

## Oběhová soustava

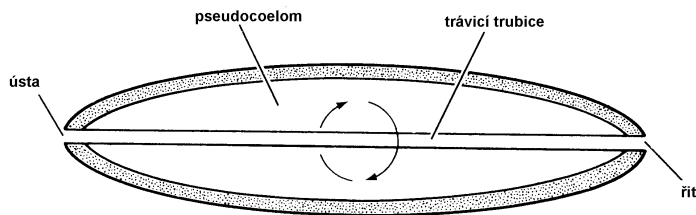
Na předchozí dvě soustavy navazuje topograficky i funkčně oběhová soustava, jejíž hlavním účelem je transport živin získaných trávením po celém těle živočicha a distribuce plynů (přívod kyslíku do tkání a odvod kysličníku uhličitého zpět k dýchacím orgánům). Na oběhovou soustavu naopak navazuje soustava vylučovací, protože tekutiny oběhové soustavy sbírají a transportují produkty metabolismu k vylučovacím orgánům. Vedle toho však oběhový systém rozvádí po těle živočicha také produkty žláz s vnitřní sekrecí. Všechny tyto transportované látky se v tekutině oběhového systému váží buď na jiné rozpustné sloučeniny nebo na volné buňky, např. krevní.

Speciální oběhová soustava chybí u jednobuněčných živočichů, protože sama jejich cytoplasma je tekutá, takže slouží jako medium, kterým živiny a metabolické zplodiny mohou difundovat z místa na místo.

U mnohobuněčných živočichů v nejjednodušším případě speciální oběhová soustava rovněž chybí a zmíněné funkce zajišťuje voda přijímaná z okolního vodního prostředí. Tak je tomu v případě žahavců a ploštěnců, jejichž **gastrovaskulární soustava** (viz výše, kap. Trávicí soustava) zajišťuje kromě trávení i rozvod živin a transport nestrávitelných zbytků mimo tělo. Ale již v tomto, a ve všech evolučně pokročilejších případech, se jako terminální součást oběhového systému uplatňuje tekutina v mezibuněčných prostorech, která zajišťuje transport na buněčné úrovni.

gastro-  
vaskulární  
soustava

pseudo-  
coelom



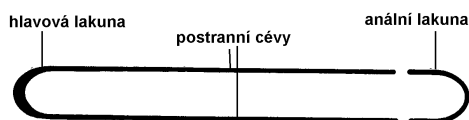
Obr. 206 Schematický podélný řez živočicha s pseudocelomovou tělní dutinou. Podle Brusca a Brusca (1990).

stěny, které vznikají také prostými lokomočními pohyby. Tekutina je tudíž v přímém kontaktu se všemi tělními orgány. Musíme však mít na paměti, že pseudocoelom nemusí být z hlediska oběhové soustavy evolučním mezistadiem při vzniku uzavřené cévní soustavy, protože je to vlastně raná embryonální struktura, která se zakládá u všech mnohobuněčných živočichů a zde přetrvává do dospělosti v důsledku adaptace ke speciálnímu (např. endoparazitickému) způsobu života. K podpoře tohoto pohledu slouží skutečnost, že v jiných znacích (tedy těch, které jsou plně vyvinuty) jsou tyto živočichové na poměrně vysoké evoluční úrovni (mají např. průchozí a funkčně diferencovanou trávicí soustavu; kontrast mezi dobře diferencovanou trávicí soustavou a primitivním oběhovým systémem v podobě pseudocoelomu vynikne, jestliže si uvědomíme úzkou korelaci mezi trávicí soustavou a oběhovou soustavou, doloženou např. situací u pásnic). Prosté difusi látek tekutinou pseudocelomu napomáhá i nepatrná velikost těchto živočichů. To platí i o primitivních formách s coelomovou tělní dutinou, bez diferencované oběhové soustavy.

Se složitější strukturou těla, doprovázenou především vznikem coelomu a jeho členěním, se objevuje tendence kanalizovat tekutinu oběhové soustavy do cév tak, aby ji mohly rychle a cíleně převádět na delší vzdálenosti a přes mesenteria, tedy coelomové přepážky (např. odkysličenou přímo ke specializovaným dýchacím orgánům). Vzniká tak **uzavřená oběhová soustava**, ve které kluje **krev**, tedy tekutina specializovaná výlučně pro účely transportu živin a odvod metabolických produktů. V tomto případě je již krev oddělena od tekutiny mezibuněčných prostorů jednobuněčnými stěnami drobných cév, tzv. kapilár. Tekutina mezibuněčných prostorů je součástí coelomové tekutiny, a v případě uzavřené cévní soustavy se krev a coelomová tekutina mohou svým složením značně lišit.

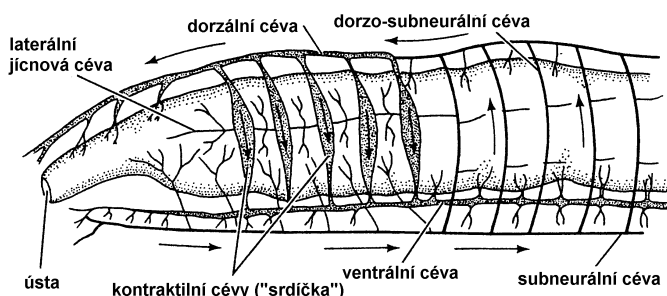
uzavřená  
oběhová  
soustava

Komplikovanějším typem – i když ještě ne speciálně vytvořené oběhové soustavy – je volná cirkulace tekutin v **pseudocoelomu** (viz str. 14, 15), který nemá žádnou výstelku a dělicí přepážky, takže tekutina koluje ve všech tělních dutinách mimo trávicí trubici (např. u hlístů). Pohyb tekutiny je vzbuzován kontrakcemi svalů tělní



Obr. 207 Jednoduchý uzavřený oběhový systém pásnic. Podle Hymana (1951).

Toto jednoduché schema může být do určité míry komplikováno, např. zmnožením postranních cév a jejich vzájemným příčným propojením, nebo cévním zásobením některých orgánů. Tato soustava nemá ještě diferencované srdce, proudění je vyvoláváno peristaltickými pohyby stěn cév a v důsledku toho může krev v cévách proudit střídavě jedním či druhým směrem. Není tedy ještě ustáleno jednosměrné proudění. Krev je bezbarvá tekutina, obsahující pigmentová tělíska (alespoň v některých může být pigmentem hemoglobin). Stojí zato připomenout, že tento nejjednodušší typ uzavřené oběhové soustavy se vyvinul u skupiny, kde je na nejjednodušším stupni vyvinuta průchozí trávicí soustava (viz str. 105), což naznačuje úzkou korelaci mezi dosaženým stupněm vývoje trávicí soustavy a oběhové soustavy.



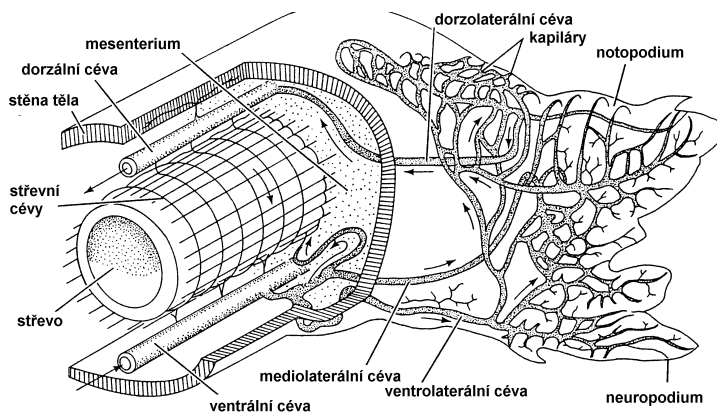
Obr. 208 Oběhová soustava v přední části těla žížaly a její topografický vztah k trávicí trubici. Šipky znázorňují směr proudění krve. Podle Edwardse a Loftyho (1972), z Brusca a Brusca (1990).

(směrem k hlavovému konci) a ventrální cévy, kterou proudí dozadu. Obě jsou navzájem propojeny přední a zadní cévní pletení (což funkčně i topograficky poněkud připomíná lakuny u pásnic) a spojkami, které procházejí v mesenteriiích. Zvláštní cévní pleteň se vytváří i na povrchu trávicí trubice, přičemž je zvláště kumulována na povrchu svalnatého hltanu; mimoto je cévní pleteň kumulována i v oblasti mozkového ganglia. Pohyb krve v této soustavě zajišťují kontraktilní úseky cév, přičemž kontrakce jsou vyvolávány svaly, které jsou buď na povrchu cév nebo uvnitř jejich stěn.

Bylo již řečeno, že od tohoto výchozího a kompletního schématu mohou nastat četné odchylky, které souvisejí především s heteronomií, zánikem parapodií, a porušením coelomových sept. Mohou rovněž nastat případy, že v okolí žaludku (pokud je dostatečně diferencován od zbývajících částí trávicí trubice) se krev rozlévá do prostoru označovaného jako **střevní sinus**, takže krev omývá přímo jeho stěny. Někdy jsou výběžky oběhového systému do dorzálních větví parapodií, přeměněných

Nejprimitivnější typ uzavřené oběhové soustavy lze pozorovat u pásnic (Nemertini). Skládá se z rozsáhlejších tenkostěnných prostor, zvaných lakuny (**lacunae**), které jsou umístěny na předním a zadním konci těla (v nejjednodušším případě se jedná o hlavovou a anální lakunu), a navzájem spojeny postranními cévami. Lakuny jsou odškrcenými částmi coelomu.

