

**Шошенко К. А.**

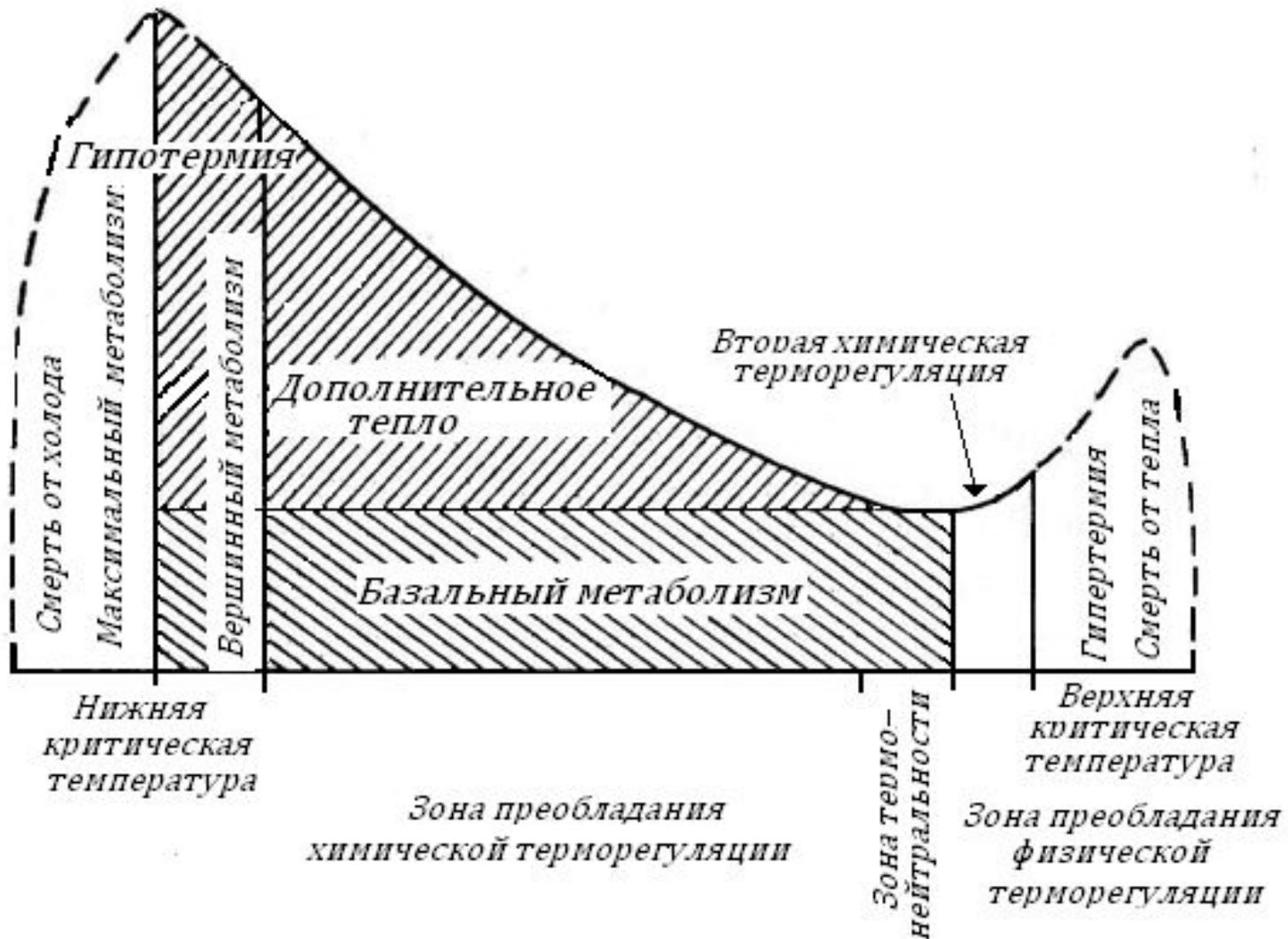
# Лекции по экологической физиологии

## *Лекция 8*

*Теплопродукция гомойотермов и T среды*

*Физическая терморегуляция*

*Возникновение теплокровности*



**Рис. 65.** Схеме терморегуляции у гомойотермных организмов (Gelineo, 1964), по: [51]

**Высокую T среды теплокровным  
избежать легче, чем низкую T .**

**В случае жары они используют рельеф местности  
или укрытия на нем – растения, норы, водоемы.**

**Холодная среда обитания требует, как правило,  
структурных изменений организма.**

*Таблица 35.*

**Температура зоны термонейтральности  
(среднегодовая Т среды обитания), С<sup>0</sup> [42. 46]**

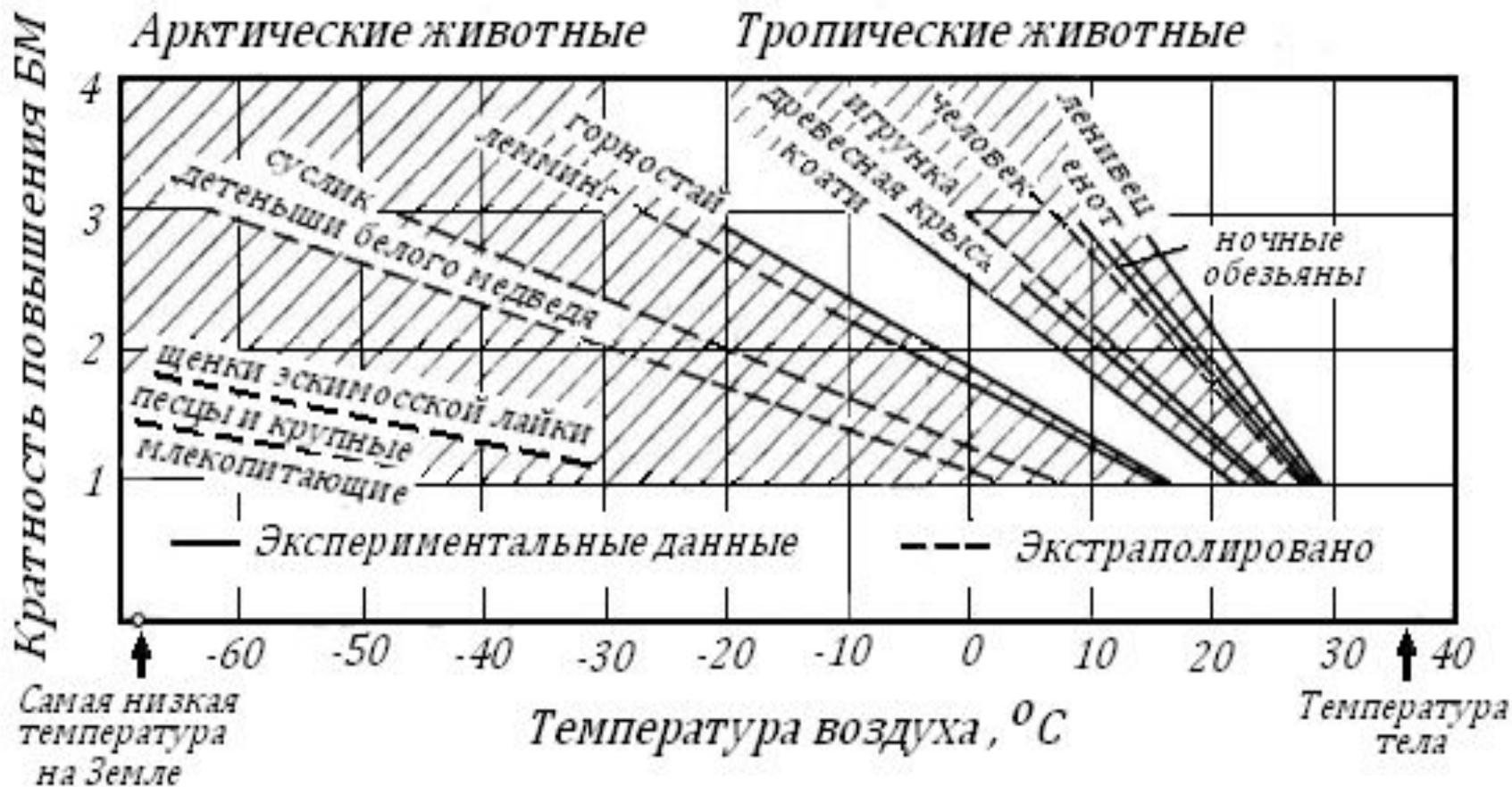
|  |                     |
|--|---------------------|
| <b>Человек, бабуин, коза</b>                     | <b>27</b>           |
| <b>Морской котик, кит (воздух)</b>               | <b>0-3</b>          |
| <b>(вода)</b>                                    | <b>20</b>           |
| <b>Собака (Сухуми 15<sup>0</sup>)</b>            | <b>20-30</b>        |
| <b>Собака эскимосская (Арктика)</b>              | <b>-24</b>          |
| <b>Песец (Арктика)</b>                           | <b>-40</b>          |
| <b>Койот (Аляска)</b>                            | <b>до -10</b>       |
| <b>Горный козел (Аляска)</b>                     | <b>от 20 до -20</b> |
| <b>Белый медведь (Арктика)</b>                   | <b>-50</b>          |
| <b>Крыса серая (Мурманск 1<sup>0</sup>)</b>      | <b>15</b>           |
| <b>(Сухуми 15<sup>0</sup>)</b>                   | <b>25</b>           |
| <b>Крыса белая лабораторная (12<sup>0</sup>)</b> | <b>28-32</b>        |

