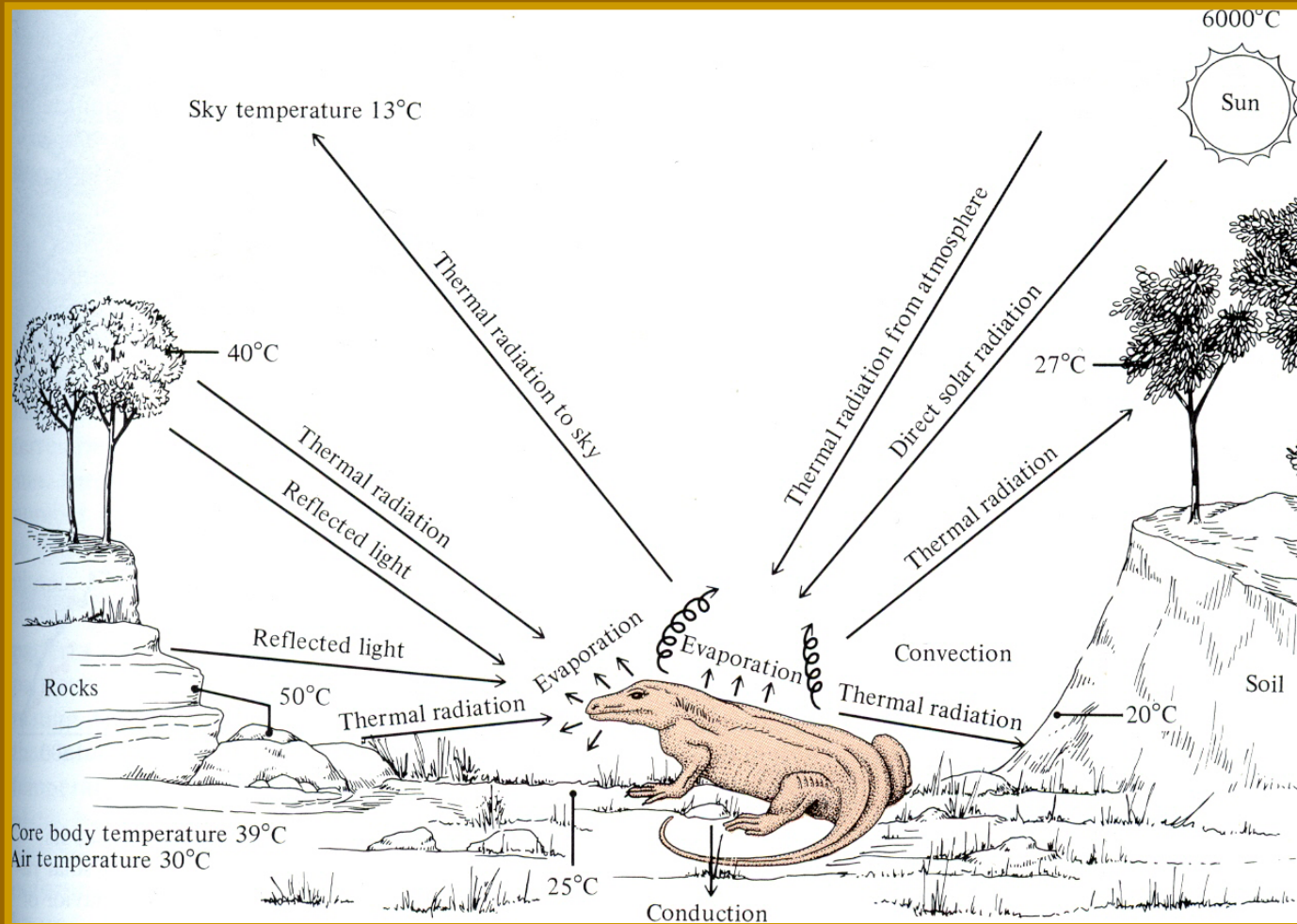


4. TERMOREGULACE + celková tepelná bilance

Teplota prostředí a organismus, tepelná výměna, tok energie

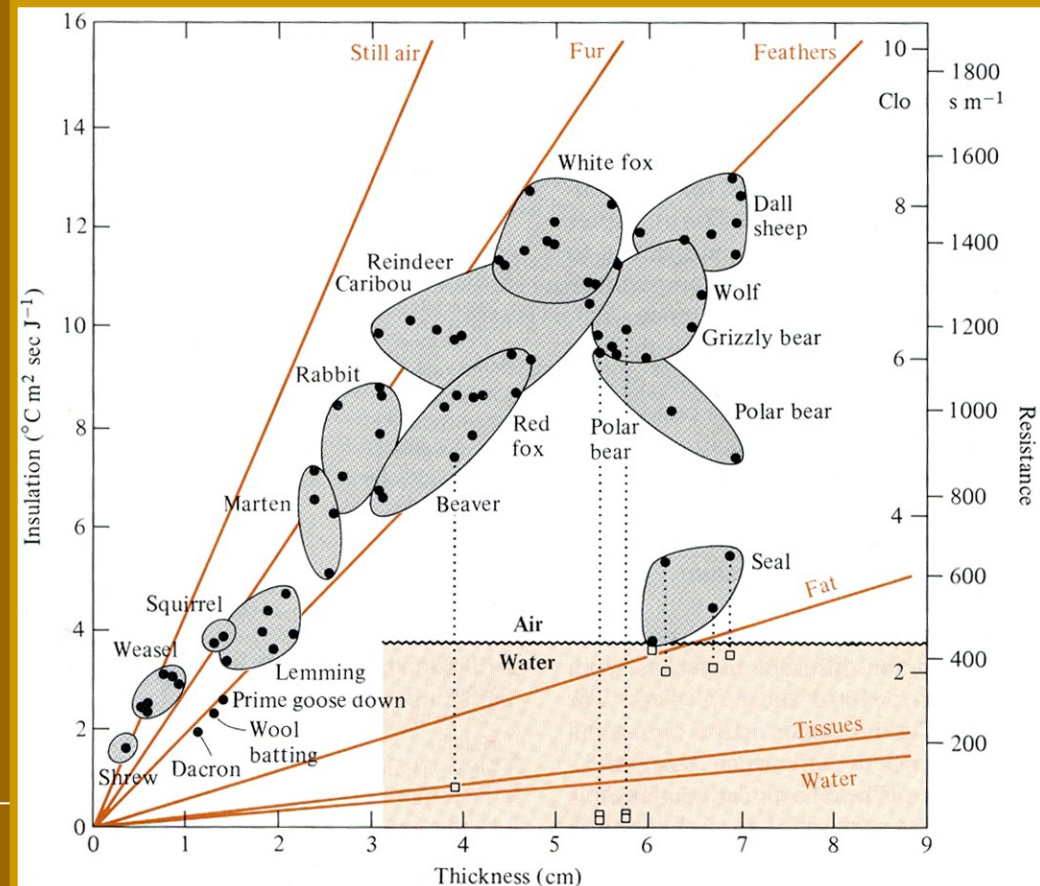
vodivost (*conduction*), proudění (*convection*), odpar (*evaporation*), záření (*radiation*),



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
kožešina lišky	0,036	179
kožešina rysa	0,038	170
kožešina 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

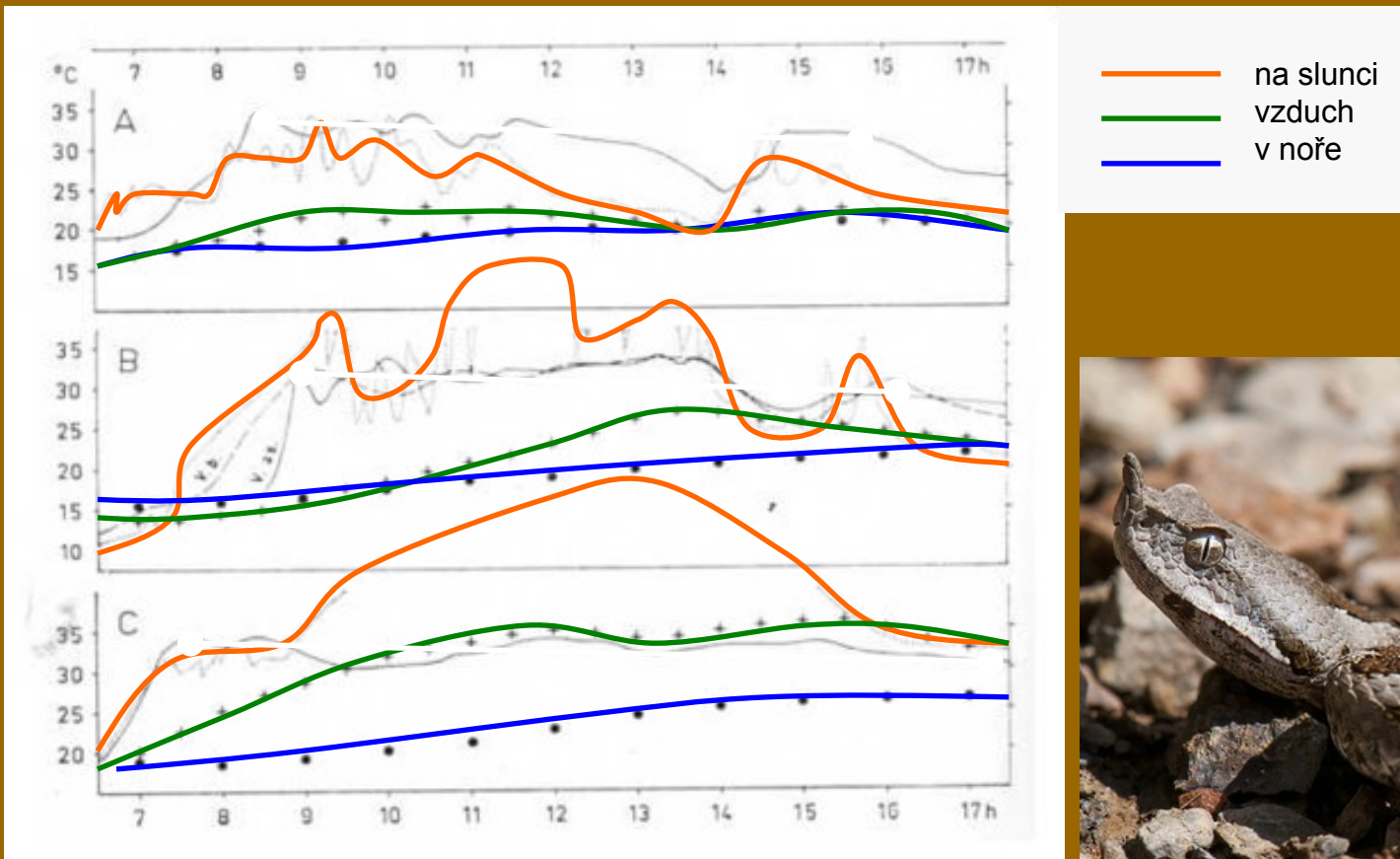
Závislost izolačních vlastností tělního pokryvu na jeho tloušťce



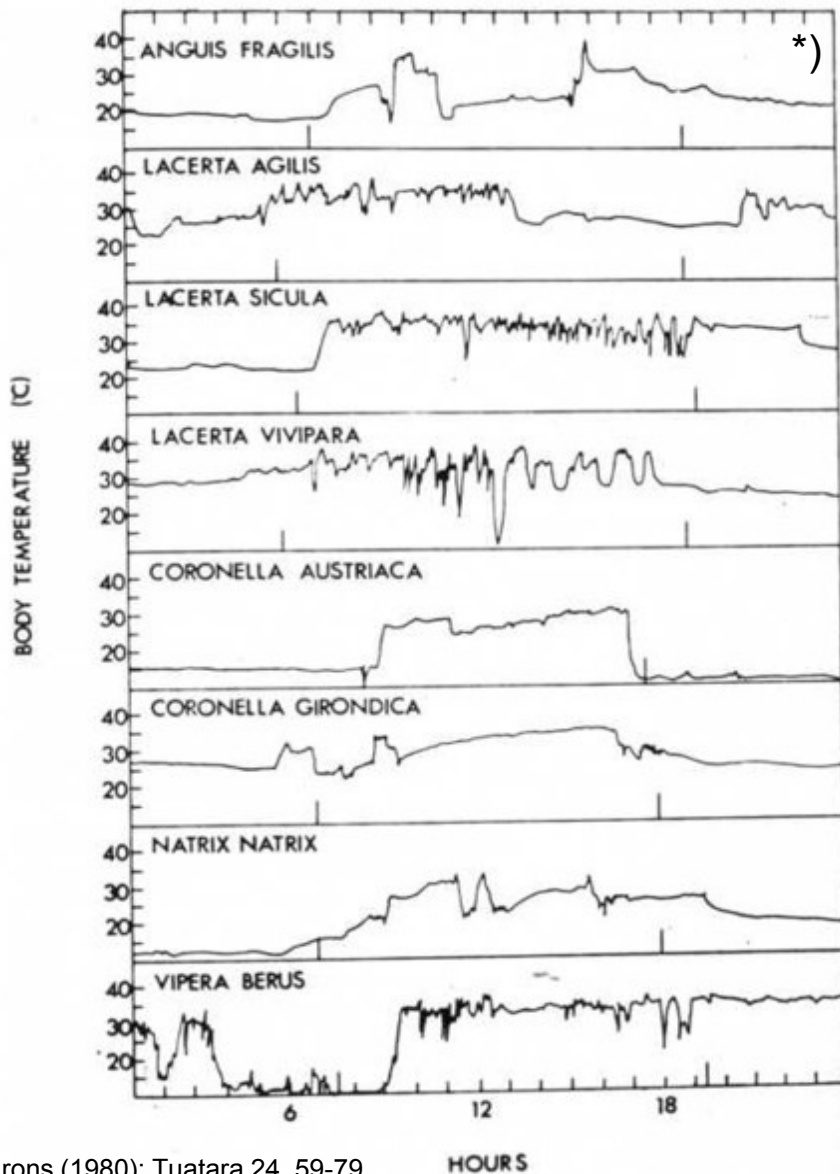
Behaviorální termoregulace plazů (podobně jako u ostatních obratlovců Sensorika a regulace v hypothalamu – „termostat“)

Termoregulace na ca. 34°C u zmije růžkaté (*Vipera ammodytes*) za různého počasí letního dne:

- A) zataženo
- B) střídavě oblačno
- C) slunečno, horko



Příklady behaviorální termoregulace dalších plazů



Girons (1980): Tuatara 24, 59-79

- preferovaná teplota těla 30-35°C
- pro termoregulaci je třeba vhodný teplotní gradient
- denní a noční preference se liší
=> úspora energie

*) slepýš křehký (*Anguis fragilis*) vyhledává potravu (žížaly) převážně ráno a večer – tehdy udržuje vyšší teplotu. Po zbytek dne naopak šetří energii za nižší tělní teploty ...



www.naturfoto.cz

© Jiri Bohdal

TERMOKONFORMEŘI většina ryb, obojživelníků a plazů

TERMOREGULÁTOŘI

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

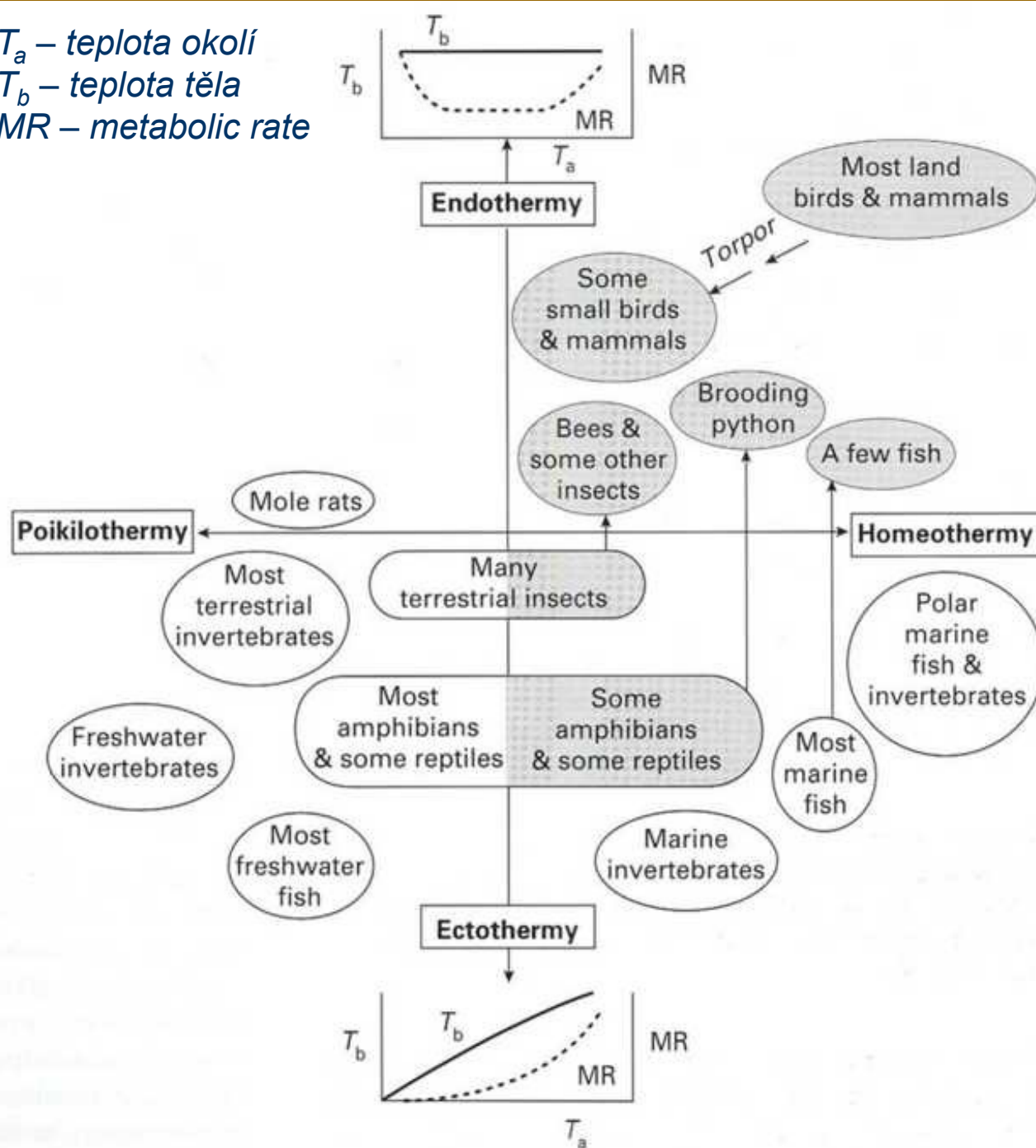
EKTOTERMOVÉ

ENDOTERMOVÉ

Klíčové faktory termoregulace

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

T_a – teplota okolí
 T_b – teplota těla
 MR – metabolic rate



LIMITY - životní procesy ve vodě v kapalném stavu

- ekologické niky (biosféra) od -80 do +80 °C
- biochemické reakce mnohobuněčných od 0 do 45°C
(nízkoteplotní denaturace < -15°C; vysokoteplotní denaturace > 45°C)
- tekutost tělních tekutin a lipidových membrán
- kinetika biochemických reakcí (– synchronizace procesů)

Adaptace evoluční + adaptace fyziologické (aklimace)

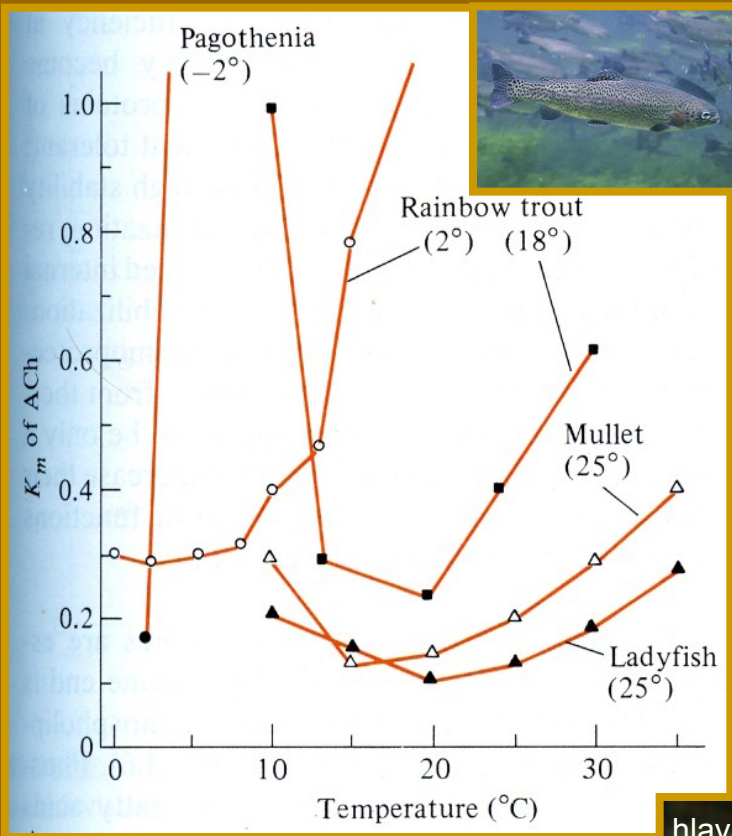
Adaptace na změny teploty prostředí - různé periody: denní, sezónní

Adaptace na všech úrovních: od molekulární po změnu chování



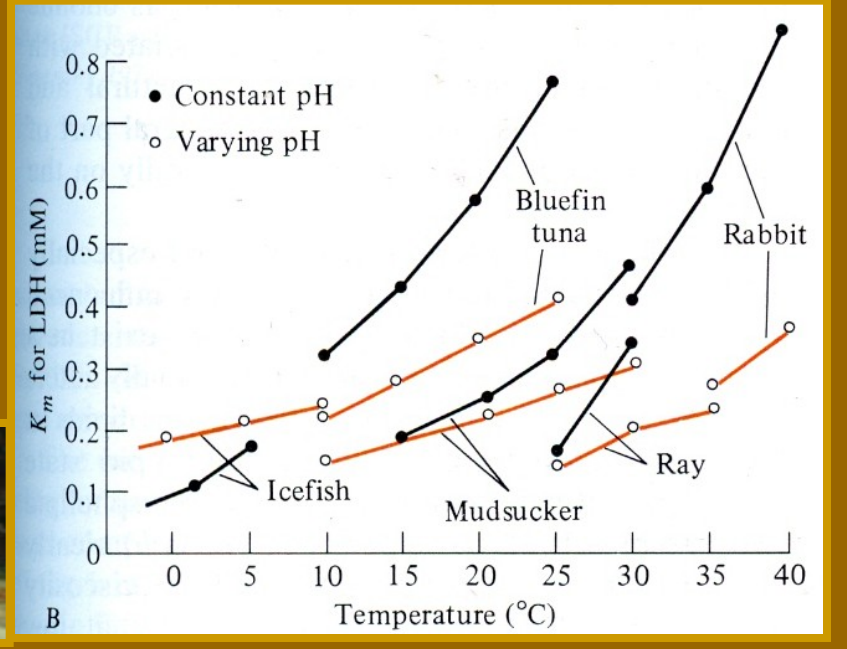
Teplota modifikuje biochemické děje

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



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

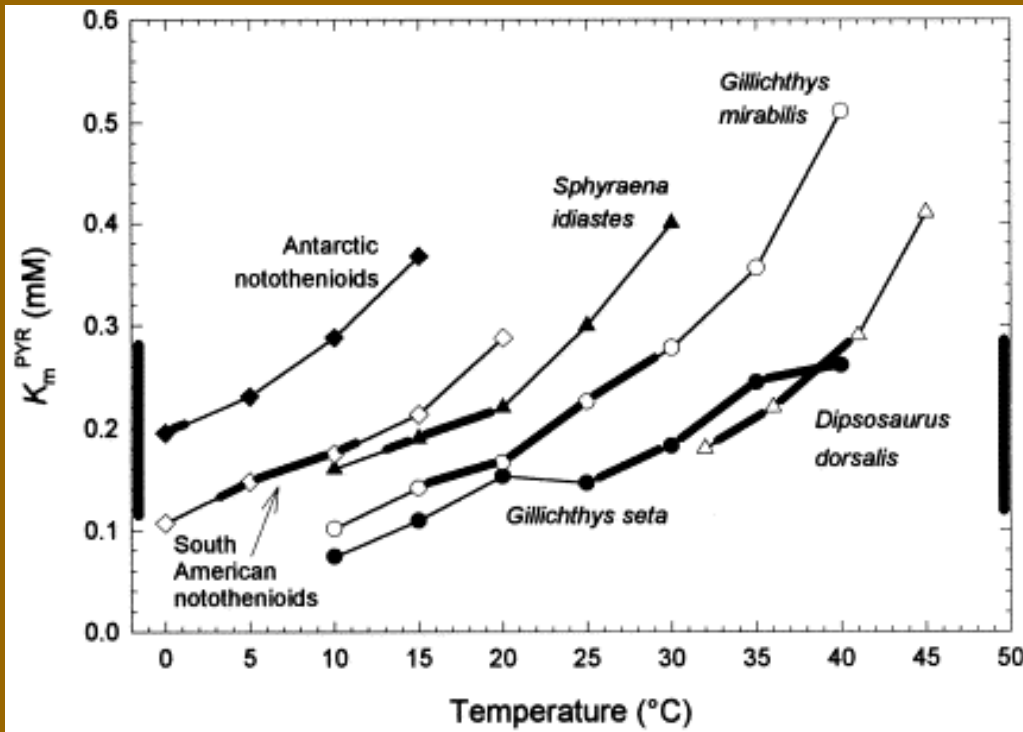
Závislost K_m na teplotě pro pyruvát a LDH u různých obratlovců
 Bt – tuňák obecný, R – králík, Ray – rejnok, M – hlaváč (Gobii)



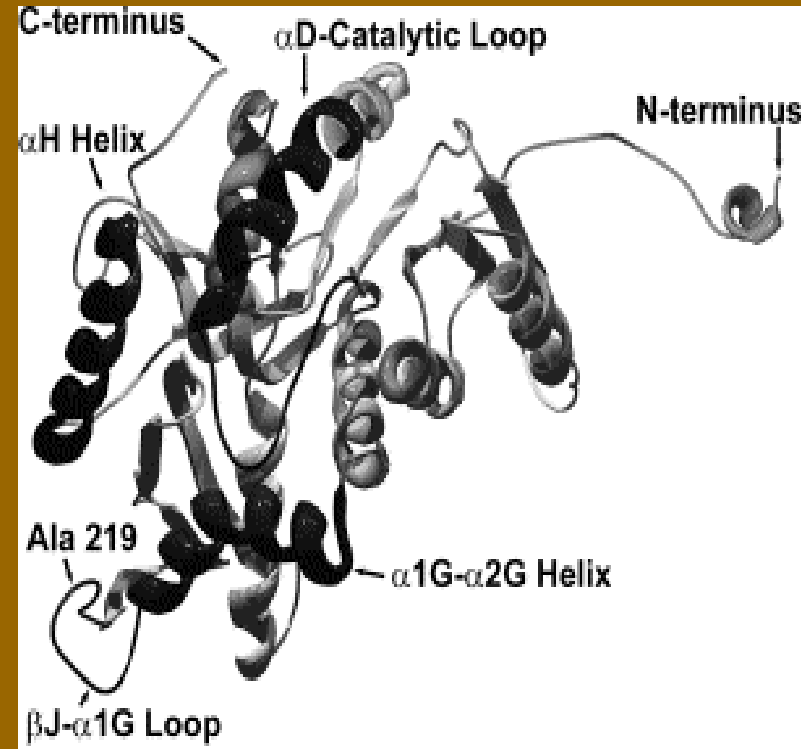
Změny na úrovni proteinů

Malé změny v sekvenci amino kyselin mají zásadní vliv na na teplotě závislé chování proteinů – konformace, aktivita, ..
voluční ale i fyziologická kompenzace u enzymatických reakcí

