

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СИСТЕМЫ ВНЕШНЕГО ДЫХАНИЯ ПРИ ФИЗИЧЕСКОЙ НАГРУЗКЕ

Геннадий Сергеевич ШИШКИН, Нина Витальевна УСТЮЖАНИНОВА,
Валентина Владимировна ГУЛЬТЯЕВА

ФГБУ «НИИ физиологии» СО РАМН
630117, г. Новосибирск, ул. Тимакова, 4

У здоровых молодых рабочих, проживающих в Западной Сибири, проанализированы корреляционные связи показателей внешнего дыхания и определена функциональная организация системы внешнего дыхания в покое и при физической нагрузке. Установлено, что при нагрузке регуляция вентиляции легких переходит на кислородный контур, независимо от исходных параметров внешнего дыхания. Показано, что в обеспечении кислородного запроса эффективность вентиляции играет роль только при легкой физической нагрузке. При умеренной нагрузке, по мере нарастания частоты дыхания, значение коэффициента использования кислорода сводится к нулю и подключается структурный компонент диффузии. Увеличение остаточного объема легких отражает включение в вентиляцию и газообмен резервной ткани респираторных отделов легких и соответствующее повышение диффузионной способности в результате увеличения общей респираторной поверхности. Такую функциональную организацию системы внешнего дыхания можно условно назвать «нагрузочной». В ней сочетаются усиление работы вентиляционной цепочки и мобилизация резервной ткани респираторных отделов легких.

Ключевые слова: система внешнего дыхания, физическая нагрузка, функциональная организация.

В литературе имеются сообщения о том, что при физической нагрузке увеличение кислородного запроса организма, кроме интенсификации вентиляционного ответа, вызывает повышение диффузионной способности легких, которая при тяжелых нагрузках может возрастать в 2–4 раза [1, 2]. Это объясняют снижением диффузионного сопротивления альвеолярно-капиллярной мембраны в результате увеличения газообменной поверхности альвеол из-за сильного растяжения легких на вдохе.

Известно, что диффузионная способность легких пропорциональна альвеолярному объему и его респираторной поверхности легких [3–5]. Однако возникает вопрос о том, достаточно ли для столь большого повышения диффузионной способности при физической нагрузке увеличения объема легких только во время вдоха, т. е. по существу только увеличения емкости вдоха. Расчеты, выполненные нами ранее на основе морфометрической модели E.R. Weibel [6], показали, что при увеличении общей респираторной поверхности основных функциональных микроструктур легочных ацинусов (альвеол и альвеолярных ходов) на 10–15 % объем воз-

духа в респираторных отделах должен быть больше на 20–30 % [7]. Однако даже у тренированных спортсменов разной специализации емкость вдоха при субмаксимальных нагрузках возрастает всего на 5–16 % [8]. Поэтому значительное повышение диффузионной способности легких только за счет их растяжения на вдохе представляется недостижимым. Для разрешения этого несоответствия необходимо проанализировать при физической нагрузке изменения в целом всей функциональной организации системы внешнего дыхания.

Целью данной работы было изучение функциональной организации системы внешнего дыхания в покое и при физической нагрузке у здоровых молодых мужчин, проживающих в Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования были проведены в летнее время у 21 здорового рабочего машиностроительного завода. По антропометрическим показателям они представляли достаточно однородную группу. Рост рабочих составлял $174,9 \pm 0,6$ см,

Шिशкин Г.С. – д.м.н., проф., главный научный сотрудник лаборатории физиологии дыхания
Устюжанинова Н.В. – к.б.н., старший научный сотрудник
Гультяева В.В. – к.б.н., старший научный сотрудник

масса тела – $71,6 \pm 0,7$ кг. Возраст варьировал от 20 до 30 лет ($26,9 \pm 0,8$ года). Все они были хорошо развиты физически.

Внешнее дыхание исследовали в покое и при выполнении физических нагрузок, которые давали на велоэргометре KE-11 (Венгрия) при скорости педалирования 60 оборотов в минуту. Использовали 2 режима: легкая (1 Вт на кг массы тела) и умеренная (2 Вт/кг) нагрузка. Первая соответствует 32–38 % максимальной аэробной мощности, определенной заранее у этих же испытуемых, а вторая – 50–62 %. Продолжительность нагрузки составляла 3 мин, перерыв между нагрузками разной мощности – 30 мин.

Исследование внешнего дыхания проводили строго по стандарту. Вначале показатели определяли после 20 минут пребывания в состоянии относительного покоя и температурного комфорта в положении сидя. Затем испытуемый раздевался до пояса, садился на велоэргометр и начинал дышать в спирометр с уровня спокойного выдоха. После 3–4 вдохов он начинал выполнять физическую работу.

