

UNIVERZA V LJUBLJANI  
VETERINARSKA FAKULTETA

**FIZIOLOŠKE IN ANATOMSKE PRILAGODITVE  
ŽIVALI NA EKSTREMNE POGOJE**

**PHYSIOLOGICAL AND ANATOMICAL  
ADAPTATIONS OF ANIMALS TO EXTREME  
CONDITIONS**

Maša Gosar

Ljubljana, 2024



UNIVERZA V LJUBLJANI  
VETERINARSKA FAKULTETA

UDK  
591.1:591.4:591.524(043.2)

**FIZIOLOŠKE IN ANATOMSKE PRILAGODITVE ŽIVALI NA  
EKSTREMNE POGOJE**

**PHYSIOLOGICAL AND ANATOMICAL ADAPTATIONS OF  
ANIMALS TO EXTREME CONDITIONS**

Maša Gosar

Delo je pripravljeno v skladu s Pravilnikom o podeljevanju Prešernovih nagrad študentom, pod mentorstvom prof. dr. Valentine Kubale na Inštitutu za predklinične vede.

Ljubljana, 2024



## IZVLEČEK

**Ključne besede:** fiziološke in anatomske prilagoditve; ekstremni pogoji; jamsko okolje; vodno okolje; polarno okolje; puščavsko okolje; telesna konstitucija; reprodukcija; jamski vretenčarji; morski sesalci; glavonožci; polarne živali; puščavske živali

Raziskovalna naloga obravnava fiziološke in anatomske prilagoditve različnih živalskih vrst, ki jim omogočajo preživetje v ekstremnih pogojih. Osredotoča se na šest glavnih ekstremnih okolij oziroma pogojev: jamsko, vodno, polarno in puščavsko okolje, ekstremno telesno konstitucijo in posebnosti v reprodukciji. Jamski vretenčarji so razvili degeneracijo oči in izboljšane nevizualne senzorične sposobnosti za navigacijo v popolni temi, medtem ko morski sesalci uporabljajo posebne pljučne strukture in metabolne prilagoditve za potapljanje v globokem morju. Glavonožci so razvili spreminjanje barvnih vzorcev in strukture kože za kamuflažo. Polarne živali preživljajo ekstremne nizke temperature z uporabo raznolikih vedenjskih in fizičnih prilagoditev, medtem ko so kamele prilagojene vročim puščavskim okoljem s sposobnostjo varčevanja z vodo in zaščite pred sončno svetlobo ter peskom. Prilagoditve so očitne tudi pri velikih kopenskih živalih, ki so okrepile svoje kosti in kardiovaskularni sistem, ter pri živalih s posebnimi reproduktivnimi strategijami, kot so pegaste hijene in globokomorske ribe trnkarice. Raziskovalna naloga prikazuje raznolikost evolucionjskih prilagoditev na različne ekstremne pogoje in poudarja njihovo pomembnost pri različnih živalskih vrstah.

## ABSTRACT

**Key words:** physiological and anatomical adaptations; extreme conditions; cave environment; aquatic environment; polar environment; desert environment; body constitution; reproduction; cave vertebrates; marine mammals; cephalopods; polar animals; desert animals

The study provides an overview of the physiological and anatomical adaptations of various animal species that enable them to survive under extreme conditions. It focuses on six main extreme conditions: cave, water, polar and desert environments, as well as extreme body constitution and reproductive peculiarities. Cave vertebrates have evolved eye degeneration and enhanced non-visual sensory abilities to navigate in complete darkness, while marine mammals use specialized lung structures and metabolic adaptations for deep-sea diving. Cephalopods have evolved changing colour patterns and skin textures for camouflage. Polar animals survive extremely cold temperatures through a variety of behaviours and physical adaptations, while camels are adapted to hot desert environments by storing water and being protected from sunlight and sand. Adaptations are also found in large land animals that have had to strengthen their bones and cardiovascular systems, as well as in animals with specialized reproductive strategies, such as spotted hyenas and deep-sea hookworms. The research work shows the diversity of evolutionary adaptations to different extreme conditions and highlights their importance for different animal species.

## KAZALO VSEBINE

<b>IZVLEČEK</b> .....	<b>III</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>III</b>
<b>KAZALO VSEBINE</b> .....	<b>IV</b>
<b>KAZALO TABEL</b> .....	<b>VI</b>
<b>KAZALO SLIK</b> .....	<b>VI</b>
<b>SEZNAM OKRAJŠAV IN SIMBOLOV</b> .....	<b>VI</b>
<b>1 UVOD</b> .....	<b>1</b>
1.1 OPREDELITEV PROBLEMA .....	1
1.2 CILJ RAZISKOVANJA .....	1
1.3 DELOVNA HIPOTEZA .....	1
<b>2 PREGLED LITERATURE</b> .....	<b>2</b>
2.1 PRILAGODITVE NA JAMSKO OKOLJE.....	2
2.2 PRILAGODITVE VODNIH ŽIVALI .....	2
2.3 PRILAGODITVE ŽIVALI NA POLARNO OKOLJE.....	2
2.4 PRILAGODITVE NA PUŠČAVSKO OKOLJE .....	3
2.5 PRILAGODITVE NA EKSTREMNO TELESNO KONSTITUCIJO .....	3
2.6 PRILAGODITVE NA POSEBNOSTI V REPRODUKCIJI .....	3
<b>3 MATERIALI IN METODE</b> .....	<b>4</b>
<b>4 REZULTATI</b> .....	<b>5</b>
4.1 PRILAGODITVE NA JAMSKO OKOLJE.....	5
4.1.1 Troglomorfijska jamskih rib in močeradov .....	5
4.1.1.1 Regresivna evolucija oči in pigmentacije.....	5
4.1.1.2 Kraniofacialne in druge skeletne modifikacije.....	6
4.1.1.3 Mehanosenzacija .....	7
4.1.1.4 Elektrosenzacija.....	7
4.1.1.5 Kemosenzorično zaznavanje .....	7
4.2 PRILAGODITVE VODNIH ŽIVALI .....	8
4.2.1 Potapljaška fiziologija morskih sesalcev.....	8
4.2.1.1 Prilagoditve na pritisk .....	8
4.2.1.2 Prilagoditve potapljanja na dah .....	9
4.2.3 Kamuflaža glavonožcev .....	10

4.3 PRILAGODITVE NA POLARNO OKOLJE .....	11
4.3.1 Prilagoditve na polarno življenje pri sesalcih in pticah.....	11
4.3.1.1 Regulacija telesne temperature.....	11
4.3.1.2 Obvladovanje variacij v razpoložljivosti hrane .....	12
4.3.2 Prilagoditve na zmrzovanje pri lesni žabi .....	13
4.4 PRILAGODITVE NA PUŠČAVSKO OKOLJE .....	14
4.4.1 Prilagoditve kamel na puščavsko okolje .....	14
4.4.1.1 Anatomske prednosti.....	14
4.4.1.2 Ohranjanje vode .....	15
4.4.1.3 Regulacija telesne temperature.....	15
4.5 PRILAGODITVE NA ESKTREMNO TELESNO KONSTITUCIJO .....	16
4.5.1 Adaptacija oblike dolgih kosti okončin na telesno težo pri bovidih.....	16
4.5.2 Kardiovaskularne prilagoditve na visok krvni tlak pri žirafah.....	17
4.6 PRILAGODITVE NA PODROČJU REPRODUKCIJE ŽIVALI .....	19
4.6.1 Reprodukcijske prilagoditve pri hijenah .....	19
4.6.2 Histokompatibilnost in razmnoževanje globokomorskih trnkaric.....	21
<b>5 RAZPRAVA .....</b>	<b>23</b>
<b>6 SKLEPI.....</b>	<b>26</b>
<b>7 POVZETEK.....</b>	<b>27</b>
<b>8 ZAHVALA.....</b>	<b>28</b>
<b>9 LITERATURA .....</b>	<b>29</b>

## KAZALO TABEL

Tabela 1: Iskanje po ključnih besedah.....	4
--	---

## KAZALO SLIK

Slika 1: Degeneracija oči pri človeški ribici.....	5
Slika 2: Jamska riba <i>Sinocyclocheli</i> z rogom in hrbtno grbo.....	6
Slika 3: Primeri kamuflaže sip.....	10
Slika 4: Podkožna maščoba jelena.....	11
Slika 5: Otrdel žulj na kamelji nogi.....	14
Slika 6: Prečni prerez levega in desnega prekata srca žirafe.....	17
Slika 7: Anatomija spolnih organov hijen.....	20
Slika 8: Samica globokomorske trnkarice s parazitskim samcem.....	21

## SEZNAM OKRAJŠAV IN SIMBOLOV

ATP – adenzin trifosfat

INPs – ice nucleating proteins = beljakovine za nukleacijo ledu

MHC 1 – poglobilni histokompatibilnostni kompleks 1

MHC 2 – poglobilni histokompatibilnostni kompleks 2

## 1 UVOD

### 1.1 OPREDELITEV PROBLEMA

Raziskovalna naloga proučuje fiziološke in anatomske prilagoditve živali na različne ekstremne pogoje, kot so jamsko, vodno, polarno in puščavsko okolje, ekstremna telesna konstitucija ter posebnosti v reprodukciji določenih živalskih vrst. Naloga se osredotoča na razumevanje anatomske, fiziološke in vedenjske strategije, ki omogočajo živalim preživetje in uspešno prilagajanje njihovim naravnim habitatom.

### 1.2 CILJ RAZISKOVANJA

Cilj raziskovanja je predstaviti in analizirati različne živalske vrste, ki so razvile edinstvene fiziološke in anatomske prilagoditve, ki jim omogočajo preživetje v ekstremnih pogojih. Namen raziskovalne naloge je identificirati in razumeti te prilagoditve, da bi bolje razumeli evolucijske procese in mehanizme, ki omogočajo uspešno življenje v neugodnih okoljih.

### 1.3 DELOVNA HIPOTEZA

**Hipoteza 1:** Preživetje živali v ekstremnih pogojih omogočajo anatomske in fiziološke značilnosti, ki so vrstno specifične in specifične za okolje, v katerem živijo.

## 2 PREGLED LITERATURE

### 2.1 PRILAGODITVE NA JAMSKO OKOLJE

Prilagajanje jamam in drugim podzemnim habitatom je privedlo do razvoja edinstvenih morfoloških značilnosti pri jamskih ribah in jamskih salamandrih. Ti troglobiotiski vretenčarji so izredno dobro prilagojeni podzemnim habitatom in s tem življenju v popolni temi in omejenim virom, poleg tega pa uspešno obvladujejo izzive podvodnega življenja. Morfološke prilagoditve na jamsko okolje vključujejo degeneracijo oči, zmanjšanje pigmentacije in izboljšanje nevizualnih senzoričnih sposobnosti. To kaže, da je prilagoditev na podzemlje splošen proces, ki izhaja iz podobnih selektivnih omejitev med vrstami. Večina našega znanja in informacij, s katerimi razpolagamo, zaenkrat temelji na raziskavah peščice vrst, kot sta jamska riba *Astyanax mexicanus* in človeška ribica *Proteus anguinus*, ki jo uvrščamo med jamske salamandre (1, 2, 3, 4).

### 2.2 PRILAGODITVE VODNIH ŽIVALI

Morski sesalci se soočajo z dvema temeljnima izzivoma – z učinki pritiska v globini in s potrebo po aktivnem iskanju hrane med zadrževanjem diha. Prilagoditve teh živali lahko razdelimo v dve kategoriji: prilagoditve na pritisk in prilagoditve za potapljanje na dah. Prilagoditve na pritisk vključujejo soočanje z mehanskimi učinki pritiska in povečano topnostjo plinov v globini. Prilagoditve za potapljanje na dah pa obsegajo spremembe v metabolizmu, pretoku krvi in povečano zmogljivost shranjevanja kisika (5).

Glavonožci (hobotnice, sipe in lignji) lahko hitro in z veliko hitrostjo spreminjajo svoj videz s pomočjo kožnih kromatofor, ki so pod neposrednim živčno-mišičnim nadzorom. Večina glavonožcev je popolnoma barvno slepih in za identifikacijo značilnosti okolja uporabljajo lestvico sivine in polarizacijski vid. Poleg spreminjanja barvnih vzorcev lahko spreminjajo tudi strukturo kože prek mišičnih papil (12).

### 2.3 PRILAGODITVE ŽIVALI NA POLARNO OKOLJE

Živali se prilagajajo polarnim okolijskim razmeram z vedenjskimi, fizičnimi in fiziološkimi spremembami. Med te prilagoditve spadajo zmanjšanje telesne površine z zvijanjem v kroglo, stiskanje z vrstniki, iskanje ali gradnja zatočišč ter izolacija s pomočjo krzna, perja in telesne maščobe. Poleg tega prilagoditve vključujejo tudi spremembe v krvnem obtoku, katerih cilj je ohranjati temperaturo jedra, medtem ko se periferni deli telesa in okončine ohladijo. Novorojene altricialne živali, ki so še zelo nebogljene, imajo določeno toleranco za hipotermijo, vendar so glede toplote odvisne od skrbi staršev. Po drugi strani pa so predkocialni novorojeni sesalci, ki se skotijo bolj razviti, dobro izolirani in se na mraz odzivajo s termogenezo v rjavem maščobnem tkivu. Predkocialne ptice proizvajajo toploto z drhtenjem. Večina polarnih živali se na obdobja zmanjšane količine hrane pripravlja z nalaganjem telesne maščobe (14, 15).

