

ОСОБЕННОСТИ ПЕРЕСТРОЕК ПОКАЗАТЕЛЕЙ ГАЗООБМЕНА В ОТВЕТ НА ГИПОКСИЧЕСКИ-ГИПЕРКАПНИЧЕСКОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ У ЮНОШЕЙ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

И.В. Аверьянова, *Inessa1382@mail.ru*, <https://orcid.org/0000-0002-4511-6782>
С.И. Вдовенко, *Vdovenko.sergei@yandex.ru*, <https://orcid.org/0000-0003-4761-5144>
Научно-исследовательский центр «Арктика» Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Магадан, Россия

Аннотация. Цель. Выявление изменений характеристик газообмена и функции внешнего дыхания при гипоксически-гиперкапнической нагрузке у юношей Магаданской области. **Материалы и методы.** Проведено комплексное обследование юношей призывного возраста 18–21 года, постоянных жителей северо-востока России. Использовалась гипоксически-гиперкапническая проба с возвратным дыханием без поглощения CO₂. До и после ререспирации с помощью метода непрямой калориметрии анализировался газовый состав выдыхаемого воздуха, параметры внешнего дыхания, энерготраты организма в состоянии покоя, дыхательный коэффициент, показатели вентиляционного эквивалента по углекислоте и кислороду (газоанализатор «НПК «Карбоник», метабологграф Medgraphics VO2000). Статистическая обработка данных проводилась с применением пакета Statistica 7.0. **Результаты.** Выявлена значимая постререспирационная динамика большинства показателей газообмена и внешнего дыхания. В ответ на гипоксически-гиперкапническое воздействие происходит увеличение энерготрат в состоянии покоя, минутного объема дыхания, выделения углекислоты и потребление кислорода за 1 минуту, что происходит на фоне достоверного снижения коэффициента использования кислорода. **Заключение.** Установлено, что влияние гипоксически-гиперкапнической пробы на организм заключается в выраженном изменении проанализированных показателей. Это проявляется в интенсификации обмена веществ на пике пробы со снижением в восстановительном периоде ниже фонового уровня. При этом происходит перестройка паттернов дыхания с выраженным увеличением легочной вентиляции и с сохранением более высоких величин глубины дыхания относительно фонового значения на каждом отрезке восстановительного периода, вплоть до 3-й минуты.

Ключевые слова: юноши, газообмен, гиперкапния, гипоксия, ререспирация, непрямая калориметрия

Для цитирования: Аверьянова И.В., Вдовенко С.И. Особенности перестроек показателей газообмена в ответ на гипоксически-гиперкапническое воздействие у юношей Магаданской области // Человек. Спорт. Медицина. 2023. Т. 23, № 1. С. 13–20. DOI: 10.14529/hsm230102

GAS EXCHANGE READJUSTMENTS IN RESPONSE TO HYPOXIC-HYPERCAPNIC EXPOSURE IN YOUNG MALE RESIDENTS OF THE MAGADAN REGION

I.V. Averyanova, Inessa1382@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4511-6782>
S.I. Vdovenko, Vdovenko.sergei@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4761-5144>

Scientific Research Center "Arktika", Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia

Abstract. Aim. The paper aims to identify the characteristics of gas exchange and external respiration during hypoxic-hypercapnic exposure in young men of the Magadan region. **Materials and methods.** A comprehensive survey of young men of military age (18–21) who are permanent residents of Russia's northeast was carried out. A hypoxic-hypercapnic test with CO₂ free respiration was used. Before and after respiration, the indirect calorimetry method was used to analyze the composition of exhaled gases, the parameters of external respiration, energy expenditure at rest, the respiratory quotient, and ventilation equivalents for oxygen and carbon dioxide (Carbonic gas analyzer, Medgraphics VO2000 gas meter). Statistical data processing was performed using the Statistica 7.0 package. **Results.** Significant post-respiratory dynamics of most indicators of gas exchange and external respiration was revealed. In response to hypoxic-hypercapnic exposure, there was an increase in energy expenditure at rest, minute ventilation, one-minute CO₂ emission, and one-minute oxygen uptake, which occurred in the presence of a significant decrease in the oxygen utilization factor. **Conclusion.** The effect of hypoxic-hypercapnic exposure can be seen as a pronounced change in the parameters of interest. This was associated with metabolic activation at peak exposure and a decrease to below baseline levels in the recovery period. In this case, the breathing patterns readjusted with a pronounced increase in pulmonary ventilation and the preservation of above-baseline levels of the depth of breathing at each time point of the recovery period up to the 3rd minute.

