

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
Научно-исследовательский институт нейронаук и медицины (НИИНМ)

На правах рукописи

Балиоз Наталья Владимировна

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

03.03.01 – Физиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Кривошеков Сергей Георгиевич,
профессор, доктор медицинских наук

Новосибирск, 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ	стр.
ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	
1.1 Теоретические основы адаптации к интенсивной мышечной деятельности	11
1.2 Физиологическая характеристика динамических циклических упражнений и особенности адаптивных изменений в видах спорта с тренировкой выносливости	15
1.3 Роль хеморецепторов в регуляции газотранспортной функции и при адаптации к мышечной нагрузке и гипоксии	19
1.4 Модуляция и пластичность вентиляторных реакций на гипоксическое воздействие и физическую нагрузку	29
1.5 Изменения функциональной активности мозга при занятиях спортом и при воздействии гипоксии	34
1.6 Интеграция дыхательной и сердечно-сосудистой систем при регулярных физических нагрузках	40
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	45
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	
3.1 Гипоксическая устойчивость у нетренированных добровольцев и спортсменов различной спортивной специализации	55
3.2 Газообмен, регуляция функций кардиореспираторной системы и функциональная активность мозга у спортсменов разных циклических видов спорта при нарастающей ингаляционной гипоксии	57
3.3 Газообмен и регуляция функций кардиореспираторной системы у спортсменов циклических видов спорта на выносливость при физической нагрузке	69
3.4 Особенности межсистемной интеграции и хемореактивности кардиореспираторной системы спортсменов в зависимости от уровня спортивной квалификации	
3.4.1 Особенности газообмена и хемореактивности кардиореспираторной системы спортсменов в зависимости от уровня спортивной квалификации	72

3.4.2 Межсистемная интеграция функций кардиореспираторной системы в зависимости от уровня спортивной квалификации	83
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ	87
ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ	98
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	102
СПИСОК УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ И СОКРАЩЕНИЙ	126

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования

Спортивная деятельность в видах спорта на выносливость связана с напряженной мышечной работой, которая вызывает адаптивные перестройки в деятельности отдельных органов и физиологических систем, в первую очередь, ответственных за кислородное обеспечение организма - дыхательной и сердечно-сосудистой [Dempsey, Amann 2008; Nicola et al., 2016; Lemire, 2018; Anthierens, 2019]. Функционально эти системы объединены термином «кардиореспираторная система» (КРС), которая является уникальным индикатором функционального состояния и функциональных резервов организма спортсменов, что объясняет устойчивый интерес к её адаптивным преобразованиям [Ванюшин, Хайруллин, 2015; Balagué et al., 2016].

Под влиянием мышечных тренировок в организме спортсменов происходят адаптивные изменения, которые отражают процесс «тренированности», а при системном подходе - закономерности влияния средовых факторов на проявление фенотипа человека. Особенностью кумулятивного тренировочного эффекта в видах спорта на выносливость, является увеличение ёмкости биоэнергетической системы организма, в первую очередь, ответственной за аэробный путь образования энергии при мышечной работе. Несоответствие между растущими энергетическими запросом организма и возможностями его удовлетворения в условиях нарастающей длительности и интенсивности мышечной деятельности приводит к развитию гипоксического состояния (вторичная тканевая гипоксия, или гипоксия нагрузки) [Колчинская, 1993; Балыкин и др., 2015; Guenette et al., 2004; Ainslie, 2009; Dempsey et al., 2012]. С одной стороны предполагается, что устойчивость к гипоксическим состояниям в циклических видах спорта определяет спортивную результативность [Мищенко, 2007; Моссэ и др., 2017; Mooney, et al., 2016; Hébert-Losier et al.,

2017; Post et al., 2020], однако с другой стороны обнаружено, что гипоксическая устойчивость, оцененная по падению сатурации кислорода в крови при гипоксических тестах зависит от вида спортивной подготовки [Зеленкова и др., 2016]. Возможно, причина кроется в том, что *реактивность ответа, как составная часть механизма поддержания кислородного баланса организма, может меняться в зависимости от спортивной специфики.*

Как известно, деятельность КРС при гипоксических и физических нагрузках в значительной степени зависит от рецепторов рефлексогенных зон (хеморецепторов), расположенных в области дуги аорты, разветвления сонных артерий (каротидные тела), устье вен у предсердий и в области ствола мозга, которые являются главными сенсорами уровня O₂ и CO₂ в артериальной крови [Peers, 2010; Kumar, 2012; Rakoczy, 2018]. Механизмы, лежащие в основе гипоксической чувствительности клеток каротидных тел и инициируемых гипоксией кардиореспираторных рефлексов (гипервентиляция и симпатическая активация), остаются предметом активного изучения [Kumar, Prabhakar, 2012; Dempsey et al., 2014; López-Barneo et al., 2016]. Современные гипотезы включают концепции кардиовентиляторного контроля, которые основаны на нейрональной пластичности, возможности адаптивной изменчивости хемочувствительности при длительных гипоксических воздействиях, множественности прямого тканевого восприятия гипоксии, взаимозависимости центральных и периферических хеморецепторов, усилении влияния нейронов центральной нервной системы на дыхательные и другие вегетативные регуляторные пути [Lin Gao et al., 2017; López-Barneo, 2018; Prabhakar et al., 2018; Dempsey, Smith, 2019]. Показано, что периферические и центральные хеморецепторы имеют прямые и обратные связи с центральным водителем дыхательного ритма, со структурами автономной нервной системы, влияющими на тонус сосудов и работу сердца, а также с барорецепторами сосудистой системы, участвующими в контроле АД и имеющие обратное влияние на систему

дыхания [Guyenet, 2014]. В то же время особенности адаптивных изменений многоуровневой регуляции газообмена при адаптации к физическим нагрузкам, сопряженных с «гипоксией нагрузки» - малоизучены.

