

Prilog poznavanju komparativne anatomije cirkulacijskog sustava u kralježnjaka

Contribution to the knowledge of comparative anatomy of the circulatory system of vertebrates

Luka Đudarić^{1*}, Dragica Bobinac¹, Sanja Zoričić Cvek¹, Andrea Komen²,
Ariana Fužinac-Smojver¹, Olga Cvijanović¹, Tanja Čelić¹

Sažetak. Građa i oblik cirkulacijskog sustava među životinjskim vrstama bitno se razlikuju, napose u pojedinim poredbeno anatomskim aspektima, čak do neprepoznatljivost. Budući da cirkulacijski sustav osigurava funkcionalnu i morfološku povezanost svih dijelova organizma, njegova konstrukcija bitno ovisi o obliku organizma i njegovim biološkim osobitostima. U ovome radu, u obliku diskusije, izneseni su neki komparativno-anatomski aspekti temeljnih načela cirkulacijskog sustava u kralježnjaka.

Ključne riječi: cirkulacijski sustav; komparativna anatomija; kralježnjaci

Abstract. Structure and shape of the circulatory system differ substantially among animal species, and particularly in some aspects of comparative anatomy they are unrecognizable. Since the circulatory system ensures the functional and morphological integrity of all parts of the organism, its structure depends essentially on the shape of the organism and its biological properties. This paper, in the form of a discussion, presents some aspects of comparative anatomy related to the basic principles of the vertebrate circulatory system.

Key words: circulatory system; comparative anatomy; vertebrates

¹Katedra za anatomiju, Medicinski fakultet Sveučilišta u Rijeci, Rijeka

²Stručni studij Fizioterapija, Medicinski fakultet Sveučilišta u Rijeci, Rijeka

***Dopisni autor:**

Dr. sc. Luka Đudarić, dr. med.

Zavod za anatomiju

Medicinski fakultet Sveučilišta u Rijeci

Braće Branchetta 20, 51 000 Rijeka

e-mail: luka.dudaric@medri.uniri.hr

<http://hrcak.srce.hr/medicina>

UVOD

Morfologija i funkcija cirkulacijskog sustava značajno se razlikuju između rodova u životinjskom carstvu, ali i između vrsta u pojedinom rodu. Cirkulacijski sustav kakav nalazimo u sisavaca bitno se razlikuje od cirkulacijskog sustava u drugih životinja. On povezuje međusobno sve dijelove organizma. Među životinjama postoje vrste koje uopće nemaju razvijen cirkulacijski sustav (*Porifera*, *Cnidaria*, *Platyhelminthes*, *Nematoda*). Razlozi

Cirkulacijski aparat osigurava stalnu kemijsku uzajamnu povezanost i uzajamno djelovanje različitih dijelova organizma.

ovako različitom ustroju pojedinih vrsta leže u fizikalnim zakonima. Prijenos hranjivih tvari, prijenos tvari određenih za eliminaciju iz organizma, prijenos plinova, prijenos hormona i termoregulacija vitalni su procesi koje osiguravaju cirkulirajuće tekućine (npr. krv) i cirkulacijski sustav. Ovi se procesi, međutim, odvijaju i u jedinkama onih vrsta koje cirkulacijski sustav nemaju. U ovome radu pregledno se daju komparativni podaci o cirkulacijskim sustavima različitih rodova životinjskog carstva, s posebnim osvrtom na cirkulacijski sustav čovjeka.

KRATAK POVIJESNI PREGLED

Ispravna shvaćanja o cirkulacijskom sustavu čovjeka pojavila su se relativno kasno, tek u XVII. stoljeću, kada se uzme u obzir višestoljetno proučavanje anatomije čovjeka. O poznavanju cirkulacijskog sustava u vrijeme Hipokrata (460. – 377. g. pr. n. e.) saznajemo uglavnom iz sačuvanih Hipokratovih spisa (*Corpus Hippocraticum*). U njegovo vrijeme smatralo se da krv nastaje u jetri i teče venama, a arterijama, koje su na lešu nađene prazne, struji „pneuma”, koja iz pluća dolazi u srce, a potom arterijama odlazi po cijelom tijelu. Otud arterijama i današnji naziv, izveden iz grčkih riječi *aer* (= zrak) i *terein* (= sačuvati). Aristotel (384. – 322. g. pr. n. e.) uočava da je središnji organ cirkulacijskog sustava srce, te da krv nastaje iz hrane i venama odlazi po cijelom tijelu. Izrazom aorta Aristotel označava samo najveću arteriju

