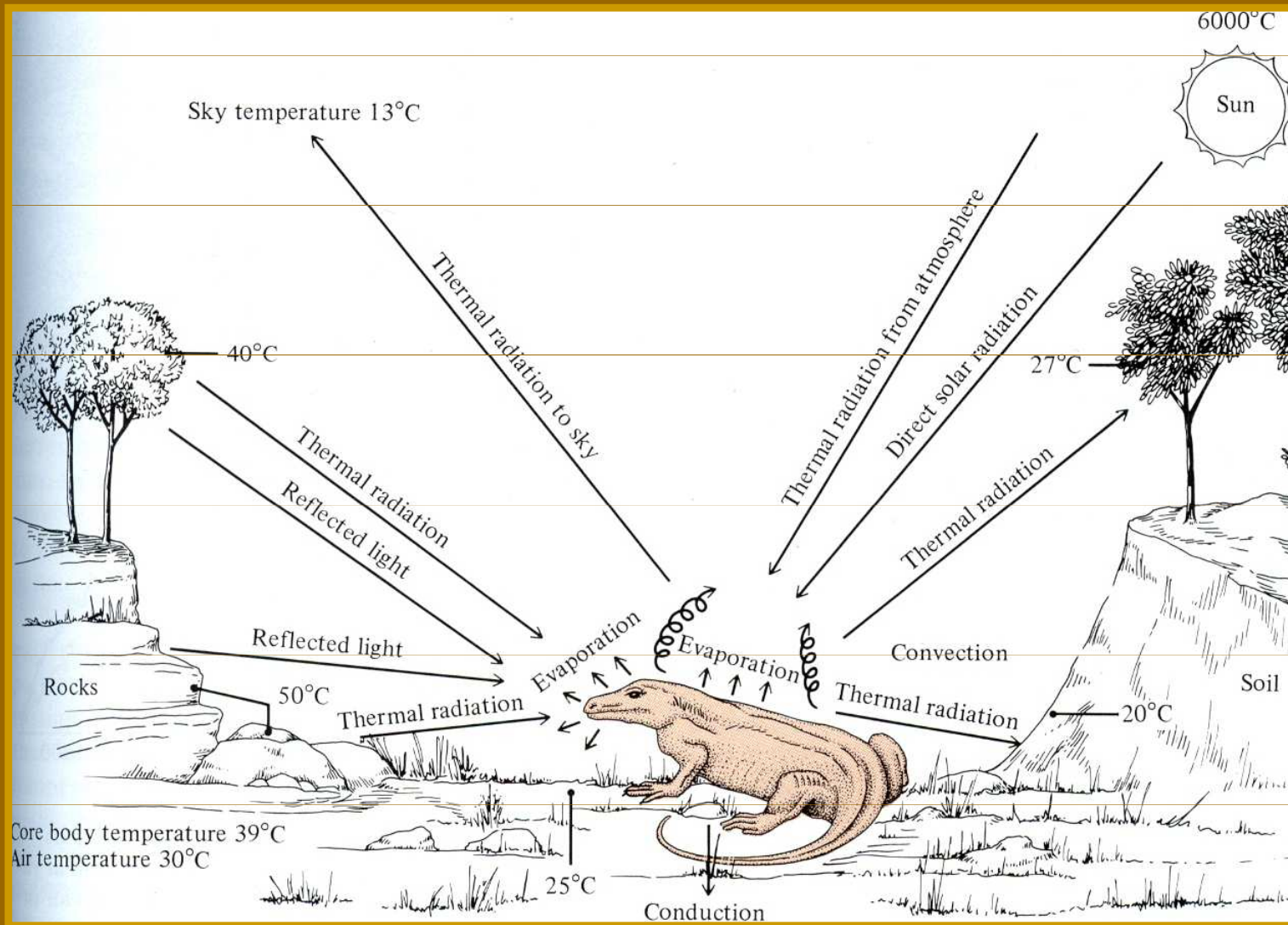


4. TERMOREGULACE

Teplota prostředí a organismus, tepelná výměna

vodivost (*conduction*), proudění (*convection*), odpar (*evaporation*), záření (*radiation*),



TERMOKONFORMEŘI většina ryb, obojživelníků a plazů

někteří vodní obratlovci
některé ryby
několik obojživelníků

TERMOREGULÁTOŘI

někteří plazi
některé velké a aktivní ryby/paryby (tuňáci/žraloci)
některé krajty při péči o mláďata
ptáci a savci



EKTOTERMOVÉ



ENDOTERMOVÉ

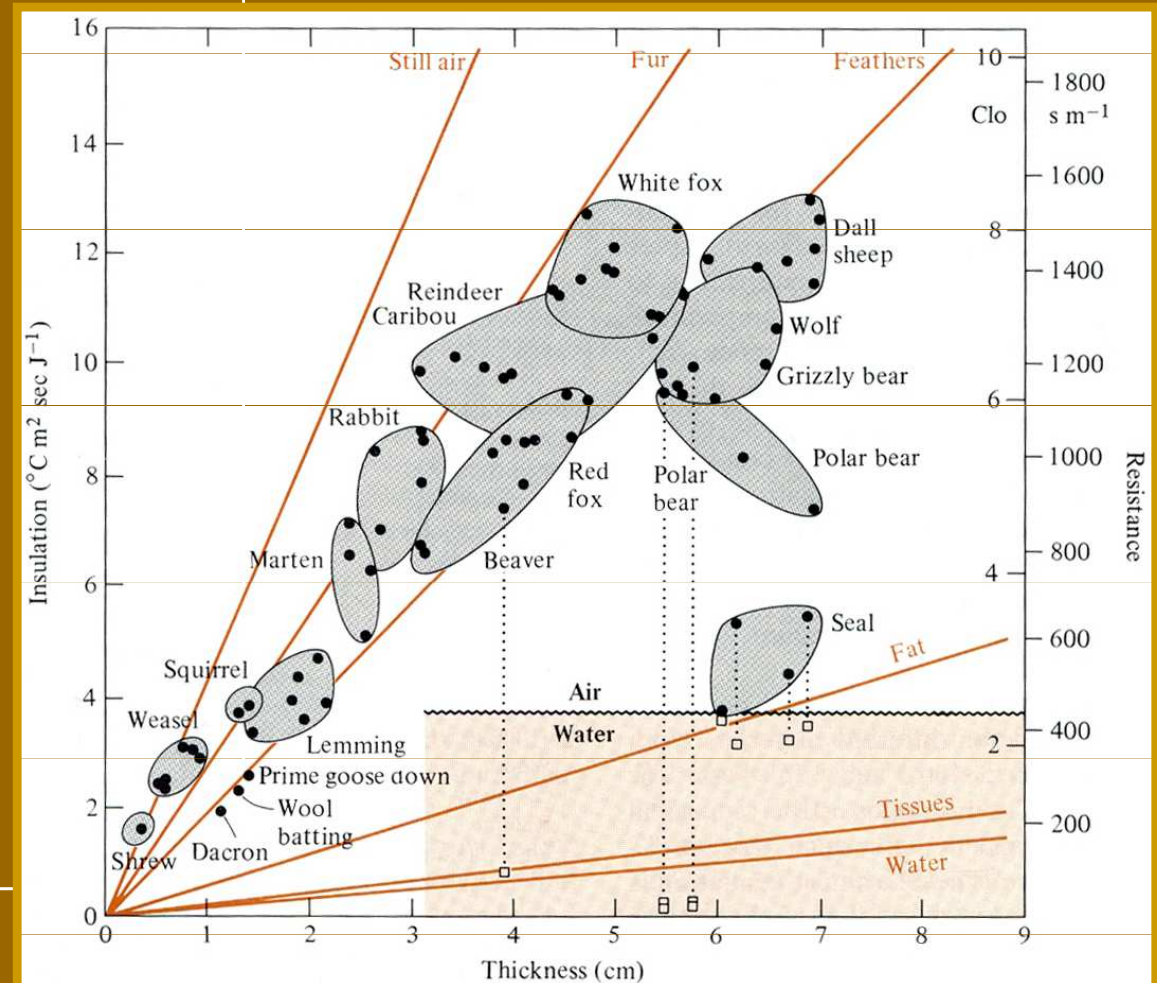
Klíčové faktory termoregulace

- fyzikální vlastnosti tkání a jejich derivátů
- fyzikální vlastnosti prostředí
- intenzita metabolismu
- chování

Teplotní vodivost a izolační vlastnosti různých materiálů

materiál	vodivost (J/sec m °C)	schopnost izolace (°C m sec / J)
vakuum	0	∞
vzduch	0,024	269
kožšina lišky	0,036	179
kožšina rysa	0,038	170
kožšina huskyho	0,041	157
husí peří	0,053	122
ovčí vlna	0,063	102
Dacron II	0,065	99
dřevo	0,13	50
hovězí kůže	0,13	50
helium	0,14	46
tuk	0,17	38
guma	0,17	38
suchá zemina	0,33	20
lidská tkáň	0,46	14
voda	0,59	11
sklo	1,0	6,5
led	2,2	2,9
ocel	46	0,14
stříbro	430	0,015

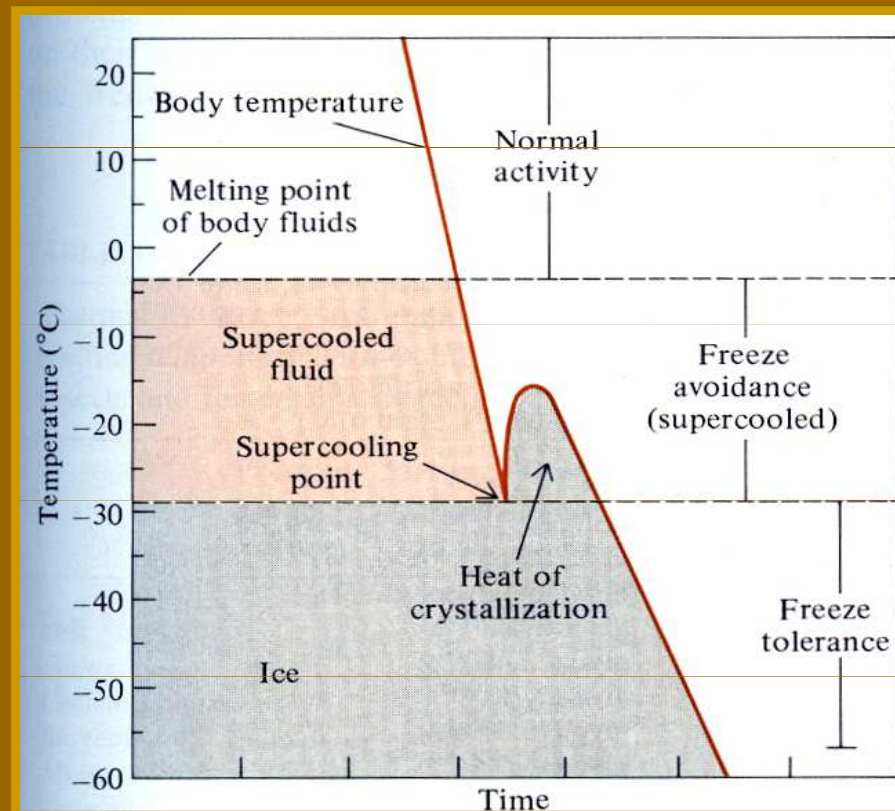
Závislost izolačních vlastností tělního pokryvu na jeho tloušťce



ADAPTACE NA CHLAD

1. Zmrznutí netolerující druhy

- brání se zmrznutí zvyšováním koncentrace rozpustných látek v tělních tekutinách, což vede ke snižování bodu zmrznutí (**supercooling**), zvyšování osmotického tlaku tělních tekutin
- nejčastěji dochází k akumulaci **cukrů** (glukóza, fruktóza, *trehalóza*), **cukerných alkoholů** (glycerol, sorbitol, mannitol,..), tyto látky mají i kryoprotektivní účinek = chrání membrány a enzymy před chladovou denaturací, brání tuhnutí lipidů, a také chrání tkáň před vysoušením.



