УДК 612.55(592.1)

***БОЧАРОВ Михаил Иванович**, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой физиологии и спортивной медицины Ухтинского государственного технического университета. Автор 205 научных публикаций, в т. ч. одной монографии и 9 учебных пособий*

ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ ОРГАНИЗМА ПРИ ХОЛОДОВЫХ ВОЗДЕЙСТВИЯХ (обзор). Сообщение II[1]

В обзоре обобщены результаты экспериментальных и натурных исследований процессов физиологической терморегуляции при холодовых воздействиях на организм. Приведены данные о структуре периферического сосудистого ответа на холод, центральные и местные механизмы вазомоторных реакций. Описаны механизмы возникновения холодовой вазодилатации, ее физиологическое значение и адаптивные изменения. Рассматриваются вопросы об изменении чувствительности периферических холодовых рецепторов при адаптации к холоду. Повышение чувствительности периферических терморецепторов рассматривается как компенсаторно-адаптационный механизм, направленный на повышение точности управления системами регуляции и оптимизацию процессов терморегуляции на холоде; понижение чувствительности к холоду является предпосылкой к развитию патологии. Предполагается, что недостаточность ресурса теплообразования при действии холода на организм компенсируется сократительным термогенезом в виде терморегуляторного тонуса и холодовой дрожи. Температурный порог возникновения холодовой дрожи определяется фенотипическими особенностями и адаптацией к холоду. Имеющиеся в литературе сведения указывают на возможное повышение теплопродукции и гипертермии при произвольной мышечной деятельности у человека после кратковременных мышечных тренировок на холоде. Показано, что реакции системной гемодинамики ослабевают при повторяющихся холодовых экспозициях, а в условиях развивающейся гипотермии организма происходит стойкое уменьшение производительности сердца и увеличение периферической вазоконстрикции. При адаптации к холоду изменение паттерна дыхательного акта направлено на уменьшение теплопотерь, связанных с согреванием вдыхаемого воздуха. Обсуждаются принципы регуляция теплового баланса организма, а также феноменологические понятия – «ощущение» температуры и оценка температурного «комфорта» или «дискомфорта».

***Ключевые слова:** холод, терморегуляция, адаптация, чувствительность.*

---

[1]Работа поддержана грантом президиума РАН «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны РФ» №10103-8000/56 от 28.04.2014.

© Бочаров М.И., 2015

Химическая терморегуляция. Как известно, одним из механизмов защиты организма от переохлаждения является химическая терморегуляция, интенсивность которой определяется видовыми особенностями животных, массой тела, степенью внешнего холодового воздействия на организм и адаптированностью к холоду [1, 2]. У обнаженного человека прирост теплопродукции на холоде может возрастать в 3 и более раза по сравнению с уровнем основного обмена [3, 4]. Причем увеличение теплопродукции при слабом охлаждении организма у адаптированных к холоду выражено меньше, а при мощном – больше, чем у лиц, не прошедших холодовую адаптацию [5].

Основными механизмами наращивания теплопродукции в организме при холодовом воздействии являются несократительный и сократительный термогенез, физиологическая эффективность которых подробно описана в ряде работ [1, 6–9]. Адаптация человека и животных к холоду приводит к смещению порога возникновения холодовой дрожи в сторону более низких температур среды [1, 10]. При этом существенно повышается теплотворная функция скелетной мускулатуры и чувствительность бета-адренореактивных систем к норадреналину [6, 8, 11–13]. Примечательно, что у жителей высокогорья при общем охлаждении холодовая дрожь возникает раньше, чем у жителей равнины, за счет пониженной интенсивности наращивания химической терморегуляции на холоде [14]. Это может быть обусловлено, по мнению Ю.И. Баженова [15], ослаблением секреции тиреоидных гормонов, норадреналина и, соответственно, несократительного термогенеза при хроническом действии экстремальных факторов среды.

Понятно, что о химической терморегуляции как механизме образования тепла в организме известно сравнительно давно, но до сих пор продолжаются дискуссии о роли бурой жировой ткани в обеспечении температурного гомеостазиса при низких температурах окружающей среды. Не обсуждая количественную сторону термогенеза бурой жировой ткани, калоригенного эффекта фосфорилирования, гликолиза и окисления метаболитом (углеводы, жиры, белки), следует заметить, что несократительный термогенез обладает ограниченными возможностями поддержания нормального теплового баланса организма в узком диапазоне понижения температуры среды ниже комфортной. Затем последовательно запускается механизм сократительного термогенеза: терморегуляторный тонус, холодовая дрожь [14, 16]. Все это, конечно, зависит от многих условий: как одет человек, скорость понижения температуры среды (в термокамере), абсолютная температура среды, длительность ее воздействия, поэтому часто возникают сложности сопоставления каких-либо научных фактов. Считается, что результатом адаптации человека к холоду является повышение порога возникновения холодовой дрожи и теплотворной функции сократительного термогенеза на холоде. Однако в значительной части научных работ адаптацию к холоду рассматривают как продолжительное проживание в условиях холодного климата или в контексте зимнего периода года, без оценки деятельности человека, фактической степени холодовой нагрузки, когда в реальной жизнедеятельности практически всегда охлаждению подвергаются лишь лицо, кисти рук и верхняя часть дыхательных путей. Очевидно, что здесь также присутствуют большие трудности сравнения результатов исследований.

Мышечная деятельность и холод. В литературе широко дискутируется вопрос о терморегуляторном эффекте произвольной мышечной деятельности при низких температурах среды. Ю.И. Баженовым [6, 17] показано, что у животных при мышечной работе в условиях холода происходит ослабление или прекращение холодовой дрожи и терморегуляционного тонуса в позно-тонической мускулатуре. Однако на фоне усиления активности локомоторных групп мышц между фазами их сокращений наблюдается промежуточный терморегуляторный тонус. Это явление было замечено и у человека [18]. Близкие отношения между специфической терморегуляторной и двигательной функциями мышц сохраняются и после адаптации

к холоду, но с более выраженной их дифференциацией [6, 19]. Предполагается, что в основе этого механизма лежит принцип эффективной внутрисистемной (мышечной) компенсации регулируемой теплопродукции [6]. Однако результаты последних исследований [20] свидетельствуют о возможности (в подобном случае) механизмов разобщения источников термогенеза. Это доказывается тем, что если теплопродукция, вызванная мышечной деятельностью у контрольных крыс на холоде, полностью компенсирует мышечную дрожь, то у акклиматизированных к 4 °С животных она замещает несократительный термогенез бурой жировой ткани.

