

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: biologie
Studijní obor: obecná biologie



Jana Demešová

Ztráty vody výparem u terestrických obratlovců
Evaporative water loss in terrestrial vertebrates

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce/Školitel: Mgr. Zuzana Starostová, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 3.5.2017

Podpis

Poděkování:

Děkuji mé školitelce Mgr. Zuzaně Starostové, Ph.D. za podporu a cenné rady při zpracovávání této práce.

Obsah

Seznam zkratk	6
1 Úvod	1
1.1 Ztráty vody výparem z povrchu těla	1
1.2 Výpar vody dýcháním	2
2 Metodika měření EWL	3
2.1 Respirometrické stanovení EWL	3
2.2 Gravimetrické stanovení EWL	4
2.3. Faktory ovlivňující měření EWL	5
3 Trendy EWL v závislosti na prostředí	6
3.1 Vztah EWL a hmotnosti	9
3.2 Vztah EWL a rychlosti metabolismu	10
3.3. Kůže ve vztahu k EWL	10
4 Ztráty vody výparem u hlavních skupin terestrických obratlovců	12
4.1 Rezistence integumentu obojživelníků k EWL	12
4.2 EWL u plazů	15
4.2.1 Role plazích šupin ve vztahu k EWL	15
4.2.2 Ochlazování dýcháním u plazů	16
4.2.3 Ochlazování kloakou u plazů	18
4.3 Ztráty vody výparem a hypertermie u ptáků	19
4.4 EWL u savců	20
4.4.1 Behaviorální a fyziologické adaptace hlodavců k redukci EWL	21
4.4.2 Respiratorní ochlazování u savců	22
4.4.3 Ztráty vody výparem během hibernace savců	23
5 Závěr	25
6 Seznam literatury	26

Seznam zkratek

CCEPs – corneus cell envelope proteins – proteiny buněčných membrán korneocytů

CEWL – cutaneous evaporative water loss – ztráty vody výparem z kůže

EHL – evaporative heat loss – ztráta tepla výparem

EWL – evaporative water loss – celkové ztráty vody výparem

HRPs – histidine-rich proteins – matrixové proteiny bohaté na histidin

REWL – respiratory evaporative water loss – ztráty vody výparem při dýchání

SC – *stratum corneum*

TMR – torpid metabolic rate – metabolický obrat během stavu strnulosti

VLB – vesicular lamellar bodies – vezikulární lamelární tělíska

WVP – water vapor pressure – tlak vodní páry

1 Úvod

Udržování rovnovážného stavu tělních tekutin je zásadní pro všechny suchozemské obratlovce. Ztráty vody výparem tvoří často majoritní složkou vodní bilance. Hlavní podíl na celkových ztrátách vody výparem mají ztráty vody ztráty vody skrze povrch těla, které zaujímají dvě třetiny až tři čtvrtiny z celkového výparu. Dále pak ztráty vody při dýchání, které tvoří asi jednu čtvrtinu až jednu třetinu z celkového výparu u suchozemských živočichů (Hill et al., 2004).

Terestriční živočichové mají oproti vodním živočichům jako hlavní fyziologickou výhodu snadný přístup ke kyslíku. Největším rizikem života na souši je pro ně nebezpečí dehydratace a riziko přehřátí organismu (Schmidt-Nielsen, 2007). Nadměrnému přehřívání se lze bránit ochlazováním vypařováním vody z povrchu těla (Baldo et al., 2015). Tento způsob ochlazování ovšem znamená riskování nadměrných ztrát vody výparem. Živočichové proto musí účinně a dynamicky reagovat na okolní podmínky s ohledem na vodní bilanci, nebo se bránit ztrátám vody výparem různými fyziologickými adaptacemi, změnami chování, potravy nebo habitatu. Je pravděpodobné, že ztráty vody výparem mohou být hlavním omezením v geografickém rozšíření živočichů do teplejších nebo sušších prostředí (Juniortiton a Gomez, 2015). Vodní bilance je tvořena ztrátami a příjmy vody pro metabolické a fyziologické procesy. Ztráty vody jsou realizovány výparem, exkrecí a sekrecí potu, slizu nebo hlenu. Zdroji vody pro organismus jsou příjem tekutin, voda obsažená v potravě a metabolická voda, čili voda vznikající při oxidaci živin. Získávání vody vsakováním vody přes pokožku je z terestrických obratlovců možné pouze u obojživelníků (Tracy et al. 2010). Hmyz a další bezobratlí dokážou ještě například získávat vodu přímo z vodní páry přes povrch těla (Chown a Nicholson, 2004).

1.1 Ztráty vody výparem z povrchu těla

Voda je důležitá nejen pro fungování fyziologických pochodů a udržení vodní bilance, ale také pro ochlazování těla. Živočichové se ochlazují kondukcí a radiací tepla (Baldo et al., 2015). Pokud je teplota okolí vyšší nebo stejná jako teplota těla, musí se ochlazovat evaporací vody z pokožky. Ztráty vody výparem klesají s rostoucí vlhkostí nebo klesající teplotou prostředí (Frank, 1988). Odpařováním vody z pokožky se ochlazuje povrch těla. Nejdříve se tudíž ochlazují části těla, které jsou blízko k povrchu těla, nebo mají velký povrch, tj. končetiny a výstupky těla. Záleží tedy na tvaru těla a jeho objemu. Pro tělesa i živé organismy platí tzv. geometrické pravidlo, kdy platí, že povrch (vztaženo na tvar koule) roste s druhou

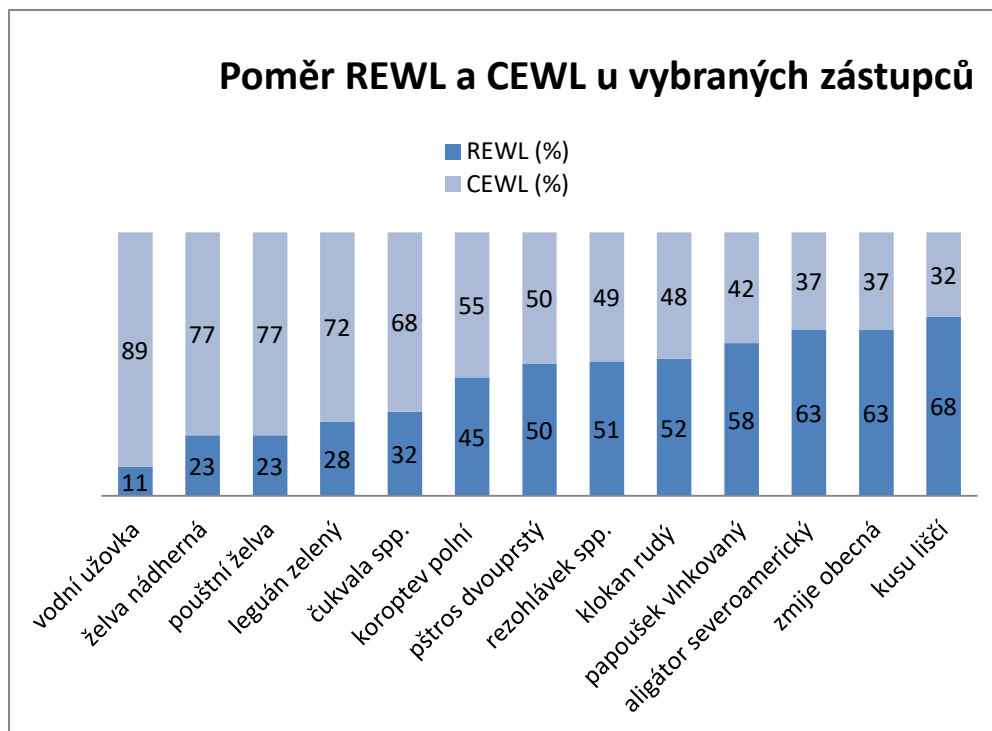
mocninou poloměru a objem roste se třetí mocninou poloměru (Willmer et al., 2005). Z geometrického pravidla vyplývá, že malí živočichové mají velký relativní povrch těla vzhledem k objemu a ztrácí proto příliš mnoho vody výparem i tepla radiací. Malí homeotermní živočichové mají oproti velkým zvířatům rychlejší metabolismus a dokážou se dobře vyrovnat se ztrátami tepla, ale hrozí jim větší riziko přehřívání (Willmer et al., 2005). Ztráty vody výparem musí řešit různými adaptacemi, např. behaviorálními. Kromě velikosti těla záleží také na zvrásněnosti kůže a jejím pokryvu. Nejvíce jsou těmito ztrátami ohroženi např. obojživelníci s velmi málo rohovatějící kůží chráněnou vlhkou vrstvou slizu (Tingley and Shine, 2011). U zvířat s rohovatějící pokožkou zajišťuje hlavní bariéru proti ztrátám vody transepiteliárním transportem vrstva kůže *stratum corneum* (Alibardi, 2003).

1.2 Výpar vody dýcháním

Respirací dochází k evaporaci z horních dýchacích cest. Vypařování vody ochlazuje nejprve hlavu a poté krev, která postupně ochlazuje celé tělo. Množství vypařené vody z dýchacího traktu závisí na ventilačním objemu, čili na objemu vzduchu, který je vdechován do plic (McNab, 2002). Vydechovaný vzduch je saturovaný a zvlhčuje nosní sliznice, či ústní dutinu, kde dochází k výparu. Čím je vdechovaný vzduch vlhčí, tím méně je potřeba vodní páry k saturaci vydechovaného vzduchu. Vydechovaný vzduch má stejnou teplotu s teplotou těla a průchodem přes nosní dutiny se ochlazuje. Při nádechu se tedy vzduch ohřívá a zvlhčuje, při výdechu naopak (Mautz, 2002).

U ptáků a některých savců, jako jsou opice, jsou nosní dutiny krátké a široké. K evaporaci tak dochází na malé ploše a ochlazování není efektivní. Ptáci a někteří savci proto používají zrychlené dýchání (McNab, 2002). Někteří plazi používají toto chování, pokud jsou vystaveni podmínkám s velkým rizikem přehřátí organismu (Tattersall et al., 2006). U dehydrovaných zvířat mohou vyschnout nosní dutiny pokryté vrstvou suchého hleny, který sliznice chrání. Tento povrch odebírá vlhkost z vdechovaného vzduchu díky obsaženým hygrokopickým látkám. Stejně tak hlen desaturuje vzduch, který je vydechován. Dochází tedy k částečnému ochlazení a zároveň jsou ztráty vody minimalizovány. Tento jev byl pozorován např. u dehydrovaných velbloudů (Schmidt-Nielsen, 2007).

Ačkoli ztráty vody dýcháním mohou být značné, ztráty vody výparem přes pokožku je v naprosté většině případů převyšují (Champagne et al., 2016). Poměr ztrát vody výparem pokožkou (CEWL) a dýcháním (REWL) je znázorněn na obrázku 1.



Obrázek 1: Podíl CEWL (světle) a REWL (tmavě) u vybraných zástupců. Data převzata z Randall et al, 2002.

2 Metodika měření EWL

Suchozemští živočichové ztrácí vodu výparem primárně skrze povrch těla a dýcháním, dále pak pocením a vypařováním vody ze sliznice oka nebo kloaky. Ztráty vody výparem ze sliznic během měření běžně neuvažujeme, ačkoli u některých zvířat mohou být tyto oblasti těla významným regulátorem tělesné teploty (DeNardo et al., 2003). Měření ztrát vody výparem (EWL – evaporative water loss) se provádí zejména dvěma metodami – respirometricky (Champagne et al., 2016) a gravimetrickým stanovením (Licht a Bennett, 1972).

