

Mecanismos fisiológicos de la termorregulación en animales de producción

Physiological mechanisms involved in thermoregulation of production animals

Rosa A. Sanmiguel Plazas, cMSc; Vicente Díaz Ávila, cMSc.

Maestría en Ciencias Pecuarias, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad del Tolima, Callé 27
N° 8-55, Ibagué, Colombia, 311 8509420.

cvsanmiguel@gmail.com

Resumen

Mediante esta revisión se busca compilar explicativamente la forma como los animales endotermos de producción han desarrollado mecanismos fisiológicos para la percepción y respuesta al frío y al calor a través de termorreceptores distribuidos por la piel y en menor proporción en cavidad abdominal, médula espinal y vasos sanguíneos. La termorregulación permite conservar la temperatura corporal en las condiciones variables del ambiente. La disipación del calor en estos animales es realizada a través de la radiación, conducción, convección y evaporación. De manera opuesta, para conservar el calor corporal estos mecanismos se reflejan en cambios comportamentales y posturales, activación del sistema simpático alfa adrenérgico, contracciones musculares, vasoconstricción cutánea, piloerección, aumento del consumo de alimentos, combustión de grasas de reserva. Con el fin de optimizar los parámetros zootécnicos, el productor debe tener en cuenta que cada especie animal, incluyendo su raza tiene una zona térmica de confort (ZTC), mediada por la información genética, la historia térmica y distribución o procedencia geográfica de cada taxón o linaje. De ahí que las variaciones medioambientales que sobrepasen esta zona termoneutral demandan mayores cambios especialmente a nivel hemodinámico. Dichos cambios se deben a incrementos en tasa metabólica y respiratoria, disminución o aumento de la resistencia del lecho vascular periférico y anastomosis arterio-venosa, así como el aumento o disminución del consumo de agua o alimento y adopción de comportamientos apropiados con las circunstancias térmicas que en conjunto dan como consecuencia alteraciones en la productividad.

Palabras clave: zona térmica confort, proteínas shock térmico, termorreceptores.

Abstract

This review tries to compile an explanation of the way endothermic production animals have developed physiological mechanisms for the perception and response to cold and heat through thermoreceptors distributed through the skin and to a lesser extent in the abdominal cavity, spinal cord and blood vessels. Thermoregulation allows the subject to maintain body temperature under conditions of environmental variables. The heat dissipation in these animals is accomplished through means like radiation, conduction, convection and evaporation. On the other hand, to keep body heat, these mechanisms are reflected in behavioral and postural changes, activation of alpha adrenergic sympathetic nervous system, muscle contractions, skin vasoconstriction, piloerection, increased food consumption and the burning of fat reserves. In order to optimize the zootechnical parameters, the producer must take into account that each animal species, including race, has a thermal zone comfort (TZC), mediated by the genetic information, the thermal history and geographical distribution of each taxon or lineage. Hence, environmental variations above this thermoneutral zone demand specially greater hemodynamic changes. These changes are based on the increases in metabolic and respiratory rate, the decrease or increase of peripheral vascular bed resistance and arterio-venous anastomosis, as well as the increase or decrease in consumption of food or water and the adoption of appropriate behavior with thermal conditions that together generate a change in productivity.

Keywords: thermal comfort zone, heat shock proteins, thermoreceptors.

Introducción

Los animales endotermos hacen frente a las variaciones de temperatura a través de la modificación de mecanismos fisiológicos y comportamentales, los cuales les permiten conservar la temperatura corporal dentro de un rango más estable (Bianca, 1968). Los mecanismos fisiológicos se desencadenan en tres fases: sensaciones térmicas aferentes, regulación central y respuestas eferentes (Kurz, 2008), los cuales se desarrollan de manera prioritaria frente a muchas otras actividades fisiológicas (Hansen, 2009). En contraposición, la regulación de la temperatura corporal en los animales ectotermos está vinculada directamente a la disponibilidad de la radiación solar la cual varía temporal y espacialmente (Angilleta et al., 2002).

Las sensaciones térmicas aferentes son percibidas por termorreceptores, los cuales están localizados en las diferentes capas dérmicas (Kurz, 2008). Según Iggo (1982) los receptores térmicos para calor o frío son diferentes en reptiles y mamíferos. Los termorreceptores cutáneos de calor y frío captan variaciones del medioambiente enviando aferencias a las áreas sensoriales corticales y al hipotálamo; hay termorrecepción a nivel de órganos abdominales, medula espinal y en los conductos venoso-arteriales. En la zona preóptica hipotalámica se capta la temperatura interna mediante la circulación sanguínea propia de la zona (Navarro, 2002).

