Fiziologija ronjenja morskih sisavaca

Hrelja, Kristina

Undergraduate thesis / Završni rad

2019

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:653013

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2025-03-24**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO - MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

FACULTY OF SCIENCE
BIOLOGY DEPARTMENT
ZAGREB

Fiziologija ronjenja morskih sisavaca

Diving physiology of marine mammals

SEMINARSKI RAD

Kristina Hrelja

Preddiplomski studij biologije

Mentor: Dr. Zoran Tadić

Zagreb, 2019.

Sadržaj:

1. Uvod 3
2. Sistematika 3
3. Povijest 4
4. Prilagodbe 5
4.1. Kapacitet ronjenja 5
4.2. Ponašanje 6
4.3. Spremišta kisika 7
5. Fiziološki odgovor na ronjenje 10
5.1. Mišići 11
5.2. Metabolizam 12
5.3. Toleriranje anoksičnih uvjeta 13
6. Zaključak 14
7. Popis literature 16
8. Sažetak 17
9. Summary 18
10. Prilozi 19

1. Uvod

Najstariji nalazi fosila morskih sisavaca stari su oko 50 milijuna godina, te pripadaju periodu ranog eocena. Morski sisavci evoluirali su od kopnenih predaka koji su se sekundarno vratili životu u vodi. Svaki red evoluirao je zasebno, a pretpostavlja se da su mogući razlozi ponovnog prelaska na život u vodi: bijeg od kopnenih predatora, te pristup novom izvoru hrane. Danas poznajemo oko 130 vrsta morskih sisavaca čiji život, u većoj ili manjoj mjeri, ovisi o morima i oceanima (Berta et al., 2015). Svi sisavci dišu plućima no za razliku od kopnenih, oni morski toleriraju duge periode prekida disanja što im omogućuje da zaranjaju na velike dubine u potrazi za hranom. Tu sposobnost omogućuju im prilagodbe na razini anatomije, morfologije, fiziologije i ponašanja. Vrijeme koje morski sisavci provedu ispod površine vode je s antropološkog gledišta nezamislivo. Upravo su zato privukli pažnju mnogih znanstvenika koji pokušavaju otkriti posebne prilagodbe i mehanizme koji im to omogućuju. Ovaj je rad pregled dosadašnjih saznanja o fiziološkim prilagodbama morskih sisavaca (s naglaskom na red Pinnipedia) koje povećavaju duljinu aerobnog zarona.

2. Sistematika

Skupina morskih sisavaca obuhvaća tri reda: Carnivora, Cetacea i Sirenia. Unutar skupine Zvijeri (Carnivora) to su morske vidre (npr. *Enhydra lutris*) i bijeli medvjed (*Ursus maritimus*), te pripadnici podskupine perajari (Pinnipedia) koja obuhvaća tri porodice: prave tuljane (Phocidae) , ušate tuljane (Otariidae) i morževe (Odobenidae). Zatim red Cetaceae koji se sastoji od kitova usana (Mysticeti) i kitova zubana (Odontoceti) gdje spadaju dupini (Delphinidae), pliskavice (Phocoenidae) i neki kitovi kao što su ulješura (*Physeter catodon*) i kljunasti kitovi (Ziphiidae). Nadalje, tu je i red sirene (Sirenia) koji sačinjavaju lamantini (Trichechidae) i morske krave (Dugongidae) (Berta et al., 2015).

3. Povijest

Koncept fizioloških promjena tijekom ronjenja potječe iz 1930. godine, a temelji se na ranije opaženom ponašanju morskih sisavaca. Kako bi objasnili njihovu sposobnost dugog zadržavanja daha provedeni su mnogi pokusi u kojima su životinje bile prisilno potopljene. Takav pristup stvara okolnosti sličnije gušenju zbog utapanja nego one u kojima se životinja nalazi kada svojevoljno zaroni, no u tadašnje vrijeme je to bio jedini način za prikupljanje podataka o fiziologiji ronjenja morskih sisavaca. Dokumentirane reakcije u toj situaciji bile su: prestanak disanja (apnea), usporavanje pulsa (bradikardija), smanjenje minutnog volumena krvi te suženje perifernih krvnih žila (vazokonstrikcija), a sve u svrhu održavanja određenog arterijskog tlaka i normalnog protoka krvi prema srcu, plućima i mozgu. Ovakva reakcija organizma tipična je za sve kralježnjake te se javlja rano u evoluciji kao mehanizam produljenja života u situaciji kada kisik nije dostupan. U toj stresnoj situaciji životinji je značajno narušena homeostaza. Budući da organizam ne može dulje vrijeme podnijeti takvo stanje, znanstvenici su zaključili da se fiziološki procesi tijekom ronjenja razlikuju od onih uzrokovanih prisilnim potapanjem. To je kasnije i pokazao Gerald Kooyman koristeći metodu izolirane rupe u ledu za proučavanje ronjenja Weddell-ovog tuljana (*Leptonychotes weddellii*). Kooyman i njegovi suradnici izbušili su rupu u ledu, udaljenu od prirodnih rupa i pukotina te su u nju ispuštali tuljane. Životinje su mogle slobodno zaroniti na željenu dubinu no morale su izroniti na istome mjestu što je omogućilo precizno mjerenje trajanja zarona, postavljanja instrumenata za snimanje na životinju te uzimanje uzorka krvi prije i poslije zarona. Ova metoda bila je ogroman napredak u istraživanju fiziologije ronjenja morskih sisavaca u prirodnom okruženju. Znanstvenici su zaključili da je bradikardija manje izražena te da se nastavlja aerobni metabolizam i normalna funkcija svih organa tijekom zarona, što je potpuno suprotno reakciji tijekom utapanja gdje je sva krv usmjerena prema vitalnim organima u svrhu preživljavanja, a u tijelu se nakuplja laktat kao posljedica anaerobnog metabolizma. Nadalje, kako je Castellini (1985) u svom radu naglasio, tijekom fizičke aktivnosti bradikardija je manje izražena, no to je i dalje potpuno suprotna reakcija u usporedbi s kopnenim sisavcima kod kojih dolazi do hiperventilacije, tahikardije i vazodilatacije tijekom fizičke aktivnosti. Ova otkrića pokazala su da je za razumijevanje fiziologije ronjenja potrebno promatrati životinju u njenom prirodnom okruženju. Napretkom tehnologije to postaje sve lakše. Razvojem mikroprocesorskih snimača

podataka i satelitskih odašiljača u posljednja tri desetljeća dovelo je do novih uzbudljivih saznanja na području fiziologije morskih sisavaca (Davis, 2014).