2.1 Respirometrické stanovení EWL

Často používanou metodou je měření pomocí respirometrie, což je metoda určená v tomto případě pro zjištění složení vydechaného vzduchu (Minnaar, 2013). Experiment začíná nejčastěji uzavřením živočicha do vzduchotěsné komory (Juniortiton a Gomez, 2015). Často je těžké experimentálně rozdělit kožní a respirometrickou složku výparu. Při pokusu o oddělení ztrát vody výparem kůže a dýcháním se během měření používají zvláštní nasazovací masky přes horní cesty dýchací (obrázek 2) (Minnaar et al., 2014). Další možností je rozdělení komory mezi hlavou a tělem pomocí silikonové nebo jiné přepážky. U zvířat pro

experiment se poté vypočítává povrch těla pro určení vztahu množství vypařené v vody v gramech na jednotku plochy. Pro relevantnější výsledky se vybírají zvířata podobné velikosti těla (Tieleman et al., 2003).



Obrázek č. 2 Netopýr *Epomorphus wahlbergi* s latexovou maskou během měření EWL průtokovou respirometrií (Minnaar et al., 2014).

Měření EWL je prováděno při známé teplotě a vlhkosti (DeNardo, 2003). Někdy je vháněn přímo tento suchý vzduch, jindy je vzduch saturován přiměřenou vlhkostí odpovídající přirozeným podmínkám zvířete. Vzduch je pak vháněn přes regulátor průtoku do komory, nebo do jejích jednotlivých částí a odváděn do hygrometru. Pomocí hygrometru se následně vyhodnotí obsah vodní páry (Bernstein et al., 1977). Komory mívají podlouhlý tvar, často tvar trubky, aby bylo zajištěno rovnoměrné obtékání vzduchem a omezení aktivity zvířat (Bennet a Licht, 1974). Úzké trubky se používají zejména u hadů, kteří mají tendenci se stáčet a zmenšují tak povrch pokožky vystavené okolnímu vzduchu. Měřením zvířat v natažené poloze se předchází zkreslování výsledků. Komory jsou průhledné pro kontrolu zvířat, někdy jsou komory zatemněné s ohledem na biorytmus zvířete.

2.2 Gravimetrické stanovení EWL

U pokusů s následnou dehydratací zvířete je ztráta vody měřena nejčastěji gravimetricky, kdy sledujeme úbytek váhy zvířete v gramech (Licht a Bennett, 1972).

Druhou možností za použití gravimetrické metody je přidání desikantu (hygroskopické látky) do komory a změření změny váhy desikantu (Gallio a Stensmyr, 2016). Pokud měříme pouze vlhkost, nebo váhu desikantu v komoře, může měření ovlivňovat aktivita zvířete a jeho

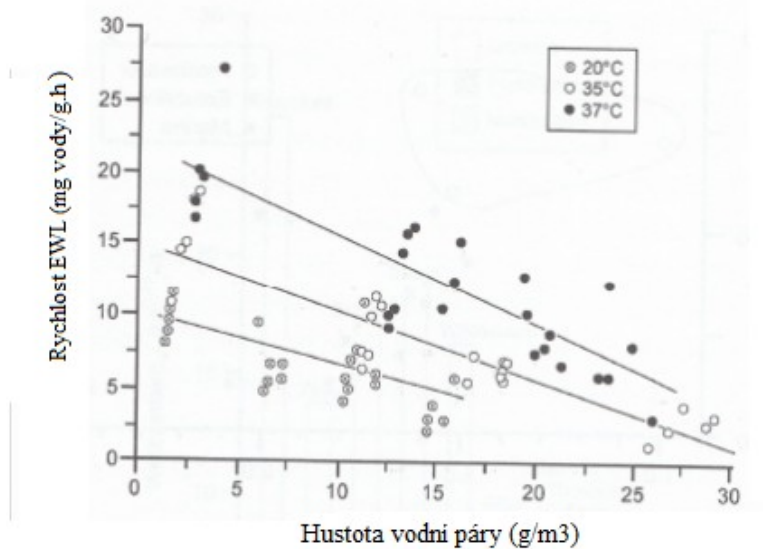
velikost. Je proto dobré zohlednit, zda je měření prováděno během aktivní nebo neaktivní fázi dne.

2.3. Faktory ovlivňující měření EWL

Z některých studií je těžké výsledky interpretovat, pokud jsou studie velmi komplexní a sledují příliš mnoho proměnných na malém množství vzorků živočichů. Dále není dle mého názoru vhodné porovnávat zvíře v zajetí se zvířetem odchyceným, zde mohou být výsledky ovlivněny stresem zvířete. Zvíře může také stresovat nasazování masek.

Pro porovnání, do jaké míry jsou ztráty vody výparem regulovány fyziologicky, nebo jsou dány fyzikálními podmínkami, se používá srovnání živého zvířete s vytvořeným modelem. Modely jsou vyrobeny z materiálu co nejvíce odpovídajícímu povrchu pokožky měřeného zvířete – např. vytváření žab z agaru (Young et al., 2005; Tracy et al., 2010).

Další faktory ovlivňující ztráty vody výparem jsou rychlost dýchání a teplota těla. Někteří vědci upozorňují na to, že nepřesnosti v měření mohou být způsobeny rozdílnou kondicí nebo aktivitou porovnávaných zvířat (Hayes et al., 1998). Pokud zjišťujeme obecné fyziologické a evoluční vzory, nejsou tyto rozdíly příliš významné. Aktivita má na měření EWL vliv, avšak nepříliš markantní (Winne et al., 2001). Naopak korelace s prostředím je velmi významná (Cox a Cox, 2015). Během experimentálního měření variuje EWL např. u obojživelníků také v závislosti na druhu jedince, tvaru těla, teplotě okolí a rychlosti větru (Herrerías-Azcué, 2016).



Obrázek č. 3 Závislost rychlosti výparu na hustotě vodní páry (převzato z McNab, 2002).

3 Trendy EWL v závislosti na prostředí

U druhů živočichů žijících v aridních podmínkách jsou ztráty vody výparem menší, než u druhů žijících ve vlhčím prostředí (VanSant, et al., 2012). Tento evoluční trend byl pozorován u obojživelníků (Pough, 2007), terestrických plazů (Dmi'el, 2001), ptáků (Tieleman et al., 2002; Williams et al., 2011) i savců (VanSant et al., 2012; Brigham a Klug-Baerwald, 2017), ale také u vodních obratlovců (Murphy et al., 2016) a bezobratlých (Kenneth, 1935). Dokonce byly pozorovány i rozdíly vnitrodruhové mezi populacemi z různých typů stanovišť (Brigham a Klug-Baerwald, 2017). Ztráty vody výparem skrze pokožku u populace plazů z vlhčího prostředí byly vyšší a rezistence k EWL byla nižší oproti populaci ze suššího prostředí (Dmi'el, 2001).

Charakteristika prostředí má největší vliv na ztráty vody výparem. U vlastností prostředí ve vztahu k EWL se zaměřujeme zejména na ariditu, čili vyprahlost prostředí. Aridním prostředím rozumíme pravé pouště se srážkami do 200 mm za rok. Semiaridní prostředí jsou suché stepy a lesy se srážkami kolem 500 mm za rok. Mezofilní jsou vlhká stanoviště, jako jsou tropické pralesy a lesy mírného pásma, kde jsou srážky 1500 mm za rok a více (Macháček, 2017). Aridita prostředí je nejčastěji vyjadřována koeficientem prostředí Q, který se vypočítává podle následujícího vzorce;

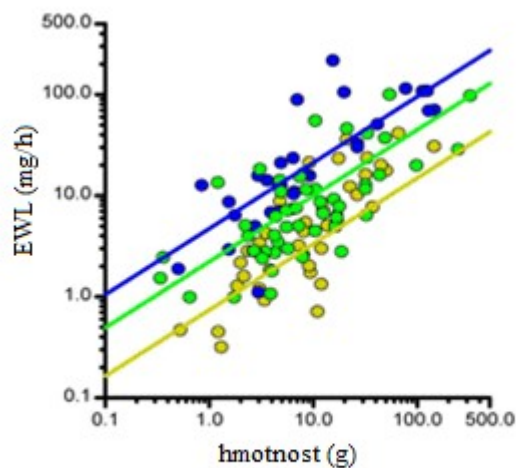
$$Q = P / [(T_{max} + T_{min}) \cdot (T_{max} - T_{min})] \times 1000$$

P	průměrné roční srážky (mm)
T_{max}	průměrná maximální teplota nejteplejšího měsíce (°C)
T_{min}	průměrná minimální teplota nejchladnějšího měsíce (°C)

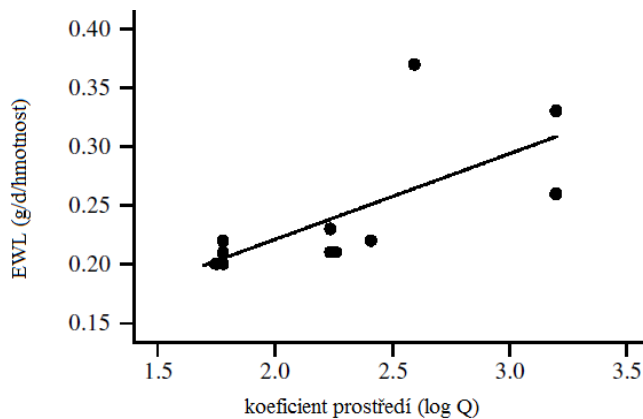
Koeficient prostředí má nízkou hodnotu v aridních prostředích, vysokou hodnotu v chladných a vlhkých habitatech (Tieleman et al., 2002). Jak již bylo zmíněno, se zvyšující se ariditou prostředí se EWL (až na výjimky) snižuje (VanSant et al., 2012). Tento trend je ukázán na obrázku č. 4. a jasně ukazuje na nutnost adaptací a fyziologického řízení ztrát vody výparem, protože při nízké vlhkosti ve vyprahlém prostředí by ztráty vody měly být největší. V aridních prostředích, jako jsou pouště, je navíc teplota často velmi vysoká a to způsobuje velké ztráty vody výparem (Dial a Grismer, 1992). V těchto podmínkách navíc není pro zvířata výhodné např. pocení, protože výpar vody z pokožky je tak rychlý, že ochlazování není efektivní. Stejný trend, kdy EWL klesá spolu s rostoucí ariditou prostředí pozorujeme i u bezobratlých. Zde je ovšem jiný poměr ztrát vody pokožkou a dýchacím ústrojím, protože kutikula např. u hmyzu je velmi málo propustná a většina ztrát vody výparem je realizována přes tracheje (Randall et al., 2002).

U plazů byla korelace EWL s prostředím studována např. u užovky *Nerodia fasciata*, která má dle studie zhruba třikrát nižší EWL díky rozdílným lipidovým vrstvám v epidermis. *Nerodia fasciata* je sice semiaquatický druh, stejně jako *Seminatrix pygaea*, ale vykazuje mnohem více terestrické aktivity než *Seminatrix pygaea* (Winne et al., 2001).

