

# FYZIOLOGIE ADAPTACÍ

## (Učební text)

### Obsah

#### Úvod

1. ORGANIZMUS A PROSTŘEDÍ
  - 1.1. Vnější faktory prostředí
  - 1.2. Vnitřní prostředí a jeho složky
  - 1.3. Pružnost a konzervativnost organismu
  - 1.4. Bioklimatologie a adaptace na prostředí
  
2. OBECNÉ PRINCIPY ADAPTACE ORGANIZMU
  - 2.1. Základní pojmy
  - 2.2. Rozdělení adaptací
  - 2.3. Obecné mechanismy adaptačních dějů
  - 2.4. Vztah mezi stresem a adaptací
  - 2.5. Různé úrovně a typy adaptačních jevů
  - 2.6. Metodické problémy v adaptačních pokusech a možnosti chybného výkladu adaptačních jevů
  - 2.7. Mechanizmy umožňující adaptací
  - 2.8. Základní formy biologické regulace
  
3. ADAPTACE NA HLAVNÍ FAKTORY PROSTŘEDÍ
  - 3.1. Adaptace na změny teploty prostředí
    - 3.1.1. Fyzikální termoregulace
    - 3.1.2. Chemická termoregulace
    - 3.1.3. Tělesná teplota poikilotermů
    - 3.1.4. Adaptace poikilotermních živočichů na teplotu
    - 3.1.5. Reakce homoiotermních živočichů na změny teploty
    - 3.1.6. Umělá hypotermie
  - 3.2. Adaptace homoiotermů na chlad
    - 3.2.1. Produkce tepla při aklimaci na chlad
      - 3.2.1.1. Produkce tepla svalovou prací
      - 3.2.1.2. Třesová produkce tepla (třesová termogeneze)
      - 3.2.1.3. Netřesová termogeneze a její regulace
        - 3.2.1.3.1. Neurohumorální řízení netřesové termogeneze
        - 3.2.1.3.2. Lokalizace netřesové termogeneze
    - 3.2.2. Hibernace jako specifická forma adaptace
    - 3.2.3. Adaptace bezobratlých živočichů na teplotu
    - 3.2.4. Hibernace hmyzu, diapauza
    - 3.2.5. Odolnost hmyzu proti chladu a tolerance k zmrznutí
  - 3.3. Adaptace na teplo
    - 3.3.1. Adaptace na vysokou teplotu a nízký obsah vodních par ve vzduchu
    - 3.3.2. Adaptace na vysokou teplotu a vysoký obsah vodních par ve vzduchu
  - 3.4. Adaptace na různou výživu
    - 3.4.1. Působení výživy jako zdroje energie

- 3.4.1.1. Kalorická podvýživa
- 3.4.1.2. Kalorická nadvýživa
- 3.4.2. Adaptace na složení potravy
  - 3.4.2.1. Adaptace na zvýšený podíl glycidů v potravě
  - 3.4.2.2. Adaptace na zvýšený podíl tuků v potravě
- 3.4.3. Adaptace na časové rozložení příjmu potravy
  - 3.4.3.1. Efekt infrekventního krmení na různé druhy laboratorních zvířat
  - 3.4.3.2. Vliv změny frekvence příjmu potravy na člověka
- 3.4.4. Adaptace na výživu bezobratlých živočichů
- 3.5. Adaptace na nízkou tenzi kyslíku – vliv nadmořské výšky
- 3.6. Adaptace na vodní prostředí
  - 3.6.1. Adaptace bezobratlých živočichů na dýchání ve vodním prostředí
- 3.7. Adaptace na vysoký tlak a potápění
- 3.8. Světlo
- 3.9. Gravitační vlivy

Literatura doporučená k dalšímu studiu

## Úvod

V průběhu života je živý organizmus vystaven působení řady vnějších podmínek, kterým se musí přizpůsobit, má-li přežít. O tom, jak se organizmus s vnějším prostředím vyrovnává, rozhodují dva zásadní faktory:

- 1) Intenzita a délka působení vlivu vnějšího prostředí (přičemž většinou nepůsobí pouze jeden izolovaný vliv, ale několik vlivů v kombinaci),
- 2) Schopnost organismu se s těmito podmínkami vyrovnávat (toto je do značné míry dáno i vývojem vztahu k vnějšímu prostředí v průběhu ontogeneze, ale i fylogeneze).

Vztah mezi organizmem a vnějším prostředím je tedy značně složitý a o tom, zda se daný organizmus dokáže vyrovnat s jeho určitou změnou, či nikoliv rozhoduje celá řada okolností v průběhu osobního vývoje organismu i vývoje jeho předchozích generací. Přizpůsobení se určitým podmínkám je důležité pro přežití organismu. Ale čím více se organizmus na určité podmínky specializuje, tím méně je schopen se vyrovnávat s jinými zátěžemi. Obecně je možno konstatovat, že za určitých podmínek může adaptace na jeden podnět zhoršovat toleranci na jiný podnět.

To, co platí obecně o živých organizmech, platí v plné míře i pokud jde o člověka. Přežívali vždy ti jedinci, kteří byli schopni se nejlépe přizpůsobovat podmínkám prostředí. Člověk se na jedné straně svému okolnímu prostředí přizpůsoboval, na druhé straně se ale naučil se ho do jisté míry měnit tak, aby mu prostředí lépe vyhovovalo. To znamená, že se postupně naučil měnit teplotní i světelné podmínky svého okolí (umělé teplo a světlo), přednostně pěstoval ty rostliny a živočichy, kteří mu lépe zajišťovali přívod potravy. Samozřejmě nemohl zásadně měnit fyzikální podmínky svého prostředí, ale mohl měnit podmínky svého mikroklimatu, nebo se mohl přesouvat do podmínek, které mu lépe vyhovovaly. Pokud nemohl některé podmínky měnit, jako v případě podmínek meteorologických, naučil se alespoň tyto podmínky lépe poznat a dát tak možnost pro omezení jejich případného nepříznivého vlivu a naopak k využití jejich vlivu příznivého.

Snaha o aktivní změnu vnějších podmínek jistě znamená rozšíření možností přežít, přináší však zároveň nebezpečí, že jeho vliv na okolní prostředí může být ve svých důsledcích

nevhodný. Člověk například může měnit podmínky ve svém okolí natolik, že je porušena biologická rovnováha, že krátkodobým zlepšováním podmínek pro sebe zhoršuje zároveň podmínky pro jiné druhy. A jelikož člověk je součástí řetězce biologických druhů, navzájem se podmiňujících, dlouhodobě tím ztěžuje až ohrožuje svou vlastní existenci.

Věda, která se zabývá v plné šíři vztahy živých organismů, rostlin, živočichů i člověka, se nazývá **ekologií**. V této přednášce se nelze zabývat všemi ekologickými aspekty, ale pokusíme se popsat **mechanizmy**, kterými se dovedou vyrovnávat zvířata a člověk s některými změnami životního prostředí. Při tom všem je nutno si všimnout různých návazností na další aspekty s touto problematikou souvisejících.

## **1. ORGANIZMUS A PROSTŘEDÍ**

### **1.1. Vnější faktory prostředí**

Každý živý organizmus žije v určitých podmínkách na které se přizpůsobuje. Tyto podmínky jsou definovány:

- 1) dle toho, jakou část tzv. **přírodního prostředí** (jakou jeho složku) zahrnují (půda, voda ovzduší, rostlinstvo a živočichové),
- 2) podle toho, jaký **faktor** daná složka prostředí zahrnuje.

Ad 1) Pro živočichy i člověka je nejpodstatnější složkou přírodního prostředí ovzduší (atmosféra). Ovzduší a děje v něm probíhající vytvářejí **klima** daného místa. Faktory ovzduší se uplatňují svými fyzikálními, chemickými i biologickými složkami. S postupujícím vývojem se člověk stával do určité míry na atmosferických podmínkách nezávislý (oděv, obydlí s klimatizací a pod.). To ale vedlo ke zužování mezí jeho adaptačních schopností. Narůstala vnímavost na změny počasí, přibývalo poruch zdravotního stavu (civilizační choroby). Se snahou více poznat tyto vlivy, jejich škodlivé působení, včetně mechanismů jejich působení vzniká nový obor - **bioklimatologie** (biometeorologie), jež je významnou složkou ekologie.

Ad 2) Nejdůležitějšími faktory vnějšího prostředí jsou světlo, teplota, výživa, zvuk, tlak vzduchu, tenze kyslíku, vlivy kosmické. O všech těchto vlivech bude pojednáno v rámci kapitoly o adaptacích na jednotlivé faktory prostředí.

### **1. 2. Vnitřní prostředí a jeho složky**

Přeměna látek je jednou ze základních životních projevů. Jednobuněční živočichové získávají živiny a kyslík z vodního prostředí celým povrchem těla a stejnou cestou odstraňují odpadní zplodiny. U mnohobuněčných organismů, kde chybí přímý styk se zevním prostředím bylo nutno vytvořit systém, kdy buňky jsou obklopeny tenkou vrstvou tekutiny, z níž opět celým povrchem těla přijímají potřebné látky. Neustálé doplňování kyslíku a živin do této tekutiny mezi buňkami je realizováno prostřednictvím systému, který zajišťuje proudění živné tekutiny v těle a tím i spojení buněk organismu se zevním prostředím. Tak dochází k vytvoření vnitřního prostředí, jehož složení svou relativní stálostí umožňuje životní pochody na potřebné úrovni. Pojem stálého vnitřního prostředí - homeostázy definoval již v minulém století Claude Bernard.

Celková tělesná tekutina je rozložena do typických oddílů, mezi nimiž se neustále směňuje. Složení tělesných tekutin se však v jednotlivých oddílech liší. Tyto rozdíly jsou dány vlastnostmi bariér mezi kompartmenty (tj. buněčných membrán) a silami, odpovědnými za transporty přes ně (difúze, osmóza, filtrace, aktivní transport).

**Plazma** je tekutou součástí krve. Obsahuje všechny přirozené elektrolyty, difúzibilní organické látky (substráty a metabolity) a nedifúzibilní organické látky (zejména bílkoviny).

**Extracelulární tekutina** (mimobuněčná, intersticiální, tkáňový mok) je od plazmy oddělena cévní stěnou. Má složení kvalitativně stejné jako plazma, až na bílkoviny, které vzhledem k velké molekulární hmotnosti nemohou procházet bariérou cévní stěny. **Intracelulární tekutina** (vnitrobuněčná) je od intersticiální oddělena polopropustnými buněčnými plazmatickými membránami. Je bohatá na bílkoviny a liší se i obsahem dalších látek.

	Na	K	Cl	HCO <sub>3</sub>	HPO <sub>4</sub>	Bílkoviny
Extracelulární tekutina	152	4	117	27	0	0
Intracelulární tekutina	14	157	4	10	113	74

Rozdíly v zastoupení iontů Na a K jsou důsledkem činnosti sodíko-draslíkové pumpy, která čerpá neustále proti koncentračnímu spádu za spotřeby energie sodík z buněk a draslík do buněk. Anionty jsou rozloženy nepravidelně také vlivem tzv. Gibbsonova - Donnanova jevu. Nedifuzibilní anionty (bílkoviny) v intracelulární tekutině přitahují difuzibilní anionty (zejména fosfáty). Chloridové ionty jsou rozloženy pasivně ve smyslu elektrochemického gradientu.

Koncentrace elektrolytů i organických látek je v každém oddílu pozoruhodně stabilní. Vychýlení na kteroukoliv stranu vyvolá osmotické přesuny vody, mající tendenci ihned rovnováhu obnovit.

### 1. 3. Pružnost a konzervativnost organismu.

Stabilní (i když zároveň dynamická) rovnováha je nezbytná pro zachování integrity a stálosti organismu i za měnících se podmínek. Z tohoto hlediska je organismu do jisté míry **konzervativní**. Na druhé straně, aby byl organismus schopen zachovat relativně stálé podmínky pro své životní funkce, musí pružně reagovat na změnu podmínek. Musí být tedy schopen nejen zachovávat stále stejné vnitřní podmínky, ale ustavovat i novou rovnováhu. Organismus musí být tedy do určité míry i **pružný** (schopen reagovat na určité změny vnějšího prostředí).

Vzájemnou souhrou těchto dvou protikladných vlastností organismu - jeho konzervativismu a pružnosti se vždy, i za změněných podmínek prostředí ustavuje nová **dynamická rovnováha**.

### 1. 4. Bioklimatologie a adaptace na prostředí.

Bioklimatologie studuje vzájemné vztahy mezi organismy a jejich prostředím, přičemž z **hlediska biologického sleduje různé aspekty reakcí organismu na faktory vnějšího prostředí**. Studium adaptačních jevů a bioklimatologie (zejména její biologický směr) spolu úzce souvisejí. Dle toho, na jaký druh organismů se bioklimatologie zaměřuje, dělíme ji na:

- a) fyto­bioklimatologii
- b) zoobioklimatologii
- c) humánní bioklimatologii.

Všechny tyto tři hlavní obory se vzájemně prolínají, neboť je spojuje jednotící hledisko vlivu okolního prostředí. V poslední době dochází k rychlému rozvoji bioklimatologie. Snad nevíce to platí pro bioklimatologii člověka.

## **Bioklimatologie člověka.**

Jako samostatná lékařská disciplína patří mezi nejmladší. Humánní bioklimatologii lze rozlišit na: a) humánní biometeorologii  
b) vlastní humánní bioklimatologii.

**Humánní biometeorologie** sleduje okamžitý stav ovzduší a vlivu jeho změn na člověka. Proto studuje různé meteorologické činitele, které mají nebo by mohly mít příznivý vliv na zdraví, tj. dobrý průběh jeho životních funkcí.

**Vlastní humánní bioklimatologie** studuje naprotitomu dlouhodobá měření o vlivu meteorologických vlivů a zabývá se problematikou aklimatizace člověka, případně změnami jeho zdravotního stavu v různých klimatech.

Bioklimatologie člověka tedy studuje jednak příznivý vliv různých složek klimatu (v podstatě atmosférického prostředí) na člověka a jeho biologické funkce, dále pak vliv nepříznivý, vedoucí až ke vzniku různých patologických stavů. Obě složky humánní bioklimatologie lze dělit na část zaměřenou na zdravé jedince (meteorofyziologii, resp. klimatofyziologii) a na jedince se vznikajícím, nebo již existujícím patologickým stavem (meteoropatologie, resp. klimatopatologie).

Sem lze zařadit poznámku o **meteorotropních chorobách**. V lékařské praxi bylo zjištěno, že v určitých dnech se zvyšoval počet pacientů s určitými chorobami a zvyšovala se i jejich mortalita. Zjistilo se, že se na tomto jevu mohl uplatnit i průběh počasí a začalo se uvažovat o vnímavosti na počasí - meteorosenzibilitě. Na změnu atmosférického prostředí je člověk schopen reagovat dokonce i určitou dobu (dny) předem. Tato zvýšená citlivost na působení počasí je zřejmě výsledkem snížené adaptability na vlivy prostředí, případně známkou narušení homeostatických mechanismů. Vliv počasí se může uplatnit tím více, čím více jsou regulační schopnosti organismu narušeny jinou zátěží.

Specifickou formou zvýšené citlivosti na počasí je tzv. **meteorotropní choroba**. Jsou to taková onemocnění, na jejich vzniku, nebo průběhu se počasí výrazně podílí. Lze sem zařadit kardiovaskulární onemocnění, alergické stavy, některé oční choroby, záněty horních cest dýchacích, ale rovněž tzv. "bolesti z počasí" (reumatické bolesti, neuralgie, bolesti jizev a pod.). S pojmem meteorotropní choroby úzce souvisí i sezónní výskyt některých onemocnění.

## **2. OBECNÉ PRINCIPY ADAPTACE ORGANIZMU**

### **2.1. Základní pojmy.**

Adaptací organismu se rozumí proces vyrovnání se změněným podmínkám vnějšího prostředí do té míry, aby tyto přestaly být faktorem znemožňujícím normální život organismu.

Fyziologie adaptací se zabývá proměnlivostí fyziologických dějů s cílem vymezit hranice životních podmínek, za kterých mohou různé fyziologické funkce u různých druhů živočichů zdárně probíhat a zároveň vysvětlit podstatu mechanismů, umožňujících posun životních limitů vedoucích k adaptaci.

Odpovědi organismu na změny prostředí mohou být různého charakteru. Dělíme je na tři základní typy:

1) **Reakce** - rychlé fyziologické změny, obvykle v sekundovém či minutovém rozmezí. Probíhají po předem připravených drahách a nastávají obvykle na jednorázový podnět, který musí mít samozřejmě určitou intenzitu. Potřebná **prahová** intenzita pro vyvolání reakce se liší podle délky trvání a intenzity podnětu, druhu organismu, ale také v rámci ontogeneze, v závislosti na průběhu biorytmů i individuální dispozice. Typickým příkladem tohoto typu dějů

jsou smyslové děje (např. přeměna rodopsinu na retinen vlivem světla), nebo děje nervové, jako je činnost reflexní.

2) **Adaptace** - ke svému uskutečnění potřebují dobu několika dnů až týdnů. Jsou obvykle vyvolány dlouhodobým, nebo opakovaným podnětem. Můžeme je definovat jako **biologicky výhodné fyziologické změny organismů, nutné k zachování homeostatické rovnováhy za působení kvalitativně odlišných ekologických faktorů**. Zahrnují v sobě jak změny na úrovni buněčné (aktivace enzymů, syntéza dalších enzymatických souborů), tak i regulace na úrovni celého organismu. Jelikož všechny funkce organismu jsou na sobě navzájem závislé, vyvolává někdy vznik hlavního adaptačního mechanismu i řadu druhotných změn fyziologických funkcí. Tyto vedlejší změny mohou překrýt hlavní adaptační mechanismus. Proto je někdy obtížné jej jednoznačně stanovit. Adaptace jsou z hlediska ontogeneze i fylogeneze organismů naprosto zásadní odpovědí na působení změn ekologických faktorů a proto jim bude dále věnována největší pozornost.

