

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное агентство по образованию
Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова

О.А. Ботязова

**Сравнительная
и экологическая
физиология животных
Теплообмен и терморегуляция**

Текст лекций

*Рекомендовано
Научно-методическим советом университета
для студентов специальностей Биология и Экология*

Ярославль 2005

УДК 591.1+574
ББК Е 903я73
Б 86

*Рекомендовано
Редакционно-издательским советом университета
в качестве учебного издания. План 2005 года*

Рецензенты:

канд. биол. наук, доцент кафедры анатомии и физиологии
человека и животных ЯГПУ им. К.Д. Ушинского А.Г.Соломонов;
кафедра нормальной физиологии
Ярославской государственной медицинской академии

Б 86 **Ботязова, О.А.** Сравнительная и экологическая физиология животных. Теплообмен и терморегуляция: текст лекций / О.А. Ботязова ; Яросл. гос. ун-т. Ярославль: ЯрГУ, 2005. 75 с.
ISBN 5-8397-0399-0

В настоящем курсе лекций приведена современная классификация животных в соответствии с особенностями теплообмена между организмом и окружающей средой. Рассмотрены основные приспособительные механизмы к постоянно меняющимся температурным условиям среды обитания у пойкилотермных и гомойотермных животных. Изложены онтогенетические особенности температурных адаптаций и пути становления механизмов терморегуляции в процессе эволюции.

Лекции предназначены для студентов, обучающихся по специальностям 011600 Биология (дисциплина «Сравнительная и экологическая физиология животных», блок СД) и 013100 Экология (дисциплина «Экологическая физиология», блок СД), очной формы обучения. Могут быть использованы студентами при изучении специальных и общих профессиональных физиолого-экологических дисциплин, а также в процессе выполнения курсовых и дипломных работ.

Рис. 5. Библиогр.: 10 назв.

УДК 591.1+574
ББК Е 903я73

ISBN 5-8397-0399-0

© Ярославский государственный университет, 2005
© О.А. Ботязова, 2005

Введение

Животные нуждаются в «горючем», которое служит для них источником химической энергии, необходимой для выполнения работы и поддержания макро- и микроструктурной целостности организма. Живые существа способны осуществлять такое расщепление крупных органических молекул, при котором часть химической энергии, содержащейся в этих молекулах, передается специальным «высокоэнергетическим» веществам, например АТФ; эти последние используются для поддержания эндотермических реакций. Следовательно, животные в конечном счете преобразуют химическую энергию молекул пищевых веществ в другие формы энергии, такие как электрическая, механическая, осмотическая. Виды животных, которые при прочих равных условиях более эффективно используют источники энергии из окружающей среды, имеют преимущество в конкуренции с другими видами, а значит, лучше приспособлены к выживанию.

Большая часть метаболической энергии у животных выделяется в виде тепла. Это не утилизируемая форма энергии, которая является побочным продуктом при высвобождении свободной энергии в результате экзотермических реакций или в процессе превращения химической энергии в другие биологически полезные формы, например мышечное сокращение. У некоторых животных выделение тепла при метаболизме настолько велико, что приводит к повышению температуры тканей до уровня, при котором заметно ускоряется протекание химических реакций. В некоторых случаях (особенно при жарком климате) избыточная теплопродукция может привести к перегреванию тела. В условиях холодного климата потери тепла могут вызывать снижение температуры тела до опасного для жизни уровня: прогрессирующее снижение температуры тела приводит к еще большим потерям тепла и таким образом возникает замкнутый круг, при котором уменьшение теплопродукции при метаболизме способствует еще большему охлаждению тела.

Активность обменных процессов у животного тесно связана с температурой тела. При низкой температуре тела уровень метабо-

лизма не может быть высоким, поскольку для ферментативных реакций оптимальной обычно является повышенная температура. В то же время высокий уровень обменных процессов может привести к перегреву организма и в связи с этим – к нарушению функций тканей. Таким образом, температура тела – очень важный показатель жизнедеятельности организма.

У одних животных температура тела регулируется и постоянно превышает температуру окружающей среды, у других – вообще не регулируется или регулируется в меньшей степени. В зависимости от образа жизни животного оптимизация расхода или сохранения метаболической энергии осуществляется у них по-разному.

Тема 1. Температура среды обитания

Активные проявления жизни животных возможны только в узком диапазоне температур – от нескольких градусов ниже точки замерзания чистой воды (0°C) примерно до $+50^{\circ}\text{C}$ (речь идет о температуре самого организма, а не окружающей его среды). По сравнению с космическими температурами эти границы крайне узки. Однако температурный диапазон, на фоне которого протекает жизнь в естественных условиях, довольно широк. Не будет преувеличением, если определить его примерно в 100°C при колебаниях температур от -50 до $+50^{\circ}\text{C}$. Низкие температуры довольно обычны в условиях Арктики. Высокие температуры свойственны жарким пустыням тропических областей. Температурные условия, пригодные для обитания животных, имеются и повсеместно в океанах, и на большей части земной суши хотя бы в какое-то время года. Рыбы и множество беспозвоночных живут в арктических водах, где круглый год держится температура около $-1,8^{\circ}\text{C}$. Противоположная крайность – это немногочисленные виды животных, обитающие в горячих источниках при температуре около $+50^{\circ}\text{C}$. Некоторые примитивные растения способны жить при еще более высоких температурах, а термофильные бактерии успешно размножаются при температуре, близкой к точке кипения воды.

Оказавшись вне диапазона температур, совместимых с активной жизнью, многие животные способны выживать, переходя в состояние оцепенения. Более того, некоторые животные могут пере-

носить температуру жидкого воздуха (около -190°C) или даже жидкого гелия (-269°C). Устойчивость к высоким температурам не так велика, хотя некоторые животные в фазе покоя в этом отношении весьма выносливы, а споры бактерий могут выживать при температурах выше $+120^{\circ}\text{C}$.

Экстремальные температуры. Температурные пределы жизни

Животные значительно отличаются в отношении диапазона переносимых температур. Одни могут существовать только в очень узком диапазоне, для других этот диапазон намного шире. Кроме того, температурная толерантность иногда меняется с течением времени, и в этом отношении возможна некоторая адаптация. После длительного пребывания животного в условиях, близких к пределу его устойчивости, этот предел может сдвинуться. Некоторые животные особенно чувствительны к крайним температурам в определенные периоды жизни, особенно на ранних стадиях развития.

Обсуждая вопрос о толерантности к крайним температурам, следует различать ту температуру, при которой данный организм может выжить, и ту, при которой он может пройти весь жизненный цикл. При этом нужно учесть, что нельзя точно определить, какая температура для данного организма летальна, так как большое значение имеет время температурного воздействия. Так, например, животное может выносить какую-то высокую температуру в течение нескольких минут, но погибнет, если ее воздействие продлится несколько часов (опять же речь идет о температуре самого тела, а не о температуре окружающей среды). Для подавляющего большинства водных организмов эти две величины почти равны между собой, но для наземных животных они могут сильно различаться. Например, у ящерицы, сидящей на солнце, температура тела благодаря нагреву солнечными лучами может на $10 - 20^{\circ}\text{C}$ превышать температуру окружающего воздуха. Так называемые теплокровные животные – млекопитающие и птицы, как правило, способны переносить лишь небольшие колебания температуры тела, но в то же время способны существовать в очень широком диапазоне внешних температур – от Арктики до самых жарких пустынь.

Толерантность к высокой температуре

Ни одно животное не может пройти весь жизненный цикл при температуре выше 50°C. Некоторые растения более устойчивы, чем животные. Например, одноклеточная сине-зеленая водоросль *Synechococcus* встречается в горячих источниках с температурой, достигающей +73 ... +75°C. Это, по-видимому, верхний температурный предел для жизни фотосинтезирующих организмов. Термофильные бактерии проявляют еще большую термостойкость: было обнаружено, что они живут и растут в горячих источниках Йеллоустонского национального парка при температуре около 92°C (на высоте Йеллоустона – это точка кипения воды).

У некоторых животных исключительно устойчивы к высоким температурам покоящиеся стадии. Личинка мухи *Polypedilum* (из Нигерии и Уганды) переносит обезвоживание и в высушенном состоянии выживает при 102°C в течение одной минуты, после чего способна расти и претерпевать нормальный метаморфоз. Другим примером крайней толерантности могут служить яйца пресноводного рачка *Triops* (из Судана): в течение зимы и начала лета они находятся в сухом иле, где иногда прогреваются на солнце до температуры 80°C. В лабораторных условиях они выживали при температуре лишь на 1°C ниже точки кипения. Если температуру кипения воды повышали, увеличивая давление, то жизнеспособность яиц сохранялась при +102 ... +104°C в течение 16 часов, но при нагревании до 106°C они погибали за 15 минут. Эти примеры ясно показывают, что невозможно точно установить верхний температурный предел жизни.

Определение летальных температур

Если группу животных подвергнуть воздействию температуры, близкой к пределу их толерантности, то некоторые из них погибнут, а другие выживут. Как же точно определить летальную температуру для данного вида? Обычно **летальной** называют такую температуру, при которой 50% животных погибает, а 50% выживает. Ее часто обозначают **LT₅₀**. Если бы эту величину опреде-

ляли методом проб и ошибок, то пришлось бы проводить очень много опытов, прежде чем один из них кончился бы гибелью ровно половины животных. Вместо этого сначала устанавливают летальную температуру приблизительно, а далее исследуют выживание организмов экспериментальной группы в определенном диапазоне температур и по полученным данным строят график зависимости выживания (%) от температуры ($^{\circ}\text{C}$) и из него находят температуру, соответствующую 50%-ному выживанию. Несколько групп животных (например, четыре) подвергают воздействию ряда температур в течение одного и того же времени (например, 2-х часов) и откладывают на графике, какой процент животных выжил в каждой группе. После этого путем интерполяции легко найти LT_{50} . Такой метод позволяет определять летальную температуру только для той длительности воздействия, которая испытывалась в эксперименте; более длительное воздействие снизит выживаемость, а меньшее по продолжительности – повысит ее. Оценить эффект времени воздействия (экспозиции) можно с помощью экспериментов с разными периодами экспозиции. Если полученные величины LT_{50} отложить против времени воздействия, то при использовании логарифмической шкалы получается кривая, дающая полное представление о температурной толерантности изучаемого организма.

Летальная температура и причина гибели при перегреве

Хотя верхний предел активной животной жизни близок к $+50^{\circ}\text{C}$, многие животные погибают при воздействии значительно меньших температур. В особенности это относится к водным животным, и в первую очередь к морским, которые в природных условиях обычно не подвергаются воздействию слишком высоких температур. Ведь даже в тропических морях температура редко достигает 30°C , хотя в мелких закрытых бухтах и лагунах она может быть и выше.

В ином положении находятся животные, обитающие в приливной (литоральной) зоне. Во время отлива они подвергаются воздействию теплого воздуха и солнечных лучей, так что их температура может заметно повыситься. Этому нагреву может до не-

которой степени противодействовать испарение воды, но скудность ее запасов ограничивает возможности этого способа охлаждения.

Низкая толерантность животных к теплу имеет большое значение для понимания механизма тепловой смерти. Высказывались предположения, что здесь играют роль следующие факторы:

- 1) денатурация белков, коагуляция их в результате нагрева;
- 2) термическая инактивация ферментов, идущая со скоростью, превышающей скорость их синтеза;
- 3) недостаток кислорода;
- 4) различие в температурном коэффициенте (Q_{10}) для взаимосвязанных метаболических реакций;
- 5) изменение структуры мембран.

Тепловая денатурация белков. Действительно, многие животные погибают при той температуре, при которой денатурируют многие белки, т.е. при 45 – 55°C. Трудно, однако, себе представить, чтобы термическая денатурация какого-либо белка происходила при +6°C – температуре, летальной для антарктической рыбы рода *Trematomus*.

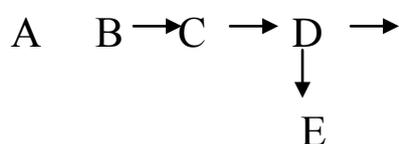
Тепловая инактивация отдельных ферментных систем, особо чувствительных к повышенным температурам. Но опять-таки трудно представить себе существование столь термолабильных ферментов, что они инактивировались бы при +6°C. К тому же исследование некоторых ферментных систем у тех антарктических видов рыб показало, что их активность возрастает по мере повышения температуры приблизительно до 30°C.

Недостаток кислорода, когда потребность в нем из-за повышенной температуры возрастает, удалось во многих случаях исключить. Например, насекомые в атмосфере чистого кислорода не обнаруживали большей толерантности к перегреву. Точно так же форель – рыба, обитающая в холодной воде, – погибала в теплой воде при обычной для нее летальной температуре и тогда, когда содержание кислорода в воде увеличивали в несколько раз путем аэрации чистым кислородом.

Роль различий Q_{10} для взаимосвязанных метаболических реакций согласуется со многими экспериментальными данными. Если различные реакции промежуточного обмена изменяются при по-

вышении температуры по-разному (т.е. имеют разные величины Q_{10}), то это приведет к избыточному накоплению или нехватке отдельных промежуточных продуктов.

Рассмотрим следующую схему:



Если при повышении температуры реакция $C \rightarrow D$ ускоряется в большей степени, чем реакция $B \rightarrow C$, то в этих условиях будет не хватать вещества C . Если же это вещество необходимо и для другого процесса ($C \rightarrow E$), то последний окажется заторможенным. Различие в температурной чувствительности сотен ферментов, участвующих в промежуточном обмене, может таким образом привести к полному нарушению нормального биохимического равновесия в организме.

Хотя в ряде случаев различия в температурной чувствительности ферментных систем могут быть правдоподобной причиной гибели (например, в случае антарктической рыбы, погибающей при $+6^{\circ}\text{C}$), это не обязательно единственный фактор. Определенную роль могла бы играть любая из упомянутых выше причин, и если речь идет о животных, погибающих только при очень высокой температуре, то скорее всего действуют несколько факторов одновременно.

Последняя из предполагаемых причин – *изменение структуры мембран* – включает, по существу, самые разнообразные случаи. В настоящее время общепризнано, что мембрана состоит из бимолекулярного слоя липидов, в который встроены или к которому прикреплены функционально активные белки, и любое изменение взаимодействий между последними должно отражаться на функциональных свойствах мембраны. Изменение температуры (т.е. уровня кинетической энергии) оказывает глубокое влияние на такие взаимодействия; это может быть связано с изменением конформации белков, взаимодействий белков с липидами, липидов между собой, и т.д. – короче говоря, с изменением молекулярных структур, которые зависят от слабых связей, легко изменяющихся при сдвиге температуры. Возникающие при этом нарушения в

функционировании мембран играют, по-видимому, важнейшую роль в повреждении организма при перегреве.

Устойчивость к низким температурам

Влияние низкой температуры не менее сложно, чем высокой. Некоторые организмы выдерживают глубокое промерзание, но для большинства животных оно губительно. Известны виды, сохраняющие жизнеспособность после погружения в жидкий азот (-196°C) и даже жидкий гелий (-269°C , или около 4 К); с другой же стороны, некоторые животные настолько чувствительны к охлаждению, что погибают при температуре намного выше 0°C . Тропические рыбки, содержащиеся в комнатных аквариумах, могут умереть при отключении специального подогрева, несмотря на положительную температуру воды в аквариуме. Например, гуппи (*Lebistes reticulatus*), содержащиеся в аквариуме при температуре $+23^{\circ}\text{C}$ и выше, не переносят охлаждения воды до $+10^{\circ}\text{C}$ и ниже. Вероятно, их гибель наступает в результате холодового торможения дыхательного центра и последующей аноксии, так как увеличение концентрации кислорода в воде повышает их устойчивость к холоду, а уменьшение, наоборот, снижает ее.

Устойчивость к охлаждению и замораживанию

Животные, обитающие в умеренных и холодных зонах, выдерживают длительные периоды зимы, когда температура падает намного ниже точки замерзания воды. Они избегают холодового повреждения с помощью двух механизмов – *способности к переохлаждению* и *толерантности к замораживанию*. Под переохлаждением понимают снижение температуры жидкости ниже точки ее замерзания без образования льда; толерантность к замораживанию означает способность переносить замерзание воды и образование льда в организме. Животных, не переносящих образования льда в теле, называют *чувствительными* к замораживанию, а тех, которые выживают в этих условиях, – *толерантными* к замораживанию.

Как происходит переохлаждение? Если воду или водный раствор охладить до температуры ниже точки замерзания, это не обязательно ведет к образованию кристаллов льда. Чистую воду можно охладить намного ниже 0°C без какого-либо образования льда. Вероятность замерзания такой переохлажденной воды зависит от трех основных факторов: температуры, наличия центров образования льда и времени. При отсутствии чужеродных частиц, служащих центрами кристаллизации, чистую воду легко переохладить до -20°C , а при особых предосторожностях – почти до -40°C . Как только появился первый кристаллик льда, замерзание всей жидкости идет дальше очень быстро. Некоторые растворенные вещества не только снижают точку замерзания, но и влияют на ту степень переохлаждения, которую может выдержать раствор.

Рассмотрим теперь, каким образом животное, находящееся при температуре намного ниже точки замерзания жидкостей тела, может оставаться более или менее длительное время в переохлажденном состоянии. Такая способность действительно имеет большое значение для выживания. Например, она может быть очень важна для животных, чувствительных к замораживанию, в случае внезапного наступления ночных холодов. Как показали опыты с пресмыкающимися и некоторыми другими позвоночными животными, у которых температура замерзания жидкостей тела $-0,6^{\circ}\text{C}$, они выдерживают переохлаждение до -8°C без замерзания.

Некоторые животные способны выживать даже при интенсивном образовании льда в их теле. Личинка комара *Chironomus* без вреда для себя выдерживает многократное замораживание до -25°C и оттаивание. На первый взгляд трудно установить, переходят ли эти крошечные животные в состояние переохлаждения или же в их организме образуется лед. Однако оказалось возможным определить точное количество льда в теле животного, не причиняя ему вреда; для этого использовали остроумный метод, основанный на том, что превращение воды в лед сопровождается изменением объема. Определяя удельный вес замороженных личинок, нашли, что при -5°C переходит в лед 70% их воды, а при -15°C – 90%. Особей с установленным количеством льда в организме подвергали оттаиванию и проверяли на жизнеспособность.