Abiotické podmínky ovlivňující tyto ztráty jsou zejména teplota okolí, relativní vlhkost, tlak vodní páry a rychlost proudění vzduchu (McNab, 2002). Nejčastěji jsou právě abiotické podmínky považovány za hlavní faktory a neuvažuje se o fyziologické regulaci výparu. Obecně platí, že se zvyšující se teplotou okolního prostředí a snižující se relativní vlhkostí se zvyšuje EWL (Schmidt-Nielsen, 2007). Tento vztah potvrzuje i graf na obrázku 3, ze kterého vyplývá, že rychlost výparu je lineárně závislá na hustotě vodní páry a že při vyšších teplotách dochází k většímu/rychlejšímu výparu vody (McNab, 2002).



Obrázek č. 4: 4a Závislost EWL na ariditě u šupinatých plazů (Převzato a upraveno z Cox a Cox, 2015). Barevně označené typy habitatu: aridní – žlutě, semiaridní – zeleně, vlhké – modře.



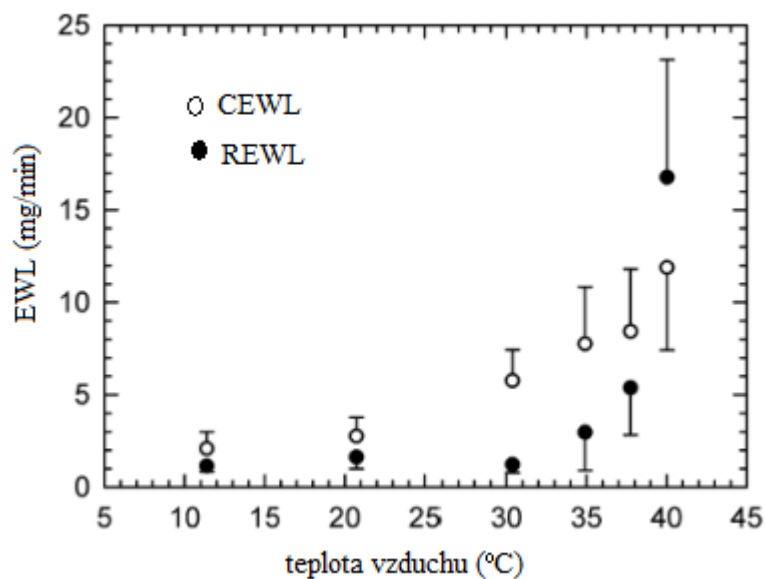
4b. Průměrné hodnoty EWL u jednotlivých druhů skřivanů v závislosti na koeficientu prostředí (Převzato a upraveno z Tieleman et al., 2002).

Aridní prostředí jsou oblasti s extrémními životními podmínkami, kde jsou živočichové vystaveni intenzivní sluneční radiaci, extrémním výkyvům teplot, nedostatku pitné vody, nízké primární produkci a nízké vlhkosti. Pro živočichy je nutné nejen šetrně hospodařit s vodou pro udržení vodní bilance, ale také šetřit energií. Adaptace pro snížení EWL by neměly být energeticky náročné, kvůli nízké primární produkci, a také aby nedocházelo k přehřívání organismu (Dial a Gismer, 1992).

Dominantními obyvateli aridních oblastí jsou plazi, konkrétně ještěři a hadi (Cox a Cox, 2015), kteří mají zřejmě výhodu díky šupinám. Plazí šupina je mechanicky dobře odolná, nepropustná pro vodu a morfologicky velmi variabilní. Je otázkou, jak velká je role plazích šupin ve ztrátách vody výparem, jak je popsáno níže.

Příbuzné druhy mají tendenci vybírat si stejné nebo podobné habitaty (Mautz, 2002). Tento trend je někdy označován jako „biomová stáze“, protože je velmi konzervativní. K evolučním tranzicím u plazů dochází nejvíce mezi druhy z aridního a semiaridního prostředí. Méně k nim dochází mezi semiaridními a mezofilními druhy a nejméně mezi aridními a mezofilními druhy (Cox a Cox, 2015).

Fyziologickou regulací ztrát vody je například ochlazování pocením, výparem z povrchu těla, sliznic, nebo jazyka, metabolická voda, změna rychlosti dýchání či hypertermie (Cooper a Withers, 2014). Dalším trendem v EWL mezi různými skupinami je pozvolné zvyšování EWL spolu s teplotou okolí. Při teplotě kolem 35 °C se EWL rapidně zvyšuje v důsledku nebezpečí přehřátí organismu, jak je vidět na obrázku č. 5. Toto prudké zvýšení EWL pozorujeme u homeotermních i ektotermních živočichů.



Obrázek č. 5 Měření EWL za různých podmínek u kaloňů. Při nižších teplotách stoupá EWL (zde na obrázku značeno TEWL) lineárně s teplotou okolí. Při teplotě okolí 35 °C EWL prudce stoupá. Při nižších teplotách převažují ztráty vody výparem pokožkou (značeno bíle), u vyšších teplot stoupá procento ztrát vody výparem z dýchacích cest (černě) (Minnaar et al., 2014).

Při studiu rezistence k EWL u obojživelníků se ukazuje silná korelace mezi habitatem a odolností vůči EWL – např. arboreální žaby mají největší odolnost vůči ztrátám vody výparem. Vodní druhy vykazují velmi nízkou, či dokonce žádnou odolnost. Žaby vázané pouze částečně na vodní zdroj vykazují rezistenci k EWL mezi hodnotami vodních a arboreálních žab (Young et al., 2006). Byla zkoumána také fylogenetická historie této adaptace. Vývoj rezistence vznikl nezávisle u mnoha druhů. Je pravděpodobné, že mechanismy k minimalizaci ztrát vody výparem jsou vázány spíše na ekologii druhu než na vlastnosti předků daného druhu (Dmi'el et al., 1997; Young et al., 2005; Tracy et al., 2010; Minnaar et al., 2014; Tieleman et al., 2002).

3.1 Vztah EWL a hmotnosti

Množství vypařené vody z těžšího zvířete může být větší oproti menšímu jedinci díky rozdílnému povrchu obou zvířat. Pokud sledujeme výpar vztažený na jednotku hmotnosti, zjistíme, že hmotnost koreluje s EWL a spotřebou kyslíku jen velmi slabě, nebo nekoreluje vůbec (VanSant et al., 2012). Rozdíly ve výsledcích různě velkých zvířat byly většinou zatíženy chybou měření, protože zvířata byla různě aktivní (Hayes, et al., 1998). Tento vztah

je překvapivý vzhledem k tomu, že pro lehčí jedince jsou ztráty vody výparem nebezpečnější, jak již bylo zmíněno výše (kapitola 1.1, Willmer et al., 2005).

Podle měření zaměřených právě na arboreální žáby byl až na výjimky signifikantní rozdíl v porovnání EWL u agarového modelu s EWL u živého zvířete (Young et al., 2006; Tracy et al., 2010). Podle mnohých měření mají větší živočichové vyšší hodnoty EWL, což může být způsobeno jednoduše nepoměrem plochy těla u velkého a malého druhu. Když ovšem porovnáváme druhy bez ohledu na hmotnost, zjistíme, že rezistence k EWL značně kolísá (Young et al., 2005). Hmotnost, nebo velikost živočicha tedy nemá vliv na schopnost odolávat ztrátám vody výparem (Gouveia a Correia, 2016).

3.2 Vztah EWL a rychlosti metabolismu

Ektotermní živočichové mají nízkou rychlost metabolismu bez ohledu na prostředí, ve kterém žijí. Obojživelníci, kteří jsou převážně ve vlhkých biotopech, mají nízkou teplotu těla díky ochlazováním se neustálým výparem a právě nízkému bazálnímu metabolismu (BMR) (Herrerías-Azdué, 2016). Opakem mohou být plazi, kteří mají nízký BMR a žijí v nejrůznějších habitatech. U endotermních živočichů je ovšem patrný vztah ztrát vody výparem a rychlosti metabolismu (Baldo et al., 2015; McNab 2008).

Ukazuje se, že u druhů z pouštních prostředí dochází k adaptivní modifikaci v rychlosti metabolismu ve spojitosti se ztrátami vody výparem. Rychlost metabolismu klesá s rostoucí ariditou prostředí, podobně jako EWL (Tieleman et al., 2002). Během studie, která zkoumala tento vztah u ptáků, byla největší korelace mezi EWL u daného druhu a habitatem (necelých 90% mezidruhové variance) a mezi rychlostí bazálního metabolismu (BMR) a habitatem opět kolem 90 % (Tieleman et al., 2002). Snížení výparu a rychlosti metabolismu je pro živočichy žijící v horkém a vyprahlém prostředí výhodná kombinace, protože se snižuje riziko přehřívání díky nízké produkci tepla a tím zvíře předchází ztrátám vody výparem, který by byl nutný pro následné ochlazování. (Baldo et al., 2015).

3.3. Kůže ve vztahu k EWL

Pro porozumění faktorům ovlivňující EWL je nutno zkoumat nejen kožní deriváty, ale také vlastnosti integumentu. Integument je obecně tkáň, která pokrývá tělo živočicha a produkuje kožní deriváty. Někteří živočichové bez bariéry proti ztrátám vody výparem v podobě šupin nebo zrohovatělé pokožky mohou mít stejné, či dokonce nepatrně nižší EWL oproti živočichům s „lepším“ pokryvem těla (Bennet a Licht, 1974). Protože ztráty vody výparem jsou realizovány přes nejsvrchnější vrstvy kůže, zaměříme se nyní na evoluci jedné

z epidermálních vrstev, tzv. *stratum corneum* (SC). Jedná se o rohovatějící vrstvu pokožky složenou z několika vrstev korneocytů. Korneocyty jsou odumřelé, oploštěné buňky (Martínek, 2009; Champagne et al., 2016). Pro přežití na souši má SC zásadní vliv. Skládá se z alfa a beta-keratinové vrstvy. Alfa-keratinová vrstva je evolučně původnější vrstva schopná rohovatět. Beta-keratinová vrstva tvoří odvozenější kožní deriváty. Obě dvě složky SC zabraňují ztrátám vody výparem. Jejich účinnost v limitaci EWL se může měnit v závislosti na fyzikálních faktorech, a také na situaci zvířete, např. doba po svlékání u plazů (Alibardi, 2003). Ve vrstvě SC jsou produkovány proteiny jako např. involucrin, profilagrin-filagrin nebo trichohyalin. Tyto proteiny již souvisí s tvorbou rohovatějící pokožky nebo jemných chlupů u terapsid (savců). Těto části SC se říká alfa-keratinová vrstva. Proteiny bohaté na tyrosin, glycin a sulfur najdeme v beta-keratinové epidermální vrstvě SC. Beta-keratinová vrstva souvisí s produkcí hrubších kožních derivátů, jako jsou chlupy, kopyta nebo drápy (Alibardi, 2003).

U skupiny Amniota došlo k velmi významným změnám tělního pokryvu během přechodu na terestrický, nebo semi-terestrický způsob života. Tyto adaptace bránily nadměrným ztrátám vody výparem. Buňky vrstvy SC chybí u ryb a zárodků obojživelníků. V evoluci se poprvé objevují v pokožce dospělých obojživelníků. U amniot jsou přítomny už u prvních zástupců – plazů. Je tedy zjevné, že SC souvisí s přechodem na souš. U sauropsid (plazů a ptáků) můžeme vývoj SC pozorovat během embryogeneze. Z jemné a lesklé pokožky připomínající kůži obojživelníka se stává tuhá epidermis postupně se pokrývající šupinami nebo peřím (Alibardi, 2003). U plazů a ptáků vznikly v beta-keratinové vrstvě specifické proteiny pro vytvoření šupin nebo peří, tyto proteiny mají původ u skupiny sauropsid (Alibardi, 2003).