Součástí adaptačních změn jsou **habituače**. jedná se o sníženou citlivost smyslových orgánů, resp. CNS na působení změn vnějších faktorů. Habituače často předcházejí, nebo jsou přípravou pro nástup vlastních adaptačních změn (např. snížené vnímání chladu u osob vystavených nižším teplotám prostředí).

3) **Deformace** - liší se od předešlých odpovědí tím, že jsou pasivně a nespecificky vyvolávány příliš silným neadekvátním podnětem. Odpověď nemá pozitivní biologický význam, nastávají patologické změny, popř. zánik organismu (populace, společenstva).

Zatímco reakce jsou okamžitou odpovědí na vnější podněty a deformace znamenají, že organismus nezvládl působení vnějších faktorů, adaptace představují zásadní, pro organismus pozitivní dlouhodobé odpovědi na změny prostředí, v němž organismy žijí. Proto se také pojem „**ekologická fyziologie**“ do značné míry překrývá s pojmem „**fyziologie adaptací**“.

## 2. 2. Rozdělení adaptací.

a) **adaptace individuální** - patří sem děje typické pro jedince určitého druhu a dochází k nim pod vlivem faktorů vnějšího prostředí během individuálního života. Individuální adaptace se uskutečňují v mezích genotypu příslušného organismu jako projev **dědičných možností**, které u organismů bez působení stresu nejsou realizovány. Tyto genetické dispozice jsou dědičné, avšak samotné adaptace, navozené vlivem vnějších faktorů však pochopitelně nikoliv. V případě přizpůsobení se jedince se jedná o tzv. adaptace **rezistentní** - adaptace u kterých jde o změnu životního limitu jedince.

b) **adaptace vývojové** - u nich dochází k posunu hranic určujících přežití druhu. Vývojové adaptace nejdou cestou dědičnosti získaných vlastností, ale prostřednictvím biologicky pozitivních mutací, jejichž nositelé mají vůči daným podmínkám prostředí vyšší adaptabilitu a tím větší možnost přežití

## 2. 3. Obecné mechanismy adaptačních dějů.

Jednotlivé živočišné druhy se od sebe liší různou adaptační kapacitou (přizpůsobivostí). To znamená, že některé druhy jsou schopny přežít jen malé změny prostředí, jiné mají velkou přizpůsobovací schopnost. Konečný cíl adaptací je vždy stejný - získat větší snášenlivost vůči životním podmínkám.

Při hodnocení adaptačních procesů rozeznáváme několik základních článků:

- **adaptační činitel** (stresor) - vyvolá adaptaci,
- **receptor** - přijímá příslušné signály z vnějšího prostředí,
- **přenašeč** - předává podněty z vnějšího prostředí příslušnému celku (orgánu, tkáni), prostředí vnitřního,
- **efektor** - cílový celek (orgán, kůže), zabezpečují nástup a průběh adaptačního děje,
- **regulátor** - může (nemusí) být zapojen mezi přenašeč a efektor jako regulující prvek systému, upravující signály přenášené z vnějšího prostředí do prostředí vnitřního. Mezi ním a výsledkem děje může být přítomna zpětná vazba,
- **adaptát** - výsledek adaptačního děje.

## 2. 4. Vztah mezi stresem a adaptací.

Adaptace má velmi úzký vztah ke stresovým situacím. Změnu schopnou vyvolat adaptaci nazýváme **adaptační činitel**, nebo také **stresové situace**. Toto označení vede často k mylnému názoru, že stresové děje jsou vždy pro organismus škodlivé. Samozřejmě to do uvedeného pojmu rovněž patří, ale z hlediska biologického je „stres“ každý vliv podmínek prostředí vyvolávající tzv. stresovou reakci. Výstižný je v tomto směru výrok zakladatele teorie stresu Hanse Selyeho, který říká, že „úplné osvobození od stresu je smrt“. Pozitivní význam stresové situace znamená, že vede k rozšíření životaschopnosti organismu - umožňují přežít v širším rozmezí změn určitého faktoru vnějšího prostředí. Důležitou skutečností je, že stresová situace je univerzální bez ohledu na typ stresoru, který ji vyvolal.

**Stresem** (zátěží) obecně rozumíme působení takových faktorů prostředí (vnějšího i vnitřního) - stresorů - které narušují vnitřní rovnováhu organismů ve vztahu k prostředí a uvádějí organismus do stavu zvýšeného napětí. Adaptační činitele (stresory) je možné rozdělit na:

1) **biotické faktory** - jsou dány vztahy, které si vytvářejí organismy mezi sebou (vzájemné požívání, symbióza, parazitismus). Někdy platí i v rámci jednoho druhu (např. přemnožení hlodavců). Tyto problémy jsou aktuální i pro člověka, zabývá se jimi sociální fyziologie.

2) **abiotické faktory** - jsou především fyzikální povahy a dělíme je na:

a) faktory podmiňující život (voda, kyslík, potrava)

b) faktory ovlivňující život svou energií (různé druhy záření, zvuk a pod.)

Většinou nepůsobí jeden faktor izolovaně, ale faktory působí společně v různých kombinacích. Tato skutečnost značně ztěžuje práci při sledování jejich vlivu. Přitom je nutno dbát, aby nedocházelo ke zjednodušení a zkreslení závěrů.

Termín stres pochází z angličtiny a je možno jej přeložit jako zátěž, tlak, napětí. Původně se tento termín používal v průmyslu ve vztahu k materiálům, až roku 1950 ho zavedl do biologických věd a medicíny již zmíněný H. Selye. Tento zakladatel teorie stresu podrobně rozpracoval i mechanismus stresu, vymezil jeho význam pro člověka a fylogeneticky vyšší organismy a rozpracoval jistá opatření na usměrňování této situace.

**Stresová reakce**, jinak též nazývaná **obecný adaptační syndrom** (obecný proto, že jde o obecnou odpověď celého organismu, adaptační proto, neboť nespecifická odpověď souvisí s adaptací organismu) **má tři fáze:**

1) **Poplachová reakce (stadium šoku)**. Tato nastává bezprostředně po působení stresoru. V této počáteční odpovědi je možno rozlišit dvě fáze - šok a protišok. V šoku nejprve ochabuje činnost srdce, poklesá krevní tlak, teplota těla, ale i množství glukózy v plazmě. Ve fázi protišoku se krevní tlak zvyšuje, podobně jako tepová frekvence a teplota těla a glykemie. Tato zvýšená reaktivita organismu se zabezpečuje regulací nervovou i humorální. Stimulací

sympatiku se nejprve podněcuje vylučování katecholaminů (adrenalinu a noradrenalinu) z dřene nadledvinek. Adrenalin aktivací fosforylázy zvýší jaterní glykogenolýzu, kterou se získá potřebné množství glukózy pro energetickou potřebu organismu. Současně je aktivována i lipáza, která štěpí tuky a získávají se tak energeticky bohaté mastné kyseliny. Tyto relativně lehce mobilizovatelné zdroje energie se využívají především pro zásobování mozku, kosterních svalů a srdce.

Současně se začne podněcovat vylučování hypofyzárního ACTH a STH. První z nich podněcuje kůru nadledvinek ke tvorbě glukokortikoidů. Glukokortikoidy /u člověka kortizol/ podněcují tvorbu glykogenu a tvorbu dalších molekul glukózy potřebných pro činnost nervového systému a svalů. Tedy **po odeznění dějů katabolických se mobilizují děje anabolické**. Funkci katecholaminů ve stresové reakci u hmyzu přebírá monofenolový amin **oktopamin**, který byl nalezen i v nervové tkáni člověka, potkana, křečka, karase, chobotnice a dešťovky.

Adrenokortikotropní hormon předního laloku hypofýzy má v poplachové reakci zvláštní význam. Současně s ním se z hypofýzy vylučuje **beta-endorfin**. ACTH blokuje receptory pro bolest v ústřední nervové soustavě. Stresovou situací spojenou se zvýšenou tvorbou ACTH a tím i úzkostí a se strachem si takto organismus současně vytváří potřebné látky (endorfiny) zmírňující tyto negativní následky.

2) **Stadium odolnosti (rezistence)**. Vyznačuje se vyrovnáváním organismu s extrémními podmínkami a mobilizací obranných mechanismů. Nastává pokles ACTH a glukokortikoidů, naopak je velmi vysoký vzestup tvorby růstového hormonu a mineralokortikoidů - podněcují anabolické děje organismu.

3) **Stadium vyčerpání**. Nastává tehdy, je-li podnět příliš intenzivní (přesahuje možnosti organismu jej zvládnout), nebo trvá příliš dlouho, nebo dochází ke vzájemné kombinaci obou těchto faktorů. Změny nejsou biologicky pozitivní. Tato fáze odpovídá odpovědi typu deformace /viz výše/. Organismus již vyčerpá všechny rezervy na zvládnutí stresu. V tomto stadiu vzniká nechutenství, poruchy trávení, svalová ochablost, pokles glykémie. Narušuje se homeostáza organismu, narůstají patologické změny a může dojít až k selhání celého živého systému.

Působí-li podnět s biologicky nezvládnutelnou intenzitou, splyne stadium šoku se stadiem vyčerpání, aniž by nastala biologicky pozitivní fáze odolnosti. Vzájemné propojení stresových a adaptačních dějů popsaných výše, platí univerzálně pro všechny stresory a jakýkoliv druh organismu.

## 2. 5. Různé úrovně a typy adaptačních jevů.

Působí-li určitý faktor na organismus dostatečně dlouhou dobu, mohou se projevit změny jak ve funkci, tak i v morfologických změnách orgánů, nebo i ve stavbě celého těla. Příkladem může být hypertrofie srdečního svalu zvířat adaptovaných na nedostatek kyslíku, nebo zvětšení resorpční plochy střeva při časově změněném příjmu potravy.

Dochází tedy k přizpůsobení organismu na několika úrovních. První z nich je **úroveň regulačních mechanismů**, tj. nervové a humorální soustavy. Protože oba systémy zasahují do činnosti organismu jako celku, nalézáme jimi zprostředkované adaptace při pozorování celého organismu - v pokusech *in vivo*.

Druhou skupinou jsou takové adaptační změny, které můžeme pozorovat i při pokusech s izolovanými tkáněmi, nebo i v homogenátech, kdy je do značné míry vyloučen vliv regulačních soustav. V těchto případech lze soudit, že příčiny jsou zakotveny **přímo ve tkáních** - pokusy *in vitro*. Přitom musíme mít na paměti, že v experimentech s izolovanými



tkáněmi můžeme často získat dosti zkreslený obraz (např. nález změněné enzymatické aktivity určitého enzymu nalezený v pokusu *in vitro* nemusí ještě znamenat, že tomu tak je v intaktním organismu. Přitom je ale nutno konstatovat, že uvedené dělení na adaptace regulačních mechanismů a adaptace na tkáňové úrovni neznamena nějaký ostrý rozdíl mezi oběma typy úrovní.

V každém pokuse zaměřeném na sledování podmínek nutných pro vznik určité změny v organismu, dospějeme vždy až k mechanismům na buněčné úrovni, které musíme sledovat, chceme-li se podrobněji seznámit s mechanismem adaptace. I přesto má však dělení na dvě základní úrovně - regulačních mechanismů a tkáňovou, své opodstatnění, neboť ukazují dvě **základní fáze adaptace.**

1) Fázi, ve které se organismus stačí s určitou změnou vnějšího prostředí vyrovnat za pomoci svých centrálně působících mechanismů (ty se vyznačují rychlou a poměrně širokou schopností se vyrovnávat s nejrůznějšími faktory vnějšího prostředí).

2) Fázi, ve které kromě regulačních mechanismů (které samy o sobě nestačí k obnovení rovnováhy mezi organismem a prostředím), zasahují změny různých tkání na něž určitý podnět nejvíce působí. Tato fáze adaptace vyžaduje obvykle větší vnitřní přestavbu.

Nutno dodat, že v řadě případů může dělat potíže odlišit o jaký typ adaptace v daném případě jde. Např. známý jev zvýšení počtu erytrocytů při pobytu ve vysokohorských oblastech. Svým projevem jde o adaptaci na úrovni buňky, ale hlavní roli zde hrají regulační mechanismy a jejich přizpůsobení se novým podmínkám. Podobně v průběhu adaptace na nízké teploty dochází kromě jiného i ke zvýšení úrovně metabolismu přímo ve tkáních. Svou roli zde však hraje i změna ve vylučování hormonů (na př. tyroxinu).

Protrahované působení určitého faktoru vnějšího prostředí se může nakonec projevit, jak již bylo zdůrazněno nejen změnami funkčními, ale později i morfologickými. V této souvislosti je nezbytné se zmínit o průkopnických pracích prof. E. Babáka, který v letech 1904 - 1905 popsal u pulců prodloužení střeva jako důsledek přijímání převážně rostlinné potravy. Šlo o prioritní práce v oblasti nutričních adaptací. Původně se předpokládalo, že tuto schopnost mají pouze nižší obratlovci, nebo že je omezena na ranější ontogenetická stadia. Novější výzkumy prokázaly, že tomu tak není (zvětšení částí trávicí soustavy u přerušovaně hladovějících zvířat, nebo narůst tukové tkáně, projevující se přímo i v počtu tukových buněk).

Morfologické změny jsou nejnápadnější známkou přizpůsobení organismu na určité podněty, proto jejich zjištění bylo možné i dobách, kdy byly omezené možnosti studií na tkáňové a buněčné úrovni.

## **2. 6. Metodické problémy v adaptačních pokusech a možnosti chybného výkladu adaptačních jevů.**

Adaptace organismu na změny vnějšího prostředí se neuskutečňují pouze změnami jednoho systému, ale představují sled dílčích, postupně se vyvíjejících a navzájem spjatých adaptivních procesů. Pokud bychom vždy neposuzovali účelnost celého komplexu dílčích adaptačních změn, dospěli bychom v některých případech k názoru, že určitá adaptace je pro organismus nejen nevýhodná, ale přímo škodlivá. Chceme-li zajistit, aby nám pokus dal správnou odpověď, musíme předně přesně definovat a určit dvě základní veličiny - **podnět a odpověď organismu na něj.**

Již s přesnou definicí podnětu může být mnoho těžkostí. Izolované působení jednoho podnětu lze zejména při dlouhodobých experimentech těžko zaručit. Působí-li nějaký další, prakticky nekontrolovatelný faktor prostředí protichůdně ve srovnání s námi sledovaným podnětem, může potom úplně zkreslit naše výsledky. Nutno počítat i s tím, že zvířata použitá

v pokuse brzy po dodání z chovné stanice se mohou navzájem lišit, pokud jde o individuální historii.

Je nutno tedy věnovat co největší pozornost standardizaci podmínek při experimentech, vyloučit kolísání podmínek, případně působení rušivých faktorů. Stejně tak rychlost vývoje adaptačních změn není totiž stejná ve různých systémech, takže je často velmi těžké rozhodnout, zda sledovaný ukazatel je vůbec reprezentativním ukazatelem zjišťovaného adaptačního jevu. Různé systémy se samozřejmě adaptují různou rychlostí.

Chceme-li hodnotit změnu určitých funkcí organismu pod vlivem sledovaných podmínek, musíme do nejpřesněji charakterizovat výchozí stav experimentálního objektu. Jak již bylo uvedeno, různá zvířata mohou mít odlišnou individuální historii. Částečně lze tento faktor eliminovat tím, že před zahájením vlastního experimentu chováme zvířata určitou dobu za standardních podmínek výživy, teploty, osvětlení a pod. Jde však pouze o částečnou eliminaci tohoto faktoru.

K pokusům je nutno brát vždy dostatečně velké skupiny zvířat, aby byly co nejvíce vyloučeny rozdíly mezi jednotlivci. Používáme skupinu o co nejužším rozmezí věku a hmotnosti. Zvláště faktor stáří hraje důležitou roli, neboť mladší zvířata jsou ve zvýšené míře schopna se adaptovat na podněty z vnějšího prostředí. Rovněž rychlost, se kterou se mladý organismus novým podmínkám přizpůsobuje, je podstatně větší.

## 2. 7. Mechanizmy umožňující adaptaci.

Rostoucí specializace jednotlivých tkání s postupujícím fylogenetickým vývojem znamená rozdělení organismu na řadu částí, které však musí spolupracovat v co možná nejužší spolupráci, aby organismus mohl plnit své životní funkce. To předpokládá **úzký vztah mezi jednotlivými částmi těla, plicími odlišné úkoly**. Tato jednota však neznamená neměnnost. Organismus jako celek i jeho jednotlivé části musí mít zároveň schopnost přizpůsobení se na obklopující ho (a také neměnicí se) podmínky.

Má-li organismus řídit svou činnost v souladu se změnami okolního prostředí, musí být vybaven zařízeními:

- 1) Registrujícími (receptory, zaznamenávajícími nadprahové podněty a soustředěnými buď ve speciálním orgánu, nebo roztroušenými v jiných tkáních.
- 2) Koordinačními (ústřední regulace, ať již nervové, nebo humorální).
- 3) Výkonnými (přejímající příslušné podněty z ústředí a provádějící určitou činnost).

V průběhu fylogenetického vývoje můžeme pozorovat zdokonalování všech těchto tří stupňů.

## 2. 8. Základní formy biologické regulace.

Tato kapitola předpokládá základní znalosti o těchto dvou typech regulací získaných v průběhu předchozího studia v rámci předmětu Fyziologie živočichů. V dalších kapitolách pojednávajících o mechanismech adaptací na jednotlivé faktory vnějšího prostředí bude předpokládána znalost základních funkčních zákonitostí jak regulací humorálních, tak regulací zprostředkovaných vzrušivou soustavou.

### 3. ADAPTACE NA HLAVNÍ FAKTORY PROSTŘEDÍ

#### 3. 1. Adaptace na změny teploty prostředí.

Během fylogeneze dochází mimo jiné také k vývinu mechanismů, udržujících tělesnou teplotu na stálé úrovni. Stálá tělesná teplota udržovaná v určitém rozmezí, je základní podmínkou pro rozvoj složitých metabolických pochodů. Tento stacionární tepelný stav mezi organismem a prostředím vedoucí k ustálení tělesné teploty na vyšší úrovni, než je teplota prostředí, je výslednicí působení dvou protichůdných fyzikálních dějů - **tepelných ztrát z těla do prostředí a produkce tepla uvnitř organismu.**

Homoioternní organismy toho dosahují pomocí dvou základních mechanismů:

- a) fyzikální termoregulaci
- b) chemickou termoregulaci.

