

DOI: 10.17238/ISSN2223-2524.2018.3.13

УДК: 796.92:577.121.9

Скорость окисления жиров у лыжников-гонщиков в состоянии покоя и при физической нагрузке «до отказа»

А.Ю. Людина¹, Е.А. Бушманова², Т.П. Логинова¹, Н.Г. Варламова¹, Е.Р. Бойко¹

¹ФГБУН Институт физиологии Коми, Научный центр Уральского отделения Российской академии наук,
г. Сыктывкар, Россия

²ФГБОУ ВО Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина,
Министерство образования и науки РФ, г. Сыктывкар, Россия

РЕЗЮМЕ

Цель исследования: изучить скорость окисления жиров (СОЖ) при физической нагрузке разной интенсивности и выявить факторы, влияющие на этот процесс. **Материалы и методы:** обследованы высококвалифицированные лыжники-гонщики – 26 мужчин и 11 женщин. При ступенчато возрастающей велонагрузке в тесте «до отказа» определяли СОЖ методом непрямой калориметрии. **Результаты:** у высококвалифицированных лыжников (квалификация МС и МСМК) в покое СОЖ составила 0,17 г/мин, пиковая СОЖ – 0,77 г/мин, соответствующая диапазону 40-60% от максимального потребления кислорода (МПК). Уровень мастерства ассоциирован с более высокой пиковой СОЖ и длительным ее удержанием до нагрузки 80-90% от МПК. Возрастные различия СОЖ среди обследуемых проявляются только на пике нагрузки, в диапазоне 60-70% от МПК. Более высокая фоновая и максимальная СОЖ отмечена у мужчин в отличие от женщин. **Выводы:** при физической нагрузке показатель СОЖ показан к использованию в оценке функционального состояния спортсменов при планировании режимов тренировки и профилактике утомления.

Ключевые слова: скорость окисления жиров, физическая нагрузка, спортивная квалификация, пол, возраст, непрямая калориметрия

Для цитирования: Людина А.Ю., Бушманова Е.А., Логинова Т.П., Варламова Н.Г., Бойко Е.Р. Скорость окисления жиров у лыжников-гонщиков в состоянии покоя и при физической нагрузке «до отказа» // Спортивная медицина: наука и практика. 2018. Т.8, №3. С. 13-19. DOI: 10.17238/ISSN2223-2524.2018.3.13.

The fat oxidation rate at rest and under exercise load «until exhaustion» in Nordic skiers

Aleksandra Yu. Lyudinina¹, Ekaterina A. Bushmanova², Tatyana P. Loginova¹,
Nina G. Varlamova¹, Evgeny R. Boyko¹

¹Institute of Physiology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Syktvkar, Russia

²Pitirim Sorokin Syktvkar State University, Syktvkar, Russia

ABSTRACT

Objective: to study the fat oxidation rate during physical exercises of different intensity and to identify factors influencing this process in athletes. **Materials and methods:** highly qualified Nordic skiers (26 men, 11 women) were examined. Fat oxidation (FO) was determined by the indirect calorimetric technique within stepwise increasing cycle load in the test «to failure». **Results:** FO for highly skilled skiers (MS and MSIL) was 0.17 g/min at rest and 0.77 g/min at the peak of the load, corresponding to the range of 40-60% of the maximal oxygen consumption (MOC). The level of skill was associated with a higher peak FO and its longer retention up to a load of 80-90% of the MOC. Age differences appeared only at the peak of the load, in the range of 60-70% of the MOC. There was a higher base and maximum FO in men, unlike women. **Conclusions:** the fat oxidation rate during exercise should be used in assessing the functional state of athletes when planning load regimes and preventing overtraining.

Key words: fat oxidation, physical exercises, sex, age, skill, indirect calorimetry

For citation: Lyudinina AY, Bushmanova EA, Loginova TP, Varlamova NG, Boyko ER. The fat oxidation rate at rest and under exercise load «until exhaustion» in Nordic skiers. Sportivnaya meditsina: nauka i praktika (Sports medicine: research and practice). 2018;8(3):13-19. Russian. DOI: 10.17238/ISSN2223-2524.2018.3.13.

1.1 Введение

Проблема увеличения аэробной работоспособности в спорте высших достижений актуальна и активно обсуждается [1, 2]. Для достижения высоких результатов в разных видах спорта на выносливость, к которым относятся лыжные гонки, необходима исключительная работа кислородно-транспортной системы и способность скелетных мышц к окислению жиров и углеводов, которые имеют первостепенное значение в энергообеспечении организма спортсменов [3]. Стратегии увеличения запасов гликогена достаточно хорошо изучены, в то время как механизм скорости окисления жиров, как наиболее энергоемких молекул, получил высокий интерес со стороны ученых, тренеров и спортсменов только лишь в последнее десятилетие [2-4].

