

3 Temperatuur ja selle mõju

3.2	Temperatuuri biokeemilised efektid	2
3.2.1	Ensüümide adaptatsioonid muutuvale temperatuurile . .	2
3.2.2	Temperatuuri mõju membraanidele	4
3.2.3	Stressivalkude termiline induktsioon	5
3.3	Temperatuuri füsioloogilised efektid	5
3.4	Termoregulatsiooni tüübid	5
3.4.1	Temperatuuri säilitamise ja tolerantsi strateegiad	7
3.4.2	Kehatemperatuur	7
3.5	Soojus ja keskkond	7
3.5.1	Soojusjuhtivus	8
3.5.2	Konvektsioon	8
3.5.3	Kiirgus	8
3.5.4	Aurumine	8
3.5.5	Üldine temperatuuribilanss	8
3.6	Vältimine, tolerants ja aklimatsioon termobioloogias	8
3.7	Soojuse hoidmine	12
3.7.1	Värinatega ja värinateta soojusproduksioon	12
3.7.2	Soojuse jaotamine kehas	13
3.7.3	Isolatsioon	14
3.8	Soojuse akumuleerimine	14
3.8.1	Soojuse säilitamine	14
3.8.2	Soojusvahetid	14
3.8.3	Pinna omaduste muutmine	15
3.8.4	Aurumine	15
3.9	Puhkeseisundid	16
3.9.1	Ektotermide diapaus ja tardumus	16
3.9.2	Hüpotermia, tardumus ja talveuni endotermidel	16
3.9.3	Migratsioon	16
3.10	Termobioloogiliste strateegiate evolutsioon ja eelised	16
3.10.1	Endotermia evolutsioon	17
3.11	Ektotermide termoregulatsioon	18
3.11.1	Ektotermid külmas kliimas	18
3.11.2	Ektotermid kuumas kliimas	21
3.12	Endotermide termoregulatsioon	21
3.12.1	Endotermid külmas kliimas	21
3.12.2	Endotermid kuumas kliimas	23

Madalaim seni mõõdetud temperatuur Maal on $-89,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Antarktikas) ja kõrgeim temperatuur on sõltuvalt keskkonnas $+80\text{ }^{\circ}\text{C}$ suurtes kõrbetes, $+100\text{ }^{\circ}\text{C}$ kuumaveeallikates ja kuni $+350\text{ }^{\circ}\text{C}$ kõrgete hüdrostaatiliste rõhkude juures (ookeani põhjas). Prokarüootseid eluvorme on võimalik leida kogu selle temperatuurivahemiku piires, kuid loomade aktiivset elu võimaldav temperatuurivahemik jääb suhteliselt kitsastesse piiridesse.

3.1 Temperatuuri biokeemilised efektid

Temperatuur on aine molekulide kineetilise energia mõõt. Kõrgematel temperatuuridel liiguvad molekulid kiiremini, madalamatel temperatuuridel aeglasemalt. Molekulide keskmine kineetiline energia on võrdeline absoluutse temperatuuriga. Iga konkreetse molekuli liikumiskiirus omab mingit üldisest keskmisest erinevat väärtust, seega liigub igas süstemis teatud hulk molekule piisavalt kiiresti, et põrkudes teiste molekulidega moodustada ühendeid (nende energia ületab mingiks reaktsiooniks vajaliku aktivatsioonienergia, ΔG°). Temperatuuri tõustes selliste molekulide hulk kasvab ja seega kasvab ka keemiliste reaktsioonide kiirus. Temperatuuri tõus ainult 10° võrra võib muuta kineetilist energiat ainult mõne protsendi ulatuses, kuid sellest võib piisata, et reaktsiooni kiirus kasvaks kümneid kordi. Mõningate piirangutega kehtib see kõigi ensümaatiliste reaktsioonide kohta.

Enamus biokeemilisi reaktsioone koosneb paljudest etappidest ja komponentidest, mida on raske mõõta. Sellises olukorras pole kohane opereerida aktivatsioonienergiaga ja seepärast kasutatakse mõistet Q_{10} , millega kirjeldatakse temperatuuri mõju uuritavale protsessile. Tavaliselt võrreldakse reaktsiooni kiirust kahe või enama temperatuuri juures, et näidata, kui temperatuurisõltuv mingi reaktsioon on. Q_{10} on seega temperatuurikonstantide k_1 (temperatuuril t) ja k_2 (temperatuuril $t + 10^{\circ}\text{C}$) suhe:

$$Q_{10} = \frac{k_{2(t+10^{\circ}\text{C})}}{k_{1(t^{\circ}\text{C})}}$$

Kuna sageli pole võimalik temperatuurikoefitsienti määrata täpselt 10^{M} vahemiku jaoks, kasutatakse üldisemat kuju eeltoodud valemist:

$$Q_{10} = \left(\frac{k_2}{k_1}\right) \times \left(\frac{10}{t_2 - t_1}\right).$$

3.1.1 Ensüümide adaptatsioonid muutuvale temperatuurile

Lühiajalist kontrolli ensüümide aktiivsuse üle teostavad otseselt või kaudselt hormoonid ja/või närvisüsteem. Need süsteemid võimaldavad moduleerida ensüümide aktiivsust ajaskaalas mõnest sekundist mõne tunnini. Teada on vähemalt neli võimalikku mehhanismi:

Lühiajaline kontroll

- muudetakse ensüümide efektiivset kontsentratsiooni või aktiivsust;
- muudetakse substraadi kontsentratsiooni;
- muudetakse reaktsiooni energiavarustust;
- ensüümide aktiivsust modifitseeritakse muutuste kaudu raku sisekeskkonnas.

Paljud loomad kasutavad esimest võimalust, suurendades külmas keskkonnas ensüümide efektiivset kontsentratsiooni. Selleks kas modifitseeritakse ensüümi (nt fosforüleerimine) või mobiliseeritakse membraaniga seotud ensüüme. Heaks näiteks lühiajalisest kontrollist on putukate adapteerumine külmale. Langev temperatuur algatab krioprotektantide sünteesi, vabastades esmalt hormooni, mis seostub rasviku rakkudele suurendades klassikalise proteiini kinaasi kaskaadi kaudu rakusisesest cAMP ja Ca²⁺ hulka. Selle tulemusena suureneb raku ensüümi hulk, mis valmistab glükogeenist krioprotektante.

Ensüümide aktiivsust saab modifitseerida ka kaudsemaid teid kasutades, selleks manipuleeritakse raku sisekeskkonda. Rakusisemuse ioontasakaal, pH ja K⁺ sisaldus muutuvad natuke temperatuuri kõikudes, see omakorda muudab ensüümide aktiivsust. Rakusisemuse pH väärtused tõusevad temperatuuri langedes, see mõjub valkudele stabiliseerivalt ja vähendab seega temperatuurilangusest tingitud mõju.

Keskmise pikkusega adaptatsioonid kestavad mõnest päevast mõne nädalani, mõjutades sageli ensüümide kontsentratsioone põhjalikumalt. Tavaliselt osaleb siin paar ensüümi, mis kontrollivad keerukat reaktsioonide jada. Sellise ajaskaala puhul on võimalik ka selliste ensüümide sünteesimine, mis mõjutavad teiste ensüümide aktiivsust. Heaks näiteks on membraanide koostise muutumine, mis mõjutab membraanidega seotud ensüümide aktiivsust. Kuid kuna mingi ensüüm esineb raku alati terve hulga isoensüümidenäna, millel on mõnevõrra erinevad kineetilised omadused, on efektiivseim viis reaktsioonikiiruse säilitamiseks isoensüümide komplekti väljavahetamine.

Keskmise pikkusega muutused

Pikaajalised või evolutsioonilised muutused seisnevad ensüümide kasutamises, mis on 'valmistatud' spetsiifiliselt looma optimumkeskkonna jaoks. Mõnedel juhtudel toimuvad lihtsalt kvantitatiivsed muutused. Antarktiliste kalade mitokondrite efektiivsus pole suurem kui troopilistel kaladel, kuid nende hulk on

Keskmise pikkusega muutused

märkimisväärselt suurem: antarktilistel liikidel moodustavad mitokondrid 30 – 60% kogu lihasruumalast, troopilistel kaladel on see väärtus aga 15 – 25% ja maismaareptiilidel ainult 8 – 10%. Viimasel ajal on selgunud mitmeid uusi fakte erinevate temperatuurirežiimidega kohanenud loomade ensüümide funktsioonide kohta. Esiteks, ensüümide denaturatsioonitemperatuur korreleerub hästi loomade normaalse keskkonnatemperatuuriga. On selgunud, et väga väikesed muutused ensüümide struktuuris (nt ainult mõne aluspaari asendamine) on piisavad, et mõjutada ensüümide termostabiilsust. Arvatakse, et madala kehatemperatuuriga loomade ensüümid on 'avatuma' struktuuriga (st stabiliseerivate sidemeta arv ja tugevus on väiksem) kui kõrgema kehatemperatuuriga loomadel. See võimaldab efektiivsemaid struktuurimuutusi katalüüsi ajal. Kõrge kehatemperatuuriga loomade ensüümid peavad olema jäigemad kuna raku kineetiline energia on suurem. Teiseks, madala kehatemperatuuriga loomade ensüümide katalüüsivõime (K_{cat} , ühikuks on substraadi moolide arv, mis ühes sekundis mooli ensüümi poolt produktiks muudetakse) on oluliselt erinev kõrge kehatemperatuuriga loomade omast. Madala kehatemperatuuriga loomade K_{cat} on antud temperatuuril tunduvalt suurem kui kõrge kehatemperatuuriga loomade homoloogsetel ensüümidel. Kolmandaks, madala kehatemperatuuriga loomade ensüümide aktivatsioonienergia on madalam. See võimaldab neil vältida reaktsiooni aeglustumist madalatel temperatuuridel.

Ensüümide afiinsus kujutab endast mõnevõrra komplitseeritumat probleemi. Substraadi hulk rakus ei sõltu eriti temperatuurist. Kuna ensüümi Michaelis-Menten'i konstant (K_m) on hea lähendus ensüümi afiinsusele, kasutatakse seda ensüümide töö efektiivsuse indikaatorina. Vastavad uuringud näitavad, et madala kehatemperatuuriga loomade K_m on kõrgem, kuid see vahe kaob, kui ensüüme võrrelda nende töötemperatuuril. Seega on seostumise mehhanism äärmiselt konservatiivne. Tundub, et evolutsioon on hoidnud ensüümide kineetilised omadused üsna kitsastes piirides, et ensüümid säilitaksid maksimaalse vastuvõtlikkuse väikestele temperatuurimuutustele.