#### **3. 1. 1. Fyzikální termoregulace.**

Zahrnuje pochody výdeje tepla do vnějšího prostředí a v menší míře i procesy, jimiž tělo naopak teplo z vnějšího prostředí získává. Termodynamický zákon hovořící o tom, že teplo má sklon přecházet z teplejšího tělesa na těleso chladnější platí v plné míře i pro biologický materiál. Velikost přenosu tepla závisí na prostředí, ve kterém organismu žije (voda, vzduch), dále na velikosti tělesného povrchu, velikosti teplotního rozdílu mezi teplotou těla a prostředím a na jakosti izolace povrchu těla. Výdej tepla z těla se může uskutečňovat čtyřmi základními fyzikálními způsoby:

- 1) prouděním (konvekcí)
- 2) sáláním (radiací)
- 3) vypařováním (evaporací)
- 4) vedením (kondukcí).

Mezi vnitřním a vnějším prostředím se vytváří hraniční plocha, která sestává z vrstvičky neproudícího vzduchu. Tato vrstvička má zásadní význam pro přenos tepla, protože vzduch teplo špatně vede. Čím je tato vrstvička silnější, tím je tepelný tok do prostředí menší a obráceně.

Teplo je v největší míře odevzdáváno do okolí prostřednictvím kůže. V případě nebezpečí přehřátí, reagují na teplotu okolí periferní cévy **vasodilatací** - roztažení cév a tím ke zvětšení ztrát povrchem těla. V chladu naopak dochází k **vasokonstrikci** - stažení periferních cév a ke zmenšení teplotních ztrát. Výkonnější než vasokonstrikce je izolace prostřednictvím izolační vrstvy (srsti, peří, podkožního tuku). Vasokonstrikční děje působí více u organismů s omezenou povrchovou termoizolací (např. u člověka), naopak u živočichů s vysoce účinným izolačním pokryvem těla nastávají pouze na omezených místech periferie (např. na tlapkách), nebo zcela chybějí. Živočichové se schopností povrchové hypotermie mají zachovány termoregulační děje podobně jako jiné druhy. Jejich kůže má však omezenou sníženou citlivost vůči teplotním podnětům z vnějšího prostředí. Teplota končetin, nebo ušních boltců může být u nich podstatně nižší, než teplota ostatních částí těla. Tato určitá teplotní autonomie distálních částí povrchu těla je založena na **protiproudové výměně tepla** v těchto částech těla. Z tepenné krve přitékající z tělesného jádra teplo přechází do souběžně probíhajících žil. Výsledkem je sice ochlazení (hypotermie) končetiny, nebo jiné periferní části těla, ale současně se zvýší teplota žilní krve odtékající z této periferní části do tělesného jádra, čímž se zabrání jeho nežádoucímu ochlazení. Příkladem jsou končetiny (ploutve) kytovců, běháky vodních ptáků a pod. Tento mechanismus chrání před omrznutím nohou i kachny, racky a další ptáky stojící i v silném mrazu na ledě.

Nejvýznamnější „ochlazovací“ mechanismus savců je **pocení**, které se nejvíce vyvinulo u člověka a některých kopytníků (kůň, osel). U některých potní žlázy úplně chybějí (někteří hlodavci, ptakořitní), nebo jsou soustředěny pouze na určitá místa těla (na tlapkách u kočky a psa).

K fyzikální termoregulaci patří i **změny v chování živočichů**, které se dějí většinou instinktivně. Buď zabraňují tepelným ztrátám (shlukování, choulení do klubíčka), nebo tepelné ztráty umožňují (mávání uší u slonů).

### 3. 1. 2. Chemická termoregulace.

Při ní se uplatňují zcela odlišné mechanismy ve srovnání s termoregulací fyzikální. **Chemická termoregulace udržuje tepelnou rovnováhu změnami tvorby tepla v těle.** Závislost úrovně metabolismu homoiotermů na okolní teplotě je vyjádřena následujícím grafem. V zóně termoneutrality se vyrovnává tvorba tepla a tepelné ztráty bez účasti termoregulačních mechanismů. Vystavíme-li živočicha nižším teplotám stoupá úroveň metabolických pochodů a to v určitém rozmezí zhruba lineárně (**zóna první chemické termoregulace**). Další zvyšování tepelné produkce má však své hranice. Dosahuje svého maxima v oblasti **vrcholového metabolismu**, který činí přibližně čtyřnásobek hodnot metabolismu basálního.

Rovněž při zvýšení okolní teploty nad teplotní rozsah zóny termoneutrality dochází ke zvýšení metabolismu (**zóna druhé chemické termoregulace**). Na obou koncích křivky závislosti úrovně metabolismu na teplotě prostředí má další zvyšování, nebo snižování teploty za následek smrt organismu, ať již v důsledku přehřátí, nebo zmrznutí. Hodnota těchto teplot je různá u druhů a ras, lišících se ekologickými podmínkami v nichž žijí.

### 3. 1. 3. Tělesná teplota poikilotermů.

Hmyz dovede při vyšších teplotách prostředí na krátkou dobu snížit teplotu těla zvýšením transpirace vody. Při snížených teplotách může naopak udržovat teplotu těla na vyšší úrovni zvýšením metabolismu. Ztráty tepla snižuje rovněž shlukováním většího počtu jedinců (kolektivní termoregulace). Se všemi těmito způsoby kontroly teploty těla se setkáváme u Hymenopter žijících ve společenstvech, hnízdech, nebo úlech.

Určitá teplota těla hmyzu je nutná i pro intenzivní svalovou činnost, hlavně při letu. Lyšajové zvyšují teplotu těla kontrakcemi svalů thoraxu. Pohybu křídel je zabráněno tím, že antagonistické létací svaly se nestahují střídavě jako při letu, ale současně. Vibrací křídel a chvěním těla se teplota hrudní svaloviny může zvýšit až nad 30<sup>0</sup> C. Tělní pokryv (šupinky, štětinky - mikrotrichie a další izolační zařízení dovoluje zachovat vysokou tělesnou teplotu při letu. Přehřátí thoraxu je zabráněno odváděním tepla hemolymfou do abdomenu.

Nezávisle na této fyziologické regulaci existují velké rozdíly v teplotách, kterým jsou různé druhy hmyzu přizpůsobeny. Bezkrídlý hmyz *Thermobia domestica*, žijící např. v pivovarech, je aktivní v rozmezí 12 - 50<sup>0</sup> C. Šváb (*Grylloblatta*) žijící ve vysokých horách Severní Ameriky je aktivní při teplotě -2,5 až 11,5<sup>0</sup> C. Rovněž u téhož jedince různých hmyzích druhů může dojít k rozdílu v odolnosti k abnormálním teplotám. Např. šváb *Blatta orientalis* adaptovaný na teplotu 36<sup>0</sup> C upadá do stavu ztrnulosti chladem (chladový šok) při snížení okolní teploty na 9,5<sup>0</sup> C. Byl-li však chován alespoň 24 hodin při teplotě 15<sup>0</sup> C, pak dojde k chladovému šoku až při 2<sup>0</sup> C.

### 3. 1. 4. Adaptace poikilothermních živočichů na teplotu.

Otázku, jak mohou poikilothermové existovat ve velmi širokém rozmezí okolních teplot, když optimum činnosti jejich enzymatického systému je umístěno podstatně výše, než jejich klidová teplota, nelze zatím jednoznačně zodpovědět. Jisté je, že podstatou mechanismů umožňujících průběh fyziologických funkcí jsou adaptace na molekulární úrovni. Metabolická přizpůsobení studenokrevných jsou v podstatě dvojího typu:

- a) změny okamžité (nevyžadující změny v syntéze bílkovin)
- b) změny pomalé (jejich realizace trvá několik dnů i týdnů a jsou podloženy syntézou enzymatických bílkovin).

Podstata okamžitých změn je značně složitá. Zdá se, že spočívá v přímém působení teploty na fyzikální a kinetické vlastnosti enzymů. Kromě ovlivnění interakce mezi enzymem a substrátem se může uplatnit i princip soutěžení dvou metabolických drah o substrát. Podobně existence izoenzymů má svůj význam v tom, že různá teplota aktivuje různé izoenzymy, přičemž celkový metabolismus jedince se jeví jako teplotně nezávislý.

I pomalé změny jsou v zásadě založeny na změnách syntézy enzymů, které umožňují přepojení metabolických pochodů jiným směrem. Dochází také ke zvýšené tvorbě nových izoenzymů, lépe přizpůsobených funkcí v určitém teplotním rozmezí. Mění se rovněž vlastností tuků, které u chladově adaptovaných jedinců obsahují více nenasycených mastných kyselin, což snižuje bod tání tuků a umožňuje zachovat stejnou pohyblivost lipidických látek v nízkých teplotách.

V přizpůsobení se nízkým teplotám okolí poikilothermních živočichů hrají velkou roli rovněž tzv. **kryoproteiny** - zvláštní bílkoviny, zabraňující při výrazném poklesu teploty tvorbě větších ledových krystalků, které by poškodily tkáň. Molekuly těchto proteinů při přeměně kapalného skupenství vody ve skupenství pevné „nasedají“ na tvořící se ledové krystalky a vyvolají vznik takové struktury ledu, která neroztrhá buněčné a tkáňové struktury. Tím napomáhají přižití organismu i v případě zamrznutí do ledu. Podobnou funkci má u některých bezobratlých (hmyz) glycerol.

### 3. 1. 5. Reakce homoiothermních živočichů na změny teploty.

Teplota těla. Tělesná teplota homoiothermů je různá na různých místech těla a závisí na fyziologickém stavu a na okolních podmínkách. Tuto různost teploty těla si vysvětlujeme tak, že většina homoiothermů žije v mírném, nebo studeném pásmu. V těchto klimatických podmínkách je jejich teplota těla vždy vyšší, než teplota prostředí. Jelikož teplo má tendenci přecházet z těla (teplejšího) do prostředí (chladnějšího), organismus se podchlazuje a toto podchlazení postihuje především povrchové oblasti těla. Tak je možno si vysvětlit různost teploty těla v oblasti tzv. **tělesné slupky** (zahrnující kůži a podkožní svalovou vrstvu) a mezi teplotou **tělního jádra** (orgány dutiny hrudní, břišní a vnitřní část svaloviny). Za teplotu tělního jádra považujeme obvykle teplotu rektální, která je asi o 0,3<sup>0</sup> C vyšší, než teplota měřená v axile, nebo ústech. Rektální teplota může kolísat v závislosti na fyziologickém stavu organismu (menstruační cyklus žen, psychický stav, tréma, horečka, biologické rytmy, zažívací pochody a pod.).

U homoiothermních živočichů kolísá klidová teplota mezi 36-42<sup>0</sup> C. U savců se průměrná teplota těla pohybuje kolem 37<sup>0</sup> C. Ptáci mají všeobecně vyšší teplotu těla než savci (asi 39-40<sup>0</sup> C). Doposud nejvyšší tělesná teplota byla naměřena u bernešky (Branta bernicla) a racka (Larus hyperboreus) 42,7<sup>0</sup> C.

Za nejlépe definovanou teplotu tělní slupky se považuje teplota kůže. Její teplota je více variabilní, než teplota tělního jádra. S poklesem okolní teploty se velikost tělní slupky relativně zvětšuje a naopak.

### 3. 1. 6. Umělá hypotermie.

Odolnost vůči nízkým teplotám okolí je závislá na charakteru a rychlosti podchlazování. Podchlazení člověka pod 28<sup>0</sup> C tělesné teploty může mít letální následky. Snížení teploty těla pod tuto úroveň vede k zástavě srdeční činnosti v důsledku srdečních fibrilací (nepravidelného přenosu vzruchu mezi srdečními síněmi a komorami) a k následné anoxii tkání. Další překážkou hlubokého podchlazení je kromě již uvedeného i následné krvácení do gastrointestinálního traktu a intoxikace těla střevními bakteriemi.

V praxi se používá různých způsobů podchlazování:

- 1) farmakologickými prostředky - používá se látek, která ovlivňují mozková centra regulující svalový třes a látek vyvolávajících periferní vasodilataci,
- 2) fyzikálními prostředky - používá se chladících směsí, které se aplikují buď povrchově na kůži, nebo interně do dutiny břišní.

Při hypotermii se zabráňuje zamrznutí tkání infuzemi glycerolu, manitolu a pod. Hypotermní stav je možno vyvolat i stresovými situacemi (na oř. upevnění zvířat v nepřirozené poloze - tzv. „restrain hypothermia“).

Výše uvedené jevy jsou pasivního charakteru. **Umělou hypotermii proto nelze srovnávat s hypotermními stavy, nastávající u hibernujících živočichů**, kdy pokles tělesné teploty je cíleně regulován a kde se ustaluje nová homeostáza na nízkých úrovních tělesných teplot.

### 3. 2. Adaptace homoiotermů na chlad

#### Reakce organismu na akutní vystavení chladu.

Při akutním vystavení chladu musí organismus reagovat tak, aby došlo co možná nejdříve k ustavení nové rovnováhy mezi ním a prostředím. Chladový podnět vyvolá podráždění sympatiku, které vyvolá vasokonstrikci a tím snížení tepelných ztrát. Dále působí na povzbuzení činnosti srdce, umožňující zvýšení tepové frekvence. Současně dochází k uvolňování noradrenalinu a adrenalinu. Dochází ke svalové třesové reakci, která chrání organismus před podchlazením a kterou doplňují zesílené katabolické reakce (hlavně glycidů a tuků mobilizovaných z depot). Tvorba rezervních látek je minimalizována. Při akutním vystavení mírnému chladu tedy dochází k malému zvýšení metabolismu, pouze však dočasně. Při delším působení chladu toto zvýšení již nestačí na udržení stálé tělesné teploty a dochází k hypotermii.

#### Adaptace organismu na chronicky působící chlad.

Jde o účelné změny, které nastávají v organismu během jeho života pod vlivem změnných teplot prostředí. Přitom odlišujeme sledování vlivu chladu v laboratorních podmínkách, ve kterých pro postižení samotného působení chladu jsou ostatní podmínky udržovány na konstantní úrovni - **aklimace**, na rozdíl od změn vyvolaných kromě chladu komplexem dalších podmínek (délka světelného dne, intenzita slunečního záření a pod.) - **aklimatizace**. Adaptační jevy všech těchto typů nemají dědičný charakter.

Byla vypracována jednotná metodika chladové adaptace. Většina pokusů se prováděla na samcích krys kmene Sprague-Dawley, chovaných jednotlivě v klecích bez podestýlky při dvanáctihodinovém střídání světla a tmy. Za zvířata **chladově adaptovaná** se považují jedinci vystavení kontinuálnímu působení teploty + 6<sup>0</sup> C po dobu 3 týdnů („indoor animals“). Aklimatizační změny bývají obvykle studovány na laboratorních zvířatech chovaných v klecích po deseti kusech v otevřeném prostoru chráněném proti dešti. Teplota chovného prostoru kolísá dle klimatických změn („outdoor animals“).

### **3. 2. 1. Produkce tepla při aklimaci na chlad.**

Hlavním způsobem přizpůsobení se chladu je schopnost zvýšené tvorby tepla, které je potřebné pro vyrovnání teploty mezi zevním a vnitřním prostředím. Živočich, který je na působení nízké teploty postupně adaptován se odlišuje od neadaptovaných jedinců především větší a trvalejší schopností zvýšit úroveň metabolismu. Např. myši chované předtím při teplotě 30<sup>0</sup> C udrží při vystavení teplotě 0<sup>0</sup> C zvýšenou úroveň metabolismu asi 10 minut, myši předtím adaptované při teplotě 20<sup>0</sup> C udrží zvýšenou úroveň metabolismu kolem 2 hodin, kdežto jedinci adaptovaní při 10<sup>0</sup> C mají hodnoty metabolismu neměnné téměř po čtyřhodinové chladové expozici.

Zvýšení produkce tepla může organizmus dosáhnout třemi základními mechanizmy:

- 1) **Pohybovou aktivitou /svalovou prací/**
- 2) **Svalovým třesem,**
- 3) **Netřesovou termogenezí.**

#### **3. 2. 1. 1. Produkce tepla svalovou prací.**

Produkce tepla tímto způsobem má termoregulační význam a to tím větší, čím je nižší teplota prostředí. U člověka mírná svalová práce zvyšuje metabolismus více jak 2x, intenzivní pak 3 - 10x. Ve srovnání s člověkem bylo u některých laboratorních zvířat (krysa, křeček, králík, myš) a některých divoce žijících (lumík, hraboš polní) zjištěno, že svalová práce nemá u nich žádný termoregulační význam. Teplo získané svalovou činností je termoregulačně nevyužito a volně odchází z těla.

#### **3. 2. 1. 2. Třesová produkce tepla (třesová termogeneze).**

Při třesové termogenezi je energie uvolňována stahy příčně pruhované svaloviny, které nevykonávají žádnou práci. Zahrnuje složité pochody uvolňování svalového a jaterního glykogenu. Jde o nevolní oscilace příčně pruhované svaloviny, přičemž jde o děj, který probíhá v rytmických výbuších (bursts). Jejich frekvence se pohybuje od 10 do 35 Hz a jsou částečně druhově specifické (živočichové s nižší hmotností mají obvykle vyšší frekvenci výbuchů). Tepelná energie vznikající při svalovém třesu má u většiny živočichů primární termoregulační význam. Schopnost třesové produkce tepla mají téměř všechny svaly, kromě svalů lícních, extraokulárních, perineálních a svalů středního ucha. Množství tepla produkované svalovým třesem je různé u různých druhů savců. Obvykle však dochází třesem ke zvýšení metabolismu 2 až 3 krát. Existence svalového třesu podmiňuje vývoj homoiotermie. Pro vyvolání třesu je nutný současný pokles teploty kůže a teploty CNS. Řízení třesu je reflexní a k jeho vyvolání dochází podrážděním primárního termoregulačního centra v hypotalamu.

