



**TURUN  
YLIOPISTO**

Matemaattis-luonnontieteellinen  
tiedekunta

**Jakkien (*Bos grunniens*) ja tiibetinhanhien (*Anser indicus*)  
fysiologinen kyky elää vuoristossa vähähappisessa  
ilmanalassa**

Sanni Kortelainen

Biologia  
LuK-tutkielma  
Laajuus: 6 op

22.9.2025

Turku

Turun yliopiston laatujärjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu Turnitin OriginalityCheck -järjestelmällä.

## LuK-tutkielma

**Pääaine:** Biologia

**Tekijä:** Sanni Kortelainen

**Otsikko:** Jakkien (*Bos grunniens*) ja tiibetinhanhien (*Anser indicus*) fysiologinen kyky elää vuoristossa vähähappisessa ilmanalassa

**Ohjaaja:** Eeva-Riikka Vehniäinen

**Sivumäärä:** 22 sivua

**Päivämäärä:** 22.9.2025

---

Korkeita vuoristo-olosuhteita luonnehtii hapen vähäinen saatavuus, mikä asettaa alueen eläimille haasteita selviytymisessä. Hapenpuute, eli hypoksia, näkyy elimistössä ensisijaisesti solutasolla. Kun soluille ei ole tarpeeksi happea käytettävissä, soluhengitys hidastuu ja ATP:n tuotanto vähenee. Pitkäkestoinen hypoksia voi aiheuttaa elimistössä merkittäviä muutoksia ja jopa pysyviä vaurioita, joten krooniseen hypoksian sietämiseen tarvitaan sopeutumismekanismeja.

Jakki (*Bos grunniens*) ja tiibetinhani (*Anser indicus*) ovat erikoistuneet selviämään maailman korkeimmilla vuoristoalueilla. Jakki on erinomaisesti sopeutunut vuoristoalueiden äärimmäisiin olosuhteisiin, sillä se kestää tehokkaasti vähähappista ympäristöä ja kylmää ilmastoa, mikä erottaa sen muista nautalajeista ja tekee siitä erityisen kestävä vuoristo-olosuhteisiin. Tiibetinhani on yksi tunnetuimmista hypoksiaan sopeutuneista linnuista, ja tekee pitkiä muuttomatkoja vuoristojen yli. Tutkielman tarkoituksena on selvittää millaisia keinoja jakeilla ja tiibetinhanhilla on haastavissa olosuhteissa pärjäämiseen ja vertailla, miten nisäkkäiden ja lintujen fysiologiset sopeutumisstrategiat eroavat toisistaan. Tutkielmassa keskitytään erityisesti tarkastelemaan hengitykseen ja verenkiertoon liittyviä sopeumia, jotka mahdollistavat hapen tehokkaan kuljetuksen kudoksiin. Lisäksi tarkastellaan anaerobista metaboliaa, eli solujen kykyä tuottaa energiaa hapettomissa olosuhteissa.

---

**Avainsanat:** Hengitys, verenkierto, hapenpuute, anaerobinen metabolia, Himalaja, *Bos grunniens*, *Anser indicus*, sopeutumisstrategiat

## Sisältö

1	Johdanto .....	1
2	Selkärankaisten hapenotto ja hapenkuljetus .....	2
2.1	Hengitys.....	2
2.1.1	Kaasujen vaihto keuhkoissa .....	4
2.1.2	Hengityksen säätely.....	5
2.2	Verenkierto ja hapenkuljetus .....	6
2.3	Hapen kuljetuksen säätely .....	6
2.4	Hapenpuute .....	7
3	Himalajan vuoristoympäristö ja sen haasteet.....	11
4	Jakki ja sopeutumisstrategiat .....	13
4.1	Hengitys ja verenkierto.....	14
4.2	Anaerobinen metabolia.....	15
5	Tiibetinhani ja sopeutumisstrategiat .....	17
5.1	Hengitys ja verenkierto.....	18
5.2	Anaerobinen metabolia.....	18
6	Yhteenveto .....	19
7	Lähteet.....	20

# 1 Johdanto

Korkealla vuoristossa eläimet kohtaavat ympäristön aiheuttamia haasteita, joiden takia eläimille on kehittynyt ainutlaatuisia sopeumia kylmässä vähähappisessa ympäristössä pärjäämiseen. Ympäristön lämpötila ja hapen saatavuus ovat tärkeitä tekijöitä, jotka määrittävät alueen eläimistöä. Korkeilla ilmanaloilla olevan nisäkkään tai linnun ensisijainen haaste on täyttää solujensa hapentarve.

Aasiassa sijaitsevassa Himalajan vuoristossa elää eläinlajeja, jotka ovat sopeutuneet erittäin haastaviin vuoristo-olosuhteisiin. Eläinten on selvitettävä äärimmäisissä olosuhteissa, missä saatavilla olevien resurssien määrä on niukka ja sääolosuhteet ovat ankaria. Vuoristoympäristö on eläimille haastava, sillä ympäristö on tuulinen, kylmä ja kuiva. Erityisesti hapen saatavuus on rajallista korkealla vuoristossa, sillä korkeuden kasvaessa sekä lämpötila että hapen osapaine laskevat. Solut tarvitsevat happea soluhengitykseen, jonka avulla ravinnon sisältämä energia muutetaan soluille käyttökelpoiseen muotoon ATP-molekyyleiksi. Niukka happipitoisuus ympäristössä saattaa johtaa hypoksiaan, joksi kutsutaan tilaa, jossa kudokset eivät saa käyttöönsä tarpeeksi happea. Tällaiset ympäristön asettamat haasteet vaativat eläinlajin selviytymisen kannalta tietynlaisia adaptaatioita, jotka auttavat eläintä pärjäämään vähähappisessa ympäristössä.

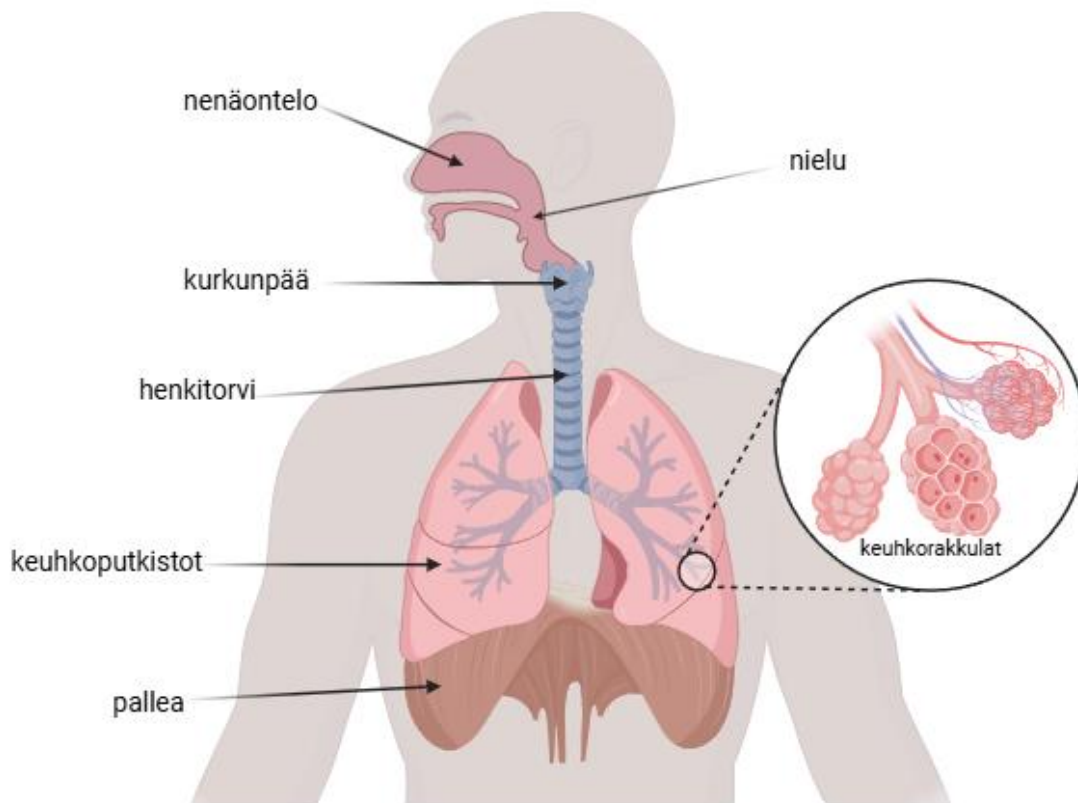
Tutkielmassa keskitytään tarkemmin jakkeihin (*Bos grunniens*) ja tiibetinhaniin (*Anser indicus*). Tutkielman tarkoituksena on selvittää Keski-Aasian ylängöillä ja vuoristossa laiduntavien jakkien sekä Himalajan vuoriston muuttomatallaan ylittävien tiibetinhanhien sopeumia alhaiseen happipitoisuuteen ja äärimmäisiin olosuhteisiin, sekä selvittää miksi kyseiset lajit pärjäävät ankarissa vähähappisissa olosuhteissa paremmin kuin muut lajit.

