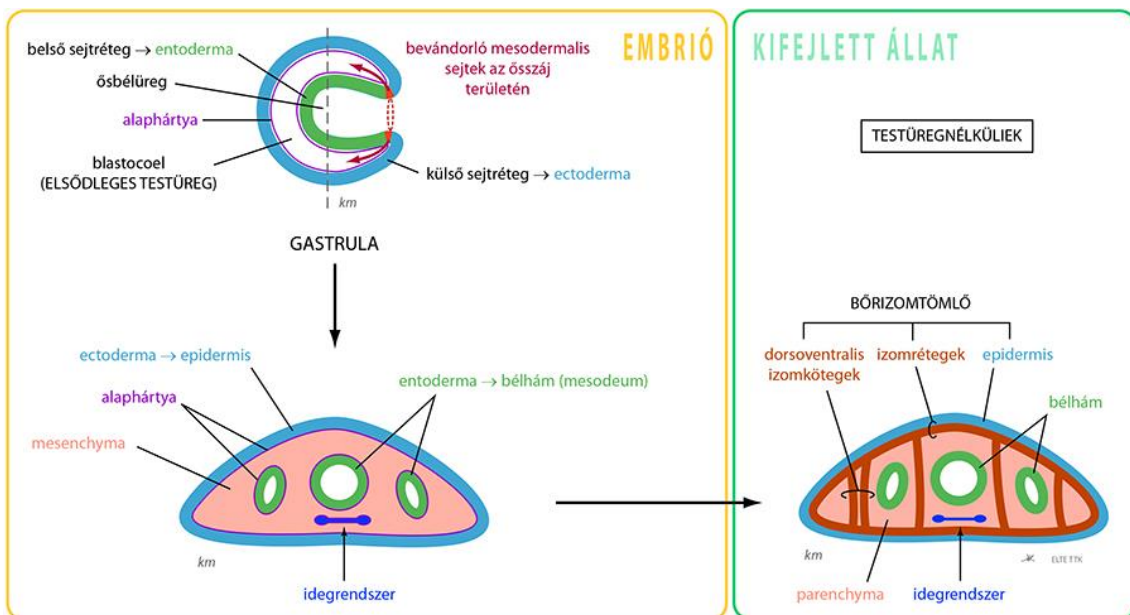
1.4 ábra. Bélcsíráképződés (gasztruláció, gastrulatio) a triploblasticus állatoknál. A gasztruláció kezdetén a blastula (hólyagcsíra) felszíne egy ponton betűrődik, kialakul a gastrula (bélcsíra). Ennek belsejében az összájnyíláson keresztül a környezettel kapcsolatban lévő ösbélüreg van. A gastroporus területén olyan sejtek is kialakulnak, amelyek kiválnak a belső sejtrétegből és a blastocoelbe fognak vándorolni: ezek a mesodermát (középső csíralemezt) hozzák majd létre. A belső rétegben maradó sejtek az entodermát (belső csíralemezt), a felszínen maradók az ectodermát (külső csíralemezt) alakítják ki. A blastocoelt, ami az elsődleges testüregnek felel meg (lásd: I. jelzés) a csíralemezek alaphártyája határolja (a sejtrétegek különálló sejtjeit az ábra nem jelzi).

A mesodermális sejtek sorsa, testüregtípusok

Az összájnyílás mentén „programozódó”, leendő mesodermát alkotó sejtek vándorlásra képesek, mesenchymális sejtekké alakulnak (**epithelio-mesenchymális átalakulás**; enchyme, görög: beletölteni): képessé válnak arra, hogy az alaphártya bontásával elhagyják a saját sejtrétegüket, az alá, a blastocoelbe süllyedjenek, és ott laza szerkezetű kötőszöveti állományt hozzanak létre. Ez a mesenchyma embrionális kötőszövet, melynek sejtjei még **őssejtek**: differenciálatlanok és intenzíven osztódva olyan utódsejteket hoznak létre, amelyek többféle szövettípust (szervet) alakítanak ki. További sorsuk alapvetően négyféleképpen alakulhat.

- 1) Amennyiben a bevándorló sejtöreg teljesen kitölti a blastocoelt, az állat fejlődése során elsőként megjelenő, azaz elsődleges testüregnek megfelelő üreg makroszkópos szinten eltűnik (a csak mikroszkóposban látható sejt közötti térre szűkül) – az állat kifejlett korára **testüreg nélküli** lesz (**Acoelomata** csoport). A mesenchymális állományból kétféle szövettípus differenciálódik. Az ectoderma rétegéhez fekvő területből izom- és kötőszövet alakul ki. Mindkettő alapvetően rétegekbe rendeződik, és a felhámval összenőve kialakítja a **bőrizomtömlőt**, azaz az epidermis és az alatta lévő kötőszöveti és izomrétegek

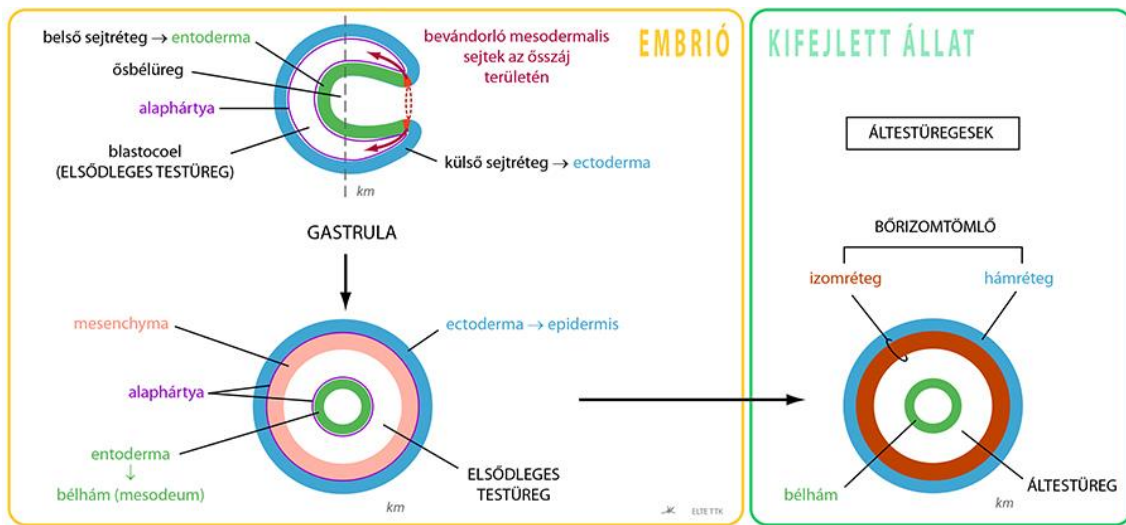
együttesét. Ennek kötegeket alkotó komponenseit a hát-hasi oldalt összekötő izomkötegek adják. Az entoderma mellett is kialakul(hat) egy nagyon vékony izomréteg, aminek következtében a kialakuló (belső csíralemez köré szerveződő) középbél rendelkezik (rendelkezhet) majd minimális izomréteggel (lásd később!). A mesenchyma belsőbb állománya sejtekben dús, differenciált (különböző alakú és meghatározott funkciójú) sejtípusokat tartalmazó kötőszövetté, ún. **parenchyma**-állománnyá alakul, valamint létrehoz szerveket, szervrendszereket (pl. kiválasztószervek, ivarszervek), amelyek ebbe ágyazódnak. A parenchyma sejt közötti állománya diffúziós tér, számos anyag közvetítésében részt vevő, a testfalnak is támasztékot adó folyadék. Az ectoderma hasi oldalán kialakul az idegrendszer telepe, amely a mesenchyma állományba süllyed – a felszínen maradó sejtréteg a felhámot hozza létre (1.5 ábra). A gyakorlaton előkerülő példaállatok közül ilyen testfelépítéssel rendelkeznek a laposférgekhez tartozó planáriák.



1.5 ábra. A testüregnélküliek testszerveződése. A gasztruláció során a blastocoelbe vándorló mesodermális sejtek teljesen kitöltik a blastocoel üregéből származó elsődleges testüregét, és mesenchymalis állományt hoznak létre. Eközben az ectodermából kialakul az epidermis (felhám) és az idegrendszer, az entodermális sejtrétegből pedig bélhám (az embrionális középbél, mesodeum) lesz. A mesenchyma egyrészt a bőrízomtömlő izomzatát (izomrétegek és -kötegek), másrészt a parenchyma állományát hozza létre a kifejlett állatban.

- 2) Amikor a mesenchymalis sejtek nem töltik ki a blastocoelt,
 - a) alkothatnak egy olyan réteget, amely az ectoderma belső felszínéhez simul. E rétegből a bőrízomtömlő izomrétege és kötőszöveti állománya alakul ki, amely a blastocoel üregéből származó elsődleges testüreggel lesz határos. Mivel a mesenchymalis állomány a tápcsatorna testüreg felőli felszínét nem érinti, így utóbbinak nem fejlődik sem izom-, sem kötőszöveti rétege. Azt a testüregét, ami a blastocoelből származik, és határát csak az egyik oldalán képezi mesodermális eredetű réteg, **áلتestüregnek (pseudocoeloma)** nevezzük (áلتestüreges állatok csoportja; 1.6 ábra). Az áلتestüregét testüregfolyadék tölti ki, ami a bőrízomtömlővel együtt ún. **hidrosztatikus vázat** hoz létre. A testüregfolyadék szerepe az, hogy feszesen tartja a testfalat, ezzel támasztékot ad az izomzat

működéséhez, mechanikailag védi a belső szerveket és közeget biztosít diffúziós folyamatok számára. A könyvben szereplő példaállatok közül ilyen testfelépítésű a fonálféregek közé tartozó sertés orsógiliszta.

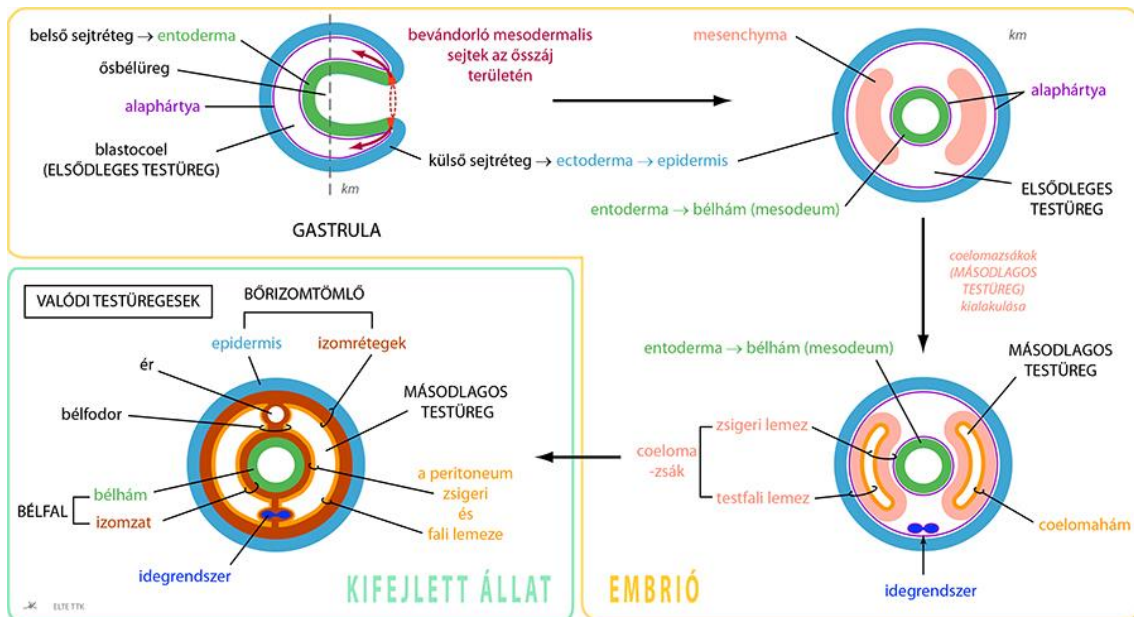


1.6 ábra. Az összajnyílás mentén bevándorló sejtek mesenchymalis réteget képezve az ectodermához simulnak, nem töltik ki a blastocoelt, nem érintkeznek az entodermából fejlődő bélhámval (embrionális középbéllel, mesodeummal). A mesenchymából a bőrizomtömlő izomrétege alakul ki. A bélhám és a bőrizomtömlő között fennmaradó, a blastocoelből származó üreget áلتestüregnek nevezzük.

- b) A blastocoelbe vándorló mesenchymalis sejtek (az embrió jobb és bal oldalán) képezhetnek egy-egy sejtszlopot, amely ismétlődő egységekre, sejtcsoportokra tagolódik, megteremtve az alapját a **szelvényesség (metameria)** kialakulásának. Ezzel lehetővé válik azon szervtelepek ismétlődése, amelyek mesodermális eredetűek, illetve olyan ecto- vagy entodermális eredetű szervek ismétlődése, amelyek fejlődésében a mesodermának szabályozó szerepe van (pl. földigilisztában a kiválasztószerv, az érrendszer ismétlődő edényei, a hasdúcclánc dúcpárjai, a serték). A sejtcsoportok belsejében üreg nyílik, miközben az ezen üreggel szomszédossá váló sejtek hámsejteké alakulnak (**mesenchymo-epithelialis átalakulás**): alaphártyát termelnek az üreggel szemben lévő (basalis) oldalukra és csúcsi (apicalis) felszín alakítanak ki az üregbe „néző” felszínükön. Egy ilyen, a fejlődés során az elsődleges testüreg után megjelenő, szintén a környezetétől elzárt üreg az ún. **másodlagos testüreg (deuterocoeloma, röviden coeloma)**, melynek ismétlődő egységeit **coelomazsákoknak** hívjuk. Ezek falának másodlagos testüregtől távolabbi sejteji megőrzik mesenchymalis jellegüket, izom- és kötőszöveti rétegeket képeznek majd. A fentiek alapján a másodlagos testüreg kialakulásának ezt a módját hasadékképződéssel járó testüregképződésnek (**schizocoelia**) nevezzük. A coelomazsákok epidermis felé eső falrészletét (test)**fali lemezeknek**, a bélhám felé tekintőt pedig **zsigeri lemezeknek** nevezzük. A kettő folytonos, összefüggő réteget alkot. A coelomazsákok növekedve egyre jobban kitöltik a rendelkezésükre álló teret, majd hozzásimulnak a szomszédok, az epidermis és a tápcsatorna alkotta felszínhez. Megfelelő falrészleteik létrehozásuk sorrendben (1) a coelomazsákokat a hossz tengely mentén elválasztó **haránt válaszfalakat (dissepimentumokat)** (latin: dissapiere = elválasztani); (2) az egyazon szelvény jobb és bal oldali coelomazsákjait elválasztó, a középsíkban

elhelyezkedő szerveket rögzítő (felfüggesztő) **bélfodrot** (**mesenterium**, mes+enterium); (3) a bőrizmötömlő és (4) a tápcsatorna izom- és kötőszöveti rétegeit; (5) az érrendszer ugyanilyen összetételű falazatát.

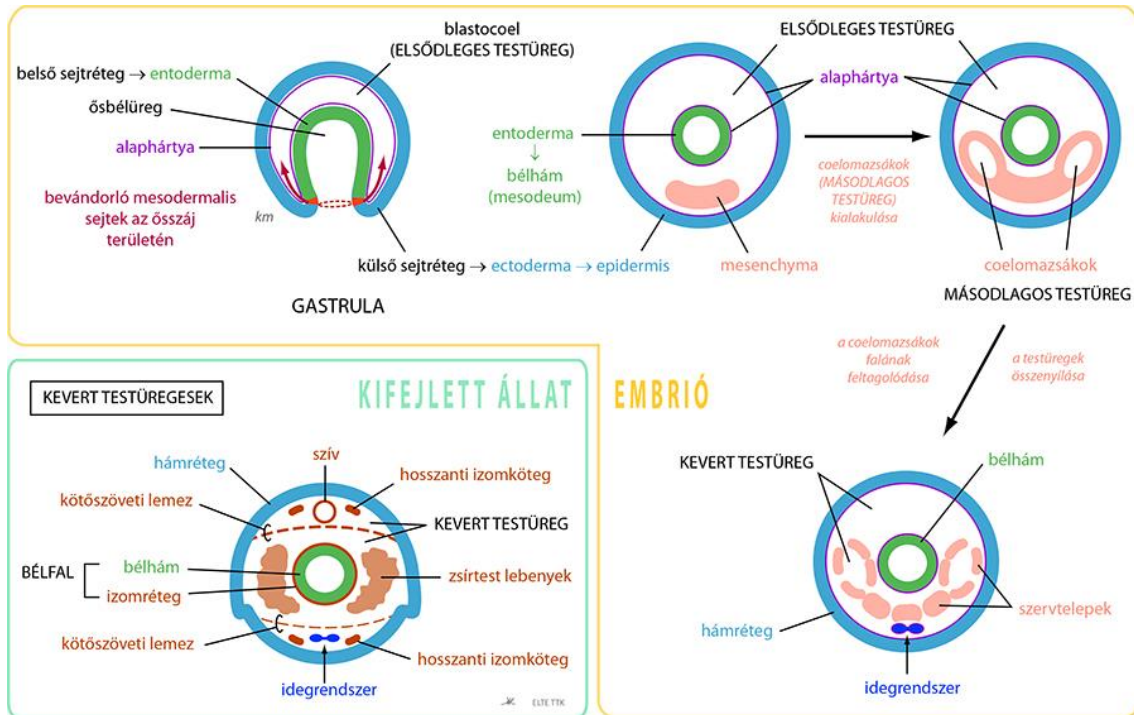
A coelomzások belső felszínét bélelő hám (**coelomahám**) az alatta fejlődő vékony kötőszöveti réteggel a **hashártyát** (**peritoneum**) alakítja ki, amely folyamatos lemezként ráhúzódik a bőrizmötömlőre, a testüregrésztelket elválasztó válaszfalakra és a testüregi szervekre (így az erekre) is. Ilyen testszerveződése van a **valódi testüreges** állatoknak (1.7 ábra), példaállataink közül a gyűrűsférgekhez tartozó földigilisztának.



1.7 ábra. A valódi testüregesek testszerveződése és a valódi testüreg kialakulása. Az összajnyílás területén a blastocoelbe bevándorló sejtek az embrió mindkét oldalán egy-egy mesenchymalis sejtszlopot képeznek. Ezek a hossz tengely mentén feltagolódnak (az ábra nem mutatja), és az így keletkező sejtcsoportok mindegyikének belsejében üreg nyílik: ez a másodlagos testüreg, amit coelomahám bélel. A létrejövő coelomzások növekedve egyre jobban kitöltik az elsődleges testüreget. Epidermis felé eső falrészletüket testfali lemezeknek, a bélhámhoz fekvőt pedig zsigeri lemezeknek hívjuk. A kifejlett állatban látható, hogy a testfali lemezből a bőrizmötömlő izom- és kötőszöveti rétegei és a hashártya (peritoneum) fali lemeze, a zsigeri lemezből pedig a bél izom- és kötőszöveti rétegei és hashártyaborítása (peritoneum zsigeri lemeze) alakul ki. A coelomzások középsíkban összefekvő részei a bélfodrot (mesenterium) hozzák létre, amely rögzíti a tápcsatornát, az idegrendszer ez alatt húzódo szakaszát és a fő ereket.

- c) Amennyiben a mesodermális eredetű szervtelepek kialakításában a coelomzások fala teljes vastagságában részt vesz (más szavakkal: a zsákok fala feltagolóódik szervtelepekre), akkor a másodlagos testüregrésztel felnyílnak, összenyílnak a zsákokat körülvevő (előzetesen létrejött blastocoelből származó) elsődleges testüreggel. Az így kialakuló testüreget **kevert testüregnek** (**myxocoeloma**) nevezzük. A név megtévesztő, hiszen az eredetileg elkülönült testüregrésztel nem „keverednek össze”, csak összenyílnak. A folyamat során a coelomzások falából pl. izomkötegek és zsírtestlebenyek (lásd: csótány) szerveződnek (1.8 ábra). Néhány szelvényben ez esetben is megmaradnak zárt, másodlagos testüregrésztel (erre példa az ivarsejteket termelő ivarmirigyek ürege). A coelomzások falának feltagolódásával együtt jár az, hogy az érrendszer fala nem mindenütt szerveződik meg, így a testfolyadék bekerül a kevert testüregbe.

A gyakorlaton boncolásra kerülő állatok közül ilyen testszerveződéssel rendelkeznek az ízeltlábúak, azon belül a rovarok csoportjába tartozó óriáscsótány.



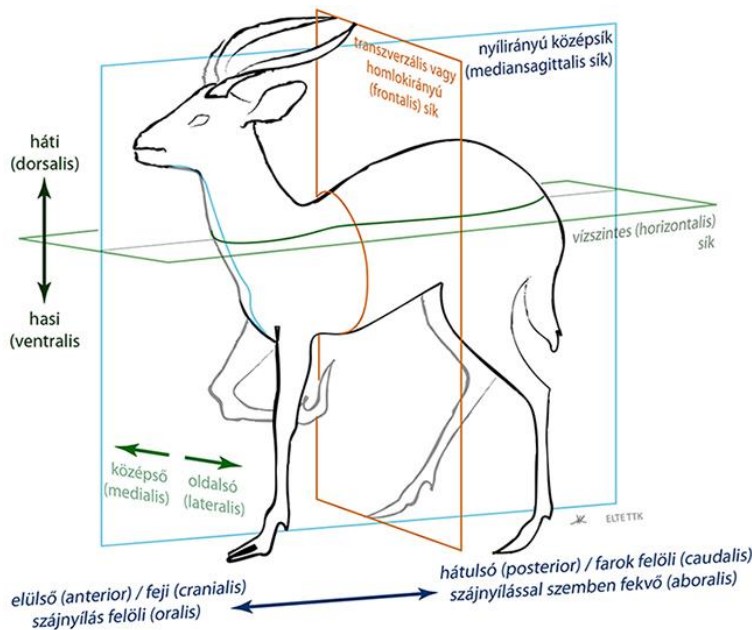
1.8 ábra. A kevert testüregű állatok testszerveződése és ennek kialakulása. A gasztruláció során a blastocoelbe vándorló mesodermális sejtek egyetlen mesenchymalis sejtoszlopot hoznak létre a hasi oldal középsíkjában. Ez növekedve egyre jobban betérjed a blastocoelből származó elsődleges testüregbe, miközben hosszában (a szelvényeknek megfelelően) feltagolódik – ezt a rajz nem mutatja. Az így keletkező sejtcsoportok jobb és bal oldalán a sejtek között üregek nyílnak: ezek másodlagos testüregrészeknek felelnek meg, tehát coelomazsákok. Ezeknek a fala és a középsíkban maradó mesenchymalis állomány a további fejlődés során feltagolódik: olyan szervtelepeket ad, amik elvándorolnak egymástól. A feltagolódás következtében az elsődleges és a másodlagos testüregek összenyílnak, kevert testüreg alakul ki. A kifejlett állatban ezt két, a testüreget kitöltő testfolyadék számára átjárható (itt szaggatott vonallal rajzolt) kötőszöveti lemez három egymás feletti térre tagolja. Ezekben találjuk az izomkötegeket (bőrízomtömlő nem alakul ki) és a belső szerveket (a rajzon szereplő zsírtest a rovarok speciális szerve; lásd: 6. fejezet!). (A gastrula szerkezete csak általános vázlat, az állatcsoport bélcsírája nem pontosan ilyen felépítésű!)

Szimmetriaviszonyok az állatvilágban

Az állati test anatómiáját leginkább befolyásoló tényező az aktív helyváltoztatás képessége. A mozgás preferált iránya egy kitüntetett tengelyt határoz meg, amely polarizálja a test szerkezetét és funkcióit. A **sugaras szimmetriájú (radialis)** testfelépítés esetén az állat egy fő tengellyel, a szájnyílást és a szájnyílással ellentétes oldalt összekötő (**oralis-aboralis**) tengellyel rendelkezik – ha az állat mozog, a haladási iránya ebbe a tengelybe esik. A fő tengelyre sugárirányban fektetett síkok mentén helyezkednek el a szervek, testrészek (pl. a tapogatók), ami azt jelzi, hogy ingerek a kör teljes (360°-os) tartományából érhetik az állatot. Ezt a testfelépítést mutatják a csalánozók.

A kétoldalian részarányos állatoknál (**Bilateria**) is a haladási irány jelöli ki a fő tengelyt. Ennek neve elülső-hátulsó, azaz **antero-posterior tengely** (de szinonim elnevezésként szintén alkalmazható az **oralis-aboralis tengely** kifejezés). Az elülső testvég kerül a haladás frontvonalába, a legtöbb inger ezen a részen éri az állatot – ez az alapja annak, hogy az érzékszervek és az

idegrendszer itt koncentrálódik. A jelenség neve **kefalizáció** (**cephalisatio**), aminek eredményeként kialakult a fej. Az antero-posterior tengely mentén fektetett ún. **nyílirányú középsík** (**mediansagittalis sík**) az a sík, ami az állat testét két szimmetrikus, jobb (**dexter**) és bal (**sinister**) félre osztja. (Ezeknek nem feltétlenül kell minden részletben azonosnak lenniük.) A szervek, testrészek helyzetét e síkhoz képest határozzuk meg: a **medialis** (más néven **proximalis**) szerv közelebb fekszik a középsíkhöz, mint az **oldalsó** (**lateralis**, más néven **distalis**) pozíciójú. Az aljzaton haladó ősi Bilateria aljzattal érintkező és azzal szemben fekvő oldala különböző típusú és mértékű ingereknek volt kitéve: kialakult a **hasi** (**ventralis**) és a **háti** (**dorsalis**), valamint a kettő közötti **oldalsó** (**lateralis**) oldal, ezekkel együtt a **hát-hasi** (**dorso-ventralis**) **tengely** és ennek mentén az arra merőleges **horizontális sík** (1.9 ábra).



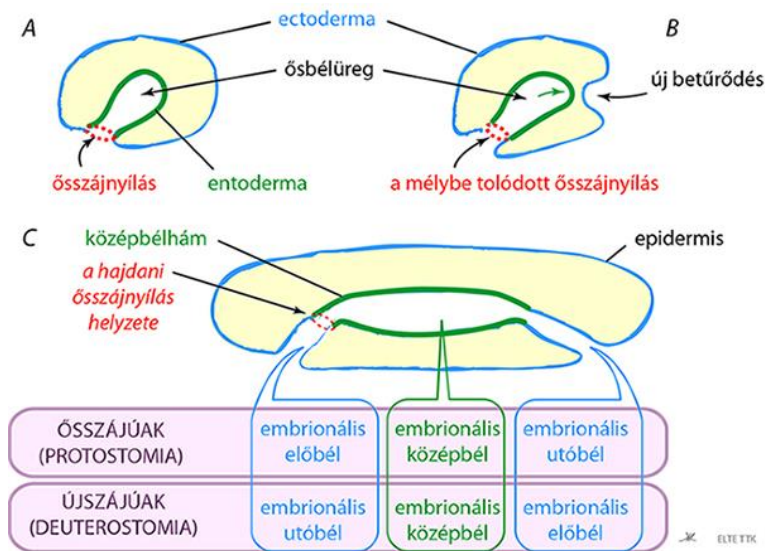
1.9 ábra. A bilaterális szimmetria, síkok és irányok. (Az anterior irány egyik szinonimája a cranialis, azaz szó szerint koponya felé, általánosabb szóhasználattal fej felé eső. A kifejezés pontos értelméhez ragaszkodva ezt az irány megjelölést csak a koponyával rendelkező gerinceseknél használhatjuk.)

Az ős- és újszájú állatok csoportja – a tápcsatorna tagolódása

A valódi szövetes állatok csoportjában a tápcsatorna – alapszabását tekintve – legalább két szakaszú. Kialakulásának alapja az ősbélüreg megjelenése: ezt az összajnyílás köti össze a külvilággal. A korábban leírtak szerint a gastroporus pontos helyét az ecto- és entoderma találkozási helye jelöli ki, ennek alapján helyzete akkor is meghatározható, ha az embrió már túllépett a bélcsíráképződés stádiumán. Az entodermalis eredetű hámsejtek a fejlődő tápcsatorna **embrionális középbél** (**mesodeum**) nevű szakaszát adják. A fejlődés során az összajnyílás nem marad a felszínen: minden esetben mélyebbre tolódik, mivel a mesodeum elé egy ectodermalis eredetű szakasz, az **embrionális előbél** (**stomodeum**) tűródik/fordul be. A kifejlődött állatban így egy olyan tápcsatornát kapunk, aminek két szakasza van: az állat testfelszínén lévő **szájnyílása** (**stoma**) a stomodeum eredetű **előbélbe** nyílik, amelynek feladata a táplálék megszerzése, felvétele, esetleges felaprítása. Az előbelet a mesodeum eredetű középbél követi, ami a táplálékot megemészti (enzimeket termel, **extracelluláris emésztés**) és felszívja (**intracelluláris emésztés**). A planáriák tápcsatornája csak e két szakasszal rendelkezik, a salakanyagok leadása esetükben tehát az előbél feladata (az a szájnyíláson távozik).

A legtöbb állatban a tápcsatorna három szakaszra tagolódik, ugyanis fejlődése során a mesodeumot nem egy, hanem két ectodermális betűrődés éri el: a stomodeummal szemben fejlődő másik betűrődés az **embrionális utóbél (proctodeum)**. A külvilágból nyíló és oda vezető, három embrionális szakaszból szerveződő, átjárható tápcsatornában a táplálék útja egyirányú: ez a feladatok térbeli elkülönülésével lehetővé teszi az egyes szakaszok funkcióinak további gazdagodását és tökéletesedését.

Előttünk áll tehát egy 3 szakaszos embrionális tápcsatorna (1.10 ábra). Abban az esetben, ha az állat szájníjlása a formálódó tápcsatorna gastroporushoz közelebbi végén alakul ki, **összjájú állatról (Protostomia csoport)** beszélünk. Ez esetben az összjájníjlás az embrióban a stomodeum és a mesodeum határán volt – ez a pozíció kifejlett állatban az elő- és a középbél határának felel meg. Ha a szájníjlás a tápcsatorna összjától távolabbi végén alakul ki, **újszájú állatról** van szó (*Deuterostomia* csoport). Ez esetben a hajdani gastroporus helyzete az embrióban a mesodeum-proctodeum határon, kifejlett állatban ennek megfelelően a kloáka (cloaca) vagy a végbélníjlás közelében volt (lásd: gerinces bevezető; 7.10 ábra).



1.10 ábra. A 3 szakaszos embrionális tápcsatorna, valamint az ős- és újszájúság összehasonlítása. A gasztruláció elején kialakuló összjájníjlást (A) egy, a felszínről beforduló ectodermális bélcsőszakasz a mélybe tolja, miközben az entodermával bélelt ősbélüreget egy új ectodermális betűrődés közelíti meg (B). Miután itt az egymással érintkező ento- és ectodermális hámok az összefekvés területén felszívódnak, a tápcsatorna teljes hosszában átjárhatóvá válik. Ennek kezdeti és végső részét ectodermális, középső részét pedig entodermális hám képezi (C). Az ectodermális szakaszok elnevezése attól függ, hogy az állat szájníjlása melyiknek a területén alakul ki: az összjájúak esetében a szájníjlás a tápcsatorna hajdani összjájníjláshoz közelebbi végén formálódik meg, míg az újszájúaknál az ettől távolabbi végén. Az ábráról leolvasható, hogy az összjájúaknál a gastroporus az embrionális előbél (stomodeum) és az embrionális középbél (mesodeum) határán, az újszájúaknál pedig a mesodeum és az embrionális utóbél (proctodeum) határán volt.

A *Deuterostomia* és *Protostomia* csoport egymással párhuzamosan fejlődött. Közös ősök valószínűleg egyszerű felépítésű, szelvényezetlen lény volt, tápcsatornája egyetlen nyílással közlekedett a külvilággal, idegrendszere egy kevésbé központosult, hosszanti és arra merőleges idegek hálózatából álló, gyenge elülső testvégi koncentrációt (kefalizációt) mutató szervrendszer volt.

Fogalomtár

Acoelomata	horizontális sík
alaphártya (membrana basalis)	ivarsejtek
alaplemez (lamina basalis)	jelátviteli (szignál-) molekulák
állatok	kefalizáció (cephalisatio)
antero-posterior (oralis-aboralis) tengely	lateralis
barázdálódás (segregatio)	medialis
radiális barázdálódás	mediansagittalis sík
spirális barázdálódás	megtermékenyítés (fertilisatio)
bélcsíra (gastrula)	meiosis
bélfodor (mesenterium)	mesenchymalis
<i>Bilateria</i>	mesenchymo-epithelialis átalakulás
blastocoel	mesoderma
blastomera	<i>Metazoa</i>
bőrizomtömlő	mitosis
coeloma	monofiletikus
deuterocoeloma	morfogének
myxocoeloma	Müller-Haeckel biogenetikai alaptörvény
protoceoloma	nyílirányú középsík
pseudocoeloma	őssejtek
coelomahám	ósszájú állatok
coelomazsák	parenchyma
fali lemez	polarizált sejtek
zsigeri lemez	<i>Protostomia</i>
csíralemez	proximalis
<i>Deuterostomia</i>	schizocoelia
dexter	sejtdhézió
differentiáció	sejtkapcsoló struktúrák
diploblasticus állatok	sinister
distalis	specializálódás
dorsalis	szaporodás, ivaros
ECM	szájnyílás (stoma)
ectoderma	szedercsíra (morula)
epidermalis ectoderma	szelvényesség (metmeria)
neuralis ectoderma	szervtelep
előbél	szimmetria, radialis
embrionális	szimmetria, sugaras
embrionális előbél (stomodeum)	szövet
embrionális középbél (mesodeum)	testi sejtek
embrionális utóbél (proctodeum)	testüreg nélküliek
emésztés, extracelluláris / intracelluláris	testüreg, ál~
endoderma (entoderma)	testüreg, elsődleges
epithelialis	testüreg, kevert
epithelio-mesenchymalis átalakulás	testüreg, másodlagos
extracelluláris állomány	testüreg, valódi
felhám (epidermis)	triploblasticus állatok
haránt válaszfal (dissepimentum)	újszájú állatok
hashártya (peritoneum)	<i>Urmetazoa</i>
hát-hasi (dorso-ventralis) tengely	ventralis
hidrosztatikus váz	zigóta
hólyagcsíra (blastula)	

2. Fülesplanária (*Dugesia gonocephala*)

A planáriák a **laposférgek** (*Platyhelminthes*) törzsén belül az **örvényférgek** (*Turbellaria*) csoportjába tartoznak.

Mit tudhatunk már a testfelépítésükkel kapcsolatban a „Jolly Joker” fejezetből?

- 1) Valódi szövetesek, spirálisan barázdálódnak, triploblasticus állatok.
- 2) Kétoldalian részarányosak, szelvényezetlenek.
- 3) A testüregnélküliek (*Acoelomata*) közé tartoznak (lásd: 1.5 ábra).
- 4) Bőrizomtömlőjük van, aminek hámrétege csillós: a csillózat csapkodásának eredményeként örvényeket keltenek maguk körül (lásd: örvényférgek elnevezés).
- 5) A bőrizomtömlőhöz hát-hasi (dorso-ventralis) izomkötegek is tartoznak, aminek következtében testük a horizontális sík mentén lapított – a törzs neve (planus = lapos, sík; lat.) erre utal.
- 6) A kefalizáció eredményeként testük fejre és törzsre tagolható.
- 7) Összajú állatok, kétszakaszos tápcsatornával. Ennek középbéli szakasza három ágra oszlik – ez alapján **hármásbélű örvényférgeknek** (*Tricladidea*) is nevezik őket.

Általános bevezető

Mind ragadozók, esetleg élősködők. Néhány nedves környezetben élő faj kivételével többségük tenger- vagy édesvízben él. Egyes fajaik ivartalanul (harántirányú kettéosztódással) is szaporodnak, és ezzel összefüggésben rendkívül jó regenerációs képességgel rendelkeznek: egyiküket (*Schmidtea mediterranea*) – a hossz tengely mentén – akár száznál több részre is fel lehet darabolni, és e részek mindegyike képes arra, hogy a hiányzó testrészeket pótolja, teljes állattá egészítse ki magát. Ez a rendkívüli képesség két adottságnak köszönhető: 1) a testüreget kitöltő parenchyma-állományban nagyszámú őssejt található, 2) az állat teljes élete során jelen van és működik az a pozíció-meghatározó rendszer, ami minden sejttel „tudatja” annak a szervezetben (térben) elfoglalt pontos helyét: a sebzéskor aktiválódó őssejtek osztódásokkal keletkező, differenciálódó utódai (sejtvonalai) tehát pozíciójuknak megfelelő szöveteket és szerveket fognak létrehozni. A **regeneráció** alapfolyamatai evolúciós szinten konzervativizmust mutatnak, így a kísérletek eredményei jól hasznosíthatók emlős rendszerekben is. Mindezek alapján ez a faj az őssejtkutatás egyik kedvenc gerinctelen modellállatává vált.

(<http://planaria.neuro.utah.edu/index.php>)

Példafajunk fajneve (*gonocephala*) arra utal, hogy petefészkei (*gonos* = ivari, gör.) a fejében (*kephale* = fej, gör.) található, magyar neve (fülesplanária) pedig arra, hogy fején két fülszerű kiemelkedést hordoz. Oxigénben gazdag, tiszta vizekben él, rejtett, árnyékos helyeket kedvel (**negatív fototaxist** mutat).

Testfelépítésük külső jellemzői

A fülesplanária 3–8 cm hosszú, karcsú, lapított testű, szürkésfehér állat. Fülszerű kiemelkedéseket hordozó fejének háti oldalán pigmentmentes, fehér környezetben találjuk a két szemét, csakúgy, mint az 2.1 ábrán látható rokon fajnak. Az aljzaton és attól elválva is remekül úszik, siklik, akár hasi oldallal felfelé fordulva. Ha ekkor látjuk, a hasi oldal középsíkjában könnyen felfedezhetjük a garattasakot, ami egy testfal-betűródés és a nyugalomban visszahúzott garatot rejt. A tápcsatorna középbéli szakaszának három ága áttűnhet az állat testfalán. A garattasak mögött elhelyezkedő ivarnyílás alig észrevehető.



2.1 ábra. *Dugesia* faj. Fején fekete foltok jelzik a két szemet, és ezek mellett jól láthatók a fülszerű kiemelkedések.

A kültakaró és a parenchyma-állomány

A planáriák **kültakarója**, testfala **bőrizomtömlő**, ami a felhám (epidermis) és az alatta elhelyezkedő kötőszöveti és izomrétegek morfológiai és funkcionális egysége. A morfológiai egység megfogalmazás arra utal, hogy a bőrizomtömlő rétegei egymáshoz elválaszthatatlanul (lapjukkal összefekve) összenőttek; a funkcionális egység pedig azt jelenti, hogy a bőrizomtömlő számtalan funkcióját (védelem, anyagok cseréje a környezettel, mozgás, érzékelés, kommunikáció) csak a rétegek együttese képes ellátni.

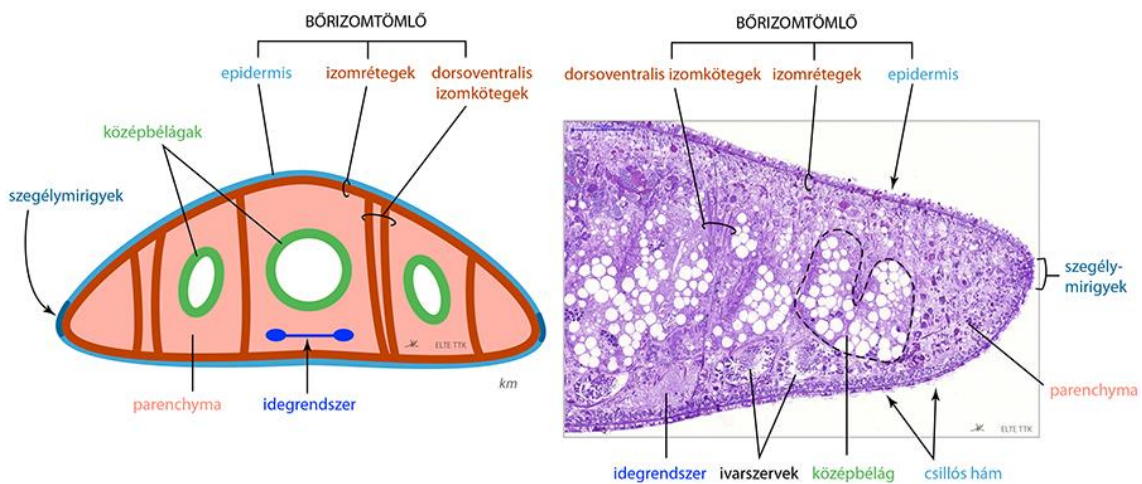
Az epidermist csillós **hengerhám** (nagyobb magassággal, mint szélességgel rendelkező) sejtek alkotják. E hámréteghez háromféle mirigysejt is tartozik:

- 1) A **nyálkatermelő mirigysejtek** olyan nyálkát termelnek és juttatnak a felszínre, amin az állat csúszik. Eloszlásuk a testfelszínen egyenletes. A planáriák általában fejüket fel tartva, a felhámjuk által termelt nyálkarétegen csillózatuk segítségével siklanak.
- 2) A **fehérjetermelő mirigysejtek** a tapadást és a zsákmányszerzést segítő, ragadós és az ezt bontó (enzimtartalmú) váladékot termelnek. Ezek a mirigyek csak az állat oldalán végighúzódnó szegélyben találhatóak, ezért **szegélymirigyeknek** is nevezik őket (2.2 ábra).
- 3) Az ún. **rhabditképző mirigysejtek** pálcika alakú **rhabditokat** képeznek és raktároznak: ezek a hámsejtek között sötét, vastag vonalként láthatók. A pálcikák a mirigysejt csúcsi részén tárolódnak, és károsító hatásokra **exocitózissal** ürülnek: anyaguk a vízben elnyálkásodik. Pontos szerepük ismeretlen, lehet, hogy védelmi funkciójuk van.

A bőrizomtömlő három izomrétegében az izomsejtek hossz tengelyének orientációja (ezzel megrövidülésük tengelye) eltérő irányt mutat:

- 1) A hám alatt a hossz tengelyre merőleges, **körkörös (circularis) izomréteg** található – kontrakciója az adott helyen csökkenti az állat átmérőjét, megnyújtja a test adott részét.
- 2) A következő rétegben az izomsejtek a hossz tengellyel szöget bezáró helyzetben sorakoznak: ez a **ferde lefutású (diagonalis) izomréteg**. Összehúzódása csavarodó mozgulatot eredményez. (Ez hasonló ahhoz a helyzethez, amikor a fejünk mögött összekulcsolt karjainkkal lebegő ülést végzünk, és igyekszünk az egyik könyökünkkel megérinteni a másik oldali térdünket.)
- 3) A legbelső réteg a hossz tengellyel párhuzamos lefutást mutató **hosszanti (longitudinalis) izomréteg**. Összehúzódása a testet rövidíti, ezzel átmérőjét növeli.

A bőrizomtömlő része még a **dorsoventralis izomkötegek** rendszere, amely az állat lapított-ságának mértékét szabályozza (2.2 ábra). Az izomréteget és bennük az izomkötegeket kötőszöveti lemezek kapcsolják egymáshoz.



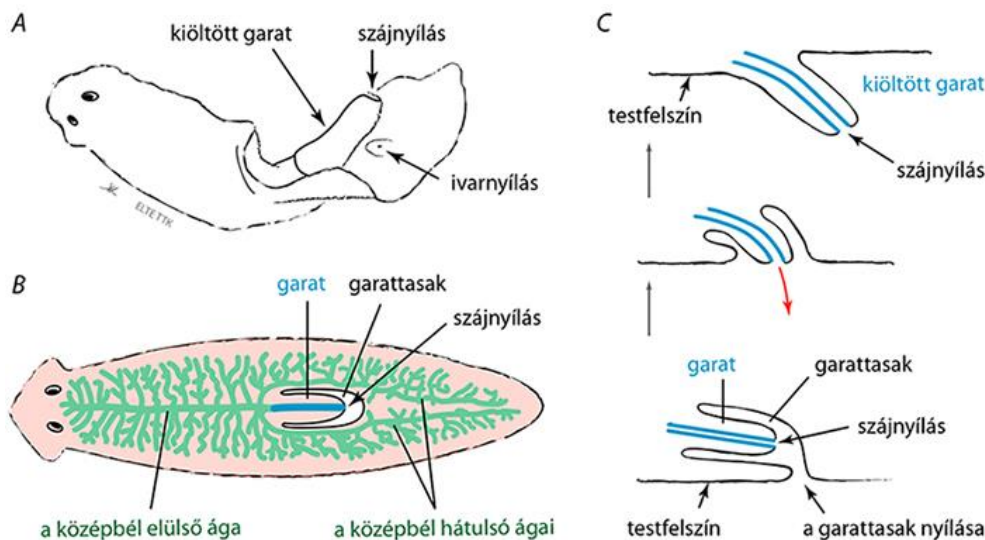
2.2 ábra. Planária keresztmetszete. A bal oldali vázlatrajz a testfelépítést mutatja, míg a jobb oldali szövettani metszeten ennek részleteit láthatjuk (félvékony metszet, krezilibolya festés).

Az izomzat kontrakciója a fent leírt eredménnyel csak akkor jár, ha van támasztéka, és az állat testfala feszes állapotban van. Mindkét feltételt a testfalon belül elhelyezkedő kötőszöveti állomány, a **parenchyma** biztosítja (2.2 ábra). Ez a testüreget kitöltő, mesodermalis eredetű **mesenchyma** származéka (lásd: „Jolly Joker” fejezet), amely nyúlványos, hálózatot képző sejtekből és jelentős folyadék tartalmú sejtközötti állományból áll. Térkitöltő szerepű, szervek ágyazódnak bele, teret biztosít számos fontos folyamat (pl. tápanyagok, anyagcsere-végtermékek, légzési gázok szállítása) számára, folyadékterének összenyomhatatlansága miatt segíti a bőrizomtömlő munkáját (azzal **hidrosztatikus vázat** alkot). Sejtjeinek szerepe van a tápanyag-raktározásban és összejtjei révén a regenerációban; példaállatunk esetében az állat színezetét kialakító pigment-sejteket is tartalmaz.

Az emésztőszervek

A planáriák **összájú** állatok (lásd: „Jolly Joker” fejezet) és **tápcsatornájuk kétszakaszos**: elő- és középbélre tagolódik. Az **előbél** a **szájnyílással (stoma)** kezdődik, ami a garat csúcsán található. A **garat (pharynx)** rendkívül izmos szerv, nyugalmi, visszahúzott állapotban a garattasakban helyezkedik el. Innen kiölthető, kinyújtható a garattasak nyílásán át. A táplálkozó planária garatjának hossza és vastagsága megközelítheti az állat testének méreteit.

A nagy erővel kiöltött garat a zsákmány testfalát felszakítja, majd annak szöveteit pumpáló mozgással kiszivattyúzza. A táplálék a **háromágú középbélbe** jut, aminek egy ága a fejbe és két ága (a garattasakot megkerülve) a farki testvégbe fut (2.3 ábra). A középbél bélhámja **emésztőenzimeket** termel (**extracelluláris emésztés**) és felszívja a tápanyagokat. Keringési rendszer híján a középbél a tápanyagok szállításáról is gondoskodik (gastrovascularis rendszert képez), ugyanis fő ágai vakon végződő oldalirányú mellékágakat adnak le – ez a hálózat szétterjed a parenchymaállomány teljes egészében. A **felszívás** során a tápanyagok a bélhámon keresztül a parenchyma sejtközötti állományába jutnak.



2.3 ábra. A planáriák tápcsatornája. **A)** Csavarodó planária kiöltött garattal és látható ivarnyílással. **B)** A tápcsatorna szakaszai, lefutása és morfológiája felülnézetben: a szájnyílás a garattasakban elhelyezkedő garat csúcán van. Innen a kézzel kiszínezett garat üregén át jut a táplálék a zöld színnel rajzolt középbélbe, amelynek van egy fej felé nyúló elülső, és két fark felé húzódnó hátulsó ága. **C)** A garat kiöltése a garattasakból (mediansagittális metszet): az ábrásor első tagja az alsó rajz, ami a garattasakba visszahúzott, nyugalmi állapotban lévő garatot mutatja (a kék vonal a garathámot jelöli).

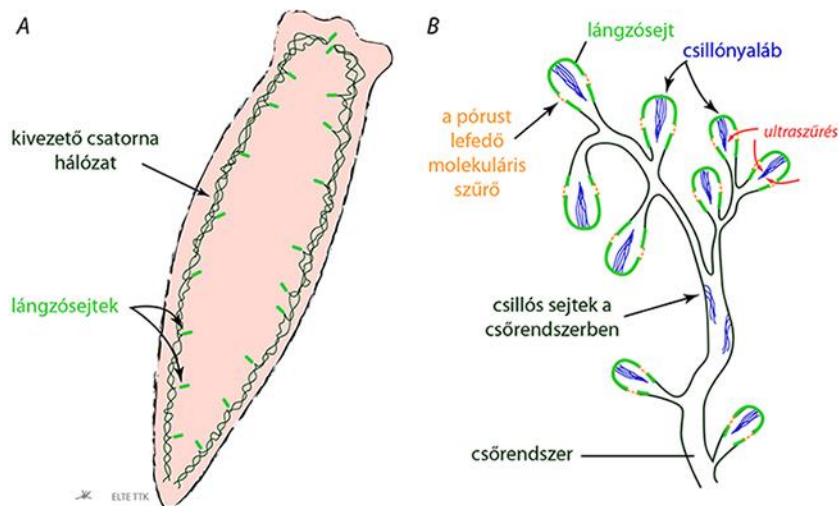
A **garattasak** a testfal (bőrizomtömlő) betűródése. A garat a **stomodeumból** fejlődik, ectodermális hámja (lásd: „Jolly Joker” fejezet) alatt a bőrizomtömlő izomrétegeinek fejlettségével azonos izomzat alakul ki (erre a táplálékszerzéshez szükség is van). A középbél **mesodeum** eredetű, az egyedfejlődés során a falához simuló **mesenchymalis állományból** csak nagyon vékony izomréteg fejlődik: a kifejlett állatban a béltartalom mozgásában a fő szerepet a bőrizomtömlő (azaz maga az állat) mozgása biztosítja.

Ozmoreguláció és kiválasztás

A planáriák olyan kiválasztószervvel rendelkeznek, aminek fő feladata a szervezetben az **elektrolit- (ion-) és vízháztartás egyensúlyának** (homeosztázis) megőrzése – kiválasztószervük tehát inkább ozmoregulációs szerv. Típusa a parenchymaállományba ágyazott **elővesécske (protonephridium)**, ami a test két oldalán húzódnó páros elvezető csőhálózatból, az annak végeit lezáró **lángzósejtekből** (más néven **terminális végsejtek**) és a külvilágba vezető számtalan kivezető nyílásból (**nephridioporus**) áll (2.4 ábra). A protonephridiumot mint gerinctelen szervtípust úgy is definiálhatjuk, hogy az az elsődleges testüreg és a külvilág között teremt kapcsolatot.

Az ozmoreguláció (és a kiválasztás) első lépése az **ultraszűrés**, amit a protonephridiumban a lángzósejtek végeznek: (1) a csőrendszer végébe nyúló, ritmikusan csapkodó csillónyalábjuk segítségével nyomáscsökkenést idéznek elő a csőrendszer végein, ami szívóhatást fejt ki. (2) Ennek hatására a környező parenchyma sejtközötti állományából folyadék áramlik a csövecskék végén ülő lángzósejtek felé, (3) ami átszűrődik a végsejtek csővégekre támaszkodó részét áttörő pórusokon. Az ultraszűrést az biztosítja, hogy e pórusokat egy finom hálózathálóból álló **molekuláris szűrő** fedi (mint ablakot a szűnyogháló). A keletkező **elsődleges (primer) szűrlet** összetételét az elvezető csőrendszer sejtjei még módosítják, kialakítva a **végleges (secunder) vizeletet**, ami a számtalan kivezető nyíláson távozik.

A **nitrogéntartalmú anyagcsere-végtermékek** valószínűleg a testfalon keresztül távoznak.



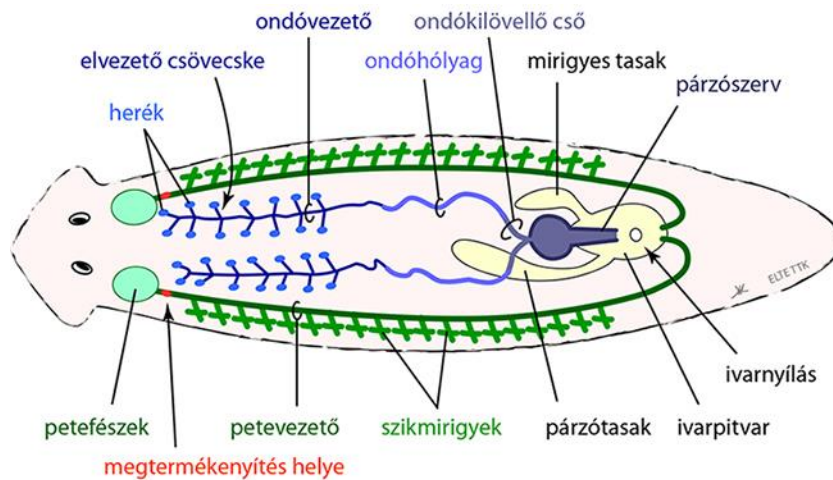
2.4 ábra. A protonephridium elhelyezkedése és részei. **A)** A planáriák ozmoregulációs szerve az elővesécske, ami a parenchyma-állományba ágyazott, páros csatornarendszerről és az ennek végágait lezáró lángzósejtekből áll (felülnézet). **B)** Az elmetezett csőrendszer egy kinagyított részlete a lángzósejtekkel: a terminális végsejtek által formált boltozatos üregbe csillónyaláb nyúlik be, a végsejteken pórusok helyezkednek el, amiket molekuláris szűrő fed. Az ultraszűrés ezen keresztül történik: a környező parenchyma sejtjei közötti állományból folyadék áramlik a lángzósejtek által körülvevő térbe (a protonephridium üregrendszerébe), miközben a szűrő bizonyos anyagokat visszatart. A csőrendszerben a folyadékot a lángzósejtek csillónyalábja és az elvezető csőrendszer csillós sejtjei hajtják. (A rajzon a csőrendszer falának sejtjei felépítése nincs feltüntetve.)

Az ivarszervrendszer és a szaporodás

A planáriák **hímnős (hermafrodita)** állatok. **Ivarmirigyek** a herék és a petefészkek. Az ivarsejtek elvezetését olyan vezetékrendszer végzi, amihez **járulékos mirigyek/szervek** is csatlakoznak. Mindkét rendszer a parenchymaállományba ágyazódik, és az ivarpitvarba vezet, aminek nyílása a hasi oldalon a garattasak mögött található ivarnyílás. Megtermékenyítésük belső, ennek megfelelően párzószerük van. Ivarszerveik csak tavasztól ősziig vannak jelen; az állatok ezen időszakon kívül **kettéosztódással (ivartalanul)** szaporodnak.

A **herék (testisek)** a test két oldalán sorakoznak, számuk igen nagy (200–300). Elvezető csővecskék (**ductus efferens** vagy többes számban: **ductuli efferentes**) a közöttük húzódó **ondóvezető csőbe (ductus deferens)** torkollanak. A páros ondóvezetők egy szakasza megvastagodva **ondóhólyagot (vesicula seminalis)** formál, majd izmos **ondókilövellő csőben (ductus ejaculatorius)** folytatódik. A két ondókilövellő cső a középsőkben fekvő **párzószerbe (penis)** vezet, ami az **ivarpitvarban (atrium)** helyezkedik el. Párzáskor innen kitolható (2.5 ábra).

A **petefészkek (ovariumok)** száma kettő, a fejben találhatóak (lásd: gonocephala elnevezés). A **petevezetőkkel (oviductus)** állnak kapcsolatban, amelyek az állat két oldalán vezetnek az ivarpitvar felé. Kezdeti szakaszukból nyílik egy-egy olyan kis kiöblösödés, ami a párzótárs spermiumait raktározza a megtermékenyítésig. A petevezetőkhez számos **szikmirigy** kapcsolódik, amelyek az embriót tápláló **sziksejteket** termelik. A petevezetők az ivarpitvarba nyílnak, ahová még további két szerv csatlakozik: a **párzótasak (bursa copulatrix)**, ami a párzótárs penisét fogadja be, és a **mirigy tasak**, ami a **petegubó (cocon)** nyelét az aljzathoz rögzítő váladékot termeli (2.5 ábra).



2.5 ábra. Planária ivarszervrendszere felülnézetben. A több száz here elvezető csövecskéken keresztül áll kapcsolatban az ondóvezetővel, ami az ondóhólyagban, majd az ondókilövellő csőben folytatódik. Ezek a páratlan párzószerbe nyílnak, ami az ivarpitvarban foglal helyet. (A párzószer fala sötét vastag vonallal jelölt, az ürege világosabb színnel kitöltött!) Az ivarpitvar testfelszíni nyílása az ivarnyílás. A két petefészek a petevezetőhöz kapcsolódik, amihez számos szikmirigy tartozik. A petevezetők az ivarpitvarba vezetnek. Ide nyílik a párzótasak, ahová a párzás során a partner a spermiumait juttatja. Azok innen vándorolnak fel a petevezető kezdeti szakaszán található kis kiöblösödésbe, ahol megvárják az ideérkező érett petesejteket. A megtermékenyítés itt történik (piros foltok a petevezetők kezdeti szakaszán). A lefelé vándorló embriók köré sziksejtek rakódnak, kialakul a petegubó, majd annak nyelét az állat a mirigyes tasak váladékával ragasztja az aljathoz.

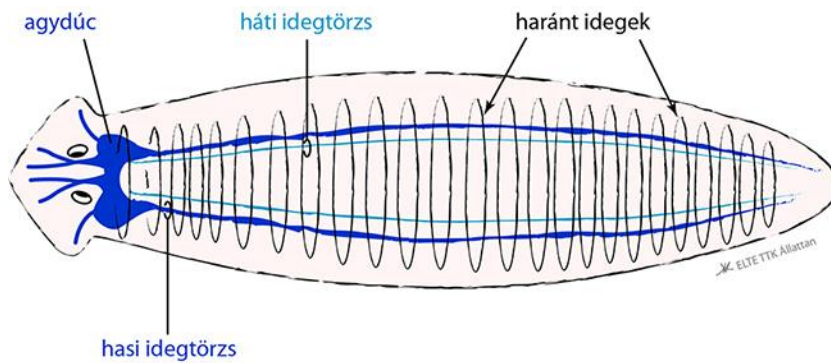
A **megtermékenyítés** kölcsönös. A párzótársak (az ivarpitvarból kiöltött) párzószerüket kölcsönösen a partner párzótasakjába vezetik, és a **hímivarsejteket** ide ürítik. A **spermiumok** innen a petevezetőbe, majd annak kezdeti szakaszából nyíló kiöblösödésébe vándorolnak, ahol a megtermékenyítésig várakoznak. A **petesejtek érése** (hormonális hatásokra) csak idegen spermiumok jelenlétében indul be. Az érett ivarsejtek ebben a sorrendben való megjelenése biztosítja az önmegtermékenyítés elkerülését (az állat hermafrodita!). Az érett petesejtek a petevezető kezdeti szakaszában találkoznak a spermiumokkal és megtermékenyülnek. A megtermékenyített petesejtből, a **zigótából** kialakuló és fejlődő embriók lefelé haladnak, miközben a szikmirigyekből származó sziksejtek veszik körül őket.

A petegubóba több embrió és sziksejt is bekerül. Nyelét az állat a mirigyes tasak váladékával ragasztja az aljatra. Az örvényférgék **fejlődése közvetlen** (lárvaalak nélküli), a petegubóból a felnőtt állathoz hasonló kis állatok kelnek ki.

Az idegrendszer

Idegrendszerük **központi** (**centralis**) és **környéki** (**perifériás**) részre tagolódik.

Központját a két **agydúc** (ggl. **cerebrale**) képezi, amelyekből (a kefalizáció jeleként) a fej felé vastagabb idegek, a törzsbe pedig egy-egy **hosszanti idegtörzs** lép ki. Utóbbiak **ventralis helyzetűek**. A planáriáknak **dorsalis** fekvésű hosszanti idegtörzsei is vannak, amiket a ventralis ágakkal **haránt irányú idegek** kötnek össze. Így egy egymással derékszögben kapcsolódó elemekből álló rendszer, ún. **ortogonális idegrendszer** jön létre, aminek egésze a parenchymába ágyazódik (2.6 ábra).



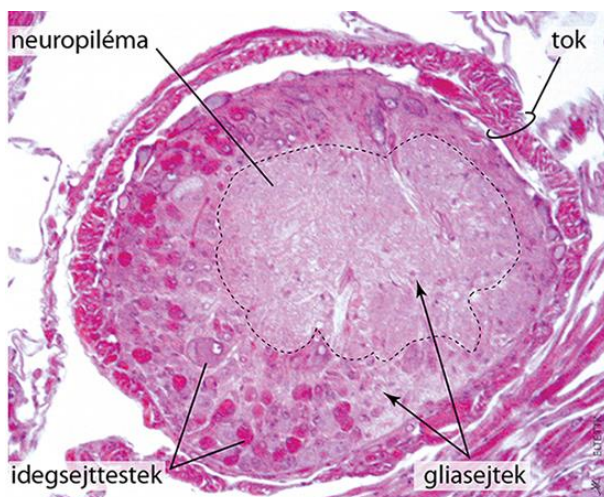
2.6 ábra. Planária központi idegrendszere (felülnézet). A kefalizáció eredményeként a fejben két agydúc (ggl. cerebrale) fejlődik, amiből nagy idegek lépnek ki a fej érzékszervei felé (ezek a fülszerű lebenyeken koncentrálnak). Az agydúcból a törzsbe két ventralis, hosszanti idegtörzs indul ki, amelyek a dorsalis helyzetű idegtörzsekkel haránt idegeken keresztül tartanak kapcsolatot (ortogonális idegrendszer). (A rajz az agydúcon kívül más dűcot nem tüntet fel.)

A rendszer elágazási pontjaiban kisebb **idegdúcok (ganglionok)** találhatóak, felépítésük az ősszájúak csoportjában általánosan jellemző képet mutatja (2.7 ábra):

- 1) A dűc periferiáján helyezkednek el a csepp alakú **idegsejtek sejttestjei (perikaryonok)**.
- 2) A dűc közepén az ún. **neuropilema**, ami (a **dendriteknek** és **axonoknak** megfelelő működésű) **idegsejtnyúlványok** és **szinapszisok** morfológiai és funkcionális együttese.
- 3) A dűc egész területén találunk **gliasejteket**, amelyek a **neuronok** működéséhez szükséges környezetet biztosítják.
- 4) A dűcot kötőszöveti tok szigeteli el a környezettől.

A **kefalizáció** eredményeként a planáriák legnagyobb ganglionjai a fejben elhelyezkedő agydűcök.

A központi idegrendszerben hormonokat termelő neuroszekrécios idegsejtek is találhatóak. A perifériás idegrendszer elemei a központi idegrendszerből lépnek ki és a bőrizomtömlőt, a tápcsatornát, ivarszerveket idegzik be.

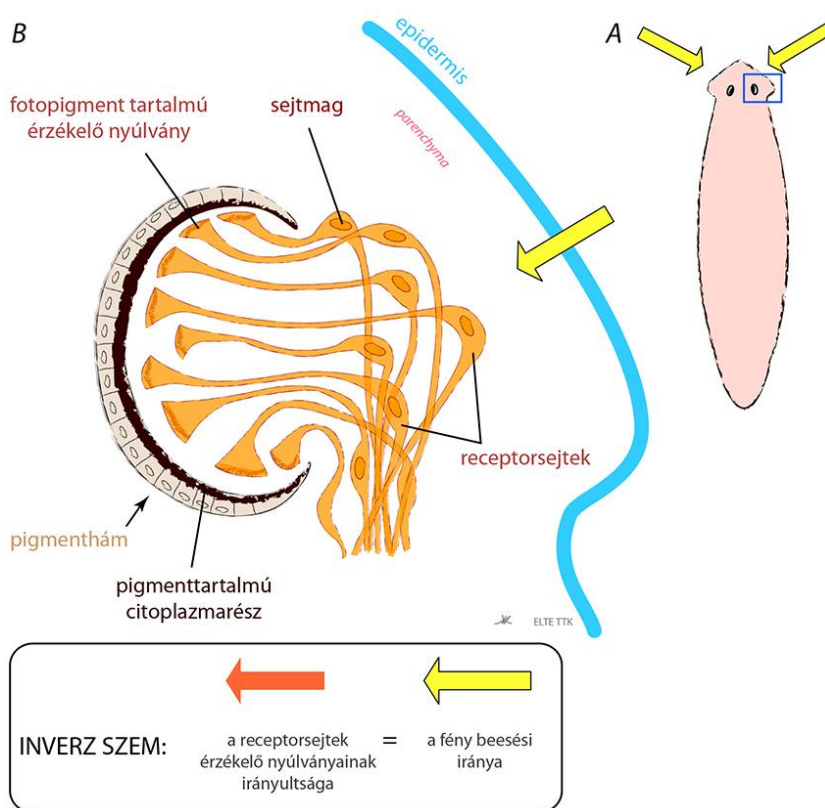


2.7 ábra. A gerinctelen állatok idegdűcának általános felépítése (szövetteni metszet, hematoxilín-eozin festés). A dűc kötőszöveti tokban foglal helyet, periferiáján kisebb-nagyobb, csepp alakú perikaryonokkal. Ezek nyúlványai, valamint a közöttük kialakuló szinapszisok a dűc központi részét képezik, aminek neve neuropilema. Az apró sejtek mindkét területen gliasejtek.

Az érzékszervek

Az epidermisben elszórtan található **mechanoreceptorok**. Ezek nagy számban találhatóak a fej két oldalán kialakuló fülszerű lebenyekben (**auriculák**), egy részük kemo- és áramlásérzékelő receptor.

A legfeltűnőbb érzékszerv a két **serleg-** vagy **kehelyszem**. Mindkét elnevezés a szerv alakjára utal, hiszen a szem felépítésének alapja az, hogy hámrétegbe rendeződő **pigmentsejtek** serleget (kelyhet) formálnak. Ennek van egy nyílása: a szem belsejébe csak e nyíláson keresztül juthat be fény (a más irányból érkező fénysugarakat a pigmentsejtek elnyelik). A szem nyílásán nem csak a fény jut be annak belsejébe, hanem a **fotoreceptorsejtek** nyúlványai is itt lépnek be a kehelybe. Bennük ingerület csak itt keletkezik: a nyúlványok kiszélesedő végei tartalmazzák azokat a **fotopigment-molekulákat**, amelyek a fény hatására bomlanak, és ezzel **ingerületet** keltenek. A receptorsejtek **polarizált sejtek**, és mivel a nyúlványok csúcsi felszíne (kiszélesedő vége) a pigmentserleg felé néz és hátat fordít a szem nyílásán belépő fénynek, a szem egyben **inverz** típusú (2.8 ábra).



2.8 ábra. Planária serlegszeme. **A)** A planária felé jobbról és balról is érkező fénysugarak (sárga nyilak). A kék négyzettel határolt terület részleteit a **B)** ábra mutatja kinagyítva, metszetben: a pigmentsejtek rétege (pigmenthám) által alkotott serleg a parenchyma-állományban foglal helyet, a bőrízomtömlő alatt (a rajz csak az epidermis rétegét jelzi). A pigmentsejtek pigmenttartalmú citoplazmarésze a serleg belsejét határolja. A receptorsejtek fotopigmentet (fényérzékeny pigmentet) tartalmazó nyúlványaikat a serleg nyílásán át nyújtják be a kehely belsejébe. Mivel ezen sejtek fényérzékeny részei így a szembe beeső fénynek hátat fordítanak, a szem inverz típusúnak tekinthető.

Felépítése alapján ez a szem **iránylátásra** képes és alkalmas, hiszen a receptorsejtekben csak azok a fénysugarak keltenek ingerületet, amelyek a serleg nyílásának megfelelő irányból és tartományból érkező fénysugarak elnyelése

(ennek hatására bennük természetesen nem keletkezik ingerület). A fénylátás feltétele továbbá az, hogy a szemet körülvevő parenchyma-állomány és az epidermis áttetsző legyen (a pigmentsejteket nem tartalmazó kötőszöveti állományt látjuk a szem helyét jelző fehéres foltként). A szemekből az ingerület az agydúcokba jut. Ahhoz, hogy az állat meg tudja állapítani azt, hogy mely irányból érkezik kevesebb fény (**negatív fototaxis**), a két szem által érzékelt fényerősséget (ingerületet) az idegrendszerének össze kell tudnia hasonlítani.

Fogalomtár

agydúc (ggl. cerebrale)	járulékos ivarszervek
auricula	kefalizáció
axon	kétszakaszos tápcsatorna
bőrizomtömlő	kettéosztódás
dendrit	közvetlen fejlődés
elektrolit-háztartás	kültakaró
előbél	lángzósejt
elővesécske (protonephridium)	mechanoreceptor
emésztőenzimek	megtermékenyítés
exocitózis	mesenchyma
extracelluláris emésztés	mesenchymalis állomány
felszívás	mesodeum
garat (pharynx)	mirigyes tasak
garattasak	mirigysejtek
gliasejt	fehérjetermelő mirigysejtek
háromágú középbél	nyálkatermelő mirigysejtek
hengerhám	rhabditképző mirigysejtek
here (testis)	molekuláris szűrő
hidrosztatikus váz	negatív fototaxis
hímivarsejt (spermium)	nephridioporus
hímnős (hermafrodita)	neuron
idegdúc (ganglion)	neuropilema
ideg, haránt irányú	nitrogéntartalmú anyagcsere-végtermékek
idegrendszer	ondóhólyag (vesicula seminalis)
környéki (perifériás) idegrendszer	ondókilövellő cső (ductus ejaculatorius)
központi (centralis) idegrendszer	ondóvezető cső (ductus deferens)
ortogonális idegrendszer	összajú állatok
idegsejt sejtteste (perikaryon)	parenchyma
idegsejtnyúlványok	párvószerv (penis)
idegtörzs, hosszanti	párvótasak (bursa copulatrix)
ingerület	petefészek (ovarium)
ion-háztartás	petegubó (cocon)
iránylátás	petesejtek érése
ivarmirigy	petevezető (oviductus)
ivarpitvar (atrium)	pigmentsejtek
ivartalan szaporodás	polarizált sejtek
izomzat	regeneráció
circularis izomréteg	rhabdit
diagonalis izomréteg	stomodeum
dorsoventralis izomkötegek	szájnyílás (stoma)
longitudinalis izomréteg	szegélymirigyek

szem

fotopigment-molekulák
fotoreceptorsejtek
inverz szem
kehelyszem szem
serlegszem szem
szikmirigy
sziksejteket

szinapszis

elsődleges (primer) szűrlet
terminális végsejt
ultraszűrés
vizelet ,végleges (secunder)
vízháztartás
zigóta

3. Sertés orsóféreg (*Ascaris suum*)

A fonálférgeket (*Nematoda*) az újabb filogenomikai (összehasonlító DNS-szekvencia) vizsgálatok alapján a vedlő állatok (*Ecdysozoa*) csoportjába sorolják, ahová az ízeltlábúak (*Arthropoda*) is tartoznak. Közös sajátosságuk, hogy testüket vastag kutikula fedi, és fejlődésük során növekedési és vedlési szakaszok váltják egymást. A fonálférgek közül példaállatunk a sertés orsógiliszta (*Ascaris suum*), modellállatunk pedig a *Caenorhabditis elegans*.

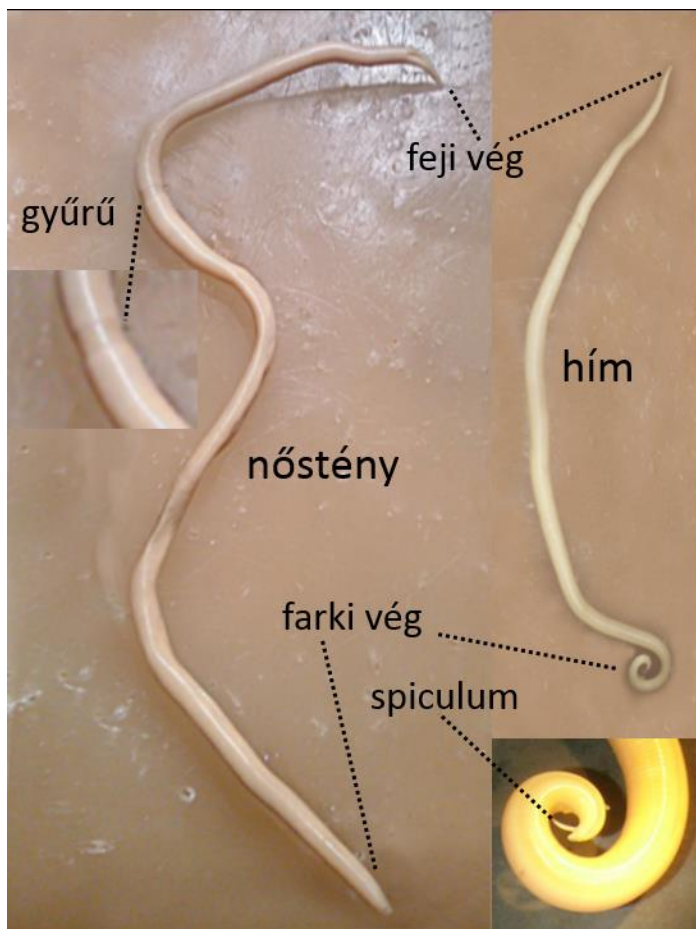
A fonálférgek teste szelvényezetlen, testfüggelékeik (pl. láb, csápok stb.) nincsenek; köznapi értelemben vett féregszerű megjelenésűek; lehetnek **szabadon élők**, de **paraziták** is. Szervezetük felépítése egyszerű és a fajok morfológiailag egymáshoz nagymértékben hasonlóak. Ennek ellenére óriási az alkalmazkodóképességük, szinte mindenütt előfordulnak, ahol lehetséges az élet. Méretük a mikroszkopikustól az akár több méteresig terjed. A kis testűek leginkább talajban élnek, az óriások pedig élősködők. Ilyen az 1 m hosszúságot is elérő, és az emberi bőr kötőszövetében élősködő medinaféreg (*Dracunculus medinensis*) vagy a bálna placentában talált, több méteres *Placentonema gigantissima*.

Mit tudhatunk a testfelépítésükkel kapcsolatban a „Jolly Joker” fejezetből?

- 1) Valódi szövetesek, barázdálódásuk (a bevezető részben nem szereplő típusú, amely) kétoldalian szimmetrikus, **triploblasticus állatok**.
- 2) Kétoldalian részarányosak, szelvényezetlenek.
- 3) **Áltüstüregesek** (*Pseudocoelomata*).
- 4) Bőrizomtömlőjük van, aminek hámrétege vastag kutikulát termel maga fölé.
- 5) Egyetlen izomrétegüknek sejtjeiben a myofibrillumok hosszanti elrendeződésűek.
- 6) **Váltivarúak**.
- 7) A kezdetleges kefalizáció jeleként anterior végükön tapintó és kémiai érzékszervek, valamint az idegrendszer központjaként garatidegyűrű és hozzá kapcsolódó idegsejtcsoportosulások (ganglionok) vannak.
- 8) **Ősszájú állatok**, **háromszakaszos tápcsatornával**: száj- és végbélnyílással; kutikulával fedett **stomodealis** eredetű **előbéllel** és **proctodealis** eredetű **utóbéllel**, valamint magas, mikrobolyhos felszívó hámsejtek rétegéből álló **mesodeális** eredetű **középbéllel** rendelkeznek.

Testfelépítésük külső jellemzői

Az élő állatok szürkés rózsaszínűek, a boncoláshoz használt és rögzítőszerral (formalinnal vagy etanollal) kezelték pedig sárgás vagy fehéres szürke színűek. Testük erősen megnyúlt, két végén elkeskenyedő henger alakú, ennek megfelelően bármelyik szakaszában kör keresztmetszetű, legnagyobb átmérője 3–6 mm. **Váltivarúak**, feltűnő **ivari dimorfizmust** mutatnak. A hímek elérhetik a 15–20, a nőstények a 20–30 cm hosszúságot is. A feji vég keskeny, meredek kúp alakú, csúcán helyezkedik el a szájníylás, amit három ajak vesz körül. A farki vég tompább, ennek hasi oldalán a csúcstól kissé előrébb (anterior irányban) van nőstényben a **végbélnyílás**, míg hímekben a **kloáka** (**cloaca**) **nyílása** (3.1 ábra). A női ivarníylás körülbelül a test elülső harmadának magasságában, a hasi oldal közepén foglal helyet, ahol gyakran a testet körülfogó gyűrűszerű bemélyedés látható (3.1 ábra). A hímek esetében a farkok bekunkorodott és itt a kloáka nyílásából előtűnhet a vékony, páros és ívelt párzótüske (3.1 ábra). A kiválasztószerv a feji vég csúcsához közel, a hasi oldalon elhelyezkedő **kiválasztó pórussal** nyílik a szabadba, amely csak mikroszkóppal látható. A testfalon négy hosszanti csík tűnik át, ezek a hámréteg lécszerű megvastagodásai.



3.1 ábra Nőstény és hím orsóféreg a „gyűrű” és a spiculum kinagyított képével. (A képen bemutatott állat a rögzítés során helyenként zsugorodott, ezért a hengeres alak kissé torzult.)

A bőrízomtömlő és a mozgás

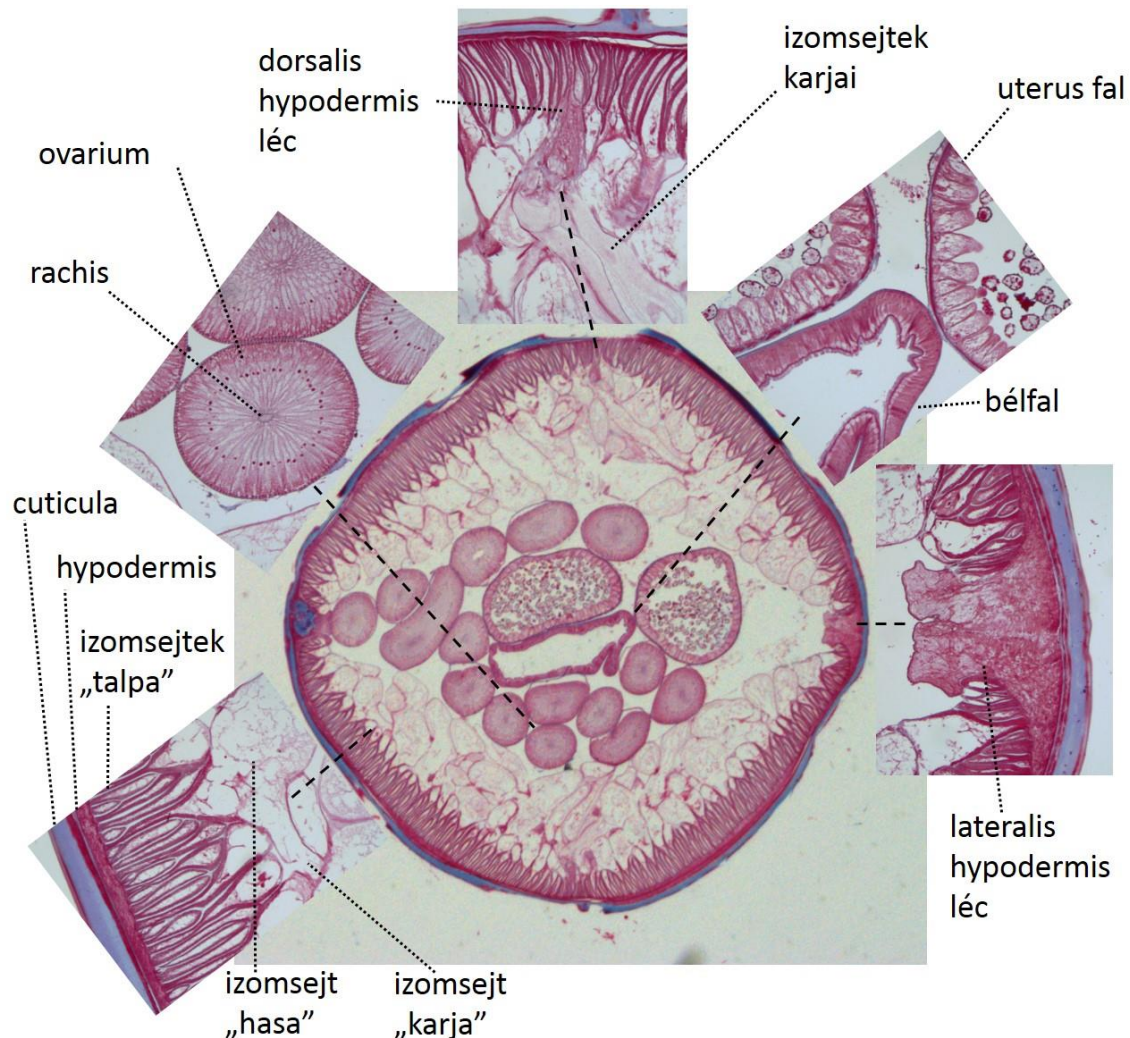
A bőrízomtömlő három rétegből áll: kutikula, hám- és izomréteg (3.2 ábra).

A testet egyrétegű hám borítja, ami **syncytialis** szerkezetű. Ez azt jelenti, hogy a hámsejtek az egyedfejlődés korai szakaszában összeolvadnak, ezáltal egy óriási sokmagvú sejt keletkezik, vagyis **syncytium** jön létre. Ez a továbbiakban a sejtmagok osztódásával és a citoplazma expanziójával növekszik. A feji és a farki vég csúcsán a hám nem syncytialis, hanem elkülönült sejtekből áll. A test teljes felszínét igen vastag **kutikula (cuticula)** borítja, amit a hám választ ki maga fölé, és mivel természetesen az alatt helyezkedik el, ezért **hypodermisnek** is nevezik. A kutikula védi a fonálférgeket a káros külső hatásokkal, az *Ascaris* esetében a bél emésztőenzimeivel szemben.

A hypodermis négy hosszanti megvastagodást (**hypodermisléc**) képez, amelyek egyenként a dorsalis és ventralis, valamint a két lateralis középvonalban helyezkednek el. Közülük a dorsalis és a ventralis lécben egy-egy fő idegtörzs, a két laterálisban a kiválasztószerv jobb és baloldali csöve, és emellett kisebb idegtörzsek futnak (3.2 ábra).

Az izomréteget a hypodermislécek négy hosszanti csíkra tagolják. A testfali **izomsejtek** több szempontból is különlegesek. A hypodermishez belülről tapadó, hosszanti lefutású, erősen megnyúlt **talpszerű részükben** vannak az összhúzórostok (**myofibrillumok**). A talp közepéből a testüregbe **hasszerű részük** domborodik be, benne tartalék tápanyagként glikogén raktározódik. A hasból hosszú **karszerű nyúlvány** nő ki, amely vagy a ventralis, vagy a dorsalis idegtörzshöz

csatlakozik (3.2 ábra) és az idegi ingerületet a myofibrillumokhoz szállítja. Ez a különleges elrendeződés biztosítja a testfali izomsejtek összehúzódásának idegi szabályozását. Az **izomréteg hosszanti lefutása** miatt a test csak ívelt meghajlásra és szinuszhullámszerű mozgásra képes. A bőrízomtömlőt a testüregben lévő folyadék belülről feszesen tartja és ezzel egy speciális, ún. **hidrosztatikus vázat** képez.

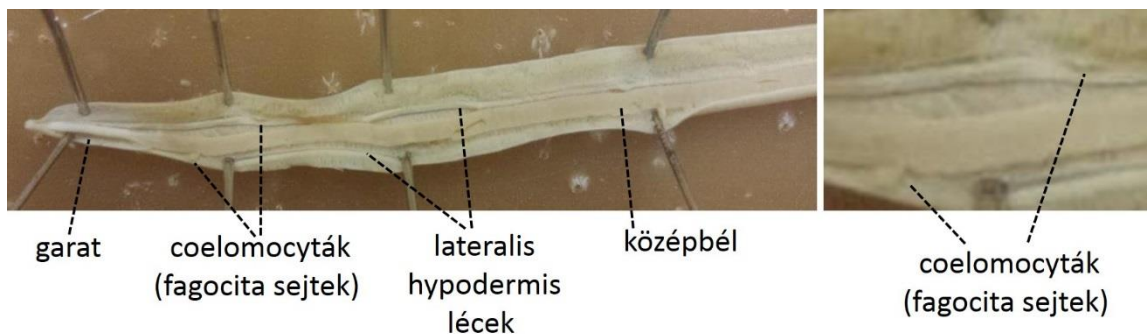


3.2 ábra. Nőstény orsóféreg metszete (szövettani készítmény; km).

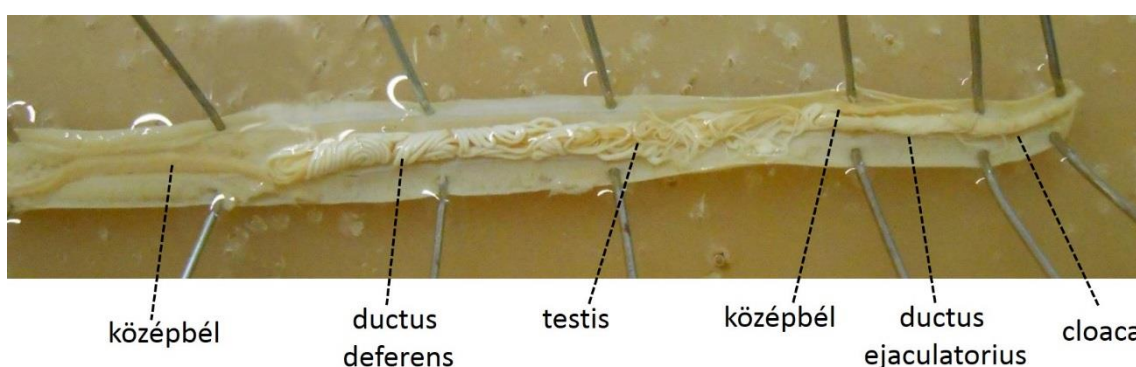
Az *Ascaris*-ban és a többi *Nematoda*-ban az egyrétegű testfali izomzat mellett elkülönült, speciális funkciót ellátó izmok is vannak. Ilyenek például az ajkak, a garat, a hímek párzásban szereplő, a spiculumhoz kapcsolódó kopulációs izmai, valamint az utóbél vagy a hím- és a női ivarszerv falának izmai.

Az emésztőszervek

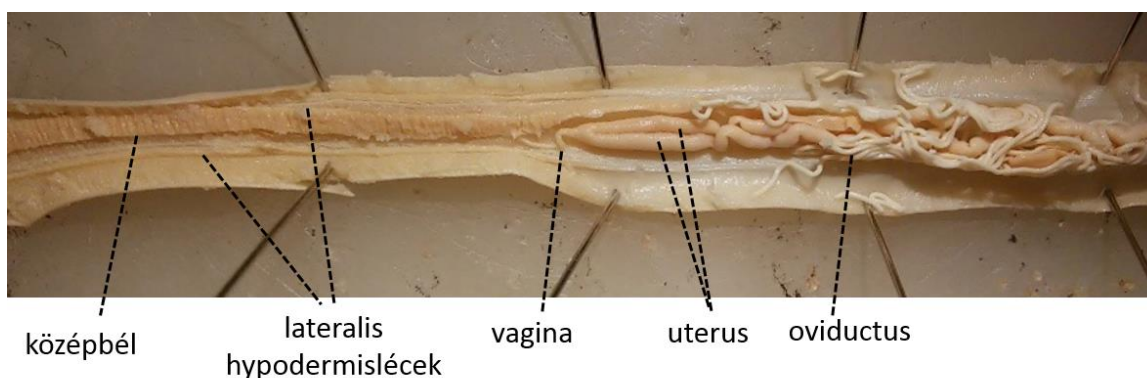
A sertés orsóféreg bélcsöve (3.3, 3.4, 3.5 ábra) végighúzódik a test egész hosszában. Három fő szakaszra tagolódik, elő-, közép- és utóbélre. Az **előbél** (a **szájüreg** és a **garat**) stomodealis eredetű, és belső felszíne kutikulával fedett. A szűk **szájnyílást (stoma)** egymáshoz képest 120 fokban álló **ajkak** veszik körül, közülük egy van dorsalisán, kettő ventrolateralisan (3.6 ábra). A garat erős és ritmikus összehúzódásra képes izmos szerv, amely beszippantja, és a középbélbe továbbítja a táplálékot, ami ebben az esetben a gazdaállat béltartalma.



3.3 ábra. A sertés orsóféreg teste elülső negyedének belseje, ahol mindkét nemből csak a garat és a középbél foglal helyet.

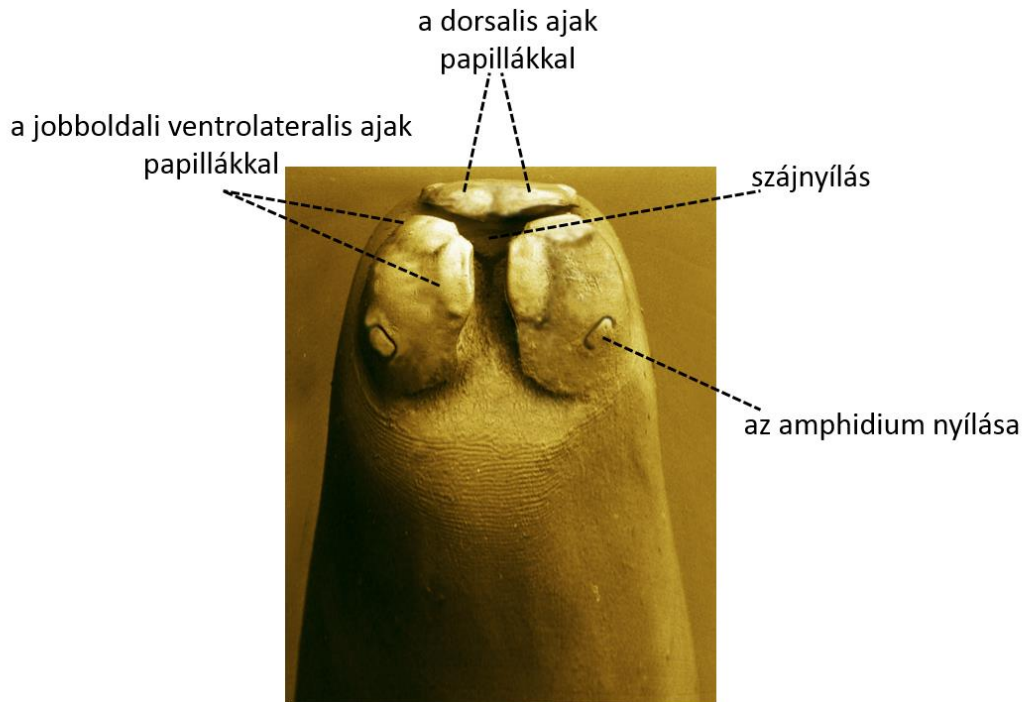


3.4 ábra. A hím orsóféreg testének hátulsó része, amelyben feltűnőek a páratlan ivarszerv csövének kanyarulatai.



3.5 ábra. A nőstény orsóféreg testének elülső-középső része, balra az ivarszervet még nem tartalmazó szakasz, jobbra a páros női ivarszerv kanyarulatos csőrendszere. A tartósítás törékennyé teszi a szerveket, ezért helyenként az ovariumból kiszakadt darabok láthatók.

A **középbél** mezodermális eredetű, mikrobolyhokkal borított magas hengerhámsejtek egyetlen rétegéből áll, amelyek alaplemezen ülnek (3.2 ábra). A mikrobolyhok révén a középbél belső felülete rendkívüli módon megnő, ami a tápanyag felszívásának hatékonyságát óriási mértékben növeli. Mivel a középbélnek izomrétege nincsen, a táplálék rajta keresztül is a garat pumpáló mozgása révén halad át. Az *Ascaris* a felvett táplálékból az energiát nagyrészt **glikolízissel** nyeri, ami oxigént nem igényel, de nagyon kevésbé hatékony. Ez alkalmazkodást jelent ahhoz, hogy a bél üregében kevés az oxigén.



3.6 ábra. Az orsóféreg fejsúcsa a tapintó papillákkal és a kémiai érzékszerv, az amphidium nyílásával.

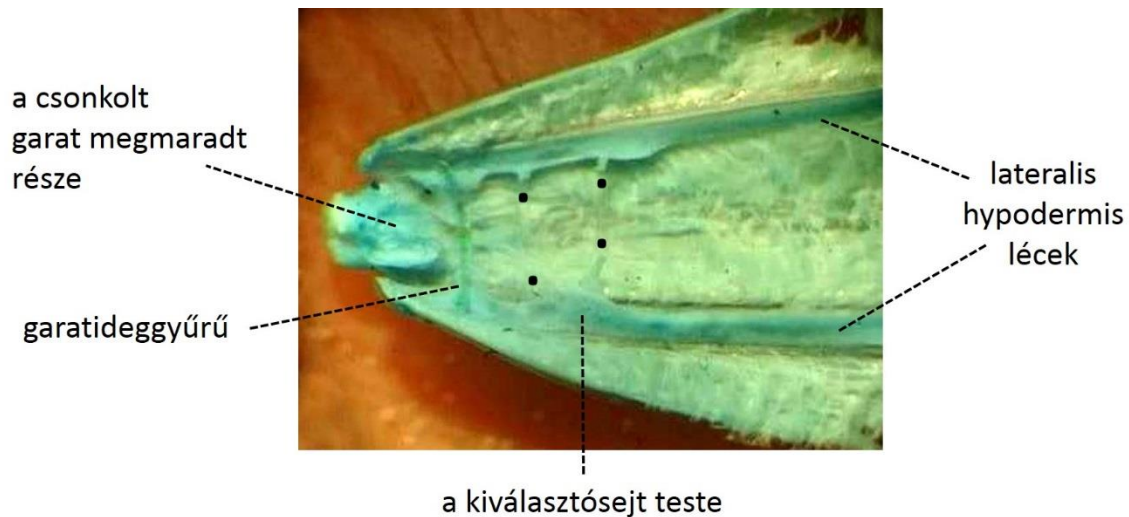
A középbél éles határ nélkül megy át az ectodermalis eredetű, proctodeumból (embrionális utóbél) származó, így szintén kutikulával fedett **utóbélbe**. A béltartalomnak a **végbélnyíláson (anus)** való távozását az utóbél kutikulás hámszövetjeiben lévő myofibrillumok összehúzódása segíti. Az anus az állat farki végétől kissé feji irányban, a ventralis oldalon található.

A kiválasztás

A kiválasztás és az **ozmoreguláció** szerve a *Nematoda* fajokban általában egy különleges csőrendszer. Ennek fő alkotóeleme egy nagy **kiválasztósejt**, amelynek a sejtmagot tartalmazó központi része a feji vég csúcsában, a garatideggyűrű közelében van (3.7 ábra). Ennek a nagy sejtnak két igen hosszú nyúlványa van, amelyek végigfutnak a test jobb és bal oldalán, a laterális hypodermislécekben (3.7 ábra). A nyúlványokban a nagy központi sejttestből kiinduló intracelluláris üreg van, ez képezi a **kiválasztócsatornát**. A kiválasztósejthez rövid kivezetőcső csatlakozik, amely a fejsúcsához közel, a ventralis középvonalban lévő kiválasztó pórussal nyílik a szabadba. A kiválasztószerv működésének részleteit a mai napig nem ismerjük; úgy látszik, hogy a pseudocoelomából vesz fel és juttat a külvilágba kiválasztandó anyagokat. Részt vesz az ionkoncentráció, főként a Na^+ - és a K^+ -szint szabályozásában, tehát ozmoregulációs funkciója is van.

A kiválasztásban a testfalon és a bélfalon át történő szabályozott anyagtranszport is részt vesz.

A **pseudocoeloma** elülső részében bizonyos fokig helyhez kötött, nagyméretű, élénk fagocitózist végző sejteket találunk (3.3 ábra), ezek ún. testüregi sejtek (**coelomocyták, fagocita sejtek**). Működésüket kevéssé ismerjük, de az eddigi adatok arra mutatnak, hogy a testüregfolyadékból endocitózissal vesznek fel anyagokat, azokat megemésztik, illetve átalakítják, ezzel hozzájárulnak a káros anyagok eliminálásához.



3.7 ábra. Az orsóféreg fejcsúcsi részének belseje. A garat csúcsi része alatt helyezkedik el a garatideggyűrű és a kiválasztósejt. Fekete pontok jelzik a helyeket ahol a jobb és bal oldalt összekötő részek a széthajtás miatt elszakadtak. A lateralis hypodermislécekben erősebb kék színnel tűnik fel a kiválasztócső (metilénkékkel festett preparátum).

Az ivarszervek és az egyedfejlődés

A női és a hímivarszerv egyaránt a pseudocoelomában elhelyezkedő, vakon induló, több szakaszból álló hosszú, kanyarulatos cső, amely az ivarnyílás felé haladva vastagodik (3.4 és 3.5 ábra). Hímekben végig páratlan, distalis (a testfalán lévő ivarnyílástól legtávolabbra eső) része a **here (testis)**. Itt zajlik az ős hímivarsejtek (**spermatogoniumok**) mitotikus osztódása, amelyet kifelé haladva a meiotikus osztódási zóna követ. Ebben a szakaszban a leendő ivarsejtek még nem válnak szét egyedi sejtekké, hanem sugárirányban elhelyezkedve egy centrális citoplazmatikus tengely (**rachis**) révén össze vannak kötve és így egyetlen nagy syncytialis plazmatömeget képeznek. Ugyanilyen a szerkezete a nőstény állatok ovariumának (3.2 ábra). A hímivarszerv következő szakasza az ondóvezető (ductus deferens), amelyben a korai spermiumok egyedi sejtekként leválva a rachisról továbbhaladnak és egy fokozatosan táguló csőszakaszba jutnak, ahol a párázásig tárolódnak. Ez a szakasz tehát funkcionálisan **ondóhólyag (vesicula seminalis)** még akkor is, ha alakja csőszerű. A spermiumok különleges felépítésűek, mivel a többi állatcsoportban található ostoros formától eltérően állábaik vannak. Az ivarvezeték kloákába nyíló végső izmos falú része az **ondókilövellő cső (ductus ejaculatorius)**. Innen a spermiumok párázaskor áthaladnak a kloákán, és így kerülnek a női ivarkészülékbe.

A párázásban fontos szerepet játszik a **párzótüske (spiculum; 3.1 ábra)**. Ez a kloáka dorsalis falának kitüremkedéseként létrejött tokban helyezkedik el. A spiculumnak saját **kiegyénült izmai** vannak, és a közelben lévő ganglionok szabályozzák kitolásukat és visszahúzásukat. A farki vég bekunkorodása a hím állatnak a nőstény testén kialakult gyűrűhöz való rögzítésében szerepel a párázás során. A gyűrű olyan nőstényeken jön létre, amelyekben felhalmozódtak a megtermékenyítetlen petesejtek, és feltehetően elősegíti, hogy a párosodás sikeres legyen.

A női ivarszerv nagyrészt páros, de a külvilágba nyíló rövid szakasza páratlan. A kezdeti (distalis) részén, a **petefészekben (ovarium)** ovariumban a rachishoz kapcsolódó őspetesejtekből (**oogoniumok**) kifejlődő petesejtek az ovarium mitotikus és meiotikus zónájában is a rachishoz kapcsolódnak. Ezt követi a **petevezető (oviductus)**, ahol már a rachisról levált petesejtek találhatóak. A legnagyobb átmérőjű szakasz, a **méh (uterus)**, ahol a megtermékenyítés és a korai embriónális fejlődés folyik. A páros uterusok egyesüléséből keletkező vékony és izmos falú rövid,

páratlan kivezető szakasz a **hüvely (vagina)**, amely a test hasi oldalának elülső harmadában, a ventralis középvonalban nyílik a szabadba (3.5 ábra).

A vagina párzáskor és a peték kibocsátásakor nyílik és záródik. A hímivarsejtek a párzás során az uterusba jutnak; itt történik a megtermékenyítés, majd a peteburok képződése és az embriónális fejlődés korai szakasza. Ennek fő jellegzetességei, hogy a **barázdálódás teljes**, azaz elkülönült blastomerák (korai embrionális sejtek) keletkeznek, ami a kevés szikanyagot tartalmazó zigótákra jellemző. A peték (az angol szakirodalomban tojás – „egg” – a nevük), amelyekből egy nőstény akár több milliót is a környezetbe juttathat naponta, arra várnak, hogy valamilyen potenciális gazdaállat emésztőrendszerébe kerüljenek. A gyomorban lévő erősen savas közeg újra elindítja az embrió fejlődését. A petéből kikelő lárva vándorlásba kezd a gazdaszervezetben, és útja során mindenütt gyulladást okoz. Áthatol a bélfalon, a májkapuvénán át bejut a májba, majd innen a vénás vérrel a jobb szívfélén át a tüdőbe. Onnan felköhögve és lenyelve jut ismét a bélbe, ahol megkezdődik felnőtt életszakaszát.

Mindenféle orsóféreg-fertőzés megelőzésének legfontosabb módja a megfelelő higiéné. Ember esetében a fertőzést gondos, alapos kézmosással tökéletesen meg lehet előzni. Ha a fertőzés már létrejött, akkor a bélben megtelepedett féreg gyógyszerekkel kihajtható.

Az idegrendszer és az érzékszervek

Az orsóféreg idegrendszere életmódjuknak és testük felépítésének megfelelően igen egyszerű; néhány száz, fajoként és nemeként eltérő, de pontosan meghatározott számú idegsejtből áll. Központi és perifériás részre oszthatjuk. Az előbbihez a **garatideggyűrű** (3.7 ábra) és a hozzá kapcsolódó néhány centrális idegsejtcsoport (ganglion) tartozik. A perifériás részt az idegsejtek nyúlványaiból álló **hosszanti és haránt irányú (dorso-ventralis) idegrostkötegek**, valamint perifériás ganglionok képezik. A hosszanti idegkötegek közül kettő különösen vastag, ezek a dorsalis és a ventralis hypodermislécben futnak, és ahogy azt már fentebb említettük, a bennük futó rostokhoz kapcsolódnak a testfali izomsejtek karjai.

A ganglionok egy része az érzékszervekből beérkező impulzusokat dolgozza fel (**sensoros beidegzés**), más részük pedig a mozgásokat koordinálja (**motoros beidegzés**).

A feji végen, a szájníylást körülvevő ajkakon **tapintószemölcsök (papillák)** és egy páros kémiai érzékszerv (**amphidium**) található (3.6 ábra).

További fontos szerepet játszó papillák találhatóak az ivarníylás, a kloáka, a végbélníylás körül, amelyek a hozzájuk tartozó izmok mozgásának koordinálásában vesznek részt.