Хотя многие беспозвоночные в высоких широтах обычно переносят в зимнее время очень низкие температуры, они крайне

редко попадают в такие переменчивые условия, в каких находятся обитатели приливной зоны в субполярных областях. Зимой здесь регулярно происходят два полных цикла смены температур выше и ниже точки замерзания. Во время отлива животные на литорали промерзают так, что большая часть воды в их организме превращается в лед, а когда снова наступает прилив, они оттаивают. В течение шести и более часов кряду эти животные могут находиться в воздушной среде при температуре -30°C , и при этом их собственная температура приближается к температуре окружающего воздуха. При -30°C более 90% воды в организме замерзает, а в оставшейся жидкости концентрация растворенных веществ во много раз увеличивается. Это означает, что клетки таких организмов должны быть приспособлены не только к потере воды, превращающейся в кристаллы льда, но и к чрезвычайно большому повышению осмотического давления.

Изучение животных литоральной зоны показало, что им свойственно именно промерзание, а не переохлаждение, причем образование льда приводит к резкой деформации их мышц и внутренних органов. Однако кристаллы льда, как правило, находятся вне клеток, а клетки сморщиваются и, по-видимому, совсем не содержат льда. При оттаивании ткани вновь приобретают нормальный вид в течение нескольких секунд.

Замерзание воды в организме зависит не только от степени охлаждения, но и от длительности воздействия низкой температуры. Например, если зимующих личинок хлебного пилильщика *Cephus cinctus* содержали в условиях постоянной низкой температуры, то при температурах выше -15°C образование льда в них не происходило. При более низких температурах личинки замерзали – тем быстрее, чем ниже была температура; так, при -30°C личинки промерзали за 1,2 с, тогда как при -17°C для промерзания 50% личинок в большой выборке требовалось более года.

Давно уже известно, что *глицерин* защищает эритроциты и сперму млекопитающих от повреждения при замораживании. Глицерин широко используется с этой целью; его добавляют в надлежащей концентрации к человеческой или бычьей сперме, которую затем замораживают, и спермии сохраняют в таком состоянии жизнеспособность в течение нескольких лет. Замороженные спермии без глицерина погибают.

Глицерин содержится в высокой концентрации у некоторых насекомых. В связи с его хорошо известным защитным действием было высказано предположение, что именно этим объясняется способность насекомых выживать при низкой температуре. Возможны два механизма повышения устойчивости насекомых к холоду благодаря наличию глицерина: 1) глицерин мог бы защищать от повреждения льдом ткани тех насекомых, которые при низких температурах промерзают, и 2) понижая точку замерзания жидкостей тела и увеличивая тем самым возможную степень переохлаждения, он мог бы способствовать тому, что в организме вообще не образовывался лед.

У многих насекомых концентрация глицерина возрастает перед наступлением зимы. Например, у паразитической осы *Bracon cerphi* она к зиме достигает 5 молей на 1 кг воды (около 30%), а к весне вновь уменьшается. Это огромное количество растворенного вещества снижает температуру замерзания гемолимфы до $-17,5^{\circ}\text{C}$. Точка переохлаждения снижается в еще большей степени, и в результате личинка может переохлаждаться (без образования льда) до $-47,2^{\circ}\text{C}$.

Однако глицерин не единственный фактор, защищающий насекомых от мороза и повреждающего действия замерзания, значение имеют и какие-то другие компоненты гемолимфы.

Антифризы рыб

Осмотическая концентрация жидкостей тела у костистых рыб составляет около 300 – 400 мосмоль; это соответствует температуре замерзания примерно от $-0,6$ до $-0,8^{\circ}\text{C}$. Температура морской воды в приполярных областях часто снижается до $-1,8^{\circ}\text{C}$, тем не менее там обитает множество различных видов рыб. Вероятно, по сравнению с обычными рыбами они избегают холодового повреждения с помощью реализации двух механизмов – 1) снижения точки замерзания жидкостей тела и 2) нахождения в переохлажденном состоянии на протяжении всей жизни. Основную роль в снижении точки замерзания жидкостей тела у антарктических рыб играет накопление вещества – антифриза. К настоящему времени удалось выделить и детально изучить антифриз, содержащийся в крови рыбы *Trematomus*. По своей химической природе он представляет собой гликопротеид, который находится в крови в трех формах с мо-

лекулярными весами 10500, 17000 и 21500. В низких концентрациях (6 г/л) этот гликопротеид более эффективно предотвращает образование льда, чем хлористый натрий. Это кажется удивительным, так как молекула гликопротеида в несколько сотен раз больше, чем молекула NaCl. Иными словами, если растворить равные по весу количества того и другого вещества в воде, то молярная концентрация гликопротеида будет в несколько сотен раз ниже, чем молярная концентрация NaCl. Степень депрессии точки замерзания обычно зависит от числа растворенных частиц, так что в расчете на молярную концентрацию эффективность гликопротеида в предотвращении образования льда необычайно высока. Даже в ничтожной концентрации он предотвращает образование льда в воде в 200 – 500 раз эффективнее, чем хлористый натрий. Гликопротеид рыбы *Trematomus* целиком построен из повторяющихся субъединиц, которые состоят из двух аминокислот – аланина (23%) и треонина (16%) – и присоединенного к треонину дисахарида – производного галактозы. Это вещество, по-видимому, является первым природным гликопротеидом, структура которого полностью выяснена.

Возможны, по крайней мере, два механизма, с помощью которых гликопротеиды могли бы понижать точку замерзания водных растворов. Один из них – это структурирование воды в результате образования водородных связей с гликопротеидом; второй механизм состоит в том, что гликопротеид тормозит рост образующихся кристаллов льда, адсорбируясь на их поверхности и предотвращая тем самым присоединение новых молекул воды к кристаллической решетке. На существование второго механизма указывает то, что если раствор, содержащий гликопротеид, все же заморозить, то температура плавления образовавшегося льда будет намного выше той, которая была нужна, чтобы раствор замерз. Таким образом «точка плавления» не снижается, что противоречит предположению об образовании структурированной воды.

Этот факт легче объяснить тем, что гликопротеиды снижают температуру, допускающую рост кристаллов, по-видимому, за счет того, что его многочисленные ОН – группы препятствуют ориентации молекул воды на поверхности кристалла. Гипотеза о торможении роста кристаллов льда согласуется с данными, полученными при изучении многих арктических и антарктических рыб. У при-

донных и глубинных рыб, которые никогда не соприкасаются со льдом, точка замерзания жидкостей тела близка к $-0,8^{\circ}\text{C}$, т.е. эти рыбы существуют в переохлажденном на 1°C состоянии. У рыб, обитающих в верхних слоях воды и соприкасающихся с морским льдом при температуре $-1,8^{\circ}\text{C}$, точка замерзания тоже близка к $-0,8^{\circ}\text{C}$, но плазма крови у них гораздо устойчивее к замораживанию благодаря торможению роста ледяных кристаллов. Плазма у этих рыб содержит больше белка, чем у других позвоночных животных, а белки, в свою очередь, затормаживают рост кристаллов льда.

Высокомолекулярные антифризы были обнаружены у многих рыб, принадлежащих к 11 филогенетически отдаленным друг от друга семействам. Найдены также существенные различия в химической структуре антифризов у рыб разных семейств, так что способность к синтезу таких веществ, по-видимому, выработалась у них независимо.

Таким образом, температурные условия оказываются одним из важнейших экологических факторов, влияющих на интенсивность обменных процессов и жизнедеятельность организма в целом. Верхний температурный порог жизни теоретически определяется температурой свертывания белков (порядка 60°C). Однако тепловая гибель у большинства высокоорганизованных животных наступает раньше, чем начинают коагулировать белки (при температуре тела $42 - 43^{\circ}\text{C}$), из-за несогласованности обменных процессов и нарушения деятельности нервной системы и ее регуляторных функций. Аналогичные нарушения метаболических и регуляторных процессов возникают и при очень низких температурах, нередко определяя собой нижний температурный предел жизни.

Тема 2. Понятия, касающиеся содержания тепла в организме и температуры тела

Температура тела животного зависит от количества тепла (в калориях), содержащегося в единице массы ткани. Так как ткани состоят преимущественно из воды, то их теплоемкость при температуре от 0°C до +40°C равна примерно 1 кал/°C * г. Из этого следует, что, чем крупнее животное, тем большее количество тепла содержит его тело при данной температуре. Изменение содержания тепла в организме зависит от трех моментов (рис. на обложке): 1) *теплопродукции*, обусловленной обменными процессами (собственная эндогенная теплопродукция организма); 2) *теплонакопления* (приток тепла извне); 3) *тепловых потерь в окружающую среду* (теплоотдача). Можно утверждать, что

$$\begin{aligned} \text{содержание тепла в организме} = \\ \text{теплопродукция} + \text{теплонакопление} - \text{теплопотери}, \\ \text{или} \\ \text{теплосодержание организма} = \text{теплопродукция} + \text{теплопередача}. \end{aligned}$$

Таким образом, теплосодержание, а вместе с ним и температура тела животного, могут регулироваться путем изменений скорости теплопродукции и теплообмена, как это описал Блай (Bligh, 1973).

Теплопродукция

Процессы, влияющие на скорость теплопродукции организма, можно подразделить на следующие группы: 1) *поведенческие* механизмы, например обычные физические упражнения, 2) *вегетативные* механизмы, например ускорение обмена энергетических депо, 3) *адаптивные* механизмы, или акклиматизация. Адаптивные механизмы более инертны в повышении уровня основного обмена, чем поведенческие и вегетативные.

Теплопередача

Скорость теплопередачи (ккал/час) из тела животного или, напротив внутрь, определяют следующие три фактора:

1) *величина поверхности тела*. Величина поверхности тела животного, приходящаяся на 1 г ткани, уменьшается по мере увеличения массы тела. Отсюда следует, что мелкие животные имеют высокий тепловой поток на единицу массы тела;

2) *разность температур тела и окружающей среды*. Чем ближе температура тела животного к температуре окружающей среды, тем меньше тепловой поток во внешнюю среду или, наоборот, к телу животного;

3) *удельная теплопроводность* поверхности животного. Поверхностные ткани пойкилотермных животных обладают высокой теплопроводностью, поэтому их температура тела близка к температуре окружающей среды. Исключение составляют те случаи, когда животное греется на солнце, и температура тела повышается. У гомойотермных животных в ходе эволюции развились такие приспособления, как перья, шерсть, подкожный жир, которые снижают теплопроводность поверхностных тканей тела. Подобного рода теплоизоляция словно «растягивает» перепад температуры между сердцевиной тела животного и окружающей средой на расстояние нескольких миллиметров или даже сантиметров, в результате чего *температурный градиент* (изменение температуры на единицу расстояния) становится менее крутым, и таким образом ослабевает тепловой поток. Способность меха и перьев захватывать и удерживать воздух, который имеет очень низкую теплопроводность, играет важную роль в дополнительном ослаблении скорости передачи тепла.

Скорость передачи тепла пропорциональна каждому из перечисленных факторов. Усиление действия любого из них увеличивает тепловой поток в направлении, соответствующем температурному градиенту.

Среди механизмов, используемых животными для регуляции теплообмена с окружающей средой, необходимо отметить следующие.

1. *Поведенческая терморегуляция*. Суть ее состоит в том, что животное ищет место, в котором температура среды близка к оптимальной. Например, суслик в пустыне в жаркий полдень прячет-

ся в своей норе, а ящерица специально разогревается на солнце. Животные могут также регулировать величину поверхности тела, участвующую в теплообмене, путем изменения позы.

2. *Вегетативная терморегуляция.* Она заключается в изменении кожного кровотока у позвоночных животных, что влияет на температурный градиент, а следовательно, и на тепловой поток в покровных тканях (рис. 1). Сокращение пилоэректильных мышц приводит к впусиванию шерсти или перьев, а это в свою очередь определяет эффективность теплоизоляции. Выделение пота или слюны (во время тепловой одышки) вызывает охлаждение в связи с испарением жидкости с поверхности тела или слизистых оболочек.

Сосудодвигательный контроль периферических артериол обеспечивает либо подачу артериальной крови в кожу, либо ее шунтирование. В ответ на низкую температуру внешней среды кровь шунтируется и к поверхности эндотермного животного почти не доходит. При высокой температуре окружающей среды кровь направляется в кожу, где она достигает температурного равновесия с окружающей средой. У эктотермных животных кожный кровоток часто усиливается для более энергичного поглощения тепла из внешней среды.

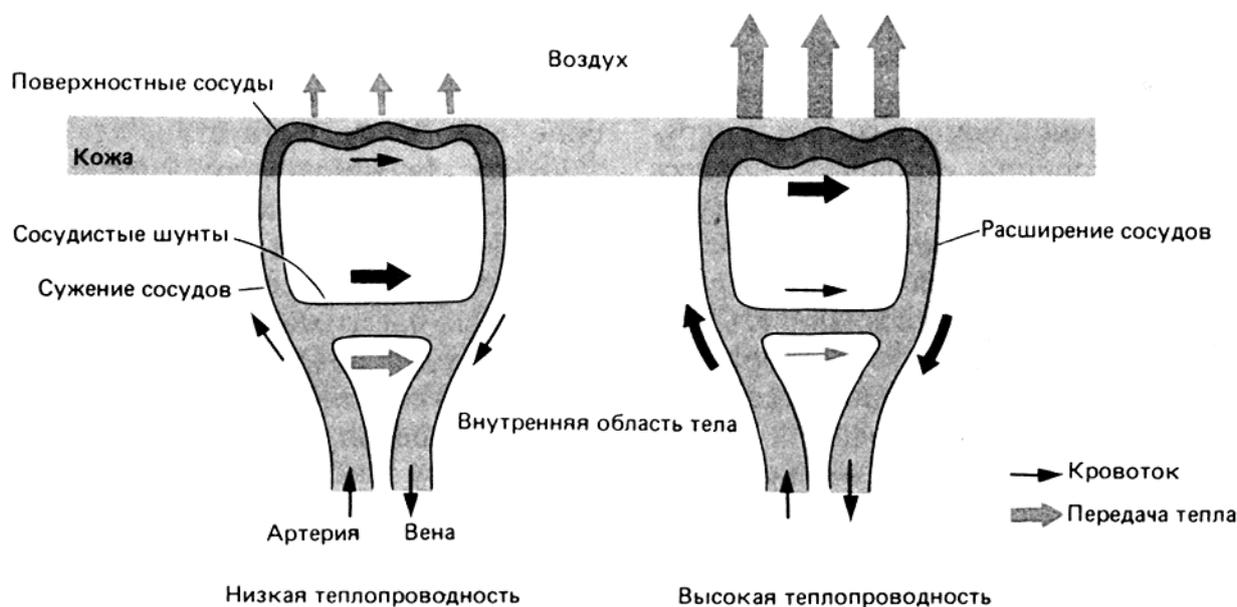


Рис. 1. Роль кожного кровотока в регуляции теплопроводности поверхностных тканей организма

3. *Адаптивная терморегуляция.* Этот вид регуляции представляет собой стойкие изменения степени изоляции покрова шерсти, перьев или подкожного жира, которые, возможно, опосредованы действием гормонов. Кроме того, к адаптивной терморегуляции относятся стойкие изменения способности к вегетативному контролю испарительной теплоотдачи во время потоотделения.

Тема 3. Температурная классификация ЖИВОТНЫХ

В начале изучения вопроса о регуляции температуры тела типы терморегуляции у животных классифицировали по принципу стабильности температуры тела.

В условиях изменчивой температуры среды *гомеотермные (гомойотермные)* животные поддерживают температуру тела на постоянном уровне (вблизи некой установочной величины) с помощью механизмов регуляции температуры своего тела. Достигается это за счет высокой интенсивности образования тепла, а также путем регулирования теплопродукции и тепловых потерь (рис. 2).

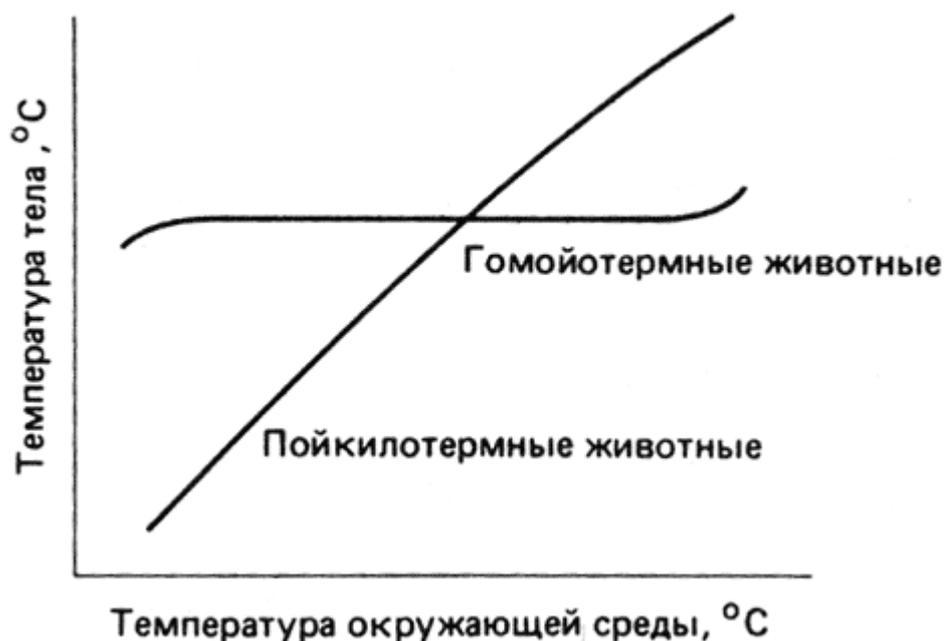


Рис. 2. Общая зависимость между температурой тела и температурой окружающей среды у гомойотермных и пойкилотермных животных

У млекопитающих животных установочная точка температуры глубоких тканей («сердцевины» тела) обычно равна 37 – 38°C, тогда как у птиц она ближе к 40°C. Некоторые беспозвоночные и низшие позвоночные тоже способны регулировать свою температуру таким образом, однако очень часто это оказывается возможным только в периоды активности или быстрого роста организма.