koja izlazi iz srca, ali ne i dušnik koji se dotada označavao nazivom aorta. Herofil (oko 300. g. pr. n. e.), koji je započeo sustavno proučavanje anatomije seciranjem, u pogledu cirkulacijskog sustava objedinjuje dotadašnje pretpostavke i drži da se u venama nalazi samo krv, a u arterijama krv i pneuma. Galenovo shvaćanje krvi i cirkulacijskog sustava održalo se do doba renesanse. On je držao da krv nastaje u jetri iz sastojaka koji portalnom venom dolaze iz crijeva. Iz jetre krv odlazi po organizmu venama, a dio krvi putem donje šuplje vene dolazi u desni dio srca. U srcu se krv oslobađa nepotrebnih sastojaka koji kroz *truncus pulmonalis* odlaze u pluća i bivaju izdahnuti. Pročišćena krv prolazi kroz komunikacije u srčanoj pregradi u lijevi dio srca i miješa se s pneumom, koja ondje dopijeva plućnim venama. Mješavina krvi i pneume odlazi po cijelom tijelu putem aorte i njezinih ogranaka. Preporod u anatomiji, odnosno medicini, donosi europski liječnik Andreas Vesalius rođen 1514. u Bruxellesu. Uglavnom pravilna shvaćanja o građi ljudskog organizma Vesalius iznosi u svojem epohalnom djelu *De humani corporis fabrica libri septem*. Vesaliusov nasljednik William Harvey na temelju dotadašnjih spoznaja i vlastitog praktičnog rada napisao je i 1628. godine izdao djelo *Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus*, u kojem kroz 17 poglavlja iznosi pravilne spoznaje o cirkulaciji krvi. Znanje o anatomiji cirkulacijskog sustava tijekom XVII. stoljeća unaprijedili su Frederick Ruysch (grananje krvnih žila), Richard Lower, Adam Christian Thebesius (građa srca) i Raymond Vieussens (bolesti srca). Razvoj tehnike od XVIII. stoljeća omogućio je istraživanja mnogobrojnih znanstvenika u području mikroskopske i makroskopske morfologije, embriologije i fiziologije^{1,2}.

