

ИЗМЕНЕНИЯ СИСТЕМНОЙ И РЕГИОНАРНОЙ ГЕМОДИНАМИКИ ПРИ ИНТЕНСИВНОЙ МЫШЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ (ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ)

М.В. Балыкин¹, Х.Д. Каркобатов², Ю.Х.-М. Шидаков³, И.В. Антипов¹

¹Ульяновский государственный университет, г. Ульяновск, Россия,

²Институт горной физиологии и медицины НАН Кыргызской Республики, г. Бишкек, Кыргызстан,

³Кыргызско-Российский Славянский университет, г. Бишкек, Кыргызстан

Цель: в эксперименте оценить изменения минутного объема кровообращения и особенности регионарного кровотока в соматических и висцеральных органах при предельной физической нагрузке. **Материалы и методы.** Исследования проведены на беспородных лабораторных собаках ($n = 16$). В покое и при предельной физической нагрузке (бег на тротуаре до отказа) определяли потребление кислорода (VO_2), газовый состав крови, минутный объем дыхания (VE) и кровообращения (Q) (по Фику). Объемную скорость кровотока в скелетных мышцах и висцеральных органах (qt) определяли методом введения в полость сердца микросфер, меченных иодом-131. **Результаты.** При предельной физической нагрузке VO_2 достоверно увеличивается в 11,7 раза, Q – в 5,3 раза. Объемная скорость кровотока достоверно ($p \leq 0,001$) увеличивается в группе локомоторных (в 6,2–7,5 раза) и респираторных (в 6,5–8,0 раз) мышц. В мышцах поддержания позы кровоток не изменяется. В миокарде кровоток увеличивается в 4,5 раза и соответствует изменениям производительности сердца. В надпочечнике кровоток увеличивается в 1,6 раза ($p \leq 0,001$), в щитовидной железе остается без изменений. В почке кровоток снижается на 21,5 %, в печени – на 23,0 %, при увеличении артериальной фракции – на 56,3 % в органах. В органах спланхнической области (селезенка, органы желудочно-кишечного тракта) объемная скорость кровотока снижается на 44,9 % ($p \leq 0,001$). **Заключение.** Во время предельной физической нагрузки большая часть сердечного выброса распределяется в локомоторные, респираторные мышцы и органы, участвующие в обеспечении мышечной деятельности, при снижении объемного кровотока в висцеральных органах. Постулируется, что на фоне высокого кислородного запроса и артериальной гипоксемии в соматических и висцеральных органах возникают конкурентные взаимоотношения за кровоток и предпосылки для развития тотальной тканевой гипоксии.

Ключевые слова: предельная физическая нагрузка, сердечный выброс, регионарный кровоток, соматические и висцеральные органы, собаки.

Введение. Механизмы адаптации к мышечной деятельности широко обсуждаются в отечественной и зарубежной литературе [3, 5, 6, 8].

Поддержание высокой работоспособности при физических нагрузках зависит от функциональных резервов отдельных звеньев газотранспортной системы: внешнее дыхание, сердечно-сосудистая система, кровь, тканевое дыхание [5, 6]. Принято считать, что звеном, лимитирующим доставку O_2 в мышцы и физическую работоспособность, является насосная функция сердца [3]. Многочисленные исследования свидетельствуют, что если резерв внешнего дыхания (легочная вентиляция) у нетренированного человека составляет 10–12-, а у спортсменов 15–20-кратное увеличение, то

минутный объем кровообращения может повышаться в 3–5 и 5–7 раз у нетренированных лиц и квалифицированных спортсменов соответственно [3, 5]. Такое соотношение сопровождается нарушением вентиляционно-перфузионных отношений, создает предпосылки для возникновения артериальной гипоксемии и тканевой гипоксии [8], ограничивает доставку O_2 в ткани и аэробную производительность [5, 6, 8]. Известно, что регуляция системной гемодинамики осуществляется в соответствии с изменениями тканевого метаболизма [3, 5]. При этом чем больше мощность (интенсивность) физической нагрузки, тем выше кислородный запрос, степень удовлетворения которого зависит от производительности сердца. На этом фоне величина кислородного запроса

и возможность его удовлетворения зависят от степени участия отдельных мышц и мышечных групп в реализации движений. Повышение двигательной активности сопровождается увеличением кровоснабжения и распределения в локомоторные мышцы значительного объема сердечного выброса [23]. Имеются сведения о конкурентных взаимоотношениях по кровотоку между активными мышечными группами [17, 23], респираторными и локомоторными мышцами [11, 14, 16]. Учитывая связи между метаболизмом и кровообращением, можно полагать, что подобные взаимоотношения могут складываться между активными и вспомогательными мышцами (поддержание позы), функция которых при физической нагрузке повышается.

Многочисленное увеличение метаболизма и распределение минутного объема кровообращения в скелетные мышцы предполагает ограничение перфузии висцеральных органов. Показано, что при мышечной деятельности изменяется ренальный кровоток [9, 21], кровоснабжение органов спланхической области [10, 23], печени [22]. Систематизировать эти данные достаточно сложно, поскольку в исследованиях использовались различные методы определения регионарного кровотока, несопоставимые по длительности, мощности и форме двигательные режимы.

В рамках проведенного исследования была поставлена цель: в эксперименте оценить изменения минутного объема кровообращения и особенности регионарного кровотока в соматических и висцеральных органах при предельной физической нагрузке.