## 2 Selkärankaisten hapenotto ja hapenkuljetus

### 2.1 Hengitys

Hengityselimistön tehtävänä on ilmasta saatavan hapen ottaminen talteen ja soluhengityksestä peräisin olevan hiilidioksidin poistaminen elimistöstä verenkierron kautta keuhkotuuletuksen avulla. Happi kuljetetaan verenkierron mukana eri kehon osiin ja solujen käyttöön. Vaikka linnut ja nisäkkäät kuuluvat molemmat selkärankaisiin, niiden hengitys- ja verenkiertoelimistö poikkeavat toisistaan.

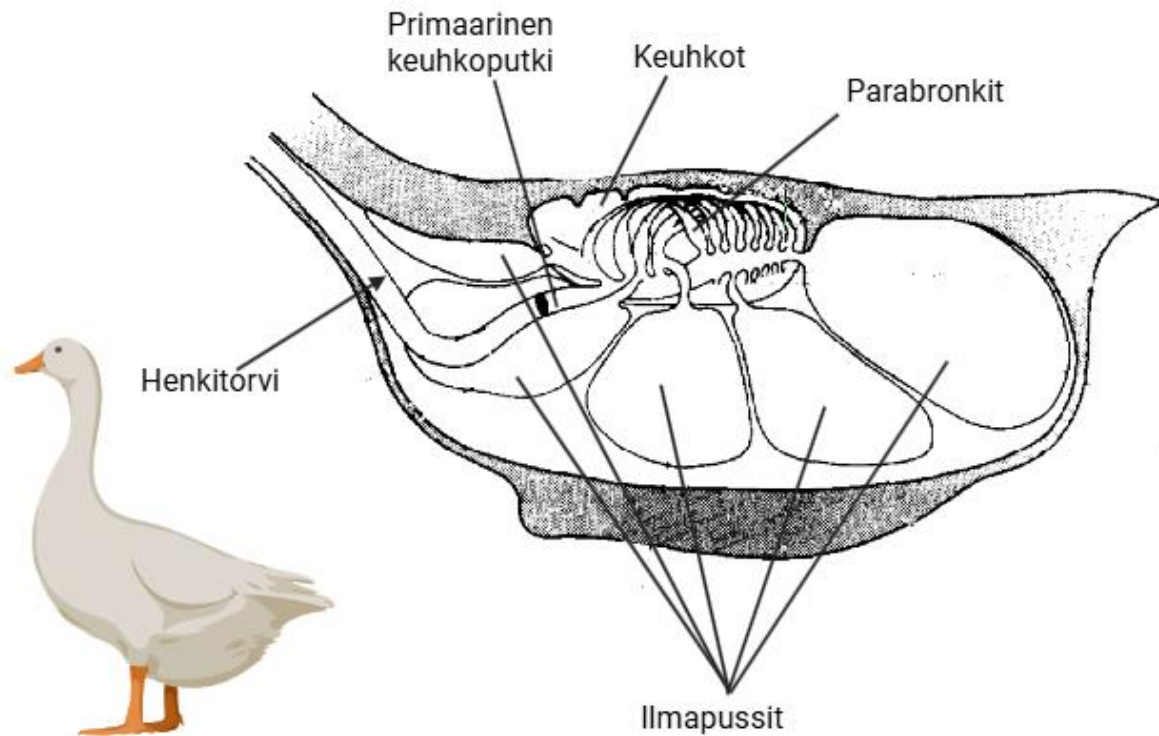
Nisäkkäiden hengityselimistö koostuu keuhkoista ja puumaisesti haarautuvista hengitysteistä, jotka päättyvät pieniin ja ohutseinäisiin keuhkorakkuloihin (Kuva 1). Hengitystiet jaetaan ylä- ja alahengitysteihin. Ylähengitysteihin kuuluvat rakenteet, nenäontelo, nielu sekä kurkunpää, joiden kautta ilma suodattuu kulkeutuessaan keuhkoja kohti. Alahengitystiet kuljettavat ilman keuhkoihin ja niihin sisältyy henkitorvi, keuhkoputkistot sekä keuhkorakkulat. Keuhkotuuletus tapahtuu hengityksen avulla, joka koostuu sisään- ja uloshengityksestä. Sisäänhengityksessä pallean ja uloimpien kylkivälilihasten supistuminen saa aikaan keuhkojen laajentumisen ja ilman imeytymisen hengitysteihin alipaineen avulla. Uloshengitys tapahtuu passiivisesti levossa, kun sisäänhengityslihakset rentoutuvat ja keuhkot supistuvat takaisin lepotilaansa.



Kuva 1. Nisäkkäiden hengityselimistön rakenteet ihmismallilla. (Kuva luotu BioRender:illa)  
<https://BioRender.com>

Lintujen hengityselimistön rakenne poikkeaa nisäkkäiden hengityselimistön rakenteesta. Lintujen keuhkot ovat yhtenäiset, kun taas nisäkkäillä keuhkot ovat lohkokkuneet. Lintujen keuhkot ovat lisäksi tiiviitä ja jäykkiä rakenteita, jotka koostuvat useista rinnakkain kulkevista putkista, parabronkuksista (Kuva 2). Samaan suuntaan kulkevista putket haarautuvat pienempiin ilmanaviin, missä kaasujen vaihto tapahtuu. Linnuilla on suhteessa suurempi kaasujenvaihtopinta-ala kuin nisäkkäillä, sekä lisäksi keuhkojen ulkopuolella sijaitsevat ilmapussit, jotka eivät osallistu varsinaiseen kaasujen vaihtoon, vaan joiden tehtävänä on estää hapekkaan ja vähähappisen ilman sekoittuminen, kun hengitysilma etenee vain yhteen suuntaan. Keuhkotuuletus tapahtuu, kun linnun rintalihasten liikkeet saavat aikaan ilmapussien laajentumisen ja supistumisen. Ilmapussien laajentumisen ja supistumisen aiheuttama pumppaus saa aikaan ilman virtaamisen keuhkoputkiin. Linnuilla kaasujen vaihto perustuu ristivirtaukseen, kun parabronkuksissa kulkeva hengitysilma ja kapillaareissa virtaava veri kulkevat toisiaan vastaan. Tämä järjestelmä mahdollistaa linnuilla nisäkkäisiin verrattuna huomattavasti energiatehokkaamman kaasujen vaihdon. Lintujen keuhkojen kestävyys näkyy

siinä, että keuhkot säilyttävät hyvin muotonsa ja kokonsa, vaikka ne irrotetaan kylkiluiden ja selkärangan kiinnityksistä. Nisäkkäiden keuhkot puolestaan romahtavat, kun ne poistetaan rintakehästä. (Maina, 2023)