Ve vrstvě SC jsou přítomny dvě organely, a sice hrubá filamenta a vezikulární lamelární tělíska. Tyto organely se vyskytují pouze u amniot. Vesikulární lamelární tělíska obsahují lipidy a při vývoji embrya se z tělísek vytváří alfa-keratinová vrstva. Tato vrstva bohatá na lipidy a tvoří hlavní bariéru proti EWL (Champagne et al., 2016; Williams et al., 2011). U plazů bylo pozorováno, že druhy z aridních oblastí mají větší množství lipidů v této epidermální vrstvě v porovnání s druhy z vlhkých prostředí (Dmi'el, 2001).

Ryby a larvální stádia obojživelníků mají pokožku krytou slizem. Z primitivnější pokožky obojživelníků se pozdějším evolučním vývojem vyvinula vícevrstevná pokožka z diferenciováných keratinocytů. Tyto buňky postupně rohovatí, odumírají programovanou buněčnou smrtí a stávají se korneocyty epidermální vrstvy SC. Dospělá zrohovatělá vrstva je nepropustná pro plyny a tím účinně limituje EWL (Lillywhite, 1982).

4 Ztráty vody výparem u hlavních skupin terestrických obratlovců

4.1 Rezistence integumentu obojživelníků k EWL

Obojživelníci jsou extrémně náchylní k dehydrataci způsobenou výparem vody z pokožky. Na druhou stranu, nebo právě proto, snášejí největší ztráty vody. Savci například, jsou dehydrovaní, pokud ztratí 10% veškeré vody v těle a 15-20% ztráta je pro ně letální.

Obojživelníci, např. žáby, mohou ztratit 40 % objemu vody v těle a přežít (Schmidt-Nielsen, 2007). Díky jejich vysoce propustné pokožce jsou obojživelníci schopni nasát vodu pokožkou (Juniortiton a Gomez, 2015).

Pokožka obojživelníků nesmí příliš rohovatět, protože nedostatečně funkční plíce vyžadují podporu dýcháním kůží. Kůže obojživelníků je navíc velmi tenká a hodně propustná pro vodu. Ve vrstvě SC postrádá multilamelární tělíska, keratohyalin, matrix a proteiny buněčných membrán korneocytů. Z těchto důvodů není kůže uzpůsobená k rohovatění a nemůže tak dobře rohovatět a bránit se ztrátám vody výparem (Alibardi, 2003). Pro citlivost pokožky musí být kůže chráněná vlhkou vrstvou slizu (Amey et al., 1995).

Mnoho druhů obojživelníků ztrácí vodu výparem kůží volně, jako by se vypařovala voda z kapalného povrchu (Young et al., 2005; Pough, 2007). Tito obojživelníci nemají žádné mechanismy zábrany, nedokážou ovlivňovat ztráty vody výparem a jsou vázaní na vodní a velmi vlhké prostředí (Wygoda et al., 2011). Pokud jsou tyto náchylní obojživelníci vystaveni sušším podmínkám, mohou se bránit alespoň behaviorálními mechanismy. Těmito mechanismy jsou např. hloubení nor, vytváření kokonů nebo tzv. „úsporný postoj“ ang. water-conserving posture (Young et al., 2005). Tento postoj, jak je vidět na obrázku 7, připomíná schoulení. Žáby a další obojživelníci ovšem tento postoj používají při vyšších teplotách nebo příliš suchém ovzduší (Wygoda a Kersten 2013). Smysl tohoto postoje je v tom, že žába schová nohy a ventrální část těla před výparem a vystaví okolnímu vzduchu pouze dorzální část těla (Herrerías-Azcué et al., 2016). Úsporný postoj sníží ztráty vody výparem až o 50% (Young et al., 2005). Často tento postoj používají žáby žijící na stromech jako způsob ochrany před silným prouděním vzduchu (Liu a Hou, 2012).



Obrázek 7. Ropucha druhu *Rhinella granulosa* v tzv. úsporném postoji při měření v dehydratujících podmínkách. Hlava je nízko k zemi, končetiny přitažené k tělu. Oči jsou částečně zavřené a hlava se často dotýká země (převzato z Prates a Navas, 2009).

Některé druhy žab mají rezistenci ke ztrátám vody výparem přes pokožku velmi významnou (Riddell et al., 2016), dokonce srovnatelnou s odolností kůže některých pouštních druhů plazů (Lillywhite, 2006). Mezi tyto rezistentní obojživelníky, patří mj. žáby z čeledi Hylidae, Rhacophoridae a Hyperoliidae (Lillywhite, 2006). Tyto žáby produkují sekrety, které zabraňují ztrátám vody výparem. Některé druhy dokážou pomocí sekretů modifikovat EWL podle situace prostředí (Tracy et al., 2010). Někteří hovoří o tomto jevu jako o náznaku termoregulace, jiní tvrdí, že jde pouze o obranu proti vyschnutí pokožky (Herrerías-Azcúe et al., 2016).

U některých druhů obojživelníků nacházíme zrohovatělé struktury, nejčastěji jsou to bradavičnaté výrůstky. Rohovatějící struktury najdeme také v kokonech obojživelníků z aridních oblastí. (Prates a Navas, 2009). U obojživelníků, kteří jsou méně vázaní na vodu, nacházíme v pokožce komplexní lipidy, jako jsou glykosfingolipidy, které účinně zamezují nadměrnému EWL (Barbeau, 2005; Alibardi, 2003).

Žáby žijící na stromech mají menší možnost přístupu k vodě než žáby lezoucí po zemi. Dále musí odolávat většímu riziku vysušení kvůli silnějšímu větru (Bentley a Yorio 1979; Shoemaker et al. 1987). Adaptací proti dehydrataci je u těchto žab žijících na stromech vrstva slizu na povrchu těla, který zasychá a slouží jako vodní bariéra. (Liu a Hou, 2012). Existují druhy žab z čeledi rosničkovitých (Hylidae), které obývají vyprahlé prostředí v Austrálii. Aby

tyto rosničky dokázaly přežít, produkují sekrety, které snižují výpar vody. Některé druhy umí tuto rezistenci v podobě sekrece metabolitů regulovat, aby se vyhnuly dosažení kritické teploty těla (Christian a Parry, 1997). Většina druhů australských rosniček tuto sekreci nereguluje a neochlazuje se ani při vysokých teplotách. Bylo zjištěno, že tyto druhy mají vyšší hodnotu kritické teploty těla a proto se nepřehřívají. Nejvýznamnější adaptací pro přežití v tomto prostředí je schopnost hrabat si nory a přežívat nepříznivé pod zemí ve stavu strnulosti (Reynolds et al., 2010; Tracy et al., 2001).

U žab, které jsou schopny regulovat sekreci slizu, dochází k nadměrné sekreci při vysokých teplotách. Je ovšem diskutabilní, zda můžeme považovat nadměrnou sekreci mukózního slizu za termoregulační odpověď, nebo je to jednoduše obrana proti vyschnutí pokožky. Mukózních látky obecně mají ochrannou funkci, nikoli funkci termoregulační. Pokud je pokožka chráněná a sekrece slizu je stále zvýšená, není jasné, proč by bylo výhodné sliz stále produkovat a ještě více riskovat dehydrataci. Je možné, že se tak obojživelníci snaží vyhnout přehřátí organismu? Pro zodpovězení této otázky byly porovnávány živé žáby (konkrétně rod *Litoria*) s agarovým modelem žáby. Bylo zjištěno, že EWL se zvyšuje nelineárně se stoupající teplotou prostředí v případě agarového modelu i živé žáby většiny druhů. Nelineárně proto, že při dosažení 35 °C dochází, v porovnání s předchozími teplotami, k rapidnímu nárůstu EWL, jak to bývá u všech měření EWL (Tracy et al, 2008). Arboreální a další druhy žab, které dokážou rezistenci k EWL měnit, zvyšují EWL při vysokých teplotách, aby se ochladily. Ochlazování musí nastat v případě, kdy se teplota těla blíží kritické maximální teplotě. Druhy, které umí přizpůsobovat rezistenci k EWL, ale nezvyšují výpar vody ani při vysokých teplotách se nepřehřívají z důvodu, že jejich maximální tělesná teplota je vyšší, než u jiných druhů. Mechanismus rezistence je zatím neznámý, ale je známo, že tato adaptace vznikla nezávisle u mnoho druhů australských rosniček z čeledi Hylidae (Tracy et al., 2010).

U několika druhů žab byl pozorován průběh rezistence k EWL při různých teplotách okolí. Rezistence *Litoria chloris* byla nezměněná během různých teplot (25-40 °C) (Buttemer, 1990). Naproti tomu druh *Phyllomedusa sauageii* je představitelem nejčastější reakce, a sice že rezistence kůže se během zvyšování teploty nemění až do kritické hodnoty – kolem 35 °C, kdy mezi teplotami 35-40 °C prudce stoupá. Třetí možnost je, že rezistence je velmi nízká, nebo nerozpoznatelná a EWL z živého zvířete se neliší od agarového modelu (Tracy et al., 2008). Je pravděpodobné, že sliz je spíše ochrana před vyschnutím pokožky než jako termoregulační odpověď a ochlazování vysoušením tohoto slizu je spíše důsledkem (Tracy et al., 2008).

4.2 EWL u plazů

Plazi jakožto ektotermní živočichové nemají mnoho termoregulačních mechanismů a nejčastěji se ztrátám vody výparem brání behaviorálně (Tattersall, 2006). Ochlazování výparem u nich probíhá změnami dýchání. Někdy používají také výpar vody ze sliznice kloaky jako způsob ochlazení (DeNardo et al., 2003). Ačkoli se plazi neochlazují výparem pocením apod., stále výpar vody přes pokožku tvoří 60-90 % celkového výparu (Schmidt-Nielson, 2007 a obrázek č. 1).

4.2.1 Role plazích šupin ve vztahu k EWL

Nejvýhodnější strategií v teplém a suchém prostředí je izolovat povrch těla od okolního prostředí. Tělo se nepřehřívá a zároveň neztrácí vodu evaporací. Plazí šupina chrání proti abrazi, solární radiaci i ztrátám vody výparem a je pro vodu málo propustná. Plazí zrohovatělá kůže neobsahuje keratohyalin a vytváří proto sušší a více rohovatějící pokožku než mají ptáci nebo savci. Je proto také nejúčinnějším pokryvem kůže proti ztrátám vody výparem (Alibardi, 2003).

Plazí šupiny jsou velmi variabilní napříč druhy ale i v rámci jednotlivých druhů. Mohou se lišit velikostí, tvarem, morfologickými modifikacemi nebo texturou. Na rodu *Anolis* je v několika studiích (Wegener et al., 2014) ukázán vztah mezi množstvím šupin na těle a prostředím, ve kterém žijí. Ještěři rodu *Anolis* jsou pro zkoumání vztahu mezi šupinami a prostředím ideálním modelem, protože tento rod má kromě velkého množství druhů také mnoho ekomorf, čili druhů adaptovaných na speciální niku.

Plazi rodu *Anolis* z aridnějších oblastí mají menší počet šupin větších rozměrů a naopak druhy z vlhkého a chladnějšího prostředí mají menší šupiny a je jich větší počet (Wegener et al., 2014). Domnívám se, že větší šupiny mají menší plochu mezi nimi, takže je vystavena menší plocha nekeratizované pokožky, což by mohlo snížit ztráty vody výparem.