En la región hipotálamo-tálamo, se dan las respuestas a estímulos externos como el cambio de temperatura (Low, 2004). Allí es donde se permite que la temperatura corporal cambie en solo unas décimas de grados. La regulación central es óptima en las primeras etapas de vida libre, pero presenta disfunciones en la vejez o en cuadros patológicos (Fu et al., 2006).

El centro de control hipotalámico promueve un patrón de respuestas reflejas. En el proceso de la disminución de la temperatura corporal, por excitación de neuronas vasomotoras se produce vasoconstricción cutánea, por excitación de neuronas simpáticas pilomotoras se genera piloerección, por inhibición de las neuronas simpáticas sudomotoras se anula la sudoración, por excitación de las neuronas simpáticas se aumenta el metabolismo basal, por excitación de las neuronas somatomotoras se induce los temblores musculares y por aumento de la producción de hormona liberadora de tirotrópina se incrementa la producción de hormona tiroidea (Navarro, 2002). Dado el caso contrario en la temperatura ambiental, es decir, ante un aumento térmico corporal, las reacciones son opuestas.

Las respuestas eferentes corresponden a mecanismos de disipación y conservación de calor (Kurz, 2008). Para este efecto, las fibras posganglionares del sistema

nervioso simpático se unen a los nervios periféricos somáticos para inervar los vasos sanguíneos, glándulas sudoríparas y músculos piloerectores en tejidos cutáneos o musculares (Li et al., 2002). Aunque las teorías de la coloración del pelaje, advierten significancia en cuanto al comportamiento de defensa frente a depredadores y/o comportamientos sexuales, también se le atribuye a la coloración del pelaje como un mecanismo de adaptación a temperaturas ambientales, en la medida que la coloración clara puede disminuir la ganancia de calor mientras que la coloración oscura disminuye la pérdida, así como la presencia de melanina en la piel protege de los efectos nocivos de los rayos ultravioleta (Caro, 2009).

Disipación de calor

Los mecanismos de disipación de calor son la radiación, conducción, convección y evaporación. La radiación es la pérdida de calor mediante rayos infrarrojos o calóricos, la cual varía con la superficie corporal del animal, siendo menor en animales voluminosos (Bavera y Beguet, 2003). En el ganado vacuno, por ejemplo, aunque la provisión de sombra no elimina completamente el impacto de las altas oleadas de calor (Gaughan et al., 2010), la carga calórica disminuye y por consiguiente la radiación es menor redundando en el bienestar de los animales (Sullivan et al., 2011). Especialmente en épocas secas, los parámetros productivos pueden verse menos afectados en la medida que la alimentación cumpla con los requerimientos del animal (Mader et al., 1999). Estos mecanismos se ilustran en la figura 1 (Arias et al, 2008).

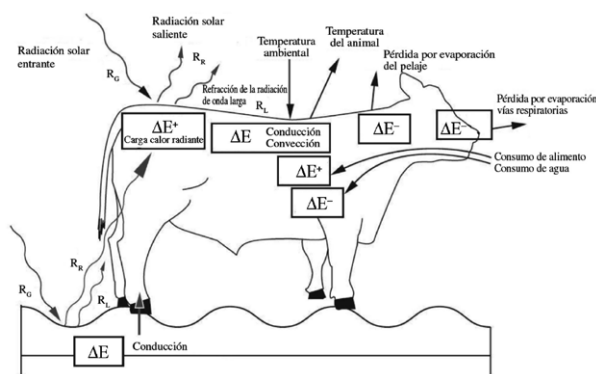


Figura 1. Modelo de disipación de calor en el bovino: en donde R es la energía asociada con la radiación, E es el calor incluido en, E+ el calor que recibe el animal del medio y E- el que disipa (Adaptado de Arias, 2008)

Complementariamente, la conducción es la pérdida de calor ocasionado por la diferencia de temperaturas entre sistemas vecinos, de ahí la importancia de la conductividad del tegumento que integra la cobertura y las superficies internas que están en contacto con el medio externo como tracto respiratorio y digestivo. La

convección es el intercambio de calor mediante el fluido sanguíneo y la rapidez del flujo del aire externo, de esta manera el calor perdido por convección en primer lugar dependerá de la densidad, calor específico y humedad del ambiente y en segundo lugar de las características de la superficie sobre la que incide el aire (Kolkhorst et al., 2002; Bavera y Beguet, 2003). El viento ayuda a reducir los efectos del estrés calórico durante el verano mejorando los procesos de disipación de calor por evaporación (Mader et al., 1997). Por último, los endotermos pierden calor mediante la evaporación a través de la piel por mecanismos de transpiración y perspiración y mediante el sistema respiratorio a través del jadeo (Bavera et al., 2003). De este modo, la transpiración y la vasodilatación cutánea activa es la mejor defensa autónoma contra el calor (Asahina et al., 2007).

