

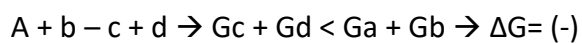
7. Gaia: Temperatura-aldaketaren efektu biologikoak

Animalietan tenperaturak eragin oso altua daukan faktorea da. Molekulak bibrazio bat daukate, OC° bibrazio maila 0 izango litzateke. Temperatura igotzen doan heinean bibrazioak handituko dira energia zinetikoa handituz.

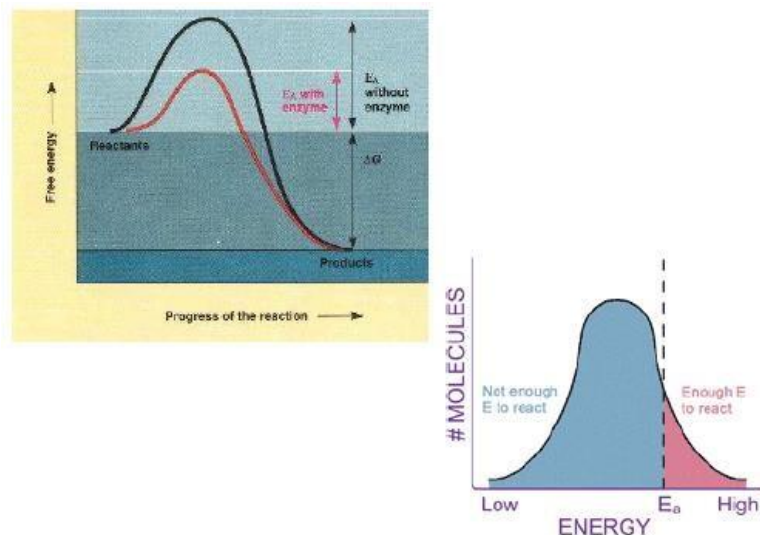
Tenperatura aldatu egiten denean, molekulen energia zinetikoa aldatu egiten da. Ondorioz erreakzio kimikoen abiadura aldatu egiten da. Zenbat eta tenperatura altuagoa izan, erreakzio kimiko baten abiadura altuagoa izango da. Eta alderantziz, tenperatura baxuetan erreakzioen abiadura baxua da.

Naturan erreakzio kimiko bat emateko zenbait baldintza bete behar dira:

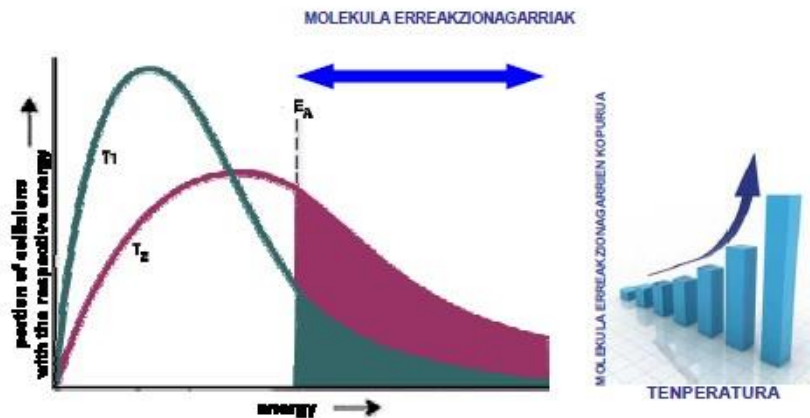
1. Erreakzio bat termodinamikoki emateko favoratua egon behar da, hau da, produktuen gibs energia askearen batura substratuen gibs energiaren batuketa baino txikiagoa izan behar da:



2. Erreakzioak bakarrik emango dira energia maila minimoa bat gainditzen badute. Hau da, aktibazio energia gainditu behar dute. Arrhenius esan zuen bezala badago egoera bat non molekula asko dauden eta bertan energia zinetiko oso altua dugun. Beste molekula batzuk, aldiz, energia zinetiko baxua daukate. Ea (aktibazio energia) gainditu duten molekulak bakarrik dira erreakzionagarriak.



Tenperatura igotzean aktibazio energia ezkererantz desplazatzen da eta erreakzionagarriak diren molekulen kopurua handiagoa da. Tenperaturaren igoerarekin erreakzionagarriak diren molekula kopurua esponentzialki handitzen da. Horregatik edozein erreakzio kimikoaren abiadura esponentzialki handitzen da.



Ikusi dugunez, temperatura eragin handia dauka erreakzio kimikoetan. Erreakzio kimiko baten temperatura nola aldatzen den kalkulatzeko Q_{10} indizea erabiltzen da.

$$Q_{10} = \left(\frac{V_2}{V_1} \right)^{\frac{10}{T_1 - T_2}}$$

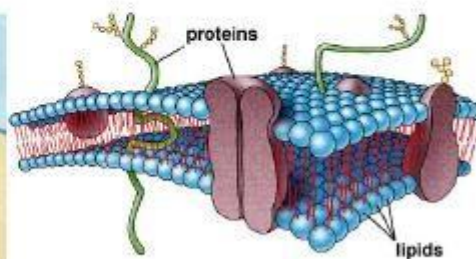
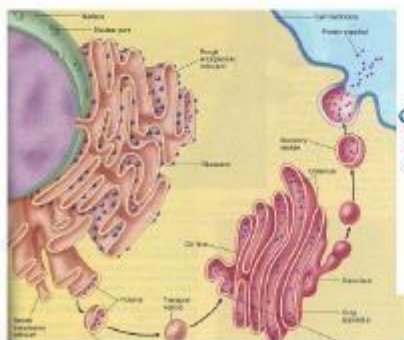
MINTZEN BISKOSITATEA ALDA DEZAKEEN FAKTOREA

ZELULAREN FUNTZIOAK:

- A) Mintz plasmatikoa
- B) Mintz Mitokondrialak
- C) Erretikulu endoplasmikoak
- D) Golgi-aparatuak
- E) Mintz nuklearra

INTEGRAZIOA ETA KONTROLA:

- Neuronen arteko sinapsiak
- A) Neurotransmisoreen garraio
- B) Neurotransmisoreen askapena
- C) Arraildura sinaptikoko prozesuak
- D) Efektu postsinaptikoak (kanaleen irekiera..)



Nola eragiten du tenperatura animalien biologiarri?

1. Tenperaturaren aldaketarekin erreakzio kimiko guztiak aldatzen dira.
2. Mintzen biskositatea alda dezakete, mintzen lipidoetan energia zinetikoa igotzean mugimendua handiagoa da, ahuldu egiten dira ekintza hidrofobikoak eta jariakortasuna igotzen da. Hau eragina dauka zelularen funtzioetan.
3. Integrazioa eta kontrolean ere eragina dute

TERMOERREGULAZIOA, TERMOKONMUZTAGARRITASUNA, HETEROTERMIAK

Animaliek tenperatura aldaketen aurrean erakusten duten portaeraren arabera bi mota bereizten dira:

- Termoeraentzaileak: Nahiz eta inguruneko tenperatura aldatzen den, beraien barne tenperatura konstante mantentzeko gai diren animaliak dira.
- Termokomunztagarriak: Inguruneko tenperatura aldatzen denean, animalia hauetan beraien barne tenperatura ingurune tenperaturarekin bat dator.

Homeotermo eta poikilotermo kontzeptuak ezagunak izan arren ezin dira animalia hauen bereizketa egiteko erabili, izan ere, kontzeptu hauek ez dute fisiologiari buruzko informazioa eskaintzen, bakarrik ingurumenari buruzko informazioa ematen digute.

Zer izan behar du animalia batek barne tenperatura konstante mantentzeko? Bi gauza behar ditu:

- Isolamendu termikoa garatu behar du. Isolamendu termiko altua edo konduktantzia (eroankortasuna) termiko baxua. Isolamendua edo konduktantzia kalkulatzeko hurrengo formulak erabiltzen dira.

$$\text{Isolamendua } (I) = \frac{T_{\text{esfera}} - T_{\text{ganbara}}}{Q} = \frac{T_g - T_{\text{ing}}}{R}$$

Konduktantzia isolamenduaren kontrakoa dela jakinda:

$$\text{Konduktantzia } (C) = \frac{1}{I} = \frac{R}{T_g - T_{\text{ing}}}$$

Unitateak= cal/ g h °C

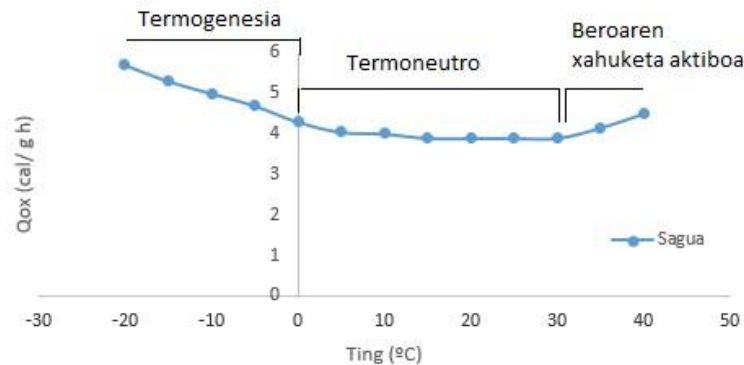
- Bero iturri bat behar du. Beroa ekoiztu behar du animalia honek tenperatura konstante mantendu nahi badu. Ekoiztutako beroa metabolismoaren bidez lortzen dugu. Bero ekoizpen propioari endotermia deritzogu. Endotermia, bero iturri nagusia endogenoa denean esaten da. Endotermikoa izateko tasa metaboliko altua izatea beharrezkoa da beroa ekoitzi ahal izateko. Ektotermo baten bero iturria exogenoa izango da.

Endotermia vs exotermia

Animalia baten oxigeno kontsumo eta inguruneko tenperaturen artean hiru portaera defini daitezke:

- Termoneutroa: nahiz eta kanpo tenperatura aldatzen den, animalia baten barne tenperatura konstante mantentzen deneko tartea oxigeno kontsumoa aldatu gabe, hau da, konstante mantenduz.

- Termogenesia: tenperatura baxuetan ematen den fenomeno. Nahiz eta kanpo tenperatura aldatzen den, animaliaren barne tenperatura konstante mantentzen deneko tarte oxigeno kontsumoa aldatuz, hau da, oxigeno kontsumoa kasu honetan ez da konstante mantentzen.
- Beroaren xahuketa aktiboa: tenperatura altuetan ematen den fenomeno. Nahiz eta kanpo tenperatura aldatzen den, animaliaren barne tenperatura konstante mantentzen deneko tarte oxigeno kontsumoa aldatuz, hau da, oxigeno kontsumoa kasu honetan ez da konstante mantentzen.



Termoeraentzailea izateko animalia batek hiru baldintza bete behar ditu:

1. Bero ekoizpena. Bero propio ekoiztu behar du.
2. Endotermia: endotermoak diren animaliak beroa metabolismoan ekoizten dute. Ondorioz, endotermo batek ektotermo batek baino tasa metaboliko altuagoa izango du. Metabolismoaren adierazle bat den organulua mitokondrioa da. Bi animalien tasa metabolikoen arteko desberdintasunak neurtzeko erabiltzen diren bi parametroak mitokondrioen mintzen azalera erlatiboa eta zitokromo oxidasaren aktibitate erlatiboak dira. Mintzen azalera erlatiboa kalkulatzeko bi pauso eman behar dira:
 - a. Lehenengo kalkulatu behar da zenbat mitokondrio bolumen dagoen zitosolean:

$$Mit DV = \frac{\text{mit bolumen}}{\text{Zit bolumen}}$$

- b. Bestetik mitokondrio bolumeneko zenbat mintz mitokondrial daude neurtzen dugu:

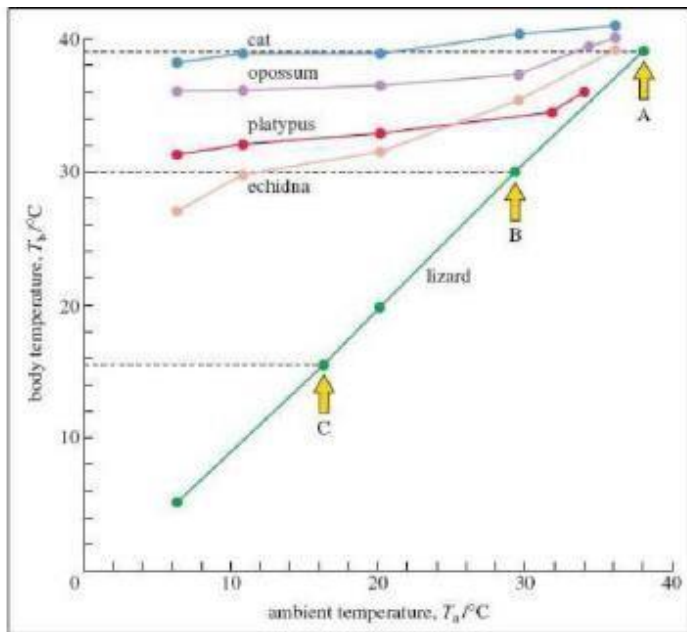
$$\frac{\text{Mintz mit}}{\text{mit bolumen}}$$

Azkenik:

$$\text{Mintzen azalera erlatiboa} = \frac{\text{mit bolumen}}{\text{zit bolumen}} \times \frac{\text{mintz mit}}{\text{mit bolumen}} = \frac{\text{mintz bolumen}}{\text{zit bolumen}}$$

Animalia endotermo eta ektotermo batean bi parametro hauek neurtuta ikusiko dugu animalia endotermoetan balioak askoz altuagoak direla animalia honek metabolikoki aktiboagoa delako. (Ikerketa kasuan ikusi daitekeen bezala)

3. Konduktantzia termiko baxua eta isolamendu termiko altua izan behar ditu. Gaur egin animaliak konduktantzia termiko baxua izateko daukaten mekanismoak ileak eta lumak izatea da.

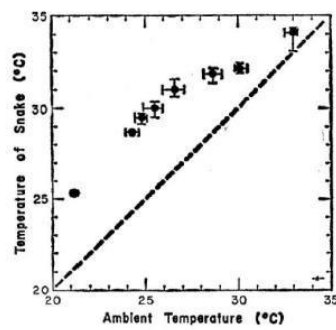


Heterotemia

Heterotermoak diren animaliak portaera nahasiak erakusten dituzte, hau da, ez dago argi termoeraentzailea edo termokonmuztagarriak diren. Hauen barruan mota desberdinak daude:

- Denborazko heterotermia: Animalia batzuk nahiz eta konmuztagarriak diren, momentu batzuetan eta epe motz baten bitartez endotermo moduan jokatzen dute. Kontrako efektua ere gerta daiteke, hau da, endotermoa den animalia batek momentu batzuetan ektotermo baten antzera jokatzea. Adibideak: Pitoi sugea: termokonmuztagarria eta ektotermoa da. Baina ugal garaian, inkubazio garaian, endotermoa bihurtzen da. Hau ez du esan nahi bat batean mekanismo eraentzaileak garatzen dituenik, kasu honetan tasa metabolikoa igotzen du muskulu uzkurketaren bidez eta beroa ekoizten du. Bero horrekin txitatu egiten ditu arrautzak.

Ektotermoetan beroketa muskularra



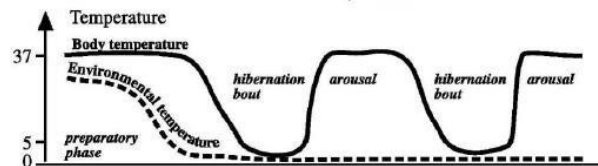
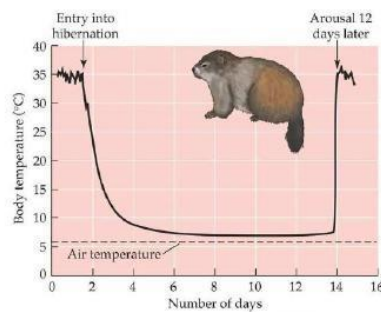
Pitoi-sugea arraultzak txitatzen

Fig. 4. Relation of the body temperature of a brooding python to ambient temperature. Dashed line indicates equal ambient and animal temperatures. Symbols as in Fig. 2.

Eulia hankak igurtzean beroketa ariketak egiten ari da.

Endotermoen kasuan, termo-eraentzaileak batzuetan ingurumen tenperatura jaistean hibernatzen dute eta beraien gorputz tenperatura jaitsi egiten da. Beraz tasa metabolikoa oso baxua da, baina tasa metabolikoaren jaitsiera modu kontrolatu batean burutu da. Arazoa da kanpo tenperatura hain baxua dela zeren animalia horrek ezin dion aurre egin.

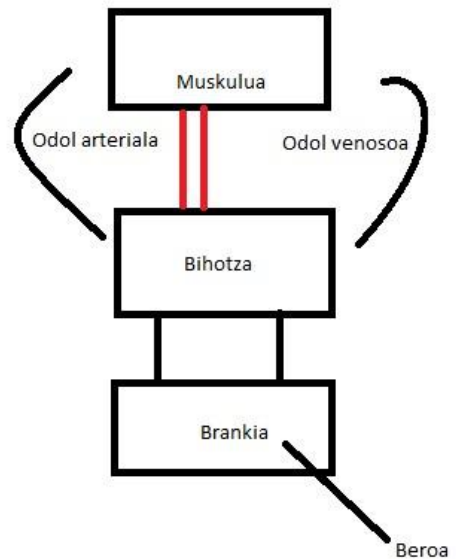
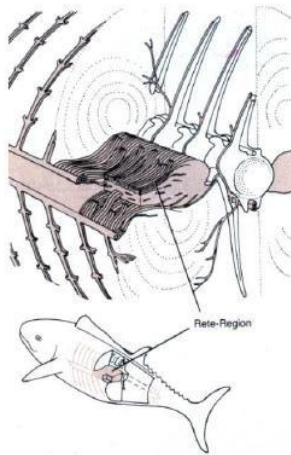
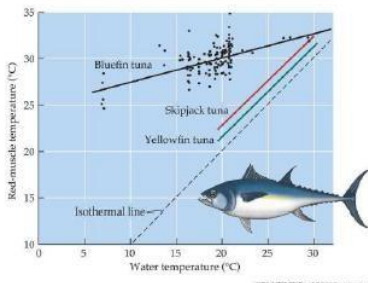
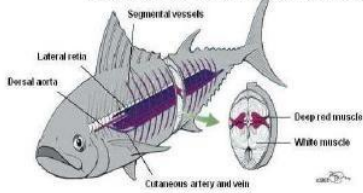
DENBORAZKO HETEROTERMIA. Endotermoen lozorroak.