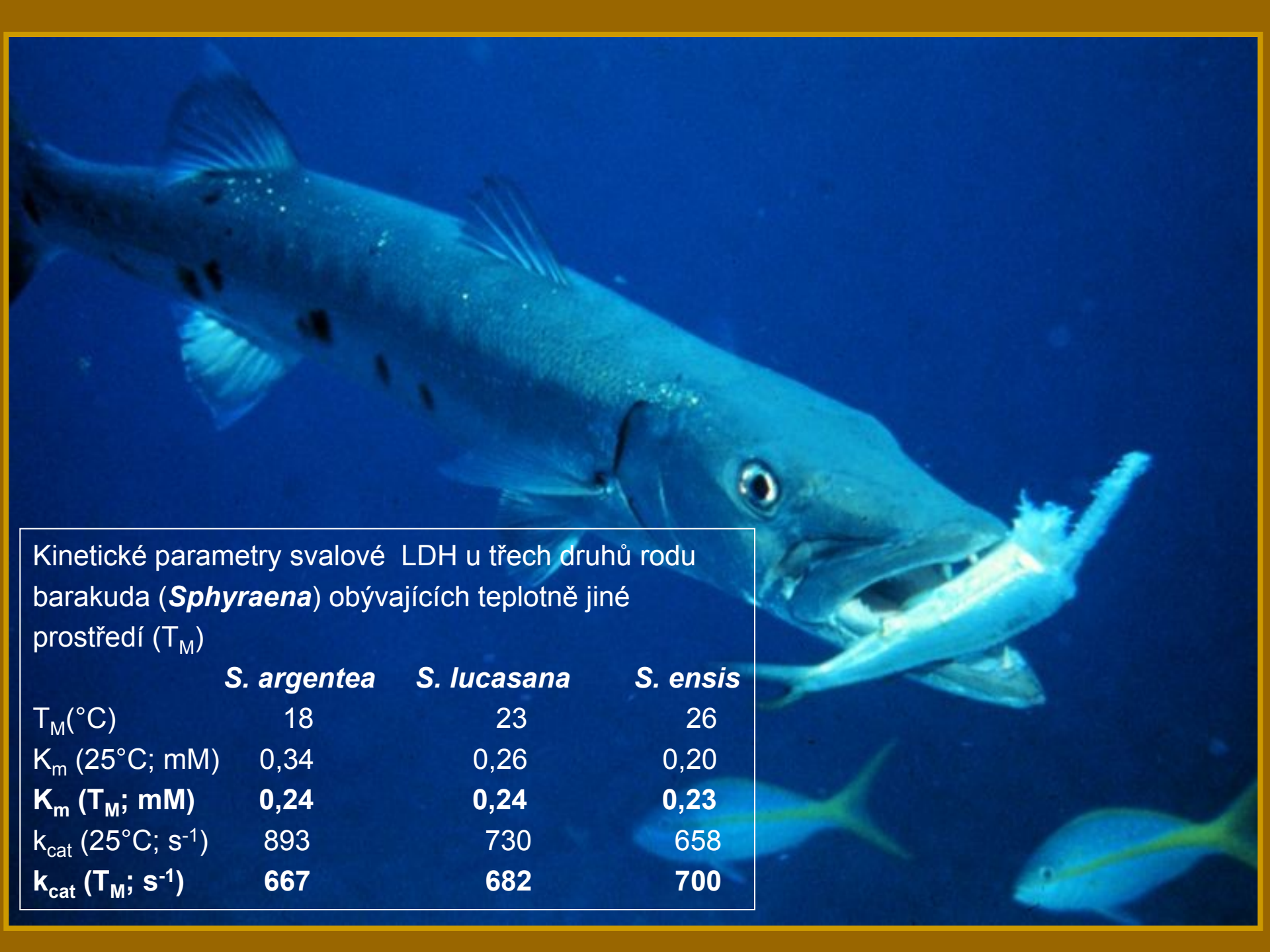
Příklad – laktát dehydrogenáza (LDH)
Stejná substrátová aktivita při teplotě odpovídající habitatu daného druhu



Adjustace K_m LDH pro pyruvát u několika druhů ryb a jednoho ještěra. K_m je relativně stálá v rozmezí tělních teplot typických pro jednotlivé druhy (zesílená čára)



Struktura LDH s tmavě vyznačenými doménami, jež jsou klíčové pro konformační mobilitu proteinu. Například záměna alaninu za threonin na pozici 219 ve smyčce β J- α 1G zásadně ovlivní mobilitu celé helix α 1G- α 2G a tím i aktivitu enzymu. Z "temperátního," enzymu stane enzym "tropický",.



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

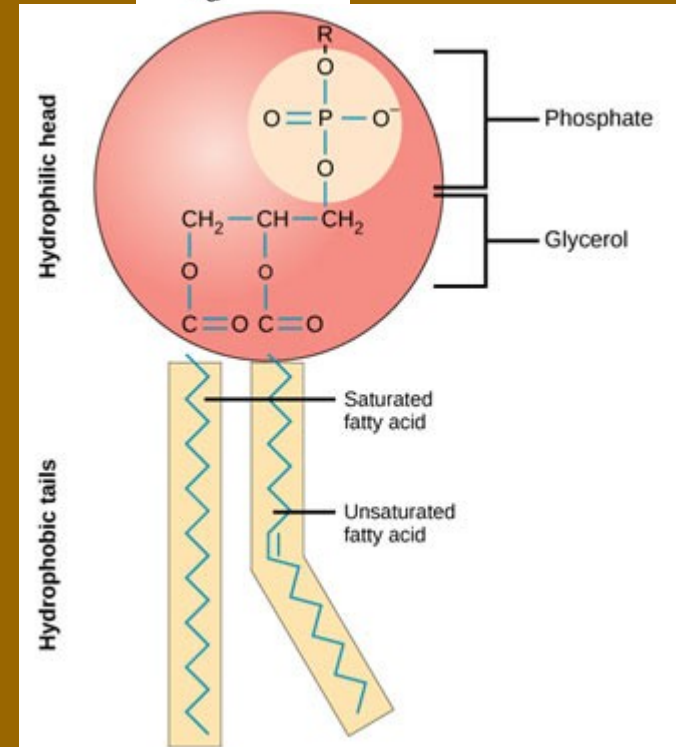
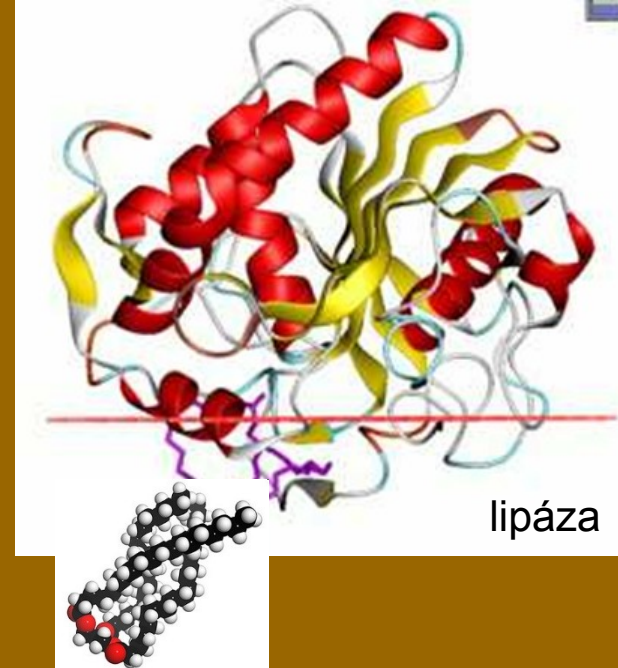
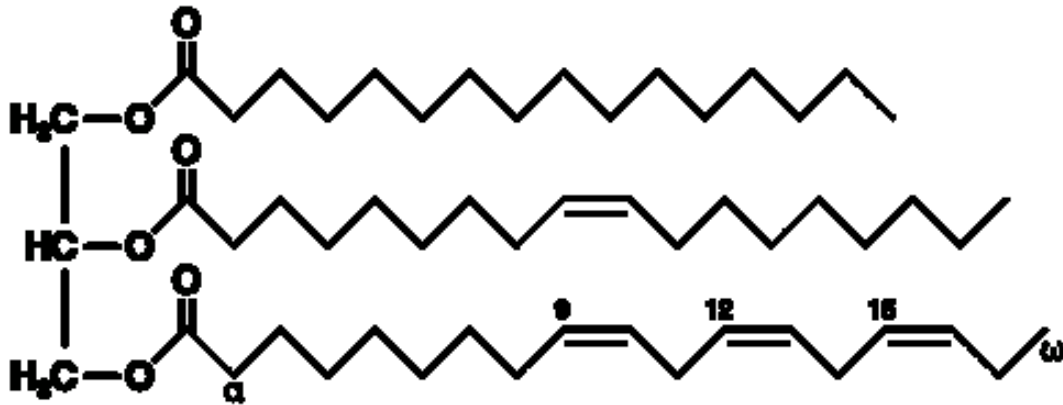
Lipidy – membrány

- zásoba

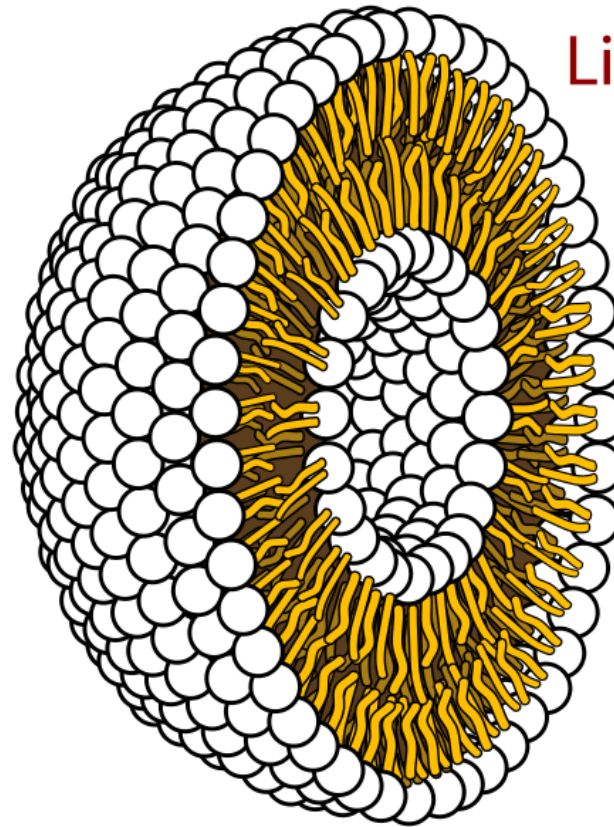
Membránové lipidy - fosfolipidy

Zásobní lipidy – triacylglyceroly

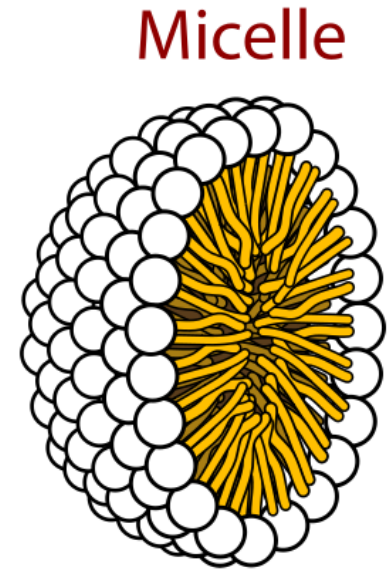
- Využitelnost jen pokud jsou fluidní – limitace pro lipázy
- Fluidita v souhře s nasyceností mastných kyselin a s telotou



Membránové lipidy (fosfolipidy)

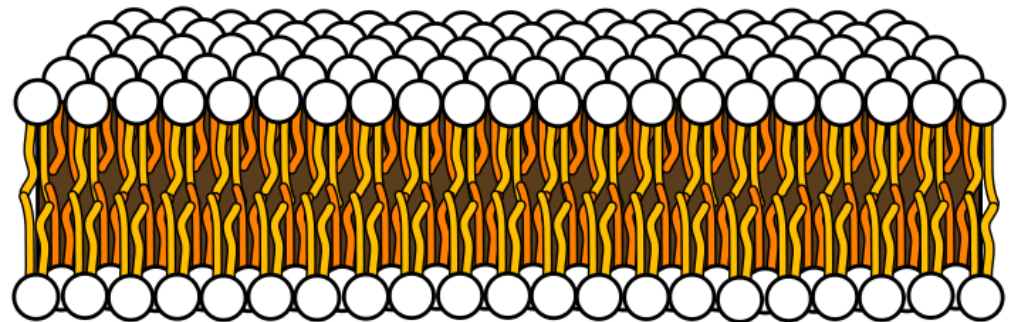


Liposome



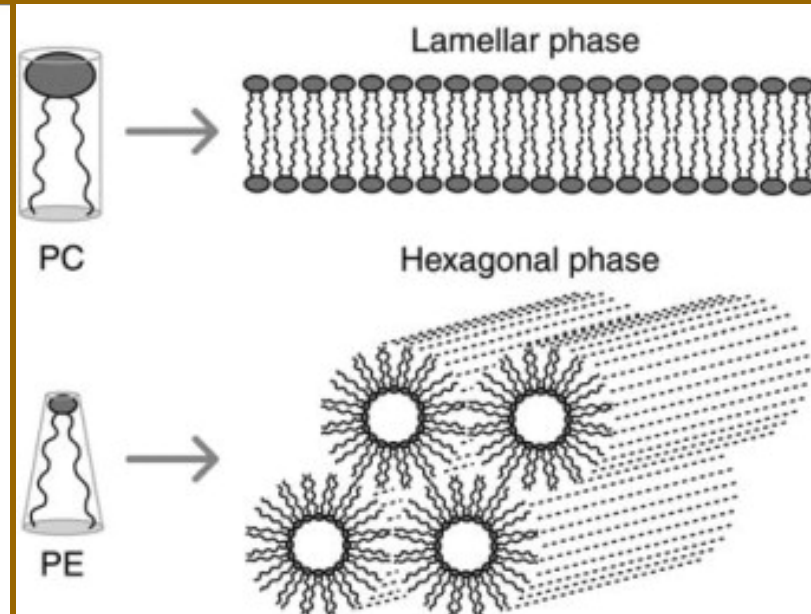
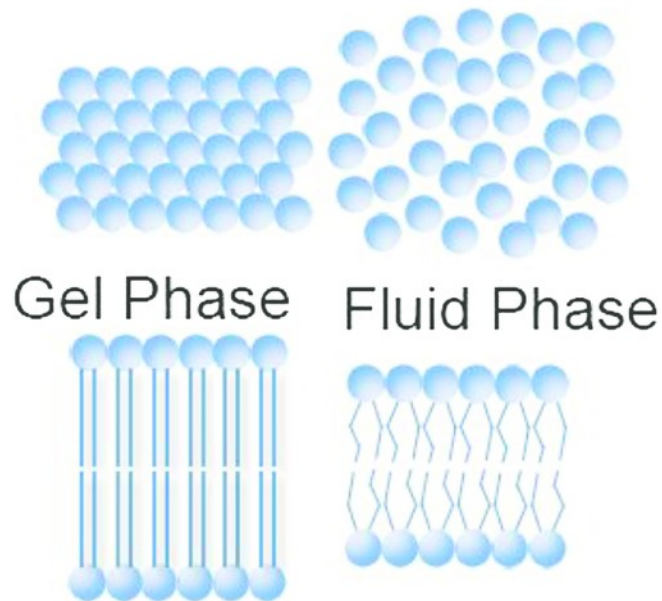
Micelle

Bilayer sheet



Lipidy – membrány - funkční membrána musí být fluidní

nízké teploty = gelová fáze
X
vysoké teploty = hexagonální fáze

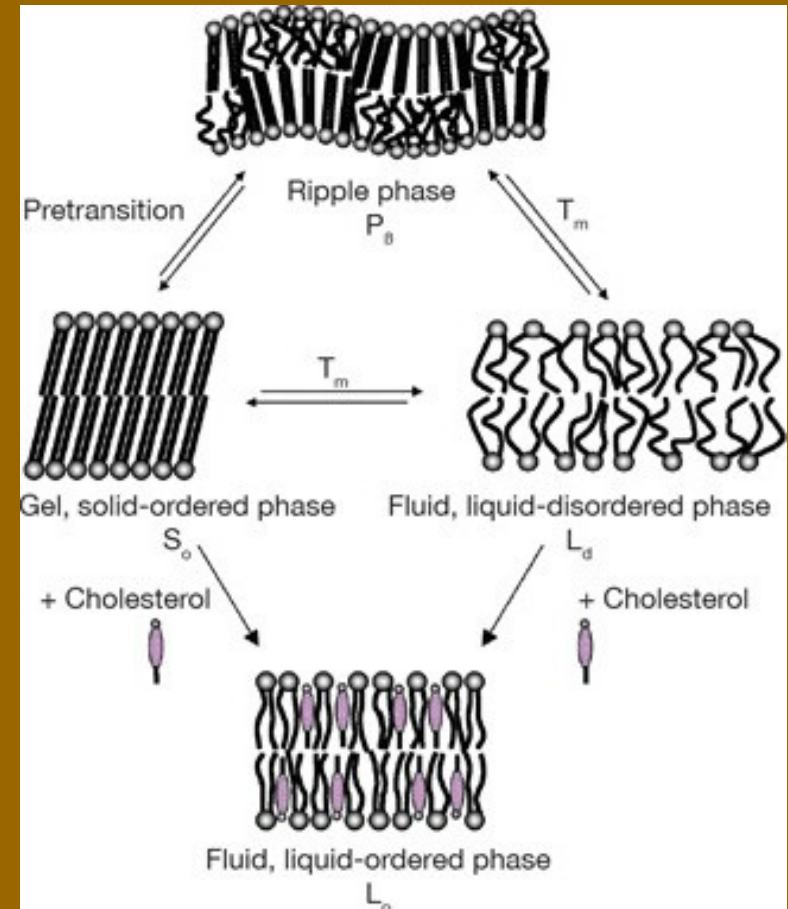
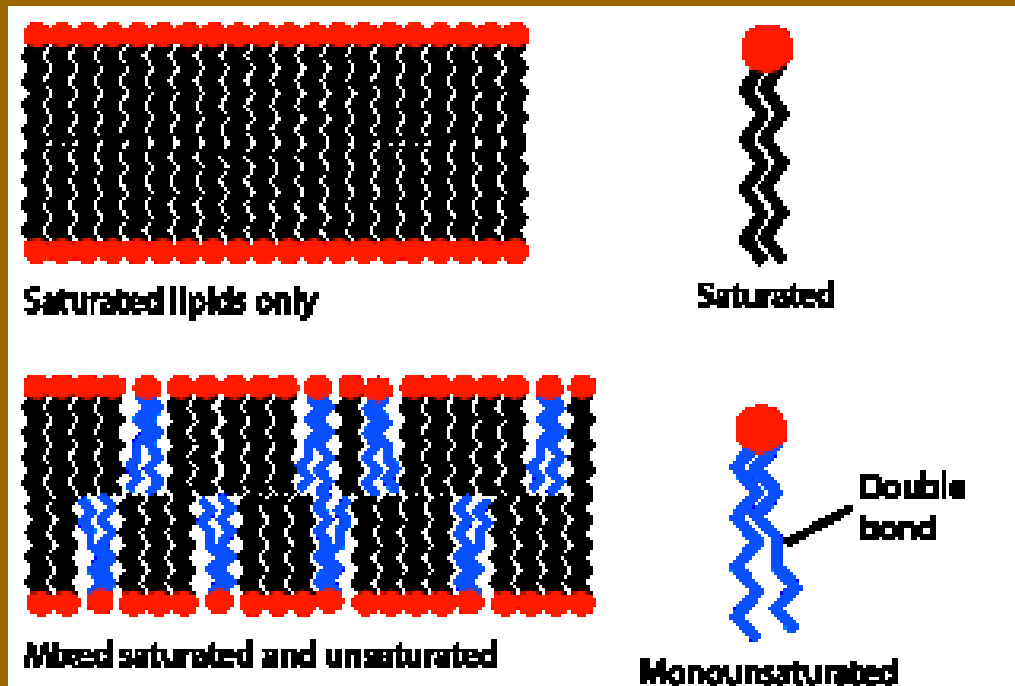


Změna fluidity nebo fáze = změna funkčnosti proteinů a funkčnosti membrány – propustnost, integrita

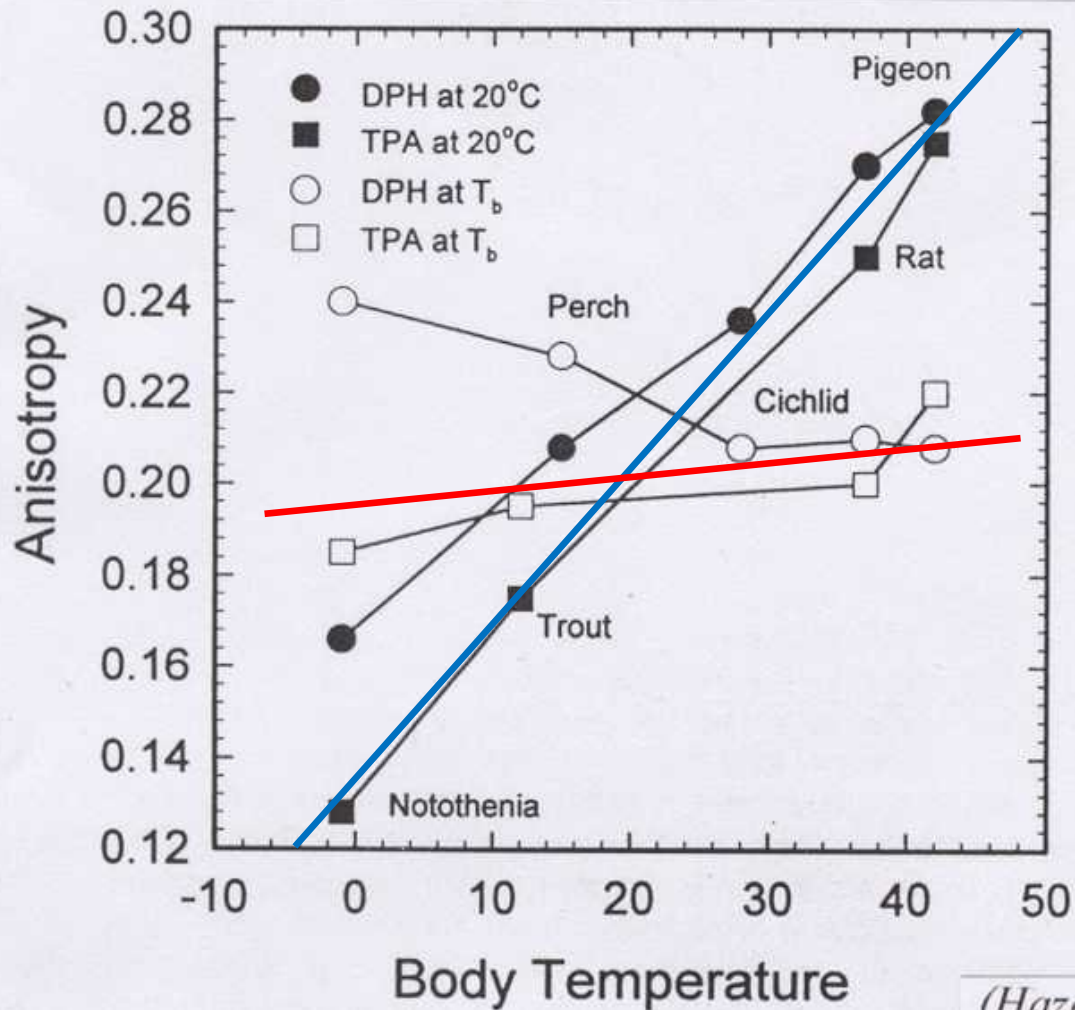
PC - phosphatidylcholine
PE – phosphatidylethanolamine

Regulate fluidity:

- Nasycenost mastných kyselin
- Cholesterol
- Složení: fosfatidylcholin – ↑ až gel; fosfatidyletanolamin – ↑ až hexagon
- Délka mastných kyselin – delší = ↑ fluidita
- (Cukry a cukerné alkoholy ? – threalósa u hmyzu)



- Evoluční naladění membrány pro zachování „správné“ fluidity v daném prostředí pro danou tělesnou teplotu – nejlépe hexagon fázi → zajištění endocytózy, pinocytózy,..
- Doplněno evolučně vyladěnými možnostmi fyziologických adaptací