Спирографию и определение легочных объемов проводили стандартными способами. Использовали оксиспирограф СГ-1М в комплексе с газоанализатором из комплекта ПООЛ-1, позволяющим вместе с записью оксиспирограммы определять гелиевым методом функциональную остаточную емкость. Регистрировали потребление кислорода (ПО_2), показатели вентиляции и газообмена (минутный объем дыхания – МОД; частоту дыхания – ЧД; дыхательный объем – ДО; коэффициент использования кислорода – КИО₂), статические легочные объемы (жизненную емкость легких – ЖЕЛ; емкость вдоха – Евд; резервный объем выдоха – РОвд; остаточный объем легких – ООЛ; функциональную остаточную емкость – ФОЕ). Все показатели, за исключением КИО₂, нормировали, т.е. выражали в % к должным (Д) значениям для мужчин соответствующего возраста, роста и массы тела. Нормативы показателей для жителей Западной Сибири были определены нами ранее [9].

Анализ газового состава выдыхаемого воздуха выполняли газоанализатором спирометрической установки «Спиrolит-2» и получали значения концентрации кислорода и двуокси углерода в выдыхаемом воздухе. На основе этих показателей и показателей вентиляции, полученных при спирографии, рассчитывали функциональное мертвое пространство (ФМП), минутную вентиляцию мертвого пространства (МВМП) и минутную альвеолярную вентиляцию (МAB). Подробно методы исследования изложены в предыдущих работах [10].

Были также проанализированы взаимосвязи исследованных показателей. Оценку тесноты связи проводили по коэффициенту корреляции Пирсона (r). Значения r меньше $|\pm 0,16|$ (по модулю) приравнивали к нулю. В тексте статьи приводятся только достоверные связи и достоверные различия связей ($p < (0,05-0,01)$). При статистическом анализе динамики количественных показателей, представленных как $M \pm m$ (где M – среднее арифметическое значение, m – ошибка среднего), использовали парный t -критерий Стьюдента. Достоверность результатов оценивали по уровню значимости $p < 0,02$. Исследование проведено без риска для здоровья людей с соблюдением принципов гуманности и этических норм (Хельсинкская декларация, 2000 г., Директивы Европейского сообщества 86/609) и одобрено Комитетом по биомедицинской этике НИИ физиологии СО РАМН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что у здоровых молодых мужчин потребление кислорода при легкой физической нагрузке возрастает в 3,5 раза ($p < 0,02$), достигая в среднем $990 \text{ мл} \times \text{мин}^{-1}$, или 324 % ДПО₂ (табл. 1). Значительно возрастает и МОД (в 3 раза; $p < 0,02$), составляя в среднем $26,1 \text{ л} \times \text{мин}^{-1}$, или 283 % ДМОД. Некоторое отставание прироста МОД от ПО₂ объясняется тем, что при легкой нагрузке достоверно повышается эффективность вентиляции. Коэффициент использования кислорода увеличивается на 15 % от исходного уровня ($p < 0,02$). Это повышение может быть результатом как улучшения сопряжения альвеолярной вентиляции и кровотока, которое было ранее отмечено рядом исследователей [1, 11, 12], так и увеличения ФОЕ (на 11 % ДФОЕ; $p < 0,02$), т.е. объема функционирующей респираторной ткани и, соответственно, площади респираторной поверхности. Последнее также способствует ускорению массопереноса кислорода в респираторных отделах легких [13].

Увеличение МОД при легкой физической нагрузке на 92 % обеспечивается углублением дыхания. Дыхательный объем становится больше в 2,7 раза ($p < 0,02$), а изменения ЧД не существенны. В связи с большим ДО в 2,5 раза уменьшается разведение вдыхаемого воздуха в альвеолярном газе (ДО/ФОЕ), что соответственно увеличивает парциальное давление кислорода в альвеолярном газе ($P_A\text{O}_2$) и разность между $P_A\text{O}_2$ и парциальным давлением кислорода в венозной крови $P_V\text{O}_2$ ($\Delta P\text{O}_2$), которая является

Показатели внешнего дыхания у здоровых молодых мужчин в покое и при физической нагрузке разной тяжести

