

SOUSTAVA KREVNÍHO OBĚHU

Krevní oběh představuje u ryb uzavřený systém, který je tvořen **srdcem, tepnami, žilami** a navzájem propojenou tepennou a žilnou **kapilární sítí**.

Srdce a cévy

Srdce (*cor*) je umístěno v osrdečnickové dutině bezprostředně za žábry a je oboustranně chráněno kostěnou oporou prsních ploutví (lopatkovým pásmem). Osrdečnicková dutina je ohraničena nástěnnou osrdečnickovou blanou (*pericardium parietale*), která ji kaudálním směrem u většiny dospělých ryb (s výjimkou žraloků a jeseterů) zcela odděluje od dutiny břišní. Vlastní srdeční sval je pokryt vnitřní osrdečnickovou blanou, označovanou jako *pericardium viscerale*. Rybí srdce je menší než u ostatních obratlovců a má také jednodušší stavbu. Velikost srdce ryb se řádově pohybuje v tisícinách hmotnosti těla. Stanovištní a pohybově málo aktivní rybí druhy mají relativní hmotnost srdce menší než 10^{-3} , rychlí plavci (např. tuňáci a makrely) asi $1,2 \cdot 10^{-3}$.

U vyšších kostnatých ryb (*Teleostei*) je srdce tvořeno čtyřmi základními oddíly:

žilný splav (*sinus venosus*)

předsíň (*atrium*)

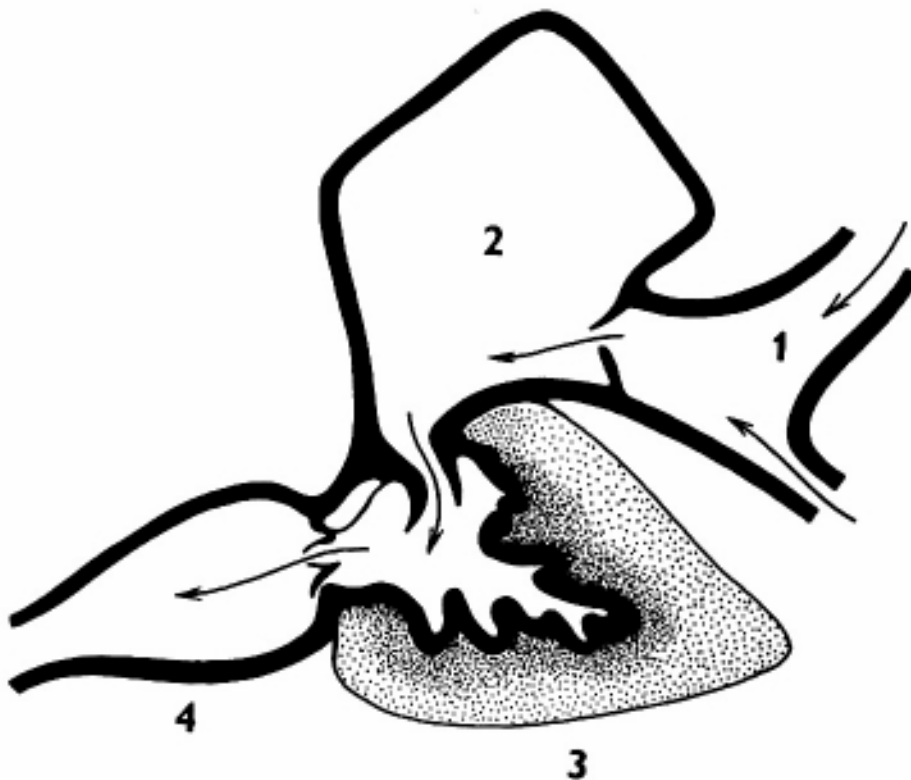
komora (*ventriculus*)

tepenný násadec (*bulbus arteriosus, truncus arteriosus*)