Kuva 2. Lintujen hengityselimistön rakenne (Muokattu BioRender:illa lähteestä Brackenbury, 1981)  
<https://BioRender.com>

### 2.1.1 Kaasujen vaihto keuhkoissa

Henkitorvi ja keuhkoputket eivät osallistu itse kaasujen vaihtoon, vaan ne ovat ilmaa johtavia rakenteita. Kaasujen vaihto tapahtuu keuhkorakkuloissa, jotka ovat pussimaisia rakenteita, joiden seinämällä on paljon verisuonia ja mistä happea siirtyy verenkiertoon diffuusion avulla. Keuhkorakkuloiden ilmassa on aina alhaisempi hapen osapaine ja korkeampi hiilidioksidin osapaine. Keuhkorakkuloiden yhteydessä on myös pinta-aktiivisia lipidejä ja proteiineja, jotka vaikuttavat pintajännitykseen sekä ylläpitävät keuhkorakkuloiden muotoa. Pintajännitystä alentavat lipidit ja proteiinit edistävät kaasujen siirtymistä eri suuntiin. Happi siirtyy diffuusion avulla vereen ja sitoutuu punasolujen hemoglobiiniin, sillä happipitoisuus on suurempi

keuhkorakkuloiden sisällä. Hiilidioksidi siirtyy veren suuremmasta pitoisuudesta keuhkorakkuloihin ja poistuu elimistöstä uloshengityksen kautta.

### *2.1.2 Hengityksen säätely*

Nisäkkäillä hengitysrytmiä säätelee aivojen ydinjatkeessa sijaitseva pre-Bötzinger kompleksi, joka vastaanottaa hengitysteistä tulevia mekaanisia ja kemiallisia aistimustietoja. Linnuilla hengitysrytmiä säätelee pääosin aivoissa sijaitseva hengityskeskus, joka reagoi hiilidioksidin ja hapen pitoisuuksiin veressä sekä veren pH:n muutoksiin. Ydinjatkeessa aistittava hiilidioksidin osapaineen tai vetyionien konsentraation nousu ovat merkittäviä kemiallisesti aistittavia ärsykeitä, jotka vaikuttavat hengityksen säätelyyn. Hapenpuute havaitaan kaulavaltimon ja aortan kemoreseptorien avulla. Kemoreseptorit saavat sensorista tietoa hapen osapaineesta ja välittävät tiedon aivorungolle hermoston kautta. Normaaliolosuhteissa hapen osapaineen rooli hengityksen säätelyssä ei ole niin merkittävä kuin hiilidioksidin osapaineen tai vetyionin konsentraation, sillä hapen osapaineen on laskettava huomattavasti normaalia tasoa alemmaksi ennen kuin stimulus on riittävä hengityksen säätelyyn. Hapen osapaineen rooli on kuitenkin merkittävämpi, kun eläin altistuu korkealla merenpinnan yläpuolella sijaitseville alueille, missä happipitoisuus on alhaisempi. Tällaisessa tilanteessa aortan ja kaulavaltimon reseptorit ovat herkempiä alentuneelle hapelle veren hiilidioksidi- ja vetypitoisuuden kasvaessa.

Hengitystä voidaan säädellä myös keuhkoissa sijaitsevien mekanoreseptorien avulla, jotka tunnistavat, mikäli hengitysteissä tapahtuu venymistä tai jännittymistä. Nämä reseptorit välittävät tietoja aivorunkoon, missä keuhkojen laajentuminen tai supistuminen joko estävät tai aktivoivat sisäänhengityksen säätelysignaaleja. Hengitystä säädellään myös liikkumisen aikana, mutta säätelymenetelmien tarkkaa toimintamekanismia ei vielä tiedetä kunnolla. On kuitenkin todettu, että monet nisäkkäät kykenevät synkronoimaan raajojen ja hengityksen liikkeitä fyysisen rasituksen, kuten juoksemisen aikana. Liikkumisen aikana hengityksen säätelyyn vaikuttaa sekä raajojen liikkeiden aikaansaama ärsyke että kemialliset säätelymekanismit.

## *2.2 Verenkierto ja hapenkuljetus*

Selkärankaisilla on suljettu verenkierto, eli veri on aina erillään muista kudoksista koska verta ympäröi aina verisuonten seinämät. Nisäkkäillä ja linnuilla on nelilokeroinen sydän, joka tarkoittaa sitä, että sydämessä on kaksi eteistä ja kaksi kammiota. Nisäkkäillä ja linnuilla on lisäksi kaksinkertainen verenkiertojärjestelmä. Nelilokeroisuus estää hapettuneen ja hapettoman veren sekoittumisen. Kaksinkertainen verenkiertojärjestelmä tarkoittaa sitä, että verenkierto jakautuu keuhkoverenkiertoon ja systeemiseen verenkiertoon. Keuhkoverenkierron tehtävänä on viedä verta keuhkoihin kaasujenvaihtoon, saamaan happea sekä poistamaan hiilidioksidia. Systeeminen verenkierto kuljettaa happea sisältävää verta kehon eri osiin ja tuo takaisin hiilidioksidia sekä kuona-aineita keuhkoverenkierron poistettavaksi.

Nisäkkäiden ja lintujen verenkiertojärjestelmät ovat perusrakenteeltaan hyvin samankaltaisia, mutta koska linnut ovat erikoistuneet lentämiseen, on niiden verenkiertokin optimoitu korkeampaan hapenottokykyyn nisäkkäisiin verrattuna. Linnuilla ja nisäkkäillä on myös muihin eläimiin verrattuna suurempi verenpaine. Verenpaineen tulee olla korkea, jotta voidaan täyttää kudosten ja solujen hapentarve.

Verenkierron säätely tapahtuu sekä hermoston että aineiden välityksellä. Sympaattinen ja parasympaattinen hermosto vaikuttavat sydämen sykkeeseen ja verenpaineeseen. Ainevälitteinen säätely voi tapahtua hormonien, kuten verenpainetta nostavan adrenaliinin tai muiden aineiden, kuten hiilidioksidin tai hapen, välityksellä. Esimerkiksi matala happipitoisuus saa aikaan verisuonten laajentumisen, joka parantaa verenvirtausta ja täten hapen kuljetusta.

## *2.3 Hapen kuljetuksen säätely*

Hapen kuljetusta on säädeltävä, jotta kudokset saavat happea optimaalisesti niiden tarpeiden mukaan. Säätelymekanismit mukautuvat jatkuvasti ympäristön ja elimistön vasteiden vaikutuksesta.