Показатель	Величина показателя в % к должному ($M \pm m$)		
	В покое	При физической нагрузке	
		1 Вт \times кг ⁻¹	2 Вт \times кг ⁻¹
ПО ₂	94 \pm 2,1	324 \pm 4,9*	527 \pm 9,7*
МОД	94 \pm 3,5	283 \pm 9,8*	494 \pm 16,4*
КИО ₂ ▼	40,4 \pm 2,2	46,6 \pm 2,2*	44,3 \pm 2,5
ЧД	99 \pm 4,3	112 \pm 6,4	145 \pm 8,9*
ДО	97 \pm 3,8	263 \pm 10,6*	358 \pm 17,6*
ЖЕЛ	100 \pm 2,2	101 \pm 2,8	99 \pm 2,8
Евд.	99 \pm 3,0	98 \pm 2,6	96 \pm 3,0
РОВЫД.	102 \pm 3,8	106 \pm 5,6	104 \pm 5,6
ООЛ	102 \pm 4,5	122 \pm 4,3*	128 \pm 6,1*
ФОЕ	103 \pm 3,3	114 \pm 3,2*	116 \pm 3,7*
ДО/ФОЕ ▼	0,17 \pm 0,01	0,42 \pm 0,02*	0,58 \pm 0,03*
P _A O ₂ (мм рт. ст.) ▼	106 \pm 2,0	109 \pm 3,0	105 \pm 4,0
P _A CO ₂ (мм рт. ст.) ▼	39,0 \pm 1,2	38,9 \pm 2,0	49,1 \pm 5,3 *

Примечание. ▼ – показатели не нормированы; здесь и в табл. 2 * – отличие от величины соответствующего показателя в покое статистически значимо при $p < 0,02$.

движущей силой диффузии кислорода через аэрогематический барьер.

При умеренной физической нагрузке (2 Вт \times кг⁻¹ массы тела) ПО₂ у рабочих повышается еще сильнее. Через 3 мин оно достигает 1640 мл \times мин⁻¹, или 527 % ДПО₂ от состояния покоя, т. е. возрастает в 5,6 раза. Интенсивно увеличивается и МОД (в 5,2 раза), тоже несколько отставая от роста ПО₂, что можно объяснить повышением эффективности вентиляции (на 10 %; $p < 0,02$) и увеличением ФОЕ на 13 % ДФОЕ ($p < 0,02$). Как и при легкой нагрузке, прирост МОД в основном обеспечивается увеличением ДО, однако роль частоты дыхания при умеренной нагрузке становится больше. Она возрастает на 46 %. При этом отмечается одна существенная особенность – в альвеолярном газе достоверно повышается парциальное давление углекислоты (на 10 мм рт. ст., или на 26 %; $p < 0,05$). Очевидно, что легочная вентиляция в этой ситуации не полностью обеспечивает газовый гомеостаз крови.

Результаты исследования статических легочных объемов, выполненные при физической нагрузке, позволили расшифровать механизм увеличения ФОЕ. При легкой нагрузке РОВЫД не меняется, а ООЛ возрастает на 20 % ($p < 0,02$). Это показывает, что в вентиляцию и газообмен включаются резервные ацинусы, увеличивая, соответственно, респираторную поверхность и

улучшая условия диффузии кислорода в легких. На величины ЖЕЛ и Евд, характеризующие анатомическое развитие и мышечную силу аппарата внешнего дыхания, физическая нагрузка в 1 и 2 Вт \times кг⁻¹ не влияет.

При физической нагрузке изменяются не только значения показателей, но и характер связей между процессами вентиляции и газообмена в респираторных отделах легких (табл. 2). Во-первых, значительно усиливается связь между ПО₂ и МОД. Очевидно, что при физической работе потребность в кислороде играет более важную роль, чем в покое, и регуляция дыхания почти полностью идет через парциальное давление кислорода в артериальной крови. Роль гиперкапнического стимула в регуляции дыхания при этом уменьшается. Связи МОД, ДО и ЧД с парциальным давлением СО₂ в альвеолярном газе (P_ACO₂) наполовину слабее, чем с ПО₂, поэтому их можно рассматривать как вторичные, поскольку P_ACO₂ и ПО₂ коррелируют между собой ($r = 0,44$). В то же время связи ООЛ и ФОЕ с P_ACO₂ ($r = 0,51$ и $r = 0,43$) выражены сильнее, чем с ПО₂ ($r = 0,45$ и $r = 0,31$). Это указывает на то, что при нагрузке происходит раскрытие резервных ацинусов респираторных отделов легких, которое обусловлено как дефицитом кислорода, так и избытком двуокиси углерода в артериальной крови.

