

Fiziologija prilagodbe na dugotrajno ronjenje pripadnika naroda Bajau

Kralj, Vid

Undergraduate thesis / Završni rad

2024

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://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:564033>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-11-08**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Vid Kralj

**Fiziologija prilagodbe na dugotrajno ronjenje
pripadnika naroda Bajau**

Završni rad

Zagreb, 2024.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Vid Kralj

**Physiology of adaptation to breath-hold
diving in Bajau people**

Bachelor thesis

Zagreb, 2024.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa Biologije na Zavodu za animalnu fiziologiju Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom izv. prof. dr. sc. Zorana Tadića.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Završni rad

Fiziologija prilagodbe na dugotrajno ronjenje u pripadnika naroda Bajau

Vid Kralj

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Bajau su tradicionalno nomadski narod koji se uzdržavaju podvodnim ribolovom i sakupljanjem uz ronjenje na dah. Tema su više istraživanja fizioloških procesa koji štite tijelo od uvjeta hipoksije, jer provode značajnu količinu vremena svakodnevno roneći na dah bez negativnih posljedica. Jedan od mehanizama koji omogućuje zaštitu u uvjetima izazvanim apnejom je refleks ronjenja. Taj multikomponentni odgovor tijela sastoji se od promjene rada srca, izmjenjene raspodjele krvi u tijelu i kontrakcije slezene koja pridonosi promjenjenom sastavu krvi. Te promjene zajedno omogućuju bolju toleranciju hipoksije. Bajau su možda dobar model za istraživanje kako modifikacijom ovih osnovnih procesa, koji su prisutni u svim ljudima i u određenoj mjeri svim kralježnjacima koji dišu zrak, mogu nastati fenotipska obilježja koja čine ovaj narod posebno dobro prilagođenim za specifičan način života. U razvoju nekih prilagodbi kod Bajau bili su važni genetski faktori dok je značajan učinak fenotipke plastičnosti u nekim drugim svojstvima poput sposobnosti vida pod vodom koja je zamjećena u ovoj populaciji. Narod Bajau zanimljiv je i u širem kontekstu istraživanja morskih sisavaca, zbog razumijevanja evolucijskih promjena koje su omogućile prelazak kopnenih životinja u vodeni okoliš.

Ključne riječi: periferna vazokonstrikcija, slezena, vid, morski nomadi

23 stranice, 57 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski

Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: izv. prof. dr. sc. Zoran Tadić

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Bachelor thesis

Physiology of adaptation to breath-hold diving in Bajau people

Vid Kralj

Rooseveltova trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

The Bajau people encompass groups that have traditionally been marine underwater hunters and gatherers that engage in breath-hold diving. Their daily hunting pattern consists of staying up to several hours underwater, which has made them a target of interest to physiologists studying human internal defenses against hypoxic conditions. One such mechanism is the diving reflex, a process that introduces changes in heart rate, vascular tone and constricts the spleen in response to apnea. This allows humans a degree of tolerance to hypoxia and the Bajau might be a good model for studying this reflex and how further modifications of this process might make these people better adapted for their specific lifestyle. Genetic factors have been implicated in some of the peculiarities of the Bajau phenotype concerning the differing parameters of the diving reflex, while other characteristics such as good reported under water vision might be due to phenotypic plasticity. Studying the Bajau might also have merit as a model for understanding the evolutionary changes that led to the development of marine mammals out of terrestrial animals.

Keywords: peripheral vasoconstriction, spleen, vision, sea nomads

23 pages, 57 references, original in: Croatian

Thesis is deposited in Central Biological Library.

Mentor: Assoc. Prof. Zoran Tadić, Ph.D.

SADRŽAJ

1. UVOD.....	1
2. RASPRAVA.....	3
2.1. Refleks pri zaronu	3
2.2. Varijacije u veličini slezene i ronjenje na dah životinja i ljudi.....	5
2.2.1. Genetska podloga varijacije veličine slezene u Bajau.....	6
2.3. Varijabilnosti u kardiovaskularnoj komponenti odgovora na ronjenje	7
2.3.1. Genetski učinak na kardiovaskularnu varijabilnost u refleksu ronjenja.....	8
2.4. Sposobnosti vida pod vodom djece naroda Bajau i Moken.....	10
3. ZAKLJUČAK.....	14
4. LITERATURA.....	15
ŽIVOTOPIS.....	20

1. UVOD

Bajau, Sama ili Sama-Bajau imena su koja se povezuju s grupom povijesno nomadskih naroda jugoistočne Azije. U antropološkoj literaturi poznati su i po opisnom nazivu „morski nomadi“ zbog načina života koji je u kulturnom i ekonomskom smislu usmjeren na more. Taj drugi naziv je nešto šireg značenja jer uglavnom podrazumijeva još neke skupine/narode osim Bajau koji se povezuju sa sličnim nomadskim životnim stilom, poput naroda Moken i Uruk Lawoi. Bajau naseljavaju obalna područja Indonezije, Filipina i Malezije te govore Sama-Bajau skupinom jezika koji pripadaju austronezijskoj jezičnoj skupini. Porijeklo Sama tema je znanstvene rasprave. Predloženo je više područja koja su potencijalno bila ishodišta iz kojih je započelo širenje Bajau po arhipelazima jugoistočne Azije, poput otoka Riau Lingga, Mindanao i Borneo. U novije vrijeme, genetske analize pokazuju kako genome ove skupine obilježavaju doprinosi iz papuanskih i austronezijskih kao i nekih drugih predačkih skupina. To je u skladu s pretpostavkom da su Bajau, kroz povijest, migrirali i imali ekstenzivne interakcije s raznim populacijama jugoistočne Azije i da su suvremene skupine Sama potomci miješanja više predačkih skupina. (Kusuma i sur. 2021; Nagatsu 2017; Stacey i sur. 2018).

Iako je do danas većina od približno 1.1 milijuna Bajau prešlo s tradicionalnog morskog i nomadskog na kopneni, sjedilački način života, dijelom zbog pristiska nekih državnih vlasti kroz prošlo stoljeće, ostali su blisko vezani za morski okoliš. Sve je manje Sama koji provode cijele živote na brodovima, što je bilo uobičajeno u prošlosti, ali i dalje žive u obalnim naseljima i love ili skupljaju morske životinje poput trpova, školjkaša i riba, zbog trgovinske razmjene sa susjednim populacijama ili zbog prikupljanja hrane za vlastitu prehranu. To čine tako što rone na dah pod vodom, uglavnom bez tehničkih pomagala osim drvenih naočala ili povremeno utega, pri dubljim zaronima. Muškarci najčešće obavljaju aktivnosti vezane uz podvodni ribolov dok žene i djeca uglavnom sudjeluju u sakupljanju morskih životinja s dna. Dan lova pod vodom muških pripadnika naroda Bajau opisan je u istraživanjima koje su proveli Schagatay i Abrahamsson (2014) i sastoji se od zarona na dubinu od nekoliko do preko dvadeset metara. Pri tom provode od dva do devet sati svaki dan u lovu od čega 50-60 % vremena bude provedeno roneći na dah u moru. Tijekom lova, Bajau rone često i kratko s trajanjem pojedinačnih zarona u prosjeku od 19 do 42 sekunde, sa slično čestim i kratkim intervalima izlaska na površinu (Nagatsu 2017; Schagatay i Abrahamsson 2014).