Keywords: young men, gas exchange, hypercapnia, hypoxia, rebreathing, indirect calorimetry

For citation: Averyanova I.V., Vdovenko S.I. Gas exchange readjustments in response to hypoxic-hypercapnic exposure in young male residents of the Magadan region. *Human. Sport. Medicine.* 2023;23(1):13–20. (In Russ.) DOI: 10.14529/hsm230102

Введение. В научной среде сложилось устойчивая точка зрения, что при регуляции физиологических функций стимулы гипоксического и гиперкапнического характера взаимно усиливаются [1, 8]. При этом простое воздействие гипоксии при отсутствии гиперкапнии, по сути, не приводит к активизации дыхания [8]. Основное значение респираторной системы заключается в достижении и поддержании оптимального газового состава артериальной крови – напряжения кислорода (P_{O₂}) и углекислого газа (P_{CO₂}) и тем самым в известной мере – концентрации водородных ионов [2].

Влияние гипоксических и гиперкапнических стимулов приводит к адапционным сдвигам в виде повышения физической работоспособности и функциональных возможностей сердечно-сосудистой и респираторной систем [8]. Следует отметить, что среднее по интенсивности воздействие гиперкапнии

и гипоксии, а также их различные комбинации имеют определенное компенсаторно-приспособительное значение в формировании адаптивных реакций, так как способствуют активации механизмов, направленных в конечном счете на повышение устойчивости организма к целому комплексу экстремальных факторов [1].

Непрямая калориметрия – наиболее используемый метод измерения расхода энергии как в состоянии покоя, так и при проведении различных функциональных тестов, направленных на изучение и понимание энергетического гомеостаза. Данный метод позволяет наиболее точно оценить характер вентиляторного ответа и степень перестройки газообмена [13].

В связи с вышесказанным целью нашей работы явилось определение характерных особенностей перестройки газообмена у юношей в ответ на воздействие пробы с возвратным дыханием.

Методы исследования. На базе военного комиссариата Магаданской области было обследовано 43 призывника 18–21 года (средний возраст $20,0 \pm 0,3$ года). В качестве нагрузки использовалась функциональная проба с возвратным дыханием (ререспирацией) без поглощения CO_2 . Изначально с помощью газоанализатора «Карбоник» у каждого обследуемого определялись фоновые значения O_2 и CO_2 в выдыхаемом воздухе (в %). Во время проведения пробы обследуемый совершал 3 максимальных выдоха в мешок (по типу мешка Дугласа); дальнейшее дыхание осуществлялось из данного герметичного пространства в течение 3 минут, при этом нос закрывался зажимом [7]. После завершения пробы оставшаяся в мешке газово-воздушная смесь подвергалась анализу на процентное содержание CO_2 и O_2 . До проведения пробы с возвратным дыханием, на пике нагрузки (сразу после ее проведения), на 2-й и на 3-й минуте восстановительного периода анализировались показатели газообмена, а также показатели респираторной системы с помощью метаболога Medgraphics VO2000. Определялись энергозатраты (Kcal, ккал/мин; REE, ккал/день), их процентное отношение к должному уровню (REE/Ped, %), дыхательный объем (V_t ВТПС, мл), частота дыхания (RR, цикл/мин), минутный объем дыхания (VE ВТПС, л), дыхательный коэффициент (RQ, усл. ед.), скорость потребления кислорода и выделения углекислоты (VO_2 , VCO_2 , мл/мин) с соотношением данных показателей к частоте дыхания (VO_2 , VCO_2 , мл/ЧД), концентрация кислорода и углекислого газа в выдыхаемом воздухе (FETO₂, FETCO₂, %), показатели вентиляционного эквивалента по кислороду и углекислому газу (VE/VO_2 , VE/VCO_2) и коэффициент использования кислорода, КИО₂ (Ox. Util. Fact., мл/л).