Таблица 2

Зависимость между показателями внешнего дыхания у здоровых молодых мужчин в покое и при физической нагрузке разной тяжести

Взаимосвязь	Коэффициент корреляции		
	В покое	При физической нагрузке	
		1 Вт × кг ⁻¹	2 Вт × кг ⁻¹
PO ₂ – МОД	0,55	0,89 *	0,86 *
PO ₂ – КИО ₂	0	0,44 *	(0,25)
PO ₂ – ЧД	0	0,39	0,60 *
PO ₂ – ДО	0,47	0,77*	0,82 *
МОД – КИО ₂	-0,85	0*	(-0,17)*
ЧД – МОД	0,57	0,58	0,74
ДО – МОД	(0,24)	0,72*	0,77*
ДО – КИО ₂	0	0,51 *	(0,26)
ЧД – ДО	-0,53	0*	(-0,27)
PO ₂ – ООЛ	0	0,49*	0,45*
PO ₂ – ФОЕ	0	(0,29)	(0,31)
PO ₂ – ДО/ФОЕ	0,41	0,80*	0,83*
ООЛ – ДО	0	0,42*	0,53 *
ООЛ – МОД	0	0,41 *	0,44*
P _A CO ₂ – МОД	0,37	0	0,42
P _A CO ₂ – ЧД	0	0	(0,36)
P _A CO ₂ – ДО	0	0	0,41 *
P _A CO ₂ – ООЛ	(0,22)	0	0,51 *
P _A CO ₂ – ФОЕ	(0,17)	0	0,43 *

Примечание. Коэффициенты корреляции в скобках статистически не значимы; значения меньше 0,16 (по модулю) приравнены к нулю.

Во-вторых, при обеих нагрузках достоверно усиливается связь PO₂ с ДО ($r = (0,77-0,82)$). Дыхательный объем почти полностью обуславливает прирост МОД. Причем важна не только величина ДО, но и степень его разведения в легких (ДО/ФОЕ). Тесная связь этого показателя с PO₂ ($r = 0,80-0,83$) отражает повышение парциального давления кислорода в альвеолярном воздухе во время вдоха. Различия между легкой и умеренной нагрузкой заключаются лишь во вкладе ЧД в обеспечение изменений МОД. Выраженная связь PO₂ с ЧД ($r = 0,60$) появляется только при нагрузке 2 Вт × кг⁻¹. Очевидно, что увеличение частоты дыхания используется как резерв второй очереди, когда дальнейшее углубление дыхания становится энергетически невыгодным в результате резкого повышения использования кислорода дыхательными мышцами. Однако повышение ЧД снижает эффективность вентиляции. Поэтому связь КИО₂ с PO₂ при легкой физической нагрузке сильнее, чем при умеренной. Так же ведет себя связь ДО с КИО₂ ($r = 0,51$), которая при умеренной на-

грузке становится недостоверной. В результате, эффективность вентиляции играет существенное значение в обеспечении изменений PO₂ только при легкой физической нагрузке. По-видимому, возможности повышения диффузионной способности легких при нагрузке 2 Вт × кг⁻¹ исчерпываются.

При нагрузках исчезают сильные обратные связи между МОД и КИО₂, а также ЧД и ДО, которые характеризуют точность и жесткость регуляции дыхания со стороны дыхательного центра. По-видимому, при очень большом объеме легочной вентиляции (26–48 л · мин⁻¹) точность регуляции, характерная для состояния покоя, теряет свое значение. Изменения МОД в покое в основном базируются на ЧД. При легкой физической нагрузке они обеспечиваются в большей мере за счет ДО, а при умеренной физической нагрузке – за счет обоих показателей.

Включение резервной ткани респираторных отделов легких в газообмен проявляется увеличением ООЛ и ФОЕ. При обеспечении потребления кислорода в условиях относительного по-

коя связи с параметрами респираторного аппарата не выявляются. При физической нагрузке такие связи возникают. Из статических легочных объемов основное значение в обеспечении изменений кислородного запроса организма играет ООЛ, отражающий число ацинусов, участвующих в газообмене. При обеих нагрузках связь PO_2 с ООЛ достоверна ($r = (0,45-0,49)$), так же как и ООЛ с ДО и МОД (см. табл. 2).

Анализ взаимосвязей в системе внешнего дыхания при физических нагрузках позволяет оценить изменения ее функциональной организации. Известно, что роль периферической хеморецепции в рабочем гиперпноэ усиливается и сводится к тонкой настройке альвеолярной вентиляции для минимизации отклонений парциального давления O_2 и CO_2 от уровня покоя [14–16]. Наши результаты это подтверждают.