Fogalomtár

ajkak	here (testis)
amphidium	hidrosztatikus váz
áltestüreg (pseudocoeloma)	hüvely (vagina)
coelomocytá	hypodermis
előbél	hypodermisléc
fagocita sejtek	idegrostköteg, hosszanti és haránt irányú
garat (pharynx)	ivari dimorfizmus
garatideggyűrű	hosszanti lefutású izomréteg
glikogén	izomsejtek
glikolízis	hasszerű rész
háromszakaszos tápcsatorna	karszerű nyúlvány

myofibrillumok
talpszerű rész
kiegynült izmok
kiválasztócsatorna
kiválasztósejt
kloáka (cloaca)
középbél
kutikula (cuticula)
mesodeum
méh (uterus)
motoros beidegzés
ondóhólyag
ondókilövellő cső (dustus ejaculatorius)
oogonium
ozmoreguláció
ósszájú állatok
párrzótüske (spiculum)
petefészek (ovarium)

petevezető (oviductus)
proctodeum
Pseudocoelomata
rachis
sensoros beidegzés
spermatogonium
stomodeum
syncytialis hám
syncytium
szájnyílás (stoma)
szájüreg
tapintószemölcs (papilla)
teljes barázdálódás
triploblasticus állatok
utóbél
váltivarúság
végbélnyílás (anus)

4. Földigiliszta (*Lumbricus terrestris* L.)

A földigiliszták (*Lumbricidae*) családjának tagjai a legfrissebb rendszertani adatok alapján a gyűrűsférgék törzsébe (*Phylum Annelida*), a nyeregképzők osztályába (*Classis Clitellata*), azon belül pedig a kevéssertéjűek alosztályába (*Subclassis Oligocheta*) sorolhatóak be.

Mit tudhatunk a testfelépítésükkel kapcsolatban a „Jolly Joker” fejezetből?

- 1) Valódi szövetes állatok;
- 2) Fejlődésük során megjelenik a harmadik csíralemez (mesoderma), tehát triploblasticus állatok;
- 3) Bilaterális szimmetriájúak;
- 4) Bőrizomtömlőjük van;
- 5) Valódi testüreges állatok, megjelenik náluk a másodlagos testüreg (coeloma);
- 6) Szelvényezették (a coelomazsákok ismétlődnek), szelvényeik egyneműek (homonom metameria);
- 7) A coelomazsákokat azok összefekvő fala és a közöttük fekvő kötőszövetes állomány együttese (dissepimentum) választja el egymástól;
- 8) Összajú állatok, tápcsatornájuk a stomodealis elő-, a mesodealis közép- és a proctodealis utóbélre tagolható;

Általános bevezető

Nedves talajban élő, leginkább éjjel aktív, fényt kerülő, azaz **negatív fototaxist** mutató, szelvényezett állatok. Általában esős időszakban találkozhatunk velük, amikor a víz földalatti járataikat elönti, így kénytelenek a felszínre jönni. Talajlakó szervezetekként különös fontossággal bírnak a talaj anyagforgalmában, szerkezetének állandó alakításában, melyre elsőként CHARLES DARWIN hívta fel a figyelmet. Számításai szerint egy hektárnyi földterületen évente tizenkét tonna talaj halad át a földigiliszták bélcsövén. Táplálékként a lenyelt földben található szerves törmelékeket, apró élőlényeket, avart, valamint gombákat hasznosítanak. Táplálkozásuk során nemcsak fellazítják, feltárják a talajt, de át is forgatják: az ásványi anyagokban gazdag mélyebb rétegeit is a felszínre juttatják, míg a szerves anyagokban gazdag felszíni rétegeket a mélyebbekbe mozgatják át. Így hozzájárulnak a talaj szellőzésének javításához, humusztartalmának kialakításához, a baktériumflóra természetes átalakulásához, valamint a talaj víztároló képességére is pozitívan hatnak. Hasznosságuk a fent leírtak alapján kétségtelen, ügyeljünk tehát ezen kicsiny állatok épségére a csapadékos időben tett séták alkalmával, illetve a kerti munkálatok során is!

A fajnévben szereplő *lumbricus* szó gilisztát jelent, míg a *terrestris* (földi) a földre (*terra*) utaló elnevezésként jelenik meg.

Testfelépítésük külső jellemzői – az első megfigyelések

A földigiliszták hossza általában 6–28 cm, vastagságuk pedig 2–12 mm között változik. Színük vöröses, amely testük felszínén változó intenzitást mutat: a dorsalis oldalon inkább sötét vagy rozsdavörös, míg a ventralis oldaluk haloványabb, fehéres-vöröses színű. Ezen színárnyalatok egyrészt a köztakaró epidermis sejtjeinek pigmenttartalmától, másrészt pedig az erekben folyó vértől származnak, mely helyenként áttetszik a köztakarón. Az állat testének elülső, feji része vastagabb, erőteljesebb izomzatú, színe sötétebb, míg a farki rész vékonyabb, világosabb színű, általában lapított (4.1 ábra). Dorsalis oldaluk domború, sötétebb megjelenésű, míg ventralis

oldaluk laposabb és világosabb. Mindezen morfológiai sajátosságok megfigyelésével könnyedén megállapítható az állat feji–farki, illetve hát–hasi orientációja.



4.1 ábra. A földigiliszta (*Lumbricus terrestris*) természetes élőhelyén. Figyeljük meg az állat színezetét, a világosabb hátsó testfelen a testfalon áttűnő háti véredényeket, illetve a caudalis testvég lapitottságát (a nyereg szelvényei nem különíthetők el). (A szerző felvétele.)

A földigiliszták külső morfológiájának vizsgálata során már elsőre szembetűnő sajátosságuk, hogy az egész testük haránt állású gyűrűkből áll, ez annak köszönhető, hogy szelvényezett testfelépítésűek. A szelvények külső hasonlóságuk alapján **homonom metameria** jellemző rájuk. Szelvényeik száma 140 és 180 között változhat. A legelső közülük a **fejszelvény (peristomium)**. Nevének megfelelően ennek hasi oldalán helyezkedik el a szájnyílás, melyet sztereomikroszkóp segítségével könnyedén azonosíthatunk. Felette találjuk a lekerekített, kúp alakú, a szájnyílást befedő **fejlebenyt (prostomium)**, amely a második testszelvény ormányszerű nyúlványa. A fejlebeny rendkívül mozgékony, nagy mennyiségű mechanikus és kémiai ingereket felfogó és továbbító érzékszert tartalmaz, így a földigiliszta tapintó és szaglószerveként is funkcionál és fényérzékelésre is alkalmas.

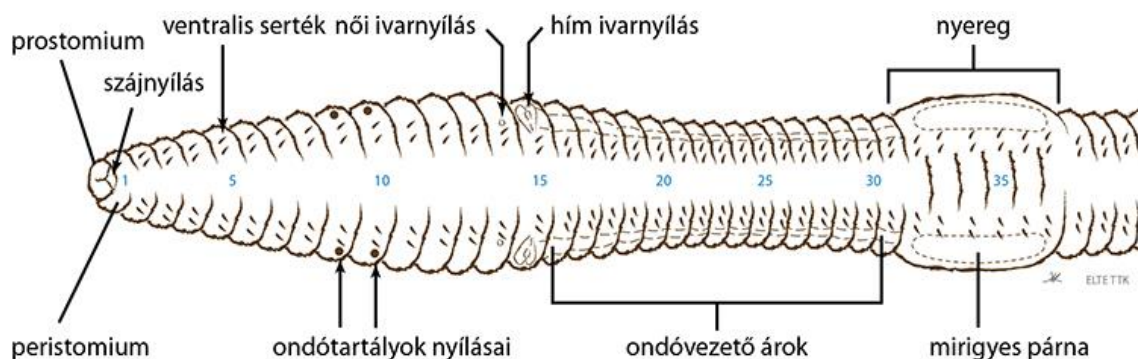
A kifejlett példányok testének elülső harmadában egy vaskos, gyűrűszerű megvastagodás figyelhető meg, melyet **nyeregnek (clitellum)** nevezünk (4.2 ábra). Ez a képződmény általában sötétebb színű, mint az állat testének többi része, mirigyekben pedig rendkívül gazdag. A nyereg a szaporodási periódusban erőteljesebbé válik, megduzzad, ventrolateralis felszínein **mirigyes párna (tuberculum)** jelenik meg, mirigyei pedig fokozott mennyiségű váladékot termelnek, amely a giliszták szaporodásához nélkülözhetetlen (lásd később!). Az állat caudalis vége igen egyszerű felépítésű, ugyanis csak a serté nélküli farokrészből (**pygidium**) áll. Ennek csúcán helyezkedik el az állat végbélnyílása.

Minden szelvényen (a legelső és a legutolsó kivételével) 4 pár merev **sertét (chaeta)** találunk, melyek az állat ventralis és lateralis felszínén négy hosszanti sorban elhelyezkedő, ún. **sertetokokban** rögzülnek. A serték hegyes, hátrafelé irányuló képletek. Mivel nagyon parányiak, ezért még sztereomikroszkóppal is csak nehezen azonosíthatóak, jelenlétükről ennek ellenére kétféleképpen is meggyőződhetünk: 1) az állat testén hátulról előre felé végighúzva ujjunkat

érezhetővé válnak számunkra; 2) tegyünk egy élő földigilisztát fénymásoló papírra és hagyjuk, hogy mozogjon rajta – figyelmesen hallgatózva észlelhetjük a serték sercegését a papír felületén. A serték szerepe elsősorban az állat mozgásának segítésében, az adott felületen való megkapaszkodásban van. Egyes nyereg előtti szelvényeken speciális módosulataikkal is találkozhatunk, melyek a normális sertéknél nagyobbak, jobban láthatóak (4.2 ábra). Ezeket **ivari sertékek** nevezük és az állatok párosodásában játszanak fontos szerepet (lásd később). A serték rendkívül gyorsan kopnak, ezáltal anyaguk újratermelődése folyamatos.

A továbbiakban az állat dorsalis oldalát vizsgáljuk meg közelebbről. Itt a szelvények határán apró nyílásokat fedezhetünk fel, melyeket **háti pórusoknak** nevezünk. Ezek élő állatokon nem vagy csak alig, míg fixált, tartósított egyedeken már könnyebben észrevehetőek. A háti pórusok a (másodlagos) testüreget kötik össze a külvilággal. Szerepük a coelomafolyadék kijuttatása a test felszínére: ennek funkciója lehet bizonyos kiválasztandó anyagok leadásában, a légzésben (lásd később!), illetve az állat védekezésében is. A háti pórusok meglétéről az alábbi módon győződhetünk meg: tegyünk élő földigilisztát fénymásolópapírra, majd piszkáljuk meg kicsit az állatot. Idővel nyálkás, enyhén sárga színű folyadék jelenik meg az állat háti részével érintkező papírfelületen, melynek illata jellegzetesen „földszagú”. Sárgás színe speciális sejtek (chloragogen sejtek) által leadott kiválasztásra kerülő anyagoktól származik (lásd később!).

A földigiliszta hasi oldalán, a nyereg előtt helyezkednek el az ivarnyílások (4.2 ábra). Mivel a földigiliszták hímnősek (hermafroditák), hím és női ivarnyílásokkal is rendelkeznek, melyek párosak, ezek azonban csak szakavatott szemlélő által különíthetőek el egyértelműen. Két árkot vehetünk észre az állat ventrolateralis oldalán, amelyek a nyeregtől előrefelé, a hím ivarnyílásokig vezetnek: ezek az ondóárkok (szerepükről lásd a szaporodás alfejezetet!). Előrébb megtalálhatóak még az ondótartályok nyílásai is (4.2 ábra).



4.2 ábra. Földigiliszta ventralis felszíne (a kis kék számok a szelvényszámokat mutatják).

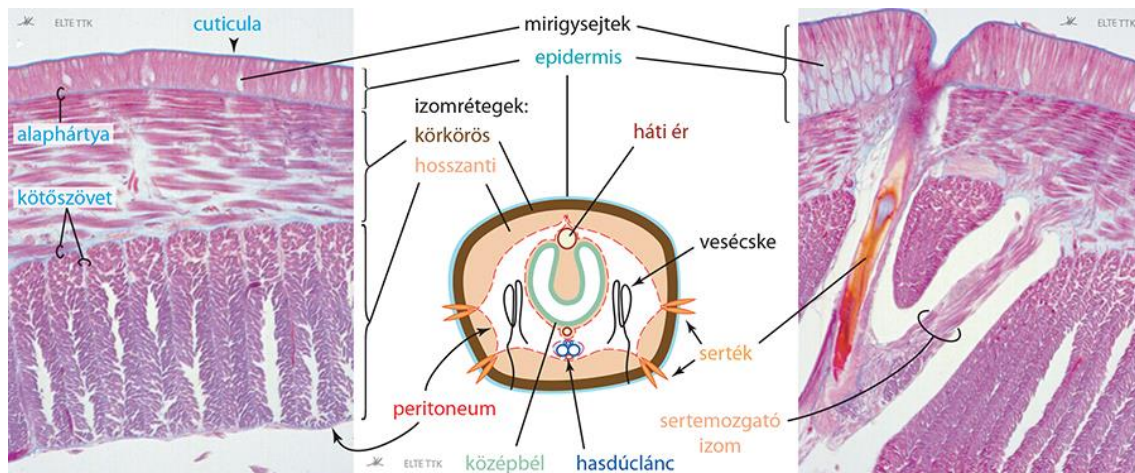
A köztakaró és a mozgás

A földigiliszták testét kívülről a **bőrizomtömlő** határolja, amely a kutikulából, az egyrétegű **epidermisből** és az alatta fekvő, a hámrétegtől funkcionálisan és morfológiailag el nem választható, azzal tehát morfofunkcionális egységet képző kötőszöveti, valamint **körkörös és hosszanti lefutású izomrétegekből** áll.

A **kutikula** (cuticula) az epidermist alkotó hámsejtek terméke, állandó igénybevételnek kitett, ezáltal folyamatosan újratermelődő, alapvetően fehérjészálakból szerveződő réteg. Szerepe az állat köztakarójának simává tételében, ezáltal pedig a mozgás megkönnyítésében, továbbá a patogén szervezetek (egyes baktériumok, gombák) elleni védelemben jelentős.

A hámréteg a kutikula alatt található, egyrétegű hengerhám. A hámsejtek között számos egysejtű mirigyet és érzéksejtet találunk. A hám jól regenerálódik, mely a benne elhelyezkedő

őssejteknek köszönhető. A mirigysejtek nagy része **nyálkatermelő sejt**, melyek működése következtében az állat külső felszíne nedves, nyálkával borított. A hámsejtek között kapillarisokat is találunk, amelyek a hám alatti rétegekből húzódnak fel ide. Mindez elengedhetetlen légzésük szempontjából, a földigilisztáknak ugyanis nincsen elkülönült légzőszervrendszerük, a légzési gázok a testfelületet borító nyálkában oldódva diffúzióval jutnak a testfalat behálózó keringési rendszerbe (bőrlégzés – lásd később!). A nyálka további funkciója a mozgás segítése (a súrlódási erők csökkentése által), továbbá az állat védelme a kiszáradástól. A mirigysejtek közt találunk néhány **fehérjetermelő mirigy**et is, melyek terméke feltehetően szintén a patogének elleni védelemben játszik szerepet. Az egyrétegű hengerhám alaphártyán (membrana basalis) nyugszik.



4.3 ábra. A bőrizomtömlő struktúrájának áttekintése. Az eredeti szövettani készítményen kiválóan elkülöníthető a bőrizomtömlőt alkotó epidermis, annak alaphártyája, valamint a körkörös és a jóval vastagabb hosszanti izomréteg is, az őket elválasztó kötőszöveti lemezzel együtt. A középben lévő rajz csupán a kevéssertéjűek általános testfelépítését mutató vázlat, a részletek feltüntetése nélkül. Figyeljük meg a jobb oldali ábrarészen a sertét, valamint a körülötte elhelyezkedő sertetokot és a sertemozgató izmot (az itt látható serté felfelé áll, a fotó az ábra összeállítása miatt ilyen pozíciójú). A metszetrészleteken a kutikula, a hám alaphártyája és a kötőszöveti rétegek kék színűek.

Az epidermis alatt találjuk az egymástól kötőszöveti réteggel elválasztott külső körkörös és a belső, hosszanti lefutású izomrétegeket. (4.3 ábra).

A mozgás e rétegek váltakozó összehúzódása által, valamint a serték segítségével valósul meg. Utóbbiak a **sertetokokban** (melyek a köztakaró hámjának betűrdései) képződnek és itt is helyezkednek el. Az egyedi sertékhez kiegyénült kis izmok kapcsolódnak (4.3 ábra), melyek segítségével azok a sertetokból kitolhatóak, illetve abba visszahúzhatóak. A serték a kutikulához hasonló, a mechanikai hatásoknak jól ellenálló anyagból épülnek fel, ennek ellenére folyamatosan kopnak. Ezért van az, hogy képződésük a sertetokokban folyamatos.

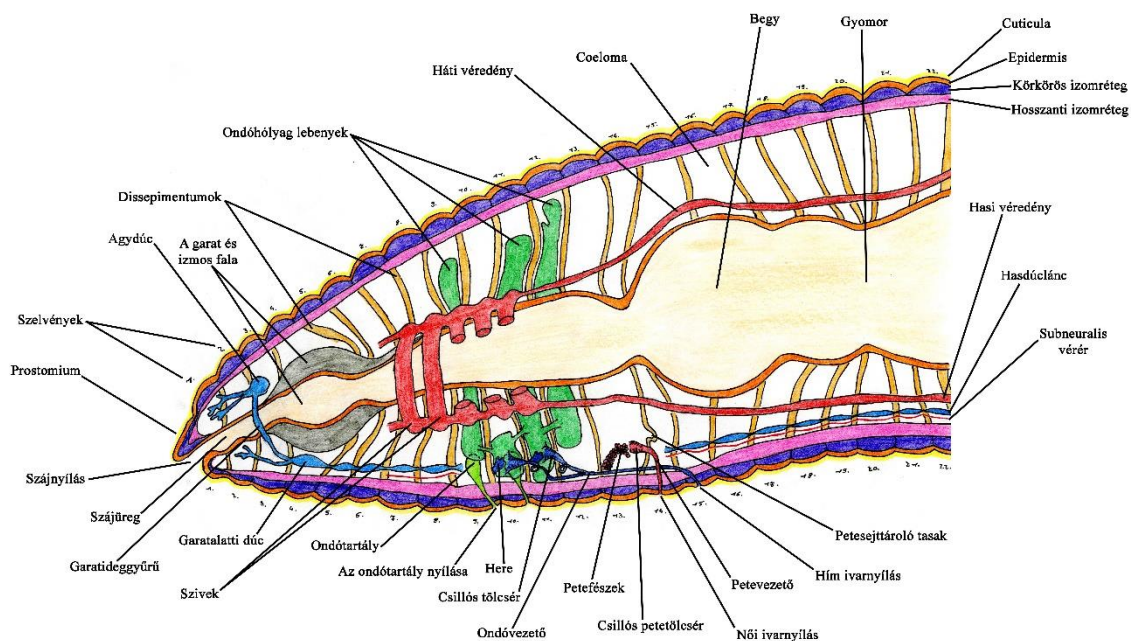
A földigiliszta mozgásának megértéséhez különösen fontos annak ismerete, hogy testüregüket testfolyadék tölti ki. Korábbi fizikai tanulmányokból már jól ismert a folyadékok összenyomhatatlanságának ténye. Ezen alapul, hogy a folyadékkal kitöltött, válaszfalakkal szinte lezárt szelvények a bőrizomtömlővel együtt részt vehetnek a férgekre jellemző **hidrosztatikus váz** kialakításában. A hidrosztatikus váz a giliszták mozgásának egyik alapeleme. A mozgás első lépésében a test hátulsó szelvényein lévő sertékkal a giliszta megkapaszkodik, elülső szelvényein lévő sertéit pedig behúzza. A test elülső szelvényeiben a körkörös izomzat összehúzódása révén az állat feji részének átmérője lecsökken, teste pedig a testüregfolyadék összenyomhatatlansága miatt hosszirányban előre felé megnyúlik. Mindezek alatt testüregük térfogata gyakorlatilag állandó marad. A második lépésben az elülső szelvények sertéivel kapaszkodik meg a giliszta, a

hátsók pedig a sertetokokba húzódnak, míg az elülső szelvények bőrízomtömlőt alkotó hosszanti izomzata összehúzódik. Mindez az állat elülső szelvényeinek rövidülését, átmérőjének növekedését eredményezi, míg a giliszta hátsó szelvényei (melyek időközben elkeskenyedve megnyúlnak) előre húzódnak. A továbbiakban a fent leírt folyamatok ismétlődése zajlik.

Az emésztőszervek

A földgiliszták emésztőszervrendszere a **stomodeum** eredetű **előbélből** (szájnyílás – gyomor; lásd a 4.4 és az 4.5 ábrát!), a **mesodeum** eredetű **középbélből**, valamint a **proctodeum** eredetű **utóbélből** áll. Ez azt jelenti, hogy az elő- és utóbelet ectodermális eredetű hám, a középbelt entodermális eredetű hám béleli. Az előbél kezdeti szakasza a **szájnyílás** (stoma), amely az első testszelvényen helyezkedik el, és a szájüregbe vezet. A szájnyílás felett a **prostomium** (4.2 ábra) helyezkedik el, melynek funkciója a táplálék válogatásában, továbbá az íz- és mechanikai érzékelésben van. A **szájüreget** az izmos **garat** (pharynx) követi, amely a szájnyíláson keresztül kiölthető, segítségével az állat apró leveleket, törmelékeket és egyéb táplálék szemcséket ragad meg, majd azokkal együtt húzza vissza eredeti helyére.

A felvett táplálék a garatból a **garatizmok** kontrakciója következtében a **nyelőcsőbe** (**oesophagus**) kerül, amely egy szűk, hosszanti lefutású, fejlett izomzattal rendelkező cső. Falában található járulékos szerveit, a 3 pár **mészmirigyet** (**Morren-féle mirigyek**), melyek a nyelőcső kitüremkedései. Mikroszkóp alatt vizsgálva ezen mirigyek belseje nagy mennyiségű mész kristályt tartalmaz. Nevükhöz méltóan CaCO_3 -elválasztást végeznek: a tápcsatornába került mészsók feltehetően a lenyelt táplálék (például a humuszsavaknak köszönhető) alacsony pH-jának közömbösítésében és a giliszták által vájt járatok merevítésében játszanak szerepet.



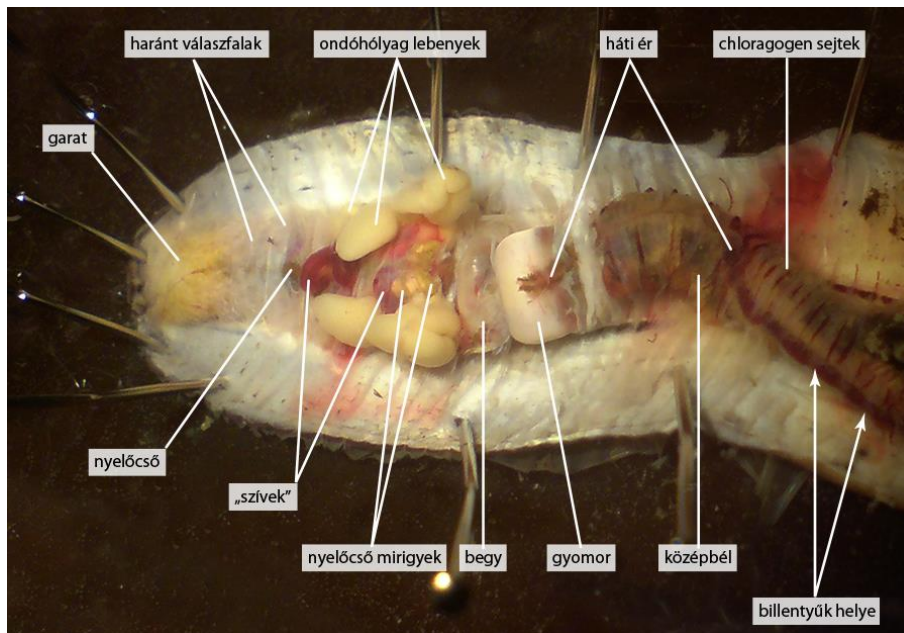
4.4 ábra. Az előbél szakaszának sematikus rajza a fontosabb szervek feltüntetésével. (Cs. Nagy Virginia és a szerző közös ábrája.)

A nyelőcsőből a táplálék a **tág begybe** (**ingluvies**) kerül, melynek fala rugalmas és vékony. A begy feladata a felvett, előemésztett táplálék raktározása, valamint adagolása az előbél utolsó, szintén erőteljesen tágult részébe, a gyomorba (4.4 és 4.5 ábra).

A **gyomor (ventriculus)** egy igen izmos falú szerv, melynek belső felületét vastag kutikula béleli. A kutikula feladata a gyomor sérülékeny hámrétegének védelme a talajrészecskéktől. A hámréteg alatt egy hosszanti és egy fejlettebb körkörös izomréteget is találunk. Mindezek segítségével tudja ellátni a gyomor az alapvető feladatát, a táplálék felaprózását, megőrlését. Ehhez azonban szükséges az, hogy a giliszta a táplálékkal együtt apró, kemény ásványi részecskéket, törmelékeket juttasson a gyomrába, melyek a gyomor izomzatának mozgásával együtt végzik el a táplálék megőrlését. Ezt a kutatók úgy bizonyították, hogy a földigilisztákat gazdag növényi táplálékkal elkevert tőzegbe rakták, majd azt tapasztalták, hogy a gazdag tápforrás ellenére az állatok éheztek, mivel a tőzegben nem volt őrlésre alkalmas apró szemcse.

Az immáron előemésztett, megőrölt táplálék a középbélbe jut, ahol folytatódik és kiteljesedik az emésztés, valamint megtörténik a tápanyagok felszívása. A középbél belső felszínét egyrétegű hengerhám borítja, amely emésztőenzimeket termel és tápanyagokat szív fel. A középbél dorsalis oldalán egy hosszanti bélredőt találunk, melynek neve **typhlosolis**. Ez mélyen a bélcső lumenébe nyomulva annak felületét jelentősen megnöveli. Az **emésztés** a földigiliszták esetében döntően **extracelluláris**. A lebontandó táplálék mozgása a bélcsőben a bélfal peristalticus mozgása segítségével történik.

A középbél testüreg felőli, külső felszínét sárga színű, módosult peritonealis sejtek (chloragogen sejtek) borítják (4.5 ábra). Ez a bélszakasz a boncolás során tehát könnyedén azonosítható. A **chloragogen sejtek** feladata tápanyagok (zsírok, fehérjék, szénhidrátok) raktározása; illetve bizonyos anyagok testüregfolyadékba való leadásával részt vesznek a kiválasztásban is.



4.5 ábra. Felboncolt földigiliszta feji vége (a nyelőcső a ráboruló szervektől alig látszik, mirigyei azonban élénk sárga színük alapján jól mutatják jelenlétét; a „szívek” közül csak azok látszanak, amelyek vérrrel teltek; a háti véreter a preparátum készítője a gyomor felett elvágta, így annak lefutása a „szívek” felé nem követhető).

A bélcső utolsó szakasza az utóbél, ahol a typhlosolis megszűnik. Ez jelzi, hogy itt tápanyagfelszívás már nem történik. Vízvisszaszívás és nyálkatermelés zajlik: az emészthetetlen anyagok besűrűsödve székletté formálódnak. Az utóbél testüreg felőli felszínén már nincsenek

chloragogen sejtek, helyüket más, barnás színű, módosult peritonealis sejtek veszik át. A salakanyagok a **végbélnyíláson** (anus) át távoznak a giliszta szervezetéből.

A légzés

A földigilisztáknak légzőszerve nincs, a gázcsera a test egész felületén zajlik. Az állatok a levegőből fedezik oxigénszükségletüket, vízben hamar megfulladnak (esőzések alkalmával ezért találkozhatunk a víz elöl menekülő egyedeikkel a földfelszínen). A köztakaró vékony kutikula-borítása, állandóan nedves felülete, valamint gazdag vérérhálózata biztosítja a külső környezet és az állat szövetei és keringési rendszere között a légzési gázok diffúzióját. Az oxigén vízben, nedves közegben oldódik jól, ezért szükséges az, hogy a giliszta felülete állandóan nedves maradjon. A levegő oxigénje a testfelület nyálkarétegében feloldódik, majd diffúzióval az epidermisbe nyomuló kapillárisokban folyó vér plazmájába kerül. A szén-dioxid diffúziója a fentiekkel ellentétes irányban zajlik le (**bőrlégzés**).

A földigilisztákban az oxigén szállítására egy speciális, a hemoglobinok családjába tartozó, nagyszámú oxigénkötő (hem) csoportot tartalmazó, rendkívül hatékony oxigénkötő molekula evolválódott, melyet **erythrocrurinnak** nevezünk.

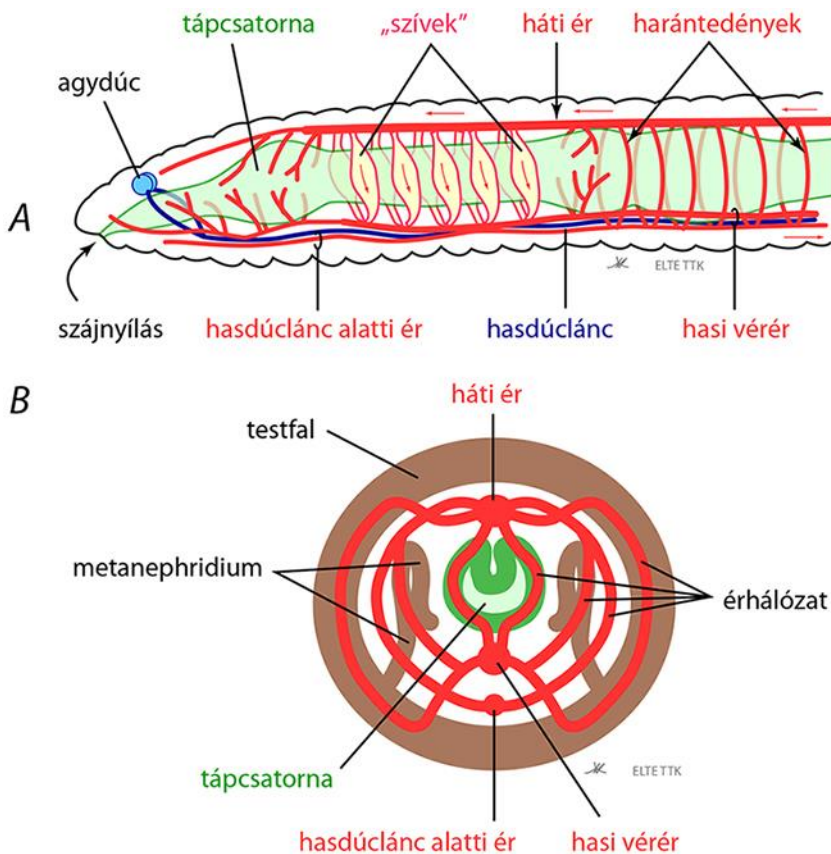
Száraz környezetben az oxigén nem vagy csak nehezen kerülhet az állat szervezetébe, ilyenkor a légzés hatékonysága elégtelenné válik. Érdekeség, hogy ekkor a földigiliszták egy ideig fent tudják tartani légzésüket oly módon, hogy háti pórusaikon keresztül testüregfolyadékot juttatnak köztakarójuk felszínére, biztosítva ez által az oxigén megfelelő oldódásához szükséges nedves közeget.

A keringési rendszer és a testüregek

A földigiliszták **zárt keringési rendszerű** állatok, ami azt jelenti, hogy vérük mindvégig önálló fallal határolt véredények (erek) által alkotott csőrendszerben áramlik. Az ereket peritonealis borítás rögzíti a testüreg falához, illetve a testüregben található szervekhez. A fő erek a mediansagittalis síkban futnak: a **háti véredény (supraintestinalis ér)** a bélcső felett, annak dorsalis oldalához szorosan kapcsolódva helyezkedik el (4.5 ábra), míg a **hasi véredény (subintestinalis ér)** a béltraktus alatt fekszik. Fontos hosszanti ér a szorosan a hasdúcán ventralis oldalán futó **hasdúcán alatti vérér (subneuralis ér)** is (4.6 ábra).

A háti véredény erőteljes izomzattal rendelkezik, pulzáló mozgása egy irányba, hátulról előrefelé hajtja a vért. Az egyirányú áramlást biztosítják a falában található zsebes billentyűk, melyek az érfal belső rétegének kettőzetei. Az egymással szemben fekvő **zsebes billentyűket** az áramló vér az érfalhoz szorítja, így akadálytalanul haladhat, visszafelé folyva azonban megtölti a billentyűk kettőzete által alkotott zsebet. A billentyűk egymáshoz fekvő így elzárják az ér lumenét, megakadályozva ez által a vér visszaáramlását.

A nyelőcső körül a háti és hasi edények között 5–7 pár fejlett, erős izomzattal rendelkező **harántedény** figyelhető meg (4.4 és 4.6 ábra), melyek állandó lüktetésükkel a vért mozgásban tartják, a háti edényből a hasiba juttatva azt. Ezeket az erős izomzatú szakaszokat „szíveknek” nevezzük. A „szívek” billentyűket is tartalmaznak, éppen ezért a boncolt állatban gyöngyszerű tágulatokat alkothatnak akkor, ha az állat halálakor a zárt billentyűk között reked a vér. A többi véredény is rendelkezhet izomzattal, ezek azonban kevésbé fejlettek. A „szívek” mögötti szelvényekben is találunk **haránt ereket**, amelyek a háti és a hasi véredényeket kötik össze: ezek a testfalban, a testüregben és a bélfalban futnak (4.6 ábra).



4.6 ábra. A földigiliszta keringési rendszerének vázlatos áttekintése a főbb erek feltüntetésével. **A)** oldalnézet, **B)** keresztmetszet. (A vér áramlási irányát nem tüntettük fel.)

A testfolyadék áramlási iránya röviden a következő: a vér a hasi edényekben már előlről hátrafelé áramlik. A hasi véredény elágazva ereket ad a testfal, a bélcső, a kiválasztó- és ivarszervek felé (4.6 ábra). Később ezek apró, szerteágazó **kapillárisokra** válnak szét, melyek mikroszkopikus hálózata átjárja az adott szerveket, szöveteket. A kapillárisokból összeszedődve a vér újra a harántedényekbe, majd onnan a háti edénybe jut (4.6 ábra).

A **coelomazsákokat** bizonyos, erre specializálódott erek falán átszűrődő folyadék (szűrt vérplazma) tölti ki, amely keletkezésekor a testüregbe kerülve – a chloragogen sejtek működése által – azonnal módosulásokon megy keresztül és ún. **coelomafolyadékká** válik. Ennek a közegnek a segítségével könnyedén megvalósulhat a belső szervek közt zajló intenzív anyagcsere. A coelomában sokféle szabadon lebegő és közlekedő testüregi sejt (**coelomocyta**) van, melyek közül az elhalt sejtörmelékeket fagocitáló amoeboid sejtek a legjelentősebbek.

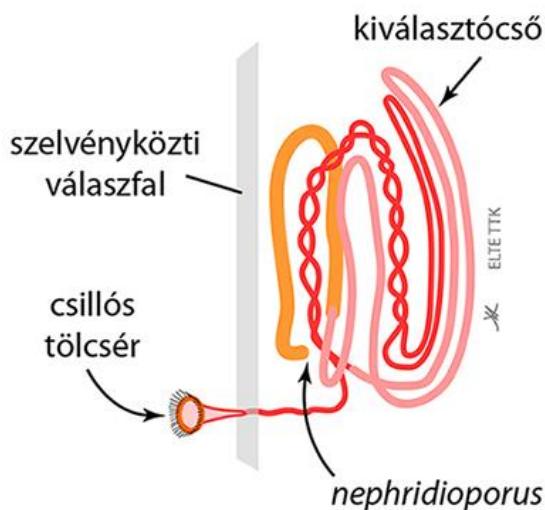
A másodlagos testüreget nem csupán a metanephridiumok kötik össze a külvilággal, de az állat dorsalis részén, a mediansagittalis síkban a már említett háti pórusok is. Ezek külső hatásokra megnyílhatnak és sejteket is tartalmazó coelomafolyadékot juttathatnak az állat háti felszínére. Ennek egyrészt a száraz időszak átvészelésében (lásd: légzés fejezet), másrészt pedig a kórokozók elleni védelemben lehet szerepe, a coelomafolyadék nyálkás anyaga ugyanis idővel fibrilláris szerkezetűvé válik, védőréteget képezve az állat testének felszínén.

Már többször szóba kerültek a jellegzetes, a bélcső és a dorsalis ér felületén elhelyezkedő, élénksárga színű, mesodermalis eredetű módosult peritonealis sejtek a **chloragogen sejtek**, amelyek a középbél felszínén a legfeltűnőbbek. Fontos szerepük van anyagok raktározásában, detoxikálásában és testüreg folyadékon keresztül történő leadásában (lásd kiválasztás), a vér

összetételének szabályozásán keresztül a homeosztázis biztosításában. Az erythrocrurin (lásd: légzés fejezet) is bennük keletkezik.

A kiválasztás

A földigiliszták kiválasztószervei a **vesécskék (metanephridium)**, melyek néhány elülső és hátsó szelvény kivételével mindegyik szelvényben megtalálhatóak. A bélcsőhöz közel, kétoldalt, párosával helyezkednek el. **Csillangókkal ellátott tölcsérrrel** kezdődnek, melyet **nephrostomának** (nephro + stoma) nevezünk. Ezek a testüregből nyílnak, majd hosszú, vékony csatornában (**nephridialis csatorna**) folytatódnak, amely egymástól igen eltérő felépítésű és működésű szakaszokra osztható. A csatorna belső felületét egyrétegű hám béleli, kívülről pedig vékony kötőszövetes állomány (**peritoneum**) borítja, melyben a csatornát körülvevő rendkívül dús **hajszalérhálózat** található. A nephridialis csatorna átfúrja a szomszédos coelomzacsok összefekvő falát (**dissepimentum**), és a következő, caudalis szelvényben hosszú, tekervényes lefutású, ún. **kanyarulat csatornában** folytatódik. Végül a kiválasztószerv egy **gyűjtőhólyag** (húgyhólyag) után a hasi oldalon a kivezető pórrussal (**nephridioporus**) végződik, mely a caudalis szelvény elülső, ventrolateralis részén nyílik a szabadba (4.7 és 4.12 ábra). Tehát minden metanephridium két szomszédos szelvényen húzódik át. Kétoldali, páros elhelyezkedésük miatt pedig minden szelvény két nephrostomát, két nephridialis és kanyarulat csatornát, valamint két nephridioporust tartalmaz.



4.7 ábra. A földigiliszták kiválasztószervének (metanephridium) felépítése (oldalnézetben). Figyeljük meg, hogy maga a szerv az elülső szelvényben a csillós tölcsérrrel kezdődik, a szelvényközi válaszfalat (dissepimentumot) átfúrja, majd a hátsó szelvényben folytatódik, illetve teljesedik ki, és végül itt nyílik a külvilágba. (A peritoneális borítást nem ábrázolja a rajz.)

A kiválasztás folyamata során a **vérplazma** egyes véredényeken át szűrődik (**ultrafiltrálódik**) a coeloma üregébe, ezáltal jön létre a **primer szűrlet**. Ennek összetétele a keletkezés utáni pillanatokban rögtön megváltozik, főként a középbél külső felületén ülő chloragogen sejteknek köszönhetően.

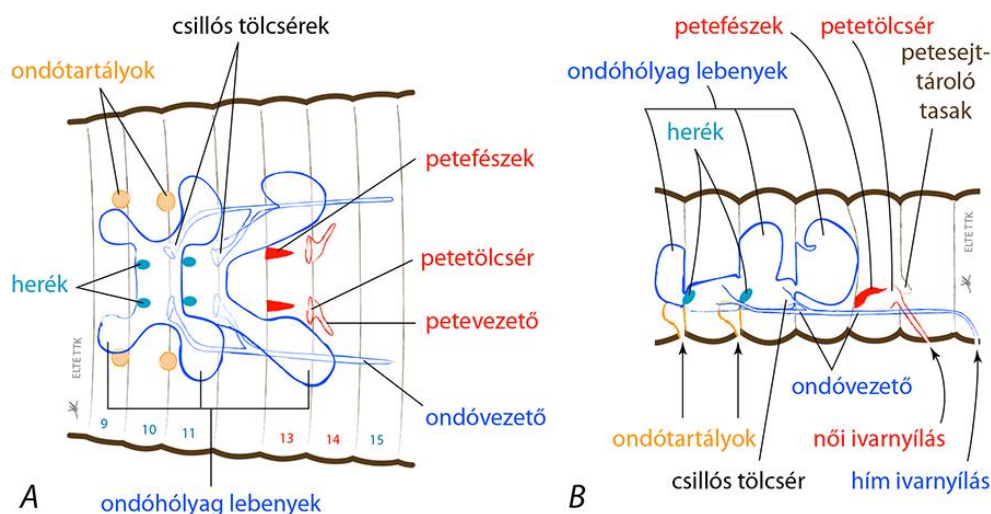
A **coelomafolyadék** a nephrostoma **csillangós tölcsérébe** kerül oly módon, hogy annak sejtjei csillangók csapkodása által lokális nyomáscsökkenést hoznak létre a tölcsér közvetlen közelében. Így a folyadék a nephrostomába áramlik, onnan pedig a nephridialis csatornába jut, melynek van csillós hámmal bélelt szakasza. E csillók csapkodásukkal fenntartják a nyomáskülönbséget,

melynek hatására a coelomafolyadék kifelé fog áramlani, összetétele az áthaladás során pedig megváltozik. A csatornák falán keresztül a szervezet számára még fontos, hasznosítható anyagok visszaszívódnak a nephridialis csatornát kísérő hajszálérhálózat elemeibe. Azok az anyagok, melyeket a szűréssel első körben nem sikerült eltávolítani a keringésből, **aktív transzportfolyamatok** során jutnak a vérből, a kapillárisok falán át a csatorna üregébe. A kanyarulat csatornában a szűrlet további módosulásokon esik keresztül, és kialakul a **végleges vizelet**.

Az ivarszervrendszer és a szaporodás

A földigiliszták **híműs (hermafrodita) állatok**, megtermékenyítésük kölcsönös folyamat, ivarszerveik a 9–13. szelvényekben találhatóak meg.

A **hímivarmirigyük (gonad)** a két pár **here** (testis), melyek a 10. és 11. szelvény ventralis oldalán, az elülső dissepimentumokhoz rögzülve, az ondóhólyag lebenyeinek üregében találhatóak. A herékben termelődő hímivarsejtek már fejlődésük korai időszakában leválnak a testisről, majd az ondóhólyag dorsalis részében fejlődnek tovább. Később a ventralis régiók felé vándorolnak, ahol a továbbiakban raktározódnak. A herék közvetlen közelében találjuk a csillós tölcésrékkel kezdődő kivezető csöveket (ductus efferens). Ezek a jobb-, illetve a baloldali ondóvezetékben (ductus deferens) egyesülnek. A két ondóvezeték a 15. szelvényben nyílik a külvilágba (4.8 ábra).



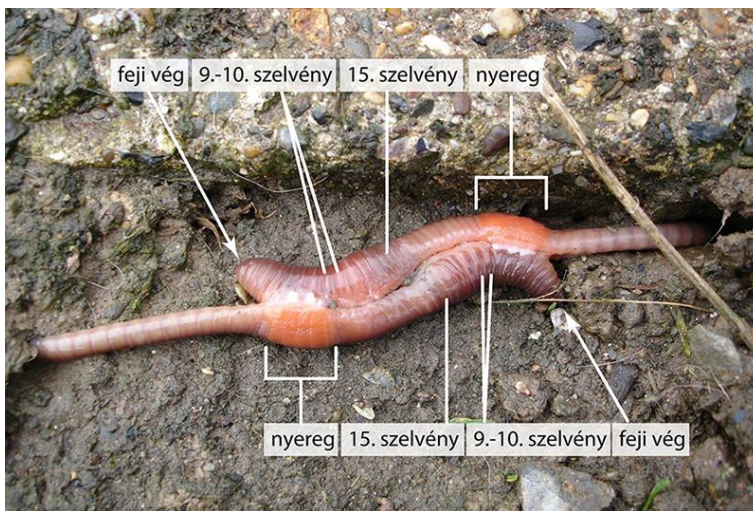
4.8 ábra. A földigiliszta ivarszervrendszere felülnézetben (A) és oldalnézetben (B).

A női ivarszervek közül a páros **petefészek** (ovarium) is a hasi oldalon, kétoldalt helyezkedik el a 13. szelvény elülső dissepimentumához simulva, szabadon a testüregben. Az ovariumok csepp alakúak, de szintén nagyon aprók (sztereomikroszkópban azonosíthatók). A petesejtek az ovariumban érnek meg, áttetszőek, érésük után pedig a coelomába jutnak. Az ovariumtól caudalis irányban fekvő dissepimentumon egy apró bemélyedés figyelhető meg, amely a petesejtek időszakos tárolását szolgálja. Ezt **petesejttároló tasaknak** nevezzük.

Mellettük csillangós **petetölcsérrrel** kezdődik a **petevezető** (oviductus). Az oviductus egy nagyon rövid, csillangós hámmal bélelt cső, a 14. szelvényben torkollik a külvilágba. A petesejtek a petevezető csillangós tölcésére általt folyadékáramlás következtében, az oviductuson keresztül jutnak a külvilágba. A női ivarszervekhez sorolhatóak még az **ondótartályok** (receptaculum seminis) is, melyek a kültakaró betüremkedésével alakulnak ki a 9. és 10.

szelvényben. A külvilágból nyílnak és a párzás során a párzótárs hímivarsejtjeivel telnek meg (4.8 ábra).

Párzás során a két állat hasi oldalával úgy tapad egymáshoz, hogy feji végeik ellentétes irányba néznek (4.9 ábra). Összetapadásukat jelentősen elősegíti a nyereg által termelt ragadós váladék, illetve egyes nyereg előtti szelvényeken elhelyezkedő, különleges, horgas fejű serték, az **ivari serték**. Az ondónak a hímivarnyílástól a párzótárs ondótartályának nyílásához kell eljutnia. A sikeres összetapadás után az állatok kölcsönösen ondót cserélnek. A földgiliszta esetében az összetapadás során a fenti nyílások távol esnek egymástól. Ezért ezek az állatok a ventralis testfalukban található különleges, ív alakú izmaik összehúzódása által képesek ideiglenesen egy-egy **ondóvezető árkot** létrehozni (ez a szaporodási időszakban látszik). Az összefekvő állatok ondóárkait elkülöníti a giliszták nyálkarétege, amely megakadályozza a párzó partnerek ondójának keveredését. Az ivartermékek kicserélése után a földgiliszták szétválnak.



4.9 ábra. Párzáshoz összetapadt giliszták.



4.10 ábra. Földgiliszta coconok.

A párosodás után a nyereg mirigysejtjei fokozott mértékű nyálkelválasztást végeznek. A váladék a szabad levegőn rövid időn belül megszilárdul, gyűrűszerű tokot képezve a nyereg körül.

Eközben az állat peristalticus mozgásokat végezve a tokot a feji vége felé (előre) tolja (más szavakkal, igyekszik kibújni belőle). Amikor a tok mozgása során eléri a női ivarnyílást (a 14. szelvényt), belekerülnek a peték. A tok tovább csúszik előrefelé, eléri az ondótartályok nyílásait (a 9. és 10. szelvényt), onnan pedig a már korábban idejuttatott, párzótársból származó ondót veszi fel. Ekkor történik meg a petesejtek megtermékenyítése. A tok ezután lecsúszik az állat feji végéről, nyitott végei lezárulnak, gubóvá (cocon) érik (4.10 ábra). Az embriók ebben a védett, tápanyagokkal ellátott térben fejlődnek.

Az idegrendszer

A földigiliszták idegrendszere – testszerveződésükhöz igazodva – szintén szelvényes felépítésű. Központi része az agydúc és az ehhez kapcsolódó hasdúclánc.

Az **agydúc** (**ganglion cerebrale**) a garat felett helyezkedik el, nagy, páros ganglion. Belőle erednek a páros **garatkörüli connectivumok**, melyek a garatalatti dúcpárba futnak. A szintén páros **garatalatti dúc** (**ganglion suboesophagale**) három szelvény dúcpárjának fúziójával jött létre, belőle indul ki a hasdúclánc. A páros agydúc, a garatkörüli connectivumok és a páros garatalatti dúc együtt alkotja az ún. **garatideggyűrűt**. A központi idegrendszer egyes elemeit összekötő, a központból ki nem lépő axonnyúlványokat pályáknak, míg a központ és a perifériák közötti kommunikációt biztosító idegsejtnyúlványokat (axonokat) idegeknek nevezzük – a garatkörüli connectivum tehát ennek megfelelően pálya. Az első három szelvényt az agydúcból és a garatalatti dúcból együttesen eredő idegek idegzik be.

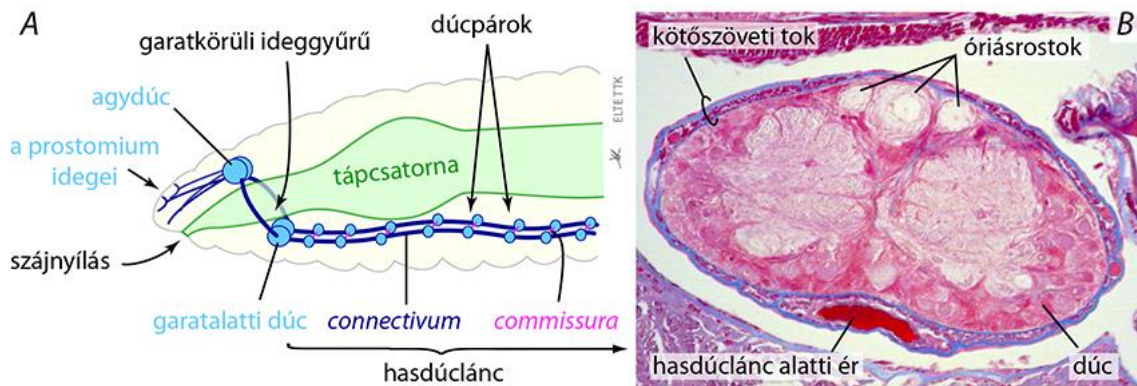
A **hasdúclánc** elemei a valamivel kisebb **dúcok**, melyek szelvényenként, párosával helyezkednek el. A dúcokat hosszanti irányban összekötő pályákat **connectivumoknak**, míg a dúcpárok között harántirányban kapcsolatot létesítő pályákat **commissuráknak** nevezzük. Utóbbiak nagyon rövidek, csak mikroszkóp alatt láthatóak (4.11 ábra).

Minden dúcpár három pár ideget ad le, melyek az adott szelvény különböző szerveinek működését szabályozzák. Egy adott szelvény ganglionpárját, a hozzá csatlakozó afferens, érző és efferens, mozgató rostok együttesét **idegi szelvénynek** (**neurosomita**) nevezzük, mely képes **helyi reflexválaszok** szervezésére és végrehajtására is.

A hasdúclánc vizsgálata során igen érdekes dologra lehetünk figyelmesek: állományában ugyanis különlegesen hosszú és vastag, ún. óriásrostrendszer figyelhető meg, melyben az ingerület vezetése rendkívül gyors. Az ingerületvezetés sebessége gerinctelenekben a mielinizáció hiánya miatt csak úgy növelhető, ha az axon keresztmetszetét megnöveljük (lásd: óriásrost megnevezés). (A jelenség neve **neuralis gigantizmus**.) Az **óriásrost rendszer** a hasdúclánc teljes hosszában fut. A földigiliszták hasdúcláncának dorsalis részén egy **medialis** és ettől lateralisán két **paramedialis óriásrost** húzódik (4.11 ábra). A medialis rost a test elülső részével tart kapcsolatot, így hátrafelé szállítja az ingerületet. Ezzel ellentétes működésűek a paramedialis rostok, melyek a test hátulsó részével állnak kapcsolatban, az ingerületet pedig hátulról előrefelé vezetik. Mindkét rendszer oldalágakat (kollaterálisokat) ad azon szelvények hosszanti izomzatához, amelyeken áthalad. Segítségükkel tehát rendkívül gyors (közbeiktatott kémiai szinapszisok nélküli), szelvényeket átívelő válaszreakciók adhatóak. Riasztó inger hatására például a giliszták igen gyorsan összehúzódnak (a jelentős méretű megrövidülés a hosszanti izomzat nagyszámú szelvényre kiterjedő, összehangolt működésének eredménye). Az óriásrostok az ingerület terjedésével foglalkozó neurobiológiai kutatások közkedvelt modelljei.

A **környéki** (**perifériás**) **idegrendszer** elemei közül a legfontosabb a dúcokból kilépő három pár **perifériás ideg**, melyek a központok felé haladó afferens és a periféria felé vezető efferens részekre különíthetők el. Ezek a testfalba és egyes belső szervekhez adnak le ágakat, létrehozva ez által az

egész testet ellátó idegi hálózatot. A földigiliszták előbelét a hasdúcólantól elkülönülő vegetatív idegrendszer idegzi be. Feladata a táplálék felvétel és az előbelet alkotó szervek működésének szabályozása (4.12 ábra).



4.11 ábra. **A:** a földigiliszták központi idegrendszerének áttekintése oldalnézetben. **B:** a hasdúcólant keresztmetszeti, szövettani képe. Figyeljük meg a gyönyörűen látszó világos, nagy átmérőjű, dorsalis helyzetű medialis és paramedialis óriásrostokat. Látható, hogy a dúcokat itt nem köti össze keresztirányú pálya, és hogy a középsíkban egy hasdúcólant alatti ér is fut. (A kötőszövet kék színű.)

Neuroszekréciós sejtek főként az agydúcban figyelhetők meg, helyenként azonban a garatalatti dúcban és a hasdúcólantban is megjelennek. Az agydúcban ezek a sejtek egy kapillárisokkal dúsan átszótt területre (**neurohaemalis szerv**) koncentrálódnak, és a vérbe juttatják szekréciójukat. A vérbe került hormonok funkciója főként a szaporodáshoz köthető (például párzási viselkedés, a nyereg mirigysejtjeinek működésszabályozása).

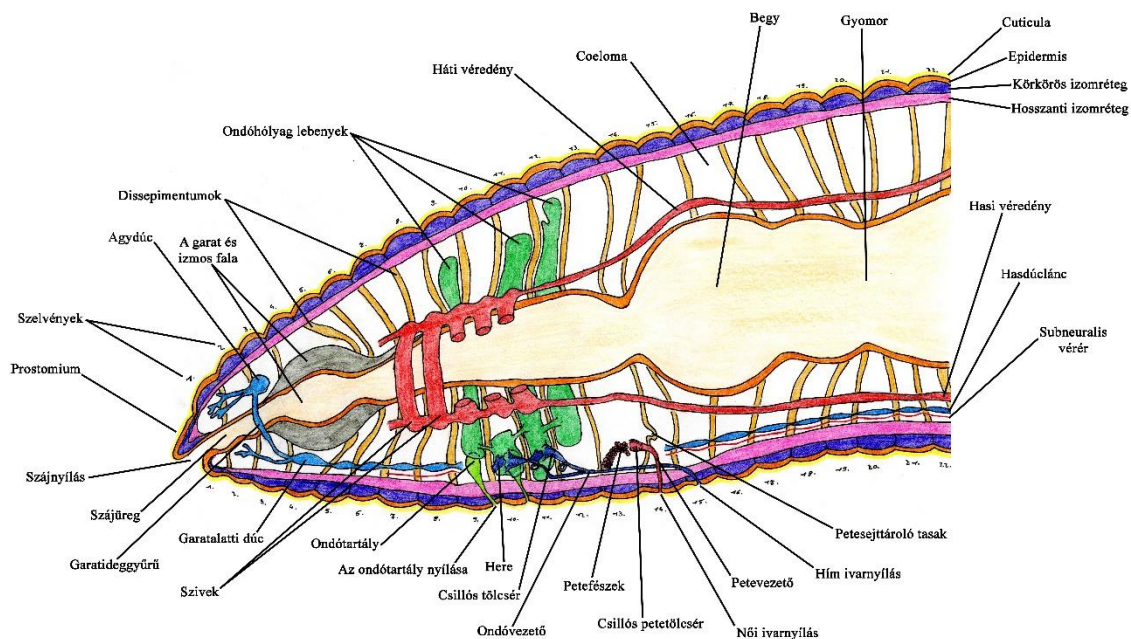
Az érzékszervek

A földigilisztáknak differenciált érzékszerveik nincsenek, ennek ellenére képesek a tapintásra, a vegyi és fényingerek felfogására, valamint a sókoncentráció és a levegő páratartalmának érzékelésére is. Az állat külső felszíne nagy mennyiségű érző idegsejttel borított, valamint rengeteg **idegvégződést** tartalmaz. Ezek főleg a bőrízomtömlő hámrétegében helyezkednek el, számos mechanikai ingert képesek felfogni, így az állat tapintási érzékeléséhez járulnak hozzá. Ennek igazolására élő állaton elvégezhetjük az alábbi kísérletet: ha a földigilisztát magunk elé tesszük, majd ráfújunk, az állat intenzív izomösszehúzóddással és mozgással fog válaszolni. Az elszórtan elhelyezkedő érzősejtek mellett **érzékbimbókba** történő csoportosulásuk is megfigyelhető. Ezek száma főleg a feji részen jelentős (mintegy 600 érzékbimbó), ahol szintén a tapintásért felelősek. Érző idegsejtek és idegvégzések azonban a belső szervekben, illetve azokhoz kapcsolatosan is találhatóak. Különösen sok van belőlük a metanephridiumokban és a sertetokokban.

Ami a fényérzékelést illeti, szemük nincs, ennek ellenére jól reagálnak a fényre, mivel epidermisük jellegzetes, nagy, kerek vagy ovális alakú **fényérző sejteket** tartalmaz. Ezek a sejtek csak az elülső testszelvényeken találhatóak meg, a feji régióban van belőlük a legtöbb. A földigiliszták a fényt kerülik, azaz **negatív fototaxist** mutató állatok.

Vegyi érzékelésükről elmondható, hogy szaglásuk csak gyengén, ízlelésük viszont jól fejlett. Képesek azon táplálékok kiválogatására, melyeket a leginkább kedvelnek.

Végül összefoglalásként közlünk egy rajzot, ami egy nyereg mögötti szelvény keresztmetszetét ábrázolja vázlatosan a legfontosabb szelvénytisztekekkel (4.12 ábra). Hasznos útravalóként ajánljuk a fejezet ismeretanyagának felidézéséhez, elmélyítéséhez!



4.12 ábra. A földigiliszta vázlatos keresztmetszeti rajza a középbél területéről, a fontosabb szervek feltüntetésével. Az egyszerűség kedvéért a fő haránt ereket csak az egyik oldalon tüntettük fel, a metanephridium elemeit pedig egy síkban ábrázoltuk (de ne felejtjük el, hogy egy adott metanephridiumhoz tartozó nephrostoma az előző szelvény üregéből nyílik, tehát nem látszódna; lásd a 4.7 ábrát!). (A szerző ábrája.)

Fogalomtár

agydúc
 aktív transzportfolyamatok
 begy (ingluvies)
 bőrízomtömlő
 bőrlégzés
 chloragogen sejt
 coelomafolyadék
 coelomazsák
 coelomocytá
 commissura
 connectivum
 csillangós tölcser (nephrostoma)
 dissepimentum
 előbél
 epidermis
 erythrocrurin
 érzékbimbó
 extracelluláris emésztés
 fejlebeny (prostomium)

fejszelvény ??? (peristomium)
 fényérző sejt
 garat (pharynx)
 garatalatti dúc (ganglion suboesophagale)
 garatideggyűrű
 garatizmok
 garatkörűli connectivum
 gyomor (ventriculus)
 gyűjtőhólyag
 hajsálérhálózat
 haránt erek
 harántedény
 hasdúclánc
 háti pórus
 helyi reflexválasz
 here (testis)
 hidrosztatikus váz
 hímnős (hermafrodita) állat
 homonom metameria

idegdúc	óriásrost, medialis
idegi szelvény (neurosomita)	óriásrost, paramedialis
idegrendszer, környéki	perifériás ideg
idegrendszer, perifériás	peritoneum
idegvégződés	petefészek (ovarium)
ivari serte	petesejtároló tasaknak
ivarmirigy (gonad)	petetölcsér
izomréteg, körkörös és hosszanti lefutású	petevezető (oviductus)
kanyarulat csatorna	primer szűrlet
kapilláris	proctodeum
középbél	pygidium ???
kutikula	serte (chaeta)
mesodeum	sertetok
méshmirigy (Morren-féle mirigy)	stomodeum
mirigyos párna (tuberculum)	szájnyílás (stoma)
mirigysejt, fehérjetermelő	szájüreg
mirigysejt, nyálkatermelő	„szívek”
negatív fototaxis	typhlosolis
nephridialis csatorna	ultrafiltráció
nephridioporus	utóbél
neuralis gigantizmus	végbélnyílás (anus)
neurohaemalis szerv	végleges vizelet
neuroszekréción sejt	vérédeny, hasi (subintestinalis ér)
nyelőcső (oesophagus)	vérédeny, háti (supraintestinalis ér)
nyereg (clitellum)	vérér, hasdúclánc alatti (subneuralis ér)
oesophagus (nyelőcső)	vesécske (metanephridium)
ondótartály (receptaculum seminis)	zárt keringési rendszer
ondóvezető árok	zsebes billentyű
óriásrost rendszer	

5. Éticsiga (*Helix pomatia*)

Az éti csiga dél-, délkelet-európai eredetű faj, amely ma már szinte egész Európában előfordul. Főként nedvesebb helyeken: kertekben, folyó menti ligetekben, erdőkben él. Különösen a meszes talajú területeket kedveli. Mint emberi táplálék elsősorban Dél- és Nyugat-Európában keresett cikk. A nyelesszemű tüdőcsigák (*Stylommatophora*) közé tartozik. Az állat nevében a *helix* a ház spirálisára utal, a *pomatia* pedig arra, hogy az állat ehető.

Mit tudhatunk a testfelépítésükkel kapcsolatban a „Jolly Joker” fejezetből?

- 1) Valódi szövetes, triploblasticus, másodlagos testüreggel rendelkező állatok.
- 2) Bőrizomtömlőjük mellett jelentős kiegyenült izomcsoportok működnek.
- 3) Ósszájúak közé tartoznak, kétnyílású tápcsatornával rendelkeznek.
- 5)

Testfelépítésük külső jellemzői

Az éti csiga barnásszürke háza 32–55 mm átmérőjű, kúp alakban felcsavarodott, mészsókból és fehérjékből (conchyolinból) felépülő külső váz. A kanyarulatok az ún. varratvonal mentén forradnak össze. A héj tengelyében a kanyarulatok belső szélének összenövése a tengelyt vagy oszlopot (columella) hozza létre. A spirális lefutású columelláról ered a columellaris izom. Veszély esetén ez húzza vissza az állatot a házába. Az éti csiga házának legmagasabb pontja a csúcs (apex), amely az embrionális héjkezdeményből alakul ki, és ahonnan a fokozatosan táguló kanyarulatok kiindulnak. Az utolsó kanyarulat a héj nyílásával végződik, amelyet szájadéknak neveznek. A szájadék vastag pereme a szegély, mely éti csiga esetében sima. A szegély kialakulása csak a növekedését már befejezett idősebb állatokra jellemző. A ház jobbra csavarodó, bár ritkán balra csavarodó házak is előfordulnak. Ez a sajátosság nem öröklődik, mivel a fordított szimetriaviszonyok miatt minimális az esélye a sikeres párzásnak. Ha az állat házának csúcsát felfelé, szájadékát magunk felé fordítjuk, az a ház tengelyében lévő oszloptól jobbra esik. A csavarodottságot úgy is megállapíthatjuk, hogy a ház csúcsa felől a házra tekintve a spirált jobbra vagy balra látjuk tekeredni. Az állat teste felül szürkés színű, a talp csúszófelülete halványabb, felszíne nyálkás, nedves tapintású és barázdált. A test fejre, talpra és zsigerzacskóra tagolódik. A ház szájadékát fehér, nyálkás, gyűrű alakú köpenyszegély fogja körül. Fejükön két pár visszahúzó tapogató (tentaculum) található. Ezek közül a hátulsó pár a nagyobb, ezek csúcsán van a két szem, amelyek mint apró sötét pontok tűnnek elő. A szájnílás a fej elülső részén nyílik; alsó, felső és két oldalsó ajak veszi körül. A fej és a láb határán, a jobb oldali tapogató alatt található az állat ivarnyílása. A csiga lábának hátoldali része domború, a bőrizomtömlő felszíne itt erősen barázdált. A ventralis rész lapos, széles csúszótalp. A zsigerzacskó a belső szerveket tartalmazó, vékony falú, felcsavarodott tömlő. Elülső részét egy köztakaró-kettőzet, a köpeny (pallium) borítja, mely csigákon, pl. a kagylókkal ellentétben, kisméretű és a testnek csak egy részét fedi. A köpeny és az általa befedett zsigerzacskó csak a héj eltávolítása után válik láthatóvá. A háztól megfosztott csiga köpenye vékony, hártás képletként tűnik elő, falában sok eret találunk (légzőszerv!). A köpenyüregben a köpenyfalhoz rögzül a barnás színű vese, a belőle kiinduló húgyvezető, a végbél, valamint a vese mellett a szív. Az említett szervek a pigmentált, de vékony köpenyfalon át jól láthatóak. A köpenyfal columellához fekvő keskeny, izmos szalagja fehér színű. A köpeny, a testfal és a zsigerzacskó fala közötti köpenyüreg nyílása a légzőnyílás (pneumostoma), mely az állat jobb oldalán, közvetlenül a köpenyszegély alatt helyezkedik el. A légzőnyílás belső (köpenyüreg felőli) peremén van a végbélnyílás és a húgyvezető nyílása is.

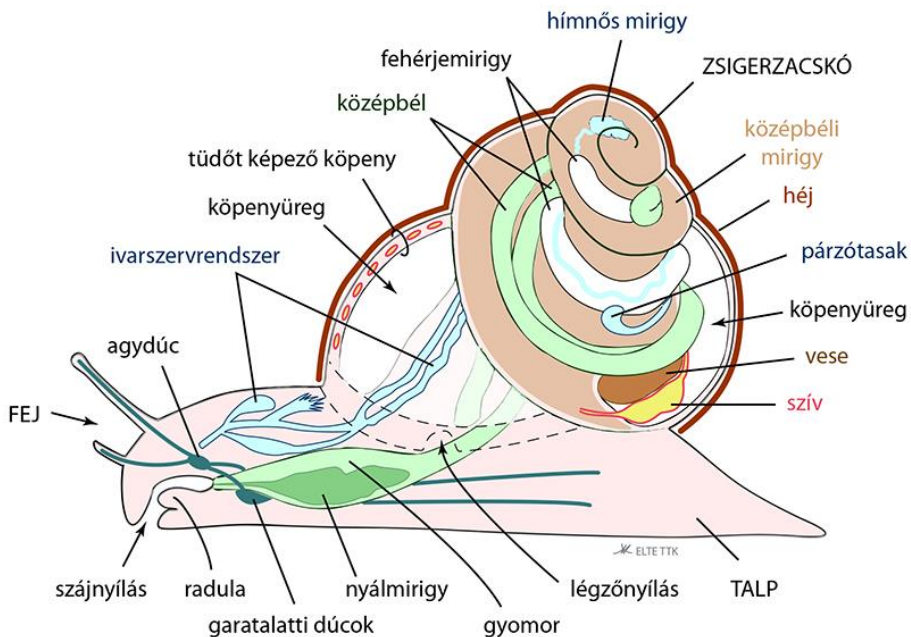
A bőrízomtömlő és a héj felépítése

A testfal (bőrízomtömlő) a testfelszínt borító egyrétegű hengerhámból és az alatta elhelyezkedő, izmokkal átszótt, nyálkamirigyekben gazdag kötőszövetből áll. A kötőszövetes részben gazdagon elágazó üregrendszert találunk, ezekben a lacunákban haemolympha kering. A hátoldal hámját vékony "cuticula" fedi, a ráakódó nyálka higroszkópos, s ezért jelentős szerepet játszik az állat testfalon át történő vízfelvételében. A csúszótalp területén az epidermist csillós hengerhámsejtek alkotják. A talp nyálkamirigyei összefüggő nyálkaszőnyeget képeznek, melynek az állat mozgásában (súrlódás csökkentése, tapadás, vízvesztés gátlása) van fontos szerepe. A nyálkaréteg képzésében kiemelt jelentősége van a talp hossz tengelyében húzódnak, ún. lábmirigynek, amelynek kivezető csöve a feji végen az alsó ajak és a láb szegélye közti redőbe nyílik. Speciális izom a héj oszlopán eredő, páratlan oszlopizom (m. columellaris), mely szintén a testfalból származik. Elsődleges feladata a héj rögzítése a testhez, ill. a test visszahúzása a héjba. A columellaris izom több kötegre hasadva a láb hátulsó, középső és elülső részéhez, a zsigerzacskóhoz, az ivarszervekhez (különösen fontos funkciója a penis visszahúzó izma!), a tapogatókhoz, ill. a fej elülső részéhez fut, kontrakciója az egyes testrészek részleges vagy teljes visszahúzódását eredményezheti. A csiga a talpmirigyei által elválasztott nyálkarétegen csúszik. Ez a jellegzetes mozgás a talp izomzatának periodikus összehúzódásai által létrehozott kontrakciós hullámok segítségével valósul meg. Az egymást követő hullámok előlről hátrafelé haladva biztosítják az állat haladását. Az izomműködésen túl a folyamat lebonyolításában jelentős szerepet játszik a láb számos, kisebb-nagyobb járattal (shunt-edénnyel) összekapcsolt haemolymphás lacunarendszere (hidrosztatikus váz) is, melyben a haemolympha szabályozott eloszlása és nyomásviszonyai elengedhetetlenek a hatékony mozgáshoz. Fentiekkel jól összhangban áll az a tény, hogy a szárazföldi csigák lábában ez a lacunaris rendszer jóval fejlettebb, mint a víziekében. Az ún. araszoláskor a csiga fejét felemeli, majd kissé előrenyújtva újra a talajra helyezi, itt megkapaszkodik, és mozgásának egy következő fázisában maga után húzza a hátsó vég felé eső részeket. A folyamat viszonylag gyors helyváltoztatást eredményez. A házból történő kibújáskor a haemolympha nagy része a talpba és a fejbe nyomul, ez a nyomásfokozódás tolja ki a szerveket, ill. növeli meg az állat méreteit. A visszahúzódáskor a m. columellaris szerepe az elsődleges. A csiga héját a köpeny egysejtű mirigyei termelik, képzésében elsőrendű szerepe van a miri- gyekben rendkívül gazdag köpenyszegélynek. Területén háromféle nagyméretű és ennél fogva a hám alá süllyedt (subepithelialis) egysejtű mirigy populáció (fehérje-, nyálkatermelő és meszes váladékot produkáló, ún. mészmirigy) figyelhető meg. E mirigysejtek váladéka a köpeny külső oldalán, egy ún. extrapallialis folyadékfilmet képez; ebből válik ki folyamatosan a héj fehérjevázába berakódó mészsók (elsősorban CaCO_3) együttese. A csigák héjában – egyes fajok kivételével – gyöngyházréteg nem alakul ki, így a csigahéj kétrétegű. A külső a conchyolinból álló pigmentált héjhártya (periostracum). Ez az idősebb állatokon részben lekophat; ilyenkor a csiga héja kifehéredik. A belső a prizmás réteg (ostracum), amely trigonalis és rombos rendszerű calcit- és aragonitkristályok keskeny oszlopaiból, ún. fonalaiból áll. Közöttük vékony conchyolinlemezek, szerves vázmaradványok vannak. A köpenyszegély mészmirigyei termelik azt a pórusokkal ellátott mészlemezt (epiphragma) is, amely a ház szájadékát összefűzi, a nyugalmi periódus kezdetekor elzárja. Rajta keresztül a szükséges és minimális gázcsere természetesen végbemegy. A csigaház lezárása előtt az állat beássa magát a talajba.

Az emésztőszervek

Az emésztőkészülék a fej elülső-alsó részén elhelyezkedő szájnnyílással kezdődik, amelyet a felső, alsó és oldalsó ajkak vesznek körül. A szájnnyílás a terjedelmes szájúregbe vezet, amelyet hártavékony kitines borítás bélel. A szájfenék mozgatható izmos kitüremkedése a csigákra jellemző radulapárna vagy nyelv. Felszínén található a kitinből álló reszelő (radula), mely jellemző alakú és elhelyezkedésű fogazatot hordoz. A radula és annak fogazata fajspecifikus; a fogyasztott táplálékhoz történt alkalmazkodás eredményeképpen formálódott. A radula a szájúreg hátranyúló, vakon végződő ágában (diverticulumában), a radulatasakban keletkezik. A radula képződése kopásának megfelelően folyamatos. A radulapárna bázisát porcszerű (chondroid) szövet képezi. A szájúreg felső részében, elmeszesedett kitinből álló barna, félhold alakú lemez, az állkapocs (maxilla) helyezkedik el, mely a radulával együtt a szájúreg kitinbélésének speciálisan megvastagodott része. A szájúreg, a radula és az állkapocs mozgásait kiegyénült izmok működése teszi lehetővé. Amikor az állat enni akar, raduláját és a vele szemben álló állkapcsot előrenyújtja, majd a táplálékot (pl. egy levél szélét) állkapcsával a radulára szorítja. Mikor a nyelés megindul, a visszahúzó fogazott felszín a levél egy részét leszakítja, "lereszeli". E folyamatok sorozatos ismétlődésének eredményeképpen a szájúregbe már felaprított táplálék kerül. A táplálékfelvételen szerepe van a szájúreg és garatizomzat szivattyúzó mozgásának is. A garat (pharynx) a szájúreg felső-hátulso boltozatáról kiinduló, rövid, izmos falú cső, mely a gyengébb izomzatú, redőzött nyelőcsőbe (oesophagus) megy át. A garat/nyelőcső határon szájadzik be a gyomor mellett található két nagy nyálmirigy vezetéke. A nyál pH-ja lúgos, benne keményítóbontó amiláz van. (A ragadozó csigák nyála savas kémhatású, és fehérjebontó enzimeket, sőt esetenként mérget tartalmaz.) A nyelőcső az orsó alakú és fokozatosan táguló egyszerű gyomorba (gaster) vezet, melynek jellegzetes barna színét a falán áttetsző emésztőnedvek okozzák. Feladata a táplálék és az emésztőfermentum tartalmú gyomornedv összekeverése. Bizonyos forrásmunkákban begynek is nevezik ezt a részt. az ún. vakbél (coecum), amely a táplálék osztályozására és a középbéli mirigybe, ill. a bélcsőbe való továbbítására szolgáló, kissé tágult szakasz. A középbéli mirigy összehúzódásai következtében, a középbéli mirigy vezetékén és a coecumon keresztül emésztőnedvek jutnak a gyomorba, majd az emésztőnedvekkel összekeveredett táplálék a hepatopancreas vezetékébe szívódik vissza. Egy idő után ez a massa újra a vakbélbe és a gyomorba jut. A folyamat többszöri megismétlődése oda vezet, hogy a gyomortartalom részecskénagyság szerint osztályozódik, részben megemésztődik. A finomszemcsés anyag a középbéli függelék kisebb átmérőjű vezetékébe, végül pedig végkamrába is bejut, ahol a tápanyagok felszívódnak, ill. fagocitálódnak. A durvább szemcséjű anyagok (nyálkával borítottan) a középbéli mirigy nagyobb átmérőjű vezetékétől kiinduló csillós barázdák segítségével a vakbélen keresztül a hepatopancreasban kanyargó középbélbe jutnak. A vakbél két csillós barázdája a középbél kezdeti szakaszában csővé zárul, a béltartalmat – annak továbbítását megkönnyítendő – összepréseli. A középbéli mirigy (más néven középbéli függelék, hepatopancreas) a ház felső kanyarulataiban foglal helyet. Terjedelmes, sötétbarna színű, bonyolult szerkezetű, csöves mirigy, mely egy nagyobb és egy kisebb lebenyből áll. A kiszélesedő, zsákszerű végkamrák falát izomelemek veszik körül, melyek fontos szerepet játszanak a vezetékeken bejutó gyomortartalom továbbításában. A középbéli mirigy különböző sejtípusai révén részt vesz az emésztőnedvek, különféle enzimek termelésében, fontos szerepe van a tápanyagok felszívódásában, ill. fagocitózisában (emésztősejtek). Átalakítja, metabolizálja a felszívott anyagokat, kialakítja a majd a vesékben kiválasztandó bomlástermékeket (excretios sejtek), és kalciumraktáráként is szerepel (Ca⁺⁺-raktározó sejtek). A mirigy által felszívott tápanyagok egyrészt a haemolymphába kerülnek, másrészt a középbéli mirigy hámsejtjeiben

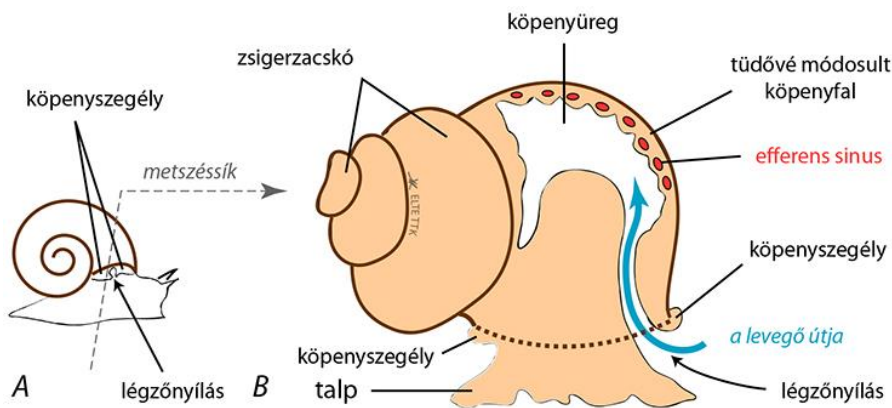
(zsírok, fehérjék, kalciumsók), ill. mirigyvégkamrái közti hólyagos kötőszöveti sejtekben (glikogén) raktározódnak. A középbél a gyomortól az utóbélig terjedő bélszakasz, amely a középbéli mirigy állományában számos kanyarulatot ír le. Rajta dorsalisán kisméretű typhlosolisredő húzódik végig, egészen az utóbél határáig. A középbélben szívódnak fel a zsírok, a szénhidrátok és a víz egy része. A kiürülő salakanyagot nyálkával vonja be. Az utóbelet egy gyűrű alakú (sphincter) izom választja el a középbéltől. Izomrétege erősebb, hámrétege viszont alacsonyabb, mint a középbélé. E szakasz fejlett csillózata és annak erőteljes sodró mozgása szerepet játszik a faeces eltávolításában. Az anus a légzőnyílás közelében nyílik a testfelszínre, a faeces rajta keresztül távozik a szabadba.



Éticsiga belső szerveinek elhelyezkedése a fejben, a lábban és a zsigerzacskóban.

A légszőszerv

Tüdőscsigákon a köpenyüreg vékony falából ún. tüdő (pulmo) alakul ki. Belső felszínén felületnagobbító lécek vannak: ezekben futnak a tüdő erei. A légzőfelületet nagyszámú nyálkamirigy váladéka tartja állandóan nedvesen. A nedves légzőfelület a gázcsere szempontjából nélkülözhetetlen. A levegő a körülményeknek megfelelően változtatható méretű, kerekded légzőnyíláson (pneumostoma) keresztül jut a tüdőbe. Belégzés (inspiratio) során a köpenyüreg feneke – azaz a testfal egy részlete (diaphragma) – izomzatának kontrakciója következtében lesüllyed, a köpenyüreg kitágul, a nyomás csökken: a levegő beáramlik, ezután a légzőnyílás zárul. Kilélegzéskor (expiratio) a diaphragma elernyed és felemelkedik. A fellépő nyomásnövekedés miatt az elhasznált levegő az ismét megnyílt pneumostomán keresztül a szabadba áramlik. Ha az állat a házából kibújik a belélegzett levegő térfogata nagyobb, mint amikor a házában tartózkodik. A környezet oxigénkoncentrációjának csökkenésekor, az állat kibújik a házból, így próbál nagyobb mennyiségű levegőt beszívni, és ezzel több oxigénhez jutni. Ha a csiga a házába visszahúzódik, a köpenyszegély és a légzőnyílás a szájadékban felszíni helyzetben marad, ezzel biztosítja levegővételét.



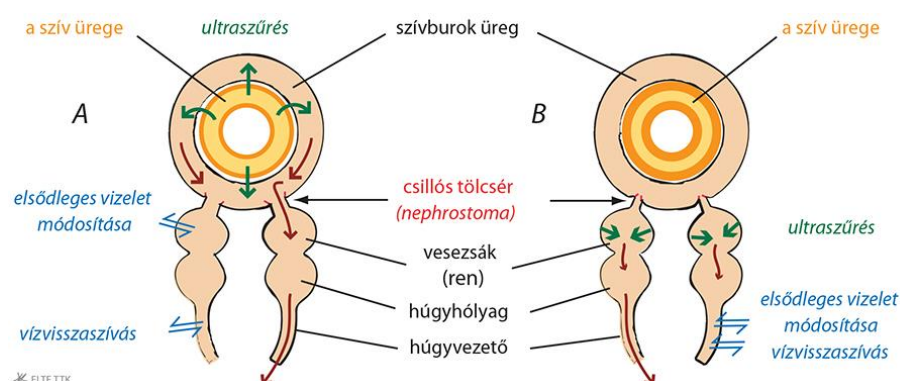
Az éticsiga légzőszervének elhelyezkedése és a légcseré.

A keringés és a testüregviszonyok

A csigák nyitott keringési rendszerének központja a szívburokban (pericardium) elhelyezkedő szív (cor), mely szorosan a köpenyhez simulva, a vese mellett fekszik. A pericardium ürege a coeloma egy elkülönült része. A szív egy pitvarból (atrium) és egy kamrából (ventriculus) áll. A pitvar vékonyabb falú, mint az izmosabb kamra. A haemolympha a pitvarból a pitvar-kamrai (atrioventricularis) nyíláson keresztül ömlik a kamrába. A pitvarba történő visszafolyást két félhold alakú (zsebes) billentyű (valvula semilunaris) akadályozza meg. A szív ingerképzése izom eredetű (myogen), de idegi szabályozása is van. A köpenydúcból serkentő, a zsigerdúcból pedig gátló idegrostokat kap. A szív működés frekvenciája a külső hőmérséklet függvénye: 17°C-on pl. 10–20-at ver percenként. Magasabb hőmérsékleten a frekvencia nő, alacsonyabb hőmérsékleten pedig csökken. A szív kamrából egyetlen vastag ér lép ki, az aorta, mely oxigénben dús vért szállít a testbe. Szájadékában zsebes billentyűt találunk, ez biztosítja a vér egyirányú áramlását. Az aortából röviddel a szívből történő kilépése után egy ún. " májartéria" (a. hepatica) ered, mely a hepatopancreas, a középbél és a hímnős mirigy felé küld ágakat. Az aorta ezután a fej irányába fordul, a belőle kilépő ágak látják el oxigénben dús haemolymphával a test különböző részeit és a belső szerveket. A kisebb artériákból a testfolyadék részben egyes szervek falát behálózó kapilláris-hálózatokon keresztül, részben közvetlenül a szövetközi terekbe (lacunák, sinusok) jut, itt megtörténik a gáz- és anyagcsere. A lacunákba került haemolympha áramlását a szíven kívül elsősorban a testfalizomzat kontrakciói biztosítják. A lacunákból a haemolympha a vénás rendszerbe kerül. A láb vénái három, egymással anastomizáló ágon keresztül a tüdőt körülvevő vénás gyűrűbe (circulus venosus) torkollanak. Ennek jobb oldali részébe szájadzik a zsigercsákóból jövő, s a kanyarulatok pereme mellett lefutó vena magna. A tüdő vénás hálózata a circulus venosusból ered. A rajta átáramló vér CO₂-ot ad le, O₂-t vesz fel, majd a tüdő tengelyében futó tüdővénába (vena pulmonalis) kerül, mely a szívpitvarba torkollik. Sajátos a vese vérellátása. Artériás vérenek egy részét ugyanis közvetlenül a tüdőből kapja. Másrészt artériákat kap a gyomor-béltraktus artériás rendszeréből is. Az artériás vér a vese és az utóbél között levő vesesinusba ömlik; innen kerül a vese állományába. A vesét elhagyó vénás vér a v. pulmonalisba jut, mely tehát a szívhez enyhén " kevert" vért szállít. Az éti csiga haemolymphája a benne oldott réztartalmú haemocyanin nevű gáztranszportáló vegyülettől kékes színezetű. A haemolymphában jelen levő amoeboid " vérsejtek" nem szerepelnek a gázcsereben, a sejtes (celluláris) immunválaszban játszanak szerepet.

A kiválasztás és az ozmoreguláció

Az éti csiga kiválasztószerve a világosbarna színű páratlan vese (ren), mely módosult metanephridium. A köpenyüregben, szorosan a szívburok mellett foglal helyet és négy részre tagolódik. A renopericardialis vezeték a coeloma eredetű szívburoküreg és a vese ürege között létesít kapcsolatot, és a szívburoküregben csillós tölcsérral kezdődik. A vizelet bizonyos komponensei a puhatestűek többségében, így a vízcsigákban is, a szívburok (pericardium) falán keresztül ultrafiltrálódnak a haemolymphából a pericardium üregébe; innét a renopericardialis vezetéken keresztül jutnak a vesébe. A szárazföldi csigákban a most leírt részek nem szerepelnek a vizeletképzésben, a renopericardialis vezeték pedig igen szűk. Funkciójuk a kiválasztás szempontjából tisztázatlan és kérdéses. A vesezsák egy kötőszövetes tokkal burkolt, üreges, belülről redőzött falú képlet, a kiválasztószerv legnagyobb részét ez teszi ki. A vesezsák ürege a coeloma egy speciális részének, az ún. nephridialis coelomának felel meg. A redőkben haemolympha-sinusok húzódnak, falukat vékony kötőszöveti rétegen ülő kiválasztó, ún. exkréciós hám borítja. Rajta, ill. a sejtjei közötti rekeszes desmosomákon keresztül ultrafiltrálódik a haemolympháéval megegyező ozmotikus koncentrációjú (izoozmotikus), fehérjementes vizelet. A hámsejtekben, elsősorban száraz időszakokban és télen, a testfolyadékból kiválasztott anyagok szemcsék (konkrementumok) formájában raktározódhatnak, és időnként a vesezsák üregébe jutnak. Anyagukat a fehérje-anyagcsere végtermékei, pl. húgysavas sók képezik. Az elsődleges (primaer) húgyvezető a vesezsák falából származó vékony cső, amelynek fala gyengén vagy egyáltalában nem redőzött. A rajta áthaladó vizeletből itt történik a víz és az ásványi sók visszaszívása. A másodlagos (secundaer) húgyvezető az előzőnél vastagabb falú. Sejtjei nyálkás váladékot termelnek, amely a konkrementumok kiürítését könnyíti meg. Területén csak vízvisszaszívás történik, mely a mindenkori vízszükséglet függvénye. Működésére a köpenydúcbban termelődő, vízháztartást szabályozó hormonok hatnak (lásd később!). Száraz időben a vízvisszaszívás 100%-os is lehet, vagyis a csiga vizelet nem ürít. A csigák még testük víztartalmának 50%-át kitevő vízvesztést is képesek elviselni! A csiga vízforrása egyrészt a nedves táplálék, de vízszükségletének zömét az állat bőrén keresztül fedezi. A bőr nyálkamirigyének váladéka erősen nedvszívó, a víz a nyálkaréteg közvetítésével a mirigyek nyílásán át jut a testbe.



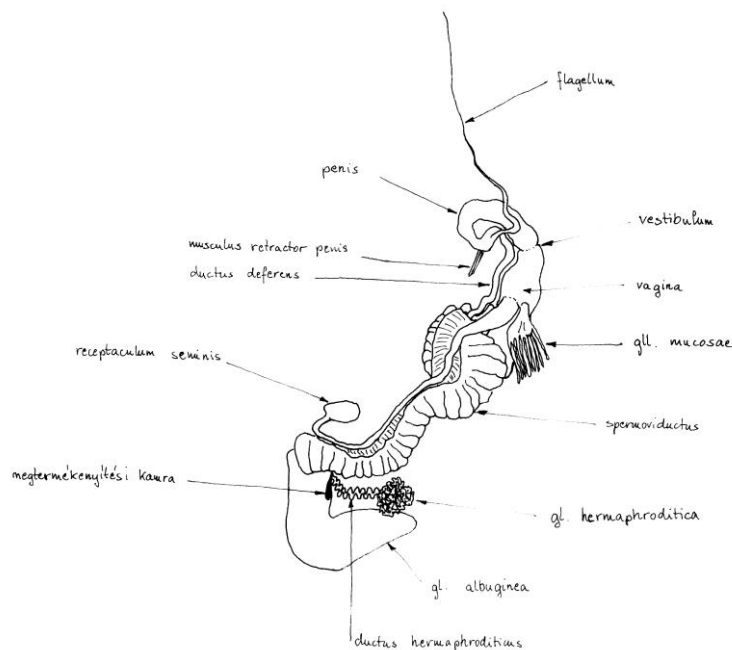
Vízi és szárazföldi körülményekhez adaptálódott puhatestűek ozmoregulációja.

Az ivarszervrendszer és a szaporodás

Az éti csiga hímnős állat. A középbéli mirigybe ágyazódó kisméretű, sárgásfehér színű hímnős mirigyben (glandula hermaphroditica vagy ovotestis) termelődnek az ivarsejtek. A spermiumok keletkezése az állat aktív időszaka alatt gyakorlatilag folytonos, csak a peterakás idején szünetel.

A hideg és az állat számára inaktív, ún. hibernációs időszakokban az ivarsejtek termelése leáll, de ilyenkor is maradnak érett spermiumok az ovotestisben és a ductus hermaphroditicusban. A hímnős mirigyből kiinduló, szerpentinszerűen lefutó hímnős vezeték (ductus hermaphroditicus) az ún. megtermékenyítési kamrába torkollik. A ductus hermaphroditicus feladata a saját spermiumok raktározása. Csak akkor ürül ki, ha az állat párzik vagy ha petét rak. A megtermékenyítési kamra a terjedelmes fehérjemirigybe ágyazódik. A kamra proximalis, elkeskenyedő, kivezető szakaszába igen kis átmérőjű (csupán néhány sejtsor szélességű), vakon végződő csövecskék, a párzótárs spermiumainak tárolására szolgáló spermatheca-zsákok nyílnak. A belőlük kiszabaduló spermiumok révén a megtermékenyítési kamrában történik a fertilisatio. A fehérjemirigy (glandula albuginea) az ontogenezis során két telepből fejlődik, melyek később összeolvadva egységes, belső vezetékek nélküli szervet alkotnak. Feladata a megtermékenyített petesejtek fehérje- és galaktóztartalmú burokkal való ellátása. A megtermékenyítési kamrából kilépő szűk kamravezeték egy rövid szakaszon a fehérjemirigyben halad tovább, majd megvastagodva, a fehérjemirigyet elhagyva pete-ondóvezetőként folytatódik. A pete-ondóvezető (spermoviductus) két párhuzamos fekvésű, egymással egy keskeny hosszszanti résen át közlekedő (az egyedfejtődés során egymástól nem teljesen szeparálódott) csőből áll. A nagyobb átmérőjű a méhszerű rész (pars uterica), melynek mirigyekben gazdag fala erősen redőzött, tágulékony. A párzást követően itt törnek felfelé a párzótárs spermiumai. Peterakáskor itt haladnak lefelé a megtermékenyített peték, miközben nagy víztartalmú, nyálkás anyag, majd mész- és fehérjetartalmú petehéj rakódik rájuk. A szűkebb lumenű prostataszerű cső (pars prostatica), teljes hosszában egy szalagszerű mirigyesszövetbe ágyazódik; párzáskor benne szállítódnak az epiphallus felé (lásd alább!) a saját spermiumok. A mirigyesszalag váladéka prostataszerű funkciót kölcsönöz az ivarvezeték e részének. (Mint ismeretes, az emlősökben a prostata váladéka adja az ondóváladék jelentős részét, innét ered a megnevezés.) A pars prostatica a pete-ondóvezetőről a fej magasságában leválva önálló csővé, ondóvezetővé (ductus deferens) alakul. A penishez közel fala mirigyessé válik, megvastagodik, ez a szakasz az ún. penis előtti rész vagy epiphallus. Közvetlenül a párzás előtt benne gyűlnek össze és raktározódnak az állat saját spermiumai. Az epiphallus mirigyei fehérjetartalmú váladékot termelnek, mely a spermiumok körül megszilárdulva képezi a spermiumtartó tokocskát (spermatophora). Az epiphallushoz kapcsolódik az ún. ostor (flagellum), melynek szintén megkeményedő fehérjeváladékából képződik egy, a spermatophorához kapcsolódó, hosszú és rugalmas, ostorszerű függelék. A spermatophora a testből teleszkópszerűen kitolható penisen át jut a párzótárs ivarszervébe. A sikeres párzás feltételeként a penis duzzadását, a vestibulumból, majd az ivarnyílásból való kiemelkedését és felkeményedését a penis erectilis szövetébe ágyazott izmok és a beáramló haemolympha tényleges és nyomásnövekedése okozza. A hímvessző bázisához a columellaris izomzatból lehasadt penis visszahúzó izom (m. retractor penis) fut, amely a párzás befejeztével visszahúzza a penist az állat belsejébe. A ductus deferensnek a spermoviductusból történő kiválása után a pars uterica rövid, tágas petevezetőként (oviductus) ferdén torkollik a hüvely (vagina) proximalis szakaszába. Innét ágazik ki – a hüvely egyenes folytatásaként – egy hosszú vezeték, mely egy kötőszövetes hártárával rögzül a spermoviductushoz és azzal majdnem a fehérjemirigyig együtt futva éri el a kis, pirosas, gömbölyded párzótáskát (bursa copulatrix). (Régebbi könyvekben ez a struktúra receptaculum seminis néven szerepelt, ui. tévesen úgy gondolták, hogy funkciója a párzótárs spermiumainak raktározása.) A bursa emésztőenzimeket termelő szekréciójának hatására minden, a bursa üregébe kerülő anyag megemésztődik, majd felszívódik. Ez a sorsa a párzás után a bursa vezetékén át ide felnyomuló spermatophorának is. (Előfordul, hogy a bursa copulatrix vezetékén egy rövid, vakon végződő, üreges kinöves, diverticulum van; ennek funkciója tisztázatlan.) A spermatophora megemésztődése után a

párizótárs spermiumai kiszabadulnak a tokból, nagy hányaduk ugyancsak elpusztul, de az épen maradtak a bursavezetéken, a vaginán, majd a spermoviductus pars utericáján keresztül haladva eléri a fehérjemirigyet és a spermathecákban raktározódnak. A vaginába nyílnak a nyíltok (bursa teloris) és két vezetékkel az ujj alakú mirigyek (glandulae mucosae) is. A nyíltok vastag, hengerded, izmos falú szerv, mirigyei hegyes méasztút, a " szerelem nyilát" (spiculum amoris) termelik. A penis és a vagina rövid, közös kivezetőcsöve, az ivarpitvar (vestibulum) a jobb oldali hosszabb tapogató alatt, az ivarnyílással nyílik a külvilágba. Párizáskor – május–július folyamán – a hosszú előkészítő fázis alatt, a vestibulum részlegesen kitűződik, a nyíltok izomzata kilöki a „szerelem nyilát”, miközben felületére ömlik az ujj alakú mirigyek váladéka. E váladék anyagai átadódhatnak a párizótársnak, ha a nyíltokból kinyomulva, majd kiszakadva a spiculum amoris annak testébe fűződik. A tényleges kopuláció alatt az erectált penis a partner vagináján keresztül a bursavezeték torkolatába illeszkedik. A penisből kipréselődött spermatophora a párizótárs bursavezetékén át annak bursa copulatrixába jut, ahol nagyobb részét megemésztődik (a felszabaduló, majd felszívódó anyagoknak szerepük lehet a peteérés, peterakás szabályozásában). A kiszabaduló hímivarsejtek a már említett útvonalon (bursavezeték, vagina, a spermoviductus pars utericája, megtermékenyítési kamra) a spermathecákba kerülnek és a megtermékenyítésig itt is maradnak. A megtermékenyített, tartalék tápanyagokkal és a peteburkokkal körülvett, kb. 6 mm átmérőjű peték számára a csiga lyukat és a talajba és ide rakja le őket (egy-egy alkalommal 40–60 darabot). Az embrionális fejlődés a peteburkon belül 25–26 nap alatt zajlik le. Az éti csigának szabadonélő lárvalakja nincsen. A pete barázdálódása spirális, a keletkező blastomerák között jelentős méretbeli különbség nincsen. A gastrula jellegzetes embrionális képződményeket (fej- és láb- hólyag) fejleszt. A fejhólyagban szikanyag van, benne alakul ki a mesoderma, emellett fontos szerepe van az embrió légzésében is. A láb- hólyag embrionális keringési szerv, benne helyezkedik el a lárvaszív. A láb- és a fejhólyag határán jelenik meg a héjmirigy, mely létrehozza a héj kezdeményét. Kialakul az egyszerű lefutású bélcső és a hepatopancreas kezdeménye, a szájjüreg, benne a radulasakkal. Az embrionális kiválasztószerv tipikus protonephridium. A metamorfózis a fejlődés utolsó napjaiban zajlik le, amikor gyorsan eltűnnek a lárvális, és kialakulnak a végleges szervek. A kikelést követően még 8–10 napot a fészeküregben töltenek a kis csigák, míg héjuk a mészlerakódás következtében kellően megerősödik.





Az idegrendszer

A központi idegrendszer

Az idegrendszer erősen központosodott. A viszonylag nagyméretű idegdúcok a garatideggyűrűben csoportosulnak. Az agydúc a garat felett, a többi dúc pedig szorosan összetömörödve a garat alatt helyezkedik el. Az említett dúcokat erős és vastag kötőszövetes borítás fedi, ezért az alább felsorolt részek jól, csak e burorendszer eltávolítását követően különíthetők el egymástól. A páros agydúcnak (ggl. cerebrale) négy lebenye van: a pro-, a meta, a post- és a mesocerebrum. A mesocerebrumtól eltekintve mindegyiknek külön, saját neuropilemája (synapsisokban gazdag integratív rostállománya) van. Ez a tagolódása nem általános, csak egyes előlkapolttyúsokra, továbbá a nyelesszemű tudóscsigákra jellemző. A procerebrum, az agydúc elülső karéja, elkeskenyedve a tapogatóidegben (n. tentacularis) folytatódik, amelyen distalisan nagy ganglion (ggl. tentaculare) ül. Neuronjai idegzik be a tentacularis érzékszerv-komplexum döntően kemoreceptoros sejtjeit. A ganglionban neuroszekréciós sejtek is vannak, amelyek a hormonális rendszerhez tartoznak. Ugyancsak a protocerebrumba fut be a szemekből érkező látóideg (n. opticus) is. A procerebrum fontos sensoros (látó- és szagló-), továbbá asszociációs központ. A metacerebrum az agydúc a procerebrum és a mesocerebrum mögötti állománya. Részt vesz a kemoszenzoros információk feldolgozásában, de kap rostokat a lábdúcából (mozgás- és talpérzékelés), ill. a köpenydúcából (légzőmozgások) is. A postcerebrum a metacerebrumtól caudalisan helyet foglaló agydúci terület. Belőle ered a két agydúcfelet összekötő commissura cerebralis. Idegsejtjeiből a láb- és a köpenydúcba húzódó pályák erednek. A mesocerebrum az agydúc középső karéja. Innen lépnek ki az ellenkező oldali agydúcba húzódó commissuralis pályák bizonyos elemei. Részt vesz az ivarszervek innervatiojában is. Az éti csiga központi idegrendszerében óriásneuronok is találhatóak. Ezek egy része gyors ingerületvezetésű interneuron. Az agydúcból összesen 10 pár ún. agyideg indul ki, melyek az előbb felsoroltakon kívül a szájüreg izomzatába, az ajkakba, valamint a párzószervbe vezetnek. Az agydúc fentebb említett kapcsolatai miatt igen fontos érző- és koordinációs központ. A belőle kiinduló impulzusok szerepet játszanak az egész idegrendszer irányításában, de motoros idegei révén néhány szerv működését közvetlenül is irányítja. A ggl.

cerebrale szöveti szerkezetét tekintve olyan, mint a gerinctelen állatok idegdúcai általában; idegsejtjei a dúc felszínéhez közel helyezkednek el, a neuropilema centrális helyzetű. Minthogy ezek a neuronok szokatlanul nagyok, és jellemző, meghatározható helyeiken könnyen felkereshetők, ingerelhetőek, irthatóak stb., a csigák agydúca (idegdúcai) gyakran használt és igen érdekes kísérleti objektumok az idegrendszeri kutatásokban. A garatalatti dúcok külsőleg egységes képlet benyomását keltik. A lábduc (ggl. pedale) többek között a talp izomzatának kontrakcióit szabályozza, az agydúc gátló impulzusokkal befolyásolja működését. A zsigerdúc (ggl. viscerales) az emésztőkészüléket, és a szívet idegzi be. A köpenydúc (ggl. pleurales) a légzőmozgásokat szabályozza. A fali dúc (ggl. parietales) a légzőmozgások, a táplálékfelvétel, ill. a párázás szabályozóközpontja. A perifériás idegrendszer A perifériás idegrendszert az agydúcból és a garatalatti dückomplexumból kilépő vagy oda befutó idegek, továbbá ezek ágai és bizonyos ganglionok alkotják. A "vegetatív idegrendszer" központjának az agydúc előtt elhelyezkedő, s ahhoz idegekkel csatlakozó pofadúc (ggl. buccales) tekinthető (e struktúra rajzainkon nem szerepel). Az innen kiinduló idegek a száj- és garatüreget, a bélcsövet és a hepatopancreast idegzik be.