**Теплокровные стараются проводить  
большую часть своей жизни  
в условиях, приближенных к комфортным.**

**Так, в теплый период  $T$  в норах грызунов  
находится в пределах  $18-22^{\circ}$   
при колебаниях  $T$  воздуха от  $0^{\circ}$  до  $35^{\circ}$ .**

**Даже зимой она в таких гнездах не опускается ниже  $0^{\circ}$ .**

**Так, у белок зимой при  $T$  воздуха от  $-4^{\circ}$  до  $-10^{\circ}$   
в гнезде в присутствии животного  
 $T$  сохраняется около  $10^{\circ}$  [16].**



**Рис. 66.** Увеличение скорости окислительного метаболизма по сравнению с базальным (он равен 1) у различных млекопитающих в зависимости от температуры воздуха (Scholander et al., 1950), по: [71].

**Увеличение окислительного метаболизма,  
возникающее при воздействии холода  
у теплокровных животных,  
более выражено у тропических видов,  
у которых выше и критическая температура,  
после которой начинает расти  
скорость метаболизма,**

**Многие наблюдения показывают:  
виды теплокровных,  
живущие в теплых странах,  
имеют более низкий БМ.**

**У птиц БМ увеличивается на 1%  
при приближении к Северу на 1° [8].**

**Мыши, разводимые в течении 10 лет при T 10°  
по сравнению с мышами, выращенными в тепле:**

**больше ели, но были мельче  
(значит, них был выше окислительный обмен),**

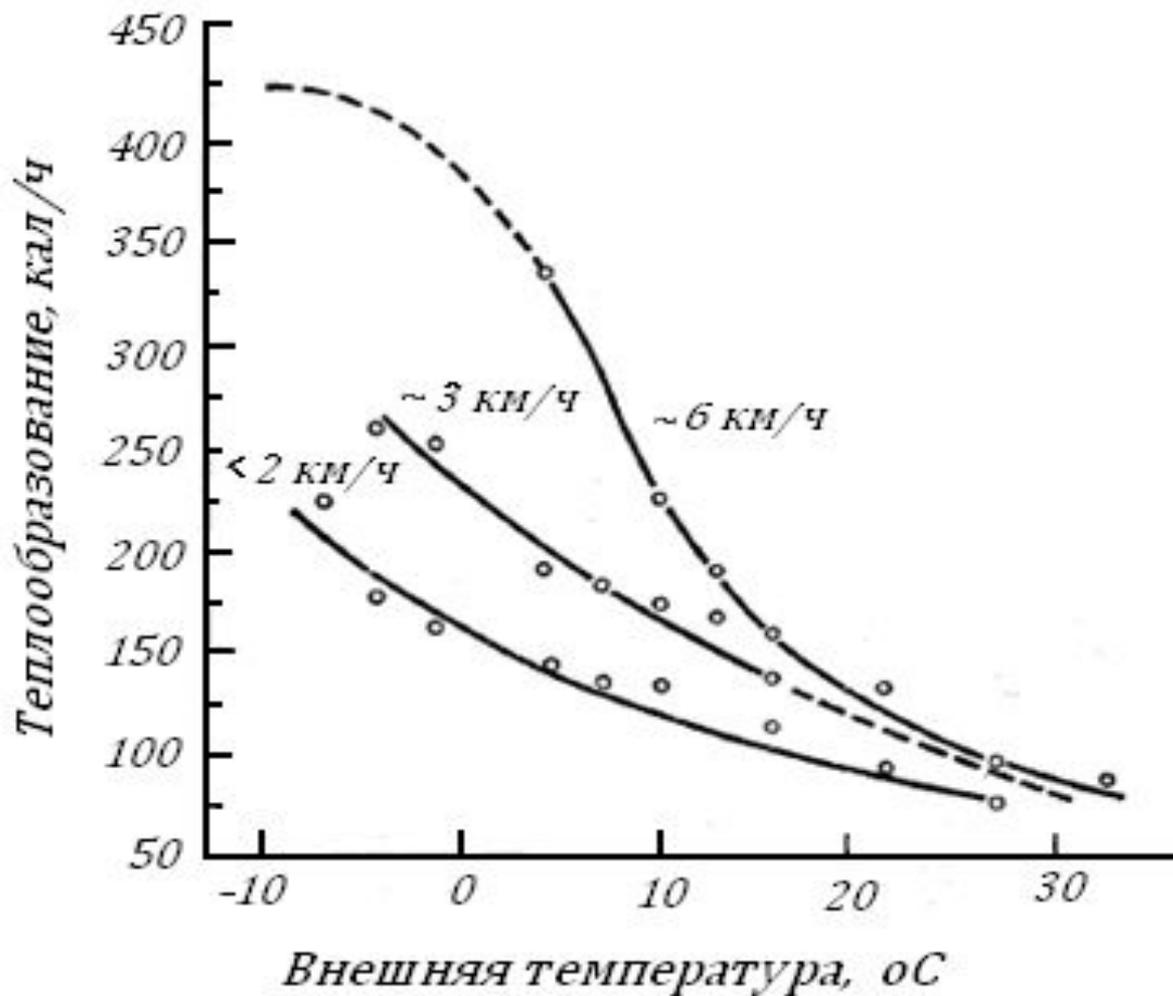
**их конечности, хвост и уши были меньше  
(снижалась поверхность тела),**

