

**МОДЕЛЬ ТЕПЛООВОГО БАЛАНСА ЖИВОТНОГО С АКТИВНОЙ СИСТЕМОЙ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ****В. В. Михайлов (Санкт-Петербург)****Биологические аспекты**

Основным источником энергии для животного является пища. Энергия пищи расходуется в процессе жизнедеятельности организма животного и частично запасается в виде жировой ткани. Жировые запасы северного оленя расходуются при недостатке пищи или при прекращении кормления (летом в жаркую погоду и в период гона у самцов оленей). Расходная часть энергобаланса складывается из следующих составляющих. Это энергия основного обмена, энергия, затрачиваемая на перемещение пищи по кишечно-желудочному тракту и пищеварение – так называемое специфическое динамическое действие пищи (СДД), энергия, затрачиваемая на выполнение механической работы (перемещение животного, добывание пищи, пастьба), на размножение, на рост костно-мышечной ткани и волосяного покрова. В расходную часть энергобаланса входит также энергия, затрачиваемая на поддержание теплового баланса животного при переохлаждении и включении химических форм терморегуляции.

При выполнении механической работы и работ синтеза и разложения органического вещества часть энергии рассеивается в виде тепла и вызывает разогрев тела животных. Величина теплопродукции зависит от активности животного. При переходе от отдыха к быстрому бегу ее величина может увеличиться на порядок.

По признаку вариабельности температуры тела теплокровных животных выделяют «ядро» – часть тела с относительно постоянной температурой (вариабельность в десятые доли градуса) и «оболочку» (вариабельность от единиц до десятков градусов). Стабильность температуры тела при различной активности животного и изменчивых условиях внешней среды обеспечивается системами термоизоляции и терморегуляции, которые снижают потери тепла при охлаждении тела и отводят излишки тепла при перегреве. Теплоизоляторами служат меховой покров, слой подкожного жира и ткани оболочки. Для сброса излишков тепла служат «тепловые окна» – части тела животных с низкой теплоизоляцией, системы потоотделения и дыхания. Северные олени не имеют потовых желез и сброс излишков тепла происходит у них через систему дыхания и нижние части конечностей с низкой термоизоляцией.

В системе терморегуляции выделяют подсистемы физиологической, химической и поведенческой регуляции. Физиологические механизмы терморегуляции включают пилоэрекцию (изменение толщины) меха, перераспределение потоков крови в оболочке, адаптивные изменения системы дыхания. Эффективность подсистем такова. В результате пилоэрекции тепловое сопротивление мехового покрова может возрасти на 40–50% относительно нормы. Перераспределение кровяных потоков вызывает изменение температуры поверхности кожи и нижних отделов конечностей, что приводит к изменению температурного градиента и величины тканевой теплоизоляции. При этом коэффициент тканевой теплоизоляции туловища может измениться в 2 раза, а нижних отделов конечностей почти в 10 раз. Адаптация дыхательной системы оленя к низким температурам воздуха состоит в снижении легочной вентиляции и температуры выдыхаемого воздуха. Это приводит к снижению теплопотерь и их стабилизации в диапазоне температуры от –3 до –40 °С. Реакция дыхательной системы на перегрев животного состоит в увеличении частоты дыхательных циклов, повышении температуры выдыхаемого воздуха, росте парообразования. Теплоотдача при этом может возрасти почти в 4 раза по сравнению с теплоотдачей в зимний период. Линька оленей является еще одним физиологическим средством увеличения теплоотдачи в летне-осенний пе-

риод. Линька начинается в начале июля, но полностью зимняя шерсть выпадает к середине августа. К ноябрю формируется зимний меховой покров.

Диапазон значений погодных-климатических факторов, в котором температурная стабильность обеспечивается физиологической системой терморегуляции, называется термонейтральной зоной. Граница термонейтральной зоны зависит от статуса животного. Так, для взрослого быка при лежке и в отсутствии ветра нижняя граница термонейтральной зоны соответствует температурам воздуха около  $-60^{\circ}\text{C}$ , для молодой самки – около  $-30^{\circ}\text{C}$ .

