

Глава 17. ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ

Человек относится к гомойотермным организмам (от греч. *homo* — подобный, одинаковый), которые вырабатывают много тепла, отличаются относительным постоянством температуры тела, незначительно изменяющейся в течение суток. По мнению К.Бернара, постоянство температуры тела является важным преимуществом, лежащим в основе «свободной, независимой жизни».

Протекание жизненных процессов в животном организме возможно в довольно узких пределах колебаний температуры внутренней среды — от 0 до 45–50°C. Высшие млекопитающие животные могут переносить температурные колебания внутренней среды в еще более узком диапазоне, за пределами которого жизнь невозможна — от 25 до 43°C.

Температурный фактор определяет скорость протекания ферментативных процессов, всасывания, проведения возбуждения и мышечного сокращения. Если, например, температура тела лягушки приближается к нулю, как это бывает зимой, она может сделать прыжок на расстояние только 12–15 см. Летом расстояние прыжка увеличивается до 1 м — температура тела животного повышается до 20–26°C.

17.1. ТЕМПЕРАТУРА РАЗЛИЧНЫХ УЧАСТКОВ ТЕЛА

Температура различна в поверхностных и глубоких участках тела человека.

Внутренние части тела, составляющие примерно 50% его массы, названы «ядром». Сюда условно относят мозг и внутренние органы. *Температура «ядра» относительно стабильна.* Например, температура крови правого предсердия и температура, определяемая в нижней трети пищевода вблизи сердца, в целом варьируют незначительно, составляя величину порядка 36,7–37°C. Но даже в головном мозге существует температурный градиент — от центральной части до коры. В разных участках «ядра» показатели температуры могут различаться на 0,2–1,2°C.

Оценка температуры «ядра» для клинических целей проводится в определенных легко доступных участках тела, температура которых практически не отличается от температуры «ядра». Такими участками являются прямая кишка, полость рта, подмышечная впадина. Следует отметить, что оральная (подъязычная) температура обычно ниже ректальной на 0,2–0,5°C, аксиллярная (в области подмышечной ямки) —

ниже на $0,5-0,8^{\circ}\text{C}$, она равна $36,0-36,9^{\circ}\text{C}$. При плотном прижатии руки к грудной клетке граница внутреннего слоя «ядра» почти доходит до подмышечной впадины, однако для достижения этого должно пройти около десяти минут. Для определения температуры тканей используют различные термометры. Более точную информацию о температуре тканей может дать оптический метод — термовизиография, которая в стоматологии используется для выявления повышения температуры тканей при воспалительных процессах.

«Оболочкой» называют поверхностный слой тела толщиной 2,5 см или более, характеризующийся весьма большими различиями температуры в разных участках и при разной температуре окружающей среды (рис. 17.1). В правых и левых участках «оболочки» иногда наблюдается асимметрия температур. Средняя температура кожи обнаженного человека при комфортной окружающей температуре составляет $33-34^{\circ}\text{C}$. При этом температура кожи стопы значительно ниже температуры проксимальных участков нижних конечностей и в еще большей степени — туловища и головы. Температура кожи в области стопы в комфортных условиях может быть равна $24-28^{\circ}\text{C}$, а при изменениях внешней температуры — $13-53^{\circ}\text{C}$, что определяется двумя факторами: температурой внешней среды и кровоснабжением кожи.

Температура тканей полости рта различна. Так, сублингвальная (оральная) температура приближается к показателям темпе-

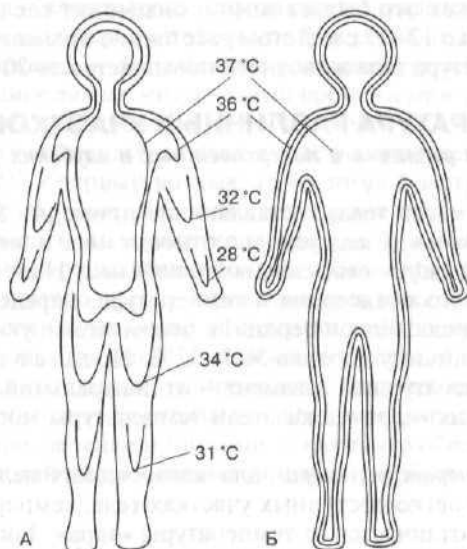


Рис. 17.1. Температура различных областей тела человека в условиях холода (А) и тепла (Б) (из кн. Р.Шмидта и Г.Тевса, 1996).

