Mehanizmi termoregulacije

Duvančić, Tea

Undergraduate thesis / Završni rad

2016

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:217:429384

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-29**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

zir.nsk.hr

DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJI

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET

BIOLOŠKI ODSJEK

MEHANIZMI TERMOREGULACIJE

MECHANISMS OF THERMOREGULATION

SEMINARSKI RAD

Tea Duvančić

Preddiplomski studij Molekularne biologije

(Undergraduate study of Molecular biology)

Mentor: izv. prof. dr. sc. Vesna Benković

Zagreb, 2016.

SADRŽAJ

1. UVOD 1

2. MEHANIZMI TERMOREGULACIJE KOD BESKRALJEŽNJAKA 3

3. MEHANIZMI TERMOREGULACIJE KOD KRALJEŽNJAKA 5

3.1 Termoregulacija kod riba 5

3.2 Termoregulacija kod vodozemaca 8

3.3 Termoregulacija kod gmazova 10

3.4 Termoregulacija kod ptica 12

3.5 Termoregulacija kod sisavaca 15

4. LITERATURA 18

5. SAŽETAK 20

6. SUMMARY 20

1. UVOD

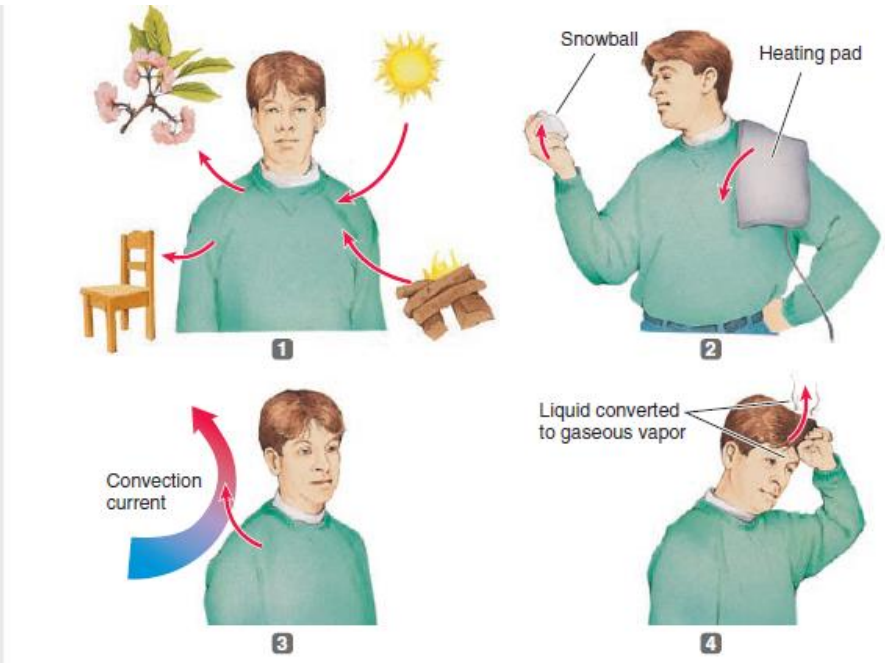
Tjelesna temperatura je bitan faktor o kojem ovisi brzina odvijanja metaboličkih procesa, a s time i funkcionalnost organizma. Upravo je zato bitno održavati tjelesnu temperaturu unutar određenih granica. Organizmi se nose s kolebanjima u temperaturi na jedan od tri načina: 1) obitavaju na području na kojemu je temperatura konstantna i odgovara potrebama organizma, 2) njihovi fiziološki procesi prilagođeni su na način da podnose veći temperaturni raspon ili 3) sami proizvode toplinu i tako održavaju tjelesnu temperaturu konstantnom, neovisno o uvjetima u okolišu. (Miller i Harley, 1996)

Tjelesna se toplina stvara mišićnim radom i metaboličkim procesima, pri čemu se oslobađa energija iz hrane. Bilo kakva fizička aktivnost poput plivanja, letenja i hodanja proizvodi tjelesnu toplinu. Jedan je od takvih mehanizama i drhtanje kod ptica i sisavaca. Pritom se istovremeno kontrahiraju agonisti i antagonisti, troše ATP i oslobađaju toplinu. Katabolički su procesi, odnosno razgradnja hrane, egzotermni što znači da oslobađaju energiju, a dio oslobođene energije otpada na toplinu. Organizmi koji nemaju razvijene termoregulatorne mehanizme većinu će oslobođene topline izgubiti, dok će je organizmi poput ptica i sisavaca iskoristiti u održavanju stalne tjelesne temperature. (Miller i Harley, 1996)

Obzirom na izvor tjelesne topline životinje možemo podijeliti na ektoterme i endoterme. Tjelesna temperatura ektotermnih organizama (prije nazivanih hladnokrvnima) ovisi o okolišu, dok endotermni organizmi („toplokrvni“) toplinu proizvode vlastitim metabolizmom, zbog čega se njihova tjelesna temperatura može razlikovati od one okoliša. (Kardong, 1995) Druga bitna podjela organizama odnosi se na mogućnost zadržavanja konstantne temperature tijela. Većina endoterma je homeotermno, što znači da tjelesnu temperaturu održavaju relativno stalnom, uz manja kolebanja. Ektotermi su uglavnom poikilotermni i imaju varijabilnu tjelesnu temperaturu. Postoje mnoge iznimke, pa tako neki endotermi imaju sezonske varijacije u temperaturi (npr. hibernacija), a neki ektotermni gušteri mogu održavati stalnu temperaturu tijela mijenjajući poziciju i lokaciju tijekom dana. (Miller i Harley, 1996)