Материалы и методы. Исследования проводились на беспородных лабораторных собаках обоего пола, массой 16–18 кг, которые содержались в виварии Института горной физиологии и патологии (НАН Кыргызской Республики, г. Бишкек) и получали стандартное питание. При подготовке к исследованию проводился отбор животных по их способности к бегу в третбане. Отобранные животные приучались к лабораторным условиям, ходьбе и бегу в третбане. Животные ($n = 16$) были разделены на две группы, которые готовились к эксперименту по единой схеме. Первая группа животных ($n = 8$) не участвовала в тестировании (бег в третбане) и служила контрольной для оценки системного и регионарного кровообращения в состоянии относительного мышечного покоя. Животные второй группы ($n = 8$) выполняли тестовую нагрузку,

которая включала бег в третбане ступенчато возрастающей интенсивности (5, 10, 15, 20, 25 и т. д. км/ч), до отказа животных от работы. Продолжительность нагрузки на каждой «ступени» составила 5 мин.

Исследование проводилось в лабораторном помещении при температуре комфорта 17–19 °С. В процессе подготовки к эксперименту в полость левого и правого желудочков сердца животных были трансплантированы катетеры. Трансплантацию осуществляли под внутривенным гексеналовым наркозом (30 мг/кг), через левую общую сонную артерию и наружную правую яремную вену, используя тройники, которые обеспечивали нормальный кровоток через эти сосуды [1].

Все манипуляции с животными осуществлялись в соответствии с приказом МЗ СССР № 755 от 12.08.1977 г. и «Положениями Хельсинской декларации «О гуманном обращении с экспериментальными животными».

Минутный объем (V_E), частоту дыхания (f) и дыхательный объем (V_t) определяли с помощью волюметра и специальных масок, с клапанами вдоха и выдоха. Газовый состав выдыхаемого воздуха и потребление O_2 (VO_2) определяли с помощью газоанализатора «Спиrolит» (Германия). Напряжение O_2 (P_aO_2 , P_vO_2) и pH (pH_a , pH_v) в артериальной и смешанной крови определяли с помощью микрогазоанализатора АМЕ-1 (Дания). Насыщение артериальной (SaO_2) и смешанной венозной (SvO_2) крови определяли спектрофотометрически. Давление в желудочках сердца регистрировали с использованием тензодатчиков «Элема» (Швеция). Минутный объем кровообращения (Q) оценивали прямым методом Фика [1]. Систолический объем (SV) и частоту сердечных сокращений (HR) определяли по записям внутрижелудочного давления.

Объемную скорость кровотока в органах и тканях определяли методом инъекции в кровеносное русло макроагрегата альбумина, меченного иодом-131, который вводили через катетер в левый желудочек сердца. Введение макроагрегата альбумина осуществляли в состоянии относительного мышечного покоя (группа 1, контроль) и на пике физической нагрузки, при отказе животных от работы (группа 2, экспериментальная группа). Активность микросфер составляла 5–15 мкК при диаметре макрочастиц 15–30 мкм [1, 4]. Активность образцов органов определяли с использованием гамма-счетчика LKB (Швеция). Исходя из величины Q и общей активности

микросфер рассчитывали органное распределение и объемную скорость кровотока в органах (qt).

Статистическая обработка материала проводилась с использованием пакета компьютерных программ Statistica 10.0. Достоверность наблюдаемых различий определяли с помощью параметрического t-критерия Стьюдента. Различия считались статистически значимыми при $p \leq 0,05$.

Результаты. Для решения поставленной цели в эксперименте использована модель физической нагрузки ступенчато возрастающей интенсивности до отказа от работы, которая используется для определения максимального потребления O_2 , оценки функционального состояния и резервных возможностей организма [3, 5]. Результаты исследования показали, что отказ от нагрузки происходил в диапазоне скоростей 23–27 км/ч. Установлено, что VO_2 в этой зоне повышается в 11,7 раза ($p \leq 0,001$) по сравнению с контрольными данными (табл. 1). VCO_2 увеличивается в 16,3 раза ($p \leq 0,001$), что свидетельствует об интенсификации углеводного обмена, образовании метаболической и неметаболической двуокиси углерода. На этом фоне имеет место более чем 16-кратное ($p \leq 0,001$) увеличение легочной вентиляции (см. табл. 1). Несмотря на гиперпноэ, в артериальной крови происходит снижение PaO_2 и SaO_2 , сдвиг рН в сторону компенсированного метаболического ацидоза. В смешанной венозной крови эти изменения носят выраженный характер: PvO_2 снижается на 13,2 мм рт. ст. ($p \leq 0,001$), SvO_2 – на 17,9 % ($p \leq 0,001$), активная реакция крови смещается до уровня субкомпенсированного метаболического ацидоза (см. табл. 1), что свидетельствует о тотальной тканевой гипоксии (гипоксия нагрузки) [2, 8]. В условиях артериальной гипоксемии и высокого метаболизма удовлетворение кислородного запроса организма определяется резервными возможностями сердца [5, 19].

Результаты исследования показали, что минутный объем кровообращения (табл. 2) в зоне отказа от нагрузки увеличивается в 5,3 раза ($p \leq 0,001$), что соответствует дан-

Таблица 1
Table 1

Внешнее дыхание и газовый состав крови в покое и при предельной физической нагрузке
External respiration and gas composition of blood at rest and at maximum physical exertion
($M \pm m$) (n = 16)

Показатели Parameters	Группа 1 (контроль) Group 1 (control) (n = 8)	Группа 2 (экспериментальная) Group 2 (experimental) (n = 8)
VO_2 , мл/мин·кг / VO_2 , ml / min·kg	9,0 ± 0,4	105,9 ± 5,8*
V_E , л/мин / VE , l / min	2,1 ± 0,2	34,2 ± 1,8*
VCO_2 , мл/мин·кг / VCO_2 , ml / min·kg	8,1 ± 0,4	115,6 ± 6*
PaO_2 , мм рт. ст. / PaO_2 , mmHg	95,6 ± 1,9	88,0 ± 2,05*
PvO_2 , мм рт. ст. / PvO_2 , mmHg	42,0 ± 1,2	28,8 ± 1,3*
SaO_2 , %	95,6 ± 0,1	91,6 ± 0,5*
SvO_2 , %	73,0 ± 1,3	55,1 ± 1,1*
pHa	7,40 ± 0,01	7,34 ± 0,02*
pHv	7,36 ± 0,01	7,31 ± 0,01*

Примечание. Здесь и далее: * – различия достоверны по сравнению с группой 1 ($p \leq 0,05$).

