

Srovnávací aspekty vývoje krevního zásobení srdečního svalu

Bohuslav Ošťádal

Centrum výzkumu chorob srdce a cév, Fyziologický ústav AV ČR, Praha

Fylogenetické rozdíly ve velikosti srdce jsou doprovázeny významnými změnami způsobu jeho krevního zásobení. Obecně lze říci, že u obratlovců se setkáváme se čtyřmi typy komorové svaloviny a jejího krevního zásobení: a) výlučně spongiózní svalovina, vyživovaná difúzí z komorové dutiny – lakunární krevní zásobení; b) vnitřní spongiózní svalovina je kryta zevní vrstvou svaloviny kompaktní s cévním zásobením; c) jako sub b), ale kapiláry jsou přítomny také v některých trabekulách spongiózy a d) výlučně kompaktní svalovina, vyživovaná z kapilár koronárních arterií. Zatímco srdce dospělých živočichů teplokrevných je tvořeno téměř výhradně kompaktní svalovinou, vyživovanou z koronárních cév (typ d), komorová svalovina většiny studenokrevných obratlovců je buď výhradně spongiózní, nebo je vnitřní vaskulární spongiózní svalovina kryta zevní kompaktní vrstvou, vyživovanou z koronárních tepen (typ a–c). U ptáků a savců se spongiózní svalovina s lakunárním typem krevního zásobení vyskytuje pouze v časných fázích ontogenetického vývoje. Všechny dostupné údaje podporují hypotézu, že rozvoj kompaktní vrstvy není určen fylogenetickým postavením příslušného jedince, ale je nezbytně nutný pro udržení vyššího tlaku ve větších (více zatěžovaných) srdcích (aplikace Laplaceova zákona na srdce studenokrevných živočichů). Vaskularizace je jen důsledkem tohoto vývoje, protože koronární arterie představují jediný možný způsob krevního zásobení kompaktní svaloviny.

Klíčová slova: srdce obratlovců, krevní zásobení, fylogeneza, kompaktní svalovina, spongiózní svalovina.

Comparative aspects of the development of cardiac blood supply

Phylogenetic differences in cardiac size are accompanied by significant changes of the cardiac blood supply. Vertebrates generally possess four types of ventricular musculature and blood supply: a) spongy musculature only, supplied by diffusion from the ventricular cavity – lacunar blood supply; b) the inner avascular spongy layer is covered by an outer compact layer with a vascular supply; c) like b) but with capillaries also present in some trabeculae of spongy musculature and d) compact musculature only, supplied by coronary vessels. While the heart of adult homeotherms consists of compact musculature with a coronary blood supply (type d), the ventricular myocardium of most species of cold-blooded vertebrates is of types a–c. In birds and mammals the spongy-like musculature with lacunar blood supply occurs only during early phases of ontogenetic development. All available findings support the hypothesis that the development and growth of the vascular compact layer is not determined by phylogenetic position of the animal but it is necessary for the maintenance of higher blood pressure in the larger and more loaded hearts (according to the law of Laplace). This also means that vascularization is a consequence of this evolution since coronary arteries are the only way how to supply the compact musculature with blood.

Key words: vertebrate heart, blood supply, phylogeny, compact musculature, spongy musculature.

Interv Akut Kardiolog 2011; 10(Suppl. D): 6–10

Úvod

Význam vývojového přístupu pro experimentální i klinickou kardiologii je mimo jakoukoliv pochybnost; vždyť nabízí nové možnosti ve studiu patogeneze, prevence a terapie závažných onemocnění kardiovaskulárního systému. Do vývojové kardiologie v širším slova smyslu je nutno zařadit i studie fylogenetické, srovnávací různé třídy živočichů. I když s tvrzením, že ontogenetický vývoj je replikou vývoje fylogenetického, není možno beze zbytku souhlasit, přinesly srovnávací práce (správnější termín než „fylogenetické“, protože v převážné většině případů nemá experimentátor k dispozici celou vývojovou řadu, ale jen jakési „pars pro toto“) řadu významných poznatků o struktuře a funkci kardiovaskulárního systému (1, 2). Z hlediska

vývojové kardiologie je významné, že umožňují studovat vybrané vývojové periody ve stacionární podobě, což studie ontogenetické pro velkou rychlost přeměn prakticky vylučují. Srdce nižších obratlovců bývají proto používána například nahrazení chybějících informací o embryonálním vývoji u teplokrevných živočichů (3).

K nejčastějším a tedy i nejvíce studovaným kardiovaskulárním onemocněním patří bezesporu hypoxické stavy. Vznikají jako výsledek disproporce mezi množstvím kyslíku, srdeční buňce dodávaného a množstvím kyslíku, srdeční buňkou spotřebovaného. Způsob krevního zásobení stejně jako strukturální, funkční a metabolické vlastnosti srdečního svalu se však v průběhu fylogenetického vývoje zásadním způsobem mění (4, 5); mění se tak i odolnost srdečního

svalu k nedostatku kyslíku (6). To samozřejmě stimuluje zájem o vývoj systémů, kyslík spotřebovávajících (srdeční sval) a systémů, kyslík dodávajících (krevní zásobení).