Приведенные данные показывают, что в состоянии относительного покоя функциональная организация системы внешнего дыхания сводится к простой «вентиляционной цепочке», работающей по принципу «больше-меньше», адекватно потреблению кислорода организмом. Все изменения PO_2 почти полностью обеспечиваются динамикой вентиляции легких. Повышение уровня энергетических процессов в организме приводит к снижению парциального давления O_2 и повышению парциального давления CO_2 в венозной крови, а затем, соответственно, и в артериальной крови (рис. 1). Возникают гиперкапнический и гипоксический стимулы, которые активируют дыхательный центр (ДЦ), что вызывает увеличение ДО и ЧД. В результате МОД и МАВ становятся больше. Возрастающее последней восстанавливает градиент кислорода (ΔPO_2).

Согласно закону Фика, скорость диффузии газов в легких определяется произведением ΔPO_2 и диффузионной способности легких (D_L). Первая обеспечивается легочной вентиляцией, вторая – состоянием респираторного аппарата. Коэффициент корреляции между PO_2 и МОД у здоровых мужчин в покое составляет 0,55. Понятно, что это не непосредственная связь. Она опосредована через МАВ, P_{AO_2} и ΔPO_2 , каждая из которых имеет свою вариабельность. Однако, несмотря на это, корреляция хорошо выражена, т. е. связь стабильна. В то же время зависимость PO_2 от диффузионной способности легких очень слабая ($r = 0,24$) и мало достоверна, т. е. ее можно считать несущественной. Таким образом, параметры аппарата внешнего дыхания на изменения кислородного запроса организма в покое фактически не реагируют. Связь PO_2 с КИО₂ не выявляется. Индивидуаль-

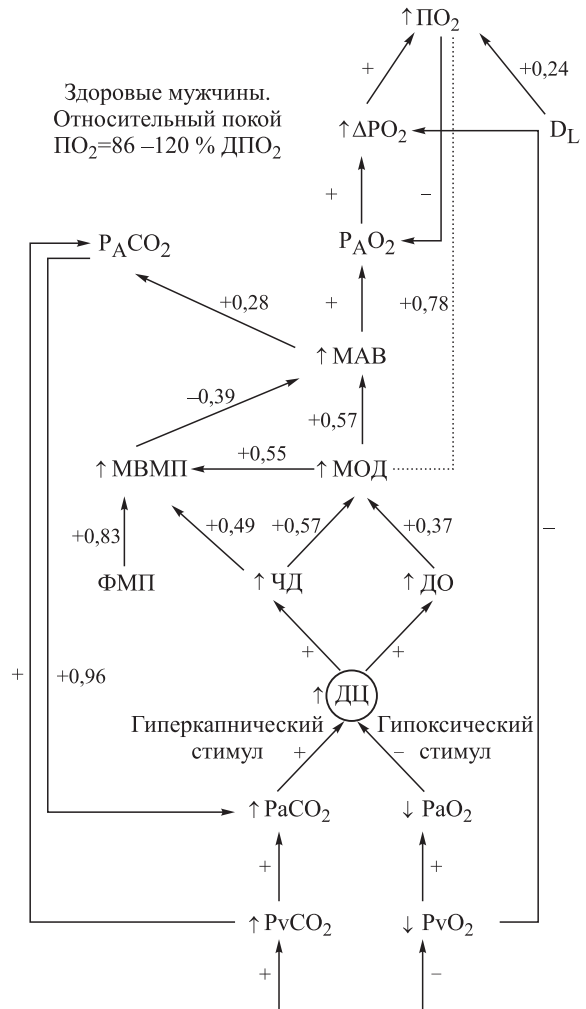


Рис. 1. Схема функциональных связей в системе внешнего дыхания при обеспечении изменений кислородного запроса организма в покое. Здесь и на рис. 2 ↑ – уровень энергетических процессов в организме, знаками «+» и «-» обозначен характер связи, цифрами – коэффициенты корреляции между показателями; P_{AO_2} и P_{ACO_2} – соответственно парциальное давление кислорода и двуокиси углерода в альвеолярном газе, P_{AO_2} , P_{ACO_2} и P_{vO_2} , P_{vCO_2} – парциальное давление кислорода и двуокиси углерода в артериальной и венозной крови соответственно, $\Delta PO_2 = \text{разность } P_{AO_2} - P_{vO_2}$

ные изменения кислородного запроса организма у здоровых людей почти полностью обеспечиваются увеличением или уменьшением вентиляции легких.

