Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie

Luboš Špičák

Vliv velikosti těla a teploty na funkci srdce obratlovců
Influence of body size and temperature on cardiac function in vertebrates

Bakalářská práce

Školitelka: Mgr. Zuzana Starostová Ph.D.
Konzultant: doc. Mgr. Lukáš Kratochvíl Ph.D.

Praha 2011/2012

Rád bych poděkoval své školitelce Zuzaně Starostové za její pomoc a obdivuhodnou trpělivost během psaní této práce.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 27. 8. 2012

Podpis

Obsah

Abstrakt	4
Úvod	6
Fyziologické souvislosti	7
Metabolické souvislosti	10
Termoregulační souvislosti	11
Taxonomické souvislosti	13
Třída Paryby	13
Třída Ryby	14
Třída Plazi	16
Ontogeneze plazů	17
Třída Ptáci	18
Třída Savci	19
Závěr	21
Seznam použité literatury	22

Abstrakt

Srdce, jako hlavní hnací jednotka oběhové soustavy obratlovců, zajišťuje neustálým oběhem krve množství pochodů v těle každého jedince. Tyto pochody jsou zprostředkované přenosem energie v různých podobách a chemických látek. Řada těchto dějů je naprosto nezbytná po celou dobu trvání života. Pokud metabolismus definujeme jako rychlost všech reakcí v těle organismu, pak oběhová soustava je jedním z klíčových nástrojů k jeho uskutečnění. Úroveň metabolismu vzrůstá s hodnotami dvou základních činitelů, tělesnou velikostí a tělesnou teplotou. Není to však vztah přímé úměrnosti, ale nerovnoměrný růst podmíněný mocninovým zákonem. V případě tělesné teploty je tento exponenciální růst navíc limitován rozmezím teplot, které se liší u jednotlivých organismů. Lze proto očekávat, že změny ve velikosti a teplotě těla budou mít značný dopad na vlastnosti a činnost oběhové soustavy a srdce samotného.

Metabolismus nicméně významně ovlivňují i jiné faktory, jako vlastnosti okolního prostředí. Živočichové, patřící do říše obratlovců, osídlili velmi různorodá prostředí a vyvinuli si množství přizpůsobení, které jim umožňují přežít. Tyto přizpůsobení zahrnují i značné změny ve stavbě a činnosti srdce.

Tato práce má za cíl shrnout poznatky o škálování velikosti srdce, determinantách rozdílu srdeční činnosti na velkých taxonomických škálách a zaměřit se na vztah velikosti těla, tělesné teploty a činnosti srdce.

Klíčová slova: velikost těla, teplota, rychlost srdečního tepu, tepový objem,velikost srdce, obratlovci

Abstract

Heart, as main driving unit of circulatory system of vertebrates, ensure a great number of body functions by constant circulation of blood in every individual. This body functions are provided by transposport of energy in various forms and by transport of chemical substances. Number of these body functions are absolutely necessary in each momemnt of the lifetime. If we describe metabolism as speed of all reactions in body, then circulatory system is one of the key means to reach it.

Metabolic rate increases with two basic factors, body mass and body temperature. It´s not proportional relationship, but allometric increase is conditioned by power law. In addition, this exponential relationship is limited, in case of body temperature, by temperature range specific for each living organism. It would be expected that changes in size of body and body temperature might have strong influence to quality and function of circulatory systém and heart itself.

However, metabolism is significantly influenced by some another factors like quality of adjacent surrounding. Organisms belonging to vertebrates habitated great number of various enviroments and they developed lots of adaptations to survive there. This adaptations include significant changes in cardiac architecture and heart functions.

The aim of this work is to review knowledge of scaling of heart size, determinant of diferences in cardiac function on great taxonomical range and focused on the relationship among body size, temperature of body and heart function.

Key words: body size, temperature, heart rate, stroke volume, heart size, vertebrates

Úvod

Srdce a oběhová soustava svou činností zajišťují velké množství biologických dějů v těle každého obratlovce. Zdá se, že ze všech požadavků, které určují vlastnosti srdce, je klíčovým faktorem transport plynů. Pokud je tato potřeba oběhovou soustavou zajištěna, zpravidla to znamená, že je schopna naplnit i ostatní požadavky (Schmidt-Nielsen, 1984). Velikost a činnost srdce by proto měla úzce souviset s úrovní metabolické činnosti organismu, v jejíchž hodnotách by se měla, mimo jiné, odrážet i velikostí těla, teplota těla i prostředí a způsob života daného organismu (Peters, 1983).

Každá třída obratlovců má celkem uniformní typ cirkulace (Schmidt-Nielsen, 1984). Výjimkou jsou často nejbazálnější a nejodvozenější skupiny třídy, u kterých může naléz různé přechodné typy nebo apomorfie oběhové soustavy (Gregory et al., 2004). Mezi jednotlivými třídami obratlovců jsou však značné rozdíly ve stavbě a činnosti srdce. Změny ve stavbě oběhové soustavy souvisí zejména s přechodem od primárního akvatického způsobu života k trvalému osídlení souše (Schmidt-Nielsen, 1997). Úroveň srdeční činnosti pak odráží intenzitu celkového metabolismu, který úzce souvisí s rozvojem homeotermie (Peters, 1983).

Fyziologické souvislosti

Základní strukturní jednotkou příčně pruhovaného srdečního svalu je kardiomyocyt, svalová buňka s jediným jádrem. Mezi kardiomyocyty je značná tvarová heterogenita. Rozdíly ve velikosti jednotlivých vláken však nejsou příliš výrazné, protože netvoří syncytia. Buňky se často větví a v místech kde se stýkají se sousedními vlákny, jsou spojeny specializovanými interkalárními disky. V discích jsou nepravidelně rozmístěné mezerové, které formují oblasti s nízkým elektrickým odporem, což umožňuje rychlé šíření vzruchu z vlákna na vlákno napříč celým srdcem. Celá struktura je mechanicky spojena ukotvenými strukturami, desmozomy, které tak ze srdečního svalu učiní jedinou mechanoelastickou jednotku.

