

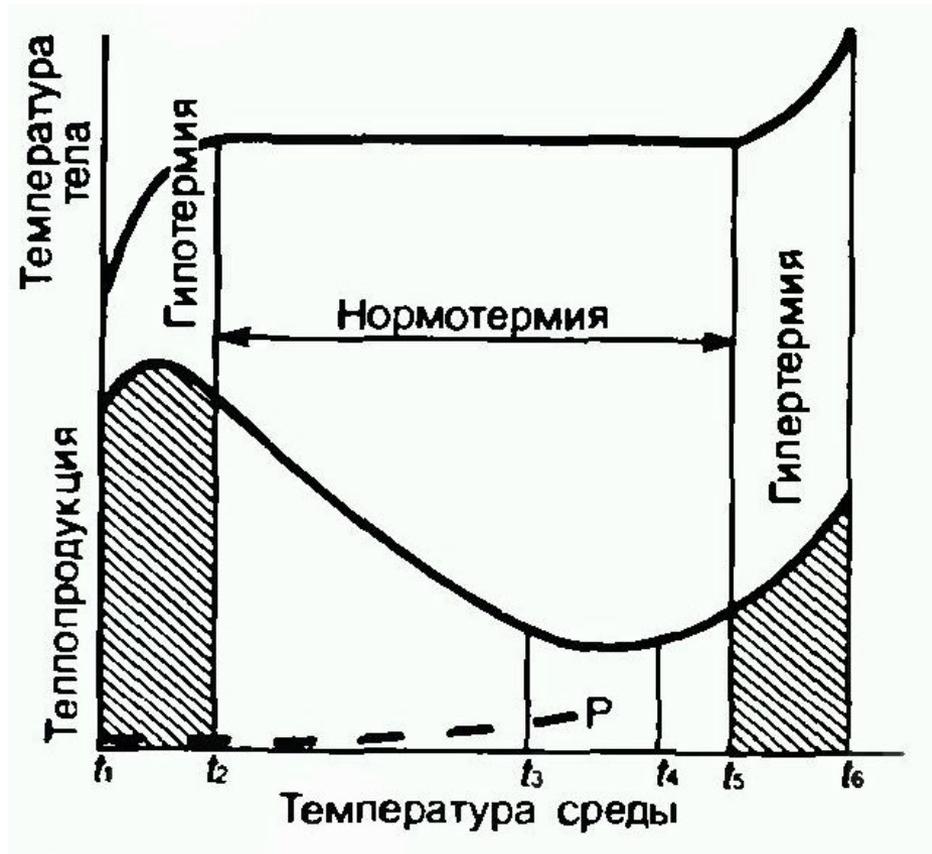
Гипотермия

Поддержание T_b за счет $> H$ □
дорогостоящий путь.

У мелких гомойотермов и так высокая H .

Увеличение H при отсутствии пищи = **проблема**.

Выход □ **снижение T_b** (= уменьшение H) +
сбережение энергетических резервов
(охлажденные ткани потребляют $< O_2$)



Динамика теплопродукции и температуры тела гомойотермного организма в зависимости от температуры среды. Пунктиром обозначены изменения теплопродукции пойкилотермного организма.

Гипотермия как единый физиологический феномен охватывает довольно разные процессы:

Зимняя спячка = Гибернация
(hyberna – зима)

Летняя спячка = Эстивация
(aestas – лето)

Впадение в спячку ежедневно на несколько часов или на несколько дней (до нескольких недель как у американского белогорлого козодоя) при недостатке пищи

В спячку разного типа впадают **ехидна**, насекомоядные (ежи), **летучие мыши**, хомяки, сони, мышовки, **суслики**, сурки, **перогнаты**, горный карликовый поссум (Австралия), медведи, **лемуры**. Птицы: **колибри**, стрижи, **кукша**, **птицы-мыши** (р. *Colius*), **козодои**



