

Fiziološke prilagodbe životinja u vodenom okolišu

Jambrović, Martina

Undergraduate thesis / Završni rad

2019

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Department of biology / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Odjel za biologiju**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:181:833699>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-12-27**



**ODJEL ZA
BIOLOGIJU**
Sveučilište Josipa Jurja
Strossmayera u Osijeku

Repository / Repozitorij:

[Repository of Department of biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek](#)



Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Odjel za biologiju

Preddiplomski sveučilišni studij Biologija

Martina Jambrović

Fiziološke prilagodbe životinja u vodenom okolišu

Završni rad

Osijek, 2018. godine

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Odjel za biologiju

Preddiplomski sveučilišni studij Biologija

Znanstveno područje: Prirodne znanosti

Znanstveno polje: Biologija

FIZIOLOŠKE PRILAGODBE ŽIVOTINJA U VODENOM OKOLIŠU

Martina Jambrović

Mentorica: doc. dr. sc. Sandra Ečimović

Vodene površine zauzimaju velik udio prostora na Zemlji, a najvećim su dijelom to mora i oceani. Gotovo sve taksonomske skupine životinja zastupljene su u ovim staništima. Obzirom da su životinje evoluirale u morima, život za njih nije pretjerano težak. Međutim za one životinje koje su mora naselile sekundarno, fiziološke funkcije su nešto složenije, pa su morale razviti različite prilagodbe na okoliš u kojem žive.

U ovom radu su opisani uvjeti u morskim i oceanskim staništima te fiziološke prilagodbe različitih skupina organizama na njih, počevši od načina održavanja sastava tjelesnih tekućina, zatim osmoregulacijskih i termoregulacijskih mehanizama, disanja te ponekih prilagodbi na velike dubine. Djelovanje čovjeka na morska staništa, te negativan utjecaj koji ona imaju na sposobnost životinja da kontinuirano i nesmetano obavljaju fiziološke funkcije, također su opisana.

Broj stranica: 22

Broj slika: 3

Broj tablica: 2

Broj literaturnih navoda: 19

Jezik izvornika: hrvatski

Ključne riječi: morske životinje, adaptacije, ionska regulacija, osmoregulacija, termoregulacija, disanje

Rad je pohranjen: na mrežnim stranicama Odjela za biologiju, te u Nacionalnom repozitoriju završnih i diplomskih radova Nacionalne i sveučilišne knjižnice u Zagrebu.

BASIC DOCUMENTATION CARD**Bachelor thesis****Josip Juraj Strossmayer University of Osijek****Department of Biology****Undergraduate university study programme in Biology****Scientific Area: Natural Sciences****Scientific Field: Biology****PHYSIOLOGICAL ADAPTATIONS OF ANIMALS IN AQUATIC ENVIRONMENTS****Martina Jambrović****Supervisor: Sandra Ečimović, PhD, Asst. Prof.**

Bodies of water occupy a large portion of living space on Earth, and a great majority of these spaces are seas and oceans. Nearly all animal taxa are represented in marine habitats. Considering the fact that life evolved in seas, most marine animals encounter little physiological problems, as they are well adapted to their environment. However, life is more complex for animals which are secondary invaders of the seas, therefore, they have had to develop different physiological adaptations.

This thesis describes physical characteristics of marine habitats and the physiological adaptations of different taxa of animals to them, starting with ionic regulation and osmoregulation, followed by various thermoregulation and respiration mechanisms, as well as some adaptations developed for coping with depth. The effects of human on marine habitats and some of negative human impacts on the ability of animals to continuously and safely perform physiological functions are also described.

Number of pages: 22**Number of figures:** 3**Number of tables:** 2**Number of references:** 19**Original in:** Croatian**Key words:** marine animals, adaptations, ionic regulation, osmoregulation, thermoregulation, respiration**Thesis deposited:** on the Department of Biology website and the Croatian Digital Theses Repository of the National and University Library in Zagreb.

SADRŽAJ

1. Uvod	1
1. 1. Karakteristike morskih staništa	1
2. Adaptacije morskih životinja	2
2. 1. Ionske i osmoregulacijske adaptacije	3
2. 2. Termoregulacijske adaptacije	6
2. 3. Respiratorne adaptacije	12
3. Utjecaj čovjeka na fiziologiju morskih životinja	15
4. Zaključak	18
5. Literatura	19

Popis kratica:

AFGP – antifrizni glikopeptid

AFP – antifrizni peptid

ATP – adenzin-trifosfat

PC – fosfatidilkolin

PE – fosfatidiletanolamin

RAS – renin-angiotenzin sustav

SR – sarkoplazmatski retikulum

TMAO – 3-metilaminoksid

1. Uvod

Zemlju se često naziva i Plavim planetom jer vodna tijela, uglavnom mora i oceani, zauzimaju većinu njezine površine, oko 70.8 %. Slatke vode čine tek 2.5% ukupne vode na Zemlji, i to najvećim dijelom u ledenjacima. Prosječna dubina oceana iznosi 3800 metara, s maksimalnom dubinom Marijanske brazde u Tihom oceanu od 11 034 m. Iz ovog podatka proizlazi da mora i oceani predstavljaju 99.99% dostupnog životnog prostora. Morski je svijet odličan početak za proučavanje fizioloških adaptacija životinja vodenih staništa, s obzirom da se život razvio u morima, prije oko 3.8 milijarde godina. Prve su stanice stoga bile prilagođene takvom okolišu, pa je iz tog razloga život u morima jednostavan za mnoge životinje.

Predstavnici većine taksonomskih skupina životinja mogu se pronaći u svim dijelovima oceana. Iznimka su razredi kukaca (Insecta), paučnjaka (Arachnida) i stonoga (Myriapoda), tj. terestričke životinje koje su evoluirale na kopnu. Morske životinje mogu se podijeliti prema dijelu oceana u kojem žive: bentoski oblici – organizmi koji žive na morskom dnu, te na pelagičke oblike – životinje koje žive u slobodnoj vodi.

Brojne morske životinje morale su razviti različite prilagodbe na okoliš u kojem žive. Morska je voda slana, što nekim životinjama otežava ionsku ravnotežu i osmoregulaciju. Temperature velikih dijelova oceana vrlo su niske, zbog čega su životinje bile prisiljene razviti mehanizme za održavanje životnih funkcija. Također, unos kisika otopljenog u vodi zahtijeva veću količinu energije od one potrebne organizmima za unos kisika iz zraka (Web 1, Lucu, 2012, Willmer i sur., 2005).

1. 1. Karakteristike morskih staništa

Oceani i mora planeta Zemlje međusobno su povezani te je sastav vode u njima vrlo sličan, što omogućavaju morske struje i ciklusi plime i oseke koji miješaju oceanske vode. Ioni natrija i klora dominiraju kemijskim sastavom morske vode koji se dosta mijenjao tijekom geološke povijesti, ali je od početaka evolucije života u morima on ipak relativno

stabilan. Današnja morska voda je dakle dobar pokazatelj nekadašnjih uvjeta u kojima su se životinje razvijale (Willmer i sur.).