4. Prilagodbe

Tijekom evolucije morski sisavci nakupili su brojne prilagodbe koje im omogućuju život ispod površine vode. Te prilagodbe dogodile su se na razini anatomije, morfologije, fiziologije i ponašanja, a sve u svrhu kako bi mogli provesti što više vremena pod vodom u potrazi za hranom, te kako bi taj pothvat bio energetski isplativ.

4.1. Kapacitet ronjenja

Svi pripadnici skupine morskih sisavaca nemaju jednaki kapacitet ronjenja. Primjerice među perajarima (Pinnipedia) zavidno trajanje zarona imaju pripadnici porodice pravih tuljana (Phocidae). Iako njihovi zaroni najčešće traju 10-15 minuta i ne prelaze dubinu od 100 m, gotovo su kod svih zabilježeni zaroni do dubine od 300 m koji su trajali preko 30 min. Južni morski slon (*Mirounga leonina*), pripadnik ove porodice, trenutno drži rekord za najdublji (2388 m) i najduži (120 min) zaron među svim perajarima (Ponganis, 2015). Ušati tuljani (Otariidae) slabiji su ronioci te se zadržavaju na dubinama manjim od 100 m a tipični zaroni im u prosijeku ne traju duže od četiri minute, dok najčešći zaroni morževa (Odobenidae) traju oko četiri minute i ne prelaze dubinu od 70 m (Gentry et al., 1986). Među pripadnicima reda Cetaceae najbolji ronioci su veliki kitovi zubani (Odontoceti). Oni rutinski zaranjaju na dubine od 400-800 m, a zaroni im traju 40 do 60 min (Ponganis, 2015). Upravo Cuvierov kljunasti kit (*Ziphius cavirostris*) trenutno drži rekord za najdublji (2992m) i najduži (137.5 min) zaron među svim morskim sisavcima (Ponganis, 2015). Pripadnici roda Globicephala, narvali (*Monodon monceros*), kit beluga (*Delphinapterus leucas*), i lažni kit ubojica (*Pseudoorca crassidens)* su također dubokomorski ronioci , no duljine zarona ne prelaze 20 min. Brojni podaci prikupljeni su za vrstu dobrog dupina (*Tursiops truncatus*). Zabilježene su različite dubine zarona ovisno o staništu promatrane populacije, no trajanje zarona

im ne prelaze osam minuta. Prikupljanje podataka za dupine, pliskavice i kitove usane otežano je zbog poteškoća u hvatanju životinja te postavljanja uređaja za praćenje (Ponganis, 2015).

4.2. Ponašanje

Proučavanje ponašanja morskih sisavaca daje nam kontekst za razumijevanje njihove fiziologije. Najznačajnija prilagodba na razini ponašanja je tendencija životinja da rone unutar granice aerobnog ronjenja (eng. aerobic dive limit - ADL). Ovaj termin osmislili su Gerald Kooyman i njegovi suradnici koji su proveli brojna istraživanja na Weddell-ovim tuljanima. Termin označava duljinu zarona nakon kojega koncentracija laktata u krvi nije povišena što upućuje na aerobni metabolizam tijekom zarona. Na temelju izmjerenih koncentracija laktata u krvi, 97% zarona odraslih Weddell-ovih tuljana bilo je unutar ADL (Kooyman et al., 1980). Takvim ponašanjem smanjuju vrijeme koje provedu na površini vode jer je potrebno samo nekoliko minuta da obnove zalihe kisika što postižu ubrzanim disanjem (hiperventilacijom) i ubrzanim radom srca (tahikardijom) nakon izrona. Suprotno tome, zaroni koji traju dulje od ADL narušavaju fiziološku homeostazu te je organizmu potrebno preko 60 min da se u potpunosti oporavi. Uzmimo za primjer hipotetsku situaciju u kojoj Weddell-ov tuljan zaranja šest puta. Tipični zaroni ove vrste traju 15 min sa tri minute pauze između zarona. Ukupno vrijeme provedeno ispod površine u tom slučaju je 90 min (6 x 15 min), a vrijeme provedeno na površini 15 min (5 x 3). Od ukupnih 105 min, tuljan bi 86 % proveo pod vodom, a 14 % na površini. U drugoj hipotetskoj situaciji kada bi zaron prelazio ADL i trajao 45 min tuljan bi trebao 60 min provesti na površini kako bi se u potpunosti oporavio od zarona tj. metabolizirao sav laktat koji nastaje kao nusproizvod anaerobnog metabolizma (Kooyman et al., 1980). U ovom slučaju od ukupnih 105 min tuljan bi samo 43 % proveo pod vodom a čak 57% na površini. Dakle ronjenje unutar ADL dvostruko je učinkovitije te omogućuje životinjama da više vremena provedu ispod površine mora loveći plijen. Iako je većina zarona unutar ADL životinje primijećeno je da ponekad zaroni prelaze tu granicu. Da bi se održala pozitivna energetska ravnoteža, takvi pothvati moraju biti isplativi u smislu energetskog unosa tj. količina ulovljenog plijena trebala bi opravdati produljeno vrijeme oporavka. Nadalje, zabilježeno je da se morski sisavci služe nizom taktika kako bi smanjili energetski utrošak. Na primjer, plivanjem na površini stvaraju se valovi koji pružaju otpor, pa životinje velike udaljenosti najčešće

prelaze u zaronu na dubini od tri dužine tijela gdje je otpor najmanji. Također, koriste promjenu plovnosti u svoju korist. Zbog povećanja pritiska tijekom zarona dolazi do kolabiranja pluća pa tijelo životinje postaje negativno plovno što joj omogućuje da zaranja tehnikom klizanja bez kontinuiranog veslanja (Ponganis, 2015).