ехидна



Горный карликовый поссум



стрижи



колибри



ежи



кукша



Phalaenoptilus nuttallii
([Audubon](#) (Audubon, 1844))
КОЗОДОИ



Хомяки



соня



лемуры



Coliiformes.
Colius striatus
ПТИЦЫ-МЫШИ



летучие мыши

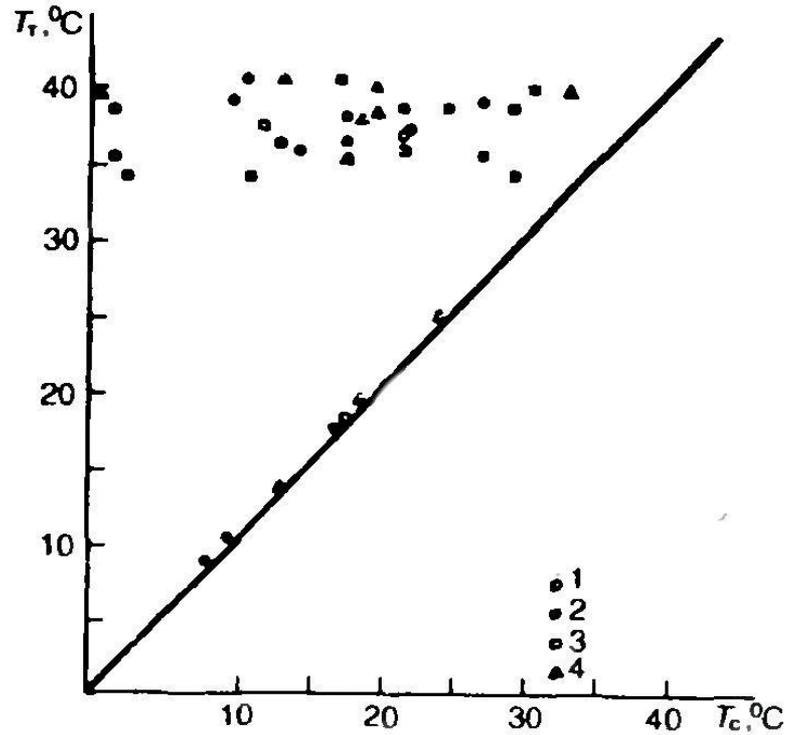


медведи



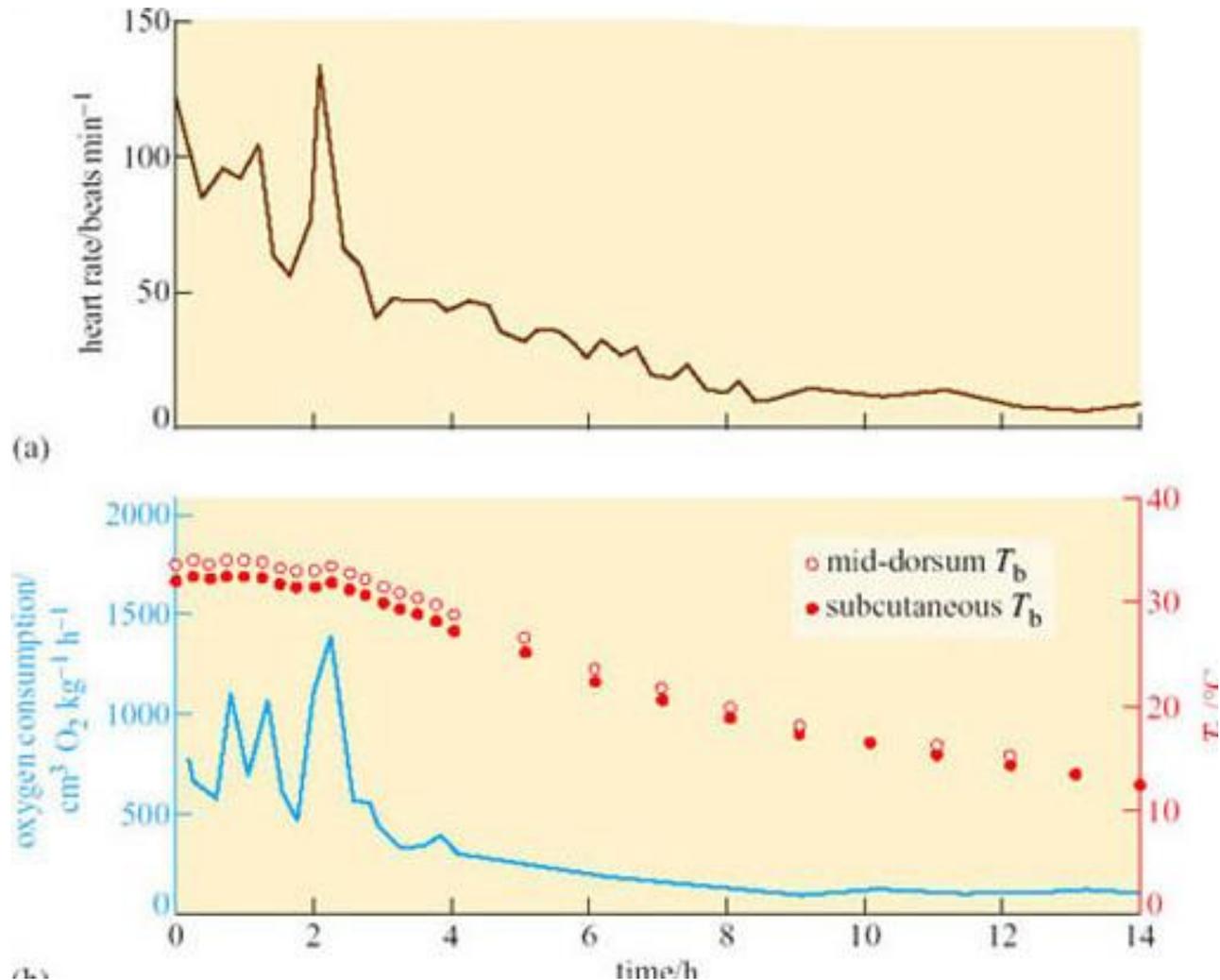
Cheirogaleus medius

До впадения в спячку – накопление резервов.
Впадение в спячку □ снижение T_b , замедление
ряда физиологических процессов, отсутствие
реакции на внешние стимулы.

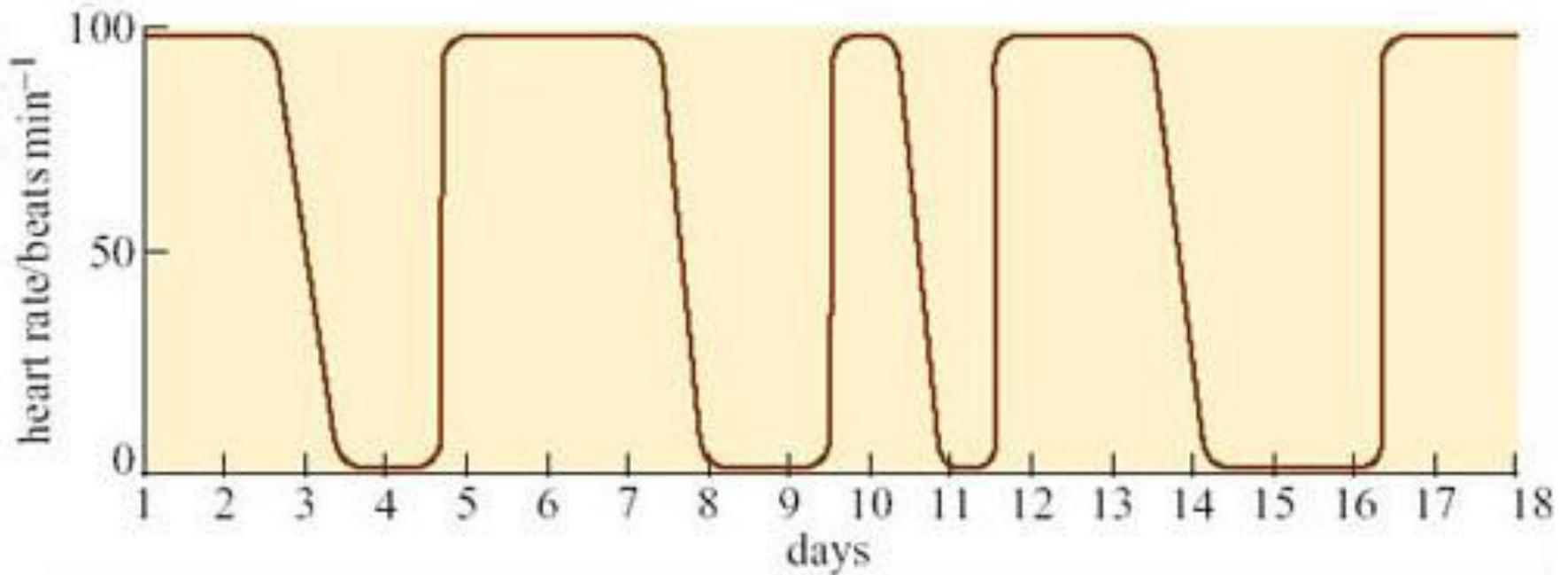


Зависимости температуры тела (T_r) от температуры среды (T_c) у колибри во время обычного сна и в состоянии оцепенения

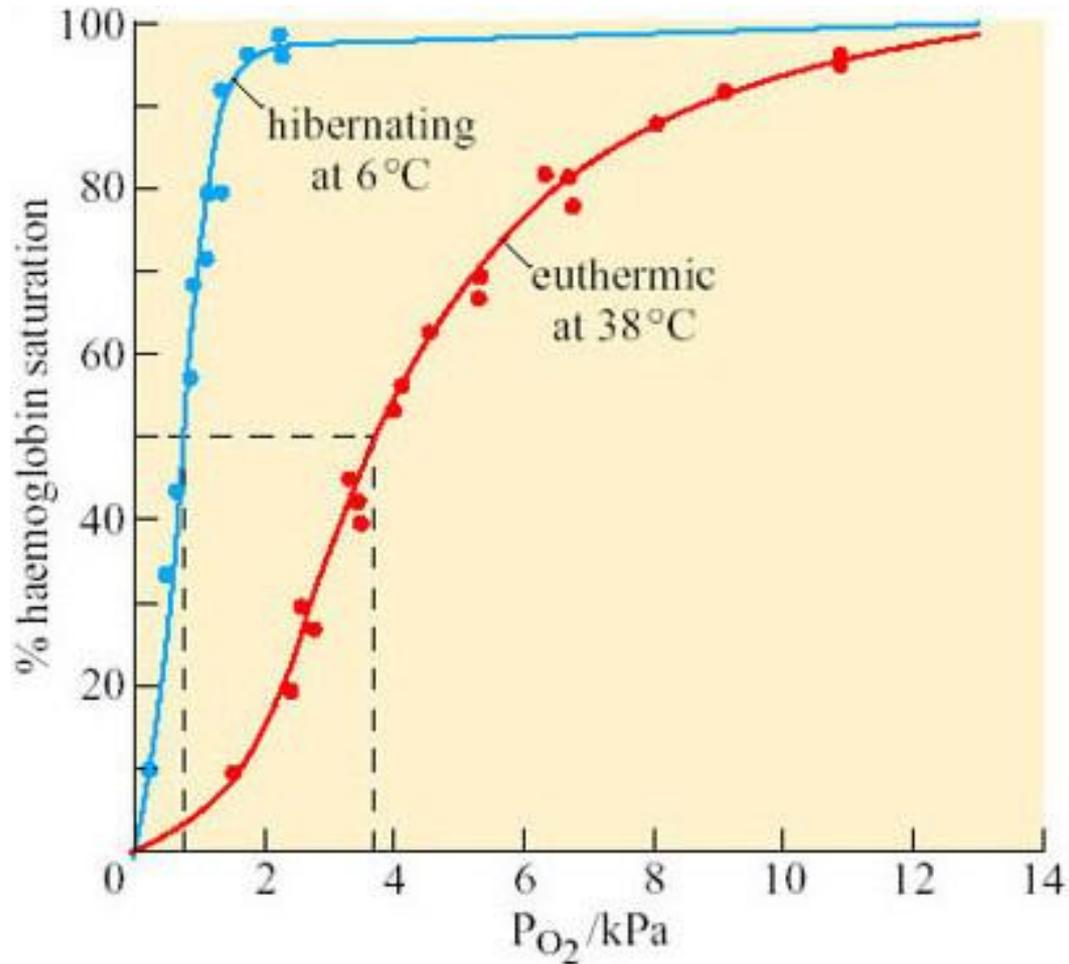
1 – *Calypte anna*, 2 – *C. costae*, 3 – *Selasphorus rufus*,
4 – *Archilochus alexandrii*