Особый интерес представляют экспериментальные исследования о влиянии холодовой адаптации на изменения функциональных свойств мышечных сокращений. Установлено, что у адаптированных к холоду животных повышается тепловой эффект произвольных мышечных сокращений [21], снижается работоспособность скелетных мышц [22, 23], смещается максимум изометрического сокращения скелетной мышцы и ее энергетический оптимум в сторону меньших нагрузок [24] и увеличивается время достижения максимума напряжения зубчатого тетануса, характерного для холодовой дрожи [25].

Значительно отличается терморегуляторный эффект мышечной деятельности и у человека после адаптации к холоду. Если у адаптированных и неадаптированных к холоду людей дозированная мышечная работа в тепле (26 °С) вызывает практически одинаковый уровень кислородного запроса, то при работе в условиях низких температур среды (13 °С) общее потребление кислорода организма было существенно больше в «холодовой» группе [5]. Замечено также, что мышечные тренировки лыжников на холоде приводят к смещению оптимума физической работы в сторону больших по мощности нагрузок, чем выполняемые в тепле [26, 27]. Однако если мышечная тренировка (конькобежный спорт) выполняется на холоде, то повышение максимального потребления кислорода происходит без заметных изменений объема выполненной работы и смещения анаэробного порога [28]. Есть данные, указывающие на возможность адаптивного повышения рабочей теплопродукции и гипертермии организма даже после кратковременных (4 дня) мышечных тренировок на холоде [29]. Очевидно, эти изменения энергетики мышечной деятельности и ее эффективности в зависимости от температурных условий среды можно считать одним из специфических проявлений адаптации организма к холоду.

Из представленного экспериментального материала следует, что при мышечной работе на холоде у животных ослабляется терморегуляторный сократительный термогенез в позно-тонической мускулатуре, но в локомоторных группах мышц между фазами их сокращения отмечается терморегуляторный тонус. После адаптации к холоду этот эффект сохраняется. Предполагается, что в основе этих механизмов лежит принцип внутрисистемной мышечной компенсации теплопродукции, которая замещает несократительный термогенез бурой жировой ткани [6, 17, 19] с возможным разобщением источников образования тепла [20]. Исследования на изолированной мышце крысы указывают на повышение теплового эффекта ее сокращений [21] и снижение работоспособности после адаптации к холоду [22, 23].

Исследований с участием человека сравнительно мало, а результаты отчасти неоднозначны. В обобщенном представлении адаптация к холоду не изменяет кислородного обеспечения дозированной работы в тепле, а при работе в условиях низкой температуры – повышает его [5], что, надо полагать, свидетельствует о понижении эффективности, или КПД, мышечной деятельности. Это также подтверждается увеличением максимального потребления кислорода при неизменном объеме выполненной работы и анаэробного порога [28], повышением рабочей теплопродукции и гипертермии даже после 4 дней тренировок на холоде [29]. Однако здесь возникает противоречие, когда приводится факт о смещении зоны оптимума мышечной работы на холоде в сторону больших по мощности нагрузок, чем в тепле при тренировках в условиях низких

температур среды [26, 27], что следует трактовать как повышение КПД работы.

Таким образом, сегодня еще нет однозначного ответа в отношении направленности изменения эффективности рабочей теплопродукции в результате адаптации к мышечным нагрузкам на холоде. Кроме этого, до сих пор отсутствуют научно аргументированные факты о роли мышечных тренировок на холоде в повышении устойчивости к низким температурам среды. Можно лишь гипотетически предполагать, что если мышечная работа вызывает даже незначительную гипертермию тела, то она априори исключает возможность эффекта закаливания к холоду.

Чувствительность температурного анализатора. Понятно, что любые адаптивные сдвиги в системе терморегуляции при изменяющихся температурных условиях среды должны затрагивать и ее афферентное звено. Экспериментальные исследования показывают, что адаптация кошек к холоду существенно не влияет на изменение активности периферических терморецепторов в зоне низких температур [30−32]. Однако результаты исследований свидетельствуют о понижении импульсации большинства холодовых рецепторов адаптированных к холоду крыс и максимум их активности смещается в сторону более высоких температур кожи [33, 34]. Предполагается, что адаптивные изменения функциональных свойств (статических и динамических) холодовых рецепторов кожи могут объясняться повышением их чувствительности к норадреналину [35]. При этом замечено, что после адаптации крыс к холоду снижается чувствительность центральных терморецептивных структур к охлаждению [36].

Каковы же изменения чувствительности температурного анализатора у человека при длительном или кратковременном воздействии низких температур окружающей среды на организм? А.Д. Слоним [37], анализируя физиологические механизмы природных адаптаций, пришел к мнению, что при кратковременном и умеренном действии на организм низкой температуры среды повышается чувствительность к холоду. Однако в процессе длительной адаптации к низким температурам среды происходит образование положительных условных рефлексов на охлаждение и постепенное уменьшение чувствительности к холоду. Это находит свое подтверждение и в других исследованиях. Так, у большинства лиц, в течение длительного периода времени работающих при низких температурах среды, отмечается притупление ощущения холода, сменяющееся со временем анемией пальцев верхних конечностей и уменьшением способности связывать мелкие предметы [38]. Известны факты понижения болевой, тактильной и температурной чувствительности у человека после хронического поражения холодом в период общего охлаждения [39]. При однократном общем охлаждении у людей также обнаруживается снижение чувствительных холодовых точек кожи [40, 41]. Причем у лиц, адаптированных к холоду, функциональная мобильность холодочувствительных точек с понижением температуры кожи была значительно меньше, чем у неадаптированных [36, 42].