4.3. Spremišta kisika

Jednom kada zarone, morski sisavci imaju onoliko kisika na raspolaganju koliko mogu pohraniti u svome tijelu prije zarona. Glavna spremišta kisika u tijelu su: šupljine dišnog sustava, krv te skeletni i srčani mišići. Kako bi maksimalno povećali količinu kisika koju mogu pohraniti svi morski sisavci, u usporedbi sa kopnenima, općenito imaju veći volumen krvi, povećanu koncentraciju Hb (hemoglobina) u krvi te povećan udio Mb (mioglobina) u mišićima (Davis, 2014). Životinje koje najdulje zaranjaju kao što su Weddell-ovi tuljani, sjeverni morski slonovi, i ulješura pohranjuju većinu kisika u krvi i mišićima. Imaju 2-3 puta veći volumen krvi i dvostruko veću koncentraciju Hb, a zalihe Mb u mišićima povećane su čak 10 puta. Ronioci na kraće dionice kao što su kalifornijski morski lav, sjeverni tuljan krznaš, morž i dobri dupin imaju općenito manja skladišta kisika te je on ravnomjerno raspoređen u plućima, krvi i mišićima. (vidi **Prilog**, **slika 1.**)

Spremišni kapacitet dišnog sustava ovisi o volumenu udahnutog zraka prije zarona i o ukupnoj sposobnosti ekstrakcije kisika iz tog volumena (Ponganis, 2015). Većina pripadnika skupine morskih sisavaca nema povećani volumen pluća u odnosu na kopnene sisavce jednake veličine (Ponganis, 2015). Roniocima na manje dubine, pluća predstavljaju važno skladište kisika (gotovo 1/3 ukupne količine), dok je kod ronioca na veće dubine udio pohranjenog kisika u plućima puno manji no ima jednako važnu ulogu. Ove dvije skupine morskih sisavaca različito koriste zalihe kisika pohranjene u dišnom sustavu. Uzmimo za primjer antarktičkog morskog lava (*Arctocephalus gazella*), ronioca na manje dubine, a čiji rutinski zaroni ne prelaze dubine od 160 m. Kada životinja zaranja okolni tlak postepeno raste (za jednu atmosferu svakih 10 m). Posljedično raste i parcijalni tlak kisika u plućima, pa veće količine tog plina prelaze u krv. Kada životinja krene izranjati okolni tlak, pa tako i parcijalni tlak kisika u plućima pada. U takvim uvjetima bi kisik ponovo prešao iz krvi u pluća što bi uzrokovalo hipoksične uvijete u krvnim žilama. Kako bi

izbjegli ovaj problem primijećeno je da antarktički morski lavovi postupno izdišu pri izronu kako bi spriječili brzo širenje alveola i povratak kisika u pluća.

Životinje koje dublje zaranjaju suočene su sa problemom dekompresijske bolesti koja se javlja kod ljudi koji rone uz pomoć ronilačkog aparata, a znamo da se može dogoditi i kod morskih sisavaca, jer je primijećena kod tuljana i dupina pronađenih utopljene na velikim dubinama uslijed zapetljavanja u ribarske mreže. Kada morski sisavci rone, kao i kod ljudi, u njihovoj se krvi i tkivu zbog povećanog pritiska pojačano otapa dušik. kod brzog izrona taj dušik naglo prelazi u plinovito stanje, te se formiraju mjehurići koji oštećuju tkivo (SCUBAlife, 2018). Kako bi riješili ovaj problem morski sisavci koji duboko zaranjaju imaju posebne prilagodbe dišnog sustava. Imaju fleksibilan prsni koš, a gornji dišni putevi su im rigidni zbog pojačane hrskavične potpore. Ovakva građa omogućuje kolabiranje pluća pri povećanom tlaku na dubinama. Kada pluća kolabiraju zrak odlazi iz alveola u gornje dišne puteve gdje izmjena plinova gotovo nije moguća pa tako izbjegnu pojačano otapanje dušika, no to znači da im ni zalihe kisika iz pluća na velikim dubinama nisu dostupne. Tijekom izrona ponovo dolazi do širenja pluća pri čemu važnu ulogu ima plućni surfaktant - tekućina koja oblaže plućne alveole. Naime, otkriveno je da surfaktant morskih sisavaca ima pojačana antiadhezijska svojstva što olakšava širenje alveola (Castellini, 2012). Zrak ulazi u alveole pa je izmjena plinova ponovo moguća. Mehanizam kolabiranja pluća također ima važnu ulogu u sprečavanju prethodno spomenutog problema hipoksije u krvnim žilama tijekom izrona. Zalihe kisika iz pluća ne troše se tijekom zarona pa je parcijalni tlak kisika u plućima dovoljno visok da on difundira iz pluća u krvotok tijekom izrona, obnavljajući zalihe kisika u krvi (McDonald and Ponganis, 2012). (vidi **Prilog**, **Slika 3.**)

Količina kisika pohranjena u krvi prvenstveno ovisi o volumenu krvi i koncentraciji Hb. Povećana koncentracija Hb postiže se povećanjem količine Hb unutar pojedinog eritrocita te povećanim hematokritom (volumni postotak eritrocita u krvi). Ovi parametri kod morskih sisavaca mogu biti viši čak 50-70 % od vrijednosti koje su uobičajene za ljude. Najveće vrijednosti izmjerene su kod životinja koje rade duge zarone te u onih koje su iznimno. Primjerice kod pravih tuljana (Phoicidae) izmjeren je volumen krvi čak 2-3 puta veći od standardne vrijednosti za ljude. Nadalje, morski sisavci posjeduju strukturu koja se naziva čudesna mrežica (lat. *retia mirabilia*). Ona se sastoji od spleta krvnih žila umetnutih u bijelo masno tkivo. Ova struktura nalazi se s

dorzalne strane prsnog koša, a smatra se da ima ulogu u povećanju ukupnog volumena krvi (Berta et al., 2015). (vidi **Prilog**, **Slika 2.**)