- Gorputz ataleko heterotermiak: animalia batzuetan gerta daiteke gorputz atal batek endotermo bezala joka izatea. Adibideak:

Hegaluzea, bizkahezurra dagoen kolore ilunagoa duten muskuluak daude. Neurtzen badugu muskulu horiek zer nolako tenperatura duten ikusiko dugu muskulu hori tenperatura propio daukala eta nahiko konstante mantentzen duela.

GORPUTZ ATALEKO HETEROTERMIAK. Ektotermoetan zenbait gorputz atal bero mantentzen dira.

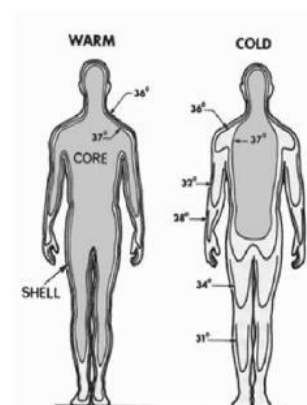
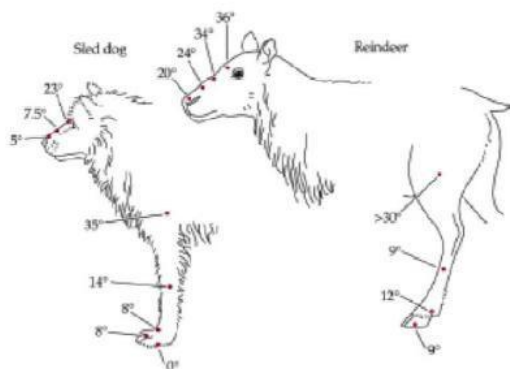


Nola lortzen da hori? Igeri egiteko beharrezkoak diren muskulua oso aktibo egongo dira tenperatura altuari esker. Hau posiblea egiten du RETE MIRABILE (sare marabilosoa).

Rete mirabile → Marrazkian ikusten den beltza odolak egiten duen bide normala izango litzateke. Arterietako odol hotza muskulutara sartuko da eta muskulutik irteten den benetako odola beroa egongo da. Azkenik bero hau kanporatuko da. Aldiz Rete mirabileren esker benak eta arteriak oso gertu daude (bide gorria). Ondorioz, bena eta arterien artean korrante kontrako bero trukea ematen da.

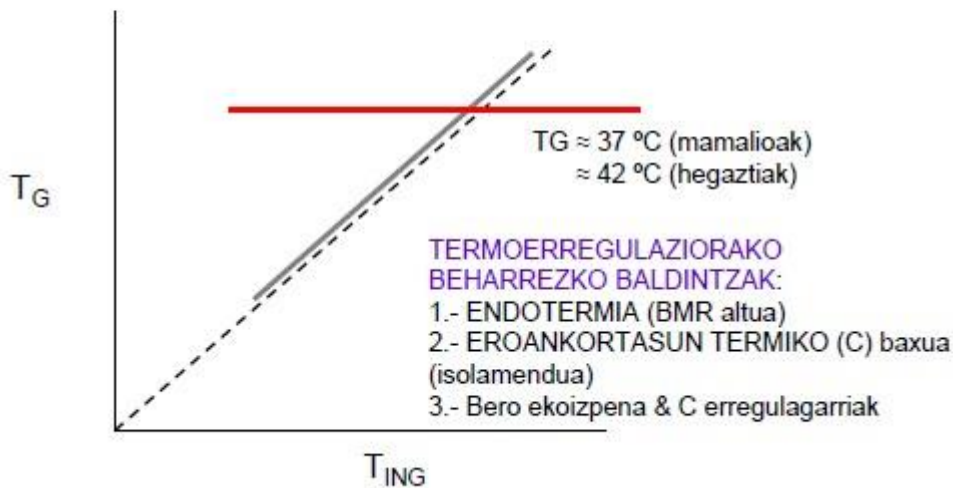
Aldibidea. 2: Termoeraentziazleak konstante mantentzen dugu gorputza baina ez gorputzeko atal guztiak, bakarrik gorputzaren muina berotzen dugu, gorputz adarrak nolabait ektotermoagoak dira eta termokonmuiztagarriagoak dira.

GORPUTZ ATALEKO HETEROTERMIAK. Endotermoetan gorputz muina da T_{TIS} kte eta kontrolatua daukan gorputz atala.



TERMOERREGULAZIOA

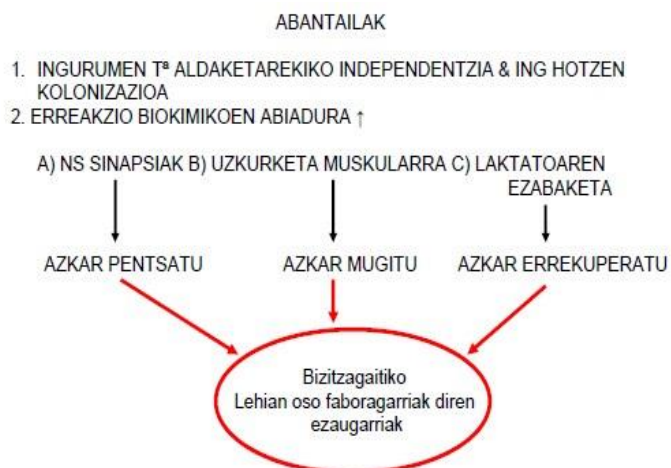
Ingurumenarekiko independentea den gorputz-tenperatura propio eta konstante mantentzeko gaitasuna.



TERMOERREGULAZIOA

Termoerregulazioak mekanismo guztiak bezala bere abantailak eta desabantailak ditu:

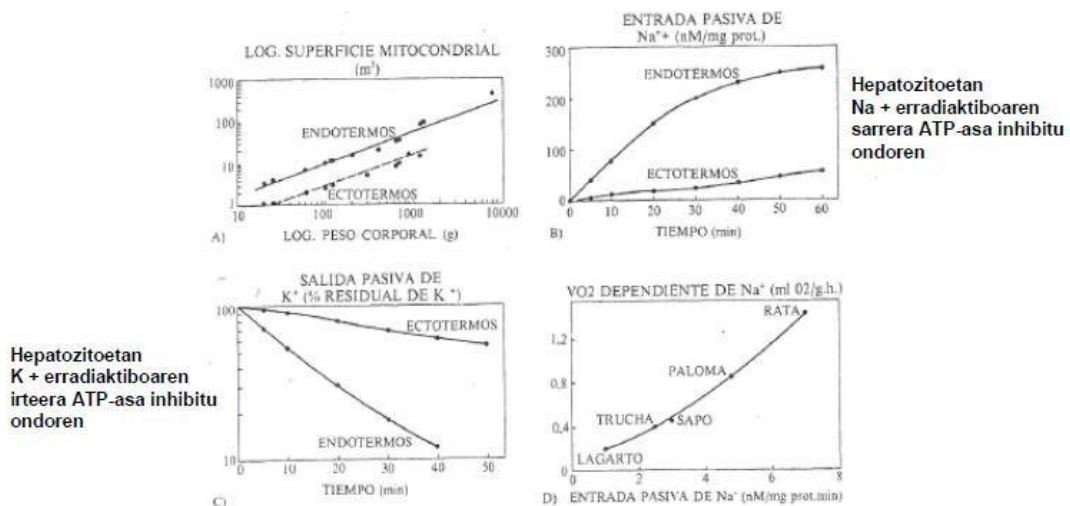
- Abantailak:
 - Ingurumen tenperatura aldaketarekiko independentzia eta ingurumen hotzen kolonizazioa ahalbidetzen ditu. Termokonmuztagarriek aldiz tenperaturekiko menpekotasuna erakusten dute.
 - Erreakzio biokimikoen abiadura handiagoa da. Naturak hautatu du barne medioko tenperatura altua izatea 37-42°C. Honek hainbat abantaila ematen digu hurrengo prozesuak azkarrago emateko:
 - ✓ Nerbio sistemaren sinapsiak: azkar pentsatzea ahalbidetu
 - ✓ Uzkurketa muskularra: azkar mugitzea ahalbidetu
 - ✓ Laktatoaren ezabaketa: azkar errekuiperatzea ahalbidetu



- Desabantailak:

- Endotermoetan energi-efizientzia baxuagoa da (energiaren hondamendia). 37-42°C-tan mintza funtzionala izateko, hau da, jariakortasun egoki bat izateko, mintz horietan gantz azido asean kontzentrazioa oso altua izan behar da. Gantz azido aseak lotura bikoitzik ez dutenez, hau da, tolestuak ez daudenez, ezaugarri hoi mintza oso fluido izatea eragiten du, gantz azido hauek asko mugitzen baitira. Gantz azido asean kontzentrazioa oso altua izatearekin batera, iragazkortasun ionikoa, Na eta K-ren iragazkortasun ionikoa oso altuak dira ere. Ondorioz, mintz potentziala mantentzeko, hau da, Na^+ kanpoan mantentzeko eta K^+ barruan mantentzeko izugarritzko ATP beharra dago. Konparatzen baditugu endotermo eta ektotermoak zenbat energia gastatu behar duten Na eta K ponpatzen ikusiko dugu askoz ere energia gehiago gastatu behar dugula termoeraentzaileek. Honen arrazoia mintza oso iragazkorra izatea da.

ATParen efizientzia baxua desabantaila den arren, prozesu honetan beroa ekoizten da. Mintz mitokondrialean gauza bera gertatzen da, berrir ere hemen gantz azido asean kopurua oso handia izan behar da. Badakigunez, hemen energia sintetizatzeke protoien gradiente erabiltzen da, baina protoi gradiente honetan protoi ihesa ematen da, hau da, energiaren parte bat galdu egiten da protoiak ihes egiten dutelako. Termoeraentzaile baten kasuan protoien iragazkortasuna handiagoa denez, protoi ihesa handiagoa da besteekin konparatuz. Termoeraentzaileen mintzak ioiekiko iragazkortasun altukoak dira eta asko galtzen den arren, galtzen den energia hori bero moduan askatzen da. Bero hau da gorputzeko tenperatura erregulatzeko erabiltzen duguna.



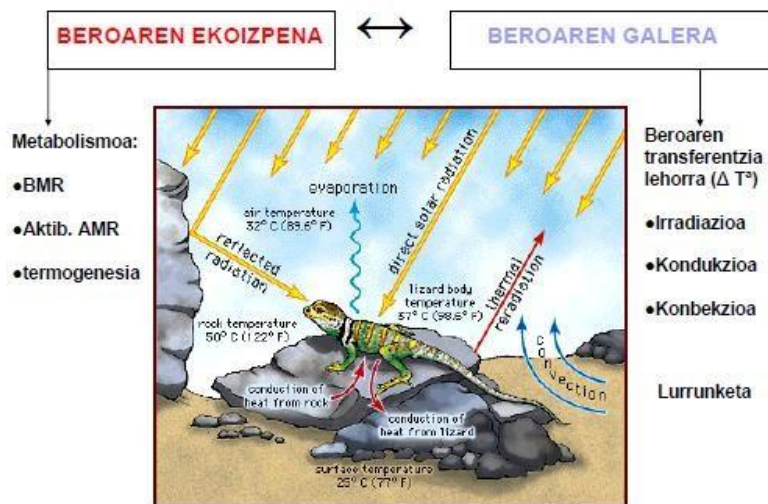
Comparación entre ectotermos y endotermos de parámetros importantes para la determinación de las diferencias de metabolismo «basal» entre ambos: superficie mitocondrial total (A), entrada pasiva de Na^+ (B) o salida pasiva de K^+ (C) de las células hepáticas; consumo de oxígeno (VO_2) dependiente de Na^+ (D). Fuente: Else y Hulbert, 1987; Hulbert y Else 1989.

Nola demostra daitekeen sodio eta potasioaren irgazkoratasuna desberdina dela endotermo eta ektotermoen artean? Horretarako goian egindako esperimientua burutu daiteke. Hepatozitoetan Na^+ erradiaktiboa sartzen da ATPasa inhibitzeko asmoz.

Ektotermoetan Na^+ gutxiago metatzen da iragazkortasuna askoz baxuagoa delako. K^+ -rekin berdin egiten dugu eta joera bera ikusten da. (B eta c grafikoak)

Neurtu daitekeen beste parametro bat VO_2 zein proportzio lotuta dagoen Na^+ eta K^+ rekin. Honetarako OUABAINA pozoia erabiltzen da. Lehenengo animaliairen VO_2 neurtzen da egoera normalean eta gero pozoia ematen zaio zeinak inhibitzailea dena. Pozoia eman ostean ikusten da OUABAINA-ren VO_2 baxuagoa dela, Na/K ATPase rekin dagoen O_2 inhibitatuta gelditzen baita. Bien arteko ezberdintasuna izango da Na/K ATPase eragiten duen VO_2 a. (d grafikoa)

BEROAREN BALANTZEA



Gorputz tenperaturaren aldaketa beroaren balantze moduan ematen da. Edozein animalia baten gorputzak daukan tenperatura bere gorputzean dagoen beroa da, hau da:

$$H_g = R + C$$

H_g = gorputz beroa

R = bero ekoizpena, metabolismoa

C = bero transferentzia edo konduktantzia (bero galdua - bero

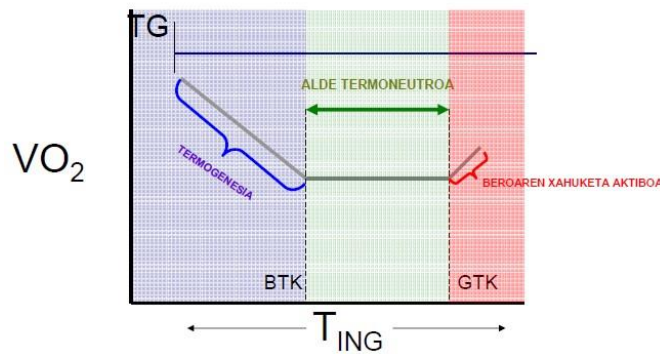
Ondorioz, H_g konstante baldin bada, termoeraentzaile batean T_g konstante mantentzea nola lor daiteke? Bi modutan, edo tasa metabolikoa aldatuz edo konduktantzia termikoa edo isolamendu termikoa aldatuz.

Bero ekoizpena (metabolismoa) = tasa metaboliko basala (BMR) + aktibitate AMR

(+termogenesia termoeraentzaileen kasuan)

Bero elkartrukea lau modutan eman daiteke, irradiazioaren bidez, kondukzioz, konbekzioz eta lurrunketaren bidez.

BMR eta ingurumen tenperaturaren arteko erlazioa mamalio eta hegaztietan



Lehen esan bezala animalia baten oxigeno kontsumo eta inguruneke tenperaturen artean hiru portaera defini daitezke: alde termoneutroa, termogenesia eta beroaren xahuketa aktiboa. Alde termoneutroan bi muga defini daitezke:

- Behe tenperatura kritikoa: hemendik behera termogenesia hasten da.
- Goi tenperatura kritikoa: hemendik gora beroaren xahuketa aktiboa hasten da.

Alde termoneutroari hitz egiten hasi baino lehen zenbait adibide ikusiko ditugu:

1. Tximinoari egindako neurketa. Alde termoneutroaren behe muga kritikoa animalia honetan 26-27 °C-tan dago. Tenperatura honetatik behera termogenesia ematen da. Kasu honetan animalia gora ezin da defini neurtu ez diren tenperatura altuagoetan dagoelako.

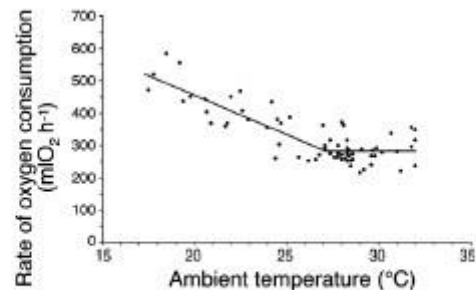


Fig. 1. Rate of oxygen consumption ($\dot{V}O_2$) as a function of ambient temperature in *Callosia gossii*, combining all measurements on 10 individuals. The line below 27 °C is the least-squares regression with the equation $\dot{V}O_2 = 941.4 - 24.3 T_a$ and the line within thermal neutrality represents the average BMR for single individuals (278 ml $O_2 h^{-1}$).

2. Satorran alde termoneutroa desberdina da 22°C-tan daukagu behe tenperatura kritikoa. Hortik behera termogenesia ematen da.

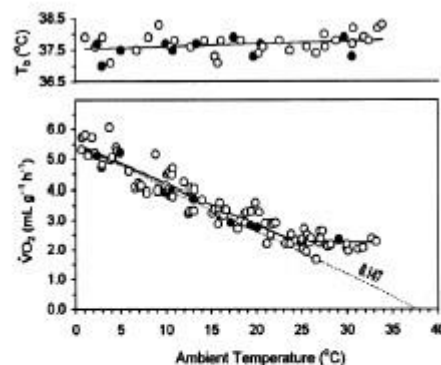


Fig. 1. The relationship of body temperature (T_b) and resting metabolic rate to air temperature in 12 fasted star-nosed moles, *Condylura cristata*. For $\dot{V}O_2$ data, the solid line was fitted using a continuous two-phase linear regression model [27]. The dashed regression line was derived by forcing the regression of $\dot{V}O_2$ on T_a to intersect the abscissa at mean T_b (37.5°C). The slope of this regression (0.147 ml $g^{-1} h^{-1} ^\circ C^{-1} O_2$) represents the minimal thermal conductance below thermoneutrality [22]. (●) $\dot{V}O_2$ and telemetered T_b recordings for a single radio-implanted mole (see text).

- Uxoen behe muga kritikoa temperatura hotzagoetan daukate, temperatura hotzagoak aguantatzen badituzte.