ратуры ядра, определяемым в подмышечной впадине. В то же время температура десневых сосочков, определяемая специальным термометром, значительно ниже и в среднем равна 30,6–32,6°C. Температура десневых сосочков верхней челюсти ниже, чем в области нижней челюсти, на 1,5°C. Эта область тканей полости рта по своей топографии относится к оболочке. Повышение температуры десневых сосочков до 34,3–36,2°C может быть признаком патологии пародонта.

Испарение жидкости с поверхности языка и слизистой оболочки, выстилающей полость рта, является одним из путей увеличения теплоотдачи, а сужение кровеносных сосудов поверхностных тканей этой области может способствовать сохранению тепла в ядре тела.

У большинства млекопитающих температура тела соответствует диапазону 36–39°C, несмотря на громадные вариации размеров тела у различных животных. Интенсивность метаболизма (теплопродукции) определяется как массой тела, так и величиной отдачи тепла с поверхности тела. В соответствии с этим у животных с небольшими размерами тела и с большим, чем у крупных животных, отношением площади поверхности к величине массы тела теплопродукция на 1 кг массы должна быть выше.

Температура тела человека закономерно колеблется в течение суток в диапазоне 0,3–1,5°C, чаще – 1,0°C. Эти колебания основаны на эндогенном ритме, определяемом собственными «биологическими часами» организма, работа которых синхронизирована в режиме «день-ночь». Отчетливо выражен ритм температурных изменений, синхронизированных с менструальным циклом. На ритм суточных температурных изменений накладываются и другие ритмы.

Температура тела определяется соотношением теплопродукции и теплоотдачи. Когда они не соответствуют друг другу и возникает угроза изменений температуры тела, физиологическая система терморегуляции адаптивно меняет теплопродукцию и теплоотдачу. Тем самым обеспечивается относительная стабильность температуры внутренней среды организма. При изменениях температуры окружающей среды в пределах 21–53°C температура тела обнаженного человека может оставаться стабильной в течение нескольких минут.

17.2. РОЛЬ ТЕПЛОПРОДУКЦИИ В ПОДДЕРЖАНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА

Данный способ поддержания температуры тела на оптимальном для метаболизма уровне осуществляется за счет изменения интенсивности метаболических экзотермических реакций, в ходе которых образуется тепло. При действии на организм человека холода образование тепла может повыситься в 3–5 раз. Напротив, при повышении температуры окружающей среды теплопродукция снижается до уровня основного обмена. *Различают сократительную и несократительную теплопродукцию.*

Сократительная теплопродукция связана с произвольными и непроизвольными сокращениями скелетных мышц.

Произвольные сокращения могут привести к многократному увеличению теплообразования, при этом повышаются и теплопотери за счет усиления отдачи тепла конвекцией (см. ниже). Следовательно, произвольные мышечные сокращения представляют собой слишком расточительный способ повышения теплопродукции.

Непроизвольные сокращения мышц встречаются в двух вариантах. *Дрожь* – специфический тип мышечного сокращения, возникающий у человека при значительном снижении температуры внешней среды организма и повышающий образование тепла в несколько раз. В отличие от теплообразования при произвольных мышечных сокращениях, теплообразование при возникновении дрожи является экономным способом теплопродукции, так как особый тип сократительной активности высокопороговых двигательных единиц при дрожи обеспечивает переход почти всей энергии мышечного сокращения в тепловую энергию.

Терморегуляторный тонус *является другим видом непроизвольной теплопродукции*, развивающейся в области мышц спины, шеи и в некоторых других областях. Теплопродукция при этом возрастает примерно на 40–50%. Терморегуляторные тонические сокращения скелетных мышц начинаются при снижении температуры внешней среды примерно на 2°C относительно уровня комфорта. Такие сокращения имеют характер зубчатого тетануса, близкого к режиму одиночных сокращений. Такое сокращение является более тонким средством повышения теплопродукции, чем два предыдущих. При многократном периодическом действии холода формируются изменения тканевых структур – структурный след адаптации (Ф.З.Меерсон), в результате реакции организма на острое охлаждение становятся более эффективными. Увеличение в скелетных мышцах доли красных (медленных) волокон, выполняющих в основном тоническую функцию, является одним из проявлений структурных перестроек.