Na dorzální straně srdce leží žilný splav, do kterého ústí Cuvierovy žíly (*ductus Cuvieri*), do nichž mohou být zaústěny i podklíčkové žíly (*venae subclaviae*). Do žilného splavu ústí také povrchové srdeční žíly a žíly jaterní. Krev ze žilného splavu prochází do předsíně otvorem (*ostium venosum*), který je vybaven svalovým svěračem a dvěma chlopněmi. Žilný splav a předsíň jsou ve srovnání s komorou relativně tenkostěnné. Otvor mezi předsíní a komorou (*ostium atroventriculare*) je elipsovité nebo kruhové, je rovněž obklopen svalovým svěračem a vybaven dvěma chlopněmi. Komora je silnostěnná a tvoří ventrokaudální část srdce. Komora kraniálním směrem přechází v tzv. **srdeční násadec** (*conus arteriosus*), kuželovitě zúžený, který je stejně jako srdeční komora tvořen myokardem a proto je také kontraktilní. U většiny *Teleostei* je však tento srdeční násadec velmi krátký a sotva zjištělný, výrazně je vyvinut u paryb a dvojdyšných. Na komoru navazuje tepenný násadec (*truncus arteriosus*), jehož proximální část má u většiny kostnatých ryb jasně patrné zesílení z hladké svaloviny a nazývá se *bulbus arteriosus*. Toto zesílení je velmi výrazné u *Teleostei* a velmi malé u *Chondrostei*. *Bulbus arteriosus* je sice nekontraktilní, ale velmi elastický a je vybaven jedním párem chlopní (u vývojově

nižších ryb vyšším počtem), tlumí kolísání tlaku a stabilizuje průtok krve v navazující břišní aortě (*aorta ventralis*).

Frekvence srdeční činnosti (srdeční tep) závisí na teplotě vody, obsahu kyslíku, chemizmu vody, stáří ryby a také na intenzitě jejího pohybu. Malé a mladé ryby se vyznačují rychlejší tepovou frekvencí než velké a starší ryby. Například u zlaté formy karasa stříbřitého o délce 10 cm byla zjištěna srdeční frekvence při teplotě 20°C 70 tepů.min.⁻¹, u dospělých ryb se pohybuje kolem 30 tepů.min.⁻¹ (u kapra obecného ve vegetačním období dosahuje 18-30 tepů.min.⁻¹ během zimování 1-3 tepy.min.⁻¹). Výkonnost srdce se hodnotí průtokem krve za časovou jednotku, vztaženým na 1 kg hmotnosti ryby a u *Teleostei* kolísá v rozmezí 5-100 ml.kg⁻¹.min.⁻¹, ale většinou se pohybuje v rozsahu 15-30 ml.kg⁻¹.min.⁻¹ Srdce je inervováno větví bloudivého nervu (*nervus vagus*).



Obr. 24: Stavba srdce kostnatých ryb
1 *sinus venosus*, 2 *atrium*, 3 *ventriculus*, 4 *bulbus arteriosus* (Podle Randalla, 1968)

Odkysličená krev proudí ze srdce k žábřám břišní aortou, z níž u většiny kostnatých ryb vycházejí čtyři páry přivodních žaberních tepen (*arteriae branchiales afferentes*), které se zakřivují podél žaberních oblouků a přecházejí v **žaberní kapiláry**. Z nich se již **okysličená krev** sbírá do

odvodných žaberních tepen (*arteriae branchiales efferentes*), které se spojují ve **hřbetní aortu** (*aorta dorsalis*). Ta je v hlavové části rozdělena do dvou větví, přecházejících do **krkavic** (*arteriae carotides*), vedoucích okysličenou krev do hlavy. Do trupu a ocasního násadce vede okysličenou krev vlastní *aorta dorsalis*, která se kaudálním směrem ztenčuje a vstupuje do hemálního kanálu páteře, v této části rybího těla se označuje jako **ocasní tepna** (*arteria caudalis*). Zde podél ocasní tepny probíhá současně **ocasní žíla** (*vena caudalis*), která vede **odkysličenou krev zpět směrem k srdci**. Ta je do blízkosti srdce přiváděna **předními a zadními hlavními žilami** (*venae cardinales anteriores et posteriores*), které ústí cestou **pravého a levého Cuvierova vývodu** do **žilného splavu**.