Pripadnici reda Cetaceae najviše se oslanjaju na zalihe kisika u mišićima. Kod nekih vrsta kao što je kit beluga, zalihe kisika u mišićima iznose čak 51% ukupnih zaliha (Williams neobjavljena opservacija)(Noren and Williams, 2000). Za perajare ta spremišta u prosijeku iznose manje od 33%, dok je primjerice kod ljudi samo 15% zalihe kisika pohranjeno u mišićima (Noren and Williams, 2000). Količina kisika pohranjena u mišićima ovisi o mišićnoj masi i koncentraciji Mb u mišićima. Za izračun ukupne mišićne mase pretpostavlja se da ona iznosi 30 % ukupne tjelesne težine. Kitovi usani su iznimka. Kod njih mišićna masa iznosi čak 46 – 52 % tjelesne težine. Nadalje, koncentracija mioglobina nije jednaka u svim mišićima te se u pojedinom mišiću mijenja tijekom godine (Ponganis, 2015). Procjena ukupne koncentracije Mb u tijelu obično se radi na temelju analize jednog mišića no treba imati na umu da je to samo okvirna vrijednost. Još jedan razlog tomu je činjenica da ne postoji univerzalna metoda za mjerenje koncentracije Mb u tkivu koja je u potpunosti precizna. Najčešće je korištena metoda spektrofotometrije (Reynafarje, 1963). No, unatoč tim poteškoćama izračunate su vrijednosti za većinu morskih sisavaca. Vrijednosti značajno variraju među vrstama te iznose od 0.1 g na 100 g mišića kod lamantina do 9.5 g na 100 g mišića kod tuljana mjehuraša. Kada usporedimo podatke o koncentraciji Mb sa ponašanjem pojedine vrste primjećujemo da ronioci na velike dubine imaju najviše koncentracije Mb. Ovoj skupini pripadaju vrste kao što su pravi tuljani (tuljan mjehuraš, grenlandski, prugasti i Weddell-ov tuljan), ušati tuljani (galapagoški i kalifornijski morski lav) i neki pripadnici reda Cetaceae (ulješura, narval). Visoke koncentracije Mb upućuju na veliki ronilački kapacitet kod životinja kod kojih nije zabilježena duljina zarona. To se odnosi na prugastog, istočnopacifičkog i Fraserovog dupina. Međutim nemaju svi dubokomorski ronioci iznimno velike koncentracije Mb. Primjerice Cuvierov kljunasti kit koji drži rekord za najveću dubinu i trajanje zarona nema i najveću koncentraciju Mb među morskim sisavcima (Ponganis, 2015). U svojem su radu Noren i Wiliams pokazali kako se ronilački kapacitet može preciznije odrediti ako se uz koncentraciju Mb, u obzir uzme i veličina tijela životinje (Noren and Williams, 2000). Iz literature su uzeli podatke o koncentraciji Mb, veličini tijela i maksimalnoj duljini zarona za 10 vrsta kitova zubana te su zaključili da u 85% slučajeva ova dva parametra koreliraju s određenim kapacitetom ronjenja. Postotak je bio znatno manji kada su u obzir uzeli samo jedan od ta dva parametra. Postotak je

također bio niži kada su u obzir uzeli i podatke za nekoliko vrsta kitova usana što upućuje na to da je ove dvije skupine roda Cetacea potrebno promatrati zasebno.

Kod nekih vrsta morskih sisavaca primijećena je iznimno velika slezena, pa se pretpostavlja da ima značajnu ulogu kao spremišni organ za eritrocite. Primjerice kod većine perajara (Pinnipedia) prosječna veličina slezene je 1-7% tjelesne težine za razliku od ljudi kod kojih ta vrijednost iznosi 0.2-0.4%. Osim veličine, teoriji o spremišnoj ulozi slezene doprinosi i gusta inervacija simpatičkim živčanim sustavom, dobro razvijeni glatki mišići u kapsuli slezene te činjenica da su izmjerene velike razlike u hematokritu između perioda kada životinja aktivno lovi i kada miruje (Ponganis, 2015). Kod vrsta iz reda Cetaceae nije primjećena povećana slezena te se smatra da nema značajnu ulogu kao skladište kisika (Cowan and Smith, 1999).

5. Fiziološki odgovor na ronjenje

Primijećeno je da zaroni morskih sisavaca traju znatno dulje nego što je predviđeno na temelju poznavanja njihovih kapaciteta za pohranu kisika. Naime, tijekom zarona događaju se fiziološke promijene koje omogućuju optimalno korištenje zaliha kisika. Te prilagodbe prvenstveno su zabilježene na razini krvožilnog sustava koji ima glavnu ulogu u raspodijeli kisika po tijelu. One uključuju usporavanje pulsa te lokalno suženje krvnih žila, kako bi se krv bogata kisikom usmjerila tamo gdje je najviše potrebna. Usporavanje rada srca (bradikardija) tijekom zarona temeljna je stavka fiziološkog odgovora na ronjenje. Broj otkucaja srca značajno varira među vrstama, no u prosijeku iznosi 50% vrijednosti izmjerene tijekom mirovanja. Nadalje primijećeno je da intenzitet bradikardije varira ovisno o duljini zarona kod jedinki iste vrste. Kod duljih zarona zabilježen je sporiji puls koji počinje čim životinja zaroni što upućuje na to da životinja unaprijed planira trajanje zarona. Nadalje, kada životinja krene izranjati zabilježeno je ubrzavanje otkucaja srca te kratkotrajna tahikardija dok se nalazi na površini vode (Ponganis, 2015). Pretpostavlja se da do te pojave dolazi kako bi se povećao gradijent kisika u plućima prije izrona te kako bi se zalihe kisika što prije napunile i skratilo vrijeme provedeno na površini (Ponganis, 2015). Nadalje provedena su i brojna istraživanja gdje je promatrana promijena pulsa u ovisnosti o fizičkoj aktivnosti. Prikupljeni podatci pokazali su da je tijekom fizičke aktivnosti bradikardija manje izražena tj. dolazi do blagog ubrzanja rada srca. Međutim, puls je i dalje niži od

onoga tijekom mirovanja za razliku od kopnenih sisavaca kod kojih dolazi do izražene tahikardije tijekom fizičke aktivnosti.