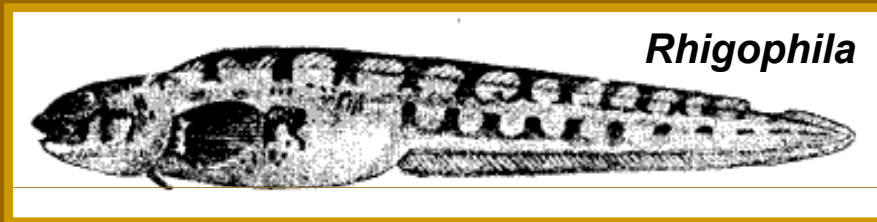
Příklady organismů využívajících „supercooling“ efekt založený na nízkomolekulárních solventech

organismus	teplota (°C) supercooling	solventy (plasma)
člověk	-0,6/-0,7	glukóza (0,003-0,006)
<i>Hyla1</i>	-2,0	glukóza (0,02M)
<i>Pseudacris</i>	-2,0	glukóza (0,06M)
<i>Hyla2</i>	-2,2	glukóza (0,18M)
<i>Rana</i>	-3,0	glukóza (0,41M)
želvy	-3,3	glukóza (0,01M) aminokyseliny (0,047M)
arktická veverka	-2,9	?
brouci <i>Pytho</i>	-54	13,2%glycerol / 5,5%cukrů



- produkce **proteinů bránících zmrznutí**

- z obratlovců ryby severních moří (nemohou použít supercooling)
- 3 skupiny proteinů bez cukerných zbytků (AFPs (anti-freezing proteins))
 - s vysokým obsahem alaninu a α -helix strukturou; 3,3-4,5 kDa (platýs, vranka)
 - s vysokým obsahem cysteinu a β -strukturou; 11-13 kDa (vranka*)
 - bez vysokého obsahu alaninu a cysteinu s kompaktní strukturou; 6 kDa (ryba *Rhigophila*; 3 různé proteiny o 6,9kDa)

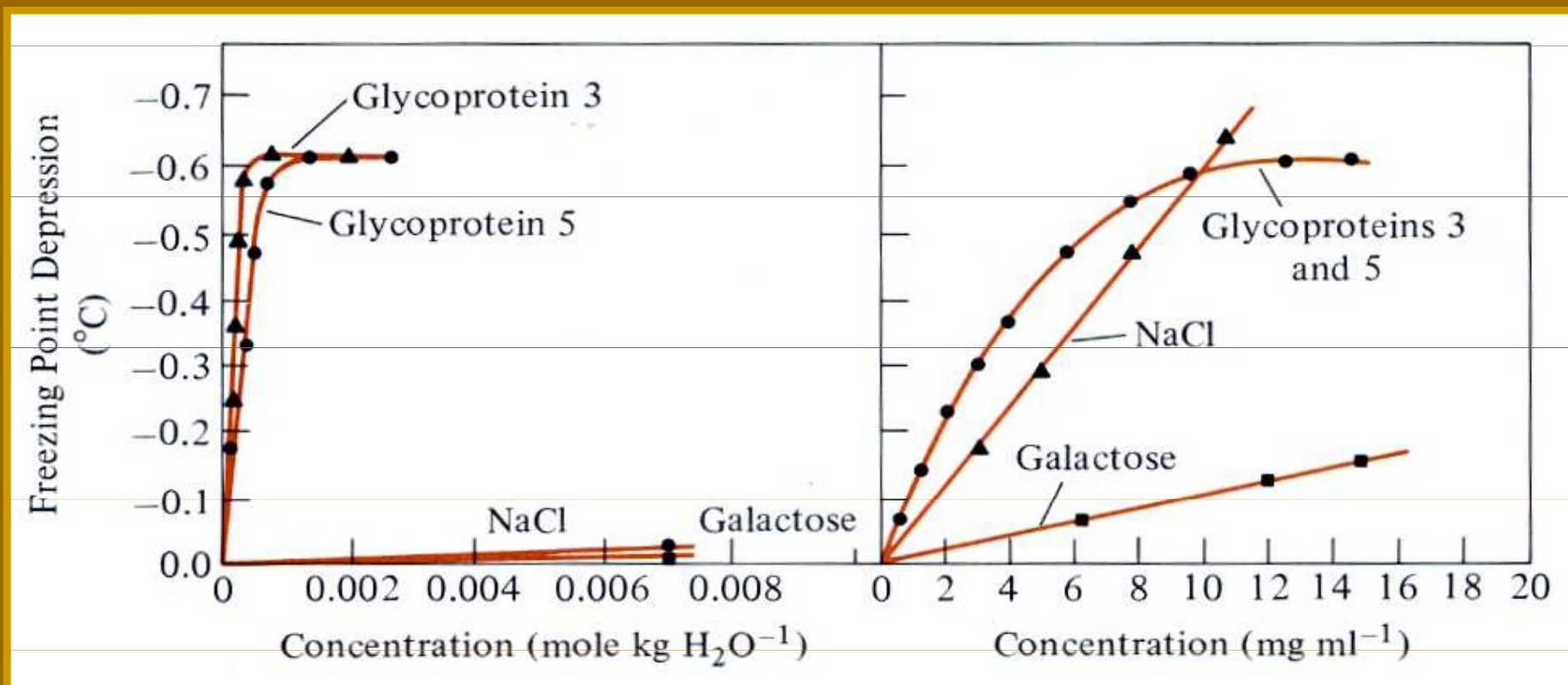


- zmrznutí bránící glykoproteiny – AFGPs (anti-freezing glycoproteins) peptidy s opakujícím se tripeptidem (alanyl-alanyl-threonin) spojený s galaktose-N-acetylgalaktosaminem, celkem 5 typů; ryba *Pagothenia borchgrevink*

ryba	teplota (°C)		
	tuhnutí	tání	rozdíl
<i>Gadus</i>	-1,1	-0,7	0,4
<i>Chaenocephalus</i>	-1,5	-0,9	0,6
<i>Rhogophalia</i>	-2,0	-0,9	1,1
<i>Myxocephalus</i>	-2,0	-1,1	0,9
<i>Notothenia</i>	-2,1	-1,1	1,0
<i>Eleginus</i>	-2,2	-1,1	1,6



Schopnost různých v tělních tekutinách rozpuštěných látek na snížení bodu tuhnutí vody v závislosti na jejich koncentraci molární a hmotnostní



2. Zmrznutí tolerující druhy

- některé žáby a plazi(želvy), tolerují 35-50% zmrzlých tělních tekutin
- led se vytváří extracelulárně, cytoplasma buněk se zahušťuje
- deformaci buněk je zabráněno akumulací glukózy uvolněné z jaterního glykogenu, při rozmrzání je pak glukóza zpět resorbována do jaterního glykogenu
- tyto organismy musejí být také tolerantní k velkým ztrátám vody
- s ochlazováním produkce proteinů tvořících nukleační jádra pro led v extracelulárních prostorech a omezujících „supercooling“, další typy proteinů pak zabraňují růstu těchto krystalů
 - => hodně malých krystalů ~ nedeformují se tkáně
- zmrzlé jsou zejména periferní části (nohy, ocas, kůže a podkožní oblasti)

Chrysemys picta



Rana esculenta



foto Jiří Bohdal

ADAPTACE NA TEPLLO

1. tolerance k vysokým teplotám

- rozdíly podle prostředí
- závislé na vlhkosti

Tolerance k vysokým teplotám koreluje s teplotami prostředí kde se daný organismus vyskytuje příklad vnitrorodové variace rodu *Anolis*.

Druhy	
otevřené krajiny	38-41 °C
smíšené krajiny	33-36 °C
lesní	33-35 °C

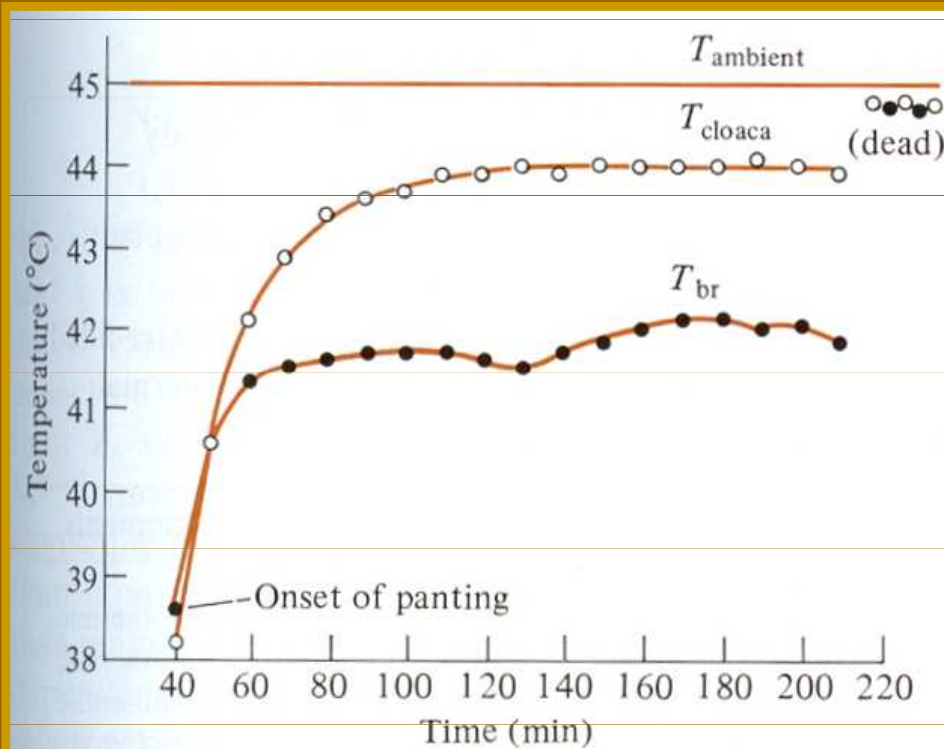


	max teplota °C
halančík (<i>Fundulus</i>)	35
mloci	
<i>Rhyacotriton</i>	29
<i>Ensatina</i>	34
<i>Ambystoma</i>	35,6
žáby	
<i>Hyla</i>	36
<i>Rana</i>	37
<i>Bufo</i>	41
aligátoři	38
želvy	41
ještěři	43
scinci	41,2
varani	42,0
gekoni	43,7
leguáni	45
pygopodi	46
hadi	40,4
korálovci	40,4
chřestýši	41,3



2. schopnost ochlazování evaporací (pocením)

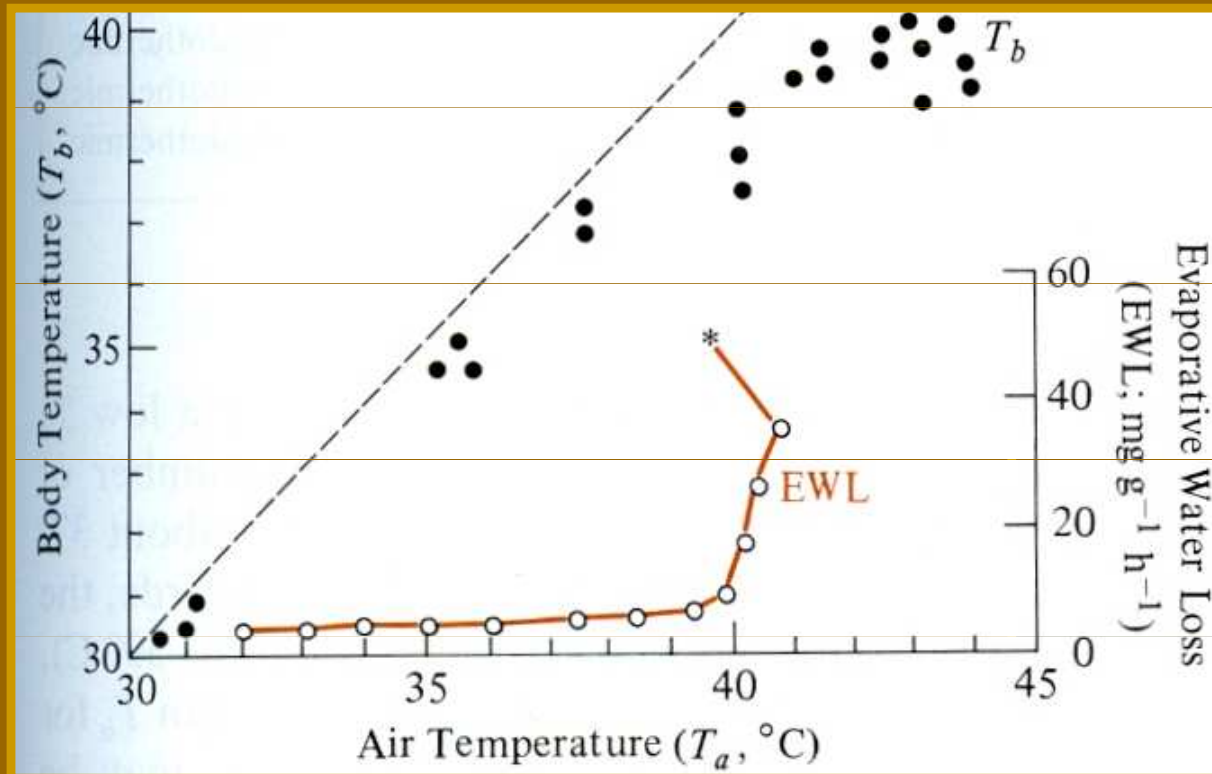
- účinnost závislá na vlhkosti a teplotě prostředí
- u obratlovců většinou aktivní evaporace (mukózní žlázy proti vyschnutí v kombinaci s intenzivním prokrvením kůže)
- metabolické teplo často snižováno i vodními ztrátami při respiraci a pasivním odparem
- je třeba zabránit vyschnutí organismu



Schopnost čukvaly (*Sauromalus*) snižovat teplotu mozku oproti okolí ztrátami vody při respiraci



Závislost tělní teploty (T_b) na teplotě prostředí (T_a) a intenzita evaporace (EWL) u rosničky *Phyllomedusa*. Tato rosnička je navíc chráněná proti ztrátám vody tenkou vrstvou epidermálního vosku, ten při vysoké teplotě ale taje, což usnadňuje evaporaci. Hlavní roli však hrají mukózní žlázy. * zvýšení při aktivitě.