CIRKULACIJSKI SUSTAV ČOVJEKA

Opći pregled cirkulacije čovjeka

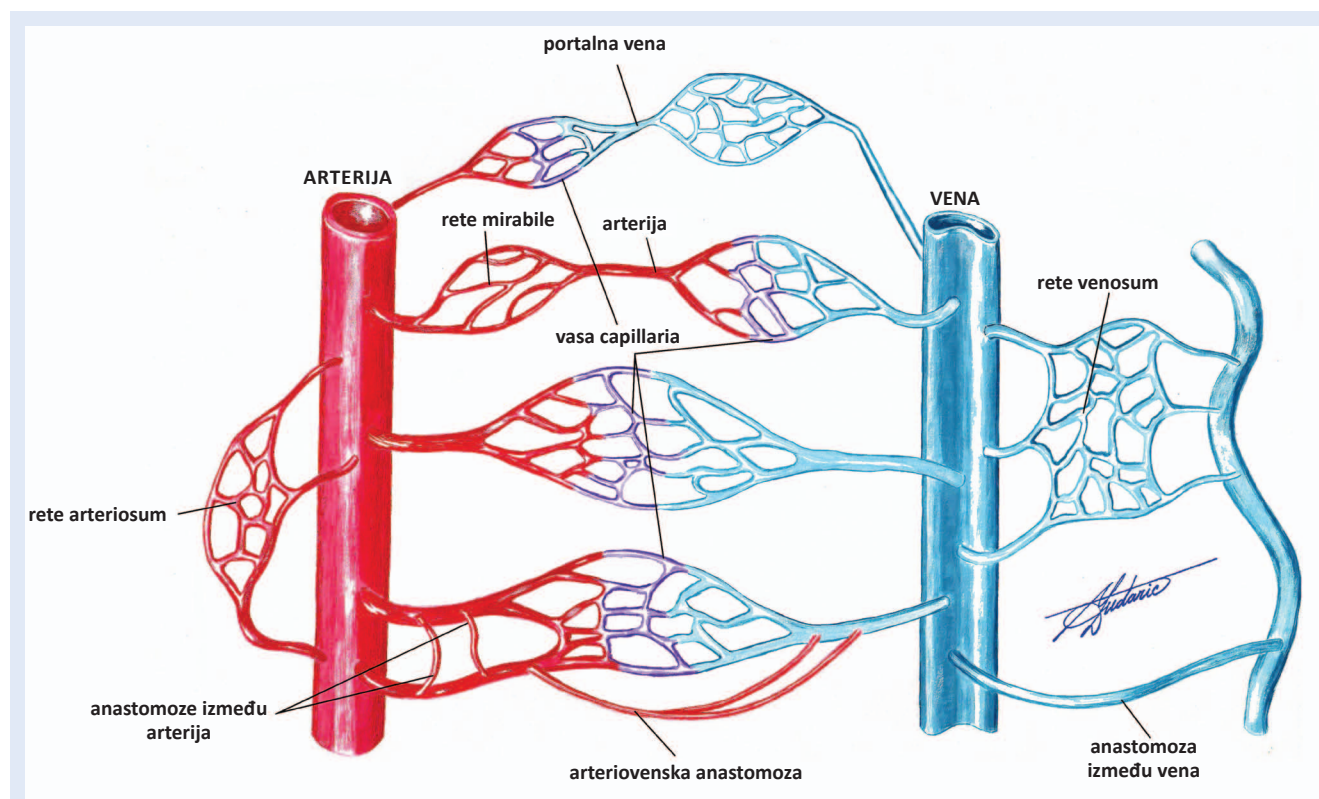
Cirkulacijski sustav čovjeka, kao i većine kralježnjaka, zatvorenog je tipa. Funkcionalni dijelovi cirkulacijskog sustava čovjeka su srce kao njegov središnji organ i motor optoka te krvne žile – arterije, vene i kapilare (slika 1). Srce čovjeka je šuplji mišićni organ, podijeljen mišićnom pregradom u dvije polovice. Lijeva i desna polovica srca potpuno su odvojene i međusobno ne komuni-

raju. U svakoj se polovici razlikuju pretklijetka (lat. *atrium*) i klijetka (lat. *ventriculus*). Atriji primaju krv iz vena, a ventrikuli izbacuju krv u arterije. Na svom kružnom putu, dok se vrati na isto mjesto, krv dva puta prolazi kroz srce: prvi put kroz desnu polovicu bogatu ugljikovim dioksidom, a drugi put kroz njegovu lijevu polovicu bogatu kisikom. U plućima čovjeka se venozna krv, pristigla iz srca putem plućnih arterija, oksigenira kroz kapilarnu stijenku u stijenci alveola. Ondje se iz krvi u alveolu otpušta ugljikov dioksid i izdisanjem napušta organizam. Plućnim venama arterijska krv iz pluća dopijeva u lijevu pretklijetku. To je plućni ili mali optok (lat. *cor – pulmones – cor*) čija je funkcija oksigenacija krvi i doprema takve krvi u srce. Iz lijeve pretklijetke oksigenirana krv prelazi u lijevu klijetku i otud dalje u aortu. Mnogobrojnim granama aorte krv dopijeva do svih dijelova organizma (izuzev onih koji nisu vaskularizirani, poput rožnice i zglobne hrskavice). Krv u kapilarama predaje kisik okolnom tkivu i od njega preuzima ugljikov dioksid. Tako krv postaje venska i putem gornje i donje šuplje vene dopijeva u desnu pretklijetku. Ovaj krvotok se naziva

sistemski ili veliki optok krvi (lat. *cor – corpus universum – cor*). Drugim riječima, srce je središnji organ velikog i malog optoka, odnosno nalazi se na mjestu gdje se oba krvna optoka sastaju.