Kako bi aerobni zaron što duže trajao, važna je i optimalna raspodjela kisika iz krvi po tijelu, što se postiže nejednakom propusnošću krvnih žila. Tijekom zarona, aktivni mišići su najveći potrošači kisika, te se postavlja pitanje: koriste li oni samo kisik vezan za mioglobin (Mb) u mišićima ili im je potrebna dodatna količina sa Hb u krvi? Naime, Mb veže kisik jako velikim afinitetom što znači da će se on otpustiti tek pri vrlo niskim vrijednostima pO2. Dakle, u mišićima moraju nastati hipoksični uvijeti što se postiže sužavanjem krvnih žila u mišićima. Dotok oksigenirane krvi ipak postoji jer u mišićima ne smiju nastati anoksični uvjeti, a budući da Hb ima manji afinitet za kisik dovoljno se kisika otpusti da bi mišići mogli normalno funkcionirati. Dakle, mišići prvenstveno koriste zalihe kisika iz Mb ali su im neophodne i zalihe iz krvi. Također je zabilježeno da je gustoća kapilara oko mišićnih vlakana kod običnih i Weddell-ovih tuljana oko 60% manja od one kod kopnenih sisavaca (Davis and Kanatous, 1999). Ova anatomska prilagodba doprinosi preusmjerenju kisika u tkiva koja nemaju Mb te u potpunosti ovise o kisiku iz krvi. Osim mozga i srca kojima je kisik neophodan, primijećeno je da se aerobni metabolizam nastavlja i u ostalim organima kao što su jetra probavni sustav i bubrezi (Ponganis, 2015). Iako su podaci šturi ovo upućuje na iznimno dobru prilagodbu morskih sisavaca da održavanje homeostaze u organizmu, dok se nalaze ispod površine vode.

5.1. Mišići

Osim povećane koncentracije Mb u mišićima, morski sisavci imaju i druge adaptacija na razini biokemije mišića koje im omogućuju povećanje kapaciteta aerobnog zarona. Jedna od njih je povećan broj mitohondrija u plivaćim mišićima i njihov raspored. Kod perajara (Pinnipedia), 95% mitohondrija nalazi se interfibrilarno, a samo 5% subsarkolemalno (Davis, 2014). Za usporedbu, kod kopnenih sisavaca 20% ili više mitohondrija nalazi se subsarkolemalno (Ponganis, 2015). Posljedica ovakvog ravnomjernog rasporeda mitohondrija uzduž mišićnog vlakna je učinkovitija difuzija kisika sa Mb koji je unutar mišićnog vlakna također ravnomjerno raspoređen. Sličan raspored mitohondrija pronađen je i u jetri bubrezima i želucu pravih tuljana (Phocidae) što također upućuje na aerobni metabolizam u hipoksičnim uvjetima (Ponganis, 2015). Nadalje,

primijećen je značajno povećan puferski kapacitet u mišićima morskih sisavaca (do čak 60%) za što se smatra da ima ulogu u stabilizaciji pH tijekom duljih zarona (Ponganis, 2015). Koncentracija enzima u aktivnim mišićima morskih sisavaca se također razlikuje od vrijednosti izmjerene kod kopnenih sisavaca. Promatrana su tri enzima koja imaju ulogu u metabolizmu. Koncentracija citrat-sintaze, važnog enzima u Krebsovom ciklusu, je 1,1-1,5 puta veća u plivaćim mišićima, u odnosu na ostale kod običnih tuljana, sjevernih tuljana krznaša (*Callorhinus ursinus*) te Stellerov morski lav (*Eumetopis jubatus*) (Davis and Kanatous, 1999). Beta-hidroksiacil-CoA-dehidrogenaza je enzim koji katalizira jednu od reakcija u procesu beta-oksidacije masnih kiselina te je mjerilo kapaciteta za katabolizam masti. Kod Weddell-ovih tuljana koncentracija ovog enzima je 3-4 puta veća u plivaćim mišićima, u odnosu na ostale. Laktat dehidrogenaza, enzim koji je indikator anaerobnog kapaciteta, također je povišen. Njegova koncentracija u svim mišićima kod Weddell-ovih tuljana je 1.4-2 puta veća u usporedbi sa psom (Ponganis, 2015). Pretpostavlja se da je ova prilagodba vrlo korisna kod zarona koji prelaze ADL. Nadalje, kod nekih vrsta morskih sisavaca primijećena je povećana koncentracija lipidnih kapljica između miofibrila. Uz pretpostavku da se metabolizam morskih sisavaca temelji na dobivanju energije iz masti, vrlo je korisno imati ovakve zalihe u mišićima, budući da su oni manje prokrvljeni, zbog optimalnog dovoda kisika.

5.2. Metabolizam

Razina metabolizma tijekom zarona ima ključnu ulogu u određivanju ronilačkog kapaciteta jer je izravno povezana s utroškom kisika. Unatoč brojnim pokušajima da se odredi razina metabolizma tijekom zarona, ovaj je parametar vrlo teško izmjeriti pa čak i procijeniti. Do sada nisu poznati nikakvi molekularni mehanizmi kojima bi se izravno smanjila razina metabolizma kod morskih sisavaca, stoga prevladava mišljenje da je niža stopa metabolizma tijekom zarona posljedica (a) usporenog rada srca i smanjene propusnosti krvnih žila, (b) lokalne hipotermije i (c) kretanjem na način koji smanjuje energetsku potrošnju. Istraživanja provedena na Weddell-ovim tuljanima pokazala su da razina metabolizma tijekom zarona varira ovisno o duljini zarona, fizičkoj aktivnosti i hranjenju. Zabilježena je niža razina metabolizma kod duljih zarona, linearno povećanje razine metabolizma u odnosu na broj zaveslaja te porast razine metabolizma do 45% u trajanju od nekoliko sati nakon hranjenja. Prosječna razina metabolizma tijekom zarona iznosila je približno

vrijednosti izmjerene tijekom mirovanja što upućuje na nisku energetsku potrošnju tijekom zarona te je dokaz da su se ove životinje vrlo dobro prilagodile na život pod vodom.