Полученные результаты подвергались статистической обработке с применением пакета Statistica 7.0. Проверка на нормальность распределения переменных осуществлялась с помощью теста Шапиро – Уилка. Результаты параметрических методов обработки представлены в виде среднего и ошибки средней ($M \pm m$). Статистическая значимость различий определялась с помощью t-критерия Стьюдента для зависимых выборок. Критический уровень значимости принимался равным или меньше 0,05.

Результаты. В таблице приведены характеристики непрямой калориметрии в состоя-

нии покоя, сразу после проведения ререспирации (постререспирационный период) и на 2-й и 3-й минуте восстановительного периода. Из представленных данных видно, что в постререспирационном периоде наблюдалась значимая динамика практически по всем изученным показателям газообмена. Так, в этом периоде исследования при гипоксически-гиперкапническом воздействии отмечалось статистически значимое увеличение Kcal, REE, REE/Pred, ЧД, МОД, выделения CO_2 за 1 минуту (VCO_2), потребление O_2 за одну минуту (VO_2), а также характеристик, отражающих соотношение этих величин с частотой дыхания, VE/VO_2 и концентрации кислорода в выдыхаемом воздухе (FET O_2) на фоне значимого снижения КИО₂. На второй минуте восстановительного периода ререспирационной пробы отмечалось статистически значимое снижение относительно показателей постререспирационного периода Kcal, REE, REE/Pred, ДО, МОД, VCO_2 (мл/мин), VO_2 (мл/мин), VCO_2 (мл/ЧД), VO_2 (мл/ЧД). На 2-й минуте восстановительного периода показатели ЧД, VE/VO_2 , КИО₂ относительно постререспирационного периода не изменялись. На третьей минуте восстановительного периода отмечалось продолжающееся значимое снижение относительно периода 2-й минуты восстановления показателей Kcal, REE, REE/Pred, VO_2 (мл/мин), числовые величины которых стали меньше фоновых показателей. На 3-й минуте восстановления показатели ДО, МОД, VCO_2 мл/мин были на значимую величину меньше, чем на 2-й минуте восстановления, но выше, чем в состоянии покоя, что отражает неполное восстановление этих характеристик относительно фоновых значений. Следует обратить внимание на неполное восстановление на 3-й минуте после пробы относительно фоновых величин показателей ДК, VCO_2 (мл/ЧД), VE/VO_2 , FET O_2 , КИО₂, изменение которых произошло на 1-й, 2-й минуте восстановительного периода с отсутствием значимых изменений на 3-й минуте нагрузки.

Полученные результаты указывают на сложный и разнообразный паттерн перестроек показателей газоанализа и внешнего дыхания в ответ на гипоксически-гиперкапническое воздействие. Необходимо отметить, что на пике нагрузки в мешке после проведения теста находилось $7,4 \pm 0,2$ % углекислого газа и $12,2 \pm 0,2$ % кислорода, что создавало возможность использования только собственного

Показатели непрямой калориметрии юношей 18–21 года в состоянии покоя, а также в разные этапы постреспираторного периода
Indirect calorimetry results of young men aged 18–21 at rest and at different stages during post-rebreathing