Toplina se neprestano izmjenjuje između organizama i njihove okoline. Osnovni mehanizmi prijenosa topline uključuju konvekciju, kondukciju, evaporaciju i termalnu radijaciju (Slika 1). Životinja može istovremeno uzimati toplinu jednim i gubiti ju drugim mehanizmom. Konvekcija se odnosi na kretanje zraka ili tekućine preko površine tijela, čime

se toplina gubi (ako je temperatura zraka niža od one tijela), odnosno stječe (ako je temperatura zraka viša od temperature tijela). Kondukcija je direktan prijenos topline između molekula okoliša i onih na površini tijela životinje, uvijek niz temperaturni gradijent. Prijenos topline kroz krzno životinje odvija se kondukcijom. Krzno stvara sloj relativno nepokretnih molekula zraka oko tijela, kroz koji toplina mora proći kako bi došlo do izmjene s okolišem. Budući da je kondukcija znatno sporiji proces od konvekcije, na ovaj se način toplina zadržava, a krzno služi kao toplinski izolator. Evaporacijom vode s tijela, bilo putem respiratornog trakta ili kože, životinja gubi toplinu jer voda apsorbira znatnu količinu topline kada iz tekućeg prelazi u plinovito stanje. Ona je korisna jedino kopnenim životinjama i omogućuje hlađenje tijela, npr. znojenjem. Termalna radijacija je prijenos elektromagnetnog zračenja kojeg proizvode objekti poput živih organizama ili Sunca. Omogućuje prijenos topline između tijela koja nisu u direktnom kontaktu i smatra se da je odgovorna za većinu ukupnog prijenosa topline u ekosustavima. (Hill i sur., 2012)



Slika 1 Mehanizmi prijenosa topline: 1- radijacija, 2- kondukcija, 3- konvekcija, 4- evaporacija (Sherwood i sur., 2013)

2. MEHANIZMI TERMOREGULACIJE KOD BESKRALJEŽNJAKA

Beskralježnjake općenito smatramo skupinom koja se maksimalno prilagodila okolišu, što je za očekivati obzirom na raznolikost staništa u kojima žive. Većinom imaju nisku stopu metaboličke aktivnosti i stoga ne mogu proizvoditi dovoljno topline da bi tjelesnu temperaturu održavali višom od temperature okoliša. Dakle, uglavnom pripadaju ektotermnim organizmima. Nemaju posebne termoregulatorne mehanizme, već pasivno poprimaju temperaturu okoliša. Takve organizme čije unutarnje stanje, bilo da se radi o temperaturi ili nekom drugom svojstvu, ovisi o uvjetima u okolišu nazivamo konformerima. Ukoliko je promatrano svojstvo temperatura tijela, govorimo o termokonformerima. Iako se u beskralježnjake ubraja više skupina, pojam se u kontekstu ovog rada odnosi na člankonošce. (Sherwood i sur., 2013)

Kukci koji miruju imaju nisku razinu metaboličke aktivnosti, a temperatura svih dijelova njihovih tijela ovisi o temperaturi okoliša. Oni koji lete često imaju vrlo visoku razinu metabolizma i mogu proizvesti više topline po gramu tijela no što ju proizvode sisavci ili ptice. Proizvodnja topline lokalizirana je u mišićima toraksa, zbog čega se toraks prilikom leta zagrijava i možemo ga nazvati endotermnim. Neki kukci kod kojih opažamo pojavu endotermnog toraksa za vrijeme leta ne vrše termoregulaciju, pa temperatura može narasti i do 6°C iznad temperature zraka. Druge vrste zahtijevaju određenu temperaturu mišića kojima lete te ju stoga reguliraju i održavaju relativno konstantnom. Pojavu nepromijenjene temperature toraksa nazivamo torakalnom homeotermijom. Kod nekih je vrsta, poput pčele medarice (*Apis mellifera*) i bumbara (*Bombus terrestris*), torakalna homeotermija opažena i u stanju mirovanja. Toplina se proizvodi drhtanjem mišića krila, a budući da mogu kontrolirati jačinu drhtanja, tjelesnu temperaturu mogu prilagoditi trenutnim potrebama. (Hill i sur., 2012)

Iako je opisano nekoliko skupina kukaca koji su u određenoj mjeri endotermni, većina beskralježnjaka je ipak ektotermno. Tijelo velikog broja rakova i kukaca prekriveno je kutikulom koja, između ostalog, štiti od predatora i podupire tijelo. U kutikuli se nalaze različiti pigmenti, uključujući tamni pigment melanin. Životinje koje nastanjuju hladnija područja imaju višu razinu melanina kako bi bile tamnije i apsorbirale više svjetlosti. (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/) Koža rakova sadrži kromatofore, koje nalazimo i kod riba i vodozemaca, a koji također sadrže pigmente. U slučaju dnevnih ili sezonskih varijacija temperature, životinja može promijeniti raspodjelu pigmenata i boju tijela. Kada je potrebno povisiti temperaturu tijela, granule melanina raspršit će se po stanicama i omogućiti veću apsorpciju svjetlosti. (Matoničkin i sur., 1999)

Bihevioralna termoregulacija morskih beskralježnjaka istražena je kod rakova. U eksperimentu su jedinke stavljene u akvarij za izbjegavanje temperature. Nakon perioda aklimatizacije, postepeno se povisivala temperatura. Većina je rakova pri povišenju temperature napuštala sklonište i tražila hladnije vode. Isto ponašanje uočljivo je i kod jedinki u prirodnom staništu. Mijenjanjem pozicije, tj. mikrostaništa životinja tjelesnu temperaturu prilagođava trenutnim potrebama. (Crossin i sur., 1998)

Vrste polarnih područja često nemaju ni bihevioralne mehanizme kojima bi regulirali temperaturu tijela. One mogu tolerirati smrzavanje krvi te u smrznutom stanju preživjeti temperature do -50°C. Ekstreman je primjer ličinke vunaste gusjenice (*Gynaephora).* Radi se o vrsti arktičkog moljca koji u stadiju ličinke provodi nekoliko godina. Prije metamorfoze organizam mora preživjeti nekoliko zima, što radi u smrznutom stanju na temperaturama i do -70°C. (Hill i sur., 2012)