Način na koji pripadnici naroda Bajau love čini ih zanimljivim kao model za istraživanja ljudske fiziologije ronjenja. Dosad je provedeno mnogo istraživanja o fiziologiji prilagodbe na ronjenje u raznih sisavaca i ptica koje love pod vodom (Butler i Jones 1997). Time je prošireno znanje o raznim mehanizmima koji omogućuju uspješnu toleranciju uvjeta pri ronjenju i učinkovito kretanje pod vodom. Primjeri nekih od prilagodbi koje su istraživane razne su modifikacije refleksa ronjenja, koji je prisutan u nekoj mjeri kod svih

kralježnjaka koji dišu zrak i promjene u osjetilnim sustavima koje omogućuju vid pod vodom (Davis i sur. 2004). Istraživanja Bajau naroda pružila su priliku da se usporedi fiziologija ljudskih sposobnosti za dugotrajno ronjenje na dah s dosad istraženim životinjskim modelima. Osim toga, narod Sama potencijalno je zanimljiv za proučavanje evolucijskih procesa u ljudskim populacijama, jer uvjeti pri lovu na dah pod vodom možda djeluju kao selektivni pritisak koji je jedinstven za tu populaciju (Schagatay 2011).

U raspravi ću opisati nalaze znanstvenih istraživanja različitih aspekata fizioloških procesa koji su važni za ronjenje na dah u ljudi i životinja te ću usporediti to s mjerenjima provedenim na pripadnicima naroda Bajau u svrhu utvrđivanja koja fenotipskih obilježja potencijalno djeluju kao prilagodba na dugotrajno ronjenje na dah.

2. RASPRAVA

2.1. Refleks pri zaronu

U kralježnjaka koji dišu zrak prisutan je fiziološki odgovor koji se javlja pri ronjenju. Taj je odgovor poznat kao refleks ronjenja, odgovor pri ronjenju ili refleks ronjenja sisavaca, jer je posebno izražen i prvo opisan u nekih morskih sisavaca. Promjene koje su povezane s tim refleksom koji prati apneju uključuju indukciju bradikardije, perifernu vazokonstrikciju i kontrakciju slezene. (Panneton 2013).

Kod ljudi, uz apneju, izlaganje nosnica i dijelova lica vodi pokreću transdukciju signala koji potiču taj refleks, a odgovor mogu pojačati hipoksija i hlađenje lica (Godek i Freeman 2019; Lindholm i Lundgren 2009; Foster i Sheel 2005).

Pretpostavlja se da je važnost ovih mehanizama pomagati u održavanju homeostaze u uvjetima kada životinja koja roni nema dostupan dotok kisika iz zraka. Tad mioglobin u mišićima i hemoglobin u krvi te rezerve kisika u plućima predstavljaju jedine izvore kisika dostupnog za aerobno stanično disanje. Prilagođena raspodjela krvi u organizmu, kao posljedica djelovanja parasimpatičkog i simpatičkog autonomnog živčanog sustava na krvožilni sustav, omogućuje osiguravanje opskrbe krvlju organa i tkiva koji imaju najmanju toleranciju na hipoksiju uz smanjenje opskrbe krvlju u drugim tkivima. To se ponajviše odnosi na povećani dotok krvi u mozak, leđnu moždinu te srce i smanjenje dotoka krvi u ostala tkiva kao posljedica vazokonstrikcije u perifernim krvnim žilama. U mozgu u uvjetima bez dovoljno kisika nakon samo tri minute nastupa oštećenje tkiva dok skeletni mišići mogu dijelomično nadomjestiti staničnu proizvodnju energije anaerobnom glikolizom i tako funkcionirati i uz smanjenje dotoka krvi i kisika. (Panneton 2013; Leach i Treacher 1998).

Kardiovaskularna komponenta refleksa ronjenja u sisavaca uglavnom podrazumijeva i indukciju bradikardije koju prati pad minutnog volumena. Kod ljudi nije uvijek prisutna bradikardija kao dio tog odgovora i postoji stupanj raznolikosti među pojedincima u tome koje se promjene u radu srca pokreću kao dio cjelovitog odgovora ronjenja (Baranova i sur. 2017).

Osim odgovora koji mijenja uobičajenu regulaciju vaskularnog tonusa i uzrokuje aritmiju još jedan mehanizam koji je prepoznat kao dio refleksa ronjenja je kontrakcija slezene (Hurford i sur. 1990). Pokusno je utvrđeno da u ljudi slezena kontrahira pri uvjetima koji oponašaju ronjenje, tj. pri izlaganju lica hladnoj vodi, uz držanje daha (Espersen i sur. 2002). Takvo smanjenje veličine nije posljedica smanjenog dotoka krvi u slezenu zbog periferne vazokonstrikcije, nego je zasebni kontraktilni pokret slezene, koji se pokreće uz ostale odgovore pri refleksu ronjenja (Baković i sur. 2003).

Posljedica te kontrakcije, ukoliko je veća od 25% smanjenja površine slezene, značajna je promjena nekih krvnih parametara poput hematokrita i koncentracije hemoglobina. Oba ta parametara blago rastu nakon kontrakcija u pokusnim uvjetima. Ti rezultati upućuju na to da je funkcija slezene, u kontekstu refleksa ronjenja, slična kao u nekih drugih kralježnjaka tj. da služi kao spremište eritrocita koji se ispuštaju u krvotok pri ronjenju, vjerojatno zahvaljujući kontrakciji glatkih mišićnih vlakana za koja su Pinkus i sur. (1986) demonstrirali da se nalaze u slezeni. (Espersen i sur. 2002)

Refleks ronjenja u ljudi razlikuje se ovisno o životnoj dobi pojedinca. U novorođenčadi i male djece prisutan je refleks ronjenja koji je izraženiji nego u odraslih ljudi i aktiviran je već izlaganjem lica vodi, dok apneja postaje preduvjet za izazivanje tog odgovora u ostalih dobnih kategorija. Moguće je da izraženiji refleks ronjenja u ranoj životnoj dobi u ljudi ima ulogu kao mehanizam koji pomaže da se spriječi gušenje u vodi. (Godek i Freeman 2019; Goksor i sur. 2002; Pedroso i sur. 2012; Campbell i sur. 1969).

Osim u male djece, refleks ronjenja istraživan je i u pojedinim populacijama odraslih ljudi. Tako su primjećene razlike u intenzitetu refleksa između iskusnih ronioaca na dah, poput kompetitivnih sportskih ronioaca te odgovora u ljudi bez iskustva u ronjenju na dah (Schagatay i Andersson 1998). Nadalje, istraživane su populacije poput pripadnika naroda Bajau, koji se većinom prehranjuju lovom tijekom kojeg rone na dah i zadržavaju se na duže periode pod vodom te Ama, ljudi iz Japana koji se bave tradicionalnom djelatnosti ronjenja na dah za prikupljanje hrane ili bisera. S tim istraživanjima zabilježeni su fiziološki podatci pri ronjenju pripadnika tih skupina i proučavani su mehanizmi koji im potencijalno pomažu u ronjenju na dah (Ferretti i Costa 2003; Schagatay 2014). U takvih ronioaca koji love ili skupljaju pod vodom izmjeren je pad broja otkucaja srca u minuti od 45 % do 50 %, što pokazuje da se kod njih razvija snažan refleks ronjenja (Schagatay 2014).

Bajau roniooci koji od najmlađe dobi počinju provoditi značajnu količinu vremena pod vodom roneći na dah, s obzirom na prijespomenute modifikacije u intenzitetu odgovora pri ronjenju koji je posljedica iskustva i treninga, imaju značajno bolju sposobnost učinkovitog korištenja rezervi kisika u tijelu (Schagatay 2014). Plastičnosti fiziološkog mehanizma koji se pokreće pri ronjenju omogućuje na taj način bolju prilagodbu na uvjete koje izaziva dugotrajno ronjenje u Bajau lovcima-skupljačima.

2.2. Varijacije u veličini slezene i ronjenje na dah životinja i ljudi

Slezena je organ višestruke funkcije koji sudjeluje u radu imunološkog sustava, filtriranju krvi te recikliranju željeza (Mebius i Kraal 2005). Uz to jedan je od organa koji imaju ulogu u mehanizmu povezanim s refleksom pri zaronu u sisavaca (Hurford i sur. 1996).

