

**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
VETERINARSKI FAKULTET**

Lea Popović

**KOMPARATIVNE OSOBITOSTI
DIŠNOG SUSTAVA
KOPNENIH I MORSKIH SISAVACA**

Diplomski rad

Zagreb, 2004.

SADRŽAJ

1. Uvod	1
2. Pregled dosadašnjih istraživanja	6
2.1. Makroskopska građa dišnog sustava kopnenih sisavaca	6
2.2. Mikroskopska građa dišnog sustava kopnenih sisavaca	12
2.3. Makroskopska građa dišnog sustava morskih sisavaca	20
2.4. Mikroskopska građa dišnog sustava morskih sisavaca	24
3. Razmatranje	28
4. Popis literature	32
5. Sažetak	35
6. Summary	36
7. Životopis	37

1. UVOD

Prvi morski sisavci pojavili su se prije najmanje 45 milijuna godina. Pretpostavlja se da su u to davno doba neke od kopnenih životinja u potrazi za hranom bile prisiljene uću u vodu, a da bi preživjele prilagođavale su se tim, za njih neuobičajenim uvjetima života. Tijekom evolucije od tih u osnovi kopnenih životinja, razvile su se vrste osposobljene na život u moru što im omogućuje da plivaju, rone, dišu, održavaju tjelesnu temperaturu, a također i da pronađu hranu u hladnom, tamnom i neugodno slanom okruženju.

Kao i njihovi kopneni srodnici, morski sisavci su toplokrvne životinje, rađaju živu mladunčad i doje svoje potomke. Taksonomski podijeljeni su u tri reda: *Cetacea* koji uključuje pliskavice i kitove, *Sirenia* u koji spadaju morske krave i moronji te *Carnivora* gdje se uz brojne kopnene predatore ubraja i morska vidra.

Zbog zagađenosti staništa i prekomjernog izlovljavanja morski sisavci spadaju među najugroženije životinjske vrste pa se zadnjih desetljeća intenzivno radi na njihovoj zaštiti. Svoj prilog u očuvanju pojedinih vrsta dao je i Hrvatski Sabor donevši Zakon o zaštiti prirode iz kojega je proistekao Pravilnik o zaštiti pojedinih vrsta sisavaca (Mammalia) donesen 17. svibnja 1995. godine. Prema navedenom Pravilniku najstrože se zaštićuju slijedeći morski sisavci: sredozemna medvjedica (*Monachus monachus*), dobri dupin (*Tursiops truncatus*), obični dupin (*Delphinus delphis*) i sve ostale vrste kitova koje se zateknu u Jadranskom moru.

Kitovi (*Cetacea*) su red sisavaca koji cijeli svoj život provodi u vodi i zbog toga su razvili mnoge prilagodbe na takav način života. Tijelo im je vretenasto, bez stražnjih udova, sa reduciranim prednjim udovima i snažnim, horizontalno postavljenim repom za pokretanje. Nosnice su se pretvorile u nosne otvore smještene na vrhu glave da bi im olakšale disanje za vrijeme plivanja. Kitovi zubani imaju jedan, a kitovi usani dva nosna otvora na vrhu glave.

Redu kitova (*Cetacea*) pripadaju tri skupine: *Archaeoceti*, praktikovi poznati samo iz fosilnih ostataka. *Archaeoceti* su bili dugi do 21 m, imali su izdužene čeljusti u kojoj je bilo smješteno snažno i jako heterodontno zubalo, a stražnji su im ekstremiteti bili reducirani. Prije nego što su potpuno izumrli pred oko 25 milijuna godina iz njih su

nastala dva današnja podreda kitova, kitovi usani (*Mysticeti*) i kitovi zubani (*Odontoceti*). Razlika između ove dvije skupine je očita već iz njihovih imena. Kitovi usani imaju niz ploča s gornje strane usta, građenih iz keratina. Usi kitovi koriste za procjeđivanje hrane koja može biti ili planktonski račići, nazvani krill, ili jata riba. Veličina, oblik i broj usi se razlikuje od vrste do vrste ovisno o hrani kojom se hrane. Svi kitovi zubani imaju zube. Broj zuba i njihov izgled vrlo se razlikuju ovisno o hrani koju uzimaju. Tako oni koji se hrane lignjama i sličnim organizmima imaju malo ili gotovo nemaju zube, dok oni čija je ishrana raznolika ili se bazira na ribama imaju mnogo zuba i produljen kljun.

Većina velikih vrsta kitova pripada skupini usana, kao napr. plavetni kit (*Balaenoptera musculus*) dug preko 30 m, ali ima i manjih vrsta. Ta najmanja vrsta, kljunasti kit, dužine oko 7m, jedina je vrsta usatih kitova koja nije doživjela drastično opadanje brojnosti zbog komercijalnog kitolova. Mnogi kitovi usani prelaze ogromne udaljenosti svake godine između svojih ljetnih područja hranjenja u polarnim vodama i zimskih područja razmnožavanja u tropima. Međutim postoji pravilo da kitovi sjeverne hemisfere ne prelaze u južnu i obratno. Kitovi usani žive u malim društvenim zajednicama, iako se mogu sakupiti u velika krda na područjima bogatim hranom.

Raspon u veličinama zubatih kitova također je velik, od 18 m duge ulješure (*Physeter catodon*) do najmanjih dupina koji su manji od 2 m. Oni naseljavaju raznolika staništa, a neki prelaze velike udaljenosti od mjesta razmnožavanja do mjesta zimovanja, dok su drugi vezani uz relativno mala područja tijekom cijelog života.

Društveni život kitova je vrlo raznolik. Neke vrste žive u malim skupinama ili čak sami, a druge u krdima od po nekoliko stotina životinja. Hijerarhijski sistemi također se razlikuju, od materijarhata do patrijarhata ili harema.

Kitovi se mogu kretati kroz vodu brzinom i u dubine dovoljno velike da mogu uhvatiti plijen i izbjeći predatore, izmijeniti zrak bez prekida u kretanju, zadržati tjelesnu temperaturu konstantnom u okolišu koji uzima toplinu mnogo brže nego zrak i mogu u vodi donijeti na svijet svoje potomstvo. Mladunčad kitova je u relativnom odnosu prema veličini majke veća nego ona u kopnenih sisavaca upravo zbog lakšeg zadržavanja tjelesne topline.

Osjet dodira je vrlo važan za kitove. Vid u zraku i vodi varira kod različitih vrsta, od nekih riječnih dupina koji razlikuju samo tamno i svjetlo, do vrsta koje imaju

izvanredan vid. Većina vrsta proizvodi različite zvukove koji imaju društveni značaj, a mnogi koriste eholokaciju za snalaženje i traženje plijena.

Osnovna sistematika kitova (Klinowska, M., 1991):

RED: Cetacea – kitovi

PODRED: Arhaeoceti – prakitovi

PODRED: Odontoceti – kitovi zubani

Nadporodica: Platanistidea – riječni dupin

Nadporodica: Delphinoidea – dupini

Porodica: Monodontidae

Delphinapterus leucas – beluga, bijeli kit

Monodon monoceros – narval

Porodica: Delphinidae

Grampus griseus – glavati dupin

Tursiops truncatus – dobri dupin

Delphinus delphis – obični dupin

Stenella coeruleoalba – plavobijeli dupin

Pseudorca crassidens – crni dupin

Orcinus orca – orka, kit ubojica

Globicephala melas – bjelogrli dupin

Nadporodica: Ziphoidea

Porodica: Ziphiidae

Ziphius cavirostris – Cuvierov kljunasti kit

Nadporodica: Physeteroidea

Porodica: Physeteridae

Physeter macrocephalus – ulješura

PODRED: Mysticeti – kitovi usani

Porodica: Balaenidae – pravi kitovi

Balaena mysticetus – grenlandski kit

Eubalaena glacialis – arktički kit

Eubalaena australis – antarktički kit

Porodica: Neobalaenidae

Capera marginata – patuljasti kit

Porodica: Eschrichtidae

Eschrichtius robustus – sivi kit

Porodica: Balanopteridae – kitovi perajari (brazdasti kitovi)

Balaenoptera musculus – plavetni kit

Balaenoptera physalus – veliki sjeverni kit

Balaenoptera acutorostrata – kljunasti kit

Megaptera novaeangliae – grbavi kit

Stanje populacije morskih sisavaca u Jadranskom moru svedeno je na jednu jedinu vrstu, dobri dupin (*Tursiops truncatus*), čija se brojnost procjenjuje na oko 220 jedinki (Gomerčić i sur., 1998).

Dobri dupin je narodni naziv dobio zbog svog karakterističnog ponašanja jer su ribari s hrvatske obale Jadranskog mora vjerovali da im tjera ribu u mreže (Brusina, 1889). To je životinja robusnijeg izgleda tijela u usporedbi s drugim vrstama dupina. Glava mu je velika s kratkim, ponešto debljim kljunom, oštro ograničenim od područja melona. Jedinke unutar vrste pokazuju razlike u veličini, obliku i boji tijela koje se povezuju s zemljopisnim područjem u kojemu obitavaju (Perrin, 1984). Uglavnom se spominju dvije varijacije, manji dupin koji živi u obalnom području i veći, robusniji koji živi u otvorenom moru i oceanima (Carwardine, 1995). Boja tijela varira od svjetlo sive do tamno sive ili sivosmeđe pri čemu je najtamnija na leđima, postrance prelazi u svjetliju da bi na truhu postala bjeličasta ili blago ljubičasta. Leđna peraja je položena na sredini leđne crte, srpolikog oblika, tamno obojena, a oblik joj može varirati. Laktacija u dobrog dupina traje 28 mjeseci do 2 godine (Cockcroft i Ross, 1989). Zubna formula je u rasponu 40-56/36-54 (Cardawarine, 1995), a zubalo je uniformno bez generacije mliječnih zuba (Green, 1972). Hrane se različitim vrstama riba i bezkralježnjaka. Obalne populacije svoj način prehrane često prilagođavaju aktivnostima čovjeka hraneći se ribom odbačenom sa ribarskih brodova ili vadeći ribu iz mreža (Leatherwood i sur., 1983).

Dobri dupin (*Tursiops truncatus*) nastanjuje gotova sva svjetska mora i oceane. Obalne populacije često ulaze duboko u zaljeve, lagune, luke, ušća i rijeke po nekoliko milja uzvodno. Sve populacije privlače aktivnosti čovjeka na moru pri čemu znatno

stradavaju bilo da su uhvaćeni u mreže kod tunolova na otvorenim morima ili se zapliću u mreže stajačice u priobalnim područjima. U svijetu postoje i zone njihova ekonomskog iskorištavanja kao što su Crno more, obale Sri Lanke, zapadne Afrike, zapadne Indije i Venezuele.

Većina istraživanja morfologije morskih sisavaca odnosi se na životinje iz reda kitova (*Cetacea*) i to dobrog dupina (*Tursiops truncatus*) kao predstavnika podreda kitova zubana i velikog sjevernog kita (*Balaenoptera physalus*) predstavnika podreda kitova usana. Naročito su interesantna morfološka istraživanja onih sustava kod kojih su se dogodile znatne promjene uslijed prilagodbe životu u vodi.

Cilj ovog preglednog rada je usporedba morfoloških osobitosti dišnog sustava u kopnenih i morskih sisavaca s naglaskom na građi dišnog sustava kitova s nadom da će pridonjeti širenju spoznaja o tim zanimljivim vrstama životinja i potrebi njihove zaštite.

2. PREGLED DOSADAŠNJIH ISTRAŽIVANJA

2.1. Makroskopska građa dišnog sustava kopnenih sisavaca

Dišni sustav čini skupina prolaza koji uzimaju, filtriraju i provode zrak iz okoline u pluća i brojne mikroskopske zračne vrećice u kojima će se odvijati izmjena plinova između pluća i krvi. Organi dišnog sustava kopnenih sisavaca su nos, nosna šupljina, sinusi, ždrijelo, grkljan, dušnik, dušnice i pluća. Organi dišnog sustava koji se nalaze izvan grudnog koša nazivaju se gornji respiratorni putevi (trakt), a oni organi koji su zatvoreni grudnim zidom nazivaju se i donji respiratorni putevi (trakt).