Proto složitější typy oběhové soustavy lze nalézt u živočichů s pokročilou funkční diferenciací trávicí soustavy. V případě kroužkovic k tomu již přistupuje také seriálně členěný coelom a u mnohých rovněž speciální dýchací orgány. Výchozím typem je samozřejmě homonomní segmentace a skutečnost, že dýchací orgány jsou na všech nebo alespoň na většině parapodií. Tento cévní oběh se skládá z dorzální cévy, kterou proudí okysličená krev z dorzálních větví parapodií dopředu



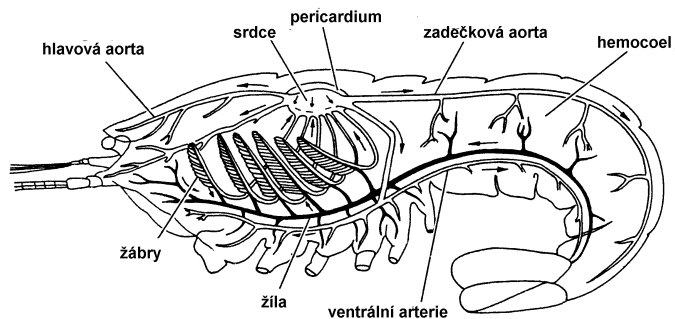
Obr. 209 Oběhový systém parapodia mnohoštětinatce a jeho vztah k hlavnímu oběhovému systému. Šipky znázorňují směr proudění krve. Podle Brusca a Brusca (1990).

v žábry, slepé a směr proudění se v nich periodicky mění. Nicméně v hlavních cévách je směr proudění stálý, což je často funkčně pojištěno chlopněmi či záklopkami, které znemožňují zpětný tok krve.

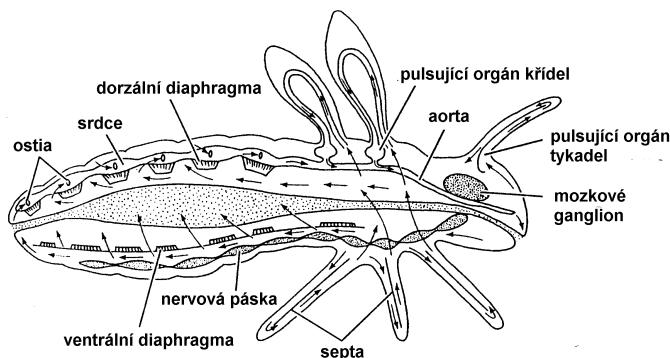
V uzavřené cévní soustavě je krev uváděna do pohybu peristaltickými kontrakcemi cévních stěn. Některé úseky cév mohou být k této funkci specializovány tím způsobem, že na jejich povrchu jsou okružní svalová vlákna. Jestliže jsou tyto úseky cév výrazně funkčně a morfoloogicky diferencovány od ostatních cév, nazývají se **srdce**. Srdce funguje jako pumpa, která pod určitým tlakem vhání krev do oběhového systému. V nejjednodušších případech má ještě podobu jednoduché trubice, pouze na stěnách zesílené specializovanými svaly. Ve složitějších případech je to však již skutečná pumpa, jejíž vnitřní prostor je členěn systémem záklopek do menších komor. Inervace je dvojitá: buď lokální (zajišťovaná přímo svalovinou srdce; např. u měkkýšů a obratlovců) nebo motorická (přicházející z nervové soustavy; např. u členovců).

U členovců je však uzavřená cévní soustava jen částečně tvořena cévami a v periferních oblastech těla se druhotně mění na otevřenou, což souvisí s redukcí přepážek mezi jednotlivými oddíly coelomu. Cévy jsou tedy na svých distálních koncích otevřené. V takovém případě má

tekutina vlastnosti jak krve, tak i coelomové tekutiny a nazývá se proto **hemolymfa**. Části těla, kde hemolymfa proudí volně se souborně nazývají **hemocoel**. V souvislosti se vznikem pevného krunýře přestaly pohyby těla spojené s lokomocí působit jako hnací síla vyvolávající proud krve v oběhovém systému a to byl nepochybně důvod ke vzniku poměrně velkého srdce. Okysličená krev je tedy vypuzována ze srdce umístěného na dorzální straně těla (u klepítkačů až v zadečku) nejen dopředu do hlavové části, ale i dozadu do hemocoelu, kde volně omývá tělní orgány. Z hemocoelu je odkysličená krev sbírána ventrální cévou do žaber, posléze do **perikardiálního sinu** ve kterém je srdce uloženo, a odtud do srdce drobnými otvory (zvanými **ostie**) v srdeční stěně. Proudění krve je vyvoláno nejen činností srdce, ale i podtlakem v perikardiálním sinu, který periodicky vzniká v důsledku měnící se velikosti srdce při jeho kontrakcích. Principiálně stejný typ oběhové soustavy má hmyz, kde srdce probíhá pod dor-



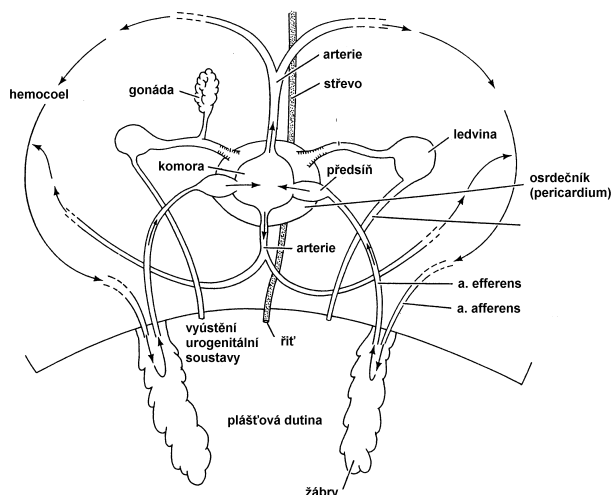
Obr. 210 Schema oběhové soustavy s hemocoelem (korýš). Odkysličená krev je znázorněna černou barvou, šipky znázorňují směr proudění krve. Podle Brusca a Brusca (1990).



Obr. 211 Schema oběhové soustavy s hemocoelem (hmyz). Šipky znázorňují směr proudění hemolymfy. Tečkovaně střevo a nervová soustava. Podle Wigglesworthe (1965), z Brusca a Brusca (1990).

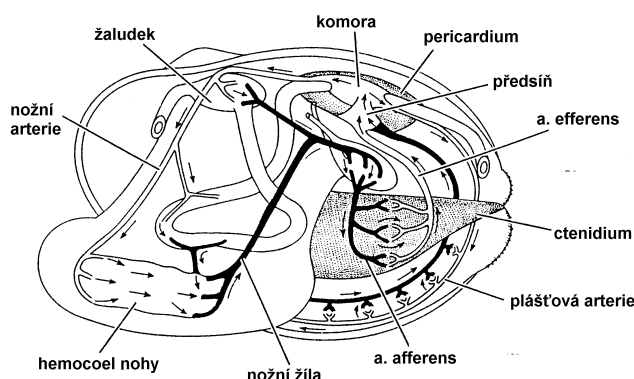
zálním povrchem zadečku jeho předními devíti segmenty a je uloženo v perikardiálním sinu; po stranách se k němu připojují tzv. **křídlaté svaly**, které napomáhají pohybu srdečních kontrakcí. Kromě srdce se však u hmyzu vytvořily na cévách při bázi křídel a dlouhých končetinových přívěsků zvláštní pulsující orgány, které umožňují pohyb hemolymfy v těchto distálních částech těla. Hemocoel je u hmyzu rozčleněn horizontálními blanitými přepážkami (diaphragmy) na tři oddíly: dorzální (perikardiální sinus), střední (periviscerální sinus) a ventrální (perineurální sinus). V končetinách jsou vyvinuta podélná septa, která umožňují cirkulaci hemolymfy až do terminálních částí.

Není bez zajímavosti, že u členovců je typ oběhové soustavy v přímé korelaci s velikostí těla: u drobných forem může být zcela redukována, u větších je tvořena z velké části cévním systémem, který vyžaduje výkonné srdce; hemocoel je v těchto případech omezen pouze na malý prostor v bezprostředním okolí tělních orgánů.

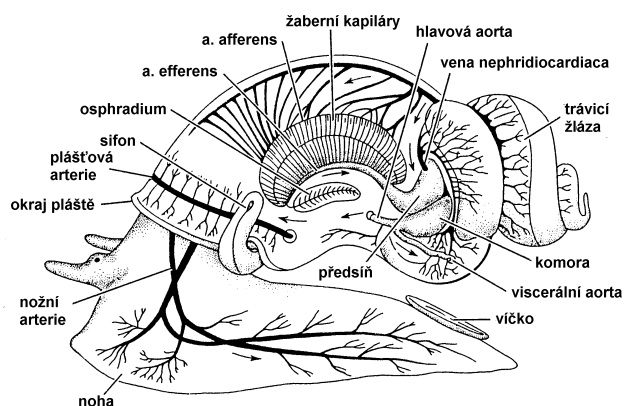


Obr. 212 Schema oběhového systému měkkýšů. Srdeční předsně se vytvořily v souvislosti s párem ktenidií. Podle Brusca a Brusca (1990).

