

11.

Cirkulace

Zásadní důležitost cirkulačního aparátu pro funkci živočišného organismu vyplývá z jeho postavení ve službách udržení stálosti extracelulárního prostředí. Bez oběhové soustavy zajišťující cyklické omývání všech tkání a orgánů, by krev nebo hemolymfa nemohly plnit svou roli zajišťování životního prostředí buněk. Jedině cirkulující extracelulární tekutina může zajistit výměnu látek, energií a informací nezbytných pro život buněk. Různé funkce jsou lokalizovány do různých míst v těle a teprve cirkulace tvoří z mnohobuněčného organismu funkční celek.

11.1. Úkoly oběhové soustavy

Tělní extracelulární tekutiny, o nichž pojednává předcházející kapitola, zprostředkovávají kontakt mezi buňkami mnohobuněčných organismů a okolním světem. Buňkám je na jedné straně díky těsnému kontaktu s tělní tekutinou (ať už je to hemolymfa nebo prostřednictvím intersticiální tekutiny krev), umožněna difuzní výměna látek. Na straně druhé různé orgány (plíce, ledviny, střevo) přejímají úkoly výměny látek mezi touto cirkulující tekutinou a okolím. Cirkulační systém tedy slouží jako dopravní pás **spojující buňky s okolním prostředím i navzájem**.

Úkoly kladené na oběhový systém se do značné míry kryjí s úkoly, které jsme již zmiňovali u krve. Jde tedy hlavně o **dopravu kyslíku a CO₂, živin a metabolitů, rozvod látkových signálů a tepla** a v neposlední řadě podpora **obranných reakcí** krevních elementů. Lze zmínit i **hydrostatickou funkci** pro oporu měkkých těl některých bezobratlých.

11.2. Fylogeneze oběhových soustav

Mezi cirkulačními systémy živočichů existují značné rozdíly (obr. 11.1). Všechny však mají společné tyto prvky: **cirkulující tělní tekutinu** (hemolymfu nebo krev), **srdce** – pumpu (nebo pumpy), uvádějící tekutinu do pohybu a **cévní systém**, kterým krev nebo hemolymfa obíhá.

Nižší mnohobuněční postrádají tělní dutinu a nemají tedy ani vnitřní cirkulační systém. U houbovců (Porifera), žahavců (Cnidaria), žebernatků (Ctenophora) a i některých ploštěnců (Plathelminthes) nacházíme většinou jen tzv. **gastrovaskulární cirkulaci** tekutiny v rámci střevní dutiny, která ovšem hraje také roli oběhového systému (obr. 11.1.a,b). Jejich tělní stěna je natolik tenká, že nepotřebují vnitřní transportní tekutinu a síly difuze ještě stačí zajistit výměnu látek s okolním vodním

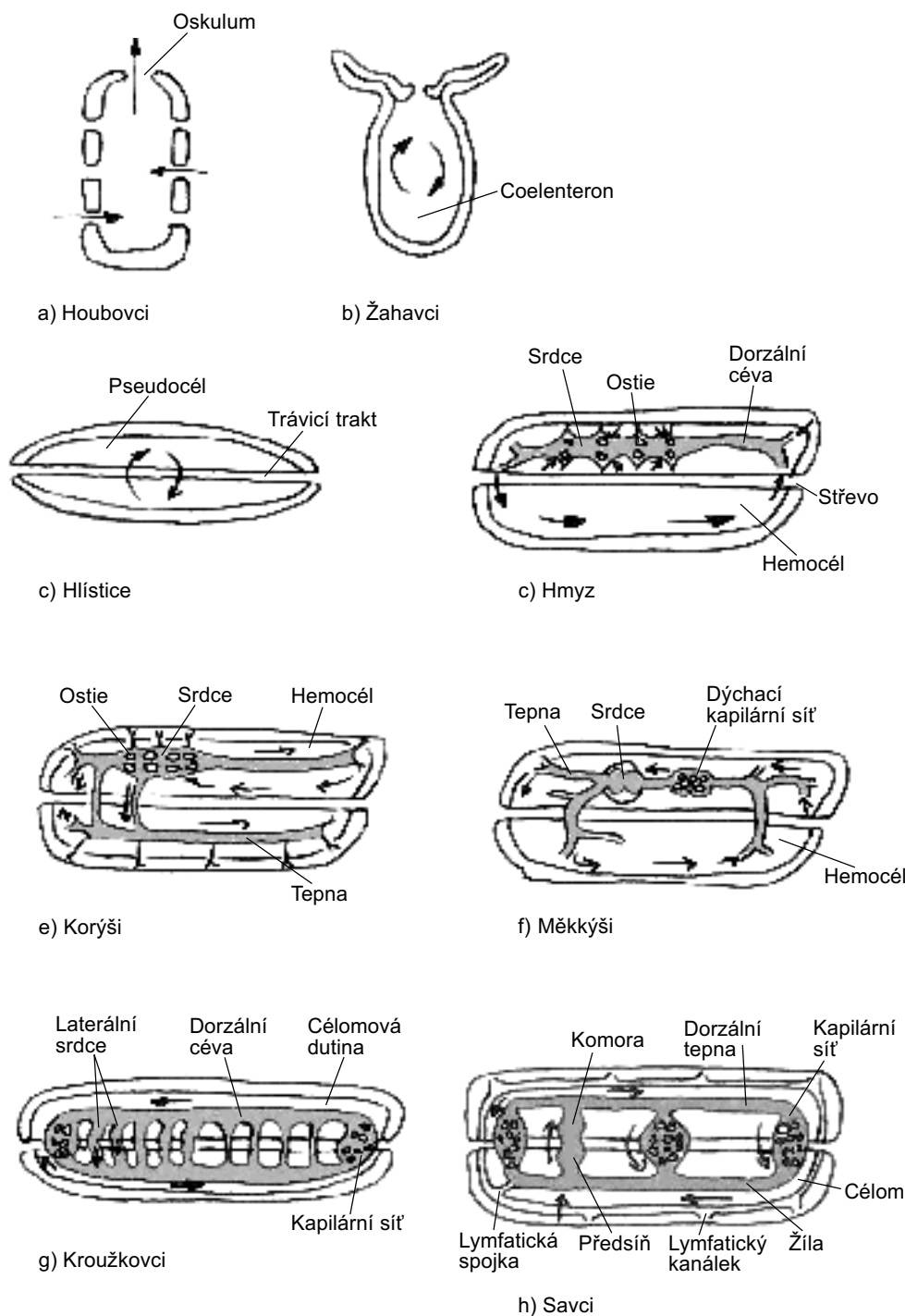
prostředím. U houbovců navíc transportují živiny amébovitě pohyblivé buňky (archoocyty).

Se vznikem pseudocélové a célové dutiny vzniká i vnitřní tělní tekutina. Ale ani pak ještě nemusí existovat srdce a cévy a například pseudocélová tekutina hlístic (Nematoda) je uváděna do dostatečného pohybu pouhými pohyby těla (obr. 11.1.c). U členovců (Arthropoda) poprvé vzniká srdce a soustava cév, které ovšem zatím netvoří uzavřený celek, nýbrž jen **propojují různé tělní dutiny (siny, lakuny)**. Hovoříme o **otevřené cévní soustavě**, protože cirkulující tekutina – **hemolymfa** – volně protéká mezibuněčnými prostory a bezprostředně omývá všechny tkáně.