5.3. Toleriranje anoksičnih uvjeta

Kako bi maksimalno iskoristili svoje zalihe kisika, morski sisavci moraju vrlo dobro tolerirati hipoksične uvijete u organizmu. Najbolji primjer za to su pripadnici roda Mmirounga (Mirounga sp.) tj. morski slonovi. Tijekom zarona, ove životinje potpuno normalno funkcioniraju u uvjetima koji bi se kod čovjeka smatrali hipoksičnim. Također postoji podatak da jetreni mitohondriji perajara mogu izdržati sat vremena bez kisika na tjelesnoj temperaturi te nastaviti normalno funkcionirati kada se kisik vrati (Castellini, 2012). Također, nevjerojatnu toleranciju tkiva na anoksiju i ishemiju pokazuje činjenica da je bubreg tuljana ostao vitalan nakon sat vremena potpune ishemije (Ponganis, 2015). Mehanizmi tolerancije za sada nisu u potpunosti objašnjeni no postoji nekoliko teorija. Kod prstenastih i grenlandskih tuljana (*Pusa hispida* i *Pagophilus groenlandicus*) primijećena je povećana koncentracija glikogena u srčanom mišiću što upućuje na veliki anaerobni kapacitet srca (Berta et al., 2015). Nadalje, kod tuljana i dupina primijećena je povećana gustoća krvnih žila u mozgu, a kod tuljana i povećan broj mitohondrija te njihov homogeni raspored u tkivu. Obje značajke skraćuju put difuzije kisika u tkiva što omogućava opskrbu mozga kisikom čak i kada je koncentracije kisika u krvi niža. Nadalje, povećani puferski kapacitet primijećen u mišićima i krvi morskih sisavaca ima važnu ulogu u održavanju homeostaze u hipoksičnim uvjetima. Snižavanje temperature u pojedinim dijelovima tijela također je jedan od mogućih mehanizama. Naime hipotermija značajno snižava razinu metabolizma djelujući na koenzim Q10. Osim za vrijeme hipoksije, ozbiljna oštećenja tkiva moguća su kad se oksigenirana krv vrati u određeno tkivo nakon ishemije zbog nastajanja slobodnih kisikovih radikala (Ponganis, 2015). Ta se oštećenja mogu izbjeći povećanom koncentracijom glutationa te povećanom aktivnošću enzima koji sudjeluju u njegovoj regeneraciji (Ponganis, 2015). Neki znanstvenici također naglašavaju peroksidaznu aktivnost mioglobina te potencijalnu ulogu u razgradnji štetnog vodikovog peroksida. Nadalje, potencijalno stvaranje dušikovog oksida moglo bi imati antioksidativni učinak budući da inhibira citokrom c oksidazu. Na posljetku treba spomenuti i dušikov monoksid i njegovu potencijalnu ulogu u sprečavanju oštećenja tkiva. Izmjerene su

povišene razine ovog spoja u krvi Weddell-ovog tuljana i morskih slonova, a smatra se da smanjuje ulazak kisika u mitohondrije, sprečava stvaranje reaktivnih oblika kisika, upalu te apoptozu stanica (Ponganis, 2015).

6. Zaključak

Skupina morskih sisavaca obuhvaća različite životinje koje su se prilagodile na ekstremne uvijete morskoga okoliša. Ronilački kapaciteti ovih životinja vrlo su različiti. Neki od njih kao što su morževi i sirene su tek malo bolji ronioci od čovjeka, dok su perajari (prvenstveno pravi tuljani) i kitovi zubani sposobni zaroniti na dubine od nekoliko kilometara, a najdulji zaroni im traju do čak dva sata. S obzirom na velike razlike među vrstama teško je izdvojiti jednu vrstu koja bi bila modelni organizam za sve morske sisavce, no većina je istraživanja o ponašanju i fiziologiji provedena na Weddell-ovim tuljanima. Prvi podatci o fiziologiji morskih sisavaca temeljili su se na opažanjima fizioloških promjena kod prisilno potapanih životinja. S napretkom tehnologije razvijaju se nove metode proučavanja ovih životinja u njihovom prirodnom okolišu. Primijećeno je da su rutinski zaroni ovih životinja kraći od njihovog maksimuma te da se tijekom zarona nastavlja aerobni metabolizam u svim organima. Kako bi mogli održavali aerobni metabolizam, morski sisavci mogu skladištiti velike količine kisika koje se nalaze u plućima, krvi i mišićima. Specifična građa dišnog sustava omogućuje kolaps pluća na velikim dubinama. Tom prilagodbom spriječen je nastanak dekompresijske bolesti, a kisik pohranjen u plućima čuva se do trenutka izrona kada je najpotrebniji. Volumen krvi te hematokrit značajno su povećani kod morskih sisavaca. Smatra se da tome doprinosi posebna struktura gusto isprepletenih krvnih žila koja se naziva čudesna mrežica. Koncentracija mioglobina u mišićima također je povišena kod morskih sisavaca. Pripadnici reda Cetaceae najviše se oslanjaju na mišiće kao spremišta kisika pa je kod njih zabilježena najveća koncentracija koja iznosi čak 50%. Kod perajara primijećeno je da i slezena ima značajnu ulogu kao spremište kisika dok za to nisu pronađeni dokazi kod vrsta reda Cetaceae. Optimalnom iskorištenju zaliha kisika u tijelu doprinose fiziološke promijene u organizmu tijekom ronjenja. Zabilježeno je usporavanje rada srca, suženje krvnih žila na periferiji te smanjena propusnost krvnih žila u mišićima, lokalna hipotermija te niska razina metabolizma. Intenzitet fizioloških promjena, pod utjecajem je duljine zarona i fizičke aktivnosti, pa je tako

bradikardija izraženija kod duljih zarona, dok je kod velike fizičke ona manje izražena. Mišići za dobivanje energije prvenstveno koriste kisik vezan na mioglobin ali potreban im je i dovod kisika iz krvi kako ne bi nastali anoksični uvjeti štetni za tkivo. Nadalje, mišići su građom prilagođeni na aerobni metabolizam, no toleriraju i hipoksične uvijete. Mitohondriji su homogeno raspoređeni, puferski kapacitet je povećan, koncentracija enzima koji sudjeluju u Krebsovom ciklusu i metabolizmu masti je povišena, a primijećena je i veća koncentracija enzima koji upućuje na povećani anaerobni kapacitet. Razina metabolizma tijekom zarona slična je vrijednosti izmjerenoj za vrijeme mirovanja, što značajno doprinosi uštedi kisika. Iako morski sisavci većinom rade kraće aerobne zarone, oni ponekad prelaze svoje aerobne granice, pa stoga imaju vrlo dobre mehanizme toleriranja hipoksičnih uvjeta u tijelu. Srčani mišići imaju povećane zalihe glikogena, mozak je dobro prokrvljen te sadrži puno homogeno raspoređenih mitohondrija, što olakšava opskrbu kisikom, kada je razina ovog plina u krvi niska. Morski sisavci također imaju mehanizme kojima sprečavaju oštećenja tkiva reaktivnim kisikovim oblicima koji nastaju kada se kisik naglo vrati u tkiva. Neki od njih su povećana koncentracija i regeneracija glutationa, peroksidazna aktivnost mioglobina, antioksidativni učinak dušikovog oksida, te potencijalna uloga dušikovog monoksida u sprečavanju stvaranja reaktivnih oblika kisika.