Krevní cévy jsou u ryb v podstatě dvojího druhu, hlavní tepny a žíly, vedoucí krev v podélné ose těla a větve hlavních cév, zásobující krev kůži, kostru, svalovinu, mozek, míchu a orgány břišní dutiny. U embryí a larev ryb se do každého tělního segmentu dělí pár arterií, který má dorzální, laterální a ventrální větev. Toto členění zůstává v určité modifikaci zachováno i v dospělosti.

Tlak krve je u ryb nejvyšší mezi srdcem a žábry, přechodem přes žaberní kapiláry se výrazně snižuje. V břišní aortě lososa dosahuje hodnot 82/50 mm Hg, ve hřbetní aortě pouze 44/37 mm Hg. To znamená, že ve hřbetní aortě dosahuje krevní tlak sotva 50% hodnot ve srovnání s břišní aortou, hřbetní aorta je také mnohem méně elastická. U pstruha duhového a kapra obecného bylo zjištěno, že na žábách se ztrácí 40-50% systolického tlaku, dosahovaného v břišní aortě. Proudění venózní krve je podporováno kontrakcemi kosterní svaloviny a přítomností venózních chlopní, které jsou přítomny i u kostnatých ryb.

Rybí krev

Celkové množství krve je u ryb menší než u vyšších obratlovců. U paryb (*Chondrichthyes*) dosahuje asi 6,6% hmotnosti těla, u *Teleostei* (mořských i sladkovodních) kolem 3%. Čím je rybí druh pohybově aktivnější, tím větším množstvím krve disponuje. U některých salmonidů dosahuje množství krve až 6% hmotnosti, naproti tomu u kapra obecného se pohybuje v rozmezí 2-2,2%. U savců celkové množství krve dosahuje 8-10% hmotnosti.

Krev je složena z plazmy a buněčných elementů (krvinek). Krevní plazma je průhledná, slabě nažloutlá tekutina, vykazující slabě alkalickou reakci (u kapra obecného pH=7,6). Plazma obsahuje vodu (92%), proteiny, lipidy, sacharidy, anorganické ionty (1,3-1,8%) a rozpuštěné plyny. Obsahuje také enzymy a další látky nezbytné pro normální činnost a metabolismus buněk a látky hromaděné fyziologické aktivity jako hormony a vitaminy.

Kolísání **obsahu bílkovin** v krvi je důsledkem různé intenzity a charakteru výživy a celkového metabolismu. Podléhá sezonní dynamice, závisí na teplotě vody, dostupnosti potravy a také na pohlavní příslušnosti. Koncentrace proteinů (TP-Total proteins) v krevní plazmě se pohybuje v rozmezí 15-40 g.l⁻¹ a je důležitým ukazatelem kondičního stavu ryby. Poměr albuminů a globulinů (A/G) je nižší než u vyšších obratlovců a dosahuje hodnoty 0,40. Ryby, které se živí pouze přirozenou potravou, mají v krevní plazmě vyšší obsah proteinů a více globulinů.

Také **obsah celkových lipidů** (TL-Total lipids) v krevní plazmě ryb je významným ukazatelem jejich kondičního stavu, v krevní plazmě kapra obecného dosahuje koncentrace 2-8 g.l⁻¹. V těchto lipidech jsou nejvíce zastoupeny **triacylglyceroly**, jejichž celkový obsah v krevní plazmě kapra kolísá mezi 1 a 4 mmol.l⁻¹. Koncentrace cholesterolu se v krevní plazmě kapra pohybuje v rozsahu 1,5-12 mmol.l⁻¹.