A) Srdce obratlovců Obecná charakteristika

Názory na fylogenetický vývoj srdečního svalu nejsou jednotné. Nejrozšířenější je představa, že existuje přímá vývojová linie od jednoduchého srdce živočichů studenokrevných (ryby, obojživelníci, plazi) až k živočichům teplokrevným (ptáci, savci); jejich srdce je nejdokonalejší a nejvýkonnější. Je však třeba konstatovat, že srdce některých studenokrevných je natolik komplikované, že si s živočichy teplokrevnými v ničem nezadá. V jednotlivých třídách poikilotermů

existuje mnohem větší variabilita než u ptáků a savců (2, 3). Molekulárně-genetické studie navíc prokázaly překvapivě velkou příbuznost molekulární kontroly vývoje srdce u obratlovců a zástupce bezobratlých, octomilky *Drosophily melanogaster* (7, 8).

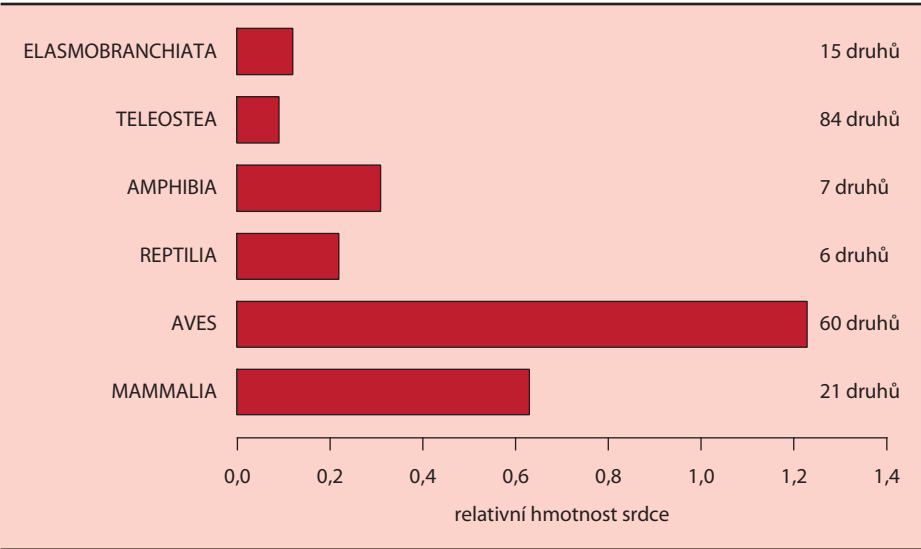
Simoes-Costa, a spol. (9) se domnívají, že rozhodujícím faktorem ve fylogenetickém vývoji srdečního svalu je formování vtokových (inflow) a výtokových (outflow) oddílů, síní a komor. Anatomicky nejjednodušší srdce obratlovců, srdce kruhoústých (Cyclostomat), se skládá z předsíně a komory. Obdobné uspořádání nacházíme i u ryb, z nichž dvojdyšné, s částečně rozdělenou předsíní, tvoří přechod k srdci obojživelníků, u nichž jsou již vytvořeny předsíně dvě. Proud okysličené a neokysličené krve vstupuje odděleně do pravého a levého atria a odtud je čerpán do jedné komory; předpokládá se, že částečné oddělení obou proudů v komorách je umožněno hlubokými intertrabekulárními prostory. Srdce ryb a obojživelníků má kromě předsíní a komory ještě dvě dutiny přidatné: sinus venosus, do něhož přichází žilní krev dříve než vstoupí do předsíně a bulbus arteriosus, tvořící spojku mezi komorou a aortou. Největší variabilitu ze všech obratlovců vykazuje srdce plazů. K úplné septaci síní přistupuje postupné rozdělení komorové dutiny. Zatímco u nižších plazů je toto septum neúplné, u krokodýla je komorová část srdce již kompletně rozdělena na dva samostatné oddíly. Srdce ptáků a savců je z obecného hlediska identické: je rozděleno na dvě předsíně a dvě komory a vytváří nízkotlakou plicní a vysokotlakou systémovou cirkulaci.