Vodene površine na Zemlji se mogu podijeliti u pet glavnih regija: Atlantski, Arktički, Indijski, Pacifički i Južni ocean. Svaki od tih oceanskih bazena ima svoju cirkulaciju morskih struja koje održavaju razine saliniteta i omogućavaju miješanje hladnih i toplih voda (Web 1). Visok toplinski kapacitet vode znači da akvatički okoliši također pokazuju male varijacije u temperaturi. Ovo vrijedi i za slatkovodne okoliše, ali je posebice izraženo u vodnih tijela velike površine i dubine, kao što su mora i oceani. Dva su načina kojima se toplina uvodi u oceane: Sunce koje zagrijava površinske vode i geotermalni izvori. Temperature površine najviše su i pokazuju najmanje promjene tijekom godine na nižim geografskim širinama (Anglietta, 2009). Temperature u okolici geotermalnih izvora na dnima oceana imaju raspon od 2 °C do čak oko 400 °C, ali i u takvim uvjetima pronađeni su visoko adaptirani životinjski organizmi, poput različitih vrsta rakova, moruzgvi i drugih (Web 3).

Plutajući fitoplankton odgovoran je za većinu primarne produkcije oceana, čiju razinu također reguliraju morske struje. Primarna produkcija, a posljedično i životinjski svijet, najrazvijeniji su u područjima susretanja hladne i tople vode, obalnim vodama te polarnim morima (Willmer i sur., 2005).

2. Adaptacije morskih životinja

Morske životinje su se morale prilagoditi na različite uvjete u vodi u kojoj žive, poput velike dubine, temperature, saliniteta, manjka svjetla i mnoge druge. Ipak, fiziološki gledano, život u moru za beskralježnjake relativno je jednostavan. Morski kralježnjaci su skupina životinja koja je u more došla sekundarno pa su iz tog razloga morale razviti posebne adaptacije. To se posebice očituje u njihovim sustavima za ionsku i osmoregulaciju, mehanizmima očuvanja tjelesne temperature, obzirom da su neki od njih endotermi, te naravno u njihovim dišnim sustavima jer reptili, ptice i sisavci svi imaju pluća i dišu zrak.

2. 1. Ionske i osmoregulacijske adaptacije

Glavni sastojci morske vode su natrij, klor, kalij, kalcij, magnezij, sulfati i hidrogenkarbonati, ali gotovo svi ostali elementi su također prisutni u tragovima. Ovakva kombinacija elemenata rezultira osmotsku koncentracije morske vode od 1000-1150 mOsm, salinitet od 35-36 promila, te temperaturom smrzavanja 1.86 °C. Na dubinama većim od 1000 m, morska je voda svugdje skoro identična i uvijek ima salinitet 34.5-35 promila.

Gotovo svi morski beskralježnjaci su stenohalini, dok su njihove tjelesne tekućine izoosmotske sa svojom okolinom (Tablica 1). Očito je da često postoji malen osmotski višak koji je posljedica Gibbs – Donnanovog efekta, jer se u tkivima nalaze proteini i drugi metaboliti tipični za žive organizme. Prema ovom efektu, takve molekule onemogućavaju jednaku distribuciju iona s obje strane membrane što uzrokuje razliku u koncentraciji (Fievet, 2014). Metaboličkom aktivnošću u stanicama stvaraju se malene, teško difuzibilne molekule koje bi uzrokovale povećanje osmotske koncentracije. Uslijedilo bi povećanje količine vode u stanice i njezino bubrenje. Sve stanice, čak i u izoosmotskoj morskoj vodi imaju potrebu za regulacijom volumena. Na⁺/K⁺ - ATPaza u tome pomaže održavanjem gradijenata Na⁺ i K⁺ kroz staničnu membranu i stvaranjem membranskih potencijala u stanici.

Tablica 1. Osmotske koncentracije tjelesnih tekućina izabranih morskih životinja (Willmer i sur., 2005).

Rod / koljeno	Osmotska koncentracija (mOsm)
<i>Aurelia</i> (Cnidaria)	1050
<i>Sepia</i> (Mollusca)	1160
<i>Mytilus</i> (Mollusca)	1148
<i>Arenicola</i> (Annelida)	1120
<i>Ligia</i> (Crustacea)	1220
<i>Nephrops</i> (Crustacea)	1108
<i>Echinus</i> (Echinodermata)	1065
<i>Scyllium</i> (Chordata – Elasmobranchii)	1075
<i>Paralichthys</i> (Chordata – Teleostei)	337

Djelovanjem Na^+/K^+ -crpke iz stanice se izbacuju tri iona natrija, a unose se dva atoma kalija te se postižu koncentracijski gradijenti koji zatim omogućavaju sekundarno aktivni transport drugih iona i malih organskih molekula kao što su aminokiseline i šećeri. Aminokiselinski regulacijski sustavi istovremeno pomažu pri kontroli osmotske koncentracije. Kontrola volumena u većini stenohalinih morskih beskralježnjaka je ograničena pa u hipoosmotskim uvjetima dolazi do bubrenja stanica što se onda kompenzira gubitkom unutarstaničnih sastavina. Uglavnom se radi o izbacivanju neutralnih aminokiselina, najčešće glicina i alanina, ali i derivata aminokiselina, poput betaina, taurina i 3-metilaminoksid (TMAO). Izoosmotska ravnoteža se na ove načine dugoročno održava. Ioni čine tek oko pola unutarstanične koncentracije kod životinja, dok preostali dio čine male organske molekule. Ionskim sastavom stanice dominira kalij (Lucu, 2012, Willmer i sur., 2005).

Izvan stanice, promatrajući sastav ekstracelularnih tjelesnih tekućina morskih životinja u odnosu prema morskoj vodi, vidljivo je da organizmi, iako su gotovo izoosmotski, reguliraju neke svoje ionske razine (Tablica 2). Ta regulacija se događa na površini tijela, između morske vode i tjelesnih tekućina.

Tablica 2. Usporedba sličnosti ionskog sastava tjelesnih tekućina morskih životinja s morskom vodom, izražena u postocima (Willmer i sur., 2005).

Rod /koljeno	Na^+	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Cl^-	SO_4^{2-}
<i>Aurelia</i> (Cnidaria)	99	106	96	97	104	47
<i>Sepia</i> (Mollusca)	93	205	91	98	105	22
<i>Arenicola</i> (Annelida)	100	104	100	100	100	92
<i>Nephrops</i> (Crustacea)	113	77	124	17	99	69
<i>Echinus</i> (Echinodermata)	99	100	101	99	99	99

Razine natrija i klora ne razlikuju se mnogo od morske vode, međutim kalij je hiperreguliran. Razine kalcija mogu varirati, dok sulfati mogu biti vrlo slični morskoj vodi ili vrlo niski kao kod pelagičkih životinja. Magnezij može biti nizak kod rakova (Crustacea). Bodljikaši

(Echinodermata), ali i neke druge skupine nemaju skoro nikakve ionske regulacije. Regulacija razina kalcija, magnezija i sulfata vjerojatno se odvija preko ionskih crpki koje zahtijevaju cijepanje ATP-a. Većina osmoregulacije morskih beskralježnjaka se odvija na razini stanice pa oni zato imaju vrlo jednostavne osmoregulatorne organe.