Note. Hereinafter: * – the differences are significant compared with group 1 ($p \leq 0.05$).

Таблица 2
Table 2

Системная гемодинамика в покое и при предельной физической нагрузке
Systemic hemodynamics at rest and under extreme physical exertion
($M \pm m$) (n = 16)

Показатели Parameters	Группа 1 (контроль) Group 1 (control) (n = 8)	Группа 2 (экспериментальная) Group 2 (experimental) (n = 8)
Q , мл/мин·кг / Q , ml / min·kg	167,0 ± 3,0	892,1 ± 49,3*
HR, в мин / HR, bpm	86,6 ± 6,2	220,5 ± 5,3*
SV, мл / SV, ml	33,1 ± 1,8	68,0 ± 3,6*
Ps, мм рт. ст. / Ps, mmHg	125,5 ± 11,1	180,3 ± 18,5*

ным, установленным для нетренированных животных [23]. У тренированных к нагрузкам собак показана возможность 5–7-кратного увеличения Q [25]. Известно, что регуляция Q осуществляется в соответствии с метаболическими потребностями организма, висцеральных и соматических органов [3].

Результаты исследования показали, что в состоянии относительного мышечного покоя (контрольная группа) объемная скорость кровотока в органах и тканях варьируется в широком диапазоне (табл. 3, 4). Сравнительно высокие значения отмечаются в почках, сердце, головном мозге, железах внутренней секреции – органах с повышенным базовым метаболизмом. Низкая скорость объемного кровотока отмечается в скелетной мускулатуре, за исключением функционально активных диафрагмы и основных респираторных мышц (наружные и внутренние межреберные), кровотока в которых в два–три раза превышает уровень в других мышечных группах. Промежуточное положение занимает группа висцеральных органов (печень-артериальная фракция, селезенка и органы желудочно-кишечного тракта), функционально активных в состоянии мышечного покоя. Таким образом, в состоянии мышечного покоя объемная скорость кровотока в исследуемых органах и тканях имеет выраженные различия, которые,

очевидно, связаны с уровнем их функциональной активности [1, 3]. При предельной физической нагрузке, когда VO_2 увеличивается в 11,7 раза, а Q в 5,3 раза, эти соотношения изменяются в пользу скелетной мускулатуры. Степень участия скелетной мускулатуры в локомоции, формы и режимы мышечных сокращений различны, что предполагает неоднородность их метаболизма и регуляции кровоснабжения. Результаты исследования показали (см. табл. 3), что при предельной физической нагрузке кровотока в рассмотренных локомоторных мышцах (четырёхглавая мышца бедра и трёхглавая мышца плеча) увеличивается в 8,7 ($p \leq 0,001$) и 7,3 ($p \leq 0,001$) раза.

Подобное увеличение объемной скорости кровотока происходит в респираторных мышцах: диафрагма – 6,5 раза ($p \leq 0,001$); наружные и внутренние межреберные мышцы – 6,5 ($p \leq 0,001$) и 7,8 раза ($p \leq 0,001$), лестничная мышца (вспомогательная респираторная) – 2,2 раза ($P \leq 0,05$). Механизмы функциональной гиперемии широко обсуждаются в литературе [17, 20, 26]. Важная роль в ее возникновении отводится метаболическим факторам: гипоксия, возникающая при несоответствии кислородного запроса его доставке (гипоксия нагрузки), гиперкапния и ацидоз, активация связанных с ними NO-зависимых эндотелиальных факторов, увеличение аденозина и

Таблица 3
Table 3

Объемная скорость кровотока (мл/мин·100г) в мышцах в покое и при предельной физической нагрузке
The volumetric blood flow velocity (ml / min · 100g) in muscles at rest and at maximum physical exertion
(M ± m) (n = 16)

Показатели Parameters	Группа 1 (контроль) Group 1 (control) (n = 8)	Группа 2 (экспериментальная) Group 2 (experimental) (n = 8)
Четырёхглавая мышца бедра Quadriceps femoris	87,1 ± 11,4	661,2 ± 32,3*
Трёхглавая мышца плеча Triceps	82,0 ± 12,3	516,6 ± 37,8*
Диафрагма Diaphragm	23,5 ± 1,8	154,8 ± 25,7*
Наружная межреберная мышца External intercostal muscle	18,5 ± 2,1	144,5 ± 17,1*
Внутренняя межреберная мышца Internal intercostal muscle	15,1 ± 1,3	125,2 ± 20,3*
Лестничная мышца Scalene muscle	6,3 ± 1,8	14,2 ± 3,2*
Прямая мышца живота Rectus abdominis muscle	9,8 ± 1,9	11,39 ± 1,5
Плечеголовная мышца Brachiocephalic muscle	7,9 ± 0,6	11,0 ± 1,3
Длиннейшая мышца спины Erector spinae	6,2 ± 0,9	7,0 ± 1,8

Объемная скорость кровотока (мл/мин·100 г) в соматических и висцеральных органах в покое и при предельной физической нагрузке
The volumetric blood flow velocity (ml / min · 100 g) in somatic and visceral organs at rest and at maximum physical exertion
(M ± m) (n = 16)