Specializací srdečních svalových buněk vzniká převodní systém srdeční, jehož nejdůležitejší částí je síňový uzlík. Od jiných svalových buněk se liší neschopností kontrahovat kvůli absenci kontraktilních proteinů. Buňky síňového uzlíku koordinovanou aktivací různých iontových kanálů opakovaně a rytmicky vyvíjejí podmět ke stahu celého srdečního svalu. Vodivá vlákna tento vzruch rychle šíří napříč celým srdcem skrze mezerové spoje na kontraktilní tkáň. Kontrakce srdeční svaloviny je tedy vyvolávána a vedena samotnou srdeční tkání. Srdce obratlovců je tedy myogenického typu. Srdeční sval je schopný kontrahovat i po oddělení od zbytku těla. Srdce některých skupin bezobratlých je oproti tomu neurogenické, tzn. kontrakce srdce je podmíněna drážděním z nervového původu.

Nervová soustava obratlovců se sice neúčastní vzniku srdeční kontrakce, stimulace síňového úzlíku autonomním nervovým systémem však hraje důležitou roli v regulaci srdeční činnosti. Jedna z větví bloudivého nervu (*Nervus vagus*), obsahující parasympatická vlákna, vypouští ze svého zakončení acetylcholin, jenž ve výsledku zpomaluje srdeční činnost. Zatímco dráždění sympatickými akceleračními nervy způsobuje výlev noradrenalinu, který naopak způsobuje návýšení v tepové frekvenci i v tepovém výdeji. Farrell (1991) popisuje inhibiční vliv bloudivého nervu na srdeční činnost jako univerzální pro všechny obratlovce. Paryby však postrádají sympatickou inervaci srdce (Gregory, 2004).

Kontraktilní aparát kardiomyocytů je podobný tomu, jež nacházíme u kosterního svalstva. Navzdory vnější podobnosti těchto tkání se u srdeční svaloviny setkáváme s řadou odlišností na mikroskopické i makroskopické úrovni, které vyplívají ze specifických požadavků na činnost srdce. Kontraktilní proteiny tvoří zhruba 50 % obsahu kardiomyocytů u všech tříd obratlovců (Santer, 1985 dle Tibbits, 1996).

Kardiomyocyty obsahují velké množství mitochondrií (35-40% dle Rome and Lindstedt, 1998), jež vyplívá z nutnosti zajistit nepřetržitou funkci srdečního svalu. Tyto poměry jsou dány potřebou zajistit rovnováhu mezi kontraktilní funkcí, metabolickou úlohou a dalšími pochody nezbytnými pro buňku samotnou. Navýšení jedné složky by probíhalo na úkor ostatních, což by negativně ovlivnilo vlastnosti tkáně. Živočichové proto nejsou schopni překročit určitý obsah mitochondrií v kardiomyocytech a zvýšení činosti srdce je tak závislé na změnách ve velikosti svalu (Hickey et al., 2011).

Zásadní funkční vlastností srdečního svalu je, že každá kontrakce je neprodleně následována relaxací, během které nemůže být svalovina stimulována k další kontrakci. Tato retenční fáze (zapříčiněná činností vápenatých iontů) spolu s delším trváním akčního potenciálu zajišťuje čas potřebný k naplnění srdečních dutin krví a zabraňuje svalové křeči, která by nevyhnutelně znemožnila plynulost srdeční činnosti a životních funkcí s ní spojených (Schmidt-Nielsen, 1997; Randall et al., 2001).

U obratlovců jsou vápenaté ionty pro regulaci kontrakce uloženy v sarkoplasmatickém retikulu nebo v mezibuněčných prostorech a do buňky vstupují plasmatickou membránou. Význam sarkoplasmatického retikula a plasmatické membrány jako struktury regulující činnost srdce se různí napříč taxonomickými skupinami. Dlouhou dobu se předpokládalo, že činnost sarkoplasmatického retikula kardiomyocitu ryb má zanedbatelnou roli (Farrell, 1991), pozdější studie však naznačují, že retikulum nemá význam pouze při chladové aklimaci myokardu (Keen et al., 1994 dle Blank et al., 2003; Aho and Vornanen, 1998), ale hraje důležitou roli i při regulaci srdeční činnosti. U žab je sarkoplasmatické retikulum jen rudimentální a regulace srdeční činnosti je závislá na vápníku extracelulárního původu. Relativně pomalý průchod vápenatých iontů kanály v plasmatické membráně je, podobně jako u ryb, kompenzován větším počtem svalových vláken, která jsou mnohem menší než u dospělých savců. Tímto způsobem je zvětšen celkový povrch všech plasmatických membrán a zefektivněn vstup vápenatých iontů do kardiomyocytů (Schmidt-Nielsen, 1997). Vápenaté ionty v srdci savců jsou naopak sarkoplasmatického původu. (Randall et al., 2001).

Citlivost kontraktilních elementů srdeční svaloviny vůči cytosolické koncentraci vápenatých iontů, na rozdíl od kosterního svalstva, znatelně vzrůstá s rostoucí teplotou napříč všemi druhy obratlovců. Tato teplotní závislost se však velmi různí dle potřeb dané skupiny. Například srdce pstruha při 7 °C vykazuje srovnatelnou citlivost

ke koncentraci vápenatých iontů jako srdce savců při 37 °C. Navzdory tomu však experimentální měření u izolovaných srdcí savců a pstruhů ukazují, že příliš vysoká teplota působí jako negativní inotropní podmět (Tibbits, 1996). Ve výsledku tak se stoupající teplotou vzrůstala tepová frekvence za cenu snižující se síly vyvíjené na každý srdeční stah. Teplota silně ovlivňuje kontraktilní činnost srdečního svalu i frekvenci impulzů síňového uzlíku, příčiny rozdílů vlnových vzorů elektrokardiogramu v rámci poikilotermních skupin však nejsou příliš objasněny (Chong-bin and Ren-de, 2005). U poikilotermních obratlovců se maximální hodnota tepová frekve pohybuje kolem 120 úderů za minutu, nezávisle na velikosti těla, teplotě nebo taxonomické příslušnosti a jedinou známou výjimkou z tohoto pravidla je srdce tuňáků (Farrell, 1991).

Všichni obratlovci bez výjimky oplývají srdcem komorového typu, kde je krev čerpána stahem samotných stěn srdce. U mnohých skupin bezobratlých se oproti tomu setkáváme se srdcem peristaltickým, jehož stěny jsou nekontraktilní a pohyb tělních tekutin je vyvoláván působením vnější síly. S tímto mechanismem se však u obratlovců můžeme také setkat a to u velkých žil, ženoucích krev do srdce.

Faktory srdeční činnosti

Tepová frekvence je počet stahů srdečního svalu za jednotku času (nejčastěji za jednu minutu).