Neke životinje, poput mnogih perajara, imaju sposobnost skladištenja velike količine eritrocita u slezeni (Kramer i Luft 1951). Weddell-ov tuljan (*Leptonychotes weddellii*) može skladištiti i do dvije trećine ukupnog broja eritrocita u slezeni pri uvjetima snižene mišićne aktivnosti (Quist i sur. 1993). Kontrakcijom slezene, koja je pokrenuta kao dio refleksa ronjenja, eritrociti prelaze u krvotok i to povećava hematokrit te koncentraciju hemoglobina u krvi. Posljedica takve promjene parametara je veća mogućnost skladištenja kisika i ugljičnog dioksida u krvi (Schagatay i sur. 2012). Osim toga, značajno za prilagodbu na ronjenje jest i to da, posljedično, raste puferski kapacitet krvi, što omogućuje bolju toleranciju na proizvodnju ugljičnog dioksida, pri uvjetima produžene apneje (Schagatay i sur. 2012).

Metodom filogenetski neovisnog kontrasta morfometrijskih podataka perajara, uočena je korelacija između mase slezene te relativne mase slezene kao udjela u ukupnoj tjelesnoj masi s vremenom kojeg ti sisavci maksimalno provode roneći. To upućuje na značaj povećane veličine slezene, kao jednog od morfoloških svojstva koje je ključno u prilagodbama na dugotrajno ronjenje na dah u morskih sisavaca i koja su vjerojatno postala izraženija pod djelovanjem prirodnog odabira (Mottishaw 1997).

Istraživanje varijacije u veličini slezene i učinka tih razlika na mogućnosti pri ronjenju na dah u ljudi provedeno je u kompetitivnih ronioaca na dah. Mjerene su vrijednosti volumena slezene, omjera volumena slezene i visine te tjelesne mase. Istraživana je korelacija izmjerenih podataka s bodovima koje su sudionici istraživanja osvojili u disciplinama natjecanja u apneji, koje uključuju horizontalno plivanje pod vodom na dah, držanje daha pod vodom bez tjelesne aktivnosti i plivanje vertikalno u vodenom stupcu uz utege. Sve spomenute discipline sudionici moraju odraditi nakon jednog udaha. Uspostavljena je pozitivna korelacija između bodova koje su sudionici prikupili i svih navedenih parametara. Ovi rezultati potvrđuju pretpostavku da varijacija u veličini slezene ima značaj za duljinu ronjenja na dah i u ljudi (Schagatay 2012).

Fenotip povećane slezene mogao bi, stoga, omogućiti Bajau roniocima sposobnost zadržavanja na duže periode pod vodom. Takva prilagodba na specifičan način lova, kroz mnogo generacija, potencijalno je učinila taj fenotip podložnim djelovanju prirodnog odabira.

2.2.1. Genetska podloga varijacije veličine slezene u Bajau

U ovom potpoglavlju opisane su metode kojim su Ilardo i sur. (2018), utvrdili značaj nasljednih faktora kao djelomičnog uzroka fenotipa povećane slezene u Bajau.

Mjerenja rađena u pripadnika naroda Bajau, pokazala su da je srednja vrijednost veličine slezene, izražene volumenom, značajno veća od izmjerenih vrijednosti volumena u populaciji Saluanaca, etničke skupine čiji pripadnici žive na geografski bliskom području, ali nemaju tradiciju lova na dah. Također, podatci koje su prikupili pokazuju da ne postoji značajna razlika između pripadnika naroda Bajau koji redovito rone na dah i onih koji to ne rade u pogledu iznosa volumena slezene. Pri obradi rezultata mjerenja, autori istraživanja su statistički korigirali podatke za tjelesnu masu, starost, spol, visinu i učestalost ronjenja na dah. Ti podaci upućuju na to da je razlika u veličinama slezene potencijalno posljedica nasljednih značajki, a ne u cijelosti okolišnih faktora, povezanih s različitim životnim stilom tih populacija.

Genetski faktori povezani s veličinom slezene potom su istraživani tako što su sekvencirani genomi Saluanaca i Bajau koji su sudjelovali u spomenutim mjerenjima i dobivene sekvence su analizirane zajedno sa sekvencama iz "Pan Asian Genome Project" baze podataka (Ngamphiw i sur. 2011), koja sadrži sekvence iz brojnih azijskih populacija. Tako su utvrdili veći udio austroazijske predačke komponente u Bajau, dok su u Saluanaca odredili značajniji udio melanezijske predačke komponente. Za sljedeću fazu analize sekvenci autori su koristili "1000 Genomes Project" bazu podataka (Auton i sur. 2015) koja sadrži sekvence iz kineske populacije Han, a koje su poslužile kao vanjska grupa (engl. *outgroup*) za usporedbu. Statistička analiza tih podataka sastojala se od testa omjera vjerojatnosti koji otkriva koji jednonukleotidni polimorfizmi (SNP, engl. *single nucleotide polymorphism*) su potencijalno bili pod djelovanjem prirodnog odabira u populaciji Bajau, a ne i u Saluanaca ili kineske populacije Han. Potom su utvrdili gene kojima je lokus blizu lokusima tako pronađenih SNP-eva. S obzirom da su ti geni također vjerojatno bili pod djelovanjem prirodnog odabira, provjerili su kodiraju li za proteine koji imaju značaj za fiziološke adaptacije na ronjenje na dah. Moguće je, stoga, da su uvjeti pri ronjenju na dah, uz još neke okolišne faktore specifične za Bajau, izvor selekcijskih pritisaka koji su djelovali na spomenute gene.

Među lokusima koje su tako otkrili, izdvojili su gen PDE10A, jer je dodatna analiza pokazala da postoji povezanost SNP-a na tom genu s veličinom slezene. Specifični alel tog gena, koji je u većoj frekvenciji prisutan u Bajau populaciji, povezan je sa povećanim volumenom slezene. Mehanizam kojim spomenuti gen djeluje na slezenu vjerojatno je povezan s djelovanjem cikličke nukleotidne fosfodiesteraze, enzima kojeg taj gen kodira, a ima sposobnost razgradnje cikličkog adenozin monofosafata (cAMP), čime se mijenja koncentracija tog sekundarnog glasnika koji je nužan za oslobađanje hormona štitnjače. Koncentracije tih hormona potencijalno imaju učinak na veličinu slezene u ljudi. Taj učinak je pokusno

demonstriran na miševima, u kojih se, uz niske koncentracije hormona štitnjače, razvija manja slezena, a u miševa s umjetno povećanim koncentracijama tih hormona dolazi do povećanja mase slezene (Watanabe i sur. 1995; Flamant i sur. 2002; Angelin- Duclos i sur. 2005). Kod ljudi, takva izravna veza još nije opisana, ali autori su se poslužili podacima iz “Human Functional Genomics Project“ baze podataka (ter Horst i sur. 2016) gdje su imali pristup mjerenjima koncentracija hormona štitnjače za genotipiziranu kohortu ljudi. SNP koji je dio alela PDE10A, čestog u Bajau te još tri koja su u neravnoteži vezanosti (LD, engl. *linkage disequilibrium*) s tim SNP-em (pojavljuju se zajedno s tim SNP-em), ispitali su za povezanost s koncentracijom hormona štitnjače u krvnoj plazmi. U istraživanju je utvrđena veza svih ispitanih sekvenci s povećanjem koncentracije hormona štitnjače.

Takvi rezultati potkrijepljuju hipotezu da je prirodnim odabirom povećana učestalost alela u populaciji Bajau koji imaju neizravni učinak povećanja veličine slezene. To predstavlja jasan primjer morfološkog svojstva u fenotipu kojeg imaju pripadnici Bajau populacije, a koji je vjerojatno, kroz približno tisuću godina, postao izraženiji, zbog selekcijskog pritiska povezanog sa specifičnim obrascima ponašanja u toj populaciji.