3. MEHANIZMI TERMOREGULACIJE KOD KRALJEŽNJAKA

3.1 Termoregulacija kod riba

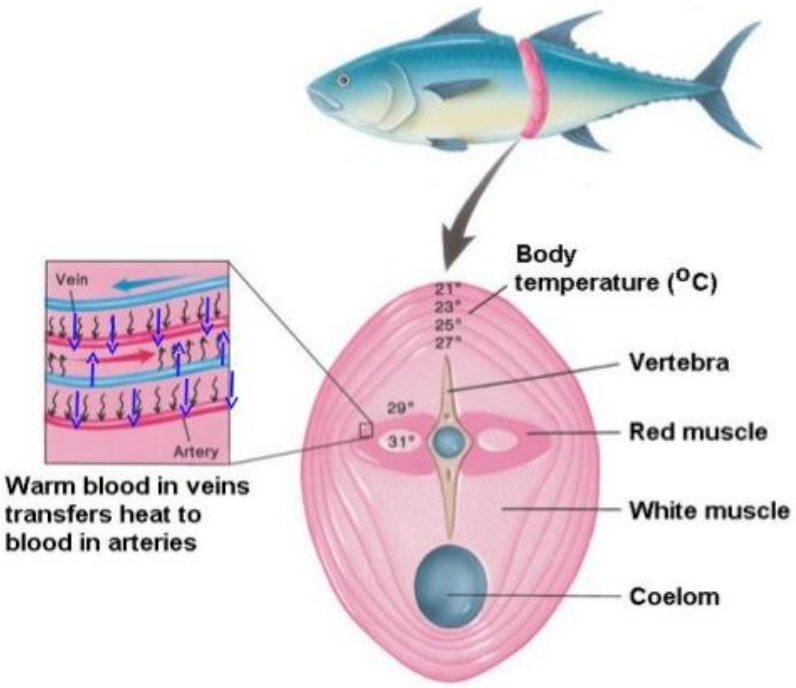
Većina riba su ektotermni organizmi. Budući da žive u vodi, relativno stabilnom okolišu bez naglih promjena temperature, ribe nisu imale potrebu za razvijanjem posebnih mehanizama termoregulacije. Obzirom na temperaturni raspon koji mogu podnijeti dijelimo ih na one koje podnose širok raspon temperature (euritermne ribe) i na one koje su evoluirale na način da im odgovara uzak temperaturni raspon (stenotermne ribe). Euritermne ribe uglavnom su vrste koje žive u plićacima ili blizu površine, gdje su temperaturne promjene drastičnije. S druge strane, ribe koje žive u tropima ili na većim dubinama ne suočavaju se s većim temperaturnim promjenama te su stoga i jako osjetljive na temperaturu okoliša. One su stenotermne. (Rastogi, 2007)

Kada govorimo o termoregulaciji kod riba, uglavnom mislimo na bihevioralne promjene koje prate promjene temperature vodenog okoliša. Ukoliko se temperatura vode povisi, riba će ili tražiti sjenu ili se spustiti na veću dubinu gdje je hladnije. U suprotnom će slučaju plivati na osunčanom dijelu ili bliže površini. Drugi način prilagođavanja uključuje pigmentne stanice kromatofore (melanofore) koji sadrže melanin. Riba može promijeniti boju tijela kao odgovor na promjene u temperaturi okoliša, a to čini raspršujući ili agregirajući pigmentne granule. Kada se granule raspršе po stanici, cijela stanica poprima boju granula. U slučaju agregacije, granule se skupe u malenu točku na sredini stanice, a njihova se boja ili uopće ne vidi ili je jedva zamjetna. Melanofori su stimulirani melanocit-stimulirajućim hormonom, a neki su čak direktno inervirani što rezultira još bržom reakcijom. Ukoliko riba treba povisiti temperaturu tijela, sintetizirat će više melanina i raspršiti ga po stanicama kako bi postala tamnije boje i apsorbirala više svjetlosti. Kada je tjelesna temperatura previsoka i treba ju sniziti, riba će agregirati pigmentne granule, postat će svjetlija i tako spriječiti dodatnu apsorpciju topline. (Hill i sur., 2012)

Ribe koje obitavaju u hladnim vodama imaju specifičan sastav makromolekula koje mogu podnijeti takve uvjete. One proizvode biološka sredstva protiv zamrzavanja (engl. *antifreeze*), kojima sprječavaju stvaranje i rast kristala leda. Takve tvari, većinom peptidi i glikoproteini, imaju točku smrzavanja nižu od one prirodnih voda. U sastavu krvne plazme nalazimo polialkohole poput sorbitola i glicerola, koji snižavaju ledište plazme. (Miller i Harley, 1996) Usporedbom razine metaboličke aktivnosti polarnih vrsta s onom vrsta umjerenih područja, opažena je veća metabolička aktivnost kod organizama hladnih staništa.

Uzet je uzorak jetre ribe koja nastanjuje hladna mora i praćena je brzina sinteze proteina pri temperaturama blizu temperature smrzavanja. Brzina sinteze bila je znatno viša nego kod drugih vrsta, čime je dokazana hipoteza održavanja više stope aktivnosti metabolizma. (Hill i sur., 2012)

Dosad opisani mehanizmi prilagođavanja temperaturi okoliša nisu dostatni za veće, aktivne ribe poput tune i morskih pasa. Takve su vrste razvile mehanizam pomoću kojega tjelesnu temperaturu održavaju značajno višom od one vode. Njihove glavne krvne žile nalaze se odmah ispod kože, a grananjem prema dubljim slojevima dovode krv do snažnih crvenih mišića koji služe za plivanje. Tamo manje žile formiraju protustrujni izmjenjivač topline (engl. *countercurrent heat exchanger*) nazvan *rete mirabile,* odnosno „čudesna mrežica“ (Slika 2). Toplina koja se proizvede u crvenim mišićima se ne gubi, nego se preko *rete mirabile* prenosi iz venske krvi do hladne arterijske, koja dolazi s površine tijela. Upravo taj mehanizam omogućava brže plivanje i zaranjanje u veće dubine u potrazi za plijenom, što vrste s hladnijim tijelima ne mogu. (Miller i Harley, 1996.)