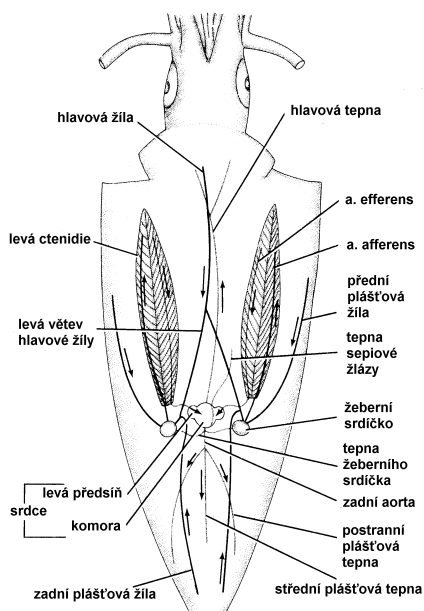
Zhruba stejnou oběhovou soustavu (tedy srdce napojené na cévní soustavu, která se otevírá do hemocoelu) mají i měkkýši. Poměrně dokonalou stavbu má srdce, které se skládá z páru **předsní** (*atria*, sing. **atrium**) a nepárové **komory** (*ventriculus*); srdce je uloženo v **perikardiální komoře**. Toto vnitřní členění vzniklo jako zařízení k separaci okysličené krve od odkysličené. Do předsní je přiváděna okysličená hemolymfa z ktenidií (**arteriae efferentes**), odkud přechází do komory. Odtud je pumpována do široké a dopředu směřující **arteria anterior** (resp. **aorta cephalica**), která se postupně větví a nako-



Obr. 213 Oběhový systém mlžů. Odkysličená krev znázorněna černě. Podle Pearse a kol. (1987), z Brusca a Brusca (1990).



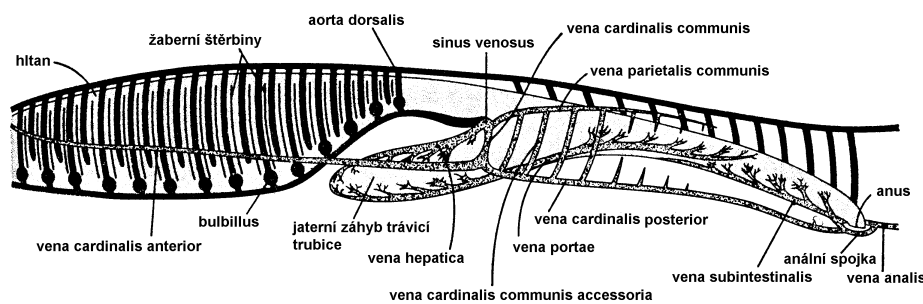
Obr. 214 Oběhový systém plžů. Odkysličená krev znázorněna černě. Podle Coxe, z Brusca a Brusca (1990).



nec otevírá do hemocoelu. Odtud se sbírá do přívodných ktenidiálních cév (**arteriae afferentes**). Ktenidiální cévy probíhají v ose ktenidií. U hlavonožců je oběhová soustava druhotně zcela uzavřena, takže ji lze označit na uzavřený cévní systém tvořený specializovanými cévami, schopnými vést pouze okysličenou nebo odkysličenou krev; v prvním případě se nazývají **tepny** (*arteriae*), ve druhém **žíly** (*venae*). Speciálním orgánem oběhové soustavy hlavonožců jsou **branchiální srdíčka**, která kompenzují nízký tlak v žilách před jejich vstupem do žaber.

Obr. 215 Oběhový systém hlavonožců. Odkysličená krev znázorněna černě. Podle Brusca a Brusca (1990).

Zatímco u mnoha bezobratlých není speciální oběhová soustava nezbytná, protože jejich tělo je drobné a látky jsou tudíž transportovány na malou vzdálenost prostou difúzí nebo proudem tekutiny v tělní dutině v důsledku lokomočních pohybů, u obratlovců, jakožto živočichů dosa-hujících větší velikostí těla, musí být transport zajišťován speciální soustavou trubic, tedy uzavřenou cévní soustavou. V takovéto soustavě krev nikdy nepřichází do přímého kontaktu s tkáněmi. Obratlovci mají oběhovou soustavu tvořenou svalovou pumpou zvanou **srdce (cor)**, z něhož je krev tlačena systémem cév označovaných jako **tepny (arteriae\*)** až do terminálních kapilár, kde látky difundují z krve přes jejich stěny do intersticiální tkáňové tekutiny (nebo naopak) a krev se opět vrací k srdci systémem cév, které se nazývají **žíly (venae)**. Z toho je patrné, že žíly většinou vedou krev odkysličenou, tepny většinou krev okysličenou (výjimkou jsou přívodné a odvodné cévy plic). Tento jednoduchý oběh je komplikován orgány (např. játra, slinivka břišní), přes které se krev vrací do srdce a v nichž se cévy štěpí do drobných větviček a opět spojují do centrálního řečiště; vytváří se tak **vrátnicový oběh**. Takovýto uzavřený cévní oběh však ještě není vyvinut u primitivních strunatců, např. kopinatce, kde jsou sice vyvinuty v centru oběhového systému tepny i žíly, avšak na periférii těla se krev dostává do přímého kontaktu s tkáněmi a rovněž v žaberních přepážkách proudí krev volně v hemocoelu.



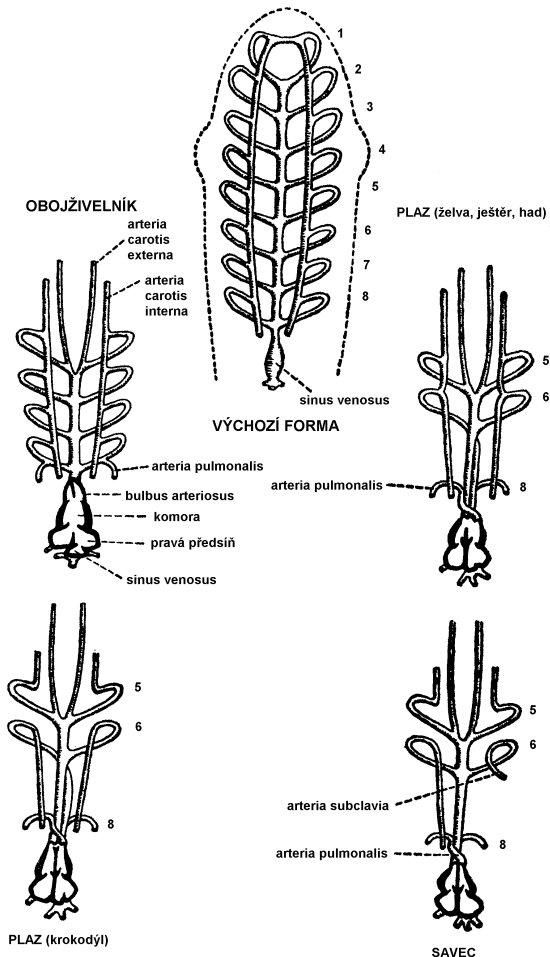
Obr. 216 Oběhový systém kopinatce. Podle Smithe (1960).

Kopinatci mají cévní soustavu, která sbírá odkysličenou krev v žilním splavu a odtud je odváděna

**ventrální aortou (aorta ventralis)** pod hltan. Zde odstupuje laterálně po obou stranách těla řada cév zvaných **žaberní tepny (arteriae branchiales)**; při odstupu každé z nich od ventrální aorty je kontraktilní úsek (**bulbillus**), kterým se krev žene do hemocoelu žaberních přepážek (kopinatec tedy nemá srdce). Krev v hemocoelu je oddělena od vnějšího vodního prostředí pouze jednovrstevným epitelem přes nějž dochází k výměně plynů. Dorzálně se krev opět dostává do cévního řečiště a ústí do dvou paralelně na každé straně těla probíhajících kořenů dorzální aorty. Tyto kořeny za hlavou splývají v jedinou dorzální aortu (**aorta dorsalis**), vedoucí okysličenou krev do těla a ocasní části. Odstupují od ní větve, které zásobují okysličenou krví jednotlivé tělní segmenty a orgány. Ve stěně střeva se do krve vlásečnic vstřebávají živiny; tyto vlásečnice se spojují v jednu nepárovou **podstřešní žílu (vena subintestinalis)**, která sleduje průběh střeva až k řitnímu otvoru, kde se k ní v prstenci okolo střeva (**anální spojka**) připojuje **ocasní žíla (vena caudalis)**. Od řitního otvoru je taktéž shromážděná krev odváděna párem žil zvaných **venae cardinales posteriores** směrem dopředu do žilní spojky zvané **vena cardinalis communis**, kterou se odvádí krev do **žilného splavu (sinus venosus)**. Do něj se vlévá rovněž **vena parietalis communis**, která přivádí odkysličenou krev z dorzální části trupu. Kromě podstřešní žíly sbírá krev ze stěn střevní sliznice i žíla, která ji odvádí do játerního výběžku střeva. Nazývá se **vena portae**. Zde krev ve vrátnicovém oběhu prostupuje játra a poté se sbírá v **játerní žílu (vena hepatica)**, která ústí rovněž do žilního splavu. V přední části těla se kořeny dorzální aorty nazývají **arteriae carotis internae**, a přední části ventrální aorty, která se také štěpí ve dvě větve, se nazývají **arteriae carotis externae**. Odkysličená krev se z hlavového konce sbírá v páru **venae cardinales anteriores**, které se spojují s vv. cardinales posteriores v již zmíněnou v. cardinalis communis a jejím prostřednictvím se vlévá do sinus venosus.

\* Název vznikl z řec. *aer* = vzduch a *térein* = obsahovati, protože při pitvě jsou tepny prázdné a zachovávají si svůj tvar; středověcí anatomové se proto domnívali, že rozvádějí po těle vzduch.

Tento systém je tedy v podstatě tvořen jednoduchým tepenným rozvodem okysličené krve ze žaber do trupu a do hlavy, zatímco odkysličená krev se shromažďuje složitějším systémem sestávajícím se (1) z předních a zadních kardinálních žil (spojujících se ve *venae cardinales communes*), (2) ze žil jaterního vrátnicového oběhu. Oba tyto systémy ústí do žilního splavu, odkud je krev vedena jedinou cévou (*aorta ventralis*) opět do žaber. Systém kardinálních žil se v evoluci obratlovců podstatně modifikoval, ale zakládá se v embryogenezi všech vyšších obratlovců, včetně savců.