Svalový třes výrazně zvyšuje spotřebu kyslíku a dochází ke změnám v činnosti oběhové soustavy (minutový objem srdeční stoupá asi o 50%). Průtok krve některými orgány (především svalstvem) se za těchto okolností zvyšuje až dvojnásobně, přičemž v ostatních orgánech se nemění. Tím klesá podíl krve protékající vnitřními orgány, ale také kůží. Omezení průtoku krve kůží způsobuje omezení ztrát tepla z povrchu těla.

Na biochemické úrovni dochází k vzestupu oxidativního metabolismu za současného zvýšení glykolýzy. Při svalových stazích je štěpen ATP myofibrilární aktinomyosinovou ATPázou za vzniku ADP. Metabolismus a produkce tepla jsou regulovány přímo množstvím ADP, které je k dispozici pro oxidativní děje.

Většina uvedených údajů vychází ze studia termogeneze u savců. Schopnost třesové produkce tepla mají však i ptáci. Byly prokázány určité rozdíly v elektrické aktivitě ve smyslu vyšší amplitudy i vyšší frekvence stahů.

### 3. 2. 1. 3. Netřesová termogeneze a její regulace

Během dlouhodobého působení snížených teplot okolí, kterým se organismus postupně přizpůsobuje, dochází k vývoji nové složky chemické termoregulace - **netřesové termogenezi** (non shivering termogenesis - NST). Označujeme tak tu část celkové produkce tepla organismu, která není podmíněna mechanismy uvolňování chemické energie při svalovém stahu. K chladové termogenezi dochází i po vyřazení svalového třesu (např. kurare, nebo protětím míchy). Bylo to zjištěno měřením spotřeby kyslíku a elektrických potenciálů ve svalech.

Podstatou netřesové termogeneze je maximální využívání metabolizovatelné energie pro tvorbu tepla. Tvorba tepla již není jen doprovodným jevem, ale cílem energetického metabolismu. Netřesová termogeneze se vyvíjí v průběhu adaptace na chlad a zvyšuje celkovou metabolickou kapacitu organismu. Uplatňuje se při mírném snížení teplot. Při vystavení extrémním teplotám dochází současně i ke svalovému třesu.

#### 3. 2. 1. 3. 1. Neurohumorální řízení netřesové termogeneze.

Netřesová termogeneze souvisí s kalorigenním účinkem noradrenalinu. Tento mechanismus spočívá v reakci NA s příslušnými receptory v membráně cílových buněk, které představují adenylátcyklázový enzymatický komplex. Prostřednictvím těchto receptorů je podnět přenesen do buňky, kde dojde ke štěpení adenosin trifosfátu. Tímto štěpením vzniklý cyklický adenosinmonofosfát (cAMP) ovlivňuje aktivitu komplexu příslušných enzymů (lipázy), což vede k vzestupu obsahu volných mastných kyselin (produktů lipolýzy). Ty tvoří potom substrát pro oxidaci a tvorbu tepla a část z nich aktivuje (otevírá) kanál zvláštní bílkovinně **termogeninu**. Jde o tzv. „rozpojovací“ protein, který odpojuje fosforylaci od oxidace a tak vyvolá tvorbu tepla (proto termogenin). Byl nalezen v hnědé tukové tkáni (viz níže). V jiných tkáních nebyl nalezen. Rozpřažení (odpojení) fosforylace od oxidace vede k zastavení tvorby ATP a vybití protonového gradientu ve formě tepla. Úlohu NA je možno dobře experimentálně dokázat (na př. u laboratorních savců) injekčním podáním této látky. Aplikace odpovídající dávky vyvolá stejnou metabolickou odpověď jako chladovou adaptací vyvolaná netřesová termogeneze. Proto intenzita noradrenalinové termogeneze bývá užívána jako měřítko velikosti NST. Noradrenalin (v součinnosti s hormony štítné žlázy) navíc reguluje také syntézu termogeninu.

Noradrenalinová termogeneze byla popsána u mnoha živočišných druhů, především drobných savců adaptovaných na chlad v laboratoři i přírodě. U ptáků se NST nevyskytuje. Velikost NST klesá se stoupající hmotností zvířat. U nejmenších (netopýrů) dosahuje NST více jak trojnásobku bazální metabolické hodnoty, kdežto u savců těžších deseti kilogramů je výskyt NST podstatně nižší.

NST představuje velmi důležitý termogenetický zdroj i u hibernantů, kde se uplatňuje nejen během hibernace, ale zejména při probouzení se z ní.

Po vystavení jedince chladu přicházejí podněty z hypotalamu do adenohipofýzy. Ta reguluje pochody zvýšené termogeneze a prostřednictvím tyreotropního hormonu (TSH) reguluje činnost štítné žlázy. Podobně působí adenohipofýza na zvýšení funkce nadledvin pomocí adrenokortikotropního hormonu (ACTH). Nejvýznamněji se účastní termoregulace dřev nadledvin prostřednictvím noradrenalinu a adrenalinu. Oba katecholaminy mají hlavní vliv na produkci tepla. určitý vliv na termogenezi mají i další hormony - glukagon a insulin.

Na nervové složce řízení se **neuplatňují** chladové míšňní receptory. Nástup tohoto typu termogeneze je vyvolán vztahem mezi teplotou kůže a teplotou přední části hypotalamu, kde jsou umístěny termosenzitivní elementy. Čím vyšší je teplota kůže, tím nižší musí být teplota



hypotalamu a obráceně. V termoneutralní zóně a při vyšších teplotách působí vyšší teplota kůže pokles teploty v hypotalamu a tím inhibici netřesové termogeneze.

### 3. 2. 1. 3. 2. Lokalizace netřesové termogeneze.

Intenzivní tvorba tepla může probíhat v řadě orgánů a metabolicky aktivních tkání. Z celkové produkce tepla může krýt až 50% kosterní svalovina, 25% játra, méně než 10% trávicí trakt a svůj podíl mají také mozek, bílá tuková tkáň a srdce. Nebyla zjištěna účast ledvin. Ve všech případech se jedná o orgány, jejichž primární fyziologickou funkcí není termogeneze. Jediným typem savčí tkáně, jejíž funkcí je produkovat teplo je **hnědá tuková tkáň**. Rozeznáváme tukovou tkáň dvojího typu. Obecná žlutá, neboli **unilokulární tuková tkáň** je složena z buněk, které jsou-li plně vyvinuty a nesou v cytoplazmě jednu velkou, centrálně uloženou tukovou kapénku. **Hnědá, multilokulární tuková tkáň** je tvořena buňkami, které kromě mnoha drobných tukových kapének obsahují četné hnědé mitochondrie. Buňky hnědé tukové tkáně obsahují několik tukových vakuol a jsou-li stimulovány, přeměňují chemickou energii na teplo. Hnědou tukovou tkání je nazvána proto, že obsahuje velké množství krevních kapilár a mitochondrií (ty obsahují barevné cytochromy).

U potkanů a některých jiných savců je hnědá tuková tkáň přítomna především v okolí ramenního pletence. u lidského plodu a novorozenců nacházíme hnědý tuk v několika lokalitách. V dospělosti se multilokulární tuková tkáň krajně redukuje. Úloha hnědého tuku u člověka je významná pouze v několika prvních měsících života, kdy je zdrojem tepla a chrání novorozence před prochladnutím.

Funkce této tkáně byla vysvětlena na základě studia hibernujících savčích druhů.

U živočichů na konci hibernační periody nebo u novorozených savců vystavených chladu (člověka nevyjímaje) je do hnědé tukové tkáně uvolňován nervovými podněty noradrenalin. Ten aktivuje hormonsenzitivní lipázu, přítomnou v tukových buňkách a podněcuje tak hydrolýzu triacylglycerolů na mastné kyseliny a glycerol. Tím narůstá spotřeba kyslíku a uvolňování tepla, teplota tkáně se zvyšuje a ohřívá se i krev, která jí prochází. Tvorba tepla vzroste proto, neboť mitochondrie v buňkách hnědého tuku obsahují na vnitřní straně transmembránový protein, zvaný **termogenin** (viz též výše). Tato bílkovina umožňuje zpětný tok protonů, přenesených dříve do intermembránových prostor mitochondrií ATP syntetázovým systémem. V důsledku toho není energie generovaná tokem protonů spotřebovávána na syntézu ATP, ale je uvolněna ve formě tepla. Ohřátá krev cirkuluje, ohřívá organismus a odnáší mastné kyseliny nemetabolizované v tukové tkáni k využití v jiných orgánech.

Množství termogeninu je u obézních zvířat redukováno, zatímco u živočichů vystavených nízkým teplotám je naopak zvýšeno. Zvýšené množství termogeninu může vysvětlit, proč se někteří jedinci mohou přejídat, aniž tloustnou a jeho nedostatek může být naopak příčinou obezity.

Význam netřesové termogeneze se mění v průběhu postnatálního vývoje. U jedinců, kteří se rodí relativně zralí (morče, jehně), dosahuje největšího významu těsně po narození, a v dalším vývoji její účast v termoregulaci silně poklesá. u druhů rodících se v nezralém stavu (zlatý křeček, lumík, krysa) se netřesová termogeneze v postnatálním vývoji teprve rozvíjí a dosahuje svého maxima mezi 2. - 3. týdnem vývoje. U starších jedinců velikost netřesové termogeneze opět poklesá.

U ptáků se netřesová termogeneze téměř nevyskytuje. Dokonalé termoizolační vlastnosti peří zřejmě postačí eliminovat mírný pokles teploty prostředí pod termoneutralní zónu. Při podstatném poklesu teploty prostředí je zapojena třesová termogeneze. Netřesová termogeneze byla však zjištěna u mláďat ptáků, kde byly potvrzeny kalorizující účinky

některých hormonů: a sice u kuřat jako představitelů nekrmových mlád'at byl prokázán kalorigenní účinek adrenalinu a hormonů štítné žlázy - trijodtyroninu a tyroxinu, u mlád'at sýkor (krmová mlád'ata) také kortikosteron.

### 3. 2. 2. Hibernace jako specifická forma adaptace.

Hibernací rozumíme aktivní schopnost měnit tělesnou teplotu dle potřeby a udržovat hoemostázu v podmínkách podchlazení. Jde tedy o účelně regulovaný děj, který nelze zaměňovat s jevy sezónního podchlazení poikilotermů, nebo dokonce s umělou hypotermií. Název „zimní spánek“ je pro tento děj značně zjednodušující. Nevystihuje podstatu tohoto komplexního děje.

Hibernanty nalezneme mezi savci různých řádů - hlodavci (sýsli, křečkové, svišti, plchouni), šelmami (jezevec, medvěd), hmyzožravci (ježkové), letouny (netopýři, vrápenci), dokonce i mezi primáty (některé druhy poloopic). Mimo období hibernace mají hibernanti stejné homeostatické mechanismy a termoregulační schopnosti jako normotermové stejné hmotnosti. U ptáků je hibernace velmi výjimečným zjevem. Vyskytuje se pouze u některých lelků (ne u našeho lelka lesního) a u některých příslušníků řádu svišťounů. Základní mechanismy hibernace jsou u všech hibernantů stejné bez ohledu na jejich taxonomickou příslušnost, liší se vzájemně pouze v některých detailech.

Nástup hibernace je prvotně závislý na na endogenních faktorech, avšak určité faktory vnějšího prostředí mohou její nástup urychlit. Hibernace je podmíněna ročním endogenním rytmem a může tedy nastat v určitém období roku i za konstantních teplotních podmínek. Z vnějších faktorů usnadňuje nástup do hibernace snížení teploty prostředí, změna ve složení a množství potravy a změna poměru světelné a tmavé části denního cyklu (fotofáze a skotofáze).

Pro nástup hibernace mají rozhodující význam změny aktivity některých endokrinních žláz: adenohipofýzy, štítné žlázy, nadledvin a gonád, ale i omezení neurosekrece hypotalamu. Omezení činnosti osy - hypofýza-nadledviny způsobuje nižší reaktivitu na vnější podněty, tedy nižší stresovatelnost, a tím je zaručen „nerušený“ vstup do hibernace.

Před nástupem od hibernace dochází u některých druhů k hromadění tukových zásob v příslušných tkáních. Je to podmíněno zvýšeným příjmem potravy, který je způsoben inhibicí centra sytosti, nacházejícího se ve ventromediální oblasti hypotalamu. Centrum hladu inhibováno není - zvíře má zvýšený příjem potravy. Během hibernace dochází k opačnému jevu, proto živočichové nemají takovou potřebu přijímat potravu jako za stavu mimo hibernaci. Podle příjmu potravy v průběhu hibernace rozlišujeme hibernanty obligatorní (občasný příjem potravy při dočasném přerušení hibernačního stavu) a permissivní (zcela bez příjmu potravy během hibernace).

Na biochemické úrovni dochází k takovým změnám, které umožňují udržení funkčního stavu tkání za podstatně nižších teplot, než je teplota v „bdělém“ stavu. Dochází ke změnám ve složení membránových lipidů ve prospěch těch složek, které zajistí odpovídající vlastnosti membrán ve změněných teplotních podmínkách. Do krevního oběhu jsou uvolňovány tzv. hibernační faktory, mezi které patří řada látek včetně jednoho z enkefalinů (D-alanin D leucin enkefalin). Také dochází k poklesu citlivosti teplotních receptorů jak periferních, tak i centrálních. Všechny tyto změny jsou označovány jako **stav spánkové připravenosti**.

Následně dochází k vlastnímu nástupu hibernace, který **je postupný**. Dochází ke stupňovitému poklesu tělesné teploty, až na hodnoty blízké se teplotě okolního prostředí. To trvá obvykle osm a více hodin. Pokles tělesné teploty neprobíhá stejně ve všech částech těla. Pokles teploty je podmíněn nervovou inhibicí termogeneze, a sice omezením činnosti termoregulačních center se současnou sníženou schopností vnímat chladové podněty.

Kromě poklesu tělesné teploty jsou nápadné také **změny v činnosti oběhového systému**. Dochází ke snížení frekvence dýchání a frekvence srdeční, k poklesu krevního tlaku. Během hibernace se střídají série zrychlených stahů srdečních doprovázených krátkodobým zvýšením krevního tlaku s obdobími bez srdeční akce (asystolickými periodami). Dechová frekvence „kopíruje“ srdeční činnost. Asystolické období je obdobím bez dechové činnosti (apnoe) a sérii stahů srdečních předchází hluboký nádech.

Důležitým řídicím prvkem na hormonální úrovni je **serotonin** (5-hydroxytryptamin). Při nástupu do hibernace dochází ke zvýšenému obratu serotoninu v hypotalamu, který inhibuje produkci hypotalamických spouštěcích faktorů pro sekreci ACTH a gonádotropních hormonů. Takto dochází ke snížení aktivity hormonální osy hypofýzy - nadledviny (omezení stresové reakce) a k výraznému poklesu funkce reprodukčních orgánů.

Průběh vlastní hibernace není plynulý, ale je složen z řady hibernačních period. Jejich délka je druhově specifická a pohybuje se kolem 1 - 2 týdnů. Podstata existence hibernačních period spočívá, zdá se v hromadění ketolátek v krvi (z katabolizmu lipidů jako zdroje energie), po případě ve zvýšení koncentrace extracelulárního draslíku. Během každé hibernační periody stoupá citlivost hibernujícího živočicha na vnější podněty a připravenost k probuzení. Tento stav se nazývá **progresivní iritabilita**. Před koncem každé hibernační periody mohou vyvolat probuzení i velmi slabé vnější impulzy, zatímco mezi těmito periodami nelze hibernanta probudit ani silnými dotekovými podněty.

Tělesná teplota hibernujícího živočicha je snížena na teplotu blízkou teplotě okolí, kterou převyšuje o 0,5 - 2<sup>o</sup> C. Intenzita metabolických pochodů je snížena na 1 - 5% úrovně v bdělém stavu. Při poklesu teploty okolí na hodnoty, které by mohly ohrozit život hibernanta, nastává produkce tepla, udržující tělesnou teplotu na sice nízké úrovni, ale takové, která umožňuje přežití organismu. Během hibernace je tedy nezbytná specifická adaptace nervového systému, který je u hibernantů schopen vést vzruchy i v podmínkách výrazné hypotermie. Intenzita činnosti endokrinních žláz je obecně značně utlumena. Zachována je pouze činnost osy hypotalamus - neurohypofýza a aktivita pankreatu. Naopak je zcela zastavena činnost gonád a rovněž osy hypofýza - kůra nadledvin.

V hibernaci nastávají určité kvalitativní změny tělních tekutin, včetně krve. Nastává na př. pokles glykémie, snížení krevní srážlivosti, naopak vzestup hořčnatých a vápenatých iontů v séru.

Typický znak hibernačního stavu - výrazně snížená dechová frekvence však není pravidelná. Střídají se období bez dechů přerušované úseky s řadou rychlých vdechů a výdechů (dýchání Cheyne-Stokesovo – v humánní medicíně: jde o patologický typ dýchání, při němž pozvolna klesá hloubka dýchání až k jeho dočasnému vymizení, po němž se opět pozvolna prohlubuje až k maximu. Poté se tento cyklus opakuje. Vyskytuje se při nedostatečném zásobení mozku kyslíkem, např. při těžkém oběhovém selhání. Podstatné změny metabolismu během hibernace spočívají ve výrazném snížení proteosyntézy a lipogeneze. Hlavním zdrojem energie během hibernační periody jsou tuky (což dokumentuje nízký RQ - 0,7). Zachován zůstává katabolizmus a anabolizmus glycidů. Rovněž je zachován systém enzymů energetického metabolismu, obsah ATP a dalších makroergických sloučenin. Snižuje se aktivita některých enzymů.