Tepový (sytolický) výdej je množství krve vypuzené ze srdce při jednom srdečním stahu.

Minutový srdeční výdej je množství krve vypuzené srdcem za jednotku času, tedy jednu minutu. Jeho hodnota je tedy dána násobkem tepové frekvence atepového výdeje.

V této práci se pojednává o klidových hodnotách, pokud není uvedeno jinak. Pokud se hovoří o změnách a regulaci těchto hodnot, hovoří se o změnách náhlých a krátkodobých, pokud není uvedeno jinak.

Metabolické souvislosti

Celkový metabolismus organismu roste alometricky s jeho zvyšující se tělesnou hmotností, což lze vyjádřit vztahem

$B=B_0M^{\alpha}$ (West et al., 1997)

kde B je celková metabolická činnost, B_0 je normalizační koeficient, M vyjadřuje hmotnost organismu a α je alometrickým škálovacím koeficientem, jehož hodnota se typicky blíží ¾. U hmotnostně závislých faktorů se hodnota koeficientu pohybuje kolem -¼ (Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1984; Savage, 2008). Tento vztah vychází z obecného předpokladu, že mnohé vlastnosti živých organismů mají souvislost s celkovou hmotností těla. Tento předpoklad o škálování lze obecně vyjádřit alometrickou rovnicí

$Y=\alpha M^{b}$ (Peters, 1983; Franz, 2012)

kde Y je predikovaná biologická vlastnost, M je hmotnost těla a b je škálovací faktor vyjadřující škálování studované vlastnosti s tělesnou hmotností.

Zvýšení celkového metabolismu nevyhnutelně vede ke zvýšení celkové spotřeby kyslíku organismem. Zároveň však se vzrůstající velikostí těla klesá rychlost metabolismu na jednotku hmotnosti. Menší organismy tak mají oproti větším příslušníkům stejné živočišné třídy za srovnatelných podmínek vyšší spotřebu kyslíku. To se samozřejmě odráží na činnosti mnohých orgánových soustav, včetně oběhového systému a srdce samotného. Měření činnosti srdce tak lze využít ke stanovení spotřeby kyslíku a vyjádření úrovně metabolismu pomocí Fickova pravidla

$\dot{V}_{O2}=f_h \times V_s \times (Ca_{O2} - Cv_{O2})$ (Fick, 1870 dle Green et al., 2005)

kde spotřeba kyslíku $\dot{V}_{O2}$ je rovna násobku tepové frekvence, tepového objemu a rozdílu obsahu kyslíku v arteriální a venózní krvi.

Některé skupiny obratlovců vyvinuly schopnost udržet si stálou teplotu těla, jež jim umožňuje dlouhodobě zvýšit jejich fyzickou aktivitu. Udržení stálé teploty těla vůči měnící se teplotě okolního prostředí však často tvoří největší podíl jejich energetické spotřeby (Peters, 1983).

Termoregulační souvislosti

Obratlovce lze rozdělit podle vztahu tělesné teploty vůči teplotě prostředí na dvě hlavní skupiny.

Poikilotermní, nebo také ektotermní, živočichové jsou takoví živočichové, jejichž tělesná teplota je přibližně stejná, jako teplota jejich okolí. Úroveň jejich metabolismu vyvolává pouze malé rozdíly mezi teplotou jejich organismu a bezprostředním okolím. Vodní prostředí, vzhledem ke své vysoké tepelné vodivosti, tyto drobné teplotní rozdíly rychle vyrovnává. Velcí suchozemští poikilotermové jsou schopní udržet si odlišnou tělesnou teplotu déle díky kombinaci behaviorální termoregulace a tepelné stability rostoucí s hmotností těla. Pokud metabolismus poikilotermních živočichů definujeme jako funkci tělesné teploty (Peters, 1983), pak pokles či nárůst teploty prostředí budou následovány změnami poikilotermního metabolismu a životními funkcemi s ním souvisejícími.

Homeotermní, nebo teké endotermní, živočichové jsou schopní udržet si stálou tělesnou teplotu nezávisle na teplotě vnějšího prostředí. Důsledkem toho je, že jejich celkový metabolismus a spotřeba kyslíku je mnohonásobně vyšší než u poikilotermních živočichů srovnatelné velikosti. Metabolismus homeotermů lze popsat jako funkci jejich tělesné velikosti a teploty (Peters, 1983). Důvodem vlivu velikosti těla je změna v poměru povrchu vůči objemu, potažmo hmotností. Menší organismy mají vůči své hmotnosti relativně větší povrch, což mimo jiné představuje větší plochu pro tepelnou výměnu. V případě, že teplota okolního prostředí opustí termoneutrální zónu homeotermního živočicha, je nutno k jeho celkovému metabolismu přičíst i energetické náklady na termoregulaci, které se projeví, mimo jiné, i zvýšenou činností srdce. Homeotermní organismy si vyvinuli řadu morfologických a behaviorálních přizpůsobení, která je tepelně izolují od vnějšího prostředí. Zvýšené energetické nároky tak nezávisí přímo na teplotních rozdílech mezi vnitřním a vnějším prostředím živočicha, ale na faktických tepelných ztrátách a ziscích organismu. Stálá teplota těla homeotermů je taxonomicky konzervativním znakem a ve většině případů je vyšší než teplota prostředí. Důvodem je větší energetická náročnost fyziologického ochlazování.

Měření v laboratorních podmínkách probíhá nejčastěji za standardizovaných podmínek. Nelze však standardizovat optimální teplotu pro všechny poikilotermní

živočichy. Srovnání s teplokrevnými obratlovci je proto často zavádějící. Přestože standardizování podmínek zkresluje výsledky měření, není jiné alternativy pro provedení srovnávacích studií (Schmidt-Nielsen, 1984).

U druhů s vysokou aktivitou, která vyplívá z jejich způsobu života nebo dokonce přímo souvisí se zachováním životních funkcí, je zabránění nadbytečných pohybů obtížná nebo dokonce nemožná. Mechanické způsoby znehybnění mohou vést ke stresování zkoumaného jedince, což velmi nepříznivě ovlivňuje výpovědní hodnotu získaných dat. Jako příklad může posloužit blokace míchy u tuňáků (Bushnell and Brill, 1991).

Taxonomické souvislosti

Kvůli značným rozdílům nejen ve stavbě a funkci srdečního svalu mezi jednotlivými třídami zde uvádím základní popis, vztahy a specifika platící v rámci každé ze tříd.