A neuroendokrin rendszer

A csigák bonyolult hormonális szabályozórendszerét az agydúc neuroszekréciós sejtjei, a hosszabbik tapogató ún. tentacularis komplexuma, azaz a tapogató idegdúcának (ggl. tentaculares) neuroszekréciós idegsejtjei, a pleuralis dúc hormontermelő idegsejtjei, valamint a hímnős mirigy belsőelválasztású sejtjei alkotják. Fentiek a vízvisszaszívódást serkentő antidiureticus hormon, a hepatopancreas és a bélcső, továbbá az ivarmirigyek kifejlődését, ill. a kifejlett ivarszervek működését szabályozó hormonok termelésében vesznek részt. Igen differenciált működésű és viszonylag jól ismert az ivari működések endokrin szabályozása. A hímnős tüdőcsigákban és így az éti csigában is, a spermiumok és a petesejtek érése nem azonos időben történik, így az önmegtermékenyítés genetikailag kedvezőtlen lehetősége kizárt. (A csigák egyes rendszertani csoportjaiban az önmegtermékenyítés a populáció egyedsűrűségének növelésében szerepet játszó folyamat.) Az ivarsejtek érésének szabályozását a tentacularis ganglionhoz kapcsolódó hormontermelő sejtek együttese (collaris mirigy) és a metacerebrum neuroszekréciós sejtcsoportjai, a medio- és a latero-, ill. a caudodorsalis testek hormontermelése szabályozza. A bonyolult hormonális kölcsönhatásokban továbbá szerepet játszik még az ovotestis hormontermelése is. A collaris mirigyben (rajzainkon egyetlen fekete collaris sejt képviseli) az állat hím jellegű életszakaszában peptid jellegű hím/male tentacularis faktor (MTF) termelődik. Ez az anyag serkenti a spermiumtermelést, egyben gátolja a peteérést, az ovulációt és a női jellegű járulékos mirigyek aktivitását. A metacerebrumban egy mediodorsalis és egy laterodorsalis kiemelkedés figyelhető meg, amelyek neuroszekréciós sejteket tartalmaznak. E sejtek axonjai részben a cerebralis artéria falán, részben a tentacularis ganglion kötőszövetes tokjának haemolympha-sinusain végződnek. Ez utóbbi két terület tehát, mint a hormontartalmú váladékot a vérnyirokba juttató neurohaemalis szerv funkcionál. A két test neuroszekréciós sejtjeinek aktivitása szoros korrelációt mutat a tavaszi spermiuméréssel: szerepük – feltehetően a collaris miriggyel karöltve – a hím gaméták fejlődésének stimulálása. A peteérést és ovulációt a metacerebrum egy hátrább fekvő neuroszekréciós centruma: a caudodorsalis test hormontermelése serkenti/szabályozza. A spermiumok (a peteérést megelőző) érési periódusában a caudodorsalis test peteérést stimuláló hormonjának termelését a tentacularis-komplexum (collaris mirigy) gátolja. A párázást követően bursa copulatrixban lebomló, a párázótarstól származó idegen eredetű (allo-) spermiumokból olyan hatóanyag(ok) szabadul(nak)

fel, amely(ek) a tentacularis gátlást blokkolja(k). A caudodorsalis test neurohormon termelése ekkor felszabadul a „tentacularis gátlás” alól, és meginduló hormonprodukcója peteéréshez és a petesejt kiszabadulásához (ovulációhoz) vezet. Egyidejűleg gátlódik a spermiogenezis. A gonadban hím és női jellegű steroid (testoszon és oestradiolszerű) hormonok termelődnek, amelyek visszahatnak (‘feed back’ szabályozás) az előbb említett központok működésére. A hímnős mirigy szövettanilag még nem azonosított sejtjei a járulékos ivarmirigyek (fehérjemirigy, pete-ondóvezeték mirigyei stb.) kifejlődését szabályozó hatóanyag(ka)t termelnek. A hímnős mirigy kiirtása (kasztráció, castratio) ui. e képletek visszafejlődését okozza. A tentacularis ganglion, feltehetően neuroszekrécios sejtjei által, az ivarműködésre kifejtett hatásán kívül befolyásolja még a középbéli mirigy működését és az intermedier anyagcserét is. A ggl. pleurale neuroszekrécios sejtjei a secundaer húgyvezetőben vízvisszaszívódást serkentő, azaz a vizeletürítést (diuresist) csökkentő, ún. antidiuretikus hormont termelnek. Az érzékszervek Mechanoreceptorok A tapogatókban, a fej, a talp és a köpenyszegély epidermisében sok nyúlványos tapintósejt (mechanoreceptor) van.

Az érzékszervek

Mechano- és kemoreceptorok

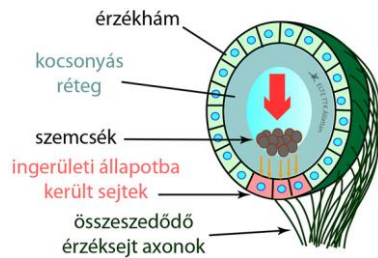
Kemoreceptorok mindkét tapogatóban előfordulnak. A hosszabbik tentaculumban helyezkedik el a tentacularis kemoreceptor komplexum. Ez a szövettani eljárásokkal azonosítható receptor area igen gazdag érzéksejtekben és szabad idegvégződéseiben. A tentaculum csúcsán és oldalán speciális mirigysejtek vannak, melyek váladéka egyrészt az egyes szaganyagok megkötését, másrészt a receptorelemek optimális működését biztosítja; a hosszabbik tapogató tehát a csiga ” szaglószerve”. A szaglóaferentációt a szaglóiideg (n. olfactorius) vezeti be az agydúcba. Az osphradium a test jobb oldalán, a köpenyüreg nyílása melletti, vakon végződő, egyszerű vagy elágazó bemélyedés. Kémiai érzékszerv, amely főként a vízi állatokban fejlett. A víz és a levegő összetételét, elsősorban O₂-koncentrációját érzékeli, a ggl. viscerale idegzi be.

Látószerv

A nyelesszemű tüdőscsigák hólyagszeme a hosszabbik tapogató csúcsán található. Saját fallal rendelkező gömb alakú képlet. A köztakaró hámrétege a szem felett átlátszó, ez az ún. külső szaruhártya (cornea externa). A szem saját falának a külvilág felé tekintő, „felső”, átlátszó rétege a belső szaruhártya (cornea interna). A szem belsejében tekintélyes nagyságú optikai elem, szemlencse (lens) van. A lencsét keskeny réteggént veszi körül az üvegtest (corpus vitreum). A lencse nem-sejtes szerkezetű váladékgömb, fókusztávolsága igen rövid. Jelenléte felveti annak lehetőségét, hogy az éti csigák esetleg alak vagy képlátásra is képesek, bár valószínűbb az, hogy a lencse a fénysugarak összegyűjtésével inkább a szem fényérzékenységét van hivatva növelni. A szem hátsó és oldalsó falát a pigment- és érzéksejtekből álló ideghártya (retina) béleli. A pigmentréteg – akárcsak a többi, más felépítésű szem esetében – biztosítja, hogy a fény csak meghatározott irányból tudjon a szembe lépni, egyben gátolja a szemben belüli és a látást zavaró fényvisszaverődéseket. A retina érzéksejtjeinek fényérzékeny részei (microvillusok) a beeső fény felé fordulnak. Az ilyen szemet fény felé forduló (everz) szemnek nevezzük. (Összehasonlításképpen lásd: a planáriák szemét!) A fejen levő érzékszervekből kilépő idegek az agydúcba, azon belül a procerebrumba húzódnak, feltehetően itt vannak az ingerületeket feldolgozó neurális központok is.

Egyensúlyérző szem

A **sztatociszták** (statocysta) a ggl. pedale felszínén elhelyezkedő kis, zárt hólyagocskák, melyek az állat helyzetérző (**gravitációs**) szervei. A kötőszöveti tokon belül egyrétegű hám található, amely nyúlványos érzékszálakból és támasztósejtekből áll. A hólyag belsejét kitöltő folyadékban kis mészcsepp (statolithok) vannak, amelyek elmozdulását az érzékszálak az állat testhelyzetének változ(tat)ásakor regisztrálják. A statocysta érzőidege a ggl. cerebraléba vezet.



A sztatociszta általánosított szerkezet.

Fogalomtár

6. Óriáscsótány (*Blaberus giganteus*)

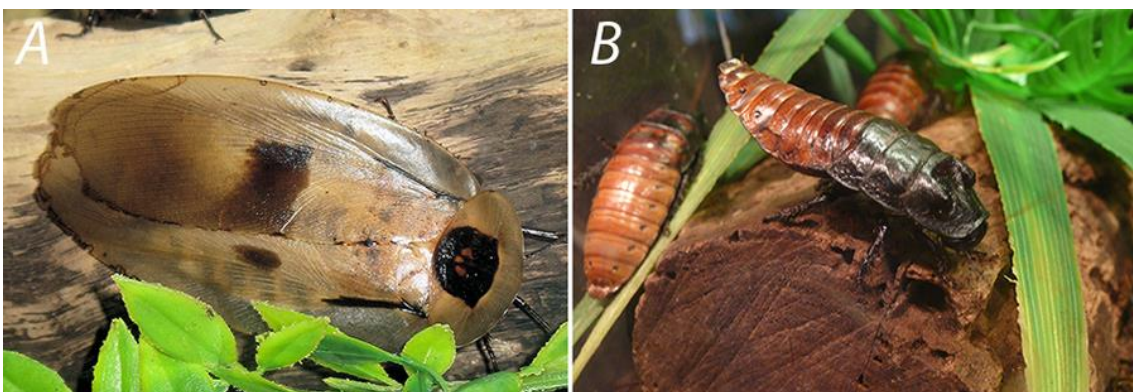
Az óriáscsótány az előzőekben megismert törzscsoport, a vedlő állatok (*Superphylum Ecdysozoa*) tagja, tehát náluk is megfigyelhető az ectodermalis eredetű hámszövet periodikus megújulása, azaz a **vedlés**. A csótányok ezen belül az ízeltlábúak törzsébe (*Phylum Arthropoda*), a rovarok osztályába (*Classis Insecta*) tartoznak. Ez az osztály több mint egymillió(!) fajjal büszkélkedhet, amely a ma élő leírt fajoknak csaknem a fele. Közös jellemzőjük a három testtáj (**fej, tor, potroh**), a kitines páncél, a három pár **ízelt láb** (*arthropodium*, görög *arthro-* mint ízület + *podium* mint láb) és az összetett szemek.

Mit tudhatunk a testfelépítésükkel kapcsolatban a „Jolly Joker” fejezetből?

1. Valódi szövetes, triploblasticus állatok;
2. Kétoldalian részarányosak, szelvényezett (heteronom metameria, tehát szelvényeik nem egyformák!);
3. Kevert testüregük (myxocoeloma) van;
4. Ósszájú állatok, bélcsatornájuk három szakaszra osztható.



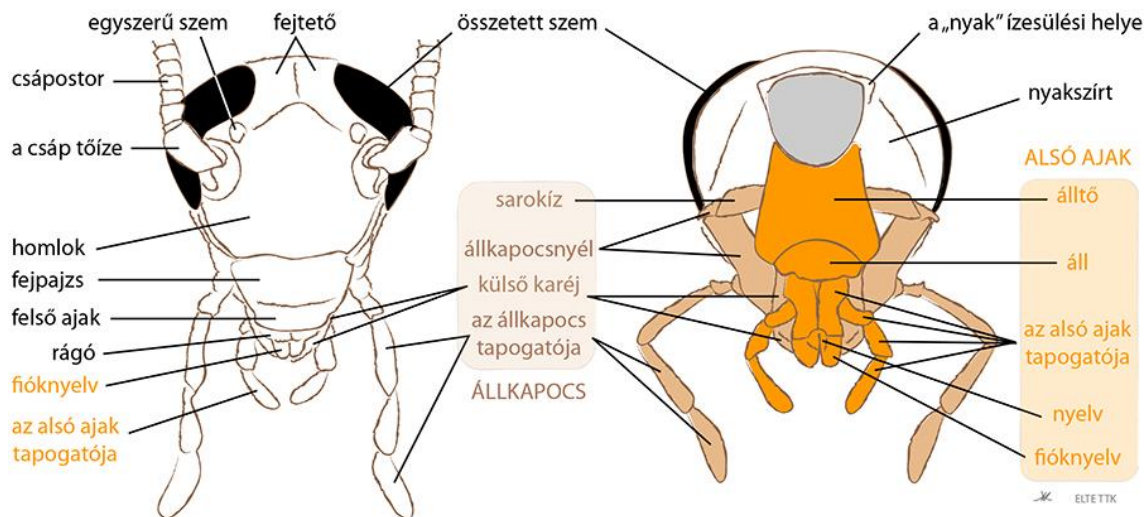
6.1 ábra. Hazánkban is előforduló kozmopolita csótányfaj a *Periplaneta americana*.



6.2 ábra. A gyakorlaton vizsgált fajok: **A**) óriáscsótány (*Blaberus giganteus*) és **B**) madagaszkári bütykös csótány (*Gromphadorhina portentosa*). Utóbbi fajnál az előtérben hím példány, melyen jól látszanak az első torszelvényen a bütykök, és az, hogy az állatnak nincsen szárnya.

Az óriáscsótány (*Blaberus giganteus*) a csótányok rendjébe (*Blattoptera*) tartozik. Ez az egyik legősibb rovarcsoport, főként sötétben aktív, mindenevő állatok a tagjai. Az óriáscsótány neve szó szerint óriás kártevőt (*blaberus* – kártékony, *giganteus* – óriás) jelent, de itthon szabadon nem

lásd a *Drosophila* modellállatot bemutató fejezetben!). Kivételt képez az előlnézetből jól látható felső ajak vagy labrum, mely nem ízeltlábszármazék (csak egy kitinlemez), így nem valódi szájszerv. (Valódi **szájszervnek** az ízeltláb-eredetű szerveket tartják, tehát a maxillákat, mandibulákat és az alsó ajkat, a labiumot). A 6.4 ábrán felismerhetjük a páros rágókat (mandibula), az állkapcsokat (maxilla) és a tapogatókat. A csápok a fejtök homlokszerű részén ízesülnek, tövükénél mozgatható, rugalmas kutikulát (cuticula), **ízületi (arthrodialis) membránt** találunk. A hosszú, fonalas szerkezetű **csápot (csápostor)** a hemolimfa (haemolympha) nyomása tartja mereven.



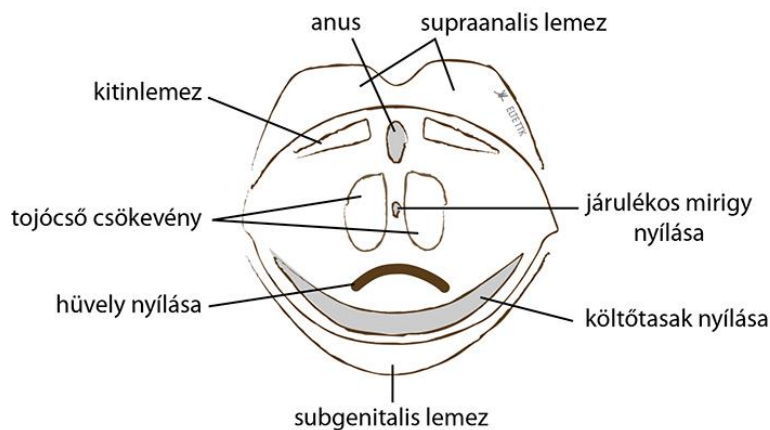
6.4 ábra. Bal oldalon csótány fejtökja előlnézetből. Felismerhetők rajta a fejtök elemei, a tapogatók, a csápok, illetve az egyszerű és az összetett szemek, valamint a szájszervek egyes részletei. A jobb oldali rajzon egy csótány fejtökját láthatjuk hátulnézetben, az állkapocs és az alsó ajak elhelyezkedésével és részeivel.

A **tor** három szelvény egyesülésével jött létre, ezek az **előtor (prothorax)**, a **középtor (mesothorax)** és az **utótor (metathorax)**. A torszelvények egymáshoz képest mozgathatóak, köztük arthrodialis membrán található. Mindhárom szelvény ventralis oldalán egy-egy pár lábat hordoz. Ezeken érdemes megnézni az ízeket, amelyek a láb tövétől sorrendben a következők: csípő, tompor, comb, lábszár és lábfej a tapadókorongokkal és karmokkal (6.3 ábra). Ezen felül az előtor dorsalis lemezéből jön létre az előtorpajzs, míg a középtoron az elülső, az utótoron pedig a hátulsó pár szárny fejlődik ki. Mindkét **szárny köztakaróként** jön létre, benne a fejlődés során tracheák, vérnyirokterek és idegek alakulnak ki. Ezek jellegzetes mintázatú hálózatot, **erezetet (nervatura)** képeznek más rovarokban is. (Ez a speciális mintázat fejlődésbiológiai modellként használható, lásd a *Drosophiláról* szóló fejezetben).

A **potroh** 11 embrionális szelvényből alakul ki. Négy kitinlemez védi minden szelvény négy oldalát, ezek a **háti lemez (tergit)**, a **hasi lemez (sternit)**, és a két **oldalsó lemez (pleurit)**. Köztük rugalmas kutikulát találunk, egymáshoz és az előttük-utánuk lévő szelvény lemezeihez képest is elmozdíthatóak (ez főleg a légzésnél fontos), teleszkópszerűen összetolható és nyújtható az állat potroha. Megjegyzendő, hogy a tor szelvényeinek kutikulája is hasonló szerkezetű, azonban a lábak és a szárnyak kialakulása miatt ez az alapfelépítés kevésbé figyelhető meg, mint a potroh területén.

A potrohvégét érdemes szemügyre venni, mert a boncolás itt kezdődik (a helyes kezdés alapozza meg a sikeres preparálást!). A supraanalis lemez alatt a középsíkban a **végbélnyílás (anus)**, ettől kétoldalt két kis kitinlemez található. Alattuk nőstényekben a **csökevényes tojócső**

maradványai figyelhető meg (ezek csak kis dombok, nem alkotnak megnyúlt csövet – járulékos mirigy nyílás közöttük). Ventralisan a **hüvely**, majd ez alatt a köztakaró betűródésként fejlődő **költőtásak** nagy nyílása helyezkedik el (6.5 ábra). Az embriók az őket körülvevő petetokban fejlődnek, amit az állat a költőkamrába helyez. Az altatás következtében ennek vége gyakran kitolódik a költőkamrából. A hímek potrohvégen a végbélnyílás alatt nem tojócső csökevény, hanem egy köztakaró-betűródés fejlődik, ami nyugalmi állapotban befogadja a több elemből álló párzószer-együttest (párzaskor az innen kiemelhető). (Altatott állatoknál előfordul, hogy ezek részben láthatóvá válnak.)



6.5 ábra. Nőstény csótány potrohvége a boncolás megkezdéséhez használt tájékoztató pontokkal.

A köztakaró és izomzat felépítése, a vedlés

A rovarok, így az óriáscsótány esetében is a köztakaró **külső vázként** funkcionál, tehát a mozgás passzív szerve is. Alapszabásában háromrétegű: legfelső rétege a **kutikula (cuticula)**, alatta az **epidermis** sejtsora, végül a testüreg felé az **alaphártya (membrana basalis)** rétege (6.6 ábra).

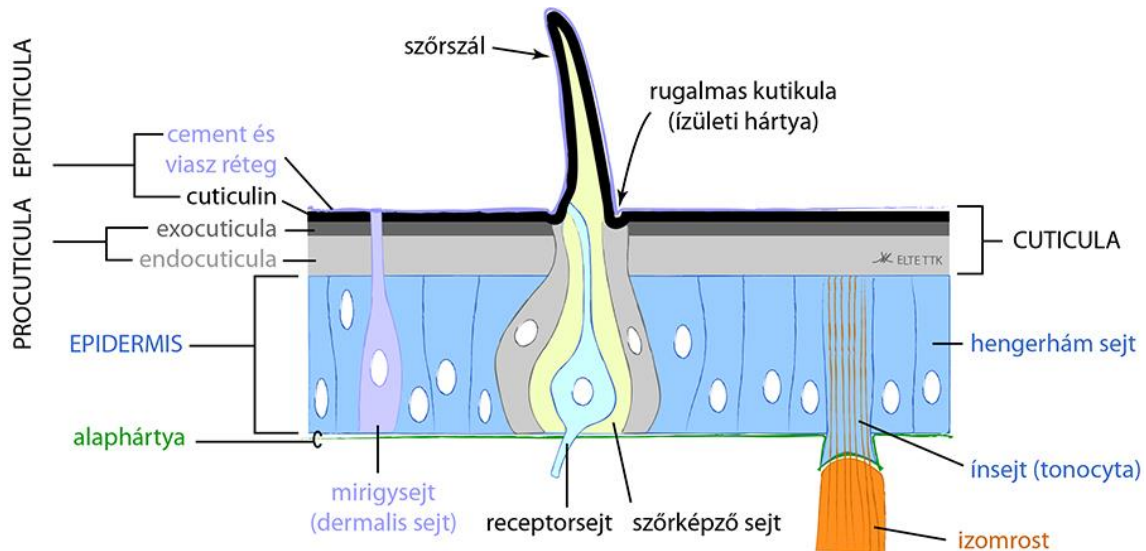
Maga a kutikula komplex, nem sejtes(!) réteg, mely legnagyobb részét fehérjeszálak és kitinmolekulák keresztkötésekkel stabilizált hálózatából áll. Az epidermis terméke, ehhez szorosan kapcsolódik. Két fő rétegét különböztetjük meg: a külső epicuticulát és a belső procuticulát.

Az **epicuticula** vékony, de rendkívül ellenálló része a köztakarónak. Legkívül **cementréteg**, alatta **viaszréteg**, legalul pedig egy **cuticulinlemez** alkotja. A cement- és viaszréteget az epidermisben található egysejtű mirigyek hozzák létre. Ez a két réteg adja tehát a kutikula legkülső borítását, **vízáróvá teszi a köztakarót (mindkét irányba!)**. A cuticulin az epidermis hámsejtjeinek fehérjeterméke, a kutikula mechanikailag és kémiaiilag legellenállóbb rétegét képezi (ez fontos a mikrobiális enzimekkel szembeni védelemben).

A **procuticula** adja a kutikula tömegének legnagyobb részét, teljes egészében az epidermis hámsejtjeinek terméke. A cuticulinlemez alatt találjuk külső rétegét, az **exocuticulát**, alatta pedig – közvetlenül az epidermis felett – a belső **endocuticulát**. Mindkét procuticula réteg fehérjeszálak és kitin szövetéből jön létre. Az exo- és endocuticulát egymástól csak mikroszkóp alatt különíthetjük el, különbség leginkább fehérjemennyiségükben és szerkezetükben van.

Maga az epidermis **egyrétegű hengerhámsejtekből** áll (régibbi neve hypodermis). Közéjük ékelődnek azok az egysejtű mirigyek (**dermalis sejtek**), amelyek kivezetőcsöve igen hosszú, teljesen a kutikula felszínére vezet (ide termelik a viasz- és cementréteget). Az epidermisben találjuk még az **ínsejteket (tonocytákat)**, melyek az izomelemekkel létesítenek kapcsolatot; illetve az érzékszerv-funkció létrehozásáért felelős sejteket (leírásukat lásd az érzékszerveknél!). A teljes

epidermis alatt **alaphártyát** találunk. Fontos megjegyezni, hogy kutikulát nemcsak a köztakarón, hanem minden ectodermális eredetű hámon (a tracheákon, az elő- és utóbél területén, az ivarutak egyes szakaszain) is megtaláljuk! Természetesen ezeken a helyeken a kutikula nem egyformán vastag, és a funkció függvényében módosul a felépítése.

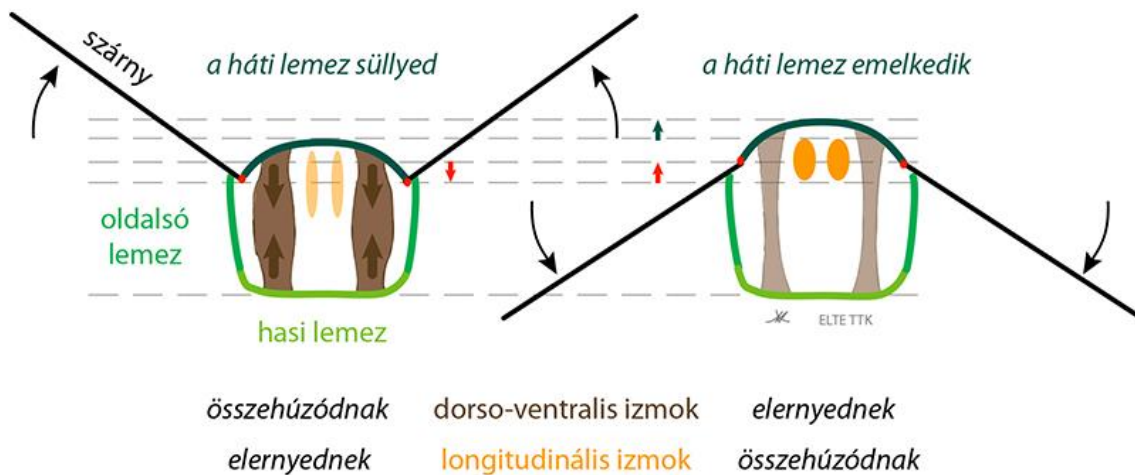


6.6 ábra. A rovarok köztakarójának szerkezete. Legkívül az igen vastag kutikulát találjuk, melynek két fő része a külső epicuticula és a belső procuticula. Alatta találjuk a kutikulát termelő epidermist, melyben a hámsejteken kívül számos specializálódott sejtípust is megfigyelhetünk (egysejtű mirigyek, ínsejtek, szőrképző sejtek). Az epidermis alatt alaphártyát találunk. A köztakaró össze köti az állatot a külvilággal, érzékszőröket is találunk a felszínén.

A külső váz nemcsak a köztakaró funkcióját látja el, hanem a mozgás passzív szerve is. A kutikulához az izmok nem inakkal kapcsolódnak, hanem a fent említett tonocyták segítségével vékony filamentumokon keresztül (6.6 ábra). A rovarok lárváinak izomzata leginkább a gyűrűsféregkéhez hasonlítható, hosszanti és körkörös lefutású izomrostok találhatóak meg bennük.

A kifejlett rovarokban a legtöbb szervnek saját, **kiegényült izmai** vannak. Fontos funkciója van a garat és az anus izomzatának (lásd emésztőszervek), a szájszervek izmainak, a Malpighi-edények és az ivarszervek izomzatának, illetve a legyezőizmoknak. A futólábak kiegészült izmai elengedhetetlenek a test mozgatásához, minden lábizületnek vannak saját izmai. A lábak előremozdításában például a torban eredő és a láb proximalis ízeiben tapadó izmok játszanak szerepet. (Érdekes megfigyelés, hogy a futómozgás során az állatok jellemzően mindig csak 3 lábukat emelik el a talajtól: az egyik oldali középső lábukat és a másik oldali elülsőt és hátulsót. Így a lent maradt három láb a lehető legstabilabb háromspontos alátámasztást biztosítja nekik – ez a fajta mozgás később a négylábú állatoknál is megfigyelhető).

A másik fontos mozgásformában, a repülésben a szárny csak passzív szervként szerepel, nincsenek saját izmai! A fel- és lecsapást a tor hosszában végighúzódnó **longitudinális** (hosszanti) **izomkötegek**, illetve a **hát-hasi** irányban húzódnó (tehát dorso-ventralis vagy más néven a tergiteket és sterniteket összekötő, tehát **tergo-sternalis**) **izmok** végzik (6.7 ábra). Ezen izomcsoportok feladata tehát a tor aktív alakváltoztatása, amely indirekt módon a szárny mozgatását eredményezi.



6.7 ábra. A rovarok repülésének mechanizmusa. A szárny felemelésekor a dorso-ventralis izomkötegek húzódnak össze, ezzel ellapítják az állat testét, így a szárnyak passzívan felemelkednek. Lecsapáskor a longitudinális izomkötegek lépnek működésbe, összehúzódnásukkal rövidebb lesz az állat, tergitei és sternitei távolodnak (a háti lemez emelkedik), a szárnyak passzívan lefelé mozdulnak.

A vedlés

Mivel a külső váz nem képes együttműködni az állattal, így azt időről-időre meg kell újítani: a régi kutikuláját ledobva az állat új, nagyobb méretű, akár az előző váztól minőségileg is sokkal különbözőbb vázat hoz létre. A vedlések között eltelt időszakot stádiumnak nevezzük. A rovaroknál többféle fejlődésmenettel találkozhatunk, ennek megfelelően a vedlések alatt végbemenő változások is különbözőek. A teljes átalakulással (**holometabolia**) fejlődő rovaroknál (mint például a *Drosophila*) a petéből kikelő lárva több (lárva→lárva) vedlés után bebábozódik és így kell ki az imágó. A csótányok félig átalakulással (**hemimetabolia**) fejlődnek. Ennek során a petéből a kifejlett állathoz nagyon hasonló alak (ún. **nimfa**) kell ki. A fejlődés során több nimfa állapot után alakul ki a fejlett **imágó**. Fontos megjegyezni, hogy a kifejlett állatok (tehát az imágók) már nem vedlenek.

A vedlés során az állat törekszik a takarékosagra: régi kutikulájának anyagait lebontja, felveszi és felhasználja őket az új kutikula létrehozására. Ténylegesen levedleni, eldobni tehát csak azt fogja a rovar, amit képtelen újrahaznosítani.

Maga a **vedlés (ecdysis)** egy négy lépésből álló folyamat (6.8 ábra). A vedlések szigorú hormonális szabályozás alatt állnak, amelynek irányítója a központi idegrendszer. A vedlés beindulása előtt, körülbelül a stádium közepén az epidermisben lévő hámsejtek élénk osztódásba kezdenek, hogy képesek legyenek a nagyobb testfelület beborítására.

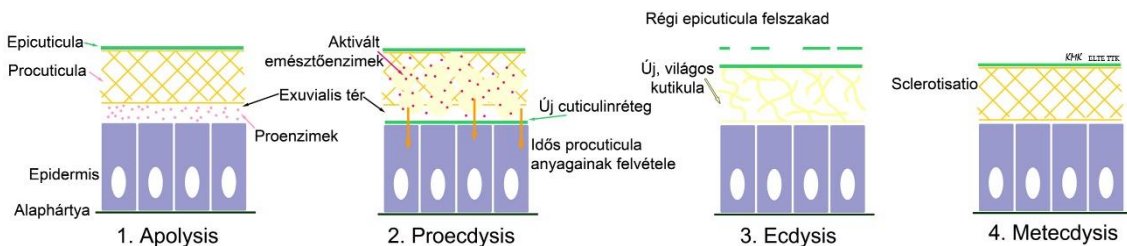
1) Apolysis

Az apolysis a vedlés bevezető lépése, a stádium utolsó egy-két napjában zajlik. Ennek során a hámsejtek ún. **exuvialis (vedlési) folyadékot** termelnek és választanak ki aktívan apicalis felszínükre. Ennek (és az előtte megindult élénk osztódásnak köszönhetően) a hámsejtek és a kutikula között kialakul egy rés, melyet **exuvialis térnek** nevezünk. (6.8 ábra). Az exuvialis folyadék nagyrészt inaktív előenzimeket (**proenzimeket**) tartalmaz, melyek (aktiválódásuk után) képesek a fehérjebontásra.

2) Proecdysis

Megindul az új kutikula termelése. Mivel a hámsejtek által előállított legkülső réteg a cuticulinréteg, ezért a sejtek ezt kezdik először szintetizálni (amely a később alátermelődő procuticula rétegek kialakulásával majd egyre feljebb tolódik). Az új cuticulinlemez feladata

kettős: egyrészt aktiválja az exuvialis térben lévő proenzimeket, melyek így megkezdik a régi kutikula fehérjéinek lebontását; másrészt – miután ez a kutikula legellenállóbb rétege – megvédi az epidermis sejtjeit az aktív bontóenzimektől. Az aktív bontóenzimek révén a régi kutikula anyagai lebomlanak. A hámsejtek (valószínűleg a cuticulinrétegen lévő pórusokon keresztül) képesek ezeket visszavenni, és mint építőköveket felhasználják az új kutikula termeléséhez. A régi kutikula nem teljesen bomlik le, hiszen felülről is lezárja az enzimek működési területét egy cuticulinlemez, a régi epicuticula alsó rétege. A régi és új cuticulinréteg közötti procuticula, ami a korábbi kutikula tömegének legnagyobb részét alkotta, viszont újrafelhasználásra kerülhet.



6.8 ábra. A vedlés folyamata vázlatosan.



6.9 ábra. Vedlő amerikai csótány. Jól látható, hogy a friss kutikula áttetsző, ezért az állat fehér. Kivehető a szív a potroh középvonalában és feltűnőek a pigmentált összetett szemek is.

3) Ecdysis

Ebben a fázisban az új kutikula cuticulinlemeze és teljes procuticula rétegének alkotóelemei már elkészültek, azonban ez az új váz még világos színű, hajlékony (6.9 ábra). Ezt az okozza, hogy a kutikula szilárdságáért felelős keresztkötések még nem jöttek létre, a vázat csak a kitin- és fehérjefonalak kusza hálózata alkotja. Ez azért jó, mert így az állat az aktuális testméreténél nagyobb külső vázat is létre tud hozni: trachearendszere segítségével „felfújja magát”, azaz légsöveit maximálisra tágítva létrehozza az elérhető legnagyobb testméretet. Eközben a régi kutikula megmaradt része, tehát a régi epicuticula felszakad és ezt ténylegesen levedli az állat.

4) Metecdysis

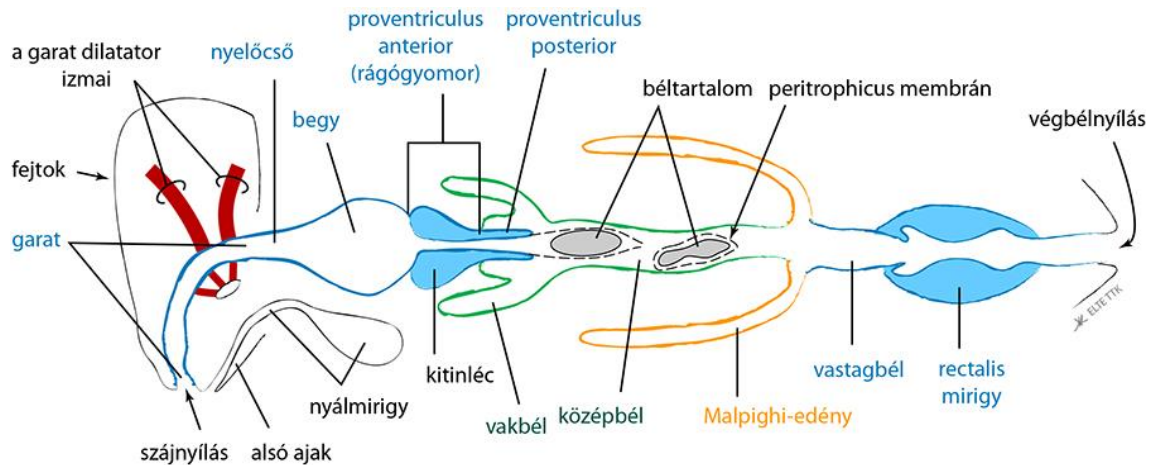
A tényleges vedlés utáni állapot, ekkor alakul ki az új, nagyobb méretű, szilárd váz. Ez a folyamat a megszilárdulás vagy **szklerotizáció** (**sclerotisatio**). Ez tulajdonképpen annyit jelent,

hogy a hámsejtek **keresztköti anyagokat** (kininszerű, azaz **kinoidalis vegyületeket**) termelnek, melyek bekötnek a kutikulában lévő fehérje- és kitinszálak közé, ezzel megszilárdítva a helyzetüket. Ez a folyamat pár órán belül lezajlik. A következő stádiumban pedig a rovar az új, nagyobb méretű vázában a nagyobb légterek rovására képes nőni.

Az emésztőszervek

A csótányok összajú állatok, tápcsatornájuk három szakaszból épül fel: elő-, közép- és utóbélből áll.

Az **előbél** teljes hosszában ectodermális eredetű hámval borított (tehát van kutikulabélése!). Funkcionálisan a szájníílás előtti térrel (**preoralis tér**) kezdődik, amit a szájszervek határolnak (ide ömlik a nyálmirigyek váladéka is; 6.10 ábra). A csótányok szájszerve rágó szájszerv, ami a rovarok szájszerveinek alaptípusa. A három pár **szájszerv** sorrendben: a **rágó (mandibula)**, az **állkapocs (maxilla)** és az **alsó ajak (labrum)**; 6.4 ábra). A rágó egy ízből áll, és erős izmokkal mozgatható. Feladata az aprítás, ennek megfelelően a rágók egymás felé néző felszíne fogazott. Az állkapocs és az alsó ajak több ízből áll, és tapogatókat is visel. Mindkettőn sok a szőrszál, így segítségükkel az állat folyadékot is fel tud venni. A tapogatókon sok a mechano- és kemoreceptor. A szájszervekhez **nyálmirigyek** kapcsolódnak (legnagyobb az alsó ajak nyálmirigye, ezt boncoláskor is megfigyelhetjük). A mirigyek váladéka egy közös **gyűjtőhólyagba** kerül, mely egy vezetékkel nyílik a preoralis térbe. A szájníílás a **garatba (pharynx)** vezet, melyhez a fejtok belső felszínéről eredő tágító (dilatator) izmok csatlakoznak, melyeknek a táplálék továbbításában van fontos szerepe. A garat a rövid **nyelőcsőben (oesophagus)** folytatódik, mely a tág üregű **begybe (ingluvies)** nyílik. Itt keveredik össze a táplálék a nyálmirigyek váladékával.



6.10 ábra. A rovarok emésztőszerveinek felépítése. Kékkel az ectodermális eredetű előbéli és utóbéli, zölddel az entodermális eredetű középbéli képletek. (A Malpighi-edények csíralemez-eredete változó a rovarokon belül, ezért sárgával jelöltük).

Az emésztőrendszer következő szakasza a **rágógyomor (proventriculus anterior** – a proventriculus valójában előgyomorot jelent, de ez téves elnevezés, mivel régebben a középbél tájékát hitték a gyomornak). A rágógyomor belsejében a gyomor üregébe beemelkedő kitines lemezeket találunk egymással szemben (ectodermális eredet!). A proventriculus anterior izmos falával képes a kitinléc közé került táplálékot aprítani, őrölni. Az előbél utolsó része a rágógyomor caudalis része (proventriculus posterior), mely gyűrűt formáló redőként beletűrődik a középbél kezdeti szakaszába. Fontos feladata a **peritrophic membrán** (*peri* – körül,

trophic – táplálkozással kapcsolatos) képzése. Ez a membrán egy kitin- és fehérjefonalak hálózatából álló burok, ami a gyomorból idekerülő táplálékadagot bevonja (minden adagot külön burokba „csomagol”, ez látszik a 6.10 ábrán is). Feladata, hogy a nagyobb szemcseméretű táplálékot a háló belsejében tartsa, így megvédi a középbél érzékeny hámját a sérülésektől. Csak az enzimek („befelé”) és az apró, finom, felszívható tápanyag jut át rajta („kifelé”). A táplálékcsomagot körülvevő peritrophic membrán az emésztés során sérül, tönkremegy, de addigra a béltartalom már lejut az utóbélbe. A membrán rendszeresen termelődik – a proventriculus posterior ectodermalis eredetű sejtjei pótolják, képzik újra.

A **középbél** (**mesenteron**) már entodermalis eredetű hámmal borított bélszakasz (ezért is jó, hogy a peritrophic membrán védi a felszínét). Ezen szakasz feladata emésztőenzimek termelése és a tápanyagok felszívása. A középbél kezdeti szakaszán vastos **vakbeleket** (**coecum**) találunk, melyek funkciója az enzimtermelő és felszívófelület növelése. A közép- és utóbél határát a Malpighi-edények becsatlakozása jelöli ki (részletes leírásukat lásd a kiválasztásnál!).

Az **utóbél** ismét ectodermalis eredetű hámmal bélelt bélszakasz, első része az ún. **vastagbél** (**colon**). Benne baktériumok segítségével cellulózbontás és kismértékű vízvisszaszívás zajlik. Az utóbél következő szakasza a **végbél** (**rectum**), amelynek a végső nyílása a **végbélnyílás** (**anus**). Ez saját izmokkal ellátott zárókészülékkel rendelkezik (az ábrán nem jelezzük). A rectum kitüntetett területe a **rectalis mirigy**, mely a vízvisszaszívás fő helyszíne. A szárazföldi rovarok rendkívül víztakarékos állatok, ez főleg a rectalis mirigy hatékony működésének köszönhető.

A zsírtest

A **zsírtest** (**corpus adiposum**) a rovarok egyik legnagyobb térfogatú szerve. Szinte az egész testüreget kitöltik a mesodermalis eredetű, fonalszerű zsírtestlebenyek. A zsírtest funkciója leginkább az emlősök máj- és zsírszövetéhez hasonlítható: az intermedier anyagcsere központja, fontos fehérjét termel és zsír-, fehérje- és glikogénraktár is egyben.

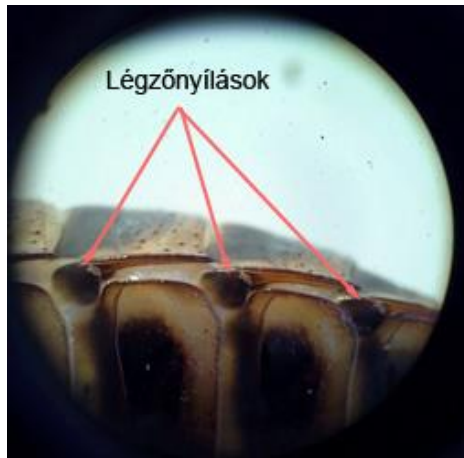
A légzőszervek

A csótányok légzőszerve a minden szervet behálózó **légcsőrendszer** (**trachearendszer**). Ez tulajdonképpen egy szerteágazó, kesztyűujjszerűen betűródött köztakaróhálózat (kutikula béleli!). Bejáratai a **légzőnyílások**, melyek a tor és a potroh területén két oldalt egy-egy sorban, az oldallemezek területén helyezkednek el (6.11 ábra). A nyílásokat **szűrőkészülék** és **záróbillentyű** védi a bejutó szennyeződésektől, víztől.

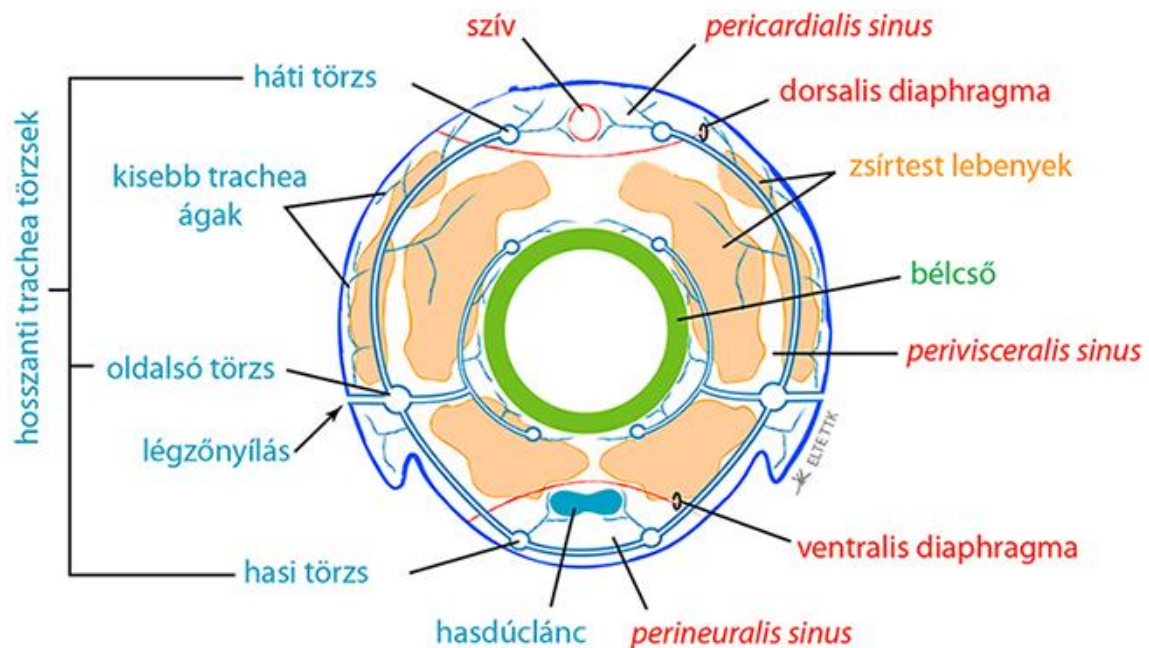
A szelvényenkénti légzőnyílások a hosszanti lefutású **fő tracheatörzsekbe** vezetnek, melyekből mindkét oldalon 3-3 pár van: ezek a három részre tagozódott testüregrészekben futnak mint háti, oldalsó és hasi hosszanti törzsek (6.12 ábra). A fő törzsek ezek után kisebb légcsövekre (**trachea**), majd egyre kisebb légcsövecskékre (**tracheola**) ágaznak, ágaikkal teljesen behálózva az egész testet. A legkisebb tracheolák végén **végsejtekkel** találkozhatunk, ahol maga a gázcsere zajlik. A teljes testet behálózó légcsőrendszer akár a teljes térfogat 35–40%-át is elérheti.

Maga a **légcsere** a **légzőmozgások** segítségével zajlik. A potroh dorso-ventralis izmainak összehúzásával a potroh ellaposodik, kipréselődik a levegő a légcsövekből. A belégzés során ezek az izmok természetesen elernyednek, de a potroh térfogatának hatékony növeléséhez elengedhetetlen a rugalmas, arthrodialis membránok működése is. Kilégzéskor, a potroh lapulásakor ugyanis ezek a membránok megfeszülnek, ha pedig már nem nyújtja őket a dorso-

ventralis izomzat, akkor rugószerűen „felpattanva” visszaállítják a potroh térfogatát, szívóhatást gyakorolva a trachearendszeren belül.



6.11 ábra. A csótány légzőnyílásai sztereomikroszkóp alatt. A tor és a potroh területén a pleuritek vonalában találjuk két sorban a stigmákat.



6.12 ábra. Csótány potroh-keresztmetszet vázlata. A képen megfigyelhetjük a két diaphragma által három részre tagolt testüregét (sinus pericardialis, sinus perivisceralis, sinus perineuralis) és a légzőrendszer legfontosabb elemeit: a kétoldalt elhelyezkedő légzőnyílásokat, illetve a belőlük induló 3-3 pár fő tracheatörzset, melyek aztán szétágazva az egész testet behálózzák.

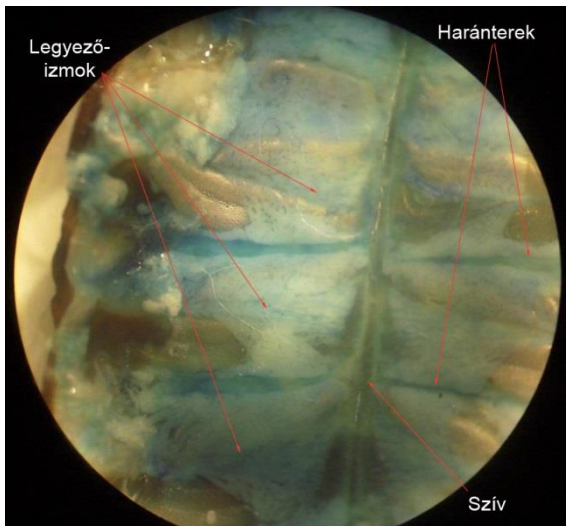
A keringési rendszer és a testüregek

A rovarok **keringési rendszere nyílt**, testfolyadékuk, a vérnyirok vagy **hemolimfa (haemolympha)** szabadon áramlik a testüregben, ami rovarok esetében **kevert testüreg (mixocoeloma)**. Sebességét tekintve a hemolimfa áramlása igen lassú, ez azzal hozható összefüggésbe (hogymint az előző fejezetben láthattuk) a légzési gázok szállítását teljes

mértékben átvette a légcsőrendszer, így maga a testfolyadék „csak” az egyéb folyamatokban (tápanyagszállítás, immunválasz, kiválasztás) vesz részt. A hemolimfát a dorsalis elhelyezkedő csőszerű szív tartja mozgásban.

Magát a testüreget az első fejezet 1.8 ábráján bemutatott módon két (egy háti és egy hasi) hosszanti helyzetű kötőszövetes lemez, ún. **diaphragma** osztja három részre. A három testüregrész a dorsalis elhelyezkedő szív körüli sinus (**sinus pericardialis**; *sinus* – üreg, *peri* – körül, *cardialis* – szívvel kapcsolatos); középen, a háti és hasi diaphragma között a zsigereket, főleg a zsírtestet és a bélcsövet magában foglaló zsigeri sinus (**sinus perivisceralis**, *visceralis* – zsigerekkel kapcsolatos); valamint ventralisan, a hasi lemez alatt a hasdúccláncot is magába foglaló hasdúcclánc körüli sinus (**sinus perineuralis**, *neuralis* – idegrendszerrel kapcsolatos) (6.12 ábra).

A csótányok **szívét** tehát a sinus pericardialisban találhatjuk (6.13 ábra). Ez tulajdonképpen egy hosszú, izmos falú cső (sokszor **csőszívnek** is nevezik). Caudalis, potrohban elhelyezkedő része szelvényenként egy, mindkét oldali bevezető nyílással és billentyűvel ellátott kiöblösödésből, kamrából áll. A fej felőli szívrészen már nincsenek kamrák, ez az ún. „**aorta**”, mely elágazás nélküli, nyitottan végződő rövid oldalágakat leadva egyenesen a fejbe vezet.



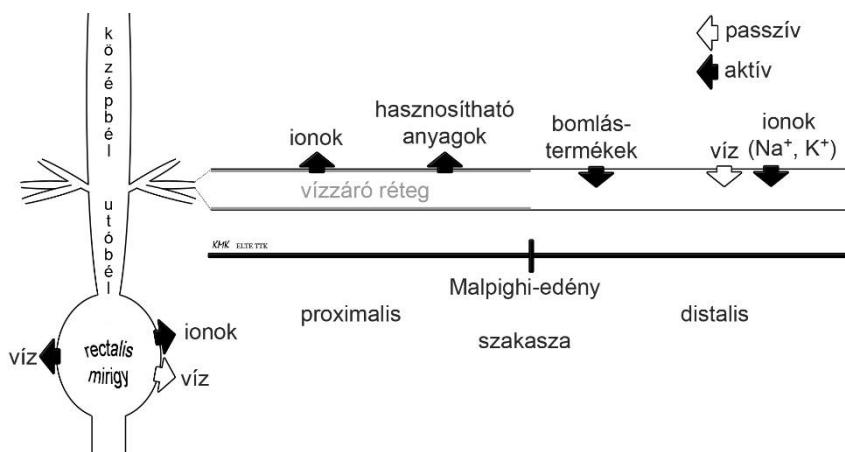
6.13 ábra. A boncolás során az állat háti lemezeit leemelve épen maradt a dorsalis diaphragma. Toluidinkék festés után mikroszkóp alatt kirajzolódnak a diaphragmában futó legyezőizmok (finom, kék fonalak a jellegzetes mintázatban), illetve láthatóvá válik a sinus pericardialisban a csőszív és a haránterek.

A folyadék keringetésében fontos szerepet játszanak a **legyezőizmok**, melyek a potrohban szelvényenként párosan helyezkednek el (nevüket jellegzetes alakjukról kapták, 6.13 ábra). Ezek az izmok a dorsalis diaphragmában helyezkednek el. Működésüket tehát úgy kell elképzelni, hogy összehúzódásukkor a diaphragma megfeszül, keresztmetszetben megrövidül, addigi enyhén felfelé domborodó helyzetéhez képest lesüllyed, ellaposodik. Ilyenkor a felette lévő sinus pericardialis térfogata megnő, a sinus perivisceralisból beáramlik a folyadék (ezek a kötőszövetes lemezek nem teljesen zártak, az általuk határolt terek között létrejöhet folyadékáramlás!). A legyezőizmok elernyedésével a háti diaphragma visszanyeri enyhén domború alakját – ez a működési mechanizmus összevethető a csigák diaphragmájának és az emlősök rekeszének működésével (lásd: mindegyik „izmos lemez” értelmű diaphragma elnevezését)!

A szív működése a sinus pericardialis térfogatváltozásaival összehangolt: a diaphragma összehúzódásakor a szív elernyed (**diastole**), ezzel nyílnak a kamrák oldalában lévő (bevezető) nyílások: a szívóhatás miatt ilyenkor a testfolyadék egyenesen a kamrákba jut. A kamrák nyílásának záródását a szívizomzat összehúzódása (**systole**) okozza. Az összehúzódás hátulról előre haladó hullámban történik, ezáltal előrefelé nyomódik a hemolimfa a csőszívben. Az aorta oldalági és fejbe vezető ága nyitottan végződik a tor és a fej területén. Az itt kiáramló folyadék által keltett túlnyomás azt eredményezi, hogy a testfolyadék e helyekről el, ventralis-caudalis irányba fog áramlani a másik két testüreg részben (sinus perivisceralis, sinus perineuralis). Ezt az áramlást a ventralis diaphragma munkája és potrohi legyezőizmok fentebb bemutatott szívóhatása is elősegíti.

A kiválasztás

A csótányok kiválasztószerve a közép- és utóbél határán nyíló, vékony kis csövecskékből, a **Malpighi-edényekből** áll (6.10, 6.15 ábra). A csövek vakon végződnek és szabadon lebegnek a testüreg sinus perivisceralis részében. Számuk, hosszuk fajok között is változik. A csövek fala egyrétegű, mikrobolyhos köbhám, mely alaphártyán nyugszik (csíralemez-eredete változó). A Malpighi-edény funkcionális felépítését tekintve egy proximalis és egy distalis szakaszra osztható. A középsíktól, jelen esetben a béltől távolabb eső distalis szakaszban jön létre a **primer szűrlet** (6.14 ábra). A **szűrőnyomás** létrehozásában a Malpighi-edények distalis része játszik szerepet: a szakasz aktív transzporttal ionokat (Na^+ , K^+) juttat a kiválasztószerv belsejébe. (Ugyanezen régióhoz a testüreg felől apró izmok tapadnak, melyek féregszerűen mozgatják a csövecskéket, ezek arról gondoskodnak, hogy a Malpighi-edényeket mindig „friss” testfolyadék vegye körül). A mozgatás és az aktív iontranszport miatt passzívan folyadék áramlik be a Malpighi-edények belsejébe. Szűrőként (méret szerinti válogatás) a csövecskék hámsejtjei közötti sejtkapcsoló struktúrák szolgálnak. Ez a két hatás együttesen pótolja azt, hogy a nyílt keringés miatt a rovarok testüregében nem lehet nyomáskülönbségen alapuló szűrést végezni.



6.14 ábra. A Malpighi-edények működésének vázlata. A distalis szakaszban jön létre a primer szűrlet, ehhez szűrőnyomást a pozitív töltésű ionok aktív kiválasztása hoz létre. Ezt követi a víz passzív beáramlása, majd az edények fala aktívan kiválasztja a bomlástermékeket. A proximalis szakasz vízzáró réteggel van ellátva, ez megakadályozza, hogy a még hasznosítható anyagok visszaszívásakor a víz is kiáramoljon a kiválasztószerv belsejéből. A vízvisszaszívást az utóbél területén levő rectalis mirigy végzi (ez történhet a vízre nézve aktív visszaszívással vagy passzívan, melyhez aktív iontranszportot adja a hajtóerőt). Ennek hatására a szekunder szűrletben levő bomlástermékek kikristályosodhatnak.

A kiválasztás következő szakaszában, még a distalis szakaszon az edények fala aktív kiválasztással átjuttatja a különböző bomlástermékeket (főként a nitrogén-tartalmú húgysavat) a kiválasztószerv belsejébe. A megelőző nagymértékű vízbeáramlásra főként éppen azért van szükség, hogy ezeket a rosszul oldódó bomlástermékeket oldatban tudja tartani a szervezet. A Malpighi-edények proximalis szakaszában történik meg a bélcsőből idejutó, még hasznosítható anyagok (cukrok, aminosavak), illetve a distalis szakasz elején kiválasztott ionok egy részének aktív visszaszívása. Azonban annak elkerülésére, hogy ezt az ionáramlást a víz passzív kiáramlása is kövesse (mely a bomlástermékek kikristályosodásához vezetne a csövek belsejében), a Malpighi-edények falának proximalis része vízzáró.

A folyadék ezután az utóbélbe kerül. Az utóbélben a rectalis mirigy területén még nagymértékű vízvisszaszívás történik. Ez történhet az ionok aktív visszavételével, melyet passzívan követ a víz vagy egyes fajok esetében (melyet a külső körülmények is befolyásolnak,) aktív vízvisszavétellel (a vízvisszaszívás mértéke a neuroendokrin rendszer szabályozása alatt áll). Normális körülmények között a szárazföldi rovarokban a vízvisszaszívás olyan mértékű, hogy a szekunder szűrlet a húgysavra nézve túltelítetté válik, így az kikristályosodik a rectumban. (Ne felejtjük el, hogy itt a kristályok már nem okoznak problémát, hiszen az utóbél ectodermális eredetű, tehát kutikulával borított – az ezen található pórusokon keresztül tud áramolni a folyadék).

Az ivarszervrendszer és a szaporodás

A csótányok **váltivarú állatok**. **Belső ivarszerveik** az **ivarmirigyek (gonad)**, az ivarutak és a rajtuk fejlődő **járulékos mirigyek**, **külső ivarszerveik** a **páرزószervek**, melyeket a potroh végén találunk. Itt mindkét nemből kialakulnak olyan kutikula-képződmények, amelyek a páرزó állatok biztonságos összekapcsolódását segítik.

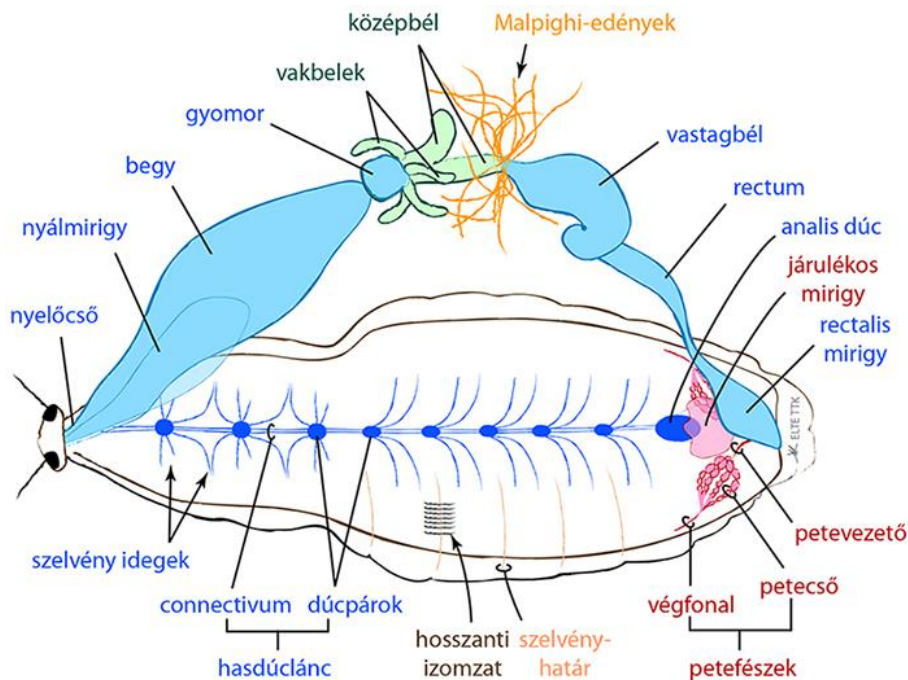
A hímivarszervek

A **herék (testisek)** apró, fehéres gömböcskék, melyek a potroh caudalis részében a háti lemezekhez vékony fonállal (**filum terminale**) rögzülnek. Egymással párhuzamosan rendezett, vékony csövecskék együttese (hasonlóan a petefészekhez, lásd alább!). A csövecskékben a spermiumok valószínűleg folyamatosan érnek. A csövek az **ondóvezetőbe (ductus deferens)** nyílnak, a hímivarsejtek ezen keresztül jutnak el a járulékos mirigy tövébe, ahol tárolódnak. A **járulékos mirigy** egy fehér, sok ujjalakú végkamrából álló, bolyhos kinézetű szerv, melyet a herékhez képest feji irányban találunk (funkciója ismeretlen). A mirigy széles kivezetőcsöve az **ondókilövellő csőben (ductus ejaculatorius)** folytatódik. Ennek van egy mirigye, aminek váladéka spermiumtartó tokot (**spermatophora**) hoz létre a spermiumok körül (hasonlóan a csigákéhoz). Az ondókilövellő cső a páرزószerven nyílik a külvilágba. A páرزó állatok potrohvégeikkel összekapcsolódnak (a hímek az itt található horogformájú kutikula-nyúlványukkal rögzülnek a nőstények csökevényes tojócsövéhez). Páرزáskor a páرزószerv (**phallus**) kiemelkedik abból a köztakaró által képzett tasakból, amiben nyugalmi állapotban rejtve van, és a ductus ejaculatoriuson keresztül bejuttatja a spermatophorát a nőstény vaginájába.

A női ivarszervek

A **belső ivarszervek** a potrohban található páros **petefészek (ovarium; 6.5 ábra)**; 8–8 **petecső (ovariolum)** építi fel őket, a potroh tergijéhez pedig vékony **végfonállal (filum terminale)** kapcsolódnak. Az ovariumok kezdeti szakaszában az őcsírasejtekből képződnek a petesejtek, melyekre a petecsövek alsóbb szakaszában egyrétegű tápláló **tüszőhám (folliculushám)** kerül. A

tüszőhámsejtek a petecsövek legvégén vékony **peteburkot (chorion)** szintetizálnak a petesejtekre. A kis petecsövek nyílásai a petefészek alján találkoznak, innen indul ki a petevezető (oviductus). A két petevezető találkozásánál jön létre a páratlan **hüvely (vagina)**. A vagina két oldalában találhatóak a pározótárs spermatophorából kiszabadult spermiumait raktározó **ondórtartályok (receptaculum seminis)**, ami jelzi azt, hogy a megtermékenyítés a hüvelyben történik. A vagina nyílása a (csótányokban igen rövid) **tojócső (ovipositor)** alatt található (lásd: 6.5 ábra, nőstény potrohvége).



6.15 ábra. A felboncolt csótány szervei vázlatosan (a zsírtest eltávolítása után). (A rajz a trachearendszert nem mutatja.)

A női ivarszervhez tartozik még egy fehér, bolyhos **járulékos mirigy** is, aminek kivezetőcsöve a tojócső maradványai között nyílik a felszínre. Miközben az állat lerakja a petéit (ezek már valójában embriók!), a járulékos mirigy minden egyes pete köré olyan **petetokot (ootheca)** hoz létre, ami egyben össze is fogja az egy időben lerakott petéket – a petetok tehát olyan kamrácskák sorozata, amikben az embriók elkülönült terekben fejlődnek.

Az ivarszervrendszerhez tartozik még a köztakaró betűródésével létrejött **költőtásak** vagy **ivartáska**. Ennek nyílását a hüvelynyílás alatt találhatjuk, belső szervekkel összeköttetése nincsen. Meglepően nagy lehet, hossza a potroh háromnegyedét is elérheti. Fala vékony, a fal testüreg felőli felszínén tracheákkal dúsan borított. A nőstény állat a petetokkal bevont petecsomót először lerakja, majd a megszilárdulás után „visszaveszi” és a költőtásakjába helyezi. A peték itt teljesen önállóan fejlődnek, nincs semmilyen kapcsolatuk az anyaállattal, mindössze plusz védelmet jelent nekik a költőtásak. A kikelő kis állatok (melyek külsőre nagyon hasonlítanak a felnőtt egyedre) egyszerre kelnek ki és kúsznak ki a költőtásakból.

Az idegrendszer

Az idegrendszer az ectoderma egy idegi elkötelezettségű, ventralisan elhelyezkedő részéből (**neuralis ectoderma**) alakul ki. Embriónálisan mindegyik testszelvényben egy-egy dúcópár jelenik

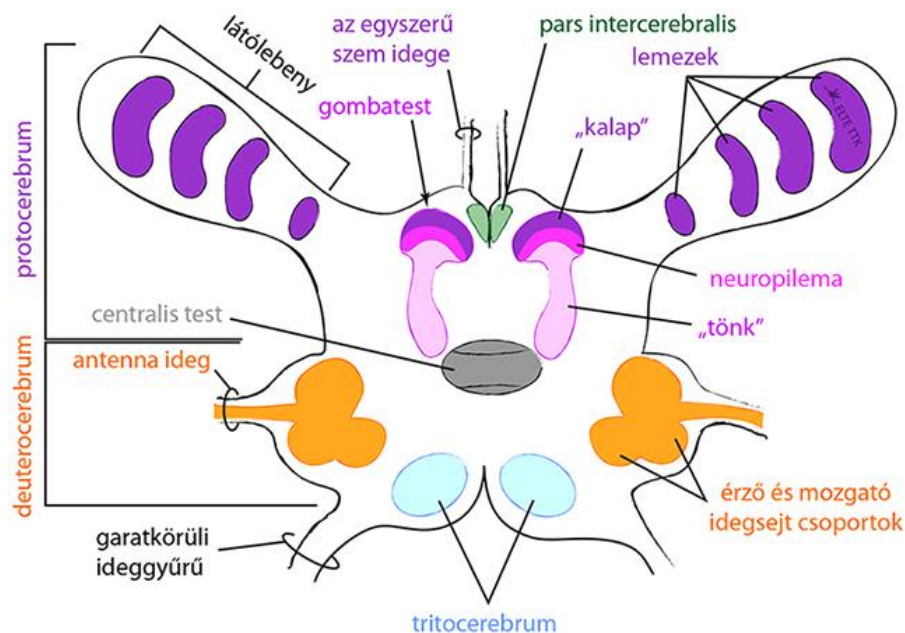
meg, a kifejlett rovarok idegrendszere ennek módosulásával, elsősorban dúcösszeolvadások révén alakul ki.

Az idegrendszert központi (centrális) és környéki (perifériális) részekre oszthatjuk.

A központi idegrendszer

Az idegrendszer központi része a páros agydúcból, az ebből kiinduló garatkörűi idegyűrűből, a garatalatti dúc párból és a hasdúc láncból áll.

Az **agydúc** (**ganglion cerebrale** vagy röviden **cerebrum**) az első három embrionális testszelvény dúc párjainak összeolvadásából jön létre, ennek következtében morfológiailag és funkcionálisan is három részre osztható: proto-, deuter- és tritocerebrumra.



6.16 ábra. Rovar agydúc felépítése (a részleteket lásd a szövegben!).

A **protocerebrum** vagy **előagy** az idegrendszer legfőbb központja (6.16, 6.17 ábra). Hozzá tartoznak a közvetlenül az összetett szemekből induló és azok alatt elhelyezkedő **látólebenyek** (**lobus opticus**), melyek a szemekből érkező információt előzetesen feldolgozzák (lemezekbe rendeződött neuroncsoportokat tartalmaznak, melyekben a látópálya szinapszissal átkapcsol). A protocerebrumban található a rovarokra igen jellemző páros **gombatest** (más néven **nyelestest**, **corpus pedunculatum**) is, mely a legmagasabb rendű érző- és asszociációs központjuk, tehát ide minden érző információ eljut (6.16, 6.17 ábra). A gombatestek „kalapját” apró neuronok képezik. Ez alatt, a gomba „tönkjének” tövében, egy neuropilema-állomány található, amiben a „kalapot” alkotó sejtek rövid nyúlványai és az általuk alkotott szinapszissal találhatók (a „kalapot” képező neuronok tehát itt kommunikálnak egymással és az információkat ide behozó neuronokkal). A gombatest „nyelét” (a gomba tönkjét) a kalapot alkotó idegsejt kötegekbe rendeződő hosszú axonjai hozzák létre, amelyek más agyrészek felé haladnak. A hasdúc lánca motoros funkcióit szabályozó rostok is ebben futnak „lefelé”. A két gombatest között található a páratlan **centrális test**, mely a cerebrum két „féltekéje” közti pályákat és a gombatestből leszálló összes pályát átkereszteződő leágazását tartalmazza. A protocerebrum része még a centrális test felett elhelyezkedő, az agydúcok egymás felé néző, medialis oldalán található **pars intercerebralis** (lásd a neuroendokrin rendszernél!), mely a neuroendokrin rendszer központját adó neuronokból áll.

A perifériás idegrendszer

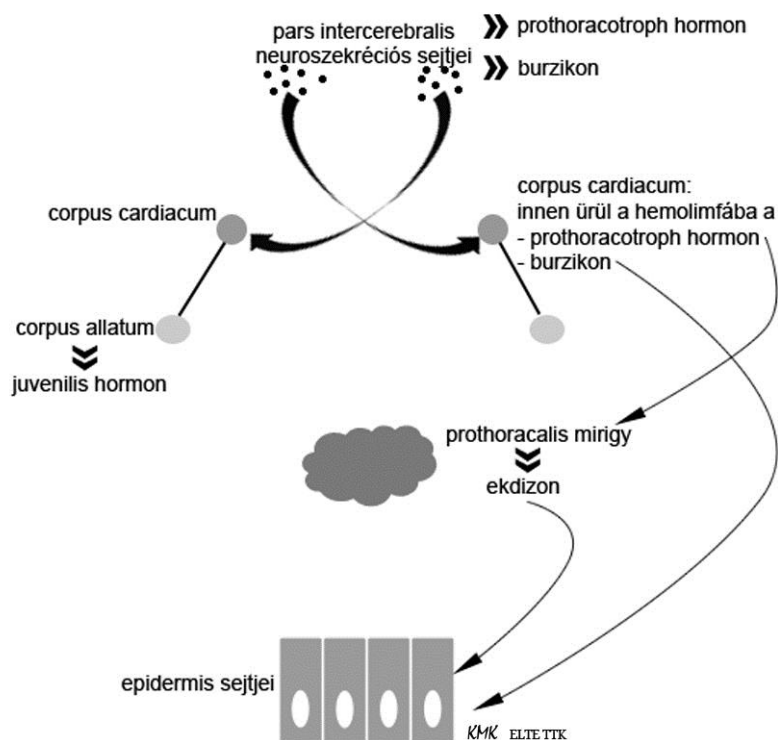
Rovaroknál a perifériás idegrendszert a hasdúccláncból és az agydúcából eredő idegek és az ezeken kialakuló dúcok együttese alkotja (6.15 ábra). Ezek a ganglionok általában serkentő központok, működésüket a gombatestek – általában gátlással – szabályozzák. A csótányok zsigeri vagy vegetatív idegrendszere is fejlett, feladata a tápcsatorna, a Malpighi-edények, a légzőszervek és az ivarszervek beidegzése.

A neuroendokrin rendszer

A rovarokban – hasonlóan a gerincesekhez – a neuroendokrin rendszer központi és perifériás elemekből áll (6.17 ábra).

A központi régió a két protocerebrum közötti részben (pars intercerebralis – dúcok közötti régió) elhelyezkedő **neuroszekrécíós sejtcsoport**. E sejtek axonjai kereszteződnek, majd a páros corpus cardiacumban végződnek. A **corpus cardiacum** egy **neurohaemalis szerv**, tehát nincsen saját hormontermelése, csak összegyűjti, és a testfolyadékba üríti a neuroszekrécíós sejtek (jelen esetben a pars intercerebralis sejtjeinek) váladékát. Maga a két corpus a fejtokban, a garat felett található, ectodermális eredetűek (hiszen alapvetően idegsejtek nyúlványainak végződésai hozzák létre).

A **corpus allatum** saját hormontermeléssel rendelkező, szintén ectodermális eredetű szerv, mely a nyelőcső felett helyezkedik el és egy rövid ideg köti össze az azonos oldali corpus cardiacummal.



6.18 ábra. A vedlés hormonális szabályozása. A neuroendokrin rendszer vedlésben szereplő tagjai és azok hormonjai vázlatosan (» =hormontermelés; nyíl = célsejtek).

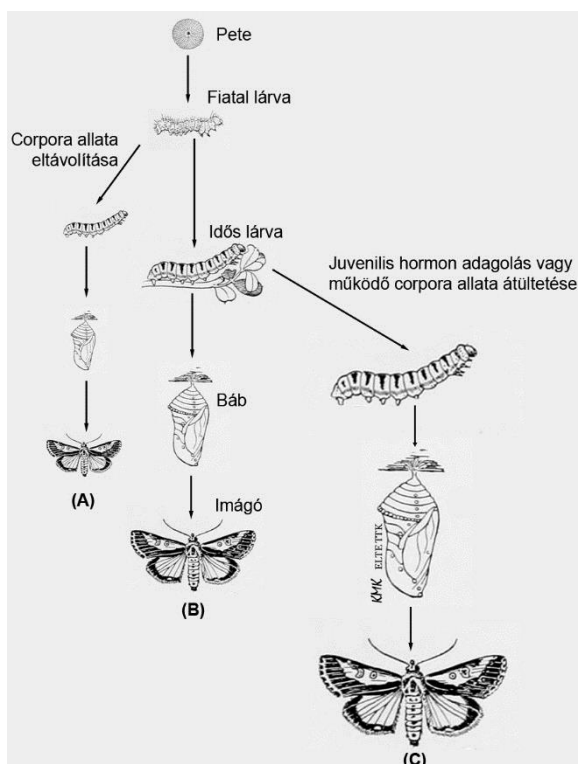
A perifériás rendszer fontos mirigye a **prothoracalis mirigy**, mely nevét arról kapta, hogy a tor prothorax részében, tehát az első torszelvényben találjuk (csótányoknál a fejbe és a második szelvénybe is beterjedhet). Eredetét tekintve mesodermális, felépítése és kinézete nagyon hasonlít a fonalas zsírtestéhez.

A fentebb felsorolt szervek a szervezet számos működését befolyásolják. Ilyen például az ivari működés, az intermedier anyagcsere vagy a kiválasztás. Most nézzük át mind közül a legismertebbet, a köztakaró megújulása, a vedlés hormonális szabályozását (6.18 ábra).

Magát a vedlési hormont, vagyis az **ekdizon** a fent leírt prothoracalis mirigy termeli. Az ekdizon ezután a mirigyből a testfolyadékba ürül, ezen keresztül jut el célsejtjeihez, az epidermis hámsejtjeihez. Hatására beindul az apolysis, megkezdődik az exuvialis folyadék kiválasztása.

A prothoracalis mirigy működése felsőbb szabályozás alatt áll. A vedlés központja a pars intercerebralis, melynek neuroszekréciós sejtjei termelik a mirigyet szabályozó **prothoracotroph hormont** (*prothoraco* – prothoracalis miriggyel kapcsolatos; *troph* – serkentő). A hormon először a corpus cardiacumokban gyűlik össze, ez a szerv fogja a megfelelő időpontban a testfolyadékba üríteni. A prothoracalis hormon beindítja a prothoracalis mirigy ekdizon-termelését, tehát végeredményben magát a vedlést.

A vedlés folyamatának záró mozzanata a friss, lágyméregű kutikula megszilárdulása, azaz a szklerotizáció (*sclerotisatio*), mely szintén hormonális szabályozás alatt áll. A pars intercerebralisban termelődő (és szintén a corpus cardiacumból a hemolimfába kerülő) **burzikon** nevű hormon az, mely a hámsejtekre hatva beindítja a keresztköteggel, kinoidális vegyületek termelését (lásd a köztakaró alfejezetet!).



6.19 ábra. A juvenilis hormon hatásának kísérletes igazolása. **B)** normális fejlődési út. **A)** korai lárvastádiumban eltávolított corpus allatum bebábozódáshoz és kisméretű imágóhoz vezet. **C)** a szükségesnél nagyobb mennyiségű juvenilis hormon óriáslárvát eredményez

Az eddigiekben megismerhettük, mi szükséges a testméret növekedésének biztosításához, azaz a mennyiségi változásokhoz; a kutikula és az egész test minőségi változásaihoz azonban még

szükség van egy külön szabályozó rendszerre. Rovarok esetében vedlések csak az ivarérett (imágó) stádium eléréséig zajlanak. A csótányok fejlődése félig átalakulás (hemimetabolia), ami azt jelenti, hogy a petékből kikelő kis állatok bizonyos testrészei (lásd: szárnyak) és belső szervei (az ivarszervrendszer jelentős része) még nem alakultak ki. Az egymást követő vedlések és stádiumok során mindezen szervek fokozatosan fejlődnek ki. Ez tehát minőségi változást (fejlődést) is jelent.

Az utóbbi szabályozását végzi a corpus allatum és az általa termelt fiatalító, **juvenilis hormon**. Nevéből adódóan ez a hormon az állat „fiatalon tartásáért” felel, tehát amíg ez a hormon nagy mennyiségben jelen van a testfolyadékban, addig az állat a bekövetkező vedlés után továbbra is lárvaállapotban marad. Amint a hormon termelődése megszűnik, az aktuális vedlés során kialakul az imágó. (Kifejlett, ivarérett állatokban is megtaláljuk ezt a hormont: ekkor a peterakással kapcsolatos funkciója van.)

A juvenilis hormon hatását kísérletekkel is igazolták (6.19 ábra). Ha egy rovar (a 6.19 ábrán egy lepkefaj) lárvájának corpus allatumait elroncsolták, megszűnt a juvenilis hormon termelése, az állat a következő vedléssel bebábozódott és igen kisméretű ivarérett állat lett belőle. Ha viszont egy nagyobb lárvába fiatal lárva corpus allatumát átültették (vagy egyszerűen juvenilis hormont adtak neki), akkor az nem bábozódott be, a következő stádiumban is lárva lett, amely tovább növekedett. Ilyenkor az állat vagy óriáslárvaként elpusztult (szaporodás nélkül), vagy végül (egy számfeletti vedlés során) sikerült bebábozódnia és hatalmas imágó lett belőle.

Az érzékszervek

Mechanoreceptorok

A csótányok legegyszerűbb érzékszervei az **érzékszőrök (sensilla trichoidea)**. Ezek viszonylag hosszú kúpszerű szőrképletek, melyeket a **szőrképző (trichogen) sejtek** hoznak létre (6.6 ábra). A szőrképzők aljában egy-egy idegsejtet találunk, melyek dendritjeikkel érzékelik a szőr elmozdulását. Azonban ahhoz, hogy ez létrejöhessen, a szőrnek valóban el kell mozdulnia, ezért köré mozgékony, **arthrodialis membránt** termelnek az ún. **tormogen sejtek**. Így (és nem a tömör kutikulába ágyazva) képesek az érzékszőrök ellátni feladatukat, tehát a közvetlen mechanikai behatásokat érzékelni.

Ezen kívül a csótányoknak **rezgésérzékelő receptoraik** is vannak, főként a csápjaikon és a lábaikon, melyek a levegő és a talaj rezgéseit fogják fel. Gyakorlatilag ezek töltik be a „hallás” szerepét, más receptoruk a hanghullámok felfogására nem alakult ki.

A csótányokban rendkívül fejlettek a testrészek egymáshoz viszonyított elhelyezkedését érzékelő szervek, így igen pontos információval rendelkeznek valamennyi szelvényüknek, testrészüknek térben elfoglalt helyzetéről (gravitációt érzékelő szervük azonban nincsen).

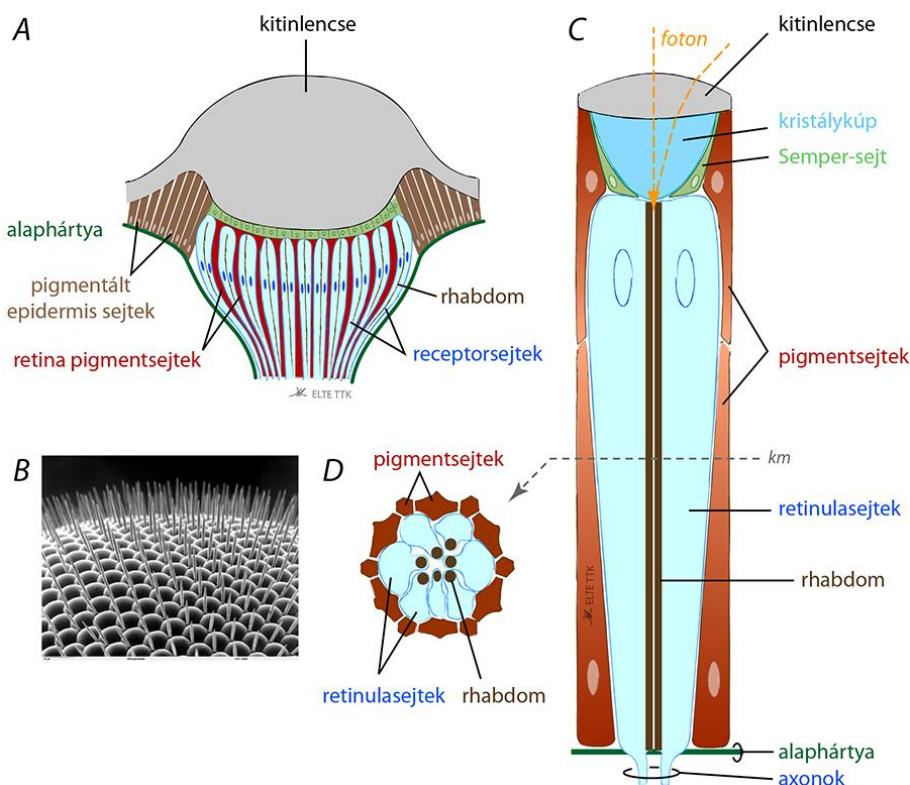
Kemoreceptorok

Érdekes módon a csótányokban a kemoreceptorok is különböző hosszúságú kitinszőrök. Felépítésük nagyon hasonló a mechanoreceptorokéhoz, csak itt a tormogen sejtek mellett nyálkatermelő mirigysejtek is vannak, melyek váladéka folyamatosan nedvesíti az érzékszőr felszínét, a szőrszál kutikulájában levő pórusokon át pedig a beoldódott anyag bejuthat a receptorsejtekig. Kémiai érzékszervből több típusuk is van, **szagló-** és **ízéző receptorokkal** is rendelkeznek (ezek leginkább csak abban különböznek, hogy az ingert kiváltó molekulát milyen közegben kötik meg).

Fotoreceptorok

A csótányok fényérzékelő szervei az egyszerű és az összetett szemek.

Az **egyszerű szemek** a csápok tövében elhelyezkedő fehér színű pontként jelennek meg (6.4 ábra, fejtök). Itt ugyanis a kutikula nem pigmentált, átlátszó, a szemek az alatta fekvő szövetek miatt tűnnek fehérnek. Az átlátszó kutikula közvetlenül az érzékszervek felett megvastagszik, egy **kيتينlencsét** alakít ki, mely képes a beérkező fényt összegyűjteni (6.20 ábra). Az érző idegsejtek által felfogott ingerek idegrostjaikon keresztül az agy protocerebrumába futnak (6.17 ábra). Az egyszerű szemek képalkotásra nem alkalmasak, valószínűleg csak a fény meglétét érzékelik, ezzel a központi idegrendszer aktivitását szabályozzák (a napszakokhoz igazítják).



6.20 ábra. A) az egyszerű szem felépítése. A kيتينlencse alatti receptorsejtek csak a fény meglétét érzékelik. **B–D)** az összetett szem. **B)** az összetett szem ránézetben. Jól látszanak a hatszögletű facetták és a közöttük elhelyezkedő érzékszőrök. **C)** Az összetett szem egysége, az ommatidium. Apicalis részén találjuk a kيتينlencsét és alatta a kristálykúpot, melyek együtt a képalkotó együttest alkotják. A kristálykúp alatt helyezkednek el az azt termelő Semper-sejtek (zöld). A retinulasejtek (világoskék) fényérzékes része a rhabdom (barna), mely az ommatidium közepén, az optikai tengelyben helyezkedik el. Az ommatidiumot különböző típusú pigmentsejtek ölelik körbe (barna), melyek elszigetelik az oldalról érkező fénytől. A narancssárga szaggatott vonallal két foton útját jelöltük: látható, hogy az optikai elemek a lencsére eső fényt a rhabdomra terelik. **D)** Az ommatidium átmetszeti képe, a rhabdom felépítése, keresztmetszet a retinula- és pigmentsejtekből.

A rovarok képalkotó szervei az **összetett szemek** (**oculi compositi**). A szemek egyenként akár több ezer egységből, **ommatidumból** épülnek fel (6.20 ábra). Ránézetben az egységes szabályos hatszög alakú **facetták** láthatóak, melyek tulajdonképpen az ommatidiumok legfelső részei, a **kيتينlencsék** (**cornea**). A lencse alatt négy **Semper-sejtet** találunk, melyek egy átlátszó, váladékból álló kúpot, a **kristálykúpot** hozzák létre. A kristálykúp és a lencse együtt képezi egy-egy ommatidium képalkotó (optikai) elemét. A cornea és a kristálykúp által vezetett fény a **retinulasejtek** fényérző részére, a rhabdomra fókuszálódik. A rhabdom tulajdonképpen úgy épül

fel, hogy az egy-egy ommatidiumot alkotó hengerpalástot formáló retinulasejtek fényérzékeny pigmenteket tartalmazó, lécként a retinulasejten végigfutó membránfelszínei egymás felé, az ommatidium belsejébe néznek (6.20/C ábra). E fényérzékeny „lécek” együttese a **rhabdom**. A retinulasejtekben fény hatására a fotopigment elbomlik és ingerület keletkezik. A receptorsejtek axonjai ezután a szemnyélben összeszedődve továbbítják az információt a protocerebrumba.

Csótányokban (és például a *Drosophilában* is) az ommatidiumok teljes egészét – a lencsétől az axonokig – pigmentsejtek veszik körül. Ezek teljesen izolálják egymástól az ommatidiumokat, fény egyik egységből a másikba nem hatolhat át. Ebből következik az, hogy minden ommatidium csak az optikai tengelyének megfelelő fénysugarat tudja érzékelni, ami valószínűleg a látótér pontos leképezését biztosítja. (Az optikai tengely állását a kitinlencse és a kristálykúp együttesen határozza meg.) Az ilyen típusú szemet **appozíciós szemnek** nevezzük. (Vannak rovarfajok, ahol ez a fényszigetelés nem teljes, ilyenkor az egyik ommatidiumba vetülő fénysugár átjuthat a szomszédos egységbe is – tehát több rhabdomot is ingerületbe hozhat. Ezeknek az ún. szuperpozíciós szemeknek a fényérzékenysége sokkal nagyobb – igyekszik minden fotont befogni, még azokat is, amik haladási iránya egyik ommatidium optikai tengelyével sem esik egybe. Emiatt viszont a leképezési pontossága sokkal rosszabb, mint az appozíciós szemtípusnak. Leginkább éjszakai életet élő rovarokra jellemző.)

Fogalomtár

agydúc (ganglion cerebrale vagy cerebrum)	egyrétegű hengerhám
alaphártya (membrana basalis)	egyszerű szem
állkapocs (maxilla)	ekdizon
alsó ajak (labrum)	előagy (protocerebrum)
anus (végbélnyílás)	előbél
aorta	előtor (prothorax)
apolysis	előtorpajzs
appozíciós szem	endocuticula
begy (ingluvies)	epicuticula
ivarszervek, belső	epidermis
burzikon	erezet (nervatura)
cementréteg	érzékszőr (sensilla trichoidea)
centrális test	exocuticula
chorion (peteburok)	exuvialis (vedlési) folyadék
coecum (vakbél)	exuvialis tér
colon (vastagbél)	facetta
commissura	farcsuta (stylus)
connectivum	fartoldalék (cercus)
corpus allatum	fej (caput)
corpus cardiacum	folliculushám
cuticulinlemez	garat (pharynx)
csáp	garatalatti dúc (ganglion suboesophageale)
csápostor	garatideggyűrű
csőszív	garatkörüli connectivum
dermalis sejtek	garatkörüli ideggyűrű
deuterocerebrum	gombatest (corpus pedunculatum)
diaphragma	lásd még: nyeleste!
diastole	gonad (ivarmirigy)
ecdysis	gyűjtőhólyag

hasdúclánc
hasi lemez (sternit)
izmok, hát-hasi (tergo-sternalis)
háti lemez (tergit)
hemimetabolia
hemolimfa (haemolympha)
here (testis)
metameria, heteronom
holometabolia
hüvely (vagina)
hypognath állású fej
imágó
ínsejt (tonocyta)
ivarmirigy (gonad)
ivartáska
ízelt járóláb
ízelt láb
receptor, ízérző
ízületi (arthrodialis) membrán
járulékos mirigy
juvenilis hormon
keresztkötő anyagok
kevert testüreg
kiegényült izmok
kinooidalis vegyületek
kitinlencse (cornea)
költőtásak
középbél (mesenteron)
középtor (mesothorax)
köztakarókettozet
kristálykúp
kutikula
ivarszervek, külső
külső váz
labrum (alsó ajak)
látólebeny (lobus opticus)
légcseré
légcsőrendszer (trachearendszer)
légzőmozgások
légzőnyílás
legyezőizmok
izomkötegek, longitudinális
Malpighi-edények
metecdysis
mixocoeloma
neuralis ectoderma
neurohaemalis szerv
neuroszekrécións sejtcsoport
nimfa
nyálmirigy
nyelestest (corpus pedunculatum)
lásd még: gombatest!

nyelőcső (oesophagus)
nyílt keringési rendszer
oldalsó lemez (pleurit)
ommatidium
ondókilövellő cső (ductus ejaculatorius)
ondótartály (receptaculum seminis)
ondóvezető (ductus deferens)
összetett szem (oculus compositus)
pars intercerebralis
párázószervek
peritrophicus membrán
peteburok (chorion)
petecső (ovariolum)
petefészek (ovarium)
petetok (ootheca)
phallus
potroh
preoralis tér
primer szűrlet
procuticula
proecdysis
proenzim
prothoracalis mirigy
prothoracotroph hormon
rágó (mandibula)
rágógyomor (proventriculus anterior)
receptaculum seminis (ondótartály)
rectalis mirigy
retinulasejt
receptor, rezgésérzékelő
rhabdom
Semper-sejt
sinus pericardialis
sinus perineuralis
sinus perivisceralis
spermatophora
subgenitalis lemez
supraanalís lemez
systole
szagló receptor
szájszervek
szárny
szív
szklerotizáció (sclerotisatio)
szórképző sejt (trichogen sejt)
szűrőkészülék
szűrőnyomás
tojócső (ovipositor)
tor
tormogen sejt
trachea
tracheatörzs

tracheola
tritocerebrum
tüszőhám
utóbél
utótor (metathorax)
vakbél (coecum)
váltivarúság
vastagbél (colon)
vedlés

vedlési (exuvialis) folyadék
végbél (rectum)
végbélnyílás (anus)
végfonal (filum terminale)
végsejt
viaszréteg
záróbillentyű
zsírtest (corpus adiposum)

7. A gerincesek alapvető tulajdonságai

A gerincesek ismertetése során használt anatómiai rövidítések

- a. arteria (artéria)
- aa. arteriae (artériák)
- d. ductus (vezeték)
- ggl. ganglion (dúc)
- gl. glandula (mirigy)
- n. nervus (ideg)
- v. vena (véna)
- vv. venae (vénák)

Testszerveződésük közös vonásai

Mit mondhatunk róluk az első, „Jolly Joker” fejezet ismeretében?

- 1) Barázdálódásuk radialis, triploblasticus állatok
- 2) Kétoldalian részarányosak, másodlagos testüreggel rendelkeznek, testfelépítésük alapján véve szelvényes
- 3) Újszájú állatok, 3 szakaszos tápcsatornával

Mivel egészítjük ki ezt ebben a fejezetben?

A fenti listát kiegészíthetjük annak alapján, hogy a gerincesek (Vertebrata) a gerinchúrosok (*Chordata*) csoportjába tartoznak, így jellemzi őket még:

- 4) a **gerinchúr** (**chorda dorsalis**; *chordum* = húr, *dorsum* = hát): az embrionális test hossz tengelyében dorsalis helyzetben végighúzódó szilárd, pálca alakú támasztó elem, amely rugalmas és részben vagy egészben beépül a koponyába és a gerincoszlopba;
- 5) a dorsalis helyzetű központi idegrendszer (**velőcső**), amely az ectoderma dorsalis területéből (neuroectoderma) származik, és eredendően csőként fűződik le onnan (ez alól a csontshalak kivételt képeznek);
- 6) a **kopolyúkosár**: a garattájék két oldalán szelvényesen sorakozó kopolyúívek összessége, amelyek között nyílások sorozata fejlődik. A szűrőgető táplálkozás módban és a gázcserében van szerepe;
- 7) a **végbélnyílás mögötti** (ún. **postanal**) **farok**: végbélnyílásuk (anus) a farok tövében, ventralisan helyezkedik el;
- 8) **szelvényezett elrendeződésű izomzat**: izomzatuk a mesoderma szelvényesen tagolódó részéből, az őscsigolyákból alakul ki;
- 9) ventralis helyzetű szív zárt keringési rendszerrel;
- 10) a **belső váz**: ez a köztakaró alatt, döntően a mesoderma származékaként kialakuló váz. Olyan porcos vagy csontos, több elemből álló vázrendszer, amelynek a tengelyében a gerincoszlop áll.

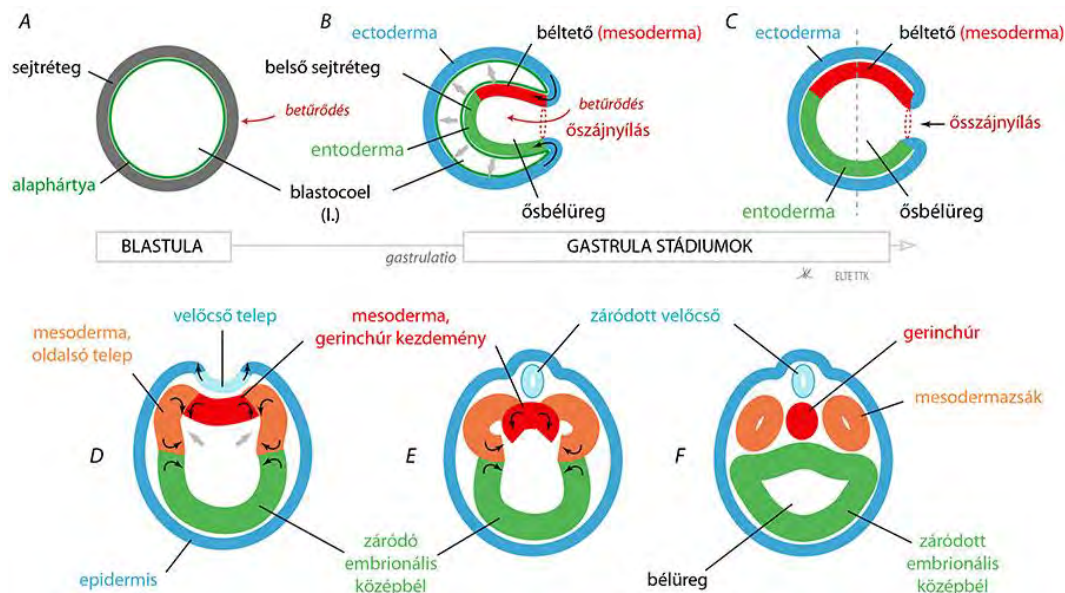
A következő fejezetben azt mutatjuk be röviden, hogy hogyan alakul ki ez az alapszabás, és hogy mi az oka annak, hogy a gerinces állatok testfelépítése alapvető vonásaiban azonos.

A test alapszabásának kialakulása

Testüregképződés

A gerinces állatok másodlagos testüregének kialakulása eltér az összajúakétól. Míg a Protostomia csoportban a testüreg hasadással jön létre (schizocoelia), addig az összajúakkal párhuzamos törzsejlődést mutató újszajúaknál ez lefűződéssel (**enterocoelia**) alakul ki. Az elnevezés azon alapszik, hogy a gerinchúrosok ősi csoportjában (fejgerinchúrosok) a gerinchúrt adó mesodermatelep az ősbélüreg dorsalis boltozatából válik ki, miközben tőle jobbra és balra a szelvényesen ismétlődővé váló coelomzások is lefűződnek. Megállapíthatjuk tehát, hogy a coelomzások ürege az ősbélüreg teréből származik (lásd: a tudományos név *entero-* előtagját, *-coelia* utótagját!) (7.1 ábra). (Megjegyezzük, hogy a gerinchúr és a koponya kialakításában résztvevő őscsigolyatelepek sejtállománya a gerincesekben is így alakul ki.)

Az ősbéltetőből kiváló gerinchúr felett kialakul a központi idegrendszer telepe, a velőcső is (lásd később!). Ezzel a gerinces embrióknak kialakult a középsíkban záródott embrionális középbél (stomodeum), e fölött a gerinchúrja és a velőcsöve. Utóbbiak két oldalán szelvényesen ismétlődő coelomzásokat találunk (7.1 ábra).



7.1 ábra. Az enterocoelia folyamata. A blastula (A) belsejébe a gastroporus területén betűródó (B) sejtrétegnek a dorsalis középsíkban lévő része az ősbélüreg teteje, a bélítő (B, C: piros vonal). Itt olyan leendő mesodermális sejtek találhatóak, amelyek lefűződve a testtengelyt kialakító gerinchúrt hozzák létre (D–F). A gerinchúr mellett kétoldalt szintén mesodermális sorsú sejtcsoporthoz vannak, amelyek a mesodermzásokot alakítják ki (D–F). Ezek ürege az ősbélüregből fűződik le (lásd: *entero+coelia* elnevezés). (A–C: hosszmetsetek, D–F: keresztmetsetek a C ábrán szaggatott vonallal jelölt síkban).

A mesoderma tagolódása

A gasztruláció során létrejött mesodermatelepeket helyzetük alapján is megnevezhetjük. A gerinchúr a hossz tengelybe eső, ún. **axialis mesoderma** (*axis* = tengely, lat.): tömör pálca, amelynek belsejét különleges kötőszövet, a chordaszövet alkotja, külső felszínét pedig erős kötőszöveti tok borítja. A chordaszövet sejtjeiben hatalmas, folyadéktartalmú vakuolumok alakulnak ki, a sejt közötti állomány gyakorlatilag hiányzik (7.2 ábra). A szövet (nagy

folyadéktartalma miatt) összenyomhatatlan és rugalmas. Alakját szorosan rásimuló, erős tokja biztosítja (felépítési elvében és funkciójában a kettő együtt a férgéknél látott hidrosztatikus vázakhoz hasonló).

A gerinchúr mellett kétoldalt az ún. tengely melletti, **paraxialis mesoderma** található. Ez a fejlődés során ventralis irányba terjeszkedik, benő a mesodeum és az epidermis közé. Eközben dorso-ventralis irányban három részre tagolódik. A „legfelső” része az ún. **epimer** (*epi-* = felső, lat., *mer* = rész, gör.), a középső a **mesomer** (*meso-* = középső, lat.), a ventralis helyzetű pedig az ún. **hypomer** (*hypo-* = alatt, lat.) Az *epi-* és a *mesomer* szelvényes, a *hypomer* egységes. Ezen részeknek van szinonim elnevezésük is – a nevek közül egyesek azt jelzik, hogy az adott részből milyen szervtelepek fejlődnek majd. Az *epimer* ilyen szempontú elnevezése az **őscsigolya** vagy **összelvény** (**somita**), a *mesomeré* az **őscsigolyanyél** (**gononephrotom**; *gonos* = ivari, gör., *gonad* = ivarmirigy, *nephro-* = vese), a *hypomeré* pedig egyszerűen **oldal-** vagy **lateralis mesoderma**.

Nézzük meg sorban azt, hogy ezek milyen sejtcsoportokat és azokból fejlődő szervtelepeket adnak (7.2 ábra)!

1. *epimer* = somita (őscsigolya, összelvény; szelvényezett):

1.1. medialis területén a **sclerotom** vagy **vázképző mesenchyma** (*sclero* = váz, *tomos* = bevágással, befűzéssel elválasztott képlet, gör.) sejtcsoportja differenciálódik, amely kivándorol a középsík felé. Sejtjei körülveszik a gerinchúrt és a velőcsövet, kialakítják minden fej mögötti szelvényben a **csigolyát** (**vertebra**). Ezek sorozatával létrejön a **gerincoszlop** (**columna vertebralis**).

1.2. dorsalis és ventralis területén a **myotom** vagy **izomképző mesenchyma** (*mys* = izom, gör.) sejtcsoportjai jönnek létre: a dorsalis pozíciójú sejtcsoport tagjai helyben maradva az ún. **epaxialis** („**testtengely feletti**”) **izomzatot** alakítják ki, míg a ventralis sejtcsoport elvándorolva a testfal és a végtagok izomzatát hozza létre: ez az ún. **hypaxialis** („**testtengely alatti**”) **izomzat**. A két izomcsoportot a csigolyatest magasságában a horizontális síkban kialakuló kötőszövetes lemez választja el egymástól – az izomcsoportok elnevezése ehhez való helyzetüket tükrözi. Az *epaxialis* és *hypaxialis* izmok csigolyákat körülvevő vonulata (hátizmok) a csigolyákon ered és tapad, azaz azokat mozgatja. A hátizomzat *epaxialis* izmai a gerincoszlopot kiegyenesítik, a *hypaxialis* izomcsoportok hasi irányba behajlítják. Mindkét izomcsoport részt vesz természetesen a törzs horizontális irányú mozgatásában is.

1.3. lateralis területén a **dermatom** vagy bőr **kötőszöveti rétegeit képző mesenchyma** (*dermis* = bőr, gör.) sejtcsoportját találjuk: ezek a sejtek szintén elhagyják az őscsigolyák állományát, bevándorolnak az epidermis alá, és a bőr kötőszöveti rétegeit hozzák létre (lásd lent!).

2. *mesomer* = gononephrotom (szelvényezett):

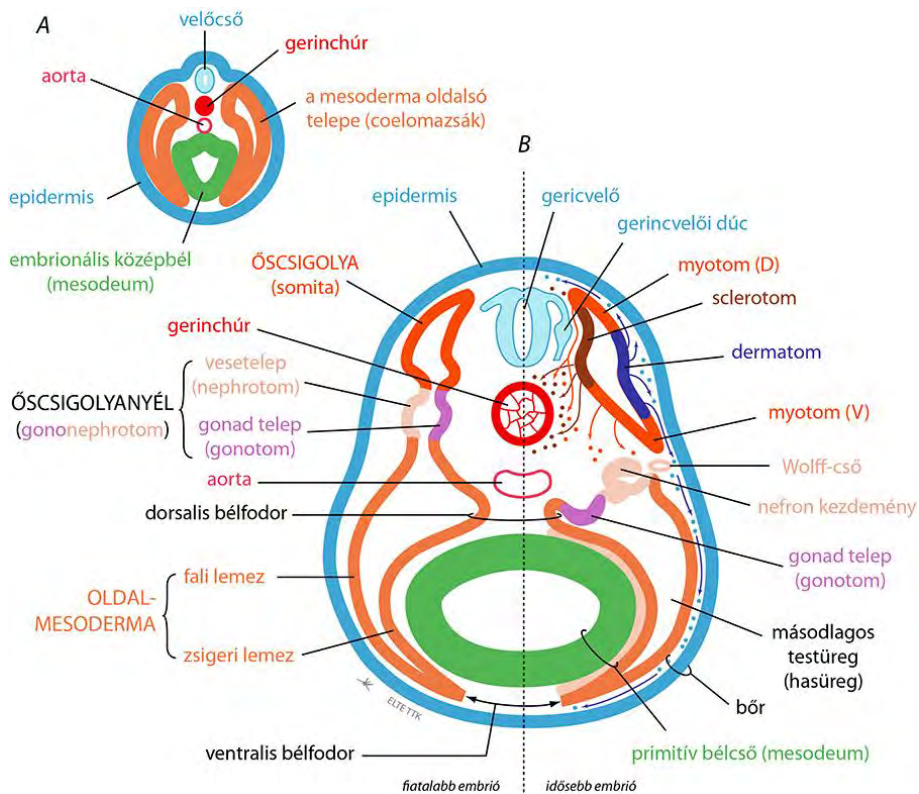
2.1. medialis része létrehozza az **ivarmirigy** (**gonad**) kezdeményét azokban a szelvényekben, amelyek a hossz tengely közép magasságában helyezkednek el (tehát nem minden szelvényben jelenik meg). Állományába még az embrionális fejlődés során vándorolnak be a csíralemezeketől függetlenül fejlődő ivarsejtképző őssejtek, amelyekből az ivarsejtek származnak.