11.2.1. Otevřená cévní soustava

Hemolymfa je zde tedy stále jedinou tělní tekutinou, jejíž cirkulace je již vyvolávána stahy srdce a dráhy proudění jsou určeny stupněm vývoje cév. Takovou soustavu mají i **členovci**, u nichž ovšem neplatí jednotný stavební plán, cévní soustava závisí na vývoji dýchacích orgánů (obr. 11.1.d,e). U perlooček (*Cladocera*) se vyskytuje pouze srdce v hřbetní části těla. Buchankám (*Copepoda*) dokonce i to zcela chybí. U vyšších korýšů, kteří dýchají žábry (např. rakovci) nebo u štírů a pavouků dýchajících **plicními vaky**, jsou cévy dobře vyvinuty, kdežto u těch, kteří mají silně **vyvinutou soustavou trachejí** (hmyz), je **soustava cév redukována**.

Hmyzí trubcovité srdce je, jako u všech členovců, uloženo na hřbetní části těla. Krev je nasávána bočními otvůrkami (**ostii**), které jsou v zadečkové části opatřeny záklopkami (**chlopněmi**). Oběhový systém je velmi jednoduchý, protože funkci přenosu plynů plní tracheální soustava. Je redukována na **aortu** (hrudní úsek hřbetní trubice), vedoucí hemolymfu směrem k hlavě. Zde se vylévá do dutin (sinů) mezi orgány. Směr jejího proudění je usměrňován a vymezován blanitými **septy**, která pro-

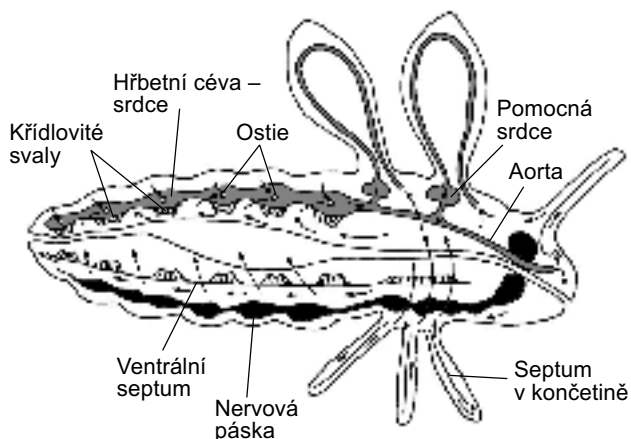


Obr. 11.1. Oběhové soustavy. Malí nebo přisedlí, primitivní živočichové nemají oběhový systém vůbec nebo jeho úlohu plní tekutina ve střevě (a,b). Se vznikem tělních dutin se objevuje různě dokonalá soustava srdce a cév s hemolymfou volně protékající dutinami (c,d,e,f). Uzavřené cévní řečiště znamená oddělení krve od tkáňového moku a vznik samostatných lymfatických cév odvádějících tkáňový mok (lymfu) do krevního oběhu.

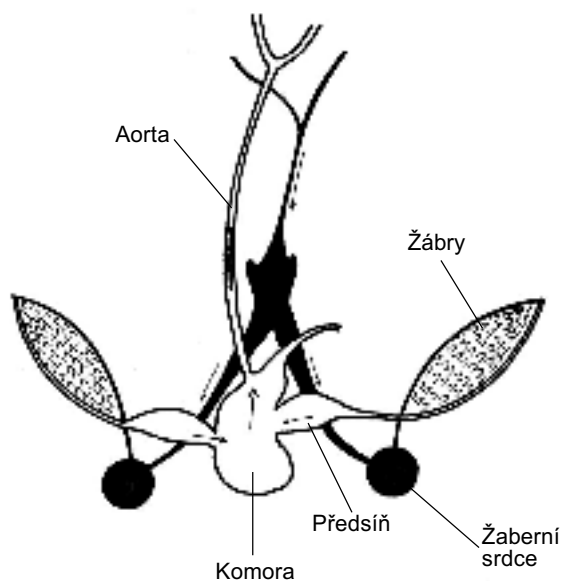
nikají dokonce i do nohou a tykadel. Na bázi tykadel, křídel a končetin jsou **pomocné pulzující orgány**, které proudění usnadňují (obr. 11.2.).

Cirkulační soustava **měkkýšů** obsahuje řadu cév, srdce bývá rozlišeno na komoru a předsíň, jejichž počet obvykle odpovídá počtu žaber (obr. 11.1.f). Hemolymfa je rozváděna cévami po těle a vylévá se do sinů. Odtud je nasávána do žil s pulsující svalovinou, dostává se do žaber či plic, kde protéká sítí vlásečnic a vrací se do

srdce. Okysličená a odkysličená hemolymfa jsou částečně vedeny odděleně. Nejdokonalější srdce a cévní soustavu mají **hlavonožci**, kde se setkáváme s **téměř uzavřenou cévní soustavou** a kde siny jsou redukovány a nahrazovány sítí vlásečnic. Srdce je arteriální a krev do něj přichází přímo ze žaber. Žene pak krev nasycenou kyslíkem k jednotlivým orgánům (velký krevní oběh). Malý krevní oběh se skládá ze žaberních srdcí, které vhnějí krev chudou na kyslík do žaber (obr. 11.3.).



Obr. 11.2. Oběh hmyzu. Šipky označují proud hemolymfy. Při diastole je srdce rozepínáno křídlovitými svaly a hemolymfa proudí ostiemi dovnitř. Při systole je vystřikována aortou k hlavě, pak se vrací tělními dutinami. Cirkulaci podporují pomocná srdce, proud je usměřován septy v těle i v končetinách. Ventrální septum může díky vlastní svalovině cirkulaci podporovat.



Obr. 11.3. Schématické znázornění oběhové soustavy hlavonožců s již téměř uzavřenou cévní soustavou, arteriálním srdcem a s velkým a malým oběhem.

Cévní soustava **ostnokožců** odpovídá paprscité stavbě těla. Hlavní cévy doprovázejí nervy a ambulakrální kanály. Typické srdce chybí, dochází pouze ke slabé pulzaci některých cév.

Otevřené cévní systémy se liší od uzavřených hlavně v těchto bodech: **1)** Rozdíl mezi systolickým a diastolickým tlakem je malý. **2)** Periferní odpor je malý, s čímž souvisí i malá intenzita srdeční činnosti (výkon srdce). **3)** Krev neproudí plynule. **4)** Podmínky výměny látek s tkáněmi jsou horší vzhledem k menší ploše styku hemolymfy s tkáněmi. **5)** Transportní mechanismus je sice méně energeticky náročný, je však také méně výkonný.

Otevřené cévní soustavy se proto vyskytují především u živočichů s nižším metabolismem. Výjimkou z tohoto pravidla je především hmyz.

Určitým fyzikálním **problémem** je u otevřených systémů **plnění srdce** – tj. překonání pružnosti srdce v **diastole**. U **měkkýšů**, u kterých je srdce hermeticky těsně uloženo ve vakovitém perikardu, vzniká při systole komory **kolem srdce podtlak**, který způsobí nasátí krve do předsíní. Následující systola předsíní naplní komoru. Trubicovité **srdce hmyzu** je při diastole roztahováno zvláštními **křídlovitými svaly**.