Třída Paryby

Srdce paryb sestává ze dvou sériově spojených dutin, předsíně (*Atrium*) a komory (*Ventriculus*). Krev do předsíně proudí z žilného splavu (*Sinus venosus*), rozšířené části žíly, která pomáhá udržovat nepřerušený tok krve do srdce. Krev z komory je vypuzována do tepenného násadce (*Conus arteriosus*), který je vyvinut ze srdeční svaloviny. Všechny tyto dutiny jsou kontraktilní.

Srdce je uzavřeno v pevné komoře, což může během stahu komory, systoly, vytvářet podtlak napomáhající plnění síně krví z žilného splavu. Paryby postrádají přímou sympatickou inervaci srdce. Tepový (systolický) objem je mechanicky zprostředkován perikardioperitoneálním kanálem (Gregory et al., 2004). Srdce paryb je žilné, tj. obsahuje pouze odkysličenou krev.

Ohledně velikosti a činnosti srdce nelze vyslovovat vztahy obecně platné pro celou třídu kvůli značným rozdílům ve velikosti a činnosti srdce mezi jednotlivými skupinami. Například žralok leopardí (*Triakis semifasciata*) zvýšené požadavky na spotřebu kyslíku vyrovnává spíše úpravou tepového objemu připadajícího na jednotlivé stahy srdce než změnou tepové frekvence (Lai et al. 1989). Dle podobností ve stavbě srdce lze předpokládat i ostatních druhů paryb podobnou odpověď srdeční činnosti na zvýšenou aktivitu (Emery et al. 1985 dle Lowe and Goldman, 2001; Farrell 1991; Tota and Gattuso, 1996). Toto však nemusí platit pro paryby schopné lokální endotermie, umožněné schopností zvyšovat teplotu červeného svalstva vůči okolnímu prostředí. U těchto druhů můžeme pozorovat i další konvergentní přizpůsobení na vysokou a neustávající pohybovou činnost, jako je tomu u tuňáků (Sepulveda et. al, 2007) . Některé studie naznačují, že stavba jejich srdce je více podobná srdci ptáků a savců (Lai et al. 1997).

Třída Ryby

Srdce ryb se skládá, podobně jako srdce paryb, z jedné předsíně a jedné komory a stejně jako srdce paryb je žilného typu. I do rybího srdce proudí krev z žilného splavu. Komora rybího srdce čerpá krev do rozšířené části ventrální aorty, která se nazývá *Bulbus arteriosus*. Vysoký tlak uvnitř bulbu tak přetrvává i během začátku relaxace a elastické vlastnosti bulbu zajišťují nepřetržitý tok krve ventrální aortou během diastoly. Všechny dutiny kromě *Bulbus arteriosus* jsou kontraktilní. S přechodem obratlovců na souš a dýchání vzdušného kyslíku klesá význam *Bulbus arteriousus*, potažmo *Conus arteriosus*, a u savců již není samostatnou strukturou.

Měření staršího data popisují relativní velikostí srdce vůči velikosti těla ryb jako fakticky neměnnou a tvoří 0,22 % hmotnosti těla (Crile and Quiring, 1940). Existuje však mnoho faktorů, které zabraňují vyjádření obecně platného vztahu mezi velikostí těla a vlastnostmi srdce. V srdci ryb můžeme nalézt dva typy srdeční svaloviny. Evolučně i ontogeneticky původnějším typem je houbovitá trabekulární srdeční tkáň. Druhým a odvozenějším typem je kompaktní svalovina (Tota and Gattuso, 1996). Poměrové zastoupení obou typů tkání je závislé na aktivitě daného druhu. Srdce ryb, které žijí klidným způsobem života, je tvořeno téměř výhradně trabekulární tkání. U skupin s vysokou aktivitou je trabekulární svalovina komory obalena vnější vrstvou kompaktní svalové tkáně (Kenneth and Scott, 1999).

Déle trvací fyzická aktivita se v srdeční činnosti projevuje vzrůstajícím minutovým výdejem s důrazem na zvyšující se tepový objem a méně znatelným nárůstem v tepové frekvenci. Náhlé teplotní rozdíly však vyvolávájí změny v celkové metabolické činnosti, které se na výkonu srdce projevují výraznou úpravou srdeční frekvence a jen malými změnami v tepovém výdeji (Korsmeyer et al., 1997). Stejně tak během larválního vývoje je tepová frekvence hlavním modifikátorem minutového srdečního výdeje (Farrell, 1991).

Některé práce také popisují u vybraných druhů značný nárůst hmoty srdce v souvislosti s chladovou aklimací. Zvětšení srdečního svalu částečně vyrovnává negativní inotropický účinek nízkých teplot na stah srdce. Chladná voda také zvyšuje viskozitu krve, což činí zvýšené nároky na práci srdce (Farrell, 1991). Stejně tak dlouhodobě zvýšená fyzická aktivita indukuje izometrický růst srdce u pstruhů (Farrell et al. 1990). Měření hmotnosti také komplikují spory ohledně toho, které struktury

k srdci ještě patří a které již ne (srovnání Schmidt-Nielsen, 1997 a Randall et al., 2001).

Regulace srdeční činnosti ryb je zajištěna prostřednictvím autonomního nervového systému. Význam perikardioperitoneální dutiny pro činnost srdce lze pozorovat u bazálních skupin ryb (Gregory et al., 2004).

Relativní velikost srdce tuňáků, která je mnohonásobně větší než u jiných ryb, je snad determinována geneticky nebo stimulováním zkrze hemodynamické nároky během ontogeneze, které se zdají být větší než u jiných ryb (Tibbits, 1996). U této živočišné skupiny se však setkáváme s mnoha apomorfiemi, které v třídě ryb nemají obdoby a které tuňákům umožňují vysoce aktivní způsob života.

Třída Obojživelníci

Srdce moderních obojživelníků má předsíň rozdělenou na dvě části a jednu nerozdělenou komoru. Levá síň přijímá okysličenou krev z plic, pravou síní proudí odkysličená krev z tělního oběhu. Přestože srdeční komora není rozdělena, okysličená a odkysličená krev se příliš nemísí. Podíl na tom nese spirální chlopeň v *Conus arteriosus*. Odkysličená krev opouští komoru během systoly první a jde do plicního oběhu. Krev z plic a kůže jde do těla. V proudění krve z plic lze pozorovat výkyvy způsobené zvýšením odporu pro proudění mezi nádechy. Výkyvy však nenarušují celkovou činnost srdce díky nerozdělené komoře. Plicní arterie se větví částečně do plic a částečně do kůže. Krev proudící z kůže má zvýšený obsah kyslíku a mísí se před vstupem do srdce s odkysličenou krví z ostatních tkání. Během potápění klesá průtok krve plicním oběhem a kůže se stává jediným orgánem provádějícím výměnu plynů.