U všech plazů se liší šupiny na dorsální a ventrální straně těla. U rodu *Anolis* byly dorsální šupiny menší a drsnější, naopak ventrální šupiny byly větší, hladší a lépe se překrývaly. Překrývání šupin zajišťuje hladký či klouzavý pohyb na břišní straně těla a zabraňuje sklouzávání zpět, jako je tomu u hadů. Pokud jsou větší šupiny výhodou proti ztrátám vody výparem, proč jsou na dorsální straně těla, která je vystavena větší sluneční radiaci, teplotě a ztrátám vody výparem, menší šupiny, není zřejmé.

Překvapivé je srovnání užovky *Pituophis melanoleucus catenifer* s hadem stejného druhu s anomálií, kdy má stejně pigmentovanou kůži, ale nemá téměř žádné šupiny. Při

měření ztrát vody výparem pokožkou bylo CEWL stejné u obou typů hadů. Při odebrání vzorku tkáně se zjistilo, že vrstvy kůže hada bez šupin byly více zvrásněné, epidermis je nepravidelná, vnější dermální vrstva chybí a na povrchu jsou oblasti tenkých vrstev keratinu (Bennett a Licht, 1972). Celá struktura kůže nešupinatého hada byla nepravidelná a pórovitá. Absence vnější dermální vrstvy může být hlavní příčinou absence šupin. Tenké vrstvy keratinu zajišťují alespoň částečnou ochranu před ztrátami vody kůží.

Vzorek kůže s šupinami má kompaktní strukturu, silnou vrstvu vnější dermis a souvislé vrstvy keratinu. Je proto překvapivé, že CEWL u normálního užovky a užovky s anomálií byl rozdíl pouze 3,6% (Bennett a Licht, 1972).

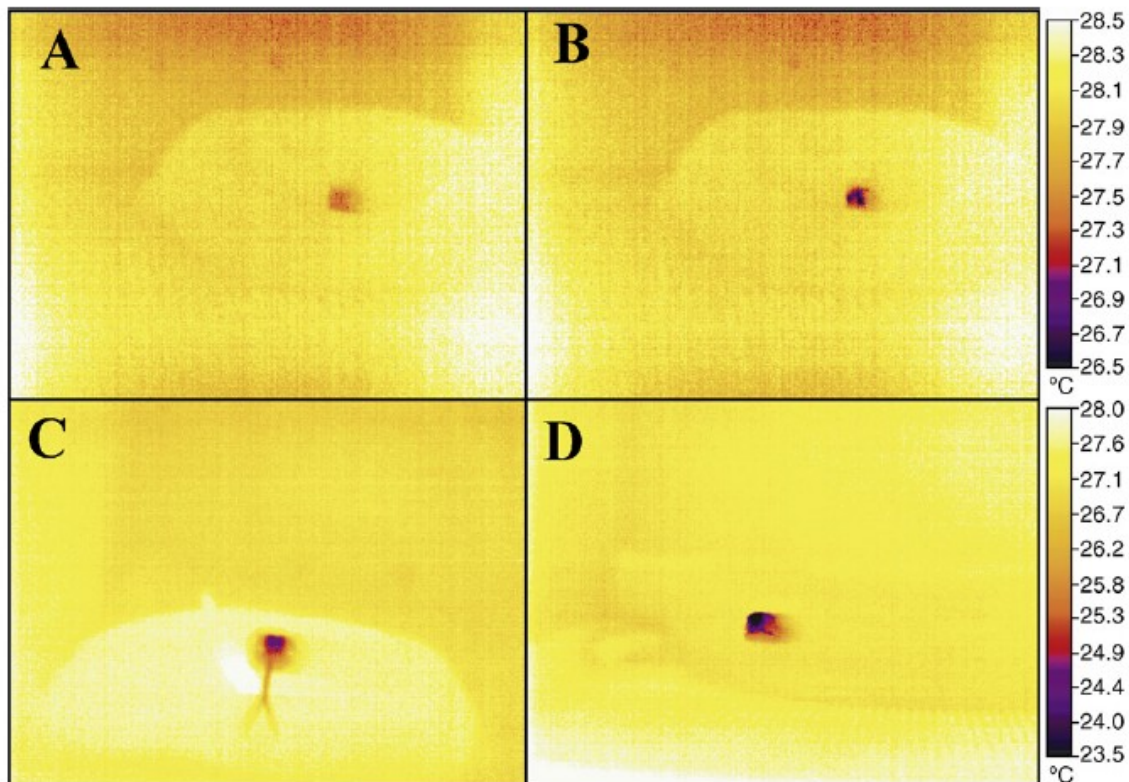
Existují druhy nešupinatých plazů, kdy se nejedná o anomálii. Nešupinatý druh *Natrix sipedon* byl porovnán s šupinatými plazi také rodu *Natrix* a opět se ukázalo, že zvířata bez šupin ztrácí stejně, někdy dokonce méně, než šupinatý druh (Bennett a Licht 1974). Tato studie ukazuje, že CEWL nezávisí na přítomnosti šupin. Ochranu před CEWL ale nezajišťuje ani integument kůže, vzhledem ke struktuře jejích vrstev. Je možné, že šupiny na ztráty vody výparem nemají zřejmý vliv a plní na těle plazů funkci mechanické ochrany. V sušších oblastech je také drsnější povrch a vysvětlovalo by to i důvod, proč mají plazi v aridnějších místech větší šupiny. Nevýhodou této komparativní studie je, že měření probíhalo mezi teplotami 20-34 °C. Tento rozsah teplot je méně významný pro měření ztráty vody výparem, jelikož právě nad teplotou kolem 35 °C se začínou projevovat rozdíly v CEWL. Teplota těla nad 35-37 °C je totiž hraniční pro většinu organismů a zvíře se musí začít ochlazovat. Pokud by teplota vzduchu přesáhla např. 37 °C, nebo 40 °C, možná bychom viděli rapidní zvýšení u CEWL u nešupinatých plazů. Není tedy dosud jasné, do jaké míry je plazi šupina ochranou před vysušením a do jaké míry je její ochrana mechanická.

4.2.2 Ochlazování dýcháním u plazů

Ochlazování může být provedeno ztrátami vody výparem, kondukcí a radiací (Blatt et al., 1972). Plazi mají několik mechanismů pro regulaci tělesné teploty, jak behaviorálních tak fyziologických. Mnoho plazů, nejvíce těch žijících v aridních podmínkách, se ochlazuje specifickou změnou dýchání. Plazi používají různé vzory dýchání k ochlazování. Normální, klidné dýchání postupně a pravidelně ochlazuje nosní dutiny. Mělké, ale rychlé dýchání používají v případě, kdy je nutné nosní dutiny rychle ochladit. Další způsob je otevření tlamy pro ochlazení horních dýchacích cest výparem z ústní dutiny (gaping). Při velmi vysokých teplotách používají způsob dýchání srovnatelný s těžkým oddechováním (panting). Tyto způsoby (panting a gaping) ochlazování jsou velmi účinné. Teplota hlavy je při tomto

ochlazování nižší než teplota zbytku těla. Ochlazování pomocí EWL z horních dýchacích cest je zřejmě termoregulační mechanismus ochrany mozku před přehřátím (Tattershall et al., 2006). Tyto dýchací vzory (panting a gaping) byly pozorovány u všech řádů plazů, kromě hadů, u kterých není známo, zda tyto způsoby ochlazování používají, či nikoli. U krokodýlů a ještěřů je prokázána termoregulační funkce těchto dýchacích vzorů (Tattershall et al., 2006). Ještěři používají gaping, pokud hrozí letální přehřátí organismu, např. při vystavení velmi vysokým teplotám prostředí (např. 50 °C). Zdá se, že panting, gaping a další dýchací vzory jsou efektivním mechanismem používající ztráty vody výparem k regulaci teploty hlavy a mozku u určitých druhů plazů. Velkou roli mají ztráty vody výparem při ochraně mozku před letálním přehříváním například u želv (Tattershall et al., 2006). Želvy dokážou teplotu těla udržet o 10,5 °C pod teplotou okolí díky velkému výparu vody při vysokých teplotách prostředí. U australských druhů želv bylo zjištěno, že teplota hlavy byla až o 7 °C nižší než teplota kloaky, což naznačuje, že výpar vody při dýchání je spojen s termoregulací hlavy. Ochlazovací funkce dýchání je také zřejmá při porovnání povrchové teploty hlavy a nozder. Nozdry jsou chladnější 0,8 - 2 °C. U ochlazování výparem při respiraci záleží samozřejmě na hloubce a délce nosních dutin (Tattershall et al., 2006).

Na níže uvedeném obrázku 8 v částech A-D je vidět vliv jednotlivých dýchacích vzorů na ochlazování hlavy. Na obrázku A frontální pohled na chřestýše brazilského *Crotalus durrisiu* po prodloužené zástavě dechu (apnoe). Teplota hlavy se liší odhadem o 0 - 0,8 °C. Obrázek B opět čelní pohled na stejného chřestýše, při stejných teplotních podmínkách 4s poté, co zvýšil intenzitu dýchání. Vidíme rychlé ochlazení povrchu hlavy. Zde odhaduji rozdíl 1,3 °C mezi teplotou hlavy a těla. Obrázek C jiný jedinec chřestýše vykazující aktivitu (hřestí ocasem). Hlava chlazená syčením a dýcháním. Zde již signifikantní rozdíl mezi teplotou hlavy a těla, odhadem až o 3,8 °C, což je zřejmě teplota pouze na povrchu hlavy. Je málo pravděpodobné, že by se teplota hlavy mohla lišit od teploty těla takto markantně. Na obrázku D had, který krátce před tímto snímkem používal, tzv. gaping, otevírání tlamy. Hlava je opět znatelně ochlazená v porovnání s teplotou těla. Vysoký výpar vody z dýchacích cest zajišťuje rychlé ochlazení nejbližších oblastí (Tattershall et al., 2006).



Obrázek č. 8. A: frontální pohled na chřestýše brazilského *Crotalus durrisiu* po prodloužené zástavě dechu (apnoe); B: chřestýš po zvýšení intenzity dýchání; C: chřestýš vykazující aktivitu; D: krátce po zvýšené intenzitě dýchání (Obrázky A-B a C-D mají rozdílné stupnice teplot.) Převzato z Tattersall et al., 2006.

4.2.3 Ochlazování kloakou u plazů

Při měření vztahu mezi EWL a teploty prostředí u korovce jedovatého *Heloderma suspectum*, bylo zjištěno, že kloaka může mít značný vliv při regulaci tělesné teploty dokonce u ektotermního živočicha. Během měření se postupně zvyšovala teplota v komoře od 20 do 40 ° C. Vodní výpar přes kůži, dýchání a kloaku byl vyrovnaný a přesně spolu korelující. Do teploty 30 ° C byl výpar minimální. Výpar u plazů je velice citlivý na teplotu. Jakmile teplota okolí překročila 35 °C, ztráty vody výparem z kloaky se dramaticky zvýšily, přičemž EWL pokožkou a dýcháním se nadále zvyšovali postupně s teplotou okolí. Díky vypařování vody se teplota těla začala snižovat (DeNardo et al., 2003). Tento velmi efektivní způsob ochlazování dovoluje tomuto druhu a možná i některým dalším druhům plazů prodloužit dobu aktivity a lovu v oblastech s vysokými denními teplotami.

Korovec má v porovnání s ostatními ještěry z aridních oblastí velmi vysoký EWL i při nižších teplotách, kdy se již nemusí ochlazovat. Je možné, že se plazi, kteří mají vysoký EWL bez ohledu na teplotu vyvinuli ve vlhkém prostředí, kde se vysokému EWL nemusí

bránit a tento způsob ochlazování jim nyní umožňuje obývání teplejších a sušších oblastí, než kde se původně vyvinuli (DeNardo et al., 2003).