20°C

Experimentální jednotná teplota

- fluidity membrán různých živočichů je různá, stoupá se zvyšující s teplotou

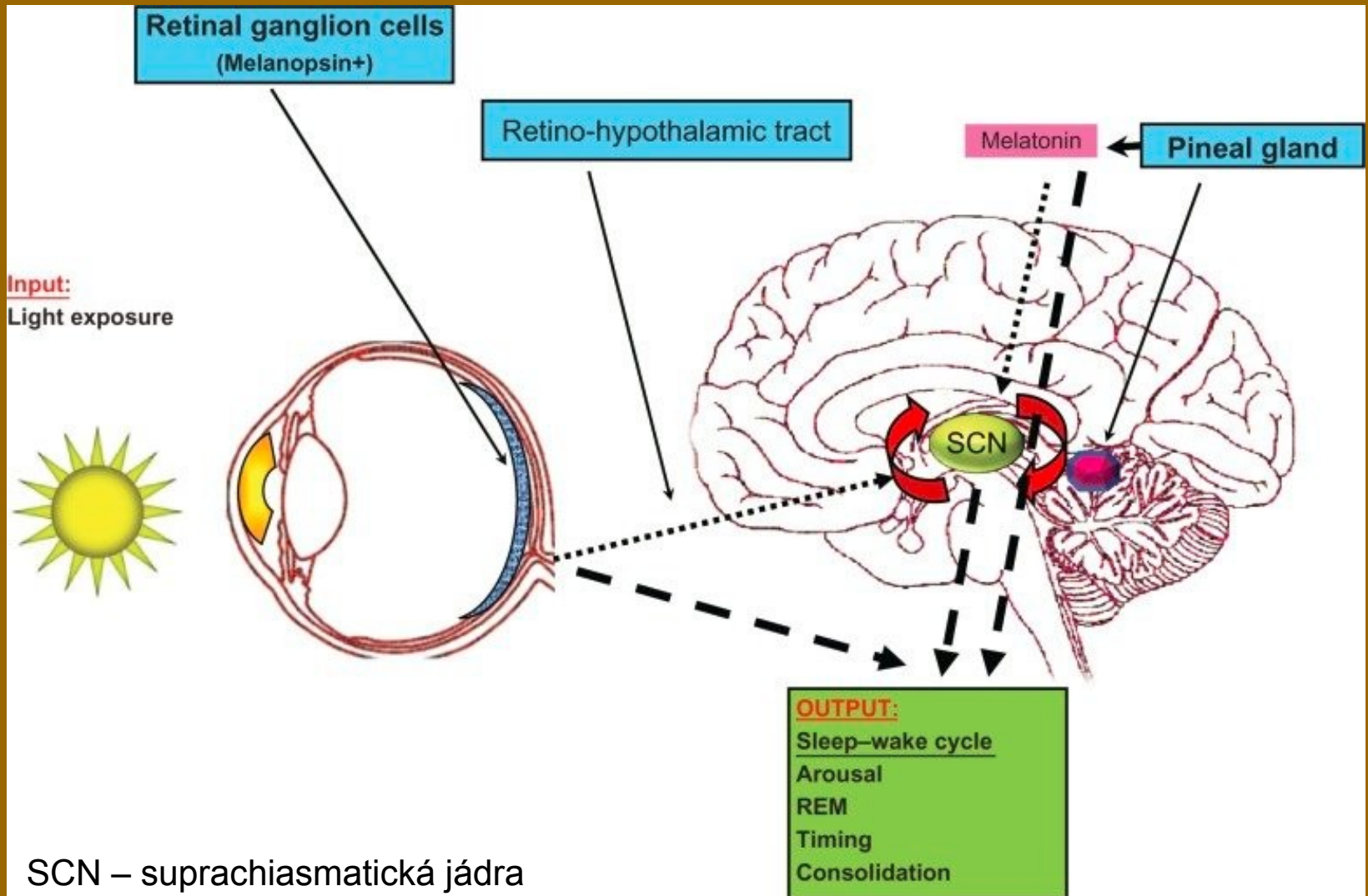
Běžná teplota těla dle niky T_b

- fluidita membrány přibližně stejná

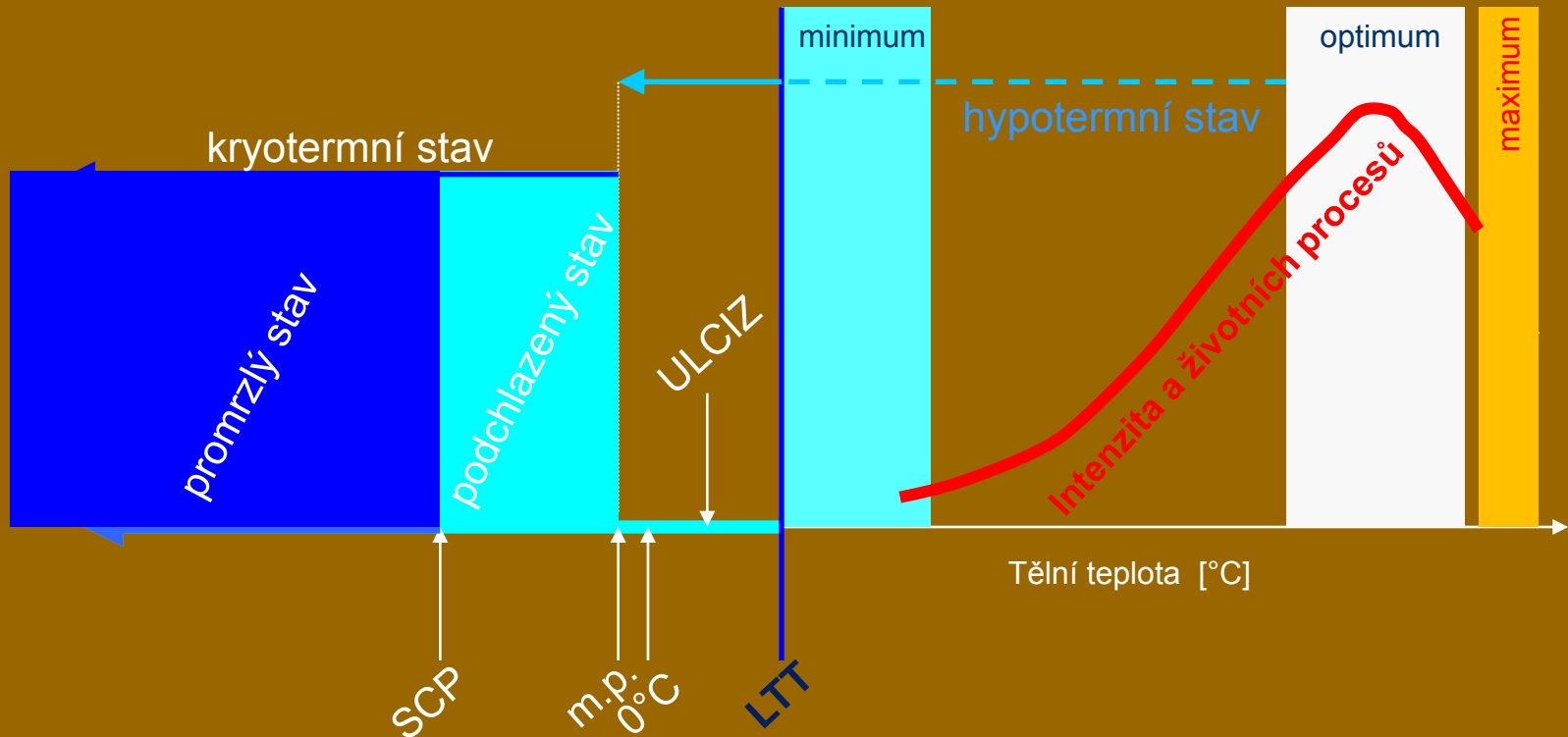
TPA a DPH – próby pro studium fluidity membrán
 TPA - 12-O-Tetradecanoylphorbol-13-acetate
 DPH - 1,6-Diphenyl-1,3,5-hexatriene

**Termoregulace musí být často
v předstihu k změně teploty okolí
=> připravenost na změnu**

Registrace délky dne (SCN) a teplotních změn
Produkce denních hormonů - melatonin
- sezonních hormonů „léta“ – gonadotropiny, prolaktin



ADAPTACE NA CHLAD



*SCP - supercooling point
reálná teplota krystalizace
tělní vody*

*m.p., - melting point
rovnovážná teplota tání
a krystalizace tělní vody*

*ULCIZ - upper limit of cold injury zone, nejvyšší
teplota způsobující poškození buněk chladem*

LTT – lower temperature threshold

Vznik krystalů ledu

- v ledu nemohou probíhat aktivní životní pochody
- nárůst koncentrace látek v dosud kapalném roztoku
- velikost krystalů ledu může překonat mechanické a elastické limity buněk a tkání

Teplotně závislá změna v konformaci proteinů (až denaturace)

- disociace proteinových komplexů a polymerů
 - narušení regulace a efektivity enzymatických reakcí
 - narušení proteinových struktur
- => desynchronizace buněčných pochodů, metabolismu a integrity buňky

Změna fluidita membrán a vlastností lipidů

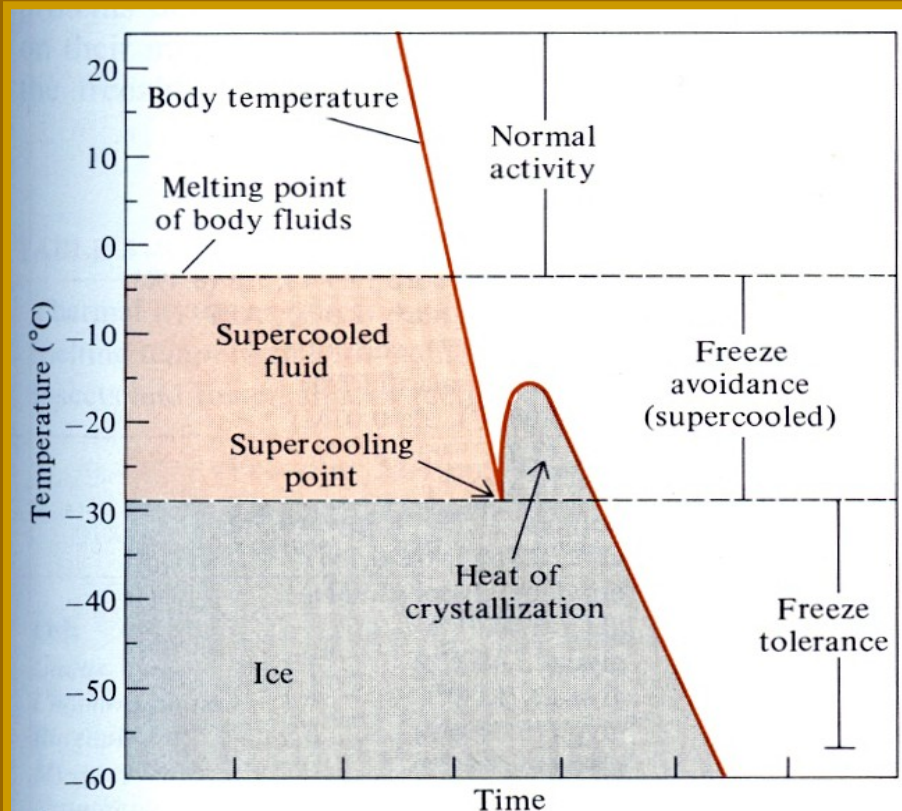
- změny funkce buněčných membrán při fázových přechodech:
gelová (nízká teplota) x hexagonální fáze (vysoká teplota)
- změny kotvení, konformace a funkce do membrán integrovaných proteinů
- + viz výše
- změny v elektrochemických potenciálech na buněčných membránách

Tvorba ledu

- voda většinou nezačíná mrznout po dosažení rovnovážného bodu mrznutí, který odpovídá bodu tání (melting point, m.p.)
- hodnota bodu tání je přímo úměrně ovlivněná sumární koncentrací solutů = osmolalitou roztoku: $1 \text{ osmol/kg} = \text{m.p. } -1.86^\circ\text{K } (^\circ\text{C})$
- při teplotách pod m.p. voda zůstává v kapalně (podchlazené) fázi dokud nedojde k heterogenní či homogenní nukleaci ledu
- homogenní nukleace: spontánní zformování nadkriticky velkého zárodečného krystalu ledu (při $-5^\circ\text{C} \sim 45\,000$ molekul vody, při $-40^\circ\text{C} \sim 70$ molekul)
- heterogenní nukleace: zformování krystalu na vhodném povrchu (katalýza)
- po zformování zárodečného krystalu nastává jeho explozivní růst a mrznutí okolní vody $\ll \text{CP}$, rychlé promrzání za současného uvolnění tepla
- bod podchlazení (supercooling point, SCP) = reálná teplota krystalizace vody stochastická veličina závislá na objemu vody, nukleátorech a čase

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*), (obecně nízkomolekulární látky) **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.



Spojeno s hledáním míst se stabilní teplotou neklesající pod teplotu supercooling bodu (izolace: voda, listí, hrabanka, jeskyne, dutiny,..)

Příklady organismů využívajících „supercooling“ efekt založený na nízkomolekulárních solventech

organismus	teplota (°C) supercooling	solventy (plasma)
člověk	-0,6/-0,7	glukóza (0,003-0,006M)
<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



Aligátor severoamerický (*Alligator mississippiensis*)

– využití tepelné kapacity vody



Anti-freeze glykoproteiny - AFGPs

Characteristic	AFGP
Mass (Da)	2600 – 33000
Key Properties	AAT repeat; disaccharide
Representative Structure	
Natural Source	Antarctic notothenioids; northern cods

- osmolalita tělních tekutin u Notothenidů je zvýšená na 450 – 600 mOsm.L⁻¹ ; rovnovážný bod mrznutí je tak mezi -0.8 až -1.1 °C

- teplota polárních moří je až -1.9 °C

- riziko překročení „ supercooling pointu“ (epitel žaber je v přímém kontaktu s vodou i ledovými krystalky)

- AF(G)P – anti-freezing + imnhibice růstu krystalů ledu

- AFGPs mají schopnost adsorbovat se na povrch zárodečných krystalů ledu a potlačit jejich růst
- tvorba rozdílu mezi rovnovážnými bodem tání a mrznutí = hystereze (~0,5-1,5 °C)

Notothenioidei

(podřád intenzivně studovaných ostnoploutvých ryb s ohledem na chladovou adaptaci)

5 – 8 čeledí:

ledovkovití ((Nototheniidae)

ledařkovití (Channichthyidae)

- 43 rodů, 122 druhů , z toho 16 druhů tzv. „icefish“



- produkce **proteinů bránících zmrznutí**

- z obratlovců ryby polárních moří (nemohou použít klasický 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)



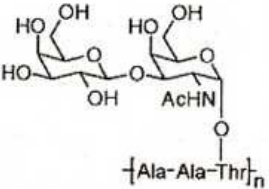

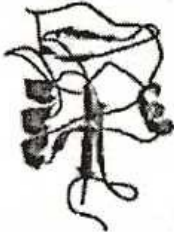


- zmrznutí bránící glykoproteiny – AFGPs (anti-freezing glycoproteins) peptidy s opakujícím se tripeptidem (alanyl-alanyl-threonin) spojený s galaktose-N-acetylgalaktosaminem, celkem 5 typů; ryba *Pagothenia borchgrevink*

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



AF(G)Ps i u dalších skupin ryb (např. *Gadiformes*/tresky)

Konvergentní vývoj, - různé typy proteinů u různých skupin ryb – 5 strukturních tříd

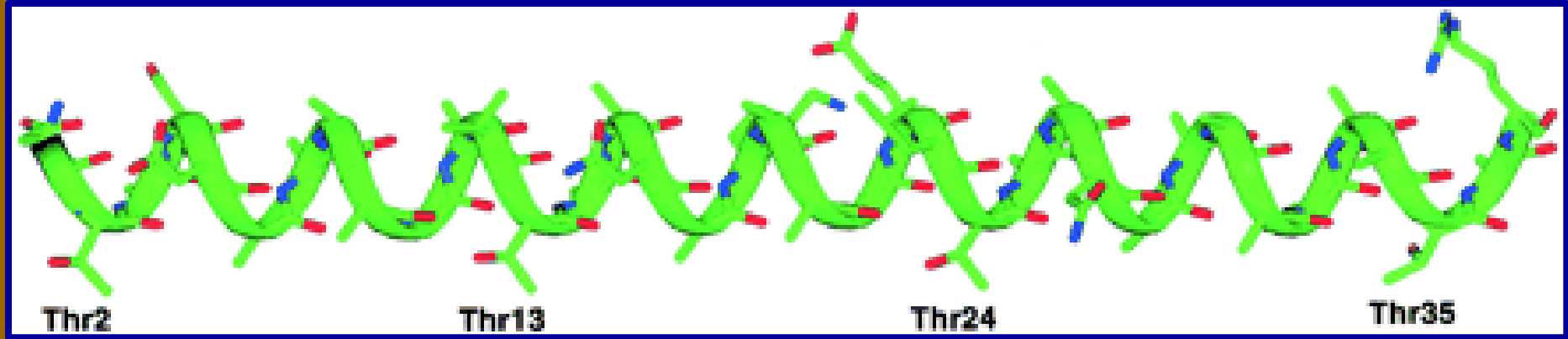
Characteristic	AFGP	Type I AFP	Type II AFP	Type III AFP	Type IV AFP
Mass (Da)	2600 – 33000	3300 – 4500	11000 – 24000	6500	12000
Key Properties	AAT repeat; disaccharide	Alanine-rich α -helix	Disulfide bonded	β -sandwich	Alanine rich; helical bundle
Representative Structure					
Natural Source	Antarctic notothenioids; northern cods	Right-eyed flounders; sculpins	Sea raven; smelt; herring	Ocean pout; wolfish; eel pout	Longhorn sculpin

cod	treska
flounder	platýs
sculpin	vranka
sea raven	špičatička
smelt	koruška
herring	sled'
pout	sliznatka
wolfish	vlkouš



treska

Type I AFPs - nejlépe prostudováno



α -helikální struktura, bohatá na alanin (> 60%)

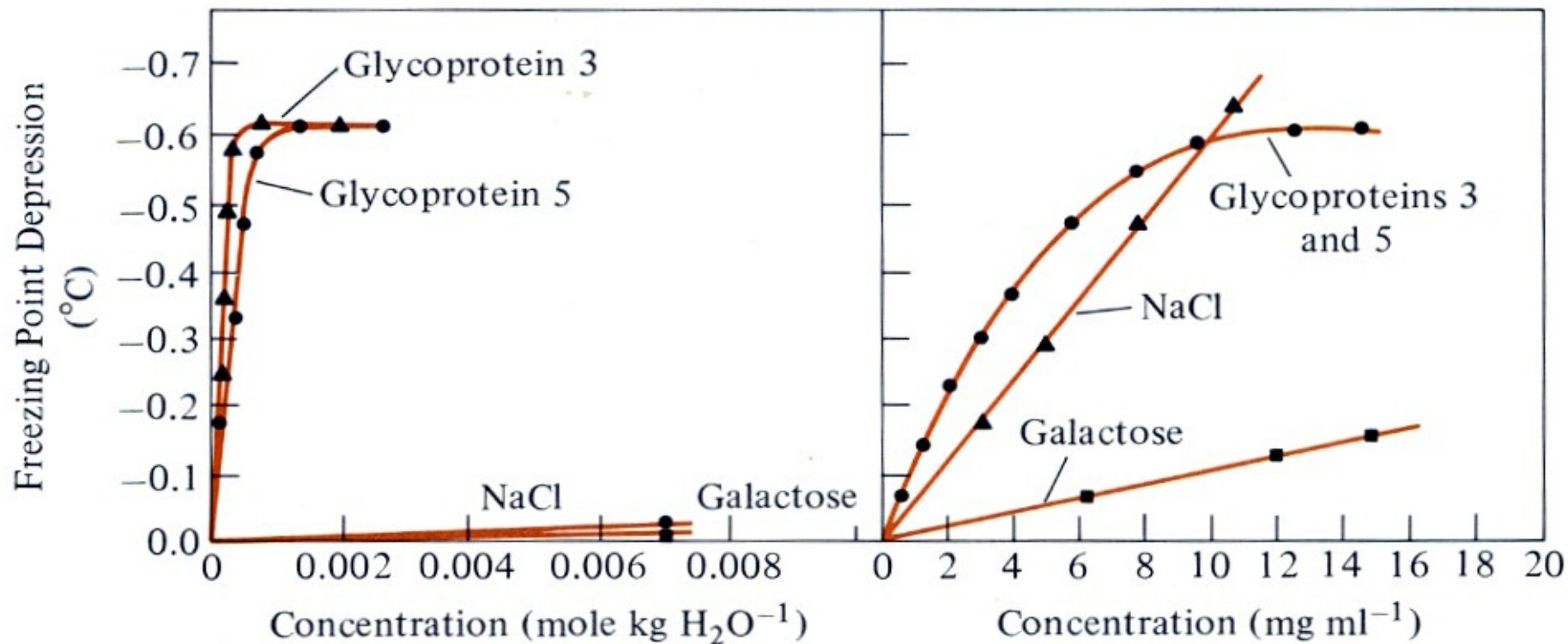
4 repetitivní sekvence (11-mery) začínající threoninem

(mechanismus funkce, interakce protein x led není stále(?) jasný)

Výskyt: platýzi a vranky



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

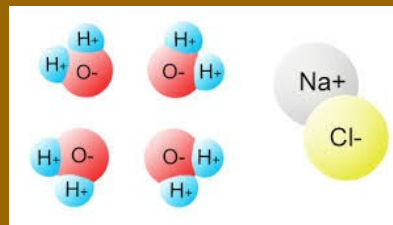
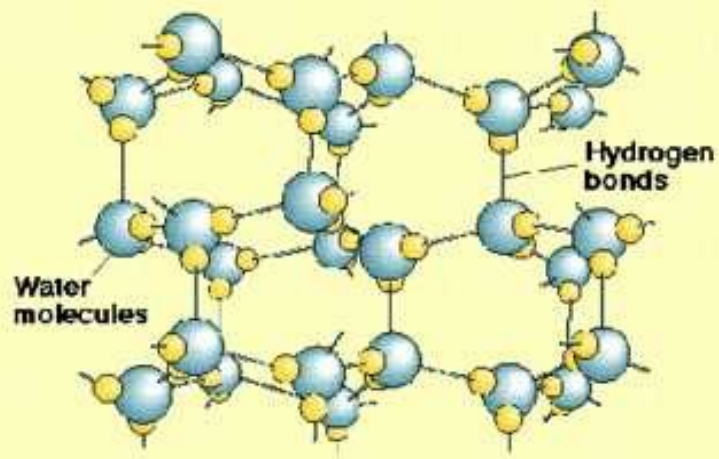


Anti-freezing efekt je dán velikostí povrchu molekuly schopné interagovat s molekulami vody.

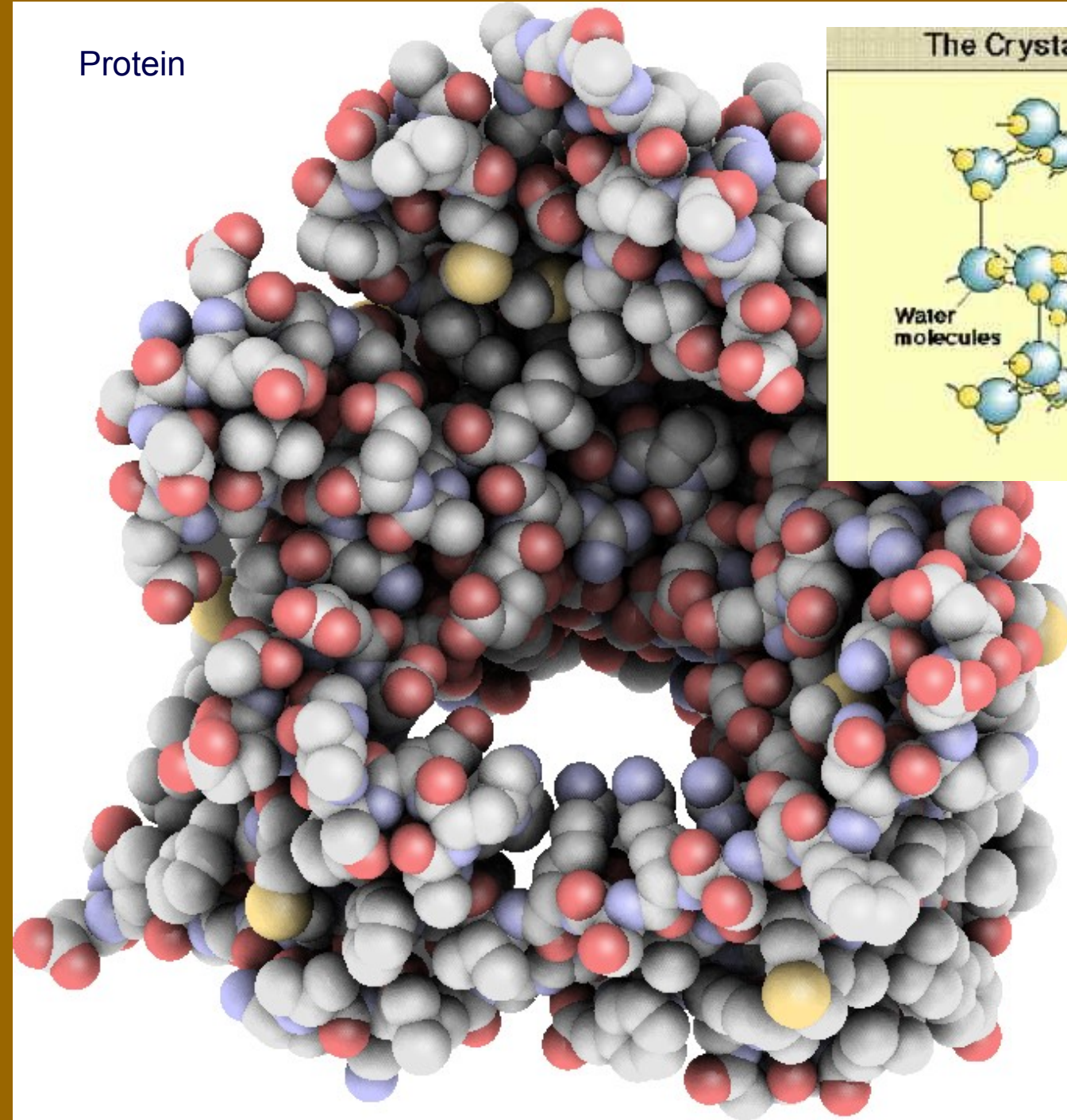
Osmolarita je dána koncentrací molekul/iontů.