Использование того или иного субстрата в качестве источника энергии зависит от питания, содержания гликогена в мышцах, интенсивности и продолжительности физической нагрузки (ФН), уровня подготовки [1, 3, 5, 6]. Показатель СОЖ меняется в зависимости от вида спорта, степени тренированности спортсмена, доли жировой массы, уровня сытости, возраста и пола [2, 3]. Тем не менее, значимая доля в окислении жиров зависит и от других факторов, которые чаще всего не берутся во внимание и мало изучены [1].

В отечественных источниках изучение энерготрат и расхода макронутриентов в состоянии покоя и при ФН, основанные на исследовании газообмена, немногочисленны, чаще проводятся с целью выявления факторов риска развития алиментарно-зависимых заболеваний [7], но не уровня тренированности организма спортсмена. Данные обстоятельства актуализируют проблему качественного мониторинга оценки функционального состояния высококвалифицированных спортсменов.

Цель исследования: изучить характер скорости окисления жиров у лыжников-гонщиков при ступенчато возрастающей нагрузке в тесте «до отказа» и выявить факторы, влияющие на этот процесс (пол, возраст, спортивная квалификация).

Организация исследования: исследование проведено на базе отдела экологической и медицинской физиологии ИФ Коми НЦ УрО РАН и одобрено локальным комитетом по биоэтике, обследуемые дали информированное согласие на участие. Обследование проводили в первой половине дня, после завтрака и 2-часового отдыха.

1.2 Материалы и методы

В общеподготовительный период обследовано 26 юношей и 11 девушек, занимающихся циклическим видом спорта (лыжные гонки). Все спортсмены являются членами сборной Республики Коми по лыжным гонкам, часть из которых входит в сборную России.

Была проведена градация среди юношей лыжников по спортивной квалификации (МС и КМС), по возрасту: 16-19 лет ($n = 14$), 20-29 лет ($n = 12$), а также по полу (юноши $n = 16$ и девушки $n = 11$) одного возраста. Мор-

фофункциональные показатели лыжников-гонщиков представлены в таблице.

Таблица

Фоновые физические характеристики лыжников-гонщиков

Table

Baseline physical characteristics of the skiers-racers

Показатель/ Characteristic	Лыжники/ Skier male	Лыжницы/ Skier female
Возраст, лет/age, years	22,9±5,8	18,4±4,5
Рост, м/height, m	1,71±4,8	1,63±3,6
Масса тела, кг/weight, kg	72,8±4,1	55,1±4,8
Доля жира, %/body fat, %	9,6±2,7	19,4±3,7
МПК, л/мин VO_{2max} , L/min	4,1±0,6	2,6±0,3

Скорость окисления жиров (СОЖ) определяли методом непрямой калориметрии на эргоспирометрической системе «Oxycon-Pro» (Jaeger, Германия) в режиме «Breath by Breath». Все обследуемые проходили нагрузочный тест «до отказа» на велоэргометре. Процедура тестирования включала этапы: покой сидя (2 минуты), педалирование без нагрузки (1 минута) и затем ступенчато увеличивающаяся нагрузка (начиная со 120Вт у юношей и 80 Вт у девушек, шаг 40 Вт через 2 мин). Определяли показатели максимального потребления кислорода (МПК), порог анаэробного обмена (ПАНО). СОЖ была ранжирована в процентном отношении к максимальному потреблению кислорода (VO_{2max} %) [1, 2].

Данные обработаны в программе Statistica (версия 6.0, StatSoftInc, 2001). Результаты представлены в виде $M \pm SD$. Значимость различий между показателями оценивали с помощью непараметрических критериев Манна-Уитни и Фридмана. Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$. Корреляционный анализ проводили по Спирмену.

1.3 Результаты и их обсуждение

Полученные нами данные по СОЖ высококвалифицированных лыжников-гонщиков представлены на рис. 1.