Ритм сердца, потребление O_2 и T_b сев.-американского лесного сурка (*Marmota monax*) при входе в гибернацию (Lyman, C. P. and O'Brien, R. C. , 1960)



Ритм сердца арктического сурка (*Marmota caligata*), многократно входящего в состояние спячки в лабораторных условиях в феврале



Кривые кислородной диссоциации у сусликов, находящиеся в обычном состоянии ($T_b = 38^\circ\text{C}$) и в состоянии зимней спячки ($T_b = 6^\circ\text{C}$). Прерывистая линия показывает P_{O_2} , когда происходит полунасыщение гемоглобина кислородом (Musacchia, Volkert, 1971)

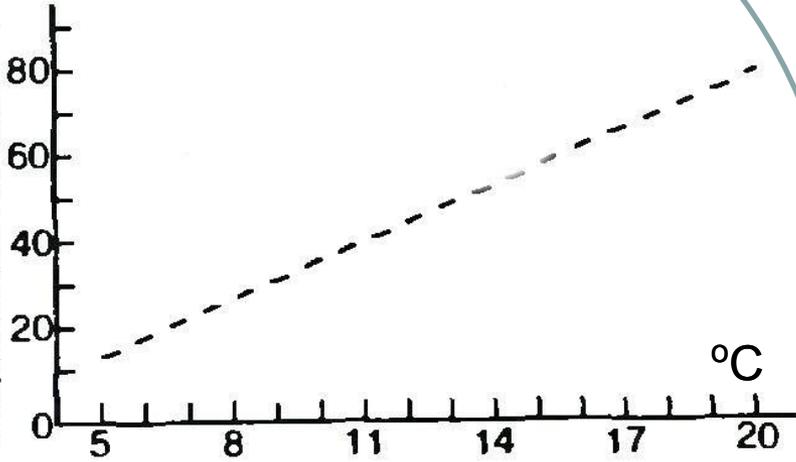
Оцепенение \neq слабость физиологического
контроля и несовершенство терморегуляции,
а хорошо регулируемое состояние.

Кажущееся сходство со спячкой пойкилотермных
ОБМАНЧИВО!

!!! Но см. Grigg et al., 2004

???

Потребление O_2 , $мл\ кг^{-1}\ ч^{-1}$



Температура среды, $°C$

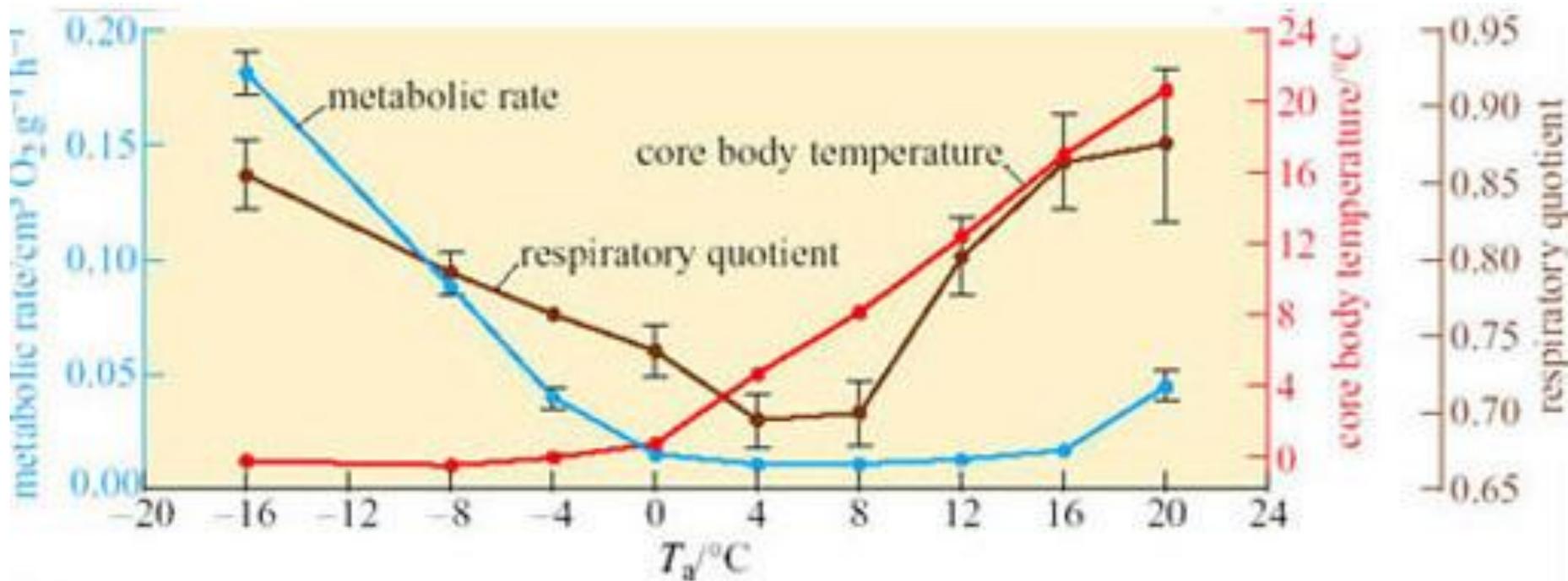
Потребление кислорода находящимися в спячке сусликами *Citellus citellus* при меняющейся температуре среды (по V. Porovic, 1952)

До 1960-х многие исследователи считали, что слабая терморегуляция была свойством гибернантов. Терморегуляция просто «отключалась» после серии событий (падения T_a , сокращения светлой фазы суток, увеличения жировых депо...

Беда, если промерзнет нора гибернанта...

Однако...





Влияние T_a на уровень метаболизма, RQ и T_b берингийского суслика (*Spermophilus parryii*), находящегося в состоянии глубокой спячки (means \pm SE)

- при охлаждении тела до -3°C , T° мозга и межлопаточной области (части, ответственные за регуляцию метаболизма) остается выше 0°C
- MR регулируется НЕЗАВИСИМО от T_b (Buck and Barnes, 2000).



Еж в спячке поддерживает $T_b = +5-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ и избегает обморожения. Если T_a уменьшается, оцепеневший еж увеличивает H и поддерживает $T_b = +5-6\text{ }^{\circ}\text{C}$.