Nos (nasus) podrazumijeva vanjski dio nosa, par nosnih šupljina i prateće sinuse. Vanjski dio nosa koji kod ljudi čini zasebnu cjelinu, kod životinja je sastavni dio gubice. Sa unutarnje strane je razdijeljen u 2 šupljine, nosna predvorja, koja se nalaze unutar nosnica i kroz suženje vode do stražnjih, većih šupljina nosa. Razlike u obliku i veličini nosnica, njihovom smjeru i koži kojom je nos presvučen ukazuju na znatne razlike među životinjskim vrstama. Koža koja okružuje nosnice je gola i oštro ograničena od ostalog dijela kože u tom području, osim kod konja. Ovisno o veličini i njegovoj namjeni razlikujemo nazalnu ploču kod mesojeda i malih preživača), nazolabijalnu u goveda i rostralnu ploču u svinje (Dyce i sur., 1996; Nickel i sur., 1987).

U vrhu nosa nalaze se hijaline hrskavice koje podupiru vanjski dio nosa i mogu biti različitih oblika, veličina, pa čak i broja, što ovisi o vrsti životinje. Rostralni dio nosne pregrade (*septum nasi*) oblikuje medijanu pregradu između desnog i lijevog nosnog prohoda, a kod svinje uključuje i uklopljenu malu kost (*os rostrale*). Slobodan kraj nosne pregrade spaja se sa sljedećom hrskavicom koja podupire dorzalne i lateralne stijenke nosnica. Jedna od njih, *cartilago allaris*, je naročito razvijena i velika kod konja. Kod njih je ona podijeljena na donji dio, tzv. pravi nosni prohod, koji vodi do nosne šupljine, i na gornji dio ili lažni nosni prohod koji vodi u kožom presvučeno proširenje (*diverticulum nasi*) koje zauzima nazoincizivni usjek. Kod svinja su nosnice okruglog oblika, no kod većine vrsta one su postrano izdužene u obliku proreza. Koža ulazi u nosno predvorje (*vestibulum nasi*) gdje prelazi u nosnu sluznicu na oštro ograničenoj liniji u blizini koje se može otvarati nekoliko izvoda puno manjih seroznih postranih

nosnih žlijezda. Kod konja je tu otvor suzovoda. Dvije prostrane nosne šupljine protežu se kaudalno duž nosne pregrade do čeonog dijela lubanje, a njihova veličina i smjer ovise o obliku i anatomskoj građi glave. Određene tvorbe unutar šupljina značajno pridonose smanjenju prostora nosnih šupljina. Kao prvo, neke kosti nosne šupljine formiraju unutar sebe zračne sinuse (*sinus paranasales*) koji komuniciraju sa šupljinom, ali ne čine njen sastavni dio (ne sudjeluju u njenom formiranju). Nadalje i unutarnji dijelovi zuba gornje čeljusti zauzimaju puno prostora, naročito kod konja. Velik dio zauzimaju i osjetljive, sluznicom prekrivene savinute koštane ploče, nosne školjke (*conchae nasales*) koje se naslanjaju na postrane i dorzalne stijenke nosne šupljine. Na kraju, sve stijenke su prekrivene sluzicom koja je mjestimice zadebljana zbog spletova krvnih žila. Lijeva i desna šupljina su odijeljene nosnom pregradom koja je većim dijelom hrskavične građe, no kaudalni dio je okoštan. Pregrada se spaja sa tvrdim nepcem, koje dijeli nosnu od usne šupljine. Kod konja, septum i tvrdo nepce spojeni su čitavom dužinom pa svaka nosna šupljina komunicira sa ždrijelom preko zasebnog otvora (*choane*). Kod drugih životinja (govedo, pas) stražnji dio pregrade nestaje i jedan otvor dvaju nosnih prohoda spaja se sa tvrdim nepcem (Nickel i sur., Dyce i sur., 1996).

Paranasalni sinusi su nuzšupljine u okolnim kostima glave povezane sa nosnom šupljinom. Preživači i svinje imaju suzne sinuse (*sinus lacrimalis*), a preživači i konj imaju i nepčane sinuse (*sinus palatinus*). Konj i preživači imaju i sinuse unutar konha, *sinus conchae dorsalis*, *sinus conchae mediae*, *sinus conchae ventralis*. Kod svih životinja postoje čeoni (*sinus frontalis*) i čeljusni sinusi (*sinus maxillaris*) od kojih lijevi i desni međusobno ne komuniciraju. Čeoni sinus sastoji se od jednog ili više prostora unutar čeone kosti koja čini granicu nosne i lubanjske šupljine. Kod većine životinjskih vrsta čeoni sinusi se otvaraju u prohode sitaste kosti u kaudalnom dijelu nosne šupljine, dok kod konja on komunicira s nosnom šupljinom posredno putem kaudalnog čeljusnog sinusa. Sustav maksilarnih sinusa zauzima kaudolateralni dio gornje čeljusti, iznad stražnjeg pretkutnjaka, a kod nekih vrsta ovaj se sinus širi i ulazi u tvrdo nepce, klinaste kosti, srednji dio očnice i ventralne konhe, a ponekad se opisuje i kao zaseban sinus ili divertikulum. Kod konja je maksilarni sinus podijeljen u kaudalni i rostralni dio, a oba su povezana sa srednjim nosnim hodnikom. Kod pasa ova šupljina slobodno komunicira sa nosnom (Nickel i sur., 1987; Dyce i sur., 1996).

Ždrijelo (pharynx) je sluznično mišićna cijev u kojoj se križaju probavni i dišni putovi. Dijeli se u dva dijela, probavni dio (*oropharynx*) smješten ventralno i dišni dio (*nasopharynx*) smješten dorzalno i važan za prolaz zraka. Sluznica pojedinog dijela građom odgovara pripadajućem organskom sustavu. Dišni dio ždrijela započinje s kaudalnim otvorima nosne šupljine, *choane*, a završava s rostralnim otvorom grkljana, *aditus laryngis*.

Grkljan (larynx) je šuplji organ kao kratka mišićno-hrskavična cijev koja povezuje ždrijelo i dušnik. Nalazi se ventralno od ždrijela i kaudalno od usne šupljine, povezan preko aparata jezične kosti s bazom lubanje. Kod većine je vrsta djelomice smješten između krakova mandibule, a djelomice se proteže u područje vrata. Osim što je dišni organ, služi i za stvaranje glasa.

Hrskavice grkljana (*cartilages laryngis*) oblikom i brojem variraju među pojedinim vrstama, no samo određene razlike su od većeg značaja. Najvažnije hrskavice su hrskavica grkljanskog poklopca (*cartilago epiglottica*), štitasta (*cartilago thyroidea*), prstenasta hrskavica (*cartilago cricoidea*) i par ljevkastih hrskavica (*cartilago arytenoidea*). Hrskavica grkljanskog poklopca je smještena najrostralnije. Sastoji se od manjeg stalka i veće oštrice (šiljka) u obliku lista. Stalak je položen između korjena jezika, bazihioida i tijela štitaste hrskavice, a i prihvaća se za sve ove strukture. Oštrica je položena dorzorostralno iza mekog nepca, no može se položiti i tako da djelomice prekriva ulaz u grkljan prilikom akta gutanja. Štitasta hrskavica je najveća u nizu hrskavica grkljana. Građena je od dvije postrane ploče koje se spajaju na svojoj bazi pod različitim nagibima, i tvore najveći dio dna grkljana. Najrostralniji dio tijela tiroidne hrskavice je često zadebljan i odgovara tzv. „adamovoj jabučici“ kod čovjeka. Rostralni i kaudalni okrajci dorzalnih bridova svake od postranih ploča uzglobljuju se sa ljevkastom i lukom prstenaste hrskavice. Štitasta hrskavica je hijaline građe, stoga se njena struktura mijenja sa starošću životinje, a njeni pojedini dijelovi često i okoštavaju. Prstenasta hrskavica ima oblik prstena pečatnjaka, a sastoji se od dorzalne postrane sedlaste ploče i suženog ventralnog luka. Dorzalna ploča nosi medijano uzdignuće (krijesta) i na svom rostralnom bridu dvije zglobne plohe za uzglobljenje s ljevkastom hrskavicom. Ventralni luk nosi sa svake strane fasetu za uzglobljenje s štitastom hrskavicom. Prstenasta hrskavica je također hijaline građe. Ljevkasta hrskavica nepravilnog je oblika, slična

piramidi. Kaudalna faseta se uzglobljuje se prednjim krajem ploče prstenaste hrskavice. Iz nje se granaju 3 izdanka; vokalni na koji se prihvaćaju glasnice, a usmjeren je ventralno u lumen grkljana; mišićni usmjeren lateralno i kornikulatni izdanak usmjeren dorzomediano i oblikuje kaudalni rub ulaza u grkljan. Ljevkasta hrskavica je hijaline građe, ali kornikulatni izdanak je građen od elastične hrskavice. Među najmanje hrskavice grkljana pripadaju elastični kuneiformni izdanci. Oni podupiru nabore sluznice koji se protežu od epiglotisa do aritenoidne hrskavice. Njih ne nalazimo kod svih životinjskih vrsta, a ako su prisutni nalaze se slobodni ili vezani s grkljanskim poklopcem ili ljevkastom hrskavicom. Gotovo nevidljiva zadebljanja hijaline hrskavice, poput čvorića, nazivaju se interaritenoidnim hrskavicama i mogu se pronaći dorzalno između aritenoidnih hrskavica (Dyce i sur., 1996)..

Kod većine sisavaca (ne i kod čovjeka) postoji sinovijalno uzglobljenje tirohioidnog dijela jezične kosti i dorzorostralnog kuta štitaste hrskavice (*articulatio thyrohyoidea*) te zglobovi između dorzokaudalnih kutova štitaste hrskavice i lateralnih faseta prstenaste hrskavice (*articulatio cricothyroidea*). Treći par sinovijalnih spojeva nalazi se između ljevkaste i prstenaste hrskavice (*articulatio cricoarytenoidea*). Sva ova uzglobljenja imaju uobičajena svojstva sinovijalnih zglobova (Dyce i sur., 1996).

Mišići grkljana su prema položaju i funkciji podijeljeni na vanjske i unutarnje. Vanjski mišići su *m. sternothyroideus*, *m. hyoepiglotticus* te *m. thyrohyoideus*. Uz vanjske mišiće grkljana koji povezuju grkljan i ždrijelo, jezik, hioidnu kost i sternum, postoji i niz parnih malih unutarnjih mišića koji spajaju hrskavice grkljana. Jedan od ovih mišića, krikotiroidni mišić (*m. cricothyroideus*), prilično je udaljen i nalazi se povrhnjih, a inervira ga kranijalna laringealna grana nervusa vagusa. On prolazi između postrane površine ploče štitaste i luka prstenaste hrskavice, ventralno do krikotiroidnog uzglobljenja. Prilikom kontrakcije on približava ove spojeve, privlači dorzalni dio prstenaste hrskavice skupa sa ljevkastim hrskavicama kaudalno i na taj način napinje glasnice. Ostali mišići su nešto dublje smješteni, spajaju se na aritenoidnu hrskavicu. Gornji krikoaritenoidni mišić (*m. cricoarytenoideus dorsalis*) uzdiže se od dorzalne površine krikoidne ploče, a njegova vlakna zakreću rostrolateralno i spajaju se sa pripadajućim izdankom ljevkaste hrskavice. Prilikom kontrakcije on odiže vokalni izdanak, a time se odižu glasnice i širi se glotis. Postrani krikoaritenoidni mišić (*m.*

cricoarytenoideus lateralis) započinje na rostroventralnom dijelu prstenastog luka i prolazi dorzalno do svog prihvaćišta. On spušta vokalni izdanak, time spušta i glasnice, a glotis se sužava. Tiroaritenoidni mišić (*m. thyroarytenoideus*) započinje na kranijalnom dijelu dna grkljana (najčešće sa tiroidne hrskavice) i prolazi dorzokaudalno prihvaćajući se za svoje prihvaćišta i susjedni dio aritenoidne hrskavice. Kod pojedinih vrsta (konj, pas) ovaj je mišić podijeljen u dva dijela, rostralni *m. t. ventrikularis* i kaudalni *m. t. vokalis* koji zauzimaju vestibularni i vokalni nabori. Ovaj mišić prilagođava napetost glasnica i tvori dio sfinktera. Poprečni aritenoidni mišić (*m. arytenoideus transversus*) polazi od izdanka s aritenoidne hrskavice do medianog žlijeba (koji može sadržati interaritenoidne čvorove); neka od njegovih vlakana prelaze na drugu stranu ljevkaste hrskavice. Ovaj mišić približava ljevkaste hrskavice i čini dio sfinktera (Sisson i Grossman, 1962; Nickel i sur., 1987; Dyce i sur., 1996).