Ektotermové

eurytermové – teplota těla vždy stejná jako teplota prostředí

- neinvestují žádný čas a ani energii do termoregulace
- životní funkce plně závislé na aktuální teplotě

stenotermové – v určitém rozsahu aktivně termoregulují, často spojeno s chováním

- termoregulace je závislá a možná jen v určitém teplotním rozmezí, jinak jak eurytermové
- při stejné teplotě těla mají 10x menší energetické nároky oproti endotermům
- na noc většinou snížení v důsledku snížení teploty prostředí. Celkově u aktivních ektotermů je denní spotřeba energie 20x menší jak u endotermů



ENDOTERMIE

- zdrojem tepla je zejména vlastní metabolismus
- většina endotermních organismů, jsou i dobří termoregulátoři
- na schopnost udržet teplotu má zásadní vliv metabolismus (zdroj) a tepelná vodivost tkání a pokryvu

Intenzitu termoregulace lze vyjádřit rovnicí

$$T_b = a + bT_a$$

T_b – teplota těla

T_a – teplota prostředí

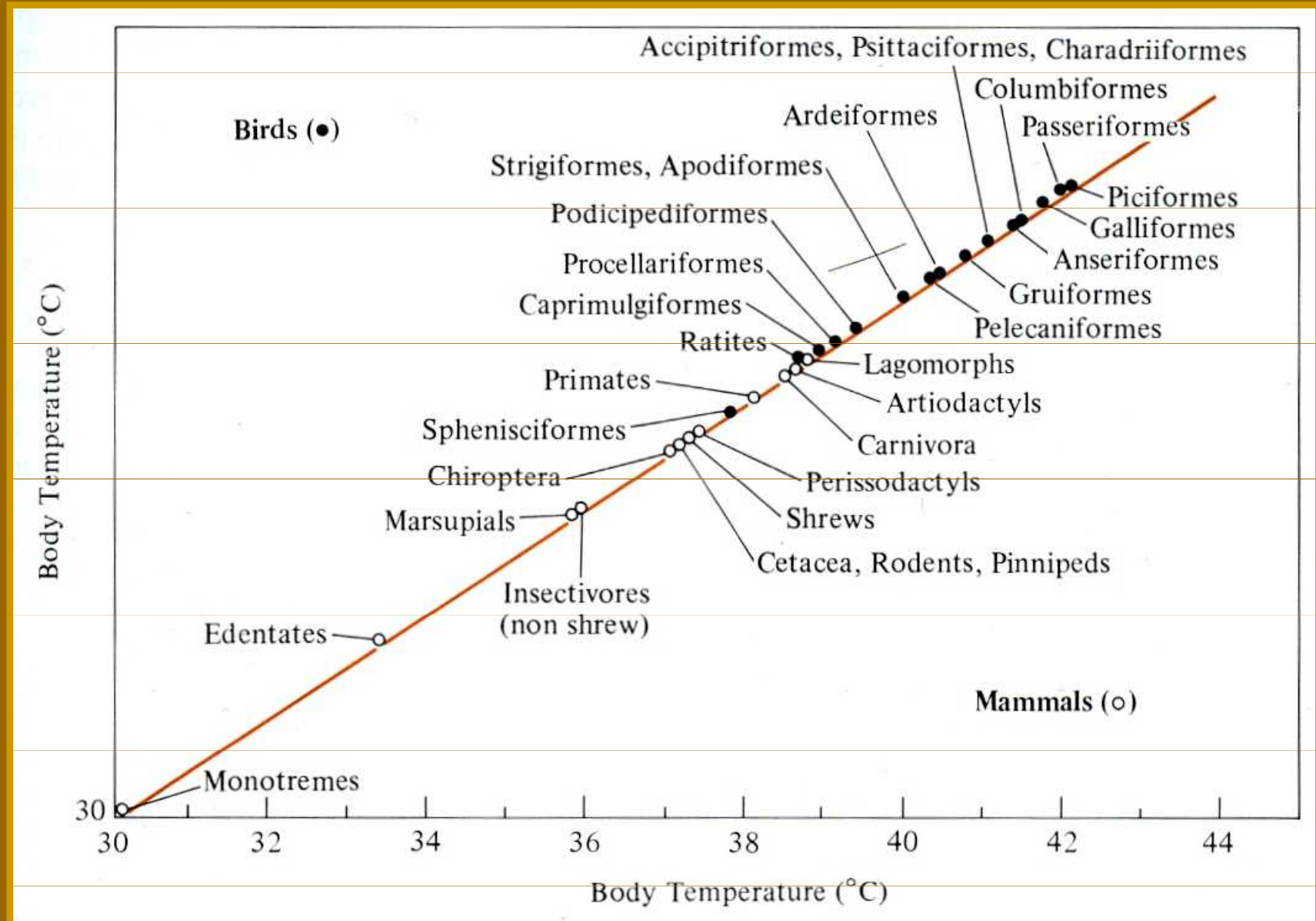


© 2000 Steve Sherman, Lone Wolf Photography

Příklady hodnot „a“ a „b“ pro různé organismy

	a	b	kategorie
lesní <i>Anolis</i>	-3,8	1,17	ektoterm
vodní mlok	0,0	1,0	ektoterm
krajta (male)	9,6	0,67	ektoterm
skokan	12,0	0,60	ektoterm
krajta (female)	14,5	0,48	ektoterm
stepní <i>Anolis</i>	16,4	0,43	ektoterm
kovový kanistr s vodou	24,3	0,30	pasivní
tuňák	25,5	0,24	endoterm
krajta s mláďaty	28,0	0,12	endoterm
myš (<i>Chaetodipus</i>)	35,4	0,081	endoterm
amazoňan	40,9	0,01	endoterm
vrabec	40,0	0,05	endoterm
hranostaj	39,5	0,00	endoterm
tabon	40,3	-0,04	endoterm
<i>Philodendron</i>	38,0	0,18	endoterm

Průměrná teplota těla jednotlivých skupin savců a ptáků



- zdrojem tepla je **vlastní metabolismus** ~ spotřeba O_2 (VO_2)

$$VO_2 = C (T_b - T_a)$$

T_b – teplota těla

T_a – teplota prostředí

C – tepelná vodivost (tepelná konduktance; $J g^{-1} hr^{-1} °C^{-1}$)

- tepelná vodivost je u různých organismů různá

savci $C = 20,5 g^{-0,426}$

ptáci $C = 19,0 g^{-0,583}$

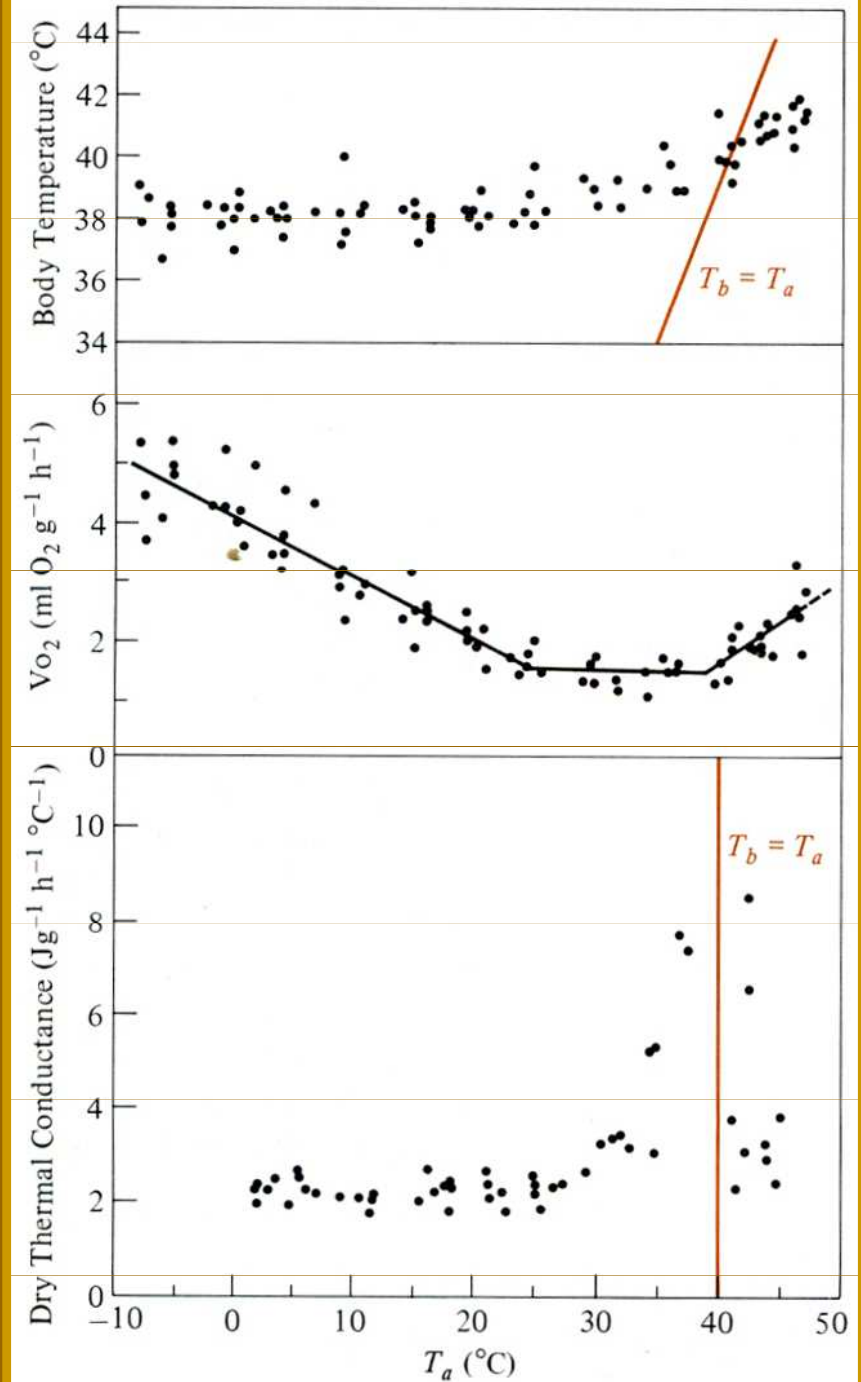
zpěvní ptáci $C = 11,6 g^{-0,576}$

- tepelná produkce, teplota těla, spotřeba O_2 /metabolismus také kolísá v průběhu dne ($\pm 1-2°C$)

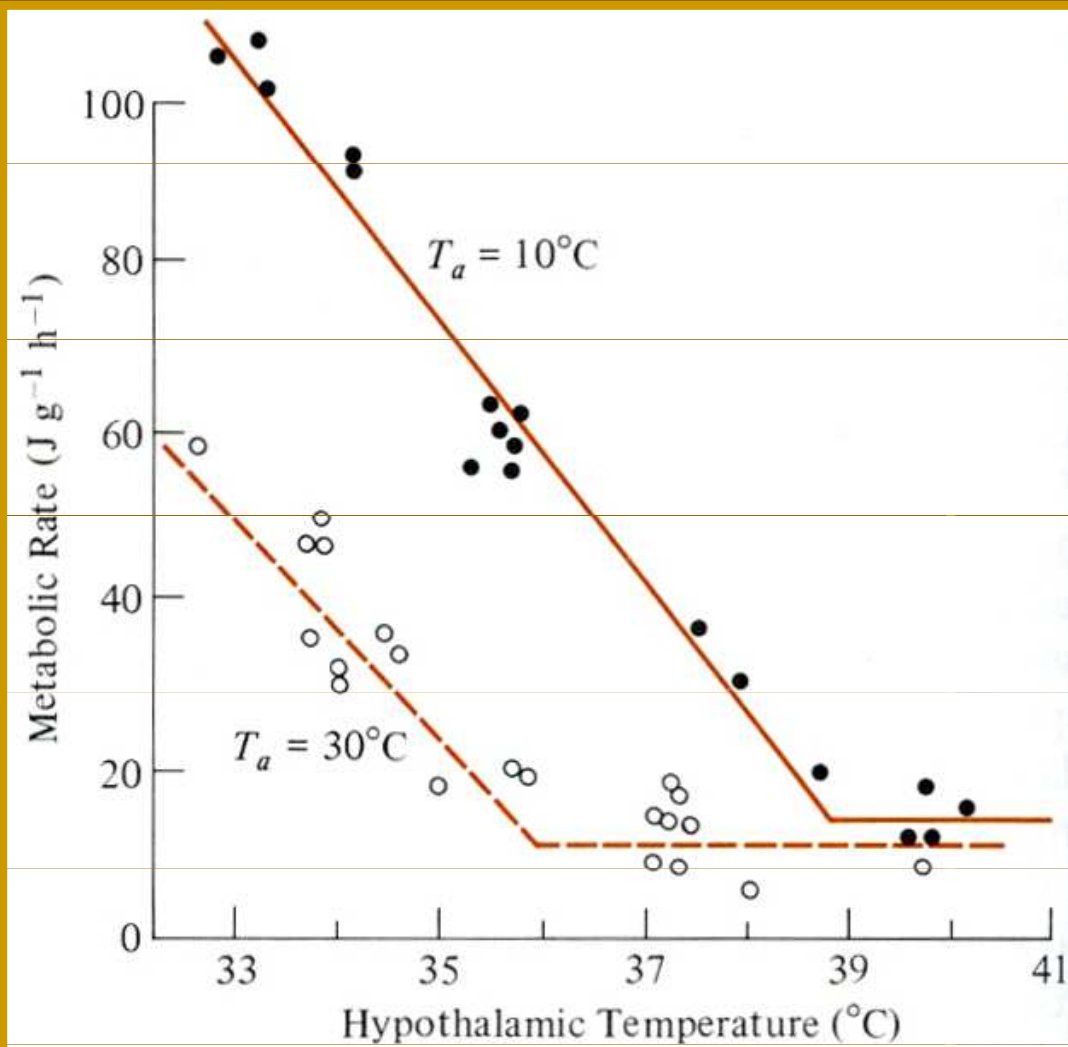
Závislost spotřeby O_2 (metabolický obrat),
teploty těla a tepelné vodivosti na teplotě
prostředí u papouška myšího.

