

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



**Behaviorální a fyziologické mechanismy termoregulace
plazů**

Bakalářská práce

Autor práce: Marie Slováčková

Vedoucí práce: Ing. Štěpán Kubík, Ph.D.

© 2017 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Behaviorální a fyziologické mechanismy termoregulace plazů" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 18.4. 2017

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Štěpánovi Kubíkovi, Ph.D. za vedení mé bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat mé rodině a mému příteli za podporu při studiu.

Behaviorální a fyziologické mechanismy termoregulace plazů

Souhrn

Tato práce je zaměřena na termoregulační mechanismy plazů. Cílem práce bylo zpracovat formou literárního přehledu shrnutí dostupných poznatků o termoregulačních mechanismech plazů.

V práci je popsáno rozmezí tělesné teploty šupinatých plazů, želv i krokodýlů, ve kterém plazi vykazují aktivitu. Dále jsou vysvětleny 4 základní způsoby tepelné výměny plazů s prostředím.

Termoregulační mechanismy jsou v práci rozděleny na fyziologické a behaviorální. Na fyziologické termoregulaci plazů se hlavně podílí kardiovaskulární systém, konkrétně byl popsán vztah mezi tepovou frekvencí a tělesnou teplotou. Bylo zjištěno, že plazi dokáží fyziologicky ovládat tepelnou vodivost tím, že mění tepovou frekvenci a krevní průtok. Zvýšení tepové frekvence v průběhu zahřívání plazů usnadňuje průtok krve a tím i dopravu tepla do těla. Při chlazení se tepová frekvence snižuje a dochází tak ke zpomalení průtoku krve. Tento mechanismus byl pozorován u ještěřů, hadů, krokodýlů a většiny želv.

Dalším mechanismem je evaporační chlazení, které plazům pomáhá vypořádat se s vysokými teplotami vnějšího prostředí. Evaporační chlazení probíhá pomocí otevírání tlamy s vyčnívajícím jazykem, čímž se zvyšuje odpařování z dýchacích cest a ústního povrchu. Tento jev je společný ještěřům, želvám a krokodýlům. U želv bylo také pozorováno značné slinění a močení, kterým se želvy také ochlazují.

Na regulaci tělesné teploty plazů mají vliv i lokální rozdíly tělesné teploty. Popsány jsou značné rozdíly mezi teplotou hlavy a těla u všech skupin plazů.

I když plazi disponují těmito fyziologickými mechanismy, regulují svou tělesnou teplotu spíše změnami chování a výběrem vhodného času k aktivitě. Mezi behaviorální mechanismy patří změny postojů těla v závislosti na vyhřívání či přebíhání mezi slunnou a stinnou částí jejich prostředí.

Klíčová slova: termoregulace, tělesná teplota plazů, kardiovaskulární systém, chování plazů

Behavioral and Physiological Mechanisms of Thermoregulation of Reptiles

Summary

This thesis focuses on thermoregulation mechanisms in reptiles. The aim of the thesis was to summarize available knowledge on thermoregulation mechanisms in reptiles by compiling a literature overview.

The thesis describes the range of body temperature at which scaly reptiles, turtles and crocodiles are active. Next, it also explains four basic types of thermal exchange between reptiles and their environment.

The thesis divides the thermoregulation mechanisms into physiological and behavioural. The major factor in physiological thermoregulation in reptiles is the cardiovascular system, specifically the relationship between heart rate and body temperature. It has been found out that reptiles can physiologically control thermal conductivity by varying their heart rate and blood flow. Increasing heart rate during heating facilitates blood flow and thereby heat transfer to the body. During cooling, heart rate decreases and tends to slow blood flow. This mechanism has been observed in lizards, snakes, crocodiles and majority of turtles.

Another mechanism called evaporative cooling helps reptiles to cope with high temperatures of their environment. Reptiles open their mouth and project the tongue, which increases the evaporation from the respiratory tract and oral surface. This phenomenon is common among lizards, turtles and crocodiles. It was also observed that turtles cool themselves by salivating and urinating.

Local differences in body temperature also influence regulation of body temperature in reptiles. There are considerable differences in temperatures of the head and body in all groups of reptiles.

Although reptiles possess these physiological mechanisms, they tend to regulate their body temperature rather by behavioural changes and by choosing the appropriate time for being active. The behavioural mechanisms include changes in body posture related to heating or moving between sunny and shady areas of their environment.

Keywords: thermoregulation, body temperature of reptiles, cardiovascular system, behavior of reptiles

Obsah

1 Úvod	1
2 Cíl práce.....	2
3 Literární rešerše.....	3
3.1 Základní charakteristika plazů.....	3
3.2 Zařazení plazů dle teplotní fyziologie.....	4
3.3 Termoregulace.....	5
3.3.1 Tělesná teplota.....	6
3.3.2 Teplotní rozsah činnosti	6
3.3.2.1 Rozmezí tělesné teploty ještěřů.....	7
3.3.2.2 Rozmezí tělesné teploty hadů.....	9
3.3.2.3 Rozmezí tělesné teploty želv.....	10
3.3.2.4 Rozmezí tělesné teploty u krokodýlů.....	11
3.4 Tepelná výměna s prostředím	14
3.4.1 Kondukce.....	14
3.4.2 Konvekce	15
3.4.3 Radiace	15
3.4.4 Evaporace	16
3.5 Fyziologická termoregulace.....	16
3.5.1 Šupinatí – ještěři	16
3.5.1.1 Tepová frekvence	18
3.5.1.2 Periferní průtok krve	19
3.5.1.3 Evaporační ochlazování	21
3.5.1.4 Heterotermie.....	22
3.5.1.5 Endogenní produkce tepla.....	23
3.5.1.6 Odrazivost kůže.....	23
3.5.1.7 Tepelné senzory	25
3.5.2 Šupinatí – hadi	26
3.5.2.1 Fyziologická kontrola míry zahřívání a chlazení	26
3.5.2.2 Místní rozdíly tělesné teploty.....	27
3.5.2.3 Endogenní produkce tepla.....	28
3.5.2.4 Tepelné senzory	29
3.5.3 Želvy.....	30
3.5.3.1 Fyziologická kontrola míry zahřívání a chlazení	30
3.5.3.2 Faktory ovlivňující rychlost zahřívání a chlazení	31

3.5.3.3 Heterotermie.....	32
3.5.3.4 Evaporační chlazení	33
3.5.3.5 Tepelné senzory	34
3.5.3.6 Endotermní produkce tepla	34
3.5.4 Krokodýli.....	35
3.5.4.1 Fyziologická modulace změn tělesné teploty.....	35
3.5.4.2 Tepová frekvence a periferní krevní oběh.....	36
3.5.4.3 Metabolická produkce tepla	37
3.5.4.4 Heterotermie.....	37
3.5.4.5 Evaporační mechanismy	38
3.6 Behaviorální mechanismy termoregulace.....	39
3.6.1 Nervové základy behaviorální termoregulace	39
3.6.1.1 Vliv lézí na termoregulační chování plazů.....	40
3.6.2 Vliv světla na termoregulační chování	41
3.6.2.1 Parietální oko	42
3.6.3 Termoregulační chování šupinatých plazů – ještěři	43
3.6.4 Termoregulační chování hadů	45
3.6.5 Termoregulační chování krokodýlů	46
3.6.6 Termoregulační chování želv	46
4 Závěr	48
5 Seznam použité literatury	49

1 Úvod

Tato bakalářská práce je prací kompilační, jejíž hlavní metodou je shromáždění, utřídění různých vědeckých literárních zdrojů a zpracování informačního literárního přehledu.

Tématem práce jsou termoregulační mechanismy plazů, které byly zkoumány spíše v minulosti, avšak informace jsou stále platné i ve zdrojích novějších. Téma termoregulace plazů je zajímavé, jelikož je známo, že plazi patří mezi poikilotermní živočichy, tudíž nejsou schopni udržet stálou tělesnou teplotu. Jejich tělesná teplota je odkázána na zdroje z vnějšího prostředí. Ale i u takovýchto živočichů jsou vyvinuty různé mechanismy pro úpravu či regulaci tělesné teploty. Nejvíce známé jsou jejich behaviorální mechanismy, například slunění, změny poloh těla a pozic mezi sluncem a stínem. Plazi mají ovšem i určitou kapacitu pro mechanismy fyziologické, na kterých se podílí hlavně jejich kardiovaskulární systém.

2 Cíl práce

Cílem bakalářské práce je shrnutí poznatků o termoregulačních mechanismech plazů, a to jak fyziologických, tak behaviorálních.

3 Literární rešerše

3.1 Základní charakteristika plazů

Plazi jsou skupinou čtyřnohých obratlovců a vyvinuli se z obojživelníků přibližně před 340 miliony lety (Klappenbach, 2016a). Mezi dnes žijící plazy patří podtřída Lepidosauria, zastoupena šupinatými a hatériemi, podtřída Tustudines neboli želvy a podtřída Archosauria, do níž řadíme krokodýly (Caldwell et Vitt, 2014).

Šupinatí (Squamata) s přibližně 7 400 žijícími druhy jsou nejvíce různorodou skupinou plazů. Šupinatí zahrnují ještěrky, hady a dvouplazy. Pro šupinaté jsou charakteristické dva znaky. První znak je ten, že svlékají pravidelně kůži, a to někteří v jednom kuse – hadi, anebo po částech – ještěři. Druhým charakteristickým znakem šupinatých je jednoznačné spojení lebky a čelisti, které jsou silné ale i pružné, umožňující plazům rozevřít tlamu velice do široka (Klappenbach, 2016b).

Hatérie (Tuataras) je vzácná skupina plazů omezena na skalnaté ostrovy na pobřeží Nového Zélandu. Dnes žijící hatérie jsou nejméně různorodou skupinou plazů pouze s jedním žijícím druhem hatérií novozélandskou *Sphenodon punctatus* (Gray, 1842). Hatérie jsou noční hrabaví plazi pobřežních lesů. Zvláštností u hatérií je jejich „třetí oko“, což je světlo-čivné místo, které se nachází na vrcholu hlavy tohoto ještěra a hraje roli v regulaci cirkadiálních rytmů (Klappenbach, 2017).

Želvy (Testudines) jsou starobylou skupinou plazů, která se dělí na želvy skrytohlavé a skrytohrdlé. První želvy se objevily před více než 220 miliony lety během pozdního triasu. Dnes žijící želvy čítají 293 druhů obývajících širokou škálu stanovišť, včetně mořských, sladkovodních i suchozemských regionů po celých mírných a tropických oblastech světa. Želvy mají jedinečnou anatomii. Jsou nejvíce známé díky svým krunýřům, který vznikl modifikací hrudního koše a páteře. Krunýř je součástí kostry želv. Želvy nemají zuby, místo nich mají ostré keratinizované destičky, které jim umožní trhat své jídlo. Tato skupina plazů je nejohroženější skupinou (Klappenbach, 2015).

Krokodýli (Crocodylia) tvoří skupinu velkých plazů zahrnujících aligátory, krokodýly, gaviály a kajmany. Poprvé se objevili zhruba před 84 miliony let během pozdní křídy a jsou to nejbližší žijící příbuzní ptáků. Dnes žijící krokodýli sčítají zhruba 23 druhů. Krokodýlové jsou polo-vodní predátoři, kteří mají velmi silné čelisti. Mají tělo proudnicového tvaru se svalnatým ocasem, které je kryto velkými ochrannými šupinami. Jejich oči a nozdry jsou umístěné na horní části hlavy (Klappenbach, 2017).



Obrázek 1: Ukázkové příklady dnes žijících plazů (Caldwell et Vitt, 2014).

3.2 Zařazení plazů dle teplotní fyziologie

Obratlovce dělíme do dvou skupin, a to poikiloternní a druhá skupina homoioternní (Bogert, 1949). Plazi patří mezi poikiloternní živočichy. Poikilotermie je neschopnost udržení stálé tělesné teploty a je to jev typický pro vývojově starší a jednodušší živočichy (Vácha a kol., 2004).

Pro popisování teplotních vzorů na zvířatech byly také vytvořeny pojmy studenokrevných a teplekrevných živočichů. Tyto pojmy ale nebyly přesné, protože mnoho takzvaně chladnokrevných zvířat může být na dotek výrazně teplých, například po dobu vyhřívání. Plazi mohou pravidelně dosahovat zvýšené tělesné teploty stejných hodnot, které byly naměřeny u ptáků a savců. Tělesná teplota plazů kolísá s teplotou okolí a teplo tedy získávají z vnějšího prostředí, proto jsou také nazýváni ektoternními živočichy. Výraz

ektotermní znamená, že jejich zdrojem tepla jsou především vnější zdroje, a to téměř vždy slunce. Teplo ze slunce získávají buď přímo, takzvaní heliotermové, anebo ze zahřátého substrátu, takzvaní thigmotermové. Někdy může být dostupné také geotermální teplo. Opakem ektotermů jsou endotermní živočichové, ti regulují teplotu svého těla generováním tepla vlastním metabolismem (Willmer et al., 2005).

Dalšími pojmy, které se rozlišují v teplotní fyziologii, jsou eurytermie a stenotermie. Mnoho plazů patří mezi eurytermní živočichy. Ti jsou aktivní v poměrně širokém spektru tělesné teploty. Jsou schopni přijímat potravu a pohybovat se s tělesnými teplotami v průměru od 8 °C do 38 °C, tolerující rozsah 30 °C. Na druhou stranu existují i stenotermní plazi, kteří fungují pouze tehdy, když je jejich tělesná teplota v úzkém rozmezí (Willmer et al., 2005).

3.3 Termoregulace

Termoregulace je schopnost organismu udržovat stálou optimální tělesnou teplotu. Je to složitý proces, který musí brát v potaz časovou a prostorovou variabilitu tepelného prostředí, a to jak fyziologickými odezvami, tak změnami chování, což má za výsledek úzké rozmezí tělesné teploty ve vztahu k okolním teplotním výkyvům (Seebacher et Franklin, 2005).

Bartholomew (1982) vypisuje seznam veškerých termoregulačních komponentů plazů takto:

1. Chování
 - a) Výběr mikro-prostředí a čas aktivity
 - b) Změny postojů
 - c) Choulení se
 - d) Hrabání
2. Reakce kůže
 - a) Odrazivost kůže
3. Kardiovaskulární systém
 - a) periferní vazomotorická aktivita
 - b) Cévní přesuny
 - c) Srdeční krevní průtok
 - d) Protichůdné systémy
 - e) Teplotně nezávislá kontrola srdečního výdeje
4. Chlazení odpařováním
 - a) Lapání po dechu

- b) Slinění
- c) Močení
- 5. Produkce tepla
 - a) Svalová aktivita
 - b) Tyroxinové zvýšení energetického metabolismu
- 6. Teplotní senzory (čidla)
 - a) Periferní
 - b) Centrální
- 7. Tolerance hypotermie a hypertermie (Odklon od preferované teploty)
 - a) Zřetelná kapacita pro podchlazení
 - b) Mírná tolerance na přehřátí organismu

3.3.1 Tělesná teplota

Tělesná teplota je nejdůležitější ekofyziologická proměnná ovlivňující výkon ektotermů. Prakticky všechny aspekty chování a fyziologie ektotermních živočichů jsou citlivé na teplotu těla, včetně pohybu, funkcí imunitního systému, smyslových vjemů, namlouvání a míry přijímání potravy a růstu (Angilletta et al., 2002).

Právě teplota je globálně hlavním faktorem omezujícím rozšíření a rozmanitost plazů. Žádný plaz by nemohl přežít v mrazivém prostředí Antarktidy. Největší různorodost těchto živočichů je v tropech a teplých mírných oblastech, a to právě proto, že se opírají o zdroje tepla z okolního prostředí. Na rozdíl od endotermních živočichů, kteří si svou tělesnou teplotu udržují výrobou metabolického tepla, plazi produkují metabolické teplo na mnohem nižší úrovni a málo z nich má potřebnou izolaci, aby zabránilo jeho rychlé ztrátě (Caldwell et Vitt, 2014).

3.3.2 Teplotní rozsah činnosti

Teplotní rozsah činnosti neboli aktivní teplotní rozsah je stav, kdy má zvíře takovou tělesnou teplotu, při které se volně pohybuje a zapojuje se do své obvyklé rutiny (Pough et Gans, 1982). Každý plaz ukončí svou běžnou aktivitu, pokud není schopen udržet svou tělesnou teplotu v rámci aktivního teplotního rozsahu (viz schéma 1). Tento rozsah je ohraničen dobrovolným minimem a maximem teplot (Caldwell et Vitt, 2014). Dobrovolné minimum je nejnižší teplota, při které zvíře ukončí činnost a ustoupí do ústraní. Dobrovolné maximum je nejvyšší teplota, kterou plaz ještě toleruje (Pough et Gans, 1982). Pokud ale tělesná teplota

začne stoupat nebo naopak klesat mimo tyto hranice, může být dosaženo kritického teplotního maxima nebo v případě druhém kritického teplotního minima, což může vést až ke smrti jedince (Caldwell et Vitt, 2014).

Rozsah tělesné teploty při aktivitě se u každé z hlavních skupin plazů liší. U želv se tělesná teplota pohybuje v rozmezí od 8 °C do 37,8 °C, u hadů od 6,2 °C do 18 °C, u hadů je v rozmezí od 9 °C do 38 °C, u ještěřů je to od 11 °C do 46,4 °C. U krokodýlů byly nejvíce studováni aligátoři, jejichž rozsah tělesné teploty se pohybuje od 26 °C do 37 °C (Brattstrom, 1965).

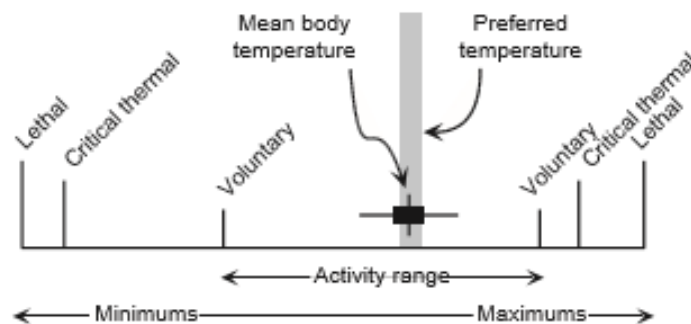


Schéma 1: Profil tělesné teploty ektotermních živočichů (Caldwell et Vitt, 2014).