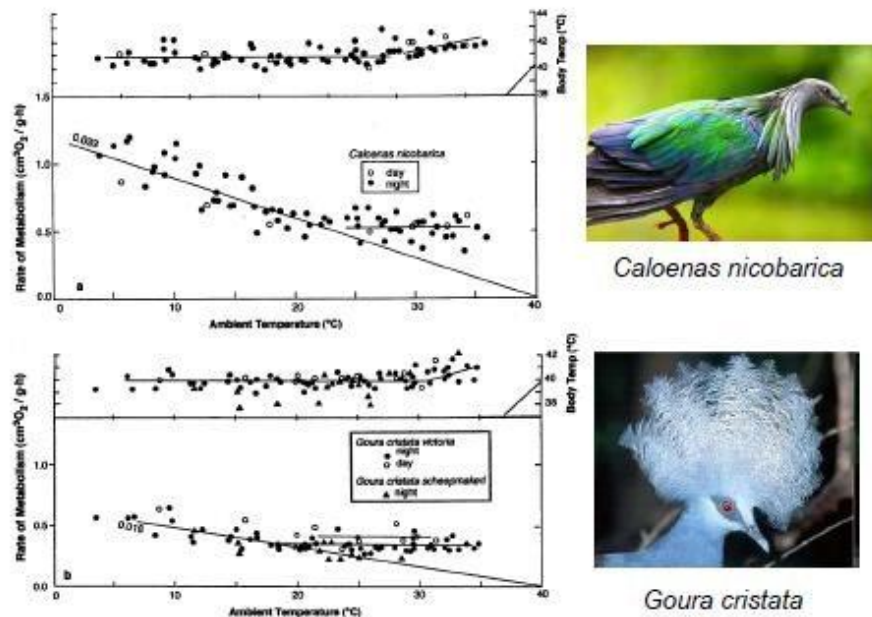


Fig. 6. Rate of oxygen consumption and body temperature as a function of ambient temperature in (a) three Nicobar pigeons (*Caloenas nicobarica*), and (b) six gourns, or crowned pigeons (*Goura cristata*), representing two of the three described subspecies (see text).

Mikak: Hemen goi eta behe muga kritikoak ikusten dira.

Sagua: kasu honetan alde termoneutroik ia ez dago. Beste espezieetan 20-30°C tartean alde termoneutroa neurtzen zen baina kasu hauetan ez.

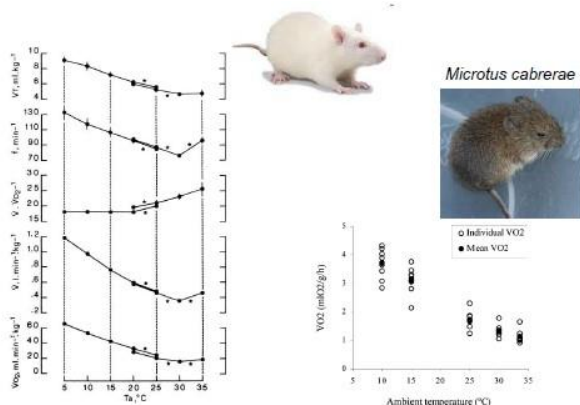


Fig. 3. Total volume (V_T), breathing frequency (f), air consumption (V_A), ventilation (V_E) and oxygen consumption (V_{O_2}) plotted against ambient temperature (T_a). Stars indicate adjacent values which are significantly different ($P < 0.05$).

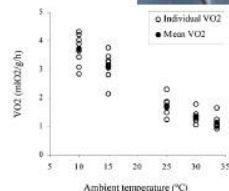


Fig. 4. Individual and mean resting metabolic rates (V_{O_2}) of *Calurus vici* as a function of ambient temperature.

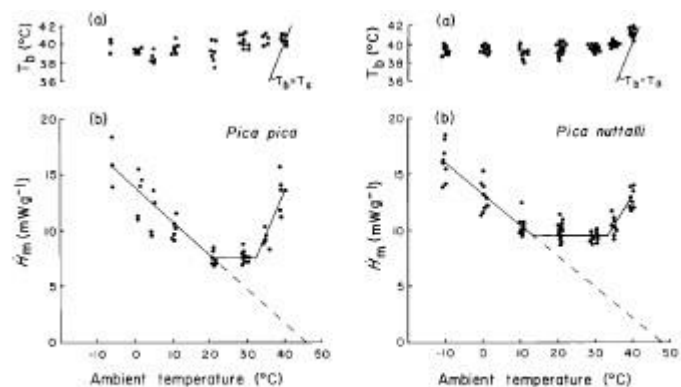


FIGURE 2. Relation of body temperature (a) and metabolism during rest phase of the circadian cycle (b) to ambient temperature in the Black-billed Magpie (left) and Yellow-billed Magpie (right). Lines fitted by method of least squares. Oblique lines in (a) indicate $T_b = T_a$ and illustrate that in most cases, the birds were not able to maintain T_b below T_a at high T_a .

1 mW = 3.6 J

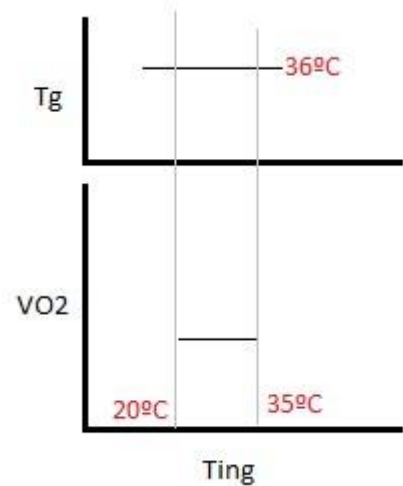
Adibide hauek ikusi ondoren hurrengo ondorioak atera daitezke alde termoneutroetatik:

- Beroaren xahuketa aktiboaren gastu energetikoa espezieen arabera aldatzen da.
- Alde termoneutroaren luzera: oso aldakorra da espeziez-espezie. Aurreko adibideetan ikusi den bezala.

3. Gorputzaren tenperaturaren (T_g) aldaketa maila: oso aldakorra. GTKan T_g igotzen da espezie askotan.

Nola lortzen du animalia batek alde termoneutroa?

Grafikoan ikusten den bezala, animaliak 20-35°C tartean gorputzeko tenperatura konstante mantentzen du oxigeno kontsumoa aldatu gabe. Inguruneke tenperatura 35°C-koa denean, animaliak jasan behar duen gradiente termikoa 1°C-koa da, baina inguruneke tenperatura 20°C direnean, gradiente termikoa 16°C da. Nola da posible hau? Animaliak hau posible egiten du konduktantzia termikoa erregulatuz. C jaisten du.



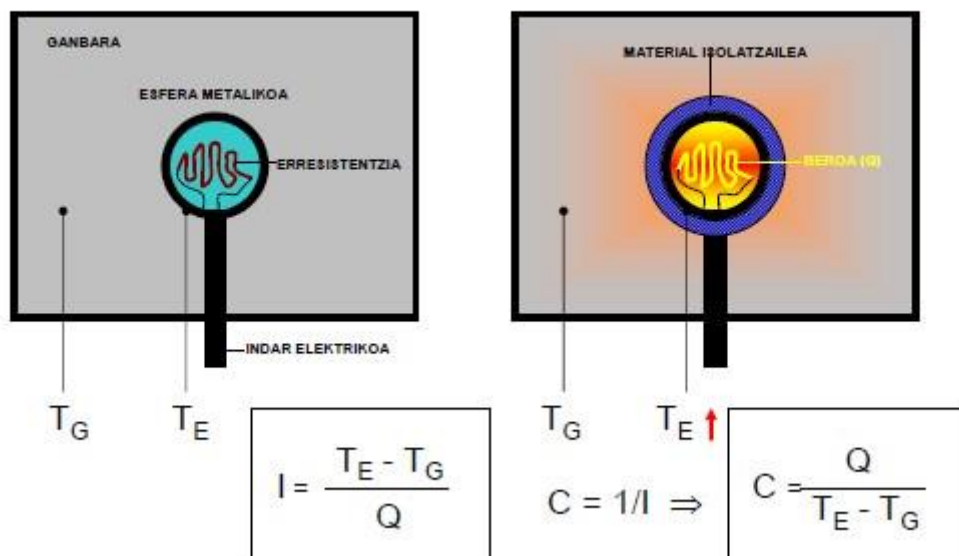
Gogoratu $\rightarrow C = R / (T_g - T_{ing})$

Nola neurtzen da animalia baten alde termoneutroa? Bi aztergai daude honetarako:

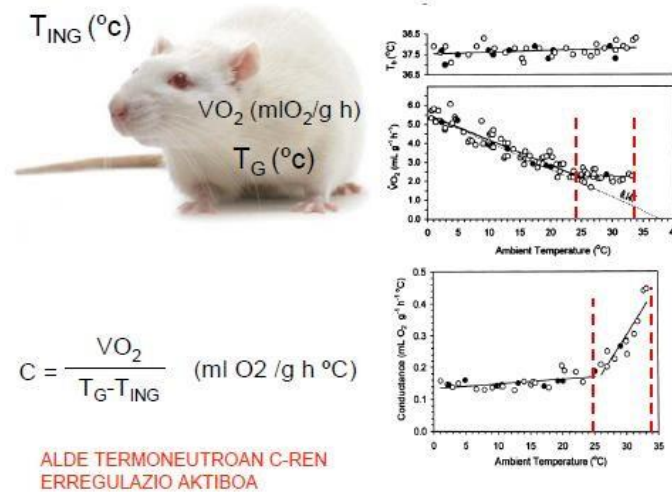
Aztertu behar den lehenengo gauza animalia C (EROAPEN TERMIKOA) *in vivo* nola neurtzen da.

In vivo neurtu behar dugu VO_2 eta gorputzaren tenperatura ingurune tenperatura ezberdinetan. Behin parametro hauek neurtuta konduktantzia termikoa (C) kalkulatu behar da. Badakigunez $C = 1/I$ da. Isolamendu termikoa (I) hurrengo gailua erabiliz neurtzen da.

Material isolatzaileen isolamendu termikoa (I) neurtzeko metodologia



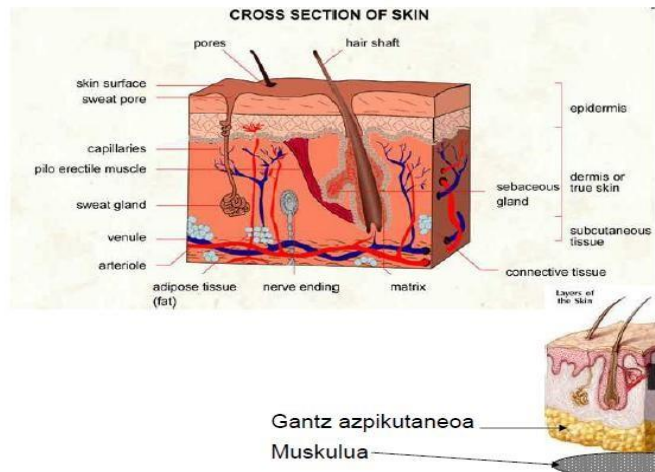
Behin C kalkulatu eta grafiko batean errepresentatu hurrengo emaitzak ikusi daitezke:



Alde termoneutroa 24-34°C bitartean dauka saguak eta tarte honetan ikusten da C jaisten dela. Behe muga termikoan ikusten dugu C jaitsiera maximoa dagoela, hemendik aurrera animalia ez da gai C gehiago txikitzeko.

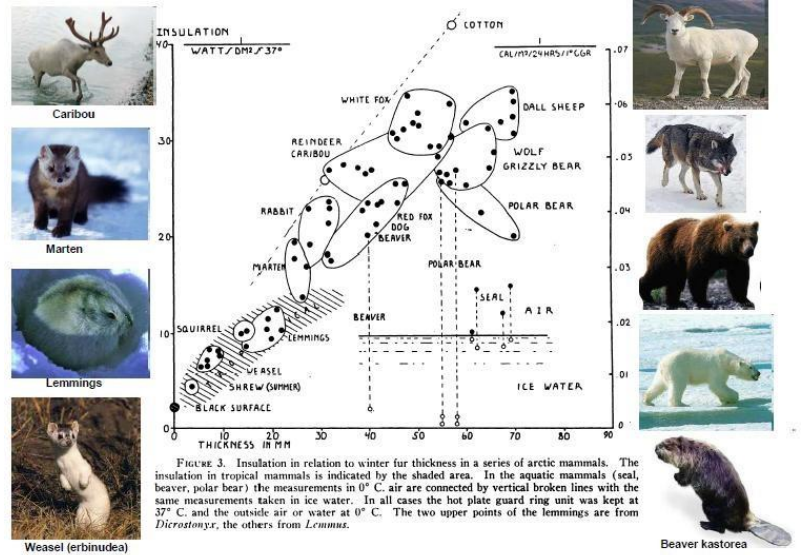
Aztertu behar den bigarren gauza animaliek nola erregulatzen duten eroapen termikoa da:

Animalien larrua, ileak eta lumak konduktantzia termikoaren eragileak dira. Petilo- eta pilo-erekzioak deitzen dira animaliak temperaturi aurre egiteko dituzten mekanismoak. Petilo-erekzioak animaliak lumak hanpatzean egindako mugimenduari deitzen zaio. eta pilo-erekzioak luma izan beharrean ileak direnean erabiltzen da.



Larruaren lodiera eta eroankortasunaren arteko erlazioa Scholander aztertu zuen. Honek esperimentu bat egin zuen, animalia desberdinen larru zati bat hartu zuen eta hauen ileak eta gantz azpiestomatikoak kentzen zituen. Larruazaleko bi zatiek sandwich bat egiten zuen eta tartean berogailu txiki bat sartzen zuen, 37°C erregulatzen zuen berogailua. Hau 0°C-ko ganbara batean sartzen zuen eta gradiente termikoa zein zen neurtzen zuen. Horrelako esperimentuaren ostean hurrengo grafikoko emaitzak lortu ziren:

Grafikoa: zenbat eta larruazalaren lodiera handiago izan isolamendu maila handiagoa da. Grafikoaren behealdean dauden animaliak tropikalak dira eta oso dermis mehea daukate, ingurumen oso beroetan bizi diren espezieen larruazala oso mehea da eta isolamendu maila oso baxua, beraz konduktantzia termiko altua dute. Ordea, hartza, ardiak,... ingurumen hotzetan bizi diren animaliak askoz ere lodiagoa den dermisa daukate.



Badago salbuespen bat, fokak. Hauek dermisa pixkat lodia daukate. Dermisa lodia da baina ez oso isolatzaile ona. Gauza da gantz azpikutaneo asko dituztela, gantz azpikutaneoak oso isolatzaile termiko onak baitira. Fenomeno hau mamalio urtar askotan ikusten da.

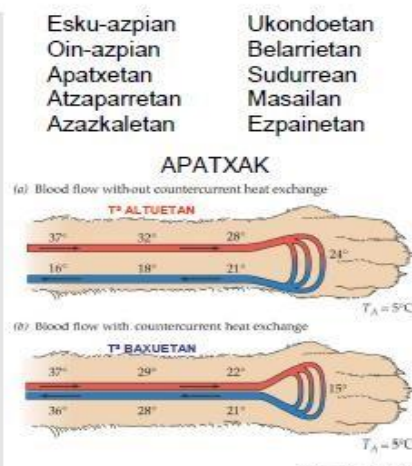
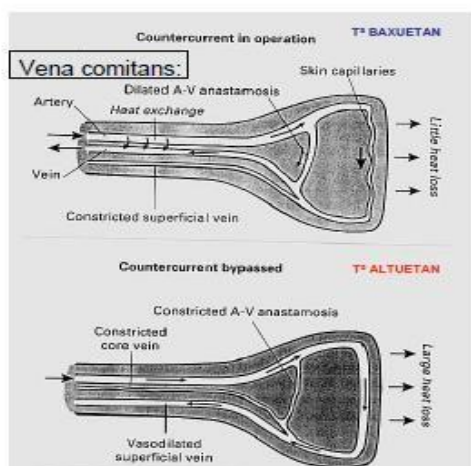
Konduktantzia termikoa (C) hiru modutan erregulatu daiteke:

a) Portaeraren bidezko eraenketa (etologia):

- Gorputz jarrera: azalera/bolumena aldatu (kiribiltzea, taldekatzea) ○
- Temperatura egokia duen mikrohabitaten aukera:
 - Intsolazio (eguzkitze) mailaren eraenketa.
 - Eroankortasun termiko egokia daukaten azalerak ○ Habiaren ekoizpena: animalia isolatuagoa dago habien barruan. Habiak isolamendu maila handitzen dute.

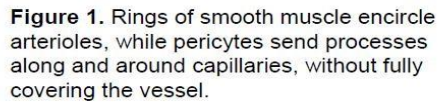
b) Odol-fluxu periferikoaren erregulazioa: anastomosi arterio benosoa.

2.- ODOL-FLUXU PERIFERIKOAREN ERREGULAZIOA.



Honetarako, muskulu leuneko zelulak uzkuritu eta erlaxatu egiten dira zainen inguruan. Hau, nerbio sistema autonomoaren menpe dagoelarik. Prozesu honetan termohartzaileek tenperaturaren inguruko informazioa jaso eta nerbio sistema autonomora bidaliko dute seinalea, bertan informazioa prozesatu eta erantzun bat emango delarik nerbio efektoreen bidez.

Termohartzaileak



C-ren eraenketa mekanismo hau lurtarrak diren mamalio eta hegaztietan gertatzen da. Prozesu honetan aire geruza bat eratzen da ilea edo lumekin, geruza honen zabalera ile edo lumekin eraendu daitekeelarik. Izan ere, muskulu arretorrak ileak edo lumak tentetzea eragingo du, tentetzean ganbararen zabalera handiagoa delarik eta tente ez daudela zabalera txikiagoa duelarik. Erantzun hau, tenperatura baxuetan ematen da.