T_b – teplota těla

T_a – teplota prostředí



Tělní teplota je primárně řízena **hypotalamem** a **mozko-míšními termoreceptory** napojenými na periferní termoreceptory



Př. Závislost intenzity metabolismu na teplotě hypotalamu pro dvě různé teploty prostředí u tarbíkomyši (*Dipodomys ordii*)



Adaptace na chlad

- zlepšení izolačních vlastností svrchních vrstev těla a jeho proporcí
- zvýšení metabolismu => větší produkce tepla
- přechod na hypotermii = hibernace (dny-týdny), strnulost / torpor (hodiny)
- změna prostředí (tahy do teplejších krajů)

Zvýšení izolačních vlastností svrchních vrstev

- hustší a delší srst/peří
- zvětšení podkožní vrstvy tuku

=> snížení tepelné vodivosti

sezónní změny tepelné vodivosti u arktických savců

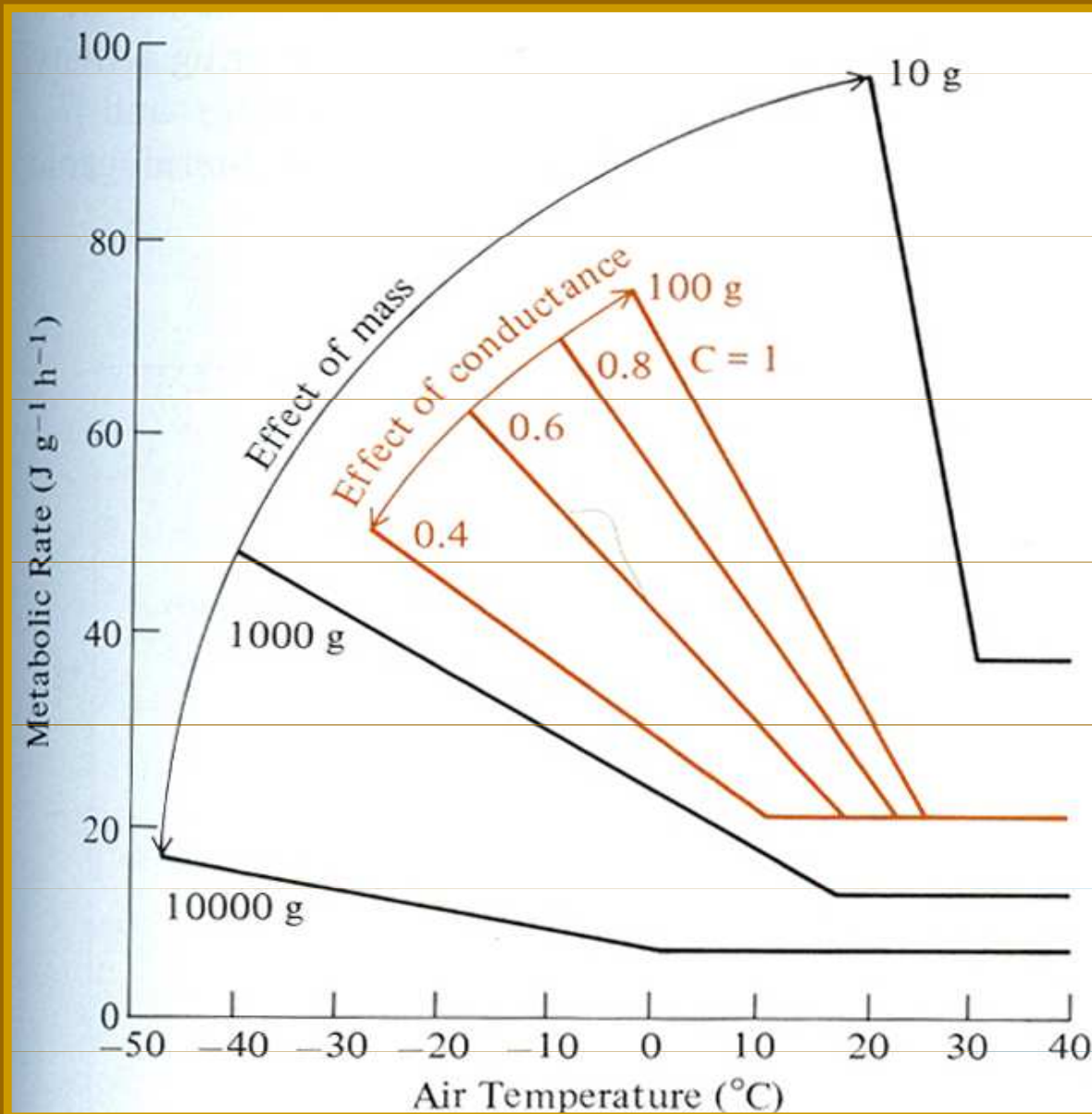
zima: $C = 13,9 \text{ g}^{-0,534}$

léto: $C = 23,5 \text{ g}^{-0,534}$





Účinek velikosti těla a změn tepelné vodivosti na intenzitu metabolismu pro různou teplotu prostředí u savců

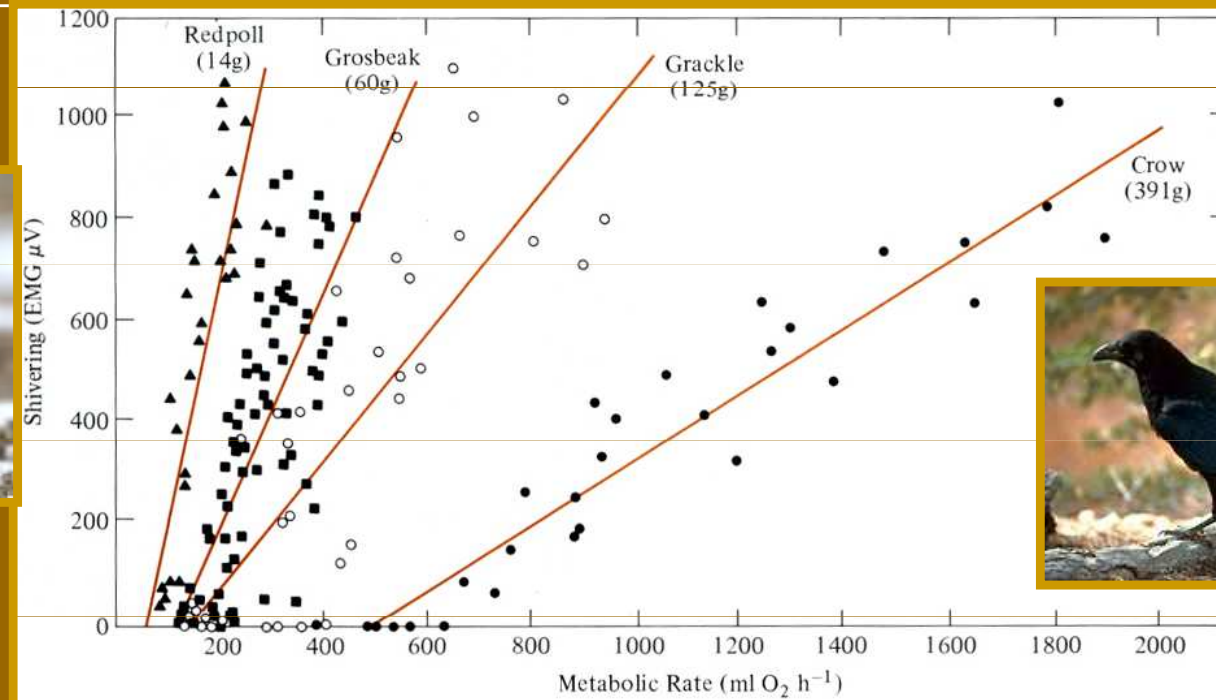


Metabolické navýšení tepelné produkce

1. Třesová termogeneze

- běžné u savců i ptáků, obecně základní mechanismus
- opakované svalové kontrakce zprostředkované eferentními nervovými vlákny γ stimulujícími svalová vřeténka
- závislé na cerebelu a drahách vedoucích prodlouženou míchou
- využíváné i plazy (krajty) a některým hmyzem

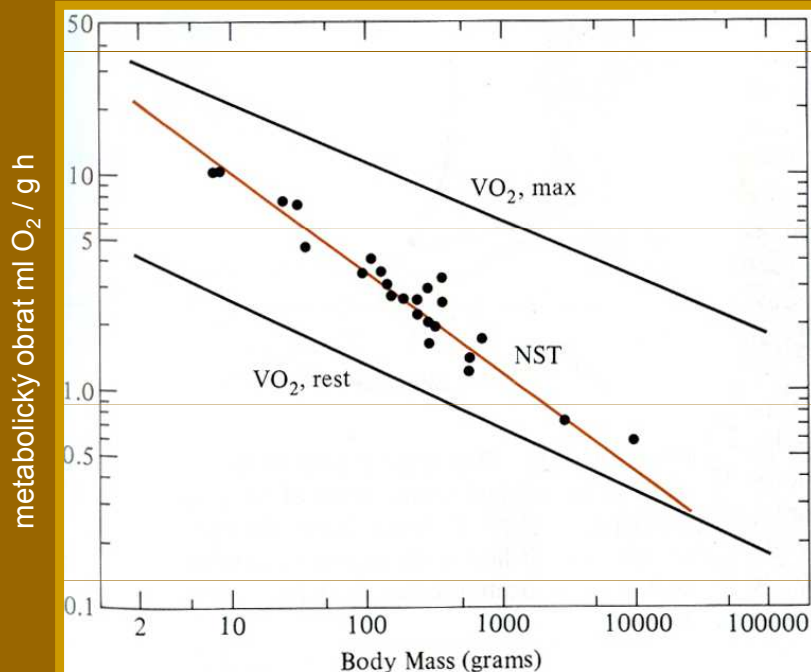
Intenzita třesové termogeneze (elektromyogram) je lineární závislá na intenzitě metabolismu



2. Netřesová termogeneze

- mnozí placentální savci, někteří vačnatci a několik ptáků
- významnější u malých savců, zvýšení metabolické spotřeby O_2 2-4x
- speciální tkáň pro metabolickou produkci tepla – hnědá tuková tkáň (BAT – brown fat)
- BAT detekovaná jen u placentálů (netopýři, hmyzožravci, hlodavci, zajíci, sudokopytníci, šelmy, primáti)