Obsah sacharidů v krvi ryb ve srovnání s vyššími obratlovci značně kolísá. Velmi významnou složkou krevní plazmy je **glukóza**, která pro rybu představuje okamžitý zdroj energie. Její koncentrace však podléhá výrazné individuální, sezonní i diurnální dynamice, u kapra obvykle kolísá v rozmezí 2-5 mmol.l⁻¹.

Z minerálních látek jsou v krvi ryb nejvíce zastoupeny ionty Na⁺, K⁺, Ca²⁺, Cl⁻, CO₃²⁻ a PO₄³⁻. NaCl tvoří 85-95% solí krevní plazmy.

Buněčné elementy krve

V krvi ryb jsou zastoupeny **erytrocyty, leukocyty i trombocyty**.

Erytrocyty jsou plnohodnotné jaderné buňky. Jejich velikost a tvar závisí na druhové a pohlavní příslušnosti a také na faktorech prostředí. Z našich rybích druhů mají největší erytrocyty lososovití a úhoř říční, nejmenší okoun říční a štika obecná:

pstruh duhový 13 x 9 μm

štika obecná 11,5 x 6,5 μm

kapr obecný 12 x 8,5 μm

Počet erytrocytů u sladkovodních ryb kolísá v rozmezí 0,7-3,5 T.l⁻¹, u kapra obecného mezi 1,8 a 2,2 T.l⁻¹. Objemově je množství erytrocytů charakterizováno **hematokritovou hodnotou** (Hk, PCV), která se u kapra obecného pohybuje v rozsahu 0,28-0,40 l.l⁻¹ a u pstruha duhového 0,30-0,45 l.l⁻¹. Počet erytrocytů u ryb závisí na řadě faktorů jako je druhová příslušnost, stáří, pohlaví, pohlavní aktivita, výživný stav, roční období, koncentrace O₂ pH vody a další.

Pohybově aktivnější rybí druhy mají vyšší počet erytrocytů. Během embryonálního a larválního vývoje se vyskytují erytrocyty v krvi omezeně, s růstem plůdku se jejich počet zvyšuje. V důsledku

intenzivnějšího metabolismu mají vyšší počet erytrocytů mlíčáci než jikemačky. V době intenzivní pohlavní aktivity a vlastního výtěru se počet erytrocytů snižuje, po výtěru opět stoupá. Ke značnému snížení počtu erytrocytů dochází během hladovění, značný vliv má i kvalita přijímané potravy. Při krátkodobé hypoxii dochází k výraznému zvýšení počtu erytrocytů v oběhové krvi, které se uvolňují z krevních dep (ledviny, slezina). Při delším pobytu ryby v prostředí s deficitem kyslíku však nastává výrazné snížení počtu erytrocytů a dostavuje se anemický stav. Hlavní funkce erytrocytů je dýchací, obsahují krevní barvivo hemoglobin, zajišťující transport O_2 a CO_2 . **Koncentrace hemoglobinu** (Hb) dosahuje u *Teleostei* hodnot 50-140 $g.l^{-1}$. Erytrocyty se také významně podílejí na přenosu živin, hlavně proteinů. Některé malé rybí druhy, žijící v chladných polárních vodách však dokonce postrádají hemoglobin i erytrocyty a zřejmě vystačí pouze s kyslíkem rozpuštěným v krevní plazmě. Erytrocyty se nevyskytují ani v krvi některých hlubinných ryb a u leptocefalní larvy úhoře říčního.