Lesna žaba prezimuje v relativno izpostavljenih krajih na gozdnih tleh, kjer se temperature spustijo pod ledišče. Kljub temu preživi zmrzovanje dveh tretjin vode v telesu. Žabe iz hladnejših okolij imajo izboljšane mehanizme krioprotekcije. Dva osmolita, ki sta najpomembnejša pri preživetju v teh ekstremnih pogojih, sta sečnina, ki se kopiči jeseni in zgodaj pozimi, ter glukoza, ki se hitro in izdatno mobilizira iz jetrnih glikogenskih rezerv v

neposrednem odzivu na zmrzovanje. Spojini omejujeta nastajanje ledu znotraj organov, s čimer preprečujeta fizično poškodbo celic in tkiv. Lesne žabe lahko v zamrznjenem stanju preživijo do osem mesecev (20).

## 2.4 PRILAGODITVE NA PUŠČAVSKO OKOLJE

Kamele so izjemno dobro prilagojene življenju v vročem in sušnem okolju s številnimi anatomskimi prednostmi, kot so svetla sijoča dlaka, dolge trepalnice in tretja veča, nosnici v obliki reže, grba, blazinice za zaščito kože ter višina, ki omogoča kroženje zraka okoli telesa in s tem hlajenje. Pri visokih okolijskih temperaturah se kamele prilagodijo pomanjkanju vode tako, da zmanjšajo izgube vode s fekalijami, urinom in izhlapevanjem. Med dehidracijo ledvice kompenzirajo izgubo vode z zmanjšanjem hitrosti glomerulne filtracije in s povečanjem tubulne reabsorpcije vode. Tudi njihova sposobnost uravnavanja telesne temperature od 34 do 41 °C prihrani veliko količino vode, ko jo najbolj potrebujejo (23, 24).

## 2.5 PRILAGODITVE NA EKSTREMNO TELESNO KONSTITUCIJO

Pri večini kopenskih vretenčarjev so dolge kosti okončin ključne za gibanje. Zagotavljajo podporo za težo živali in nasadišča za mišice, ki so prav tako odgovorne za podporo in gibanje telesa. S povečanjem mase živali se zelo očitno okrepijo kosti in postanejo robustnejše. Prav tako se povečajo območja nasadišč mišic, da se lahko prilagodijo močnejšim mišicam (24).

Gravitacija močno vpliva na številne fiziološke funkcije, zlasti na kardiovaskularni sistem. Visoke živali, kot so žirafe, se soočajo s posebnimi izzivi pri oskrbi možganov s krvjo, medtem ko lahko tkiva in organi pod srcem trpijo zaradi obsežne filtracije tekočine in edema zaradi previsokega pritiska. Noge žiraf so pred visokim tlakom zaščitene z debelostenskimi arterijami, številnimi venskimi zaklopkami in sfinktru podobnimi strukturami v arterijah. Stena levega prekata njihovega srca je bistveno debelejša kot pri drugih sesalcih, kardiomiociti pa vsebujejo kar štiri jedra. Za zaščito možganov pred nenadnim povečanjem tlaka je ključno žilno mrežje iz kapilar, sinusov ali venul, vstavljenih v tok arterij in ven, ki se ponovno združijo v enotno žilo, kar imenujemo čudežno mrežje ali *rete mirabile* (27, 29). Lise žiraf vsebujejo žilna ozemlja, imenovana angiosomi, ki lahko prilagajajo tok krvi znotraj lise. Angiosomi so med seboj povezani z arterijami, ki lahko preprečijo ali dovolijo izmenjavo segrete krvi med lisami in tako predstavljajo nadzorovan termoregulacijski mehanizem (33).

## 2.6 PRILAGODITVE NA POSEBNOSTI V REPRODUKCIJI

Pegaste hijene so primer anatomske in vedenjske maskulinizacije samic. Samice razvijejo psevdoskrotum in psevdopenis, skozi katerega urinirajo, se parijo in kotijo mladiče. Zaradi dolgega in zapletenega reproduktivnega trakta samic je parjenje in kotenje oteženo. Samice hijen so večje in agresivnejše od samcev, kar prav tako otežuje parjenje (34, 36).

Razmnoževanje globokomorskih trnkaric vključuje trajno pritrditev pritlikavega samca na veliko večjo samico in zlitje njunih tkiv, kar vodi do vzpostavitve skupnega cirkulacijskega sistema. Ta nenavadni pojav spolnega parazitizma omogoča večji reproduktivni uspeh v širnih in globokih oceanih v popolni temi, kjer se samice in samci sicer le redko srečajo. Združitev samca in samice ne povzroči močnega imunskega zavrnitvenega odziva, saj je prišlo do genetskih sprememb, ki so povzročile izgubo funkcionalnih genov, ki kodirajo kritične komponente adaptivnega imunskega sistema (38).

### 3 MATERIALI IN METODE

V sklopu strokovno-raziskovalnega dela je bila uporabljena deskriptivna metoda raziskovanja. Opravljena je bila analiza domače in tuje literature z osredotočenjem na relevantne podatkovne in informacijske baze, kjer so objavljeni izvirni znanstveni, pregledni in strokovni članki, kot so Pubmed, ScienceDirect, CAB abstracts in Google Scholar oz. Google Učenjak. Pregledani so bili tudi članki pri relevantnih založbah, kot so Elsevier, Frontiers, Springer, Wiley, Taylor and Francis, MPDI in podobne, ter analizirali članki z odprtim in omejenim dostopom do celotnega besedila.

Uporabljene ključne besede so prikazane v Tabeli 1. Najdenih je bilo 41 člankov in štiri knjige.

**Tabela 1:** Vse ključne besede, uporabljene za iskanje ustreznih člankov, vključenih v pregled literature te raziskovalne naloge.

Anatomical adaptations	Giraffe cardiovascular system
Anglerfish reproduction	Histocompatibility of anglerfish
Body insulation	Hot spots
Camel adaptations	Hyena external genitalia
Camel anatomy	Hyena masculinization
Cave fish	Hyena reproduction
Cave life	Physiological adaptations
Cave salamanders	Physiological and anatomical adaptations
Cuttlefish camouflage	Polar life
Desert adaptations	Proteus anguinus
Diving physiology	Reindeer nasal heat exchange
Extreme adaptations	Rete mirabile
Extreme conditions	Selective brain cooling
Freeze tolerance	Wood frog
Giraffe adaptations	

## 4 REZULTATI

### 4.1 PRILAGODITVE NA JAMSKO OKOLJE

#### 4.1.1 Troglomorfija jamskih rib in močeradov

##### 4.1.1.1 Regresivna evolucija oči in pigmentacije

Najopaznejši morfološki regresivni lastnosti jamsko prilagojenih živali sta izguba pigmentacije in izguba oči (1).

Pri več vrstah jamskih rib, tudi pri človeški ribici (*Proteus anguinus*), je začetni razvoj oči normalen. Nato se rast upočasni, pride do involucije roženice, leča pa je podvržena hudim litičnim procesom. Posledično so oči močno zmanjšane, vdrtje v orbito in zakopane pod kožo (Slika 1). Fotoreceptorske celice v mrežnici kažejo znake degeneracije. Fotoreceptorji so prav tako degenerirani tudi v epifizi, vendar nekateri opsini ostajajo izraženi in verjetno ohranjajo svojo aktivnost. Oči gruzijskih slepih močeradov (*Eurycea wallacei*) so bolj degenerirane kot pri drugih močeradih. Majhne oči so vstavljene v maso maščobnega tkiva, očesnih mišic pa ni. Pri približno polovici primerov je prisotna rudimentarna leča. Relativno degenerirana mrežnica nima paličnic in čepnic, zunanjšega mrežastega sklada, jedrni sklad pa je enoten (ni razdeljen na zunanji in notranji jedrni sklad) (1, 2).



**Slika 1:** Degeneracija oči pri človeški ribici (Vir: Gorički Š, Niemiller ML, Fenolio DB. Salamanders, 2012).

Ribe kostnice imajo pogosto tri vrste pigmentiranih celic v koži: melanofore, ksantofore in iridofore. Pri različnih populacijah jamskih živali so melanofore odsotne ali bistveno zmanjšane. Do depigmentacije pride zaradi izgube funkcije v genu *OCA2*, kar povzroči nenormalno sintezo melanina. Populacije jamskih rib, vključno z nekaterimi, ki kažejo albinizem, imajo prav tako mutacijo v genu za receptor melanokortina-1, kar povzroči zmanjšanje števila melanofor in pigmentacije melanina (1).

O genetski osnovi depigmentacije pri jamskih salamandrih ni veliko informacij. Najbolj depigmentirane vrste še vedno ohranijo razpršene melanofore, ki so močno zmanjšane po številu in velikosti. Možno je, da so isti mehanizmi, ki uravnavajo zmanjšanje melanina pri jamskih ribah, odgovorni za depigmentacijo pri močeradih (1). Z izpostavljenostjo umetni svetlobi se koža sčasoma obarva, kar pomeni, da žival ni izgubila sposobnosti tvorbe kožnega barvila (3).

Poleg morfoloških lastnosti, kot sta depigmentacija kože in degeneriranost oči, človeške ribice kažejo še naslednje fiziološke prilagoditve: visoko toleranco za anoksijo, počasen metabolizem in odpornost proti stradanju do kar osem let. Jamski vretenčarji so sposobni dolgotrajnega stradanja zaradi zelo nizke hitrosti presnove in učinkovitosti pri shranjevanju maščobe, predvsem v jetrih in repu. Prav tako so sposobni popolnoma regenerirati poškodovane ude in organe (2, 4).

#### 4.1.1.2 Kraniofacialne in druge skeletne modifikacije

Klasične morfološke študije pripisujejo kraniofacialne spremembe sekundarnim posledicam izgube očesa. Pri najbolj raziskani jamski ribi *Astyanax mexicanus* so med najpomembnejšimi spremembami različne modifikacije morfologije cirkumorbitalne kosti, ki obsegajo fragmentacijo in fuzijo kosti. Druga opazna značilnost lobanje je oblika, podobna račjemu kljunu, kjer je rostralni konec glave dorzo-ventralno sploščen in razširjen. Ta oblika glave ni prisotna samo pri številnih jamskih ribah, ampak tudi pri jamskih salamandrih, kot so na primer *Eurycea rathbuni*, *Eurycea wallacei* in *Proteus anguinus* (1).

Najizrazitejša značilnost kitajske jamske ribe *Sinocyclocheilus angularis* (Slika 2) je rogu podoben izrastek na dorzalno-posteriornem delu lobanje, ki ga včasih spremlja hrbtne grba. Funkcija roga ni znana, vendar domnevajo, da lahko predstavlja kompleks čutnih organov, ki delno kompenzirajo senzorično funkcijo brkov in pobočnice. Možno je tudi, da rog služi kot zaščitni organ za preprečevanje poškodb možganov, ki jih povzročajo jamske stene (1).



**Slika 2:** Jamska riba *Sinocyclocheilus* z rogom in hrbtne grbo (Vir: Xu C. *Sinocyclocheilus longicornus* (Cypriniformes, Cyprinidae), a new species of microphthalmic hypogean fish from Guizhou, Southwest China, 2023).

#### 4.1.1.3 Mehanosenzacija

Koža rib in dvoživk ima specializirana čutila za zaznavanje toka vode. Čutna telesca oziroma nevromasti so umeščeni med druge celice kože ali pa so pozicionirani v kanalih. Nevromasti zaznavajo določeno območje frekvence vibracij in omogočajo, da živali s svojim centralnim živčnim sistemom ustvarijo hidrodinamično sliko okolice. S pomočjo pobočnice (*linea lateralis*) lahko zaznavajo prisotnost predmetov glede na gibanje vode, ki ga ti predmeti ustvarjajo brez neposrednega stika (1).

Jamske ribe so razvile specializirane pobočnice za zaznavanje pretoka vode. Nevromasti so razporejeni v papilah, ki so večje in imajo daljše kupole kot pri njihovih površinskih sorodnikih, kar omogoča zaznavanje plena z večje razdalje (1).

Salamandri imajo površinske nevromaste in nevromaste v kanalčkih, pri čemer je površinskih nevromastov več. Nevromasti salamandrov so bili najbolj obsežno raziskani pri aksolotlu. Pri tej vrsti so površinski nevromasti razporejeni v linijah po glavi in trupu (1).

#### 4.1.1.4 Elektrorepcija

Elektrorepcija je senzorična modalnost, ki jo izkorišča le nekaj preiskovanih jamskih rib. Ribe, ki so bližje površju, lahko s pomočjo elektrorepcije zaznavajo šibka električna polja, ki jih ustvarjajo plen, potencialni plenilci in živali, pripadajoče isti vrsti. Obstajajo dokazi, da so nekateri jamski močeradi elektrosenzibilni. Človeška ribica se na električna polja odziva vedenjsko in elektrofiziološko (1).