**их выводок был меньше,**

**они лучше строили гнезда.**

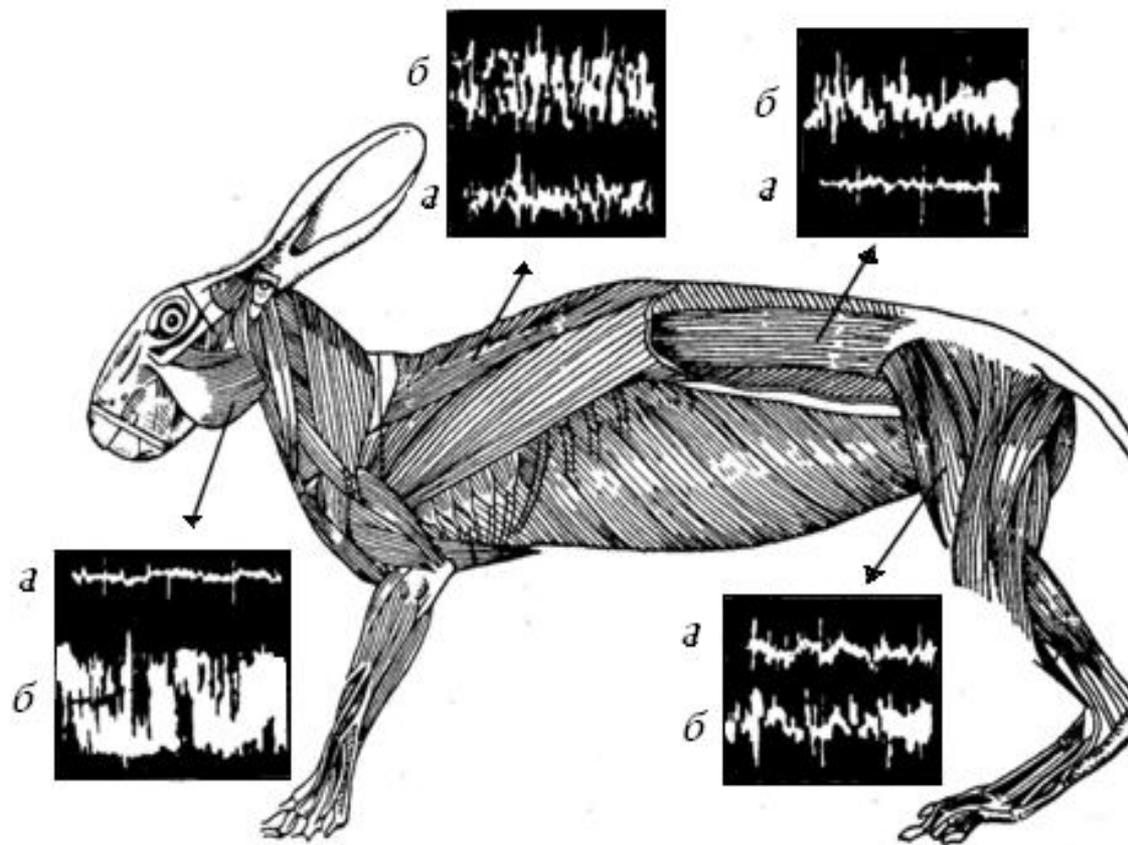
**Ректальная T у тех и других мышей  
была одинакова.**

**Человек,  
будучи тропическим животным,  
с помощью одежды создает  
на поверхности кожи,  
прежде всего, туловища,  
тропический климат –  
очень теплый и влажный.**



**Рис. 67.** Скорость теплопродукции человека (без одежды) в зависимости от температуры воздуха и скорости ветра (Lampietro et al., 1960), по: [42].

Скорость теплопродукции рассчитывалась по скорости потребления кислорода.



**Рис. 68.** Электромиограммы разных скелетных мышц кролика при охлаждении [52].

*Таблица 36.*

**Доля МОК, %, у бодрствующих крыс Вистар через 1 ч пребывания при разных T воздуха (n крыс) [59, 60]**

| <b>Орган</b>              | <b>-10<sup>0</sup>(9)</b> | <b>23<sup>0</sup>(12)</b> | <b>32<sup>0</sup>(7)</b> |
|---------------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|
| <b>Скелетные мышцы</b>    | <b>35±3.3</b>             | <b>29±2.0</b>             | <b>8±1.2</b>             |
| <b>Органы v. hepatica</b> | <b>21±2.4</b>             | <b>26±1.2</b>             | <b>18±3.5</b>            |

*Таблица 37.*

**Доля МОК, %, у наркотизированных щенков байкальской нерпы с Мг 17 кг (их число) через 1 ч пребывания в воде и на воздухе [6]**

| <b>Орган</b>              | <b>Вода 0<sup>0</sup>(7)</b> | <b>Воздух 18<sup>0</sup>(8)</b> |
|---------------------------|------------------------------|---------------------------------|
| <b>Органы v. hepatica</b> | <b>32</b>                    | <b>19</b>                       |
| <b>Скелетные мышцы</b>    | <b>28</b>                    | <b>20</b>                       |
| <b>Кожа</b>               | <b>1.6</b>                   | <b>14</b>                       |
| <b>Подкожный жир</b>      | <b>2.9</b>                   | <b>8.7</b>                      |

**Органы v. hepatica – желудок, селезенка, поджелудочная железа, тонкая кишка и печень**

**У теплокровных  
с изменением внешней Т  
меняются скорости окислительных процессов  
и теплопродукции.**

**Это явление называют  
*«химической терморегуляцией».***

**Тепло теряется  
с помощью разных физических процессов:  
инфракрасного излучения,  
конвекции нагретого у поверхности тела воздуха,  
использование его на испарение жидкости  
с поверхности кожи или легких.**

**Такой способ изменения теплопотерь организма  
называют *«физической терморегуляцией».***

**Т тела гомойотермных организмов зависит от уровня БМ и способности животного к теплоотдаче (его теплопроводности).**

**Их связь определяется простой формулой Ньютона**

$$T_{\text{тела}} = M / K + T_{\text{среды}},$$

**где: M – теплопродукция, кал/(г· час),**

**K – теплоотдача (теплопроводность) , кал/(г· час· град).**

**Если увеличиваются M / K или T среды, T тела будет расти.**

**T тела должна оставаться постоянной,**

**поэтому БМ (а он определяет величины M и M / K )**

**будет зависеть от T среды :  $M / K = T_{\text{тела}} - T_{\text{среды}}$ .**

**Чем выше T среды и меньше разница «T тела - T среды»,  
тем ниже БМ (южные виды).**

**Чем ниже T среды и больше разница «T тела - T среды»,  
тем выше БМ (северные виды)..**

**В этой формуле не учитывается  
поведение животных,  
скрывающихся от жары и холода,  
их теплоизоляция  
и еще очень важные факторы:  
запасы пищи, воды  
и суточная и сезонная фотопериодика**

**Теплопроводность тела -  
это скорость потери тепла  
на разницу температур тела и среды в 1°  
(обратный ей показатель – теплоизоляция).**

**На теплопроводность тела влияют:  
форма и густота волосяного покрова,  
отложения подкожного жира.  
величина кожного кровотока  
(чем выше его скорость,  
тем больше теплопроводность)**

*Таблица 38.*

**Теплопроводность мышцы *Perognathus*  
при изменении внешней температуры  
(Chew et al., 1967), по: [42]**

| <b>Температура<br/>воздуха, °С</b> | <b>Теплопроводность<br/>мл O<sub>2</sub>/(г · ч · град)</b> |
|------------------------------------|---|
| <b>35</b>                          | <b>2.5</b>  |
| <b>32</b>                          | <b>1.3</b>  |
| <b>25</b>                          | <b>0.58</b>   |
| <b>15</b>                          | <b>0.43</b>   |
| <b>5</b>                           | <b>0.42</b>   |