Šupljinu grkljana (*cavum laryngis*) možemo podijeliti u 3 dijela. Prvo je predvorje (*vestibulum laryngis*), koje se proteže od ulaza u grkljan do prednjeg ruba aritenoidnih hrskavica i glasnica, a ograničen je ljevkastim hrskavicama s dorzalne strane, i glasnicama ventrolateralno. Drugi je srednji dio šupljine grkljana (*cavum laryngis medium*). Treći je dio kaudalna šupljina grkljana (*cavum infragloticum*) nepromjenjivih dimenzija koja vodi u lumen traheje.

Strukture koje okružuju ulaz u grkljan (*aditus laryngis*) ulaze i u sam lumen grkljana, a mogu proći i kroz intrafaringealno suženje sve do nazofarinksa. Prednji dio ulaza u grkljan čini epiglotis, lateralne dijelove čine nabori koji se protežu između epiglotisa i aritenoidnih hrskavica a stražnji dio čine kornikulatni izdanci ljevkastih hrskavica. Otvor glotisa (*rima glotidis*) je uži nego što je samo predvorje grkljana. Glasnice su smještene kaudodorzalno od prednjeg dijela dna grkljana i protežu se do svojih prihvaćišta na ljevkastim hrskavicama. Vestibularni nabori (lažne glasnice) kada su prisutne, građene su slično, no nisu direktno povezane sa glotisom.

Dušnik (trachea) i dušnice (bronchi) čine sustav cjevi koje provode zrak između grkljana i pluća. Vrlo su slično građene i često su objedinjene pod imenom traheobronhalno deblo. Dušnik prolazi od grkljana, kroz ventralni dio vrata, ulazi u medijastinum na ulazu u torakalnu šupljinu i nastavlja sa do svog glavnog račvanja smještenog iznad srca. Dva glavna bronha zakreću svaki u svoje plućno krilo iz svog

korijena. Kod preživača i svinja odvaja se zasebni ogranak bronha koji ulazi u kranijalni režanj desnog plućnog krila. Vratni dio dušnika najčešće zauzima medijani položaj, iako se njegov smještaj mijenja zbog paralelnog prolaza jednjaka kroz dijelove glave i vrata. Grudni dio dušnika pomaknut je malo u desno i križa se sa lukom aorte. Ventralno je smještena kranijalna šuplja vena i arterije koje izlaze iz luka aorte sa svim svojim manjim ograncima. Dorzalno priliježe uz jednjak, medijastinalne limfne čvorove i timus kod mlađih organizama. Račvanje traheje nalazi se u području između 4. i 6. međurebrenog prostora što ovisi o životinjskoj vrsti i fazi disanja. Glavni bronhi gotovo odmah nakon račvanja ulaze svaki u svoje plućno krilo, gdje se ponovno granaju, a broj ogranaka razlikuje se među pojedinim vrstama. Dušnik je posredno spojen sa ošitom preko ligamenata pluća i medijastinalnog vezivnog tkiva. Promjene promjera dušnika ovise o trahealnom mišiću u njegovoj stijenci (Nickel i sur., 1987; Dyce i sur., 1996).

Pluća (pulmones) čine dva plućna krila, invaginirana u pripadajuću pleuralnu vreću koja leže slobodno u grudnoj šupljini prihvaćajući se samo svojim korijenom za medijastinum. Njihova veličina i oblik nisu strogo određeni jer podliježu stalnim promjenama prilikom disanja, a ograničena su oblikom grudnog koša. Boja zdravih pluća, od ružičaste do crvene, ovisi o količini krvi u plućima. Svako krilo je oblika stošca i na njemu prepoznajemo određene otiske (vrh i bazu srca, otiske rebara i organi medijastinuma).

Najveći otisak u području medijastinuma je otisak srca koji je jači na lijevom plućnom krilu, a proteže se sve do ventralnog brida pluća. Korijen pluća je u odnosu na otisak srca smješten dorzalno, a čine ga glavni bronh i plućna arterija, vena, limfne žile i živci prekriveni pleurom kao nastavka medijastinalne pleure koji prelazi na pluća. Na bazi lijevog plućnog krila nalazi se mali tzv. dodatni plućni režanj koji je odijeljen od medijane površine kaudalnog režnja fisurom koja se širi do dorzalnog ruba pluća, a u kojoj je smještena prednja šuplja vena na svojem putu od ošita prema desnoj pretkljenci srca.

Plućni režnjevi (*lobi pulmones*) nastaju pružanjem jedne ili više fisura prema središtu pojedinog plućnog krila dijeleći ga na nekoliko režnjeva. Režnjevi su određeni s brojem ogranaka bronhalnog debla. Lijevo pluće sastoji se od kranijalnog i kaudalnog režnja. Desno pluće čine kranijalni, srednji, kaudalni i dodatni plućni režanj, a kranijalni

režanj je dalje podijeljen još i vanjskom fisurom. Desno pluće konja nema srednjeg režnja. Ove su fisure puno dublje na plućima psa i mačke nego kod konja. Razlika u građi pluća među pojedinim životinjskim vrstama očituje se u različitom broju režnjeva. Na plućima konja gotovo i nema vidljive lobacije pluća, na plućima preživača i svinja lobacija je uočljiva, dok su kod mesojeda fisure vrlo duboke i režnjevost je vrlo izražena.

Dušnice (*bronchi*) zauzimaju najveći dio pluća. Uz njih nalazimo još i krvne žile i peribronhalno i perivaskularno vezivno tkivo. Lijevi i desni glavni (primarni) bronh započinju račvanjem traheje iznad srca, i nakon ulaska u pluća čine korijen pluća. Iz korjena se prije daljnjeg račvanja bronha odvaja zasebna grana za kranijalni režanj pluća. Dvije slijedeće generacije koje nastaju daljnjim račvanjem bronha uglavnom se mogu pratiti, a predstavljaju lobarne i segmentalne bronhe. Daljnja ramifikacija je manje predvidiva (subsegmentalni bronhi). Broj račvanja bronha nastavlja se do bronhiola i ovisi o vrsti životinje, ali i o pojedinim dijelovima pluća; kod miševa i drugih malih životinja broj račvanja bronha je 4-5, dok se kod većih životinja bronhi račvaju i u preko 8 generacija. Bronhioli čine 12. do 15. generaciju grananja bronhalnog debla (Nickel i sur., 1987; Dyce i sur., 1996).

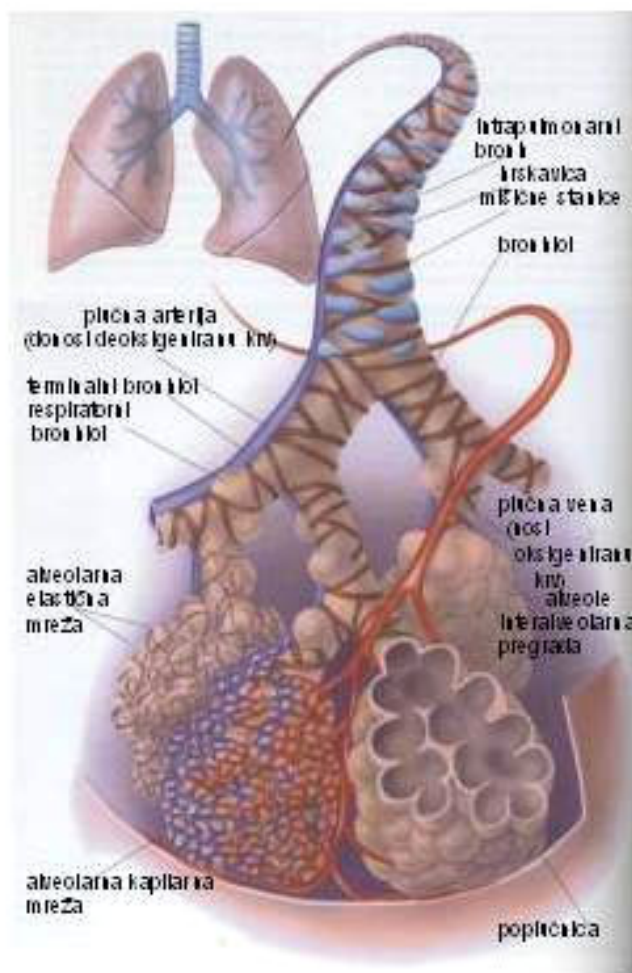
2.2. Mikroskopska građa dišnog sustava kopnenih sisavaca

Dišni sustav u kopnenih sisavaca čine pluća i sustav cijevi koje povezuju mjesta izmjene plinova s vanjskim svijetom. Obično se dijeli na tri područja. Provodni dio čini prohodne cijevi kojima zrak ulazi u pluća i izlazi iz njih, a također prilagođava udahnuti zrak uvjetima novog okoliša. Prolaskom kroz provodni dio dišnog sustava udahnuti zrak se zagrijava na temperaturu tijela, vlaži i pročišćuje od škodljivih plinova i čestica. Čine ga nosna šupljina, nosni dio ždrijela, grkljan, dušnik, bronhi, bronhioli i završni bronhioli.

Prijelazni dio čine mali zračni prolazi koji se nazivaju respiracijski bronhioli, a povezuju provodni i respiracijski dio dišnog sustava. Stijenka respiracijskih bronhiola isprekidana je brojnim vrećastim alveolama tako da im je uloga dvostruka, prolaz zraka i

izmjena plinova. Ustrojstvo prijelaznog dijela znatno se razlikuje između pojedinih životinjskih vrsta. Respiracijskih bronhiola nema u malih glodavaca, rijetki su u preživača i svinje, a u konja i čovjeka su slabo razvijeni. Vrlo jaka alveolarizacija bronhiola karakteristična je u psa, mačke i majmuna (Dellmann, 1993).

Respiracijski dio čine alveolarni hodnici, alveolarne vrećice i alveole. Alveole su specijalizirane vrećaste tvorbe koje izgrađuju najveći dio pluća. One su mjesta izmjene kisika i ugljičnog dioksida između udahnutog zraka i krvi, što je glavna funkcija pluća (Sl. 1).



Sl. 1 Prikaz provodnog i respiratornog dijela dišnog sustava kopnenih sisavaca

Nosna šupljina s obzirom na mikroskopsku građu dijeli se na regio cutanea, regio respiratoria i regio olfactoria.

Regio cutanea prekriva nosno predvorje (*vestibulum nasi*) mnogoslojnim pločastim orožanim epitelom, nastavkom epitela vrha nosa, koji postepeno prelazi u mnogoslojni pločasti neuroženi epitel. U vezivnom tkivu lamine proprije i submukoze nalaze se u konja i čovjeka lojne i znojne žlijezde te debele dlake (*vibrissae*) koje zaustavljaju veće čestice prašine iz udisanog zraka (Banks, 1993; Dellmann, 1993, Junqueira i sur., 1995).

Regio respiratoria (dišno područje), kao i najveći dio provodnog dijela dišnog sustava, oblaže specijalizirani respiracijski epitel, u lamini propriji nalazi se mnogo mukoznih i seroznih žlijezda, a blizu površine smještena je gusta mreža krvnih žila. Respiracijski epitel je pseudovišeslojni visokoprizmatični s trepetljikama u koji su uložene vrčaste stanice. Tipični respiracijski epitel sastoji se od pet vrsta stanica koje se mogu razlikovati elektronskim mikroskopom. Bazalne stanice leže na bazalnoj membrani, ali se ne protežu do površine epitela. Smatra se da se radi o zametnim stanicama koje se dijele i diferenciraju u druge vrste stanica. Male zrnate stanice nalikuju bazalnim stanicama, ali za razliku od njih sadržavaju brojna zrnca promjera 100-300 nm s gustim središtem. Pripadaju difuznom neuroendokrinom sustavu. Najbrojnije su visokoprizmatične stanice s trepetljikama. Na površini svake stanice nalazi se 200-300 pokretnih trepetljika, sadrže bazalna tjelešca, Golgijev aparat i brojne mitohondrije. Četkaste stanice su, također, visokoprizmatične stanice koje na apikalnoj površini imaju brojne mikrovile. Peta vrsta stanica su vrčaste stanice koje izlučuju sluz (Junqueira i sur., 1993, Fawcet, 1994).