Вместе с тем замечено, что если общее острое охлаждение сочетается с мышечной нагрузкой, то происходит увеличение количества чувствительных холодовых точек кожи и нарастает их функциональная мобильность с изменением температуры кожи [43], что рассматривается как важный механизм обеспечения более совершенной терморегуляции [44]. J. Irving [45] прямо указывал на то, что у человека, способного переносить острые холодовые воздействия, сохраняется высокая чувствительность к резким перепадам температур. На основании большого фактического материала автор приходит к заключению, что адаптация к низким температурам среды не может происходить за счет снижения чувствительности к холоду. Ряд исследований подтверждает это положение. Оказалось, что при кратковременной [46] и длительной адаптации к холоду [47], в условиях хронического действия на организм высокогорной гипоксии и низких температур среды [16], и даже в процессе онтогенеза у человека [48] наблюдается повышение чувствительности к холодовым

раздражениям, о чем свидетельствует увеличение количества активно функционирующих холодовых точек кожи. Г.Л. Френкель [49] отмечал, что даже при хроническом поражении холодом конечностей не утрачивается способность повышенного субъективного ощущения низкой температуры среды. В ряде работ [47, 50 и др.] повышение чувствительности основных сенсорных систем рассматривается как компенсаторно-приспособительный механизм, направленный на поддержание оптимального уровня тонической активности мозга и повышение мобильности систем регулирования в условиях низких температур. В свое время Л.А. Орбели [51] указывал на то, что значительную роль в развитии вегетативной патологии у человека играют нарушение как интеро-, так и экстерорецептивной чувствительности.

Очевидно, часто встречающиеся в литературе противоречия при оценке направленности изменений температурной чувствительности у человека при адаптации к холоду связаны с разными методическими и методологическими подходами, а также с длительностью и мощностью влияния этого фактора на организм, фазный процесс которого предопределяет сначала адаптивную активацию защитных механизмов, обеспечивающих повышение устойчивости к холоду, переходящую по мере стрессорного его действия в перенапряжение с последующим ослаблением реакции, и даже патологию [38, 52]. Последние данные [53] показывают, что кожная температурная чувствительность зависит от местного теплового состояния, скорости термостимуляции, уровня местного кровоснабжения.

В качестве резюме следует отметить, что изменение чувствительности периферического афферентного звена системы терморегуляции к холоду при всем многообразии проведенных исследований остается одной из центральных проблем термофизиологии, сложность решения которой заключается, во-первых, в точности дифференциации периферических холодовых рецепторов и их локализации в экспериментальных исследованиях; во-вторых, в использовании при изучении локальной и общей термочувствительности человека стандартизированных методик; в-третьих, в применении единых по температуре тестовых локальных или общих холодовых стимулов; в-четвертых, в обосновании режимов холодовой адаптации и доказательстве признаков адаптированности организма к холоду по основным физиологическим параметрам.

Феномены «ощущение температуры» и «температурный комфорт». В контексте обсуждаемых вопросов требуют уточнения феноменологически и физиологически раздельные понятия «температурное ощущение» и «температурный комфорт» или «дискомфорт» человека. Детальные исследования [54] показывают, что у человека поведенческая терморегуляция связана с сознательным температурным восприятием среды и с субъективными чувствами термального комфорта и дискомфорта. Также предполагается, что температурные ощущения зависят главным образом от активности кожных терморецепторов как индикаторов абсолютной температуры и скорости ее изменения, а тепловой комфорт или дискомфорт отражают общее тепловое состояние организма или, в нейрофизиологическом понимании, интеграцию афферентных сигналов от специфических экстеро- и интерорецепторов на уровне гипоталамических структур. Как отмечает M. Attia [55], температурное ощущение является «объективным» измерением внешнего термического воздействия, а температурный комфорт или дискомфорт отражают «контроль» отклонений в состоянии теплового равновесия организма. Предполагается, что температурный дискомфорт возникает в тех случаях, когда температура тела, или теплосодержание, отклоняется в зависимости от модальности термических воздействий выше или ниже определенного порога или «установочной точки» в системе терморегуляции, а ощущение термического комфорта проявляется в ослаблении импульсов от любой сенсорной системы [56]. Кроме того, различают общий и локальный температурный комфорт, также как и соответствующие температурные ощущения окружающей среды [54].

Представленные результаты исследований в определенном смысле могут объяснить причину многих противоречий при оценке температурной чувствительности у человека. Например, поведение человека не всегда направлено на поддержание нормального теплового баланса организма и температурного комфорта, он может намеренно переоценивать собственную систему терморегуляции [30, 57], а именно: во время физических нагрузок, во время приема горячей ванны или плавая в холодной воде. Так, например, холодная вода вызывает приятное ощущение после продолжительного воздействия теплом и неприятное ощущение до него [58]. Экспериментально установлено, что субъективное ощущение температуры среды и ее комфортность имеют четкую зависимость от теплового состояния организма, или теплосодержания тела [10, 59, 60].

В настоящее время имеются верифицированные психофизиологические шкалы измерения и оценки температурной чувствительности человека, основанные на субъективном ощущении холода [54, 61], использование которых позволит расширить представления о сопряженности изменений теплосодержания тела и ощущения тепла или холода при разных сочетаниях условий среды: термические нагрузки в покое и при мышечной деятельности.

Таким образом, представленная в обзоре информация раскрывает некоторые закономерности физиологических реакций на однократные локальные и общие холодовые воздействия, а также термогенный эффект мышечной деятельности у человека и животных, адаптированных и не адаптированных к холоду. Отдельно рассмотрены феноменологические и методологические понятия «температурное ощущение», «тепловой комфорт» и «дискомфорт» с позиции афферентного потока и суммации экстеро- и интерорецепторной информации. Важно отметить, что при всей изученности физиологии терморегуляции под влиянием холода на организм сегодня еще не представляется возможным описать ее в виде обобщенной модели ввиду большого разнообразия и неоднородности реагирования отдельных сторон терморегуляторного процесса при разных условиях действия холодового раздражения.

Принципиально важной проблемой термофизиологии остается познание механизмов регуляции температурного гомеостазиса по отклонению теплосодержания организма и его роли в запуске и избирательности специфических и неспецифических рефлекторных реакций на термические воздействия, а также в формировании субъективных ощущений комфорта или дискомфорта. Кроме того еще мало известно о механизмах природных перекрестных адаптаций, импульсной гипотермии в направленном изменении эффективности физиологических функций организма.