За границей термонейтральной зоны физиологические средства ограничения теплоотдачи не обеспечивают стабилизации температуры тела. При угрозе переохлаждения включаются химические формы терморегуляции, которые обеспечивают компенсацию теплопотерь за счет роста теплопродукции организма животного. Это, как правило, холодная мышечная дрожь (увеличение теплопродукции покоя в 2–2.5 раза) и терморегуляционный мышечный тонус (увеличение теплопродукции покоя на 50%). Кроме того, при адаптации животных к холоду наблюдаются разобщения процессов окисления и фосфорилирования в митохондриях, что приводит к снижению КПД мышечных сокращений и росту теплопродукции. При включении химических форм терморегуляции организм животного отступает от требования экономии энергии к усиленному ее рассеиванию исключительно ради защиты от холода. Поэтому химические формы могут служить лишь кратковременным компенсатором теплопотерь до перехода животных в более термокомфортные зоны или состояния.

Терморегуляционные формы поведения животных зимой направлены на снижение теплопотерь – переход в горные долины, лесные массивы и другие укрытия для защиты от ветра. Направление движения выбирается против ветра. Увеличивается длительность лежек в суточном бюджете времени для общего снижения расхода энергии. Летом в жаркую погоду формы поведения направлены на сброс излишков тепла – поиск открытых, проветриваемых территорий, прибрежных районов. В экстремальных случаях – почти полное прекращение питания. Эта мера направлена на снижение теплопродукции организма за счет уменьшения затрат энергии на СДД.

### Описание модели теплового баланса

Разработка представленной версии модели является продолжением исследований, ведущихся в СПИИРАН в данном направлении [1,2].

Для описания теплового баланса организма животного использована трехслойная модель «ядро-оболочка-мех». В слое ядра выполняется баланс:

$$M - Q1 - Q2 - Q3 = 0,$$

где  $M$  – теплопродукция организма,  $Q1$  – теплопотери с дыханием, затраты энергии на нагревание пищи  $Q2$  могут быть оценены по водному балансу и средней температуре воздуха. Их величина составляет около 0.03 ккал/ч.кг.  $Q3$  – теплоток в оболочку.

Баланс тепловых потоков оболочки:

$$Q3 - Q4 - Q5 - Q6 = 0,$$

где  $Q4$  – радиационный баланс на поверхности кожи,  $Q5$  – тепловой поток на поверхности кожи, потери тепла на испарение с поверхности кожи,  $Q6$  – постоянная, не зависящая от температуры величина.

Для описания потока тепла в оболочку использовано приближенное выражение

$$Q3 = \frac{1}{\lambda} \int_{\Omega} (t_p - t_k) d\Omega,$$

где  $\lambda$  – коэффициент тканевой теплоизоляции,  $t_p$ ,  $t_k$  – ректальная температура и температура поверхности кожи,  $\Omega$  – область кожного покрова.

В слое меха процесс переноса тепла происходит в воздушной среде, для описания которого используем одномерное уравнение теплопроводности:

$$w \frac{\partial T}{\partial Z} - K_0 \frac{\partial^2 T}{\partial Z^2} = K_T \frac{\partial^2 T}{\partial Z^2} + \frac{1}{\rho_B C_B} \frac{\partial R_z}{\partial Z},$$

где:  $w$  – нормальная составляющая вектора скорости движения воздуха,  $T$  – температура воздуха в  $^{\circ}K$ ,  $K_0$  – коэффициент молекулярной теплопроводности,  $K_m$  – коэффициент турбулентной диффузии,  $R_z$  – вертикальная составляющая лучистого потока тепла,  $\rho_B$ ,  $C_B$  – плотность и теплоемкость воздуха.