Morski kralježnjaci, s druge strane, imaju osmotske koncentracije između 300 i 400 mOsm. U krvi kralježnjaka dominiraju ioni natrija i klorida, s niskim razinama kalija i organskih tvari. Sljepulje su osmokonformer i ionokonformer. Njihova je krv vrlo slična morskoj vodi zbog čega nemaju izraženu potrebu za regulacijom osmotskog pritiska i koncentracije glavnih osmolita (Grosell, 2006). Hrskavičnjače iz podrazreda Elasmobranchii imaju osmotske koncentracije jednake (Tablica 1) ili neznatno više u odnosu na okolnu vodu. Njihove ionske razine su sličnije ostalim morskim kralježnjacima i iznose tek oko trećine razina morske vode. Osmotski deficit životinje iz skupine Elasmobranchii nadoknađuju visokim razinama organskih tvari u krvi, ponajprije ureom, s oko 300 mOsm, i njezinim derivatom TMAO, s oko 100 mOsm (Grosell, 2006, Willmer i sur., 2005). Elasmobranchii koji žive na velikim dubinama imaju više razine TMAO i niže razine uree jer TMAO ima ulogu u neutraliziranju destabilizirajućeg efekta koji hidrostatski tlak ima na proteine. Ove hrskavičnjače, premda su osmokonformer, trebaju imati razvijenu ionsku regulaciju (Yancey, 2015). Većina morskih kralježnjaka, uključujući četveronošce (Tetrapoda) i prave koštunjače (Teleostei) su osmoregulatori, vrlo hipoosmotski u odnosu na svoju okolinu (Tablica 1). Gubitak vode i iona kod ovih životinja uglavnom se događa kod najpermeabilnijih površina tijela, kao što je škržni epitel skupine Teleostei. Postoje četiri glavna načina kojima se sprječava gubljenje vode i ulazak soli u tijelo:

1. pijenje okolne slane vode radi unosa vode u tijelo;
2. unos većine vode i natrijevih, klorovih i kalijevih iona u tijelo preko jednjaka, čime se snižava osmotski tlak i omogućava bolja apsorpcija tekućine u više distalnim dijelovima probavnog sustava u kojima onda prevladavaju magnezijevi, kalcijevi i sulfatni ioni koji se izbacuju izmetom (Grosell, 2006);
3. eliminacija soli koja je u tijelo dospjela aktivnim transportom natrija i klorida na površini škrge;
4. ekskrecija viška kalcijevih, magnezijevih i sulfatnih iona putem izotoničnog urina u kojem su visoke koncentracije Mg^{2+} i SO_4^{2-} , dok je volumen urina uglavnom nizak, a broj glomerula smanjen.

Dolazi dakle, do zadržavanja tekućine koja je hipotonična i u tijelo unesenoj vodi i nastalom urinu, čime se zadržava ravnoteža krvi u organizmu.

Morski reptili nemaju škrge preko kojih bi se riješili viška soli u organizmu te, kao i Teleostei ne mogu proizvesti hiperosmotski urin. Umjesto toga, oni imaju slane žlijezde koje vrlo učinkovito uklanjaju soli i dozvoljavaju ovim životinjama da piju samo morsku vodu. Morski sisavci ne posjeduju slane žlijezde, ali imaju vrlo razvijene bubrege, s izduženim Henleovim petljama koje omogućuju proizvodnju hiperosmotskog urina.

Ionski i osmoregulatorni sustavi kralježnjaka su složenijih od onih kod beskralježnjaka, stoga su i njihovi kontrolni sustavi složeniji. Prolaktin prednjeg režnja hipofize kontrolira unos klorida, proizvodnju sluzi u škragama i koži te unos iona u slanim žlijezdama. Vazopresin i različiti peptidi stražnjeg režnja hipofize djeluju na glomerule bubrega, tj. na tubule kod sisavaca. Aldosteron, zajedno s drugim steroidnim hormonima utječe na sekreciju i resorpciju natrija u bubrežima, škragama i probavnom sustavu, te tako kontrolira razine kalijevih i natrijevih iona u plazmi. Navedene steroide kontrolira renin – angiotenzin sustav (RAS) kojeg aktiviraju promjene u razinama tekućina i elektrolita (Willmer i sur., 2005). RAS tako djelomično kontrolira i refleks pijenja kod skupine Elasmobranchii, koje, kada su izložene višem salinitetu, piju okolnu vodu, iako su osmokonformeri (Grosell, 2006).

2. 2. Termoregulacijske adaptacije

Velika većina morskih životinja živi u vodama u kojima je temperatura stalno niža od 5 °C. Morski beskralježnjaci i ribe, su ektotermni i podešavaju svoju tjelesnu temperaturu prema temperaturi okoline te ona od nje nikad nije drukčija za više od jednog stupnja. Iz tog razloga tjelesna temperatura većine morskih životinja je relativno konstantna. Prema tome koliko dobro toleriraju promjene temperature okoliša, životinje dijelimo na stenotermne, one koje podnose mala temperaturna kolebanja, i euritemne, tj. one koje mogu podnijeti veći raspon temperatura. Stenotermne se organizme pronalazi u dubokim vodama, dok su euritemni pelagički organizmi, životinje prisutne u mediolitoralnim i supralitoralnim zonama te migratorne morske životinje. Dobar primjer euritemnih životinja su neke vrste rakova iz roda *Petrolisthes*. Vrsta *Petrolisthes cinctipes* vrlo je euritemna i podnosi raspon temperatura od 0 °C do 40 °C, dok vrsta *P. manimaculis* živi na većim dubinama i tolerira dosta manje promjene temperature (Miller i sur., 2013, Lucu, 2012).