Regio olfactoria (njušno područje) se prostire na lateralnu masu sitaste kosti i priključni dio dorzalne nosne školjke te susjedni dio nosne pregrade. U tom području sluznica je deblja i žućkastosmeđe boje. Građena je od visokog pseudovišeslojnog visokoprizmatičnog epitela sastavljenog od tri vrste stanica. Potporne stanice su široke u gornjem dijelu, a prema bazi se sužuju. Na slobodnoj površini imaju mikrovile, a u citoplazmi sadržavaju svjetložuti pigment koji njušnoj sluznici daje boju. Bazalne stanice su malene i čine jedan sloj u bazalnom dijelu epitela. Između bazalnih i potpornih stanica nalaze se njušne stanice. To su bipolarni neuroni kojima jezgre leže niže od jezgara potpornih stanica. Njihov tanki apikalni kraj završava zadebljanjem (njušni mjehurić) s kojeg polazi 6-8 dugačkih, nepokretnih cilija. One se smatraju neposrednim receptorima

koji reagiraju na mirisne tvari stvaranjem receptorskog potencijala. Bazalni dio stanice prelazi u tanki neurit koji udružen s neuritima drugih stanica čini nemijelinizirana fila olfactoria (Junqueira i sur. 1993, Fawcett, 1994).

Nosni dio ždrijela (*nasopharynx*) prekriven je pseudovišeslojnim visokoprizmatičnim epitelom s trepetljikama i vrčastim stanicama. Lamina proprija građena je od rijetkog vezivnog tkiva s gustom infiltracijom limfocita i granulocita. Uočljivi su limfni čvorići u dorzalnom dijelu gdje čine ždrijelnu tonzilu.

Grkljan (*larynx*) je nepravilna cijev koja povezuje ždrijelo s dušnikom. Osnovu mu čine hrskavice koje održavaju otvorenim zračne puteve i služe kao zalistak koji sprječava ulaženje progutane hrane ili tekućine u dušnik. Sudjeluju i u stvaranju zvukova. Sluznica grkljana jednim je dijelom prekrivena mnogoslojnim pločastim neoroženim epitelom dok je drugim dijelom prekrivena pseudovišeslojnim visokoprizmatičnim epitelom s trepetljikama i vrčastim stanicama. Lamina proprija ispod mnogoslojnog pločastog epitela građena je od gustog vezivnog tkiva dok je ispod pseudovišeslojnog visokoprizmatičnog epitela građena od rijetkog vezivnog tkiva. U svinje i malih preživača sa svake strane baze epiglotisa nalaze se paraepiglotične tonzile koje se mogu koji put pojaviti i u mačke. U lamini propriji i submukozi prisutne su jednostavne, razgranate tubuloalveolarne žlijezde (Dellmann, 1993; Banks, 1993).

Dušnik (*trachea*) osigurava prolaz zraka između grkljana i bronha. Histološki, stijenka dušnika organizirana je u četiri sloja; sluznica, submukoza, mišić i hrskavica te adventicija. Sluznica dušnika prekrivena je tipičnim respiracijskim epitelom. Lamina proprija i submukoza čine zajednički vezivnotkivni sloj građen od kolagenih i elastičnih vlakana, malih krvnih i limfnih žila te živčanih završetaka. Između lamine proprije i submukoze smještena je gušća mreža elastičnih vlakana za koju se smatra da nadomješta laminu muscularis mucosae. U submukozi smještene su tubuloalveolarne, seromukozne žlijezde, gll.tracheales. Na submukozu nadovezuju se poluprstenovi građeni od hijaline hrskavice koji su u većine životinjskih vrsta C- ili U-oblika. Broj hrskavičnih poluprstenova u stijenci dušnika se razlikuje, ne samo između različitih životinjskih vrsta već i između jedinki iste životinjske vrste. Hrkavični poluprstenovi drže lumen dušnika otvorenim. Mišić, m. transvesus tracheae, građen od glatkih mišićnih stanica veže se za perihondrij i premošćuje slobodne krajeve hrskavičnih poluprstenova. U većine

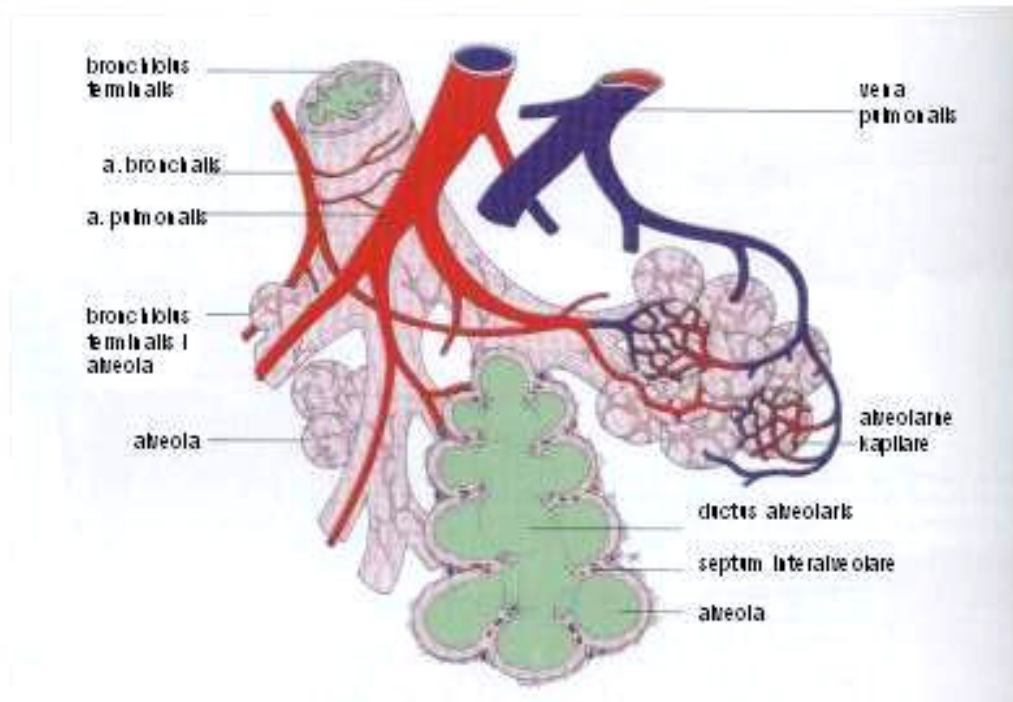
životinjskih vrsta glatki mišić prihvaća se na gusto vezivno tkivo perihondrija s unutarnje strane hrskavičnih poluprstenova. U mesojeda mišić se prihvaća s vanjske strane hrskavice. Tunica adventitia, građena od kolagenih i elastičnih vlakana, okružuje dušnik (Dellmann, 1993; Banks, 1993).

Dušnik se dijeli na dva (tri) primarna bronha koji ulaze u pluća u području hilusa, a zatim se granaju u tri bronha koji odlaze u desno, a dva u lijevo plućno tkivo, po jedan za svaki plućni režanj. Svaki se lobarni bronh dalje dijeli u dvije manje grane koje nastavljaju diobu u još manje bronhe. Manje grane koje nastanu diobom bronha nazivaju se bronhioli. Svaki bronhiol ulazi u plućni režnjic gdje se grana u završne (terminalne) bronhiole. Plućni režnjici su piramidnog oblika s vrhom okrenutim prema plućnom hilusu. Svaki je režnjic obrubljen tankom pregradom vezivnog tkiva. Takav način grananja bronha i bronhiola naziva se pseudodihotomno grananje jer je jedna grana šira od druge i što od roditeljske grane svaka grana odlazi pod različitim kutem. Broj grananja bronhalnog stabla različit je ovisno o vrsti životinje, razlikuje se od režnja do režnja unutar iste vrste životinja i ovisi i o položaju unutar režnja (Dellmann, 1993). Primarni bronhi imaju približno jednaku histološku građu kao i dušnik. S grananjem prema respiracijskom dijelu pluća pojednostavnjuje se histološka građa epitela i lamine proprije. To je pojednostavnjenje postepeno i nema naglog prijelaza između bronha i bronhiola.

Bronhi su prekriveni pseudovišeslojnim visokoprizmatičnim epitelom s trepetljikama i vrčastim stanicama. Ispod epitela, u lamini propriji bronha, nalazi se mišićni sloj građen od ukriženih snopova spiralno poredanih glatkih mišićnih stanica. Taj sloj glatkih mišićnih stanica postaje sve izraženiji prema respiracijskom dijelu pluća. Broj žlijezda u submukozi se smanjuje tokom grananja bronha, osim u mačke u koje se žlijezde mogu naći i u bronhiolima. Poluprstenovi hijaline hrskavice, prisutni u dušniku, u bronhima su reducirani na hrskavične pločice nepravilnog oblika (Dellmann, 1993). (Sl.2).

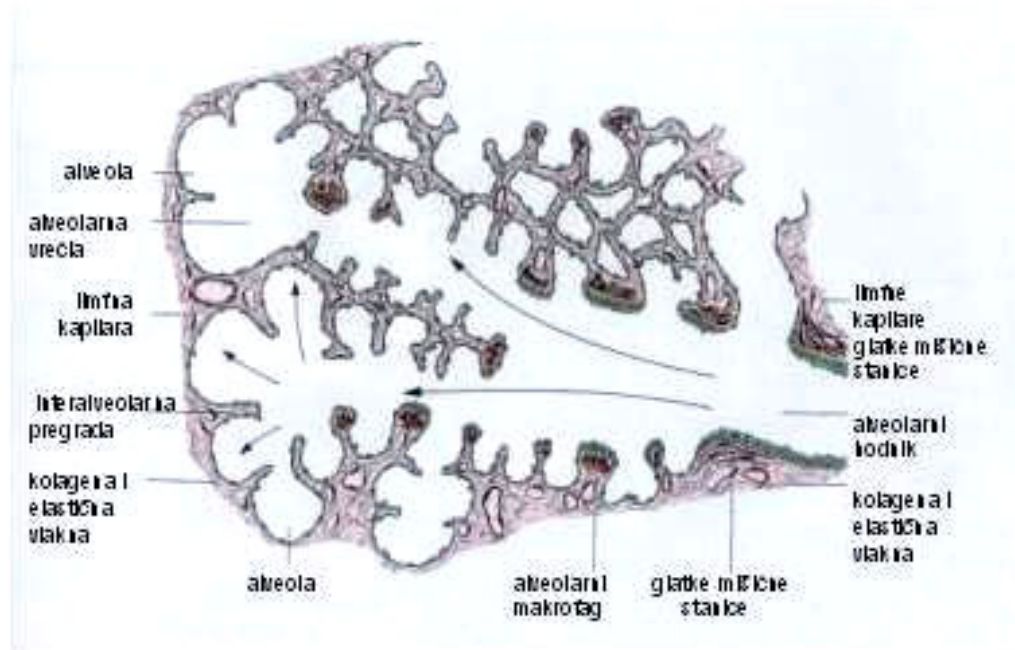
Bronhioli u svojoj stijenci nemaju ni hrskavice, ni žlijezde, a pojedinačne vrčaste stanice nalaze se samo u epitelu početnih dijelova. U većim bronhiolima epitel je pseudovišeslojan visokoprizmatični s trepetljikama, a u manjim ograncima postaje niži i jednostavniji, jednoslojan visokoprizmatični s trepetljikama. U završnim (terminalnim) bronhiolima epitel je kubični s Clara stanicama bez trepetljika koje izlučuju

glikozaminoglikane sa vjerojatno, zaštitnom ulogom. U lamini propriji prevladavaju glatke mišićne stanice i elastična vlakna. Sluznica respiracijskih bronhiola građena je jednako kao i sluznica završnih bronhiola, osim što im je stijenka isprekidana brojnim vrećastim alveolama u kojima se izmjenjuju plinovi. Respiracijske bronchiole oblaže kubični epitel s trepetljikama i Clara stanicama koji na rubu alveola prelazi u pločasti alveolarni epitel. Prema distalnom kraju respiracijskih bronhiola kubični epitel gubi trepetljike. U lamini propriji još ima glatkih mišićnih stanica i elastičnih vlakana.