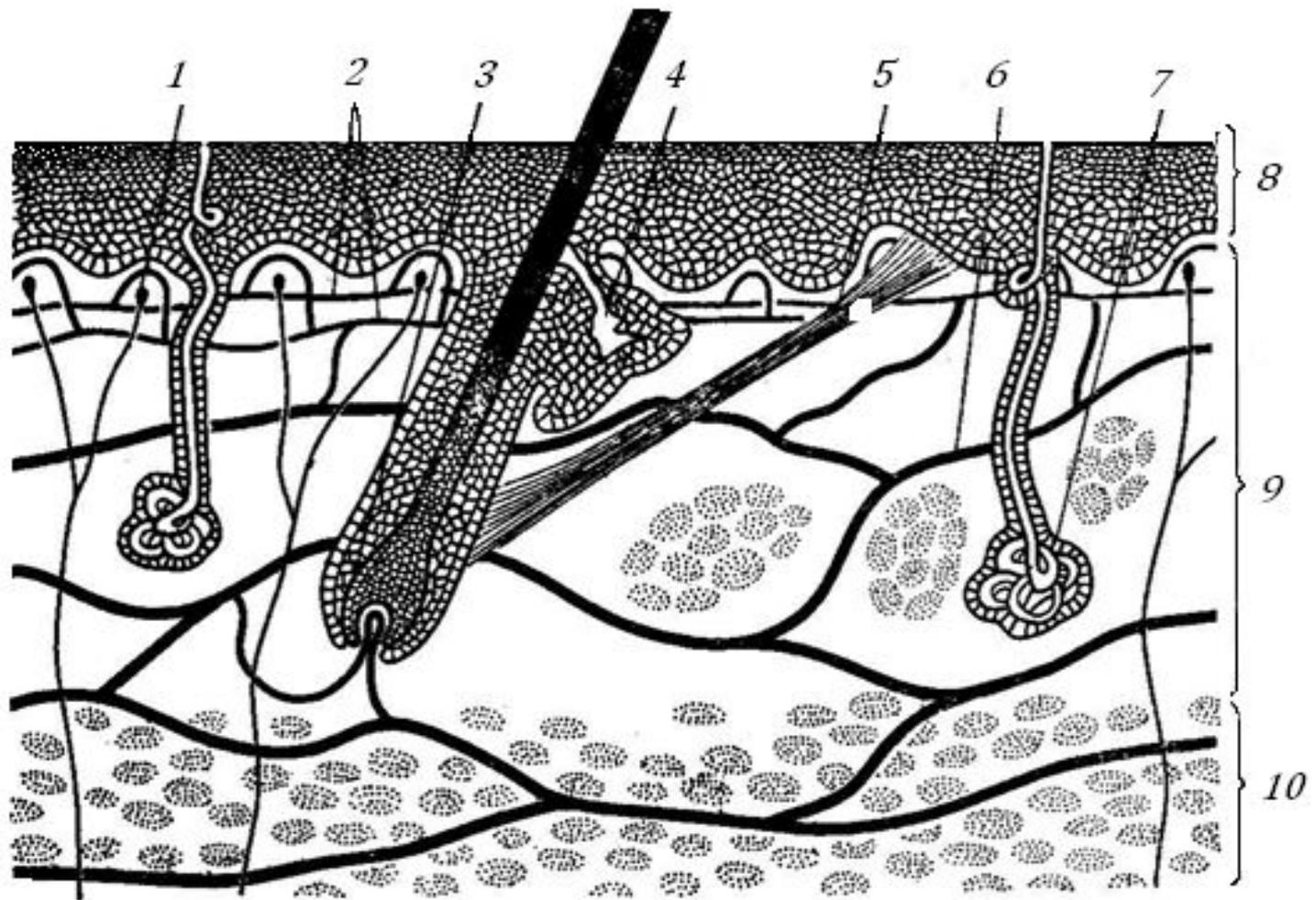
**Длительные адаптивные изменения  
теплопроводности животного,  
обусловлены толщиной подкожного жира  
и формой и густотой волосяного покрова.**

**Кратковременные изменение теплопроводности  
также связаны с формой волосяного покрова, но,  
в основном, определяются скоростью кожного кровотока —  
- чем выше кровотоки, тем больше теплопроводность.**

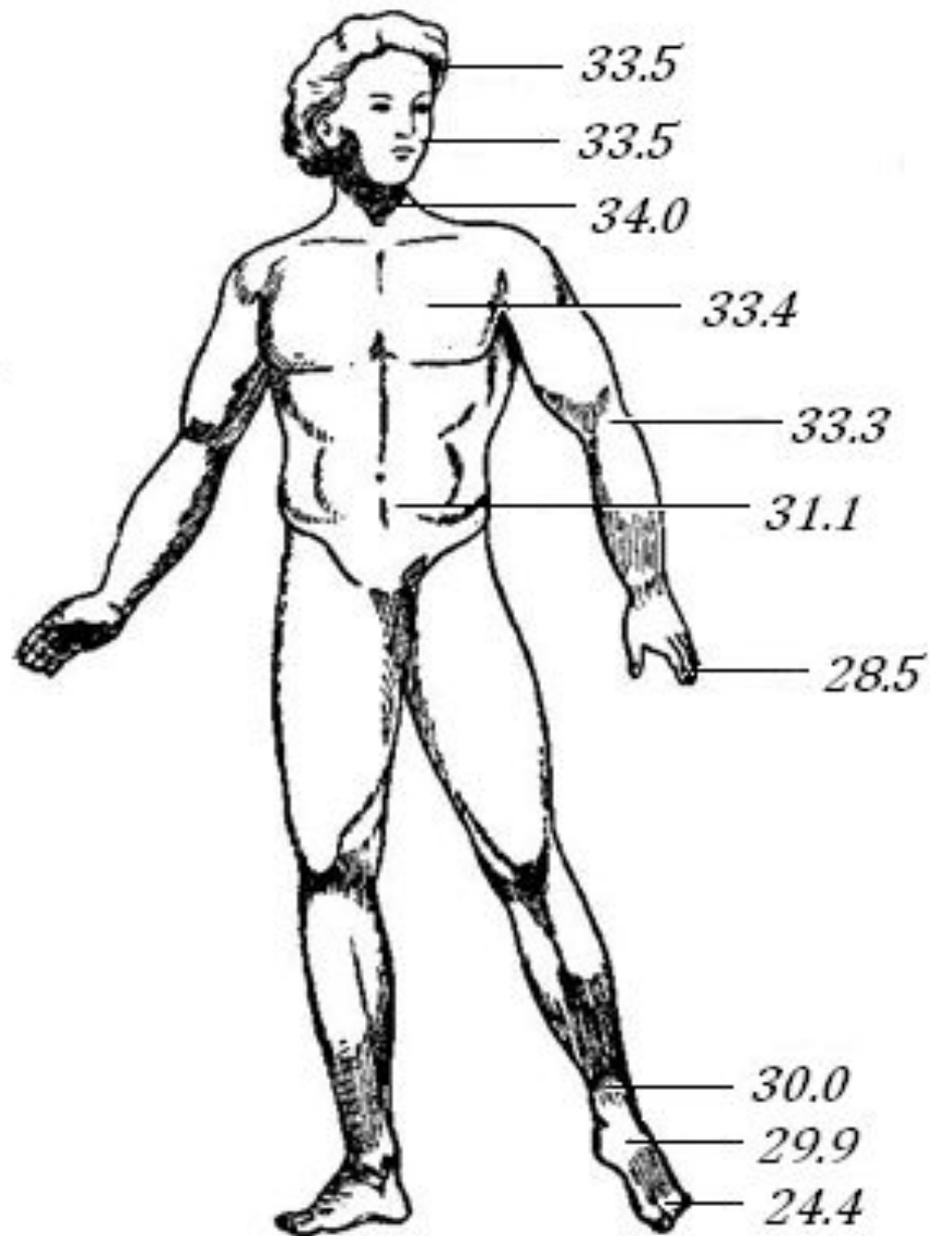
**У теплокровных вне зависимости от их Мт  
Т в ядре тела одинакова.**

**У плацентарных позвоночных  
она колеблется около  $38^{\circ}$ ,  
у птиц около  $40^{\circ}$ .**

**Однако Т кожи даже в условиях термoneйтральности  
у теплокровных ниже  
и различается в разных участках.**



**Рис. 69.** Схематический рисунок кожи человека [13].  
1-окончание нерва, 2-капилляры, 3-корень волоса,  
4-сальная железа, 5-мышца, поднимающая волос,  
6-кровеносный сосуд, 7-потовая железа, 8-эпидермис,  
9-дерма, 10-жировые клетки.



**Рис. 70.** Температура  
кожи ( $^{\circ}\text{C}$ ) у обнаженного  
человека конце  
20-минутного пребывания  
при  $T$  воздуха  $22\text{-}23^{\circ}$  [46].