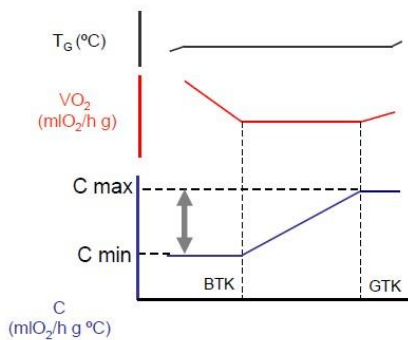
3.- PILOEREKZIOA (ILEAK) ETA PTILOEREKZIOA (LUMAK)


$$VO_2 = C * (T_{gorputza} - T_{ingurune})$$

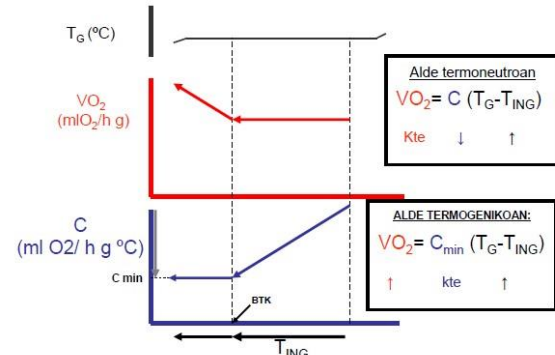
C-k, hau da, konduktantziak, balio minimo eta maximo batzuk izango ditu.

Balio minimoa: behe puntu kritikoan izango du. Puntu honetan, animaliak isolamendu maila altuena lortu du eta hemendik aurrera C konstante mantenduko du. Honi, **BTK edo behe puntu kritikoa** deritzo. Hemendik behera, oxigeno kontsumoak gora egingo du ingurune tenperatura txikitzen den proportzio berean, hau da, linealki igoko da. Izan ere, ingurune tenperatura jaisterakoan, gradiente termikoa handitu egingo da.

Alde termoneutroaren luzera: C-ren erregulazioaren islada

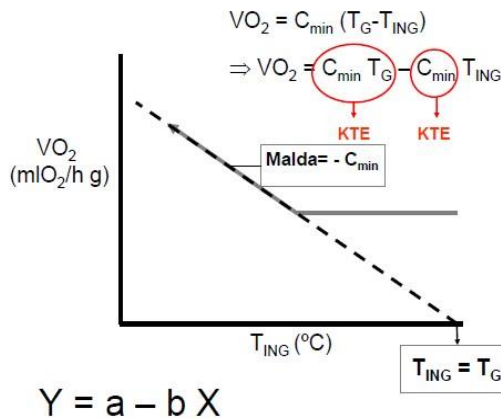


BEHE TENPERATURA KRITIKOA GAINDITZEAN: TERMOGENESIA



1.- Bero-eskaria: VO2-aren emendioaren malda zeren arabera aldatzen da:

VO₂, tenperatura gradientearen emendioaren proportzio berean igoko dela esan dugu. Hortaz, erlazio lineala egongo da : $y = mx + n$ ($y = bx + a$) motako zuzen ekuazio baten bidez.



$Y = a - bx$ bezala gelditzen da ekuazioa, $b = \text{malda} = C_{\min}$ izanik.

VO₂ = 0 denean, Tg = T_{ING} izango da.

Animalia batek lortzen badu tenperatura baxuetan isolamendu maila handitzea C txikitzearen bitartez, hau da, C minimo desplazatu eta txikiagoa egitearen bitartez, luzatu egingo du alde termoneutroa eta behe puntu kritikoa (BTK) jaitsi egingo du ere. Honi esker, termogenesi eskaria txikituko du, beranduago martxan ipinez termogenesi mekanismoak.

Irudian ageri da nola VO₂ ren malda txikitu den. Esan bezala, malda C minimoaren islada da, eta hortaz C min txikitu dela

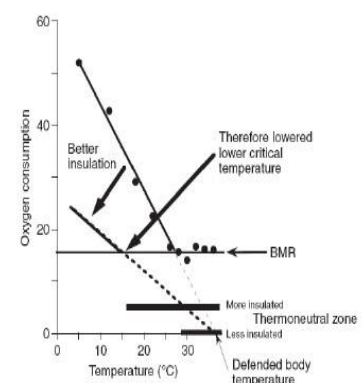
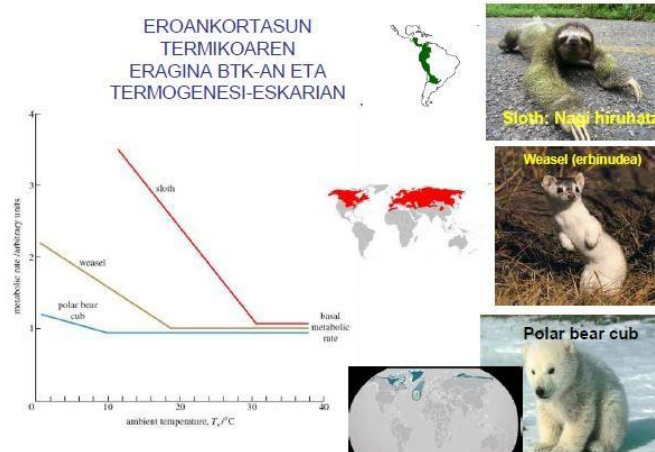


Fig. 4. The effect of increased insulation on the thermoneutral zone. As seen, animals with a better insulation (a smaller slope of the line) must necessarily also obtain a broader thermoneutral zone, because the line must extrapolate to the same defended body temperature.

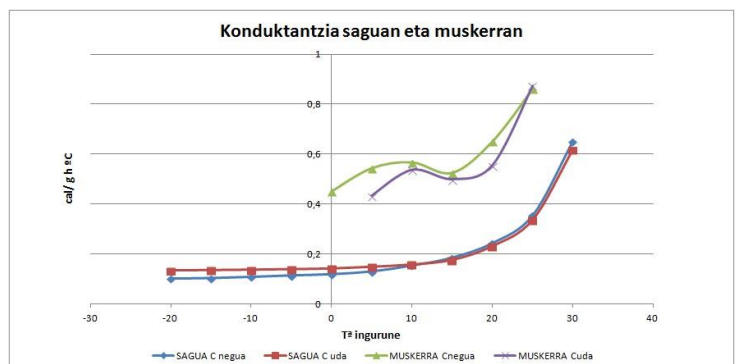
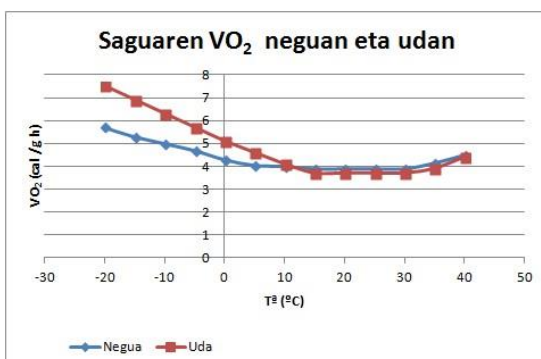
ikus dezakegu. Cminimoaren eraentze prozesu honi esker, animalia honek lortu du alde termoneutroa luzatzea.

Berdina gertatzen da ingurune desberdinetan aklimataturiko animaliak erkatzen ditugunean. Honela, tropikoetan bizi den operezoosek dermi oso eskasa du eta hortaz isolamendu oso baxua. Hartz polarrak bestalde, alde termoneutro oso luzea du tenperatura baxuetan Cminimoa oso baxua izatearen ondorioz. Hortaz, hartz polarrak isolamendu maila oso altua du eta hau dela eta termogenesi eskari (bero eskari) txikia izango du (C minimoa baxua izatearen ondorioz ez dituelako zertan martxan jarri termogenesi mekanismoak).



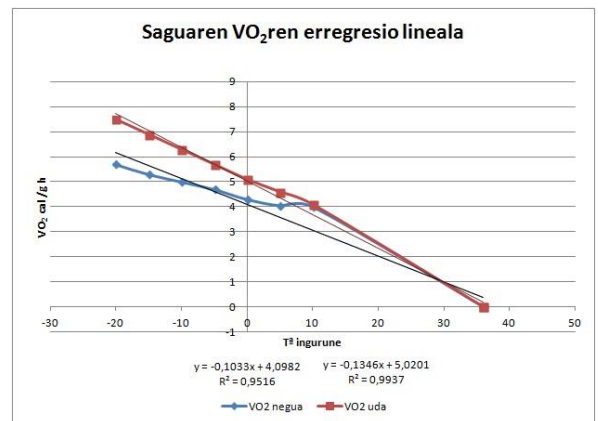
Termoeraentzaileen urte sasoiko aklimatazioa:

Animalia termoeraentzaileak gai dira urte sasoiaren arabera baldintzen arabera eroankortasun termikoa (C) erregulatzeko. Honela, neguan alde termoneutroa luzatzeko gaitasuna dute konduktantzia=eroankortasun termikoa aldatu eta jaistearen ondorioz. Izan ere, konduktantzia txikitzen bada, animaliak bero gutxiago elkartrukatu du medioarekin, hau da, isolamendu maila altuago bat lortuko du. Honela, bere barne tenperatura ingurune tenperatura baxuetan konstante mantentzeko gaitasuna izango du. Adibidez ikerketa kasuko saguak alde termoneutroaren luzapena burutzen du neguan, Cminimoa txikitzearen ondorioz:



Nola atara C minimoa excellen:

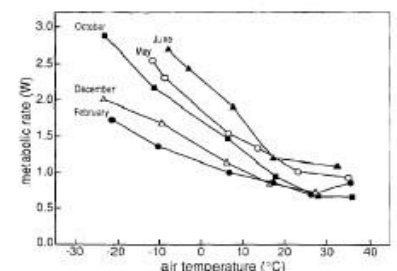
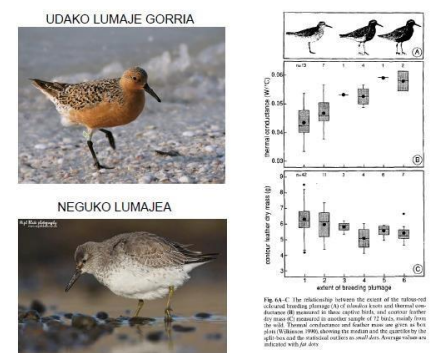
Cminimoa atara ahal izateko, VO_2 ren malda atara behar dugu. Honetarako, malda isladatzen duen lerroaren luzapena egin behar da. $VO_2=0$ denean $T_g=T_{ing}$ dela esan dugu, hortaz, $T_{ing}=36$ denean $VO_2=0$ rekin berdinduko dugu (nahiz eta badakigun animaliak ez duela benetan hau egiten). Hau da, ekuazioa $x=0$ puntutik pasatzera behartzen dugu malda luzatzeko asmoz. Hau udako zein neguko oxigemo kontsumoarekin egingo dugu. Ondoren, aterako zaigun formularen maldatik aterako dugu C minimoa eta hau neguan jaitsi dela behatuko dugu.



Beharpena zenbatekoa izan den jakiteko : $(C_{min\ udan} - C_{min\ neguan}) / C_{min\ uda}$.

Nola lortu du animaliak konduktantzia txikitzea eta ondorioz isolamendua handitzea?

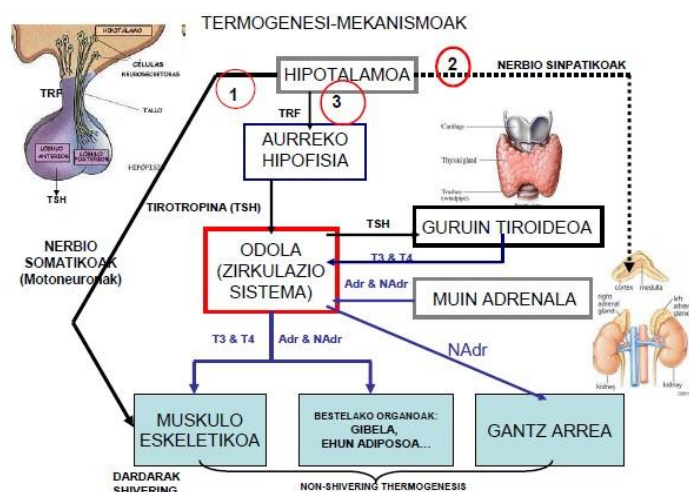
- Lipidoak metatuz. (ezin dute beti egin)
- Ile mudaren bidez. Hau da mekanismoik tipikoena. Neguan kolore zuriko ilea eta udan kolore ilunagoa (gorria) izaten dute. Kolore trantsizioa udaberrin egiten dute, momento honetan kolore maila desberdin beha daitezke. Uda iritsi ahala, lumaje kolore gehiago ikusten da. Izan ere, zenbat eta kolore gorriago izan Cminimoa altuagoa da, animaliak bero gehiago elkartrukatu du medioarekin (isolamendu maila txikitu).
- Tasa metabolikoa \rightarrow termogenesi eskaria txikitzen du kolore zuriari esker. Oxigeno kontsumoa jaitea lortzen du tasa metabolikoa jaistearen ondorioz. Izan ere, temperatura baxuetan beroa sortzeko asmoz tasa metabolikoak gora egiten du oxigeno kontsumoa handituz. Igoera hau baxuagoa izango da animaliek duten kolore zuriari esker.
- Behin behe puntu kritikoan egonda (BTK) \rightarrow termogenesi mekanismoak martxan jarriko ditu animaliak beroa sortzeko. 2 mota bereiztuko dira, dardarak eta dardarik gabekoak.



TERMOGENESI MEKANISMOAK.

Esan bezala, mekanismo hauek konduktantzia konstante mantentzen denean jartzen dira martxan. Hau da, animalia C eraendu eta jaisteko gai ez denean. Momentu honetan,

isolamendu maila ezin izango du gehiago handitu eta animaliak bere barne beroa konstante mantentzeko asmoaz beroa sortu beharko du.



1. DARDARAK. (Shivering).

Tenperaturak behera egin ahala, hipotalamoan aurkitzen diren termohartzaileek hau hautemango dute. Ondorioz, motoneuronak kitzikatu eta martxan jarriko dute uzkurketa. Kasu honetan, uzkurketa ez da erabiltzen lana egiteko, baizik eta bakarrik beroa ekoizteko. Adibidez, pitoi sugeak dardarak egiten ditu arrautzei beroa emateko asmoz.

2. DARDARIK GABEKOAK. HORMONA BIDEZKO ERANTZUNA. (Non shivering)

2.1. TERMOGENESI ADRENERGIKOA. ADRENALINA + NORADRENALINA (katekolaminak)

Hormona hauek organo itu jakinetan eragiten dute. Ehun eskeletikoan, ehun adipotsuan, gibelean eta gantz arrean eragiten dute besteak beste. Kasu honetan, hipotalamoko termohartzaileek tenperatura jaitiera hauteman eta muin adrenalak kitzikatuko dute nerbio sinpatikoen bidez. Ondorioz, muin adrenalak adrenalina jariatuko du odolera. Erantzun hau, tenperatura baxuetan eta animalia dardarka hasterakoan jartzen da martxan. Hormona hidrosolugarriak direnez, epe laburreko erantzunean parte hartuko dute mintzeko hartzaileei elkartuta eragiten duten erreazio kimikoen urjauzi bidez.

TERMOGENESIS ENDOKRINOIA (NON-SHIVERING THERMOGENESIS)

1.- TERMOGENESIS ADRENERGIKOA:

A) Seinalea:
T⁺ (↓) Dardara (↑)

B) Organo termogenikoak:

BAT: Brown adipose tissue (Gantz arrea).
Oso ugaria mamalio espezie guztietako kumeetan, tamaina txikiako mamalio helduetan eta hibernatzaileetan. Mamalio handietako helduetan oso eskasa. Hegaztiei ez dute.

Muskulo eskeletikoa eta adipozitoak.

C) Mekanismo biokimikoa:

Mitokondrioetan, protoien gradiente elektrokimiko eta ATP-sintesiaren arteko desakoplamentua UCP proteinek.
UCP-1 proteina gantz arrean.
UCP-2 & UCP-3 proposatu dira bestelako ehunetan
UCP-Av hegaztietan proposatu da.

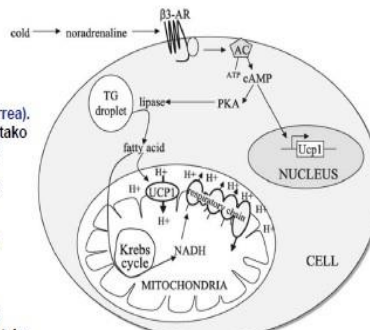
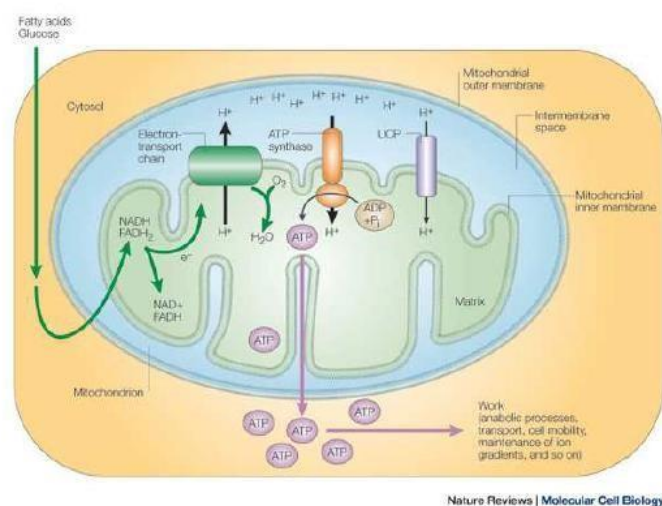


Fig. 3. Action mechanism of UCP1 during cold exposure. PKA: protein kinase A; TG: triglyceride; AC: adenylate cyclase; β3-AR: β3 adreno-receptor.

Gantz arrean: Mamalio gazteetan ugaria den gantz mota da, helduaroan galtzen dena.

