

Ю. Ф. ПАСТУХОВ, А. Л. МАКСИМОВ, В. В. ХАСКИН

**АДАПТАЦИЯ К ХОЛОДУ
И УСЛОВИЯМ СУБАРКТИКИ:
ПРОБЛЕМЫ ТЕРМОФИЗИОЛОГИИ**

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМ НАУКАМ РАН
ПРОБЛЕМНАЯ КОМИССИЯ “ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН И ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ”
Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М.Сеченова РАН

ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РАН
СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
МЕЖДУНАРОДНЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР “АРКТИКА”

Ю.Ф. Пастухов, А.Л. Максимов, В.В. Хаскин

АДАПТАЦИЯ К ХОЛОДУ И УСЛОВИЯМ СУБАРКТИКИ:
ПРОБЛЕМЫ ТЕРМОФИЗИОЛОГИИ

Том 1

Магадан
2003

УДК 612.592.1(571.65)
ББК 28.903.13
П - 195

Пастухов Ю. Ф., Максимов А. Л., Хаскин В. В. Адаптация к холоду и условиям Субарктики: проблемы термофизиологии. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2003. – Т. 1. – 373 с. – ISBN 5-94729-031-6.

Рассматриваются фундаментальные и прикладные аспекты проблемы адаптации животных и человека к низким температурам в экспериментальных и природных условиях обитания и жизнедеятельности. Подробно описаны особенности терморегуляционных процессов при моделировании холодовых воздействий в эксперименте на животных и происходящие при этом в их организме физиологические и биохимические перестройки. Дается критический анализ адекватности использования режима холодной акклимации и экстраполяции полученных при этом данных на процессы терморегуляции, происходящие у животных, находящихся в естественных условиях обитания. Анализируются механизмы терморегуляторных перестроек у человека в процессе его адаптации к условиям Севера и пути повышения холодной устойчивости организма.

Для физиологов, экологов, студентов биологических и медицинских факультетов университетов, научных работников, интересующихся проблемами экологической физиологии человека и животных.

Ключевые слова: адаптация, терморегуляция, низкие температуры, энергетический метаболизм, холодовая акклимация, Север.

Ил. 58. Табл. 19. Библиогр.: 584 назв.

Утверждено к печати Ученым советом МНИЦ «Арктика» ДВО РАН.

Ответственный редактор
академик РАН **М.П.Рошевский**

Рецензенты:
акад. Национальной Академии наук Белоруссии **В.Н.Гурин**,
д.м.н. проф. **Ю.В.Лупандин**

ISBN 5-94729-031-6

© Пастухов Ю.Ф., Максимов А.Л., Хаскин В.В., 2003
© МНИЦ “Арктика”, 2003

T ₄	– тироксин
TГ	– тиреоидные гормоны
TГГ	– тиреоидный гормон гипбфиза
T _м	– темп мозга
T _т	– температура тела
ц-АМФ	– циклический аденозинмонофосфат
ЦРС	– центральные районы страны
ЧСС	– частота сердечных сокращений
ЭАМ	– электрическая активность мышцы
ЭМГ	– электромиограмма
ЭЭГ	– электроэнцефалограмма
УСР	– разобщающий протеин

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение (А.Л. Максимов, Ю.Ф. Пастухов)	5
Глава 1. ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ И АДАПТАЦИЯ: СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ (В.В. Хаскин, Ю.Ф. Пастухов, А.Л. Максимов)	9
1.1. Принципиальные особенности системы терморегуляции высших позво- ночных	9
1.2. Энергетические принципы и пути адаптации	16
1.3. Вопросы терминологии	19
1.3.1. Термобиологическая типизация	19
1.3.2. Температурные адаптации	22
1.4. Теплообмен организма	23
1.4.1. Тепловой баланс и теплоотдача	23
1.4.2. Температура тела	25
1.4.3. Теплопродукция	27
1.5. Факторы, определяющие уровень метаболизма	29
1.5.1. Размеры тела и систематическая принадлежность	30
1.5.2. Зависимость метаболизма от температуры	33
1.6. Слагаемые температурного гомеостаза	37
1.6.1. Средства регулирования теплообмена	37
1.6.2. Поведение	38
1.6.3. Регуляция теплоотдачи	38
1.6.4. Регуляция теплопродукции	39
1.6.5. Структура термогенеза	40
1.6.6. Дополнительные источники теплопродукции	46
1.7. Об эволюции гомеотермии	47
1.7.1. Гипотезы происхождения гомеотермии	47