Sl. 2 Prikaz grananja terminalnog bronha s alveolama i pripadajućom vaskularizacijom

Alveolarni hodnici. Prema distalnom kraju respiracijskih bronhiola broj alveola koje se u njih otvaraju toliko se umnožava da razmaci među njima nestaju, pa se tako nastala struktura naziva alveolarni hodnik. Alveolarni hodnici otvaraju se u atrijske, a svaki se atrijski otvara u dvije ili više alveolarnih vrećica (Sl. 3).

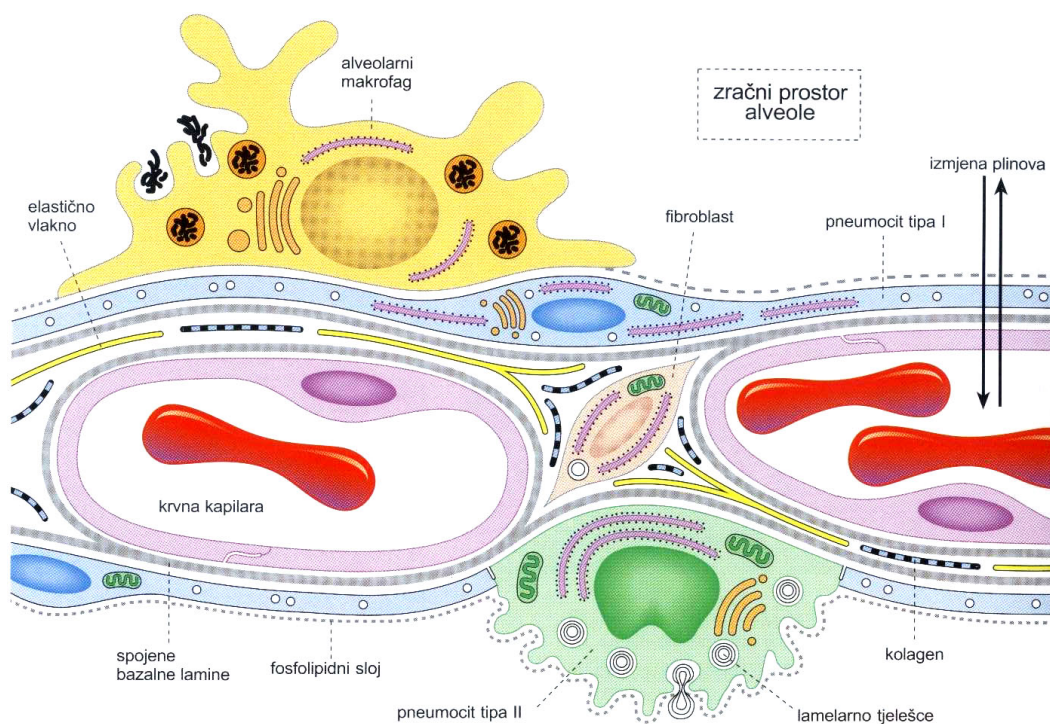


Sl. 3 Prikaz plućnog reznjica s alveolarnim hodnikom i pripadajućim alveolama

Alveole. Alveole su završni dio bronhalnog stabla, a predstavljaju fiziološki najvažniji dio respiracijskog sustava. To su vrećaste izbočine u kojima se kisik i ugljični dioksid izmjenjuju između zraka i krvi. Građa alveolarne stijenke specijalizirana je za olakšavanje difuzije između vanjske i unutrašnje sredine. Stijenka alveole građena je od alveolarnih stanica (pneumocita) tipa I i alveolarnih stanica (pneumocita) tipa II. Alveolarne stanice tipa I su potpuno sploštene osim u području jezgre gdje su blago zadebljale. Oko jezgre nalaze se mitohondriji, endoplazmatska mrežica i Golgijev kompleks. Glavna uloga tih stanica je stvaranje najtanje moguće barijere koja propušta plinove. Alveolarne stanice tipa I zauzimaju oko 95% sveukupne površine alveola. Alveolarne stanice tipa II su približno kubičnog oblika i obično su smještene u skupinama od 2-3 stanice na onim mjestima alveolarne površine na kojima se alveolarne stijenke sastaju pod kutem. Jezgra im je nepravilnog oblika, imaju mitohondrije, hrapavu endoplazmatsku mrežicu, dobro razvijen Golgijev kompleks i mikrovile na apikalnoj površini. Citoplazma alveolarnih stanica tipa II ispunjena je ovalnim granulama koja se nazivaju lamelarna tjelešca. Ta tjelešca koja sadržavaju fosfolipide, glikozaminoglikane i bjelančevine neprestano se sintetiziraju i izlučuju na apikalnoj površini stanice. Od

lamelarnih tjelešaca nastaje tvar koja se rasprostire po unutrašnjoj površini alveola i čini izvanstanični ovoj plućnih alveola ili plućni surfaktant koji smanjuje površinsku napetost alveola. Smatra se da iz alveolarnih stanica tipa II nastaju i alveolarne stanice tipa I i alveolarne stanice tipa II (Dellmann, 1993).

Između dviju susjednih alveola nalazi se interalveolarna pregrada ili zid. Ona se sastoji od dva tanka sloja pločastog epitela između kojih su smještene krvne kapilare, elastična i kolagena vlakna, mastociti, limfociti i septalne stanice (inersticijski fibroblasti). Intersticijske stanice sintetiziraju kolagen, elastin i glikozaminoglikane, a smatra se da imaju sposobnost kontrakcije (Fawcett, 1994). Kapilare i vezivno tkivo čine intersticij. U intersticiju alveolarnih pregrada kapilare tvore najgušću kapilarnu mrežu u tijelu (Sl. 4).



Sl. 4 Prikaz građe interalveolarne pregrade

Makrofazi pripadaju mononuklearno fagocitnom sustavu i čine 2-9% stanica parenhima pluća (Dellmann, 1993). Čini se da postoje dvije stanične komponente makrofaga. Septalni makrofazi nalaze se unutar interalveolarne pregrade i fagocitiraju čestice koje su pinocitozom prešle u intrersticij iz lumena alveola. Alveolarni makrofazi nalaze se na zračnoj strani interalveolarnih pregrada smješteni iznad ili između površinskih stanica, a mogu biti i slobodni u lumenu (Banks, 1993). Na interalveolarnoj pregradi nalazi se jedna ili više pora koje povezuju lumene susjednih alveola. Kroz njih se izjednačuje tlak u alveolama ili omogućuje kolateralni protok zraka kod začepjenja bronhiola.

Zrak u alveolama odvojen je od krvi u kapilarama barijerom krv zrak koju čine površinska prevlaka i citoplazma alveolarnih stanica, spojene bazalne lamine blisko smještenih alveolarnih i endotelnih stanica i citoplazma endotelnih stanica. Kroz te slojeve kisik iz zraka u alveolama prelazi u krv kapilara, a CO₂ difundira u suprotnom smjeru (Junqueira i sur., 1995).

2.3. Makroskopska građa dišnog sustava morskih sisavaca

Prilikom prilagodbe životu u vodi tijekom filogeneze, morski sisavci su preživjeli brojne morfološke promjene što se posebno odnosi na kitove, Cetacea. Unatoč tome što ih karakterizira jedna od osnovnih osobina sisavaca, a to je disanje plućima ipak su određene anatomske promjene obuhvatile i dišni sustav ovih životinja.

U kitova, jedna od najvećih promjena respiratornog sustava je položaj nosne šupljine i nosnica. Za razliku od kopnenih sisavaca kod kojih su nosni hodnici paralelni sa usnom šupljinom i u takvom odnosu dišni i probavi putovi dolaze do ždrijela, kod kitova su nosni prohodi okomiti na početak probavnog kanala i na taj način se parnim otvorima, hoanama, otvaraju u ždrijelo. Pri tome su vanjske nosnice potisnute na vrh lubanje gdje su oblikovane u štrcalo (blowhole, engl.). Ovaj otvor je dvostruk u kitova usana, a jednostruk u kitova zubana. U kitova usana oba otvora su sagitalno položene, izdužene, pukotine ovalnog oblika kada su otvorene. U kitova zubana otvor je jedinstven i ima oblik polukružne pukotine sa rostralno usmjerenim zakrivljenjem. Izuzetak je *Platanista minor* (Indus) kod koga je jedinstveni otvor podužno položena pukotina na

dorzumu glave. Rostralni dio ruba nosnice oblikovan je kao mišićno-vezivnotkivni kožni nabor kojim je moguće zatvoriti ulaz u nosnu šupljinu (Green, 1972). Ovaj nabor prilikom disanja otvaraju snažni mišići, a isto tako ga čvrsto zatvaraju pri zaranjanju čak i u uvjetima visokog tlaka na većim dubinama. Dorzalni položaj nosnica omogućuje brzu i opsežnu respiraciju neometanu lokomocijom životinje (Perrin i sur., 2002).

U kitova zubana, nosnu šupljinu čine nosni prohodi u obliku dva nosna hodnika koja se nalaze između lubanjske šupljine i rostruma te četiri para nosnih vrećica združena s dorzalnim dijelom nosnih hodnika. To su premaksilarne, vestibularne, tubularne i malene vezne vrećice. Premaksilarne vrećice su smještene između melona i premaksilarnih kostiju koje oblikuju prednju stranu rostruma, a otvaraju se u nosne kanale na vrhu koštanog nosnog otvora. Vestibularne vrećice leže lateralno i ponešto iza otvora štrcala i nastavak su glavnog nosnog kanala. Tubularne vrećice oblika su slova U, vodoravno su položene i okružuju pukotinasti otvor između stražnjeg ruba nosnih hodnika i vrha nosnog poklopca. Malene vezne vrećice smještene su lateralno od tubularnih i s njima komuniciraju (Green, 1972). U nosnoj šupljini nisu razvijene konhe kao koštani svitci koji su osnova nosnih hodnika (Perrin i sur., 2002).

Grkljan kitova građen je kao i kod kopnenih sisavaca od hrskavica međusobno povezanih mišićima, ali je u kitova zubana on visoko modificiran u usporedbi s onim u psa (Perrin i sur., 2002, Brzica, 2004). Općenito, grkljanske hrskavice kitova zubana izduženog su oblika, posebno hrskavica grkljanskog poklopca (*cartilago epiglottica*) i ljevkaasta hrskavica (*cartilago arytenoidea*). U kitova zubana ove hrskavice su znatno izduženog oblika kojim oblikuju aritenoepiglottičnu cijev ili kljun koji je usmjeren rostralno i dorzalno u odnosu na dno grkljana (Ridgway, 1968). Njihov dorzalni, slobodni dio ulazi u unutarnji otvor nosne šupljine. Ovaj dio grkljana, oblikovan u tvorbu nazivanu i gušćiji kljun (goosebeak, engl.), projicira se u nosni dio ždrijela u čijoj se stijenci nalazi jaki kružni mišić kojim kružno obuhvaća taj dio grkljana (Perrin i sur., 2002). Štitasta hrskavica (*cartilago thyroidea*) je građena od dvije lamine koje se spajaju na njihovom ventralnom rubu i čine lateralne stijenke dna grkljana. Obje ploče imaju dobro razvijene izdanke, rostralno usmjereni jezični rog i kaudalno usmereni krikoidni rog.

Prstenasta hrskavica (*cartilago cricoidea*) nekih vrsta kitova zubana građena je kao potpuni prsten dok u nekih vrsta ima pukotinu u ventralnom dijelu. Hrkavica

grkljanskog poklopca je izdužena i oblikuje duboki, široki jarak u kome leži ljevkasta hrskavica. Ljevkasta hrskavica se uzglobljuje s kranijalnim rubom prstenaste hrskavice. Njen kranijalni izdanak je tanak, jezičastog oblika dok je kaudalni izdanak kraći i robusnijeg izgleda. Tijelo ove hrskavice lateralno je izbočeno i služi prihvatu krikoaritenoidnog mišića, a u odnosu na krikoaritenoidnu artikulaciju ovo mjesto nalazi se kranijalno i nešto medijalnije. Medijalni rub hrskavica je gladak, a sluznica tog dijela nema izražene glasnice (Green, 1972; Perrin i sur., 2002; Brzica, 2004). U dobrog dupina opisana je ljevkasta hrskavica, sastavljena od četiri odvojena dijela. Green (1972) tumači da su kranijalni izdanak i dorzokranijalna polovica kaudalnog izdanka kuneiformna hrskavica (*cartilago cuneiformis*). Stražnji dio kaudalnog izdanka i tijelo su prema tome, prava ljevkasta hrskavica. Dvije male hrskavice, smještene na kranijalnom rubu završetka kaudalnog izdanka, opisuje kao kornikulatne hrskavice (*cartilago corniculata*).