Скорость окисления жиров у высококвалифицированных лыжников-гонщиков сборной РК в покое сидя (приблизительно 30% от уровня МПК) составила $0,17 \pm 0,05$ г/мин, что сопоставимо с данными по окислению жиров среди спортсменов циклических видов спорта [1, 3]. Максимальное окисление жиров наблюдалось в диапазоне 40-60% от МПК. Средний показатель пикового окисления жира составил $0,77 \pm 0,16$ г/мин, варьируя среди обследуемых от 0,45 до 0,93 г/мин. Анализ кинетики окисления жира в зависимости от МПК обследуемых лыжников показал более раннее наступление максимума по сравнению с зарубежными спортсменами, что вероятно связано с особенностями функционального состояния спортсменов или неспецифической нагрузкой для лыжников. Установлено, что у спортсменов СОЖ

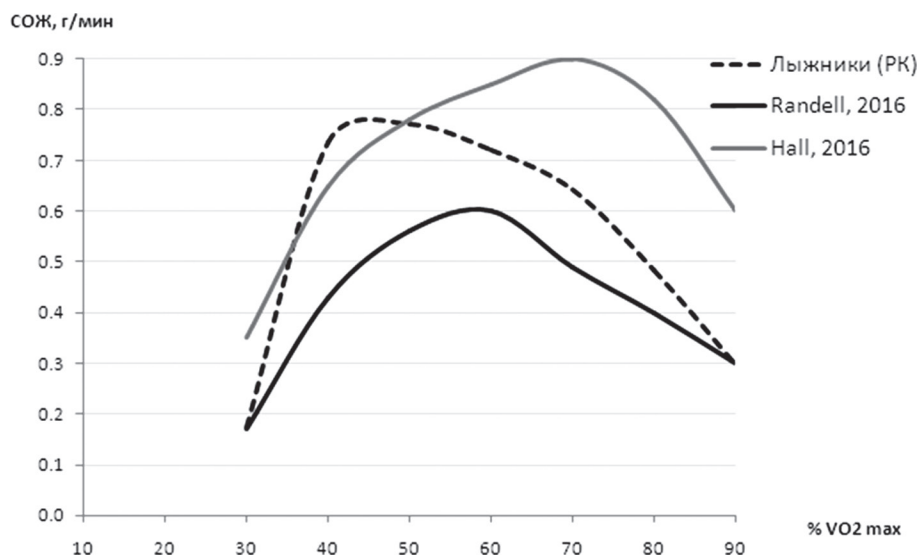


Рис. 1. Скорость окисления жиров у высококвалифицированных лыжников-гонщиков Республики Коми в сопоставлении с мировыми трендами

Pic. 1. The fat oxidation rate of the highly skilled skiers-racers of the Komi Republic in comparison with the world trends

статистически значимо больше на всех уровнях ФН, чем у нетренированных, и максимальное окисление жиров совпадает с уровнем ПАНО [8, 9].

Расход энергии при ФН возрастает в несколько раз. Соответственно увеличивается и образование энергии, которое происходит в митохондриях мышц за счет окисления углеводов и жиров. Причем, интенсивность ФН является наиболее важным фактором, определяющим утилизацию жиров и углеводов [6, 10]. ФН низкой и умеренной интенсивности сопровождается увеличением окисления ЖК в 5-10 раз относительно уровня покоя, достигая максимума при интенсивности нагрузки около 65% от МПК [11-13]. В подтверждении этих доводов нами была обнаружена отрицательная корреляция между процентом жировой массы тела у лыжников и СОЖ в покое лежа ($r_s = -0,44^{***}$), в покое сидя ($r_s = -0,37^{**}$) и при нагрузке 40% ($r_s = -0,53^{***}$), 50% ($r_s = -0,55^{***}$) и 60% ($r_s = -0,44^*$) от МПК. Тем не менее, у отдельных спортсменов СОЖ может достигать высоких значений (более 0,50 г/мин) и при 80-90% от МПК. Так, при мощности нагрузки 320 Вт, соответствующей 90% от МПК, средняя СОЖ у лыжников составила $0,3 \pm 0,1$ г/мин, при этом индивидуальный разброс показателей составил от 0,10 до 0,61 г/мин в этой зоне МПК.

При делении спортсменов по уровню квалификации были найдены более выраженные изменения в СОЖ (рис. 2).

В покое сидя СОЖ (точка, соответствующая 30% от МПК) в группе МС составила $0,17 \pm 0,05$ г/мин, у КМС — $0,14 \pm 0,07$ г/мин ($p = 0,025$). Максимальное окисление жиров у КМС наблюдалось в среднем при 40% от МПК и составило 0,53 г/мин. МС по сравнению с КМС показывали более высокую пиковую СОЖ, равную 0,77 г/мин ($p = 0,01$) и более длительное поддержание этой скоро-

сти (МС имеют более широкую аэробную зону по сравнению с КМС). Более ранние исследования говорят в пользу сопряжения содержания жира в организме лыжников и концентрации общих липидов в плазме крови. Анализ уровня спортивного мастерства выявил обратную связь между содержанием жира и общими липидами крови у спортсменов, свидетельствуя о повышенной утилизации жира у более подготовленных спортсменов [14]. Известно, что повышение доступности эндогенных или экзогенных углеводов может увеличивать их окисление и снижать окисление жиров. С другой стороны, более активная утилизация липидов в энергообеспечении при субмаксимальных и максимальных нагрузках сопровождается экономным расходом углеводов. Таким образом, считается, что хорошо подготовленные спортсмены имеют повышенный потенциал утилизации жира [15].