#### 4.1.1.5 Kemosenzorično zaznavanje

Kemični signali so kompleksne značilnosti vodnega in kopenskega okolja, ki tvorijo kemosenzorično pokrajino, v kateri živali navigirajo med seboj, poiščejo hrano in se izogibajo morebitnim nevarnostim (1). Kljub temu, da samci in samice uporabljajo kemične signale, da najdejo drug drugega, morajo za prepoznavanje spola in reproduktivnega stanja priti v neposreden stik (2). Odkrivanje kemičnih virov z velike razdalje v vodi je zahtevna naloga za živčni sistem živali, saj so kemični signali močno prizadeti zaradi turbulence, kar jih naredi nepredvidljive in zelo zapletene. Kemosenzorično zaznavanje lahko dosežemo na dva načina – s pomočjo okušalnih brbončic in vohalnega epitelija. Število okušalnih brbončic pri ribi *Astyanax*, živeči v jami, je 5- do 7-krat večje od števila brbončic pri ribi *Astyanax*, živeči na površju, čeprav se morfološko ne razlikujejo. Pri površinsko živeči ribi *Astyanax* se brbončice nahajajo predvsem v epiteliju ustnic, medtem ko jih pri jamski ribi *Astyanax* najdemo tudi v zgornji in spodnji čeljusti ter na ventralni strani glave. Jamske ribe imajo boljši voh in večje nosnice kot druge ribe (1).

Kemosenzorično zaznavanje pri salamandrih omogočajo receptorji, ki so izraženi na senzoričnih nevronih v epiteliju nosne votline. Obstajata dva ločena vohalna sistema, ki sta specializirana za zaznavanje okolijskih vonjav ali reproduktivnih signalov. Glavni vohalni epitelij se nahaja v nosni votlini, medtem ko se pomožni vohalni sistem nahaja v vomeronazalnem organu (1).

## 4.2 PRILAGODITVE VODNIH ŽIVALI

### 4.2.1 Potapljaška fiziologija morskih sesalcev

#### 4.2.1.1 Prilagoditve na pritisk

Vsi morski sesalci se spopadajo z neposrednimi učinki tlaka, ki je povezan s spremembo volumna (kolapsom) z zrakom napolnjenih prostorov, ko se živali potaplja. Spremembe v količini zraka so najbolj dramatične prvih deset metrov potopa. Nasprotno pa je neposredni učinek pritiska na celične procese (živčno tkivo, organi, membrane itd.) problematičen le pri večjih globinah (500–1000 m) (5).

Morski sesalci težave, povezane s pljučnim kolapsom in stiskanjem srednjega ušesa, rešujejo s posebnimi prilagoditvami v prsni votlini in srednjem ušesu. Večina morskih sesalcev ima posebne pljučne strukture, ki omogočajo, da se alveole najprej sesedejo, nato pa temu procesu sledijo še dihalne poti. Te strukture lahko pomagajo tudi pri ponovnem napihovanju pljuč. Študije kažejo, da imajo morski sesalci specializiran surfaktant, ki vsebuje večjo koncentracijo fosfolipidov in bolj tekoče vrste fosfatidilholina v primerjavi s kopenskimi živalmi, kar olajša ponovno napihovanje pljuč. V srednjem ušesu se nahajajo kavernozi sinusi, ki se domnevno napolnijo s krvjo, ko se žival potaplja, in tako napolnijo zračni prostor, da ne pride do pretiranega stiskanja organa (5, 6).

Obročasti tjulenj je vrsta pravega tjulnja, ki ima največje število bronhialnih obročkov, kakor tudi največjo variabilnost v njihovem številu (72–99) (7). Sapnik tjulnja je zmerno dorzoventralno sploščen. Sploščenje sapnika med potopom je prilagoditev za zmanjšanje možnosti dušične nekroze pri doseganju velikih globin. Bronhialno drevo obročastega tjulnja je najbolj edinstvena lastnost, saj je večina vlaken trahealne mišice usmerjena vzdolžno v nasprotju s prečno orientacijo pri psu in drugih domačih vrstah. Ta vzdolžna mišična vlakna povlečejo trahealne obroče bližje skupaj z namenom zmanjšanja travme medhrustančnega tkiva zaradi velikega pritiska med potapljanjem. Segmentalni bronhiji imajo močno elastično podporo znotraj *lamine proprie*, sestavljeno iz elastičnih vlaken, ki tvorijo goste vzdolžne snope. Ta elastična podpora je najverjetneje povezana s povečano potrebo po raztezljivosti bronhijev kot posledico kolapsa pljuč in dotoka zraka iz dihalnega dela pljuč med globokimi potopi. Proksimalno bronhialno drevo morskih sesalcev ima močno oporo. Obročasti tjulenj ima debelo plevro in debelo subplevralno intersticijsko tkivo, ki pošilja septe globoko v pljučni parenhim (8).

Najbolj očitni slušni prilagoditvi na globoko potapljanje pri tjulnjih sta popolna odsotnost uhlja in ozka, komaj vidna odprtina zunanega sluhovoda. Sluhovod je dolg, v obliki črke S, kolapsiran in ima zelo majhen lumen. Epatimpanično zakotje vsebuje koščice, potopljene v kavernozi sinuse srednjega ušesa. Zamašitev kavernozi sinusov naredi koščice popolnoma plovne med globokim potapljanjem. Usklajevanje impedance in okrepitve zvočnega signala v srednjem ušesu med potapljanjem poteka skozi kavernozi sinuse in oscilira koščice, kar omogoča visokofrekvenčno ultrazvočno slušno območje. Tjulnji imajo sorazmerno večji kohlearni živec, ki nosi bistveno večje število aksonov kot pri kopenskih sesalcih, kar jim daje slušno sposobnost, podobno morskim sesalcem, kot so kiti in delfini (9).

Pri visokih parcialnih tlakih postaneta dušik in kisik strupena. Povišane koncentracije dušika povzročajo narkotične učinke, medtem ko kisik lahko privede do nezavesti in smrti. Druga težava, povezana s povečanim pritiskom, je, da je absorpcija večjih količin plinov v tkivu pri višjih pritiskih višja. Ko se živali vračajo na površje, je topnost plina v tkivu manjša, zato plini prehajajo iz tkiv v kri. Morski sesalci imajo v primerjavi s človekom, ki se potaplja, prednost, saj se potapljajo na dah in imajo med potopom v pljučih le omejeno količino zraka. Nekateri globoko potapljavajoči se morski sesalci se težavam z dušikom izognejo tako, da se jim pljuča v začetku potopa sesedejo. Ko pljuča kolabirajo, se zrak potisne v večje bronhiole in sapnik, kjer prehajanje plinov ni mogoče. Raven dušika in kisika je tako med potopom relativno nizka, kar preprečuje toksičnost (5, 6).

#### 4.2.1.2 Prilagoditve potapljanja na dah

Potapljavajoče se živali shranjujejo kisik v tkivih, predvsem v pljučih, mišicah in krvi. Mišice in kri potapljavajočih se vretenčarjev imajo večje koncentracije mioglobina in hemoglobina (5). Mioglobin je pigment, ki veže kisik ter olajša transport in shranjevanje kisika v mišicah. Koncentracija mioglobina v lokomotornih mišicah potapljavajočih se vretenčarjev je 10- do 30-krat večja kot pri kopenskih sorodnikih, kar jim omogoča večjo zalogo kisika in s tem daljši čas potopa (10). Hemoglobin je pigment v eritrocitih, ki prenaša kisik do celic in se poveča z večjo količino krvi in večjim deležem eritrocitov v krvi. Za morske sesalce je med potopom značilen višji hematokrit, saj se vranica skrči in v krvni obtok pošlje dodatne eritrocite (5).

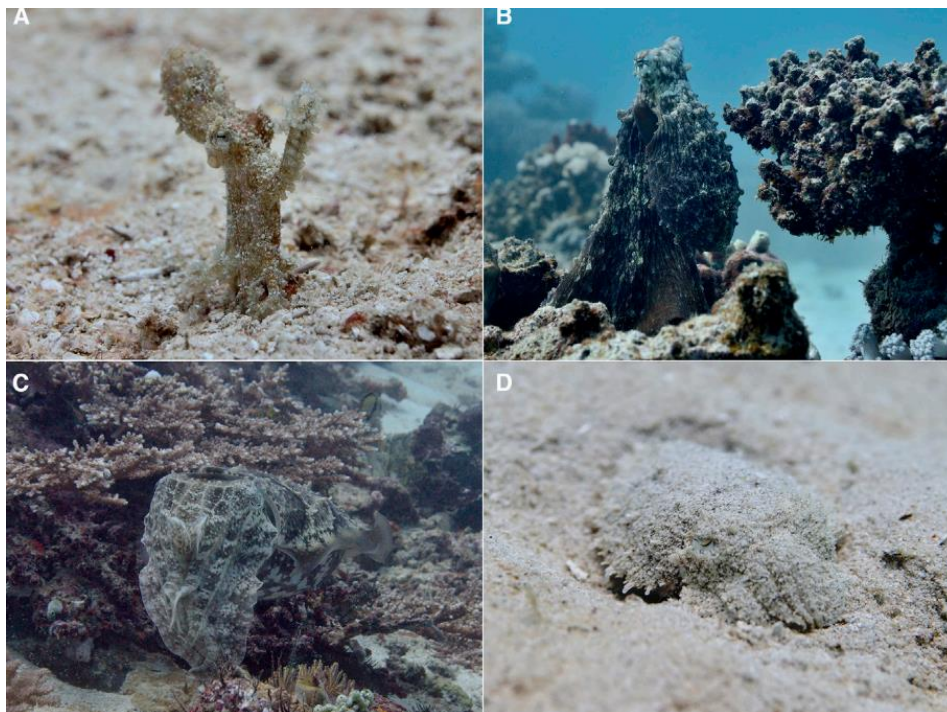
Med potopom se pojavi bradikardija, pri kateri se srčni utrip zmanjša, kar zmanjša minutni volumen srca in celoten pretok krvi po telesu. Za ohranjanje konstantnega krvnega tlaka se poveča periferni upor in kri se usmeri predvsem v srce, pljuča in možgane, periferna tkiva pa doseže zelo malo krvi. Za ohranjanje krvnega tlaka je pomembna aorta, ki je zelo elastična in z vsakim srčnim utripom shrani nekaj energije in jo sprosti v vmesnem obdobju med diastolo in sistolo, s čimer ohranja krvni tlak konstanten (5).

Morski sesalci imajo zmanjšano presnovo, ki je povezana s povečano odvisnostjo od anaerobnega metabolizma. Prednost te vrste metabolizma je v tem, da lahko ATP (adenozin trifosfat) nastane v odsotnosti kisika, vendar se proizvede več mlečne kisline in le 1/19 energije v primerjavi z aerobnim metabolizmom. Telo lahko prenese le omejeno količino mlečne kisline, preden pride do poškodbe tkiva. Nekateri živali imajo večjo pufersko zmogljivost, ki zagotavlja večjo toleranco za mlečno kislino, prav tako imajo tudi višje koncentracije ključnih glikolitičnih encimov, ki povečujejo sposobnost predelave mlečne kisline, na primer laktata dehidrogenaze (5, 11).

### 4.2.3 Kamuflaža glavonožcev

Glavonožci zaznavajo okolje z dobro razvitimi očmi, podobnimi človeškim, in izbirajo kamuflažne vzorce na podlagi svetlobno občutljivih celic v mrežnici. Te celice uporabljajo eno vrsto rabdomeričnega fotoreceptorja, namesto ciliarnega tipa paličnic in čepnic, prisotnih v človeških očeh. Znotraj teh celic je za svetlobo občutljiv opsin pakiran v drobne paličaste mikrovile, razporejene v pravilne nize, kar omogoča občutljivost za polarizacijo svetlobe. Zanimivo je, da je večina glavonožcev popolnoma barvno slepa. Za identifikacijo značilnosti okolja uporabljajo lestvico sivine in polarizacijski vid. Vizualne informacije nato prehajajo od mrežnice do optičnega režnja, ki deluje kot ukazni sistem za izražanje kožnih vzorcev. Signali se nato razvejajo in aktivirajo ali zavirajo mišično nadzorovane kromatofore na koži (12). Kromatofore so citoelastične vrečke pigmenta z radialnimi mišicami, pritrjenimi okoli periferije. Vsako mišico inervirajo motorični nevroni, ki izvirajo iz nižjih motoričnih centrov možganov in potujejo brez kakršne koli sinapse do vsakega kromatofornega organa (13).

Glavonožci lahko hitro spremenijo vzorce na koži v odziv na spremembe okolja, kar jim omogoča, da se zlijejo z ozadjem ali izstopajo kot komunikacijski signal. Pri sipi se lahko skupine kromatofor v koži razširijo in skrčijo v natančni koordinaciji za ustvarjanje valov barve, uporabne za zlivanje z gibajočim ozadjem ali za izstopanje (Slika 3). Poleg tega lahko nadzorujejo mišične izrastke kože, znane kot papile, da se bolje ujemajo s teksturo okolice (12).



**Slika 3:** Primeri kamuflaže sip (Vir: How MJ, Santon M. Cuttlefish camouflage: Blending in by matching background features, 2022).