4.3 Ztráty vody výparem a hypertermie u ptáků

Ptáci nemají potní žlázy, a proto se ochlazují dýchacími mechanismy, např. panting. Ztrátám vody výparem se brání behaviorálně, např. využívání stínu, noční aktivita. Někteří ptáci mají schopnost hypertermie (Nilsson et al., 2016).

Živočichové v prostředí s vysokými teplotami se nemohou ochlazovat kondukcí metabolicky vytvořeného tepla do okolí, pokud je teplota okolí vyšší než teplota těla zvířete. Musí se proto ochlazovat vypařováním vody z pokožky, tento způsob ochlazování znamená pro jejich tělo velké ztráty vody a energie (O'Connor et al., 2017).

Někteří živočichové zmírňují ztráty vody výparem tím, že dočasně zvýší svojí tělesnou teplotu. Tento stav se nazývá hypertermie. Setkáváme se s tímto jevem u některých druhů ptáků, kteří dokážou přejít do hypertermického stavu pokud jsou vystaveni vysokým teplotám okolí (Nilsson et al., 2016).

Je zajímavé, že právě ptáci dokázali osídlit také pouštní regiony, přestože mají vysokou rychlost metabolismu oproti např. savcům (Prinzinger et al., 1991). Vysoká rychlost metabolismu vede ke zvýšení tělesné teploty, která je u ptáků žijících ve všech klimatických podmínkách průměrně 41 ° C (Prinzinger et al., 1991). Při takto vysoké tělesné teplotě spolu s horkým vzduchem a nedostatkem vody, jsou pouštní ptáci vystaveni těžkému kompromisu – mohou šetřit ztrátami vody při ochlazování, ale riskují smrtelné přehřátí organismu, nebo mohou nadměrně přehřáté tělo ochlazovat vypařováním vody z pokožky, kloaky a dýcháním, ale riskují dehydraci.

Během měření u divoce žijících ptáků v Nigerii se tělesná teplota zvýšila až o 5 ° C nad normální stav. Nejvyšší hodnoty byly 46, 4 ° C u *Lagonosticta senegala* a 45 ° C u *Sylvia communis*. Tyto hodnoty se přitom blíží teplotám, které považujeme za letální – u ptáků konkrétně 46-47 ° C. Zajímavé je, že s každým zvýšením teploty prostředí o 1 ° C – ve stínu - se tělesná teplota ptáků bez ohledu na velikost těla zvýšila o 0,22 ° C. (Nilsson et al., 2016)

Se zvýšením tělesné teploty se také zvyšuje produkce reaktivní formy kyslíku, který poškozují proteiny a DNA. Při zvýšené tělesné teplotě také nemohou dobře fungovat enzymy, které mohou při takových teplotách degradovat (Del Vesco et al., 2015). Tito živočichové dokážou přežít v prostředí s vysokými teplotami, nedostatkem vody a omezenými zdroji energie možná právě díky schopnosti hypertermie. V konečném důsledku hypertermie poškozují tělo a zkracuje životnost jedince. Z dlouhodobého hlediska ale může být tato

flexibilita v toleranci vysokých tělesných teplot vzhledem ke klimatickým změnám výhodnou adaptací pro přežití zvyšujících se teplot prostředí v těchto oblastech (Thompson et al., 2015).

Malí ptáci vážící od 10 g do 1 kg ušetří kolem 50 % ztrát vody výparem díky hypertermii. U větších ptáků jsou ztráty vody výparem relativně (vztažené na velikost a hmotnost těla) ještě menší. Nedá se ale říci, že se zvyšující se váhou se snižují ztráty vody výparem. Jsou zde rozdíly pouze mezi ptáky do 1 kg a nad tuto váhu (Tieleman a Williams, 1999).

Hypertermie může trvat různě dlouho. V přírodě setrvává tělo během jednoho dne v hypertermickém stavu od jedné do pěti hodin, pak ustanou nejvyšší denní teploty a pták může přehřáté tělo ochladit vedením tepla do okolí bez ztrát vody výparem. Pokud bychom vzali hypoteticky 3 druhy ptáků o hmotnostech 10 g, 100 g a 1000 g, podle analýzy B. I. Tielemanové a J. B. Williamse by všechny druhy ušetřily kolem 50 % EWL při vystavení hypertermii po dobu 1 h. Pokud by ale hypertermie trvala 5 hodin, větší ptáci by ztráceli větší množství vody, než kdyby zůstali v normotermickém stavu. Hypertermie je tedy výhodnější pro menší ptáky a může trvat omezeně dlouhou dobu (Tieleman a Williams, 1999).

Pro velké ptáky, např. pštrosy o hmotnosti kolem 100 kg je výhodnější zůstat v normálním stavu mj. díky tomu, že mají menší relativní povrch vzhledem k objemu těla, tudíž menší relativní plochu pro výpar vody a také pomalejší metabolismu (Tieleman a Williams, 1999).

4.4 EWL u savců

Savci musí řešit ztráty vody výparem hned z několika důvodů. Ztráty vody pokožkou jsou u savců poměrně vysoké, neboť evolučně jsou přizpůsobeni pro noční aktivitu (Willmer et al., 2005). Dále ztrácejí velké množství vody vylučováním. Savci mají oproti jiným skupinám většinou velké množství potních žláz (Alibardi, 2003). Výhodou proti ztrátám vody výparem může být srst, která dobře izoluje pokožku před teplotou okolí. Savci pro ochlazování výparem používají pocení potními žlázami a zvýšenou intenzitu dýchání pro výpar vody z tlamy. Mezi ojedinělé a málo efektivní adaptace patří olizování se (např. u krys) (Schmidt-Nielsen, 2007). Pro úsporu vody výparem regulují teplotu a saturaci vzduchu v horních dýchacích cestách, vytváří vodu z živin pomocí metabolické oxidace těchto živin nebo se brání ztrátám vody behaviorálními adaptacemi, tj. noční aktivitou, výběrem vlhkého zimoviště či hloubením nor (Baldo et al., 2005).

4.4.1 Behaviorální a fyziologické adaptace hlodavců k redukcí EWL

Hlodavci často předchází ztrátám vody výparem pobytím v podzemí nebo noční aktivitou. Nory zajišťují stabilní chladnější atmosféru s vysokou vlhkostí. Hrabáním podzemních nor se dostávají opět k řešení kompromisu mezi přehříváním organismu při zvýšené tělesné aktivitě a ochlazováním se výparem vody. V norách se saturovaným mikroklimatem může docházet k přehřívání jedince, protože v tak vysoké vlhkosti se nemůže voda z povrchu těla vypařovat a tudíž nedochází k ochlazování. Tato situace nastává, pouze pokud teplota okolí přesáhne horní hranici termoneutrální zóny (Belén-Baldo et al., 2015), tj. v rozsahu teplot okolí, kdy termoregulační mechanismy nejsou aktivní, protože není potřeba udržovat žádoucí teplotu těla (McNab, 2002).

Hlodavci, kteří jsou menšího vzrůstu, mají větší problém s udržením stálé teploty těla vůči prostředí. Také mají velký relativní povrch a jsou vystaveni velkému riziku dehydratace. Nory hlodavce chrání před vysokým EWL, vysokým teplotám během dne, ale i před fluktuací vlhkosti a teploty (McNab, 2002). Někteří hlodavci nedokážou eliminovat EWL a ztráty silně převažují nad zdroji vody. Jedním z těchto hlodavců je tarbíkomys *Dipodomys spectabilis*, která žije v pouštích Severní Ameriky a živí se suchými částmi rostlin a semeny. Samičky pijí vodu během gravidity, ale běžně v přírodě tarbíkomys vodu pitím nepřijímá. Ztráty vody výparem musí kompenzovat metabolickou vodou. Tímto procesem získává nejvíce vody z tuků, dále z cukrů a proteinů (Edelman, 2011).

Produkce vody přesně pokrývá náklady na ztráty výparem při velmi nízké vlhkosti 20%. Při vlhkosti 66% pak dokonce získává nadbytek vody (Frank, 1988).

Výpar vody je významným, ačkoliv ne jediným způsobem odvádění tepla u živočichů žijících trvale pod zemí v systému tunelů (Withers, 2012). U druhů zvířat, kteří žijí téměř trvale v podzemí je riziko přehřátí velmi vysoké, protože se zahřívají v důsledku zvýšené aktivity během hloubení nor v prostředí charakteristické nízkým prouděním vzduchu a vysokou vlhkostí (McNab, 2002). Díky fyziologickým charakteristikám pod zemí žijících hlodavců jako jsou nízký bazální metabolismus a vysoká kondukce vedení tepelné vlhkosti se těmto živočichům daří předcházet přehřívání při hloubení nor. Zdá se, že tyto vlastnosti jsou adaptací právě na tyto podmínky.

K udržení vodní bilance a zabránění EWL v aridních podmínkách těmto živočichům napomáhají různé systémy tunelů. Druh žijící v systémech tunelů je např. *Ctenomys talarum*, přezdívaný Tuco Tuco žijící v prériích v Argentině. Tukotuko talaský hloubí jednotlivá hnízda propojené hlavním tunelem, který vede na povrch půdy (Antinuchi a Busch, 2000). Ukazuje se, že v atmosféře těchto samostatných hnízd je nízká koncentrace kyslíku (19,3%),

vysoká koncentrace oxidu uhličitého (1,9%) a vysoká výparnost vody. To je pozoruhodný rozdíl oproti africkým rypošům, kteří mají v hnízdech stejné zastoupení plynů jako na povrchu půdy (Burda, 2007).

Ctenomys talarum spoléhá na traviny jako na zdroj potravy i jako jediný zdroj vody. Dále se ukazuje, že mají nízkou rychlost metabolismu a nízký výpar vody přes kůži (Buffenstein, 2000). Tyto vlastnosti nacházíme i u jiných hlodavců žijících převážně pod zemí. Pro zvířata používající nory je závislost teploty okolí a EWL nižší, než u živočichů žijících na povrchu, proto je tato strategie výhodná v extrémně teplých habitatech.

4.4.2 Respiratorní ochlazování u savců

Ochlazování výparem je nejčastěji pocením, nebo pouhým vedením tepla - kondukcí, nazývané také EHL (evaporative heat loss), dále pak výparem vody z jazyka nebo zrychlením dýchání. Při dýchání ovlivňuje REWL (respiratory evaporative water loss, ztráty vody dýcháním) kromě vlhkosti vzduchu a teploty také morfologie nozder, či tlamy, prokrvení sliznic horních dýchacích cest a na buněčné úrovni pak množství aquaporinů a iontových přenašečů v epitelu nosních skořep (Gallardo, 2008).

Zvláštní morfologii nozder nalezneme například u antilopy *Saiga tatarica*, která má nápadně velké nosní skořepky (obrázek č. 9). Tyto struktury se u této antilopy zřejmě vyvinuly ze dvou důvodů. Nadměrná produkce slizu, který zachytává drobné částičky před vstupem do dýchacích cest podobně jako u ostatních savců (Clifford a Witmer, 2004). Postranní nosní žlázy pak slouží jako zásobárna tekutin pro chlazení nosních dutin zbytků hlavy výparem (Blatt et al., 1972).