Protein

The Crystal Lattice Structure of Ice



Glukosa



2. Zmrznutí tolerující druhy

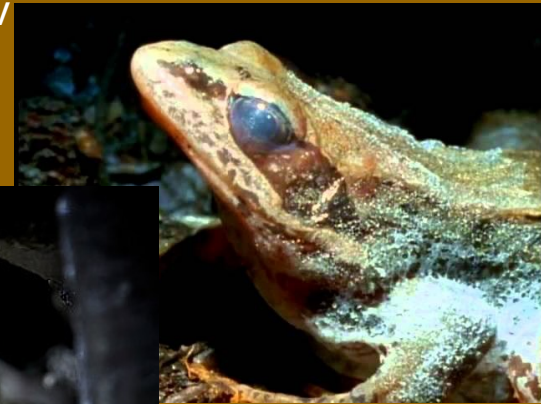
- některé žáby a plazi(želvy), tolerují 35-50% zmrzlých tělních tekutin
- led se vytváří extracelulárně, cytoplasma buněk se zahušťuje
- deformaci buněk je zabráněno akumulací glukózy uvolněné z jaterního glykogenu, při rozmrzání je pak glukóza zpět resorbována do jaterního glykogenu
- tyto organismy 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)



Skokan lesní (*Lithobates(Rana) sylvaticus*)

Až 6 měsíců, -20°C , zmrzlé 60% těla (test. extrém: -18°C až 220 dnů)

- před finálním zimním zamrznutím 10 -15x zmrzne – „trénink“ kryoprotekce glukózou, opakované zmražení vede k jejímu navýšení v tkáních
- snížení množství vody v tkáních, její stažení do břišní dutiny, 100x větší koncentrace glukosy v krvi + cukerné alkoholy
- vznik ledu mezi tkáněmi led, orgány dehydrované a svraštělé, malé tupé krystaly ledu v krvi, vysoká koncentrace fibrinogenu v krvi – opravy poškození cév



Ektotermové – souhrn chladových adaptací

- základní strategií, je vyhledávání prostředí s vhodnou teplotou

Ryby

- Voda je teplotně homogenní, s velkou tepelnou setrvačností
- Voda má velkou tepelnou vodivost – rychlá výměna tepla vedením, ryby bez dostatečné izolace, silně prokrvená žábra s přímým stykem s vodou => teplota těla je téměř identická s teplotou vody
- Neznáme ryby, které by tolerovaly promrznutí

Obojživelníci

- Podchlazení i promrznutí
- U podchlazení/supercoolingu – hrozí zmrznutí při kontaktu s ledem -> permeabilní pokožka, vazba na vlhké prostředí
- Zmrznutí max. 65 % vody je přeměněno na led, (-)5°C – (-)20°C, týdny, nutný trénink (žáby *Rana*, *Hyla*, snad někteří mloci)
- Podchlazení až na (-)3°C

Plazi – zimní dormance = brumace

- Podobně jak obojživelníci, podchlazení i promrznutí
- Málo propustná, odolná pokožka – menší riziko vyschnutí, menší riziko prolomení bodu podchlazení (supercooling point, možnost přes nos oko, kloaku)
- Zmrznutí některé želvy a jejich mláďata/vajíčka *Chrysemis picta*, *Emydoidea blandingii*, *Malaclemys terrapin*, *Terrapene carolina*, *T. ornata*, ještěrky např. *Lacerta vivipara*



ADAPTACE NA TEPLU

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 (*Fundulus*) 35

mloci

Rhyacotriton 29

Ensatina 34

Ambystoma 35,6

žáby

Hyla 36

Rana 37

Bufo 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

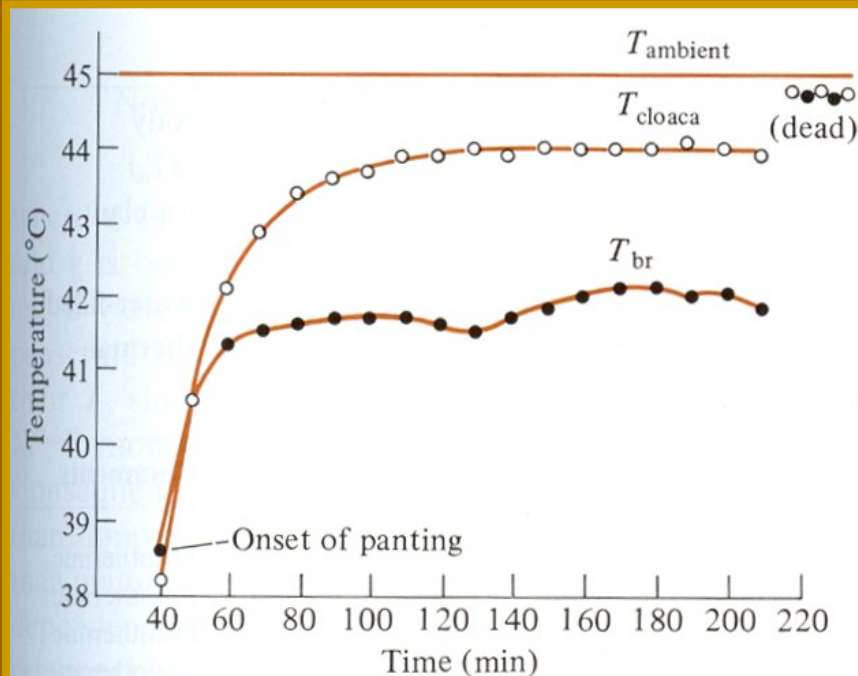
chřestýši 41,3



©W. Wüster

2. schopnost ochlazování evaporací (pocením)

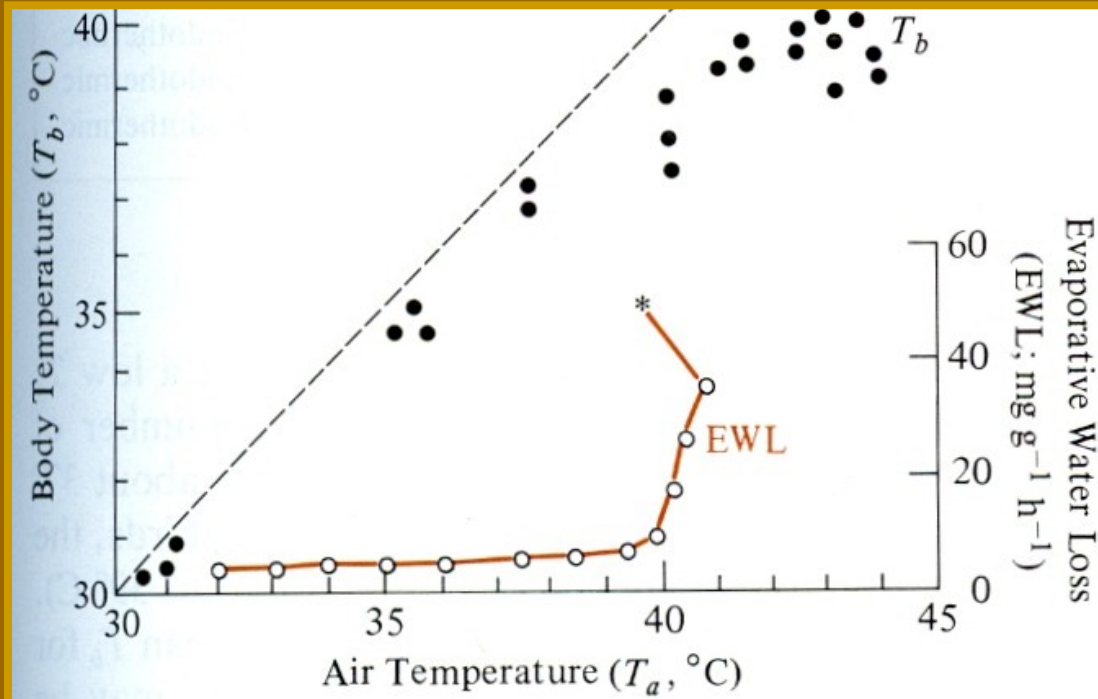
- účinnost závislá na vlhkosti a teplotě prostředí
- u obratlovců většinou aktivní evaporace (mukózní žlázy proti vyschnutí v kombinaci s intenzivním prokrvením kůže)
- metabolické teplo často snižováno i vodními ztrátami při respiraci a pasivním odparem
- je třeba zabránit vyschnutí organismu



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

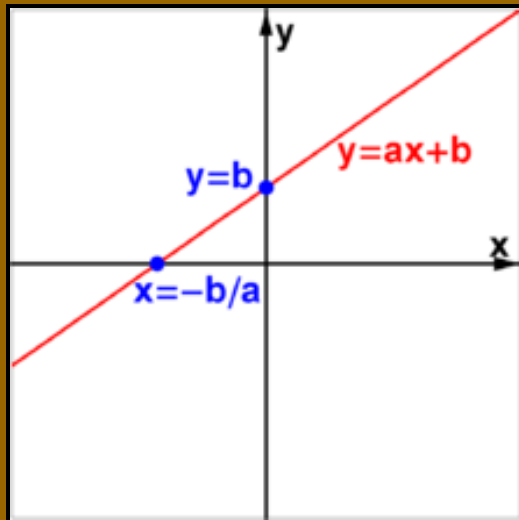
- zdrojem tepla je zejména vlastní metabolismus
- většina endotermních organismů, jsou i dobří termoregulátoři
- na schopnost udržet teplotu má zásadní vliv metabolismus (zdroj) a tepelná vodivost tkání a pokryvu

Intenzitu termoregulace lze vyjádřit rovnicí

$$T_b = b + aT_a$$

T_b – teplota těla (y)

T_a – teplota prostředí (x)



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

	b	a	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

- 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

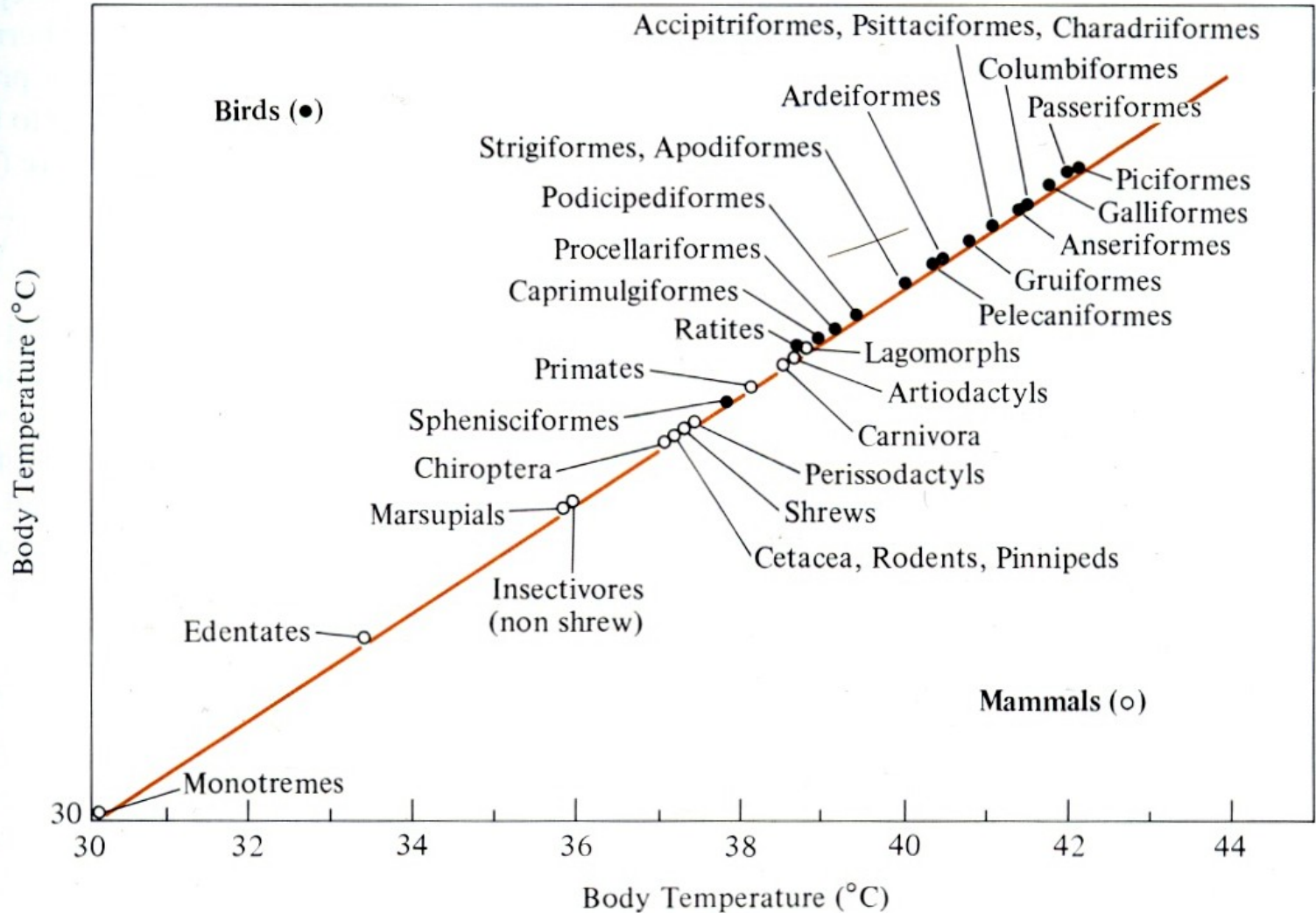
savci $C = 20,5 g^{-0,426}$

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 ($1-2 C$)

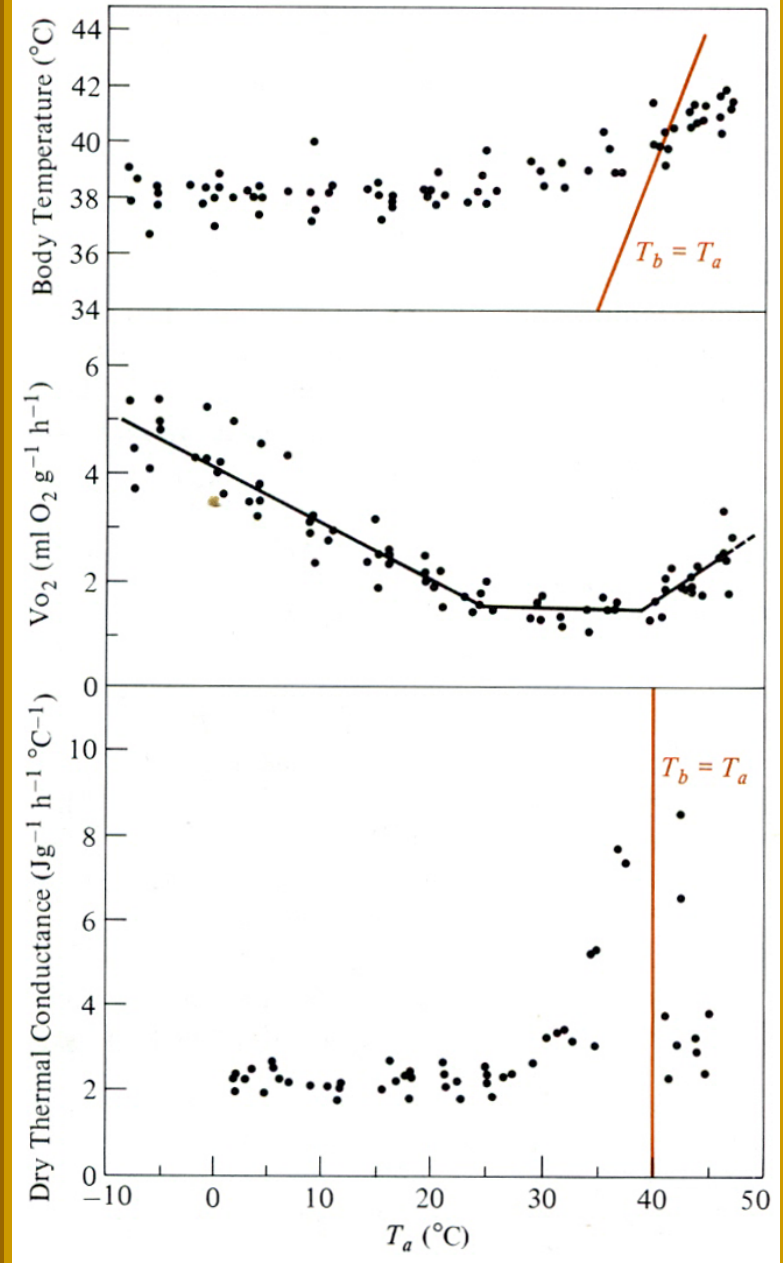
Průměrná teplota těla jednotlivých skupin savců a ptáků



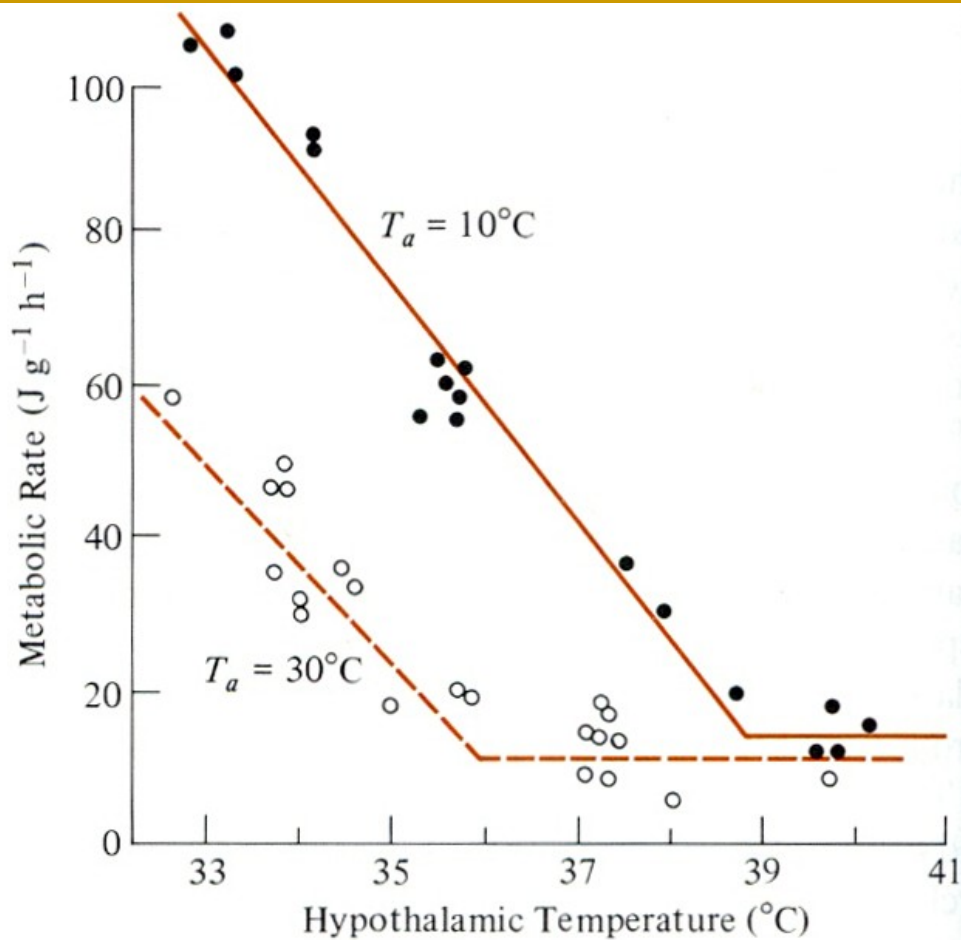
Závislost spotřeby O_2 (metabolický obrat),
teploty těla a tepelné vodivosti na teplotě
prostředí u papouška myšího.

T_b – teplota těla

T_a – teplota prostředí

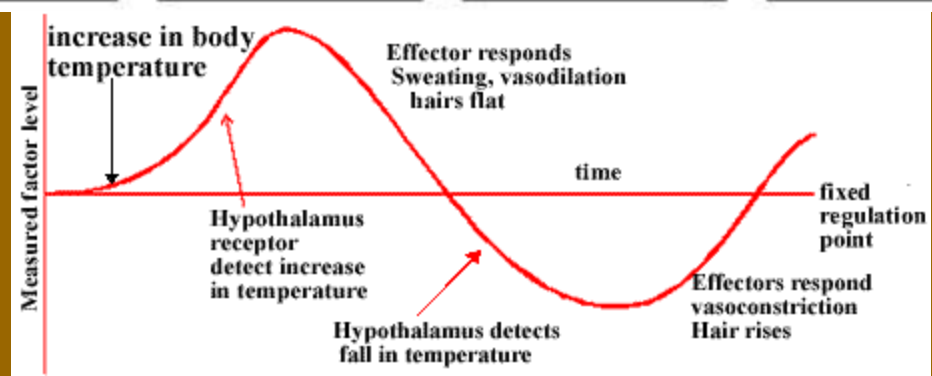
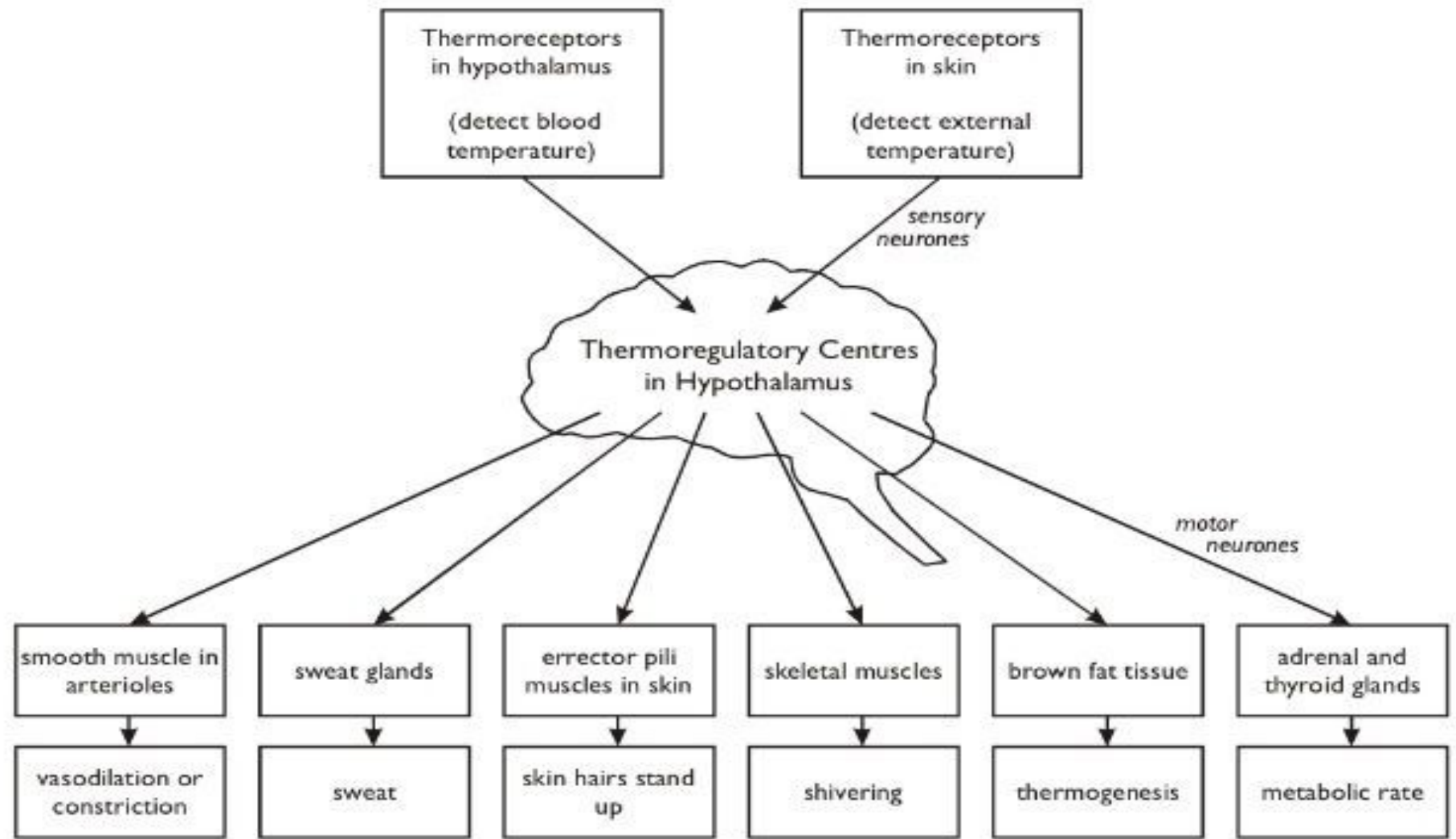


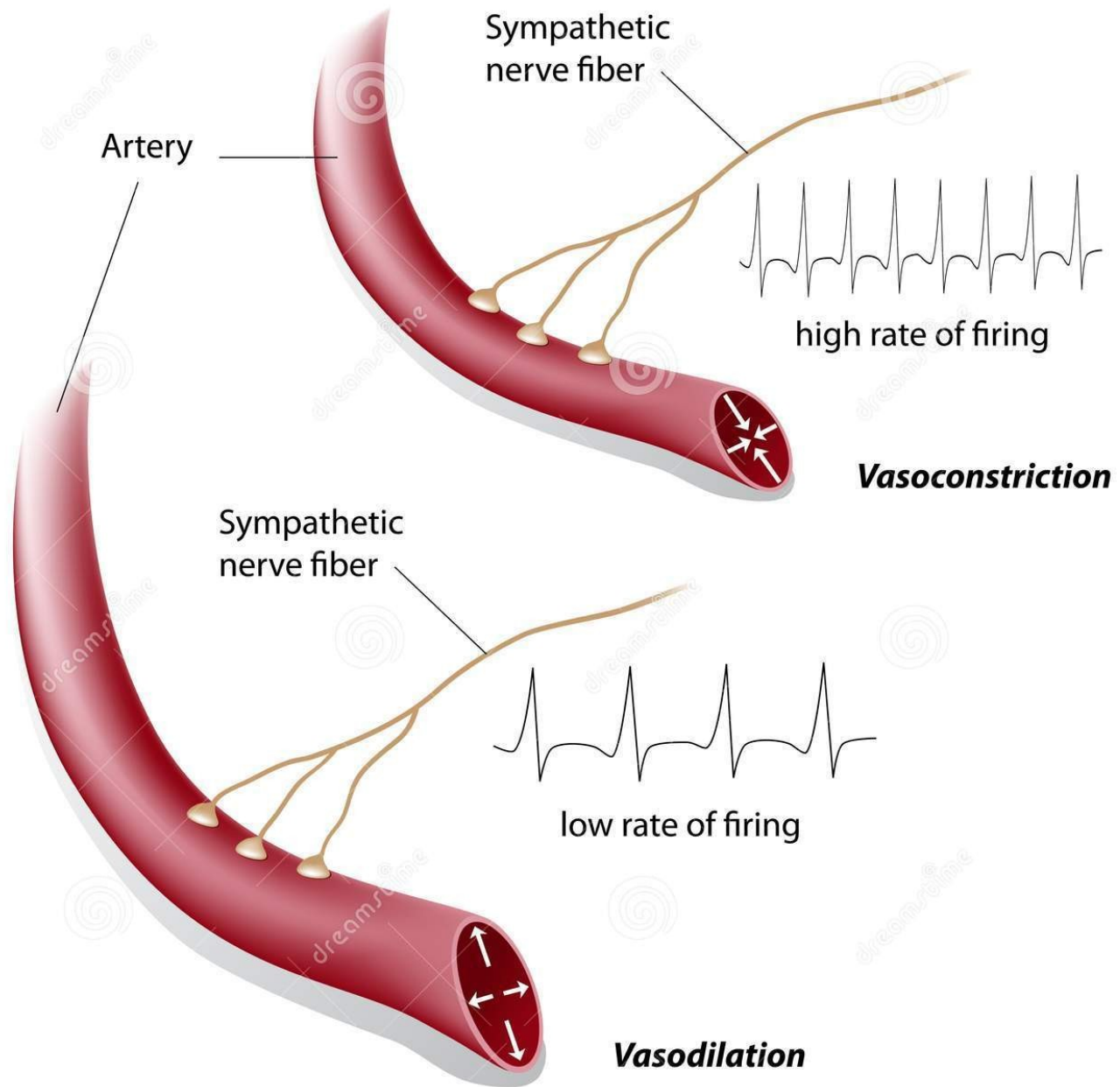
Tělní teplota je primárně řízena **hypotalamem** a **mozko-míšními termoreceptory** napojenými na periferní termoreceptory (volná nervová zakončení)



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







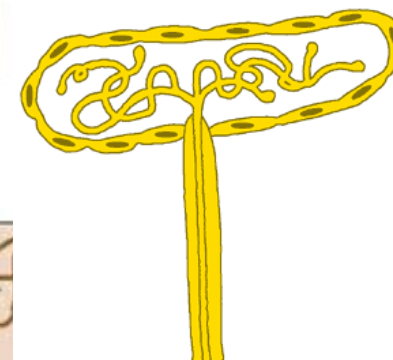
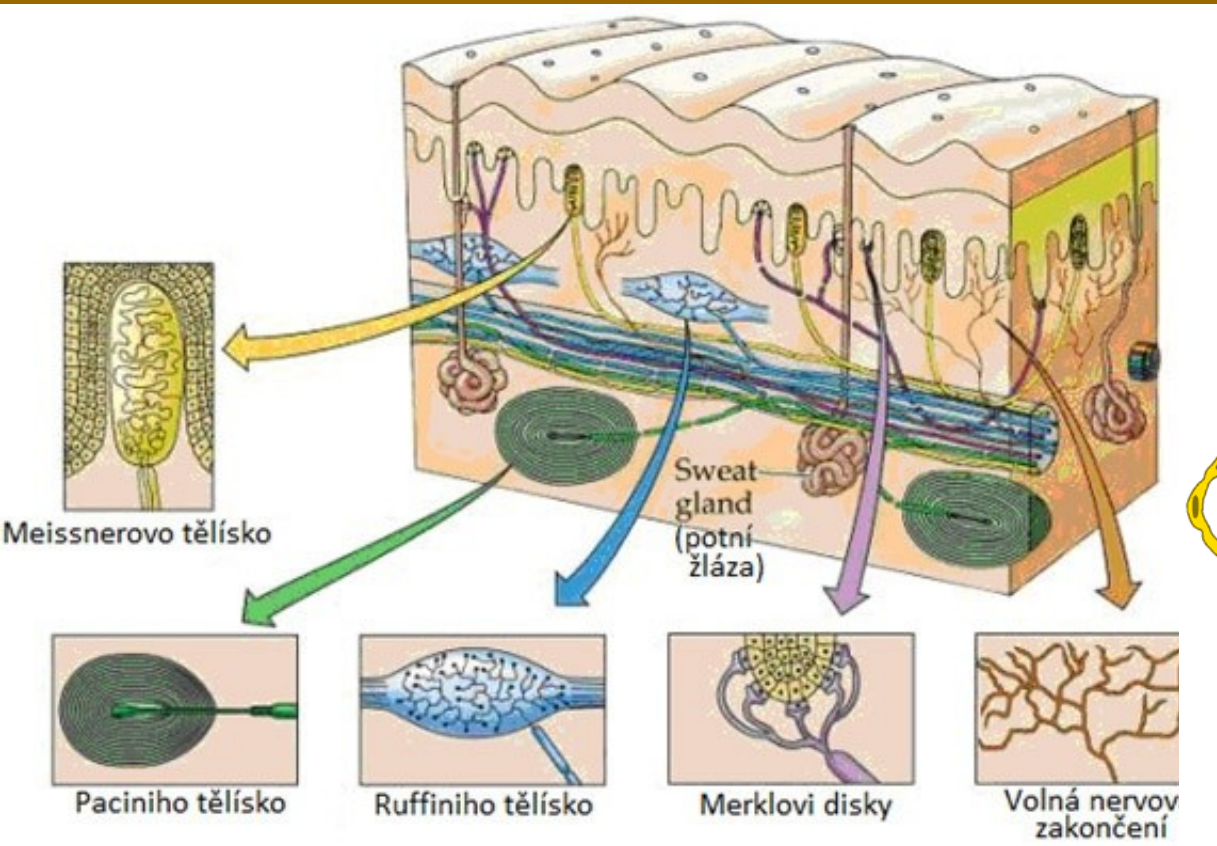
Periferní termoreceptory – volná nervová zakončení a jejich variace

❑ **Ruffiniho tělíska (RT)** – recepce tepla (+ tlak = mechanoreceptory) $>36^{\circ}\text{C}$ (h)

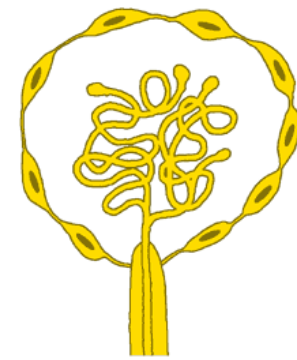
❑ **Krauseova tělíska (KT)** – recepce chladu $<36^{\circ}\text{C}$ (h)

-> změny teploty = zvýšení četnosti AP, **RT** s rostoucí teplotou, **KT** s klesající

-> v rozsahu $20\text{-}40^{\circ}\text{C}$ (u člověka - h) – rychlá adaptace termorecepce



Ruffiniho tělísko
(teplo)



Krauseho tělísko
(chlad)

Adaptace na chlad II.