Kod životinja koje žive na većim geografskim širinama i u dubljim dijelovima mora, termalna aklimatizacija ne predstavlja problem. Tijekom evolucije one su se prilagodile na svoje stanišne uvjete, koji često uključuju vrlo niske temperature. Koliko su organizmi otporni prema zamrzavanju ovisi o kojoj se vrsti životinje radi, njezinoj tjelesnoj masi te brzini i temperaturi zamrzavanja. Kao posljedica zamrzavanja nastaju kristali leda unutar stanice koji zatim uzrokuju oštećenja tkiva. Prilagodbe staničnih membrana potrebne su kako bi se tjelesne funkcije očuvale na niskim temperaturama okoliša. Membrane nisu toliko osjetljive na zamrzavanje od drugi staničnih dijelova. Različite vrste rakova (Crustacea) koje žive u polarnim vodama imaju značajno fluidnije membrane u odnosu na srodne vrste iz umjerenih krajeva. Za fluidnost stanične membrane odgovorne su nezasićene masne kiseline. Fluidnost je bitna za očuvanje mobilnosti i funkcija proteina i lipida u stanici, mogućnosti difuzije različitih molekule preko membrane te za mnoge druge stanične funkcije. Snižavanje temperatura mora u jesenskom razdoblju kod manjih geografskih širina pojačava sintezu nezasićenih masnih kiselina. Zasićene masne kiseline posebno su reducirane u membranama stanica hepatopankreasa, škrge i živčanih stanica (Willmer i sur., 2005, Lucu, 2012). Omjer nezasićenih prema zasićenim masnim kiselinama se povećava, zbog čega se pojačavaju aktivnosti transportnog lanca elektrona citokroma C i citokrom-oksida. Energija sadržana u ATP-u od velike je važnosti za održanje stanica u ravnoteži s okolišem. Ovakav adaptivni odgovor stanica na niske temperature naziva se homeoviskozni odgovor. Održavanje fluidnosti membrana temeljeno je na pakiranju membranskih lipida. Oni se mogu organizirati u supramolekularne strukture poput micela, dvosloja itd. Niske temperature, ali i drugi okolišni čimbenici poput tlaka, potiču promjene u građi i sadržaju lipida. Omjeri zasićenih i nezasićenih acilnih lanaca imaju glavnu ulogu u pakiranju lipida, viskoznosti membrane i permeabilnosti vode (Ernst i sur., 2016). Vrste riba koje žive na Arktiku ili u abisalu oceana, u uvjetima stalnih niskih temperatura, ova adaptacija je u potpunosti razvijena. U usporedbi s vrstama toplijih voda, imaju veću koncentraciju nezasićenih masnih kiselina. Hidrofobni nastavci tih kiselina su uvinuti, pa one postaju fluidne i teško ih je pakirati.

Odnosi membranskih fosfolipida, fosfatidiletanolamina (PE) i fosfatidilkolina (PC) u mitohondrijskim membranama također su važni. Niske temperature uzrokuju povećanje omjera PE i PC kod vodenih beskralježnjaka. PC je fosfolipid koji stvara lamelarnu fazu, dok PE pri temperaturnim promjenama stvara inverzni heksagonalni lipid ili heksagonalnu II fazu. Stvaranje tih faza pomaže održavanju normalnih funkcija membrane. Heksagonalna

II faza ima ulogu u egzocitozi i endocitozi, i u reguliranju aktivnosti membranski vezanih enzima kod cijepanja acilnih lanaca fosfolipida. Životinjske vrste koje žive na nižim temperaturama imaju veći omjer heksagonalne II faze (Lucu, 2012). Suprotno onome dosada opisanom, kod životinja koje žive na višim temperaturama fluidnost membrane je manja, udio zasićenih masnih kiselina je veći, a one i manje formiraju heksagonalnu II fazu u odnosu na lamelarnu.

Morske ribe, kao ektotermi, imaju tjelesne temperature slične temperaturama okoliša. To predstavlja značajan problem za one ribe koje žive hladnim, polarnim morima jer postoji mogućnost da se njihove tjelesne tekućine smrznju, iako je morska voda oko njih tekuća. Maleni kristali leda koji se nalaze u vodi mogu izazvati ubrzano smrzavanje. Kod stanica životinja koje nemaju razvijene sustave zaštite od smrzavanja, izvanstanično stvaranje kristala leda rezultira brzim rastom tih kristala. Osmotska koncentracija izvanstanične tekućine raste, stanica gubi vodu, skuplja se do kritične razine te dolazi do njezinog oštećenja. Morske ribe su hipoosmotske u odnosu na morsku vodu. Tjelesne tekućine riba imaju ledište na $-0.7\text{ }^{\circ}\text{C}$, temperatura morske vode iznosi oko $-1.9\text{ }^{\circ}\text{C}$, dok je točka smrzavanja morske vode $-1.86\text{ }^{\circ}\text{C}$. U takvim uvjetima, pri površini mora postoje komadići leda, pa su ribe prisiljene razviti način pothlađivanja za otprilike $1\text{ }^{\circ}\text{C}$, tj. sniziti ledište svojih tjelesnih tekućina. Ribe polarnih krajeva dodatno imaju i dobro razvijena barem tri tzv. antifrizna mehanizma koji sprječavaju njihovo smrzavanje:

1. migracija u dublje dijelove mora, jer se ledište morske vode snižava za $0.0075\text{ }^{\circ}\text{C}$ na svakih 10 metara dubine;
2. viša koncentracija NaCl u serumu u usporedbi s drugima morskim koštunjačama, te prisutnost ugljikohidrata kao što su glukoza ili glicerol, oboje djeluju na snižavanje ledišta tjelesnih tekućina, ali su odgovorni za tek nešto manje od polovice snižavanja temperature zamrzavanja;
3. najveću ulogu u snižavanju ledišta imaju vrlo učinkoviti antifrizni peptidi (AFP) i antifrizni glikopeptidi (AFGP) (Willmer i sur., 2005).

AFP i AFGP imaju istu funkciju, međutim razlikuju se prisustvu ugljikohidrata u AFGP. Snižavaju temperaturu smrzavanja plazme, bez značajnog snižavanja temperature vrelišta ili uzrokovanja gubitka osmotske ravnoteže. AFP može se podijeliti na AFP tipa I, koji su bogati alaninom, na AFP tipa II, koji su bogati aminokiselinom cisteinom, i na AFP tipa III,

koji nemaju posebne karakteristike po kojima bi se razlikovale od drugih proteina. Antifrizni proteini sintetiziraju se u jetri, izlučuju se u krv, te se pojavljuju u svim tjelesnim tekućinama osim urina, i u citoplazmama svih stanica. AFP tipa I su amfifilni alfa-heliksi, s hidrofilnom jednom stranom lanca i hidrofobnom drugom. Kod antifriznog proteina plosnatice *Pseudopleuronectes americanus*, grupiranje hidrofilnih ostataka na jednoj strani uzrokuje vezivanje kristala leda na protein vodikovim vezama. Dipolni moment heliksa djeluje na stvaranje komplementarnog dipola u kristalu, tako pridonoseći privlačenju i vezanju AFP-a i leda. Nakon ovoga, udaljenost proteina i kristala dovoljno je mala za formiranje vodikove veze. Rezultat je inhibicija rasta kristala blokiranjem pristupa vode rešetki kristala leda. Regulatori razina antifriznih proteina su temperatura vode, unutarnji ritmovi, hormoni hipofize i, najznačajnije, fotoperiod. Veća duljina dana i viša temperatura okolne vode smanjuju ekspresiju AFP-a. Vrijeme sinteze antifriznih proteina razlikuje se od vrste do vrste: neke životinje proizvode AFP kao odgovor na hladnije temperature, dok druge imaju visoke koncentracije AFP-a tijekom cijele godine (Davies i sur., 1988). Antifrizni su proteini najzastupljeniji kod porodice riba *Nototherniidae* koje žive u polarnim vodama.