Obrázek č. 9. Boční snímek hlavy antilopy *Saiga tatarica* ukazující zvětšené nosní skořepy důležité pro termoregulaci pomocí EWL (Clifford a Witmer, 2004).

Laterální nosní žlázy se zdají být významnou součástí ochlazování výparem také u psů, koček, prasat, ovcí, koz a některých antilop, kde plní funkci analogickou k pocení. U zvířat, které se hodně potí, např. koně, jsou tyto žlázy pouze mikroskopickým rudimentem, nebo zcela chybí. Obě žlázy odtékají do oddělených kanálků, které se otevírají asi 2 cm nad nozdrami. Toto umístění je zřejmě nezbytné jako prevence vysoušení nosní sliznice. Během ochlazování dýcháním u psů je většina vzduchu nasáta nosem a vydechována tlamou. Nosní dutiny jsou tedy prvním místem, kde probíhá evaporace a také hlavním zdrojem vody pro chlazení. Panting, neboli těžké oddechování je provázeno chlazením nejen výparem z ústní dutiny, ale také vypařováním slizu z laterálních nosních žláz. Produkce slizu se zvyšuje se zvyšujícím se výparem. Ztrátami vody výparem z hlenu produkovaného nosními dutinami ochlazuje tělo psa asi 20 – 40 procenty (Blatt et al., 1872).

4.4.3 Ztráty vody výparem během hibernace savců

Před hibernací si savci vytváří zásoby tuku, aby tělo mělo dostatek energie. Během hibernace je mnohem větším rizikem pro přežití dehydratace než vyhladovění (Brigham a Klug-Baerwald, 2017). Ztráty vody dýcháním jsou u hibernujících zvířat minimální, jelikož respirace je zpomalena a po určité krátké časové periody i kompletně zastavena (apnoe) (Hays, 1991). Zásadní jsou ale ztráty vody přes pokožku. Jezevci, ježci, hlodavci a medvědi se brání nadměrnému EWL pobytím v norách s poměrně stálou vlhkostí. Mají také relativně malý povrch těla a dobrou izolační vrstvu povrchu těla (srst). U netopýrů tvoří ztráty vody výparem přes pokožku 80-85% celkových ztrát vody (Minnaar et al., 2014). Netopýři nemají dobré izolační mechanismy, mají obrovský povrch těla vzhledem k velikosti těla a hibernují obvykle v početných skupinách, pro které si vybírají velké prostory. Také mají obrovské plíce v porovnání s ostatními terestrickými živočichy včetně ptáků (Maina, 2000). Během hibernace ale dýchají výrazně pomaleji. Např. u netopýra hnědého *Eptesicus fuscus* je to průměrně jeden nádech a výdech za šest a půl minuty při teplotě 5 °C (Jackson a Szewcak, 1992). Vlhkost mikroklímatu zimoviště je pro ně zásadní, neboť ztráty vody výparem jsou u nich velké a vysoce ovlivňují délku hibernace a tím i přežití těchto malých savců. Nízká vlhkost zimoviště stimuluje probuzení a zkracuje délku stavu strnulosti. Mnoho savců proto hibernuje při téměř 100% vlhkosti prostředí.

Krátkodobý stav strnulosti může být i jednou ze strategií, jak se bránit dehydrataci. Ztráty vody výparem během strnulého stavu jsou u některých druhů redukovány na téměř 10% oproti bdělému stavu (Morris et al. 1994; Webb et al. 1995).

U netopýrů metabolicky produkovaná voda nedokáže kompenzovat ztráty vody výparem během dlouhodobého spánku, ačkoli dojde k rapidnímu snížení EWL (Cloutier a Thomas, 1992), proto je mikroklima zimoviště tak důležité.

Netopýr hnědý *Eptesicus fuscus*, který zimuje v malých skupinách, do dvaceti jedinců, či dokonce soliterně (Phillips, 1966), toleruje nižší relativní vlhkost prostředí, než většina ostatních druhů netopýrů (Brigham a Klug-Baerwald, 2017). Je zajímavé, že právě tento druh snáší nižší vlhkost prostředí, kde hibernuje, protože právě zimování ve velkých skupinách a tření se jedinců o sebe je považováno za způsob ochrany před chladem, ale i před výparem vody z kůže. Pro posouzení této tolerance byl porovnáván metabolický obrat během stavu strnulosti – torpid metabolic rate (TMR) a EWL u dvou populací netopýra hnědého, jedna zimující v krasové jeskyni a druhá v sušší skalní jeskyni (Brigham a Klug-Baerwald, 2017).

Bylo předpokládáno, že TMR u obou populací bude bez rozdílu, pokud budou umístěny do stejných podmínek. U EWL se předpokládá, že populace zvyklá na sušší podmínky bude mít EWL nižší, než populace zimující v krasových jeskyních (Brigham a Klug-Baerwald, 2017). Data ukazují, že populace netopýrů ze suššího prostředí v Kanadě jsou opravdu lépe adaptováni na tyto podmínky a mají nižší EWL v simulovaných suchých podmínkách, než populace z krasových jeskyň v Severní Americe. Naopak EWL ve vlhkých podmínkách se mezi populacemi neliší (Brigham a Klug-Baerwald, 2017).

EWL ani TMR se mezi populacemi neliší, ačkoliv výpar vody je mírně vyšší u populace zimující v sušší jeskyni. Je možné, že u netopýra hnědého existují mechanismy, jak snížit EWL, ale při vysokých vlhkostech nejsou tyto mechanismy zřejmé nebo používané (Brigham a Klug-Baerwald, 2017). Data ovšem ukazují, že nejdůležitější vztah je zde mezi CEWL a relativní vlhkostí. REWL a rychlost metabolismu již mají menší vliv na schopnost úspěšně přezimovat při nižší vlhkost zimoviště (Ruf a Giesler, 2015).

Kompozice SC určuje permeabilitu membrány kožních buněk pro vodu. Na křídlech, které zaujímají velký povrch, je právě role interakcí mastných kyselin a tuků ve SC zásadní pro výši CEWL. Nižší REWL může být způsobeno i dýchacími „vzory“ u netopýra hnědého, kvůli častější apnoe (Brigham a Klug-Baerwald, 2017). Dle mého názoru schopnost odolávat suššímu mikroklimatu může být pro netopýry výhodné nejen z hlediska hospodaření s vodou, ale také schopnosti odolávat některým nemocem (např. plísňovým onemocněním), které se v sušších stanovištích hůř šíří.

5 Závěr

Ztráty vody výparem jsou výraznou složkou ve výměně energie, tepla a vody mezi živočichem a prostředím. Obojživelníci mají největší ztráty vody výparem ze všech terestrických obratlovců. Naopak plazi jsou nejvíce rezistentní skupinou k EWL. Díky tomu dokážou obývat extrémní habitaty, kde musí odolávat podmínkám bez evolučně vyspělých termoregulačních mechanismů. Poslední dvě skupiny - ptáci a savci již mají vyspělejší mechanismy, ale např. savci mají vyšší výdaje vody vylučováním. Ztráty vody výparem ovlivňuje chování zvířete, typ prostředí, způsob termoregulace (např. způsob dýchání), rychlost metabolismu a fyziologie kůže. Všechny skupiny terestrických obratlovců mají vyvinuty behaviorální nebo fyziologické mechanismy k redukci ztrát vody výparem.

Míra EWL silně koreluje s vlastnostmi přirozeného habitatu živočicha. Se stoupající ariditou prostředí klesá EWL u plazů, savců, ptáků i obojživelníků. Výjimkou jsou hrabaví živočichové, kde jsou ztráty vody výparem vysoké bez ohledu na vyprahlost prostředí kvůli zvýšené aktivitě a pobytu v podzemí. U zvířat s vyšším metabolickým obratem dochází k větším ztrátám vody výparem v důsledku rychlejšího přehřívání těla organismu (větší nutnost se ochlazovat). Pro ztráty vody výparem je kritická teplota prostředí kolem 35 °C, kdy EWL prudce stoupá. Výjimkou jsou někteří ptáci, kteří mají schopnost časově omezené hypertermie. Relativní ztráty vody výparem korelují s rychlostí metabolismu. EWL nezávisí na hmotnosti zvířete. Ztráty vody výparem zásadně ovlivňují přežití a ekologické rozšíření zvířat v pouštních oblastech i oblastech mírného a tropického pásma.

6 Seznam literatury

- ALIBARDI, L. Adaptation to the land: The skin of reptiles in comparison to that of amphibians and endotherm amniotes. *Journal of Experimental Biology*. 2003, 298B, 12-41.
- AMEY, A. P. a G. C. GRIGG. Lipid-reduced evaporative water loss in two arboreal hylid frogs. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 1995, 111A, 283-291.
- ANTINUCCI, C. D. a C. BUSCH. Metabolic rates and thermoregulatory characteristics of *Akodon azarae* (Rodentia: Sigmodontinae) *Revista chilena de historia natural*. 2000, 73(1), 131-138.
- BARBEAU, T. R. Body wiping behaviors associated with cutaneous lipids in hylid tree frogs of Florida. *Journal of Experimental Biology*. 2005, 208(11), 2147-2156.
- BENNET, A. B. a P. LICHT. Evaporative water loss in scaleless snakes: 1975. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 1975, 52A, 213-215.
- BENTLEY, J. P. a T. YORIO. Evaporative water loss in anuran amphibia: a comparative study. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 1979, 62A, 1005-1009.
- BERNSTEIN, M. H., D. M. HUDSON, J. M. STEARNS a R. W. HOYT. Measurement of evaporative water loss in smaller animals by dew-point hygrometry. *Journal of Applied Physiology*. 1977, 43, 382-385.
- BLATT, C. M., C. R. TAYLOR a M. B. HABAL. Thermal panting in dogs: The lateral nasal gland, a source of water for evaporative cooling. *Science*. 1972, 177(4051), 804-805.
- BUTTEMER, W. A. Effect of temperature on evaporative water loss of the Australian tree frogs *Litoria caerulea* and *Litoria chloris*. *Physiological Zoology*. 1990, 63(5), 1043-1057.
- CHAMPAGNE, A. M., H. C. ALLEN, R. C. BAUTISTA-JIMENEZ a J. B. WILLIAMS. Organization of lipids in avian stratum corneum: Changes with temperature and hydration. *Chemistry and Physics of Lipids*. 2016, 195(75), 47-57.
- CHRISTIAN, K. a D. PARRY. Reduced rates of water loss and chemical properties of skin secretions of the frogs *Litoria caerulea* and *Cyclorana australis*. *Australian Journal of Zoology*. 1997, 45, 13-20.
- CLIFFORD, A. B. a L. M. WITMER. Case studies in novel nasal anatomy: 3. Structure and function of the nasal cavity of *saiga Artiodactyla*. *Journal of Zoology*. 2004, 264(3), 217-230.
- CHOWN S. L. A S. W. NICOLSON. Insect physiology and ecology. *Mechanism and Patterns*. Oxford, Oxford University press., 2004.
- COOPER, C. E. a P. C. WITHERS. Physiological responses of a rodent to heliox reveal constancy of evaporative water loss under perturbing environmental conditions. *American Journal of Physiology-regulatory integrative and comparative physiology*. 2014, 307(8), R1042-R1048.
- CLOUTIER D a D. W. THOMAS,. Evaporative water loss by hibernating little brown bats, *Myotis lucifugus*. *physiological Zoology*. 1992, 65, 443-456.
- COX, C. L. a R. M. COX. Evolutionary shifts in habitat aridity predict evaporative water loss across squamate reptiles. *International Journal of organic evolution*. 2014, 69(9), 2507-2516.