Несократительный термогенез значительно выражен в адаптированном к холоду организме. Доля такого механизма в обеспечении прироста теплопродукции на холоде может составлять 50–70%. Развивается это явление в различных тканях. Специфическим субстратом такой теплопродукции считается бурая жировая ткань, после удаления которой устойчивость организма к холоду существенно снижается. Количество бурой жировой ткани, обычно составляющее 1–2% массы тела, при адаптации к холоду может увеличиваться до 5% массы тела. Скорость окисления жирных кислот в бурой жировой ткани в 20 раз превышает эту скорость в белой жировой ткани. Уровень энергетического обмена данной ткани, выраженный на единицу массы, более чем втрое превышает уровень работающих мышц.

Роль бурой жировой ткани в терморегуляции полностью неясна. Полагают, что она является богатым источником свободных жирных

кислот – субстрата окислительных реакций, скорость которых при действии холода возрастает. Существует популярная в настоящее время гипотеза о калориферной роли бурой жировой ткани: при действии холода она обогревает близлежащие крупные сосуды, направляющие кровь к головному мозгу. В самой бурой жировой ткани при действии холода растут кровотоки и уровень обмена веществ, увеличивается температура, несмотря на снижение температуры кожи над этой тканью. Эта ткань локализована у человека в области шеи, между лопаток, в средостении около аорты, крупных вен и симпатической цепочки. У людей, работающих вне помещения, бурая жировая ткань гипертрофирована и более активна зимой.

17.3. РОЛЬ ТЕПЛОТДАЧИ В ПОДДЕРЖАНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА

В теплоотдаче играют важную роль внутренние потоки тепла и отдача тепла в окружающую среду. Более половины внутреннего потока – от источников образования тепла к поверхности тела – обеспечивается путем конвекции кровью, остальное тепло проводится через другие ткани. При этом теплопроводность ткани зависит от ее толщины и количества жировой клетчатки.

Внутренние потоки тепла осуществляются в основном за счет кровотока. Он может значительно варьировать при изменениях просвета сосудов, в частности, состояния артериоло-венулярных анастомозов.

Весьма важную терморегуляторную роль играет *кровоснабжение поверхностных участков тела, обеспечивая внешний поток тепла.* «Игра» сосудов кожи пальцев может менять кровотоки в ней в 100 раз. При полной вазодилатации по сравнению с уровнем полной вазоконстрикции теплоотдача может увеличиться в восемь раз.

Теплоотдача, кроме того, определяется характером использования противоточной системы сосудов, которая имеется, например, в конечностях. Так, в условиях холода венозная кровь оттекает, в основном, не по поверхностным венам, как это бывает в тепле, а по глубоким венам. В результате венозная кровь не охлаждается в той степени, как это бывает при поверхностном потоке крови, и согревается кровью параллельно проходящих рядом артерий. *Однако значительное снижение кровотока в поверхностных слоях тела при действии холода может приводить к нарушению кровоснабжения этих тканей и отморожениям.* Периодически развивающаяся при действии холода вазодилатация, более выраженная у предварительно адаптированных к холоду лиц, противостоит таким эффектам.

Защитную роль в условиях действия на организм некомфортной температуры внешней среды играет подкожная жировая клетчатка, проводящая тепло в 3 раза меньше других тканей. Эта роль особенно велика при охлаждении тела: установлена четкая прямая связь между температурой тела на холоде и процентным содержанием в организме жира.

Теплоотдача в окружающую среду обеспечивается путем излучения, испарения, проведения и конвекции.

Конвекция. Если кожа теплее окружающего воздуха, происходит естественная конвекция, т.е. перемещение нагреваемого кожей слоя воздуха вверх и его замещение более холодным воздухом. Имеющаяся место при движениях тела или воздуха форсированная конвекция значительно повышает интенсивность теплоотдачи.