11.2.2. Uzavřené cévní soustavy

U uzavřeného oběhu se **odděluje tkáňový mok** – relativně stojaté prostředí, ve kterém žijí buňky – **od cirkulující krve uzavřené v souvislé síti cév**. Krev v roli specializovaného dopravního toku tedy nepřichází s buňkami do kontaktu přímo, ale komunikuje s nimi přes stěny husté a jemné **kapilární sítě**. Takový systém vyžaduje přítomnost výkonné pumpy – srdce, které je schopno dosáhnout **dostatečného tlaku** zajišťujícího průtok celým řečištěm. Uzavřený oběh je funkčně dokonalejší, nelze však říci, že se ve všech případech vyvinul z otevřeného. Zřejmě takto vznikl uzavřený oběh hlavonožců. U některých pijavic a mnohoštětinatců však naopak z uzavřeného vznikl otevřený.

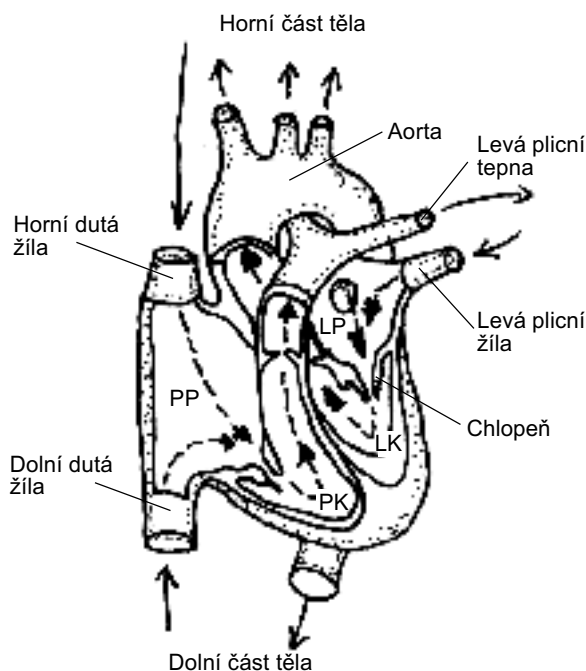
První uzavřený oběh zaznamenáme z bezobratlých u **kroužkoců a pásnic** (obr. 11.1.g). Krev se pohybuje spíše peristaltickými stahy cévních stěn než činností nějakého centrálního srdce. Hřbetní céva pulzuje směrem k hlavě, v břišní cévě proudí krev směrem k zadnímu konci těla. **Hřbetní a břišní céva jsou spojeny příčnými spojkami**, které mohou rovněž pulzovat. Jiné postranní spojky se větví v síť jemných vlásečnic v tělní stěně a vnitřních orgánech. Z nich se pak krev sbírá do břišní cévy. Cévní soustava hlavonožců je podobná obratlovců, i když zde nejde o žádnou fylogenetickou návaznost.

Dokonale uzavřené cévní soustavy s jediným centrálním srdcem mají až **obratlovci** (obr. 11.1.h). Cévní soustava obratlovců vychází ze základu, kterým je cévní soustava **kopinatce**. Ta je tvořena uzavřenou soustavou trubic. Krev udržují v pohybu stažlivé orgány na bázi žaberních cév. Diferencované srdce ještě není vyvinuto.

Ve vývoji obratlovčího oběhu lze jasně sledovat **tendenci k oddělení okysličené krve** (bohaté na kyslík) **od odkysličené** (chudé na kyslík), s čímž je spojeno postupné rozdělení srdce od dvojdielného rybiho (nepočítáme-li žilný splav a tepenný násadec) po **čtyřdielné srdce savců a ptáků**. Také cévní systém je ve své původní podobě (u ryb) jednoduchým okruhem, kde srdce žene krev do žaber, odkud je vedena do tkání a zpět do srdce. Vývoj pokračuje přes různé stupně mísení okysličené a odkysličené krve až vrcholí u **savců a ptáků dvěma zcela oddělenými okruhy: malým plicním a velkým tělním**.

11.3. Srdce savců

Srdce savců (a ptáků) představuje dvě anatomicky a funkčně spojená čerpadla – pravá a levá polovina srdce. Spojení do jednoho orgánu je výhodné z hlediska dokonalé synchronizace jejich činnosti. **Pravá komora, která má tenčí stěnu, pohání systém plicního, malého oběhu a čerpá odkysličenou krev (obr. 11.4.). Levá komora s výrazně vyvinutou svalovinou přečerpává okysličenou krev z plic do aorty, již začíná vysokotlaký, tělní oběhový systém.**



Obr. 11.4. Proud krve v lidském srdci. Z levé komory (LK) proudí krev aortou do hlavy a těla. Vrací se horní a dolní dutou žílou do pravé předsině (PP). Z pravé komory (PK) je vedena plicní tepnami do plic, ze kterých se vrací plicními žilami do levé předsině (LP). Chlopně brání zpětnému toku.

Čerpací činnost je založena na rytmickém střídání ochabnutí (**diastola**) a kontrakce (**systola**) svaloviny **předsiní** (používá se i termín **síně**) a **komor**. Srdce je zároveň opatřeno **chlopněmi**, které propouštějí krev pouze jedním směrem, tím je zajištěna čerpací funkce. Systola předsiní předchází systole komor a **předsině tak fungují jako pomocná čerpadla**, napomáhající plnění komor. Krev se do srdce vrací jednak z plic **plicní žílou do levé předsině** a z těla **dolní a horní dutou žílou do pravé předsině**.

11.3.1. Chlopně

Mezi předsiněmi a komorami se nacházejí chlopně cípaté, které ústí svým hrotem do prostoru komor. Při stahu komor se uzavírají přetlakem krve. Chlopně vedoucí do komor jsou v průběhu diastoly komor otevřeny. Mezi pravou síní a pravou komorou je **chlopeň trojčípá**, mezi

levou síní a levou komorou je **chlopeň dvojčípá**, zvaná také **mitrální** (od podoby biskupské mitry). Velké tepny: aorta a plicní tepny uzavírají proti komorám **chlopně poloměsíčitě** (semilunární). Mají tři pohyblivé segmenty, které jsou orientovány do prostoru tepen. Otevírají se přetlakem krve při stahu komor. Uzavírají se na počátku diastoly, jakmile tlak v komoře poklesne.

Jednou z poruch funkce chlopní je propad (prolaps) chlopně, zpravidla do předsině. Část systolického tepového objemu tak zůstává v předsiní a srdce je objemově přetěžováno. Chorobné změny na chlopních také způsobují, že se nemohou úplně uzavřít a část krevního objemu se vrací do prostoru s nižším tlakem. Tato **nedomykavost chlopní** se projevuje srdečním šelestem v době, kdy se chlopeň uzavírá.

Činnost srdce provázejí zvukové projevy, tzv. srdeční ozvy. **Ozva systolická** je silnější, hlubší a delší. Vzniká nárazem zavírajících se chlopní cípatých a vibrací napínající se stěny na začátku systoly. **Ozva diastolická** je kratší, slabší a vyšší. Je výsledkem uzavření poloměsíčitých chlopní a vibrací krevního sloupce ve velkých cévách.