Obr. 217 Schematické znázornění redukce žaberních tepen a změn ve stavbě srdce během evoluce obratlovců (dorzální pohled). Číslice označují pořadí arteriálních oblouků. Podle Bjerringa (1977) a Goodriche (1958), z Ročka (1985).

*A. carotis externa*, vznikající embryonálně z přední části *aorta ventralis*, se posunula dorzálně, takže u ryb odstupuje od odvodných žaberních arterií (což je nezbytné, protože má vést okysličenou krev), štěpí se na dvě větve a zásobuje oblast spodní čelisti.

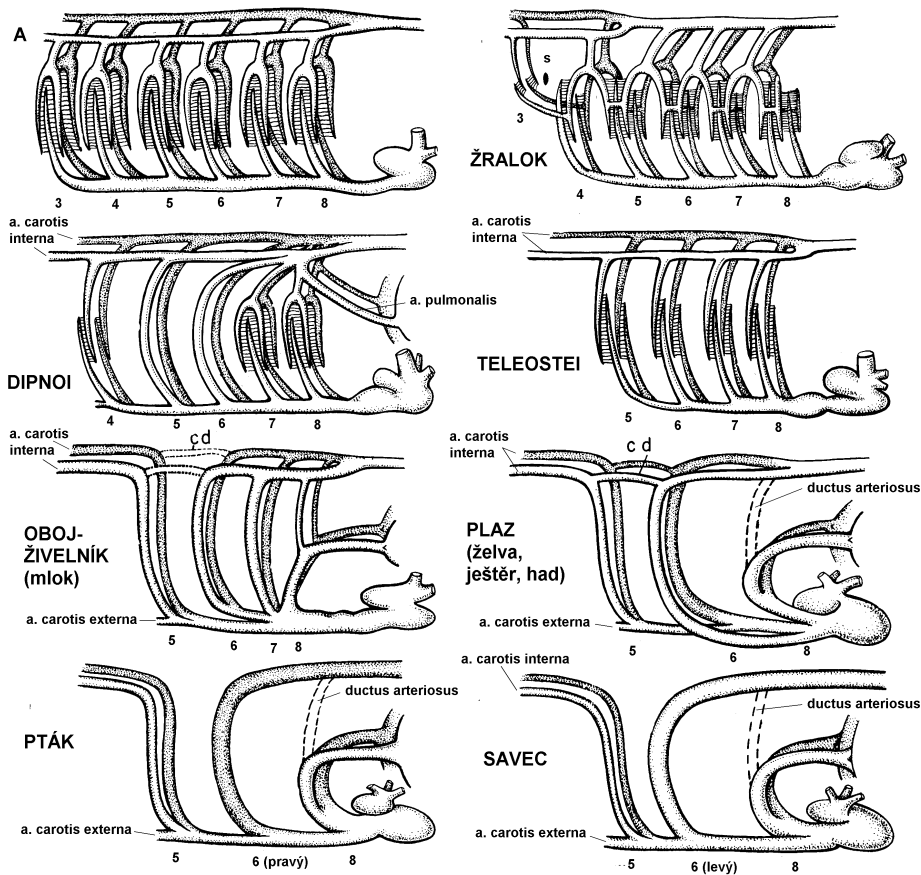
Bylo již řečeno v souvislosti s vývojem viscerokrania (viz výše, kap. Pokryv těla a opěrná soustava), že u obratlovců bez čelistí byl původní počet žaberních oblouků relativně vysoký (devět) a skládaly se z plného počtu branchiálií. Se vznikem čelistí se přední dva žaberní oblouky silně modifikovaly a jejich arteriální složka zanikla. Proto u vodních čelistnatců je maximálně šest arteriálních oblouků (např. u žraloků), ale první z těchto zachovaných oblouků (ve skutečnosti třetí) je rudimentární a rudimentární je rovněž žaberní štěrbinina, která leží za tímto arteriálním obloukem. Nazývá se **spiraculum**. U paprskoploutvých ryb došlo k redukci spirakula a v souvislosti s tím i redukci zmíněného rudimentárního prespirakulárního arteriálního oblouku.

U rybovitých obratlovců dýchajících žábry je krev vytlačována ze srdce, které je tvořeno sinusovitě zakřivenou trubicí, rozdělenou na **předsín** (**atrium**) a **komoru** (**ventriculus**). Na komoru navazuje svalnatý **conus arteriosus**, na nějž ještě může navazovat tenkostěnný **bulbus arteriosus**. Komora a conus mají stěny tvořené relativně mohutnou svalovinou, jejíž kontrakce pumpují krev do ventrální aorty. Aby se při těchto kontrakcích krev nevracela do předsíně, je mezi oběma uvnitř pohyblivá chlopeč a navíc srdce je esovitě zakřivené (předsín se dorzálně nasunula nad komoru). Z ventrální aorty odstupují po stranách **arteriae afferentes**, které vedou krev do žaber; v každém žaberním oblouku je jediná. V žábrech se větví do sítě vlásečnic, kde se krev okysličuje. U obratlovců je tedy – na rozdíl od bezlebečných – cévní oběh v žábrech zcela uzavřený. Vlásečnice s okysličenou krví se opět sdružují do mohutnějších řečišť zvaných **arteriae efferentes**, které se však sbírají ze dvou sousedních žaberních oblouků a až poté splývají v jedinou arterii, která dorzálně ústí do podélně probíhajících dvou kořenů dorzální aorty (*aorta dorsalis*). *A. afferens* a *a. efferens* spolu tvoří jeden **arteriální oblouk**. U vodních čelistnatců se z předposlední odvodné arterie žaber odštěpuje ještě **a. hypobranchialis**, která běží dozadu a zásobuje okysličenou krví oblast srdce.

žaberní oběh

arteriální oblouky žraloků a paprskoploutvých

arteriální  
oblouky  
dvojdyš-  
ných



Obr. 218 Schematické znázornění utváření arteriálních žaberních oblouků u různých skupin obratlovců při pohledu z levé strany. A reprezentuje výchozí stadium. Cd = ductus caroticus. Podle Romera a Parsonse (1977), modifikováno.

Zajímavá situace nastala poté, co někteří obratlovci začali dýchat atmosférický kyslík plicemi nebo modifikovaným plynovým měchýřem. U dvojdyšných vede do tohoto plynového měchýře fungujícího jako doplňkový dýchací orgán (vedle žaber) odbočka z odvodné arterie (a. efferens) posledního, tedy osmého arteriálního oblouku. Jinými slovy, krev vedoucí do plic je již okysličená, protože prošla žábami, a plicní dýchání tuto krev jen dodatečně obohacuje kyslíkem. Primární důležitost žaber při dýchání u rodu *Protopterus* je zdůrazněna skutečností, že je zachováno pět arteriálních oblouků, avšak

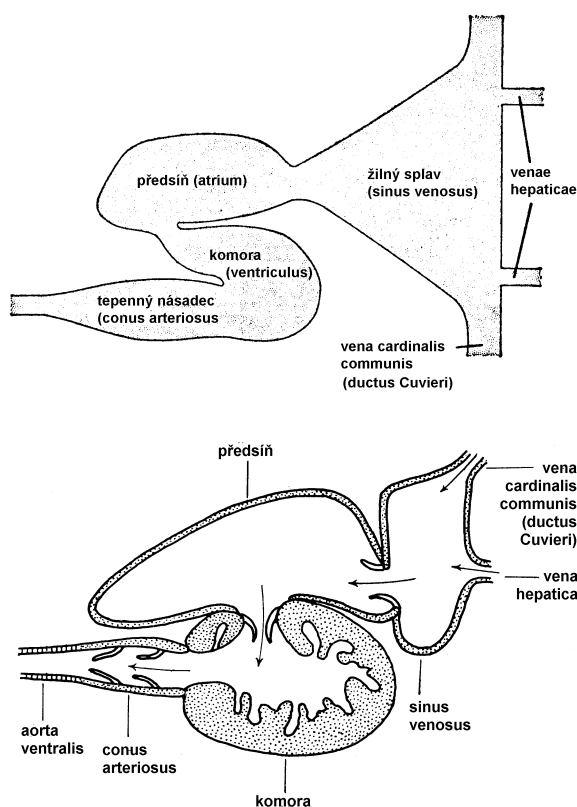
dva z nich procházejí žábami bez toho, že by se větily do sítě žaberních kapilár. U rodu *Neoceratodus* se však zachovaly jen čtyři poslední arteriální oblouky, podobně jako u pokročilých Teleostei. Tato variabilita v utváření arteriálních oblouků Dipnoi potvrzuje skutečnost, že "plicní" dýchání u nich vzniklo poměrně nedávno, až ve třetihorách.

arteriální  
oblouky  
obojživelníků

Naproti tomu u obojživelníků je redukce arteriálních oblouků konstantní a cévní zásobení plic je odlišné od dvojdyšných. Přední arteriální oblouky se zakládají jen u raných stadií larev a u dospělých mizí. Zachovává se jen dopředu běžící **a. carotis externa**, která má svůj původ v přední části aorta ventralis. U dospělých ocasatých obojživelníků jsou čtyři arteriální oblouky, které jsou nevětvené, protože se u nich už žábry nevyvíjejí. U larev a neotenických forem jsou vnější žábry cévně zásobovány periferní žaberní pletení, která vzniká jen částečně z hlavních kmenů arteriálních oblouků. U dospělých žab zanikl i v pořadí poslední arteriální oblouk a zachovává se jen jeho báze (tedy část odstupující od aorta ventralis). Redukce arteriálních oblouků v souvislosti s přechodem k dýchání atmosférického kyslíku se projevila i na redukci některých úseků kořenů dorzální aorty (mezi 5. a 6. obloukem; tento úsek se nazývá **ductus caroticus**). Příčinou byla bezpochyby potřeba zásobovat krví oblast hlavy a tak došlo k tomu, že kořeny dorzální aorty vedou krev pouze do těla, zatímco 5. arteriální oblouk se stal přívodným kmenem pro **a. carotis interna**. Část ventrální aorty, která vede krev do a. carotis externa a a. carotis interna se ještě před odštěpením 5. arteriálního oblouku nazývá **a. carotis communis**. Je nutné připomenout, že tyto deriváty původní ventrální aorty a 5. arteriálního oblouku vedou již okysličenou krev, přestože původně (u obratlovců dýchajících žábami) vedly krev odkysličenou. Ductus caroticus se v dospělosti zachovává výjimečně u některých ocasatých obojživelníků, pravidelně u červorů, a dokonce u některých plazů (želvy, ještěrky, hadi).

