

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 I*

В обзоре обобщены результаты экспериментальных и натуральных 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 терморепцепторов рассматривается как компенсаторно-адаптационный механизм, направленный на повышение точности управления систем 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 изменения паттерна дыхательного акта направлены на уменьшение теплопотерь, связанных с согреванием вдыхаемого воздуха. Обсуждаются принципы регуляции теплового баланса организма, а также феноменологические понятия – «ощущение» температуры и оценка температурного «комфорта» или «дискомфорта».

Ключевые слова: терморегуляция организма человека, адаптация к холоду, чувствительность.

*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

Известно, что одним из мощных факторов среды, действующих на организм человека, является низкая температура. Степень ее влияния зависит от площади, локализации охлаждаемой поверхности тела, длительности и мощности воздействия, а также от ряда сопутствующих факторов (влажность атмосферного воздуха, скорость ее движения). Поэтому абсолютная температура окружающей среды не всегда может являться мерой охлаждающего и повреждающего воздействия на организм. Так, например, даже при температуре выше 0 °С, но высокой влажности воздуха или промокании обуви при длительном пребывании в сырых траншеях у солдат (Первой мировой войны) отмечались случаи отморожения стоп («траншейная стопа», или *trenchfoot*).

К настоящему времени накоплен значительный материал о физиологии человека и животных при разных формах адаптации к низким температурам окружающей среды [1–27 и мн. др.]. Вместе с тем, многие вопросы системной организации процессов терморегуляции организма человека, обеспечивающих избирательность реакции и адекватный ответ на разные по мощности и длительности холодовые воздействия, в настоящее время не утратили своей научно-практической значимости для медицинской и биологической науки. Это относится, в частности, к вновь обозначенной проблеме освоения Арктики, применения импульсной гипотермии в клинике, при специальной деятельности человека (спорт, космонавтика, подводные погружения и др.), в условиях стихийных бедствий и техногенных катастроф.

В данном обзоре представлено краткое описание физиологических механизмов терморегуляции при разных холодовых воздействиях на организм с некоторыми комментариями о существующих проблемах в термофизиологии.

Периферические вазомоторные реакции. Очевидно, что острое охлаждение организма по типу стресс-реакции [28] вызывает возбуждение и активацию нейроэндокринной системы, в результате чего происходит запуск

специфических терморегуляционных реакций, противостоящих переохлаждению.

Так, реакция на кратковременное (10 с) локальное холодовое воздействие тыльной поверхности кисти заключается в повышении тонуса периферических артериальных сосудов крупного и среднего калибра, а при воздействии в области переносицы происходит достоверное сужение капилляров конъюнктивы глаза [29]. Так же, как кратковременная иммерсия руки в ледяную воду, констрикцию кожных сосудов вызывает и значительное (в 2 и более раз) уменьшение интенсивности периферического кровотока [10, 25, 30–32]. При этом происходит рефлекторное повышение системного артериального давления, частоты сердечных сокращений и систолического объема крови [25, 26, 32]. Причем охлаждение руки или туловища играет меньшую роль в инициации сердечного ответа [33], а лица – большую [25, 26, 34]. Так, при иммерсии лица в ледяную воду отмечается брадикардический эффект, но в большей мере нарастает артериальное давление, чем при аналогичном охлаждении руки, что в первом случае объясняется нарастанием активности симпатического и парасимпатического отделов ВНС [25, 26].

Считается, что холодовая вазоконстрикция как мощный механизм защиты от холода, ограничивающий теплопотери организма на 16–34 % [10, 35], регулируется центральными механизмами [32]. Есть предположение [36], указывающее на определенную зависимость вазоконстрикторного эффекта периферических крупных и мелких артерий при охлаждении от активности симпатической нервной системы. Допускается также возможность сокращения коллагена кожи при ее охлаждении, приводящего к окклюзии мелких сосудов и капилляров на периферии, ограничивающих приток крови к охлаждаемому участку тела [37].

Изучение морфофункциональной структуры микроциркуляторного русла и реактивности микрососудов у человека показывает их зависимость от длительности действия холодового фактора [38]. При кратковременной холодовой

экспозиции имеет место срочная адаптация системы микроциркуляции, в основе которой лежит изменение сократительной активности гладких миоцитов. В результате длительной адаптации к холоду происходит морфофункциональная перестройка системы микроциркуляции, ведущая к изменению реактивности микрососудов. Считается [39], что в результате адаптации к холоду у человека повышается чувствительность альфа-адренорецепторов сосудов кожи к адреналину, благодаря чему снижается кровоток на периферии тела и, соответственно, теплоотдача организма в условиях низких температур среды. Однако большинство исследователей отмечают меньшее снижение как температуры кожи, так и периферического кровотока в кисти при ее иммерсии в ледяную воду у человека после разных форм адаптации к холоду, чем в контроле [10, 30, 40]. Причем у лиц, адаптированных к холоду, меньшая интенсивность снижения температуры кожи при охлаждении обуславливалась более ранним включением механизмов периферической вазодилатации [26, 40], увеличением ее длительности и «индекса холодной компенсации» по сравнению с контрольной группой [41, 42].