**Важным механизмом теплоотдачи  
является кровоток в коже.**

\*\*\*\*\*

**У человека из-за неравномерной скорости кровотока  
в коже и, как следствие, из-за разной ее T,  
поток тепла с разных участков кожи неодинаков.**

\*\*\*\*\*

**Поток тепла с кожи человека  
в комфортных условиях (T воздуха 17<sup>0</sup>-26<sup>0</sup>)**

|                    | <b>ккал / (г·м<sup>2</sup>)</b> |                   |
|--------------------|---------------------------------|-------------------|
| <b>открыты</b>     | <b>Лоб - 70</b>                 | <b>Кисть - 50</b> |
| <b>под одеждой</b> | <b>Грудь - 18</b>               | <b>Живот - 10</b> |

**При повышении T воздуха  
кровоток растёт, мл / (мин • 100 г):  
в ушах кролика от 0 до 200,  
в хвосте крысы от 1-3 до 30-40.**

**При этом увеличивается сам МОК.  
У собаках повышение T тела на  $0.5^{\circ}$   
приводит к повышению МОК на 60%  
и резкому увеличению кожного кровотока;  
одновременно кровоток падает  
в почках, мышцах и внутренних органах**

**Изменение объемной скорости кровотока  
в коже бодрствующих крыс Вистар через 1 ч  
пребывания при разных Т воздуха,  $M \pm m$  (n крыс)**

|              | <b>23<sup>0</sup>(7)</b> | <b>32<sup>0</sup>(7)</b> |
|--------------|--------------------------|--------------------------|
| <b>Хвост</b> | <b>0.11±0.031</b>        | <b>0.23±0.05</b>         |
| <b>Уши</b>   | <b>0.17±0.029</b>        | <b>1.3±0.25</b>          |

**Величина объемной скорости кровотока равна отношению  
«Органная доля МОК / Органная доля массы органа»  
при условии, что МОК и Мт равны единице.**

**Обнаружено [58]: при повышении  $T$  воздуха кровоток растет в ушах кролика от 0 до 200 мл•мин<sup>-1</sup>•100 г<sup>-1</sup> .**

**При этом увеличивается сам МОК.**

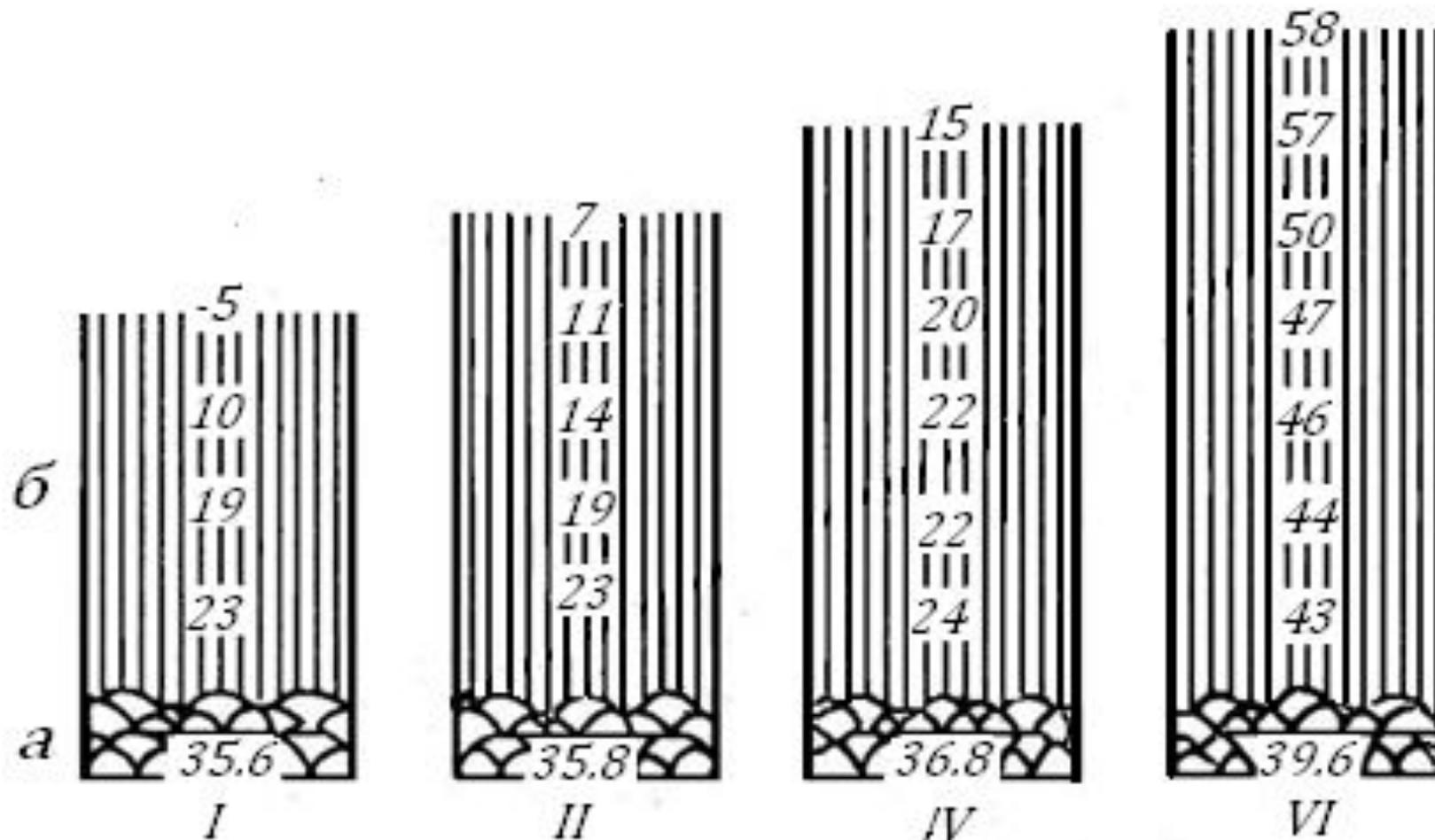
**Повышение  $T$  тела у собак только на 0.5<sup>o</sup> приводит к повышению МОК на 60% и резкому увеличению кожного кровотока. Одновременно падает кровоток в почках, мышцах и во внутренних органах.**

*Таблица 37.*

**Доля МОК, %, у наркотизированных щенков байкальской нерпы С Мт 17 кг (их число) через 1 ч пребывания в воде и на воздухе [6]**

| <b>Орган</b>              | <b>Вода 0<sup>0</sup>(7)</b> | <b>Воздух 18<sup>0</sup>(8)</b> |
|---------------------------|------------------------------|---------------------------------|
| <b>Органы v. hepatica</b> | <b>32</b>                    | <b>19</b>                       |
| <b>Скелетные мышцы</b>    | <b>28</b>                    | <b>20</b>                       |
| <b>Кожа</b>               | <b>1.6</b>                   | <b>14</b>                       |
| <b>Подкожный жир</b>      | <b>2.9</b>                   | <b>8.7</b>                      |

**Органы v. Hepatica – желудок, селезенка, поджелудочная железа, тонкая кишка и печень**



**Рис. 71.** Температура (°C) кожи (а) и воздуха (б) в шерстном покрове овец, измеренная через 1 см в разные месяцы (Макевнин, 1960), по: [50].

**Таблица 39.**

**Элементы испарительной теплоотдачи через дыхательные пути и с поверхности кожи у овцы и коровы (Macfarlane, 1968), по: [58]**

| <b>Показатель</b>  | <b>Овца</b>        | <b>Корова</b>      |
|--|--------------------|--------------------|
| <b>Количество потовых желез на 1 см<sup>2</sup></b>                            | <b>260-300</b>     | <b>800-1500</b>    |
| <b>Объем потовой железы, мм<sup>3</sup></b>                                    | <b>0.001-0.008</b> | <b>0.006-0.015</b> |
| <b>Максимальная скорость секреции, г•ч<sup>-1</sup>•мм<sup>-2</sup></b>        | <b>32</b>          | <b>230</b>         |
| <b>Максимальные потери воды с дыханием, г•ч<sup>-1</sup>•мм<sup>-2</sup></b>   | <b>995</b>         | <b>41</b>          |
| <b>Максимальное охлаждение испарением. ккал•ч<sup>-1</sup>•мм<sup>-2</sup></b> | <b>74</b>          | <b>155</b>         |
| <b>Частота дыхания в 1 мин при T воздуха 40°</b>                               | <b>260</b>         | <b>170</b>         |