В обзоре умышленно опущено описание центральных механизмов регуляции температурного гомеостазиса, т. к. это многосложная проблема, требующая отдельного рассмотрения. Примером тому может служить механизм «привыкания» к холоду, который, по-видимому, имеет условнорефлекторную природу (как повторяющееся и неизбежное) и реализуется при участии высших нейропсихических процессов. Именно привыкание, как нам представляется, зачастую определяет адаптивность и устойчивость к холоду, наряду с относительно слабыми резервными возможностями физиологических механизмов защиты человека в условиях длительного действия низкой температуры окружающей среды на организм.

Список литературы

1. *Иванов К.П.* Мышечная система и химическая терморегуляция. М., 1965. 127 с.
2. *Слоним А.Д.* Экологическая физиология животных. М., 1971. 446 с.
3. *Кощеев В.С.* Физиология и гигиена индивидуальной защиты человека от холода. М., 1981. 288 с.

4. *Martineau L., Jacobs I.* Muscle Glycogen Utilization During Shivering Thermogenesis in Humans // J. Appl. Physiol. 1988. Vol. 65, № 5. P. 2046−2050.

5. *Yakimenko M.A.* Thermoregulation in Man During Cold Adaptation // Proc. 8th Int. Congr. Circumpolar Health. Whitehorse, Yukon, May 20−25, 1990 / ed. by B.D. Postl et al., 1990. P. 534−536.

6. *Баженов Ю.И.* Термогенез и мышечная деятельность при адаптации к холоду. Л., 1981. 105 с.

7. *Пастухов Ю.Ф., Максимов А.Л., Хаскин В.В.* Адаптация к холоду и условиям Субарктики: проблемы термофизиологии. Магадан, 2003. Т. 1. 373 с.

8. *Хаскин В.В.* Энергетика теплообразования и адаптация к холоду. Новосибирск, 1975. 199 с.

9. *Mercer J.B.* The Shivering Response in Animals and Man // Arctic Med. Res. 1991. Vol. 50, № 6. P. 18−22.

10. *Brück K., Hinckel P.* Thermal Afferents to the Hypothalamus and Thermal Adaptation // J. Therm. Biol. 1984. Vol. 9, № 1−2. P. 7−10.

11. *Якименко М.А.* Физиологические механизмы адаптации к холоду у человека и животных: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1981. 32 с.

12. *Heller H.C., Musacchia X.J., Wang L.C.H.* Living in the Cold: Physiological and Biochemical Adaptation. N.-Y.; Amsterdam; London, 1986. 587 p.

13. *LeBlanc J.* The Role of Catecholamines in Adaptation to Chronic and Acute Stress // Proc. Int. Symp. Catecholamines and Stress in Bratislava. Oxford, 1976. P. 35−39.

14. *Баженов Ю.И., Бочаров М.И.* Влияние высокогорья на систему терморегуляции // Физиол. журн. СССР им. И.М. Сеченова. 1980. Т. 66, № 10. С. 1541−1548.

15. *Баженов Ю.И.* Терморегуляция при адаптации к гипоксии. Л., 1986. 126 с.

16. *Бочаров М.И.* Терморегуляция человека при длительной адаптации к высокогорью // Организм и среда / под ред. В.А. Труфакина, К.А. Шошенко. Новосибирск, 2003. С. 129−142.

17. *Баженов Ю.И., Пастухов Ю.Ф.* О принципе компенсации в системе химической терморегуляции // Теоретические и практические вопросы терморегуляции в норме и патологии. Л., 1974. С. 37.

18. *Nadel E.R., Holmér I., Bergh U., Astrand P.O., Stolwijk J.A.* Thermoregulatory Shivering During Exercise // Life Sci. 1973. Vol. 13, № 7. P. 983−989.

19. *Баженов Ю.И.* Системная компенсация теплообразования при адаптации к холоду // Научно-технический прогресс и приполярная медицина. Новосибирск, 1978. Т. 1. С. 177−178.

20. *Arnold J., LeBlanc J., Cote J., Lalonde J., Richard D.* Exercise Suppression of Thermoregulatory Thermogenesis in Warm- and Cold-Acclimated Rats // Can. J. Physiol. Pharmacol. 1986. Vol. 64, № 7. P. 922−926.

21. *Иванов К.П., Ткаченко Е.Я., Якименко М.А.* О температурном эффекте мышечных сокращений после адаптации к холоду // Физиол. журн. СССР им. И.М. Сеченова. 1970. Т. 56, № 10. С. 1438−1443.

22. *Ткаченко Е.Я., Якименко М.А., Иванов К.П.* Работоспособность скелетных мышц и энергетика мышечной работы при адаптации к холоду // Физиол. журн. СССР им. И.М. Сеченова. 1976. Т. 62, № 11. С. 1698−1702.

23. *Якименко М.А.* О мышечном термогенезе при адаптации к холоду: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1971. 18 с.

24. *Ткаченко Е.Я., Якименко М.А.* Исследование эффективности работы мышц у белых крыс при адаптации к холоду // Физиол. журн. СССР им. И.М. Сеченова. 1985. Т. 71, № 3. С. 337−341.

25. *Успенский А.Н., Данилова Л.И.* Характеристика длительного зубчатого тетануса скелетной мышцы крысы после адаптации к холоду // Физиол. журн. СССР им. И.М. Сеченова. 1990. Т. 76, № 11. С. 1616−1622.

26. *Livingstone S.D., Nolan R.W., Keefe A.A.* Effect of a 91-Day Polar Ski Expedition on Cold Acclimatization: Proc. 8th Int. Congr. Circumpolar Health, Whitehorse, Yukon, May 20−25, 1990. 1990. P. 486−488.

27. *Диверт В.Э., Ткаченко Е.Я., Якименко М.А.* Об энергетическом оптимуме физической работы при длительном действии холода и физических нагрузок. Новосибирск, 1988. 15 с. Деп. в ВИНИТИ 05.05.88, № 4314-В88.

28. *Quirion A., Therminarias A., Pellerei E., Méthot D., Laurencelle L., Tanche M., Vogelaere P.* Aerobic Capacity, Anaerobic Threshold and Cold Exposure with Speed Skaters // J. Sports Med. Phys. Fitness. 1988. Vol. 28, № 1. P. 27−34.