Исследуемые показатели Parameter	Этап эксперимента Stages of the experiment				Уровень значимости различий Significance of differences			
	Фон Baseline	Сразу после нагрузки Post exercise	2-я минута после пробы 2 nd minute post exercise	3-я минута 3 rd minute	Фон – 1 st мин Baseline – 1 st minute	1 мин – 2 мин From 1 st to 2 nd minute	2 мин – 3 мин From 2 nd to 3 rd minute	Фон – 3 мин Baseline – 3 rd minute
Ккал, ккал/мин / kcal/min	1,37 ± 0,04	1,93 ± 0,13	1,43 ± 0,07	1,22 ± 0,05	p < 0,001	p < 0,001	p < 0,05	p < 0,05
REE, ккал/день / kcal/day	2001,2 ± 61,5	2875,9 ± 189,7	2141,0 ± 97,9	1847,9 ± 66,8	p < 0,001	p < 0,001	p < 0,05	p < 0,05
RQ – ДК, усл. ед. / с. у.	0,78 ± 0,02	1,00 ± 0,03	1,01 ± 0,02	0,96 ± 0,02	p < 0,001	p = 0,74	p = 0,10	p < 0,001
REE/Pred, %	111,5 ± 2,9	161,4 ± 11,3	120,5 ± 5,4	103,3 ± 3,4	p < 0,001	p < 0,001	p < 0,01	p < 0,05
ЧД, цикл/мин / RR, bpm	16,5 ± 0,7	16,7 ± 0,8	16,2 ± 0,6	15,5 ± 0,6	p = 0,90	p = 0,63	p = 0,50	p = 0,29
ДО, мл / V _t , ml	575,4 ± 22,2	882,6 ± 62,4	706,7 ± 31,3	632,8 ± 30,1	p < 0,001	p < 0,05	p < 0,05	p < 0,05
МОД, л/мин / VE, l/min	8,6 ± 0,2	14,3 ± 0,9	11,4 ± 0,5	9,9 ± 0,4	p < 0,001	p < 0,01	p < 0,05	p < 0,01
VCO ₂ , мл/ЧД / ml/RR	15,1 ± 0,8	25,6 ± 2,2	19,6 ± 1,7	18,3 ± 1,1	p < 0,001	p < 0,05	p = 0,52	p < 0,05
VCO ₂ , мл/мин / ml/min	224,7 ± 8,6	383,4 ± 22,7	299,1 ± 12,3	247,3 ± 10,1	p < 0,001	p < 0,01	p < 0,01	p < 0,05
VO ₂ , мл/мин / ml/min	289,4 ± 8,9	398,9 ± 27,9	295,8 ± 13,4	256,1 ± 9,3	p < 0,001	p < 0,01	p < 0,01	p < 0,01
VO ₂ , мл/ЧД / ml/RR	19,4 ± 0,9	26,3 ± 2,3	19,6 ± 1,8	19,4 ± 1,4	p < 0,001	p < 0,05	p = 0,91	p = 0,99
VE/VCO ₂ , усл. ед. / с. у.	39,4 ± 1,0	37,6 ± 1,0	38,7 ± 0,8	39,6 ± 1,0	p = 0,21	p = 0,39	p = 0,48	p = 0,88
VE/VO ₂ , усл. ед. / с. у.	30,3 ± 0,8	37,7 ± 1,6	38,8 ± 1,2	38,1 ± 1,4	p < 0,001	p = 0,59	p = 0,69	p < 0,001
FET CO ₂ , %	3,3 ± 0,1	3,4 ± 0,1	3,3 ± 0,1	3,1 ± 0,1	p = 0,26	p = 0,14	p = 0,26	p = 0,17
FET O ₂ , %	16,7 ± 0,1	17,2 ± 0,1	17,5 ± 0,1	17,5 ± 0,1	p < 0,01	p = 0,12	p = 0,94	p < 0,001
КИО ₂ , усл. ед. Oxygen utilization factor, с. у.	34,1 ± 0,9	28,8 ± 1,3	26,8 ± 0,9	26,8 ± 0,9	p < 0,001	p = 0,21	p = 0,99	p < 0,001

метаболического CO_2 для оказания гиперкапнического воздействия. Показано, что в качестве реакции на пробу с возвратным дыханием в группе юношей из числа призывников наблюдаются изменения паттерна дыхания с увеличением МОД (легочной вентиляции) за счет повышения ДО без изменения ЧД относительно фоновых значений. Считается, что повышение роли ДО в реализации уровня легочной вентиляции (МОД) указывает на увеличение резервных возможностей респираторной системы и свидетельствует о том, что в организме в ходе компенсаторной реакции запускаются наиболее эффективные варианты приспособления к нагрузкам [1].