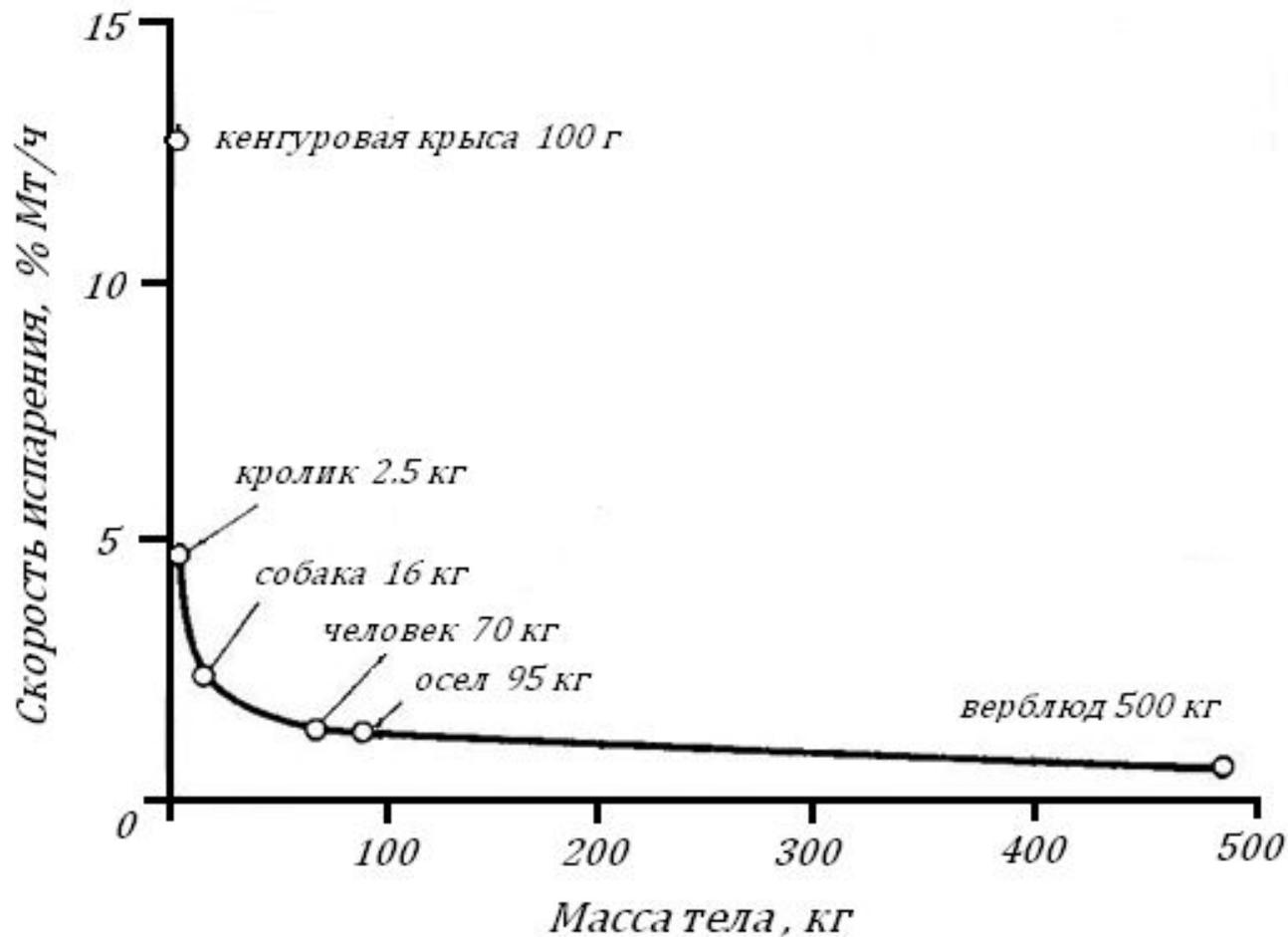
**Вклад в общую теплоотдачу кожи и легких  
у коров, выращенных при разных T воздуха**

|               | <b>10°</b> | <b>27°</b>  |
|---------------|------------|-------------|
| <b>Кожа</b>   | <b>16%</b> | <b>41%,</b> |
| <b>Легкие</b> | <b>8%</b>  | <b>12%,</b> |

**Для теплокровных,  
живущих в жарком сухом климате,  
потери воды, особенно с испарением,  
могут быть значительными и опасными для жизни.**

**У обнаженного человека при  $T$  воздуха  $30^{\circ}$   
неощутимое потоотделение равняется 0.08 л /час.**

**С подъемом  $T$  среды  
потоотделение может вырасти до 3-4 л /час**



**Рис. 72. Величина испарения, необходимая для поддержания постоянной температуры тела, в зависимости от массы тела млекопитающих (расчетные данные) [71]**

*У пустынных видов, живущих в жарком климате,*

*развились механизмы задержки воды:*

*использование образованной в процессе метаболизма воды*

*и усиленная реадсорбция ее в почках [53].*

\*\*\*\*\*

**Кожно-легочные потери воды при разных T воздуха, мл**

|                  | 10 <sup>0</sup> | 20 <sup>0</sup> | 30 <sup>0</sup> |
|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Большая песчанка | 48              | 55              | 60              |
| Белая крыса      | 82              | 90              | 103             |

\*\*\*\*\*

**Слюноотделение на 1 кг пищи с разной долей воды, мг**

| % воды в пище    | 33  | 63 | 73  | 88  |
|------------------|-----|----|-----|-----|
| Большая песчанка | 80  | 20 | 2.0 | 2.5 |
| Серая крыса      | 100 | 57 | 2.5 | 2.5 |

**У теплокровного для поддержания постоянной  $T$  тела теплопотери снижаются с увеличением  $M_t$ , так как падает его относительная поверхность.**

**Замечено, среди близких видов теплокровных более крупные виды обитают севернее, чем более мелкие.**

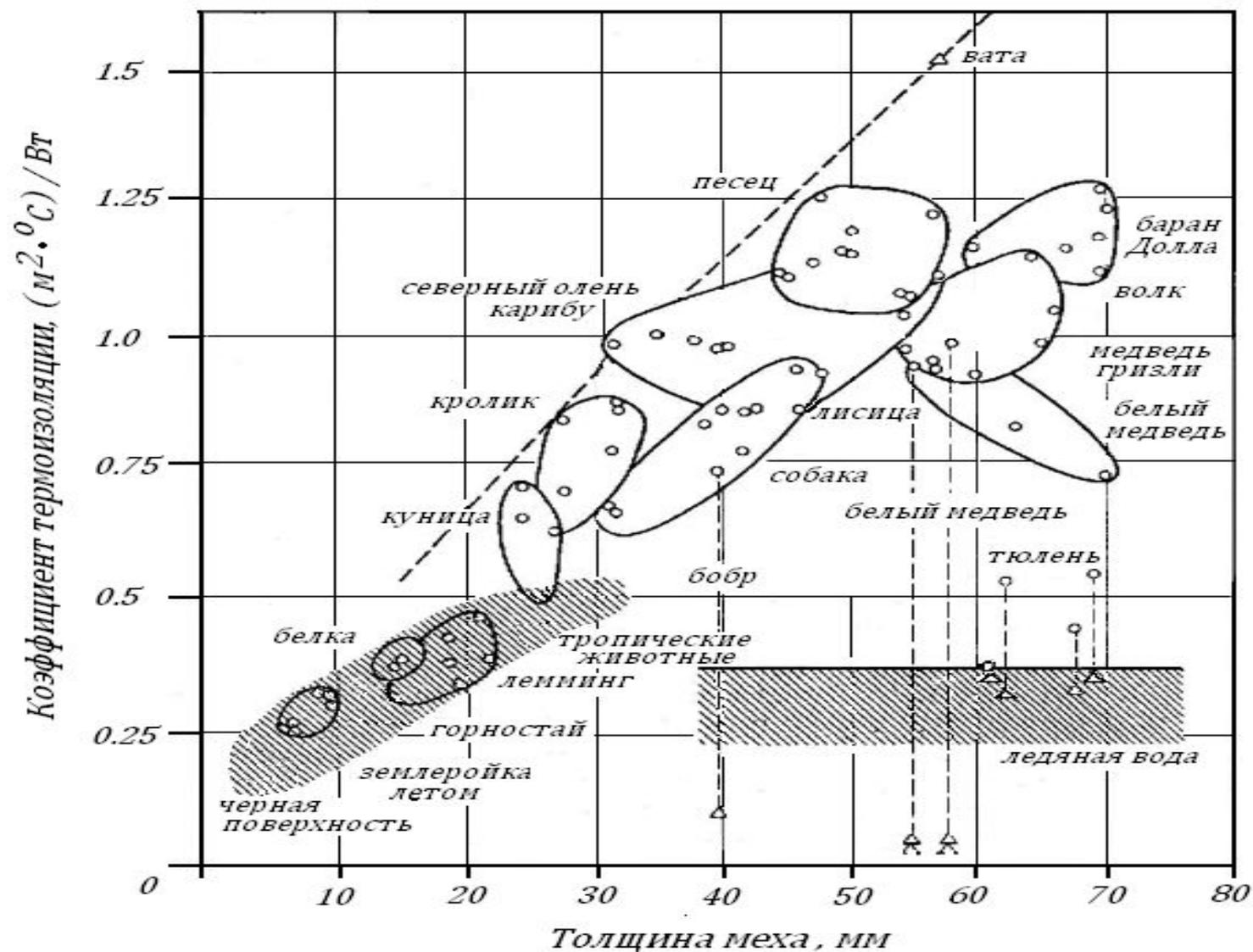
**Среди пойкилотермов - картина обратная. По-видимому, теплая среда позволяет им быстрее расти.**