Salbuespenak dira tamaina txikiko animalia hibernatzaileak. Kasu honetan, adrenalina mintzeko

hartzaile batera lotu eta erreakzio kimikoen urjauzi bat jarriko du martxan, amaieran AMPz eratzen delarik. Honek, protein kinasa bat aktibatuko du zeinek lipasak aktibatuko dituen aldi berean eta honela lipidoen mugimendua hasiko delarik gantz azidoak askatuz. Gainera, AMPz \rightarrow UCP proteinen sintesia emendatuko du (Uncoupling protein, proteina deskoplatzailea \rightarrow termogenina proteina kasu). Proteina hau (termogenina), mitokondrioan sartu eta barne mintzean kokatuko da kanal bat bezala jotatuz. Termogeninak, H^+ en jariakortasuna emendatuko du eta protoiak bertatik igarotzean beroa askatuko da. Gainera, animaliak gehiago erre beharko du protoi gradiantea eratu eta ATP nahikoa eskuratzeko eta honela ere bero gehiago sortuko du.



Nature Reviews | Molecular Cell Biology

2.1. TERMOGENESI TIROIDEOA. T3 (triiodo tironina) ETA T4 (tirosina) HORMONAK.

Hipotalamoak tiotropina hormona askatzea eragiten duen faktorea (TRF) askatuko du aurrehipofisira. Bertatik, tiotropina askatuko da (TSH) odolera, hau guruin tiroidea estimulatzen duen hormona izanik. Ondoren, guruin tiroideoak T3 eta T4 hormona liposolugarriak askatuko ditu odolera eta adrenalinarene efektu berdinak eragingo ditu.

Enberiza pusilla (berdantza)-rekin egindako esperimientua:

T3 eta T4 hormonak injektatu zaizkio eta ikusi da zenbat eta hormona kontzentrazio altuagoa eman, orduan eta pisu txikiagoa duela bai eta tasa metaboliko basala altuagoa duela.

	Control	1 ppm	3 ppm	5 ppm	p value
Sample size	6	7	7	7	
Body weight (g)					
Initial	13.58 ± 0.62	13.22 ± 0.21	13.03 ± 0.47	13.36 ± 0.63	0.895
Final	13.92 ± 0.52 ^a	12.86 ± 0.22 ^{ab}	11.42 ± 0.37 ^a	12.05 ± 0.47 ^{bc}	0.001
Body temperature (°C)					
Initial	38.58 ± 0.18	39.06 ± 0.06	38.94 ± 0.15	39.23 ± 0.06	0.057
Final	38.72 ± 0.16	39.27 ± 0.07	39.03 ± 0.18	39.19 ± 0.02	0.051
Basal metabolic rate					
ml O ₂ g ⁻¹ h ⁻¹	4.04 ± 0.23 ^a	5.08 ± 0.32 ^b	5.70 ± 0.38 ^{bc}	6.40 ± 0.35 ^c	0.001
ml O ₂ g ^{-0.75} h ⁻¹	8.22 ± 0.46 ^a	10.13 ± 0.64 ^{ab}	10.98 ± 0.70 ^{bc}	12.52 ± 0.70 ^c	0.001

Data are presented as mean ± SE, the same superscripts in the same row indicate no significant differences.

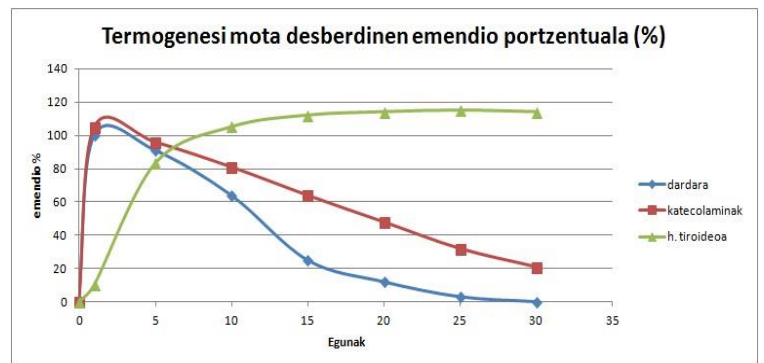
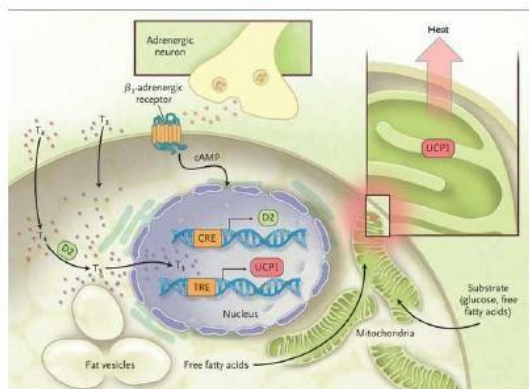
Table 2
Effects of thyroid hormone on liver thermogenesis in little buntings

	Control	1 ppm	3 ppm	5 ppm	p value
Sample size	6	7	7	7	
Liver					
Wet mass (g)	0.45 ± 0.05	0.40 ± 0.02	0.39 ± 0.02	0.41 ± 0.02	0.467
% Body weight	3.18 ± 0.26	3.12 ± 0.12	3.39 ± 0.16	3.43 ± 0.14	0.481
Mito protein (mg/g)	9.98 ± 1.50 ^a	14.89 ± 1.99 ^{ab}	14.57 ± 1.80 ^{ab}	18.20 ± 2.43 ^b	0.048
State 4 respiration					
(nmol O ₂ /min.mg mito. pro.)	1.87 ± 0.22 ^a	2.40 ± 0.22 ^{ab}	2.67 ± 0.16 ^b	3.93 ± 0.30 ^c	0.000
(nmol O ₂ /min.g tissue)	19.19 ± 4.44 ^a	35.21 ± 4.36 ^a	38.01 ± 3.91 ^a	74.23 ± 15.37 ^b	0.002

Data are presented as mean ± SE, the same superscripts in the same row indicate no significant differences.

Normalean, neguan T3 eta T4 ren emendioa gertatzen da animalia guztietan termogenesia eragiteko eta udan jaitsi egiten da hauen sintesia bero gutxiago ekoizteko beharra dugulako.

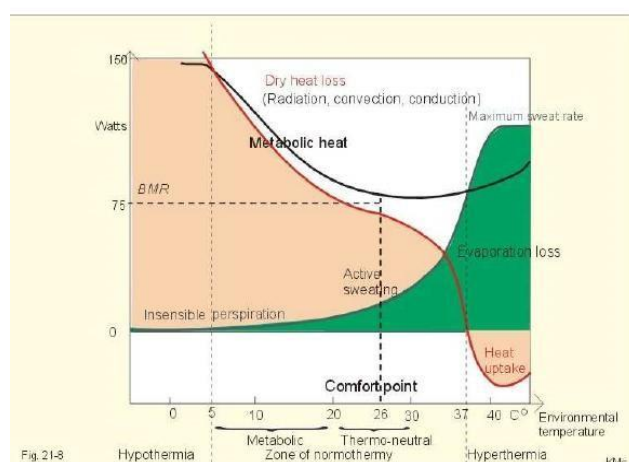
Hormona hauek liposolugarriak direnez, epe luzeko erantzunean hartzen dute parte. Izan ere, ADN an eragingo dute, zenbait proteinen sintesia emendatuz. Hala nola, mitokondrioen proteina gehiago eta zitokromo oxidasa gehiago sintetizatuko dira. Honela mitokondrio gehiago eta aktiboagoa izango ditugu, bero gehiago ekoitiz. Honetaz gain, T3 eta T4-k arnasketa tasa emendatuko dute, eta muskuluan Ca²⁺ en iragazkortasuna emendatuko dute prozesu honetan beroa askatuz.



GOI TENPERATURA KRITIKOAN EMATEN DIREN ERANTZUNAK.

Animaliak ekoitzen duen bero totala bi modutara disipa dezake: bero trasferentzia lehorren bidez (BTL, konduktantzia, konbekzioa eta irradazio bidez) eta ur lurrunketaren bidez.

TENPERATURA ALTUETAN (GTK): URAREN LURRUNKETA AKTIBOA



Aldetermoneutroan tenperaturaren emendioa gerta ahala konduktantzia termikoa (C) handituz doa, hau da, isolamendu maila jaitsiz doa. Tg-Ting gradientea geroz eta txikiagoa da Ting handitu ahala, hortaz oxigeno kontsumoa konstante mantentzeko C handitu beharko du animaliak.

$$VO_2 = C * (T_{gorputza} - T_{ingurune})$$

Hasieran, animaliak sortzen duen beroa BTL bidez kanporatuko du dena, baino geroz eta tenperatura gradiente txikiagoa izan BTL bidezko bero galera jaitsiz joango da. Izan ere, tenperatura gradiente gabe animaliak ez du berorik galduko eta bere bero metabolikoak berotu egingo du gorputza. Ting > Tg denean, animaliak bero irabaziko du gainera. Hortaz momento honetan animaliak ur lurrunketa aktiboa martxan jarri beharko du beroa disipatzeko asmoz.

$$HR = H_{BTL} + H_{ur lurruna}$$

$$H_{ur lurruna} = W_{H_2O} \times 585 \text{ cal/g}$$

$$HR = \text{animaliak ekoizten duen bero totala} = Q_{ox} = VO_2 \times 20$$

$$H_{ur lurruna} = \text{ur lurrun bidez galdutako beroa}$$

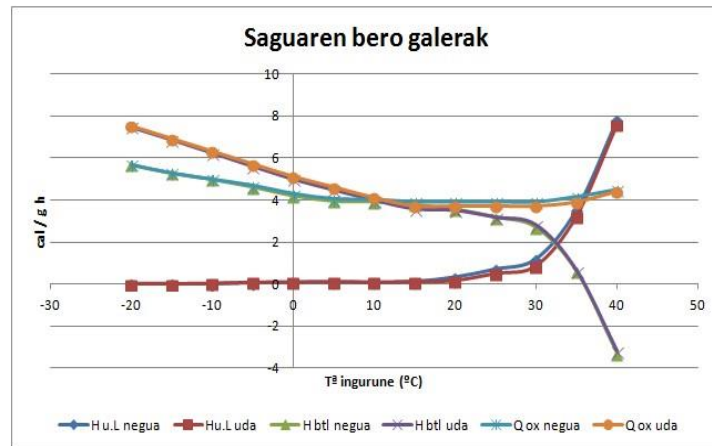
$$W_{H_2O} = \text{galdutako ur masa (mg)}$$

$$585 \frac{\text{cal}}{\text{g}} = \text{uraren baporizazio beroa}$$

T baxutan → sorturiko bero gehiena BTL bidez askatuko du

T altutan → BTL bidez bero gutxiago askatuko du, ur lurrunketa mekanismoak martxan.

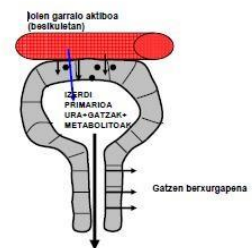
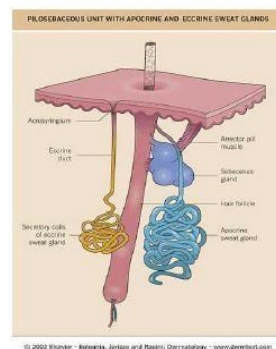
Ur lurrunketaren mekanismoek esker, animalia gai da barne tenperatura konstante mantentzeko, ekoizten duen beroa kanporatu egiten duelako ur lurrun moduan.



UR LURRUNKETA MEKANISMOAK. HOZKETA MEKANISMOAK.

1.- IZERDITZEA. MAMALIOEN HOZKETA-MEKANISMOA. (bakarrik mamalio handiak). Ez du energiarik eskatzen. Prozesu honen bidez ura eta gatzak askatzen dira, ura lurruntzean azaleko beroa disipatzen da.

Hurrengo prozesuak energia gastua suposatzen dute:



2.- HATSANTZEA (Arnas epitelioaren eta mihiaren hezetasuna). Mamalio txikiek egiten dute. Prozesu honetan, ahoko muskuluetan uzkurketa gertatzen da, listu guruinak aktibatuz eta honela ura eta entzimak askatuz.

3. MIAZKATZEA. Mamalio txikiek egiten dute ere. Listu guruinak azaleratik zabaltzen dituzte izerditzea posible ez dutelako. Listua zabaltzerakoan, hau lurrundu eta beroa disipatuko du.

4. GLOTIS ASTINKETA. Zenbait hegaztik egiten duten eztarriko prozesua.

GAIAREN LABURPENTXOA:

Tenperatura baxuetan:

1. Alde termoneutroan → C jaitsi. Nola?

2. Termogenesi aldean:

- Muskulu eskeletikoan, NSA ak kontrolatuta → dardarak.
- Adrenalinda eta noradrenalina → tasa metabolikoa handitu, beroa ere.

- T3 eta T4 → tasa metabolikoa handitu, beroa ere.

- Zirkulazioa: anastomosi arterio benosen bidez odol fluxua barneratu.
- Pilo erekzioa.
- Jarrera aldaketa. Hotzetik urrundu.

Tenperatura altuetan:

1. Alde termoneutroan → C handitu, isolamendua jaitsi. Nola? (aurrean esandako mekanismo beren bitartez baino alderantziz. Piloerekziorik ez.
2. Goi puntu kritikoan:
 - Ur lurrunketa mekanismoak: izerdi guruinak, listu guruinak, muskulu eskeletikoa (hatsatzeko, miazkatzeko, glotisa astintzeko)

TASA METABOLIKOAREN BEREHALAKO KONPENTSAZIO TERMIKOA ANIMALIA EKTOTERMOETAN:

INGURUMEN TENPERATURAREN GORAKADAK MOLEKULA ORGANIKOEN ENERGIA ZINETIKOAREN EMENDIOA ERAGITEN DU ETA HONEK, MOLEKULA ERREAKZIONAGARRIEN PROPORTZIOAREN EMENDIOA SORRERAZTEN DU (ARRHENIUS-EN EFEKTUA). EFEKTU HORREK EKAR ZEZAKEEN ERREAKZIO BIOKIMIKOEN ABIADURAREN HANDIKETA KONPENSATU EGITEN DA (PARTZIALKI EDO GUZTIZ) ENTZIMETAN EMATEN DEN AFINITATEAREN GALERAGAITIK (Km-ren aldaketa termikoagatik).

Tenperatura altuetan molekulen energia zinetikoa handitzearen ondorioz, molekulak talka egiteko probabilitate altuagoa dute eta hortaz erreakzio kimikoen abiadura handitu egiten da. Molekula erreakzionagarrien kopurua esponentzialko hazten da eta hortaz, erreakzioen abiadura esponentzialko handituko da ere.

Hala ere, erreakzio entzimatikoen gertatzen den fenomeno bati esker, alde termoneutroaren handipena lor dezakete ektotermoek ere. Fenomeno edo mekanismo hau bai endotermo eta bai ektotermoetan geratzen delako.

Fenomenoa hurrengoa da: substratuarekiko duen afinitatea aldatzea.

Afinitatea Km bidez estimatzen da. Km, abiadura maximoaren erdia izateko behar den sustratu kantitatea adierazten digu. Nola kalkulatzen da?

Abiadura Vs sustratu kontzentrazioaren grafikoa → erlazio hiperbolikoa du. Izan ere, nahiz eta sustratu kontzentrazioa handitu, momentu batetik aurrera entzimak asetu egiten dira. Km, Vmax erdia lortzeko beharrezko sustratu kontzentrazioa izango da.

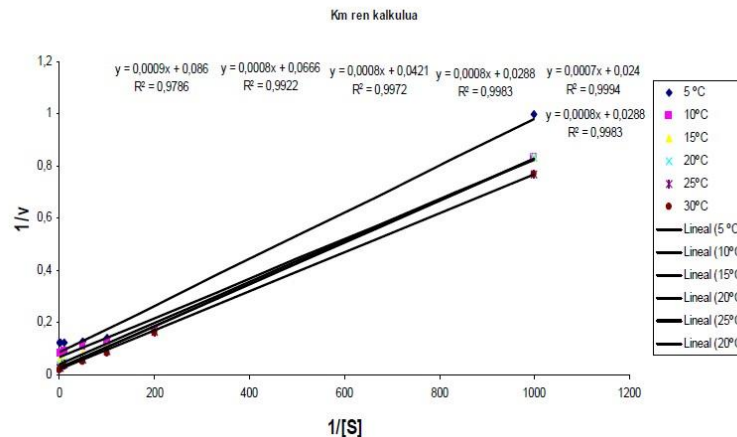
$$V = \frac{V_{max} \times [S]}{K_m + [S]}$$

Km kalkulatzeko, trasformazio lineala burutu behar da; horretarako 1/V eta 1/S bezala irudikatu behar da grafikoa, erlazio zuzena betetzen da:

$$\frac{1}{V} = \frac{Km}{V_{max}} \times \frac{1}{S} + \frac{1}{V_{max}}$$

Grafiko lineal horretan, malda (b)= Km/Vmax izango da hortaz. Y ardatzarekiko ebakitze puntua (a) 1/Vmax da. Beraz,

$$Km = \frac{b}{a} = \frac{Km/V_{max}}{1/V_{max}} = Km$$



Tenperatura handitzerakoan, Km handitu egiten da ere, hau da afinitatea txikitu egiten da. Izan ere, sustratu eta entzimaren arteko loturak hidrogeno zubi eta Van der Waals loturen bidez ematen dira, zeintzuk tenperaturaren oso menpeko diren. Aipatutako mekanismo hau (entzimaren afinitatearen aldaketa) sustratu kontzentrazio txikietan du eragina. Sustratu kontzentrazio altuetan tenperaturak eragin handiagoa du eta hortaz ezinezkoa da erreakzioen abiadura konstante mantentzea.