Животные, у которых температура тела в большей или меньшей степени колеблется в соответствии с температурой окружающей среды, называются *пойкилотермными*. К пойкилотермным (от греч. *poikilos* – изменчивый, меняющийся) относятся все животные, кроме птиц и млекопитающих. Это достаточно легко подтвердить в лабораторных условиях, изменяя температуру воздуха для аэробиионтов или воды в опытах с гидробионтами. Название подчеркивает одно из наиболее заметных свойств пойкилотермных животных – неустойчивость температуры их тела, меняющейся в довольно широких пределах в зависимости от изменений температуры окружающей среды.

Частые в обиходе термины: *теплокровные* в отношении *гомойотермных* животных и *холоднокровные* – в отношении *пойкилотермных* – нельзя считать удовлетворительными, потому что у многих пойкилотермных животных тело может быть очень теплым. Например, температура гемолимфы у саранчи, летящей под лучами экваториального солнца, или у ящерицы, бегущей в полдень по раскаленной пустыне, может становиться выше, чем у теплокровных млекопитающих.

Первоначально всех беспозвоночных и низших позвоночных животных считали пойкилотермными. Существовало мнение, что они не способны к такому высокому уровню теплопродукции, как у птиц и млекопитающих. С развитием полевых исследований стало очевидным, что некоторые низшие позвоночные, например глубоководные рыбы, имеют более стабильную температуру тела, чем многие высшие позвоночные, так как живут при почти постоянной температуре окружающей среды. Многие животные, называемые пойкилотермными, например ящерицы, способны регулировать температуру тела, находясь в своей природной среде. Они регулируют теплообмен со средой, хотя возможности для этого неизбежно ограничены доступностью для этих животных тепла из окружающей среды. С другой стороны, было выявлено, что у многих

птиц и млекопитающих животных температура тела колеблется либо в каких-то пределах, либо относительно участков тела или во времени.

Эти данные вызвали необходимость разработки другой классификации, учитывающей характер источника тепла. В соответствии с ней животные, которые сами обеспечивают нагрев своего тела, были названы *эндотермными*, а животные, почти полностью зависящие от внешних источников тепла, – *эктотермными*.

К эндотермам обычно относят животных, температура тела которых обычно превышает температуру окружающей среды и обусловлена генерацией собственного (эндогенного) тепла. Они продуцируют метаболическое тепло с разной скоростью. У многих из них тело обладает низкой теплопроводностью (т.е. хорошей теплоизоляцией), позволяющей им сохранять тепло в организме, несмотря на высокий градиент температур тела и окружающей среды. В связи с тем, что млекопитающие и птицы являются примерами животных, у которых температура тела колеблется в относительно узких пределах, их следует назвать *гомойотермными эндотермами*. Особенностью такой формы теплообмена является то, что благодаря поддержанию относительного постоянства «внутренней среды» организма биохимические и физиологические процессы всегда протекают в оптимальных температурных условиях. Гомойотермный тип теплообмена определяется прежде всего высоким уровнем обмена веществ, а также совершенным развитием регуляторных систем организма, и в первую очередь центральной нервной системы. Это открывает возможность регулирования процессов теплопродукции и теплоотдачи в соответствии с условиями внешней среды и функционального состояния организма.

Ряд крупных рыб и некоторые летающие насекомые тоже попадают в эту категорию. Поскольку эндотермы (все птицы и млекопитающие, многие низшие наземные позвоночные и множество видов насекомых) в холодном климате поддерживают температуру тела намного выше температуры окружающей среды, им доступны более холодные места обитания, чем большинству эктотермов. Хотя у большинства эндотермных животных обеспечена хорошая теплоизоляция тела благодаря наличию перьев или шерсти, сохранение тепла достигается за счет солидных метаболических затрат. Так, интенсивность энергетического обмена у эндотермного жи-

вотного, находящегося в состоянии покоя, по меньшей мере, в 5 раз выше, чем у эктотермного с такими же размерами и температурой тела.

У эктотермных животных метаболическая теплопродукция относительно невелика, поэтому температуру тела у них определяет теплообмен с окружающей средой. Другими словами, для повышения температуры своего тела эктотермные виды должны поглощать тепло из окружающей среды. Итак, некоторые эктотермы имеют низкий уровень метаболической теплопродукции и высокую *теплопроводность тела*, т.е. они плохо теплоизолированы. В результате тепло, выделенное в ходе обменных процессов, быстро переходит из организма в окружающую среду. С другой стороны, высокая теплопроводность тела позволяет эктотермам легко поглощать тепло из внешней среды. Если какое-то эктотермное животное регулирует свою температуру (многие из них к этому способны), последняя будет определяться не метаболической теплопродукцией, а другими механизмами. К *гетеротермным* животным относят тех, которые могут изменять интенсивность собственной теплопродукции, но, как правило, не в состоянии поддерживать температуру тела в узких рамках. Их можно разделить на две группы – *региональные и временные гетеротермы*.

В группу *временных гетеротермных видов* входят многочисленные животные, температура тела которых подвержена сильным колебаниям во времени. Примерами служат многие виды летающих насекомых, питоны и некоторые рыбы. Температура тела этих животных может намного превысить температуру окружающей среды, что сопряжено с неизбежным выделением тепла при интенсивной мышечной деятельности.

Некоторые насекомые в течение какого-то времени перед полетом «разминают» свои летательные мышцы, чтобы к моменту подъема в воздух разогреть их. Представители отряда Однопроходные, например ехидна, тоже являются временными гетеротермами.

Отдельные виды мелких млекопитающих и птиц, обладая механизмами тонкой регуляции температуры тела и, следовательно, являясь в основном гомойотермными животными, в то же время проявляют черты временных гетеротермов. Дело в том, что температура их тела подвергается суточным циклическим колебаниям,

повышаясь, как и у эндотермных видов, в периоды физической активности и снижаясь во время отдыха. Подобная гибкость системы терморегуляции позволяет в условиях жаркого климата некоторым крупным животным, например верблюдам, поглощать большое количество тепла на протяжении дня и отдавать его в ночное, более прохладное время. Есть также крошечные эндотермы, например колибри, которые для поддержания дневной интенсивности обмена должны часто питаться. Чтобы избежать истощения запасов энергии в ночное период, когда питаться нет возможности, они впадают в похожее на сон торпидное состояние, во время которого температура тела падает, приближаясь к температуре окружающей среды. Даже некоторые крупные эндотермные животные впадают в долгую зимнюю спячку, сопровождаемую снижением температуры тела в целях экономии энергии.

К *региональным гетеротермам* обычно относят пойкилотермных животных, среди которых можно встретить отдельные виды крупных костистых рыб, способных поднимать температуру своих внутренних органов за счет мышечной деятельности. При этом температура их периферических тканей и конечностей приближается к температуре окружающей среды. Примерами региональных гетеротермов служат серо-голубая акула, тунцы и многие виды летающих насекомых. Яркий пример региональной гетеротермии – мошонка некоторых млекопитающих, включая представителей семейства собачьих, крупный рогатый скот, а также человека. У этих видов семенники вынесены на поверхность тела, так что они находятся в условиях более низкой температуры. При низкой температуре воздуха мошонка укорачивается, при высокой – удлиняется. Такой механизм предохраняет семенники от перегрева, оказывающего вредное влияние на сперматогенез.

Таким образом, понятия *гомойотермия* и *пойкилотермия* отражают только постоянство температуры тела. Понятия *экто-термия* и *эндотермия* отражают, прежде всего, внешнюю или внутреннюю природу источника тепла для нагрева тела. Необходимо подчеркнуть, что понятия *гомойотермии* и *пойкилотермии*, а также *эндо-* и *экто-термии* представляют собой идеализированные крайности, лишь изредка полностью совпадающие с тем, что имеет место в природе. Большинство организмов занимает промежуточное положение между приведенными крайностями.

Тема 4. Механизмы температурной адаптации у эктотермных организмов

Эктотермы в условиях холода

Температура тела многих эктотермных организмов зависит в большой степени от температуры окружающей среды, поэтому у видов, обитающих в условиях температуры ниже нуля, возникает угроза замерзания. Известно, что ни одно животное не переносит полного замерзания воды, содержащейся в его тканях. Образование кристаллов льда внутри клетки обычно оказывается роковым для организма, потому что эти кристаллы, увеличиваясь в размерах по мере своего роста, разрывают мембраны и разрушают клетки. У некоторых животных (например, некоторых видов жуков) эта проблема сведена к минимуму. Они могут переносить температуру замерзания воды благодаря содержанию во внеклеточной жидкости вещества, ускоряющего нуклеацию – процесс образования кристаллов. Благодаря этому фактору внеклеточная жидкость замерзает намного быстрее, чем внутриклеточная. По мере образования льда во внеклеточной жидкости большая часть воды переходит в кристаллическое состояние, а оставшаяся жидкость становится более концентрированной.

Данный процесс способствует выходу воды из клеток и понижению температуры замерзания внутриклеточной жидкости. Если окружающая температура продолжает падать, процесс способствует еще большему снижению температуры замерзания оставшейся внутриклеточной воды. Так, пресноводная личинка комара-звонца *Chironomus* переносит многократное замораживание. Даже при температуре -32°C в ее клетках содержится некоторое количество не замерзшей жидкости. Когда кристаллы льда возникают и растут внутри клетки, они повреждают ткани в результате разрыва клеток. Напротив, кристаллы льда, образующиеся вне клетки, вреда приносят мало. Следовательно, приспособительное значение рассмот-

ренного явления состоит в образовании кристаллов льда во внеклеточном пространстве, где они не вызывают больших повреждений тканей.

Некоторые животные способны «переохладиться». Их внутренняя среда, охлажденная ниже температуры замерзания, остается жидкой из-за отсутствия в ней кристаллов льда. Кристаллы не будут образовываться, если они не содержат так называемых механических «зерен» (зародышей кристаллов льда), которые необходимы для начала процесса кристаллизации. Поэтому некоторые виды рыб, обитающих на дне арктических фиордов, живут в состоянии постоянного переохладения. Они не замерзают до тех пор, пока в их тело не попадут зародыши ледяных кристаллов. Как только это произойдет, кристаллы льда быстро распространятся по всему телу, и рыба почти мгновенно погибнет. Чтобы выжить, рыба должна оставаться на большой глубине, где лед отсутствует.

В состав жидких сред отдельных видов эктотермов, живущих в холодном климате, входят вещества – антифризы. Например, в гемолимфе некоторых членистоногих, в частности клещей и различных насекомых, включая паразитическую осу *Brachon cephi*, содержится глицерин, концентрация которого, как правило, повышается зимой. Глицерин, действуя как антифриз, понижает температуру замерзания раствора до -17°C .

Ткани личинки *Brachon* могут выдержать и более низкую температуру. Они способны переохладиться до -47°C без образования кристаллов льда. В крови антарктической ледовой рыбы *Trematomus* есть особый антифриз гликопротеиновой природы, который предотвращает образование льда в 200 – 500 раз эффективнее, чем NaCl в эквивалентной концентрации. Гликопротеин понижает температуру, при которой происходит рост кристаллов льда, а не температуру плавления. Хотя данный гликопротеин был выделен в чистом виде и установлена его химическая структура, все же механизм, сдерживающий процесс кристаллизации, полностью не изучен.

Эктотермы в условиях жары

В связи с тем, что теплообмен животного тесно связан с величиной поверхности тела, температура мелкого эктотерма будет быстро расти и падать синхронно с дневными колебаниями окружающей температуры. Хотя некоторые рептилии способны переносить изменения температуры тела в широком диапазоне, все же при температуре, равной верхнему пределу этого диапазона, большинство функций тканей эктотермных животных затрудняется из-за уменьшения сродства гемоглобина к кислороду. Например, при 50°C кровь ящерицы *Sauromalus* не в состоянии при атмосферном давлении насытиться кислородом свыше 50%. В результате этого активность животного сильно угнетена. При более низкой (47–48°C) температуре пустынная игуана *Dipsosaurus* продолжает оставаться активной, так как еще при приближении температуры к 43°C у игуаны возникает тепловая одышка, во многом сходная с таковой у собаки. Одышка уменьшает нагрев тела, так как с увеличением частоты дыхания усиливается испарение влаги с поверхностей слизистых оболочек верхних дыхательных путей.

Общая линия физиологического поведения рептилий состоит в пребывании под лучами солнца или в тени с целью поглощения из окружающей среды соответственно большего или меньшего количества тепла. Высокая теплопроводность тела эктотермов увеличивает эффективность такой поведенческой терморегуляции. Однако есть рептилии, которые используют не поведенческие приемы регулирования скорости нагревания или охлаждения собственного тела. К примеру, ныряющая галапагосская морская игуана *Amblyrhynchus* может нагревать свое тело в два раза быстрее, чем охлаждать. Делает она это как за счет изменения частоты сердечных сокращений, так и кровотока в поверхностных тканях. Когда игуана греется на солнце, ее сосуды, доставляя кровь к поверхности тела, увеличивают теплопроводность тканей и скорость поглощения тепла.

Усиленный кровоток ускоряет отведение тепла из поверхностных тканей в более глубокие. Во время длительного ныряния в холодную морскую воду в поисках пищи потери тепла сдерживаются путем ослабления кровотока в поверхностных тканях и замедления общего кровотока в теле животного. Такой механизм отчетливо доказан результатами экспериментов, согласно которым зависи-

мость между частотой сердечных сокращений и температурой тела во время нагрева и охлаждения животного носит гистерезисный (асимметричный) характер. Физическая сущность наблюдаемого явления заключается в различии между скоростями конвективной и кондуктивной теплопередачи, а также в разной теплоемкости воздуха и воды. Благодаря намного большей теплоемкости воды по сравнению с воздухом теплопередача кондуктивным путем с поверхности тела игуаны осуществляется в водной среде гораздо быстрее, чем в воздушной. Поэтому для животного особенно важно, чтобы кровоток в коже во время ныряния был уменьшен.

Таким образом, пойкилотермные эктотермы распространены в разных климатических условиях. Общая адаптация к различным температурным условиям обитания основывается на изменении тканевой устойчивости, которая во многом связана с термостабильностью белков и различной термической «настройкой» ферментных систем. Температурная адаптация пойкилотермных животных сопровождается также компенсаторными изменениями уровня метаболизма, которые нормализуют жизненные функции в разных режимах температур.

Многие виды эктотермных животных проявляют наличие реакций терморегуляторного типа (мышечное теплообразование, сосудистая регуляция, испарительная теплоотдача со слизистых оболочек, и т.д.), которые основываются на развитой температурной рецепции и регулируются центральной нервной системой. Практически всем пойкилотермным организмам свойственно терморегуляторное поведение в форме активного выбора мест с наиболее благоприятным микроклиматом и смены поз. Сохраняя во всех случаях общие принципы температурных реакций, разные виды и даже популяции одного вида эктотермных животных проявляют эти реакции в разных температурных диапазонах в соответствии с особенностями климата.

Тема 5. Терморегуляция у эндотермных организмов

У гомойотермных эндотермов (большинство млекопитающих и птицы) температура тела тщательно контролируется уникальными гомеостатическими механизмами, которые управляют интенсивностью теплопродукции и теплопотерь (теплоотдачи) таким образом, чтобы независимо от окружающей среды поддерживать температуру тела на относительно постоянном уровне. Температура глубоко расположенных тканей (сердцевины тела) сохраняется почти на постоянном уровне в диапазоне от 37°C до 40°C у млекопитающих и от 37°C до 41°C – у птиц. Температура периферических тканей и конечностей менее постоянна, и иногда она может приблизиться по значению к температуре окружающей среды. Величина основной теплопродукции (основного обмена) среди разных гомойотермных животных примерно одного размера почти одинакова и в 3 – 10 раз превышает величину стандартного обмена эктотермов сравнимого размера, если проводить измерения при одинаковой температуре тела. Собственно этот повышенный основной обмен в совокупности с теплоконсервирующими и теплоотводящими механизмами и обеспечивает у гомойотермов сохранение постоянства температуры тела.

Термонейтральная зона

Степень терморегуляторного напряжения, необходимая для поддержания постоянства температуры глубоких тканей, увеличивается по мере роста экстремальной температуры внешней среды. При умеренной температуре окружающей среды базальный уровень теплопродукции достаточен для того, чтобы уравновесить теплоотдачу животного. В данном диапазоне температур, который называют *термонейтральной зоной*, эндотермное животное может регулировать температуру тела посредством управления скоростью теплоотдачи, изменяя величину теплопроводности поверхности тела. Подобная регуляция включает в себя вазомоторные реакции покровных тканей, изменение позы, для того чтобы

увеличить или уменьшить величину участвующей в теплообмене поверхности тела, пилomotorные реакции, которые ведут к изменению теплоизолирующей эффективности шерстного покрова. Поэтому в рамках указанного диапазона шерсть или перья вздыбливаются под действием пилomotorных мышц кожи и обеспечивают более толстый слой инертного (стоячего) воздуха. Вблизи верхнего предела этого диапазона шерсть и перья, напротив, близко прилегают к поверхности кожи. У человека, который в процессе эволюции давно утратил меховой покров, рудиментарная пилomotorная реакция выражается появлением «гусиной кожи».

По мере снижения температуры окружающей среды эндотермное животное в конечном счете достигнет нижней критической температуры (НКТ). Это означает, что при дальнейшем падении температуры его тела основной обмен будет уже не в состоянии уравновесить потери тепла, несмотря на многократную регуляцию теплопроводности покровных тканей. За этим пределом для компенсации теплопотерь эндотермный организм должен повысить теплопродукцию сверх основного уровня за счет термогенеза (будет сказано дальше). При дальнейшем снижении температуры, происходящем за пределами критического значения, теплопродукция увеличивается линейно. Это так называемая температурная зона *метаболической регуляции*. Если температура окружающей среды продолжает падать и выходит за *границы зоны метаболической регуляции*, то компенсаторные механизмы перестают работать, тело остывает, и интенсивность обмена убывает. В таком случае животное впадает в состояние *гипотермии*. Если температура окружающей среды остается слишком низкой, температура тела животного также становится все ниже и, поскольку охлаждение способствует снижению уровня обмена, вскоре наступит смерть.