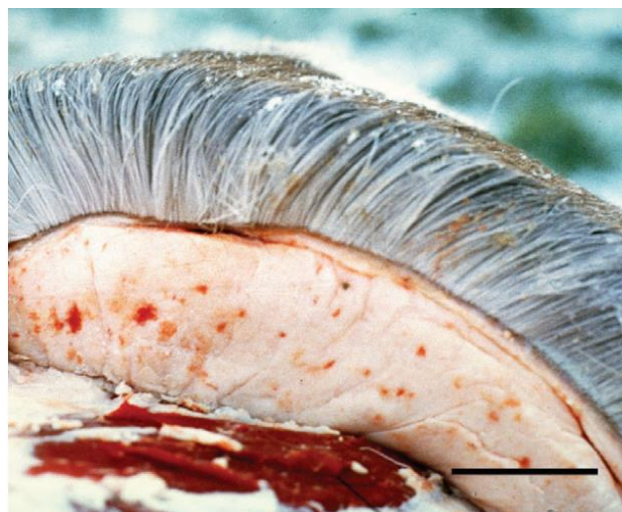
## 4.3 PRILAGODITVE NA POLARNO OKOLJE

### 4.3.1 Prilagoditve na polarno življenje pri sesalcih in pticah

#### 4.3.1.1 Regulacija telesne temperature

Regulacija telesne temperature poteka preko nadzora toplotnih izgub v okolje. Obstajajo trije glavni načini izgube toplote: kondukcija/konvekcija, sevanje in izhlapevanje. Mnoge vrste minimizirajo razmerje med telesno površino in prostornino tako, da se zvijejo v bolj ali manj sferično obliko. Tako zmanjšajo površino, preko katere se izgublja toplota, medtem ko masa, ki proizvaja toploto, ostane enaka. Živali, ki živijo v kolonijah, se stiskajo, da zmanjšajo izgubo toplote. Tudi v tem primeru je masa skupine enaka, skupna površina pa veliko manjša. Živali lahko zmanjšajo izgubo telesne toplote tudi z grajenjem zatočišč v zemlji ali snegu, lahko pa se preprosto zvijejo in pustijo, da jih zasneži (14).

Polarni sesalci in ptice se fizično ščitijo pred mrazom s perjem, krznom in telesno maščobo (Slika 4). Izolacijske lastnosti so odvisne od toplotne prevodnosti posameznih dlak in perja ter njihove sposobnosti, da ob koži ujamejo plast zraka. Stopnja izolacije narašča z debelino in velikostjo dlake, kar se dodatno poveča s piloerkcijo (14). Manjši arktični sesalci (podlasice, lemingi) imajo veliko manj izolacije kot večji sesalci, vendar pa od velikosti lisice do velikosti losa ni korelacije med izolacijo in velikostjo telesa, vsi imajo približno enako izolacijo glede na površino (15). Izolacijske sposobnosti se zmanjšajo zaradi dežja, žleda in zlasti vetra, ki povzročata turbulenco v sicer statični plasti zraka med kožo in perjem ali krznom. Pri kitih izolacijo zagotavlja podkožna maščoba, ki deluje tudi kot zaloga energije v času pomanjkanja hrane. Ta vrsta izolacije je sicer manj učinkovita, vendar ohrani svoje lastnosti tudi v vodi (14).



**Slika 4:** Podkožna maščoba jelena (Vir: Blix AS. Adaptations to polar life in mammals and birds, 2016).

Izgubo toplote zaradi prevodnosti je mogoče zmanjšati tudi s hlajenjem perifernih tkiv, medtem ko se temperatura telesnega jedra ohranja. To je doseženo s posebnimi žilnimi ureditvami, ki omogočajo protitočno izmenjavo toplote. Splošno strukturo predstavljajo arterije, ki so v tesnem stiku z venami. Toplo arterijsko kri ohlaja venska kri, ki je bila ohlajena v nogah ali plavutih (14).

Pri pticah so kljun, oči, noge in spodnja stran kril goli ali slabo operjeni. Te površine skupaj z zgornjim delom dihalnih poti predstavljajo potencialna območja toplotnih izgub, označena kot toplotna okna (16). Ptice so razvile več struktur in mehanizmov, ki jim omogočajo, da se spopadejo z nasprotujočimi si zahtevami po zmanjšanju izgub toplote v okolje in izogibajo nastanku ozeblin. Tako kot sesalci imajo tudi ptice žilne ureditve za izmenjavo toplote, kjer se topla arterijska kri iz telesnega jedra ohladi s protitočno izmenjavo toplote s hladno vensko krvjo, ki se vrača iz periferije. Poleg tega so pri pticah pomembne tudi arteriovenske anastomoze, ki omogočajo visoke stopnje perifernega krvnega pretoka, ter vazodilatacija, ki prav tako omogoča večji pretok krvi (16, 17).

Zaščita pred mrazom poteka tudi z omejevanjem izhlapevanja toplote in izgube vode preko dihalnih poti. Pri severnih jelenih so nosne školjke prekrite z bogato ožiljeno in prekrvavljeno sluznico, ki povečuje površino za izmenjavo toplote in razdeli zračni tok na tanke plasti. Hladni vdihani zrak prehaja čez toplejšo sluznico in se posledično segreje na telesno temperaturo ter zasiči z vodno paro, preden doseže pljuča. Kri v arterijskem in venskem pletežu teče protitočno, zato se nosna sluznica ohladi, topel zrak pa ostane v pljučih. Ko žival izdihne, topel in vlažen zrak prehaja čez hladno sluznico, se ohladi in vodna para kondenzira. Posledično žival izdihuje suh hladen zrak, toplota in voda pa se tako ne izgubljata (14, 18).

Pri polarnih živalih telesna dejavnost predstavlja potencialno tveganje pregrevanja. Severni jelen in skorajda vse druge kopenske živali se lahko hladijo s sopihanjem in periferno vazodilatacijo, vendar so še vedno nagnjeni k pregrevanju. V takih primerih se živali zatečejo k selektivnemu hlajenju možganov. Hladna kri iz nosne sluznice po angularni očesni veni (v. *Angularis oculi*) potuje v kavernozi venski sinus na dnu možganov, kjer se temperatura hladnejše venske krvi izmenja s toplo krvjo v karotidni arteriji. Rezultat tega je, da se možgani selektivno hladijo, medtem ko se toplota shranjuje v preostalih delih telesa. Polarni medved nima mehanizmov za hlajenje možganov. Na srečo lahko medvedi, tjulnji in pingvini pregrevanje v večini primerov preprečijo s skokom v ledeno vodo. Kiti imajo še večjo prednost, saj lahko vsako dodatno toplotno obremenitev, ki jo povzroči plavanje, učinkovito izgubijo v hladnih oceanih s pomočjo kutane vazodilatacije (14, 19).

Mladiči imajo veliko večjo izpostavljeno površino glede na telesno maso kot odrasli in manjšo izolacijo, zlasti če so mokri po skotitvi ali izvalitvi. Potomce sesalcev in ptic lahko v grobem razvrstimo na altricialne in predkocialne vrste. Altricialni mladiči se skotijo ali izvalijo nebogljeni v brlogu, jami ali gnezdu. Najpomembnejši dejavniki preživetja so starševska toplota, zaščita gnezda in dobra toleranca na hipotermijo. Predkocialni mladiči se skotijo ali izvalijo z dobro obrambo pred mrazom, ki vključuje perje ali krzno z dobro izolacijsko sposobnostjo in drgetanje mišic (14).

#### 4.3.1.2 Obvladovanje variacij v razpoložljivosti hrane

Nekatere polarne živali, kot so moškatno govedo, arktični zajec in polarna lisica, lahko prihranijo energijo z do 30-odstotnim zmanjšanjem bazalnega metabolizma. Kadar je zaloga hrane omejena, je lahko tudi poraba energije omejena z zmanjšanjem dnevne telesne dejavnosti. Na dnevne stroške energije vplivata prehojena razdalja in talna površina. Severni jeleni denimo pri hoji po mokri tundri porabijo 30 odstotkov več energije v primerjavi s hojo po trdih cestah (14).

Večina polarnih živali se na obdobja zmanjšane količine hrane pripravlja z odlaganjem telesne maščobe poleti in zgodaj jeseni. Maščobna zaloga na vrhuncu predstavlja 30 odstotkov telesne teže živali in služi kot rezerva v obdobjih akutnega stradanja pozimi (14).

Splošno znano je, da medvedi zahajajo v brloge pozno jeseni in prezimujejo čez zimo, da prihranijo energijo, ko hrane primanjkuje. Pri polarnih medvedih pa v brlogih prezimijo le breje samice. Medtem ko so v brlogu, ne jedo, prav tako ne urinirajo ali iztrebljajo in ohranjajo beljakovine z recikliranjem sečnine, medtem ko maščoba izgoreva za energijo. Za razliko od malih polarnih sesalcev, ki se lahko ohladijo na temperature pod ničlo, se telesna temperatura polarnih medvedov zniža le za 6 °C, hitrost presnove pa se zmanjša na samo 25 odstotkov normalne stopnje. To je mogoče zaradi velikih zalog maščobe, učinkovite izolacije in predvsem zaradi velike telesne mase teh živali (14).

#### 4.3.2 Prilagoditve na zmrzovanje pri lesni žabi

V subarktičnih populacijah lesnih žab (*Rana sylvatica*) se med fiziološko pripravo na zimo izrazito, za 30–50 odstotkov, poveča zaloga glikogena v jetrih. Ta proces olajšajo sezonsko visoke ravni glikogen-sintaze v hepatocitih. Z nižanjem okoljske temperature postane hranjenje omejeno in žabe pridobijo ogromno skladiščenega glikogena predvsem s pospeševanjem glukoneogeneze, kar pojasni nenavadno visoko raven glukoze v jetrih in krvni plazmi (20).

Med pripravo na zimo pride tudi do mišične atrofije, saj so skeletne mišice glavni vir beljakovin, zaužitih v predzimskem obdobju. Največja atrofija nastopi pri dvoglavni mečni mišici (*m. gastrocnemius*) in sloki mišici (*m. gracilis*), kjer se izgubi kar do 40 odstotkov mišičnih beljakovin (20).

Lesna žaba kopiči sečnino predvsem v pričakovanju na zmrzovanje, glukozo pa po začetku zamrzovanja. Obe učinkovini skupaj delujeta kot krioprotektanta in preprečujeta zmrzovanje celic ter vežeta molekule vode v celicah, da preprečita dehidracijo. Žabe sintetizirajo posebne beljakovine za nukleacijo ledu, imenovane INPs (iz angl. ice nucleating proteins), ki pomagajo uravnati rast ledenih kristalov v zunajceličnem prostoru. Tako telo lesne žabe omogoča nastanek ledu na zunanji strani celic in organov in hkrati preprečuje nastajanje ledu znotraj celic, s čimer se izogne resnim posledicam, kot je lahko smrt. Potrebe po hitri sintezi in razporejanju glukoze, preden vaskularni kanali zamrznejo, ni mogoče v celoti izpolniti, zato je koncentracija glukoze na periferiji relativno nizka. Nasprotno pa je sečnina enakomerneje porazdeljena po tkivih, vendar na nakopičeno količino vplivajo nihanje okolijske temperature in razpoložljivost vlage, zaradi česar se zamrznjena tkiva močno razlikujejo glede na določeno mešanico zaščitnih snovi, ki jih vsebujejo (20, 21, 22).

Zamrznitev telesa običajno vodi v zastoj srca in krvnega obtoka, hkrati pa se pojavi obsežna reverzibilna dehidracija organov, ki postane izrazitejša pri nižjih temperaturah. Lesne žabe lahko ostanejo zamrznjene do osem mesecev, spomladi pa se ponovno odtajajo. Proces se prične z utripanjem srca, aktivacijo možganov in nazadnje premikanjem ter iskanjem vode za razmnoževanje v gozdu. Zamrzovanje in odtajanje lahko primerjamo z ishemijo in reperfuzijo tkiv, kjer obstaja visoko tveganje za poškodbe zaradi povečane prisotnosti reaktivnih kisikovih spojin med procesom odtajevanja. Ključna pri tem je antioksidativna obramba (20, 21).

## 4.4 PRILAGODITVE NA PUŠČAVSKO OKOLJE

### 4.4.1 Prilagoditve kamel na puščavsko okolje

#### 4.4.1.1 Anatomske prednosti

Izolacija pred visokimi temperaturami v puščavi je odvisna od kakovosti dlake živali (gostote, debeline, texture, barve), kakovosti kože in prisotnosti maščobe v podkožju. Kamele so običajno svetle barve in imajo tanjši in sijoč kožuh, ki učinkovito odbija sončne žarke (23). Poleg tega imajo dolge trepalnice in tretjo veko, ki ščitijo oči pred močnim soncem in peskom. Nosnici v obliki reže lahko zaprejo, kar preprečuje vstop peska v nosno votlino. Njihove nosnice imajo tudi sposobnost zadrževanja vodne pare ob izdihu, ki se nato ponovno absorbira v telo. Njihova usta so prilagojena za hranjenje s trnastimi puščavskimi rastlinami in so sestavljena iz razcepljene, poraščene zgornje ustnice in trde usnjene zobne blazinice. Zelo mobilni jezik, s številnimi papilami, omogoča manipulacijo bodičastih rastlin in njihovo zaužitje. Požiralnik je izjemno prožen in vsebuje veliko vrčastih celic, ki izločajo sekret, s katerim omogočajo gibanje trdih, suhih materialov v ustni votlini. Ušesa so prekrita z gostimi dolgimi dlakami za zaščito pred peskom in imajo tudi visoko akustičnost, kar kamelam omogoča, da slišijo zvoke, ki so zelo oddaljeni. Na kolenih in komolcih imajo usnju podobne debele blazinice oziroma otrdele žulje (Slika 5), ki ščitijo kožo pri ležanju na vročem puščavskem pesku, medtem ko debela blazinica na prsnem področju pomaga dvigniti telo od tal, ko kamela leži (24).