11.3.2. Krevní oběh plodu (fetální oběh)

U obratlovců je závislý na způsobu vývoje jejich zárodků. U **anamnií**, vyvíjejících se převážně ve vodě, je fetální oběh jednodušší než u amniot, rozmnožujících se na souši. Je to v důsledku kontaktu plodu s vodním prostředím, které umožňuje také dýchání difúzí. Fetální oběh **savců** se vyznačuje především tím, že **plicní oběh nefunguje a tělní oběh není důsledně oddělen od plicního oběhu**. V srdci plodu spolu předsině navzájem komunikují otevřeným otvůrkem v předsinňové přepážce (*foramen ovale*). K obohacení krve plodu kyslíkem dochází v placentě. Odtud proudí krev obohacená kyslíkem a živinami pupeční žílou přes žilný kanálek (*ductus venosus*) do zadní části pravé srdeční předsině (obchází tak játra). Přes otvor v předsinňové přepážce se dostává do levé předsině, poté do levé komory a odtud tepnami do důležitějších hlavových částí plodu. Žilní krev z hlavy a horních končetin je usměrňována z pravé předsině do pravé komory. A jelikož plíce jsou zatím nefunkční, dostává se krev zkratem zvaným **ductus arteriosus** z plicnice do sestupné aorty a poté do placenty, kde odevzdává CO_2 a přijímá O_2 z krve matky. Po porodu zaniká průchod krve placentou, zvýšená hladina CO_2 uvede reflexně přes dýchací centrum v prodloužené míše v činnost dýchací pohyby. Rozevřou se plíce, uzavře se *foramen ovale*, zanikne i *ductus venosus* a srdce je dokonale rozděleno na pravou a levou polovinu.

11.3.3. Velikost srdce

V rámci stejné živočišné skupiny je velikost srdce přímo úměrná velikosti živočicha a jeho aktivitě. Živočichové, kteří se dlouho a vytrvale pohybují, mají srdce větší než živočichové pomalí nebo krátkodobě se pohybující. Tento rozdíl je zvláště nápadný tehdy, jde-li o živočichy při-

blíže stejně velké, fylogeneticky příbuzné, ale žijící různým způsobem, např. zajíc a králík, prase domácí a prase divoké, potkan z volné přírody a potkan laboratorní, sýkora a kanár chovaný řadu generací v kleci, studenti tělesné výchovy a např. nesportující studenti psychologie atp. Poměrná hmotnost srdce na jednotku hmotnosti těla je např. u zajíce třikrát větší než u králíka.

11.4. Srdeční automacie

Srdce všech skupin živočichů pracují **formou rytmických stahů (systol)**, při nichž je tělní tekutina vypuzována do těla, střídajících se s obdobími klidu (**diastolami**), kdy se srdce plní krví. Různí živočichové se liší původem srdečních vzruchů. Je-li srdce **neurogenní**, pracuje podobně jako kosterní sval v odpověď na nervové dráždění. Je-li **myogenní**, má určitou část své tkáně specializovanou na periodickou tvorbu elektrických membránových změn – má svůj **pacemaker** (udavatel rytmu), a svou **automacii**. Pláštěnci, obratlovci, plži a některý hmyz mají myogenní srdce. Na vnější inervaci závisí srdce korýšů, pavouků a některého hmyzu, podobně jako lymfatická srdce obojživelníků a ryb. Tepová minutová frekvence u obratlovců klesá s rostoucí velikostí těla a u člověka v klidu je asi 65–75/min. Nižší frekvence se označují jako **bradykardie**, vyšší jako **tachykardie**. Ačkoli je savčí srdce do značné míry autonomní a nepotřebuje pro rytmickou činnost vnější inervaci, musí být přesto schopno reagovat změnami svého výkonu na různé potřeby organismu (viz dále).

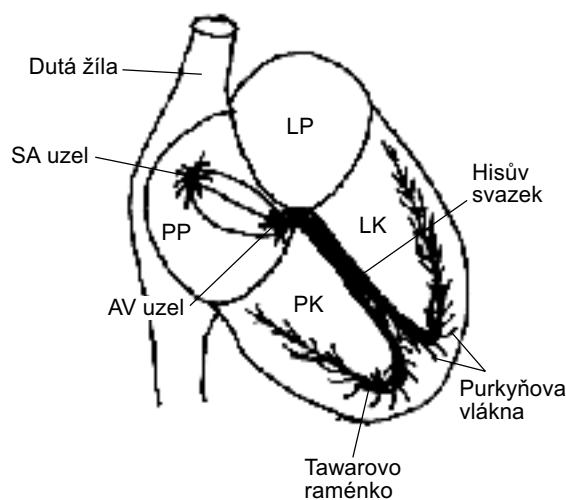
11.5. Elektrická aktivita srdce

Některá specializovaná srdeční svalová vlákna mají schopnost samovolně generovat a vést vzruchy, naproti tomu téměř postrádají stažlivost. Tvoří tzv. **srdeční převodní soustavu**, která zajišťuje časově a prostorově koordinovaný cyklus srdečních stahů. V kapitole věnované svalům jsme již zmiňovali, že díky **elektrickému spojení buněk myokardu** plazmatickými můstky (interkalárními disky) se vzruchy šíří z místa vzniku podráždění na celé srdce. To tedy **nemá motorické jednotky a na podráždění neodpovídá buď vůbec nebo reaguje úplným stahem**. Možnost významně regulovat sílu stahu, jako je tomu u prostorové sumace svalu kosterního, by ani nebyla u srdce účelná.

Dále víme, že akční potenciál myokardu má velmi dlouhé plató a tedy i refrakterní fáze je velmi dlouhá, delší než jeden mechanický stah. Tyto vlastnosti myokardu souzní s jeho rytmickou čerpací činností a chrání srdce před tetanickým sevřením nebo snižují riziko vzniku fibrilací. Srdečními fibrilacemi se nazývají velmi rychlé (300/min a více) a často chaotické a povrchní stahy myokardu, kdy je čerpací práce prakticky zastavena. Jednou z možných příčin vzniku je kroužení vzruchů kolem poškozeného místa. Takto

vzniklý oscilátor pak přebírá kontrolu nad celým srdcem. Podmínkou kroužení ovšem je, aby vzruch před sebou vždy nacházel svalovinu v již aktivním stavu – tedy po odeznění refrakterní fáze. Ta má tedy jistý ochranný efekt.

Vlákna pracovního myokardu nejsou za normálních okolností schopna spontánní tvorby vzruchů a jejich hlavní činností je mechanická čerpací práce srdce. **Rytmicky se opakující podněty si vytváří srdce savců samo**. Vzruchy vznikají ve stěně pravé před síně při ústí horní duté žíly v tzv. **sinoatriálním (SA) uzlu**, odkud se šíří přes před síně (obr. 11.5.). SA uzel je za normálních okolností dominantním pacemakerem, řídicím frekvenci srdečního stahu.



Obr. 11.5. Převodní soustava savčího srdce. Vzruchy vznikají v sinoatriálním (SA) uzlu na pravé před síni (PP). Jsou vedeny přes před síně do atrioventrikulárního (AV) uzlu, odkud vstupují na komory. Pokračují srdečním septem Hisovým svazkem, který se větví na Tawarova raménka. Purkyňova vlákna cestu ukončují.

Jedinou vstupní branou na svalovinu komor představuje **atrioventrikulární (AV) uzel**, ve kterém se vzruch na chvíli zdrží než postupuje dále. U poikilotermních živočichů tvoří srdce jediný souvislý celek a mezi jednotlivými částmi srdce se nevytvořilo zvláštní vodivé spojení a vzruch se šíří celou srdeční tkání. V ptačím a savčím srdci však odděluje před síně od komor vazivová tkáň, která nemůže vést vzruch. Tento úkol přejímá **Hisův svazek** navazující na AV uzel a postupující dále septem mezi komorami. Nakonec se rozdělí na **dvě raménka** (pro každou komoru jedno), která přecházejí v **Purkyňova vlákna**.