Odvijanjem biokemijskih procesa u svim stanicama oslobađa se toplina zbog čega je temperatura svih metabolički aktivnih stanica nešto veća od okolišne temperature, čak i u slučaju ektotermnih životinja. Ipak, neki veliki, inače ektotermni, kralježnjaci imaju sposobnost održavanja značajnije povišene temperature u određenim dijelovima tijela, odnosno sposobnost regionalne endotermije. Ova karakteristika javlja se u tek 27 vrsta predstavnika hrskavičnjača i koštunjača, najviše iz podreda *Scombroidei*. Tuna u svojim plivaćim mišićima može zadržavati toplinu, te se temperatura u njima može za 10 °C razlikovati od ambijentalne. Sve vrste koje imaju povišenu temperaturu crvenih mišića plivaju kontinuirano, a kontrakcija crvenih mišićnih vlakana odgovorna je za proizvodnju topline. Protusmjerni tok arterijske i venske krvi u anastomoznim područjima krvnih kapilara zatim omogućava zadržavanje nastale topline unutar plivaćih mišića ribe (Dickson i Graham, 2004, Willmer i sur., 2005). Splet krvnih kapilara (*rete mirabile*) koji omogućava protusmjerni tok krvi smješten je ispod kože i u vezi je s perifernim crvenim mišićima koji oslobađaju toplinu. Anastomozne se kapilare nalaze u parovima, tako da je jedna kapilara uvijek povezana s drugom te se toplina iz tople krvi prenosi u hladnu. Topla venska krv zagrijana prolaskom kroz mišiće predaje toplinu hladnoj arterijskoj krvi zasićenoj kisikom iz škrge, koja onda ulazi u mišić. Time se smanjuje gubitak topline u okolnu morsku vodu (Lucu, 2012). Kod tuna ne postoje fiziološki mehanizmi za regulacije tjelesne temperature

jer prilikom promjene ambijentalne temperature, temperaturna razlika između životinje i okoline previše se ne mijenja. Endotermija je dosta lokalizirana na mišiće, a temperatura površine tijela je vrlo slična okolišnoj. Povišena temperatura mišića regionalnim endotermima omogućava duže održavanje visoke brzine plivanja u odnosu na druge vrste, kao i ekspanziju termalne niše, tj. život te hranjenje u sjevernijim, hladnijim vodama (Dickson i Graham, 2004).

Neke hrskavičnjače, primjerice morski psi iz porodice Lamnidae, imaju povišene temperature unutarnjih organa, najčešće u spiralnim zaliscima crijeva i jetri. Velika bijela psina, *Carcharodon carcharias*, ima temperaturu želuca i do 13 °C veću u odnosu na okolinu te ju može regulirati. Viša toplina omogućuje brže probavljanje hrane, a posljedično i veću količinu energije koja se nalazi na raspolaganju životinji. Povišene temperature visceralnih organa rezultat su procesa probave hrane, apsorpcije i sinteze proteina. Očuvanje topline također se odvija preko *rete mirabile* (Dickson i Graham, 2004, Web 5).

Kod sabljarki, riba iz porodica Xiphiidae i Istiophoridae, pojavljuje se kranijalna endotermija, u mozgu i očima. Ove ribe su razvile specijalizirana tkiva za zagrijavanje, derivirana iz mišića koji kontroliraju pokrete oka u drugim ribama. Stanice koje generiraju toplinu u ovim tkivima imaju veliku količinu mitohondrija, visoke koncentracije mioglobina te dobro razvijen sustav unutarnjih glatkih membrana, usporediv sa sarkoplazmatskim retikulumom (SR) normalnog mišićnog tkiva. Produkcija topline rezultat je unosa i otpuštanja kalcija membranskog sustava SR-a. Otpuštanje kalcija kroz kalcijeve kanale SR-a pomaže ponovnom unosu kalcija u SR preko Ca^{2+} - ATPaze. Tim načinom se iskorištava ATP kojeg proizvode mitohondriji te nastaje toplina. Količina transportiranih kalcijevih iona po molekuli ATP-a niža je od one kod normalnog mišićnog tkiva, pa je produkcija topline veća. Adipozno tkivo okružuje organ za zagrijavanje u mozgu riba, izolirajući i štiteći ga (Willmer i sur., 2005). Kranijalna endotermija pojavljuje se i kod morskih pasa porodice Lamnidae, gdje posebna vena crvenog mišića prenosi toplinu u orbitalni sinus (Dickson i Graham, 2004). Povišena temperatura u mozgu i očima omogućava životinjama bolje obraćanje pažnje i pozornosti na svoju okolinu pri velikim dubinama i niskim temperaturama (Web 5).

Morske ptice i sisavci suočavaju se s drugačijim termoregulacijskim izazovima u odnosu na ribe i beskralježnjake. Oni su endotermne životinje koje trebaju održavati stalnu tjelesnu temperaturu, što je osobito teško u morskom okolišu gdje se toplina nastala unutar tijela, na

površini tijela vrlo brzo gubi. Endotermne morske životinje mogu u njemu prebivati povremeno ili stalno, a obično se radi o velikim životinjama, sa smanjenom relativnom površinom tijela, poput pingvina ili tuljana. Morski sisavci imaju tjelesnu temperaturu koja iznosi oko 37 °C, i koju moraju očuvati u vodi u kojoj je temperaturu do -2 °C te zraku gdje ona može biti i do -40 °C. Za održavanje tjelesne temperature, oni su razvili brojne adaptacije. Prva od njih je malena površina tijela, tj. kože, u odnosu na volumen. Tako imaju veliku količinu unutarnjeg tkiva u kojem se generira toplina, a malu površinu kože preko koje se toplina može izgubiti. Sljedeće adaptacije su posjedovanje debelih naslaga masnog tkiva (Slika 1) i gustog krzna, koji su odlični izolatori (Web 4).



Slika 1. Debele masne naslage grenlandskog kita *Balaena mysticetus* sa sjeverne Aljaske (Web 8)

Masne naslage su unutarnji izolator, složeno tkivo koje se sastoji od kolagenskih vlakana koji tvore matriks i vanjskog sloja kojeg čine adipociti, odnosno masne stanice. Za promjenu debljine masnih naslaga odgovorno je kretanje adipocita u ili iz matriksa, dok debljina samog matriksa ostaje jednaka. Omjer adipocita i kolagena ovisi o vrsti, starosti životinje, staništu, dubini vode te dobu godine. Masne naslage su jak izolator, zbog čega za životinje s vrlo velikom tjelesnom masom, poput kitova, gubljenje može biti veći izazov od zadržavanja topline. Zbog toga su masne naslage vaskularizirane brojnim anastomozama, ili skretnicama toka krvi. One kontroliraju količinu krvi koja kroz naslage dolazi po površine kože, time određujući koliko topline se otpušta iz organizma u okoliš. Krzno životinja je također adaptacija kojom se sprječava gubitak topline. Krzno morskih sisavaca stvara sloj zraka oko

kože životinje i na taj način osigurava da voda ne dolazi u kontakt s površinom kože (Perrin, 2009).