Slika 2 Rete mirabile (Miller i Harley, 1996)

U svibnju 2015. pronađena je prva i, barem zasad, jedina endotermna vrsta ribe – opah (*Lampris guttatus*). Opah (Slika 3) obitava na području SAD-a i Australije. Živi u dubokim hladnim vodama, a tjelesnu toplinu proizvodi sama, pomoću pektoralnih mišića. Osim što može proizvesti toplinu, može ju i zadržati pomoću tjelesne masti i posebno građenih žila u

škrgama (*rete mirabile*). Slična je struktura opisana i kod drugih većih riba, no njen smještaj oko škrga je kod opah čini drugačijom. Iako vrsta još nije istražena, pretpostavlja se da ju toplokrvnost čini vrsnim predatorom jer njene biološke funkcije, prvenstveno funkcije kardiovaskularnog sustava, nisu ograničene temperaturom vode. (http://www.sciencemag.org)



Slika 3 Opah (http://discovermagazine.com)

3.2 Termoregulacija kod vodozemaca

Voda kao stanište organizmima pruža relativno stabilne uvjete života, uz manje izražena kolebanja temperature. Iako vodozemci ovise o vodi, u njoj ne provode cijeli život. Izlaskom na kopno javila se potreba za razvijanjem složenijih mehanizama termoregulacije od onih koje nalazimo kod većine riba. Unatoč tome, vodozemci su ektotermni i njihovi su termoregulatorni mehanizmi nerazvijeni u usporedbi s ostalim kopnenim kralježnjacima. (Pough, 2007)

Jedno od svojstava vode je snažna apsorpcija topline. Dok se nalaze u vodi, vodozemci će izgubiti većinu topline proizvedene vlastitim metabolizmom i poprimiti temperaturu vodenog okoliša. Za vrijeme boravka na kopnu temperatura tijela može se razlikovati od temperature okoliša. Pritom govorimo prvenstveno o bihevioralnoj termoregulaciji, odnosno o odabiru pogodnih mikrostaništa. Nokturnalne će vrste tijekom dana boraviti u sjeni ili na vlažnijim područjima, a vrste kojima odgovara viša temperatura tražit će osunčana mjesta. Česta je pojava ležanja na suncu nakon obroka, kako bi se povišenjem tjelesne temperature ubrzao metabolizam. Budući da kopnena staništa karakteriziraju češće promjene temperature, u skladu je s očekivanjima da vodozemci podnose širi temperaturni raspon. (Miller i Harley, 1996)

Dobar je primjer odabir mikrostaništa u sklopu termoregulacije pjegavi daždevnjak (*Ambystoma maculatum*). Mladi daždevnjaci neposredno nakon metamorfoze traže hlad i skrivaju se pod stijene, gdje dnevne temperature ne prelaze 32 °C. Isto je ponašanje zabilježeno i kod laboratorijskih sojeva. Ukoliko je kamenje zagrijano na više od 32 °C, daždevnjaci su bježali i tražili hladnije mjesto. (Pough, 2007)

Koža vodozemaca je permeabilna, što istovremeno komplicira termoregulatorno ponašanje i pruža mogućnosti koje životinje s manjim gubitkom vode kroz kožu nemaju. Ležanjem na suncu temperatura tijela vodozemaca će se povisiti, ali znatno manje nego kod drugih vrsta, npr. gmazova. Razlog tomu je kutana evaporacija kojom se tijelo hladi i smanjuje se mogućnost pregrijavanja. Budući da se tim procesom gubi veća količina vode, životinja mora naći vlažno mjesto kako bi izbjegla dehidraciju prilikom sunčanja. Žabe koje su napola uronjenje u vodu mogu ostati izložene sunčevoj svjetlosti dulji period bez opasnosti od dehidracije. (Pough, 2007)

Vodozemci također imaju kromatofore, koje nalazimo i kod riba i člankonožaca, a omogućuju im brzu promjenu boje kao odgovor na vanjske podražaje, tj. na promjenu

temperature. Mehanizam je isti: ukoliko postoji potreba za povišenjem temperature, pod utjecajem melanocit-stimulirajućeg hormona lučit će se više melanina, a rezultat će biti tamnije tijelo i veća apsorpcija topline. U suprotnom se slučaju melanin agregira u središtu stanice, tijelo životinje postaje svjetlije i manje apsorbira toplinu. (http://www.newworldencyclopedia.org)

Za hladnijih perioda vodozemci često ulaze u dormantno stanje, brumaciju, koje je karakteristično i za gmazove. Slično kao i pri hibernaciji životinji padaju tjelesna temperatura i stopa metaboličke aktivnosti, a rast prestaje. Za razliku od hibernacije, životinja za vrijeme brumacije postaje tolerantna na hipoksiju i ne prestaje piti vodu. Prije ulaska u dormantno stanje, nakupljaju se rezerve masti pojačanim unosom hrane. (http://infinitespider.com/) Neke vrste mogu tako provesti cijelu zimu, ležeći na dnu jezera ili zakopane u blatu ili u tlu. Disanje je omogućeno građom njihove kože, koja apsorbira dovoljne količine kisika da se životinja ne uguši. Oni vodozemci koji se za vrijeme mirovanja nalaze u tlu izgube gotovo polovinu vode, a njihove se vene ispune mješavinom šećera i alkohola koji sprječavaju smrzavanje krvi (engl. *antifreeze*). (http://www.backyardnature.net)

3.3 Termoregulacija kod gmazova

Gmazovi su prva skupina koja je potpuno napustila vodu i nastanila kopno. Za razliku od vode koja pruža relativno konstantne uvjete temperature, na kopnu su prisutna veća dnevna i sezonska kolebanja koja od organizama zahtijevaju naprednije mehanizme termoregulacije. Većina gmazova je ektotermno, uz iznimke poput nekih vrsta varana (*Varanus indicus*) i indijskog pitona (*Python molurus*). Ženke pitona uviju se oko jaja i, koristeći vlastiti metabolizam kao izvor topline, podižu temperaturu tijela do 7,3 °C iznad temperature okoliša. (Miller i Harley, 1996)