**Slika 5:** Otrdel žulj na kamelji nogi (Vir: Kumar V, Faran NK, Choudhary S. Anatomical adaptation of the dromedary camel (*Camelus dromedaries*) to desert environment, 2018).

Grba kamele je sestavljena iz maščobnega tkiva, ki služi kot rezerva energije in vode v ekstremnih okoliščinah stradanja ali žeje (24). Zaradi svoje velikosti in višine kamele uspešno regulirajo telesno temperaturo. Velika telesna masa se počasneje segreje v primerjavi z manjšimi živalmi. Dolge noge in velike grbe omogočajo veliko površino kože glede na telesno maso, kar dodatno pomaga pri regulaciji toplote. Višina nad tlemi omogoča, da puščavski vetrovi učinkovito hladijo telo v določenih okoliščinah (23).

#### 4.4.1.2 Ohranjanje vode

Med deževnim obdobjem kamele pogosto najdejo travo, bogato z vodo, občasno pa tudi površinsko vodo. Med zimo in hladno sezono, ki traja 6–7 mesecev, si privoščijo dolgo obdobje brez vode, saj krma vsebuje dovolj vlage za vzdrževanje njihovih potreb. V sušnem obdobju se kamele napajajo vsakih 6–10 dni. V ekstremnih razmerah so lahko brez vode več kot en mesec (23).

Kamele imajo sposobnost proizvodnje suhih iztrebkov in izločajo manjše količine urina. Tekočino večinoma pridobivajo iz prebavnega trakta, ledvice pa igrajo ključno vlogo pri ohranjanju vodnega ravnovesja z regulacijo kompozicije in volumna zunajcelične tekočine. Med dehidracijo kamele zmanjšajo izgubo vode z zmanjšanjem hitrosti glomerulne filtracije in povečanjem reabsorpcije vode v tubulih. Dehidrirane kamele izločijo le majhne količine urina, kar predstavlja zgolj neznamen del njihove telesne teže na dan (23).

#### 4.4.1.3 Regulacija telesne temperature

Kamele ne izkoriščajo znojenja kot glavnega mehanizma za regulacijo telesne temperature, razen ko se temperatura njihovega telesa dvigne nad določeno mejo (23). Telesna temperatura lahko niha za približno 6–7 °C, od približno 34 °C do 41 °C (25). Ta razlika v temperaturi ustreza približno 2500 kcal, ki bi z disipacijo preko izhlapevanja zahtevala skoraj pet litrov vode (potu) (23).

Znojenje naj bi bilo eden glavnih mehanizmov za povečanje evaporacije, vendar pa se kamele začnejo potiti šele, ko je zgornja meja shranjevanja toplote presežena. Pri visokih temperaturah okolja se frekvenca dihanja pri kameli rahlo poveča. Znoj izhlapeva neposredno s površine kože, ne s konice dlak kot pri drugih dlakastih živali. Evaporacija, ki poteka direktno na koži, prihrani več energije in učinkovitejše hladi kožo (23, 25).

#### 4.4.1.4 Presnova

Tako kot pri vseh drugih sesalcih, ki so izpostavljeni visokim temperaturam okolja, se tudi pri kamelah metabolizem pospeši z naraščanjem telesne temperature. Kljub temu pa pri dehidriranih kamelah opazimo zaviranje proizvodnje hormona tiroksina, kar vpliva na zmanjšanje izgube vode preko dihalnega sistema in zmanjšuje stopnjo presnove (23).

## 4.5 PRILAGODITVE NA ESKTREMNO TELESNO KONSTITUCIJO

### 4.5.1 Adaptacija oblike dolgih kosti okončin na telesno težo pri bovidih

Na sprednji okončini pri različnih vrstah bovidov opazimo povečana nasadišča mišic iztegovalk, ki so ključne za vzdrževanje pokončne drže telesa, okončin v stoječem položaju in za premikanje telesa naprej. Konveksnost večje grbice nadlahtnice (*tuberculum majus*), kjer leži nasadišče podtrnove mišice (*m. infraspinatus*), je izjemno povečana. Ta mišica sicer ni mišica iztegovalka, vendar ima pomembno vlogo pri stabilizaciji rame, kar je ključno za težke vrste, saj večino svoje teže nosijo na sprednjih okončinah. Kljukica komolčnice (*olecranon*), na katero se nasaja triglava nadlahtna mišica (*m. triceps brachii*), je pri težjih vrstah širša in daljša v primerjavi z dolžino komolčnice, kar pomeni, da je njena učinkovitost v vlogi vzvoda pri težkih živalih povečana. Iztegovalke zapestnega sklepa in prstov imajo prav tako povečano nasadišče na nadlahtnici. Večina iztegovalk, razen podtrnove mišice, ne kaže povečanja nasadišč. Podtrnova mišica ima zelo razširjeno nasadišče na nadlahtnici bolj zaradi svoje stabilizacijske vloge kot precej omejene vloge upogibalke. Nasprotno pa upogibalke distalnega dela okončine kažejo na povečanje robustnosti svojih izvornih področij, zlasti na sredinskem nadčvršu nadlahtnice (*epicondylus medialis*), kar je verjetno posledica njihove vloge, ki je premikanje telesa naprej. Močnejši aduktorji in abduktorji pomagajo stabilizirati okončino zlasti med mediolateralnim gibanjem. To je pomembno za težke bovide, vendar ne tako kot podaljšanje okončin s pomočjo ekstenzorjev, kar se odraža v manjšem povečanju robustnosti nasadišč aduktorjev in abduktorjev (26).

Na zadnjih okončinah je proporcionalno povečan večji obrtec (*trochanter major*) stegenice, ki podpira močno srednjo zadnjično mišico (*m. gluteus medius*), glavno mišico za ohranjanje noge v iztegu, izjemno pomembno pri premikanju celotnega telesa naprej. Manjši obrtec (*trochanter minor*) stegenice pri težkih vrstah ne kaže nobenih posebnosti. vzdolž diafize stegenice se nasaja več mišic (predvsem stranska močna mišica (*m. vastus lateralis*), vmesna močna mišica (*m. vastus intermedius*), sredinska močna mišica (*m. vastus medialis*), aduktorji in mišica grebenka (*m. pectineus*)), kjer opazimo povečano robustnost diafize, medtem ko sprememb v obliki ni. Bolj distalno na okončini je pomembna mišica za pogon telesa, zadnjično-dvoglava mišica (*m. gluteobiceps*), ki se pritrjuje na golenično grbavino (*tuberositas tibiae*), ki je pri težkih vrstah močno povečana, tako kot preostala proksimalna epifiza golenice. Antero-proksimalni del golenice je tudi glavno vstavitevno območje ligamentov pogačice, ki prenašajo silo, ki jo na pogačico ustvari zelo močna iztegovalka kolena, imenovana štiriglava stegenska mišica (*m. quadriceps femoris*). Polkitasta mišica (*m. semitendinosus*) in polvezivna mišica (*m. semimembranosus*) sta prav tako pomembni za premikanje telesa, vendar sta šibkejši. Težko ocenimo, ali vplivata na povečanje robustnosti nasadišč na diafizi in medialnem nadčvršu, ki sta povečana že zato, da omogočata boljše razporeditev sil v notranjosti kosti in na sklepah. Območje nasadišč dvoglave mečne mišice (*m. gastrocnemius*) in površinske upogibalke prstov (*m. flexor digitorum superficialis*) v posteriornem in distalnem delu stegenične diafize ima nekoliko močnejše reliefne oblike, diafiza je v distalnem delu vidno povečana. To lahko pomaga vzdrževati močnejši vlek tistih mišic, ki so bistvene za držanje okončine pokonci, lahko pa je sprememba povezana s splošnim povečanjem stegenično-goleničnega sklepa. Večja robustnost je prisotna tudi v lateralnem nadčvršu stegenice, pod katero se v iztegovalno jamo (*fossa extensoria*) nasajata skupna iztegovalka prstov (*m. extensor digitorum communis*) in sredinska iztegovalka prstov (*m. extensor digitorum medialis*) (26).

#### 4.5.2 Kardiovaskularne prilagoditve na visok krvni tlak pri žirafah

Femoralne in tibialne vene imajo na približno vsake tri centimetre bikuspidalne zaklopke, ki zaščitijo krvne žile med hojo ali tekom, saj venski tlak v nogah žirafe med hojo niha med 250 mm Hg in 240 mm Hg. Arterije okončin imajo debelejšo steno in ožji lumen, kar se postopoma stopnjuje s progresivnim dvigom arterijskega tlaka od srca proti kopitu. Arterije na področju kolena in komolca imajo sfinktrom podobne strukture, ki v kombinaciji z debelimi stenami majhnih arterij v nogah ščitijo spodnje okončine pred visokim arterijskim pritiskom in preprečujejo nastanek edemov (27). Arterijski tlak v okolici srca žirafe je približno dvakrat večji kot pri ljudeh, da se zagotovita normalnejši krvni tlak in perfuzija možganov (28).

Srce žirafe ustvari dvakrat večji pritisk kot srce sesalca podobne velikosti, kljub temu da se masa ventriklov, ki predstavlja približno 0,5 odstotka telesne mase, ne razlikuje od mase pri drugih sesalcih. Anatomija prekata je podobna kot pri drugih sesalcih, le da je stena levega prekata bistveno debelejša, kar pomaga normalizirati napetost stene ob visokemu tlaku, vendar tudi zmanjša prostornino votline in posledično utripni volumen. Debelina stene ventriklov (Slika 6) se povečuje s starostjo žirafe, ko višji vrat postopoma dviguje arterijski krvni tlak. Ventrikularna anatomija žirafjega srca se remodelira podobno kot človeško srce v odzivu na hipertenzijo, vendar brez povezave z miokardialno fibrozo. Pri odraslih žirafah imajo kardiomiociti večje število jeder v primerjavi z drugimi sesalci, vključno s človekom. Število jeder kardiomiocitov pri odraslih žirafah je za 62 odstotkov večje kot pri mladih posameznikih, kar kaže na proliferacijo kardiomiocitov med rastjo žirafe. Ena jedra so aktivna pri sintezi beljakovin, medtem ko se lahko druga mirujoča jedra aktivirajo, ko sta potrebni celična replikacija in regeneracija. Visoko število jeder in možna proliferacija kardiomiocitov žirafi omogočata, da se prilagodi visokemu tlaku v srcu (29).



**Slika 6:** Prečni prerez levega in desnega prekata srca žirafe (povzeto po Østergaard KH, Baandrup UT, Wang T, Bertelsen MF, Andersen JB, Smerup M, Nyengaard JR. Left ventricular morphology of the giraffe heart examined by stereological methods, 2013).

Ko žirafe spustijo glavo, da bi pile, razširijo in pokrčijo tudi sprednje noge. S tem se raven srca zniža, razdalja med srcem in glavo pa se zmanjša. Hidrostatični tlak ožilja vratu in glave je torej manjši kot pri pokončno stoječi žirafi. Ko je glava spuščena, se jugularna vena izrazito razširi. Količina krvi, ki se nabere v venah, znaša kar 1,2 litra, kar predstavlja 4 odstotke celotnega volumna krvi. To začasno zmanjša količino krvi, ki se vrača v srce, zaradi česar to deluje z manjšim pritiskom pri vsakem utripu. Ko se glava vrne nazaj v pokončni položaj, se shranjena kri nenadoma vrne v srce, ki se odzove s krepkim iztisom, s čimer pomaga črpati kri v možgane in vzdrževati njihov krvni pretok (30).

Večina vrst sesalcev iz reda sodoprstih kopitarjev (*Artiodactyla*) ima specializirano žilno strukturo, imenovano čudežno mrežje ali *rete mirabile*. Gre za obsežno razvejanje notranje maksilarne arterije, tj. mrež arterij, vdelenih v venski sinus. Venski sinus sprejema kri iz sprednjega dela velikih možganov in možganskih ovojnic ter hladnejšo kri iz obraznih žil. *Rete mirabile* zagotavlja glavno arterijsko krvno oskrbo možganov in možganskih ovojnic ter funkcionalno nadomešča notranjo karotidno arterijo. *Rete mirabile* je hemodinamično pomembno mrežje, saj omogoča, da žirafji možgani prenesejo naval krvi, ki nastane, ko se glava spusti in dvigne. Ta sistem omogoča, da krvni tlak v možganih ostane konstanten (25). Pri preostalih sodoprstih kopitarjih, kot tudi žirafah, je čudežno mrežje pomembno še zaradi sposobnosti znižanja temperature možganov pod temperaturo karotidne krvi, kar imenujemo selektivno hlajenje možganov. S pomočjo tega procesa se ohranja tudi raven telesne tekočine in žirafam tako zagotovi boljše preživetje v razmerah s povišano temperaturo in sušo (31, 32).

Žilne strukture niso pomembne samo z vidika uravnavanja krvnega tlaka, ampak tudi pri termoregulaciji. Lise na koži žiraf zagotavljajo kamuflažo, hkrati pa imajo edinstveno žilno strukturo, ki uravnava telesno temperaturo. Kožne lise oskrbuje ena sama arterija, ki vstopi blizu središča lise in proti robu pošilja dolge veje. Ta žilna ozemlja, imenovana angiosomi, imajo gosto mrežo krvnih žil, ki lahko prilagajajo tok krvi znotraj lise. Angiosomi so med seboj povezani z zapornimi arterijami, ki lahko preprečijo ali dovolijo izmenjavo segrete krvi med lisami. Temne lise, ki prekrivajo večino telesa, na vroč dan pritegnejo precej toplote. V kombinaciji z drugimi značilnostmi, kot so povečana gostota žlez znojnic in živcev, lahko pigmentirani angiosomi predstavljajo nadzorovan termoregulacijski mehanizem (33).