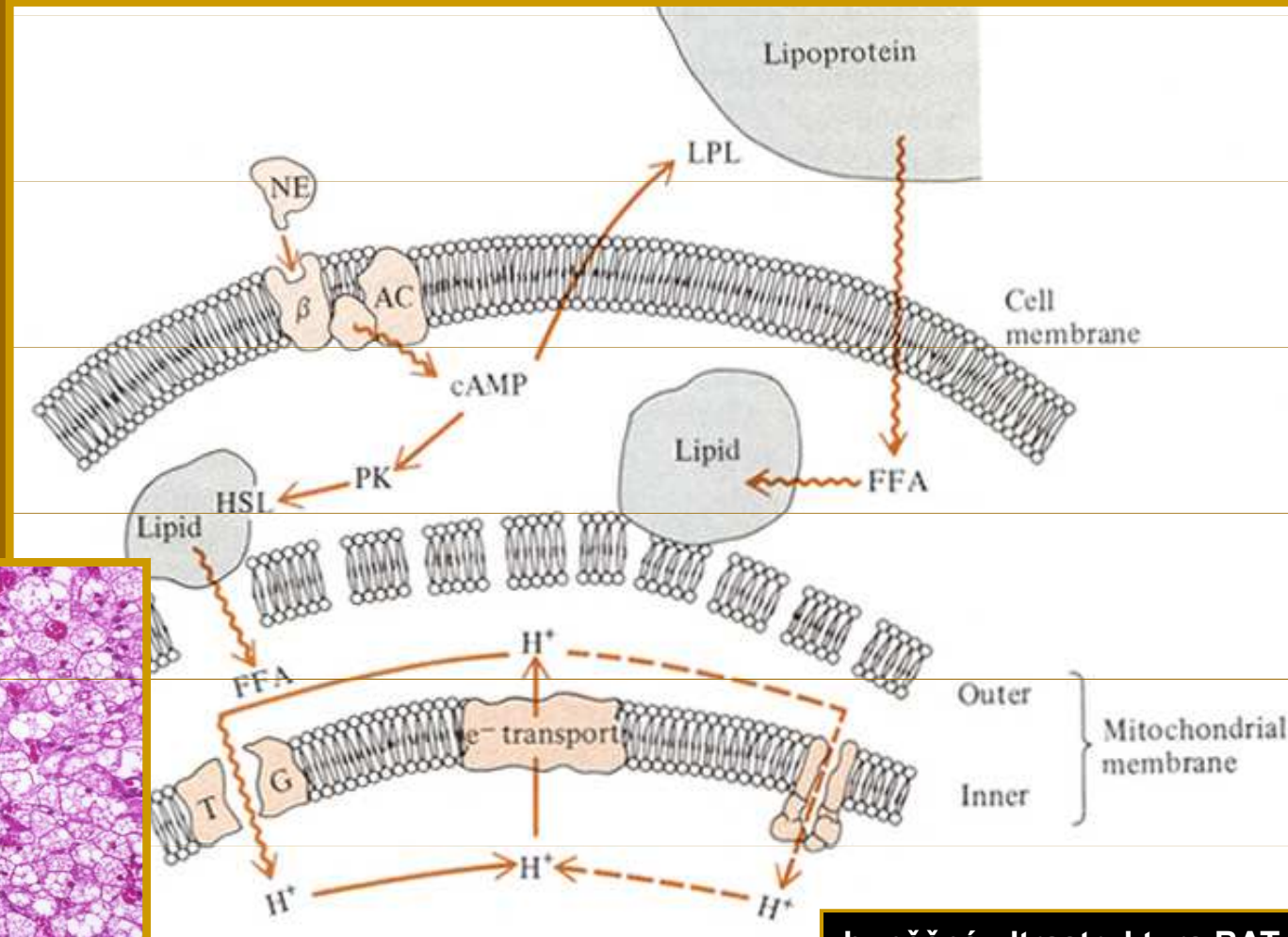
Intenzita netřesové termogeneze na velikosti těla / mezidruhová variabilita (hlodavci, netopýři, hmyzožravci, psi, králíci).



Celková spotřeba O_2 a relativní průtok krve v jednotlivých orgánech u potkana aklimovaného na chlad

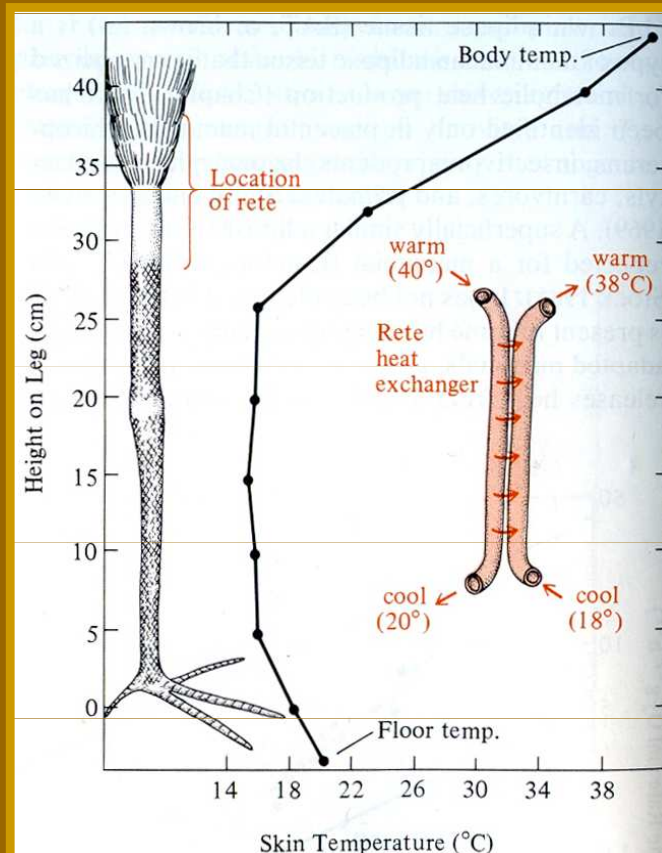
	teplota vzduchu ($^{\circ}C$)			
	-19	-6	+6	+21
Průtok krve (% srdečního průtoku)				
BAT	25,0	22,6	20,2	5,6 (4,5x)
kosterní svalstvo	15,5	14,2	15,8	17,3 (0,9x)
srdce	5,2	4,0	3,4	3,1 (1,7x)
ledviny	11,3	12,1	13,6	15,7 (0,7x)
mozek	1,6	1,5	1,5	1,4 (1,1x)
játra	14,9	12,1	15,8	19,8 (0,8x)
total VO_2 (ml / g hr)	3,5	2,9	2,3	1,3 (2,8x)

Struktura a mechanismus tepelné produkce hnědou tukovou tkání



FFA – volné mastné kyseliny
(*free fatty acid*)
NE – norepinefrin
(*NA buňky dřeně nadledvin*)
TG – termogenin
HSL – hormony aktivovaná lipáza
(*hormone-sensitive lipase*)

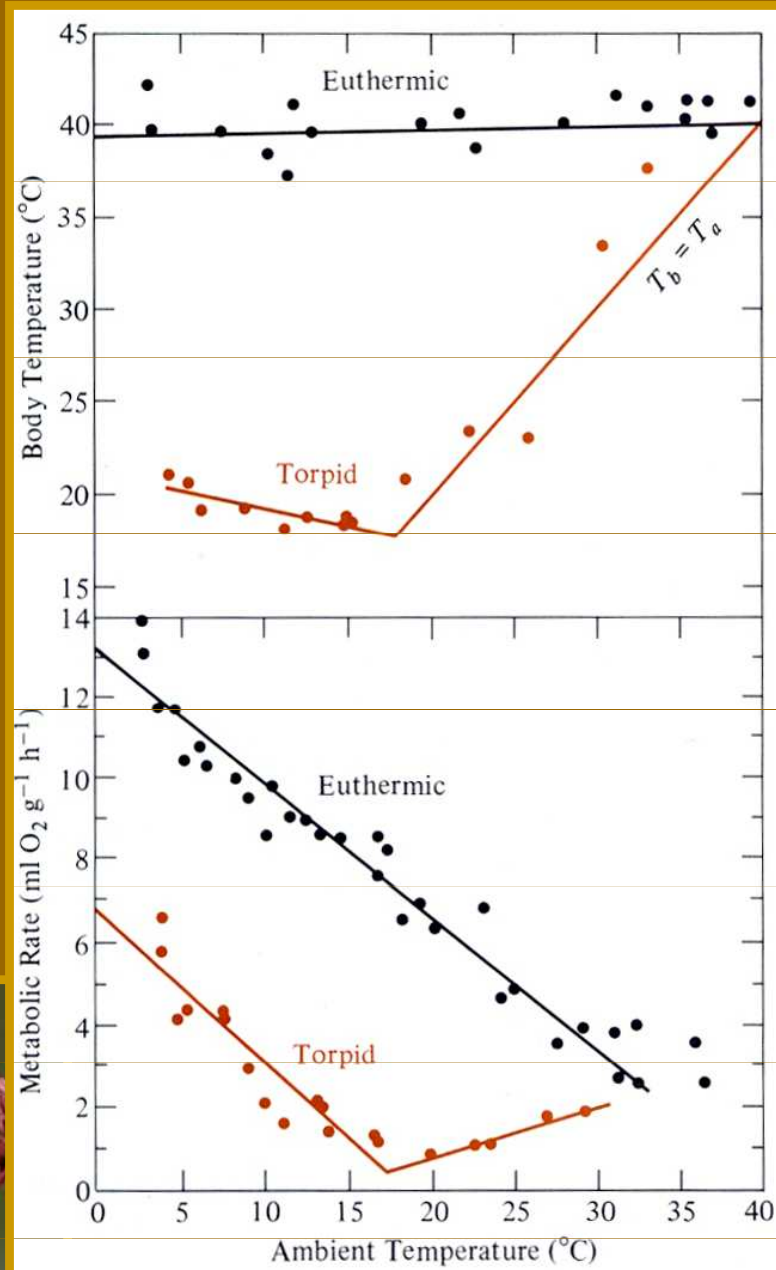
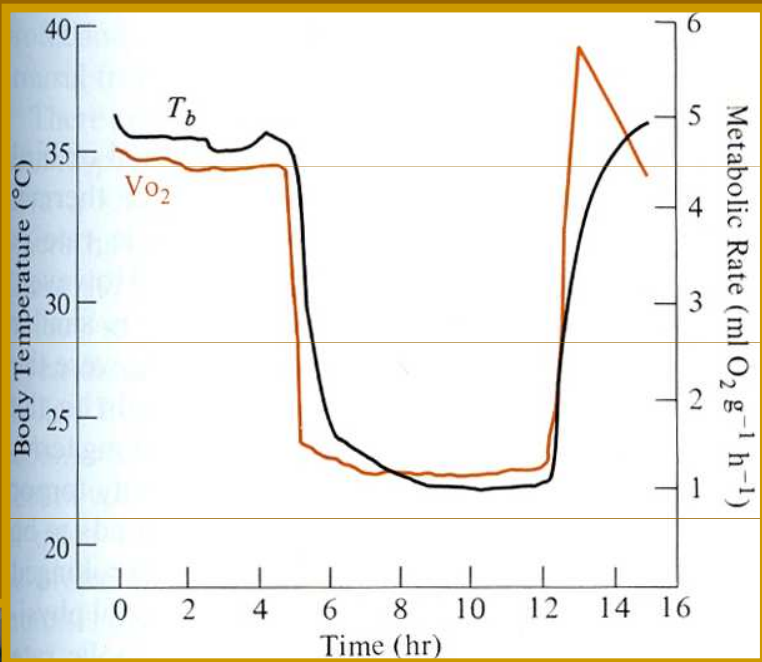
- obecně mají BAT(savci) zejména hibernující druhy, chladově adaptované druhy a novorozeňata
- někteří vačnatci mají tukovou tkáň podobnou BAT
- u ptáků (pokud je přítomná) je netřesová termogeneze lokalizovány pravděpodobně do kosterních svalů a jater
- významným přínosem je i teplo produkované ze svalové činnosti spojené s pohybem
- podobně jako mnozí ektotermové (zejména plazi), i savci a ptáci akumulují teplo ze sluneční radiace



Heterotermie:

- periferní / regionální (zejména končetiny)
- tělního jádra (dočasná heterotermie / strnulost / *torpor*)