Следует учитывать, что термонейтральная зона вся расположена ниже нормальной температуры тела (37 – 40°C). Это объясняется тем, что при непрерывном увеличении температуры окружающей среды, когда она превышает так называемую *верхнюю критическую температуру* (ВКТ), теплоотдача посредством пассивных механизмов не может возрасти, так как теплоизоляция поверхности тела минимальна при данной температуре (она не может стать еще ниже). Любое дополнительное повышение температуры внешней среды за указанный предел будет вызывать подъем тем-

пературы тела до тех пор, пока не включатся активные механизмы теплоотдачи – потоотделение и тепловая одышка. Если испарительная теплоотдача отсутствует, то температура среды, превышающая термонейтральную зону, приведет к развитию *гипертермии*, потому что тепло, которое выделяется в процессе основного обмена, не может уйти из организма пассивным путем с такой же скоростью, с какой оно образуется. Независимо от температурных условий среды все живые существа продуцируют некоторое количество тепла, и до тех пор, пока указанное тепло не рассеется из организма, температура тела будет продолжать расти (кстати, это в полной мере относится и к человеку, так что об этом следует помнить любителям попариться в бане).

Химическая терморегуляция

Если температура окружающей среды падает ниже критической, эндотермное животное реагирует дополнительным теплообразованием за счет ранее аккумулированной энергии с таким расчетом, чтобы избежать охлаждения глубоких тканей. Процесс рефлекторного усиления теплопродукции в ответ на снижение температуры окружающей среды носит название ***химической терморегуляции***. Большинство исследователей считают, что терморегуляторное теплообразование сосредоточено в основном в скелетной мускулатуре – сократительный термогенез (дрожевый термогенез).

Существуют два основных способа получения дополнительной теплопродукции в мышцах – так называемый «терморегуляторный тонус» и дрожь. ***Терморегуляторный тонус*** представляет собой микросокращения, регистрируемые в виде повышения электрической активности внешне неподвижной мышцы при ее охлаждении. При дальнейшем понижении температуры в процесс теплообразования включается видимая сократительная деятельность мышц в форме холодовой ***дрожь***. Оба способа сопровождаются преобразованием химической энергии в тепло. Поскольку сокращения мышц недостаточно синхронизированы и взаимно противоположны, они не производят полезной физической работы, но химическая энергия во время сокращения высвобождается в виде тепла. Дрожевый

термогенез наблюдается у млекопитающих, птиц, а также у насекомых.

Наряду с сократительным термогенезом у млекопитающих животных существует *недрожевый термогенез*. Этот терморегуляторный механизм связан с активацией по всему организму ферментных систем обмена жиров. При расщеплении и окислении жиров выделяется тепло. Очень небольшая часть высвобождаемой энергии сохраняется в форме вновь синтезированной АТФ. У некоторых млекопитающих, которые пользуются подобным термогенезом, имеется специализированная *бурая жировая ткань*. Она, как правило, встречается в области шеи и между лопатками и несет функцию образования тепла, способствуя интенсификации этого процесса. Бурая жировая ткань содержит очень обширную сеть кровеносных сосудов и огромное количество митохондрий вследствие чего приобретает бурый цвет вместо белого (в основном из-за митохондриальной цитохромоксидазы). Окисление бурого жира идет в *адипоцитах*, буквально нафаршированных ферментными системами жирового метаболизма.

Недрожевый термогенез активируется симпатической нервной системой, посредством выделения норадреналина, который вступает в контакт с рецепторами, расположенными в адипоцитах бурой жировой ткани. Далее возможны два пути термогенеза. Согласно *первому* из них, в клетках бурой жировой ткани в ответ на симпатический сигнал повышается обычный уровень использования АТФ в клеточных процессах. Этим вносится определенный вклад в увеличение теплопродукции. АТФ гидролизуеться, и полученная энергия идет на обеспечение процессов, происходящих на клеточной мембране, таких как перекачка ионов и выделение тепла. Согласно *второму* механизму, образование АТФ разобщается в цепи окислительного дыхания. Обычно ресинтез АТФ связан с движением протонов (H^+) по электрохимическому градиенту из цитоплазмы в митохондрию через внутреннюю митохондриальную мембрану. Термогенез в бурой жировой ткани характеризуется появлением отдельного пути, по которому протоны проникают сквозь внутреннюю митохондриальную мембрану без использования своей энергии для образования АТФ посредством фосфорилирования АДФ. Оказавшись внутри митохондрии, ионы водорода окисляются кислородом с образованием воды и выделением тепла.

Во время термогенеза бурая жировая ткань значительно нагревается, затем это первичное тепло благодаря току крови в густой сети сосудов, пронизывающих бурую жировую ткань, быстро разносится по другим частям тела. Особенно явно такая форма термогенеза выражена у животных, просыпающихся после зимней спячки, когда она дополняет дрожевый термогенез в целях ускорения согревания. Усиление несократительного термогенеза опосредовано гормонами щитовидной железы.

Особо отметим наличие бурой жировой ткани у грудных детей (как правило, в области шеи, межлопаточной зоне, вдоль позвоночника, грудной клетки), а также у новорожденных детенышей некоторых видов млекопитающих. Так как младенец имеет небольшую массу и после рождения неактивен, запасы бурой жировой ткани дают ему возможность быстро согреться в условиях, когда возникает угроза понижения температуры окружающей среды.

Физическая терморегуляция

Адаптация к определенному тепловому режиму, сохраняющемуся длительное время, не может рассматриваться только как результат изменений в системе теплопродукции. У приспособленных к холоду эндотермных организмов обязательно функционирует целый ряд как временных, так и постоянных морфофункциональных механизмов, помогающих сохранить тепло в организме и определяющих уровень теплоотдачи. Например, сильно продуваемое ветром животное, почувствовав потерю тепла, взъерошивает свою шерсть и перемещается в более укрытое от ветра место. Эти действия ослабляют процесс конвекции и потери тепла из организма, обусловленные ветром. Среди основательных приспособлений к холодному климату можно назвать ***развитие*** у многих арктических животных ***мощного теплоизолирующего слоя*** в виде подкожного жира или утолщенного волосяного (у птиц перьевого) покрова.

Подкожное сало (подкожная жировая ткань) – хороший теплоизолятор, так как оно, подобно воздуху, обладает более низкой теплопроводностью, чем вода, которая является главной составной частью нежирных тканей. К тому же жировая ткань в метаболиче-

ском отношении очень инертна и поэтому не требует интенсивного кровоснабжения, в результате которого большое количество тепла обычно уносится к поверхности тела и теряется для организма. Китообразные имеют очень толстый слой подкожного жира, причем температура внешней стороны этого слоя почти всегда близка к температуре окружающей воды.

Теплоизолирующие покровы – одно из главных приспособлений, определяющих общий уровень теплоотдачи организма. Эффективность волосяного покрова как термоизолятора у арктических и субарктических обитателей подвержена сезонным и географическим адаптивным изменениям. Что касается животных умеренной климатической зоны, то они осуществляют сезонные изменения своего волосяного покрова, сбрасывая старую шерсть и отращая новую. Поступая так, они обеспечивают себе эффективную теплоизоляцию тела зимой и избегают чрезмерного теплового стресса летом. Механизм теплоизолирующего действия покровов млекопитающих и птиц заключается в том, что определенным образом расположенные, различные по структуре группы волос и перьев удерживают вокруг тела слой воздуха, который и выполняет теплоизолирующую функцию: чем толще слой воздуха, тем ниже уровень теплопотерь организма.

Пиломоторная реакция – степень распушенности волос или перьев может быстро меняться в зависимости от температуры окружающего воздуха, а также от активности самого животного, что особенно выражено у птиц.

Интересный пример преимущества подкожного сала перед шерстяным покровом дает сравнение этих двух теплоизоляционных механизмов. Мех расположен снаружи тела, тогда как слой подкожного жира – внутри, причем последний содержит кровеносные сосуды. Поэтому, если теплоизоляционные свойства меха не зависят от уровня кровотока в коже, то теплоизолирующий эффект подкожного жира – зависит. Чем больше крови будет шунтировано и не достигнет подкожного слоя жира, тем выше эффективная толщина данного теплоизолирующего слоя. И напротив, чем выше кровоток в слое подкожного сала, тем меньше будет эффективная толщина последнего. Таким образом, при повышенной активности в теплой воде или на суше при повышенной температуре воздуха морские млекопитающие могут эффективно управлять кожным

кровоотоком, направляя его на «другую сторону» теплоизолирующего слоя подкожного жира, и тем самым облегчать отдачу избыточного тепла в окружающую среду.

При действии высоких температур регуляторные реакции, направленные на сохранение теплового баланса между организмом и средой, представлены различными механизмами усиления теплоотдачи. Наиболее эффективным способом удаления избыточного тепла при наличии достаточного количества воды служит **испарение влаги с поверхности тела или (и) с верхних дыхательных путей**. При этом поглощается 585 кал тепла на каждый грамм воды. Отдельные виды рептилий и птиц, а также некоторые млекопитающие используют для терморегуляции доступную им воду (слюну, мочу), распределяя ее по различным частям поверхности тела. Последующее испарение происходит за счет тепла организма. Другие позвоночные животные достигают испарительного охлаждения за счет **потоотделения и тепловой одышки (полипноэ)**.

Во время **потоотделения**, хорошо выраженного у некоторых млекопитающих, потовые железы активно выбрасывают воду на поверхность кожи через поры. Процесс потоотделения контролируется вегетативной нервной системой. Хотя выделившийся пот предназначен для испарительного охлаждения, он может и не испаряться. Влага будет непрерывно выбрасываться на поверхность кожи даже в том случае, когда влажность окружающей атмосферы очень высока и скорость испарения намного ниже скорости потоотделения.

Для выведения тепла путем испарения воды млекопитающие и птицы пользуются также дыхательной системой. Чтобы увеличить теплопотери, млекопитающие дышат не через нос, а через рот. Тепло выводится наружу вместе с выдыхаемым воздухом, так как строение рта таково, что не препятствует выдыхаемому воздуху задерживать тепло, поглощенное в легких. Носовые ходы с их сосудистой сетью служат у многих видов млекопитающих эффективным средством сохранения в организме воды и тепла. Чтобы увеличить тепловую отдачу, млекопитающие усиливают также легочную вентиляцию. Однако изменение альвеолярной вентиляции способно привести к нарушению в крови парциального давления двуокиси углерода (P_{CO_2}) и pH. Эта проблема снимается благодаря повышению вентиляции мертвого пространства (т.е. тока воздуха

через ротовую полость и трахею) без изменения вентиляции альвеолярной дыхательной поверхности. При этом частота дыхания возрастает, а дыхательный объем сокращается. Этот процесс известен как *тепловая одышка* (полипноэ). Собаки, страдающие от перегрева, вдыхают во время тепловой одышки через нос и выдыхают через рот, обеспечивая тем самым возможность дополнительного испарения влаги с поверхности языка и, следовательно, усиления теплоотдачи.

Указанная стратегия приводит к возникновению эффективного в отношении испарения однонаправленного потока воздуха над не участвующей в дыхательном газообмене поверхностью слизистой носа, ротовой полости, трахеи и бронхов без застоя насыщенного водяными парами воздуха в перечисленных ходах. Работа дыхательных органов, затрачиваемая при тепловой одышке, меньше, чем это кажется на первый взгляд, потому что дыхательная система у животного, испытывающего такого рода одышку, совершает колебания с резонансной частотой, в результате чего мышечное усилие сводится к минимуму. Учащенное дыхание сопровождается усилением секреции носовых желез, которая регулируется вегетативной нервной системой. Основная часть неиспарившейся во время тепловой одышки воды проглатывается и таким образом сохраняется для организма.

В жарком климате между водным балансом и терморегуляцией животного существует тесная связь, поскольку испарение влаги с поверхности кожи и эпителия дыхательных путей представляет собой эффективный способ удаления избыточного тепла. В жарких, сухих, близких к пустынным, условиях перед животным может возникнуть выбор между перегреванием и обезвоживанием. Животные, испытывающие нехватку воды, стремятся сохранить собственную влагу, уменьшая процесс испарения при потоотделении или полипноэ, а это неизбежно приводит к возрастанию температуры тела. Обладая небольшой теплоемкостью, мелкие млекопитающие в условиях жаркой пустыни и при отсутствии воды на нужды терморегуляции, будут разогреваться гораздо быстрее и, возможно, с более серьезными последствиями, чем крупные животные. Чтобы выжить, эти мелкие звери должны либо потреблять воду, либо избегать воздействия тепла.

Реципрокную зависимость между сохранением воды и теплоотдачей у мелких обитателей пустыни можно проиллюстрировать на примере водного баланса и терморегуляции у кенгуровой крысы. Для сохранения воды у этого животного есть временная система противоточного теплообмена, в основе работы которой лежит охлаждение эпителия носовых ходов воздухом, поступающим при вдохе. Во время выдоха основная часть влаги, поглощенной воздухом в теплых влажных дыхательных ходах, задерживается в организме за счет конденсации, происходящей на охлажденном эпителии носовых ходов. Однако в связи с тем, что в данном механизме рециркулирует и метаболическое тепло, температура вдыхаемого воздуха должна быть ниже, чем во внутренней области тела животного. Поэтому кенгуровая крыса в жаркое время дня прячется в свою прохладную норку. Если температура вдыхаемого воздуха будет близка к температуре тела или выше последней, потери влаги с дыханием у крысы возрастут. Хотя испарительные затраты влаги направлены на охлаждение животного, в то же время они способны нарушить водный баланс организма.

О значении воды в регуляции температуры тела крупных пустынных животных свидетельствуют простые эксперименты. Верблюдам либо давали пить воду без ограничения, либо подвергали периодам обезвоживания, во время которых поступление воды исключалось в течение нескольких суток. В ходе такого исследования были выявлены колебания ректальной температуры, которая оставалась высокой в дневное время и снижалась ночью. Колебания температуры уменьшались, когда верблюды имели возможность пить воду, но все же намного превышали таковые у человека с нормальным потреблением воды. Размах колебаний температуры увеличивался в периоды обезвоживания, когда запасы воды в организме верблюда сокращались, и ее расход на теплонакопление и терморегуляцию путем потоотделения неизбежно падал.

Крупные животные в условиях очень жаркого и сухого климата обладают преимуществом, обусловленным небольшой величиной отношения «поверхность/масса» и высокой теплоемкостью тела. Верблюды, известные своей выносливостью в жарком климате, помимо большой массы тела, имеют густой волосяной покров, помогающий им изолировать свой организм от внешнего тепла. Относительно небольшая поверхность тела в сочетании с густым по-

кровом шерсти замедляет поглощение тепла из окружающей среды. Более того, благодаря большой массе и высокой удельной теплоемкости воды, содержащейся в тканях, верблюд, как впрочем и другие крупные млекопитающие, способен поглощать относительно большое количество тепла для обеспечения определенного прироста температуры тела. Эти особенности организма дают возможность животному медленно избавляться от избыточного тепла в холодное ночное время. Словом, крупная масса тела действует подобно буферу, который, уменьшая скорость как отдачи, так и поглощения тепла, сглаживает эффект экстремальных колебаний температуры окружающей среды. Обезвоженный верблюд выдерживает повышение температуры внутренней области тела на несколько градусов, дополнительно увеличивая при этом свою теплопоглощающую способность. Большое количество тепла, которое непрерывно поглощается на протяжении дневных часов, затем рассеивается в холодное ночное время. При подготовке к тому, чтобы вновь выдержать дневную жару, температура глубоко лежащих тканей в обезвоженном организме верблюда на несколько градусов ниже нормального для ночи уровня. В итоге животное начинает день с дефицитом тепла, что позволяет ему поглотить в жаркие часы дня эквивалентное количество дополнительного тепла без разогрева тела до опасного состояния. Пользуясь такой *ограниченной гетеротермией*, т.е. допуская подобные колебания температуры тела, верблюд переносит экстремальную дневную жару пустыни без употребления большого количества воды для испарительного охлаждения.

Антилоповый суслик (*Ammospermophilus leucurus*) – млекопитающее, обитающее в пустыне и ведущее дневной образ жизни, выживает в экстремальных условиях жары, используя тот же прием *ограниченной гетеротермии*. Однако из-за небольшой массы тела зверек не может долго находиться на солнце, часами поглощая тепло. Низкое отношение «поверхность/масса» приведет к быстрому нагреванию тела. Поэтому антилоповый суслик может находиться непрерывно на жаре лишь около 8 минут, после чего возвращается в свою норку, где накопленное им тепло рассеивается в прохладном воздухе подземелья. Перед очередным выходом сулика из норки температура его тела опускается несколько ниже

нормального уровня, что способствует дальнейшему пребыванию на жаре без перегрева организма.

В комплекс механизмов физической терморегуляции входят и **сосудистые реакции**. Сосудистая регуляция может быть приспособлена как к понижению температуры среды, так и к ее повышению. В первом случае происходит сжатие поверхностных и расширение глуболежащих сосудов, что приводит к сохранению тепла в организме. Во втором случае адаптивный ответ организма выражается в расширении кровеносных сосудов, расположенных близко к поверхности кожи, что ведет к усилению отдачи тепла во внешнюю среду. Эта форма регуляции теплоотдачи наиболее выражена у млекопитающих относительно коротким редким мехом, лишенным густого подшерстка. У зверей с густым мехом и у птиц такая сосудистая регуляция может быть эффективной только при наличии специальных адаптаций, например таких, как противоточный обмен в конечностях.

Конечности эндотермных животных лишены массивного теплоизолирующего слоя, и это связано с тем, чтобы не создавалось механических помех при передвижении животного. Плавники и лапы у китообразных и ластоногих, а также ноги болотных птиц, северных волков, северных оленей и других гомойотермных животных, живущих в условиях холода, нуждаются в кровоснабжении для питания кожных тканей и мышц, участвующих в локомоции. Эти конечности служат основным потенциальным путем потери тепла из организма, потому что их покровные ткани тонкие и имеют большую поверхность.