**Cílem všech těchto změn metabolismu je umožnit přežití živočicha v teplotách, které jsou pro normotermny letálními.**

Pro vlastní hibernaci je typická i poloha těla hibernanta. Většina hibernujících zvířat se stáčí do klubíčka a mají zježenou srst. Asi 2x - 3x za hodinu dochází k nevýrazným změnám polohy těla, což má napomáhat činnosti oběhového systému (zejména změnám průtoku krve jednotlivými částmi těla).

Ukončení hibernace a nástup bdělého stavu.

Přechod hibernanta do bdělého stavu je proces poměrně rychlý, trvající asi 2 - 3 hodiny. Jde o děj velmi energeticky náročný. Organismus musí vyprodukovat v krátké době velké množství tepla. Energie se získává nikoli převážně z tuků, jako v průběhu hibernace, ale z glukózy. Teplo je produkováno jak třesovou, tak netřesovou termogenezí, které se vzájemně doplňují. Z tkání se na netřesové produkci tepla nejvíce podílí hnědá tuková tkáň a svalstvo. Tělesná teplota se zvyšuje nejprve pomalu, později rychleji. Teplotní změny však nejsou stejné ve všech částech těla. Nejrychlejší vzestup je v přední části těla, v orgánech nejvýznamnějších pro přežití organismu (mozek, srdce, játra). Kaudálním směrem dochází k opoždování vzestupu tělesné teploty. Rozdíl tělesné teploty mezi přední a zadní částí těla není zanedbatelný. U malých hibernantů velikosti křečka může činit až 20<sup>0</sup> C. Úměrně stoupá i spotřeba kyslíku (k maximu dochází kolem 30<sup>0</sup> C, tedy před dosažením normální tělesné teploty). Rovněž tepová frekvence se zvyšuje během krátké doby přibližně stonásobně.

### 3. 2. 3. Adaptace bezobratlých živočichů na teplotu

Rozmezí teploty, ve které může určitý druh žít, bývá velmi různé a souvisí se schopností přizpůsobení na teplotní podmínky vnějšího prostředí. Hranice teplotní tolerance poikilotermního živočicha nejsou pevně dány. Adaptací na vyšší, nebo nižší teplotu se tyto hranice mohou posunout. Hranice oblasti teplotní tolerance se určí tak, že se stanoví procento úmrtnosti při určitých teplotách. Za základ se potom bere teplota, při které přežívá 50% pokusných jedinců během určité doby pokusu. Tímto způsobem se však určí pouze hranice přežití. Nezjistí se přitom do jaké míry přetrvávají jednotlivé tělní funkce.

U druhů **eurytermních** je adaptabilita poměrně značná, takže tyto druhy mohou žít v relativně širokém rozmezí teplot, které označujeme jako **vitální zónu**. Naproti tomu druhy **stenotermní** jsou teplotně málo přizpůsobivé, takže jsou odkázány na úzké teplotní rozmezí. Velmi obtížné je také vymezení tzv. **optimální teploty**, která leží uvnitř vitální zóny, obvykle uprostřed. Na optimální teplotu lze usuzovat na základě intenzity růstu těla, délky vývoje, plodnosti samic a pod., jednak na základě průběhu metabolických procesů.

Optimální teplota (resp. optimální teplotní rozmezí) je obvykle blízká teplotě, při níž za normálních okolností určitý druh po více generací žil a na kterou je jeho organismu nejlépe přizpůsoben. U pohyblivých forem živočichů (larev, imag hmyzu) můžeme preferovanou teplotu zjistit experimentálně pomocí tzv. teplotních varhan, v nichž lze navodit vhodně zvolený teplotní gradient. Máme-li zjistit teplotní optimum u nepohyblivých forem (např. hmyzích kukel), pak může sloužit jako kritérium spotřeba kyslíku ve formě tzv. **kyslíkové sumy**. Rozumíme jí množství kyslíku spotřebovaného během celého vývoje kukly. Za optimální potom považujeme teplotu, při níž byla kyslíková suma nejmenší a vývoj kukly při ní tedy probíhal po energetické stránce nejekonomičtěji. Tak např. nejmenší hodnota kyslíkové sumy u kukel potměníka moučného (*Tenebrio molitor*) byla zjištěna při 25<sup>0</sup> C, u zavíječe voskového (*Galleria mellonella*) při 30<sup>0</sup> C a u zavíječe moučného (*Ephestia kuhniella*) při 20<sup>0</sup> C.

Vzhledem k tomu, že optimální teplota může být ovlivňována adaptací organismu na jinou teplotu, lze využít kyslíkové sumy i při studiu adaptačních mechanismů.

Jestliže v laboratoři nebo v přírodě dochází k přizpůsobení poikilotermního živočicha na teplotu při jeho aklimaci nebo aklimatizaci, pak se to projeví určitou změnou závislosti intenzity metabolismu (spotřeby kyslíku) na teplotě. Obvykle při tom nedojde ke změně tvaru křivky, nýbrž pouze k jejímu posunutí (viz obrázek).

Dále obecně platí, že chladově aklimovaní jedinci mají při dané teplotě vyšší intenzitu metabolismu než teplově adaptovaní jedinci. Kromě toho bylo prokázáno, že stupeň aklimace

může být odlišný u larev od imag a že se může uplatnit vliv předaklimační expozice určité teplotě. Navíc se ukázalo, že metabolické kompenzace teplotních změn na úrovni jednotlivých tkání, nemusejí plně odrážet změny na úrovni celého organismu.

### 3. 2. 4. Hibernace hmyzu, diapauza.

Diapauza (klidové období) je u hmyzu velmi rozšířena a její vysoká adaptační hodnota zřejmě souvisí se schopností hmyzu přežívat i v extrémně nepříznivých podmínkách okolního prostředí. Její nástup je stimulován podněty působícími dlouho před jejím začátkem. Je charakterizována velmi nízkou intenzitou metabolismu, zastavením morfologických změn, vývoje orgánů a diferenciací tkání. Hlavním zdrojem energie jsou lipidy. Diapauza se může vyskytovat ve stadiu vajíčka, larvy, kukly i imaga. Její vazba na určitý stupeň vývoje je u téhož druhu hmyzu zajištěna geneticky, přitom ale mohou být rozdíly i mezi velmi blízkými druhy (na př. martináč *Antheraea yamani* diapauzuje ve stadiu vajíčka, ale *A. pernyi* ve stadiu kukly).

U monovoltinních druhů hmyzu (mají jen jednu generaci do roka) se diapauza vyskytuje u každé generace, kdežto u druhů polyvoltinních (mají několik generací do roka) pouze u generace jediné, a sice té, která vstupuje do období nepříznivých okolních podmínek. Nejvýznamnějším faktorem pro nástup diapauzy je délka fotoperiody při střídání dne a noci. Kromě toho se mohou uplatnit i faktory další (teplota, kvalita potravy, vlhkost, mezidruhové vztahy, hustota populace a pod.).

Většina druhů hmyzu s diapauzou v zimním období vyžaduje určité vystavení nízké teplotě, aby došlo k obnovení postdiapauzního vývoje. Metabolické procesy, které musí proběhnout před skončením diapauzy, mají zřejmě velmi nízkou optimální teplotu. Naproti tomu některé tropické druhy vstupují do diapauzy v horkém letním období a zde vyžaduje ukončení diapauzy vystavení teplotě vysoké. Bezprostřední příčinou vzniku diapauzy je nedostatek hormonů potřebných pro růst a ekdysi.

Shrnutí: nejvýznamnějším faktorem pro indukci diapauzy je fotoperioda, zatímco pro zahájení postdiapauzního vývoje jsou důležité především teplotní změny. Diapauze předchází akumulace rezervních látek (lipidů a glykogenu) a snižuje se obsah vody. Diapauzní vývoj je charakterizován drastickým snížením intenzity metabolismu, omezením tělních funkcí a poklesem hodnoty respiračního kvocientu.

### 3. 2. 5. Odolnost hmyzu proti chladu a tolerance k zmrznutí.

Velký počet druhů poikilotermních živočichů přečkává nepříznivé podmínky zimního období díky chladové odolnosti, spočívající ve fyziologických a biochemických změnách probíhajících při procesech chladové aklimace organismu. Povaha těchto změn závisí mimo jiné i na tom, zda se jedná o druh hmyzu „**nezamrzajícího**“, který **nepřežívá zmrazení** (freeze avoiding insects), nebo o druh „**zamrzajícího**“, který **zmrazení toleruje** (freeze tolerant insects).

Zamrzající druhy přežívají extracelulární tvorbu ledu (především zmrznutí hemolymfy), tkáně jsou však chráněny před intracelulární tvorbou ledu.

Nezamrzající druhy hmyzu nejsou schopny přežít jakoukoliv tvorbu ledu. Zabraňují tomu snížením bodu podchlazení (supercooling point) tělních tekutin, eliminací vzniku nukleačních míst tvorby ledu, hromaděním vysokých koncentrací kryoprotektivních látek (glycerolu, sorbitolu aj.) i hromaděním mrznutí zabraňujících bílkovin v hemolymfě. Oběma těmito skupinám hmyzu je společné to, že se mění intracelulární koncentrace některých kryoprotektivních látek (trehalóza, polyoly, aminokyseliny a pod.). Tím se docílí optimalizace osmotických poměrů v podmínkách nízké teploty a obvykle i snížení bodu podchlazení.

Zdrojem kryoprotektantů jsou rezervní látky, především glykogen a lipidy tukového tělesa hmyzu. U celé řady hmyzích druhů se s poklesem okolní teploty zvyšuje také obsah neutrálního tuku a byl rovněž prokázán vztah mezi okolní teplotou a skladbou i stupněm nasycenosti mastných kyselin rezervních lipidů. Glykogen deponovaný v tukovém tělese a dalších tkáních hraje důležitou roli nejen jako zdroj energie, nýbrž i jako zdroj tvorby glycerolu, sorbitolu a dalších kryoprotektantů.

Velký význam pro chladovou aklimaci (v laboratorních podmínkách) a chladovou aklimatizaci (v přírodních podmínkách) má také syntéza specifických bílkovin ke kterým náleží nukleační proteiny a termálně hysterézní bílkoviny. U „zamrzajících“ druhů hmyzu, tolerujících zamrznutí se hemolymfě akumulují nukleační bílkoviny, které podporují extracelulární mrznutí (několik stupňů pod nulou C). Tím zajišťují ochranu intracelulárního prostředí tkání před zamrznutím a poškozením buněk. U „nezamrzajících“ druhů hmyzu, nepřežívajících zmrazení se naopak zabraňuje zmrznutí hemolymfy snížením bodu podchlazení (za účasti kryoprotektivních látek) a úlohou termálně hysterézních bílkovin je udržení stability podchlazeního stavu. Jedním z proteinů hrajících roli při chladové adaptaci hmyzu je i tzv. „protein z podchlazení“ (cooling protein) s esterázovou aktivitou.

### **3. 3. Adaptace na teplo**

V přírodě se setkáváme v podstatě se dvěma extrémami při vystavení živočichů teplotám nad termoneutrální zónu, a to s tzv. „suchým“ a „vlhkým“ teplem.

#### **3. 3. 1. Adaptace na vysokou teplotu a nízký obsah vodních par ve vzduchu („suché teplo“).**

S prostředím tzv. „suchého tepla“ se setkáváme v oblastech stepí, polopouští a pouští, kde je průměrná teplota v letním období přes 30<sup>0</sup> C s velkými rozdíly mezi teplotou ve dne a v noci (rozdíl činí 30<sup>0</sup> C i více). Fyziologická přizpůsobení obratlovců uvedeným podmínkám směřují ke zvýšení výdeje tepla z těla, účelného hospodaření s vodou a solemi za účasti oběhové, dýchací a exkreční činnosti.

##### Přizpůsobení poikilotermních obratlovců (plazi).

Ochlazování povrchu těla se děje prostým odparem a zvýšením frekvence dýchání (odparem vody z dýchacího ústrojí). Ztráty vody z těla omezují tím, že vydávají malé množství husté moči a zahuštěných výkalů. Plazi jsou urikotelní. Dusíkaté látky odcházejí ve formě kyseliny močové v polotuhé formě. Masožravé formy získávají vodu z potravy a vyhledáváním vhodných úkrytů se nižší teplotou (nebo zahrabáváním) se snižuje teplota těla a odpar vody. Maximum jejich aktivity je v té části dne, která je pro ně z hlediska termoregulačního i získávání potravy neoptimálnější. Důležitou roli v hospodaření solemi mají u některých druhů nosní solné žlázy, vylučující nadbytečnou sůl z těla.

Ptáci mají život v těchto podmínkách usnadněn schopností letu a měnit tak svá stanoviště i desítky kilometrů. Dosud nevzletným mláďatům přinášejí rodiče vodu ve voleti. Přehřívání zabraňují výparem vody z dýchacích cest, podporovaným zrychleným dýcháním, u některých druhů i hrdelními vibracemi. Potní žlázy ptáci nemají. Významnou izolační složkou jejich těla je peří.

Malí savci s relativně velkým povrchem těla získávají relativně více tepla z prostředí než savci velcí. Omezují ztráty vody z těla vylučováním husté moči (převaha juxtamedulárních glomerulů v ledvinách) a malého množství pevných výkalů. Vodu získávají z potravy, která je pro jiné druhy nestravitelná. Sukulentní rostliny v těchto oblastech mají pletiva bohatá na

vodu, současně však s vysokou koncentrací kyseliny šťavelové, která v těle zvířete vytváří šťavelan vápenatý. Schopnost metabolizovat tuto látku současně s modifikovaným koloběhem vápníku včetně jeho vylučování ledvinami ve formě uhličitanu vápenatého patří k metabolickým adaptacím, díky kterým získávají dostatek vody a současně eliminují nepříznivé účinky látek v této dostupné vodě obsažených. Významným typem adaptace některých druhů hlodavců je **estivace**, fyziologické přizpůsobení podobné hibernaci. (snížená tělesná teplota, pokles frekvence dýchání a s tím související nižší odpařování vody z dýchacích cest). Snížená intenzita metabolismu i ostatních fyziologických pochodů znamená úsporu vody i tělesných energetických rezerv.

Velcí savci s relativně menším povrchem těla mají poněkud odlišnou strategii přizpůsobení se extrémním teplotním a suchým podmínkám. Větší tělní hmota znamená mimo jiné větší kapacitu akumulace tepla s poměrně menším zvýšením tělesné teploty. Významnou stránkou pro přežití je pohyblivost také stín. Mohou tedy vyhledávat i vzdálené zdroje vody a natočením těla zachycují sluneční paprsky co nejmenší plochou. Rovněž poleháváním na zemi se zmenší plocha tělesného povrchu vystavená slunečnímu záření a jednak se odvádí teplo z těla chladnějším zastíněným povrchem. Před přehřátím je chrání i termoizolační vrstva srsti. Nejúčinněji je odváděno teplo z povrchu těla vypařováním vody z povrchu kůže při pocení a z dýchacích cest zejména při zvýšené frekvenci dýchání.

Nejvýrazněji je přizpůsoben teplu velbloud. Neshromažďuje v těle vodu, ani nevyužívá vody metabolické, jak se dříve soudilo. Významnými složkami jejich přizpůsobení je výkonné pocení a dokonalá izolace povrchu těla srstí. Velbloud je kromě toho schopen tolerovat dočasnou dehydrataci gastrointestinálního traktu i ztrátu vody z intracelulárního prostoru. Jeho ledviny mohou produkovat zahuštěnou moč a tak omezit ztráty vody vylučovacím ústrojím. Kromě toho nemá velbloud zapotřebí odstraňovat z těla močovinu jako odpadní produkt metabolismu. Tato látka přechází z jater do žaludku, kde je využívána mikrobiální flórou jako zdroj dusíku pro tvorbu bílkovin. Velbloudi vystaveni nedostatku vody vykazují velké výkyvy tělesné teploty. Ve dne se přehřívají a v noci jejich tělesná teplota poklesá. Při zvýšené tělesné teplotě není třeba vypařovat vodu na ochlazení těla, aby se udržela stálá tělesná teplota. Přebytek tepla zůstává v těle a ztrácí se v chladných nocích bez vypařování vody. Důležitá je rovněž schopnost velbloudů rychlého příjmu velkého množství tekutin (až 100 l vody během 10 minut). Typické velbloudí hrby obsahují především tuky jako energetickou rezervu pro případ hladovění. Nemají význam pro termoregulaci, neboť oxidace tuků spojená se vznikem vody metabolické by měla za následek zvýšení intenzity metabolismu i frekvenci dýchání, čímž by organismus ztratil více vody, než by metabolickými pochody získal.

Adaptace člověka na „suché teplo“ probíhá přibližně ve dvou fázích: v prvních 5-10 dnech po příjezdu z chladnějších klimatických pásem dochází k určité hypertermii organismu, které ani intenzivní pocení nestačí zabránit. K dokonalé adaptaci dochází po cca 10-14 dnech pobytu v horkém a suchém klimatu. Ta spočívá především ve kvalitativních a kvantitativních změnách procesu pocení. Jde o zvýšení intenzity pocení spolu se sníženým obsahem solí v potu (omezení ztrát solí při zachování termoregulační funkce pocení). Dále dochází ke zvýšení počtu aktivních potních žláz. Nepříznivým dopadem extrémního pocení je dehydratace a ztráta solí. Doporučuje se proto neadaptovaným jedincům vypít denně alespoň dvojnásobek tekutin, než na kolik pocíťují žízeň.

Nezanedbatelně spolupůsobí i změna aktivity - zvyk domorodců držet přes nejteplejší část dne siestu, což vede k dvouvrcholovému rytmu denní aktivity s maximem ve večerních hodinách. Celkově je možno konstatovat, že člověk je vůči podmínkám „suchého tepla“ při zajištění dostatečného přísunu tekutin a solí poměrně adaptabilní.