U všech dospělých zástupců amniot sedmý arteriální oblouk zanikl (zakládá se však v jejich embryonálním vývoji) a v důsledku toho úlohu hlavní tepny vedoucí okysličenou krev do těla převzal šestý oblouk. Báze osmého oblouku se u dospělců zachovává jako kořen **a. pulmonalis**. Jelikož jsou však plíce v embryonálním stavu nefunkční, proudí krev z báze osmého oblouku přímo ke kořeni dorzální aorty drobnou arterií, která se nazývá **ductus arteriosus** (resp. Botallioho spojka, **ductus Botalli**). Je to rudiment zbývající části osmého arteriálního oblouku; jako funkční se zachovává u dospělých ocasatých obojživelníků a červorů, u haterie a u některých želv, v ostatních případech se uzavírá při prvním nadechnutí vzduchu plicemi, protože jinak by se mísila krev odkysličená s okysličenou. Poslední výrazná redukce postihla nakonec i šestý arteriální oblouk, takže u ptáků se zachovává jen jeho pravá větev, zatímco u savců (kteří vznikli ze zcela jiné fylogenetické linie plazů) se zachovává levá větev.

arteriální  
oblouky  
u amniot



srdce  
vodních  
obratlovců

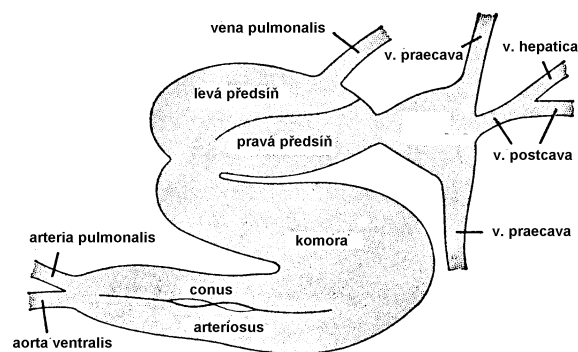
Obr. 219 Nahoře schema srdce vodních obratlovců, dole mediální řez srdcem žraloka. Na hořejším schematu je žilný splav pootočen z původně horizontální do vertikální polohy, takže se jeví jako při pohledu shora. Podle Smitha (1960) a Grodzinského (1976).

Současně s redukcí a modifikací arteriálních oblouků v důsledku přechodu od žaberního dýchání k dýchání plicemi se měnila i stavba srdce. U vodních obratlovců to je pouhá zalomená trubice, která přijímá prostřednictvím žilního splavu odkysličenou krev z celého těla, včetně hlavové části. Krev přichází do předsíně, která je (podobně jako žilný splav a celý žilný systém) tenkostěnná, aby byl krvi přitékající pouze díky podtlaku v srdci kladen co nejmenší odpor. Komora a conus arteriosus mají naproti tomu stěny tvořené mohutnými svaly, v důsledku jejichž kontrakcí je odkysličená krev pumpována do ventrální aorty a žaber. U primitivních obratlovců existovalo srdce v podobě přímé trubice, ale postupně se tato trubice ve svislé rovině esovitě zakřivila, takže předsíň se dostala značně dopředu a nad komoru. Došlo k tomu proto, aby se zaškrcením průchodu mezi předsíní a komorou zamezilo zpětnému toku krve. U ryb jsou sice ve stěnách předsíně chlopněvité výběžky (sinaurikulární chlopně mezi žilním splavem a předsíní a atrioventrikulární chlopně mezi předsíní a komorou), které usměrňují tok krve směrem do komory, a celé srdce se stahuje peristaltickými kontrakcemi (tzn. že stah začíná na jednom konci a v podobě vlny přechází na protilehlý konec), ale obojí bylo zřejmě nedostatečné.

srdce  
obojživelníků

U obratlovců dýchajících plicemi došlo k zásadní změně tohoto schematu, protože vedle odkysličené krve se do srdce dostává z plic i krev okysličená. Je přiváděna plicními žilami (**venae pulmonales**) do předsíně. Aby se předešlo míšení odkysličené krve (přiváděné přes žilní splav) a okysličené krve (přiváděné plicními žilami), začal se vnitřní prostor srdce členit přepážkami. Tyto přepážky se nejprve začaly vytvářet v předsíní, která se rozdělila na pravou předsíň (**atrium dextrum**, kam přichází odkysličená krev) a levou předsíň (**atrium sinistrum**, kam přichází z plic krev okysličená). K tomu došlo u obojživelníků; u recentních ocasatých je tato přepážka vyvinuta jen částečně, u žab (a samozřejmě u všech plazů, ptáků a savců) je předsíň rozdělena kompletně. Je však zřejmé, že u obojživelníků ještě dochází k míšení krve v komoře a proto je jejich dýchání málo efektivní (této skutečnosti se připisuje i jejich pomalý pohyb). V

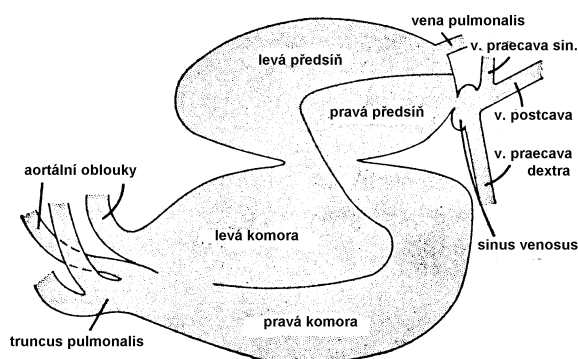




Obr. 220 Schema stavby srdce obojživelníka. Stejný pohled jako na obr. 219 nahoře. Podle Smithe (1960).

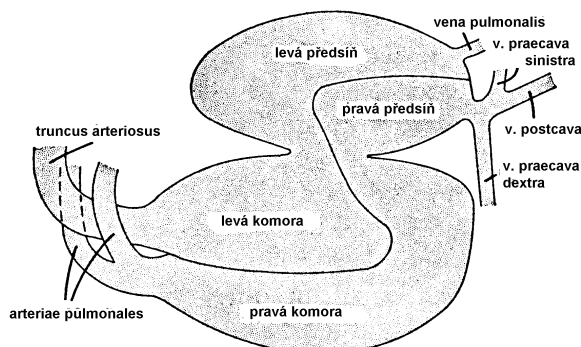
a ten se později rozdělil i navenek (v **truncus pulmonalis** a **truncus arteriosus**). A. pulmonalis se tak zcela oddělila od zbytku aorta ventralis. Lze předpokládat, že kořeny a. pulmonalis a aorta ventralis u plazů, ptáků a savců jsou homologní s conus arteriosus ryb a obojživelníků. Pokud se týče žilního splavu, zachovává si ještě svůj původní význam prostoru, kde se před vstupem do srdce shromažďuje odkysličená krev, nicméně oproti rybám již ztratil na velikosti. Lze spekulovat o jeho významu při kompenzaci tlaku okolního vodního prostředí, protože se výrazně zmenšil u suchozemských obratlovců; tuto hypotézu podporuje existence drobné cévní pletě zvané rete mirabilis u vodních savců, což je soustava přímých spojek mezi velkými arteriemi a venami, kompenzující tlak okolní vody při rychlém potápění. Sinus venosus má však kromě své mechanické funkce shromažďování krve před vstupem do srdce i význam při iniciaci srdečních kontrakcí. Tuto funkci si u ptáků a savců podržela část stěny pravé předsíně, takže se lze domnívat, že se jedná o rudimentární homologon žilního splavu.

srdce plazů



Obr. 221 Schema stavby srdce plaza. Stejný pohled jako na obr. 219 nahoře. Podle Smithe (1960).

srdce ptáků a savců



Obr. 222 Schema stavby srdce endothermního obratlovce. Stejný pohled jako na obr. 219 nahoře. Podle Smithe (1960).

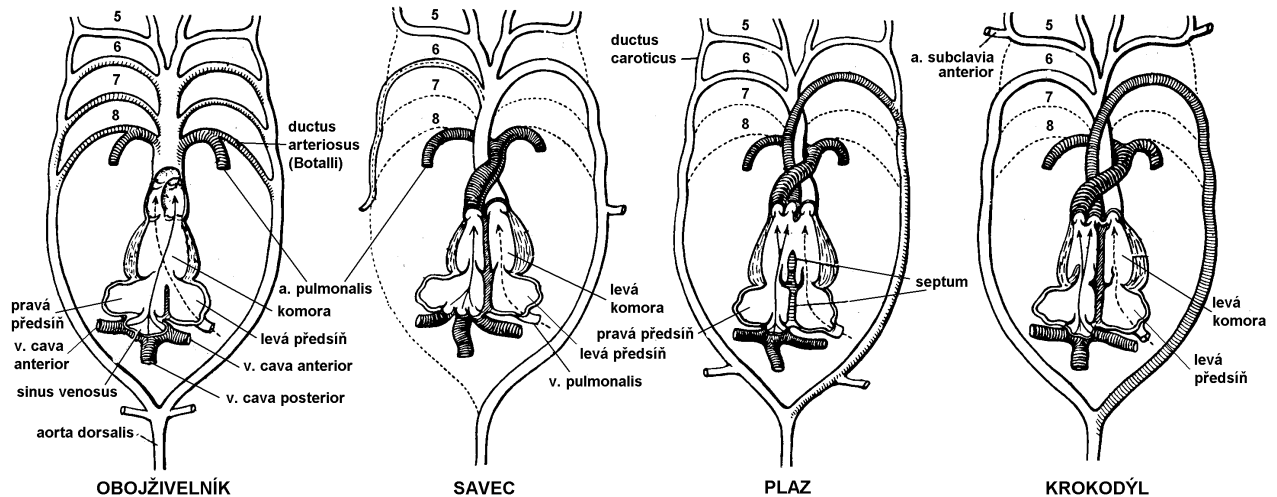
tomto ohledu je dýchání a oběhový systém obojživelníků méně dokonalejší než u ryb, protože u vodních obratlovců je do těla (a do hlavy) hnána výlučně okysličená krev, která se nikde nemísí s odkysličenou. Nicméně v srdci primitivních tetrapodů došlo ještě k jedné úpravě, k rozdělení conus arteriosus podélnou přepážkou. Zřejmě se nejedná o zařízení k oddělení okysličené a odkysličené krve (ta se již promíchala v komoře), ale spíše o nasměrování krve do a. pulmonalis na jedné straně a do ventrální aorty na straně druhé.