Protože vlna podráždění se šíří postupně a potřebuje určitý čas k proběhnutí celým srdcem, existují zde v určitém okamžiku oblasti již podrážděné – depolarizované, mající opačný náboj, než oblasti ještě ve fázi klidového potenciálu. Mezi různě nabitými oblastmi srdce tečou elektrické proudy měřitelné i z povrchu těla.

Diagnostická metoda založená na registraci těchto proudů se jmenuje elektrokardiografie (**EKG**). Na typické křivce existují:

vlna P (depolarizace předsíní), komplex QRS (depolarizace komor) a vlna T (repolarizace komor). EKG umožňuje sledovat časové parametry a tedy synchronizaci jednotlivých dějů na srdci, ale také diagnostikovat a přesně na srdci lokalizovat poruchy vedení, spojené často s nedostatečným prokrvením (ischemií) srdečního svalu nebo přímo ložisko infarktu.

11.6. Kardiovaskulární systém

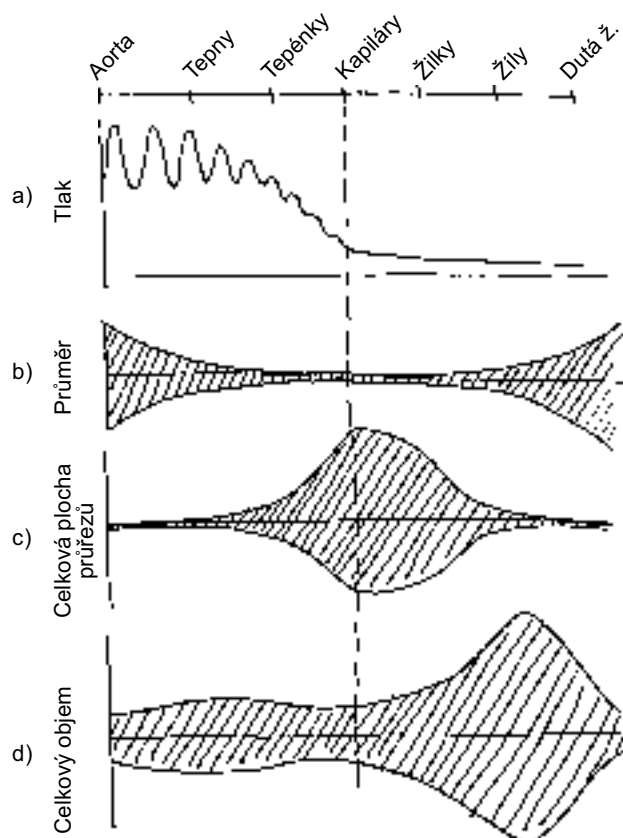
Srdce spolu s cévami vytváří jednotný **kardiovaskulární** oběhový systém. **Velký** (systémový, tělní) **krevní oběh** je složen z řady paralelně zapojených okruhů, vyživujících jednotlivé orgány – srdce, mozek, ledviny, svalstvo atd. Minutový srdeční výdej (MSV, viz dále) se tedy rozděluje mezi tyto orgány. **Malý** (plicní) **krevní oběh** dostává naproti tomu MSV celý, protože je s velkým zapojen do série.

Dostatečné zásobení **mozku** je udržováno přednostně (asi 13 % klidového MSV) – nejen proto, že jde o životně důležitý orgán, ale i proto, že je zvlášť citlivý na nedostatek O_2 . Také prokrvení **srdečního svalu věnčitými (koronárními) cévami** nesmí poklesnout, protože by to způsobilo selhání celého oběhového systému (5 % MSV). Koronární cévy odstupují z aorty v těsné blízkosti srdce a dodávají např. lidskému srdci v klidu přes 200 ml krve za minutu. Při velmi namáhavé práci to může být i desetinásobek. Dojde-li k uzávěru koronární tepny zásobující určitý okřsek myokardu (nejčastěji krevní sraženinou) dochází k **infarktu** myokardu (z lat. infarctio = ucpání). **Ledvinami** prochází okolo 25 % MSV a slouží ke kontrolním a vylučovacím funkcím tohoto orgánu – ne tedy jenom pro jeho vlastní metabolické potřeby. Při oběhovém selhání může být prokrvení ledvin dočasně omezeno ve prospěch srdce a mozku. Při těžké tělesné práci protékají až 3/4 MSV **kosterními svaly**. Během trávení činí zásobení **trávicího ústrojí** také vysoký podíl z MSV. Proto je logické, že oba tyto orgány nemohou být maximálně prokrvovány současně. Průtok krve **kůží** (v klidu asi 10 % MSV) slouží především výdeji tepla.

11.6.1. Funkce a anatomie cév

V průběhu cévního řečiště prochází krev různými druhy cév, než se opět vrátí do srdce. Popíšme si základní funkční charakteristiky těchto cévních úseků v pořadí daném směrem proudění krve (obr. 11.6).

Z levé komory je krev vypuzována do **aorty**, která se dále větví na **artérie – tepny**. Stěny velkých tepen se skládají z endoteliálního epitelu, ze střední vrstvy (tvořené hladkou svalovinou a kolagenem) a z elastické zevní vrstvy. **Elasticita tepenných stěn** je základem tzv. **pružnickového efektu** – přeměnu nárazových výtrysků krve ze srdce na **kontinuální proudění** (obr. 11.6.a). Poddajnost jejich stěn totiž utlumí nárůst tlaku při systole a naopak udržuje tlak v diastole.



Obr. 11.6. Úseky cévního řečiště a jejich charakteristické parametry. Nárazy krevního tlaku (a) jsou tlumeny v tepnách a tepénkách, v kapilárách je již průtok kontinuální, v žilách tlak klesá k nule. Největší sumární plochu mají kapiláry (c), ač jsou nejmenšího průměru (b). Největší objem krve je uložen v žilách (d).

Arterioly – tepénky se skládají z endotelové výstelky a tenké vrstvy okružní hladké svaloviny. Výrazně se podílejí na **periferním odporu** a proto v nich krevní tlak významně klesá. Pro tuto vlastnost je lze nazvat **odporovými cévami**.

Arterioly jsou nadto nadány schopností výrazně měnit svůj průměr díky aktivitě hladké svaloviny ve stěnách a tím aktivně zasahovat do řízení prokrvení. Hovoří se o **vazomotorickém** řízení, jehož nástroje jsou **vazodilatace** – uvolnění a rozšíření cévy a **vazokonstrikce** – stažení, zmenšení průměru. Průměr arterioly a také jejich tzv. **prekapilárních svěračů** určuje aktuální **průtok krve navazující kapilární sítí a tak i prokrvení** jednotlivých orgánů a celkovou **distribuci krve v těle**.

Jak výrazně je možné takto regulovat krevní průtok vyplývá z faktu, že odpor v cévě roste se 4. mocninou změny průměru – tedy už velmi malá změna průměru vede k velké změně odporu.