2.3. Varijabilnosti u kardiovaskularnoj komponenti odgovora na ronjenje

Prvi opisani mehanizam koji je uspostavljen kao dio refleksa ronjenja u sisavaca odgovor je kardiovaskularnog sustava. To podrazumijeva snižen broj otkucaja srca u minuti (bradikardiju) i vazokonstrikciju perifernih krvnih žila te posljedičnu preraspodjelu krvog volumena prema srcu i živčanom sustavu iz ostalih tkiva, koja imaju manje potrebe za kisikom. Taj fiziološki proces odgovoran je za uspješniju toleranciju hipoksičnih uvjeta koji nastupaju u tijelu sisavca, kad je onemogućena oksigenacija krvi u plućima pri ronjenju (Panneton 2013).

U ljudi je, kao i u ostalih sisavaca, prisutan kardiovaskularni odgovor pri ronjenju te je utvrđena određena razina raznolikosti u pojedinostima tog procesa među ispitanim subjektima. Bradikardija koja nastupa nakon izlaganja lica vodi može nastupiti brzo, unutar nekoliko sekundi, ili sporo i postupno, kroz vrijeme trajanja ronjenja. Kod malog dijela ispitanika, bradikardija se uopće ne razvija kao dio refleksa ronjenja, dok u manje od 5% ispitanika dolazi i do povećanja broja otkucaja srca u minuti (tahikardija) (Baranova 2004).

Parametri refleksa na ronjenje pokazuju određenu varijabilnost i u istraživanjima provedenim na životinjskim modelima. U tri soja štakora mjerena je frekvencija otkucaja srca u minuti, prilikom prisiljenih zarona te neposredno prije i poslije zarona. Dva od tih sojeva, Fischer i Buffalo, visokosrodni su sojevi (engl. *inbred*) i stoga imaju zanemarivu razinu genetske raznolikosti. Treći soj, Wistar, nije uzgojen na taj

način i ima veću genetsku raznolikost. Rezultati tog istraživanja pokazuju da prilikom ronjenja nastupa bradikardija, kao što je očekivano za sisavce, ali je razlika u broju otkucaja srca po minuti za vrijeme zarona između štakora soja Wistar veća nego između štakora preostalih sojeva. Takvi podatci upućuju na to da je dio varijabilnosti u kardiovaskularnom odgovoru pri ronjenju kod štakora vjerojatno posljedica genetskih faktora (Fahlman i sur. 2011).

Raznolikost u načinima na koji se mijenja frekvencija otkucaja srca u minuti pri ljudskom fiziološkom odgovoru na ronjenje, povezana je s nekim okolišnim faktorima, odnosno temperaturom vode u kojoj subjekti rone te temperaturom zraka u okruženju, prije samog zarona ili provođenja pokusa koji simulira zaron. Primjećeno je da se s porastom temperature vode smanjuje razina bradikardije i taj je odnos prisutan u rasponu temperatura koji se sam mijenja s različitim temperaturama zraka prije mjerenja. (Schagatay i Holm 1996)

Uz to, poznat je i značaj nasljednih faktora za varijabilnost fizioloških mehanizama koji djeluju na kardiovaskularni sustav, uzrokujući vazokonstrikciju i vazodilaciju (Citterio i sur. 2011). Komponenta refleksa ronjenja je periferna vazokonstrikcija i s time genetski faktori koji su povezani s radom mehanizama koji reguliraju odgovor glatkih mišića krvnih žila mogu biti značajni za razumijevanje razvoja tog odgovora u ljudi kao i raznolikost među ljudskim populacijama, poput Bajau.

Dva mehanizma koji djeluju na rad glatkih mišića krvnih žila su sustavi “renin-angiotenzin“ i “kinin-bradikinin“. Sustav “renin-angiotenzin“ podrazumijeva kaskadu molekularnih interakcija koje uključuju angiotenzinogen, renin, angiotenzin konvertirajući enzim, angiotenzin II i receptore angiotenzina II (Wu i sur. 2018). Taj hormonski sustav ima važnu ulogu u održavanju stabilnog krvnog tlaka i ravnoteže fluida te angiotenzin II uzrokuje vazokonstrikciju (Gordan i sur. 2015). Kinin-bradikinin, poznat u literaturi i kao sustav “kinin-kalikrein“ uključuje hormonsko djelovanje peptida bradikinina i kalidina koji su važni u održavanju krvnog tlaka i učinku na upalne procese, djelovanjem na tkiva preko B₁ i B₂ receptora (Agostoni i Cugno 2001). Ti peptidi nastaju djelovanjem enzima kalikreina na prekursore kininogene i potiču vazodilataciju u nekim arterijama (Golias i sur. 2007).

2.3.1. Genetski učinak na kardiovaskularnu varijabilnost u refleksu ronjenja

Kako bi se produbilo razumijevanje refleksa ronjenja proučene su razlike u kardiovaskularnoj komponenti tog odgovora u kontekstu varijabilnosti genetskih faktora koji djeluju na rad prije spomenutih hormonskih sustava. U tu svrhu, u istraživanju koji su proveli Baranova i sur. (2017), izazvan je refleks ronjenja u 80 ljudi. Svaki od testiranih volontera je, nakon aklimatizacije na uvjete laboratorijske mikrokline, tri puta

licem izložen hladnoj vodi. Fiziometrijski podatci deset minuta nakon prve simulacije zarona poslužili su kao kontrolne vrijednosti, dok su za samu analizu poslužila mjerenja prije, tijekom i poslije sljedeća dva izlaganja vodi. Autori su prikupili podatke o broju otkucaja srca u minuti, arterijskom krvnom tlaku, protoku krvi u kažiprstu, parcijalnim tlakovima kisika i ugljičnog dioksida pri izdahu te dišnom protoku i volumenu. Uz te fiziometrijske vrijednosti, iz uzoraka krvi sudionika u eksperimentu izolirali su deoksiribonukleinsku kiselinu, te su proveli lančanu reakciju polimerazom (PCR, engl. *polymerase chain reaction*), zbog umnažanja genetskog materijala. Na kraju koristili su hibridizaciju specifičnu za alele na biočipu, zbog identifikacije pojedinih alela ciljanih gena u pojedincima koji su sudjelovali u mjerenjima (Glotov i sur. 2005).

Tako su u istraživanju utvrđene polimorfne varijante gena ADBR2, ACE, REN, BDKRB2, AGTR1 koje sve, osim ADBR2, kodiraju za proteine i peptide s funkcionalnim ulogama u kinin-bradikinin i renin-angiotenzin hormonskim sustavima. Ova mjerenja potvrdila su da postoji četiri načina na koje se može promijeniti frekvencija otkucaja srca zbog refleksa ronjenja. U nekih je subjekata, u kratkom periodu od manje od devet sekundi, nastupila bradikardija, dok je u nekih nastupila nakon dužeg perioda. Ostali subjekti ili nisu značajno promijenili broj otkucaja srca u minuti ili su razvili tahikardiju u odgovoru na izlaganje vodi. Prisutnost polimorfni varijanti gena, Baranova i sur. (2017) usporedili su s drugim podacima koje su prikupili. Autori su, uz ostalo, ustvrdili da je prisutnost dvije kopije alela C BDKRB2 gena, koji kodira za receptor 2 za bradikinin, povezana s izraženijom procjenjenom perifernom vazokonstrikcijom u refleksu ronjenja u pojedinaca s tim genotipom. Osim tog gena, isti su zaključak postigli za alele D ACE gena, koji kodira za angiotenzin konvertirajući enzim, te za alel G ADBR2 gena koji kodira za beta-2-adrenergični receptor. Izraženost periferne vazokonstrikcije procijenili su preko vremena protoka pulsa (PTT, engl. *pulse transit time*) koji su izračunali praćenjem protoka krvi u kažiprstu, gdje je niža vrijednost indikacija većeg krvnog tlaka i time periferne vazokonstrikcije. Promjena amplitude pulsnog vala (PWA, engl. *pulse value amplitude*) u kažiprstu također je poslužilo kao mjerilo snage vaskularnog odgovora kao i porast krvnog tlaka.