Чрезмерные теплотери из указанных органов могут быть коренным образом уменьшены с помощью системы **противоточного теплообмена**. Артериальная кровь, выходящая из сердцевины тела, теплая. Венозная кровь, возвращаемая из периферических тканей, напротив, может быть холодной. Кровь из внутренней области тела поступает в артерии конечностей, лежащие рядом с венами, которые содержат кровь, возвращаемую назад. Так как артерии и вены расположены друг возле друга, то теплая артериальная кровь по мере передвижения по конечности отдает свое тепло венозной крови, при этом сама становится все холоднее. К тому времени, когда она достигнет самой отдаленной области конечности, артериальная кровь имеет температуру всего лишь на несколько градусов

выше температуры внешней среды. Следовательно, потери тепла сводятся к минимуму. Возвращаемая из конечностей венозная кровь, напротив, нагревается артериальной кровью и поступает во внутренние области тела с температурой, близкой к температуре последних.

Аналогичный механизм имеет место у гетеротермных рыб (о чем говорилось ранее). Еще один пример использования принципа противоточного теплообмена – ласты морской свиньи, где артерии, несущие теплую кровь в конечность, полностью окружены сплетением вен, отводящих кровь из конечности. Птицы и арктические наземные млекопитающие тоже используют противоточный обмен для снижения тепловых потерь из конечностей в холодном климате. В определенной степени подобный механизм выражен и у человека. В итоге температура конечностей эндотермов, живущих в условиях холода, поддерживается на гораздо более низком уровне, чем температура глубоко лежащих тканей (сердцевины тела), и нередко приближается к температуре окружающей среды. Эффективность противоточных теплообменников, как правило, может регулироваться вазомоторным механизмом, в котором кровь шунтируется системой параллельных сосудов.

Из-за низкой температуры окружающей среды и наличия в конечностях противоточного теплообмена ткани голеней и стоп арктических и субарктических животных должны выдерживать охлаждение, близкое к точке замерзания. Однако данная ситуация создает серьезные трудности, потому что липиды при температуре ниже их точки плавления становятся очень вязкими. Это изменение свойств может привести, например, к нарушению функции двойного липидного слоя клеточной мембраны. Влияние температуры на вязкость жиров можно представить, если вспомнить, что температура плавления пищевого топленого сала выше, а температура плавления подсолнечного масла – ниже комнатной температуры. Разница между топленным салом и подсолнечным маслом состоит в степени гидрогенизации связей между атомами углерода. Чем выше содержание ненасыщенных (т.е. двойных) углерод – углеродных связей в молекулах жирных кислот, входящих в состав липидов, тем ниже точка плавления липидов. При температуре выше точки плавления жиры менее вязки и имеют «маслянистый»

вид, при температуре ниже точки плавления – более вязки и «воскообразны».

У млекопитающих замечена интересная корреляция между температурой ткани и точкой плавления липидов. В холодных конечностях тканевые липиды менее насыщены, чем жиры сердцевины тела, и поэтому имеют более низкие значения температуры плавления. При 37°C они гораздо «маслянистее», чем жиры из других частей тела, более близкие по своим свойствам к воскам. Для человека жидкие масла из конечностей млекопитающих представляют интерес и большую ценность в частности из-за своей низкой вязкости. Эти масла экстрагируют из конечностей убойного скота и используют в качестве смазки для обуви, чтобы смягчить обувную кожу и предохранить ее от промокания.

Важным фактором, влияющим на отдачу тепла в окружающую среду, является температура поверхности тела. Когда температура окружающей среды ниже температуры поверхности тела, тепло теряется путем проведения конвекции и (или) излучения. Следовательно, чем ближе температура поверхности тела эндотермного животного к температуре внутренних областей, тем выше скорость теплопотерь в более холодную окружающую среду. Тепло переходит из глубоко лежащих тканей в поверхностные преимущественно за счет кровообращения. В связи с этим скорость отдачи тепла в окружающую среду регулируется величиной тока крови в сосудах поверхностных тканей. Таким образом, эндотермные животные для регуляции теплоотдачи пользуются своего рода «окнами», открывая или закрывая их путем регуляции кровотока. Тепловые окна позволяют отводить тепло от организма посредством излучения, проведения и в некоторых случаях – испарительного охлаждения. Примером подобных регулирующих температуру окон могут служить тонкие мембрановидные, слегка опушенные шерстью уши кролика, имеющие обширную сеть артериовенозных анастомозов. Другой пример – рога некоторых млекопитающих (козы и крупный рогатый скот), обильно снабженные сетью кровеносных сосудов. В условиях тепловой нагрузки эти сосуды расширяются, и рога действуют как радиаторы. Аналогичным образом животные в качестве тепловых окон используют конечности и рыло, т.е. такие образования, которые имеют большую величину отношения «поверхность/объем». Тепло рассеивается путем регуляции скорости кро-

вотока, проходящего через артериолы, перфузирующие кожу указанных частей тела. У некоторых млекопитающих – обитателей местности с интенсивной солнечной радиацией – отдельные области поверхности тела имеют слабый волосяной покров или даже обнажены для облегчения теплоотдачи посредством излучения, испарения воды, а также проведения тепла. Обычно это такие области тела, как аксиллярная впадина, пах, мошонка и участки брюшной поверхности. Некоторые из перечисленных областей, например вымя и мошонка, снабжены дополнительными рецепторами, которые сигнализируют об изменениях температуры воздуха с минимальными помехами со стороны температуры внутренней области тела. Указанные приспособления помогают животным предвидеть колебания температурной нагрузки и предпринимать соответствующие терморегуляторные меры.

Терморегуляторное поведение

Изменения позы или ориентации тела также влияют на скорость поглощения или выведения тепла. Например, гуанако – среднего размера обитатель Анд, относящийся к безгорбым верблюдам, покрыт очень густой спутанной шерстью на спине и более редкой – на голове, шее и поверхностях ног. Внутренние поверхности верхней части бедер и нижняя поверхность туловища почти обнажены и действуют как тепловые окна, причем площадь их равна почти 20% от общей площади поверхности животного. Поэтому, подбирая позу и ориентируя свое тело с учетом солнечной радиации и охлаждающего ветра, гуанако регулирует степень пропускной способности тепловых окон, достигая пятикратного изменения теплопроводности тела. Такая гибкость теплоизоляции обеспечивает определенную вариабельность передачи тепла из организма эндотермов в окружающую среду, независимо от величины отношения «поверхность/масса».

Физиологические недостатки и преимущества экто- и эндотермии

До недавнего времени считали, что эктотермия – более примитивный способ существования животных, чем эндотермия. Действительно, эндотермные позвоночные (прежде всего птицы и млекопитающие) организованы сложнее в эволюционном отношении, чем преимущественно эктотермные рыбы, земноводные и ящерицы. Однако во многих аспектах «низшие» позвоночные столь же хорошо адаптированы к своему образу жизни, как и «высшие» позвоночные – к своему. В сущности, эндотермные и эктотермные животные все же ведут разный способ существования: у первых жизненные процессы протекают быстро, с высоким расходом энергии, у вторых – медленно, с низким расходом.

Многие анатомические и функциональные особенности позвоночных имеют приспособительный характер и способствуют существованию со скромными энергетическими потребностями. Эти небольшие потребности позволяют низшим четвероногим, например, занимать экологические ниши, недоступные высшим позвоночным. Что касается размеров тела, здесь вопрос особый. Эктотермные животные не сталкиваются с проблемой увеличения тепловых потерь при уменьшении размеров тела (вследствие увеличения отношения поверхность/объем), поскольку лишь немногие из них приобретают температуру тела выше температуры окружающей среды. Поэтому эктотермные организмы могут нормально функционировать при гораздо меньшей массе тела, чем эндотермные. Конечно, землеройки и колибри – чрезвычайно мелкие эндотермные животные, но многие эктотермные, такие как лягушки и саламандры, еще мельче.

Таким образом, рассмотрев «издержки» и «преимущества» эктотермного образа жизни по сравнению с эндотермным, можно сделать следующие выводы. Эктотермы расходуют меньше энергии на образование тепла и обычно живут в условиях пониженной интенсивности обмена, потому что температура их тела, как правило, близка к температуре окружающей среды. По этой причине эктотермные животные способны большую часть своего энергетического бюджета направлять на нужды роста и размножения орга-

низма. Поскольку им требуется меньше пищи, они могут дольше находиться в спокойном состоянии, избегая хищников. Эктотермы также неприхотливы в потреблении воды, так как потери влаги при испарении у них небольшие. Им нет необходимости быть крупными животными с целью уменьшения отношения поверхность/объем. Наряду с перечисленными преимуществами у эктотермов есть определенные недостатки. Например, эктотермы не могут регулировать температуру своего тела, если окружающая среда не позволяет им этого сделать. Так, ящерица способна повысить температуру тела только при условии достаточной солнечной радиации. Среди других издержек эктотермии необходимо отметить ограничения продолжительности периодов интенсивной физической активности (из-за низкого уровня аэробного обмена), развитие кислородной задолженности во время анаэробного дыхания и ограничение размеров тела (из-за низкой интенсивности обмена).

Эндотермные животные испытывают противоположные недостатки и преимущества своего механизма терморегуляции в сравнении с эктотермными организмами. Так, вследствие высокого уровня аэробного дыхания и повышенной температуры тела они могут позволить себе иметь больший размер тела и, как правило, выдерживать более длительные периоды интенсивной физической активности. Эндотермов можно считать с точки зрения энергетики крупными потребителями по сравнению с более умеренными в этом отношении эктотермами, которые поглощают и расходуют энергии меньше. Эндотермные животные способны выполнять определенные функции быстрее и в большем объеме, но все это достигается за счет определенной физиологической цены. Так, эндотермы за высокую интенсивность обмена расплачиваются необходимостью потребления большого количества пищи и нередко также воды. Высокий уровень газообмена при дыхании приводит к тому, что они подвержены обезвоживанию в жарком сухом климате. Высокая (по отношению к окружающей среде) температура тела создает для очень мелких животных проблему, обусловленную величиной отношения площади поверхности тела к его объему и более быстрыми потерями тепла, чем у крупных животных. Так как эндотермы тратят большое количество энергии на поддержание высокого уровня температуры тела, то на нужды роста и размножения они могут направить относительно небольшой процент энергии.

Несомненно, эктотермия и эндотермия представляют собой метаболическую дихотомию, оказывающую на организм гораздо более глубокое влияние, чем просто влияние на температуру тела. Эти два типа энергетической стратегии затрагивают такие области жизни животных, как двигательная активность, физиология, поведение и эволюция организма. Как эктотермия, так и эндотермия не лишены с точки зрения адаптации и сильных и слабых сторон. Со всем не обязательно всегда считать эктотермию менее сложной стратегией, чем эндотермию. Некоторые наземные терморегулирующие эктотермы в состоянии точно управлять температурой своего тела при значениях последней, превышающих температуру окружающего воздуха вплоть до 30°C. Если эндотермы обычно сохраняют относительно постоянную установочную точку температуры, то некоторые терморегулирующие эктотермы могут адаптационно варьировать свою установочную точку, чтобы регулировать температуру тела на разных уровнях в зависимости от степени необходимой физиологической активности. При этом они допускают падение температуры тела в периоды отдыха и повышение ее перед физиологической активностью (греющиеся на солнце ящерицы). Такое поведение целесообразно в отношении экономии «топлива».

В зависимости от климата эндотермия и эктотермия создают для животных разные преимущества. В условиях тропиков такие эктотермы, как рептилии, успешно конкурируют с млекопитающими и даже превосходят их по обилию видов и численности особей. Вероятно, что подобный успех конкуренции явился, в частности, следствием: 1) теплого тропического климата, позволяющего рептилиям вести ночной образ жизни, в отличие от тропических млекопитающих, которые стремятся к дневному; 2) того факта, что эктотермные животные очень экономны в расходовании энергии, поскольку им нет нужды тратить её на повышение температуры тела. Следовательно, тропические эктотермы, сберегая метаболическую энергию, могут направить её для обеспечения процессов размножения и на удовлетворение других потребностей, связанных с выживаемостью видов. В условиях умеренного и холодного климата эктотермы неизбежно становятся более медлительными и менее конкурентоспособными как хищники. В таких условиях они, как правило, уступают млекопитающим. Эндотермы в холодном

климате имеют существенное преимущество перед эктотермами в связи с тем, что их ткани сохраняют тепло. Таким образом, чем дальше от экватора, тем большие преимущества имеет эндотермный образ существования аэробиионтов. Например, в полярных регионах нет рептилий и насекомых и лишь несколько родов амфибий и насекомых обитают в субполярных арктических условиях.

Тема 6. Обратимая гипотермия (спячка животных)

Это обычная форма временной гетеротермии у животных, во время которой замедляются активные процессы в организме, включая и обмен веществ. Различают несколько видов спячки: сон, оцепенение, гибернация (зимняя спячка) и эстивация (летняя спячка).

Сон

Несмотря на интенсивное изучение этого явления у человека и других млекопитающих, многое в нем остается неясным. Установлено, что сон сопряжен с глубокими перестройками в функциях головного мозга. Сон млекопитающих сопровождается снижением как температуры тела, так и чувствительности гипоталамуса. Известно, что при бодрствовании во внеклеточных жидкостях ЦНС образуются и накапливаются снотворные вещества. Природа и механизм действия этих веществ окончательно не выяснены. Остальные разновидности пониженной жизнедеятельности еще менее изучены, чем сон. Однако у гомойотермных животных все они, по-видимому, отражают физиологически родственные процессы.

Оцепенение

Чем ближе температура тела к температуре окружающей среды (воздуха), тем слабее теплоотдача из организма в окружающую среду. Это вытекает из уравнения закона *Фурье о тепловом потоке* (приложение):

$$Q = C (T_t - T_{oc}),$$

где Q – скорость теплопотерь из организма, *ккал/мин*,
 C – теплопроводность.

Чем ниже T_t , тем меньше скорость преобразования запасенной энергии, например из жировых тканей в метаболическое тепло. Поэтому животному в периоды отсутствия питания целесообразно, если оно, конечно, не испытывает осмотического или теплового стресса, снизить температуру своего тела. Мелкие эндотермные животные в силу их высокой интенсивности обмена испытывают голод и в периоды низкой активности, когда они не питаются. Некоторые из них во время указанных периодов переходят в состояние оцепенения со снижением температуры тела и ослаблением интенсивности обмена. Спустя некоторое время, перед тем как животное станет вновь активным, его температура повышается в результате «метаболического всплеска», главным образом связанного с окислением запасов бурого жира. У многих наземных птиц и мелких млекопитающих известно дневное оцепенение.

Гибернация и зимний сон

Гибернация (зимняя спячка) – период глубокого оцепенения животного в условиях холодного климата продолжительностью до нескольких недель или даже месяцев. Некоторые млекопитающие, главным образом относящиеся к отрядам грызунов, насекомоядных и рукокрылых, перед гибернацией запасают достаточное количество энергии. Животные-гибернаторы вынуждены периодически просыпаться в связи с физиологическими потребностями, например для опорожнения мочевого пузыря. Во время гибернации гипоталамический центр терморегуляции перестраивается на температуру тела ниже нормальной (20°C и менее). В условиях холода ($5^{\circ}\text{C} - 15^{\circ}\text{C}$) у многих гибернаторов поддерживается температура тела всего лишь на 1°C выше окружающей среды. Если температура воздуха достигает опасно низких уровней, то у животного, чтобы удержать установившуюся при гибернации температуру тела, усиливаются обменные процессы или оно начинает просыпаться.

Вероятно, в период оцепенения или гибернации терморегуляция сохраняется, но при сниженной установочной температуре. Например, в лабораторном эксперименте охлаждение передней части гипоталамуса сурка с помощью электронного вживляемого зонда вызывало повышение метаболической теплопродукции. Повышение было пропорциональным разнице между установочной и действительной температурой гипоталамуса. В течение дня, когда животное начинает входить в состояние глубокой гибернации, установочная температура падает примерно на 2,5°C.

Как и следовало ожидать, низкая температура тела, характерная для гибернации и оцепенения, сильно затормаживает функции организма. Общий кровоток обычно бывает снижен до 10% от нормального, но при этом головной мозг и бурая жировая ткань получают намного больше крови, чем остальные ткани. Сердечный выброс значительно ослабляется и составляет только небольшой процент от нормальной величины. Такое уменьшение кровотока сопровождается сильным урежением сердцебиений, хотя ударный объем крови остается практически нормальным. Интенсивность обмена, например, у суслика *Citellus lateralis* снижается примерно до 7% от нормальной величины при температуре тела 8°C. Полагают, что торможение обменных процессов у млекопитающих-гибернаторов происходит не только вследствие пониженной температуры, но и за счет дополнительного механизма. Так, ослабление дыхательного газообмена ведет к падению рН крови (примерно до 7,4). Этот *ацидоз* может вызвать дальнейшее угнетение активности метаболических ферментов из-за выхода рН за пределы оптимальных значений.

Пробуждение после зимней спячки может идти намного быстрее, чем вхождение в это состояние. Так, у суслика для полного перехода организма в заторможенное состояние требуется 12 – 18 часов, а для пробуждения – менее 3-х часов. Скорость выхода из состояния гибернации у этого сравнительно небольшого млекопитающего зависит от быстроты согревания тела, вызванного дрожью и интенсивным окислением бурого жира. В итоге возникает чрезмерный всплеск интенсивности обмена. Быстрый выход из сна имеет преимущество перед постепенным пробуждением, так как при нем сокращаются потери тепла в период подъема температуры тела.

Все истинные гибернаторы – животные среднего размера, потому что их тело должно быть достаточно велико для запасания энергии на длительный период спячки. Однако среди крупных млекопитающих истинных гибернаторов тоже нет. Медведи, которых ранее считали гибернаторами, на самом деле, свернувшись в своей берлоге, просто впадают в зимний сон без существенного снижения температуры тела. Они могут проснуться, сразу перейти в активное состояние и оставаться такими на протяжении всей зимы.