Показатели Parameters	Группа 1 (контроль) Group 1 (control) (n = 8)	Группа 2 (экспериментальная) Group 2 (experimental) (n = 8)
Сердце / Heart	70,3 ± 2,8	320,5 ± 24,5*
Головной мозг / Brain	61,2 ± 6,9	62,1 ± 3,7
Почки / Kidney	254,3 ± 11,2	202,1 ± 15*
Печень (артериальная фракция) Liver (arterial fraction)	11,5 ± 1,8	17,2 ± 2,4*
Селезенка / Spleen	44,5 ± 6,3	25,6 ± 1,9*
Желудок / Stomach	30,2 ± 3,1	14,4 ± 2,4*
Кишечник тонкий / Small intestine	26,0 ± 3,7	21,0 ± 2,0
Кишечник толстый / Colon	43,9 ± 4,3	27,2 ± 2,9*
Поджелудочная железа / Pancreas	70,3 ± 11,3	32,6 ± 3,0*
Органы спланхнической области Splanchnic organs	42,9 ± 4,7	24,1 ± 5,2*
Органы гепатоспланхнической области Hepatoplastic organs	53,6 ± 5,1	41,3 ± 4,8*
Надпочечник / Adrenal	33,5 ± 4,6	53,2 ± 6,5*
Щитовидная железа / Thyroid	59,6 ± 3,5	55,2 ± 9,5

АТФ, нарушение функций К-каналов гладкомышечных клеток микрососудов [17]. Результаты исследования показали, что в мышцах, участвующих в поддержании позы (длиннейшая мышца спины, плечеголовная), кровотока при нагрузке практически не изменяется. Очевидно, различия кровотока в рассмотренных группах мышц сопряжены с характером мышечных сокращений: во время динамической нагрузки мышцы выполняют роль насоса, обеспечивая адекватное кровенаполнение сосудистого русла; при изометрическом напряжении механическое повышение сосудистого сопротивления сопровождается ограничением кровотока и перераспределением доли сердечного выброса в динамически активные мышечные группы [12]. В литературе достаточно широко обсуждается роль метаболической, нервной, нейрогуморальной регуляции в механизмах перераспределения кровотока между мышцами и мышечными группами при физических нагрузках, однако единого мнения по этому вопросу нет [9, 16, 18].

Сократительная способность сердца, его функциональный резерв являются определяющими в увеличении объемного кровотока при физической нагрузке. Установлено, что при предельной нагрузке систолическое давление в левом желудочке (см. табл. 2) увеличивается на 54,8 мм рт. ст. ($p \leq 0,001$) при

двукратном повышении частоты и систолического объема сердца, обеспечивающих соответствующее повышение Q. Увеличение объемной скорости кровотока в миокарде (см. табл. 4) в 4,5 раза ($p \leq 0,001$) подтверждает наличие связи между производительностью сердечной мышцы и ее кровоснабжением [13]. Увеличение кровотока в сердце и скелетной мускулатуре предполагает распределение в них большей доли Q, ограничивая кровотока в органах не принимающих непосредственного участия в локомоциях («синдром обкрадывания»). Между тем оказалось, что при предельной физической нагрузке кровотока в головном мозге не изменяется (см. табл. 4). Известно, что регуляция церебрального кровообращения направлена на поддержание циркуляторно-метаболического гомеостаза и обеспечение относительной независимости кровотока от изменений системного артериального давления и избыточного объемного кровотока [18]. При физической нагрузке реализация этих задач осуществляется с участием механизмов ауторегуляции на уровне экстра- и интракраниальных сосудов [18]. Незначительные вариации церебрального кровотока при физической нагрузке на фоне артериальной гипоксемии создают предпосылки для дефицита O₂ в структурах мозга, однако проведенные нами ранее исследования показали, что при уме-

ренной гипоксии кислородное обеспечение органа может осуществляться за счет повышения экстракции O_2 из крови, обеспечивая оптимальное потребление кислорода [1].

При оценке объемного кровотока в висцеральных органах установлена неоднородность реакций на физическую нагрузку (см. табл. 4).

Почка является органом с высоким уровнем кровоснабжения, сопряженного с реализацией энергозависимых специфических функций (фильтрация, реабсорбция), определяющих высокий уровень метаболизма [21]. При предельной физической нагрузке объемная скорость кровотока в почке снижается на 20,5 % ($p \leq 0,05$), что ограничивает не только процессы фильтрации и реабсорбции, но и на фоне артериальной гипоксемии может привести к нарушению других энергозависимых процессов в органе [21].

Железы внутренней секреции принимают активное участие в регуляции метаболических процессов и реализации гуморальных связей при физических нагрузках. Активация гипоталамо-гипофизарной системы сопровождается мобилизацией функций надпочечников и щитовидной железы [7, 24]. Нагрузочный стресс сопровождается повышенным выбросом стероидов и катехоламинов, принимающих активное участие в мобилизации функций при мышечной деятельности, а увеличение объемной скорости кровотока в надпочечнике на 58,8 % ($p \leq 0,001$) является результатом повышенного метаболизма и реактивной гиперемии.

В органах спланхнической области изменения скорости объемного кровотока при предельной физической нагрузке носят однонаправленный характер (см. табл. 4). Роль селезенки при мышечной деятельности достаточно широко обсуждается в литературе [22]. Результаты исследования показали, что при предельной нагрузке кровотоки в органе снижаются на 42,5 % ($p \leq 0,001$). При этом установлено значительное (на 49 %) снижение его размеров [10] за счет сокращения гладкомышечных волокон капсулы и выброса депонированной крови в кровеносное русло. Важная роль в этих реакциях отводится повышению симпатических влияний [10]. При этом ограничение перфузии и артериальная гипоксемия снижают доставку кислорода, что может отразиться на лимфоидных функциях органа.