Srdce obojživelníků sestává pouze z houbovité, trabekulární srdeční svaloviny (Chong-bin and Ren-de, 2005) a tvoří 0,4 až 0,5 % celkové hmotnosti těla (Altman and Dittmer, 1971 dle Schmidt-nielsen, 1984). Srdce žab je asimetrické. Jejich srdeční komora má pravou stěnu ztenčenou a levou trabekularizovanou (Solomon et al., 1999). Nižší požadavky na minutový srdeční výdej v porovnání s teplokrevnými obratlovci jsou vyrovnány nižší tepovou frekvencí. Spotřeba kyslíku je však vysoce závislá na teplotě. Elektrokardiogram ropuchy Bufo raddei ukazuje, že se vzrůstající teplotou prodlužuje P – R úsek (depolarizace síní) a zkracuje se interval Q – T (depolarizace a repolarizace komor, repolarizace síní). Tepová frekvence narůstá se zvyšující se teplotou prostředí. Zatímco za teploty 5 °C byl puls 21,69 ± 6,6 úderů za

minutu, při 20 °C stoupla hodnota tepu na 30,69 ± 11,07 úderů a při 35 °C dosáhla srdeční frekvence až 63,6 ± 15,02 (Chong-bin and Ren-de, 2005).

Třída Plazi

Srdce plazů má předsíň rozdělenou na dvě, přičemž pravá síň se stahuje o trochu dříve než levá. Srdeční komora je, s výjimkou krokodýlovitých, rozdělena jen částečně horizontálním a vertikálním septem. Okysličená a odkysličená krev se nicméně mísí jen málo a oba typy krve zůstávají oddělenější, než jak by se mohlo usuzovat pouze na základě anatomické stavby. Oddělení plicního oběhu od tělního je dobře vyvinuté.

Srdce plazů, podobně jako srdce obojživelníků, odpovídá 0,4 až 0,5 % hmotnosti těla (Altman and Dittmer, 1971 dle Schmidt-nielsen, 1984). Houbovitá tkáň srdeční komory je obklopena vrstvou kompaktní srdeční svaloviny, která tvoří 20 až 40 % hmotnosti srdeční komory (Chong-bin and Ren-de, 2005). U některých druhů ale relativní velikost srdce podléhá krátkodobým a překvapivě rozsáhlým změnám. Například u hroznýše druhu Python molurus se můžeme setkat s přechodným nárůstem hmotnosti hned několika orgánů v souvislosti s příjmem trávením kořisti. Celkový metabolismus během trávení je až čtyřicetinásobný oproti metabolismu hladového zvířete. Zejména překvapí hypertrofie srdeční komory, a to jak svým rozsahem, tak rychlostí růstu – až 40 % přírůstek během 48 hodin po pozření potravy. Nová tkáň vzniká mechanismem zvýšené exprese kontraktilních proteinů srdce. Tato hypertrofie je zároveň plně reverzibilní (Andersen et al., 2005).

S rostoucí teplotou těla se zkracuje každý vlnový interval EKG zejména na úkor klidové periody a zvyšuje se tepová frekvence. Opačná orientace T vlny elektrokardiogramu plazů ve srovnání s obojživelníky je nejspíše způsobená uvolňování vápenatých iontů do cytosolu ze sarkoplasmatického retikula na místo z extracelulárního prostoru (Chong-bin and Ren-de, 2005).

Podíl tepové frekvence na celkovém zásobení těla kyslíkem není u všech druhů plazů stejný. Navíc je proměnlivý vůči různým teplotám v rámci každého druhu. Měření tělesné teploty plazů v průběhu denní aktivity nasvědčují tomu, že teplotní optimum plazů je druhově specifické (Licht, 1965).

U mnoha druhů plazů je termoregulačním chováním silně ovlivněna i samotná činnost oběhové soustavy. Tepová frekvence vykazuje vyšší hodnoty při zahřívání než při ochlazování těla. Tento vzor tepové činnosti se nazývá srdeční hysteresis a

spolu se změnami v průtoku krve útrobami a okrajovými částmi těla udržují vnitřní tělesnou teplotu déle v rozmezí teplotního optima daného druhu. Srdeční hysteresis plazů je řízena prostaglandinem, v menší míře pak autonomním nervovým systémem (Seebacher, 2005). Tento jev se týká zejména krokodýlů a jiných druhů plazů, jejichž obživa je silně vázaná na vodní prostředí.

Ontogeneze plazů

Vyšší teplota prostředí vyvolává zvýšenou tepovou činnost jak u embryí, tak u čerstvě vylíhnuvších se mláďat. U některých druhů však můžeme pozorovat vybočení z tohoto vztahu v období předcházející líhnutí. Pokud klesne okolní teplota pod určitou mez (například u *Bassiana duppereyi* pod 20 °C), plazí embryo upadá do stavu torporu. Tento mechanismu neslouží pouze k optimalizaci energetických nákladů na vývoj, ale vede také k synchronizaci aktivity živočicha s vnějšími podmínkami. Mláďata jsou tak schopna ihned po vylíhnutí podat větší fyzický výkon, což zvyšuje jejich šance uniknout predátorům. Poměr mezi teplotou a tepem je u těchto druhů vyrovnaný v průběhu ranného vývoje a činnost srdce mláďat se do tohoto stavu navrací brzy po vylíhnutí (Radder and Shine, 2006).

Délka inkubace plazů je vymezena, stejně jako u ptáků (Ar and Tazawa, 1999), stálým celkovým počtem úderů srdce během ontogeneze. Tento počet je závislý zejména na fylogenetické příslušnosti. Z homeotermické podstaty ptáků vyplývá, že ptačí embryo se dokáže úspěšně vyvíjet a přežít pouze v úzkém teplotním rozmezí. U poikilotermních plazů však kromě druhové příslušnosti hraje důležitou úlohu i teplota prostředí. Zatímco narůstající teplota zvyšuje počet srdečních tepů za minutu, snížená teplota zvyšuje celkový počet úderů srdce během embryogeneze. Nižší teplota totiž snižuje rychlost vývoje a prodlužuje inkubační dobu. Oproti mláďatům vyvíjejícím se za vyšších teplot tak přibývají náklady na zachování životních funkcí a s tím přibývá celkový počet srdečních stahů (Du et al., 2009). Tyto zvýšené náklady se mohou odrazit na konečné velikosti a hmotnosti vylíhnuvších se mláďat (Blumberg et al., 2002).