### 3. 3. 2. Adaptace na vysokou teplotu a na vysoký obsah vodních par ve vzduchu - „vlhké teplo“.

S těmito podmínkami se setkáváme v tropických oblastech deštných pralesů. Je zde vyrovnaná teplota během denního cyklu i během roku. Další charakteristikou těchto oblastí je velké množství srážek. Z toho vyplývá vysoká hodnota vzdušné vlhkosti v průměru 80 - 90% i více. Teplokrevní živočichové se v těchto podmínkách snadno přehřívají a nemohou využít svého nejučinnějšího ochlazovacího mechanismu - pocení. Evropané se v těchto podmínkách nadměrně potí, avšak jeho odpařování je minimální. Nastávají změny v oběhové soustavě, především vzestup srdeční frekvence. Domorodci žijící v těchto podmínkách jsou adaptováni do té míry, že na zvýšení tělesné teploty reagují méně intenzivně. U ptáků dochází ke zvýšenému prokrvení končetin v noci, kdy je teplota nižší, což umožňuje zvýšit ztráty tepla, stejně jako koupání a brodění ve vodě.

### 3. 4. Adaptace na různou výživu.

Potrava je jedním z nejdůležitějších faktorů podmiňujících existenci života. Potrava je jednak zdrojem kalorií (J – jouly, resp. kJ kilojouly) pro krytí energetické potřeby, jednak dodává organismu důležité živiny. Vliv výživy byl dlouho zkoumán právě z těchto dvou hledisek. V šedesátých letech minulého století se začala věnovat pozornost i hledisku časového rozložení přijímané potravy.

#### 3. 4. 1. Působení výživy jako zdroje energie.

Ke své existenci potřebuje každý organismus značné množství energie, kterou využívá:

- 1) pro neustálou látkovou přeměnu,
- 2) k růstu, transportu látek a exkreci
- 3) k regulaci teploty těla
- 4) na pohybovou aktivitu

I když jednotlivé složky potravy jsou z hlediska energetického vzájemně zastupitelné (Rubnerův zákon izodynamie živin), biologická využitelnost jednotlivých složek potravy je rozdílná. Příjem a výdej energie musí být v souladu, jinak dochází v organismu k různým regulačním změnám a zásahům. Menší výkyvy jsou vyrovnávány běžnými mechanismy. Při větším nesouladu může dojít v podstatě ke dvěma extrémům:

- a) příjem potravy je nižší než spotřeba – **kalorická podvýživa**
- b) příjem potravy je vyšší než spotřeba – **kalorická nadvýživa**

#### 3. 4. 1. 1. Kalorická podvýživa.

O kalorické podvýživě hovoříme tehdy, je-li dlouhodoběji snížen přívod kalorií, takže nestačí krýt normální potřebu organismu pro zajištění různých životních funkcí. Kromě sledování a popisu vlivu podvýživy v období hladomorů, válek a jiných situací, prvním vědecky podloženým sledováním vlivu podvýživy na lidský organismus byl tzv. **Minnesotský experiment**, prováděný na dobrovolnících, kterým po dobu 24 týdnů byl snížen přísun potravy na 1570 kcal (6 569 kJ) denně proti původním 3 492 kcal (14 610 kJ) na den. V této studii byl sledován vliv podvýživy na nejrůznější funkce od psychických po fyziologické a výsledky byly shrnuty do obsáhlé monografie.



Prvním důsledkem podvýživy je úbytek tělesné hmotnosti. Ubývá především tukových rezerv. Dále pozorujeme přesun tuků z tukových tkání do jater, kde probíhá oxidace mastných kyselin a další metabolické pochody. Játra hladovějících zvířat mají vyšší obsah tuku (**hladová tuková infiltrace jater**). Pokud již samotné tukové rezervy k uhrazení energetického schodku nestačí, je organismus nucen začít s odbouráváním vlastních bílkovin. Různé orgány se v důsledku toho zmenšují a to nerovnoměrně v závislosti na jejich důležitosti pro zachování života nejdůležitějších funkcí. Dochází rovněž k poklesu pohybové aktivity, tím ke snížení celkové spotřeby kyslíku a k poklesu funkce různých endokrinních žláz, zejména žlázy štítné a podstatně poklesá funkce hypofýzy. Následky podvýživy jsou proto někdy označovány jako **pseudohypofysektomie**. Může se rovněž uplatnit snížení citlivosti tkání na příslušné enzymy, jak to bylo prokázáno v případě inzulínu a adrenalinu. U hladovějících jedinců se setkáváme také s poklesem srdeční frekvence, poklesem krevního tlaku a se sníženou oxigenací krve. Sníženy jsou rovněž termoregulační schopnosti. Pokud organismus nestačí snížit energetický výdej natolik, aby se dostal do rovnováhy se sníženým příívodem potravy, dochází po určité době k chátrání a smrti organismu. V tom případě nelze hovořit o přizpůsobení se na podvýživu, ale o nepříznivých důsledcích (deformacích) sníženého kalorického příívodu na organismus. Při totálním hladovění jsou výše popsané jevy daleko výraznější.

### **3. 4. 1. 2. Kalorická nadvýživa**

„Nebezpečí“ kalorické nadvýživy přichází v úvahu v ekonomicky vyspělých státech. Připadá v úvahu rovněž u osob, které dočasně, nebo trvale zanechaly činnosti, vyznačující se velkým kalorickým výdejem (fyzicky pracující, vrcholoví sportovci apod.) u kterých výdej energie poklesl, ale příívod kalorií pokračuje v neztenčené míře. Vzniká tak nesoulad mezi příívmem a výdejem energie. Menší nesoulad řeší organismus pomocí různých regulačních mechanismů. Významnou roli zde hraje především štítná žláza. Zapojením různých mechanismů i v důsledku změn ve tkáních se počáteční prudký vzestup hmotnosti může omezovat, až zastavit. Tento jev ale na druhé straně znamená, že se v organismu vytvořily takové mechanismy trvalejšího rázu, které snižují případný efekt různých léčebných zásahů.

### **3. 4. 2. Adaptace na složení potravy**

I když jsou jednotlivé živiny vzájemně zastupitelné, není mono trval přijímat potravu tvořenou jen jednou ze živin. Každá z hlavních živin má svou důležitost pro kterou musí být v určitém, i když minimálním množství příváděna, aby byly zachovány všechny důležité životní funkce.

Glycidy jsou významné pro mozkovou tkáň, která nedovede využívat energii z jiných zdrojů. Mimoto jsou důležité pro přeměnu ostatních živin (viz slogan „tuky se spalují v ohni glycidů“).

Významné jsou rovněž esenciální aminokyseliny (pro člověka je to 9 esenciálních aminokyselin, pro potkana 10, pro slepici 12). U člověka podíl bílkovin nemá v potravě klesnout pod 0,5 g na kg tělesné hmotnosti.

Tuky jsou důležité především jako zdroj energie. Nezbytný je přísun určitého množství nenasycených mastných kyselin, které jsou pro člověka esenciální (kys. linolová, linolenová, arachidonová). Jsou stavebními kameny komplexních lipidů v buněčných membránách a prekursorů prostaglandinů. Mají také význam ochrany před aterosklerotickými pochody ve stěně cévní.

Nezbytný je rovněž přísun různých minerálních solí (zejména solí vápníku a fosforečnanů) účastnících se na stavbě opěrných struktur těla, jednak důležitých pro udržení iontové

rovnováhy (především ionty Na a K) a dostatečný příjem vitaminů (jsou součástí řady enzymů a důležité antioxidační látky).

Prizpůsobivost organismu různému složení potravy je značná (při nezbytném zachování minimálního množství základních látek). Příkladem je výživa různých etnických skupin (Eskymáci vers. obyvatelé jihovýchodních oblastí Asie).

Adaptace na různou skladbu potravy jsou však v širokém rozmezí možné i během individuálního vývoje. Tato plasticita je jedním z nejdůležitějších faktorů, podmiňujících existenci živočichů v širokém rozmezí ekologických podmínek. V podstatě vždy může docházet ke dvěma možnostem: buď ke zvýšenému, nebo sníženému přívodu určité živiny. Všeobecně lze konstatovat, že na snížený přívod určité složky reaguje organismus tím, že využívá složky jiné. Navíc nedostatečný přívod jedné živiny může být kompenzován využíváním složky jiné, nebo je nedostatečný přívod určité živiny nahrazen zvýšením její tvorby z jiných zdrojů (glukoneogeneze).

### **3. 4. 2. 1. Adaptace na zvýšený podíl glycidů v potravě.**

Glycidy tvoří kolem 50 kal% skladby potravy všežravců. Za dietu vysokoglycidovou považujeme v experimentech dietu o obsahu glycidů kolem 60-80 kal %. Tato dieta vyvolá především vyšší resorpci glukózy v tenkém střevě, což je potom příčinou zvýšené aktivity různých enzymatických soustav ve sliznici střevní (hexokinázy, adenosintrifosfatázy apod.). Zvýšená resorpce glukózy má pak za následek její zvýšený přívod portální krví do jater. Dochází k její zvýšené fosforylaci (glukóza + ATP ===== glukózo-6-fosfát + ADP) a tím zvýšenou tvorbu glykogenu (zvýšená glykogeneze). Jinou možností je transformace glycidů na lipidy (zvýšení procesů lipogenetických). Příjem jídel s vysokým obsahem glycidů při současném omezení výdeje energie znamená účinný lipogenetický faktor.

Při procesech využití glycidů se významnou měrou podílejí různé hormonální vlivy. Je to především inzulín podporující na jedné straně glykogenezi i lipogenezi, na druhé straně oxidaci glukózy.

### **3. 4. 2. 2. Adaptace na zvýšený podíl tuku v potravě.**

Podíl tuku v potravě se u člověka a živočichů s podobným složením přijímané potravy (všežravci) pohybuje od 25 do 35 kal%. Vysokotuková strava se v lidské výživě uplatňuje zejména u zaměstnání s vysokým výdejem energie. V důsledku životních podmínek došlo u některých lidských ras k návyku na potravu s podílem až 55 kal% tuků (Eskymáci). V experimentálních pracích zaměřených na studium zvýšeného podílu tuku v dietě se používají většinou směsi se 70-80 kal% tuku.

Důsledkem zvýšeného přívodu tuků je akcentace různých mechanismů zapojených do přednostního zpracování této živiny. Jednorázové podání vysokotukové diety vede ke zvýšenému množství obsahu tuku v játrech, které se však již po několika dnech navrácí k hodnotám, jaké byly před zahájením přívodu vysokotukové diety. Došlo tedy zřejmě k takovým přizpůsobením přeměny látek, kdy se tuky přijímané potravou ve zvýšené míře spalují. Tato schopnost ve zvýšené míře oxidovat a využít tuky se po určité době může projevit nejen pokud jde o lipidy přiváděné potravou, ale i v případě vlastního endogenního tuku. Důkazem přednostního „spalování“ tuků při jeho vysokém přívodu v potravě jsou rovněž hodnoty RQ, pohybující se kolem hodnoty 0,7.

Při vyšším přívodu tuků v potravě jsou tedy stimulovány výrazně pochody zapojené do štěpení a oxidace lipidů v potravě i tuků endogenních. Naproti tomu jsou minimalizovány

procesy tvorby tuků ze netukových zdrojů (lipogenetické pochody). Na vyšší podíl tuku v potravě reaguje i aktivita různých enzymů zapojených do metabolismu lipidů.

Zvýšenému přívodu tuků v potravě se organizmus přizpůsobuje zvýšenou přeměnou těchto látek za účasti různých hormonů, zejména pak tyroxinu, působícího směrem zvýšení oxidačních dějů, dále inzulínu podporujícího naopak ukládání tuků v tukové tkáni a antagonisticky působících hormonů adenohypofýzy, které vyvolávají zvýšené vyplavování tuku z depot. Na zvýšený podíl tuku v potravě se přizpůsobuje i centrální nervový systém, zejména kůra mozková. Dochází ke zvýšené úrovni dráždivosti u krys, k rychlejšímu vytváření podmíněných reflexů a příznivému ovlivnění jiných ukazatelů základních vlastností CNS.

### 3. 4. 3. Adaptace na časové rozložení příjmu potravy

Zatím co vliv různého množství a složení potravy na organizmy byl studován poměrně široce, bylo naproti tomu dosti dlouhou dobu málo pozornost věnováno rozložení výživy v čase. Je všeobecně známo, že způsob příjmu potravy se u jednotlivých živočišných skupin liší. U krys, podobně jako u jiných všežravců a většiny býložravců je potrava přijímána po malých částech („nibbling“ – uždibování) v průběhu celé doby jejich aktivity, zatímco u jiných živočichů, hlavně masožravců, existují poměrně dlouhé intervaly mezi jednotlivými dávkami, a potom organizmy žerou do nasycení („meal eating“, nebo též „gorging“).

Nutriční adaptace byly dlouhou dobu sledovány především z hlediska složení podávané diety a její kalorické hodnoty. Otázka časového rozdělení příjmu potravy zůstávala po dlouhou dobu téměř nepovšimnuta. Podrobnější studium otázek časového rozložení přijímané potravy se datuje od čtyřicátých a zejména padesátých až šedesátých let minulého století. Pro objasnění důležitosti faktoru časového rozložení přijímané potravy bylo vytvořeno několik krmných „modelů“ tohoto způsobu výživy.

1. krmení po omezenou denní dobu „hour feeding“. Zvířata mají denní přístup k potravě v rozsahu jedné až dvou hodin. Krysy krmené tímto způsobem se brzy „naučí“ v tomto krátkém intervalu přijmout prakticky stejné množství potravy jako zvířata s celodenním volným přístupem k potravě.
2. krmení pomocí sondy („forced feeding“). Tento způsob výživy, umožňující kontrolované krmení je v experimentálním výzkumu dosti často používán. Zvířatům je podávána kašovitá potrava násilně pomocí žaludeční sondy.

Oba typy experimentů jasně prokázaly, že není jedno, v jakých dávkách organizmus potravu přijímá. Ještě výrazněji prokázaly vliv časového rozložení příjmu potravy pokusy provedené na modelu tzv. přerušovaného hladovění. Tento způsob výživy byl znám a studován již od konce předminulého století, avšak pouze z hlediska dlouhověkosti a růstu zvířat, ale nikoliv metabolických adaptací. Přerušované hladovění (nebo též přerušované krmení) je takový způsob výživy při němž se střídají období úplného lačnění se dny volného přístupu k potravě. Ne jedné straně dochází tedy k celkovému poklesu příjmu kalorií (asi na 60% proti kontrolám přijímajícím potravu denně *ad libitum*) – jde tedy o výraznou podvýživu, na druhé straně v důsledku postupně se vyvíjející hyperfagie k nárazově zvýšenému příjmu živin ve dnech volného přístupu k potravě. Zvířata jsou navykána na postupně se prodlužující periody lačnění, mezi něž jsou jim vkládány dny s volným přístupem k potravě. Nápadnou změnou u přerušovaně (intermitentně) hladovějících krys je přizpůsobení regulace příjmu potravy. Zvířata přijímají stále větší množství potravy ve dnech volného přístupu k ní. Snaží se tak kompenzovat periody lačnění. Přesto jsou však schopna přijmout pouze asi 60-70% celkového

příjmu potravy kontrol. Tento deficit se projevuje i ve zpomalení růstu. Přerušované hladovění vede tedy k situaci, která je z nutričního hlediska do jisté míry paradoxní: k excesivní periodické hyperfagii kombinované s celkově sníženým kalorickým přívodem.

Na tyto změny reaguje velmi citlivě především trávicí ústrojí. Již poměrně záhy se u intermitentně hladovějících kryš zvětšuje i přes pokles hmotnosti těla celého zvířete, žaludek a tenké střevo, a to nejen relativně, ale i absolutně. S tím, jak se zvětšuje resorpční plocha zažívací trubice organicky souvisí i zvýšení resorpce glukózy a tuků v tenkém střevě.

U přerušované hladovějících zvířat byly proto rovněž sledovány změny glycidového a tukového metabolismu. Adaptovaná zvířata mají především zvýšenou schopnost tvorby glykogenu z přijaté potravy v játrech a ve svalech. Z rychleji klesající glykémie intermitentně hladovějících zvířat lze usuzovat, že utilizace glukózy je u nich zvýšena. O tom, že tomu tak je v dalším průběhu jejího zpracování svědčí nejen zvýšena aktivita hexokinázy, ale i dalších dvou enzymatických soustav, a to dehydrogenázy kyseliny mléčné a jantarové.

Druhotně byly sledovány i změny tukového metabolismu. Glukóza není totiž ve zvýšené míře pouze oxidována a tím užita ke krytí okamžité energetické potřeby, ale je silně zvýšena i její přeměna na tuk. Dokazují to především hodnoty RQ měřené *in vivo*, ale i zvýšená inkorporace acetátu- $1-^{14}\text{C}$  do celkových mastných kyselin jaterních řezů i do tukové tkáně měřená *in vitro*. Zároveň je u přerušované hladovějících zvířat zvýšena oxidace mastných kyselin v játrech.

Důsledkem adaptace na přerušované hladovění jsou rovněž zvýšené hodnoty basálního metabolismu a výrazné zvýšení metabolického obratu ve tkáních vlivem periodicky zvýšeného přívodu živin. Tomuto zvýšení odpovídá i vyšší aktivita celkových dehydrogenáz a cytochromoxidázy. Snížením celkové spotřeby kyslíku v průběhu 24hodinového cyklu zejména omezením pohybové aktivity zvířat byl vysvětlen paradox mezi zvýšením hodnot basálního metabolismu u zvířat přerušované hladovějících a snížení u zvířat prostě podvyživených při vcelku stejném množství přijímané potravy.

Kromě těchto nálezů svědčí o přímém tkáňovém přizpůsobení přerušované hladovějících kryš i některá další sledování. Např. pokusy, v nichž byla sledována růstová schopnost explantátů ze tkání takto adaptovaných zvířat prokázaly, že tato schopnost je u přerušované hladovějících kryš vystupňována téměř na úroveň embryonálních tkání.

Pokud jde o účast žláz s vnitřní sekrecí, zdá se být především zvýšeno vyplavování inzulínu do oběhu.. Po déletrvajícím působení přerušovaného hladovění je však možno současně pozorovat funkční vyčerpání inzulárního aparátu, což může mít pochopitelně nepříznivý vliv na zvíře vystavené tomuto způsobu výživy (možnost vzniku prediabetických stavů).