3.3.2.1 Rozmezí tělesné teploty ještěřů

U ještěřů je rozmezí teplot rozdílné mezi čeleděmi i druhy. Například leguánovití Iguanidae jsou velice variabilní skupinou, co se týče rozsahu tělesné teploty. Mnoho druhů leguánů má teplotu v rozmezí 30 – 35 °C, ale jsou i druhy které mají teplotu nižší než 30 °C (Avery, 1982). Známým zástupcem je leguán zelený *Iguana iguana* (Linnaeus, 1758) s průměrnou tělesnou teplotou 33,3 °C nebo také ropuštník trnohlavý *Phrynosoma cornutum* (Harlan, 1825) s průměrnou teplotou 35,7 °C. Příkladem druhu s nižší teplotou může být bazilišek hřebenatý *Basiliscus basiliscus* (Linnaeus, 1758), u kterého je průměrná tělesná teplota 26 °C (Brattstrom, 1965). Také ještěři rodu *Anolis* Daudin, 1802 mají průměrnou tělesnou teplotu nižší než 30 °C (Avery, 1982). Známý je například druh anolis rudokrký *Anolis carolinensis* Voigt, 1832 s průměrnou tělesnou teplotou 26,6 °C (Brattstrom, 1965).

Na druhou stranu existují i leguáni, u kterých je při aktivitě známá vyšší tělesná teplota a to přes 38 °C, jmenovitě jde o druhy leguán pruhocasy *Callisaurus draconoides* (Blainville, 1835), gambelie leopardí *Crotaphytus wislizenii* (Baird and Girard, 1852), leguán pustinný *Dipsosaurus dorsalis* (Baird and Girard, 1852), čukvala zavalitá *Sauromalus obesus* (Baird,

1858) a leguánek písečný *Uma notata* (Baird, 1859). Zajímavým druhem je také leguán mořský *Amblyrhynchus cristatus* Bell, 1825, který má na souši tělesnou teplotu v rozmezí 35 – 37 °C a v moři jeho teplota následuje teplotu vody a to 25 – 26 °C (Avery, 1982).

Další známou čeledí jsou agamovití Agamidae, kteří jsou obecně srovnáváni s leguány. Proto i členové těchto dvou čeledí zaujímají podobné či stejné hodnoty teplot (Avery, 1982). Velmi známým druhem je agama bradatá, též vousatá *Amphibolurus barbatus* (Cuvier, 1829), jejíž preferována průměrná tělesná teplota je 34,9 °C (Bartholomew et Tucker, 1963). Naměřena byla také průměrná tělesná teplota u drakouna modrookého *Gonocephalus liogaster* Günther, 1872, a to 25,7 °C (Brattstrom, 1965). Také u agam jsou druhy, které mají tělesnou teplotu vyšší než 38 °C. Patří k nim agama štíhlá *Agama agilis* (Olivier, 1807), *Amphibolurus nuchalis* (De Vis, 1884), agamka písečná *Phrynocephalus mystaceus* (Pallas, 1776), agama černokrká *Stellio atricollis* Smith, 1849 nebo trnorep skalní *Uromastyx acanthinurus* Bell, 1825 (Avery, 1982).

Z čeledi chameleónovitých byly nejvíce zkoumány chameleon namibijský *chamaeleo namaquensis* (Smith, 1831) s průměrnou tělesnou teplotou 33,5 °C a chameleon límcový *chamaeleo dilepsis* Leach, 1819 s teplotou 31,2 °C (Brattstrom, 1965).

Další známou čeledí ještěřů jsou scinkovití Scincidae, u kterých se tělesná teplota značně liší napříč druhy (Avery, 1982). Rozdíl lze vidět u scinka *Eumeces anthracinus* (Baird, 1850) s průměrnou tělesnou teplotou 25 °C a scinka pruhovaného *Eumeces fasciatus* (Linnaeus, 1758) s průměrnou teplotou 33 °C (Brattstrom, 1965).

Čeď gekonovití Gekkonidae zahrnuje většinu druhů, které vykazují noční aktivitu při nízkých teplotách, ale udržují si vysokou teplotu i v neaktivní dobu dne. Mezi zástupci této čeledi jsou například gekon písečný *Chondrodactylus angulifer* Peters, 1870 s průměrnou tělesnou teplotou 26,2 °C, dále gekončík kalifornský *Coleonyx variegatus* (Baird, 1859) s průměrnou hodnotou tělesné teploty 24,7 °C anebo gekončík texaský *Coleonyx brevis* Stejneger, 1893, jehož průměrná tělesná teplota je 27,6 °C (Brattstrom, 1965).

Dobře prozkoumána je čeď tejevitií Teiidae. Známa je tělesná teplota 14 druhů, všichni s tělesnou teplotou při aktivitě vyšší než 38 °C (Avery, 1982). Zástupcem této čeledi je bičochvost šestipruhý *Cnemidophorus sexlineatus* (Linnaeus, 1766) s průměrnou tělesnou teplotou 40,4 °C (Brattstrom, 1965).

Vybrané druhy ještěřů jmenovaných čeledí jsou uvedeny v tabulce 1.

3.3.2.2 Rozmezí tělesné teploty hadů

Tepelné vztahy hadů s jejich prostředím nejsou tak přesné jako u mnoha denních ještěřů, a to hlavně kvůli jejich většímu poměru povrchu ku objemu, vedení tepla z povrchu země a okolního vzduchu či vody a pasivní termoregulaci. Hadi se dají rozdělit na pozemní, stromové, vodní a někteří jsou také adaptováni k životu v podzemních dírách (Avery, 1982).

Velmi známou čeledí jsou hroznýšovité Boidae. Mnoho velkých hroznýšů patří mezi takzvané škrtiče. Hroznýšovité jsou aktivní převážně přes den. Jejich průměrná tělesná teplota v době aktivity je 30 – 38 °C (Avery, 1982). Avšak existují i hroznýši, kteří mají v době jejich aktivity nižší tělesnou teplotu, například hroznýšek červený *Charina bottae* (Blainville, 1835), jehož průměrná tělesná teplota byla naměřena u některých jedinců na 14,8 °C a u jiných byl průměr 27,6 °C. Dalším známým zástupcem této čeledi je hroznýš královský *Boa constrictor* Linnaeus, 1758, s průměrnou tělesnou teplotou 30 °C (Brattstrom, 1965).

Téměř polovina známých žijících hadů jsou zástupci obrovské čeledi užovkovitých Colubridae. Mnoho z nich patří mezi denní druhy. Mnoho druhů této čeledi je pozemních, ale ostatní jsou více méně stromoví, podzemní či vodní (Avery, 1982). Mezi zástupce této čeledi patří například užovka lesklá *Arizona elegans* Kennicott, 1859 s průměrnou tělesnou teplotou 27 °C, dále štíhlovka americká *Coluber constrictor* Linnaeus, 1758 s průměrnou teplotou 29,6 °C nebo korálovka pruhovaná *Lampropeltis getulus* (Linnaeus, 1766) s teplotou 28,1 °C (Brattstrom, 1965). Někteří hadi rodu *Thamnophis* Fitzinger, 1843, obývající mírný pás, se vyhřívají častěji na jaře a na podzim než během horkých letních měsíců. Tímto druhem je například užovka tečkovaná *Diadophis punctatus* (Linnaeus, 1766) (Avery, 1982). Průměrná hodnota tělesné teploty tohoto hada je 28 °C. Dalšími zástupci tohoto rodu jsou například užovka *Thamnophis ordinoides* (Baird and Girard, 1852) s průměrnou teplotou 29 °C, užovka proužkovaná *Thamnophis sirtalis* (Linnaeus, 1758) s průměrnou teplotou 25,6 °C nebo užovka *Thamnophis elegans* (Baird and Girard, 1853) s průměrnou teplotou 25,7 °C (Brattstrom, 1965).

Crotalinae neboli chřestýšovité je podčeleď spadající do čeledi Viperidae. Do této čeledi patří tedy chřestýši a zmije, kteří mohou být aktivní v široké škále prostředí a tělesné teploty. Patří sem druhy převážně denní, soumravní ale i noční a několik částečně vodních, například druh ploskolebec vodní *Agkistrodon piscivorus* (Lacépède, 1789) (Avery, 1982). U tohoto vodního druhu byla naměřena tělesná teplota v rozmezí od 24,6 °C do 27,7 °C. Další z rodu *Agkistrodon* Palisot de Beauvois, 1799 je ploskolebec americký *Agkistrodon mokasen* Palisot de Beauvois, 1799 s průměrnou tělesnou teplotou 27 °C (Brattstrom, 1965). U některých druhů,

například u chřestýše rohatého *Crotalus cerastes* Hallowell, 1854 se tělesná teplota velice liší mezi jednotlivci. Konkrétní rozmezí tělesné teploty tohoto druhu se pohybuje mezi 13,6 °C až 40,8 °C. Jejich tělesná teplota se mění sezóně, nejnižší bývá v listopadu a nejvyšší v srpnu (Avery, 1982). Dalšími zástupci rodu *Crotalus* Linnaeus, 1758 jsou například chřestýš západní *Crotalus atrox* Baird and Girard, 1853 s průměrnou teplotou 27,4 °C, chřestýš mohavský *Crotalus scutulatus* (Kennicott, 1861) s teplotou 30,3 °C či chřestýš zelený *Crotalus viridis* (Rafinesque, 1818) s teplotou 28,9 °C (Brattstrom, 1965).

Tělesná teplota zástupců zmíněných čeledí je uvedena v tabulce 2.

3.3.2.3 Rozmezí tělesné teploty želv

Také želvy se dokázaly adaptovat na různá prostředí. Mohou být suchozemské (Testudinidae, *Terrapene spp.*), vodní nebo polo-vodní ve sladkovodních tocích (Carettochelyidae, Chelidae, Chelydriidae, Dermatemydidae, některé želvy z čeledi Emydidae, Kinosternidae, Pelomedusidae, Platysternidae, a Trionychidae) nebo jsou mořské (Cheloniidae a Dermochelyidae). Mnoho vodních želv opouští vodu, aby se vyhřívaly, najedly anebo nakladly vajíčka (Avery, 1982). Ale například kajmanka dravá *Chelydra serpentina* (Linnaeus, 1758) z čeledi Chelydriidae se málokdy vyhřívá, a proto si vybírá vody s teplotami podobnými její preferované teplotě. Naměřena byla tělesná teplota u jednoho jedince, a to 24,5 °C (Brattstrom, 1965). Schuett (1980) naměřil u tohoto druhu průměrnou hodnotu preferované tělesné teploty $28,1 \pm 0,18$ °C.

I klapavka obecná *Sternotherus odoratus* (Latreille, 1801), zástupce čeledi Kinosternidae, osidluje vody podle preferované teploty (Brattstrom, 1965). Avšak tento druh má velmi rozsáhlé rozmezí teplot, ve kterých je aktivní a to od 10 °C do 34 °C (Avery, 1982).

Tělesná teplota v době aktivity suchozemských zástupců čeledi Emydidae je nižší než 30 °C, například u velmi studované želvy krabičné *Terrapene ornata* (Agassiz, 1857) je průměrná tělesná teplota 28,8 °C a u želvy karolínské *Terrapene carolina* (Linnaeus, 1758) je hodnota průměrné teploty 25,6 °C. Pro tyto oba druhy je důležité vyhřívání, ale jsou aktivní zejména po dešti. U vodních druhů této čeledi se při vyhřívání na souši průměrná tělesná teplota pohybovala téměř vždy přes 30 °C, například u želvy mississippské *Graptemys pseudogeographica* (Gray, 1831) 32,7 °C a u želvy nádherné *Pseudemys scripta* (Thunberg in Schoepff, 1792) 30,6 °C (Avery, 1982). Brattstrom (1965) udává průměrnou tělesnou teplotu ve vodě u želvy nádherné *P. scripta* 25,5 °C a u želv ozdobných *Chrysemys picta* (Schneider,

1783) naměřil v průběhu vyhřívání teplotu v rozmezí od 26,3 °C do 30,2 °C a ve vodě od 12,6 °C do 16,5 °C.

Želvy z čeledi Testudinidae, které byly studovány, si po delší dobu udržovaly průměrnou tělesnou teplotu nad 30 °C (Avery, 1982). Příkladem je želva Agassizova *Gopherus agassizii* (Cooper, 1863) s průměrnou tělesnou teplotou 30,6 °C a želva myší *Gopherus polyphemus* (Daudin, 1802) s průměrnou tělesnou teplotou 34 – 35 °C (Brattstrom, 1965). Ale například želva Hermannova *Testudo hermanni* Gmelin, 1789 má průměrnou tělesnou teplotu nižší a to mezi 25 – 30 °C.

Rozmezí tělesné teploty zmíněných druhů je znázorněno v tabulce 3.

3.3.2.4 Rozmezí tělesné teploty u krokodýlů

Nejvíce studovaným druhem je aligátor severoamerický *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802), u kterého byla nejčastěji naměřena tělesná teplota v rozmezí od 26 °C do 37 °C, přičemž teplota od 32 °C do 35 °C byla udržována na výsluní (Avery, 1982; Brattstrom, 1965). Zjištěno bylo také kritické maximum aligátorů a to mezi 38 – 39 °C (Brattstrom, 1965).

Zatímco u aligátorů je preferovaná tělesná teplota vyšší v dospělých jedincích než u juvelních, u kajmanů toto pravidlo neplatí. Tělesná teplota tropických druhů krokodýlů je podobná teplotě naměřené u aligátorů v období letních měsíců, tedy kolem 30 °C, po vyhřívání od 33 °C do 35 °C (Avery, 1982).

Tabulka 1: Rozmezí tělesné teploty vybraných druhů ještěřů (upraveno dle Brattstrom, 1965; Avery, 1982).

Druh	Dobrovolné minimum (°C)	Dobrovolné maximum (°C)	Průměrná tělesná teplota (°C)	Kritické minimum (°C)	Kritické maximum (°C)
Agamidae					
<i>Gonocephalus liogaster</i>	-	-	25,7	-	-
<i>Amphibolurus barbatus</i>	-	-	34,9	-	-
Chamaeleonidae					
<i>Chamaeleo dilepsis</i>	21,0	36,5	31,2	-	-
<i>Chamaeleo namaquensis</i>	14,0	39,7	28,7	-	-
Gekkonidae					
<i>Chondrodactylus angulifer</i>	24,0	28,0	26,2	-	-
<i>Coleonyx variegatus</i>	15,0	34,0	24,7	-2,0	-
<i>Coleonyx brevis</i>	-	-	27,6	-	-
Iguanidae					
<i>Amblyrhynchus cristatus</i>	-	-	32,9	-	-
<i>Anolis carolinensis</i>	27,6	30,4	26,6	-	41,8
<i>Basiliscus basiliscus</i>	-	-	26	-	-
<i>Callisaurus draconoides</i>	26,4	40,2	38,0	-3,0	-
<i>Crotaphytus wislizenii</i>	23,0	41,4	38,3	-	-
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	27,0	46,4	40,0	0,0	47,5
<i>Iguana iguana</i>	26,7	42,4	33,3	-	46,7
<i>Phrynosoma cornutum</i>	34,8	37,0	35,7	-	-
<i>Sauromalus obesus</i>	23,8	42,0	37,9	-2,0	45,6
<i>Uma notata</i>	18,0	40,5	38,6	-	-
Scincidae					
<i>Eumeces anthracinus</i>	13,9	33,0	25,0	-	-
<i>Eumeces fasciatus</i>	13,5	37,0	33,0	-	-
Teiidae					
<i>Cnemidophorus sexlineatus</i>	27,0	45,0	40,4	-	-

Tabulka 2: Rozmezí tělesné teploty vybraných druhů hadů (upraveno dle Brattstrom, 1965).

Druh	Dobrovolné minimum (°C)	Dobrovolné maximum (°C)	Průměrná tělesná teplota (°C)	Kritické minimum (°C)	Kritické maximum (°C)
Boidae					
<i>Boa constrictor</i>	26,0	34,0	30,0	-	-
<i>Charina bottae</i>	12,2	18,2	14,8	-	38,0
Colubridae					
<i>Arizona elegans</i>	15,0	32,0	27,0	-3,0	41,8
<i>Coluber constrictor</i>	15,0	37,4	29,6	-	42,4
<i>Diadophis punctatus</i>	11,7	32,3	28,0	-	-
<i>Lampropeltis getulus</i>	15,1	31,4	28,1	-2,0	42,0
<i>Thamnophis ordinoides</i>	12,6	31,5	29,0	-	-
<i>Thamnophis sirtalis</i>	9,0	35,0	25,6	-2,0	38-41
<i>Thamnophis elegans</i>	14,2	35,0	25,7	-	-
Crotalinae					
<i>Agkistrodon mokasen</i>	17,5	34,5	27,0	-	-
<i>Agkistrodon piscivorus</i>	24,6	27,7	26,2	-	-
<i>Crotalus atrox</i>	18,0	34,0	27,4	-	39,0
<i>Crotalus cerastes</i>	17,5	34,5	26,2	-2,0	41,6
<i>Crotalus scutulatus</i>	22,2	34,0	30,3	-	-
<i>Crotalus viridis</i>	21,0	34,1	28,9	-	38,0

Tabulka 3: Rozmezí tělesné teploty u želv (upraveno dle Brattstrom, 1965; *Schuett, 1980).

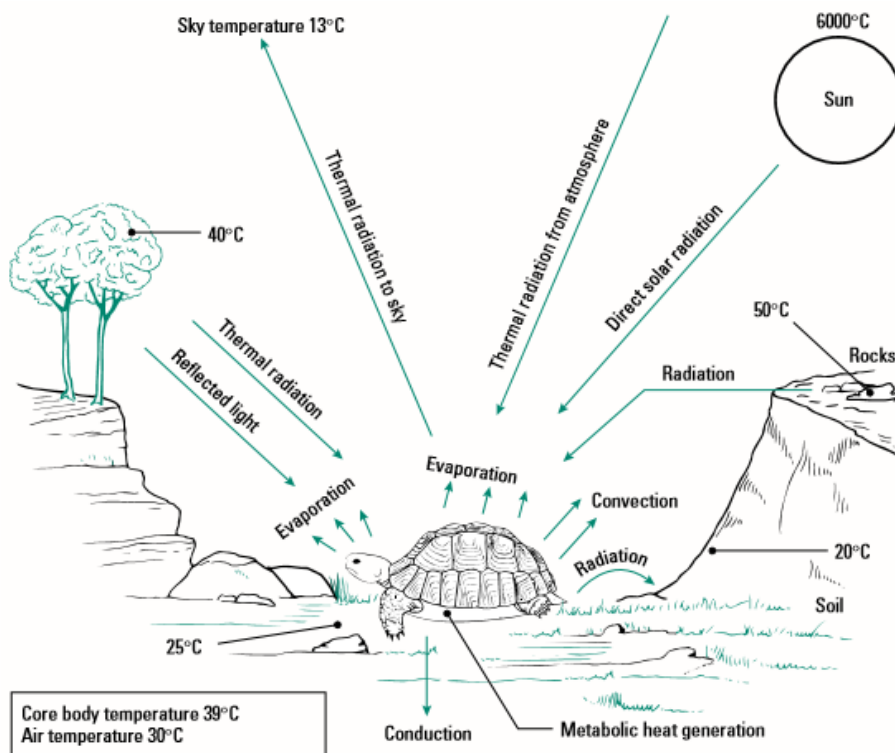
Druh	Dobrovolné minimum (°C)	Dobrovolné maximum (°C)	Průměrná tělesná teplota (°C)	Kritické maximum (°C)
Chelydridae				
<i>Chelydra serpentina</i> *	5,0	-	28,1	-
Emydidae				
<i>Pseudemys scripta</i>	-	-	Voda: 25,5 Souš: 30,6	41,2
<i>Graptemys pseudogeographica</i>	-	-	Souš: 32,7	-
<i>Terrapene ornata</i>	13,0	35,9	28,0	
<i>Terrapene carolina</i>	-	-	25,6	-
<i>Chrysemys picta</i>	8,0	32,0	Souš: 27,8 Voda: 14,0	42,3
Kinosternidae				
<i>Sternotherus odoratus</i>	16,2	28,8	21,2	-
Testudinidae				
<i>Gopherus agassizi</i>	15,0	37,8	30,6	39,5
<i>Gopherus polyphemus</i>	-	-	34-35	-
<i>Testudo hermanni</i>	16,0	32,0	25-30	39-42

3.4 Tepelná výměna s prostředím

Tepelná výměna u plazů (viz obrázek 2) jakož i u ostatních zvířat probíhá prostřednictvím radiace neboli vyzařováním, konvekce neboli prouděním a kondukce neboli vedením a evaporací čili odpařováním (Caldwell et Vitt, 2014).