- 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

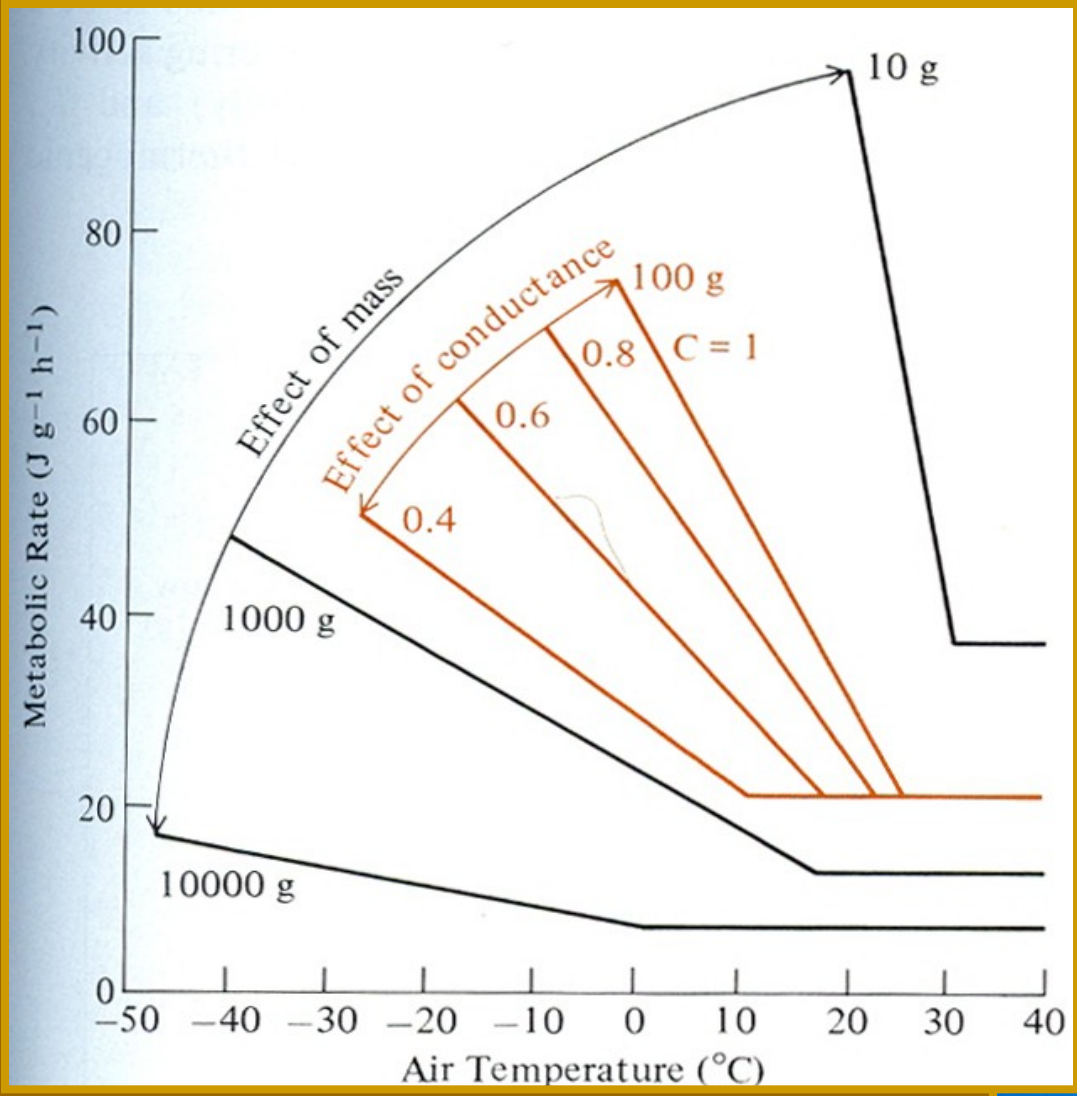
=> snížení tepelné vodivosti

sezónní změny tepelné vodivosti u arktických savců

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

$$\text{léto: } C = 23,5 \text{ g}^{-0,534}$$





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



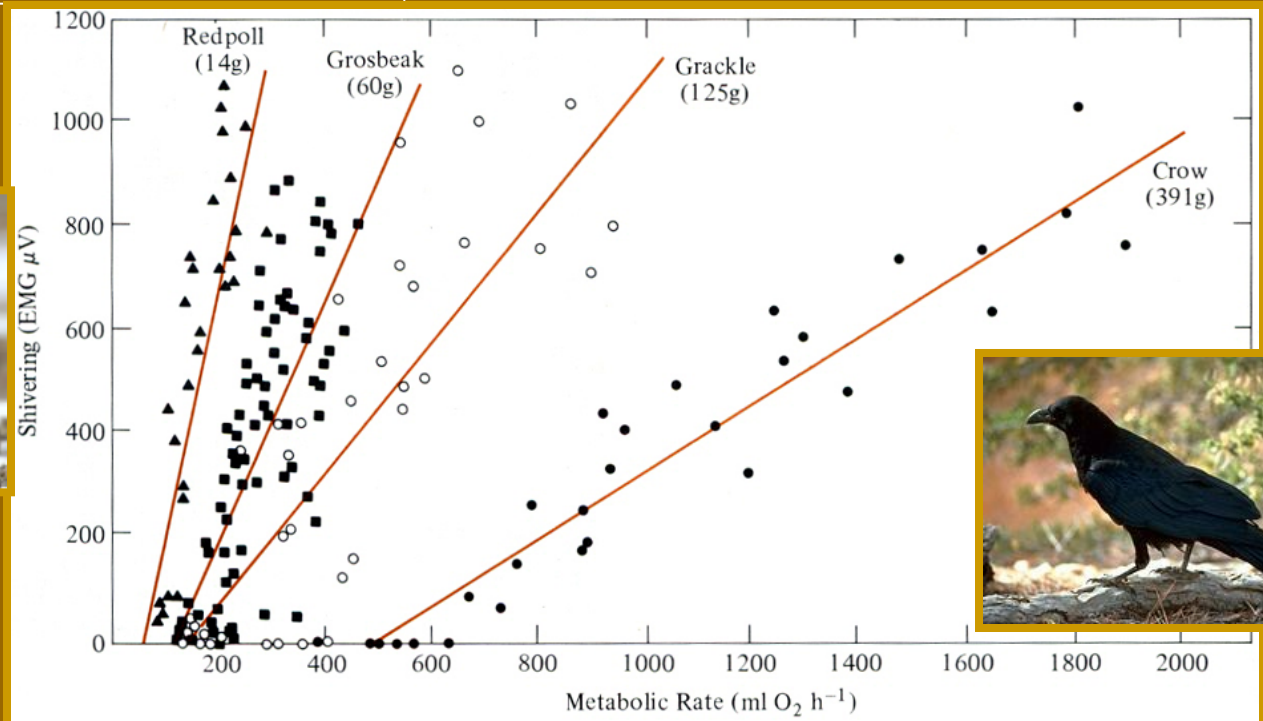
Proč jsou vodní savci velcí živočichové ?!

Metabolické navýšení tepelné produkce

1. Třesová termogeneze

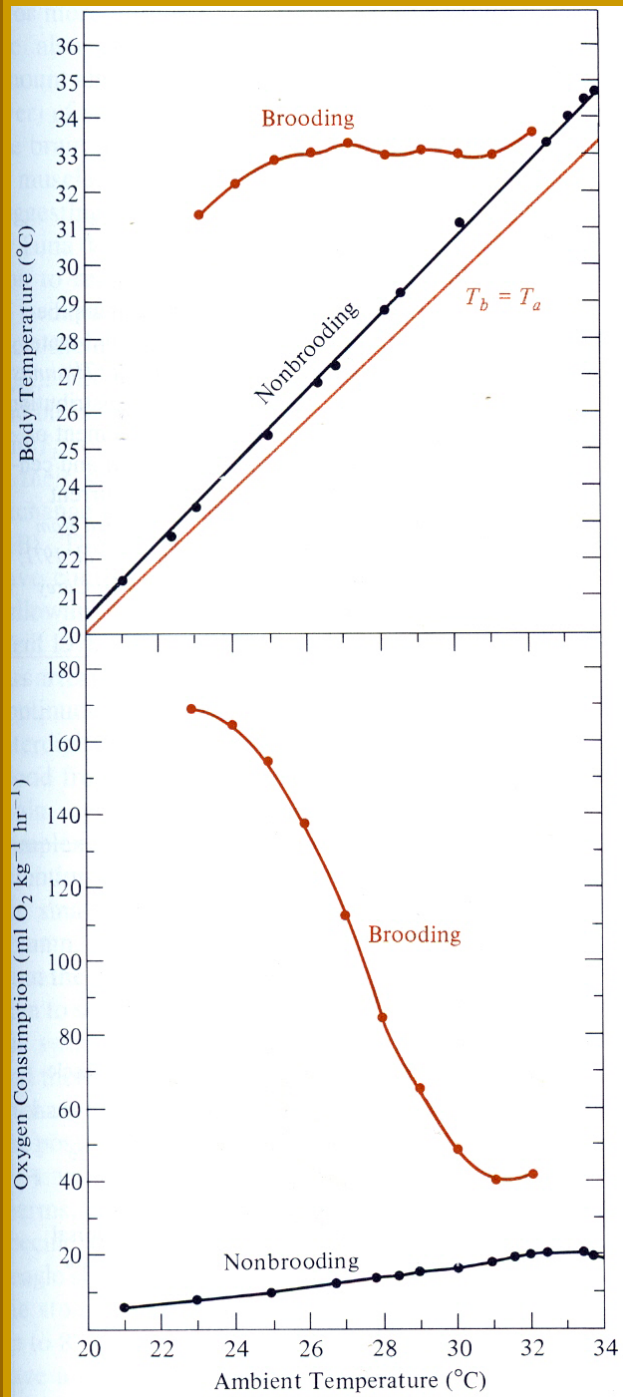
- běžné u savců i ptáků, obecně základní mechanismus
- opakované svalové kontrakce zprostředkované eferentními nervovými vlákny ■ stimulujícími svalová vřeténka
- závislé na cerebelu a drahách vedoucích prodlouženou míchou
- využíváné i plazy (krajty) (a některým hmyzem)

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



Endotermie u plazů

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



2. Netřesová termogeneze

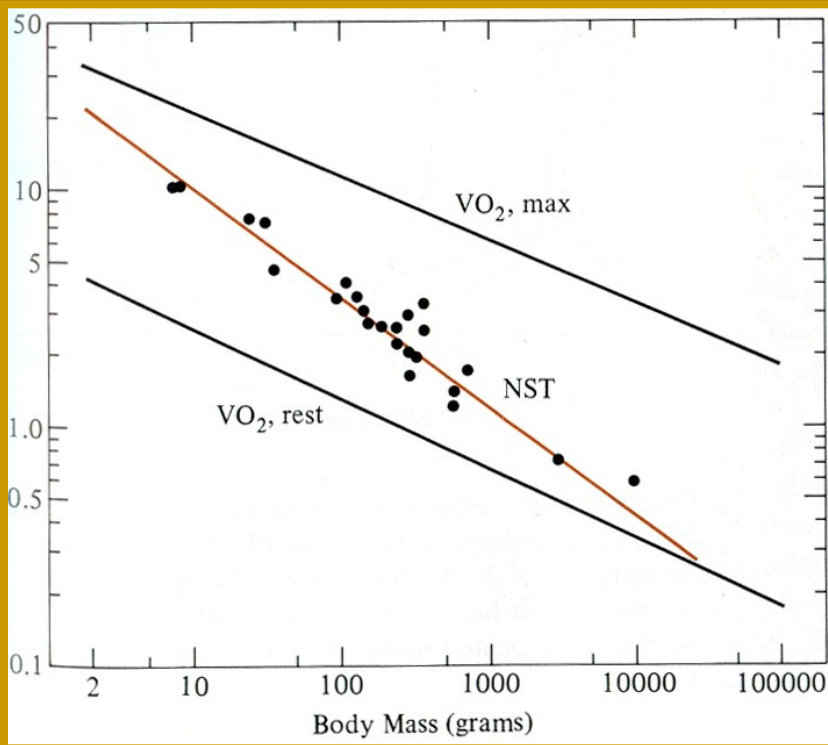
- mnozí placentální savci, někteří vačnatci a několik ptáků
- významnější u malých savců, zvýšení metabolické spotřeby O_2 2-4x
- speciální tkáň pro metabolickou produkci tepla – hnědá tuková tkáň
(BAT – brown fat / brown adipose tissue)
- BAT detekovaná jen u placentálů (netopýři, hmyzožravci, hlodavci,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

- 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 lokalizována 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

Některé fyziologické parametry netřesové termogeneze

Závislost intenzity netřesové termogeneze na velikosti těla / mezidruhové variabilitě (hlodavci, netipýři, hmyzožravci, psi, králíci).

metabolický obrat ml O₂ / g h



Celková spotřeba O₂ a relativní průtok krve v jednotlivých orgánech u potkana aklimovaného na chlad

	teplota vzduchu (°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 VO₂ (ml / g hr)	3,5	2,9	2,3	1,3 (2,8x)

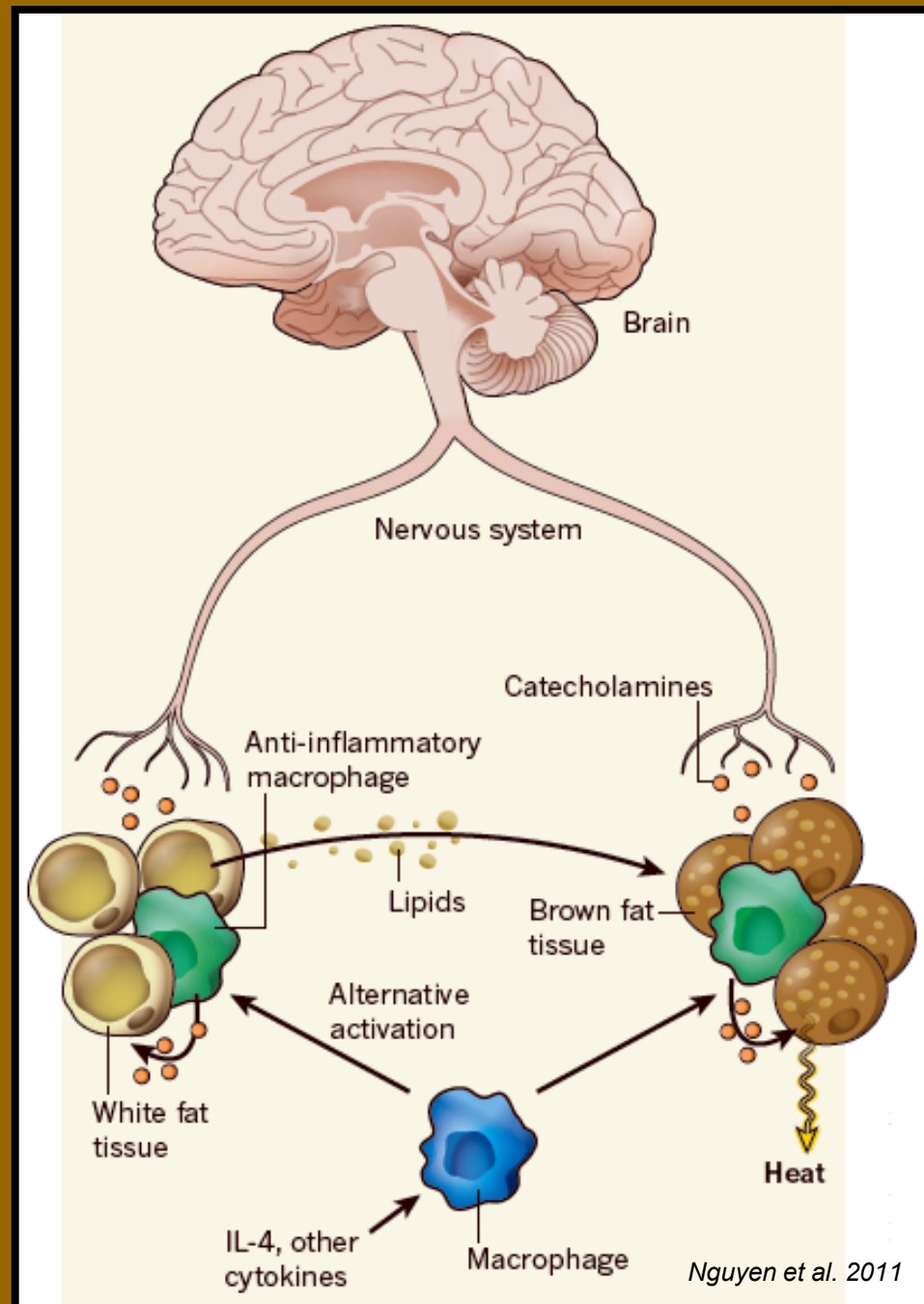
Regulace netřesové termogeneze v BAT

INDUKTOR

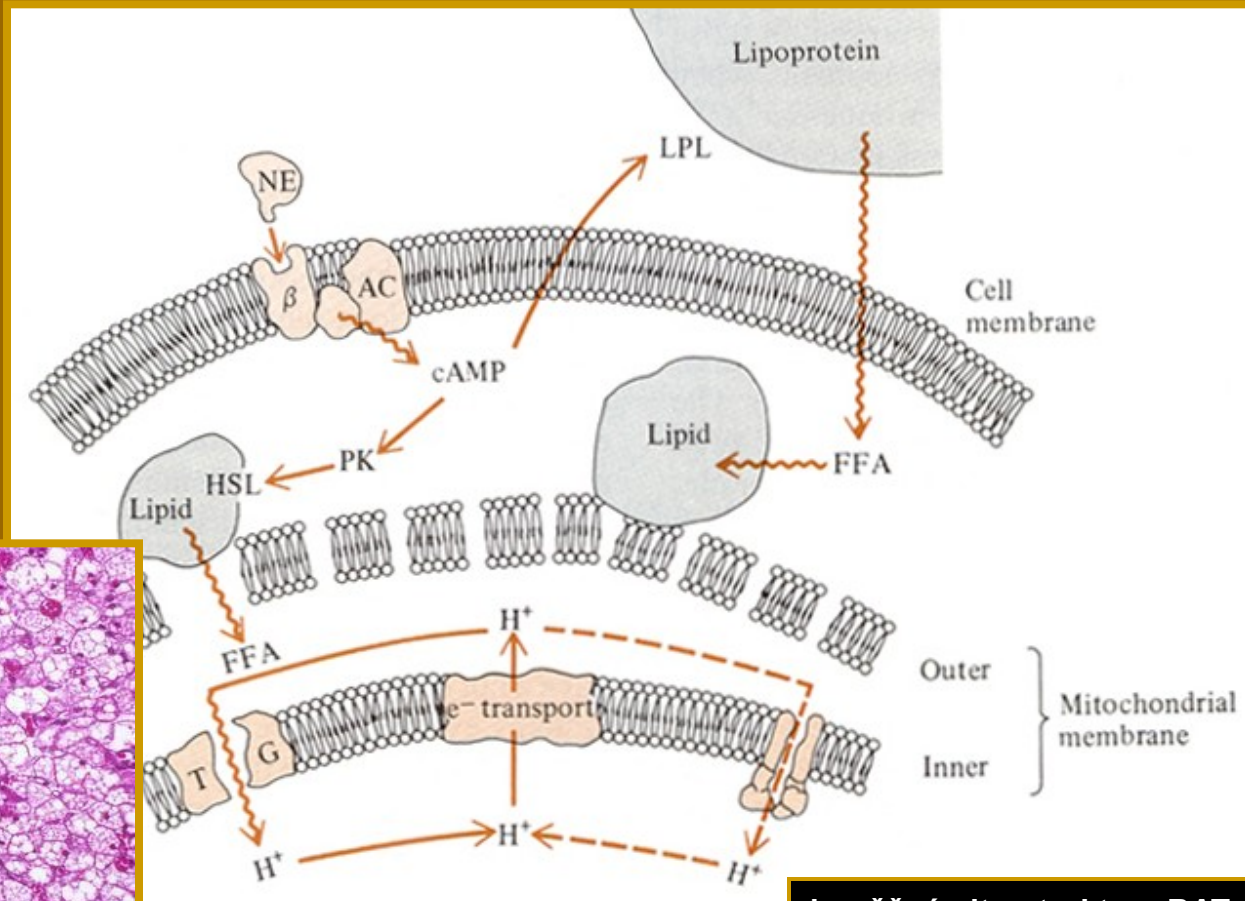
katecholaminy / noradrenalin / norepinefrin
(stresové mediátory)

ZDROJE induktoru

- nervová zakončení sympatiku
- dřeň nadledvin
- makrofágy v tukové tkáni
(induktor – IL4 a další cytokiny)



Struktura a mechanismus tepelné produkce hnědou tukovou tkání



hnědá tuková tkáň



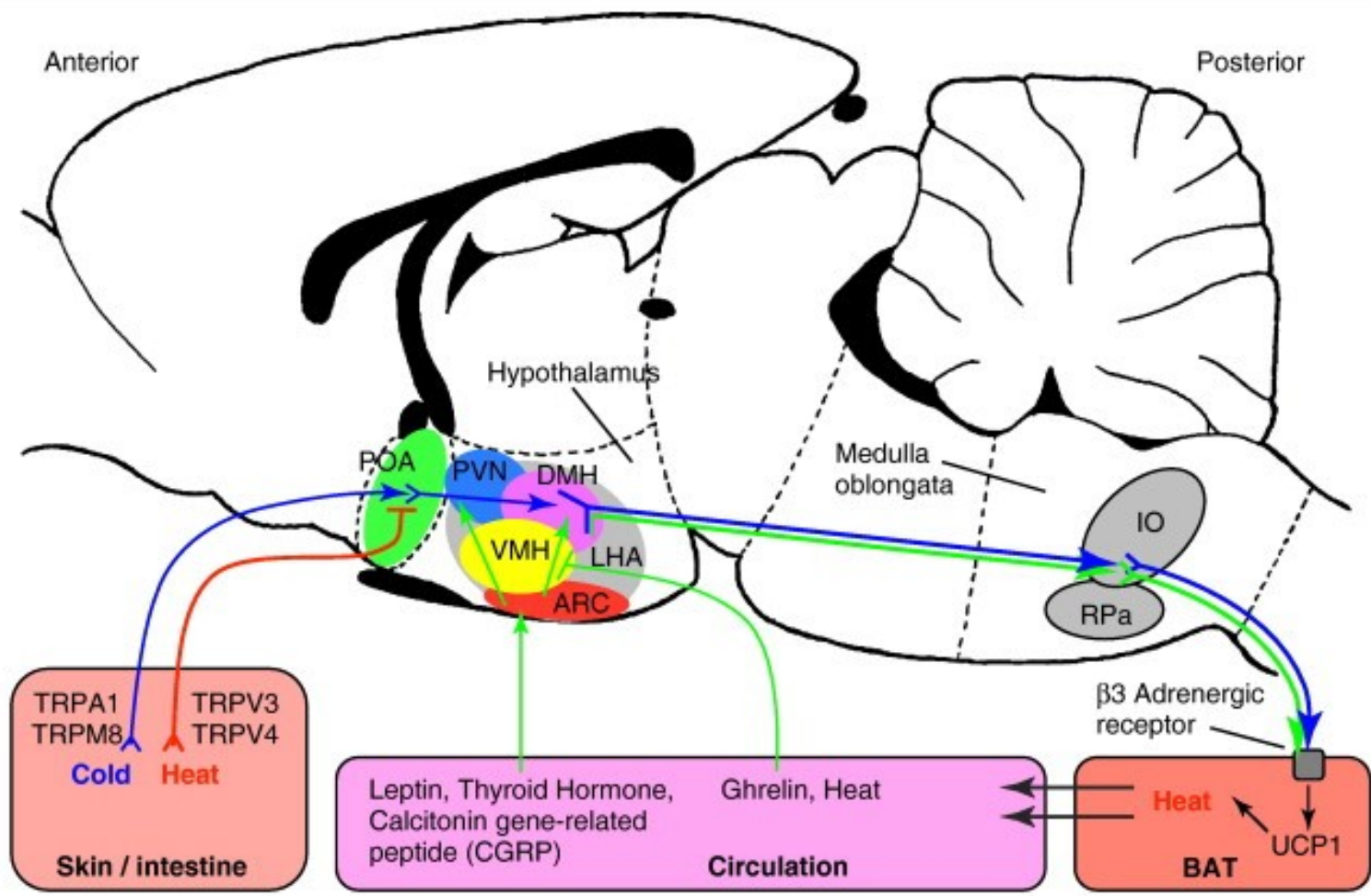
normální tuková tkáň

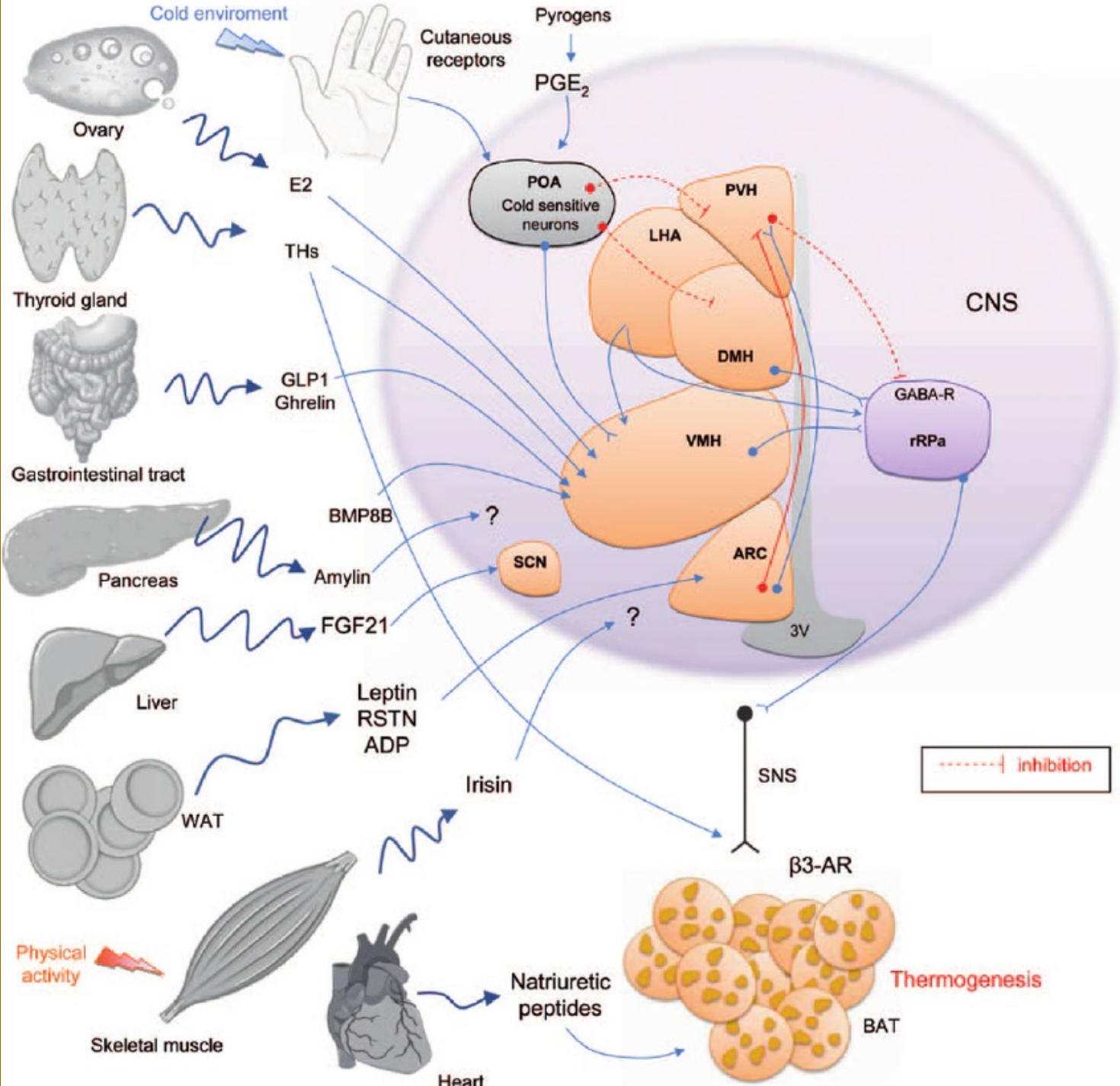


buněčná ultrastruktura BAT



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







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 na 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)