Intenzita metabolismu a tělní teplota u aktivní a strnulé myši a kolibříka

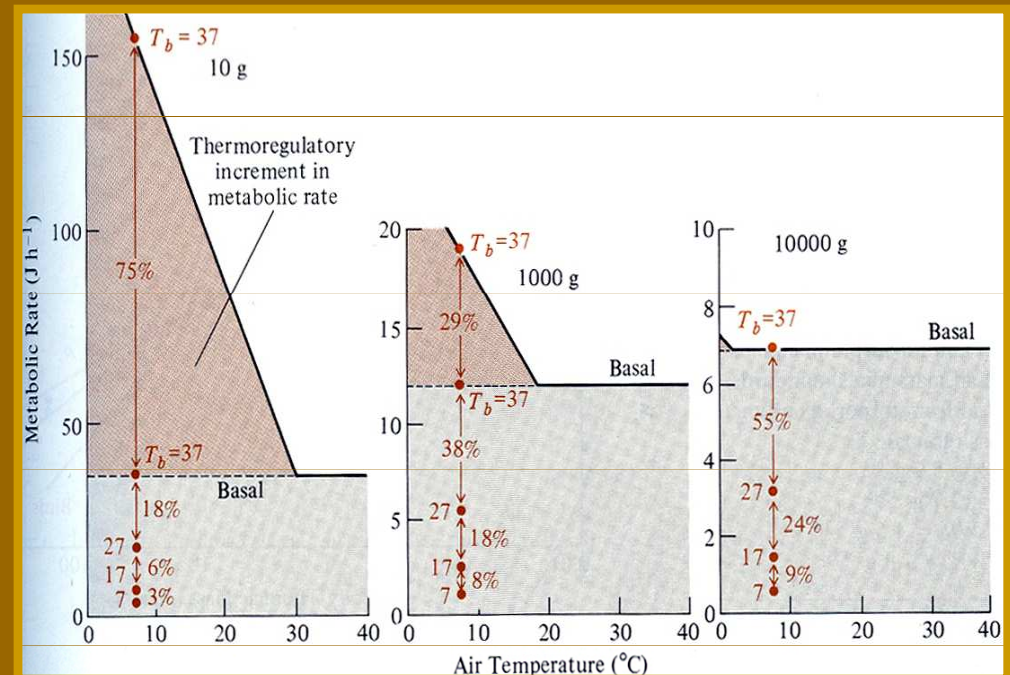


Čas potřebný pro nástup a probuzení ze strnulosti u různě velkých druhů
(přepočítáno na teplotu prostředí 15°C a změnu tělní teploty z 37 -> 17°C)

	hmotnost (g)	nástup (min)	probuzení (min)
rejsek	2	35	13
kolibřík	4	59	17
possum	10	80	24
lelek1	40	224	41
lelek2	86	350	55
kondor*	230	39h	3,2h
ježura	3500	27h	3,8h
svišť	4000	29h	4,0h
jezevec*	9000	45h	5,4h
medvěd*	80000	138h	12,3h

* tolerují jen mírnou hypotermii
(hluboká strnulost < 12°C > mírná strnulost)

Odhadovaná intenzita metabolismu v závislosti na teplotě pro různě velké jedince během aktivity a strnulosti

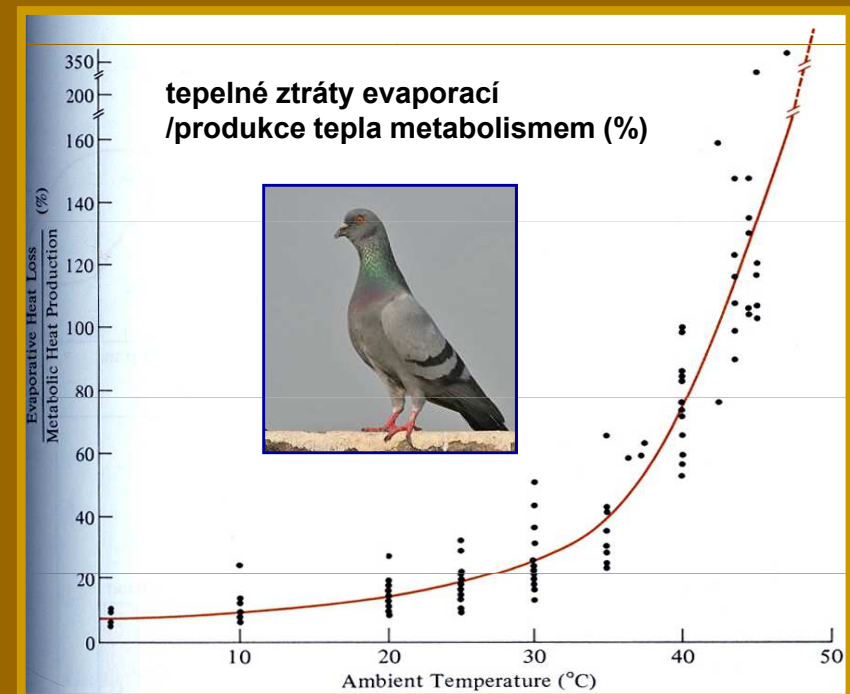


Adaptace na teplo

1. Základním mechanismem je ochlazování odparem / evaporací vody

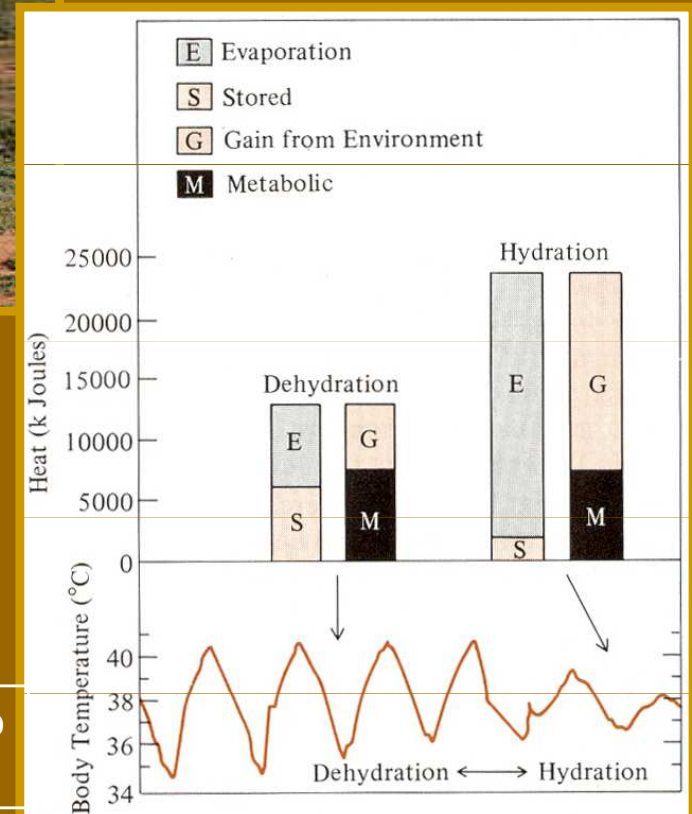
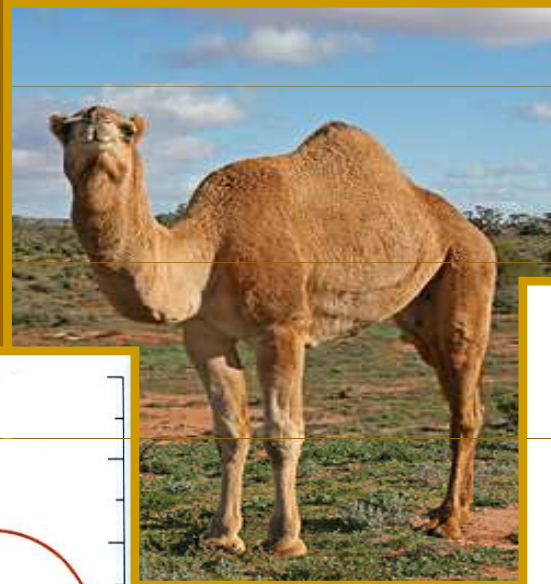
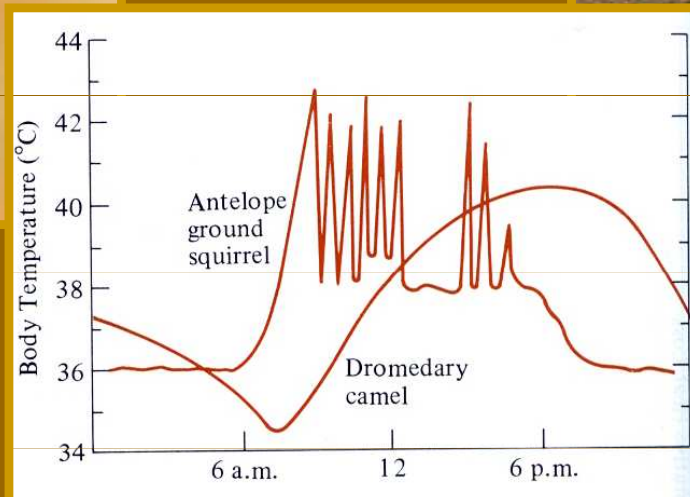
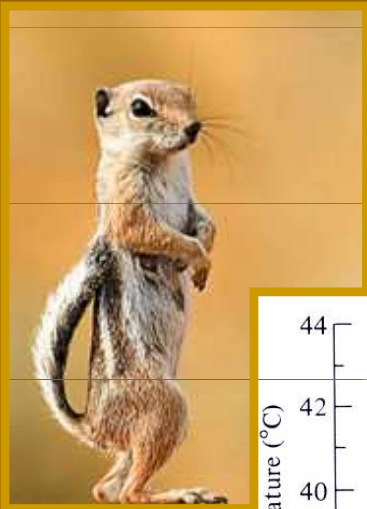
- samotný odpar vody přes kůži – málo účinné, vrstvy keratinu jsou málo propustné
- pocení (ne ptáci a hlodavci), u člověka (0,1 – 23 ml / m² minutu)
- někteří ptáci mohou navýšit odpar kůží zvýšením její teploty a podkožního průtoku krve
- respirační evaporace vody (ptáci a savci co nemají možnost pocení)
 - ptáci intenzivní dýchání nebo pohybem jícnu
 - pohyb jícnu závislý na dýcháním (holubi, kačeny, husy, kurovití)
 - pohyb jícnu nezávislý na dýchání (kormoráni, pelikáni)
 - respirační alkalóze je zabráněno výměnou vzduchu zejména v respiračně mrtvém objemu plic
- slinění (vačnatci, hlodavci)
- močení si na nohy (*urohidrosa*) (supi, čápi)

	rozsah respirační frekvence (min ⁻¹)	rezonanční frekvence plic (min ⁻¹)
pes	32-320	317
holub	29-612	564
pštros	4-40	



2. Akumulace tepla

- zvyšování teploty těla při stoupající okolní teplotě – akumulace metabolického tepla
 - krátké periody, několikrát denně (sysli)
 - ve 24 hodinovém rytmu (velbloudi)
- zvyšování tělesné teploty při práci (gazely; 6 km/h ukládá 8%, při 20 km/h ukládá až 80 % metabolické produkce tepla; člověk při maratónu až 42°C)



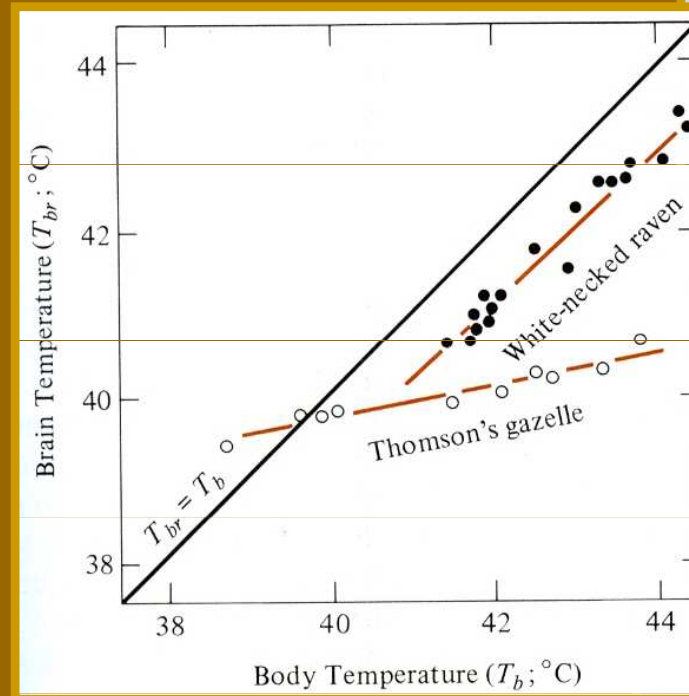
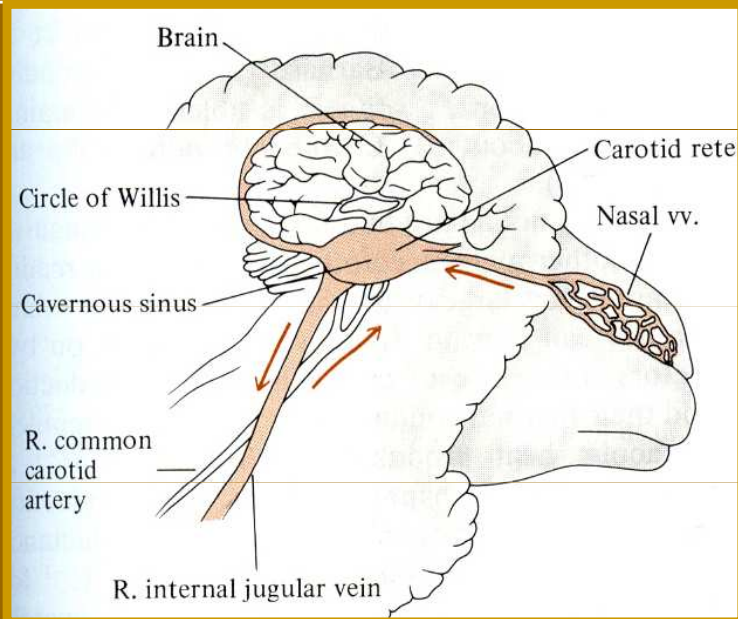
Denní změny v tělní teplotě u napitého a žíznivého velblouda, a jeho hospodaření s teplem