Conservación de calor

La conservación de calor se da mediante cambios comportamentales y posturales, activación del sistema nervioso simpático alfa adrenérgico, liberación de acetilcolina y vasoconstricción cutánea (Vilches et al., 2002). Esta última no afecta las necesidades del tejido periférico pues las anastomosis arteriovenosas son anatómicamente distintas de los capilares que cumplen esta función (Kurz, 2008). Por otra parte, Bavera et al. (2003) argumentan que la piloerección, el aumento en el consumo de alimentos, combustión de grasas de reserva y disminución de la temperatura corporal son parte importante del conjunto de mecanismos que conllevan a conservar la temperatura corporal en condiciones medioambientales de bajas temperaturas.

La tendencia en vertebrados es la búsqueda de la Zona Térmica Neutra (TNZ) o la Zona de Temperatura de Confort (ZTC), mediante desplazamientos, vocalizaciones (Weary et al., 1997) y diferentes actividades para la obtención de alimento (Ivanov, 1999). Este aspecto fisiológico-comportamental es conocido como preferencias térmicas, no obstante, las fluctuaciones térmicas ambientales pueden desbordar estas zonas térmicas y generar algún grado de estrés en los organismos.

Es de resaltar que en la etapa neonatal de la mayoría de los mamíferos, el sistema de termorregulación es inmaduro, como lo describen Herpin et al. (2002). Estos autores dedujeron que la habilidad para conservar el calor es limitado en lechones debido a que nacen mojados con fluido fetal, son virtualmente escasos de pelo y desprovistos de grasa subcutánea. Sin embargo, Le Dividich et al. (1997) señalaron la importancia del consumo de calostro en las primeras horas de vida, ya que puede compensar la deficiencia de las reservas de energía en los lechones. Los escalofríos como respuesta a la termorregulación aumentan la producción de calor

pero generalmente no se presentan en neonatos (Kurz, 2008). Sin embargo, Herpin et al. (2002) percibieron escalofríos con intensidad leve en lechones en edades entre dos horas y cinco días de nacidos, en los cuales la producción de calor a partir de los escalofríos aumenta con la edad posnatal. Los lechones dependen casi exclusivamente de las contracciones musculares para termorregular ante el frío y de los ajustes fisiológicos, bioquímicos moleculares y estructurales involucrados en la maduración del metabolismo energético del músculo esquelético, contribuyendo al mantenimiento del balance homeotérmico después del nacimiento.

Por su parte en avicultura, durante la incubación se ha identificado la expresión del gen C-fos en la zona preóptica de la parte anterior del hipotálamo, como una expresión de adaptaciones al estrés calórico (Tzschenke, 2007). Además, el desarrollo de los mecanismos termorregulatorios del sistema nervioso central y periférico en embriones de pollos y patos inicia en el transcurso de la ontogenia prenatal, pero se maduran luego de la eclosión, evidenciándose en los cambios de la proporción de neuronas termosensibles al calor o al frío identificados a partir del primer día pos eclosión (Tzschenke, 2008). Otras investigaciones han demostrado que frente a temperaturas altas durante la incubación, los niveles de T3 y triglicéridos disminuyen, lo que lleva a concluir que el acondicionamiento térmico en esta etapa puede mejorar la habilidad termorregulatoria de las aves en etapas posteriores a la eclosión (Moraes et al., 2003).

Cuando las respuestas termorregulatorias disminuyen, el riesgo de hipotermia se incrementa. Esto sucede por diversos factores como el aumento de la edad, efecto de algunos medicamentos que disminuyen la masa muscular, enfermedades neuromusculares o suministro de relajantes musculares que inhiben los escalofríos o las contracciones involuntarias termorregulatorias, que individualmente o en conjunto incrementan el nivel de la temperatura ambiente mínima tolerable (Wu et al., 2003) o como consecuencia de un shock hemorrágico (Wu et al., 2005).