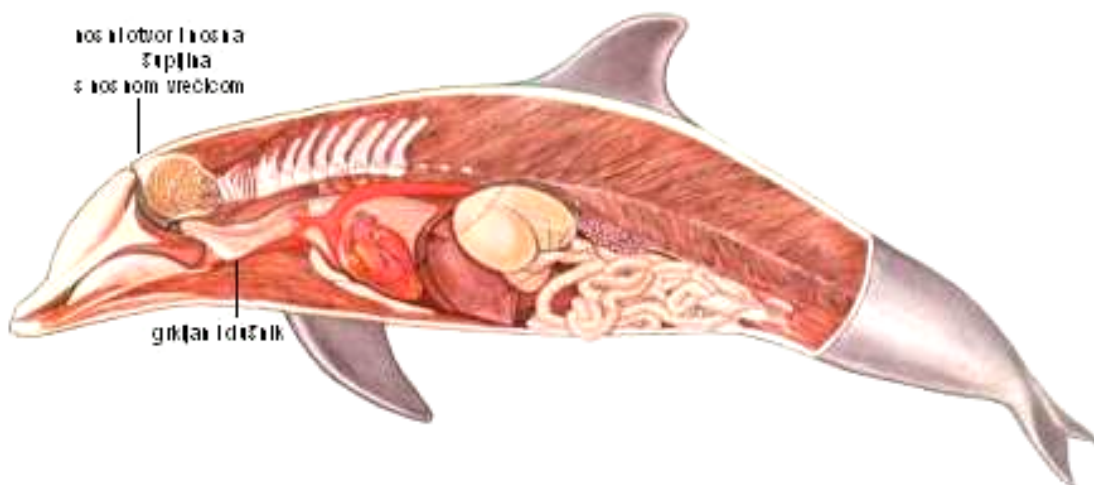
Grkljanski mišići podijeljeni su na unutarnje i vanjske i opisani su u dobrog dupina (Green, 1972; Brzica, 2004). Green (1972) opisuje pet vanjskih mišića grkljana. Povlačenje grkljana i otvaranje njegovog kaudalnog otvora pomaže hioepiglottični mišić (*m. hyoepiglotticus*) koji počinje na dorzomedijalnoj površini bazilarnog dijela jezične kosti, a završava na donjoj polovici kranijalne površine hrskavice grkljanskog poklopca. Tirohoidni mišić (*m. thyrohyoideus*) se prostire između bazihoidnog dijela jezične kosti do štitaste hrskavice iza njene kranijalne usjekline, a duž ruba kaudalne usjekline veže se sternotiroidni mišić (*m. sternothyroideus*) koji počinje na kranijalnoj strani grudnice. Okcipitotiroidni mišić (*m. occipitothyroideus*) ima svoj početak na bazilarnom dijelu zatiljne kosti, rostralno od kanala hipoglosusa, a završetak mu je na vanjskoj površini kranijalnog kuta štitaste hrskavice i duž lateralne ždrijelne stijenke. Duž dorzalne površine kaudalnog roga štitaste hrskavice počinje tirofaringični mišić (*m. thyropharyngicus*), prolazi duž stijenke ždrijela, a završava u svodu ždrijelne šupljine.

Isti autor (1972) nadalje opisuje i četiri unutarnja grkljanska mišića prisutna kod dobrog dupina. Krikotiroidni mišić (*m. cricothyroideus*) počinje na lateralnoj površini štitaste hrskavice blizu vrha kaudalne usjekline, a završava na lateralnoj površini krikoidnog roga. Dorzalni krikoaritenoidni mišić (*m. cricoarytenoideus dorsalis*) počinje duž dorzalne površine prstenaste hrskavice, prolazi kranijalno i lateralno gdje se prihvaća na ljevkastu hrskavicu. Interaritenoidni mišić (*m. interarytenoideus*) nalazi se dorzalno

između kranijalnih izdanaka ljevkastih hrskavica. Tiroaritenoidni mišić (*m. thyroarytenoideus*) povezuje unutarnju površinu tijela štitaste hrskavice i lateralnu površinu mišićnog izdanka ljevkaste hrskavice.

Ovakav odnos grkljana i ždrijela potpuno odjeljuje probavni od dišnog puta čime kitovi predstavljaju skupinu životinja koja obligatno diše kroz nos, slično kao što su konji među kopnenim sisavcima. Na taj način spriječena je mogućnost ulaska vode iz usne šupljine u zračne prohode, a moguće je da se ovim načinom zrak usmjerava direktno prema nosnim vrećicama što je bitno za stvaranje zvuka pri eholokaciji (Perrin i sur., 2002).

Dušnik kitova je vrlo kratak kao i vrat životinje, ali je širokog lumena prilagođenog brzom i potpunoj izmjeni plinova iz pluća. Građen je od brojnih, potpuno zatvorenih hrskavičnih prstenova koji na mjestima međusobno i anastomoziraju (Green, 1972). Broj hrskavičnih prstenova dušnika varira od 5 do 7 kod bijelog kita i glavate ulješure do 13 do 15 kod velikog sjevernog kita (Berta i Sumich, 1999).



Sl. 5 Prikaz položaja utrobnih organa dobrog dupina (iscrtkano je označen položaj lijevog plućnog krila)

Pluća kitova su izdužena razlikuju se od kopnenih sisavaca po njihovom vrećastom izgledu i nedostatku režnjeva. Kranijalno se protežu nekoliko centimetara ispred prvog rebra u kupulu pleure. Kaudalno dosežu drugi ili treći slabinski kralježak.

Veći dio plućnog tkiva nalazi se u dorzalnom dijelu grudnog koša, a ventralni ili sternalni dijelovi vrlo su tanki. Usjekline između reznjeva nisu izražene ili je to vrlo slabo prisutno. Kranijalno od bifurkacije dušnika odvaja se dodatni bronh sa desne strane. Neki kitovi ga nemaju, ali je kod njih desni glavni bronh jače razvijen nego lijevi (Green, 1972). Prisutna je razlika u obliku lijevog i desnog plućnog krila pri čemu je desno plućno krilo veće, duže i teže, a posljedica je pomalo asimetričnog položaja srca unutar prsne šupljine što je slično kao i u kopnenih sisavaca.

2.4. Mikroskopska građa dišnog sustava morskih sisavaca

Dišni sustav u morskih sisavaca možemo podijeliti na provodni i respiracijski dio. Provodni dio čine nosna šupljina s vanjskim i unutarnjim nosnicama, ždrijelo, grkljan, dušnik i bronhi, a respiracijski dio čine alveolarni hodnici, alveolarne vrećice i alveole. Površinski epidermis koji okružuje vanjske nosnice u kitova je veoma debeo. U grenlandskog kita (*Balena mysticetus*) izmjerena je debljina od 7-10 mm (Haldiman i sur., 1984). Građen je od jako pigmentiranog mnogoslojnog pločastog orožalog epitela koji se proteže i na nosno predvorje. Gusto, fibrozno vezivno tkivo lamine proprije sadrži jaku mrežu snopova kolagenih vlakana između kojih se nalaze masne stanice, krvne žile i fibrociti, a nalikuju na korij kože. Vezivno tkivo lamine proprije putem veoma dugačkih papila interdigitira s epitelnim slojem.

Između parnih hrskavica nosnog septuma nalazi se gusto, fibrozno vezivno tkivo unutar kojeg je smještena velika količina masnih stanica i podužno poredani snopovi kolagenih vlakana. To je područje dobro vaskularizirano s velikim krvnim žilama koje se vide i prostim okom (Haldiman i sur., 1984). Nažalost, građa ostalih dijelova nosne šupljine nije opisana jer su zbog anatomskih odnosa nedostupni za istraživanje.

Nazofarinks se veže sa orofarinksom putem cirkularnog otvora u mekom nepcu koji je okružen palatofaringealnim sfinkterom. Cijelo to područje prekriveno je parakeratinoznim mnogoslojnim pločastim orožalim epitelom ispod kojeg se nalazi gusta fibrozna lamina proprija. Opisane su i mukozne žlijezde i velika količina masnih stanica.

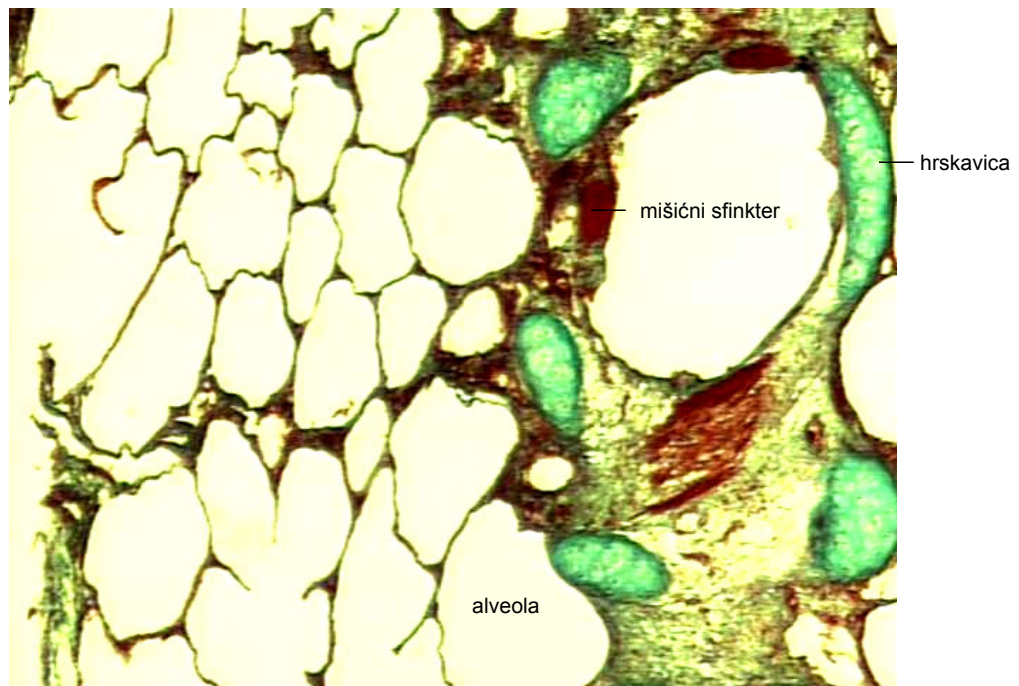
Palatofaringealni sfinkter građen je od skeletnih mišićnih vlakana (Haldiman i sur., 1984).

Parakeratinozni mnogoslojni pločasti epitel prekriva i sluznicu grkljana. Ispod epitela i u grkljanu se nalazi gusta vezivnotkivna proprija unutar koje se nalaze mukozne žlijezde (Simpson i Gardner, 1972).

Epitel sluznice velikih zračnih prohoda mijenja se na laringotrahealnom spoju iz mnogoslojnog pločastog orožalog u pseudovišeslojni visokoprizmatični epitel s trepetljikama koji se nastavlja na dušnik. Osnovu dušnika čine prstenovi građeni od hijaline hrskavice koji sadržavaju vaskularne kanale (Haldiman i sur., 1984). Lamina proprija je tanka i nije jasno razgraničena od podsluznice. Unutar vezivnog tkiva dušnika prevladavaju elastična vlakna koja, jednako kao i kolagena vlakna, pokazuju kružni smjer. Lucić (2002) u dobrog dupina i plavobijelog dupina ne uočava žlijezde u submukozi, dok su u grenlandskog kita opisane razgranate mukozne žlijezde (Haldiman i sur., 1984). U lamini propriji nalazi se nešto fibrocita i pokoji slobodni limfocit. Vezivnotkivna vlakna podsluznice vežu se uz hijalinu hrskavicu trahealnih prstenova. S vanjske strane nalazi se vezivnotkivna adventicija koja je, kao i podsluznica, dobro vaskularizirana i građena od kolagenih i elastičnih vlakana (Lucić, 2002).