V průběhu akumulace tepla je potřeba chránit proti přehřátí zejména mozek

- adaptovaný krevní oběh mezi nosem a mozkiem (sít' arterií – *carotid rete*, obepínající větší žilné siny, např. *sinus cavernosus*)
- u člověka zřejmě podobná funkce u cév tváře
- u ptáků *ophthalmic rete* – malé arterie a žilky v blízkosti oka



Carotid rete u ovce, zajišťující tepelnou výměnu mezi ochlazenou krví z nosní sliznice a teplou arteriální krví přicházející do mozku



Srovnání teploty mozku a těla u krkavce a gazely Thomsonovy

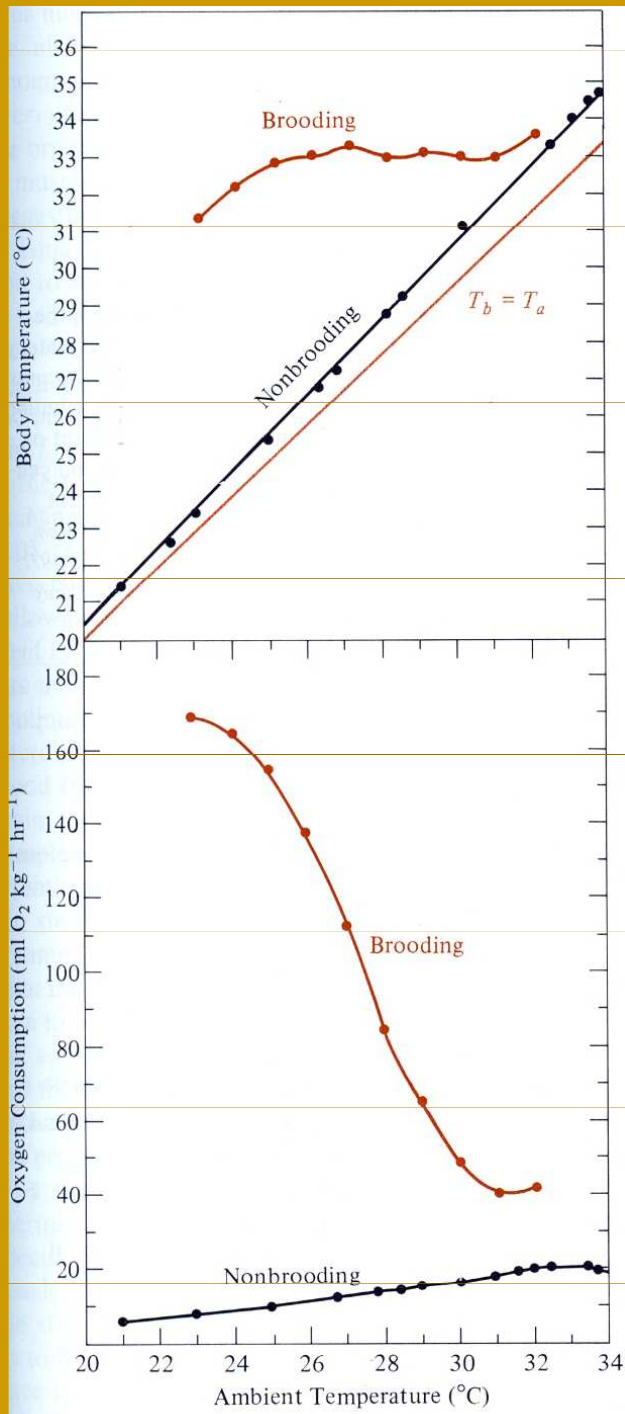


Endotermie u plazů a ryb



U velkých krajt prokázána endotermie u samic během péče o potomstvo (třesová termogeneze)

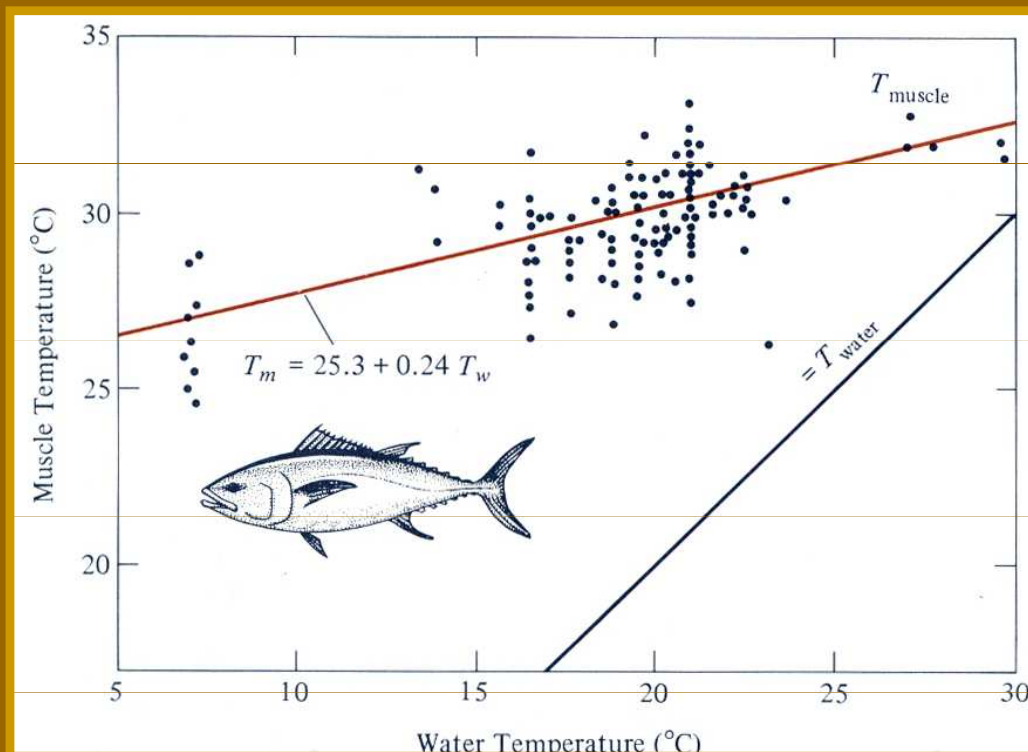
Čím větší tělní hmota, tím větší produkce tepla závislost na velikosti, tvaru a tepelné vodivosti



Srovnání rozdílů v teplotě těla a okolí u různě velkých plazů

	tělo (kg)	teplota vzduchu(°C)	rozdíl oproti prostředí (°C, odhadované)
varan 1	7	25	0,2-0,4 (0,2)
varan 2	12	25	0,2-0,5 (0,3)
<i>Moschorhinid</i>	20		(0,4)
varan 3	35	25	0,2-0,6 (0,5)
<i>Pristerignathid</i>	50		(0,7)
kareta Kempova	120	28	1-3 (1,2)
kareta zelenavá	127	20-30	3 (1,2)
<i>Dimetrodon</i>	150		(1,4)
želva galapážská	170	20-30	4,1 (1,5)
kožatka velká	420	8	3-18 (2,6)
<i>Tyrannosaurus</i>	2000		(7,4)
<i>Allosaurus</i>	3000		(9,6)
<i>Ceratopsid</i>	4300		(12,2)
<i>Hadrosaur</i>	5600		(14,5)

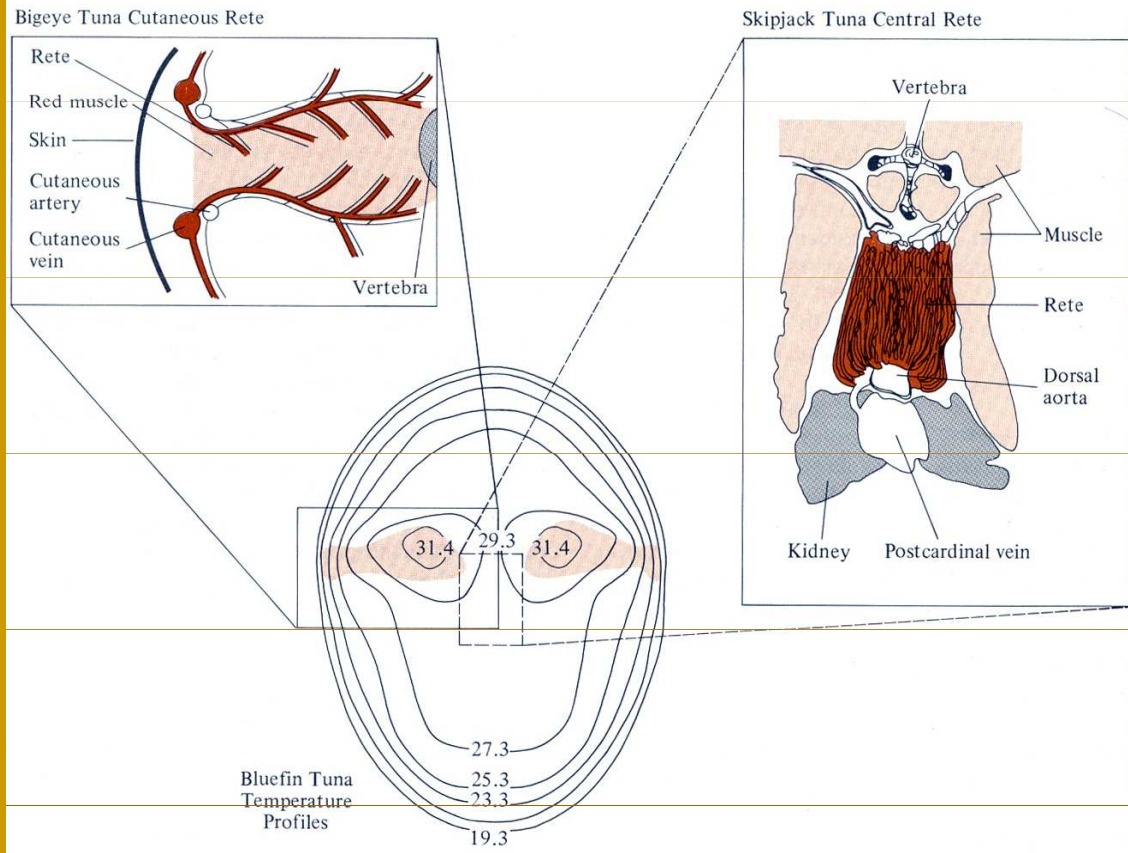
- Velké, aktivní ryby a paryby (tuňáci, mečouni a žraloci) mají díky metabolické produkci teplotu některých tkání (svaly, srdce, játra, mozek, oči) vyšší než okolní vody, svaly až o 10 °C
- jejich teplota však není přísně regulována, teplo je špíše tedy jen odpadní v důsledku intenzivní svalové činnosti
 - velké druhy používají k chlazení podkožní arterio-venózní plexy, malé druhy pak plexy v centru těla pod obratly, často jsou tyto plexy i okolo očí, v mozku, v játrech a okolo střev
 - některé druhy (mečouni) udržují vyšší teplotu mozku a očí i pomocí termogenní hnědé tkáně, asociované s očními svaly, s velkým množstvím mitochondrií a tak připomínající BAT



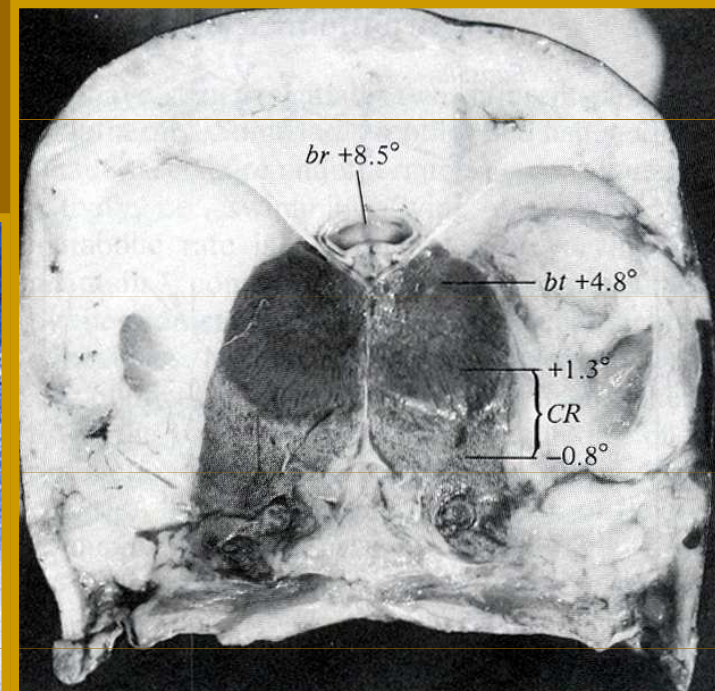
Poměr mezi teplotou svaloviny a okolní vody u tuňáka obecného