3.4.1 Kondukce

Kondukce je přímý tok tepla, respektive kinetické energie mezi dvěma materiály, které jsou v kontaktu. Teplo je vedeno z teplejšího do chladnějšího materiálu pomocí přímého převodu kinetické energie. Rychlost přenosu tepla je tedy závislá na rozdílu teplot (nebo teplotního gradientu), styčné ploše a vodivými vlastnostmi obou materiálů či organismů (Willmer et al., 2005). Suchozemští plazi získávají teplo vedením z jejich prostředí nebo tím, že přijdou do kontaktu se spodní stranou teplých povrchů (např. skály), které jsou vystaveny přímému slunečnímu záření (Caldwell et Vitt, 2014).



Obrázek 2: Tepelná výměna želvy s vnějším prostředím (Caldwell et Vitt, 2014).

3.4.2 Konvekce

Konvekce je proudění tepla mezi dvěma subjekty, způsobené masivním pohybem plynoucí kapaliny či plynu. Tepelné proudění vzduchu může být volné či přirozené, způsobené vlastními tepelnými rozdíly nebo může být způsobeno vnějšími mechanickými faktory, jako je vítr, vodní proudy nebo pohyby ze strany samotných zvířat, tzv. nucená konvekce. Konvekce je mnohem rychlejší než kondukce (Willmer et al., 2005).

3.4.3 Radiace

Přenos tepla pomocí záření neboli radiace probíhá pomocí paprsků zářivé energie, které vyzařují všechny objekty a paprsky cestují rychlostí světla. Díky tomuto přenosu tepla mohou objekty vyměňovat teplo na dálku (Hill et al., 2012). Pozemní nebo stromoví plazi přijímají sálavou energii ze slunce přímo nebo nepřímo odráží sluneční záření (Caldwell et Vitt, 2014).

3.4.4 Evaporace

Evaporace neboli odpařování je potenciálně účinný mechanismus pro přenos tepla, protože změna stavu vody z kapaliny na plyn absorbuje velké množství tepla na gram vody. Teplo je absorbováno z povrchu, kde dochází k odpařování a je odneseno s vodní párou (Hill et al., 2012). Ztráta vody odpařováním je vynikající způsob, jak odvádět teplo (Willmer et al., 2005). U plazů je evaporační chlazení doprovázeno otevřenou tlamou s vyčnívajícím jazykem, což odpařování z dýchacích cest zvyšuje (Tattersall et al., 2006).

3.5 Fyziologická termoregulace

Je důležité rozlišovat mezi regulací teploty a kontrolou teploty. Zvíře, které termoreguluje, udržuje svou tělesnou teplotu uvnitř stanoveného a obvykle úzkého rozmezí, a to, i když jsou okolní teploty pod nebo nad tímto rozmezím. Kontrola teploty je méně pevněji spojený proces, ve kterém jsou modifikovány rychlosti změn, nebo je udržován rozdíl mezi teplotou těla a okolní teplotou. Plazi provádějí hlavně behaviorální termoregulaci a často mají určitou kapacitu pro fyziologickou kontrolu teploty (Bartholomew, 1982).

Tattersall et al. (2006) uvádějí, že fyziologické termoregulační mechanismy plazů spíše slouží k modulování tělesné teploty plazů než k její determinaci. Do těchto modulačních mechanismů zahrnují srdeční tep, termální hysterezi, periferní cirkulační úpravy, a dokonce i skromnou termogenezi. Hutchinson et Maness (1979) uvádějí, že nejčastějšími fyziologickými mechanismy pro termoregulaci v ektotermních obratlovcích jsou kardiovaskulární změny, které umožňují zvýšení tepelného zisku z životního prostředí a minimalizaci tepelných ztrát. Podle autorů Seebacher et Franklin (2004) je pojem fyziologické termoregulace plazů založen na vzoru rozdílné srdeční frekvence při vyhřívání a chlazení.

3.5.1 Šupinatí – ještěři

Veškeré poznatky termoregulace plazů pokročily mnohem rychleji u ještěrek než u ostatních hlavních skupin plazů. Právě jejich taxonomická rozmanitost, množství biotopů, na které jsou přizpůsobeni, a jejich tělesné rozměry a tvary nabízejí řadu příležitostí pro jejich zkoumání. Proto není překvapivé, že tepelné vztahy jsou ve větší míře zkoumány u ještěrek než u ostatních hlavních skupin plazů nebo jsou tyto jevy nejprve identifikovány u nich a následně nalezeny u jiných skupin (Bartholomew, 1982).

První ještěrka, u které bylo zjištěno, že má fyziologickou kapacitu pro regulaci změn tělesné teploty byla australská agama *Amphibolurus barbatus*. Jednoduchým měřítkem míry zahřívání a chlazení u těchto agam byla změna teploty za minutu při počáteční tělesné teplotě 30 °C. Bylo zjištěno, že rozdíl mezi tělesnou teplotou a teplotou okolí byl 10 °C, a to během vyhřívání i chlazení. Živí jedinci se zahřívali mnohem rychleji, než ochlazovali. V průběhu chlazení při jakékoliv teplotě, bilo srdce pomaleji než při zahřívacím cyklu (Bartholomew et Tucker, 1963).

Bartholomew et al. (1965) studovali tyto mechanismy u tilikvie australské *Tiliqua scincoides* (White, 1790). Bylo zjištěno, že stejně jako agamy mají také tilikvie určitou fyziologickou kapacitu pro úpravu tělesné teploty.

Schopnosti fyziologické termoregulace byly zkoumány i u leguána pustinného *Dipsosaurus dorsalis*, u kterého také rychlost zahřívání převyšovala rychlost chlazení. Faktory, které zřejmě značně přispívají k těmto rozdílům mezi zahříváním a chlazením šupinatých ještěrů jsou změny v metabolismu, evaporačním chlazení, emisivitě kůže a změny průtoku krve (Weathers, 1970).

Takovéto podobné fyziologické jevy, které rozšiřují behaviorální termoregulaci šupinatých plazů, byly nalezeny i u mnohých dalších druhů ještěrů. U některých druhů je rozšíření behaviorální termoregulace založeno právě na rychlostech zahřívání a chlazení organismu a u jiných druhů záleží na míře kardiovaskulárních změn během zahřívání (Bartholomew, 1982).

Ještěrky, stejně tak i jiné skupiny plazů, díky těmto fyziologickým změnám zahřívání či chlazení, dokáží prodloužit čas, po který udržují příznivé tělesné teploty. U velmi malých ještěrek je rychlost změny tělesné teploty tak vysoká, že pro ně není fyziologická kontrola nad tělesnou teplotou důležitá (Bartholomew, 1982). Avšak i u velmi malé ještěrky bičochvosta šestipruhého *Cnemidophorus sexlineatus* bylo zjištěno, že určitou fyziologickou kontrolu nad rychlostí zahřívání a chlazení má (McKenna et Packard, 1975). U středně velkých ještěrek je vliv této kontroly během celého dne poměrně malý, protože jejich tělesná teplota kolísá kolem preferované hodnoty, ale kontrolní mechanismy mohou být důležité při minimalizaci krátkodobých výkyvů. Velcí ještěři jsou schopni díky fyziologické kontrole prodloužit dobu, po kterou je jejich tělesná teplota na výrazně vyšší úrovni než teplota okolní (Bartholomew, 1982).

3.5.1.1 Tepová frekvence

Je zřejmé, že živé ještěrky se chladí a zahřívají rychleji než neživí jedinci. Proudění tepla cirkulujícího v krvi je důležité v regulaci tělesné teploty těchto plazů (Bartholomew, 1982). Při dané tělesné teplotě je často tepová frekvence vyšší během zahřívání než při chlazení (Bartholomew et Tucker, 1963; Seebacher et Franklin, 2004). Tento objev byl pozorován poprvé u agamy vousaté *Amphibolurus barbatus*, u níž byly popsány velké rozdíly mezi tepovou frekvencí při zahřívání a chlazení, konkrétně 45 tepů za minutu při zahřívání a 25 tepů za minutu při chlazení (Bartholomew et Tucker, 1963).

U tilikvie australské *Tiliqua scincoides* byly nalezeny podobné mechanismy. Tepová frekvence tohoto ještěra byla při zahřívání organismu až třikrát vyšší než při chlazení (níže graf 1). Tato fakta ukázala, že změny tepové frekvence mohou usnadnit průtok krve (a tedy dopravu tepla) v průběhu zahřívání a zpomalit průtok krve v průběhu chlazení (Bartholomew et al., 1965).

Fakt, že plazi dokážou fyziologicky ovládat tepelnou vodivost tím, že mění tepovou frekvenci a krevní tok, se stal hlavní myšlenkou pro pochopení tepelných vztahů těchto zvířat. Objev byl popsán jako hystereze mezi tepovou frekvencí a zahříváním a chlazením (Grigg et Seebacher, 1999). Hystereze mezi tělesnou teplotou a tepovou frekvencí během chlazení může být narušena lokálními rozdíly tělesné teploty, a to zejména u velkých ještěrů (Spray et Belkin, 1972).

Rozdíly v tepové frekvenci tvoří pro ještěry selektivní výhodu projevující se tím, že se jedinec zahřeje rychleji, když je chladno, a naopak v horku se ochladí pomaleji, aby jeho tělesná teplota zůstala vysoká v rámci preferovaného rozsahu po delší část dne (Seebacher et Franklin, 2004).

Dále byly rozdíly tepové frekvence nalezeny u leguána pustinného *Dipsosaurus dorsalis* (Weathers, 1971) a leguána mořského *Amblyrhynchus cristatus* (Bartholomew et Lasiewski, 1965). Avšak rozdíly tepové frekvence během vyhřívání a chlazení nebyly nalezeny u leguána zeleného *Iguana iguana* (Spray et Belkin, 1972) ani u varanů (níže graf 2) (Bartholomew et Tucker, 1964).

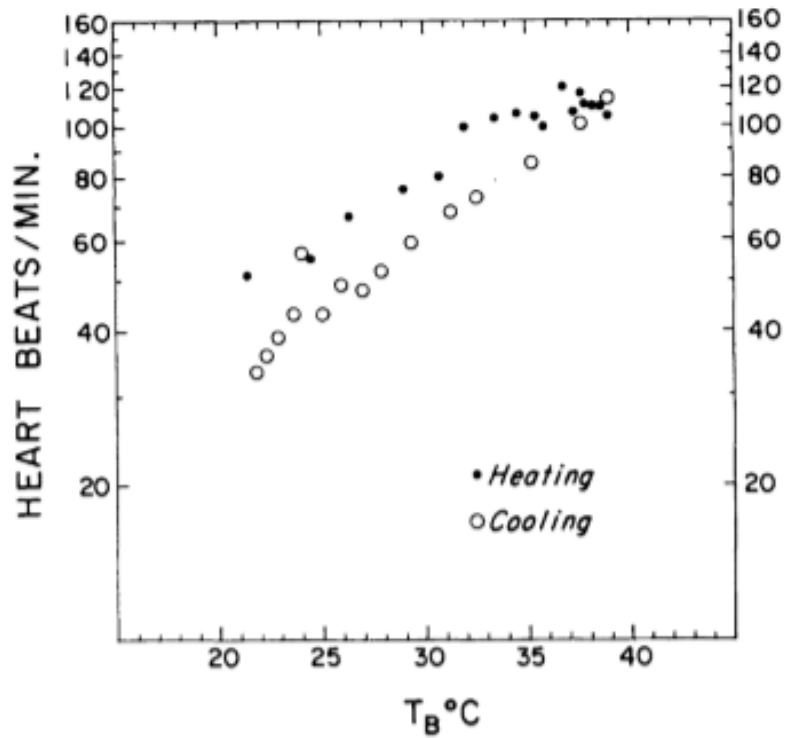
Seebacher et Grigg (2001) tento fakt u varanů pestrých *Varanus varius* (White, 1790) vyvrátili. Bylo zjištěno, že i u nich určité rozdíly mezi tepovou frekvencí během vyhřívání a chlazení jsou, ačkoliv nebyly stálé v celém rozmezí tělesné teploty varanů. Tepová frekvence během ranního vyhřívání byla mnohem vyšší než během večera, kdy je chladněji a varani jsou převážně ve stínu.

I když tepová frekvence je snadno měřitelná veličina a často hraje roli v míře změny tělesné teploty, tak existují i jiné faktory jako vazomotorická aktivita, které jsou pravděpodobně funkčně důležitější zejména v lokální regulaci tělesné teploty (Bartholomew, 1982).

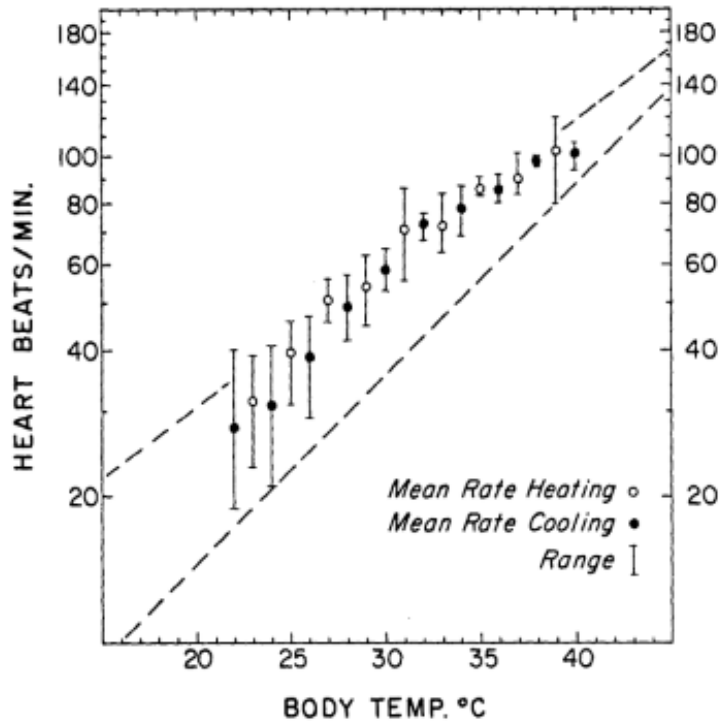
3.5.1.2 Periferní průtok krve

Již Cowles (1958) objevil, že v průběhu vyhřívání u leguána pustinného *Dipsosaurus dorsalis* probíhají určité kožní oběhové změny, které usnadňují získání tepla. Následně byla tato skutečnost nepřímo potvrzena u agamy vousaté *Amphibolurus barbatus* (Bartholomew et Tucker, 1963). Přímě potvrzeny byly v leguánovi zeleném *Iguana iguana* a leguánovi mořském *Amblyrhynchus cristatus*. U obou těchto leguánů bylo zjištěno, že lokální aplikace sálavého tepla vyvolává kožní vazodilataci neboli rozšíření kožních cév a lokální chlazení způsobuje kožní vazokonstrikci neboli zúžení kožních cév. Tato vazomotorická činnost v kůži má lokální charakter, je nezávislá na změně teploty tělesného jádra nebo tepové frekvenci (Morgareidge et White, 1969). A právě zvýšení kožního průtoku krve usnadňuje přenos tepla mezi periférií a jádrem těla ještěřů (Rice et Bradshaw, 1980).

Podobné vazomotorické reakce na zahřívání a chlazení byly studovány také u *Ctenosaura hemilopha* (Cope, 1863), *Amphibolurus nuchalis* (De Vis, 1884) a také u *Tupinambis teguixin*, Linnaeus, 1758 (Weathers et Morgareidge, 1971; Rice et Bradshaw, 1980; Baker et al., 1972).



Graf 1: Znázornění vztahu tepové frekvence a tělesné teploty při zahřívání a chlazení u tilikvie australské *Tilapia scincoides* (převzato z Bartholomew et al., 1965).



Graf 2: Znázornění vztahu tepové frekvence a tělesné teploty při zahřívání a chlazení u varanů *Varanus gouldii* (Gray, 1838), *Varanus punctatus* Fry, 1913 a *V. varius* (převzato z Bartholomew et Tucker, 1964).

3.5.1.3 Evaporační ochlazování

Je známo, že když jsou ještěři tepelně stresováni, otevírají tlamu, aby se ochladili. Pokud jsou silně tepelně stresováni, tak lapají po dechu (Bartholomew, 1982).

Při teplotách nad preferovanou hodnotu vykazuje mnoho ještěrek velké zvýšení dechové frekvence a vedle toho také snížení dechového objemu, projevující se lapáním po dechu. Tento jev je doprovázen otevřením tlamy a vyčníváním jazyka, což zvyšuje odpařovací chlazení prostřednictvím dýchacích cest a ústního povrchu. Mechanismus dýchání a odpařování je srovnatelný s těžkým oddechováním u savců a má zcela jasně termoregulační hodnotu (Tattersal et al., 2006).