Есть основания предполагать, что специфика мышечных тренировок влияет на реактивность кардиореспираторных функций за счет нейрональной пластичности. В качестве маркеров реактивности рассматриваются ответные реакции со стороны КРС на гипоксическую нагрузку, например, приросты вентиляции (HVR-hypoxic ventilatory response) или частоты сердечных сокращений (HHR-hypoxic heart rate response) на процент снижения сатурации кислорода (SaO_2) при гипоксии [Mateika, Narwani, 2009; Pamentier, Powell, 2016]. Литературные сведения о механизмах, опосредующих гипоксические вентиляторные реакции, позволяют считать, что нейрональная пластичность в трансляционных цепях между хеморецепторами, контурами управления вентиляцией в ЦНС и дыхательными моторными нейронами является ведущим механизмом HVR при длительной гипоксии [Mitchell, Johnson, 2003; Koch et al., 2011; Ramirez et al., 2012]. Есть основания предполагать, что адаптивные преобразования при выполнении высокоинтенсивных мышечных нагрузок влияют на состояние ЦНС [Черепкина, 2011; Del Percio C. et al., 2011]. Показано, что выполнение физических упражнений связано с поступлением в ЦНС сигналов о функциональном состоянии мышц, положении тела и его частей в пространстве, поддержании позы, в связи с чем при длительных специфических двигательных тренировках в ЦНС возникают функциональные изменения, которые облегчают проведение возбуждения [Hamilton, Rhodes, 2015; Ruscheweyh, 2016; Michelle, 2016]. В ряде работ показано, что изменения амплитудно-частотных характеристик электроэнцефалограммы (ЭЭГ) отражают компенсаторные механизмы адаптации к гипоксии [Шаов, 2004; Сороко и др., 2007; Koch et al., 2006; Chiaretti et al., 2008] и мышечной деятельности [Попова и др., 2006; Лалаева, 2015; Черный и др., 2016, Numan et al., 2015]. Однако, неизвестно, какое

влияние оказывает специфика тренировочного процесса в циклических видах спорта на амплитудно-частотные характеристики ЭЭГ при гипоксических состояниях.

В вопросе регуляции кардиореспираторной деятельности у спортсменов разных видов спорта отдельный интерес вызывает интеграция сердечной и дыхательной функции. Высказываются предположения, что длительные физические тренировки вносят изменения во взаимодействие систем, обеспечивающих общую газотранспортную функцию, усиливая или ослабляя их содружественную активность [Zoccal, 2015; Balague et al., 2016; Mlynzyak, Kristofiak, 2019], однако механизмы этого процесса не ясны. Можно предполагать, что при занятиях спортом сопряженность функций кардиореспираторной системы усиливается за счет перенастройки механизмов нейровисцеральной интеграции, а её особенности зависят от специфики вида спорта и уровня квалификации спортсменов

Таким образом, несмотря на то, что физиологические и молекулярно-клеточные механизмы адаптации кардиореспираторной системы и хеморецепторной чувствительности активно изучаются [López-Barneo et al., 2008; López-Barneo et al., 2009; Fernández-Agüera et al., 2015; Prabhakar, Gregg, 2016], мало известно о специфическом характере приспособительных перестроек работы систем дыхания, кровообращения, вегетативной регуляции, газотранспортной функции, а также о состоянии ЦНС под влиянием длительных и интенсивных спортивных тренировок, сопровождающихся развитием «гипоксии нагрузки».

Актуальность проблемы продиктована недостатком знаний об адаптивных изменениях кардиореспираторной и газотранспортной систем, особенностях хемореактивности и интеграции функций у спортсменов циклических видов спорта.

Цель исследования - изучить специфические особенности регуляции функций кардиореспираторной системы, хемореактивности и межсистемной

интеграции функций при гипоксических и мышечных нагрузках в зависимости от вида спорта и уровня квалификации.

Задачи исследования

1. Изучить влияние специфики вида спорта на гипоксическую устойчивость у спортсменов циклических видов и выделить группы для дальнейшего исследования.
2. Выяснить особенности регуляции газообмена, хемореактивности кардиореспираторной системы, периферического кровотока и биоэлектрической активности мозга при пролонгированной гипоксии, а также взаимосвязь хемореактивности и кислородного обеспечения мышечной деятельности у спортсменов циклических видах спорта (плавание, лыжные гонки).
3. Оценить интеграцию функций кардиореспираторной системы при воздействии острой гипоксии у легкоатлетов - бегунов разной квалификации.

Положения, выносимые на защиту

1. Специфика регуляции газообмена и хеморефлекторные ответные реакции организма спортсменов циклических видов спорта модулируются в зависимости от характера тренировочных нагрузок и проявляются в параметрах реактивных свойств хеморецепторов, оказывая влияние на функцию кардиореспираторной системы, газообмен, периферический кровоток и активность отделов вегетативной нервной системы в условиях гипоксии.
2. Изменения хемореактивности и механизмов регуляции функций кардиореспираторной системы оказывают специфическое влияние на функциональные резервы дыхательной и сердечной систем спортсменов при интенсивной мышечной работе.
3. По мере роста спортивной квалификации происходит совершенствование механизмов межсистемной интеграции функций кардиореспираторной

системы, которое проявляется в оптимизации (точности) ответа физиологических систем на изменение уровней CO₂ и O₂ в крови. Для высококлассных спортсменов совершенствование механизмов комплексной регуляции газообмена проявляется в увеличении кардиореспираторной когерентности в низкочастотном диапазоне.

Научная новизна исследования

Впервые описаны специфические различия в хеморефлекторных реакциях звеньев кардиореспираторной системы (дыхания и сердца) и изменения газообмена при гипоксических воздействиях у спортсменов циклических видов спорта с разным характером физической тренированности на выносливость.

Впервые на основе непосредственных измерений индивидуальных характеристик спортсменов выявлена связь между максимальным уровнем аэробных резервов организма и скоростью снижения сатурации гемоглобина крови в условиях нарастающей ингаляционной гипоксии.

Впервые выявлено, что у спортсменов высокого класса происходит совершенствование механизмов межсистемной интеграции - повышение «точности» настройки газообменной регуляции на внутреннюю гипоксическую гипоксию. Это усиление межсистемной интеграции дыхательной и сердечной систем обеспечивает оптимальность хемореактивных ответов КРС на гипоксическое возмущение газового гомеостаза организма и отражает адаптивные настройки кардиореспираторной системы у спортсменов высокого класса при аэробных нагрузках.