1.7.2. Эволюция гомеотермии и терморегуляции	53
1.7.3. Почему “37–38°С”?	54
1.8. Общие принципы адаптации к температуре среды	56
1.8.1. Направленность и типы адаптации	56
1.8.2. Механизмы акклимации и акклиматизации	59
Глава 2. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ АККЛИМАЦИЯ К ХОЛОДУ	
(Ю.Ф. Пастухов, В.В. Хаскин)	64
2.1. Изменения эффектов терморегуляции	64
2.1.1. Режим акклимации	64
2.1.2. Изменения метаболизма	65
2.1.3. Изменения теплоизоляции	66
2.1.4. Динамика акклимации	67
2.2. Источники дополнительного повышения теплопродукции при акклимации к холоду	69
2.2.1. Несократительный термогенез	70
2.2.2. Бурая жировая ткань	70
2.2.3. Сократительный термогенез	74
2.3. Норадrenalин-зависимый термогенез	80
2.3.1. Калоригенное действие катехоламинов	80
2.3.2. Рецепторная специфика калоригенного действия катехоламинов	84
2.3.3. β -адренергический контроль холододового термогенеза	86
2.4. Тиреоидный термогенез	90
2.4.1. Феноменология тиреоидных ответов на низкую температуру	90
2.4.2. Роль активности T_4 -5'-деиодиназ и T_3 в терморегуляции и холододовой акклимации	92
2.4.3. Органная специфика включения тиреоидных гормонов в ответ на острое и хроническое действие холода	94
2.5. Клеточные механизмы регуляции термогенеза при акклимации к холоду	96
2.5.1. Циклический аденозин-3', 5'-монофосфат (ц-АМФ)	97
2.5.2. Субстратное и ферментатическое обеспечение термогенеза	99
2.5.3. Термокинетика окисления и фосфорилирования	101
2.5.4. Разобщающие белки – термогенины	103
2.5.5. АТФ-зависимые процессы как источник теплопродукции	105
2.6. Терморегуляторное потребление пищи	108
Глава 3. О БИОЛОГИЧЕСКОЙ АДЕКВАТНОСТИ МОДЕЛЕЙ АДАПТАЦИИ К ХОЛОДУ (Ю.Ф. Пастухов, А.Л. Максимов)	112
3.1. Терморегуляция и температурные адаптации у животных разной экологической специализации	112
3.1.1. Видовые особенности терморегуляции у млекопитающих	112
3.1.2. Долговременная акклимация к холоду у мелких млекопитающих разной экологии	118
3.1.3. Модели сезонной «акклимации» и акклиматизации	120
3.2. Видовые особенности норадrenalинового термогенеза и БЖТ у млекопитающих и птиц	124

3.2.1. Калоригенное действие НА и БЖТ у млекопитающих разной экологии	124
3.2.2. Несократительный термогенез и его гормональная регуляция у птиц	130
3.3. О проблеме холодогов гипертиреоза	134
3.3.1. Является ли гипертиреоз обязательным фактором долговременной холодной акклимации?	134
3.3.2. Необходим ли гипертиреоз для усиления β -рецепторной специализации НА-зависимого термогенеза при холодной акклимации?	140
3.4. Изменения энергетики мышц под влиянием холодной акклимации и тиреоидных гормонов	145
3.4.1. Скелетные мышцы	145
3.4.2. Миокард	147
3.5. Изменения параметров циркуляторного гомеостаза при холодной акклимации	148
3.6. Долговременная холодая акклимация – модель холодного карцера?	152
Глава 4. АККЛИМАТИЗАЦИЯ СУБАРКТИЧЕСКИХ ГРЫЗУНОВ	
К ЗИМНИМ УСЛОВИЯМ (Ю.Ф. Пастухов)	158
4.1. Распространение и условия обитания субарктических грызунов	159
4.1.1. Краткие сведения по зоогеографии и экологии	159
4.1.2. Температурные условия обитания	164
4.2. Видовые и популяционные особенности энергетического метаболизма у субарктических грызунов	167
4.2.1. Минимальный метаболизм	167
4.2.2. Интенсивность метаболической реакции на холод	170
4.2.3. Максимальная метаболическая способность	171
4.3. Изменения энергетического метаболизма при акклиматизации к зимним условиям	175
4.3.1. Минимальный метаболизм и зимняя регрессия массы тела у грызунов и насекомоядных умеренной зоны	176
4.3.2. Минимальный и холодогов метаболизм у грызунов Приберингской Субарктики	179
4.3.3. Бурая жировая ткань	184
4.3.4. Терморегуляторная сократительная активность мышц	186
4.3.5. О структуре терморегуляторной реакции на холод	188
4.4. Энергетический метаболизм при акклиматизации к зимним условиям у субарктических грызунов, разнородных по происхождению и географическому распространению	190
4.4.1. Интенсивность метаболической реакции на холод	191
4.4.2. Максимальная метаболическая способность и резервный метаболизм	195
4.5. НА-зависимый термогенез и его изменения при зимней акклиматизации у субарктических грызунов	200
4.5.1. Калоригенное действие НА у различных популяций сибирских и копытных леммингов	201