Компенсаторная реакция («холодовая вазодилатация»), предохраняющая поверхностные и глубоко лежащие ткани от переохлаждения, известна сравнительно давно, но физиологические механизмы ее возникновения до настоящего времени не имеют единого объяснения. Т. Lewis [43], впервые наблюдая флюктуации кровотока в пальце руки, погруженной в ледяную воду, связывал их с аксон-рефлекторными механизмами. Есть предположения, что при значительной гипотермии поверхности тела снижается чувствительность большинства сосудов к симпатомиметикам [44], или опосредованное уменьшение содержания катехоламинов в плазме крови при охлаждении является одной из причин, вызывающих холодovou вазодилатацию [45]. Существуют разные мнения и об участии дофаминергических нейронов в вазомоторных рефлексах [46, 47]. Дилататорный эффект при холодovом воздействии нередко

связывается с абсолютным значением температуры кожи [48], термоградиентом в «оболочке» тела [25], эмоциональным состоянием человека [49] или с общим уровнем метаболизма [50]. Достаточно аргументировано мнение о центральной регуляции вазодилатации. Так, острое охлаждение кисти одной стороны вызывает рефлекторную сосудодвигательную реакцию в контралатеральной [51] с одновременным повышением системного артериального давления [25, 26]. Последнее, в свою очередь, по принципу обратной связи [52] тормозит симпатический и активизирует парасимпатический отделы ВНС, что может приводить к расширению артериол. Существуют и экспериментальные доказательства того, что местные механизмы регуляции кровообращения в интересах тканевого метаболизма могут подавлять дистанционные нейрогенные влияния [53]. В частности, в основе механизмов холодovого вазодилатации может лежать: холодovое подавление активности гладких мышц сосудов кожи и снижение базального тонуса, который незначительно изменяется при симпатической импульсации, но обладает автономной миогенной активностью, изменяющейся под влиянием метаболитов, катехоламинов и температуры; уменьшение чувствительности сосудов к симпатической импульсации; освобождение вазоактивных веществ в связи с повреждением ткани [54].

Предполагается, что особое значение в механизмах сосудистых реакций имеет изменение импульсации холодovых рецепторов, т. к. увеличение активности терморепцепторов приводит к вазоконстрикции, а уменьшение – к вазодилатации сосудов на периферии [55]. Допускается и вероятность увеличения вязкости крови при охлаждении, которая приводит к замедлению кровотока через сосочковые петли, вызывая повышение давления в артериовенозных анастомозах, и раскрывают их [56]. По мере нагревания капиллярной крови путем проведения тепла через ткани этот цикл может повторяться.

Аппроксимируя полиномами кривую изменения температуры кожи кисти при прессорно-

холодовой пробе с дополнительным расчетом 2-й производной, удалось выявить 4 типа четко различающихся по интенсивности и фазности сосудистых терморегуляторных реакций [41]. Среди них I тип отличался ярко выраженной и устойчивой фазой холодовой вазодилатации, как более устойчивый к локальному охлаждению, а IV – вообще ее отсутствием, что свидетельствует о вазоконстрикторном эффекте и пассивно развивающейся гипотермии конечности, что, по мнению авторов [41], может иметь особое диагностическое и прогностическое значение.

Замечено, что у человека с выраженной фазностью реакций периферических сосудов на охлаждение снижается болевая чувствительность как в процессе его воздействия [57, 58], так и в период пассивного разогревания [25]. Предполагается, что в основе болевых ощущений холода лежит вегетативная природа ограничения периферической гемодинамики, возникающая при непосредственном влиянии низкой температуры на нервы сосудов, или при длительном спазме сосудов, наблюдаемом в условиях хронического поражения холодом [59].

Анализ литературы указывает на достаточную степень изученности структуры периферического компонента вазомоторных реакций на относительно кратковременные острые локальные охлаждения разных сегментов тела, а также нейрогуморальных и местных механизмов регуляции сосудистого тонуса. Доказана вероятность типологических особенностей реакции периферических сосудов на холод и возможность их модификации в связи с разными формами адаптации к низкой температуре среды. Когда происходит понижение порога включения и увеличение длительности фазы холодовой вазодилатации [41], свидетельствующие о повышении эффективности регуляции кровотока с целью предохранения поверхностных тканей от повреждения холодом и обеспечения работоспособности, например, кисти в случае ее внешнего охлаждения. При этом следует указать на еще слабую изученность зависимости порогов рефлекторного включения специфического терморегуляторного ответа периферических

сосудов от разной мощности внешней холодовой нагрузки, что имело бы большое научное и практическое значение. Во-первых, это позволит раскрыть физиологическую картину изменчивости реактивности и диапазон резервных возможностей регуляции периферических сосудистых реакций и, во-вторых, прогнозировать их ответ на разные термические воздействия с целью оптимизации условий деятельности человека.

Кровообращение и терморегуляция. Многочисленные исследования указывают на определенную зависимость реакции сердечно-сосудистой системы от интенсивности, способа охлаждения и степени развивающейся гипотермии организма.

Умеренное общее охлаждение, как правило, приводит к нарастанию системного артериального давления крови, сердечного выброса и частоты сердечных сокращений, что связывается с повышением симпатической активности ВНС и общим спазмом сосудов на периферии тела [60, 61]. Причем сосудодвигательные реакции имеют свои регионарные особенности и даже при мощных холодовых воздействиях вазоконстрикция, охватывая большую часть поверхности тела, может не возникать в области головы и шеи [61]. Прямо противоположны с периферией реакции на холод сосудов внутренних органов [62]. Считается, что при охлаждении организма наблюдаемое перераспределение кровотока от периферии к внутренним органам и мышцам [63] направлено, с одной стороны, на ограничение теплоотдачи с поверхности тела, с другой – на повышение теплопродукции и обогревание жизненно важных органов [64].

Если холодовые экспозиции повторяются часто, то соответствующие реакции системной гемодинамики ослабевают, снижается и вазопресорный эффект, вызываемый холодом [25, 26]. Это подтверждается многими исследованиями на человеке и животных, адаптированных к холоду.