Теоретическое и научно-практическое значение работы

Полученные данные об особенностях хеморефлекторных реакций дыхания и сердца дополняют научные знания о характере центральных межсистемных взаимодействий при рассмотрении их как звеньев единой кардиореспираторной системы, выполняющей функцию газообмена в организме при физической тренированности различной направленности.

Результаты комплексного обследования спортсменов разных циклических видов спорта при мышечных и гипоксических нагрузках (с оценкой реактивности КРС, эффективности выполнения мышечной работы и периферического кровотока) могут помочь в моделировании процессов индивидуальной адаптации спортсменов для обеспечения высокой спортивной результативности.

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

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Теоретические основы адаптации к интенсивной мышечной деятельности

Спортивная деятельность (высокие физические и психические нагрузки, стресс в период соревнований, опасность и непредвиденность ситуаций в экстремальных видах спорта, проблемы межиндивидуальных отношений в командных видах и другие факторы), вызывает мобилизацию и перераспределение энергетических, структурных и психических резервов организма, к которым организм адаптируется в течение ряда лет (долговременная адаптация) для достижения высоких спортивных результатов [Платонов, 2017]. Регуляция газообмена при длительных физических нагрузках сопровождается «гипоксией нагрузки» и специфическими адаптивными изменениями на уровне хеморефлекторной регуляции кардиореспираторной системы [Кривошеков, 1998; Диверт и др., 2015; Powell et al., 2000, Feldman et al., 2003; Dempsey et al., 2012], которые в литературе рассматриваются с позиции перенастройки чувствительности хеморецепторов [Mitchell, Johnson, 2003, Mateika, Narwani, 2009]. Специалисты пришли к пониманию того, что нервная система, контролирующая дыхание, проявляет значительную способность к *модуляции и пластичности*, включая дыхательную реакцию при физических упражнениях [Babb et al., 2010; Pamentier, Powell, 2016]. В этой связи требуется сказать несколько слов о базовых теоретических концепции адаптации.

Учение об адаптации и системе гомеостаза организма впервые предложил К. Бернад (1878). У.Кэннон (1935), обсуждая теоретические вопросы адаптации, привлек понятие «гомеостаз» (стабильность через постоянство), как основной принцип, лежащий в основе физиологической регуляции организма. Большую популярность при изучении механизмов приспособления организма к экстремальным воздействиям получила теория

стресса и общего адаптационного синдрома, разработанная Г. Селье (1960), которая также придерживалась концепции гомеостаза. В теории об общем адаптационном синдроме Г.Селье выделил три, хорошо известные, стадии развития стрессовой реакции: реакция тревоги, стадия резистентности, стадия истощения. Изменения в период стадии резистентности обеспечивали возвращение жизненно важных функций в базовое гомеостатическое состояние.

Применительно к физической активности заслуживает внимания концепция Ф.З.Меерсона, который развивал теорию формирования «системного структурного следа» и выделил четыре стадии адаптации к физическим нагрузкам: 1) изменение аппарата нейрогормональной регуляции на всех уровнях, которое выражается в формировании устойчивого условно-рефлекторного динамического стереотипа и увеличения фонда двигательных навыков; 2) увеличение мощности и повышение экономичности функционирования двигательного аппарата; 3) увеличение мощности и экономичности функционирования аппарата внешнего дыхания и кровообращения; 4) «изнашивания» системы, ответственной за адаптацию [Меерсон, Пшенникова, 1988].

А.С. Мозжухин [Мозжухин, 1979] при исследовании адаптации организма к физическим нагрузкам внес понятие «*функциональные резервы организма*» как «возможности изменения функциональной активности структурных элементов организма». Эти возможности проявляются в изменении интенсивности и объема протекания энергетических и пластических процессов обмена на клеточном и тканевом уровнях, которые влияют на физические (сила, быстрота, выносливость) и психические (осознание цели, готовности бороться за ее достижение и т.д.) качества человека. В теоретических воззрениях Ф.З.Меерсона и А.С. Мозжухина понятие «гомеостаз» и нарушения «гомеостатического уровня» использовались для объяснения причин запуска компенсаторных процессов, направленных на восстановление «внутренних» параметров в пределах

«нормы». Стоит отметить, что в их работах важное значение придавалось *реактивности ответных реакций организма и пластичности нервной системы.*

Важным шагом для объяснения механизмов саморегуляции физиологических процессов и структуры поведенческих реакций организма была концепция «функциональных систем» [Анохин, 1980], которая постулировала *временное* объединение различных элементов нервной системы (от рецепторов до органов-эффекторов) для выполнения конкретной задачи, но не объясняла сохранение полученных адаптивных навыков.

В последние годы появились работы, в которых обсуждаются способности организма *предвидеть* регулярные или вероятные возмущения и принимать ответные меры для их смягчения [Ramsay, Woods, 2014]. Накопились доказательства, что физиологические параметры не являются постоянными, а их вариации предназначены для уменьшения силы негативного воздействия [Sterling, 2004]. В связи с этим, в литературе по механизмам регуляции появились такие термины, как гомеорезис [Nicolaidis, 2011], гомодинамика [Yates, 2008], аллодинамическое регулирование [Berntson, Caciopo, 2007] и аллостаза [Sterling, 2012]. Последняя «концепция аллостаза», приобрела наибольшую популярность. В ее основу легли 6 принципов, описывающих реакцию организма на изменения во внешней среде: а) организм запрограммирован на будущий результат; б) эффективность приспособительных действий требует компромисса между значениями параметров разных систем организма; в) эффективность адаптации требует предсказания изменений параметров среды; г) предсказание возможных сдвигов во внешней среде меняет состояние сенсорных системы в сторону повышения чувствительности к ожидаемому кругу воздействий; д) предсказание внешних изменений меняет состояние эффекторов, приспособляя их действия к ожидаемым изменениям внешней среды; е) такая предсказуемая регуляция определяется целями поведения, которые контролируются центральной нервной системой [Gunnar, Quevedo,]

2007]. Модель аллостаза подразумевает поддержание стабильности внутренней среды в организме не с позиции поддержания гомеостаза, а через сохранение изменений, соответствующих внешним условиям. Авторы включили в модель аллостаза *«упреждающий ответ»*, тем самым совершив отход от канонических взглядов гомеостаза. Модель аллостаза предполагает, что эффективное регулирование требует прогнозирования потребностей и подготовки к их удовлетворению до их возникновения.