Otvírání tlamy a lapání po dechu za účelem ochlazení organismu bývá někdy spojováno s pohyby krku. Vlnění a třepotání se krční oblasti se vyskytuje u varanů a gekonů a ve spojení s odpařovacím chlazením zvyšuje konvektivní tepelné ztráty ještěřů (Tattersal et al., 2006). U varanů se vyvinuly vlnivé pohyby celé oblasti jejich krku, které přispívají k plicní ventilaci. Dýchací pohyby varanů, jako i ostatních ještěřů, se viditelně liší s tělesnou teplotou. Když je tělesná teplota varanů nižší než 35 °C, probíhá nádech dvěma až třemi sekvenčními kontrakcemi ventrální plochy krku, čímž je vzduch vtlačen do plic. Když jejich tělesná teplota překročí hodnotu 38 °C, začínají vytvářet vlnivé pohyby, které se opakují rychlostí jednoho pohybu za sekundu. Tyto pohyby jsou u varanů vhodnou alternativou chlazení otevřenou tlamou u jiných ještěřů (Bartholomew et Tucker, 1964).

Lapání po dechu bylo intenzivně studováno u čukvaly zavalité *Sauromalus obesus*, pouštního leguána, který obývá oblasti s extrémně vysokými teplotami na jihozápadě Severní Ameriky. Bylo zjištěno, že teplota mozku tohoto ještěra roste rychleji než teplota těla až na hodnotu 39 °C, při které začne lapat po dechu. Poté co začne ještěr takto těžce oddechovat, teplota jeho mozku se ustálí a zůstane na hodnotě o 3 °C nižší než okolní teplota. Hluboká tělesná teplota se nadále zvyšuje a ustálí se na hodnotě, která je o 1 °C nižší než teplota prostředí. Výsledek tedy ukazuje, že lapání po dechu je dostatečně efektivní, aby udrželo teplotu tělesného jádra a teplotu mozku pod teplotou okolí 45 °C (Crawford, 1972).

Bartholomew (1982) ale uvádí, že i když kožní ztráty vody mohou přispívat k chlazení, a tedy i tepelným ztrátám, spíše závisejí na kožní propustnosti ještěra a okolnímu tlaku vodních par.

3.5.1.4 Heterotermie

Ve skutečnosti žádná naměřená tělesná teplota neurčuje tepelný stav celého organismu. I v homogenním a stabilním tepelném prostředí vyrábějí a rozptylují biologické a fyzikální procesy teplo do různých částí těla, a vytváří tak vnitřní teplotní gradienty (Pough et Gans, 1982). Lokální heterotermie spočívá v teplotních rozdílech mezi různými částmi těla a je rozšířeným jevem mezi plazy (Sannolo et al., 2014). Lokální rozdíly tělesné teploty jsou důležitými prvky termoregulace ptáků a savců. I plazi mají mechanismy, které u nich způsobují lokální rozdíly v distribuci tepla, jako příklad srdeční činnost, vazomotorická aktivita nebo lokální odpařovací chlazení (Bartholomew, 1982).

Heath (1964) poprvé popsal lokální rozdíly tělesné teploty u ropušníka trnohlavého *Phrynosoma cornutum*, který se vyhřívá tak, že má tělo schováno pod pískem a pouze hlava mu vyčnívá nad povrch. Teplotní rozdíly mezi hlavou a tělem se u tohoto druhu pohybují mezi 3 – 5 °C. Teplota hlavy vždy překračuje hodnotu teploty těla. Tento mechanismus, zahrnující interakci krčních svalů a protiproudění výměny tepla mezi vnitřní krční žílou a vnitřní krční tepnou, vysvětluje regulaci teplotních rozdílů mezi hlavou a tělem.

Pough et McFarland (1976) zkoumali teplotní rozdíly mezi hlavou a tělem u leguánů zelených *Iguana iguana*, a to jak u živých jedinců, tak u uhynulých. Rozdíl teplot se pohyboval mezi 1 – 5 °C. Tyto teplotní rozdíly mezi hlavou a tělem odráží evaporační chlazení. Povrch hlavy je ve srovnání k tělu menší a je tak ovlivněn všemi způsoby výměny tepla. Na začátku zahřívání je teplota těla nízká. Účinky radiace, konvekce a kondukce jsou na začátku vyhřívání velké a evaporace nízká. Evaporační chlazení je větší až při vysoké tělesné teplotě než na začátku vyhřívání. V důsledku měnícího se vztahu mezi způsoby tepelné výměny, se na začátku slunění jedinec zahřívá rychleji. Oblast hlavy je zahřáta dříve než tělo a evaporační chlazení posléze ovlivňuje více teplotu hlavy než těla.

U druhu *Anolis carolinensis* a *Basiliscus basiliscus* byly také objeveny rozdíly teplot mezi oblastí hlavy a těla při chlazení otevřenou tlamou a byly přičítány přímému evaporačnímu chlazení ústní dutiny (Crawford et al., 1977).

Takovéto rozdíly teplot mezi hlavou a tělem byly zaznamenány u mnoha druhů ještěřů včetně leguánů, agam, gekonů, scinků a varanů a jsou důležitým aspektem kontroly tělesné teploty (Bartholomew, 1982).

3.5.1.5 Endogenní produkce tepla

U některých ještěřů s tělesnou teplotou mezi 35 – 40 °C je rozsah metabolismu na úrovni dostačující k dosažení výroby metabolického tepla, která se rovná bazálnímu metabolismu ptáků a savců stejné velikosti (Bartholomew et Tucker, 1964).

Nicméně tepelná vodivost ještěrek je na takové úrovni, že je endogenní teplo obvykle ztraceno tak rychle, jak je vyprodukováno. Proto je u malých ještěřů endogenní produkce tepla pravděpodobně nevýznamná. U velkých ještěřů, díky jejich relativně nízké tepelné vodivosti, je možné, že endogenní produkce tepla výrazně ovlivňuje rychlost změny tělesné teploty. Metabolická produkce tepla u nich zvyšuje míru zahřívání a snižuje míru chlazení (Bartholomew, 1982).

3.5.1.6 Odrazivost kůže

Je známo, že tmavá barva přitahuje teplo a ohřeje se tedy rychleji než světlá barva. Ve světlejších barvách je rychlost absorpce zářivé energie pomalejší, a naopak odrazivost tepla je vyšší. Tato vlastnost platí i u barvy kůže ještěřů (Rice et Bradshaw, 1980).

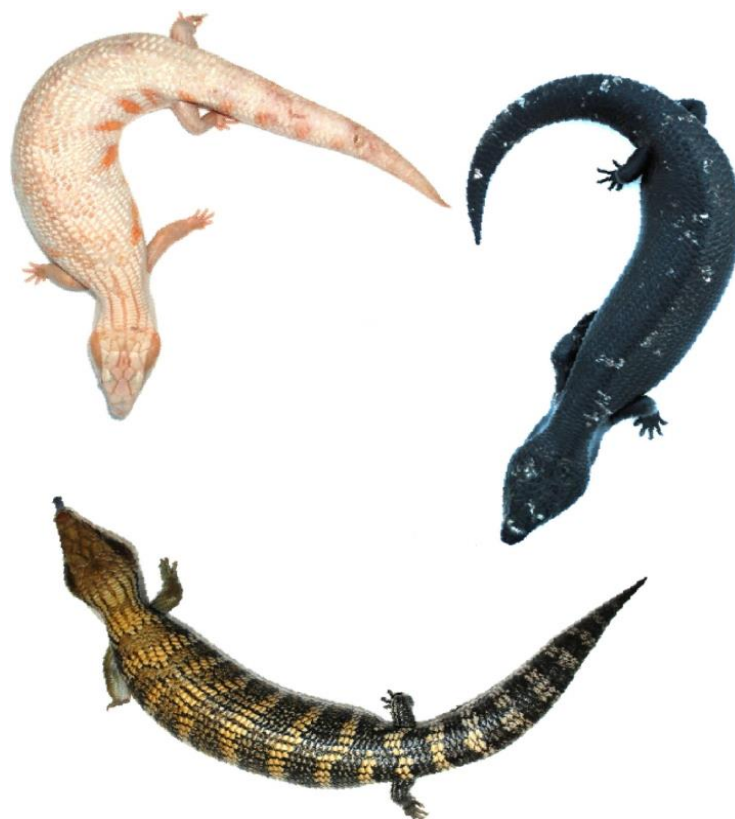
Pokud tělesná teplota ještěra nedosahuje preferované hodnoty, má kůže takového jedince mnohem tmavší barvu (Bartholomew, 1982). Mnoho druhů ještěřů se v takovou chvíli začíná vyhřívat. Když jejich tělesná teplota stoupne k preferované úrovni, kůže jim následně zbledne (Cooper et Greenberg, 1992).

Ještěři absorbují sluneční záření v krátkých vlnových délkách a vyměňují ho dlouhými vlnovými délkami s jejich bezprostředním okolím. Do určité míry mohou fyziologicky měnit odrazivost energie záření změnou barvy kůže. Manipulací tepelného toku spojeného s výměnou záření mohou fyziologicky kontrolovat svou tělesnou teplotu. Ještěři tedy mají potenciál pro kontrolu nad rovnováhou mezi ztrátou a ziskem radiačního tepla (Bartholomew, 1982).

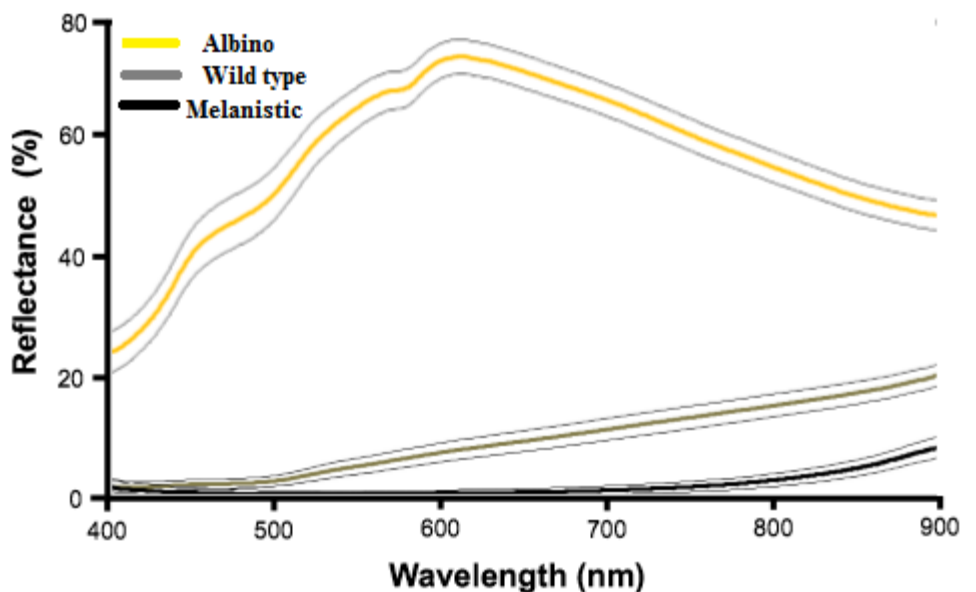
Je několik bodů, které se zdají být jasné v závislosti tepelného efektu na změnu odrazivosti kůže ještěrek. Barvoměna plazů má mnoho funkcí, jednou z nich je kontrola tepelného zisku od viditelného po infračervené záření. Tmavá barva kůže, která je spojená s tělesnou teplotou pod preferovanou úrovní, usnadňuje absorpci energie záření a způsobuje lokální zvýšení teploty, což zvyšuje místní podkožní krevní oběh. Ten zase zvyšuje rychlost přenosu tepla do hlubších částí těla. Při tělesné teplotě nad požadovanou úroveň, způsobuje zblednutí kůže zvýšenou odrazivost, která snižuje vstupní energii záření viditelného a blízkého infračerveného spektra. Nicméně, kožní oběh zůstává rychlý kvůli vysoké teplotě kůže, takže

absorbovaná energie je rychle přenesena do jiných částí těla. Přestože je barvoměna ovlivněna i jinými faktory, má vazba mezi teplotou a odrazivostí a mezi teplotou a periferním krevním oběhem automaticky rozhodující vliv na rychlost změny teploty způsobené zářením. To tedy znamená, že tepelný zisk je vyšší, když je tělesná teplota nízká a snižuje se, když je hodnota tělesné teploty vysoká (Bartholomew, 1982).

Geen et Johnston (2014) ve své studii tyto fakta potvrdili. Cílem studie bylo prokázat, zda zbarvení a odrazivost kůže opravdu ovlivňuje zahřívání a chlazení ještěřů. Jako modelový případ byl vybrán druh tilikvie australské *Tiliqua scincoides*, protože existuje ve třech barevných formách (viz obrázek 3) a také u tohoto druhu neexistuje fyziologická barvoměna jako taková. Bylo zjištěno, že odrazivost tepla je odlišná ve všech třech barevných formách ještěře (viz graf 3). Jedinci melaninového zbarvení vykazovali nízkou odrazivost a teplo získávali rychleji než albínové jedinci s vysokou odrazivostí tepla. Divoce zbarvení jedinci byli s odrazivostí mezi jedinci melaninového a albínového zbarvení, ale teplo získávali ve stejné míře jako ještěři melaninové barvy a ztráty tepla měli k nerozeznání od albinotických ještěřů.



Obrázek 3: Tři barevné formy tilikvie australské: albínová – vlevo nahoře, melaninová – vpravo nahoře, divoká forma – dole (převzato z Geen et Johnston, 2014).



Graf 3: Znázornění procentuální odrazivosti kůže barevných forem u tilikvie australské k vlnové délce přenosu tepla (převzato z Geen et Johnston, 2014).

3.5.1.7 Tepelné senzory

Aby byla behaviorální termoregulace účinná, musejí být ještěři schopni vycítit jejich tepelné prostředí. Snímání okolní teploty je důležité kvůli cílenému využívání různých tepelných stanovišť (Seebacher et Franklin, 2005). Z důvodu přesnosti, s níž ještěři kontrolují svou tělesnou teplotu, je zřejmé, že mají centrální i periferní receptory teploty, potřebné nervové mechanismy pro srovnání mezi nimi a kapacitu pro aktivaci behaviorální a autonomní fyziologické reakci k úpravě rozložení a úrovně teploty uvnitř jejich těla (Bartholomew, 1982).

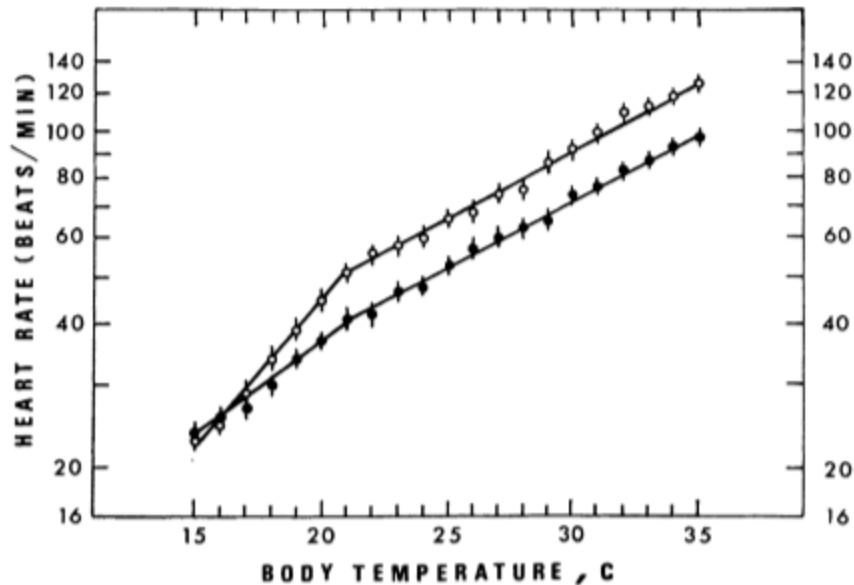
Existence mechanoreceptorů a teplotních receptorů byly zkoumány a následně identifikovány například u ještěrky zelené *Lacerta viridis* (Laurenti, 1768). Kožní čidla ještěrek mají mnoho rysů obecně společných s obratlovci. Určitá obdoba savčích mechanoreceptorů a termoreceptorů existuje i u ještěrek. U ještěrky zelené *L. viridis* byly v kůži nalezeny unimodální čidla a bimodální čidla (reagující také na tlak), která jsou citlivá na chlad a reagují na ochlazování o více než 3 – 5 °C (Bailey, 1969).

3.5.2 Šupinatí – hadi

Z důvodu úzkého vztahu hadů s ještěry, jsou hadi v mnoha funkcích tepelné fyziologie podobní právě ještěřům. Díky protáhnutému tvaru jejich těla a pružnosti páteře si udržují lokální rozdíly v tělesné teplotě. Větší hadi mohou současně obsadit několik různých tepelných prostředí a vystavit tak různé části jejich těla tepelným rozdílům okolí. Jakýkoliv natažený had vyměňuje teplotu s okolím rychleji než stočený had (Bartholomew, 1982).

3.5.2.1 Fyziologická kontrola míry zahřívání a chlazení

Ve srovnání s ještěry i hadi mají určité fyziologické schopnosti ovlivnit rychlost změny tělesné teploty. Tyto schopnosti byly studovány u pouštního druhu užovky diadémové *Spalerosophis diadema cliffordi* (Schlegel, 1837). Průměrná tělesná teplota tohoto druhu při aktivitě byla 29,9 °C. I u tohoto hada bylo zjištěno, že se zahřívá rychleji, než chladí. Průměrná rychlost chlazení byla na 82 % rychlosti zahřívání. Stejně jako u ještěřů, byla zjišťována míra zahřívání a chlazení i u uhynulých jedinců. Výsledky byly stejné. Zahřívání a chlazení uhynulých hadů bylo mnohem pomalejší než u živých jedinců a míra zahřívání byla na stejné úrovni jako míra chlazení. Tepová frekvence živých hadů byla také vyšší během zahřívání než chlazení (viz graf 4). Tepová frekvence se u tohoto hada tedy jeví jako hlavní faktor ovlivňující zahřívání, ale pouze za předpokladu, že úroveň metabolismu také stoupá. Při chlazení srdeční frekvence zpomaluje, čímž zpomaluje tepelné ztráty a metabolická produkce tepla je na nejvyšší úrovni. U tohoto druhu tedy byly nalezeny fyziologické schopnosti pro regulaci tělesné teploty (Dmi'el et Borut, 1972).



Graf 4: Vztah tepové frekvence a tělesné teploty během zahřívání a chlazení u druhu *Spalerosophis diadema cliffordi* (převzato z Dmi'el et Borut, 1972).