3.1.2 Temperatuuri mõju membraanidele

Membraanide ja eriti nende lipiidse komponendi omadused on tugevalt sõltuvad temperatuurist. Lipiidid esinevad normaalsel juhul nn 'vedela kristalli' kujul, millel on nii tahke kui vedela aine omadused, see on nii korrastatud struktuuriga kui ka voolav. Kuna see tasakaaluseisund on väga labiilne, võivad suhteliselt väikesed temperatuurimuutused tunduvalt muuta membraanide struktuuri. Elusas rakus esineb nähtus, mida nimetatakse *homeoviskoosseks adaptatsiooniks* (HVA) ja mis säilitab membraani normaalset poolvedelat olekut. HVA seisneb peamiselt membraanide rasvhappelise koostise varieerimises.

Homeoviskoosne
adaptatsioon

Lühemad ja mitte küllastatud rasvhapped on voolavamad kui pikemad ja küllastatud rasvhapped. Ka kolesteroolil on oma osa HVA-s, see suurendab membraani korrastatust ning mõjutab permeaablust. Üldiselt on ektotermide membraanides rohkem kolesterooli kui endotermide membraanides, kuid selle sisaldus ei korreleeru hästi temperatuuriga taksoni piires.

Membraanide täpne lipiidne koostis varieerub taksonite vahel ja selle muutused on keerukad, kuna sõltuvad ka dieedist. Sisalike puhul on näidatud, et dieet, kus on palju küllastumata rasvhappeid muudab nende eelistatud kehatemperatuuri kuni 5 kraadi. Sellest järeldub, et sesoonsed muutused toidu koostises muudavad automaatselt membraanide koostist nii, et need oleksid sobivamad antud aastaajal prevaleerivale temperatuurile.

Membraanide rasvhappelise koostise muutusi kontrollivad *desaturaasid*, ensüümid, mille aktiivsus on otseses sõltuvuses temperatuurist. Desaturaaside aktiivsus sõltub ka dieedist, palju küllastumata rasvhappeid sisaldav dieet suurendab sõltumata temperatuurist desaturaaside aktiivsust. Maismaaloomadel, kes elavad kiiresti muutuva temperatuuriga piirkondades, võivad muutused membraani koostises toimuda väga kiiresti, ainult mõne tunni jooksul.

Desaturaasid

Praeguse teadmiste taseme juures pole täpselt teada, milline sensor vastutab sellistest muutustest signaliseerimise eest. Kuna näib, et transkriptsiooni aktiivsus on sõltuvuses membraanide rasvhappelisest koostisest, võib signalisaatoriks olla membraanide endi füüsikaliste omaduste muutumine.

3.1.3 Stressivalkude termiline induktsioon

Temperatuuri üks efekte on stressivalkude, kuumašoki valkude (inglise k. heat shock proteins, HSP), sünteesi indutseerimine. Nende valkude struktuur on äärmiselt konservatiivne. Nende süntees algatatakse väga mitmete stressifaktorite poolt, nt hüpoksia, hüperoksia, pH muutused, osmootne šokk, alkoholid, ioniseeriv kiirgus, raskemetallid, vabad radikalid jne. HSP-de funktsioon on valkude stabiliseerimine ja tertsiaarse struktuuri muutuste vältimine. Loetletud stressorid põhjustavad muuhulgas ka valkude struktuurimuutusi, seega suurendavad HSP-d organismi üldist vastupanuvõimet stressile, kuna ühe stressori poolt indutseerituna suurendavad need vastupanuvõimet ka teistele stressifaktoritele.

Kuumašoki valgud

3.2 Temperatuuri füsioloogilised efektid

Temperatuuril on bioloogilistele protsessidele kahesugune mõju: mõõdukas temperatuuritõus suurendab ensüümide aktiivsust ja kiirendab seega biokeemilisi

reaktsioone, kuid temperatuuri edasise tõusu korral hakkavad prevaleerima destruktiivsed mõjud. Seega peegeldab kiiruse-temperatuuri graafik 'optimaalset' temperatuuri.

Madalate temperatuuride mõju rakkudele ja organismidele. Vaatamata sellele, et ensüümid ja membraanid on võimelised suurtes piirides adapteeruma, on rakud ikkagi ohustatud madalate temperatuuride poolt. Selleks, et vältida madalast temperatuurist tulenevaid kahjustusi, esineb kahte tüüpi 'külmakindluse' strateegiaid: loomad võivad olla *külmakindlad* ja suuta toime tulla kehas moodustuva jääga, või olla *mitte-külmakindlad* ja taluda väga madalaid temperatuure ilma et kehas jää moodustuks.

3.3 Termoregulatsiooni tüübid

Algselt jaotati loomad lihtsalt kaheks – sooja- ja külmaverelisteks, need väljendid on senini kasutusel igapäevases kõnes. Mõisted viitavad sellele, et osad loomad on katsudes soojad, st säilitavad oma kehatemperatuuri keskkonna omast kõrgemana (linnud ja imetajad); osad loomad on aga katsudes külmad, st kehatemperatuur on madalam keskkonna omast (oli kasutusel peamiselt ülejäänud selgroogsete, kalad, kahepaiksed ja roomajad, kohta). Kuid need terminid ei leidnud kunagi erilist teaduslikku kõlapinda, kuna 'külmaverelised loomad' võivad samuti olla kõrge kehatemperatuuriga (nt troopilised kalad, kõrbesisalik, päikese käes istuv putukas). Samuti esineb 'soojaverelistel loomadel' seisundeid, mil nende kehatemperatuur on väga madal (talveuni, taliuinak). Seega tuleks mõisteid sooja- või külmavereline loom vältida.

Sooja- ja külmaverelised loomad

Terminid *poikilo-* ja *homeotermne* on mõnevõrra paremad ja olid kasutusel suurema osa 20. sajandist ning viitavad kehatemperatuuri konstantsusele mitte selle tegelikule väärtusele. Poikiloterme kehatemperatuur on muutlik (kreeka k. *poikilos* - muutlik), homeotermide kehatemperatuur aga stabiilne. Põhimõtteliselt on need head ja hästidefineeritud mõisted, kuid neid on sageli valesti tõlgendatud ja väärkasutatud. Nimelt on homeotermiat sageli kasutatud soojaverelise sünonüümina ja kohaldatud ainult lindudele ja imetajatele, kõiki teisi loomi on vaadeldud kui poikiloterme. Nende terminite selline kasutus on selgelt eksitav, kuna kala, kes elab sügavas jahedas vees, kus temperatuur püsib +5 °C juures sajandikkraadise täpsusega, on märksa stabiilsema kehatemperatuuriga, kui rott, kelle kehatemperatuur muutub oluliselt suuremates piirides. Ehk siis homeotermia on saavutatav sisemiste, füsioloogiliste vahenditega (millises tähenduses seda terminit oli algselt mõeldudki kasutada), kuid see võib olla ka stabiilsete keskkonnatingimuste tagajärg. Terminoloogiliselt on segadusseviiv erinevaid strateegiaid ühte mõistesse koondada ainult välise sarnasuse põhjal.

Poikilo- ja homeotermid

Värskem (ja mõistlikum) terminoloogia jagab loomad *endo-* ja *ektotermideks*. Need mõisted rõhutavad erinevate soojusallikate kasutamist, mitte kehatemperatuuri stabiilsust või labiilsust. Ektotermide kehatemperatuur sõltub tunduvalt välistest soojusallikatest (lõppkokkuvõttes siis päikesest). Endotermide kehatemperatuur sõltub peamiselt kehasiseste vahenditega toodetud soojusest.

Ka see terminoloogia pole vaba probleemidest kuna kõik loomad toodavad mingil määral soojust sisemiste vahenditega, samuti kasutavad kõik loomad mingil kujul keskkonnasoojust. Sellest hoolimata on võimalik väga selgelt eristada mõnda loomarühma, kes on ilmselt endotermised omades erilisi mehhanisme, mis võimaldavad neil kehatemperatuuri säilitada. On kasutusel ka lisaterminid *tahhümetaboolne* (kiire metabolismiga) ja *bradümetaboolne* (aeglase metabolismiga), sama kehasuuruse korral on endotermide ainevahetustase mitmeid kordi suurem kui ektotermidel.

Kuigi ekto- ja enotermia on mittekattuvad mõisted, asub nende vahel siiski hulk erinevaid seisundeid, mida nimetatakse kollektiivselt *heterotermiaks*. Kuna erinevad heterotermiad esinevad erinevatel põhjustel, on otstarbekas kasutada erinevaid täpsustavaid termineid.

Osaline endotermia esineb mõnedel väga väikestel imetajatel ja lindudel (väikesed närilised, koolibrid jms), kelle metaboolne tase langeb perioodiliselt (sesoonselt või tsirkadiaanselt) et vähendada energakulu külmas või toidu ning vee puudumisel. Esineb tardumus, mille korral kehatemperatuur langeb väga oluliselt.

Fakultatiivne endotermia esineb loomadel, kes on tavaliselt ektotermised, kuid suudavad teatud situatsioonides 'sisse lülitada' sisemise soojusproduktiooni mehhanismid teatud kehapiirkondades. Selle kategooria klassikaliseks näiteks on kimalased ja mesilased. Eelmised kaks mõistet ühendatakse ka termini *temporaalne endotermia* või *temporaalne heterotermia* alla kuna need sisaldavad endotermia perioode, mis vahelduvad ektotermiaga.

Regionaalne endotermia esineb paljudel kaladel aga ka reptiilidel. Selle juhul töötavad teatud lihased palju kõrgemal temperatuuril kui seda on muu keha, võimaldades paremat mootorset aktiivsust. Samuti esineb regionaalset endotermiat teatavate oluliste sensorsüsteemide töö tagamisel. Selle mõiste alla kuulub ka *regionaalne heterotermia*, millel on enam-vähem sarnased efektid, kuigi teistel põhjustel. See esineb paljudel lindudel ja imetajatel külmas kliimas, kus jäsemed on palju külmemad kui kehasisemus. *Inertsiaalne homeotermia/endotermia* esineb loomadel, kelle metaboolne tase on madal ja kes põhimõtteliselt on ektotermised, kuid kes tänu suurele kehal suudavad siiski saavutada enam-vähem konstantse kehatemperatuuri.