По данным литературы, развитие выносливости тесно связано с высоким содержанием внутримышечных триглицеридов, с изменением их плотности и внутриклеточного положения. Кроме того, тренировка выносливости ассоциирована со значительным увеличением содержания и размера митохондрий в скелетных мышцах, повышением активности ферментов цитратсинтетазы и гидроксиацетил-СоА-дегидрогеназы [16]. Наиболее вероятным механизмом ингибирования окисления ЖК при нагрузках максимальной мощности является низкая обеспеченность свободным карнитином, уменьшение внутриклеточного pH [11] и снижение активности карнитин-пальмитоил-трансферазы I и, соответственно, транспорта длинноцепочечных ЖК в митохондрии [8, 12], что ведет к снижению СОЖ. Таким образом, считается, что именно карнитин является основным прямым регулятором окисления ЖК [12].

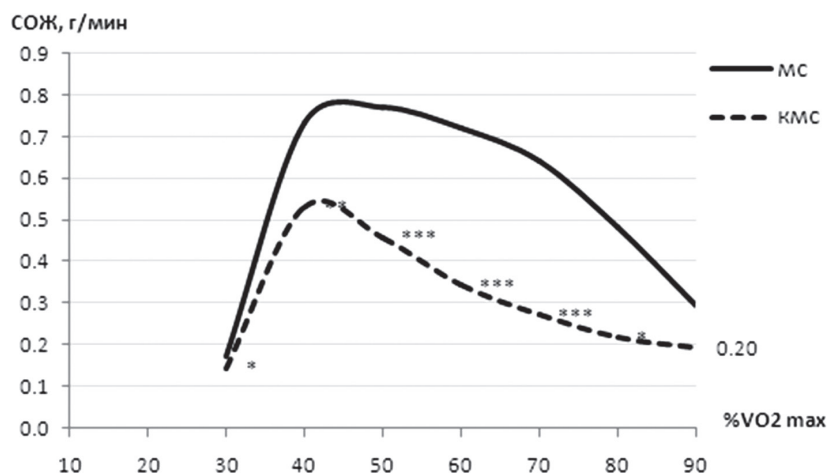


Рис. 2. Скорость окисления жиров в организме лыжников-гонщиков в зависимости от квалификации

Pic. 2. The fat oxidation rate of the skiers-racers against skill

В итоге, анализ уровня спортивного мастерства обследуемых спортсменов свидетельствует о том, что аэробная работоспособность связана с комплексом внутриклеточных изменений направленных на повышенную утилизацию жира у более выносливых и тренированных спортсменов, выраженную через более высокий уровень окисления жиров в процессе выполнения ФН и более длительное удержание пиковой СОЖ в высокой зоне МПК.

При градации спортсменов по мастерству на две группы (МС и КМС) можно предположить, что наибольшее влияние на СОЖ оказывает не степень тренированности, а возраст, поскольку среди лыжников из группы 20-29 лет 11 человек с квалификацией МС. Результаты влияния возраста спортсменов на скорость окисления жиров представлены на рис. 3.

Установлено, что интенсивность основного обмена заметно уменьшается с возрастом в малоподвижных популяциях со скоростью ~ 1-2% за десятилетие после 20 лет [17] и обусловлено в основном сокращением количества безжировой массы в организме.

В покое сидя при увеличении среднего возраста с 18 до 27 СОЖ значимо не изменялась и была равна соответственно 0,15 и 0,17 г/мин. Следовательно, возраст не оказывает существенного влияния на СОЖ в покое. Анализ СОЖ при ступенчатой нагрузке относительно возраста выявил значимые изменения только на пике нагрузки при мощности 200 Вт (60% от МПК) и 240 Вт (70% от МПК) ($p = 0,007$ и $0,019$, соответственно). Можно сказать, что возрастные особенности проявляются на пике нагрузки, в диапазоне 60-70% от МПК.

Анализ СОЖ лыжников-гонщиков в зависимости от пола (рис. 4) показал, что абсолютные значения СОЖ у мужчин выше, чем у женщин.