Leukocyty jsou v rybí krvi početně méně zastoupeny než erytrocyty, a to v rozsahu 30-100 $G.l^{-1}$, u kapra obecného jejich počet dosahuje 35-85 $G.l^{-1}$. Jejich množství závisí vedle druhové příslušnosti především na stáří ryby, pohlaví a pohlavní aktivitě, výživném stavu, ročním období, teplotních změnách a také na zdravotním stavu ryby. Stejně jako u vyšších obratlovců rozlišujeme rybí leukocyty na **agranulocyty** a **granulocyty**. Z **agranulocytů** jsou nejpočetnější **lymfocyty**, které tvoří 80-95% leukocytů, **monocyty** představují 3-4% leukocytů. Zastoupení **neutrofilních granulocytů** se pohybuje v rozmezí 0-14%, ve větším počtu se vyskytují při chorobných stavech. **Eosinofilní granulocyty** jsou zastoupeny velmi sporadicky (0-1%), **basofilní granulocyty** v rybí krvi zjištěny nebyly. Hlavní funkce leukocytů v rybím organismu je ochranná, fagocytóza se nejvýrazněji projevuje u neutrofilních granulocytů, lymfocyty se uplatňují v imunitních reakcích a jsou fixátory toxinů.

Tvorba krve

Krevní buňky u ryb vznikají převážně v hemopoetické tkáni ledvin a sleziny, ale mohou se tvořit i v submukózní vrstvě trávicího traktu, v játrech a také v gonádách. Na tvorbě krve se nejvíce podílí přední (hlavová) část ledvin. Za normálního stavu se zde tvoří leukocyty i erytrocyty, při větší ztrátě krve nebo při anémii výrazně převažuje tvorba erytrocytů. K destrukci přestárých krevních buněk dochází především ve slezině, ale podílejí se na ní i ledviny.

Srážení krve

Proces hemokoagulace představuje ochrannou vlastnost krve, zajišťující organismus před ztrátou většího množství krve. Rybí krev se vyznačuje velmi rychlou srážlivostí, protože ve vodním prostředí musejí být ryby navíc chráněny před hemolýzou. Proto u nich dochází k hemokoagulaci

prakticky bezprostředně po styku krve s vnějším prostředím, řádově do 20-30 sec. (u ptáků a savců do 2-12 minut). V rybí krvi jsou poměrně početně zastoupeny **trombocyty**, srážení krve navíc urychluje kožní sliz, který obsahuje vysoký podíl enzymu **trombokinázy**, zahajujícího vlastní proces hemokoagulace. Rychlost srážení krve se ještě zvyšuje při stresových stavech. Například u pstruha duhového zkrátí silný stres dobu srážení krve na 45% předstresových hodnot. V krvi ryb je současně zvýšená hladina polysacharidu **heparinu**, který ji chrání před samovolným srážením (heparin působí antiprotromboticky).

Slezina a lymfatický systém

Slezina (*lien*) funkčně patří k cévní soustavě. Je uložena vlevo nebo vpravo vedle trávicí trubice (poblíž žaludku nebo střeva). Skládá se z vazivového retikula, vyplněného dřeví sleziny (*pulpa lienis*) a má temně červenou barvu. Slezina představuje největší lymfatický orgán, krevní depotní orgán a dochází v ní k destrukci opotřebovaných krevních buněk.

Lymfatický systém ryb je odvozen spíše od venózní než arteriální části krevního oběhu. U *Teleostei* je velmi dobře vyvinut a je srovnatelný s lymfatickým systémem suchozemských obratlovců. **Lymfa** má podobné složení jako krevní plazma, obsahuje lymfocyty, erytrocyty chybějí. Z hlavy ryby je lymfa sbírána do podlopatkového splavu (*sinus subscapularis*), který se v pectorální oblasti spojuje se třemi hlavními lymfatickými cestami z těla (dorzální, laterální a ventrální podkožní lymfatický kmen). Submuskulární lymfatické kmeny sbírají tkáňový mok ze svaloviny. Lymfatické cesty od vnitřních orgánů se dělí na povrchové a vnitřní. Lymfa nakonec proudí do hlavního krevního řečiště předním lymfatickým splavem, který je v závislosti na druhu ryby napojen buď na krční žíly, nebo na přední či zadní hlavní žíly.