3.3.1 Temperatuuri säilitamise ja tolerantsi strateegiad

Sageli käsitletakse loomi kui *termoregulaatoreid* või *termokonformereid*; esimesel juhul on loomad võimelised oma kehatemperatuuri kontrollima, teisel juhul sõltub kehatemperatuur oluliselt keskkonna omast ja kontroll ei ole võimalik. Selline käsitlus pole päris õige, kuna enamus loomi siiski reguleerivad mingil määral oma kehatemperatuuri. Vahest ainsad loomad, kelle kehatemperatuur on keskkonna omaga võrdne, on loomad, kes elavad keskkonnas, mille temperatuur ei muutu (nt süvamerekalad). Kuigi ka nende loomade kehatemperatuur on tuvastav metabolismist tulenev kehatemperatuuri tõus (see on küll tavaliselt alla 1°C). Sageli käsitletakse *füsioloogilist termoregulatsiooni* kui ainast 'õiget', kuid *käitumuslik termoregulatsioon* on paljude loomade jaoks vähemalt sama oluline. Kokkuvõtlikult võib öelda, et ektotermid võivad olla nii termoregulaatorid kui -konformerid, kasutades selleks nii füsioloogilist kui ka käitumuslikku termoregulatsiooni; endotermid on alati termoregulaatorid ning kasutavad samuti mõlemat regulatsioonimehhanismi, et säilitada konstantne kehatemperatuur.

Termoregulaatorid ja termokonformerid

Eurütermne loom on aktiivne laias kehatemperatuuride vahemikus, nt paljud putukad on suutelised toituma ja liikuma 8 – 38 °C vahemikus, mis tähendab 30° tolerantsiintervalli. *Stenotermia* aga tähendab, et loom on aktiivne ainult kitsa kehatemperatuuri vahemikus, enamik linde ja imetajaid on stenotermid, paljud polaaralade loomad on äärmiselt stenotermid (mõned polaarsed kalad taluvad ainult 6°C temperatuurivahemikku).

Eurütermia ja stenotermia

3.3.2 Kehatemperatuur

Kehatemperatuuri puhul tuleb silmas pidada, et oluline on eeskätt kehasisemuse temperatuur, järelikult eksisteerib temperatuurigradient mingist kujuteldavast keskpunktist keha pinna suunas, keha pinna temperatuur on tavaliselt madalam, kui sisekeskkonna oma.

3.4 Soojus ja keskkond

Soojusvahetus kahe objekti vahel on proportsionaalne temperatuurierinevusega nende vahel. Loomade temperatuurikontroll tegeleb peamiselt erinevate soojusvahetuse viiside manipuleerimisega looma kasuks. Kuna paljude loomade soojuskeskkond on väga kompleksne, on kontrollmehhanismid sageli väga keerulised.

Soojusjuhtivus on soojuse (kineetilise energia) otsene voog kahe kokkupuutes oleva materjali vahel. Soojus liigub soojemalt kehalt külmemale molekulide kineetilise energia vahetu ülekandumise tulemusena. Soojuse liikumise kiirus

Soojusjuhtivus

sõltub temperatuurigradiendist, kontaktis oleva ala suuruselt ja materjalide omadustest. Lühiajalise termoregulatsiooni huvides manipuleerivad loomad külma või sooja keskkonnaga kontaktis oleva keha pindalaga. Pikemaajaline kohanemine keskkonnaga toimub karvavahetuse abil (muudetakse isolatsioonikihi paksust või karvastiku/sulestiku isoleerivaid omadusi).

Konvektsioon on soojuse liikumine ühelt kehalt teisele vahendava aine (gaas või vedelik) vahendusel. Konvektsioon on palju kiirem kui soojusjuhtivus.

Konvektsioon

Kiirguse levimise kiirus on valguse kiirus, kõik kehad, mille temperatuur on üle absoluutse nulli, kiirgavad soojust. Kiirguse lainepikkus sõltub keha pinna temperatuurist ja λ_{\max} on pöördvõrdeline pinnatemperatuuriga (Wiene'i seadus). Loomade kehast lähtuva kiirguse lainepikkus on vahemikus 9 – 10 μm . Soojuskiirguse koguhulk on võrdeline pinnatemperatuuri neljanda astmega (Stefan'i seadus), seega väikesed muutused pinnatemperatuuris viivad suurte muutusteni kiirgusatasemes.

Soojuskiirgus

Vee *aurumine* kehapinnalt või muudelt struktuuridelt on ideaalne viis soojuse äraandmiseks (ühe grammi vee aurustamiseks kulub 0°C juures 2500 J, 40°C juures 2400 J). Aurumise kiirus ei sõltu küll ainult temperatuurist vaid ka õhuniiskusest (veeauru rõhust looma ümber) ning katete veele läbitavusest. Negatiivse asjaoluna tuleb aurumise juures meeles pidada, et seda saab kasutada ainult maismaal ja sedagi piirkondades, kus vett leidub palju. Kõrbealadel üritatakse vältida keha jahutamist aurumise abil ka siis, kui see tähendab tuntavat termilist stressi.

Aurumine

3.5 Vältimine, tolerants ja aklimatsioon termobioloogias

Nagu paljude muudegi füsioloogiliste nähtuste puhul, saab ka termoregulatsiooni juures rääkida kolmest peamisest strateegiakategooriast: vältimine, tolerants ja regulatsioon. Kuna termoregulatsioon on üks keerulisemaid protsesse loomariigis, käsitleme soojuse saamist ja äraandmist edaspidi eraldi ja põhjalikumalt.

Keskkonnatemperatuuride äärmuste *vältimine* on paljude loomade jaoks käitumusliku termoregulatsiooni oluline osa. Praktiliselt kõik maismaa- ja paljud litoraalsed, suudmealade ning mageveeloomad kasutavad seda termoregulatsiooni esimese vahendina. Maismaaloomade puhul võib vältimine olla väga erikujuline, kuid seisneb enamasti ajas ja ruumis sobivate *kliimatiliste tingimuste* valimises. Selles kontekstis omab looma suurus kriitilist tähtsust mõjutades tema temperatuuribilanssi kahes olulises aspektis. Soojenemine ja jahtumine toimuvad kiiremini väikese looma puhul, suure looma *termiline inert*s on suurem. Taksoni piires suureneb 100-kordse kehamassi suurenemise juures termilise tasakaalu

Vältimine

saabumise aeg 10 korda. Kehasuurus on oluline ka teises mõttes. Temperatuuriniššide suurus sõltub otseselt looma suuruselt – mida väiksem loom, seda ‘peeneteralisemalt’ ta temperatuuriskaalat tajub.

Loomad erinevad üksteisest oluliselt temilise tolerantsi piiride poolest. Enamus maismaaputukaid ja veelise eluviisiga vähke ning molluskeid on kitsaste tolerantsipiiridega, selgroogsete tolerantsipiirid on seevastu aga palju laiemad. Taksoni piires on parasvöötme loomadel märksa laiemad tolerantsipiirid kui polaaralade- või troopikaloomadel.

Tolerants

Enamusel loomadel on *eelistatud kehatemperatuur* (T_{pref}) mille juures nad on aktiivsed ja mis on sageli väga lähedal nende füsioloogiliste protsesside ‘optimumtemperatuurile’. Paljudel maismaaloomadel pole T_{pref} mitte konstantne suurus, vaid muutub sõltuvalt tegevusest. Madudel näiteks on seedimine tunduvalt temperatuuritundlikum kui liikumine (peamiselt liikumise kiirus), seega ei saa olla saagi tabamise optimaalset temperatuuri. Sageli on palju mõistlikum rääkida *temperatuurieelistuse laiuusest*, mis on kehatemperatuuride vahemik, mille korral sooritus ulatub 80%ni maksimaalsest. Sellele järgneb *tempertatuuritolerantsi vahemik*, mis on temperatuuride vahemik, mille piirides loom suudab piiramatult aega elus püsida. Sellest veelgi laiem on piirkond, mis jääb ülemise ja alumise kriitilise temperatuuri vahele, see on aga nii lai, et sõltub peamiselt laiuskraadist.

Nende parameetrite mõõtmine on aga väga keeruline ja vaevanõudev, seega on enamus selliseid väärtusi defineeritud 50% efektiga (nt letaalse temperatuuri puhul räägitakse tegelikult väärtusest TL_{50} või LT_{50} mis tähendab temperatuuri, mille juures 50% loomadest jääb ellu). Kuid praktikas on ka selliste väärtuste määramine väga tülikas ja selle asemel kasutatakse matemaatilisi meetodeid (Joonis 1). Kuid tuleb meeles pidada, et ka ajal on siin oluline osa – temperatuur, mida loom suudab taluda mõne minuti, ei pruugi tagada tema ellujäämist pikema ajavahemiku jooksul. Seepärast kasutatakse mõnikord terminit *algne letaalne temperatuur*, millega märgitakse aega, mille kulumisel antud temperatuur hakkab mõju avaldama.

LT₅₀

Veelgi komplekssema pildi looma temperatuuritaluvusest annab *tolerantsigraafik*. Selle koostamiseks antakse loomale piisavalt aega aklimatiseerumiseks suurimale võimalikule temperatuuridevahemike hulgal ja määratakse siis iga temperatuuri puhul LT_{50} .

Temperatuuritolerants on osaliselt sõltuv ka looma võimest aklimeeruda temperatuurimuutusega, selles mõttes on aklimatsioon tolerantsi ja termoregulatsiooni vahepealne seisund. Ehkki enamiku protsesside Q_{10} väärtused jäävad kahe ja kolme vahele, on paljude protsesside kiirusi võimalik kohandada

Aklimatsioon

muutuvatele temperatuuritingimustele vastavaks. Seda kohandamist nimetataksegi aklimatisatsiooniks (kui see toimub looduses) või aklimatsiooniks (kui see toimub laboris). Põhimõtteliselt on aklimatsiooni eesmärk tagada bioloogiliste protsesside kiiruse konstantsus sõltumata keskkonnatempeatuurist.