Значимые различия по полу в СОЖ были найдены как в покое, так и на пике нагрузки. СОЖ в покое сидя у мужчин в среднем составила 0,26 г/мин, а у женщин – 0,12 г/мин. Поскольку уровень потребления O_2 является ключевым показателем, отражающим способность организма метаболизировать O_2 , вполне объяснима более высокая фоновая абсолютная СОЖ у мужчин среди ко-

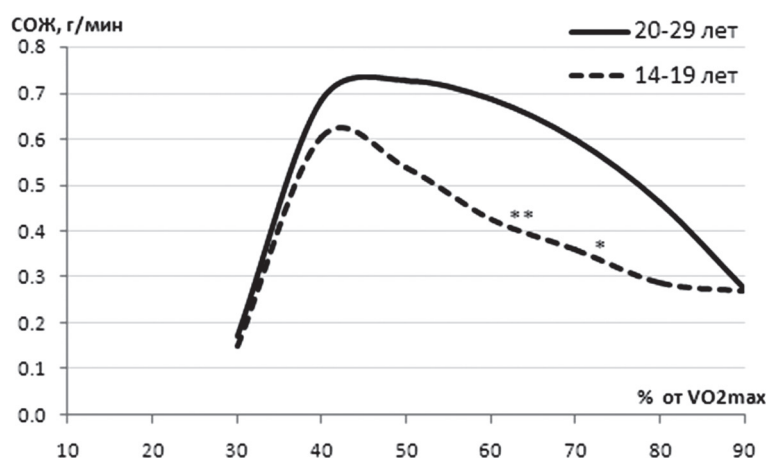


Рис. 3. Скорость окисления жиров у высококвалифицированных спортсменов в зависимости от возраста

Pic. 3. The fat oxidation rate of the highly skilled athletes against age

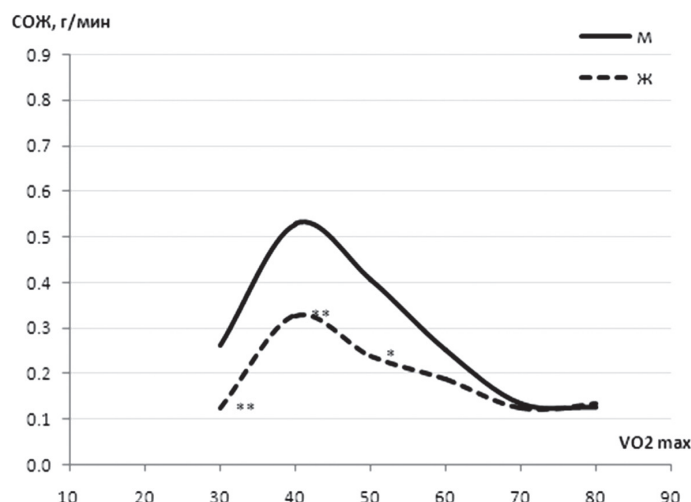


Рис. 4. Скорость окисления жиров в организме лыжников-гонщиков разного пола

Pic. 4. The fat oxidation rate of the skiers-racers against sex

торых МПК было в 1,5 раза больше чем у девушек. Максимальная СОЖ наблюдалась при 40% от МПК и составила у мужчин – 0,53 г/мин, у женщин – 0,33г/мин, что соответствовало нагрузке 120 Вт.

По данным литературы, мужчины имеют более высокую интенсивность основного обмена, по сравнению с женщинами [17]. При этом, при нагрузках средней интенсивности (до 65% от МПК) мужчины имеют значительно более высокие показатели дыхательного коэффициента (в среднем 0,94 против 0,87), что указывает на большую зависимость от окисления углеводов (гликогена печени и мышц) в энергообеспечении ФН. Энергетический вклад жира значительно выше у женщин, чем мужчин при ФН в диапазоне от 40-60% VO_{2max} . Вариативность в СОЖ мужчин и женщин обусловлена гормональными различиями [6]. При длительных нагрузках женщины, имея более крупное депо внутримышечных липидов, демонстрируют увеличение экспрессии клеточных белков ответственных за транспортировку и окисление жирных кислот, опосредуемые эндогенными циркулирующими эстрогенами [18, 19].

1.4 Выводы

Скорость окисления жиров у высококвалифицированных лыжников-гонщиков в покое сидя составила 0,17 г/мин, средний показатель пикового окисления жиров составил $0,77 \pm 0,16$ г/мин, соответствуя диапазону 40-60% от МПК, что сопоставимо с данными показателями среди спортсменов других циклических видов спорта. Мастерство и выносливость ассоциированы с более высокой пиковой СОЖ и более длительным удержанием этой скорости до 80-90% от МПК. Возрастные особенности проявляются только на пике нагрузки, в диапазоне 60-70% от МПК. Отмечена значимо более высокая фоновая ($p < 0.05$) и максимальная СОЖ ($p < 0.01$) у мужчин ($0,53 \pm 0,17$ г/мин) в отличие от женщин ($0,33 \pm 0,12$ г/мин), что соответствовало нагрузке 120 Вт.