T_a и потребление O_2

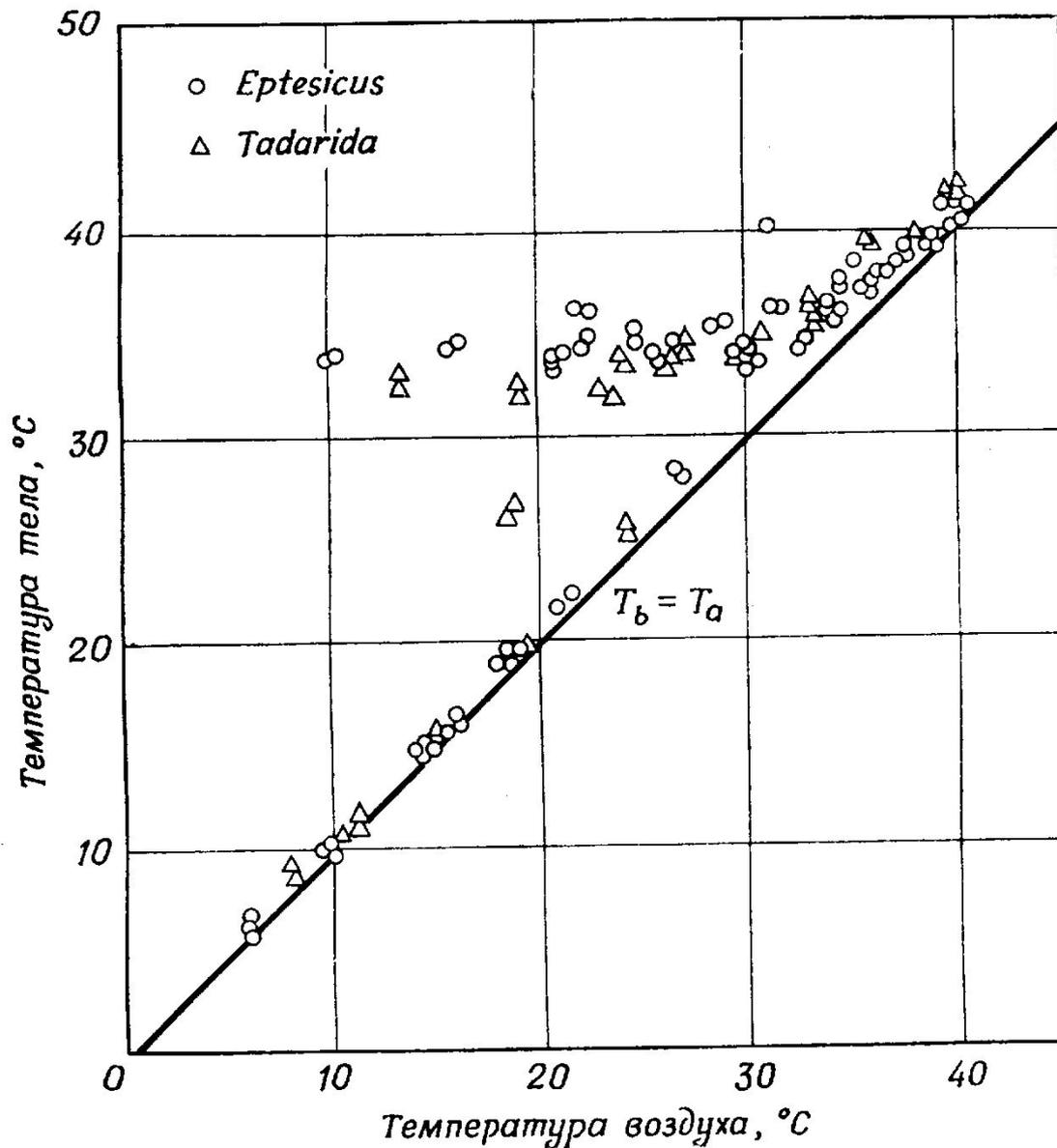
1. Пример летучих мышей – бурого кожана (р. **Eptesicus**) и мексиканского складчатогуба (р. Tadarida), которые могут впадать в спячку либо активны при $T_a < 30^\circ\text{C}$.

Даже при $T_a \leq 10^\circ\text{C}$ они либо активны, либо – в спячке.

Бурый кожан, обитающий в умеренных и высоких широтах, впадает в зимнюю спячку. Мексиканский складчатогуб обитает на Ю-З США и в Мексике и не впадает в зимнюю спячку.

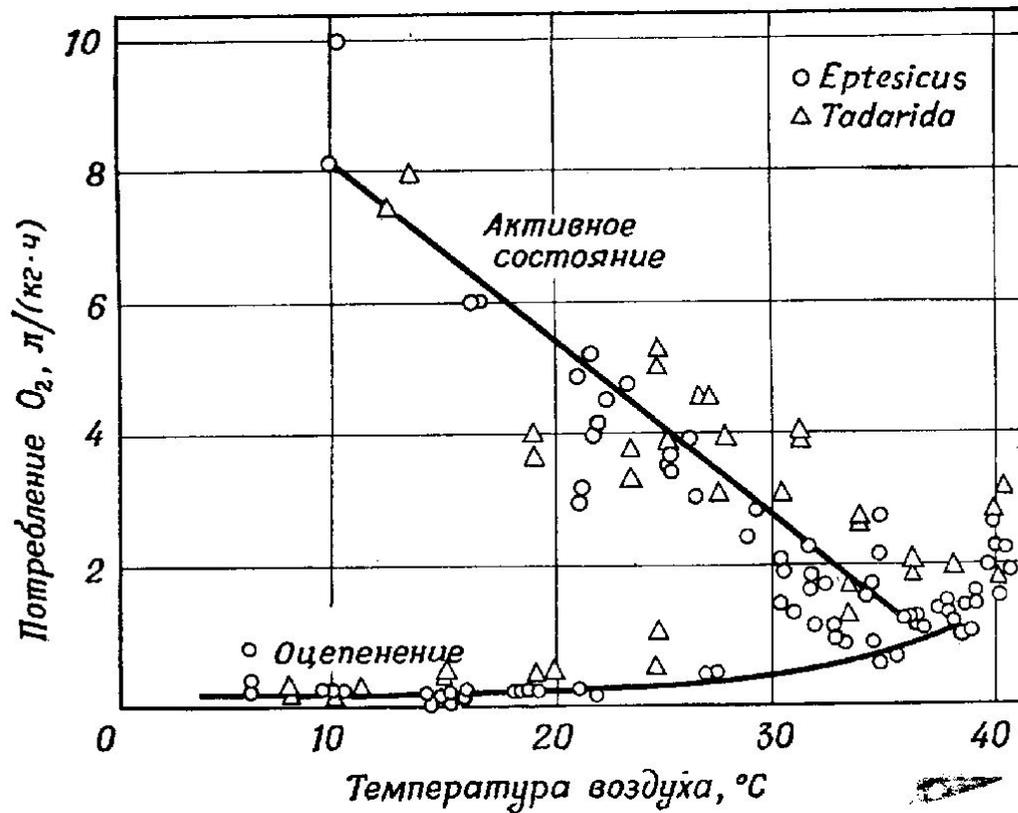
Но...

существует огромное сходство в реакции 2-х видов на T_a .



При похолодании эти животные могут либо оставаться активными и сохранять нормальную (около 34°C) температуру тела, либо впасть в оцепенение, и тогда температура снижается примерно до уровня температуры воздуха.

Температура тела у двух видов североамериканских летучих мышей (Herreid, Schmidt-Nielsen, 1966)



Потребление кислорода у летучих мышей, находящихся в активном состоянии, возрастает по мере снижения температуры воздуха; мыши, впавшие в оцепенение, потребляют во много раз меньше O_2 , чем активные (Herreid, Schmidt-Nielsen, 1966).

При 15°C они расходуют энергии в 40 р. меньше, чем активные, а запасов жира им хватит на срок в 40 р. больший

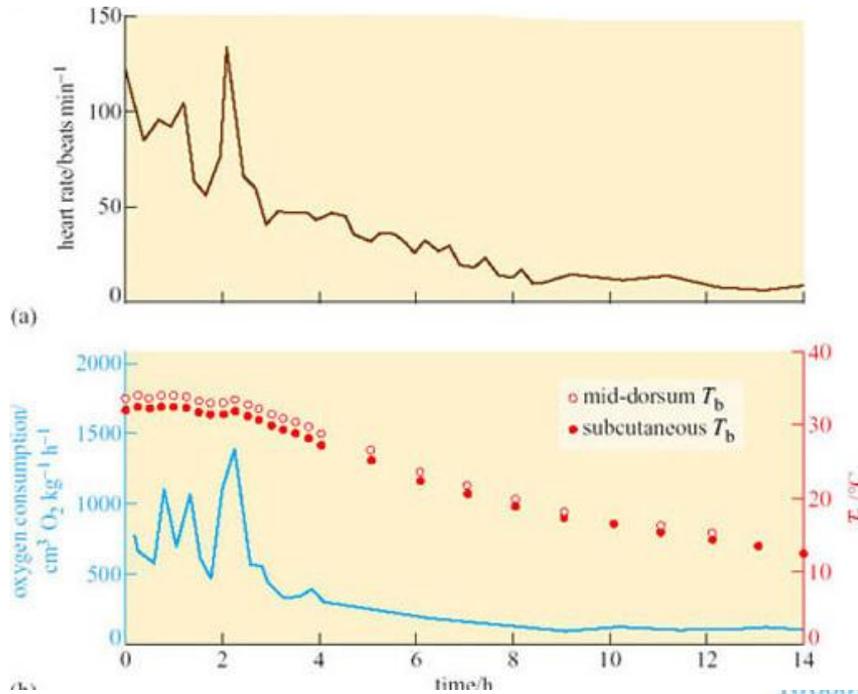


Ехидна тоже может впасть в оцепенение, а может поддерживать нормальную T_b даже при $T_a = 0\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Если лишить ехидну пищи при $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$, она быстро впадает в оцепенение:

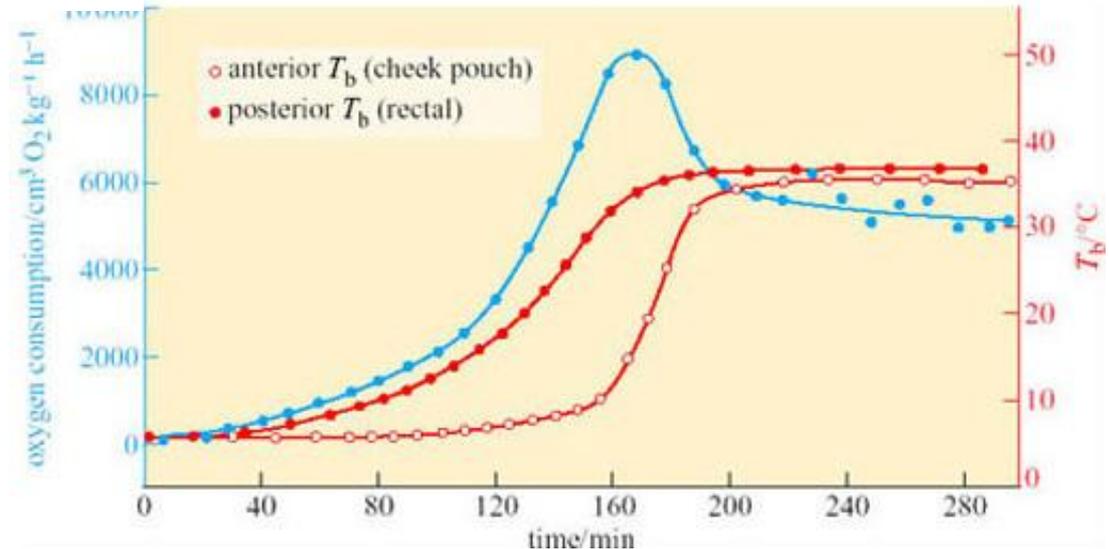
T_b падает до $+5.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, а потребление O_2 снижается в 10 раз.

Подъем уровня метаболизма при входе и выходе из спячки



Ритм сердца, потребление O_2 и T_b сев.-американского лесного сурка (*Marmota monax*) при входе в гибернацию (Lyman, O'Brien, 1960)

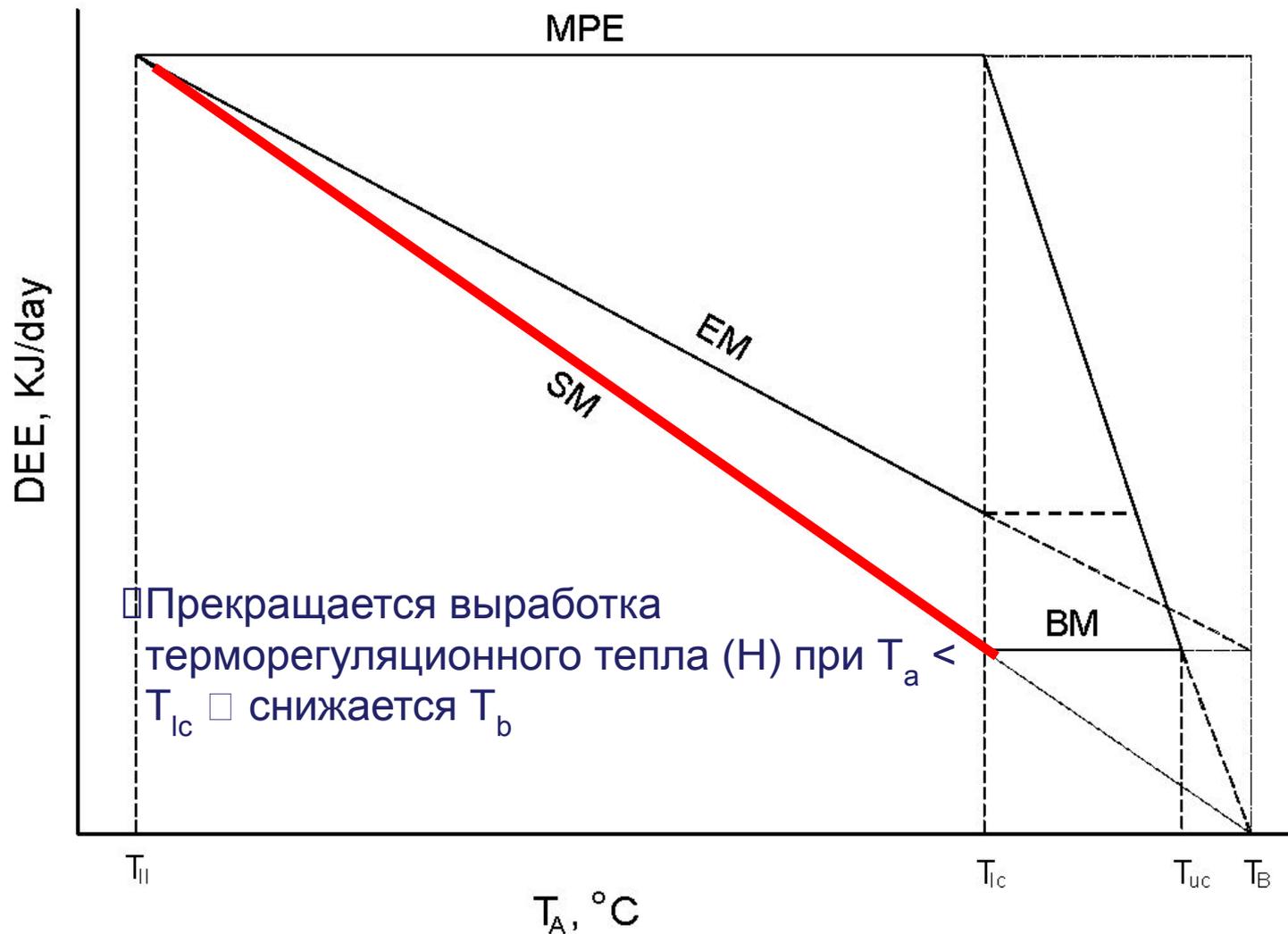
Потребление O_2 и T_b у золотистого хомячка (*Mesocricetus auratus*) в течение пробуждения (Lyman, 1948)



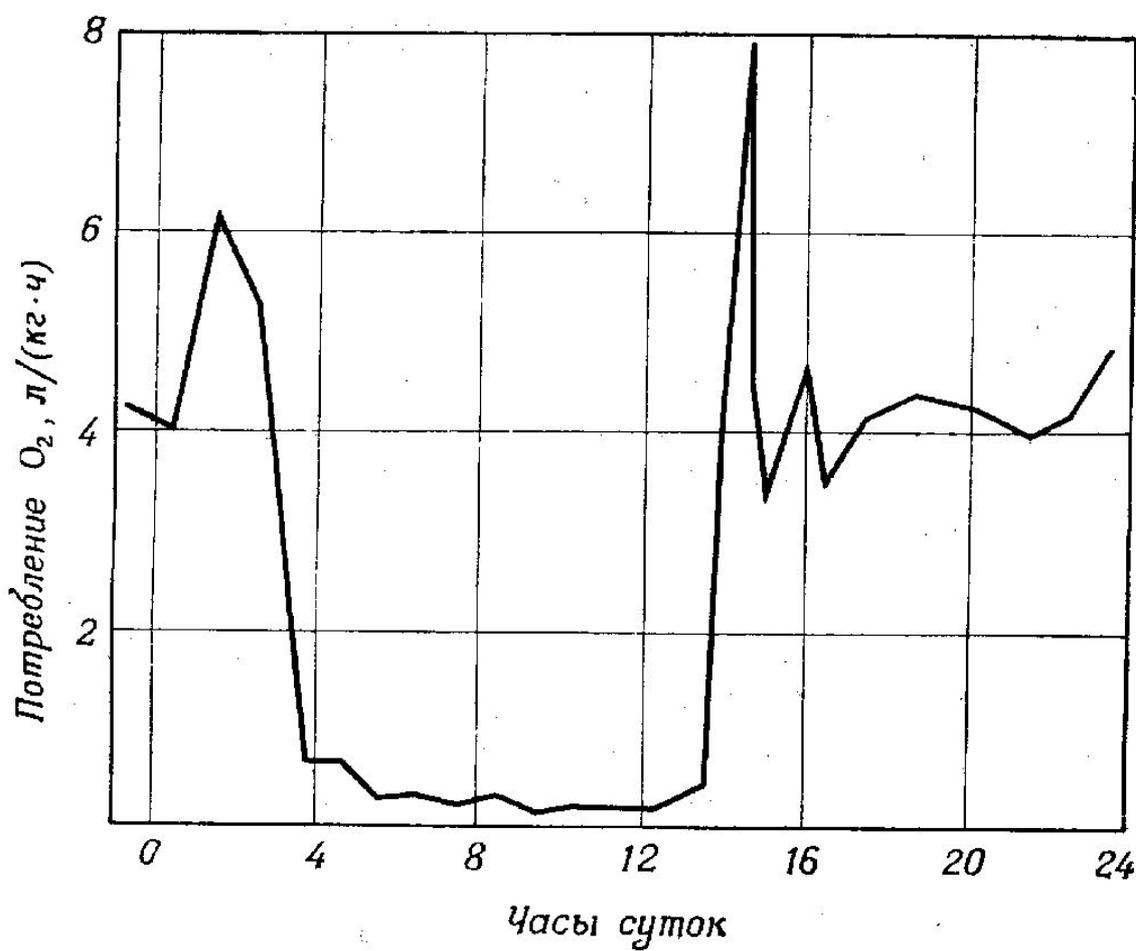
Экономия энергии при переходе в торпидное состояние (опыты Такера на перогнатах)