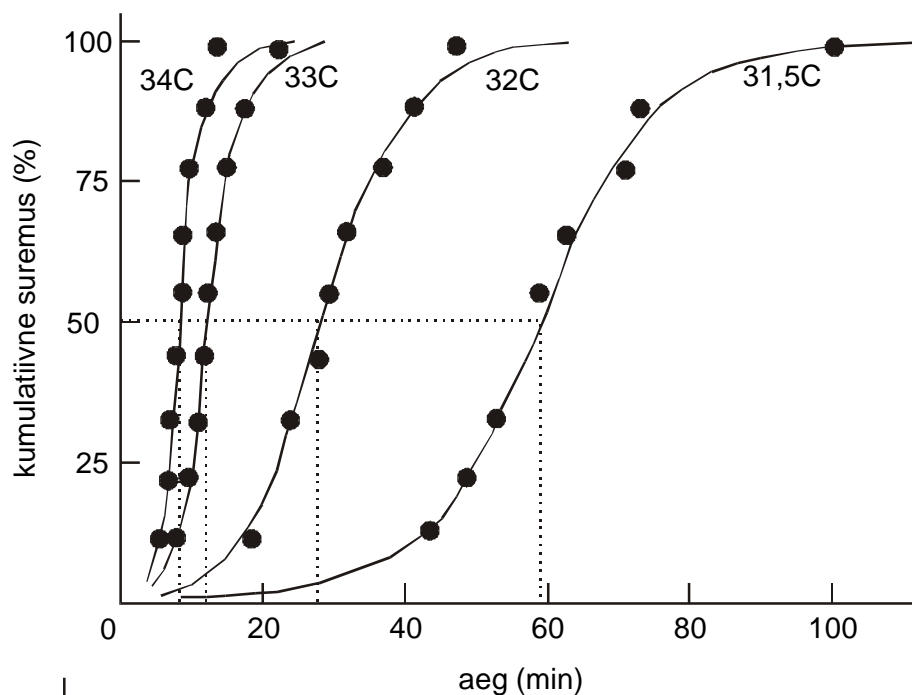
Aklimatsiooni graafik on reeglina hüperboolse kujuga. Kuid aklimatsioonile kuluva aja hindamisel tuleb olla ettevaatlik, kuna see muutub sõltuvalt temperatuurist, hapniku kättesaadavusest keskkonnas, looma vanusest, suurusest ja eelnevast 'termilisest ajaloo' . Samuti võib aklimatsioon toimuda ka täiesti konstantsetel temperatuuritingimustel (ehkki väga aeglaselt) vastusena fotoperioodi muutustele. Aklimatsioon toimub nii koe kui ka terve organismi tasemel. Nt külmale aklimeerunud konna lihase kokkutõmbevõime on erinev soojale aklimeerunud konna lihase omast. Sellise olukorra seletamiseks on mõistlik oletada, et muutused on toimunud ensüümide tasemel. Kui asja lähemalt uurida, selgub, et nii see tõepoolest on: hapnikutarbimine ja ensüümide Q_{10} on erinev.

Madalad temperatuurid põhjustavad membraani viskoossuse vähenemist, kõrged temperatuurid aga suurendavad membraanide 'voolavust'. Mõlemal juhul leiavad aset muutused füsioloogilistes protsessides. Üks paljudest rakumembraani funktsioonidest on moodustada tõke lahustunud ainete liikumise teele, ehk siis vahendada difusiooni. Rakumembraanide voolavust mõjutab peamiselt selle lipiidne komponent – mida rohkem see sisaldab küllastumata süsiniksidemeid, seda madalam on sulamispunkt. Rakumembraani voolavuse muutumine omakorda mõjutab difusiooni toimumist ja selle kiirust. Osa ektotermsete loomade aklimatsioonist seisnebki membraanide lipiidse koostise muutumises – membraanid muutuvad voolavamaks.

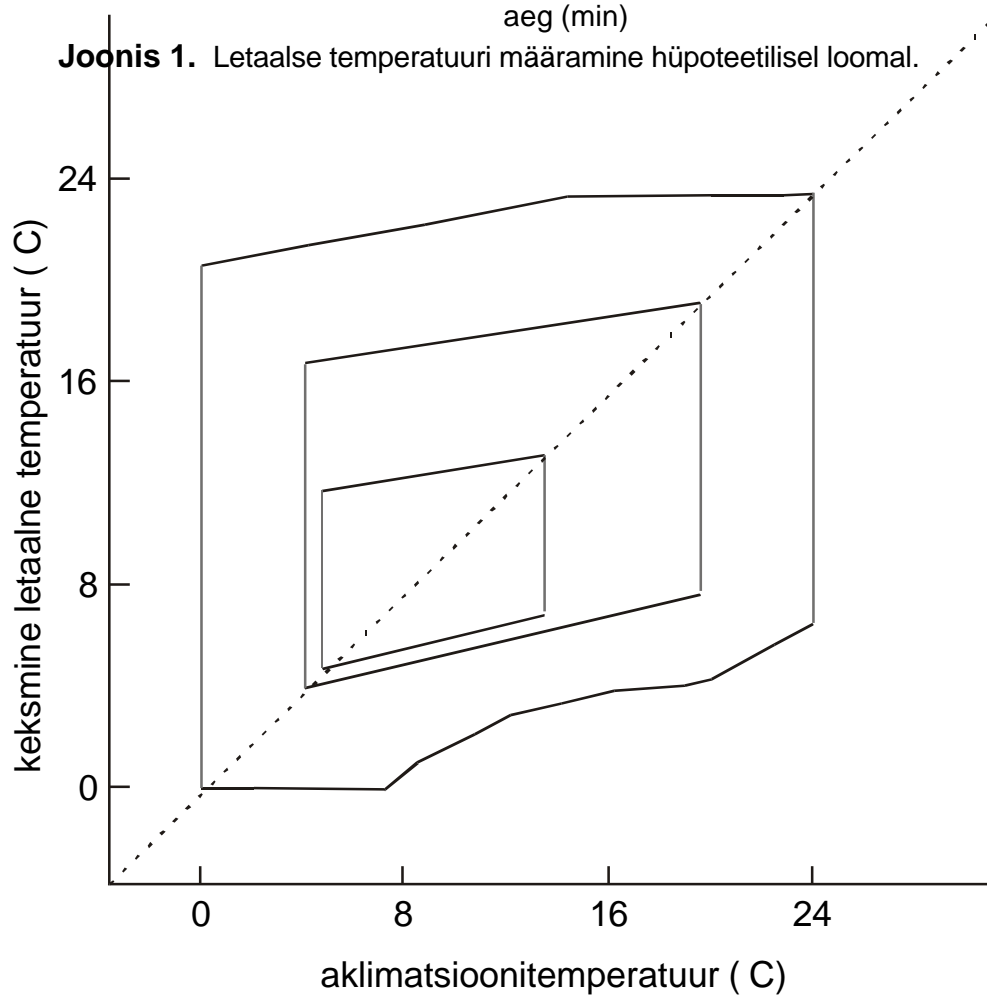
3.6 Soojuse akumuleerimine

Igasugune metaboolne aktiivsus toodab soojust, endotermsete loomade kehasisemuses toodetakse soojust suurtes kogustes. Endotermide kudedes on oluliselt rohkem mitokondreid ja mitokondrites olevate ensüümide aktiivsused on tunduvalt kõrgemad võrrelduna sama suure ektotermse loomaga. Et säilitada püsivat kehatemperatuuri, peab soojusproduksioon (M) võrduma soojuse kogukaoga (Q), mis on defineeritud kui

$$Q = h(T_b - T_a) + E.$$



Joonis 1. Letaalse temperatuuri määramine hüpoteetilisel loomal.



Joonis 2. Hüpoteetilise looma temperatuuritolerantsi graafik

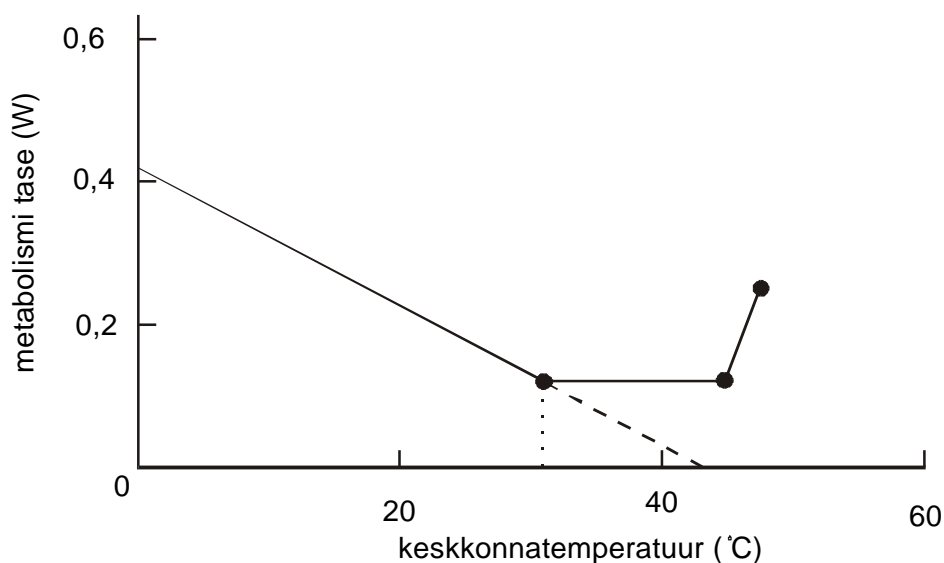
Siit järeldub, et kui kehatemperatuur (T_b) peab olema konstantne, saavad muutuda ainult soojusproduksioon, soojusjuhtivus või aurumisest tingitud soojuskadu.

3.6.1 Värinatega ja värinateta soojusproduksioon

Loomade soojusproduksioon on pidev ja vältimatu, kuid oluline on, et endotermide soojusproduksioon toimub 4 - 8 korda kiiremini kui ektotermidel, kuna nende kudedes on rohkem mitokondreid (võimalik, et mitokondrid on teistsuguse ehitusega, kus oksüdatsioon on fosforüleerimisest osaliselt lahutatud, sisaldades 'tühitsükleid', mille tulemuseks on ainult soojus). Soojusproduksioon on äärmiselt kallis ja moodustab endotermse looma energiabilansist peamise osa.

Endotermsete loomade puhul on kasulik silmas pidada *termoneutraalse tsooni* kontseptsiooni. See on defineeritud kui keskkonnatemperatuuride vahemik, mille piires põhiainevahetuse tase (seega ka soojusproduksioon) ei muutu. Erinevate loomade termoneutraalsete tsoonide võrdluse juures tuleb meeles pidada, et põhiainevahetuse tase tuleb normaliseerida. Võrdlusel selgub, et polaaralade loomadel on termoneutraalne tsoon tunduvalt laiem kui troopilistel loomadel. Need erinevused tulenevad peamiselt soojusjuhtivuse muutustest külmaga adapteerunud endotermide puhul – nende soojusjuhtivus on palju väiksem. Sellest hoolimata saabub ühel hetkel punkt, mille korral on vaja soojusproduksiooni suurendada. Maksimaalne soojusproduksioonivõime on tavaliselt võrdne viiekordse põhiainevahetuse tasemega. Soojust saab toota kolmel viisil: motoorne aktiivsus, millega kaasneb alati soojuse teke, taatele allumatud lihaste kokkutõmbed (värinatega soojusproduksioon e 'lõdisemine') ja lihastööta soojusproduksioon (värinateta soojusproduksioon). Taatele alluv lihastöö (motoorne aktiivsus) keha soojendamiseks on tavaline nähtus kogu loomariigis.