Indicadores de estrés térmico

Como consecuencia del cambio climático los animales deben afrontar condiciones extremas de frío o calor que los llevan al límite de sus capacidades productivas (Arias et al. 2008). En el caso de los bovinos de producción de carne y leche, Guyton y Hall (1999) reportan que la temperatura corporal normal oscila entre 37,8 y 40 ° C en la que las actividades celulares y bioquímicas suceden con mayor eficiencia y eficacia. Complementariamente Green et al (2005) observaron que en caballos la temperatura gástrica difiere en 0,5 ° C más que la temperatura rectal y en 1 ° C más que la temperatura san-

guínea. Debido a este mecanismo es que estos animales al enfrentar cambios bruscos de temperatura pueden generar cólicos gastrointestinales.

Una herramienta visual útil para evaluar el estrés por calor en ganadería es la escala de jadeo (Mader et al, 1997), pues no se requieren equipos sofisticados y su respuesta es prácticamente inmediata siguiendo el mismo patrón de la temperatura ambiental (Brown-brandl et al, 2004). Otros indicadores apropiados para el monitoreo del estrés calórico son la temperatura corporal que sigue patrones climáticos y estacionales (Arias et al, 2008) y la tasa de respiración, la cual presenta menor porcentaje cuando se encuentra bajo la sombra (Brown-brandl et al, 2004). En cabras sometidas a estrés por calor, Hosam (2007) reporta cambios hemodinámicos que obedecen a incrementos en la tasa respiratoria, disminución de la resistencia del lecho vascular periférico y anastomosis arterio-venosas para disipar el calor a través de la piel por radiación y conducción. Adicionalmente, Piccione et al (2002) evaluaron el efecto del esquilaje sobre la temperatura corporal de ovejas de lana de tres razas italianas diferentes y observaron que hubo un incremento más bajo en la mañana que en la tarde lo que sugiere un aumento de la tasa metabólica como respuesta termorregulatoria por efectos de la pérdida de la lana, en especial en ovejas de raza Barbaresca siciliana.

En caballos de carreras en condiciones climáticas de alta humedad fue medida la temperatura de la arteria pulmonar, después de haberse ejercitado se les realizó un baño con agua fría concluyendo que la transferencia de calor a partir de la convección y la conducción ayuda a disminuir la temperatura notablemente frente a los caballos que estuvieron en periodo de descanso y sin baño (Konh et al, 1999). Con este estudio se demuestra la importancia de la vasoconstricción en la disipación de calor.

En el área avícola, se identificaron vocalizaciones fuertes y producción de óxido nítrico en embriones de patos y pollos que fueron sometidos a temperaturas inferiores a 36 °C en el transcurso de la última semana de vida (Nichellman y Tzschentke, 2002). Medeiros et al (2005) afirman que en condiciones de estrés calórico las aves adultas se dispersan y se postran para aumentar la conducción de calor corporal, disminuyen el consumo de alimento y aumentan el consumo de agua. Además aumentan la frecuencia respiratoria para favorecer la pérdida de calor por evaporación, evidenciándose un incremento en el pH sanguíneo por efectos de pérdida de CO₂ y disminución compensatoria de ácido carbónico (H₂CO₃) (Olanrewaju et al, 2010). Vale et al., (2010) hallaron que las variaciones de temperatura durante la noche y la mortalidad de pollos de engorde es mayor cuando hay altas temperaturas ambientales y los pollos poseen más de 4 semanas de edad mientras que las bajas

temperaturas no presentaron relación con la mortalidad, esto se debe a que la tolerancia va ligada a la tasa metabólica ya que es mayor cuando el pollo es adulto y por ende hay más liberación de calor. Por su parte, Pereira et al (2010) reportaron que en gallinas ponedoras en el 2008 antes del pico de producción la mortalidad se asoció con temperaturas superiores a los 19,2 °C mientras que la mortalidad después del pico se presentó como un comportamiento no asociado directamente con las temperaturas sino con el incremento de la edad de las aves.

Pese a los anteriores estudios citados que afirman que las respuestas termorregulatorias son diferentes en los individuos dentro de una misma especie, aun bajo las mismas condiciones medioambientales (Konh et al, 1999; Nichellman y Tzschentke, 2002; Piccione et al, 2002; Pereira et al, 2010; Vale et al, 2010), por esa razón siempre se deben tener en cuenta las individualidades de los ejemplares de producción en estudio (Satoru et al, 2008).