2. 3. Respiratorne adaptacije

Kisik je jedan od glavnih faktora za odvijanje metaboličkih procesa u stanicama i tkivima svih životinjskih organizama. Slično kao razine saliniteta i temperature, koncentracije kisika u morskoj vodi relativno su konstantne i iznose od 4 do 6 ppm. Topljivost kisika u morskoj vodi smanjuje se povećanjem temperature i slanosti. Manje se kisika u vodi zato javlja u zatvorenim morima te pri površini. Respiracija u morskoj vodi, iako prilično jednostavna za većinu organizama koji u njoj žive, može biti izazov za životinje koje žive u uvjetima manjka kisika ili kroz njih migriraju, kao i za životinje koje žive u anaerobnim uvjetima bentosa te za endotermne kralježnjake, a posebice za morske sisavce (Willmer i sur., 2005). Svojstva vode imaju značajan utjecaj na količinu energije koja je potrebna za disanje. Voda je mnogo gušća i viskozija od zraka. Životinje koje dišu na način da kroz svoje tijelo tjeraju vodu troše više energije na disanje u odnosu na životinje koje dišu zrak. Ribe tako na disanje troše oko 20% energije nastale metaboličkim procesima, dok sisavci troše tek od 1% do 2% (Matoničkin i sur., 2010.)

Izmjena plinova kod mnogih beskralježnjaka, poput spužvi i plaštenjaka, te ličinki mnogih riba odvija se preko površine tijela. Odraslim ribama, te rakovima, mekušcima i drugim beskralježnjacima respiracijski organ su škrge. Voda koja oplahuje škrge ima suprotan smjer strujanja u odnosu na tjelesne tekućine organizama, čime se poboljšava obogaćivanje kisikom. Kisik kroz membrane škrge difundira u tjelesne tekućine, potom se vežući za respiracijske proteine životinja i tako se prenosi do stanica i tkiva (Lucu, 2012, Hill i sur., 2012). Razvojem riba iz ličinačkih stadija, razvijaju se i škrge, a njihova tijela postaju prevelika za nastavak izmjene plinova preko površine tijela. Škržne pukotine riba iz skupine Teleostei otvaraju se u bukalnu, tj. usnu šupljinu. Škrge se nalaze na četiri škržna luka koja podupiru te pukotine. Zaštitni škržni poklopac, operkulum, prekriva škrge na svakoj strani. Svaki škržni luk sadrži filamente posložene u obliku slova V, koji tvore valoviti niz i odvajaju usnu šupljinu od operkuluma. Na gornjoj i donjoj strani škržnih filamenata nalaze se vrlo tanke i dobro prokrvljene sekundarne lamele koje su glavno mjesto izmjene plinova koštunjača. Morska voda teče od usne šupljine prema operkulumu u smjeru suprotnom od smjera krvi (Matoničkin i sur., 2010, Hill i sur., 2012).

Protok vode preko škrga gotovo je neprekidan, a održava ga sinkronizacija bukalne tlačne crpke i operkularne usisne crpke. Usna šupljina riba puni se vodom kada je operkulum zatvoren, usni otvor otvoren, a dno usne šupljine se snižava, tako povećavajući njezin volumen. Tada bukalna tlačna crpka može početi djelovati, jer je tlak u usnoj šupljini negativan, niži od ambijentalnog, pa voda može ulaziti. Usta se zatim zatvaraju, dno šupljine se podiže te tlak u bukalnoj šupljini raste, dakle crpka ulazi u fazu pozitivnog tlaka. Tijekom ove faze, voda iz usne šupljine prolazi kroz škrge do operkularnih šupljina. Koštunjače mogu regulirati veličinu svojih operkularnih šupljina lateralnim pomicanjem operkuluma. Kada je operkulum zatvoren, operkularna je šupljina u potpunosti odvojena od vanjske vode. Faza negativnog tlaka, tj. faza usisa, operkularne usisne crpke se javlja kada je šupljina proširena. Tlak je tad niži od ambijentalnog i onog u usnoj šupljini što omogućuje povlačenje vode iz usne do operkularne šupljine preko škrga. Zatvoreni škržni poklopac onemogućava da vanjska morska voda preko njega također bude usisana u ovaj prostor. Faza pražnjenja slijedi nakon faze usisa. Operkularna šupljina se smanjuje, tlak postaje veći od ambijentalnog zbog čega se škržni poklopac otvara te voda izlazi izvan tijela. Ribe mogu snažno regulirati škržnu ventilaciju preko bukalno-operkularnih crpki. Pad parcijalnog tlaka kisika kojeg detektiraju kemoreceptori na škrgama, kao i povećanje fizičke aktivnosti, jaki su stimulansi pojačanja škržne ventilacije (Hill i sur., 2012).

Bukalno-operkularna crpka nekih brzo plivajućih riba može prestati s radom kada ribe dostignu određenu brzinu. Ako ribe plivaju otvorenih usta, sama brzina njihovog kretanja može podići tlak usne šupljine koji zatim omogućuje ventilaciju škrga dostatnu za opskrbu tijela kisikom. Ovakav oblik ventilacije smanjuje metaboličke zahtjeve ventilacije pri velikim brzinama plivanja. Morski psi i tune primjeri su vrlo brzih plivača koji nemaju bukalne i operkularne crpke jer im nedostaju potrebni specijalizirani škržni mišići. Dakle, ako ove ribe plivaju sporo ili pak ne plivaju uopće, neće moći zadovoljiti potrebe tijela za kisikom (Hill i sur., 2012, Lucu, 2012).