Na površini pluća nalazi se relativno debela poplućnica građena od jednoslojnog pločastog epitela ispod kojeg je sloj vezivnog tkiva s krvnim žilama i živcima. Između kolagenih i elastičnih vlakana poplućnice smještene su glatke mišićne stanice (Lucić, 2002).

Zbog poteškoća u razlikovanju bronha od bronhiola Henk i Haldiman (1990) preporučuju da se te strukture nazovu zajedničkim imenom zračni putevi dok Fanning i Harrison (1974) predlažu termin bronh za sve zračne puteve do alveolarnih hodnika. Unutar pluća morskih sisavaca bronhi se granaju i sa svakim grananjem reducira se njihova stijenka. Veliki bronhi prekriveni su pseudovišeslojnim visokoprizmatičnim epitelom s trepetljikama i vrčastim stanicama koje nisu prisutne u svih vrsta kitova (Simpson i Gardner, 1972). Vezivno tkivo lamine proprije i submukoze bogato je na krvnim žilama, a mogu se naći žlijezde i plazma stanice. U velikim bronhima unutar vezivnog tkiva prevladavaju kolagena vlakna (Henk i Haldiman, 1990). U submukozi bronha nalazi se nešto glatkih mišićnih stanica (Simpson i Gardner, 1972; Lucić, 2002).

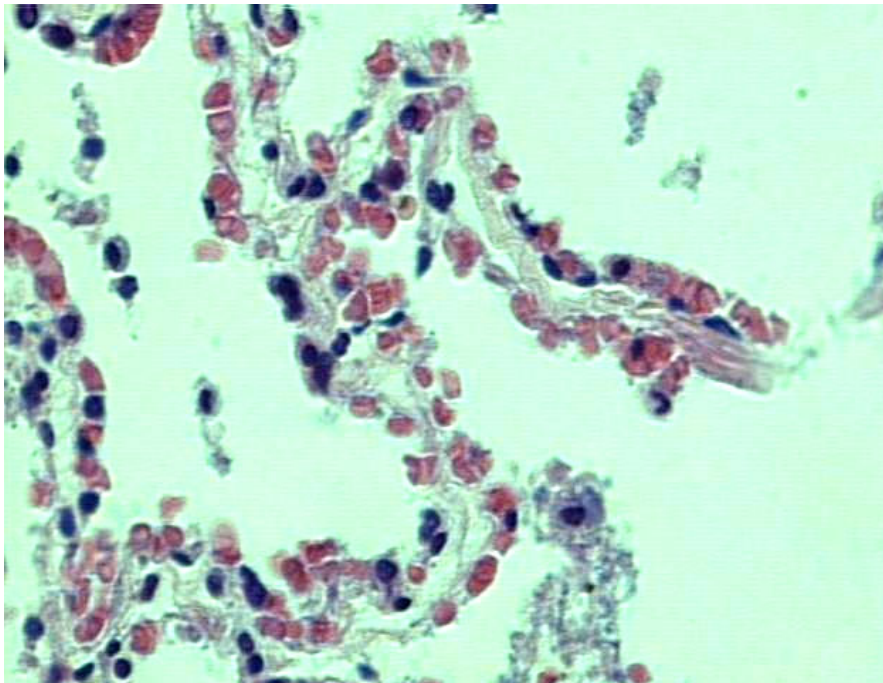


Sl. 6 Terminalni bronhi s mišićnim sfinkterima i alveolama u plućima ženke dobrog dupina. Masson trichrome bojenje; 15x.

U morskih sisavaca osnovu bronha čine prstenovi građeni od hijaline hrskavice koji se sa svakim grananjem bronha reduciraju, prvo na nepotpune prstenove, a potom na hrskavične pločice koje se protežu do respiracijskog dijela pluća. Bronhi širine manje od 0,4 mm ne sadržavaju hrskavicu (Henk i Haldiman, 1990).

S promjenom na hrskavici mijenja se i debljina lamine proprije i submukoze, ali i njihova građa. Kolagena vlakna koja dominiraju u najširim bronhima postupno zamjenjuju elastična vlakna. Broj žlijezda u vezivnom tkivu pada dok potpuno ne nestanu u bronhima čija je širina manja od 3 mm (Henk i Haldiman, 1990).

Terminalni bronhi otvaraju se u alveolarne hodnike iz kojih izlaze alveole. Alveolarni hodnici, alveolarne vrećice i alveole čine respiracijske jedinice pluća. Te su respiracijske jedinice u velikih kitova tubulusne za razliku od kopnenih sisavaca kod kojih su acinarne (Engel, 1966). (Sl. 6).



Sl. 7 Mikroskopska građa interalveolarne pregrade u plućima dobrog dupina muškog spola. Hemalaun-eozin bojenje; 100x.

Respiracijski dio pluća obložen je jednoslojnim pločastim epitelom građenim od pneumocita tipa I i pneumocita tipa II. Pneumociti tipa II su veće stanice koje na površini imaju mikrovile, a u citoplazmi lamelarna tjelešca. Pneumocite tipa I je teže uočiti, ali njihovi izduženi citoplazmatski izdanci prekrivaju veći dio alveolarne površine. Stijenke koje okružuju alveolarne hodnike, otvore alveolarnih vrećica i alveola su zadebljale jer sadrže veliku količinu elastičnih vlakana u velikih kitova (Henk i Haldiman, 1990). U malih kitova unutar stijenke terminalnih bronhiola, na mjestima odvajanja alveolarnog dijela pluća, nalaze se snopovi glatkih mišićnih stanica koje tvore mišićne sfinktere (Simpson i Gardner, 1972; Lucić, 2002). Dvije susjedne alveole odvojene su alveolarnom pregradom građenom od rijetkog vezivnog tkiva s dva niza krvnih kapilara (Simpson i Gardner, 1972; Henk i Haldiman, 1990; Lucić, 2002). Na slobodnim krajevima pregrada nalaze se elastična izbočenja koja predstavljaju strukturu sličnu sfinkterima (Simpson i Gardner, 1972). (Sl. 7).

3. RAZMATRANJE

Građa dišnog sustava kopnenih i morskih sisavaca veoma je slična. Obje skupine imaju provodni dio dišnog sustava kojeg čine cijevi kojima zrak ulazi u pluća i izlazi iz njih.

Jedna od najvećih anatomskih promjena organa dišnog sustava, nastala prilagodbom akvatičkim životnim uvjetima, dogodila se u obliku i položaju nosa. Cijeli nosni aparat pomaknuo se dorzalno pa je položen okomito u odnosu na probavni kanal što je bitna razlika u odnosu na kopnene sisavce. Nosnice su se transformirale u štrcalo (blowhole, engl.) koje se kod kitova zubana sastoji od jednog otvora, a kod kitova usana od dva otvora. Kod kitova zubana zatvara ga specifični, mišićno-elastični poklopac koji čvrsto zatvara vanjski nosni otvor čak i u uvjetima povećanog tlaka pri ronjenju, sprječavajući inhalaciju vode. Predvorje nosa modificiralo se u sustav zračnih vrećica koje su važne u procesu ehlokacije, specifičnog sustava orijentacije u prostoru pomoću zvuka visokih frekvencija i njegovog eha. Ova osobitost posljedica je potpuno izmijenjene funkcije predvorja nosa u odnosu na kopnene sisavce. Smatra se da šupljine četiri para zračnih vrećica djeluju kao rezonatori zvuka, a u prilog ove pretpostavke ide i njihov anatomski položaj u odnosu na melon, smješten rostralno, koji zvučne valove odašilje u prostor. Važna im je uloga i u zadržavanju vode ako ona uđe u nos što životinji posebno koristi pri ravnomjernom disanju prilikom odmaranja ili spavanja uz površinu vode (Ridgway, 1968). U kitova zubana, nekoliko centimetara ventralnije od nosnog poklopca jedinstveno predvorje nosne šupljine okruženo sustavom zračnih vrećica, dijeli se u dva nosna prolaza odijeljena u početku membranozno-hrskavičnom, a zatim koštanom nosnom pregradom. Kod kitova usana, nosna šupljina je u potpunosti podijeljena kao što je to u kopnenih sisavaca. Dalje se nastavlja bez prisustva nosnih školjki, konha, čime je omogućen brz i intenzivan protok zraka gornjim dišnim prohodom. (Ridgway, 1968; Perrin i sur., 2002).

Grkljan kitova visoko je specijaliziran za regulaciju prolaza zraka prema dušniku i plućima u odnosu na put kojim prolazi hrana i u odnosu na mogućnost aspiracije vode. Brzica (2003) uspoređujući građu grkljana psa, kao predstavnika kopnenih sisavaca i grkljana dobrog dupina, kao predstavnika morskih sisavaca, iznosi bitne razlike. Grkljan

dupina je znatno veći i rostralnije položen. Rostralne grkljanske hrskavice dupina oblikovale su se u aritenoepiglотиčnu cijev koju kopneni sisavci nemaju. Prstenasta hrskavica dupina nije u potpunosti zatvoreni prsten zbog pukotine na ventralnoj strani, a dorzalni dio joj je masivniji s medijanim grebenom. Ljevkaste hrskavice dobrog dupina su manje s jasno izraženim kuneiformnim i kornikulatnim hrskavicama. Isti autor dalje navodi i prisustvo samo jednog zgloba unutar grkljana dobrog dupina (*art. cricoarytenoideus*) dok preovladavaju fibrozne veze među hrskavičnim elementima grkljana uključujući i vezu s tirohoidnim dijelom jezične kosti što nije slučaj u kopnenih sisavaca kod kojih dominiraju zglobne veze unutar grkljana. Moguće da je razlog tome vezan uz veću pokretljivost grkljana kopnenih sisavaca zbog uloge grkljana u stvaranju glasa. U prilog tome ide i činjenica da morski sisavci nemaju razvijene glasnice (Ridgway, 1968; Green, 1972; Brzica, 2004). U morskih sisavaca prisutni su ventromedijani i lateralni podužni nabori sluznice grkljana koje kopneni sisavci nemaju, a razlog njihova postojanja može biti vezan uz lateralno širenje grkljana čime se omogućuje nagli, brzi prolaz velike količine zraka prilikom disanja.

Slično nosnim prohodima i grkljanu, dušnik je također prilagođen slobodnom i brzom prolazu zraka što je omogućeno njegovom građom od zatvorenih prstenova velikog promjera, što se odnosi na kitove zubane, koji na mjestima i anastomoziraju. U građi dušnika postoje razlike unutar reda kitova te tako dušnik kitova usana grade necjeloviti prsteni. Osim što kratki i široki dušnik omogućuje brzi prolaz zraka na isti način predstavlja cijev koja ne kolabira u uvjetima povećanog tlaka okoline (Berta i Sumich, 1999). Ovakvu građu pokazuju i dušnice.

Općenito se može zaključiti da je prilagodba životnim uvjetima dišne organe izmijenila prvenstveno u smislu brze i opsežne izmjene zraka što se može pratiti od nosne šupljine, grkljana i dušnika pa sve do najsitnijih elemenata plućnog tkiva. Ipak i stvaranje zvuka, obzirom na životni medij, iako je razvilo poseban ehološki sustav koji je potpuno jedinstven u životinjskom svijetu, dišni sustav je zadržao inicijalni trenutak nastanka i rezonacije zvuka.

Svojim makroskopskim izgledom pluća morskih sisavaca nalikuju plućima konja jer nemaju izraženu podjelu na režnjeve, a na jedinstvenom plućnom krilu raspoznaju se samo vršni i ošitni režanj. U veličini desnog i lijevog plućnog krila postoji razlika u korist

desnog, a u njega osim glavnog ulazi i dodatni bronh slično preživačima i svinji. Ventralni rub pluća u dupina karakterističan je i po zoni vrlo tankog plućnog tkiva kojeg kitovi usani nemaju (Berta i Sumich, 1999). Pluća su općenito vrlo elastična i pokrivena debljom, elastičnom pleurom što uz određene mikroskopske osobitosti pridonosi većem istezanju pluća pri udisaju kao i jakom stezanju plućnog tkiva pri izdisaju pri čemu kitovi izmjenjuju zrak gotovo 90% plućnog volumena, za razliku od kopnenih sisavaca kod kojih je to 10-20% (Ridgway, 1968; Perrin i sur. 2002).