Termoneutraalne tsoon



Joonis 4. Termoneutraalne tsoon hüpoteetilisel loomal

Kuid tuleb meeles pidada, et see pole alati hea vahend, sest füüsiline aktiivsus (nt jooksmine) võib vähendada isolatsioonikihi paksust või muuta pindkihi omadusi.

Värinatega soojusproduksioon (inglise k. shivering thermogenesis) esineb praktiliselt kõigil täiskasvanud endotermidel ja ka paljudel ektotermidel. Põhimõtteliselt seisneb see antagonistlike lihaste samaaegsetes, taatele allumatutes kokkutõmmetes. Antagonistlike lihaste samaaegne kokkutõmbumine tagab selle, et lokomotoorne aktiivsus on minimaalne, samal ajal aga toodetakse ATP ühiku kohta maksimaalselt soojust. Kogu protsess on kontrollitud närvisüsteemi poolt ja seda saab teatavate neurotoksiinidega (nt kuraare) inhibeerida.

Värinatega
soojusproduksioon

Kui kuraarega töödeldud looma jahutada, selgub, et ta suudab ikkagi metaboolset taset tõstes ennast soojana hoida. See on *värinateta termoregulatsiooni* (inglise k. non-shivering thermogenesis) tulemus. Põhimõtteliselt seisneb see metaboolsete tühitsuiklite kasutamises, st substraadi osküdatsoon toimub, kuid ATPd ei toodeta ja kogu energia vabaneb soojusena.

Värinatega
soojusproduksioon

3.6.2 Soojuse jaotamine kehas

Soojust toodetakse kogu kehas, kuid eriti intensiivselt skeetilihaste ja kehasisemuses olevate organite poolt. See soojus tuleb kehas ühtlaselt laiali jagada ja vajadusel kehapinnalt keskkonda hajutada. Kõige lihtsam viis selleks on reguleerida vere hulka, mis katteid läbib. Võiks arvata, et selline moodus keha jahutada muutub kehamassi suurenedes vähemkasulikuks. Kuid tegelikult on asi vastupidi. Kehapinna temperatuuri kontrollimise võimet saab väljendada *vasomotoorse indeksi* abil, mis on positiivses sõltuvuses kehasuurusest. St

Vasomotoorne indeks

suured loomad saavad kasutada (ja tegelikult ka kasutavad) kehatemperatuuri reguleerimiseks jahutamist kehapinna kaudu, samal ajal kui väikesed loomad peavad lootma peamiselt metabolismi aeglustamisele.

Soojusvahetuse täpsem kontroll saavutatakse *vastuvoolu-soojusvahetite* lisamisel vereringesse. Vastuvoolu soojusvahetid esinevad peamiselt külmas kliimas ealavate loomade jäsemetes, aga ka parasvöötme lindude jalgades, samuti mõnedel putukatel. Selle süsteemi kasutamine soodustab regionaalse heterotermia levikut.

3.6.3 Isolatsioon

Isolatsioonikihi omaduste muutmine on levinud viis soojusvoo reguleerimiseks. Imetajate puhul on lühiajalised isolatsioonikihi muutused saavutatavad pilomotoorsete lihaste abil (karvade kohevileajamine). Lindudel on kasutusel põhimõtteliselt sama mehhanism, kuid kuna sulgede struktuur on oluliselt

keerukam, saab nende asendit palju radikaalsemalt muuta. Veeimetajate puhul, kus peamiseks isolatsiooniks on nahaalne rasvakiht, on võimalik muuta verevoogu isoleerimata kehaosadesse ja nii vähendada soojuskadu.

Ektotermidel üldiselt ja selgrootutel eriti puudub tavaliselt võime isolatsioonikihi omadusi muuta. Kuid mõnedel putukatel (nt kimalastel) on keha katvate karvade struktuur piisavalt keerukas, et võimaldada teatavat soojusregulatsiooni.

3.7 Soojusvahetuse reguleerimine

Keha jahutamine pole enamuse loomade jaoks probleem. Enamasti on raskusi ainult suurtel maismaaloomadel, kes ei saa päikese eest varjutda. Kuid ka väikestel loomadel võib mõnikord tekkida probleeme liigsest soojusest vabanemisega.

3.7.1 Soojuse akumulatsioon

Paljud loomad kasutavad ajutist hüpertermiat, et toime tulla ajutise kehatemperatuuri kasvuga (nt aktiivsuse tõttu). Mida suurem on loom, seda kauem suudab ta hüpertermiat taluda. Hüpertermial on kaks eelist. Esiteks suurendab see keha ja keskkonna vahelist soojusgradienti, või vähemalt (juhul kui keskkonnatemperatuur on kõrgem kui kehatemperatuur) vähendab kehasse suunduva soojuse hulka. Teiseks, iga kraadi kohta, mis kehatemperatuur tõuseb, akumulereb kehas 3,4 kJ, mis võimaldab keskkonnatemperatuuri languse korral kehatemperatuuri säilitada metabolismi osaluseta. Samuti võimaldab see vett kokku hoida, mis on oluline kõrbeloomadel.

3.7.2 Soojusvahetid

Soojuse liia korral on võimalik juhtida sooja verd läbi nahalähedaste kudede. Nahalähedased veresooneid sisaldavad sellisel juhul šunti, mis võimaldab temperatuuri muutumisel verevoogu pinnast kaugemalt mööda suunata. Soojuse säilitamiseks saab eenduvates kehasades kasutada *vastuvoolu-soojusvaheteid*. Tegemist on veresoonte asetusega, mille korral kehasse siseneva ja heda vere temperatuuri reguleeritakse kehast väljuva sooja vere abil. Selleks paiknevad kehasse sisenevad ja kehast lahkuvad veresooneid lähedastikku. Vastuvoolu-soojusvaheteid kasutatakse näiteks veelindude jalgades, kus need väldivad keha liigset jahtumist. Struktuur, mille ülekuumenemist ei saa mingil juhul lubada, on aju. Selleks, et rahuldada vastandlike nõudeid – aju hea varustus hapnikurikka verega ja ülekuumenemise vältimine – on aju varustavate veresoonte juures soojusvahetid. Aju suunduv hapnikurikas verd jahutatakse ninas paikneva soojusvaheti abil.

Vastuvoolu-soojusvahetid

3.7.3 Pinna omaduste muutmine

Soojust hajutavate pindade omaduste muutmine on üks tee soojuskadu suurendamiseks. Soojuskadu vähendab õhusisalduse suurendamine katetes (karvade või sulgede kohevileajamine) või (sesoonsete muutuste korral) tihedama karvastiku/sulestiku kasvatamine. Soojusvahetust suurendab katete niisutamine või karvastiku/sulestiku õhendamine. Teatav osa on ka katete värvusel. Mida heledam on loom, seda rohkem ta tavaliselt peegeldab. Muutused katete värvuses on tavaliselt seotud maskeerumisvajadusega, kuid näiteks ühel kakandil perekonnast *Ligia* on värvuse muutused seotud ka temperatuuriga. See loom sisaldab melanofoore, mis võimaldavad tal oma värvust muuta praktiliselt mustast (neeldumine 98%) kuni helebeezini (neeldumine 90%). Muutused värvuses on peamiselt seotud keskkonna värvusega, kuid on esile kutsutud ka muutuvast temperatuurist.

3.7.4 Aurumine

Aurumise abil keha saab keha jahutada mitmel eri moel, loomariigis on kasutusel higistamine, hingeldamine ja keha niisutamine muude vahenditega (karvade lakkumine, suurenenud süljeeritus jms). Aurumisest tulenev temperatuurikadu on sõltumata aurumiskohast sama – 1 kg vee aurustamiseks kulub ikka 580 kcal (2426 kJ) energiat.

Karvade lakkumine ja suurenenud süljeeritus esineb peamiselt Austraalia kukkurloomadel, samuti mõnedel närilistel (nt tavalisel rottil). See meetod pole eriti efektiivne ja seda kasutatakse peamiselt hädaabinõuna ülekuumenemise vältimiseks.

Hingeldamisel on nii positiivseid kui negatiivseid külgi. Positiivsetena saab nimetada asjaolu, et hingeldamise ajal liigutab loom õhku üle niiskete pindade, mis soodustab aurumist. Samuti ei kaota loom hingeldamisel elektrolüüte. Negatiivsetena tuleb nimetada suurenenud ventilatsiooni, mis põhjustab suurema CO₂ kao organismist ja võib viia respiratoorse alkaloosini. Samuti nõuab hingeldamine lihastööd, mis aga omakorda produtseerib soojust.

Hingeldamine

Vähendamaks respiratoorse alkaloosi ohtu, kasutatakse hingeldamisel hingamisteede 'surnud ruumala', kuid sellest hoolimata võib pikaajaline hingeldamine (nagu ka igasugune hüperventilatsioon) viia alkaloosini. Hingeldamiseks vajalik suurenenud lihastöö tundub esmapilgul üsna ebasoodsa faktorina. Tõepoolest, vastavad arvutused näitavad, et hingeldamisele kuluv lihastöö tekitab rohkem soojust, kui hingeldamise käigus ära antakse. Kuidas on siis võimalik, et hingeldamisega saab tõepoolest keha jahutada? Selgub, et loomad

kasutavad hingamissüsteemi elastsust liigse lihastöö vältimiseks. Hingamissüsteem on põhimõtteliselt elastne kott, millel on mingi resonantssagedus. Kui hingeldamise sagedus võrdub hingamissüsteemi resonantssagedusega, siis kulub hingeldamiseks märksa vähem energiat. Nt koera normaalne hingamissagedus on 30 – 40 korda minutis, hingeldamise ajal aga 300 – 400 korda minutis. Vahepealseid väärtusi peaaegu ei esine, koer pigem vaheldab hingeldamise ja normaalse hingamise perioode, kui kasutab vahepealseid sagedusi.

Higistamise puhul pole probleeme liigse lihastööga, samuti on vee aurumise pindala tavaliselt suurem. Kuid samas kulub higistamise puhul rohkesti elektrolüüte, tugeva higistamise korral võib tekkida soolavaegus. Samuti on higistamise puhul tõsiseks takistuseks tihe karvastik, mis tekitab stabiilsema pindkihi ja ei lase veel nii kergesti auruda.

Higistamine

3.8 Puhkeseisundid

Mõõdukas kliimavöötmes on ebasoodsate kliimaatiliste tingimuste üleelamiseks sageli kõige lihtsam võimalus siirduda mingisugusesse puhkeseisundisse. Liiga kuum või külm aastaeg on võimalik veeta elutsükli sellises faasis, mis on nendele tingimustele vastupidav (nt muna, tsüst, nukk jms).