Концепция аллостаза позволяет трактовать ранее не поддающиеся объяснению факты адаптивных изменений в механизмах настройки сенсорной чувствительности и регуляции газообмена и кислородного обеспечения организма спортсменов в зависимости от вида спорта и уровня спортивного мастерства, что представляет несомненный теоретический интерес и актуально для управления тренировочным процессом.

В последние годы появился вал работ, в которых обсуждаются *изменения нейровисцеральных регуляторных механизмов контроля газообменных и метаболических функций организма в процессе выполнения конкретной физической деятельности*. Следствием изменений этих механизмов являются отсроченные адаптивные эффекты физической активности, которые находят подтверждение в работах, касающихся пользы и вреда физических нагрузок [Бочаров, 2010; Колпаков и др., 2011; Рубанович, 2011; Айзман, 2015; Pelliccia A., et al., 2019], улучшения когнитивных функций [Гультяева и др. 2019а, 2019б; Fealy, et al., 2014], работы миокарда [Cassidy et al., 2016], активации биохимических процессов [Fealy et al., 2014], усиления кровотока в скелетных мышцах [Laughlin, 2008], усиление функциональной пластичности сенсо-моторной функции [Ланская, 2017; Monda, 2017]. На адаптивные изменения нейровисцеральных регуляторных механизмов контроля газообменных и метаболических функций организма при длительных занятиях спортом говорят, в частности, такие факты, как усиление реактивности кортизола в стрессовой реакции при спортивных соревнованиях [McDonald, Wetherell, 2019], адаптивные

изменения в работе дыхательной и сердечно-сосудистой систем [Исаев и др., 2005; Баранова, Капилевич, 2014; Bellenger et al; 2016 , Oh D.-J. et al., 2016; Dong, 2016; Green et al., 2017], повышение у спортсменов продукции предшественников оксида азота, усиливающих рост сосудов [Гишинский и др., 2019].

По результатам нейрофизиологических исследований [Kudo и др., 2004; Nakata et al., 2010] показаны адаптивные изменения в «нейронных схемах» головного мозга у спортсменов, которые, по мнению авторов, вызваны накоплением следов выполнения составных двигательных навыков при длительной физической активности. Например, в работах [Kudo et al., 2000; Kudo, Ohtsuki, 2008] показано, что тренировка в видах спорта, связанных с необходимостью быстрых перемещений, улучшает восприятие, дискриминацию стимула, принятие решений, вызывает многомодальную интеграцию [Del Percio et al., 2007; Doppelmayr et al. , 2008; Del Percio et al., 2009;]. Доказано, что по мере обучения и тренировок вырабатывается оптимальная структура двигательного акта, при которой излишние мышечные напряжения устраняются, а движение становится более помехоустойчивым и точным [Ложкина и др., 2020; Давлетьярова и др., 2020]. Это происходит вследствие реализации двух механизмов управления движениями – программы действия и коррекции на основе обратных связей [Kapilevich et al., 2019].

В свою очередь, показано, что нарушения механизмов регуляции под влиянием интенсивных физических нагрузок не соответствующих функциональным резервам спортсменов, проявляются заболеваниями сердца и сосудов [Якобашвили и др., 2006; Pinigina et al, 2010, Krivoschekov, Pinigina, 2010; McDonald, Wetherell, 2019].

1.2 Физиологическая характеристика динамических циклических упражнений и особенности адаптивных изменений в видах спорта с тренировкой выносливости

Особое внимание специалистов, с точки зрения адаптивных

преобразований, вызывают виды спорта, направленные на тренировку выносливости (легкоатлетический бег, плавание, бег на лыжах, велоспорт и т.д.). При занятиях этими видами спорта особенно велики требования к транспорту и потреблению кислорода, в связи с чем наиболее значительные изменения возникают в работе дыхательной и сердечно-сосудистой систем. Кроме того, существуют виды спорта, в котором тренировки на выносливость сочетаются с необходимостью адаптации к выраженной гипоксии – альпинизм и дайвинг, что также вызывает специфические адаптивные изменения в системах, ответственных за кислородный транспорт.

Циклические упражнения - это такие двигательные акты, в которых многократно повторяется один и тот же цикл, состоящий из нескольких фаз, все фазы движения одного цикла последовательно повторяются в другом цикле, а последняя фаза одного цикла является началом первой фазы движения последующего цикла [Солодков, Сологуб, 2008]. Основное тренируемое качество при занятиях циклическими видами спорта - выносливость, которую определяют как способность длительно выполнять любую циклическую работу умеренной мощности без снижения ее эффективности [Солодков, 2006]. Известно, что длительные физические нагрузки с тренировкой выносливости сопровождаются «гипоксией нагрузки» [Колчинская, 1993; Guenette et al., 2004; Dempsey, Wagner, 2006], поэтому, работоспособность в видах спорта с тренировкой выносливости зависит от возможностей запуска компенсаторных антигипоксических механизмов [Мищенко и др., 2007].

По мнению А.З.Колчинской (1993) «гипоксия нагрузки» имеет следующий генез. При активизации функции кислородный запрос клеток, органов и организма повышается, тогда как скорость доставки O₂ к работающим клеткам из-за временной задержки усиления притока крови увеличивается недостаточно, чтобы удовлетворить повысившуюся потребность в кислороде. Работающие мышцы усиленно извлекают O₂ из артериальной крови, что обедняет содержание кислорода в венозной крови и

проявляется венозной гипоксемией - первый признак гипоксии нагрузки. После того как резерв кислорода крови исчерпывается, запасы кислорода мобилизуются из миоглобина, а когда и их недостаточно, включается анаэробный гликолиз, образуются лактат, недоокисленные продукты, снижается рН, проявляются все последствия тканевой гипоксии. Лишь после того как скорость доставки кислорода начнет возрастать, включается процесс окислительного фосфорилирования, длительно обеспечивающий работающие мышцы необходимой энергией. Степени гипоксии нагрузки, во время которой мобилизуются кислородные резервы, а по их исчерпании используется энергия анаэробных источников, - скрытая (латентная) гипоксия нагрузки, подробно описаны [Волков, Колчинская, 1993].