3.5.2.2 Místní rozdíly tělesné teploty

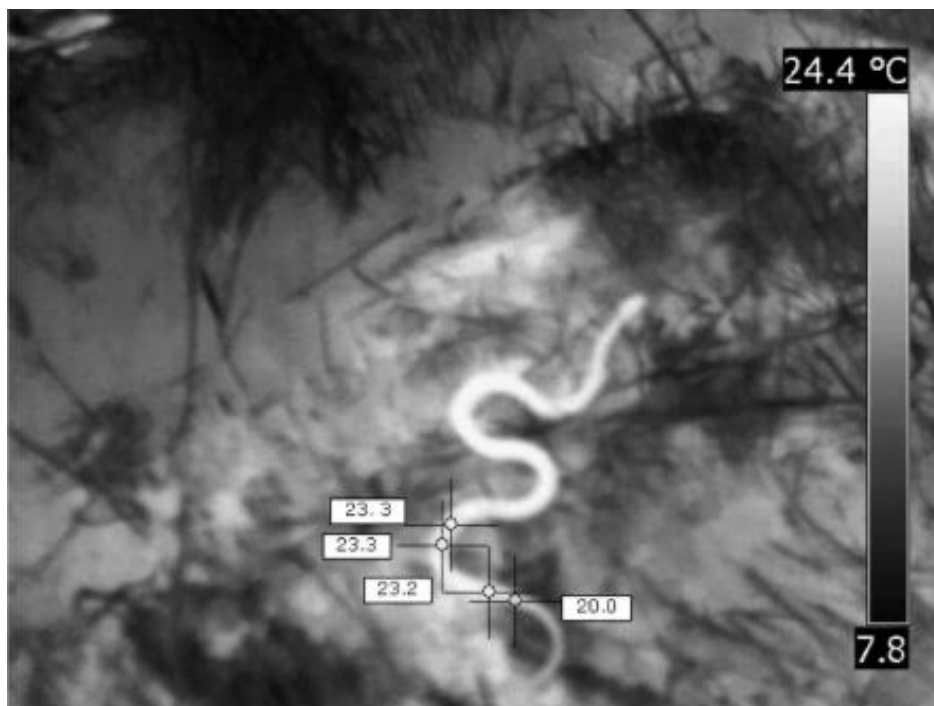
Oběhové faktory mohou u hadů přispět k místnímu rozložení tělesné teploty. U krajty diamantové *Morelia spilotes* (Lacépède, 1804), při rovnoměrném výhřevu dochází k rozdílu teploty mezi hlavou a tělem. Teplota hlavy stoupá rychleji než teplota zbytku těla a dosahuje 30 °C. Poté zůstává teplota hlavy téměř konstantní, až i zbytek těla dosahuje stejné teploty. Když byly lokálně vyhřívány oblasti hlavy a přilehlých částí, vyskytly se náhlé změny tepové frekvence. Změny tepové frekvence odpovídaly místním teplotním rozdílu kdekoli jinde na těle (Webb et Heatwole, 1971).

Teplotní gradient mezi hlavou a tělem byl zkoumán i u taipana velkého *Oxyuranus scutellatus* (Peters, 1867). Rozdíl teplot mezi hlavou a tělem dosahoval až 5,7 °C a 6,1 °C. Bylo zjištěno, že teplota hlavy je mnohem lépe regulovaná než teplota těla. Během preferovaného limitu byla teplota hlavy výrazně nižší než teplota zbytku těla (Johnson, 1975).

Tyto místní rozdíly v teplotě hlavy a těla zahrnují kontrolu průtoku krve ve vnitřní krční žíle a orbitálních dutinách (Bartholomew, 1982).

Amiel et Wassersug (2010) objevili u užovky *Thamnophis sauritus* (Linnaeus, 1766), že při nižší okolní teplotě mají tito hadi chladnější ocas než zbytek jejich těla. Mohou totiž omezit průtok teplé krve vstupující do jejich ocasu. Udržují tak vyšší teplotu jejich tělesného jádra a mohou být aktivní i během chladnějších jarních dnů (viz obrázek 4).

Kromě těchto zmíněných mechanismů, je také pro změnu tělesné teploty hadů důležitá kontrola přenosu tepla mezi kůží a tělesným jádrem, protože většina jejich těla je v přímém kontaktu se substrátem. Když neměli hadi přístup do stinného prostředí, tak jejich tělesná teplota kopírovala od dopoledne do poloviny odpoledne teplotu jakéhokoliv substrátu (dřeva, písku), na kterém se nacházeli. Zhruba po 16 hodině odpolední, jejich tělesná teplota začala klesat společně s klesající teplotou okolí. Ve večerních hodinách převyšovala tělesná teplota hadů o 1 – 5 °C teplotu substrátu (Johnson, 1973).



Obrázek 4: Znázornění teplotních rozdílů mezi tělem a ocasem u užovky *Thamnophis sauritus* (převzato z Amiel et Wassersug, 2010).

3.5.2.3 Endogenní produkce tepla

Určitá metabolická produkce tepla u hadů byla nalezena například u pouštní užovky diadémové *Spalerosophis diadema cliffordi* (Dmi'el et Borut, 1972). Bylo ale zjištěno, že mezi hady jsou jedinečné krajty, a to tím, že vykazují endotermní vzor produkce tepla podobný dokonalejším obratlovcům (Hutchinson et al., 1966; Harlow et Grigg, 1984; Slip et Shine, 1988).

Hutchinson et al. (1966) popsali tento jev u samic indické krajty tmavé *Python molurus bivittatus* (Kuhl, 1820), která v době inkubace vajec dokázala udržovat teplotu vyšší o 5 °C, než byla teplota okolí.

Harlow et Grigg (1984) objevili tento mechanismus u krajty diamantové *Python spilotes* (Lacépède, 1804), která si udržovala tělesnou teplotu okolo 32 – 33 °C po 12 hodin denně, což bylo téměř o 7 °C více než okolní teplota. Tohoto zvýšení tělesné teploty bylo dosaženo opakovanými záchvěvy. Tyto záchvěvy byly způsobeny kontrakcemi svalů celého těla. Frekvence kontrakcí svalů, tělesné teploty a spotřeby kyslíku vykazovala určitý rytmus, který vrcholil v pozdních večerních hodinách a časných ranních hodinách. Tento rytmus u krajt přetrvával i případě, že měly k dispozici externí zdroj tepla. Ale i tak se samice z počátku nejdříve vyhřívaly, pak se vrátily k vejcím a udržovaly vysokou tělesnou teplotu kontrakcemi svalů. Slip et Shine (1988) endotermní produkci tepla u krajty diamantové *P. spilotes* popsal také. Zároveň bylo zjištěno, že této produkce tepla jsou schopné pouze samice, které mají nakladena vejce. Samci tuto schopnost nemají a samice, které neinkubují vejce tuto schopnost také postrádají.

3.5.2.4 Tepelné senzory

Zdá se, že všichni hadi mají dobře vybavené senzory ke snímání povrchové a tělesné teploty jiných zvířat (Bartholomew, 1982). U hadů byly nalezeny speciální orgány na snímání tepla neboli tepločivné jamky. Konkrétně byly objeveny u hroznýšovitých a zmijovitých, včetně chřestýšů. Díky těmto orgánům jsou hadi schopni rozeznat elektromagnetické záření z blízké ultrafialové do infračervené oblasti. Funkce těchto tepločivných jamek spočívá především v tepelné detekci a zachycení kořisti (Seebacher et Franklin, 2005).

Avšak u chřestýšovce žlutozeleného *Trimeresurus flavoviridis* Gray, 1842 bylo zjištěno, že infračervené receptory tepločivných jamek jsou citlivé na teplotu, ale jejich detekční vzdálenost je velmi krátká, menší než 0,005 metru, což je pro predaci neúčinné. Krátké detekční vzdálenosti však mohou být výhodné pro termoregulaci (Seebacher et Franklin, 2005).

Behaviorální pokusy s chřestýši *Crotalus atrox* ukázaly, že hadi používají tepločivné jamky k detekci tepelně příznivých stanovišť. Když byla hadům dána volba mezi tepelně stresujícím prostředím se 40 °C nebo benigním prostředím se 30 °C, tak si chřestýši s experimentálně zablokovanými jamkami vybrali častěji tepelně stresující prostředí než hadi s neporušenými jamkami (Krochmal et Bakken, 2003).

3.5.3 Želvy

Želvy patří, jako ostatní skupiny plazů, mezi ektotermní živočichy. Pro dosažení a udržení tělesné teploty spoléhají především na zdroje tepla z okolního prostředí. Hlavním prostředkem termoregulace želv je chování, ale využívají i fyziologické mechanismy pro kontrolu jejich tělesné teploty (Sturbaum, 1982).

Díky jejich polokulovitému tvaru, který jim dává relativně malý poměr povrchu ku objemu, ve srovnání s jinými plazy stejné velikosti, je jejich tepelná výměna s okolím minimalizována. Větší suchozemské druhy, zejména pouštního typu, někdy obtížně hledají úkryt před sluncem, a tak jsou dlouhodobě vystavováni intenzivnímu slunečnímu záření. Selektivní výhodou v tomto prostředí je evaporační chlazení a kardiovaskulární mechanismy pro minimalizaci tepelného zisku. Mořské želvy zase naopak mohou být vystavovány nízkým teplotám vody, když hledají potravu anebo když jsou unášené chladnými proudy. A sladkovodní želvy mohou dosáhnout vysokých tělesných teplot při vyhřívání na souši a následně mohou být vystaveni chladným podmínkám vody. Proto u vodních druhů mohou být selektivně výhodné mechanismy pro maximální udržení tepla nebo dokonce výrobu metabolického tepla (Bartholomew, 1982).

3.5.3.1 Fyziologická kontrola míry zahřívání a chlazení

U různých druhů želv byly také jako u ostatních plazů dělány pokusy na míru zahřívání a chlazení. Tyto studie ukázaly, že ve většině případů se želvy zahřívají a chladí v odlišných mírách a rychlost tepelné výměny želv na vzduchu a ve vodě nemusí být stejná (Sturbaum, 1982).

Spray et May (1972) studovali míru zahřívání a chlazení u dvou vodních, vyhřívajících se druhů, želvy ozdobné *Chrysemys picta* a želvy nádherné *Pseudemys scripta* a u dvou suchozemských druhů, želvy myší *Gopherus polyphemus* a želvy karolínské *Terrapene carolina*. Míry zahřívání a chlazení byly studovány jak ve vodě, tak na souši. Analýza ukázala, že tyto aspekty v termoregulaci želv souvisejí, také jako u ještěřů, s cévními změnami. Ukázalo se, že vodní želvy *Chrysemys* a *Pseudemys* se zahřály na vzduchu rychleji, než se ochladily. U suchozemských *Gopherus* a *Terrapene* to bylo naopak, rychlost chlazení byla větší než zahřívání. Rychlosti zahřívání a chlazení byly zkoumány i v souvislosti se životností želv. Živí

jedinci byli zahřáti výrazně rychleji, než mrtví. Rychlosti zahřívání a chlazení byly u uhynulých jedinců na stejné úrovni. Také bylo zjištěno, že větší želvy se zahřívají a chladí daleko pomaleji než menší jedinci. U želvy nádherné *Pseudemys scripta* byla zjištěna vyšší rychlost tepelné výměny ve vodním prostředí a vykazovala nižší poměr chlazení ku zahřívání než na souši. Želva myší *G. polyphemus* se ochlazovala stejnou rychlostí jako želva nádherná *P. scripta* a želva ozdobná *Ch. picta*, ale rychlost zahřívání u ní byla nižší. Také želva karolínská *T. carolina* se ochlazovala velmi rychle a zahřívala velice pomalu v porovnání s vodními druhy.

Lucey (1974) také porovnával rychlost zahřívání na souši u želvy *Pseudemys scripta elegans* (Wied-Neuwied, 1839) při okolní teplotě 40 °C s rychlostí chlazení v okolí o teplotě 5 °C. I v této studii bylo potvrzeno, že se tato želva zahřívá rychleji, než chladí.

Díky těmto studiím byl objeven jakýsi vzor pro rychlosti zahřívání a chlazení pro vodní i suchozemské želvy. Vodní želvy, které mají možnost vyhřívát se mimo vodu, se obvykle zahřívají rychleji, než chladí. U suchozemských želv, pro které je hlavním problémem přehřátí, je rychlost chlazení vyšší než rychlost zahřívání. Jak vodní, tak suchozemské želvy mají tedy schopnosti pro úpravu rychlosti zahřívání a chlazení (Bartholomew, 1982).

3.5.3.2 Faktory ovlivňující rychlost zahřívání a chlazení

Primární fyziologickou kontrolou míry zahřívání a chlazení u želv je kardiovaskulární systém (Bartholomew, 1982). To, že existuje úzký vztah mezi tepovou frekvencí a periferním krevním tokem bylo popsáno již u šupinatých plazů (Galli et al., 2004).

Bethea (1972) zkoumala vliv tělesné teploty na tepovou frekvenci u želvy krabičné *Terrapene ornata*. Tepová frekvence této želvy byla přímo úměrná její tělesné teplotě. Při teplotě těla v rozmezí 5 – 11 °C byla tepová frekvence výrazně nižší při vyhřívání než při chlazení. Více želv s tělesnou teplotou mezi 5 – 11 °C bylo aktivnějších během chlazení než během zahřívání, to proto, že při chlazení byly želvy schopné uniknout do více příznivého prostředí a díky této aktivitě měly i vyšší tepovou frekvenci právě při chlazení. Zatímco během vyhřívání při takovéto nízké počáteční tělesné teplotě mají tyto želvy tendenci pasivně absorbovat teplo, což nárůst tepové frekvence nevyvolá.

Později u této želvy bylo zjištěno, že se její tepová frekvence zvyšuje s narůstající teplotou tělesného jádra i v tepelně stresujícím prostředí. Ukázalo se, že v prostředí o teplotě 48 °C a 51 °C se zvýšila tělesná teplota želvy na 39,9 – 41 °C a společně s tímto nárůstem vnitřní tělesné teploty vzrostla i hodnota tepové frekvence. Avšak v tepelném prostředí

o rozmezí 38 – 43 °C se tepová frekvence želvy nezvyšovala, protože ji toto rozmezí teplot nestresovalo (Sturbaum et Riedesel, 1974).

Stejně tak byla zkoumána tepová frekvence u želvy nádherné *Pseudemys scripta elegans*, u které bylo zjištěno, že tepová frekvence narůstala se zvyšující se tělesnou teplotou želvy a byla výrazně vyšší při zahřívání než při chlazení. Vyšší hodnoty srdečního tepu během vyhřívání byly doprovázeny zvýšením krevního průtoku. Během chlazení byl krevní průtok snížen. Změny krevního toku v kůži způsobují rozdíly v rychlosti vedení tepla. Zvýšený krevní průtok během vyhřívání dopraví teplo mnohem rychleji z povrchu do jádra těla. I u želv tedy existuje hystereze mezi tepovou frekvencí a krevním průtokem (Lucey, 1974; Galli et al., 2004).

Hystereze mezi tepovou frekvencí a periferním krevním průtokem byla také prokázána u pouštní želvy *Gopherus agassizii* (Voigt, 1975) a kožnatky trnité *Trionyx spiniferus* LeSueur, 1827 (Smith et al., 1981). Avšak jsou také druhy, u kterých nebyla hystereze tepové frekvence prokázána, například *Chrysemys picta*, *Gopherus polyphemus* a *Terrapene carolina* (Spray et May, 1972).

Také u želvy floridské *Pseudemys floridana* (LeConte, 1830) a kajmanky dravé *Chelydra serpentina* bylo zjištěno, že mají určitou kontrolu nad periferní vazomotorickou činností. Lokální aplikací záření na krunýř se zvýšil lokální krevní průtok, chlazením krunýře se naopak snížil (Sturbaum, 1982).

U mořských želv nebyla tepelná výměna zkoumána až tak do detailu. Hochscheid et al. (2002) proto zkoumali lokální krevní průtok na předních ploutvích zelených želv karet obrovských *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758) a u karety obecné *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758). Průměrná rychlost průtoku krve a srdeční frekvence byly stanoveny pro teplotu vody, ve které byly želvy aklimatizovány, a to 19,3 – 22,5 °C. Lokální krevní průtok ploutví se zvyšoval s rostoucí teplotou vody. Při chlazení vody se naopak snižoval a tepová frekvence také pozitivně korelovala s teplotou vody. Tato studie ukázala, že díky tomuto lokálnímu oběhu jsou želvy schopné buď přepravit teplo rychle do těla, anebo ho udržet uvnitř těla.

3.5.3.3 Heterotermie

I u želv existují místní rozdíly teploty těla, ačkoliv dostupné údaje jsou omezeny pouze na několik druhů želv (Bartholomew, 1982).

McGinnis et Voigt (1971) u želvy Agassizovy *Gopherus agassizii* zpozorovali, že teplota povrchu krunýře často přesahuje hodnotu teploty tělesného jádra o 8 – 10 °C. Krunýř tedy funguje jako tlumící prvek před přehřátím.

Webb et Johnson (1972) ve své studii zkoumali rozdíly teplot mezi hlavou a tělem u dlouhokrčky australské *Chelodina longicollis* (Shaw, 1794) a u emydury říční *Emydura macquari* (Gray, 1831). Teplotní rozdíly byly zkoumány při zahřívání jak ve vodě, tak na souši. Ve vodě byla teplota těla dlouhokrčky australské nižší než teplota hlavy. U emydury říční *E. macquari* byly teplotní rozdíly více variabilní, ale menšího rozsahu než u dlouhokrčky *Ch. longicollis*. Teplota hlavy u obou těchto druhů úzce kopírovala teplotu vodního prostředí, a proto měly želvy malou kontrolu nad teplotou hlavy. Při zahřívání na souši mohly želvy výrazně teplotu hlavy snížit, a to například evaporačními ztrátami.

3.5.3.4 Evaporační chlazení

Během expozice v horkém prostředí vykazují želvy různé aktivity. S jejich rostoucí tělesnou teplotou nastávají u želv známky nepohodlí, doprovázené zvýšeným dýcháním, pěnou kolem tlamy a vlhkostí v oblasti hlavy. U mnoho druhů želv se v reakci na zvýšenou tělesnou teplotu dostaví hojné slinění (Sturbaum, 1982).

Tyto mechanismy evaporačního ochlazování byly studovány u želvy krabičné *Terrapene ornata*. Odpařovací chlazení u tohoto druhu želv je vyvoláno buď sliněním nebo močením. Značné množství slin je produkováno z tlamy a nosních dírek. Následně želva sliny rozmaže po předních končetinách a poté pomocí otírání nohou také na oblast krku a hlavy. Moč je zase rozetřena na zadní nohy. K močení dochází před sliněním, ale někdy i později. Proto hlavně slinění bylo přijato jako ukazatel termoregulace. Ke slinění dochází při tělesné teplotě kolem 32,3 – 40,4 °C. Evaporační ztráty vody závisejí tedy na tepelném stresu želv (Riedesel et al., 1971).

McGinnis et Voigt (1971) popsali podobné mechanismy u pouštní želvy Agassizovy *Gopherus agassizii*, která když dosáhla svého kritického minima 39,5 °C, začala hojně slinit a zpěněné sliny pokryly hlavu a krk.