После соответствующих преобразований и упрощений получим следующую формулу для расчета теплового потока с поверхности кожи без учета испарения:

$$Q4 + Q5 = \int_{\Omega} \frac{K_M \Delta t - I}{(\lambda K_M + 1)} d\Omega,$$

где:  $\Delta t = t_R - t_B$ ,  $K_m$  – коэффициент теплопроводности меха;

$$K_M = \frac{\varepsilon + \eta}{z} + \rho_B C_B \frac{u_z \chi^2}{(\ln(\frac{z}{z_0} + z_0))^2},$$

где:  $\varepsilon$  – параметр, определяющий поток тепла при отсутствии ветра,  $\eta$  – коэффициент радиационной теплоотдачи с поверхности меха,  $z$ ,  $z_0$  – толщина мехового покрова с учетом и без учета пилomotorной реакции,  $u_z$  – скорость ветра,  $\chi$  – масштабный множитель.

$$I = I_0 (1 - A) (\beta_1 + \beta_2 E h + \beta_3 \cos h),$$

здесь:  $I_0$  – суммарная солнечная радиация,  $A$  – альbedo меха,  $h$  – высота Солнца,  $E$  – полный эллиптический интеграл,  $\beta_1$ ,  $\beta_2$ ,  $\beta_3$  – компартментные параметры.

Теплопродукция организма в условиях термонейтральности:

$$M = \psi Q_o + (1 - \alpha 1) Q_{cdd} + (1 - \alpha 2) Q_m.$$

Величина  $Q_{cdd}$  оценивается по энергобалансу животных [4]. Для определения  $Q_m$  нами использовались известные соотношения Горшкова [5],  $\psi$  – коэффициент тепловой эффективности основного обмена,  $\alpha 1$ ,  $\alpha 2$  – коэффициенты полезного действия для процессов СДД и механической работы, их оценки имеются в [6].

Балансировка величины теплопродукции и теплопотерь, обеспечивающая стабильность температуры, осуществляется системой терморегуляции животного. Система терморегуляции изменяет величины коэффициентов теплопроводности меха и тканевой теплоизоляции, а также работу дыхательной системы, таким образом, чтобы температура ядра соответствовала биологической норме для данного вида животных. За границей термонейтральной зоны возможности физиологических средств ограничения теплоотдачи будут исчерпаны. Поддержание температурной стабильности осуществляется путем изменения величины теплопродукции организма. При перегреве – это холодная

мышечная дрожь и терморегуляционный мышечный тонус, при перегреве – отказ от приема пищи.

Проведенные на модели эксперименты подтвердили ее работоспособность и соответствие известным биологическим данным о границах термонейтральной зоны и работе систем терморегуляции организма животных. Данная версия модели в большей степени адекватна имеющимся биологическим данным и представлениям о тепловом балансе организма животных, чем предыдущие версии [1,3].

Как экспериментальное средство модель может быть использована для оценки влияния различных комбинаций значений климатических факторов на энергопотери, тепловой баланс и активность животных. Модель может быть применена для построения полей энергозатрат ареала популяции и определения благоприятных и неблагоприятных районов ареала по климатическим показателям.

Данная работа выполнялась при поддержке международной программы CARMA (Circum Arctic Rangifer Monitoring and Assessment).

### Литература

1. **Михайлов В. В., Мордовин В. Ю.** Модель энергозатрат животных и климат // Труды СПИИРАН. СПб.: Наука, 2005. Вып. 2. Т. 2. С. 407–417.
2. **Михайлов В. В., Мордовин В. Ю.** Моделирование биоклиматической структуры ареала// Труды СПИИРАН. СПб.: Наука, 2006. Вып.3. Т. 2. С. 298–310.
3. **Михайлов В. В., Мордовин В. Ю., Колпащиков Л. А.** Моделирование энергозатрат диких северных оленей в зависимости от погодно-климатических факторов. Зоол. Ж., 2008. Т. 87, № 8.
4. **Соколов А. Я., Кушнир А. Р.** Биоэнергетика северного оленя. Новосибирск, 1986. 97 с.
5. **Горшков В. Г.** Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.:ВИНИТИ, 1995. С. 1–470.
6. **Иванов К. П.** Биоэнергетика и температурный гомеостазис. Наука. 1972. 168 с.