Većina je termoregulatornih mehanizama ektotermnih gmazova bihevioralna i najbolje je proučena kod guštera. Oni tijekom dana mijenjaju poziciju i premještaju se između osunčanih površina i hlada, vlastitu aktivnost prilagođavaju određenim dobima dana, a promjenom stava tijela kontroliraju površinu izloženu suncu i na taj način utječu na tok topline. Različiti fiziološki mehanizmi omogućuju gmazovima regulaciju tjelesne temperature. Koža gmazova je suha i dozvoljava samo minimalno hlađenje evaporacijom, ali i smanjuje gubitak vode u usporedbi s vodozemcima čija je koža vlažna. Kako bi povećali gubitak topline, gmazovi pri povišenim temperaturama počnu dahtati. Osim što onemogućava evaporaciju, koža i znatno smanjuje mogućnost podizanja temperature sunčanjem u usporedbi s vodozemcima. Rađen je eksperiment u kojemu su gušter i žaba bili izloženi izvoru topline (lampi) jednak vremenski period. Nakon toga im je odmah izmjerena tjelesna temperatura, koja je kod žabe bila nekoliko stupnjeva viša. (Pough, 2007) Iz tog razloga neki gmazovi, npr. morska iguana, za vrijeme sunčanja usmjeravaju krv prema koži i brže se ugriju. Prilikom uranjanja u hladni ocean, iguana usporava rad srca i reducira tok krvi prema koži te tako smanji gubitak topline. Regulacija apsorpcije topline pomoću kromatofora, opisana kod člankonožaca, riba i vodozemaca, zabilježena je i kod gmazova. (Miller i Harley, 1996)

Vrste koje žive u umjerenim regijama često hladnija razdoblja preživljavaju ulazeći u dormantno stanje, brumaciju, koje je opisano kod vodozemaca. Vanjski i unutarnji signali određuju vrijeme početka, odnosno završetka brumacije. Unutarnji signali još nisu istraženi, no smatra se da uključuju hormonalne promjene na koje utječu cirkadijani ritam i promjene u okolišu. Vanjski se signali odnose na fotoperiod, pritisak i vlagu zraka i temperaturu. (http://www.lllreptile.com)

Iako gmazove smatramo ektotermnima, kod njih se prvi put javljaju sofisticirani mehanizmi termoregulacije inače karakteristični za sisavce. Gmazovi koji rone, poput

morskih kornjača i morskih zmija, sprečavaju gubitak topline usmjeravajući cirkulaciju prema središtu tijela, a temperaturu mogu i povisiti kao odgovor na tiroksin i epinefrin. Kopnice (porodica Testudinidae) i kopnene kornjače (red Testudines) mogu se hladiti lučenjem sline, uriniranjem po stražnjim nogama, dahtanjem i vlaženjem očiju. (Miller i Harley, 1996)

3.4 Termoregulacija kod ptica

Ptice su endotermni organizmi čija se tjelesna temperatura kreće u rasponu od 38 do 45 °C. Iako je endotermnost pružila mogućnost nastanjivanja širokog spektra staništa, od tropskih do polarnih regija, ujedno je i donijela potrebu za razvijanjem složenijih i djelotvornijih mehanizama termoregulacije. Energija koja se utroši na stvaranje topline mora se nekako nadomjestiti, zbog čega se ptice moraju učestalije hraniti u usporedbi s gmazovima. Za hladnih dana ptica će povisiti metaboličku aktivnost i time spriječiti pad tjelesne temperature. U suprotnom će slučaju mobilizirati vodu kako bi povećala gubitak topline evaporativnim hlađenjem. Budući da nemaju znojnice, toplinu gube kroz respiratorni trakt ili brzom vibracijom gornjeg dijela grla i donjeg svoda usta. (Slika 4) (https://web.stanford.edu)



Slika 4 Hlađenje ptice vibracijom grla i donjeg svoda usta (engl. *gular flutter*) (https://wildlifeatwork.wordpress.com/)

Integrativna kontrola termoregulacije funkcija je centralnog živčanog sustava. Pojedini dijelovi hipotalamusa sudjeluju u odgovoru na povišenje, odnosno sniženje temperature te tako posteriorni dio snižava tjelesnu temperaturu, a anteriorni ju dio povisuje. Signali o promjeni temperature stižu iz receptora u koži i iz temperaturno-osjetljivih stanica u samom hipotalamusu. Stoga promjene temperature na površini tijela i u njegovoj unutrašnjosti mogu neovisno stimulirati hipotalamus i pokrenuti brojne kemijske i fizikalne termoregulatorne mehanizme u svrhu održanja ravnoteže i optimalnih uvjeta. (Schwab i Schafer, 1972)

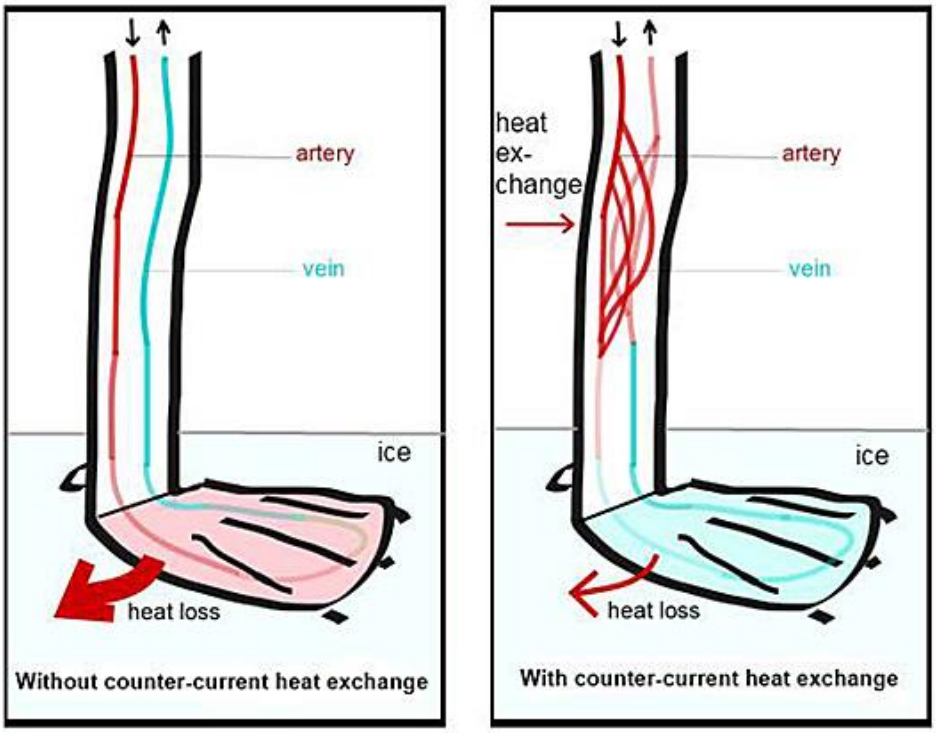
Krvotok ptica sličan je onom gmazova, uz jednu bitnu razliku – pojavu srca s potpuno odvojenim atrijima i ventrikulima. Takva građa značila je odvajanje plućne i sistemske cirkulacije, odnosno oksigenirane i deoksigenirane krvi. Srce je relativno veliko i čini do

