

УДК 615.32

DOI: <https://doi.org/10.17816/phbn567971>

Научная статья



# Почему теплокровный организм быстро регулирует температуру организма в термонеutralной зоне

Ю.И. Лучаков<sup>1</sup>, П.Д. Шабанов<sup>2</sup><sup>1</sup> Институт физиологии им. И.П. Павлова, Санкт-Петербург, Россия;<sup>2</sup> Военно-медицинская академия им. С.М. Кирова, Санкт-Петербург, Россия

## Аннотация

В работе приведен анализ теплового гомеостаза в организме человека и гомойотермных животных. Показано, что во внутренних тканях организма (ядре организма) температура высокая и относительно равномерная, так как поддерживается за счет переноса тепла с помощью тока крови. В периферийных тканях (оболочке организма) изменение температуры в сравнительно большом диапазоне осуществляется в основном за счет переноса тепла кондуктивным образом (за счет градиента температуры в различных точках тканей). Тепловой гомеостаз при колебании температуры среды в пределах термонеutralной зоны во внутренних тканях организма осуществляется, прежде всего, за счет изменения размеров ядра и оболочки, а не за счет изменения отдачи тепла во внешнюю среду или изменения теплопродукции. Благодаря такому механизму переноса тепла в тканях осуществляется быстрый тепловой гомеостаз внутренних тканей организма при изменении температуры среды в пределах термонеutralной зоны.

**Ключевые слова:** температура, модель; конвективный и кондуктивный теплоперенос; термонеutralная зона.

## Как цитировать

Лучаков Ю.И., Шабанов П.Д. Почему теплокровный организм быстро регулирует температуру организма в термонеutralной зоне // Психофармакология и биологическая наркология. 2023. Т. 14, № 3. С. 209–215. DOI: <https://doi.org/10.17816/phbn567971>

DOI: <https://doi.org/10.17816/phbn567971>

Научная статья

# Why does a warm-blooded organism rapidly regulates body temperature in the thermoneutral zone

Yury I. Luchakov<sup>1</sup>, Petr D. Shabanov<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

<sup>2</sup> Kirov Military Medical Academy, Saint Petersburg, Russia

## Abstract

In work, the analysis of thermal homeostasis in the human body and homiotherm animals. It is shown that the temperature in the internal tissues of the body (the nucleus of the body) is high and relatively consistent because it is maintained via heat transfer through the blood flow. The presence in peripheral tissues (the body shell) is mainly due to conductive heat transfer (due to temperature gradients at various points of the tissues). Thermal homeostasis occurs when the temperature of the medium fluctuates within the thermoneutral zone in the internal tissues of the body, primarily due to changes in the size of the nucleus and shell rather than changes in heat output to the external environment or heat production. Owing to this mechanism of heat transfer in the tissues, a rapid thermal homeostasis of the internal tissues of the body is carried out when the temperature of the medium changes within the thermoneutral zone.

**Keywords:** convective and conductive heat transfer; model; temperature; thermal neutral zone.

## To cite this article

Luchakov Yul, Shabanov PD. Why does a warm-blooded organism rapidly regulates body temperature in the thermoneutral zone? *Psychopharmacology and biological narcology*. 2023;14(3):209–215. DOI: <https://doi.org/10.17816/phbn567971>

Received: 10.07.2023

Accepted: 02.08.2023

Published: 25.09.2023

Поддержание теплового гомеостаза тела человека и гомойотермных животных на постоянном уровне — необходимое условие для поддержания жизни. У человека и многих млекопитающих температура организма поддерживается в сравнительно узком диапазоне — от 36 до 38 °С. Отклонение температуры тела от этих пределов приводит к неблагоприятным последствиям. Так, если температура тканей мозга человека сохраняется продолжительное время на уровне 41–42 °С, то это приводит к разрушению белковых структур, клеточных мембран и смерти. Не менее губительна для жизни человека пониженная температура тела: холодовой паралич терморегуляционных функций возникает при понижении температуры до 31–32 °С, остановка легочного дыхания наступает при температуре тела около 26 °С, а сердце останавливается уже при температуре тела 24–25 °С [4].