Проведение. При погружении человека в воду, температура которой ниже нейтральной (для большинства людей эта температура воды равна 31–36°C), может в 2–4 раза повыситься наружный поток тепла, так как теплопроводность воды в 25 раз превышает теплопроводность воздуха. Основным механизмом отдачи тепла телом человека в воде является, однако, конвекция. За счет нее охлаждающее действие проточной воды в 50–100 раз более действия воздуха. Если температура воды близка к нулю («ледяная вода»), через 1–3 часа может наступить смерть, так как тело человека охлаждается со скоростью 6°C в час. *Плавание в воде, температура которой ниже уровня комфорта, значительно повышает отдачу тепла конвекцией.* Увеличение содержания в организме жира может ограничить такой эффект. Так, в воде с температурой 16°C у лиц с пониженной массой тела физическая активность ускоряет охлаждение тела, но не меняет температуру тела у «тучных» людей.

Теплоизлучение обеспечивается инфракрасными лучами с длиной волны 5–20 мкм. Эти лучи испускаются кожей при наличии на некотором расстоянии от нее предметов с более низкой температурой. Обнаженный человек может терять таким путем до 60% тепла.

Теплоиспарение составляет около 20% теплоотдачи тела человека в условиях комфортной температуры среды. Это единственный способ отдачи тепла в окружающую среду, если ее температура оказывается равной температуре тела. Путем испарения 1 л воды человек может отдать треть всего тепла, вырабатываемого в условиях покоя в течение суток. Одним из основных механизмов адаптации к жаркому климату является повышение скорости потоотделения. При этом в течение коротких периодов времени количество пота может достигать более 60 мл в минуту. В ходе адаптации в поте значительно снижается содержание электролитов, способствует поддержанию водного баланса ощущение жажды.

Существуют два варианта испарения воды с поверхности тела: 1) испарение пота в результате его выделения; 2) испарение воды, оказавшейся на поверхности путем диффузии — «неощутимые» *потери воды.* Последний механизм обеспечивает потери воды (до 600 мл в сутки) и тепла, например, через слизистые оболочки воздухоносных путей. При действии холода в большей степени у лиц с бронхолегочной патологией развивается защитное снижение такой отдачи тепла через легкие за счет некоторого спазма бронхов, что повышает брон-

химальное сопротивление (до 15%) и может привести к развитию «холодовой одышки».

Для теплоотдачи важен также и *поведенческий компонент*. В условиях холода эта регуляция может быть весьма эффективной, существенно ограничивая контакт организма с внешней средой (одежда человека, жилище).

17.4. ТЕМПЕРАТУРА КОМФОРТА И РЕАКЦИИ ОРГАНИЗМА ВНЕ ЕЕ ЗОНЫ

Зона температурного комфорта человека зависит от характера внешней среды, определяемого ее видом, температурой, влажностью (если этой средой является воздух), скоростью движения, наличием предметов с иной температурой по сравнению с температурой тела. В состоянии температурного комфорта активность механизмов терморегуляции оказывается минимальной. Зона комфорта (термонейтральная зона) при влажности воздуха около 50% и равенстве температур воздуха и стен помещения для легко одетого человека, находящегося в положении сидя, соответствует температуре 25–26°C. В этих условиях для обнаженного человека эта температура смещается к 28°C.

За пределами зоны комфорта в организме развиваются адаптивные изменения процессов теплопродукции и теплоотдачи, обеспечивающие постоянство температуры тела. Диапазон таких температур называется регулируемым диапазоном или границами адаптации. За пределами этого диапазона механизмы терморегуляции оказываются недостаточными, и развиваются соответственно гипотермия или гипертермия. За счет предварительной адаптации к теплу или холоду, применения защитной одежды, изменений приема пищи и воды регулируемый диапазон может быть расширен.

Согласно закону охлаждения Ньютона, отданное телом тепло пропорционально разности температуры тела и окружающей среды. В соответствии с этим в условиях уменьшения температуры внешней среды ниже комфортной постоянство температуры тела может быть достигнуто при усилении теплопродукции и ограничении теплопотерь за счет активации вазоконстрикторных реакций тканей «оболочки» тела и снижения до минимума потоотделения. С другой стороны, при увеличении температуры окружающей среды выше комфортной обмен веществ снижается до уровня основного обмена, сосуды оболочки расширяются и увеличивается теплоотдача испарением.