Как известно, корреляция между PO_2 и КИО₂ служит проявлением одновременного сочетания зависимости между PO_2 и двумя структурными параметрами: функциональным мертвым пространством и диффузионной способностью легких, причем с первым связь отрицательная, а со вторым – положительная [17, 18]. Отсутствие

корреляции между PO_2 и KIO_2 подтверждает то, что у здоровых людей в покое связи уравновешивают друг друга и диффузионная способность легких в обеспечении изменений PO_2 не участвует. При физической нагрузке ФМП значительно увеличивается [19]. Поэтому отрицательная составляющая связи PO_2 с KIO_2 становится больше, а сочетанная корреляция должна уменьшаться. Однако происходит наоборот. Регистрируется выраженная сочетанная корреляция. Очевидно, что связь PO_2 с D_L становится преобладающей и сильной.

Соответствие легочной вентиляции уровню энергетических процессов в организме при нагрузках близко к полному. Коэффициент корреляции между ними в среднем равен 0,88. Настройка легочной вентиляции проходит по кислороду, так как такая корреляция указывает на причинно-следственные связи. Увеличение роли кислорода в регуляции дыхания при физической нагрузке обосновано, так как именно нехватка O_2 лимитирует окислительные процессы в мышечной клетке при усилении ее метаболизма [6]. Для нормального функционирования не-

обходимо поддержание внутриклеточного парциального давления кислорода в работающих мышцах в диапазоне от 0,5 до 3,5 мм рт. ст. [20]. Интенсивное выделение двуокси углерода через аэрогематический барьер в альвеолы и некоторое повышение P_{ACO_2} (при умеренной нагрузке на 10 мм рт. ст., $p < 0,01$) включает дополнительный контур усиления гиперкапнического стимула.

У здоровых мужчин в условиях относительного покоя регуляция дыхания происходит только путем изменения вентиляции легких. Однако уже при легкой физической нагрузке в регуляцию дыхания включается структурный компонент (рис. 2). Остается открытым вопрос о том, каким образом гиперкапния и гипоксемия вызывают мобилизацию резервных ацинусов. Известно, что при острых воздействиях различных стимулов (например, гипоксии или изменении сопротивления воздухоносных путей) изменяется механика дыхания и, как следствие, легочные объемы. Эти изменения регулируются центральной нервной системой [21]. Можно предполагать, что в ответ на гипер-