Mehanika velikog krvnog optoka

Sistolama ventrikula, koje se ponavljaju oko 60 – 100 puta u minuti, određeni volumen krvi (udarni volumen krvi, cca 70 ml) se iz klijetke izbacuje u aortu. Aorta pripada u grupu elastičnih arterija, budući da joj je stijenka bogata elastičnim vlaknima čija je uloga neophodna za cirkulaciju. Naime, ulaskom udarnog volumena krvi u početni dio aorte taj se njezin dio volumno povećava, a stijenka rastezne. Rastezanje stijenke omogućuju elastična vlakna u stijenci, pri čemu se povećava elastična napetost stijenke. Kada prestane sistola klijetke, rastegnuta stijenka tjera krv u sljedeći odsječak aorte, nastojeći smanjiti svoju napetost i volumen lumena vratiti na ishodišni. Ovaj mehanizam osigurava protjecanje krvi kroz sve arterije, stoga je njihova elastičnost neophodna za pravilno protjecanje krvi. Iako se krv u aortu izbacuje na mahove, u aorti i njezinim granama krv teče kontinuirano, a



Slika 1. Shema krvnih žila u zatvorenom cirkulacijskom sustavu čovjeka.

prema periferiji brzina protjecanja krvi se smanjuje. Budući da srce izbacuje krv u aortu, tlak krvi u toj žili, odnosno njezinim granama je visok (prosječno 13,3 kPa) u usporedbi s tlakom krvi na ušću vena u atrij (0 kPa). Kapilare povezuju najmanje ogranke arterija (arteriole) s najsitnijim korijenima vena (venule). Kroz vrlo tanke stijenke kapilara vrši se izmjena tvari između krvi i okolnog tkiva. Tlak krvi u kapilarama prosječno iznosi 2,7 kPa, što je dovoljno za difuziju hranjivih tvari i zadržavanje glavnine plazme unutar kapilara.

Cirkulacijski sustavi imaju sposobnost prilagodbe promijenjenim okolnostima, bilo fiziološkim (remodeliranje cirkulacije u gravidnom uterusu; fetalni krvotok), bilo patološkim (preusmjeravanje krvi kod smanjenog volumena cirkulirajuće krvi).

Regulacija cirkulacije

Cirkulacija krvi u čovjeka počiva na tri osnovna načela:

1. Protok krvi kroz pojedino tkivo je strogo nadziran i reguliran u skladu s potrebama toga tkiva. Ovaj nadzor osigurava da količina protoka krvi bude razmjerna trenutnim potrebama tkiva. U organima koji miruju najveći je broj kapilara zatvoren, a krv prolazi anastomozama između arterija i vena koje su pri tome otvorene. Anastomoze između arterija i vena imaju vrlo važnu ulogu u termoregulaciji čovjeka, dok kod poikilotermnih životinja nisu razvijene.
2. Srčani minutni volumen reguliran je lokalnim tkivnim protokom. Pri tome zdravo srce izbacuje svu pristiglu krv iz ventrikula. Tijekom napornog mišićnog rada krv se iz drugih organa premješta u mišiće.

3. Arterijski tlak se (sistemske) nadzire neovisno o kontroli lokalnog tkivnog protoka i srčanog minutnog volumena (živčani nadzor – živčani refleksi, humoralni nadzor).