2.2. lateralis része a **vese** (**ren**) telepét hozza létre. Az embrió hossz tengelye mentén szelvényesen ismétlődő vesetelepek együttesen többféle vesetípust alakítanak ki a gerincesekben (lásd később!).

3. hypomer = oldalmesoderma (egységes, nem tagolódik testszelvények szerint):

3.1. medialis fala az embrionális középbélhez fekszik, ez a **zsigeri lemez**. Létrehozza a mesodeum izomzatát és kötőszöveti rétegeit, valamint a kialakuló testüreget bélelő hashártya zsigeri lemezét;

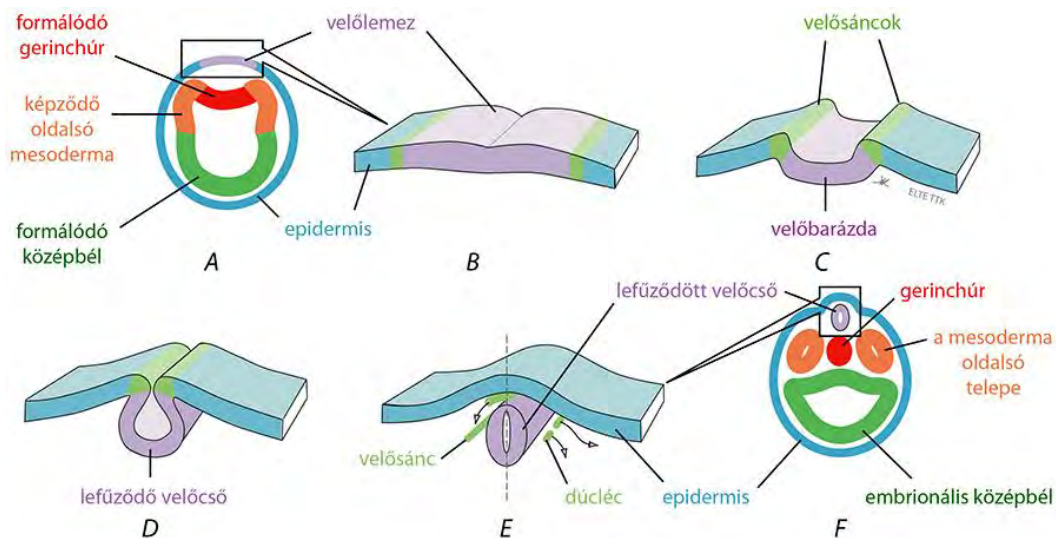
3.2. lateralis fala a fejlődő bőr felé tolódik, ez a **fali lemez**. Létrehozza a kialakuló testfalizomzatra fekvő fali hashártyalemezt.



7.2 ábra. Gerinces embrió szervtelepei a törzs keresztmetszetén. **A)** A csíralemez fő származékai a gasztruláció után. **B)** A gerinchúrt alkotó chordaszövetet nagy, hólyagos sejtek alkotják. Mellettük a coelomazsák 3 részre tagolódik: ezek az őscsigolya, az őscsigolyanyél és az oldalmesoderma (az ábra bal oldala). Idősebb embrióban látjuk az őscsigolya sejtcsoportjait. A sclerotom sejtjei elhagyva eredeti helyüket körülvesszik a gerinchúrt és a velőcsövet, csigolyákat alakítanak ki. A myotom-sejtek két csoportban vannak: a dorsalis (myotom (D)) sejtcsoport helyben marad, a ventralis (myotom (V)) elvándorolva a testfali és a végtagizomzatot hozza létre. A dermatom sejtjei szintén elhagyják az őscsigolya területét és az epidermis alatt a bőr kötőszöveti rétegeit alakítják ki. Az oldalmesoderma által határolt üreget az őscsigolyanyél sejtállománya zárja le: ebben fejlődnek a vesetelepek (lásd: nephron-kezdemény) és az ivarmirigy (lásd: gonadtelep). Az oldalmesoderma zsigeri lemezéből kialakul a primitív bélcső (embrionális középbél, mesodeum), amit a dorsalis és a ventralis bélfodor rögzít (az utóbbi többnyire felszívódik).

A 7.2/B ábra két oldalának összehasonlításával nyilvánvalóvá válik, hogy 1) a kezdetben összefüggő, egységes testüreget határoló mesodermarészek részben elválnak egymástól, ami a testüreg dorso-ventralis irányú feltagolódásával jár. 2) Az őscsigolya elválik az alatta lévő részekről, és mint egységes mesodermarész megszűnik (sejtjei nagyrészt kivándorolnak innen). 3) Az őscsigolyanyél és a lateralis mesoderma egymással kapcsolatban marad: a gononephrotom az oldalmesoderma által kialakított testüreg dorsalis falát hozza létre (itt helyezkednek el majd a vesék és az ivarmirigyek). 4) A gerinchúr a megfelelő szakaszokon beépül a sclerotom által létrehozott csigolyákba (lásd később is!). 5) Az ectoderma származékaként kialakuló epidermis

velőcső két oldalán hosszában egy-egy tömör rudat képeznek, ez a **dúcléc**, amely csakhamar a formálódó szelvényeknek megfelelően szintén feltagolódik. Egyes sejtjei helyben maradván a **gerincvelői dúcokat** alakítják ki, míg más sejtcsoportjai elvándorolva igen sokféle szerv kialakításában vesznek részt. Ilyen elvándorló sejtek pl. a bőrbe betelepülő **pigmentsejtek** (melanocyták), a **mellékvese velőállományát** képező, a fej mesenchymalis állományát (ezzel számos koponyacsontot) létrehozó, valamint a fogak dentinállományát képező sejtek is. A nagyon változatos felépítésű és az életmódot megalapozó gerinces koponya (fej) szerkezetének kialakításában annyira jelentős a szerepe, hogy a dúcléct „negyedik csíralemezként” is emlegetik. (Megjegyezzük, hogy a dúcléc sejtegyüttese csak a gerincesekben van jelen, „negyedik csíralemezük” tehát csak nekik van!)

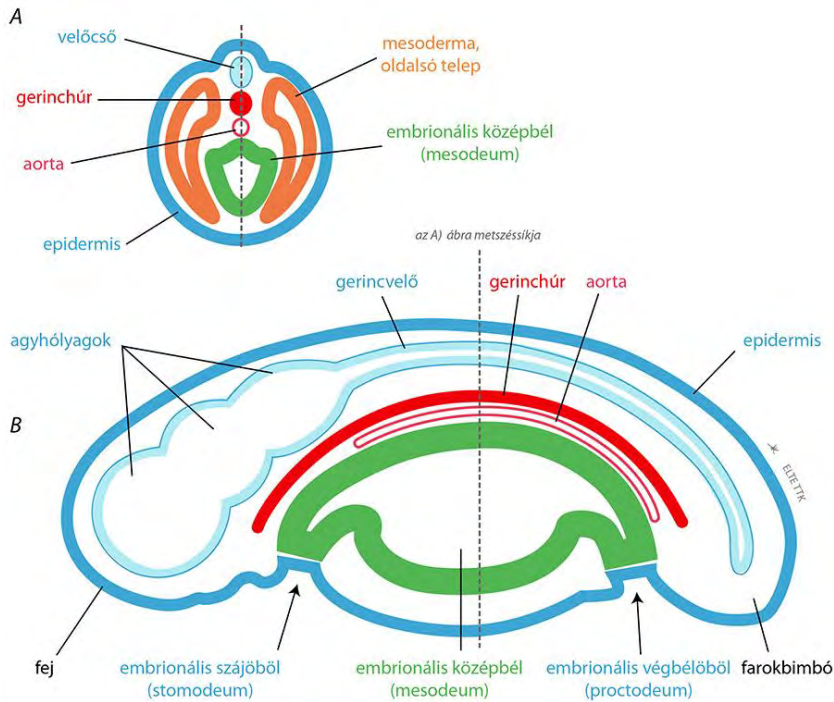


7.4 ábra. A primer neurulatio. A központi idegrendszer telepe a gasztruláció idején alakul ki (A, F). A középsíkban megjelenő gerinchúr hatására az ectoderma dorsalis középsíkjában megjelenik a velőlemez (B), aminek két szélén felemelkednek a velősáncok (C), s miközben a velőlemez a mélybe süllyed, a velősáncok egymás felé nőve a középsíkban találkoznak (D). A velőlemezéből velőcső lesz, ami keletkezésének mechanizmusa miatt eleve üreges. A velőcső fölött úgy záródik az epidermis rétege, hogy a velősánc-sejtek sem az epidermisbe, sem pedig a velőcsőbe nem kerülnek be. Mesenchymalis sejtekké alakulnak, és a velőcső két oldalára vándorolva egy-egy léccet képeznek (E ábra bal oldali része). Ez a testszelvényeknek megfelelően feltagolódik: ekkor már dúclécnek hívjuk (E ábra jobb oldali része), mivel sejtjeinek egy része itt maradván a csigolyaközti dúcokat képezi majd.

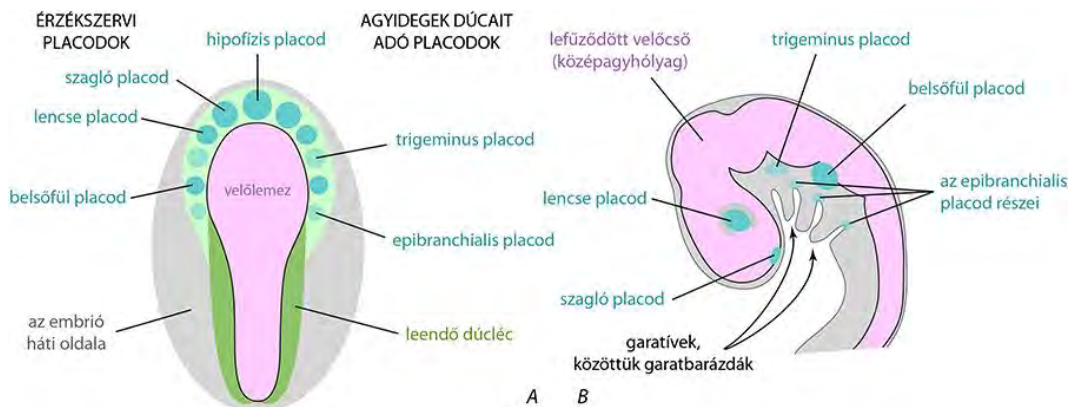
A kialakult velőcső feji végén 3 tágulat jelenik meg: ezek az agyhólyagok. Sorrendben az **előagyi** (**prosencephalicus**), **középagyi** (**mesencephalicus**) és az **utóagyi** (**rhombencephalicus**) **agyhólyagok** (7.5 ábra). További tagolódásukkal alakulnak ki az agyvelő (cerebrum) összes gerincesre jellemző részei, amelyeket a 7.20 ábra mutatja be.

A velőlemez peremét a fej területén nem a leendő dúcléc sejtállománya, hanem az ún. placodok sorozata kíséri. A **placodok** (nevük alapján) korong alakú szervtelepek (7.6 ábra). A dúcléctől eltérően sejtjeik nem hagyják el a hámréteget: a szervtelep gödröt formálva a mélybe süllyed, majd hólyagocskaként lefűződhet a felszínről (pl. 7.13 ábra). Körülöttük a fejlődő agykoponya csontszövetet képez.

Közülük a legelső a páratlan **hipofízis** (**hypophysis**) **placod**. A záródó velőcső előtt helyezkedik el, így az előagyhólyag elé kerül. Az agyvelő intenzív fejlődése a formálódó embrionális szájbőlbe tolja: a szájpadrást lefűződő hólyagocskaként hagyja el (ez a **Rathke-tasak**), majd a felette lévő köztiagy ventralis felszínéhez fekszik, kialakítva a hipofízis elülső és középső lebenyét.



7.5 ábra. A gerinces embrió alapszabása az agyhólyagokkal és a velőcsővel. **A)** A kialakult alapszabás a középsíkba eső velőcsővel, gerinchúrral, főverőérrel (aorta) és embrionális középbéllel. **B)** Az embrió nyílrányú hosszmetsetén látszik, hogy a velőcső feji végén 3 tágulatként már jelen vannak az agyhólyagok. A teljes központi idegrendszernek egységes ürege van. A testtengelyt adó gerinchúr a fejben ér véget, alatta fut az aorta, és húzódik az embrionális középbél. Ennek mindkét végén egy-egy felszíni betűrődés alakul ki (embrionális szájöböl és végbélöböl).



7.6 ábra. A placodok. **A)** Az embrió hátoldalára nézve azt látjuk, hogy a velőlemez feji részét nem a leendő dúcléc folyamatos csíkot alkotó sejtjei kísérik, hanem olyan sejtcsoportok sorozata, amelyek korongokat formálnak. Ezek a felszíni hámrétegben maradnak a velőcső záródásakor is. **B)** Fejlettebb emlős embrió placodjai oldalnézetben: a hipofízis placod már nem látszik (a szaglóplacod előtti és középsíki pozíciója miatt betolódott az embrionális szájöbölbe), az érzékszervi (szagló, lencse és belsőfül) placodok még a felszínen vannak. Az arckoponyát kialakító garatívek tövéénél megtaláljuk a trigeminus és az epibranchialis placodokat, amelyek agyidegek dúcainak sejtjeit adják majd.

A következő szervtelep a már páros **szagló placod**. A szaglóhám fejlődik majd belőle: a mélybe süllyedve gödröt formál. Mindig megtartja kapcsolatát a felszínnel: a gödör nyílása lesz az ornyílás.

A **lencse placodok** szintén párosak. A szemgolyó fejlődése során lefűződnek a felszínről és a formálódó szivárványhártya nyílása mögé kerülnek. Sejtjeik áttetszővé válnak.

A következő placod a mélybe süllyedve az ún. háromosztatú ideg (V. agyideg) dúcát hozza majd létre: ez a **trigeminus placod** (lásd: agyidegek, perifériás idegrendszer).

Az érzékszervi placodok sorában az utolsó a belsőfül placod (oticalis placod). Vezikula formálódik belőle, ami a hártýás labirintus lesz. Csontoshalakban ennek származéka az oldalon szervtelepe, ami az epidermis alá süllyedve ugyan csővé záródik, de számos nyíláson át kapcsolatban marad a külvilággal- áramlásérző szerv lesz.

Az utolsó placod az ún. **epibranchialis placod**. Neve arra utal, hogy sejtjei a fejlődő arckoponya felszínén a garatbarázdák fölé (lásd: *epi-* előtag) kerülnek, és ahogy a trigeminus placodból, ebből az állományból is bizonyos agyidegek (VII., IX., X.) érző dúcai fejlődnek majd (lásd: agyidegek, perifériás idegrendszer). (A *-branchialis* utótag az „embrionális kopoltyúívek” elnevezésre utal, ami a garatívek (zsigerívek, lásd később!) egyik megnevezése.)

A vázrendszer (systema sceleti)

A gerincesek vázrendszere belső váz, amelyet csont- és porcszövet alkot. Benne a csontok csontosan (összenövésekkel), mozgatható kötőszövetes vagy porcos kapcsolatokkal, valamint ízületekkel kapcsolódnak egymáshoz. A vázrendszer a mozgás passzív szerve: a csontok a hozzájuk tapadó izmok segítségével mozgathatók. A test tengelyében kialakul a gerincoszlop, amelyhez végtagok csatlakozhatnak. A gerincesek törzsfelődése során a kefalizáció nagy hangsúlyt kapott – ennek eredményeként megjelent a **csontos koponya (cranium)**. Ezen állatcsoporton belül tehát az elülső irányt meghatározó anterior kifejezés szinonimájaként a **cranialis (koponya felé eső)** kifejezés is használható (lásd: „Jolly Joker” fejezet 1.9 ábra).

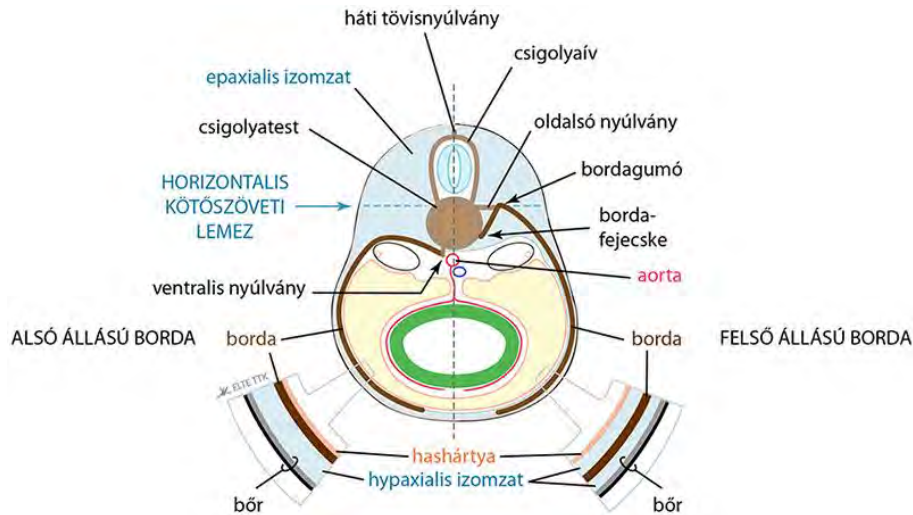
A tengelyváz és a bordák

A tengelyváz a test tengelyébe eső szilárd, támasztékot adó, ugyanakkor mozgékony rendszer. Az embriókban a gerinchúr alkotja. Láttuk, hogy az epimer (somita) fejlődése során a sclerotom sejtjei a gerinchúr és a velőcső körül csoportosulva létrehozzák a csigolyák állományát. A csigolyák összessége alkotta **gerincoszlop (columna vertebralis)** így a gerinchúr helyébe lép, a kifejlett állat tengelyváza lesz. A **csigolya (vertebra)** részei a következők (7.7 ábra):

- 1) a gerinchúr maradványát magába záró, központi része a **csigolyatest (corpus vertebrae)**. Hozzá nyúlványok kapcsolódnak.
- 2) dorsalis nyúlványai közreműködésével alakul ki a **csigolyaív (arcus neuralis/arcus vertebrae)**; ezek összessége képezi a gerinccsatornát.
- 3) A csigolyatest és a csigolyaív találkozási pontjától oldalirányba nyúlik egy-egy **oldalsó nyúlvány (processus transversus)** (csontoshalakban nem alakul ki, négy lábúakban megvan).
- 4) Ventralis nyúlványai a gerincoszlop alatt futó főverőeret (aorta) és a fő vénákat kísérik. E nyúlványok a farok területén ívvé záródhatnak: ez a **hemális ív (arcus haemalis)**.

A csigolyához bordák kapcsolódhatnak, amelyek izomtapadási felszínt adnak, támasztják a testfalat, és (ha testüreg mellett fejlődnek, akkor) védik a testüregi szerveket. A **borda (costa)** helyzete alapján lehet alsó vagy felső állású. A típust az határozza meg, hogy a borda eredési helye hol van, és íve a fent említett horizontális kötőszöveti lemezhez képest milyen magasságból indul (7.7 ábra). A **borda alsó állású**, hogyha a csigolya ventralis nyúlványáról indul, és íve mindig a hypaxialis izomzatban marad. Ilyen bordái vannak a csontoshalaknak: ezek a testfalban

közvetlenül a testüreg mellett, a hashártya alatt helyezkednek el, a testfal izomzata csak a külső oldalukhoz tapad (7.7 ábra bal oldali része). A **borda felső állású** akkor, hogyha a csigolyatestről indul, íve felfelé haladva érinti a kötőszövetes lemez síkjában elhelyezkedő lateralis nyúlványt, majd innen fordul ventralis irányba. Ilyen bordái vannak a magzatburkosoknak. Ebben az esetben a borda kezdetén egy ún. **bordafejecske** van, az ív csigolya nyúlványhoz támaszkodó része a **bordagumó**. A borda vonala innen úgy fut lefelé, hogy a borda a testfalizomzatba ágyazódik, tehát medialis és lateralis oldalról is izomzat kíséri (7.7 ábra jobb oldali része).



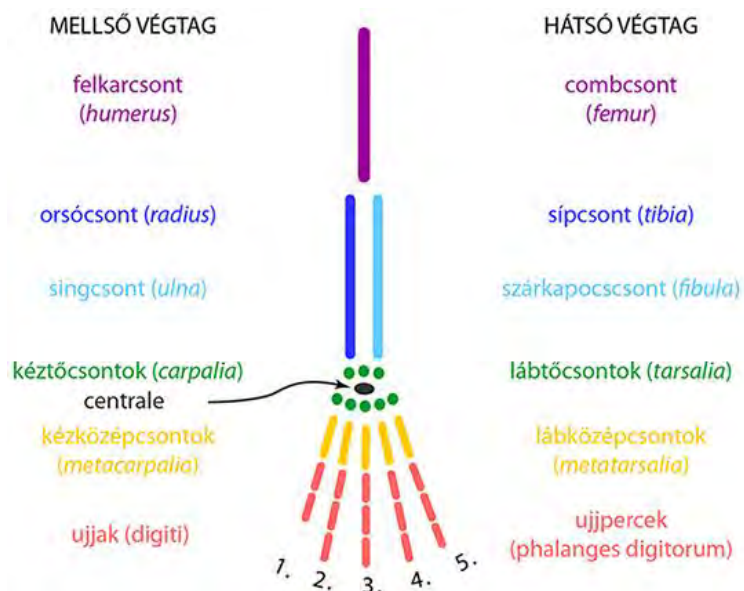
7.7 ábra. A bordatípusok. Bal oldal: az alsó állású borda a csigolyatest ventralis nyúlványáról indul, végig az epaxialis izomzatban fut, ami azt eredményezi, hogy közvetlenül a hashártya alatt húzódik (az izomzat csak a külső oldalához tapad). Jobb oldal: a felső állású borda a csigolyatesten támaszkodva ered (lásd: bordafejecske), majd felfelé érinti a csigolya oldalsó nyúlványát (lásd: bordagumó), és innen indul lefelé. Íve az epaxialis és a hypaxialis izomzatot elválasztó kötőszöveti lemez magasságából indul. A borda a hypaxialis izomzatba ágyazódik, nem érintkezik a hashártyával.

Az állat életmódjától, testtartásától függően a gerincoszlop részleteiben eltérő morfológiájú csigolyákból felépülő szakaszokra tagolódik. A vízben élő halak testének egészét nagyjából ugyanolyan erőhatások érik (gravitáció ↔ víz felhajtó ereje), így náluk csak két szakasz alakul ki: ez a **törzs-** és a **faroktájék** (utóbbinak a test vízben való előre lökésében és a kormányzásban van szerepe). A szárazföldi életre áttért gerincesek (négy lábúak) gerincoszlopát (a légtérben érvényesülő gravitáció ↔ végtagok jelenléte miatt) már eltérő erőhatások érik. Kialakul a **nyaki (cervicalis) szakasz**, ami a fejet tartja, és annak mozgását végzi; csigolyái bordacsökevényeket hordozhatnak. Ezt követi a **törzs (thoracalis) szakasz**: kifejlett bordák leggyakrabban ennek a csigolyáihoz kapcsolódnak és ennek elejét támasztja a mellső végtag. Az **ágyéki (lumbalis) szakasz** a **keresztcsonti (sacralis) szakaszhoz** vezet – utóbbinak a hátsó végtaggal való kapcsolattartás a feladata. Ha az állat elemeli a testét az aljzattól, akkor a mellső és a hátsó végtagok egy-egy hídpillér szerepét töltik be, és ahol vázuk (közvetve vagy közvetlenül) kapcsolódik a tengelyvázhoz, az utóbbin az alátámasztás erőhatásainak megfelelő szakaszok alakulnak ki. A gerincoszlop végét a **farok- (caudalis) szakasz** képezi, ami egyre egyszerűbb és méretben egyre kisebb csigolyákból épül fel. Az egyensúlyozásban, manőverezésben, kapaszkodásban lehet szerepe.

A végtagok alapszabása

A csontoshalak esetében végtagoknak a **páros úszókat** tekintjük: ezek az egyensúlyozásban, a szintváltásban (emelkedésben-süllyedésben) segítenek. A négy lábú gerincesek (*Tetrapoda*) végtagjai a test hordozásában és mozgásában játszanak szerepet (alapszabását a mai bojtosúszójú halak őseinek páros úszóitól származtatjuk). Mindkét végtagnak van egy-egy **függesztőöve** (**vállöv**, **medenceöv**), ami a végtagok testtől elemelkedő részét (a mellső végtag esetében közvetett, a hátsó esetében közvetlen módon) a tengelyvázhoz kapcsolja. Alapszabásában mindkettő 3-3 csontból áll: ezek találkozási pontjai által közösen kialakított ízülethez kapcsolódik a végtag nyélszakasza. A **vállöv csontjai**: dorsalis a **lapocka** (*scapula*), ventralis a **kulcscsont** (*clavicula*) és a tőle caudalisan elhelyezkedő **hollócsőr-csont** (*coracoideum*). Az utóbbi kettő a **szegycsonton** (*sternum*) támaszkodik, míg a lapocka a hátizomzatba ágyazódik, és nem kapcsolódik sem a gerincoszlophoz, sem a bordákhoz. A **medenceöv csontjai**: a dorsalis helyzetű **csípőcsont** (*ilium*), a ventralis **szeméremcsont** (*os pubis*) és az **ülőcsont** (*ischium*). A csípőcsont a keresztcsonti csigolyákhoz kapcsolódik (kötőszövetesen) – ha az állat elemeli a testét az aljzattól, akkor ez a kapcsolat nagyon erős, ha pedig két lábon jár, akkor akár el is csontosodhat (a csípőcsont összenő a keresztcsonti csigolyákkal).

A függesztőövekhez kapcsolódik a végtagok nyélszakasza, amelyet proximalisan egy páratlan csont (felkarcsont, humerus; combcsont, femur), distalisan pedig egy csontpáros (orsócsont, radius – singcsont, ulna; sípcsont, tibia – szárkapocscsont, fibula) alkot. Ezt követi a végtag kiszélesedő része (kézfaj, lábfej), amit a kéz- és lábtőcsontok (*carpalia*, *tarsalia*), a kézközép- és lábközépcsontok (*metacarpalia*, *metatarsalia*), valamint az ujjak (*digiti*) alkotnak. Utóbbiak ujjpercekből (*phalanges digitorum*) állnak. A mai négy lábúak végtagjai az 5 ujjú alapszabást mutatják, ami az életmód következtében jelentősen módosulhat (7.8 ábra, illetve részleteiben lásd a gerincesek vázrendszerével foglalkozó fejezetet!).



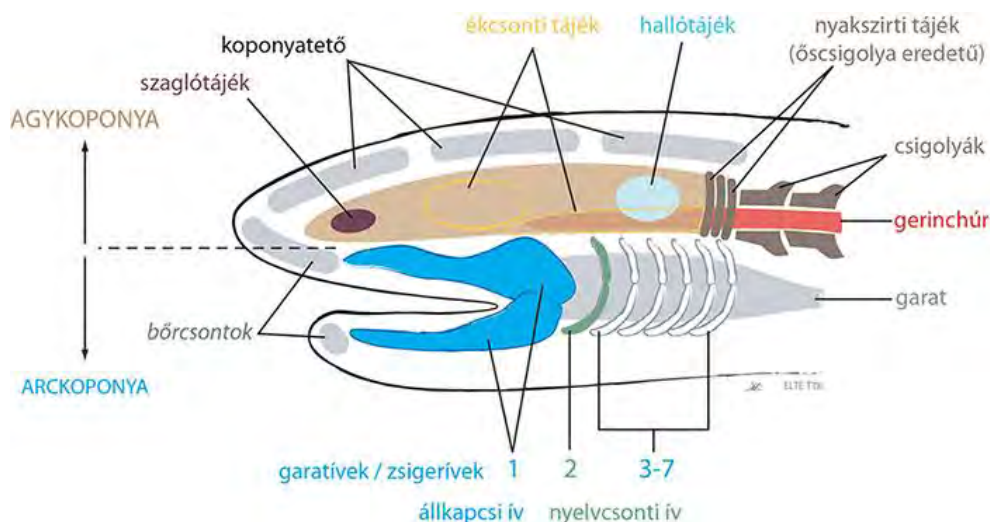
7.8 ábra. A gerincesek öt ujjú végtagjainak alapszabása. Látható, hogy a mellső és a hátsó végtag csontjainak elrendeződése azonos elvet követ. Az ujjak közül az 1 számú mindig a medialis pozíciójú, az orsócsont vagy sípcsont oldalán kialakuló ujj. Csak két ujjperce van.

A koponya felépítése

A gerincesek koponyája kétféle csonttípusból szerveződik. Az egyik típusra az jellemző, hogy az egyedfejlődés során porctelepként jelenik meg, majd ez elcsontosodik: ezek az ún. **pótcsonatok**. A másik típus a bőr kötőszöveti állományának elcsontosodásával alakul ki: ezek az ún. **bőr-csonatok**. A koponya egyes területeinek alkotásában többnyire vegyesen vesznek részt.

Maga a **koponya (cranium)** két részre tagolható (7.9 ábra). Az **agykoponya (cerebrocranium/neurocranium)**; *kranion* = koponya, *cerebrum* = agy) a koponya dorsalis, zárt része, ami az agyvelőt védi. Alapját az érzékszervek (lásd: kefalizáció) köré szerveződő régiók alkotják. E tájékok a gerincoszloptól a szájnylás felé haladva a következők:

- 1) **Nyakszirti (occipitalis) tájék**: kapcsolódik az első csigolyához, nyílásán át lép be a központi idegrendszer a koponyaüregbe. Az első néhány (magzatburok nélkülieknél: 1–3., magzatburkosoknál: 1–5.), szelvényessé nem tagolódó őscsigolyatelep mesenchymalis állománya képezi;
- 2) **Hallótájék (oticalis) régió**: csontjai körülveszik a belsőfül telepét (a hártás labirintust), azaz létrehozzák a csontos labirintust; és ez az a tájék, amihez az állkapocs (közvetett vagy közvetlen módon) kapcsolódik (lásd: később);
- 3) **Ékcsonti (sphenoidalis) tájék**: magába foglalja az agykoponya alapját (koponyaalap) és a szemgolyó körül fejlődő szegödri csontok (orbita) együttesét;
- 4) **Szaglótájék / emlősökben rostacsonti (ethmoidalis) tájék**: a szaglóhám körül kialakuló csontok együttese.
- 5) **Koponyatető (calvaria)**: ennek csontjai zárják le dorsalisán a koponyaüregt (az agykoponya fenti (1-4) tájékai által kialakított falazatot).



7.9 ábra. A gerinces koponya alapszabása. A koponya agyvelőt védő, felső része az agykoponya. Ennek nyakszirti tájéka őscsigolya eredetű. Az érzékszervek köré szerveződő halló-, ékcsonti- és szaglótájék által kialakított koponyaüregt a koponyatető csontjai zárják le. Az arckoponya szelvényezettéget mutató garatívek (zsigerívek) sorozatából szerveződik: ezek közül az első az állkapcsi (mandibularis) ív, a második a nyelvcsonti (hyoid) ív. A 3–7. ívet csak számokkal jelöljük. A szűrken színezett csontok a bőr kötőszöveti rétegében fejlődő bőr-csonatok, míg az ettől eltérő színnel jelölt többi csont porctelep elcsontosodásával fejlődő pótcsonat.

Az **arckoponya** (**splanchnocranium/viscerocranium**) a koponya ventralis része. Eredendően szelvényes felépítésű, a tápcsatorna kezdeti szakaszát két oldalról támasztó garatívek (más néven zsigerívek) alkotják. Ezek sorrendben:

- 1) **Állkapcsi (mandibularis) ív**: dorsalis és ventralis része egymáshoz ízülettel kapcsolódik, ami lehetővé teszi a táplálék megragadását, esetleges megrágását. Dorsalis része a **szájpadlás-négyszögcsont (palatoquadratum) porc (palatum: szájpadlás, quadratum = négyszög)**. Elnevezése arra utal, hogy belőle milyen csontok fejlődnek: ezek a szájpadlás-csont és az ízületi felszínt adó négyszögcsont. Az ív ventralis tagja az **állkapcsi (mandibularis) porc**. Az e két porcból fejlődő csontok (pótcsonatok) mellett az egyes állatcsoportokban különböző bőrcsontok is kialakulnak.
- 2) **Nyelvcsonti (hyoid) ív**: ventralis része a szájfenék támasztásában játszik fontos szerepet, dorsalis része részt vehet az állkapocs felfüggesztésében (ekkor a neve: **hyomandibularis porc**, illetve csont) vagy alakulhat hallócsonttá (lásd: 7.13 ábra, ill. vázrendszeri fejezetek).
- 3) A **3–6. garatívekből** fejlődhetnek kopolyúkat hordozó **kopolyúívek** (lásd: halak) vagy részt vehetnek a gége tájékának kialakításában (*Tetrapoda*).
- 4) A **7. garatív** nem mindig jelenik meg. A példaállat kárászban a garatfogakat hordozó **garatcsont** fejlődik belőle.

Megjegyezzük, hogy a garatívek száma az evolúció során csökken: míg csontoshalakban lehet 6–7, addig az emlősökben csak 5 önálló ív alakul ki. A garatívek izmait és lágyszöveteit a nyúltvelő idegei, az **V–X. agyidegek** idegzik be. Ennek mintázata, az agyidegek garatívhoz rendeltsége konzervatív vonás: minden gerinces állatban egyforma és megmarad akkor is, ha a garatív valamelyik csontja elhagyja törzsféjlődésben ősi helyzetét (erre példát a hallócsontok megjelenésével látunk majd).

Izomrendszer (systema musculorum)

Az izomzat a mozgás aktív szerve. Funkcionálisan vázizomzatra (a vázelemeket mozgatja) és zsigeri izomzatra oszthatjuk.

A vázizomzat eredendően szelvényes felépítéséről, az epaxialis és hypaxialis izomzatról a myotom kapcsán már volt szó (7.3 és 7.7 ábra). A végtagok megjelenésével a hypaxialis izomzat részben átalakul, ugyanis létrejönnek a végtagokat és azok egyes részeit precízen mozgató **kiegýnült izmok (musculi)**. Szövettanilag harántcsíkolt izmok, beidegzésüket a gerincvelői idegek végzik (szomatikus idegrendszer).

A zsigeri izomzatot kisebb részben harántcsíkolt (lásd: nyelőcső kezdeti szakasza emberben), nagyobb részt simaizomszövet (lásd: erek fala, tápcsatorna nagyobb része) alkotja. Működésük részben autonóm (a szervezetből kiemelve is működnek, mert saját ideghálózatuk van), részben gerincvelői és agyidegek által szabályozott (lásd: vegetatív idegrendszer).

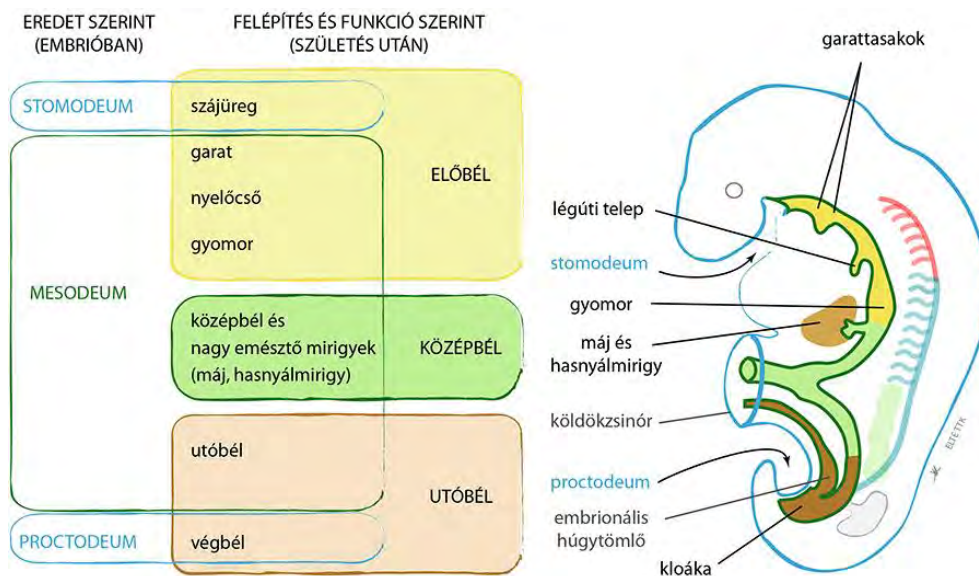
Emésztőkészülék (apparatus digestorius)

A gerincesek újszájú állatok, tápcsatornájuk a **stomodeum**, a **mesodeum** és a **proctodeum** szakaszaiból szerveződik. Ez az embrionális eredet szerinti tagolódás nem esik egybe a kifejlődött tápcsatorna funkcionális tagolódásával (7.10 ábra).

A bélcső feladatok szerinti első szakasza az **előbél**, ami a táplálék felvételét, aprítását, emésztésének megkezdését végzi – a szájnyílástól a gyomor-középbél határig tart. Embriókban jellegzetes képletei a garatívek közötti garattasakok (7.10 ábra). A gerincesek szájüregében

változatos alakú és funkciójú **fogak** (*dens* = fog, lat.) alkothatnak fogazatot, de ez másodlagosan hiányozhat is. A **nyelv** (*lingua*) a szájfenék izmos szerve, amely a táplálék mozgatásában (nyelés), nyállal való elkeverésében (szénhidrátbontás megkezdése), valamint ízének érzékelésében játszik szerepet. Nyálmirigyek a szárazföldi gerincesek szájüregéhez kapcsolódnak: váladékuk puhítja a táplálékot és szénhidrátbontó enzimet tartalmaz. A **gyomor** (*gaster*) a fehérjék emésztését kezdi meg, alacsony pH-ja a polipeptidláncok kitekerésében (rejtett hasítási helyek feltárása) és a táplálék fertőtlenítésében fontos szerepű.

A **középbél** funkciója az emésztés folytatása (emésztőenzimeket termel minden makromolekula-típus bontására) és a tápanyagok felszívása: a középbél-utóbél határig tart. Kezdeti szakaszához kapcsolódnak az ún. **nagy emésztőmirigyek**, amelyek az egyedfejlődés során a mesodeum kitűrődéseként fejlődnek (tehát hámjuk entodermalis eredetű).



7.10 ábra. A gerincesek tápcsatornájának eredet és funkció szerinti tagolódása – bal oldalon táblázatos formában, jobb oldalon egy emlős embrióban valós megjelenési formájában feltüntetve. A jobb oldali rajzon a mesodeum zöld körvonallú, egyes szakaszainak színekódja a funkcionális felosztást tükrözi. A rajzról leolvasható, hogy a máj és a hasnyálmirigy entodermalis eredetű (a mesodeum kitűrődéseként fejlődik).

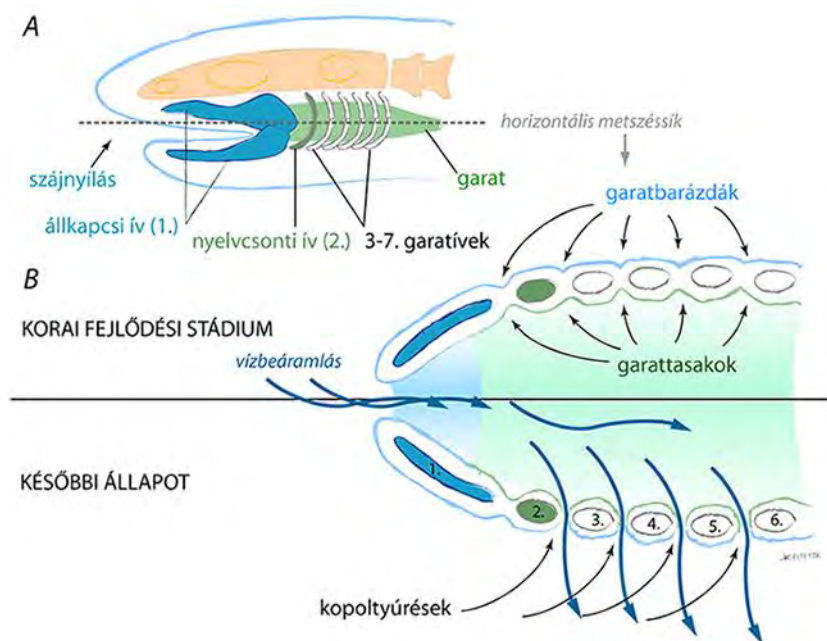
A nagy emésztőmirigyek egyike a **hasnyálmirigy** (*pancreas*): jelentős mennyiségű enzimentartalmú váladékot termel és ürít a tápcsatornába. Csontoshalakban nem kompakt szerv, sejttálmánya és vezetékrendszere a máj állományába ágyazódik. A **máj** (*hepar*) a másik nagy emésztőmirigy: a lipidek lebontásának hatékonyságát növelő epét termeli és juttatja vezetékeivel a középbélbe. A lipidcseppek méretének csökkentése megnöveli az enzimek számára hozzáférhető összfelületet, ezáltal növeli az emésztés hatékonyságát. A lipidcseppeket a bélcső perisztaltikus mozgása oszlatja kisebb cseppekre: az ezáltal kialakuló diszperziót az epeváladék a vizes közegben stabilizálja úgy, hogy az epesók rárakódnak a lipidcseppek felszínére. Az epeváladékban bomlástermékek is távoznak a bélcsőbe, amik így kiürítésre kerülnek (ilyen pl. a hemoglobin bomlásterméke, a bilirubin).

Az **utóbél** feladata az, hogy az emészthetetlen salakanyagokból víz visszасzívással **székletet** (*faeces*) formáljon, és ezt leadja. Jelentős baktériumflórával rendelkezik, ami a szervezet számára fontos anyagokat is előállít. A vakbél leágazásától a **kloákáig** (*cloaca*) vagy a végbélnyílásig tart. A kloáka a tápcsatorna azon szakasza, amibe a húgyvezetők és az ivarvezetékek nyílnak (más

szavakkal a tápcsatorna- és a húgyivar-szervrendszer végső, közös szakasza). **Végbélnyílásról (anus)** akkor beszélünk, ha a tápcsatorna vége önállóan nyílik a felszínre.

Légzőkészülék (apparatus respiratorius)

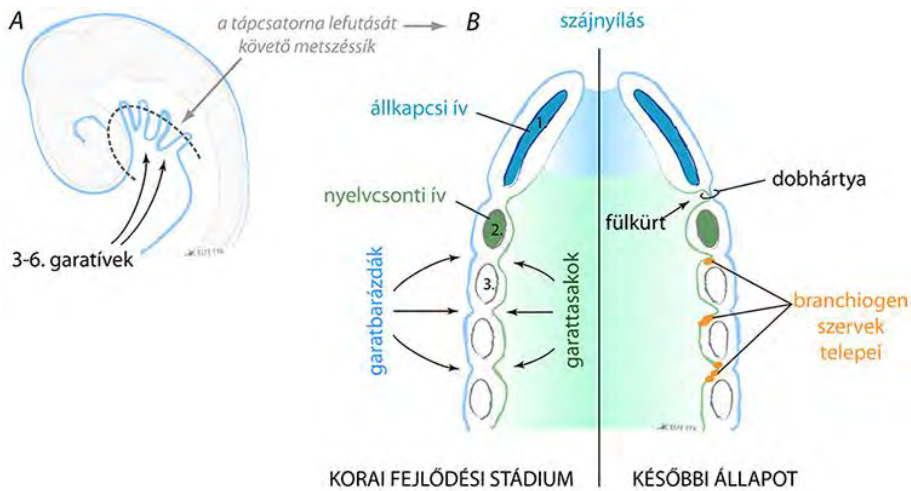
A gerincesek légzőszerveinek kialakításában a garattájék kulcsszerepet tölt be. A csontoshalak légzőszerve az eredendően ismétlődő garatívekből fejlődő kopoltyúívek sorozata. Az egyedfejlődés során a garat entodermális hámja a garatívek közé tűródve ún. **garattasakok** sorozatát hozza létre. Ezekkel szemben az epidermis **garatbarázdák** alkot (7.11/B ábra, felső rész). Az egymás felé növekvő hámrétegek összetapadnak, majd a 2. garatív pozíciójától kezdve felszívódnak: ezzel a garatüreg négy helyen összenyílik a külvilággal, létrejönnek a kopoltyúrések (7.11/B ábra, alsó rész). A 3–6. garatívek entodermális hámja ezután kettőzeteket képezve létrehozza a **kopoltyúk (branchia) légzőhámját** (lásd: csontoshalak).



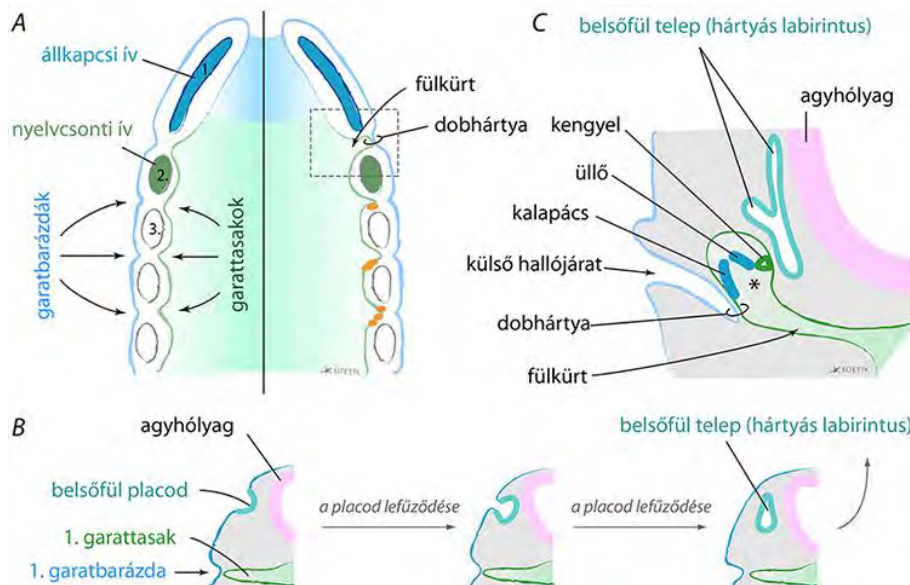
7.11 ábra. A csontoshalak garattájékának fejlődése, a garattasakok és a garatbarázdák. A **B)** ábra az **A)** ábrán megjelölt metszéssíkban mutatja a szájgaratüreg fejlődését. A korai fejlődési stádiumban megjelenő garatbarázdákat az epidermis, a velük szemben kialakuló garattasakokat az embrionális közepbél entodermális hámja hozza létre. Az utóbbiak mélyülésével a két hámréteg a 2. garatívtól kezdődően a garatívek között összefekszik, és a kettőzetek felszívódnak: létrejönnek a kopoltyúrések. Ezeken keresztül a szájgaratüregbe jutó víz leadható a külvilágba.

A *Tetrapoda* csoporton belül a magzatburkos embriókban a garattasakok és a garatbarázdák ugyan megjelennek, de nem nyílnak össze, így a garatüreg a külvilágtól szeparált marad. Kicsit hátrébb, a garat és a nyelvcső határán a ventralis középsíkban megjelenik egy kis kiöblösödés: ez a légúti telep kezdeménye (7.10 ábra), ami caudalis irányba növekedve, elágazásokat képezve létrehozza a légutakat és a két **tüdőt (pulmo)**. Eközben egyes garatívek közreműködésével kialakulnak a légúti telep kezdetén a **gége (larynx)** porcai. A magzatburkosok légzőrendszerét két szakaszra tagoljuk. Az ún. **felső légutak** az **orrfylással (naris)** kezdődnek: ezen keresztül a levegő a garatüregbe jut (ide a szájnyíláson keresztül is bejuthat a levegő). A gége az **alsó légutak** kezdetét jelzi, ami inntől a **légcsövön (trachea)**, a két **főhögön (bronchus principalisok)** keresztül a tüdőkből elágazó légutakon át a légzőhámig tart.

A légzőhám a gázcseré helyszíne. A hatékony gázcseréhez a légzőmozgások biztosítják a légzőhám környezetében a légző közeg frissítését, azaz a víz- vagy légcserét.



7.12 ábra. A magzatburkosok garattájéka a branchiogen szervekkel. A magzatburkos embrió (A) fejének a rajzon szaggatott vonallal jelölt egyenes mentén készített metszetén (B) látszik, hogy ugyan kialakulnak garatbarázdák és garattasakok, de ezek nem nyílnak össze (a szájaratüreg fala egységes marad). Az 1. és a 2. garatív közötti garattasak és garatbarázda hámja a dobhártyát alakítja ki, a garattasak pedig fülkürtté alakul. A hátrébb lévő garattasakok entodermális hámjában a branchiogen szervek szervtelepei jelennek meg.



7.13 ábra. A belsőfül, a fülkürt és a hallócsontok viszonyának kialakulása. Az A) ábrán jelölt terület fejlődését kinagyítva a B–C) ábrákon követhetjük: a belsőfül placod a felszínről lefűződve kialakítja a zárt hártyás labirintust, ami az 1. garattasak közelébe kerül (B). A hallócsonttá alakuló 1. (kalapács, üllő) és 2. garatív-elemeket (kengyel) a dobhártya alatt kiszélesedő garattasak-végződés körülövi. Ez a tágabb üreg a dobüreg, amit a rajzon * jelöl.

Láttuk, hogy a magzatburkosok egyes garatívai a gége vázának kialakításában vesznek részt: helyzetük megváltozása maga után vonja a hozzájuk rendelhető garattasakok sorsának változását is. Nézzük, hogy ez az átalakuló garattájék milyen szervtelepeket ad (7.12, 7.13 ábra):

- 1) az első garattasak járata a fülkürtöt (Eustach-kürtöt) képezi: entodermális hámjával ugyan megközelíti az epidermist, a két hám össze is fekszik, de nem szívódik fel:

kettőzetük adja a **dobhártyát**. A fülkürt így a dohártya mögötti ún. **dobüreg** köti össze a garatüreggel. A dobüregben helyezkednek el a **hallócsontok** – ezek az első két garatív származékai, így eredendően a „közelben vannak”, a fejlődő dobüreg „csak” körülnövi őket (7.13 ábra). Működésük elmozdulásokon alapszik. A dohártya finom rezgései akkor adódhatnak át a hallócsontokra, és utóbbiak akkor képesek azt pontosan elvezetni és a belfül hártvás labirintusának leadni, ha a dohártya nem feszes és két oldalán azonos nyomás uralkodik. A garattal, és így a szájüreggel való összeköttetése alapján e nyomáskiegyenlítésben játszik szerepet a fülkürt.

- 2) A 2–4. garattasakok entodermális hámból ún. **branchiogen szervek** telepei alakulnak ki. Ezek vagy keletkezési helyükön maradnak (ilyenek a szájpadmandulák), vagy vezikulákat képezve lefűződnek a felszínről és elvándorolhatnak innen (ilyenek a mellékpajzsmirigyek, a csecsemőmirigy telepei és az ún. ultimobranchialis szervek, 7.12 ábra). (A branchiogen elnevezés szó szerint „kopolyúval kapcsolatos *branchio*- eredetűt (genesis) ” jelent. Itt természetesen nem kopolyúkról, hanem garatívokról van szó!)
- 3) Az embrionális garat ventralis felszínéről fűződik le a **pajzsmirigy** (gl. **thyreoidea**) telepe is, ami szintén elvándorol innen. Páros szerv.

Húgyivarkészülék (apparatus urogenitalis)

A gerinces embrió ivarmirigy- és vesetelepe egymás mellett található, mivel mindkettő az **őscsigolyanyélből** (**gononephrotomból**) fejlődik (7.2 ábra). Ez az alapja annak, hogy hímekben a két szervtelep kapcsolatba is kerülhet egymással, és hogy a hímivarsejtek elvezetésében a kiválasztórendszer is szerepet kap.

Kiválasztórendszer (systema uropoetica)

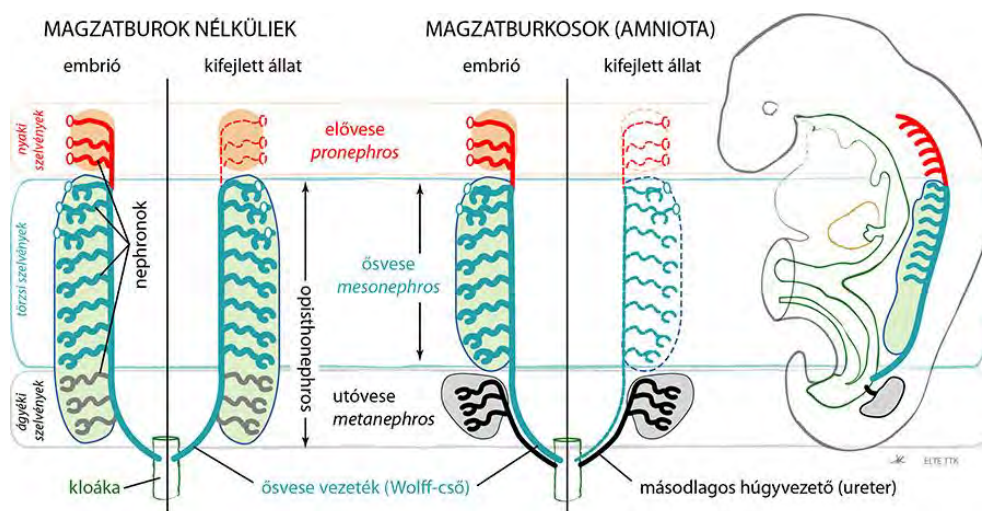
A kiválasztás feladata anyagcsere-végtermékek és káros anyagok eltávolítása, valamint az ozmoreguláció – az ionháztartás egyensúlyának fenntartása. A szervrendszer vizeletképző szervből (**vese, ren**) és elvezető csőrendszerből (**húgyvezető**) áll. Ezen a vizelet raktározására alkalmas húgyhólyag is kialakulhat.

Az őscsigolyanyél laterális, szelvényenként ismétlődő telepe a **vesetelep** (**nephrotom**). Benne alakul ki a vese morfológiai és működési egysége, a **nephron** (egy szelvényben természetesen több). Ennek van egy „feji része”, amit vagy csillós tölcser, vagy egy érgomolyagot körülölelő kettőzet, a **Bowman-tok** alkot. Az ultraszűrlet itt kerül be a nephron-vezetékbe, ahol összetétele módosulásával kialakul a vizelet (7.15 ábra). A vesetelepekből kialakuló vesetípusok az egyedfejlődés során cranio-caudalis irányban jelennek meg, ami annak köszönhető, hogy a gerinces embriók feji vége mindig előrébb jár a fejlődésben, mint a hátulsó testfél. Lássuk, melyek ezek!

A magzatburok nélküli gerincesek (ilyenek az ősi gerincesek) embrióiban tehát az elsőként megjelenő vese a nyaki testszelvények vesetelepeiből alakul ki: ez az **elővese** (**pronephros**). Nevének előtagja (*pro-*) arra utal, hogy a legelső (azaz nyaki) szelvényekben alakul ki. Működő vese, az általa képzett vizeletet a belőle fejlődő **elővese-vezeték** viszi az utóbél felé (itt kloáka alakul ki) (7.14 ábra). Feladatait hamarosan átveszi a mögötte megjelenő, az összes, a nyaki szelvényeknél hátrébb lévő, vagyis a törzsi és ágyéki szelvény nephrotomjaiból kialakuló ún. **hosszú vese** (**opisthonephros**). Magyar nevének megfelelően hosszán elnyúlik a gerincoszlop két oldalán. Tudományos neve arra utal, hogy ez a vesetípus a leghátulsó testszelvények vesetelepeit is magába foglalja (*opistho-*: leghátulsó). Kialakuló nephronjai az elővese-vezetékbe torkollanak,

amit ettől kezdve **ősvese-** (**mesonephros-**) **vezetéknek** vagy **Wolff-csőnek** hívunk (7.14/A ábra). A kifejlett állatban az opisthonephros képezi a vizeletet, vezetékét ekkor már **elsődleges húgyvezetőnek** nevezük (elsődleges, mert az elővesével együtt jelenik meg). Az elővese átalakul vérképző szervvé, amit fejvesénekk hívunk.

A magzatburkos gerincesek (hüllők, madarak, emlősök) embrióiban szintén az elővese (pronephros) és vezetéke, az elővese-vezeték alakul ki elsőként (7.14 ábra). Kicsit később megjelenik mögötte az **ősvese (mesonephros)**, amit csak a törzsi szelvények vesetelepei képeznek. (Ez tehát nem a hosszú vese, hanem annál rövidebb!) Ennek nephronjai belenőnek az elővese-vezetékbe, ami ettől kezdve az ősvese-vezeték (vagy Wolff-cső) elnevezést viseli. Az egyedfejlődés során ezután a fennmaradó ágyéki szelvények még „fel nem használt” nephrotomjaiból egy harmadik vesetípus szerveződik: ez az **utóvese (metanephros)**. Nevének megfelelően e sorozat leghátulso vesetípusa. Önálló vezetéke fejlődik, amit **másodlagos húgyvezetőnek (ureter)** nevezünk. A kifejlett állatban az utóvese a vizeletképző szerv.

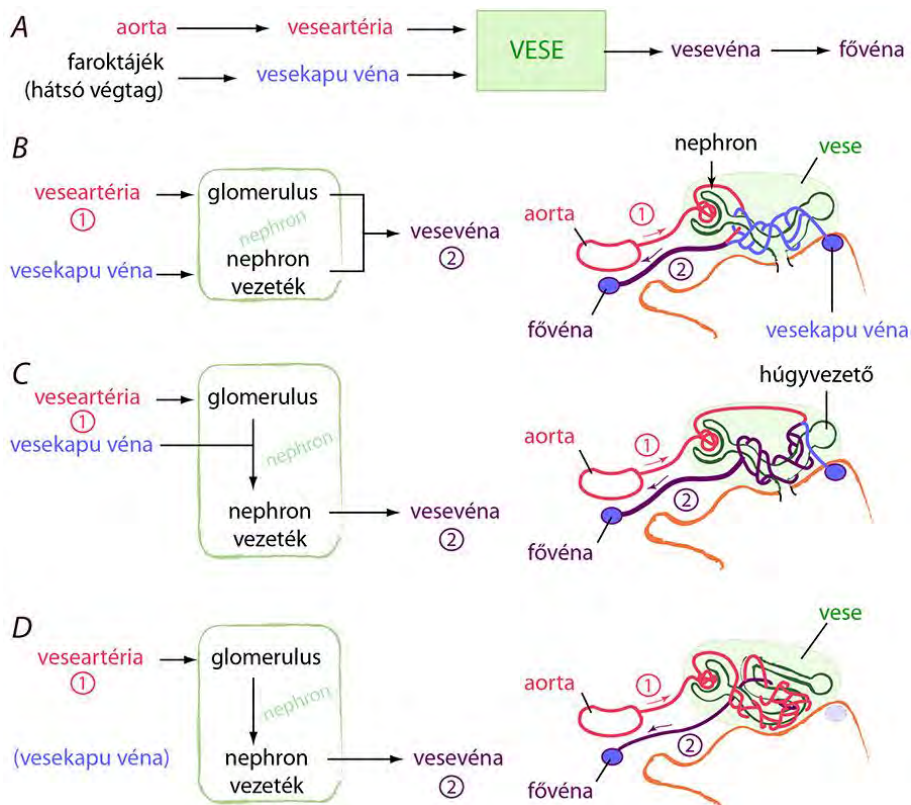


7.14 ábra. A gerincesek vesetípusai. A bal oldali és középső ábra felülnézeti vázlatrajzok, a jobb oldali rajz oldalnézet. A magzatburok nélküliek embrióiban megjelenik és működik a pronephros, amit a törzsi és ágyéki szelvényekben az opisthonephros vált fel. A kifejlett állatnak ez a működő veséje, míg az elővese fejvesévé alakul (a rajzon szaggatott vonallal rajzolt, mert ekkor már nincs kiválasztó funkciója). A vizeletet a Wolff-csőből kialakuló húgyvezető vezeti el. A magzatburkosok embrióiban a pronephros mögötti szelvényekben a mesonephros jelenik meg, ami az opisthonephrosnál rövidebb. Az „eddig fel nem használt” ágyéki szelvények vesetelepei a metanephrost hozzák létre, aminek önálló húgyvezetője fejlődik. A kifejlett állatoknak az utóveséje képezi a vizeletet, a pro- és mesonephros visszafejlődik. A jobb oldali rajz emlős embrió vesetelepeit mutatja. A rajzokról leolvasható, hogy a pro-, meso- és metanephros elnevezések a vesetípusok térbeli helyzetét tükrözik.

Időzzünk el egy kicsit a fenti elnevezéseken! A tudományos *pronephros*, *mesonephros* és *metanephros* nevekben a dőlt betűvel szedett előtagok a vese hossz tengely menti pontos helyzetét jelölik (*pro* – elülső, *meso* – középső, *meta* – hátulsó)! Ezzel az *opisthonephros* elnevezés is kapcsolatba hozható, hiszen arra utal, hogy olyan vesetípus, amelynek kialakításában a leghátulso szelvények nephrotomjai is részt vesznek. A tudományos elnevezések tehát helymeghatározó értelműek!

Ettől eltérően a magyar nevek (*elő-, ős- és utóvese*) – elsősorban az ősvese elnevezés miatt – inkább a vesetípusok megjelenésének időbeliségére utalnak. A két szempontrendszer (tér- vagy időbeliség) keverését kerülni kell!

A gerincesek veséjének (ren) vérellátása kettős (7.15 ábra). Az egyik értípus oxigént és tápanyagokat hoz: ez a **veseartéria (a. renalis)**. A másik ér vénás, és a farok, valamint (ha van) a hátsó végtag felől érkező vénás vért hozza: ez a **vesekapuér (v. portae renis)**. Alapesetben mindkét ér szerepet kap a nephronok vérellátásában. Az artériás rendszer képezi azt az **érgomolyagot (glomerulus)**, amiből az ultraszűrés történik, hiszen benne a vérnyomás, ezzel az ultraszűrlet mennyisége szabályozható. A csontoshalak és a négy lábúak kifejlett egyedeiben az érgomolyag belső, azaz a vese szövetében alakul ki. Ekkor a **glomerulusból kilépő kisartéria** szerepet kaphat a nephron vezetékének vérellátásában. Ez utóbbi feladatot eredendően a vesekapuér-rendszer látja el.



7.15 ábra. A gerinces vese nephronjának vérellátási lehetőségei. A gerincesek kifejlett egyedeiben működő vesébe két ér fut: az aortából leágazó **veseartéria** és a farok felől érkező **vesekapuvéna**. A vesét egy értípus hagyja el, ez a **vesevéna** (A). A nephronok feji része minden esetben egy belső érgomolyagot vesz körül (B-D ábrák jobb oldali tagjai): ezt az érgomolyagot a **veseartéria** adja (B-D). A nephron vezetékének vérellátása eltérően alakulhat az egyes állatcsoportokban: a vezeték kaphat vénás vért a **vesekapuér** felől (B), kevert vért, ha a glomerulust elhagyó **kisartéria** és a **vesekapuvéna** érrendszere összenyílik (C) és artériás vért, ha csak a glomerulust elhagyó **kisartéria** látja el (a **vesekapuvéna** nem fejlődik ki).

A nephron vezetékének vérellátása háromféleképpen is alakulhat.

- 1) Ha kapillárisokat csak a **vesekapuér-rendszer** alakít ki körülötte (a vezeték sejtjei vénás vért kapnak), akkor lehetővé válik az ultraszűrlet mennyiségének és a nephron-vezeték vérellátásának egymástól független szabályozása („párhuzamos kapcsolat” (7.15/B ábra)).
- 2) Ha a nephron-vezeték vérellátása úgy alakul, hogy a **vesekapuér-rendszerbe** a glomerulust elhagyó **kisartéria** becsatlakozik, akkor a vezeték sejtjeit kevert vér látja el (7.15/C ábra). Ekkor ugyan a vezeték sejtjeinek vérellátása javul (ami hatékonyabb munkavégzést tesz

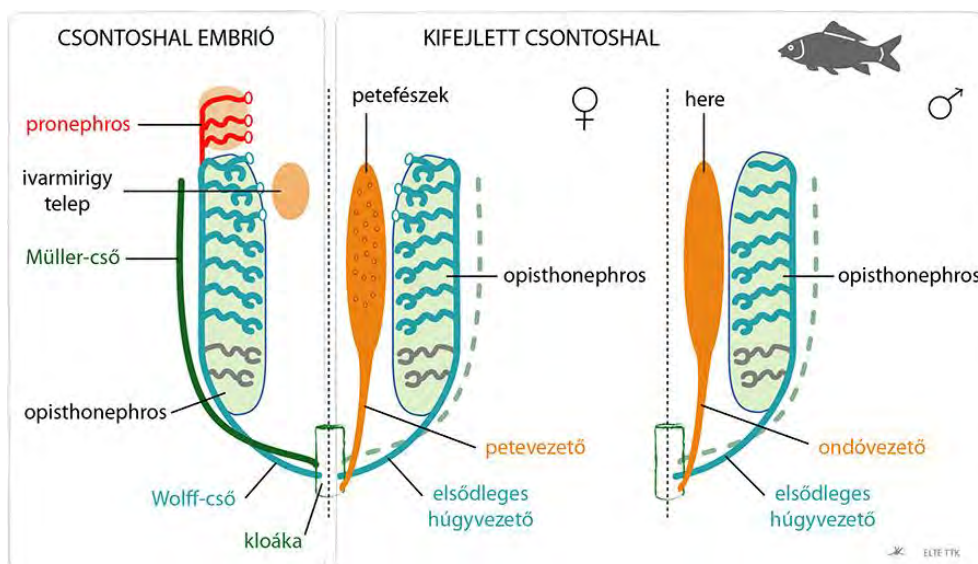
lehetővé), de a fent említett függetlenség elvész (az ultraszűrlet mennyiségének csökkentéséhez az artériás rendszer szűkítése szükséges, ennek következményét pedig a vezeték sejtjei is megérik).

- 3) Emlős jellegzetesség, hogy a vesekapuér-rendszer visszafejlődik, a nephron-vezeték csak artériás vért kap (7.15/D ábra). Ennek a lehetőségnek az az alapja, hogy az emlősvese nephronjai képesek a legnagyobb mértékű vízvisszaszívásra, amit a **Henle-kacs** nevű szakasz megjelenése tesz lehetővé (lásd: előadás!). Az emlősök a jelentős vízvesztést tehát nem az ultraszűrlet mennyiségének csökkentésével, hanem a vízvisszaszívás hatékonyságának növelésével kerülik el.

Ivarszervek (organa genitalia)

Az **ivarmirigyek (gonad)** ivarsejteket és hormonokat termelő szervek. Jellemüket az állat neme határozza meg, utóbbit pedig többnyire a kromoszomális háttér vagy kisebb arányban a környezeti hatások (pl. hőmérséklet). Az ivarsejteket vezetékrendszer viszi a külvilág felé, amelyen járulékos mirigyek fejlődhetnek. Párvisszavezető szervek a belső megtermékenyítésű állatokban alakulnak ki.

A gerinces embriók gonadtelepe a törzs magasságában fejlődő szelvények őcsigolyanyelének medialis részén alakul ki. Ez még differenciálatlan, ún. **indifferens gonad**, ami mindkét típusú ivarmiriggyé képes fejlődni attól függően, hogy az állat neme milyen. Ide vándorolnak be az ivarsejtképző őssejtek, amelyek osztódásaikkal majd létrehozzák az ivarsejteket. A gonadteleptől lateralisan vesetelepet (opisthonephros vagy mesonephros) találunk, aminek vezetéke a Wolff-cső. Ezzel párhuzamosan fejlődik még egy vezeték, ami a testüregből nyílik és a Wolff-csőhöz hasonlóan a kloákába fut: ez a **Müller-cső** vagy **paramesonephros-vezeték** (*para-*: valamivel párhuzamos, azaz a mesonephros-vezetékkel párhuzamos; 7.16 ábra). Nézzük meg azt, hogy ebből az „alapkészletből” milyen szervek fejlődnek a csontoshalak és a magzatburkos gerincesek esetében!



7.16 ábra. Az ivarszervek kialakulása csontoshalakban. A bal oldali rajz bal szélé az embrionális alapállapotot mutatja: az ivarmirigy telepe a törzsi szelvényekben jelenik meg, az opisthonephros feji végének magasságában. A Wolff-csővel párhuzamosan fut a Müller-cső. A rajz jobb oldala a kifejlett állat viszonyait mutatja. Az ivarmirigyből akár petefészek, akár here fejlődik, annak hátsó része alakítja ki az ivarvezetékét (petevezetőt vagy ondóvezetőt), így a Müller-cső mindkét nemből visszafejlődik. A csontoshalakban az ivarszervek és a kiválasztószervek rendszere nem kerül

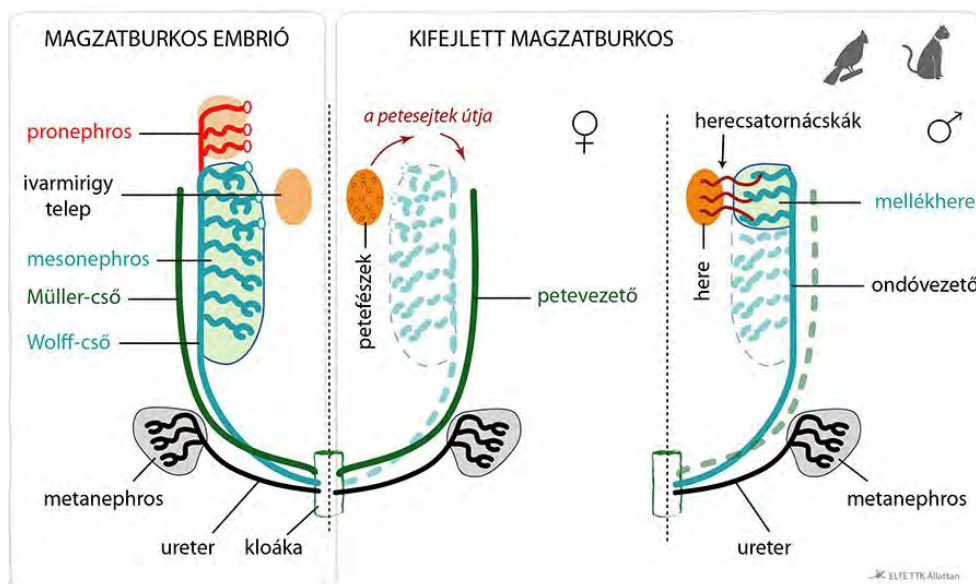
kapcsolatba egymással. (A rajz kifejlett állatra vonatkozó része nem mutatja az előveséből fejlődő fejvesét, mivel az nem kiválasztó szerepű. A pontvonalak a középsíkot jelzik.)

A csontoshal-embriókban tehát jelen van egy fejlődése kezdetén álló, indifferens gonad, mellette az opisthonephros a Wolff-csővel és a Müller-cső (7.16 ábra). Nőstényekben az ivarmirigy telepe **petefészekké (ovarium)** alakul. Ennek cranialis része ivarsejteket termel, caudalis vége pedig csövet formálva megnyúlik és kialakítja a **petevezetőt (oviductus)**. Hímekben a gonadtelep **herévé (testis)** alakul, melynek elülső része ivarsejteket, hátulsó része **ondóvezetőt (ductus deferens)** hoz létre. Láthatjuk, hogy csontoshalakban az ivarszervek egyike sem lép kapcsolatba a kiválasztószervekkel, azoktól független marad. Ez a tulajdonság a gerincesek körében csak a csontoshalakra jellemző.

A magzatburkos gerincesekben (hüllők, madarak, emlősök) az indifferens gonad mellett az ősvesét, annak vezetékeként a Wolff-csövet találjuk, ami mellett ott fut a Müller-cső. Az ősvesétől caudalisan megjelenik az utóvese, ami fennmarad a kifejlett állatban (7.17 ábra).

Nőstények esetében az ivarmirigy petefészekké alakul és a Müller-csőből petevezető lesz. Az ivarérettség után az ovariumban kialakuló petesejtek a hasüregbe kerülnek, majd innen a petevezető veszi fel őket. Az ősvese és vezetéke visszafejlődik (7.17 ábra).

Hímekben a herében megjelenő herecsatornácskák átnőnek a szomszédos ősvesébe, annak nephronjai tehát majd részt vesznek a hímivarsejtek elvezetésében. Az ősvese cranialis része tehát új funkciót kap és fennmarad, **mellékherévé (epididymis)** alakul: a nephronokból származó csatornácskáiban tárolódnak majd a spermiumok. Mivel ezek a nephronok a Wolff-csőbe vezetnek, a mesonephros-vezeték is megmarad és ondóvezetővé alakul. Az ősvese caudalis része visszafejlődik, hiszen a kifejlett állat működő veséje az utóvese lesz (7.17 ábra).



7.17 ábra. A magzatburkosok ivarszerveinek alakulása. A bal oldali rajz bal széle az embrionális alapállapotot mutatja: az ivarmirigy telepe a törzsi szelvényekben jelenik meg, a mesonephros feji végének magasságában. Amikor az ivarmirigy-telepből petefészek alakul ki, akkor a Müller-csőből petevezető fejlődik, ami majd az érett petesejteket fogja elvezetni. A mesonephros és vezetéke visszafejlődik, hiszen a működő kiválasztószerv a metanephros lesz, aminek önálló vezetéke fejlődik (ureter). Ha az ivarmirigy-telepből here lesz, annak herecsatornácskái belenőnek a szomszédos mesonephros állományába, itt csatlakoznak a „már meglévő” nephron-vezetékekhez. Ezek révén az ivarérett korban termelődő hímivarsejtek a Wolff-csőből fejlődő ondóvezetőbe jutnak majd. A Wolff-cső mellett a mesonephros herével kapcsolatban maradó része is fennmarad, és mellékherévé fejlődik.

Keringés (systema vasculorum/angiologia)

A gerincesek keringési rendszere zárt. Részei a szív, az artériás és vénás, valamint a nyirokérrendszer.

A szív

A keringési rendszer központja a ventralis helyzetű **szív (cor)**, ami különösen izmos érszakasznak fogható fel. Részei (a vénás rendszer felől) a következők:

- 1) **vénás öböl (sinus venosus)**: a nagyvénák falainak közös szakasza hozza létre. Fala vékony, rajta áttűnik a vér színe. A szívbe belépő vérmennyiség alapján szabályozza a szív működést (szívritmust) a falában kialakuló, szívizomsejtekből szerveződő **sinuscsomó** segítségével (elsődleges ingerületkeltő központ, az ingerületkeltés myogen);
- 2) **pitvar (atrium)**: vékony falú szív rész, a kamrába továbbítja a vért. A pitvar-kamrai szájadékban billentyű biztosítja a vér egyirányú áramlását;
- 3) **kamra (ventriculus)**: a legvastagabb falú szív rész, összehúzódásával a főverőér felé löki a vért. Az artériás törzs és a kamra között szintén billentyűket találunk;
- 4) **szív hagyma (bulbus cordis)** vagy **aortahagyma (bulbus arteriosus)**: rugalmas falú, hagyma alakú tágulat az artériás rendszer kezdetén. Szerepe az, hogy a kamra által szakaszosan kilökött vér áramlását egyenletessé tegye (fala ennek megfelelően tágulékony és rugalmas). Vagy szívizom (szív hagyma esetében), vagy simaizom (aortahagyma esetében) található a falában;
- 5) **artériás törzs (truncus arteriosus)**: a főverőerek osztó ere, innen indul ki az aorta. Falában simaizom van.

A szívet egy savóshártya-kettőzet veszi körül. Ennek egyik lemeze a szívhez nő (**epicardium**), míg a másik, ezzel szemben lévő lemeze (**pericardium**) a környező szervekhez fekszik. A két lemez a be- és kilépő erek tövénél fordul át egymásba. Közöttük minimális mennyiségű savós folyadék segíti a két lemez egymáson való elcsúszását, így csökkentve a munka közben mozgó szív felszínének környezettel való súrlódását (azaz növelve a szív munkájának hatékonyságát).

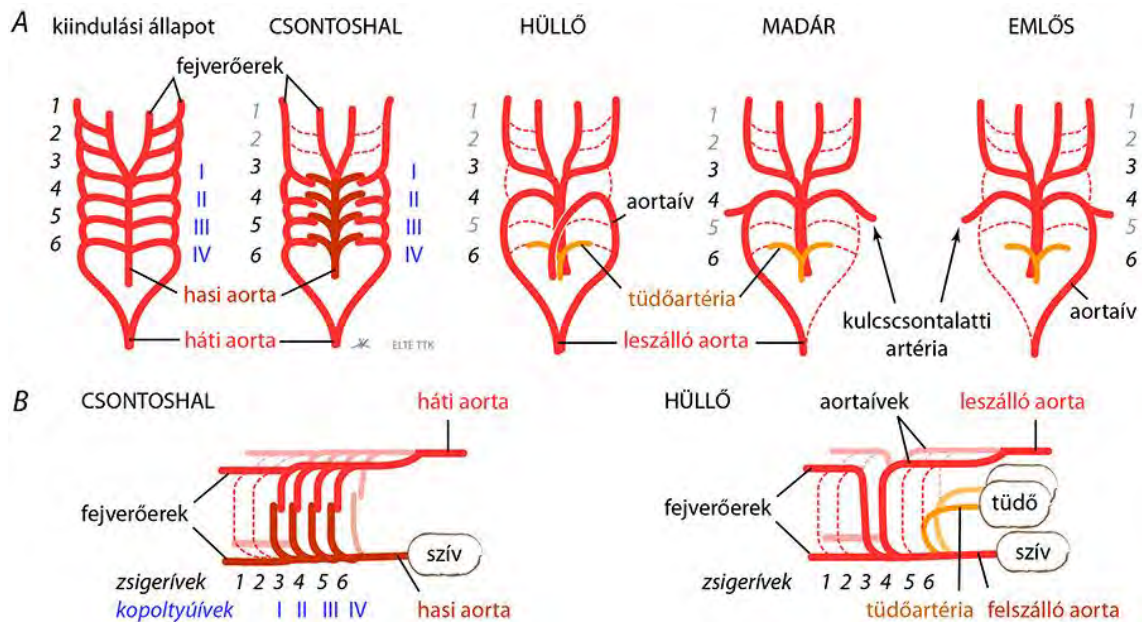
A vérkörök

Az artériás törzsből kilépő **főverőér (aorta)** **verőerekbe (artériákba)** juttatja a vért, ami a **hajszálerék** vagy más néven **kapillárisok (capillariskok)** területén adja le a tápanyagokat és az oxigént a test szöveteinek. A **vérből (sanguis)** itt szűrődik át az érfalon a **nyirokfolyadék (lymph)**, ami a szövetközi térbe lép. Az anyagcsere-végtermékeket és a széndioxidot a hajszálerék veszik fel; ez a vénás vér a **visszerek (vénák)** rendszerében gyűlik össze és vezetődik vissza a szívbe. A nyirokfolyadékot a vakon kezdődő nyirokerek veszik fel és egyre nagyobb vezetékeket kialakítva vezetnek addig a pontig, ahol a nyirokérrendszer az egyik nagyvénába torkollik. A szív szintje alatti vénás és nyirokerekben billentyűk alakulnak ki.

A keringési rendszer a kopolyúval lélegző csontoshalakban **egyvérkörű**: a páratlan részekkel rendelkező szívbe vénás vér érkezik, majd ez a nagyvérkör kezdetén elhelyezkedő kopolyútkban frissül fel, és innen jut a szövetekbe (7.18/A ábra). A könyvben szereplő magzatburkosok (a madarak és az emlősök) páros pitvarral és kamrával (osztott térrészekkel rendelkező szívvel), valamint **két vérkörrel** rendelkeznek. A **kisvérkör** a tüdő funkcionális vérköre, amelynek lefutása: a szív jobb kamrája → tüdőartériák → a tüdő hajszáleréi (gázcsere) → tüdővénák → bal pitvar. A **nagyvérkör** részei: a szív bal kamrája → artériás rendszer → hajszálerék (anyag- és légzési gázok

A zsigerívertériák

A gerincesek artériás rendszeréhez tartoznak a zsigeríveket szelvényesen kísérő, íves lefutású **zsigerívertériák** (7.19 ábra). Ezek az embrionális fejlődés során jelennek meg, fennmaradásuk pedig attól függ, hogy az adott zsigerív kap-e funkciót a kifejlett állatban. A zsigerívekbe a ventralis irányból lépnek az erek, hiszen itt van a szív és az artériás elosztó törzs, amelynek folytatása a **hasi aorta** (**aorta ventralis**). Az érrendszer dorsalis irányba hagyja el az íveket, majd **háti aortát** (**aorta dorsalis**) alkotva indul a test fej mögötti szerveinek ellátására (7.18/A, 7.19 ábra).



7.19 ábra. A zsigerívertériák rendszere felülnézetben (A) és oldalnézetben (B). Az alapszabást adó gerinces elődök mai képviselőiben az arckoponyát alkotó zsigertívek mindegyikéhez csatlakoznak azokat követő artériák (lásd: arab számok). A 3–6. ívek kopolyúívekké fejlődnek (ezt jelzik a római számok). Az artériák a fej ventralis középsíkjában futó hasi aortából lépnek ki, és a háti aortába futnak (A). Az egyes gerinces csoportok kifejlett példányaiban a zsigerívertérrendszer ehhez az alapszabáshoz képest eltérően alakul, de az közös tulajdonság, hogy az első két zsigerívertéria nem fejlődik ki. A csontoshalakban az ívek közül a 3–6. ívekhez tartozókból lesznek a kopolyúívek artériái (római számokkal jellettek), míg a magzatburkosokban a 3. és a 4. zsigerívertériák megléte jellemző. Mind a csontoshalakban, mind a magzatburkosokban a 3. ív artériája a dorsalis helyzetű fejverőér kezdeti szakaszát adja (lásd: B ábra). Magzatburkosokban a 4. ív aortaívvé alakul: ezek közül hüllőkben mindkét oldali (A, B), madarakban a jobb oldali, emlősökben pedig a bal oldali jelenik meg (A). Az aortaívek a dorsalis helyzetű leszálló aortában folytatódnak. A 6. zsigerívertéria kezdeti, felszálló aortából kiinduló szakaszából fejlődnek a tüdőartériák (A, B). (A rajzokon szaggatott vonallal jelzett erek nem fejlődnek ki vagy a fejlődés során elzáródnak, kifejlett állatban nem működnek. Ugyanerre utalnak a sötét arab számok is az A) ábrán.)

A csontoshalakban az első két zsigerív (állkapcsi ív, nyelvcsonti ív) zsigerívertériáinak egyes szakaszai a fejverőereket adják, amelyek a fej felszínes (pl. izomzat) és mély (koponyaüregben belüli, pl. agyvelő) szerveinek vérellátását biztosítják. A 3–6. zsigerív kopolyúívvé alakul, ennek megfelelően zsigerívertériáikból a kopolyúartériák fejlődnek (7.19 ábra).

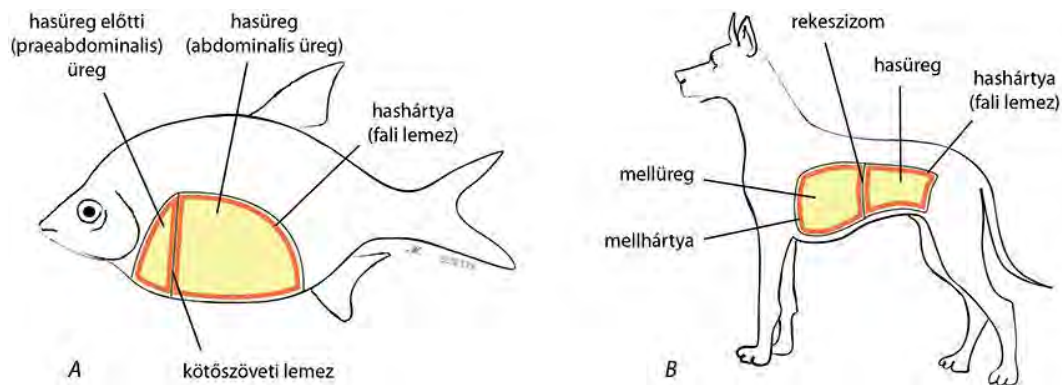
A **vért** (**sanguis**), amely speciális kötőszövet, sejtek – **vérsejtek** (**haemocyta**) – és sejtközötti állomány, **vérplazma** alkotja. A gerincesekben az oxigénszállítást végző légzőpigment a **hemoglobin**, amely a **vörösvérsejtekben** halmozódik fel; oxigénkötő állapotában a vérnek piros színt ad (lásd: pigment elnevezés). A **fehérvérsejtek** az immunrendszer elemei: egyesek bekebelezik a kórokozókat és az elpusztult sejtek törmelékét, mások a kórokozók felismerésében

játszanak szerepet, megint mások az azok megjelölésére alkalmas ellenanyagokat (antitesteket) termelnek. A véralvadás folyamatának beindításáért a **vérlemezkék** felelősek (ezek plazmamembránnal határolt, sejtmagot nem tartalmazó citoplazmarészletek). A **vérplazmában** számos fontos fehérje, szénhidrát, lipid és hormonok is szállítódnak.

A testüregviszonyok

A gerincesek testüregének kialakulása (lásd: ott) során láttuk, hogy bennük egy szelvényességet nem mutató, egységes testüreg alakul ki: ez az ún. **mell–hasüreg (thoraco-abdominalis üreg)**.

A halakban és az emlősökben ezt a testüreget egy haránt (transversalis) állású lemez két részre osztja. A csontoshalakban ez az ún. **septum transversum**: a neve alapján egy transversalis állású kötőszöveti lemez, ami a testüreget egy **hasüreg előtti (praeabdominalis)** és egy **hasüregi (abdominalis) részre** tagolja (7.20/A ábra). Hívhatnánk rekesznek is. A hasüreg előtti térben foglal helyet a szív a saját savóshártya-kettőzetébe burkolva (lásd: pericardium). A hasüregben találjuk az intraperitonealis szerveket (közép- és utóbél, máj, ivarmirigyek).



7.20 ábra. A gerincesek testüregének tagolódása. **A)** A csontoshalak testüregét egy kötőszöveti lemez két térre osztja: ezek a praeabdominalis és az abdominalis üregek. **B)** Az emlősökben hasonló a helyzet, de itt az azonos állású kötőszöveti lemezbe izmok is benőnek, így rekeszizom alakul ki. Ez a testüreget mellüregre és hasüregre osztja.

Az emlősökben ugyanilyen állású kötőszöveti lemezt találunk, de ebbe izmok is benőnek a testfal felől, így neve **rekeszizom (diaphragma)** lesz: a **mellüreg (thoracalis üreg)** választja el a **hasüregtől (abdominalis üreg)** (7.20/B ábra). A mellüreget a **mellhártya (pleura)** nevű savós hártya béleli. Amikor a tüdők benőnek ebbe a jobb és bal félre tagoló üregbe, maguk előtt tolják a mellhártya lemezét, így egy kettőzetet hoznak létre. Ennek a tüdőre fekvő és ahhoz hozzánövő lemeze a pleura zsigeri lemeze, a testfalhoz tapadó pedig a fali lemez. A kettő a tüdőkapu (a tüdőbe lépő főhörgők, erek és idegek együttese) területén fordul át egymásba, közöttük savós folyadékfilm van, ami a két lemezt összetapasztja és lehetővé teszi azok egymáson való elcsúszását. Ez az alapja annak, hogy a belégzés során a tüdők képesek követni a borda-/testfalmozgásokat, képesek beszívni a levegőt. A mellkasüreg térfogatának szabályozásában a rekeszizom is részt vesz, abban nélkülözhetetlen (lásd: emlősök). Az eredetileg egységes mellüreg jobb és bal félre tagolásában a fejlődő szívnek is szerepe van, azaz a szív a két mellhártya-kettőzet között foglal helyet (!) – természetesen saját savóshártya-kettőzetében, a pericardiumban. A hasüreg a rekeszizom mögötti rész: itt is az intraperitonealis szerveket tartalmazza.

A madarak egységes mell–hasüregét nem haránt állású, hanem horizontális kötőszöveti lemezek tagolják. Ismertetésükre a „Madarak” fejezetben térünk ki.

A köztakaró (integumentum tenue)

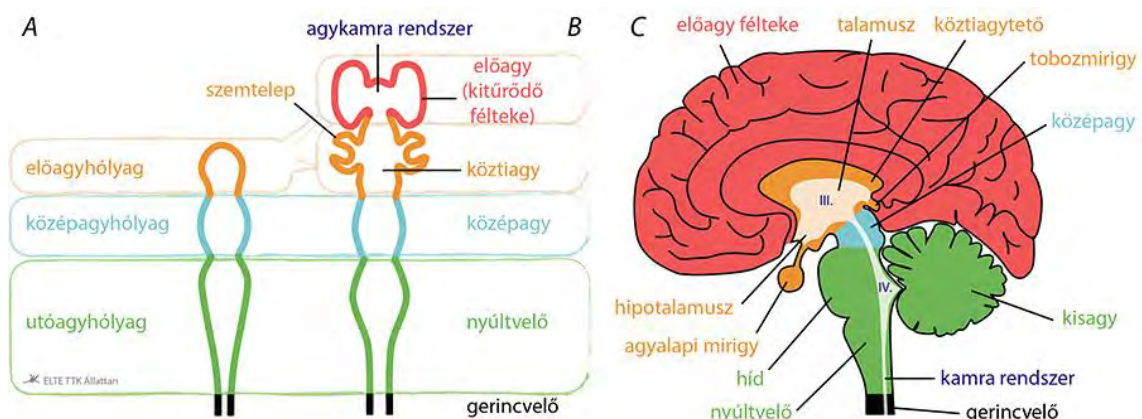
A gerincesek köztakarója a bőr, ami háromrétegű. Legfelső rétege a **felhám (epidermis)**, ami ectodermális (epidermalis ectoderma) eredetű. Az egyedfejlődés során ez alá vándorolnak be az őscsigolya dermatom sejtjei, és itt képezik az **irha (cutis/dermis)** és a **bóralja (subcutis/hypodermis)** rétegeket. A bőrbe egyéb mesodermális és neuroectodermális eredetű sejtek is bevándorolnak (előzőre példa az immunsejtek, utóbbira a pigmentsejtek), továbbá az ér- és az idegrendszer is átszövi.

Idegrendszer (systema nervosum)

Ahogy írtuk, a gerincesek idegrendszer-telepe az epidermalis rész által körülvett, de attól fejlődésében lényegesen eltérő neurális ectodermából alakul ki (7.4 ábra). Topológiailag központi (centrális) és környéki (perifériás) részre osztható. Az előbbi részei az agy- és a gerincvelő, az utóbbit az agy- és gerincvelői idegek, valamint egyes szervek saját (autonom) ideghálózata képezi. Az idegrendszer egészét kötőszöveti tokrendszer borítja, ami az idegekre is ráhúzódik, illetve azok állományát tagolja, kötegel. Az agyvelő és a gerincvelő körül ez a rendszer egy **külső** és egy **belső lemezből** áll: ezek az **agyburkok**.

A központi idegrendszer részei

Az **agyvelő (cerebrum)** a központi idegrendszernek az a része, ami az agykoponyában van. Az idegrendszer szervtelepének kialakulását és fejlődését bemutató fejezetből tudjuk, hogy a lefűződő velőcső a leendő fej területén elsődleges agyhólyagokat képez: ezek az elő-, a közép- és az utóagyhólyag (7.21 ábra). A további fejlődés során az előagyhólyagból két félteke-kezdemény fejlődik: ezek együttese lesz az **előagy (telencephalon)**. A kitúródott féltekék között a középsíkban maradó rész a **köztiaigy (diencephalon)** telepe lesz. A középagyhólyagból a **középagy (mesencephalon)**, az utóagyhólyagból pedig a **nyúltvelő (medulla oblongata)** és a **kisagy (cerebellum)** fejlődik (7.21 ábra). A kefalizáció gerincesek törzsfejlődésében betöltött központi szerepének megfelelően a telencephalon a szaglószerével, a diencephalon a szemgolyóval, a nyúltvelő pedig a halló-egyensúlyérző szervvel tart kapcsolatot idegei révén (lásd: I. táblázat).



7.21 ábra. A gerinces idegrendszer agyhólyagai és az ezekből fejlődő agyrészek. **A–B)** Az agyhólyagok fejlődése felülnézetben és **C)** az ezekből kialakuló agyrészek emlősben (emberben, mediansagittalis metszetben). Az egyes részek színezése konzekvens. Látható, hogy a kamrarendszer egységes marad, és végighúzódik a kifejelett központi idegrendszeren is. (A C ábrán a kis római számok az agykamrákat jelölik.)

A velőcső ürege a fejlődés során egységes marad, bár egyes részei kitágulnak és **agykamrákat** képeznek. Ilyenek az előagyféltekék (I. és II. agykamra), a köztiagy (III. agykamra) és az agytörzs (IV. agykamra) agykamrái, valamint a középagyban egy, a III. és a IV. agykamrát összekötő vezeték. Ez utóbbi csontoshalakban tágulatot képez, így itt középagy kamra a neve (sorszámot nem kap), magzatburkosokban szűk vezeték marad (7.21 ábra).

A **gerincvelő** (**medulla spinalis**) a központi idegrendszernek az a része, ami a gerinccsatornában húzódik. Szelvényes felépítést csak a felszínen mutat: a belőle kilépő idegrostok idegekké csak azokon a helyeken szerveződnek, ahol a szelvényes helyzetű csigolyák közötti nyílásokon el is tudják hagyni a gerinccsatornát.

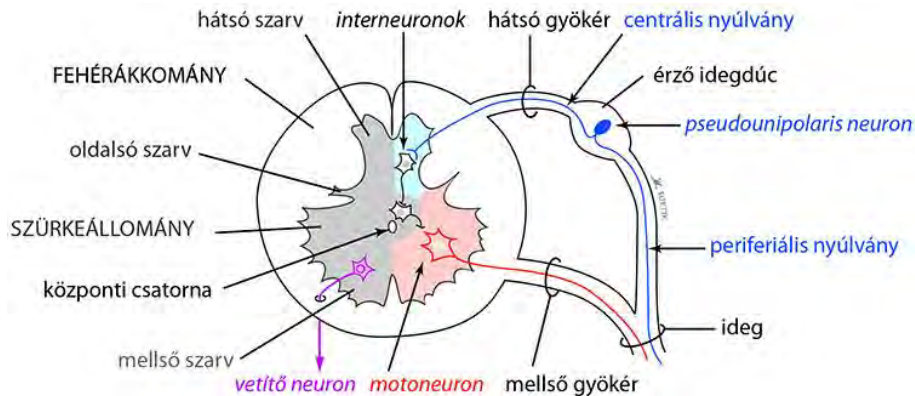
A központi idegrendszer belső szerkezetének alapelvei

A gerinces neuron **multipoláris** (**soknyúlványú**), és dendritjei a **sejttesthez** (**perikaryon**) kapcsolódnak, így **szinapszisok** a sejttesten és a dendriteken is kialakulnak (ez nem így van a gerinctelen idegsejt esetében, lásd: 3. fejezet, „Az idegrendszer”). Ez alapvetően meghatározza a központi idegrendszer belső felépítését: a gerinc- és agyvelőn végighúzódó kamrarendszer (központi csatorna, agykamrák) körüli centrális helyzetben az idegsejtek sejttestjei helyezkednek el: ez a **szürkeállomány** (7.22 ábra). A gerincvelőben hosszában tagolatlan állomány. Keresztmetszetén **elülső** és **hátsó szarvakat** mindig el lehet különíteni, de olyan neuronok, amelyek az **oldalsó szarvat** alkotják, nem mindenütt vannak (ezek főleg vegetatív mozgató neuronok, amelyek a vegetatív idegrendszer részei).

A szürkeállomány (azaz a sejttestek) központi helyzete két okból adódik: 1) az idegsejtek a kamrarendszer mellett születnek, esetlegesen innen vándorolnak a felszín felé (így alakul ki pl. az előagy agykérge); 2) a centrális elhelyezkedés biztosítja azt, hogy az információk többségét felvevő perikaryonok és dendritek minden irányból elérhetők legyenek, és a sejtek akár rövid nyúlványokkal is tudjanak kommunikálni egymással. Az ilyen típusú idegsejtek információleadásra specializálódott nyúlványai a **neuritek** (csupasz idegnyúlvány) vagy **axonok** (**tengelyfonál** – ez az elnevezés a burokkal körülvett neuritet jelöli). Ezek hosszúsága és célterülete alapján az idegsejtek több típusba sorolhatók:

- 1) Az **interneuronok** axonjai rövidek, a szürkeállományban maradnak, ott alakítanak ki szinapszisokat más sejtekkel;
- 2) A **vetítő neuronok** axonja hosszú, más területre vezet, elhagyja a szürkeállományt, de nem lép ki a központi idegrendszerből. Az ilyen sejtek nyúlványai összeszedőve kötegeket, ún. **pályákat** (**tractus**) alkotnak a szürkeállomány felszínén (perifériás pozícióban): ez a **fehérállomány**. Ebben haladva különböző területeket kötnek össze: a **felszálló pályákban** az axonok felsőbb központok felé, a **leszálló pályákban** alsóbb területek felé igyekeznek.
- 3) A **mozgató** (**motoros**) **neuronok** axonjai a központi idegrendszer felszínére törnek, kilépnek abból és szelvényenként **idegekké** (**nervus**) összeszedőve perifériás szervet (izmot) idegeznek be. Ilyen sejtek a központi idegrendszer ventralis oldalán alakulnak ki – általánosítva elmondható, hogy a velőcső ventralis oldalának tehát mozgató (motoros) funkciói vannak.
- 4) Az **érző** (**sensoros**) **idegsejtek** nem a velőcsőben alakulnak ki, hanem a dúlcécszármazékai. A velőcső mellett kialakuló **érző idegdúcokban** ülnek, és (csak) két nyúlványuk fejlődik. Az egyik a periférián vesz fel ingerületet (**perifériás nyúlvány**), a másik pedig ezt a központi idegrendszerbe vezet (**centrális nyúlvány**). A fejlődés során a sejtek morfológiája úgy alakul, hogy a két axon-eredési domb egymáshoz nagyon közel

kerül, és ezért azt a látszatot kelti, hogy a sejtnek egy axonja van, ami kettéágazik. Nevük ennek megfelelően **ál-egynyúlványú (pseudounipolaris) idegsejt**. Jellemzően a központi idegrendszer dorsalis helyzetben kialakuló neuronjaival állnak kapcsolatban: a velőcső dorsalis oldalának tehát általánosan érző (sensoros) funkciója van.



7.22 ábra. A központi idegrendszer alapszabása (a gerincvelő keresztmetszetén). A központi csatorna (kamrarendszer) mellett a centrális szürkeállomány található, ami idegsejteket tartalmaz. Az ezt körülvevő fehérállomány axonok kötegeiből szerveződik, és perifériás helyzetű. A szürkeállomány a gerincvelőben szarvakat képez: ezek a hátsó, az oldalsó és a mellső szarvak. A hátsó szarv neuronjait az érző (más néven gerincvelői) dúcokban található pseudounipolaris neuronok centrális nyúlványai érik el, amelyek a hátsó gyökéren keresztül érkezik. A mellső szarv motoneuronjai axonjaikat a mellső gyökéren keresztül küldik a beidegzett szerv felé. A hátsó és a mellső gyökér gerincvelői ideggé egyesül. Az interneuronok a szürkeállomány azon neuronjai, amelyek nyúlványai nem hagyják el a szürkeállományt. A vetítő idegsejtek azok, amelyek axonjai a fehérállományba lépve lefelé vagy felfelé indulnak, de nem hagyják el a központi idegrendszert, tehát pályákat képeznek. Az ábra jobb oldalán a szürkeállomány kék színű része érző, piros része mozgató funkciójú terület. Utóbbi része lehet az oldalsó szarv, ha megjelenik.

A gerincesek evolúciója során a fenti alapszabás agyterületenként módosul a szürkeállomány egységes és centralis, valamint a fehérállomány szintén egységes és perifériás helyzetének vonatkozásában. A nyúltvelő-középagy együttesben, az ún. **agytörzsben** az egységes szürkeállományt pályák tagolják fel, az előagyban pedig a magzatburkosokban a felszínen is megjelennek rétegekbe rendeződött neuronok: ez az **agykéreg**. A szürkeállomány feltagolódásával 1) morfológiailag és funkcionálisan körülhatárolható neuroncsoportok, ún. **magok** (ilyenek az agytörzsben az agyidegmagok), vagy 2) éles vonallal körül nem határolható idegsejthálózatok (ilyen az **agytörzsi hálózatos állomány**) jönnek létre.

Ne feledjük, hogy mind a szürke-, mind pedig a fehérállományban (az idegekben és dúcokban is) gliasejtek biztosítják a neuronok működéséhez optimális feltételeket.

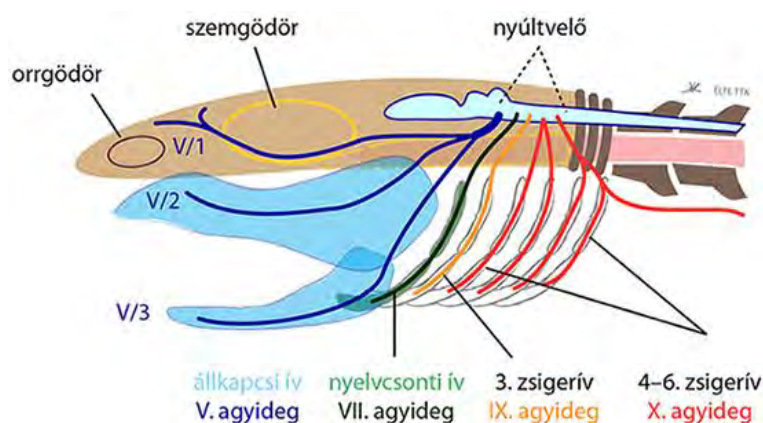
A perifériás idegrendszer – az idegek

Az előző fejezetben ismertetett alapszabáshoz még néhány hasznos megjegyzés:

- 1) A központi idegrendszer idegei a motoneuronok kötegelődött axonaiból és a pseudounipolaris neuronok centrális nyúlványjaiból szerveződnek (7.22 ábra) és szelvényességet mutatnak, azaz egymást követik. Ennek oka az, hogy a szelvényesen egymást követő csigolyák közötti nyílásokon lépnek ki a gerincscsatornából.
- 2) A motoneuronok axonjai a lehető legrövidebb úton érik el a célszerveiket. Az is igaz, hogy a pseudounipolaris neuronok centrális nyúlványai a szürkeállománybeli célterületükhöz

közel lépnek be a központi idegrendszerbe. Ezekből következik az, hogy egy-egy ideg a kilépési helyének megfelelő magasságban elhelyezkedő részhez tartozik. Ennek következménye, hogy a különböző magasságban lévő területekhez tartozó axonok nem keverednek az idegekben.