Mechanismy slinění v závislosti na zvýšené tělesné teplotě byly zkoumány i u jiných druhů želv, například u pouštní želvy ostruhaté *Testudo sulcata* Miller, 1779 nebo želvy karolínské *Terrapene carolina*. Také ostatní evaporační mechanismy, jako chlazení tlamou

nebo těžké oddechování či úmyslné pohyby oblasti krku, jsou želvami používané pro ochlazování (Sturbaum, 1982).

3.5.3.5 Tepelné senzory

Jak u šupinatých plazů, tak i u želv byly nalezeny periferní a centrální nervové senzory, které se podílejí na regulaci tělesné teploty (Bartholomew, 1982).

Spray et May (1972) u želvy *Chrysemys picta* zjistili, že zcela ztratila svou schopnost kontroly nad tepelnou výměnou s prostředím, když jí byly přerušeny senzorické nervy pro zásobení krunýře.

Morgareidge et Hammel (1975) také zkoumali vliv teploty hypotalamu na evaporační ztráty vody u želvy *Terrapene ornata* a *Terrapene carolina*. Bylo zjištěno, že evaporační ztráty jsou ovlivňovány jak teplotou mozku, tak teplotou těla, měřené v kloace. Když byl při tělesné teplotě 35°C zahříván mozek těchto želv až na teplotu 39 °C, byl pozorován značný nárůst slinění. Avšak při nižší tělesné teplotě zahřívání oblasti mozku slinění nespustilo a při nebezpečně vysoké tělesné teplotě způsobilo chlazení hypotalamické oblasti mozku snížení ztrát vody evaporací. Tento experiment ukázal, že želvy mají periferní i centrální snímače teploty, díky kterým řídí evaporační ztráty vody.

3.5.3.6 Endotermní produkce tepla

U některých mořských želv bylo zjištěno, že dokáží udržet tělesnou teplotu o několik stupňů vyšší, než je teplota vody. Je to díky jejich velkým rozměrům a zvýšenou rychlostí metabolismu. Tento objev byl nalezen u velkých mořských želv ve studených vodách (Standora et al., 1982).

Kožnatka velká *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761) udržuje tělesnou teplotu na 25,5 °C ve vodě, která má teplotu 7,2 °C. Za rozdíl 18 °C je zodpovědná velikost jejího těla, která ji umožňuje akumulovat teplo získané svalovou aktivitou (Frair et al., 1972). Ale i kareta obrovská *Chelonia mydas* je schopna udržet tělesnou teplotu nad teplotou vody, i když je velikostně o polovinu menší než kožnatka. Tato kareta měla během střídavého odpočívání a plavání tělesnou teplotu o 0,7 – 1,6 °C vyšší než okolní voda. Při intenzivním plavání ve vodě o teplotě 29 °C dosahovala její tělesná teplota 32,8 – 37,1 °C. Kareta obrovská i kožnatka velká vykazují tedy určitou endotermii jako savci, a díky tomu během různých aktivit mohou udržet svou tělesnou teplotu na vysoké úrovni (Standora et al., 1982).

3.5.4 Krokodýli

Krokodýli jsou z pohledu fyziologické regulace tělesné teploty důležitou skupinou. Jsou nejbližší žijící příbuzní ptáků a také jsou největšími zástupci plazů. S ptáky a savci sdílejí kompletní funkční oddělení pravé a levé srdeční komory. Jejich kostra zůstala v podstatě beze změny nejméně od křídly (Bartholomew, 1982).

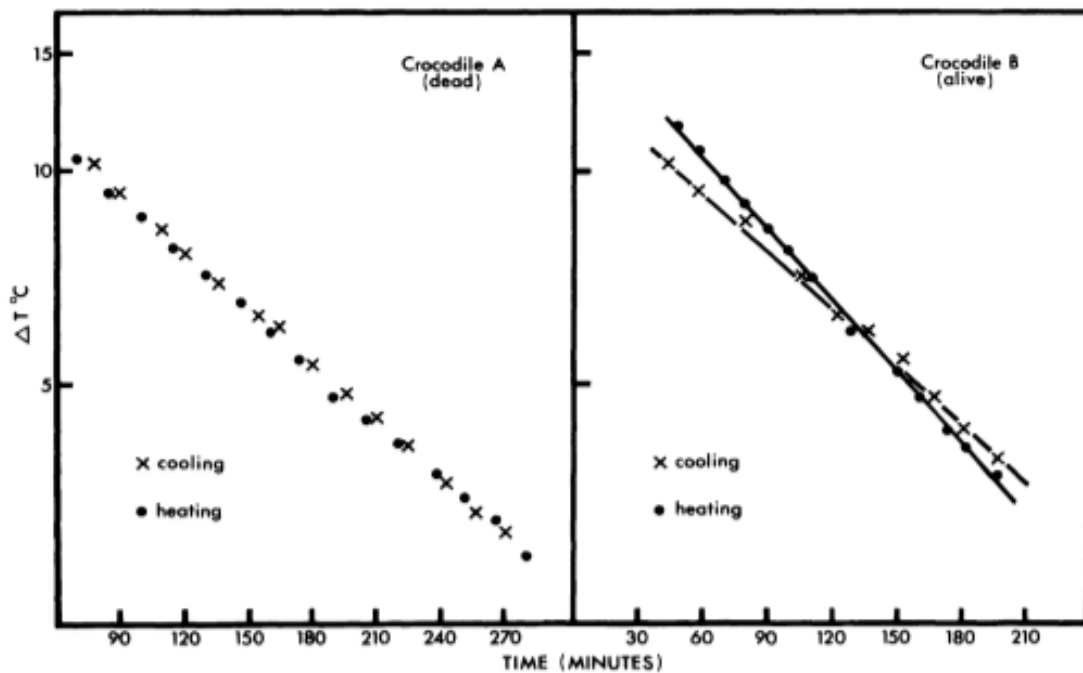
Krokodýli stejně jako ostatní skupiny plazů regulují svou tělesnou teplotu kombinací behaviorálních a fyziologických mechanismů. Mezi jejich důležité účinné mechanismy fyziologické termoregulace patří změny v množství a distribuci průtoku krve, endogenní produkce tepla a odpařování vody z těla (Smith, 1979). Bartholomew (1982) uvádí, že všechny tyto mechanismy jsou do termoregulace zapojeny, avšak kardiovaskulární mechanismy jsou jednoznačně nejdůležitější.

U velkých krokodýlů je zřejmé, že jsou schopni změnit rychlost tepelné výměny ve větší míře než menší jedinci, a mohou tak činit s menším zapojením kardiovaskulárního systému. Mladí aligátoři se zahřívají a ochlazují stejnou mírou, zatímco velcí krokodýli se zahřejí rychleji, než ochladí, což znamená, že větší krokodýlové jsou lepšími termoregulátory než ti menší (Smith, 1979).

3.5.4.1 Fyziologická modulace změn tělesné teploty

Bylo zjištěno, že i krokodýli mají schopnost zahřát se rychleji než chladit, a to jak na souši, tak ve vodě. Konkrétně byla tato schopnost studována u aligátora severoamerického *Alligator mississippiensis* a u krokodýla australského *Crocodylus johnstoni* Krefft, 1873 (Smith, 1976; Grigg et Alchin, 1976).

U mrtvých jedinců krokodýla australského bylo zahřívání i chlazení na stejné nižší úrovni než u živých jedinců (viz graf 5), z čehož vyplývá, že tyto krokodýli mají určitou fyziologickou kontrolu nad tepelnou výměnou mezi jejich tělem a prostředím (Grigg et Alchin, 1976). Stejně tak to bylo zjištěno i u aligátora severoamerického (Smith, 1976). Je pravděpodobné, že i ostatní druhy krokodýlů sdílejí tyto schopnosti (Bartholomew, 1982).



Graf 5: Porovnání míry zahřívání a chlazení u mrtvých a živých jedinců krokodýla australského *Crocodylus johnstoni* (převzato z Grigg et Alchin, 1976).

3.5.4.2 Tepová frekvence a periferní krevní oběh

I u krokodýlů bylo zjištěno, že tepová frekvence při jakékoliv tělesné teplotě je během vyhřívání vyšší než během chlazení při stejné hodnotě tělesné teploty. To svědčí o zvýšeném krevním průtoku během zahřívání (Smith, 1979). Krokodýlové se tedy zahřívají rychleji, než chladí, což vyplývá ze změny tepelné vodivosti způsobené právě změnou krevního toku. Méně prokrvená kůže při chlazení vede teplo špatně. Za to při vyhřívání kožní vazodilatace zvýší průtok krve, a tím zlepší transport tepla (Smith, 1976).

Role kardiovaskulárního systému byla zkoumána nejen u aligátorů severoamerických *Alligator mississippiensis*, ale i u krokodýla australského *Crocodylus johnstoni*, u něhož také konvektivní přenos tepla probíhá pomocí oběhového systému, což přesahuje míru přenosu tepla samotným vedením. Lokální zahřívání povrchu těla má za následek kožní vazodilataci a lokální chlazení způsobuje vazokonstrikci, s čímž je spojeno i zvýšení a snížení tepové frekvence (Grigg et Alchin, 1976).

Avšak kožní reakce cév krokodýlů se zdají být odlišné od jiných plazů. U všech skupin plazů včetně krokodýlů je kožní reakce na teplo lokálního charakteru a vyhřívané části kůže vykazují vazodilataci. Kůže tedy vykazuje zvýšený krevní průtok a tělesná teplota se také

zvyšuje. U krokodýlů ale vykazují chladnější části kůže snížený průtok krve, i když se tělesná teplota zvyšuje. Tato vlastnost je pravděpodobně adaptivní hlavně pro krokodýly během vyhřívání ve vodě (Smith, 1979).

3.5.4.3 Metabolická produkce tepla

Krokodýli rostou do větších rozměrů než ostatní žijící plazi. Jejich velikost zvyšuje tepelnou setrvačnost, snižuje poměr povrchu ku objemu a zvyšuje retenci endogenního tepla. Velcí krokodýli produkují méně tepla na kilogram tkáně než menší jedinci. Avšak díky jejich nižšímu poměru povrchu ku objemu, jsou schopni vyprodukovat dostatečné množství metabolického tepla, které zvýší jejich tělesnou teplotu nad teplotu vody (Smith, 1979).

Krokodýli získávají teplo radiací, vedením a metabolismem. Tepelná vodivost ze vzduchu a vody je důležitou cestou k výměně tepla. Výměna tepla ve vodě převyšuje tepelnou výměnu ve vzduchu, a to vzhledem k vyšší tepelné vodivosti a specifickému teplu vody (Smith, 1979).

Endogenní produkce tepla u krokodýlů zvyšuje rychlost ohřevu a zpomaluje rychlost chlazení (Bartholomew, 1982). Energetický metabolismus během zahřívání a chlazení byl studován pouze u aligátora severoamerického *Alligator mississippiensis*. Bylo zjištěno, že aligátoři mají větší spotřebu kyslíku během chlazení než během zahřívání. Endogenní produkce tepla u aligátorů zpomaluje tempo poklesu tělesné teploty (Smith, 1975a). Aligátoři jsou díky endogenní produkci tepla schopni v noci udržet svou tělesnou teplotu až o 3 °C vyšší, než je okolní teplota vody (Smith, 1975b).

3.5.4.4 Heterotermie

Rozdíly teploty na různých místech těla jsou zaznamenány i u krokodýlů. Je to díky kardiovaskulárním reakcím a velkým tělesným rozměrům (Bartholomew, 1982).

V krokodýlovi mořském *Crocodylus porosus* (Schneider, 1801), který byl vystaven slunečnímu záření, se srdce, játra, plíce a střed ocasu zahřály rychleji než ventrální oblasti hrudníku, ocasu nebo kloaky (Drane et al., 1977).

Také rozdíly teplot mezi hlavou a tělem byly u krokodýlů nalezeny, avšak nebyly tak velké. Při vyhřívání krokodýla australského *Crocodylus johnstoni* vzrostla teplota hlavy mnohem rychleji než teplota tělesného jádra, ale později klesla mírně pod teplotu jádra. Při zahřívání ve vodě, což probíhá pomocí kondukce a konvekce, teplota hlavy zůstala zhruba

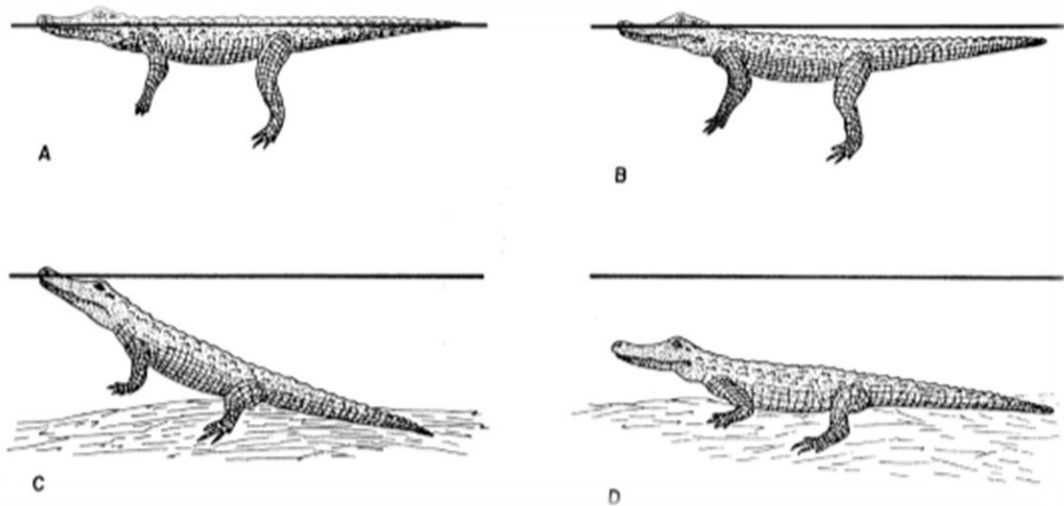
o 3 °C pod teplotou tělesného jádra. Při vyhřívání oblasti hlavy teplota tělesného jádra u uhynulých (kontrolních) jedinců nenarůstala, ale u živých jedinců byl narůst teploty zaznamenán, což naznačuje, že lokálním zahříváním hlavy se krokodýl může vyhřát celý (Grigg et Alehin, 1976).

3.5.4.5 Evaporační mechanismy

Voda je velmi důležitým aspektem v termoregulaci krokodýlů. Teplotní gradienty jsou v přírodní vodě často prudké. Mělká povrchová voda je krokodýly využívána k získání tepla, zatímco hluboké vody slouží k ochlazení a ochranou před vysokými teplotami. Aligátoři si v reakci na vysoké teploty dokonce vyhrabávají díry. Zaujímají také významné pozice těla s ohledem na vodní hladinu (viz obrázek 5). Tyto pozice jsou efektivním způsobem odpařovacího chlazení. Aligátoři se pravidelně ponořují, ale plavou stále těsně pod hladinou, a to jim umožní snížit tělesnou teplotu a odpařují tím vodu ze svého těla. Krokodýlí kůže není nepropustná vůči vodě. Účinek kožního odpařování je ale v termoregulaci zanedbatelný (Smith, 1979).

Nicméně, několik druhů krokodýlů otvírá tlamu, když je vedro, aby se ochladili (Spotila et al., 1977). Aligátoři tak vystavují vlhkou sliznici úst k odpařování, což může výrazně snížit teplotu hlavy (Smith, 1979). Tato aktivita je charakteristická pro několik druhů krokodýlů, kteří leží na břehu s široce otevřenou tlamou po delší dobu. Je to komplexní zvyk, při kterém krokodýli různě rozevívají tlamu a někdy tento mechanismus zahrnuje i krční pohyby. Dřívější studie u mladých krokodýlů nilských ukázaly, že jim tento mechanismus pomáhá se ochladit. Také se ale objevily studie, které termoregulační funkci této aktivity popíraly (Spotila et al., 1977). Toto evaporační chlazení bylo studováno u kajmana brýlového *Caiman crocodylus* (Linnaeus, 1758), kde bylo zjištěno, že otevírání úst nemusí nutně zvyšovat tepelné ztráty. U kajmana tedy otevírání úst bylo vyhodnoceno jako fyziologicky nevýznamný chladicí mechanismus a nehrálo roli při chlazení hlavy (Diefenbach, 1975).

U aligátorů je tento způsob evaporačního chlazení účinným mechanismem pro snížení teploty hlavy. Díky tomuto chlazení se snížila míra tepelného zisku skrze hlavu malých i velkých aligátorů, když byli vystaveni vysokému světelnému záření při střední teplotě vzduchu. Velikost tohoto účinku se zvyšovala s velikostí těla aligátorů. Ve výsledku však měl tento mechanismus malý účinek na celkovou tělesnou teplotu (Spotila et al., 1977).



Obrázek 5: Termoregulační držení těla aligátorů s ohledem na vodní hladinu, umožňující evaporační chlazení a odpařování vody z těla. A – plavání s tělem vyčnívajícím nad hladinu, B – běžné plavání, C – dýchání při ponoření těla, D – kompletní ponoření (Převzato ze Smith, 1979).

3.6 Behaviorální mechanismy termoregulace

Termoregulace prostřednictvím chování je charakteristická pro všechny druhy plazů (Bogert, 1949; Caldwell et Vitt, 2014). Termoregulující plazi si jen zřídka vyberou jedno místo, kde by si svou tělesnou teplotu udrželi na preferované úrovni a zůstali na tomto místě. Spíše se budou během celého dne pohybovat mezi sluncem a stínem nebo mezi teplou a chladnou oblastí. Toto chování je označováno jako termoregulační „pendlování“, tedy přecházení z místa na místo (Firth et Turner, 1982). Bartholomew (1982) řadí mezi behaviorální termoregulační mechanismy plazů výběr mikro-prostředí a čas aktivity, změny jejich postojů, choulení se a hrabání.

3.6.1 Nervové základy behaviorální termoregulace

U savců bylo popsáno několik modelů, které charakterizovaly jejich centrální termoregulační systémy. Tyto modely, zejména „proporcionální“ model a model „on-off“ byly použity i pro behaviorální termoregulaci plazů. Proporcionální model se sestává z referenčního signálu nebo nastavené hodnoty teploty, která je vnímána mozkem, a komparátoru, který přijímá referenční signál a smyslovou tepelnou informaci z pokožky, centrální nervové

soustavy i odjinud. Změny držení těla plazů, jako je úhel orientace ke slunci, mohou být řízeny na základě proporcionálního modelu. Druhý model pracuje na principu „vše nebo nic“. Tímto principem je u plazů řízeno chlazení otevřenou tlamou. Spojení dvou takových systémů s vysokým a nízkým termostatickým nastavením může popsat termoregulační chování plazů projevující se přesouváním z místa na místo (Firth et Turner, 1982).