Nalazi u ovom radu idu u prilog pretpostavci da je raznolikost vaskularnog odgovora pri refleksu ronjenja određeno i nasljednim faktorima, tj., genima koji su uključeni u rad kinin-bradikinin i renin-angiotenzin hormonskih sustava kao i ADBR2 gen koji je značajan za kardiovaskularni odgovor na djelovanje simpatičkog autonomnog živčanog sustava (Zhang i Anderson 2014).

Specifični aleli gena poput BDKRB2 ili ACE, stoga, omogućuju pojedincima da nakon zarona razviju snažniju vazokonstrikciju koja, kao ključan dio refleksa ronjenja, omogućuje uspješniji mehanizam zaštite na hipoksiju osjetljivih tkiva. U istraživanju kojeg su proveli Ilardo i sur. (2018), metodama koje su prije opisane u potpoglavlju 2.2.1., utvrđeno je da najjači signal, koji u statističkoj analizi označava da je pojedini

gen odnosno SNP vjerojatno bio pod djelovanjem prirodnog odabira, daje upravo SNP kojem je lokus blizu lokusa gena BDKRB2. To potencijalno upućuje na to da je značaj tog gena za uspješniju prilagodbu na ronjenje kroz prije opisani mehanizam bio dovoljno velik da je kroz više generacija bio pod selekcijskim pritiskom koji je djelovao na frekvenciju varijanti tog gena u Bajau populaciji.

Uz već opisani značaj fenotipa povećane slezene, koji je prisutan u ispitanih Bajau ljudi, ovo predstavlja još jedan primjer kako modifikacijom univerzalnih komponenti refleksa ronjenja može nastati fenotip koji dodatno pospešuje adaptaciju na često ronjenje na dah.

2.4. Sposobnosti vida pod vodom djece naroda Bajau i Moken

U morskih sisavaca, osim fizioloških prilagodba koje im omogućuju duži ostanak pod vodom i bolju toleranciju hipoksičnih uvjeta, primjećene su zanimljive razlike u fiziologiji osjetila, u usporedbi sa sisavcima koji primarno žive na kopnu. Kako su te skupine sekundarno postale orijentirane na život u vodenom okolišu, adaptacija osjetila na drugčija fizikalna svojstva tog novog medija postala je nužna, kako bi se mogli nastaviti oslanjati na njih za prikupljanje informacija o okolini (Wartzok i Ketten 1999). Jedno takvo fizikalno svojstvo je indeks loma svjetlosti. Za vodu ta vrijednost iznosi 1.33 do 1.34, dok je vrijednost za zrak približno 1 (Supin i sur. 2001). Takva razlika djelovala je kao evolucijski pritisak koji je u više sistematskih skupina, poput pripadnika podreda *Pinnipedia*, doveo do razvoja posebnih morfoloških svojstava njihovih očiju koja su posljedično uspješnije prilagođena na vodeni medij (Hanke i sur. 2009).

Zbog posebnog životnog stila, baš kao i morski sisavci, Bajau ronionci suočeni su s problemom drugčijih optičkih svojstava vode. Ipak, za razliku od očiju tih sisavaca, ljudsko oko nije dobro prilagođeno na vid u vodi, jer se u tom mediju optička moć leće oka poništava, kako nema istog pada u indeksu loma svjetlosti kao između zraka i leće, što posljedično izbacuje sliku iz fokusa (Atchison i sur. 2013). Mjerenja koja su proveli Atchinson i sur. (2013), potvrđuju da postoji značajan pad u mjerilima oštine vida kod sudionika istraživanja koji su testirali vid gledajući kroz naočale ispunjene vodenom otopinom, što je, uz korekcije, dobar pokazatelj ljudskog vida u vodi.

Dok su pod vodom, odrasli Bajau ronionci uglavnom se koriste samo jednostavnim drvenim naočalama iako nerijetko rone bez bilo kakvih zaštitnih naprava na očima, dok djeca koja rano u životu počinju sudjelovati u prikupljanju hrane rone bez bilo kakvih naprava u plitkom moru (Schagatay i Abrahamsson 2014). Pri takvom načinu lova čini se da se, unatoč prije utvrđenim nedostacima ljudskog vida u vodi, Bajau ronionci ponajviše oslanjaju na taj osjet (Schagatay 1996). Do sad u znanstvenoj literaturi nije utvrđeno da odrasli pripadnici te etničke grupe imaju bolju sposobnost vida u vodi od opće svjetske populacije. To stoji u

suprotnosti s promatranjima Schagatay, koja je ukazala na to da djeca naroda Bajau imaju značajno bolji vid pod vodom (Schagatay i Abrahamsson 2014).

Iako nisu provedena daljnja istraživanja izravno na pripadnicima neke od Bajau populacija, istraživani su isti fenomen na djeci etničke skupine Moken. To je jedna od skupina koje se svrstavaju u širi pojam “morskih nomada“, jer su tradicionalno, poput Bajau, nomadi i često prakticiraju podvodni lov i sakupljanje te govore jezikom iz austronezijske lingvističke porodice kojoj pripadaju i jezici Bajau (Dancause i sur. 2009). Pripadnika te skupine ima samo nekoliko tisuća te je većina istraživanja o ronjenju na dah provedeno na Bajau. S obzirom na sličnosti u obrascima ponašanja tih skupina, istraživanja na pripadnicima Moken skupine mogu se uzeti u obzir u kontekstu prilagodbi na ronjenje na dah kod Bajau, iako bilo kakve zaključke koji utvrđuju genetske uzroke pojedinih nalaza potrebno je dodatno istražiti kod Bajau, jer oni ne moraju nužno dijeliti istraživana genetska obilježja s populacijom Moken.

U istraživanju kojeg su proveli Gislen i sur. (2003), izmjerena je sposobnost vida djece Moken populacije (n = 6) pod vodom. Uz to, djeca europskog porijekla (n = 28) sudjelovala su u zasebnim mjerenjima podvodnog vida i autori su usporedili rezultate te dvije grupe. Kao parametar oštine vida, istraživači su odredili sposobnost djece da točno razlikuju horizontalnu ili vertikalnu orijentaciju uzoraka rešetki koje su postajale postepeno sve gušće raspoređene.

Uz oštrinu vida, izmjerena je i sposobnost razlikovanja kontrasta koju su istraživači izmjerili tako što su djeca gledala u uzorke rešetki s progresivno manjim kontrastom i tako je utvrđen najniži kontrast pri kojem su u stanju sigurno identificirati položaj uzorka, što je poslužilo za dobivanje vrijednosti osjetljivosti oka na kontrast. Autori su sva mjerenja proveli s definirane udaljenosti pod vodom. Nalazi ovih testova pokazali su kako djeca skupine Moken, koja su sudjelovala u istraživanju, imaju bolji vid po oba testna parametra od europske djece.

Istraživači su u radu, osim opisanih mjerenja, usporedili vrijednosti zakrivljenosti rožnice, snage akomodacije oka, prisutnost grješke loma i veličine zjenica. Jedina vrijednost za koju su utvrdili da odstupa u djece iz Moken populacije je veličina zjenice. Dok su djeca skupine Moken gledala pod vodom, zjenica im je bila veća u usporedbi s europskom djecom u istim uvjetima, iako nije bilo značajne razlike u veličini zjenice između dvije skupine kad je mjerenje provedeno na zraku. Takvi rezultati pokazuju da je kod djece morskih nomada došlo i do akomodacije njihovih očiju u vodi. To su zaključili, jer akomodaciju oka prati promjena promjera, to jest smanjenje zjenice (Kasthurirangan i Glasser 2005). Smanjenje promjera zjenice ima učinak poboljšanja vida u vodi (Atchinson i sur. 2013), ali Gislen i Gislen (2004) pretpostavljaju da se objašnjenje boljeg vida u djece iz populacije Moken vjerojatno ogleda i u snažnoj akomodaciji njihovih očiju pod vodom.