29. *Opstad P.K., Bahr R.* Reduced Set-Point Temperature in Young Men After Prolonged Strenuous Exercise Combined with Sleep and Energy Deficiency // Arctic Med. Res. 1991. Vol. 50, № 6. P. 122−126.

30. *Hensel H.* Thermoreception and Temperature Regulation. London; N.-Y., 1981. 321 p.

31. *Hensel H.* Neural Processes in Thermoregulation // Physiol. Rev. 1973. Vol. 53, № 4. P. 948−1017.

32. *Hensel H., Schafer K.* Static and Dynamic Activity of Cold Receptors in Cats After Long-Term Exposure to Various Temperatures // Pflugers. Arch. 1982. Bd. 392. S. 291−294.

33. *Козырева Т.В., Якименко М.А.* Влияние адаптации к холоду на импульсную активность кожных рецепторов // Физиол. журн. СССР им. И.М. Сеченова. 1979. Т. 65, № 11. С. 1598−1602.

34. *Козырева Т.В., Якименко М.А.* Функциональная перестройка терморецепторов при адаптации организма к холоду // Проблемы терморегуляции и температурной адаптации / под ред. Н.К. Поповой. Новосибирск, 1992. С. 10−23.

35. *Козырева Т.В.* Модуляция функциональных свойств терморецепторов кожи // Нейрофизиология. 1992. Т. 24, № 5. С. 542−551.

36. *Козырева Т.В.* Терморецепция при адаптации организма к холоду: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1991. 33 с.

37. *Слоним А.Д.* О физиологических механизмах природных адаптаций животных и человека. М.; Л., 1964. 64 с.

38. *Орлов Г.А.* Хроническое поражение холодом. Л., 1978. 168 с.

39. *Колыгин В.М.* Неврологическая характеристика профессиональных холодовых нейроваскулитов конечностей у рабочих «открытых» цехов Севера: дис. ... канд. мед. наук. Архангельск, 1973. 26 с.

40. *Койранский Б.Б.* Охлаждение, переохлаждение и их профилактика. Л., 1966. 248 с.

41. *Койранский Б.Б., Уквальберг Л.Я., Дмитриев М.В.* Использование методики определения функциональной мобильности холодовых рецепторов при субнормальных температурах воздуха // Методы исследования теплообмена и терморегуляции. Киев, 1968. С. 88−90.

42. *Козырева Т.В., Якименко М.А.* К вопросу о температурной чувствительности человека к холоду // Физиол. журн. СССР им. И.М. Сеченова. 1978. Т. 64, № 2. С. 220−225.

43. *Гуменер П.И., Коновалов М.Н.* Сосудистые реакции при физической работе различной интенсивности в холодильной камере // Вопр. физиологии в гигиене. М., 1959. С. 42−47.

44. *Снякин П.Г.* Функциональная мобильность рецепторов // Успехи физиол. наук. 1971. Т. 2, № 3. С. 31−56.

45. *Irving L.* Human Adaptation to Cold // Nature. 1960. Vol. 185, № 4713. P. 572−574.

46. *Горшков С.И., Малышева А.Е.* Современное состояние исследований по физиологии периферической терморецепции и ее центральной интеграции // Гигиена и санитария. 1970. № 11. С. 69−73.

47. *Сороко С.И.* Нейрофизиологические механизмы индивидуальной адаптации человека в Антарктиде. Л., 1984. 152 с.

48. *Бочаров М.И., Сороко С.И.* Изменение температурной чувствительности у человека в процессе адаптации к холоду и гипоксии // Физиология человека. 1992. Т. 18, № 3. С. 157−161.

49. *Френкель Г.Л.* К патологической физиологии хронической холодовой травмы // Тр. конф. по высокогорной и холодовой травме. Фрунзе, 1962. С. 301−314.

50. *Василевский Н.Н., Сороко С.И., Богословский М.М.* Психофизиологические аспекты адаптации человека в Антарктиде. Л., 1978. 208 с.

51. *Орбели Л.А.* Обзор учения о симпатической иннервации скелетных мышц, органов чувств и центральной нервной системы // Физиол. журн. СССР им. И.М. Сеченова. 1932. № 1−2. С. 1−22.

52. *Бартон А., Эдхолм О.* Человек в условиях холода. М., 1957. 333 с.

53. *Диверт В.Э.* Периферическая терморецепция при разных функциональных состояниях организма: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2008. 32 с.

54. *Hensel H., Schafer K.* Thermoreception and Temperature Regulation in Man // Recent Adv. Med. Thermol. Proc. 3rd, Congr. Thermol., Bath. 29 March − 2 Apr., 1982. N.-Y.; London, 1984. P. 51−64.

55. *Attia M.* Thermal Pleasantness and Temperature Regulation in Man // Neuros. Biobehav. Rev. 1984. Vol. 8, № 3. P. 335−342.

56. *Mayer E.* Was ist thermische Behaglichkeit? // Wiss. Mitt. Meteorol. Inst. Univ. Munchen. 1987. № 58. P. 19−28.

57. *Иванов К.П.* Основы энергетики организма // Современные проблемы, загадки и парадоксы регуляции энергетического баланса. СПб., 2001. Т. 3. 278 с.

58. *Cabanac M.* Sensory Pleasure // Q. Rev. Biol. 1979. Vol. 54. P. 1−29.

59. *Cabanac M.* Plaisir ou deplaisir de la sensation thermique et homothermie // Physiol. Behav. 1969. Vol. 4. P. 359−364.

60. *Mower G.D.* Perceived Intensity of Peripheral Thermal Stimuli Is Independent of Internal Temperature // J. Comp. Physiol. Psychol. 1976. Vol. 90, № 12. P. 1152−1155.

61. *Brűck K., Baum E., Schwennicke H.P.* Cold-Adaptive Modifications in Man Induced by Repeated Short-Term Cold-Exposures and During a 10-Day and -Night Cold-Exposure // Pflugers. Arch. 1976. Bd. 383. S. 125−133.