Místo v mozku, kde se předpokládá, že tyto regulátory působí, je hypotalamus, konkrétně preoptická/přední část hypotalamu. Tato oblast mozku obratlovců je již dlouho považována za hlavní teplotu integrující centrum (Hammel et Pierce, 1968).

Cabanac et al. (1967) zjistili, že preoptická oblast hypotalamu ještěrek a želv je citlivá na teplotu a obsahuje teplotně-senzitivní neurony. Teplotní citlivost v mozku plazů byla popsána již v roce 1950, kdy byly pozorovány změny teploty na mozku želv a následné kardiovaskulární reakce.

Až později bylo objeveno, že se tato teplotní citlivost vztahuje k termoregulaci. Ukázalo se, že lokální zahřívání nebo chlazení předního mozku u australského ještěra tilikvie australské *Tiliqua scincoides* může mít vliv na termoregulační chování. Teplota mozku hraje určitou roli při generování signálu pro útěk z horkého prostředí, ale roli hraje také rektální teplota či teplota kůže. Zahřívání mozkového kmene nad teplotu 40 °C samo o sobě ústupovou reakci nevyvolá (Hammel et al., 1967).

Cabanac et al. (1967) ve své studii zkoumal přítomnost tepločivných neuronů v mozku tilikvie australské *Tiliqua scincoides*. Bylo zjištěno, že spontánní aktivita většiny neuronů se nijak nezměnila při změně lokální teploty mozku. V porovnání se stejnými savčími neurony byly tyto neurony u plazů popsány jako necitlivé na teplotu. Avšak u osmi dalších neuronů, které se nacházely rostrálně od oční chiasmy, byla zjištěna korelace mezi teplotou mozku a neuronální aktivitou. Pět z těchto neuronů zvýšilo svou spontánní aktivitu se zvýšením teploty mozku. Podle analogie podobných savčích neuronů byl tento druh neuronu označen jako citlivý na teplo neboli tepločivný neuron. Zbylé tři neurony vykazovaly opačnou aktivitu. Jejich aktivita vzrostla, když byl mozek ochlazen. Proto byly pojmenovány jako neurony citlivé na chlad neboli studenočivné neurony.

3.6.1.1 Vliv lézí na termoregulační chování plazů

Kluger et al. (1973) zkoumali vliv lézí, nacházejících se především na zadním hypotalamu a středním mozku, na termoregulační chování ještěrky leguána pustinného

Dipsosaurus dorsalis. Léze, které se vyskytovaly v zadním hypotalamu, zejména na mamilárních těliscích, rušily termoregulační vzor pro přebíhavé chování těchto plazů. Rozsah poruchy termoregulačního chování odpovídal rozsahu poškození mamilárního tělíska. Léze, vyskytující se na zadním hypotalamu a středním mozku, avšak jinde než na mamilárních těliscích, neměla žádný viditelný účinek na termoregulační chování ještěřů.

U téhož druhu byl dále studován vliv elektrolytických lézí na preoptické části hypotalamu a telencefalonu. Bylo zjištěno, že léze v mediální preoptické oblasti dramaticky změnilly termoregulaci. Průměrná tělesná teplota plazů při přechodu ze studené části prostředí do teplé části prostředí se výrazně snížila u všech zkoumaných jedinců. Také při přechodu z teplého do studeného prostředí se průměrná tělesná teplota zvýšila u dvou jedinců. Odchylka mezi těmito dvěma přechodnými tělesnými teplotami byla u některých jedinců také velká, zatímco frekvence přechodů plazů z těchto dvou tepelně odlišných prostředí se výrazně snížila. Léze jádra předního hypotalamu a suprachiasmatického jádra měla za následek významné snížení frekvence přechodu plazů z teplého prostředí do studeného a naopak. Také velké léze vystupující ze zadní části ventromediálního telencefalonu na mediální svazek předního mozku a léze na mediální stěně telencefalonu měly za následek výrazně nízké hodnoty tělesné teploty při přecházení plazů z teplého prostředí do chladnějšího anebo naopak (Berk et Heath, 1976).

Mediální preoptická část mozku ektotermních ještěrek hraje tedy zásadní roli v nervové integraci behaviorální termoregulace. Nastavené hranice tělesné teploty (vysoká a nízká hranice) jsou odpovědné za přechodné chování plazů, avšak činí tak nezávisle na sobě. Další rostrální jádra hypotalamu a struktury telencefalonu přispívají k centrální nervové síti podílející se na termoregulaci (Berk et Heath, 1976).

Tato všechna pozorování poukazují na několik termo-senzitivních lokalit v mozku plazů, které nějakým způsobem ovlivňují chování plazů projevující se přesouváním z místa na místo. Také tepelné sensorické vjemy z různých oblastí jsou důležité v určování vlastností chování projevujícího se přecházením z místa na místo. Vjemy z periferních oblastí, hlavně z kůže, jsou velice důležité pro termoregulační chování (Firth et Turner, 1982).

3.6.2 Vliv světla na termoregulační chování

Využívání světla jako zdroje tepla termoregulujícími plazy je velice známé. Protože je světlo často spojeno s teplem, může tedy sloužit jako bezprostřední podnět pro termoregulační chování mnoha plazů. U mnoha obratlovců včetně ještěrek mohou být světelné informace

z prostředí vnímány přes extra-optické receptory neboli fotoreceptory, které se nacházejí mimo laterálně posazené oči (Firth et Turner, 1982).

Fotosenzitivní komplex šišinky u plazů, zejména u ještěrek, může hrát důležitou roli v integraci termoregulačního chování s prostředím (Ralph et al., 1979). Šišinkový komplex je tvořen dvěma strukturami, a to přímo šišinkou a temenním okem. Šišinka je přítomna u želv *Chelonia*, u šupinatých plazů a hateriích. Temenní oko je přítomno pouze u haterií a u některých druhů ještěrů (Quay, 1979). Krokodýli postrádají jak šišinku, tak temenní oko (Quay, 1979; Firth et Turner, 1982).

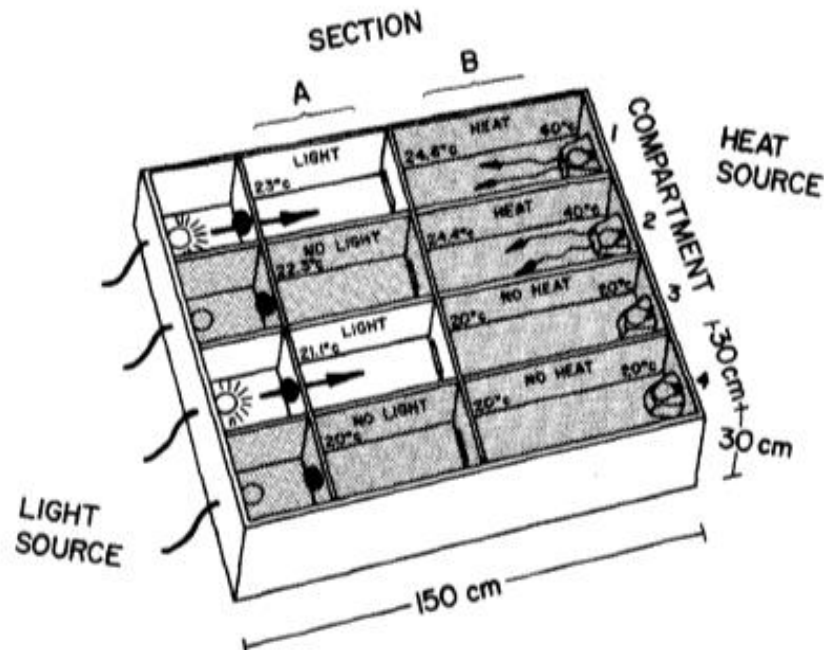
3.6.2.1 Parietální oko

Nejrozsáhleji studovaný extra-optický fotoreceptor plazů je ještěrcí parietální neboli temenní oko. Temenní oko může vnímat změny v intenzitě a vlnové délce dopadajícího světla. Detekce roviny polarizovaného světla temenním okem může pomoci ještěrům při úpravách pozic při vyhřívání a při regulaci jejich aktivity (Firth et Turner, 1982). Toto oko má dobře definovatelnou čočku, rohovku a sítnici s fotoreceptivními buňkami (Quay, 1979).

Několik studií ukázalo, že temenní oko je zapojeno přímo do termoregulace. Hutchison et Kosh (1974) zjistili, že ještěrky druhu *Anolis carolinensis*, kterým bylo odstraněno parietální oko, si v thigmotermním laboratorním gradientu vybraly vyšší teplotu než kontrolní ještěrky. Podobný účinek byl objeven u leguánka ostnitého *Sceloporus maqister* Hallowell, 1854 po přerušení parietálního nervu (Engbretson et Hutchison, 1976) a u druhu *Anolis carolinensis* ve fototermním laboratorním gradientu (Roth et Ralph, 1976).

Roth et Ralph (1977) zkoumali reakce ještěrek *Anolis carolinensis* na oddělené stimuly – světlo a teplo. K experimentu byl využit box, rozdělený do čtyř foto-termálních izolovaných prostorů. První oddíl měl zdroj tepla i světla. Ve druhém oddíle bylo pouze teplo, ve třetím pouze světlo a ve čtvrtém oddíle nebylo ani světlo ani teplo. Každý ze čtyř oddílů byl ještě rozdělen do sekce A a sekce B (viz obrázek 6). Bylo zjištěno, že Anolisové, kteří byli zbaveni parietálního oka, reagovali na oba stimuly více než kontrolní jedinci. Nicméně jedinci bez temenního oka byli více přitahováni k tepelnému zdroji než ke zdroji světla. Také se shromažďovali u tepelného zdroje více než nedotčení jedinci, kteří se shromažďovali častěji v tmavší chladnější oblasti. Na základě těchto poznatků se zdá, že zvířata s temenním okem jsou více termofilní než světlomilní, a to právě tím, že si vybírají vhodné foto-termální pozice. Vyjmutí parietálního oka mění tyto behaviorální reakce a vede ke zvýšení vystavování ještěrů

k tepelným i světelným zdrojům, i když přitažlivost k tepelnému zdroji je mnohem výraznější než ke světelnému zdroji. Parietální oko může být tedy bráno za foto-receptivní strukturu, která precizně kontroluje termofilní reakce zvířat na teplotní gradienty v prostředí.



Obrázek 6: Experimentální box pro zjištění světelných a tepelných preferencí u druhu *Anolis carolinensis* (převzato z Roth et Ralph, 1977).

3.6.3 Termoregulační chování šupinatých plazů – ještěři

Dominantní roli v existenci denních ještěřů hraje vyhřívání, jako součást behaviorální termoregulace. Noční plazi spoléhají do značné míry na teplo ze substrátu (Bogert, 1949).

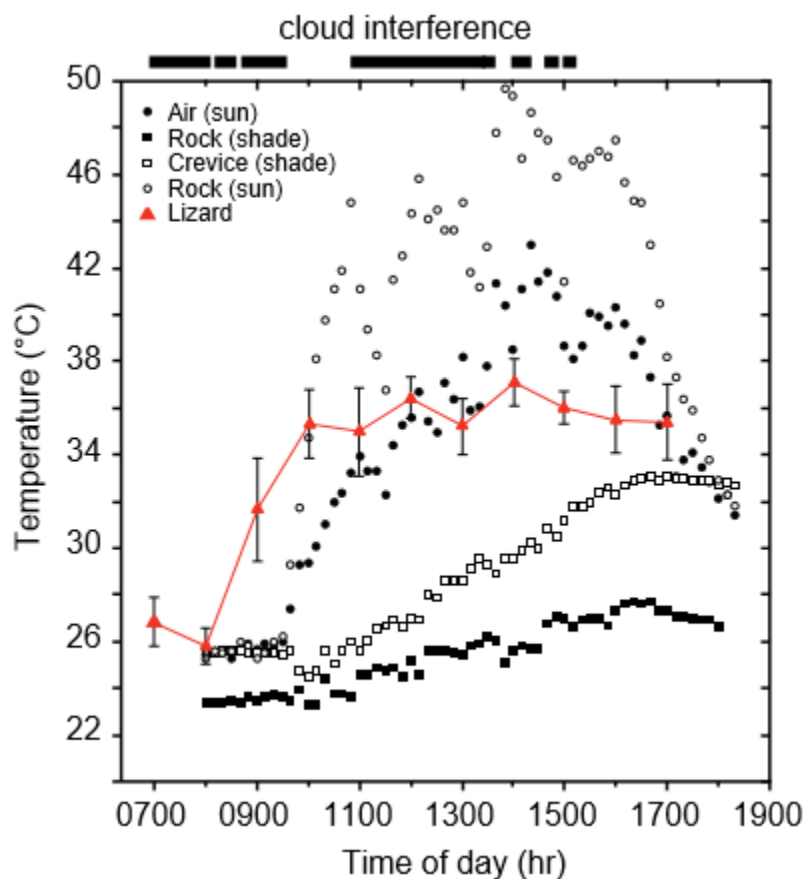
Bogert (1959) uvádí, že když tělesná teplota plazů klesne pod prahovou hodnotu pro normální činnost, orientují svá těla v pravém úhlu ke slunečním paprskům, aby maximalizovali svůj zisk tepla. Dokonce hledají šikmé plochy, aby dosáhli správné orientace pro šikmé paprsky ranního slunce.

Huey (1974) ve své práci studoval anolise chocholkatého *Anolis cristatellus* Duméril and Bibron, 1837 na dvou odlišných stanovištích, lesním zastíněném a volném otevřeném. Bylo zjištěno, že behaviorální termoregulace je ovlivněna prostředím, ve kterém se plazi nacházejí. Anolisové v otevřeném slunném prostředí behaviorálně regulují svou tělesnou teplotu tím, že mění slunná místa za stinnější a naopak, to ovšem neplatí u jedinců obývajících lesní prostředí. Ti mají vyšší náklady na zvýšení jejich tělesné teploty. Průměrná hodnota tělesné teploty lesních

anolisů se zvyšuje pomalu během dopoledních hodin a je silně korelována s teplotou vzduchu během dne.

Vitt et al. (1996) zjistili, že ještěrky druhu *Tropidurus hispidus* (Spix, 1825) regulují svou tělesnou teplotu také behaviorálně přecházením ze slunných míst na stinná. Během ranních hodin se vyhřívají na skalních plochách, jakmile se ale teplota povrchu skály během dne zvýší díky přímému slunečnímu svitu, schovají se jedinci na stinnější plochu. V pozdější části dne, kdy plocha kamenů stydne, se vracejí na slunná místa a dále se vyhřívají. Tímto mechanismem si udržují poměrně vyšší tělesnou teplotu stálou po delší dobu dne (viz graf 6).

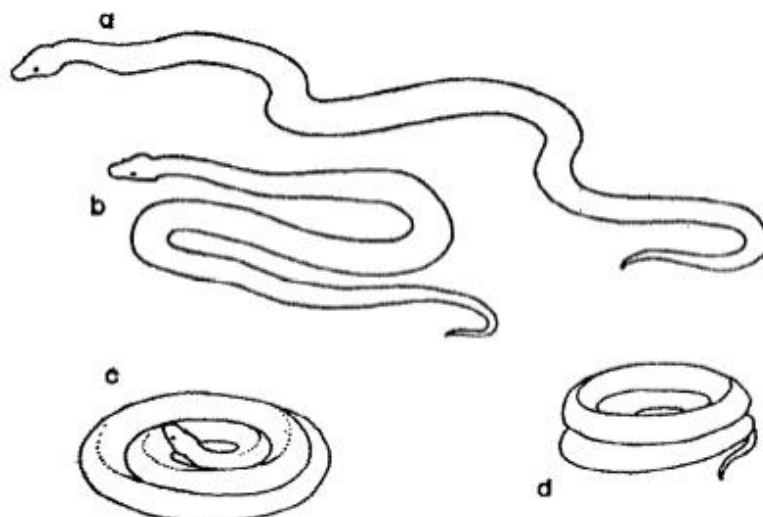
U šupinatých plazů mohou existovat dva typy behaviorálních termoregulátorů, a to aktivní a pasivní. Tento jev byl zkoumán u dvou druhů, konkrétně u bičochvosta *Cnemidophorus velox* (Springer, 1928) z čeledi tejoyitých a u leguánka stepního *Sceloporus undulatus* (Bosc and Daudin in Sonnini and Latreille, 1801) z čeledi leguánovitých. Oba ještěři behaviorálně regulovali teplotu tím, že se přesouvali ze slunných míst na stinná a naopak, avšak někteří jedinci se přesouvali častěji, tzv. aktivní termoregulátoři, a ti druzí zůstávali relativně v klidu v úkrytu, tzv. pasivní termoregulátoři. Aktivní regulátoři teploty se pohybovali často (za cílem hledání potravy, hrabání). Neaktivní byli obvykle ve stínu v blízkosti slunce, používající drobné mechanismy k regulaci tělesné teploty například způsob držení těla blíže či dále od slunce nebo zvýšení či zploštění těla na podloží. Průměrná hodnota tělesné teploty obou druhů se lišila, ale rozdíl mezi aktivními a pasivními termoregulátory až tak značný nebyl (Bowker et al., 1986).



Graf 6: Graf znázorňující přemísťování ještěrky *Tropidurus hispidus* mezi slunečnou a stinnou částí skály (upraveno dle Caldwell et Vitt, 2014).

3.6.4 Termoregulační chování hadů

Hadi také regulují svou teplotu vyhříváním a změnami poloh. Změny pozic těla jako nástroj behaviorální termoregulace hadů byl studován například u krajty kobercové *Morelia spilotes variegata* Gray, 1842. Byly rozpoznány čtyři základní pozice těla tohoto hada (viz obrázek 7). Při první pozici byl had pouze natažený, aby vsřebával teplo (a). Při druhé pozici byl had volně svinutý, jeho tělo nebylo úplně stočené, mělo pouze jednu či dvě protáhlé smyčky (b). Třetí poloha spočívala ve svinutí těla, avšak hlava byla na vrcholu těchto smyček (c). A při poslední poloze byl had také stočen do kruhu, avšak hlava byla schována uprostřed klubíčka (d); (Johnson, 1972).



Obrázek 7: Ukázka změny poloh těla hadů jako nástroj behaviorální termoregulace (převzato z Johnson, 1972).

3.6.5 Termoregulační chování krokodýlů

Krokodýlové, stejně jako většina ostatních plazů, využívají behaviorální mechanismy, regulující jejich tělesnou teplotu. Vyhřívání, jako součást těchto mechanismů, se u krokodýlů také vyskytuje. Vyhřívají se, když teplota vzduchu překročí teplotu vody (Smith, 1979).