Lze také pozorovat alometrický vztah mezi hodnotami embryonální tepové frekvence a hmotností samotného vejce. Vztah

$F_{srdce} = 93{,}5\, m_{vejce}^{\ -0{,}097}$; $r^2 = 0{,}61$

vyjadřuje, že embrya uvnitř hmotnější vajec mají pomalejší tepovou frekvenci než druhy s menšími vejci. (Du et al., 2011).

Frekvence embryonálního tepu plazů navíc vykazují velké rozdíly v závislosti na fylogenetické příslušnosti. To může být způsobeno, mimo jiné, kladením vajec v různě pokročilých fázích embryogeneze, fylogenetickými rozdíly v poměru hmotnosti vejce a dospělce a přirozenou selekcí na načasování líhnutí.
Díky exponenciálnímu charakteru vztahu mezi změnou teploty a tepové frekvence (srdeční činnost se se stoupající teplotou prostředí zvyšuje větší mírou, než jakou se snižuje při poklesu teploty), stejně jako celkovou rychlostí embryonálního vývoje, se v prostředí s kolísající teplotou zkracuje inkubační doba oproti snůškám inkubovaným za stálé teploty (Du and Shine, 2010).

Třída Ptáci

Přestože je třída ptáků nejodvozenější skupinou plazů, rozdíly v jejich metabolismu a funkci srdce jsou natolik rozsáhlé, že je nutno je popsat odděleně.
Srdce ptáků sestává ze dvou síní a dvou komor. Plicní oběh je zcela oddělen od tělního oběhu. To umožňuje, že v každém z oběhů může být výrazně rozdílný krevní tlak. V plicním oběhu je mnohem nižší odpor vůči proudění krve a tlak krve je zde několikanásobně nižší. Chlopně bránící zpětnému toku krve jsou pasivní, to znamená že se otevírají a uzavírají na základě rozdílů tlaku mezi dutinami.
Ptáci jsou homeotermními obratlovici. Udržování stálé tělesné teploty a schopnost letu vyvíjejí značné nároky na metabolismus a, mimo jiné, i na vlastnosti srdečního svalu.
Velikost srdce vůči velikosti těla napříč třídou ptáků byla zkoumána řadou autorů. Alometrické vztahy vypracované na základě těchto dat se však mohou lišit v závislosti na druhovém složení studijního materiálu.
$M_{srdce} = 0{,}0082\ M_{těla}^{0{,}91}$ (Calder, 1968)
Exponent 0,91 udává, že u druhů s nižší hmotností těla lze očekávat relativně větší srdce.
Navzdory obecnému alometrickému vztahu mezi hmotností těla a srdcem ptáků lze sledovat značné rozdíly v relativní velikosti srdce mezi jednotlivými čeleděmi. Některé skupiny ptáků tak mají menší srdce, než savci srovnatelné velikosti. Tyto rozdíly jsou způsobené zejména mírou aktivity dané skupiny (Bishop, 1996). Zatímco srdce tinam tvoří pouze 0,24 % hmotnosti jejich těla, u některých kolibříků tvoří tento podíl téměř 2 %. U nejmenších druhů ptáků je však, stejně jako u nejmenších druhů savců, tato

hypertrofie způsobená fyziologickou limitací maximální tepové frekvence (Schmidt-Nielsen, 1984).

$f_h = 155{,}8\ M_{\text{těla}}^{-0,23}$

Podobnost hodnot minutového srdečního výdeje u savců a ptáků je předpokládatelný díky podobné úrovni metabolismu v klidu. Větší srdce ptáků je kvůli hodnotám minutového srdečního výdeje kompenzováno nižší klidovou srdeční frekvencí. Poměr tepové frekvence a dýchací činnosti je však obdobný (Calder, 1968).

Ze studia maximální tepové frekvence měřené u 42 druhů ptáků byl odvozen alometrický vztah

$f_h = 488\ M_b^{-0,187 \pm 0,022}$; $r^2 = 0{,}855$ (Bishop and Buttler, 1995)

U některých druhů ptáků, zejména mezi kolibříky, se lze často setkat s výrazným pohlavním dimorfismem, kde samičky mají menší relativní velikost srdce vůči hmotnosti těla než je tomu u samců. Poměr hmotnosti srdce a létacích svalů však zůstává zachován u obou pohlaví, což podporuje teorii, že rozvoj létacích svalů závisí na zásobení oběhovou soustavou (Bishop, 1996).

Třída Savci

Stejně jako ptačí srdce je i srdce savců vlastně dvěma souběžně pracujícími pumpami (Randall, 2001). Stěny komor, obzvláště levé, jsou silnější a muskularizovanější než stěny síní. Dokonalé oddělení plicního oběhu od tělního umožňuje, aby v každém z oběhů byl jiný krevní tlak. U savců se hodnoty krevního tlaku v plicní arterii pohybují kolem 20 % hodnoty krevního tlaku v arterii. Tlaková energie související s vnitřním tlakem v oběhové soustavě přitom představuje hlavní složku práce srdce. Tělní oběh proto vyžaduje oproti plicnímu přibližně pětkrát větší práci.

Relativní poměr srdce vůči velikosti těla byla zkoumána řadou autorů.

$M_{\text{srdce}} = 0{,}00683\ M_{\text{těla}}^{0,959}$ (Bishop, 1996 dle dat Crile and Quiring, 1940)

Existují však nezanedbatelné rozdíly mezi jednotlivými taxonomickými skupinami. Alometrický vztah vyjadřující relativní velikost srdce savců se tak může v podrobnějších studiích lišit dle druhového složení studovaného materiálu. Poměr tepového objemu vůči hmotnosti srdce zůstává u savců neměnný. Pokles relativní spotřeby kyslíku vůči hmotnosti těla je u větších zvířat vyrovnáno poklesem srdeční činnosti, nikoli zmenšením srdce nebo tepového objemu. U migrujících druhů savců a ptáků však můžeme sledovat sezonní nárůst hmotnosti srdečního svalu jako

odpověď na zvýšenou fyzickou aktivitu (Hickson, 1983 dle Bishop, 1996). Stejného účinku lze docílit pravidelným cvičením u lidí i zvířat. Zvýšení hmotnosti srdce vede k přiměřenému nárůstu klidového tepového objemu. Minutový tepový výdej však zůstává ve srovnání s netrénovanými jedinci téměř nebo zcela neměnný kvůli poklesu klidové tepové frekvence způsobené zvýšenou inhibiční činností parasympatické inervace srdce (Dobson, 2003).