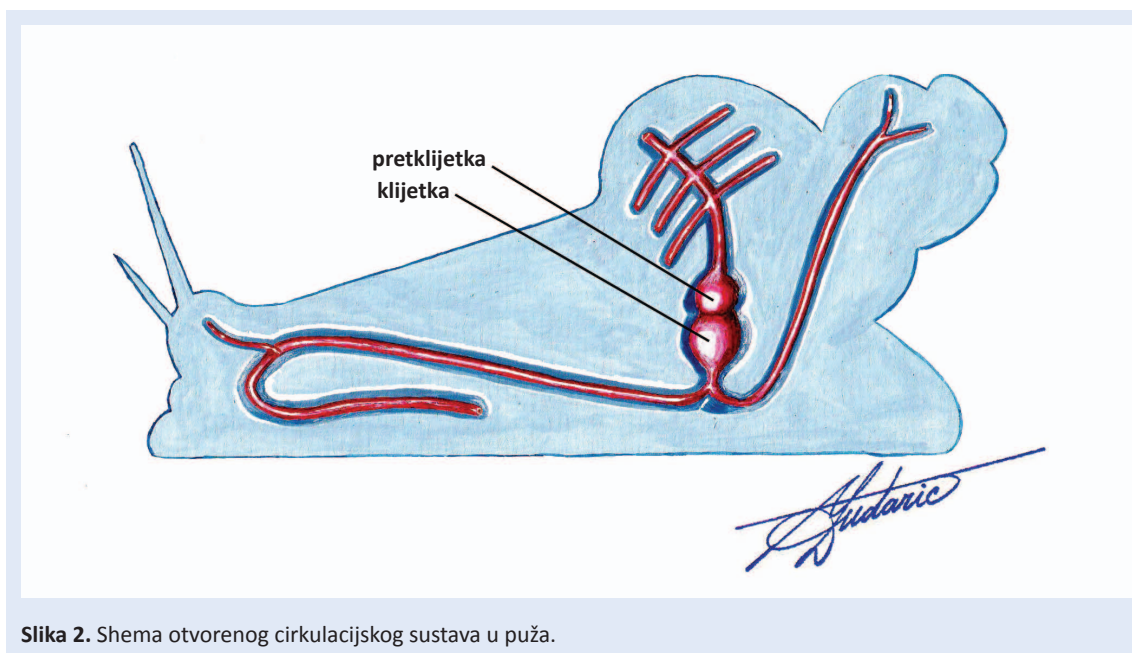
Sam protok krvi kroz pojedinu krvnu žilu potpuno je određen s dva parametra: *razlikom tlakova* s oba kraja žile i *otporom* protjecanju krvi. Prema Ohmovom zakonu ($Q = \Delta P/R$, gdje je Q protok krvi, ΔP razlika u tlakovima i R otpor) slijedi da je protok krvi upravo razmjeran razlici tlakova i obrnuto razmjeran otporu. Između krvi i stijenke krvne žile je trenje, te je otpor protjecanju krvi prema periferiji veći jer se, zbog grananja arterija, povećava ukupna površina stijenki. Vraćanje krvi u srce pomažu negativni tlak u prsnoj šupljini koji nastaje tijekom udisaja, kontrakcije mišića između kojih prolaze vene, pulsiranje arterija s kojima vene teku u snopovima i venski zalisci koji dopuštaju, poput ventila, prolaz krvi samo u smjeru prema srcu^{1,3}.

CIRKULACIJSKI SUSTAV U RAZLIČITIM VRSTAMA ŽIVOTINJA

Cirkulacijski sustav, između ostalih funkcija, služi zadovoljavanju tkivnih potreba za kisikom. Ovisno o potrebi organizma za kisikom, cirkulacijski sustavi u različitim vrstama pokazuju određene razlike u građi, odnosno načinu funkcioniranja. Drugim riječima, cirkulacijski sustavi u različitim vrstama životinja potpuno su prilagođeni životnoj sredini u kojoj se životinja nalazi i optimalnom funkcioniranju cijeloga organizma. Usporedna ispitivanja različitih sisavaca dovode do zaključka da su rad srca i funkcioniranje cirkulacijskog sustava tijesno povezani sa staničnim disanjem, intenzitetom metabolizma, odnosno izmjenom tvari i energije (tablica 1)⁴.

Tablica 1. Frekvencija pulsa i intenzitet metabolizma u različitim životinja.

Životinja	Masa tijela (g)	Frekvencija pulsa (u 60 s)	Intenzitet metabolizma (potrošnja kalorija po kilogramu mase tijela u 24 sata)
Miš (odrasli)	25	600	400
Pas	6500	120	66,1
Koza	33000	135	49,5
Bik	500000	43	24
Mačka (novorođena)	117	300	184
Janje	1900	129	95



Slika 2. Shema otvorenog cirkulacijskog sustava u puža.