В условиях развивающейся гипотермии организма отмечается брадикардия, стойкое снижение сердечного выброса, минутного объема кровообращения, системного артериального давления

крови и прогрессирующее повышение общего периферического сопротивления сосудов [61, 65]. Физиологические механизмы реагирования сердечно-сосудистой системы на холод достаточно хорошо изучены и представлены в известных обзорах [12, 66, 67].

Таким образом, из данного раздела следует, что при умеренном общем охлаждении основные сдвиги в системе кровообращения проявляются в увеличении гемоциркуляции, и за счет повышения тонуса периферических сосудов и его понижения в сосудах висцеральных органов происходит перераспределение крови в центральное гемоциркуляторное русло при постоянстве кровообращения в головном мозге. Такой механизм регуляции кровообращения в указанных условиях имеет большое терморегуляторное значение, обеспечивая за счет тепломассопереноса с кровью ограничение подведения тепла к периферии и, соответственно, уменьшение теплопотерь конвекцией с поверхности тела, а также увеличение обогрева и теплопродукции жизненно важных органов, особенно печени и сердца. В условиях гипотермии тела подавляется функция кровообращения, а с ней ослабевают и процессы эффективной терморегуляции организма. Предполагается, что адаптация к холоду приводит к понижению реактивности системы кровообращения в ответ на дозированное воздействие низкой температурой. Вместе с этим, вопросы адаптивных перестроек механизмов регуляции системной гемодинамики, регионарных (органных) систем кровотока, обеспечивающих теплотворную функцию при кратковременном, периодическом или длительном пребывании человека на холоде, по-прежнему остаются предметом исследований.

Внешнее дыхание и терморегуляция. В условиях компенсируемого охлаждения типичной реакцией функции внешнего дыхания у человека является увеличение легочной вентиляции, частоты и глубины дыхания [61, 68, 69], что, с одной стороны, приводит к повыше-

нию потребления кислорода и, соответственно, теплопродукции, с другой – к нарастанию конвективных теплопотерь на согревание вдыхаемого воздуха [22, 68]. У лиц, адаптированных к холоду, приспособительные изменения паттерна дыхательного акта обеспечивают в условиях низких температур среды меньшие теплопотери через дыхание, чем в контрольной («тепловой») группе [68, 70, 71]. По мере развития гипотермии организма отмечается прогрессирующее снижение легочной вентиляции, потребления кислорода [48]. При хроническом действии низких температур у человека могут развиваться такие явления, как «синдром полярной гипоксии» [72], «хронический гипоксический синдром» [73], или «холодовая гипоксия» [22], основанные на недостаточности функции дыхания и образовании дефицита кислорода в организме.

Как видно из представленных данных, изучению особенностей теплообмена через дыхание при холодных воздействиях посвящено ограниченное количество работ, где оценивали лишь конвективные теплопотери без учета тепла на влаготери в выдыхаемом воздухе. Имеющиеся материалы свидетельствуют о том, что у человека в условиях компенсируемого охлаждения конвективные теплопотери через дыхание нарастают за счет усиления легочной вентиляции, тогда как у лиц, адаптированных к холоду, теплопотери через дыхание уменьшается в силу изменения соотношений длительности инспираторной и экспираторной фаз дыхательного акта. Важно заметить, что изменение паттерна дыхания в условиях длительного действия холода на организм, особенно в регионах Крайнего Севера в зимний период года, с точки зрения теплообмена, приводит к ограничению теплопотерь путем респирации. Однако, с точки зрения биоэнергетики, поверхностное дыхание не обеспечивает должной величины потребления кислорода, что, надо полагать, может приводить к гипоксическим состояниям организма и, со временем, к развитию патологических процессов.