$f_h = 241\ M_{těla}^{-0,25}$ (Brody, 1945 dle Calder, 1968)

Tepová frekvence mnohých druhů může podléhat periodickým změnám. Tyto změny mohou souviset s cirkadiálnímy rytmy (Ishi et al., 2002) nebo například sezonními změnami v přijmu potravy (Turbill et al., 2011). Pokles srdeční činnosti je zpravidla doprovázen i poklesem v tělesné teplotě a úrovní pohybové činnosti.

Závěr

Rostoucí metabolismus úzce souvisí se spotřebou kyslíku, která přináší vyšší požadavky na minutový srdeční výdej. Zatímco srdce ryb a paryb rostoucí nároky primárně vyrovnává zvýšeným tepovým výdejem (navyšuje se množstvím krve, připadající na jeden stah srdce), u obojživelníků a plazů připadá v regulaci srdeční činnosti větší význam na zvyšování tepové frekvence. Tento trend vrcholí u homeotermních tříd obratlovců, savců a ptáků, jejichž tepový srdeční výdej je vůči velikosti srdce a vyvíjené aktivitě téměř neměnný a změny minutového srdečního výdeje jsou udávány pouze změnou tepové frekvence. (Farrell, 1991). Posun v regulaci srdeční činnosti od modulování tepového výdeje k modulování tepové frekvence provází stabilizace v poměru velikosti těla, relativní velikosti srdce a velikosti srdečního výdeje. U poikilotermních skupin obratlovců však významnou roli hraje teplota vnějšího prostředí. Zvyšující se teplota má inotropní účinek na činnost srdce. Snížení tepového objemu vede nevyhnutelně ke zvýšení tepové frekvence. U homeotermních skupin je tento efekt za běžných podmínek méně zřejmý z důvodů stálé tělesné teploty a stabilního relativního tepového objemu.

V rámci teplot fyziologicky slučitelných se životem lze vztah teploty prostředí a srdeční činnosti organismu popsat následovně: zatímco u poikilotermních obratlovců minutový srdeční výdej s rostoucí teplotou bez ustání vzrůstá, u homeotermních obratlovců minutový srdeční výdej roste s navyšujícím se rozdílem mezi spodní či horní hranicí termoneutrální zóny. Kvůli faktu, že fyziologické ochlazování je energeticky náročnější než oteplování, nárůst činnosti srdce je při překročení horní termoneutrální hranice výraznější než při opuštění termoneutrální zóny přes její spodní hranici. Vztah mezi teplotou a velikostí srdce, tepovou frekvencí a tepovým výdejem pak zůstává vázán na taxonomickou příslušnost.

Rozdíly poměrové velikosti srdce vůči tělu v rámci jednotlivých tříd lze připsat na vrub zejména způsobu života. Živočišné skupiny, které vyvíjejí dlouhodobě zvýšenou aktivitu, mají relativně větší hmotnost srdce, než druhy, které se vyznačují spíše krátkodobými fyzickými výkony nebo celkově sníženou fyzickou aktivitou.

Seznam citací

Aho E, Vornanen M (1998) Ca-ATPase aktivity nad Ca-uptake by sarcoplasmatic reticulum in fish heart: effects of thermal acclimation. J Exp Biol 201:525-532

Andersen JB, Rourke BC, Caiozzo VJ, Bennett AF, Hicks JW (2005) Postprandial cardiac hypertrophy in pythons. Nature: Vol 343 37-38

Ar R, Tazawa R (1999) Analysis of heart rate in developing bird embryos: Effects of developmental mode and mass. Comparative Biochemistry nad Physiology, Part A 124: 491-500

Bishop CM (1996) Heart mass and the maximum cardiac output of birds and mammals: implications for estimating the maximum aerobic power input of flying animals. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 352, 447-456

Bishop CM, Buttler PJ (1995) Physiological modelling of oxygen consumption in birds during flight. J Exp Biol. 198, 2153-2163

Blumberg MS, Lewis SI, Sokoloff G (2002) Incubation temperature modulates post-hatching thermoregulatory behavior in the Madagascar ground gecko, *Paroedura pictus.* J Exp Biol 205:2777-2784

Bushnell PG, Brill RW (1991) Responses of swimming skipjack (*Katsuwonus pelamis*) and yellowfin (*Thunnus albacares*) tunas to acute hypoxia and a model of their cardiorespiratory function. Physiol. Zool. 64, 787-811

Calder WA III (1968) Respiratory nad heart rates of birds at rest. Condor 1968; 70: 358-365

Crile G, Quiring DP (1940) A record of the body weight and certain organ and glandweights of 3690 animals. The Ohio Jornal of Science 15, 219-59

Dobson GP (2003) On being the right size: Heart design, mitochondrial efficiency and lifespan potential. Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology 30 590-597

Du WG, Radder RS, Sun B, Shine R (2009) Determinants of incubation period: Do reptilian embryos hatch after fix total number of heart beats? Journal of Experimental Biology 212: 1302-1306

Du WG, Warner DA, Langkilde T, Robbins T, Shine R (2010) The physiological basis of geographic variation in rates of embryonic development within a widespread lizard species. American Naturalist 176: 522-528

Du WG, Ye H, Zhao B, Pizzatto l, Ji X, et al. (2011) Patterns of interspecific Variation in the heart rates of embryonic reptiles. PLoS ONE 6(12): e29027

Farrell AP (1991) From hagfish to tuna: A perspective on Cardiovascula function. Physiol. Zoo. 64:1137-1164

Farrell AP, Johansen JA, Steffensen JF, Moyes CD, West TG, Suarez RK (1990) Effects of excercise training and coronary ablation on swimming performance, heart size and cardiac enzymes in rainbow trout, Oncorhynchus mykiss. Can. J. Zool. 68:1174-1179

Franz R, Hummel J, Kienzler E, Kolle P, Gunga H, Clauss M (2009) Allometry of visceral organs in living amniotes and its implications for sauropod dinosaurs. Proc. R. Soc. B 2009 276, 1731-1736