Vlásečnice (kapiláry) se skládají pouze z jednovrstevného epitelu. Mají sice ještě menší průměr než arterioly, ale jejich celkový sumární průřez je tak velký, že se na periferním odporu tolik jako arterioly nepodílejí (obr. 11.6.b,c). Představují styčnou plochu mezi krví a tkáněmi, na jejich úrovni probíhá přesun látek z krve

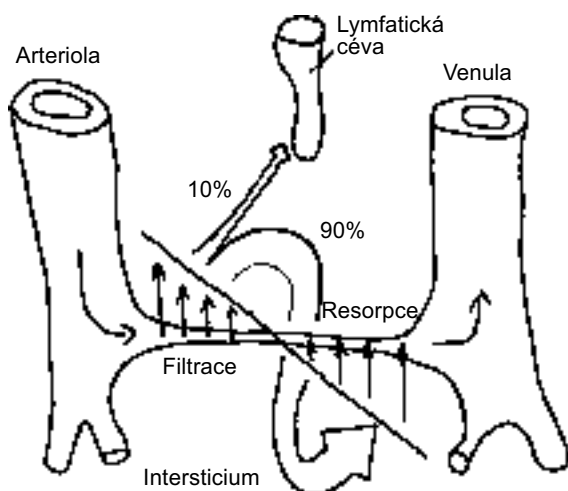
do mezibuněčné – **intersticiální tekutiny** a naopak. Průtok krve je v nich již plynulý, bez velkých nárazů, což je pro výměnu optimální. Ze sítě vlásečnic je krev vedena do venul, které se spojují ve větší žíly a dále zpět k srdci.

Žíly (vény) jsou **kapacitní cévy**, které díky roztažitelnosti a velkému průměru mohou pojmout značný objem krve, a slouží jako **rezervoár** krve, který je podobně jako expanzní nádoba potřebný v jakémkoliv uzavřeném cirkulačním systému s kolísajícím tlakem (obr.11.6.d). Jejich stěny jsou tenké a snadno ochabující. Jsou opatřeny **chlopněmi** pro usnadnění návratu krve k srdci, jemuž napomáhá periodický tlak vznikající při práci kosterního svalstva. Při poruše funkce žilní stěny dojde k jejich rozšiřování, zhoršuje se funkce chlopní a žilní oběh se zpomaluje. Vytvářejí se **varixy** (městky), v nichž se mohou vytvářet krevní sraženiny. Ty dále zhoršují krevní cirkulaci a hrozí, že se jejich část zanese do plicních kapilár a může pak vzniknout **plicní embolie**.

Ve velkém oběhu jsou také tzv. **portální oběhové systémy**. Krev je po průchodu kapilárním řečištěm svedena do žíly a opět se dostává do kapilární sítě. Krev z trávicího systému je portální žilou odváděna do jater a tam se opět větví v kapiláry. Podobně je tomu v ledvinách nebo hypofýze.

11.6.2. Výměna tekutiny v kapilárách

Celý krevní oběh slouží k tomu, aby umožnil výměnu látek a plynů, ke které nakonec dochází v nejtenčích cévičkách – kapilárách. Na výměně vody, látek a plynů mezi plazmou a intersticiem se podílejí mechanismy **filtrace a resorpce** (obr. 11.7.).



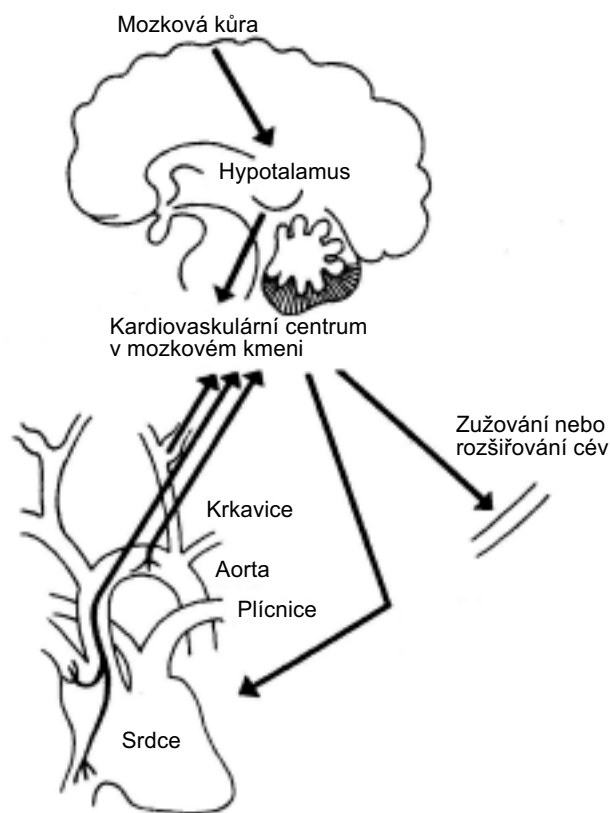
Obr. 11.7. Výměna tekutiny mezi kapilárou a intersticiem. Na začátku kapiláry je ještě vysoký krevní tlak – tekutina je filtrována ven do intersticia (do tkáňového moku). Část moku odchází jako lympfa lymfatickými cévami, většina se resorbuje zpět do kapiláry, kde onkotické sání již převyšuje hydrostatický tlak.

Za normálních podmínek je mezi oběma rovnováha. Tekutina, která vystoupí z kapilár na jejich arteriálním konci, se na jejich venulárním konci opět resorbuje

(z 90 %), případně je odvedena lymfatickými cévami (10 %). **Na začátku převažuje filtrace umožněná hydrostatickým tlakem krve, převyšujícím svou sílu onkotického tlaku plazmatických bílkovin.** Na druhém konci se situace obrací a tekutina je resorbována zpět do kapiláry. Je-li filtrace větší než součet resorpce+odtok lymfou (k tomu může vést vzestup žilního tlaku nebo pokles obsahu plazmatických bílkovin), nastává **otok – edém**.

11.6.3. Řízení krevního oběhu

Řízení krevního oběhu musí zajistit často dosti protichůdné požadavky. Jeho **úkolem je zásobit celé tělo dostatečným množstvím krve, a to jak v klidu, tak i za měnících se podmínek prostředí a zatížení.** Základním požadavkem homeostázy je za všech okolností udržet hladiny významných parametrů vnitřního prostředí. Toho lze ovšem dosáhnout někdy jen za cenu určitých kompromisů a v krajních případech obětovat homeostázu některých méně choulostivých tkání. Proud krve musí být přeměrován k aktivním orgánům na úkor těch, které jsou v tu chvíli v klidu. Přitom však musí být pokud možno zachováno alespoň minimální prokrvení všech. Objekty řízení jsou srdce a cévy, prostředky k řízení jsou povahy ponejvíce nervové a látkové, řídicí centra sídlí zejména v mozkovém kmeni (obr. 11.8.).



Obr. 11.8. Nervová regulace krevního oběhu. Rychlá centrální regulace oběhu se uskutečňuje nervově, změnami srdečního výkonu a odporu v periferních cévách. Centrum řízení je v mozkovém kmeni, ovšem pod vlivem zásahů hypotalamu a kůry.

11.6.3.1. Krevní tlak

Tlakem krve nazýváme její tlak na stěny cév. Je to fyziologicky velmi významná veličina, na jejímž řízení se podílí celá řada regulačních mechanismů. Krevní tlak však není konečnou cílovou veličinou, jejíž stabilita by musela být primárně udržována. Je jen prostředkem k udržení stability hladin významných látek (kyslíku, metabolitů atd.), a to za všech okolností. Proto **při tělesné námaze a zátěži tlak roste – aby bylo dosaženo intenzivnějšího průtoku a transportu** z míst produkce do míst spotřeby a zmíněné hladiny neklesly pod (anebo nestouply nad) kritickou mez.