На пике ререспираторного теста отмечалось статистически значимое и значительное увеличение VCO_2 (на 70 %), при этом в восстановительном периоде данный показатель также был значимо выше, чем в состоянии покоя. Считается, что основной механизм хеморегуляции газообмена управляет функцией респираторной системы и направлен на сохранение оптимального парциального давления углекислоты в эритроцитарной массе [11]. Также известно, что самым быстрым способом уменьшить количество CO_2 в организме является усиление вентиляторной функции легких [9], так как хеморецепторы оказывают значительное влияние на активность бронхолегочной системы, чутко реагируя даже на незначительные изменения химического состава омывающей их крови [12]. Находясь в возбужденном состоянии, хеморецепторы способствуют усилению работы респираторной системы для достижения оптимального уровня соответствия метаболических потребностей органов и тканей организма [12].

Показатель VE/VCO_2 – вентиляционный эквивалент по углекислому газу, отражающий вентиляторные потребности при конкретном количестве выделяемого CO_2 [17] и рассматриваемый в настоящее время как маркер хеморефлекторной чувствительности [10]. При этом изменение линейной связи между VE и выведением углекислого газа (VE/VCO_2) в настоящее время используется в качестве оценки измерения вентиляторной эффективности [18]. В наших исследованиях возросшая на пике пробы легочная вентиляция (на 66 %) в полной мере обеспечивает удаление избытка углекислого газа, что подтверждается отсут-

ствием значимой динамики по показателю вентиляционного эквивалента по углекислоте в ответ на пробу с ререспирацией. Увеличенная минутная вентиляция (VE) и удаление CO_2 во время гипоксически-гиперкапнической нагрузки необходимы для гомеостатического контроля рН организма. При этом усиление вентиляции приводит к ускорению вымывания углекислоты через легкие, что в итоге приводит к падению артериального PCO_2 [9].

Показатель скорости потребления кислорода (VO_2) является центральной характеристикой газообмена. При этом высокие показатели VO_2 отражают не столько процессы состояния внешнего дыхания, сколько обменные процессы в организме и свидетельствуют о значительной интенсификации метаболизма [4]. После гипоксически-гиперкапнического воздействия происходит увеличение потребностей организма в кислороде, что проявляется возрастанием скорости его потребления (VO_2) на 34 % со снижением этого показателя в восстановительном периоде относительно фоновых величин. О снижении потребления кислорода после серий гипоксических тренировок указывается и в работах Г. Каратерзи (2011): по мнению автора, это отображает более эффективное использование кислорода тканями, свидетельствует об уменьшении метаболического запроса [6], а также является критерием тканевой адаптации к недостатку O_2 [3]. Отметим также работы F. Joulia (2002), где указывается, что гипоксемия и гиперкапния сопряжены со снижением захвата кислорода [15].

Показатели вентиляционного эквивалента по кислороду (VE/VO_2), определяют респираторные потребности при данном уровне утилизации O_2 [17]. Следует отметить, что в нашей работе получены достаточно низкие показатели эквивалента по кислороду в состоянии покоя (VE/VO_2), значительно ниже цифр, представленных в работах других исследователей [5]. При этом в ответ на ререспираторную пробу отмечается увеличение VE/VO_2 , что свидетельствует о снижении эффективности дыхания и подтверждается значимым снижением КИО_2 .

Данная динамика показателей КИО_2 и VE/VO_2 сопряжена со значимым снижением в восстановительном периоде (относительно фоновых и пиковых величин) энергетически-метаболических показателей газообмена:

Kcal, REE и REE/Pred, которые активно используются в зарубежной научной литературе в качестве критериев метаболической адаптации, а также «цены энергетических расходов» лиц, проживающих в различных климато-географических регионах, в том числе – циркумполярных [16]. В этом контексте результаты нашего исследования полностью согласуются с данными, где низкие величины REE после гипоксии авторы связывают с необходимостью энергосбережения с целью предотвращения дальнейшей потери энергии ввиду снижения потребления кислорода и это, по их мнению, может быть связано с уменьшением возбудимости в нейронах гиппокампа в мозге после гипоксии [14].