Respiracija za morske životinje koje dišu plućima nešto je složenija. Postoje morski sisavci čiji zaroni mogu trajati i do dva sata i sezati do dubina većih od 1600 metara. Tijekom zarona kod ovih životinja dolazi do apneje, odnosno do potpunog prestanka disanja, što za organizam postavlja različite fiziološke izazove. Živčani sustav sisavaca ne može preživjeti čak ni vrlo kratka razdoblja bez kisika, dakle, organizmi prilikom zarona organizmi čuvati kisik. Tri su načina na koji sisavci skladište kisik dok su pod vodom: kisik vezan za mioglobin, kisik vezan za hemoglobin te kisik koji se nalazi u njihovim plućima. Određena

tkiva, najviše središnji živčani sustav i srce, isključivo ovise o kisiku za proizvodnju energije. U odsutnosti kisika, vrlo brzo dolazi do oštećenja. Druga tkiva, poput skeletnih mišića, svoje zahtjeve za ATP-om mogu ispuniti anaerobnim mehanizmima, stoga mogu podnijeti deprivaciju kisika. Tijekom zarona, organizmi rezerviraju kisik za ona područja kojima je on najpotrebniji. Nekoliko je adaptacija koje morskim životinjama, koje dišu plućima, omogućavaju duže boravke pod vodom, a zajednički se nazivaju refleksom ronjenja:

1. apneja;
2. skladištenje kisika;
3. vazokonstrikcija i smanjena cirkulacija krvi (hipoperfuzija) u većini tijela, jer srce primarno pumpa krv između sebe, pluća i glave;
4. hipometabolizam, tj. smanjenje metaboličkih aktivnosti zbog manjka kisika, koje također smanjuje potrebu za razvojem anaerobnog metabolizma, te je u nekim vrstama vezano za smanjenje tjelesne temperature prilikom zarona;
5. anaerobni metabolički putevi u mišićima i većini visceralnih tkiva;
6. smanjenje minutnog volumena krvi i usporavanje rada srca (bradikardija);
7. hormonalna i neuralna kontrola rada srca i slezene.

Volumen krvi morskih ptica i sisavaca je povećan, jednako kao i koncentracija hemoglobina. Mnogi morski sisavci imaju iznimno visoke koncentracije crvenih krvnih stanica u svojoj krvi dok rone. Velika količina crvenih krvnih stanica omogućuje skladištenje kisika u krvi. S druge pak strane, toliko crvenih krvnih stanica povećava viskoznost krvi što prisiljava jači rad srca. Zato neke vrste morskih sisavaca djelomično uklanjaju crvene krvne stanice iz krvi i skladište ih u slezeni dok su životinje na površini vode ili na tlu. Stanice se u krv vraćaju kada je životinja pod vodom (Willmer i sur., 2005, Hill i sur., 2012). Carski pingvini, *Aptenodytes forsteri*, pokazuju tipičan refleks ronjenja. Rone do dubine i do 564 metra, s prosječnim vremenskim trajanjem zarona od 5 do 10 min, s maksimalnim trajanjem od 27.6 min. Skladište velike količine kisika u svojim zračnim vrećicama kojeg onda mogu iskoristiti tijekom zarona. Dolazi i do periferne vazokonstrikcije te bradikardije, s vrlo sporim radom srca od svega tri do šest otkucaja u minuti (Andrews i Enstipp, 2016). Obzirom da životinje love pod vodom prilikom čega je povećana fizička aktivnost, može doći do različitih odstupanja kod očekivanih tjelesnih odgovora na dubinu, kao što je bradikardija. U slučaju vedelskih tuljanja, *Leptonychotes weddellii*, često se javljaju srčane aritmije te razdoblja

tahikardije, tj. ubrzanog srčanog ritma, u ovisnosti o dubini i vremenu zarona, brzini plivanja i fizičkom naporu, primjerice pri lovu (Williams i sur., 2015).

3. Utjecaj čovjeka na fiziologiju morskih životinja

Čovjekova aktivnost dovela je do klimatskih promjena i narušavanja različitih staništa, pa tako i mora i oceana. Gotovo da i ne postoji dio oceana koji nije zagađen nekim polutantima. Moguća iznimka su duboki dijelovi mora, daleko od kopna, gdje su polutanti toliko razrijeđeni da se njihova koncentracija može zanemariti. Zagađenja naftom uzrokovana morskim transportom, unatoč sve boljim zakonskim regulativama, još uvijek su problem u plitkim i zatvorenim morima, poput Mediteranskog. U takvim morima, problem predstavlja i bacanje različitog otpada, kemikalija i dr. Izljevi nafte, slični onome koji se dogodio u Meksičkom zaljevu 2010. godine, također predstavljaju potencijalni izvor opasnosti za morske životinje jer mogu uzrokovati masovne pomore. Tu su najizloženiji organizmi koji se hrane filtracijom vode, što dalje ima posljedice na ostatak hranidbenog lanca. Naftni izljevi često su smrtonosni i za morske ptice i sisavce koji mogu progutati čestice nafte konzumirajući kontaminiranu hranu ili čisteći svoje, naftom prekriveno, perje ili krzno (Slika 2). S druge strane, za čišćenje naftnih mrlja često se koriste deterdženti koji mogu životinje ugroziti još i više, uništavajući nepropusne lipidne slojeve te stanice njihovih respiratornih organa (Willmer i sur., 2005).

Globalno povećanje temperature za 0.7 °C u odnosu na razdoblje prije industrijalizacije ima negativan utjecaj i na morske životinje, dok se do kraja stoljeća predviđa dodatno povećanje temperatura za 1.4 °C do 5.8 °C.



Slika 2. Pelikan prekriven naftom nakon izljeva nafte u Meksičkom zaljevu 2010. godine (Web 6).

Jedan od najvidljivijih efekata povišenja temperatura je izbjeljivanje koralja (Web 2). Koralji uspostavljaju simbiotski odnos sa zooksantelama, algalnim stanicama odgovornim za pigmentaciju koralja (Slika 3). Zooksantele obavljaju fotosintezu, čije produkte koralji zatim koriste kao energiju potrebnu za metabolizam, rast i razvoj, a zauzvrat od koralja dobivaju nutrijente, CO₂ te poziciju bliže Suncu. Rast koraljnih grebena se događa u uskom rasponu vrijednosti pH, saliniteta, temperature i sl. Produžena izloženost temperaturama višim od normalnih iscrpljuje zalihe energije i biomasu koralja i rezultira izbacivanjem endosimbiotskih zooksantela, zatim gubitkom pigmentacije. Koralji se mogu oporaviti od izbjeljivanja, međutim nedovoljno brzo u odnosu na brzinu kojom se događa izbjeljivanje, što dovodi do odumiranja koraljnih grebena (James i Crabbe 2008). Njihov odumiranje ima velike posljedice i na ostali životinjski svijet koji ih okružuje.

Čak i male promjene temperature mora mogu imati velike posljedice na morske životinje, što je osobito vidljivo u njihovom utjecaju na sposobnost rasta i reprodukcije različitih organizama. Istraživanja na novozelandskom morskom ježu *Evenichus chloroticus* su pokazala da predviđena povećanja temperature mora zahtijevaju potrošnju većih količina energije za potrebe metabolizma. Ispitivane jedinke su pokazale smanjenu stopu hranjenja, negativan tjelesni rast te potpuni gubitak reproduktivne sposobnosti nakon izlaganja povišenim temperaturama morske vode (Delorme i Sewell 2016).



Slika 3. Usporedba izbjeljenog koralja (u prednjem planu slike) i koralja normalne obojenosti (u stražnjem planu slike) u Velikom koraljnom grebenu (Web 7).