- DEL VESCO, A. P., E. G. GASPARINO, D. O. GRIESER, V. ZANCANELA, D. M. VOLTOLINI a A. S. KHATLAB. Effects of Methionine Supplementation on the Expression of Protein Deposition-Related Genes in Acute Heat Stress-Exposed Broilers. *Plos one*. 2015, 10(2), 549-559.
- DENARDO, D. F., T. E. ZUBAL a T. C. M. HOFMAN. Cloacal evaporative cooling: a previously undescribed means of increasing water loss at higher temperatures in a desert ectotherm, the Gila monster *Heloderma suspectum*. *The Journal of Experimental Biology*. 2004, 207, 945-953.
- DIAL, E. D. a L. L. GRISMER. A phylogenetic analysis of physiological-ecological character evolution in the lizard genus *Coleonyx* and its implications for historical biogeographic reconstruction. *Systematic Biology*. 1992, 41(2), 178-195.
- DMI'EL, R. Skin resistance to evaporative water loss in reptiles: A physiological adaptive mechanism to environmental stress or a phylogenetically dictated trait? *Israel Journal of Zoology*. 2001, 47(1), 55-67.
- DMI'EL R., PERRY G. A J. LAZELL. Evaporative Water Loss in Nine Insular Populations of the Lizard *Anolis cristatellus* Group in the British Virgin Islands. *Biotropica*. 1997, 29(1), 111-116.
- EDELMAN, A. J. Kangaroo rats remodel burrows in response to seasonal changes in environmental conditions. *Ethology*. 2011, 117(5), 430-439.
- FRANK, C. L. Diet selection by a heteromyid rodent: Role of net metabolic water production. *Ecology*. 1988, 69(6), 1943-1951.
- GALLIO M., STENSMYR M. A 'sixth sense' for humidity helps insects stay out of climatic trouble. *The Conversation*. 2016, United Kingdom.
- GOUVEIA, Sidney F. a Isadora CORREIA. Geographical clines of body size in terrestrial amphibians: water conservation hypothesis revisited. *Journal of Biogeography*. 2016, 43(10), 2075-2084.
- HAYES, J. P., C. A. BIBLE a J. D. BOONE. Repeatability of mammalian physiology: Evaporative water loss and oxygen consumption of *Dipodomys merriami*. *Journal of Mammalogy*. 1998, 79(2), 475-485.
- HAYS G. C., WEBB P. I. a J. R. SPEAKMAN. Ahythmic breathing in torpid pipistrelle bats, *Pipistrellus pipistrellus*. *Respiration Physiology and Neurobiology*. 1991, 85, 185-192.
- HERRERÍAS-AZCUÉ, F., C. BLOUNT a M. DICKINSON. Temperature and evaporative water loss of leaf-sitting frogs: the role of reflection spectra. *Biology Open*. 2016, 5, 1799-1805.
- HILL, R. W., GORDON, A. W., ANDERSON M., *Animal Physiology*. USA Massachusetts, Sunderland, 2004. s. 705.
- JUNIORTITON, B. a F. R. GOMES. Relation between water balance and climatic variables associated with the geographical distribution of anurans. *Plos one*. 2015, 10(10), 1-19.
- KENNET M. The evaporation of water from insects. *Biological Reviews*. 1935, 10(3), 317-333.
- KLUG-BAERWALD B. a R. M. BRIGHAM. Hung out to dry? Intraspecific variation in water loss in a hibernating bat. *Physiological ecology*. 2016, 1-9.

- LILLYWHITE, H. B. a P. F. A. MADERSON. *Skin Structure and Permeability*. London Academic Press. 1982. s. 397-442.
- LIU J. a P. L. HOU. Cutaneous Resistance to Evaporative Water Loss in Taiwanese Arboreal Rhacophoric frogs. *Zoological Studies*. 2012, 51(7), 988-995.
- MACHÁČEK, T. Společenstva, Biomy. In: *Biomach*
- MAUTZ, W. J. *Patterns of Evaporative Water Loss*. s. 443-481. *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. 1. Ithaca, United States: Cornell University Press, 2002, s. 181.
- MCNAB, B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*. 2008, 5-28.
- MCNAB, B. K. Water and salt exchange in terrestrial vertebrates. *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. 1. Ithaca, United States: Cornell University Press, 2002, s. 181.
- MINNAAR, I.A. , N. C. BENNETT, C. T. CHIMIMBA a A. E. MCKECHNIE. Partitioning of evaporative water loss into respiratory and cutaneous pathways in Wahlberg's epauletted fruit bats (*Epomophorus wahlbergi*). 2014 *Physiological and biochemical zoology*. 87(3), 475-485.
- MINNAAR, I.A. Seasonal metabolic adjustments and partitioning of evaporative water loss in Wahlberg's epauletted fruit bat *Epomophorus wahlbergi*. *University of Pretoria*. 2013
- MURPHY, C. M., T. D. TUBERVILLE, J. C. MAERZ a K. M. ANDREWS. Evaporative water loss rates of four species of aquatic turtles from the coastal plain of the southeastern United States. *Journal of Herpetology*. 2016, 50(3), 457-463.
- NILSSON, J. A., M. N. MOLOKWU a O. OLSSON. Body temperature regulation in hot environments. *Plos one*. 2016, (8), 1-9.
- O'CONNOR, R., B. WOLF, R. BRIGHAM a A. MCKECHNIE. Avian thermoregulation in the heat: efficient evaporative cooling in two southern African nightjars. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic*. 2017, 187(3), 477-491.
- POUGH, F. H. Amphibian biology and husbandry. *Ilar Journal*. 2007, 48(3), 203-213.
- PRATES, I. a C. A. NAVAS. Cutaneous resistance to evaporative water loss in brazilian rhinella (Anura: Bufonidae) from contrasting environments. *Copeia*. 2009, 2009(3), 618-622.
- PRINZINGER, A. N. Preßmar E. SCHLEUCHER. Body Temperature in Birds. *Comparative Biochemistry And Physiology*. 99(4), 1991, 499-506.
- REYNOLDS S. J., CHRISTIAN K. A. a TRACY C. R. The cocoon of the fossorial frog *Cyclorana australis* functions primarily as a barrier to water exchange with the substrate. *Physiological and Biochemical Zoology*. 2010, 83(5), 877-84.
- RIDDELL E. A., E. K. APANOVITCH, J. P. ODOM a M. W. SEARS. Physical calculations of resistance to water loss improve predictions of species range models. *Ecological Monographs*. 2017, 87 (1), 21-33.
- RUF, T. a F. GIESLER. Daily torpor and hibernation in birds and mammals. *Biological reviews*. 2015, 90, 891-926.

- SCHMIDT-NIELSEN, K. Water and osmotic regulation. *Animal Physiology*. 5. New York, USA: Cambridge University Press, 2007, s. 326-343.
- SZEWCZAK J. M., D. C. JACKSON. Apneic oxygen uptake in the torpid bat, *Eptesicus fuscus*. *Journal of Experimental Biology*. 1992, 173, 217–227.
- TATTERSALL, G. J., V. CADENA a M. C. SKINNER. Respiratory cooling and thermoregulatory coupling in reptiles. *Science Direct*. 2006, 154, 302-318.
- THOMPSON, L. J., M. BROWN a C. T. DOWNS. The potential effects of climate-change-associated temperature increases on the metabolic rate of a small Afrotropical bird. *The Journal of Experimental Biology*. 2015, 218(10), 1504-1512.
- TIELEMAN, B. I., J. B. WILLIAMS, G. MICHAELI a B. PINSHOW. The role of the nasal passages in the water economy of crested larks and desert larks. *Physiological and Biochemical Zoology*. 1999, 2, 219-226.
- TIELEMAN, B. I., J. B. WILLIAMS, M. E. BUSCHUR a C. R. BROWN. Phenotypic variation of larks along an aridity gradient: are desert birds more flexible? *Ecology*. 2003, 84(7), 1800-1815.
- TINGLEY, R. a R. SHINE. Desiccation risk drives the spatial ecology of an invasive anuran (*Rhinella marina*) in the australian semi-desert. *Plos one*. 2011, 6(10), 1-6.
- TRACY C. R., LAURENCE N., K. A. CHRISTIAN. Condensation onto the skin as a means for water gain by tree frogs in tropical Australia., *The American Naturalist* 2011, 178(4), 553-558.
- TRACY, C. R. a K. A. CHRISTIAN. Not just small, wet, and cold: effects of body size and skin resistance on thermoregulation and arboreality of frogs. *Ecology*. 2010, 91(5), 1477-1484.
- TRACY, C. R., K. A. CHRISTIAN, G. BETTS a C. R. TRACY. Body temperature and resistance to evaporative water loss in tropical Australian frogs. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 2008, (Part A 150), 102–108.
- TRACY, C.R., N. LAURENCE a K.A. CHRISTIAN. Natural history note: condensation onto the skin as a means for water gain by tree frogs in tropical Australia. *American Naturalist*. 2011, 178(4), 553 - 558.
- TRACY, R. L. a G. E. WALSBERG. Intraspecific variation in water loss in a desert rodent, *Dipodomys merriami*. *Ecology*. 2001, 82(4), 1130-1137.
- VAN SANT, M. J., C. E. OUFIERO, A. MUNOZ-GARCIA, K. A. HAMMOND a J. B. WILLIAMS. A phylogenetic approach to total evaporative water loss in mammals. *Physiological and Biochemical Zoology*. 2012, (5), 526-533.
- WEGENER, J. E., G. E. A. GARTNER a J. B. LOSOS. Lizard scales in an adaptive radiation: variation in scale number follows climatic and structural diversity in Anolis lizards: 2014. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2014, 113, 570-579.
- WILLIAMS J. B., MUNOS-GARCIA A. a A. CHAMPAGNE. Climate change and cutaneous water loss in birds. 2011, 215, 1053-1060.
- WILLMER P., G. STONE a I. JOHNSTON. *Enviromental Physiology of Animals*. Oxford, UK. Blackwell Publishing Company, 2005.

WINNE, C. T., T. J. RYAN, Y. LEIDEN a M. E. DORCAS. Evaporative water loss in two natricine snakes, *Nerodia fasciata* and *Seminatrix pygaea*. *Journal of Herpetology*. 2001, 35(1), 129-133.

WITHERS, P. C. a C. E. COOPER. Physiological regulation of evaporative water loss in endotherms: is the little red kaluta (*Dasykaluta rosamondae*) an exception or the rule? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2014, 1-6.

WYGODA, M. L. a C. A. KERSTEN. Effects of water vapor density on cutaneous resistance to evaporative water loss and body temperature in green tree frogs (*Hyla cinerea*). *Physiological and biochemical zoology*. 2013, 86(5), 559-566.

WYGODA, M.L. DABRUZZI, T.F. a BENNETI, W. A. Cutaneous resistance to evaporative water loss in the crab-eating frog (*Fejervarya cancrivora*). *Journal of Herpetology*. 2011, 45(4), 417-420.

YOUNG, J. E., C. R. TRACY, K. A. CHRISTIAN a L. J. MCARTHUR. Rates of cutaneous evaporative water loss of native Fijian frogs. *Copeia*. 2006, 78(1), 83-88.

YOUNG, J. E., K. A. CHRISTIAN, S. DONNELLAN, C. R. TRACY a D. PARRY. Comparative analysis of cutaneous evaporative water loss in frogs demonstrates correlation with ecological habits. *Physiological and Biochemical Zoology*. 2005, 78, 847-856.