- 3) A fenti két pont alapján az idegek megkülönböztetésére sorszámozást használunk, ami az antero-posterior iránynak megfelelően emelkedik.
- 4) A **gerincvelői idegek** (**nervus spinalis**) és az **agyidegek** felépítése egyforma: a különbség közöttük csupán az, hogy a gerincvelői idegek a gerinccsatornából, az agyidegek pedig az agykoponyából lépnek ki! Az agyidegekhez **agyidegmagok** tartoznak: a motoros magokban helyezkednek el azok a motoneuronok, amelyek axonjai az adott agyidegbe lépnek; illetve az érző magok olyan idegsejt-csoportok, amelyekhez az adott agyidegben beérkező pseudounipolaris nyúlványok futnak.
- 5) Az agyidegek lehetnek **mozgató** (csak mozgató idegsejt-axonokat tartalmazó), **érző** (csak érző funkciójú idegsejtnyúlványból álló) és **kevert** (mozgató és érző funkciójú axonokat egyaránt tartalmazó) **idegek**. A gerincvelői idegek mindig kevertek.



7.23 ábra. Az arckoponya beidegzésének alapszabása. A garatívekből fejlődő vázelemeket és a hozzájuk tartozó lágy részeket (pl. izmok, nyálkahártya) a nyúltvelő idegei látják el. Az V. agyideg (háromosztatú ideg) egyik ága (V/1) a homloktájékra, egy másik ága (V/2) az állkapcsi ív felső részére, a harmadik (V/3) pedig az állkapcsi ív alsó részére fut. A VII. agyideg (arcideg) a nyelvcsonti ívet, a IX. agyideg (nyelvgarat-ideg) a 3. garatívet idegzi be. A X. agyideg nemcsak a 4–6. íveket látja el, hanem ágai elérik a testüregi szerveket is.

A csontoshaloknak 10 agyidege van. Ezek számozása azt tükrözi, hogy az adott agyideg melyik agyrészhez tartozik: az I. számú az előagy idege, a II. a köztiagyhoz tartozik, a III–IV. a középagy, az V–X. pedig a nyúltvelő idege. (Látható, hogy ahogy a sorszámozás halad, egyre caudalisabb agyrészhez tartozik az agyideg!)

A törzsfajlás során a magzatburkos gerincesekben az agykoponya hátsó határa caudalisabb helyzetbe toldott (más szavakkal a nyakszirti régió caudalisan kiterjedt, mert a magzatburok nélküliekhez képest több őscsigolya állománya képezi, lásd: koponya nyakszirti régiója), így az első gerincvelői ideg bekerülve a koponyába agyideggé vált. Emellett a bolygóideg egyes ágai is önállósultak, külön agyideget képeztek. Ennek megfelelően a madaraknak és az emlősöknek 12 agyidegük van (I. táblázat).

I. táblázat. A gerincesek agyidegei.

	<i>magyar név</i>	<i>tudományos név</i>	<i>lefutás, végállomás</i>	<i>van vegetatív magja</i>
I.	szaglóideg	<i>n. olfactorius</i>	a szaglólagymából az előagyba fut (<i>érző</i>)	—
II.	látóideg	<i>n. opticus</i>	a szemgolyóból kilépve a köztiagy alapján kereszteződik, onnan a középagytetőbe érkezik (<i>érző</i>)	—
III.	közös szemmozgató ideg	<i>n. oculomotorius</i>	a középagyból lép ki, több külső és belső szemmozgató izmot idegez be (<i>mozgató</i>)	+ (belső szemizmok)
IV.	sodorideg	<i>n. trochlearis</i>	a középagyból ered, szemmozgató izmot idegez be (<i>mozgató</i>)	—
V.	háromosztatú ideg	<i>n. trigeminus</i>	a legnagyobb agyideg, a nyúltvelőből (emlősöknél a hídból) ered; a homlok-tájékat és az állkapcsi ív területét idegzi be (<i>kevert</i>)	—
VI.	szemtávoltató ideg	<i>n. abducens</i>	a nyúltvelőből lép ki, szemmozgató izmot idegez be (<i>mozgató</i>)	—
VII.	arcideg	<i>n. facialis</i>	a nyúltvelőből lép ki, a nyelvcsonti ív területét idegzi be (<i>kevert</i>)	+ (ha van: könnymirigyek, nyálmirigyek)
VIII.	halló-egyensúlyérző ideg	<i>n. statoacusticus</i>	a belsőfülből indulva a nyúltvelőbe lép be (<i>érző</i>)	—
IX.	nyelvgarat-ideg	<i>n. glossopharyngeus</i>	a nyúltvelő idege, a harmadik garatív területét látja el (<i>kevert</i>)	+ (nyálmirigyek)
X.	bolygóideg	<i>n. vagus</i>	a nyúltvelő idege, a 4–6. garatívek területét látja el, ágakat ad a testüregei szervekhez is (<i>kevert</i>)	+ (szív, kopoltyú/tüdő és emésztőszervek)
XI.	járulékos ideg	<i>n. accessorius</i>	a X. agyideg önállósult ága, a nyúltvelőből lép ki (<i>kevert</i>)	—
XII.	nyelvalatti ideg	<i>n. hypoglossus</i>	a magzatburok nélküliek első gerincvelői idegének felel meg, a nyelv belső izmait idegzi be (<i>mozgató</i>)	—

A nyúltvelői idegek közül egyesek az arckoponyát alkotó garatívekből fejlődő csontokat és ezek lágy szöveteit látják el: ezek mind kevert agyidegek. Nézzük őket a garatívek sorrendjében (ugyanilyen sorrendben fog emelkedni a hozzájuk tartozó agyidegek sorszáma is; 7.23 ábra):

- 1) az állkapcsi ívet az **V. agyideg** látja el. Három ága van, ezért a neve: **háromosztatú ideg**. Az első ága (V/1) a homloktájékra, a második (V/2) az állkapcsi ív felső részére, a harmadik ág (V/3) pedig az állkapcsi ív alsó részére fut;
- 2) a nyelvcsonti ívhez a **VII. agyideg**, az **arcideg** fut;
- 3) a 3. garatívából fejlődő első kopoltyúívet a **IX. agyideg**, a **nyelvgarat-ideg** látja el;
- 4) a 4–6. garatívából kialakuló további kopoltyúíveket a **X. agyideg**, a **bolygóideg** idegzi be.

A reflexív, mint az elemi működés alapja

A reflex a központi idegrendszer automatikus, öröklött, elemi működése, ami a gerincvelőre és az agyvelőre is jellemző. Morfológiai alapja a reflexív. Feladata egy adott (külső vagy belső) ingerre való gyors válaszreakció kidolgozása és végrehajtása. Ennek megfelelően a részei (lásd: 7.22 ábra):

- 1) **Receptor**: érző idegvégződés, ami inger hatására ingerületet hoz létre.
- 2) **Bemenő (afferens) ág**: ez viszi a központi idegrendszerbe az ingerületet. A feladatot a pseudounipolaris neuronok látják el.
- 3) **Központi neuronhálózat** (más néven kapcsolókészülék): a szürkeállomány egymással meghatározott kapcsolatban álló neuronjai (interneuronok) alkotják, amelyekre a beérkező ingerület szétterjed. A hálózatnak van egy kimenete, ami a kidolgozott választ a kimenő ágra vezeti.
- 4) **Kimenő (efferens) ág**: ez szállítja a kidolgozott választ a célszervhez. A feladatot a motoneuronok látják el.
- 5) **Effektor**: a motoneuronok idegvégződései és a beidegzett célszervek (pl. izom).

Reflexívek szabályozhatnak testi és vegetatív funkciókat is. A gerincvelői reflexívek működését felsőbb központok (agytörzs, agykéreg, ha van) reflexívei szabályozhatják, amelyek a fel- és leszálló pályákon keresztül állnak kapcsolatban a gerincvelői hálózatokkal.

Funkcionális felosztás

Az idegrendszert funkcionálisan testi és zsigeri működésű részre tagolhatjuk annak alapján, hogy adott része milyen szervet lát el. Mindkét feladatkör teljesítéséhez szükségesek szürkeállománybeli érző és mozgató területek (ezek az agytörzsben ugyanilyen jellegű agyidegmagok vagy neuronhálózatok), illetve mindkét rendszer központi elemei az idegeken keresztül érik el célszerveiket.

A **testi (somaticus) idegrendszer** a harántcsíktolt vázizomzatot idegzi be, feladata az akaratlagos mozgások megszervezése, összehangolása. A **zsigeri (vegetatív) rendszer** általánosságban a zsigerek működését szabályozza és hangolja egymáshoz (zsigerék és érrendszer simaizomzata, mirigyek működése). A beidegzett szervekhez futó (efferens) idegpálya mindig két neuronból áll, amelyek közül a második egy **perifériás dúcban** található. A vegetatív idegrendszert funkcionális alapon szimpatikus és paraszimpatikus részekre tagoljuk. Az előbbi működésének túlsúlya a szervezet aktív, az utóbbié a nyugalmi periódusára jellemző.

A **szimpatikus részt** a gerincoszlop háti-ágyéki szakasza alkotja. A vegetatív neuronok a szürkeállomány oldalsó szarvában (7.22 ábra) vannak. Ezek axonjai a gerincoszlop két oldalát szelvényesen kísérik, ún. **gerincoszlop melletti** (gerincoszloppal párhuzamosan húzódó, **paravertebralis**) **dúcsorozat** egyikében vagy a **gerincoszlop előtti (praevertebralis) dúcok** egyikében végződnek. A paravertebralis dúcokat **szimpatikus határláncnak** is nevezik, mert a ganglionjait egymással (és a mellettük lévő gerincvelői dúcokkal is) vékony idegkötegek kapcsolják össze (ezért határlánc). A rendszer beidegzi a szem belső izmait (a pupilla tágul), a tápcsatornát, a szívet, a vesét, és ha van, akkor a tüdőt, a húgyhólyagot, a nemi szerveket, a bőr verejtékmirigyait, vérereit, izmait.

A **paraszimpatikus idegrendszernek** két egysége van: az agyi (agytörzsi, lásd: I. táblázat) és a gerincvelő keresztcsonti szakaszához tartozó (ez utóbbi a végbelet, ha van, a húgyhólyagot és a párzószervert idegzi be).

A neuroendokrin rendszer

A hormonrendszer működési elve a **szabályozás**: a működésében alárendelt szerv visszajelzést küld a központba, ezzel (vissza)hat annak működésére.

A gerincesek neuroendokrin rendszerének központja a **hipotalamusz-hipofízis (hypothalamus-hypophysis) rendszer**. A **hipofízis (agyalapi mirigy)** a látóideg-keresztződés mögött, az agy ventralis felszínén (az agyalapon) található. Elülső része, az ún. **adenohipofízis** a periférián elhelyezkedő endokrin mirigyekre ható hormonokat termel (ez alól kivétel a növekedési hormon); hátulsó, ún. **neurohipofízis** része pedig **neurohaemalis szerv**: a hipotalamusz bizonyos magjaiban található, hormonokat termelő idegsejtek axonjai idáig nyúlnak, hormonjaik az axonvégzésekben tárolódnak, és ingerek hatására itt szabadulnak fel, azaz jutnak a keringési rendszerbe.

Az adenohipofízis a hipofízis placodból (lásd: 7.6 ábra) származik (kis hólyagocskaként – Rathke-tasak – fűződik le az embrionális előbél hámból, és sejtjei hormontermelő mirigyhámsejtekkel alakulnak); a hátulsó rész idegi eredetű (lásd: *neuro-* előtag a neurohipofízis elnevezésben): a hipotalamusz fent említett magjaiból kiinduló axonkötegek és gliasejtekkel körülvett axonvégzések alkotják.

A köztiagyhoz még egy hormontermelő szervegyüttes tartozik: a dorsalis helyzetű **köztiagytető (epitálamusz, epitálamusz)** és a **tobozmirigy (epifízis, epiphysis)**.

A perifériás mirigyek sejtjei nem feltétlenül alkotnak kompakt szervet, előfordul, hogy más, nem endokrin szerv állományában találhatók (lásd: csontoshalak). Emlősökben önálló szervek (zárójelben a termelt hormonnal): a **pajzsmirigy** (tiroxin, calcitonin), a **mellékpajzsmirigy** (parathormon), a **mellékvese kéreg-** (mineralokortikoidok, glükokortikoidok, szexszteroidok) és **velőállománya** (adrenalin, noradrenalin). Nem önálló szervet alkotnak a hasnyálmirigy állományában a **Langerhans-szigetek** (inzulin) és az **ivarmirigyekben lévő endokrin sejtek** (androgének, ösztrogének, progeszteron). Működésüket többnyire a hipotalamusz-hipofízis rendszer hormonjai szabályozzák.

A központi idegrendszer egyes részeinek általános funkciói

E fejezet végén tekintsük át (amennyire lehet, röviden) az egyes agyrészek funkcióit. Nem könnyű egy gerincesekre közösen jellemző és mégis átfogó leírást adni, de mindenképpen szeretnénk a későbbi tanulmányokhoz egy kiindulásként szolgáló összefoglalót nyújtani.

A központi idegrendszer általános felépítése alapján a velőcső dorsalis részéből fejlődő területek érző, míg a ventralis területekből kialakuló mozgató funkciójúak (7.22 ábra). A gerinc- és az agyvelő az alapvetően szelvényesen szerveződő idegei révén tart kapcsolatot a beidegzett szervekkel.

A **gerincvelő** a reflexívei révén képes az általa beidegzett testrészek (lásd: vázizomzat) és szervek (lásd: zsigerek) alapvető életműködéseinek irányítására. Önállósága annak függvénye, hogy a vele kapcsolatban álló (lásd: fel- és leszálló pályák) felsőbb agyi központok milyen fejlettségűek. A csontoshalakban ez az autonómia még igen nagy, emlősökben ehhez képest már nagyon korlátozott. A gerincvelői működéseket az agyvelő összehangolja. Erre jó példa a csontoshalak úszómozgása: alapvető mozgáselemek kivitelezésére minden testszelvény izomzata képes, ennek megszervezésére a gerincvelői neuronhálózatok alkalmasak, de ebből összerendezett, célirányos mozgás csak felsőbb szabályozás esetében lesz (lásd: nyúltvelői óriás neuronok).

Az **agyvelő** minden részéről elmondható, hogy fel- és leszálló pályákkal kapcsolatot tart más területekkel. A hozzá beérkező információkat feldolgozza, esetleg továbbítja, ha vannak motoneuronjai, akkor az érkező utasításokat végrehajtja. Kapcsolatot tarthat azonos és ellenoldali agyrészekkel – utóbbit **keresztvezető pályák** révén. A nyúltvelő-középagy együttesének összefoglaló neve **agytörzs**.

A **nyúltvelő** az agy gerincvelőhöz kapcsolódó része. Területén a központi szürkeállományt a le- és felszálló pályák feldolgozzák **agyidegek magjaira** (szürkeállomány-„szigetek”) és **agytörzsi hálózatos állományra**. Ez utóbbi a kamrarendszer itteni tagja, a IV. agykamra (7.21 ábra) alatt található, és az életfenntartáshoz nélkülözhetetlen, ún. **vitális központokat** tartalmazza (keringés-, légzésszabályozás). Agyidegei (V–X./XII.) lehetnek keverték, érzők vagy mozgatók, magjaikban ennek megfelelő funkciójú neuronokkal. Feladataikról az I. táblázat nyújt tájékoztatást. Itt csak néhány vonást említünk röviden:

- 1) Minden gerincesben a IV. agykamra mellett található a halló-egyensúlyérző (VIII.) agyideg magjai, tehát a belsőfülből (és csontoshalakban az oldalonból) érkező információk itt kerülnek idegrendszeri pályákra. Mindkét érzetnek, de különösen az egyensúlyérzeti információknak fontos szerepe van a mozgásszabályozásban. Ennek példaként csontoshalakban a közelben vannak azok a hatalmas méretű neuronok, amelyek a törzs és a farok izomzatának mozgását úszómozgássá rendezik össze.
- 2) A bolygóideg (X.), a nyelvgyök-ideg (IX.), az arcideg (VII.) és a háromszótagú ideg (V.) az arckoponya váz- és izomelemeit, bőrét és nyálkahártyáját idegzik be, így feladatuk azon mozgások megszervezése és kivitelezése, amelyek a táplálékfelvételen, az esetleges nyálképzésben, a nyelésben, a légzésben (halaknál kopolyúvek, magzatburkosoknál gége), a hangadásban (lásd: gége), illetve a hallásban (lásd: hallócsontok) fontosak.

A magzatburkosokban jelenik meg a **híd**, amelynek ventralis része mozgásszabályozással kapcsolatos működésű. Összeköttetést („hidat”) képez az előagy (mint legfelsőbb mozgató központ), a kisagy (mint legfelsőbb mozgásszabályozó központ) és a nyúltvelő-gerincvelő (mint a mozgásokat végrehajtató területek, lásd: motoneuronok) között. Dorsalis részén az agytörzsi hálózatos állomány húzódik (emlősökben itt van a legfelsőbb keringési és légzési központ). Agyidege az V. agyideg.

A **kisagy** a nyúltvelő (nyúltvelő-híd együttes) fölötti agyterület, a IV. agykamrát dorsalisán fedi. A legfelsőbb mozgásszabályozó központ, fejlettsége az állat mozgásának összetettségétől függ. Minden olyan agyrésszel kapcsolatot tart, ami a mozgások megtervezésében (nagyagy), a célszerűség biztosításában (lásd: gerincvelői érzetek a végtagok felől, információk az egyensúlyi helyzetről) és kivitelezésében (motoneuronok) fontos.

A **középagy** dorsalis része érzékszervi pályák fontos állomása. A csontoshalakban a látópálya itt végződik, de ez a terület (bár a látópálya fő vonulata nem erre tart) magzatburkosokban is kap ilyen rostokat: ennek szerepe az állat mozgásának látótérhez való automatikus (reflexen alapuló) igazítása (a zsákmány vagy ellenség mozgásának követése). A hallópálya egyik átkapcsoló állomása is itt van. A középagyban helyezkedik el a **középagyi agykamra** (ha nagyon szűk, akkor vezeték), amit az **agytörzsi hálózatos állomány** vesz körül. Ebbe ágyazódva találjuk a közös szemmozgató (III.) és a sodorideg (IV.) magjait, amelyek a **szemmozgások** kivitelezésében játszanak szerepet (lásd: 7.25 ábra). Ventralis részén mozgatópályák haladnak, illetve a mozgatórendszerekhez tartozó idegsejt-együttesek (magok) vannak.

A **köztiagy** horizontálisan 3 részre tagolódik. Középső része, ami az agytörzs folytatásának tekinthető, a látótelep, azaz **talamusz (thalamus)**. A két thalamus közreveszi a III. agykamrát. Dorsalis területei érzékszervi pályákkal és az előaggal állnak kapcsolatban (utóbbival reciprok

kapcsolatban), ventralis részei mozgatópályákhoz tartozó magokat rejtenek. A látótelep elnevezés onnan ered, hogy a magzatburkosokban a látópálya fő vonulatának átkapcsolási helye ebben az agyrészben található, aminek alapja az, hogy a szemgolyók kezdeményei (szemtelepek) ennek az agyrésznek a kitűrődésével jelennek meg (lásd: 7.21 ábra). A talamusz fölötti rész az **epitalamusz (epithalamus)**, aminek része a **tobozmirigy**. Ennek az agyrésznek a napszakos ritmus szabályozásában van szerepe, egyes állatcsoportokban fejtetői szemek kapcsolódnak hozzá (ezek képalkotásra alkalmatlanok, szerepük a napszakok váltakozásának érzékelése). A talamusz alatti hipotalamusz területén végződik az agytörzsi hálózatos állomány, fontos vegetatív területekkel (lásd: éhség-jóllakottság, szomjúság központ). Érzékszervi pályáktól is kap információt (ízérzékelés, fájdalomérzet) és egyben a neuroendokrin rendszer központja. A területére beérkező érzetek (tágabb értelemben információk) feldolgozásának eredménye alapján a hormonrendszer közreműködésével a szervezet egészének működésére kihat.

Az **előagy** a páros **féltekékből** áll. Ha mérete jelentős, akkor nagyagynak nevezzük (a kefalizáció éppen az előagy intenzív fejlődésével jár együtt). A féltekékben találjuk az I. és a II. agykamrát, amelyek a III. agykamrából nyílnak. Az érzékszervi pályák közül a szaglópálya végállomása minden gerincesben, a magzatburkosokban pedig a látó- és a hallópálya is itt végződik. Utóbbiakban az érzőpályák (tapintás, hő- és fájdalomérzékelés) végállomása is a nagyagy, ami a látóteleppel reciprok kapcsolatban áll (az érző és az érzékszervi pályák – a szaglópálya kivételével – a talamusz érintésével érik el a nagyagyat). Az előagy a legfelsőbb összerendező (integrációs) központ, benne kapcsolatok alakulnak ki az egyes érző és mozgató központok között, területéről mozgató pályarendszerek indulnak. A magasabbrendű csoportokban a tanulás és a szociális viselkedés központja. Az előagy szerepének hangsúlyosabbá válása során egyre kiterjedtebb neuronhálózatokra van szükség, amelyek elhelyezésére az agyfelszín kézenfekvő lehetőséget ad. Ezzel áll összhangban az a jelenség, hogy az agykamrák mellett itt kialakuló idegsejtek egy része minden gerincesben elhagyja eredeti (centrális) helyét és az agyfelszín felé kisebb-nagyobb távolságra elvándorol. A felszínre érő sejtek rétegekbe rendeződve **agykérget** hoznak létre (ez magzatburkos jellegzetesség).

Érzékszervek (organa sensuum)

Helyzetéből adódóan a gerincesek legnagyobb kiterjedésű érzékszerve maga a bőr. Benne mechano- (tapintás, nyomás, rezgés, áramlás) és termo- (hőérző) receptorok vannak. Ezeket a gerincvelői és az agyidegek idegzik be, előbbieket egyértelműen szelvényes módon.

Szagló és ízérző szervek

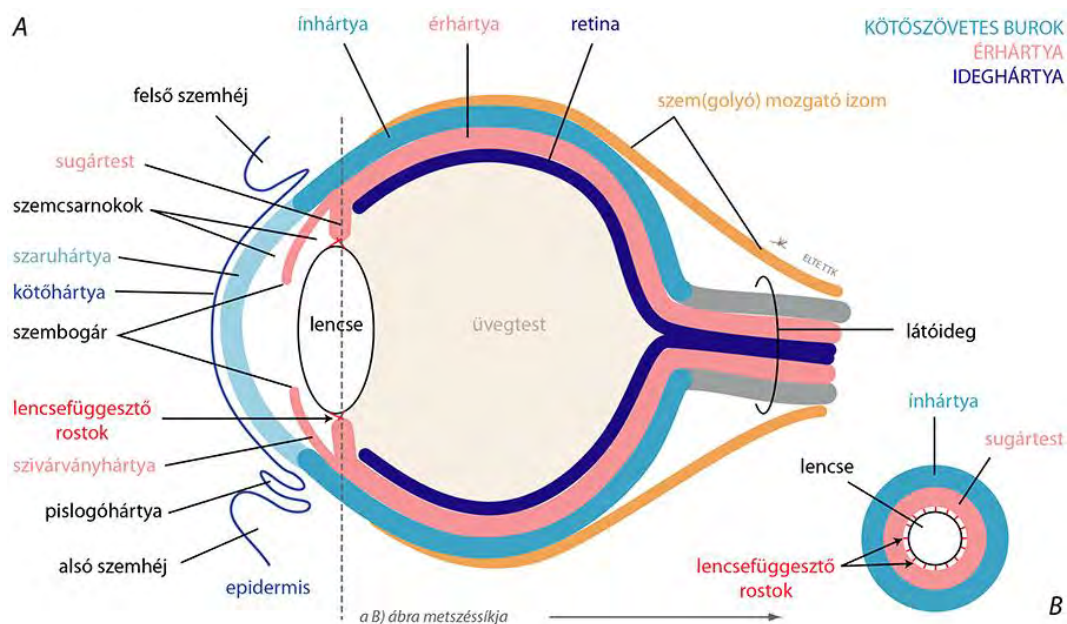
A kefalizáció eredményeként az ingereket felfogó érzékszervek jelentős része a fejben koncentrálódik (vö. haladási irány). A szaglószerző az **orrgödör** vagy **orrüreg**, amely köré az agykoponya szaglótájéka szerveződik. Az orrgödör egy felszíni bemélyedés, ami az orrnyíláson keresztül csak a külvilággal közlekedik. Az orrüreg már kapcsolatba kerül a garatüreggel is, így a tüdővel lélegző állatok felső légutainak része. A **szaglóhám** receptorai a vízben vagy levegőben oldott, távolról érkező anyagokat érzékelik. A receptorsejtek nyúlványai az ún. szaglóhagymában végződnek, itt átkapcsolnak egy második neuronra: ezek képezik az **I. agyideget (szaglóideg)**, ami az előagyba fut (lásd: I. táblázat). A szaglóhám placod eredetű (lásd: 7.6 ábra).

Az ízérzékelés szervei az **ízlelőbimbók**: bennük receptor- és támasztósejtek – összességükben a hagyma burokleveleihez hasonlóan – sorakoznak egymás mellett. A csontoshalakban a szájnyílás környékén és a szájgaratüregben, a magzatburkosokban csak az utóbbiban található.

A szárazföldi állatoknál az ízek érzékeléséhez kontaktus kell, a halaknál, ahol az ízanyagok is terjedhetnek a vízben, ez a funkció nehezen különíthető el a szaglástól. Annak függvényében, hogy az ízérezékelő receptorok hol helyezkednek el, az érzetet az **V. (háromosztatú ideg)**, a **VII. (arcideg)** és a **IX. agyideg (nyelvgarat-ideg)** viszi a nyúltvelőbe.

A látószerv (organum visus)

A látószerv kialakulása szintén az agykoponyához köthető: a **szemgolyót** az ékcsonti tájék, azon belül a szemgödri tájék veszi körül. A szemgolyó a gerincesek egyik legfontosabb érzékszerve. Felépítése ugyan részleteiben eltérő lehet, de több közös vonás alapján egy alapszabás is adható. Lássuk ezt röviden!



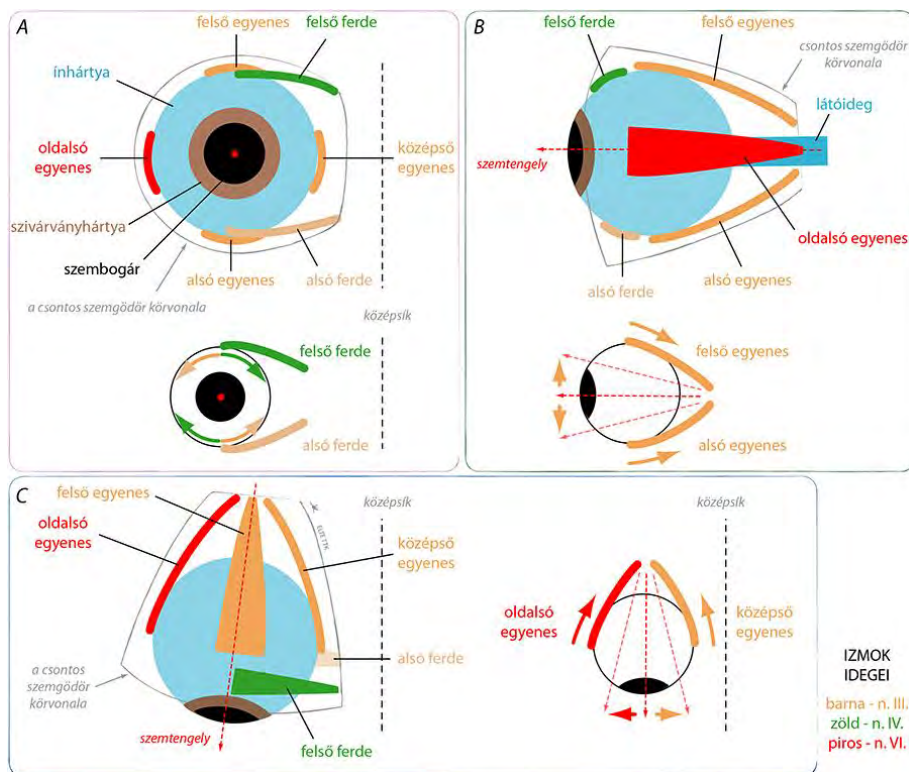
7.24 ábra. A gerinces szem általánosított felépítése. A szemgolyót 3, egymásra fekvő réteg alkotja: ezek a kötőszövetes burok (kék), az érhártya (piros) és az ideghártya (lila). A rajzon az eltérő színekkel ábrázolt részek színük alapján tartoznak valamelyik réteghez. Az eltérő árnyalatok az egyes területek, szervrészletek elkülönítését könnyítik. A) A szemgolyó szemtengely mentén vezetett metszete. B) A szemgolyó az A ábrán jelzett metszéssíkban: látható a gyűrűt formáló sugártest a lencsefüggesztő rostokkal és a szemlencsével. A szemhéjak a szemgolyót védik, a pislogóhártya a könnymirigyek váladékát keneli el a kötőhártyán. A szemgolyó inhártáján szemmozgató izmok tapadnak.

A szemgolyó falát három réteg alkotja (7.24 ábra):

- 1) A legkülső az inas burok, amelynek szemgödör felé eső része az **ínhártya**: a szem(golyó)mozgató izmok tapadnak rajta. Elülső része az átlátszó **szaruhártya**, ami **fénytörő közeg**, ún. **optikai elem**.
- 2) A második burok dúsan erezett: inhártya alatti része az **érhártya**, amely ereket ad az ideghártya felé. Az érhártya a **szívárványhártyában** (**iris**) folytatódik, ami a **szembogarat** (**pupilla**) veszi körül. Benne izmok vannak: ezekkel a pupilla átmérője szabályozható. Az iris és az érhártya határperemén a gyűrű alakú **sugártest** emelkedik be a lencse felé: lencsefüggesztő rostocskák kapcsolódnak hozzá, amelyek másik végükkel a lencsét rögzítik. A **szemlencse** placod eredetű fénytörő közeg. A sugártestek **szemcsarnokvizet** is termelnek, ami a **szemcsarnokokat** kitölti.

- 3) A szemgolyó legbelső rétege az **ideghártya (retina)**. **Fotoreceptorokat (csapokat és pálcikákat)** tartalmaz, amelyek a beeső fénynek hátat fordítanak: fényérzékeny (a fotopigmentet tartalmazó) részük az érhártya felé néz. A receptorsejtek axonjai a retina üvegtest felé néző felszínén gyűlnek össze, így ahhoz, hogy elhagyják a szemgolyót, egy területen át kell törniük a szemgolyó belsejét. Nyilvánvaló, hogy ezen az átlépési helyen nem lehetnek receptorsejtek: ez a retina **vakfoltja**. A szem belsejét a nagy víztartalmú **üvegtest** tölti ki. A csarnokvízzel együtt a szemgolyó folyadékterét jelenti, ami összenyomhatatlan és a kívülről erre feszülő ínhártya-szaruhártya együttesével a szem alakjának megőrzését biztosítja. A gerinces szem alakja alapján **hólyagszem**, a retina orientáltsága alapján pedig **inverz szem**.

A szemgolyót elhagyó **látóideg** a **II. agyideg**, ami tisztán érző ideg, és a köztiagyhoz tartozik (ezt mutatja a látóideg-kereszteződés helye, ami mindig az agyalapi mirigy előtt, a hipotalamusz ventralis felszínén van, I. táblázat). A látópálya itt nem ér véget, hanem (részben) kereszteződik – a rostok a középagy dorsalis részébe (a középagytetőbe) futnak. Míg a csontoshalaknál itt alakult ki a látóközpont, addig a magzatburkosoknál itt csak átkapcsolás történik, majd a pálya a nagyagyba fut.



7.25 ábra. A szemgolyó mozgatóizmai és beidegzésük előlnézetben (A), oldalnézetben (B) és felülnézetben (C). Az egyenes szemmozgató izmok kúpfelszín képeznek, aminek csúcsán a látóideg „lép ki” (B, C). A ferde szemmozgató izmok a szemgödör medialis faláról eredve érik el a szemgolyót (A, C). Az izmok színezése beidegzésüknek megfelelő: a barna színűeket a III. agyideg (közös szemmozgató ideg), a zöld izmot a IV. agyideg (sodorideg), a piros izmot pedig a VI. agyideg (szemtávolsító ideg) idegzi be. A nagy rajzok alatti/melletti kis rajzok az egyes izmok működésének hatását mutatják: a ferde szemizmok (A) hengerítik a szemgolyót, a felső és alsó egyenes szemizmok a szemtengelyt felfelé/lefelé mozdítják, míg az oldalsó és középső egyenes izmok laterális/medialis irányba térítik el.

A szemgolyó képes alkalmazkodni a beeső fény mennyiségéhez, és a szemlélt tárgy távolságának megfelelően képes változtatni fénytörő elemei összességének fókuszsióját. E folyamatok összefoglaló elnevezése az **akkomodáció** (*accomodatio*). Az akkomodáció során fontos szerepet kapnak a szemgolyó belső izmai, amelyeket a vegetatív idegrendszer ér el (lásd: „Funkcionális felosztás” és I. táblázat).

A szem optikai elemein átvezetett tengely a **szemtengely**. A két szem tengelye által bezárt szög az egyes gerinces csoportokban eltérő lehet (lásd: oldalt vagy elől álló szemek). A szemtengelyek helyzetét, ezzel együtt a látótereket a **szemgolyót mozgató izmok** állítják be (7.25 ábra). Ezek egy csoportja kúpfelszín mentén fut, aminek alapján a szemgolyó, a csúcán pedig a látóideg szemgödörből való kilépésének pontja áll. Ezen izmok e csúcs közelében erednek és a szemgolyó ínhártyáján tapadnak. Az egész együttes zsírszövetbe ágyazott, ami minden oldalról támasztékot ad. Ez az elrendezés biztosítja azt, hogy a szemgolyó mozgásai közben a szemgödörben megőrizze helyzetét és a látóideg meg ne húzódjon. Az említett kúpot a 4 egyenes szemmozgató izom képezi. Ezek: a **felső**, az **alsó**, az **oldalsó** és a **középső egyenes szemizmok**. A szemgolyóra a középsík felől egy **felső ferde** és egy **alsó ferde szemmozgató izom** is fut.

A szemmozgató izmokat a **III. agyideg** (**közös szemmozgató ideg**), a **IV. agyideg** (**sodorideg**) és a **VI. agyideg** (**szemtávolító ideg**) idegzi be. A III. és a IV. agyideg a középagyhoz, a VI. a nyúltvelőhöz tartozik (lásd: I. táblázat). A sodorideg (IV. agyideg) a felső ferde szemizmot idegzi be, aminek összehúzódása a szemgolyót a szemtengely változatlanul hagyása mellett annak mentén elfordítja (mintha két tenyerünk között golyót sodornánk, 7.25/A ábra). A szemtávolító ideg elnevezés onnan ered, hogy a VI. agyideg a szemgolyó lateralis (külső) oldalán tapadó oldalsó egyenes szemizmot idegzi be: az izom összehúzódása a szemtengelyt a középsíktől távolítja (7.25/C ábra). A közös szemmozgató ideg neve onnan ered, hogy több (a két előzőn kívül az összes többi) szemmozgató izom közös idege.

A szemgolyó ún. segédkészülékei a szemhéjak és szárazföldi állatokban a **könnymirigyek** váladékát a kötőhártyára kenő **pislogóhártya** (7.24 ábra).

A halló-egyensúlyérző szerv (belsőfül)

A gerincesek halló- és egyensúlyérző szerve a hártás labirintusnak megfelelő belsőfül, ami placod eredetű. Az agykoponya hallótájéka csontos labirintust formál körülötte. A hártás labirintust olyan folyadék tölti ki, ami a receptorsejtek működéséhez ideális összetételű. A hártás és a csontos labirintus fala között is folyadéktér van. A belsőfül kétféle feladatot lát el: az egyik az egyensúlyérzékelés, a másik a hallás. Mindkettő mechanoreceptorok működésén alapszik.

Az **egyensúlyérző rész** statikus és dinamikus ingereket érzékel. A **statikus inger** a gravitáció, amit a megfelelő receptorsejtekre nehezedő mészkövecskék (ún. **fülkövek**) segítségével lehet érzékelni: ez a terület tehát a fej (ezzel együtt a test) térben elfoglalt helyzetét érzékeli. Ilyen receptorterületek vannak a **tömlőcske** és a **zsákocska** nevű részekben. A **dinamikus ingereket** a fej elmozdulása adja: a belsőfül ezt érzékelő részét 3 **félkörös ívjárat** alkotja. A belsejüket kitöltő folyadék (tehetetlenségénél fogva) a fej elmozdulásakor „helyben marad”, miközben az ívjárat fala e folyadékoszlopon elmozdul: az elmozdulás ingerületbe hozza az ívjáratok kiszélesedő tövének falában található receptorsejteket („előttük a folyadék elmozdul”). Ha a mozgás folyamatossá válik, akkor a járatban lévő folyadék is mozgásba lendül (a receptorsejtek a folyadékkal együtt mozognak), és az inger megszűnik. Ingerületet jelent a mozgás lassulása is. A 3 járat a tér 3 síkjában fekszik, így velük bármilyen irányú elmozdulás érzékelhető. A csontoshalakban a belsőfül telepének egy hosszan hátrafelé húzódó része is kifejlődik, ami az oldalvonal szervtelepe lesz (lásd: csontoshalak).

A belsőfülfű halló funkciójú része az egyes gerinces osztályokban eltérő fejlettségű. Csontoshalakban még csak egy kis nyúlvány, magzatburkosokban már hosszabb vezeték. A madarakban és az emlősökben csigavonalban feltekeredik: ez a csigavezeték (más néven Corti-féle szerv). Receptorsejtjei a vezetéket kitöltő folyadék rezgéseit érzékelik, amiket hanghullámok keltenek. A hangrezgések idevezetésében vagy a környező csontoknak (halak), vagy a kialakuló középfű (dobűreg) hallócsontjainak (7.13 ábra) van szerepe (lásd: az állatcsoportok részletes leírásánál!).

A belsőfülfű receptorsejtjeiben keletkező ingerületet a VIII. agyideg, a halló-egyensűlyérző ideg vezeti a nyűltvelűbe. Ez az ideg tisztán érzű ideg, mozgató része nincsen.

Fogalomtár

abdominalis (hasűregi)	artéria / artériák (arteria / arteriae)
abdominalis űreg (hasűreg)	májartéria (a. hepatica)
agyalapi mirigy (hipoffizis)	veseartéria (a. renalis)
agyburkok	tűdőartéria (a. pulmonalis)
belső lemez	a. hepatica (májartéria)
külsű lemez	a. pulmonalis (tűdőartéria)
agyhűlyag,	a. renalis (veseartéria)
előagyi agyhűlyag (prosencephalicus)	artériás törzs (truncus arteriosus)
középagyi agyhűlyag (mesencephalicus)	állkapcsi (mandibularis) ív
utóagyi agyhűlyag (rhombencephalicus)	belső fű,
agyidegek	csigavezeték (Corti-féle szerv)
arcideg	egyensűlyérző rész
bolygűideg	félkűrűs ívjárat
hallű-egyensűlyérző ideg	fűlkűvek
háromosztatű ideg	hallű funkciójű rész
közűs szemmozgató ideg	tűmlűcske
látűideg	zsákocska
nyelvgarat-ideg	belső váz
sodorideg	bemenű (afferens) ág
szaglűideg	bűlfodor (mesenterium)
szemtávűlűtű ideg	bűlfodri vena (v. mesenterica)
agyidegmagok	borda (costa)
agykamra, középagyi	alsű állásű borda
agykamrák	felsű állásű borda
agykéreg	bordafejecske
agykoponya (cerebro- vagy neurocranium)	bordagumű
agytűrzs	Bowman-tok
agytűrzsi hálűzatos állomány	bűralja (subcutis)
agyvelű (cerebrum)	bűrcsontok
aorta (fűverűér)	branchiogen szervek
felszűllű aorta	coelomazsák
hátű aorta (aorta dorsalis)	fali lemez
hasű aorta (aorta ventralis)	zsigeri lemez
leszűllű aorta	Corti-féle szerv (csigavezeték)
aortahagyma (bulbus arteriosus)	cranialis (koponya felű esű)
aortaív (arcus aortae)	csigolya (vertebra)
arckoponya (splanchnocranium v. viscerocranium)	csigolyaív (arcus vertebralis)

csigolyatest (corpus vertebrae)	gerincvelői ideg (nervus spinalis)
hemális ív (arcus haemalis)	centrális nyúlvány
idegi ív (arcus neuralis)	perifériás nyúlvány
oldalsó nyúlvány (proc. transversus)	gonad, indifferens
csípőcsont (ilium)	gyomor (gaster)
dermatom (kötőszöveti réteget képző mesenchyma)	hajszáler lásd: kapilláris
dobhártya	hallócsontok
dobüreg	háromrétegű bőr
dúc, gerincoszlop előtti (praevertebralis)	hashártya (peritoneum)
dúc, perifériás	hasnyálmirigy (pancreas)
dúcléc	hasüreg (abdominalis üreg)
dúcsorozat, gerincoszlop melletti (paravertebralis dúcsorozat)	hasüreg előtti (praeabdominalis)
effektor	hasüregi (abdominalis)
előagy (telencephalon)	hemoglobin
előbél	here (testis)
elővese (pronephros)	híd
elővese-vezeték	hipofízis (hypophysis; agyalapi mirigy)
enterocoelia	adenohipofízis
epifízis (epiphysis)	neurohipofízis
érgomolyag (glomerulus)	hipotalamusz-hipofízis (hypothalamus-hypophysis) rendszer
érhártya	hollócsőr-csont (coracoideum)
Eustach-kürt (fülkürt)	hosszú vese (opisthonephros)
fehérállomány	húgyvezető, elsődleges
felhám (epidermis)	húgyvezető, másodlagos (ureter)
fog (dens)	hyomandibularis porc
fotoreceptor	hypodermis
csap	ideg (nervus)
pálcika	érző
főhörgő (bronchus principalis)	kevert
főverőér (aorta)	mozgató
függesztőv	idegdúc, érző
fülkürt (Eustach-kürt)	ideghártya (retina)
garatbarázda	idegpálya (tractus)
garatcsont	idegrendszer
garatívek	felszálló pályák
garattasak	leszálló pályák
gázcsere	paraszimpatikus rész
gége (larynx)	szimpatikus rész
gerinchúr (chorda dorsalis)	testi (somaticus)
gerincoszlop (columna vertebralis)	zsigeri (vegetativ)
ágyéki (lumbalis) szakasz	idegsejt,
farok- (caudalis) szakasz	axon (tengelyfonál)
faroktájék	ál-egynyúlványú (pseudounipolaris)
keresztcsonti (sacralis) szakasz	érző (sensoros)
nyaki (cervicalis) szakasz	mozgató (motoros)
törzsi (thoracalis) szakasz	neurit
gerincvelő (medulla spinalis)	soknyúlványú (multipoláris)
szürkeállomány, elülső szarv	tengelyfonál (axon)
szürkeállomány, hátsó szarv	idegsejttest (perikaryon)
szürkeállomány, oldalsó szarv	inger,
	dinamikus

statikus	mellékvese kéreg és velőállománya
interneuron	mellhártya (pleura)
intraperitonealis szervek	mell-hasüreg (thoraco-abdominalis üreg)
irha (cutis / dermis)	mellüreg (thoracalis üreg)
ivarmirigy (gonad)	mesenchyma
ivarmirigyekben lévő endokrin sejtek	izomképző mesenchyma (myotom)
ízlelőbimbók	kötőszöveti réteget képző mesenchyma (dermatom)
izomzat	vázképző mesenchyma (sclerotom)
szelvényezett elrendeződésű izomzat	mesoderma
testtengely alatti (hypaxialis) izomzat	axialis mesoderma
testtengely feletti (epaxialis) izomzat	epimer
kamra (ventriculus)	hypomer
kapilláris (capillaris)	mesomer
kapuér	oldal (lateralis) mesoderma
májkapuvéna (v. portae hepatis)	paraxialis mesoderma
vesekapuér (v. portae renis)	mesodeum
kereszteződő (ideg)pályák	Müller-cső (paramesonephros-vezeték)
keringés, egyvérkörű	myotom (izomképző mesenchyma)
keringés, két vérkörű	nagy emésztőmirigyek
kiegényült izmok	nagyvérkör
kimenő (efferens) ág	nephron
kisagy (cerebellum)	neurohaemalis szerv
kisvérkör	neurulatio, primer
kloáka (cloaca)	nyelv (lingua)
kopoltyú (branchia)	nyelvcsonti (hyoid) ív
kopoltyúívek	nyirokfolyadék (lymph)
kopoltyúkosár	nyúltvelő (medulla oblongata)
koponya (cranium)	ondóvezető (ductus deferens)
ékcsoni (sphenoidalis) tájék	orrgödör
hallótájék (oticalis régió)	orrrnyílás (naris)
nyakszirti (occipitalis) tájék	orrüreg
rostacsonti (ethmoidalis) tájék	őscsigolya (somita)
szaglótájék	őscsigolyanyél (gononephrotom)
koponyatető (calvaria)	ősvese-vezeték (mesonephros-vezeték)
középagy (mesencephalon)	összelvény
középbél	pajzsmirigy (gl. thyreoidea)
központi neuronhálózat	páros úszók
köztiagy (diencephalon)	pericardium
köztiagytető	petefészek (ovarium)
kulcscsont (clavicula)	petevezető (oviductus)
Langerhans-szigetek	pigmentsejt
lapocka (scapula)	placod
légcseré	epibranchialis placod
légcső (trachea)	lencse placod
légutak, alsó	szagló placod
légutak, felső	trigeminus placod
légzőhám	pótcsonatok
légzőmozgások	proctodeum
máj (hepar)	Rathke-tasak
medenceöv	receptor
mellékhere (epididymis)	rekeszizom (diaphragma)
mellékpajzsmirigy	

retroperitonealis szervek
sclerotom (vázképző mesenchyma)
septum transversum
stomodeum
szabályozás
szaglóhám
szájpadlás-négyszögcsont (palatoquadratum) porc
szegycsont (sternum)
széklet (faeces)
szeméremcsont (os pubis)
szem
| akkomodáció (accomodatio)
| fénytörő közeg
| hólyagszem
| inverz szem
| ínhártya
| könnymirigy
| optikai elem
| pislogóhártya
| retina (ideghártya)
| sugártest
| szaruhártya
| szembogár (pupilla)
| szemcsarnok
| szemcsarnokvíz
| szemgolyó
| szemlencse
| szivárványhártya (iris)
| üvegtest
| vakfolt
szemmozgások
szemmozgató izom
| alsó egyenes szemmozgató izom
| alsó ferde szemmozgató izom
| felső egyenes szemmozgató izom
| felső ferde szemmozgató izom
| középső egyenes szemmozgató izom
| oldalsó egyenes szemmozgató izom

szemtengely
szimpatikus határláncnak
szinapszis
szív (cor)
| epicardium
| pitvar (atrium)
| sinuscsomó
| vénás öböl (sinus venosus)
szívhagyma (bulbus cordis)
szürkeállomány
talamusz (thalamus)
tobozmirigy (epithalamus)
tüdő (pulmo)
utóbél
utóvese (metanephros)
ülőcsont (ischium)
vállöv
velőbarázda
velőcső
velőlemez
verőér / artéria (arteria)
vese (ren)
vesetelep (nephrotom)
vetítő neuron
végbélnyílás (anus)
végbélnyílás mögötti (postanal) farok
véna / vénák (vena / venae)
| májvéna (v. hepatica)
vér (sanguis)
| fehérvérsejtek
| vérlemezke
| vérplazma
| vérsejt (haemocyta)
| vörösvérsejt
visszér / véna (vena)
vitális központok
Wolff-cső
zsigerívartériák

8. A gerincesek vázrendszere (systema sceleti)

A gerincesek szilárd **belső váza (endoskeleton)** csont- és/vagy porcszövetből felépülő csontokból és porcokból áll, melyek – kevés kivételtől eltekintve – mesodermális eredetűek. A váz a kültakaró alatt fejlődik ki, így a test egyéb szövetei/szervei veszik körül. Együtt növekszik a szervezettel, képes az egyes életszakaszokra jellemző igénybevétel/terhelés hatására azokhoz alkalmazkodni, átformálódni, sérülését követően (az életkortól, a szervezet fiziológiai állapotától, a behatás nagyságától függő mértékben) regenerálódni.

A belső váz eredési és tapadási felszínek közvetítésével (a **mozgás passzív szerveként**) támasztásként szolgál az izomzat számára, részt vesz a test és az egyes testrészek alakjának és méretének megszabásában; testüregeket határolva (lásd: koponya-, orr-, kopolyú-, mell-, has-, medenceüregek) létfontosságú belső szerveket véd.

Mit tudhatunk a vázrendszerről a gerincesek alapvető tulajdonságait tárgyaló fejezetből?

- 1) A csontok csontosan (összenövésekkel), mozgatható kötőszövetes vagy porcok kapcsolatokkal, valamint ízületekkel kapcsolódnak egymáshoz.
- 2) A vázrendszer a mozgás passzív szerve: a csontok a hozzájuk tapadó izmok segítségével mozgathatók.
- 3) A vázrendszert a törzsváz (gerincoszlop, bordák), a koponya, továbbá a végtavázak és függesztőöveik alkotják.
- 4) Az állat életmódjától, testtartásától függően a gerincoszlop részleteiben eltérő morfológiájú csigolyákból felépülő szakaszokra tagolódik.
- 5) A 7. garatív nem mindig jelenik meg: példaállat a garatfogakat hordozó garatcsont fejlődik belőle.

A törzsváz

A gerincoszlopot a filogenezis során először a gerinchúr körüli (perichordalis) kötőszövetes állományban létrejövő porcok (pl. porcoshalak), majd csontszövetből felépülő csigolyák (228. ábra) alkotják. A fejlettebb gerincesekben a chorda már a csigolyák közötti területre szorul vissza és itt a csigolyaközi porckorongok központi részét alkotja. A csigolyák kialakulásával, kezdetét veszi a koponya szerveződése is.

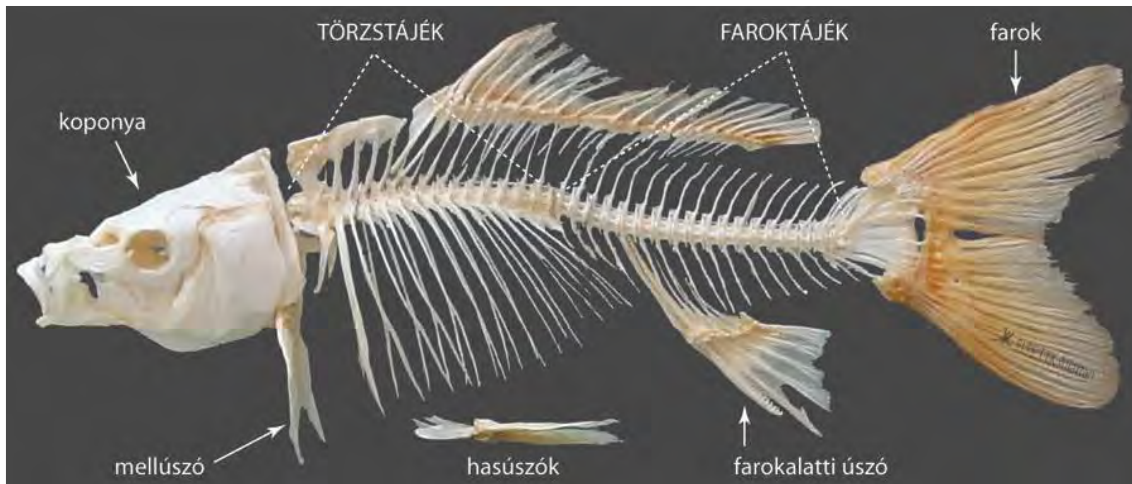
Csontoshalak

A gerincoszlop (columna vertebralis)

A vízi környezetben érvényesülő hatások következményeképpen a halak tengelyvázán csak két tájék, a törzsi- (thoracalis) és farki (caudalis) tájék alakult ki. Ennek megfelelően a két tájék

A törzsi csigolyák a csigolyatestből (corpus vertebrae) és egy hosszú tövisnyúlványból (processus spinosus) épülnek fel. A csigolyák amphicoelicus típusúak, mindkét oldalukon homorúak. Ezekhez a csigolyákhoz bordák kapcsolódnak. A bordák alsó állásúak, mivel a csigolyatest ventrális oldalán levő nyúlványokhoz, basapophysisekhez kapcsolódnak, így maguk a bordák sohasem emelkednek a csigolyatesttel egy magasságba (ezért tűnhetett úgy, hogy a Tetrapodák felső állású bordájához képest lejjebb helyezkednek el). A csigolyatest középső részében megtalálhatjuk a chorda dorsalis maradványát. A felső tövisnyúlvány (processus spinosus dorsalis) bazális részében található maga a csigolyalyuk (foramen vertebrae), melyben a gerincvelő fut. A csigolyalyukak összességét gerincsatornának (canalis vertebralis) nevezzük.

A farki csigolyák dorsalis része megegyezik a törzsi csigolyákéval, ám ezekhez nem kapcsolódnak bordák, helyette kialakul egy ventrális tövisnyúlvány (processus spinosus ventralis), melynek nyílásában majd a farkartériát és -véna halad. Az utolsó farkcsigolyák csigolyatesteinek összenövéséből alakul ki az egységes farkcsont (urostyl vagy os coccygis).



8.1 ábra Csontosshal (ponty) vázrendszere a gerincoszlop tájékaival és az úszókkal.

A bordák (costae)

A csontosshalakban a gerincoszlop törzstájéki csigolyáinak ventralis nyúlványaihoz ízületesen kapcsolódnak az **alsó állású** (lásd a gerinces bevezető fejezetben a 7.7 ábrát!) **bordák**. Az abdominalis üreget határoló testfalizomzat és a hasüreget bélelő hashártya közötti kötőszövetben ventralis irányban húzódnak; distalis végükön fokozatosan elvékonyodva, szabadon végződnek a testfal hasi részén. A bordák sorozata védi az abdominalis üregben elhelyezkedő szerveket, és támasztja a testfal izomzatát.

Madarak

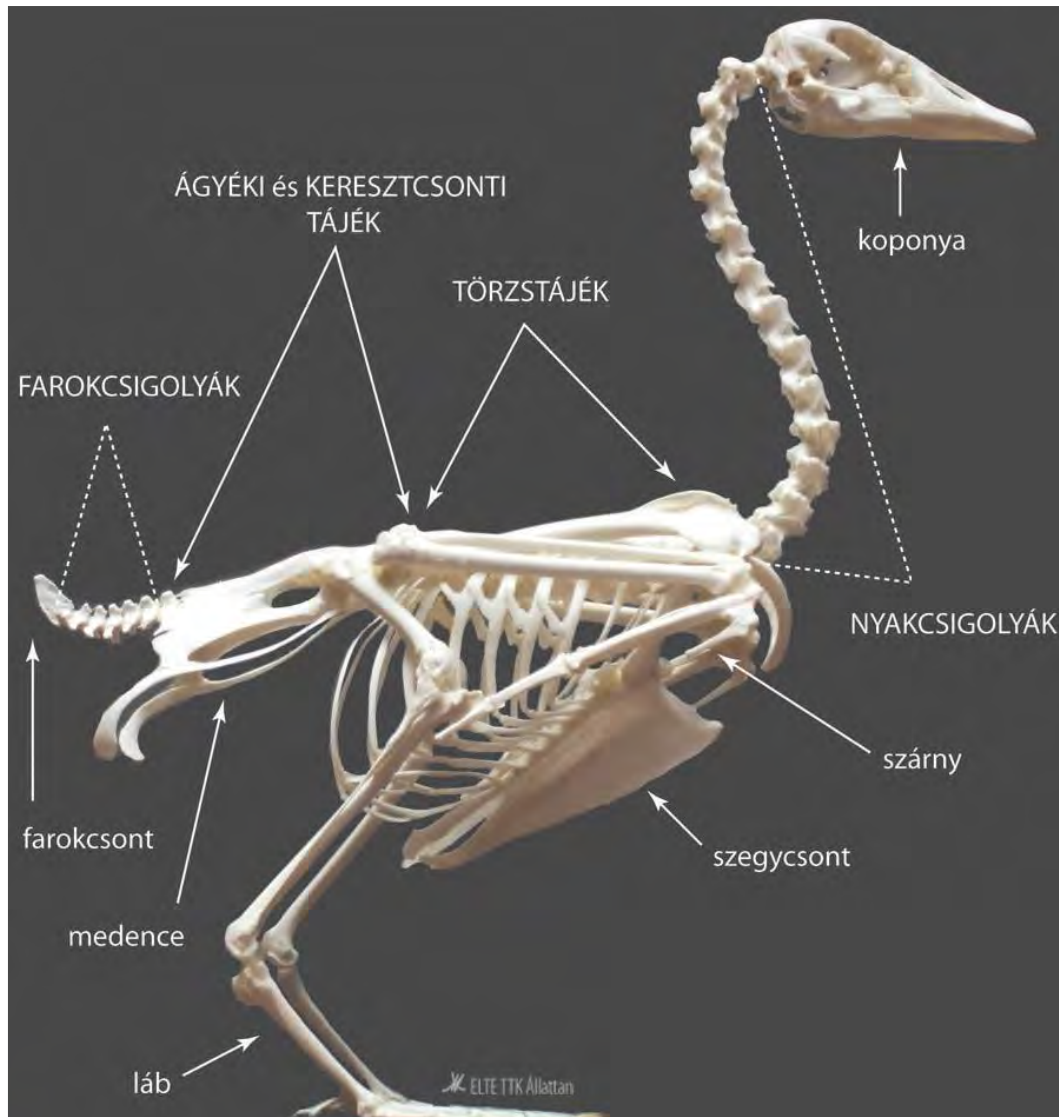
A gerincoszlop (columna vertebralis)

A gerincoszlopon a repülő életmód és a két lábon járás miatt sajátos módosulások mutatkoznak. Nyaki szakasza az összes gerinces állaté közül a legmozgékonyabb, törzsi, illetve caudalisabb szakaszai többszörös összeolvadások révén szinte egységes képletként viselkednek.

A csigolyák legjellemzőbb sajátosságai a nyakcsigolyákon láthatók a legjobban. A csigolyatestek között nyereg alakú ízületek teremtenek kapcsolatot. Az ízületi felszín tengelye a csigolyatest cranialis oldalán vízszintes, a caudalison függőleges. Az egymással derékszöveget bezáró ízfelszínei miatt nevezzük az ilyen csigolyát heterocoelicusnak. Az ilyesfajta kapcsolódás a szomszédos csigolyák között igen nagymérvű elmozdulást tesz lehetővé. A nyeregízületek között csigolyaközi porcgyűrűk találhatók, amelyeket szalagok fúrnak át, éppúgy, mintha csak a chorda dorsalist látnánk. Homológiáról azonban nincs szó, lévén ezek valódi kötőszövetes szalagok. A chorda dorsalis maradványa a csigolyatestekbe zárul, de ott is csak embrionálisan mutatható ki. Természetesen az egyes csigolyák még más módon is kapcsolatban állnak, pl. ízületi nyúlványaikon (processus articularis) keresztül.

A nyakcsigolyák (vertebrae cervicales) száma 11 és 24 között változik fajtól függően; a házi tyúkban 14-et találunk. Az első két csigolya az atlas és az axis. A fejgyám (atlas) egy speciális, gyűrű alakú csigolya, amelynek teste az axishez nőtt, annak fognyúlványát (dens axis) alkotja. Az atlason

egy ízületi mélyedés (fovea articularis seu condyloidea) veszi fel a condylus occipitalist. A forgató-csigolya (axis) megnyúlt, rajta a nyakcsigolyákra általában jellemző részek, így az elülső és hátsó ízületi nyúlványok (proc. articularis anterior et posterior), a corpus vertebrae, a processus spinosus stb. egyaránt fellelhetők. A további nyakcsigolyákra jellemző a megnyúlt csigolyatest, a gyengén fejlett tövisnyúlvány (processus spinosus) a dorsalis oldalon és egy csontos taraj ventralisan. A fejletlen processus transversushoz bordacsökevények (processus costarius) kapcsolódnak.

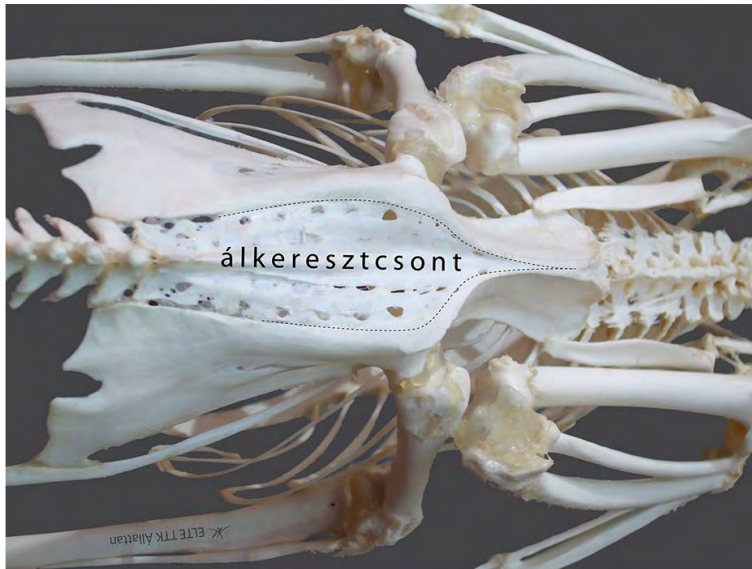


8.2 ábra A madarak (házi lúd) vázrendszere.

A nyakcsigolyákban három lyukat látunk; középen a foramen vertebraet, azaz a csigolyalyukat, és tőle kétoldalt a páros foramen transversariumokat, melyeket a bordanyúlványok és a harántnyúlványok összenövése hoz létre. Utóbbiakban erek haladnak (lásd később!). A madarak nyaka a két lábon járás következtében (statikai szempontok) „S” alakú.

A hátcsigolyák (vertebrae thoracales) teste erőteljes, processus spinosusuk és processus transversusuk fejlett, ez utóbbihoz és a csigolyatestekhez mozgékony ízülettel bordák kapcsolódnak. Az első hátcsigolyák ventralis oldalán, azok csontos taraján ered a hosszú nyakizom (m. longus colli). Az utolsó hátcsigolyák beleolvadnak az álkeresztcsontba. Kettő vagy több hátcsigolya idősebb állatokban vagy egyes ragadozó fajokban /sólímok/ összezsontosodhat.

A lumbalis és sacralis csigolyák, továbbá az első néhány farokcsigolya az előbb említett hátcsigolyákkal együtt statikailag egységes képletet, ún. álkeresztcsontot (synsacrum, vagy os lumbosacrale) hoznak létre. Ez az egyedfejlődés során először csak a valódi keresztcsigolyák területén, majd később az egész synsacrum hosszában összenő a medencecsonttal. Megléte, kialakulása a repüléssel és következésképp a két lábon járással kapcsolatos, ui. stabil és nagy felületű, teherbíró kapcsolatot alakít ki a gerincoszlop és a medencecsont között.



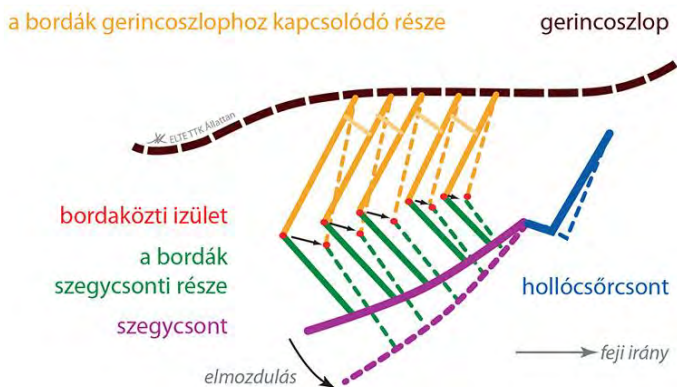
8.3 ábra Az álkeresztcsont felülnézete.

A farokcsigolyák csökevényesek, közülük az első az álkeresztcsont alkotásában vesz részt. A néhány szabad farokcsigolyát a legcaudalisabbak összeolvadásával létrejött farokcsont (os coccygis) követi. Ez utóbbihoz rögzülnek a kormánytollak.

A bordák (costae)

A madarakban a gerincoszlop nyaki és háti szakaszán **felső állású bordák** találhatóak.

A nyaki bordák ketté ágazó proximalis végükkel kapcsolódnak a nyaki csigolyák oldalsó nyúlványaihoz, elvékonyodó distalis végük hátrafelé irányulva, a nyaki izomzatba ágyazódva végződik. Tulajdonképpen **bordacsökevények** (**processus costarius**) és egyben lengőbordák.



8.4 ábra A madarak bordáinak és szegycsontjának elmozdulása a belégzés során. Az elemek elmozdulását nyilak jelölik. (A szaggatott vonalak a belégzéseskor helyzetet mutatják.)

A háti szakaszon két részből álló, lapos, ív alakú, ventralisan irányuló bordák láthatóak. A gerincoszlophoz kapcsolódó ún. **vertebralis rész (pars vertebralis)** proximalis végén a **bordafejecske** a csigolyatest ízületi gödrébe, míg a **bordagumó** a csigolya harántnyúlványához ízesül. Az első és utolsó borda kivételével a vertebralis elemekhez horog alakú nyúlvány kapcsolódik, mely a következő bordára tetőcserépszerűen ráborulva növeli a mellkas stabilitását. A ventralis helyzetű **szegycsonti rész (pars sternalis)** a vertebralis részhez mozgékony ízülettel (**intercostalis ízület**) kapcsolódik, ventralis végével porcosan az egységes szegycsonthoz rögzül.

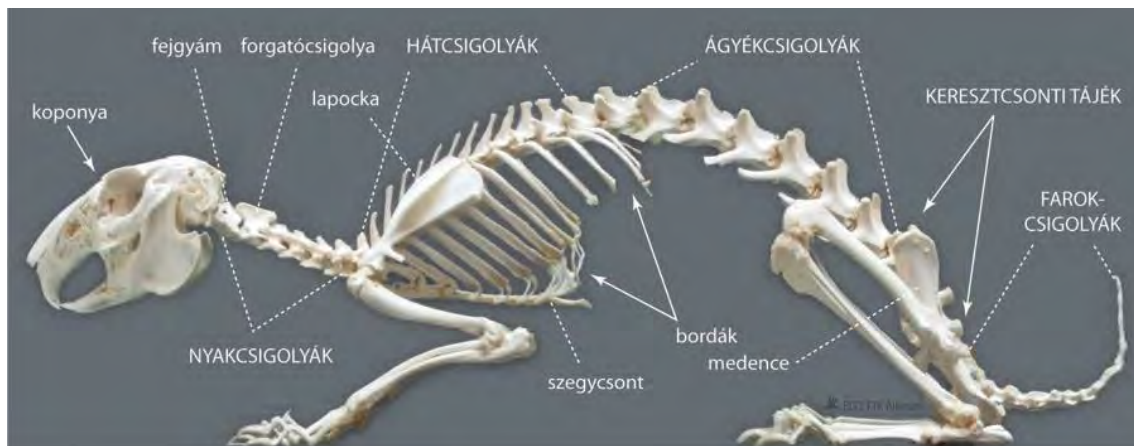
Az intercostalis ízület lehetővé teszi, hogy a borda két eleme egymáshoz képest elmozduljon. Ha az általuk bezárt szög (a bordaközi izmok közreműködésével) megnő, akkor a szegycsont (a gerincszloptól távolodva) lefelé és előre mozdul el, a testüreg – és benne a légzsákok – térfogata megnő (belégzés), ha a bezárt szög csökken, a szegycsont megemelkedik a testüreg térfogata csökken (kilégzés). (Repüléskor a repülőizmoknak működése stabilizálja a szegycsont helyzetét, így a gerincoszlop emelkedése és süllyedése biztosítja a testüreg térfogatváltozásait.)

A hátcsigolyákhoz kapcsolódó bordák száma tyúokban hét; az első kettő lengőborda, az utolsó álborda.

Emlősök

A gerincoszlop (columna vertebralis)

A gerincoszlop (columna vertebralis) nyaki (cervicalis), törzsi (thoracalis), ágyéki (lumbalis), keresztcsonti (sacralis) és farki (caudalis) szakaszra tagolódik.



8.5 ábra Emlős vázrendszer (nyúl) oldalnézeti képe.

Az első két nyakcsigolya, a fejgyám (atlas) és a forgatócsigolya (axis, ill. epistropheus) speciális szerkezetű. Az atlas teste az egyedfejlődés során az axis testéhez nőtt és ennek fognyúlványa lett. Az atlas, a koponyával/fejvel együtt e körül képes elforogni, ami ebben az ízületben ún. tagadó fejmozgást eredményez. Az atlas és a condylus occipitalisok közötti ízület révén jöhet létre az ún. bólintó/igenlő fejmozgás. Az említett mozgásokban a két elsőtől természetesen a többi nyakcsigolya is részt vesz. A nyakcsigolyák (vertebrae cervicales) száma az emlősökre jellemzően hét. E szakaszon a gerincoszlop ventralis irányban hajlott.

A tizenkét hátcsigolyához (vertebrae thoracales) bordák (costae) kapcsolódnak. A hátcsigolyák, a bordák és a mellcsont (sternum) együttesen alkotják a mellüregi szerveket védő mellkas csontos vázát. A sternum caudalisan egy kétlebenyű porcos lemezében, az ún. kardnyújtványban (processus xiphoideus) végződik.

Az ágyékcsigolyák (vertebrae lumbales) a legerősebbek; számuk 5. Leghosszabb, oldalirányú nyúlványuk bordacsökevény.

A keresztcsont (os sacrum) négy keresztjáji csigolya (vertebrae sacrales) összenövéséből alakult ki. Hozzá kapcsolódik a medencecsont.

A farokcsigolyák (vertebrae caudales) a farok vége felé haladva egyre csökevényesebbek. A farokizomzat bizonyos komponensei számára eredési, ill. tapadási helyül szolgálnak.

A bordák (costae)

Az emlősökben (a felső állású) bordák csak a hátcsigolyákhoz kapcsolódnak; a bordafejecskék a csigolyatesthez, a bordagumók az oldalsó nyúlvány hasi oldalához ízesülnek. Dorsalis, a gerincoszlophoz kapcsolódó részük csontos, ventralis, a mellcsont felé eső részük porcos (a hullók bordájának sternalis részével homológ), hasi részükkel rögzülnek a szegycsonthoz. A cranialisabb helyzetű bordák külön-külön érik el a sternumot (valódi bordák – costae verae), a caudalisabbak közös porcos elemmel rögzülnek (álbordák – costae spuriae), a legcaudalisabbak nem érik el a szegycsontot (lengőbordák – costae fluctuantes).

Számuk az emlősökben 9–25 közötti, a valódi bordákat tekintve 1–13, emberben 12.

A végtagváz

Halak

A halakban a páros úszók kapcsolódnak a gerincoszlophoz, a mellúszók a vállöv, a hasúszók pedig a medenceöv segítségével.

A vállövet három pár nagy csont alkotja. Ebből a legerősebb az „S” alakban hajlított zárcsont (cleithrum), melynek végéhez kapcsolódik a kulcscsontnak (clavicula) tartott képlet. A zárcsont a lapockával (scapula), illetve a hollócsőrccsonttal (coracoideum) tart kapcsolatot. Maguk a mellúszók a scapula ízületi gödröcskéibe ízesülnek.

A medenceöv nem áll kapcsolatban a tengelyvázal, izomzatba ágyazódik. Ehhez kapcsolódnak a hasúszók úszósugártartói.

A páratlan úszók (farokalatti úszó, hátúszó) a csigolyák tövisnyúlványaihoz szalagokkal rögzülnek. Kivételt képez a farokúszó, mely speciális funkciója miatt közvetlenül a farokcsonthoz kapcsolódik.

Madarak

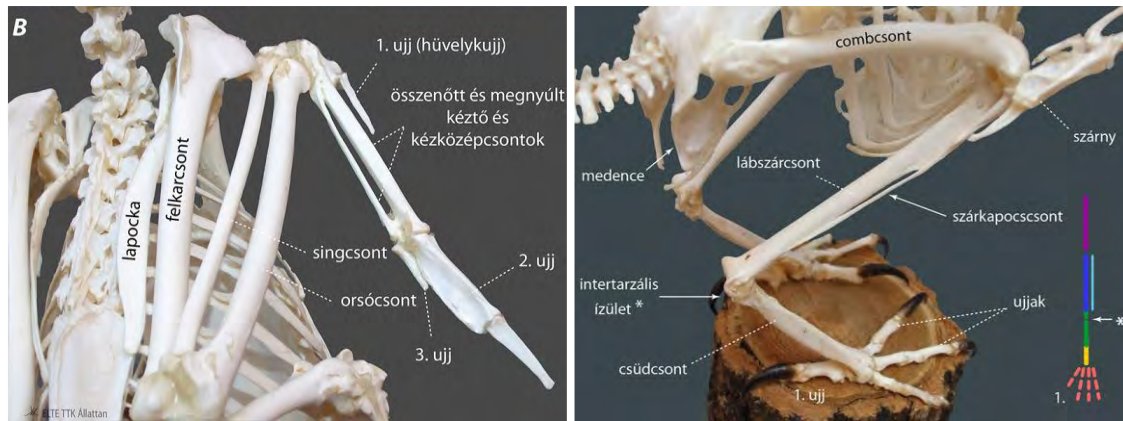
A mellső végtag a repülő életmódnak megfelelően szárnyá alakult. A vállövet a két kulcscsontból kialakult villa alakú törőcsont (furcula), a lapos, kard alakú scapula és a mellcsonthoz ízülettel kapcsolódó erőteljes coracoideum alkotja. A három csont találkozásában vállízületi vápa (cavitas glenoidalis) van.

A sternum a Paleognathae alosztályhoz tartozó fajokban lemez, illetve domború pajzs alakú, rajta semmiféle kiemelkedés sem látható. A Neognathae alosztályban a mellcsonton többékevésbé fejlett taraj (crista sterni) található, mely a repülőizmok eredésére szolgáló felszín növeli, így összfelületének nagysága a repülőképeséggel arányos.

A sternum oldalsó és hátulsó részén több bemetszés található, amelyeket izomeredési felszínül szolgáló kötőszövetes hárták borítanak. A bemetszések következtében alakulnak ki a sternum nyúlványai.

A mellcsonthoz bordák kapcsolódnak.

A végtagban a humerus, a radius és az ulna jelentősen megnyúlik. A carpalék proximalis sorát önálló csontok (radiale, ulnare) alkotják, de a distalis carpalék beleolvadtak az összenőtt metacarpusba. Az így létrejött egységes csont a carpometacarpus, melynek proximalis részét a kéztőcsontok, megnyúlt, hegedűvonóra emlékeztető részét pedig a három kézközépcsont alkotja. A szorosabb értelemben vett és jól látható „vonót” a második és a harmadik ujj metacarpaléi alkotják. A carpalék két sora között mozgékony intercarpalis ízület jön létre.



8.6 ábra Madár mellső- és hátulsó végtagjának szerkezet.

A carpometacarpushoz három ujj (1., 2. és 3.) csatlakozik. Az első ujj az egy percből álló hüvelykujj (pollex), amely a fiókszárnycsontot (alula) hordozza. A második ujj a leghosszabb, ez két percből, a harmadik, csökevényes ujj szintén egy percből áll.

A madárszárny „nyitásával” jellegzetes mechanizmus figyelhető meg. A váll- és a könyökízületet mozgató feszítőizmok egyidejű kontrakciójukkor a felkar, vagyis a szárny előremozdul, a felkar és alkar által bezárt szög megnő, a radius mellett párhuzamosan fekvő ulna distalisán elcsúsztatva az intercarpalis ízületben nyomást gyakorol a carpometacarpusra, mely így kilendülve oldalra feszíti az elsőrendű evezőket.

A hátsó végtag függesztőöve és a végtag váza

A medencecsontot alkotó három csont egymással és az os lumbosacraléval szinte egységes képletté csontosodott össze. A pubisok között bizonyos Paleognathae fajok (pl. strucc) kivételével symphysis nem alakult ki. A nyitott, ún. madármedence (ornithischium) a madár testméreteihez képest nagyméretű tojások kialakulásával kapcsolatban jött létre.

A femur a csípő-, az ülő-, továbbá a szeméremcsont által közösen képzett csípőízületi vápába (acetabulum) kapcsolódik. A tibia distalis epiphysiséhez hozzáadták a tarsaliák proximalis sora, így tibiotarsus alakult ki. A fibula proximalis epiphysisével a tibiotarsushoz rögzül, distalis része fokozatosan elvékonyodva a lábszárizomzatban ér véget. A distalis tarsalék egymással is összeolvadva, a megnyúlt és összezsugorodott metatarsaliák proximalis részéhez nőnek hozzá, kialakítva a tarsometatarsust, azaz a csüdcsontot. A mozgékony intertarsalis ízület a tarsaliák két sora között jön létre. A combcsont hossza kisebb mértékben, a tibiotarsus, valamint a tarsometatarsus hossza azonban jelentősen változik az életmódnak megfelelően kialakult láb-típusokban: gázló-, futó-, kapaszkodó-, üldögélőláb stb.

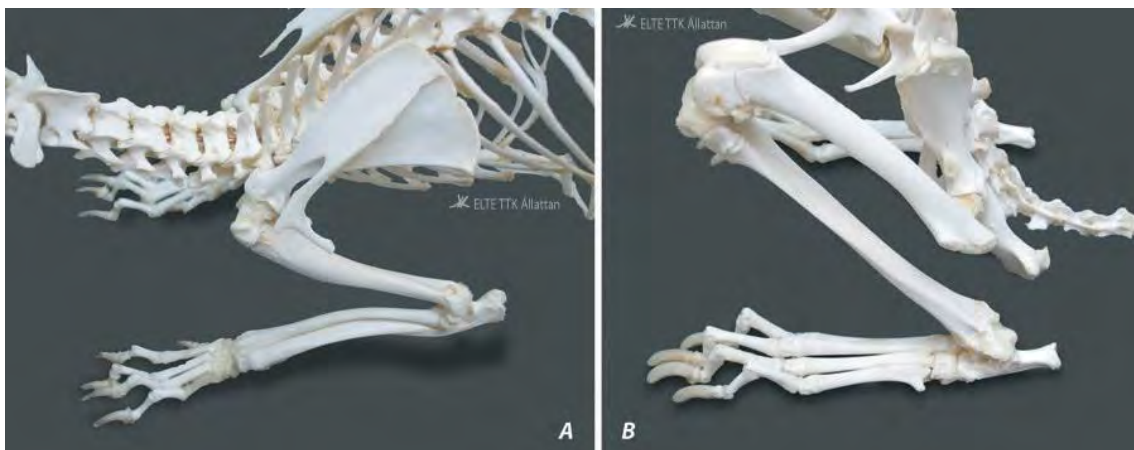
A végfelületen az ujjak száma, helyzete és felépítése az életmódnak megfelelően igen sokféle lehet. Az „alaptípus” esetében 4 ujj van, melyek közül egy hátrafelé és három előreirányul: ilyen a házityúk lába is.

Emlősök

A mellső végtag függesztőöve a vállöv, amely a lapockából (scapula) és a kulcscsontból (clavicula) áll. A madarakban még különálló coracoideum a lapocka egy kis nyúlványává redukálódott, a clavicula csak porcos elemként van jelen az izomzatba ágyazottan, de a scapulához nem csatlakozik, így a vázkészítményeken nem látszik.

A szabad végtag első eleme a lapockához a vállízületben kapcsolódó felkarcsont (humerus). A felkarcsontoz a könyökízületben csatlakoznak az alkarcsontok: az orsócsont (radius) és a singcsont (ulna). Ezt a részt követik a kéztő (carpus), a kézközép (metacarpus) és az ujjak csontos váza, azaz az ujjpercek (phalanges digitorum).

A hátsó végtag függesztőöve a medencecsont (os coxae). Részei az os sacrumhoz – és ezáltal a gerincoszlophoz – kapcsolódó csípőcsont (os ilium), valamint az ülőcsont (os ischii) és a szeméremcsont (os pubis). A három csont alkotta közös ízületi mélyedésbe (acetabulum) kapcsolódik a combcsont (os femoris) feje; ez az együttes a csípőízület.



8.7 ábra Ujjon- és talpon járó mellső (A) és hátsó (B) végtag (házinyúl)

A combcsont a térdízületben találkozik a sípcsonttal. A lábszárban foglal helyet a sípcsont (tibia) és a szárkapocscsont (fibula). Utóbbi nem vesz részt a térdízület kialakításában. A lábszár csontokat követi a lábtő (tarsus), a lábközép (metatarsus) és a lábujjak csontos váza, azaz az ujjpercek (phalanges digitorum).

A koponya felépítése

A **koponya** (cranium) tipikus gerinces jellegzetesség. A gerincoszlophoz kapcsolódik. Csontjainak nagy részét zezugos lefutású, precíz összeillesztést biztosító **varratok** tartják össze, így az elmozdulás lehetősége minimális. Egymáshoz képest mozgatható elemeit ízületek kapcsolják össze. Összességében talán bonyolult felépítésűnek látszó szerkezet, de fejlődéstani és funkcionális részeire tagolva megérthető. E fejezeten belül a csontoshalak (ponty), a madarak (házityúk) és az emlősök (macska) koponyáját mutatjuk be röviden. A csontoshalak koponyája viszonylag sok csontból áll – szerkezetének alapvonásait azért érdemes mégis alaposan tanulmányozni, mert annak ellenére, hogy a négy lábú gerincesek nem a csontoshalak őseinek leszármazottai, az ebben a csoportban tapasztalható viszonyok alapszabásnak tekinthetők a négy lábúak vonatkozásában is. A madarak és az emlősök esetében már ez az alapfelépítés módosul, de az itt tanultakat sokat segítenek e módosulások megértésében és megjegyzésében.

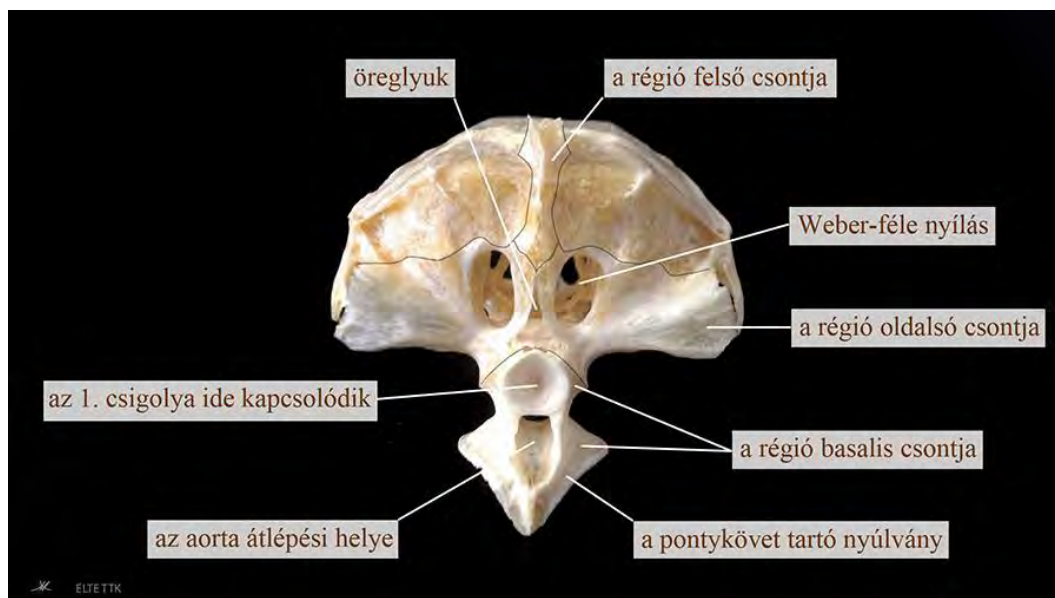
Idézzük vissza, hogy mit tudhatunk a koponyáról a gerinces bevezető fejezet alapján?

- 1) A koponya két nagy tájéka az **agykoponya (neuro- vagy cerebrocranium)** és az **arckoponya (viscero- vagy splanchnocranium)**;
- 2) Felépítésében részt vesznek **pót- és bőrcsontok**;
- 3) Az agykoponya tájékai a **nyakszirti (occipitalis) tájék**, a **hallótájék (oticalis régió)**, az **ékcsonti (sphenoidalis) tájék**, a **szagló- vagy rostacsonti tájék (ethmoidalis régió)** és a **koponyatető (calvaria)**;
- 4) Az arckoponyát **garat-/zsigerívek** alkotják. Ezek közül az első az **állkapcsi (mandibularis) ív**, a második a **nyelvcsonti (hyoid) ív**. A többi ívet sorszámozással különítjük el. Ez utóbbiak száma csökken és szerepe változik a törzsfejlődés során.

Csontoshalak

Az agykoponya

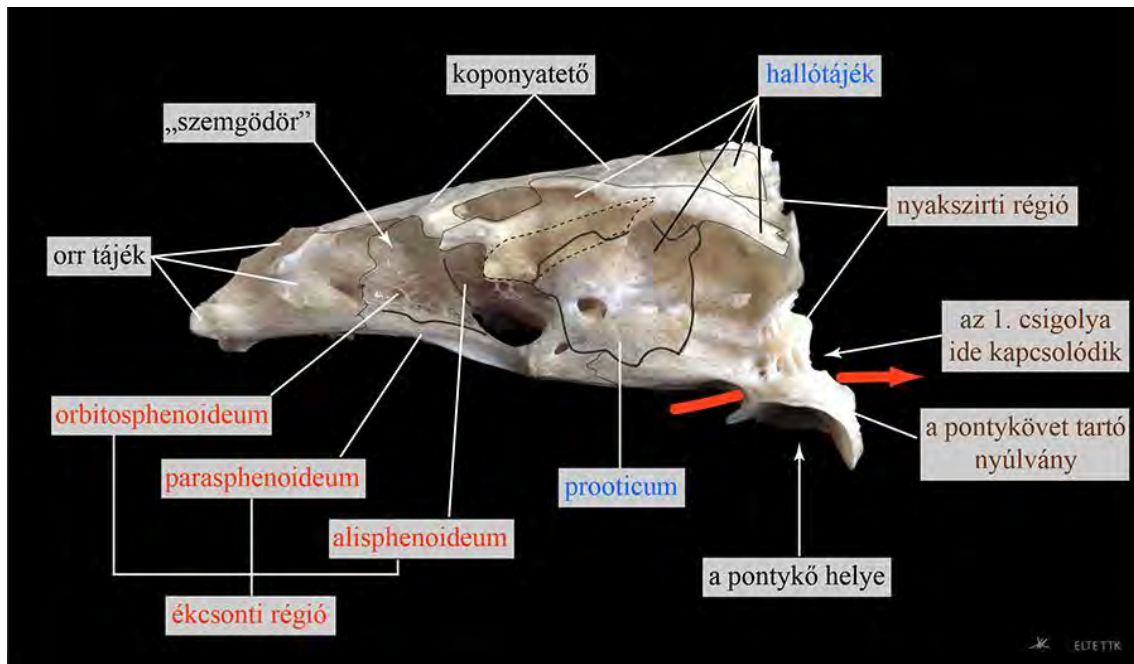
Az agykoponya csontjait nagyobb tájékokra osztjuk fel helyzetük és funkciójuk alapján. A gerincoszloppal kapcsolatot tartó régió a **nyakszirti tájék (regio occipitalis)**, melynek 4 csontja az **öreglyuk (foramen occipitale magnum)** köré csoportosul (8.16 ábra). Ezen a nyíláson át lép be a gerincvelő a koponyába. Az öreglyukat alulról határoló, annak alapját (bázisát) képező (basalis) csont képez kapcsolatot az első csigolyával. Ugyanennek a csontnak a hátra- és lefelé irányuló nyúlványa tartja a pontykövet (a nyúlvány áttöri a nyálkahártyát úgy, hogy a pontykő felszíne már a garat üregében van), illetve a nyúlványon található nyíláson lép át a koponyaalap alatt induló leszálló aorta, hogy a gerincoszlop alatt folytassa lefutását. Az öreglyuktól két oldalt elhelyezkedő nyakszirtcsontokon egy-egy nyílás alakul ki. Ezek a **Weber-féle nyílások**, amelyek arra szolgálnak, hogy a **Weber-féle csontok** sorozata átnyúlhasson a koponyaüregbe, hogy a rezgéseket az úszóhólyagról a belsőfültre (hártyás labirintusra) vezesse (lásd: 9. fejezet, úszóhólyag).



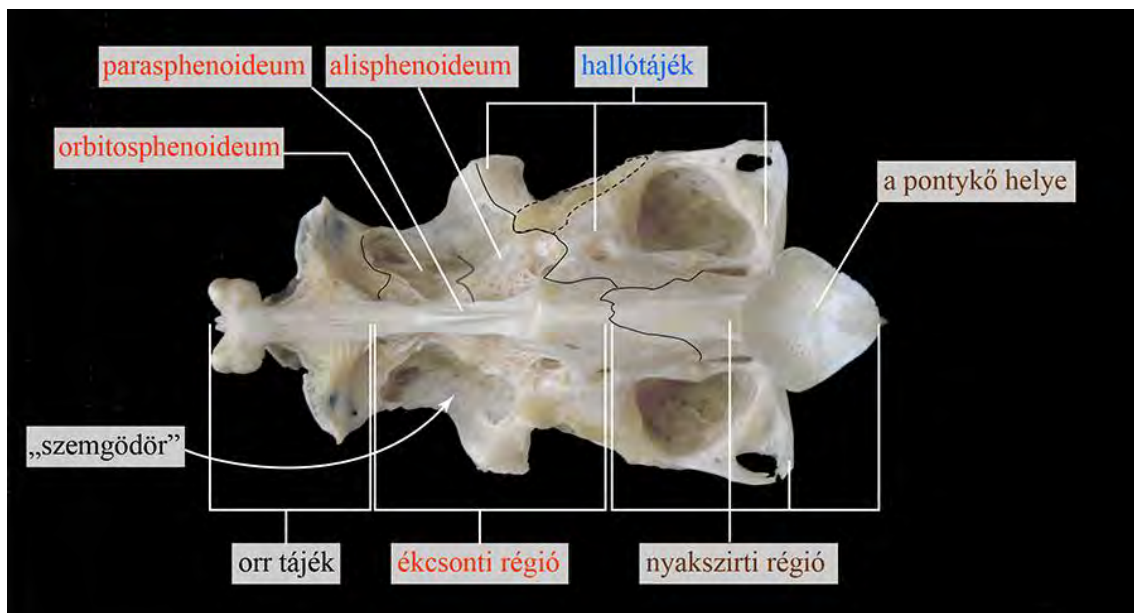
8.8 ábra. Hal agykoponyája caudalis irányból, a nyakszirti régió (az itt található csontok barnával jelölve!). Az alig látható, nehezen kivehető varratvonalakat fekete vonallal jelöltük.

A **hallótájék (regio oticalis)** csontjai a belsőfület, a hártyás labirintust veszik körül (8.9 ábra). Közülük csak a **prooticum** nevű csontot nevezzük meg, amelyik kitüntetett szerepet tölt be azzal,

hogy kialakítja a csontos labirintust (a hártvás labirintus körül alakul ki). Másik funkciója, hogy részt vesz egy olyan ízületi árok kialakításában, amibe a nyelvcsonti ív (lásd: arckoponya) felső csontja, a hyomandibulare ízesül (lásd: állkapocs-felfüggesztés).



8.9 ábra. Hal agykoonya oldanézetből. A nyakszirti tájék barnával, az ékcsonti régió csontjai narancssárgával, a hallótájéék kékkel kiemelve. A nagy piros nyíl a leszálló aorta átlépését mutatja.

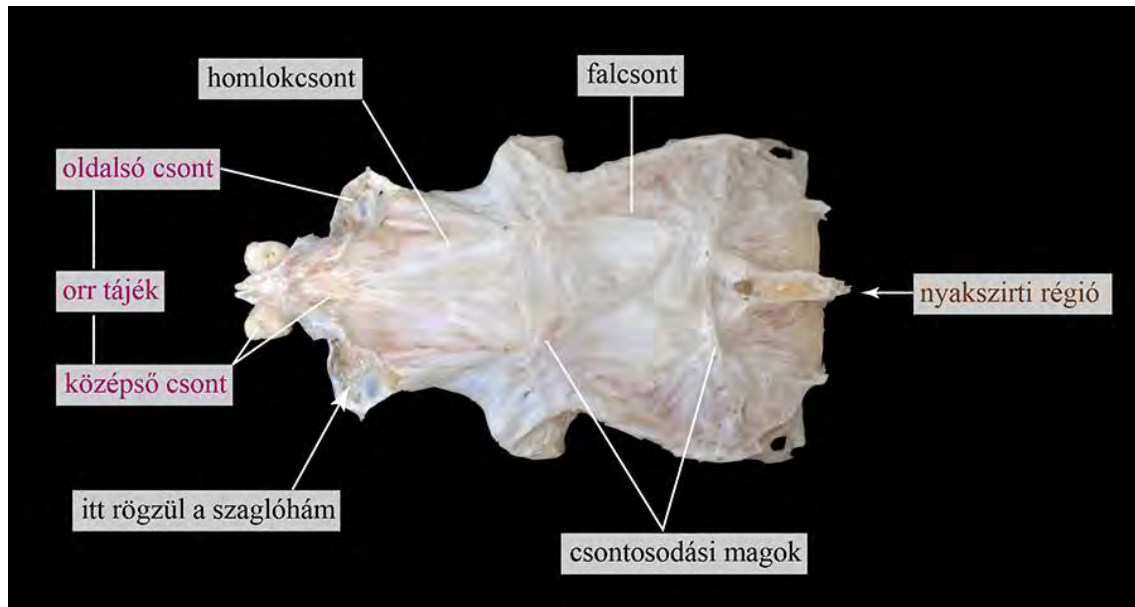


8.10 ábra. Hal agykoonya alulnézetből. A nyakszirti tájék struktúrái barnával, az ékcsonti régió csontjai narancssárgával, a hallótájéék kékkel kiemelve. A hallótájéékon belüli, a koponya jobb oldalán szaggatott vonallal kiemelt árok a hyomandibulare ízületi árka.

Az **ékcsonti tájék** (**regio sphenoidalis**) a koponya alapját és a szemgödört képezi (8.9 és 8.10 ábra). A koponyalapot a nyakszirti régió basalis csontjának folytatásába eső hosszúkás csont, a **parasphenoidum**, míg a szemgödört annak nyakszirt felé eső részén az **alisphenoidum**, előtte

pedig az **orbitosphenoideum** alkotja. Ennek a tájéknak egyes csontjai egészítik ki azt az ízületi árkot, aminek hátsó részét a prooticum képezi, és amibe a hyomandibulare rögzül.

A **koponyatető (calvaria)** két nagy lapos csontpárosból áll (8.11 ábra). A hátulsó a **falcsont (os parietale)**, mely a nyakszirti és hallótájékkal is kapcsolatot tart. A falcsont előtt helyezkedik el a **homlokcsont (os frontale)**. Mind a két csontpároson jól látszik a lapos csontok jellegzetessége: azok a csontosodási magok, amelyből kiindulva növekszik a csont.



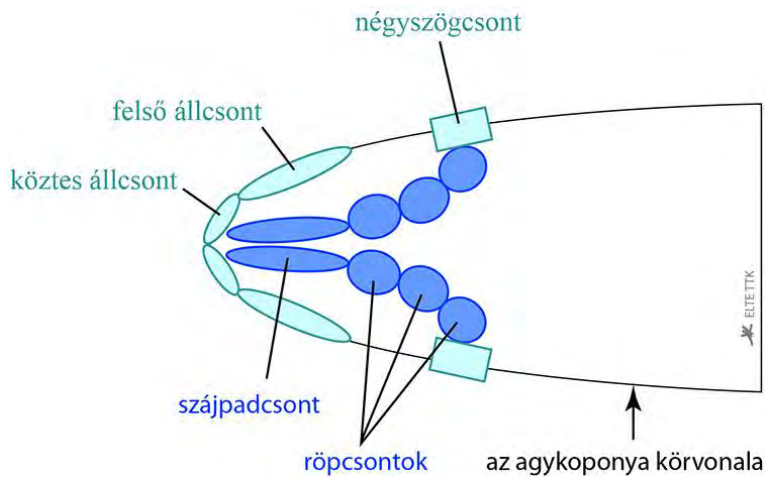
8.11 ábra. Hal agykoponya felülnézetből a koponyatető páros csontjaival. A lapos csontok területén jól megfigyelhetők a csontosodási magvak. Ebből a nézetből az a nyílás nem látszik, ahol a szaglóróstk a koponyába lépnek.

Az **orr-** vagy **rostacsonti tájék (regio ethmoidalis)** a szaglószerű körül alakul ki (8.10, 8.11 ábra). Több csontja közül a két oldalsó felszín ad a szaglóhámnak (8.11 ábra). Ezek a csontokon egy-egy szabályos nyílást találunk, amelyen keresztül a szaglóhámból induló axonkötegek belépnek a koponyaüregbe.

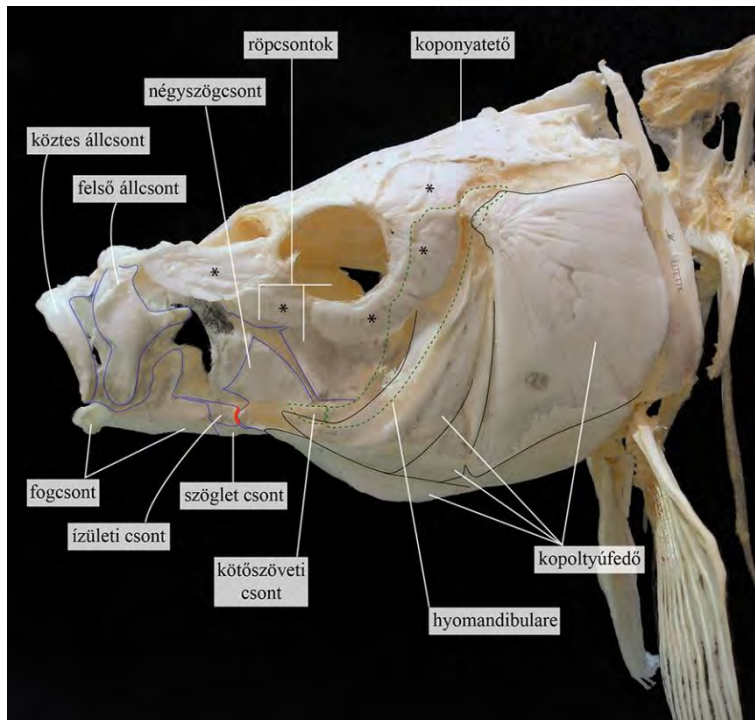
Az arckoponya

Az arckoponyát a zsigerívek (garatívek) alkotják. A zsigerívek párosak és minden ív felosztható egy dorsalis és egy ventralis részre. Felépítésük vázlatosan a következő.

Az első ív az **állkapcsi (mandibularis) ív**, amelynek jellegzetessége, hogy dorsalis és ventralis része között ízület fejlődik. A dorsalis rész csontjai két sorozatot alkotnak, amelyek kezdő és végpontja összeér (8.12 ábra). A lateralis sorozat az állkapocs felső részét hozza létre, míg a medialis vonulat csontjai a **szájpad** képzésében vesznek részt. A felső állkapocs alkotói előlről hátrafelé a következők: a **köztes állcsont (inter- vagy praemaxilla)**, mögötte a **felső állcsont (maxilla)** és a **négyszögcsont (quadratum)**. Utóbbi ízülettel kapcsolódik az állkapcsi ív alsó részéhez. Figyelemre méltó, hogy az állcsont és a négyszögcsont nem kapcsolódnak egymáshoz (a sorozatban itt csonthiány van). Ezek a csontok kötőszöveti elcsontosodással alakulnak ki. A szájpadi apparátus (tehát a medialis sorozat) elemei előlről hátrafelé: a köztes állcsonttól induló **szájpadcsont (palatinum)** és a három **röpcsontról (pterygoideum)**. A röpcsontról induló sorozat elemei porctelepek elcsontosodásával jönnek létre (lásd még: 7. fejezet 7.9 ábra).



8.12 ábra. Az állkapcsi ív csontjainak helyzete ventralis nézetben (vázlatrajz). A lateralis csontsorozatban feltűnő, hogy a felső állcsont és a négyzetöcsont nem kapcsolódik egymáshoz („csonthiány”).



8.13 ábra. Hal arckoponya és a kopolyúfedők oldalnézetből. Az ábrán késsel körberajzolva az állkapcsi ív elemei, szaggatott zöld vonallal pedig az állkapcsi ív felfüggesztésében résztvevő csontok körvonala láthatók (ezek a csontok rejtettek, a kopolyúfedő alatt vannak). A kis piros vonal az állkapcsi ízületet jelzi, a csillagok a szögletcsont körüli csontsorozaton vannak.

Az állkapcsi ív ventralis csontsora ízülettel a négyzetöcsonttal kapcsolódik (8.13 ábra). Az alsó állkapocs részei (a quadratumtól előrefelé indulva) az ízület kialakításában résztvevő **ízületi csont** (*articulare*), az „állszögletet” alkotó **szögletcsont** (*angulare*) és a legnagyobb alsó állkapcsi csont, a **fogcsont** (*dentale*). (Ragadozó halakban fogakat hordoz, innen az elnevezés.) Vegyük észre, hogy csontshalakban az állkapcsi ívet alkotó csontok nem nőnek hozzá az agykoponyához, „valamivel” fel kell őket függeszteni!

A nyelvcsonti ív dorsalisan egy csontot tartalmaz, aminek a neve **hyomandibulare** (8.13 ábra). Ez a csont dorsalis végével a hallótájékon kialakuló ízületi árokba illeszkedik (lásd: 8.9, 8.10 ábra),

tehát mozgathatóan kapcsolódik az agykoponya hallótájékához. A hyomandibulare ventralis vége a négyszögcsontozatig vezet, így rögzíti az egész állkapcsi ívet. A csont neve arra utal, hogy mint a nyelvcsonti ív része (*hyo-* előtag) az állkapcsi (mandibularis) ív egyik csontjához (*-mandibulare* utótag) kapcsolódik. Az állkapocsnak ezt a hyomandibulare általi agykoponyához kapcsolását, „felfüggesztését” (tehát amikor a 2. zsigerív egy eleme rögzíti az 1. zsigerívet az agykoponyához) **hyostyliának** nevezzük. A nyelvcsonti ív ventralis elemei bonyolult **nyelvcsonti apparátust (hyoideum komplex)** hoznak létre, mely a szájfénéknek ad támasztékot. A **kopolyúfedő** készülék (**operculum**) több csontból álló képlet, szintén a nyelvcsonti ív származéka, és mozgathatóan ízesül a hyomandibularéhoz. Mögötte találjuk a kopolyúüreget.

A csontoshalakban a következő (3–6.) embrionális zsigerívből fejlődik a 4 pár **kopolyúív**. Ezek kopolyúkat hordoznak. A pontyfélékben a 7. zsigerívből származó ún. garatcsonton **garatfogakat** találunk, melyek a pontykővel szemben helyezkednek el. Mindegyik kopolyúív és a garatcsont is harántcsíkolt izmokkal mozgatható. A kopolyúívek mozgásának a légzésben van jelentősége, míg a garatcsont mozgásának a táplálkozásban (a garatfogaknak a velük szemben lévő pontykőhöz szorításával az állat kipréseli a táplálékból a vizet, mielőtt azt lenyelné).