В желудке, тонком и толстом кишечнике объемная скорость кровотока при максимальной физической нагрузке снижается в 2,1 раза

($p \leq 0,001$), на 19,3 % ($p \leq 0,05$) и 38 % ($p \leq 0,001$) соответственно. Ведущая роль в ограничении кровотока в органах отводится симпатической и симпатoadреналовой системам, активация которых при физических нагрузках приводит к снижению метаболизма в органах желудочно-кишечного тракта и ограничению кровотока в них [10]. Выраженные изменения кровообращения при предельной физической нагрузке отмечаются в поджелудочной железе, кровотоки в которой снижаются в 2,1 раза ($p \leq 0,001$). Являясь смешанной, поджелудочная железа богато иннервирована симпатическими и парасимпатическими нервными волокнами, которые участвуют в реализации эндо- и экзокринных функций и регуляции сосудистого тонуса. Повышение углеводного обмена при физических нагрузках сопровождается активацией энергозависимых эндокринных функций островкового аппарата, что при снижении объемной скорости кровотока и артериальной гипоксемии снижает доставку O_2 , может ограничить специфические функции органа при физической нагрузке.

Структуры печени, имеющей двойную систему кровоснабжения (печеночная артерия и воротная вена), снабжаются кислородом смешанной артериальной и венозной крови. Результаты исследования показали увеличение объемной скорости артериального кровотока при предельной физической нагрузке на 56,3 % ($p \leq 0,05$), что, очевидно, является реакцией, направленной на увеличение доставки O_2 в орган. Поскольку венозная фракция печеночного кровотока формируется из органов спланхнической области, то можно полагать ее снижение на 44,9 % ($p \leq 0,001$). Таким образом, несмотря на увеличение артериальной фракции, общий кровоток в печени снижается в среднем на 23 %. Можно полагать, что при повышении метаболизма и снижении суммарного кровотока в печени во время предельной физической нагрузки возникает тканевой дефицит O_2 , что может приводить к развитию окислительного стресса и морфофункциональным изменениям в органе [15, 17, 22]. Таким образом, полученные данные свидетельствуют о многообразии реакций и количественных изменений кровотока в органах и тканях при предельной физической нагрузке.

Заключение. При предельной физической нагрузке резервное увеличение сердечного выброса распределяется в скелетные мышцы, объемная скорость кровотока в которых зависит от их функциональной активно-

сти (респираторные мышцы) и участия в организации движений (локомоторные мышцы). В зависимости от функциональной активности и степени участия скелетных мышц в локомоции (мышцы поддержания позы) вариации кровотока в них могут быть незначительными. Изменения объемного кровотока в висцеральных органах определяются степенью их участия в реализации локомоций, регуляции функций и поддержании гомеостаза. Группу органов с высоким уровнем кровотока составили сердце, резерв кровоснабжения которого определяет функциональный резерв сократительной способности миокарда, и надпочечники, источник «гормонов стресса». Третью группу составили органы, в которых объемная скорость кровотока снижается (почки, печень, органы спланхической области). Стабильный уровень кровотока отмечается в головном мозге, органе с относительно надежной системой ауторегуляции церебральной гемодинамики. Отмеченная градиация органов по уровню объемного кровотока при предельной физической нагрузке достаточно условна, поскольку конечным итогом кровоснабжения является удовлетворение кислородного запроса и энергозависимых процессов, уровень которых определяется функциональной активностью и может зависеть от интенсивности (мощности) физической нагрузки. Увеличение выделяемого из организма CO_2 , выраженная гипоксемия и метаболический ацидоз в смешанной венозной крови свидетельствуют о тотальной тканевой гипоксии, возникающей в организме при предельной физической нагрузке. При этом можно полагать, что гипоксия в разной степени выражена в исследуемых органах: в локомоторных, респираторных мышцах и в миокарде как результат несоответствия многократно возрастающего кислородного запроса возможностям его доставки; в висцеральных органах в связи с ограничением кровотока и артериальной гипоксемией. Таким образом, уровень тканевой гипоксии (гипоксия нагрузки) при предельной мышечной деятельности имеет свои органические особенности, которые могут служить причиной ограничения их собственных функций и снижения общей физической работоспособности.

Литература

1. Балыкин, М.В. Изменения газового состава крови и процессы свободнорадикального окисления липидов в миокарде при адаптации к физическим нагрузкам / М.В. Балыкин, С.А. Сагидова, А.В. Жарков // *Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова*. – 2015. – № 9 (101). – С. 1007–1012.
2. Балыкин, М.В. Системные и органические механизмы кислородного обеспечения организма в условиях высокогорья / М.В. Балыкин, Х.Д. Каркобатов // *Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова*. – 2012. – № 1 (98). – С. 127–136.
3. Меркулов, Р.А. Кардиогемодинамика и физическая работоспособность у спортсменов: сб. / авт.-сост. Р.А. Меркулова. – М.: Советский спорт, 2012. – 186 с. – <http://www.studmedlib.ru/book/ISBN9785971805410.html> (дата обращения: 22.08.2019).
4. Органическое кровоснабжение и особенности транспорта кислорода в мышцах / К.А. Шошенко, В.И. Баранов, В.И. Брод с соавт. // *Исследование энергетики движения рыб*. – Новосибирск, 1984. – С. 78–116.
5. Пупырева, Е.Д. Механизмы кислородного обеспечения организма спортсменов в покое и при нагрузках максимальной мощности / Е.Д. Пупырева, М.В. Балыкин // *Ульяновский мед.-биол. журнал*. – 2013. – № 1. – С. 124–130.
6. Реактивность и экономичность кардиореспираторной системы на гипоксию и физическую нагрузку у пловцов и лыжников / С.Г. Кривоцеков, С.Н. Водяницкий, В.Э. Диверт, Л.А. Гиренко // *Ульяновский мед.-биол. журнал*. – 2012. – № 4. – С. 102–113.
7. Тиреоидный статус при физических нагрузках / В.В. Корнякова, Я.А. Сауткин, М.В. Заболотных с соавт. // *Международный журнал приклад. и фундамент. исследований*. – 2018. – № 5 (1). – С. 175–179.
8. Филиппов, М.М. Условия массопереноса кислорода в организме при максимальной физической нагрузке / М.М. Филиппов // *Ульяновский мед.-биол. журнал*. – 2012. – № 4. – С. 120–124.
9. Castenfors, J. Renal function during prolonged exercise / J. Castenfors // *Ann NY Acad Sci*. 1977. – Vol. 301. – P. 151–159. DOI: 10.1111/j.1749-6632.1977.tb38194.x
10. Changes in Splenic Volume after the Treadmill Exercise at Specific Workloads in Elite Long-Distance Runners and Recreational Runners / J. Dzenan, K. Eldan, R. Izet, Z. Enver // *Med Arch*. – 2019. – Vol. 73 (1). – P. 32–34. DOI: 10.5455 / medarh.2019.73.32-34
11. Contribution of respiratory muscle bloodflow to exercise-induced diaphragmatic fatigue in trained cyclists / I. Vogiatzis, D. Athanasopoulos, R. Boushel et al. // *J. Physiol.* –