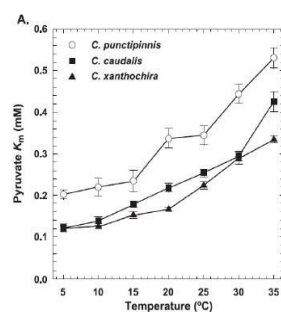
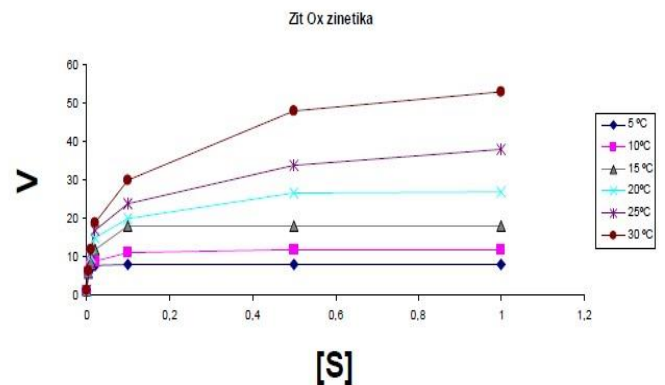
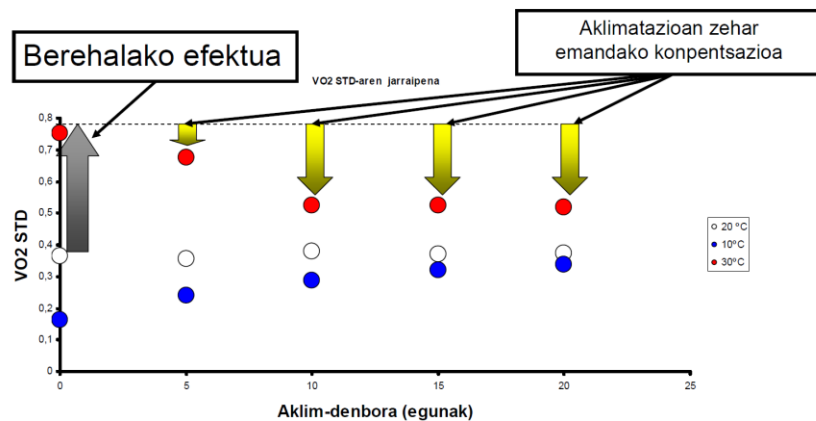


Fig. 3. Kinetic parameters, K_m^{app} and k_{cat} , for ApLDH ontologies of three congeneric damselfish of the genus *Chromis*: the temperate *Chromis punctipinnis* (○) (temperature range approximately 10–22 °C) and the two tropical species, *Chromis caudalis* (■) and *Chromis xanthurus* (▲) (temperature ranges 29 ± 1 °C). (A) K_m^{app} , (B) k_{cat} . Figure modified after Johns and Somero (2004).

Genero kide hauetan, bakoitzak entzima mota bat izango du. Hala ere, hiruek mekanismo berdina dute, afinitatearen aldaketa. Arrain hauek gai dira honekin oxigeno kontsumoa konstante mantentzeko eta animalia euritermoak izateko, hau da, tenperatura tarte zabalean euren oxigeno kontsumoa konstante mantentzeko gai dira. Mekanismo honen bidez, animalia termokonmuztagarriak gai dira euritermoak izateko.

Marearteko gunean bizi diren animaliek Km aldaketa handiak izaten dituzte, hau da, afinitate aldaketa handiak dituzte. Esan beharra dago berez animalia guztietan gertatzen den mekanismoa dela, baino, abantailatsua da batez ere termokonmuztagarrientzat.

Metabolismoaren aklimatazio termikoa

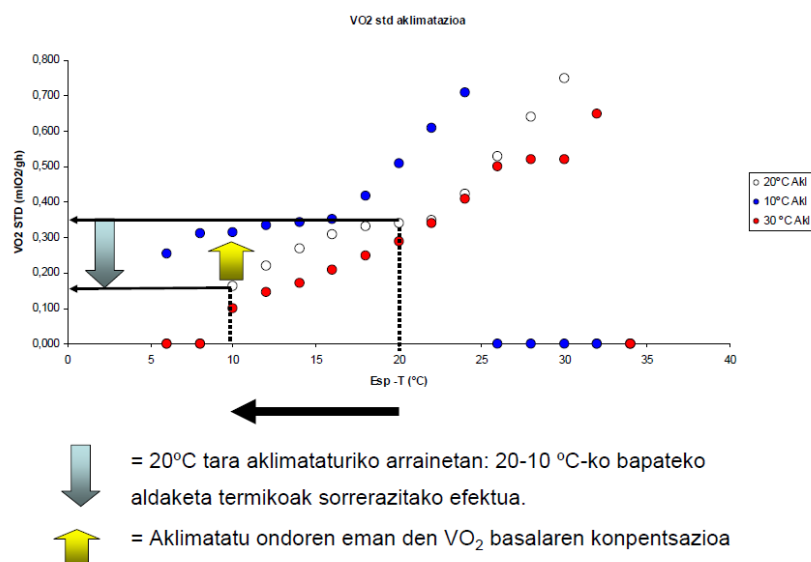


MEKANISMOAK ?

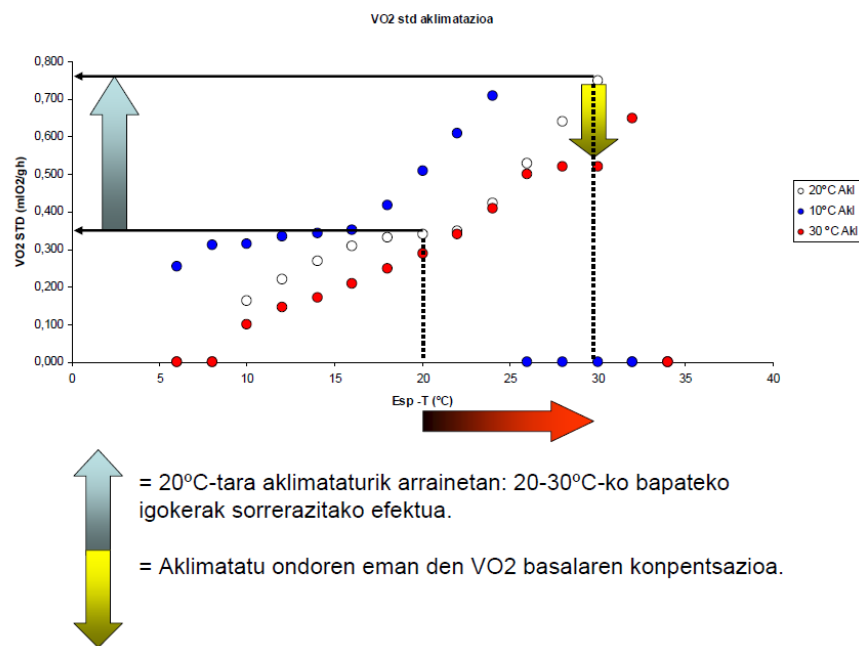
Termokomunztagarriek aklimatazio mekanismo ezberdinak dituzte temperatura aldaketa konpentsatzeko. Aklimatazio mekanismo horiek bi dira: mintz biologikoen moldapen homeobiskosoa eta sintei entzimatiakoaren eraenketa, efektu biskotropikoa.

EKTOTERMOEN KONPENTSAZIO MEKANISMOAK

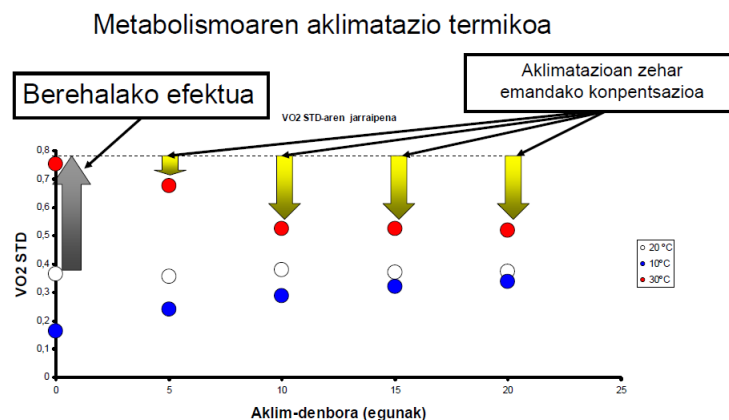
Gure ikerketa kasuan ikusi bezala, 20°C-tan aklimataturiko arrainak 10°C-tara jartzean bapateko aldaketa metabolikoa jasaten dute (gezi grisarekin adierazita). Haien oxigeno kontsumoa erdira jaitsi da. Q_{10} balioa (10-20°C) 2,09 baita. Baina animaliak 10°C-tara aklimatatu ondoren, balio desberdinak erakusten dituzte. Oxigeno kontsumoa 10°C-tan zerbait altuagoa da. Metabolismo basalaren konpentsazioa eman da (gezi horiaren bidez adierazita). Epe luzeko aklimatazioa, $Q_{10} = 1,09$ izango da. Aklimatazio perfektua lortu du 10°C-tara aklimatatzean.



Aldiz, 30°C-tan gertatu dena aztertzen badugu, arrainak erantzun berdinak lortu dira. 20°C-tan aklimaturiko arrainek 30°C-tan haien oxigeno kontsumoa bikoiztu egin da berriz ere, $Q_{10}=2,20$. 30°C-tan aklimaturiko arrainek aldiz, metabolismo baxuagoa erakusten dute 20°C-ko arrainek baino. Kasu honetan ere, oxigeno basalaren kontentsazioa eman da baina kontentsazio partziala. $Q_{10}= 1,53$.



Arrainak aklimatazio denboran zehar izandako prozesua aztertzeko, ikus dezakegu hurrengo grafikoan nola egunak igaro ahala, animalia oxigeno kontsumoa normalizatzen doala tarte estuago bat osatuz. Baina nola eman daiteke metabolismo basalaren kontentsazioa animalia komunztagarrietan?

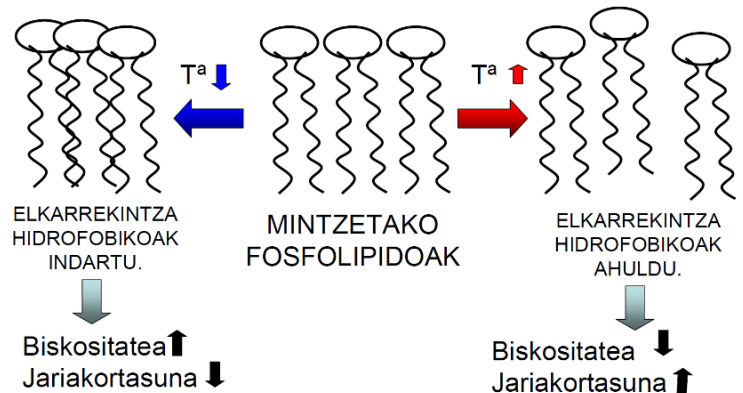
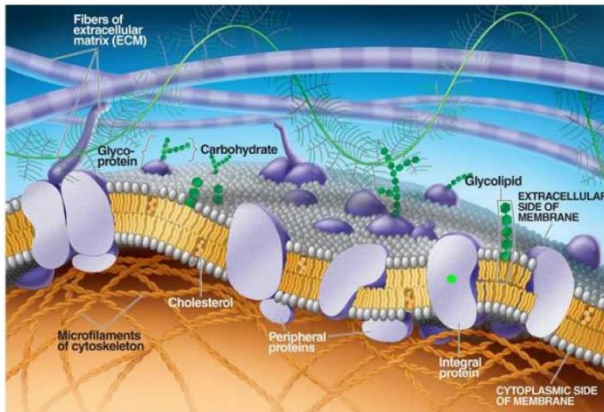


Mintz biologikoen moldapen homeobiskosoa

Metabolismoan ematen diren erreakzio metaboliko gehienak eta garrantzitsuenak mintz batean intsertatuta dauden entzimen katalizazioaz gertatzen dira. Mintza gantz azido geruzez osatuta dago eta geruza honen konformazioa tenperatura aldaketekin aldaketak jasaten ditu. Tenperaturak jaistean fosfolipidoak gutxiago mugitzen dira eta elkarrekintza hidrofobikoak indartu egiten dira. Ondorioz, biskositatea irabazten du,

zurrunduagoa bihurtzen da eta hau entzimen aktibitatea blokeatzen du. Gainera jariakortasuna murrizten du. Temperaturk igotzean, aldiz, elkarrekintza hidrofobikoak ahuldu egiten dira eta mintza biskositatea galtzen du, jariakortasuna irabaziz. Kasu honetan entzimak jasan behar duten aldaketa konformazionalak kontrolik gabe eman daitezke eta hauen aktibitate metabolikoa inhibitu ere.

1.- MINTZ BIOLOGIKOEN MOLDAPEN HOMEOBISKOSOA



Mintzen jariakortasunaren aldaketa neurgarria da. Tenperaturaren eragina mintzean ikusteko mintzen jariakortasunaren neurketa burutzen da. Nola?

- Mintzen erauzketa
- Liposomen (mikrosoma) sintesia
- Konposakin (DPH) fluoreszentearen gehiketa. Zunda fluoreszente bat.
- Argiarekin kitzikatu
- Fluoreszentzia igorpenaren neurketa
- Mintza oso zurruna bada, zunda horiek mugimendu gutxirekin ikusiko dira. Jariakorrak bada, mikrosoma horietan zunda askoz ere gehiago mugituko da eta horrekin, jariakortasun maila neurtzen da.
- DPH-anisotropia eta jariakortasunaren arteko erlazio negatiboa

Zenbat eta tenperatura altuagoa izan, jariakortasuna emendatzen da eta aldiz, DPH anisotropia behera doa. Irudian ikusten den bezala, erlazio lineala da. Zenbat eta DPH altuagoa orduan eta biskositate altuagoa izango du mintz biologikoak.

Esate baterako, margarina eta olio hartuko bagenu, margarina biskosoagoa izango litzateke edozein tenperaturan olio baino. Hala ere, margarina berotuko bagenu, olioak duen jariakortasun berbera hotzean lortuko genuke (nahiz eta beste tenperatura batean izan).

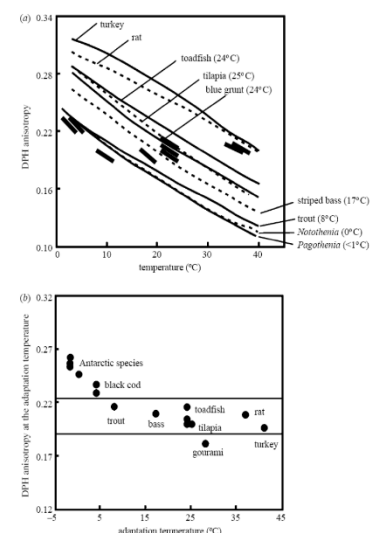
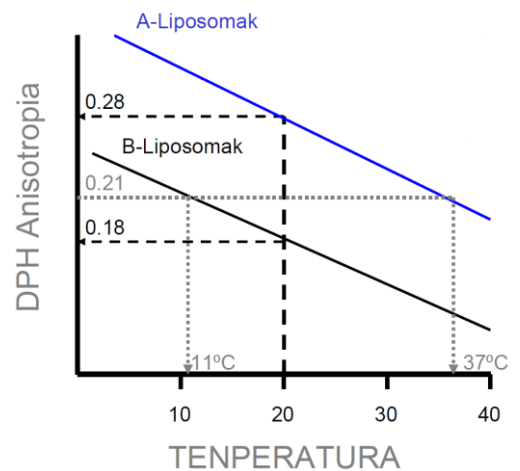


Figure 2. Homeoviscous adaptation of membrane structure. A high degree of compensation to temperature in membrane static order ('fluidity'), as indexed by the fluorescence anisotropy of the probe molecule 1,6-diphenyl-1,3,5-hexatriene (DPH), is found in the comparisons of synaptosomal membranes from brain tissues of differently thermally adapted vertebrates. (a) Acute effects of measurement of temperature on DPH fluorescence anisotropy. Thick line segments show approximate body temperatures of the species. (b) DPH fluorescence anisotropy at each species' adaptation temperature. (figure modified after Logue *et al.* 2000).

Zenbat eta ingurumen tenperatura baxuagoa izan, DPH anisotropia baxuagoa da. Beraz, esan daiteke mintza are fluidoagoa dela. Esan behar da, gantz azidoen konposizioa moldatuta dagoela animaliak bizi diren tenperaturan denek fluidotasun maila beretsua izan dezaten (bigarren grafikoan ikusten den bezala). Moldapen ebolutiboan, horrelako joera eman da. Hori posible da baita ere erregulatzea aklimatazio prozesu batean? Bai, gure ikerketa kasuan ikusi dugun bezala.

Alboko grafikoan A eta B liposomen arteko mintzen konparazioa dugu. A-liposoma jariakortasun intrintsekoa baxuagoa duela ikusten dugu. Tº berdinean DPHaren mugimendua askoz ere eskasagoa baita.

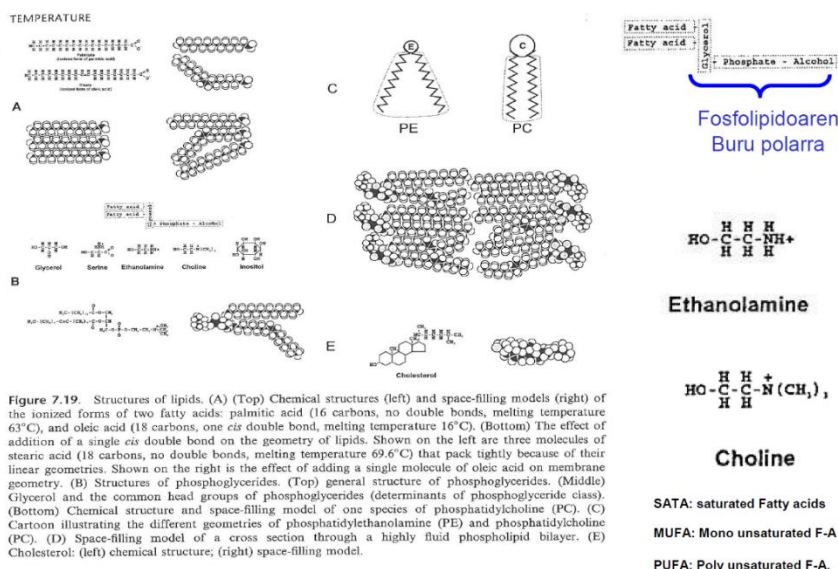
B-liposomak 11ºC-tan daukan jariakortasuna hartzeko, A-liposoma 37ºC-ra arte berotu behar da.



Mintzen jariakortasuna determinatzen duen faktorea gantz azidoen konposizioa da. Oso desberdinak izan daitezke molekula kopuruan eta loturan. Fosfolipidoak euren konposizioan hiru karbonotako glizerol molekula, alkohol bat fosfato molekula baten bidez loturik. Guzti honi fosfolipidoen buru polarra deitzen zaio. Azkenik, glizerol molekulari bi gantz azido lotzen zaizkio ester lotura bidez. Gantz azido hauen luzera eta egitura desberdina izan daiteke.