Считаем перспективным включение в общий протокол оценки функционального состояния спортсменов показатели скорости окисления жиров, что позволит получать наиболее объективную информацию об уровне аэробной готовности спортсмена, а также быстро и целенаправленно проводить коррекцию тренировочного процесса и восстановление спортсменов в подготовительный и особенно соревновательный периоды.

Список литературы

1. Randell RK, Rollo I, Roberts TJ, Dalrymple K, Jeukendrup AE, Carter JM. Maximal Fat Oxidation Rates in an Athletic Population // Med Sci Sports Exerc. 2013. P. 145. DOI: 10.1249/MSS.0000000000001084.
2. Noland RC. Exercise and Regulation of Lipid Metabolism // Progress in Molecular Biology and Translational Science. 2015. P. 36.
3. Hall AU, Edin F, Pedersen A, Madsen K. Whole-body fat oxidation increases more by prior exercise than overnight fasting in elite endurance athletes // Appl. Physiol. Nutr. Metab. 2016. Vol.41, №4. P. 430-7. DOI: 10.1139/apnm-2015-0452.
4. Kang J, Hoffman JR, Ratamess NA, Faigenbaum AD, M. Falvo & M. Wendell. Effect of Exercise Intensity on Fat Utilization

References

1. Randell RK, Rollo I, Roberts TJ, Dalrymple K, Jeukendrup AE, Carter JM. Maximal Fat Oxidation Rates in an Athletic Population. Med Sci Sports Exerc. 2013;145. DOI: 10.1249/MSS.0000000000001084.
2. Noland RC. Exercise and Regulation of Lipid Metabolism. Progress in Molecular Biology and Translational Science. 2015;36.
3. Hall AU, Edin F, Pedersen A, Madsen K. Whole-body fat oxidation increases more by prior exercise than overnight fasting in elite endurance athletes. Appl. Physiol. Nutr. Metab. 2016;41(4): 430-7. DOI: 10.1139/apnm-2015-0452.
4. Kang J, Hoffman JR, Ratamess NA, Faigenbaum AD, M. Falvo & M. Wendell. Effect of Exercise Intensity on Fat

in Males and Females // Research in Sports Medicine. 2007. №15. P. 175-88.

5. **Van Loon LJ, Jeukendrup AE, Saris WH, Wagenmakers AJ.** Effect of training status on fuel selection during submaximal exercise with glucose ingestion // J. Appl. Physiol. 1999. Vol.87. P. 1413-20. DOI: 10.1152/jappl.1999.87.4.1413.

6. **Purdom T, Kravitz L, Dokladny K and Mermier C.** Understanding the factors that effect maximal fat oxidation // Journal of the International Society of Sports Nutrition. 2018. Vol.15. P. 1-10. DOI: 10.1186/s12970-018-0207-1.

7. **Березина АВ, Беляева ОД, Баженова ЕА, Беркович ОА, Баранова ЕИ, Гринева ЕН.** Особенности окисления жиров при физических нагрузках различной интенсивности у больных абдоминальным ожирением // Проблемы эндокринологии. 2010. №2. С. 20-6.

8. **Venables M, Achten J, Jeukendrup A.** Determinants of fat oxidation during exercise in healthy men and women: a cross-sectional study // J. Appl. Physiol. 2004. Vol.98. P.160-7. DOI: 10.1152/japplphysiol.00662.2003.

9. **Kim HK, Ando K, Tabata H, Konishi M, Takahashi M, Nishimaki M, Xiang M, Sakamoto S.** Effects of Different Intensities of Endurance Exercise in Morning and Evening on the Lipid Metabolism Response // Journal of Sports Science and Medicine. 2016. Vol.15. P. 467-76.

10. **Achten J, Jeukendrup A.** Relation between plasma lactate concentration and fat oxidation rates over a wide range of exercise intensities // Int. J. Sports. Med. 2004. Vol.25. P. 32-7. DOI: 10.1055/s-2003-45231.

11. **Van Loon LJ, Greenhaff PL, Constantin-Teodosiu D, Saris WH, Wagenmakers AJ.** The effects of increasing exercise intensity on muscle fuel utilisation in humans // J. Physiol. 2001. Vol.536. P. 295-304.

12. **Jeppesen J, Kiens B.** Regulation and limitations to fatty acid oxidation during exercise // J. Physiol. 2012. Vol. 590. P. 1059-68. DOI: 10.1113/jphysiol.2011.225011.