- Калифорнийские перогнаты при недостатке корма впадают в оцепенение при любой T_a в диапазоне 15-32 °С.
- При $T_a < 15$ °С перогнат не может самостоятельно выйти из оцепенения.
- Впадая в оцепенение, перогнат не теряет в массе при недостатке корма.
- КАК НАЧИНАЕТСЯ ОЦЕПЕНЕНИЕ?
 - Прекращается выработка терморегуляционного тепла (Н) при $T_a < T_{lc}$ □ снижается T_b
 - Пробуждение при любой $T_a > 15$ °С □ $> Н$ до max при данной T_a (потребление O_2 возрастает в 10-15 раз)



Энергетическая модель гомойотермного животного: взаимосвязь показателей энергетики в зависимости от температуры среды (по Гаврилов, 1996).



Потребление кислорода на протяжении суток у перогната при ограниченном пищевом рационе (1,5 г зерна в день) (Tucker, 1965).

В течение 9 часов животное находилось в состоянии оцепенения, потребляя очень мало кислорода, после чего наблюдался пик поглощения O_2 , знаменующий возвращение в активное состояние. $T_a = 15^\circ C$.

- Процесс входа в оцепенение занимает 2.0 часа (0.7 ml O₂/g)
- Фаза разогрева при выходе из спячки занимает 0.9 часа (5.8 ml O₂/g).

Что будет, если лишить зверька сна, разбудив сразу после входа в оцепенение?

Общее время = 2.0 + 0.9 = 2.9 часа □ E = 0.7+5.8= **6.5 ml O₂/g**
В активном состоянии за это время тратится E = **11.9 ml O₂/g**

□ 45% экономии E. За 10 часов сна – 5-кратная экономия E (max затраты на пробуждение = 75% E за 10-часовой цикл)



Эмпирические данные об экономии энергии некоторыми птицами при гипотермии

Вид	Разность температур, °С	Экономия энергии, %		Источник
		полная	На 1°С	
<i>Eulampis jugularis</i>	22	50	2.3	Hainsworth, Wolf, 1970
Тот же	22	66	3	Тот же
<i>Parus atricapillus</i>	5	23	4.6	Chaplin, 1973
<i>Zonotrichia leucophris</i>	3.5	21	6	Ketterson, King, 1977
<i>Falco sparverius</i>	1	6	6	Shapiro, Weathers, 1981
<i>Perisoreus infaustus</i>	5	31	6.2	Андреев, 1980
<i>Archilochus anna</i>	10	75	7.5	Calder, King, 1974

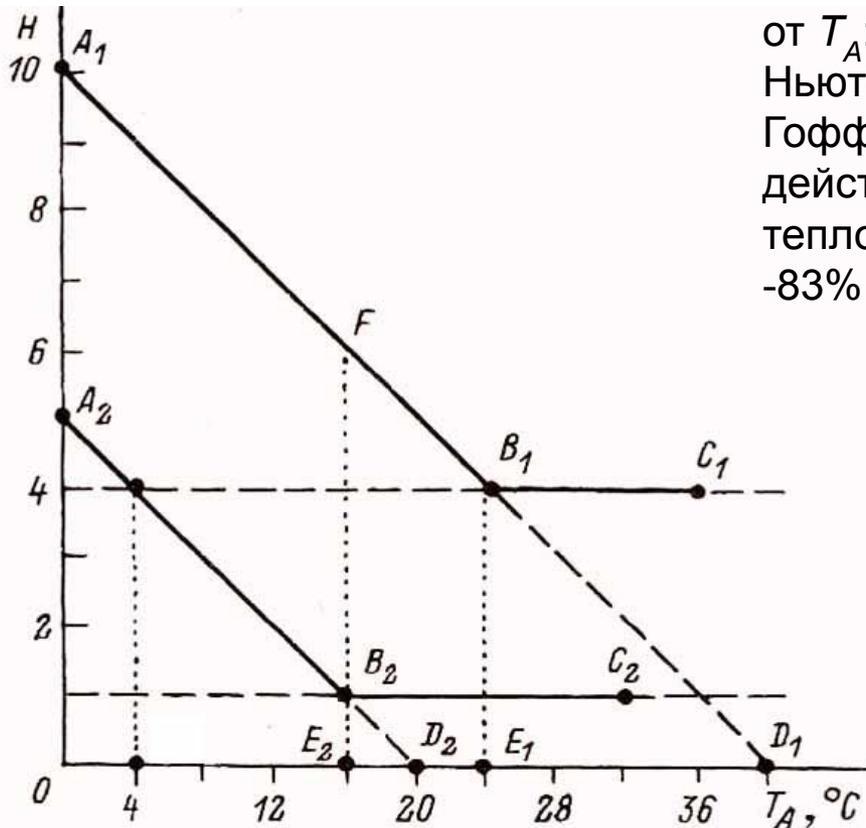
Оцепенение =
хорошо регулируемое состояние.

В условиях годовой циклики впадение в спячку стимулируется не T_a , а фотопериодом и гормональными изменениями.

При $T_b \leq 10-15^\circ\text{C}$ прекращается проведение нервных импульсов Как нервная система координирует состояние животного при $T_b = +5^\circ\text{C}$?