2.4% ukupne tjelesne mase. Karakterizira ga velik broj otkucaja po minuti (bpm), s najvećom brzinom od 1000 bpm zabilježenom kod kolibrića. Iznimka su veće ptice koje imaju manje srce i manji broj otkucaja po minuti. Potpuno odvajanje oksigenirane od deoksigenirane krvi i pojava velikog srca koje brzo kuca omogućili su dopremanje velikih količina krvi, a time i endotermiju ptica. (Miller i Harley, 1996)

Jedan od mehanizama podizanja temperature je drhtanje (engl. *shivering thermogenesis*). Poticaj dolazi iz posteriornog hipotalamusa kao odgovor na hipotermiju, a aktivira se i inhibira iz anteriornog preoptičkog hipotalamusa. Somatski živčani sustav motornim neuronima stimulira mišićna vlakna skeletnih mišića na cikluse nesinkroniziranih kontrakcija i relaksacija. Istovremeno se aktiviraju i antagonistički mišići zbog čeka drhtaji nisu zamjetni, a svi procesi troše ATP i oslobađaju toplinu. Kada mišići drhte, glavna funkcija kontrakcije postaje energiju pohranjenu u ATP-u pretvoriti u toplinsku, što na kraju rezultira povišenjem temperature tijela. (Hill i sur., 2012)

Perje pticama ne služi samo za let i socijalne interakcije, nego ima i bitnu ulogu u termoregulaciji. Kada temperatura padne ispod određene granice, koja ovisi o vrsti, perje se digne i zarobi sloj zraka oko tijela. Kako se radi o relativno nepokretnim molekulama zraka, izmjena topline okolinom gotovo je onemogućena i ptica ne gubi dodatnu toplinu. Ukoliko nema potrebe za zadržavanjem topline, perje se spusti uz kožu. (Hill i sur., 2012)

Dijelovi tijela koji nisu pokriveni perjem bitna su mjesta izmjene topline s okolinom. Za hladnog vremena noge su zbog nedostatka izolacije potencijalno mjesto gubitka topline. Krvne žile nogu mnogih ptica iz tog su razloga smještene vrlo blizu jedne drugima i djeluju kao protustrujni izmjenjivač topline (engl. *countercurrent heat exchanger*) (Slika 5). Arterije vode krv tjelesne temperature iz torza, a vene hladnu krv iz nogu. Kako su žile međusobno u bliskom kontaktu, toplina se kondukcijom prenosi iz toplijih arterija u hladnije vene. Zbog toga će krv koja dospije u ostatak tijela biti ugrijana, a ona koja odlazi do nogu će biti hladnija te će se tako spriječiti nepotreban gubitak topline. Ptica može dodatno smanjiti gubitak topline konstrikcijom žila u nogama, čime se pri nižim temperaturama smanjuje protok krvi prema tom dijelu tijela. (https://web.stanford.edu)



Slika 5 Protustrujni izmjenjivač topline u nozi ptice (https://bybio.wordpress.com)

Osim dosad opisanih, bitni su i bihevioralni mehanizmi koji smanjuju gubitak topline preko dijelova koji nisu prekriveni perjem. Stajanjem na jednoj nozi, dok je druga uvučena pod perje smanjuje se izložena neizolirana površina, a time i gubitak topline. Česta je i pojava kada ptice sjednu i potpuno prekriju noge perjem, čime se dodatno izbjegava hlađenje. (https://web.stanford.edu)

3.5 Termoregulacija kod sisavaca

Sisavci su, kao i ptice, endotermni organizmi. Tjelesna temperatura većine kreće se u rasponu od 35 do 40°C. Većina termoregulacije vrši se povratnom spregom preko živčanog sustava, prvenstveno preko termoregulatornih centara u hipotalamusu. Kako bi taj mehanizam djelovao, potrebni su detektori temperature koji osjećaju promjene u temperaturi i određuju kada je postala previsoka ili preniska. Anteriorno preoptičko područje hipotalamusa sadrži velik broj neurona osjetljivih na toplinu i nešto manji broj neurona osjetljivih na hladnoću. Kada se preoptička regija zagrijava odmah počinje znojenje i vazodilatacija, čime se potiče gubitak topline i inhibira se njena dodatna proizvodnja. (Hall, 2016)

Osim receptora u hipotalamusu bitni su i oni iz drugih dijelova tijela, pogotovo iz kože. Za razliku od hipotalamusa, u koži se nalazi znatno više receptora za hladnoću od onih za toplinu, pa se da zaključiti kako je glavni zadatak perifernih termoreceptora detekcija pada temperature, tj. hipotermije. Kada receptori u koži zabilježe pad temperature, odmah se pobuđuju refleksi koji na nekoliko načina podižu temperaturu tijela: snažno stimuliraju drhtanje, inhibiraju znojenje i potiču vazokonstrikciju u koži kako bi se smanjio gubitak topline. Signali iz perifernih termoreceptora i iz preoptičke regije naposljetku odlaze do posteriorne regije hipotalamusa, čija je uloga integracija signala i poticanje odgovarajuće reakcije. (Hall, 2016)

Znojenje je tjelesna funkcija koja omogućuje regulaciju temperature, a karakteristična je za neke sisavce. Podrazumijeva otpuštanje slane tekućine iz žlijezdi znojnica. Radi se o normalnoj dnevnoj pojavi čiji izostanak znatno povećava opasnost od pregrijavanja. Kontrolirano je autonomnim živčanim sustavom. Ukoliko se povisi temperatura okoline ili tijela, uslijed infekcije ili tjelesne aktivnosti, počinje lučenje znoja koji vlaži površinu kože i hladi ju kako evaporira. (http://www.healthline.com) Sisavci poput karnivora koji nemaju znojnice hlade se dahtanjem. Mehanizam je najbolje proučen kod pasa. Oni brzim plitkim udisajima i izdisajima tjeraju zrak preko vlažnih mukoznih površina. Tijekom disanja zrak se vlaži i uzima toplinu s unutarnjih površina usne i nosne šupljine, čime se tijelo hadi. (Cossins i Bowler, 1987)