Celý tento proces vyústil do stadia, kdy kořeny těchto cév byly bezprostředně a navzájem samostatně napojeny na rozdělený conus arteriosus

U plazů se srdce dále zdokonalilo ve směrech, které byly naznačeny již u obojživelníků. Sinus venosus se dále redukoval, takže u plazů je reprezentován jen drobnou komůrkou před vstupem do pravé předsíně. Významným znakem je pokročilá separace komory na pravou a levou část, i když přepážka ještě není úplná. Pouze u krokodýlů je septum kompletní. Kořen ventrální aorty je rozdělen na dvě části, přičemž jak truncus pulmonalis tak levý aortální oblouk navazují na pravou komoru (aby se předešlo tomu, že by do levého oblouku a tím do těla proudila odkysličená krev z pravé komory, je u krokodýlů vyvinut systém chlopní, který komunikaci s pravou komorou blokuje a otevírá se jen při stresových situacích; krev se do levého oblouku přivádí zvláštním otvorem zvaným foramen Panizzae z kořene pravého arteriálního oblouku, v místě jejich křížení, které je již mimo srdce). Plicní arterie si naproti tomu zachovávají společný kořen (truncus pulmonalis), který navazuje na pravou komoru.

U ptáků a savců došlo oproti plazům jen k relativně malým změnám a všechny jsou v podstatě vyvrcholením trendů, které probíhaly již

u nižších tetrapodů. Nejvýznamnější z nich je kompletní oddělení levé a pravé komory, čímž se zcela oddělil oběh odkysličené a okysličené krve. Další změny souvisejí s jednostrannou redukcí 6. arteriálního oblouku (viz výše). U ptáků se redukoval na levé straně a proto truncus arteriosus přechází pouze v jediný (pravý) aortální oblouk. Protože je u nich zachován truncus pulmonalis, společný kořen obou plicních arterií, opouští obě komory pouze dvě trubice. U savců je situace obdobná, odlišuje se pouze zrcadlovým uspořádáním aortálního oblouku (zachovává se levý).



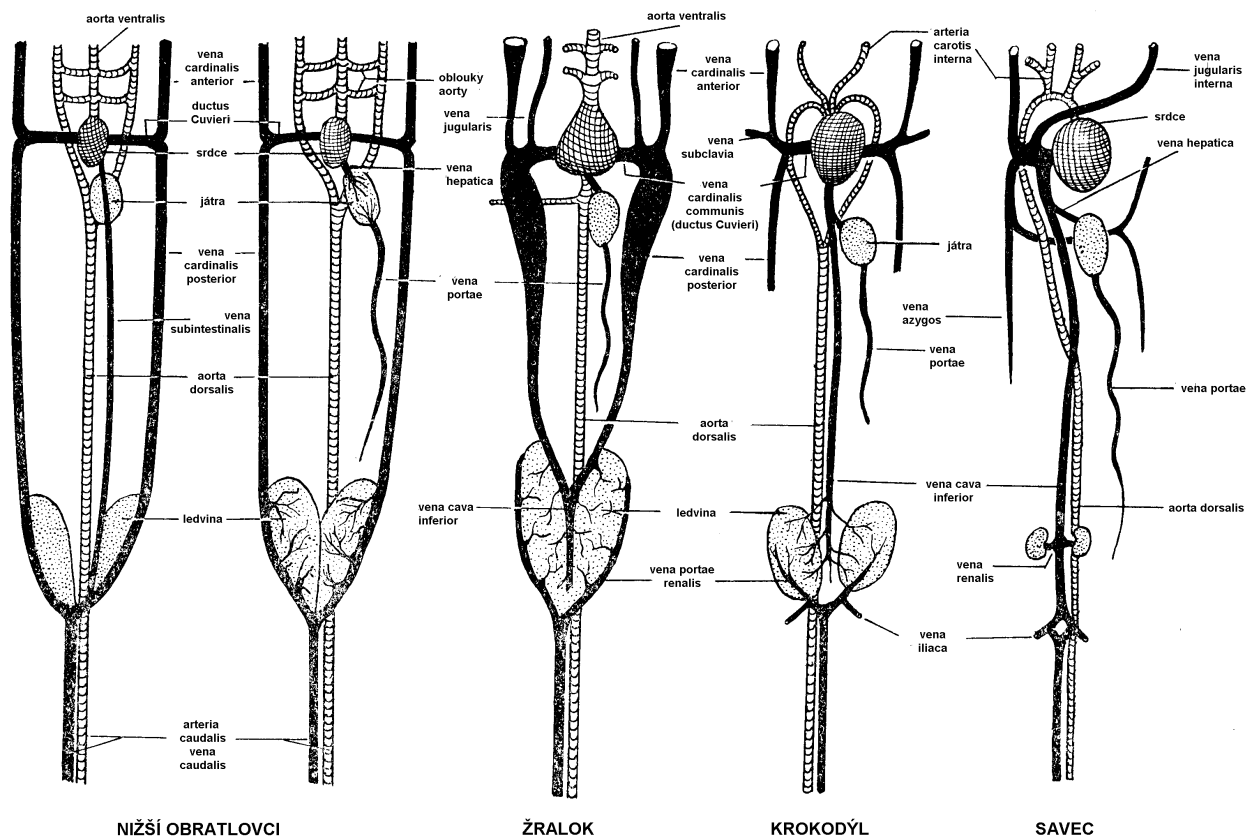
Obr. 223 Schéma průběhu odkysličené krve (plná čára) a krve okysličené (přerušovaná čára) srdcem. Pohled z ventrální strany. Podle Goodriche (1919), z Romera a Parsonse (1977).

Cévní zásobení hlavy vyplývá z modifikace předních arteriálních oblouků a předních částí kořenů dorzální aorty (viz výše). U vodních obratlovců dýchajících žábami běží kořeny dorzální aorty dopředu podél laterálních stěn mozkovny; ventrálně k nim přicházejí od žaber aa. efferentes. U obratlovců dýchajících plicemi se přední úsek této cévy nazývá **a. carotis interna**. U ryb z ní směrem k lícni oblasti a horní čelisti odstupuje **a. orbitalis** a vzápětí nato (před úrovní hypofýzy) prostupuje bází lebky do mozkovny, kde představuje hlavní cévní zásobení mozku. Uvnitř mozkovny z ní ještě odstupuje arterie zásobující oko. **A. carotis externa** se u ryb odštěpuje od a. efferens nejpřednějšího zachovaného arteriálního oblouku a směřuje ke spodní čelisti (proto se u ryb nazývá rovněž a. lingualis). U suchozemských tetrapodů jsou krkavice v zásadě zachovány jako u ryb, přičemž a. carotis interna běží dorzálně a dopředu k oblasti středního ucha a vzápětí nato vstupuje do mozkovny; předtím však z ní odstupuje velká **a. stapediales**, která zásobuje vnější části hlavy a svrchní čelisti. Je homologní s a. orbitalis ryb. U savců se tato situace ještě mírně modifikovala, protože a. carotis externa expandovala do oblasti původně zásobované a. stapediales; v důsledku toho se a. stapediales redukovala a někdy zcela zanikla. A. carotis externa zásobuje jazyk a krční oblast.

Cévní zásobení těla je zajišťováno dorzální aortou (**aorta dorsalis**), která vpředu vzniká z párových kořenů, záhy se však spojuje v jediný kmen, který běží pod páteří (nebo pod chordou, jestliže obratlová centra nejsou vyvinuta) až k ocasu, kde pokračuje jako **arteria caudalis**. Dorzální aorta vydává ventrálním směrem (1) nepárové mediální větve - **a. coeliaca**, zásobující oblast žaludku a jater, přičemž u primitivních obratlovců jich je větší počet, a **a. mesenterica**, která zásobuje stěny střeva, (2) párové ventrolaterální větve k urogenitálnímu systému, a (3) párové laterální větve do vnějších částí těla (svaly, kůže a míchu) a do končetin. Tyto posledně uvedené somatické arterie mají u primitivních obratlovců segmentální uspořádání (odstupují od dorzální aorty v myoseptech), ale postupně se navzájem propojily podélnými spojkami, případně lokálně redukovaly, takže se jejich segmentální uspořádání porušilo či zastřelo. Pokud se týče cévního zásobení končetin, je derivátem segmentálních somatických arterií odstupujících od dorzální aorty. Se vznikem končetin (ploutví a končetin suchozemských tetrapodů) jedna z těchto

cévní  
zásobení  
těla a  
končetin

původně seriálně uniformních arterií zmohutněla a získala tak funkci hlavního kmene vedoucího krev do končetiny. V případě přední končetiny je to **a. subclavia**, která odstupuje na každé straně od nepárové části dorzální aorty (u ocasatých obojživelníků), od párových kořenů dorzální aorty (žáby), od zachované pravé větve 6. arteriálního oblouku (ptáci), nebo u savců od zachované levé větve 7. arteriálního oblouku, přičemž pravá a. subclavia odstupuje od rudimentu pravé větve tohoto oblouku. U krokodýlů a. subclavia odstupuje ještě více vpředu, takže má společnou bázi s a. carotis interna. V dalším průběhu (při vstupu do končetiny) se a. subclavia nazývá **a. axillaris** (zásobuje proximální část končetiny) a dále **a. brachialis** (zásobující distální část končetiny). V zadní končetině je podobné uspořádání: proximální úsek se nazývá u savců **a. iliaca**, vybíhající mimo pletenec pánevní před kostí kyčelní; u primitivních obratlovců však vybíhá až za iliem a nazývá se proto **a. ischiadica**. V dalším průběhu se u suchozemských tetrapodů nazývá **a. femoralis** (oblast stehna), **a. poplitea** (oblast kolene) a **a. peronea**.