4.5.2. Изменяется ли калоригенное действие НА при зимней акклиматизации леммингов?	203
4.5.3. Особенности калоригенного действия НА у леммингов северотаежной зоны	207
4.5.4. Норадреналиновый термогенез у акклимированных и акклиматизированных красных полевков в тепле и на холоде	208
4.5.5. Калоригенное действие НА у леммингов в покое и при мышечной деятельности в тепле и на холоде	212
4.6. Рецепторная специфика НА-зависимого термогенеза	216
4.6.1. Рецепторная специфика калоригенного действия катехоламинов у субарктических грызунов	216
4.6.2. β -адренергический контроль холодового термогенеза	220
4.7. Циклический аденозин-3'-,5'-монофосфат и тканевая специфика НА-зависимого термогенеза у леммингов	225
4.7.1. Участие аденилатциклазной и фосфодиэстеразной реакции в опосредовании НА-зависимого термогенеза	225
4.7.2. Тканевая специфика НА-зависимого термогенеза у леммингов	228
4.8. Усиление β -адренергической регуляции термогенеза как оперативное средство защиты от экстремальных воздействий	229

Глава 5. МЕХАНИЗМЫ ЭКОНОМИИ РАСХОДОВ ЭНЕРГИИ ПРИ РАЗНЫХ ФОРМАХ ЗИМНЕЙ АККЛИМАТИЗАЦИИ И ХОЛОДОВОЙ АККЛИМАЦИИ (Ю.Ф. Пастухов)

5.1. Механизмы экономии расходов энергии у леммингов: значение экологических, поведенческих, морфологических приспособлений	234
5.1.1. Подснежное обитание леммингов	235
5.1.2. Размеры тела	236
5.1.3. Потребление пищи и масса тела	236
5.1.4. Теплоизолирующие свойства мехового покрова у субарктических грызунов	239
5.1.5. Энергетическое значение гнездовых убежищ	241
5.1.6. О принципиальных различиях в метаболическом профиле зимней акклиматизации и экспериментальной холодовой акклимации ...	244
5.2. Энергосберегающая функция состояний покоя и сна как фактор сохранения энергетического баланса	246
5.2.1. Преобразования цикла сон – бодрствование у крыс и леммингов при низкой температуре – фактор ограничения расходов энергии ...	247
5.2.2. Роль состояний покоя в теплом гнезде в сохранении энергетического баланса при акклимации к холоду и акклиматизации к зимним условиям	251
5.3. Ускоренная (“циклическая”) акклимация к холоду – экологически более адекватная модель адаптации	257
5.3.1. Разработка режимов кратковременных повторяющихся воздействий холода	257

5.3.2. О физиологических механизмах повышения устойчивости к холоду	261
5.3.3. Ускоренная акклимация как предадаптация	267
5.3.4. Усиление энергосберегающей функции состояний покоя	269
5.4. Механизмы экономии расходов энергии у крупных северных и зимоспящих млекопитающих	272
5.4.1. Особенности зимней адаптации метаболизма у крупных северных млекопитающих	272
5.4.2. О крайней форме гипометаболической природной адаптации	274
Глава 6. ОСНОВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТИВНЫХ ТЕМПЕРАТУРНЫХ ПЕРЕСТРОЕК У ЧЕЛОВЕКА НА СЕВЕРЕ (А.Л. Максимов)	276
6.1. Принципы физиологической терморегуляции в условиях Севера	278
6.2. Генезис и негативные последствия влияния холода на организм человека	290
Глава 7. СТРАТЕГИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ К ХОЛОДУ И ЗИМНИМ УСЛОВИЯМ СУБАРКТИКИ (Ю.Ф. Пастухов, А.Л. Максимов, В.В. Хаскин)	303
7.1. Модель долговременной акклимации к холоду не имеет отношения к проблемам физиологии природных адаптаций и экологии человека	303
7.2. Адаптация к холодному климату высоких широт – “максимизация” или “минимизация” функций?	305
7.3. Основная стратегия физиологической адаптации животных к низкой температуре	307
7.4. Роль кратковременных повторяющихся охлаждений в адаптации человека	311
7.5. Синхронизация и “раскачка” эндогенных биоритмов – механизм физиологической адаптации к экстремальным воздействиям	314
7.5.1. Экспериментальные и природные модели общих и локальных повторяющихся охлаждений	315
7.5.2. О механизмах “раскачки” эндогенных биоритмов	318
7.5.3. Стресс-лимитирующие перекрестные эффекты ускоренной акклимации к холоду	322
Литература	326
Список символов, обозначений и сокращений	367