В развитии выносливости важное значение принадлежит биоэнергетическим механизмам (аэробная и анаэробная производительность), механизмам совершенствования «функциональной устойчивости» работы кислород-транспортных систем при прогрессирующих сдвигах гомеостаза, включая устойчивость к гипоксии [Балыкин и др, 1993, 2011, 2015] и механизмы развития функциональной экономизации [Кривошеков, 1998; Капилевич, 2013].

Обнаружено, что в циклических упражнениях механизмы энергообеспечения работающих мышц зависят от длительности базовых физических нагрузок. Спринтерская тренированность (короткие дистанции) улучшает силу мышц и скоростные качества спортсменов, повышает содержание митохондрий в мышцах, но снижает выносливость и аэробные возможности организма. Физическая тренировка на выносливость стайерского типа (длительные дистанции) приводит к увеличению максимального потребления кислорода (МПК- показатель мощности аэробного энергообеспечения), повышает плотность капилляров в работающих мышцах, число митохондрий [Kubukeli et al., 2002; Якимов, 2004]. В результате этих адаптивных изменений при выполнении стандартной мышечной работы спортсмены более высокой квалификации

тратят меньше энергии [Парфенов, Платонов, 1979 ; Wakayoshi et al. , 1995], о чем говорит максимальное потребление кислорода (МПК) и минутный объем кровообращения (МОК), которые существенно изменяются под влиянием спортивных тренировок [Колупаев и др., 2007]. Согласно данным [Уилмор, 2000] МПК у спортсменов высокого класса в 1.6 раза выше, чем у нетренированных. МОК тренированных лиц примерно в 1.2 раза, а артериовенозное различие по кислороду в 1.4 раза выше, чем у нетренированных. Эти данные свидетельствуют о том, что большая аэробная производительность в процессе тренировок достигается в первую очередь за счет механизмов, обеспечивающих более высокую скорость биологического окисления и соответственно более полную утилизацию кислорода из артериальной крови.

Несмотря на общность характера изменений кислород-транспортных функций при циклических мышечных нагрузках, есть основания предполагать, что их специфика зависит от характера тренировочного процесса. Например, хотя плавание и бег (в том числе на лыжах) относятся к циклическим видам спорта с тренировкой выносливости, между характером нагрузок имеются вполне очевидные различия. У бегунов и лыжников изменения кислородтранспортных функций проходят в нормоксических условиях, дыхание проходит в свободном режиме, тело находится в вертикальном положении, на тело не действуют никакие дополнительные факторы. В отличие от них, тренировка при плавании определяется факторами, связанными с движением в воде, горизонтальным положением тела и большой теплоемкостью воды, а давление воды на грудную клетку затрудняет дыхательные экскурсии [Pendergast et al., 2003]. Кроме того, дыхание во время плавания синхронизируется с плавательными (гребковыми) циклами: длительность фазы вдоха уменьшается, а выдох удлиняется (по типу рефлекса Геринга-Брейера [Feldman, 1986] и обычно производится под водой (за исключением брасса и плавания на спине), т. е. против большего сопротивления, чем в воздушной среде [Maglischo, 2003]. В

недавних исследованиях [Okazaki et. al., 2002] показана связь между легочными рецепторами и переключением фаз дыхательного цикла.

Горизонтальное положение тела создает благоприятные условия для усиленного венозного возврата и соответственно для большого заполнения сердца во время диастолы [Smith et al., 2002]. Для пловцов-стайеров основным источником энергии при мышечной работе являются аэробные процессы, однако, уровень легочной вентиляции при этом ограничен за счет редких и неглубоких вдохов, поскольку лицо спортсмена большую часть времени погружено в воду. Удлиненный выдох (также как задержка дыхания на выдохе) способствует повышению кислотности крови. Углекислый газ накапливается в тканях, проникает в кровеносный капилляр, под действием фермента карбоангидразы, содержащегося в эритроците, мгновенно превращается в угольную кислоту, кислота заставляет гемоглобин отдавать кислород [Harming, Alexander-Williams, 1995]. В результате этого пловец выполняет работу в условиях дефицита кислорода [Counsilman, 1977]. В этой связи при подготовке пловцов-спринтеров успешно используются гипоксические тренировки [Girard et.al., 2017; Camacho-Cardenosa at.al., 2020].

Таким образом, при тренировках в циклических видах спорта с упором на выносливость, формирование механизмов адаптации тесно связано с уровнем гипоксических нагрузок и формированием перенастройки механизмов регуляции газотранспортной функции на уровне хеморецепторной чувствительности. Механизмы хемо-висцеральной регуляции газообмена организма при длительных тренировках с использованием интенсивных физических нагрузок исследованы недостаточно.

1.3 Роль хеморецепторов в регуляции газотранспортной функции и при адаптации к мышечной нагрузке и гипоксии

Как известно, при физической работе потребление O₂ мышцами возрастает, из чего следует, что давление кислорода в артериальной крови

при чрезмерных спортивных нагрузках заметно снижается, а давление CO₂ в венозной крови - возрастает. Однако, значения этих показателей остаются практически нормальными, демонстрируя способность дыхательной системы обеспечивать адекватную аэрацию крови даже при тяжелой мышечной работе. Это говорит о том, что для стимуляции дыхания во время физической работы не обязательно должны изменяться газовые показатели крови, поскольку во время мышечной нагрузки дыхание управляется в основном нейрогенными механизмами. Частично эта стимуляция связана с прямым раздражением дыхательного центра теми же нервными сигналами, которые передаются от мозга к мышцам для управления их деятельностью. В частности, в регуляции дыхания важную роль играет импульсация от рецепторов, расположенных в аппарате внешнего дыхания: от центральных и периферических хеморецепторов, от механорецепторов растяжения легких и мышц, от рецепторов верхних дыхательных путей [Сергиевский и др., 1993; Меркулова, 2001; Paton, 1998]. Специфические изменения механизмов регуляции деятельности систем дыхания и кровообращения, возникающие при длительной адаптации к интенсивным физическим нагрузкам, включая адаптацию к «гипоксии нагрузки», сопровождают многие виды спортивной деятельности [Волков, 2001; Волков и др., 2007, Балыкин и др., 2011] и адаптацию к изменениям условий внешней среды [Krivoschekov et al., 1994, Divert, Krivoschekov, 1996; Кривошеков, 1997].