Obr. 224 Schema průběhu hlavních cév tělního oběhu při pohledu z ventrální strany. Tepny jsou vyznačeny šrafovaně, žíly černě. Podle Grodzinského a kol. (1976).

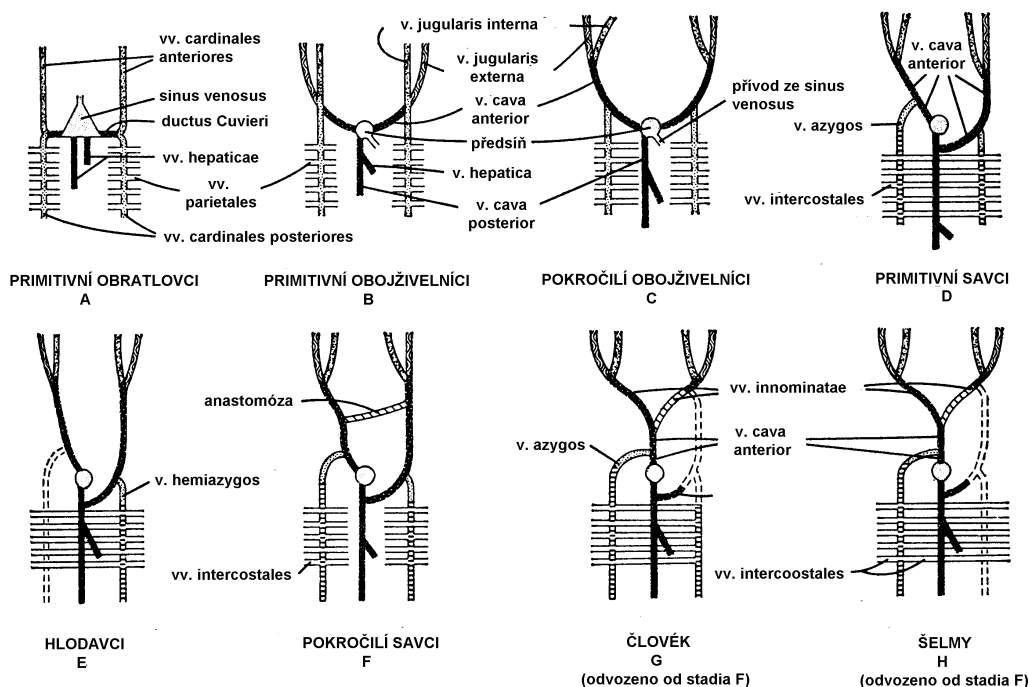
Žilní soustava odvádí ze všech uvedených oblastí odkysličenou krev do srdce (jedinou výjimkou je plicní žíla, která přivádí krev okysličenou). Lze ji rozdělit na několik částí: (1) jaterní systém, (2) systém vzniklý z primitivních venae cardinales, a (3) plicní systém.

Jaterní oběh má u všech obratlovců (a rovněž bezlebečných) stejné základní schema. Skládá se z žil, které sbírají krev ze sliznice a stěny střeva a odvádějí ji k metabolickému zpracování do jater. Krev je v této části obohacena živinami, vstřebanými střevní sliznicí. Hlavní žíla, která přináší tuto krev do jater se nazývá **vrátnice (vena portae)**. Ta se v játrech člení na drobné **venae interlobulares** a ty se rozpadají na četné jaterní sinusoidy, probíhající mezi trámci jaterních buněk. Z těch se krev sbírá do vena centralis, která probíhá v ose jaterního lalůčku. Postupným spojováním vnitrojaterního žilního systému vznikají **venae hepaticae**, které odvádějí krev k srdci, do kterého vstupují buď přes ductus Cuvieri (= venae cardinales communes) a žilní splav (u nižších obratlovců) nebo přes proximální úsek vena cava inferior.

systém  
venae  
cardinales

Hlavní objem odkysličené krve z těla (mimo vnitřní orgány) a z hlavy se sbírá do systému venae cardinales, které se u vyšších obratlovců modifikují do systému horní a dolní duté žíly (i když i u nich se v embryonálním vývoji venae cardinales zakládají). Již u bezlebečných (viz str. 123) běží ze zadní části těla po stranách dorzální aorty (tedy v prostoru nad coelomovou dutinou, těsně pod chordou) pár mohutných žil zvaných **venae cardinales posteriores**. Vznikají z prstence okolo análního otvoru (tzv. **commissura iliaca**), kam přichází **vena caudalis** z ocasní části těla a **vena subintestinalis** od střeva. Směrem dopředu zasahují na úroveň sinus venosus. Od hlavové části přichází pár podobných žil, zvaných **venae cardinales anteriores**; u bezlebečných vznikají dorzálně od hltanu perforovaného žaberními šterbinami, u embryí obratlovců laterálně od vznikajícího neurokrania. V úrovni srdce se spojují s vv. cardinales posteriores a v místě tohoto spojení vzniká krátká párová céva, která z obou stran přivádí krev do žilního splavu. Tato spojka se nazývá **v. cardinalis communis** (resp. **ductus Cuvieri**). U kruhoústých je vyvinuta pouze na pravé straně, levá vyvinuta není. Toto schema (nepočítáme-li vznik vrátnicového oběhu ledvin; viz níže) lze pozorovat u bezlebečných, chrupavčitých a u paprskoploutvých ryb. U vyšších obratlovců se však zakládá pouze v raných embryonálních stádiích, v dospělosti se modifikuje.

U vyšších obratlovců (s výjimkou savců) se v. cardinalis anterior zakládá hluboko v orbitě v krevním sinu, který sbírá odkysličenou krev z celé přední části hlavy. Poté probíhá směrem dozadu podél neurokrania až k jeho otické oblasti a dále dozadu, kde se vlévá do ductus Cuvieri. Protože ductus Cuvieri je zahrnut do přírodního kmene v. cardinalis anterior a v důsledku toho probíhá v předozadním směru, ústí do v. cardinalis anterior i **v. subclavia**, která přivádí krev z přední končetiny. U savců (a do určité míry i u ptáků a krokodýlů) zanikl sběrný systém v orbitě a vytvořil se jiný, v mozkovně. V důsledku toho zanikl i přední úsek v. cardinalis anterior. V mozkovně se krev sbírá do **v. jugularis interna**, která se v krční oblasti spojuje s **v. jugularis externa**, která sbírá krev z vnějších partií hlavy. Po vzájemném spojení se tato žíla **nazývá**

modifikace  
venae  
cardinales  
anteriores

Obr. 225 Schema znázorňující vznik vena cava anterior a proximální části vena cava posterior. Podle Smithe (1960).

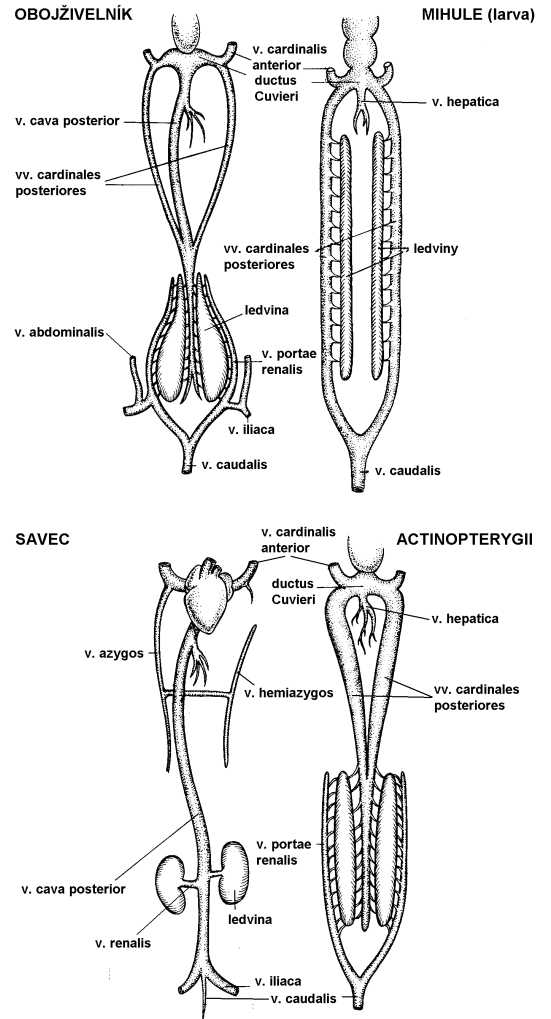
**v. jugularis communis**. K ní se připojuje v. subclavia a od tohoto ústí až po ústí do srdce se tento mohutný žilný tok nazývá **v. cava anterior**. U savců jsou tedy všechny jmenované žíly po výstupu z mozkovny homologní s vv. cardinales anteriores, s výjimkou jejich přední části, která zanikla a byla nahrazena intrakraniálním žilním systémem. Avšak u většiny savců (ale také u ptáků) terminální část tohoto systému byla před vstupem do srdce modifikována tím, že mezi oběma žilními kmeny vznikla anastomóza, která odvádí všechnu krev z levé kardinální veny do

pravé a levá v tomto úseku zanikla. Proto je u dospělého člověka vyvinuta pouze jediná vena cava superior.