Tegumento y Termorregulación

Existen receptores de frío que son invaginaciones de la membrana basal, neuronas aferentes no muy bien conocidas y desmielinizadas (Chalela-Mantilla, 2011). En conejos Nueva Zelanda, el 60 % de estos termorreceptores están localizados en la capa superficial de la piel y el 15 % en la interface entre la piel y la grasa subcutánea (Ivanov, 1999). La acción de estos receptores sensitivos se traduce en la regulación de la cantidad de sangre en la piel, la erección del pelo y las actividades de las glándulas sudoríparas (Bavera et al, 2003). En bovinos las glándulas sudoríparas se encuentran distribuidas a razón de 1 glándula por cada folículo piloso (Bavera et al, 2003) mientras que en aves los estudios histológicos no reportan presencia de glándulas sudoríparas. Estas características tegumentarias en los diferentes grupos de animales de producción indican que los mecanismos de evaporación y convección serían más efectivos en mamíferos que en aves. No obstante existen mecanismos compensatorios como lo demostrado en palomas como se ve en el gráfico 2, donde se sugiere que algunas aves poseen una estrategia comportamental emergente desde la evaporación cloacal frente a temperaturas ambientales altas (Hoffman et al, 2007), pero no tiene un aporte significativo en temperaturas de ZTC.

Proteínas de Shock Térmico

Las proteínas de shock térmico (HSP) están presentes en todas las células. Actúan como chaperonas moleculares interviniendo en el ensamble, translocación y secreción de las proteínas en formación, así como en la degradación y reparación de proteínas anormales (Coronato, 1999).

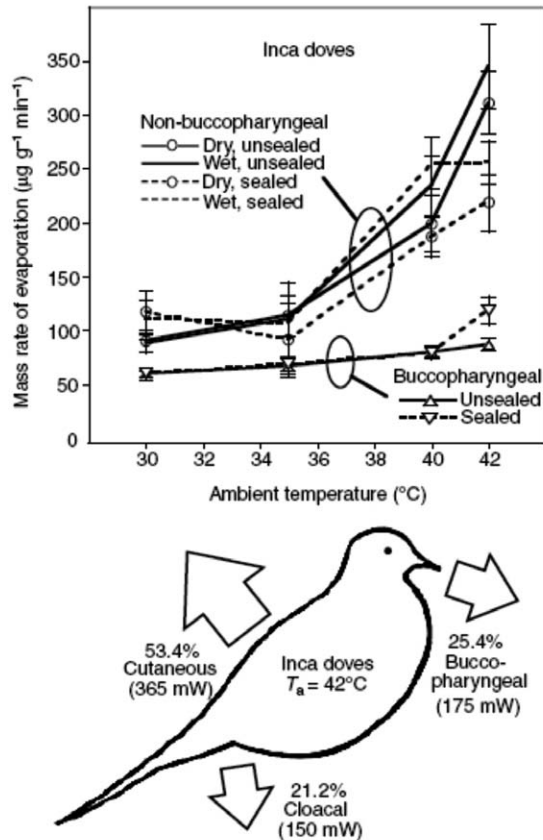


Figura 2. La cloaca como mecanismo disipador en aves y la tasa de evaporación de acuerdo a la temperatura ambiental. (Tomado de Hoffman et al, 2007)

Frente al shock térmico, las células corren el riesgo de terminar necrosadas por isquemia, interrupción de procesos metabólicos por la pérdida de mitocondrias y desensamblaje de la fosforilación oxidativa, así como la ruptura de estructuras celulares (Edwards et al, 1997). Por esta razón, la acción estabilizadora de las proteínas de Shock térmico (HSP) cumple un papel importante para la preservación celular (Kampinga y Brunsting, 1995; Yu et al, 2008). La respuesta al estrés mediada HSP en sangre puede ser empleada con fiabilidad para evaluar estrés fisiológico-ambiental e incluso el generado por el manejo (Liew et al, 2003; Al-Aquil, 2009; Martínez de la Puente et al, 2011) o por efectos tóxicos de diferentes sustancias in vivo e in vitro en las poblaciones de animales (Kampinga y Brunsting, 1995; Das et al, 2010).

Estudios realizados en durante el verano del 2001 y 2002 en España con muestras de sangre de aves silvestres se concluyó que mientras estas se mantengan en nevera portátil, pueden ser centrifugadas y congeladas en cualquier momento dentro de las 8 horas siguientes a su extracción ya que durante ese tiempo no se producen variaciones significativas en los niveles de las HSP70

y HSP60 (Thomas et al, 2004). En el 2004 Guerreiro estudió los niveles de HSP70 en hígado y cerebro de pollos de engorde sometidos a estrés calórico y encontró que no hay relación entre la proteína y el desarrollo a la termotolerancia. Por su parte Yu et al (2008) estudiaron la cinética de las HSP60, HSP70 y HSP90 en tejido cardíaco de pollos de engorde sometidos a incrementos térmicos. Estos autores encontraron que la elevación de dichas proteínas, especialmente HSP60, es una señal de protección de los tejidos en adversidades medioambientales, mientras que su disminución en el citoplasma de las células miocárdicas indica daño tisular. Por otro lado, Hernández et al (2002) reportar que los niveles de HSP70 del corazón y de los pulmones en pollos de engorde Hubbard se mantiene constante frente a la exposición a temperaturas ambientales altas, aunque los niveles de estas proteínas son más altas en pollos de cuello pelado en los cuales se presenta menos casos de síndrome ascítico.