2008. – Vol. 586 (22). – P. 5575–5587. DOI: 10.1113/jphysiol.2008.162768

12. Dobson, J.L. Effect of rhythmic tetanic skeletal muscle contractions on peak muscle perfusion / J.L. Dobson, L.B. Gladden // *J Appl Physiol.* – 2003. – Vol. 94. – P. 11–19.

13. Duncker, D.J. Regulation of coronary blood flow during exercise / D.J. Duncker, R.J. Bache // *Physiol Rev.* – 2008. – Vol. 88. – P. 1009–1086.

14. Effect of increased inspiratory muscle work on blood flow to inactive and active limbs during submaximal dynamic exercise / K. Katayama, K. Goto, K. Shimizu et al. // *Experimental Physiology.* – 2018. – Vol. 104 (2). – P. 180–188. DOI: 10.1113/EP087483

15. Effects of acute physical exercise on hepatocyte volume and function in rat / M.G. Lattour, A. Brault, P.M. Huet, J.M. Lavoie // *Am J Physiol.* – 1999. – Vol. 276 (5). – P. 1258–1264. DOI: 10.1152/ajpregu.1999.276.5.R1258

16. Effects of respiratory muscle work on respiratory and locomotor blood flow during exercise / P.B. Dominelli, B. Archiza, A.H. Ramsook et al. // *Exp Physiol.* – 2017. – Vol. 102 (11). – P. 1535–1547. DOI: 10.1113/EP086566

17. Joyner, M.J. Regulation of Increased Blood Flow (Hyperemia) to Muscles During Exercise: A Hierarchy of Competing Physiological Needs / M.J. Joyner, D.P. Casey // *Physiological Reviews.* – 2015. – Vol. 95 (2). – P. 549–560. DOI: 10.1152/physrev.00035.2013

18. Kurt, J. Regulation of cerebral blood flow and metabolism during exercise / J. Kurt, Smith Philip, N. Ainslie // *Experimental Physiology.* – 2017. – Vol. 102. – P. 1356–1371. DOI: 10.1113/EP086249

19. Mullur, R. Thyroid Hormone Regulation of Metabolism / R. Mullur, L. Yan-Yun, A. Gregory // *Physiol Rev.* – 2014. – Vol. 94 (2). – P. 355–382. DOI: 10.1152/physrev.00030.2013

20. Phillips, D.B. Respiratory limitations to exercise in health: a brief review / D.B. Phillips, M.K. Stickland // *Current Opinion in Physiology.* – 2019. – Vol. 10. – P. 173–179. DOI: 10.1016/j.cophys.2019.05.012

21. Regulation of kidney function and metabolism: a question of supply and demand / R.C. Blantz, A. Deng, C.M. Miracle, S.C. Thomson // *Trans Am Clin Climatol Assoc.* – 2007. – Vol. 118. – P. 23–43.

22. Shephard, R.J. Effects of physical activity upon the liver / R.J. Shephard, N. Johnson // *Eur J Appl Physiol.* – 2015. – Vol. 115 (1). – P. 1–46. DOI: 10.1007/s00421-014-3031-6

23. Systemic and regional blood flows during graded treadmill exercise in dogs / J.Y. Pagny, F. Peronnet, L. Beliveau et al. // *J Physiol (Paris).* – 1986. – Vol. 81 (5). – P. 368–373.

24. Thyroid, renal, and splanchnic circulation in horses at rest and during short-term exercise / M. Manohar, T.E. Goetz, B. Saupe et al. // *Am J Vet Res.* – 1995. – Vol. 56 (10). – P. 1356–1361.

25. Training effects on regional blood flow response to maximal exercise in foxhounds / T.I. Musch, G.C. Haidet, G.A. Ordway et al. // *J. Appl Physiol.* – 1985. – Vol. 62 (4). – P. 1724–1732.

26. Welch, J.F. Respiratory muscles during exercise: mechanics, energetics, and fatigue / J.F. Welch, S. Kipp, A.W. Sheel // *Current Opinion in Physiology.* – 2019. – Vol. 10. – P. 102–109. DOI: 10.1016/j.cophys.2019.04.023

Балыкин Михаил Васильевич, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой адаптивной физической культуры, Ульяновский государственный университет, 432017, г. Ульяновск, ул. Л. Толстого, 42. E-mail: balmv@yandex.ru, ORCID: 0000-0002-2086-4581.

Каркобатов Хасен Джолдубаевич, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий лабораторией физиологии и психологии деятельности, Институт горной физиологии и медицины НАН Кыргызской Республики. 720048, г. Бишкек, ул. Анкара, 1/5. E-mail: iferpv@mail.ru, ORCID: 0000-0002-5969-5279.

Шидаков Юсуф Хаджи-Махмудович, кандидат медицинских наук, старший научный сотрудник, заведующий лабораторией экспериментального моделирования патологических процессов, Кыргызско-Российский Славянский университет. 720000, г. Бишкек, ул. Киевская, 44. E-mail: yshidakov@mail.ru, ORCID: 0000-0001-5882-844X.