Primjećene razlike u djece tih dvaju populacija koje, u konačnici, rezultiraju većim sposobnostima vida pod vodom mladih morskih nomada su, uz fenotipska svojstva koja jačaju refleks ronjenja, još jedan primjer adaptacije na životni stil morskih lovaca-skupljača. Ipak, za razliku od prije spomenutih fenotipskih obilježja, to svojstvo je opisano samo u djece. Iako to ne isključuje nužno mogućnost da se radi o obilježju koje se razvilo kao posljedica evolucijskih procesa, moguće je da je takva pojava u djece posljedica fenotipske plastičnosti (Gislen 2003).

Kako bi odredili uzroke različite akomodacije očiju pod vodom, daljnja istraživanja proveli su Gislen i sur. (2006). U tom istraživanju, mjerenja su provedena na djeci ($n=4$) iz Švedske, koja su pod pokusnim uvjetima trenirala vid pod vodom, tako što su vježbali razlučivanje orijentacije rešetki sve finije rezolucije ili kontrasta. Kroz 11 treninga od dva sata, izmjereni su osjetljivost na kontrast, promjer zjenice i razina akomodacije. Razina akomodacije mjerena je infracrvenim fotoretinoskopom i tom metodom nisu dobiveni podatci koji se slažu s teoretskim očekivanjima. Istraživači su razvoj akomodacije iz tog razloga pratili neizravno, preko veličine zjenice. Četiri i osam mjeseci nakon kraja faze treniranja, ponovljena su ista mjerenja. Autori su u prijašnjim teoretskim razmatranjima (Gislen i Gislen. 2004), pokazali da za poboljšanje vida pod vodom djelomično može biti odgovorna i veća početna osjetljivost na kontrast, a u tom slučaju nije potrebna najveća razina akomodacije koja je moguća. Ipak, rezultati koje su objavili Gislen i sur. (2006), pokazali su da nema značajne razlike u osjetljivosti na kontrast u djece skupine Moken i djece iz Švedske, prije početka treniranja vida pod vodom. Akomodacija uz konstrikciju zjenice je, stoga, vjerojatno glavni mehanizam potencijalnog poboljšanja vida pod vodom.

Djeca su, pri mjerenjima tijekom perioda kada su se provodili treninzi, pokazala postepeno poboljšane vrijednosti mjerila oštine vida te osjetljivosti na kontrast. Također, nakon provedenog perioda treniranja, autori su zabilježili smanjenje promjera zjenice nakon mjerenja vida u vodi, u nekoj mjeri kod svih subjekata. Takav odgovor nije bio prisutan kod niti jednog djeteta na početku istraživanja. To pokazuje kako se, kroz mjesec dana, koliko je trajalo treniranje vida, razvio odgovor pri gledanju u vodi koji podrazumijeva akomodaciju na vid pod vodom i popratnu konstrikciju zjenice. Te reakcije omogućile su testiranoj djeci da razviju sposobnosti gledanja u vodi koje su bolje po parametrima oštine vida i kontrastne osjetljivosti od djece iz populacije Moken. Ovaj rezultat demonstrira da je vjerojatni razlog za uočene razlike u istraživanju Gislen i sur. (2003) između europske djece i djece skupine Moken to što su potonji mnogo više gledali pod vodom kroz odrastanje.

To pokazuje kako je poboljšana sposobnost vida u djece morskih nomada primjer adaptacije koja se može pripisati primarno fenotipskoj plastičnosti, a ne drugim procesima. Sličnosti u odrastanju u djece Bajau i Moken populacija i činjenica da je prijavljena fenotipska plastičnost moguća u populacijama europskog

porijekla indiciraju da je vrlo vjerojatno da se objašnjenje primjećene sposobnosti vida Moken djece pri ronjenju mogu generalizirati i na djecu ronioce Bajau naroda.

3. ZAKLJUČAK

Pripadnici naroda Bajau bili su do sad tema znanstvenih istraživanja zbog specifičnih odlika njihovog životnog stila. Kao tradicionalno podvodni lovci-skupljači i u današnje vrijeme često provode više sati dnevno roneći na dah pod morem. To ih čini modelom za istraživanje fizioloških prilagodbi koje potencijalno omogućuju ljudima dugotrajno zadržavanje pod vodom i toleranciju uvjeta koji tad nastupaju. Promatranjem životinja koje često rone zbog lova ili su prilagođene sekundarno akvatičkom načinu života uočeni su fiziološki mehanizmi koje im omogućuju učinkovito korištenje rezervi kisika u tkivima i bolje podnošenje hipoksičnih uvjeta. Važan takav mehanizam podrazumijeva refleks zarona, što je niz fizioloških procesa koji se pokreću nakon izlaganja vodi ili nakon indukcije apneje. Komponente koje čine refleks zarona u životinja su bradikardija, periferna vazokonstrikcija s redistribucijom krvi u vitalne organe i kontrakcija slezene. U istraživanjima koja su provedena na ljudima, utvrđena je prisutnost refleksa zarona kod ljudi i značaj pojedinih komponenti tog fiziološkog odgovora za toleranciju uvjeta koji nastupaju pri ronjenju. Nadalje, uočena je i mjera varijabilnosti u parametrima tog refleksa, zbog koje je moguće da neki pojedinci imaju bolje mogućnosti podnošenja uvjeta koji su povezani s ronjenjem na dah. Takva varijabilnost povezana je djelomično s genetskim faktorima. S obzirom na značaj ronjenja na dah za Bajau narod proučavan je odgovor pri ronjenju u toj populaciji. Pronađeno je da je kod ispitanih Bajau pojedinaca prisutan snažan odgovor pri ronjenju koji im omogućuje značajno učinkovitije korištenje tjelesnih rezervi kisika i pospješuje sposobnost dugotrajnog ronjenja. To je vjerojatno djelomično posljedica fenotipske plastičnosti, odnosno učinka iskustva i dugotrajnog treniranja ronjenja na dah. Uz to, utvrđena su fenotipska obilježja kod skupine Bajau koja su uzrokovana djelomično i genetskim faktorima. To su povećane slezene i intenzivnija periferna konstrikcija, koji dodatno pospješuju refleks pri ronjenju na dah u te populacije. Osim što su utvrđene varijante gena koje su vjerojatno zaslužne za takav fenotip, pokazano je da je učestalost tih alela u skupine Bajau posljedica prirodnog odabira, što ukazuje da je djelomično ta prilagodba na dugotrajno ronjenje posljedica nedavnih evolucijskih procesa u toj populaciji. Osim refleksa ronjenja, u njih je opisana i sposobnost boljeg podvodnog vida djece. To obilježje je, nakon provođenja istraživanja na europskoj djeci, objašnjeno kao primjer fenotipske plastičnosti koja omogućuje bolju akomodaciju i konstrikciju zjenica s treningom. Ipak, daljnja istraživanja na odraslim Bajau roniocima mogla bi biti korisna za bolje razumijevanje kako se mijenja sposobnost prilagodbe vida pod vodom kroz život. Razumijevanje promjena koje su pratile nedavnu evoluciju Bajau populacije mogle bi imati značaj za područje evolucijske fiziologije te dodatno obogatiti dosadašnje razumijevanje postupnog prelaska morskih sisavaca iz kopnenih u vodena staništa.

4. LITERATURA

Agostoni, A., & Cugno, M. (2001). The kinin system: biological mechanisms and clinical implications. *Recenti progressi in medicina*, 92, 764-773.