В целом, динамика скорости выведения углекислоты (VCO_2) не соответствует изменениям скорости потребления O_2 (VO_2), описанным выше. Так, на пике пробы VCO_2 возрастает на 70 % против 34%-ного увеличения скорости потребления кислорода. При этом соотношение VCO_2/VO_2 , отражающееся в показателе RQ (дыхательном коэффициенте), который оценивает характер метаболических процессов, увеличивается на пике нагрузки и не снижается в восстановительном периоде теста.

Заключение. Исходя из вышеизложенного, следует сделать вывод, что обнаруженные

особенности перестроек газообмена определяют паттерны дыхания при гипоксически-гиперкапническом воздействии, влияние которого заключаются в интенсификации метаболизма на пике пробы со снижением в восстановительном периоде. Реакция респираторной системы на сочетанное гиперкапнически-гипоксическое воздействие проявляется выраженным увеличением легочной вентиляции за счет возрастания глубины дыхания, с сохранением значимо более высоких величин данного показателя относительно фонового значения на любом отрезке восстановительного периода, вплоть до 3-й минуты. Кроме того, в нашем исследовании подтвержден ранее описанный факт снижения потребления кислорода после гипоксически-гиперкапнической пробы. Показатели вентиляционных эквивалентов, отражающие в целом эффективность респираторной системы по связыванию кислорода и выведению углекислого газа, имели сложный и разнонаправленный вектор перестроек, что проявлялось отсутствием значимой динамики вентиляционного эквивалента по углекислоте на всех этапах исследования с выраженными статистически значимыми изменениями вентиляционного эквивалента по кислороду в постреспираторном и восстановительном периоде.

Список литературы

1. Агаджанян, Н.А. Гипоксические, гипоканнические и гиперкапнические состояния / Н.А. Агаджанян, А.Я. Чижов. – М.: Медицина, 2003. – 93 с.
2. Бреслав, И.С. Центральная и периферическая хеморецепция системы дыхания / И.С. Бреслав, В.Ф. Пятин // Физиология дыхания / под ред. И.С. Бреслава, Г.Г. Исаева. – СПб.: Наука, 1994. – С. 416–472.
3. Горанчук, В.В. Гипокситерапия / В.В. Горанчук, Н.И. Сапова, А.О. Иванов. – СПб., 2003. – 536 с.
4. Гудков, А.Б. Внешнее дыхание человека на Европейском Севере / А.Б. Гудков, О.Н. Попова. – Архангельск: Изд-во Север. гос. мед. ун-та, 2012. – 252 с.
5. Диверт, В.Э. Индивидуально-типологическая оценка реакций кардиореспираторной системы на гипоксию и гиперкапнию у здоровых молодых мужчин / В.Э. Диверт, С.Г. Кривошецов, С.Н. Водяницкий // Физиология человека. – 2015. – Т. 41, № 2. – С. 64–73.
6. Каратерзи, Г.И. Эффект влияния прерывистой нормобарической гипоксии на некоторые показатели функции дыхательной системы / Г.И. Каратерзи // Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii. Chişinău. – 2011. – № 3. – С. 62–71.
7. Максимов, А.Л. Информативность температурных реакций кисти при воздействии на человека гипоксических факторов / А.Л. Максимов // Физиология человека. – 2005. – Т. 31, № 3. – С. 108–117.
8. Человек в условиях гипоканнии и гиперкапнии / Н.А. Агаджанян, И.Н. Полунин, В.К. Степанов и др. – Астрахань – Москва: АГМА, 2001. – 340 с.
9. Экспериментальное и теоретическое исследование вентиляционной реакции человека на гиперкапнию с помощью математической модели газообмена / А.И. Дьяченко, Е.С. Ермолаев, Ю.А. Шулагин и др. // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2015. – Т. 49, № 3. – С. 43–48.