3.8.1 Ektotermide diapaus ja tardumus

Paljudel veeloomadel esineb aktiivsuses aastaajalisi tsükleid. Veetemperatuuri langedes muutuvad osad kalad inaktiivseks, lõpetavad toitumise ja sisenevad seisundisse, mida nimetatakse *tardumuseks*. Seda seisundit iseloomustab ainevahetuse taseme langus, liikumisaktiivsuse tunduv vähenemine ja toitumise puudumine. Kuuma kliimaga alade loomadel võib esineda ‘vastupidine’ seisund, *estivatsioon*, mis tekib vastusena liiga kuumale kliimale. Seda iseloomustab samuti alanenud ainevahetuse tase, kudede tugev dehüdratsioon, katete veekindlamaks muutumine ning liikumisaktiivsuse vähenemine.

Tardumus

Estivatsioon

Putukate *diapaus* on pigem arengu peatumine kui termoregulaatorne seisund, kuid selles seisundis on putukad palju vastupidavamad äärmuslikele keskkonnatingimustele. Diapausi alguse määrab fotoperiood, võib esineda ka nn ‘fotosensitiivne aken’, mille jooksul loom on fotoperioodi muutustele vastuvõtlik. Enne diapausi algust koguvad loomad varuained, otsivad varjatud mikrokeskkonna ning võivad teha kookoni. Diapausist ärkamine on neurohormonaalse süsteemi kontrolli all.

Diapaus

3.8.2 Hüpotermia, tardumus ja talveuni endotermidel

Paljudel imetajatel ja vähestel lindudel esineb külmal aastaajal perioode, mil nende kehatemperatuur on tunduvalt madalam kui tavaliselt. Seda nimetatakse *talveuneks* ja see esineb peamiselt väikestel endotermidel (närlised, nahkhiired jms). Enne tardumuse tekkimist ladestavad loomad tavaliselt suures koguses varuaineid. Metabolismi tase, hingamissagedus ja südame löögisagedus on tunduvalt langenud ja loom muutub stiimulite suhtes vastuvõtmatuks. Enamik loomi, kellel esineb tõeline talveuni, kaaluvad alla 200 grammi. Talveuni *ei ole* seisund, mille korral endotermia ja termoregulatsioon kõrvale heidetakse, see sisaldab teise taseme regulatsiooni, säilitatakse uut kriitilist temperatuuri. Kui keskkonnatemperatuur langeb, siis lülituvad sisse metaboolse soojuse tootmise mehhanismid, mis säilitavad kehatemperatuuri nõutavat väärtust.

Talveuni

Talveund pole alati lihtne eristada *taliuinakust*, mis esineb suurematel loomadel (nt. karu, kobras, skunk). Taliuinaku puhul on kehatemperatuur ainult mõneõrra madalam tavalisest, samuti võib enamus füsioloogilisi protsesse toimuda enam-vähem normaalse kiirusega.

Taliuinak

Tardumusest *ärkamine* on väga energiakulukas protsess, mis toimub suhteliselt kiresti (kestusega 1 – 6 tundi). Ärkamine on kaheastmeline protsess. Esmalt ei toimu mingit nähtavat värinatega soojusprutsiooni või lihasaktiivsust kuna enamus soojusest toodetakse värinateta soojusproduksiooni käigus pruunis rasvkoos.

Ärkamine talveunest

3.9 Termobioloogiliste strateegiate evolutsioon ja eelised

Ajalooliselt peeti ektotermide alamateks, primitiivsemateks organismideks, kuna nad ei suuda oma kehatemperatuuri säilitada. Endotermide, eriti lindude ja imetajate, vaadeldi kui progressiivseid loomi, kes, evolutsiooniliselt noorematena, on suutnud hüljata vana ja halva ektotermse eluviisi ja seetõttu tõusnud domineerivaks eluvormiks. Hilisemad uurijad aga on näidanud, et tegemist pole mitte parema-halvema vastandumisega vaid erinevate elustiilidega. Endotermid esindavad kiiret, palju energiat nõudvat elustiili, ektotermid seevastu aga aeglasemat, vähem energiat nõudvat eluviisi. Võrreldes ekto- ja endotermide, võib välja tuua järgmised olulised punktid.

- Kuna ektotermide kehatemperatuur on tavaliselt lähedane keskkonnatemperatuurile, on nende standardinevahetuse tase ka madalam. Järelikult suudavad ektotermid rohkem investeerida kasvu, järglastesse ja muudesse eluavaldustesse. Neil kulub vähem toitu, seetõttu ei pea nad nii palju aega kulutama toiduotsingutele ja suudavad rohkem

vaenlaste eest varjul püsida. Nad kulutavad ka vähem vett, kuna külmalt pinnalt on aurumine väiksem. Ka pole neil tarvidust suure massi järele, et vähendada S/M suhet.

- Ektotermid ei suuda nii hästi oma kehatemperatuuri reguleerida. Ka pole mõeldavad (madala standardainevahetuse taseme tõttu) kiired energiakulud aktiivsushood. Kui nad seda siiski on sunnitud tegema, tekib neil raskekujuline hapnikuvõlg.
- Endotermide stabiilne kehatemperatuur võimaldab ensüümidel efektiivsemalt töötada. Ektotermidel seda võimalust pole.

Nagu näha, mõjub termoregulatsiooni tüüp loomadele mitmest aspektist, mõjutades nii käitumist, aktiivsust kui ka evolutsiooni. On näidatud, et kõige rohkem ektotermide elab troopikas. Seda tingivad peamiselt kaks faktorit:

- troopilistel aladel on keskkonnamtemperatuur sobiv ka ektotermidele aktiivsuse säilitamiseks võimaldades neile ka öist eluviisi,
- energia kokkuhoid – termoregulatsiooni pealt kokku hoitud energia saab investeerida sigimisse.

3.9.1 Endotermia evolutsioon

Endotermia on tõenäoliselt mitu korda tekkinud. Palju diskussioone on põhjustanud inetajate ja lindude endotermia tekkimine. Selle kohta on kaks teooriat.

Termoregulaatorne eelis, mis seisneb püsiva kehatemperatuuri säilitamises on valiku poolt soositud. Peamine erinevus endo- ja ektotermide vahel on rakkude ehituses. Endotermide membraanid (nii rakku kui mitokondrit ümbritsev) on nn 'lekkivad'. *Lekkivad membraanid* nõuavad ioongradiendi säilitamiseks rohkem energiat. See seostub valkude ja fosfolipiidide sisalduse suurenemisega kudedes. Mitokondrite membraanide lekkimine on aga seotud metaboolsete tühistsükliatega. Arvatakse, et need muutused on seotud endotermsete rakkude suurenenud soojusvajadustega.

Lekkivad membraanid

Sellele teorialle on aga oluline vastuargument. Kiirenenud metabolismi evolutsioneerumist termoregulaatorsele pinnale on raske seletada kõrge energiakulu tõttu. Põhiainevahetuse taseme väikesed muutused omavad kohasuse seisukohalt tühist efekti, juhul kui termoregulatsioon üksi on suunavaks jõuks.

Aeroobne võimekus seisneb valikus suurema maksimaalse aeroobse metaboolse taseme suunas. Maismaaloomade liikumise summaarne hind on kõrgem kui sama kehasuurusega veeloomadel. Roomajate ja amfiibide aeroobne

Aeroobne võimekus

võimekus ei ole aga suurem kui sama kehasuurusega kaladel. Seega jõuavad maismaaektotermid oma kiiruse ja vastupidavuse piirile märksa varem kui veeloomad. Suurem maksimaalne aeroobne võimekus viiks kohasuse suurenemisele tänu mitmete muude parameetrite kõrgematele näitajatele. Selle teooria kohaselt viis maksimaalse aeroobse võimekuse kasv kõrgenenud põhiainevahetuseni. On võimalik, et suurenenud aeroobne võimekus toob endaga kaasa membraanide suurema läbilaskvuse ('lekkivamad membraanid') ja nõuab seega Na-pumba pidevat suurenenud aktiivsust. See omakorda toob kaasa püsiva kõrge kehatemperatuuri. Kuid kuna põhiainevahetuse tasemest moodustab 70% siseorganite poolt toodetud soojus, jääb ebaselgeks, kuidas suurenenud aeroobne võimekus, mis peaks eeskätt mõjutama lihaste ainevahetust, on levinud muudesse organitesse. On võimalik, et püsiv kõrge ainevahetustase on hind, mida tuli maksta suurenenud aeroobse võimekuse eest. Enamus paleontoloogilisest materjalist toetab aeroobse võimekuse teooriat, kuigi kaudselt. Otseselt on seda teooriat ka raske kinnitada, kuna muutused toimuvad peamiselt pehmetes kudedes, need aga fossiilidena ei säili.

Sõltumata sellest, kuidas endotermia on evolutsioneerunud, tekib küsimus, miks on endotermsete loomade kehatemperatuur vahemikus 35 – 40 °C. Ühe seletuse kohaselt on kehatemperatuur kõrge sest kõrgete temperatuuride juures toimuvad keemilised reaktsioonid kiiremini võimaldades raku sisekeskkonna suuremat stabiilsust ning soosides valikut kitsama töötemperatuuriga ensüümide suunas. Kõrgem kehatemperatuur soodustab samuti kiiremat neuroloogilist ja hormonaalset vastust keskkonnale. Samuti, omades kehatemperatuuri üle tüüpilise keskkonnatemperatuuri, saab keha kergemini jahutada. Alternatiivselt võivad sellise kehatemperatuuri põhjuseks olla vee omadused (viskoossus, erisoojus, ionisatsiooni tase), mis on elu jaoks sobivaimad just vahemikus 35 – 40 °C.

Kõrge kehatemperatuuri probleem

3.10 Ektotermide termoregulatsioon

Ektotermid elavad väga erinevates keskkondades, nii soojas kui külmas. Vähestes keskkondades on temperatuur stabiilne, varieerudes ainult paari kraadi piires aasta jooksul. Selliste keskkondade näitena võib tuua riimveelised piirkonnad Antarktikas ja Arktikas, sügaval ookeanis või koobaste sügavuses. Tavaliselt varieerub keskkonnatemperatuur suurtes piirides nii ööpäeva lõikes kui aastaajaliselt.

3.10.1 Ektotermid külmas kliimas

Ektotermide kehatemperatuur sõltub peamiselt keskkonnatemperatuurist, seega on peamine oht külmumine, kui temperatuur langeb alla nulli. Külmumisel

tekkivatel jääkristallidel on kudedele äärmiselt destruktiivne mõju – kuna vesi külmudes paisub, lõhuvad jääkristallid rakke ja kudesid.