Intermezzo – néhány szó a hüllő koponyáról

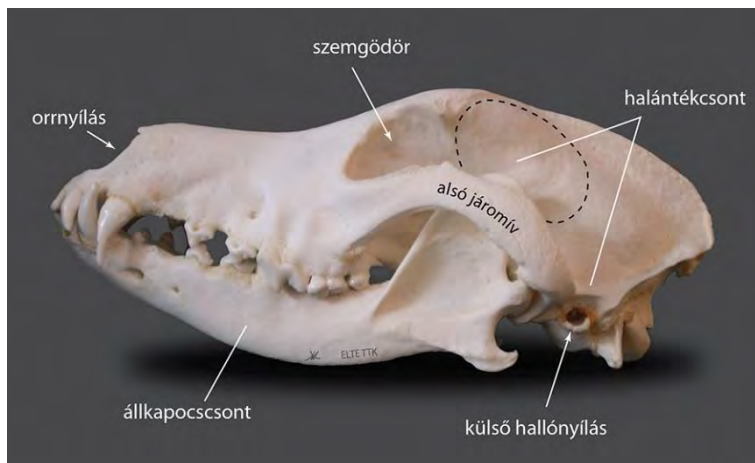
A hüllők koponyájának bizonyos jellemzőiről azért szükséges megemlékezni, mert a madarak és az emlősök egy-egy hüllőcsoport leszármazottai, a bennük kialakuló viszonyok alapjait tehát a hüllők mutatják. Két fontos tulajdonságot emelünk ki: 1) a halántéklablakok megléte és alakulása, 2) az állkapocs felfüggesztése és alsó részének felépítése.

- 1) Mik a halántéklablakok? A hüllők agykoponyájának van egy csontos boltozata, ami elemelkedik a koponyaüreget adó felszíntől. A boltozat külső és belső oldalán is rágóizmok tapadnak. A csontos boltozaton, a szemgödrök mögött, a hallótájéka területén nyílások jelenhetnek meg, amelyek csak a boltozatot törik át, a koponyaüreg fala folytonos marad! Ezek a **halántéklablakok**. Kötőszöveti lemez fedi őket, amelyek izomtapadási felszínt biztosítva helyettesítik a ki nem alakult csontállományt. Ebből következik az is, hogy az ablakok megjelenése csökkenti a koponya súlyát. A halántéklablakokat azok alsó szegélyén ún. **járomívek** kísérik. A madarak olyan hüllők leszármazottai, amelyekben két halántéklablak volt egymás felett: egy alsó és egy felső (**diapsid koponya**). Mindkettőhöz tartozott egy-egy járomív. A madarak törzsfelődése során ez a két halántéklablak összenyílt (a közöttük lévő sávot alkotó csontok nem fejlődtek ki), így a mai madarak agykoponyáján már csak egy halántéklablakot találunk, egy járomívvvel. Ez az alsó ablakhoz tartozó járomívnek felel meg (8.14 ábra). Az emlősök hüllő-őseiben egyetlen halántéklablak alakult ki, és a mai emlősök ezt örökölték (**synapsid koponya**). Ezt szintén az alsó járomív kíséri (8.15 ábra). A két osztályt összehasonlítva a végeredmény nagyon hasonló (egy halántéklablak egy alsó járomívvvel), kialakulásuk története azonban eltérő.
- 2.a) A hüllők állkapocsa önállóan kapcsolódik az agykoponyához: e jelenség neve **autostylia** (az *auto-* előtag önállóságra utal, pl. automata gépek). Az állkapocs felső csontjai közül több is hozzájárul az agykoponya alapjához.
- 2.b) A hüllők állkapcsának alsó része – a csontoshalakhoz hasonlóan – több csontból áll. A felső részhez kapcsolódó ízületi felszínt az ízületi csont (*articulare*) adja. A madarakban megmaradt ez az elrendezés. Emlősökben az ízület mindkét oldalán lévő csont (az ízületi csont és a négyszögcsont is) a középfül üregébe tolódva hallócsonttá alakult (lásd a 7.13 ábrát a gerinces bevezetőben!), aminek következtében az állkapocs alsó részét

náluk már csak egyetlen csont alkotja. Ez a fogcsontnak (dentale) megfelelő állkapocs-csont (mandibula), amin egy új ízületi felszín alakult ki ahhoz, hogy a csont a koponyához kapcsolódhasson (már nem a négyszögcsonthoz, hanem a hallótájéék egyik csontjához). (A csont neve azért más, mert a két csont nem ugyanaz: a fogcsontnak nincs ízületi felszíne!)



8.14 ábra. A madarak már csak egy halántékablakot hordozó koponyája (kacsa). A felvételen jól látható az alsó járomív és a megmaradt halántékablak (fekete szaggatott vonallal jelölve).



8.15 ábra. Emlős (kutya) koponya egy halántékablakkal. A halántékablakot szaggatott vonal jelzi. A járomív ezt alulról kíséri. A fotón az a jellegzetesség is látható, hogy a szemgödör és a halántékablak területe nem különül el.

2.b) A hüllők állkapcsának alsó része – a csontshalakhoz hasonlóan – több csontból áll. A felső részhez kapcsolódó ízületi felszínt az ízületi csont (articulare) adja. A madarakban megmaradt ez az elrendezés. Emlősökben az ízület mindkét oldalán lévő csont (az ízületi csont és a négyszögcsont is) a középfül üregébe tolódva hallócsonttá alakult (lásd a 7.13 ábrát a gerinces bevezetőben!), aminek következtében az állkapocs alsó részét náluk már csak egyetlen csont alkotja. Ez a fogcsontnak (dentale) megfelelő állkapocs-csont (mandibula), amin egy új ízületi felszín alakult ki ahhoz, hogy a csont a koponyához kapcsolódhasson (már nem a négyszögcsonthoz, hanem a hallótájéék egyik csontjához). (A csont neve azért más, mert a két csont nem ugyanaz: a fogcsontnak nincs ízületi felszíne!)

2.c) A hüllőknek és a madaraknak egy hallócsontjuk van: ez a csontoshalak hyomandibulare nevű csontjának megfelelő csont, tehát a második zsigerív származéka. A neve oszlopocska (columella). Az, hogy a hallócsont szerepét töltheti be, azzal függ össze, hogy nem vesz részt az állkapocs felfüggesztésében (l. autostylia). A madarakban ugyanez a helyzet. Emlősökben a 2.b pontban leírtaknak megfelelően az oszlopocskához még két csont csatlakozik a dobhártya irányából, amelyek az állkapcsi ív tagjai. A hallócsontok és a hozzájuk kapcsolódó izmocskák beidegzése a zsigerív-hovatartozásuknak megfelelően megmarad (lásd: gerinces bevezető, idegrendszer, 7.23 ábra).

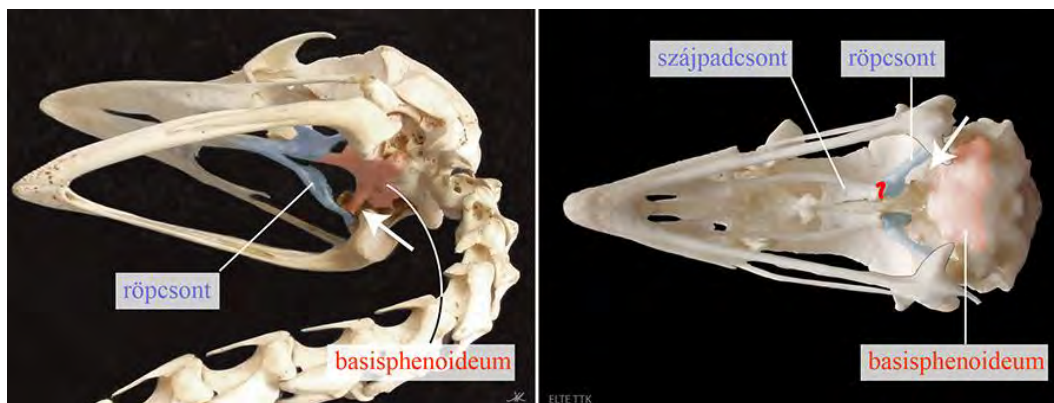
A madarak koponyája

A madarak koponyájának felépítése is követi a bevezetőben megismert tájékok szerinti alapszabást. A továbbiakban részletesebben csak a kifejezetten madarakra jellemző képletekkel foglalkozunk.

A madarak koponyája (mint a váz többi része is) alapvetően a repülő életmóddal összefüggésben a súlycsökkentést és stabilitást szolgálja. A súlycsökkentés a csontok könnyedségében (szivacsos csontállomány), törékenységében nyilvánul meg, illetve a fogak elvesztése (helyette a csőr kialakulása) is ehhez kapcsolható. A koponyára alapvetően jellemzőek az összenövések, ami viszont a stabilitást növeli.

Az agykoponya

A madarak koponyájának szerkezete fontos rendszertani bélyeg (régén a szegycsont formáját vették a rendszerezés alapjául, de mára bebizonyosodott, hogy ez inkább az életmóddal, a röpképességgel függ össze, nem a leszármazással). A mai felosztás szerint a madarakat **paleognath** (tehát ősbibb) és **neognath** (*neo* – mint újabb; *-gnathos* = állkapoccsal kapcsolatos) **típusú koponyával** rendelkező csoportokra oszthatjuk.

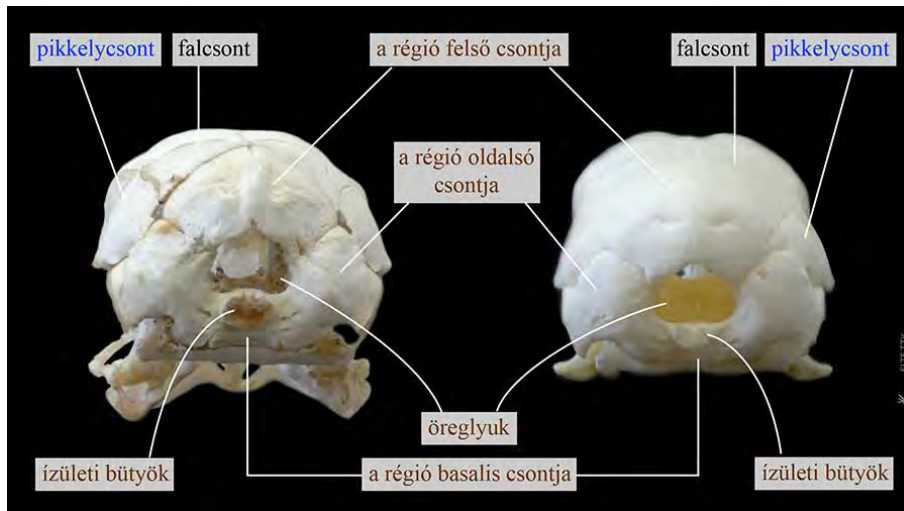


8.16 ábra. Egy paleognath (emu) és egy neognath (házityúk) madár koponyája ventralis nézetben. Narancssárgával az ékcson'ti tájékot, kézzel a röpcson'tot és kék felirattal az arckoponya dorsalis és medialis csontsorának elemeit –röpcson't, szájpadcsont – emeltük ki. A bal oldali ábrán fehér nyíl mutat a processus basipterygoideusra, a jobb oldali képen annak hiányára. Ugyanitt piros vonal jelzi a röpcson't és a szájpadcsont közötti mozgatható ízületet.

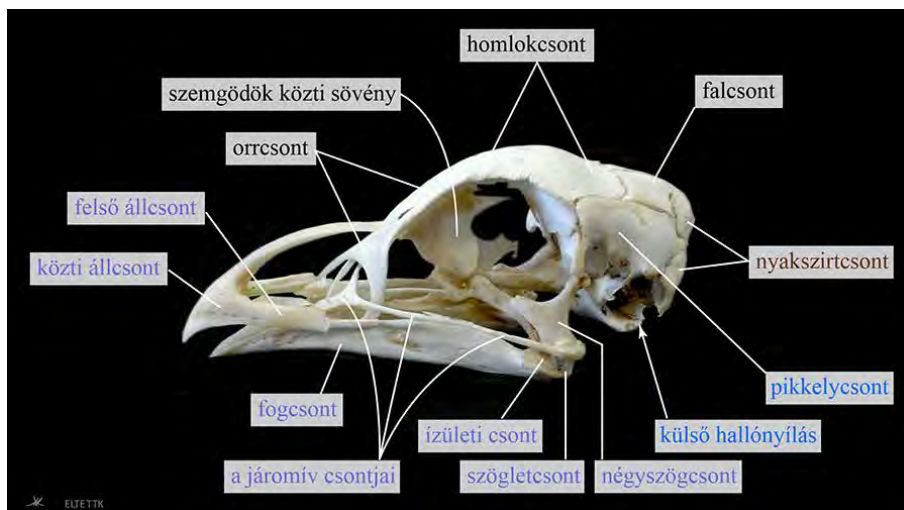
A *Paleognathae* alosztályba a futómadarak (például nandu, strucc) tartoznak. A madarak ezen csoportjában a koponyalapot képező egyik csonton, a basisphenoideumon kialakul egy nyúlvány, amely mozgékonyan kapcsolódik az állkapcsi ív itt már egyetlen röpcson'tjához (pterygoideum; 8.16 ábra). A nyúlvány neve **processus basipterygoideus**, ami azt mutatja meg, hogy a nyúlvány

melyik két csont között húzódik. A röpcsonthozacsontosodik az előtte lévő szájpadcsonthoz (palatinum). A *Neognathae* csoportban a basisphenoideum nem hordoz nyúlványokat, a röpcsonthoz pedig mozgathatóan kapcsolódik a szájpadcsonthoz (8.16 ábra). A két csont egymáshoz képest való mozgathatósága az állkapocs mozgékonyágát befolyásolja, ami evolúciós léptékben megalapozza a különböző táplálékok felvételéhez való alkalmazkodó képességet (lásd a két nagy rendszertani csoport fajdiverzitását!).

A **nyakszirti régiót** a csontoshalaknál megfigyelt négy csontnak megfelelő csontok alkotják. Középpontjában az **öreglyuk** áll. A régió basalis csontján egy **ízületi bütyök** figyelhető meg, ami az első nyakcsigolyához való mozgatható kapcsolódást biztosítja (8.17 ábra)



8.17 ábra. Fiatal (balra) és idősebb (jobbra) házityúk koponyájának nyakszirti régiója. Az előbbiben a csontok külön állnak, az utóbbiban már összenőttek.



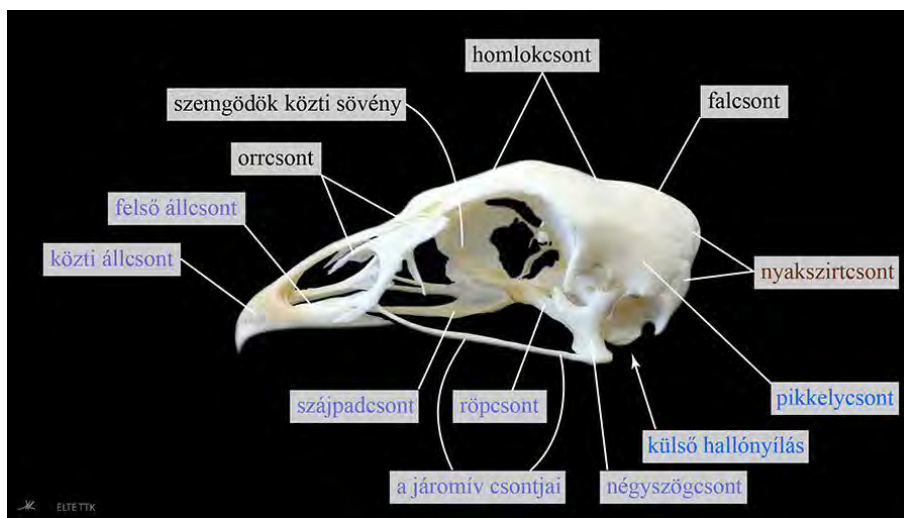
8.18 ábra. Fiatal házityúk (csirke) koponyája oldalnézetben. A csontok ekkor még nem csontosodnak össze, így a határaik jól kivehetők.

Az agykoponya **hallótájéka** részben eltér a csontoshalakétól. A madarak koponyája **módosult diapsid** típusú, tehát hordoz egy halántéklakot (lásd: előző alfejezet). Az egyetlen járomív a maxilla és a quadratum) között húzódik alsó járomív (8.14 ábra). A madarakban kialakul a középfül ürege (dobüreg) és azt a garattal összekötő **fülkürt** (**Eustach-kürt**, lásd: gerinces bevezető, 8.20

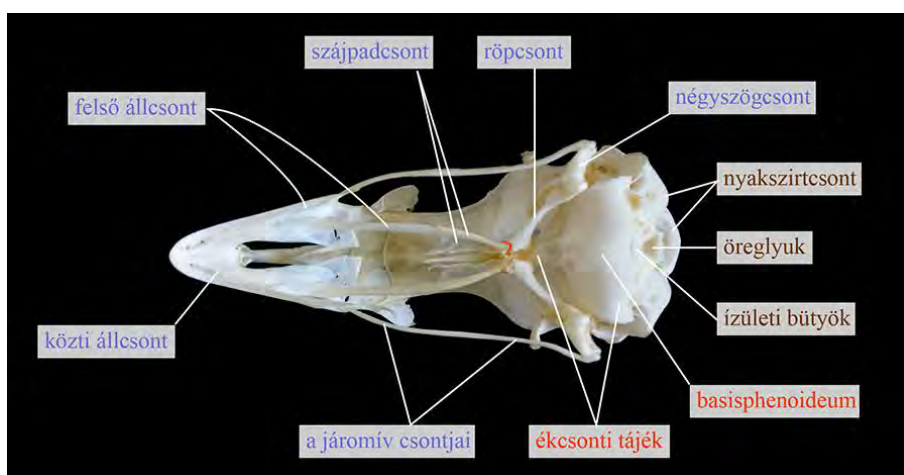
ábra). A hallótájékon megjelenik a **pikkelycsont** (**squamosum**). Ehhez a csonthoz kapcsolódik az állkapcsi ív négyszögcsontja (lásd: 8.17, 8.18, 8.19 ábra).

Az arckoponya

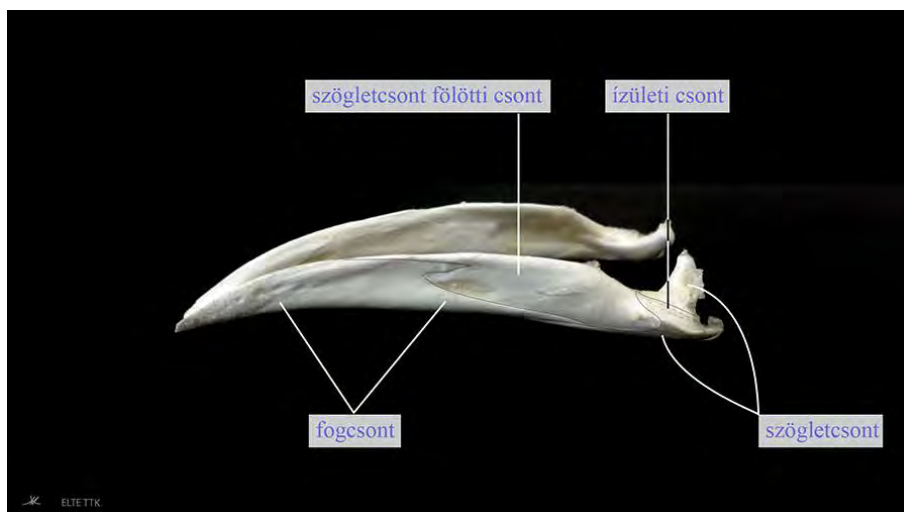
Az arckoponya igen szembetűnő jellegzetességeket mutat, többek között az alsó és felső csőrkvák kialakulása miatt. A **felső csőrkvá** a közti állcsontból (intermaxilla) és a felső állcsontból (maxilla) alakult ki. Az utóbbihoz kapcsolódik az alsó járomív (arcus zygomaticus; 8.14, 8.17, 8.18 ábra), ami az állkapcsi ív felső csontsorozatának része (lásd: 8.12 ábra). (Bár a csontoshalak nem rokonai a mai madaraknak, de a könnyebb memorizálás kedvéért megjegyezzük, hogy a járomív éppen a csontoshalaknál itt tapasztalható „csontiány” helyét tölti ki.) E sorozat végét a négyszögcsont adja, ami az állkapcsi ívet a pikkelycsontozatig rögzíti (autostylia, lásd: előző alfejezet 2.b pont) (8.17, 8.18, 8.20 ábra).



8.19 ábra. Idősebb házityúk koponyája. A koponya csontjai jól láthatóan ekkor már nem különíthetők el.



8.20 ábra. Házityúk koponya alulnézetben. Megfigyelhetjük a képen a nyakszirtili tájék (barna betűvel) és az ékcsonti tájék (narancssárgával) területét, melyek az agykoonya részei. Kékkel az állkapcsi ív dorsalis sorát alkotó csontok neveit emeltük ki. Ezek a csontok hozzacsontosodtak az agykoonyához. A piros vonal a mozgatható ízületet jelöli a röpcsont és a szájpadcsont között.



8.21 ábra. A madarak alsó állkapcsa. Csontjai többé-kevésbé összenöttek, ezért az eredeti határokat vékony fekete vonallal emeltük ki. Az ízületi csonton az ízületi felszínt szaggatott vonallal rajzoltuk körül.

Az **alsó csőrkáva** alkotásában az állkapcsi ív teljes ventralis csontsora (dentale, angulare és az articulare) részt vesz, és megjelenik egy szögletesont feletti csont (supraangulare) (8.21 ábra).

Összefüggésben az autostylia jelenségével, a nyelvcsonti ív felső tagja (ami a csontoshalakban a hyomandibulare) madarakban hallócsontocska, aminek a neve **oszlopocska (columella)**. A kialakult középfül-üregben található, feladata, hogy az érkező rezgéseket a dobhártyáról a belsőfül hártvás labirintusához vezesse.

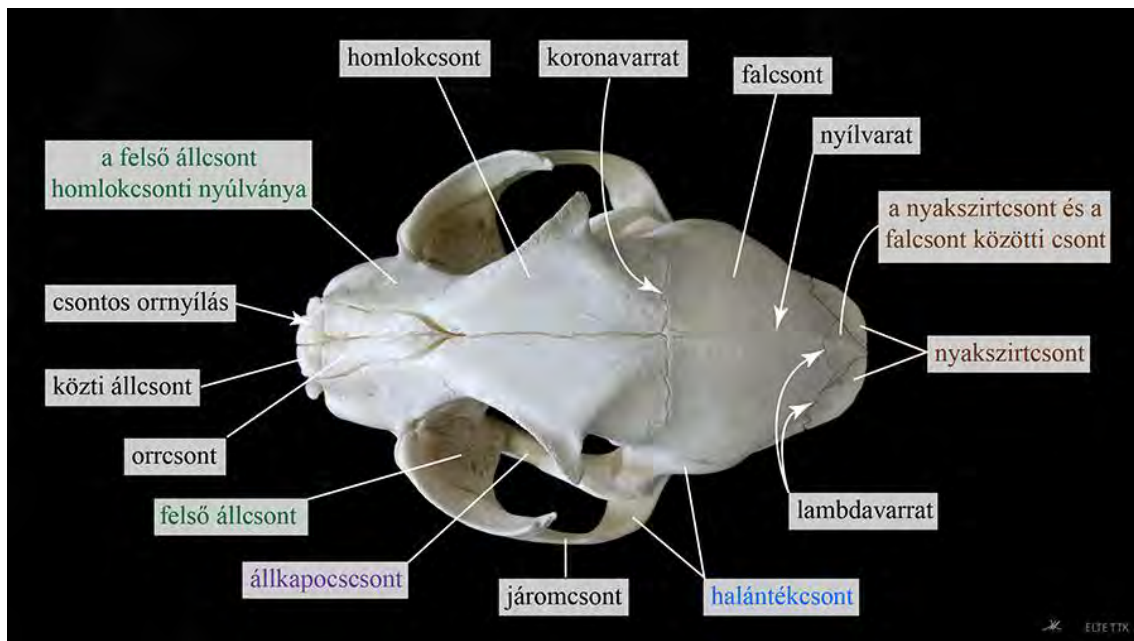
Az emlősök koponyája

Legrészletesebben az emlősállatok koponyáját vizsgáljuk meg a macska példáján keresztül (főleg méretbeli okok miatt nem a boncolásra kerülő patkányét mutatjuk be). Az emlősökről általánosan elmondható, hogy koponyacsontjaikat összenövések jellemzik. A koponya alapfelépítése, tájékokra tagolódása megegyezik az eddig megismert állatcsoportokéval, csak ebben az esetben a legtöbb tájékot már csak egy-egy összeforrt csont alkotja.

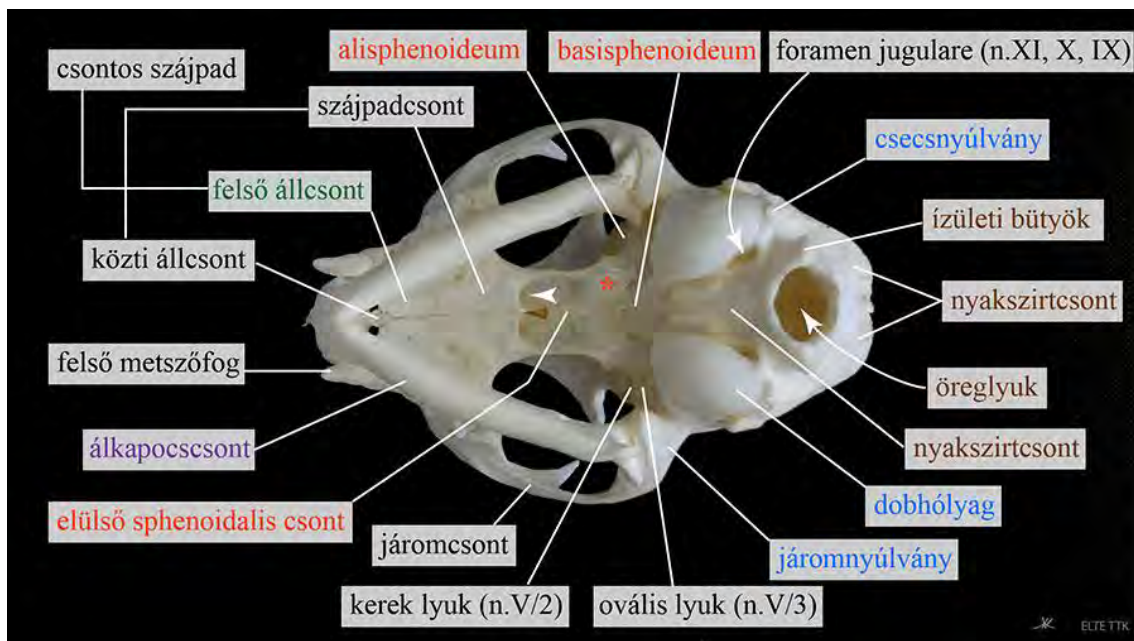
Az emlős koponya **módosult synapsid**, tehát egy halántéklakka van, járomívük a hüllők alsó járomívével homológ (8.15 ábra). Az arckoponya csontjai az alsó állkapocs kivételével hozzáforrtak a koponyához (autostylia).

Az agykoponya (neurocranium)

Az agykoponya nagy, lapos csontjai között **varratvonalakat** találunk (8.22 ábra). Az előző állatcsoportokban is jelen vannak, de rövid bemutatásukra csak itt térünk ki. A varratok olyan csontkapcsolatok, amelyek a koponyaüreg felől érkező feszítő nyomásnak engednek, szétnyílnak (az agykoponya mérete követi az agyvelő növekedését!). Az őket határoló csontokkal együtt azonban olyan szerkezetet alakítanak ki, amely a kívülről érkező hatásoknak ellenáll. A négy fő varratvonal fontos tájékozódási alap. Leghosszabb a mediansagittalisan húzódó **nyílvarrat (sutura sagittalis)**. Ezt keresztezi a **koronavarrat (sutura coronalis)**, illetve a nyakszirti régiónál lezárja a **lambdavarrat (sutura lambdoidea)**. A koponyán kétoldalt találjuk a **pikkelyvarratokat (sutura squamosa)**.



8.22 ábra. Macskakoponya felülnézeti képe az agykoponya varrataival. A falcsontok és a nyakszirtesont között egy kis csont található, amit a lambdavarrat felülről határol. A nyakszirteki tájék csontjainak nevét barnával, a hallótájékét kézzel emeltük ki. Zölddel a maxilla részeit neveztük meg, a lila szín pedig a mandibulát jelzi.



8.23 ábra. Macskakoponya alulnézeti képe. A nyakszirteki tájék struktúráinak nevét barnával, az ékcsonti régiót narancssárgával, a hallótájékét kézzel emeltük ki. Zölddel a maxilla egyik részének a neve szerepel, a lila szín pedig a mandibulát jelzi. A fehér nyílhegy a belső ornyílásra mutat, a piros csillag az ékcsonti régió röpcsonti nyúlványát jelöli a jobb oldalon.

Nyakszirteki tájék (regio occipitalis)

Alkotója egyetlen nagy csont, a **nyakszirtesont** (*os occipitale*). A nyakszirtesont embrionális korban, a nyakszirteki tájék négy csontjának összenövésével jött létre, határát a lambdavarrat jelöli (8.22 ábra). Macskakoponyán is jól látható a varrat elnevezésének eredete: a nyakszirtesont

határa a görög lambda (λ) betű száraihoz hasonlít. A tájék feladata továbbra is az agyvelő hátulsó részének védelme, az **öreglyuk (foramen magnum)** kialakítása, és a mozgatható gerinc-koponya kapcsolat is itt jön létre. Az első csigolyával (fejgyám, atlas) a nyakszirtcsont **nyakszirti büttykei (condylus occipitalis)** alkotnak mozgatható ízületet (ennek segítségével tudjuk előrebólintani a fejünket (8.23 ábra).

Ékcsonti tájék (regio sphenoidalis)

Míg ezen tájék csontjai emberben egységes képletté – egyetlen **ékcsonttá (os sphenoidale** vagy **sphenoideum)** – nőnek össze, a tájék macskákban még varratokkal kapcsolódó külön elemekből áll (8.23 ábra). Legnagyobb csontja a koponyalapon húzódik, ez a rész a **basisphenoideum**. A csont koponyaüregi felszínén találunk egy kis bemélyedést, melyet **töröknyeregnek (sella turcica)** hívnak, ebben helyezkedik el az agyalapi mirigy. Ebben a csontban egy levegővel telt üreg van (**ékcsonti üreg**), ami az orrüreggel tart kapcsolatot (lásd: rostacsont). A basisphenoideum lateralis részéhez a röpcsonatokkal homológ páros nyúlvány kapcsolódik (8.23 ábra, piros csillag). A tájék fontos részei még az **alisphenoideum** és az **orbitosphenoideum**, melyek a **szemgödör (orbita)** hátulsó falát alkotják. (Emlősökben a szemgödör halántéklablak felé eső határa nem teljes, más szavakkal az orbita és a halántéklablak összenyílik; lásd: 8.15 ábra. A törzsfajlás iránya a teljesen csontos, zárt szemüreg felé halad – főemlősökben is ezzel találkozunk).

Hallótájék (regio oticalis)

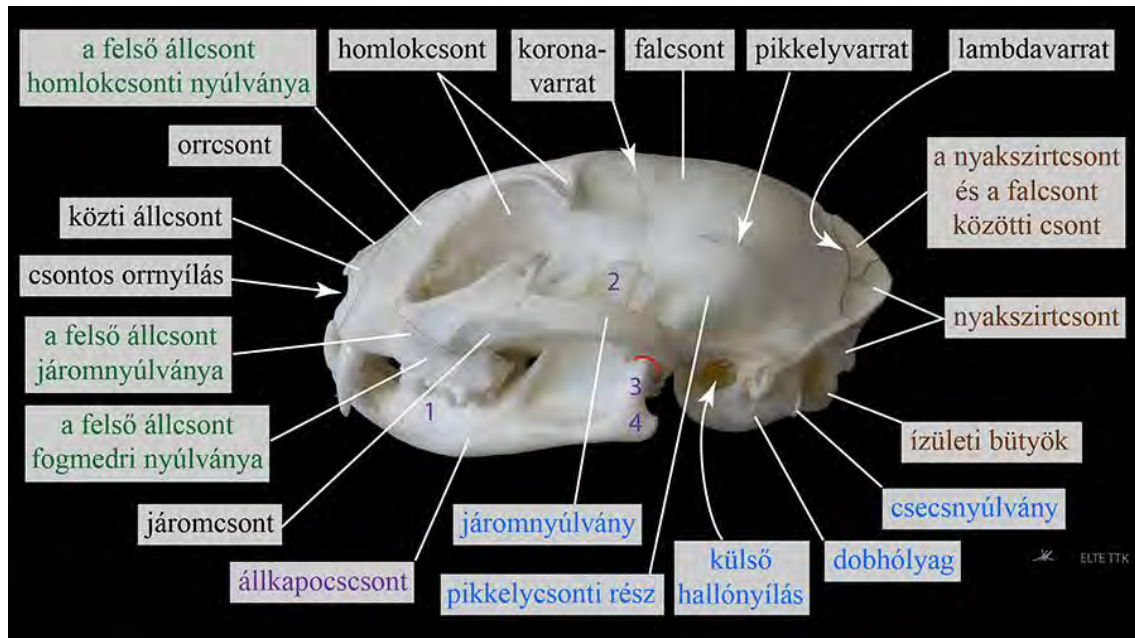
A tájékot egyetlen csont, a **halántékcsont (os temporale)** alkotja (8.24 ábra). Három telepből jön létre, ennek alapján három fő részre oszthatjuk:

- 1) **pikkelycsonti rész (pars squamosa)**: a pikkelyvarrat alatt, a koponya két oldalán található, lapos csont (a pikkelycsonttal homológ; lásd: madarak) (8.17, 8.18 ábra). Innen indul ki a **járomnyúlvány (processus zygomaticus)**, mely a járomcsonton át a felső állcsontig ívelő járomív alkotásában vesz részt (8.24 ábra). A halántékcsont pikkelycsonti részének ezen nyúlványán, ventralisan találjuk meg az alsó állkapocs ízületi árkát is.
- 2) **sziklacsonti-csecsnyúlványi rész (pars petromastoidea)**: üreges csont, a prooticummal homológ. Belső, sziklacsonti része képezi a **csontos labirintus** üregrendszerét, dobüreg felőli felszínén az **ovális** és a **kerek ablakokkal (foramen ovale és foramen rotundum)**. A **csecsnyúlvány (processus mastoideus)** a koponya külső felszínén található csontgerenda, macskákban kevésbé fejlett (8.23, 8.24 ábra). (Emberben a fül mögött kitapintható.) Ez a fejbiccentő izom tapadási helye.
- 3) **dobüregi rész (pars tympanica)**: külső részén a gyűrű alakú **külső fülnyílást (porus acusticus externus)** találjuk, innen indul a külső hallójárat, melynek belső végén a dobhártya rögzül (8.24 ábra). Ragadozó állatokban megfigyelhető a **dobhólyag (bulla tympani)**, mely a hallótájékhoz kívülről kapcsolódó csontos, rezonátor funkciót ellátó képlet (8.23, 8.24 ábra). Kapcsolatban áll a középfül üregével (dobüreg), és a halk neszek felerősítése a feladata. Ha a koponya itt sérült, a sérülésen keresztül beláthatunk a csontos labirintus felszínére (ott esetleg láthatjuk az ovális és a kerek ablakot, amelyek a belsőfül felé nyílnak, nagyrítván pedig a hallócsontok valamelyikét).

Koponyatető (calvaria)

A **homlokcsont (os frontale)** és a **falcson (os parietale)** alkotja (8.22 ábra). Macskákban mindkét csont páros, az egyes párok között húzódik a nyílvarrat (emberben a két homlokcsont teljesen összeforrt, így a nyílvarrat is rövidebb). A homlokcsontokat és a falcsonokat a koronavarrat

választja el. A falcsontokat tehát minden irányból egy-egy nagy varrat fogja közre, hátulról a lambdavarrat, oldalról a pikkelyvarrat, medialisan a nyílvarrat, előlről a koronavarrat határolja (8.22, 8.24 ábra). A homlokcsont az arckoponya felé a felső állcsonttal kapcsolódik, illetve részt vesz a szemüreg felső boltozatának alkotásában. Belsejében található a **homloküreg (sinus frontalis)**, ami nyílással közlekedik a rostacsontban kialakuló, szintén levegővel telt járatrendszeren keresztül végső soron az orrüreggel.

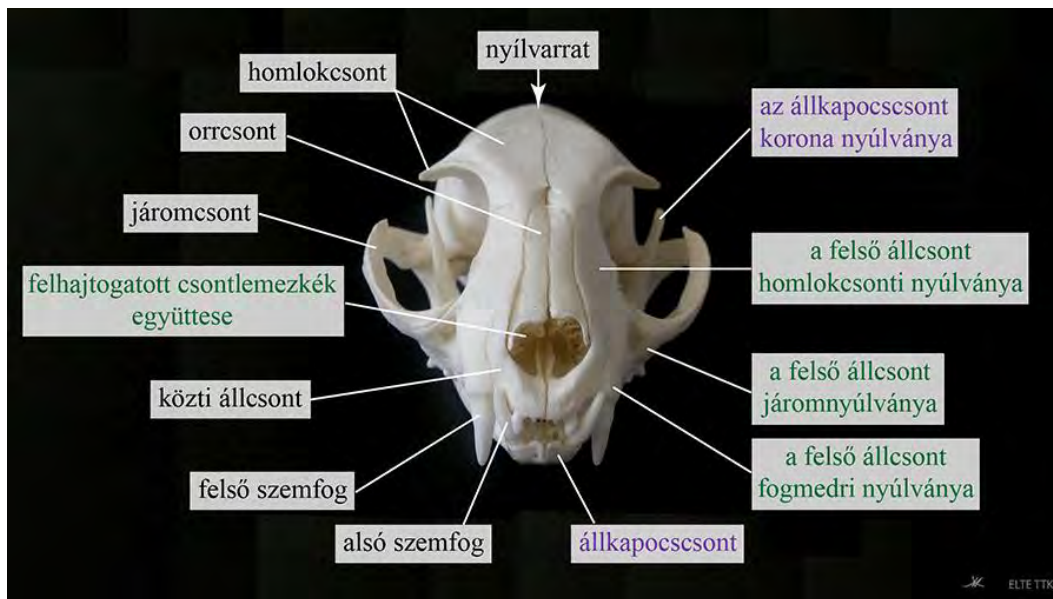


8.24 ábra. Macskakoponya oldalnézeti képe. A nyakszirti tájék struktúráinak neve barnával, a hallótájéké kékkel kiemelve. Zölddel a maxilla, lilával pedig a mandibula részei. A lila számok 1-4-ig a mandibula nyúlványait jelölik (1: fogmedri nyúlvány, 2: koronavarrat kampónyúlvány, 3: ízületi nyúlvány, 4: szögletnyúlvány). A piros vonal az alsó állkapocs és a halántékcsontról járomnyúlványa közötti mozgatható ízületet jelöli.

Arckoponya (viscerocranium)

Rostacsonti tájék (regio ethmoidalis)

Ez a tájék átmenetet képez az agy- és arckoponya területei között. Hagyományosan az arckoponya része, ugyanakkor közvetlenül érintkezik a szaglóhagymával, azaz az agyvelővel. Egyetlen csont, a **rostacsont (os ethmoidale vagy ethmoideum)** alkotja, ami két lemezre tagolódik: az egyik a **rostalemez (lamina cribrosa)**, mely a tájék magyar névadója is egyben. Szitaszerűen lyuggatott, mert ezen keresztül lépnek át az orrüregből a koponyaüregbe a szaglórostok. A rostacsont másik lemeze a lamina cribrosára merőlegesen, mediansagittalisán helyezkedik el. Ez a lemez adja a csontos orrsövény felső részét – innen indul egy többszörösen felhajtogatott csontlemezke. A felső állcsont két hasonló nyúlvánnyal rendelkezik: mindegyiket orrnyálkahártya borítja. Az összességük által adott felszín nagysága az állat szaglásának fejlettségére utal (8.25 ábra). A csont alakját leginkább egy „T” betűhöz hasonlíthatjuk: ebben a vízszintes vonal a rostalemez, a függőleges az orrsövényt adó rész. Ha a T betű vízszintes szárainak végeihez egy-egy lefelé folytatódó vonalat húzunk, megkapjuk a csont azon részeit, amiket levegővel telt járatrendszer tölt ki. Ez mindkét oldalon az azonos oldali (az adott nyúlványtól medialisan fekvő) orrüregbe nyílik. Ez a járatrendszer fontos üregrendszer, mert kapcsolatban áll a homloküreggel, az arcüreggel és az ékcsontri üreggel (ezek az ún. **ormelléküregek**).



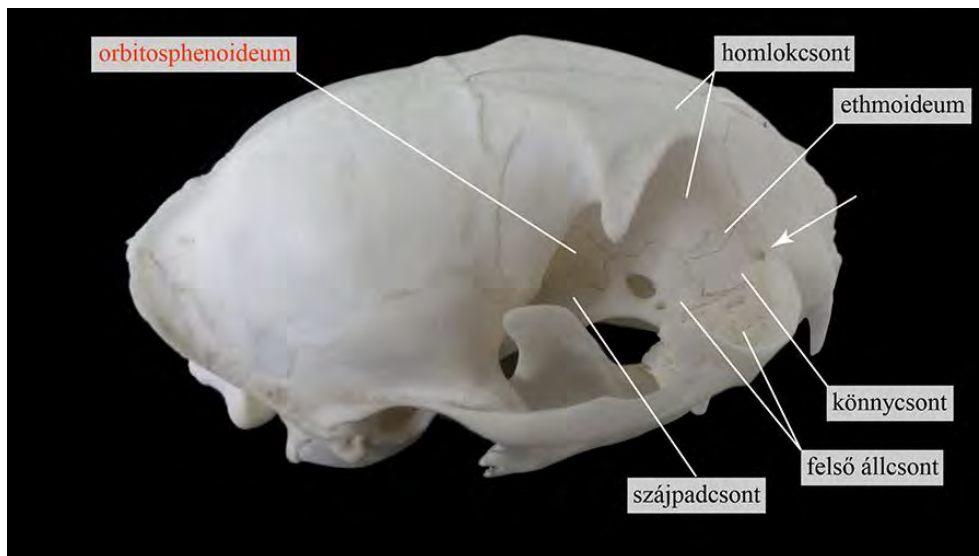
8.25 ábra. Macskakoponya szemből. Zölddel a felső állcsont, lilával pedig az állkapocscsont részeit jelöltük. Az orrnyíláson benézve feltűnő, hogy az orrüreget teljesen kitöltik a rostacsont és a felső állcsont többszörösen felhajtogatott, nagy felületű, törékeny lemezkéi, amiken az orrnyálkahártya rögzül.

Az arckoponya többi csontja:

- **Ekecsont (vomer):** a csontos orrsövény alsó részét alkotja;
- **Könnycsont (os lacrimale):** a szemüreg medialis boltozatának része, benne található a **könnycsatornát (canalis nasolacrimalis)**, mely a könnyelvezető csatornát fogja körül. A könnycsatorna a szemgödört köti össze az orrüreggel (8.26 ábra).
- **Orrcsont (os nasale):** páros csont, a csontos orrnyílásokat felülről határolja (8.22, 8.25 ábra).
- **Szájpadcsont (os palatinum):** a kemény szájpad hátsó részét alkotja, illetve oldalsó lemezei az orrnyílások oldalfalát hozzák létre (8.23 ábra)
- **Járomcsont (os zygomaticum):** a járomív középső részét alkotja, összeköti a halántékcsonst (os temporale) és a felső állcsont (maxilla) járomnyúlványait (processus zygomaticus) (8.24 ábra). E három csont összessége alkotja magát a járomívet (arcus zygomaticum), mely fontos izomtapadási felszín, az egyik rágóizom tapadási helye.
- **Felső állcsont (maxilla):** az arckoponya egyik legösszetettebb csontja, számos nyúlványa van. Dorsalis része a szemgödör alsó felszínét hozza létre, de meggy nyúlványa a homlokcsonthoz is. **Járomnyúlványa (processus zygomaticus)** a járomív kialakításában vesz részt. **Szájpad nyúlványa (processus palatinus)** a csontos szájpad elülső felét adja (tehát maga a szájpad összetett képlet, a maxilla és a palatinum együttesen alkotja). **Fogmedri nyúlványában (processus alveolaris)** ülnek a felső fogsor fogai, a metszőfogak kivételével (8.25 ábra).
- **Közti állcsont (intermaxilla):** a maxilla két telepe közé „szorult” kisméretű csont, benne a metszőfogak fogmedreit (alveolusait) találjuk (8.25 ábra).
- **Állkapocscsont (mandibula):** a halak dentaléjával homológ. Páros telepből forrt össze, ennek nyomát láthatjuk is (a két fél között macskákban megmaradt a porcos összeköttetés). Van egy teste, ami nyúlványokat visel (8.24 ábra). Ezek közül a legnagyobb a **fogmedri nyúlvány (processus alveolaris)**, mely a teljes alsó fogsort hordozza. Caudalis

irányban három nyúlványát különböztethetjük meg: dorsalisan a koronavarrat felé mutató ún. kampónyúlványt (**processus coronoideus**), középen a halántékcsontról árkába ízesülő ízületi nyúlványt (**processus condyloideus**) és ventralisan a szögletnyúlványt (**processus angularis**), mely az angularisval homológ csont idenővésével jött létre. Mind a proc. coronoideus, mind a proc. angularis fontos rágóizomtapadási felszín (egymáshoz viszonyított méretük információt ad az állat táplálkozásmódjáról, érdemes tehát összehasonlítani egy ragadozó és egy kérődző állat állkapcsát).

- **Nyelvcsontról (os hyoideum):** testre és két pár szarvra osztható fel. Elülső pár szarva a második zsigerív származéka, ez egy szalaggal a halántékcsonthoz rögzül. A nyelvcsontról hátulú része már a harmadik zsigerívből eredeztethető.



8.26 ábra. A szemgödör elülső részét alkotó csontok. A felirat nélküli nyíl a könnyelvezető csatornára mutat, ami a könnyecsont és a felső állcsont határán van.

Hallócsontok

Az emlősök hallócsontjai az 1. és 2. zsigerívek származékai, a középfül üregében foglalnak helyet. Legfelül, az ovális ablak közvetlen közelében találjuk a **kengyelt (stapes)**, mely a nyelvcsontról ív dorsalis tagja (a csontoshalak hyomandibulare nevű csontjának megfelelő csont, madarakban oszlopocska, columella a neve). A középső hallócsontocska az **üllő (incus)**, amely a hüllők (és madarak) 1. zsigerívében a négyszögcsontnak (quadratum) felel meg. A dobhártyánál elhelyezkedő **kalapács (malleus)** szintén az 1. zsigerív tagja, az ízületi csonttal (articulare) homológ. (Figyeljük meg ezen csontok sorrendjét a halaknál! A hyomandibulare ott a quadratumhoz kapcsolódott, az pedig az articularéhoz – tehát a sorrend ugyanaz!).

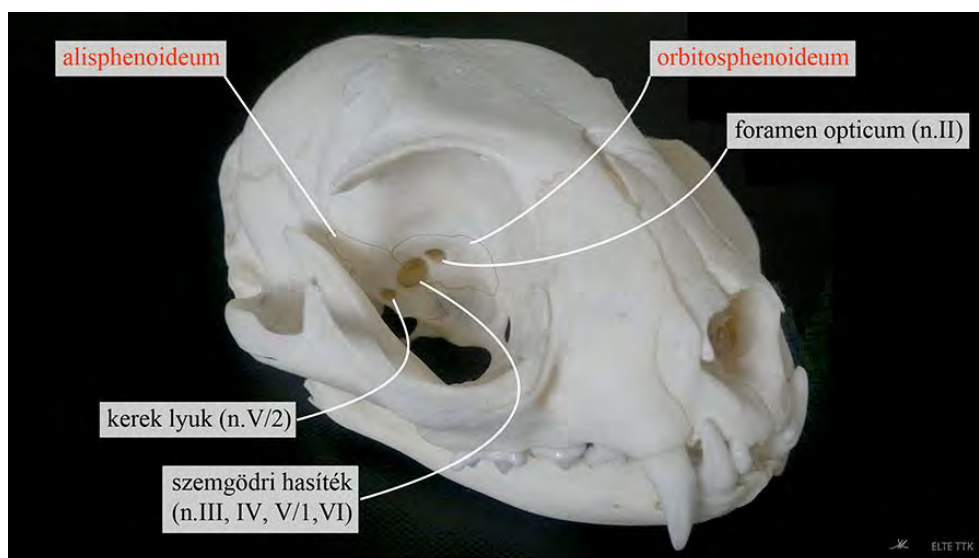
Az agyidegek kilépési helye a koponyából

Emlősökben 12 pár agyideget találunk, többségüknek át kell lépnie az agykoponya falát, hogy eljusson beidegzési területére. Általában igaz, hogy az agyidegek antero-posterior irányban a számuk sorrendjében hagyják el a koponyát, és hogy beidegzett területeiket a lehető legrövidebb úton érik el.

II. táblázat. Az agyidegek kilépési helyei az emlős koponyán.

Szám	Név	Nyílás, amelyen átlép	Csont, amelyen átlép
I.	n. olfactorius	a koponyában marad!	
II.	n. opticus	foramen opticum	orbitosphenoideum
III.	n. oculomotorius	szemgödri hasíték/fissura orbitalis	orbito- és alisphenoideum határán
IV.	n. trochlearis		
VI.	n. abducens		
V./1	n. ophthalmicus		
V./2	n. maxillaris	kerek lyuk/foramen rotundum	orbito- és alisphenoideum határán
V./3	n. mandibularis	ovális lyuk/foramen ovale	alisphenoideum
VII.	n. facialis	belső hallónyílás/porus acusticus internus	os temporale/ pars petromastoidea
VIII.	n. statoacusticus		
IX.	n. glossopharyngeus	foramen jugulare	os occipitale-os temporale határán
X.	n. vagus		
XI.	n. accessorius		
XII.	n. hypoglossus	canalis nervi hypoglossi	os occipitale

A fenti táblázatban szereplő néhány idegkilépési nyílást megtaláljuk a 8.23 és a 8.27 ábrán. A foramen jugulare a halánték- és a nyakszirtcsont között alakul ki és ék alakú (8.23 ábra). A foramen opticum nagyon szabályos kerek nyílás az orbitosphenoideum területén, a szemgödri hasíték kissé nyújtott lyuk az orbito- és az alisphenoideum között, a kerek és ovális lyuk kisebb, nevüknek megfelelő alakú nyílások az alisphenoideumon (8.27 ábra).



8.27 ábra. Fontos idegkilépési helyek a szemgödör hátulsó-alsó részében. A foramen opticum az orbitosphenoideum területén, a szemgödri hasíték az orbito- és az alisphenoideum között, a kerek és ovális lyuk az alisphenoideumon található. Az utóbbi a kerek lyuk alatt és kicsit mögötte található, de ebben a nézetben már nem látszik.

9. Ezüstkárász (*Carassius auratus gibelio*)

Őshazája Kelet-Ázsia és Szibéria, mára azonban Európa vadvízeiben is széles körben elterjedt. Háziasított rokona a közismert aranyhal (*Carassius auratus auratus*). Gyors földrajzi terjedésének oka a spontán **gynogenesis**, ami az ivaros szaporodás egy különleges formája. Az ívásra érett ikrások (nőstények) más halfajokkal, például ponttyal, keszegfélékkel ívnak együtt, így lerakott ikrákat más pontyfélék hímivarsejtjei serkentik barázdálódásra anélkül, hogy ezek kromoszómái részt vennének a folyamatban. A kikelő utódok így nem hibridek, hanem tiszta ezüstkárászok. Ivaréretten mind nőstények lesznek, genetikai szempontból tökéletes másolatai az anyjuknak. Nem kétséges, hogy ez a szaporodási mód rendkívül előnyös egy terjeszkedő faj számára, a genetikai variabilitás időleges kiiktatása ellenére is. Az ökológiai környezet megváltozása esetén az ezüstkárász képes nemet váltani, és az így megjelenő hímek által kibocsátott spermiumok magjai valódi **zigótákat** képeznek a lerakott ikrákkal. Érdekes tény, hogy a gynogenesis jelensége csak az európai ezüstkárászokra jellemző, az ázsiai forma között mindig vannak – igaz kis számban – hímek is.

Testfelépítésük külső jellemzői

Oldalról lapított, magas testű hal. Testhosszúsága 2–2,5-szerese a legnagyobb testmagasságnak. Feje a testéhez képest kicsi, csúcsba nyíló szája körül nincsenek bajuszsálak. Hátúszója 17–25 úszósugárból áll, azonban a **bognártüskéje** (első hátúszósugara) merev, szélesebb és fogazottabb, olykor a hegye befelé hajlított (horgos). A farokúszó mélyebben bemetszett, mint a kárásznál. Pikkelyei nagyok, az **oldalvonal pikkelyszáma** 27–34. Háta sötétzöldes színű, oldalai ezüstös csillogásúak. Páratlan úszói sötétebb, páros úszói világosabb szürke színűek (9.1 ábra).



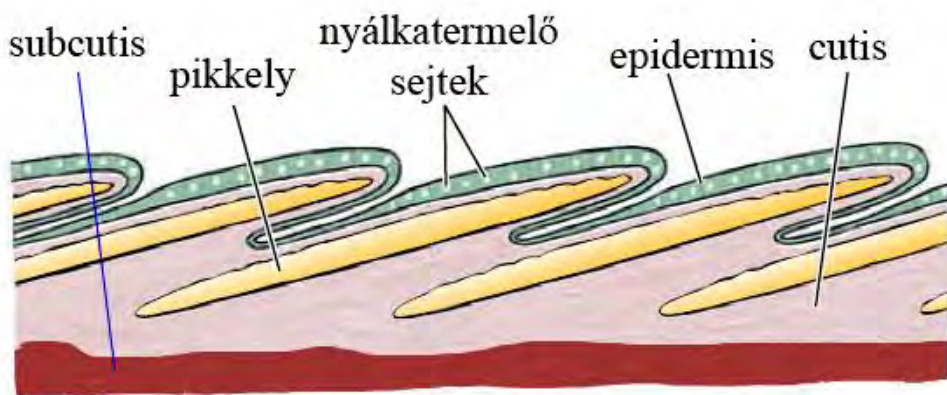
9.1 ábra. Az ezüstkárász oldalnézeti képe.

Élőhelyének tekinthetjük a lassú folyókat, csatornákat, tavakat, holtágakat. Az állóvizek közül azokat szereti, amelyek még nem mocsarasodtak teljesen el. Ivarérettségét 2–3 évesen éri el.

Természetes vizeinkben növekedése számos tényezőtől függ. A rendelkezésre álló táplálék mennyiségétől és a vízben felszaporodott állomány nagyságától függően változatos egyedsúllyal találkozhatunk. Ideális körülmények között az 1–2,5 kilogrammos méretet is elérheti. Mindenevő, étlapján férgek, csigák, kagylók, rákok és jelentős mennyiségben növények is szerepelnek. Mivel ugyanazt fogyasztja, mint a ponty, táplálék-konkurensként kétes hírnevet szerzett magának.

Köztakaró (integumentum commune)

A halak köztakarója három, eltérő eredetű rétegből: a **felhából (epidermis)**, az **irhából (cutis)** és a **bőraljából (subcutis)** épül fel (9.2 ábra). Ezek közül az első ectodermális, míg az utóbbi kettő mesodermális eredetű. Az epidermis – szövettani szempontból – igen kevés keratint szintetizáló (expresszáló) **keratinociták** által alkotott többrétegű, **el nem szarusodó laphám**, melynek rétegeibe jelentős számú egysejtű mirigy, azaz nyálkatermelő (**kehely-**) **sejt** és ugyancsak számos, jól megtermett, ún. **bunkósejt** ékelődik be. Míg a nyálkatermelő sejtek testfelszínre ürített szekréta adja a halak bőrének természetes síkosságát, addig a bunkósejtek elsősorban **antibakteriális** és **fungicid** hatású váladéka jobbra csak az epidermis sérülésekor kerül ki a termelődési helyéről. Az epidermis vastagsága függ a pikkelyezettség fejlettségétől és az élőhely jellegétől.



9.2 ábra. Csontos hal köztakaró hosszmetzetének vázlatja.

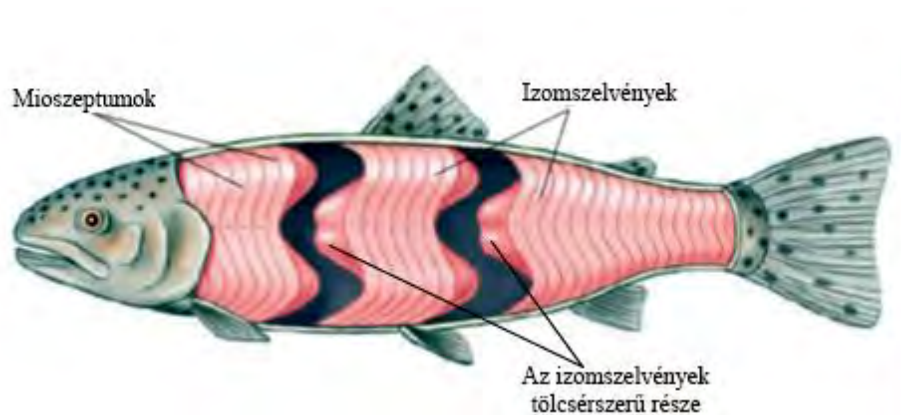
A cutist erekkel gazdagon ellátott lazarusos kötőszövet alkotja, amely fontos szerepet játszik a legtöbb halfajra jellemző **bőrlégzés** szempontjából. Ebben a rétegben keletkeznek és foglalnak helyet a csontos alapvázal rendelkező **pikkelyek** és a halak kémiai színezetét adó **színsejtek (chromatophora)** is. A pikkelyek az ún. **pikkelytasakokból** kifelé növekedve, egymásra ráhajolva, tetőcserépszerűen borítják a legtöbb csontos hal testét, és sohasem szakítják át a felettük lévő epidermis réteget. A cutis alsó részében – évszaktól és életkörülményektől függően – különböző vastagságú, zsírsejteket tartalmazó réteget találhatunk.

A subcutis kollagénrostokban igen bővelkedő tömötrostos kötőszövet, amely kapcsolatot létesít a köztakaró és az alatta fekvő izomrendszer között.

Izomzat (systema musculorum) és mozgásszervek

Az állat mozgásához szükséges vázizomzatot harántcsíkolt izomszövet alkotja, amely a vázrendszer elemein ered illetve tapad. Elsősorban a myotomból fejlődik, következésképpen a kifejlett halakban is megtartja szelvényezett jellegét. Ennek oka, hogy az egyes **izomszelvények (myomer)** közötti **kötőszövetes sővények (septum)** alakulnak ki, amelyek belsejében speciális elcsontosodás útján jönnek létre a jellegzetes „Y” alakú halszálkák. A septumok vertikális lefutása nem egyenes, hanem egymásba tolt, fekvő W betűket rajzolnak ki. A W betűk csúcsai – természetesen térben – tölcserészerű formát hoznak létre, ezek átmetszetei adják a haltörzs keresztmetszetén látható koncentrikus körökből álló mintázatot. A myomerekben az izomrostok

az állat hossz tengelyével párhuzamosan futnak, így egy hosszanti tengely menti (axialis) izomzatot hoznak létre. Ezt két részre szokás bontani: a gerincoszlop síkja feletti **epaxialis**, és az az alatti **hypaxialis izomzatra**, utóbbi a has vonala alatt áthajolva zárja a testfalat (9.3 ábra).



9.3 ábra. Az izomszelvények (myomerek) és az ezeket elválasztó kötőszöveti sövények (myoseptumok) elhelyezkedése a halak testében.

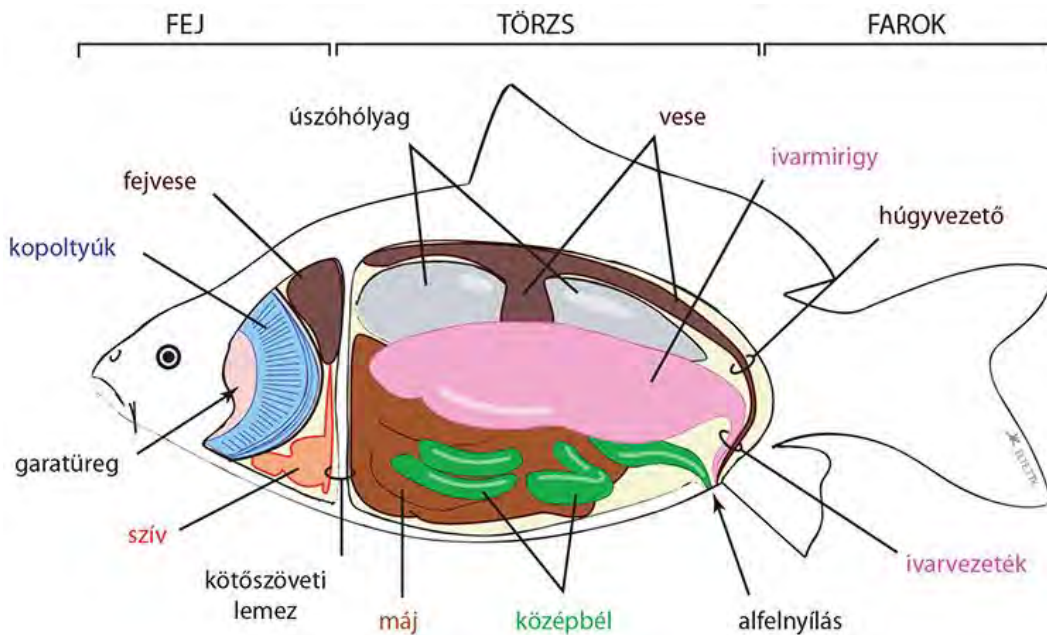
A csontoshalak nagy részében a két izomcsoport oldalankénti és szekvenciális megosztás szerint dolgozik: a jobb oldali ep- és hypaxialis izomzat összehúzódásakor (**contractio**) a bal oldaliak ernyednek el (**relaxatio**). Az összehúzódás/elernyedés előlről hátrafelé terjedő hullámban halad végig az állat testén. Ez a farokúszót is mozgásba hozó mozdulatsor hajtja az állatot előrefelé a vízben.

A páros úszók segítségével a halak képesek a mozgásaikat finoman korrigálni, fel- vagy lefelé való haladásukat módosítani, testhelyzetüket mozgás közben stabilizálni. Az úszó mozgása, azok szétterítése vagy összezárása segítségével a halak alapvető kommunikációra is képesek.

Emésztőkészülék (apparatus digestorius)

A halak tápcsatornája a szájnyílással kezdődik, amely helyzete szerint lehet alsó-, felső- és végállású, összefüggésben a faj táplálékmódjával. A kárász, mivel táplálékát főként a vízfénékről szerzi, alsó állású szájnyílással rendelkezik, amely szélén nem találunk sem kémiai és mechanikai érzékszerveket hordozó bajuszszálakat, sem pedig fogakat. Szájüregükben valódi nyelv nem alakul ki, és a vízi életmód miatt nem nyílnak ide nyálmirigyek sem. Ugyanakkor a száj nyálkahártyája kisszámú egysejtű nyálkatermelő mirigyet tartalmaz.

A szájüreg után következő **garat (pharynx)** falát mindkét oldalon **kopoltyúrészek** törik át, amelyek összeköttetést teremtenek a garat- és a **kopoltyúüreg** között. A kopoltyúrészeket a kopoltyúvekről eredő fésűszerű nyúlványok fedik be, amelyek megakadályozzák, hogy a táplálékreszecskek a réseken keresztül a kopoltyúüregbe kerüljenek. A garat caudalis részén ventralisan találhatóak a **garatcsontokon** ülő **garatfogak**, illetve a velük szemben, dorsalisan elhelyezkedő ún. **pontykó**. A 7. zsigerívából fejlődő garatcsonton lévő garatfogakkal a felvett táplálékot az állat hozzá tudja szorítani a pontykóhoz, és ezáltal a víz egy részét ki tudja belőle nyomni. Az állat szájnyílásán keresztül mindkét struktúra jól kitapintható. A csontos halakban a garat dorsalis részéhez csatlakozik az **úszóhólyag vezetéke (ductus pneumaticus)**. A garat hátulsó, beszűkülő része a pontyfélékben (így a kárászokban is) közvetlenül megy át a bélcsatorna kezdeti szakaszába, azaz a **középbélbe (intestinum)** (9.4 ábra).



9.4 ábra. A kárász zsigereinek vázlatos elhelyezkedése.

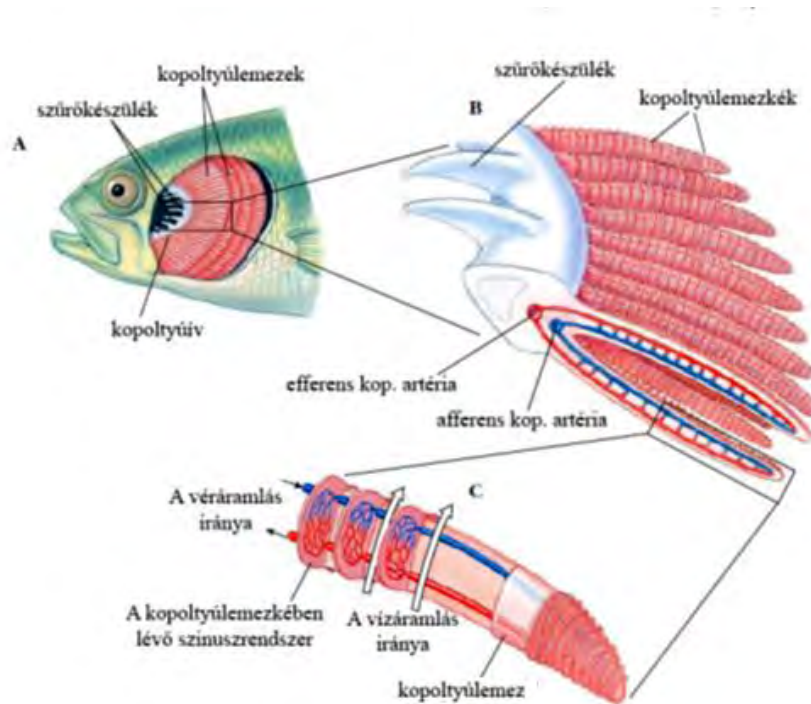
Békés halakban ez általában kettős „S” alakban rendeződik a hasüregben. A középbélben nem találjuk meg a felszívó felületet megnövelő bélbolyhokat. Viszont a bélfalban rengeteg, a bélhámól az alatta elhelyezkedő kötőszövetbe benyomuló, egyszerű, csöves mirigy van: ezek termelik az emésztőenzimeket. A pH itt enyhén lúgos. A középbél kanyarulatai között helyezkedik el a pontyfélékben sok lebenyre tagolódó máj (hepar), amely a tápanyag raktározás és -felszabadítás révén a szervezet intermedier anyagcsereközpontja. Emellett fontos szerepet játszik a vérplazma fehérjéinek, valamint az ikrákba kerülő szikanyag szintézisében is. A máj elsősorban a lipidek emulgeálásában fontos szerepet játszó epe termelésén keresztül vesz részt az emésztés folyamatában. A májsejtek által termelt epe az epehólyagban (vesica fellea) gyűlik össze, és tárolódása során jelentős változásokon (érésen) megy keresztül. Innen – és részben közvetlenül a májlebenyek felől – érkező epevezeték egyesülve a hasnyálmirigy vezetékével létrehozza a közös epevezeték (ductus coledochus), amely a középbél kezdeti szakaszába csatlakozik. A hasnyálmirigy (pancreas) lebenykéi a máj állományába ágyazódnak, attól makroszkóposan nem különíthetők el. Külső elválasztású része fehérjék, lipidek és szénhidrátok bontására szolgáló, magas enzimtartalmú (tripszint, lipázt, amilázt és maltázt tartalmazó) váladékot szekretál.

A középbél és az ezt követő utóbél egymástól makroszkóposan nem különíthető el. Az utóbél első szakasza a vastagbél (colon), itt emésztés már nem zajlik, ez az ásványi anyagok (ionok) és a víz szükség szerinti visszaszívásának a helyszíne. Az utóbél végső szakasza a végbél (rectum), amely az anális papillán keresztül húzódó alfelnyíláson át nyílik a szabadba.

Légzőkészülék (apparatus respiratorius)

A halak légzőszervei a kopolytűk (branchia), amelyek a garat külső fala és a kopolytűfedő közötti térben, a kopolytűüregben helyezkednek el. Az embrionális fejlődés során a garat falában szekvenciálisan megjelenő kopolytűrések között megmaradó függőleges garatfalsávok adják a kopolytűvek szöveteit. Ezek közül az ívet borító entodermalis eredetű hámréteg két, az ív hossz tengelyére merőlegesen álló, fésűfogszerű kitűrődés-sorozat hoz létre. Ezek lesznek a kopolytűlemezek, amelyek felszínét jelentősen megnövelik a rajtuk elhelyezkedő

hámkettőzetekből álló **kopoltyúlemezkék**. Az eddig említett struktúrák a kopoltyúüregben helyezkednek el, amelyet kívülről a nyelvcsonti ív hátulsó nyúlványából kialakuló mozgatható **kopoltyúfedő (operculum)** fed le. (9.5 ábra A és B)



9.5 ábra. Csontosshalak légzőkészüléke.

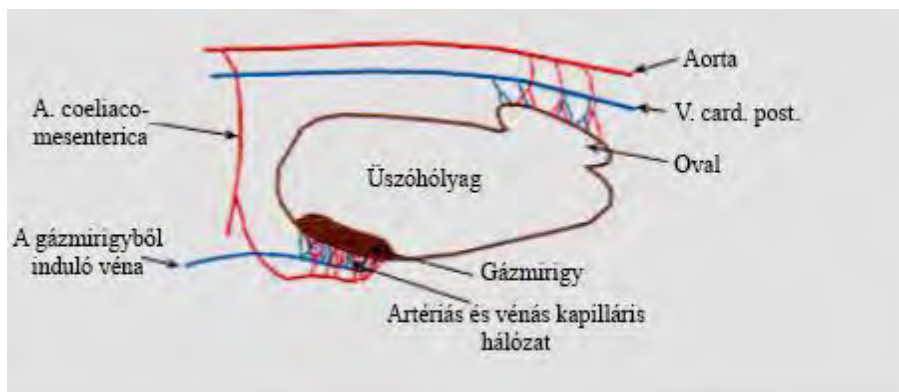
A **légzőhám**, amelyen keresztül a gázok cseréje a külső környezet (a víz) és a vér között szabad diffúzióval megtörténhet, csak a kopoltyúlemezkéket borítja. A szív felől érkező vénás vért az afferens kopoltyúartéria (**a. branchialis afferens**) juttatja a kopoltyúíven és a kopoltyúlemezeket keresztül a lemezkékig, ahol először kapillárisokra, majd saját érfallal nem rendelkező **szinuszokra (sinus)** oszlik. Ezekben a vért csak az alaphártyán ülő légzőhám választja el a víztől. Itt megtörténik a **gázcsere (respiratio)**, majd az oxigéndús vér a kopoltyúk elvezető érébe (**a. branchialis efferens**) szedődik össze (9.5 ábra B és C). A halkopoltyú hatékonyságát jelentős mértékben növeli az, hogy a légzőhám két oldalán áramló víz, illetve vér egymással szemben áramlik (**ellenáramlás elve**). Fontos megemlíteni, hogy a halak kopoltyúja a nitrogéntartalmú anyagcsere-végtermékek leadásában és az ionforgalom lebonyolításában is jelentős szerepet játszik.

Ahhoz, hogy a gázcsere folyamatos és hatékony lehessen, a vizet a kopoltyúk környezetében folyamatosan cserélni kell. Ez a folyamat a **vízcsere (ventillatio)**. Az állat nyitott száj mellett lesüllyeszti a szájfenekét (a fejletlen nyelvcsontnak ebben van szerepe), ezzel megnöveli a szájgaratüreg térfogatát, ekkor a víz beáramlik ide. Ezután becsukja a száját, felemeli a szájfenekét és a kopoltyúfedőt is úgy, hogy az azokon lévő vékony, szelepként működő bőrkettőzet (**branchiostegalis membrán**) még nem válik el a testfaltól. Ekkor a szájgaratüreg térfogata lecsökken, a külvilág felé zárt kopoltyúüregé viszont megnő, így a víz a kopoltyúrésen keresztül átáramlik a kopoltyúüregbe. Eközben elhalad a kopoltyúlemezkék mellett, ahol megtörténik a gázcsere. A kopoltyúfedő további emelése eltávolítja a branchiostegalis membránt a testfaltól, így

a kopoltyúüreg és a külvilág között megnyílik az út. Utolsó lépésként a hal visszasüllyeszti a kopoltyúfedőit, ekkor a előbb említett résen keresztül a víz kiáramlik a kopoltyúüregből.

Mivel a halak el nem szárusodó epidermise nem képez akadályt a gázcserével szemben, minden halban zajlik bizonyos mértékű bőrlégzés. Ennek mértéke a teljes légzőkapacitás 10–25%-áig terjedhet.

Az **úszóhólyag** (*vesica natatoria*) a csontoshalakra jellemző szerv, amely elsősorban hidrosztatikai funkcióval bír, és csak átmenetileg, szükség esetén képes a benne tárolt oxigént a vérbe leadni. A garat dorsalis falának vakzsákszerű kitűrődéséből jön létre, és kapcsolatát a garattal a **légvezeték** (*ductus pneumaticus*) a halak egy részében kifejtett korban is megtartja. Felnőtt állatban az úszóhólyag a gerincoszlop alatt helyezkedik el, a hasüreg dorsalis részének jelentős területét elfoglalva. Az **Archimedes-elvnek** megfelelően a gáztartalma miatt csökkenti a hal fajsúlyát, és attól függően, hogy az elülső vagy a hátsó részében tartalmaz-e több gázt, képes a hal felfelé vagy lefelé történő mozgását segíteni. Az úszóhólyag gáztartalmának változtatását még a légvezetékkel rendelkező halak sem végzik közvetlen levegőleadással vagy -felvétellel, hanem ezt a funkciót két, az úszóhólyag falából differenciálódott szerv látja el. Ezek közül a gázmirigy sűrű hajszálérhálózattal ellátott, vörös színű terület az úszóhólyag falában. Feladata, hogy a vérben oldott gázok egy részét az aktuális fiziológiai szükségleteknek megfelelően az úszóhólyag légterébe válassza ki. Ezzel szemben az oválnak nevezett szerv az úszóhólyagban lévő gázok egy részét képes visszajuttatni a vérbe (9.6 ábra).



9.6 ábra. Az úszóhólyag hosszmeteszetének vázlatos rajza a gázmiriggyel és az ovállal, valamint az ezek vérellátását biztosító erekkel. A ductus pneumaticus – mivel a kifejtett állatban nincs szerepe az úszóhólyag gázcseréjében – nincs feltüntetve az ábrán.

Kiválasztószervek (organa uropoetica)

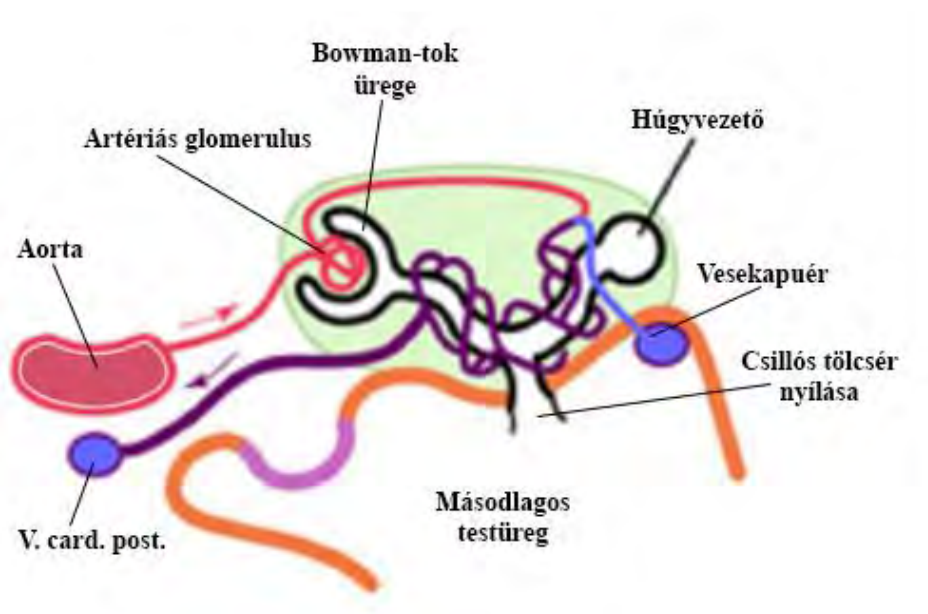
A halaknak egyedfejlődésük során kétféle veséjük alakul ki. Az embriókban először az első 4–7. testszelvény **vesetelepeiből** (*gonotom*) kialakul az **elővese** (*pronephros*). A szervtelep szelvényeiben a testüregbe nyíló, csillós tölcserrel kezdődő csatornák alakulnak ki, amelyek először lateralis, majd ezt követően caudalis irányba fordulnak és az elővese kivezetőcsövébe (**Wolff-cső**) torkollnak. Az eddig ismertett részek valamennyien a hashártya mögött (**retroperitonealisan**) helyezkednek el. A Wolff-cső a testüreg fala mentén futva az utóbél legvégső szakaszába fut bele. Mivel egyrészt ez a közös terület igen rövid, másrészt az ivarszervek nem torkollanak ide, ezt a szakaszt nem szokás kloakának nevezni.

A elővese csillós tölcserével szemben, a testüreg túoldalán húzódó aortából erek lépnek ki. Ezek kisebb, gombolyagszerűen felcsavarodó arteriolákra ágaznak el, amelyek aztán újra összeszedődve visszalépnek az aortába. Az **arteriolák** speciális szerkezetű falán keresztül a vérből

alakos elemeket és a makromolekulákat nem tartalmazó folyadék (**ultrafiltrátum**) szűrődik ki a testüregbe. A folyadék innen a **csillós tölcsér** segítségével a kiválasztócsatornába jut, ahol a szervezet számára aktuálisan szükséges anyagok visszaszívódnak, a maradék pedig kiürül a környezetbe.

Az embrionális fejlődés későbbi időszakában a 7. testszelvénytől caudalisan megjelenő csaknem valamennyi nephrotomból **ősvese (mesonephros)** típusú kiválasztószerv fejlődik. Mivel ez a terjedelmes szerv a törzsfejlődés során később megjelenő utóvese (metanephros) helyét is elfoglalja, ezért **opisthonephros** névvel illetik. Az érgomolyagok ebben a vesetípásban a vese szöveti állományába nyomulnak és azokat a kiválasztócsatorna kettőzete, a **Bowman-tok** veszi körül. Az érgomolyag és a Bowman-tok együttese a **vesetestecske (corpusculum renale)**. Az érgomolyagot elhagyó ér az adott szelvény kiválasztócsatornáját hálózza be, így az itt visszaszívott hasznos anyagok visszakerülnek a keringésbe. A kiürítésre (**excretio**) kerülő vizelet e vesetípus esetében is a Wolff-csőből származó **elsődleges húgyvezetőn** át halad és az alfelnyíláson keresztül ürül (9.7 ábra).

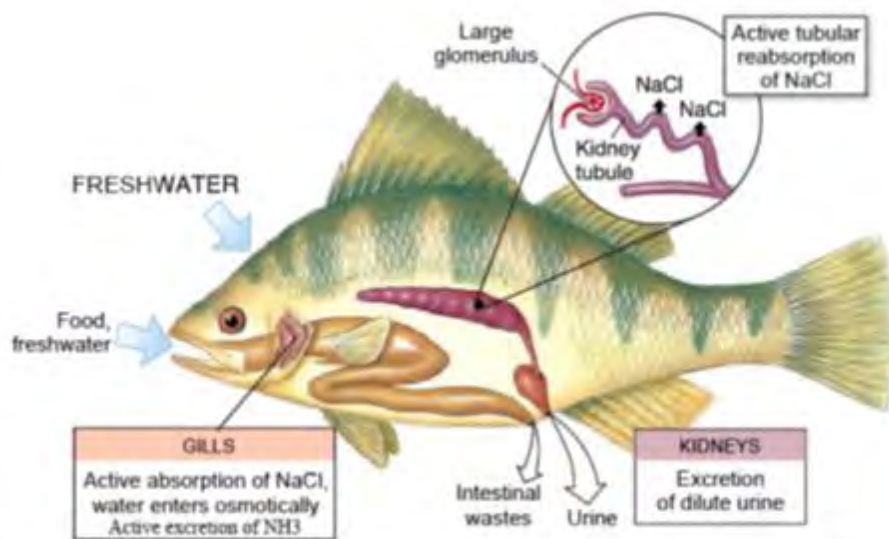
A kifejlett halak működő **veséje (ren)** a testüreg dorsalis falához tapadó, sötétvörös színű, hosszú páros szerv. A vese ventralis felszínén fut a húgyvezető, ami vékony, kékesfehér szalagként ismerhető fel. A testüreg felől a peritoneum csak borítja, de nem veszi körül, így a hashártya mögött (retroperitonealisan) helyezkedik el.



9.7 ábra. A mesonephros egy nephronjának szerkezete és keringése.

Fontos megemlíteni a kiválasztószervek – a homeosztázis fenntartása szempontjából létfontosságú – **ozmoregulációs** tevékenységét is. Mivel az édesvízi halak intra- és extracelluláris terei értelemszerűen nagyobb ozmotikus koncentrációjúak, mint a környező víz, ezért szervezetükbe – a kopoltyúkon és a testfalon keresztül – folyamatos vízbeáramlás történik. Ezt ellensúlyozandó, kiválasztószerveik csatornáiban az igen erőteljes ionvisszaszívás mellett csupán elhanyagolható mértékű vízvisszaszívás történik. Tehát nagy mennyiségű, híg vizeletet ürítenek.

A belső ionkoncentráció szinten tartásában lényeges szerep jut a kopoltyúk hámjának is, ugyanis az itt található ionokat transzportáló sejtek (**ionocyta**) képesek a vízből szelektíven ionokat átjuttatni a vérbe (9.8 ábra). Értelemszerűen, a tengeri halak esetében a helyzet minden szempontból fordított.



9.8 ábra. Az édesvizi halak víz- és ionforgalmának, valamint ozmoregulációjának bemutatása.

Ivarszervek (organa genitalia)

A csontshalak ivarszerveinek fala – a gerinces alapszabásnak megfelelően – az **őscsigolyanyélből** (**gononephrotom**) fejlődik. Ide vándorolnak be a máshol keletkező ősvarsejtek, amelyekből majd az ivaréres után az ivarsejtek fognak fejlődni.

Mindkét nem esetében a páros ivarszerv hosszúkas, ellaposodott zsákszerű szerv, melynek cranialis részében jönnek létre az ivarsejtek. Ez a szerv ún. fertilis része. Ezzel szemben az ivarvezetékek az ivarmirigyek caudalis (steril) részéből alakulnak ki.

A női ivarszerv (organa genitalia feminina) a hasüregben helyet foglaló, többé-kevésbé áttetsző falú **petefészekkel** (**ovarium**) kezdődik. Itt minden szaporodási időszakban (ívási periódusban) a fajra jellemző számú petesejt (ikra) ér meg, ami a kárászok esetében több ezer is lehet. A fejlődésben lévő petéket **tápláló** (**nutritiv**) **sejtek** veszik körül, segítségükkel kerül a saját maguk és a máj által szintetizált szikanyag a petébe. Ez adja a peték, illetve a petefészek zöldessárga színét. Az érett petékre (ikrákra) is a tápláló sejtek szintetizálják az ikrahéjat. Az ivartelep hátulsó, ivarsejteket nem tartalmazó (steril) része a petevezető (oviductus). Ebben az ikrahéj felszínét borító, többnyire ragasztó jellegű poliszacharidokat tartalmazó külső réteg szintetizálódik. A petevezető rövid, igen vékony falú cső, amely közvetlenül az alfelnyílás mellett nyílik a külvilágba.

A hímivarszervek (organa genitalia masculina) hasonló módon alakulnak ki, mint a női ivarkészülék. Cranialis részükön találjuk a **herét** (**testis**), amely az ivarmirigy fertilis része. A testis a benne fejlődő, illetve tárolt sokmilliónyi spermium színe miatt fehér. Belsejét **herecsatornák** töltik ki, amelyekben a hímivarsejtek keletkezése és érése zajlik. A csövecskék a here medialis részében lévő üregbe irányulnak, amely a szerv caudalis irányba húzódó steril részébe, az **ondóvezetőbe** (**ductus deferens**) vezet. Fontos kihangsúlyozni, hogy a többi gerincestől eltérően a halak esetében nincs kapcsolat a hímivarszervek és a kiválasztószervek között.

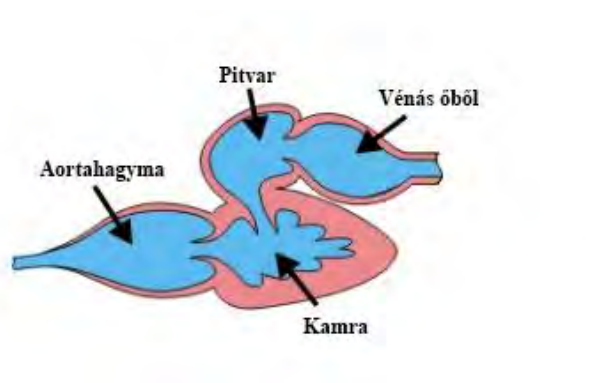
A legtöbb halfaj külső megtermékenyítésű, **ikrarakó** (**ovipar**) állat, tehát külső ivarszerveik nincsenek. Az ezüstkárász speciális szaporodási formáját a bevezetőben már megemlítettük.

Keringés (angiologia)

A halak **keringési rendszere egyvérkőrű**, emiatt a szíven csak vénás vér folyik keresztül.

Maga a **szív (cor)** a testüreget kettéosztó kötőszövetes lemez (**septum transversum**) előtti térben, az ún. **preabdominalis üregben** található. Ezen belül a szívet egy **savóshártya-kettőzet** veszi körül: a **pericardium**. Ennek belső (visceralis) lemeze elválaszthatatlanul hozzátapad a **szív izomzatához (myocardium)**, ilyen módon ez lesz egyben a szív legkülső rétege is, az **epicardium**. Ott, ahol az erek csatlakoznak a szívhez, ez a lemez áthajolva elhagyja a szívfelszínt, majd attól bizonyos távolságra, mint a savós hártya külső (parietalis) lemeze húzódik. Ez a szívtől elválasztható lemez lesz a szűkebb értelemben vett **szívburok (pericardium)**. Ez alatt találjuk meg a minimális savós folyadékot tartalmazó **pericardialis üreget (sinus pericardialis)**.

A csaknem kizárólag szívizomszövetből felépülő szívnek két fő része van, a **pitvar (atrium)** és a **kamra (ventriculus)**. Belső üregrendszerét egyrétegű hámból álló **szívbelhártya (endocardium)** béleli. A pitvar előtt egy nagy térfogatú, de vékonyfalú duzzanat, a **vénás öböl (sinus venosus)** található, amely a testből elhasznált vért szállító erek összefolyásából jött létre. Innen kerül át a vénás vér a pitvarba, ami még mindig elég vékonyfalú képlet, színe a vértől sötétvörös. A pitvar alatt elhelyezkedő kamra már vastag falú rész, piros vagy rózsaszín színezetű. Tőle cranialisan található a szívből kivezető aortával megegyező falszerkezetű, fehéres színű **aortahagyma (bulbus arteriosus)**, amely nyomáskiegyenlítő szereppel rendelkezik. A szív négy különböző eredetű része (sinus venosus, atrium, ventriculus és bulbus arteriosus) közötti nyílásokban mindenütt **zsebes billentyűk (valvulae semilunares)** vannak, amelyek a vér egyirányú, előrefelé való áramlását biztosítják (9.9 ábra). A szív működése közben előbb a vénás öböl, aztán a pitvar, majd a kamra húzódik össze. Az aortahagyma nem pulzál, hanem arra szolgál, hogy ha vért a kamra az üregébe préseli, azaz kilöki, akkor megduzzad, majd lassan újra összeszűkül: ezáltal a vér egyenletesebben folyik át az aortán.

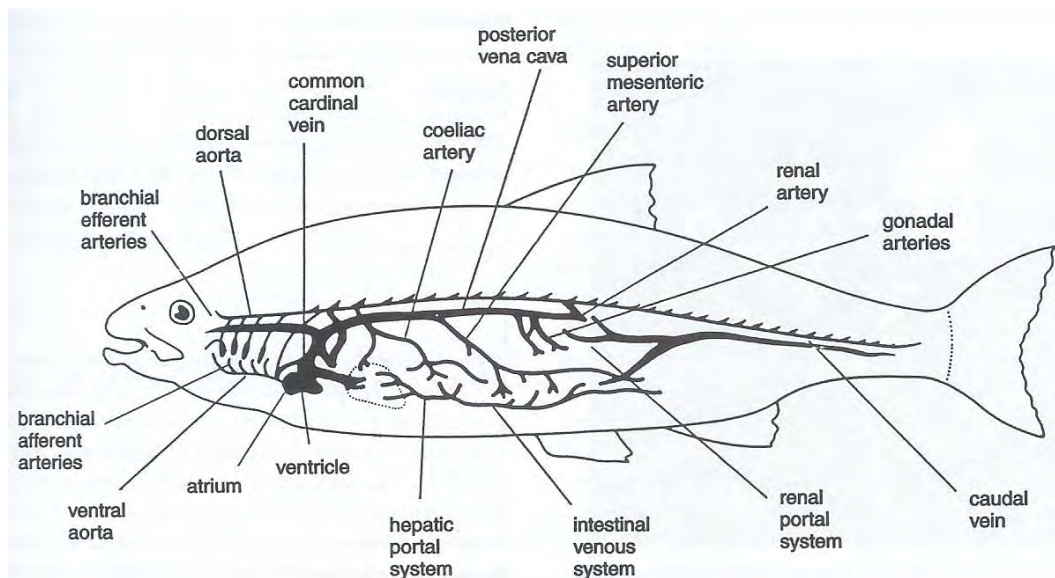


9.9 ábra. A halszív részei egy hosszmetzeti képen.

A szívizomzatban **ingerképző (pacemaker) központok** találhatóak, ezekből indul ki a kontrakciókat kiváltó ingerület. A szívritmust elsősorban a sinus venosus és a pitvar határán lévő **szinuszcsomó (nodus sinuatrialis)** aktivitása szabja meg. Az általa keltett ingerület a pitvari szívizomzaton keresztül terjedve éri el a másodlagos ingerkeltő központot, a **pitvarkamrai csomót (nodus atrioventricularis)**. Itt újragenerálódva az ingerület a pitvar izomzatának kontrahálása után a kamrai izomzat, majd végül a bulbus arteriosus összehúzódását is kiváltja.

Az artériás rendszer

A bulbusból a hasoldalon oralis irányba indul a **hasi** (felszálló) **aorta** (*aorta ascendens*). Belőle minden kopolyúívhöz indul egy-egy **afferens** (odavezető) **kopolyúartéria** (*a. branchialis afferens*), amely oda belépve és végighaladva az íven, minden kopolyúlemezhez ad le egy ágat. A kopolyúlemezékben megtörténő gázcsere követően a kopolyúlemezéből kilépő erek az **afferens** (elvezető) **kopolyúartériába** (*a. branchialis efferens*) lépnek be. Az oldalanként négy-négy elvezető kopolyúartéria a koponyaalapon oldalanként egy-egy **aortagyökérben** egyesül. Utóbbiakat elől és hátul is rövid érszakaszok egy kör alakú képletté zárják. Ebből az artériás körből lépnek ki előrefelé a fej külső és belső verőerei (*a. carotis externa et interna*), hátrafelé pedig a **leszálló aorta** (*aorta descendens*). Ez utóbbiból ered a mellúszókhöz futó **arteria subclavia**, továbbá belőle lép ki szelvényenként egy-egy érpár a vázizomzathoz. Ugyancsak az aorta descendensből ered az **arteria renalis**, vagyis a vese artériás ere, továbbá az abdominalis testüregben lévő zsigeri szerveket ellátó ér, az **arteria coeliaco-mesenterica**. Természetesen a leszálló aorta látja el artériás vérrel az ivarszerveket is, és végül a **farokartériában** (*a. caudalis*) folytatódik (9.10 ábra). A szív vérellátása viszont egyedi, mivel ez a szerv közvetlenül a kopolyúívek felől kap egy visszahajló éren keresztül friss, oxigéndús vért.



9.10 ábra. A pontyfélék keringésének sematikus bemutatása.

A vénás rendszer

A halak vénás rendszere – aszerint, hogy a vénás vér a test melyik feléről származik – két részre bontható: az elülső és a hátsó fővénák gyűjtőterületére. A fej kisebb vénái a belső és a külső **torkolati vénákba** (*v. jugularis interna et externa*) juttatják a vért, amely végül ezen erek összefolyásával kialakuló **elülső fővénákba** (*v. cardinalis anterior*) kerül.

A fejtől caudalisan elhelyezkedő testfél szívtől legtávolabbi vénás ere a **faroktájék felől jövő farokvéna** (*v. caudalis*). Ez a testüregbe belépve négy ágra bomlik: két dorsalis és két ventralis ágra. Az előbbieket a vesék ventralis felszínére térnek, és ott jól láthatóan haladnak előrefelé, mint **hátsó fővénák** (*v. cardinalis posterior*). Az utóbbiak a vese szövetébe hatolnak be, ahol újra kapillárisokra bomlanak, így hozván létre a **vesekapuér-rendszert** (*v. portae renis*). A vesébe mind az a. renalison, mind pedig a v. portae renisen keresztül odakerült vért a **vesevénákon** keresztül a

páros, hátulsó fővéna vezet el a szív felé. Ugyancsak ez az ér gyűjti össze az ivarszervekből és a testfalból származó vénás vért is. A két (elülső és hátulsó) fővénapár a szív fölött egyesül, majd együttesen hozzák létre a szintén páros **Cuvier-féle vezetéket** (**ductus Cuvieri** vagy **v. cardinalis communis**), amely felvéve a **v. subclaviát** végül a **vénás öbölbe** torkollik (9.10 ábra).

Az emésztőrendszerből összeszedődő vénák a **májkapuérben** (**v. portae hepatis**) egyesülnek. A kapuérrendszer erezete a máj szövetében egy másodlagos kapillárisrendszert képez. A májlebenyekből kilépő vért a **májvéna** (**v. hepatica**) szedi össze és viszi közvetlenül a vénás öbölbe. A máj speciális keringési rendszerének funkcionális jelentősége abban áll, hogy a béltraktus felől érkező frissen felszívott anyagokat a kapuérrendszer szinuszaiban át lehet vizsgálni, és a káros vagy mérgező komponenseket még azelőtt lehet hatástalanítani, mielőtt azok más fontos szerveket (pl. idegrendszer) elérnének.

A vér (sanguis)

A halak vére a többi gerinces állathoz viszonyítva nagyon kis mennyiségű. Benne a sejtmaggal rendelkező **vörösvérsejtek** (**erythrocyták**) száma is kevés (2 millió/mm³), bár ezek mérete csaknem kétszer akkora, mint az emberben. A jelentős formagazdagságot mutató **fehérvérsejtek** (**leucocyták**) az immunválasz kialakításában játszanak fontos szerepet. A sejtmaggal nem rendelkező **vérlemezkék** (**thrombocyták**) a véralvadás nélkülözhetetlen elemei. A halak vérsejtjei a koponyalapon lévő csecsemőmirigyben (thymus), az embrionális előveséből fejlődő fejvesében, és a bél kanyarulatai között fekvő lépben (lien) keletkeznek, és elsősorban a lépben, ill. a májban bomlanak le. Fontos megemlíteni, hogy a legtöbb hal vérplazmájában kifejezetten mérgező hatású fehérjék (**ichthyotoxinok**) vannak.

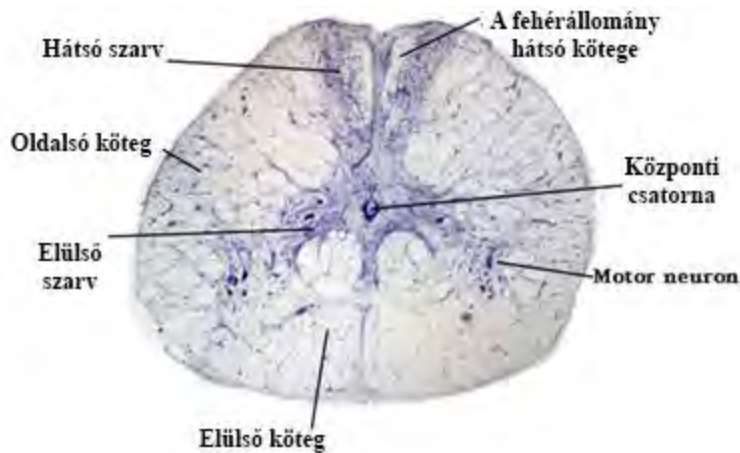
Idegrendszer (systema nervosum)

A halak idegrendszere központi és perifériás részből áll. A központi idegrendszer részei az **agyvelő** (**cerebrum**) és a **gerincvelő** (**medulla spinalis**). A perifériás idegrendszer az agyidegekből, a gerincvelői idegekből, továbbá a hozzájuk tartozó dúcokból és a zsigerek falában lévő idegsejtekből áll.

A gerincvelő (medulla spinalis)

A gerincvelő a csigolyaívek által alkotott **gerinccsatornában** végighúzódnak, fehér színű, egyenletes vastagságú, hengeres test. Szelvényenként egy pár háti, illetve hasi gyökér lép ki belőle. Az előbbi hordozza a **csigolyaközi dúcot** (**ganglion spinale**), ebben találhatóak a periféria felől szenzoros információt szállító idegek sejtteste. Az azonos oldali háti és hasi gyökerek egyesülésével jönnek létre a **gerincvelői idegek** (**nervus spinalis**). A gerincvelő átmetszetének szélén találjuk azokat a fel- és leszálló pályákat, amelyek kapcsolatot teremtenek az agy és a gerincvelő között. Az itt húzódnak idegrostok együttese alkotja a **fehérállományt** (**substantia alba**). Ezzel szemben a centrálisan elhelyezkedő, többé-kevésbé „H” alakú **szürkeállomány** (**substantia grisea**) elsősorban idegsejttesteket (perikaryonokat) tartalmaz. Ezen belül két részt lehet megkülönböztetni: a hátsó és a mellső szarvak területét. Az előbbieket a test felől érkező információkat fogadják, részben elemzik és továbbítják a fehérállományon keresztül az agy felé. Tehát, ezek a szürkeállományú területek tartalmazzák az ún. érző neuronokat. Ezzel szemben a mellső szarvban lévő idegsejtek axonjai képesek kontrakcióra bírni az izomrostokat, ezek tehát a végrehajtó, ún. motoros neuronok. A gerincvelő keresztmetszetének közepén találjuk a **központi csatornát** (**canalis centralis**), amely az agyvelő területén az agykamrák terében folytatódik (9.11

ábra). Ezt az üregrendszert az ide betüremkedő speciális **artériás fonatokból** (**plexus choroideus**) kiszűrődő ún. **agy-gerincvelői folyadék** (**liquor cerebrospinalis**) tölti ki.



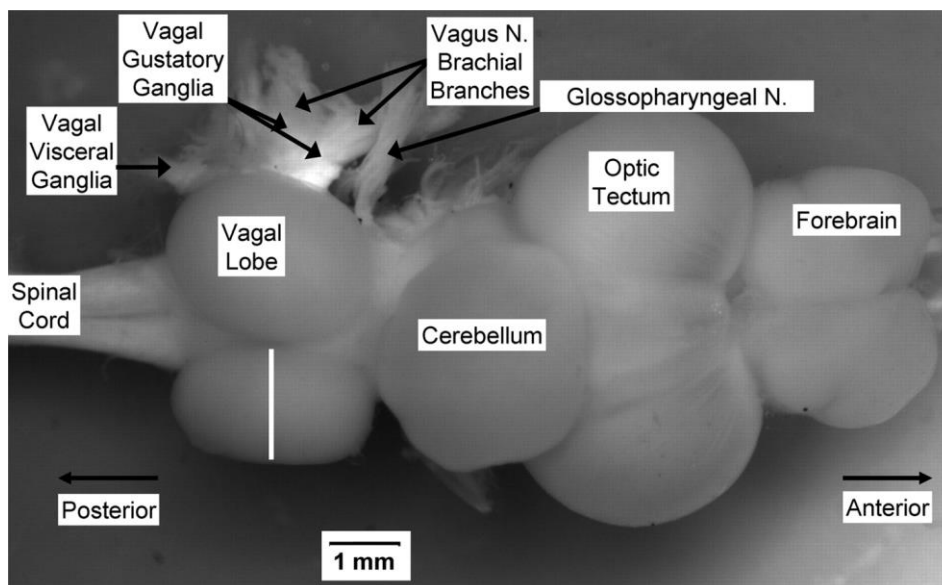
9.11 ábra. Pisztráng gerincvelő keresztmetszet.

A gerincvelő egyik fontos feladata a perifériáról érkező impulzusok továbbítása az agy felé. Az egységesnek tűnő gerincvelő azonban – ahogy azt a belőle szelvényesen kilépő gerincvelői idegek szépen mutatják – funkcionális szempontból szelvényezett szerv: részben az agy felől érkező impulzusok, részben pedig a lokális gerincvelői reflexívek segítségével szabályozza az adott testszelvény működéseit. A gerincvelő halakban az agytól viszonylag független működésre képes szerv. Ha egy pontyban átvágjuk az agyvelőt a gerincvelővel összekötő pályákat, akkor az állat – külső impulzusok hatására – hozzávetőlegesen normális testtartásban képes úszni, vegetatív működései is alig szenvednek zavart.

Egészséges (intact) állatban a periféria felől érkező információk a háti gyökéren belépve, a gerincvelői fehérállományban felfelé futva eléri az agyi központokat (felszálló vagy érzőpályák). Az agy felől érkező utasítások szintén a gerincvelői fehérállományban lefelé haladva (leszálló, mozgatópályák) érik el a megfelelő szelvényt. Ezáltal lehetőség nyílik a gerincvelői (alap)működés modulálására. Általánosságban azt mondhatjuk, hogy az agy főként gátló impulzusokkal szabályozza a gerincvelő működését. Egyes mozgásokat az érzékszervekből érkező ingerek mintájának megfelelően gátol, viszont az aktuálisan adaptív mozgások kivitelezését megengedi.

