



Φυσιολογία του Ανθρώπινου Θερμορρυθμιστικού Συστήματος - Θερμική Ισορροπία

Μαρία Μισαηλίδη & Ανδρέας Δ. Φλουρής

Τμήμα Επιστήμης Φυσικής Αγωγής και Αθλητισμού, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας

Περίληψη

Στα ομοιόθερμα ζώα όπως ο άνθρωπος, η διατήρηση της θερμικής ισορροπίας του οργανισμού σε σχεδόν σταθερά επίπεδα επιτυγχάνεται μέσω φυσιολογικών και συμπεριφοριστικών αποκρίσεων. Η θερμική αυτή ισορροπία είναι αποτέλεσμα της ισοτιμίας του ρυθμού παραγωγής και του ρυθμού απώλειας θερμότητας. Η παραγωγή θερμότητας προέρχεται από τον καταβολισμό των θρεπτικών συστατικών στα κύτταρα. Κατά την διαδικασία αυτή απελευθερώνεται ενέργεια της οποίας το μεγαλύτερο μέρος μετατρέπεται σε θερμότητα μέσα στο σώμα. Η παραγωγή θερμότητας επηρεάζεται από ένα σύνολο παραγόντων όπως το φύλο, η ηλικία, η σωματική σύνθεση, η μυϊκή δραστηριότητα, η θερμοκρασία του περιβάλλοντος, η λήψη τροφής και οι διάφορες ασθένειες. Προκειμένου όμως να επέλθει θερμική ισορροπία θα πρέπει να δραστηριοποιηθούν οι μηχανισμοί ανταλλαγής θερμότητας του σώματος με το περιβάλλον οι οποίοι ταξινομούνται σε δύο κατηγορίες: ξηρού και υγρού τύπου. Ο μηχανισμός ξηρού τύπου περιλαμβάνει το μηχανισμό της αγωγής, της μεταφοράς και της ακτινοβολίας ενώ ο μηχανισμός υγρού τύπου περιλαμβάνει κυρίως την εξάτμιση του νερού από τα διάφορα μέρη του σώματος. Οι παραπάνω πληροφορίες αναλύονται αποκλειστικά σε ξενόγλωσσα περιοδικά και εκδόσεις, ενώ η σχετική γνώση στα ελληνικά παραμένει ελάχιστη. Ο σκοπός της παρούσας ανασκόπησης ήταν να συνοψίσει την υπάρχουσα γνώση σχετικά με το θερμορρυθμιστικό σύστημα του ανθρώπου, συγκεκριμένα τις αρχές που διέπουν την έννοια της θερμικής ισορροπίας. Αναλύονται οι παράγοντες που επηρεάζουν την παραγωγή θερμότητας και γίνεται λεπτομερής περιγραφή των μηχανισμών που εξασφαλίζουν την διάχυση της περίσσειας θερμότητας στο περιβάλλον προκειμένου να επιτευχθεί θερμική ισορροπία. Για την επιλογή των πληροφοριών έγινε περιεκτική αναζήτηση στη διεθνή βάση δεδομένων Pubmed χρησιμοποιώντας όρους σχετικούς με το θερμορρυθμιστικό σύστημα, την παραγωγή θερμότητας και τους μηχανισμούς αποβολής θερμότητας από το σώμα. Η σημαντικότητα της μελέτης των παραπάνω θεμάτων έγκειται στην αναγκαιότητα της επίτευξης θερμικής ισορροπίας στον οργανισμό προκειμένου να αποφευχθούν ατυχήματα και ασθένειες που σχετίζονται με την υπερθερμία.

Λέξεις κλειδιά: *θερμορύθμιση, θερμική ισορροπία, παραγωγή θερμότητας και μηχανισμοί αποβολής θερμότητας*

Review

Physiology of Human Thermoregulation - Heat Balance

Maria Misailidi & Andreas D. Flouris

Department of Physical Education and Sport Science, University of Thessaly

Abstract

In homeothermic animals including humans, the internal body temperature is maintained nearly constant through physiological and behavioral adjustments. Heat balance is achieved by balancing the heat produced within the body and the heat dissipated to the environment. Heat production is generated through the catabolism of nutrients in the body's cells. Energy is released via this process, most of which is converted to heat in the body. Heat production is affected by a number of factors such as sex, age, body composition, physical activity, ambient temperature, food intake and specific diseases. To achieve heat balance, the mechanisms of heat dissipation to the environment have to be activated, which are classified in two categories: dry and wet heat exchange. Dry heat transfer is the sum of heat exchange via conduction, convection and radiation while wet heat exchange is mainly the evaporation of water from the body surface. The above information is analyzed in foreign language publications and journals, while the relevant knowledge in Greek remains minimal. The purpose of this review is to summarize the existing knowledge about the human thermoregulatory system and the principles of heat balance. The factors affecting heat production and the heat exchange mechanisms with the environment are also analyzed. To achieve this, a comprehensive search was made in the Pubmed database using terms related to the human thermoregulatory system as well as the mechanisms of heat production and heat loss. The physiological importance of these mechanisms is demonstrated by the importance of heat balance for preventing accidents and diseases associated with heat stress.

Keywords: *thermoregulation, heat balance, heat production and heat exchange pathways*

Εισαγωγή

Ο άνθρωπος είναι ομοιόθερμο ον, δηλαδή η εσωτερική θερμοκρασία του σώματός του παραμένει σε σχετικά σταθερό επίπεδο. Η διατήρηση της σχετικά σταθερής θερμοκρασίας, περίπου 37°C σε φυσιολογικά άτομα σε ηρεμία, που εξασφαλίζει το ιδανικό περιβάλλον για τη διεξαγωγή των βιοχημικών αντιδράσεων επιτυγχάνεται μέσω του θερμορρυθμιστικού συστήματος (Flouris, 2011; Flouris & Schlader, 2015) το οποίο απαιτεί την επιστράτευση συμπεριφοριστικών και φυσιολογικών μηχανισμών (Kenny & Flouris, 2014; Van Someren, Raymann, Scherder, Daanen, & Swaab, 2002). Η σημασία των συμπεριφοριστικών μηχανισμών έχει αναγνωριστεί από την εποχή του Αριστοτέλη και θεωρείται ως η πρώτη γραμμή άμυνας για τη διατήρηση και την αποκατάσταση της θερμικής ισορροπίας σε ηρεμία και ιδίως κατά την παραγωγή έργου: άσκηση ή εργασία σε θερμό περιβάλλον (Flouris & Schlader, 2015; Lanza & Vegetti, 1996). Ωστόσο, παρά την ενεργοποίηση της συμπεριφοριστικής θερμορρυθμίσσης, πολλές φορές διαταράσσεται η θερμική ισορροπία του σώματος. Σε αυτές τις περιπτώσεις, το θερμορρυθμιστικό σύστημα ενεργοποιεί τους αυτόνομους μηχανισμούς του προκειμένου να επέλθει εξισορρόπηση του ρυθμού παραγωγής θερμότητας στο σώμα και του ρυθμού αποβολής θερμότητας προς το περιβάλλον (Nagashima, 2006).

Ο σκοπός της παρούσας ανασκόπησης είναι να συνοψίσει την υπάρχουσα γνώση σχετικά με τις αρχές που διέπουν την έννοια της θερμικής ισορροπίας του ανθρώπινου σώματος. Αναλύονται οι παράγοντες που επηρεάζουν την παραγωγή θερμότητας και γίνεται λεπτομερής περιγραφή των τρόπων με τους οποίους το σώμα ανταλλάσσει θερμότητα με το περιβάλλον. Για τη μελέτη όλων των παραπάνω θεμάτων έγινε μη-συστηματική αναζήτηση στη διεθνή βάση δεδομένων Pubmed. Με δεδομένη την πλήρη έλλειψη σχετικής γνώσης σε ελληνικά επιστημονικά περιοδικά, απώτερος σκοπός του άρθρου αυτού είναι να οδηγήσει σε μια βαθύτερη κατανόηση του ανθρώπινου θερμορρυθμιστικού συστήματος. Η σημαντικότητα της μελέτης των θεμάτων που καλύπτει η παρούσα ανασκόπηση έγκειται στις σοβαρές επιπτώσεις που μπορεί να επιφέρει η διαταραχή της θερμικής ισορροπίας του σώματος. Πράγματι, η θερμορύθμιση παίζει τόσο σημαντικό ρόλο στην ομοιοστατική ισορροπία του οργανισμού που το κόστος αποτυχίας της είναι η πρωτεϊνική μετουσίωση (η διάσπαση των δεσμών στη δευτεροταγή, τριτοταγή, ή τεταρτοταγή δομή των πρωτεϊνών), η νευρική/νοητική δυσλειτουργία, ή ακόμη και ο θάνατος (Flouris, 2011; Flouris & Schlader, 2015). Επίσης, η διατήρηση της θερμικής ισορροπίας κατά τη διάρκεια της ζωής παίζει θεμελιώδη ρόλο στη διαδικασία της γήρανσης (Carrillo & Flouris, 2011; Flouris & Piantoni, 2015; Flouris, Spiropoulos, Sakellariou, & Koutedakis, 2009). Τα παραπάνω χρήζουν ιδιαίτερης σημασίας σε εργασιακά περιβάλλοντα όπου οι άνθρωποι έχουν να αντιμετωπίσουν την υψηλή παραγωγή θερμότητας λόγω σωματικής δραστηριότητας σε συνδυασμό με τις εκάστοτε περιβαλλοντικές συνθήκες και τη πιθανή χρήση προστατευτικού ρουχισμού.

Εξέλιξη της έννοιας της θερμορύθμισης

Ο Αριστοτέλης ήταν ο πρώτος που αναφέρθηκε στη συμβολή του εγκεφάλου για τη διατήρηση της ακεραιότητας του σώματος μέσω της ρύθμισης της συμπεριφοράς και της πρόσληψης της τροφής, τα οποία σχετίζονται άμεσα με την θερμοκρασία του σώματος (Lanza & Vegetti, 1996). Αργότερα, στα τέλη του 18ου και στις αρχές του 19ου αιώνα οι Lavoisier, Carnot και Mayer καθιέρωσαν με το σύνολο της ερευνητικής τους εργασίας τη θερμορύθμιση, δηλαδή τη ρύθμιση της θερμοκρασίας του σώματος, ως σημαντική πληροφόρηση για την άσκηση της ιατρικής (Riggs, Millecchia, & Riggs, 2004). Ο Γάλλος επιστήμονας Bernard (1878) συνέχισε τη δουλειά των Lavoisier, Carnot και Mayer διαπιστώνοντας ότι οι άνθρωποι μπορούν να αψηφούν το εξωτερικό περιβάλλον διότι μπορούν να διατηρούν τη σταθερότητα στα κύτταρά τους (Bernard, 1878). Ο Bernard ονόμασε το εσωτερικό περιβάλλον των κυττάρων «milieu interieur» και παρατήρησε ότι, χάρη στη διατήρηση της εσωτερικής αυτής σταθερότητας, οι άνθρωποι είναι ανεξάρτητοι από το εξωτερικό περιβάλλον. Έτσι εξηγείται γιατί μπορούμε να ζούμε, να εργαζόμαστε και να ασκούμε σε διαφορετικές περιβαλλοντικές συνθήκες όπως ζέστη ή κρύο, υψηλή υγρασία ή ξηρό περιβάλλον, υψηλό ή χαμηλό υψόμετρο, αλλά και πώς/γιατί προκύπτουν συγκεκριμένες ασθένειες. Σύμφωνα με τον Bernard, ο οργανισμός είναι έτσι φτιαγμένος ώστε από την μία πλευρά να υπάρχει πλήρης επικοινωνία μεταξύ εξωτερικού περιβάλλοντος και «milieu interieur» και από την άλλη να υπάρχουν αμυντικές διεργασίες στο οργανισμό που να διατηρούν και να συντηρούν τα αποθέματα των ζωντανών συστατικών (Bernard, 1865; Bernard, 1878). Υπό αυτό το πρίσμα, η νόσος και ο θάνατος δεν είναι παρά η αποδιοργάνωση ή η διαταραχή αυτών των διεργασιών (Bernard, 1865).

Το έργο του Bernard συνεχίστηκε από τον Cannon (1929) ο οποίος δεν μίλησε για απόλυτη ενδοκοιταρική σταθερότητα αλλά περιέγραψε τις ενέργειες των κυττάρων κατά την ανταπόκρισή τους σε απειλητικά ερεθίσματα με όρους δυναμικής ισορροπίας και μεταβλητότητας (Cannon, 1929). Ο Cannon επινόησε τον όρο ομοιόσταση για να υποδείξει ότι υπάρχει ομοιότητα με ένα βαθμό μεταβολής και όχι απόλυτης σταθερότητας. Μεταβολές αναπόφευκτα υπάρχουν, αλλά το μέγεθος αυτών είναι μικρό και συνήθως διατηρείται σε στενά όρια (Cannon, 1929). Στη συνέχεια, και ιδιαίτερα την περίοδο 1930-1970, η έρευνα για την κατανόηση του θερμορρυθμιστικού συστήματος γνώρισε ιδιαίτερη άνθηση (Flouris, 2011). Τέλος, από τα μέσα της δεκαετίας του 1990, οι μελέτες για τη θερμορύθμιση άρχισαν να εντάσσουν ολοένα και περισσότερο βιολογικά, ψυχολογικά, και κλινικά στοιχεία (Flouris, 2011).

Θερμορύθμιση του ανθρώπινου οργανισμού - Θερμική ισορροπία

Η θερμορύθμιση είναι ένα από τα βασικά συστήματα ομοιοστατικού ελέγχου του οργανισμού και ανήκει στη γενική κατηγορία απόκρισης των αντανακλαστικών, δηλαδή σε μια ιδιαίτερη αλληλουχία γεγονότων ανάμεσα σε ένα ερέθισμα και μια απόκριση. Για τη θερμορύθμιση, ως ερέθισμα ορίζεται η οποιαδήποτε ανιχνεύσιμη μεταβολή της θερμοκρασίας κάποιου ιστού του σώματος που ανιχνεύεται με αισθητήρες/υποδοχείς οι οποίοι είναι απολήξεις αισθητήριων νευρώνων στην επιφάνεια του δέρματος ή σε διάφορα μέρη στο εσωτερικό του σώματος (εγκέφαλος, σπονδυλική στήλη, γαστρεντερικός σωλήνας, κ.α.) (Flouris, 2011). Οι αισθητήρες αυτοί παράγουν ηλεκτρικά σήματα επί των αντίστοιχων νευρώνων με συχνότητα ανάλογη της θερμοκρασίας. Τα παραχθέντα ηλεκτρικά σήματα άγονται από τις νευρικές ίνες στην προοπτική χώρα και τον πρόσθιο υποθάλαμο, που αποτελούν το κέντρο ολοκλήρωσης της αυτόνομης θερμορύθμισης (Flouris & Schlader, 2015). Το κέντρο ολοκλήρωσης με την σειρά του καθορίζει: (α) τη δραστηριότητα των νευρώνων που προκαλούν τη συστολή/διαστολή των μυών γύρω από τα αιμοφόρα αγγεία του δέρματος ή παράγουν ιδρώτα/μυϊκό τρόμο, και (β) την απελευθέρωση διαφόρων ορμονών που οδηγούν σε αύξηση της θερμογένεσης.

Προκειμένου να επιτευχθεί θερμική ισορροπία, το θερμορρυθμιστικό σύστημα δραστηριοποιεί μηχανισμούς που εξισορροπούν το ρυθμό παραγωγής θερμότητας στο σώμα με το ρυθμό αποβολής θερμότητας προς το περιβάλλον (Nagashima, 2006). Οποιαδήποτε ανισορροπία στα παραπάνω έχει ως αποτέλεσμα την μεταβολή της συνολικής θερμότητας που είναι αποθηκευμένη στο σώμα. Ο ρυθμός συσσώρευσης θερμότητας στο σώμα προσδιορίζεται από το μεταβολικό ρυθμό, την παραγωγή εξωτερικού έργου, την ανταλλαγή θερμότητας μεταξύ του σώματος και του περιβάλλοντος μέσω ακτινοβολίας, μεταφοράς και αγωγής, καθώς και την αποβολή θερμότητας από το σώμα μέσω της εξάτμισης και περιγράφεται στην εξίσωση της θερμικής ισορροπίας (Gagge & Gonzalez, 1996; Parsons, 2003):

$$S = M - (\pm W) \pm (R + C + K) - E \quad (1)$$

όπου S είναι ο ρυθμός αποθήκευσης θερμότητας στο σώμα, M είναι ο μεταβολικός ρυθμός (πάντα θετικός), W είναι ο ρυθμός παραγωγής εξωτερικού έργου (θετικός στην ομόκεντρη, αρνητικός στην έκκεντρη άσκηση, και μηδενικός σε ηρεμία), R είναι ο ρυθμός ανταλλαγής θερμότητας μέσω ακτινοβολίας, C είναι ο ρυθμός ανταλλαγής θερμότητας μέσω μεταφοράς, K είναι ο ρυθμός ανταλλαγής θερμότητας μέσω αγωγής και E είναι ο ρυθμός αποβολής θερμότητας μέσω εξάτμισης.

Οι τρόποι ανταλλαγής θερμότητας μεταξύ του σώματος και του περιβάλλοντος χωρίζονται σε δύο κατηγορίες: (α) ξηρού τύπου (ακτινοβολία, μεταφορά και αγωγή) και (β) υγρού τύπου (εξάτμιση). Η ανταλλαγή θερμότητας ξηρού τύπου (κυρίως η ακτινοβολία) παίζει βασικό ρόλο σε συνθήκες ηρεμίας, ενώ η ανταλλαγή θερμότητας υγρού τύπου αποτελεί την κύρια οδό αποβολής θερμότητας κατά την άσκηση σε θερμό περιβάλλον (Πίνακας 1) (Kenny & Flouris, 2014; Wenger, 2002).

Πίνακας 1. Ποσοστιαία συνεισφορά των τρόπων ανταλλαγής θερμότητας μεταξύ του σώματος και του περιβάλλοντος σε ηρεμία και κατά την άσκηση σε θερμό περιβάλλον.

	Ηρεμία		Μέτρια άσκηση (300 W)	
	%	kcal/min	%	kcal/min
Αγωγή & Μεταφορά	20	0.3	15	2.2
Ακτινοβολία	60	0.9	5	0.8
Εξάτμιση	20	0.3	80	12
Σύνολο	100	1.5	100	15

Ανταλλαγή θερμότητας ξηρού τύπου

Ακτινοβολία. Οι επιφάνειες όλων των αντικειμένων εκπέμπουν θερμότητα με την μορφή ηλεκτρομαγνητικών κυμάτων (Wenger, 1997). Η ακτινοβολία περιλαμβάνει τη μεταφορά θερμότητας από την επιφάνεια ενός αντικειμένου στην επιφάνεια ενός άλλου αντικειμένου χωρίς όμως να υπάρχει καμία επαφή μεταξύ των δύο επιφανειών. Η ηλεκτρομαγνητική ενέργεια μεταφέρεται από το θερμότερο προς το ψυχρότερο αντικείμενο. Έτσι, αν η θερμοκρασία του δέρματος είναι υψηλότερη από την θερμοκρασία των αντικειμένων που το περιβάλλουν, τότε εκδηλώνεται καθαρή απώλεια θερμότητας από το σώμα. Αντίθετα, αν η θερμοκρασία των επιφανειών που περιβάλλουν το σώμα είναι μεγαλύτερη από τη θερμοκρασία του δέρματος, τότε το σώμα απορροφά θερμική ενέργεια μέσω ακτινοβολίας. Η καθαρή ακτινοβολούμενη ενέργεια που ανταλλάσσεται είναι ευθέως ανάλογη της ικανότητας ακτινοβολίας των αντικειμένων ή του σώματος (Kenny & Flouris, 2014). Σε ένα άνθρωπο, η ανταλλαγή θερμότητας μέσω ακτινοβολίας εξαρτάται από την ικανότητα ακτινοβολίας της εξωτερικής επιφάνειας του σώματός του και την ακτινοβολούσα περιοχή του σώματος, η οποία, με τη σειρά της, εξαρτάται από τη στάση του ατόμου και τον προσανατολισμό του σε σχέση με την πηγή ακτινοβολίας (Parsons, 2003), καθώς και την απόκρωση της επιδερμίδας (Русанов, 1981). Η μεγαλύτερη πηγή θερμικής ακτινοβολίας στη φύση είναι ο ήλιος (Kenny & Jay, 2013).

Αγωγή. Η αγωγή αναφέρεται στην απώλεια ή στην πρόσληψη θερμότητας μέσω μεταφοράς θερμικής ενέργειας κατά την πρόσκρουση γειτονικών μορίων. Στην ουσία η θερμότητα άγεται από μόριο σε μόριο. Στο ανθρώπινο σώμα, η αγωγή επιτυγχάνεται διαμέσου άμεσης επαφής με μία θερμότερη ή ψυχρότερη επιφάνεια. Σε φυσιολογικές συνθήκες, θεωρείται ότι η ανταλλαγή θερμότητας με το περιβάλλον μέσω αυτής της οδού είναι ασήμαντη (Parsons, 2003). Αυτό συμβαίνει διότι η άμεση επαφή του δέρματος με στερεές και υψηλά αγώγιμες επιφάνειες είναι συνήθως πολύ σύντομη και εμπλέκεται συνήθως ένα πολύ μικρό μέρος της συνολικής επιφάνειας του σώματος (π.χ., οι άκρες των δακτύλων). Επιπλέον, το μεγαλύτερο μέρος της επιφάνειας του σώματος είναι σχεδόν πάντα μονωμένο μέσω του ρουχισμού, μειώνοντας δραστικά την πιθανότητα για ανταλλαγή θερμότητας μέσω αγωγής.

Μεταφορά. Η μεταφορά αναφέρεται στη διαδικασία σύμφωνα με την οποία θερμότητα αποβάλλεται ή προσλαμβάνεται με τη μετακίνηση του αέρα ή του νερού που περιβάλλει το σώμα. Για παράδειγμα ο αέρας δίπλα από το σώμα θερμαίνεται μέσω αγωγής, μετακινείται λόγω της αύξησης της θερμοκρασίας του, κι έτσι απομακρύνει θερμική ενέργεια μακριά από το σώμα. Τη θέση του θερμού στρώματος αέρα που μετακινήθηκε παίρνει ένα στρώμα ψυχρού αέρα και η διαδικασία επαναλαμβάνεται. Η μεταφορά θερμότητας υφίσταται πάντοτε διότι ο θερμός αέρας είναι λιγότερα πυκνός κι έτσι ανυψώνεται. Έτσι η μεταφορά θερμότητας βοηθά επίσης τη διατηρη-αγωγής ανταλλαγή θερμότητας, με την διατήρηση σταθερής παροχής κρύου αέρα (Vander, Sherman, & Luciano, 2001). Ο ρυθμός ανταλλαγής θερμότητας μέσω μεταφοράς εξαρτάται από (α) την πυκνότητα του αέρα ή του νερού που περιβάλλουν το σώμα, (β) τη διαφορά θερμοκρασίας ανάμεσα στην επιφάνεια του δέρματος και το μέσο (αέρας ή νερό) που περιβάλλει το σώμα, (γ) την εκτιθέμενη περιοχή, και (δ) την ταχύτητα που κινείται το μέσο (αέρας ή νερό) που περιβάλλει το σώμα (Kenny & Flouris, 2014). Αν η διαφορά θερμοκρασίας ανάμεσα στην εξωτερική επιφάνεια του σώματος και του μέσου που την περιβάλλει είναι αρνητική (δηλαδή, αν η θερμοκρασία του αέρα που περιβάλλει το σώμα είναι υψηλότερη από την θερμοκρασία του σώματος), τότε εμφανίζεται αρνητική ανταλλαγή θερμότητας μέσω μεταφοράς και το σώμα προσλαμβάνει θερμότητα αντί να α-

ποβάσει (Kenny & Jay, 2013). Η ανταλλαγή θερμότητας μέσω μεταφοράς είναι ανάλογη της διαφοράς θερμοκρασίας που υπάρχει ανάμεσα στο σώμα και το περιβάλλον, όπως προκύπτει από την εξίσωση μεταφοράς θερμότητας:

$$C = hc * A * (T_{sk} - T_a) \quad (2)$$

όπου C είναι η μεταφερόμενη θερμότητα, A είναι η επιφάνεια του σώματος, T_{sk} είναι η μέση τιμή της θερμοκρασίας δέρματος, T_a είναι η μέση τιμή της θερμοκρασίας περιβάλλοντος, και hc είναι ο συντελεστής μεταφοράς θερμότητας ο οποίος περιλαμβάνει την επίδραση όλων των παραγόντων που επηρεάζουν την ανταλλαγή θερμότητας μέσω μεταφοράς εκτός των θερμοκρασιών του δέρματος, του περιβάλλοντος και της επιφάνειας σώματος (Wenger, 1997).

Ανταλλαγή θερμότητας υγρού τύπου

Εξάτμιση. Όταν η θερμοκρασία του περιβάλλοντος αυξάνεται, ο ρυθμός θερμικής απώλειας μέσω των μηχανισμών της αγωγής, της μεταφοράς και της ακτινοβολίας μειώνεται, με αποτέλεσμα ο μηχανισμός της εξάτμισης να αποτελεί τον πιο σημαντικό τρόπο για αποβολή θερμότητας προς το περιβάλλον (Πίνακας 1) (Kenny & Flouris, 2014; Wenger, 2002). Η εξάτμιση τμήματος ενός υγρού απαιτεί την εξαγωγή της απαραίτητης θερμότητας εξάτμισης από το εν λόγω υγρό, προκειμένου να γίνει η αλλαγή φάσης από την υγρή στην αέρια κατάσταση. Επομένως, το υγρό που απομένει πίσω ψύχεται και οδηγεί σε μείωση της θερμοκρασίας των ιστών που επαφίονται σε αυτό και, κατά συνέπεια, και της θερμοκρασίας του σώματος. Για κάθε γραμμάριο νερού που περιέχεται στον ιδρώτα που εξατμίζεται, αποβάλλονται 580 θερμίδες (Wenger, 1997). Η απώλεια θερμότητας μέσω του μηχανισμού της εξάτμισης επιτυγχάνεται τόσο στην επιφάνεια του δέρματος όσο και στις μεμβράνες του αναπνευστικού σωλήνα.

Θερμική απώλεια με εξάτμιση μέσω του δέρματος. Όπως προαναφέρθηκε, η παραγωγή ιδρώτα κατά την εφίδρωση δεν προκαλεί μείωση της θερμοκρασίας του σώματος. Απαιτείται η μετατροπή του νερού που περιέχεται στον ιδρώτα από υγρή σε αέρια μορφή, η οποία εξάγει 580 θερμίδες ανά γραμμάριο. Έτσι, κάθε φορά που εξατμίζεται το νερό του ιδρώτα από την επιφάνεια του σώματος δαπανάται η αντίστοιχη θερμική ενέργεια η οποία μεταφέρεται στον αέρα προκαλώντας έτσι ψύξη του ιδρώτα που παραμένει σε υγρή μορφή και, εν συνεχεία, της επιδερμίδας. Κατά τη διαδικασία της εξάτμισης, σημαντικό ρόλο στο ρυθμό θερμικής απώλειας παίζει η διαφορά της μερικής πίεσης των υδρατμών μεταξύ της επιφάνειας του δέρματος (ιδρώτας) και του ατμοσφαιρικού αέρα (υγρασία). Ακόμη κι αν ο ατμοσφαιρικός αέρας είναι πλήρως κορεσμένος (100% σχετική υγρασία), υπάρχει μειωμένη εφίδρωση εφόσον υπάρχει απόλυτη διαφορά της υγρασίας ανάμεσα στο δέρμα και τον αέρα (Kenny & Jay, 2013). Επίσης, στη διαδικασία της εξάτμισης σημαντικό ρόλο παίζουν η ταχύτητα με την οποία ο ατμοσφαιρικός αέρας κινείται, ο ρουχισμός, και οι συνθήκες του περιβάλλοντος (Kenny & Flouris, 2014).

Ο άνθρωπος έχει περιορισμένη ικανότητα για αποβολή θερμότητας μέσω εξάτμισης. Κατά την διάρκεια μέγιστης εφίδρωσης κάτω από σταθερές συνθήκες περιβάλλοντος, ο μέγιστος ρυθμός εξάτμισης εξαρτάται από την επιφάνεια σώματος και το ποσοστό αυτής της περιοχής που είναι κορεσμένο με ιδρώτα. Το ποσοστό αυτό της συνολικής επιφάνειας του δέρματος στο ανθρώπινο σώμα που καλύπτεται με ιδρώτα ονομάζεται «υγρασία δέρματος» και παίρνει διάφορες τιμές (Gagge & Gonzalez, 1996). Έτσι σε συνθήκες ηρεμίας όπου δεν προκαλείται εφίδρωση, η υγρασία δέρματος έχει τιμή 0.06 (δηλαδή, 6%) και αντιπροσωπεύει τη φυσική διάχυση του νερού διαμέσου του δέρματος. Όταν όλη η επιφάνεια του δέρματος είναι καλυμμένη με ιδρώτα, η υγρασία δέρματος έχει τιμή 1 (δηλαδή, 100%). Αυτό όμως επιτυγχάνεται μόνο σε άτομα που είναι επαρκώς εγκλιματισμένα στη ζέστη και οι ιδρωτοποιοί τους αδένες έχουν υιοθετήσει τις προσαρμογές που επιτυγχάνονται μετά από επανειλημμένη έκθεση σε θερμό περιβάλλον. Χωρίς εγκλιματισμό στη ζέστη, η υγρασία του δέρματος σε φυσιολογικούς ενήλικες μπορεί να αυξηθεί έως το 0.85 [δηλαδή, 85% (Parsons, 2003)]. Παρόλα αυτά, η συχνή άσκηση παρατεταμένης διάρκειας (η οποία προκαλεί προσαρμογές όμοιες με αυτές του εγκλιματισμού) έχει ως αποτέλεσμα η μέγιστη τιμή της υγρασίας του δέρματος να φθάσει στα ίδια επίπεδα με εκείνα των θερμικά εγκλιματισμένων ατόμων (Mora-Rodriguez, 2012). Η υγρασία του δέρματος επηρεάζει την αποτελεσματικότητα της εφίδρωσης του ατόμου, δηλαδή του ποσού του ιδρώτα που εξατμίζεται συνεισφέροντας στην απώλεια θερμότητας σε σχέση με το ποσό του ιδρώτα που παράγεται. Η διαρροή ιδρώτα αρχίζει όταν η τιμή της είναι μεγαλύτερη ή ίση του 0.50 (Candas, Libert, & Vogt, 1979).

Θερμική απώλεια με εξάτμιση μέσω της αναπνοής. Η απώλεια θερμότητας μέσω αναπνοής απορρέει μέσω των μηχανισμών μεταφοράς θερμότητας ξηρού τύπου και εξάτμισης. Όταν τα εισπνεόμενα αέρια από το περιβάλλον

είναι χαμηλότερης θερμοκρασίας από τη θερμοκρασία του πυρήνα κατά τη διάρκεια της εισπνοής, ζεσταίνονται και εξισορροπούνται θερμικά με την θερμοκρασία του πυρήνα. Ο ρυθμός θερμικής απώλειας μέσω της αναπνοής επηρεάζεται από το ρυθμό του πνευμονικού αερισμού και την ειδική θερμική ικανότητα των αναπνεόμενων αερίων. Η απώλεια θερμότητας με εξάτμιση μέσω της αναπνοής εμφανίζεται εξαιτίας του πλήρους κορεσμού των εισπνεόμενων αερίων με νερό, όταν περνούν από τις κοιλότητες του ανώτερου αναπνευστικού κατά τη διάρκεια της εισπνοής. Δεδομένου ότι η ικανότητα των αερίων για διατήρηση της υγρασίας αυξάνεται γραμμικά με την θερμοκρασία, η αύξηση της θερμοκρασίας των εισπνεόμενων αερίων μέσω της αγωγής/μεταφοράς αυξάνει την εξάτμιση (Kenny & Jay, 2013).

Μηχανισμοί συμπεριφοριστικής θερμορύθμισης

Στους ανθρώπους η διατήρηση της θερμοκρασίας του οργανισμού στηρίζεται σε μεγάλο βαθμό στη συμπεριφοριστική θερμορύθμιση (Flouris, 2011; Flouris & Schlader, 2015), η οποία έχει αποδειχθεί πως είναι ο κύριος θερμορρυθμιστικός μηχανισμός στα περισσότερα τρωκτικά και σε όλους τους εξώθερμους οργανισμούς (Flouris & Piantoni, 2015; Talan, Tatelman, & Engel, 1991). Οι πρώτες ποιοτικές μελέτες για τη συμβολή της συμπεριφοράς στη επίτευξη της θερμικής ισορροπίας αναφέρονται από τον Αριστοτέλη τον 5ο αιώνα π.Χ., ωστόσο η πρώτη ποσοτική έρευνα πραγματοποιήθηκε στις αρχές του 20ου αιώνα από τον Kinder (Kinder, 1927). Από τότε, πλήθος ερευνών έχουν διεξαχθεί προκειμένου να κατανοηθεί η συμβολή των συμπεριφοριστικών προσαρμογών στη διατήρηση και την αποκατάσταση της θερμικής ισορροπίας (Laties & Weiss, 1959, 1960; Weiss, 1957; Weiss & Laties, 1960, 1961). Παραδείγματα συμπεριφοριστικής θερμορύθμισης περιλαμβάνουν οι διάφορες στάσεις του σώματος, η προσθήκη/αφαίρεση ρουχισμού, η κατανάλωση ζεστών ροφημάτων, κ.α. (Flouris & Piantoni, 2015; Van Someren et al., 2002).

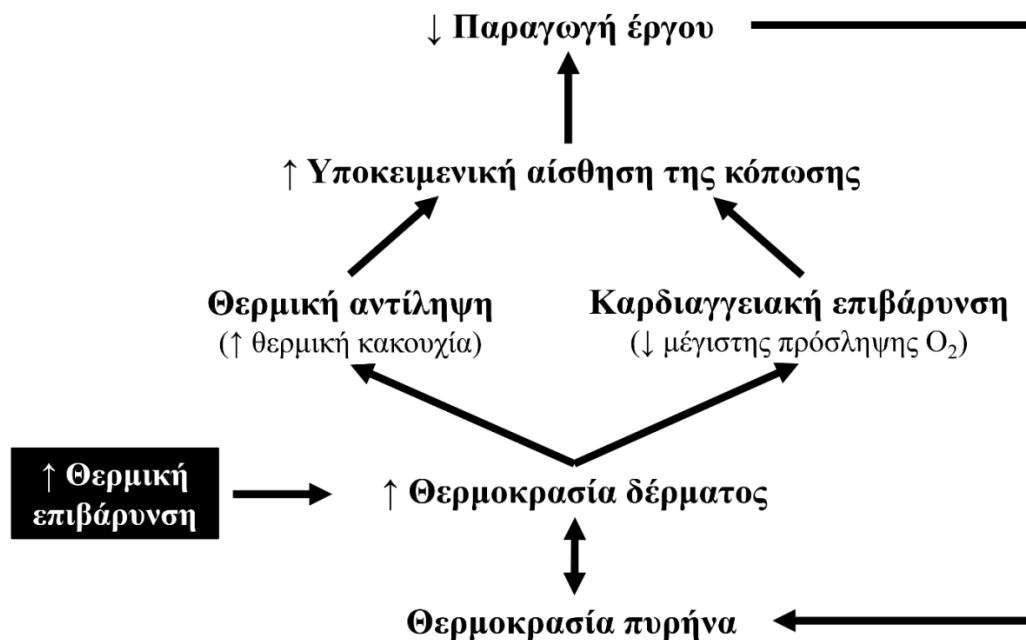
Η συμπεριφοριστική θερμορύθμιση συχνά θεωρείται η πρώτη γραμμή άμυνας για τη διατήρηση και την αποκατάσταση της θερμικής ισορροπίας σε συνθήκες ηρεμίας αλλά παίζει ακόμη πιο σημαντικό ρόλο κατά την άσκηση σε θερμό περιβάλλον (Flouris & Schlader, 2015). Η συμπεριφοριστική προσαρμογή που στοχεύει στην προάσπιση της θερμικής ισορροπίας κατά την άσκηση σε θερμό περιβάλλον είναι η εκούσια μείωση του ρυθμού παραγωγής έργου (Flouris, 2011; Flouris & Schlader, 2015). Αυτό συμβαίνει γιατί κατά την διάρκεια μυϊκής δραστηριότητας απελευθερώνεται ενέργεια από τους μοριακούς δεσμούς κατά τη διάσπαση των οργανικών μορίων που συμμετέχουν στις αντιδράσεις του μεταβολισμού. Πράγματι, κατά την εκτέλεση μυϊκής δραστηριότητας απαιτείται ενέργεια, η οποία προέρχεται από την υδρόλυση της τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP). Όταν η ATP υδρολύεται, το μεγαλύτερο μέρος (~60-95%) της ενέργειας που εκλύεται απελευθερώνεται με τη μορφή θερμότητας μέσα στο σώμα, διαταράσσοντας τη θερμική του ισορροπία, και μόνο το υπόλοιπο χρησιμοποιείται για την παραγωγή μηχανικού έργου (Bangsbo, Krstrup, Gonzalez-Alonso, & Saltin, 2001; Edwards, Hill, & Jones, 1975; Gonzalez-Alonso, 2012; Gonzalez-Alonso, Quistorff, Krstrup, Bangsbo, & Saltin, 2000; Kenny & Flouris, 2014; Kenny & Jay, 2013; Krstrup, Ferguson, Kjaer, & Bangsbo, 2003; Krstrup, Gonzalez-Alonso, Quistorff, & Bangsbo, 2001). Η αποτελεσματικότητα της διαδικασίας αυτής, δηλαδή της μετατροπής της χημικής ενέργειας των καύσιμων συστατικών σε μηχανικό έργο και θερμότητα, διαφέρει ανάλογα με το είδος της άσκησης. Στις ισομετρικές ασκήσεις, όπου το μήκος του μυός δεν αλλάζει, το εξωτερικό μηχανικό έργο είναι μηδέν. Ένα μικρό ποσό επίσης από το μηχανικό έργο μετατρέπεται μέσω της τριβής σε θερμότητα (Wenger, 1997). Όσο αυξάνεται η ένταση της άσκησης, τόσο γίνεται πιο αποδοτική η μετατροπή της χημικής ενέργειας των καύσιμων συστατικών σε μηχανικό έργο (Fiala, 1998). Κάτω από τις καλύτερες συνθήκες μόνο το ένα πέμπτο της μεταβολικής ενέργειας που απελευθερώνεται μετατρέπεται σε μηχανικό έργο έξω από το σώμα ενώ τα τέσσερα πέμπτα μετατρέπονται σε θερμότητα μέσα σε αυτό (Astrand & Rodahl, 1977). Τα αποθέματα όμως του σώματος σε ATP είναι πολύ περιορισμένα, αρκετά μόνο για μερικές συσπάσεις, και απαιτείται επανασύνθεσή της προκειμένου να συνεχιστεί η μυϊκή δραστηριότητα. Το παραπάνω επιτυγχάνεται μέσω της φωσφορילώσεως της διφωσφορικής αδενοσίνης (ADP). Από τη διαδικασία αυτή, το ~58% της ενέργειας που απελευθερώνεται από τα καύσιμα υλικά μετατρέπεται σε θερμότητα και μόνο το ~42% συγκρατείται στο ATP που σχηματίζεται (Wenger, 1997).

Προκειμένου να κατανοήσουμε τη σημαντικότητα των παραπάνω στην καθημερινή ζωή ενός ατόμου, ας αναλογιστούμε το παρακάτω παράδειγμα. Το στατικό ποδήλατο, το οποίο χρησιμοποιείται ευρέως σε γυμναστήρια και αθλητικά κέντρα, θεωρείται ως η πιο αποδοτική μορφή άσκησης με συνολική μηχανική απόδοση ~20% (Whipp & Wasserman, 1969). Αυτό σημαίνει ότι, προκειμένου να παράγουμε εξωτερικό μηχανικό έργο ίσο με 120 W (το οποίο θα εφαρμοστεί στο πετάλι), θα πρέπει να απελευθερωθεί ενέργεια από τις αντιδράσεις του μετα-

βολισμού ίση με 600 W από τα οποία περίπου 480 W θα ελευθερωθούν ως θερμότητα στα κύτταρα του σώματος. Σε περιπτώσεις όπου το σώμα δεν δύνανται να αποβάλει αυτή τη θερμότητα στο περιβάλλον, προκαλείται – μέσω της συμπεριφοριστικής θερμορύθμισης – εν ευθέτω χρόνο εκούσια μείωση του ρυθμού έντασης της άσκησης ως θερμορρυθμιστική απάντηση προκειμένου να διατηρηθεί η θερμική ισορροπία (Flouris, 2011; Flouris & Schlader, 2015).

Οι συμπεριφοριστικές προσαρμογές της θερμορύθμισης πηγάζουν από κυρίως από τον νησιωτικό φλοιό του εγκεφάλου και ενεργοποιούνται ως επί το πλείστον μέσω των θερμικών υποδοχέων του δέρματος, πριν ανιχνευθούν μεταβολές της θερμοκρασίας του πυρήνα του σώματος (Flouris, 2011; Flouris & Schlader, 2015). Η συμπεριφοριστική θερμορύθμιση ελέγχεται με βάση το πόσο άνετο αισθανόμαστε το περιβάλλον (θερμική άνεση), καθώς και από το πόσο θερμό αισθανόμαστε το σώμα μας (θερμική αίσθηση). Πρόσφατα, προτείνουμε ένα μοντέλο συμπεριφοριστικής θερμορύθμισης που αναλύει τους παράγοντες που επηρεάζουν την αυτορυθμιζόμενη παραγωγή έργου σε θερμό περιβάλλον (Εικόνα 1) (Flouris, 2015; Flouris & Schlader, 2015). Με βάση το μοντέλο αυτό:

1. η αυτοεπιλεγμένη μείωση του ρυθμού άσκησης σε θερμό περιβάλλον μειώνει το μεταβολικό ρυθμό M και επομένως συμβάλλει στην επίτευξη θερμικής ισορροπίας (εξίσωση 1).
2. Σε περιόδους ηρεμίας η θερμική συμπεριφορά καθορίζεται σχεδόν αποκλειστικά από το πόσο άνετο αισθανόμαστε το περιβάλλον (θερμική άνεση). Κάτι τέτοιο όμως δεν ισχύει κατά τη διάρκεια της άσκησης. Σε αυτές τις συνθήκες η θερμική συμπεριφορά φαίνεται να ελέγχεται κυρίως από την υποκειμενική αίσθηση της κόπωσης.
3. Πριν σημειωθεί αύξηση της θερμοκρασίας του πυρήνα του σώματος (σε περιπτώσεις όπου μόνο η θερμοκρασία του δέρματος είναι αυξημένη) η μείωση του ρυθμού άσκησης σε θερμό περιβάλλον προκαλείται κυρίως από τη θερμική αντίληψη (τη θερμική άνεση και τη θερμική αίσθηση του σώματος), καθώς και από τις επιπτώσεις που έχει αυτή στην υποκειμενική αίσθηση της κόπωσης.
4. Σε περιπτώσεις όπου η θερμοκρασία του πυρήνα και του δέρματος είναι αυξημένη, η υποκειμενική αίσθηση της κόπωσης επηρεάζεται κυρίως από παράγοντες που σχετίζονται με την καρδιαγγειακή επιβάρυνση. Η τελευταία είναι αποτέλεσμα της περιφερικής αγγειοδιαστολής που στοχεύει στην μεγιστοποίηση της αποβολής θερμότητας μέσω ακτινοβολίας, μεταφοράς, και αγωγής (εξίσωση 1). Δυστυχώς, όμως, η περιφερική αυτή αγγειοδιαστολή έχει ως αποτέλεσμα τη μείωση παροχής αίματος στους μύες και, επομένως, της πρόσληψης οξυγόνου (Flouris, 2015; Flouris & Schlader, 2015).



Εικόνα 1. Μοντέλο της συμπεριφοριστικής θερμορύθμισης κατά τη διάρκεια της άσκησης σε θερμό περιβάλλον (Flouris, 2015).

Μηχανισμοί αυτόνομης θερμορύθμισης

Η αυτόνομη θερμορύθμιση λειτουργεί μέσω του ελέγχου των μηχανισμών παραγωγής και αποβολής θερμότητας. Σχετικά με την παραγωγή θερμότητας, το ανθρώπινο σώμα έχει δυνατότητα για ορμονική θερμογένεση καθώς και για θερμογένεση με ρίγος. Η ορμονική θερμογένεση ταξινομείται σε: (α) θερμογένεση χωρίς ρίγος, όπου η νορεπινεφρίνη προκαλεί μιτοχονδριακή παραγωγή θερμότητας στο φαιό λιπώδη ιστό (Valente, Jamurtas, Koutedakis, & Flouris, 2015) και (β) ορμονική θερμογένεση η οποία προκαλείται από αύξηση της έκκρισης επινεφρίνης, γλυκαγόνης, θυρεοειδικών ορμονών, αυξητικής ορμόνης, ή/και αδρενοκορτικοτροπικής ορμόνης (Jansky, 1995). Η θερμογένεση με ρίγος επιτελείται στους σκελετικούς μύες και έχει δυνατότητα για παραγωγή θερμότητας έως και 300 W (Benzinger, 1969). Η υψηλή ποσότητα της παραγόμενης θερμότητας προδίδει ότι η αλλαγή της μυϊκής δραστηριότητας είναι η κύρια παράμετρος θερμογένεσης στο σώμα. Συγκεκριμένα, η έκθεση σε ψυχρό περιβάλλον οδηγεί σε προοδευτική αύξηση της μυϊκής συστολής η οποία προκαλεί μυϊκό ρίγος. Δεδομένου ότι δεν παράγεται καθόλου εξωτερικό έργο κατά το μυϊκό ρίγος, σχεδόν όλη η παραγόμενη ενέργεια διαχέεται ως θερμότητα στα κύτταρα του σώματος.

Οι αυτόνομοι μηχανισμοί αποβολής θερμότητας αφορούν την εφίδρωση και τη μεταβολή της δερματικής αιματικής ροής. Η ενεργοποίηση αυτών των μηχανισμών εξαρτάται από τη θερμοκρασία του πυρήνα και του δέρματος στο ανθρώπινο σώμα. Κάθε θερμορρυθμιστική απάντηση του οργανισμού έχει ένα όριο, μια θερμοκρασία όπου η απάντηση αυξάνει και εξαρτάται από τη θερμοκρασία δέρματος και τη θερμοκρασία πυρήνα. Στους ανθρώπους μια αλλαγή στη θερμοκρασία του πυρήνα κατά 1°C προκαλεί εννέα φορές μεγαλύτερη θερμορρυθμιστική απάντηση σε σύγκριση με την ίδια αύξηση στη θερμοκρασία του δέρματος (Sawka & Wenger, 1988). Η θερμοκρασία του δέρματος δεν δρα μόνο μέσω αντανακλαστικών μηνυμάτων αλλά έχει τοπική επίδραση που τροποποιεί τα αιμοφόρα αγγεία και τους ιδρωτοποιούς αδένες. Οι αλλαγές της θερμοκρασίας του δέρματος επηρεάζουν τα αιμοφόρα αγγεία του δέρματος με τουλάχιστον δύο τρόπους. Πρώτον, η τοπική ψύξη του δέρματος ενισχύει την συστολή των αιμοφόρων αγγείων σε απάντηση νευρικών ερεθισμάτων και αγγειοσυσταλτικών ουσιών. Δεύτερον, σε περιοχές του δέρματος που εμφανίζεται αγγειοδιαστολή η τοπική θερμότητα διαστέλλει τα αιμοφόρα αγγεία άμεσα χωρίς τη δραστηριοποίηση των νευρικών ερεθισμάτων. Η επίδραση αυτή είναι ιδιαίτερα χαρακτηριστική όταν η θερμοκρασία του δέρματος είναι πάνω από 35°C και όταν το δέρμα είναι θερμότερο από το αίμα (Wenger, Stephenson, & Durkin, 1986). Η επίδραση της θερμοκρασίας του δέρματος στους ιδρωτοποιούς αδένες είναι παράλληλη με αυτή των αιμοφόρων αγγείων, έτσι ώστε η τοπική θέρμανση του δέρματος ενισχύει την ενεργοποίηση των ιδρωτοποιών αδένων μέσω της ακετυλεχολίνης ή της αντανακλαστικής διέγερσης αυτών ενώ το αντίθετο ισχύει στην τοπική ψύξη του δέρματος (Sawka, Wenger, & Pandolf, 1996).

Παράγοντες που επηρεάζουν τη θερμική ισορροπία

Σωματικά χαρακτηριστικά / Σύνθεση σώματος

Η σωματική μάζα ισοδυναμεί με την ικανότητα του σώματος να αποθηκεύσει θερμότητα. Επομένως, άτομα με μεγαλύτερη σωματική μάζα συνήθως έχουν μικρότερη αύξηση της θερμοκρασίας του πυρήνα τους κατά τη διάρκεια ενός θερμικού ερεθίσματος (Havenith, Coenen, Kistemaker, & Kenney, 1998; Havenith, Luttikholt, & Vrijkotte, 1995). Ωστόσο η συμβολή της μάζας σώματος ως προς την ικανότητα για αποθήκευση θερμότητας δεν ισχύει στα διάφορα μέρη/τμήματα του ανθρώπινου σώματος. Για παράδειγμα ο εγκέφαλος, ενώ αποτελεί μόλις το 2% της συνολικής μάζας σώματος, χρησιμοποιεί περίπου το 16% του οξυγόνου που απαιτείται για τη διάσπαση της γλυκόζης για την παροχή ενέργειας (Raichle, 2001). Συνολικά, σε κατάσταση ηρεμίας ο εγκέφαλος και τα σπλάχνα ευθύνονται για το 70% της εκλυόμενης, ενέργειας παρότι αποτελούν μόνο το 8% της σωματικής μάζας (ISO., 2004) (Πίνακας 2).

Πίνακας 2. Παραγωγής θερμότητας κατά την ηρεμία και την άσκηση σε διάφορους ιστούς και όργανα του σώματος.

Ιστός	Βάρος%	Παραγωγή Θερμότητας %	
		Ηρεμία	Μέτρια άσκηση (300 W)
Εγκέφαλος	2	16	3
Ζωτικά όργανα	6	56	22
Δέρμα και μύες	52	18	73

Το μέγεθος της επιφάνειας σώματος ορίζει το ρυθμό ανταλλαγής θερμότητας ανάμεσα στο δέρμα και το περιβάλλον (Havenith et al., 1998; Havenith et al., 1995). Αυτό συνεπάγεται ότι η μεγάλη επιφάνεια σώματος συνδέεται με μικρότερες αυξήσεις της θερμοκρασίας του πυρήνα του σώματος κατά την έκθεση σε ένα θερμικό ερέθισμα (Havenith et al., 1998; Havenith et al., 1995). Έτσι ο μεταβολικός ρυθμός είναι περίπου ανάλογος της επιφάνειας σώματος. Για παράδειγμα ο μεταβολικός ρυθμός σε ένα νεαρό άνδρα είναι 81W ή 70kcal/ώρα για 1.8 m² επιφάνειας σώματος.

Η σύνθεση του σώματος έχει επίσης σημαντικό αντίκτυπο στη δυνατότητα αποθήκευσης θερμότητας και ανοχής στη ζέστη. Παρά το γεγονός ότι έχουν πραγματοποιηθεί λίγες έρευνες σε παχύσαρκους ενήλικες, τα δεδομένα ως τώρα δείχνουν ότι τα άτομα αυτά έχουν μειωμένη θερμική ευαισθησία σε ένα θερμικό ερέθισμα (Herman et al., 2007). Δεν είναι όμως ξεκάθαρο, αν η μειωμένη θερμική ευαισθησία συνδέεται με μειωμένη ενεργοποίηση των μηχανισμών απώλειας θερμότητας. Τα παχύσαρκα άτομα επίσης, έχουν μειωμένη δερματική αιματική ροή όταν ο πυρήνας του σώματος παρουσιάζει υψηλή θερμοκρασία (Vroman, Buskirk, & Hodgson, 1983). Η ειδική θερμοχωρητικότητα επίσης του λιπώδους ιστού είναι μικρότερη από εκείνη της άλιπης μάζας (2.97 αντί για 3.64 KJ g⁻¹ C⁻¹) (Kenney & Jay, 2013). Επομένως, για μια δεδομένη ποσότητα συσσωρευμένης θερμότητας ανά μονάδα σωματικής μάζας, μεγαλύτερη αύξηση της μέσης θερμοκρασίας ιστού θα παρατηρηθεί στα άτομα με μεγαλύτερη μάζα λιπώδους ιστού. Οι λόγοι αυτοί πιθανώς εξηγούν το γεγονός ότι τα περιστατικά θανατηφόρας θερμοπληξίας εμφανίζονται 3.5 φορές πιο συχνά σε υπέρβαρους και παχύσαρκους σε σχέση με άτομα φυσιολογικού βάρους (Henshel, 1967). Το ρίσκο αυτό αυξάνεται ακόμη περισσότερο όταν η παχύσαρκια συνοδεύεται με καθιστικό τρόπο ζωής, χαμηλή φυσική κατάσταση και χρόνιες ασθένειες (Henshel, 1967).

Φύλο

Ο βασικός μεταβολικός ρυθμός δεν είναι ίσος και στα δύο φύλα αλλά κατά μέσο όρο 5-10% χαμηλότερος στις γυναίκες όλων των ηλικιών απ' ό,τι στους άνδρες (Wenger, 1997). Η διαφορά αυτή μπορεί να αποδοθεί στο υψηλότερο ποσοστό σωματικού λίπους που υπάρχει στις γυναίκες και το χαμηλότερο ποσοστό μυϊκής μάζας. Οι διαφορές αυτές αμβλύνονται, όταν ο βασικός μεταβολικός ρυθμός εκφράζεται ανά μονάδα άλιπης σωματικής μάζας. Αρκετές μελέτες έχουν δείξει ότι οι γυναίκες έχουν μειωμένη ανοχή στη ζέστη λόγω μειωμένου ρυθμού εφίδρωσης σε σύγκριση με τους άνδρες (Morimoto, Slabochova, Naman, & Sargent, 1967; Weinman, Slabochova, Bernauer, Morimoto, & Sargent, 1967; Wyndham, Morrison, & Williams, 1965). Ακόμη και μετά από μια περίοδο εγκλιματισμού, όπου η θερμοκρασία του πυρήνα του σώματος είναι όμοια ανάμεσα στα δύο φύλα, ο ρυθμός εφίδρωσης των γυναικών είναι μειωμένος (Morimoto et al., 1967; Weinman et al., 1967; Wyndham et al., 1965). Ωστόσο σε πολλές από τις μελέτες που έγιναν προκειμένου να διευκρινιστεί η επίδραση του φύλου ως προς τη ρύθμιση της θερμοκρασίας του σώματος, δεν ελήφθησαν υπόψη στοιχεία όπως τα σωματικά χαρακτηριστικά των ατόμων (Kenney, 1985) και το επίπεδο της φυσικής τους κατάστασης (Drinkwater, Kupprat, Denton, & Horvath, 1977). Πρόσφατη μελέτη καταδεικνύει ότι διαφορές που σχετίζονται με το φύλο στην παραγωγή ιδρώτα σε όλο το σώμα και ως εκ τούτου στην αποθήκευση της θερμότητας σε αυτό, είναι εμφανείς μόνο σε ένα ορισμένο συνδυασμό περιβαλλοντικών συνθηκών και μεταβολικού ρυθμού παραγωγής θερμότητας (Gagnon & Kenney, 2012).

Ηλικία

Ο βασικός μεταβολικός ρυθμός μειώνεται με την αύξηση της ηλικίας, σε αντίθεση με ό,τι συμβαίνει σε άλλους οργανισμούς, όπως στους αρουραίους (Lee & Wang, 1985). Ο Roehlman και οι συνεργάτες του (1993) αναφέρουν μια καμπυλόγραμμη μείωση, με τη σημαντικότερη μείωση να εμφανίζεται μετά την ηλικία των 50 ετών. Η μείωση του βασικού μεταβολικού ρυθμού σχετίζεται στενά με την αύξηση του σωματικού βάρους, με την αύξηση του λιπώδη ιστού και τη μείωση της άλιπης μάζας, τη μείωση των ιστών που παράγουν θερμότητα και την μείωση του επιπέδου φυσικής κατάστασης που παρουσιάζεται κυρίως στους ηλικιωμένους (Roehlman, 1993). Ο μειωμένος βασικός μεταβολικός ρυθμός αποτελεί ένα από τους βασικούς λόγους για τη μειωμένη θερμοκρασία πυρήνα σώματος που αναφέρεται με την αύξηση της ηλικίας (Falk, Bar-Or, Smolander, & Frost, 1994) και κυρίως στους άνδρες (Florez-Duquet & McDonald, 1998).

Κατά την έκθεση σε θερμό περιβάλλον (π.χ. σε περιόδους καύσωνα), τα άτομα μεγαλύτερης ηλικίας εμφανίζουν μειωμένη απόκριση του θερμορρυθμιστικού συστήματος σε σχέση με άτομα μικρότερης ηλικίας (Dufour & Candás, 2007). Η μείωση αυτή εμφανίζεται κυρίως στο ρυθμό εφίδρωσης (Kenney & Fowler, 1988) και τη δερματική αιματική ροή (Holowatz, Thompson-Torgerson, & Kenney, 2010). Ο μειωμένος ρυθμός εφίδρωσης που σχετίζεται με την ηλικία αποδίδεται κυρίως στην μικρότερη παραγωγή έκκρισης ιδρώτα ανά ιδρωτοποιό αδένα και

όχι στη μειωμένη δραστηριοποίηση του αριθμού των ιδρωτοποιών αδένων (Kenney & Fowler, 1988). Η μειωμένη δερματική αιματική ροή που σχετίζεται με την ηλικία συνδέεται με μικρότερη ανακατανομή της αιματικής ροής στα σπλάχνα και τους νεφρούς και μειωμένη καρδιακή παροχή (Minson, Wladkowski, Cardell, Pawelczyk, & Kenney, 1998).

Υπνος

Ο βασικός μεταβολικός ρυθμός ρυθμίζεται από τον ύπνο και τον κερκάρδιο ρυθμό και είναι ελαφρώς υψηλότερος όταν το άτομο είναι ξύπνιο (Krauchi & Wirz-Justice, 1994). Παλιότεροι ερευνητές δεν αναφέρουν κερκάρδιες διαφοροποιήσεις στο βασικό μεταβολικό ρυθμό σε άτομα ξύπνια σε κατάσταση ηρεμίας (Miles, Wong, Rumppler, & Conway, 1993; Zwiauer, Mueller, & Widhalm, 1992) αλλά νεότεροι ερευνητές αναφέρουν κορύφωση του λίγο πριν το μεσημέρι (Krauchi & Wirz-Justice, 1994). Όπως προαναφέρθηκε, ο μεταβολικός ρυθμός είναι άρρηκτα συνδεδεμένος με τη θερμική ισορροπία. Επομένως, οι μεταβολές του κατά τη διάρκεια της ημέρας αποτελούν λόγο ενεργοποίησης των μηχανισμών θερμορύθμισης έτσι ώστε να μη διαταραχθεί η θερμική ισορροπία.

Λοίμωξη ή άλλη ασθένεια

Η αύξηση της θερμοκρασίας του σώματος μπορεί να είναι απόκριση του οργανισμού σε μία λοίμωξη (Wenger, 1997). Ο πυρετός είναι ένα τέτοιο παράδειγμα και – από πλευράς θερμικής ισορροπίας – επιτελείται μέσω περιφερικής αγγειοσυστολής (μείωση της αιματικής ροής στο δέρμα για μείωση της απώλειας θερμότητας ξηρού τύπου), αύξηση της παραγωγής θερμότητας με και χωρίς ρίγος, ενεργοποίηση της συμπεριφοριστικής θερμορύθμισης (π.χ., εντοπισμός θερμού περιβάλλοντος και αύξηση μόνωσης/ρουχισμού), καθώς και απενεργοποίηση του μηχανισμού της εφίδρωσης (για μείωση της απώλειας θερμότητας υγρού τύπου). Από πλευράς ανοσολογικής λειτουργίας, ο πυρετός διεγείρει ένα μεγάλο αριθμό αμυντικών μηχανισμών του οργανισμού όπως την αύξηση της κινητικότητας των λευκοκυττάρων, την ενίσχυση της φαγοκυττάρωσης από τα λευκοκύτταρα, την μείωση των ενδοτοξινών και την αύξηση των T-κυττάρων, με σκοπό να καταπολεμήσει τις λοιμώξεις (Lewis, Heitkemper, Dirksen, Bucher, & O'Brien, 2007).

Επίπεδα ορισμένων ορμονών στο αίμα

(α) Οι ορμόνες του θυρεοειδούς παίζουν σημαντικό ρόλο τόσο άμεσα (επιηρεάζοντας τους μηχανισμούς της θερμορύθμισης) όσο και έμμεσα (επιδρώντας στο μεταβολικό ρυθμό) (Dubois, 1936; Silva, 2006). Οι θυρεοειδικές ορμόνες που επιηρεάζουν το μεταβολισμό και, εν συνέπεια, τη θερμική ισορροπία, είναι η τριιωδοθυρονίνη, η θυροξίνη και άλλες ιωδοθυρονίνες (π.χ., rT3 και 3,5-T2) (Goglia, 2005; Hulbert, 2000; Lanni, Moreno, Lombardi, de Lange, & Goglia, 2001). Οι ορμόνες αυτές επίσης διεγείρουν βιολογικές διεργασίες που σχετίζονται με την μεταφορά θερμότητας μέσα στους ιστούς και αυξάνουν την κατανάλωση οξυγόνου και την παραγωγή θερμότητας σε μεταβολικά ενεργούς ιστούς όπως στους σκελετικούς μύες, την καρδιά, τους νεφρούς και το ήπαρ (Goglia, Moreno, & Lanni, 1999; Soboll, 1993). Αυτό οδηγεί σε μιτοχονδριακή βιογένεση, η οποία με τη σειρά της επιηρεάζει τον πολλαπλασιασμό, τη διαφοροποίηση, την ωρίμανση και το θάνατο των κυττάρων (Duchen, 2004), αλλά και την αύξηση της σύνθεσης των μη συζευγμένων πρωτεϊνών της έσω μιτοχονδριακής μεμβράνης (Carrillo & Flouris, 2011; Flouris et al., 2017; Sakellariou et al., 2016; Vander et al., 2001). Οι πρωτεΐνες αυτές μειώνουν την παραγόμενη ποσότητα του ATP και αυξάνουν την ποσότητα της θερμότητας που παράγεται κατά την οξείδωση των ενεργειακών μορίων (Valente et al., 2015). Τα υπέρμετρα επίπεδα των θυρεοειδικών ορμονών για μεγάλο χρονικό διάστημα, όπως σε άτομα με υπερθυρεοειδισμό, προκαλούν πλήθος δευτερευουσών θερμιδογόνων επιδράσεων, όπως οι αυξημένες μεταβολικές ανάγκες και η σημαντική αύξηση της πείνας και της πρόσληψης τροφής. Ο υπερθυρεοειδισμός συνήθως προκαλεί αύξηση του μεταβολικού ρυθμού 45% πάνω από το φυσιολογικό, οδηγώντας σε αύξηση της παραγόμενης θερμότητας η οποία έχει σημαντικές επιπτώσεις στη θερμική ισορροπία. Σε υποθυρεοειδικές καταστάσεις ο μεταβολικός ρυθμός είναι συνήθως 25% κάτω από το φυσιολογικό, ενώ σε ολική έλλειψη θυροξίνης η μείωση αυτή μπορεί να φτάσει και το 45%.

(β) Η επινεφρίνη είναι μια ορμόνη με έντονη θερμιδογόνο δράση η οποία οφείλεται στη διέγερση του καταβολισμού των τριγλυκεριδίων και του γλυκογόνου, αφού η διάσπαση της ATP και η απελευθέρωση ενέργειας και θερμότητας συμβαίνει τόσο κατά την αποδόμηση όσο και κατά την επακόλουθη ανασύνθεση αυτών των μορίων. Επομένως, όταν διεγείρεται η έκκριση της επινεφρίνης από τον επινεφριδιακό μυελό, ο μεταβολικός ρυθμός αυξάνει. Έτσι εξηγείται μερικώς η αυξημένη παραγωγή θερμότητας που συνοδεύει την συναισθηματική ένταση. Συμπαθητικομιμητικά μέσα όπως η επινεφρίνη, η καφεΐνη, η θεοφυλλίνη, καθώς και οι κατεχολαμίνες αυξάνουν τον μεταβολικό ρυθμό ηρεμίας στους ανθρώπους με επακόλουθες συνέπειες για τη θερμική ισορροπία

(Jansky, 1995).

Λήψη τροφής

Η λήψη τροφής αυξάνει το μεταβολικό ρυθμό ηρεμίας κατά 10-20% για λίγες ώρες μετά το γεύμα. Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται τροφική θερμογένεση και το ποσοστό αύξησης ποικίλει ανάλογα με τη σύνθεση του γεύματος και είναι εντονότερο με την κατανάλωση πρωτεϊνών απ' ό,τι με την πρόσληψη λίπους και υδατανθράκων (Miles et al., 1993; Tataranni, Larson, Snitker, & Ravussin, 1995). Συγκεκριμένα η κατανάλωση υδατανθράκων και λίπους προκαλούν αύξηση του μεταβολικού ρυθμού κατά 4-5% που διαρκεί περίπου μια ώρα μετά τη λήψη τους, ενώ η κατανάλωση πρωτεϊνών προκαλεί αύξηση >30% που είναι εμφανής για αρκετές ώρες (Miles et al., 1993; Tataranni et al., 1995). Προκειμένου να αποκλειστούν οι επιδράσεις της τροφικής θερμογένεσης, η αξιολόγηση του βασικού μεταβολισμού ηρεμίας γίνεται αρκετές ώρες μετά τη λήψη τροφής. Η αυξημένη μεταβολική απαίτηση των εύπεπτων τροφών συνδέεται με αύξηση της θερμοκρασίας του πυρήνα του σώματος κατά περίπου 0.01°C για κάθε 159 kcal ενέργειας τροφής (Krauchi & Wirz-Justice, 1994) ή 10-18% του ενεργειακού περιεχομένου της τροφής (Miles et al., 1993; Tataranni et al., 1995). Αν είναι αρκετά έντονη, η αύξηση της θερμοκρασίας του πυρήνα του σώματος μπορεί να προκαλέσει με τη σειρά της αύξηση της περιφερικής αιματικής ροής του δέρματος και της θερμοκρασίας του (Hirai, Tanabe, & Shido, 1991). Αντίθετα, η νηστεία μειώνει σημαντικά τη θερμοκρασία του πυρήνα σώματος και του δέρματος (Carrillo & Flouris, 2011; Krauchi & Wirz-Justice, 1994). Το μεγαλύτερο μέρος της θερμότητας που παράγεται κατά την λήψη τροφής είναι δευτερογενούς προέλευσης καθώς προέρχεται από την επεξεργασία της τροφής στο ήπαρ και δεν οφείλεται στην ενέργεια που καταναλώνει το γαστρεντερικό σύστημα για την πέψη και την απορρόφηση του περιεχομένου του (Miles et al., 1993; Tataranni et al., 1995). Κάποιες μελέτες αναφέρουν ότι η θερμική επίδραση των τροφών μειώνεται στους ηλικιωμένους (McDonald & Horwitz, 1999), ενώ άλλες δεν αναφέρουν καμία επίδραση της ηλικίας (Elia, Ritz, & Stubbs, 2000). Τέλος, η θερμική επίδραση της τροφής μειώνεται σε άτομα με υψηλό ποσοστό λίπους, με χαμηλό επίπεδο φυσικής κατάστασης και συνεπώς με χαμηλή φυσική δραστηριότητα (Roehlman, Melby, & Badylak, 1991; Tataranni et al., 1995; Witt, Snook, O'Dorisio, Zivony, & Malarkey, 1993).

Μυϊκή δραστηριότητα

Η μυϊκή δραστηριότητα αυξάνει δραστικά το μεταβολικό ρυθμό, με πολύ έντονες συνέπειες στη θερμική ισορροπία (Flouris & Schlader, 2015; Kenny & Flouris, 2014). Αυτό συμβαίνει γιατί οι μύες είναι η κύρια πηγή παραγωγής θερμότητας ακόμη και κατά τη διάρκεια άσκησης εξαιρετικά χαμηλής έντασης, ενώ κατά τη διάρκεια άσκησης υψηλής έντασης η παραγωγή θερμότητας αυξάνεται κατά 90% (Kenny & Flouris, 2014). Μένοντας κάποιος ξύπνιος σε ύπτια θέση και χωρίς καμία σωματική δραστηριότητα, παρουσιάζει αύξηση της θερμοκρασίας του πυρήνα σώματος από 0.06°C σε 0.31°C (Barrett, Lack, & Morris, 1993). Αλλάζοντας τη στάση σώματος από ύπτια σε όρθια θέση, η θερμοκρασία του πυρήνα σώματος ενός ατόμου αυξάνεται κατά 0.1-0.5°C (Barrett et al., 1993). Ακόμη και μια αλλαγή από ύπτια σε ημι-ύπτια θέση αυξάνει την θερμοκρασία του πυρήνα σώματος (Aizawa & Cabanac, 2002). Ένα υγιές, αλλά με καθιστικό τρόπο ζωής άτομο, μπορεί να αυξήσει το μεταβολικό του ρυθμό σε 800W (σε αντίθεση με τα 80W κατά την ηρεμία) εκτελώντας μέτριας έντασης άσκηση ενώ ένας προπονημένος αθλητής σε $\geq 1400W$ (Wenger, 1997). Λόγω του υψηλού μεταβολικού τους ρυθμού, οι μύες που ασκούνται μπορεί να είναι κατά 1-2°C πιο θερμοί από ότι η θερμοκρασία του πυρήνα σώματος (Bar-Or, 1998). Η αύξηση της θερμοκρασίας του μυός δεν είναι συνάρτηση της απόλυτης έντασης της άσκησης αλλά των απαιτήσεων της σε οξυγόνο δηλαδή ως ποσοστό της μέγιστης πρόσληψης οξυγόνου του ατόμου (Bar-Or, 1998). Οι αλλαγές στη μυϊκή δραστηριότητα ευθύνονται για την τροποποίηση του μεταβολικού ρυθμού στη διάρκεια του ύπνου (μειωμένη μυϊκή συστολή), κατά την έκθεση σε χαμηλή περιβαλλοντική θερμοκρασία (αυξημένη μυϊκή δραστηριότητα και ρίγος) και την έντονη συναισθηματική κατάσταση. Συμπερασματικά η συνολική ενεργειακή δαπάνη ενός ατόμου ποικίλει ανάλογα με τη φυσική του δραστηριότητα και συγκεκριμένα με τις απαιτήσεις αυτής σε οξυγόνο (Van Someren et al., 2002).

Περιβαλλοντική θερμοκρασία

Οι περιβαλλοντικοί παράγοντες επηρεάζουν σημαντικά το μεταβολικό ρυθμό ηρεμίας. Ο μεταβολισμός των ανθρώπων που ζουν σε τροπικά κλίματα είναι κατά μέσο όρο 5-20% υψηλότερος από αυτό των κατοίκων πιο εύκρατων περιοχών (McArdle, Katch, & Katch, 2001). Επίσης, η άσκηση που εκτελείται σε θερμό περιβάλλον θέτει ένα επιπλέον μεταβολικό φορτίο λόγω της ανάγκης για περιφερική αγγειοδιαστολή, προκαλώντας μείωση της πρόσληψη οξυγόνου κατά 5-10% συγκρινόμενη με την ίδια άσκηση να γίνεται σε θερμικά ουδέτερο περι-

βάλλον (Flouris & Schlader, 2015). Κατά την έκθεση σε ψυχρό περιβάλλον, ο μεταβολισμός επηρεάζεται σημαντικά από το περιεχόμενο λίπους στον οργανισμό και τη θερμική ποιότητα των ρούχων (Kenny & Flouris, 2014). Κατά την ακραία έκθεση στο κρύο, ο μεταβολισμός ηρεμίας μπορεί να διπλασιαστεί ή και να τριπλασιαστεί επειδή, όπως προαναφέρθηκε, το μυϊκό ρίγος παράγει σημαντικά ποσά θερμότητας προκειμένου να προασπιστεί η θερμική ισορροπία του σώματος (McArdle et al., 2001).

Συμπερασματικά σχόλια

Το θερμορρυθμιστικό σύστημα είναι ένα από τα βασικά συστήματα ομοιοστατικού ελέγχου του ανθρώπινου οργανισμού και στοχεύει στη διατήρηση της θερμικής ισορροπίας του σώματος. Όπως παρουσιάζεται στο παρόν άρθρο, η διατήρηση της θερμικής ισορροπίας είναι σύνθετη και απαιτεί την επιστράτευση τόσο συμπεριφοριστικών όσο και φυσιολογικών μηχανισμών. Η συμπεριφοριστική θερμορύθμιση θεωρείται ως η πρώτη γραμμή άμυνας του οργανισμού για την διατήρηση της θερμικής ισορροπίας και ρυθμίζεται από τη θερμική αίσθηση και άνεση. Εν συνεχεία, οι φυσιολογικοί μηχανισμοί του θερμορρυθμιστικού συστήματος προσαρμόζονται προκειμένου να εξισορροπηθεί ο ρυθμός παραγωγής θερμότητας τους σώματος με το ρυθμό αποβολή αυτής προς το περιβάλλον. Οι αισθητηριακές πληροφορίες για τη θερμοκρασία του σώματος αποτελούν ουσιώδες μέρος τόσο της συμπεριφοριστικής όσο και της φυσιολογικής θερμορύθμισης. Η αλλαγή της θερμοκρασίας των διαφόρων μερών του σώματος ανιχνεύεται από αισθητήρες/υποδοχείς που είναι κατανεμημένοι σε όλο το σώμα και παράγουν ηλεκτρικά σήματα στους αντίστοιχους νευρώνες που άγονται στην προοπτική χώρα και τον πρόσθιο υποθάλαμο (που αποτελούν το κέντρο ολοκλήρωσης της αυτόνομης θερμορύθμισης) καθώς και στον νησιωτικό φλοιό (που αποτελεί την κύρια πηγή συμπεριφοριστικών αποκρίσεων σχετικές με τη θερμορύθμιση). Η πλειονότητα των αποκρίσεων για τη διατήρηση της θερμικής ισορροπίας ενεργοποιούνται ως επί το πλείστον μέσω των θερμικών υποδοχέων του δέρματος, πριν ανιχνευθούν μεταβολές της θερμοκρασίας του πυρήνα του σώματος.

Το ανθρώπινο σώμα ανταλλάσσει θερμότητα με το περιβάλλον μέσω της αγωγής, της μεταφοράς, της ακτινοβολίας και της εξάτμισης του νερού από τα διάφορα μέρη του σώματος. Η θερμική ισορροπία του σώματος επιτυγχάνεται όταν ο ρυθμός παραγωγής θερμότητας είναι ίσος με το ρυθμό αποβολής αυτής προς το περιβάλλον. Η παραγωγή θερμότητας προέρχεται κυρίως από τον καταβολισμό των θρεπτικών συστατικών στα κύτταρα του σώματος. Κατά τη διαδικασία αυτή απελευθερώνεται ενέργεια, η πλειονότητα της οποίας μετατρέπεται σε θερμότητα μέσα στο σώμα. Η παραγωγή θερμότητας επηρεάζεται από ένα σύνολο παραγόντων όπως το φύλο, η ηλικία, η σωματική σύνθεση, η μυϊκή δραστηριότητα, η θερμοκρασία του περιβάλλοντος, η λήψη τροφής και οι διάφορες ασθένειες. Σε περιπτώσεις όπου υπάρχει περίσσεια θερμότητα στο σώμα, ενεργοποιούνται οι μηχανισμοί αποβολής θερμότητας προκειμένου αυτή να αποβληθεί στο περιβάλλον. Κατά τη διαδικασία αυτή, ανταλλαγή θερμότητας ξηρού τύπου (κυρίως η ακτινοβολία) παίζει βασικό ρόλο σε συνθήκες ηρεμίας, ενώ η ανταλλαγή θερμότητας υγρού τύπου αποτελεί την κύρια οδό αποβολής θερμότητας κατά την άσκηση σε θερμό περιβάλλον.

Σημασία για την Ποιότητα Ζωής

Η γνώση του τρόπου διατήρησης της θερμικής ισορροπίας του οργανισμού, όπως αυτή αναλύεται στην παρούσα βιβλιογραφική ανασκόπηση, είναι ιδιαίτερης σπουδαιότητας για τους ανθρώπους που γυμνάζονται ή εργάζονται σε περιβάλλοντα όπου έχουν να αντιμετωπίσουν την υψηλή παραγωγή θερμότητας λόγω σωματικής δραστηριότητας σε συνδυασμό με ακραίες περιβαλλοντικές συνθήκες και τη πιθανή χρήση προστατευτικού ρουχισμού.

Η σημασία της παραπάνω βιβλιογραφικής ανασκόπησης για την ποιότητα ζωής γενικότερα έγκειται στη σημαντικότητα της θερμικής ισορροπίας του σώματος, η οποία έχει θεμελιώδη ρόλο στη διαδικασία της γήρανσης αλλά και σε σειρά παθολογικών καταστάσεων σχετικών με την υπερθερμία.

Ευχαριστίες

Ευχαριστούμε τον Καθηγητή κ. Γιάννη Κουτεντάκη για τη συνεισφορά και τα σχόλιά του κατά τη διάρκεια συγγραφής του τελικού κειμένου.

Βιβλιογραφία

- Aizawa, S., & Cabanac, M. (2002). The influence of temporary semi-supine and supine postures on temperature regulation in humans. *Journal of Thermal Biology*, 27, 109-114.
- Astrand, P.-O., & Rodahl, K. (1977). *Energy Balance and Temperature Regulation* (2nd ed.). New York: McGraw-Hill.
- Bangsbo, J., Krstrup, P., Gonzalez-Alonso, J., & Saltin, B. (2001). ATP production and efficiency of human skeletal muscle during intense exercise: effect of previous exercise. *American Journal of Physiology: Endocrinology and Metabolism*, 280(6), 956-964.
- Bar-Or, O. (1998). Effects of age and gender on sweating pattern during exercise. *International Journal of Sports Medicine*, 19 Suppl 2, S106-107.
- Barrett, J., Lack, L., & Morris, M. (1993). The sleep-evoked decrease of body temperature. *Sleep*, 16(2), 93-99.
- Benzinger, T. H. (1969). Heat regulation: homeostasis of central temperature in man. *Physiological Reviews*, 49(4), 671-759.
- Bernard, C. (1865). *Introduction a l'etude de la medicine experimentale*.
- Bernard, C. (1878). *Lecons sur les phenomenes de la vie communs aux animaux et aux vegetaux*. Candas, V., Libert, J. P., & Vogt, J. J. (1979). Influence of air velocity and heat acclimation on human skin wettedness and sweating efficiency. *Journal of Applied Physiology: Respiratory, Environmental and Exercise Physiology*, 47(6), 1194-1200.
- Cannon, W. B. (1929). Pharmacological Injections and Physiological Inferences. *Science*, 70(1821), 500-501.
- Carrillo, A. E., & Flouris, A. D. (2011). Caloric restriction and longevity: effects of reduced body temperature. *Ageing Research Reviews*, 10(1), 153-162.
- Drinkwater, B. L., Kupprat, I. C., Denton, J. E., & Horvath, S. M. (1977). Heat tolerance of female distance runners. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 301, 777-792.
- Dubois, E. F. (1936). *Basal metabolism in health and disease* (3rd ed.). Philadelphia: Lea and Febiger.
- Duchen, M. R. (2004). Mitochondria in health and disease: perspectives on a new mitochondrial biology. *Molecular Aspects of Medicine*, 25(4), 365-451.
- Dufour, A., & Candas, V. (2007). Ageing and thermal responses during passive heat exposure: sweating and sensory aspects. *European Journal of Applied Physiology*, 100(1), 19-26.
- Edwards, R. H., Hill, D. K., & Jones, D. A. (1975). Heat production and chemical changes during isometric contractions of the human quadriceps muscle. *Journal of Physiology*, 251(2), 303-315.
- Elia, M., Ritz, P., & Stubbs, R. J. (2000). Total energy expenditure in the elderly. *European Journal of Clinical Nutrition*, 54(3), 92-103.
- Falk, B., Bar-Or, O., Smolander, J., & Frost, G. (1994). Response to rest and exercise in the cold: effects of age and aerobic fitness. *Journal of Applied Physiology*, 76(1), 72-78.
- Fiala, D. (1998). *Dynamic simulation of human heat transfer and thermal comfort*. University Leicester, UK.
- Florez-Duquet, M., & McDonald, R. B. (1998). Cold-induced thermoregulation and biological aging. *Physiological Reviews*, 78(2), 339-358.
- Flouris, A. D. (2011). Functional architecture of behavioural thermoregulation. *European Journal of Applied Physiology*, 111(1), 1-8.
- Flouris, A. D. (2015). Playing football in a hot environment: effects on performance and recommendations for coaches. *Inquiries in Sport & Physical Education*, 13(1), 17-25.
- Flouris, A. D., Dinas, P. C., Valente, A., Andrade, C. M., Kawashita, N. H., & Sakellariou, P. (2017). Exercise-induced effects on UCP1 expression in classical brown adipose tissue: a systematic review. *Hormone Molecular Biology and Clinical Investigation*.
- Flouris, A. D., & Piantoni, C. (2015). Links between thermoregulation and aging in endotherms and ectotherms. *Temperature (Austin)*, 2(1), 73-85.
- Flouris, A. D., & Schlader, Z. J. (2015). Human behavioral thermoregulation during exercise in the heat. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 25, 52-64.
- Flouris, A. D., Spiropoulos, Y., Sakellariou, G. J., & Koutedakis, Y. (2009). Effect of seasonal programming on fetal development and longevity: links with environmental temperature. *American Journal of Human Biology*, 21(2), 214-216.
- Gage, A., & Gonzalez, R. (1996). *Mechanisms of heat exchange* (Vol. 1).

- Gagnon, D., & Kenny, G. P. (2012). Sex differences in thermoeffector responses during exercise at fixed requirements for heat loss. *Journal of Applied Physiology* (1985), 113(5), 746-757.
- Goglia, F. (2005). Biological effects of 3,5-diiodothyronine (T(2)). *Biochemistry (Mosc)*, 70(2), 164-172.
- Goglia, F., Moreno, M., & Lanni, A. (1999). Action of thyroid hormones at the cellular level: the mitochondrial target. *FEBS Letters*, 452(3), 115-120.
- Gonzalez-Alonso, J. (2012). Human thermoregulation and the cardiovascular system. *Experimental Physiology*, 97(3), 340-346.
- Gonzalez-Alonso, J., Quistorff, B., Krstrup, P., Bangsbo, J., & Saltin, B. (2000). Heat production in human skeletal muscle at the onset of intense dynamic exercise. *Journal of Physiology*, 524 Pt 2, 603-615.
- Havenith, G., Coenen, J. M., Kistemaker, L., & Kenney, W. L. (1998). Relevance of individual characteristics for human heat stress response is dependent on exercise intensity and climate type. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 77(3), 231-241.
- Havenith, G., Luttikholt, V. G., & Vrijkotte, T. G. (1995). The relative influence of body characteristics on humid heat stress response. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 70(3), 270-279.
- Henshel, A. (1967). Obesity as an occupational hazard. *Canadian Journal of Public Health*, 58, 491.
- Herman, R. M., Brower, J. B., Stoddard, D. G., Casano, A. R., Targovnik, J. H., Herman, J. H., & Tarse, P. (2007). Prevalence of somatic small fiber neuropathy in obesity. *International Journal of Obesity (Lond)*, 31(2), 226-235.
- Hirai, A., Tanabe, M., & Shido, O. (1991). Enhancement of finger blood flow response of postprandial human subjects to the increase in body temperature during exercise. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 62(3), 221-227.
- Holowatz, L. A., Thompson-Torgerson, C., & Kenney, W. L. (2010). Aging and the control of human skin blood flow. *Frontiers in Bioscience (Landmark Ed)*, 15, 718-739.
- Hulbert, A. J. (2000). Thyroid hormones and their effects: a new perspective. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75(4), 519-631.
- ISO. (2004). *Ergonomics of the thermal environment. Determination of metabolic heat production*. Geneva.
- Jansky, L. (1995). Humoral thermogenesis and its role in maintaining energy balance. *Physiological Reviews*, 75(2), 237-259.
- Kenney, W. L. (1985). A review of comparative responses of men and women to heat stress. *Environmental Research*, 37(1), 1-11.
- Kenney, W. L., & Fowler, S. R. (1988). Methylcholine-activated eccrine sweat gland density and output as a function of age. *Journal of Applied Physiology* (1985), 65(3), 1082-1086.
- Kenny, G. P., & Flouris, A. D. (2014). The human thermoregulatory system and its response to thermal stress. In F. Wang & C. Gao (Eds.), *Protective clothing: managing thermal stress*. Cambridge, UK: Woodhead Publishing Limited
- Kenny, G. P., & Jay, O. (2013). Thermometry, calorimetry, and mean body temperature during heat stress. *Comprehensive Physiology*, 3(4), 1689-1719.
- Kinder, E. (1927). A study of the nest-building activity of the albino rat. *Journal of Experimental Zoology*, 47, 117-161.
- Krauchi, K., & Wirz-Justice, A. (1994). Circadian rhythm of heat production, heart rate, and skin and core temperature under unmasking conditions in men. *American Journal of Physiology*, 267(3 Pt 2), 819-829.
- Krstrup, P., Ferguson, R. A., Kjaer, M., & Bangsbo, J. (2003). ATP and heat production in human skeletal muscle during dynamic exercise: higher efficiency of anaerobic than aerobic ATP resynthesis. *Journal of Physiology*, 549(Pt 1), 255-269.
- Krstrup, P., Gonzalez-Alonso, J., Quistorff, B., & Bangsbo, J. (2001). Muscle heat production and anaerobic energy turnover during repeated intense dynamic exercise in humans. *Journal of Physiology*, 536(3), 947-956.
- Lanni, A., Moreno, M., Lombardi, A., de Lange, P., & Goglia, F. (2001). Control of energy metabolism by iodothyronines. *Journal of Endocrinological Investigation*, 24(11), 897-913.
- Lanza, D., & Vegetti, M. (1996). *Opere Biologiche di Aristotele* (2nd ed.). Torino: UTET.
- Laties, V. G., & Weiss, B. (1959). Thyroid state and working for heat in the cold. *American Journal of Physiology*, 197, 1028-1034.
- Laties, V. G., & Weiss, B. (1960). Behavior in the cold after acclimatization. *Science*, 131(3417), 1891-1892.
- Lee, T. F., & Wang, L. C. (1985). Improving cold tolerance in elderly rats by aminophylline. *Life Sciences*, 36(21), 2025-2032.

- Lewis, S., Heitkemper, M. M., Dirksen, S. R., Bucher, L., & O'Brien, P. G. (2007). *Medical-surgical nursing* (7th ed.).
- McArdle, W., Katch, F., & Katch, V. (2001). *Φυσιολογία της Άσκησης - Τόμος I*
- McDonald, R. B., & Horwitz, B. A. (1999). Brown adipose tissue thermogenesis during aging and senescence. *Journal of Bioenergetics and Biomembranes*, 31(5), 507-516.
- Miles, C. W., Wong, N. P., Rumpler, W. V., & Conway, J. (1993). Effect of circadian variation in energy expenditure, within-subject variation and weight reduction on thermic effect of food. *European Journal of Clinical Nutrition*, 47(4), 274-284.
- Minson, C. T., Wladkowski, S. L., Cardell, A. F., Pawelczyk, J. A., & Kenney, W. L. (1998). Age alters the cardiovascular response to direct passive heating. *Journal of Applied Physiology* (1985), 84(4), 1323-1332.
- Mora-Rodriguez, R. (2012). Influence of aerobic fitness on thermoregulation during exercise in the heat. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 40(2), 79-87.
- Morimoto, T., Slabochova, Z., Naman, R. K., & Sargent, F., 2nd. (1967). Sex differences in physiological reactions to thermal stress. *Journal of Applied Physiology*, 22(3), 526-532.
- Nagashima, K. (2006). Central mechanisms for thermoregulation in a hot environment. *Industrial Health*, 44(3), 359-367.
- Parsons, K. C. (2003). *Human Thermal Environments: The Effects of Hot, Moderate, and Cold Environments on Human Health, Comfort, and Performance* (I. T. Francis Ed. 2nd ed.). London.
- Poehlman, E. T. (1993). Regulation of energy expenditure in aging humans. *Journal of American Geriatrics Society*, 41(5), 552-559.
- Poehlman, E. T., Melby, C. L., & Badylak, S. F. (1991). Relation of age and physical exercise status on metabolic rate in younger and older healthy men. *Journal of Gerontology*, 46(2), B54-58.
- Raichle, M. E. (2001). Cognitive neuroscience. Bold insights. *Nature*, 412(6843), 128-130. doi:10.1038/35084300
- Riggs, A. J., Millecchia, R. J., & Riggs, J. E. (2004). The contributions of Lavoisier, Carnot, and Mayer to understanding heat illness. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 75(10), 916-917.
- Sakellariou, P., Valente, A., Carrillo, A. E., Metsios, G. S., Nadolnik, L., Jamurtas, A. Z., Flouris, A. D. (2016). Chronic l-menthol-induced browning of white adipose tissue hypothesis: A putative therapeutic regime for combating obesity and improving metabolic health. *Medical Hypotheses*, 93, 21-26.
- Sawka, M. N., & Wenger, C. B. (1988). *Physiological responses to acute exercise-heat stress*.
- Sawka, M. N., Wenger, C. B., & Pandolf, K. B. (1996). Thermoregulatory responses to acute exercise-heat stress and heat acclimation. In M. Fregly & C. Blatteis (Eds.), *Handbook of Physiology : Environmental Physiology*. New York, NY: Oxford University Press.
- Silva, J. E. (2006). Thermogenic mechanisms and their hormonal regulation. *Physiological Reviews*, 86(2), 435-464.
- Soboll, S. (1993). Thyroid hormone action on mitochondrial energy transfer. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1144(1), 1-16.
- Talan, M. I., Tatelman, H. M., & Engel, B. T. (1991). Cold tolerance and metabolic heat production in male C57BL/6J mice at different times of day. *Physiology & Behavior*, 50(3), 613-616.
- Tataranni, P. A., Larson, D. E., Snitker, S., & Ravussin, E. (1995). Thermic effect of food in humans: methods and results from use of a respiratory chamber. *American Journal of Clinical Nutrition*, 61(5), 1013-1019.
- Valente, A., Jamurtas, A. Z., Koutedakis, Y., & Flouris, A. D. (2015). Molecular pathways linking non-shivering thermogenesis and obesity: focusing on brown adipose tissue development. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 90(1), 77-88.
- Van Someren, E. J., Raymann, R. J., Scherder, E. J., Daanen, H. A., & Swaab, D. F. (2002). Circadian and age-related modulation of thermoreception and temperature regulation: mechanisms and functional implications. *Ageing Research Reviews*, 1(4), 721-778.
- Vander, J. A., Sherman, J., & Luciano, D. (2001). *HUMAN PHYSIOLOGY - THE MECANISMS OF BODY FUNCTION* (8th ed.): McGraw-Hill.
- Vroman, N. B., Buskirk, E. R., & Hodgson, J. L. (1983). Cardiac output and skin blood flow in lean and obese individuals during exercise in the heat. *Journal of Applied Physiology: Respiratory, Environmental and Exercise Physiology*, 55(1 Pt 1), 69-74.
- Weinman, K. P., Slabochova, Z., Bernauer, E. M., Morimoto, T., & Sargent, F., 2nd. (1967). Reactions of men and women to repeated exposure to humid heat. *Journal of Applied Physiology*, 22(3), 533-538.

- Weiss, B. (1957). Thermal behavior of the sub-nourished and pantothenic-acid-deprived rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 50(5), 481-485.
- Weiss, B., & Laties, V. G. (1960). Magnitude of reinforcement as a variable in thermoregulatory behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 53, 603-608.
- Weiss, B., & Laties, V. G. (1961). Behavioral thermoregulation. *Science*, 133(3461), 1338-1344.
- Wenger, C. B. (1997). *Human adaptation to hot environments*.
- Wenger, C. B. (2002). Human adaptation to hot environments. In C. B. Wenger (Ed.), *Medical aspects of harsh environments* (Vol. 1, pp. 51-86).
- Wenger, C. B., Stephenson, L. A., & Durkin, M. A. (1986). Effect of nerve block on response of forearm blood flow to local temperature. *Journal of Applied Physiology*, 61(1), 227-232.
- Whipp, B. J., & Wasserman, K. (1969). Efficiency of muscular work. *Journal of Applied Physiology*, 26(5), 644-648.
- Witt, K. A., Snook, J. T., O'Dorisio, T. M., Zivony, D., & Malarkey, W. B. (1993). Exercise training and dietary carbohydrate: effects on selected hormones and the thermic effect of feeding. *International Journal of Sport Nutrition*, 3(3), 272-289.
- Wyndham, C. H., Morrison, J. F., & Williams, C. G. (1965). Heat reactions of male and female Caucasians. *Journal of Applied Physiology*, 20(3), 357-364.
- Zwiauer, K. F., Mueller, T., & Widhalm, K. (1992). Effect of daytime on resting energy expenditure and thermic effect of food in obese adolescents. *Journal of the American College of Nutrition*, 11(3), 267-271.
- Русанов, В. И. (1981). *Комплексные метеорологические показатели и методы оценки климата для медицинских целей: Учебное пособие*.

Υπεύθυνος έκδοσης: Ελληνική Ακαδημία Φυσικής Αγωγής. **Υπεύθυνη συντακτικής επιτροπής:** Όλγα Κούλη. **Επιμελητές έκδοσης:** Θεόδωρος Γιάννης, Βάσω Ζήση, Βασίλης Γεροδήμος, Αντώνης Χατζηγεωργιάδης, Θανάσης Τσιόκανος, Αθανάσιος Τζιμούρτας, Γιώργος Τζέτζης, Θωμάς Κουρτέσης, Ευάγγελος Αλμπανιδής, Κων/να Δίπλα. **Διαχείριση-επιμέλεια-στοιχειοθεσία:** Ευάγγελος Γαλάνης, Χαράλαμπος Κρομμύδας, Βασίλης Μπούγλας.

Editor -in- Chief: Hellenic Academy of Physical Education. **Head of the editorial board:** Olga Kouli. **Editorial Board:** Theodorakis Giannis, Vaso Zissi, Vasilis Gerodimos, Antonis Chatzigeorgiadis, Thanassis Tsiokanos, Athanasios Jamurtas, Giorgos Tzetzis, Thomas Kourtessis, Evangelos Albanidis, Konstantina Dipla. **Editorial management:** Evangelos Galanis, Haralampos Krommidas, Vasilis Bouglas.