13. **Romijn JA, Coyle EF, Sidossis LS et al.** Substrate metabolism during different exercise intensities in endurance-trained women // J. Appl. Physiol. 2000. Vol.88. P. 1707-14. DOI: 10.1152/jappl.2000.88.5.1707.

14. **Люденина АЮ, Бойко ЕР.** Сопряжение общих липидов плазмы крови и жирового компонента в организме лыжников-гонщиков на разных этапах годового тренировочного цикла // Экстремальная деятельность человека. 2016. №4. С. 36-41.

15. **Helge JW, Richter EA, Kiens B.** Interaction of training and diet on metabolism and endurance during exercise in man // J Physiol. 1996. Vol.492. P. 293-306.

16. **Tarnopolsky MA, Rennie CD, Robertshaw HA, Fedak-Tarnopolsky SN, Devries MC, Hamadeh MJ.** Influence of endurance exercise training and sex on intramyocellular lipid and mitochondrial ultrastructure, substrate use, and mitochondrial enzyme activity // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2007. №292. P. 1271-8. DOI: 10.1152/ajpregu.00472.2006.

17. **Lazzer S, Bedogni G, Lafortuna CL, Marazzi N, Busti C, Galli R, De Col A, Agosti F. and Sartorio A.** Relationship between Basal Metabolic Rate, Gender, Age, and Body Composition in 8,780 White Obese Subjects // Obesity. 2010. Vol.18. P.71-8. DOI: 10.1038/oby.2009.162.

18. **Tarnopolsky LJ, MacDougall JD, Atkinson SA, Tarnopolsky MA, Sutton JR.** Gender differences in substrate for endurance exercise // J. Appl. Physiol. 1990. Vol.68. P. 302-8. DOI: 10.1152/jappl.1990.68.1.302.

19. **Devries MC.** Sex-based differences in endurance exercise muscle metabolism: impact on exercise and nutritional strategies to optimize health and performance in women // Exp. Physiol. 2016. Vol.101. P. 243-9. DOI: 10.1113/EP085369.

Utilization in Males and Females, Research in Sports Medicine. An International Journal. 2007;15(3):175-88.

5. **Van Loon LJ, Jeukendrup AE, Saris WH, Wagenmakers AJ.** Effect of training status on fuel selection during submaximal exercise with glucose ingestion. J. Appl. Physiol. 1999;87:1413-20. DOI: 10.1152/jappl.1999.87.4.1413.

6. **Purdom T, Kravitz L, Dokladny K and Mermier C.** Understanding the factors that effect maximal fat oxidation. Journal of the International Society of Sports Nutrition. 2018;15:1-10. DOI: 10.1186/s12970-018-0207-1.

7. **Berezina AV, Belyaeva OD, Bazhenova EA, Berkovich OA, Baranova EI, Grineva EN.** Osobennosti okisleniya zhirov pri fizicheskikh nagruzkakh razlichnoy intensivnosti u bolnykh abdominalnym ozhireniem. Problemy ehndokrinologii. 2010;(2): 20-6. Russian.

8. **Venables M, Achten J, Jeukendrup A.** Determinants of fat oxidation during exercise in healthy men and women: a cross-sectional study. J. Appl. Physiol. 2004;98:160-7. DOI: 10.1152/japplphysiol.00662.2003.

9. **Kim HK, Ando K, Tabata H, Konishi M, Takahashi M, Nishimaki M, Xiang M, Sakamoto S.** Effects of Different Intensities of Endurance Exercise in Morning and Evening on the Lipid Metabolism Response. Journal of Sports Science and Medicine. 2016;15:467-76.

10. **Achten J, Jeukendrup A.** Relation between plasma lactate concentration and fat oxidation rates over a wide range of exercise intensities. Int. J. Sports. Med. 2004;25:32-7. DOI: 10.1055/s-2003-45231.

11. **Van Loon LJ, Greenhaff PL, Constantin-Teodosiu D, Saris WH, Wagenmakers AJ.** The effects of increasing exercise intensity on muscle fuel utilisation in humans. J. Physiol. 2001;536:295-304.

12. **Jeppesen J, Kiens B.** Regulation and limitations to fatty acid oxidation during exercise. J. Physiol. 2012;590:1059-68. DOI: 10.1113/jphysiol.2011.225011.

13. **Romijn JA, Coyle EF, Sidossis LS. et al.** Substrate metabolism during different exercise intensities in endurance-trained women. J. Appl. Physiol. 2000;88:1707-14. DOI: 10.1152/jappl.2000.88.5.1707.