Список литературы

1. *Ажаев А.Н.* Физиолого-гигиенические аспекты действия высоких и низких температур. Проблемы космической биологии. М., 1979. Т. 38. 264 с.
2. *Баженов Ю.И.* Термогенез и мышечная деятельность при адаптации к холоду. Л., 1981. 105 с.
3. *Бартон А., Эдхолм О.* Человек в условиях холода. М., 1957. 333 с.
4. *Бочаров М.И.* Физиологические проблемы защиты человека от холода. Сыктывкар, 2004. (Науч. докл.: сер. препринтов № 34-04). 40 с.
5. *Василевский Н.Н., Сороко С.И., Богословский М.М.* Психофизиологические аспекты адаптации человека в Антарктиде. Л., 1978. 208 с.
6. *Деряпа Н.Р., Матусов А.Л., Рябинин И.Ф.* Человек в Антарктиде. Л., 1975. 184 с.
7. *Иванов К.П.* Мышечная система и химическая терморегуляция. М., 1965. 127 с.
8. *Иванов К.П.* Основы энергетики организма // Современные проблемы, загадки и парадоксы регуляции энергетического баланса. СПб., 2001. Т. 3. 278 с.
9. *Казначеев В.П.* Современные аспекты адаптации. Новосибирск, 1980. 192 с.
10. *Кандрор И.С.* Очерки по физиологии и гигиене человека на Крайнем Севере. М., 1968. 280 с.
11. *Койранский Б.Б.* Охлаждение, переохлаждение и их профилактика. Л., 1966. 248 с.
12. *Кощеев В.С.* Физиология и гигиена индивидуальной защиты человека от холода. М., 1981. 288 с.
13. *Куликов В.Ю., Ким Л.Б.* Кислородный режим при адаптации человека на Крайнем Севере. Новосибирск, 1987. 159 с.
14. *Майстрах Е.В.* Патологическая физиология охлаждения человека. Л., 1975. 216 с.
15. *Панин Л.Е.* Энергетические аспекты адаптации. Л., 1978. 191 с.
16. *Пастухов Ю.Ф., Максимов А.Л., Хаскин В.В.* Адаптация к холоду и условиям Субарктики: проблемы термофизиологии. Магадан, 2003. Т. 1. 373 с.
17. *Слоним А.Д.* Экологическая физиология животных. М., 1971. 446 с.
18. *Слоним А.Д.* Температура среды обитания // Экологическая физиология животных. Л., 1982. Ч. 3. С. 6–23.
19. *Слоним А.Д.* Эволюция терморегуляции. Л., 1986. 76 с.
20. *Сороко С.И.* Нейрофизиологические механизмы индивидуальной адаптации человека в Антарктиде. Л., 1984. 152 с.
21. *Хаскин В.В.* Энергетика теплообразования и адаптация к холоду. Новосибирск, 1975. 199 с.
22. *Якименко М.А.* Физиологические механизмы адаптации к холоду у человека и животных: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1981. 32 с.
23. *Brück K., Zeisberger E.* Adaptive Changes Thermoregulation and Their Neuropharmacological Basis // Pharmacol. Ther. 1987. Vol. 35, № 1-2. P. 163–215.
24. *Hensel H.* Thermoreception and Temperature Regulation. London; N. Y., 1981. 321 p.
25. *LeBlanc J.* Man in the Cold. Springfield: Illinois, USA, 1975. 195 p.
26. *LeBlanc J.* Factors Affecting Cold Acclimation and Thermogenesis in Man // Med. Scins. Sports a. Exercise. 1988. Vol. 20, № 5. P. 193–196.
27. *Zachariassen K.E.* Hypothermia and Cellular Physiology // Arctic Med. Res. 1991. Vol. 50, № 6. P. 13–17.
28. *Селье Г.* Очерки об адаптационном синдроме. М., 1960. 252 с.
29. *Змановский Ю.Ф., Марченко Т.К., Хаммадов Д.* Особенности контрастных температурных воздействий на периферическое кровообращение и микроциркуляцию // Физиология человека. 1996. Т. 22, № 3. С. 95–98.
30. *Иванова Т.Л.* Теплообмен и функциональное состояние кистей при общем и локальном охлаждении человека // Гигиенические аспекты урбанизации северных и восточных районов СССР. М., 1980. С. 75–79.
31. *Daanen H.A.M., Ducharme M.B.* Physiological Responses of the Human Extremities to Cold Water Immersion // Arctic Med. Res. 1991. Vol. 50, № 6. P. 115–121.
32. *Johns E.J., Marriott I., Marshall J.M.* Vascular Responses Evoked in the Human Hand by the Cold Pressor Test and by Mental Arithmetic // J. Physiol. 1989. Vol. 413. P. 23.
33. *Tipton M.J., Golden F.St.C.* The Influence of Regional Insulation on the Initial Responses to Cold Immersion // Aviat. Space. Environ. Med. 1987. Vol. 58, № 12. P. 1192–1196.
34. *Heath M.E., Downey J.A.* Assessment of the Vagal-cardiac Pathway by Application of Cold Stimulus to the Face // FASEB J. 1989. Vol. 3, № 3. P. 395.