A nyúltvelő (medulla oblongata)

Az agyvelő caudalis része, amely kapcsolatot teremt a gerincvelő és az agyvelő között. Ezen túlmenően ún. vitális centrumok, azaz a légzést és a keringést szabályozó központok találhatóak benne, továbbá itt találjuk az agyi eredetű mozgató (motoros) utasítások gerincvelő előtti utolsó átkapcsolási központjait is. A **nyúltvelőnek** (**medulla oblongata**) két részét lehet megkülönböztetni: hátsó ún. zárt részt és az előtte fekvő nyílt részt. A **nyúltvelő zárt részének** felépítése a gerincvelőéhez hasonló és folyamatosan megy át a nyílt részbe. Ez utóbbiban a központi csatorna kiszélesedik és fokozatosan dorsalis irányba tolódik el. Ennek következményeképpen alakul ki a **nyúltvelő nyílt részének** ürege, a **negyedik agykamra** (**ventriculus quartus**). Mivel a kamrát fölülről csupán egy vékony hártya fedi, annak üregébe (és így a nyúltvelő ezen szakaszába is) szinte bele lehet látni – emiatt kapja a „nyílt rész” elnevezést (9.12 ábra).



9.12 ábra. A kárász agyának dorsalis nézete.

A nyúltvelői szakaszból lépnek ki az **V–X. agyidegek** kötegei. Ezeknek az agyidegeknek a központjai a feltagoló gerincvelői szürkeállományból alakulnak ki, és hoznak létre érző (sensoros) és végrehajtó (motoros) **agyidegmagvakat** a nyúltvelő területén (9.12 ábra).

Az **V. agyideg (n. trigeminus)** az első (állkapcsi), a **VII. agyideg (n. facialis)** pedig a második (nyelvcsonti) zsigerív idege. Ágaik az adott kopolyúívekből fejlődő szerveket idegezik be, mind érző, mind motoros rostokkal. A **VIII. agyideg (n. statoacusticus)** nem zsigerív eredetű, a belsőfülből származó akusztikus, valamint a helyzetérzékeléssel és egyensúlyozással kapcsolatos információkat szállít a nyúltvelőbe. A **IX. agyideg (n. glossopharyngeus)** a harmadik zsigerív (az első működő kopolyúív) idege, ezen kívül beidegzi a garatot, a nyelvet és a kopolyúüreget. A **X. agyideg (n. vagus)** ágai a negyedik, ötödik és hatodik zsigerívbe (csontoshalakon ezek a 2., 3. és 4. működő kopolyúívek) és a zsigerekbe hatolnak be. Vegetatív ágai innerválják a szívet, az úszóhólyagot és a teljes emésztőtraktust. A IX. és a X. agyideg zsigerek felől érkező érző rostjainak központja a nyúltvelő két oldalán elhelyezkedő, igen terjedelmes **váguslebenyekben (lobi vagales)** található (9.12 ábra).

A kisagy (cerebellum)

A központi idegrendszer legfontosabb mozgáskoordináló része a **kisagy (cerebellum)**. Dorsalis nézetben meglehetősen nagy, enyhén hátrahajló, széles alapú duzzanat a nyúltvelő nyílt része előtt és fölött. Ezt a felemelkedő részt a **kisagy testének (corpus cerebelli)** nevezzük (9.12 ábra), szemben a középagyi kamrába benyomuló páros kitűrődéssel, amelyek a **kisagyi fülecsek**.

A kisagy testébe a gerincvelő felől is érkeznek érző pályák, de a legtöbb rostot az egyensúlyérző területekből kapja, ahol eredendően az oldalvonal-szerv és a belsőfül érzetei integrálódnak. A kisagy mozgató elemei speciálisan gátló neuronok, tehát gerincvelői motoros, végrehajtó neuronokon csak azoknak a közép- és nyúltagi motoros neuronoknak a serkentő hatása érvényesül, amelyeket a kisagy aktuálisan nem gátol.

A kisagy a fenéklakó, növényevő halfajokban egészen kicsi, a gyorsmozgású ragadozóknak viszont igen nagy lehet. Az egyik kisagyfél irtását követően az állat – a kezdeti teljes bénulás feloldódása után – csak az ép kisagyfél felé, körkörös irányban tud úszni. A kisagy teljes irtásakor

a hal nem képes térbeli helyzetét érzékelni, többnyire hassal felfelé fordulva, a víz felszínén görcsös mozdulatokkal vergődik.

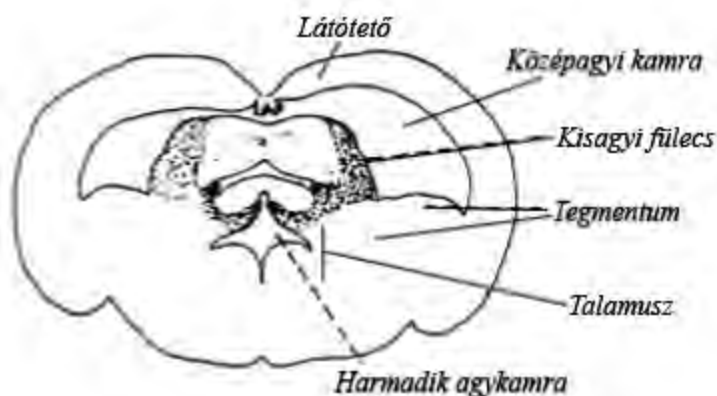
A középagy (mesencephalon)

Ez az agyterület a csontoshalak legfontosabb érző (szenzoros) és mozgató (motoros) központja, egyben az agy legnagyobb tömegű része. A benne lévő üreghez viszonyított helyzet alapján a **középagyat (mesencephalon)** három részre bonthatjuk: a kamra síkja felett elhelyezkedő **középagytetőre (tectum mesencephali)** a lejjebb lévő tegmentumra és az ez alatt található, páros, **agykocsánynak** nevezett részre (**pedunculus cerebri**). A középagy tetején dorsalis nézetben két, félgömb formájú nagy duzzanatot látunk, ezek a **látótetők (tectum opticum)**. Közöttük háromszög alakú, igen vékony hártya feszül ki, ez zárja le a dorsalis oldalon a **középagyi kamrát**, amely a nyúltvelő nyílt részében levő IV. agykamrával van összeköttetésben. A látótető a halak látóanalizátorának legfelsőbbrendű központja. A **II. agyideg**, a **látóideg (n. opticus)** már kereszteződése után érkezik erre a területre, bár nem itt, a középagy területén, hanem a köztiagy ventralis részén lép be az agy állományába (9.13 ábra).

A halak középagya egyben igen fontos mozgáskoordináló centrum is. A tegmentum szürkeállományában egy nagy motoros magvat különítenek el. Megfigyelések szerint a feltételes reflexes mozgássorozatok nagy része halakban középagyi-kisagyi szinten rögzül. E reflexkapcsolatok akkor is megmaradnak, ha az állat közti- és nagyagyát kiirtják. A halakra jellemző, öröklött, motoros reflex a zsákmány vagy ellenség követése. Ez esetben a középagyi mozgató centrumok az állat testét folyamatosan úgy állítják be a térben, hogy annak képe mindig pontosan a retina éleslátásának területére essék.

A középagy ventralis részén található agykocsányok teremtenek kapcsolatot a mesencephalontól oralisan, illetve caudalisan elhelyezkedő agyrészek között.

A középagyból lépnek ki a **III. (n. oculomotorius)**, a **IV. (n. trochlearis)** és a **VI. (n. abducens) agyidegek**, amelyek a szemgolyót mozgató izmokat idegzik be.



9.13 ábra. A középagy frontalis metszete.

A köztiagy (diencephalon)

A meglehetősen fejletlen **köztiagy (diencephalon)** dorsalis nézetben gyakorlatilag nem is látszik, lateralis és ventralis oldalról azonban jól felismerhető képlet. Elülső határát ventralis nézetben a látóideg kereszteződése adja. A köztiagy funkcionális szempontból vertikálisan három részre osztható: a dorsalis oldalon lévő **epitalamuszra (epithalamus)**, a centrális helyzetű

talamuszra (**thalamus**) és a ventralis részen elhelyezkedő **hipotalamuszra** (**hypothalamus**). A köztiagy ürege a **III. agykamra**, amely a talamusz területén helyezkedik el. Az epitalamuszhoz kapcsolódó endokrin szerv a **tobozmirigy** (**corpus pineale** vagy **epiphysis**). Az epitalamuszba számos rost fut be a nagyagy felől. Ezek a szaglással és ezen keresztül a táplálkozási és vándorlási mechanizmusokkal kapcsolatos információkat juttatnak a köztiagyba. Ezzel szemben a talamusz több magcsoportját megvizsgálva kiderült, hogy sem szagló, sem tapintó, sem halló afferenciációt (bemenetet) nem kap. A halakban elsősorban a mozgás szabályozásában vesz részt.

A hipotalamusz területén, a III. agykamra alatti részben főleg **neuroszekréción sejt**ek alkotta idegmagvak vannak, amelyekből a szekrétumot szállító rostok két irányba tarthatnak. Az ún. **kissejtes** (**parvocellularis**) **magvakból** induló axonokon át jutnak el a **neuroszekrétumok** az **agyalapi mirigy** (**hipofízis** vagy **hypophysis**) elülső lebenyében lévő célsejtekhez, ahol az ott termelődő hormonok felszabadulását serkentik. A hipotalamusz tehát ezeknek a felszabadító (releasing) hormonoknak a segítségével képes szabályozni az agyalapi mirigy hormonszekréciónját. Fontos megemlíteni, hogy a halakban – a többi gerincesben tapasztaltakkal ellentétben – a hipotalamusz sejtjeiből felszabaduló releasing hormonok közvetlenül érik el célsejtjeiket az **adenohipofízisben**, nem pedig a keringési rendszer közvetítésével. Ugyanakkor a hipotalamusz **nagysejtes** (**magnocellularis**) **magvaiban** termelődő hormonok az axontranszport révén az agyalapi mirigy hátulsó részébe, azaz a **neurohipofízisbe** kerülnek.

Ezen túlmenően a hipotalamusz területére a nagyagy felől szaglórastok, míg a szemgolyó felől látórostok érkeznek. Ez az agyterület a végső állomása az ízézésnek és csaknem valamennyi zsigeri érző információnak is. Azt mondhatjuk tehát, hogy a köztiagyban számos vegetatív és igen sok szomatikus érzet integrálódik, a pályák nagy többsége a halak idegrendszerében itt végződik. A hipotalamuszban leszálló, mozgató pályákon keresztül a táplálkozási, az érrendszeri, a légzési és a nemi működések vezérlése történik. Sok adat szól amellett, hogy a társas viselkedés reflexorai is köztiagyi szinten rögzülnek a halakban.

Az előagy (telencephalon)

A halak esetében ez a terület az agy legkisebb része. Mindössze két kis tojásdad testecske alkotja a **nagyagy** (**előagy**, **telencephalon**) "féltekéit" (**hemispherium**). A féltekék felszíne nem sima, hanem kisebb duzzanatok figyelhetők meg rajta. A nagyagy idege az első agyideg, a **szaglóideg** (**n. olfactorius**). A **szaglóhámból** érkező ingerület finom axonkötegeken át érkezik az orrüreg mögött levő, gömb alakú **szaglóhagymába**. Az ingerület itt másodlagos szaglórastokra kapcsolódik át. A szaglóhagymából kilépő másodlagos neuronok axonkötege, a tulajdonképpeni szaglóideg, a telencephalon elülső-alsó (anterobasalis) részébe fut. A funkcionális vizsgálatok szerint a halak telencephalonja elsősorban szaglóanalizátor, de lehet szerepe a társas magatartásformák szabályozásában és a feltételes reflexek rögzülésében is. A tanult reakciók – és több öröklött reflextevékenység – nagyagyirtás után ugyan nem esnek ki, de nehezen hívhatók elő, vagyis az operált állat sokkal kisebb intenzitással végzi ezeket a tevékenységeket. Mindezek alapján úgy tűnik, hogy az előagy halak esetében egy aktiváló (facilitáló) rendszer, amely az öröklött és szerzett cselekvésformákat stimulálja.

A csontoshalak előagya – a többi gerincestől eltérően – kifordulással (**eversio**) jön létre. Az elülső agyhólyag dorsalis fala először oldalirányba, majd lefelé fordul/növekszik. Ennek eredményeképpen az agyhólyag ürege T alakúvá válik, és az üreg felső része (a T vízszintes szára) fölötti kamrafal gyakorlatilag idegsejtmentes lemezzé vékonyodik.

Agyburkok (meninges)

A teljes központi idegrendszert egy vékony, két lemezből álló burokrendszer veszi körül. Ennek funkciója egyrészt a védelem, másrészt az idegrendszer homeosztázisának biztosítása.

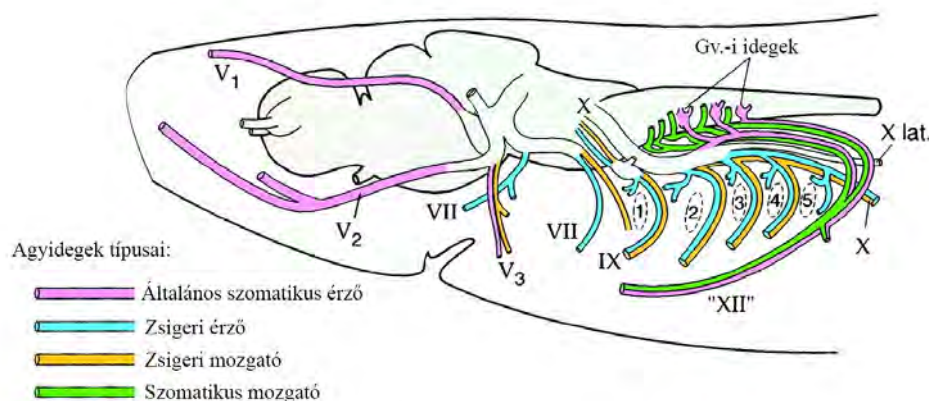
Mind a gerincvelő, mind pedig az agy felszínét egy erekben igen gazdag, általában pigmentált lemez, az egyszerű (**primitív**) **agyhártya** (**meninx primitiva**) borítja. A benne futó erek belépnek az idegszövetbe, ez biztosítja tehát közvetlenül a központi idegrendszer oxigén- és tápanyagellátását, illetve a salakanyagok elszállítását. Ebből a lemezből tűrődnek be a III. és a IV. agykamra terébe is azok az **érfonatok**, amelyek az agyfolyadék termeléséért felelősek. A kamrai rendszert átöblítő folyadék azután a vénás keringésbe kerül vissza.

A központi idegrendszer másik, távolabb elhelyezkedő hártyája tulajdonképpen az idegszövetet körülvevő csontos elemek erős kötőszövetes rétegének, a csonthártyának (a gerinccsatorna területén: **endorachis**, a koponya esetében: **endocranium**) felel meg. Az eddig említett két lemez közötti tágas üreget egy laza szerkezetű, zsíros szövet tölti ki, ez biztosítja a központi idegrendszer mechanikai védelmét.

A környéki idegrendszer

A halak esetében a környéki idegrendszerhez a 10 pár agyideg, a gerincvelői idegek, ezek egyre finomabb elágazódása és az ezekhez tartozó dúcok tartoznak, kiegészítve a vegetatív idegrendszer elemeivel és dúcaival (9.14 ábra).

Az agyidegek leírása megtalálható a bevezető (7.) fejezetben, a gerincvelői idegek rövid jellemzése megtörtént a gerincvelőt bemutató részben. Mindkét esetben megemlítésre kerültek azok a vegetatív funkciók, amelyek a kétféle típus egyes elemeihez köthetők.



9.14 ábra. Az agyidegek (római számokkal jelölve) helyzete és típusaik a halakban. Az arab számok a kopolyúréseket jelölik.

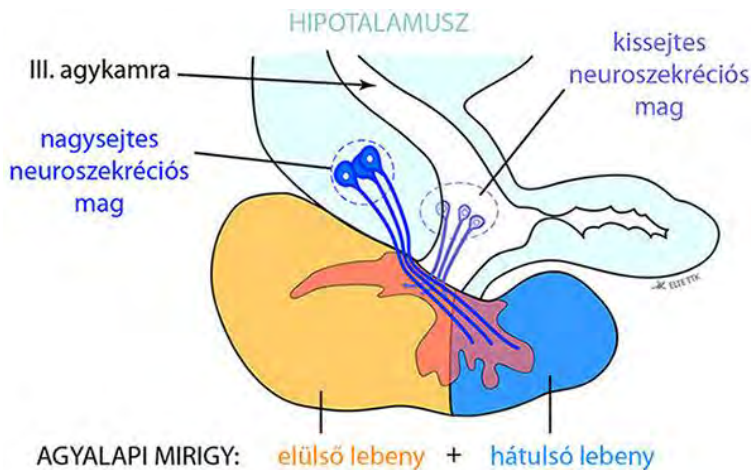
A neuroendokrin szabályozás

A hipotalamusz-hipofízis rendszer

Éppen úgy, mint a többi gerinces esetében, halaknál is a hipotalamusz-hipofízis rendszer az állat neuroendokrin rendszerének központja.

Az **agyalapi mirigy** (**hypophysis cerebri**) eredetét tekintve két fő részre lehet bontani: az adenohipofízisre („mirigyes terület”) és a neurohipofízisre („idegi rész”). Az **adenohipofízis** a stomodeum egy jól körülhatárolható részéből, a **hipofízis-placodból** fejlődik, tehát három eredetű.

Ez egy kitűrődést hoz létre (ún. **Rathke-tasak**), amely lefűződik a stomodeumról, és felfelé vándorolva a diencephalon alsó részéhez kapcsolódik. Később két lebenyre (elülső és középső lebeny) tagolódik. Az adenohipofízissal szemben a **neurohipofízis** idegi eredetű, axonvégződéseket tartalmazó **neurohaemalis szerv**, ahol a hipotalamusz által termelt hormonok közvetlenül a vérbe ürülhetnek. Ez egyben a hipofízis hátsó lebenye (9.15 ábra).



9.15 ábra. A köztiagy alsó részének és a hozzá kapcsolódó agyalapi mirigynek mediansagittalis hosszmeteszete.

Az adenohipofízis serkentő (troph-) hormonokat termel. Ezeknek a keringésbe szekretált fehérjéknek a célpontjai elsősorban a szervezetben elhelyezkedő (perifériás) endokrin mirigyek lesznek. Általában hat klasszikus, más belső elválasztású mirigy hormonszintézisét és szekrécióját stimuláló hormont szokás említeni.

- 1) **Növekedést serkentő hormon (somatotroph hormon – STH)**. Közvetlen és közvetett úton a teljes szervezet anyagcseréjét szabályozza. Hiánya kis testméretet, túltermelődése óriásnövést okoz.
- 2) **Pajzsmirigyserkentő hormon (thyreoidea-stimuláló hormon – TSH)**. A pajzsmirigy hormontermelését és -ürítését fokozza.
- 3) **Mellékvesekéreg serkentő hormon (adrenocorticotroph hormon – ACTH)**. Értelemszerűen a mellékvesekéreg – vagy az annak megfelelő sejtek – szteroid hormon termelését és felszabadulását fokozza.
- 4) **Tüszőérést serkentő hormon (folliculus-stimuláló hormon – FSH)**. A petesejt fejlődését és érését, a szikanyag képződését és a peteburok szintézisét serkenti.
- 5) **Sárgatest serkentő hormon (luteinizáló hormon – LH)**. Bár megléte a halakban bizonyított, pontos szerepe még nincs tisztázva.
- 6) **Tejelhváasztást serkentő hormon (lactotroph hormon – LTH)**. Halakban természetesen nem a tejelhváasztást serkenti, hanem a kopolyúk ionocitáira hatva a víz- és ionháztartást szabályozza.

Az adenohipofízis középső lebenyében termelődik a **melanocita stimuláló hormon (MSH)**. Hatására a színsejtekben a melaninszemcsék egyenletesen szétoszlanak, ezáltal az állat színe sötétebb lesz.

A neurohipofízis, vagyis az agyalapi mirigy hátsó lebenye az a terület, ahol a hipotalamusz magnocelluláris magvaiban lévő idegsejttestekben megszintetizálódó fehérjetermészetű hormonok az axonokon keresztül történő transzportjukat követően a keringésbe juthatnak. Az

ilyen szerveket, ahol az idegrendszer elemei szoros funkcionális kapcsolatba kerülnek a keringési rendszerrel, neurohaemalis szerveknek nevezzük. Itt többféle hormon szabadul fel, köztük a vízháztartásban fontos szerepet játszó **antidiuretikus hormon (ADH)** is.

A hipofízis hormontermelését és –kibocsátását a fentebb bemutatott módon a hipotalamusz kontrollálja. Természetesen a hipotalamusz nem önhatalmúlag, hanem más idegrendszeri területektől kapott impulzusoknak, illetve a keringési rendszerben lévő hormonok szintjének (feedback) megfelelően szabályozza az adenohipofízis működését, illetve a neurohipofízisből történő hormonkibocsátást. Ezáltal teremtődik meg a hormonális és az idegrendszeri szabályozás összehangoltsága, azaz a **neuroendokrin kontroll**.

Epitalamusz-tobozmirigy rendszer

Korlátozott mértékben, de ugyanez igaz az epitalamusz-tobozmirigy rendszerre is. A **tobozmirigy (corpus pineale)** által termelt hormon, a **melatonin** az MSH antagonistájaként a színsejtekben a melaninszemcsék sejtmag körüli koncentrációját idézi elő, ami az állat színének elhalványodásához, kivilágosodásához vezet. A melatonin hormonnak jelentős szerepe van az állatok nap- és évszakos ritmusának kialakításában, és ezáltal szexuális aktivitásuk szabályozásában. Ezeket a funkcióit az epitalamuszon keresztül kapott idegrendszeri információk függvényében tudja csak a tobozmirigy megvalósítani.

Urofízis

A halak központi idegrendszerének területén nemcsak a diencephalonhoz, hanem a gerincvelő caudalis végéhez is kapcsolódnak neuroszekréciós idegsejtek. Axonjaik az **urofízisben (urophysis)** végződnek, ami szintén egy **neurohaemalis szerv**. Az itt felszabaduló hormonok a víz- és ionháztartás szabályozásában töltenek be fontos szerepet.

A perifériás endokrin szervek

Ezek azok a belső elválasztású mirigyekként funkcionáló szervek, amelyek a testben helyezkednek el (9.16 ábra).

A **pajzsmirigy (glandula thyreoidea)** embrionális korban a ventralis garathám kitűrődéseiből fejlődik. Valamennyi gerinces állattal szemben a halakban nem alkot makroszkóposan is felismerhető, kompakt szervet. A kopoltyúartériák, a felszálló aorta és a fejvesék területén szétszórt, apró, csak mikroszkópos metszeteken megtalálható **mirigyvégkamrák (folliculus)** alkotják. Hormonjai – mint a többi gerinces állatban is – a jódot tartalmazó a **tiroxin** és **trijódtironin**. Jelenlétük nélkülözhetetlen a normális metabolizmushoz és fehérjeszintézishez. Hiányukban az egyedfejlődés, a növekedés megáll és az állatok retardáltak lesznek.

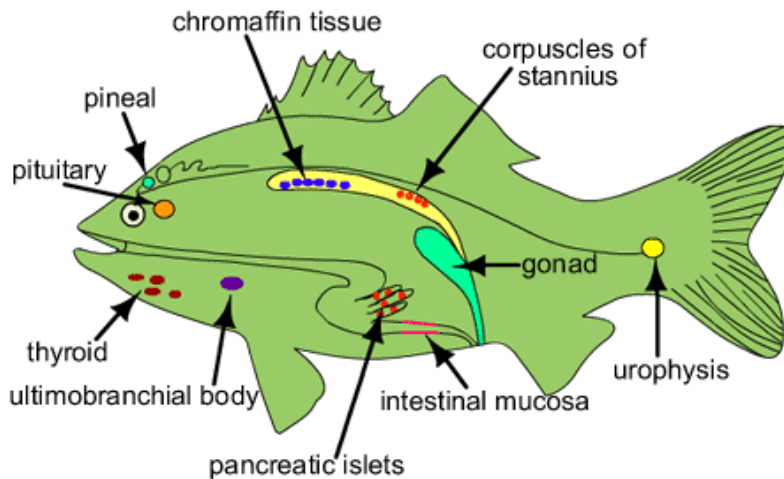
A **mellékpajzsmirigy (glandula parathyreoidea)** halakban nem alakul ki.

A „**mellékvese**” (**glandula suprarenalis**) sem kompakt szerv a halakban, hanem a vese szövetébe ágyazódott, apró sejtcsoportokból áll. E sejtcsoportok közül egyesek (az **adrenalis sejtek**) a fejlettebb gerincesek mellékvese velőállományának, mások (az **interrenalis sejtek**) pedig a kéregállományának megfelelő működést fejtenek ki. Az adrenalis sejtek által termelt egyik hatóanyag az **adrenalin**. Növeli a vérnyomást és szerepe van a vér glükóz-koncentrációjának szabályozásában. Az interrenalis sejtek szteránvázas hormonokat szintetizálnak. Ezek a szénhidrát-anyagcserét (**kortikoszteron**), valamint a só- és vízháztartást (**aldoszteron**) szabályozzák. Ugyancsak a vesék területén található a **Stannius-féle testek**, amelyek a magasabbrendű gerincesek calcitoninjához hasonló hatású, azaz a vér Ca^{2+} -szintjét csökkentő hormont termelnek.

Az **ultimobranchialis test** – mint a neve is utal rá – az utolsó kopoltyútasak falából fejlődik. Szekréta részét vesz a halak ionforgalmának – elsősorban a vér Ca^{2+} -ion szintjének – szabályozásában.

A hasnyálmirigy belső elválasztású részei, az ún. **Langerhans-féle szigetek** sejtjei a vércukorszintet csökkentő **inzulint** és az ezzel ellentétes hatású **glukagont** termelik.

Az **ivarmirigyek** (**gonad**) szteránvázas nemi hormonokat (**androgéneket** és **ösztrogéneket**) termelnek. Hatásuk megegyezik a magasabbrendű gerincesek esetében tapasztaltakkal: meghatározzák az ivarszervek fejlődését, a másodlagos nemi jelleget (ha van) és befolyásolják a szexuális viselkedést.

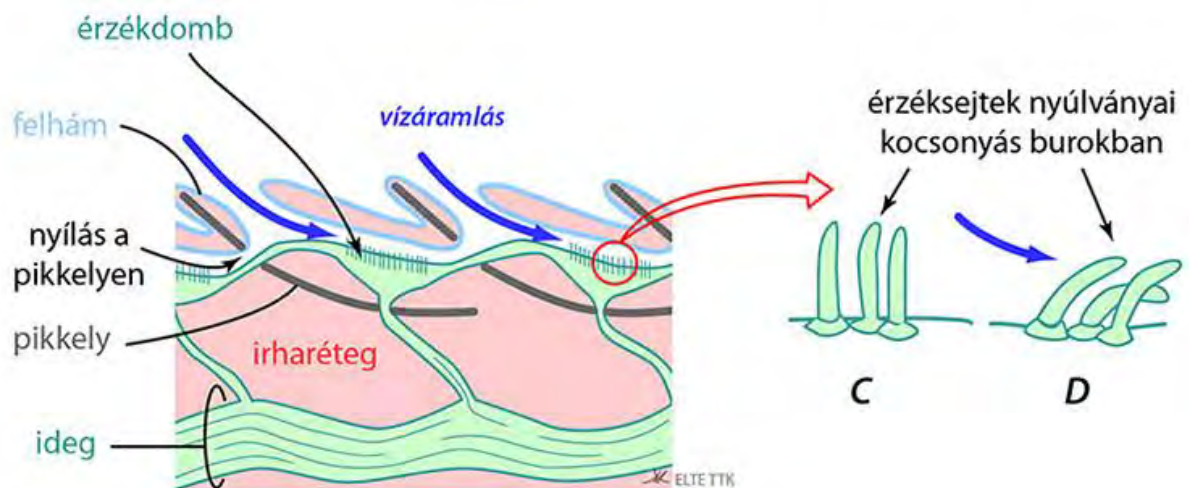


9.16 ábra. A belső elválasztású mirigyek elhelyezkedése a halakban.

Érzékszervek (organa sensuum)

A halak esetében a bőrben lévő tapintó érzékszerveknek igen nagy a jelentőségük, ugyanis nemcsak a testfelületüket közvetlenül érintő, hanem a távolabbi ingerforrás jelenlétét is képesek érzékelni (pl. a vízben terjedő rezgések révén). Ez utóbbi, ún. távolsági érzékelés miatt a mechanoreceptorok a halak térbeli tájékozódásának is igen fontos szervei. A mechanoreceptorok a test felületén közel egyforma sűrűséggel elszórt érzékszervekből állnak, csak az úszók és a testnyílások környékén, illetve a bajuszokon fordulnak elő még inkább koncentráltan.

Az **oldalvonal-szerv** a vízben élő gerincesek jellegzetes érzékszerve, mely a fej, a törzs és a farok területén végighúzódnó "vonal"-ként látható (9.17 ábra). A víz áramlását és a vízben terjedő rezgéseket érzékeli. Az érzékszervek a mélybe süllyednek, a betűződött rész a testfelszínnel közlekedő, hosszanti csőszerű szervvé záródik. A cső belsejében húzódnó csatornát kocsonyás anyag tölti ki. A kis dombokon ülő érzékszervek csúcsi felszínéről eredő nyúlványok ebbe ágyazódnak bele. A környező víz nyomásváltozásai a pikkelyeken nyíló és az oldalvonal-szervekbe torkolló kis mellékcsatornák útján deformálják a csőben levő nyálkát és ezzel együtt ingerlik az érzékszerveket. Az ingerület a **n. lateralis** keresztül szállítódik be a nyúltvelőbe. A víz áramlásának érzékelése fontos a halak életében. Sötétben vagy zavaros vízben élő halakban az oldalvonal-szerv a térbeli tájékozódás kiemelkedően fontos szerve. A megvakított halak életműködése, tájékozódása, fajtársaik és ellenségeik felismerése alig szenved zavart, míg azok az állatok, amelyek oldalvonal-szervét kiirtották, ez irányú képességeiket szinte teljesen elvesztik és néhány nap után elpusztulnak.

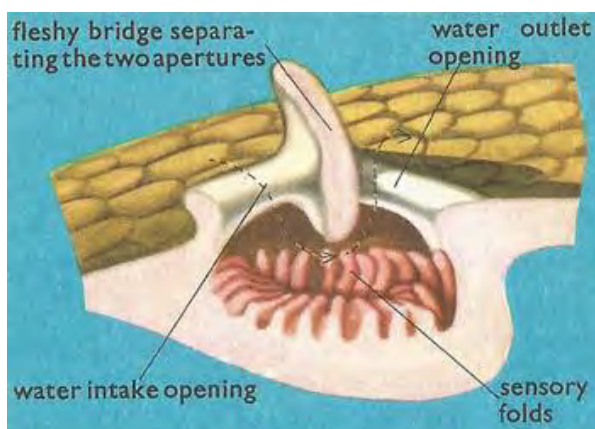


9.17 ábra. Az oldalvonal-szerv hosszmetsete.

A halak kemoreceptorait, a szárazföldi gerincesekkel ellentétben, nem lehet szó szerint ízérző és szaglószervekre különíteni, ugyanis mindkét esetben a vízben oldott vegyületek érzékeléséről van szó. A halak esetében a felosztás alapja az ingerforrás távolsága. Ennek értelmében kontakt (ízérző) és távolsági (szagló) érzékszervekről beszélünk.

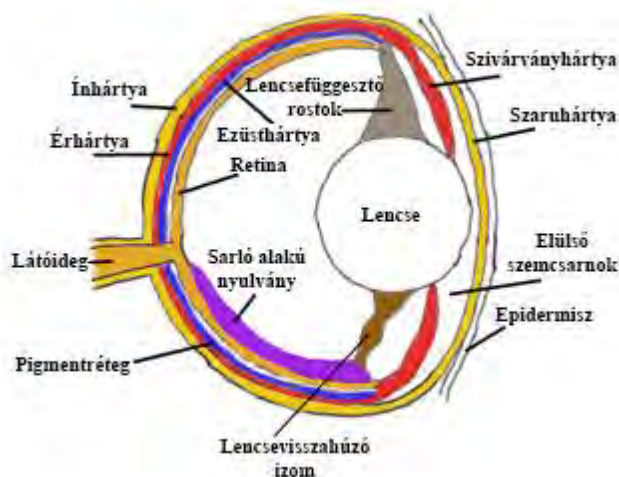
A kontakt receptorok a teljes testfelületen megtalálhatók, bár többségük a szájníylás környékén, a bajuszokon, a száj- és a garatüregben, továbbá az úszókon koncentrálódik. Ezek a kemoreceptorok kis, gyöngyhagyma alakú képletek, melyek érzékelő- és támasztősejtekből állnak. Az ízekkel kapcsolatos vegyi ingereken kívül hőmérséklet-változásra is érzékenyek.

A távolsági kemoreceptor, vagyis a szaglószerv, az áramló víz által szállított vegyületek jelenlétét érzékeli. Az érzéksejtek az ornyálkahártyában vannak, felületüket nyálkaréteg fedi. A szaganyagok először ebben oldódnak, majd utána közvetlenül kapcsolódnak a szaglősejtek membránjaiban levő receptormolekulákhoz. A halak orrürege, a magasabbrendű gerincesekével ellentétben, nem közlekedik a szájüreggel. Tulajdonképpen egy be- és egy kimeneteli nyílással bír, vakon végződő gödör, amelynek a belső felületét redők növelik. Az orrgödör fölé emelkedő, kis, billentyűszerű bőrkettőzet a hal úszásakor a vizet az orrgödörbe tereli, így a víz folyamatosan átöblíti a szaglőhámmal borított területet (9.18 ábra).



9.18 ábra. A hal szaglőszervének hosszmetsete.

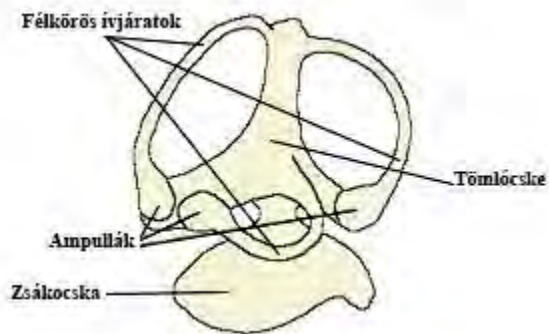
A halak látószerve a **szemgolyó (bulbus oculi)**, amelynek felépítése a gerinces sémát követi, ezért itt csak azokat a struktúrákat említjük meg, amelyek a „Gerincesek alapvető tulajdonságai” fejezetben említett alapszabástól eltérnek, illetve azok megértéséhez fontosak (9.19 ábra). Fala három rétegből tevődik össze, benne ezen rétegek származékait, továbbá a fókusz-távolságát változtatni nem tudó szemlencsét, valamint az üvegtestet találjuk. A szem legkülső rétege a **rostos réteg (tunica fibrosa bulbi)**. Ennek elülső, átlátszó része a **szaruhártya (cornea)** és a hátsó, fehéres része az **ínhártya (sclera)**. Azínhártya felszínén tapadnak a szemmozgató izmok, hátsó területéről lép ki a **látóideg (n. opticus)**. Itt lépnek át továbbá a szemgolyó erei és a **közös szemmozgató idegek (n. oculomotorius)** a szem belső simaizmaikat működtető vegetatív rostjai. Az **érhártya (tunica vasculosa bulbi)** a rostos réteg alatt helyezkedik el. Nevének megfelelően erekkel dúsan átszőtt lemez. A szemlencse felé eső szakasza megvastagodik, és a **sugártestet** alkotja – erről erednek a lencsét felfüggesztő rostok. Ugyancsak az érhártya származéka a halak legfontosabb távolságalkalmazkodási, azaz akkomodációs szerve, a **sarló alakú nyulvány**. Ennek csúcsa a lencséhez, alapi része pedig az érhártyához kapcsolódik. A benne lévő izomrostok kontrakciójakor a lencsét hátrafelé mozdítja el, aminek következtében a távolabbi tárgyak képe fog élesen vetülni a hal retinájára. Nyugalmi állapotban, a többi gerinccsel ellentétben, a lencse közellátásra van beállítva (a vízben a látótávolság kisebb, mint a légtérben). Az érhártya elülső része a pigmentált **szivárványhártya (iris)**. Ez kerek lyukat zár közre (**pupilla**), melynek átmérője halakban csak kismértékben változtatható. Az érhártya halakra jellemző, speciális része az **ezüsthártya (argentea)**, amely mint egy tükör, a beeső fényt visszaveri az ideghártya érzéksejtjeire. Az **ideghártya (retina)** a szemgolyó legbelső rétege, amelyben a fényérzékeny elemek, a pálcikák és csapok vannak. A pálcikák és csapok érzékelő része a fénybelépéssel ellentétben, tehát az ezüsthártya felé fordul (**inverz szem**). A halak közelre jól látnak és színeket is képesek megkülönböztetni. Mivel szemeik a fej két oldalán helyezkednek el, látótereik alig vagy egyáltalán nem fedik egymást, térlátásuk nincsen. Szemeik külön is mozgathatók.



9.19 ábra. A halszem mediansagittalis metszete.

A halakban a **halló-egyensúlyérző szervet** a más gerincesekhez képest még fejletlen **csontos** és a benne található **hártyás labirintus** alkotja. A szerv elsősorban a térbeli orientáció szerve, és minden bizonnyal az igen hasonló sejtes szerkezetű oldalvonal-szerv feji részéből származtatható. A hártyás labirintus központi üregei a **zsákocska (sacculus)** és a **tömlőcske (utrículus)**. Az ezekben lévő receptormezők helyzetérzékelő szervek. Az utriculusból lép ki a három, egymásra merőleges

elhelyezkedésű félkörös ívjárat (ductus semicircularis), amelyek viszont szöggyorsulási receptorok (9.20 ábra). Ezek segítségével érzékeli az állat a fejének, ill. a testének a tér bármilyen irányába történő váratlan elmozdulását. A belsőfül akusztikus része és ezzel együtt a hangérzékelés halakban fejletlen. A vízben terjedő rezgések a testfalon keresztül jutnak el az úszóhólyagig, amely rezonátortérként viselkedik. Innen a felerősített rezgések az ún. Weber-féle csontok közvetítésével érik el a hallószervet. A belsőfülből kiinduló ingerület a VIII. agyidegen (n. statoacusticus) keresztül jut a nyúltvelő nyílt részébe. A kísérletek tanúsága szerint a halak a 340–13 000 Hz-ig terjedő hangrezgéseket is képesek érzékelni, bár specializált akusztikus receptorterület nem ismeretes a belsőfülben.



9.20 ábra. A belsőfül hártós labirintusának részei.

Fogalomtár

adenohipofízis	csigolyaközi dúc (ganglion spinale)
adrenalin	csillós tölcser
agyalapi mirigy v. hipofízis (hypophysis cerebri)	egyvértörű keringési rendszer
agy-gerincvelői folyadék (liquor cerebrospinalis)	ellenáramlás elve
agyideg	elővese (pronephros)
látóideg (n. opticus)	elsődleges húgyvezető
közös szemmozgató ideg (n. oculomotorius)	endocranium
szaglóideg (n. olfactorius)	endorachis
n. abducens	epe
n. facialis	epehólyag (vesica fellea)
n. glossopharyngeus	epicardium
n. lateralis	epifízis (epiphysis)
n. statoacusticus	epitalamusz (epithalamus)
n. trigeminus	érfonat
n. trochlearis	érhártya (tunica vasculosa bulbi)
n. vagus	sarló alakú nyúlvány
agyidegmagvak	eversio
agykamra	excretio
középagyi agykamra	ezüsthártya (argentea)
negyedik agykamra (ventriculus quartus)	fehérállomány (substantia alba)
agykocsány (pedunculus cerebri)	fehérvérsejt (leucocyta)
agyvelő (cerebrum)	felhám (epidermis)
alfelnyílás	antibakteriális váladék
anális papilla	bunkósejt
aorta	el nem szarusodó laphám
hasi / felszálló aorta (aorta ventralis / ascendens)	fungicid váladék
leszálló aorta (aorta descendens)	kehelysejt
aortagyökér	félkörös ívjárat (ductus semicircularis)
aortahagyma (bulbus arteriosus)	garat (pharynx)
Archimedes-elv	garatcsont
arteria	garatfog
a. carotis externa et interna	gázcsere (respiratio)
a. coeliaco-mesenterica	gerincvelő (medulla spinalis)
a. subclavia	gerincvelői ideg (nervus spinalis)
arteriola	gerinccsatorna
artéria (arteria)	gynogenesis
afferens kopolyúartéria (a. branchialis aff.)	halló-egyensúlyérző szerv
efferens kopolyúartéria (a. branchialis eff.)	hasnyálmirigy (pancreas)
farkartéria (a. caudalis)	hemispherium
veseartéria (arteria renalis)	here (testis)
artériás fonat (plexus choroideus)	herecsatorna
belsőfü	hipofízis-placod
bognártüske	hipotalamusz (hypothalamus)
Bowman-tok	hormonok
bőralja (subcutis)	aldoszteron
bőrlégzés	androgének
branchiostegalis membrán	antidiuretikus hormon (ADH)
Cuvier-féle vezeték	glukagon
(ductus Cuvieri / v. cardinalis communis)	inzulin
	kortikoszteron

növekedést serkentő hormon (somatotroph hormon – STH)	labirintus, hártvás
melanocita stimuláló hormon (MSH)	Langerhans-féle szigetek
melatonin	látótető (tectum opticum)
pajzsmirigyserkentő hormon (thyreoidea-stimuláló hormon – TSH)	légvezeték (ductus pneumaticus)
sárgatest serkentő hormon (luteinizáló hormon – LH)	légzőhám
tejválasztást serkentő hormon (lactotroph hormon – LTH)	máj (hepar)
tiroxin	mellékpajzsmirigy (glandula parathyreoidea)
trijódtironin	„mellékvese” (glandula suprarenalis)
tüszőérést serkentő hormon (folliculus-stimuláló hormon – FSH)	adrenalis sejtek
ichthyotoxin	interrenalis sejtek
ideghártya (retina)	mellékvesekéreg serkentő hormon (adrenocorticotroph hormon – ACTH)
ikrarakó (ovipar)	mirigyvégkamra (folliculus)
ínhártya (sclera)	nagyagy v. előagy (telencephalon)
inverz szem	nagysejtes (magnocellularis) magvak
ionocyta	neuroendokrin kontroll
irha (cutis)	neurohaemalis szerv
ivarmirigy (gonad)	neurohipofízis
izomszelvény (myomer)	neuroszekréciós sejtek
izomzat	neuroszekrétrum
epaxialis izomzat	nyúltvelő (medulla oblongata)
hypaxialis izomzat	nyúltvelő nyílt része
contractio	nyúltvelő zárt része
relaxatio	oldalvonal-szerv
kamra (ventriculus)	ondóvezető (ductus deferens)
kapuér	opistonephros
májkapuér (v. portae hepatis)	orrgödör
vesekapuér-rendszer (v. portae renis)	ozmoreguláció
kemoreceptor	őscsigolyanyél (gononephrotom)
keratinocita	ősvese (mesonephros)
kisagy (cerebellum)	ösztrogének
kisagy teste (corpus cerebelli)	pajzsmirigy (glandula thyreoidea)
kisagyi fülecs	petefészek (ovarium)
kissejtes (parvocellularis) magvak	pikkely
kopoltyú (branchia)	pikkelytasak
kopoltyúfedő (operculum)	pitvar (atrium)
kopoltyúlemez	pontykő
kopoltyúlemezke	preabdominalis üreg
kopoltyúrés	primitív agyhártya (meninx primitiva)
kopoltyúüreg	pupilla
kötőszövetes sövény (septum)	Rathke-tasak
középagy (mesencephalon)	retroperitonealis szerv
középagytető (tectum mesencephali)	rostos réteg (tunica fibrosa bulbi)
középbél (intestinum)	savóshártya-kettőzet
közös epevezeték (ductus coledochus)	septum transversum
központi csatorna (canalis centralis)	Stannius-féle testek
köztiagy (diencephalon)	sugártest
labirintus, csontos	szaglóhagyma
	szaglóhám
	szaruhártya (cornea)
	szemgolyó (bulbus oculi)
	színsejt (chromatophora)

szinusz (sinus)	úszóhólyag vezeték (ductus pneumaticus)
szív (cor)	utóbél
ingerképző (pacemaker) központ	váguszlebenyek (lobi vagales)
myocardium	vastagbél (colon)
pitvarkamrai csomó (nodus atrioventricularis)	vese (ren)
szinuszcsomó (nodus sinuatrialis)	vesetelep (gonotom)
szívbelhártya (endocardium)	vesetestecske (corpusculum renale)
vénás öböl (sinus venosus)	vesevéna (v. renalis)
zsebes billentyű (valvulae semilunares)	végbél (rectum)
szív izomzat	véna / vénák (vena / venae)
szívárványhártya (iris)	elülső fővéna (v. cardinalis anterior)
szívburok (pericardium)	farokvéna (v. caudalis)
szívburok üreg / pericardialis üreg	hátsó fővéna (v. cardinalis posterior)
(sinus pericardialis)	májvéna (v. hepatica)
szöggyorsulási receptor	torkolati véna (v. jugularis)
szürkeállomány (substantia grisea)	v. subclavia
talamusz (thalamus)	vérlemezke (thrombocyta)
tápláló (nutritiv) sejtek	vízcsere (ventillatio)
tobozmirigy (corpus pineale)	vörösvérsejt (erythrocyta)
tömlőcske (utrículus)	Weber-féle csontok
ultimobranhialis test	Wolff-cső
ultrafiltrátum	zigóta
urofízis (urophysis)	zsákocská (sacculus)
úszóhólyag (vesica natatoria)	

10. A madarak (*Aves*)

Bevezetés

A nagy fajszerű és gyakorlatilag mindenhol megtalálható madarak több szempontból is óriási jelentőséggel bírnak. A csaknem tízezer faj több mint fele vonuló. A madárvonulás Európában kb. 5 milliárd, összesen kb. 50 milliárd egyedet érint. Ez a tömeg már számottevő a Föld biomaszá-áramlásában, ezért a Gaia-elméletbe is beépítették. A vonuló fajok közegészségügyi szempontok miatt is érdekesek. Terjeszthetnek különböző betegségeket, amelyek részben a helyi állatvilágra, gazdaságilag fontos fajokra, esetleg az emberre is veszélyesek lehetnek (Q-láz, USUTU, nyugat-nílusi láz, madárinfluenza). A vadonélő madarak szerepe gazdasági szempontokból is fontos lehet, manapság elsősorban mezőgazdasági kártevőként. A seregélyek vagy különböző afrikai pintyek teljesen tönkretelhetik egy-egy területen a termést, az őszi vetés megerősödése előtt a libák legelése is komoly károkat okozhat. A vadászat, mint élelemszerzés jelentősége egyre kisebb, de a sportvadászat helyenként komoly gazdasági tényező. Az ember számára a házasított (domesztikált) fajok – főleg a baromfi, kisebb mértékben a többi faj – szerepe az élelmezésben meghatározó jelentőségű.

Szervezettani bemutatásuk

A madaraknak több mint 9000 faja él a Földön. Megjelenésükben sokkal egységesebbek, mint a többi gerinces osztály, így a boncoláskor megismert házi tyúk jellemzői többnyire általánosíthatók.

A házi tyúk a tyúkalkatúak rendjébe és a fécánfélék családjába tartozik. Őse a Délkelet-Ázsiában élő bankivatyúk. Számos domesztikált változata ismert. Egyes fajtákat hús-, másokat tojáshozamra szelektáltak, de egyre divatosabbak díszállatként is. Ivari kétalakúságot mutat. A kakasok nagyobbak, díszesebb tollazatúak. Jellemzően nagyobb a tarajuk és toroklebenyük, csüdjükön sarkantyú van (10.1 ábra).



10.1 ábra. Kopoasznyakú kakas (balra), azonos fajtájú kakas és tyúk (jobbra).

Az alábbiakban főleg azokat a képleteket ismertetjük, amik a csirkékre jellemzők, de helyenként kitekintést adunk más rendszertani egységek jellemzőire is

A madarak bőre háromrétegű. Mivel a tollazat az epidermis legtöbb funkcióját ellátja, a néhány sejtrétegből álló felhámot csak vékony szaruréteg borítja. Bőrük mirigyekben szegény.

Vázrendszere számos sajátossággal bír, ami alapvetően a repüléshez alkalmazkodást, illetve a két lábon járást tükrözi. A csontjaik vékonyak, könnyűek. Minden testtájékon jellemző a sok összenövés. (Csontvázuk tömege alig egy tizede a teljes testtömegnek, míg pl. emlősöké 15–20% is lehet.) A modern madárrendszertanban a két alosztály elkülönítésére már nem a szegycsont, hanem a koponya bélyegeit alkalmazzák. A futómadaraknál (*Palaeognathae*) az arckoponya (állkapcsi ív) egyes csontjai összenőttek egymással, állkapcsi ívük kevésbé flexibilis. A modern madaraknál (*Neognathae*) ez az összenövés hiányzik.

Tápcsatornájuk jellegzetességei a csőr, a begy, a mirigyes és a zúzógyomor, valamint a kloáka.

Légzőkészülékük specialitásai az alsó gégefő, a tüdő légsíprendszere, valamint a légzsákok.

Kettős légzésük van. Keringési rendszerük zárt, szívük négyüregű, számos hullóbélyeggel.

Utóveséjük van. Nem alakul ki vesemedence és a kéreg- és velőállomány sem mutat az emlősökre jellemző tagolódást. A nitrogén anyagcserevégtermékük, a húgysav szilárd formában ürül.

Váltivarúak, belső megtermékenyítéssel. Az ivarszervek csak az ivarsejtek termelésének idején fejlettek. A tojásokon – a szaporodási stratégia függvényében – vagy mindkét ivarú egyed, vagy csak egyikük kotlik. A kikelt fiókákat mindkét vagy csak az egyik szülő gondozza. A madarak rendkívül változatos szaporodási stratégiával bírnak. Egyes csoportjaikra jellemző a színezetben vagy méretben megjelenő ivari kétalakúság. Általában a hímek a díszesebbek és/vagy nagyobbak, de az ellenkezőjére is van példa (baglyok, víztaposók).

Az idegrendszer felépítése a Tetrapodára általában jellemző felépítést mutatja. A madarak agya a hullókhöz viszonyítva sokkal nagyobb. A kisagy – a repülés és a két lábon való járás miatt – nagy tömegű, fejlett. Köztiagyukban megjelenik a hőszabályozó (termoregulációs) központ, amely lehetővé teszi a testhőmérséklet szűk határokon belüli szabályozását, így a repüléshez szükséges magas alapanyagcserét.

A legtöbb madár csak gyenge ízérzékelésre képes. A madarak szaglása jellemzően gyenge. Hallószervük fejlettsége eléri az emlősök szintjét, de anatómiailag sokban különbözik. Az egyensúlyérzékelés az Amniota alapszabásnak megfelelő, a repülés miatt igen bonyolult feladatokat lát el. A madarak legfontosabb érzékszerve a szem.

Köztakaró (integumentum commune)

Bőr

A madarak bőre háromrétegű (*epidermis*, *cutis*, *subcutis*). A néhány sejtrétegből álló epidermist csak vékony szaruréteg borítja. Ennek magyarázata, hogy a *tollazat* átveszi a szaruréteg fő funkcióit.

A kötőszövetes irhában a *tolltüszőkhöz* futó kisebb izomkötegek húzódnak, amelyek segítségével a madár képes a tollak mozgatására (pl. a tollak felborzolása hideg időben, násztollaké dürgéskor stb.) (10.2 ábra).



10.2 ábra. Koronás daru felborzolt tollazattal.

A vonuló madarak vonulás előtt, az állandók teleléskor több-kevesebb zsírt raktároznak az irharétegben. Ez a vonulóknál a repülés üzemanyagaként szolgál. Ennek mennyisége a hosszútávú, nonstop repülő fajoknál – mint egyes poszáták vagy fülemülék – elérheti vagy meg is haladhatja a madár testtömegét. A telelő fajoknál elsősorban a hosszú, hideg éjszakák átvészeléséhez szükséges.

A bőrben nincsenek verejték vagy faggyúmirigyek. Bőrük egyetlen mirigye a faroktollak tövében, dorsalisán található [farkcsíkmirigy](#) (gl. [uropygii](#)). A tollazat vízhatlanná tételére szolgáló zsíros anyagot termel. Ennek különösen a vízimadaraknál van nagy jelentősége, bár a halevő, következésképpen a vízben halászó kormoránoknál, kígyónyakú madaraknál hiányzik. Ezek tollazata viszonylag gyorsan átázik, ezért egy idő múlva ki kell, hogy üljenek a szárazra, hogy a szél és a napsütés megszáradítsa a tollazatukat a következő vízbemerülés előtt (10.3 ábra).

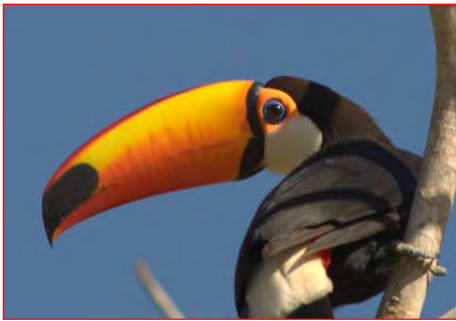


10.3 ábra. Szárítkozó kígyónyakú madár.

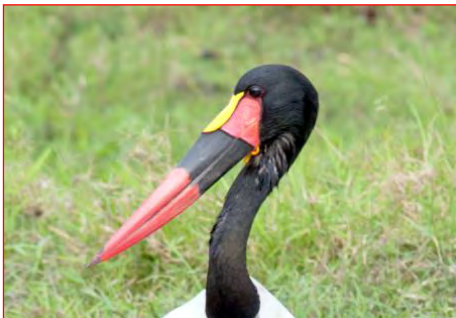
A bőr jellemző szaruképletei a [lábat borító pikkelyek](#) ([podotheca](#)) (10.4 ábra), a lábujjak utolsó perkein levő [karmok](#), a [csőr-kávát borító szarutok](#) ([ramphotheca](#)) (10.5 ábra), a csőr tövében levő színes [viaszhártya](#) ([ceroma](#)) (10.6 ábra). Az első kettő folyamatosan termelődik újra, az utóbbi kettő részt vesz a vedlésben.



10.4 ábra. Lábat borító pikkelyek (podotheca).



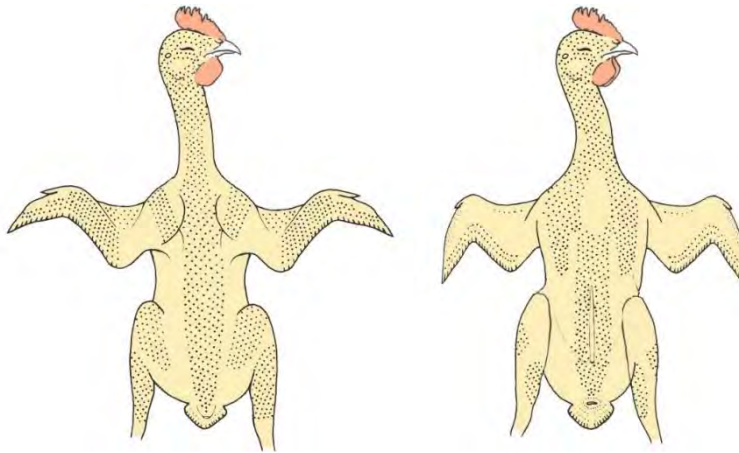
10.5 ábra. Csőrkvát borító szarutok (ramphotheca) (tukán).



10.6 ábra. Viaszhártya (ceroma) (nyerges gólya).

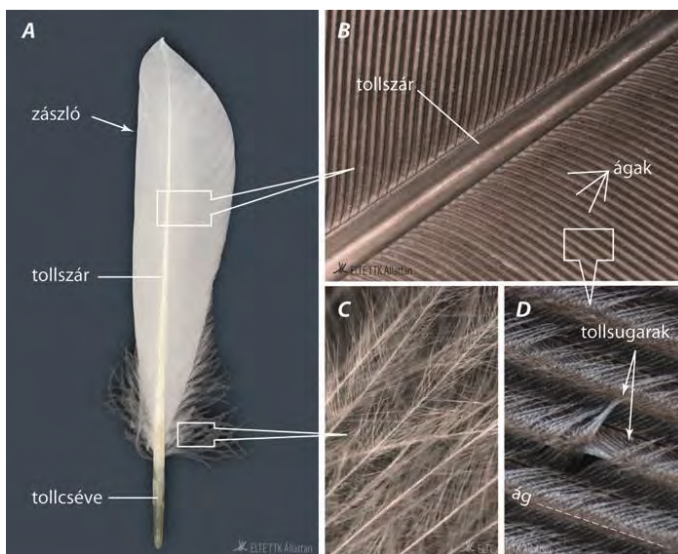
Tollazat

A madarak bőrének osztályszinten jellemző képződménye a tollazat. A tollak pikkely eredetű szaruképletek, homológok a hüllők szarupikkelyeivel. A legtöbb faj esetében nem egyenletesen helyezkednek el, így a bőrön tolltüszők sorozatából álló **tollas dűlők** és **toll nélküli mezsgyék** találhatóak (10.7 ábra).



10.7 ábra. A madarak tollazata, a tolltüszők elhelyezkedése a legtöbb madárfajnál nem egyenletes. (Bal oldali rajz az állat dorsalis, a jobb oldali a ventralis oldalát mutatja.)

A tollazat két fő tolltípusból, a **pehelytollakból** (*plumae*) és a **kontúrtollakból** (*pennae*) áll. A két tolltípus felépítése alapvetően megegyezik. A **tolltüszőben** ül a **cséve** (*calamus*), a kiemelkedő rész a **szár** (*rachis*). A tollszárhoz kapcsolódnak az **ágak** (*ramus*), ezekből ágaznak ki proximalisan és distalisan a **sugarak** (*radius*). Különbség, hogy a kontúrtollak esetében a distalis sugarakon kis **horgok** (*hamulus*) találhatóak, amik összekapcsolódnak a proximalis sugarakkal, és így alakítják ki a szár két oldalán a **külső és belső zászlót** (*vexillum*). A pehelytollaknál ez a képlet nem jön létre, ezért ezek felépítése laza (10.8 ábra).



10.8 ábra. Kontúrtoll szabad szemmel elkülöníthető részei (A) és mikroszkóp alatt látható szerkezete (B–D). A tollzászló alján a tollsugarak szabadon állnak (C), míg a zászló területén az egymásra lapolódók egymásba kapcsolódnak (D).

A pehelytollak fő funkciója a test hőszigetelése. A kontúrtollak fedik a testet (kontúrt adnak), alkotják a szárnyon az első-, másod- és harmadrendű **evezőket**, valamint a farok **kormánytollait** (10.9 ábra).



10.9 ábra. A madárszárny első- és másodrendű evezői (gólya jobb szárnyának részlete)

A tollazat védi a madár testét a mechanikai hatásoktól, fontos szerepet játszik a hőháztartásban, a test szigetelésében és természetesen meghatározó a repülésnél. Ezen kívül sok fajnál fontos szerepet játszik a szaporodásban is. Az ivari dimorfizmus legkifejlettebb formája a nemek eltérő színű és alakú tollazatában jelenik meg. Fontos lehet a rejtőzködés miatt is (**mimikri**). Speciális formái pl. a viharmadaraknál megjelenő szőrszerű, érzékelésre szolgáló tollak, a lappantyúnál megtalálható – a táplálkozást segítő – szájszug serték, a gémekek púdertollai.

Bár a tollazatukat a madarak „karbantartják” – a farkcsíkmirigy (gl. **uropygii**) váladékával zsírozzák, a zászlókat összerendezik – egy idő múlva mindenképpen elkopik, hiszen élettelen lévén regenerálódni nem tud, ezért rendszeresen cserélni kell. Ez a **vedlés**. Erre általában évente egyszer kerül sor vagy a fészkelés után (postnuptialis vedlés), vagy a tél végén-tavasszal (prenuptialis vedlés). A vedlés lehet teljes, amikor minden tollat cserél a madár, vagy részleges, amikor csak a fedőtollak vedlenek ki. Az evező- és kormánytollak cseréje a legtöbb fajnál szabályozott sorrend szerint történik, így megmarad a röpképesség (10.10 ábra), de néhány fajnál az öreg tollak egyszerre esnek ki, és az újak egyszerre, egy időben növekednek (10.11 ábra). Ilyen vedlése van pl. a récéknek, hattyúknak és a pingvineknek is. Ez utóbbiak esetében a levedlett tollazat egyben marad, tovább védi a testet és alatta növekszik az új. A vedlés bonyolult hormonális szabályozás alatt áll. A pajzsmirigy hormonok, progeszteron, tesztoszteron, ösztrogének vesznek benne részt.



10.10 ábra. Szabályozott sorrendben vedlő csilpcsalpfüzike.



10.11 ábra. Vedlő, röpképtelen bütykös hattyú.

A madarak tojásaikat testmelegükkel költik ki. Mivel a hő átadását a tollazat megakadályozná, a költésben résztvevő ivar mellén, hasán a tollazat kihull, **kotlófolt** alakul ki. A fiókák kikelését követően ezen a területen gyorsan új tollazat fejlődik ki.

A tollazat színét különböző festékanyagok (a sárgásbarna-fekete szín árnyalatait a **melaninok**, a sárga, vörös, zöld, kék árnyalatait a **lipochromok**) (10.12 ábra), ill. a **fényinterferencia** alakítja ki (10.13 ábra).



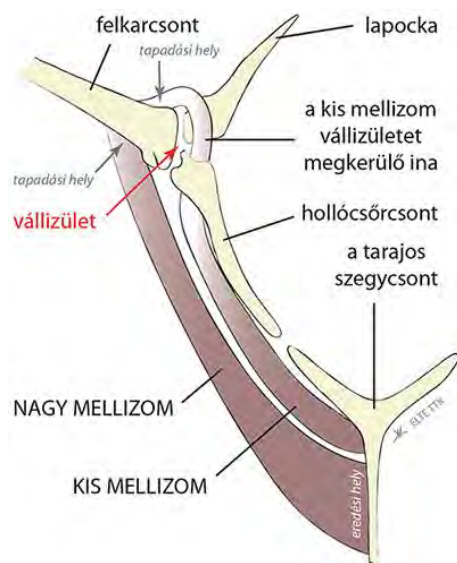
10.12 ábra. Melanin (balra: bülbül) és lipochrom (jobbra: gyurgyalag) színezetű madarak.



10.13 ábra. Fényinterferencia által kialakult színezetű madarak (balra: fényserégély, jobbra: nektármadár).

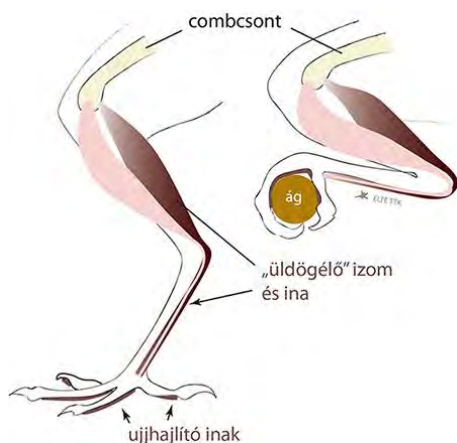
Izomzat és mozgásszervek (systema musculorum)

A legfontosabb izmok a repüléssel kapcsolatosak. A legnagyobb a szárny lecsapását végző **nagy mellizom** (*m. pectoralis*) és a szárny emelését végző **kis mellizom** (*m. supracoracoideus*). A két izom eredési és tapadási helye megegyező (mellcsont és felkarcsont). Az ellentétes működés úgy jöhet létre, hogy a kis mellizom iná a vállízületet megkerülve a felkarcsont felső oldalán tapad, míg a lecsapásért felelős nagy mellizom iná az alsó oldalon (10.14 ábra). A szárnyak mozgatásában, a testhez képest bezárt szög és a szárnyak részeinek egymáshoz való viszonyának beállításában természetesen sok más izom is részt vesz.



10.14 ábra. A madarak legfontosabb repülőizmjai a szegycsonton elhelyezkedő nagy és kis mellizom (az ábra az izmok helyzetét és tapadási területét mutatja előlnézetben).

A repülőizmok rostjai vékonyak, így az összfelület nagy, ami kedvez az oxigén diffúziójának. (A nagy mennyiségű oxigén felvételét pedig a kettős légzés, ill. a többféle hemoglobin-típus megléte biztosítja.)

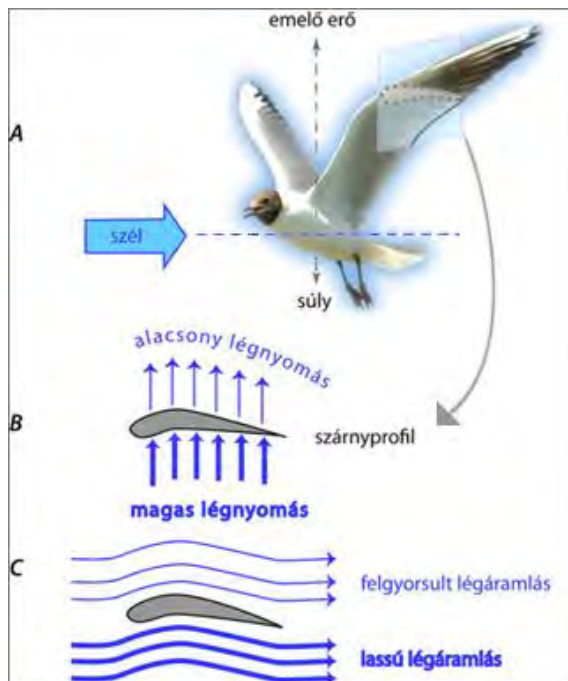


10.15 ábra. A madárláb kapaszkodást lehetővé tevő izmának helyzete és kapcsolatai álló és ágon ülő madár esetében (oldalnézet).

A madarakra jellemző sajátos izom a *m. gastrocnemius*. Ha a madár leszáll és megkapaszkodik egy ágon, a lába behajlik. Ilyenkor a térdízület külső oldalán futó ín – amelyik az ujjhajlító izmok inával összeolvad – megfeszül. Minél jobban leereszkedik a madár a lábaira, annál jobban feszül az ín, így annál erősebben begömbülnek az ujjak. Ennek eredményeként a madár – akár alvás közben is – stabilan tud kapaszkodni (10.15 ábra).

A madarak repülése

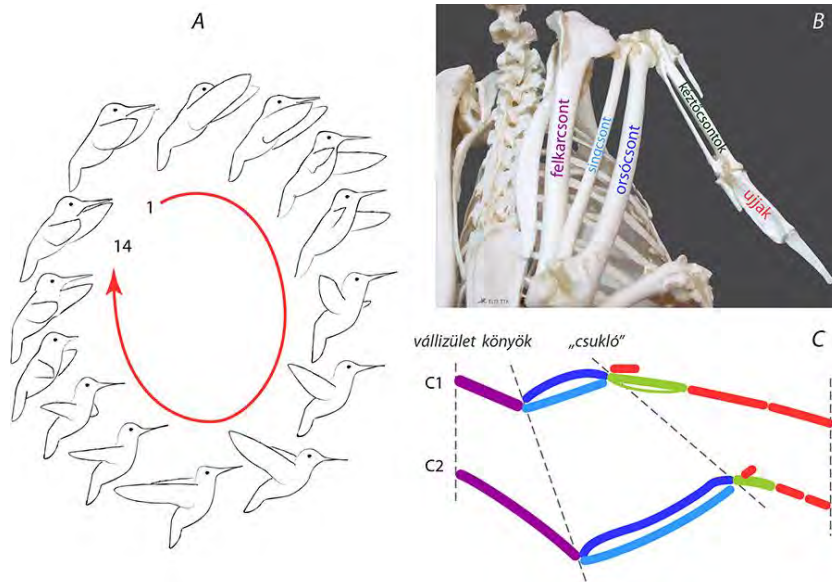
A madarak repülése, bár alapvetően egyszerű fizikai elvekre épül (**Bernoulli-törvény**), meglehetősen változatos. A szárnyprofil – némileg leegyszerűsítve – keresztmetszetben felül domború, alul homorú. Ebből következően az áramló levegő felül hosszabb utat tesz meg egységnyi idő alatt, ezért sebessége nő. A gyorsabb áramlás miatt csökken a nyomás, így a szárny felső oldalán emelőerő képződik (10.16 ábra). A madarak szárnycsapkodásukkal levegőáramlást hoznak létre, így alakítják ki a felhajtóerőt. Minél kedvezőtlenebb a testtömeg–felület arány, annál nagyobb frekvenciával kell mozgatni a szárnyat. Ez a tendencia pl. a kolibriknál már ott tart, hogy másodpercenként akár több százszor is kell csapniuk, sőt a legkisebb fajoknál – a csuklóízület szárnyemelés közbeni csavarásával – már ebben a szakaszban is felhajtóerőt kell képezni.



10.16 ábra. A madarak repülésének fizikai alapja.

A legnagyobb madarak szárnycsapás nélkül is képesek repülni. A hosszú, keskeny szárnyú tengeri madarak, pl. albatroszok a vízfelülettel párhuzamos légmozgást használják ki. Széllel szembe fordulva – az fent említett fizikai törvény miatt – a hosszú szárnyon jelentős felhajtóerő képződik, ami megemeli a madarat, és ezt a helyzeti energiát használja ki a mozdulatlan szárnyal való siklásra. A függőleges légmozgást – a természet – a széles szárnyú madarak, pl. sasok, keselyűk, gólyák tudják kihasználni. A természetbe repülő madarat a felfelé áramló meleg levegő emeli magasra, ahonnan siklórepüléssel képes nagy távolságot megtenni.

A siklórepülés illetve a nagy frekvenciával való csapkodó repülés miatt a különbözőképpen repülő fajok szárnyának csontrendszere jelentősen eltér. Az előbbieknél a testhez közelebb eső csontok hosszaránya a nagyobb, mivel itt képződik a felhajtóerő (pl. pelikánok, keselyűk), az utóbbiaknál a distalis csontok a hosszabbak, mert ezek mozgásával lehet felhajtóerőt létrehozni (pl. kolibrik) (10.17 és 10.18 ábra).



10.17 ábra. A repülési stratégia és a szárny arányai: nagy frekvenciával való csapkodó repülés, a kolibri „szitálásának” fázisai (A), a szárny csontjai (B) és a végtag egyes szakaszainak hossza (C): C1 –siklórepülést folytató madár, C2 – csapkodó repüléssel haladó madár esetében.



10.18 ábra. Újvilági keselyű (bal oldali fotó), kolibri (jobb oldali fotó).

Emésztőkészülék (apparatus digestorius)

Az emésztőkészülék felépítése is alapvetően a repülő életmóddal, ill. az ebből következő magas szintű anyagcserével függ össze.

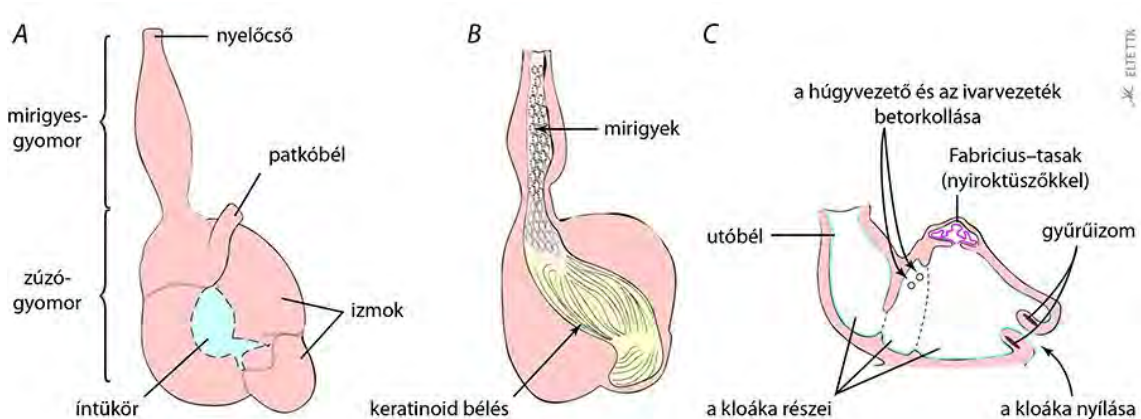
A **fogazat hiánya** miatt a madarak nem tudnak rágni, viszont **csőrük** rendkívül változatos módon alakult a táplálkozás függvényében (mag, gyümölcs, nektár, rovar, hal, emlős, madár, dög stb.).(10.19 ábra). A táplálékot vagy egészen nyelik le, vagy csőrükkel, ill. lábukkal tépik kisebb darabokra. A **nyelv** a legtöbb madárnál nem játszik nagy szerepet, legfeljebb a nyelésben van jelentősége, de néhány fajnál, pl. a harkályoknál a táplálékszerzés meghatározó eszköze.



10.19 ábra. A madárcsőr változatossága a táplálkozásmód változatosságát tükrözi.

A nyelőcsövet követő **begy** (**ingluvies**) a tyúkalkatúaknál, galamboknál, énekesmadaraknál két oldalt elhelyezkedő, gyűrűs izmokkal határolt **valódi begy**, a többiekénél csak egy orsószerű tágulat, **álbegy**.

Az **összetett gyomor** első szakasza a **mirigyes-**, második része a **zúzógyomor** (10.20/A, B ábra). Előbbi szerepe főleg az emésztőenzimek termelése, az utóbbié az aprítás. Ezt részben a felszín borító kemény **keratinoid bélés** teszi lehetővé, részben pedig az, hogy a madarak kisebb-nagyobb köveket nyelnek. Ezek segítségével az erős izomzat mozgása pépesíti a lenyelt táplálékot. A ragadozó, hlevő madarak az emészthetetlen csontokat, szőrt, pikkelyeket visszaöklendezik.



10.20 ábra. A madarak tápcsatornájának jellegzetes szervei: a gyomor és a kloáka. A madárgyomor külső felszíne (A) és hosszmetsete a gyomor nyálkahártya felszínével (B). Utóbbin jól elkülöníthető a mirigyes rész a keratinoid béléstől. A kloáka a beletorkolló vezetékkel (C), falában öblöt formál a Fabricius-tasak.

A madarak egy része növényevő, mások ragadozók. Ennek függvényében alakul bélrendszerük hossza, az emésztőmirigyek által termelt enzimek milyensége. Több faj is képes arra, hogy élete folyamán sokszor – évente kétszer – táplálékot váltson. Ezt teszik pl. a cinegék. Az ő esetükben

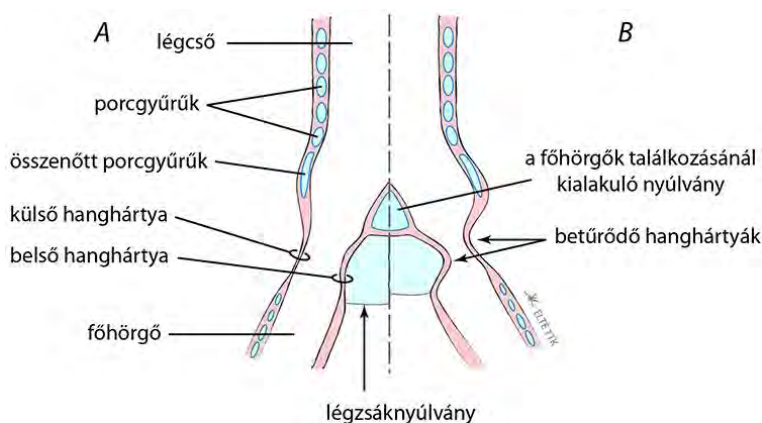
tavasszal, illetve ősszel alapvetően változik a bélcső hossza és a termelt enzimek összetétele. Tavasszal, amikor állati táplálékra térnek át, csökken a bélszakasz hossza, mivel az állati eredetű táplálék könnyebben emészthető, mint a növényi eredetű, lebomlanak a növényi táplálék emésztésére szolgáló enzimeket termelő mirigyek, és helyüket fehérjebontókat termelők foglalják el.) A **vakbél (coecum)** hossza táplálék-, ill. fajfüggő. Pl. a tyúkok hosszú, páros vakbelében bakteriális növényi-rost emésztés, fehérjebontás, vízvisszaszívás, nitrogéntartalmú bomlás-termékek kiválasztása zajlik, másoknál (pl. galamfélék) a vakbelek rövidek, nyirokszervekként működnek.

A kloákát két gyűrű alakú redő három térre osztja (**coprodeum**, **urodeum**, **proctodeum**). Az elsőbe a rectum nyílik, a másodikba a **húgyvezetők** és az **ivarvezetékek**. Az első kettőnek entodermális, a harmadiknak ectodermális hámbélése van. Ez utóbbi dorsalis részén található a **Fabricius-féle tasak** (10.20/C ábra), amely **lymphoepithelialis szerv**, itt termelődnek a humorális immunválaszban fontos B-limfociták. A T-limfociták a nyak két oldalán elhelyezkedő **csecsemőmirigyben (thymus)** termelődnek.

Légzőkészülék (apparatus respiratorius) és hangadás

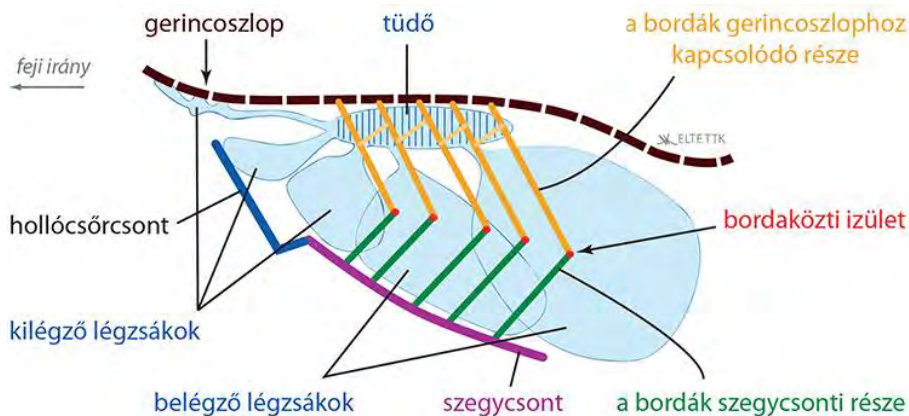
A felső légutakba a külső orrnyíláson keresztül jut be a levegő. A több porcos elemből álló felső gégefő nem vesz részt a hangadásban. Ennek szerve a hosszú **légcső (trachea)** két **főhörgőre (bronchus)** ágazásánál kialakuló alsó **gégefő (syrinx)**. Több típusa van. A legfejlettebb az énekesmadarakra jellemző. Ez esetben a trachea utolsó és a bronchusok első gyűrűinek fala elvékonyodik, és kialakítja a **külső hanghártyát (membrana tympaniformis externa)**. A két főhörgő találkozásánál, annak belső fala mentén kialakuló nyúlványon (**pessulus**) alakul ki a **belső hanghártya (membrana tympaniformis interna)**.

A madarak hangképzésében három izomcsoport vesz részt: a syrinx izmai a hangadásban, a kilégző izmok a levegő áramoltatásában, a gégefő-, ill. csőrmozgató izmok a hang módosításában vesznek részt. A **külső syrinx izmok** a mellcsont és a trachea, ill. a felső gégefő és a trachea között húzódnak; ezek pl. a tyúkfélékre jellemzőek. A **belső** a syrinx vázelemein erednek és tapadnak. Ezek száma a legfejlettebb énekesmadaraknál hét is lehet. A hang frekvenciája a membrana tympaniformisok feszességétől, a hang ereje pedig a rezgések amplitúdójától függ. Minél feszeesebbek a hanghártyák, annál magasabb a hang és minél nagyobb a hangrés átmérője – tehát az egységnyi idő alatt kiáramló levegő mennyisége – annál erősebb a hang. A két bronchus felől érkező levegő útjában az énekesmadaraknál a beállítások különbözhetnek, ami lehetővé teszi, hogy a madár kétféle hangot adjon ki egyszerre, duettet énekelhessen saját magával (10.21 ábra).



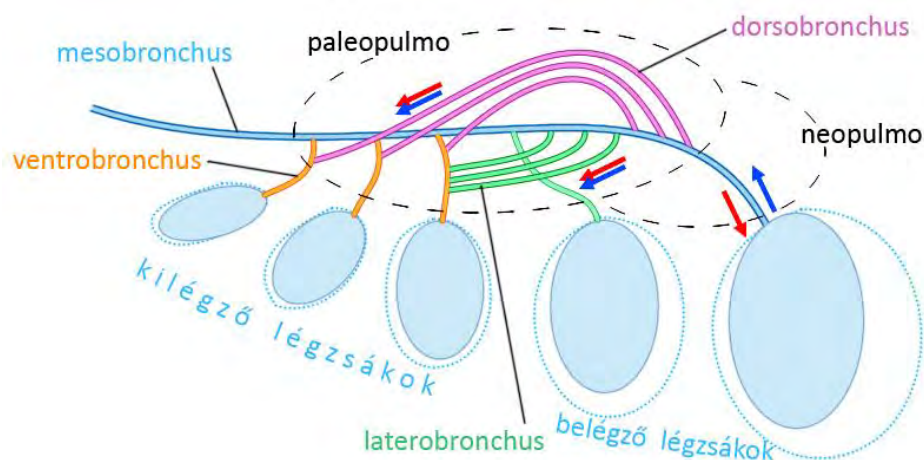
10.21 ábra. Madarak alsó gégefője (általánosított vázlatrajz): a rajz a középsíkkal felezett: bal oldala (A) a nyugalmi állapotot, jobb oldala (B) pedig a hangadáskor kialakuló helyzetet mutatja.

A bronchusok a **tüdőkapun** át lépnek a tüdőbe. A madártüdő felépítése és működése egyedülálló a gerincesek között. Térfogata a légzés során gyakorlatilag nem változik, ezt a feladatot a hozzá kapcsolódó 5 pár **légzsák** látják el. Ezek térfogata hátrafelé növekszik: mivel a gerincoszlop és a mellcsont szöveget zár be egymással, a hátsó légzsákok térfogatváltozása nagyobb, mint az elülsőké. A légzsákok két csoportja a **kilégző (nyaki, villacsonti és elülső törzsi) légzsák**, illetve a **belégző (hátsó törzsi és hasi) légzsák** (10.22 ábra).



10.22 ábra. A madártüdő és a légzsákok elhelyezkedése a testben (általánosított vázlatrajz): a légzsákok a tüdőhöz kapcsolódnak, amelyben egymással párhuzamos lefutású tüdősípok (kék vonalak) biztosítják a gázcserét.

A tüdőbe lépő **mesobronchusból** szájadékuk irányultságában különböző **secunder bronchusok** (ventro-, latero-, dorsobronchus) ágaznak le. A mesobronchusból ventralisan nyíló **ventrobronchusok** a kilégző légzsákokba vezetnek. Az első **lateralobronchus** a hátsó törzsi légzsákba vezet, a többi anasztomizál az utolsó ventrobronchus-szal, a dorsobronchusok pedig a többi ventrobronchus-szal. Mindkét helyen parabronchus hálózat (lásd alább!) alakul ki; ez a **paleopulmo**. A mesobronchus az abdominális légzsákban végződik, ami előtt szintén kialakulhat parabronchus rendszer; ez a **neopulmo** (10.23 ábra).



10.23 ábra. A secunder bronchusok, ill. a paleo és neopulmo (szaggatott vonalak) vázlatos szerkezete, a ki- és belégzett levegő útja (kék, ill. piros nyilak). A légzsákok tárfogatváltozásait kék pontsorral jelöltük. Az ábra nem tükrözi a pontos anatómiai viszonyokat!

A tüdő két része (**paleopulmo** és **neopulmo**) felépítése és áramlásviszonyai alapján különbözik. Az előbbi az ősi típusú madarakra jellemző, benne a levegő áramlása ki és belégzéskor is megegyező irányú. Az utóbbinál a levegő áramlása a két légzési fázisban ellentétes. A neopulmo legnagyobb fejlettségét az énekesmadaraknál éri el. Mind a belégzésnél, mind a kilégzésnél a legvékonyabb csövecskék (**tüdősípok** – **parabronchusok**) felületén zajlik gázcsere. Ezt nevezzük **kettős légzésnek**. Ez a struktúra és mechanizmus elégíti ki a madarak magas oxigénszükségletét.

A madarak tüdejében a légzőhám nem gömb alakú léghólyagocskákat, hanem légcsöveket bélel. Ezek egymással párhuzamosan futó csövecskék. A **levegő és a vér áramlási iránya** itt **ellentétes**, ami – a halkopoltyúhoz hasonló módon – növeli a gázcsere hatékonyságát. A belégzés végén a tüdőből a levegő a légzsákokba kerül. Kilégzésnél innen visszaáramlik a tüdőbe, annak **tüdősípjait** (vagy legalább azok egy részét) ismét átjárja. A madártüdőre tehát az jellemző, hogy rajta a légzsákokba be- és az azokból kiáramló levegő oda-vissza átjárja a tüdőt. Az, hogy egy második gázcsere is van lehetőség, annak köszönhető, hogy a belégzés után marad még a levegőben elegendő oxigén, ami aztán a kilégzés során juthat a vérbe. Ezt a levegőt a madarak a be- és kilégzés között a légzsákjaikban tartalékolják. Az emlősök ezt elveszítik, kilélegzik.

Kiválasztószervek (organa uropoetica)

A madaraknak **utóveséjük** (**metanephros**) van. Nem alakul ki vesemedence, és a kéreg- és velőállomány sem különül el. A vese három lebenyből áll, amelyek a boncoláskor jól elkülöníthetők. A hátsó és középső között az ülőcsonti véna (v. ischiadica), a középső és a felső között a külső csípő véna (v. iliaca externa) látható. A vízvisszaszívás nagyrészt nem a vesetubulusokban történik, hanem főleg az utóbélben és a kloakában. A húgysav nagyon tömény formában az ürülékkel együtt távozik. A madaraknak nincs húgyhólyagjuk.

A tengeri madaraknál a kiválasztás egy része az orrüregbe nyíló **só-** (**nasalis**) **mirigy** segítségével történik, amely a szemgolyó fölött helyezkedik el.

Ivarszervek, szaporodás

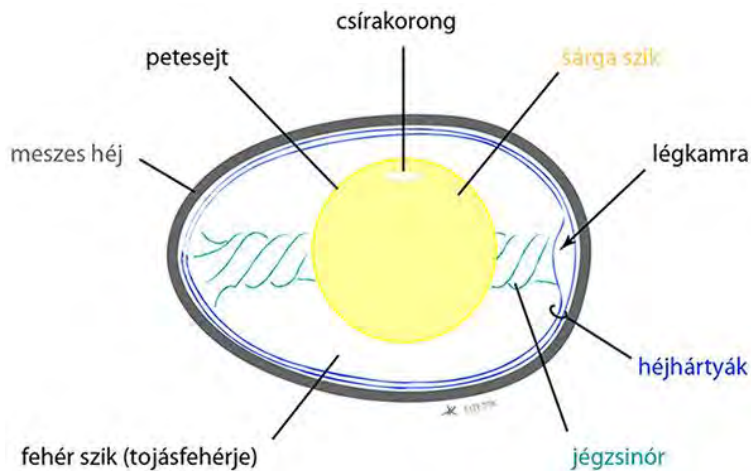
Váltivarúak, belső megtermékenyítéssel. Az ivarszervek csak a szaporodási periódus elején – az ivarsejtek termelésének idején – fejlettek, ekkor aktívak, ezen kívül visszafejlődnek. A madarak **meszes héjú tojást** raknak. A tojás közepén, a burokkal körülvett petesejt található, amely sárga szíket tartalmaz, benne a **csírákorong** (**discus germinativus**) szikmentes citoplazmája helyezkedik el (fehér folt): ebből a területből fejlődik az embrió. E körül van a **tojásfehérje** (**albumen**). Ezt két hártya veszi körül. A belsőhöz a petesejtet felfüggesztő jégzsinór kapcsolódik, a külső a méshéjhoz kapcsolódik. A belső és külső héjhártya összefekszik, közöttük csak a tojás tompábbik végénél alakul ki légkamra (10.24 ábra).

A házi tyúkوك egész évben tojnak, így a kifejlett állatban mindig található aktív petefészek.

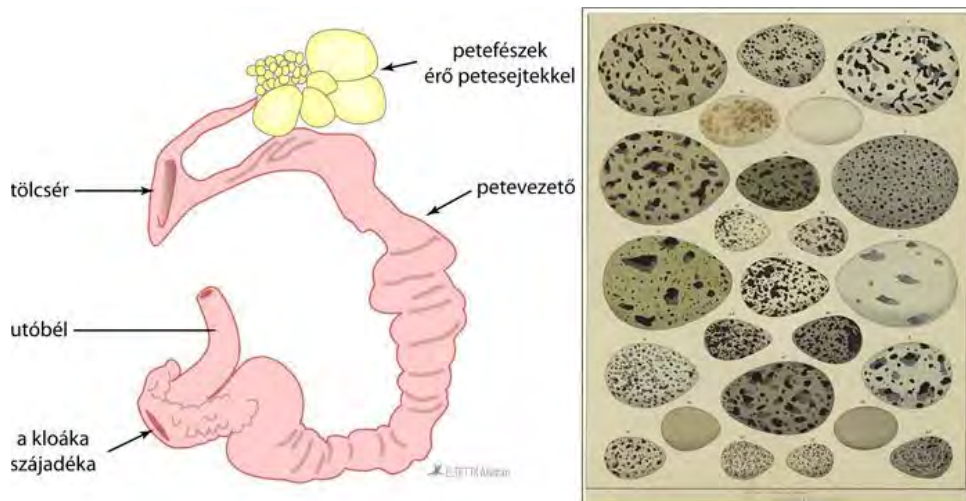
A tojások száma általában fajfüggő, a nagyobb fajoknál általában kisebb, a kistermetű fajoknál nagyobb, akár tízes nagyságrendű is lehet. A testtömeghez viszonyítva a legnagyobb tojásai jellemzően a kolibriknek vannak, de az abszolút győztes a kivi, amelynek egy tojása a tojó testtömegének egyharmada.

A hímeknek két **heréje** (**testis**) van, amelyek a párzási időszakra akár 100–300-szorosára is nőhetnek, majd ezt követően – a mellékherékkel együtt – gyorsan visszafejlődnek. Az **ondóvezető**

az **urodeumba** nyílik. Sok fajnál – szintén időszakosan – utolsó szakasza **ondótartályként** (**receptaculum seminis**) funkcionál. Néhány csoport kivételével (récék, futómadarak) nincs párzószervük.



10.24 ábra. A tojás felépítése.



10.25 ábra. A tojó petefészke és ivarvezetéke (bal oldalon), valamint különböző méretű és színezetű tojások (jobbra). A petefészekben a nagyobb méretű petesejtek idősebbek

A kifejlett nőtény állatokban rendszerint csak a bal oldali **petefészek** (**ovarium**) található meg. A termelő petesejtek a **petevezetőbe** (**oviductus**) kezdeti szakaszába (**tölcsér – infundibulum**) kerülnek, itt termékenyülnek meg. A következő hosszú, kanyarolatos vastag szakasz (**magnum**) mirigyei termelik a tojásfehérjét, a szűkebb **isthmus** mirigyei a tojás mézhéjának belső rétegét állítják elő, a **méhben** (**uterus**) a mézhéj külső rétege és a tojás színét meghatározó kutikula képződik (10.25 ábra).

Keringés (angiologia)

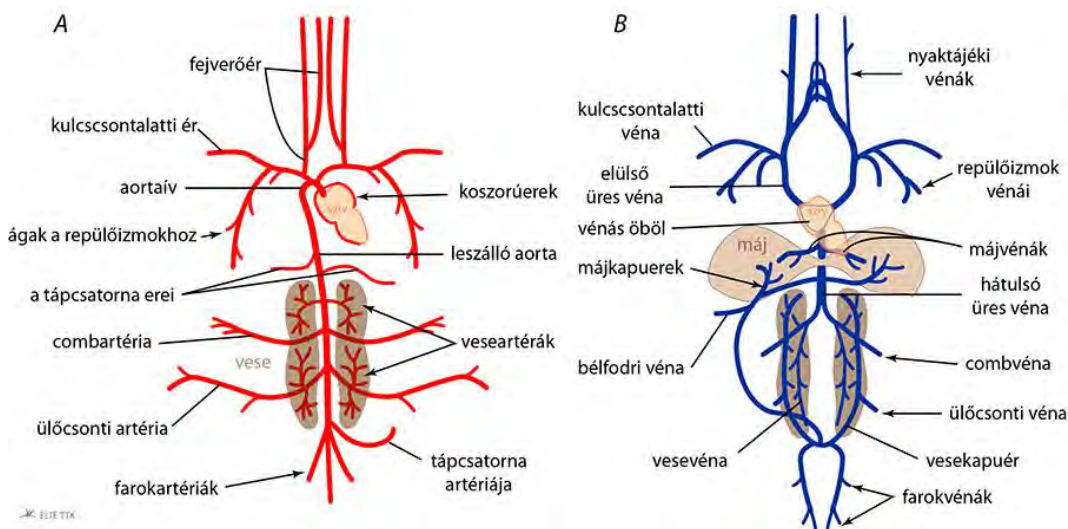
A madarak szíve teljesen szeparálódott négy üregből (két **pitvar**, két **kamra**) áll. Tyúkokban találunk külön **vénás öblöt** (**sinus venosus**) is (más fajoknál ez beleolvadhat a jobb pitvarba). A jobb szívfélben vénás, a balban artériás vér található. A jobb pitvarba torkollik a test felől érkező elülső és hátulsó és üres véna. A jobb pitvar-kamrai átlépésnél (szájadéokban) egy **háromszög alakú izmos billentyűt** találunk, amely megakadályozza a vér visszafelé áramlását. (Ez a billentyű ősi

hüllőbéllyeg). A jobb kamrából indul a vénás vérrel a **tüdő artériás törzse (truncus pulmonalis)**, melynek nyílását három **félhold alakú billentyű** zárja. A tüdőben felfrissült vér a **tüdővénán (v. pulmonalis)** érkezik vissza a bal pitvarba. A bal pitvar-kamrai határon már – az emlősökéhez hasonló szerkezetű – úgynevezett **vitórlás billentyűt** találunk. A bal kamra fala sokkal vastagabb, izmosabb, mint a jobb kamráé, hiszen innen indul az aorta a test felé (nagyobb ellenállás – nagyobb erő szükséges).

A szívritmust szabályozó **sinuscsomó** a sinus venosus és jobb pitvar határán van.

A kisvérkör

A jobb pitvarból kiinduló közös truncus pulmonalis oxigénben szegény (tehát vénás!) vért szállít a tüdők felé. Maga a közös szakasz elég rövid, a truncus hamar kettéágazik két (jobb és baloldali) **tüdőartériába (aa. pulmonales)**, melyek a tüdő két felét erezik be. A tüdő területén felfrissült artériás vér a **tüdővénákban (vv. pulmonales)** jut vissza a bal pitvarba.



10.26 ábra. Madarak nagyvérkörének artériás (A) és vénás (B) rendszere (az ábrákon a legfontosabb erek szerepelnek, de nem minden ér nevét adtuk meg).

A nagyvérkör

Az artériás rendszer

A bal kamrából kilépő aorta első leágazásai a **szívkoszorúerek (aa. coronariae)**. Az artériás keringés kezdeti szakasza aszimmetrikus, csak a **jobb oldali aortaív** marad meg. Az ebből kilépő páros **truncus brachiocephalicus** két-két ágra oszlik. A fej felé a **közös fejverőér (a. carotis communis)**, a mellső végtag felé a **kulcscsontalatti artéria (a. subclavia)** fut. Ez utóbbi erős ágakat (**aa. thoracicae**) ad le a mellizmok felé. A **leszálló aorta (aorta descendens)** egy mellkasi és egy hasi szakaszra tagolódik. Az előzőből erednek pl. a bordaközi izmokat ellátó erek. Az utóbbiból lép ki a zsigereket, pl. a gyomrot, májat ellátó ér (**a. coeliaca**), a **csípőartéria (a. iliaca)** – ami a hátsó végtagba már mint **combartéria (a. femoralis)** fut –, és a medencét és a hátsó végtagot beerező **ülőcsonti artéria (a. ischiadica)**. A veséket a **veseartériák (aa. renales)** látják el, az ivarszerveket pedig az **a. spermatica** vagy az **a. ovarica**. A aorta descendens a **farokartériákban (aa. caudales)** végződik (10.26/A ábra).

A vénás rendszer

A csirkék vénás rendszere is aszimmetrikus a nyaki tájékon, a fej- illetve nyaktájékról összeszedődő **torkolati vénák** közül (**v. jugularis**) a jobb oldali sokkal erősebb. A karból (**v. brachialis**) és a mellkasból (**vv. thoracicae**) érkező vénák a páros **kulcsfontalatti vénában** (**v. subclavia**) futnak össze. A kulcsfontalatti valamint torkolati vénák összefolyásából alakul ki a páros **elülső üres véna** (**v. cava anterior**), mely az elülső testfél összes vérét (tehát a fej, nyaktájék, kar és a mellkas vérét) szedi össze.

A madarak hátulsó vénás keringése első látásra meglehetősen bonyolult, különösen a vese vénás keringése összetett. A vese **portális keringésébe** (**v. portae renis**) a bélrendszerből, a farok- és medencetájékról és a hátsó végtagból (**hátsó bélfodri véna** – **v. mesenterica posterior**; **farokvéna** – **v. coccygica**; **ülőcsonti véna** – **v. ischiadica**; **combvéna** – **v. femoralis**) is áramolhat vér. Ha a combvéna útjában a **v. portae renis** és a **v. renalis** határán levő izmos billentyű nyitott, a vér átömlik a **v. cava posterior** felé (a **v. iliaca externán** átáramolva a **v. renalis efferensen** át egyenesen a hátsó üres vénán keresztül eljut a szívbe). Ha a combvéna felől érkező vér útjában a billentyű zárt, akkor bekerül a vese portális keringésébe. A vese cranialis részéből a vertebralis vénás sinusrendszeren át a vér az elülső üres vénákba is juthat. Ez a rendszer lehetővé teszi, hogy a madár aktuális fiziológiás állapotának megfelelően a máj, a vese vagy a tüdő keringését fokozza.

A farok felől érkező, a rectum fölött futó nagyon erős véna (**v. coccygeo-mesenterica**) anasztomizál a bél felől jövő vénával (**v. mesenterica anterior**), és együtt alkotják a máj portális keringését biztosító **májkapueret** (**v. portae hepatis**), amelynek vére így a zsigerekből (bélcső, gyomor, lép, hasnyálmirigy) származik. A máj elvezető vénája (**v. hepatica**) a hátulsó üres vénába torkollik (10.26 ábra).

A testüregviszonyok

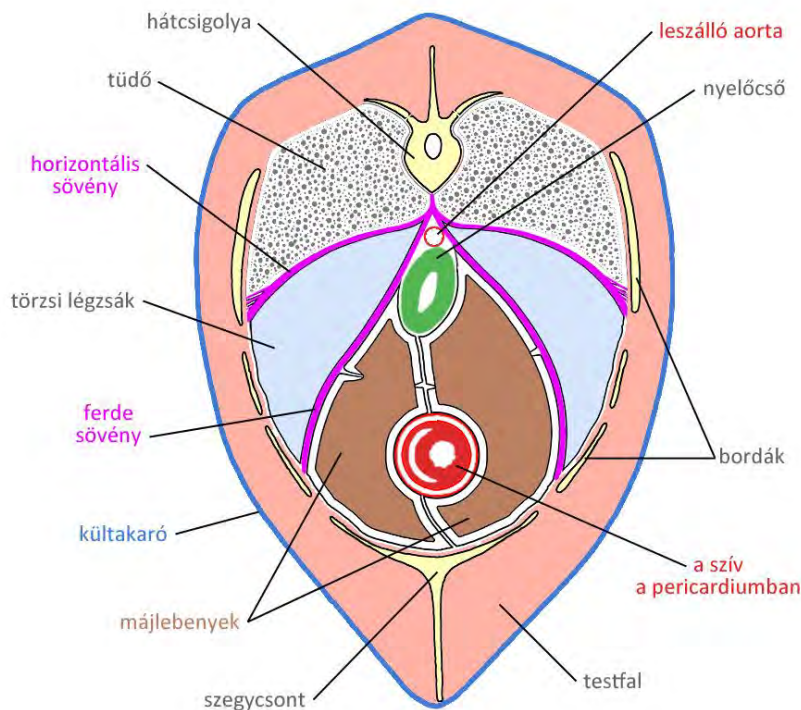
A madaraknak nincs rekeszizom, de a testüreg nem egységes, a mell- és hasüregben, a szív és a zsigerek között csillogó, vékony membránok feszülnek. A testfal felé a légzsákok falai, beljebb a zsigereket körülvevő **savóshártya kettőzetek** (**peritonealis zsákok**) találhatóak. Utóbbiak a szívet (**pericardium!**) a májat, az emésztő traktus nagy részét veszik körbe. Üregeik nem közlekednek egymással. A testüreg dorsoventralisan is tagolt, két **septum** (**ferde** és **horizontális**) három részre osztja. A felsőben a tüdő, az alsóban a zsigerek (pl. a máj) találhatóak, a középsőben a törzsi légzsákok (10.27 ábra).

Idegrendszer (systema nervosum)

A madarakban (*Aves*) a **gerincvelő** (**medulla spinalis**) a *Tetrapodára* általában jellemző felépítést mutatja. A madarak agya a hüllőkhöz viszonyítva sokkal nagyobb.

A **nyúltvelő** (**medulla oblongata**) a négy lábú gerincesekre jellemző, viszont ventralisan megfigyelhető a már a hüllőknél kialakuló „**hídregió**”, ami a fejlettebb mozgással hozható összefüggésbe. A híd a fejlett előagy és kisagy között létesít kapcsolatokat. A hídmagvak a látótetőből és az előagyból kapnak afferenciát, efferens rostjaik a kisagyba vezetnek.

A **kisagy** (**cerebellum**) – a repülés és a két lábon való járás miatt – nagy tömegű, fejlett, mivel mindkét funkcióhoz bonyolult perifériás érzékelő- és továbbító rendszer, nagyobb teljesítményű mozgatórendszer és tökéletesebb koordinációs szerv szükséges. Szöveti felépítése a többi gerinceséhez hasonló, de barázdáltsága, így felszíne azokhoz képest nagyobb. A fehérállományban a hüllőkhöz képest fejlettebb magrendszer van.



10.27 ábra. A madarak testüregviszonyai. Keresztmetszet a törzsből a szív szintjében.

A **középagy (mesencephalon)** nagyméretű, de az előagy és a kisagy fejlettsége miatt fentről nézve alig látható. Fő részei az **ikertestek (corpora bigemina** vagy **lobus opticus)**, aminek dorsalis része a **látótető (tectum opticum** vagy **tectum mesencephali)**, ventralis része az agykocsány (**pedunculus cerebri**). Az előbbi a középagy legfejlettebb része, a madarakra jellemző nagyon fejlett látásanalizátor központi része. Sokkal fejlettebb, mint a hüllőké, de lényegesen eltér az emlősökétől is. A látóideg axonjainak többsége a **chiasma opticumban** átkereszteződik, és a **tractus opticuson** haladva a tectum opticumba vezet. Innen többszörös átkapcsolással a **talamuszba (thalamus)**, az **ectostriatumba** és az előagy kiemelkedő részébe (**Wulst**) futnak rostok. A madarak látórendszere tehát többközpontú.