Особенности приспособительных реакций человека на снижение или повышение температуры внешней среды определяются также величиной охлаждаемой или нагреваемой поверхности тела, некоторыми индивидуальными особенностями. Так, у одних людей поддержание стабильной температуры обеспечивается в большей степени за счет изменений теплоотдачи, у других в аналогичных условиях — за счет теплопродукции.

17.5. МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ТЕПЛОПРОДУКЦИИ И ТЕПЛООТДАЧИ

Терморцепция осуществляется свободными окончаниями тонких сенсорных волокон типа А (дельта) и С. Существуют терморцепторы центральные (локализованные в ЦНС) и периферические (в коже, подкожных тканях, скелетных мышцах и внутренних органах).

Кожные терморцепторы передают в центры терморегуляции сигналы об изменениях температуры среды, а также обеспечивают формирование температурных ощущений. Число холодовых рецепторов кожи во много раз превышает число тепловых рецепторов. Холодовые рецепторы во внутренних органах и тканях также преобладают.

В центральной нервной системе – спинном и среднем мозге, а также в гипоталамусе (более всего в его медиальной преоптической области) – найдены *центральные терморцепторы*, называемые также *термосенсорами*. Центральные аппараты физиологической системы терморегуляции имеют большое число входных каналов. Так, термосенсоры могут возбуждаться при их непосредственном охлаждении, нагревании на $0,011^{\circ}\text{C}$ или более и в результате изменять интенсивность как теплопродукции, так и теплоотдачи организма в целом. Например, при нагревании преоптической области гипоталамуса немедленно увеличивается потоотделение, расширяются сосуды кожи, при этом теплопродукция уменьшается. Учащение разрядов тепловых нейронов предшествует повышению частоты дыхания, при котором также растет теплоотдача. С задним гипоталамусом, в свою очередь, связаны термочувствительные структуры среднего и спинного мозга.

Центр терморегуляции локализуется в гипоталамусе, это было доказано методом перерезок мозга. Так, у кошки перерезка роstralьнее гипоталамуса не приводит к существенным изменениям терморегуляции, но после нарушения связей гипоталамуса со средним мозгом животные практически теряют способность изменять при температурном раздражении теплопродукцию и теплоотдачу.

В гипоталамусе, по-видимому, имеется три вида терморегуляторных нейронов: 1) афферентные нейроны, принимающие сигналы от периферических и центральных терморцепторов; 2) вставочные; 3) эфферентные нейроны, контролирующие активность эффекторов системы терморегуляции. От периферических терморцепторов информация поступает в медиальную преоптическую область *переднего гипоталамуса*. В его ядрах происходит сравнение полученных с периферии сигналов с активностью отражающих температурное состояние мозга центральных термосенсоров.

Центр заднего гипоталамуса на основе интеграции информации этих двух источников вырабатывает сигналы, управляющие процессами теплопродукции и теплоотдачи. Активность нейронов зависит здесь от локального теплового раздражения нейронов шейно-грудного отдела спинного мозга и преоптической области гипоталаму-

са. У стенки третьего желудочка в дорсомедиальной части заднего гипоталамуса обнаружен моторный центр дрожи, связанный с моторными центрами спинного и продолговатого мозга. Он возбуждается при снижении температуры тела даже на доли градуса (по мнению большинства авторов — это регуляция по отклонению). При этом вначале повышается тонус мышц, а затем развивается дрожь. Следует однако заметить, что кожа принадлежит организму — сначала она охлаждается, а затем возникает афферентная импульсация (это тоже регуляция по отклонению).

Терморецепторы кожи информируют ЦНС о повышении или понижении температуры окружающей среды еще до изменения температуры внутренней среды, при этом включаются терморегуляторные механизмы, предотвращающие это отклонение (регуляция по опережению). Существуют терморегуляторные реакции, опосредуемые спинным и продолговатым мозгом. Видимо, такие механизмы участвуют в «локальной адаптации», при которой развивается повышение устойчивости определенных частей тела, например, шеи или рук, к охлаждению или нагреванию за счет вазомоторных и пототделительных реакций.

Новая кора также принимает участие в терморегуляции. Доказана и роль условнорефлекторного механизма в организации опережающих вегетативных и поведенческих реакций, направленных на поддержание оптимальной величины температуры тела (регуляция по опережению).