35. *Проссер Л.* Сравнительная физиология животных. М., 1977. 160 с.
36. *Anderson E.A., Mark A.L.* Flow-Mediated and Reflex Changes in Large Peripheral Artery Tone in Humans // *Circulation*. 1989. Vol. 79, № 1. P. 93–100.
37. *Зевеке А.В., Ефес Е.Д.* Роль коллагена кожи в поддержании температурного гомеостаза // Молекулярные и клеточные основы кислотно-основного и температурного гомеостаза. Сыктывкар, 1991. С. 43.
38. *Козлов В.И., Попов М.В.* Морфофункциональная перестройка сосудов микроциркуляторного русла под влиянием локального охлаждения // *Физиология человека*. 1983. Т. 9, № 4. С. 627–633.
39. *Медведев В.И., Косенков Н.И.* Закономерности взаимодействия гормональных влияний и собственной активности клеток в процессе адаптации // *Физиология человека*. 1989. Т. 15, № 1. С. 121–130.
40. *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 / ed. by B.D. Postl et al. 1990. P. 486–488.
41. *Бочаров М.И., Сорокин А.А.* Фазовый анализ сосудистых терморегуляторных реакций при прессорно-холодовой пробе // *Физиология человека*. 1992. Т. 18, № 2. С. 144–148.
42. *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.
43. *Lewis T.* Observations upon the Reactions of the Vessels of the Human Skin to Cold // *Heart*. 1930. № 15. P. 177–208.
44. *Rusch N.J., Aarhus L.L., Shepherd J.T., Vanhoutte P.M.* The Effect of Cold on Adrenergic Neurotransmission in Canine Saphenous Arteries and Veins // *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 1988. Vol. 187, № 4. P. 506–512.
45. *Tanaka N., Hori S., Yomada K., Senga Y.* Digital Vascular Hunting Reaction and Changes in Concentrations of Plasma Catecholamines During Cold Exposure in Air // *Int. J. Biometeor.* 1986. Vol. 30, № 4. P. 373–374.
46. *Lang W.J., Bell C., Conway E.L., Padonyi R.* Cutaneous and Muscular Vasodilation in the Canine Hindlimb Evoked by Central Stimulation // *Circ. Res.* 1976. Vol. 38, № 6. P. 560–566.
47. *Peter W., Riedel W.* Neurogenic Non-Adrenergic Cutaneous Vasodilatation Elicited by Hypothalamic Thermal Stimulation in Dogs // *Pflugers. Arch.* 1982. Vol. 395, № 2. P. 115–120.
48. *Thauer R.* The Circulation in Hypothermia of Non-Hibernating Animals and Men: Circulatory Adjustments to Climatic Requirements // *Handbook of Physiology, Sect. 2. Circulation*. Washington, 1965. Vol. 3. P. 1899–1966.
49. *Синицкая Е.Ю., Прокопчук Н.Н.* Температурная чувствительность у студентов-северян с разным уровнем тревожности // *Вестн. Сев. (Арктич.) федер. ун-та. Сер.: Мед.-биол. науки*. 2013. № 2. С. 64–70.
50. *Mathew L., Purkayastha S.S., Selvamurthy W., Malhotra M.S.* Cold-Induced Vasodilatation and Peripheral Blood Flow Under Local Cold Stress in Man at Altitude // *Aviat. Space Environ. Med.* 1977. Vol. 48, № 6. P. 497–500.
51. *Райгородская Т.Г., Анисимов А.И.* Исследование реакции сосудов кистей рук на непрямое охлаждение // *Физиология человека*. 1996. Т. 22, № 1. С. 138–139.
52. *Шумаков В.И.* Моделирование физиологических систем организма. М., 1971. 352 с.
53. *Хаяутин В.М.* Сосудодвигательные рефлексы. М., 1964. 376 с.
54. Физиология кровообращения: Физиология сосудистой системы / под ред. Б.И. Ткаченко. Л., 1984. 652 с.
55. *Минут-Сорохтина О.П.* Термическая чувствительность // *Физиология терморегуляции*. Л., 1984. С. 29–77.
56. *Джонсон П.К.* Периферическое кровообращение. М., 1982. 440 с.
57. *Бавро Г.В., Ландо Н.Г.* Некоторые особенности формирования теплового состояния человека, подвергающегося экстремальному холодovому воздействию // *Медицинские и технические проблемы индивидуальной защиты человека. Индивидуальная защита человека при деятельности в экстремальных условиях*. М., 1987. С. 76–84.
58. *Койранский Б.Б., Уквальберг Л.Я., Дмитриев М.В.* Использование методики определения функциональной мобильности холодovых рецепторов при субнормальных температурах воздуха // *Методы исследования теплообмена и терморегуляции*. Киев, 1968. С. 88–90.
59. *Орлов Г.А.* Хроническое поражение холодом. Л., 1978. 168 с.
60. *Шабаетв Р.Р., Кудряшов Ю.А.* Адренергические механизмы сопряжения сосудистых функций кишечника при гипотермии организма // *Патолог. физиология и эксперимент. терапия*. 1987. № 4. С. 45–48.
61. *Granberg P.O.* Human Physiology Under Cold Exposure // *Arctic Med. Res.* 1991. Vol. 50, № 6. P. 23–27.
62. *Simon E.* Regional Differentiation of Vasomotor Activity Underlying Thermoregulatory Adjustments of Blood Flow // *Int. J. Biometeor.* 1971. Vol. 15. P. 219–224.
63. *Jansky L., Hart J.S.* Cardiac Output and Organ Blood Flow in Warm- and Cold-Acclimated Rats Exposed to Cold // *Canad. J. Physiol. Pharmacol.* 1968. Vol. 46(4). P. 653–659.

64. LeBlanc J. Adaptation of Man to Cold // Strategies in Cold / ed. by L.C.H. Wang, J.W. Hudson. N.-Y., 1978. P. 965–715.
65. Tveita T., Mortensen E., Hevrøy O., Ytrehus K., Refsum H. Hemodynamic and Metabolic Effects of Hypothermia and Rewarming // Arctic Med. Res. 1991. Vol. 50, № 6. P. 48–52.
66. Ткаченко Б.И., Султанов Г.Ф. Изменения внешней температуры // Физиология кровообращения: Регуляция кровообращения. Л., 1986. С. 409–457.
67. Шабаев Р.Р. Сердечно-сосудистая система при охлаждении организма. Уфа, 1987. 37 с. Деп. в ВИНТИ 29.05.1987, № 32792.
68. Yakimenko M.A. Thermoregulation in Man During Cold Adaptation // Proceedings of the 8th International Congress on Circumpolar Health, Whitehorse, Yukon, 20–25 May 1990 / ed. by B.D. Postl et al. 1990. P. 534–536.
69. Cabanac M. Sensory Pleasure // Q. Rev. Biol. 1979. Vol. 54. P. 1–29.
70. Симонова Т.Г. Адаптивные сдвиги в системе дыхания у человека в условиях холода: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1980. 20 с.
71. Якименко М.А., Нецумова Т.В., Ткаченко Е.Я. Потребление кислорода и некоторые показатели внешнего дыхания при адаптации к холоду // Физиология человека. 1977. Т. 3, № 4. С. 717–719.
72. Неверова Н.П., Андропова Т.И., Мочанова М.И. К вопросу о физиологических механизмах начального периода акклиматизации в Арктике // Адаптация человека. Л., 1972. С. 191–196.
73. Авицын А.П., Марачев А.Г. Проявление адаптации и дизадаптации у жителей Крайнего Севера // Физиология человека. 1975. Т. 1, № 4. С. 587–601.