Hapen ja hiilidioksidin kuljetuksen kannalta tärkeimpiä soluja ovat luuytimissä tuotetut erytrosyytit eli punasolut. Nisäkkäiden punasolut ovat tumattomia, linnuilla punasolut ovat

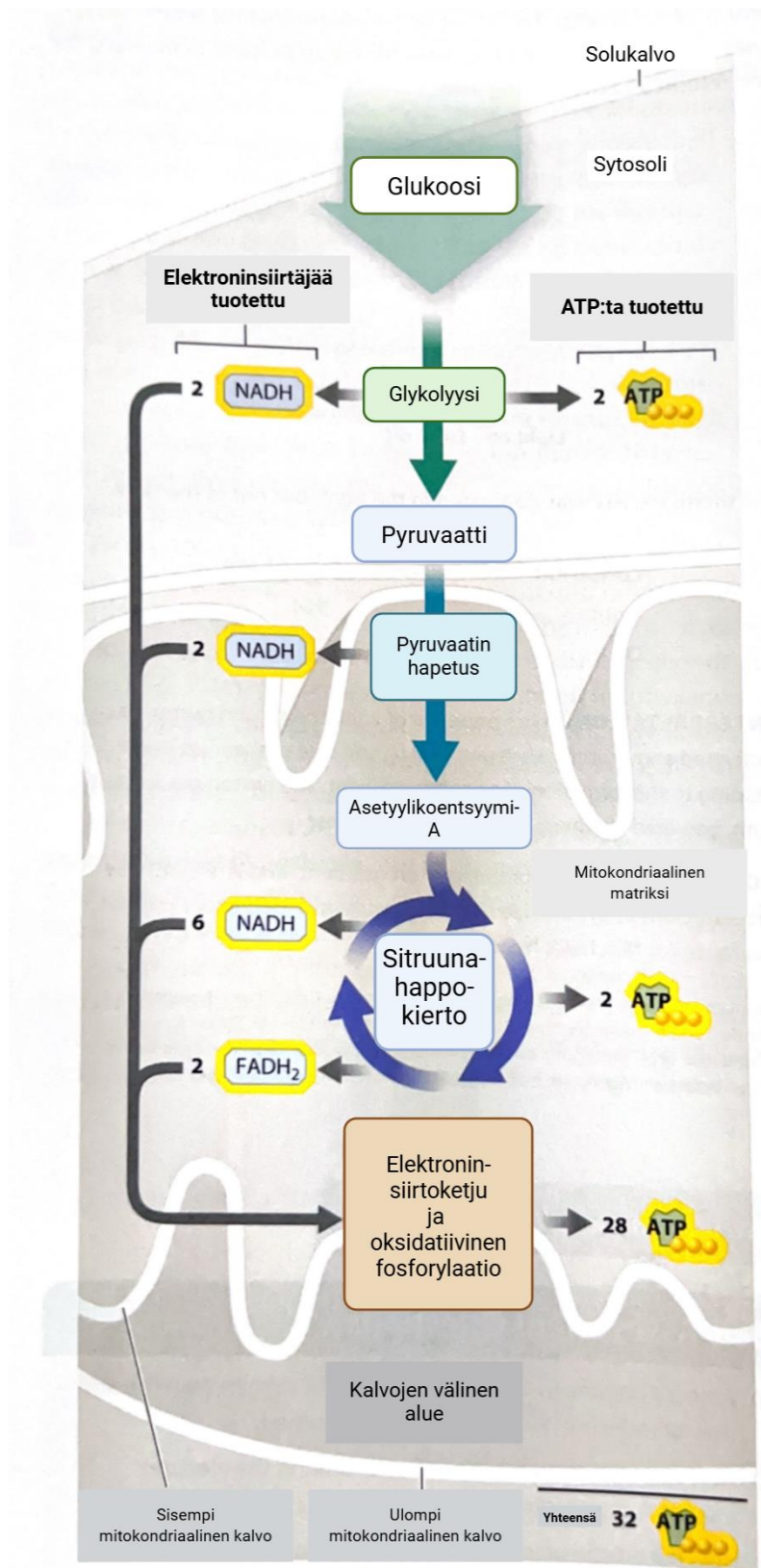
tumallisia. Hemoglobiini on keskeinen punasoluissa sijaitseva hapen sitomiseen ja kuljetukseen osallistuva proteiini. Hemoglobiinin jokaisessa neljässä alayksikössä on rautaionin ( $\text{Fe}^{2+}$ ) sisältämä hemiyhdistelmä, johon happi kykenee sitoutumaan. Hemiyhdistelmään on lisäksi sitoutunut ei-kovalenttisesti proteiiniosa, globiini. Yhteen hemoglobiiniin pystyy sitoutumaan yhteensä neljä happimolekyyliä. Linnuilla hemoglobiini sitoo happea nisäkkäiden hemoglobiinia herkemmin ja kykenee myös vapauttamaan happea tehokkaammin. Kehon nesteiden ja kudosten pH:n ja hiilidioksidipitoisuuden muutokset vaikuttavat hemoglobiinin hapensitomiskykyyn. Hiilidioksidin osapaineen noustessa veren pH:lla on taipumusta laskea ja alhaisempi pH vähentää hemoglobiinin kykyä sitoa happea, jolloin happea voidaan vapauttaa kudoksiin helpommin. Vastaavasti pH:n noustessa ja hiilidioksidipitoisuuden laskiessa, hemoglobiini sitoo happea tiukemmin. Tätä ilmiötä kutsutaan Bohrin vaikutukseksi.

Vähähappisissa olosuhteissa punasolujen tuotantoa aktivoi erytropoietiini, joka on munuaisissa tuotettava glykoproteiinihormoni. Erytropoietiinin tuotantoa puolestaan lisäävät alhaiseen happipitoisuuteen reagoivat hypoksiaa indusoivat tekijät (HIF). Nisäkkäiden punasoluissa syntetisoidaan 2,3-bifosfoglyseriinihappoa (2,3-DPG), jonka tehtävänä on sitoutua hemoglobiiniin ja vähentää hemoglobiinin affiniteettiä hapen suhteen kroonisesti, jolloin hemoglobiini luovuttaa happea herkemmin. 2,3-bifosfoglyseriinihapon pitoisuus nousee hypoksiassa. Normaalitilanteessa punasoluissa on yhtä hemoglobiinimolekyyliä kohden yksi 2,3-DPG molekyyli. Linnuilla hemoglobiinin happiaffiniteetin säätely etenkkin inositolipentafosfaatin, jonka rooli on samankaltainen kuin 2,3-DPG:llä nisäkkäillä, ja ATP:n avulla on tärkeää.

## *2.4 Hapenpuute*

Hapellisissa olosuhteissa solut tuottavat energiaa aerobisen aineenvaihdunnan avulla. Energiaa tuotetaan glukoosista kolmivaiheisen soluhengityksen avulla (Kuva 3). Glukoosi hajotetaan sytoplasmassa glykolyysin avulla kahdeksi pyruvaatiksi. Hajotusprosessin sivutuotteena syntyy kaksi ATP- ja NADH-molekyyliä. Pyruvaatit kulkeutuvat mitokondrioon, missä ne hapetetaan asetyylikoentsyymi-A:ksi. Asetyylikoentsyymi-A siirtyy sitten mitokondrion matriksissa tapahtuvaan sitruunahappokiertoon, jossa tuotetaan lisää NADH:ta ja ATP:tä. Sitruunahappokierron ensimmäistä reaktiota, jossa asetyylikoentsyymi-A ja oksaloetikkahappo

muodostavat sitruunahappoa, katalysoi sitraattisyntaasi. Sitraattisyntaasin korkea aktiivisuus heijastaa luustolihasten mitokondrioiden määrää. Mitokondrion sisäkalvolla tapahtuu soluhengityksen viimeinen vaihe, elektroninsiirtoketju, jossa elektroneja luovutetaan elektroninsiirtäjältä toiselle. Elektroninsiirtoketju on ATP:n tuoton kannalta tehokkain vaihe, sillä se tuottaa 32 ATP:tä. Yhteensä yhdestä glukoosimolekyylistä pystytään soluhengityksen avulla tuottamaan 36 ATP:tä. Glykolyysi on ainoa soluhengityksen vaihe, joka voi tapahtua anaerobisesti.