Дыхание и ряд физиологических функций в замедленном ритме координируются НС

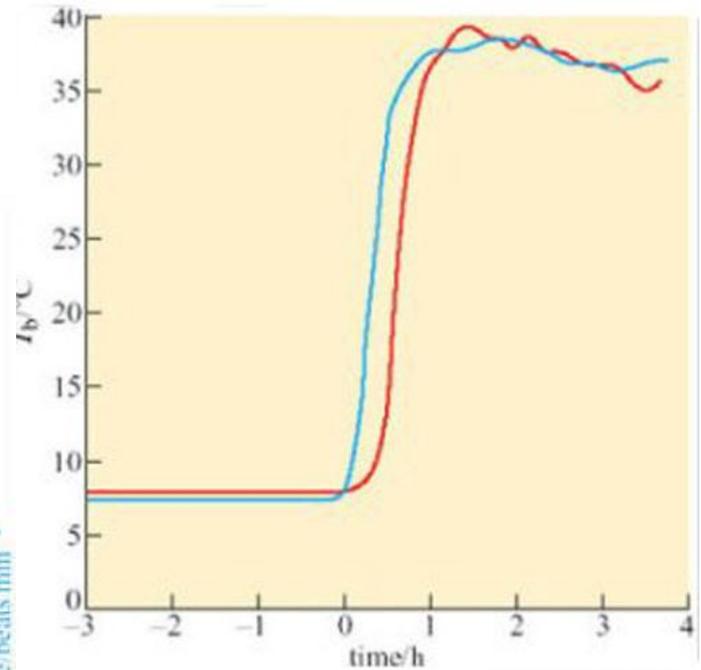
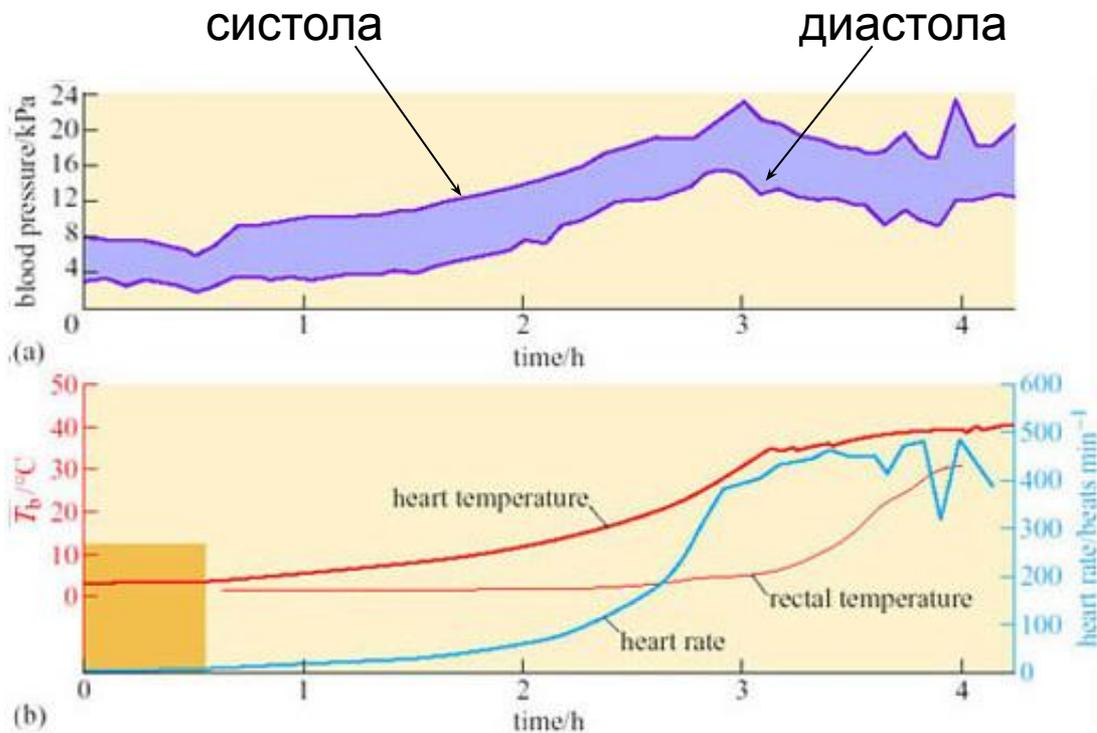
Снижение метаболизма при гипотермии зависит от T_A : левее E_2F действует только закон Ньютона, правее E_1B_1 – только закон Вант-Гоффа, в области между линиями E_2F и E_1B_1 – действуют оба закона. Сокращение теплопродукции при 0°C равно 50%, при 16°C – 83% и при 24°C – 75%.



Модель, поясняющая взаимодействие законов Ньютона и Вант-Гоффа при гипотермии у птиц

Теплоотдача птиц (H) при $T_b=40^\circ\text{C}$ с повышением T_A падает линейно (A_1B_1) по правилу Ньютона. Уровень базального метаболизма птицы ($\text{BMR}=B_1C_1$) образует термонейтральную зону с нижней границей при $T_A=24^\circ\text{C}$ (E_1). Теплоотдача = линия $A_1B_1C_1$. При гипотермии T_b снижается до 20°C . Согласно правилу Ньютона, теплоотдача тела уменьшается параллельно (линия A_2B_2) и должна быть равна 0 при $T_A=T_b=20^\circ\text{C}$ (D_2). BMR уменьшается по правилу Вант-Гоффа ($Q_{10}=2$), т.е. в 4 раза, и оказывается на уровне B_2C_2 . Нижняя граница термонейтральности (B_2) сдвигается до 16°C (E_2), на 8°C ниже прежней. Теплоотдача птицы следует линии $A_2B_2C_2$. (по Дольник, 1995)

Выход из спячки

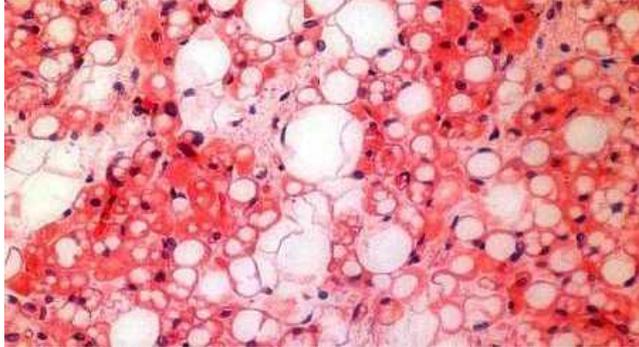


Давление, ритм сердца, температура сердца и ректальная температура леопардового суслика при $T_a = 3^\circ \text{C}$, искусственно выведенного из глубокого оцепенения. (Lyman, C. P., O'Brien, R. C., 1960)

T_b термостатического ядра тела двух сусликов перед пробуждением и после него (Mayer, 1960)

Выход из оцепенения: увеличение MR (сильная дрожь – максимальная скорость использования запасов «топлива») – рост T_b .

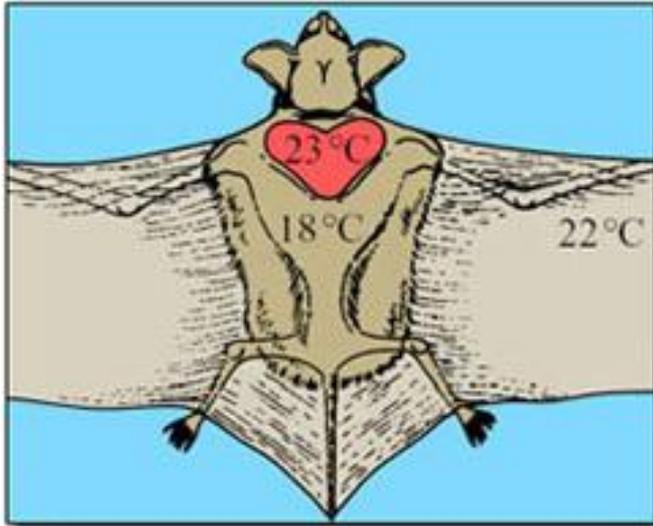
У млекопитающих большую роль в разогреве тела играет бурый жир, в котором много цитохромов и происходит интенсивное потребление O_2



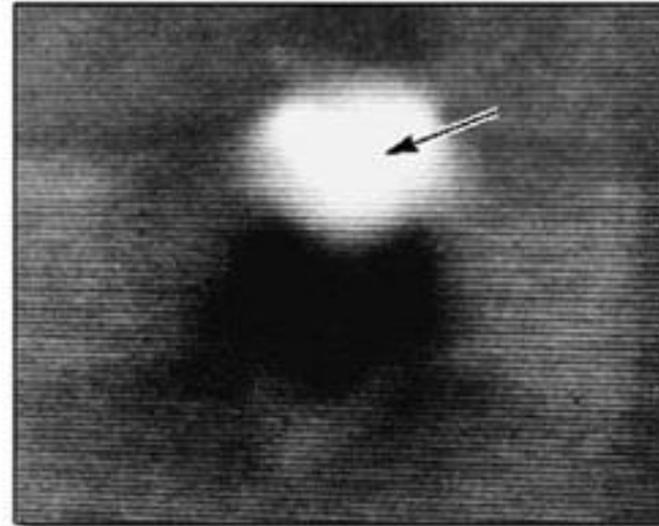
Бурый жир располагается в межлопаточной области, вдоль крупных сосудов грудной и брюшной полостей, в затылочной области шеи. Своеобразный оттенок бурой жировой ткани придают окончания симпатических нервных волокон, а также **многочисленные митохондрии**, содержащиеся в клетках этой ткани.

Поэтому бурый жир легко мобилизуется для обеспечения энергетических потребностей организма.