Paralelně s vývojem srdce vyvíjí se i arteriální systém. Z původních šesti aortálních oblouků, které časně ve fylogenezi spojovaly ventrální a dorzální aortu, mizí u kostnatých ryb dva páry; zbývající čtyři páry tvoří přívodní a odvodní žaberní tepny. U obojživelníků zůstávají třetí aortální oblouky zachovány jako části karotid, pátý pak mizí. Šestý aortální oblouk je závislý na vývoji dýchání: již u jednodyšných ryb z něho vycházejí cévy ke vzdušnému měchýři. U vyšších obratlovců, kteří dýchají plicemi, slouží za základ pulmonálních arterií a tepenné dučeje. Ze čtvrtého páru aortálních oblouků je u ptáků zachován pouze pravý, u savců levý jako základ definitivní aorty (10, 11).

Velikost srdce

Srdce je schopno velkých adaptačních změn jako odpovědi na měnící se pracovní nároky. Velikost srdce, vyjádřená jako poměr hmotnosti srdce k hmotnosti celého těla (tj. relativní hmot-

Obrázek 1. Relativní hmotnost srdce (hmotnost srdce/hmotnost těla × 100) v jednotlivých třídách obratlovců (4)



nost srdce), se proto u různých druhů obratlovců významně mění (12, 13). Největší relativní hmotnost srdce mají ptáci, menší savci a živočichové studenokrevní. Největší akceleraci růstu srdce je možno pozorovat na přechodu mezi studenokrevními a teplotkrevními živočichy (obrázek 1). Lze předpokládat, že se tu jako příčina uplatňují především dva faktory: vyšší metabolický obrát v tělesných tkáních homoiotermů (faktor tělesné teploty) a faktor svalové práce, která musí být vynaložena, aby mohl být uskutečněn pohyb živočicha. Tento faktor se nejvíce uplatňuje u ptáků, kde zvlášť významnou položku činí antigravitační práce, a u velkých savců, kde i pouhý pohyb z místa při nezměněném antigravitačním úsilí představuje mimořádné oběhové zatížení. Fyzicky aktivní studenokrevní i teplotkrevní živočichové mají proto větší relativní hmotnost srdce než inaktivní druhy se srovnatelnou hmotností těla; z tohoto hlediska lze také vymezit náplň pojmu, zavedeného Clarkem (10), tj. „atletická“ a „neatletická“ zvířata. Tyto rozdíly lze pozorovat již u živočichů studenokrevních. Např. trvale ve vodě žijící žáby (*Rana esculenta*) mají menší relativní hmotnost srdce než žáby, žijící převážně mimo vodu (*Bufo bufo*, *Hyla arborea*). Rozdíly ve svalové práci lze vysvětlit i rozdíly v relativní hmotnosti srdce u domestikovaných a divokých druhů (např. kachna domácí × kachna divoká, králík × zajíc). Přechod z vody na zem představuje přitom trojnásobné zvětšení hmotnosti (ryba × žába), létání vede u teplotkrevních živočichů (savec × pták) ke zdvojnásobení relativní hmotnosti srdce. I když mitochondriální enzymy v srdcích studenokrevních a teplotkrevních živočichů se strukturálními a funkčními vlastnostmi neliší, jejich aktivita, vztažená na mg proteinů, je u studenokrevních podstatně menší. Aktuální

zvýšení metabolismu činí u studenokrevních živočichů asi 10–25 % aktivity savců se srovnatelnou hmotností těla. Podobně srdeční frekvence u studenokrevních je podstatně nižší než frekvence u savců (14).

B) Krevní zásobení Vývoj koronárních cév

Enormní fylogenetické rozdíly ve velikosti srdce, jeho výkonu a spotřebě kyslíku jsou sledovány změnami ve způsobu jeho krevního zásobení. První koronární cévy se objevily u některých ryb před 500 miliony let a byly plně vyvinuty u ptáků o 350 milionů let později (15). Jejich vývoj a větvení závisí na několika fylogenetických faktorech:

- po vývoji plic se odstup koronárních cév přesouvá z dorzální do ventrální aorty,
- časné ve fylogenezi leží srdce v krční krajině (např. u ryb); později migruje kaudálně až k hrudní pozici u vyšších obratlovců; při svém kaudálním pohybu je srdce sledováno velkými cévami, to má za následek i snižování odstupu koronárních arterií,
- Grant a Regnier (16) přikládají velký význam ve vývoji koronárních cév přítomnosti perikardiálního vaziva, které spojuje srdce nižších obratlovců s ostatním tělem; je dobře vyvinuto u ryb a z obojživelníků u mloka, zatímco u žab a plazů je reprezentováno jen jedním až dvěma proužky, u savců pak mizí úplně; tato ligamenta spolu přivádějí cévy z perikardu; tam, kde jsou vyvinuta, můžeme nalézt dvojí arteriální a venózní zásobení:
 - cefalické** – koronární arterie v pravém slova smyslu – vycházejí z hypobranchiálních větví a venózní krev odtéká do sinus venosus,

- **kaudální** – extrakoronární arterie přicházejí perikardem ze systémové cirkulace a venózní krev odtéká do tělních žil; během fylogenetického vývoje pak kaudální (extrakoronární) zásobení prakticky mizí a v arteriálním i venózním systému převládá cefalický (koronární) typ zásobení.