Sisavci također toplinu proizvode drhtanjem, mehanizmom opisanim kod ptica. Drugi je način stvaranja topline tzv. *nonshivering thermogenesis* (NST) koji je karakterističan za životinje kod kojih nalazimo smeđe masno tkivo (engl. *brown adipose tissue,* BAT) bogato mitohondrijima. Mitohondriji na unutrašnjoj membrani imaju protein termogenin koji

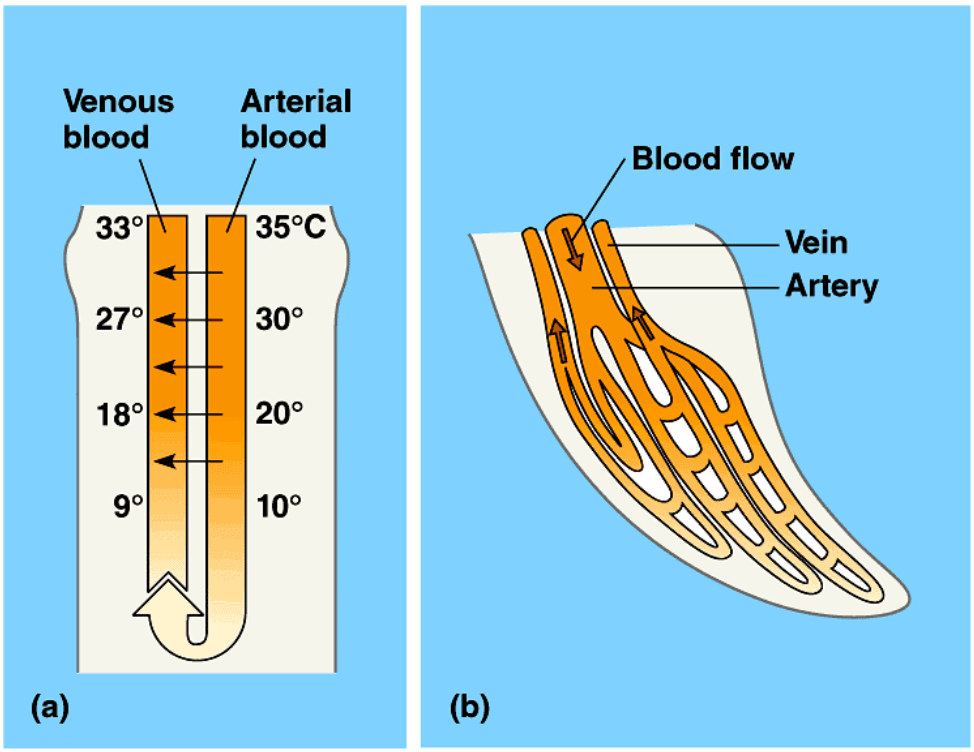
omogućava protonima da se vrate u matriks bez prethodnog prolaska kroz F_oF_1 kompleks, čime se energija oksidacije masti ne koristi za proizvodnju ATP-a, već za stvaranje topline. (Nelson i Cox, 2013) Noradrenalinski signal iz simpatičkog sustava stimulira BAT i potiče oksidaciju zaliha masnih kiselina i proizvodnju topline. NST je karakterističan za odrasle jedinke koje nastanjuju hladna područja, hibernirajuće životinje i većinu mladunčadi, uključujući ljudsku novorođenčad. (Hill i sur., 2012)

Dio termoregulacije odnosi se i na biheviоralne mehanizme. Vjerojatno su najbolje istraženi mehanizmi koje koriste slonovi. Njihova veličina otežava gubitak viška topline, jer imaju znatno manju površinu u odnosu na volumen u usporedbi s manjim organizmima te je stoga izuzetno bitno spriječiti dodatno primanje temperature. Slonovi stoga izbjegavaju boravak na suncu i traže hlad. Ukoliko nema hlada, ulaze u vodu ili se njome špricaju koristeći surlu, a često je i posipanje pijeskom ili zemljom. (http://www.elephantexperts.org)

Kao što je već rečeno, sisavci su endotermni. Imaju visoke stope metabolizma, a toplina koja se oslobađa metaboličkom aktivnošću zaslužna je za grijanje tijela. Kopneni sisavci imaju pokrov od dlaka koji hvata oslobođenu metaboličku toplinu i drži je zarobljenom u prostoru između dlaka te se tako reducira gubitak topline. Mehanizam je analogan onom opisanom kod perja ptica: u slučaju pada temperature piloerekcijski mišići podižu dlake te se zarobi sloj nepokretnih molekula zraka i onemogući se gubitak topline. (Hill i sur., 2012) Takav pokrov djeluje na zraku, ali u vodi gubi svoju funkciju. Sisavci poput vidre ili dabra, koji ne provode cijeli život u vodi, imaju krzno koje odbija vodu. Kako bi se to svojstvo zadržalo, moraju često izlaziti na kopno i timariti krzno. (Pough i sur., 2013)

Postoji nekoliko skupina sisavaca koji su potpuno prilagođeni životu u vodi. To su red kitova (Cetacea), kojem pripadaju kitovi i pliskavice, i red perajara (Pinnipedia), u koji se ubrajaju tuljani, morski lavovi i morževi. Te skupine za toplinsku izolaciju umjesto krzna koriste debeo sloj vaskulariziranog masnog tkiva (engl. *blubber*). Taj je sloj toliko dobar izolator da životinjama prijeti opasnost od pregrijavanja pri napornim fizičkim aktivnostima čak i dok su u vodi. Vodeni sisavci u perajama imaju protustrujne izmjenjivače topline (Slika 6) kako bi mogli kontrolirati zadržavanje, odnosno otpuštanje topline. Velike tanke površine poput peraja idealno su mjesto za izmjenu topline s okolinom, tj. za gubitak topline. Iz tog razloga je krv koja se venama vraća iz peraja hladnija, blizu temperature vode. Ukoliko životinja treba zadržati toplinu, krv će se iz peraja vraćati onim venama koje prolaze blizu arterija. Hladna venska krv ugrijat će se prolazeći blizu tople arterijske te će biti temperature blizu onoj tijela kada stigne do trupa. U tom će se procesu arterijska krv koja ide prema

perajama ohladiti, pa će se i smanjiti gubitak topline kroz peraje. Sličan se mehanizam koristi i kada je potrebno riješiti se viška topline, npr. pri intenzivnoj tjelesnoj aktivnosti. Tada će se krv koja ide od peraja prema trupu prenositi površinskim venama, čime se izbjegava izmjena topline između venske i arterijske krvi. Arterijska će krv koja dospije do peraja i dalje biti topla, što pogoduje izmjeni topline s vodom te će se višak topline na ovaj način izgubiti. (Pough i sur., 2013)