En cerdos se han identificado niveles de proteínas de desacople (UCP), una proteína que se expresa exclusivamente cuando hay tejido graso marrón y tiene un papel importante en la protección celular contra la intolerancia al frío (Enerback, 1997). Otras proteínas de la familia HSP son la HSP25 en aves y la HSP27 en ratones y humanos. Estas proteínas presentan actividad diferenciada tanto en situaciones de estrés como de enfermedades degenerativas. (Kato et al, 2004; Chávez-Zobel y Saenz-Suarez, 2009)

Conclusiones

Dada la acentuada inestabilidad climática en estas regiones tropicales y en las zonas con estación, se hace indispensable el desarrollo de mecanismos de adaptación térmica en las especies dedicadas a la producción pecuaria, teniendo en cuenta las implicaciones del metabolismo en la disipación y conservación de calor. Esto con el objetivo de poseer un punto de referencia en cuanto a la fuente de alimentación y los parámetros zootécnicos que pueden ser de mejor ayuda en cierto tipo de climas, bien sea para la preservación de calor o para la disipación del mismo. Propiciar un balance entre la producción y las posibles variaciones climáticas a las que se enfrenta el animal, puesto que la ZTC es el principal factor a tener en cuenta para proporcionar un impacto positivo en la productividad de los sistemas.

De este modo, es de gran importancia en los sistemas de producción pecuaria el conocimiento de los rangos térmicos tolerables, las temperaturas críticas y sus indicadores observables, comportamentales y bioquímicos, así como los medios y mecanismos para su mitigación.