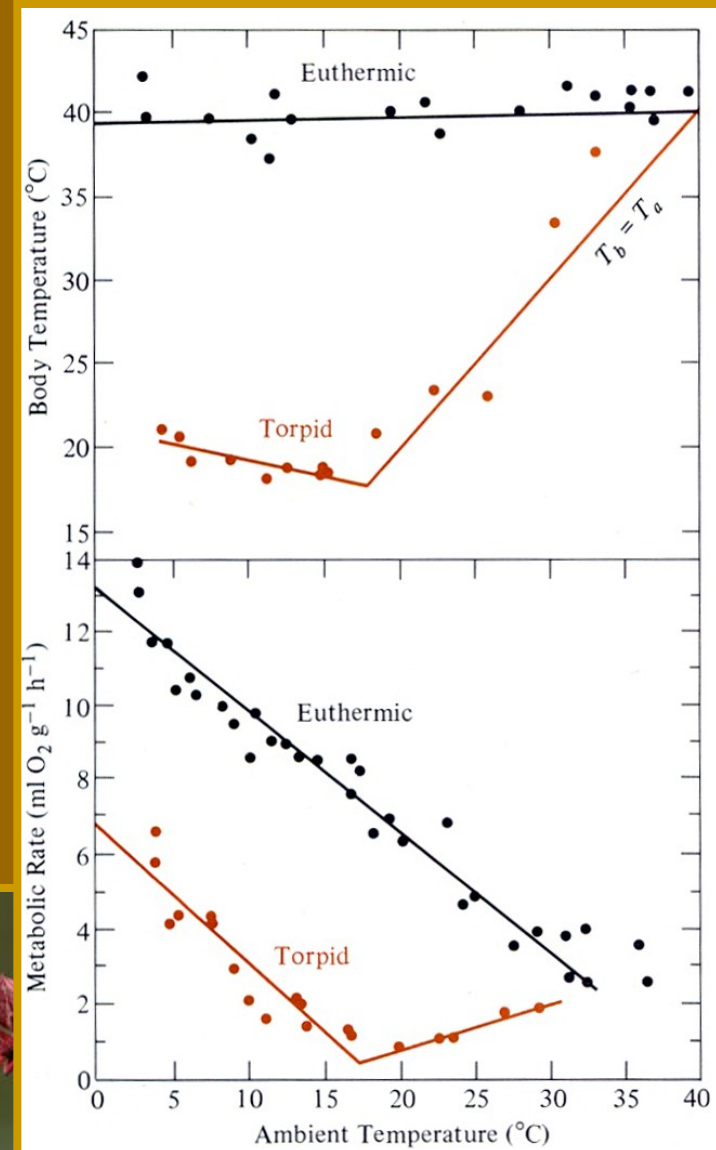
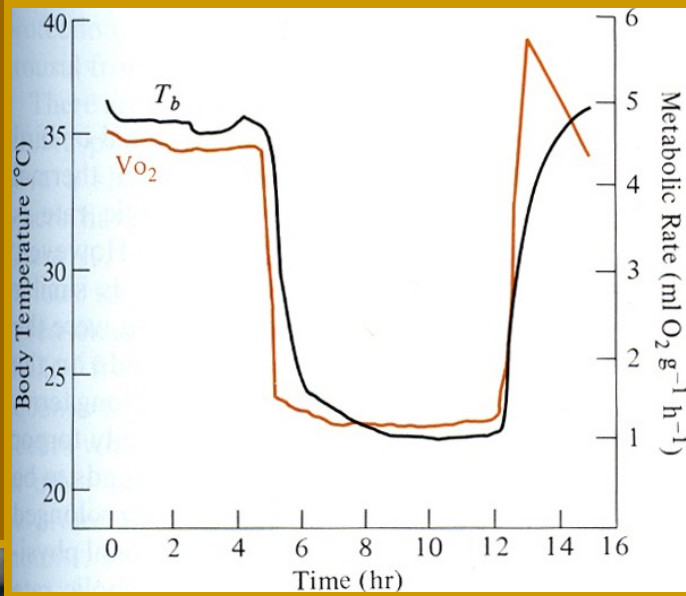
Hibernují medvědi, mnozí hlodavci, netopýři, někteří hmyzožravci (ježek), lelkové, kolibříci, rorýsi.



foto Jirí Bohdal

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

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

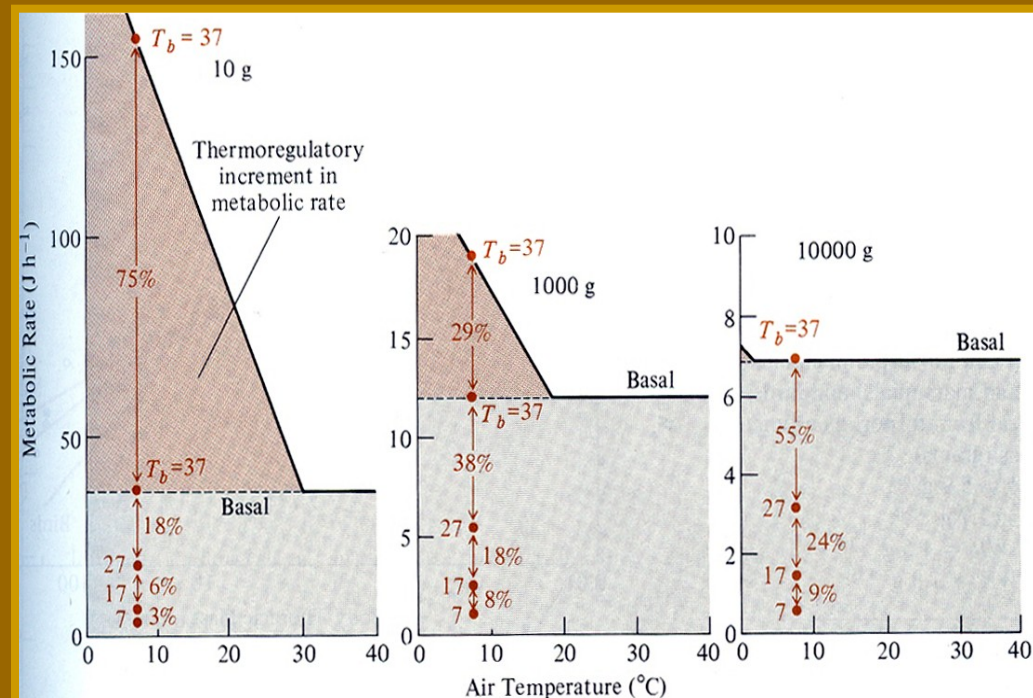


Čas potřebný pro nástup a probuzení ze strnulosti u různě velkých druhů
(přepočítáno na teplotu prostředí 15°C a změnu tělní teploty z 37 -> 17°C)

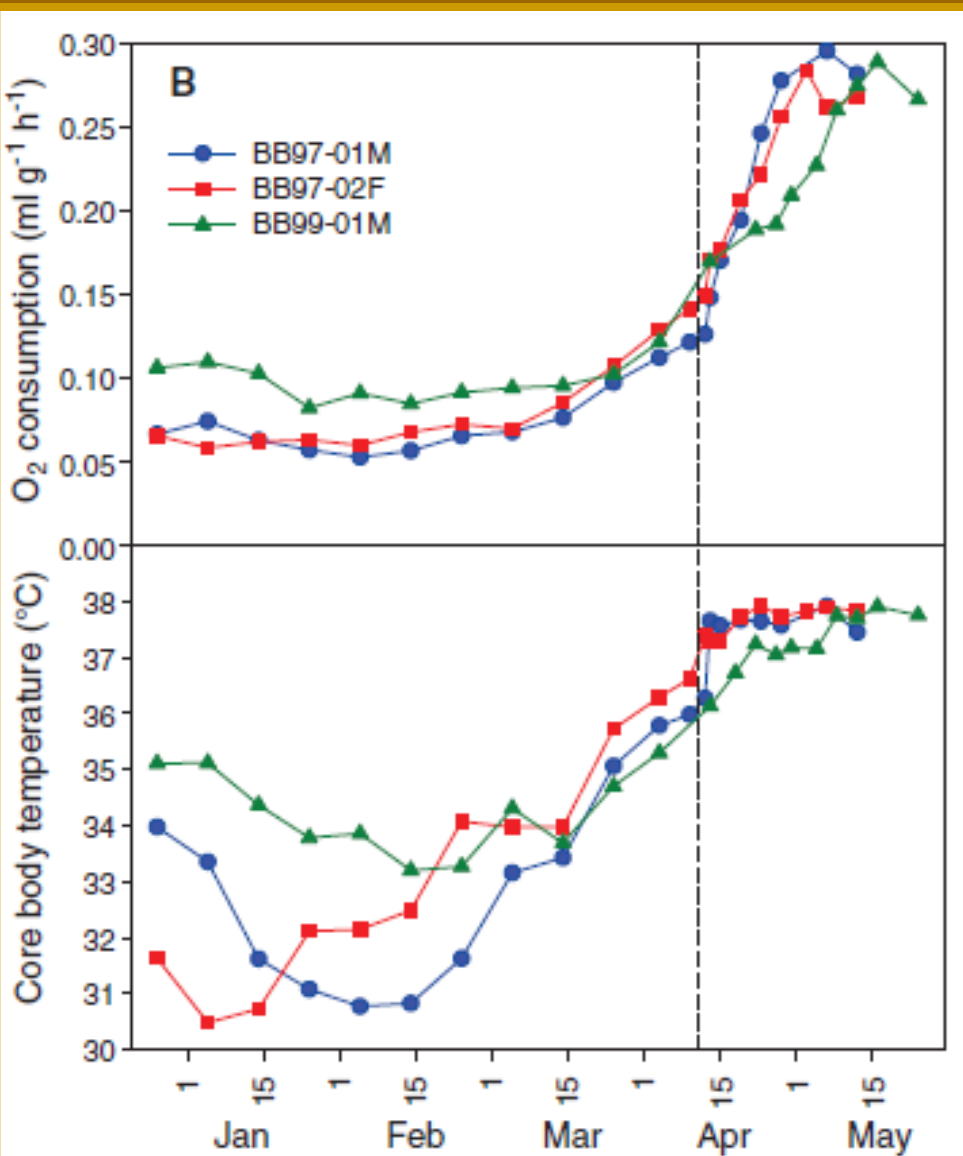
	hmotnost (g)	nástup (min)	probuzení (min)
rejsek	2	35	13
kolibřík	4	59	17
possum	10	80	24
lelek1	40	224	41
lelek2	86	350	55
kondor*	230	39h	3,2h
ježura	3500	27h	3,8h
svišť	4000	29h	4,0h
jezevec*	9000	45h	5,4h
medvěd*	80000	138h	12,3h

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

Odhadovaná intenzita metabolismu v závislosti na teplotě pro různě velké jedince v klidu.



Hibernace medvedů (Baribal - *Ursus americanus*)

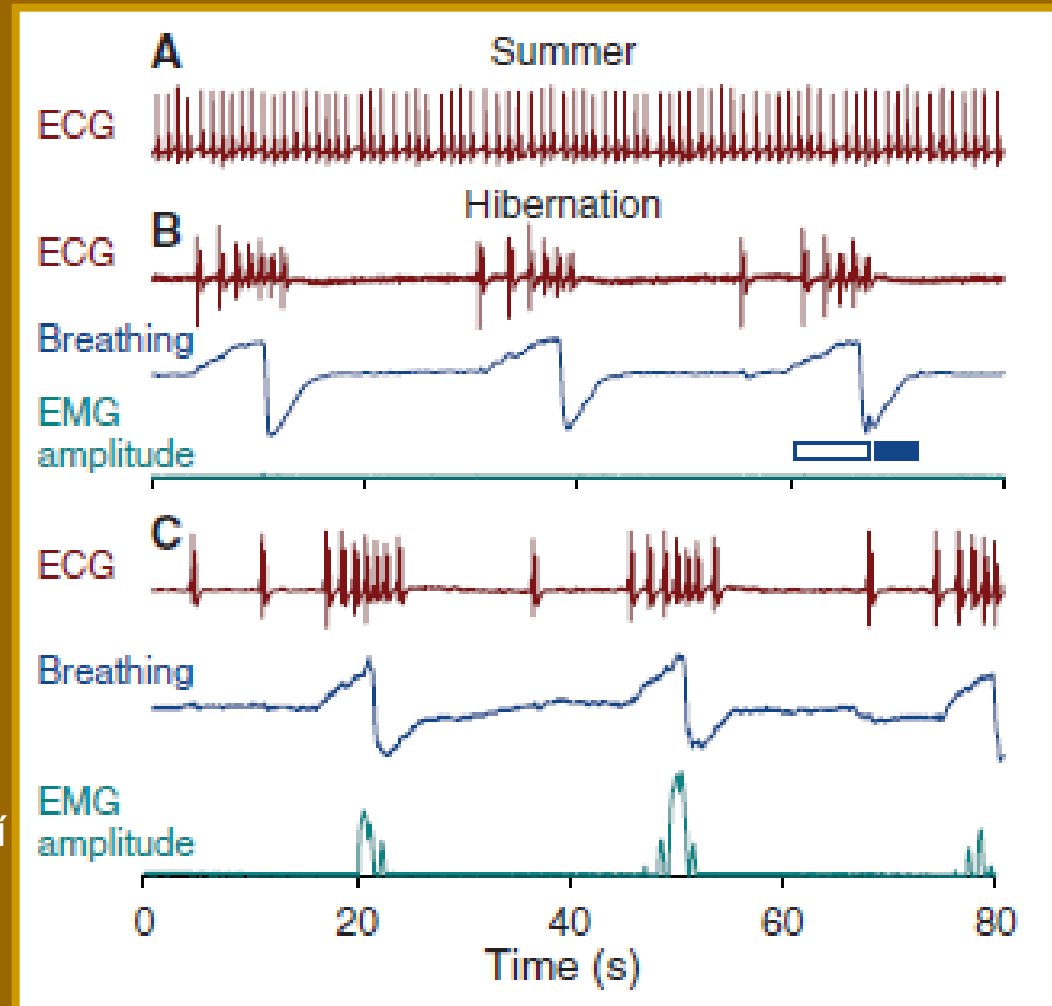


Porovnání změn metabolismu a tělesné teploty u 3 nepregnantních v průběhu hibernace a probouzení

- Průměrná T_b 32,2°C
- Minimální hodnota metabolismu 0,069 ml/(g.h) (25% bazálního metabolismu)

Svislá čárkovaná čára označuje průměrnou dobu probouzení, medvědi v tomto období začínají přijímat potravu a vrací se k původním hodnotám bazálního metabolismu

- **ECG (EKG) a záznam dechu medvědů v průběhu léta a při hibernaci**
 - A : ECG medvěda v létě
 - B : hibernující medvěd samec
 - C : hibernující samice – svalový třes na konci inspirace

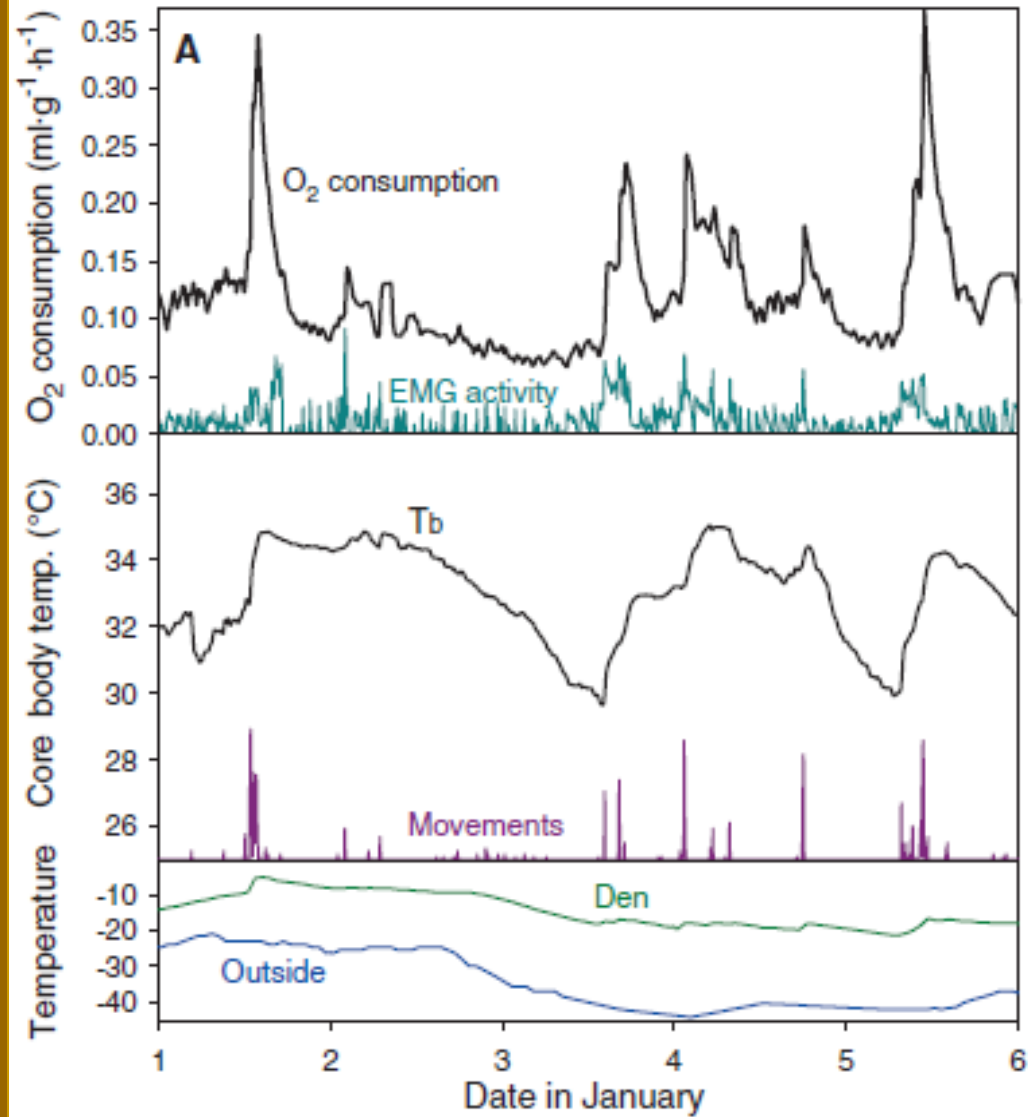


- Srdeční tep je průměrně snížen z 55 tepů/min. na 14,4 tepů/min.
- Hibernující medvěd střídá intervaly srdeční aktivity a dýchání s intervaly klidovými

Spotřeba kyslíku v průběhu hibernace

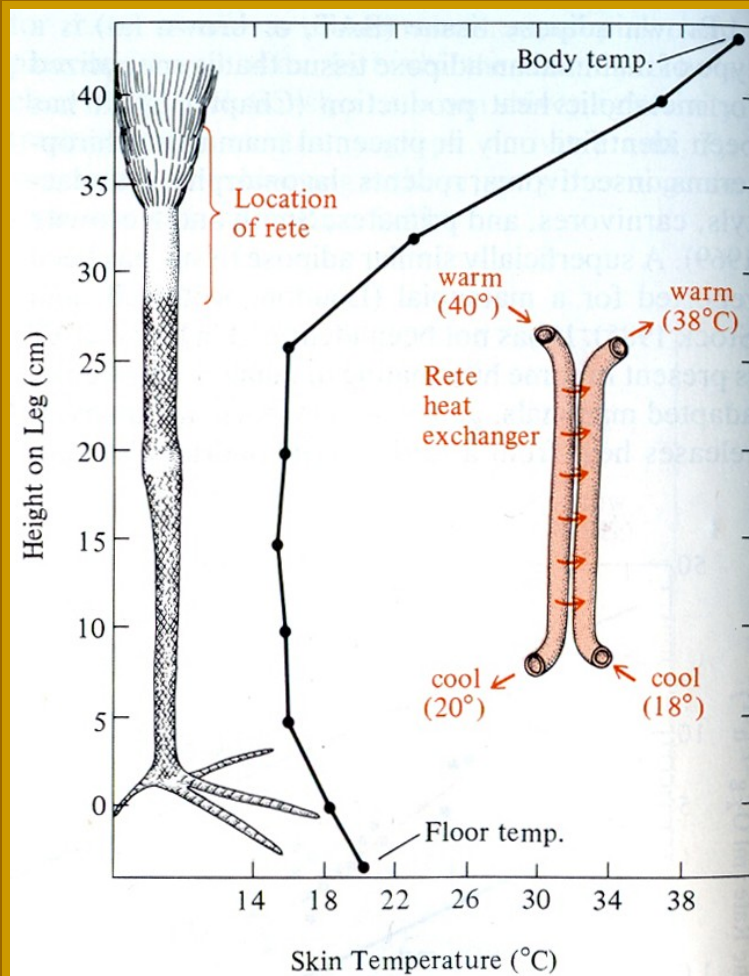
Měření tělesné teploty a úrovně metabolismu

Tb klesá pokud je metabolismus a třes minimální, vzrůstá během intenzivního třesu a zvýšeného metabolismu



Heterotermie (úspora tepelných ztrát) :