Антипов Игорь Викторович, кандидат биологических наук, доцент кафедры адаптивной физической культуры, Ульяновский государственный университет. 432017, г. Ульяновск, ул. Л. Толстого, 42. E-mail: antipow@yandex.ru, ORCID: 0000-0001-5145-5556.

Поступила в редакцию 20 мая 2019 г.

CHANGES IN SYSTEMIC AND REGIONAL HEMODYNAMICS DURING INTENSIVE MUSCULAR ACTIVITY (EXPERIMENTAL STUDY)

M.V. Balykin¹, balmv@yandex.ru, ORCID: 0000-0002-2086-4581,
H.D. Karkobatov², ifepv@mail.ru, ORCID: 0000-0002-5969-5279,
Yu.Kh.-M. Shidakov³, yshidakov@mail.ru, ORCID: 0000-0001-5882-844X,
I.V. Antipov¹, antipow@yandex.ru, ORCID: 0000-0001-5145-5556

¹Ulyanovsk State University, Ulyanovsk, Russian Federation,

²Institute of Mountain Physiology and Medicine of the NAS of the Kyrgyz Republic, Bishkek, Kyrgyzstan,

³Kyrgyz-Russian Slavic University, Bishkek, Kyrgyzstan

Aim. The article deals with evaluating the changes in minute volume of blood circulation and the features of regional hemodynamics in somatic and visceral organs during intensive muscular activity. **Materials and methods.** Studies were conducted on outbred laboratory dogs (n = 16). At rest and at maximum physical exertion (running on a treadmill to failure), oxygen consumption (VO₂), blood gas composition, the minute volume of respiration (VE) and blood circulation (Q) (according to Fick) were determined. The volumetric blood flow velocity in skeletal muscles and visceral organs (qt) was determined by introducing iodine-131-labeled microspheres into the heart cavity. **Results.** At maximum physical exertion, VO₂ significantly increases by 11.7 times, Q – by 5.3 times. The volumetric blood flow velocity significantly (P ≤ 0.001) increases in locomotor (6.2–7.5 times) and respiratory (6.5–8.0 times) muscles. In postural muscles, blood flow does not change. In the myocardium, blood flow increases by 4.5 times and corresponds to changes in cardiac performance. In the adrenal gland, blood flow increases by 1.6 times (p ≤ 0.001), in the thyroid gland, it remains unchanged. In the kidney, blood flow decreases by 21.5%, in the liver by 23.0%, with an increase in the arterial fraction by 56.3% of organs. In organs of the splanchnic region (spleen, organs of the gastrointestinal tract), the volumetric blood flow velocity decreases by 44.9% (P ≤ 0.001). **Conclusion.** During extreme physical exertion, most of the cardiac output is distributed into the locomotor, respiratory muscles and organs involved in muscle activity, while reducing the volumetric blood flow in the visceral organs. It is postulated that against the background of high oxygen demand and arterial hypoxemia in the somatic and visceral organs, there are competitive relationships for blood flow and the prerequisites for the development of total tissue hypoxia.

Keywords: maximum exercise, cardiac output, regional blood flow, somatic and visceral organs, dogs.

References

1. Balykin M.V., Sagidova S.A., Zharkov A.V. [Changes in the Gas Composition of the Blood and the Processes of Free Radical Oxidation of Lipids in the Myocardium During Adaptation to Physical Activity]. *Rossiyskiy fiziologicheskiy zhurnal imeni I.M. Sechenova* [Russian Physiological Journal Named After I.M. Sechenov], 2015, no. 9 (101), pp. 1007–1012. (in Russ.)
2. Balykin M.V., Karkobatov Kh.D. [Systemic and Organ Mechanisms of Oxygen Supply of an Organism in High Mountains]. *Rossiyskiy fiziologicheskiy zhurnal imeni I.M. Sechenova* [Russian Physiological Journal Named after I.M. Sechenov], 2012, no. 1 (98), pp. 127–136. (in Russ.)
3. Merkulov R.A. *Kardiogemodinamika i fizicheskaya rabotosposobnost' u sportsmenov: sbornik* [Cardiohemodynamics and Physical Performance in Athletes]. Moscow, Soviet Sport Publ., 2012. 186 p. Available at: <http://www.studmedlib.ru/book/ISBN9785971805410.html> (accessed 22.08.2019).
4. Shoshenko K.A., Baranov V.I., Brod V.I. et al. [Organ Blood Supply and Features of Oxygen Transport in Muscles]. *Issledovaniye energetiki dvizheniya ryb* [Study of the Energy of Fish Movement], 1984, pp. 78–116. (in Russ.)