Model přerušovaného hladovění, jehož důsledky jsou popisovány, je úmyslně extrémní. Dosažené výsledky však jasně ukazují, že časové rozložení příjmu potravy se může výrazně uplatnit při usměrnění metabolických pochodů v organismu. Jeho vliv je dokonce vyšší, než působení kalorické podvýživy, jejíž důsledky jsou u přerušovaného hladovění omezeny pouze na některé, i když velmi podstatné ukazatele (hmotnost, celková spotřeba kyslíku).

#### **3.4.3.1. Efekt infrekventního krmení na různé druhy laboratorních zvířat.**

Většina sledování vlivu infrekventního příjmu potravy byla provedena na albinotické formě potkana – tzv. laboratorní kryse. Pro posouzení širšího uplatnění biologického vlivu frekvence příjmu potravy je však nutno srovnat více druhů živočichů. Z celé řady provedených experimentů je zřejmé, že reakce na tento výživový režim je nejen u různých živočišných druhů ale i u jejich odrůd, plemen a kmenů různá.

Z laboratorních zvířat se v tomto směru uplatnila i bílá myš, která je stejně vhodným objektem sledování vlivu infrekventního příjmu potravy, jako ostatní doposud používané druhy laboratorních zvířat.

Křeček zlatý (*Mesocricetus auratus*), který si získal oblibu jako vhodný objekt při studiích onkologických a vitaminologických, byl vybrán jako další druh na kterém byl zkoumán vliv časově změněného příjmu potravy. Vedly k tomu některé jeho zvláštnosti ve výživě a termoregulaci oproti laboratorní kryse. Bylo zjištěno, že křeček zlatý je schopen se přizpůsobit na časově změněnou frekvenci příjmu potravy a navíc bylo prokázáno, že faktory, jako je délka adaptace, sezóna a v neposlední řadě odpověď jednotlivých pohlaví na tento podnět nejsou zanedbatelné.

U další doposud nejlépe prostudované skupiny – kuřat byla zjištěna řada výsledků v podstatě srovnatelných s nálezy u krysy. Naproti tomu jiná zjištění vedla k závěrům, že kuře reaguje na změnu frekvence příjmu potravy zásadně jinak než krysa. Řada nálezů vzájemně si odporujících byla zjištěna rovněž při působení časově změněného výživového režimu na prasata. Uspokojivě není vyřešena ani otázka vlivu infrekventního krmení na přežvýkavce.

Úroveň výživy a okolní teplota jsou dva z nejzávažnějších faktorů vnějšího prostředí se kterými se každý živočich setkává již od počátku svého života. Přes intenzivní studium vlivu časového rozložení příjmu potravy a jeho význam pro živočichy a člověka, poměrně málo pozornosti bylo věnováno vlivu tohoto způsobu výživy s vystavením snížené okolní teplotě. Řada zajímavých výsledků byla získána při sledování různé délky působení obou faktorů a v různých kombinacích na různé metabolické parametry, zejména na metabolismus lipidů, který je ovlivňován oběma uvedenými faktory rozdílně.

#### **3.4.3.2. Vliv změny frekvence příjmu potravy na člověka**

Po zjištění, že změna frekvence příjmu potravy vyvolává zásadní metabolické změny u různých živočišných druhů, položila si řada pracovníků v oboru výživy otázku, zda a v jakém rozsahu má změna frekvence příjmu potravy vliv na člověka. Bylo přikročeno ke sledování vlivu časově změněného příjmu potravy u populačních skupin, a dosavadní výsledky epidemiologických studií svědčí o tom, že se sledovaný faktor může uplatnit i v lidské fyziologii a patofyziologii. Z přehledu dosažených výsledků je zřejmé, že časové rozdělení příjmu potravy u člověka se dosti výrazně uplatňuje. Infrekventní příjem potravy zvyšuje tendenci k nadváze, hypercholesterolemii a snížení glukózové tolerance, které jsou známy jako rizikové faktory pro choroby srdce. Všeobecně se doporučuje přijímat kaloricky i kvalitativně vyváženou stravu, rozdělenou do pěti až sedmi denních dávek. Doposud zůstává celá řada nevyjasněných otázek, týkajících se jak vztahu mezi metabolickými vlivy příjmu potravy u člověka, tak důležitosti faktorů fyzické aktivity, genetické dispozice a psychologické charakteristiky.

#### **3. 4. 4. Adaptace na výživu u bezobratlých živočichů**

Stejně jako u vyšších živočichů, také u bezobratlých jsou látky přijímané v potravě využívány jednak k získávání energie, jednak pro výstavbu tkání a orgánů. Jednotlivé živiny se ve větší, či menší míře podílejí na obojím. Nezbytné jsou i další látky (vitaminy a soli), jejichž potřeba se může měnit v dosti širokém rozmezí. S velkou různorodostí se u bezobratlých živočichů setkáváme také pokud jde o způsob získávání živin (výživa osmotická, fagocytóza, zpracování potravy v trávicí soustavě) tak pokud jde o morfologické a funkční přizpůsobení kvalitě přijímané potravy. Vedle druhů **omnivorních** (švábi, vosy, škvoři), můžeme rozlišit druhy **karnivorní** (ploštěnky, pavouci, hlavonožci), **herbivorní** (fytofágní hmyz, fytofágní plži), **saprofágní** (sladkovodní Tubifex, Gammarus, mlži, sumýši,

půdní hmyz). S velmi úzkými specialisty se setkáváme zejména u hmyzu (bourec morušový, zavíječ voskový, mol šatní, krev sající druhy hmyzu).

V závislosti na kvalitě přijímané potravy jsou různě zastoupeny trávící enzymy. Omnivorní druhy (švábi) mají enzymy schopné štěpit všechny základní druhy živin. U krev sajícího hmyzu převládají enzymy proteolytické. Naproti tomu u Lepidopter sajících rostlinný nektar převládají alfa-glukozidázy (např. sacharáza), zatímco u housenek motýlů a dalších fytofágních druhů se setkáváme s amylázou, maltázou, sacharázou, lipázami a proteázami.

U živočichů specializovaných na příjem rostlinné potravy se setkáváme i se schopností využívat celulózu. Je to umožněno přítomností symbiotických bakterií v jejich trávícím traktu, méně často produkcí celulózy bunkami vlastních tkání živočicha. Trávící celulóza vlastní produkce je uváděna u měkkýše *Teredo navalis* (šašeň lodní), rybenky (*Ctenolepsima lineata*), tesaříků (např. *Cerambyx cerdo*), nebo červotočů (*Xestobium rufovillosum*). Naproti tomu u suchozemských pulmonátů (např. *Helix pomatia*), larev chrousta (*Melolontha vulgaris*), larev tiplic (Tipulida, nebo u dřevokazných termitů (Isoptera) zajišťují štěpení celulózy symbiotické mikroorganizmy trávícího traktu.

Zvláštním případem zpracování potravy některých bezobratlých živočichů je mimotělní trávení kořisti (např. u mořských hvězdic, chobotnic, pavouků, dravých střevlíků, svižníků).

Působením různé kvality a režimu výživy mohou v organismu nastat změny metabolismu živin, které se pak mohou odrazit i v délce vývoje, růstu těla, plodnosti samic, v mortalitě a pod. S výrazným ovlivněním fyziologických funkcí potravou se setkáváme velmi často u fytofágního hmyzu. Dochází k tomu nejen při krmení různými druhy rostlin, ale i při krmení stejnou rostlinou v různých ročních obdobích a při krmení různými částmi rostlin. Ze studií věnovaných vlivu potravy na intenzitu metabolismu vyplývá, že čím vhodnější potrava je podávána, tím vyšší bývá spotřeba kyslíku a tím vyšší obsah tuků a dusíku v těle. Při nevhodné potravě se snižuje RQ, což nasvědčuje převládajícímu metabolismu zásobních látek – tedy tuků. Na základě některých pokusů se zdá, že podobně jako u savců může se i u hmyzu projevit specificko-dynamický účinek bílkovinné potravy na intenzitu metabolismu. Podobně jako u obratlovců může i u hmyzu vhodně volený umělý režim intermitentního příjmu potravy vést k následnému zvýšení proteolytické aktivity střeva a v důsledku toho k efektivnějšímu využívání potravy a zintenzivnění růstu těla. Zvýšením podílu určité živiny v potravě lze dosáhnout zvýšení aktivity příslušného trávícího enzymu, což bylo mimo jiné prokázáno např. u zavíječe voskového krmeného dietou bohatou na sacharidy.

### **3. 5. Adaptace na nízkou tenzi kyslíku – vliv nadmořské výšky**

S fyziologickými problémy vyvolanými sníženým tlakem plynů se setkáváme především při výstupu do hor a při výškových letech. Ve vysokohorském prostředí bývají lidé vystavováni mimořádným podmínkám. Reakce na nedostatek kyslíku (**hypoxii**) se projevuje snahou zprostředkovat vyšší dodávku kyslíku tkáním a sice vyšší vazebnou kapacitou krve pro kyslík a vyšším srdečním výdejem. Komplex složitých a dodnes ne zcela vysvětlených změn vede za určitých okolností ke vzniku akutní vysokohorské nemoci. Pokud není aklimatizace úspěšná, vyvine se rychle vysokohorský otok plic, nebo mozku.

Nedostatku kyslíku se organismus přizpůsobuje jednak tím, že se zvyšuje především **frekvence dýchání**, která dosahuje největších hodnot bezprostředně po vystavení jedince hypoxickým podmínkám. U domorodců, žijících v oblastech trvale sníženého parciálního tlaku kyslíku je vzestup jejich dechové frekvence se stoupající nadmořskou výškou pomalejší, než u jedinců žijících trvale u hladiny moře. Akutní vystavení nedostatku kyslíku vede i ke zvýšení **srdeční frekvence**.

Vedle změn dýchání a krevního oběhu se mění v průběhu adaptace na výškovou hypoxii také vlastnosti krve. Nedostatek kyslíku se organismus přizpůsobuje tím, že zvýší vazebnou kapacitu krve pro kyslík, to znamená že vzroste počet červených krvinek a množství hemoglobinu. Živočišné druhy žijící v podmínkách se sníženou tenzí kyslíku mají schopnost vázat kyslík již při velmi nízkých parciálních tlacích tohoto plynu. Afinita hemoglobinu ke kyslíku je zvýšena především u kopytníků žijících ve velkých nadmořských výškách (lama, vikuňa, guanako). Jejich disociační křivka hemoglobinu je posunuta vlevo, takže se krev sytí při nižších parciálních tlacích kyslíku.

I když se jednatlivec na vysokohorské prostředí adaptuje, mohou v jeho těle přetrvávat změny, jimiž se jeho organismus nedostatku kyslíku brání. Ty někdy vedou k potížím, resp. k projevům chronické vysokohorské nemoci (např. ke zhoršení plicní hypertenze, která způsobí nejprve hypertrofii pravé srdeční komory a později její selhání).

V andské a tibetské oblasti existují skupiny lidí, kteří se vysokohorskému prostředí přizpůsobili úplně. Již v 16. století zaznamenali pozorovatelé, že extrémní výšky nevyvolávají zdravotní potíže u starousedlíků, ale pouze u lidí přicházejících z nížin. V roce 1890 byla popsána u obyvatel And zvýšená hladina hemoglobinu, větší dechové objemy a potlačená odpověď organismu na sníženou koncentraci kyslíku. Až do devadesátých let minulého století se považovala za obecně správný výklad adaptace doložená rozdílem mezi populačními fenotypy.

Ale v sedmdesátých letech minulého století se zjistilo, že toto neplatí pro populaci tibetskou. Tibeťané totiž mají hladinu hemoglobinu nižší než obyvatelé And a jejich hodnoty se dokonce příliš neliší od hodnot populace lidí žijících v nížinách. A přesto nemají (na rozdíl od obyvatel And nebo adaptovaných obyvatel nížin) potlačenou odpověď na sníženou koncentraci kyslíku. Totéž bylo pozorováno u lam a yaků, typických obyvatel velehor s drhovou adaptací na prostředí s nízkým obsahem kyslíku. Tyto rozdíly mezi andskou a tibetskou populací svědčí o rozdílných mechanismech nebo různých fázích přizpůsobení. Další zjištěná fakta upozorňují na možnost, že adaptace na vysokohorské prostředí je projevem evolučních změn, **tedy má svůj genetický protějšek.** Výzkum lidské adaptace na vysokohorské prostředí začal jako studium různých fenotypů. V poslední době se však stále častěji zkoumá odpovídající genetický substrát.

Italskou badatelkou Cecilíí Gelfi bylo zjištěno, že příslušníci „bílé rasy“ mají při pobytu ve vysokohorském prostředí poškozená svalová vlákna, v nichž se pravděpodobně v důsledku nadměrné produkce volných kyslíkových radikálů ukládá degradační produkt **lipofuscin**. Je to nahnědlý pigment vznikající z tuků a hromadí se v buňkách. Kromě svalů se vyskytuje rovněž v játrech a nervové tkáni. V případě, že lidé „bílé rasy z nížin“ pobývali několik týdnů v nadmořských výškách nad 5500 m n.m., měli svalovou mitochondriální hustotu redukovanou o 20% a oxidativní enzymatickou aktivitu o 25%. Naopak Šerповé vykazovali velmi malý stupeň svalového poškození s malou akumulací lipofuscinu. Autorka vyslovila předpoklad, že adaptovaní Tibeťané jsou nositeli geneticky podmíněného mechanismu, který je před oxidativním stresem chrání. Tento předpoklad se rozhodla potvrdit tím, že porovná expresi svalových bílkovin pomocí dvourozměrné gelové elektroforézy. Porovnávala vzorky tří skupin: Tibeťanů žijících ve vysokohorském prostředí, Tibeťanů přesídlených do nižších poloh a Nepálců žijících v nízké nadmořské výšce po celý život. Identifikováno bylo celkem sedm bílkovin s rozdílnou mírou regulace. Nejprekvapivějším nálezem bylo čtyřnásobné zvýšení množství glutathion-S-transferázy u Tibeťanů žijících stále v prostředí se sníženým obsahem kyslíku, oproti nepálským obyvatelům nížin. Tento enzym zdá se hraje důležitou roli v procesech buněčné detoxikace. O polovinu více byl enzym vyjádřen i u tibetských přesídlenců z nížiny, což potvrdilo společný genetický rys tibeťanů. U obou skupin tibeťanů byl rovněž zvýšen mitochondriální enzym podílející se na oxidaci mastných kyselin. To odpovídá již dříve popsanému 50% nímu snížení obsahu tuků ve svalových vláknech Šerпů. Zároveň by mohl tento nález svědčit i pro zvýšený metabolismus lipidů, který je projevem adaptace metabolismu na vysokohorské prostředí.

Výsledky výše uvedené studie dokládají genetický podklad adaptace na vysokohorské prostředí. Adaptace pravděpodobně souvisí s efektivnějšími zneškodněním volných kyslíkových radikálů a s „vyladěním“ buněčné metabolické kontroly.

Odhalení genetické a biochemické podstaty adaptace lidského organismu na sníženou koncentraci kyslíku má zásadní význam jak z hlediska medicíny, tak z pohledu srovnávací a

evoluční biologie. Zjištěné poznatky je možno rovněž využít k léčbě nemocí, při kterých klesá dodávka kyslíku do tkání – např. ischemické choroby srdeční, onemocnění mozku, končetin, chronických plicních onemocnění apod.

### **3. 6. Adaptace na vodní prostředí**

Všeobecně se předpokládá, že život vznikl ve vodě a rozvinul se postupně do složitějších forem. Pro existenci života má zásadní význam **voda mořská**. V moři žijí nejrůznější organismy, které však nejsou rozšířeny rovnoměrně. Mají na to vliv různé fyzikální a biologické faktory. Významný je především obsah solí a tlak vody. Obsah solí činí v průměru 3,5% s největším podílem chloridu sodného a síranu hořečnatého. Tlak vody stoupá pravidelně s hloubkou. Na každých 10 m se zvyšuje o 1 atm. (cca 101 kPa).

Mořská voda odpovídá svým složením mezibuněčné tekutině živočichů – má vysoký obsah iontů Na<sup>+</sup> a Cl<sup>-</sup>. Jinými slovy řečeno: mezibuněčná tekutina není v podstatě nic jiného než mořská voda. Jí jsou přizpůsobeni jednobuněční živočichové, ona je základem mezibuněčné tekutiny nejen mořských, ale všech živočichů.

V průběhu geologických dob měnila mořská voda své složení: její obsah solí stoupal, jak se v ní hromadily rozpustné zplodiny větrání hornin. Tyto změny však byly tak pomalé, že se živočichové, kteří v mořské vodě prodělali celou svou fylogenezi, stačili přizpůsobovat. To platí pro většinu **mořských bezobratlých živočichů**. Jejich tělní tekutiny jsou blízké mořské vodě zastoupením nejdůležitějších iontů a celkovým osmotickým tlakem. Jsou **izotoniční** s mořskou vodou a nepotřebují zařízení, kterými byl osmotický tlak tělních tekutin aktivně ovlivňovali. Nedovedou udržet stálý osmotický tlak vnitřního prostředí, ocitnou-li se v prostředí, které má jinou koncentraci osmoticky aktivních látek, než voda mořská. Tyto organismy nazýváme **poikilosmotickými**. Mohou žít pouze ve vodě s více méně stálým obsahem solí – jsou **stenohalní**. Patří sem bezobratlí živočichové, žijící v hlubokém moři (žebrnatky, ostnokožci, ramenonožci). Při adaptaci na vnější prostředí o menším osmotickém tlaku než bylo původní se uplatňuje několik faktorů:

- 1) Snížení permeability žaber a celého povrchu těla jak pro vodu, tak pro soli v obou směrech,
- 2) voda, která dle osmotických zákonů pronikla do těla z okolí je odstraňována ve zvýšené míře exkrecními orgány,
- 3) aktivním transportem solí z vnějšího prostředí proti koncentračnímu spádu buňkami žaber je zvyšován osmotický tlak v těle

Přestože většina mořských bezobratlých náleží mezi živočichy poikilosmotické, kteří jsou neschopni osmoregulace a v širším rozmezí osmotického tlaku mohou přežívat jen omezeně, jsou známy i případy některých živočichů homoiosmotických. Nejznámějším v tomto směru je čínský krab *Eriocheir sinensis*, který je schopen udržovat v těle na určité životně únosné výši osmotický tlak nejen při přechodu do brakické, nýbrž i do sladké vody. Tato adaptace je umožněna jednak velmi malou permeabilitou tělního povrchu, jednak schopností aktivního transportu NaCl z okolní vody při jejím nízkém obsahu solí.