10. *Cardiopulmonary exercise testing in obstructive sleep apnea syndrome* / C.C. Lin, W.Y. Hsieh, C.S. Chou et al. // *Respir Physiol Neurobiol.* – 2006. – No. 11. – P. 27–34.
11. *Central CO₂-chemoreception and integrated neural mechanisms of cardiovascular and respiratory control* / P.G. Guyenet, R.L. Stornetta, S.B. Abbott et al. // *Journal of Applied Physiology.* – 2010. – Vol. 108, no. 4. – P. 995–1002. DOI: <http://dx.doi.org/10.1152/jappphysiol.00712.2009>
12. *Ganong, W.F. Review of Medical Physiology* / W.F. Ganong. – Appleton and Lange. Connecticut, 1993. – 380 p.
13. *Lam, Y.Y. Indirect calorimetry: an indispensable tool to understand and predict obesity* / Y.Y. Lam, E. Ravussin // *Eur J Clin Nutr.* – 2017. – No. 71. – P. 318–322.
14. *Persistent suppression of resting energy expenditure after acute hypoxia* / K.M. Oltmanns, H. Gehring et al. // *Metabolism.* – 2006. – Vol. 55, no. 5. – P. 669–675.
15. *Reduced oxidative and blood lactic acidosis in trained breath-hold human divers* / F. Joulia, J. Steinberg, F. Wolff et al. // *Respiratory Physiology & Neurobiology.* – Vol. 133. – P. 121–130.
16. *Resting metabolic rate and daily energy expenditure among two indigenous Siberian populations* / P.T. Katzmarzyk, W.R. Leonard, M.H. Crawford et al. // *American journal of human biology.* – 2014. – No. 6. – P. 719–730.
17. *Solberg, G. Respiratory gas exchange indices for estimating the anaerobic threshold* / G. Solberg, B. Robstad, O.H. Skjønsberg // *J. Sport Sci. Med.* – 2005. – No. 4. – P. 29–36.
18. *Ventilatory efficiency in juvenile elite cyclists* / S.J. Brown, A. Ramanb, Z. Schladerb et al. // *Journal of Science and Medicine in Sport.* – 2013. – No. 16. – P. 266–270.

References

1. Agadzhanian N.A., Chizhov A.Ja. *Gipoksicheskie, gipokapnicheskie i giperkapnicheskie sostoyaniya: ucheb. posobie* [Hypoxic, Hypocapnic and Hypercapnic Conditions]. Moscow, Medicine Publ., 2003. 93 p.
2. Breslav I.S. *Central'naya i perifericheskaya hemoreceptsiya sistemy dyhaniya* [Central and Peripheral Chemoreception of the Respiration System]. St. Petersburg, Science Publ., 1994, pp. 416–472.
3. Goranchuk V.V., Sapova N.I., Ivanov A.O. *Gipoksiterapiya* [Hypoxytherapy]. St. Petersburg, 2003. 536 p.
4. Gudkov A.B., Popova O.N. *Vneshnee dyhanie cheloveka na Evropeyskom Severe* [External Respiration of a Person in the European North]. Arkhangelsk, Northern State Medical University Publ., 2012. 252 p.
5. Divert V.E., Krivoshchekov S.G., Vodyanitsky S.N. [Individual-Typological Assessment of Cardiorespiratory Responses to Hypoxia and Hypercapnia in Young Healthy Men]. *Fiziologiya cheloveka* [Human Physiology], 2015, vol. 41, no. 2, pp. 64–73. (in Russ.) DOI: 10.1134/S036211971502005X
6. Karaterzi G.I. The Effect of Intermittent Normobaric Hypoxia on Some Indicators of Respiratory System Functioning. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii. Chişinău*, 2011, vol. 3, pp. 62–71.
7. Maksimov A.L. [Informative Value of Changes in Hand Skin Temperature in Response to Hypoxic Exposure]. *Fiziologiya cheloveka* [Human Physiology], 2005, vol. 31, no. 3, pp. 108–117. (in Russ.) DOI: 10.1007/s10747-005-0054-8
8. Agadzhanjan N.A., Polunin I.N., Stepanov V.K. et al. *Chelovek v usloviyah gipokapnii i giperkapnii* [Man in Conditions of Hypocapnia and Hypercapnia]. Astrahan' – Moscow, AGMA Publ., 2001. 340 p.
9. Dyachenko A.I., Ermolaev E.S., Shulagin Yu.A. et al. [Experimenyal and Theoretical Studies of Human Hypercapnic Ventilator Response with the Use of Mathematical Gas Exchange Modeling]. *Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya medicina* [Aerospace and Environmental Medicine], 2015, vol. 49, no. 3, pp. 43–48. (in Russ.)
10. Lin C.C., Hsieh W.Y., Chou C.S. et al. *Cardiopulmonary Exercise Testing in Obstructive Sleep Apnea Syndrome*. *Respiratory Physiology Neurobiological*, 2006, no. 11, pp. 27–34. DOI: 10.1016/j.resp.2005.01.008
11. Guyenet P.G., Stornetta R.L., Abbott S.B. et al. *Central CO₂-Chemoreception and Integrated Neural Mechanisms of Cardiovascular and Respiratory Control*. *Journal of Applied Physiology*, 2010, vol. 108, no. 4, pp. 995–1002. DOI: 10.1152/jappphysiol.00712.2009