Krevní tlak však významně popisuje situaci panující v oběhovém systému a regulační kardiovaskulární systém jej (spolu s hladinami O_2 , CO_2 aj.) pečlivě monitoruje a na jeho změny reaguje. Tzv. **baroreceptory** sledují funkci oběhového systému, a to jak ve vysokotlakém systému – **v oblouku aorty**, tak i v nízkotlakém – **v dutých žilách**. Pokles tlaku (např. v důsledku ztráty krve) vede ke sníženému průtoku životně důležitými orgány (srdcem a mozkiem) a hrozí ztrátou vědomí a smrtí. Okamžitě se dávají do chodu opravné mechanismy.

Na čem vlastně hodnota tlaku krve závisí? Nejdůležitějšími faktory jsou **srdeční výkon a periferní odpor cév**. Zhruba podle vztahu:

$$TK = MSV \times PO.$$

Kde TK je krevní tlak, PO periferní odpor a MSV minutový srdeční výdej. Na velikost tlaku má však vliv i celkový **objem krve**.

Zde bude potřeba vsunout terminologickou poznámku. Termínem „krevní tlak“ myslíme tlak centrální, tlak ve velkých tepnách, blízko srdce. V tomto významu je také termín nejběžněji používán. Periferní odpor je odpor, který kladou krevnímu průtoku cévy ve tkáních těla (svalech, kůži, vnitřních orgánech atd.).

Vrátíme-li se tedy k příkladu ztráty krve a klesajícího tlaku, opravnými mechanismy budou: periferní vazokonstrikce tlačící krev do centra – k srdci (a mozku), dále zvýšený srdeční výkon a s delším časovým odstupem retence vody a krvetvorba (vše pod kontrolou vegetativního nervového a hormonálního řízení).

Pro suchozemské živočichy není bez významu, že tlak krve je významně ovlivňován i gravitačními silami, velcí savci se musí vyrovnat s tím, že s každým metrem tělesné výšky vzrůstá tlak o 10 kPa.

Díky periodické činnosti srdce tlak kolísá. Nejvyšší dosažená hodnota tlaku během systoly se nazývá **systolický tlak**. Nejnižší hodnota na níž tlak klesne v průběhu diastoly, je **tlak diastolický**. Střední krevní tlak i tlakové rázy v krevním řečišti postupně klesají, až je v kapilárách dosaženo kontinuálního průtoku. Tlak ve velkých žilách se blíží nule (obr. 11.6.a).

Tlak krve se mění s věkem v závislosti na pohlaví. Kojenci mají systolický tlak kolem 13,3 kPa (100 mm Hg, torrů), v pubertě se tlak krve zvyšuje, a to více u chlapců

než u dívek. V pažní tepně dospělého člověka se systolický tlak pohybuje mezi 16,6–18,6 kPa (125–140 torrů), diastolický mezi 10,6–11,9 kPa (80–90 torrů). S věkem stoupá výrazněji hodnota tlaku systolického, protože tepny ztrácejí svoji pružnost následkem zvětšeného obsahu vaziva (zejména kolagenu) v jejich stěnách. Regulace tlaku však souvisí mimo jiné i se **zadržováním vody** v těle a tak i s celým hormonálním systémem řízení vodního a elektrolytového hospodářství (str. 110 a 120).

K civilizačním chorobám člověka patří právě neadekvátně vysoký tlak neodpovídající celkové situaci organismu. Zvýšený krevní tlak (**hypertenze**) je životu nebezpečný pro zátěž, jíž je vystavena levá srdeční komora a pro riziko poškození cév. Hypertenze má stimulační vliv na aterosklerotické změny v cévách. Ve stěnách cév se mohou ukládat cholesterol a vápenaté soli. To vede ke snižování elasticity cév, až ke zužování nebo úplnému uzávěru doprovázeným nedokrvěním (ischemií) tkání. Snížení elasticity zpětnově zvyšuje krevní tlak – destruktivní pozitivní zpětná vazba.

Nejnápadnější jsou tyto změny na věčících tepnách (ischemická choroba srdeční), tepnách dolních končetin a mozkových tepnách. Aterosklerotické změny jsou velmi výrazné u člověka, opic a např. prasete, jiné druhy (např. potkan) jsou proti jejich vývinu dosti odolné.

11.6.3.2. Frekvence srdečního tepu

Klidová frekvence tepu je hodnotou poměrně stálou a význačnou pro živočišný druh. U teplokrevných živočichů je v úzkém vztahu také k **velikosti těla** – klesá se stoupající hmotností živočichů. Klesá také v postnatálním **vývoji** (mláďata mají rychlejší tep než dospělci). U živočichů s proměnlivou teplotou těla je v průměru nižší. Počet tepů je ovlivňován také momentální činností živočicha, jeho pohybovou **aktivitou, trénovaností** a v neposlední řadě **tělesnou teplotou**. Uvedme pro ilustraci rozmezí klidové frekvence tepů za minutu některých živočichů při střední teplotě: kapr (40–60), skokan (42–52), sýkora (600–800), orel (150–210), rejsek (550–850), potkan (200–300), králik (180–200), zajíc (70–85), pes – malá rasa (100–125), pes – velká rasa (70–90), slon (20–30), velryba (15–25), člověk (65–75).

11.6.3.3. Regulace srdečního výkonu

Výkon srdce lze nejlépe popsat již zmiňovaným **minutovým srdečním výdejem (MSV)**, což je součin **tepového objemu a minutové frekvence**. Jelikož požadavky na dodávku krve k orgánům se mohou značně měnit, má srdce ohromnou funkční rezervu: minutový srdeční výdej u člověka se může měnit z 5 l v klidu až na 30 l při fyzickém vypětí. V klidu je tepový objem asi 70 ml, frekvence 70–80/min a MSV tedy zmíněných asi 5 l. Nejvýznamnějším mechanismem zvýšení srdečního výkonu je **zvýšení frekvence tepů** až na 180–220/min a téměř **zdvojnásobením tepového objemu**. Srdce musí reagovat na potřeby organismu – tedy regulovat přívod kyslíku

a živin, odvod metabolitů a tepla vznikajících při svalové aktivitě. Regulační mechanismy srdce lze rozdělit na **nervové, humorální a celulární**.

Nervová centra řízení srdeční činnosti jsou umístěna především v **prodloužené míše a mostu** (obr. 11.8). Centrální nadřazený vliv má **hypotalamus**, který je zase ovlivňován z **kůry**. Tak se mohou na srdeční činnosti projevit i emoční stavy. Činnost řídicích center je závislá na signálech, které přicházejí z různých interoreceptorů (baroreceptorů, chemoreceptorů a osmoreceptorů). Ty jsou rozloženy zejména v karotickém sinu, oblouku aorty a v ústí horní duté žíly.

Výstupní, řídicí povely působí na srdce prostřednictvím sympatických a parasympatických nervů. Mediátorem sympatiku vylévaným z nervových zakončení je **noradrenalin** a parasympatiku **acetylcholin**. Pod vlivem těchto mediátorů se mění parametry iontových toků na myokardu a tím například i rychlost šíření vzruchu, síla kontrakce, frekvence tepů, vzrušivost. Obecně platí, že **sympatikus zvyšuje srdeční výkon a parasympatikus snižuje**.

Srdce má však receptory i pro hormony kolující v krvi – jde o **muskarinové** receptory citlivé opět na acetylcholin a **adrenergní** receptory reagující na adrenalin a noradrenalin. Účinky takto dopravených hormonů jsou podobné účinkům nervového řízení.