Kuva 3. Soluhengityksen vaiheet: solulimassa tapahtuva glykolyysi, mitokondrion matriksissa tapahtuva sitruunahappokierto, mitokondrion sisäkalvolla tapahtuva elektroninsiirtoketju (Kuva muokattu BioRender:illa lähteestä Morris, 2013) <https://BioRender.com>

Ympäristön happipitoisuuden laskiessa eläinten hapenottokyky heikkenee. Tilaa, jossa hapen pitoisuus soluissa ja kudoksissa on vähäinen, kutsutaan hypoksiaksi ja kudosten hapettomuutta anoksiaksi, eli happikadoksi. Hypoksiatilaan päädytään, jos hapen kulutus solujen mitokondrioissa on suurempaa kuin hapen saapuminen solujen käytettäväksi. Hapenpuute voi saada aikaan vasteen koko elimistössä, kun vähäinen happipitoisuus saa eläimen hengittämään nopeammin ja täten lisää keuhkotuuletuksen määrää. Koska happea tarvitaan soluhengitykseen ja sitä kautta ATP:n valmistukseen, hapen vähäisyys voi johtaa anaerobiseen energiantuottoon, joka tuottaa huomattavasti vähemmän ATP-molekyylejä kuin aerobinen energiantuotto. Hapen puuttuessa solut kykenevät tuottamaan energiaa anaerobisen metabolian avulla.

Anaerobisissa oloissa ATP:ta tuotetaan pääosin glykolyysin avulla, sillä se ei tarvitse happea, toisin kuin muut soluhengityksen vaiheet. Glykolyysin viimeistä reaktiota katalysoi pyruvaattikinaasi. Kun happea ei ole saatavilla, pyruvaatti ei siirry sitruunahappokiertoon, vaan se pelkistetään maitohapoksi maitohappokäymisreaktion avulla. Reaktiota katalysoi laktaattihydrogenaasi (LDH). LDH:n määrät ilmentävät sitä, miten hyvin solu kykenee suorittamaan anaerobista glykolyysiä. Mitä enemmän LDH:ta syntetisoidaan, sitä tehokkaammin pyruvaattia kyetään muuntamaan maitohapoksi hapenpuutteen aikana.

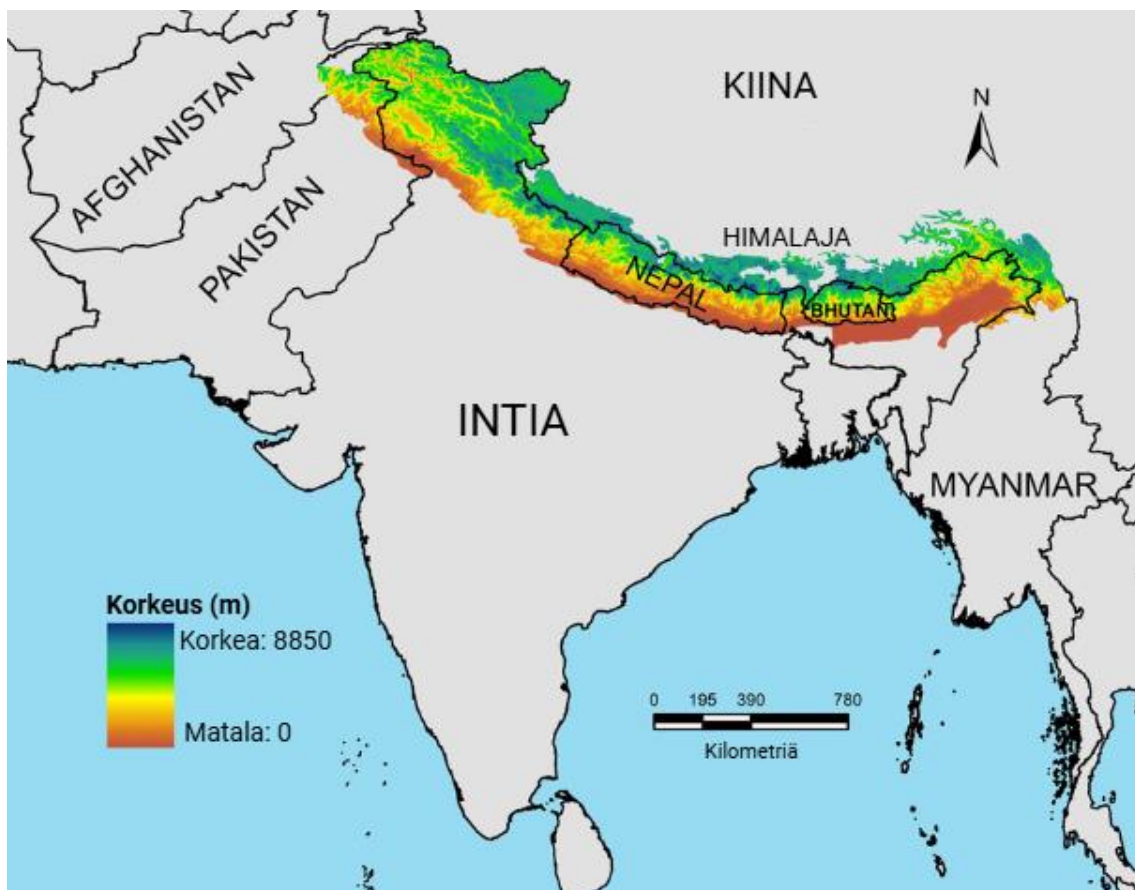
Energiaa voidaan tuottaa mitokondrioissa ja peroksisomeissa myös beetaoksidation avulla, jossa ATP:tä tuotetaan rasvahappoja hapettamalla. Beetaoksidatio on merkittävä energianlähde erityisesti pitkäaikaisessa fyysisessä rasituksessa ja olosuhteissa, jolloin keho hyödyntää rasvavarastoja energianlähteenä. Rasvahappojen hajotukseen osallistuu hydroksyylikoentsyymi-A dehydrogenaasi (HADH), joka katalysoi hydroksyyli-koentsyymi-A:n hapettamista ketoasyyli-koentsyymi-A:ksi. Rasvahappojen kuljettamiseen mitokondrioihin osallistuu karnitiinipalmitoyylitransferaasit 1 ja 2 (CPT1, CPT2), joista CPT1 sijaitsee mitokondrion ulkokalvolla ja CPT2 sisäkalvolla.

Solunsisäisessä viestinnässä toimivat hypoksiaa indusoivat tekijät 1 ja 2 (HIF-1, HIF-2), joiden tehtävänä on happitasapainon säätely ja ylläpitäminen. Ne toimivat transkriptiosäätelijöinä, jolloin ne aktivoivat tiettyjä genejä ja lisäävät esimerkiksi selkärankaisilla erytropoietiinihormonin erityystä, jonka avulla pystytään tuottamaan enemmän happea kuljettavia punasoluja. HIF-1 ja HIF-2 auttavat hapen diffuusiota soluihin osallistumalla uusien verisuonikapillaarien muodostamiseen ja osallistuvat solunsisäiseen toimintaan aktivoimalla tiettyjen molekyylien synteesiä, jotka auttavat soluja sopeutumaan, kun hapen saanti on rajallista. Niiden toiminta

perustuu solujen happipitoisuuteen ja hapen ollessa vähäistä ne stabiloituvat ja siirtyvät tumaan, jossa ne kiinnittyvät geenien transkriptiota sääteleviin hypoksiavaste-elementteihin DNA:n sekvenssissä.