***Это явление называют правилом Бергмана.***

**Обнаружено, что у южных млекопитающих длина ушей, морды, конечностей (это увеличивает их внешнюю поверхность) больше, чем у северных [46].**

**Для выживания в очень холодной среде  
необходимы дополнительные структурные преобразования  
покровов тела (отложение жира, появление меха)  
и более тонкая регуляция кожного кровотока.**

**У северных теплокровных гуще мех  
(соболь, куница, норка, бобр),  
а у морских млекопитающих,  
живущих в арктических и антарктических водах  
(теплопроводность воды в 20 раз выше, чем воздуха),  
много подкожного жира.**



**Рис. 73.** Зависимость коэффициента термоизоляции мехового покрова у арктических и тропических млекопитающих от толщины меха (Scholander et al., 1950), по: [71]. Кружки и треугольники – коэффициент термоизоляции в воздухе и воде, линия – для ваты в воздухе.

## **Зимой**

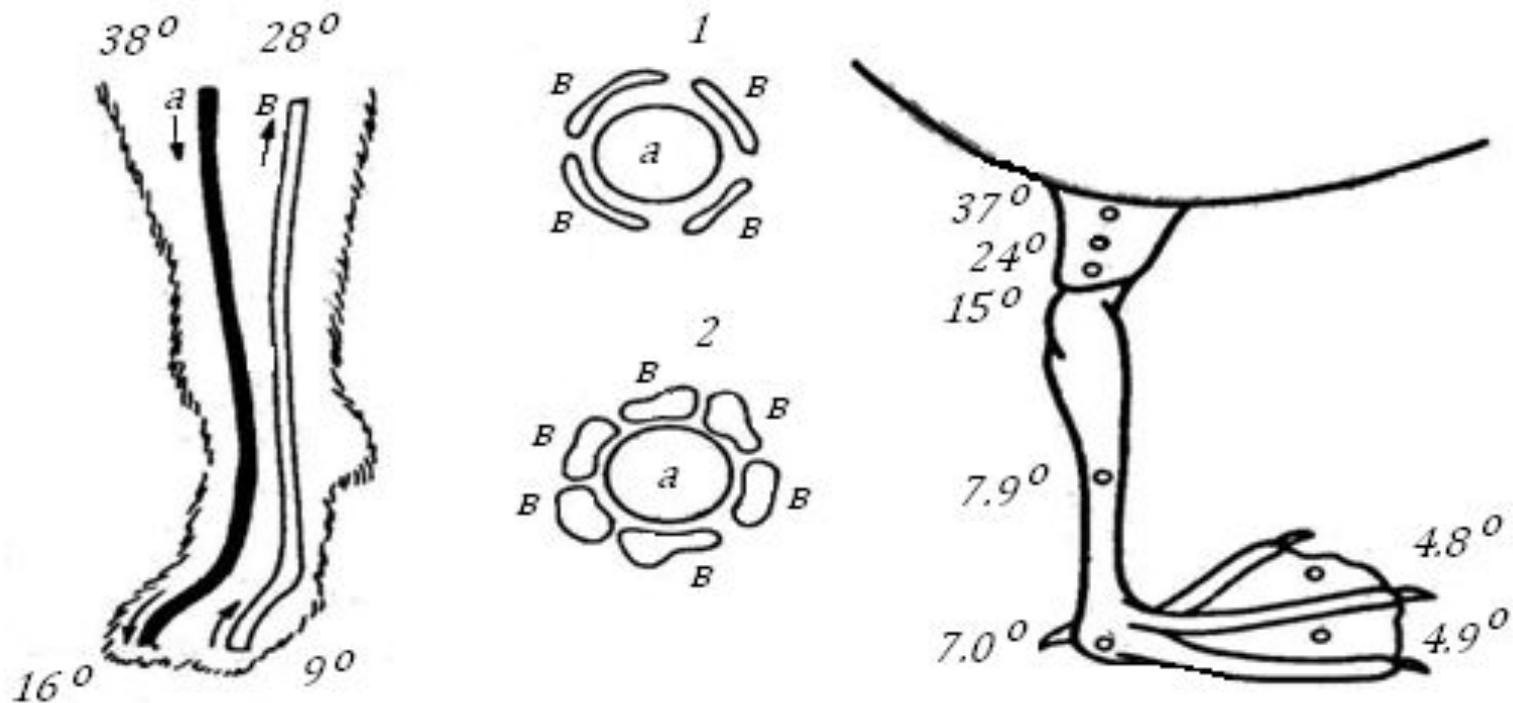
**у английского домового воробья общий вес перьев  
увеличивается на 29%,**