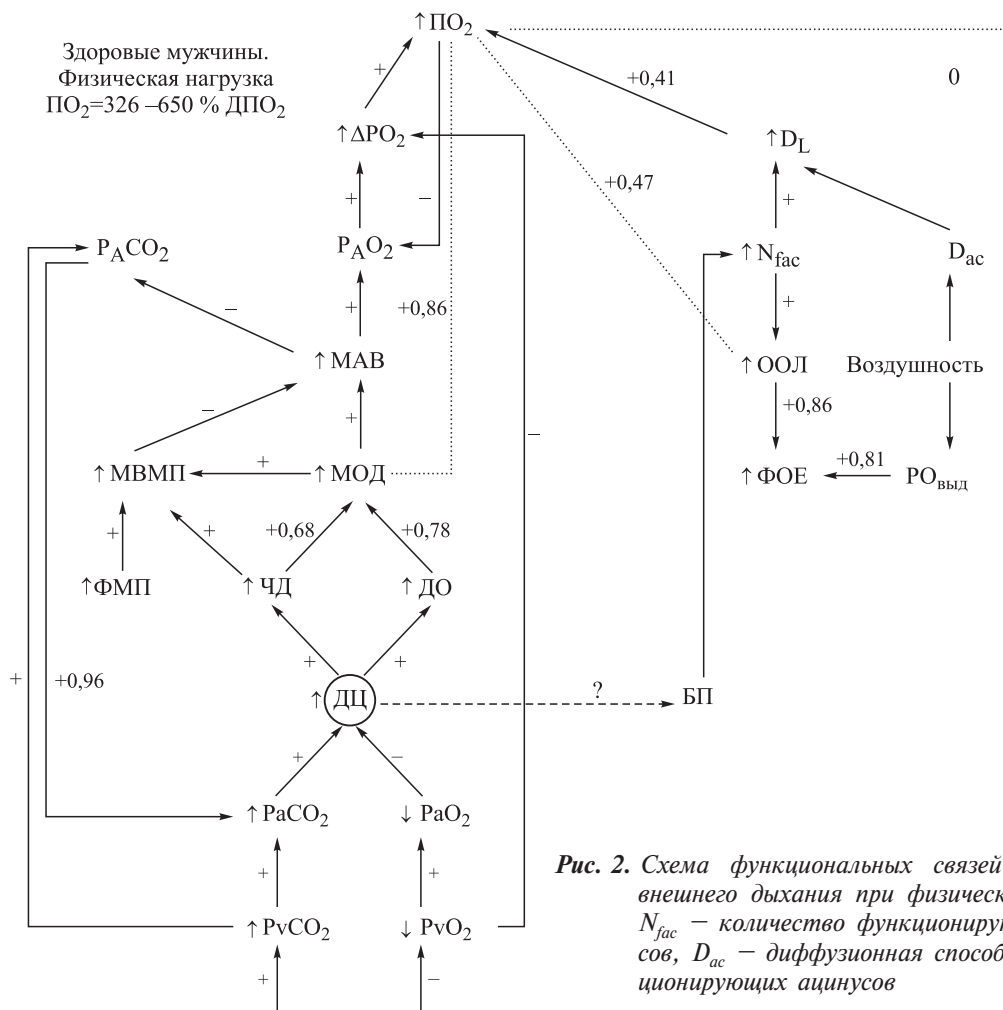


Рис. 2. Схема функциональных связей в системе внешнего дыхания при физической нагрузке. N_{fac} – количество функционирующих ацинусов, D_{ac} – диффузионная способность функционирующих ацинусов

капнию и гипоксемию происходят изменения тонуса гладкой мускулатуры терминальных и внутридольковых бронхиол. По данным Brown, Mitzner [22], Skloot, Togiас [23], углубление дыхания вызывает дилатацию бронхов, и бронхиальная проходимость увеличивается. Во всяком случае мы выявили выраженную связь между $P_A\text{CO}_2$ и ООЛ ($r = 0,51$), почти такую же, как между $P_A\text{CO}_2$ и МОД ($r = 0,42$).

Таким образом, схема регуляции дыхания при увеличении кислородного запроса организма включает изменения не только вентиляции и паттерна дыхания, но и легочных объемов. В целом эту схему функциональной организации системы внешнего дыхания можно условно назвать «нагрузочной». В ней сочетается усиление работы вентиляционной цепочки и мобилизация резервной ткани респираторных отделов легких.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая основные результаты данного исследования, можно заключить, что при физических нагрузках, выполняемых при комнатной температуре, регуляция вентиляции легких в основном переходит на кислородный контур, независимо от исходных параметров внешнего дыхания. Ведущим гомеостатируемым параметром становится парциальное давление кислорода в артериальной крови. При этом снимаются все ограничения с легочной вентиляции и отключаются механизмы, направленные на экономию работы дыхания, на что указывает исчезновение связей МОД с КИО₂ и ЧД с ДО. В обеспечении кислородного запроса эффективность вентиляции играет роль только при легкой физической нагрузке. При умеренной нагрузке, по мере нарастания ЧД, значение КИО₂ сводится к нулю. При физических нагрузках к обеспечению кислородного запроса организма подключается структурный компонент диффузии. В результате увеличения ООЛ, которое отражает включение в вентиляцию и газообмен резервной ткани респираторных отделов легких, становится больше альвеолярный объем и его респираторная поверхность, что и приводит к соответствующему повышению диффузионной способности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Yasukouchi A. Characteristics of pulmonary diffusing capacity for CO at rest and during exercise // *Ann. Physiol. Anthropol.* 1990. 9. (2). 123–132.
2. Huang Y.C., O'Brien S.R., MacIntyre N.R. Intra-breath diffusing capacity of the lung in healthy indi-

viduals at rest and during exercise // *Chest.* 2002. 122. (1).177–185.

3. Stam H., Hrachovina V., Stijnen T., Versprille A. Diffusing capacity dependent on lung volume and age in normal subjects // *J. Appl. Physiol.* 1994. 76. (6). 2356–2363.

4. Tsoukias N.M., Wilson A.F., George S.C. Effect of alveolar volume and sequential filling on the diffusing capacity of the lungs: I. theory // *Resp. Physiol.* 2000. 120. (3). 231–249.

5. Tsoukias N.M., Dabdub D., Wilson A.F., George S.C. Effect of alveolar volume and sequential filling on the diffusing capacity of the lungs: II. Experiment // *Resp. Physiol.* 2000. 120. (3). 251–271.

6. Weibel E.R. Gas exchange: large surface and thin barrier determine pulmonary diffusing capacity // *Minerva Anesthesiol.* 1999. 65. (6). 377–382.