S time u vezi ne može se govoriti o „primitivnim“ i „naprednim“ oblicima cirkulacijskog aparata u „nižih“, odnosno „viših“ životinja, već o optimalnoj građi i funkciji cirkulacijskog aparata u pojedinih vrsta.

Ovisno o konstrukciji cirkulacijskog aparata govorimo o različitim tekućinama koje obavljaju funkciju izmjene plinova u pojedinih vrsta (hidrolimfa, hemolimfa, krv i limfa).

Srce riba sastoji se od jedne pretkomore i komore i takvo potpuno odgovara funkcioniranju organizma ribe. Jednokomorno srce ribe osigurava optimalno funkcioniranje organizma ribe, kao što dvokomorno srce sisavca savršeno odgovara potrebama takvog organizma. Drugačije građeno srce ribe značilo bi odstupanje od ekonomičnosti, odnosno funkcionalnosti. Cirkulacijski aparat je, osim funkcijom, određen i oblikom organizma. U plosnatih organizama je udaljenost između površine tijela i tkiva u tijelu relativno mala, što omogućuje dobru difuziju kisika s površine tijela u sve njegove dijelove. Kod takvih organizama cirkulacijski sustav nije neophodan. Primjer takvog organizma je plošnjak *Dendrocoelum* čija duljina ne prelazi 1 cm, a debljina ne prelazi 1 mm. Međutim, i volumenom veći organizmi, npr. meduza čija duljina prelazi 1,5 m, nemaju potrebu za krvnim žilama. Presjek takvih organizama, iako relativno velikih, pokazuje vrlo tanku stijenku tijela, a

volumenom velike tjelesne šupljine pregrađene su mnoštvom tankih pregrada koje svojom znatnom površinom omogućuju opskrbljenost cijeloga organizma kisikom po principu difuzije. U takvih organizama kisik se ne raznosi po organizmu krvlju, već u tkiva difundira iz vode koja iz želudca protječe sustavom kanala tankih stijenki. Iskorištena voda izbacuje se iz organizma kroz usta, pa se ovakav oblik cirkulacije naziva gastrovaskularni sustav. Bodljikaši su također organizmi relativno velikog volumena. Oni imaju dobro razgranat sustav žila, međutim u njima tekućina slabo struji i nema, kao u drugih životinja, funkciju oksigenacije i prehrane tkiva. Naime, ovi organizmi, npr. morski ježinci, imaju relativno malo vitalnog tkiva jer u organizmu, po masi prevladava anorganski materijal (kalcijev karbonat) koji gradi skelet. Aktivnost bodljikaša je sesilna i u skladu s time su metabolički zahtjevi tkiva za hranjivim tvarima i kisikom skromni i potpuno se podmiruju difuzijom tvari iz morske vode koja protječe njihovim vodožilnim aparatom. Iz dosad navedenog proizlazi da su mnoge životinjske vrste, u usporedbi s kralježnjacima, mnogo neovisnije o cirkulaciji tjelesnih tekućina. Zanimljivo je kretanje krvi u tijelu puža. U puža je cirkulacijski sustav otvorenog tipa – krvne žile koje izlaze iz srca otvaraju se slobodno u tkivu (slika 2). Iz njih krv istječe u tkiva i potom, kontrakcijom tijela zbog uvlačenja u kućicu,

ulazi u krvne žile pluća. U plućima se krv obogati kisikom i odlazi u srce koje istiskuje krv u krvne žile. Drugim riječima, kolanje krvi u organizmu puža omogućeno je sinergijom rada srca koje izbacuje krv u žile i kontrakcije tijela koja omogućuje ulazak krvi iz tkiva u krvne žile⁵⁻⁷.