## 4.6 PRILAGODITVE NA PODROČJU REPRODUKCIJE ŽIVALI

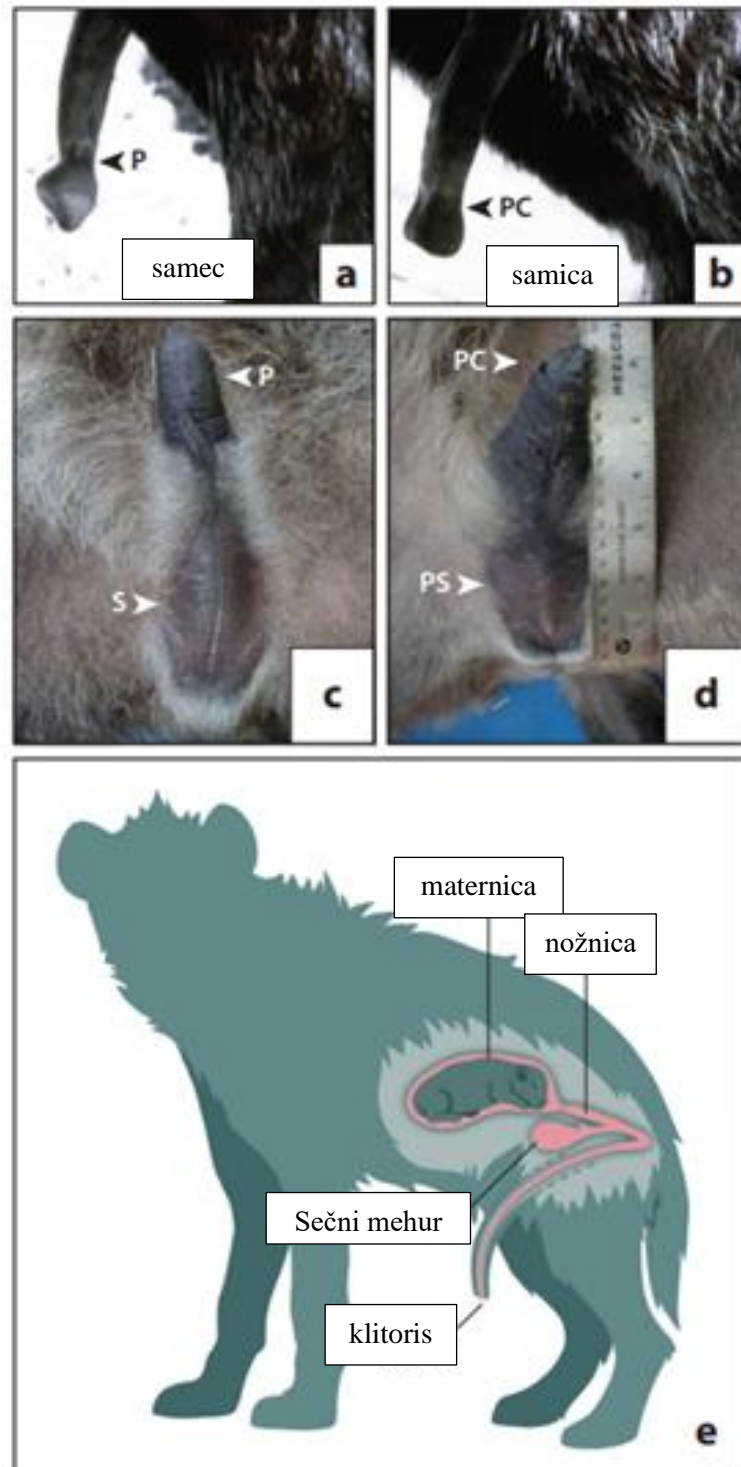
### 4.6.1 Reprodukcijske prilagoditve pri hijenah

Samice pegastih hijen so edine samice sesalcev, ki nimajo zunanje nožnične odprtine in so prav tako najbolj maskulinizirane samice. Parjenje in porod potekata skozi urogenitalni kanal, ki se odpira na konici hipertrofiranega klitorisa (34, 35).

Normalen razvoj zunanjih genitalij pri samicah sesalcev v odsotnosti androgenih dražljajev vključuje oblikovanje klitorisa z ločeno sečno in vaginalno odprtino. Sramne ustnice, ki obdajajo vaginalno odprtino, nastanejo, ko ostanejo urogenitalne gube nespojene. Samice pegastih hijen pa se od tega splošnega vzorca razlikujejo, saj razvijejo penilni klitoris, ki spominja na moški penis in ima celo erektilno sposobnost, ter pseudoskrotum, ki nastane zaradi zlitja urogenitalnih gub (Slika 7). Samice pegastih hijen nimajo ločene vaginalne odprtine. Namesto tega pseudopenis prečka urogenitalni sinus, se odpre na konici ter služi kot vaginalna in uretralna odprtina. Pseudopenis je nekoliko krajši, debelejši in bolj elastičen kot moški penis. Kljub edinstvenim zunanjim spolovilom imajo samice pegastih hijen normalen notranji reproduktivni trakt, vključno z dvema jajcevodoma, ki povezujeta jajčnike z rogovi dvoroge maternice. Materničnega vratu med maternico in nožnico ni, čeprav v tem delu histološka struktura ustreza materničnemu vratu. Skupaj z izredno ozkim prehodom skozi pseudopenis rodila hijen predstavljajo zelo težko porodno pot (34, 36).

Samice hijen so večje in agresivnejše od samcev, zato je približevanje in dvorjenje za samce bolj tvegano kot pri drugih mesojedih živalih. Poleg tega posebna anatomija zunanjih genitalij samic otežuje penetracijo penisa. Vzratna potegovalka klitorisa (*m. retractor clitoridis*) omogoča samici nadzor nad pseudopenisom, vendar more samec vseeno počepniti za samico in se postaviti v skoraj navpično držo za parjenje. Sodelovanje samice je nujno potrebno, zaradi česar je parjenje na silo pri tej vrsti fizično nemogoče. Na koncu paritve je samec »delno zaklenjen« s samico, vendar je za razliko od pasjih samcev, ki imajo čebulico v proksimalnem predelu penisa, pri hijeni združitev verjetno posledica otekanja distalnega dela glans penisa v klitorisu (36). Pri samcih je sečnica majhna, neelastična in obdana z neparnim brecilom (*corpus spongiosum*) ter belkasto modovo ovojnico (*tunica albuginea*), kar močno omejuje širjenje lumna sečnice. Nasprotno pa je pri samicah meatus klitorisa večji in bolj elastičen, urogenitalni sinus pa je naguban in ni omejen z okoliškim neparnim brecilom ali belkasto modovo ovojnico. Taka razširitev urogenitalnega sinusa samice omogoča sprejem penisa med parjenjem in prehod ploda med kotitvijo. Elastičnost meatusa klitorisa je olajšana z delovanjem estrogenov in relaksina, katerih koncentracija doseže vrh tik pred rojstvom (35).

Evolucijski izvor pseudopenisa je eno izmed najbolj fascinantnih vprašanj v zoologiji in ostaja nerešeno. Ena izmed hipotez pravi, da pseudopenis igra prilagoditveno vlogo, saj samicam omogoča nadzor nad prekomernimi paritvami. Prav tako deluje kot kamuflaža, spominjajoča na moške genitalije (mimika moških genitalij), ki samicam omogoči zmanjšanje agresije drugih dominantnih samic. Reprodukativni trakt samic pegastih hijen, vključno s pseudopenisom, je v primerjavi s tistimi pri drugih sesalcih izjemno dolg in zapleten. To bi lahko omogočilo, da le visokokakovostni spermiji dosežejo jajčeca v bližini jajčnikov, kar bi okrepilo tekmovalnost semenčic (36). Ker se samice hijen v naravi pogosto pariyo z več samci hkrati, lahko organ igra pomembno vlogo pri izbiri semenčic za oploditev samice po kopulaciji (37).



**Slika 7:** Anatomija spolnih organov hijen. (a) Penis samca. (b) Pseudopenis samice. Zunanja anatomija spolnih organov (c) samca in (d) samice. (e) Notranja anatomija spolnih organov samice. (Vir: Jiménez R, Burgos M, Barrionuevo FJ. *The Biology and Evolution of Fierce Females (Moles and Hyenas)*, 2023).

#### 4.6.2 Histokompatibilnost in razmnoževanje globokomorskih trnkaric

Prostoplavajoči pritlikavi samci globokomorskih trnkaric zaznajo feromone samic in jih izsledijo. Nato se s svojimi ostrimi zobmi pripnejo na samico. Pri nekaterih vrstah je povezava samca in samice začasna in ne vključuje zlitja tkiv. Pri drugih vrstah pa samec sprošča encime, ki raztopijo tkivo samice okoli njegovih ust, kar vodi do anatomskega spajanja tkiv. Samec nato izgubi oči, plavuti in notranje organe, razen testisov. Njegov krvni sistem se zlije s krvnim sistemom gostiteljice in od te točke naprej prejema vsa hranila prek združenega krvnega obtoka. Parazitski samec ostane pritrjen vse življenje. Za povečanje možnosti za oploditev se na nekatere samice pritrji več samcev. Pri samici vrste *Cryptopsaras couesii* so našli kar osem samcev. Ta nenavadna vrsta strategije parjenja zagotavlja neskončno zalogo semenčic, kadar koli je samica pripravljena na drstenje, kar predstavlja veliko evolucijsko prednost v obsežnem okolju oceanov, kjer so možnosti za srečanja samca in samice v popolni temi izjemno nizke (38).



**Slika 8:** Samica globokomorske trnkarice s parazitskim samcem (Vir: Isakov N. Histocompatibility and Reproduction: Lessons from the Anglerfish, 2022).

Globokomorske trnkarice imajo podoben imunski sistem kot preostali vretenčarji, vendar se pri njih ne pojavita močan imunski odziv in zavračanje tkiva, ko se združita dva organizma. Prilagoditev na njihovo edinstveno okolje je povzročila številne anatomske, fiziološke in vedenjske spremembe, ki so privedle do značilnih strategij parjenja, sočasno pa so se razvile tudi genetske spremembe, ki so povzročile delno ali popolno izgubo genov, ki uravnavajo nekatere vidike imunskega odziva. Študije so pokazale, da imajo samice s pritrjenim enim samcem spremenjeno strukturo genov MHC 1 (poglavitnega histokompatibilnostnega kompleksa 1), pri samicah z več samci pa so ugotovili skoraj popolno izgubo haplotipov MHC 1 in MHC 2 (poglavitnega histokompatibilnostnega kompleksa 2). Preiskovali so tudi gena  $cd8\alpha$  in  $cd8\beta$  v limfocitih Tc, ki služita kot ključna mediatorja zavrnitve alogenskega presadka. Glavna funkcija receptorjev  $CD8\alpha\beta$  je interakcija s predstavitvenimi antigeni MHC 1 in s tem uravnavanje proliferacije, razvoja in aktivacije celic Tc ter citotoksične aktivnosti, aktivnosti T-celic, ki jo regulira CD8. Poleg tega pri vrstah, ki imajo pritrjenih več samcev, niso našli

funkcionalnih genov *cd4-1* in *cd42*, ki kodirata koreceptor za MHC 2 celice pomagalke CD4+, ter gena *cd3gd*, kodirajočega kompleks CD3, ki sproži kaskado po vezavi receptorja limfocita T na kompleks MHC in peptida. Humoralen imunski odziv je pri večini vrst normalen, le pri eni vrsti s pritrjenimi več partnerji manjka. Večina vrst globokomorskih trnkaric ima tri vrste B-specifičnih genov, kar kaže na to, da so njihovi limfociti B sposobni prepoznati tuje antigene in se potencialno odzvati s proizvodnjo protiteles (38, 39, 40).

Trenutno ni popolnoma jasno, kako se globokomorskim trnkaricam uspe braniti pred patogeni v odsotnosti funkcionalnega prilagodljivega imunskega sistema. Predvidevajo, da se izguba komponent adaptivne imunosti kompenzira z okrepitevijo delovanja nekaterih neznanih alternativnih adaptivnih in/ali prirojenih mehanizmov imunskega sistema, ki zagotavljajo boljšo zaščito pred patogeni, ne da bi pri tem ogrozili imunsko toleranco za združenega parazitskega samca (38).

## 5 RAZPRAVA

Raziskovalna naloga obravnava širok spekter prilagoditev živali na različne ekstremne razmere, kot so jamski habitat, morska globina, polarno in puščavsko okolje, velika telesna masa ter posebnosti v reprodukciji. Kljub različnim izzivom, s katerimi se živali soočajo v teh ekstremnih okoljih, so evolucijske prilagoditve, opisane v raziskavi, omogočile preživetje in uspešno razmnoževanje številnih vrst.