Lymfatické srdce se objevuje jako malý plochý váčkovitý pulzující orgán u některých druhů ryb (*Salmonidae*, *Cyprinidae*, *Anguillidae*). Leží ventrálně od posledního ocasního obratle na hypuráliích a je pokryto svalovou tkání a kůží. Lymfatické srdce je dvoudílné, je vybaveno chlopněmi, komunikuje s tělním lymfatickým systémem a s ocasní žílou. Podporuje tok mízy v lymfatickém systému.

Teplota rybí krve a termoregulace

Ryby jsou živočichové **poikilotermní**, teplota rybí krve závisí na teplotě prostředí a je obvykle o méně než 0,6°C vyšší ve srovnání s teplotou vody. Při aktivním pohybu ryby tělesná teplota stoupá o 1-2°C, u úhoře říčního je vyšší dokonce o 2,5-2,7°C díky dobré tepelné izolaci vysokého obsahu tělního tuku. Tělesnou teplotu ryby ovlivňuje také frekvence žaberního aparátu,

srdce, anatomie krevního oběhu, tvar těla, velikost ryby, její aktivita a proudění vody. Některé rybí druhy mají dokonce vyvinutou schopnost termoregulace. Tuňák velký (*Thunnus thynnus*) je schopen díky velkému srdci, specializované cévní síti a velkému množství krve zvýšit teplotu těla oproti teplotě prostředí o 6-20°C. Tento druh si udržuje teplotu červené svaloviny v rozmezí 26-32°C a díky tomu vykazuje stejně intenzivní pohybovou aktivitu jak v tropických mořích při teplotě vody 31 °C, tak v arktickém prostředí s teplotou vody 4°C. Dvacetistupňový teplotní rozdíl umožňuje tuňákovi vyvinout v chladné vodě šestkrát větší svalovou sílu.

Ačkoliv se ryby ve svém prostředí setkávají s teplotním rozpětím od -2,5°C do +40°C, žádný rybí druh nemůže v tomto teplotním intervalu přežít. Jeden extrém představují polární druhy, které žijí pod ledem a v ledových tunelech v úzkém teplotním rozpětí od -2,5°C do +6°C. Jejich tělní tekutiny jsou proti zmrznutí chráněny specifickými proteiny (AFP-Antifreeze proteins) nebo glykoproteiny (AFGP-Antifreeze glycoproteins), které se nedávno dokonce podařilo laboratorně syntetizovat japonským vědcům. Druhý extrém představují některé severoamerické halančíkovité ryby (*Cyprinodon sp.*), které jsou eurytermními rybami s nejširší známou teplotní tolerancí v rozsahu 2-44°C. Teplotní limity většiny rybích druhů jsou však podstatně užší. Například teplotní optimum pro kapra obecného leží mezi 21 a 29°C, pro pstruha obecného v rozsahu 11,6-19°C. Velké výkyvy teploty působí na ryby stresově, vyvolávají tzv. tepelný šok. Nepříznivě z tohoto pohledu působí jak nízké, tak vysoké teploty. Úhyn ryb spojený s náhlou změnou teploty vody je pravděpodobně způsoben rychlým vyblokováním dýchacích enzymů. Dlouhodobé postupné změně teploty se mohou ryby přizpůsobit. Mezi faktory ovlivňující teplotní toleranci patří vedle druhové příslušnosti stáří ryby, výživný stav, genetické dispozice a sezonní změny. Tolerance k vysoké teplotě vody je spojena se snížením obsahu volné tělní vody. V teplotní toleranci mohou také existovat geografické nebo genetické rozdíly mezi populacemi téhož druhu, které se projevují vznikem tzv. fyziologických ras. Příkladem této schopnosti je výskyt lososovitých ryb v geotermální řece, v níž siven americký a pstruh obecný přežívají bez zjevných problémů denní maximální teploty, dosahující v létě 28,8°C.