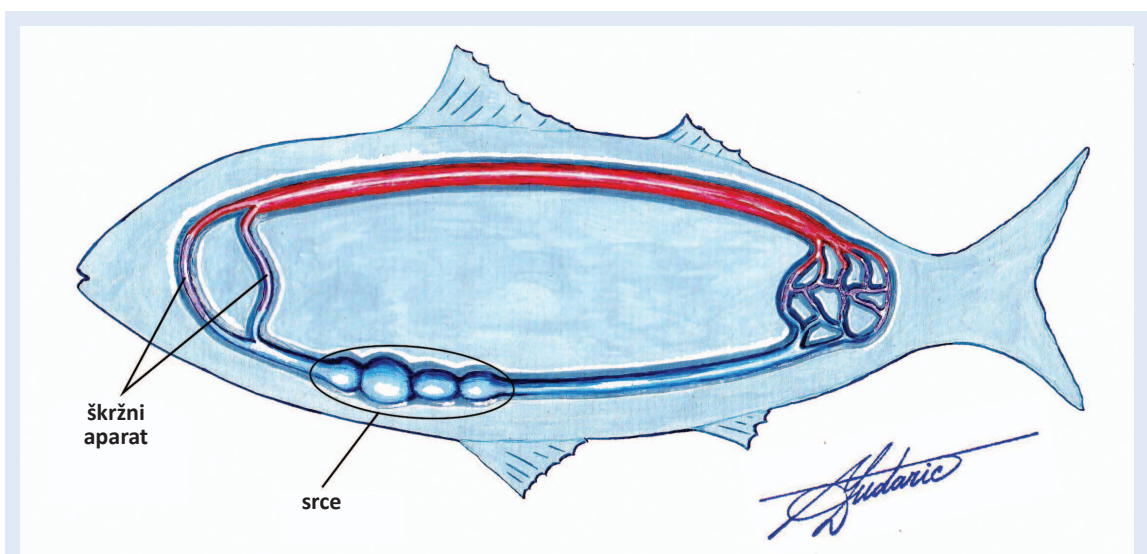
CIRKULACIJSKI SUSTAV KRALJEŽNJAKA

Cirkulacijski sustav kralježnjaka je zatvorenog tipa. Obilježje zatvorenog sustava cirkulacije je prijenos krvi na veliku udaljenost pod visokim tlakom, unutar zatvorenog sustava krvnih žila. U takvim sustavima udio krvi u tjelesnoj masi kreće se od 6 do 8 %. Osim kralježnjaka, zatvoreni tip cirkulacije nalazi se kod *Annelida* i *Mollusca*. Izlazak krvi iz takvog sustava vezan je za patološka stanja (krvarenje). Cirkulacijski sustav kralježnjaka razvijen je s obzirom na tip disanja odnosno način oksigeniranja krvi. Među kralježnjacima razlikuju se vrste koje dišu škrgama i vrste s plućnim disanjem (ptice i sisavci).

Opskrba organizma ribe kisikom proizlazi iz načina disanja. Izmjena plinova u riba odvija se različitim organima, odnosno nije ovisna o samo jednom organskom sustavu. Osim škržnog disanja, u riba su utvrđeni crijevno disanje i kožno disanje. Određeni dijelovi stijenke crijeva u riba imaju funkciju apsorpcije hranjivih tvari, dok su drugi dijelovi tanje stijenke koja sadrži gustu mrežu krvnih kapilara i služe izmjeni plinova. Zrak koji pro-

lazi kroz crijevo predaje kisik u krv i preuzima ugljikov dioksid iz krvi. Gutanje zraka i crijevno disanje odvijaju se u okolnostima u kojima škržno disanje nije dovoljno za primjerenu oksigenaciju tkiva. Dopuna škržnog disanja crijevnim disanjem uočena je u riba u vodi povišene temperature pri kojoj je smanjen koeficijent otapanja kisika. Kožno disanje uočeno je u riba i amfibija. Eksperimentalnim isključivanjem škržnog disanja, kožno disanje može osigurati visoku oksigeniranost organizma (80 %). Kožno disanje osigurava preživljavanje amfibija i nakon uklanjanja pluća, budući da je površina kože značajno veća u odnosu na površinu pluća. Kada se amfibija s uklonjenim plućima uroni u ulje, dolazi do ugibanja životinje. U čovjeka je površina pluća (respiracijske membrane) znatno veća od površine kože, pa se kožnim disanjem ne može osigurati preživljavanje. Od ukupne izmjene plinova kod čovjeka svega 1 % otpada na kožno disanje.