Slika 6 Protustrujni izmjenjivač topline u perajama morskih sisavaca (http://www.rodallrich.com)

4. LITERATURA

Cossins, A. R.; Bowler, K. Temperature Biology of Animals. New York : Chapman and Hall, 1987.

Crossin, G. T.; Al-Ayoub, S. A.; Jury, S. H.; Huntting Howell, W.; Watson, W. H. Behavioral thermoregulation in the American lobster *Homarus americanus*. The Journal of Experimental Biology (1998);201: 365-374

Hall, J. E. Guyton and Hall Textbook of Medical Physiology. 13. izdanje. SAD : Elsevier, Inc., 2016.

Hill, R. W.; Wyse, G. A.; Anderson, M. Animal physiology. 3. izdanje. Sunderland : Sinauer Associates, Inc. Publishers, 2012.

Kardong, K. V. Vertebrates : Comparative anatomy, function, evolution. 1. izdanje. Dubuque, Iowa : Wm. C. Brown Publishers, 1995.

Matoničkin, I.; Habdija, I.; Primc-Habdija, B. Beskralješnjaci : Biologija viših avertebrata. 3. izdanje. Zagreb : Školska knjiga, 1999.

Miller, S. A.; Harley, J. P. Zoology. 3. izdanje. Boston : WCB McGraw-Hill, 1996.

Nelson, D. L.; Cox, M. M. Lehninger principles of biochemistry. 6. izdanje. New York : W. H. Freeman and company, 2013.

Pough, F. H.; Janis, C. M.; Heiser, J. B. Vertebrate life. 9. izdanje. Boston : Pearson Education, Inc., 2013.

Pough, F. H. Amphibian Biology and Husbandry. LAR journal, 3 (2007.)

Rastogi, S. C. Essentials of Animal Physiology. 4. izdanje. New Delhi : New Age International (P) Ltd., Publishers, 2007.

Sherwood, L.; Klandorf, H.; Yancey, P. H. Animal Physiology: From Genes to Organisms. 2. izdanje. Belmont : Brooks/Cole, Cengage Learning, 2013.

Schwab, R. G.; Schafer, V. F. Avian thermoregulation and its significance in starling control. Proceedings of the 5th Vertebrate Pest Conference. Paper 25. (1972)

http://www.backyardnature.net/amph-hib.htm (10. 6. 2016.)

https://bybio.wordpress.com/tag/one-legged-birds/ (23. 6. 2016.)

http://discovermagazine.com/2016/janfeb/58-meet-the-first-warmblooded-fish (14. 6. 2016.)

http://www.elephantexperts.org/temperature.html (13. 6. 2016.)

http://www.healthline.com/health/sweating#Overview1 (10. 6. 2016.)

http://infinitespider.com/hibernating-mammals-brumating-reptiles-whats-difference/ (12. 6. 2016.)

http://www.lllreptile.com/articles/126-reptilian-brumation (12. 6. 2016.)

http://www.newworldencyclopedia.org/entry/Chromatophore (28. 5. 2016.)

http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23868839 (20. 5. 2016.)

http://www.rodallrich.com/advphysiology/Counter_CurrentExchange.html (23. 6. 2016.)

http://www.sciencemag.org/news/2015/05/scientists-discover-first-warm-bodied-fish (28. 4. 2016.)

https://web.stanford.edu/group/stanfordbirds/text/essays/Temperature_Regulation.html (29. 5. 2016.)

https://wildlifeatwork.wordpress.com (29. 5. 2016.)

5. SAŽETAK

Termoregulacija se odnosi na različite mehanizme kojima se tjelesna temperatura održava konstantnom. Cilj rada bio je istražiti podjele organizama vezane uz njihovu termalnu fiziologiju te najčešće mehanizme koje pojedine skupine koriste u svrhu termoregulacije. Životinje se dijele na ektoterme, čija temperatura tijela ovisi o okolini, i na endoterme, koji toplinu proizvode vlastitim metablizmom zbog čega se njihova tjelesna temperatura može značajno razlikovati od one okoliša. Beskralježnjake, ribe, vodozemce i gmazove smatramo ektotermnima. Njihovi se termoregulatorni mehanizmi uglavnom svode na bihevioralne, iako postoje i fiziološki poput proizvodnje topline drhtanjem mišića. Ptice i sisavci su endotermni i imaju složenije i djelotvornije mehanizme održavanja tjelesne temperature. Osim prema načinu proizvodnje topline, organizme dijelimo i obzirom na konstantnost temperature tijela. Pritom razlikujemo organizme s relativno konstantnom (homeotermi) i one s promjenjivom temperaturom tijela (poikilotermi).

6. SUMMARY

Thermoregulation refers to different mechanisms which are used to maintain a constant body temperature. The purpose of this seminar was to explore animal classification based on their thermal physiology and most commonly used thermoregulation mechanisms within different groups. Animals are divided into ectotherms, whose body temperature depends on the environment, and endotherms, who produce heat using their own metabolism which provides them with opportunity to have body temperature significantly higher than that of the environment. Invertebrates, fishes, amphibians and reptiles are considered to be ectothermic. Their thermoregulatory mechanisms mostly come down to those behavioural, although there are some physiological ones such as producing heat by shivering muscles. Birds and mammals are endothermic and they have more complex and effective mechanisms for maintaining body temperature. Apart from classifying animals based on how they produce heat, we can group them considering constancy of the temperature of their bodies. We distinguish organisms with relatively constant body temperature (homeotherms) and those with variable temperature (poikilotherms).