Arterio-venózní plexy u tuňáka obecného a tuňáka žlutoploutvého



Hnědá tkáň v hlavě mečouna
br – mozek
bt – hnědá tkáň asociovaná s očním svalem
CR – carotid rete



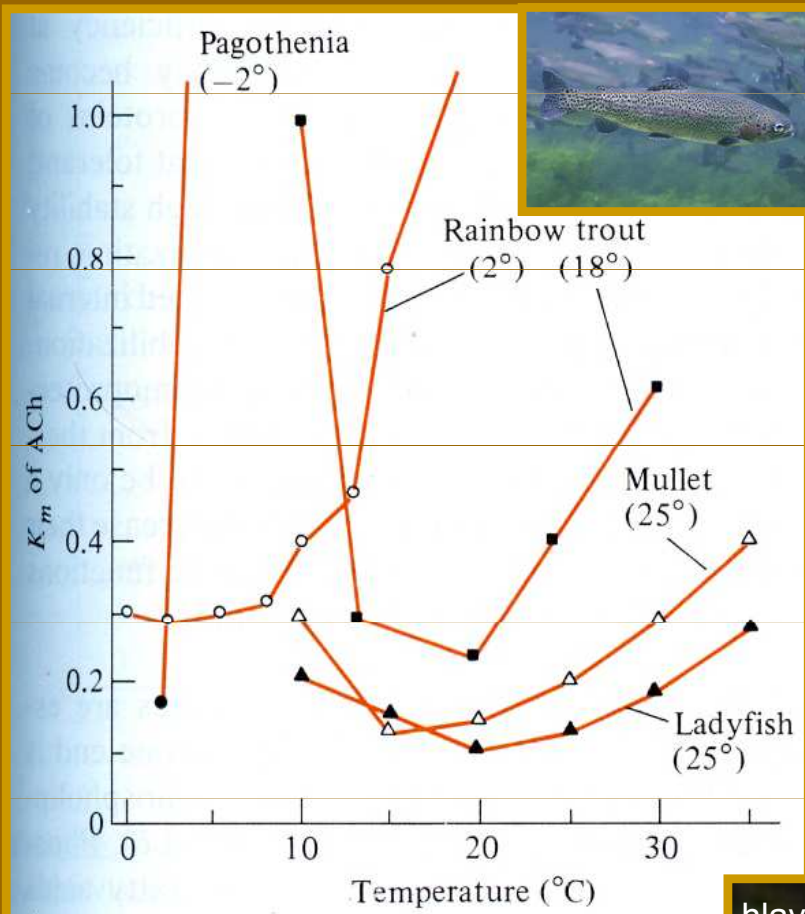
Elops



Teplota modifikuje biochemické děje

- s vyšší teplotou se urychlují chemické reakce
- v závislosti na teplotě se mění i afinita substrátu k enzymům – K_m (Michaelis-Menten koeficient)

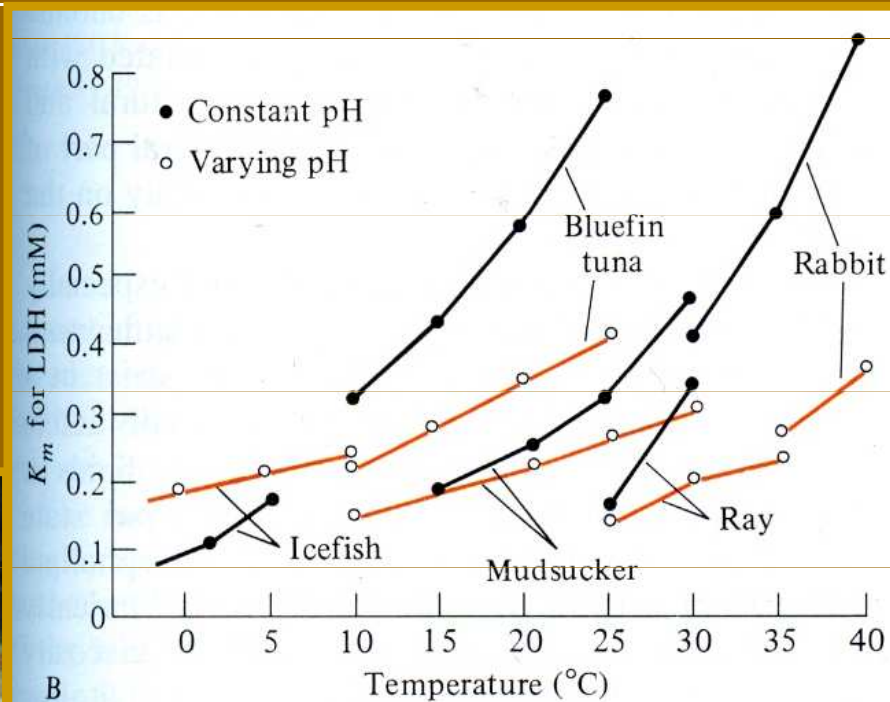
Pagothenia borchgrevink

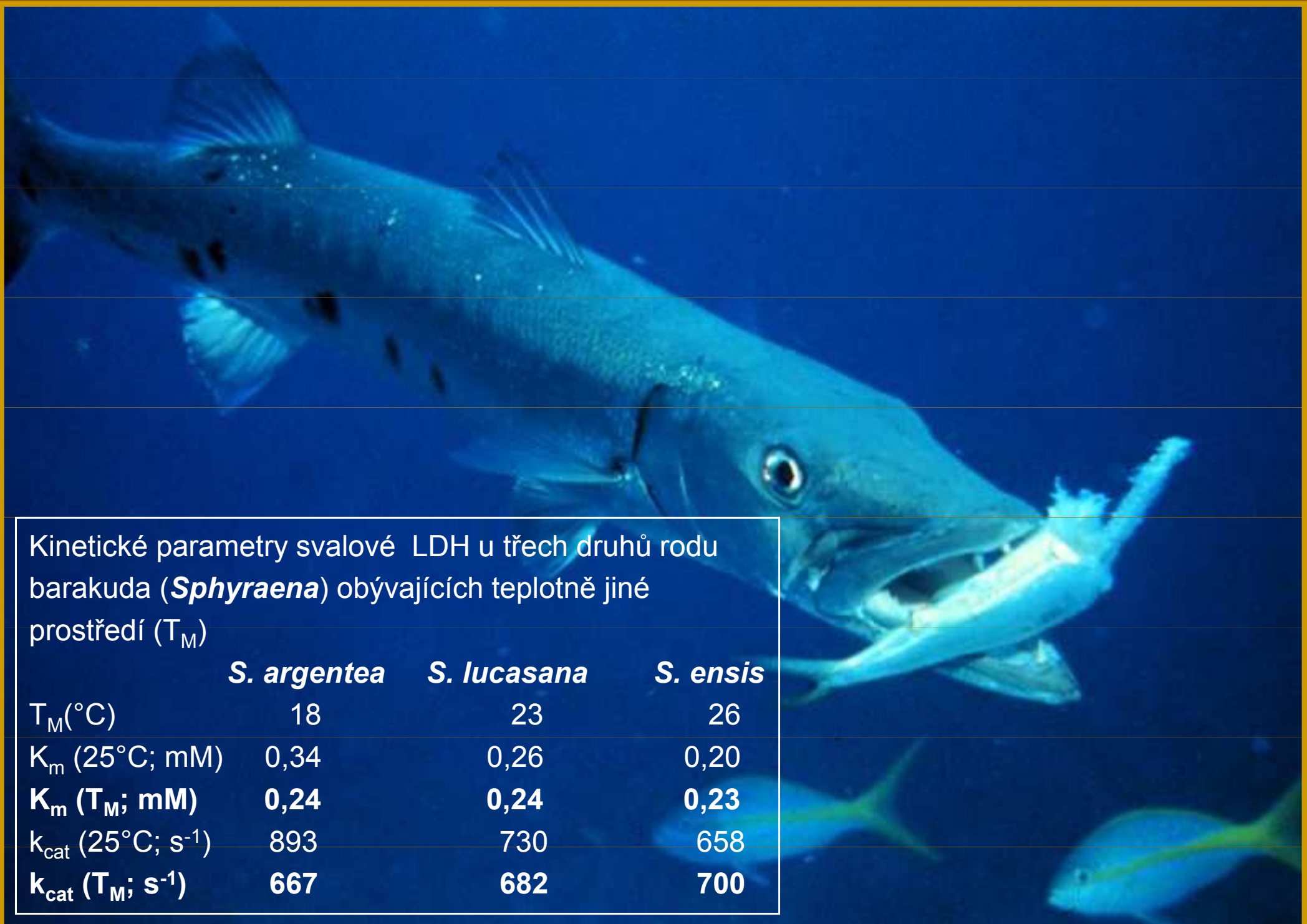


Změna velikosti K_m pro acetylcholin k acetylcholinesterázu (AChE)
 P – hlaváč, Rt – pstruh duhový, M – cípal, L -Elops

Závislost K_m na teplotě pro pyruvát a LDH u různých obratlovců
 Bt – tuňák obecný, R – králík, Ray – rejnok, M – hlaváč (Gobii)

hlaváč (Gobii)





Kinetické parametry svalové LDH u třech druhů rodu barakuda (*Sphyraena*) obývajících teplotně jiné prostředí (T_M)

	<i>S. argentea</i>	<i>S. lucasana</i>	<i>S. ensis</i>
$T_M(^{\circ}\text{C})$	18	23	26
$K_m (25^{\circ}\text{C}; \text{mM})$	0,34	0,26	0,20
$K_m (T_M; \text{mM})$	0,24	0,24	0,23
$k_{\text{cat}} (25^{\circ}\text{C}; \text{s}^{-1})$	893	730	658
$k_{\text{cat}} (T_M; \text{s}^{-1})$	667	682	700



ESTIVACE & HIBERNACE (dlouhodobá strnulost)



- schopnost umožňující dočasně snížit metabolismus a tím i výdej a příjem energie
- k uložení do strnulosti je třeba najít vhodné prostředí se stabilním klimatem
- **estivace** = letní strnulost, ochrana před přehřátím, nedostatkem vody a potravy
- **hibernace** = zimní strnulost, adaptace na chlad ~ nedostatek potravy (energetické zdroje)
- hibernace může trvat dny až měsíce (8 měsíců),
- indukované zejména změnou teplot, fotoperiodou (melatonin) a vnitřními cirkadiálními rytmy v závislosti na rezervních energetických zásobách (lipidy)
- řízeno zejména hormony hypotalamu, ale i metabolickými produkty a substráty
- dochází k zpomalení činnosti srdce, jater, ledvin, sníží se teplota těla a vzrušivost nervů, ke změnám v lipidovém složení buněčných membrán, poklesu glykémie v krvi a k snížení krevní srážlivosti, k roztažení cév
- nástup strnulosti je vždy velice pomalý a kaskádovitý, probuzení je rychlejší, jednotlivé části organismu se ochlazují a utlumují postupně, nejpozději hlavová část a tělní jádro
- mnohé druhy se musí opakovaně probouzet, aby se zbavili zplodin metabolismu (zejména dusíkatých sloučenin a keto sloučenin z metabolismu lipidů), případně doplnili energetické zásoby (obligátní x permisivní hibernanti)

- termoreceptory hypotalamu jsou stále aktivní a schopné řídit regulaci termogeneze
- osa hypotalamus – neurohypofýza je stále aktivní, utlumena je ale osa hypotalamus– kůra nadledvin (↓ kortikoliberin / kortikotropin ~ útlum stresových reakcí) – indukce ↑ serotoninu drahami vedoucími z mozkového kmene prodloužené míchy do hypotalamu
- specifické faktory tvoří zejména hibernaci spouštěcí faktor – **HIT** (hibernation induction trigger)
- mezi hibernační faktory je řazen i enkefalin, D-alanin-D-leucin enkefalin
- probuzení spontánní – endogenní cyklus (metabolity), zvýšení teploty prostředí, ..., pod kontrolou limbického systému a přední části hypotalamu
- nástup netřesové termogeneze (BAT, játra), přechod z lipidového metabolismu a cukerný, nástup třesové termogeneze (svaly)
- organismus se ohřívá postupně, prvně přední část, rozdíl teplot mezi hlavou a zadkem u organismu velikosti křečka může být až 20°C – rozdílná úroveň prokrvení
- nástup srdeční činnosti, lokálně velký krevní tlak ale celkový se zvyšuje se zpožděním (vazodilatace x vazokonstrikce cév v ohřátých x studených částech těla)



Hibernují medvědi, mnozí hlodavci, netopýři, někteří hmyzožravci (ježek), lelkové, kolibříci, rorýsi.

HIT – peptid přítomný v krvi hibernujících zvířat (sysli, medvědi, netopýři), pravděpodobně produkovaný neuroendokrinně, je schopen spustit hibernaci i u aktivních zvířat.