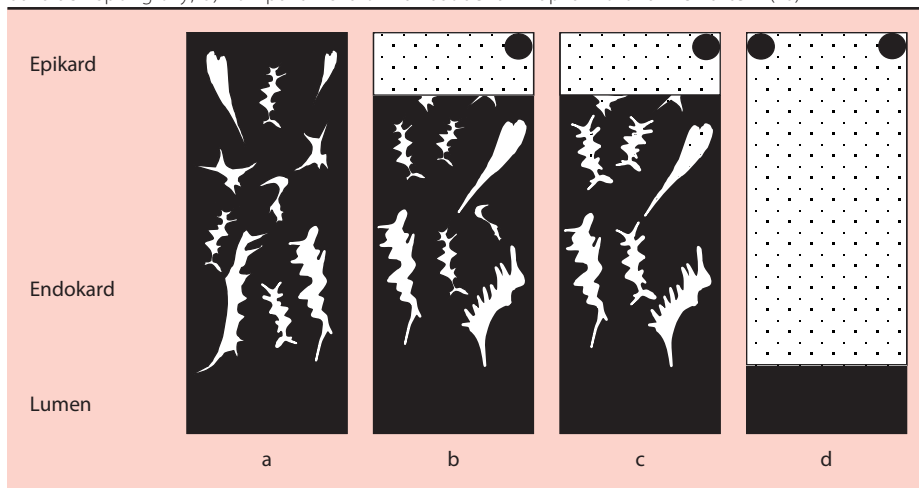
Jak již bylo řečeno, s koronárními arteriemi se ve vývojové řadě setkáváme poprvé u ryb. Jejich výskyt je však velmi variabilní. Odstupují z hypobranchiálních arterií a zásobují především bulbus arteriosus. Cévní zásobení srdeční svaloviny je obstaráváno arteriemi, které přicházejí přes perikardiální dutinu jako drobné, mnohočetné větvičky. U obojživelníků vycházejí koronární arterie z karotického rozdělení truncus arteriosus. Dělí se na dorzální a ventrální větve a zásobují truncus a bulbus arteriosus, u žab i komory. U plazů odstupují 1–2 koronární arterie z ventrální části truncus brachiocephalicus. Rozdělují se na ventrální a dorzální větev a zásobují odpovídající část síní a komor. Tzv. kaudální (extrakoronární) cévy jsou zde zastoupeny ve srovnání s rybami a obojživelníky pouze v nepatrném množství. U plazů a teplokrevných živočichů odstupují koronární arterie nejbližší srdci; podíl extrakoronárního zásobení se nadále zmenšuje a jeho zastoupení je u různých druhů ptáků a savců různé.

Mikroskopická charakteristika koronárních arterií u studenokrevných živočichů se neliší od stavby muskulárních arterií u vyšších obratlovců (17). Lumen je vystláno jednou vrstvou endotelových buněk, na něž naléhá jasně ohraničená lamina elastica interna. Medie se skládá z cirkulárně či spirálně uspořádaných svalových buněk s elastickými vlákny v intersticiu. Lamina elastica externa není jasně ohraničená, stejně jako hranice mezi adventicií a medií. Adventicie se skládá z vazivové tkáně, především z kolagenu, tedy podobně jako mezibuněčná vazivová tkáň v epikardu či v srdeční svalovině.

Vývoj terminálního krevního řečiště

Pod pojmem „terminální krevní řečiště“ rozumíme nejčastěji tu část cévní sítě, která je tvořena přívodními arterioly, kapilárami a odvodními venulami. Při studiu vývoje krevního zásobení srdeční svaloviny musíme však k terminálnímu řečišti počítat též vývojově starší struktury, které přivádějí krev ke svalovým buňkám, jako jsou intertrabekulární prostory (lakuny) a sinusoidy. Ve fylogenetické vývojové řadě se s nimi setkáváme u všech studenokrevných živočichů,

Obrázek 2. Vývojové typy struktury a krevního zásobení srdeční svaloviny: a) bezcévní spongiózní svalovina, zásobená difúzí z lumen komory; b) vnitřní spongiózní svalovina je kryta zevní vrstvou kompaktní, zásobenou z koronárních cév; c) jako b), ale kapiláry jsou přítomny rovněž v některých trabekulách spongiózy; d) kompaktní svalovina zásobená z kapilár koronárních arterií (18)



kde tvoří převážnou část celého terminálního krevního řečiště.