Почему же среди крупных животных нет гибернаторов? Во-первых, им не надо экономить энергоносители, потому что интенсивность окислительного обмена у них в обычных условиях невысока по сравнению с запасами этих веществ. Во-вторых, если бы они впадали в зимнюю спячку, то при большой массе тела и относительно низкой интенсивности обмена им для повышения температуры тела от уровня, близкого к температуре окружающей среды, до нормального потребовалось бы длительное время. Например, подсчитано, что крупному медведю нужны, по крайней мере, одни или двое суток, чтобы согреться до температуры 37°C после гибернации при температуре тела 5°C.

Эстивация

Недостаточно точный термин «эстивация», означающий «летний сон», используют как в отношении позвоночных, так и беспозвоночных организмов. Эстивация – состояние, которое, по-видимому, в физиологическом плане сходно с гибернацией, но наступает в иное время года. В такого рода спячку животные впадают в ответ на высокую температуру окружающей среды и (или) при опасности обезвоживания организма. Так, у наземных улиток *Helix* и *Otala* спячка имеет место на протяжении долгих периодов засухи. Перед этим улитки закупоривают вход в раковину с помощью диафрагмоподобной перегородки, сдерживающей потери влаги при испарении. Африканские двоякодышащие рыбы в трудное время года, когда высыхают водоемы, в которых они обитают, впадают в состояние эстивации в полувлажном иле, до тех пор пока водоемы вновь не наполнятся водой в следующем сезоне дождей. Некоторые мелкие млекопитающие, например колумбийский суслик, в

жарком в августе прячутся в своей норе и становятся неактивными. Внутренняя температура их тела в это время приближается к температуре окружающей среды. Среди птиц регулярная сезонная спячка описана лишь у одного из американских козодоев *Phalaenoptilus nuttallii*, хотя, возможно, она существует и у некоторых других видов. Летняя спячка, характерная главным образом для обитателей сухих пустынь, физиологически сходна с зимней. Хотя температура тела животных соответственно внешней температуре более высока, глубокое снижение уровня обмена веществ свойственно животным и в этом случае.

Таким образом, детальные физиологические исследования показывают, что обратимая гипотермия у птиц и млекопитающих существенно отличается от оцепенения пойкилотермных животных. У гомойотермов при регулярных суточных и сезонных формах гипотермии нет прямой зависимости перехода в это состояние от температуры среды, хотя она и может играть роль «сигнального» фактора. Биологическое значение обратимой гипотермии во всех формах сходно и заключается в экономии затрат энергии в условиях экологической невозможности (или крайнего затруднения) восполнения энергетических ресурсов организма. Конкретные проявления обратимой гипотермии соответствуют биологии разных видов и экологическим условиям их существования.

Тема 7. Температурная стратегия гетеротермных организмов

Между истинными эктотермами и эндотермами находятся виды, которые можно отнести в группу гетеротермных животных. Наиболее знакомые примеры гетеротермии встречаются среди рыб и некоторых насекомых. Отдельные виды летающих насекомых можно считать как временными, так и региональными гетеротермами, поскольку они при подготовке к полету повышают внутреннюю температуру грудных отделов до более или менее регулируемого уровня, но в остальное время ведут себя, как явные эктотермы. В условиях умеренной температуры окружающей среды они не в состоянии взлететь и летать без предварительного разогревания, так как при температуре намного ниже 40°C их летательные мыш-

цы сокращаются слишком медленно и не развивают достаточную для полета мощность. Как только насекомое поднимается ввысь, его летательные мышцы начинают выделять тепло в количестве, достаточном для поддержания соответствующей повышенной температуры мышц. Иногда даже приходится задействовать теплоотводящие механизмы, чтобы избежать перегрева. Такие насекомые (к ним относятся саранча, жуки, цикады, арктические мошки) обычно имеют крупную массу, а некоторые из них (шмели, бабочки и мотыльки) покрыты теплоизолирующими «волосками» или чешуйками. Для разогревания насекомые включают в работу большие грудные летательные мышцы, которые, как известно, являются наиболее активными тканями в метаболическом отношении. При этом мышцы-антагонисты работают друг против друга. Вызывая мелкие быстрые подергивания, похожие на дрожь, в результате которых выделяется тепло, но полноценные летательные движения отсутствуют. Взлет начинается в тот момент, когда температура груди насекомого достигнет величины, которая будет поддерживаться в полете, т.е. около 40°C. Эндотермные летающие насекомые испытывают терморегуляторные трудности, как и все эндотермы, когда температурный перепад между телом и окружающей средой велик.

При температуре воздуха, близкой к нулю, конвективные потери, как правило, настолько велики, что насекомое не может поддерживать нужную температуру мышц в полете. Напротив, в условиях жаркой среды над насекомым нависает угроза перегревания. Поэтому при температуре воздуха свыше 20°C летящая бабочка – бражник *Manduca Sexta* борется с перегреванием грудного отдела путем регуляции тока теплой крови, поступающей в область брюшка. Движение тепла из активно работающей зоны груди в относительно неактивное и слабо теплоизолированное брюшко ведет к увеличению теплоотдачи в окружающую среду через поверхность тела и трахейную систему.

Интересный и в какой-то мере необычный пример сократительного термогенеза мы встречаем в рое медоносных пчел. Температура сердцевины роя регулируется за счет мышечного сокращения в форме дрожательных движений и изменения самой структуры роя. Когда температура окружающей среды низка (например, 5°C), рой смыкает свои ряды, ограничивая свободный поток возду-

ха вовнутрь скопления пчел и наружу до такой степени, чтобы удовлетворить только дыхательные потребности. Благодаря сократительной (дрожь) активности дыхательных мышц пчел температура сердцевины роя поддерживается на уровне 35°C. В теплое время, наоборот, рой расширяется, обеспечивая вентиляционные проходы для потока воздуха. Благодаря такой структуре температура сердцевины роя превышает наружную температуру всего лишь на несколько градусов.

Другим примером сократительной генерации тепла у гетеротермных видов служит самка индийского питона, откладывающая яйца. Она повышает температуру своего тела путем сократительного термогенеза и таким образом согревает кучку яиц, вокруг которой сворачивается кольцом. В лабораторных условиях было установлено, что по мере снижения температуры окружающей среды частота мышечных сокращений растет, а усиление сокращений зависит от увеличения разности температур между организмом и внешней средой.

В отличие от наземных позвоночных эктотермов, которые могут лежать и разогреваться под лучами солнца, морские эктотермы не имеют возможности использовать энергию излучения солнца в качестве источника тепла под водой. Происходит это по причине сильного поглощения водой инфракрасного излучения. В итоге рыбы повышают температуру своего тела путем интенсивной метаболической активности. Многие костистые рыбы являются типичными эктотермами. Температура сердцевины их тела близка к температуре окружающей среды. Однако есть рыбы, такие как тунец, которые способны генерировать и накапливать достаточное количество тепла, чтобы температура сердцевины тела у них становилась выше температуры окружающей среды на 10°C и более. Следовательно, этих рыб можно рассматривать как региональных гетеротермов. Большая масса (и небольшое отношение поверхность/объем) у некоторых из них помогает им поддерживать температуру тела на относительно постоянном уровне. У этих «теплых» рыб накопление тепла в сердцевине тела полностью зависит от строения сосудистой системы.

В отличие от обычных «холодных» рыб, имеющих центрально расположенную аорту и посткардиальную вену, у гетеротермных рыб, например тунца и сельдевых акул (в частности серо-голубой),

основные кровеносные сосуды (боковые кожные артерии и вены) находятся под кожей. Кровь доставляется к глубоким красным мышцам через чудесное сплетение (*rete mirabile*), действующее как теплообменная система. Артериальная кровь, которая неизбежно быстро охлаждается, проходя через обильно перфузируемые дыхательные ткани жабр и поверхностные сосуды, поступает из холодной периферии тела в теплые, глубоко расположенные мышечные ткани. При этом она протекает сквозь сеть тонких артерий, переплетённых с мелкими венами и несущих теплую кровь из глубоких мышц. В результате образуется **противоточная система теплообмена**, в которой холодная артериальная кровь, поступая из поверхностных тканей в глубоко лежащие, поглощает тепло из венозных сосудов, направляющихся наружу, в периферийные ткани. Подобная система позволяет накапливать тепло в глубоких красных мышцах, а также сводить до минимума потери тепла в окружающую среду.

Таким образом, существуют две анатомические особенности, позволяющие гетеротермным рыбам поддерживать в плавательных мышцах температуру, достаточную для выполнения интенсивной мышечной работы в условиях, когда температура поверхностных тканей тела близка к температуре окружающей среды (воды). Во-первых, у них красные (темные) аэробные плавательные мышцы расположены в сердцевине тела относительно глубоко. Во-вторых, тепло, выделяемое в процессе физической активности, встречает препятствие на пути следования к периферии (кожа, жабры и т.д.) в виде противоточного механизма, образованного «чудесным сплетением» кровеносных сосудов. Есть еще одна причина, благодаря которой красные мышцы никогда не охлаждаются до температуры окружающей среды. Дело в том, что эти региональные гетеротермы плавают непрерывно. Целесообразность такой региональной гетеротермии состоит в экономии энергии за счет повышения температуры только в определенных тканях, в данном случае в плавательных мышцах.

Тема 8. Нервный контроль терморегуляторных реакций

Терморегуляторные реакции находятся под непосредственным контролем центральной нервной системы по принципу обратной связи. Процесс регуляции температуры тела еще до конца не изучен. Известно, что гомойотермные эндо- и эктотермы используют разные способы регуляции температуры тела. Большинство животных имеют множество температурных сенсоров (датчиков), расположенных в разных частях тела. Исходным звеном служит информация с периферических кожных терморцепторов, а также непосредственное раздражение центров терморегуляции в центральной нервной системе колебаниями температуры омывающей их крови.

Термостатическая регуляция у млекопитающих

Периферические терморцепторы у млекопитающих животных представлены свободными или реже – инкапсулированными нервными окончаниями, расположенными в коже. По современным представлениям, эти морфологически сходные рецепторы функционально подразделяются на две группы: «холодовые», пик активности которых регистрируется при более низкой, чем нормальная, температуре кожи, и «тепловые», активность которых возрастает при повышении температуры. Эти рецепторы активизируются при изменении как собственно температуры кожи, так и градиента «кожа – среда», а также вследствие радиационных потерь тепла при неизменной температуре окружающего воздуха.

Холодовые рецепторы расположены в поверхностных слоях кожи в довольно значительном количестве (13 – 15 на 1 см²). Тепловые рецепторы менее многочисленны (1 – 2 на 1 см²) и находятся глубже. У млекопитающих животных разница в температуре между поверхностными и глубокими тканями может достигать 30°С. При этом температура конечностей меняется гораздо сильнее, чем температура внутренней области тела.

Информация с периферических терморцепторов поступает в центральную нервную систему, где дополняется информацией об

изменениях температуры крови с рецепторов сосудов спинного и головного мозга. В головном мозге (гипоталамическая область) также выделяют две группы чувствительных нейронов: тепло- и холодоактивные. Каждая из них реагирует путем изменения частоты импульсов только на холод или на тепло.

Находящиеся в головном и спинном мозге, коже и сердцевине тела термочувствительные нейроны и (или) окончания нервов обеспечивают центры термостатирования, расположенные в головном мозге, входными электрическими сигналами. Хотя у млекопитающих может существовать несколько терморегуляторных центров, наиболее важным принято считать «термостат» тела, расположенный в гипоталамусе. Он был открыт в 1912 году Барбером (Henry G. Barbour) на основе серии опытов, связанных с вживлением в разные участки мозга кролика специальных зондов с регулируемой температурой. Зонд вызывал сильную температурную реакцию только в случае нагревания или охлаждения гипоталамуса. Охлаждение гипоталамуса приводило к повышению интенсивности обмена и температуры тела, тогда как нагревание способствовало развитию тепловой одышки и снижению температуры тела.

Позднее в многочисленных экспериментах на различных животных было подтверждено, что интегрированный терморегуляторный ответ организма формируется на уровне преоптико-гипоталамической области головного мозга. Этот терморегуляторный гипоталамический центр (*гипоталамический термостат*) обладает наиболее высокой чувствительностью к температуре. Что касается конкретных форм регуляции отдельных терморегуляторных реакций, то по этому вопросу до сих пор существуют довольно противоречивые мнения. По современным представлениям, в структуре гипоталамуса имеются отдельные центры реакции на охлаждение и на перегрев. В частности, передняя преоптическая часть гипоталамуса регулирует метаболическую реакцию на перегрев и процессы теплоотдачи, а задняя его часть – терморегуляторную теплопродукцию. Эти две структуры взаимно угнетают друг друга, в результате чего формируется интегрированный адаптивный ответ на уровне организма.

Как центральная регулирующая структура гипоталамус реагирует не только на сигналы с периферических рецепторов и собственную температуру, но и на импульсы со стороны спинного моз-

га. Экспериментально подтверждено и автономное участие спинного мозга в контроле терморегуляторных реакций у млекопитающих животных и птиц. В частности, показано, что у собак, голубей, пингвинов местные температурные воздействия на спинной мозг вызывают адекватные изменения выраженности мышечной дрожи, одышки и кожно-сосудистых реакций.

Изменение температуры головного мозга млекопитающих всего на несколько градусов приводит к серьезным нарушениям в ЦНС, поэтому нет ничего удивительного в том, что основной центр терморегуляции млекопитающих животных расположен именно здесь. Очень чувствительные к температуре нейроны лежат в передней части гипоталамуса. При повышении температуры гипоталамуса некоторые из этих нейронов резко увеличивают частоту импульсации. Полагают, что указанные нейроны активируют реакции, направленные на отведение избыточного тепла, например такие, как расширение сосудов, потоотделение. У других нейронов, напротив, частота разрядки импульсов уменьшается после того, как температура гипоталамуса становится выше определенной величины. Есть и такие нейроны, которые повышают частоту импульсации в момент, когда температура головного мозга падает ниже установочной точки. Последние из перечисленных нейронов, по-видимому, активируют реакции, направленные на повышение теплопродукции (дрожь, обмен бурой жировой ткани) и сохранение тепла в организме (пиломоторные реакции).

Кроме информации о своей собственной температуре в результате импульсации этих термочувствительных нейронов, гипоталамус получает сигналы от терморецепторов, находящихся в других частях тела. Вся температурная информация обобщается и используется для управления выходным сигналом терморегуляторного гипоталамического центра. Нервные пути, выходящие из гипоталамуса, образуют связи с другими отделами нервной системы, которые регулируют теплопродукцию и теплоотдачу.

Обобщенная схема нейронных связей, лежащих, как полагают, в основе терморегуляции млекопитающих животных, представлена на рисунке 3.

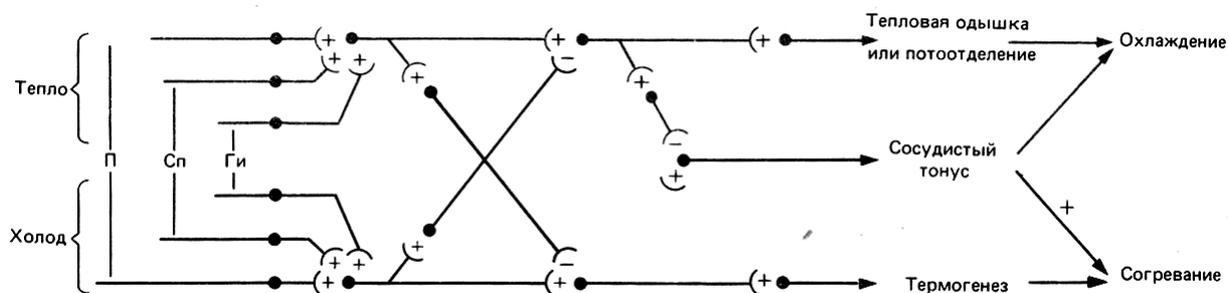


Рис. 3. Обобщенная схема нервной регуляции температуры тела: периферические (П), спинномозговые (Сп) и гипоталамические (Ги) терморесепторы соединены с нейронами, иннервирующими целую сеть образований, которые в конечном счете управляют механизмами теплоотдачи, теплопродукции и сохранения тепла. Плюсами и минусами обозначены соответственно возбуждающие и тормозные импульсы

При поступлении сигналов о высокой температуре из периферических и спинномозговых температурных рецепторов, а также из термочувствительных нейронов гипоталамуса, нейронные пути активируются. Импульсы, идущие по центробежным нервам, стимулируют потоотделение и тепловую одышку и понижают вазомоторный тонус периферических сосудов, вызывая усиление кровотока в коже. Напротив, охлаждение тела ведет к усилению теплообразования и повышению периферического вазомоторного тонуса. Такие же реакции можно получить, охлаждая не все тело целиком, а только нейроны гипоталамуса. Так, экспериментальное снижение гипоталамической температуры у собаки вызывает увеличение метаболической теплопродукции за счет дрожи. С другой стороны, повышение температуры гипоталамуса собаки приводит к реакции, направленной на отведение тепла (тепловой одышке).

Физическая схема терморегуляции млекопитающего, построенная на принципе обратной связи, изображена на рисунке 4.

Гипоталамические центры обобщают информацию, поступающую из разбросанных по организму центральных и периферических терморесепторов, сравнивают ее с температурой установочной точки и действуют в соответствующем направлении на механизмы теплоотдачи (чтобы охладить кровь) или теплопродукции (чтобы нагреть кровь). Затем кровь смешивается и с помощью сети

сосудов распределяется по организму, неся информацию (обратная связь) к рассеянным по всему телу терморепцепторам и к гипоталамическим центрам. Когда сенсорный входной сигнал даст знать о том, что температура приближается по значению к установочной, активация терморегуляторных эффекторов станет слабее. Она прекратится совсем, когда температура тела достигнет значения, соответствующего установочной точке.