Vedle těchto centrálních mechanismů má srdce ještě jeden, zcela autonomní regulační systém, fungující na úrovni buněk. Je popsán tzv. **Starlingovým zákonem** a ve stručnosti jde o to, že čím víc se svalová vlákna myokardu protáhnou při diastole, tím větší silou se pak stáhnou při systole. Tedy, jestliže do komory v diastole nateče větší objem krve, zareaguje zvýšeným systolickým výdejem – musí zvýšit sílu kontrakce.

11.6.3.4. Regulační průtok krve

Řízení prokrvení jednotlivých orgánů se uskutečňuje především vazomotoricky, změnami průměru arteriol, které jako kohoutky mohou regulovat prokrvení. Zkratky mezi tepenkami a žilkami, tzv. **arteriovenózní anastomózy**, opět vazomotoricky regulovatelné, představují další možnost umožňující rychlou úpravu průtoku krve tkáněmi.

Obratlovci dýchající atmosférický vzduch velmi výrazně regulují krevní oběh **při potápění**. Potápěcí reflex (leguán, krokodýl, kachna, tuleň) vede k silné bradykardii a omezení prokrvení na životně důležité orgány (mozek, oči).

Regulační mechanismy řídicí průtok lze rozdělit na **místní** (týkající se jediného orgánu) a **centrální** (týkající se celé cirkulace).

11.6.3.4.1. Místní regulace krevního průtoku

Samotné tepénky mají schopnost reagovat na určité vlivy, chemické nebo fyzikální a tak optimalizovat lokální situaci – bez zásahu „shora“. Jednou z místních regulačních funkcí je autoregulace prokrvení konstantně metabolizujícího orgánu navzdory kolísání krevního tlaku. Hladká svalová

vina totiž na pasivní roztažení reaguje kontrakcí – myogenní efekt. **1) Zvýšení krevního tlaku na stěnu vyvolá tedy v samotné cévě stažení**, tj. zmenšení průměru a snížení zvýšeného průtoku. Druhým úkolem je přizpůsobit prokrvení změnám aktivity a metabolismu v dané tkáni. Uplatní se zde **2) vliv metabolitů** – CO₂, ADP, AMP, H⁺, kyseliny mléčné, což jsou všechno produkty metabolické činnosti vyvolávající v cévě vazodilataci. Stejný účinek má **3) nedostatek O₂**. Význam je pochopitelný: pracující orgán potřebuje větší krevní průtok. V plicních sklípcích však nahromadění CO₂ vede naopak k vazodilataci. Jde o ochrannou reakci předcházející zbytečnému prokrvení špatně ventilovaných alveol.

K místním vlivům patří i **4) chemické, parakrinně uvolňované tkáňové hormony**. Jmenujme z velké řady vazodilatačních alespoň histamin, některé prostaglandiny, bradykinin a neúčinnější vazokonstrikční látku angiotenzin II. **5) Rovněž vyšší teplota** působí vazodilatačně (viz str. 43).

11.6.3.4.2. Centrální regulace krevního průtoku

Centrální regulační zásahy se týkají celého organismu a zohledňují proto situaci v mnoha orgánech. Na základě tohoto centrálního vyhodnocení může být např. při poklesu centrálního tlaku některým méně důležitým orgánům prokrvení dramaticky sníženo (i za cenu jejich poškození – např. střev) pro zachování životně důležitých funkcí. Naopak např. při zvýšení tlaku nad potřebnou mez je kromě zvolnění srdeční činnosti vyvolána dilatace periferních cév a tím i pokles periferního odporu.

Z centra musí být rovněž řízena **přednostní distribuce krve do tkání, jejichž metabolická aktivita je momentálně potřebná pro zachování celého organismu**. Při svalové práci se zvyšuje množství krve ve svalových vlásečnicích na úkor oběhu ve vnitřních orgánech. Naopak přesun krve ze svalů do trávicího ústrojí nastává v období trávení. V období, kdy se organismus přehřívá, rozšiřují se povrchové cévy a teplá krev je převáděna do periférie. Vznikne-li nebezpečí prochlazení, omezuje se kožní průtok a krev se přesunuje do útrobu.

V centrálním řízení **převažují vegetativní nervové mechanismy**: Baroreceptory monitorují aktuální stav vysokotlakého i nízkotlakého systému a předávají informace do vazomotorických center v prodloužené míše a mozgovém kmeni. Ty pak eferentními drahami dávají pokyny do srdce a hladkých svalů cév. Obecně platí, že **sympatická větev vegetativního nervstva mobilizuje organismus ke svalovým výkonům**, proto dilatuje cévy ve svalech a naopak kontrahuje je v útrobních orgánech a kůži. Parasympatikus má opačné účinky (viz také tab. 16.1. na str. 137).

V těsné spolupráci s vegetativním nervovým řízením je i řízení hormonální. Proto se jako centrální regulátory oběhu uplatňují i **některé hormony**, zejména katecholaminy z dřene nadledvin – poplachové, mobilizační hormony. **Adrenalin** vyvolává snížení periferního odporu a redistribuci průtoku. V kosterních svalech stoupá, v kůži

a břišní dutině klesá – jako příprava na svalový výkon. **Noradrenalin** jen zvyšuje krevní tlak zvýšením periferního odporu.

11.7. Lymfatický (mízní) systém

Mezi buňkami a krví probíhá neustálá výměna látek prostřednictvím **tkáňového moku** omývajícího všechny buňky. **Lymfatické (mízní) cévy** představují podpůrný **drenážní systém, kterým jednosměrně proudí míza – lymfa, pocházející z tkáňového moku intersticia zpět do krevního řečiště**. Mízní cévy vznikají jako slepě zakončené mízní kapiláry v tkáňovém moku téměř všech tělních orgánů. Jsou propustné pro všechny látky v mezibuněčných prostorech, včetně bílkovin. Sbíhají se ve větší cévy, mízovody, které ústí do žil v dolní části krku. Jsou opatřeny chlopněmi a činností dýchacích a kosterních svalů se lymfa nasává a tlačí ke konečnému vyústění do velkých cév.

Složení mízy je podobné složení krevní plazmy, jen obsah bílkovin je výrazně menší. Vstup tkáňového moku do lymfatických kapilár je zabezpečován tlakem intersticiální tekutiny, který roste s jejím hromaděním v mezi-

buněčném prostoru (obr. 11.7.). V případě poruchy v místní soustavě vznikají otoky (edémy).

S mízou se dostávají do krevního oběhu zplodiny látkové přeměny s velkými molekulami, které nemohou projít stěnami vlásečnic. Na rozdíl od tkáňového moku obsahuje lymfa bílé krvinky (zvláště lymfocyty a monocyty), enzymy a některé bílkoviny. Lymfa přebírá živiny z tenkého střeva a je mléčně zakalená hlavně od emulgovaného tuku. U úhořů, obojživelníků a plazů napomáhají pohybum mízy zvláštní mízní srdce. Vrubozobým nebo pštrosům výrazně pulsují přímo lymfatické uzliny.

Lymfatické (mízní) uzliny jsou významnou součástí imunitního systému (viz str. 64). Představují místa, kde je lymfa filtrována, kde se hromadí lymfocyty, kde jsou zachycovány a fagocytovány cizorodé částice. Jsou proto bariérou proti šíření infekce. Největším lymfatickým orgánem v těle je **slezina**. Neustále jí protéká velké množství krve (až 300 l denně).

Lze tedy shrnout, že hlavní funkcí lymfatického systému je **odvádění přebytečné tekutiny a proteinů z intersticia do krve**. Spolu s ní odcházejí i toxiny, bakterie nebo alergeny, proti kterým zde bývá **spuštěna imunitní odpověď**.