Jamski vretenčarji so primeri ekstremne morfološke in fiziološke specializacije. Njihovi degeneracija oči in zmanjšana pigmentacija predstavljata primere regresivnih evolucijskih sprememb, ki so v nasprotju z običajnimi progresivnimi prilagoditvami. To odpira vprašanja o evolucijskih mehanizmih, ki vodijo v izgubo funkcij, in o tem, kako ti procesi vplivajo na razvoj organizmov. Izboljšane nevizualne senzorične sposobnosti teh živali kažejo na kompenzacijske mehanizme, ki omogočajo uspešno navigacijo in preživetje v popolni temi in okolju z omejenimi viri. Jamski vretenčarji so sposobni dolgotrajnega stradanja pa tudi obilnega prehranjevanja, ko je hrana na voljo, ne da bi razvili debelost ali inzulinsko rezistenco. Njihovi genomi lahko prinesejo nove vpoglede v presnovne poti in obljublajo boljše razumevanje genetskih mehanizmov za presnovnimi in prehranskimi motnjami pri ljudeh (1, 2, 4).

Morski sesalci so razvili edinstvene strategije za obvladovanje ekstremnih pritiskov in omejenih virov kisika. Adaptacije, kot so povečane zmogljivosti shranjevanja kisika in prilagoditve krvnega obtoka, so pomembne za razumevanje fizioloških omejitev in zmogljivosti živih bitij (5, 6). Razumevanje teh mehanizmov je ključno za biomedicinske raziskave, zlasti za izboljšanje tehnik v hiperbarični medicini in zdravljenje bolezni, povezanih s kisikovimi stresi, prav tako pa lahko potapljanje vodnih sesalcev prikaže boljše tehnike za potapljanje ljudi, da se izognemo določenim nevšečnostim, kot je na primer dekompresijska bolezen.

Preživetje v polarnem okolju zahteva kompleksne fiziološke in vedenjske prilagoditve. Izjemne sposobnosti krioprotekcije pri lesnih žabah, ki lahko preživijo zamrznitev večine telesne vode, ponujajo vpogled v mehanizme, ki bi lahko imeli pomembne aplikacije v medicini, zlasti na področju konzerviranja organov za presaditve. Novopridobljena znanja bi lahko izboljšala sposobnost preživetja organov in celic po odtajanju, kar bi privedlo do boljših rezultatov po presaditvi, poleg tega pa bi zagotovilo več časa za ustrezno distribucijo materialov za presajanje po večjih geografskih območjih (20, 41). Prilagoditve sesalcev in ptic, kot so izolacija s krznom, perjem in telesno maščobo ter termogeneza v rjavem maščobnem tkivu, kažejo na pomen energetske učinkovitosti in toplotne regulacije (14).

Kamele s svojimi edinstvenimi anatomskimi in fiziološkimi prilagoditvami omogočajo dober vpogled v mehanizme varčevanja z vodo in uravnavanja telesne temperature (23). Njihova sposobnost prilagajanja ekstremnim temperaturnim spremembam in dolgotrajnemu pomanjkanju vode je pomembna za raziskave na področju fiziologije dehidracije in termoregulacije.

Žirafe se soočajo z edinstvenimi fiziološkimi izzivi zaradi svoje velikosti in višine. Njihove prilagoditve za obvladovanje visokega krvnega pritiska in zagotavljanje ustrezne prekrvavitve možganov so izjemno pomembne za razumevanje biomehanike in kardiovaskularne fiziologije (28). Z večanjem mase živali, kot recimo pri bovidih, se kosti okrepijo in postanejo robustnejše, poleg tega se povečajo tudi območja nasadišč mišic, kar dovoljuje pritrditev in delovanje močnejših mišic. Te prilagoditve so ključne za zagotavljanje stabilnosti, gibljivosti in

učinkovitosti gibanja velikih kopenskih vretenčarjev, kar jim omogoča uspešno življenje v različnih okoljih (26).

Edinstvene reproduktivne strategije, kot sta maskulinizacija samic pri pegastih hijenah in spolni parazitizem pri globokomorskih trnkaricah, poudarjajo raznolikost evolucijskih rešitev za povečanje reproduktivnega uspeha (35, 38). Te prilagoditve odpirajo nova vprašanja o genetskih in hormonskih mehanizmih, ki usmerjajo razvoj spolnih značilnosti, ter o interakcijah med spoloma v ekstremnih okoljih. Raziskovanje teh prilagoditev lahko prispeva k razumevanju reproduktivne biologije in evolucijskih strategij preživetja.

Vse vrste živali, ki živijo v enakih ekstremnih razmerah, nimajo enakih prilagoditev, pač pa so te specifične, odvisne od njihovega okolja, fiziologije in načina življenja. Tudi znotraj iste skupine živali lahko obstajajo velike razlike v prilagoditvah.

Tjulnji živijo v različnih okoljih, od polarnih do zmernih območij, in imajo različne prilagoditve. Tjulnji v polarnem okolju (na primer tjulnji vrste *Phocidae*) imajo gosto plast maščobe za izolacijo pred mrazom ter debelejšo kožo in krzno, medtem ko imajo tjulnji v zmernem okolju (denimo tjulnji vrste *Otariidae*) tanjšo plast maščobe in so bolj prilagojeni za hitrejše plavanje ter lov na plen (42, 43).

Tudi hijene imajo specifične prilagoditve glede na svoje okolje. Pegasta hijena (*Crocuta crocuta*) ima močne čeljusti za drobljenje kosti, prav tako je ta vrsta razvila družbene strukture za učinkovito lovljenje plena (37). Rjava hijena (*Parahyaena brunnea*) je manjša in ima bolj samotarsko življenje. Prilagojena je za iskanje hrane v bolj aridnih območjih (44).

Globokomorske ribe živijo v ekstremnih razmerah visokega pritiska, nizkih temperatur in pomanjkanja svetlobe. Globokomorske trnkarice (*Lophiiformes*) imajo bioluminiscentni organ za privabljanje plena in zmanjšane oči zaradi pomanjkanja svetlobe (40). Pelikanska jegulja (*Eurypharynx pelecanoides*) ima izjemno raztegljiv želodec za požiranje velikih plenov in posebne prilagoditve za dihanje v vodi, revni s kisikom (45).

Teleostne ribe imajo pogosto tri vrste pigmentiranih celic: melanofore, ksantofore in iridofore. Pri površinsko živeči ribi *Astyanax mexicanus* so v očesu prisotne vse tri vrste pigmentnih celic, medtem ko melanofor pri jamski obliki ne najdemo. Razliko opazimo tudi v položaju in številu brbončic. Število okušalnih brbončic je pri jamski obliki 5- do 7-krat večje kot pri površinsko živeči ribi, vendar se po morfologiji ne razlikujejo. Pri površinsko živeči ribi *Astyanax* se brbončice nahajajo predvsem v epiteliju ustnic, medtem ko jih pri jamski ribi *Astyanax* najdemo tudi v zgornji in spodnji čeljusti ter na ventralni strani glave. Jamske ribe imajo boljši voh in večje nosnice kot druge ribe (1).

Jamsko okolje zaznamuje popolna tema in omejeni viri, hkrati pa se morajo živali spopasti tudi z izzivi življenja pod vodo. Opazna je izjemna podobnost več morfoloških prilagoditev na jamsko okolje, ki so se razvile pri različnih vrstah rib in salamandrov, kot so degeneracija oči, zmanjšanje pigmentacije ter izboljšanje nevizualnih senzoričnih sposobnosti, kar kaže, da je prilagoditev pod zemljo lahko splošen proces, ki izhaja iz podobnih selektivnih omejitev (1).

Te prilagoditve odražajo evolucijske pritiske in posebnosti okolij, v katerih te vrste živijo. Vsaka vrsta je razvila unikatne prilagoditve, ki jim omogočajo preživetje in uspevanje v specifičnih ekstremnih razmerah.

Identifikacija evolucijskih procesov in mehanizmov nam pomaga pri obvladovanju prilagajanja spremenljivim pogojem okolja ter uspešnega preživetja v neugodnih razmerah. Poznavanje evolucijskih procesov nam omogoča, da razumemo, kako so organizmi razvili določene prilagoditve in sposobnosti za preživetje v težkih pogojih ter kako lahko te prilagoditve uporabimo tudi sami. Poznavanje evolucijskih mehanizmov nam lahko denimo pomaga doumeti, zakaj so nekatere vrste bolj odporne proti določenim boleznim ali ekstremnim vremenskim razmeram ter kako lahko te lastnosti uporabimo za izboljšanje lastnega preživetja.

Poleg tega nam poznavanje evolucijskih procesov pomaga tudi pri načrtovanju ukrepov za ohranjanje biotske raznovrstnosti in zaščito ogroženih vrst. Razumevanje evolucijskih mehanizmov nam omogoča, da predvidimo, kako se bodo organizmi prilagajali spremembam okolja in kako lahko pomagamo pri ohranjanju njihovega preživetja v neugodnih razmerah.

Razumevanje evolucijskih prilagoditev lahko neposredno vpliva na medicinske raziskave, denimo na preučevanje imunskih in presnovnih mehanizmov, izboljševanje tehnik hiperbarične medicine in konzerviranja organov za presaditve.

Tako identifikacija kot razumevanje evolucijskih procesov in mehanizmov omogočata boljše razumevanje življenja na Zemlji in nam pomagata pri iskanju rešitev za preživetje v neugodnih okolijskih razmerah.

## 6 SKLEPI

Namen raziskave je bil predstaviti različne živalske vrste, ki so razvile zanimive fiziološke in anatomske prilagoditve, ki jim omogočajo preživetje v ekstremnih razmerah.

Jamski vretenčarji so razvili edinstvene morfološke značilnosti, kot so degeneracija oči, zmanjšanje pigmentacije in izboljšanje nevizualnih senzoričnih sposobnosti, kar jim omogoča preživetje v popolni temi in v okolju z omejenimi viri. Jamske ribe so razvile predvsem kraniofacialne spremembe, ki vključujejo obliko lobanje, rog in hrbtno grbo.

Morski sesalci izzive globine rešujejo s posebnimi pljučnimi strukturami, specializiranim surfaktantom, povečano topnostjo plinov, spremembami v metabolizmu, pretoku krvi in s povečano zmogljivostjo shranjevanja kisika. Glavonožci hitro spreminjajo svoj videz z uporabo kožnih kromatofor, kljub barvni slepoti uporabljajo sivinsko lestvico in polarizacijski vid za identifikacijo značilnosti okolja. Poleg barvnih vzorcev lahko spreminjajo tudi strukturo kože za boljšo kamuflažo.

Živali v polarnih okoljih se z ekstremno nizkimi temperaturami soočajo z različnimi vedenjskimi, fizičnimi in fiziološkimi prilagoditvami. To vključuje zvijanje v kroglo, skupinsko stiskanje za ohranjanje toplote, gradnjo zatočišč ter uporabo krzna, perja in telesne maščobe za izolacijo. Prilagoditve v krvnem obtoku omogočajo ohranjanje temperature jedra, medtem ko se periferni deli telesa ohladijo. Lesne žabe lahko preživijo zmrzovanje telesnih tekočin z uporabo krioprotektivnih spojin, kot sta sečnina in glukoza.

Kamele so dobro prilagojene za vroča in sušna okolja. Imajo svetlo dlako za odbijanje sončne svetlobe, dolge trepalnice, tretjo veko, nosnice v obliki reže in dolge dlake v ušesih za zaščito pred peskom. Odebeljena koža oziroma žulji ščitijo kožo pred vročim puščavskim peskom. Imajo dobro sposobnost varčevanja z vodo, kar dosežejo z zmanjšanim izločanjem tekočine, pri iztrebljanju fekalij, uriniranju in potenju.

Nekatere živali so se morale prilagoditi na ekstremno telesno konstitucijo. Pri bovidih je zaradi velike telesne teže prišlo do sprememb v robustnosti dolgih kosti in povečanja območij nasadišč mišic. Pri žirafah opazimo spremembe kardiovaskularnega sistema, ki vključujejo debelostenske arterije, številne venske zaklopke in posebne strukture v arterijah, ki preprečujejo pretiran pritisk v nogah. Stena levega prekata je bistveno debelejša, kardiomiociti pa vsebujejo kar štiri jedra.

Nekatere vrste, kot so pegaste hijene in globokomorske trnkarice, so razvile posebne reproduktivne prilagoditve. Za pegaste hijene je značilna anatomska in vedenjska maskulinizacija samic, kar vključuje psevdopenis, skozi katerega urinirajo, se pariyo in kotijo mladiče. Globokomorske trnkarice prakticirajo spolni parazitizem, pri čemer se majhen samec trajno pritrdi na veliko večjo samico, kar poveča reproduktivni uspeh.

## 7 POVZETEK

Raziskovalna naloga je pokazala, kako neverjetno prilagodljive so živali v različnih ekstremnih okoljih in kako je vsaka skupina živali razvila posebne prilagoditve, ki jim omogočajo uspešno življenje v njihovih specifičnih okoljih. Jamski vretenčarji so razvili degeneracijo oči, zmanjšanje pigmentacije in izboljšanje nevizualnih senzoričnih sposobnosti za življenje v temi. Morski sesalci se soočajo z globinskim pritiskom in potrebo po zadrževanju diha s prilagoditvami, kot so shranjevanje kisika in spremembe v krvnem obtoku, medtem ko glavonožci za kamuflažo uporabljajo kromatofore, mišične papile in polarizacijski vid. Polarne živali uporabljajo vedenjske, fizične in fiziološke prilagoditve, kot so izolacija s krznom, perjem in telesno maščobo, lesne žabe pa se pred mrazom branijo s pomočjo krioprotektivnih snovi. Kamele so prilagojene na vročino in sušo z raznolikimi anatomskimi posebnostmi, kot so svetla dlaka, dolge trepalnice, nosnice v obliki reže, in fiziološkimi sposobnostmi, kot je na primer zmanjšanje izgube telesne vode. Večji kopenski vretenčarji, kot so bovidi, imajo močnejše kosti, žirafe pa prilagojen kardiovaskularni sistem za uravnavanje krvnega tlaka. Posebne reproduktivne strategije, kot pri pegastih hijenah s psevdoskrotumom in psevdopenisom ter globokomorskih trnkaricah s spolnim parazitizmom, omogočajo uspešno razmnoževanje v neugodnih okoljih. Te prilagoditve prikazujejo izjemno sposobnost živali, da se prilagodijo in preživijo v ekstremnih razmerah, kar je ključno za njihovo dolgoročno preživetje in evolucijski uspeh.