Angelin-Duclos, C., Domenget, C., Kolbus, A., Beug, H., Jurdic, P., & Samarut, J. (2005). Thyroid hormone T3 acting through the thyroid hormone α receptor is necessary for implementation of erythropoiesis in the neonatal spleen environment in the mouse. *Development*, 132, 925–934. <https://doi.org/10.1242/dev.01648>

Atchison, D. A., Valentine, E. L., Gibson, G., Thomas, H. R., Oh, S., Pyo, Y. A., Lacherez P., Mathur, A. (2013). Vision in water. *Journal of Vision*, 13, 4-4. <https://doi.org/10.1167/13.11.4>

Auton, A., Brooks, L.D., Durbin, R.M., Garrison, E.P., Kang, H.M., Korbel, J.O., Marchini, J.L., McCarthy, S., McVean, G.A., and Abecasis, G.R.; 1000 Genomes Project Consortium (2015). A global reference for human genetic variation. *Nature*, 526, 68–74.

Baković, D., Valic, Z., Eterović, D., Vuković, I., Obad, A., Marinović-Terzić, I., & Dujić, Ž. (2003). Spleen volume and blood flow response to repeated breath-hold apneas. *Journal of Applied Physiology*, 95, 1460-1466. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00221.2003>

Baranova, T. I. (2004). Characteristics of the human cardiovascular system in the human diving response. *Rossiiskii Fiziologicheskii Zhurnal Imeni IM Sechenova*, 90, 20-31.

Baranova, T. I., Berlov, D. N., Glotov, O. S., Korf, E. A., Minigalin, A. D., Mitrofanova, A. V., Ahmetov, I. I., Glotov, A. S. (2017). Genetic determination of the vascular reactions in humans in response to the diving reflex. *American Journal of Physiology - Heart and Circulatory Physiology*, 312, H622-H631. <https://doi.org/10.1152/ajpheart.00080.2016>

Butler, P. J., & Jones, D. R. (1997). Physiology of diving of birds and mammals. *Physiological Reviews*, 77, 837-899. <https://doi.org/10.1152/physrev.1997.77.3.837>

Campbell, L. B., Gooden, B. A., & Horowitz, J. D. (1969). Cardiovascular responses to partial and total immersion in man. *The Journal of Physiology*, 202, 239-250. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1969.sp008807>

Citterio, L., Simonini, M., Zagato, L., Salvi, E., Delli Carpini, S., Lanzani, C., ... & Manunta, P. (2011). Genes involved in vasoconstriction and vasodilation system affect salt-sensitive hypertension. *PLoS One*, 6, e19620. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019620>

Dancause, K. N., Chan, C. W., Arunotai, N. H., & Lum, J. K. (2009). Origins of the Moken Sea Gypsies inferred from mitochondrial hypervariable region and whole genome sequences. *Journal of Human Genetics*, 54, 86-93. <https://doi.org/10.1038/jhg.2008.12>

- Davis, R. W., Polasek, L., Watson, R., Fuson, A., Williams, T. M., & Kanatous, S. B. (2004). The diving paradox: new insights into the role of the dive response in air-breathing vertebrates. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 138, 263-268. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2004.05.003>
- Espersen, K., Frandsen, H., Lorentzen, T., Kanstrup, I. L., & Christensen, N. J. (2002). The human spleen as an erythrocyte reservoir in diving-related interventions. *Journal of Applied Physiology*, 92, 2071-2079. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00055.2001>
- Fahlman, A., Bostrom, B. L., Dillon, K. H., & Jones, D. R. (2011). The genetic component of the forced diving bradycardia response in mammals. *Frontiers in Physiology*, 2, 63. <https://doi.org/10.3389/fphys.2011.00063>
- Ferretti, G., & Costa, M. (2003). Diversity in and adaptation to breath-hold diving in humans. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 136, 205-213. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(03\)00134-X](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(03)00134-X)
- Flamant, F., Pogue, A. L., Plateroti, M., Chassande, O., Gauthier, K., Streichenberger, N., Mansouri, A., Samarut, J. (2002). Congenital hypothyroid Pax8^{-/-} mutant mice can be rescued by inactivating the TR α gene. *Molecular Endocrinology*, 16, 24-32. <https://doi.org/10.1210/mend.16.1.0766>
- Foster, G. E., & Sheel, A. W. (2005). The human diving response, its function, and its control. *Scandinavian journal of medicine & science in sports*, 15, 3-12. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0838.2005.00440.x>
- Gislén, A., & Gislén, L. (2004). On the optical theory of underwater vision in humans. *Journal of the Optical Society of America A*, 21, 2061-2064. <https://doi.org/10.1364/JOSAA.21.002061>
- Gislén, A., Warrant, E. J., Dacke, M., & Kröger, R. H. (2006). Visual training improves underwater vision in children. *Vision Research*, 46, 3443-3450. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2006.05.004>
- Gislén, A., Dacke, M., Kröger, R. H., Abrahamsson, M., Nilsson, D. E., & Warrant, E. J. (2003). Superior underwater vision in a human population of sea gypsies. *Current Biology*, 13, 833-836. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(03\)00290-2](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(03)00290-2)
- Glotov, S., Nasedkina, T. V., Ivashchenko, T. E., Iurasov, R. A., Surzhikov, S. A., Pan'kov, S. V., Chudinov, A.V., Baranov V.S., Zasedatelev, A. S. (2005). Biochip development for polymorphism analysis in biotransformation system genes. *Molekuliarnaia Biologiya*, 39, 403-412.
- Godek D., Freeman A. M. Physiology, Diving Reflex. (2019). StatPearls [Internet]. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK538245/> (pristupljeno 25.06.2024).
- Goksör, E., Rosengren, L., & Wennergren, G. (2002). Bradycardic response during submersion in infant swimming. *Acta Paediatrica*, 91, 307-312. <https://doi.org/10.1111/j.1651-2227.2002.tb01720.x>

Golias, C., Charalabopoulos, A., Stagikas, D., Charalabopoulos, K., & Batistatou, A. (2007). The kinin system-bradykinin: biological effects and clinical implications. Multiple role of the kinin system-bradykinin. *Hippokratia*, 11, 124.

Gordan, R., Gwathmey, J. K., & Xie, L. H. (2015). Autonomic and endocrine control of cardiovascular function. *World Journal of Cardiology*, 7, 204. <https://doi.org/10.4330/wjc.v7.i4.204>

Hanke, F. D., Hanke, W., Scholtyssek, C., & Dehnhardt, G. (2009). Basic mechanisms in pinniped vision. *Experimental Brain Research*, 199, 299-311. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1793-6>

Hurford, W. E., Hong, S. K., Park, Y. S., Ahn, D. W., Shiraki, Keizo., Mohri, Motohiko, & Zapol, W. M. (1990). Splenic contraction during breath-hold diving in the Korean ama. *Journal of Applied Physiology*, 69, 932-936. <https://doi.org/10.1152/jappl.1990.69.3.932>

Hurford, W. E., Hochachka, P. W., Schneider, R. C., Guyton, G. P., Stanek, K. S., Zapol, D. G., Liggins, G.C., Zapol, W. M. (1996). Splenic contraction, catecholamine release, and blood volume redistribution during diving in the Weddell seal. *Journal of Applied Physiology*, 80, 298-306. <https://doi.org/10.1152/jappl.1996.80.1.298>

Ilardo, M. A., Moltke, I., Korneliusen, T. S., Cheng, J., Stern, A. J., Racimo, F., Damgaard, P.B., Sikora, M., Seguin-Orlando, A., Rasmussen, S., Munckhof, I. C. L., ter Horst, R., Joosten, L. A. B., Netea, M. G., Salingkat, S., Nielsen, R., Willerslev, E. (2018). Physiological and genetic adaptations to diving in sea nomads. *Cell*, 173, 569-580. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.03.054>

Kasthurirangan, S., Glasser, A. (2005). Characteristics of pupil responses during far-to-near and near-to-far accommodation. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 25, 328-339. <https://doi.org/10.1111/j.1475-1313.2005.00293.x>

Kramer, K., Luft, U. C. (1951). Mobilization of red cells and oxygen from the spleen in severe hypoxia. *American Journal of Physiology - Legacy Content*, 165, 215-228. <https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1951.165.1.215>