### 3 Himalajan vuoristo ympäristö ja sen haasteet

Himalaja on Aasiassa sijaitseva vuoristoryhmä, joka ulottuu useiden maiden, kuten Nepalin, Pakistanin, Kiinan, Intian ja Bhutanin, alueelle (Kuva 4). Tämä vuoristo on tunnettu korkeudestaan, sillä sen huiput kohoavat yli 8 000 metrin korkeuteen merenpinnasta, tehden siitä maailman korkeimman vuoriston. Himalajalla sijaitsee myös maailman korkein vuori, Mount Everest (Kuva 5), joka kohoaa 8 849 metrin korkeuteen. Vuoristo ei ole vain maantieteellisesti merkittävä, vaan se on myös tärkeä luonnon monimuotoisuuden kannalta.



Kuva 4. Karttakuva, joka havainnollistaa Himalajan vuoristoryhmän ulottuvuuden eri valtioiden alueelle (Muokattu BioRender:illa lähteestä Manish & Pandit, 2018) <https://BioRender.com>



*Kuva 5. Himalajan vuoristolla sijaitseva Mount Everest vuori (Argenberg, 2009)*

Himalajan alue- sekä korkeusvaihtelut ovat suuria, minkä vuoksi vuoriston eri korkeuksilla vallitsee erilaiset ympäristöolosuhteet. Alueen eläin- ja kasvilajit ovatkin sopeutuneet monenlaisiin vuoristoympäristössä vaikuttaviin olosuhteisiin. Korkeuden kasvaessa ilman lämpötila laskee ja happipitoisuus vähenee. Sen sijaan matalammilla korkeuksilla on yleensä kosteampaa ja lämpimämpää. Vuoristoympäristöt ovat eläimille haastavimpia ympäristöjä vaihtelevan maaston, vähäisten resurssien ja ankarien ilmasto-olosuhteiden vuoksi. Eläimet altistuvat kylmyyden lisäksi korkealle UV-säteilylle sekä koville tuulille.

#### 4 Jakki ja sopeutumisstrategiat

Jakki (*Bos grunniens*) on Keski-Aasian ylänköjen ja vuoristojen kotoperäinen nautaeläin. Jakkipaimentamisella on pitkä historia ja paimentaminen on tärkeää sekä kulttuurisesti että taloudellisesti, sillä se on ensisijainen toimeentulonlähde eläimistä saatavan lihan, maidon, karvan ja nahan takia. Himalajan jakkeja hyödynnetään myös turisteja houkuttelevana nähtävyydenkohteena. (Joshi et al., 2020) (Kuva 6)



Kuva 6. Värikkäisiin koristeisiin puettu jakki, joka houkuttelee alueelle turisteja (Jarvis, 2006)

Jakit ovat ruumiinmuodoltaan jämähköitä (Kuva 7) ja sopeutuneet erinomaisesti vuoristo-olosuhteisiin. Niillä on lyhyet ruumiinlokkeet, kuten korvat, häntä ja kaula. Jakeille ominaisella anatomialla on osansa lämmönhukan vähentämisellä, lisäksi niillä on kylmään elinympäristöön käytännöllinen paksu, koko ruumiin peittävä turkki, joka koostuu alla olevasta tiiviistä pohjavillasta sekä päällä olevasta pitkäjoushisesta päällyskarvasta. Kylmää eristävän turkkinsa vuoksi jakit ovat sopeutuneet parhaiten kylmään ilmastoon, eivätkä ne pärjää hyvin alueilla, joilla kuukauden keskilämpötila nousee yli 13 °C. Jakin turkillla on myös vettä hylkivä ominaisuus, minkä ansioista se pärjää erinomaisesti myös märässä ympäristössä (Wiener ym., 2003).



Kuva 7. Jakki (*Bos grunniens*) (Pape, 2007)

#### 4.1 Hengitys ja verenkierto

Jakit joutuvat korkeuden takia kestämään kroonista hypoksiaa, jonka vuoksi yksi jakkien fysiologisista sopeumista hypoksiaa vastaan on muusta nautakarjasta poikkeava keuhkovaltimojärjestelmä. Naudoilla on tyypillisesti voimakas alhaisen happipitoisuuden aiheuttama keuhkovaltimon supistumisvaste sekä lihaksikas keuhkovaltimojärjestelmä. Jakeilla on ohutseinäiset keuhkovaltimot, eikä taipumusta sydämen kammion liikakasvuun,

kuten naudoilla yleensä. Jakeilla keuhkovaltimon supistumisvaste alhaisessa happipitoisuudessa on heikentynyt (Heath ym., 1984.) Jakilla on suuri sydän ja suuret keuhkot ja eläimen hengitystapa poikkeaa muista naudoista, sillä jakki maksimoi sisään hengitetyn hapen määrän hengittämällä syvempään, jolloin se saa suuremman määrän ilmaa sisään (Wiener ym., 2003). Fysiologisia eroavaisuuksia huomattiin myös, kun vertailtiin eri korkeuksilla (5 100–2 960 metriä merenpinnan yläpuolella) eläviä jakkirotuja. Korkealla elävien jakkien veressä on suurempi hematokriittiarvo (%) kuin matalammilla korkeuksilla elävillä naudoilla. Korkealla elävien jakkien hematokriittiarvo oli  $49,63 \pm 2,85$  % ja matalalla elävillä hematokriittiarvo oli puolestaan  $36,52 \pm 4,24$  %. Hematokriitti viittaa punasolujen suhteelliseen määrään veren tilavuudesta. Myös punasolujen määrän havaittiin olevan suurempi kuin matalammalla elävillä naudoilla. Punasolujen keskimääräinen arvo 5 100 metrin korkeudella elävillä jakeilla oli  $9,34 \times 10^{12}/L$  kun taas 3 585 metrin korkeudella elävillä punasolujen keskimääräinen arvo oli  $7,34 \times 10^{12}/L$  ja 2 960 metrin korkeudella arvo oli  $6,77 \times 10^{12}/L$ . Lisäksi hemoglobiinin konsentraatioissa oli eroja rotujen välillä, sillä 5 100 metrin korkeudella elävillä jakeilla hemoglobiinin konsentraatio ( $13,21 \pm 0,81$  g/dl) erosi merkittävästi alhaisemmilla korkeuksilla elävien jakkien kanssa ( $10,67 \pm 0,81$  g/dl ja  $10,16 \pm 0,49$  g/dl). Eroavaisuuksia löytyi myös veren tilavuudessa. Korkeimmalla elävillä yksilöillä oli suurempi veren tilavuus ( $96,93 \pm 2,66$  ml/kg), kuin alemmalla elävillä yksilöillä ( $88,07 \pm 5,16$  ml/kg ja  $80,38 \pm 4,32$  ml/kg). (Ding ym., 2014). Hemoglobiinin ja punasolujen suurempi määrä auttaa vähähappisessa ympäristössä lisäämällä veren hapenkuljetuskapasiteettia, jonka avulla kudoksille saadaan tarpeeksi happea vähähappisessa ympäristössä.