Referencias

- Al-Aquil, A., Zulkifli, I., 2009. Changes in heat shock protein 70 expression and blood characteristics in transported broiler chickens as affected by housing and early age feed restriction. *Poult Sci.* 7: 1358-1364.
- Angilleta, M., Niewiarousky, P., Navas, C., 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J Therm Biol.* 27: 249-268
- Asahina, M., Yamanaka, Y., Akaogi, Y., Kuwara, S., Koyama, Y., Hattori, T., 2007. Measurements of sweat response and skin vasomotor reflex for assessment of autonomic dysfunction in patients with diabetes. *J Diabetes Complicat.* 22: 278-283.
- Arias, R., Mader, P., Escobar, P., 2008. Factores climáticos que afectan el desempeño productivo de bovinos de carne y leche. *Arch Med Vet.* 40: 7-22
- Bavera, GA., Beguet, HA., 2003. Termorregulación corporal y ambientación. *Cursos Producción Bovina de Carne FAV UNRC.*
- Bianca, W., 1968. Thermoregulation. In: Hafez, ES., Lea, F., editors. *Adaptation of Domestic Animals.* Philadelphia: University of Michigan. . 97-118.
- Brown-Bran, M., Eigenberg, A., Nienaber, J., Hahn, G., 2004. Indicators of heat stress in shaded and non-shaded feed lot cattle. *ASAE/CSAE Annual International Meeting, Canadá.* Citado por Arias 2008.
- Chalella-mantilla J. El dolor y la piel. *Rev Dermatol Peru.* 2011; 11: 1.
- Caro, T., 2009. Contrasting coloration in terrestrial mammals. *Phis Trans R Soc B.*364: 537-548.
- Chávez-Zobel, A., Sáenz-Suárez, H., 2009. Implicaciones de las proteínas de choque térmico pequeñas (sHsp/HSPB) en el desarrollo de enfermedades degenerativas. *Univ Sci.* 1: 29-40.
- Coronato, S., Di Girolamo, W., Salas, M., Spinelli, O., Laguens, G., 1999. *Biología de las proteínas de shock térmico.* Medicina (Buenos Aires). 59: 477-486.
- Das, S., Pan, D., Bera, AK., Rana, T., Bandyopadhyay, S., De S, et al., 2010. Stress inducible heat shock protein70: a potent molecular and toxicological signature in arsenic exposed broiler chickens. *Mol Biol Rep.* 37: 3151-3155.
- Edwards, J., Ealy, A., Monterroso, V., Hansen, P., 1997. Ontogeny of temperature regulated heat shock protein 70 synthesis in preimplantation bovine. *Mol Repro Develop.* 48: 25-33.
- Enerback, S., Jacobsson, A., Simpson, E., Guerra, C., Yamashita, H., Harper, ME., et al., 1997. Mice lacking mitochondrial uncoupling protein are cold-sensitive but not obese. *Nature.* 387: 90-94.
- Fu, X., Qu, Z., Shen, Z., 2006. Potentiality of mesenchymal stem cells in regeneration of sweat glands. *J Surg Res.* 136: 204-208.
- Gaughan, J., Bonner, S., Loxton, I., Mader, T., Lisle, A., Lawrence, R., 2010. Effect of shade on body temperature and performance of feedlot steers. *J Anim Sci.* 88: 4056-4067.
- Green, A., Gates, R., Lawrence, L., 2005. Measurement of horse core body temperature. *J Therm Biol.* 30: 370-377
- Guerreiro, E., Giachetto, P., Givisiez, P., Ferro, J., Ferro, M., Gabriel, J., et al., 2004. Brain and hepatic Hsp 70 protein levels in heat acclimated broiler chickens during heat stress. *Rev Bras Cienc Avic.* 6: 201-206
- Guyton, A., Hall, J., 1999. *Manual del tratado de fisiología médica.* 9na ed. Philadelphia. McGraw-Hill Interamericana. 834.
- Hansen, P., 2009. Effects of heat stress on mammalian reproduction. *Phis Trans R Soc B,* 364: 3341-3350
- Hernández, R., Aparecido, J., González, E., Macari, M., Moreno, F., Tiraboschi, M., 2002. Resistência à síndrome ascítica, competência homeotérmica e níveis de Hsp70 no coração e pulmão de frangos de corte. *R Bras Zootec.* 31: 1442-1450.
- Herpin, P., Damon, M., Le Dividich, J., 2002. Development of thermoregulation and neonatal survival in pigs. *Livest Prod Sci.* 78: 25-45.
- Hoffman, T., Walsberg, G., De Nardo, D., 2007. Cloacal evaporation: an important and previously undescribed mechanism for avian thermoregulation. *J Exp Biol.* 210: 741-749
- Hosam, J., Tamimi, A., 2007. Thermoregulatory response of goat kids subjected to heat stress. *Small Rumin Res.* 71: 280-285.
- Iggo, A., Andres, KH., 1982. Morphology of cutaneous receptors. *Annu Rev Neurosci.* 5: 1-31.
- Ivanov, KP., 1999. Subject of temperature control and the main function of thermoregulation of an organism. *J Therm Biol.* 24: 415-421.
- Kampinga, HH., Brunsting, J., Stege, GJ., Burgman, PW., Konings, AW., 1995. Thermal protein denaturation and protein aggregation in cells made thermotolerant by various chemicals: role of heat shock proteins. *Exp Cells Res.* 219: 536-546.
- Katoh, Y., Fujimoto, M., Nakamura, K., Inouye, S., Sugahara, K., Izu, H., et al., 2004. Hsp25, a member of the Hsp30 family, promotes inclusion formation in response to stress. *FEBS let.* 565: 28-32.
- Kohn, CW., Hinchcliff, KW., McKeever, KH., 1999. Evaluation of washing with cold water to facilitate heat dissipation in horses exercised in hot, humid conditions. *Amer J Vet Res.* 60: 299-305.
- Kolkhorst, FW., DiPasquale, DM., Buono, MJ., 2002. Effect of tapwater iontophoresis on sweat gland recruitment, skin temperature and skin blood flow. *Dermatol Sci.* 28: 97-101.
- Kurz, A., 2008. Physiology of thermoregulation *Best Pract Res Clin Anaesthesiol.* 22, 627-644.
- Le Dividich, J., Herpin, P., Paul, E., Strullu, F., 1997 Effect of fat content of colostrum on voluntary calostrum intake and fat utilization in newborn pig. *J Anim Sci.* 75: 707-713.
- Li, J., Fu, X., Sun, X., Sun, T., Sheng, Z., 2002. The interaction between epidermal growth factor and matrix metalloproteinases induces the development of sweat glands in human fetal skin. *J Surg Res.* 106: 258-263.
- Liew, P., Zulkifli, I., Hair-Bejo, M., Omar, A., Israf, D., 2003. Effects of early age feed restriction and heat conditioning on heat shock protein 70 expression, resistance to infectious bursal disease, and growth in male broiler chickens subjected to heat stress. *Poult sci.* 82: 1879-1885
- Low, PA., 2004. Evaluation of sudomotor function. *Clin Neurophysiol.* 115, 1506-1513.
- Mader, T., Dahlquist, J., Hahn, G., 1997. Wind protection effects and airflow patterns in outside feedlots. *J Anim Sci.* 75: 26-36. Citado por Arias et al (2008).
- Mader, T., Dahlquist, J., Hahn, G., Gaughan, J., 1999. Shade and wind barrier effects on summertime feedlot cattle performance. *J Anim Sci.* 77: 2065-2072.