Green JA, White CR, Butler PJ (2005) Allometric estimation of metabolic rate from heart in penguins. Comparative Biochemistry nad Physiology, Part A 142 478-484

Gregory JA, Graham JB, Cech JJ, Dalton N, Michaels J, Lai C (2004) Pericardial a nd Pericardioperitoneal canal relationships to cardiac function in the white sturgeon (Acipenser transmontanus). Comparative Biochemistry nad Physiology, Part A 138 203-213

Hickey A, Jullig M, Aitken J, Loomes K, Hauber M, Phillips A (2011) Birds and longevity: Does flight driven aerobicity provide an oxidative sink? Ageing Reaserch Reviewes 11 (2012) 242-253

Chong-bin L, Ren-de L (2005) Electrocardiogram and heart rate in response to temperature acclimation in three representative vertebrates. Comparative Biochemistry nad Physiology, Part A 142 416-421

Ishii K, Uchino M, Kuwaraha M (2002) Diurnal fluctuations of heart rate, body temperature and locomotory aktivity in house musk shrew (Suncus murinus). Exp. Anim. 51(1), 57-62

Kenneth JR, Scott RW (1999) Effects of body size on biochemical characteristics of trabecular cardiac muscle and plasma of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Comparative Biochemistry and Physiology Part A 122 407–413

Korsmeyer KE, Lai NC, Shadwick RE, Graham JB (1997) Heart rate and stroke volume contributions to cardiac output in swimming yellowfin tuna: response to excercise and temperature. The Journal of Experimental Biology 200, 1975–1986

Lai NC, Graham JB, Lowell WR, Shabetei R (1989) Elevated pericardial pressure and cardiac output in the leopard shark *Triakis semifasciata* during exercise: the role of the pericardioperitoneal canal. J Exp Biol. 147:263-277

Lai NC, Korsmeyer S, Katz S, Holst DB, Laughlin LM, Graham JB (1997) Hemodynamics and blood properties of the shortfin mako shark (Isurus oxyrinchus). Copeia 1997:424-428

Licht P (1965) Effects of temperature on heart rates of lizards during rest ad aktivity. Physiol. Zool. 38, 129-137

Peters RH (1983) The Ecological implications of body size. Cambridge Univesity Press

Radder R, Shine R (2006) Thermally induced torpor in fullterm lizard embryos synchronizes hatching with ambient conditions. Biol. Lett. 2, 415-416

Randall D, Burggren W, French K (2001) Eckert Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations. W. H. Freeman nad Company

Rome LC, Lindstedt SL (1998) The Quest for speed: Muscles bulit for highfrequency contractions. News Physiol. Sci. 13, 261-268

Savage VM, Deeds EJ, Fontana W (2008) Sizing Up Allometric Scaling Theory. PLoS Comput Biol 4(9): e1000171

Seebacher F, Franklin CE, Reads M (2005) Diving Behaviour of a reptile (Crocodylus johnstoni) in the wild: Interactions with Heart Rate and Body temperature. Physiological and Biochemical Zoology, Vol. 78, No. 1, 1-8

Sepulveda CA, Graham JB, Bernal D (2007) Aerobic metabolic rates of swimming juvenile mako sharks, Isurus Oxyrinchus. Mar Biol 152:1087-1094

Schmidt-Nielsen K (1984) Scaling: Why is Animal Size so Important? Cambridge University Press

Schmidt-Nielsen K (1997) Animal Physiology: Adaptations and enviroment. Cambridge University Press

Solomon V, Vijays MN, Raveen Rajasingh (1999) Evolution of the ventricles. Tex. Heart Inst. J 1999; 26:168-175

Tibbits GF (1996) Towards a Molecular Explanation of the High Performance of the tuna Heart. Camp. Physiol. Vol. 113A, No. 1, 77-82

Tota B, Gattuso A (1996) Heart ventrikle pumps in teleosts and elasmobranchs: A morphodynamic approach. J Exp Zool. 275:162-171

Turbill C, Ruf T, Mang T, Arnold W (2011) Regulation of heart rate and rumen temperature in red deer: effects of season and food intake. The Journal of Experimental Biology 214, 963-970

West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997) A general model for origin of allometric scaling laws in biology. Science 276:122-126

Sekundární citace

Altman PL, Dittmer DS (1971) Respiration and Circulation. Federation of the American Society of Experimental Biologists (citováno dle Schmidt-Nielsen K (1984) Scaling: Why is Animal Size so Important? Cambridge University Press)

Brody S (1945) Bioenergetics and growth Reinhold Publ. Corp (citováno dle Schmidt-Nielsen K (1984) Scaling: Why is Animal Size so Important? Cambridge University Press)

Emery SH, Mangano S, Randazzo V (1985) Ventricle morphology in pelagic elasmobranch fishes. Comp. Biochem. Physiol. 8: 635-643 (citováno dle Lowe CG, Goldman KJ (2001) Thermal and bioenergetics of elasmobranchs: bridging the gap. Enviromental Biology of Fishes 60: 251-266)

Fick A (1870) Uber die Messung des Blutquantums in der Herzventrikeln. Sitz. Physik. Med. Ges. 2, 16 (citováno dle Green JA, White CR, Butler PJ (2005) Allometric estimation of metabolic rate from heart in penguins. Comparative Biochemistry nad Physiology, Part A 142 478-484)

Hickson RC, Galassi TM, Dougherty KA (1983) Repeated development and regression of exercise-induced cardiac hypertrophy in rats. J. Appl. Phys. 54, 794-797 (citováno dle Bishop CM (1996) Heart mass and the maximum cardiac output of birds and mammals: implications for estimating the maximum aerobic power input of flying animals. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 352, 447-456)

Keen JE, Vianzon DM, Farrell AP, Tibbits GF (1994) Effect of temperature and temperature acclimation on the ryanodine sensitivity of the trout myocardium. J. Comp. Physiol. B 164, 438-443 (citováno dle Blank JM, Morrissette JM, Landeira-Fernandez AM, Blackwell SB, Williams TD, Block BA (2003) In situ cardiac performance of Pacific bluefin tuna hearts in response to acute temperature change. The Journal of Experimental Biology 207, 881-890)

Santer RM (1985) Morphology and innervation of the fish heart. Adv. Anat. Embryol. Cell. Biol. 89:1-102 (citováno dle Tibbits GF (1996) Towards a Molecular Explanation of the High Performance of the tuna Heart. Camp. Physiol. Vol. 113A, No. 1, 77-82)