Vývoj koronárních arterií je úzce spojen s přeměnou spongiózní avaskulární srdeční svaloviny, vyživované difúzí z komorových dutin, ve svalovinu kompaktní, zásobenou z koronárních arterií. Široké lakuny, umožňující zásobení myocytů kyslíkem, jsou tak nahrazovány bohatě větveným řečištěm koronárních cév (18, 19). Obecně je možno říci, že v živočišné říši existují čtyři typy krevního zásobení srdeční svaloviny (obrázek 2):

- výlučně spongiózní svalovina, vyživovaná difúzí z komorové dutiny – lakunární krevní zásobení,
- vnitřní spongiózní svalovina je kryta zevní vrstvou svaloviny kompaktní s cévním zásobením,
- jako sub b), ale kapiláry jsou přítomny také v některých trabekulách spongiózy,
- výlučně kompaktní svalovina, vyživovaná z kapilár koronárních arterií.

Zatímco srdce dospělých živočichů teplokrevných je tvořeno téměř výhradně kompaktní svalovinou, vyživovanou z koronárních cév, komorová svalovina většiny studenokrevných obratlovců je buď výhradně spongiózní nebo je vnitřní avaskulární spongiózní svalovina kryta zevní kompaktní vrstvou, vyživovanou z koronárních tepen (17). Spongiózní srdce kruhoustých je zásobeno výlučně difúzí z komorové dutiny (19). U chrupavčitých ryb (Elasmobranchiata) je vždy přítomna zevní vrstva kompaktní svaloviny, vyživovaná z koronárních cév; speciální vlastností krevního zásobení chrupavčitých ryb je, že kapiláry se nacházejí i v některých trabekulách spongiózy (20). Tato arterio-luminální zakončení (tebeziánské cévy) spojují spongiózní

svalovinu s venózní krví v komorových dutinách. U kostnatých ryb (Teleostea) je srdce buď spongiózní nebo je již vytvořena zevní vrstva svaloviny kompaktní. Ta se však vyskytuje jen asi u 22 % z 93 zkoumaných druhů (21). U obojživelníků je arteriální zásobení srdce omezeno na kompaktní bulbus arteriosus (žáby), popř. na malou bazální komorovou oblast (mloci). U plazů je zevní kompaktní komorová vrstva zásobena z cefalických (tj. koronárních) arterií, kapiláry však existují i v trabekulách spongiózy (22). U ptáků a savců se spongiózní svalovina s lakunárním typem krevního zásobení vyskytuje pouze v průběhu časných fází ontogenetického vývoje (23, 24).

Ultrastruktura různých částí terminálního řečiště se u jednotlivých druhů studenokrevných živočichů neliší (17, 19, 22). Intertrabekulární prostory patří do komorové dutiny a mají – na rozdíl od intertrabekulárních prostor u embryí teplokrevných živočichů – souvislou endotelální výstelku. Endotelové buňky jsou většinou ploché, s jádry promínajícími do lumen a s velmi omezeným množstvím cytoplazmy v místech, kde se stýkají s jinými buňkami. Jsou opatřeny bazální membránou s variabilním množstvím kolagenu v subendotelovém prostoru. Relativně často se vyskytují pericyty, ležící mezi dvěma listy bazální membrány. Kapiláry v kompaktní a spongiózní vrstvě se neliší. Jejich stěna je tvořena relativně tenkými endotelovými buňkami, je vždy uzavřená a má kontinuální bazální membránu.

Krevní zásobení srdeční svaloviny u nižších obratlovců se může zdát primitivní a nedostatečné. Ukázalo se však, že může být stimulující inspirací kardiologům, provádějícím revascularizační výkony při léčbě ischemické choroby srdeční. Informace, získané studiem spongiózní

svaloviny ryb a plazů, vedly k tomu, že chirurgové začali používat lasery k vytváření komunikací mezi komorovou svalovinou a lumen, umožňujících dodávku kyslíku přímo z komorové dutiny technikou, známou jako transmyokardiální revaskularizace (25).

C) Srovnání kompaktní a spongiózní svaloviny

Strukturální a biochemické rozdíly

Kompaktní svalovinu tvoří vrstvy pravidelně uspořádaných svalových vláken; počet vrstev je závislý na její tloušťce (26). Na rozhraní mezi kompaktní a spongiózou je jasně ohraničená vrstva vaziva, takže obě svaloviny mohou být snadno odpreparovány; množství vaziva však není konstantní a zvětšuje se s věkem (27, 28). Analýza spongiózní vrstvy je vzhledem k jejímu nepravidelnému uspořádání a trojrozměrným změnám v průběhu srdečního cyklu velmi obtížná. Komorové svalové buňky studenokrevných jsou ve srovnání se savčími buňkami menší (průměr 0,7–3,7 μm proti 10–15 μm). Poměrné zastoupení myofibril je v kompaktní i spongióze stejné a tvoří cca 50 %. Sarkoplazmatické retikulum (zvláště longitudinální tubuly) je velmi slabě vyvinuto, existují však významné mezidruhové rozdíly, zvláště pak u ryb (17).