Важнейшим условием существования гомойотермных организмов является высокий уровень энергетического обмена. Гомойотермные организмы в разы превосходят пойкилотермных позвоночных по величине теплопродукции. По данным [6, 10] при одинаковой температуре тела и одинаковой массе тела в покое кролик потребляет в 6 раз больше кислорода, чем холоднокровная змея. Теплопродукция у гомойотермных настолько большая, что при нормальных условиях температура тела устанавливается на уровне всего в несколько градусов от их теплового разрушения.

У всех живых организмов теплопродукция обусловлена затратами энергии для выполнения биологической работы (перемещение ионов против градиента напряжения, мышечные сокращения, химическая работа синтеза необходимых соединений и т. д.). Не так давно установлено, что источником повышенной теплопродукции у гомойотермных может быть уменьшение коэффициента полезного действия (КПД) биологической работы [5]. Низкая величина КПД у гомойотермных животных и человека приводит к большому выбросу тепловой энергии при непрерывном ресинтезе АТФ. У пойкилотермных позвоночных КПД высокий, что уменьшает выброс тепловой энергии.

Для поддержания теплового гомеостаза организма в процессе эволюции гомойотермные организмы выработали мощные механизмы, позволяющие сохранять тепловой гомеостаз тканей. При высокой температуре среды у человека происходит интенсивное потоотделение. Испарение 1 г воды при температуре 20 °С поглощает до 584 ккал тепла, поэтому испарение 2–3 л воды с поверхности кожи поглощает все метаболическое тепло организма, находящегося в покое [4, 5]. При физической работе, когда вырабатывается большее количество тепла, чем в покое, образуется еще большее количество пота, что и обеспечивает тепловой гомеостаз организма. При низкой температуре среды гомойотермные организмы увеличивают тонус мышц или включают более мощный механизм теплопродукции — дрожь, способная увеличить теплопродукцию человека в несколько раз.

Однако такие терморегуляционные реакции организма, направленные на поддержание теплового гомеостаза, являются энергоемкими процессами, так как представляют собой срочные ответы организма на значительные температурные отклонения от их термонеutralной зоны. Более того, эти реакции не могут быть длительными — сутками гомойотермный организм не может ни дрожать, ни потеть. Обычно человек и гомойотермные организмы находятся в оптимальной для них температуре. По данным [12], человек в развитых странах до 90–95 % времени всей жизни проводит в комфортной зоне. Человек строит жилища, надевает соответствующую погоде одежду и т. д. для поддержания комфортной тепловой зоны. Гомойотермные животные, несмотря на нахождение в среде с довольно сильными колебаниями температуры среды, тоже большую часть жизни проводят в комфортной для них температуре. Для этого они строят жилища, «носят» меха и т. д.

Оптимальную температурную зону обычно определяют как область внешних температур, в которой человек и гомойотермные животные чувствуют себя комфортно, не имеют ни холодовых, ни тепловых отклонений, а теплопродукция и теплоотдача остаются на постоянном уровне. В этой зоне температур умственная и физическая деятельность человека оптимальна, а производительность сельскохозяйственных животных максимальна.

Механизм поддержания теплового гомеостаза гомойотермных организмов в термонеutralной зоне сложен. Действительно, температура окружающей среды в пределах термонеutralной зоны (у крупных животных, таких, как корова, лошадь термонеutralная зона может достигать 15 °С и больше), а температура организма остается на постоянном уровне, несмотря на неизменные процессы теплопродукции и теплоотдачи [5]. Кроме того, тепловые процессы очень инерционны, а человек и теплокровные животные довольно быстро перемещаются в средах с различной температурой без особых изменений собственной температуры организма.

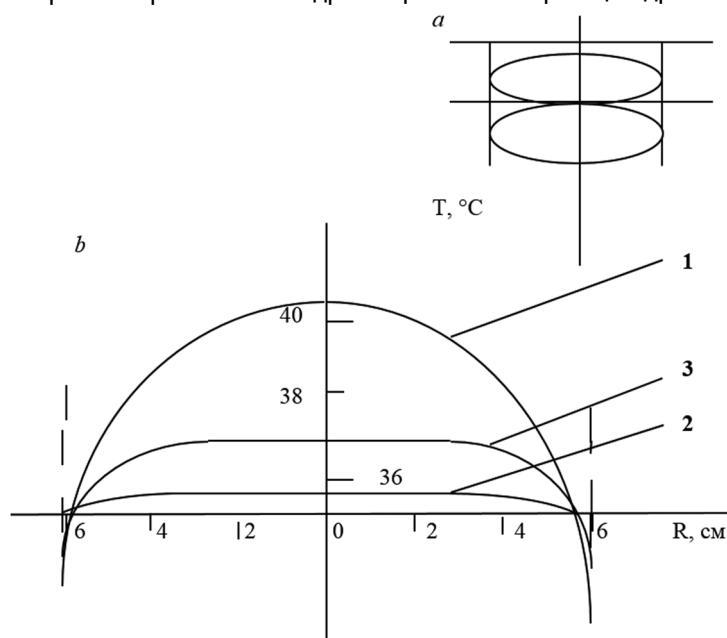
Как следует из многочисленных экспериментальных исследований [1, 2], в норме температура внутренних тканей человека и теплокровных животных обычно почти постоянна (у человека изменение температуры ядра организма не превышает 1 °С) и находится на достаточно высоком уровне (36–38 °С). В периферических областях температура тканей может отличаться от температуры ядра на 4–6 °С и более. Какие бы механизмы переноса тепла ни осуществлялись в тканях организма, в конце концов они должны приводить к более-менее равномерному распределению температуры в тканях, хотя это не так: в ядре температура достаточно высокая и равномерная, а в оболочке она должна снижаться на 4–6 °С. С физической точки зрения перенос тепла в тканях организма представляется возможным всего двумя способами: конвективным (с током крови) и кондуктивным (за счет градиента температуры между двумя точками), — или сочетанием этих двух процессов. Поскольку экспериментально

отделить один механизм теплопереноса от другого крайне затруднительно, если вообще возможно, для решения этой задачи используют математические модели. Для математического описания процессов теплопереноса внутри организма, конечно, требуется упрощения геометрии тела организма. Многочисленные исследования показали, что представление гомойотермного организма в виде цилиндра вполне адекватно имитирует теплообмен реального организма со средой [7, 14]. Сама экспериментальная кривая распределения температуры в этом случае будет соответствовать кривой 1 на рис. 1.

Нами на математических моделях было установлено, что распределение температуры по тканям будет соответствовать экспериментальному распределению температуры по тканям только при наличии конвективного теплопереноса в ядре организма, а в оболочке только кондуктивного [8, 9]. Такое явление обусловлено тем, что в ядре циркулирует в норме до 80–85 % всей крови организма, а сосудистая система состоит из сосудов, значительно отличающихся по диаметру и способности пропускать кровь, что, собственно, и обуславливает кондуктивный теплоперенос. В то же время в оболочке циркулирует небольшое количество крови, и чем ближе к коже, тем меньше в основном диаметр сосудов. Все это приводит к тому, что в оболочке кровь переносит всего 6 % всего тепла, вырабатываемого тканями ядра, а остальное тепло через ткани оболочки переносится за счет градиента температуры между тканями ядра и кожи. Поэтому разделение тканей гомойотермного организма на ядро

и оболочку приобретает физиологический смысл. В тканях ядра существует конвективный теплоперенос (за счет тока крови), а в тканях оболочки — кондуктивный (за счет градиента температуры между тканями ядра и кожей).

По нашим расчетам и расчетам некоторых авторов, объем ткани оболочки у человека, несмотря на небольшую толщину, составляет в норме до 50 % всего объема тканей организма. Как показывают наши исследования и исследования на физических объектах, увеличение или уменьшение температуры среды приводят и к изменению температуры самого объекта. Так, увеличение или уменьшение температуры среды только на 1,5 °C без изменения размеров ядра и оболочки может увеличивать или уменьшать и температуру тканей ядра на 1,5 °C, что в реальном организме не наблюдается. Как показывают наши исследования, только если одновременно происходят изменения размеров ядра и оболочки, температура тканей ядра остается неизменной. В этом случае происходит перераспределение тепла в организме. При повышении температуры среды часть тепла переходит в оболочку, а температура тканей ядра за счет этого процесса не изменяется. При понижении температуры среды, наоборот, ядро сокращается, а оболочка увеличивается в размерах, что тоже позволяет тканям ядра не изменять температуру (конечно, в определенном диапазоне изменения средовых температур). Важно отметить, что такие колебания размеров ядра и оболочки осуществляются только за счет кровотока. При расширении ядра увеличивается кровоток на границе ядра и оболочки, а значит и ядро



**Рис. 1.** Схематическое изображение организма человека в виде цилиндра (а); распределение температуры в тканях по диаметру цилиндра (b): 1 — только при кондуктивном переносе тепла; 2 — при кондуктивном переносе тепла в ядре и конвективном переносе в оболочке (что соответствует экспериментальному распределению тепла в тканях организма); 3 — только при конвективном переносе тепла. По оси ординат в центре — шкала температуры (°C), по оси абсцисс — диаметр цилиндра (см)

**Fig. 1.** Schematic representation of the human organism in the form of a cylinder (a). Temperature distribution in tissues along the cylinder diameter (b). 1 — only at conductive heat transfer; 2 — at conductive heat transfer in the core and convective transfer in the shell (which corresponds to the experimental distribution of heat in the tissues of the organism); 3 — only at convective heat transfer. On the ordinate axis in the center — temperature scale (°C). On the abscissa axis — cylinder diameter (cm)

расширяется за счет количества кровотока и за счет того, что более мелкие сосуды оболочки становятся теплообменниками из-за увеличения скорости кровотока, и наоборот. При уменьшении кровотока на границе ядра и оболочки размеры ядра сокращаются за счет уменьшения тока крови и из-за того, что более крупные сосуды в этой области выпадают из теплообмена. Причем этот процесс зависит от организма, в отличие от теплоотдачи в среду, и, что важно, изменение кровотока может происходить достаточно быстро. Такие процессы изменения размеров ядра и оболочки и позволяют организму поддерживать температуру тканей ядра на постоянном уровне при быстрых колебаниях температуры среды в пределах термонейтральной зоны организма.

Человек и гомойотермные животные в жизни постоянно попадают в среды с различными температурами, при этом температура тканей ядра не изменяется. Если бы существовали только традиционные, крайне инерционные процессы теплопродукции и теплоотдачи, то при быстрых изменениях температуры среды, в которых постоянно находятся теплокровные организмы, температура их тканей неизбежно изменялась бы. Только быстрые процессы изменения размеров ядра и оболочки способны достаточно быстро поддерживать тепловой гомеостаз организма (конечно, в пределах термонейтральной зоны организма).

Выполнены очень тщательные и многочисленные эксперименты, которые демонстрируют эти процессы, но приводят объяснения, по нашему мнению, не соответствующие истине [3, 4]. Так, на кроликах были исследованы процессы изменения температуры гипоталамуса и одновременно температуры ушных раковин. Наглядно показано, как синусоидальные изменения температуры гипоталамуса практически сразу приводят к аналогичным колебаниям температуры ушных раковин кролика. При этом делается вывод, что эти колебания температуры ушных раковин приводят к изменению теплоотдачи самого организма, за счет этого и поддерживается температура гипоталамуса на постоянном уровне. Однако, во-первых, с ушных раковин кролика столь быстро тепло никак не сможет уйти в среду из-за инерционности процесса теплоотдачи, во-вторых, ушные раковины кролика не столь большие, чтобы быстро отдать тепло в среду так, чтобы понизилась температура всего организма.

В настоящее время предложено несколько моделей регулирования температуры тела гомойотермных организмов. Довольно долгое время главенствующими были модели, которые основывались на концепции «set point», или «установочная точка». Предполагалось существование некой заданной точки температуры в организме, к которой стремятся подстроиться температуры других тканей организма. Эта концепция довольно хорошо объясняла многие нюансы регулирования температуры в организме, когда он попадал в среды с различной температурой [11,

13, 16]. Однако существование заданной точки температуры в организме, относительно которой поддерживается температура тела в различных его частях, так и не было найдено. Сравнительно недавно были обнаружены Thermo Transient Receptor Potential (терморегуляционные) каналы в некоторых клетках, реагирующие на различные диапазоны изменений температур, которые могут быть сигналами для организма в определении температур [17–19]. С обнаружением TRP-каналов в определенных клетках как на периферии, так в ядре организма появились концепции терморегуляции организма, в которых не присутствует представление о «set point» [15, 20–22].

Согласно этой теории, существуют сенсорные нейроны (благодаря наличию TRP-каналов), которые через сеть нейронов головного и спинного мозга соединяются с эффекторной клеткой. При изменении температуры чувствительные к температуре сенсорные нейроны достигают порога активации, нейрон срабатывает и через нейронные сети посылается сигнал эффекторной клетке. Когда определенное число сенсорных нейронов срабатывает и посылается сигнал эффекторным клеткам, возникает термоэффекторная реакция. Тем не менее ряд вопросов в теории терморегуляции остается. Прежде всего о наличии термонейтральной зоны у гомойотермных организмов и ее изменении в различных средах. Наши исследования позволяют объяснить наличие термонейтральной зоны и возможности поддержания температуры тела на одном уровне при изменении среды в пределах термонейтральной зоны [7–9].

Исходя из результатов наших разработок, можно утверждать, что наличие быстрого изменения температуры ушных раковин кролика обусловлено тем, что они являются оболочкой организма кролика. При увеличении температуры гипоталамуса происходит отдача тепла из ядра организма на периферию, а именно в ушные раковины и периферийные области организма кролика, что, собственно, и позволяет быстро снизить температуру гипоталамуса. Происходит быстрый обмен теплом между ядром и оболочкой, а не медленный процесс отдачи тепла от ушных раковин кролика в окружающую среду.

Существуют экспериментальные свидетельства изменения температуры тела и температуры кожи рук, подтверждающие синхронные с ними изменения температуры гипоталамуса [3, 4]. И в этом случае надо говорить о тепловом гомеостазе, поддерживаемом только благодаря действию механизма изменения размеров ядра и оболочки при изменении температуры среды в пределах термонейтральной зоны.

Таким образом, изменяя размеры ядра и оболочки, гомойотермный организм способен быстро реагировать на колебания температуры окружающей среды (в пределах термонейтральной зоны) для поддержания теплового гомеостаза внутренних тканей организма, не включая энергозатратных механизмов.



## ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

**Вклад авторов.** Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи, прочли и одобрили финальную версию перед публикацией. Вклад каждого автора: Ю.И. Лучаков, П.Д. Шабанов — написание статьи, анализ данных, разработка общей концепции.

**Конфликт интересов.** Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

**Источник финансирования.** Авторы заявляют об отсутствии внешнего финансирования при проведении исследования.

## ADDITIONAL INFORMATION

**Authors contribution.** Thereby, all authors made a substantial contribution to the conception of the study, acquisition, analysis, interpretation of data for the work, drafting and revising the article, final approval of the version to be published and agree to be accountable for all aspects of the study. The contribution of each author: Yu.I. Luchakov, P.D. Shabanov — manuscript drafting, writing and pilot data analyses, general concept discussion.

**Competing interests.** The authors declare that they have no competing interests.

**Funding source.** This study was not supported by any external sources of funding.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Физиология человека и животных / под ред. В.Я. Апчела, Ю.А. Даринского, В.Н. Голубева и др. Москва: Академия, 2011.
2. Брин В.Б. Нормальная физиология: учебник / под ред. Б.И. Ткаченко. Москва: ГЭОТАР-Медиа, 2016
3. Дымникова Л.П., Иванов К.П. Колебания температуры тела и температурной чувствительности гипоталамуса // Физиологический журнал СССР. 1969. Т. 55, № 3. С. 295–300.
4. Иванов К.П. Основы энергетики организма. Т. 1. Ленинград: Наука, 1990.
5. Иванов К.П. Современные теоретические и практические проблемы гомеотермии и терморегуляции // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. 2006. Т. 92, № 5. С. 578–592.
6. Иванов К.П. Развитие энергетики в эволюции живого мира (этапы, числа, постулаты) // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2010. Т. 46, № 2. С. 167–175.
7. Лучаков Ю.И., Шабанов П.Д. Тепловой гомеостазис кролика в термонейтральной зоне // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. 2013. Т. 99, № 9. С. 1089–1096.
8. Лучаков Ю.И., Шабанов П.Д., Несмеянов А.А., и др. Влияние соотношения размеров ядра и оболочки на тепловой гомеостаз некоторых животных // Вестник новых медицинских технологий. 2014. № 1. DOI: 10.12737/3862
9. Лучаков Ю.И. Перенос тепла в тканях гомеотермного организма // Клиническая медицина и фармакология. 2017. Т. 3. № 1. С. 39–45. DOI: 10.12737/article\_59300a8b49e788.61178934
10. Савина М.В. Механизмы адаптации тканевого дыхания в эволюции позвоночных. Санкт-Петербург: Наука, 1992.
11. Boulant D.A. Neuronal basis of Hammel's model for set-point thermoregulation // J. Appl. Physiol. 2006. Vol. 100, No. 4. P. 1347–1354. DOI: 10.1152/jappphysiol.01064.2005
12. Fanger P.O. Thermal comfort. Copenhagen: Danish Technical Press, 1970.

## REFERENCES

1. Fiziologiya cheloveka i zhivotnykh. Ed. by V.Ya. Apchel, Yu.A. Darinskii, V.N. Golubev, et al. Moscow: Akademiya; 2011. (In Russ.)
2. Brin VB. Normal'naya fiziologiya: uchebnik. Ed. by B. I. Tkachenko. Moscow: GEOTAR-Media; 2016. (In Russ.)
3. Dymnikova LP, Ivanov KP. Kolebaniya temperatury tela i temperaturnoi chuvstvitel'nosti gipotalamusa. *Fiziologicheskii zhurnal SSSR*. 1969;55(3):295–300. (In Russ.)

13. Griffin J.D., Saper C.B., Jack A., et al. Synaptic and morphological characteristics of temperature-sensitive and -insensitive rat hypothalamic neurons // J. Physiol. 2001. Vol. 537, Pt. 2. P. 521–535.
14. Lichtenbelt W.D.M., Frijns A.J.H., Ooijen M.J., et al. Validation of an individualised model of human thermoregulation for predicting responses to cold air // J. Biometeorol. 2007. Vol. 51. No. 3. P. 169–179. DOI: 10.1007/s00484-006-0060-9
15. Madden C.J., Morrison S.F. Central nervous system circuits that control body temperature // Neurosci. Lett. 2019. Vol. 696. P. 225–232. DOI: 10.1016/j.neulet.2018.11.027
16. Mekjavic I.B., Eiken O. Contribution of thermal and nonthermal factors to the regulation of body temperature in humans // J. Appl. Physiol. 2006. Vol. 100, No. 6. P. 2065–2072. DOI: 10.1152/jappphysiol.01118.2005
17. Morrison S.F. Central neural control of thermoregulation and brown adipose // Auton. Neurosci. 2016. Vol. 196. P. 1–24. DOI: 10.1016/j.autneu.2016.02.010
18. Morrison S.F. Efferent neural pathways for the control of brown adipose tissue thermogenesis and shivering // Handb. Clin. Neurol. 2018. Vol. 156. P. 281–303. DOI: 10.1016/B978-0-444-63912-7.00017-5
19. Romanovsky A.A. Thermoregulation: some concepts have changed. Functional architecture of the thermoregulatory system // Amer. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2007. Vol. 292, No. 1. P. 37–46. DOI: 10.1152/ajpregu.00668.2006
20. Tan C.L., Knight Z.A. Regulation of body temperature by the nervous system // Neuron. 2018. Vol. 98, No. 1. P. 31–48. DOI: 10.1016/j.neuron.2018.02.022
21. Werner J. System properties, feedback control and effector coordination of human temperature regulation // Eur. J. Appl. Physiol. 2010. Vol. 109, No. 1. P. 13–25. DOI: 10.1007/s00421-009-1216-1
22. Zhao Z.D., Yang W.Z., Gao C., et al. A hypothalamic circuit that controls body temperature // Natl. Acad. Sci. USA. 2017. Vol. 114, No. 8. P. 2042–2047. DOI: 10.1073/pnas.1616255114

4. Ivanov KP. Osnovy energetiki organizma. Pt. 1. Leningrad: Nauka; 1990. (In Russ.)
5. Ivanov KP. Sovremennye teoreticheskie i prakticheskie problemy gomeotermii i termoregulyatsii. *Rossiiskii fiziologicheskii zhurnal im. I.M. Sechenova*. 2006;92(5):578–592. (In Russ.)
6. Ivanov KP. Razvitie energetiki v evolyutsii zhivogo mira (etapy, chisla, postulaty). *Zhurnal evolyutsionnoi biokhimii i fiziologii*. 2010;46(2):167–175. (In Russ.)

7. Luchakov Yul, Shabanov PD. Teplovoi gomeostazis krolika v termoneutral'noi zone. *Rossiiskii fiziologicheskii zhurnal im. I.M. Sechenova*. 2013;99(9):1089–1096. (In Russ.)
8. Luchakov Yul, Shabanov PD, Nesmeyanov AA, et al. Vliyanie sootnosheniya razmerov yadra i obolochki na teplovoi gomeostaz nekotorykh zhivotnykh. *Vestnik novykh meditsinskikh tekhnologii*. 2014;(1). (In Russ.) DOI: 10.12737/3862
9. Luchakov Yul. Perenos tepla v tkanyakh gomoioternogo organizma. *Klinicheskaya meditsina i farmakologiya*. 2017;3(1):39–45. DOI: 10.12737/article\_59300a8b49e788.61178934
10. Savina MV. Mekhanizmy adaptatsii tkanevogo dykhaniya v evolyutsii pozvonochnykh. Saint Petersburg: Nauka; 1992. (In Russ.)
11. Boulant DA. Neuronal basis of Hammel's model for set-point thermoregulation. *J Appl Physiol*. 2006;100(4):1347–1354. DOI: 10.1152/jappphysiol.01064.2005
12. Fanger PO. Thermal comfort. Copenhagen: Danish Technical Press; 1970.
13. Griffin JD, Saper CB, Jack A, et al. Synaptic and morphological characteristics of temperature-sensitive and -insensitive rat hypothalamic neurons. *J Physiol*. 2001;537(Pt 2):521–535.
14. Lichtenbelt WDM, Frijns AJH, Ooijen MJ, et al. Validation of an individualised model of human thermoregulation for predicting responses to cold air. *J Biometeorol*. 2007;51(3):169–179. DOI: 10.1007/s00484-006-0060-9
15. Madden CJ, Morrison SF. Central nervous system circuits that control body temperature. *Neurosci Lett*. 2019;696:225–232. DOI: 10.1016/j.neulet.2018.11.027
16. Mekjavic IB, Eiken O. Contribution of thermal and nonthermal factors to the regulation of body temperature in humans. *J Appl Physiol*. 2006;100(6):2065–2072. DOI: 10.1152/jappphysiol.01118.2005
17. Morrison SF. Central neural control of thermoregulation and brown adipose. *Auton. Neurosci*. 2016;196:14–24. DOI: 10.1016/j.autneu.2016.02.010
18. Morrison SF. Efferent neural pathways for the control of brown adipose tissue thermogenesis and shivering. *Handb Clin Neurol*. 2018;156:281–303. DOI: 10.1016/B978-0-444-63912-7.00017-5
19. Romanovsky AA. Thermoregulation: some concepts have changed. Functional architecture of the thermoregulatory system. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*. 2007;292(1):37–46. DOI: 10.1152/ajpregu.00668.2006
20. Tan CL, Knight ZA. Regulation of body temperature by the nervous system. *Neuron*. 2018;98(1):31–48. DOI: 10.1016/j.neuron.2018.02.022
21. Werner J. System properties, feedback control and effector coordination of human temperature regulation. *Eur J Appl Physiol*. 2010;109(1):13–25. DOI: 10.1007/s00421-009-1216-1
22. Zhao ZD, Yang WZ, Gao C, et al. A hypothalamic circuit that controls body temperature. *Natl Acad Sci USA*. 2017;114(8):2042–2047. DOI: 10.1073/pnas.1616255114

## ОБ АВТОРАХ

\*Юрий Иванович Лучаков, д-р биол. наук, научн. сотр.;  
адрес: Россия, 199034, Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6;  
e-mail: yluchakov@yandex.ru

Петр Дмитриевич Шабанов, д-р мед. наук, профессор,  
заведующий отделом нейрофармакологии;  
ORCID: 0000-0003-1464-1127; eLibrary SPIN: 8974-7477;  
e-mail: pdshabanov@mail.ru

## AUTHORS' INFO

\*Yury I. Luchakov, Dr. Sci. (Biol.), researcher;  
address: 6, Makarova emb., Saint Petersburg, 199034, Russia;  
e-mail: yluchakov@yandex.ru

Petr D. Shabanov, Dr. Sci. (Med.), professor and head;  
ORCID: 0000-0003-1464-1127; eLibrary SPIN: 8974-7477;  
e-mail: pdshabanov@mail.ru

\* Автор, ответственный за переписку / Corresponding author