7. Popis literature

Berta, A., Sumich, J.L., and Kovacs, K.M. (2015). Marine mammals: evolutionary biology (Boston, MA,: Acedemic Press/Elsevier) ISBN: 9780123970022.

Castellini, M. (2012). Life Under Water: Physiological Adaptations to Diving and Living at Sea. I Life Under Water: Physiological Adaptations to Diving and Living at Sea. Compr. Physiol. 2, 1889-1919

Cowan, D.F., and Smith, T.L. (1999). Morphology of the lymphoid organs of the bottlenose dolphin, Tursiops truncatus. J. Anat. *194*, 505–517.

Davis, R.W. (2014). A review of the multi-level adaptations for maximizing aerobic dive duration in marine mammals: from biochemistry to behavior. J. Comp. Physiol. B *184*, 23–53.

Davis, R.W., and Kanatous, S.B. (1999). Conective oxygen transport and tissue oxygen consumption in Weddell seals during aerobic dives. J. Exp. Biol. 202 1091-1113

Kooyman, G.L., Wahrenbrock, E.A., Castellini, M.A., Davis, R.W., and Sinnett, E.E. (1980). Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals: Evidence of preferred pathways from blood chemsitry and behavior. J. Comp. Physiol. B *138*, 335–346.

McDonald, B.I., and Ponganis, P.J. (2012). Lung collapse in the diving sea lion: hold the nitrogen and save the oxygen. Biol. Lett. *8*, 1047–1049.

Noren, S.R., and Williams, T.M. (2000). Body size and skeletal muscle myoglobin of cetaceans: adaptations for maximizing dive duration. Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. *126*, 181–191.

Ponganis, P.J. (2015). Diving Physiology of Marine Mammals and Seabirds. Cambridge University Press, Cambridge, ISBN 9780521765558

Reynafarje, B. 1963. Simplified method for the determination of myoglobin. J. Lab. Clin. Med., 61, 139-145.

SCUBAlife (http://www.scubalife.hr/magazin/vijesti/morski-sisavci-i-dekompresijska-bolest/)

(pristupljeno 20.6.2019)

8. Sažetak

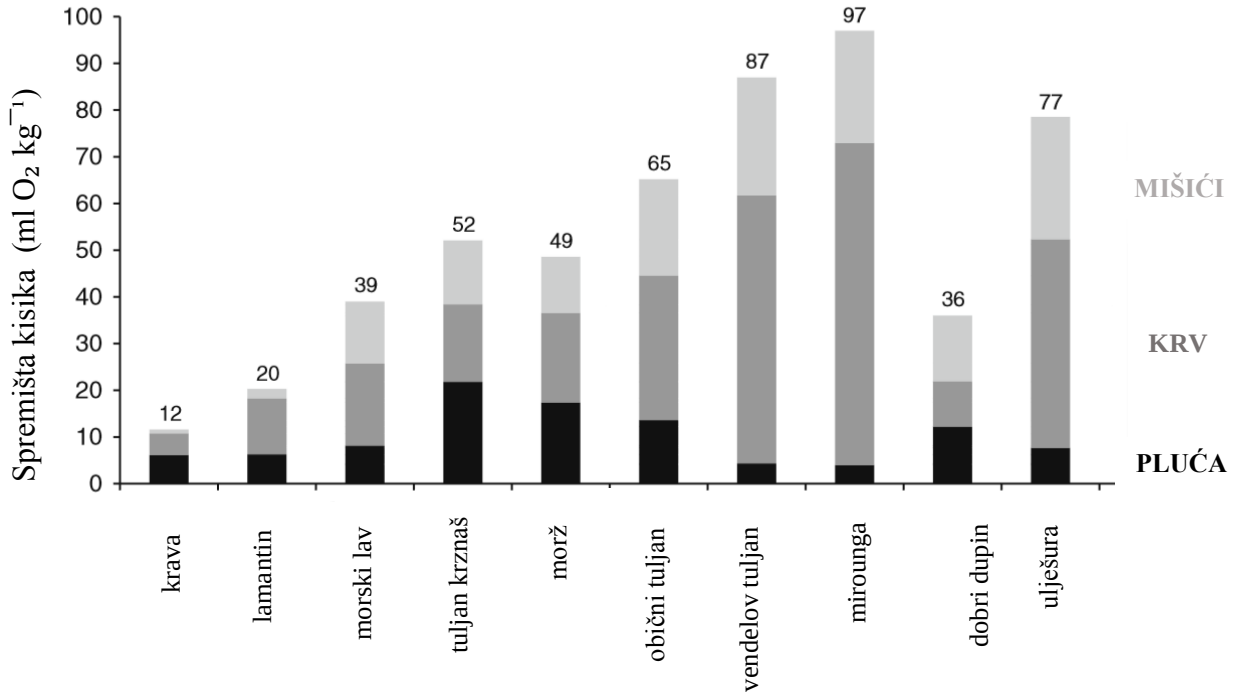
Morski sisavci uključuju tri reda: Carnivora (tu spada podred Pinnipedia), Cetacea i Sirenia. Oni imaju jednake karakteristike kao i svi ostali sisavci, ali za razliku od njih imaju brojne prilagodbe koje im omogućuju da provedu duge periode ispod površine vode. Kod nekih vrsta zabilježeni su zaroni u trajanju od čak dva sata. Tijekom rutinskih zarona u tijelu životinje odvija se aerobni metabolizam te se održava homeostazu u organizmu. To je vrlo važno, budući da neke vrste provedu cijeli život u moru izlazeći na površinu samo kako bi udahnuli zrak i napunili zalihe kisika u tijelu. Naime, oni mogu skladištiti veliku količinu kisika u tijelu, a glavna spremišta su im pluća, krv i mišići. Jedinstvene fiziološke prilagodbe tijekom zarona omogućuju im da optimalno iskoriste kisik koji im je na raspolaganju. Ubrzo nakon što zarone značajno im se uspore otkucaji srca, smanji se propusnost krvnih žila na periferiji, te dolazi do lokalne hipotermije. Razina metabolizma tijekom zarona je gotovo jednaka kao tijekom mirovanja. Tome, osim fizioloških promjena, značajno doprinosi određen način kretanja uz minimalni utrošak energije. Nadalje mišići su građom prilagođeni prvenstveno na aerobni metabolizam, no imaju i veliki aerobni kapacitet. Također, sposobni su tolerirati anoksične uvijete koji se stvaraju u organizmu kod duljih zarona.