## **8 ZAHVALA**

Ob zaključku raziskovalne naloge bi se rada iskreno zahvalila vsem, ki so mi na kakršen koli način pomagali in me podpirali pri njenem nastajanju.

Največja zahvala gre mentorici, prof. dr. Valentini Kubale Dvojmoč. Brez njene pomoči pri iskanju idej, svetovanja in usmerjanja te raziskovalne naloge ne bi bilo.

Zahvaljujem se tudi dr. Andreji Jezernik za lektoriranje besedila ter prijateljem in družini za pomoč pri oblikovanju naloge.

## 9 LITERATURA

1. Soares D, Niemiller ML. Extreme Adaptation in Caves. *Anat Rec* 2020; 303(1): 15–23.  
doi: [10.1002/ar.24044](https://doi.org/10.1002/ar.24044) (12. 2. 2024)
2. Gorički Š, Niemiller ML, Dante, Fenolio DB, Gluesenkamp AG. Salamanders, In: White WH, eds. *Encyclopedia of Caves*. 3rd ed. Amsterdam: Elsevier, 2019; 871–84.  
doi: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814124-3.00104-7>
3. Bavdek SV. *Osnove primerjalne anatomije vretenčarjev*. Ljubljana: Veterinarska fakulteta, 2016.
4. Kostanjšek R, Diderichsen B, Recknagel H, et al. Toward the massive genome of *Proteus anguinus* - illuminating longevity, regeneration, convergent evolution, and metabolic disorders. *Ann N Y Acad Sci* 2022; 1507(1): 5–11.  
doi: [10.1111/nyas.14686](https://doi.org/10.1111/nyas.14686)
5. Costa DP. *Diving Physiology of Marine Vertebrates*. Encyclopedia of Life Sciences. Hoboken: Wiley, 2007.  
doi: [10.1002/9780470015902.a0004230](https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0004230) (15. 4. 2024)
6. Ponganis PJ. State of the art review: from the seaside to the bedside: insights from comparative diving physiology into respiratory, sleep and critical care. *Thorax* 2019; 74(5): 512–518.  
doi: [10.1136/thoraxjnl-2018-212136](https://doi.org/10.1136/thoraxjnl-2018-212136)
7. Smodlaka H, Henry RW, Reed RB. Macroscopic anatomy of the ringed seal [*Phoca hispida*] lower respiratory system. *Anat Histol Embryol* 2009; 38(3): 177–83.  
doi: [10.1111/j.1439-0264.2008.00904.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0264.2008.00904.x)
8. Smodlaka H, Reed RB, Henry RW. Microscopic anatomy of the ringed seal (*Phoca hispida*) lower respiratory tract. *Anat Histol Embryol* 2006; 35(1): 35–41.  
doi: [10.1111/j.1439-0264.2005.00635.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0264.2005.00635.x)
9. Smodlaka H, Khamas WA, Jungers H, et al. A novel understanding of phocidae hearing adaptations through a study of northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) ear anatomy and histology. *Anat Rec* 2019; 302(9): 1605-14.  
doi: [10.1002/ar.24026](https://doi.org/10.1002/ar.24026)
10. Arregui M, Singleton EM, Saavedra P, et al. Myoglobin concentration and oxygen stores in different functional muscle groups from three small cetacean species. *Animals* 2021; 11(2): 451.  
doi: [10.3390/ani11020451](https://doi.org/10.3390/ani11020451)

11. Tian R, Yin D, Liu Y, Seim I, Xu S, Yang G. Adaptive Evolution of Energy Metabolism-Related Genes in Hypoxia-Tolerant Mammals. *Front Genet* 2017; 8: 205.  
doi: [10.3389/fgene.2017.00205](https://doi.org/10.3389/fgene.2017.00205)
12. How MJ, Santon M. Cuttlefish camouflage: Blending in by matching background features. *Curr Biol* 2022; 32(11): R523–R525.  
doi: [10.1016/j.cub.2022.04.042](https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.04.042)
13. Hanlon R. Cephalopod dynamic camouflage. *Curr Biol* 2007; 17(11): R400–4.  
doi: [10.1016/j.cub.2007.03.034](https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.03.034)
14. Blix AS. Adaptations to polar life in mammals and birds. *J Exp Biol* 2016; 219 (8): 1093–105.  
doi: [10.1242/jeb.120477](https://doi.org/10.1242/jeb.120477)
15. Scholander PF, Walters V, Hock R, Irving L. Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. *Biol Bull* 1950; 99(2): 225–36.  
doi: [10.2307/1538740](https://doi.org/10.2307/1538740)
16. Midtgård U. Circulatory Adaptations to Cold in Birds. In: Bech, C., Reinertsen, R.E. (eds) *Physiology of Cold Adaptation in Birds* 1989. NATO ASI Series, vol 173; 211–22.  
doi: [https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0031-2\\_23](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0031-2_23)
17. Johansen K, Bech C. Heat conservation during cold exposure in birds (vasomotor and respiratory implications). *Polar Res* 1983; 1(3): 259–68.  
doi: <https://doi.org/10.3402/polar.v1i3.6993>
18. Johnsen HK, Blix AS, Jørgensen L, Mercer JB. Vascular basis for regulation of nasal heat exchange in reindeer. *Am J Physiol* 1985; 249: R617–23.  
doi: [10.1152/ajpregu.1985.249.5.R617](https://doi.org/10.1152/ajpregu.1985.249.5.R617)
19. Johnsen HK, Blix AS, Mercer JB, Bolz KD. Selective cooling of the brain in reindeer. *Am J Physiol* 1987; 253: R848–53.  
doi: [10.1152/ajpregu.1987.253.6.R848](https://doi.org/10.1152/ajpregu.1987.253.6.R848)
20. Costanzo JP, Reynolds AM, do Amaral MC, Rosendale AJ, Lee RE Jr. Cryoprotectants and extreme freeze tolerance in a subarctic population of the wood frog. *PLoS One* 2015; 10(2): e0117234.  
doi: [10.1371/journal.pone.0117234](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117234)
21. Storey JM, Wu S, Storey KB. Mitochondria and the Frozen Frog. *Antioxidants* 2021; 10(4): 543.  
doi: [10.3390/antiox10040543](https://doi.org/10.3390/antiox10040543)

22. Costanzo JP, do Amaral MC, Rosendale AJ, Lee RE Jr. Hibernation physiology, freezing adaptation and extreme freeze tolerance in a northern population of the wood frog. *J Exp Biol* 2013; 216 (18): 3461–73.  
doi: [10.1242/jeb.089342](https://doi.org/10.1242/jeb.089342)
23. Bornstein S. The ship of the desert. The dromedary camel (*Camelus dromedarius*), a domesticated animal species well adapted to extreme conditions of aridness and heat. *Rangifer* 1990; 10(3): 231–6.  
doi: [10.7557/2.10.3.860](https://doi.org/10.7557/2.10.3.860)
24. Chase M. Camel Anatomy: More Than Just a Hump. *J Undergrad Student Res* 2019; 20: 5.  
doi: <https://fisherpub.sjf.edu/ur/vol20/iss1/5/>
25. Schmidt-Nielsen K, Crawford EC Jr, Newsome AE, Rawson KS, Hammel HT. Metabolic rate of camels: effect of body temperature and dehydration. *Am J Physiol* 1967; 212(2): 341–6.  
doi: [10.1152/ajplegacy.1967.212.2.341](https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1967.212.2.341)
26. Etienne C, Filippo A, Cornette R, Houssaye A. Effect of mass and habitat on the shape of limb long bones: A morpho-functional investigation on Bovidae (*Mammalia: Cetartiodactyla*). *J Anat* 2021; 238(4): 886–904.  
doi: [10.1111/joa.13359](https://doi.org/10.1111/joa.13359)
27. Aalkjær C, Wang T. The Remarkable Cardiovascular System of Giraffes. *Annu Rev Physiol* 2021; 83: 1–15.  
doi: [10.1146/annurev-physiol-031620-094629](https://doi.org/10.1146/annurev-physiol-031620-094629)
28. Hargens AR, Petterson K, Millard RW, Millard RW. Giraffe cardiovascular adaptations to gravity. In: Aird WC, ed. *Endothelial biomedicine*. Cambridge: Cambridge University Press; 2007: 99–106.  
doi: [10.1017/CBO9780511546198.013](https://doi.org/10.1017/CBO9780511546198.013) (14. 7. 2024)
29. Østergaard KH, Baandrup UT, Wang T, et al. Left ventricular morphology of the giraffe heart examined by stereological methods. *Anat Rec* 2013; 296(4): 611–21.  
doi: [10.1002/ar.22672](https://doi.org/10.1002/ar.22672)
30. Brøndum E, Hasenkam JM, Secher NH, et al. Jugular venous pooling during lowering of the head affects blood pressure of the anesthetized giraffe. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 2009; 297(4): R1058–65.  
doi: [10.1152/ajpregu.90804.2008](https://doi.org/10.1152/ajpregu.90804.2008)

31. Herwadkar A. A case of carotid rete mirabile associated with basilar tip aneurysm. *Interv Neuroradiol* 2006; 12(2): 161–4.  
doi: [10.1177/159101990601200211](https://doi.org/10.1177/159101990601200211)
32. Strauss WM, Hetem RS, Mitchell D, Maloney SK, O'Brien HD, Meyer LCR. Body water conservation through selective brain cooling by the carotid rete: a physiological feature for surviving climate change? *Conserv Physiol* 2017; 5(1): cow078.  
doi: [10.1093/conphys/cow078](https://doi.org/10.1093/conphys/cow078)
33. Taylor GI, Dodwell P, Gascoigne A, et al. Thermoregulation, not just camouflage: the unique vasculature of giraffe patches. A cadaver study with clinical implications. *Plast Reconstr Surg* 2023; 152(3): 669–80.  
doi: [10.1097/PRS.00000000000010301](https://doi.org/10.1097/PRS.00000000000010301)
34. Glickman S, Cunha GR, Conley AJ, Drea C. Mammalian sexual differentiation: Lessons from the spotted hyena. *Trends Endocrinol Metabol* 2006; 17(9): 349–56.  
doi: [10.1016/j.tem.2006.09.005](https://doi.org/10.1016/j.tem.2006.09.005)
35. Cunha GR, Risbridger G, Wang H, et al. Development of the external genitalia: perspectives from the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Differentiation* 2014; 87(1-2): 4–22.  
doi: [10.1016/j.diff.2013.12.003](https://doi.org/10.1016/j.diff.2013.12.003)
36. Jiménez R, Burgos M, Barrionuevo FJ. The Biology and Evolution of Fierce Females (Moles and Hyenas). *Annu Rev Anim Biosci* 2023; 11: 141–62.  
doi: [10.1146/annurev-animal-050622-043424](https://doi.org/10.1146/annurev-animal-050622-043424)
37. Holekamp HE. Spotted hyenas. *Curr Biol* 2006; 16(22): 944–5.  
doi: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.10.009>
38. Isakov N. Histocompatibility and Reproduction: Lessons from the Anglerfish. *Life* 2022; 12(1): 113.  
doi: [10.3390/life12010113](https://doi.org/10.3390/life12010113)
39. Swann JB, Holland SJ, Petersen M, Pietsch TW, Boehm T. The immunogenetics of sexual parasitism. *Science* 2020; 369(6511): 1608–15.  
doi: [10.1126/science.aaz9445](https://doi.org/10.1126/science.aaz9445)
40. Jakljič A, Kubale V. Reprodukcijska sposobnost globokomorskih trnkaric. *Ructus* 2024; 44: 46–51.
41. Al-Attar R, Storey KB. Lessons from nature: Leveraging the freeze-tolerant wood frog as a model to improve organ cryopreservation and biobanking. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol* 2022; 261:110747.  
doi: [10.1016/j.cbpb.2022.110747](https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2022.110747)

42. Hammill MO. Earless seals: *Phocidae*. In: Perrin WF, eds. Encyclopedia of marine mammals. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier, 2009; 342–8.  
doi: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00084-5>
43. Gentry RL. Eared Seals: *Otariidae*. In: Perrin WF, eds. Encyclopedia of marine mammals. 2nd ed. Amsterdam: Elsevier, 2009; 342–8.  
doi: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00083-3>
44. Watts HE, Holekamp KE. Hyena societies. *Curr Biol* 2007; 17(16):R657-60.  
doi: [10.1016/j.cub.2007.06.002](https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.002)
45. Nielsen JG, Bertelsen E, Jespersen A. The Biology of *Eurypharynx pelecanooides* (Pisces, *Eurypharyngidae*). *Acta Zoologica* 70(3): 187–197.  
doi: [10.1111/j.1463-6395.1989.tb01069](https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1989.tb01069).