Někteří bezobratlí jsou schopni žít i v podmínkách extrémně vysokého osmotického tlaku (např. larvy mouchy *Ephydra cinerea* a perloočka *Artemia salina* žijí ve vodě obsahující až 22% NaCl.

U některých druhů sladkovodního hmyzu např. u larev komárů (*Culex pipiens*, *Aedes aegypti*), šídla (*Aeschna*, *Libellula*, brouků (*Helodes*) a dalších je možná adaptace na změnu vodního prostředí zásluhou análních papil, nebo podobných osmoregulačních zařízení. Čím je obsah solí ve vnějším prostředí nižší, tím intenzivněji je zajišťováno vylučování chloridů z okolního prostředí papilami a aktivním transportem jsou předávány do hemolyfy (papily



hypertrofují). Naopak se zvyšující se koncentrací iontů v okolí se aktivní transport iontů omezuje (papily se zmenšují).

Naopak živočichové žijící v pobřežním pásmu bývají méně citliví na změny v koncentraci solí, jsou tedy živočichy **homoiosmotickými** – jsou **euryhalní**.

U evolučně pokročilejších forem existuje sice rovněž osmotická rovnováha, ale koncentrace některých kvantitativně méně významných iontů ( $K^+$ ,  $Mg^{2+}$ ) v tělních tekutinách je jiná než v mořské vodě. Tyto rozdíly se udržují činností **vylučovacích orgánů**, které vylučují přebytek nežádoucích iontů v malém množství izotonické moči. Zplodiny metabolismu dusíkatých látek – amonné soli – difundují do prostředí povrchem těla.

#### Mořské ryby kostnaté

Nejsou na rozdíl od většiny mořských bezobratlých, původními obyvateli moří. Dostaly se do moře druhotně ze sladkých vod, kde proběhla podstatná část fylogeneze obratlovců. Do moře s sebou přinesly i nízkou koncentraci solí v tělních tekutinách, zatímco v moři mezitím obsah solí stoupl. Prosté přizpůsobení vyrovnání koncentrací už nebylo možné. Mořské ryby mají tedy v tělních tekutinách podobně nízkou koncentraci solí jako ryby sladkovodní (a jako všichni ostatní obratlovci). Obklopující je mořská voda je třikrát koncentrovanější. Z jejich těla se tedy neustále odsává voda do vnějšího prostředí, vůči kterému jsou značně **hypotonické**.

Za těchto okolností ledvina, která se vyvinula především jako orgán k odstraňování přebytečné vody z těla, zakrňuje. Povrch těla je nepropustný pro vodu a ionty. Výměna těchto látek se uskutečňuje žábami a hltanem. Protože mají osmotický tlak krve menší než je osmotický tlak mořské vody, mají sklon neustále ztrácet vodu. Potřebnou koncentraci iontů v těle zvyšují díky propustnosti hltanu a žaber pro tyto látky. Jsou v neustálém nebezpečí zahuštění tělních tekutin proti kterému se brání tak, že pijí mořskou vodu. Stěny zažívací soustavy jsou propustné pro vodu a selektivně propouštějí i ionty do krve. 90% NaCl je potom vylučováno žábami.

U žraloků a rejnoků je koncentrace osmoticky aktivních látek v krvi vyšší, než v mořské vodě, takže voda má podobně jako u sladkovodních ryb tendenci pronikat dovnitř těla. Tohoto zvýšení koncentrace osmoticky aktivních látek se zde dosahuje zvýšeným obsahem močoviny a trimethylamoniumoxidu v krvi.

#### Sladkovodní živočichové

se zřejmě vyvinuli z živočichů mořských. Při přechodu do sladkých vod si jejich tělní tekutiny podržely přibližně ten osmotický tlak a iontové složení, jaké měla mořská voda, v níž předtím žili. Jejich koncentrace jsou většinou nejméně třikrát nižší než v dnešních oceánech. I když např. tělní tekutiny sladkovodních ryb odpovídají asi 0,8% roztoku NaCl, stále mají koncentraci vyšší, než sladká voda. Jsou na rozdíl od ní **hypertonické**. Okolní voda se neustále nasává do těla a soli naopak do zředěného prostředí unikají.

Jsou v neustálém nebezpečí záplavy vodou látek v těle,. Ionty ztrácejí díky propustnosti žaber a hltanu pro tyto látky, podobně jako u ryb mořských. Přebytečnou vodu z těla odstraňují vylučováním velkého množství hypotonické moči ledvinou a mají schopnost aktivně vychytávat ionty žábami. Zplodiny metabolismu bílkovin – amonné soli – se u sladkovodních ryby nevylučují ledvinou, nýbrž žábami. Ledvina je tedy u nich především orgánem řízení osmotického tlaku.

Zajímavé jsou poměry u těch ryb, které se během svého životního cyklu stěhují z moře do sladké vody a naopak (lososi, úhoři). Během těchto migrací se mění permeabilita žaber pro vodu a klesá schopnost vychytávat ionty z hypotonického prostředí.

### 3. 6. 1. **Adaptace bezobratlých živočichů na dýchání ve vodním prostředí.**

Výměna dýchacích plynů se u bezobratlých živočichů děje difúzí. Její rychlost je přímo úměrná povrchu a nepřímo úměrná dráze difúze. Malí živočichové mohou vystačit s kyslíkem difundujícím celým tělním povrchem. U hub (*Porifera*) je dýchání zajištěno velkým povrchem složité soustavy kanálků s krátkou drahou difúze plynů k buňkám. I u vyšších bezobratlých, kde již jsou vyvinuty dýchací orgány, může hrát dýchání celým povrchem těla významnou roli. U sladkovodních oligochetů (*Tubifex*) se předpokládá, že mohou využívat i dýchání střevní. S klesajícím obsahem kyslíku ve vodě se jejich zadní část těla vysunuje více z bahna a frekvence vířivých pohybů se zvyšuje.

Podmínky dýchání ve vodě jsou pro bezobratlé živočichy méně příznivé, než v atmosférickém vzduchu. Množství kyslíku rozpuštěného v určitém objemu vody je mnohonásobně menší, než ve stejném obsahu vzduchu.

U většiny vodních měkkýšů se setkáváme s žaberním dýcháním, přičemž proudění vody v okolí žaber je zajišťováno (s výjimkou hlavonožců) pohybem řasinek nacházejících se na povrchu pláště a žaber. Zvláštní případ zvýšení efektivity přenosu kyslíku pohybově a metabolicky aktivní tkáně je uváděn u paplže *Cryptochinon*. Kyslík převzatý v žábrech je do hemolymfy transportován ve vazbě na hemocyanin do svaloviny jazyka (pokrytého radulou), kde je převzat myoglobinem, který má podstatně vyšší afinitu ke kyslíku.

Jednotlivé druhy hmyzu jsou stavbou tracheální soustavy, uspořádáním stigmat a regulací ventilace dalekosáhle přizpůsobeny životním podmínkám, ať již jde o druhy suchozemské, vodní, nebo půdní. Některé druhy členovců si vytvářejí rezervu atmosférického vzduchu na břišní straně těla (*Hydrophilide*, *Notonecta*), pod krovkami, nebo na zadním konci těla (*Cytiscus*), v upředeném zvonu (pavouk *Argyroneta*), nebo je zajištěna výměna vzduchu v tracheální soustavě trubičkou (splešťule *Nepa*) nebo sifony (larvy pestřenky *Eristalis*, nebo komárů). Vychlípěním určitých okrsků integumentu nebo konečnicku vznikají tracheální sítě opatřené tracheální žábry larev jepic, chrostíků, pošvatek nebo rektální žábry larev šídla *Aeschna*.

Funkce vzduchové bubliny (např. *Hydrophilus*, *Dytiscus*, *Notonecta*) spočívá ve vytváření rezervy vzduchu a ve výměně plynů s okolní vodou. V této souvislosti se obvykle hovoří o tzv. fyzikálních žábřích. U jiných druhů se nesetkáváme se vzduchovou bublinou, nýbrž pouze s tenkou, za normálních podmínek nestlačitelnou vrstvou vzduchu (vzduchovým filmem), která je pevně udržována na určitých místech povrchu těla jeho mikrostrukturami (papilami, štětinkami, mikrotrichiemi, prohlubeninami). Tuto pevně fixovanou tenkou vrstvou vzduchu, která je ve spojení se stigmaty, označujeme jako **plastron** a výměnu plynů jím zprostředkovanou jako **plastronové dýchání**. V žádném případě se zde nejedná o rezervu vzduchu, nýbrž o funkci, která je podobná funkci tracheálních žaber. Znamená to, že řada dalších druhů hmyzu u nichž se tento typ dýchání vyskytuje, mohou žít, pokud je voda dostatečně nasycena kyslíkem, velmi dlouhou dobu, aniž by vystoupili k hladině.

Transport kyslíku do tkání je u velkého počtu bezobratlých živočichů usnadňován krevními barvivy, především hemoglobinem a hemocyaninem.

### 3. 7. **Adaptace na vysoký tlak vody a potápění.**

Celá řada savců a ptáků má schopnost přežívat anoxické a tlakové poměry nastávající při dlouhodobém potápění. Dlouhodobé ponoření zabraňuje přístupu kyslíku a způsobuje velké nahromadění oxidu uhličitého v krvi. Potápění do velkých hloubek také znamená vyrovnat se rovněž se zvýšeným tlakem vody. Úspěšné přežití při dlouhodobém ponoření

závisí na schopnosti „zabránit potřebě se nadechnout“ a dostatečné dodávce kyslíku do tkání, které jsou snadno poškozovány anoxií (srdce, mozek). V této souvislosti dochází u ptáků k potlačení dýchacích reflexů, dojde-li k ponoření nozder. Základní mechanismus přizpůsobení tkví v adaptaci oběhového systému, který na jedné straně přednostně zásobuje životně důležité orgány, na druhé straně omezuje průtok v orgánech, které hypoxii relativně snášejí (svaly, kůže).

U všech potáplivých živočichů (s výjimkou velryb) klesá po ponoření srdeční frekvence na 5 – 10% klidových hodnot. Přitom u tuleně nastává bradykardie okamžitě. Současně dochází k vasokonstrikci, kterou se omezuje průtok krve ve svalech, kůži, ale též ve střevě a ledvinách při zachování dostatečného krevního tlaku a přísunu kyslíku pro životně důležité orgány.

Přizpůsobení životu pod vodou má vývojový charakter. Individuální adaptace na potápění nebyly popsány.

### 3. 8. Světlo

Světlo a jeho periodické změny jsou důležitým biologickým faktorem podmiňujícím orientaci živočichů v čase a prostoru, a umožňujícím jejich existenci za nevhodnějších podmínek okolí.

Vliv světla na biologický materiál se může realizovat buď v důsledku změn **kvality světla** (vlnové délky – viditelné záření je v rozsahu 3900 – 7500 Angströmů), **intenzity světla** (energie), nebo **doby působení**.

Nejvýrazněji jsou světlem ovlivňovány fyziologické funkce ptáků. Je známo, že pohybová aktivita většiny ptáků ustává během noci a že k jejich zklidnění dojde okamžitě po přenesení do tmavého prostoru. Prodloužení světelné části dne vede ke zrychlení sexuálního dozrávání. Světelné podněty ovlivňující činnost varlat jsou vnímány nejen zrakem, ale i extraokulárně, pomocí receptorů umístěných v mozku poblíž hypotalamu a epifýzy. Tato produkuje látku s humorálním účinkem - **melatonin**, který má inhibiční účinek na růst a funkci gonád.

Jarní tah ptáků z jihu na sever je rovněž vyvolán prodloužením světelné části dne. Je charakterizován schopností motorické aktivity i v nočním období, hyperfagií a velkým ukládáním tukových rezerv v těle.

Účinek světla u savců není tak výrazný jako u ptáků a byl prokázán zatím u malého počtu druhů. Fyziologické funkce člověka nejsou světlem zásadněji ovlivňovány. Uvádí se však, že při pobytu v polárních oblastech dochází v zimním období u žen k dočasnému zastavení ovulace.

#### Účinky světla a fotoperiodicity na bezobratlé živočichy

Pro většinu bezobratlých živočichů je světlo jednou z nejvýznamnějších podmínek života a vývoje. Poměrně málo druhů je vysloveně fotofóbních (např. živočichové půdní, jeskynní). Změny ve střídání světla a tmy a změny v délce světelné části dne jsou hlavní příčinou rytmického průběhu životních funkcí v rámci cirkadiánních nebo sezónních rytmů. Vedle cirkadiánních rytmů podmíněných v přírodních podmínkách střídáním dne a noci se u bezobratlých živočichů setkáváme v některých případech i s rytmy lunárními. Světelné podněty mohou u bezobratlých živočichů vyvolávat i řadu speciálních reakcí významných z hlediska orientace v prostředí, při vyhledávání potravy, v situaci ohrožení apod. Fototaktické chování je často závislé na některých dalších faktorech.

Světlo je také hlavním faktorem ovlivňujícím barvoměnu bezobratlých živočichů. Ta umožňuje přizpůsobení jedince okolnímu prostředí především z hlediska jeho ochrany před nepřitelem. Regulace barvoměny je uskutečňována hormonálně i nervově.

### 3. 9. Gravitační vlivy

Gravitace (zemská přitažlivost) je charakteristickou vlastností našeho životního prostředí. Aby se suchozemští živočichové vyrovnali s gravitační silou, musely se modifikovat jejich tělesné struktury v určitých proporcích a vzniknout specifické smyslové schopnosti. Působení gravitace se musí přizpůsobit jejich rozměry, uložení tělesných orgánů i proporce mezi jednotlivými částmi těla. S gravitací a změnami zrychlení úzce souvisejí specifické smyslové orgány – centrum rovnovážně polohové.

Gravitace je faktorem mimořádně stálým. Přesto se život ocitá v podmínkách, které působení zemské přitažlivosti poněkud mění. Tyto změny jsou způsobeny pohybem v prostoru. Výslednicí fyzikálních sil, působících na těleso při změně směru jeho pohybu označujeme jako zrychlení. Účinek těchto sil na toto těleso je označován jako přetížení – G a každý jeho násobek se projeví vlastně násobkem hmotnosti tělesa (člověk o hmotnosti 70 kg v podmínkách přetížení rovnající se 2 G bude ovlivňován silou odpovídající 140 kg).

Všeobecně v živočišné říši platí, že tolerance na přetížení stoupá se zmenšujícím se tělesným povrchem organismů. Menší živočichové (např. larvy much) přežívají přetížení 3000 G až 24 hodin. Myši snesou přetížení 7 G pod obou jednoho roku, avšak člověk vydrží přetížení 4 G jen po dobu 20-30 sekund. Postupným zatěžováním se lze i na přetížení adaptovat.

Zrychlení může působit na organismus v rozličných směrech. S tím souvisejí i fyziologické změny, které v organismu nastávají. Při narůstání kladného přetížení podélného (ve směru hlava- pánev) je nejvíce namáhán cévně srdeční oběhový aparát a jiné orgány upevněné na kostře jen pružným vazivem. Velké orgány poklesají, krev je tlačena do pánevní oblasti a městná se v žilách, odkrývá se mozek. Nejmarkantnější známkou nedostatečného zásobení mozku krví je zešednutí zorného pole a nakonec úplná ztráta vidění. Lépe než podélné přetížení snáší lidský organismus přetížení příčné, tj. takové, které je aplikováno na ležící organismus.

S problémy podmínek přetížení souvisejí i problémy stavu beztlíže u kosmonautů. Dochází k řadě výrazných změn v organismu: odvápnují se kosti, snižuje se tělesná hmotnost v souvislosti se ztrátou vody ze tkání. Mění se funkce dýchání, srdce (velké množství krve se přemísťuje do horní části těla, srdce má sníženou tepovou frekvenci), krevní tlak mírně poklesá a narušuje se krevní obraz (pokles počtu erytrocytů). Narušuje se rovněž mechanismus termoregulace a dochází ke změnám celé řady dalších funkcí. Dlouhodobé lety do Vesmíru však ukazují, že lidský organismus neprodělává ve stavu bez tíže zásadních a trvalých změn.

### **Literatura doporučená k dalšímu studiu.**

Adolph, E.F.: Amer. J. Physiol. 184 (18), 1956

Danilevsky, A.S.: Photoperiodism and seasonal development fo insects. Oliver and Boyd, Edinburgh, 1956

Fábry, P., Petrásek, R., Kujalová, V., Holečková E.: Adaptace na změněný příjem potravy. Praha, SZdN, 1962, Babákova sbírka č. 29

Ganong, W.F.: Přehled lékařské fyziologie, Praha, Avicenum, 1976

Hoffmann K.H.: Environmental Physiology and Biochemistry fo Insects. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, 1985

Janský L.: Homoiotermie a její přizpůsobivost, Praha, Avicenum, 1973

Janský L.: Fysiologie adaptací, Praha, Academia, 1979

Keys A., Brožek J., Henschel A., Mickelson O.: Biology of Human Starvation. Univ. Of Minnesota Press, Minneapolis, 1950.

Matoušek J.: Počasí, podnebí a člověk, Praha, Avicenum, 1987

Solberger A.: Biological Rhythm Research. Elsevier Publ. Comp., Amsterodam, London, New York, 1965

Spicer J.I., Gaston K.J.: Physiological Diversity and its Ecological Implications. Blackwell Science Ltd. 1999 Oxford, UK

Trojan S. a kol.: Lékařská fyziologie, Grada 2002.

Wright S.: Klinická fyziologie, Praha, SZdN, 1967