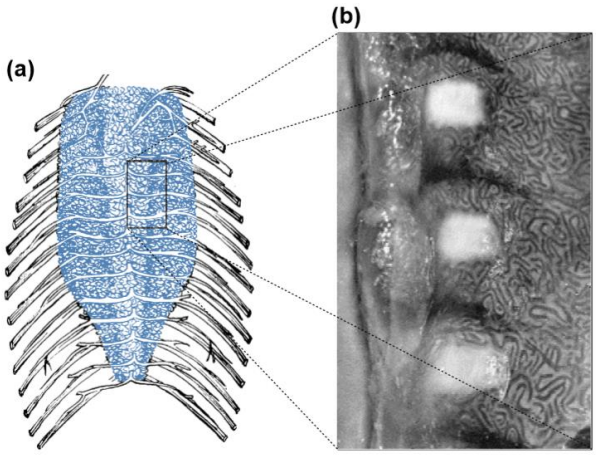
9. Summary

Marine mammals include three orders: Carnivora (with the suborder Pinnipedia), Cetacea and Sirenia. They have the same characteristics as all other mammals, but they have many adaptations that allow them to prolong their diving period. Some species can even stay submerged for about 2 hours. Both homeostasis and aerobic metabolism are maintained during routine dives, which is very important, having in mind that some species spend their whole life in the ocean. All marine mammals breath with their lungs hence must occasionally come to the surface to breathe. In contrast to land mammals, they can store huge amounts of oxygen in their lungs, blood, and muscles. In addition, these animals exhibit profound physiological changes during diving. Their heartbeat slows down significantly and peripheral tissue perfusion decreases which leads to local hypothermia. Metabolism rate during a dive is almost the same as during rest. This is accomplished by using low-cost movement patterns together with previously mentioned physiological changes. Furthermore, their muscles are adapted to aerobic activity but also have a great anaerobic capacity. They also have various mechanisms for tolerating hypoxic conditions in their tissues.

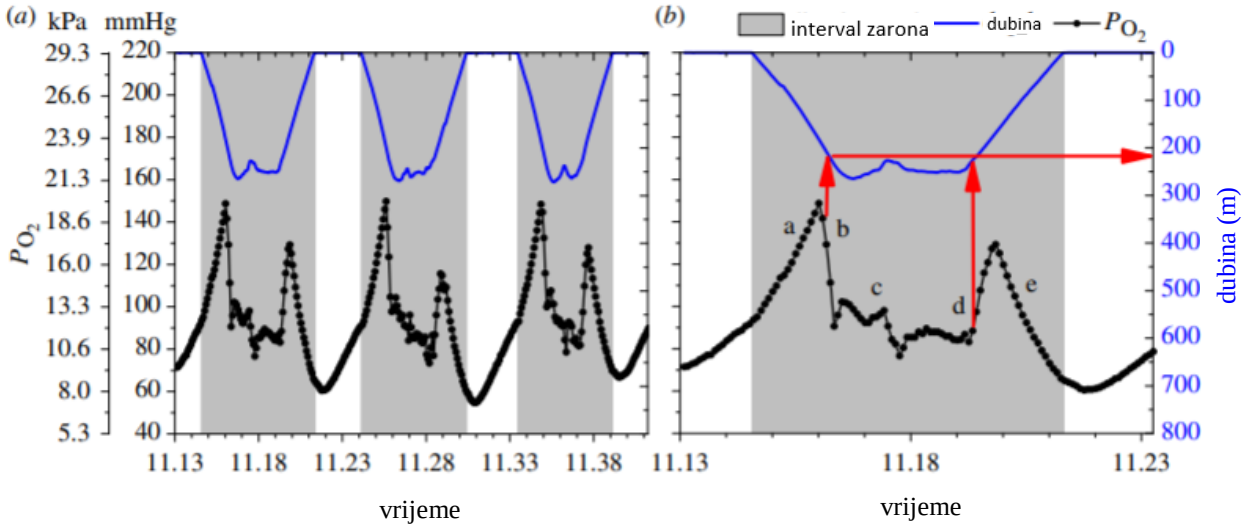
10. Prilozi

Slika 1. Količina (ml O_2 kg^{-1}) i raspored (pluća, krv ili mišići) zaliha kisika u tijelu. Preuzeto i prilagođeno iz (Davis, 2014)





Slika 2. Čudesna mrežica (rete mirabile): a) anatomski položaj, b) desna prsna mrežica prugastog dupina (Stenella attenuata). Preuzeto i prilagođeno iz (Berta et al., 2015).



Slika 3. Kolaps pluća morskog lava tijkeom zarona.

Crna linija označava arterijski PO_2 u određenom trenutku (period mjerenja je 5 sekundi), plava linija označava dubinu. a) Prikazana su tri uzastopna zarona, b) Uvećan je interval jednog zarona - nagle promijene u arterijskom tlaku kisika vidljive su na otprilike 200 m (označeno crvenim strelicama). Smatra se da na toj dubini dolazi do kolapsa i ponovnog širenja pluća. Promijene arterijskog PO_2 podijeljene su u 4 faze: (a) početno povišenje zbog okolnog pritiska tijekom zarona,

(b) nagli pad na 200m zbog kolapsa pluća, (c) postupni pad dok se životinja nalazi na dnu (kisik iz pluća nije dostupan a skladišta a kisik pohranjen u krvi se troši), (d) nagli porast na 200 m (pluća se šire pa kisik iz pluća ulazi u krv), (e) postupni pad tijekom izrona. Prilagođeno i preuzeto iz (McDonald and Ponganis, 2012).