Регуляция теплопродукции осуществляется *соматической нервной системой*, запускающей сократительные терморегуляторные реакции, и *симпатической нервной системой*, активирующей несократительную теплопродукцию. При фармакологической блокаде β -адренорецепторов участие *недрожательного механизма теплопродукции исключается*. Нор-адреналин, освобождаемый симпатическими нервными окончаниями, стимулирует выделение из бурой жировой ткани и последующее включение в метаболические реакции свободных жирных кислот. Выделение катехоламинов из надпочечников вызывает те же эффекты. В результате повышается выделение первичного тепла за счет рассогласования процессов окисления и фосфорилирования (см. раздел 16.8).

Роль эндокринной системы в терморегуляции значительна при адаптации к повторным изменениям температуры среды. Участие щитовидной железы в адаптации человека к холоду точно не выяснено. У животных повышение секреции тироксина развивается при действии холода в течение нескольких недель, при этом на 20–40% увеличивается масса железы. Повышение секреции тироксина приводит к активации клеточного метаболизма. Человек редко подвергается такому охлаждению. Однако в некоторых работах показано, что у солдат, длительное время несущих службу в арктических районах, а также у эскимосов наблюдается повышение основного обмена.

Регуляция теплоотдачи связана с активностью *симпатической нервной системы*, возбуждение которой может приводить к сужению кровеносных сосудов кожи, и холинергических симпатических нейронов, возбуждающих потовые железы. Имеются данные об участии кининов в формировании холодовой вазодилатации. Расширению кровеносных сосудов кожи в условиях жары может способствовать выделение из потовых желез брадикинина.

При сильном эмоциональном напряжении сужение кровеносных сосудов кожи кистей и стоп может сопровождаться выделением в этих участках пота. Такое парадоксальное с точки зрения терморегуляции явление обусловлено чрезмерной активацией симпатической нервной системы и не является адаптивным («холодный пот») (раздел 13.9).

При отклонении на небольшую величину средней интегральной температуры тела за счет сосудистых реакций оболочки изменяется лишь теплоотдача. Если отклонения температуры сохраняются, то адаптивно меняется поведение, а при высокой внешней температуре также повышается потоотделение. При понижении же температуры внешней среды сначала повышается тонус мышц, а при снижении внутренней температуры появляется дрожь.

В системе терморегуляции регулируемым параметром является температура внутренней среды организма. Для некоторого устойчивого состояния функциональной системы терморегуляции регулируемая температура – это суммарная температура «ядра» тела, при которой не включаются ни механизмы, обеспечивающие защиту организма от холода, ни механизмы выделения излишков тепла (К. Брюк).

При тенденциях снижения температуры «ядра» тела (температуры циркулирующей крови) происходит активация холодовых гипоталамических терморцепторов, а также холодовых сосудистых и органных терморцепторов. Их импульсация вызывает дополнительную активацию нейронного аппарата гипоталамического центра теплопродукции. В результате повышения активности этого центра усиливается работа периферических аппаратов производства тепла в организме. Нейрофизиологическая активность центра теплоотдачи и ее периферических аппаратов в этой ситуации снижается, вследствие чего отдача тепла в окружающую среду уменьшается.

При повышении температуры *внутренней среды организма* развиваются процессы противоположного плана – активируются гипоталамические тепловые терморцепторы, тепловые рецепторы сосудов, внутренних органов. При этом активируются центральные и периферические механизмы активации теплоотдачи. Процесс потери тепла усиливается, продукция же его в организме тормозится. Аналогичные механизмы терморегуляции запускаются *кожными терморцепторами*, реагирующими на изменение температуры внешней среды организма.

При действии *пониженной температуры на кожные терморцепторы* за счет афферентной нервной импульсации происходит возбуж-

ление центра, контролирующего производство тепла – центра теплопродукции. Это приводит к активации периферических механизмов производства тепла в организме, механизмы отдачи тепла тормозятся.