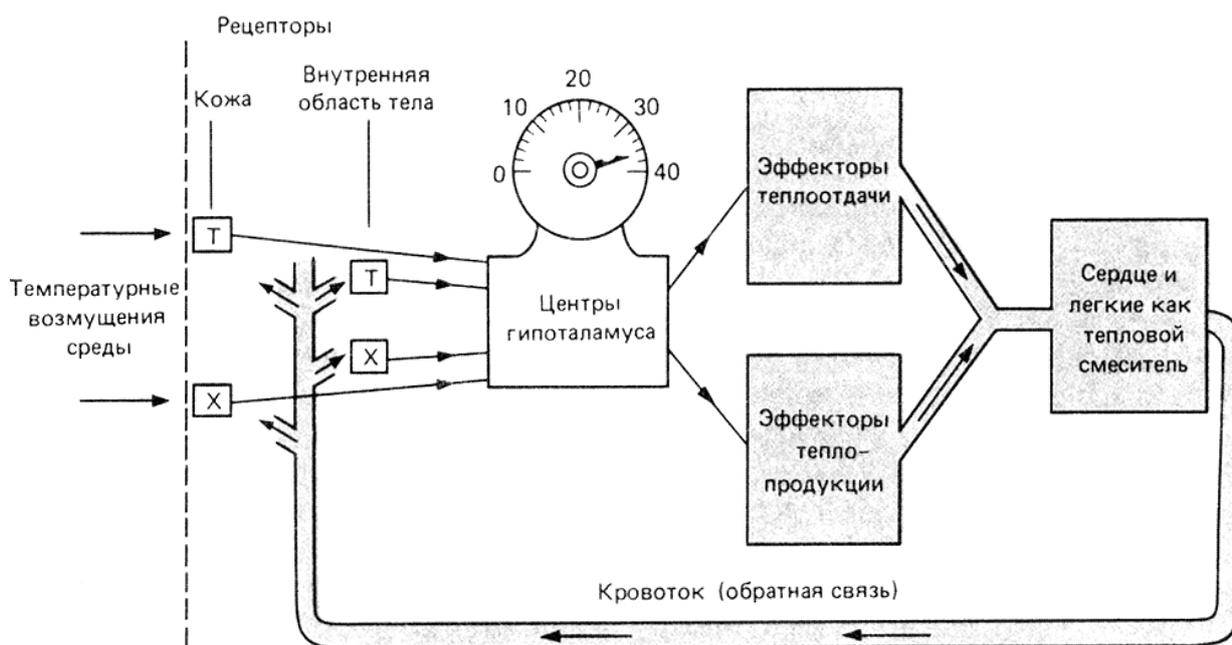


Рис. 4. Отдельные узлы терморегуляторной системы млекопитающих

Сосудистая система представляет собой важную часть данной схемы, потому что она доставляет нагретую или охлажденную кровь из термоэффекторных тканей (бурая жировая ткань, мышцы, поверхности, с которых испаряется влага) вновь к термосенсорам.

Повышение температуры внутренней области тела всего лишь на $0,5^{\circ}\text{C}$ вызывает такое сильное расширение периферических сосудов, что кровоток в коже возрастает в несколько раз (иногда в 7). Этим можно объяснить появление румянца.

У некоторых млекопитающих влияние гипоталамического терморегуляторного центра на периферические механизмы теплообмена примерно в 20 раз выше, чем рефлекторная регуляция, инициируемая периферическими терморепцепторами. Своеобразное «давление» со стороны гипоталамуса имеет важное значение ввиду

особой необходимости тщательного регулирования температуры головного мозга.

Связи между терморегуляторными реакциями гипоталамуса и внутренней температурой тела приведены на рисунке 5. Небольшие отклонения внутренней температуры от установочной точки вызывают вазо- и пиломоторные реакции, которые сводятся к изменениям теплопроводности тела. Эти небольшие отклонения обычно возникают вследствие умеренных колебаний глубинных температур тела в диапазоне, соответствующем термонейтральной зоне. Когда внутренняя температура тела под влиянием более радикальных сдвигов температуры окружающей среды или физической нагрузки выходит за пределы этого диапазона, одних пассивных терморегуляторных реакций становится уже недостаточно. В этом случае центры гипоталамуса вовлекают в действие активные методы регуляции, т.е. термогенез и испарительную теплоотдачу.

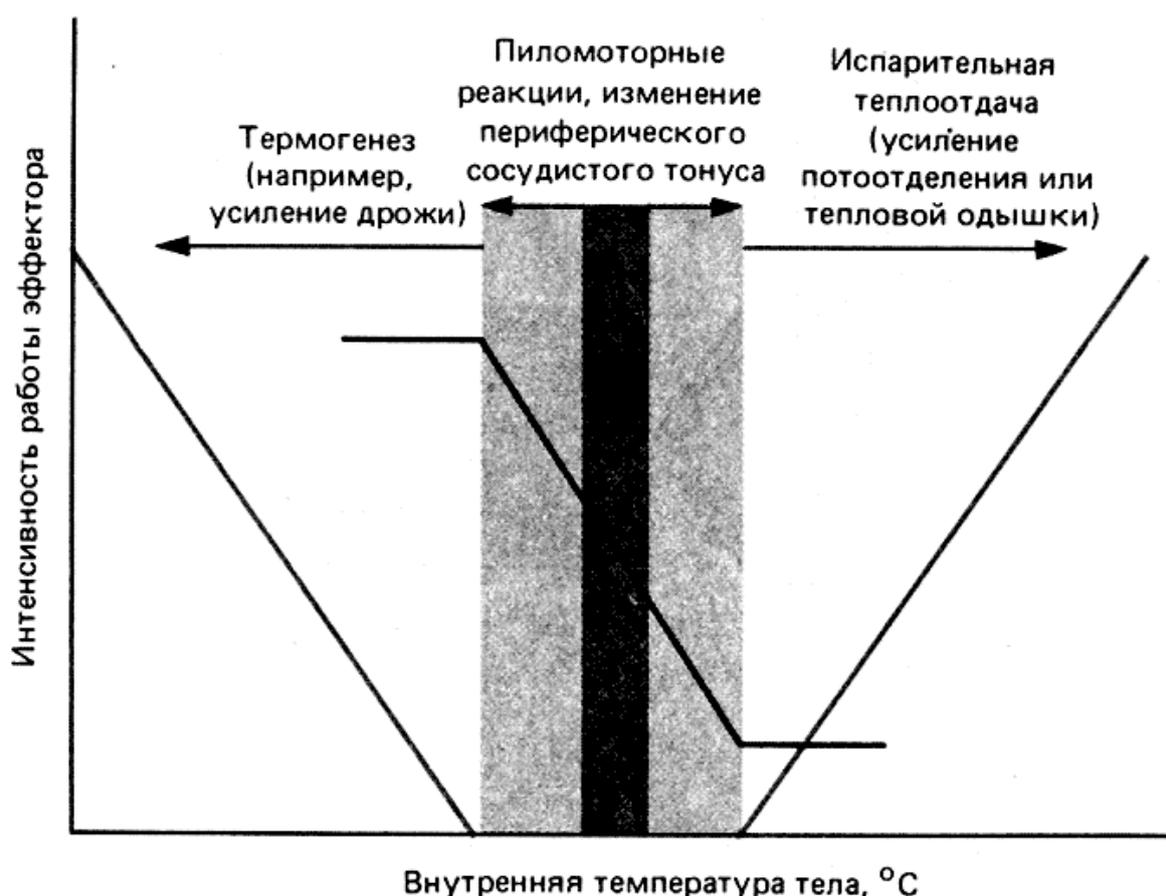


Рис. 5. Обобщенная схема зависимости между терморегуляторной реакцией организма и внутренней температурой тела

В небольшом диапазоне отклонений (серая область) от температуры установки (темно-серая область) регуляция температуры осуществляется только путем изменения теплопроводности при теплоотдаче, которое сводится к изменению либо интенсивности периферического кровотока, либо теплоизоляционной эффективности шерстного покрова или оперения (s-образная линия в центре). Выше и ниже указанного диапазона перечисленные пассивные механизмы регуляции уже не действуют. Поэтому в процесс вовлекаются активный термогенез (наклонная линия слева) и испарительная теплоотдача (наклонная линия справа).

Терморегуляторные центры у других животных

Термостатическая регуляция температуры тела у птиц менее изучена, чем у млекопитающих животных, возможно, вследствие более сложного характера этой регуляции у данного класса позвоночных. Немногочисленные данные о периферических терморепцепторах у птиц показывают сходную с млекопитающими картину. Холодовые рецепторы представлены свободными нервными окончаниями в коже языка у кур, уток, голубей. Они отличаются меньшей, чем у млекопитающих, термочувствительностью. Имеются также особые термочувствительные нейроны с постоянной активностью при высокой температуре кожи, которая полностью подавляется при нагревании. Наконец, обнаружены чувствительные к температурным воздействиям механорецепторы, активность которых снижается при охлаждении и возрастает при нагревании.

Гипоталамический терморегуляторный центр у изученных птиц (голубей) сам по себе практически не чувствителен к температурным изменениям. Оказалось также, что у голубей, пингвинов и уток центральные термочувствительные элементы имеются в спинном мозге, однако решающее значение среди них имеют те, которые расположены в глубине тканей, но вне ЦНС. Внутренние терморепцепторы у птиц, по-видимому, посылают сигналы в гипоталамический центр, который в свою очередь интегрирует входные импульсы и активирует терморегуляторные эффекторы.

Рыбы и рептилии, подобно млекопитающим, тоже имеют термочувствительный центр в гипоталамусе. Нагревание гипоталамуса американской жабы-рыбы с помощью вживленного термоэлектрода приводит к гипервентиляции, а охлаждение – к замедлению дыхательных движений. Сходную вентиляторную реакцию вызывает также периферическое охлаждение. Поскольку интенсивность обмена у рыб зависит от температуры тела, повышение последней приводит к увеличению потребности в кислороде. Температурозависимая регуляция частоты дыхания имеет адаптивный характер, так как она осуществляется в связи с изменением дыхательных потребностей и служит для уменьшения колебаний парциального давления кислорода в крови. Рептилии на охлаждение гипоталамуса реагируют *термофильным поведением* (стремление к теплу), а на нагрев – *термофобной поведенческой реакцией* (избегание тепла).

Лихорадка

Интересной особенностью гипоталамического центра терморегуляции является его чувствительность к определенным химическим веществам с общим названием **пирогены** – вещества, вызывающие жар. Все пирогены, исходя из их природы, принято подразделять на две основные группы. *Экзогенные пирогены* – бактериальные эндотоксины, продуцируемые грамотрицательными бактериями. Они представляют собой термостабильные высокомолекулярные полисахариды. Активность очищенного эндотоксина настолько высока, что для повышения температуры тела крупного млекопитающего достаточна доза всего лишь 10^{-9} г. Другое дело – *эндогенные пирогены* – вещества, выделяемые собственными тканями животного и в отличие от пирогенов бактериальной природы представляющие собой термочувствительные белки. Они высвобождаются из лейкоцитов в ответ на циркулирующие в крови экзогенные пирогены – продукты деятельности инфекционных бактерий. Таким образом, экзогенные пирогены, по-видимому, повышают температуру тела опосредованно через стимуляцию выделения эндогенных пирогенов, которые затем непосредственно действуют на гипоталамический центр. Эта теория подтверждается экспериментальным доказательством более высокой чувствительности гипоталамуса к прямой аппликации эндогенных пирогенов по сравнению с чувствительностью к пирогенам экзогенной природы.

Действие молекул этих веществ на термочувствительные нейроны приводит к тому, что установочная температура становится выше нормального уровня. В результате температура тела может подняться на несколько градусов, и у животного развивается состояние, называемое *лихорадкой*. Анестетики и наркотики, например морфин, в противоположность пирогенам вызывают понижение установочной температуры, а следовательно, и температуры тела. Имеют ли эндогенные пирогены и вызываемая ими лихорадка какое-либо приспособительное значение для гомойотермных животных, пока окончательно не выяснено. Хотя повышенная температура тела способствует бактериостатическому эффекту, а следовательно, могла бы рассматриваться как полезная в плане борьбы с инфекцией, все-таки лихорадка сама по себе оказывает вредное влияние на ткани организма и нередко служит причиной смерти.

Возможно, покажется удивительным тот факт, что введение пирогенных бактерий повышает температуру тела как эндотермных животных, так и эктотермных. Так, у пустынной игуаны, помещенной в лабораторные условия, имитирующие пустынную среду, регистрировали температуру тела до и после введения пирогенных бактерий. В ответ на введение бактерий у ящериц появлялась тенденция к перемещению в обогреваемую зону искусственной среды, в результате чего температура тела у них повышалась до необычайно высокого уровня, т.е. развивалась лихорадка. Описанная поведенческая реакция и ее результат – высокая температура – обеспечивают защиту организма против бактериальной инфекции.

Тема 9. Онтогенетический и эволюционный аспекты терморегуляции

Терморегуляция, выражаемая в постоянном уровне и постоянном суточном цикле температуры (признаки гомойотермии), устанавливается в течение постнатального онтогенеза в разные сроки у разных животных. Это зависит от того, на каком уровне развития находятся обе формы терморегуляции (химическая и физическая) у различных гомойотермных животных к моменту рождения. Имеющиеся данные свидетельствуют, что к моменту рождения у морской свинки и курицы развиты как физическая, так и химиче-

ская терморегуляция. У кролика и кошки присутствует только химическая терморегуляция, а у мыши и голубя обе формы терморегуляции на момент рождения отсутствуют. У человека к моменту рождения имеет место химическая терморегуляция. Однако она устанавливается в течение всего первого года жизни. Этот процесс идет в направлении все большего постоянства суточного цикла температуры и все более заметного снижения среднего уровня температуры тела. Только к концу второго года жизни терморегуляция приходит к некоторому постоянству. Новейшие данные свидетельствуют, что этот период может быть растянут и на многие годы. У других млекопитающих постоянство температуры тела и устойчивость терморегуляции достигаются в относительно ранние сроки постнатального онтогенеза: у кролика – к 11, у крыс – к 20, а у ежа – к 31-му дню.

В раннем онтогенезе различных гомойотермных животных период пойкилотермности имеет различную продолжительность. Особый интерес представляет собой онтогенез терморегуляции птиц. У выводковых к моменту вылупления имеется достаточно совершенный терморегуляторный механизм. У птенцовых – птенцы еще долгое время нуждаются в согревании телом матери; температура их тела непостоянна и зависит от температуры внешней среды. В холодные весенние дни, когда родители покидают гнездо в поисках пищи, температура в гнезде может резко упасть; снижение температуры в гнезде вызывает резкое падение температуры тела этих птенцов, но не ведет к их гибели.

На ранних стадиях постнатального онтогенеза млекопитающих в период развития физиологических механизмов терморегуляции также наблюдается различная степень зависимости температуры тела и интенсивности процессов обмена веществ от температуры внешней среды. Например, температура тела кролика, взятого из гнезда через сутки после рождения, уже через полчаса падает с 39 до 20,5°C, а через короткое время и до 18,1°C. В дальнейшем онтогенезе морфофизиологическое развитие нервной системы, кожных покровов, кожной васкуляризации приводит к установлению прочного терморегуляторного механизма. В целом развитие механизмов терморегуляции происходит в различные для разных животных сроки, имеющие большое значение для физиологии и биологии этих животных. В частности, у кролика развитие этой функции

заканчивается к 11-му дню постнатального онтогенеза – срок, когда наступает прозрение и заканчивается развитие локомоторного аппарата. Данные, касающиеся становления терморегуляции в пренатальном онтогенезе, очень ограничены. Выяснено, что терморегуляторный механизм куриного зародыша развивается между 13-м и 18-м днями, и, таким образом, до 13-го дня инкубации зародыш курицы является пойкилотермным организмом, а с 14-го дня начинается период гомойотермности. Была установлена различная степень влияния температуры внешней среды на интенсивность процессов роста в различные стадии инкубации. Наибольший эффект роста под влиянием температуры внешней среды наблюдается в период с 4-го до 9-го дня инкубации; в срок от 9-го до 14-го дня этот эффект ослаблен, а с 14-го дня (когда начинается период гомойотермности) эффект действия температуры внешней среды на рост зародыша практически равен нулю.

В эволюции животного мира температурные адаптации возникали и развивались двумя разными путями. Для большинства животных характерен пойкилотермный тип теплообмена, при котором приспособления к температурным воздействиям в основном осуществляются по отношению к средним режимам температур, сохраняющимся длительное время (сезонные и географические адаптации). Такие адаптации происходят главным образом на клеточно-тканевом уровне и выражаются в изменении общей термостойчивости и оптимума активности ферментных систем и тканевых структур в соответствии с характерным для вида температурным режимом среды. Они имеют свойство наследственных (чаще всего видовых) признаков и представляют собой «настройку» клеточно-тканевых систем на средние, типичные для вида условия. Приспособления к конкретным, лабильным температурным условиям носят по преимуществу характер поведенческих адаптаций. Отдельные физиологические приспособления, свойственные многим видам, имеют относительно частный экологический характер и никогда не образуют комплекса, способного эффективно регулировать все стороны теплообмена организма.

Принципиально иной тип приспособления к температурным условиям среды свойствен гомойотермным животным. У них эти приспособления связаны с активным поддержанием постоянства внутренней температуры, обеспечивающего относительную неза-

висимость биохимических и физиологических реакций от изменений температуры внешней среды. Комплекс морфофизиологических механизмов поддержания теплового гомеостаза организма – специфическое свойство гомойотермных животных.

Можно полагать, что в эволюции животных отдельные реакции терморегуляторного типа возникали в разное время в разных группах животного царства. Об этом можно судить по тому, что такие реакции встречаются у современных пойкилотермных животных. Во всех случаях эти реакции (подчас весьма эффективные) направлены на «слабое звено» – предохранение организма от чрезмерного воздействия тепла или холода соответственно экологии данного вида. Вероятно, что подобное явление имело место и на более ранних этапах эволюции: первичным звеном в эволюционном формировании гомойотермии было независимое появление в разных группах животных отдельных терморегуляторных реакций, имеющих частное экологическое значение.