## 4.2 Anaerobinen metabolia

Eri korkeuksilla elävien jakkien entsyymitoimintaa vertailtaessa huomattiin, että yli 5 000 metrin korkeudessa elävien jakkien laktaattiaktiivisuus on korkeampi kuin alle 3 000 metrin korkeudessa elävien jakkien. Myös laktaattidehydrogenaasin ja happiaffiniteettiin vaikuttavan punasolujen 2,3-DPG aktiivisuus oli merkittävästi korkeampi verrattuna matalammalla elävien jakkien entsyymiaktiivisuuteen. Laktaattiaktiivisuus korreloi positiivisesti korkeuden kanssa, sillä 5 100 metrin korkeudessa jakkien laktaattiaktiivisuus oli keskimäärin  $6,25 \pm 0,39$  mmol/L, keskitason korkeudella  $4,42 \pm 0,35$  mmol/L ja matalalla korkeudella  $3,51 \pm 0,37$  mmol/L. Laktaattidehydrogenaasiaktiivisuus oli korkeimmalla elävillä yksilöillä  $5582,73 \pm 331,49$  U/L,

keskikorkeudella elävillä  $4381,52 \pm 287,83$  U/L ja matalimmalla korkeudella elävillä  $3449,75 \pm 224,08$  U/L. Punasolujen 2,3-DPG aktiivisuus oli 5 100 metrin korkeudella  $5,94 \pm 0,37$   $\mu\text{mol/g Hb}$ , 3585 metrin korkeudella  $4,83 \pm 0,24$   $\mu\text{mol/g Hb}$  ja 2960 metrin korkeudella  $4,25 \pm 0,25$   $\mu\text{mol/g Hb}$ . (Ding et al., 2014). Laktaattiaktiivisuus kasvaa vähähappisessa ympäristössä, koska solut turvautuvat enemmän anaerobiseen glykolyysiin. Korkeampi laktaattidehydrogenaasiaktiivisuus turvaa energiansaannin anaerobisen metabolian avulla ja 2,3-DPG tehostaa hapen vapautumista helpommin kudoksille.

Tiibetin ylätasangolla heinän kasvukausi on lyhyt, josta seurauksena jakit joutuvat kärsimään ravinnon niukkuudesta ja aliravitsemuksesta melkein 7 kuukautta kestävästä kylmän kauden ajan. Jakeilla on suurempi typen hyödyntämiskyky verrattuna alemmilla korkeuksilla eläviin nautoihin ja typpeä tarvitaan aminohappojen ja proteiinien rakennusaineiksi. Jakeilla on tehostunut typen kierrätys pötsin kautta, joka johtaa vähentyneeseen virtsan typpieritykseen (Wang ym., 2011). Typen tehokas kierrättäminen on olennainen osa elimistön aineenvaihduntaa, sillä se mahdollistaa hapenkuljetuksen sekä energiantuotannon kannalta tärkeiden biomolekyylien, kuten hemoglobiinin ja ATP:n muodostumisen. Jakkien ruoansulatuskanavassa, erityisesti pötsissä, on havaittu olevan suurempi haihtuvien rasvahappojen (VFA) ja asetaatin pitoisuus suhteessa propionaattiin, kuin tavallisilla nautoilla. Haihtuvia rasvahappoja syntyy anaerobisen käymisen seurauksena, kun pötsin mikrobit hajottavat hiilihydraatteja hapettomissa olosuhteissa. Pitoisuuksien erot selittyvät jakkien ja nautojen erilaisilla bakteerikoostumuksilla. Erilaisen pötsin bakteerikoostumuksen ansiosta jakki on adaptoitunut pärjäämään paremmin ravintoköyhemmällä ruokavaliolla kuin alemmilla korkeuksilla elävät naudat. (Liu et al., 2022)

## 5 Tiibetinhani ja sopeutumisstrategiat



Kuva 8. Tiibetinhani (*Anser indicus*) (Knight, 2012)

Tiibetinhani (Kuva 8) (*Anser indicus*) on keskikokoinen muuttolintu, jonka maailman populaatiosta suuri osa ylittää Himalajan vuoriston muuttomatallaan. Tämä matka on keskeinen osa hanhien elinkaarta ja niiden sopeutumiskykyä äärimmäisiin olosuhteisiin. Hawkes ym. (2013) tekemässä tutkimuksessa seurattiin GPS-seurantalaitteiden avulla 91 tiibetinhannen muuttomatkaa ja havaittiin, että hanhet suosivat tyypillisesti lentokorkeuksia noin 6 000 metrin korkeudella, vaikkakin jotkut yksilöt lensivät yli 7 000 metrin korkeudessa. Seuratut hanhet eivät myöskään hyödyntäneet myötätuulia lentomatoillaan, vaan suosivat sen sijaan lentämistä vähätuulisissa olosuhteissa. Tämä valinta parantaa lentämisen hallittavuutta ja lisää turvallisuutta, sillä matalat tuulennopeudet vähentävät häiriöitä lentoreitillä. Erityisen poikkeavaa on myös tiibetinhannen kyvykyys yhtenäiseen lentosuoritukseen hypoksisessa tilassa.

## 5.1 Hengitys ja verenkierto

Korkealla lentävillä linnuilla, kuten tässä tapauksessa tiibetinhahilla, kyky sietää hypoksiaa on ainutlaatuinen, sillä korkealla lentävillä linnuilla on kehittyneempi hapenkuljetuskyky kuin matalammilla korkeuksilla lentävillä linnuilla.

Tiibetinhahilla on suurentuneet keuhkot, mikä lisää kaasujen vaihdon pinta-alaa, jolloin happi siirtyy tehokkaammin vereen. Tiibetinhahilla on myös vähentynyt keuhkovaltimoiden supistumisvaste hapenpuutteessa, verrattuna alhaisemmilla korkeuksilla lentäviin hanhiin, joka mahdollistaa kaasujenvaihdon ylläpidon ja auttaa välttämään sydämen ylikuormitusta (Faraci et al., 1984). Etuna on myös muihin hanhiin verrattuna tehokkaampi hengitysrytmi, sillä tiibetinhahet hengittävät hypoksian aikana enemmän ja syvempään kuin matalilla korkeuksilla lentävät linnut. Korkealla lentävillä linnuilla hemoglobiinin happiaffiniteetti on suurentunut, mikä parantaa hapen kulkeutumista keuhkoista vereen ja hapen kuljetusta alhaisessa happipitoisuudessa. (Scott, 2011). Tiibetinhahien hemoglobiinissa esiintyy aminohappomuutoksia, jotka lisäävät veren hapen sitomiskykyä vähähappisissa olosuhteissa (McCracken et al., 2010). Tiibetinhahen verenkierto on tehokkaampaa, koska sen sydänlihassolujen kapillaariverkosto on tiheämpi verrattuna matalilla elävien lintujen sydänlihassoluihin. Tiibetinhahen sydämen vasemman kammion kapillaaritiheys on suurempi, kuten myös kapillaarien pituus suhteessa mitokondrioiden määrään. Tämä parantaa hapen kuljetusta ja on erittäin hyödyllinen sopeuma vähähappiseen ilmanalaan. (Scott et al., 2011).

## 5.2 Anaerobinen metabolia

Hypoksisissa olosuhteissa tiibetinhahelta mitatut veren laktaattipitoisuudet ovat matalat ja viittaavat siihen, että tiibetinhahet selviytyvät suurimmaksi osaksi aerobisella aineenvaihdunnalla, ja anaerobinen metabolia on vain vähäisessä roolissa vähähappisessa ympäristössä. Tulokset saatiin vertailemalla tiibetinhahien ja valkuposkiahahien (*Branta leucopsis*) juoksusuorituksia hypoksisissa olosuhteissa. (Hawkes ym., 2014). Tiibetinhahella ei myöskään huomattu merkittäviä eroavaisuuksia vasemman kammion hiilihydraattien hapettamiseen osallistuvan PK-entsyymin aktiivisuuden, tai rasvojen hapettamiseen osallistuvien entsyymien, HADH ja CPT, aktiivisuuden suhteen. Tiibetinhahilla on kuitenkin

vähäisempi sitraattisyntaasiaktiivisuus, kun tarkasteltiin entsyymien aktiivisuutta koko kammion massaan nähden. Pienentynyt sitraattisyntaasiaktiivisuus voi viitata sitruunahappokierron vähentymiseen. (Scott et al., 2011)

## 6 Yhteenveto

Sekä jakki että tiibetinhani ovat sopeutuneet elämään vähähappisessa vuoristoilmastossa, mutta niiden keinot eroavat lajien fysiologisten ominaisuuksien mukaan.