**у серой сойки теплопроводность падает в 6 раз,  
с 1 до 0.16 ккал/(град·м<sup>2</sup>·ч)**

**у крупных видов зимнее повышение теплоизоляции  
выражено больше:**

**у северного медведя барибала на 52%,  
у волка на 41%,**

**у маленькой оленьей мыши всего на 21%,  
у зайца – на 16%**

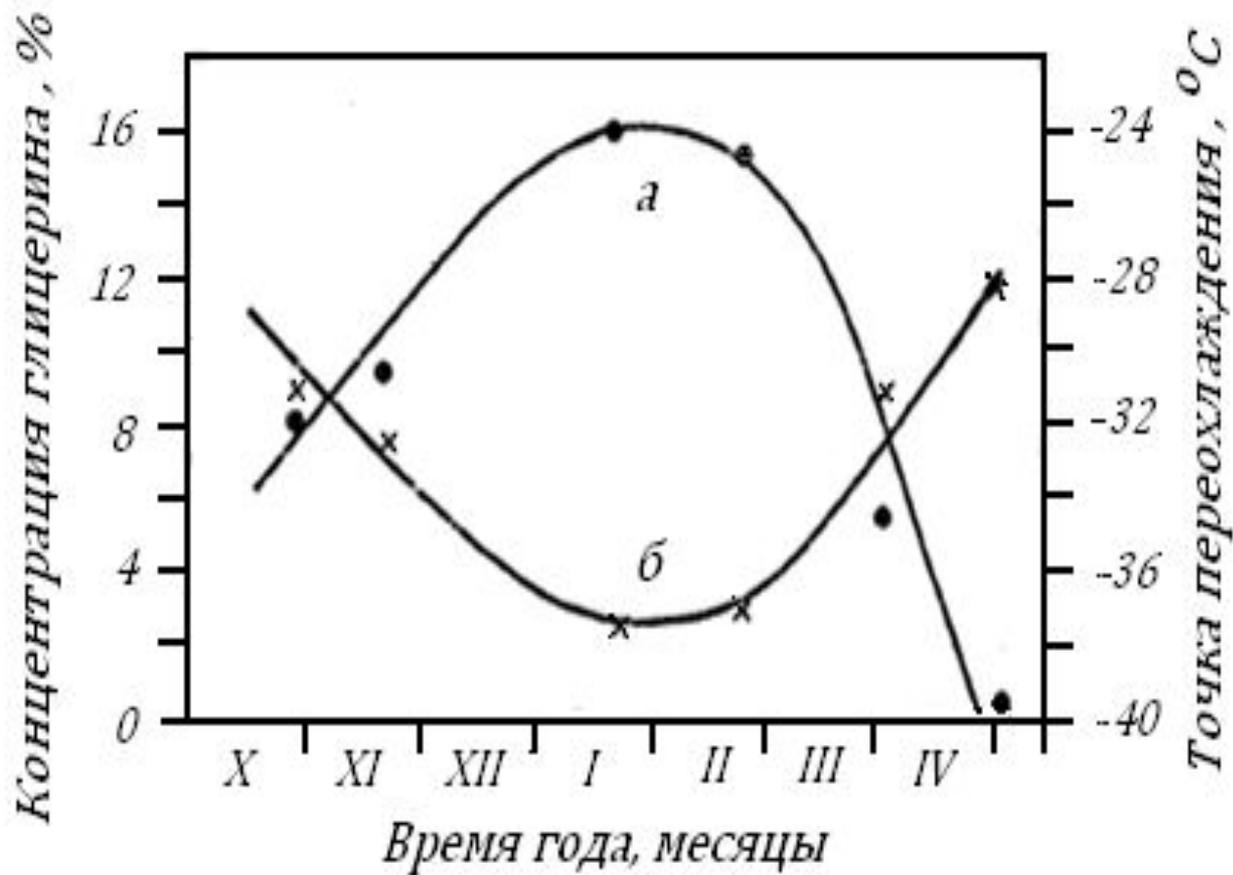


**Рис. 74.** Слева - температура крови в артериях и венах (а и в) в лапе собаки в тепле и на холоде (1 и 2), справа - поверхностная Т ноги у чайки (Irving, Krog, 1955; Scholander, 1958), по: [51].

**У некоторых организмов в холодное время года вырабатываются клеточные адаптивные механизмы, обеспечивающие их жизнедеятельность.**

**Такой механизм находят у некоторых насекомых, которые выдерживают  $T$  среды  $-40^{\circ} - -50^{\circ}$ .**

**У них в клетках по мере похолодания накапливаются антифризы – вещества, препятствующие оледенению клеточной воды и образованию разрушительных кристалликов льда.**



**Рис. 75.** Концентрация глицерина (а) и точки переохлаждения (б) у личинок насекомых, находящихся зимой на открытом воздухе (Somme, 1965), по: [42].

**Разделение всех животных  
на холонокровных и теплокровных  
было сделано 2000 лет тому назад Аристотелем.**

**:**

**Первые животные не сохраняли T тела,  
и она зависит от T среды.**

**Поэтому их называли пойкилотермными  
(меняющие T),**

**а вторых животных – гомойотермными  
(постоянные в отношении своей T)..**

**Одни животные (*эндотермы*)  
могут вырабатывать тепло и поддерживать  
постоянной  $T$  тела (в ядре) или в каком-то органе.**

**К ним относятся все теплокровные  
и некоторые пойкилотермы  
(ночные жуки, бабочки, рыбы,  
которые продуцируют и сохраняют  $T$   
в отдельных структурах.**

**Другие пойкилотермы (*эктотермы*)  
в начале своей жизнедеятельности  
нагреваются только от внешних источников тепла  
(пример, дневные бабочки).**

**Несмотря на сходства некоторых механизмов термогенеза у теплокровных и холоднокровных, между ними есть серьезное различие.**

**У первых скорость окислительных реакций и величина термогенеза в тканях выше, что и позволяет им быть независимым от  $T$  среды.**

**Эта независимость была замечена английским физиологом Дж. Баркрофтом, который в своей известной книге написал:**

***«Природа научилась использовать каждую биохимическую ситуацию в организме так, чтобы избежать тирании уравнения Аррениуса».***  
( «Основные черты архитектоники физиологических функций», 1937)

**Когда и в какой последовательности  
появились механизмы,  
обеспечивающие группе животных и птицам  
такую температурную независимость?**

**Согласно А.Д. Слониму по пути к теплокровности  
у холоднокровных позвоночных  
развиваются и используются 6 таких механизмов:**

**Клеточные механизмы**

**Градиент  $Q_{10}$  в организме**

**Поведенческая терморегуляция**

**Температурный гистерезис**

**Двигательная активность**

**Роль щитовидной железы**

## *Клеточные механизмы.*

**В клетках животных в процессе их эволюции  
происходит адаптация  
к температурным условиям существования:  
появляются новые изоферменты,  
меняется и повышается их концентрация.**

## *Градиент $Q_{10}$ в организме*

**В клетках разных органов  
холоднокровных позвоночных  
в процессе эволюции развивается  
неодинаковая чувствительность  
их метаболизма к  $T$  среды.**

**Наибольшая температурная чувствительность,  
сохраняется в нервных клетках (высокий  $Q_{10}$ ),  
наименьшая – в скелетных мышечных волокнах,  
где  $Q_{10}$  близок к 1.**

## *Поведенческая терморегуляция*

**Нервные клетки с их чувствительным к T среды метаболизмом могут играть роль рецепторов.**

**Они, охлаждаясь или нагреваясь, посылают импульсы к мышцам животного, побуждают его переходить в зону предпочитаемых для его метаболизма T.**

**Перемещение в зону предпочитаемых T свойственно всем животным организмам, включая одноклеточных.**

**В зоне предпочитаемых T формировались скорости клеточного метаболизма.**

# *Температурный гистерезис*

**В процессе эволюции появился температурный гистерезис (скорость охлаждения животного становится ниже, чем скорость его нагревания).**

**Это явление обусловлено изменением теплопроводности животного (на холоде меняется его поза и кожный кровоток).**

**Гистерезис способствует сохранению повышенной  $T$  тела при переходе животного из теплой среды в холодную.**

## *Двигательная активность*

**Переход от ползающих пресмыкающихся  
к ходящим теплокровным  
сопровождается вставанием животного  
с живота на ноги  
(растет нагрузка на мышечную систему)  
и большей его подвижностью.**

**Мышечная система становится  
важным продуцентом тепла при охлаждении :  
холодовой термогенез (дрожь) и снижение КПД  
окислительных процессов (падает P/O)  
способствуют появлению теплокровности.**

# ***Роль щитовидной железы***

**Первые зачатки щитовидной железы  
появляются у рыб,  
а у лягушек и, особенно, у млекопитающих  
ее гормоны при низких  $T$  среды  
усиливают потребление кислорода.**

**Предполагают,  
на каком-то этапе эволюции эта железа  
стала стимулировать теплообразование,  
поддерживая более высокую  $T$  тела  
по сравнению с  $T$  среды.**

**На Земле даже в жаркие периоды  
суточные колебания  $T$  воздуха  
были высокими, от  $10^{\circ}$  до  $20^{\circ}$ .**

**Возможно, поэтому  
у мелких предшественников млекопитающих  
появился шерстяной покров;  
он предохранял их от таких колебаний  $T$ ,  
сохраняя  $T$  тела между  $36^{\circ}$  и  $39^{\circ}$ .**

**Переход от рептилий к теплокровным  
произошел в течении 50 млн лет  
в юрский период (180-135 млн лет назад).**

**В начале его T воздуха на Земли в средних широтах  
была на 20<sup>0</sup>-15<sup>0</sup> выше, чем в наши дни.**

**В конце юрского период началось похолодание,  
а затем ледниковый период,  
и на Земле остались только те теплокровные,  
которые смогли удержать T тела высокой  
благодаря всем выше перечисленным механизмам.**