Cirkulacijski aparat u riba je zatvorenog tipa. Srce ima oblik cijevi raščlanjene u četiri odsječka i zatvoreno je u perikardu (slika 3). U prvi odsječak (*sinus venosus*) ulijevaju se vene i srcem prolazi isključivo venska krv. Sljedeći odsječak je *atrium*, a iz njega krv odlazi u *ventriculus* koji pod visokim tlakom izbacuje krv u *bulbus arteriosus (cordis)*. Iz srca krv odlazi u aortu i njom dalje u škržni aparat gdje se oksigenira. Oksigenirana krv odlazi iz škržnog aparata, pod niskim tlakom, po cijelom



Slika 3. Shema zatvorenog cirkulacijskog sustava u ribe.

organizmu. U ovako organiziranom krvotoku, u jednom krugu svojeg puta, krv prolazi kroz srce jedanput. Kod riba dvodihalica (engl. *air-breathing fishes*), pored škržnog aparata razvijeno je i plućno disanje. Ono se aktivira kada škržni aparat nije u mogućnosti osigurati primjerenu oksigenaciju krvi. Oksigenirana krv iz pluća (engl. *air-breathing organ*) odlazi u sistemsku cirkulaciju i ondje se miješa s venoznom krvi⁵⁻⁷.

Oblik i funkcija srca u gmazova se vrlo razlikuju. Cirkulacijski sustav ovih životinja funkcionira pod niskim tlakom. U kornjača, nekih krokodila i većine zmija nalazi se srce izgrađeno od dvije pretkomore i jedne komore. Iz komore izlaze dvije aorte (lijeva i desna) kojima krv odlazi u veliki optok, te plućna arterija kojom krv odlazi u pluća. Oksigenirana krv iz pluća vraća se u lijevu pretkomoru, dok desna pretkomora prima neoksigeniranu krv iz organizma. Obje pretkomore otvaraju se u jedinstvenu komoru u kojoj se miješaju oksigenirana i neoksigenirana krv.

Nadalje, u krokodila postoji mehanizam zatvaranja početnog dijela plućne arterije i isključivanja pluća iz cirkulacije, što je vezano za periode u kojima životinja ne diše. Organizam gmazova dobro podnosi produljene periode apneje i posljedično tome acidozu, pri kojoj razina serumskog laktata prelazi 20 mmol/L. Frekvencija rada srca ovih hladnokrv-

nih životinja direktno je ovisna o temperaturi okoliša u kojem se životinja nalazi. Pri temperaturi 10 °C frekvencija rada srca krokodila je od 1 do 8, dok pri temperaturi 18 °C iznosi od 15 do 20 sistola u minuti. Za razliku od sisavaca i ptica, u kojih je građa srca principijelno jednaka, organizmi gmazova se prilagođavaju temperaturi okoliša smanjivanjem frekvencije rada srca, odnosno cirkulacijski sustav nema funkciju održavanja temperature tijela stalnom. U sisavaca i ptica cirkulacijski sustav, između ostalih funkcija, ima važnu ulogu u održavanju stalne tjelesne temperature⁵⁻⁷.

Izjava o sukobu interesa: Autori izjavljuju da ne postoji sukob interesa.

LITERATURA

1. Križan Z, Bačić V. Opća anatomija. Zagreb: Školska knjiga, 1982.
2. Medicinska enciklopedija. Zagreb: Jugoslavenski leksikografski zavod, 1967.
3. Guyton AC, Hall JE. Medicinska fiziologija. Zagreb: Medicinska naklada, 2012.
4. Koštojanc HS. Osnovi uporedne fiziologije. Beograd: Naučna knjiga, 1949.
5. Ramsay JA. Pristup fiziologiji nižih životinja. Zagreb: Školska knjiga, 1973.
6. Farrell AP. Circulation in Vertebrates. Encyclopedia of life sciences. London: Nature Publishing Group, 2001.
7. Junker R, Scherer S. Evolucija ili stvaranje. Beograd: Preporod, 2002.