Ektotermised loomad on arendanud võitluseks külmaaga komplekti biokeemilisi ja füsioloogilisi mehhanisme, mida saab kokku võtta mõiste 'külmakindlus' alla. Teada on kaks erinevat strateegiat: loom võib olla *külmumiskindel* (inglise k. freeze-tolerant) ja taluda jää moodustumist kehas (kuid mitte rakkude külmumist), või *mittekülmumiskindel* (inglise k. freeze-intolerant) ja surra, kui kehas tekib jää. Viimasel juhul peavad loomad suutma vältida jää teket isegi temperatuuridel -40 – -50 °C. Pole teada ühtegi looma, kes suudaks täieliku külmumise üle elada. Küll on aga selliseid, kes suudavad taluda kehavedelike külmumise (rakud jäävad selle juures puutumata).

Külmumiskindlus

Külmumiskindluse puhul on oluline vältida rakkude külmumist. Selleks on kasutusel mitmeid strateegiaid. Mõned loomad sisaldavad aineid, mis kiirendavad kehavedelike külmumist. Need on enamasti väga hüdrofiilsed valgud, mille struktuuris on palju hüdrofiilseid kohti, mis organiseerivad veemolekulid korrapäraselt, vähendades niimoodi jäätumisele kuluvat energiat. Seega soodustavad need aeglast, kontrollitud jää moodustumist.

Esmapilgul absurdne omadus saab mõtte, kui meenutame, mis juhtub elektrolüütide lahuste külmumisel. Nimelt alandab elektrolüütide sisaldus lahuse külmumispunkti. Kui temperatuur langeb, siis elektrolüüdi lahus külmub osaliselt, järelejäänud lahusti sisaldab aga *kogu* elektrolüüdi koguse, selle kontsentratsioon tõuseb ja külmumispunkt langeb veelgi. Seega, kehavedelike külmumise kiirendamine kaitseb teataval määral edasise jää tekke eest, kuna järelejäänud kehavedelike osmootne kontsentratsioon tõuseb ja külmumispunkt alaneb. Samas tekitab see aga rakkudele tugeva osmootse stressi, kuna rakkude osmootne rõhk on siis väiksem, kui kehavedelike oma ja vesi väljub rakkudest. See küll langetab rakkude külmumispunkti ja ühest küljest kaitseb neid, kuid teisest küljest suurendab rakusisest osmootset rõhku.

Rakkude kaitsmine selliste drastiliste muutuste ajal on teist tüüpi ainete – *krüoprotektantide* ülesanne. Krüoprotektante on kahte tüüpi: *kolligatiivsed* (ladina k. colligare – siduma) ja *mittekolligatiivsed*.

Krüoprotektandid

Kolligatiivsete krüoprotektantide sisaldus rakus on suur (0,2 – 2M) ja need tõstavad osmootset kontsentratsiooni nii, et ainult teatud hulk kehavedelikku saab jäätuda. Need ühendid on metaboolselt inertsed ja mittetoksilised ka suurte kontsentratsioonide korral (polüoolid, suhkrud).

Kolligatiivsed krüoprotektandid

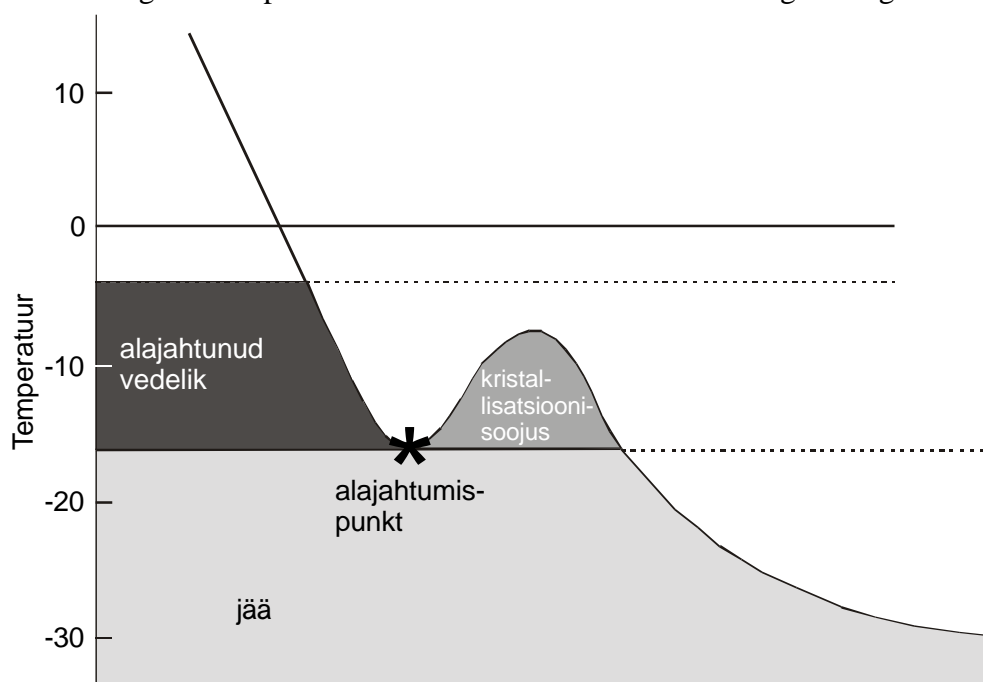
Mittekolligatiivsete krüoprotektantide sisaldus rakus on tavaliselt madal ($< 0,2$ M) ja nende peamine funktsioon on membraanide kaitsmine. Tavaliselt on tegemist trehaloosi ja proliiniga.

Vee jahtumisel alla $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ ei alga külmumine mitte kohe. Puhast vett saab ettevaatlikult jahutada tunduvalt alla külmumispunkti ilma et jää moodustumine algaks. Seda nimetatakse alajahtamiseks. Sellise alajahtunud vee külmumine sõltub kolmest faktorist: temperatuurist, jää moodustumiseks vajalike tuumade olemasolust ja ajast. Ilma kristallisatsioonituumadeta puhast vett saab kergesti jahutada kuni $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ enne kui see külmub, kui olla väga ettevaatlik, siis isegi $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$. Alajahtunud vesi võib aga vähimagi häirituse korral (nt anuma raputamine) plahvatuslikult külmuda.

Mittekülmumiskindlad loomad võivad jahtuda madalate temperatuurideni ilma et kehas tekiks jää. Alajahtumisvõime on oluline loomadele, kes elavad keskkonnas, kus esineb hootist külma. Mõnede konnade kehavedelike külmumispunkt on $-0,6\text{ }^{\circ}\text{C}$ juures, kuid nad võivad jahtuda kuni $-8\text{ }^{\circ}\text{C}$ ilma et kehas jää moodustuks (Joonis 5). Selline võime on väga kasulik mõne külma öö üleelamiseks. Teiseks näiteks sobib siinkohal tuua üks kalaliik, kes elab arktiliste fjordide põhjas. See kala on kogu oma elu jooksul alajahtunud seisundis ja tunneb ennast hästi seni, kuni ta pole puutunud vastu jääd. Viimasel juhul toimub kehas väga kiire jääkristallide moodustumine ja kala sureb.

Mittekülmumiskindlad loomad võivad aineid, mis alandavad külmumispunkti. Üks sellistest ainetest on glütserool. Teadaolevatest loomadest kõige külmumiskindlam on üks Alaskas elav putukas, *Rhabdophaga strobiloides*, kes elab üle isegi $-60\text{ }^{\circ}\text{C}$ pakase. Tema kehamassisit moodustab ligi 50% glütserool.

Mittekülmumiskindlus



Joonis 5. Vedelike käitumine temperatuuri langedes

Luukalade kehavedelike osmootne kontsentratsioon on 200 – 300 mOsm, mis vastab külmumistemperatuurile $-0,6$ – $-0,8$ °C. Polaarsete alade kalad elavad aga vees, mille temperatuur on sageli $-1,8$ °C (st merevee külmumispunkt).

Merevee külmumistemperatuur on $-1,86$ °C; merevesi ei külmu enne, kui on jahtunud selle temperatuurini. Jää, olles väiksema tihedusega, tõuseb pinnale nii mere- kui magevees. Mageda vee tihedus on aga kõige suurem temperatuuril $+4$ °C ja seega on põhja lähedal vesi alati soojem. Mereveel seda omadust aga pole ja mere temperatuur on kogu veemassi ulatuses ühtlane.

Antifriisid

Kuidas sellistes piirkondades elavad kalad siis üldse ellu jäävad? Nad ei saa püsida alajahtunud olekus, kuna kõikjal leidub jääkristalle, mis loomaga kokkupuutumisel põhjustavad tema külmumise. Sellise anomaalse situatsiooni seletus järgmine. Nimelt sisaldavad nende kalade koed ja kehavedelikud *antifriise*, aineid, mis alandavad vee külmumispunkti mõjutamata sulamistemperatuuri. Esimesena leiti selliseid aineid kala *Trematomus* kudetest, vähemalt selle kala puhul on aine koostis teada, selleks on glükoproteiid, mis takistab juba olemasoleva jääkristalli külge uute kristallide lisandumist ja väldib seega jää tekkimist.

Ka teistest polaarsetest kaladest on leitud antifriise, kuid need on teistsuguse struktuuriga (peamiseltalaniinjäägid), samuti kuuluvad antifriise omavad kalad, väga erinevatesse fülogeneetilistesse rühmadesse. See lubab oletada, et antifriisid on tekkinud evolutsiooni käigus üksteisest sõltumatult.

Ühe antifriisi struktuur:

-ALA-THR-ALA-ALA-THR-ALA-ALA-THR-ALA-ALA-THR-ALA-
ALA-

|
suhkur

|
suhkur

|
suhkur

|
suhkur

Täielikult merelise eluviisiga loomadel pole külmumisega mingeid probleeme, kuna nende osmootne kontsentratsioon on sama mis ümbritseval veel; isegi kokkupuude mõne üksiku jääkristalliga ei põhjusta veel nende külmumist. Teistsuguse probleemi ees seisavad loomad, kes elavad tõusu-mõõna piiril. Tõusu ajal, mil nad on kaetud veega, pole külmumisohtu, kuid mõõna ajal, mil nad on eksponeeritud külmale välisõhule (mille temperatuur on harilikult tunduvalt alla vee külmumiskpunkti), varitseb neid oht külmuda.