References

1. Azhaev A.N. *Fiziologo-gigienicheskie aspekty deystviya vysokikh i nizkikh temperatur. Problemy kosmicheskoy biologii* [Physiological and Hygienic Aspects of the Effect of High and Low Temperatures. Issues of Space Biology]. Moscow, 1979. Vol. 38. 264 p.
2. Bazhenov Yu.I. *Termogenez i myshechnaya deyatel'nost' pri adaptatsii k kholodu* [Thermogenesis and Muscle Activity During Adaptation to Cold]. Leningrad, 1981. 105 p.
3. Burton A.C., Edholm O.G. *Man in a Cold Environment*. London, 1955 (Russ. ed.: Barton A., Edholm O. *Chelovek v usloviyakh kholoda*. Moscow, 1957. 333 p.).
4. Bocharov M.I. *Fiziologicheskie problemy zashchity cheloveka ot kholoda* [Physiological Aspects of Human Protection from the Cold]. Syktyvkar, 2004. (Sci. papers: preprint series nr. 34-04). 40 p.
5. 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.
6. Deryapa N.R., Matusov A.L., Ryabinin I.F. *Chelovek v Antarktide* [Man in Antarctica]. Leningrad, 1975. 184 p.
7. Ivanov K.P. *Myshechnaya sistema i khimicheskaya termoregulyatsiya* [The Muscular System and Chemical Thermoregulation]. Moscow, 1965. 127 p.
8. 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.
9. Kaznacheev V.P. *Sovremennye aspekty adaptatsii* [Current Aspects of Adaptation]. Novosibirsk, 1980. 192 p.
10. Kandror I.S. *Ocherki po fiziologii i gigiene cheloveka na Kraynem Severe* [Essays on Human Physiology and Hygiene in the Far North]. Moscow, 1968. 280 p.
11. Kozyanskiy B.B. *Okhlazhdenie, pereokhlazhdenie i ikh profilaktika* [Cold Stress, Hypothermia, and Their Prevention]. Leningrad, 1966. 248 p.
12. 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.
13. Kulikov V.Yu., Kim L.B. *Kislородnyy rezhim pri adaptatsii cheloveka na Kraynem Severe* [The Oxygen Regime at Human Adaptation in the Far North]. Novosibirsk, 1987. 159 p.
14. Maystrakh E.V. *Patologicheskaya fiziologiya okhlazhdeniya cheloveka* [Pathological Physiology of Human Cold Stress]. Leningrad, 1975. 216 p.
15. Panin L.E. *Energeticheskie aspekty adaptatsii* [Energy Aspects of Adaptation]. Leningrad, 1978. 191 p.
16. 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.

17. Slonim A.D. *Ekologicheskaya fiziologiya zhivotnykh* [Animal Ecophysiology]. Moscow, 1971. 446 p.
18. Slonim A.D. Temperatura sredy obitaniya [Habitat Temperature]. *Ekologicheskaya fiziologiya zhivotnykh* [Animal Ecophysiology]. Leningrad, 1982. Part 3, pp. 6–23.
19. Slonim A.D. *Evolutsiya termoregulyatsii* [The Evolution of Thermoregulation]. Leningrad, 1986. 76 p.
20. Soroko S.I. *Neyrofiziologicheskie mekhanizmy individual'noy adaptatsii cheloveka v Antarktide* [Neurophysiological Mechanisms of Personal Adaptation in Antarctica]. Leningrad, 1984. 152 p.
21. Khaskin V.V. *Energetika teploobrazovaniya i adaptatsiya k kholodu* [The Energetics of Thermogenesis and Adaptation to Cold]. Novosibirsk, 1975. 199 p.
22. Yakimenko M.A. *Fiziologicheskie mekhanizmy adaptatsii k kholodu u cheloveka i zhivotnykh*: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk [Physiological Mechanisms of Adaptation to the Cold in Humans and Animals: Dr. Biol. Sci. Diss. Abs.]. Leningrad, 1981. 32 p.
23. Brück K., Zeisberger E. Adaptive Changes in Thermoregulation and Their Neuropharmacological Basis. *Pharmacol. Ther.*, 1987, vol. 35, no. 1-2, pp. 163–215.
24. Hensel H. *Thermoreception and Temperature Regulation*. London, New York, 1981. 321 p.
25. LeBlanc J. *Man in the Cold*. Springfield: Illinois, USA, 1975. 195 p.
26. LeBlanc J. Factors Affecting Cold Acclimation and Thermogenesis in Man. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 1988, vol. 20, no. 5, pp. 193–196.
27. Zachariassen K.E. Hypothermia and Cellular Physiology. *Arctic Med. Res.*, 1991, vol. 50, no. 6, pp. 13–17.
28. Selye H. *Ocherki ob adaptatsionnom sindrome* [Essays on Adaptation Syndrome]. Moscow, 1960. 252 p.
29. Zmanovskiy Yu.F., Marchenko T.K., Khammadov D. Osobennosti kontrastnykh temperaturnykh vozdeystviy na perifericheskoe krovoobrashchenie i mikrotsirkulyatsiyu [Peculiarities of the Effect of Contrasting Temperatures on the Peripheral Circulation and Microcirculation]. *Fiziologiya cheloveka*, 1996, vol. 22, no. 3, pp. 95–98.
30. Ivanova T.L. Teploobmen i funktsional'noe sostoyanie kistey pri obshchem i lokal'nom okhlazhdenii cheloveka [Heat Transfer and Functional State of the Hands at Hypothermia and Local Cold Stress]. *Gigienicheskie aspekty urbanizatsii severnykh i vostochnykh rayonov SSSR* [Hygienic Aspects of Urbanization of the Northern and Eastern Regions of the Soviet Union]. Moscow, 1980, pp. 75–79.
31. Daanen H.A.M., Ducharme M.B. Physiological Responses of the Human Extremities to Cold Water Immersion. *Arctic Med. Res.*, 1991, vol. 50, no. 6, pp. 115–121.
32. Johns E.J., Marriott I., Marshall J.M. Vascular Responses Evoked in the Human Hand by the Cold Pressor Test and by Mental Arithmetic. *J. Physiol.*, 1989, vol. 413, iss. suppl., p. 23.
33. Tipton M.J., Golden F.St.C. The Influence of Regional Insulation on the Initial Responses to Cold Immersion. *Aviat. Space Environ. Med.*, 1987, vol. 58, no. 12, pp. 1192–1196.
34. Heath M.E., Downey J.A. Assessment of the Vagal-Cardiac Pathway by Application of Cold Stimulus to the Face. *FASEB J.*, 1989, vol. 3, no. 3, p. 395.
35. Prosser L. *Sravnitel'naya fiziologiya zhivotnykh* [Comparative Animal Physiology]. Moscow, 1977. 160 p.
36. Anderson E.A., Mark A.L. Flow-Mediated and Reflex Changes in Large Peripheral Artery Tone in Humans. *Circulation*, 1989, vol. 79, no. 1, pp. 93–100.
37. Zeveke A.V., Efes E.D. Rol' kollagena kozhi v podderzhanii temperaturnogo gomeostaza [The Role of Skin Collagen in Maintaining the Temperature Homeostasis]. *Molekulyarnye i kletochnye osnovy kislotno-osnovnogo i temperaturnogo gomeostaza* [Molecular and Cellular Bases of Acid-Base and Temperature Homeostasis]. Syktyvkar, 1991, p. 43.
38. Kozlov V.I., Popov M.V. Morfofunktsional'naya perestroyka sudov mikrotsirkulyatornogo rusla pod vliyaniem lokal'nogo okhlazhdeniya [Morphofunctional Vascular Remodelling of the Micro-Circulatory Bed at Local Cold Stress]. *Fiziologiya cheloveka*, 1983, vol. 9, no. 4, pp. 627–633.
39. Medvedev V.I., Kosenkov N.I. Zakonomernosti vzaimodeystviya gormonal'nykh vliyaniy i sobstvennoy aktivnosti kletok v protsesse adaptatsii [Patterns of Interaction Between Hormonal Influences and Intrinsic Activity of Cells During Adaptation]. *Fiziologiya cheloveka*, 1989, vol. 15, no. 1, pp. 121–130.
40. 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.
41. Bocharov M.I., Sorokin A.A. Fazovyy analiz sudistykh termoregulyatornykh reaktsiy pri pressorno-kholodovoy probe [Phase Analysis of Vascular Thermoregulatory Responses During the Cold Pressor Test]. *Fiziologiya cheloveka*, 1992, vol. 18, no. 2, pp. 144–148.
42. 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.