7. Шишкин Г.С., Устюжанинова Н.В. Компенсаторное значение повышения воздушности респираторных отделов легких // *Физиология человека.* 2008. 34. (6). 122–126.

8. Евдокимов Е.И., Одионец Т.Е., Голец В.Е. Особенности изменений показателей функции внешнего дыхания под воздействием физической нагрузки // *Физическое воспитание студентов творческих специальностей.* 2008. 4. 64–72.

9. Шишкин Г.С., Уманцева Н.Д., Устюжанинова Н.В. Нормативы показателей внешнего дыхания для мужчин, проживающих в Западной Сибири // *Бюл. физиол. патол. дыхания.* 2005. Вып. 21. 7–12.

10. Шишкин Г.С., Устюжанинова Н.В. Функциональная вариабельность показателей вентиляции и газообмена у здоровых молодых мужчин в Западной Сибири // *Физиология человека.* 2006. 32. (3). 79–83.

11. Coast J.R., O'Kroy J.A., Akers F.M., Dahl T. Effect of lower body pressure changes on pulmonary function // *Med. Sci. Sport Exerc.* 1998. 30. (7). 1035–1040.

12. Sinclair S.E., McKinney S., Glenny R.W. et al. Exercise alters fractal dimension and spatial correlation of pulmonary blood flow in the horse // *J. Appl. Physiol.* 2000. 88. (6). 2269–2278.

13. Гришин О.В., Никольская О.Э. Зависимость между функциональной остаточной емкостью легких и уровнем газообмена при физических нагрузках // *Физиология человека.* 1996. 22 (1). 93–97.

14. Forster H.V., Pan L.G. The role of the carotid chemoreceptors in the control of breathing during exercise // *Med. Sci. Sports Exerc.* 1994. 26. (3). 328–236.

15. Исаев Г.Г. Физиология дыхательных мышц // *Физиология дыхания.* СПб.: Наука, 1994. 7–30.

16. Pan L.G., Forster H.V., Martino P. et al. Important role of carotid afferents in control of breathing // J. Appl. Physiol. 1998. 85. (4). 1299–1306.
17. Nisell O. A flow model of respiration in health and disease // Clin Physiol. 1996. 16. 131–143.
18. Грунни М.А. Патология физиология легких. М.: Бином, 2001. 326 с.
19. Hale T., Cox W.J. Changes in alveolar mixing efficiency during exercise // Respir. Physiol. 1991. 86. (3). 283–291.
20. Бреслав И.С., Ноздрачев А.Д. Дыхание. Висцеральный и поведенческий аспекты. СПб.: Наука, 2005. 307 с.
21. Vizek M. Control of end-expiratory lung volume: a component of the control of breathing // J. Physiol. Proc. 1998. 511. 42s–43s.
22. Brown R.H., Mitzner W. Airway response to deep inspiration: role of inflation pressure // J. Appl. Physiol. 2001. 91. (6). 2574–2580.
23. Skloot G., Toghias A. Bronchodilation and bronchoprotection by deep inspiration and their relationship to bronchial hyperresponsiveness // Clin. Rev. Allergy Immunol. 2003. 24. (1). 55–72.

FUNCTIONAL ORGANIZATION OF RESPIRATORY SYSTEM DURING PHYSICAL ACTIVITY

Gennadiy Sergeevich SHISHKIN, Nina Vital'evna USTYUZHANINOVA,
Valentina Vladimirovna GULTYAEVA

Research Institute of Physiology SB RAMS
630117, Novosibirsk, Timakov str., 4

Functional organization of respiratory system, based on correlations between respiratory indices at rest and during physical activity was examined in healthy young inhabitants of Western Siberia. It is found that oxygen loop regulates pulmonary ventilation during physical activity, independently from baseline respiratory parameters. Ventilatory efficiency is shown to be of great concern in oxygen consumption supplying only during light physical activity. Significance of oxygen utilization coefficient reduces to zero concurrently with breathing frequency increase and connection of structural component of diffusion during moderate physical activity. Residual volume increase reflects that reserve tissue of the respiratory regions of the lungs includes in ventilation and gas exchange and appropriate diffusion capacity rises as a result of respiratory surface enlargement. This functional organization of the respiratory system can be named “physically active”. Ventilatory chain intensification combines with the reserve tissue of respiratory regions mobilization in it.

Key words: respiratory system, physical activity, functional organization

Shishkin G.S. – doctor of medical sciences, professor, chief researcher of laboratory of respiratory physiology
Ustyuzhaninova N.V. – candidate of biological sciences, senior researcher
Gulyaeva V.V. – candidate of biological sciences, senior researcher