Zatímco obsah vody a bílkovinné složení obou vrstev je srovnatelné, odlišují se obě vrstvy v řadě dalších parametrů. Metabolické studie u kapra a želvy (29) ukázaly, že aktivity enzymů, spojených s aerobní oxidací (citrát syntáza, malát dehydrogenáza) jsou vyšší ve spongiózní svalovině ve srovnání s kompaktní vrstvou. Podobné rozdíly byly nalezeny u hexokinázy, která představuje kapacitu fosforylace glukózy; naproti tomu kapacita glykolytických enzymů se nelišila. Obsah fosfolipidů je opět větší ve spongiózní svalovině, největší rozdíl je v obsahu difosfatidylglycerolu (30). Ve svalových buňkách spongiózy je i větší hustota mitochondrií (31).

Vyšší úroveň metabolismu ve spongiózní vrstvě může představovat efektivní způsob, jakým je laktát odstraňován z venózní krve; to pak může napomáhat snižování kyslíkových nároků kompaktní vrstvy (32). V této souvislosti je třeba poznamenat, že spongiózní vrstva je citlivější k akutnímu nedostatku kyslíku *in vitro* i k nekrognímu působení izoproterenolu (33, 34). ATPázová aktivita myosinu, ovlivňující rychlost kontrakce, stejně jako hodnoty klidového membránového potenciálu byly vyšší v kompaktní vrstvě, naproti tomu trvání depolarizace bylo významně delší ve spongióze. Je zřejmé,

že metabolických a funkčních rozdílů mezi oběma vrstvami bude daleko více a lze očekávat i rozdíly na buněčné a molekulární úrovni.

Důvody rozvoje kompaktní svaloviny s cévním zásobením

Jak je uvedeno výše, výlučně spongiózní svalovina je nejen u některých ryb, ale i u obojživelníků. Naproti tomu smíšený typ krevního zásobení existuje jak u ryb, tak u obojživelníků a plazů. Zdá se tedy, že přítomnost kompaktní vrstvy nezávisí na fylogenetickém postavení studenokrevných živočichů. Byl proto učiněn pokus vztáhnout vývoj kompaktní svaloviny k fyziologickým parametrům, jako jsou hmotnost těla, svalová aktivita, kapacita oxidativního metabolismu a udržování tělesné teploty (12, 35, 36). Bylo zjištěno, že srdeční svalovina ryb a obojživelníků s nízkou tělesnou hmotností je převážně spongiózní, tloušťka zevní kompaktní vrstvy stoupá se stoupající hmotností těla a srdce. Tato závislost platí i uvnitř jednotlivých druhů, jako např. u kapra či želvy (29). Představa, že vývoj kompaktní vrstvy závisí spíše na fyziologických nárocích než na fylogenetickém postavení příslušného jedince, byla později potvrzena Santerem a Greer Walkerem (21).

Podíl kompaktní vrstvy, zásobené z koronárních arterií velmi kolísá (u ryb mezi 7 a 73 %) a nejvyšších hodnot dosahuje u velmi aktivních druhů, jako tuňák, makrela, šprot, herynk. Tloušťka kompaktní vrstvy se u ryb zvětšuje rovněž v průběhu ontogenetického vývoje, společně s růstem hmotnosti celého srdce (29, 37). Vztah mezi architekturou komorové svaloviny a hemodynamickými poměry u studenokrevných živočichů studovali Agnisola a Tota (38). Srovnávali tepový objem a odpor cévního řečiště (afterload) u různých druhů, lišících se podílem kompaktní komorové svaloviny. Spongiózní srdce žab vypuzuje relativně větší množství krve proti malému odporu. Kompaktní levá komora laboratorních potkanů vypuzuje naopak relativně malé množství krve proti velkému odporu. Podobnou závislost je možno pozorovat i mezi jednotlivými druhy ryb: spongiózní komora antarktických ryb (Channichthyidae) pracuje jako objemová pumpa, smíšená (kompaktní a spongiózní) komora tuňáka je prototypem tlakové pumpy.

Tyto výsledky jsou v dobré shodě s experimenty, při nichž byla zátěž rybího srdce zvýšena podáním beta-mimetických katecholaminů (34). Opakované podávání malých dávek izoproterenolu nezměnilo – na rozdíl od savců – celkovou hmotnost rybího srdce, ale podíl zevní kompaktní vrstvy byl ve srovnání se spongiózou vý-

znamně vyšší. Odpověď srdce studenokrevných živočichů na zvýšenou zátěž se tak významně liší od živočichů teplokrevných, kde izoproterenol vyvolává zvýšení celkové hmotnosti srdce (39). Zda popsané zvýšení indexu kompaktní spongiózy je jen první stupeň či dokonce jediný mechanismus adaptace studenokrevných živočichů na zátěž, není dosud objasněno.