43. Lewis T. Observations upon the Reactions of the Vessels of the Human Skin to Cold. *Heart*, 1930, no. 15, pp. 177–208.
44. Rusch N.J., Aarhus L.L., Shepherd J.T., Vanhoutte P.M. The Effect of Cold on Adrenergic Neurotransmission in Canine Saphenous Arteries and Veins. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 1988, vol. 187, no. 4, pp. 506–512.
45. Tanaka N., Hori S., Yomada K., Senga Y. Digital Vascular Hunting Reaction and Changes in Concentrations of Plasma Catecholamines During Cold Exposure in Air. *Int. J. Biometeor.*, 1986, vol. 30, no. 4, pp. 373–374.
46. Lang W.J., Bell C., Conway E.L., Padanyi R. Cutaneous and Muscular Vasodilation in the Canine Hindlimb Evoked by Central Stimulation. *Circ. Res.*, 1976, vol. 38, no. 6, pp. 560–566.
47. Peter W., Riedel W. Neurogenic Non-Adrenergic Cutaneous Vasodilatation Elicited by Hypothalamic Thermal Stimulation in Dogs. *Pflugers Arch.*, 1982, vol. 395, no. 2, pp. 115–120.
48. Thauer R. The Circulation in Hypothermia of Non-Hibernating Animals and Men: Circulatory Adjustments to Climatic Requirements. *Handbook of Physiology, Sect. 2. Circulation*. Washington, 1965, vol. 3, pp. 1899–1966.
49. Sinitskaya E.Yu., Prokopchuk N.N. Temperaturnaya chuvstvitel'nost' u studentov-severyan s raznym urovnem trevozhnosti [Thermal Sensitivity of Northern Students with Different Anxiety Levels]. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Ser.: Mediko-biologicheskie nauki*, 2013, no. 2, pp. 64–70.
50. Mathew L., Purkayastha S.S., Selvamurthy W., Malhotra M.S. Cold-Induced Vasodilatation and Peripheral Blood Flow Under Local Cold Stress in Man at Altitude. *Aviat. Space Environ. Med.*, 1977, vol. 48, no. 6, pp. 497–500.
51. Raygorodskaya T.G., Anisimov A.I. Issledovanie reaktsii sosudov kistey ruk na nepryamoe okhlazhdenie [Studying the Reaction of Hand Vessels to Indirect Cold Stress]. *Fiziologiya cheloveka*, 1996, vol. 22, no. 1, pp. 138–139.
52. Shumakov V.I. *Modelirovanie fiziologicheskikh sistem organizma* [Modelling of Physiological Systems of the Human Body]. Moscow, 1971. 352 p.
53. Khayutin V.M. *Sosudodvigatel'nye refleksy* [Vasomotor Reflexes]. Moscow, 1964. 376 p.
54. *Fiziologiya krovoobrashcheniya: Fiziologiya sosudistoy sistemy* [Physiology of Circulation: Physiology of the Vascular System]. Ed. by Tkachenko B.I. Leningrad, 1984. 652 p.
55. Minut-Sorokhtina O.P. Termicheskaya chuvstvitel'nost' [Thermal Sensitivity]. *Fiziologiya termoregulyatsii* [Physiology of Thermoregulation]. Leningrad, 1984, pp. 29–77.
56. Johnson P.C. *Peripheral Circulation*. 1978 (Russ. ed.: Dzhonson P.K. *Perifericheskoe krovoobrashchenie*. Moscow, 1982. 440 p.).
57. Bavro G.V., Lando N.G. Nekotorye osobennosti formirovaniya teplovogo sostoyaniya cheloveka, podvergayushchegosya ekstremal'nomu kholodovomu vozdeystviyu [Some Peculiarities of the Thermal State of a Person Exposed to Extreme Cold]. *Meditsinskie i tekhnicheskie problemy individual'noy zashchity cheloveka. Individual'naya zashchita cheloveka pri deyatel'nosti v ekstremal'nykh usloviyakh* [Medical and Technical Aspects of Personal Protection. Personal Protection During Human Activity in Extreme Conditions]. Moscow, 1987, pp. 76–84.
58. Koyranskiy B.B., Ukval'berg L.Ya., Dmitriev M.V. Ispol'zovanie metodiki opredeleniya funktsional'noy mobil'nosti kholodovykh retseptorov pri subnormal'nykh temperaturakh vozdukh [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.
59. Orlov G.A. *Khronicheskoe porazhenie kholodom* [Chronic Cold Injury]. Leningrad, 1978. 168 p.
60. Shabaev R.R., Kudryashov Yu.A. Adrenergicheskie mekhanizmy sopryazheniya sosudistyykh funktsiy kishechnika pri gipotermii organizma [Adrenergic Mechanisms of Coupling the Intestine Vascular Functions During Hypothermia]. *Patologicheskaya fiziologiya i eksperimental'naya terapiya*, 1987, no. 4, pp. 45–48.
61. Granberg P.O. Human Physiology Under Cold Exposure. *Arctic Med. Res.*, 1991, vol. 50, no. 6, pp. 23–27.
62. Simon E. Regional Differentiation of Vasomotor Activity Underlying Thermoregulatory Adjustments of Blood Flow. *Int. J. Biometeor.*, 1971, vol. 15, pp. 219–224.
63. Jansky L., Hart J.S. Cardiac Output and Organ Blood Flow in Warm- and Cold-Acclimated Rats Exposed to Cold. *Canad. J. Physiol. Pharmacol.*, 1968, vol. 46 (4), pp. 653–659.
64. LeBlanc J. Adaptation of Man to Cold. *Strategies in Cold*. Ed. by Wang L.C.H., Hudson J.W.. New York, 1978, pp. 965–715.
65. Tveita T., Mortensen E., Hevrøy O., Ytrehus K., Refsum H. Hemodynamic and Metabolic Effects of Hypothermia and Rewarming. *Arctic Med. Res.*, 1991, vol. 50, no. 6, pp. 48–52.
66. Tkachenko B.I., Sultanov G.F. Izmeneniya vneshney temperatury [Changes in the Temperature of the Environment]. *Fiziologiya krovoobrashcheniya: Regulyatsiya krovoobrashcheniya* [Circulatory Physiology: Regulation of Blood Circulation]. Leningrad, 1986, pp. 409–457.