References

1. Ivanov K.P. *Myshechnaya sistema i khimicheskaya termoregulyatsiya* [The Muscular System and Chemical Thermoregulation]. Moscow, 1965. 127 p.

2. Slonim A.D. *Ekologicheskaya fiziologiya zhivotnykh* [Animal Ecophysiology]. Moscow, 1971. 446 p.

3. Koshcheev V.S. *Fiziologiya i gigiena individual'noy zashchity cheloveka ot kholoda* [Physiology and Hygiene of Personal Protection from the Cold]. Moscow, 1981. 288 p.

4. Martineau L., Jacobs I. Muscle Glycogen Utilization During Shivering Thermogenesis in Humans. *J. Appl. Physiol.*, 1988, vol. 65, no. 5, pp. 2046−2050.

5. Yakimenko M.A. Thermoregulation in Man During Cold Adaptation. *Proc. 8th Int. Congr. Circumpolar Health*. Whitehorse, Yukon, 20–25 May 1990. Ed. by Postl B.D. et al. 1990, pp. 534–536.

6. Bazhenov Yu.I. *Termogenez i myshechnaya deyatel'nost' pri adaptatsii k kholodu* [Thermogenesis and Muscle Activity During Adaptation to Cold]. Leningrad, 1981. 105 p.

7. Pastukhov Yu.F., Maksimov A.L., Khaskin V.V. *Adaptatsiya k kholodu i usloviyam Subarktiki: problemy termofiziologii* [Adaptation to the Cold and Subarctic Conditions: Issues of Thermophysiology]. Magadan, 2003. Vol. 1. 373 p.

8. Khaskin V.V. *Energetika teploobrazovaniya i adaptatsiya k kholodu* [The Energetics of Thermogenesis and Adaptation to Cold]. Novosibirsk, 1975. 199 p.

9. Mercer J.B. The Shivering Response in Animals and Man. *Arctic Med. Res.*, 1991, vol. 50, no. 6, pp. 18−22.

10. Brück K., Hinckel P. Thermal Afferents to the Hypothalamus and Thermal Adaptation. *J. Therm. Biol.*, 1984, vol. 9, no. 1−2, pp. 7−10.

11. Yakimenko M.A. *Fiziologicheskie mekhanizmy adaptatsii k kholodu u cheloveka i zhivotnykh:* avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk [Physiological Mechanisms of Adaptation to Cold in Humans and Animals: Dr. Biol. Sci. Diss. Abs.]. Leningrad, 1981. 32 p.

12. Heller H.C., Musacchia X.J., Wang L.C.H. *Living in the Cold: Physiological and Biochemical Adaptation*. New York, Amsterdam, London, 1986. 587 p.

13. LeBlanc J. The Role of Catecholamines in Adaptation to Chronic and Acute Stress. *Proc. Int. Symp. on Catecholamines and Stress*. Bratislava, Oxford, 1976, pp. 35−39.

14. Bazhenov Yu.I., Bocharov M.I. Vliyanie vysokogor'ya na sistemu termoregulyatsii [Effect of High Altitude on the System of Thermoregulation]. *Fiziologicheskiy zhurnal SSSR im. I.M. Sechenova*, 1980, vol. 66, no. 10, pp. 1541−1548.

15. Bazhenov Yu.I. *Termoregulyatsiya pri adaptatsii k gipoksii* [Thermoregulation During Adaptation to Hypoxia]. Leningrad, 1986. 126 p.

16. Bocharov M.I. Termoregulyatsiya cheloveka pri dlitel'noy adaptatsii k vysokogor'yu [Human Thermoregulation During Long-Term Adaptation to Altitude]. *Organizm i sreda* [Human Body and Environment]. Ed. by Trufakin V.A., Shoshenko K.A. Novosibirsk, 2003, pp. 129–142.

17. Bazhenov Yu.I., Pastukhov Yu.F. O printsipe kompensatsii v sisteme khimicheskoy termoregulyatsii [On Compensation in the System of Chemical Thermoregulation]. *Teoreticheskie i prakticheskie voprosy termoregulyatsii v norme i patologii* [Theoretical and Practical Issues of Thermoregulation in Health and Disease]. Leningrad, 1974, p. 37.

18. Nadel E.R., Holmér I., Bergh U., Astrand P.O., Stolwijk J.A. Thermoregulatory Shivering During Exercise. *Life Sci.*, 1973, vol. 13, no. 7, pp. 983−989.

19. Bazhenov Yu.I. Sistemnaya kompensatsiya teploobrazovaniya pri adaptatsii k kholodu [Systemic Thermogenetic Compensation During Adaptation to Cold]. *Nauchno-tekhnicheskiy progress i pripolyarnaya meditsina* [Technological Advance and Circumpolar Health]. Novosibirsk, 1978. Vol. 1, pp. 177−178.

20. Arnold J., LeBlanc J., Cote J., Lalonde J., Richard D. Exercise Suppression of Thermoregulatory Thermogenesis in Warm- and Cold-Acclimated Rats. *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 1986, vol. 64, no. 7, pp. 922−926.

21. Ivanov K.P., Tkachenko E.Ya., Yakimenko M.A. O temperaturnom effekte myshechnykh sokrashcheniy posle adaptatsii k kholodu [On the Temperature Effect of Muscle Contraction After Cold Adaptation]. *Fiziologicheskiy zhurnal SSSR im. I.M. Sechenova*, 1970, vol. 56, no. 10, pp. 1438−1443.

22. Tkachenko E.Ya., Yakimenko M.A., Ivanov K.P. Rabotosposobnost' skeletnykh myshts i energetika myshechnoy raboty pri adaptatsii k kholodu [Skeletal Muscle Performance and Muscular Work Energy at Cold Adaptation]. *Fiziologicheskiy zhurnal SSSR im. I.M. Sechenova*, 1976, vol. 62, no. 11, pp. 1698−1702.

23. Yakimenko M.A. *O myshechnom termogeneze pri adaptatsii k kholodu*: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [On Muscular Thermogenesis at Cold Adaptation: Cand. Biol. Sci. Diss. Abs.]. Novosibirsk, 1971. 18 p.