12. Ganong W.F. *Review of Medical Physiology*. Appleton and Lange. Connecticut, 1993. 380 p.
13. Lam Y.Y., Ravussin E. Indirect Calorimetry: an Indispensable Tool to Understand and Predict Obesity. *European Journal Clinical Nutr.*, 2017, no. 71, pp. 318–322. DOI: 10.1038/ejcn.2016.220
14. Oltmanns K.M., Gehring H., Rudolf S. et al. Persistent Suppression of Resting Energy Expenditure After Acute Hypoxia. *Metabolism*, 2006, vol. 55, no. 5, pp. 669–675. DOI: 10.1016/j.metabol.2006.01.004
15. Joulia F., Steinberg J., Wolff F. et al. Reduced Oxidative and Blood Lactic Acidosis in Trained Breath-Hold Human Divers. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, vol. 133, pp. 121–130. DOI: 10.1016/S1569-9048(02)00133-7
16. Katzmarzyk P.T., Leonard W.R., Crawford M.H. et al. Resting Metabolic Rate and Daily Energy Expenditure Among Two Indigenous Siberian Populations. *American Journal of Human Biology*, 2014, no. 6, pp. 719–730. DOI: 10.1002/ajhb.1310060606
17. Solberg G., Robstad B., Skjønberg O.H. Respiratory Gas Exchange Indices for Estimating the Anaerobic Threshold. *Journal Sport Science Medical*, 2005, no. 4, pp. 29–36.
18. Brown S.J., Ramanb A., Schladerb Z. et al. Ventilatory Efficiency in Juvenile Elite Cyclists. *Journal of Science and Medicine in Sport*, 2013, no. 16, pp. 266–270. DOI: 10.1016/j.jsams.2012.06.010

Информация об авторах

Аверьянова Инесса Владиславовна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории физиологии экстремальных состояний, Научно-исследовательский центр «Арктика» Дальневосточного отделения Российской академии наук, Магадан, Россия.

Вдовенко Сергей Игоревич, старший научный сотрудник лаборатории физиологии экстремальных состояний, Научно-исследовательский центр «Арктика» Дальневосточного отделения Российской академии наук, Магадан, Россия.

Information about the authors

Inessa V. Averyanova, Candidate of Biological Sciences, Leading Researcher, Laboratory of Physiology of Extreme Conditions, Research Center “Arktika”, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia.

Sergey I. Vdovenko, Senior Researcher, Laboratory of Physiology of Extreme Conditions, Research Center “Arktika”, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia.

Статья поступила в редакцию 22.11.2022

The article was submitted 22.11.2022