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

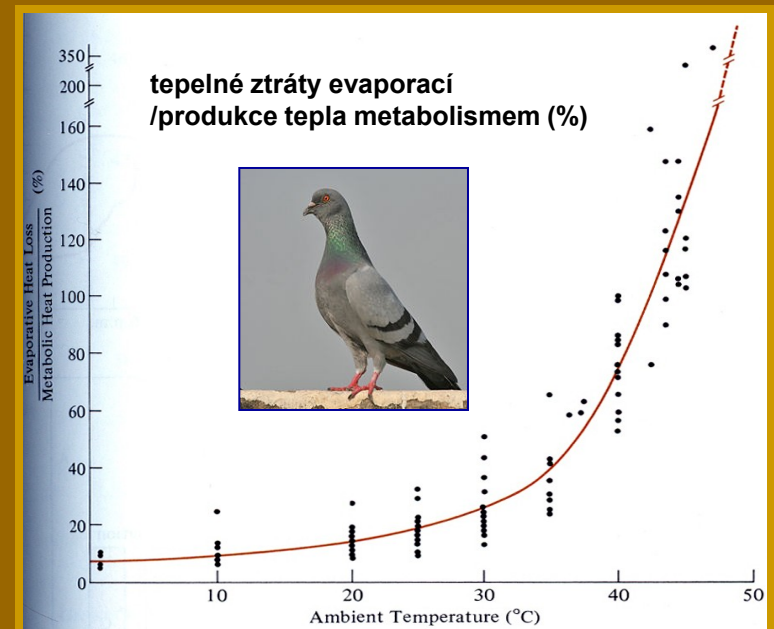


Adaptace na teplo II

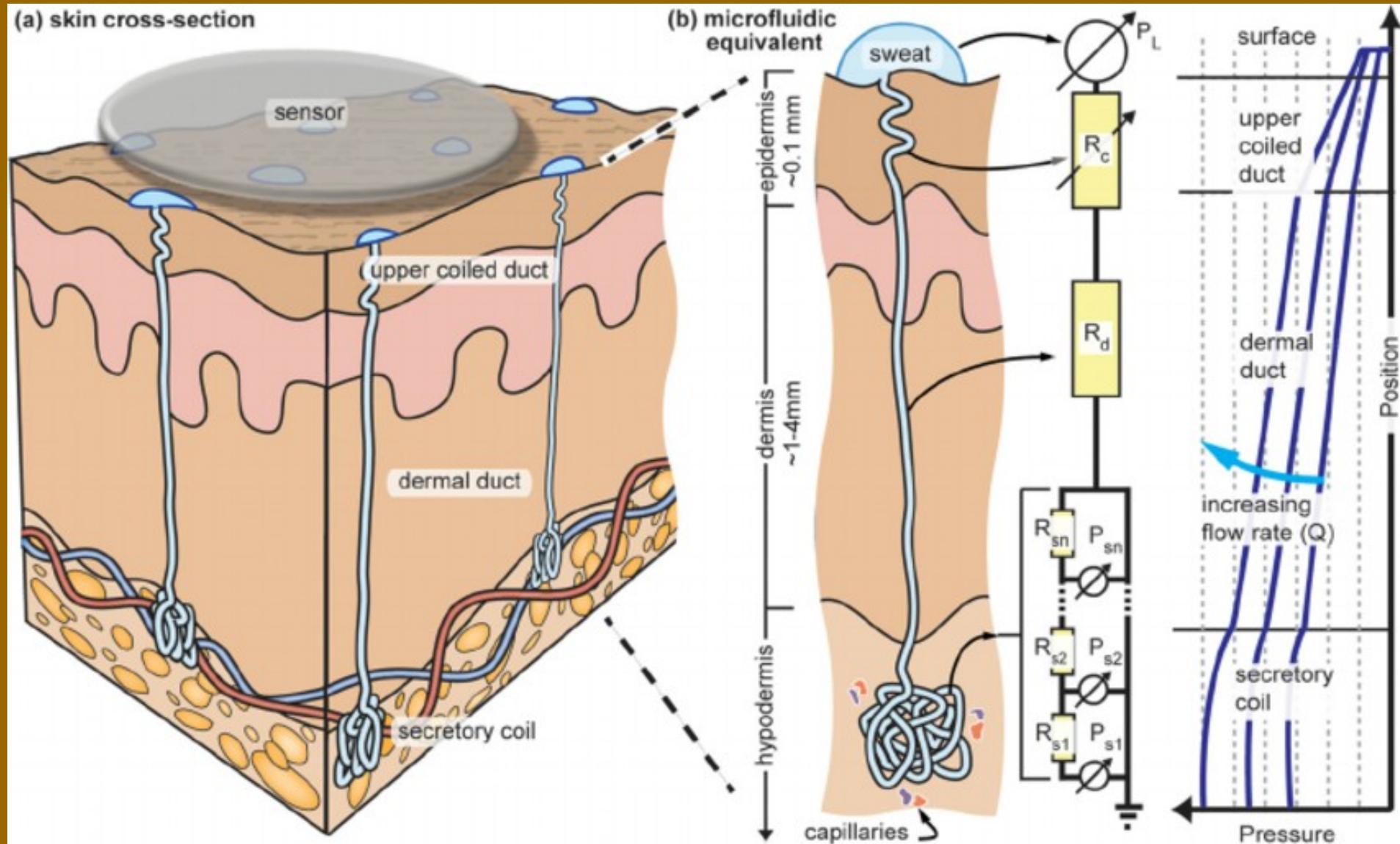
1. Základním mechanismem je ochlazování odparem / evaporací vody

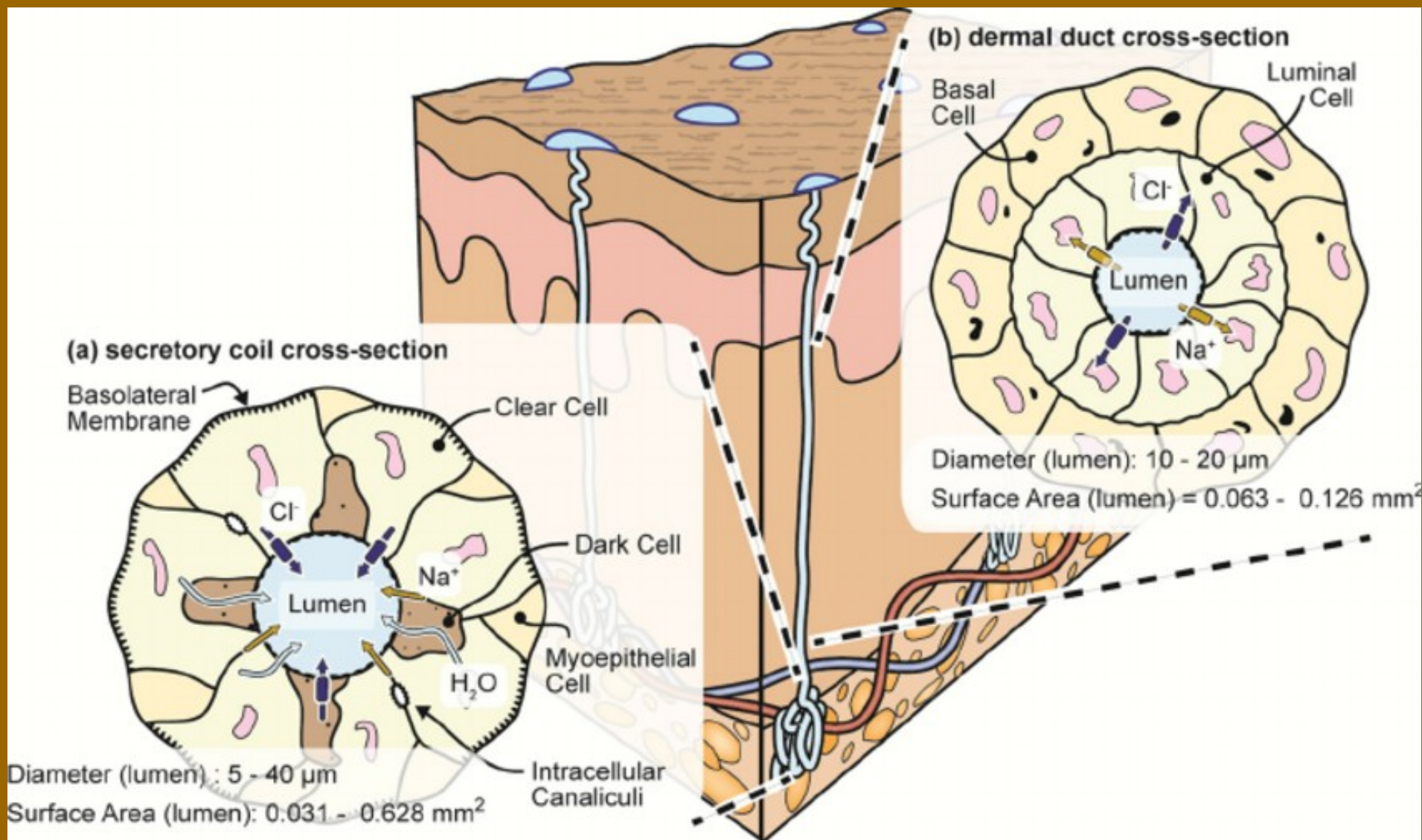
- samotný odpar vody přes kůži – málo účinné, vrstvy keratinu jsou málo propustné
- pocení (ne ptáci a hlodavci), u člověka (0,1 – 23 ml / m² minutu)
- někteří ptáci mohou navýšit odpar kůží zvýšením její teploty a podkožního průtoku krve
- respirační evaporace vody (ptáci a savci co nemají možnost pocení)
 - 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)

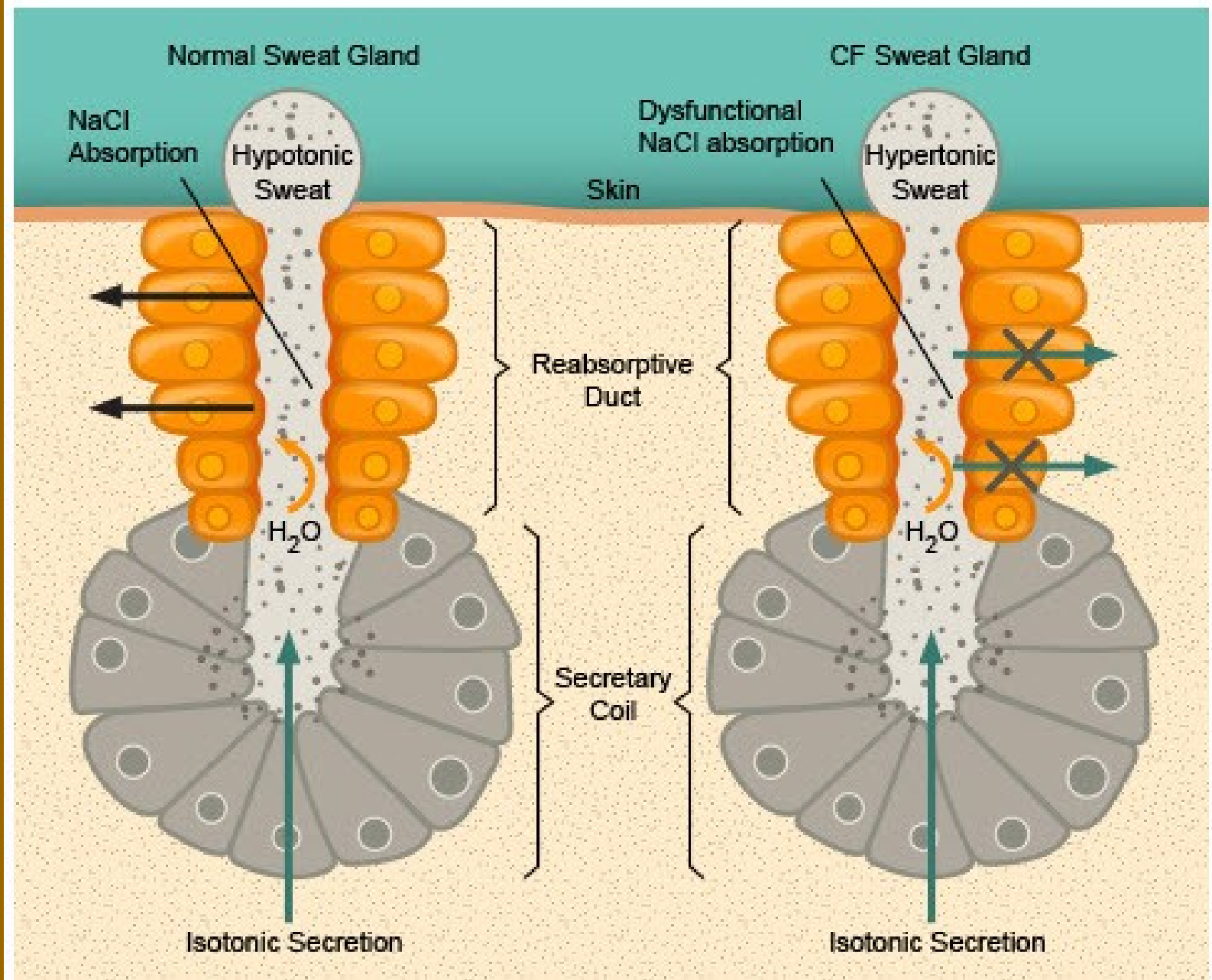
	rozsah respirační frekvence (min ⁻¹)	rezonanční frekvence plic (min ⁻¹)
pes	32-320	317
holub	29-612	564
pštros	4-40	

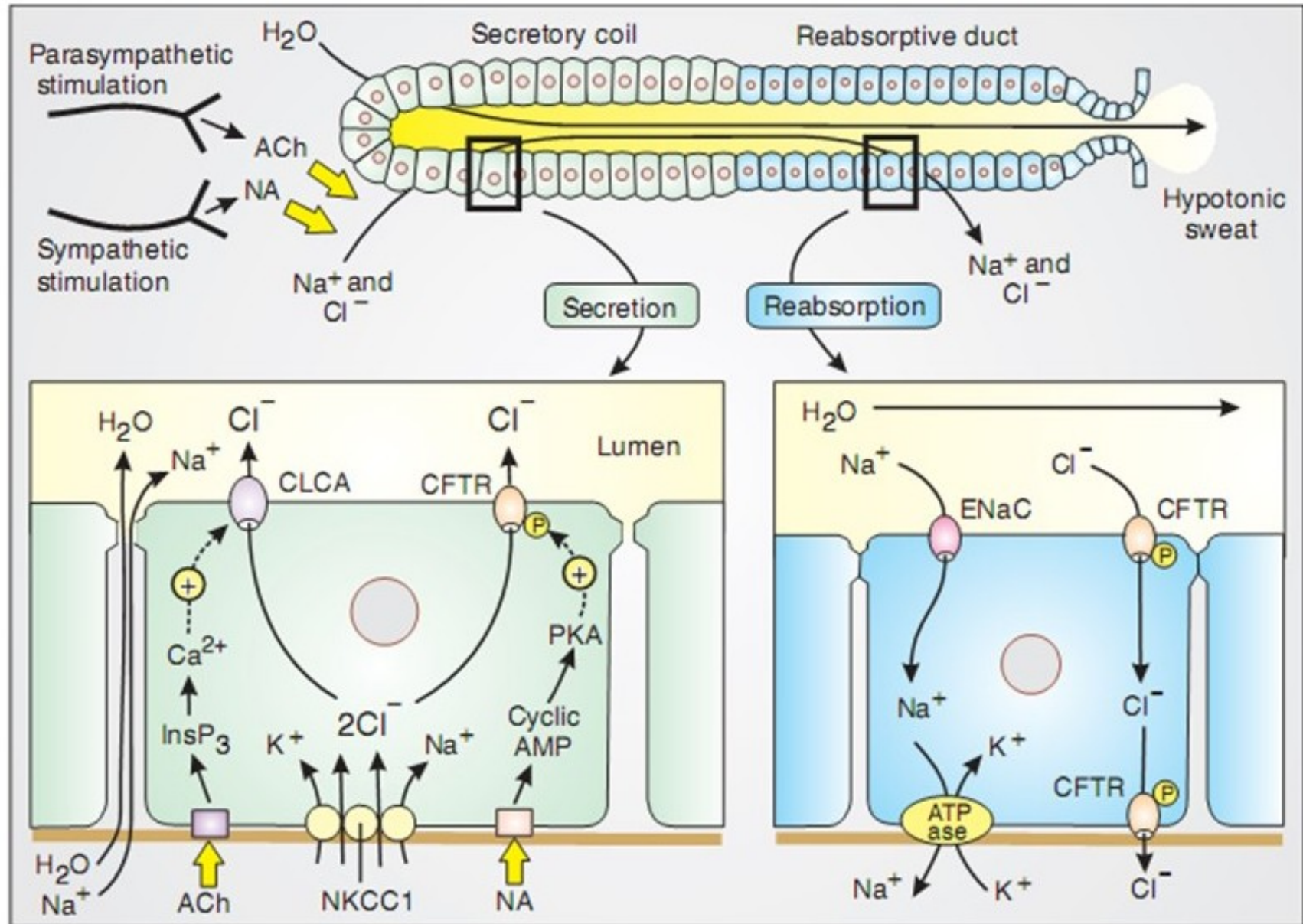


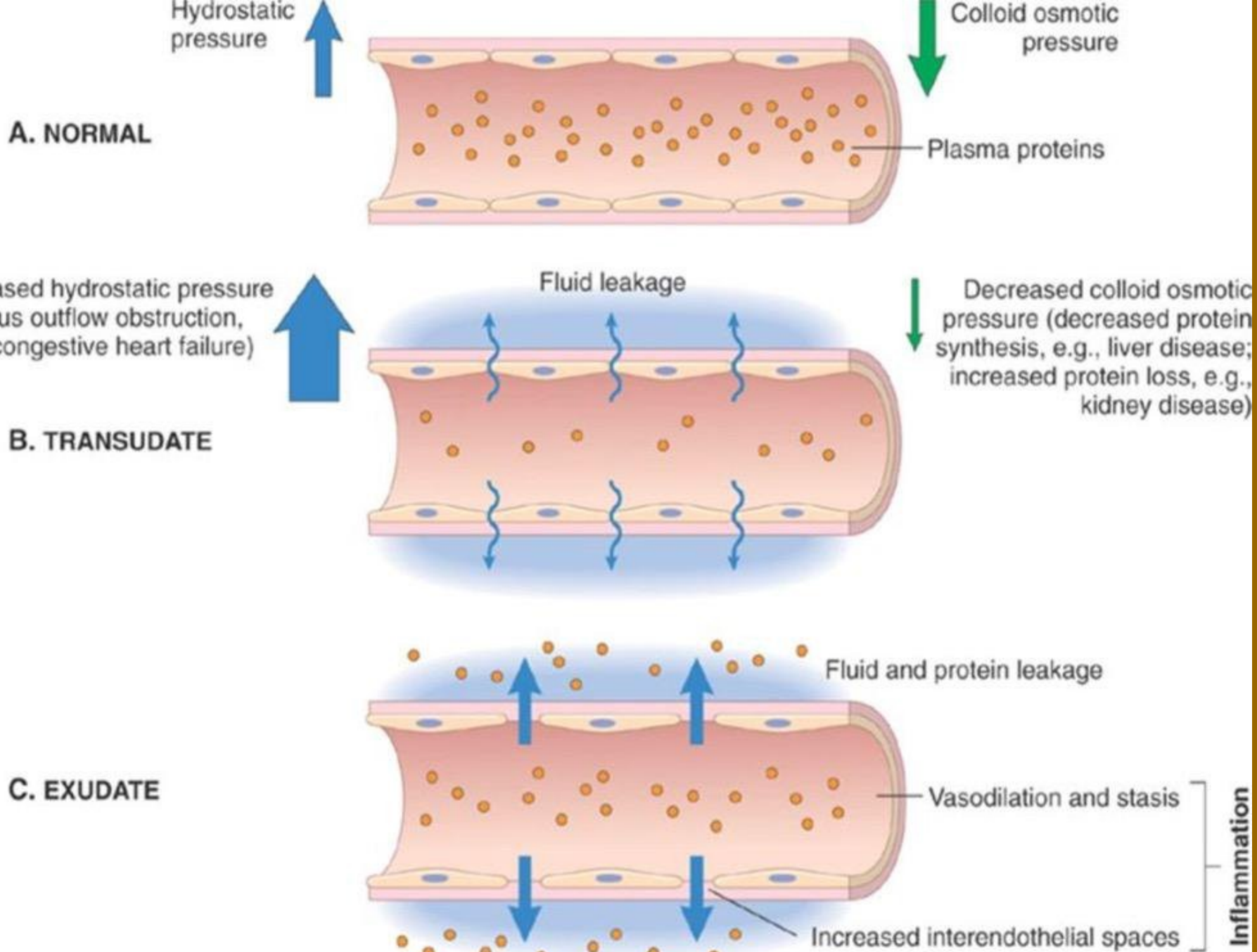
Potní žlázy



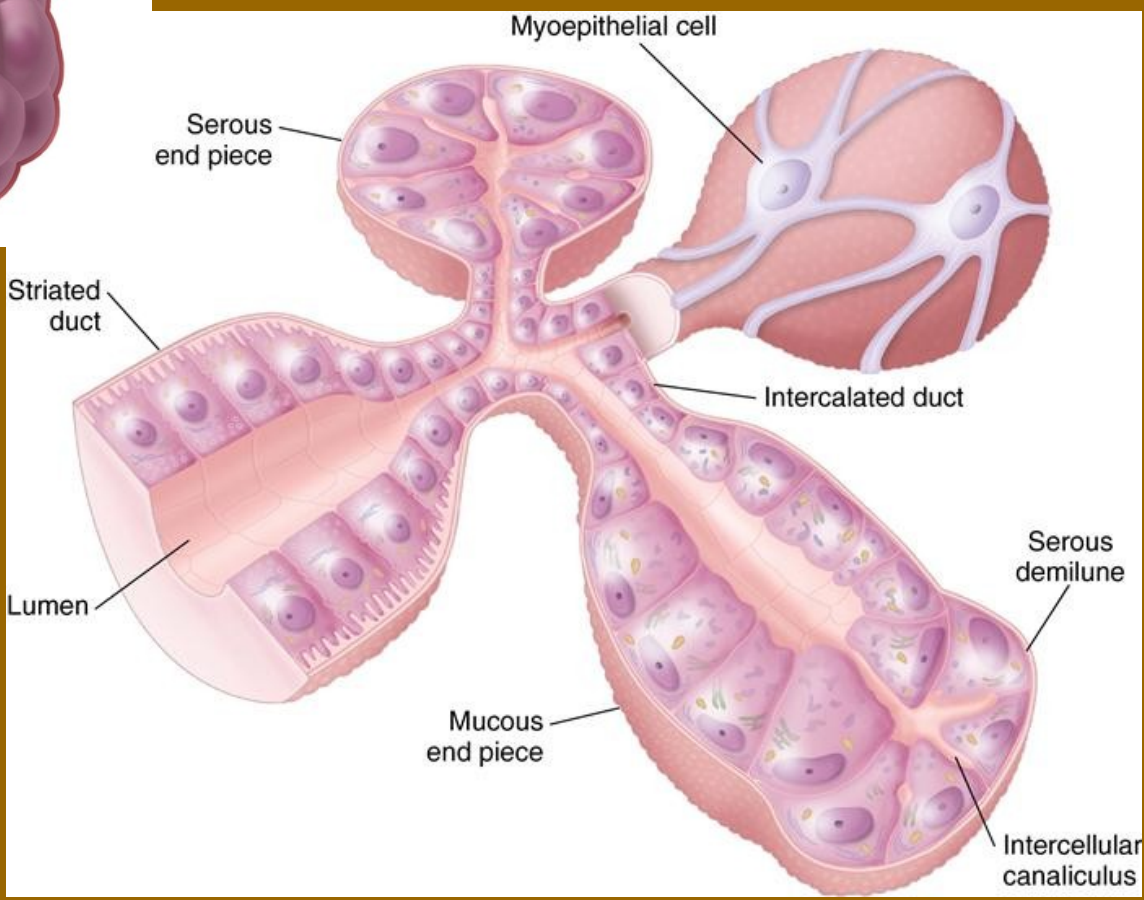
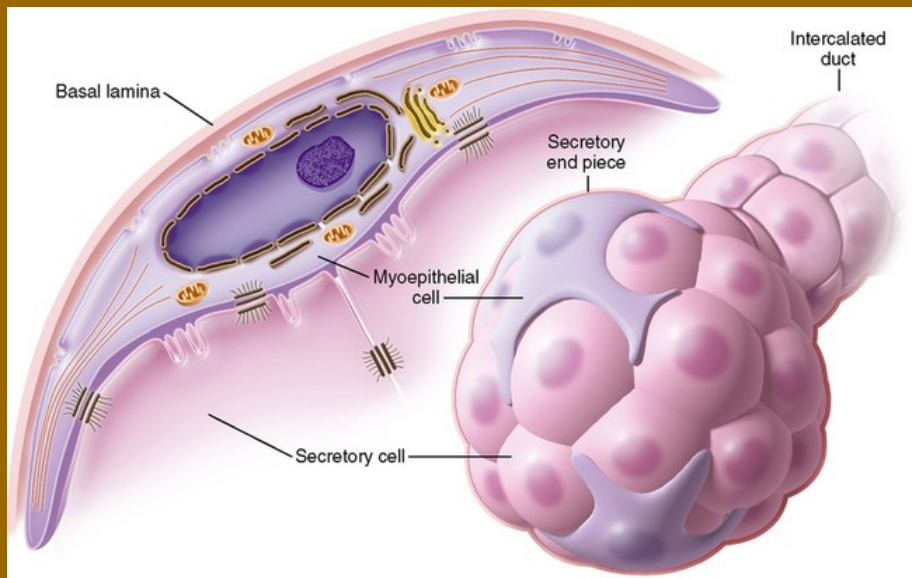






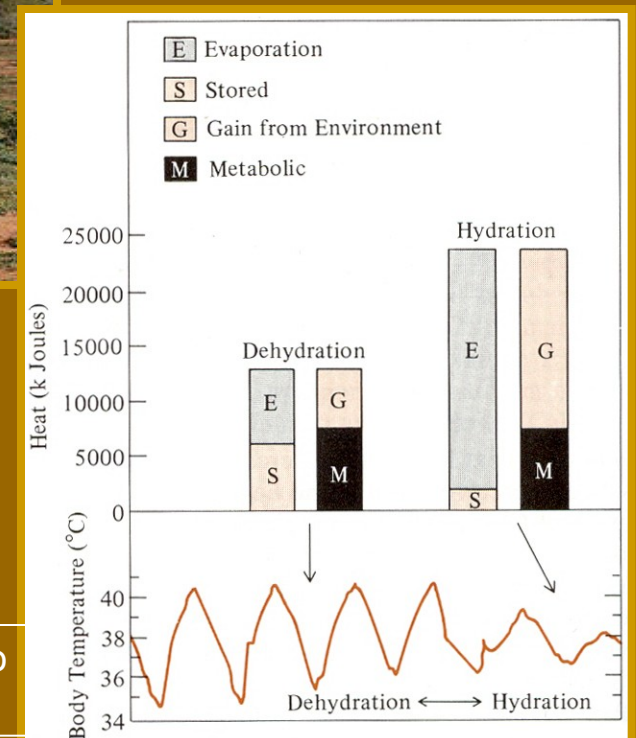
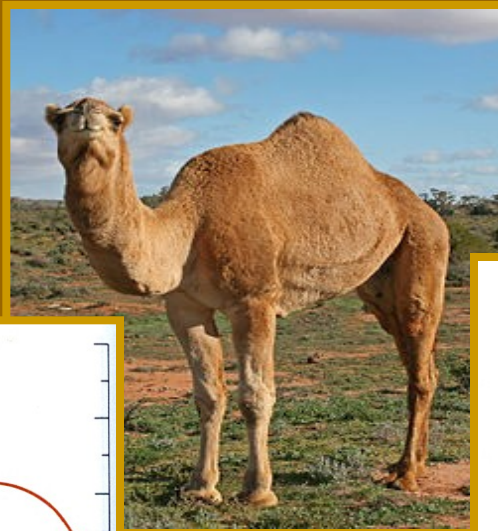
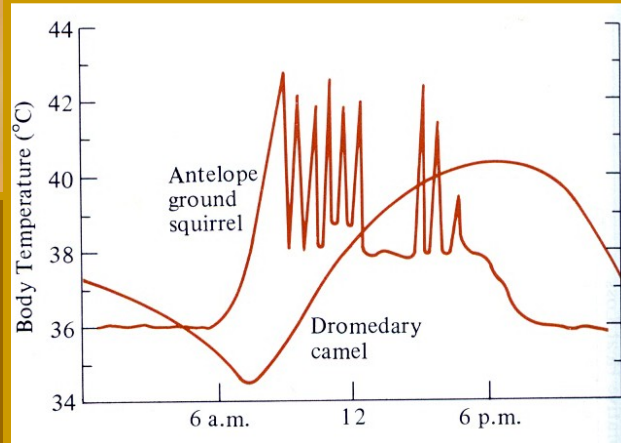
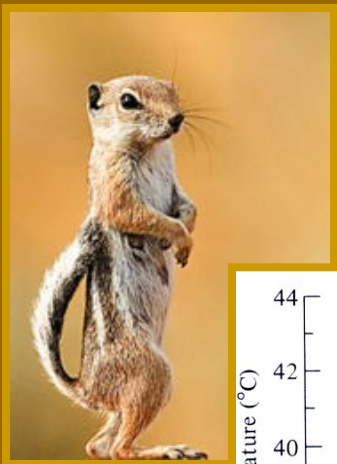