Selline loom võib olla eksponeeritud temperatuuridele kuni $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 6 tunni vältel; sellel temperatuuril külmub vesi väga kiiresti ning kuni 90% kehavedelikest võib jääda. Järelejäänud vesi sisaldab kogu lahustunud ainete hulga ja on seega väga kõrge osmootse rõhuga. Sellised loomad sisaldavad palju glütserooli. Glütserool mõjutab külmataluvust kahel viisil:

- alandab allajahtumispunkti ja suurendab tõenäosust, et looma kehas jääd ei teki, ning
- kaitseb organismi külmumisest tekitatud kahjustuste eest.

3.10.2 Ektotermid kuumas kliimas

Pole teada ühtegi looma kes suudaks elada ja läbida oma täieliku elutsükli kõrgemal temperatuuril kui $50\text{ }^{\circ}\text{C}$. Kuid puhkeseisundis loomad suudavad taluda üsna kõrgeid temperatuure. Üks ekstreemsemaid näiteid on kärpse *Polypedium* vastne, kes dehüdratiseerunud seisundis suudab taluda temperatuuri kuni $102\text{ }^{\circ}\text{C}$ ühe minuti vältel ja peale seda edukalt läbida metamorfoosi ning sigida. Ühe mageveevähi (*Triops*) munad paiknevad kuivanud mudas ja säilitavad eluvõime läbi suve, kusjuures keskkonnatemperatuur võib tõusta kuni $80\text{ }^{\circ}\text{C}$. Laboratooriumis säilitasid need munad 16 tunni jooksul eluvõime $103\text{ }^{\circ}\text{C}$ vees.

Kala *Cyprinodon diabolis* elab allikas nimega Devil's Hole, mille temperatuur ($33,9\text{ }^{\circ}\text{C}$) on muutumatuna püsinud ilmselt viimased 30 000 aastat. Maksimaalne letaalne temperatuur selle väikese kala puhul on ligikaudu $43\text{ }^{\circ}\text{C}$.

3.11 Endotermide termoregulatsioon

Endotermide kehatemperatuur on reguleeritud täpsete mehhanismide abil. Tavaliselt kõigub nende kehatemperatuur $37 - 39\text{ }^{\circ}\text{C}$ vahel, lindudel on see mõnevõrra kõrgem, ulatudes $40 - 42\text{ }^{\circ}\text{C}$.

3.11.1 Endotermid külmas kliimas

Külmas kliimas elavad endotermid omavad obligatoorselt hulgaliselt mehhanisme, mis võimaldavad neil kehatemperatuuri säilitada. Need mehhanismid sisaldavad endas nii füsioloogilisi kohastumusi (spetsiaalsed soojusvahetid, BAT, talveuni) kui ka manipuleerimist soojusvahetust mõjutavate füüsikaliste suurustega (isolatsioonikihi paksus jms).

Soojusjuhtivus väheneb karva paksuse kasvades. Suurte loomade karvastik võib olla üsna paks, väiksed loomad aga ei saa endale lubada väga paksu

karvastikku. Teatavast väärtusest pikem karv hakkab takistama nende liikuvust. Seetõttu on just väikesed loomad need, kes talveund magavad.

Paljud hülged ja vaalad elavad arktilistes meredes, kus vee temperatuur on väga madal. Lisaks sellele on ka vee soojusjuhtivus palju suurem. Sellistel loomadel on kolm võimalust:

- elada madalama kehatemperatuuriga;
- suurendada põhiainevahetuse taset et kompenseerida madalat keskkonnatemperatuuri, või
- parandada isolatsiooni vähendamaks soojuskadu.

Vaalade kehatemperatuur on samasugune kui enamusel soojaverelistest loomadest, 36 — 38 °C, seega jääb üle kaks järgmist võimalust. Paljude hüljeste põhiainevahetuse taset on mõõdetud, see on peagu kaks korda suurem, kui võiks oodata sellise suurusega loomalt.

Kolmas võimalus (isolatsioonikihi parandamine) on peamine lahendus selliste loomade probleemile. Nii vaaladel kui hüljestel on naha all paks kiht rasva, mis talitleb peamise isolaatorina. Nahatemperatuuri mõõtmised kinnitavad seda oletust, kuna nahatemperatuur on praktiliselt sama, mis ümbritseva vee oma. Kui pinna temperatuur on praktiliselt sama kui keskkonnatemperatuur, siis liigub väga vähe soojust pinnalt keskkonna. Rasvakihi paksus on ca 50 mm, selle kehapoolses osas on temperatuur enam-vähem kehatemperatuuriga võrdne.

Kui hülged ja vaalad on nii hästi isoleeritud, siis kuidas nad suudavad hoiduda ülekuumenemisest? Hüljestel on nahaalsues koes palju veresooni, mille abil saavad nad oma kehatemperatuuri väga täpselt reguleerida. Neil on mitmeid jätkeid, mis on halvasti isoleeritud, kuid samal ajal hästi veresooneerikkad. Sobivalt vereringet ümber organiseerides on nende struktuuride kaudu võimalik piisavalt suuri soojushulki keskkonda hajutada. Samal ajal saab vältida liigset soojakadu nende kehaosade kaudu, kasutades vastuvooluprintsiipi kehasse siseneva vere soojendamiseks, samal ajal jahutades väljuvat verd.

Peab meeles pidama, et arktilised loomad ei saa olla üleni kaetud isoleeriva materjaliga, kuna alati peab jääma mingi piirkond, mille kaudu soojust hajutada. Kuna enamus kehapinnast on kaetud termoisolaatoriga, vajavad nad kergelt kaetud nahapiirkondi jalgadel, näopiirkonnas ja teistel perifeersetel aladel, et vabaneda füüsilise töö korral tekkivast lisa-soojusest. Hinnates, kui suured alad on loomadel kaetud erineva tihedusega karvaga, selgub, et mõnedel loomadel on võimalik saavutada väga paindlik termoregulatsioon (Tabel 1).

Lindudel on asjad mõnevõrra teisiti. Nagu me oleme juba näinud, nõuab endotermide soojusisolatsioon külma kliima puhul metaboolse soojuse toodangu suurenemist proportsionaalselt temperatuurilangusega. Mõned linnud kasutavadki seda mudelit, kuid on linde, kes sellest hälbivad. Nt tuvide soojusproduktioon ei suurene nii palju, kui see mudel eeldaks. See vastuolu seletub sellega, et temperatuuri alanedes muutub osade lindude katete soojusjuhtivus – suled aetakse kohevile.

Tabel 1. Laama (*Lama guanaco*) karvastiku tihedus. Üle 40% looma kehast on kaetud paksu karvaga, kuid ka peaaegu 40% on praktiliselt paljas.

	karva paksus (mm)	% naha pinnast
peaaegu paljas	1	19
lühike karv	4	20
keskmine karv	15	20
pikk karv	30	41

Kasutusele tulevad ka mitmesugused käitumuslikud mehhanismid. Üks kõige karmimas kliimas elavaid linde on imperaatorpingviin (*Aptenodytes forsteri*). Talve tulles lahkuvad need linnud avamerelt ja kõnnivad mööda merejäääd 50–100 km Antarktika jääkilbi poole. Seal muneb emane ühe muna, mida haub isalind. Haudumise ajal seisab isalind jääle üle kahe kuu, kusjuures õhutemperatuur on -30 kuni -40 °C, lisaks sellele puhub veel vinge tuul. Selle aja jooksul isased ei toitunud ja võivad kehakaalust kaotada kuni 40%. On kindlaks tehtud, et 200 km rännak kulutab energiat 1,5 kg kehamassi ekvivalendis (imperaatorpingviini kehamass on ca 35 kg). Kas ülejäänud on piisav, et mitme kuu vältel vastu pidada karmile kliimale?

Nende lindude soojusjuhtivus ja füsioloogia on igati sarnane tavalise, palju mõõdukama kliimaga kohanenud linnu omale. Laboris läbiviidud eksperimendid näitavad, et sellise ajavahemiku üleelamiseks kulub neil umbes 25 kg rasva, mida on aga ilmselt liiga palju, selliseid reserve nendel pingviinidel lihtsalt pole. Selle asemel kogunevad nad talvituspaikades suurteks kobarateks, milles võib olla tuhandeid isendeid. Selliste isendite põhiainevahetuse taset pole määratud, kuid kasutades indikaatorina rasvkudet, võib öelda, et linnud kulutavad nii 50% vähem energiat. Kui üksik pingviin kulutab päevas ca 0,2 kg rasva, siis kobarasse kogunenud linnud ainult 0,1 kg isendi kohta. Kobarasse kogunemisel pole linnud enam igast küljest külmale eksponeeritud. Selliselt väheneb lindude kogupindala, mille kaudu soojus eraldub.

3.11.2 Endotermid kuumas kliimas

Väga kuuma ja kuiva kliimaga aladel on suuritel loomadel teatavad eelised. Suured loomad soojenevad kiiremini ja jahtuvad aeglasemalt kui väikesed, see tuleb keha pindala ja massi suhetest. Näitena vaatama ühte suure massiga looma – kaamelit.

Kaamel saab kasu juba sellest, et ta on suure. Kui kaamel kasutaks oma keha jahutamiseks vett, kuluks seda umbes kaks korda vähem kui inimesel. Kõigepealt vaatame, mida saab kaamel teha kahe muutujaga, soojusmahtuvuse ja aurumisega. Soojusmahtuvus peegeldub kehatemperatuuri tõusus. Normaalse kaameli kehatemperatuur kõigub keskmiselt kahe kraadi piires – 36 kuni 38 °C. Kuid kui kaamel ei saa juua, on ööpäevased temperatuurikõikumised palju suuremad. Hommikul võib temperatuur olla isegi 34 °C ja kõrgeim temperatuur pärastlõunal kuni 41 °C. Kui kaamel kaalub umbes pool tonni, siis 7 °C temperatuuritõus vastab umbes 2900 kcal suurusele energiahulgale ehk 5 l veele. Lisaks vee kokkuhoiule on sellel veel teinegi funktsioon. Kui kehatemperatuur on kõrge, väheneb gradient keskkonna- ja kehatemperatuuri vahel ning soojust lisandub vähem. Seda kinnitavad ka katsed: kui kaamel, kellel lubati vabalt juua, kulutas 9,1 liitrit vett 10 kõige palavama tunni jooksul (vastab 5100 kcal), siis kaamel, kellel juua ei lastud, kulutas ainult 2,8 liitrit vett (vastab 1600 kcal). Samuti suudab kaamel taluda dehüdratatsiooni kuni 20% kehamassist.

Seega on kaamelil kolm peamist põhjust, miks ta kaotab vähem vett, kui teooria ennustab:

- kehatemperatuur on kõrgenenud soojuse akumulatsiooni tõttu;
- kõrgenenud kehatemperatuur vähendab soojusvoogu keskkonnast organismi;
- karvastik isoleerib looma keskkonna soojusest.