Također i kopneni i morski sisavci imaju respiracijski dio dišnog sustava građen od alveolarnih hodnika, alveolarnih vrećica i alveola gdje se vrši izmjena plinova između udahnutog zraka i krvi. Međutim, ta sličnost je samo prividna. Morski sisavci su se brojnim anatomskim i fiziološkim adaptacijama tijekom evolucije prilagodili ronjenju na velikim dubinama, produljenom zadržavanju daha te nagloj i brznoj izmjeni plinova koju zahtjeva život u vodi.

Kitovi većinu života provedu suzdržavajući dah (apnea). Dobri dupin vrši izmjenu zraka u plućima za samo 0,3 sekunde, a dok provodi vrijeme plivajući po površini udahne svega 2 do 3 puta u minuti. Svaki je udah dubok i zrak koji uđe zauzima oko 80% kapaciteta pluća. Plivajući u dubinama do 300 m može provesti više od 4 minute. Čak i veliki kitovi iz porodice Balenidae koji imaju kapacitet pluća oko 1500 litara mogu izdahnuti i udahnuti punim kapacitetom u manje od 2 sekunde. Takav apneustičan način disanja pruža dovoljno vremena plućima za preuzimanje kisika iz udahnutog zraka. Dupini iskoriste skoro 90% kisika iz svakog udaha, dok ljudi iskoriste samo 20% (Tarpley, 1987). Izrazito velika količina elastičnog tkiva koja se nalazi u plućima kitova moguće je očitovanje te adaptacije (Ridgway, 1972).

Između alveola i glavnih bronha nalaze sfinkterozna suženja koja su najuočljivija u pliskavica. Tih je suženja 8 do 10 i dijele male zračne puteve u niz odjeljaka. Mioelastični sfinkteri se nalaze u prostorima između hrskavičnih prstenova, a građeni su od cirkularno raspoređenih glatkih mišićnih stanica između kojih se granaju elastična vlakna i vežu na unutarnji i vanjski podužni elastični sloj (Simpson i Gardner, 1972). Iako funkcija sfinktera nije potpuno jasna smatra se da štite otvore prema respiratornim dijelovima pluća. Vjerojatno pomažu cirkulaciji plinova u perifernim dijelovima dišnog

sustava, a smatra se da ograničavaju količinu rezidualnog zraka u plućima nakon izdisaja (Ridgway, 1972).

Kitovi najčešće rone punih pluća što ukazuje da se volumen zraka u plućima na početku urona prilagođava i postiže neutralnu sposobnost plutanja, pa tijekom boravka pod vodom udahnuti zrak nema veću ulogu u opskrbi tkiva kisikom. Pluća zaštićena rebrima mogu podnijeti kolaps kako s dubinom raste tlak. Tlak se udvostručuje već na dubini od 10 m i vrši kompresiju zraka u plućima na polovicu njegovog prvotnog volumena. Do potpunog kolapsa pluća dolazi na sljedećih 100 m. Zaostala količina zraka u plućima, zbog porasta tlaka vode, istiskuje se iz alveola u veće zračne prohode gdje nema respiracijskog epitela. Sfinkteri se zatvore za vrijeme dubokog ronjenja i ostanu zatvoreni tijekom izrona. Taj se mehanizam smatra najodgovornijim u zaštiti životinje od dekompresijske bolesti. Potpunom eliminacijom zraka iz alveola, resorpcija dušika je smanjena na minimum, a time ujedno i opasnost od pretvaranja dušika u pjenu u krvi za vrijeme dekompresije prilikom izrona (Sumich, 1992). Alveolarne pregrade na slobodnim krajevima imaju elastična izbočenja što bi ukazivalo na funkciju sličnu sfinkterima (Simpson i Gardner, 1972).

Učinkovitosti pri ronjenju također pomaže i raspored struktura unutar pluća. U alveolarnim pregradama u plućima kitova nalaze se dva niza kapilara, što vjerojatno govori o povećanom transportu plinova kroz stijenku alveola. Hrskavični potporni sistem proteže se kroz cijeli provodni dio pluća do razine alveola. Ta je pojava nepoznata u kopnenih sisavaca, a bronhima u morskih sisavaca služi da se prilagode pritisku tokom ronjenja.. Brzot plućnoj izmjeni plinova pomaže i dobro razvijena ovojnica od elastičnog tkiva koja okružuje pluća (Tarpley, 1987).

4. POPIS LITERATURE:

- Banks, J. W. (1993): Applied Veterinary Histology. Mosby Year Book. St Luis, Baltimore, Boston, Chicago, London, Philadelphia, Sydney, Toronto.
- Berta, A., J. L. Sumich (1999): Marine Mammals: Evolutionary Biology. Academic Press. San Diego, San Francisco, New York, London, Sydney, Tokyo
- Brusina, S. (1889): Sisavci Jadranskog mora. Gradja za faunu Hrvatsku uz obzir na ostale sisavce Sredozemnog mora. Rad JAZU 95, 76-176.
- Brzica, H. (2004): Usporedba anatomske građe grkljana psa (*Canis familiaris*) i dobrog dupina (*Tursiops truncatus*). Studentski rad. Veterinarski fakultet Zagreb.
- Carwardine, M. (1995): Whales, dolphins and porpoises. A Dorling Kindersley Book. London, New York, Delhi, Johannesburg, Munich, Sydney.
- Cockcroft, V. G., G. J. B. Ross (1989): Age, growth, and reproduction of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, from the east coast of Southern Africa. Fishery Bulletin U.S. 88; 289-302.
- Dellmann, H.-D. (1993): Textbook of Veterinary Histology. Lea & Fabiger. Philadelphia.
- Dyce, K. M., W. O. Sack, C. J. G. Wensing (1996): Textbook of Veterinary Anatomy. W. B. Saunders Comp. Philadelphia, London, Toronto, Montreal, Sydney, Tokyo.
- Engel, S. (1966): The respiratory tissue of the blue whale and the fin whale. Acta Anat. 65, 381-390.

- Fanning, J. C., R. J. Harrison (1974): The structure and function of the lungs of the South Australian Bottlenosed Dolphin. U: Functional Anatomy of Marine Mammals (urednik: R. J.Harrison). Academic, New York, Vol. 2, 231-252.
- Fawcett, D. W. (1994): Bloom and Fawcett, a textbook of histology. Chapman&Hall. New York, London.
- Green, R.F. (1972): Observation on the anatomy of some cetaceans and pinnipeds. U: Mammals of the Sea. Biology and Medicine (urednik: S. H. Ridgway). Charles C. Thomas Publisher. Springfield. 247-274.
- Gomerčić, H., Đ. Huber, D. Mihelić, H. Lucić, T. Gomerčić, M. Đuras (1998): Procjena veličine populacije dobrog dupina u hrvatskom dijelu Jadrana. U: Zbornik sažetaka priopćenja 7. Hrvatskog biološkog kongresa, 229-230.
- Haldiman, J. T., W. G. Henk, R. W. Henry, T. F. Albert, Y. Z. Abdelbaki, D. W. Duffield (1984): Microanatomy of the major airway mucosa of the bowhead whale, *Balena mysticetus*. Anat. Rec. 209, 219-230.
- Henk, W.G., J. T. Haldiman (1990): Microanatomy of the lung of the bowhead whale, *Balena mysticetus*. Anat. Rec. 226, 187-197.
- Junqueira, L. C., J. Carneiro, R. O. Kelley (1995): Osnove histologije. Školska knjiga, Zagreb.
- Lucić, H. (2002): Histološke i histokemijske osobitosti nekih organa plavobijelog dupina (*stenella coeruleoalba*) iz Jadranskog mora. Znanstveni magistarski rad. Zagreb.
- Klinowska, M. (1991): Dolphins, porpoises and whales of the world – The IUCN red data book. IUCN, Gland, Switzerland.

- Leatherwood, S., R. Reever, L. Foster (1983): The Siera Club Hand book of Whales and Dolphins. Siera Club Books. San Francisco.
- Nickel, R., A. Schummer, E. Seiferle (1987): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. 6. izdanje, Svezak 1-4. Paul Parey Verlag. Berlin uund Hamburg.
- Perrin, W. F. (1984): Patterns of geographical variation in small cetaceans. Acta Zool. Fennica 172, 137-140.
- Perrin, W. F., B. Würsig, J. G. M. Thewissen (2002): Encyclopedia of Marine Mammals. Academic Press. San Diego, San Francisco, New York, London, Sydney, Tokyo.
- Ridgway, S. H. (1968): The Bottlenosed Dolphin in Biomedical Research. Academic Press. New York.
- Ridgway, S. H. (1972): Homeostasis in the aquatic environment. U: Mammals of the Sea. Biology and Medicine (Urednik: S.H. Ridgway). Charles C. Thomas Publisher. Springfield. 590-747.
- Simpson, J. G., M. B. Gardner (1972): Comparative microscopic anatomy of selected marine mammals. U: Mammals of the Sea. Biology and Medicine (urednik: S.H. Ridgway). Charles C. Thomas publisher. Springfield, 298-413.
- Sisson, S., J. D. Grossman (1962): Anatomija domaćih životinja. Poljoprivredni nakladni zavod, Zagreb.
- Sumich, J. L. (1992): An introduction of Biology of Marine Life. Wm: C. Brown Publishers, Dubuque, SAD, 335-367.

Tarpley, R. J.(1987): Whales and Dolphins in Veterinary Medicine. The Southwestern Veterinarian, 38, 59-83.

5. SAŽETAK

Građa dišnog sustava kopnenih i morskih sisavaca veoma je slična. Obje skupine imaju provodni dio dišnog sustava kojeg čine cijevi kojima zrak ulazi u pluća i izlazi iz njih. Također i kopneni i morski sisavci imaju respiracijski dio dišnog sustava građen od alveolarnih hodnika, alveolarnih vrećica i alveola gdje se vrši izmjena plinova između udahnutog zraka i krvi. Međutim, ta sličnost je samo prividna. Morski sisavci su se brojnim anatomskim i fiziološkim adaptacijama tijekom evolucije prilagodili ronjenju na velikim dubinama, produljenom zadržavanju daha te nagloj i brzom izmjeni plinova koju zahtjeva život u vodi.

Prilagodbom uvjetima života makroskopska građa dišnih organa kitova izmijenila se u cilju što brže i opsežnije izmjene zraka i spriječavanja ulaska vode u zračne prohode. Nosna šupljina pomaknuta je okomito prema usnoj i ždrijelnoj šupljini sa nosnicama dorzalno na lubanji. Grkljan je rostralno oblikovan u aritenoepiglотиčnu cijev koja može potpuno zatvoriti nosne ulaze u ždrijelo, a hrskavice sa svojim fibroznim vezama i mišićima oblikuju prostranu grkljansku šupljinu u kojoj nema glasnica. Dušnik je kratak, velikog lumena, a prije račvanja u većine vrsta daje dodatni desni bronh. Pluća nisu režnjevita.

Najuočljivija razlika u mikroskopskoj građi dišnog sustava kopnenih i morskih sisavaca nastala kao posljedica prilagodbe životu u vodi očituje se u građi pluća. Unutar pluća morskih sisavaca nemoguće je uočiti razliku između bronha i bronhiola iz nekoliko razloga. Hrskavična okosnica zračnih puteva, iako se postupno reducira, proteže se sve do respiracijskog dijela pluća. Pseudovišeslojni visokoprizmatični epitel oblaže cijeli provodni dio pluća i naglo prelazi u jednoslojni pločasti epitel respiracijskog dijela pluća. U intersticiju pluća je velika količina elastičnih vlakana, alveolarne pregrade imaju dvostruki niz krvnih kapilara što omogućuje pojačani transport plinova kroz stijenku. Mioelastični sfinkteri koji se nalaze na granici između provodnog i respiracijskog dijela pluća pomažu pri ronjenju na velikim dubinama.

ključne riječi: kitovi, dišni sustav, nosna šupljina, grkljan, pluća