В этой связи заслуживает внимания понятие «*Реактивность организма*» (лат. *reactio* *противодействие*), как свойство организма отвечать на внешние воздействия или на изменения во внутренней среде. Это понятие применяют к разнообразным уровням регуляции, происходящих на молекулярном, системном, организменном и поведенческом уровне. Однако, применительно к отдельным физиологическим системам и органам чаще пользуются термином «реактивные свойства» [Анохин., 1975]. С одной стороны каждому биологическому виду, в том числе и человеку, свойственны определенные видовые, выработанные в процессе эволюции и

закодированные в гено типе особенности реагирования, т.е. определенная видовая реактивность. С другой стороны, в пределах вида на состояние групповой и индивидуальной реактивности могут оказывать влияние условия существования, такие как привычная физическая активность, питание, условия работы, географическое место проживания, метеорологические условия и другие факторы. Роль каждого из них применительно к разным уровням реактивности и к реакциям на различные воздействия может варьировать в широких пределах. Из всего сказанного следует, что реактивные свойства органов и систем могут изменяться, сохраняться и отображаться в фенотипе человека. Для оценки реактивных свойств, особенно в спорте часто используют ответные реакции функциональных систем на гипоксические и мышечные нагрузки, с помощью которых появляется возможность получить количественные динамические характеристик реактивных свойств и резервных возможностей органа или функциональной системы.

Последние достижения в нейробиологии подняли новые вопросы относительно нейронных механизмов, контролирующих реактивность кардио-респираторных реакций во время гипоксических и физических нагрузках. Основное внимание привлекли 2 адапционных механизма: краткосрочная STM (Short-term modulation) и долгосрочная LTM (Long-term modulation) модуляция вентиляторного ответа при физической нагрузке [Wood, Mitchell, Babb, 2010]. В рамках такого подхода, *модуляция* рассматривается как нейрхимически индуцированное изменение клеточных свойств или синаптической связи, которое регулирует или даже преобразует функцию нейронной сети, например нейронные цепи, управляющие дыханием. Как только стимул для модуляции устранен, функциональные изменения в нервной системе быстро возвращаются, восстанавливая вентиляторную функцию в норму. В свою очередь, *пластичность* – это изменение функции нейронной сети вследствие изменений клеточных или синаптических свойств, которые сохраняются долгое время после окончания

инициирующего стимула, Таким образом «пластичность», проявляется как повышенная или пониженная вентиляторная реакция при физической нагрузке, которая сохраняется после окончания стимула, предполагая форму «обучения» [Pamenter, Powell, 2016]. Из сказанного следует предположение, что длительные тренировки спортсменов в определенном виде спорта будут усиливать специфические проявления «пластичности» вентиляторного ответа.

Однако, адаптивные изменения хеморецепторной чувствительности к напряжению кислорода и углекислоты в крови при регулярных занятиях интенсивной спортивной деятельностью недостаточно понятны из-за сложности и многофакторности регуляции газообмена. С одной стороны показано, что ключевым сенсором кислорода в организме являются митохондрии, а в качестве одного из сигнальных механизмов рассматривается продукция активных форм кислорода в цепи ферментов окислительного фосфорилирования [McElroy, Chandel, 2017]. Однако, большинство этих результатов получено на животных при высоких степенях гипоксического воздействия.

С другой стороны, большое внимание уделяется механизмам хеморецепции и интеграции работы систем гомеостатирования, которые работают при *малых изменениях газового состава крови*. Так, согласно схемы регуляции газообмена организма, которая предложена Guenet (2014), показано (рисунок 1), что постоянный контроль уровней CO₂ и O₂ в крови осуществляется системами гомеостатирования, включающими афферентные звенья – периферические (каротидные) и центральные хеморецепторы, имеющие прямые и обратные связи с центральным водителем дыхательного ритма. Основную роль в регуляции газотранспортной функции играют хеморецепторные образования (центральные и периферические). Центральные хеморецепторы, расположенные в стволовой части мозга, чувствительны к изменениям концентрации углекислого газа в крови, опосредованными через изменения рН межклеточной жидкости [Guenet,

Bayliss, 2015]. Периферические хеморецепторы дуги аорты и каротидных тел реагируют на изменение парциального давления кислорода в крови через чувствительность к анаэробным метаболитам, образующимся в ткани при недостатке кислорода [Террета, Dahan, 2010; Kumar, Prabhakar, 2012]. В процессе адаптации к гипоксии (в том числе и «гипоксии нагрузки»)