В митохондриях жировых клеток имеется полипептид молекулярной массой 32 000, способный **разобщать идущие здесь процессы окисления и образования АТФ**. Результатом такого разобщения является образование в бурой жировой ткани в ходе метаболизма жира **значительно большего количества тепла**, чем в белой жировой ткани.



(a)



(b)

Термограмма дорсальной поверхности летучей мыши , сделанной в течение ее выхода из спячки (чем выше T , тем ярче изображение) (Hayward, J. , Lyman, C. P. ,1967. Nonshivering heat production during arousal from hibernation and evidence for the contribution of brown fat, Fisher, K. et al. (eds), Mammalian Hibernation III. 1967 Oliver and Boyd)

Считается, что во время гибернации уровень биологических процессов в организме при снижении температуры тела на 10 градусов в среднем падает в два раза.

Но у барибалов – иная ситуация...





[Tøien Ø](#), [Blake J](#), [Edgar DM](#), [Grahn DA](#), [Heller HC](#), [Barnes BM](#), 2011.

Hibernation in black bears: independence of metabolic suppression from body temperature. [Science](#). Feb 18; 331(6019):906-9.

Source: Institute of Arctic Biology, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, AK 99775, USA. otoien@alaska.edu

Abstract

Black bears hibernate for 5 to 7 months a year and, during this time, do not eat, drink, urinate, or defecate. We measured metabolic rate and body temperature in hibernating black bears and found that they suppress metabolism to 25% of basal rates while regulating body temperature from 30° to 36°C, in multiday cycles. Heart rates were reduced from 55 to as few as 9 beats per minute, with profound sinus arrhythmia. After returning to normal body temperature and emerging from dens, bears maintained a reduced metabolic rate for up to 3 weeks. The pronounced reduction and delayed recovery of metabolic rate in hibernating bears suggest that the majority of metabolic suppression during hibernation is independent of lowered body temperature.

Биологи университета Fairbanks на Аляске построили зимний лагерь для чёрного медведя (*Ursus americanus*) и оснастили его измерительными инструментами. Барибалы проводят в спячке от пяти до семи месяцев без еды, питья, мочеиспускания и дефекации. Их аппетит подавляется гормоном лептином, а азотистые продукты распада рециклируют обратно в протеины.

Оказалось, что спящий барибал:

- делает вдохи от одного до двух раз в минуту и снижает количество сокращений своего сердца с 55 до 9-14 ударов в мин.(+ аритмия).
- T_b колебалась в пределах от 30 до 36 °C с периодом от 2 до 7 дней.
- **Уровень метаболизма составил около 25% от нормального!!!**
- **Кроме того, метаболизм черных медведей остается на таком низком уровне в течение 3 недель после того, как животные вышли из спячки и покинули берлогу!**

Данное исследование стало первым, когда гибернацию изучили у животных, размер которых сопоставим с размером человека.

Та или иная форма спячки наблюдаются в **девяти отрядах млекопитающих**, и, вероятно, знание основ этого процесса может быть использовано в медицине, космосе и др.

Ойвин Тойен:

«Наше исследование могло бы помочь понять, как без негативных последствий уменьшить уровень метаболизма у человека, что дало бы возможность спасти человеческие жизни в некоторых критических ситуациях...»



Оцепенение \neq слабость физиологического
контроля и несовершенство терморегуляции,
а хорошо регулируемое состояние.

Кажущееся сходство со спячкой пойкилотермных
ОБМАНЧИВО!

The Evolution of Endothermy and Its Diversity in Mammals and Birds

Gordon C. Grigg 1

Lyn A. Beard 1

Michael L. Augee 2

¹School of Integrative Biology (Zoology), University of Queensland, Brisbane, Queensland 4072, Australia; ²Linnean Society of New South Wales, P.O. Box 82, Kingsford, New South Wales 2032, Australia

Accepted 6/30/04

ABSTRACT

Many elements of mammalian and avian thermoregulatory mechanisms are present in reptiles, and the changes involved in the transition to endothermy are more quantitative than qualitative. Drawing on our experience with reptiles and echidnas, we comment on that transition and on current theories about how it occurred. The theories divide into two categories, depending on whether selection pressures operated directly or indirectly on mechanisms producing heat. Both categories of theories focus on explaining the evolution of homeothermic endothermy but ignore heterothermy. However, noting that hibernation and torpor are almost certainly plesiomorphic (pancetrans, primitive), and that heterothermy is very common among endotherms, we propose that homeothermic endothermy evolved via heterothermy, with the earliest protoendotherms being facultatively endothermic and retaining their ectothermic capacity for “constitutional eurythermy.” Thus, unlike current models for the evolution of endothermy that assume that hibernation and torpor are specialisations arising from homeothermic ancestry, and therefore irrelevant, we consider that they are central...

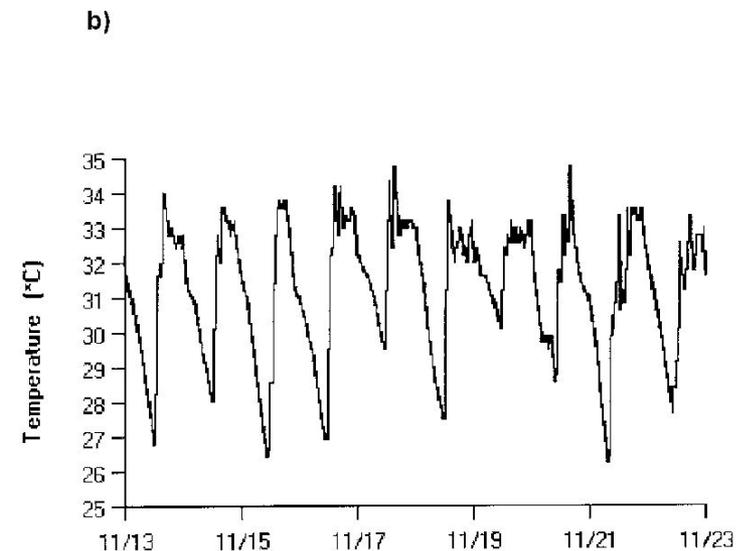
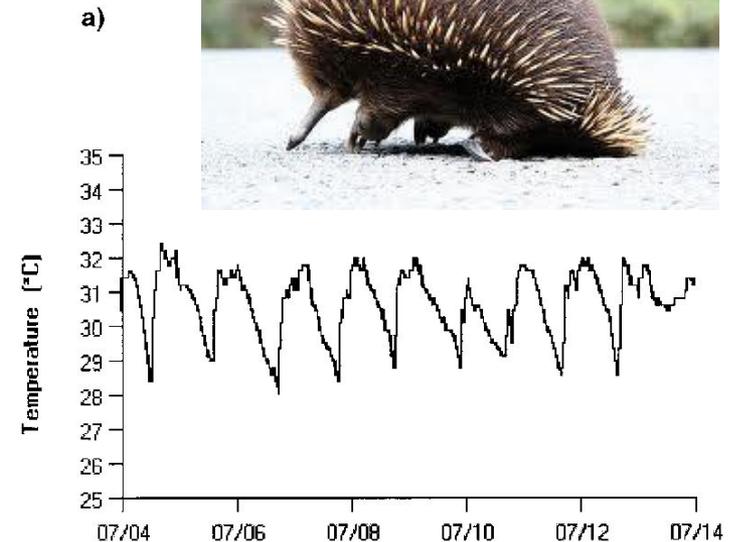


Figure 1. Two examples of daily cycles in body temperature in a male echidna at our southeast Queensland study site, which has a warm temperate climate. *a*, July 4–14, 2001 (southern winter). *b*, November 13–23, 2001 (southern summer).

From Grigg et al., 2004

“...Malan (1996) certainly saw these attributes in both mammals and birds as stretching back to a common ancestry in the reptiles. With torpor/hibernation being found in 11 out of 26 orders of birds, and still counting, including the ancient mousebirds (Coliidae; McKechnie and Lovegrove 2002), parsimony again **suggests plesiomorphy**, as argued by these authors. As in mammals, avian evidence continues to accumulate; Lane et al. (2004) concluded that heterothermy within the Caprimulgiformes is plesiomorphic. It seems likely that the **physiological mechanisms that support torpor in birds and mammals share the same ancient origins** and, therefore, the evolution of their endothermy may be more similar than is usually acknowledged”.