67. Shabaev R.R. *Serdechno-sosudistaya sistema pri okhlazhdenii organizma* [The Cardiovascular System at Hypothermia]. Ufa, 1987. 37 p.
68. 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.
69. Cabanac M. Sensory Pleasure. *Q. Rev. Biol.*, 1979, vol. 54, pp. 1–29.
70. Simonova T.G. *Adaptivnye sdvigi v sisteme dykhaniya u cheloveka v usloviyakh kholoda*: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [Adaptive Changes in the Human Respiratory System in the Cold: Cand. Biol. Sci. Diss. Abs.]. Novosibirsk, 1980. 20 p.
71. Yakimenko M.A., Neshumova T.V., Tkachenko E.Ya. Potreblenie kisloroda i nekotorye pokazateli vneshnego dykhaniya pri adaptatsii k kholodu [Oxygen Uptake and Some Characteristics of External Respiration During Adaptation to the Cold]. *Fiziologiya cheloveka*, 1977, vol. 3, no. 4, pp. 717–719.
72. Neverova N.P., Andronova T.I., Mochanova M.I. K voprosu o fiziologicheskikh mekhanizmax nachal'nogo perioda akklimatizatsii v Arktike [On Physiological Mechanisms of the Initial Acclimation Period in the Arctic]. *Adaptatsiya cheloveka* [Human Adaptation]. Leningrad, 1972, pp. 191–196.
73. Avtsyn A.P., Marachev A.G. Proyavlenie adaptatsii i dizadaptatsii u zhiteley Kraynego Severa [Signs of Adaptation and Maladaptation of the Far North Residents]. *Fiziologiya cheloveka*, 1975, vol. 1, no. 4, pp. 587–601.

Bocharov Mikhail Ivanovich

Ukhta State Technical University (Ukhta, Russia)

THERMOREGULATION IN COLD ENVIRONMENTS (Review). Report I

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-induced 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 the 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: *person, cold, thermoregulation, adaptation, sensitivity.*

Контактная информация:

адрес: 169300, г. Ухта, ул. Первомайская, д. 13;

e-mail: bocha48@mail.ru