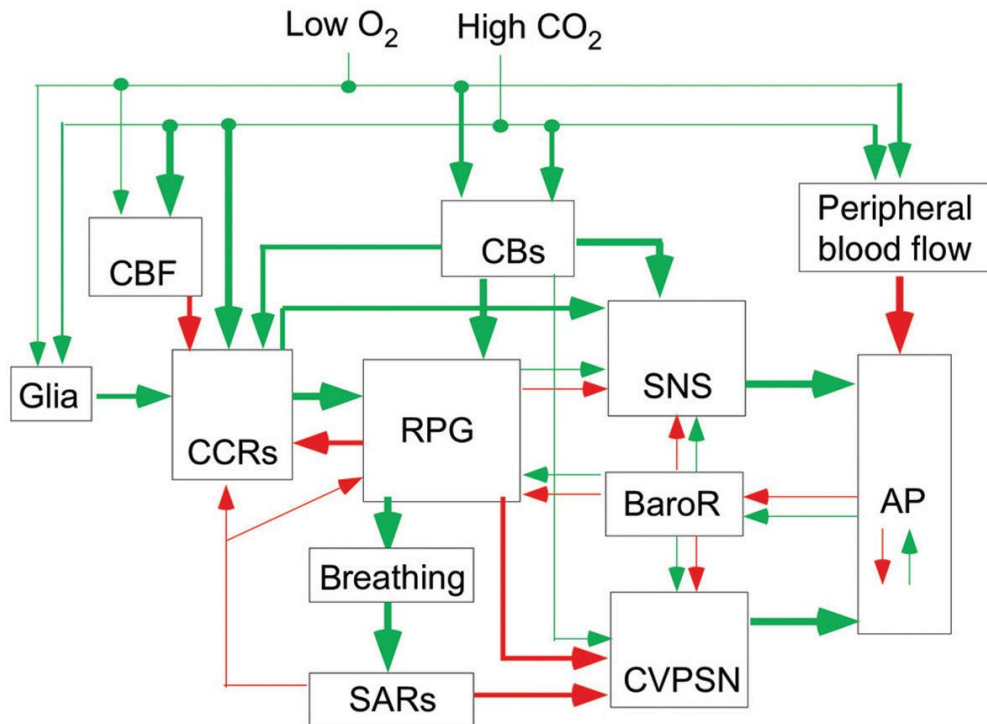


Рисунок 1. Структура кардиореспираторных реакций на малые изменения газов крови в бодрствующем состоянии [Guyenet, 2014]. Зеленые стрелки обозначают активацию хеморецепторов (каротидных тел – CBs и центральных хеморецепторов – CCRs) или группы нервных клеток (генератор респираторного ритма – RPG), или увеличение зависимой переменной (например, влияние CO₂ на мозговой кровоток – CBF, приводящее к «смыву» CO₂ в мозге). Красные стрелки имеют противоположное значение. Барорефлекс – BaroR, усиливает или ослабляет хеморефлексы в зависимости от направления изменений артериального давления – AP. Медленно адаптирующиеся рецепторы растяжения легкого – SARs, усиливают обратную связь на RPG и на CCRs и ингибируют кардиовагальную активность – CVPSN (кардиовагального парасимпатического нерва). Центральные и периферические хеморецепторы активируют симпатическую нервную систему – SNS, как через RPG, так и независимо от него.

Гломусные клетки каротидного тела изменяют чувствительность (сенсibiliзируются) к изменениям напряжения кислорода в артериальной

крови [Fernández-Agüera et al., 2015; López-Barneo et al., 2016; Prabhakar, Gregg, 2016; López-Barneo, 2018; Urfy, Suarez J, 2014; Wilson, Террема, 2016; Prabhakar., 2019] .

Согласно схеме, при острой нехватке кислорода в состоянии гипоксемии прежде всего активируются периферические (аортальные и каротидные) хеморецепторы. Пластичность сенсорной реакции каротидного тела и вытекающие из нее изменения рефлекторных реакций имеют решающее значение для вентиляторной адаптации к гипоксии на большой высоте, а также во время физических нагрузок [Kumar, Prabhakar, 2012]. В большом обзоре [Dempsey et al., 2014] обсуждаются факты, касающиеся потенциальных медиаторов изменений сенсibilизации, включая следующие: 1) коррекция щелочности в спинномозговой жидкости; 2) повышение чувствительности каротидных хеморецепторов; 3) усиленная трансляция каротидного хеморецепторного входа (на уровне ЦНС), вызывающего сенсibilизацию гипоксической чувствительных нейронов в центральной нервной системе. Обращается внимание, что хеморецепторы через структуры автономной нервной системы влияют не только на дыхание, но и на тонус сосудов и работу сердца, а через барорецепторы сосудистой системы - участвуют в контроле артериального давления. Столь обширная представленность звеньев управления, с присутствием элементов обратных связей, свидетельствует, что регуляция газового гомеостаза при регулярном выполнении физической работы высокой интенсивности, а также при достаточно продолжительных изменениях условий газовой среды существования, имеет возможность перестраиваться в соответствии с новыми условиями существования для повышения экономичности работы всей системы газообмена. При обсуждении плюсов и минусов адаптации хеморецепторов к гипоксическим воздействиям отмечается, что каротидный хеморецептор, при появлении артериальной гипоксемии, вызывает, помимо гипервентиляции, повышение активности симпатического нерва [Dempsey, 2015]. В этой связи рассматриваются и возможные негативные последствия

сенсibilизации каротидного хеморецептора. В частности, гипервентиляторный ответ на физическую нагрузку при гипоксии приводит к ограничению экспираторного потока и избыточному уровню негативного инспираторного и положительного экспираторного внутригрудного давления и работы дыхательных мышц, приводя к экстремальному диспноэ (одышке) [Amann et al., 2007]. Исследования с использованием разгрузки дыхательных мышц или нагрузки выдоха во время выполнения физических упражнений при нормоксии и острой гипоксии показали, что такие увеличения внутригрудного давления нарушают ударный объем и кровоток в локомоторных мышцах конечностей, приводя к усилению усталости конечностей и нарушению физической работоспособности [Thoden et al., 1969; Miller et al., 2006; Amann et al., 2007]. Кроме того, сосудосуживающее действие сверхнормальных уровней симпатического возбуждения *противостоит* сосудорасширяющему воздействию локальной гипоксемии в большом круге кровообращения, а это, возможно, способствует *системной гипертензии и повышенному сосудистому сопротивлению* как в покое, так и, особенно, во время физической нагрузки в условиях гипоксии [Wolfel, Levine, 2001].

Весьма важно, что центральная регуляция газообмена не ограничивается только специализированными хеморецепторами. Недавние работы показывают, что нейроны и в других участках ствола мозга, участвуют в хемочувствительности. В частности, ингибирование в рострально-вентральном мозге глутаматных и мускариновых рецепторов [Nattie, 1994], или рецепторов P2X2 [Rong et al., 2003], или стимуляция ГАМК-рецепторов [Curran et al. 2000] - все это снижает реакцию на CO₂. Это позволяет рассматривать центральную хеморецепцию как широко распространенную систему. Обнаружены дискретные участки, чувствительные к небольшим изменениям рН в зависимости от состояния, которые действуют согласованно, чтобы установить оптимальную чувствительность системы. Различные комбинации хемочувствительных

участков, обеспечивают адекватную хеморецепцию в условиях изменяющегося состояния возбуждения, в частности, во время бодрствования и сна,