Slinné žlázy



2. Akumulace tepla

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



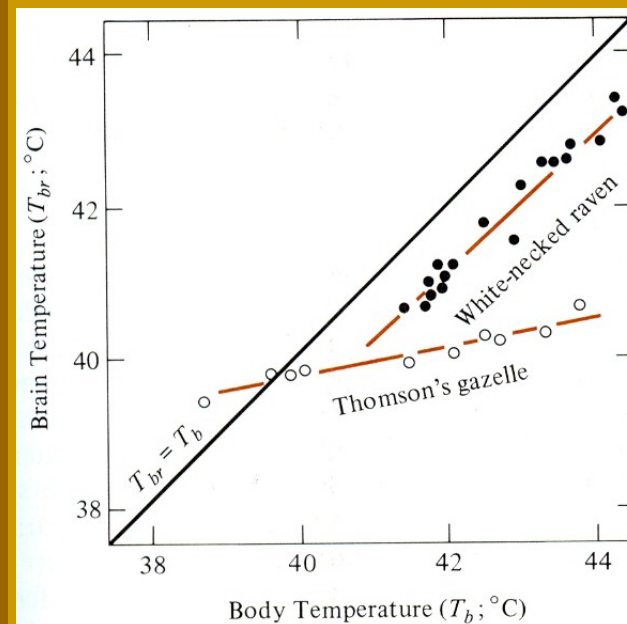
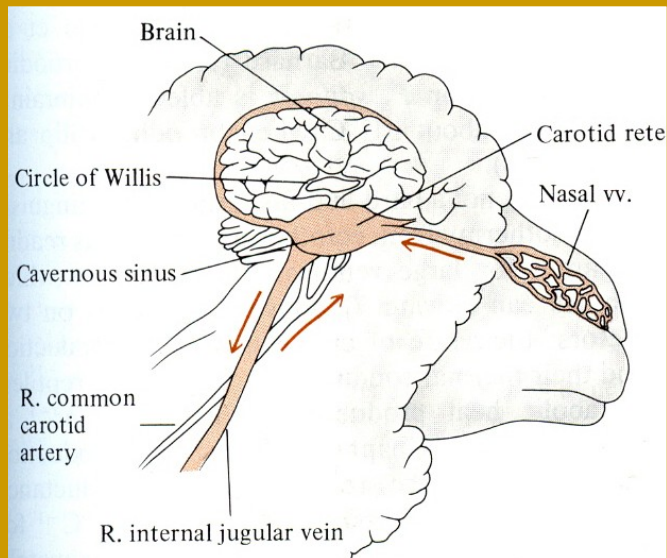
Denní změny v tělní teplotě u napitého a žíznivého velblouda, a jeho hospodaření s teplem

Ochrana mozkové tkáně před přehřátím

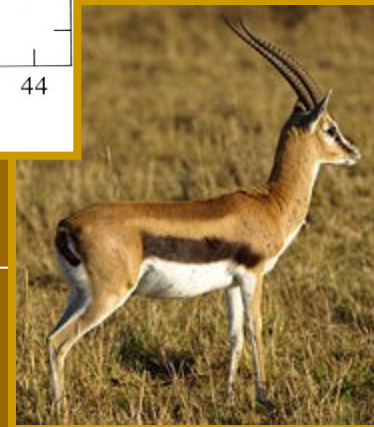
V průběhu akumulace tepla je potřeba chránit proti přehřátí zejména mozek

- adaptovaný krevní oběh mezi nosem a mozkem (síť arterií – *carotid rete*, obepínající větší žilné siny, např. *sinus cavernosus*)
- u člověka zřejmě podobná funkce u cév obličeje (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



Poznámky k endotermii

Teplo ~ (práce - W)

$$Q = m \cdot c \cdot \Delta T$$

Q (teplo) – joule

m (hmotnost systému) – g

c (měrná tepelná kapacita systému)

ΔT – rozdíl počáteční a koncové teploty $\Delta T = T_2 - T_1$

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

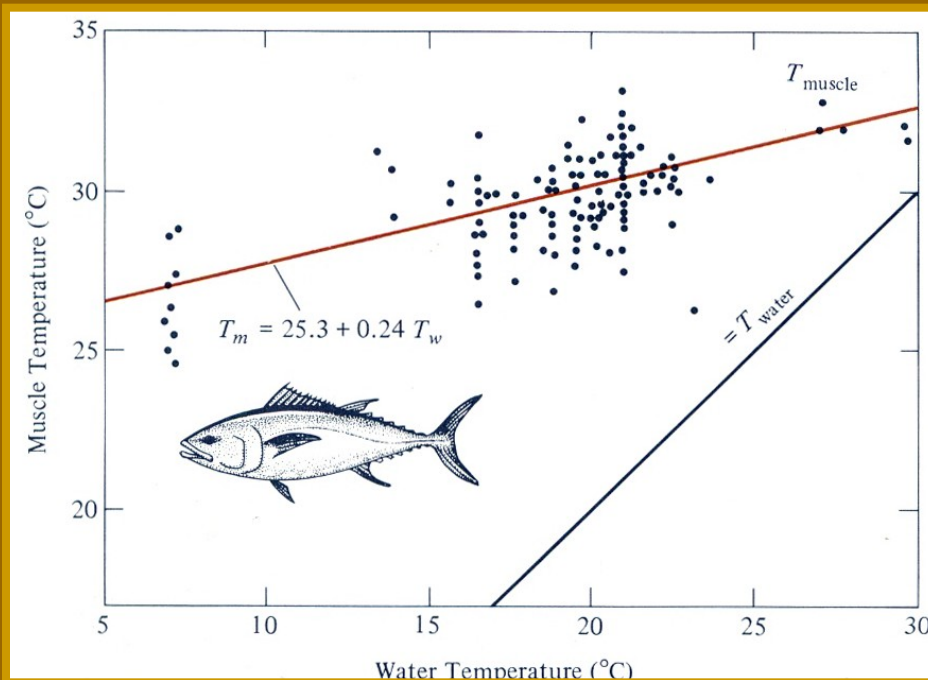
Srovnání rozdílů v teplotě těla a okolí u různě velkých plazů

	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)



Endotermie u ryb

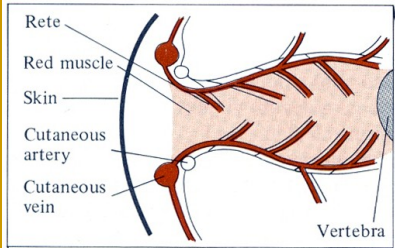
- Velké, aktivní ryby a paryby (tuňáci, mečouni a žraloci) mají díky metabolické produkci teplotu některých tkání (svaly, srdce, játra, mozek, oči) vyšší než okolní vody, svaly až o 10 °C
- jejich teplota však není přísně regulována, teplo je špíše tedy jen odpadní v důsledku intenzivní svalové činnosti
 - velké druhy používají k chlazení podkožní arterio-venézní 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



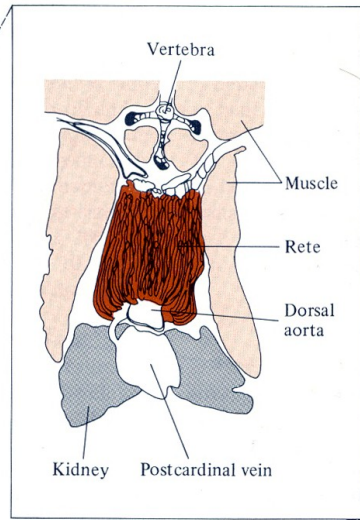
Poměr mezi teplotou svaloviny a okolní vody u tuňáka obecného



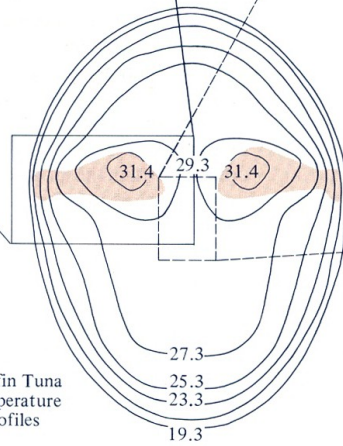
Bigeye Tuna Cutaneous Rete



Skipjack Tuna Central Rete

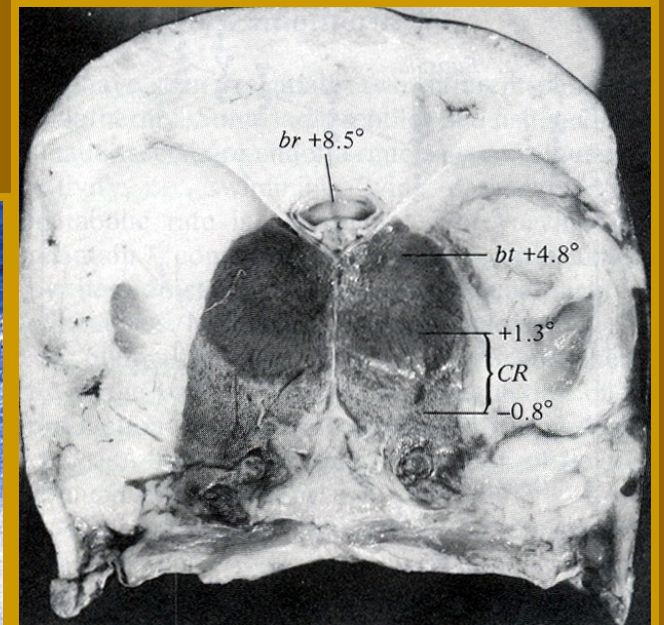


Bluefin Tuna Temperature Profiles



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



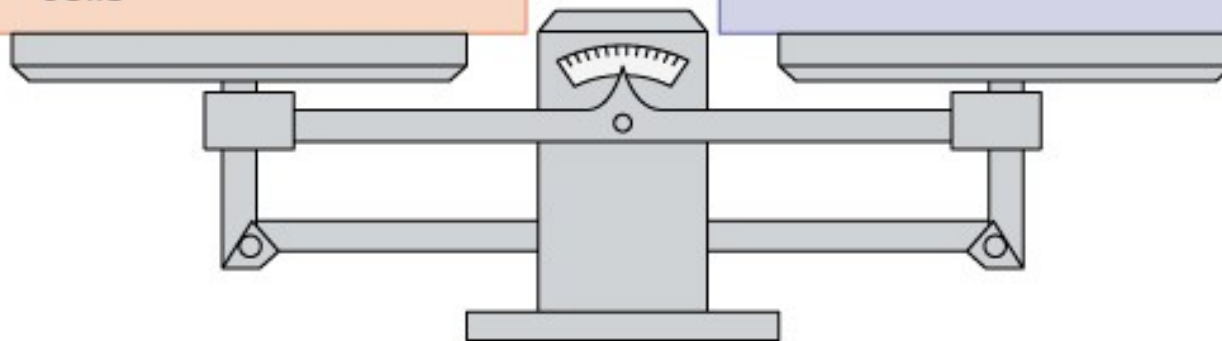
Termoregulace - shrnutí

Heat production

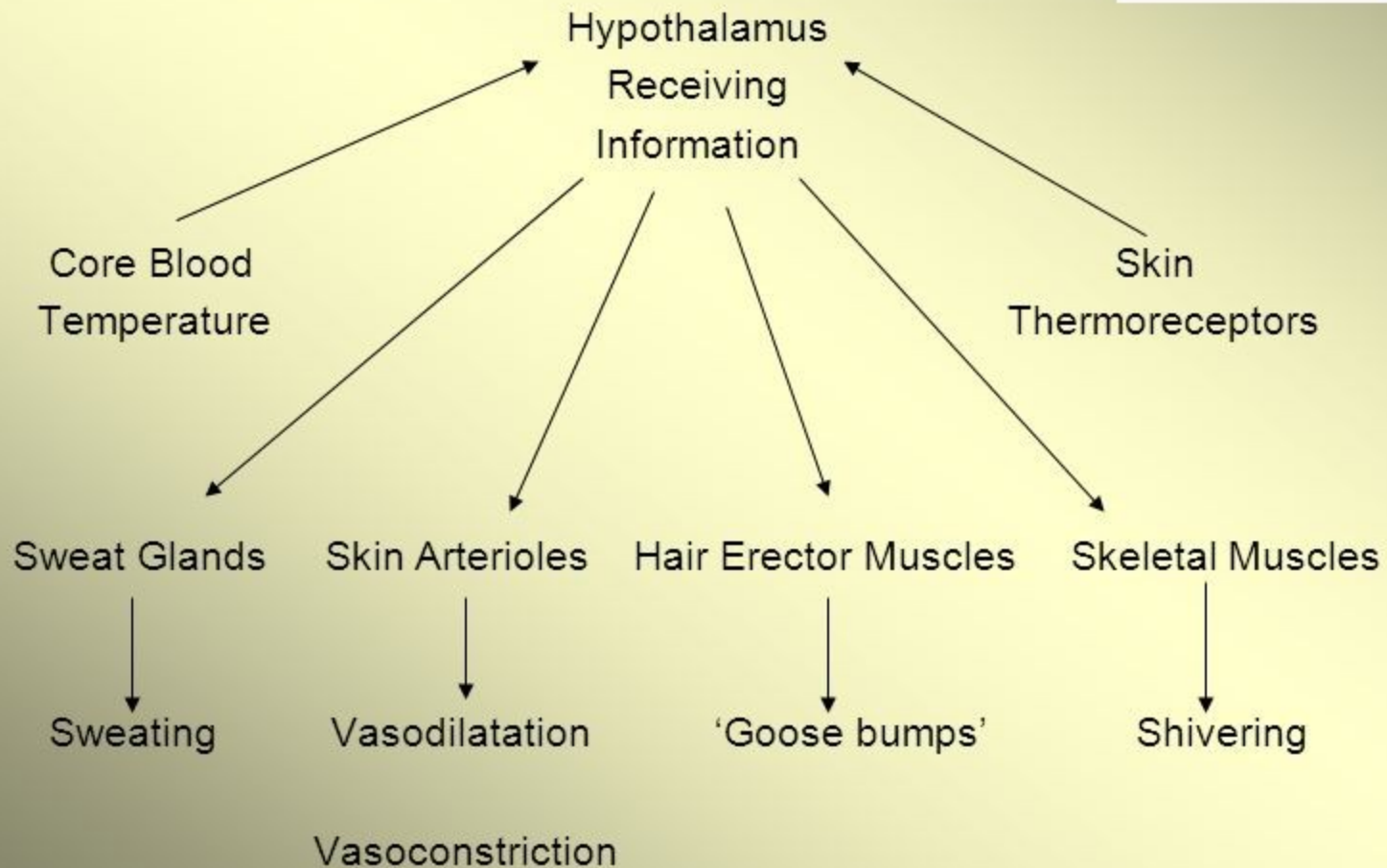
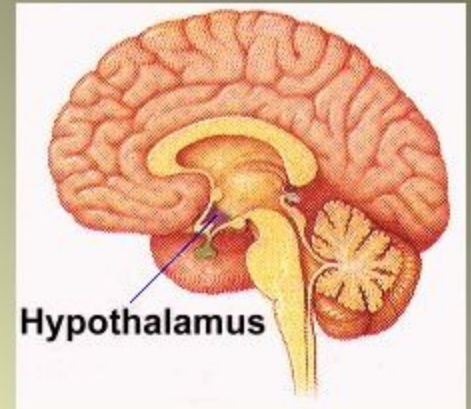
- Basal metabolism
- Muscular activity (shivering)
- Thyroxine and epinephrine (stimulating effects on metabolic rate)
- Temperature effect on cells

Heat loss

- Radiation
- Conduction /convection
- Evaporation



Hypothalamus



Peripheries cold

Peripheries hot

Hypothalamus

Capillaries vasoconstrict near skin surface to conserve heat

Capillaries dilate near skin surface to lose heat to the environment

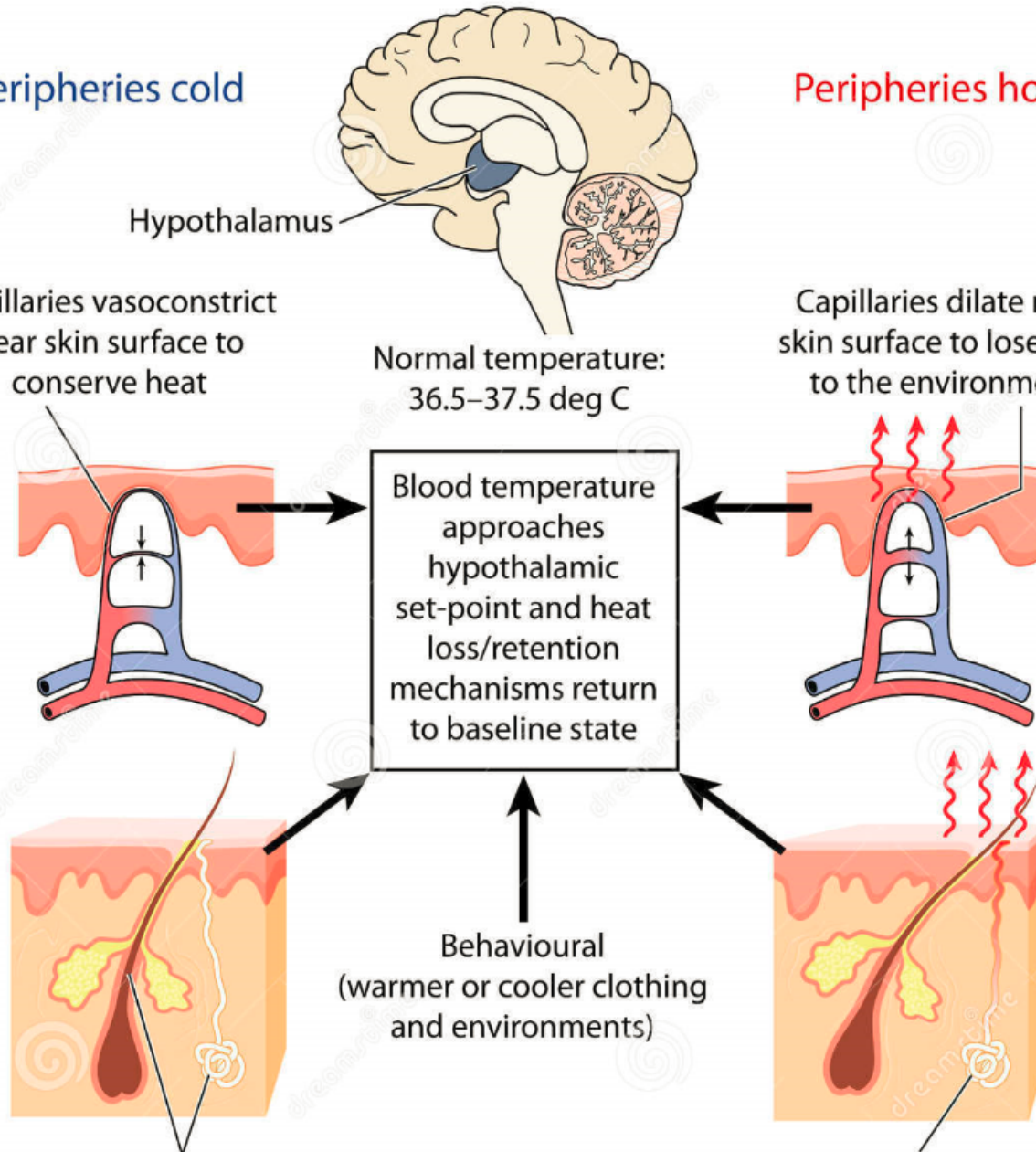
Normal temperature: 36.5–37.5 deg C

Blood temperature approaches hypothalamic set-point and heat loss/retention mechanisms return to baseline state

Behavioural (warmer or cooler clothing and environments)

Sweat secretion ceases and hairs stand up, trapping insulating layer of air

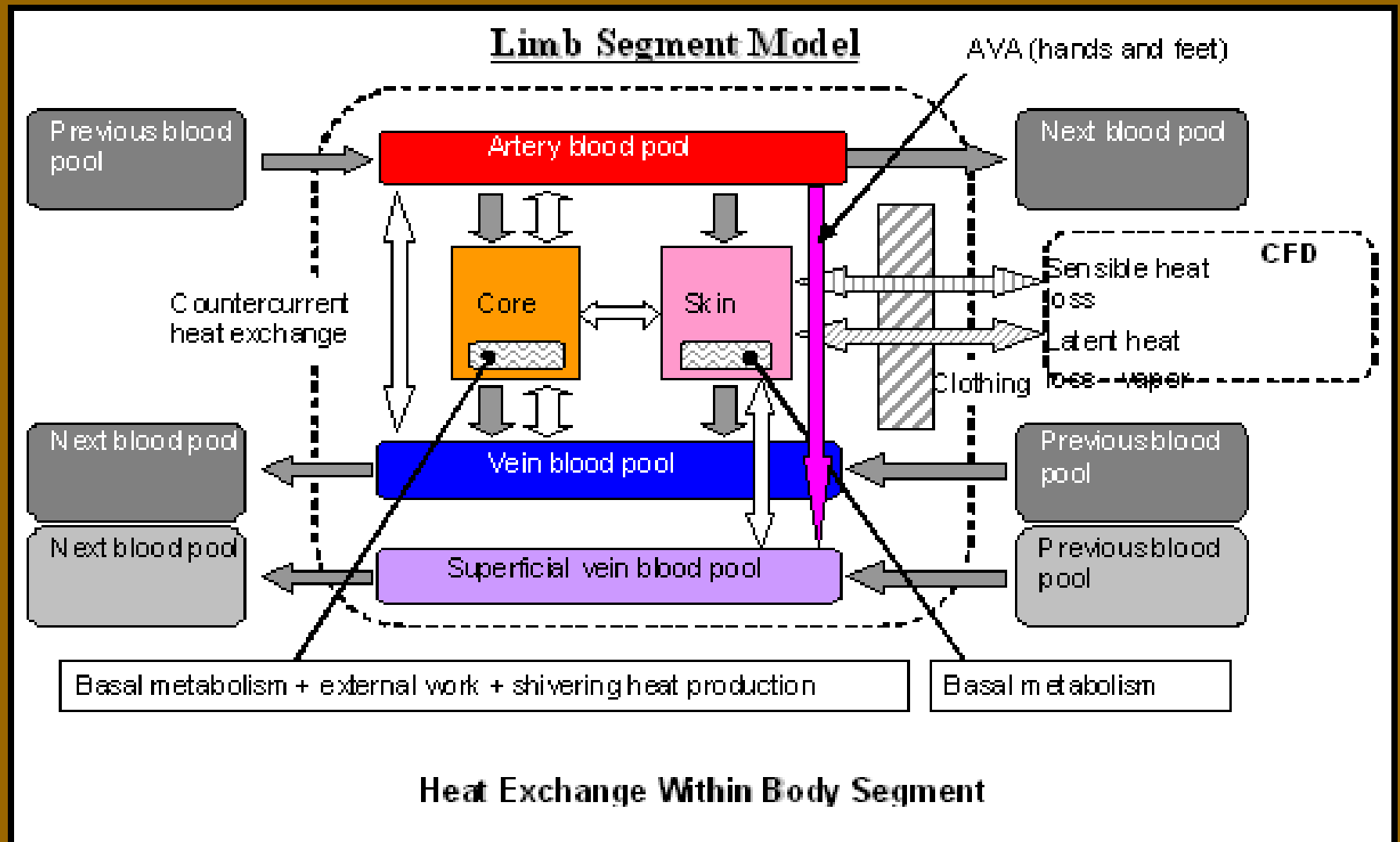
Sweat glands begin to secrete, causing heat loss by evaporation

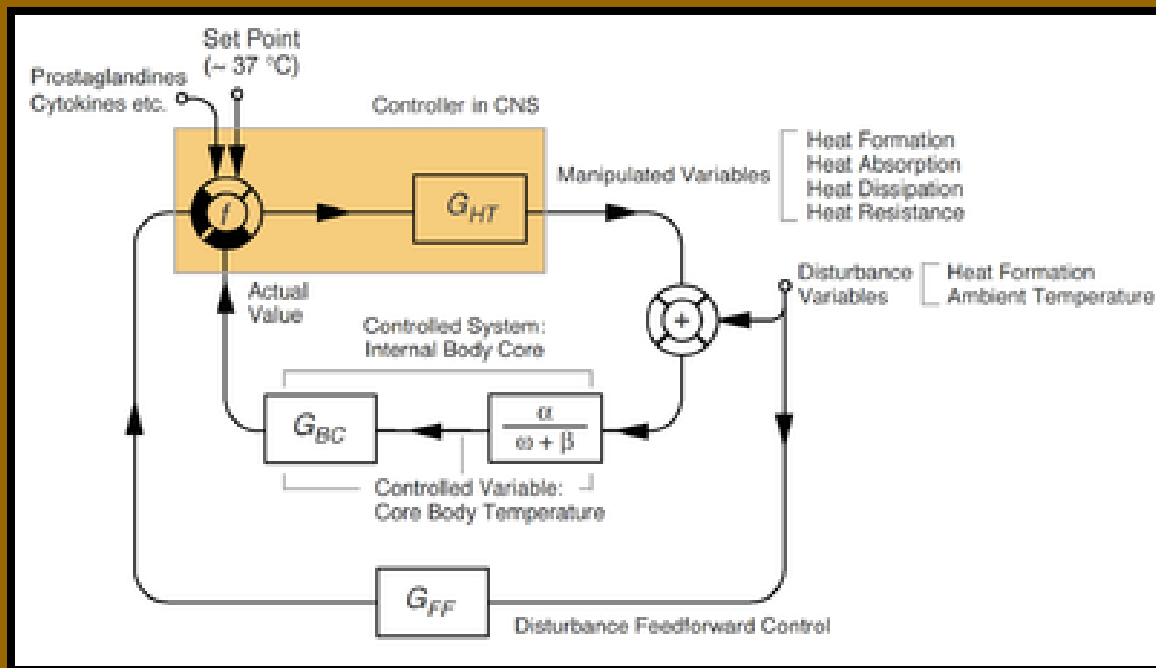


Klíčovým mechanismem pro termoregulaci je oběh a metabolismus tělních tekutin

- evaporace

- vasokonstrikce x vasodilatace v příslušných tkáních





Tepelná produkce člověka

Intenzita produkce tepla v lidském těle závisí na aktivitě (jako u všech živočichů).
 Údaje o produkci tepla na průměrného muže o hmotnosti 75 kg a výšce 175 cm.
 Dalšími biofyzikálními údaji o něm jsou:

povrch těla	1,9 m ²
objem těla	75 l
puls	75.min ⁻¹
frekvence dýchání	16.min ⁻¹
průtok vzduchu plícemi	0,5 m ³ .h ⁻¹ (při tělesné činnosti až 9 m ³ .h ⁻¹)
průměrná teplota kůže	32 °C
produkce CO ₂ (v klidu)	10 - 20 l.h ⁻¹

činnost - práce	tepelná produkce (W) dle ISO 7243	
hluboký spánek (bazální metabolismus)	85	
sezení v klidu - duševní práce	90 - 95	
čtení potichu, v sedě, bez opory	115	
*	120 - 150	
velmi lehká práce (švadleny, čtení nahlas)	120 - 140	
lehká práce (práce v laboratoři, učitelé)	140 - 200	180*
středně těžká práce (slévači, přednášející)	200 - 260	300*
těžká práce (tesaři, nakládači s lopatou)	260 - 320	400*
velmi těžká práce (dřevorubci, ruční sekáči)	nad 320	520*
horolezci	700 - 1000	
krátkodobý max. výkon	1800	
chůze rychlostí 3,5 km.h ⁻¹ po rovině	290	
chůze rychlostí 3,5 km.h ⁻¹ při stoupání 2,5	330	

* Poznámka: při intenzivní intelektuální činnosti je produkce tepla mnohem vyšší v důsledku napětí svalů a pohybů těla.