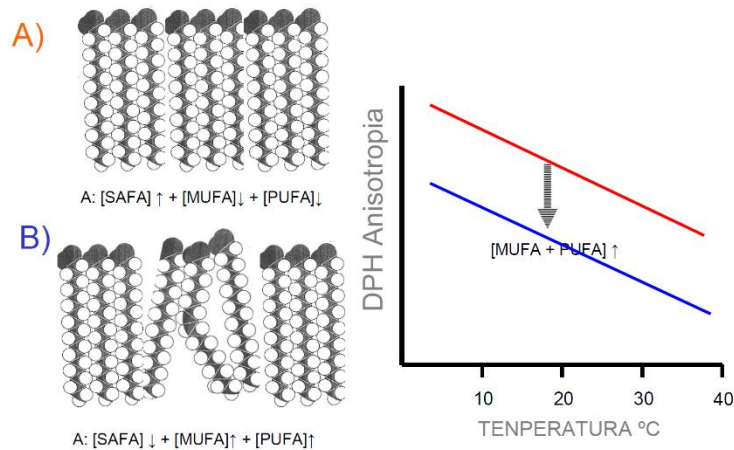
Azido palmitikoa eta azido oleikoa konparatzen baditugu adibidez, palmitikoak 16 karbono ditu eta oleikoak 18 karbono ditu eta lotura bikoitz bat azaltzen du, cis lotura bikoitza azalduz. Cis konfigurazioak gantz azidoaren okerdura eragiten du.

Mintz biologikoen jariakortasun intrintsekoaren eragileak



Mintzaren biskositateari buruz hitz egitean hiru gantz azido mota bereizte dira: SAFA (aseak) eta MUFA (mono asegabeak) edo PUFA (poli asegabeak).

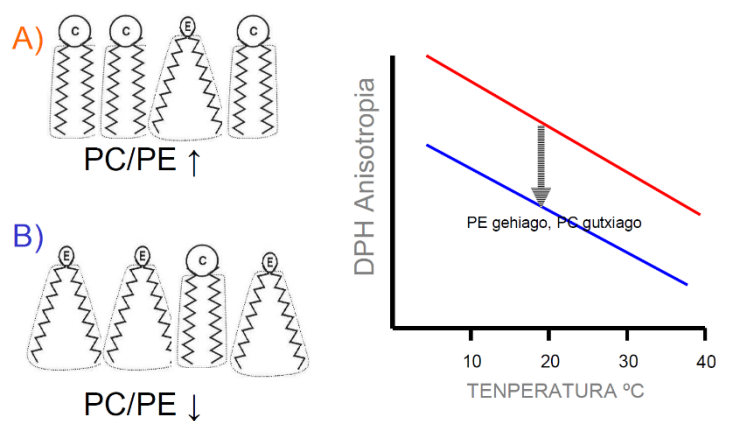
1. Gantz-azido asean eta asegabeen proportzioak



Jakinda gantz azido asegabeak daukaten lotura bikoitzagatik lotura hidrofoikoak ahuldu egiten direla, mintza zenbat eta temperatura altuagoak jasan fosfolípido asegabeen proportzio handiagoa izango du. Tenperaturak jaistean aldiz, hauen proportzioa jaitsi egingo da, fosfolípido asean proportzioa igoz.

Buru polarrari dagokionez fosfatidilkolina (PC) eta fosfatidiletanolamina (PE) agertzen dira oso kontzentrazio altuetan mintz guztietan. Etanolamina eta kolinaren diferentzia oso txikia da. Geometrikoki, elkarrekintza hidrofoikoak oso handiak dira kolinaren kasuan, baina etanolaminaren kasuan buru polarrak gantz azidoen banaketa eragiten dute. Grafikoan ikusten den bezala, gero eta PC gehiago izan mintzak, jariakortasun gutxiago azaltzen du. Buru polarren proportzioa adierazteko PC/PE indizea erabiliko da. Fosfatidil-etanolaminarekin gantz azidoak banandu egiten dira eta ondorioz elkarrekintza hidrofoikoak askoz ere ahulagoak dira. Buruan fosfatidil-kolina badauka, aldiz, gantz azidoak elkarrekin aurkitzen dira eta elkarrekintza hidrofoikoak gogorragoak dira. Ondorioz, temperatura baxuetan PC/PE proportzioa altua izango da fosfatidilkolinaren kontzentrazioa handiagoa izanik eta mintza biskosoagoa izango da. Temperatura altuetan, aldiz, PC/PE proportzioa baxua izango da, fosfatidiletanolaminaren proportzioa handiagoa izanik eta mintza biskoitatea galduko du jariakortasuna irabaziz.

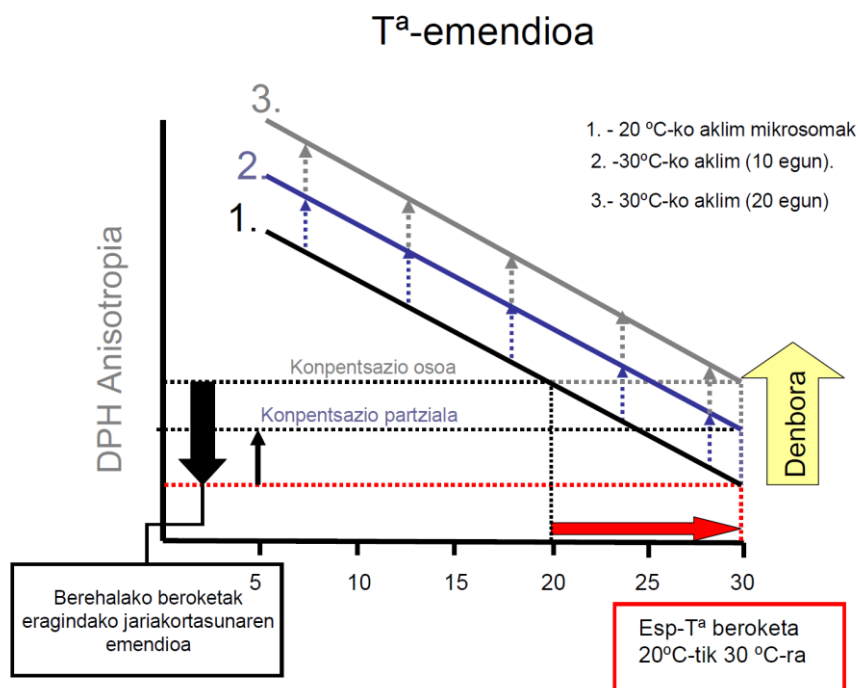
2. Fosfatidil kolina (PC) / fosfatidil etanolamina (PE)



Gantz azido asean eta asegabeen proportzioekin mintzaren fluidotasuna aldatu egiten da. Baita buru polarraren konpentsazioaren arabera:

- SAFA asko MUFA eta PUFA gutxi → oso biskosoa den mintza
- SAFA gutxi, MUFA eta PUFA asko → oso jariakorra den mintza
- PC/PE altua → oso biskosoa den mintza
- PC/PE baxua → oso jariakorra den mintza

Gure arrainean ikusi daiteke mintz plasmaticoaren konposizioa desberdina dela aklimataturiko tenperaturan. 20°C-tara aklimataturiko animaliak 30°C-tara jartzea, jariakortasuna asko emendatzen da (DPH anisotropia asko jaisten da). Aldiz, 30°C-tara aklimataturiko arrainaren jariakortasuna konpentsatzea lortzen da, fluidotasuna kontrolatzea lortzen da. Hau da, 20°C-tatik 30°C-tara epe luzeko konpentsazioa eman da.

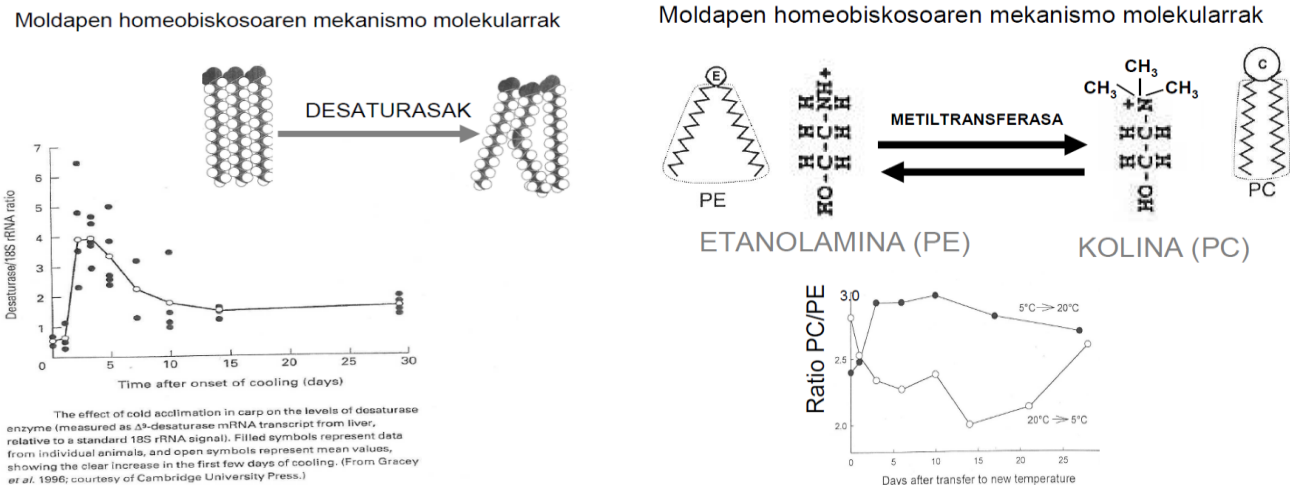


Baina nola ematen dira konpentsazio mekanismo horiek? Kohesio intrintsekoa handitzen duten faktoreak emendatzen dira. Ikusiriko SAFA eta PC/PE indizea emendatzen dira. Moldapen homeobiskoso hori, mintz zelularren jariapenaren kontrolerako, organismoek zenbait mekanismo sinple ditugu. Hala nola, desaturasa entzimak lotura bikoitzak eratzen ditu gantz azidoetan jariakortasuna emendatzeko. Metil transferasa deitzen den hormonak, buru polarraren aldaketa burutzen du. Etanolaminatik kolina molekulara igartzeko, soilik N muturreko hidrogeno molekular metilo taldeengatik ordeztu beharko dira. Horrela, konpentsazio mekanismo bat lortzen da, mintz jariakortasuna konstante mantentzea lortzen da ingurune tenperaturan aldaketak eman arren.

Grafikoan ikusten da hotzeko aklimatazioan desaturasa entzimen jarduera dezente emendatzen dela lehen egunetan. Desaturasa kontzentrazioa erribosoma 18SrRNA

azpiunitateko bat-batean emendatzen da lehen 5 egunetan baina ondoren moteltzen doa haren adierazpena eta baita ere jarduera. Lotura bikoitz gehiago jarriko ditu mintz fosfolipidoetan MUFA eta PUFA proportzioa emendatzeko.

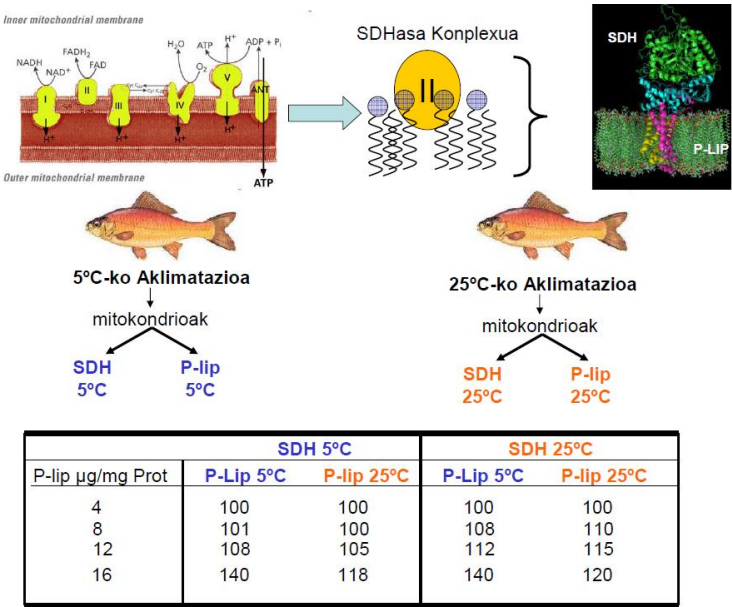
Metil transferasa entzimak hurrengo prozesu itzulgarria burutzen du: etanol amina buru polarretik kolinara eta alderantziz. Karpa laranjarekin eginiko esperimentu honetan 5°C-tan aklimataturiko animaliak 20°C-tara jartzean, metiltransferasa entzimaren aktibitatea nabaria da PC/PE ratioa emendatzen delako. Mintz biskosoagoa bilatzeko PC gehiago sintetizatzen da. Aldiz, 20°C-tan aklimataturiko animaliak 5°C-tan jartzean, PE kontzentrazioa emendatzen dela ikus daiteke.



Karpa laranjekin eginiko beste esperimentu batean, Sukzinato deshidrogenasa konplexua aztertu da, arnas kateko bigarren garraio proteina. Teknika biologikoekin isolatzen baditugu proteina hauek, lipoproteina bat lortuko dugu. Entzima baten funtzionamenduari buruz hitz egiten bada, nolabaiteko eraztun lipidiko bat lortzen da. Karpa laranjak 5 eta 25°C-tara mantendu dira. Hasteko, proteina eta fosfolipidoak purifikatu ditute. Behin entzima eta fosfolipidoak isolatuta bi tenperaturatan mantenduriko

animalietatik, 5 eta 25°C, bi molekulen arteko konbinazioak egin zituzten.

Hau da, 5°C-tatik lorturiko sukzinato deshidrogenasa 5 eta 25°C-tatik lorturiko fosfolipido kontzentrazio desberdinetan jarri zituzten. Berdina egin zuten 25°C-tako sukzinato deshidrogenasarekin.

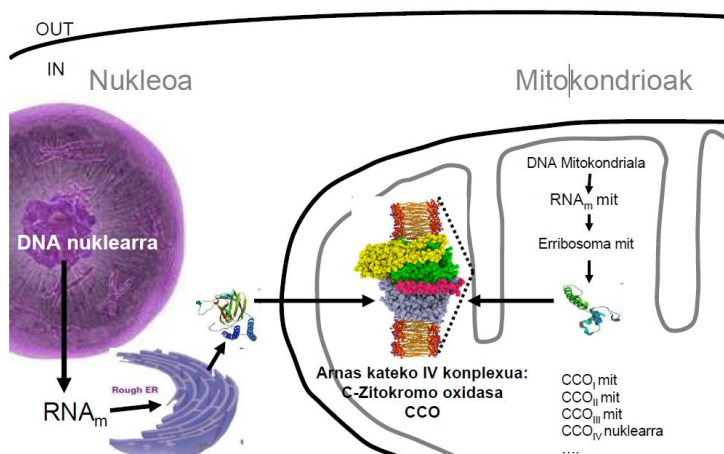


Zenbat eta fosfolipido gehiago egon, entzimaren aktibitate altuagoa izango da. Balioak ehunekotan adierazi dira adierazgarriak izan daitezten. Fosfolipido kontzentrazio maximoan, 5°C-tako fosfolipidoetan %40 emendatu da entzimaren aktibitatea. Aldiz, 25°C-tako fosfolipidoak substratu bezala erabiltzean, %20 soilik. 25°C-tako sukzinato deshidrogenasa entzimarekin joera berdina ikusten da. Zer esan nahi du honek?

5°C-ko fosfolipidoak SAFA baxukoak eta MUFA/PUFA altukoak izanik, eta baita ere PC/PE indizea baxua izanik, faboratu egiten dute aktibitate entzimatikoa baldintza hauetan. Hala ere, entzimen aktibitatea konpentsatzeko beste mekanismo bat ere badugu: gogoratu behar dugu tenperatura baxuetan erreakzioen abiadura jaitsi egiten dela. Tenperatura altuetan, fosfolipido mikrosomak SAFA kontzentrazio eta PC/PE indize altuak edukiko dituzte. Egitura hauek ez dute aktibitate entzimatikoa faboratuko. Horregatik ikus daiteke datuetan fosfolipido kontzentrazioa emendatzean jarduera murrizten dela. Nahiz eta entzima 5 edo 25°C-koa izan. Efektu honi, gantz azidoen konposizioan ematen den aldaketari, EFEKTU BISKOTROPIKOA deritzo.

Sintesi entzimatiokoaren eraenketa

Beste konpentsazio mekanismo bat sintesi proteikoa eraenduz burutu daiteke. Zitokromo oxidasa aztertuko dugu. Entzima honek lau azpiunitatez eraturik dago. Horietako hiru mitokondrietan ekoizten dira. Laugarren azpiunitatea DNA nuklearra da. Hau mitokondriara garraiatuko da eta bertan emango da lau azpiunitateen lotura.



Esperimentu bat burutu zen *Zoances viviparus* espeziearekin. Ipar itsasoko arrain bentoniko hau euritermoa da, enperatura hotzean ere bizitzeko gai izanik. Alde batetik, zitokromo oxidasa aktibitatea kalkulatu da U/g ehuneko unitateetan, muskulu zuri eta gibelean. Emendio esangarria ematen da muskulu zein gibelean tenperatura baxuetan aklimaturiko indibiduoetan. Sintesi proteikoa eta aktibitatea emendatu egiten da tenperatura jaitsiera konpentsatzeko.

Bestetik, aktibitate entzimatikoa neurtzeko muskulu eta gibelean RNA kontzentrazioa neurtu da. 18°C-tan 0,56 izanik, 1,14ra handitu da. Gibelean ere, emendio bat dago 3,51tik 5,35ra.