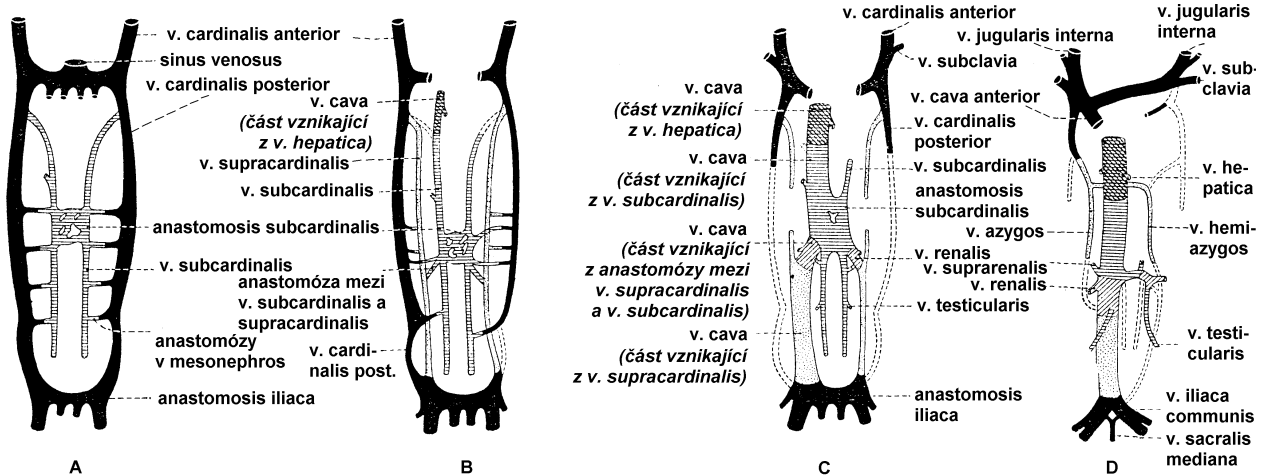
modifikace  
venae  
cardinales  
posteriores

U kruhoústých je systém v. cava posterior identický se schematem popsáným u bezlebečných. U primitivních čelistnaticů je v principu rovněž totožný, komplikovaný pouze vznikem vrátnicového oběhu ledvin. Krev z ocasu a zadní části trupu se totiž nevrací přímo do srdce, ale vv. cardinales posteriores se v blízkosti ledvin větví do sítě kapilár, které se po prostupu ledvinou sbírají do cévy, která se opět nipojuje na původní v. cardinalis posterior; tou je posléze odvedena do ductus Cuvieri a do srdce. U obojživelníků se vytváří z jedné větve odbočující z v. hepatica a zasahující až k pravé v. cardinalis posterior spojka mezi oběma cévami, takže krev nyní může proudit z pravé v. cardinalis posterior touto spojkou do v. hepatica a dále do srdce. Protože vedle toho probíhal ještě další proces, konkrétně vzájemné spojení obou cév odvádějících krev z ledvin, může krev z levé strany přecházet na pravou a zmíněnou spojkou přes v. hepatica se také dostávat přímo do srdce. U oca-satých obojživelníků se krev dostává do srdce ještě prostřednictvím vv. cardinales posteriores na obou stranách, u žab a všech vyšších obratlovců se toto spojení již přerušilo a krev proudí do srdce výhradně novou cestou, která se nazývá **v. cava posterior**. Zbytky v. cardinalis posterior se zachovávají jako velmi variabilní rudimenty zvané **v. azygos** (v případě, že se zachovávají na obou stranách, nazývá se druhá **v. hemiazygos**).

V embryogenezi pokročilých obratlovců se rekapitulují všechny významné etapy vzniku zadní



Obr. 226 Schema modifikací obou zadních kardinálních žil a vznik zadní duté žíly. Podle Romera a Parsonse (1977).



Obr. 227 Schema znázorňující embryonální vývoj zadní duté žíly z embryonálních zadních kardinálních žil u člověka. Homologické úseky jsou znázorněny stejným typem šrafování. Vv. cardinales posteriores a jejich deriváty jsou znázorněny černě. Podle McClure a Butlera, z Borovanského (1976).

duté žíly. V souvislosti se vznikem ledvin se objevily další dvě žíly, které persistují od stadia primitivních obratlovců (Chondrichthyes) až k savcům, kde se však zakládají jen v rané embryogenezi: jsou to **vv. subcardinales**, odvádějící krev z vrátnicového systému ledvin, a **vv. supracardinales**, které vytvářejí spojku mezi v. portae renalis a v. cardinalis posterior, čímž postupně vylučují ledviny z vrátnicového oběhu. Výsledkem je, že vrátnicový oběh ledvin zaniká, takže se u savců zachovává pouze v. renalis; v. portae renalis zanikla. Ze zbytků v. suprarenalis pravé strany vznikl nejdálší segment zadní duté žíly.

**Venae pulmonales** vedou okysličenou krev z plic do srdce. Chybějí samozřejmě u primitivních vodních obratlovců. U ryb dýchajících pomocí plovacího měchýře (např. bichir) se tyto žíly napojují na vv. hepaticae a okysličená krev, kterou přivádějí, se tak mísí s odkysličenou, která přichází z jater. U dvojdyšných a všech tetrapodů se však okysličená krev, kterou plicní žíly přivádějí, vlévá přímo do levé srdeční předsně a mísí se odkysličenou (pokud není vytvořeno kompletní septum) až v srdci. Definitivní rozdělení srdce u ptáků a savců tak kompletně oddělilo plicní oběh od somatického oběhu.

Součástí oběhového systému je soustava **mízních (lymfatických) cév**, která má dvě hlavní funkce. Jednak z tkání odvádí prostřednictvím **mízy (lymfy)** různé látky (zejména vysokomolekulární, které se nemohou vstřebat cestou krevních kapilár přímo do krve), jednak produkuje lymfocyty, které jsou důležitým činitelem při imunobiologických reakcích a mají tudíž velký význam pro ochranu organismu. Lymfa se svým vzhledem a složením podobá tkáňovému moku, který vyplňuje mezibuněčné prostory odkud tato tekutina přes stěny mízních kapilár do lymfatického systému difunduje. Svým vzhledem a složením se rovněž podobá krevní plasmě (až na absenci krevních bílkovin).

Na periferii tvoří tuto soustavu pleteň **mízních kapilár**, které jsou na distálním konci ukončeny slepě. Proximálně se mízní kapiláry spojují v mohutnější **mízní cévy** a ty posléze v **míz-ní kmeny**, které ústí do žil. U savců jsou na mízních cévách vyvinuty **mízní uzliny**, v nichž se míza filtruje; zde se rovněž do mízy přidávají lymfocyty, které se v mízních uzlinách množí. Na rozdíl od savců však u nižších obratlovců nejsou lymfocyty vázány výlučně na lymfatický systém. Obecně vzato systém mízních kapilár a cév není napojen na arteriální systém (jako je tomu u žil, s nimiž mají mízní cévy – zejména z hlediska jejich funkce – mnoho společného). Proud mízy je většinou pasivně vzbuzován pohyby těla a je tudíž velmi pomalý; výjimkou jsou oboživelníci, plazi a někteří ptáci, kde je proud lymfy vzbuzován činností různého počtu speciálních dvoukomorových **mízních srdíček**, což jsou krátké úseky mízních cév, jejichž stěny obsahují svalová vlákna a jsou tudíž kontraktilní. Rozšířené části mízních cév se označují jako **mízní siny** (sing. **mízní sinus**); jsou vyvinuty zejména u oboživelníků, kde zaujímají rozsáhlé podkožní prostory. Pravděpodobně to je obrana proti možnému vyschnutí.

Systém lymfatických cév je vytvořen v nejrůznějších tkáních; chybějí však v centrálním nervovém systému, játrech, chrupavce, kosti, kostní dřeni a zubech. Naopak velmi hojná lymfatická pleteň je přítomna v oblasti střevních stěn, odkud odvádí především bílkoviny a tuky. Takto obohacená lymfa se označuje jako **chylus**.

**Brzlík (thymus)** je primárně lymfocytopoetickým orgánem (tzn. dozrávají v něm lymfocyty), který se u primitivních obratlovců zakládá převážně z entodermu dorzální části 3.-6. žaberní štěrbin (obr. 341). Počet zúčastněných štěrbin je však u různých skupin obratlovců značně variabilní a např. u savců se thymus vyvíjí převážně ze 3. štěrbin (obr. 342); jeho další část se však u savců vyvíjí – na rozdíl od všech ostatních skupin obratlovců – také z invaginace ektodermu. U různých skupin obratlovců si rovněž může zachovávat buď párovou povahu nebo splývat v jediný nepárový orgán. Brzlík je nejlépe vyvinut v raných stádiích ontogeneze, po dosažení dospělosti se jeho růst zastavuje, i když si svoji funkci orgánu, který produkuje lymfocyty podržuje po celý život jedince.

Z invaginací hltanového entodermu se u savců vyvíjejí rovněž **mandle (tonsily)**, což jsou nahlučené lymfatické tkáně tvořené mízními uzlinami.

mízní  
(lymfatická)  
soustava

brzlík

mandle