Všechna tato pozorování podporují hypotézu, že rozvoj kompaktní svaloviny je nezbytně nutný pro udržení vyššího tlaku ve větších (více zatěžovaných) srdcích (tj. aplikace Laplaceova zákona na srdce studenokrevných živočichů). To ale rovněž znamená, že primární není rozvoj koronárního zásobení, ale rozvoj kompaktní svaloviny, nutný pro udržení tlakových podmínek při adaptaci na zátěž. Vaskularizace je jen důsledkem tohoto vývoje, protože koronární arterie představují jediný možný způsob krevního zásobení kompaktní svaloviny.

Závěr

Co můžeme získat srovnávacím studiem krevního zásobení srdce obratlovců? Jejich kardiovaskulární systém, který v mnoha směrech anatomicky připomíná různá ontogenetická stadia teplokrevných živočichů, vykazuje překvapivě širokou škálu systémů, zásobujících srdeční sval kyslíkem. V žádném případě nejde o systémy „primitivní“ či „nedostatečné“, stále však chybí jejich detailní strukturální a funkční analýza. Srdce studenokrevných živočichů představuje přitom unikátní experimentální model pro srovnání dvou přesně definovaných, vývojově stabilních vrstev jednoho srdce, lišících se strukturou (spongiózní, kompaktní), způsobem krevního zásobení (lakunární, koronární), stejně jako kapacitou energetického metabolismu. Ukazuje se, že informace o spongiózním myokardu a lakunárním krevním zásobení mohou být překvapivě užitečné i pro klinickou praxi: vývoj revaskularizačních postupů v kardiologii stejně jako výskyt spongiózní svaloviny s lakunárním zásobením u vrozených srdečních vad jsou toho nejlepším dokladem. Lze proto jen litovat, že srdce studenokrevných živočichů na své uplatnění v kardiovaskulárním výzkumu stále čeká.

Poděkování

Práce vznikla v Centru výzkumu chorob srdce a cév, výzkumný projekt MŠMT 1M0510 a s podporou AVOZ 50110509.

Literatura

1. Poupa O. Heart story: a view to the past. In: Ostadal B, Dhal-la NS, eds. Heart function in health and disease. Dordrecht, NL: Kluwer Academic Publishers, 1993: 3–22.