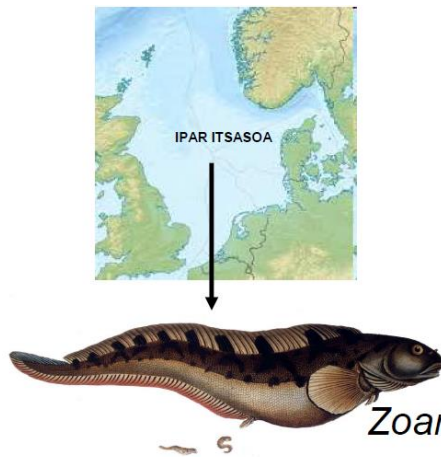
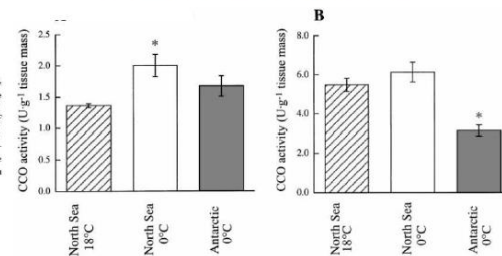


Table 1. Amounts of total RNA and ratios of different mitochondrial transcripts in muscle and liver tissue of *Z. viviparus* and *P. brachycephalum*

Tissue	Accl T, °C	n	Total RNA, ng/g tissue	CCO I:CCO II	16S:CCO I
White muscle					
<i>Z. viviparus</i>	18	5	0.56 ± 0.04	1.14 ± 0.06	9.13 ± 0.68
	0	5	1.14 ± 0.09*	1.06 ± 0.06	12.10 ± 1.28
<i>P. brachycephalum</i>	0	5	0.50 ± 0.04	0.99 ± 0.04	10.48 ± 1.0
Liver					
<i>Z. viviparus</i>	18	4	3.51 ± 0.47	1.07 ± 0.06	7.47 ± 0.75
	0	5	3.35 ± 0.49*	1.40 ± 0.11	12.31 ± 0.46*
<i>P. brachycephalum</i>	0	5	3.91 ± 0.23	1.33 ± 0.18	16.36 ± 1.86*

Values are means ± SE. It should be noted that ratios do not give information of absolute concentration ratios of transcripts, because Northern blot analysis only determines relative amounts of RNA. Differences in ratios between groups indicate relative differences in the differential expression of transcripts. Accl T, acclimated temperature; CCO, cytochrome-c oxidase. *Significant difference from the warm acclimated control group. CCO I:CCO II ratio in liver of cold-acclimated *Z. viviparus* was significantly different from the ratio found in white muscle of *P. brachycephalum* but not from other values.

Fig. 1. Activity of cytochrome-c oxidase (CCO) in muscle (A) and liver (B) tissue of North Sea eelpout (*Z. viviparus*) acclimated to 18°C and 0°C and of Antarctic eelpout (*P. brachycephalum*) adapted to 0°C. Enzyme activity is depicted for an intermediate temperature of 9°C. *Significant difference from warm-acclimated control group.



Muskulu zuntz zurian zitokromo oxidasaren lehen eta bigarren azpiunitate kontzentrazioa neurtu da. CCOI. Eta CCOII. Kasu guztietan emendio bat ikusten da. 16S rRNA mitokondriala erabili da kontrol bezala. Baita ere gibleko zitokromo oxidasaren azpiunitateen balioak aztertu dira. Laugarren azpiunitatea ere neurtu da.

Muskulo-zuntz zuriak

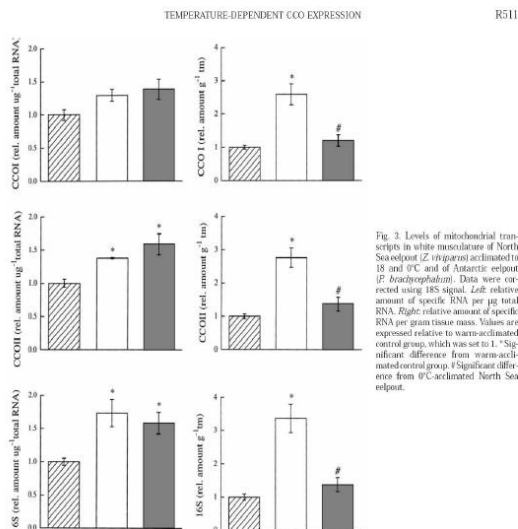
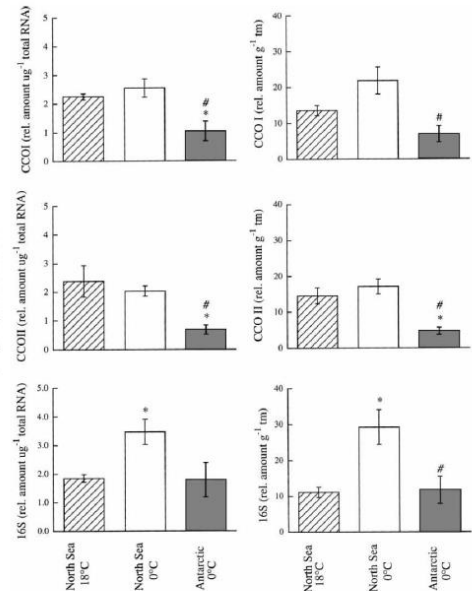


Fig. 3. Levels of mitochondrial transcripts in white musculature of North Sea eelpout (*Z. viviparus*) acclimated to 18 and 0°C and of Antarctic eelpout (*P. brachycephalum*). Data were corrected using 18S signal. Left: relative amount of specific RNA per gram tissue mass. Values are expressed relative to warm-acclimated control group, which was set to 1. *Significant difference from warm-acclimated control group. #Significant difference from 0°C-acclimated North Sea eelpout.

R511

Fig. 4. Levels of mitochondrial transcripts in liver of North Sea eelpout (*Z. viviparus*) acclimated to 18 and 0°C and of Antarctic eelpout (*P. brachycephalum*). Data were corrected using 18S signal. Left: relative amounts of specific RNA per gram tissue mass. Values are expressed relative to values found in white muscle of warm-acclimated control group, which was set to 1. *Significant difference from warm-acclimated control group. #Significant difference from 0°C-acclimated North Sea eelpout.



Gibela

DISCUSSION

CCO activity. Acclimation to low temperatures generally leads to a compensatory increase of CCO in fish (2, 43, 44). Enhanced enzyme activity in the cold can be achieved by modulation of the specific activity of the individual enzyme molecule or by changes of the amount of enzyme per gram tissue. During thermal acclimation, CCO activity may be modulated by temperature-dependent modification of the composition of mitochondrial membranes (homeoviscous response; 46). But because both cold acclimation and cold adaptation go along with an increase in mitochondrial volume density (11), it is likely that the adaptive increase of CCO activity is at least in part achieved by a rise of the number of CCO molecules. This has indeed been shown in goldfish, where the amount of CCO increased by 66% between 25 and 5°C (45).

Table 2. Levels of nuclear encoded transcripts for CCO IV subunit in muscle and liver tissue of *Z. viviparus* and *P. brachycephalum*

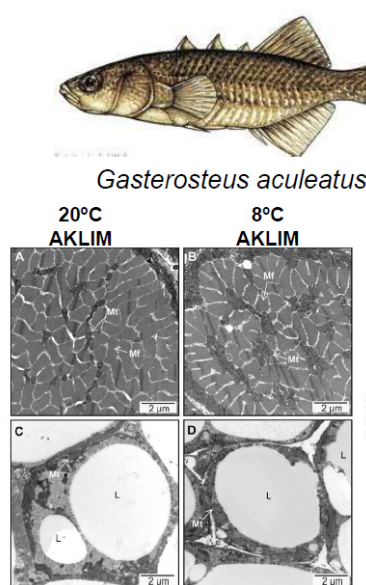
Tissue	Accl T, °C	CCO IV, rel. amount	CCO IV, rel. amount/g tissue
<i>White muscle</i>			
<i>Z. viviparus</i>	18	1.00 ± 0.19	1.00 ± 0.28
	0	1.62 ± 0.28	3.33 ± 0.75*
<i>P. brachycephalum</i>	0	0.52 ± 0.24*	0.51 ± 0.28*
<i>Liver</i>			
<i>Z. viviparus</i>	18	1.00 ± 0.45	1.00 ± 0.26
	0	2.38 ± 0.49	3.71 ± 0.76*
<i>P. brachycephalum</i>	0	2.53 ± 0.97	3.39 ± 1.37

Values are means ± SE. Amounts are expressed relative to the warm-acclimated control group. Data were corrected using the 18S signal. *Significant difference from warm-acclimated control group.

Horrela aztertzen da entzima baten kontzentrazioa eraentzen den edo ez. Badirudi sintesi proteikoa asko emendatzen dela tenperaturak jaistean. Batzuetan soilik muskuluan, beste batzuetan gibelean, muskulu eta gibelean, ... Nola handitzen da zitokromo oxidasaren aktibitatea? Adierazpen genetikoa handitu egiten da bereziki. Mitokondrian erribosoma gehiago ekoizten da baita. Gene kopia batekin, kopia gehiago egin daitezkeela adierazten digu erribosoma kontzentrazio emendioak. Zer ondorioztatzen dugu?

Zitokromo oxidasaren entzimaren jarduera eraenduta dagoela. Tenperatura baxuetan entzima kantitatea handitzen denez, haren aktibitatea ere handitu egiten da. Erreakzio abiaduraren beharpena konpentsatzeko entzimen kontzentrazioa emendatzen da. Baina mekanismo homeozinetikoak izango dira, ehun edo zelula bakoitzarekiko independenteak. Hots, aklimatazio mekanismoak ehunarekiko espezifikoak izango dira.

Gasterosteus aculeatus espeziearekin eginiko ikerketa batzuetan, ikusi da tenperatura baxuetan mitokondrien dentsitate bolumetrikkoa handitu egiten dela. Sintesi proteikoa handitu egiten denez, mitokondrioak potoloagoa egiten dira.



Mitokondrioen dentsitate bolumetrikoren (VF) aldaketa

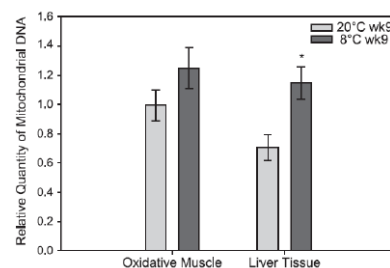


Fig. 3. Changes in mitochondrial DNA copy number in response to cold acclimation in threespine sticklebacks. The ratio of mitochondrial DNA to nuclear DNA was quantified by measuring levels of the mitochondrially encoded gene cytochrome-c oxidase (COX) III and the nuclear-encoded gene cytochrome c (CYC) in oxidative muscle and liver tissue in animals held at 8°C for 9 wk and 20°C for 9 wk. Values are presented as means ± SE (N = 6–8). *Significant difference ($P < 0.05$).

Aklimatazio mekanismoak ehunarekiko espezifikoak

The results presented here provide several new insights regarding the molecular basis of metabolic remodeling in response to cold acclimation in fishes. First, we determined that, while the maximal activity of CS and COX increased in both liver and oxidative muscle in response to cold acclimation, mitochondrial biogenesis only occurred in muscle. Second, we determined that the time course and molecular basis of metabolic remodeling differed between oxidative muscle and liver. Third, we identified differences in the transcriptional and cotranscriptional activators driving metabolic remodeling between liver and oxidative muscle.

Beste ikerketa honetan espezie desberdinen dentsitate bolumetrikoa ehunetan adierazi da. Temperatura baxuetan, kasu guztietan balioak handitu egiten dira. Gangar mitokondrialen dentsitatea handitzen da.

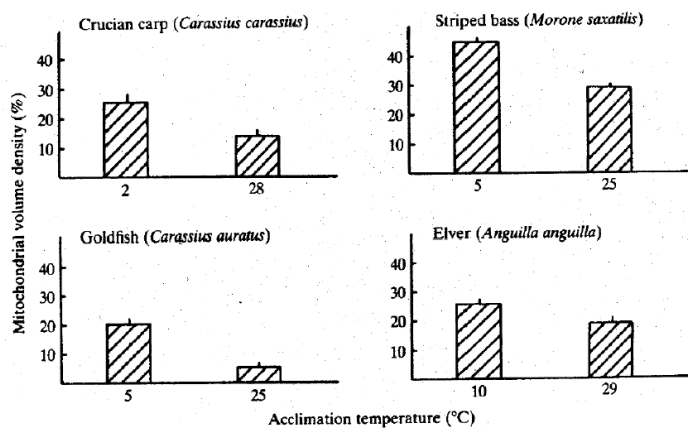


Fig. 10. Effects of acclimation temperature on volume density of mitochondria in teleost slow muscle fibres. Data are from the following sources: crucian carp (*Carassius carassius*) (Johnston & Maitland, 1980); goldfish (*Carassius auratus*) (Tyler & Sidell, 1984); striped bass (*Morone saxatilis*) (Egginton & Sidell, 1986) and elvers (*Anguilla anguilla*) (Egginton & Johnston, 1984).

Beste esperimentu honetan mitokondriak isolatu eta haien aktibitatea aztertu da *in vitro*. Mitokondriak arnasketa-tasa bera arnasteko gaitasuna dute konpentsatu egin dutelako temperaturaren efektua.

2968 J. ST-PIERRE, P.-M. CHAREST AND H. GUDERLEY

Table 7. Effects of thermal acclimatization on the ultrastructure of red muscle fibres and mitochondria of the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*

Variable	Fish	
	WT	ST
Pv(ms,f)	11.3±0.4	11.2±0.8
Pv(mi,f)	15.4±0.5	15.7±0.5
Pv(mt,f)	26.9±0.9	27.0±1.0
Pv(myo,f)	56.3±1.5*	60.3±0.7
Pv(lip,f)	10.0±1.0	7.5±0.6
Sv(cr,mi) (µm ² µm ⁻³)	40.2±0.6*	36.4±1.2

Values are means ± S.E.M.; N=9 for WT and N=7 for ST.
WT, winter-acclimatized trout; ST, summer-acclimatized trout; Pv(ms,f), volume density of subsarcolemmal mitochondria; Pv(mi,f), volume density of intermyofibrillar mitochondria; Pv(mt,f), volume density of total mitochondria; Pv(myo,f), volume density of myofibrils; Pv(lip,f), volume density of lipids; Sv(cr,mi), surface density of mitochondrial cristae.
*Significant difference between seasons; P<0.05 (Student's t-test).

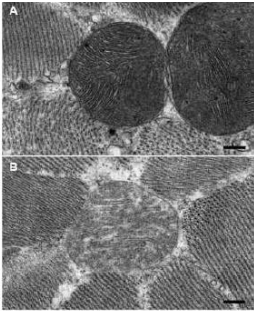


Fig. 3. Representative micrographs of intermyofibrillar mitochondria of red muscle fibres from rainbow trout acclimatized to winter (A) and summer (B) conditions. Scale bars, 200 nm.



Changes in tissue aerobic capacity can result from changes in mitochondrial volume density, modifications in mitochondrial capacities or a combination of both. Our studies at the tissue and mitochondrial levels indicate that the increase in mitochondrial enzyme activities (CCO, CS and CPT) in muscle of winter trout is paralleled by an increase in their levels in isolated mitochondria, but not by an increase in mitochondrial volume density. This augmentation in mitochondrial enzyme activities in winter trout resulted in CCO, CPT and CS activities at habitat temperatures similar to those of summer trout.

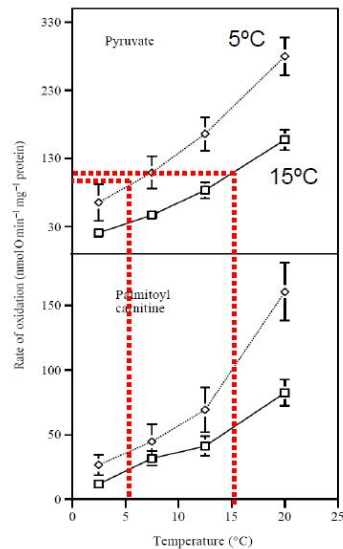
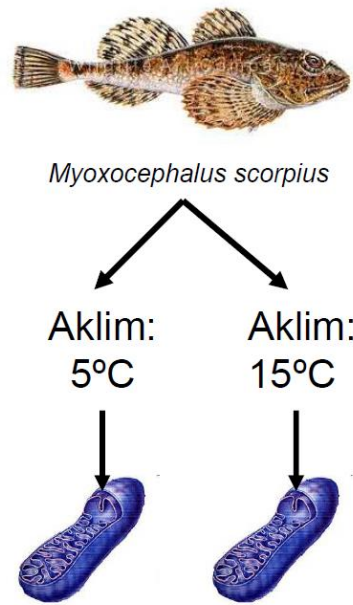


Fig. 1. Effect of thermal acclimation on maximal rates of pyruvate and palmitoyl carnitine oxidation by mitochondria isolated from the red lateral line muscle of short-horned sculpin *Myoxocephalus scorpius*. Mitochondria were isolated and assayed as described in Materials and methods. Diamonds represent the values for the cold-acclimated sculpin, whereas squares represent the values for the warm-acclimated fish. Values are means \pm s.d., $N=6$ for cold-acclimated and $N=7$ for warm-acclimated sculpin.



Laburpen gisa, termokomunztagarria den animalia batean tenperatura aldaketa ematen denean, molekulen energia zinetikoa eta mintzen jariakortasuna emendatu egiten da. Moldapen homeobiskosoa aurrera emateko ez dakigu zein den seinalea. Baina badakigu horren ondorioz, mintz plasmatikoa moldapen homeobiskosoa ematen dela, eta hau unibertsala da. Aklimatazio termikoa erakusten duten animalia guztietan, moldapen homeobiskosoa parte hartzen du. Mintzetan gantz azidoen estruktura aldatzen da. Ez dakigu moldapen homeobiskosoarekin erlazionatuta dagoen entzimen kontzentrazio aldaketa (ez da unibertsala kasu honetan) DNA mitokondrialean zein nuklearrean adierazpen genetikoa aldatu egiten da ere. Guzti hau termokomunztagarrietan ematen den erantzun homeozinetikoa da. Ez dago nerbio sistema zentralak eraenduriko prozesurik, ezta zelula endokrino bat. Aldaketa zelula mailan ematen da. Beraz, zelula guztiek pairatzen dute aldaketa bat eta honen ondorioz zelula bakoitzak martxan jarriko du moldapen homeobiskosoa.