Jakeilla on muuhun nautakarjaan verrattuna poikkeava keuhkovaltimojärjestelmä, joka mahdollistaa sisään hengitetyn hapen määrän maksimoimisen ja tehokkaan hapen hyödyntämisen elimistössä. Tiibetinhahella puolestaan on kokoonsa nähden suuret keuhkot, mikä lisää kaasujen vaihdon pinta-alaa ja parantaa hapenottoa. Hapen kuljetuksessa jakki pärjää korkean punasolujen ja hemoglobiinin määrän ansiosta, kun taas tiibetinhahella hapen kulkeutumista tehostaa suurentunut hemoglobiinin affiniteetti sekä sydämen tihentynyt kapillaaritiheys, jotka yhdessä edistävät vähähappisessa ilmanalassa pärjäämistä.

Erot lajien sopeutumiskeinojen välillä näkyvät erityisesti energiantuotannossa. Jakki kykenee pötsin mikrobien avulla hajottamaan kuitua anaerobisesti rasvahapoiksi, joita voidaan käyttää energianlähteenä. Jakin anaerobinen energiantuotto vähentää riippuvuutta hapesta ja samalla tehokas typen kierrätys vähentää hukkaa ja varmistaa tarvittavien biomolekyylien muodostuksen. Tiibetinhahella ei ole pötsiä, joten sen energiantuotanto perustuu pääosin soluhengitykseen, mutta myös tarvittaessa anaerobiseen glykolyysiin. Tiibetinhahen kyky lentää korkealla ja vähähappisilla ilmanaloilla perustuu pääosin tehokkaaseen aerobiseen aineenvaihduntaan.

Nämä sopeumat edistävät lajien pärjäämistä korkeiden vuoristojen ympäristöolosuhteissa ja selittävät sitä, miksi jotkut lajit pärjäävät vähähappisissa olosuhteissa ja sietävät hypoksiaa paremmin kuin toiset lajit.

## 7 Lähteet

- Argenberg, V. (2009). Everest, Nuptse, Khumbu Glacier, Nepal, Himalayas.jpg. *Wikimedia Commons*.  
[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Everest,\\_Nuptse,\\_Khumbu\\_Glacier,\\_Nepal,\\_Himalayas.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Everest,_Nuptse,_Khumbu_Glacier,_Nepal,_Himalayas.jpg)
- Brackenbury, J. H. (1981). Airflow and respired gases within the lung-air-sac system of birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, *68*(1), 1–8.  
[https://doi.org/10.1016/0300-9629\(81\)90309-1](https://doi.org/10.1016/0300-9629(81)90309-1)
- Ding, X. Z., Liang, C. N., Guo, X., Wu, X. Y., Wang, H. B., Johnson, K. A., & Yan, P. (2014). Physiological insight into the high-altitude adaptations in domesticated yaks (*Bos grunniens*) along the Qinghai-Tibetan Plateau altitudinal gradient. *Livestock Science*, *162*(1), 233–239. <https://doi.org/10.1016/J.LIVSCI.2014.01.012>
- Faraci, F. M., Kilgore, D. L., & Fedde, M. R. (1984). Attenuated pulmonary pressor response to hypoxia in bar-headed geese. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, *247*(2), R402–R403.  
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.1984.247.2.R402>
- Hawkes, L. A., Balachandran, S., Batbayar, N., Butler, P. J., Chua, B., Douglas, D. C., Frappell, P. B., Hou, Y., Milsom, W. K., Newman, S. H., Prosser, D. J., Sathiyaselvam, P., Scott, G. R., Takekawa, J. Y., Natsagdorj, T., Wikelski, M., Witt, M. J., Yan, B., & Bishop, C. M. (2013). The paradox of extreme high-altitude migration in bar-headed geese *Anser indicus*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1750), 20122114. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2114>
- Hawkes, L. A., Butler, P. J., Frappell, P. B., Meir, J. U., Milsom, W. K., Scott, G. R., & Bishop, C. M. (2014). Maximum Running Speed of Captive Bar-Headed Geese Is Unaffected by Severe Hypoxia. *PLoS ONE*, *9*(4), e94015.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094015>

- HEATH, D., WILLIAMS, D., & DICKINSON, J. (1984). The pulmonary arteries of the yak. *Cardiovascular Research*, 18(3), 133–139. <https://doi.org/10.1093/cvr/18.3.133>
- Jarvis, D. (2006). Tibet-5811 – Tibetan Yak all dressed up. *Flickr*.  
<https://www.flickr.com/photos/22490717@N02/8285206775>
- Joshi, S., Shrestha, L., Bisht, N., Wu, N., Ismail, M., Dorji, T., Dangol, G., & Long, R. (2020). Ethnic and Cultural Diversity amongst Yak Herding Communities in the Asian Highlands. *Sustainability*, 12(3), 957. <https://doi.org/10.3390/su12030957>
- Knight, R. (2012). Bar-headed Goose.jpg. *Wikimedia Commons*.  
[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bar-headed\\_Goose.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bar-headed_Goose.jpg)
- Liu, H., Ran, T., Zhang, C., Yang, W., Wu, X., Degen, A., Long, R., Shi, Z., & Zhou, J. (2022). Comparison of rumen bacterial communities between yaks (*Bos grunniens*) and Qaidam cattle (*Bos taurus*) fed a low protein diet with different energy levels. *Frontiers in Microbiology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.982338>
- Maina, J. N. (2023). *Current Perspectives on the Functional Design of the Avian Respiratory System* (Vol. 8). Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-35180-8>
- Manish, K., & Pandit, M. K. (2018). Geophysical upheavals and evolutionary diversification of plant species in the Himalaya. *PeerJ*, 6, e5919. <https://doi.org/10.7717/peerj.5919>
- McCracken, K. G., Barger, C. P., & Sorenson, M. D. (2010). Phylogenetic and structural analysis of the HbA ( $\alpha A/\beta A$ ) and HbD ( $\alpha D/\beta A$ ) hemoglobin genes in two high-altitude waterfowl from the Himalayas and the Andes: Bar-headed goose (*Anser indicus*) and Andean goose (*Chloephaga melanoptera*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56(2), 649–658. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.04.034>
- Morris, J. (2013). *Biology : how life works* (D. Hartl, A. H. Knoll, & R. Lue, Eds.; 1st ed.) [Book]. W. H. Freeman.

Scott, G. R. (2011). Elevated performance: the unique physiology of birds that fly at high altitudes. *Journal of Experimental Biology*, 214(15), 2455–2462.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.052548>

Scott, G. R., Schulte, P. M., Egginton, S., Scott, A. L. M., Richards, J. G., & Milsom, W. K. (2011). Molecular Evolution of Cytochrome c Oxidase Underlies High-Altitude Adaptation in the Bar-Headed Goose. *Molecular Biology and Evolution*, 28(1), 351–363.  
<https://doi.org/10.1093/molbev/msq205>

Wang, H., Long, R., Liang, J. B., Guo, X., Ding, L., & Shang, Z. (2011). Comparison of Nitrogen Metabolism in Yak (*Bos grunniens*) and Indigenous Cattle (*Bos taurus*) on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 24(6), 766–773. <https://doi.org/10.5713/ajas.2011.10350>

Wiener, Gerald., Han, Jianlin., & Long, Ruijun. (2003). *The yak*. Published by the Regional Office for Asia and the Pacific, Food and Agriculture Organisation of the United Nations.