2. Burggren WW, Warburton SJ. Patterns of form and function in developing hearts: contributions from nonmammalian vertebrates. *Cardioscience* 1994; 5: 183–191.
3. Burggren WW. Cardiac design in lower vertebrates: what can phylogeny reveal about ontogeny? *Experientia* 1988; 44: 919–930.
4. Ošťádal B. Comparative aspects of the cardiac blood supply. *Adv Org Biol* 1999; 7: 91–110.
5. Ošťádal B. Vývoj krevního zásobení srdečního svalu. In: Fejfar Z, Přerovský I, eds. *Klinická fyziologie krevního oběhu*. Praha: Galén, 2002: 265–272.
6. Ošťádal B, Ošťádalová I, Dhalla NS. Development of cardiac sensitivity to oxygen deficiency: comparative and ontogenetic aspects. *Physiol Rev* 1999; 79: 635–659.
7. Bodmer R, Venkatesh TV. Heart development in *Drosophila* and vertebrates: conservation of molecular mechanisms. *Dev Genet* 1998; 22: 181–186.
8. Hartenstein V, Mandal L. The blood/vascular system in a phylogenetic perspective. *Bioessays* 2006; 28: 1203–1210.
9. Simoes-Costa MS, Vasconcelos M, Sampaio AC, a spol. The evolutionary of cardiac chambers. *Dev Biol* 2005; 277: 1–15.
10. Clark AJ. *Comparative physiology of the heart*. Cambridge University Press, 1927.
11. Kruta V. Několik pohledů na srovnávací fyziologii srdce a oběhu krevního. Praha: SZdN, Babáková sb. 8, 1958.
12. Poupa O, Ošťádal B. Experimental cardiomegalies and „cardiomegalies“ in free-living animals. *Ann NY Acad Sci* 1969; 156: 445–468.
13. Poupa O, Lindström L. Comparative and scaling aspects of heart and body weight with reference to blood supply of cardiac fibres. *Comp Biochem Physiol* 1983; 76: 413–442.
14. Hulbert AJ. On the evolution of energy metabolism in mammals. In: Schmidt-Nielsen K, ed. *Comparative physiology: primitive mammals*. Cambridge: Cambridge University Press, 1980: 237–247.
15. Poupa O. Cardiac muscle and its blood supply: palaeophysiological notes. *Cell Mol Biol Res* 1994; 40: 153–165.
16. Grant RT, Regnier M. The comparative anatomy of the cardiac coronary vessels. *Heart* 1926; 13: 285–317.
17. Santer RM. Morphology and innervation of the fish heart. *Adv Anat Embryol Cell Biol* 1985; 89.
18. Ošťádal B, Rychter Z, Poupa O. Comparative aspects of the development of the terminal vascular bed in the myocardium. *Physiol bohemoslov* 1970; 19: 1–7.
19. Ošťádal B, Schiebeler TH. Über die terminale Strombahn in Fischherzen. *Z Anat Entwicklungsgesch* 1971; 134: 101–110.
20. Vobořil Z, Schiebeler TH. Zur Gefäßversorgung von Fischherzen. *Z Anat Entwicklungsgesch* 1970; 130: 1–8.
21. Santer RM, Greer Walker M. Morphological studies on the ventricle of teleost and elasmobranch hearts. *J Zool (Lond)*, 1980; 190: 259–272.
22. Ošťádal B, Schiebeler TH. Die terminale Strombahn in Herzen der Schildkröte. (Testudo Hermannii). *Z Anat Entwicklungsgesch* 1971; 134: 111–116.
23. Tomanek RJ. Vascularization of the heart during prenatal and perinatal growth. *Adv Org Biol* 1999; 7: 111–128.
24. Sedmera D, Pexieder T, Vuillemin M, a spol. Developmental patterning of the myocardium. *Anat Rec* 2000; 258: 319–337.
25. Horvath KA, Mannting F, Cummings N, a spol. Transmyocardial laser revascularization: operative techniques and clinical results at two years. *J Thorac Cardiovasc Surg* 1996; 111: 1047–1053.
26. Sanchez-Quintana D, Hurlle JM. Ventricular myocardial architecture in marine fishes. *Anat Record* 1987; 217: 263–273.
27. Poupa O, Gesser H, Jonsson S, a spol. Coronary-supplied compact shell of ventricular myocardium in salmonids: growth and enzyme pattern. *Comp Biochem Physiol* 1974; 48: 85–95.
28. Tota B. Functional cardiac morphology and biochemistry in Atlantic bluefin tuna. In: Sharp GD, Dizon AE, eds. *The physiological ecology of tunas*. New York: Academic Press, 1978: 89–112.
29. Bass A, Ošťádal B, Pelouch V, a spol. Differences in weight parameters, myosin ATPase activity and the enzyme pattern of energy supplying metabolism between the compact and spongy cardiac musculature of carp (*Cyprinus carpio*) and turtle (Testudo Horsfieldi). *Pflügers Arch* 1973; 343: 65–77.
30. Drnková J, Nováková O, Pelouch V, a spol. Phospholipid content in the compact and spongy musculature of the carp heart (*Cyprinus carpio*). *Physiol bohemoslov* 1985; 34: 381–384.
31. Breisch EA, White F, Jones HM, a spol. Ultrastructural morphometry of the myocardium of *Thunnus alalunga*. *Cell Tissue Res* 1983; 223: 427–438.
32. Basile CG, Goldspink M, Modigh M, a spol. Morphological and biochemical characterization of the inner and outer ventricular myocardial layers of adult tuna fish. *Comp Biochem Physiol* 1976; 54B: 279–283.
33. Ošťádal B, Rychterová V, Poupa O. Isoproterenol-induced acute experimental cardiac necrosis in the turtle (Testudo Horsfieldi). *Am Heart J* 1968; 76: 645–649.
34. Ošťádal B, Pelouch V, Ošťádalová I, a spol. Structural and biochemical remodelling in catecholamine-induced cardiomyopathy: comparative and ontogenetic aspects. *Mol Cell Biochem* 1995; 147: 83–88.
35. Ošťádal B, Schiebeler TH, Rychter Z. Relations between development of the capillary wall and myoarchitecture of the rat heart. In: Cristofalo VJ, Holečková E, eds. *Cell impairment in aging and development*. *Adv Exp Med Biol* 1975; 53: 375–388.
36. Santer RM, Greer Walker M, Emerson L, a spol. On the morphology of the heart ventricle in marine teleost fish (Teleostei). *Comp Biochem Physiol* 1983; 76: 453–459.
37. Poupa O, Gesser H, Jonsson S, a spol. Coronary-supplied compact shell of ventricular myocardium in salmonids: growth and enzyme pattern. *Comp Biochem Physiol* 1974; 48: 85–95.
38. Agnisola C, Tota B. Structure and function of the fish cardiac ventricle: flexibility and limitations. *Cardioscience* 1994; 5: 145–153.
39. Rakušan K, Tietzová H, Turek Z, a spol. Cardiomegaly after repeated application of isoprenaline in the rat. *Physiol bohemoslov* 1965; 14: 456–459.

prof. MUDr. Bohuslav Ošťádal, DrSc.

Fyziologický ústav AV ČR
Videňská 1083, 142 20 Praha 4
ostadal@biomed.cas.cz