A centrális **hallópálya** a nyúltvelői érző magvakból indulva szintén átkapcsolódik középagyi területeken. Innen szintén a talamuszba, majd az előagyba jut.

A középagyi efferens pályák a nyúltvelőbe és a gerincvelő felső szelvényeibe vezetnek, és a látással, hallással kapcsolatos reflexekért felelősek.

Az agykocsány a tectumtól medialisán és ventralisan fekvő terület. Itt található a **canalis centralist** körülvevő **szürkeállományban (substantia grisea centralis)** a szemmozgásokat vezérlő III. és IV. agyideg, a sugártest és a szírványhártya izmait beidegző vegetatív idegek magvai. Ide érkeznek a csőr-kávák és a nyelv területéről származó afferenciák, és innen indulnak ki az előagyba vezető központi érzőpályák. Az itt található **nucleus ruberből** a gerincvelőbe húzódó mozgó pályák indulnak ki. Ez kapcsolatot tart az előagy bizonyos területeivel és a kisaggal is. Fontos része a mozgásszabályozásnak.

A **köztiagy (diencephalon)** a hüllőkénél sokkal fejlettebb. A törzsfejlődés szempontjából fontos, új tulajdonság, hogy a hipotalamuszban (hypothalamus) megjelenik a **termoregulációs központ**.

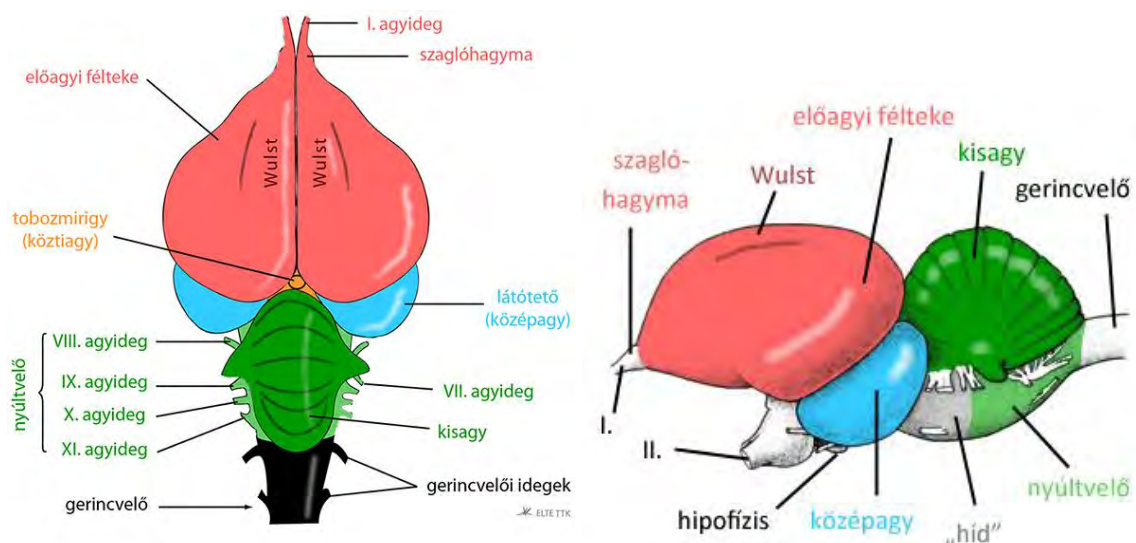
A madarak átlagos testhőmérséklete az emlősökhöz képest magasabb. A köztiagy három fő része a többi gerinceshez hasonlóan a talamusz, hipotalamusz és epitalamusz.

Az **előagy (telencephalon)** két nagy féltékéből és a hozzájuk csatlakozó szaglóhagymákból (**bulbus olfactorius**) áll. Ez utóbbi a madarak nagy részénél fejletlen, következésképpen szaglásuk gyenge. Az előagy két féltékéjét egy hasíték (**fissura longitudinalis**) választja el. A féltékék felszíne sima, nem barázdált. A dorsalis részen található kis barázdla (**vallecula**). Közte és a féltékéket elválasztó hasíték között egy domborulat (**Wulst**) található (10.28 ábra).

A madaraknál az idegsejtek teste nem csak az agy felszínén található, hanem több egymás alatti rétegben helyezkednek el (**striatum**), a területnek jellegzetes csíktolt mintázatot adva. Ezek az emlős agykéreggel egyenértékűek. Az agyalapi területek az emlős törzsdúcoknak felelnek meg, ezek a legősibbek, a fiatalabbak sorra ezekre épülnek fel. Az ősiabek a mozgáskoordinációban, a modernebbek az érzékszervi működésben és a tanulási folyamatokban játszanak fontos szerepet. Ez utóbbiak teszik lehetővé, hogy a madarak a hüllőknél sokkal bonyolultabb viselkedési mintázatokat mutatnak, ill. intelligenciaszintjük sokkal magasabb. Több rendszertani egységbe (pl. varjúfélék, papagájfélék) olyan fajok tartoznak, amelyeknél ez eléri a főemlősök szintjét.

Az agykoponya tarkótájékának alakulása miatt a magzatburkosokban az agyvelőhöz 12 agyideg tartozik. Az előzőekben megismerteket a következők egészítik ki:

- XI. **járlékos ideg (n. accessorius)** a X. agyideg önállósult ága, a nyúltvelőből lép ki (kevert).
- XII. **nyelvalatti ideg (n. hypoglossus)** a magzatburok nélküliek első gerincvelői idegének felel meg, a nyelv belső izmait idegzi be (mozgató).



10.28 ábra. A) Házityúk agyvelejének dorsalis nézete: feltűnő a fejlett kisagy és középagytető (látótető) a hatalmas előagyi féltékék és a kicsi, fejletlen szaglóhagyma, **B)** oldalnézet.

Neuroendokrin rendszer

A madarak neuroendokrin rendszere – néhány speciális vonással – a gerinces sémát követi.

Az alábbiakban a madár jellegzetességei közül csak néhányat említünk. A madarak **hipofízisének (hypophysis)** két lebenye van (az emlősökben három fejlődik). **Prolactin** (emlősökben lactotrop hormon, LTH) nevű hormonjuk nyilvánvalóan más funkciót tölt be, mint az emlősöknél. Szerepe van a **begytej** termelésében (galambfélék), a **kotlófolt** kialakításában, a költési magatartás kiváltásában, valamint a vonulásban is. A tollazat lecserélését, azaz a vedlést a pajzsmirigy **tiroxin**

hormonjának megemelkedett szintje váltja ki, míg a mérsékelt égövi énekesmadarak szezonális énekének megjelenését a tesztoszteron megemelkedett szintje indukálja.

Érzékszervek (organa sensuum)

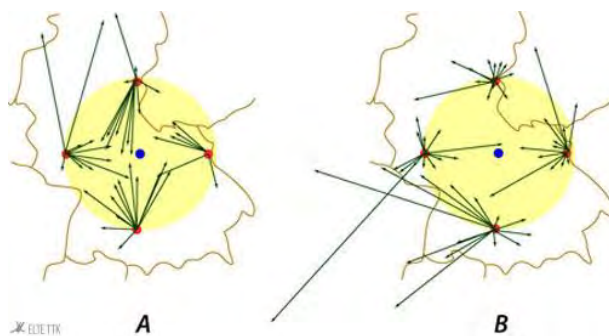
Ízérzékelés

A legtöbb madár csak gyenge ízérzékelésre képes, többségük csak a már szájában tartott élelemről, a száj nyálkahártyáján keresztül kap némi információt. Kivételt a gyümölcssevő fajok között lehet találni.

Szaglás

A madarak szaglása jellemzően gyenge. Kivételt képeznek pl. a galambok, egyes tengeri madarak, a kivik és az újvilági keselyűk néhány faja. Ez előbbieknél a szaglás a tájékozódásban játszik szerepet.

Kísérletek szerint a galambok tájékozódását középtávon – 100 kilométeres nagyságrendben – megzavarja a szaglóhám blokkolása (10.29 ábra). Az újvilági keselyűk szaglása eléri a vadász-kutyákra jellemző érzékenységet. Akár néhány deka húst is több kilométerről képesek érzékelni akkor is, ha az pl. az avarban takarásban van.



10.29 ábra. Galambok középtávú tájékozódása: ép szaglóhámval a madarak képesek visszatérni származási helyükre (A), míg a szaglásukban korlátozottak véletlenszerűen választanak irányt (B). (A kék pont a származási helyet, a piros pontok a szabadon bocsájtás helyét jelzik, a sárga kör a származási helytől mért 100 km-en belüli területet jelöli.)

Halló–egyensúlyérző rendszer

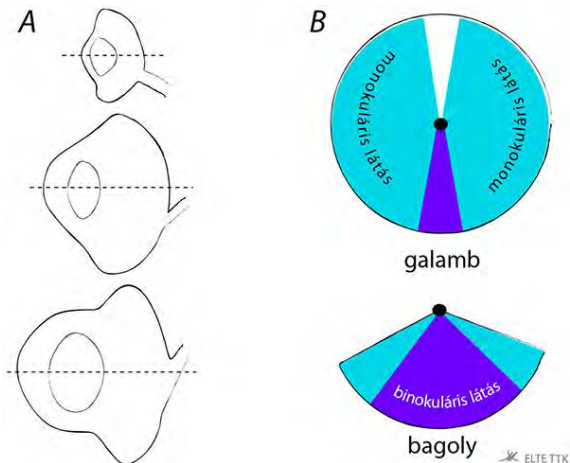
A hallószervük fejlettsége eléri az emlősök szintjét, de anatómiailag sokban különbözik. Fülkagylójuk nincs (a baglyoknál található ennek megfelelő struktúra), külső hallójáratuk rövid. Középfülük felépítése a hüllőkéhoz hasonló, egy hallócsontjuk van. A belső fül felépítése már jobban hasonlít az emlősökére, bár csigavezetékük nem felcsavarodott, hanem csak görbült. A madarak nagyjából az emlősöknek megfelelő hangtartományban hallanak, de hangfelbontó képességük nagyobb.

A baglyokra jellemző 3 dimenziós hallásnak a zsákmányszerzésben van szerepe. A sok esetben láthatatlan, pl. hótakaró alatt mozgó állat helyének pontos bemérését a kétoldali hallórendszer aszimmetriája teszi lehetővé.

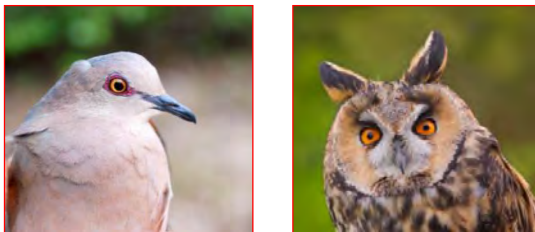
Az egyensúlyérzékelés az *Amniota* alapszabásnak megfelelő. A repülés miatt igen bonyolult feladatokat lát el.

Látás

A madarak legfontosabb érzékszerve a **szem**. A fej tömegéhez képest nagy, formája szerint három fő típusba (lapos, gömb, cső) sorolható (10.30 ábra). Elhelyezkedhet a fej két oldalán, mint pl. a galamboknál, vagy lehet előre néző, mint pl. a baglyoknál (10.31 ábra). Előző esetben a látótér 300° vagy még nagyobb is lehet (az erdei szalonkánál 360°), de kisebb az átfedés, következésképpen a térlátás, míg utóbbi esetben a látótér sokkal kisebb, viszont ezen belül jobb a térlátás.



10.30 ábra. Madárszem formák és látóterek: **A)** a madarak szeme lehet lapos (felül), gömb (középen) és cső alakú (alul) (mindegyik vázlat középsíkú metszet). **B)** A madarak látótere a szemek helyzetétől függ: a galambok szeme a fej két oldalán van, így esetükben a látóterek átfedése (binokuláris látás) kicsi, az előrenéző baglyoknál viszont nagy.

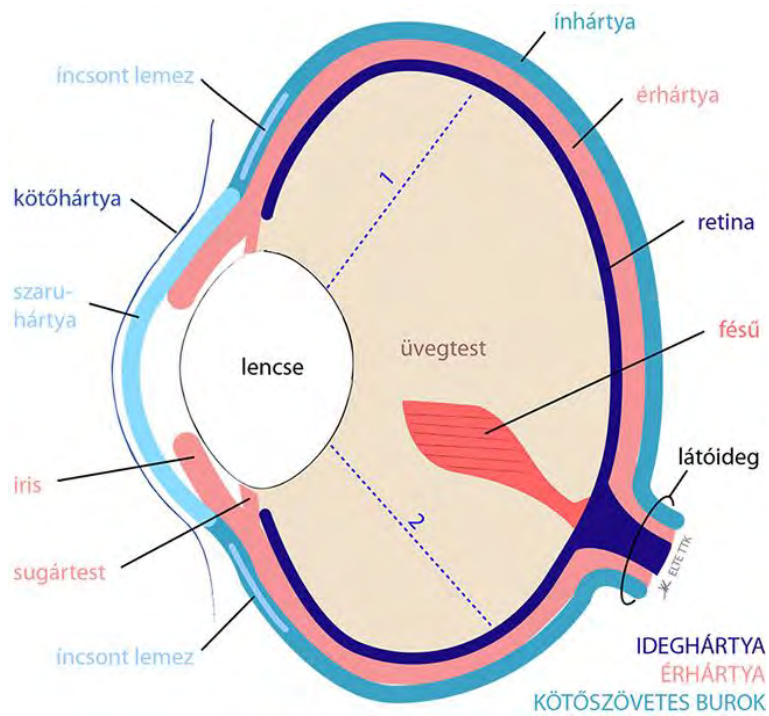


10.31 ábra. A galambok szeme a fej két oldalán van, a baglyoké előre néz.

A szemgolyók alapfelépítése a többi gerinceséhez hasonló, de van néhány madarakra jellemző struktúrája is. A **fésű (pecten)** részt vesz az üvegtest képzésében és a retina oxigénellátásában és a tájékozódásban (Nap-orientáció) (10.32 ábra).

A **sclerában** egy csontos-porcós felépítésű gyűrű szolgál a szem védelmére, stabilizálására. A **sugártestben** és az **iriszben** speciális izmok találhatóak, amik a **szemlencse** és a **cornea** alakváltoztatására szolgálnak az akkomodáció során. A távolba néző madarak retináján a teljes látótér képe éles, mivel a retina teljes felülete a lencse fókusztávolságának megfelelő íven helyezkedik el. Ez alapvető különbség az emlősök szeméhez képest, amelyeknek – ugyanannyi információhoz jutáshoz – végig kell pásztázni a látóteret.

A nappali madarak színlátók. Külső szemmozgató izmaik fejletlenek, fejüket forgatják.



10.32 ábra. A madarak szemgolyójának rétegei és jellegzetességei: az ínhártyában íncsontok támasztják a nagyméretű szemgolyót, s az érhártya képződménye a fésű, amely az üvegtestbe nyúlik. A retina minden pontja a lencsétől azonos távolságra van (lila szaggatott vonalak, ahol az 1-es és a 2-es számmal jelzett távolságok azonosak).

Fogalomtár

agyidegek

- járulékos ideg (n. accessorius)
- nyelvalatti ideg (n. hypoglossus)

aorta

- leszálló aorta (aorta descendens)
- aortaív, jobb oldali

artéria / artériák (arteria / arteriae)

- combartéria (a. femoralis)
- csípő artéria (a. iliaca)
- farokartériák (aa. caudales)
- közös fejverőér (a. carotis communis)
- kulcscsontalatti artéria (a. subclavia)
- ülőcsonti artéria (a. ischiadica)
- tüdő artériás törzs (truncus pulmonalis)
- tüdőartériák (aa. pulmonales)
- veseartériák (aa. renales)
- a. coeliaca
- a. ovarica
- a. spermatica
- aa. thoracicae
- truncus brachiocephalicus

begy (ingluvies)

- álbegy
- valódi begy

begytej

Bernoulli-törvény

bőralja (subcutis)

bronchus, secunder

- lateralobronchus
- dorsobronchus
- ventrobronchus

bulbus olfactorius

canalis centralis

chiasma opticum

coprodeum

csecsemőmirigy (thymus)

csírákorong (discus germinativus)

csőr

csőrkvát borító szarutok (ramphotheca)

ectostriatum

ellenáramlás elve

előagy (telencephalon)

Fabricius-féle tasak

farkcsíkmirigy (gl. uropygii)

felhám (epidermis)

fényinterferencia

fissura longitudinalis

fogazati hiánya

főhörgő (bronchus principalis)

gégefő (syrinx)

gerincvelő (medulla spinalis)

gyomor

- keratinoid bélés
- mirigyes gyomor
- összetett gyomor
- zúzógyomor

hallópálya

hanghártya, belső

(membrana tympaniformis interna)

hanghártya, külső

(membrana tympaniformis externa)

here (testis)

„hídrégió”

hipofízis (hypophysis)

hormonok

- melanin
- prolactin
- tiroxin

húgyvezető

hüllóbélyeg

ikertestek (corpora bigemina / lobus opticus)

irha (cutis)

ivarvezeték

izom

- kis mellizom (m. supracoracoideus)
- m. gastrocnemius
- nagy mellizom (m. pectoralis)

kapuér

- májkapuér (v. portae hepatis)
- vesekapuér (v. portae renis)

karmok

kettős légzés

kisagy (cerebellum)

kotlófolt

középagy (mesencephalon)

köziagy (diencephalon)

lázat borító pikkelyek (podotheca)

látótető

(tectum opticum / tectum mesencephali)

légcső (trachea)

légzsák

- beléző légzsák
- elülső törzsi légzsák
- hasi légzsák
- hátsó törzsi légzsák
- kiléző légzsák
- nyaki légzsák
- villacsonti légzsák

lipochromok

lymphoepithelialis szerv

méh (uterus)
 mesobronchus
 meszes héjú tojás
 mimikri
Neognathae
 neopulmo
 nucleus ruber
 nyelv
 nyúltvelő (medulla oblongata)
 ondótartály (receptaculum seminis)
 ondóvezető
Palaeognathae
 paleopulmo
 pedunculus cerebri
 peritonealis zsák
 pessulus
 petefészek (ovarium)
 petevezető (oviductus)
 | isthmus
 | magnum
 | tölcsér (infundibulum)
 proctodeum
 sómirigy / nasalis mirigy
 striatum
 syrinx izmok, belső
 syrinx izmok, külső
 szem
 | fésű (pecten)
 | írisz
 | pericardium
 | sclera
 | sugártest
 | szemlencse (cornea)
 szív
 | félhold alakú billentyű
 | háromszög alakú, izmos billentyű
 kamra
 pitvar
 sinuscsomó
 | szívkoszorúerek (aa. coronariae)
 | vitorlás billentyű
 szürkeállomány (substantia grisea centralis)
 talamusz (thalamus)
 termoregulációs központ

tojásfehérje (albumen)
 toll
 | cséve (calamus)
 | evezőtoll
 | kontúrtollak (pennae)
 | kormánytoll
 | pehelytollak (plumae)
 | ág (ramus)
 | horog (hamulus)
 | sugár (radius)
 | szár (rachis)
 | zászló (vexillum)
 toll nélküli megszgyék
 tollas dűlők
 tollazat
 tolltűsző
 tractus opticus
 tüdőkapu
 tüdőszíp (parabronchus)
 urodeum
 utóvese (metanephros)
 vakbél (coecum)
 vallecula
 vedlés
 véna / vénák (vena / venae)
 | combvéna (v. femoralis)
 | elülső üres véna (v. cava anterior)
 | farkvéna (v. coccygica)
 | hátsó bélfodri véna (v. mesenterica post.)
 | kulcsfontalatti véna (v. subclavia)
 | ülőcsonti véna (. ischiadica)
 | torkolati véna (v. jugularis)
 | tüdővéna (v. pulmonalis)
 v. brachialis
 v. cava posterior
 v. coccygeo-mesenterica
 v. hepatica
 v. iliaca externán
 v. mesenterica anterior
 v. renalis efferensenvv. thoracicae
 vénás öböl (sinus venosus)
 viaszhártya (ceroma)
 Wulst

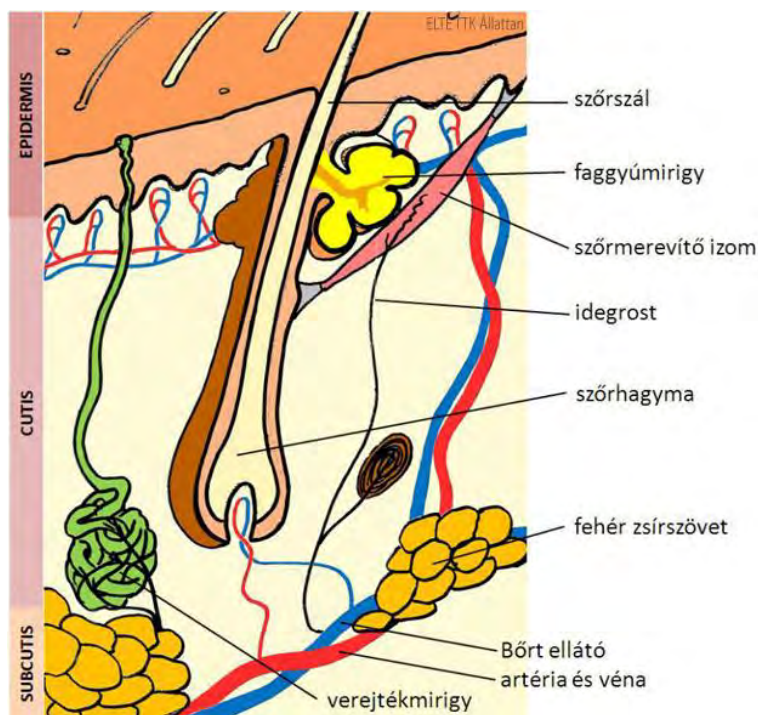
11. Az emlősök

Az emlősök (*Mammalia*) az emlősszerűekből (*Synapsida*), ezen belül is az emlősszerű hüllők (*Therapsida*) képviselőiből származnak. A mai emlősök (kb. 4800 faj) világosan elkülönülnek a többi gerinces osztály képviselőjétől. Megjelenésük kb. 220 millió évvel ezelőttre (Mezozoikum) tehető, de igazi elterjedésük és formagazdagságuk csak a harmad-, ill. a negyedkorban teljesedett ki. Érdeemes megjegyezni, hogy a madarak kialakulása jóval későbbre, a Jura-Kréta időszakra tehető, ilyen módon filogenetikailag fiatalabb csoportnak tekintendők!

Köztakaró (integumentum commune)

Az emlősök bőre erős, rugalmas, nagy tömegű szerv, amely mechanikai védőszerépén túl igen sok más feladatot is ellát. Gátolja a szervezet vízvesztését, és véd a külső nedvességtől. Jól szigetelő, dús érhálózata, pigmentsejtjei, szőrzete és verejtékmirigyei révén fontos szerepet játszik a szervezet hőegyensúlyának létrehozásában. Mivel a test felszínén van, könnyen sérül, de gyorsan és igen jól regenerálódik. Mint a többi gerinces állatcsoportban, itt is, a bőr ectodermális **felhából** és mesodermális eredetű **irhából**, továbbá bőrálatti kötőszövetből (**bőralja**) áll. Ez utóbbi viszonylag lazán kapcsolódik az izomzathoz, és attól sok helyen elválasztható. Az epidermis **többrétegű, elszarusodó laphám**, amely papilláival az irhába nyomulva nagy felületen érintkezik azzal, és a táplálása is innen történik. Az elszarusodás a mechanikai igénybevételnek legjobban kitett helyeken igen intenzív (pl. az ún. **talp-** és **ujjpárnák** területén). Ezek a részek szőrrel nem borítottak, igen rugalmasak, egyben vastag szaruréteggel fedettek. Az epidermis származékai a szőrzet, a **bőr mirigyei** és a **karmok**.

A **szőrzet** szőrökből épül fel, melyek lehetnek durvább **nemezzőrök**, puhább, finomabb **piheszőrök** és speciális **érezkszőrök**. A szőr, a tollal ellentétben, nem homológ a hüllők pikkelyével, attól eltérően alakul ki. A szőrzet **vedlésekkel** újul meg, és alkalmazkodik környezetéhez.



11.1 ábra. Az emlősök bőrének általánosított felépítése (szövettani metszetről készített rajz).

A szőrhöz kis **szőrmerevítő simaizmok** kapcsolódnak, amelyek összehúzódásakor a szőr(zet) felborzolódik. A kis izmokat vegetatív idegrostok innerválják. A bajuszt ún. **sinus-szőrök** alkotják. **Szörtüszőikben** véröblöket találunk, bennük a vér nyomása, mennyisége az idegrendszer segítségével szabályozható. Ha a sinus vérrrel telik meg, a receptorokban gazdag tüszőfal hozzányomódik a szőrszállhoz, amelynek legkisebb elmozdulása is érzékelhetővé válik. Ezek a jelzések igen fontosak az állatok tájékozódásában. Az állat pofatájékán e szőrök nem véletlenszerűen, hanem meghatározott mintázat szerint helyezkednek el, s ezen érzékszervek agykérgi reprezentációja is meghatározott mintázatot követ. Így tehát az állat igen precíz térbeli tájékozódásra használhatja őket. Speciális, receptorokban és erekben igen gazdag az orrnyílások körüli terület, az ún. **orrtüskör** bőre is.

A **faggyúmirigyek** a szőrrel együtt fejlődnek, és a mirigyek kivezetőcsöve a szörtüsző felső részébe nyílik. Váladékuk a szörtüsző üregén át jut a bőr felszínére, ahol a szaruréteget bevonva rugalmassá és víztaszítóvá teszi azt. A **verejtékmirigyek** a verejtékkiválasztással, és annak elpárolgása révén, fontos szerepet játszanak a szervezet hőháztartásában. Rendszerint a test meghatározott helyein csoportosulnak, így pl. patkányban a talppárnák területén. Az **illatmirigyek** módosult, rendszerint a szörtüszőkbe nyíló verejtékmirigyek. Szerepük elsősorban az állatok párzási viselkedésében fontos. A tej- vagy **emlőmirigyek**, mint már említettük, módosult verejtékmirigyek, és a fejlettebb emlősökben szabályos vonal (**tejléc**) mentén helyezkednek el.

A karmok a köztakaró jellegzetes **szaruképletei**.

Az irha kötőszövetes rétegében számos idegvégződés és vénás, illetve artériás érfonadék található. Az előbbieket fontos szerepet játszanak a bőrérzékelésben, az utóbbiak a rajtuk átáramló vér mennyiségének és eloszlásának szabályozásával a szervezet hőszabályozásának fontos eszközei. A bőralja zsíros kötőszövet, amely többé-kevésbé egységes réteg. A mechanikai igénybevételnek erősebben kitett helyeken (tenyér, talppárnák) szabályos zsírpárnák képződnek. Ezek állományát – mechanikai stabilitását fokozandó – kötőszövetes rekeszek tagolják, illetve határolják.

Az izomrendszer (systema musculorum)

Az izomrendszer elemei közül a **légzőizmok** érdemelnek említést. A légzőizmok közé a **bordaközi izmokat** és a **rekeszizmot** soroljuk. A bordaközi izmok kifejezetten szelvényes tagolódásúak, ez mind vérellátásukon, mind beidegzésükön megmutatkozik. Be- és kilégzőizmokat különböztünk meg, ezek egymással ellentétes lefutásúak. A belégzőizmok kontrakciójakor a bordák és a gerincoszlop által bezárt szög, továbbá a bordák közti távolság nagyobb lesz, következőképpen a szegycsont távolabb kerül a gerincoszloptól, és így a mellkastérfogat megnő. A kilégzőizmok hatása az előbbiekkal ellentétes. A mellkas térfogatváltozását passzívan követik a tüdők is. A rekeszizom a mellüreget a hasüregtől elválasztó, a mellkasba bedomborodó speciális (harántcsíkt!) izom, amely törzs- és egyedfejlődéstanilag a **septum transversumból** alakul ki, úgy, hogy a septum állományába a szomszédos testfali részekből izomrostok nőnek. Középső, izomrostoktól mentes inas részén lép át az aorta, a v. cava posterior és az oesophagus a n. vagussal. Izmos részei a sternumhoz, az utolsó bordákhoz és a lumbalis izomzathoz kapcsolódnak. Belégzéskor a „rekeszkupola” az izomzat kontrakciója miatt ellaposodik (a mellkas térfogata nő); kilégzéskor visszaáll az eredeti helyzet. A valódi izmos rekesz az emlősökre jellemző képlet.

Fontos megjegyezni, hogy a mind a rekesz, mind a be- és kilégzőizmok akaratlagosan mozgathatóak, beidegzésüket gerincvelői idegektől kapják!

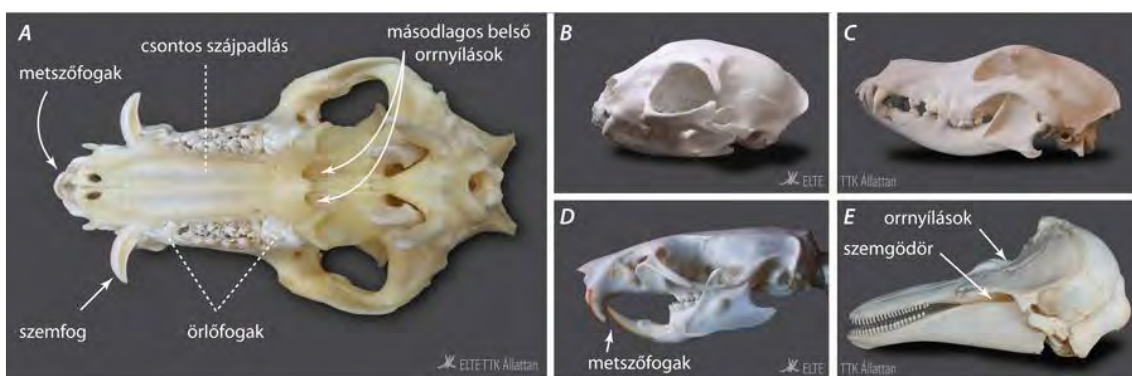
Emésztőkészülék (apparatus digestorius)

Az emlősök emésztőkészüléke is elő-, közép- és utóbélre tagolódik. Az **előbél** (szájüreg, garat, nyelőcső, gyomor) feladata a táplálék felvétele, továbbítása és az emésztés kezdeti folyamatainak lebonyolítása. A **középbél** a duodenumtól az utóbélig terjed, hozzá csatlakozik a hasnyálmirigy és a máj. Legfőbb szerepe a táplálék megemésztése és a tápanyagok felszívása. Az **utóbél** a coecumtól a végbélnyílásig húzódó bélszakasz. Benne jelentős vízfelszívódás zajlik, s emiatt itt formálódik ürülékké a béltartalom. Fontos megjegyezni, hogy gerincesekben a tápcsatorna eme funkcionális felosztása nem hozható fedésbe a fejlődéstani (embrionális) elő-, közép- és utóbéllel! A **stomodeum** ectodermális hámja ugyanis csak a szájüreg és a garatüreg határát jelző torokszorosig terjed, míg a **proctodeum** ectodermális hámja csak a végbél kezdeti szakaszáig nyúlik. E két pont közötti minden bélszakasz az entodermális **mesodeum** származéka.

Az előbél

A **szájüreggel**, ezen belül az **ajkakkal** körülvelt szájréssel kezdődik. A szájüreget oldalról a pófák határolják, dorsalis falának elülső része a **kemény szájpád**, ennek nyálkahártyája szemölcsös és redőzött; szorosan, elmozdíthatatlanul rögzül csontos alapjához, a csontos szájpádhhoz. Az utána következő **lágyszájpad** mozgékony, izmos lemez, elválasztja a garat szájüregi részét az orrgaratától, és helyzetének függvényében, pl. nyeléskor, elzárja a szájüregből az orrgarat felé vezető utat. A lágyszájpadból redők húzódnak a nyelvhez és a garathoz, melyek a garatüreg felé vezető torokszorost határolják. Ez utóbbi szűkületig tart a stomodeum ectodermális hámja. A nyelv (lingua) a szájfének elszarusodott hámval borított izmos kiemelkedése.

A fogak fogmederben ülnek, a szájüreg képződményei. A **fogak** lehetnek: **metszőfogak**, **szemfogak**, **kis-** és **nagyórlófogak**. A fiatal állatokon megjelenő **tejfogakat** a **maradó fogak** váltják fel. A rágás speciális állkapocsszerkezetet és rágóizomzatot (**m. masseter** és **m. temporalis**) igényel. A fogak az állkapocs csontos üregeiben, a **fogmedrekben** ülnek. A foggyökér és az alveolusfal között található a **gyökérhártya**, ami egy nem elmeszesedő, érzőideg-végződéseiben gazdag csonthártya. A fognyakat a szájnyalakohártyával összefüggő erős, vérbő, rostos kötőszövet, a foghús vagy **fogíny** (**gingiva**) veszi körül. A fentebb említett képletek rögzítik a fogat a fogmederben.



11.2 ábra.

A fogaknak három fő részük van: az alveolusban helyet foglaló **gyökér**, a gingivával körülvelt **fognyak** és a szájüregbe beemelkedő **korona**. A gyökérben vékony, hosszú **gyökércsatorna** foglal helyet, benne húzódnak a korona felé a fogat ellátó erek és idegek. A gyökércsatorna a korona felé haladva **fogbélüregg**é (**pulpaüreg**) szélesedik, ahol is az ereket és idegeket kötőszövet veszi körül.

A pulpaüreget és a gyökércsatornát vastag, kemény **dentinállomány** határolja. Körülötte a gyökérben a **cementállományt**, a korona területén pedig az igen kemény és ellenálló **zománcállományt** fedezhetjük fel. A zománcréteg a szervezet legkeményebb anyaga, a fognyak területén adja át helyét a cementállománynak. A zománcréteg elmeszesedett hámeredetű rész, a dentinállomány szintén meszes sejtközötti állomány, míg a cementréteg csontszövetnek felel meg.

A **nagy nyálmirigyek** (**fültőmirigy** – **gl. parotis**, **állkapocsalatti mirigy** – **gl. submandibularis** és **nyelvalatti mirigy** – **gl. sublingualis**) a szájüregen kívül foglalnak helyet, váladékukat kivezetőcsöveiken juttatják a szájüregbe. A nyál pH-ja enyhén lúgos, benne a nyákanyagon túl szénhidrátbontó amiláz is található.

A száj- és garatüreg közötti elszűkülő átmeneti rész a **torokszoros**. A táplálék és a szájnyíláson át beszívott levegő rajta át kerül a garatüregbe. A **garat** a szájüreg mögött elhelyezkedő üreg, benne a levegő és a táplálék útja keresztezi egymást, caudalisan a nyelőcsőben folytatódik. Falát nyálkahártyája és saját izomrétege alkotja, ez utóbbi szűkíti a garatüreget. Az **orrgaratba** (**naso-pharynx**) nyílnak a páros **belső orrnyílás** (**choana**) és a garatüreget a középfül üregével összekötő **fülkürt** (**tuba auditiva**); utóbbi nyiroktüszői a **garatmandulák**. A **szájgaratba** (**oropharynx**) a torokszoros vezet, az **orrüregi résztől** (**pars nasalis**) a lágy szájpad választja el. A **gégei garat** (**laryngo-pharynx**) a szájgarat caudalis folytatása. Legfontosabb nyílása a gégebemenet, amelyet a **gégefedő porc** (**epiglottis**) takar. A garat elsősorban a táplálék nyelőcsőbe továbbításában játszik fontos szerepet. A garat működése a gégeével szorosan koordinált. Az emlősök garatja a többi magzatburkos gerinceséhez hasonlóan entodermalis hámmal bélelt. Az embrionális garatból az egyedfejlődés során szelvényezetten és párosan kitérődések (garat-, vagy kopolyútasakok) fejlődnek, melyek még az embrionális korban eltűnnek, ill. átalakulnak. Legnagyobb részben ezen **kopolyútasakok** entodermalis hámból fejlődnek a **branchiogen szervek**: a pajzsmirigy, a mellékpajzsmirigy, a csecsemőmirigy (thymus) és a mandulák. Az utóbbi kettő nyirokszerv.

A **nyelőcső** a garat folytatása és a mellkasban a tracheához képest dorsalisán halad. A mellüreg elhagyva a nyelőcső a rekeszhez ér, ahol azon keresztül haladva a gyomorba torkollik. A **gyomor** az emésztőkészülék nagyméretű, tágulékony, ív alakban görbült része. A gyomor-emésztéshez szükséges gyomornedvet (elsősorban proteolitikus enzimeket, pl. pepszint) a gyomor speciális mirigyei hozzák létre.

A középbél

A gyomortól a vakbélig terjedő izmos falú bélszakasz, amely tulajdonképpen azonos az emberi **vékonybéllel** (**intestinum tenue**). A középbél felszínét **bélbolyhok** és redők növelik. Elsősorban a tápcsatorna ezen szakaszán történik a tápanyagok felszívása. Homorulatában találjuk a hasnyálmirigyet, ezzel átellenben a májat. Mindkét mirigy entodermalis eredetű, kivezetőcsöve a középbélnek a **patkóbél** (**duodenum**) nevű kezdeti szakaszába torkollik. A duodenum kiemelkedően fontos szakasza az emésztőtraktusnak. A beleömlő pancreasnedv közömbösíti a savas gyomortartalmat, így saját enzimjeinek megteremti az enyhén lúgos pH-optimumot. A középbélben (és az utóbélben is) a béltartalmat **peristalticus mozgások** keverik, ill. továbbítják, melynek vezérlésében meghatározó a bélcső saját idegrendszerének és izomzatának működése.

Az utóbél

A középbélnél vékonyabb falú, viszonylag egyszerűbb lefutású bélcsőrész, közelítőleg az emberi vastagbélnek felel meg. Az utóbélben bolyhokat nem találunk, nyálkahártyáján keresztül igen intenzív a vízfelszívódás, ennek következtében a béltartalom **székletté** (**faeces**) sűrűsödik. Fő

szakaszai a vakbél, a vastagbél és a végbél. A **vakbél (coecum)**, amely az utóbél első szakasza, annak tágulata. Rágcsálókban igen fejlett, a bélcső legnagyobb térfogatú része. Itt megy végbe a cellulóz és más szénhidrátok megemésztődése szimbionta baktériumok közreműködésével. Bizonyos fajok vakbele egy nyiroktüszőket tartalmazó, vakon végződő **féregnyúlványt (appendix vermiformis)** visel. A következő bélszakasz a **vastagbél (colon)**, melynek lumenében történik a táplálékkal felvett víz és ionok felszívása, minek következtében a béltartalom székké sűrűsödik. A **végbél (rectum)** a vastagbél folytatása, s egyben a bélcső utolsó szakasza. Latin nevének megfelelően többé-kevésbé egyenes cső, amely a **végbélnyíláshoz (anus)** vezet.

A béltraktust a **hashártya (peritoneum)** zsigeri lemezének speciális kettőzete, a bélfodor (**mesenterium**) függeszti fel. Az emésztőszervek erei a mesenterium kettőzeteiben haladva érik el az emésztőcső egyes részeit.

Az emésztőkészülék járulékos mirigyei

A **máj (hepar)** a hasüreg job oldalán, a rekesz alatt található. Általában a máj lebenyei között találjuk az **epehólyagot**. Utóbbi szerv a patkányokban nem található meg, az epe egyenesen a duodenumba kerül. Az **epe** zöldessárga váladék, segíti zsírok emulzióban tartását, azaz nem engedi, hogy a rágás-nyelés során keletkezett sok apró zsírcsepp újra összeolvadjon. Így a **hasnyálmirigy (pancreas)** zsírbontó enzimeit nagyobb felületen képesek bontani a zsírcseppeket. A hasnyálmirigy a patkóbél hajlatában helyet foglaló lebenyes szerv. Külső elválasztású része fehérje-, zsír-, valamint szénhidrátbontó enzimeket termel, amelyek a pancreas vezetékén át jutnak a duodenumba. Belső elválasztású részének (**Langerhans-féle szigetek**) sejtjei termelik az **inzulint**, a **glukagont** és más hormonokat. A máj és a hasnyálmirigy az embrionális duodenumból fejlődik, ezt kifejlett állatokban is világosan bizonyítja, hogy vezetékük a duodenum kezdeti szakaszán torokollanak be.

Kiválasztószervek (organa uropoetica)

Ez a szervrendszer vizeletképző (vese), vizeletvezető és tároló (húgyvezeték, húgyhólyag) és vizeletkivezető részekből (húgycső) áll. A patkány **veséje (ren)** bab alakú, vörösesbarna szerv, típusát tekintve **utóvese (metanephros)**. A vesék a gerincoszlop ágyéki szakaszának két oldalán, retroperitonealisan foglalnak helyet, és tokjaik segítségével rögzülnek a lumbalis izomzathoz. Érdeemes megfigyelni, hogy a bal és jobb oldali vesék nem egy szinten helyezkednek el. Ez az aszimmetria az őket ellátó artériákra és vénákra is igaz. Áramlástanilag szempontból ugyanis kedvezőtlen, ha a bal és a jobb oldali erek ugyanabban a szintben találkoznak. A vesének van egy **külső kötőszövetes** és egy **belső zsíros tokja**, ez utóbbi kóros fogyás esetén felszívódhat, ekkor ún. vándorvese alakul ki. A vesék ventralis felszínére a fentiekén kívül még a peritoneum parietalis lemeze is ráhúzódik. A vese medialis felszínén található bemélyedés a **vesekapu**, itt lépnek be a vesébe a veseartéria és a veséhez futó idegek, illetve innen lép ki a vesevéna és az **húgyvezető (ureter)**.

A vese belső felépítését legjobban a szerv hosszmetsetén tanulmányozhatjuk. A vese saját vékony kötőszövetes tokja alatt egy sötétebb, finoman szemcsés, illetve csíktolt zóna látható, ez a **glomerulusokat** is tartalmazó **vesekéreg**. Alatta a veseartériacsókat magába foglaló **velőállomány** következik, mely a vesekapu felé elkeskenyedve, az ún. **veseszemölcsben** végződik. Ennek a vesemedence felé tekintő felszínét számos vizeletkivezető cső (**gyűjtőcső**) töri át. A veseszemölcs a **vesemedencébe** nyílik, mely a papillát körülvevő keskeny, résszerű üreg, belőle lép ki az ureter.

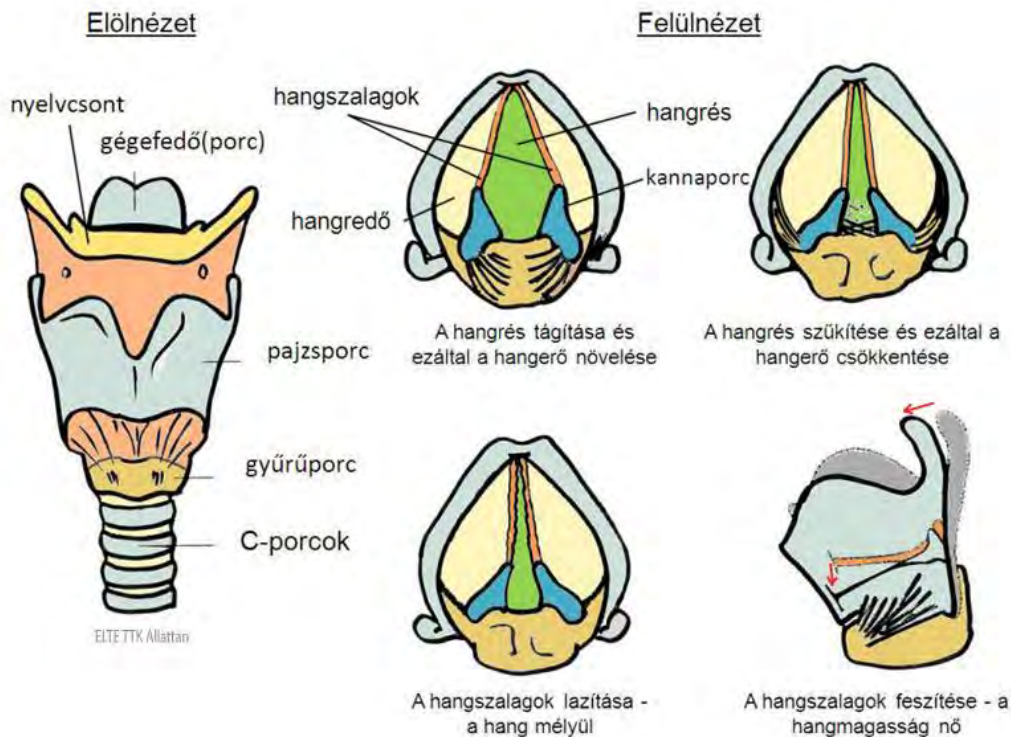
Az emlősök veséjében nagyon sok nephron található. A **nephron** a vese anatómiai, fejlődéstani és funkciós egysége, amely a mesodermális vesetelepből, a **nephrotomból** fejlődik. Kezdeti része a **vesetestecske**, itt a vérből **fehérjementes ultraszűrlet** képződik. Ez a **primer szűrlet** azután nagymértékben módosulhat a nephron további szakaszaiban. Általánosságban azonban elmondható, hogy az emlős nephron vízvisszatartásra specializált, a szövetközi folyadéknál sokszorta töményebb (**hiperozmotikus**) **vizelet** előállítására képes.

A **húgyhólyag** osztatlan üregű, az allantoisból fejlődő, rendkívül tágulékony, izmos falú szerv. A hasfalhoz egy vékony köstőszövetes lemez a **húgyinda (urachus)** rögzíti.

Légzőkészülék (apparatus respiratorius)

A légzőkészülék a **felső légutakból** (orr, orrüreg, szájüreg, garat), az **alsó légutakból** (gége, légszó), továbbá a **légzőszervből**, a tüdőkből áll. Legfontosabb funkciója a gázcserle bonyolítása, továbbá a hangadás, és sok faj esetében a hőszabályozásban is részt vesz. Az **orrrnyílásokat** egy speciális, receptorokban és hajszálerekben igen gazdag terület, az ún. **orrtükör** veszi körül. Az orrüregben bonyolult lemezrendszert találunk, rajtuk rögzül az orrnyálkahártya jelentős része, mely mirigyekben igen gazdag, vénái fonatokat képeznek, így az orrüregen átszívott levegő párával telítődik és előmelegedik. Az **orrüreg** felső része **szaglóhámmal** borított. Fontos megjegyezni, hogy (még a jól szagló állatokban is) a teljes orrüreg felszínének csak egy viszonylag kis része fedett szaglóhámmal. Az orrüregbe jutó levegő a **belső orrrnyílásokon (choana)** át jut az orrgaratba, majd ezután a levegő útja a gégebe vezet.

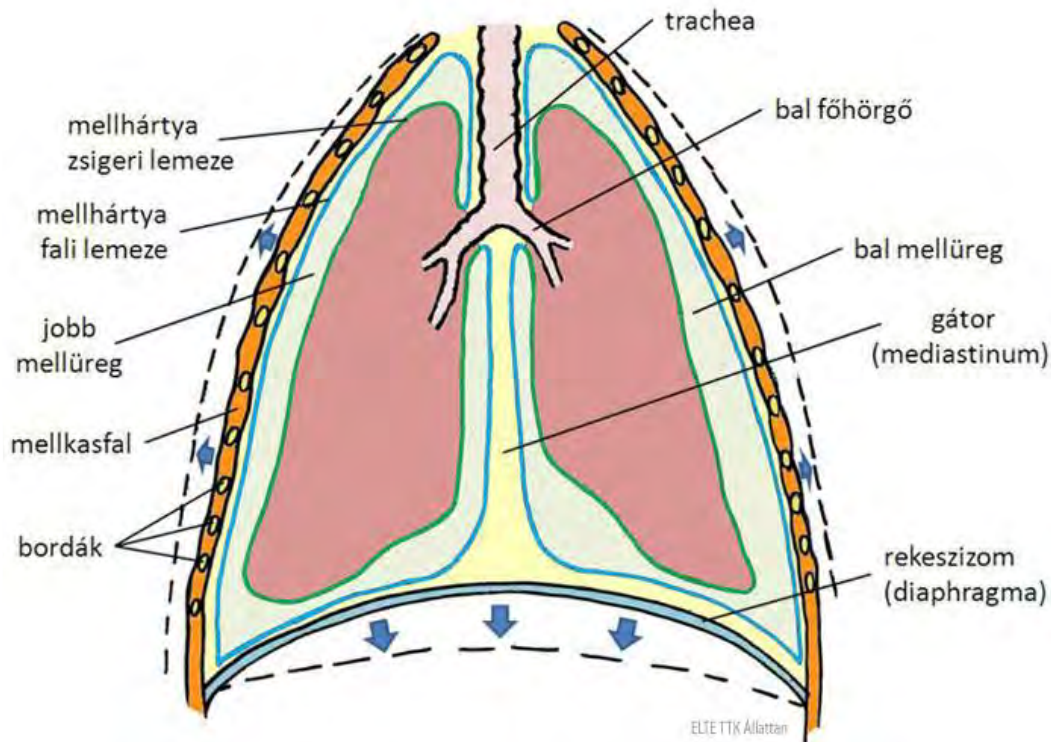
A **gége (larynx)** üreges szerv, melynek porcai, izmai a nyelvcsonttal együtt az embrionális garat átalakulásával fejlődnek. A nyelvcsonthoz és a tracheához kapcsolódó **gégeporcokból**, kötőszövetes szalagokból és igen differenciáltan működő (harántcsíkt) izmokból áll. A garatból a levegő a gégebemeneten keresztül jut a gége nyálkahártyával bélelt üregébe. A **gégebemenetet** a rugalmas porcívázzal rendelkező **gégefedő (epiglottis)** takarja. A gégefedőnek van egy sagittális állású, tarajszerű kiemelkedése, emiatt keresztmetszetben háztetőhöz hasonlít. Ennek következtében a lenyelt táplálék vagy folyadék a gégebemenetet két oldalról megkerülve továbbítódik a nyelvcsőbe. Nyeléskor a gége reflexesen cranialis irányba mozdul, „fölemelkedik”, közelebb kerül a koponyaalaphoz és mintegy „bebújik” az epiglottis alá, így az még jobban takarja a gégebemenetet és biztosítja azt, hogy abba falat véletlenül se jusson be. (Ezt a mozgást magunkon is tapasztalhatjuk, ha megfogjuk gégénket, majd nyelünk egyet.) Az epiglottis mellett a gége porcai: a **pajzsporc (cartilago thyreoidea)**, a **gyűrűporc (cartilago cricoidea)** és a két **kannaporc (cartilago arytenoidea)**. Ezek közül a pajzsporc a legnagyobb, amely emlősökre jellemző törzsfajlódástani újítás. A gyűrűporc a pajzsporctól caudalisan és dorsalisán található, alakja pecsétgyűrűre emlékeztet. A „pecsétnyomó” dorsalis helyzetű, cranialis részéhez ízesülnek a kannaporcok. Közöttük és a pajzsporc között feszül ki a gége nyálkahártyájának jellegzetes kettőzete, a hangredő. A **hangredő** hangadáskor intenzív rezgést végző medialis élében húzódik a **hangszalag**, amely egy kötőszövetes szalagokban gazdagabb megerősödés. A hangredők között látható a **hangrés**. A hangképzés nélküli légvételek alkalmával a hangredők igen távol vannak egymástól, a gégerés tág.



11.3 ábra Az emberi gégefő szerkezete és működése. Az ábra bal oldalán szembenézetben.

A gége caudalisan a légcsőben folytatódik. A lég- vagy **gégecső (trachea)** „C” alakú porcokból álló rugalmas, alaktartó cső, amely porcainak köszönhetően akkor is megőrzi belméretét, ha benne belégzéskor a levegő nyomása csökken. A gégecső a mellüregben a pleuralemezek közötti térben (**gátor/mediastinum**) halad, majd két **főhörgőre (bronchus principalis)** ágazik; ezek a tüdőbe lépve egyre finomabb ágakra oszlanak.

A **tüdő (pulmo)** páros, lebenyezett, rugalmas tapintatú, szivacsos szerv. Az embrionális garatüreg ventralis falából fejlődik. Színe a benne levő vér oxigéntartalmától függően lehet élénkpiros, vagy sötétebb lilásvörös, a városban élő állatok esetében pedig a belélegzett koromtól gyakran sötétszürke. A tüdő felszínét a szintén páros **mellhártya (pleura)** zsigeri lemeze vonja be. A mellhártya fali lemeze a mellkasfal belső felszínéhez tapad ki és a zsigeri lemezzel folyamatosan összefügg. A mellhártya fali és zsigeri lemezei szinte teljes felületükön egymáshoz simulnak, de a közöttük lévő vékony folyadék réteg miatt képesek elmozdulni egymáson.



11.4 ábra Az ember tüdeje a mellkasban (horizontális metszéssík). (A mellüregek a valóságban nem ilyen tágasak, mivel a mellhártya fali és zsigeri lemezei összefeksznek.)

Ivarszervek (organa genitalia)

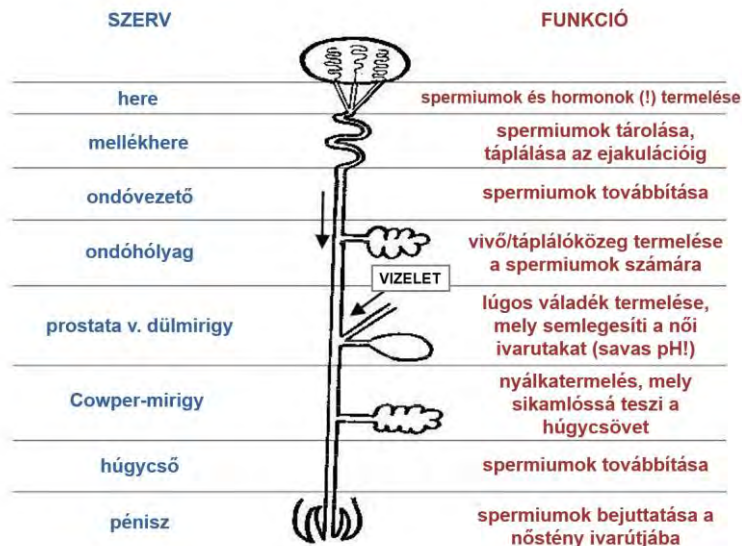
A hímivarszervek

Az emlősök hímivarszervei **belső ivarszervekre** (herék, mellékherék, ondóvezetők és járulékos mirigyek), illetve **külső ivarszervekre** (herezacskó és penis) oszthatók fel.

A here (**testis**) a **herezacskóban** (**scrotum**) foglal helyet. A herezacskó a hasfal ventralis kitűrődése, benne a hőmérséklet pár fokkal alacsonyabb, mint a testüregben, és ez a kis hőmérsékletkülönbség rendszerint nélkülözhetetlen a spermiumok normális fejlődéséhez, termékenyítőképességéhez. A here állománya lebenyekre tagolódik, amelyekben rengeteg vékony, felcsavarodott herecsatornácskát találhatunk. A **herecsatornácskák** falában fejlődnek a **spermiumok**, a csatornácskák között, az ún. **interstitialis állományban** a **tesztoszteront** termelő **Leydig-sejtek** helyezkednek el. (A gonadok kettős működésűek: egyrészt sejtkepzőszervek, másrészt hormontermelésük révén endokrin mirigyek is.) A hím nemi hormonok (**androgének**) megfelelő idegrendszeri hatásokkal együtt biztosítják az ivarsejtek fejlődését és érését, a szexuális aktivitást (libido), és felelősek a másodlagos nemi jelleg kialakításáért, fenntartásáért. Szekréciójukat és a **spermiogenezist** a hipofízis (hypophysis) **gonadotroph hormonjai** (**FSH, LH**) szabályozzák. A herék a hasüregben fejlődnek a coelomahámból kialakuló **gononephrotomból**, majd a magzati élet folyamán a **lágycsatornán** át innen szállnak le a herezacskóba. Eközben végig megtartják **retroperitonealis** helyzetüket. A hímivarszervek **járlékos mirigyei** az ondófolyadék termelését, és a spermiumok életképességének fenntartását biztosítják.

A hím **húgycső** a húgyhólyagból lép ki és a hímvessző csúcsán nyílik a szabadba. Izmos falú cső, mely a vizeletet, valamint az ejakulatumot vezeti ki a szervezetből.

A **hímvessző (penis)** merevedésre képes (erectilis) páرزószerv. Legbelső része, a penis gyökere, a medencecsontokhoz kapcsolódik, és így erősen rögzíti a hímvesszőt. Szabadon levő kiemelkedő része testre és makkra tagolódik. A penis testében és a makkban **szivacsos test** és **barlangos testek** vannak, amelyek vérrel megtelve megmerevítik a hímvesszőt és lehetővé teszik a hüvelybe való behatolását. A **makk** mögötti ároknál a makk bőre visszahajlik és a makkot borító **fitymát** hozza létre.

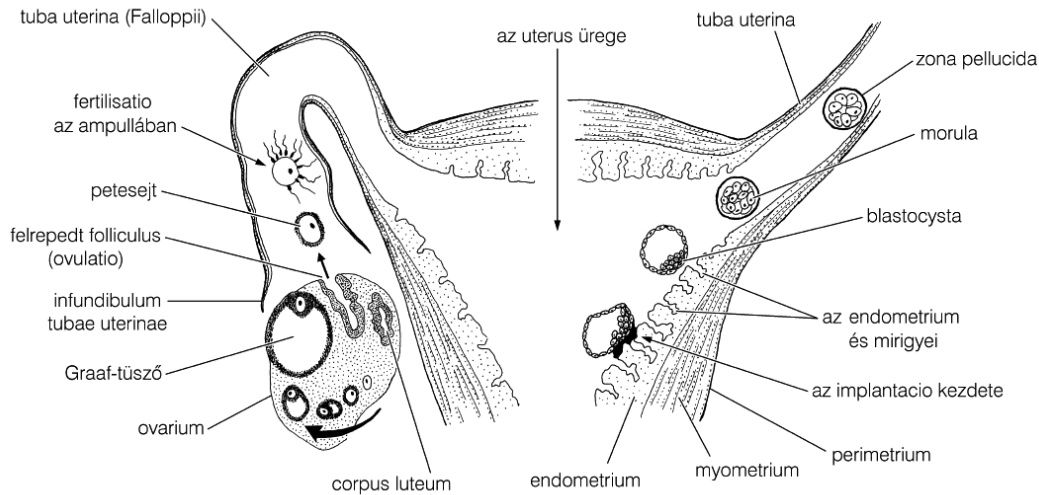


11.5 ábra A hím ivarszervek főbb funkciói.

A női ivarszervek

A **belső nemiszervek** a petefészek, a petevezető, a méh és a hüvely, míg a **külső nemiszervek** a csikló és a vulva (a hüvelynyílást határoló képletek gyűjtőneve).

A **petefészek (ovarium)** a petéket és a **női nemi hormonokat (ösztragének, progeszteron)** termelő, lapított, tojás alakú szerv. A petefészekben, a herékkel ellentétben, nem találunk csövecskéket. Metszlapján **kéreg-** és **velőállományt** különíthetünk el. Az előbbiben találjuk az érőben lévő tüszőket, az érett **tüszőket** és a **sárgatesteket**. A megtermékenyítés a petevezető felső részén történik, az embrió beágyazódásának helye azonban már a méh. A méh nyálkahártyája mirigyekben és erekben igen gazdag. A **hüvely (vagina)** a nőtény állatok páرزószerve. Az ovarium felől nézve a női ivarutaknak ez az utolsó **Müller-cső** eredetű szakasza, mivel a hüvelytornác már ectodermális hámmal bélelt. A hüvelytornác ventralis falát igen hegyes szögben fúrja át az ide nyíló húgycső. A nemiszervek és a vizeletképző szervek kivezetőcsövei nőtényekben az urogenitalis apparatus legvégső szakaszától eltekintve megtartják önállóságukat.

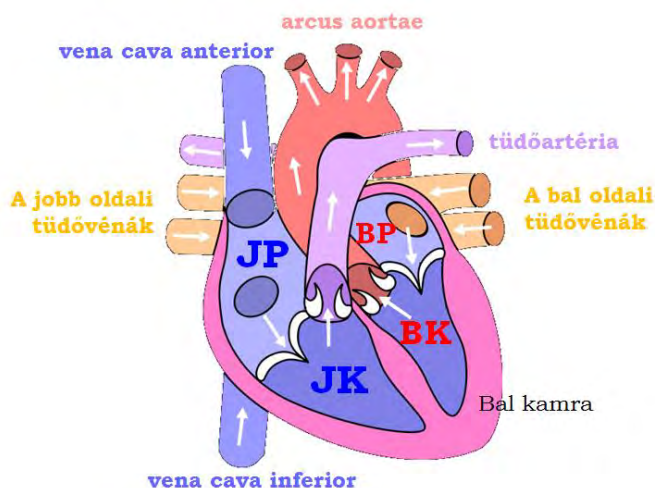


11.6 ábra A női ivarszerrendszer működésének alapjai az ember egyedfejlődésének kezdeti lépéseinek bemutatásával. Az ovariumban elhelyezett nyíl a tüszőérés fázisaira utal. Az ábra bal oldali felében az ovulatiótól a megtermékenyítésig követhetőek a folyamatok, az ábra jobb oldali felében az implantációt ábrázoltuk.

A **méhlepény (placenta)** korong alakú képlet, amelynek van egy **magzati (foetalis)** és egy **anyai (maternalis)** eredetű **része**. Az előbbi a fejlődő magzat **irhahártyájának (chorion)** egy speciális területéből jön létre, az utóbbi pedig a terhesség alatt megvastagodott **méhnyálkahártya** származéka. A placentában az anyai és a magzati vérkeringés között jelentős gáz- és anyagcsere zajlik, természetesen anélkül, hogy a magzati és anyai vér egymással közvetlenül érintkeznék, netán keverednék!

Keringés (angiologia)

A vérkeringési rendszer részei a szív, a vérerek, a vérképző szervek és a nyirokrendszer szervei, továbbá a nyirokerek. Az érrendszer a szívből, a belőle kiinduló verőerekből, a hajszálerekből és a szív felé haladó vivőerekből áll. Ebben a szervrendszerben kering a **vér (sanguis)**. Az emlősök vére a többi gerinceséhez hasonlóan folyékony **plazmára** és sejtekre, ún. **alakos elemekre** különül. Ez utóbbiak vörösvérsejtekre, fehérvérsejtekre és vérlemezkékre oszthatók. A vér színét a vörösvérsejtek, ill. a bennük lévő hemoglobin adja.

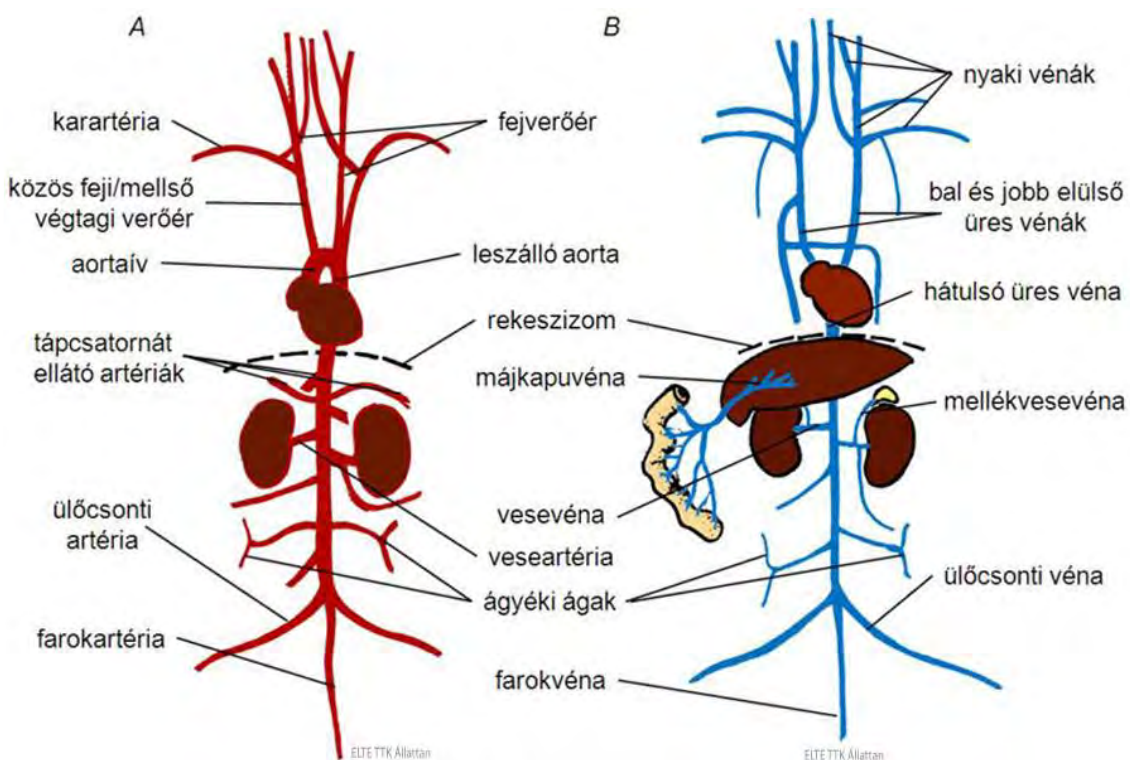


11.7 ábra

A **vérsejtek** elsősorban a vörös csontvelőben, a csecsemőmirigyben, a lépben és a nyirokcsomókban, illetve a nyiroktüszőkben keletkeznek. Az emlősök embrióiban, a többi gerinccsel megegyezően, magvas **vörösvérsejtek** vannak. Születés után a magzati vörösvérsejtek elöregednek és eliminálódnak, hemoglobintartalmuk a plazmába kerül, lebontódik, és kiürül. Helyüket és funkcióikat fokozatosan a felnőtt állatokra is jellemző magvatlan **vörösvértettek** veszik át. A csontvelő ettől kezdve és normális viszonyok között már elsősorban magvatlan vörösvérsejteket juttat a keringési rendszerbe. Bizonyos mennyiségű „éretlen” vörösvérsejt (**reticulocytá**) azonban megfigyelhető felnőtt állatokban is.

Ezzel szemben a vér plazmafehérjéinek nagy része a májban termelődik.

A keringési rendszer két körre tagolódik. A **kis-** vagy **tüdővérkör** a jobb kamrából a tüdőkön keresztül a bal pitvarba, a **nagyvérkör** a bal kamrából a testen át a jobb pitvarba vezeti a vért.



11.8 ábra Emlős (patkány) artériás (A) és vénás (B) keringési rendszere. (A rajzok a kisvérkört nem ábrázolják!)

A nyirokrendszer

A **nyirokrendszer** a szervek falában, pl. a gyomor–béltraktusban, a tüdőben stb. helyet foglaló **nyiroktüszőkből**, **nyirokcsomókból** és **nyirokerekből**, továbbá a **csecsemőmirigyből**, a **lépből** és a **csontvelőből** álló rendszer. A nyirokrendszer a benne keringő és megszárt **nyirok (lymphá)**, ill. a **nyiroksejtek** révén meghatározó fontosságú a szervezet védekező reakcióiban, az immunkompetens sejtek és ellenanyagok termelésében. A nyirok az artériás kapillárisok falán átszűrődött és az adott terület vénás kapillárisaiba visszaszívódni már nem képes, áttetsző szövetközi folyadék, amely keringési rendszerén (nyirokerekek, nyiroktüszők, nyirokcsomók stb.) átáramolva a vénás

rendszerbe kerül vissza. A nyirokerek fala még a vénákénál is sokkal vékonyabb, rajtuk ezért szakaszonként kisebb-nagyobb tágulatok, bennük pedig a nyirok áramlását egyenirányító billentyűk vannak.

A nyirokrendszerben az **elsődleges nyirokszervek** (pl. a csecsemőmirigy) termelik azokat a nyiroksejteket, melyek a **másodlagos nyirokszervekben** (pl. a lép, a nyirokcsomók) megtelepedve antigénhatásra nyerik el jellemző szerkezeti és működési sajátosságait. A **mandulák** speciális, nagy nyiroktüszők. A **nyirokcsomók** saját kötőszövetes burokkal határolt nyirokszervek, melyek olyan helyeken találhatóak, ahol megakadályozhatják a fertőzések továbbterjedését a szervezet belseje vagy a zsigerek felé. Nyirokcsomók vannak a nyaktájékon az állkapocs alatt, a hónaljban, a lágyékon, stb.

A **csecsemőmirigy (thymus)** branchiogen szerv, a sternumhoz és a szív nagyereibe rögzül, a sejtes immunválaszok központi szerve. A **lép (lien)** a hasüreg bal oldali részében elhelyezkedő hosszúkás, sötétvörös, keresztmetszetben jellegzetesen háromszögletű szerv. A lép igen nagy mennyiségű vér raktározására képes, amelyet izmos tokja kontrakcióival gyorsan a keringésbe juttathat. Ez a mechanizmus elsősorban ragadozóknál fejlett, és az állat adaptációját segíti fokozott megterhelésekben. Emberben ez az izmos tok fejletlen, kontrakciójával jellegzetes szúró fájdalmat érzünk. A lép kiemelt szerepet játszik az előregedett vörösvértestek szétbontásában, az innen kikerülő hasznos anyagok (pl. vas) megőrzésében, részt vesz a vérsejtképzésben és a szervezet védekező folyamataiban.

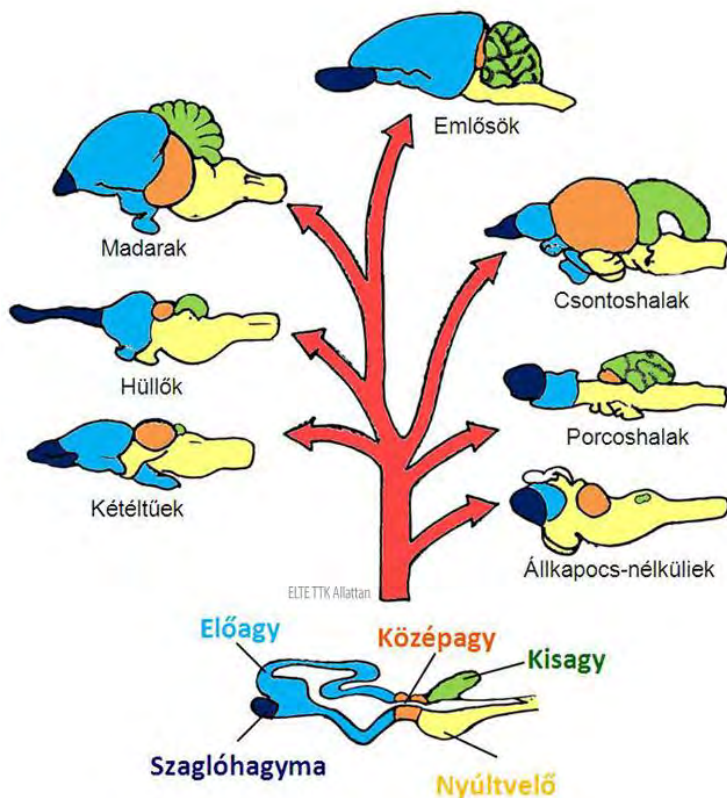
Testüregviszonyok

Az emlősök testürege mellüregre és hasüregre különül. A két üreget az emlősökre jellemző rekeszizom választja el egymástól. A **mellkas ürege** a csontos mellkas és izmai, a rekesz és a nyakizmok egy csoportja által határolt tér. Itt található a szív, a szívhez csatlakozó nagyerek, a csecsemőmirigy, a tüdők, a légcső és a nyelőcső stb. A mellüreg falát a **mellhártya (pleura)** béleli, amelynek **fali lemeze (pleura parietalis)** a mellkasfalhoz rögzül, **zsigeri lemeze (pleura visceralis)** ráfekszik a tüdőkre. A pleura két lemeze élő állatban egy vékony folyadékfilm közbezárásával szorosan összefekszik.

A **hasüreg** ventralisan és lateralisán a hasizmok, dorsalisan a gerincoszlop és a lumbosacralis izomzat, caudalisán a medence izmai, cranialisán pedig a rekesz határolja. Hátsó része a **medenceüreg**, ez utóbbi caudalis része a **kismedence**. Itt található pl. a rectum és a húgyhólyag. A hasüreg falát a **hashártya (peritoneum)** borítja; **fali (peritoneum parietale)** és **zsigeri lemezét (peritoneum viscerale)** különböztetjük meg. A hashártya által közrezárt tér (**cavum peritonei**) a cavum pleuraeához hasonlóan ugyancsak coelomaüreg. A peritoneum parietale szorosan hozzáfekszik az izmokhoz (rekeszizom, hasfalizmok stb.), majd azokról elemelkedve a zsigereket felfüggesztő peritoneum visceraléba megy át. A bélcsövet felfüggesztő hashártyakettőzet a **mesenterium**. Azok a zsigerek, amelyek felszínét a hashártya említett kettőzetei körülveszik, az ún. hasüregen belüli (**intraperitonealis**) **szervek** (ilyen pl. a bélcső), azok pedig, melyek a hashártya fali lemezétől dorsalisan helyezkednek el, és így a peritoneum felszínüknek csak egy részét borítja be, a hashártya mögötti (**retroperitonealis**) **szervek** (pl. vese).

Idegrendszer (systema nervosum)

Az emlősök rendelkeznek a gerinces állatok között a legfejlettebb idegrendszerrel. Idegrendszerük általános szerveződése megegyezik az alacsonyabb rendű gerincesekben tanultakkal.



11.9 ábra Az emlősök agyfelépítése más gerinces csoportokkal összevetve.

A **gerincvelő** felépítése az alapszabásnak megfelelő, rajta a négylábos járás miatt **nyaki** és **ágyéki duzzanatokat** találunk.

Az **agytörzs** fejlettsége a többi agyrészhez képest nem kifejezett, benne találjuk az agyidegek magvait.

Az emlősökben nagyon fejlett **kisagyat** találunk. Állománya lebonyozott, benne igen sok idegsejt található, melyek száma összemérhető a teljes előagy neuronszámával! A kisagy ilyen mértékű fejlettsége azzal magyarázható, hogy az emlősök négy lábú állatok, végtagjaik a testüket elemelik a talajtól, mozgásaik így igen finoman differenciálhatóak. Ez viszont csak úgy lehetséges, ha a mozgás során a test folyamatosan egyensúlyban marad. A kisagy feladata tehát kettős; egyfelől a mozgások finomszabályozását vezérli, másfelől a test folyamatos egyensúlyban tartását biztosítja. A kisagy ennek megfelelően szoros összeköttetésben van az egyensúlyérző szervvel, a végtagok és a test térbeli helyzetéről informáló gerincvelői érzőpályákkal, valamint az akaratlagos mozgásokat vezérlő előagyi mozgatókéreggel.

A kisagyat az agytörzsszel összekötő agyrészt **hídnak** nevezzük. A kisagyba bemenő és kimenő rostok egyaránt a hídban futnak.

A **középagy** az emlősökben viszonylag fejletlen agyrész, ami azzal magyarázható, hogy míg a vizuális információk feldolgozását az alacsonyabb rendű gerincesekben a középagy látja el, emlősökben ezt a funkciót fokozatosan az előagy vette át. Ugyanakkor továbbra is a középagy egyes magcsoportjai vezérlik a szem és a pupilla reflexes mozgásait.

A **köztiagy** állománya emlősökben is epitalamuszra (**epithalamus**), **talamuszra** (**thalamus**) és **hipotalamuszra** (**hypothalamus**) tagolódik. A hipotalamuszban van a táplálkozást és ezen keresztül bizonyos viselkedésformákat is szabályozó éhség- és jóllakottság-központ, a szervezet hőregulációs és anyagcsere-szabályozó központjai és mindezekkel együtt azok a **neuroszekréciós sejtcsoportok**, amelyek a hipofízissel (hypophysis) együtt a neuroendokrin reguláció központi

részét, a hipotalamusz–hipofízis rendszert képezik. Az emlősök fejlett érzékszerveiből érkező ingerületeket a köztiagy talamusz nevű magcsoportja irányítja a megfelelő agykérgi részekbe. Érdeemes megjegyezni, hogy a talamusz kétirányú összeköttetésben van az agykéreggel. Feladata nem csupán a szenzoros információk továbbítása a kéreg felé, hanem legalább ilyen fontos a kéregből a talamusz felé történő információk fogadása és feldolgozása.

A különböző érzékszervi információk az előagy meghatározott kéregrészeiben dolgozódnak fel. Az előagy fejlettsége az emlős agy legjellemzőbb vonása. Állománya felszíni szürkeállományra, az **agykéregre** és az alatta elhelyezkedő **fehérállományra** tagolódik. Előbbiben az idegsejtek sejttestjeit, utóbbiban az azok nyúlványaiból kialakuló bonyolult rostrendszert találjuk. Az agykéreg felszíne barázdált. Ennek mértéke elsősorban az állat fejlettségével, másodsorban testméretével arányos. Az agykéregben találjuk a legmagasabb szintű érző központokat, valamint az akaratlagos mozgásokat vezérlő mozgatóközpontokat. Emellett nagyon jellemzőek az egyes különálló, akár érző vagy mozgató központokkal is összeköttetésben álló, ún. **asszociációs kéregrészek** is! Így lehetséges az, hogy az idegrendszer különálló területein létrejövő ingerületek egymással társíthatóakká válnak, összetett érzetek keletkeznek. Az asszociációs kéregrészek képezik az emlősök differenciált viselkedésének, tanulási képességének idegrendszeri alapját.

A neuroendokrin rendszer

A hipotalamusz–hipofízis (hypothalamus–hypophysis) rendszer

Az **agyalapi mirigy (hypophysis)** áll egy garathám eredetű elülső lebenyből (**adenohipofízis – adenohipophysis**) és egy idegi eredetű hátulsó részből (**neurohipofízis – neurohypophysis**) áll. Ez utóbbi a hipotalamusz közvetlen folytatása, a hipofízisnyélen keresztül tart vele kapcsolatot. A **hipotalamusz nagysejtes állományának** neuroszekréción sejtjeiben termelődött hormonok a **hipofízisnyélen** keresztül jutnak a neurohipofízisbe. A keringési rendszerbe történő felszabadulásukig itt tárolódnak. Az előbbiekből következik, hogy a gerincesek és így az emlősök neurohipofízise ún. **neurohaemalis szerv**, azaz neurohormont nem termel, csak tárol. (Ezzel analóg (tehát hasonló működésű) szerv a rovarok corpora cardiacája!)

Az adenohipofízis hormontermelését a hipotalamusz speciális sejtcsoportjai szabályozzák. Ezek ún. **releasing** (azaz hormontermelést serkentő) és **inhibiting** (hormontermelést gátló) hormonokat termelnek, melyeket a hipotalamuszból az adenohipofízisbe tartó speciális erekbe juttatnak. Minden adenohipofízisben termelődő hormonnak megvan a saját releasing ill. inhibiting hormonja, ezalól csak a prolactin kivétel, mivel ennek a hormonnak folyamatos szekrécója figyelhető meg, amelyet egy inhibiting hormon gátol, s tart fizioológias szinten.

Az adenohipophysisben termelődő hormonok a következők:

- 1) A **somatotroph hormon (STH)** az állatok növekedéséhez nélkülözhetetlen.
- 2) A **folliculus-stimuláló hormon (FSH)** az ovariumban serkenti a primer folliculusok Graaf-tüszővé érését és a tüszők ösztrogén szekrécóját. Hímekben ugyanez a hormon a spermiogenezist stimulálja.
- 3) A **luteinizáló hormon (LH)** a nőstényekben az FSH hatására megérett Graaf-tüsző fölrepedését és a petesejt kilökődését (ovulatio) idézi elő. Hímekben termelődése előfeltétele a normális spermiogenesisnek. A herecsatornácskák közötti interstitialis (Leydig-) sejtekre hatva az androgen hormonok termelődését serkenti.
- 4) A **lactotroph hormon (LTH)** vagy **prolactin** az ovarialis hormonok által „előkészített” emlőben a tejtermelést indítja el a szülést megelőzően, ill. tartja fenn az utódok megszületése után.

- 5) Az **adrenocorticotroph hormon (ACTH)** a mellékvesekéreg hormontermelését fokozza.
- 6) A **thyreoidea-stimuláló hormon (TSH)** a pajzsmirigyek hormontermelését növeli.

A neurohipofízis hormonjai az **ADH (vazopresszin)** és az **oxitocin**. Az ADH a vese gyűjtőcsatornáiban serkenti a víz visszaszívását, ezáltal a vizelet mennyiségét csökkenti. Innen a neve: **antidiuretikus hormon**. Az oxitocin simaizom-összehúzó hatású, különösen fontos ez a szülés folyamán (ahol a méh simaizomzatát kontrahálja) és szoptatáskor. Ez utóbbi esetben az utódok sírása vagy az emlőbimbók szopása által kiváltott szenzoros bemenet idéz elő a hipotalamuszban oxytocin szekréciót, s ez végső soron az emlőmirigyek simaizmait összehúzva idézi elő az anyatej kilövellését.

A perifériás endokrin mirigyek

A **pajzsmirigy (gl. thyreoidea)** a pajzsporchoz és a tracheához tapadó páros branchiogen szerv. Hormonjai közül a **tiroxin** és a **trijódtironin** a jódanyagcserében játszik kiemelt szerepet, növelik az alpanyagcserét, stb. A pajzsmirigy harmadik hormonja, a **thyreokalcitonin**, a folliculusok közötti/melletti ún. **parafollicularis** vagy **C-sejteken** termelődik. Fokozza a kalcium beépülését acsontokba és ezzel párhuzamosan csökkenti a vér kalciumszintjét. A parafollicularis sejtek anem- emlős gerincesek ultimobranchialis szervében található sejteknek felelnek meg. A pajzsmirigy hormontermelését az adenohipofízis pars distalisában keletkező thyreoidea-stimuláló hormon (TSH) szabályozza.

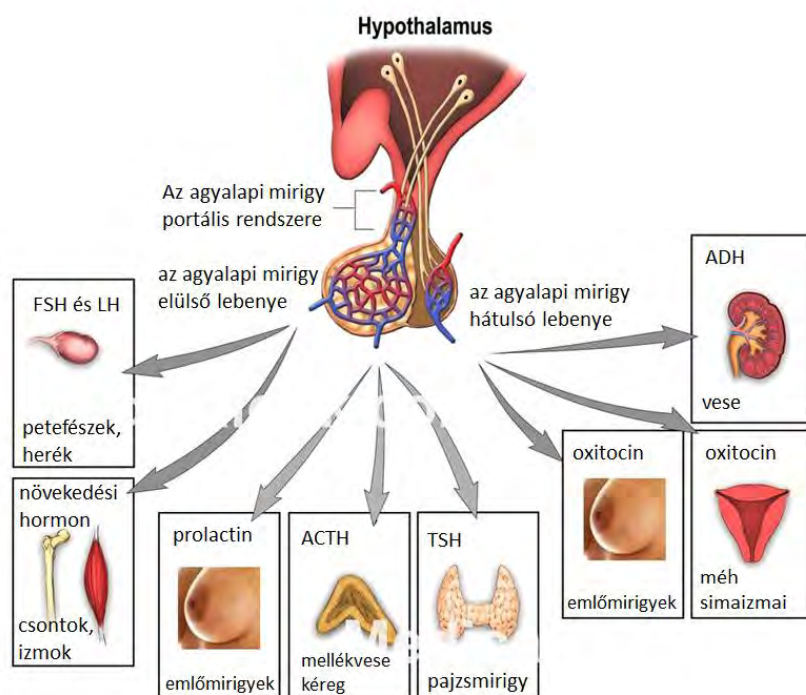
A **mellékpajzsmirigy (gl. parathyreoidea)** szintén branchiogen szerv; általában négy párosan elhelyezkedő kis testecskéből áll. Hormonja a **parathormon**, amely a csontállomány bontásával és a vese közreműködésével növeli a vér kalciumszintjét és csökkenti a foszfátszintet.

A hasnyálmirigy **Langerhans-féle szigetkészülékei** termelik az **inzulint**, amely a vércukorszintet csökkenti. Másik fontos hormonja, a **glukagon**, az inzulinnal ellentétben (és az adrenalinnal egyezően) a vércukorszintet növeli.

A **mellékvese (gl. suprarenalis)** a vesék cranialis pólusánál foglal helyet. **Kéregállománya** mesodermalis eredetű és a mesonephros magasságában keletkezik. **Velőállományát** dúcléc eredetű sejtek alkotják.

A kéregállomány három zónára tagolódik, ez emlős jellegzetesség. A mellékvesekéreg hormonjai: a Na⁺- és a K⁺- anyagcserét szabályozó ún. **mineralokortikoidok** (pl. aldosteron), a szénhidrát-anyagcserére ható ún. **glükokortikoidok** (pl. kortikoszteron, kortizol) és a nemi jellegű kialakításáért felelős ún. **szexuálszteroidok**. A mellékvesekéreg-hormonok termelődését az adenohipofízisben keletkező ACTH irányítja.

A mellékvesevelő sejtjei igen nagy mennyiségű **adrenalin** és **noradrenalin** termelésére képesek, amelyeket szükség esetén a vérbe juttatnak. Az adrenalin a szimpatikus tónusfokozódás jellemző tüneteiként fokozza a szív működést, jellemzően megváltoztatja a vér eloszlását a szervezetben, növeli a vércukorszintet, a pulzust, a vérnyomást stb. A noradrenalin az előzőhöz hasonlóan, de kiterjedtebben vérnyomásemelő hatású, azonban az anyagcserére számottevő befolyása nincs. A mellékvese velőállományának hormontermelését a szimpatikus idegrendszer szabályozza.



11.10 ábra A hipotalamusz-hipofízis rendszer és a perifériás endokrin szervek kapcsolata.

Az érzékszervek (organa sensuum)

A bőr vagy köztakaró, mint a külvilággal közvetlenül érintkező szerv, igen nagy mennyiségű **idegvégtestecskét** (receptorokat) és **szabad idegvégződést** tartalmaz. A receptorok elsősorban a hám alatti kötőszövetben vagy ritkábban magában a hámrétegben fordulnak elő.

Az emlősök ízérzékelése igen fejlett. Az ízérzékelés speciális, mikroszkópos dimenziójú receptorai az **ízlelőbimbók**. Legnagyobbrészt a nyelvben helyezkednek el (az ún. **ízérző nyelv** elsősorban az emlősökre jellemző), de található még a lágyszájpadon és a gégebemenet környékén is. A különböző helyen lévő ízlelőbimbók receptorsejtjeinek más és más a ligandpreferenciája. Az emberre jellemző differenciált, négy ún. alapízre visszavezethető ízérzékelés az emlősök körében nem tekinthető általánosnak.

A szaglószer (organum olfactorium)

Az emlősök szaglása valamennyi szárazföldi gerincesé közül a legfejlettebb. A kifejezetten jó szaglóképességű, ún. macrosmaticus állatok (mint pl. a kutyák) mellett vannak csekélyebb szaglóképességű, microsomaticus fajok (a főemlősök és az ember), illetve szinte szaglászéptelen állatok (pl. bálnák) is. Minél jobb szaglású az adott állat, annál nagyobb területű az ornyálkahártya, ill. az ezt hordozó csontlemezrendszer, és természetesen a szaglás központi idegrendszeri apparátusa, elsősorban a **szaglóbagy** és a **szaglóagyi** területek. Meg kell említenünk, hogy számos emlősben az ún. „**orrérzékelés**” bizonyos szempontból komplex tapintási és szaglászékelési együttes. Ez jól látszik, amikor pl. egy kutya az orrával megvizsgálja, megtapogatja az útjába kerülő új tárgyakat, lényeket.

A látószerv (organum visus)

A **szemgolyókból**, a szemgolyót védő és mozgató **segédszervekből**, továbbá a látás központi idegrendszeri apparátusából áll. A szemgolyó három, koncentrikusan rendeződött fő rétegből áll, ezek a külső rostos, a középső ér- és a belső ideghártya. Ezek veszik körül az üvegtestet és a szemlencsét.

A külső **rostos réteg (tunica fibrosa bulbi)** az ín- és a szaruhártyából áll. Az **ínhártya (sclera)** erős, fehér színű, áttetsző képlet. Felületén tapadnak a szemmozgató izmok. A **szaruhártya (cornea)** a rostos réteg módosult, élő állatban teljesen átlátszó része.

Az **érhártya (tunica vasculosa bulbi)** a sclerához lazán kapcsolódó, erősen pigmentált laza kötőszövetbe ágyazódó érfonadék. Szerepe egyrészt optikai (fényszigetelés), másrészt nutritív (a szemgolyó keringésének és a retina anyagcseréjének biztosítása). Ez a rész a szemgolyó elülső pólusa felé, megvastagodva a **sugártestben (corpus ciliare)** folytatódik. A sugártest szemlencse felé tekintő részéből erednek a lencsét felfüggesztő vékony rostok. A **szivárványhártya (iris)** a sugártestből kiinduló, annál vékonyabb, gyűrű alakú lemez. Közepén feketének látszó és a fényviszonyoknak megfelelően változtatható nagyságú nyílás van, ez a **pupilla** vagy **szembogár**. A pupilla tágasságát a szivárványhártyában lévő circularis és radialis lefutású simaizomrostok szabályozzák. E simaizmok a vegetatív idegrendszer irányítása alatt állnak.

Az **ideghártya (retina)** szemfenéki részén találjuk a **vakfoltot**, amely a látóideg kilépési, ill. a szemfenéki területet ellátó erek be és kilépési helye. Itt nincsenek fotoreceptor-sejtek. Tőle laterálisan a színeslátás areája, a **sárgafolt** található. Területén szinte csak fényérző sejtek, azon belül is csapok vannak. A retina eme elvékonyodása és a szemgolyó falának görbülete következtében a lencse által fókuszált sugarak normális szemben csak a sárgafoltban alkotnak éles képet, ez tehát az **éleslátás helye**. A főemlősök és az ember színeslátása bizonyított, más emlősök, így pl. macskák, kutyák inkább igen finom árnyalatdiszkriminációval, semmint az emberéhez hasonló színlátással tájékozódnak. Más fajok csak egy vagy két színt látnak és az ezek kiváltotta ingerületek „keverésével” állítják elő saját világuk színeit.

A szemgolyó segédszervei a **szemhéjak**, melyek a szemgolyót borító bőrredők. Akaratlagos vagy reflexes összeháródásukkal megakadályozzák a szem sérülését, ismétlődő összecukódásukkal szétterítik a **könnymirigyek** váladékát, így nedvesen tartják a szem felszínét; alváskor lecsukódnak. A szemhéjak külső felszínét bőr, belső felszínét a **kötőhártya** borítja.

A halló-egyensúlyérző szerv (organum statoacusticum)

Az emlősök hallószerve külső-, közép- és belsőfültre tagolódik.

A **külsőfül** legjellegzetesebb képletei a porcos vázú **fülkagylók (auriculae)**. Ezek jól fejlett, izmok segítségével a hangforrás irányába fordítható képletek. Minél nagyobbak, annál több hanghullámot képesek felfogni, fejlettségük az adott faj hallóképességével korrelációban áll. A fülkagyló belső tere nem egyszerű tölcsér alakú, benne akusztikailag fontos hajlatok, kiemelkedések vannak. A fülkagylóból a hanghullámok a **külső hallójáratban** vezetődnek tovább, és rezgésbe hozzák a hallójáratot lezáró dobhártyát. A külső hallójárat az első kopoltyúbarázdából jön létre.

A **középfül** ürege a nyálkahártyával bélelt csontosfalú dobüreg. A külső hallójárat felé egy rostos lemez, a **dobhártya (membrane tympani)** határolja, amelyre mind a külső hallójárat, mind pedig a dobüreg hámja ráhúzódik. Benne található az emlősök három **hallócsontocskája**, a **kalapács (malleus)**, az **üllő (incus)** és a **kengyel (stapes)**. Mindhárom hallócsontocska zsigerív eredetű. A hallócsont-láncolat a dobhártya rezgéseit kisebb amplitúdóval, de nagyobb nyomással továbbítja a belsőfülszélbe (egykarú emelő-hatás). A kalapácshoz, illetve a kengyelhez kapcsolódik

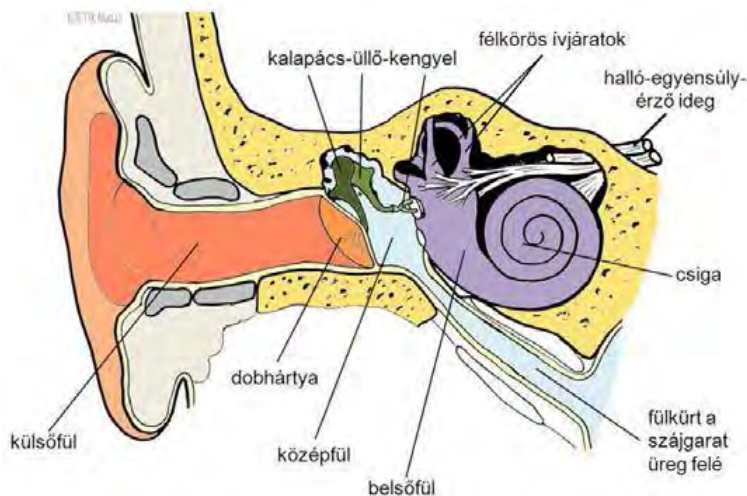
a **dobhártyafeszítő izom** és a **kengyelizom**. Ezek kontrakciója szupranormális ingerlés hatására fékezi, csillapítja a hallócsont-láncolat mozgását, és így megkíméli a belfület a károsodástól. A középfül üregét a garatüreggel a **fülkürt (tuba auditiva Eustachi)** köti össze, feladata a dobüreg szellőztetése és a dobhártya két oldalán keletkezett nyomáskülönbségek kiegyenlítése. Nyeléskor, ásításkor a fülkürt megnyílik, ilyenkor a dobüregbe levegő kerül.

A **belsőfül** csontos és hártyás részekből áll. A **csontos labirintus** a halántékcsonat bonyolult üregrendszer, benne találjuk a hártyás labirintust.

A **hártyás labirintus** központi tagjai a **tömlőcske (utrículus)** és **zsákocská (sacculus)**. A tömlőcske és a zsákocská érzékdombocskái igen hasonlóak. Mindkettő felületén „érzékszőröcskéket” (microvillusokat) viselő érzékesztő kiemelkedés van, amelyet nyálkarétegbe ágyazott mészkristályok borítanak. A tömlőcske és a zsákocská a fej térbeli helyzetét a gravitációs viszonyokat érzékeli azáltal, hogy a mészkristályok a fej különböző helyzeteiben, eltérő erővel és irányban nehezdednek az érzékszőröcskékre, ill. hajlítják el azokat. Ezek a **gravitációs receptorok** nem adaptálódnak és akkor is képződik bennük ingerület, ha a fej, ill. a test nem mozog.

A három **félkörös ívjárat** a tömlőcskéből indul ki és a csontos csatornában haladva ugyancsak a tömlőcskébe tér vissza. Kezdeti részükön tágulat van, itt találjuk a félkörös ívjáratoknak az ún. **ampulla** üregébe beemelkedő receptorait. A félkörös ívjáratok egymásra merőleges síkokban helyezkednek el, a fej forgómozgásait érzékelik, tehát **szöggyorsulási receptorok**.

A hártyás csiga, azaz a **csigavezeték** a csontos csigába benyúló, annak falaihoz rögzülő, vakon végződő cső, mely a zsákocskából fejlődik. Emlős jellegzetesség, hogy a csigavezeték hossza jelentősen megnövekszik, és nevéhez híven spirál alakban felcsavarodik.



11.11 ábra Az emlősök (ember) hallószervének felépítése.

Fogalomtár

agyalapi mirigy / hipofízis
 agykéreg
 | asszociációs kéregrészek
 agytörzs
 ajkak
 bélbolyhok

belső ivarszervek
 belfő ornyílás (choana)
 belfőfül
 | csontos labirintus
 | hártyás labirintus
 bőr

idegvégtestecske	gége (larynx)
szabad idegvégződés	gégebemenet
bőralja	gégecső (trachea)
bőrmirigyek	gégefedő porc (epiglottis)
faggyúmirigy	gégeporcok
illatmirigy	gyűrűporc (cartilago cricoidea)
verejtékmirigy	kannaporc (cartilago arytenoidea)
branchiogen szervek	pajzsporc (cartilago thyreoidea)
cavum peritonei	gerincvelő
csecsemőmirigy(thymus)	ágyéki duzzanat
csontvelő	nyaki duzzanat
dobhártya (membrane tympani)	glomerulus
előbél	gononephrotom
elsődleges nyirokszervek	gyomor
emlőmirigy	gyűjtőcső
epe	hallócsontocskák
epehólyag	kalapács (malleus)
érezékszőr	kengyel (stapes)
fehérállomány	üllő (incus)
fehérjementes ultraszűrlet	hangredő
felhám (epidermis)	hangrés
talppárnák	hangszalag
többrétegű, elszarusodó laphám	hártyás labirintus
ujjpárnák	ampulla
féregnyúlvány (appendix vermiformis)	csigavezeték
fog	félkörös ívjárat
kisőrlő	gravitációs receptorok
maradó fog	szöggyorsulási receptorok
metszőfog	tömlőcske (utrículus)
nagyőrlő	zsákocska (sacculus)
szemfog	hashártya (peritoneum)
tejfog	fali lemez (peritoneum parietale)
cementállomány	zsigeri lemez (peritoneum viscerale)
dentinállomány	hasnyálmirigy (pancreas)
zománcállomány	hasüreg
fogbélüreg / pulpaüreg	here (testis)
fognyak	Leydig-sejtek
gyökér	interstitialis állomány
gyökércsatorna	herecsatornácskák
gyökérhártya	herezacskó (scrotum)
korona	híd
fogíny (gingiva)	hímvessző (penis)
fogmeder	barlangos testek
főhörgő (bronchus principalis)	fityma
fülkagylók (auriculae)	makk
fülkürt (tuba auditiva Eustachi)	szivacsos test
garat	hiperozmotikus vizelet
gégei garat (laryngopharynx)	agyalapi mirigy / hipofízis (hypophysis)
orrgarat (nasopharynx/ pars nasalis pharyngis)	adenohipofízis (adenohypophysis)
szájgarat (oropharynx / pars oralis pharyngis)	hipofízisnyél
garatmandula	neurohipofízis (neurohypophysis)
gátor / mediastinum	hipotalamusz (hypothalamus)

hipotalamusz nagysejtes állomány	dobhártyafeszítő izom
hormonok	hallócsontocskák
adrenalin	kengyelizom
adrenocorticotroph hormon (ACTH)	köziagy
androgének	külső hallójárat
antidiuretikus hormon (ADH) / vazopresszin	külső ivarszervek
folliculus-stimuláló hormon (FSH)	külsőfül
glukagon	lány szájpád
glükokortikoidok	lányékcsatorna
gonadotroph hormonok	Langerhans-féle szigetek
luteinizáló hormon (LH)	légutak, alsó és felső
inhibiting hormonok	légzőizmok
inzulin	légzőszerv
lactotroph hormon (LTH)	lép (lien)
noradrenalin	máj (hepar)
női nemi hormonok	mandula
oxitocin	másodlagos nyirokszervek
ösztrogének	medenceüreg
parathormon	méhlepény (placenta)
progeszteron	anyai (maternalis) rész
prolactin (LTH)	irhahártya (chorion)
releasing hormonok	magzati (foetalis) rész
somatotroph hormon (STH)	méhnyálkahártya
szexuáliszteroidok	mellékpajzsmirigy (gl. parathyreoidea)
tesztoszteron	mellékvese (gl. suprarenalis)
thyreoidea-stimuláló hormon (TSH)	kéregállomány
thyreokalcitonin	velőállomány
tiroxin	mellhártya (pleura)
trijódtironin	fali lemeze (pleura parietalis)
húgycső	zsigeri lemeze (pleura visceralis)
húgyhólyag	mellkas
húgyinda (urachus)	mesenterium
húgyvezető (ureter)	mesodeum
hüvely (vagina)	mineralokortikoidok
intraperitonealis szervek	Müller-cső
irha	nagy nyálmirigyek
izmok	állkapocsalatti mirigy (gl. submandibularis)
bordaközi izmok	fültőmirigy (gl. parotis)
m. masseter	nyelvalatti mirigy (gl. sublingualis)
m. temporalis	nagyvércső
ízérző nyelv	nemezzsőr
ízlelőbimbók	nephron
járulékos mirigyek	nephrotom
karmok	neurohaemalis szerv
kemény szájpád	neuroszekréciós sejtcsoport
kisagy	nyelőcső
kismedence	nyirok (lymph)
kisvércső / tüdővércső	nyirokcsomó
kopoltyútasak	nyirokerek
középgy	nyirokrendszer
középbél	nyiroksejtek
középfül	nyirokszervek, elsődleges és másodlagos

nyiroktüsző
orrérzékelés
orrnylás
ortükör
orrüreg
pajzsmirigy (gl. thyreoidea)
| parafollicularis sejtek / C-sejtek
patkóbél (duodenum)
peristalticus mozgás
petefészek (ovarium)
| kéregállomány
| sárgatest
| tüsző
| velőállomány
piheszőr
primer szűrlet
proctodeum
rekeszizom
retroperitonealis szervek
septum transversum
sinus-szőr
spermiogenes
spermium
stomodeum
szaglóagy
szaglóhagyma
szaglóhám
szájüreg
szaruképletek
széklet (faeces)
szem / szemgolyó
| éleslátás helye
| érhártya (tunica vasculosa bulbi)
| ideghártya (retina)
| ínhártya (sclera)
| könnymirigyek
| kötőhártya
| rostos réteg (tunica fibrosa bulbi)

sárgafolt
sugártest (corpus ciliare)
szaruhártya (cornea)
szembogár (pupilla)
szivárványhártya (iris)
vakfolt
szemhéjak
szőrmerevítő simaizmok
szórtüsző
szórzet
talamusz (thalamus)
tejléc
torokszoros
tüdő (pulmo)
utóbél
utóvese (metanephros)
vakbél (coecum)
vastagbél (colon)
vedlés
vese (ren)
| belső zsíros tokja
| kéregállomány
| külső kötőszövetes tokja
| velőállomány
| vesekapu
| vesemedence
| veseszemölcs
| vesetestecske
végbél (rectum)
végbélnyílás (anus)
vékonybél (intestinum tenue)
vér (sanguis)
| alakos elemek
| vérplazma
vérsejtek
| vörösvérsejt (reticulocytá)
| vörösvértest

3.1 ábra:

http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Dugesia_subtentaculata_1.jpg

4.5 ábra:

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Lumbricus_terrestris_histologie_regenwurm_earthworm_tauwurm_annelida.JPG

4.9 ábra:

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mating_earthworms.jpg?uselang=hu

4.10 ábra:

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Earthworm_-_L._terrestris_cocoons.jpg?uselang=hu

6.1 ábra:

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:American_roach.JPG

6.2 ábra:

A: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Giant_brazilian_cockroach_closeup_arp.jpg,

B: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gromphadorhina_portentosa_2.jpg

6.3 ábra:

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Periplaneta_australasiae_legs.jpg?uselang=hu,
szerző: Lucinda Gibson & Ken Walker

6.9 ábra:

[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:American_cockroaches_\(Periplaneta_americana\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:American_cockroaches_(Periplaneta_americana).jpg)

6.19 ábra:

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:NIE_1905_Butterflies_and_Moths