Kusuma, P., Brucato, N., Nuraini, C., Letellier, T., Grangé, P., Sudoyo, H., & Ricaut, F. (2021). A Genomic Perspective of the Origin and Dispersal of the Bajau Sea Nomads in Indonesia. U: Bellina, B., Blench, R., Galipaud, J.-C. (ur.) *Sea Nomads of Southeast Asia: From the Past to the Present*. Singapore, NUS Press, str. 177-197. ISBN 978-9813251250, <https://doi.org/10.2307/j.ctv2gjx12g.11>

Leach R. M., Treacher D. F. (1998). ABC of oxygen: Oxygen transport-2. Tissue hypoxia. *British Medical Journal*, 317, 1370-1373. <https://doi.org/10.1136/bmj.317.7169.1370>

Lindholm, P., Lundgren, C. E. (2009). The physiology and pathophysiology of human breath-hold diving. *Journal of Applied Physiology*, 106, 284-292. <https://doi.org/10.1152/japplphysiol.90991.2008>

- Mebius, R. E., Kraal, G. (2005). Structure and function of the spleen. *Nature Reviews Immunology*, 5, 606-616. <https://doi.org/10.1038/nri1669>
- Mottishaw, P. D. (1997). The Diving Physiology of Pinnipeds: An Evolutionary Enquiry, Doktorska disertacija, Sveučilište u Britanskoj Kolumbiji. <https://dx.doi.org/10.14288/1.0087704>
- Nagatsu, K. (2017). Maritime diaspora and creolization: Genealogy of the Sama-Bajau in insular Southeast Asia. *Senri Ethnological Studies*, 95, 35-64. <https://doi.org/10.15021/00008578>
- Ngamphiw, C., Assawamakin, A., Xu, S., Shaw, P. J., Yang, J. O., Ghang, H., Bhak, J., Liu, E., Tongsim, S., HUGO Pan-Asian SNP Consortium (2011). PanSNPdb: the Pan-Asian SNP genotyping database. *PLoS One*, 6, e21451. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021451>
- Panneton, W. M. (2013). The mammalian diving response: an enigmatic reflex to preserve life?. *Physiology*, 28, 284-297. <https://doi.org/10.1152/physiol.00020.2013>
- Pedroso, F. S., Riesgo, R. S., Gatiboni, T., & Rotta, N. T. (2012). The diving reflex in healthy infants in the first year of life. *Journal of Child Neurology*, 27, 168-171. <https://doi.org/10.1177/0883073811415269>
- Pinkus, G. S., Warhol, M. J., O'connor, E. M., Etheridge, C. L., & Fujiwara, K. (1986). Immunohistochemical localization of smooth muscle myosin in human spleen, lymph node, and other lymphoid tissues. Unique staining patterns in splenic white pulp and sinuses, lymphoid follicles, and certain vasculature, with ultrastructural correlations. *The American Journal of Pathology*, 123, 440-453.
- Qvist, J., Hurford, W. E., Park, Y. S., Radermacher, P., Falke, K. J., Ahn, D. W., Guyton, G. P., Stanek, K. S., Hong, S. K., Weber, R. E., Zapol, W. M. (1993). Arterial blood gas tensions during breath-hold diving in the Korean ama. *Journal of Applied Physiology*, 75, 285-293. <https://doi.org/10.1152/jap.1993.75.1.285>
- Sather, C. (2002). Commodity trade, gift exchange, and the history of maritime nomadism in Southeastern Sabah. *Nomadic Peoples*, 6, 20-44. <https://www.jstor.org/stable/43123650>
- Schagatay, E. (1996). The Human Diving Response - Effects of Temperature and Training. Doktorska disertacija, Sveučilište u Lundu, Fakultet znanosti, Biološki odsjek, Lund.
- Schagatay, E. (2011). Human breath-hold diving ability suggests a selective pressure for diving during human evolution. U Vanechoutte M., Kuliukas A., Verhaegen M. (ur.), Was Man More Aquatic in the Past. Sharjah, Bentham Books, str. 120-147, ISBN 978-1608053551
- Schagatay, E. (2014). Human breath-hold diving ability and its underlying physiology. *Human Evolution*, 29, 125-140.
- Schagatay, E., Abrahamsson, E. (2014) A living based on breath-hold diving in the Bajau Laut. *Human Evolution*, 29, 171-183.

Schagatay, E., & Andersson, J. (1998). Diving response and apneic time in humans. *Undersea & Hyperbaric Medicine*, 25, 13.

Schagatay, E., & Holm, B. (1996). Effects of water and ambient air temperatures on human diving bradycardia. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 73, 1-6. <https://doi.org/10.1007/BF00262802>

Schagatay, E., Richardson, M. X., & Lodin-Sundström, A. (2012). Size matters: spleen and lung volumes predict performance in human apneic divers. *Frontiers in Physiology*, 3, 173. <https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00173>

Stacey, N., Steenbergen, D.J., Clifton, J., Acciaioli, G. (2018). Understanding Social Wellbeing and Values of Small-Scale Fisheries amongst the Sama-Bajau of Archipelagic Southeast Asia. U: Johnson, D., Acott, T., Stacey, N., Urquhart, J. (ur.) Social Wellbeing and the Values of Small-scale Fisheries. Cham, Springer, str. 97-123, ISBN 978-3319607498, https://doi.org/10.1007/978-3-319-60750-4_5

Supin, A. I., Popov, V. V., & Mass, A. M. (2001). The Sensory Physiology of Aquatic Mammals. Springer Science & Business Media, Heidelberg. ISBN 978-0792373575, <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1647-7>

Ter Horst, R., Jaeger, M., Smeekens, S. P., Oosting, M., Swertz, M. A., Li, Y., Kumar, V., Diavatopoulos, D. A., Jansen, A. F. m., Lemmers, H., Toenhake-Dijkstra, H., van Herwaarden, A. E., Janssen, M., van der Molen, R. G., Joosten, I., Sweep, F. C. G. J., Smit, J. W., Netea-Maier, R. T., Koenders, M. M. J. F., Xavier, R. J., van der Meer, J. W. M., Dinarello, C. A., Pavelka, N., Wijmenga, C., Notebaart, R. A., Joosten, L. A. B., Netea, M. G. (2016). Host and environmental factors influencing individual human cytokine responses. *Cell*, 167, 1111-1124. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.10.018>

Wartzok, D., Ketten, D. R. (1999). Marine mammal sensory systems. U: Reynolds J. E. i Rommel S. A. (ur.). Biology of Marine Mammals. Washington i London, Smithsonian Institution Press, str. 117-175, ISBN 978-1588342508

Watanabe, K., Iwatani, Y., Hidaka, Y., Watanabe, M., & Amino, N. (1995). Long-term effects of thyroid hormone on lymphocyte subsets in spleens and thymuses of mice. *Endocrine Journal*, 42, 661-668. <https://doi.org/10.1507/endocrj.42.661>

Wu, C. H., Mohammadmoradi, S., Chen, J. Z., Sawada, H., Daugherty, A., & Lu, H. S. (2018). Renin-angiotensin system and cardiovascular functions. *Arteriosclerosis, thrombosis, and vascular biology*, 38, e108-e116. <https://doi.org/10.1161/ATVBAHA.118.311282>

Zhang, D. Y., & Anderson, A. S. (2014). The sympathetic nervous system and heart failure. *Cardiology Clinics*, 32, 33-45. <https://doi.org/10.1016/j.ccl.2013.09.010>

ŽIVOTOPIS

Rođen sam u Zagrebu 9. srpnja 2001. Završio sam Osnovnu školu Ksaver Šandor Gjalski u Zaboku (2008.-2016.). Uz to završio sam i osnovnu glazbenu školu za instrument saksofon pri Osnovnoj školi Ksaver Šandor Gjalski u Zaboku. Nakon toga upisao sam matematički smjer u V. Gimnaziji u Zagrebu (2016.-2020.). Godine 2020. upisao sam Sveučilišni prijediplomski studij Biologije (smjer: biologija) na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu.