

Балиоз Наталья Владимировна

**ХЕМОРЕАКТИВНОСТЬ И МЕЖСИСТЕМНАЯ  
ИНТЕГРАЦИЯ ФУНКЦИЙ КАРДИОРЕСПИРАТОРНОЙ  
СИСТЕМЫ У СПОРТСМЕНОВ ЦИКЛИЧЕСКИХ ВИДОВ  
СПОРТА ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ВИДАХ ФИЗИЧЕСКОЙ  
ТРЕНИРОВАННОСТИ И УРОВНЯХ СПОРТИВНОЙ  
КВАЛИФИКАЦИИ**

03.03.01 – физиология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Новосибирск – 2022

Работа выполнена в лаборатории функциональных резервов организма Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Научно-исследовательский институт нейронаук и медицины» (НИИНМ, г. Новосибирск)

**Научный руководитель –**

**Сергей Георгиевич Кривошеков**, д-р мед. наук, профессор, заведующий лабораторией функциональных резервов организма ФГБНУ «Научно-исследовательский институт нейронаук и медицины».

**Официальные оппоненты:**

**Михаил Васильевич Балыкин**, д-р биол. наук, профессор, заведующий кафедрой адаптивной физической культуры ФГБОУ ВО «Ульяновский государственный университет»;

**Виктор Борисович Рубанович**, д-р мед. наук, профессор, профессор кафедры спортивных дисциплин ФГБОУ ВО «Новосибирский государственный педагогический университет».

**Ведущая организация –** ФГБУН «Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН» (г. Санкт-Петербург).

Защита диссертации состоится \_\_\_\_\_ 2022 года в \_\_\_\_ часов на заседании диссертационного совета Д 001.014.02 при ФГБНУ «Научно-исследовательский институт нейронаук и медицины» по адресу: 630117, г. Новосибирск, ул. акад. Тимакова, 4. Адреса для корреспонденции: тел. (383)335-98-01, факс (383) 335-97-54, эл. почта [dissovet@neuronm.ru/](mailto:dissovet@neuronm.ru/).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке НИИНМ и на сайте <http://www.neuronm.ru/>.

Автореферат разослан «\_\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2022 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  
д-р биол. наук



В.Н. Мельников

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### Актуальность исследования

Под влиянием интенсивных и длительных мышечных тренировок в организме человека происходят адаптивные изменения, которые отражают процесс «тренированности», а при системном подходе - закономерности влияния средовых факторов на проявление фенотипа человека (Сонькин, 2007; Dempsey, Amann 2008; Nicola et al., 2016; Lemire, 2018; Anthierens, 2019). Особенностью кумулятивного тренировочного эффекта в видах спорта на выносливость является увеличение ёмкости биоэнергетической системы организма, в первую очередь, ответственной за аэробный путь образования энергии при мышечной работе. Несоответствие между растущими энергетическими запросами организма и возможностями его удовлетворения в условиях нарастающей по длительности и интенсивности мышечной деятельности приводит к развитию гипоксического состояния (вторичная тканевая гипоксия, или гипоксия нагрузки) (Колчинская, 1994, 2011; Волков, 2007; Балыкин и др., 2015; Dempsey et al., 1999, 2012; Guenette et al., 2004; Ainslie, 2009). Предполагается, что устойчивость к гипоксическим состояниям в циклических видах спорта может влиять на спортивную результативность и зависеть от вида спорта (Лысенко, Мищенко, 2016; Моссэ и др., 2017; Mooney, et al., 2016; Hébert-Losier et al., 2017; Post et al., 2020). В свою очередь, на работу кардиореспираторной системы (КРС) при физических нагрузках в значительной степени влияет реактивность рецепторов рефлексогенных зон (хеморецепторов), которые являются главными сенсорами уровня O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> в артериальной крови (Peers, 2010; Kumar, 2012; Rakoczy, 2018). Механизмы, лежащие в основе гипоксической чувствительности клеток каротидных тел и кардиореспираторных рефлексов (гипервентиляция и симпатическая активация) остаются предметом активного изучения (Кривошеков, 1998; Диверт и др., 2015; Kumar, Prabhakar, 2012; Dempsey et al., 2014; López-Barneo et al., 2016). Показано, что периферические и центральные хеморецепторы имеют прямые и обратные связи с центральным водителем дыхательного ритма, со структурами автономной нервной системы, а также с барорецепторами сосудистой системы, участвующими в контроле АД (Guyenet, 2014). Современные гипотезы адаптивной изменчивости кардио-вентиляторного контроля основаны на нейрональной пластичности и адаптивной изменчивости хемочувствительности и хемореактивности (Lin Gao et al., 2017; López-Barneo, 2018; Prabhakar et al., 2018; Dempsey, Smith, 2019). Предполагается, что нейрональная пластичность в трансляционных цепях между хеморецепторами, контурами управления вентиляцией в ЦНС и дыхательными моторными нейронами является ведущим механизмом HVR (hypoxic ventilatory response) при длительной гипоксии (Koch et al.,

2011; Mitchell, Johnson, 2003; Ramirez et al., 2012; Mateika, Narwani, 2009; Pamentor, Powell, 2016). При выполнении высокоинтенсивных мышечных нагрузок в ЦНС непрерывно поступают сигналы о функциональном состоянии мышц, положении тела и его частей в пространстве, поддержании позы, в связи с чем специфика тренировочного процесса накладывает отпечаток на характер функциональных изменений, которые облегчают проведение возбуждения (Бочаров, 2010; Колпаков и др., 2011; Черепкина, 2011; Рубанович, 2011; Del Percio C. et al., 2011; Hamilton, Rhodes, 2015; Ruscheweyh, 2016; Michelle, 2016). В ряде работ показано, что изменения характеристик электроэнцефалограммы (ЭЭГ) отражают компенсаторные механизмы адаптации к гипоксии (Шаов, 2004; Сороко и др., 2007; Koch et al., 2006; Chiaretti et al., 2008] и мышечной деятельности (Капилевич, 2013; Лалаева, 2015; Черный и др., 2016, Numan et al., 2015). В то же время особенности реактивных свойств кардиореспираторной системы при адаптации к разным видам физических нагрузок, сопряженных с «гипоксией нагрузки», малоизучены.

В вопросе регуляции кардиореспираторной деятельности у спортсменов отдельный интерес вызывает интеграция сердечной и дыхательной функции. Высказываются предположения, что длительные физические тренировки вносят изменения во взаимодействие систем, обеспечивающих общую газотранспортную функцию, усиливая или ослабляя их содружественную активность (Zoccal, 2015; Balague et al., 2016; Mlynzyak, Kristofiak, 2019), однако механизмы этого процесса не ясны.

Таким образом, несмотря на то, что физиологические и молекулярно-клеточные механизмы регуляции кардиореспираторной системы и хеморецепторной чувствительности активно изучаются (López-Barneo et al., 2008, 2009; Fernández-Agüera et al., 2015; Prabhakar, Gregg, 2016), недостаточно понятны адаптивные изменения механизмов регуляции функций кардиореспираторной системы и хемореактивности, модулирующих процессы массопереноса O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> после длительных и интенсивных спортивных тренировок, сопровождающихся развитием «гипоксии нагрузки».

**Цель исследования** - изучить специфические особенности регуляции функций кардиореспираторной системы, хемореактивности и межсистемной интеграции функций при гипоксических и мышечных нагрузках в зависимости от вида спорта и уровня квалификации.

#### **Задачи исследования**

1. Изучить влияние специфики вида спорта на гипоксическую устойчивость у спортсменов циклических видов и выделить группы для дальнейшего исследования.

2. Выяснить особенности регуляции газообмена, хемореактивности кардиореспираторной системы, периферического кровотока и биоэлектрической активности мозга при пролонгированной гипоксии, а также взаимосвязь хемореактивности и кислородного обеспечения мышечной деятельности у спортсменов циклических видах спорта (плавание, лыжные гонки).
3. Оценить интеграцию функций кардиореспираторной системы при воздействии острой гипоксии у легкоатлетов - бегунов разной квалификации.

### **Научная новизна исследования**

Впервые, у спортсменов циклических видов спорта с разным характером физической тренированности, выявлены низко- и высокореактивные типы хеморефлекторных ответных реакций кардиореспираторной системы, влияющие на гипоксическую устойчивость и газообмен при гипоксических воздействиях.

Впервые, на основе комплексного анализа динамики показателей кардиореспираторной системы, газообмена, хемореактивности и периферического кровотока при гипоксии и при мышечной нагрузке у спортсменов циклических видов спорта, показано энергозатратное и энергосберегающее влияние адаптивных изменений реактивности хеморефлекторных реакций на аэробную работоспособность.

Впервые установлено, что с ростом спортивной квалификации происходит совершенствование механизмов межсистемной интеграции - повышение «точности» настройки газообменной регуляции на развивающуюся гипоксемию. Это усиление межсистемной интеграции дыхательной и сердечной систем обеспечивает оптимальность хемореактивных ответов кардиореспираторной системы на гипоксическое возмущение газового гомеостаза организма и отражает адаптивные настройки кардиореспираторной системы у спортсменов высокого класса при аэробных нагрузках.

### **Теоретическое и научно-практическое значение работы**

Полученные данные об особенностях хеморефлекторных реакций дыхания, сердца и периферического кровотока дополняют научные знания о характере центральных межсистемных взаимодействий при рассмотрении их как звеньев единой кардиореспираторной системы, выполняющей функцию газообмена в организме при специфических мышечных тренировках.

Результаты комплексного обследования спортсменов разных циклических видов спорта при мышечных и гипоксических нагрузках (с оценкой реактивности КРС, эффективности выполнения мышечной работы и периферического кровотока) могут оценить состояние тренированности и помочь в моделировании процессов

индивидуальной адаптации спортсменов для обеспечения высокой спортивной результативности.

Полученные результаты работы использованы при чтении курсов лекций по биологическим основам функциональных резервов организма, проведении практических занятий по теории и методике физической культуры в Новосибирском государственном университете (НГУ), Новосибирском государственном педагогическом университете (НГПУ).

### **Положения, выносимые на защиту**

1. Специфика регуляции газообмена и хеморефлекторные ответные реакции организма спортсменов циклических видов спорта модулируется в зависимости от характера тренировочных нагрузок (положения тела, структуры движений и средовых условий) и проявляется в параметрах реактивных свойств хеморецепторов, оказывая влияние на функцию кардиореспираторной системы, газообмен, периферический кровоток и активность отделов вегетативной нервной системы в условиях гипоксии.
2. Изменения хемореактивности и механизмов регуляции функций кардиореспираторной системы оказывают специфическое влияние на функциональные резервы дыхательной и сердечной систем спортсменов при интенсивной мышечной работе.
3. По мере роста спортивной квалификации происходит совершенствование механизмов межсистемной интеграции функций кардиореспираторной системы, которое проявляется в оптимизации (точности) ответа физиологических систем на изменение уровня  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  в крови. Для высококлассных спортсменов совершенствование механизмов комплексной регуляции газообмена проявляется в увеличении кардиореспираторной когерентности в низкочастотном диапазоне.

### **Апробация работы**

Основные результаты работы доложены и обсуждены на: VI Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием «Фундаментальные аспекты компенсаторно-приспособительных процессов», Новосибирск, 2013; IV Международная междисциплинарная конференция «Современные проблемы системной регуляции физиологических функций», Москва, 2015; XI международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии», Судак, Крым, Россия, 2015; XIV международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии», Судак, Крым, Россия, 2018; XV International Interdisciplinary Congress «Neuroscience for Medicine and Psychology», Crimea, Russia, 2019; II Объединенный научный форум физиологов и биохимиков СНГ, Сочи-Дагомыс, 2019; XVII международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и

психологии». – Судак, Крым, Россия, 2021; VIII Всероссийской конференции с международным участием «Медико-физиологические проблемы экологии человека», Ульяновск, 2021; VI International Congress of Complex Systems in Sport (Exercise Physiology Symposium), 2021.

### **Публикации**

По материалам диссертационного исследования опубликовано 10 статей в рецензируемых отечественных и зарубежных журналах, среди них – 7 журналов, входящих в базу Scopus и 1 - WoS.

### **Объем и структура диссертации**

Диссертация изложена на 127 страницах, содержит 15 таблиц и 17 рисунков. Работа выполнена в классическом стиле и состоит из введения, обзора литературы, описания объектов и методов исследования, главы, содержащей результаты собственных исследований, главы с обсуждением результатов исследования, заключения, выводов, практических рекомендаций и списка литературных источников. Список литературы содержит 274 источника, включающих публикации в международных и отечественных изданиях.

### **Личный вклад автора**

Материал, представленный в диссертации, получен, обработан и проанализирован лично автором. Самостоятельно проведены анализ и оценка литературных источников по теме научно-исследовательской работы, математический анализ и статистическая обработка полученных данных. Самостоятельно написан текст диссертации и оформление научных публикаций по теме исследования, в том числе в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ. Автором сформулированы основные положения и выводы диссертационной работы. В целом личный вклад автора в выполнение исследования составил не менее 85%.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность к.м.н. Урюмцеву Д.Ю. за помощь в обработке результатов (глава 3.4.2).

### **ОРГАНИЗАЦИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

**Испытуемые и общий дизайн экспериментов.** Для обследований отбирались молодые практически здоровые мужчины (спортсмены и не спортсмены), проживающие в г. Новосибирске. Все спортсмены циклических видов (лыжники, пловцы, бегуны) тренировались на средние дистанции (бегуны – 800, 1500 и 3000 метров, лыжники – 5000 и 10000 метров, пловцы – 200 и 400 метров), а альпинисты занимались высотными восхождениями. Все испытуемые предварительно были ознакомлены со схемой

обследования, одобренной Этическим комитетом института НИИ Нейронаук и медицины, и дали письменное согласие на свое участие. До проведения тестов испытуемые привыкали к условиям помещения в течение 30 минут, когда заполнялись анкетные данные и проводились измерения роста и массы тела, а также частоты сердечных сокращений и артериального давления (устройством МТ-40 фирмы MediTech, USA). Все измерения проводились в комфортных лабораторных условиях при температуре 23-25°C в первой половине дня. Проведено 3 серии исследований.

**В 1 серии**, с использованием гипоксического теста, обследовано 77 человек, мужчины: контроль (нетренированные мужчины 17 чел) и спортсмены (лыжники - 14 чел, пловцы – 12 чел, бегуны – 24 чел и альпинисты – 10 чел). Состав по мастерству – МС, КМС, 1 и 2 разряд. Обследования проходили в зимний период.

*Гипоксический тест для оценки гипоксической устойчивости.* Вдыхание газовой смеси с пониженным содержанием кислорода (10 объемных % O<sub>2</sub>) проходило в течение времени, необходимом для снижения сатурации кислорода в крови (SaO<sub>2</sub>) до 80%. Рассчитывался гипоксический индекс (I-Нур) на основе анализа кривой падения и восстановления SaO<sub>2</sub> в гипоксическом тесте: оценивалось отношение времени снижения SaO<sub>2</sub> с 96% до 80% ко времени восстановления с 80% до 96% (Lei Xi, Serebrovskaya, 2009). Использовался концентратор-гипоксикатор фирмы (“Nelcor Purian Bennett”, США). Непрерывно записывались частота сердечных сокращений (ЧСС) и уровень сатурации гемоглобина крови кислородом (SaO<sub>2</sub>) с помощью пульсоксиметра Oxigen Saturation Monitor 501 + (США), закрепленном на указательном пальце.

**Во 2-й серии** у 39 мужчин, сопоставимых по возрастным и весо-ростовым характеристикам: 26 спортсменов (14 лыжников и 12 пловцов, в каждой группе по 2 мс, по 2 кмс, остальные 1 и 2 разряд) и 13 не спортсменов (контрольная группа) изучались реакции газообмена, параметры кардиореспираторной системы, кожный и мышечный кровотоки, биоэлектрическая активность мозга (ЭЭГ) во время 30-минутного теста с плавным нарастанием гипоксии. В отдельный день проводился велоэргометрический тест, с определением МПК и ПАНО.

*Гипоксический тест* проводился с плавным снижением концентрации O<sub>2</sub> во вдыхаемом воздухе в течение 30 минут с 20,9 % до 10% O<sub>2</sub>. Гипоксическую газовую смесь готовили с помощью кислородного концентратора NewLife компании AirStep (США) Показатели газообмена и вентиляции регистрировались на газоанализаторе Oxuson Pro® (ЭрихЭгер). С интервалом 30 с измеряли легочную вентиляцию (VE, л/мин), частоту дыхания (BF, 1/мин), дыхательный объем (VT, л), скорость потребления кислорода (VO<sub>2</sub>, мл/мин/кг), скорость выделения углекислого газа (VCO<sub>2</sub>, мл/мин/кг), вентиляционные

эквиваленты для  $O_2$  ( $EqO_2$ , л/л) и  $CO_2$  ( $EqCO_2$ , л/л), средние концентрации  $O_2$  ( $FeO_2$ , %) и  $CO_2$  ( $FeCO_2$ , %) в выдыхаемой смеси, парциальное давление  $CO_2$  в конечной порции выдыхаемого воздуха ( $PaCO_2$ , мм рт. ст.), частоту пульса (HR, 1/мин) и сатурацию гемоглобина крови кислородом ( $SaO_2$ , %) (Оксиметр VCI 3304 Autocorr (США). Полученные данные автоматически приводились к системе VTPS. Регистрация АД и проба Кердо проводились в фоне и в конце гипоксического теста.

*Оценка периферического кровотока* проводилась в фоне и в конце гипоксического теста с помощью венозно-окклюзионного плетизмографа Compactus-7156 фирмы Gutmann (Германия). Измерялись кожный на запястье (SBLF, мл/мин на 100г ткани) и мышечный на предплечье (MBLF, мл/мин на 100г ткани) кровотока (Щуров и др., 1990).

*Показатели хемореактивности* рассчитывались как изменение показателя кардиореспираторной системы в ответ на снижение  $SaO_2$  на 1% : HVR (hypoxic ventilatory response) – прирост вентиляции, HBfR (hypoxic breathing rate response) - прирост частоты дыхания, HBDR (hypoxic breathing depth response) прирост глубины дыхания, HHR (hypoxic heart rate response) - прирост частоты сердечных сокращений.

*Регистрация биоэлектрической активности мозга (ЭЭГ)* проводилась в фоне при выполнении функциональной пробы с открыванием глаз (1 мин при закрытых глазах и 30 сек при открытых) и на 25-й минуте гипоксии на программно-аппаратном комплексе БИ-012-2 (Новосибирск, Россия). Применялся монополярный монтаж электродов (отведение Pz активного электрода и референтного - на мочку правого уха). Для анализа ЭЭГ использовались последние чистые (без артефактов) 30 секундные записи ЭЭГ (4 эпохи по 5 сек) перед открыванием глаз и 4 эпохи по 5 секунд после открывания глаз. Спектры мощности анализировали в :  $\theta$ -ритма (4-7 гц) ,  $\alpha_1$  (8-10 гц),  $\alpha_2$ -ритма (11 – 13 гц),  $\beta$ -ритма (14-30 гц). Для контроля артефактов записывалась миограмма мышц лба.

*Велоэргометрический тест* с нарастающей мышечной нагрузкой проводился в отдельный день у этих же испытуемых с использованием велоэргометра (Эрих Эгер), соединенного с газоанализатором Oxycon Pro® . Нагрузка повышалась через каждые 30 сек на 5 Вт до момента превышения порога анаэробного обмена (ПАНО) и далее продолжалась до отказа. *Определение ПАНО* проводилось по алгоритму штатной расчетной программы газоанализатора Oxycon Pro (метод V-slope). В соответствии с графиком зависимости вентиляторного эквивалента  $O_2$  ( $EqO_2$ ) от мощности нагрузки фиксировалась точка перегиба – уровень ПАНО (Wasserman, 1994). Программа рассчитывала уровень *максимального потребления кислорода* (МПК), долю потребления кислорода при ПАНО от МПК (в %). *Кислородная стоимость работы* (КСР) рассчитывалась как отношение валового потребления кислорода до момента наступления

ПАНО ко всему объему выполненной работы (КСР, мл  $O_2$ /Вт\*мин). Показатели газообмена регистрировались в исходном состоянии и во время физической нагрузки.

**3 серия.** Изучались особенности межсистемной интеграции функций кардиореспираторной системы при гипоксии у спортсменов одного вида спорта (бегуны-легкоатлеты, 24 чел) в зависимости от уровня их спортивной квалификации. Проводился острый гипоксический тест (10 минут дыхания 10 %  $O_2$  газовой смесью) с записью показателей газообмена, вентиляции. Для оценки кардиореспираторного взаимодействия рассчитывали квадрат когерентности на основе анализа двумерного Фурье (кросс-спектра) временных рядов сердечных и дыхательных ритмов. Для группового анализа индивидуальные значения когерентности накладывались на частотную сетку с шагом 0.005 Гц с помощью линейной интерполяции. Для анализа сопряженности отдельных параметров кардиореспираторной системы в статистический анализ брали величины когерентности для частот, различающихся на 0.005 Гц.

#### **Статистическая обработка данных**

Для анализа данных использовали STATISTICA 6.0. Использовали: однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), дисперсионный анализ с повторными измерениями (ANOVAr), Student *t*-test, непараметрический критерий Манна-Уитни, Краскела-Уоллиса, коэффициент корреляции Пирсона, Спирмена (*r*).

#### **РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

**1-я серия.** В таблице 1 представлены антропометрические характеристики спортсменов по группам обследования. Как видно из таблицы, альпинисты достоверно отличаются от всех групп по возрасту. Различия между остальными группами по возрасту и весо-ростовым характеристикам статистически не значимы. Наибольшую устойчивость в гипоксическом тесте (рисунок 1) показывают спортсмены, связанные в привычной тренировочной деятельности с гипоксическими нагрузками (альпинисты и пловцы). Это позволяет предполагать развитие у них адаптивной хеморецепторной пластичности и вероятном компенсаторном изменении реактивности функции КРС в связи со спецификой тренировочных нагрузок в условиях гипоксии. Достоверные отличия выявлены между группами: пловцы-контроль, пловцы-лыжники, альпинисты-контроль и альпинисты – лыжники.

Из этого следует, что высокая гипоксическая устойчивость характерна для спортсменов, у которых процесс тренировок сопряжен с гипоксией (гипоксией нагрузки – пловцы, высотной гипоксией – альпинисты), а наименьшая – у спортсменов,

Таблица 1. Характеристика групп по возрастным и антропометрическим показателям, (M±SD)

Группы	Возраст (лет)	Вес (кг)	Рост (см)
Контроль (n=17)	25.8 ± 3.0*	75.8 ± 3.5	172.3 ± 2.3
Альпинисты (n=10)	39.0 ± 5.2	68.3 ± 2.9	165.2 ± 4.5
Бегуны (n=24)	21.3 ± 2.2*	68.7 ± 8.0	180.7 ± 5.7
Лыжники (n=14)	20.0 ± 2.6*	71.7 ± 4.7	179.9 ± 5.4
Пловцы (n=12)	21.7 ± 2.9*	70.1 ± 2.4	177.4 ± 6.0

Примечание : \* - достоверные отличия от альпинистов, p<0,05

выполняющих интенсивные тренировки в аэробном режиме. В основе этих различий по нашему мнению, наряду с другими, могут быть адаптивные изменения гипоксической хемореактивности, а также адаптивные изменения структуры дыхательного цикла.

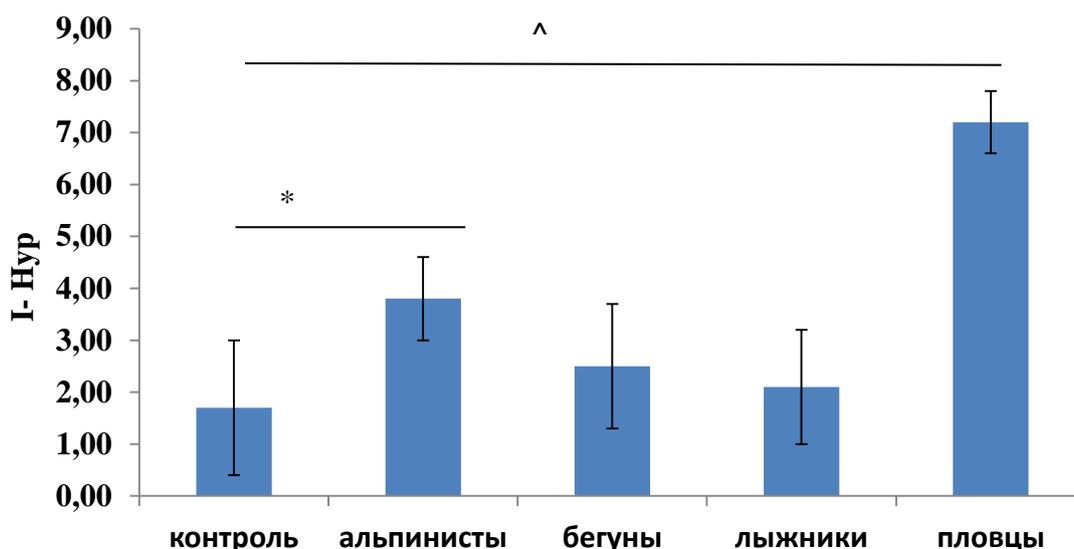


Рисунок 1. Индекс гипоксической устойчивости в обследованных группах.

\* - достоверность отличий от контрольной группы, ^ - от пловцов, p<0,05

**2 серия.** Анализ газообмена (таблица 2) показал, что в исходном состоянии межгрупповые различия показателей газообмена - незначительны и отражают известные сведения об экономичности работы дыхания и сердечной деятельности у спортсменов по сравнению с не тренированными людьми. Обращает внимание, что у лыжников эффективность дыхания выше ( $E_{qO_2}$  на 8% ниже), чем у физически нетренированных лиц. Это сочетается у лыжников со сниженной скоростью кровотока в коже – на 57% и мышцах – на 46%, что говорит о более эффективном механизме снабжения тканей кислородом и отражает резервы кровообращения для мышечной работы.

В условиях гипоксии (таблица 2) при равном потреблении кислорода в группах проявляются межгрупповые особенности газообмена, связанные со спецификой тренировок: у пловцов в среднем на 36% выше легочная вентиляция (VE), на 62% выше частота дыхания (Vf) и ниже (на 33%) дыхательный объем (VT) по сравнению с

Таблица 2. Показатели внешнего дыхания, газообмена, сердечно-сосудистой системы и кровотока у физически нетренированных лиц (контроль), пловцов и лыжников в исходном состоянии (фон) и на 25-й минуте гипоксического воздействия, (M ± SD).

Показатель	Группы обследованных лиц			Значимость различий		
	Контроль	Пловцы	Лыжники	1-2	2-3	1-3
	1	2	3			
Исходное состояние (фон)						
VO <sub>2</sub> , (л/мин)	0.28 ± 0.02	0.31 ± 0.02	0.30 ± 0.02			
HR, (уд/мин)	76.4 ± 6.31	74.3 ± 8.54	65.6 ± 4.12			**
VE, (л/мин)	11.4 ± 2.5	12.7 ± 3.5	10.2 ± 3.6			
VT, (л)	0.79 ± 0.4	0.75 ± 0.6	0.84 ± 0.5			
BF, (л/мин)	12.6 ± 2.8	13.4 ± 3.6	12.3 ± 3.2			
EqO <sub>2</sub> , (л/л)	36.8 ± 6.11	36.9 ± 2.90	30.7 ± 3.02		*	*
SaO <sub>2</sub> , (%)	98.2 ± 2.3	98.3 ± 1.4	98.1 ± 3.4			
MBLF, мл/мин/100 г	3.03 ± 0.35	2.35 ± 0.51	1.65 ± 0.21			**
SBLF, мл/мин/100 г	2.94 ± 0.60	1.48 ± 0.40	1.27 ± 0.37			*
На 25-й минуте гипоксии						
VO <sub>2</sub> , (л/мин)	0.29 ± 0.03	0.32 ± 0.01	0.30 ± 0.02			
HR, (уд/мин)	96.6 ± 8.11	91.0 ± 3.93	81.1 ± 5.52		*	**
VE, (л/мин)	12.8 ± 3.97	14.2 ± 2.35	11.3 ± 1.37		*	
VT, (л)	0.96 ± 0.52	0.78 ± 0.21	1.07 ± 0.17		*	
BF, (л/мин)	14.3 ± 4.2	17.5 ± 5.51	11.6 ± 3.67		*	
EqO <sub>2</sub> , (л/л)	45.6 ± 3.70	42.8 ± 2.39	36.3 ± 2.18		*	**
SaO <sub>2</sub> , (%)	78.9 ± 6.30	81.7 ± 2.31	76.6 ± 3.32		**	
MBLF, мл/мин/100 г	3.49 ± 0.45	2.22 ± 0.39	1.52 ± 0.29	*		**
SBLF, мл/мин/100 г	2.99 ± 0.59	1.90 ± 0.49	0.74 ± 0.23		*	**

Примечание: \*, \*\* - достоверность отличий  $p < 0.05$  и  $p < 0.01$ , соответственно

лыжниками. Как результат - при межгрупповом сравнении по величине эквивалента по кислороду (EqO<sub>2</sub>), достоверно самые низкие значения показателя обнаружены у лыжников, что говорит о наиболее высокой эффективности работы системы дыхания. Частота сердечных сокращений (HR) у лиц, регулярно занимающихся бегом на лыжах, ниже на 16% по сравнению с физически нетренированными лицами, а мышечный и

кожный кровотока в верхних конечностях – ниже на 56% и 75%, соответственно. Последнее обстоятельство может быть отражением физиологического механизма перераспределения кровотока в пользу сердца и мозга в условиях гипоксии. Также обращает внимание различная направленность изменения кожного кровотока у лыжников и пловцов во время гипоксии по сравнению с фоном (рост у пловцов и снижение у лыжников).

Выраженные различия между группами пловцов и лыжников в гипоксическом тесте выявлены в динамике снижения кривой сатурации кислорода - SaO<sub>2</sub> (рисунок 2).

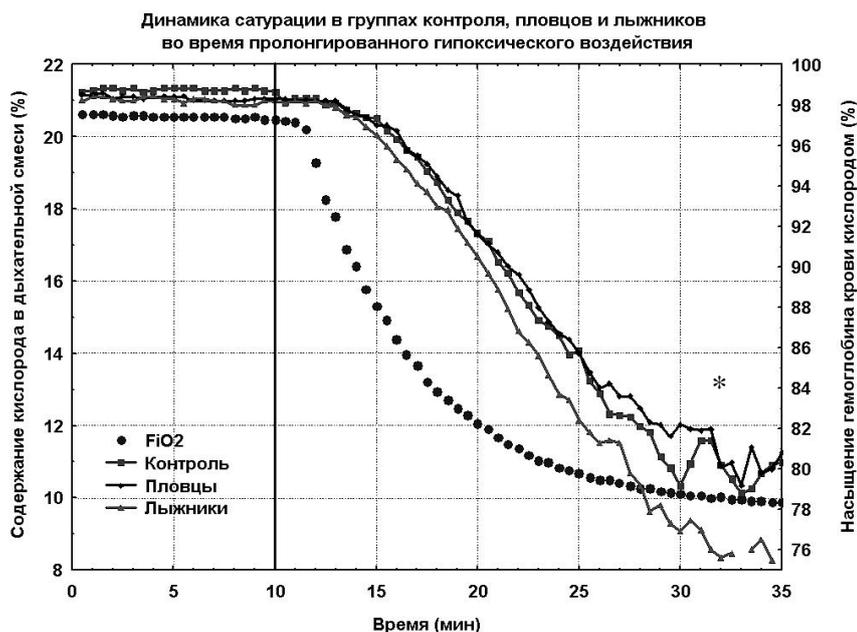


Рисунок 2. Динамика насыщения гемоглобина крови кислородом в группах контроля, пловцов и лыжников. Вертикальной линией отмечено начало гипоксического воздействия; \* - различия между пловцами и лыжниками,  $p \leq 0.05$

Межгрупповой анализ (пловцы-лыжники-контроль) в условиях фона (таблица 3) не выявил различий в показателях артериального давления, индексе массы тела (ИМТ): контроль -  $23.1 \pm 2.13$ , пловцы -  $22.6 \pm 1.43$ , лыжники -  $21.9 \pm 3.44$ , ( $p > 0.05$ ). Межгрупповой анализ баланса активности отделов вегетативной нервной системы (ВНС) по индексу Кердо (ИК) в условиях фона показал преобладание симпатической активности у пловцов (ИК=  $2.70 \pm 1.81$ ) и отчетливое смещение ИК в парасимпатическую сторону у лыжников: (ИК=  $-20.28 \pm 8.32$ ) по сравнению с контролем (ИК =  $-4.08 \pm 3.33$ ). Эти особенности активности отделов ВНС в группах сохраняются в условиях гипоксии.

Расчет значений показателей реактивности кардиореспираторной системы (рисунок 3а, 3б) в ответ на гипоксию у пловцов, имеющих повышенный симпатический тонус, показал более высокую реактивность вентиляторной реакции (HVR, HBfR) и сердечной реакции (HHR), тогда как лыжники, имеющие повышенный парасимпатический тонус, показывают менее выраженную

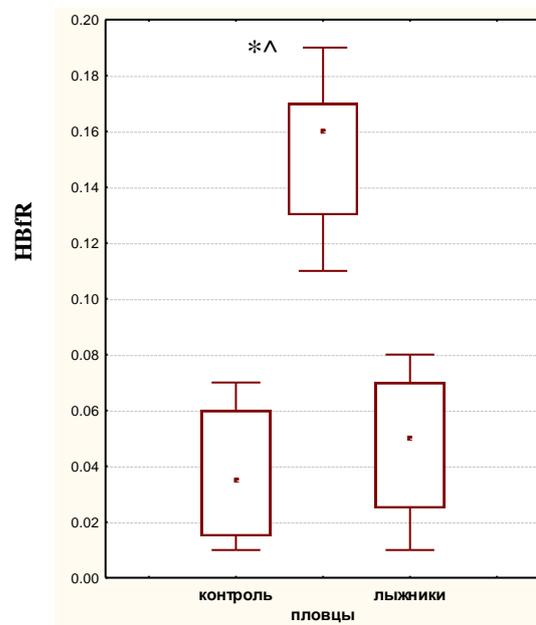
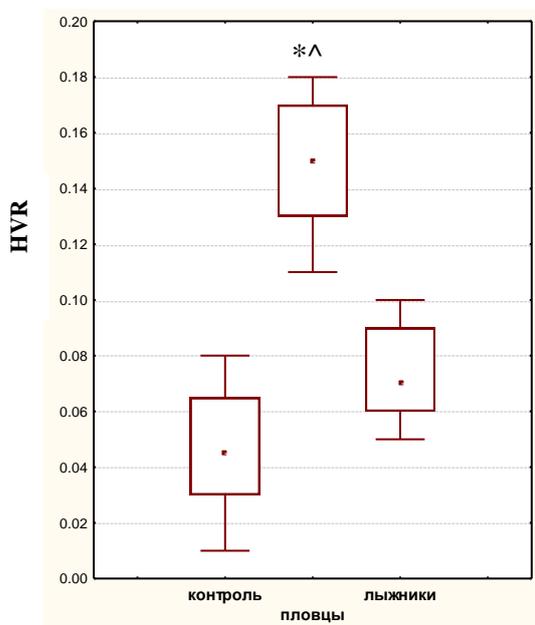
Таблица 3. Индекс Кердо, САД, ДАД у испытуемых в фоновом периоде и на 25-й минуте гипоксии, (M ±SD)

Показатель	Контроль (n=13)	Пловцы (n=12)	Лыжники (n=14)
Исходное состояние (фон)			
Индекс Кердо	-4.08 ± 9.33	2.70 ± 1.14*	-20.28 ± 6.32**^^
САД	123.08 ± 2.37	125.27 ± 4.38	121.50 ± 3.86
ДАД	74.75 ± 2.46	75.82 ± 3.30	72.93 ± 2.34
25-я минута гипоксии			
Индекс Кердо	13.23±6.3	15.44±7.9	3.53±2.7*^
САД	135.8 ± 4.4	138.6 ± 4.2	136.1 ± 3.4
ДАД	84.2 ± 2.6	87.2 ± 2.7	78.4 ± 2.3

Примечание: \* -  $p \leq 0.05$ , \*\* -  $p \leq 0.01$  — уровень значимости отличий от контрольной группы; ^,  $p \leq 0.05$ , ^^ -  $p \leq 0.01$  — уровень значимости отличий лыжников от пловцов

активацию вентиляторной функции в ответ на гипоксию, используя в основном увеличение глубины дыхания (HBDR).

А



Б

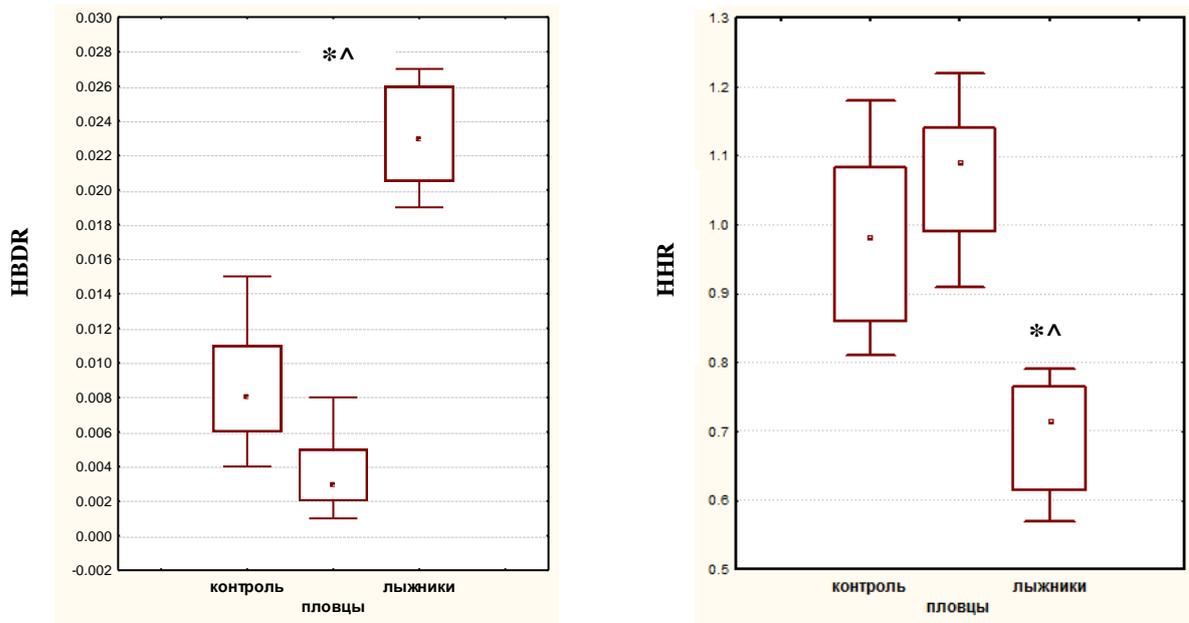


Рисунок 3. Отличия между группами по HVR, HBfR (А), HBDR, HHR (Б); \* - отличия от контрольной группы, ^ - отличия между пловцами и лыжниками;  $p < 0.05$

Корреляционный анализ зависимости между индексом Кердо в фоне и эффективностью дыхания при гипоксии (рисунок 4) показал, что смещение баланса ВНС влияет на эффективность дыхания и реактивность показателей КРС: повышение симпатического тонуса - рост ИК (пловцы) ведет к повышению  $EqO_2$ , усиление парасимпатических влияний - снижение ИК (лыжники) способствует снижению  $EqO_2$ .

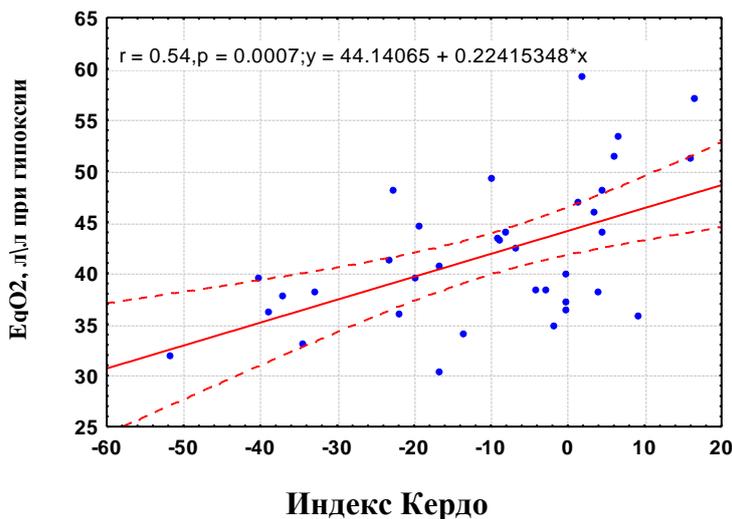


Рисунок 4. Зависимость между индексом Кердо в фоне и эффективностью дыхания ( $EqO_2$ ) при гипоксии

Результаты анализа ЭЭГ. Во всех группах отмечено достоверное повышение тета-ритма при гипоксии по сравнению с фоном: пловцы 6.36 (5.13 - 6.82) vs 3.41 (3.06-4.52), лыжники 8.42(8.01- 8.81) vs 5.16 (5.10 - 5.23), ( $p < 0.05$ ) и снижение альфа1-ритма относительно фона – пловцы 10.2 (10.02-10.98) vs 15.02 (14.92 -15.18), лыжники 10.46

(10.01-13.65) vs 15.14 (13.08-15.24 ),  $p < 0.05$ . Анализ межгрупповых различий при гипоксическом тесте между группами пловцов и лыжников не выявил статистически значимых изменений по основным ритмам ЭЭГ.

*Велоэргометрический тест.* Функциональные особенности газообмена и кардиореспираторной системы у пловцов и лыжников, обнаруженные в гипоксическом тесте, проявляются и во время физической нагрузки (таблица 4). Физически нетренированные лица достигали уровня ПАНО при самой низкой нагрузке  $91,7 \pm 7,5$  Вт, пловцы – при  $117,8 \pm 15,3$  Вт, а лыжники – при  $188,4 \pm 16,8$  Вт. Показатель аэробно-анаэробных соотношений, который рассчитывается как процентная доля потребления кислорода при ПАНО от  $VO_{2max}$ , у лыжников наибольший (таблица 4). При этом у лыжников самая низкая ( $p < 0.001$ ) кислородная стоимость работы (КСР), и самый высокий МПК ( $p < 0.001$ ), что говорит об эффективности работы кислородтранспортной системы в ответ на повышенный кислородный запрос.

Таблица 4. Мощность нагрузки на уровне порога анаэробного обмена (WПАНО), максимальное потребление кислорода (МПК), процентная доля аэробной эффективности (WПАНО от МПК) и кислородная стоимость работы (КСР) для лиц контрольной группы, пловцов и лыжников

Показатель	Контроль	Пловцы	Лыжники
<b>WПАНО</b> , мощность нагрузки на уровне порога анаэробного обмена, Вт	$91.7 \pm 7.5$	$117.8 \pm 15.3$	$188.4 \pm 16.8$ ***^^
<b>МПК</b> , максимальное потребление кислорода, мл/мин/кг	$42.9 \pm 1.3$	$46.2 \pm 1.5$	$57.2 \pm 1.5$ *** ^^
<b>WПАНО от МПК</b> , доля потребления $O_2$ при ПАНО от МПК %	$49.8 \pm 3.1$	$58.1 \pm 5.1$	$78.7 \pm 5.3$ ***^
<b>КСР</b> , кислородная стоимость работы ,мл $O_2$ \Вт*мин	$18.6 \pm 0,56$	$18.1 \pm 1.51$	$14.2 \pm 0.31$ *^

\*- отличия от контрольной группы, ^- отличия между пловцами и лыжниками; ^ -  $p < 0.05$ ; \*\*,^^  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$

Это находит подтверждение при анализе зависимости между индексом Кердо и эффективностью газообмена (обратные значения  $EqO_2$ ) при мышечной нагрузке (рисунок 5) и объясняет тот факт, что уровень ПАНО достигается у лыжников при большей мощности и длительности мышечной нагрузки по сравнению с пловцами.

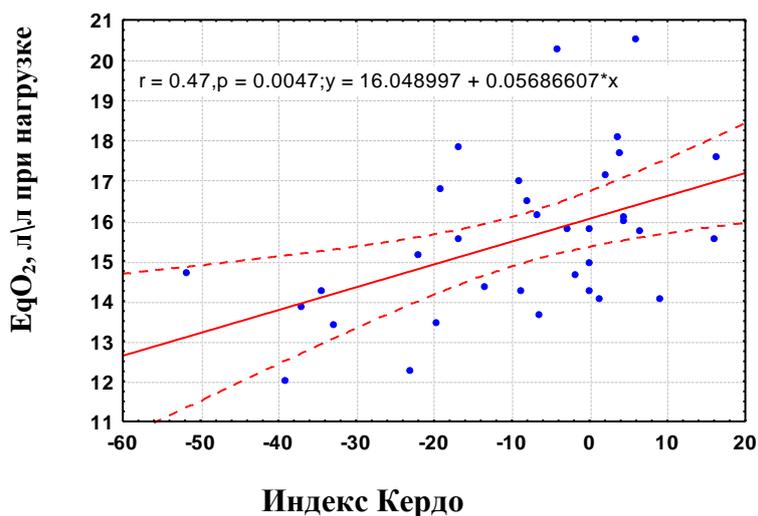


Рисунок 5. Зависимость между индексом Кердо и эффективностью газообмена (обратные значения  $E_{qO_2}$ ) при мышечной нагрузке по всей группе спортсменов

**3-я серия.** Обследовались спортсмены, тренирующиеся в одном циклическом виде спорта – бегуны на средние дистанции. Сравнение проводилось между мастерами (МС и КМС, группа М) и разрядниками (1 и 2-й разряд, группа Р). Индекс массы тела мастеров и разрядников достоверно не различается ( $21.5 \pm 1.8$  vs  $20.6 \pm 1.4$ , соответственно,  $p > 0.05$ ).

Таблица 5. Реакция легкоатлетов (мастеров и разрядников) на острую гипоксию,  $M \pm SD$

Показатели	Группы	Фон	Гипоксия	ANOVA $\gamma$		
				Группы	Гипоксия	Группа* Гипоксия, $p \leq$
$VCO_2$ (мл\мин)	Все	$236.2 \pm 40.2$	$266.5 \pm 76.4$		0.044	
	М	$243.6 \pm 43.5$	$244.9 \pm 83.9$	NS	0.028	0.034
	Р	$228.8 \pm 37.4$	$288.1 \pm 65.0^*$			
$VO_2$ (мл\мин)	Все	$255.1 \pm 35.8$	$211.7 \pm 59.0$		0.000	
	М	$259.4 \pm 35.2$	$199.1 \pm 68.7^*$	NS	0.000	0.082
	Р	$250.8 \pm 37.9$	$224.3 \pm 47.7$			
VE (л\мин)	Все	$10.3 \pm 1.8$	$12.2 \pm 4.2$		0,026	
	М	$10.4 \pm 2.3$	$10.8 \pm 2.7$	NS	0.018	0.066
	Р	$10.2 \pm 1.4$	$13.6 \pm 5.0^*$			

Примечание: \* - достоверность отличий,  $p \leq 0.05$ ; М –мастера, Р - разрядники

Реакция газообмена и легочной вентиляции в гипоксическом тесте в группах различалась. Потребление кислорода снизилось в М-группе, а выделение углекислого газа и минутная вентиляция увеличились в Р-группе (таблица 5). Анализ корреляционных взаимосвязей на основании приростов значений показателей (d) представлен в таблице 6. Он показывает, что основные корреляции у разрядников связывают прирост вентиляции

при гипоксии (dVEG) с приростами потребления O<sub>2</sub> (dVO<sub>2</sub>G) и выделения CO<sub>2</sub> (dVCO<sub>2</sub>G), что указывает на основную стратегию адаптивной реакции в группе разрядников - усиление функции доставки кислорода. Также обращает внимание, что только у мастеров обнаруживаются достоверные корреляции прироста ЧСС при гипоксии и приростом

Таблица 6. Корреляции между приростами кардиореспираторных показателей (delta-delta) в гипоксическом тесте в группах мастеров (M) и разрядников (P).

	dVEG		dVTG		dVO <sub>2</sub> G		dVCO <sub>2</sub> G		dPetCO <sub>2</sub> G		dRERG	
	P	M	P	M	P	M	P	M	P	M	P	M
dVO <sub>2</sub> G	0,79	0,21										
dVCO <sub>2</sub> G	0,84	0,22										
dPetCO <sub>2</sub> G	-0,18	-0,77										
dPetO <sub>2</sub> G												
dRERG					-0,11	-0,83						
dFeO <sub>2</sub> G											0,28	0,83
dFeCO <sub>2</sub> G									0,62	0,34		
dEqO <sub>2</sub> G	0,71	0,42			0,12	-0,75						
dEqCO <sub>2</sub> G	0,53	0,75							-0,17	-0,78		
dHRG			-0,19	0,79			-0,21	0,78				

Примечание: M – мастера, P - разрядники

глубины дыхания (dVTG) и приростом выделения углекислого газа (dVCO<sub>2</sub>G) при гипоксии. Различия между группами хорошо иллюстрируются при построении графической корреляционной зависимости для показателей, характеризующих сопряженность реакций дыхательной и сердечной деятельности при гипоксическом воздействии. На рисунке 6 приведена зависимость, характеризующая отношение прироста вентиляции (dVE) в ответ на прирост CO<sub>2</sub> в конечной порции выдыхаемого воздуха (dPetCO<sub>2</sub>) в условиях гипоксии. Мастера, в отличие от разрядников, демонстрируют точность настройки газообменной и вентиляторной функции ( $r = -0,69$ ;  $p = 0,014$ ), что говорит об усилении сопряженности функции кардиореспираторной системы при остром воздействии гипоксии. Анализ показателей реактивности вентиляторных и сердечных ответов на гипоксию показал более низкую вентиляторную реактивность (HVR, HBfR) у мастеров (M) по сравнению с разрядниками (P): HVR  $0.02 \pm 0.09$  (M) vs  $1.61 \pm 1.5$  (P); HBfR  $0.23 \pm 0.06$  (M) vs  $0.71 \pm 1.3$  (P),  $p < 0.05$ .

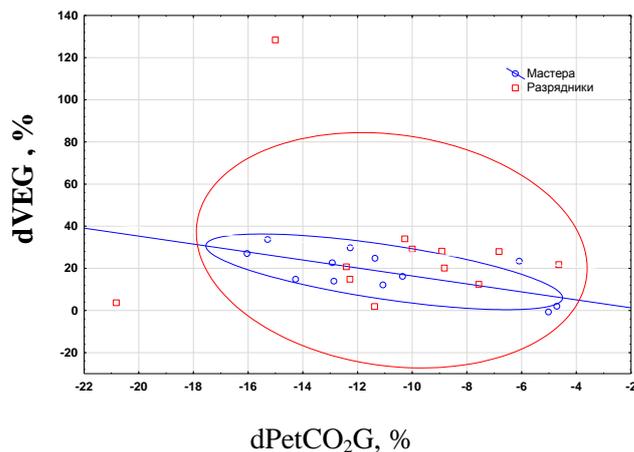


Рисунок 6. Зависимость между индивидуальными приростами вентиляции (dVEG) и приростом CO<sub>2</sub> в конечной порции выдыхаемого воздуха (dPetCO<sub>2</sub>G) у спортсменов-бегунов при гипоксии. Для Мастеров:  $dVEG = -2,5199 - 1,8915 \times (dPetCO_2G)$ ,  $r = -0,69$ ,  $p < 0,014$ ; для Разрядников  $r = -0,15$ ,  $p = 0,64$ . Эллипс охватывает 66% точек.

Для оценки возможных механизмов интеграции функций был проведен анализ когерентности временных рядов сердечных и дыхательных ритмов. Для анализа сопряженности брали (исходно и во время гипоксии) показатели когерентности для

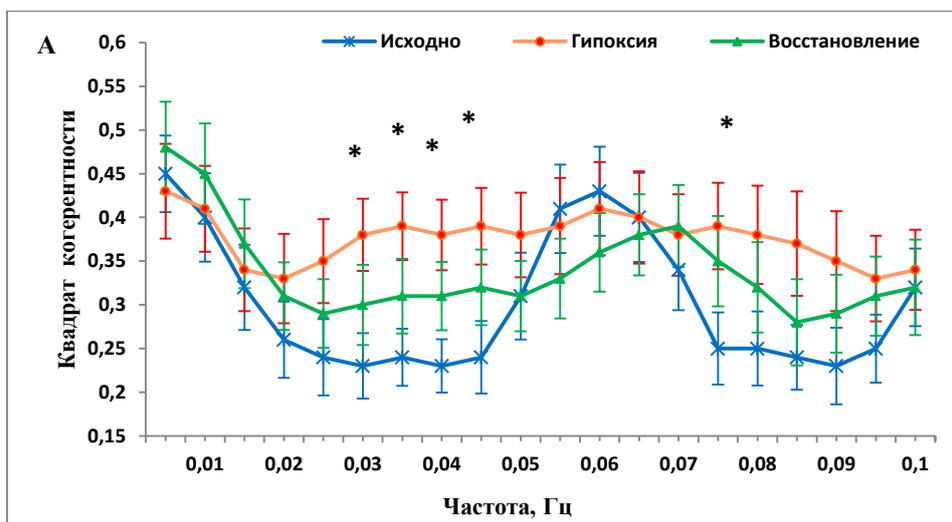
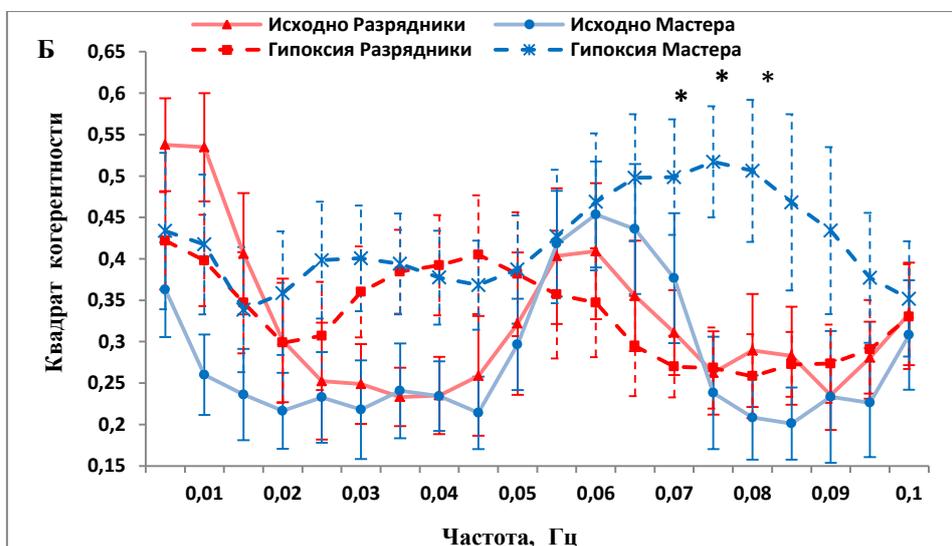


Рисунок 7. Когерентности временных рядов сердечных и дыхательных ритмов

А: Увеличение когерентности на частотах от 0,030 до 0,045 и 0,075 при остром воздействии гипоксии,  $n=20$ ; \* - достоверные отличия фон \ гипоксия,  $p < 0,05$ .



Б: У мастеров, в отличие от разрядников, обнаружено достоверное увеличение когерентности в ответ на гипоксию на частотах 0,075 - 0,085 Гц; \* - достоверные отличия между мастерами и разрядниками,  $p < 0,05$ .

частот, различающихся на 0.005 Гц. При гипоксии по сравнению с исходными значениями (рисунок 7 А) увеличение когерентности проявляется по всей группе достоверно на частотах 0.030 - 0.045 Гц ( $p < 0.05$ ) и на частоте 0.075 Гц ( $p = 0.029$ ). На частотах 0.080-0.090 Гц наблюдается тенденция к увеличению ( $p = 0.053-0.066$ ). Межгрупповой анализ (рисунок 7 Б) показал, что в ответ на гипоксию когерентность на частотах 0.075 - 0.085 Гц увеличивается только в группе Мастеров, но не в группе Разрядников.

В целом, полученные результаты позволяют предполагать, что в гипоксических условиях усиливается сопряженность показателей кардиореспираторной системы, как отражение изменения нейрональной пластичности нейро-висцеральных структур в результате их адаптивных изменений под влиянием интенсивных физических нагрузок и роста спортивной квалификации.

**Обсуждение результатов.** Считается, что комплексный анализ динамики показателей кардиореспираторной системы у здоровых мужчин с разными уровнями привычной физической активности наиболее адекватно отражает состояние тренируемости, т.е. индивидуальные особенности адаптации организма к мышечной работе и активацию систем, участвующих в обеспечении газотранспортной функции (Солодков, Сологуб, 2008; Guyenet, 2014). В настоящей работе мы обнаружили, что вариабельность ответных реакций на гипоксию, может быть отражением накопленных адаптивных изменений (следов «гипоксической памяти») на уровне нейро-висцеральных механизмов регуляции дыхания, которые сформированы под влиянием привычного вида физических тренировок, а также длительности и силы «гипоксии нагрузки» в зависимости от специфики тренировочного процесса. Эти особенности отражают специальную тренированность, т.е. совершенствование конкретного вида мышечной деятельности, избранного в качестве предмета спортивной специализации, направленного на усиления максимальных функциональных возможностей (Земцова, 2010). Показано, что для пловцов характерна большая хемореактивность вентиляторного ответа на возникающую гипоксемию, вследствие чего они демонстрируют рост частоты дыхания и повышение уровня вентиляции в гипоксическом тесте. Об этом свидетельствуют повышенные значения у пловцов реактивности вентиляторной (HVR) и сердечной (HHR) реакции, а также меньшее снижение  $SaO_2$  при гипоксии по сравнению с лыжниками и контролем. У пловцов повышение вентиляторной и сердечной реакции сопряжено с более выраженной, по сравнению с лыжниками, симпатической активностью и повышением уровня системного АД, о чем свидетельствуют значения индекса Кердо в конце гипоксического теста. В литературе увеличенная симпатическая активация от сенсibilизированных каротидных хеморецепторов рассматривается как стимулятор сердечной активности,

который способствует увеличению сердечного ритма в условиях гипоксии, одновременно помогая увеличить кровоток и минимизировать снижение доставки O<sub>2</sub> при падении напряжения O<sub>2</sub> в воздухе (Hansen, Sander, 2003; Ainslie, Duffin, 2009; Dempsey et al., 2014). Изменения хеморецепторной чувствительности и реактивности обеспечивают пловцам длительное поддержание более высокого уровня сатурации O<sub>2</sub> в крови при гипоксии. В то же время, подобная перенастройка снижает экономичность и длительность аэробного периода мышечной работы у пловцов по сравнению с лыжниками в условиях нормоксии, о чем свидетельствует динамика ПАНО, МПК и кислородная стоимость работы.

Тренировки на выносливость (лыжники) способствует усилению парасимпатической активности и, параллельно, снижению хемореактивности ответа кардиореспираторной системы на гипоксемию, что сопровождается большим понижением SaO<sub>2</sub> в гипоксическом тесте. Вместе с тем, анализ результатов при выполнении испытуемыми физической работы нарастающей мощности показал, что в условиях нормоксии ПАНО и МПК у спортсменов с аэробным типом тренировочной нагрузки (лыжники) достигаются при большей мощности мышечной нагрузки и сочетаются с более эффективными характеристиками кислородной стоимости работы по сравнению с пловцами и физически нетренированными лицами. Известно, что ПАНО при более высоком уровне потребления O<sub>2</sub> говорит о повышенных функциональных резервах системы кислородного обеспечения мышечной деятельности (Kubukeli et al., 2002; Уилмор, Костил, 2005). Можно предполагать, что сниженный периферический кровоток в у лыжников по сравнению с пловцами и контролем в покое указывает на более экономное кровоснабжение неработающих мышц и кожи, обеспечивая функциональный резерв для увеличения газообмена при выполнении физической работы. В пользу такого вывода также говорят полученные нами (Gilinsky et al, 2018) и другими авторами (Kimura et al, 2000) данные о влиянии спортивных тренировок на функционирование сердца и сосудов путем регуляции NO зависимых путей.

Таким образом, длительные и специфические для каждого вида спорта тренировки вызывают и закрепляют адаптивные изменения хеморецепторной реактивности (нейрональная пластичность), влияя на характеристики легочной и сердечной функции. Это сказывается на физиологических показателях как в гипоксическом тесте, так и при интенсивной мышечной нагрузке. Для лыжников характерен низкорепактивный тип реагирования на гипоксию с доминированием парасимпатической активации ВНС и пониженной хемореактивностью кардиореспираторной системы, использование механизма перераспределения периферического кровотока к активно функционирующим органам, снижение кислородной стоимости работы (энергоэкономный гипоксический тип). У

пловцов формируется более высокорезактивный тип гипоксического ответа с доминированием симпатического влияния ВНС, более выраженными ответными реакциями кардиореспираторной системы, обеспечивающие более высокий уровень  $\text{SaO}_2$  при гипоксии, но повышающий кислородную стоимость работы (энергозатратный гипоксический тип).