Однако для формирования гомойотермии необходим был отбор на сочетание разных терморегуляторных механизмов, при котором организм в состоянии поддерживать тепловой гомеостаз при достаточно ощутимых отклонениях температуры среды в обе стороны от «средней» величины. Появление и эволюционное закрепление такого комплекса терморегуляторных реакций было возможно лишь при определенных условиях. Главные из них, по-видимому, следующие: 1) резкая интенсификация обмена веществ и теплопродукции, приводящие к преимущественному значению эндогенного тепла в общем тепловом балансе; 2) появление теплоизолирующих покровов, увеличивающих консервацию тепла в организме; 3) высокая степень интеграции физиологических функций на уровне целого организма, связанная с развитием нервной системы и открывающая возможность активной регуляции теплопродукции и теплоотдачи; 4) нестабильность температурных условий среды как фактор естественного отбора, определяющий биологическую выгодность формирования и закрепления гомойотермного типа теплообмена. Только два класса – птицы и млекопитающие – имели морфологические и физиологические предпосылки для эволюции в этом направлении. При этом можно полагать, что при всем сходстве принципиальных механизмов поддержания гомойо-

термии экологические пути ее формирования в этих двух классах были неодинаковы.

Основное направление в эволюции птиц как летающих животных по многим линиям создавало предпосылки для возникновения у них гомойотермии. Интенсификация энергетических процессов, связанная с полетом и исходно обеспеченная полным разделением артериального и венозного кровотоков, одновременно составляла основу гомойотермии, освобождая большое количество тепловой энергии. Появление перьевого покрова, помимо аэродинамических преимуществ, открыло возможность накопления этого тепла и эффективной регуляции теплоотдачи путем изменения положения перьев. С другой стороны, уменьшение теплоотдачи создало исходные условия для сохранения высокого уровня обмена и в покое. Решающий шаг в этом направлении – возникновение химической терморегуляции – в значительной степени был, по-видимому, связан с экологическими требованиями: большая часть преимуществ летающего животного теряется, если в покое оно снижает температуру тела и обмен веществ. Приспособление к активному полету невозможно без интенсификации координационных и регуляторных функций центральной нервной системы. Прогрессивное развитие центральных регуляторных механизмов имело, несомненно, важнейшее значение и в становлении регулируемой теплопродукции.

В отношении млекопитающих вопрос о путях формирования гомойотермии еще более сложен и гипотетичен. Возможно, что на ранних этапах эволюции эти животные были оттеснены процветающими в то время рептилиями в менее благоприятные экологические ниши. Наиболее вероятная из них – переход к ночному (или, по крайней мере, к сумеречному) образу жизни. Но этот путь уже был связан с необходимостью возникновения терморегуляции, в первую очередь химической. Полное разделение кругов кровообращения, высокий уровень организации центральной нервной системы и в этом случае сыграли важную роль в интенсификации окислительных процессов и их регуляции. Появление волосяного покрова, по-видимому, было прямо связано с термоизолирующей функцией. Эту гипотезу подтверждают два факта: у наиболее примитивных групп млекопитающих ведущее значение имеет химическая терморегуляция и насчитывается большое число форм с ночным образом жизни. На первичность ночного образа жизни кос-

венно указывают и некоторые другие признаки: особенности строения и функций органов зрения, ведущая роль обонятельной рецепции (особенно у эволюционно более древних групп), и пр. Если высказанная гипотеза правильна, то и в этом случае регуляция теплообмена возникла как относительно частная адаптация и лишь позднее приобрела более общее значение, обеспечив прогрессивное развитие класса.

Дальнейшая эволюция гомойотермного типа теплообмена была направлена на совершенствование механизмов терморегуляции. Одним из возможных направлений было постепенное отделение специфического терморегуляторного теплообразования от теплопродукции, пассивно сопровождающей сократительную функцию мышц. Другое направление совершенствования гомойотермии – замещение ведущей роли химической терморегуляции механизмами регуляции теплоотдачи. Биологическое значение такой замены состоит в том, что физическая терморегуляция осуществляется при меньших энергетических затратах. Кроме того, механизмы регуляции теплоотдачи более разносторонни и эффективнее приспособливают организм к колебаниям внешних температур любой направленности. Сравнительно-физиологический анализ показывает, что в филогенетически более молодых отрядах млекопитающих (хищные, копытные и др.) именно физическая терморегуляция занимает ведущее положение в общей системе поддержания теплового гомеостаза.

По тому же пути сокращения энергозатрат шло и эволюционное развитие стабильных форм температурной адаптации (географических, сезонных и т.п.). Основные направления этих приспособлений связаны с «настройкой» среднего уровня теплоотдачи организма. Таковы географические и сезонные особенности строения покровов, подкожных жировых отложений, и т.п., которые приводят к сдвигу критической точки и в конце концов – к снижению энергозатрат на поддержание гомойотермии.

Относительное постоянство температуры тела привело к тому, что у большинства гомойотермных организмов температурные пределы резистентности клеточно-тканевых систем резко сужены. Устойчивость клеток и тканей к изменениям температуры повышается у незрелорождающихся птиц и млекопитающих в начальном периоде их развития и у гетеротермных животных, т.е. в таких си-

туациях, когда такая устойчивость адаптивна и биологически оправдана.

Обсуждая вопрос о процессе эволюции теплокровности, можно также обратиться к данным палеоклиматологии. В геологическую эпоху от докембрия до четвертичного периода имело место постепенное падение средней температуры земной поверхности от $36,7^{\circ}\text{C}$ до $15,1^{\circ}\text{C}$. Она была равна в кембрии $34,6^{\circ}\text{C}$, в силуре – $24,1^{\circ}\text{C}$, в карбоне – $20,4^{\circ}\text{C}$, и т.д. При этом естественно допустить, что теплокровность могла быть присуща многим животным ранних геологических эпох. Но эта теплокровность имела иную природу, чем теплокровность современных животных. У последних процессы теплообразования и теплоотдачи и связанное с ними постоянство температуры тела, независимой от температуры окружающей среды, являются следствием высокоразвитой системы органов и процессов терморегуляции. У животных же ранних геологических эпох температура тела могла быть высокой лишь в соответствии с высокой температурой среды обитания, так же как и у многих современных пойкилотермных животных (насекомых, рептилий), у которых вследствие недостаточного развития процессов терморегуляции температура тела может достигать в условиях жаркого климата до $39 - 40^{\circ}\text{C}$.

Данные исторической геологии позволяют говорить о том, что развитие сложных механизмов терморегуляции животных – длительный и постепенный процесс превращения животных с непостоянной температурой тела в организмы с относительным постоянством внутренней температуры. Оно было обусловлено последовательным снижением средней температуры земной поверхности. Древние животные с непостоянной, но достаточно высокой температурой тела эволюционировали в современных теплокровных с постоянной температурой тела, не зависящей от температуры земной поверхности (современные гомойотермные организмы – птицы и млекопитающие), и в современных холоднокровных животных с непостоянной температурой тела, зависящей от температуры окружающей среды (современные пойкилотермные – беспозвоночные, рыбы, амфибии, рептилии).

Заключение

Теплота – основа кинетики химических реакций, из которых складывается жизнедеятельность организма. Поэтому температурные условия оказываются одним из важнейших экологических факторов, влияющих на интенсивность метаболизма.

У животных обменные процессы всегда идут с участием сложных ферментных систем и при определенной температуре тела, в результате чего увеличивается их скорость и количественно меняется реакция на изменение температуры. Зависимость ферментативных реакций и интенсивности обмена от температуры ткани описывается коэффициентом Q_{10} , который представляет собой отношение интенсивности обмена при данной температуре к интенсивности обмена при температуре на 10°C меньшей. Для большинства химических реакций значение коэффициента температурного ускорения лежит между 2 и 3, а в реакциях живых систем колеблется в довольно широких пределах даже для одних и тех же процессов, протекающих в разных диапазонах температур. В одном и том же организме величины Q_{10} неодинаковы также для разных реакций, и это обстоятельство нередко определяет пределы температурной устойчивости организма.

Эндотермы – животные, генерирующие собственное тепло и таким способом поддерживающие температуру своих внутренних тканей и органов более высокой, чем температура окружающей среды. **Эктотермные** животные основную часть тепла, необходимую для организма, приобретают из окружающей среды. К **гетеротермным** животным относят тех, которые могут изменять интенсивность собственной теплопродукции, но, как правило, не в состоянии поддерживать температуру тела в узких рамках. **Пойкилотермия и гомойотермия** животных свидетельствуют о постоянстве или непостоянстве температуры тела животных. Это понятия, относящиеся к разным уровням единого явления – процесса терморегуляции организма.

В ходе эволюции у животных, имеющих разные формы теплообмена с окружающей средой, выработалась разнообразная стратегия выживания в постоянно меняющихся и экстремальных температурных условиях.

Обычный сон, оцепенение, гибернация, зимний сон и эстивация – нейрофизиологически и метаболически связанные между собой разновидности обратимой гипотермии (спячки). Снижая температуру тела почти до температуры окружающей среды, гомойотермное животное сводит до минимума скорость теплопродукции и сохраняет этим свои запасы энергии. Конкретные формы обратимой гипотермии соответствуют биологии разных видов и экологическим условиям их существования.

Центральная регуляция теплообмена достаточно сложна. Различные типы терморцепторов, как периферические, так и расположенные в глубине тела, передают термальную информацию центральным регулирующим механизмам. Передний отдел стволовой части мозга и спинной мозг, реагируя на температуру омывающей их крови, в то же время воспринимают информацию о температуре кожи. Отдельные терморегуляторные ответы могут возникать уже на уровне спинного мозга. Интеграция термической информации со всех отделов тела происходит на уровне гипоталамуса. Здесь формируются реакции, которые определяют обобщенный ответ системы терморегуляции.

Известно, что пойкилотермные животные распространены по земному шару не менее широко, чем гомойотермные. Более того, активные формы регуляции теплообмена энергетически менее выгодны, чем свойственная пойкилотермным пассивная устойчивость. Это, в частности, подтверждается уменьшением энергозатрат на терморегуляцию, характеризующим эволюцию гомойотермии.

В чем же проявляются биологические преимущества, направившие естественный отбор в сторону гомойотермности? Видимо, биологическая значимость гомойотермии заключается в том, что сохранение активных форм жизнедеятельности организмов в широком диапазоне температур среды создает преимущества в межвидовых отношениях, облегчая захват более выгодных экологических ниш. С другой стороны, поддержание постоянно высокого уровня метаболизма, вероятно, выгодно для устойчивого функционирования биоценозов и экосистем в целом, так как обеспечивает неизменность биогенного круговорота.

Приложение

Единицы измерения энергии

Широко распространенной единицей измерения количества тепла служит **калория** (кал). Калория определяется как количество энергии, необходимое для повышения температуры 1 г воды на 1 С. Эта величина слегка колеблется в зависимости от температуры, поэтому наиболее точно калория соответствует количеству энергии, необходимому для повышения температуры 1 г воды с 14,5°С до 15,5°С. В практической деятельности чаще используется такая единица измерения, как **килокалория** (*1 ккал = 1000 кал*). Специалисты до сих пор продолжают применять эти единицы главным образом потому, что они общеизвестны. Однако, согласно Международной системе единиц (СИ), теплоту выражают, как и работу, в **джоулях** (*Дж*). На практике чаще используют **килоджоуль** (*кДж*), равный 1000 Дж; 1 кал = 4,184 Дж, 1 ккал = 4,184 кДж. Если мы примем **дыхательный коэффициент** (*ДК*) равным 0,79, т.е. возьмем его типичное значение, то при окислении субстрата кислородом, объем которого составляет 1 л, должно выделиться 4,8 ккал, или 20,1 кДж энергии.

Мощность – энергия, затраченная в единицу времени. Ее выражают в **ваттах** (**Вт**). 1 Вт = 1 Дж/с.

Теплофизические понятия

Общее содержание тепла в организме животного определяется *интенсивностью метаболической теплопродукции* и *тепловыми потоками* между телом животного и окружающей средой. Сказанное можно представить уравнением (Schmidt – Nielsen, 1975):

$$H_{\text{общ}} = H_{\text{м}} + H_{\text{т}} + H_{\text{р}} + H_{\text{и}} + H_{\text{а}},$$

где $H_{\text{общ}}$ – общее количество тепла в организме,
 $H_{\text{м}}$ – метаболическая теплопродукция,

H_t – теплообмен путем теплопроводности и конвекции,

H_p – теплообмен путем радиации (излучения),

$H_{и}$ – теплообмен путем испарения,

H_a – аккумуляция (накопление) тепла в организме.

Тепло, уходящее из организма животного, обозначают отрицательной величиной, тогда как тепло, поступающее в организм из окружающей среды, положительной. Далее приводим ключевые термины.

Испарение. У всякой жидкости есть своя собственная *скрытая теплота парообразования*, которая равна количеству энергии, необходимому для фазового перехода жидкости в пар при неизменной температуре. Энергия, необходимая для превращения 1 грамма воды в пар, относительно высока и составляет примерно 585 кал. Многие животные избавляются от лишнего тепла благодаря испарению воды с поверхности своего тела.

Конвекция – перенос тепла движущимися массами газа или жидкости. Конвекция может возникать под действием внешней механической силы (например, ветра) или в результате изменения плотности газа или жидкости во время охлаждения или нагревания. Конвекция может ускорять передачу тепла за счет процесса теплопроводности между твердым телом и подвижной средой, поскольку происходит постоянное обновление последней (например, воздуха, воды, крови), а она соприкасается с твердой поверхностью, имеющей другую температуру. В результате подобного обновления температурная разница между двумя фазами максимально возрастает, что, естественно, облегчает передачу тепла между твердым телом и подвижной средой посредством теплопроводности.

Радиация – передача тепла с помощью электромагнитных волн – происходит без прямого контакта участвующих в теплообмене объектов. Эти волны испускаются всеми физическими телами при температуре выше абсолютного нуля, причем интенсивность излучения пропорциональна четвертой степени абсолютной температуры поверхности тела. Хорошо известна способность солнечных лучей нагревать черные предметы до температуры, намного превышающей температуру окружающего воздуха. Черное тело как излучает, так и поглощает гораздо больше энергии, чем тело, которое лучше отражает электромагнитные волны, но имеет более низкую *излучательную способность*. При разности температур

между поверхностями двух тел, равной около 20°C или меньше, результирующий радиационный теплообмен примерно пропорционален этой величине.

Теплонакопление – процесс, приводящий к росту температуры тканей. Чем крупнее масса тканей или выше их удельная теплоемкость, тем менее выражен подъем температуры (в градусах Цельсия) на данное количество поглощенного тепла (в калориях). Таким образом, у крупного животного с небольшой величиной отношения поверхности тела к его массе, будет обнаруживаться тенденция к более медленному нагреванию в ответ на определенное тепловое воздействие со стороны внешней среды, чем у мелкого животного с большой величиной отношения «поверхность/масса». Это следует из простого положения о том, что теплообмен организма с окружающей средой обязательно происходит через поверхность тела.

Теплопроводность – передача (проведение) тепла между предметами или веществами, которые соприкасаются друг с другом. Этот процесс происходит из-за прямой передачи кинетической энергии движения от одной молекулы к другой, причем результирующий поток энергии направлен от более теплой области к более холодной. Скорость теплопередачи через твердый проводник, обладающий однородными характеристиками, можно описать следующим образом:

$$Q = k \times A \frac{t_2 - t_1}{L},$$

где Q – скорость теплопередачи в проводнике (кал * см⁻¹ * с⁻¹);

k – коэффициент теплопроводности;

A – площадь поперечного сечения проводника (см²);

L – расстояние (см) между точками 1 и 2, где температура равна соответственно t_2 и t_1 .

Процесс теплопроводности не ограничивается тепловым потоком внутри данного вещества. Он возникает и на границе между двумя фазами, например, когда тепловой поток из кожи направляется в воздух или в воду, которые соприкасаются с поверхностью тела.

Список основной литературы, рекомендуемой для самостоятельной работы студентов

1. Волков В.М. Обмен веществ и энергии (сравнительно-экологические аспекты). Ярославль: ЯрГУ, 1988.
2. Коштоянц Х.С. Основы сравнительной физиологии. М.; Л.: АН СССР, 1950.
3. Проссер Л.П. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977.
4. Проссер Л.П., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1967.
5. Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб. М.: МГУ, 1962.
6. Физиология человека / Под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. М.: Мир, 1986.
7. Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир, 1982.
8. Эволюционная физиология: Руководство по физиологии. Л.: Наука, 1983.
9. Эккерт Р., Рэнделл Д., Огастин Дж. Физиология животных. Механизмы и адаптация. М.: Мир, 1991.
10. Экологическая физиология животных: Руководство по физиологии. Л.: Наука, 1979.

Содержание

Введение.....	3
Тема 1. Температура среды обитания.....	4
Тема 2. Понятия, касающиеся содержания тепла в организме и температуры тела.....	16
Тема 3. Температурная классификация животных	19
Тема 4. Механизмы температурной адаптации у эктотермных организмов.....	24
Тема 5. Терморегуляция у эндотермных организмов	28
Тема 6. Обратимая гипотермия (спячка животных)	45
Тема 7. Температурная стратегия гетеротермных организмов.....	49
Тема 8. Нервный контроль терморегуляторных реакций.....	53
Тема 9. Онтогенетический и эволюционный аспекты терморегуляции	61
Заключение	68
Приложение	70
Список основной литературы, рекомендуемой для самостоятельной работы студентов	73

Учебное издание

Ботяжова Ольга Александровна

**Сравнительная
и экологическая
физиология животных**

Теплообмен и терморегуляция

Текст лекций

Редактор, корректор А.А. Антонова
Компьютерная верстка И.Н. Ивановой

Подписано в печать 29.12.2005 г. Формат 60×84/16.

Бумага тип. Усл. печ. л. 4,42. Уч.-изд. л. 3,6.

Тираж экз. Заказ .

Оригинал-макет подготовлен
в редакционно-издательском отделе ЯрГУ.

Отпечатано на ризографе

Ярославский государственный университет
150 000 Ярославль, ул. Советская, 14

О.А. Ботязова

Сравнительная и экологическая физиология животных

Теплообмен и терморегуляция