- Martinez, J., Merino, S., Tomás, G., Moreno, J., Morales, J., Lobato, E., et al., 2011. Nest ectoparasites increases physiological stress in breeding birds: an experiment. *Naturwissenschaften*. 98: 99-106.
- Moraes, V., Malheiros, R., Bruggeman, V., Collin, A., Tona, K., Van As, P., et al., 2003. Effect of thermal conditioning during embryonic development on aspects of physiological responses of broilers to heat stress. *J Therm Biol*. 28: 133-140.
- Medeiros, C., da Costa, F., Miranda, R., Ferreira, I., Teixeira, L., Cecon, P., 2005. Efeitos da temperatura, umidade relativa e velocidade do ar em frangos de corte. *Rev Bras Eng Agric Ambient*. 13: 277-286.
- Navarro, X., 2002. Fisiología del sistema nervioso autónomo. *Rev Neurológ.* 35: 553-62.
- Nichellman, M., Tzschentke, B., 2002. Ontogeny of thermoregulation in precocial birds. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*. 131: 751-763.
- Olanrewaju, HA., Purswell, JL., Collier, SD., Branton, SL., 2010. Effect of ambient temperature and light intensity on physiological reactions of heavy broiler chickens. *Poult Sci*. 89: 2668-2677.
- Pereira, D., Vale, M., Zevolli, B., Salgado, D., 2010. Estimating Mortality in Laying Hens as the Environmental Temperature Increases. *R Bras Ciênc Avíc*. 12: 265-271.
- Piccione, G., Caola, G., Refinetti, R., 2002. Effect of shearing on the core body temperature of three breeds of Mediterranean sheep. *Small Rumin Res*. 46: 211-215.
- Satoru, T., Hiroaki, K., Takayuki, M., 2008. Thermal model of human body fitted with individual characteristics of body temperature regulation. *Build Environ*. 44: 463-470.
- Sullivan, M., Cawdell-Smith, A., Mader, T., Gaughan, J., 2011. Effect of shade area on performance and welfare of short fed feedlot cattle. *J Anim Sci*. 89: 2911-2925.
- Thomas, G., Martinez, J., Merino, S., 2004. Collection and analysis of blood samples to detect stress proteins in wild birds. *J Field Ornithol*. 75: 281-287.
- Tzschentke, B., 2007. Attainment of thermoregulation as affected by environmental factors. *Poult Sci*. 86: 1025-1036.
- Tzschentke, B., 2008. Monitoring the development of thermoregulation in poultry embryos and its influence by incubation temperature. *Comput Elect Agric*. 64: 61-71.
- Vale, C., Moura, D., Nääs, I., Pereira, D., 2010. Characterization of heat waves affecting mortality rates of broilers between 29 days and market age. *R Brasil Ciênc Avíc*. 12: 279-285.
- Vilches, J., Ceballos, D., Verdú, E., Navarro, X., 2002. Change in mouse sudomotor function and sweat gland innervation with ageing. *Auton Neurosci*. 95: 80-87.
- Weary, D., Ross, S., Fraser, D., 1997. Piglet vocalizations and welfare assessment: cold stress increases calling by isolated piglets. *Appl Anim Behav Sci*. 53: 249-257.
- Wu, X., Kochanek, PM., Cochran, K., Nozari, A., Henschir, J., Stezoski, SW., et al., 2005. Mild Hypothermia improves survival after prolonged, traumatic hemorrhagic shock in pigs. *J Trauma*, 59: 291-299.
- Wu, X., Stezoski, J., Safar, P., Nozari, A., Tisherman, S., 2003. After spontaneous hypothermia during hemorrhagic shock, continuing mild hypothermia (34 degrees C) improves early but not late survival in rats. *J Trauma*. 55: 308-316.
- Young, A., Castellani, J., 2001. Exertion-induced fatigue and thermoregulation in the cold. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*. 128: 769-776.
- Yu, J., Bao, E., Yan, J., Lei, L., 2008. Expression and localization of Hsps in the heart and blood vessel of heat-stressed broilers. *Cell Stress Chaperones*. 13: 327-335. 