5. Pupyreva E.D., Balykin M.V. [The Mechanisms of Oxygen Supply to the Body of Athletes at Rest and Under Loads of Maximum Power]. *Ul'yanovskiy mediko-biologicheskii zhurnal* [Ulyanovsk Medical Biological Journal], 2013, no. 1, pp. 124–130. (in Russ.)
6. Krivoshchekov S.G., Vodyanitskiy S.N., Divert V.E., Girenko L.A. [Reactivity and Cost-Effectiveness of the Cardiorespiratory System for Hypoxia and Physical Activity in Swimmers and Skiers]. *Ul'yanovskiy mediko-biologicheskii zhurnal* [Ulyanovsk Medical Biological Journal], 2012, no. 4, pp. 102–113. (in Russ.)
7. Korniyakova V.V., Sautkin Ya.A., Zabolotnykh M.V. et al. [Thyroid Status During Physical Exertion]. *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy* [International Journal of Applied and Fundamental Research], 2018, no. 5 (1), pp. 175–179. (in Russ.)
8. Filippov M.M. [Mass Transfer Conditions of Oxygen in the Body at Maximum Physical Activity]. *Ul'yanovskiy mediko-biologicheskii zhurnal* [Ulyanovsk Medical Biological Journal], 2012, no. 4, pp. 120–124. (in Russ.)
9. Castenfors J. Renal Function During Prolonged Exercise. *Ann NY Acad Sci.*, 1977, vol. 301, pp. 151–159. DOI: 10.1111/j.1749-6632.1977.tb38194.x
10. Dzenan J., Eldan K., Izet R., Enver Z. Changes in Splenic Volume After the Treadmill Exercise at Specific Workloads in Elite Long-Distance Runners and Recreational Runners. *Med Arch*, 2019, vol. 73 (1), pp. 32–34. DOI: 10.5455/medarh.2019.73.32-34
11. Vogiatzis I., Athanasopoulos D., Boushel R. et al. Contribution of Respiratory Muscle Blood-flow to Exercise-Induced Diaphragmatic Fatigue in Trained Cyclists. *J. Physiol.*, 2008, vol. 586 (22), pp. 5575–5587. DOI: 10.1113/jphysiol.2008.162768
12. Dobson J.L., Gladden L.B. Effect of Rhythmic Tetanic Skeletal Muscle Contractions on Peak Muscle Perfusion. *J Appl Physiol*, 2003, vol. 94, pp. 11–19. DOI: 10.1152/jappphysiol.00339.2002.
13. Duncker D.J., Bache R.J. Regulation of Coronary Blood Flow During Exercise. *Physiol Rev*, 2008, vol. 88, pp. 1009–1086. DOI: 10.1152/physrev.00045.2006
14. Katayama K., Goto K., Shimizu K. et al. Effect of Increased Inspiratory Muscle Work on Blood Flow to Inactive and Active Limbs During Submaximal Dynamic Exercise. *Experimental Physiology*, 2018, vol. 104 (2), pp. 180–188. DOI: 10.1113/EP087483
15. Latour M.G., Brault A., Huet P.M., Lavoie J.M. Effects of Acute Physical Exercise on Hepatocyte Volume and Function in Rat. *Am J Physiol*, 1999, vol. 276 (5), pp. 1258–1264. DOI: 10.1152/ajpregu.1999.276.5.R1258
16. Dominelli P.B., Archiza B., Ramsook A.H. et al. Effects of Respiratory Muscle Work on Respiratory and Locomotor Blood Flow During Exercise. *Exp Physiol*, 2017, vol. 102 (11), pp. 1535–1547. DOI: 10.1113/EP086566
17. Joyner M.J., Casey D.P. Regulation of Increased Blood Flow (Hyperemia) to Muscles During Exercise: A Hierarchy of Competing Physiological Needs. *Physiological Reviews*, 2015, vol. 95 (2), pp. 549–560. DOI: 10.1152/physrev.00035.2013
18. Kurt J., Smith Ph., Ainslie N. Regulation of Cerebral Blood Flow and Metabolism During Exercise. *Experimental Physiology*, 2017, vol. 102, pp. 1356–1371. DOI: 10.1113/EP086249
19. Mullur R., Yan-Yun L., Gregory A. Thyroid Hormone Regulation of Metabolism. *Physiol Rev*, 2014, vol. 94 (2), pp. 355–382. DOI: 10.1152/physrev.00030.2013
20. Phillips D.B., Stickland M.K. Respiratory Limitations to Exercise in Health: a Brief Review. *Current Opinion in Physiology*, 2019, vol. 10, pp. 173–179. DOI: 10.1016/j.cophys.2019.05.012
21. Blantz R.C., Deng A., Miracle C.M., Thomson S.C. Regulation of Kidney Function and Metabolism: a Question of Supply and Demand. *Trans Am Clin Climatol Assoc*, 2007, vol. 118, pp. 23–43.
22. Shephard R.J., Johnson N. Effects of Physical Activity Upon the Liver. *Eur J Appl Physiol*, 2015, vol. 115 (1), pp. 1–46. DOI: 10.1007/s00421-014-3031-6
23. Pagny J.Y., Peronnet F., Beliveau L. et al. Systemic and Regional Blood Flows During Graded Treadmill Exercise in Dogs. *J Physiol (Paris)*, 1986, vol. 81 (5), pp. 368–373.
24. Manohar M., Goetz T.E., Saupe B. et al. Thyroid, Renal, and Splanchnic Circulation in Horses at Rest and During Short-Term Exercise. *Am J Vet Res*, 1995, vol. 56 (10), pp. 1356–1361.

25. Musch T.I., Haidet G.C., Ordway G.A. et al. Training Effects on Regional Blood Flow Response to Maximal Exercise in Foxhounds. *J. Appl Physiol.*, 1985, vol. 62 (4), pp. 1724–1732. DOI: 10.1152/jappl.1987.62.4.1724

26. Welch J.F., Kipp S., Sheel A.W. Respiratory Muscles During Exercise: Mechanics, Energetics, and Fatigue. *Current Opinion in Physiology*, 2019, vol. 10, pp. 102–109. DOI: 10.1016/j.cophys.2019.04.023

Received 20 May 2019

ОБРАЗЕЦ ЦИТИРОВАНИЯ

Изменения системной и регионарной гемодинамики при интенсивной мышечной деятельности (экспериментальное исследование) / М.В. Балькин, Х.Д. Каркобатов, Ю.Х.-М. Шидакон, И.В. Антипов // Человек. Спорт. Медицина. – 2019. – Т. 19, № 3. – С. 46–56. DOI: 10.14529/hsm190306

FOR CITATION

Balykin M.V., Karkobатов H.D., Shidakov Yu.Kh.-M., Antipov I.V. Changes in Systemic and Regional Hemodynamics During Intensive Muscular Activity (Experimental Study). *Human. Sport. Medicine*, 2019, vol. 19, no. 3, pp. 46–56. (in Russ.) DOI: 10.14529/hsm190306