Результаты исследования особенностей межсистемной интеграции и хемореактивности кардиореспираторной системы спортсменов в зависимости от уровня спортивной квалификации показывают, что рост спортивного мастерства (от спортсменов разрядников к спортсменам высокого класса в одном виде спорта) происходит не только за счет изменений абсолютных значений кардиореспираторных показателей, но и за счет изменения механизмов, обеспечивающих оптимальность («точность») настройки хеморецепторных реакций на развивающуюся гипоксемию. Обнаруженное у высококлассных спортсменов-легкоатлетов усиление сопряженности прироста легочной вентиляции и прироста  $\text{pCO}_2$  в артериальной крови на гипоксическую гиперкапнию, по-видимому, отражает адаптивные настройки кардиореспираторной системы у спортсменов высокого класса на интенсивные мышечные нагрузки. Надо полагать, согласованная деятельность легких, сердца, сосудов, а также кислородтранспортных свойств крови важна для повышения функциональных резервов организма спортсмена. В пользу этой гипотезы говорили полученные в нашей лаборатории факты, указывающие на более быструю перенастройку variability сердечного ритма в переходных состояниях (нормоксия-гипоксия) у спортсменов высокой квалификации (Кривошеков, Вергунов, Балиоз, 2015), а также наши результаты, говорящие об усилении межсистемной интеграции при адаптации к высокогорной гипоксии (Диверт, Вергунов, Балиоз и др., 2017) и при аудиовизуальной стимуляции у спортсменов (Головин, Балиоз, Кривошеков и др., 2018).

## **Выводы**

1. Развитие адаптивной хеморецепторной чувствительности и компенсаторное изменение реактивности функции кардиореспираторной системы формируются под влиянием характера физической активности. Наибольшую устойчивость по поддержанию уровня насыщения крови кислородом в гипоксическом тесте показывают спортсмены, у которых тренировочная деятельность связана с гипоксическими нагрузками.

2. Адаптивные изменения системных механизмов регуляции обусловлены физической тренировкой различной аэробной направленности. Аэробная направленность тренировок на выносливость (лыжные гонки) формирует низкорезактивный тип реагирования на нарастающую ингаляционную гипоксию с доминированием

парасимпатической активации вегетативной нервной системы, слабо выраженными ответными реакциями кардиореспираторной системы, большим снижением сатурации гемоглобина крови при гипоксии (энергоэкономный гипоксический тип).

3. Регулярные занятия плаванием с задержкой дыхания формируют высокорезервный тип гипоксического ответа с доминированием симпатического влияния вегетативной нервной системы, выраженными хеморецепторными реакциями кардиореспираторной системы, сохранением повышенного уровня сатурации гемоглобина крови кислородом при гипоксии (энергозатратный гипоксический тип).

4. Сравнительно сниженный периферический кровоток в гипоксической пробе в сочетании с усиленной парасимпатической активностью у лыжников по сравнению с повышенным кровотоком и усиленной симпатической активностью у пловцов, говорит о более экономном кровоснабжении мышц и кожи у лыжников в покое, обеспечивая им большую емкость поддержания аэробных возможностей при физической нагрузке по сравнению с пловцами.

5. При спектральном анализе ЭЭГ не выявлено межгрупповых различий в динамике биоэлектрической активности мозга в фоне и во время гипоксии в зависимости от вида спорта (пловцы - лыжники) и в зависимости от уровня квалификации легкоатлетов-бегунов (мастера - разрядники).

6. Включение компенсаторных механизмов сохранения газового гомеостаза при гипоксической нагрузке у пловцов, которое обеспечивает им более высокое поддержание напряжения кислорода в крови, сочетается с понижением функционального резерва кардиореспираторной системы при мышечной нагрузке в аэробном диапазоне, тогда как у лыжников адаптивная стратегия, нацеленная на экономичность работы кардиореспираторной системы и мышечного кровотока при гипоксии, обеспечивает им поддержание более высокого аэробного резерва при мышечной активности.

7. Повышение уровня спортивной квалификации у легкоатлеты-бегуны на средние дистанции сопровождается усилением межсистемной интеграции функций кардиореспираторной системы, снижением хемореактивности внешнего дыхания и увеличением кардиореспираторной когерентности в гипоксическом тесте. Способность усиливать сопряженность функций сердечно-сосудистой и дыхательной систем отражает совершенствование физиологических механизмов при адаптации кардиореспираторной системы к длительным интенсивным аэробным нагрузкам.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Dmitry Yu. Uryumtsev, Valentina V. Gulyaeva, Margarita I. Zinchenko, Victor I. Baranov, Vladimir N. Melnikov, **Natalia V. Balioz** and Sergey G. Krivoschekov. Effect of Acute Hypoxia on Cardiorespiratory Coherence in Male Runners // *Frontiers in Physiology*. – 2020. – №11 (Doi: 10.3389/fphys.2020.00630) (**WoS Q1**).
2. **Балиоз Н.В.**, Баранов В.И., Боброва Ю. В., Диверт В.Э., Кривошеков С.Г. Особенности межсистемной интеграции и хемореактивности кардиореспираторной системы спортсменов в зависимости от уровня спортивной квалификации // *Ульяновский медико-биологический журнал* – 2018. – №3. – С.133-144.
3. Golovin M.S., Aizman R.I., **Balioz N.V.**, Krivoschekov S.G. Integration of functional, psychophysiological and biochemical processes in athletes // *Human Physiology*. – 2018. – Т. 44, № 1. – С. 54-59. (**Scopus**)
4. Gilinsky M.A., Krivoschekov S.G., Latysheva T.B., Naumenko S.E., Gilinskaya O.M., **Balioz N.V.**, Karmakulova I.V., Aizman R.I., Golovin M.S. l-arginine and its methylated derivatives in the blood of athletes // *Human Physiology*. – 2018. – Т. 44, № 6. – С. 679-685 (**Scopus**)
5. Диверт В.Э., Вергунов Е.Г., **Балиоз Н.В.**, Кушнир К.Ю., Куликов В.Ю., Кривошеков С.Г. Вегетативный баланс организма и хемореактивные свойства кардиореспираторной системы у альпинистов // *Сибирский научный медицинский журнал*. – 2017. – Т. 37, №3. – С.72-78.
6. Кривошеков С.Г., Белишева Н.К., Николаева Е.И., Вергунов Е.Г., Мартынова А.А., Ельникова О.Е., Пряничников С.В., Ануфриев Г.Н., **Балиоз Н.В.** Концепция аллостаза и адаптация человека // *Экология человека*. – 2016. – № 7. – С.17-25. (**Scopus**)
7. Golovin M.S., **Balioz N.V.**, Aizman R.I., Krivoschekov S.G. Effect of Audiovisual Stimulation on the Psychophysiological Functions in Track and Field Athletes // *Human Physiology*. – 2015. – Vol. 41, No. 5. – pp. 532–538. (**Scopus**)
8. Кривошеков С.Г., **Балиоз Н.В.** Хеморефлекторные механизмы адаптивного реагирования на действие экстремальных факторов // *Бюллетень сибирской медицины*. – 2014. – Т.13, № 6. – С.146-154.
9. Krivoschekov S.G., **Balioz N.V.**, Nekipelova N.V., Kapilevich L.V. Age, gender, and individually-typological features of reaction to sharp hypoxic influence // *Human Physiology*. – 2014. – Vol.40, No 6. – P.613-622. (**Scopus**)

10. **Balioz N.V.**, Krivoschekov S.G. Individual typological features in the EEG of athletes after acute hypoxic treatment // Human Physiology. – 2012. – Vol. 38, No 5. – P.470-477. (*Scopus*)

## **УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ**

VE – легочная вентиляция

BF – частота дыхания

VT – дыхательный объем

VO<sub>2</sub> – скорость потребления кислорода

VCO<sub>2</sub> – скорость выделения углекислого газа

EqO<sub>2</sub> – вентиляторный эквивалент по O<sub>2</sub>

SaO<sub>2</sub> – сатурация, насыщение гемоглобина крови кислородом

САД – систолическое артериальное давление

ДАД – диастолическое артериальное давление

ИМТ – индекс массы тела

КРС – кардиореспираторная система

ЭЭГ – электроэнцефалограмма

ИК – индекс Кердо

ПАНО – порог анаэробного обмена

МПК – максимальное потребление кислорода

HR – частота сердечных сокращений

Fi O<sub>2</sub> – концентрация кислорода во вдыхаемой смеси

PetCO<sub>2</sub> – концентрация CO<sub>2</sub> в конечной порции выдыхаемого воздуха

КСР – кислородная стоимость работы

W<sub>пано</sub> – порог анаэробного обмена

W<sub>пано</sub> от МПК – доля потребления кислорода от МПК

ИМТ – индекс массы тела

HVR – прирост вентиляции на прирост сатурации

HBDR – прирост глубины дыхания на прирост сатурации

HBfR – прирост частоты дыхания на прирост сатурации

HHR – прирост ЧСС на прирост сатурации

SBLF – кожный кровоток

MBLF – мышечный кровоток