Determinacija spola svih morskih kornjača ovisi o temperaturi inkubacije tijekom embrionalnog razvoja. Niže temperature produciraju više mužjaka, dok više temperature produciraju više ženki te uzrokuju i veći mortalitet jedinki. Proučavanjem brojnosti i omjera spolova u jednoj od najvećih populacija zelene kornjače *Chelonia mydas* na svijetu, uočen je pad ukupnog broja jedinki populacije i izražena dominacija ženskih jedinki, što je povezano s visokim temperaturama okoliša u kojem one žive i razmnožavaju se (Jensen i sur., 2018).

Oceani također apsorbiraju velike količine CO₂, koje, kao dio čovjekovih djelovanja, dospijevaju u atmosferu, te zbog toga postaju sve kiseli. Nizak pH otežava ekstrakciju kisika iz oceanske vode time pa s time disanje mnogih životinja. Mnogi morski organizmi trebaju kalcijev karbonat za izgradnju svojih skeleta i drugih struktura, a kiselijska voda smanjuje dostupnost karbonata. Nemogućnost izgradnje snažnih skeleta koralja još je jedan razlog za propadanje koraljnih grebena (Web 2.; Brierley i Kingsford 2009).

4. Zaključak

Predstavnici većine taksonomskih skupina životinja mogu se pronaći u vodama Zemlje. Sama evolucija života je započela u morima prije gotovo 4 milijarde godina. Organizmima koji su evoluirali u slanim vodama mora i oceana, takvi životni uvjeti ne predstavljaju velik problem. Situacija je nešto drugačija u slučaju morskih kralježnjaka koji su mora naselili sekundarno. Oni su morali razviti različite fiziološke prilagodbe kako bi preživjeli te zato imaju brojne mehanizme očuvanja tjelesnih temperatura, zaliha kisika, sastava tjelesnih tekućina te mnoge druge.

Čovjek svakako predstavlja najveći problem za opstanak ovih životinja jer uzrokuje uništavanje njihovih staništa te promjene uvjeta koji su njima prijeko potrebni za obavljanje svojih fizioloških funkcija.

5. Literatura

Andrews, R. D., Enstipp, M. R. (2016) Diving physiology of seabirds and marine mammals: Relevance, challenges and some solutions for field studies. *Comparative biochemistry and physiology, Part A, Molecular & integrative physiology* 202: 38-52.

Anglietta, M. J. (2009) *Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Brierley, A. S., Kingsford, M. J. (2009) Impacts of climate change on marine organisms and ecosystems. *Current Biology* 19: R602-R614.

Davies, P. L., Hew, C. L., Fletcher, G. L. (1988) Fish antifreeze proteins: physiology and evolutionary biology. *Canadian Journal of Zoology* 66: 2611-2617.

Delorme, N. J., Sewell, M. A. (2016) Effects of warm acclimation on physiology and gonad development in the sea urchin *Evechinus chloroticus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 198: 33-40.

Dickson, K., Graham, J. B. (2004) Evolution and consequences of endothermy in fishes. *Physiological and Biochemical Zoology* 77(6): 998-1018.

Ernst, R., Ejsing, C. S., Antonny, B. (2016) Homeoviscous adaptation and the regulation of membrane lipids. *Journal of Molecular Biology* 428: 4776-4791.

Fievet, P. (2014) Donnan effect. U: Drioli, E., Giorno, L. (ur.) *Encyclopedia of membranes*. Springer, Berlin, Heidelberg.

Grosell, M. (2006) Intestinal anion exchange in marine fish osmoregulation. *Journal of Experimental Biology* 209: 2813-2829.

Hill, R. W., Wyse, G. A., Anderson, M. (2012) *Animal Physiology, Third Edition*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, MA.

James, M., Crabbe, C. (2008) Climate change, global warming and coral reefs: Modelling the effects of temperature. *Computational Biology and Chemistry* 32: 311-314.

Jensen, M. P. et al. (2018) Environmental Warming and Feminization of One of the Largest Sea Turtle Populations in the World. *Current Biology* 28: 154-159.

Lucu, Č. (2012) *Fiziologija prilagodbe životinja u vodenom okolišu*. Zagreb, Hrvatska, Profil.

Matoničkin, I., Klobučar, G., Kučinić, M. (2010) *Opća zoologija*. Zagreb, Hrvatska, Školska knjiga.

Miller, N. A., Paganini, A. W., Stillman, J. H. (2013) Differential thermal tolerance and energetic trajectories during ontogeny in porcelain crabs, genus *Petrolisthes*. *Journal of Thermal Biology* 38: 79-85.

Perrin, W. F., Würsig, B., Theewissen, J. G. M. (2009) *Encyclopedia of Marine Mammals*, Academic Press.

Williams, T. M., Fuiman, L. A., Kendall, T., Berry, P., Richter, B., Noren, S. R., Thometz, N., Shattock, M. J., Farrell, E., Stamper, A. M., Davis, R. W. (2015) Exercise at depth alters

bradycardia and incidence of cardiac anomalies in deep-diving marine mammals. *Nature Communications* 6:6055.

Wilmer, P., Stone, G., Johnston, I. (2005) *Environmental Physiology of Animals*. 2nd edition, Blackwell Publishing.

Yancey, P. H. (2015) Organic osmolytes in elasmobranchs 221-277. U: Shadwick, R. E., Farrell, A. P., Brauner, C. J. (ur.) *Physiology of elasmobranch fishes: internal processes*. *Fish Physiology* 34B. Academic Press, Cambridge, MA.

Web izvori:

Web 1. Pidwirny, M. (2006). "Introduction to the Oceans". *Fundamentals of Physical Geography*, 2nd Edition. <http://www.physicalgeography.net/fundamentals/8o.html> (27. 5. 2018.)

Web 2. World Wildlife Foundation (WWF): http://wwf.panda.org/our_work/oceans/problems/climate_change/ (9. 6. 2018.)

Web 3. NASA Science: https://science.nasa.gov/science-news/science-at-nasa/2001/ast13apr_1 (20. 6. 2018.)

Web 4. Scientific American: <https://www.scientificamerican.com/article/marine-mammals-cold-avoid-freezing-death/> (21. 6. 2018.)

Web 5. Biology of Sharks and Rays: http://www.elasmoresearch.org/education/topics/p_warm_body_1.htm (21. 6. 2018.)

Web 6. CNN: <https://edition.cnn.com/2012/04/20/opinion/brazile-earth-day-bp/index.html> (25. 6. 2018.)

Web 7. Wikimedia: <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/en/9/90/Keppelbleaching.jpg> (25. 6. 2018)

Web 8. Official Website of the North Slope Borough: <http://www.north-slope.org/departments/wildlife-management/studies-and-research-projects/health-assessment-of-subsistence-resources/bowhead-whale-health-studies> (25. 6. 2018.)