24. Tkachenko E.Ya., Yakimenko M.A. Issledovanie effektivnosti raboty myshts u belykh krys pri adaptatsii k kholodu [Research into the Efficiency of Muscle Work in White Rats at Cold Adaptation]. *Fiziologicheskiy zhurnal SSSR im. I.M. Sechenova*. 1985, vol. 71, no. 3, pp. 337−341.

25. Uspenskiy A.N., Danilova L.I. Kharakteristika dlitel'nogo zubchatogo tetanusa skeletnoy myshtsy krysy posle adaptatsii k kholodu [Description of Prolonged Tetanic Contraction in Rat Skeletal Muscle Following Cold Adaptation]. *Fiziologicheskiy zhurnal SSSR im. I.M. Sechenova*, 1990, vol. 76, no. 11, pp. 1616−1622.

26. Livingstone S.D., Nolan R.W., Keefe A.A. *Effect of a 91-Day Polar Ski Expedition on Cold Acclimatization: Proc. 8th Int. Congr. Circumpolar Health*. Whitehorse, Yukon, 20–25 May 1990. Ed. by Postl B.D. et al. 1990, pp. 486–488.

27. Divert V.E., Tkachenko E.Ya., Yakimenko M.A. *Ob energeticheskom optimume fizicheskoy raboty pri dlitel'nom deystvii kholoda i fizicheskikh nagruzok* [On the Energy Optimum of Physical Work at Prolonged Cold Exposure and Exercise]. Novosibirsk, 1988. 15 p.

28. Quirion A., Therminarias A., Pellerei E., Méthot D., Laurencelle L., Tanche M., Vogelaere P. Aerobic Capacity, Anaerobic Threshold and Cold Exposure with Speed Skaters. *J. Sports Med. Phys. Fitness*, 1988, vol. 28, no. 1, pp. 27−34.

29. Opstad P.K., Bahr R. Reduced Set-Point Temperature in Young Men After Prolonged Strenuous Exercise Combined with Sleep and Energy Deficiency. *Arctic Med. Res.*, 1991, vol. 50, no. 6, pp. 122−126.

30. Hensel H. *Thermoreception and Temperature Regulation*. London, New York, 1981. 321 p.

31. Hensel H. Neural Processes in Thermoregulation. *Physiol. Rev.*, 1973, vol. 53, no. 4, pp. 948−1017.

32. Hensel H., Schafer K. Static and Dynamic Activity of Cold Receptors in Cats After Long-Term Exposure to Various Temperatures. *Pflugers Arch.*, 1982, vol. 392, pp. 291−294.

33. Kozyreva T.V., Yakimenko M.A. Vliyanie adaptatsii k kholodu na impul'snuyu aktivnost' kozhnykh retseptorov [Effect of Cold Adaptation on Impulse Activity]. *Fiziologicheskiy zhurnal SSSR im. I.M. Sechenova*, 1979, vol. 65, no. 11, pp. 1598−1602.

34. Kozyreva T.V., Yakimenko M.A. Funktsional'naya perestroyka termoretseptorov pri adaptatsii organizma k kholodu [Functional Reorganization of Thermoreceptors at Cold Adaptation]. *Problemy termoregulyatsii i temperaturnoy adaptatsii* [Problems of Thermoregulation and Temperature Adaptation]. Novosibirsk, 1992, pp. 10−23.

35. Kozyreva T.V. Modulyatsiya funktsional'nykh svoystv termoretseptorov kozhi [Modulation of the Functional Properties of Skin Thermoreceptors]. *Neyrofiziologiya*, 1992, vol. 24, no. 5, pp. 542−551.

36. Kozyreva T.V. *Termoretseptsiya pri adaptatsii organizma k kholodu*: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk [Thermoreception at Adaptation to Cold: Dr. Biol. Sci. Diss. Abs.]. St. Petersburg, 1991. 33 p.

37. Slonim A.D. *O fiziologicheskikh mekhanizmakh prirodnykh adaptatsiy zhivotnykh i cheloveka* [On Physiological Mechanisms of Natural Adaptation in Animals and Humans]. Moscow, Leningrad, 1964. 64 p.

38. Orlov G.A. *Khronicheskoe porazhenie kholodom* [Chronic Cold Injury]. Leningrad, 1978. 168 p.

39. Kolygin V.M. *Nevrologicheskaya kharakteristika professional'nykh kholodovykh neyrovaskulitov konechnostey u rabochikh "otkrytykh" tsekhov Severa*: dis. ... kand. med. nauk [Neurological Characteristics of Occupational Chronic Cold Injuries of Workers' Extremities in the North: Cand. Med. Sci. Diss.]. Arkhangelsk, 1973. 26 p.

40. Koyranskiy B.B. *Okhlazhdenie, pereokhlazhdenie i ikh profilaktika* [Cold Stress, Hypothermia, and Their Prevention]. Leningrad, 1966. 248 p.

41. Koyranskiy B.B., Ukval'berg L.Ya., Dmitriev M.V. Ispol'zovanie metodiki opredeleniya funktsional'noy mobil'nosti kholodovykh retseptorov pri subnormal'nykh temperaturakh vozdukha [Applying the Methods of Determining the Functional Mobility of Cold Receptors at Subnormal Air Temperatures]. *Metody issledovaniya teploobmena i termoregulyatsii* [Methods of Studying Heat Transfer and Heat Regulation]. Kiev, 1968, pp. 88–90.

42. Kozyreva T.V., Yakimenko M.A. K voprosu o temperaturnoy chuvstvitel'nosti cheloveka k kholodu [On Human Sensitivity to Cold]. *Fiziologicheskiy zhurnal SSSR im. I.M. Sechenova*, 1978, vol. 64, no. 2, pp. 220−225.

43. Gumener P.I., Konovalov M.N. Sosudistye reaktsii pri fizicheskoy rabote razlichnoy intensivnosti v kholodil'noy kamere [Vascular Response at Physical Work of Varying Intensity in a Refrigerator]. *Voprosy fiziologii v gigiene*, Moscow, 1959, pp. 42−47.

44. Snyakin P.G. Funktsional'naya mobil'nost' retseptorov [Receptor Functional Mobility]. *Uspekhi fiziologicheskikh nauk*, 1971, vol. 2, no. 3, pp. 31−56.