При повышении температуры окружающей среды происходит возбуждение тепловых рецепторов, работа аппаратов сброса тепла усиливается, продукция тепла в организме тормозится. Наличие кожных терморепцепторов позволяет более тонко организовать процесс стабилизации регулируемой константы на оптимальном уровне. Перестройка центральных аппаратов в случае вовлечения кожных рецепторов протекает с опережением по отношению к реальным сдвигам температуры крови внутренней среды – информация от кожных терморепцепторов выступает как предупредительный сигнал о вероятностном изменении температуры внутренней среды организма. Опережающие реакции гипоталамических аппаратов функциональной системы терморегуляции делают минимальными колебания регулируемой температурной константы в условиях физиологической нормы.

17.6. АДАПТАЦИЯ К ПЕРИОДИЧЕСКИМ ИЗМЕНЕНИЯМ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ. ЗАКАЛИВАНИЕ И ЗДОРОВЬЕ

Температурная акклиматизация – приспособление к многократным повышениям и снижениям температуры внешней среды – является целостной реакцией организма, развивающейся при участии практически всех его систем. Температурной акклиматизацией называется такого рода процесс, реализуемый в естественных природных условиях.

При действии на организм холода повышение теплопродукции сочетается с постепенно развивающимся снижением КПД мышечных сокращений, в результате большая часть энергозатрат направлена на согревание тела. Это делает неизбежным повышение потребления кислорода и активацию системы его транспорта, т.е. увеличение легочной вентиляции и сократительной активности сердца, повышение артериального давления; в крови увеличивается концентрация гемоглобина, в мышцах постепенно возрастает количество миоглобина. Перераспределение кровотока с его уменьшением в системе сосудов микроциркуляции кожи и относительным повышением в центральных отделах, крупных сосудах и полостях сердца может приводить к развитию рефлексов с волюморепцепторов предсердий. В результате может возникать так называемый холодовой диурез и натриурез – увеличение мочеотделения вследствие снижения секреции альдостерона и антидиуретического гормона.

В определенных условиях может развиваться пластический вариант адаптации – привыкание, или толерантность (от лат. *tolerantio* – терпение). При длительном действии холода оно связано с тем, что смещается в сторону более низких температур порог развития дрожи и повышения теплопродукции. При этом на уровне молекул, клеток

и тканей появляются изменения, способствующие повышению устойчивости к изменениям температуры ядра тела — жизненно важных систем организма. Такое явление обнаружено, в частности, у ныряльщиков — искателей жемчуга, труд которых связан с периодическими погружениями в воду с температурой около 10°C , а общая продолжительность погружений достигает несколько часов в день. Функции организма меняются незначительно, хотя температура тела при этом может становиться ниже 36°C .

У постоянных жителей тропических районов земного шара развивается, напротив, привыкание к теплу: температура тела этих людей повышена даже в покое, и увеличение теплоотдачи начинается у них при температуре тела на $0,5^{\circ}\text{C}$ более высокой, чем у жителей районов с умеренным климатом. Опосредованные нейрогормональными механизмами адаптивные реакции на повторное действие холода или жары могут повлиять на устойчивость организма к действию различных факторов среды, что зависит от длительности, интенсивности и характера изменения температуры — постоянного или периодического. У людей, неоднократно по несколько месяцев работающих в условиях антарктических экспедиций, постепенно развиваются энергетически более экономные реакции, в частности, повышается регулирующая активность парасимпатической нервной системы. При этом может снижаться частота онкологических болезней и уменьшаться заболеваемость, связанная с патологией скелетномышечной, эндокринной и пищеварительной систем.

Следует отметить, что эти положительные эффекты развиваются в результате длительной адаптации к периодическому действию холода. Именно при таком режиме может наблюдаться «расширенное воспроизводство» резервов организма в периоды между воздействиями холодом (Ф.З.Меерсон). У животных во время охлаждений в ядрах секреторных клеток надпочечников снижается содержание дезоксирибонуклеиновой кислоты, в клетках печени уменьшается концентрация гликогена. Однако количество этих веществ становится исходно больше в периоды между холодowymi экспозициями.

На ранних этапах адаптации используются преимущественно генотипические (врожденные) механизмы, которые в экстремальных условиях избыточны и расточительны, в более поздние сроки резервы организма не только своевременно восстанавливаются, но и увеличиваются — развиваются фенотипические (индивидуальные) механизмы, более гибкие и экономные.