Aligátor americký *Alligator mississippiensis* se před samotným vyhříváním staví do před-vyhřívací pozice, při které své tělo srovná rovnoběžně ke břehu se hřbetem vyčnívajícím nad hladinu. Když je jeho hřbet suchý, vyjde ven na souš, kde se vyhřívá, anebo se naopak stáhne do hlubší vody, aby se ochladil (Smith, 1975).

U krokodýla australského *Crocodylus johnstoni* bylo pozorováno stejné chování jako u suchozemských ještěřů. Po ranním vyhřívání následovalo během dne přebíhání mezi zdrojem tepla (vyhřívání na slunci) a chladnějším místem, vodou (Seebacher, 1999).

3.6.6 Termoregulační chování želv

I želvy se vyhřívají, aby dosáhly preferované tělesné teploty. Během vyhřívání želvy nechají dobrovolně jejich tělesnou teplotu stoupnout až ke kritickému teplotnímu maximu (Sturbaum, 1982).

Bylo zjištěno, že želvy při vyhřívání protahují své končetiny a krk, což charakterizuje jejich zvýšenou tělesnou teplotou. Když dosáhnou kritického teplotního maxima, opustí výhřevné místo (Boyer, 1965).

U želvy nádherné *Pseudemys scripta elegans* byly objeveny dva způsoby behaviorální termoregulace v prostředí s tepelným gradientem. V teplotně rozdílném prostředí si tato želva vybrala specifickou teplotu. Buď přešla přímo na určitou hodnotu teploty a zůstala na tomto místě anebo si vybrala teplotní rozsah a oscilovala kolem středu tohoto rozsahu (Jarling et al., 1984).

4 Závěr

Z práce vyplývá, že každý plaz má určitý rozsah tělesné teploty, při kterém vykazuje aktivitu. Tento rozsah je ohraničen dobrovolným minimem a maximem. Rozsah tělesné teploty je rozdílný napříč hlavními skupinami plazů, čeledí i druhů.

Tepelná výměna plazů probíhá prostřednictvím 4 základních způsobů, a těmi jsou kondukce, konvekce, radiace a evaporace.

Plazi mají určitou kapacitu pro fyziologickou regulaci tělesné teploty, ačkoliv se řadí mezi ektotermní živočichy. Mezi fyziologické mechanismy termoregulace u plazů patří kardiiovaskulární mechanismy, zahrnující hysterezi mezi tepovou frekvencí a rychlostí zahřívání či chlazení, dále periferní průtok krve, lokální rozdíly tělesné teploty či evaporační chlazení.

Nejvíce však plazi regulují teplotu behaviorálními mechanismy, tedy změnami v jejich chování a aktivitě.

5 Seznam použité literatury

- Amiel, J. J., Wassersug, R. J. 2010. Temperature differentials between the bodies and tails of ribbon snakes (*Thamnophis sauritus*): ecological and physiological implications. *Amphibia-Reptilia*, 31(2), 257-263.
- Angilletta, M. J., Niewiarowski, P. H., Navas, C. A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of thermal Biology*, 27(4), 249-268.
- Avery, R. A. 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation. *Biology of the Reptilia*, 12(4), 93-166.
- Bailey, S. E. 1969. The responses of sensory receptors in the skin of the green lizard, *Lacerta viridis*, to mechanical and thermal stimulation. *Comparative biochemistry and physiology*, 29(1), 161-172.
- Baker, L. A., Weathers, W. W., White, F. N. 1972. Temperature induced peripheral blood flow changes in lizards. *Journal of comparative physiology*, 80(3), 312-323.
- Bartholomew, G. A. 1982. Physiological control of body temperature. *Biology of the Reptilia*, 12, 167-211.
- Bartholomew, G. A., Lasiewski, R. C. 1965. Heating and cooling rates, heart rate and simulated diving in the Galapagos marine iguana. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 16(4), 573-582.
- Bartholomew, G. A., Tucker, V. A. 1963. Control of changes in body temperature, metabolism, and circulation by the agamid lizard, *Amphibolurus barbatus*. *Physiological Zoology*, 36(3), 199-218.
- Bartholomew, G. A., Tucker, V. A. 1964. Size, body temperature, thermal conductance, oxygen consumption, and heart rate in Australian varanid lizards. *Physiological zoology*, 37(4), 341-354.
- Bartholomew, G. A., Tucker, V. A., Lee, A. K. 1965. Oxygen consumption, thermal conductance, and heart rate in the Australian skink *Tiliqua scincoides*. *Copeia*, 169-173.
- Bethea, N. J. 1972. Effects of temperature on heart rate and rates of cooling and warming in *Terrapene ornata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 41(2), 301-305.
- Berk, M. L., Heath, J. E. 1976. Effects of preoptic, hypothalamic, and telencephalic lesions on thermoregulation in the lizard, *Dipsosaurus dorsalis*. *Journal of Thermal Biology*, 1(2), 65-78.
- Bogert, C. M. 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution*, 3(3), 195-211.
- Bogert, C. M. 1959. How reptiles regulate their body temperature. *Scientific American*, 200, 105-120.

- Bowker, R. G., Damschroder, S., Sweet, A. M., Anderson, D. K. 1986. Thermoregulatory behavior of the North American lizards *Cnemidophorus velox* and *Sceloporus undulatus*. *Amphibia-Reptilia*, 7(4), 335-346.
- Boyer, D. R. 1965. Ecology of the basking habit in turtles. *Ecology*, 46(1-2), 99-118.
- Brattstrom, B. H. 1965. Body temperatures of reptiles. *American Midland Naturalist*, 376-422.
- Cabanac, M., Hammel, T., Hardy, J. D. 1967. *Tiliqua scincoides*: temperature-sensitive units in lizard brain. *Science*, 158(3804), 1050-1051.
- Caldwell P. J., Vitt J. L. 2014. *Herpetology An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Elsevier Academic Press. p. 749. ISBN: 978-0-12-386919-7
- Cooper, W. E., Greenberg, N. 1992. Reptilian coloration and behavior. *Biology of the Reptilia*, 18, 298-422.
- Cowles, R. B. 1958. Possible origin of dermal temperature regulation. *Evolution*, 12(3), 347-357.
- Crawford, E. C. 1972. Brain and body temperatures in a panting lizard. *Science*, 177(4047), 431-433.
- Crawford, E. C., Palomeque, J., Barber, B. J. 1977. A physiological basis for head-body temperature differences in a panting lizard. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 56(2), 161-163.
- Diefenbach, C. D. C. 1975. Thermal preferences and thermoregulation in *Caiman crocodilus*. *Copeia*, 530-540.
- Dmi'el, R., Borut, A. 1972. Thermal behavior, heat exchange, and metabolism in the desert snake *Spalerosophis cliffordi*. *Physiological Zoology*, 45(1), 78-94.
- Drane, C. R., Webb, G. J. W., Heuer, P. 1977. Patterns of heating in the body trunk and tail of *Crocodylus porosus*. *Journal of Thermal Biology*, 2(3), 127-130.
- Engbretson, G. A., Hutchison, V. H. 1976. Parietalectomy and thermal selection in the lizard *Sceloporus magister*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 198(1), 29-38.
- Firth, B. T., Turner, J. S. 1982. Sensory, neural and hormonal aspects of thermoregulation. *Biology of the Reptilia*, 12, 213-274.
- Frair, W., Ackman, R. G., Mrosovsky, N. 1972. Body temperature of *Dermochelys coriacea*: warm turtle from cold water. *Science*, 177(4051), 791-793.
- Galli, G., Taylor, E. W., Wang, T. 2004. The cardiovascular responses of the freshwater turtle *Trachemys scripta* to warming and cooling. *Journal of Experimental Biology*, 207(9), 1471-1478.
- Geen, M. R., Johnston, G. R. 2014. Coloration affects heating and cooling in three color morphs of the Australian bluetongue lizard, *Tiliqua scincoides*. *Journal of thermal biology*, 43, 54-60.

- Grigg, G. C., Alchin, J. 1976. The role of the cardiovascular system in thermoregulation of *Crocodylus johnstoni*. *Physiological Zoology*, 49(1), 24-36.
- Grigg, G. C., Seebacher, F. 1999. Field test of a paradigm: hysteresis of heart rate in thermoregulation by a free-ranging lizard (*Pogona barbata*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1425), 1291-1297.
- Hammel, H. T., Caldwell, F. T., Abrams, R. M. 1967. Regulation of body temperature in the blue-tongued lizard. *Science*, 156(3779), 1260-1262.
- Hammel, H. T., Pierce, J. B. 1968. Regulation of internal body temperature. *Annual review of physiology*, 30(1), 641-710.
- Harlow, P., Grigg, G. 1984. Shivering thermogenesis in a brooding diamond python, *Python spilotes spilotes*. *Copeia*, 959-965.
- Heath, J. E. 1964. Head-body temperature differences in horned lizards. *Physiological Zoology* 61. 37, 273-279.
- Hill, R. W., Wyse, G. A., Anderson, M. 2012. *Animal physiology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, p. 149. ISBN: 978-0-87893-559-8
- Hochscheid, S., Bentivegna, F., Speakman, J. R. 2002. Regional blood flow in sea turtles: implications for heat exchange in an aquatic ectotherm. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75(1), 66-76.
- Huey, R. B. 1974. Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. *American Association for the Advancement of Science*.
- Hutchison, V. H., Kosh, R. J. 1974. Thermoregulatory function of the parietal eye in the lizard *Anolis carolinensis*. *Oecologia*, 16(2), 173-177.
- Hutchison, V. H., Maness, J. D. 1979. The role of behavior in temperature acclimation and tolerance in ectotherms. *American zoologist*, 19(1), 367-384.
- Hutchison, V. H., Dowling, H. G., Vinegar, A. 1966. Thermoregulation in a brooding female Indian python, *Python molurus bivittatus*. *Science*, 151(3711), 694-695.
- Jarling, C., Scarperi, M., Bleichert, A. 1984. Thermoregulatory behavior of the turtle, *Pseudemys scripta elegans*, in a thermal gradient. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 77(4), 675-678.
- Johnson, C. R. 1972. Thermoregulation in pythons—I. Effect of shelter, substrate type and posture on body temperature of the Australian carpet python, *Morelia spilotes variegata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 43(2), 271-278.

- Johnson, C. R. 1975. Head-body thermal control, thermal preferenda, and voluntary maxima in the taipan, *Oxyuranus scutellatus* (Serpentes: Elapidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 56(1), 1-12.
- Klappenbach, L. Turtles: Scientific name: Testudines. [Online]. ThoughtCo. 29. července 2015. [Cit. 2017-03-11]. Dostupné z <<https://www.thoughtco.com/turtles-profile-130793>>
- Klappenbach, L. Squamates. [Online]. ThoughtCo. 09. srpna 2016a [Cit 2017-03-10]. Dostupné z <<https://www.thoughtco.com/squamates-profile-130318>>
- Klappenbach, L. The 4 Basic Reptile Groups: A Beginner's Guide to Reptile Classification. [Online]. ThoughtCo. 09. srpna 2016b. [Cit. 2017-03-10]. Dostupné z <<https://www.thoughtco.com/the-basic-reptile-groups-130690>>
- Klappenbach, L. Tuataras, the "Living Fossil" Reptiles. [Online]. ThoughtCo. 06. února 2017 [Cit. 2017-03-11]. Dostupné z <<https://www.thoughtco.com/guide-to-tuataras-130689>>
- Klappenbach, L. Crocodilians: Physical Adaptations, Feeding and Taxonomy. [Online]. ThoughtCo. 09. února 2017. [Cit. 2017-03-11]. Dostupné z <<https://www.thoughtco.com/guide-to-crocodilians-130685>>
- Kluger, M. J., Tarr, R. S., Heath, J. E. 1973. Posterior hypothalamic lesions and disturbances in behavioral thermoregulation in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Physiological Zoology*, 46(1), 79-84.
- Krochmal, A. R., Bakken, G. S. 2003. Thermoregulation in the pits: use of thermal radiation for retreat site selection by rattlesnakes. *Journal of Experimental Biology*, 206(15), 2539-2545.
- Lucey, E. C. 1974. Heart rate and physiological thermoregulation in a basking turtle, *Pseudemys scripta elegans*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 48(3), 471-482.
- McGinnis, S. M., Voigt, W. G. 1971. Thermoregulation in the desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 40(1), 119-126.
- McKenna, T. M., Packard, G. C. 1975. Rates of heat exchange in the lizards *Cnemidophorus sexlineatus* and *Sceloporus undulatus*. *Copeia*, 162-169.
- Morgareidge, K. R., White, F. N. 1969. Cutaneous vascular changes during heating and cooling in the Galapagos marine iguana. *Nature*, 223, 587-591.
- Morgareidge, K. R., Hammel, H. T. 1975. Evaporative water loss in box turtles: effects of rostral brainstem and other temperatures. *Science*, 187(4174), 366-368.
- Pough, F. H., Gans, C. A. R. L. 1982. The vocabulary of reptilian thermoregulation. *Biology of the Reptilia*, 12, 17-23.

- Pough, F. H., McFarland, W. N. 1976. A physical basis for head-body temperature differences in reptiles. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 53(3), 301-303.
- Quay, W. B. 1979. The parietal eye-pineal complex. *Biology of the Reptilia*, 9, 245-406.
- Ralph, C. L., Firth, B. T., Gern, W. A., Owens, D. W. 1979. The pineal complex and thermoregulation. *Biological Reviews*, 54(1), 41-72.
- Rice, G. E., Bradshaw, S. D. 1980. Changes in dermal reflectance and vascularity and their effects on thermoregulation in *Amphibolurus nuchalis* (Reptilia: Agamidae). *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 135(2), 139-146.
- Riedesel, M. L., Cloudsley-Thompson, J. L., Cloudsley-Thompson, J. A. 1971. Evaporative thermoregulation in turtles. *Physiological Zoology*, 44(1), 28-32.
- Roth, J. J., Ralph, C. L. 1976. Body temperature of the lizard (*Anolis carolinensis*): effect of parietectomy. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 198(1), 17-28.
- Roth, J. J., Ralph, C. L. 1977. Thermal and photic preferences in intact and parietectomized *Anolis carolinensis*. *Behavioral biology*, 19(3), 341-348.
- Sannolo, M., Mangiacotti, M., Sacchi, R., Scali, S. 2014. Keeping a cool mind: head-body temperature differences in the common wall lizard. *Journal of Zoology*, 293(2), 71-79.
- Seebacher, F. 1999. Behavioural postures and the rate of body temperature change in wild freshwater crocodiles, *Crocodylus johnstoni*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72(1), 57-63.
- Seebacher, F., Grigg, G. 2001. Changes in heart rate are important for thermoregulation in the varanid lizard *Varanus varius*. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 171(5), 395-400.
- Seebacher, F., Franklin, C. E. 2004. Cardiovascular mechanisms during thermoregulation in reptiles. In *International Congress Series*, 1275, 242-249.
- Seebacher, F., Franklin, C. E. 2005. Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. *Journal of Comparative Physiology B*, 175(8), 533-541.
- Schuett, G. W., Gatten, R. E. 1980. Thermal preference in snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Copeia*, 1980(1), 149-152.
- Slip, D., Shine, R. 1988. Reptilian endothermy: a field study of thermoregulation by brooding diamond pythons. *Journal of Zoology*, 216(2), 367-378.
- Smith, E. N. 1975a. Oxygen consumption, ventilation, and oxygen pulse of the American alligator during heating and cooling. *Physiological Zoology*, 48(4), 326-337.
- Smith, E. N. 1975b. Thermoregulation of the American alligator, *Alligator mississippiensis*. *Physiological Zoology*, 48(2), 177-194.

- Smith, E. N. 1976. Heating and cooling rates of the American alligator, *Alligator mississippiensis*. *Physiological Zoology*, 49(1), 37-48.
- Smith, E. N. 1979. Behavioral and physiological thermoregulation of crocodylians. *American Zoologist*, 19(1), 239-247.
- Smith, E. N., Robertson, S. L., Adams, S. R. 1981. Thermoregulation of the spiny soft-shelled turtle *Trionyx spinifer*. *Physiological Zoology*, 54(1), 74-80.
- Spotila, J. R., Terpin, K. M., Dodson, P. 1977. Mouth gaping as an effective thermoregulatory device in alligators. *Nature*, 265(5591), 235-236.
- Spray, D. C., Belkin, D. B. 1972. Heart rate-cloacal temperature hysteresis in iguana is a result of thermal lag. *Nature*, 239(5371), 337-338.
- Spray, D. C., May, M. L. 1972. Heating and cooling rates in four species of turtles. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 41(3), 507-522.
- Standora, E. A., Spotila, J. R., Foley, R. E. 1982. Regional endothermy in the sea turtle, *Chelonia mydas*. *Journal of Thermal Biology*, 7(3), 159-165.
- Sturbaum, B. A. 1982. Temperature regulation in turtles. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 72(4), 615-620.
- Sturbaum, B. A., Riedesel, M. L. 1974. Temperature regulation responses of ornate box turtles, *Terrapene ornata*, to heat. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 48(3), 527-538.
- Tattersall, G. J., Cadena, V., Skinner, M. C. 2006. Respiratory cooling and thermoregulatory coupling in reptiles. *Respiratory physiology & neurobiology*, 154(1), 302-318.
- Tosini, G. 1997. The pineal complex of reptiles: physiological and behavioral roles. *Ethology Ecology & Evolution*, 9(4), 313-333.
- Vácha, M., Bičík, V., Petrásek, R., Šimek, V., Fellnerová, I. 2004. Srovnávací fyziologie živočichů. 2.vydání. Přírodovědecká fakulta MU. Brno. p. 165. ISBN 80-210-3379-7
- Vitt, L. J., Zani, P. A., Caldwell, J. P. 1996. Behavioural ecology of *Tropidurus hispidus* on isolated rock outcrops in Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 12(01), 81-101.
- Voigt, W. G. 1975. Heating and cooling rates and their effects upon heart rate and subcutaneous temperatures in the desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 52(3), 527-531.
- Weathers, W. W. 1970. Physiological thermoregulation in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Copeia*, 549-557.

- Weathers, W. W. 1971. Some cardiovascular aspects of temperature regulation in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 40(2), 503-515.
- Weathers, W. W., Morgareidge, K. R. 1971. Cutaneous vascular responses to temperature change in the spiny-tailed iguana, *Ctenosaura hemilopha*. *Copeia*, 548-551.
- Webb, G., Heatwole, H. 1971. Patterns of heat distribution within the bodies of some Australian pythons. *Copeia*, 209-220.
- Webb, G. J. W., Johnson, C. R. 1972. Head-body temperature differences in turtles. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 43(3), 593-611.
- Willmer, P., Stone, G., Johnston, I. 2005. *Environmental physiology of animals*. Blackwell Science Ltd. p. 779. ISBN 1-4051-0724-3