45. Irving L. Human Adaptation to Cold. *Nature*, 1960, vol. 185, no. 4713, pp. 572−574.

46. Gorshkov S.I., Malysheva A.E. Sovremennoe sostoyanie issledovaniy po fiziologii periphericheskoy termoretseptsii i ee tsentral'noy integratsii [The Current State of Research into the Physiology of Peripheral Thermoreception and Its Central Integration]. *Gigiena i sanitariya*, 1970, no. 11, pp. 69−73.

47. Soroko S.I. *Neyrofiziologicheskie mekhanizmy individual'noy adaptatsii cheloveka v Antarktide* [Neurophysiological Mechanisms of Personal Adaptation in Antarctica]. Leningrad, 1984. 152 p.

48. Bocharov M.I., Soroko S.I. Izmenenie temperaturnoy chuvstvitel'nosti u cheloveka v protsesse adaptatsii k kholodu i gipoksii [Changes in Temperature Sensitivity of Humans During Adaptation to Cold and Hypoxia]. *Fiziologiya cheloveka*, 1992, vol. 18, no. 3, pp. 157−161.

49. Frenkel' G.L. K patologicheskoy fiziologii khronicheskoy kholodovoy travmy [On Pathophysiology of Chronic Cold Injury]. *Tr. konf. po vysokogornoy i kholodovoy travme* [Proc. Conf. on Hypobaropathy and Cold Injury]. Frunze, 1962, pp. 301−314.

50. Vasilevskiy N.N., Soroko S.I., Bogoslovskiy M.M. *Psikhofiziologicheskie aspekty adaptatsii cheloveka v Antarktide* [Physiological Aspects of Human Adaptation in Antarctica]. Leningrad, 1978. 208 p.

51. Orbeli L.A. Obzor ucheniya o simpaticheskoy innervatsii skeletnykh myshts, organov chuvstv i tsentral'noy nervnoy sistemy [Review of the Science of Sympathetic Innervation of Skeletal Muscles, Sensory Organs and the Central Nervous System]. *Fiziologicheskiy zhurnal SSSR im. I.M. Sechenova*, 1932, no. 1−2, pp. 1−22.

52. Burton A.C., Edholm O.G. *Man in a Cold Environment*. London, 1955 (Russ. ed.: Barton A., Edkholm O. *Chelovek v usloviyakh kholoda*. Moscow, 1957. 333 p.).

53. Divert V.E. *Periphericheskaya termoretseptsiya pri raznykh funktsional'nykh sostoyaniyakh organizma*: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk [Peripheral Thermoreception at Various Functional States of the Body: Dr. Biol. Sci. Diss. Abs.]. Novosibirsk, 2008. 32 p.

54. Hensel H., Schafer K. Thermoreception and Temperature Regulation in Man. *Recent Adv. Med. Thermol.* Proc. 3rd Congr. Thermol. 29 March − 2 April 1982, Bath. New York, London, 1984, pp. 51−64.

55. Attia M. Thermal Pleasantness and Temperature Regulation in Man. *Neuros. Biobehav. Rev*., 1984, vol. 8, no. 3, pp. 335−342.

56. Mayer E. Was ist thermische Behaglichkeit? *Wiss. Mitt. Meteorol. Inst. Univ. Munchen*, 1987, no. 58, pp. 19−28.

57. Ivanov K.P. Osnovy energetiki organizma [Fundamentals of Human Body Energy]. *Sovremennye problemy, zagadki i paradoksy regulyatsii energeticheskogo balansa* [Current Issues, Mysteries and Paradoxes of Energy Balance Regulation]. St. Petersburg, 2001, vol. 3. 278 p.

58. Cabanac M. Sensory Pleasure. *Q. Rev. Biol.*, 1979, vol. 54, pp. 1–29.

59. Cabanac M. Plaisir ou deplaisir de la sensation thermique et homothermie. *Physiol. Behav.*, 1969, vol. 4, pp. 359−364.

60. Mower G.D. Perceived Intensity of Peripheral Thermal Stimuli Is Independent of Internal Temperature. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1976, vol. 90, no. 12, pp. 1152−1155.

61. Brück K., Baum E., Schwennicke H.P. Cold-Adaptive Modifications in Man Induced by Repeated Short-Term Cold-Exposures and During a 10-Day and -Night Cold-Exposure. *Pflugers Arch.*, 1976, vol. 383, pp. 125−133.

Bocharov Mikhail Ivanovich
Ukhta State Technical University (Ukhta, Russia)

THERMOREGULATION IN COLD ENVIRONMENTS (Review) Report II

This review summarizes the results of experimental and field studies of the physiological processes of thermoregulation under the action of cold exposure on the body. The paper dwells on the structure of the peripheral vascular response to cold, as well as on the central and local mechanisms of vasomotor reactions. It also describes the mechanisms underlying cold-induces vasodilation, its physiological meaning and adaptive changes. Further, the article focuses on the changing sensitivity of peripheral cold

receptors during adaptation to cold. Increased sensitivity of peripheral thermoreceptors is considered to be a compensatory-adaptive mechanism aimed to improve the accuracy of regulatory systems and to optimize thermoregulation processes in the cold. Decreased sensitivity to cold is a symptom of developing pathology. It is assumed that insufficient thermogenesis under the action of cold on the body is compensated by contractile thermogenesis in the form of thermoregulatory tone and cold shivering. Temperature threshold for cold shivering is determined by phenotypic characteristics and adaptation to cold. Literature data indicate a potential increase in heat production and hyperthermia during voluntary muscle activity following a short-term muscle exercise in the cold. The paper shows that reactions of systemic hemodynamics grow weaker with repeated cold exposures, while the evolving hypothermia results in decreased cardiac efficiency and increased peripheral vasoconstriction. During adaptation to cold, the pattern of respiration changes in order to reduce the heat loss due to the warming of the inhaled air. In addition, the article dwells on the principles of heat balance regulation in the body as well as on the phenomenological concepts of *feeling* the temperature and assessing thermal *comfort* or *discomfort*.

Keywords: *cold, thermoregulation, adaptation, sensitivity.*

Контактная информация:
адрес: 169300, г. Ухта, ул. Первомайская, д. 13;
e-mail: bocha48@mail.ru