14. **Lyudinina AYU, Boyko ER.** Sopryazhenie obshchih lipidov plazmy krovi i zhirovogo komponenta v organizme lyzhnikov-gonshchikov na raznykh etapah godovogo trenirovochnogo tsikla. Ekstremalnaya deyatel'nost' cheloveka. 2016;(4):36-41. Russian.

15. **Helge JW, Richter EA, Kiens B.** Interaction of training and diet on metabolism and endurance during exercise in man. J Physiol. 1996;492:293-306.

16. **Tarnopolsky MA, Rennie CD, Robertshaw HA, Fedak-Tarnopolsky SN, Devries MC, Hamadeh MJ.** Influence of endurance exercise training and sex on intramyocellular lipid and mitochondrial ultrastructure, substrate use, and mitochondrial enzyme activity. Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2007;292:1271-8. DOI: 10.1152/ajpregu.00472.2006.

17. **Lazzer S, Bedogni G, Lafortuna CL, Marazzi N, Busti C, Galli R, De Col A, Agosti F. and Sartorio A.** Relationship between Basal Metabolic Rate, Gender, Age, and Body Composition in 8,780 White Obese Subjects. Obesity. 2010;18:71-8. DOI: 10.1038/oby.2009.162.

18. **Tarnopolsky LJ, MacDougall JD, Atkinson SA, Tarnopolsky MA, Sutton JR.** Gender differences in substrate for endurance exercise. J. Appl. Physiol. 1990;68:302-8. DOI: 10.1152/jappl.1990.68.1.302.

19. **Devries MC.** Sex-based differences in endurance exercise muscle metabolism: impact on exercise and nutritional strategies to optimize health and performance in women // Exp. Physiol. 2016;101:243-9. DOI: 10.1113/EP085369.

Сведения об авторах:

Людина Александр Юрьевна, старший научный сотрудник группы метаболизма человека отдела экологической и медицинской физиологии ФГБУН Институт физиологии Коми научного центра УрО РАН, к.б.н. ORCID ID: 0000-0003-4849-4735 (+7 (904) 234-81-51, salu_06@inbox.ru)

Бушманова Екатерина Андреевна, студентка IV курса Института естественных наук ФГБОУ ВО Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина. ORCID ID: 0000-0002-1896-2879

Логина Татьяна Петровна, научный сотрудник, руководитель группы социальной физиологии человека отдела экологической и медицинской физиологии ФГБУН Институт физиологии Коми научного центра УрО РАН, к.б.н. ORCID ID: 0000-0001-7003-6664

Варламова Нина Геннадьевна, старший научный сотрудник группы социальной физиологии человека отдела экологической и медицинской физиологии ФГБУН Институт физиологии Коми научного центра УрО РАН, к.б.н. ORCID ID: 0000-0003-1444-4684

Бойко Евгений Рафаилович, директор института ФГБУН Институт физиологии Коми научного центра УрО РАН, д.м.н., проф. ORCID ID: 0000-0002-8027-898X

Information about the authors:

Aleksandra Yu. Lyudinina, Ph.D. (Biology), Senior Researcher of the Human Metabolism Group of the Department of Ecological and Medical Physiology of the Institute of Physiology of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. ORCID ID: 0000-0003-4849-4735 (+7 (904) 234-81-51, salu_06@inbox.ru)

Ekaterina A. Bushmanova, Graduate Student of the Institute of Natural Sciences of the Pitirim Sorokin Syktyvkar State University. ORCID ID: 0000-0002-1896-2879

Tatyana P. Loginova, Ph.D. (Biology), Scientist of the the Human Metabolism Group of the Department of Ecological and Medical Physiology of the Institute of Physiology of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. ORCID ID: 0000-0001-7003-6664

Nina G. Varlamova, Ph.D. (Biology), Senior Researcher of the Human Metabolism Group of the Department of Ecological and Medical Physiology of the Institute of Physiology of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. ORCID ID: 0000-0003-1444-4684

Evgeny R. Boyko, M.D., D.Sc. (Medicine), Prof., Director of the Institute of Physiology of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. ORCID ID: 0000-0002-8027-898X

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

Conflict of interests: the authors declare no conflict of interest

Финансирование: Работа выполнена в рамках тем по Программам ФНИ на 2017–2020 гг. (№ ГР АААА-А17-117012310157-7) и Президиума РАН на 2018–2020 гг. (№ ГР АААА-А18-118012290367-6)

Funding: The study was supported by the Program for Fundamental Research of RAS 2017–2020 (project № АААА-А17-117012310157-7) and by the Program for Presidium of RAS 2018–2020 (project № АААА-А18-118012290367-6)

Поступила в редакцию: 26.06.2018

Принята к публикации: 12.07.2018

Received: 26 June 2018

Accepted: 12 July 2018