Несколько слов о молекулярных элементах, которые могут участвовать в адаптивных изменениях гипоксической хеморецепторной чувствительности. Как уже отмечалось, каротидное тело (КТ) сформировано из нервной ткани и его основная функция – контролировать изменения артериального напряжения кислорода для включения гипервентиляции при гипоксии. КТ состоит из кластеров нейронных гломусов, или клеток типа I, окруженных глиядобными клетками (клетки типа II). Реакция КТ на острую гипоксию основана на ингибировании O₂-sensitive K-каналов в клетках гломуса, что приводит к деполяризации клеток, Ca²⁺ входу и высвобождению передатчиков, которые активируют афферентные нервные волокна. Хотя эта модель O₂-зондирования является общепринятой, молекулярные механизмы, лежащие в основе K-канальной модуляции кислородным напряжением, не раскрыты. Среди предполагаемых механизмов гипоксической чувствительности называют: производство кислородных радикалов либо в митохондриях, либо в восстановленных никотинамидных аденин-динуклеотид-фосфатаксидазах, метаболическое ингибирование митохондрий и снижение внутриклеточного АТФ, уменьшение образования монооксида углерода гемоксигеназой-2. При хронической гипоксии каротидное тело увеличивается параллельно с увеличением числа клеток гломуса. Это подтверждают работы, в которых обнаружено, что КТ содержат стволовые клетки, которые могут дифференцироваться в клетки гломуса [López-Barneo, et al., 2008; López-Barneo et al., 2009].

Также, в литературе широко обсуждается роль молекулярного сенсора гипоксии - индуцируемого гипоксией фактора HIF-1 и HIF-2 и его изоформ в реакции на гипоксию [Балыкин и др., 2017; Айзятупова и др., 2018]. Приведены доказательства того, что экспрессия изоформ HIF-1 α является

ключевым молекулярным детерминантом адаптивно изменяющей чувствительность к недостатку кислорода каротидными телами [Prabhakar , Semenza, 2016; Prabhakar et al., 2018].

Отдельное внимание заслуживает вопрос о времени ответной реакции на появляющуюся гипоксию. Каротидные хеморецепторы быстро реагируют (нескольких секунд) на появление артериальной гипоксемии, вызывая гипервентиляцию и повышение активности симпатического нерва. При длительной адаптации, например, к высокогорной гипоксии в течение нескольких дней, каротидные хеморецепторы демонстрируют постепенное изменение чувствительности, которое достигается путем увеличения экспрессии белка в виде вновь созданных гломерулярных клеток [Dempsey et al., 2014]. Также показано, что при гипоксии в течение нескольких часов (иногда нескольких дней) проходит постепенное повышение каротидной чувствительности, которое достигается путем увеличения экспрессии белка *Hif* в виде вновь созданных гломерулярных клеток 1-го типа. Эта возросшая сенсорная информация от гипоксемического каротидного тела в дальнейшем усиливается в центральной нервной системе на хеморецепторном пути, который включает клетки центральных CO₂-чувствительных хеморецепторов, гипоталамус и вентро-латеральный продолговатый мозг [Dempsey et al., 2014.; Guyenet, 2014]. Судя по всему, зависимое от времени увеличение хемочувствительности специфично для гипоксемии, так как показано отсутствие сенситизации каротидных хеморецепторов гиперкапнией [Bisgard et al., 1986]. Возникающее увеличение вентиляции, зависящее от времени, имеет важное значение для адаптации человека к условиям гипоксии в горах, так как сводит к минимуму снижение альвеолярного pO₂. Увеличенная симпатическая активация, от сенсibilизированных каротидных хеморецепторов [Hansen, Sander, 2003] также помогает сердечной сократимости и способствует увеличению сердечного ритма в условиях гипоксии, одновременно помогая увеличить

кровоток и минимизировать снижение доставки O₂ в условиях падения напряжения O₂ в воздухе.

Установлено, что изменение чувствительности центральных и периферических хеморецепторов может иметь не только при адаптации к гипоксии, но и к холоду, что указывает на возможность эффектов перекрестной адаптации, поскольку холодовая адаптация имеет и гипоксическую компоненту [Krivoschekov, Divert, Neshumova, 1994; Divert Krivoschekov, 1996; Кривошеков, Диверт, 1997].

В практическом отношении важно заметить, что, по-видимому, адаптивные изменения хеморецепторной чувствительности, лежат в основе методов подготовки спортсменов к соревновательным выступлениям (пику формы) с помощью гипоксических тренировок в горных условиях [Булатова, Платонов, 2008; Levine, Stray-Gunderson, 1997]. Кроме того, небольшие изменения хеморецепторной чувствительности могут происходить в процессе индивидуального развития человека. В наших предыдущих исследованиях [Балиоз, Кривошеков, 2012, Krivoschekov, Balioz et al., 2014] установлено влияния возрастных, гендерных и индивидуально-типологических особенностей (темперамент, свойства нервной системы, тревожность) на системную реактивность и устойчивость к гипоксическому воздействию.

Таким образом, хеморецепторные механизмы, которые играют важную роль в регуляции работы кардиореспираторной системы при разнообразных состояниях (бодрствование-сон, физические упражнения, гипоксия, холод) могут претерпевать адаптивные перенастройки, если вызывающие их факторы имеют постоянный и длительный характер. С позиции нейрофизиологических механизмов регуляции вентиляции подобные изменения рассматриваются в парадигмах «модуляции и пластичности» [Mitchell, Johnson, 2003; Wood, Mitchell, Babb, 2011].

Обобщая изложенное, можно отметить, что основной механизм хеморегуляции состоит в непрерывном управлении легочной вентиляцией с

участием дыхательного центра и направлен на поддержание уровня CO₂ в крови и рН в межклеточной жидкости мозга. В условиях возникновения гипоксии, ведущими становятся периферические (аортальные и каротидные) хеморецепторы, реагирующие на уровень O₂ в крови. Основные факты получены в экспериментах на животных, а исследований хеморефлекторных свойств кардиореспираторной системы на человеке – недостаточно [Guyenet, 2014].

1.4 Модуляция и пластичность вентиляторных реакций на гипоксическое воздействие и физическую нагрузку

Понятие «модуляция» и «пластичность» для объяснения контроля дыхания человека при физических нагрузках начали применять сравнительно недавно, что объясняет наличие единичных работ по данной проблеме [Babb et al., 2010]. В литературе последних лет широко обсуждаются молекулярные взаимодействия, лежащие в основе пластичности рефлекторных контуров управления дыханием при гипоксии различного характера и при физической нагрузке [Naouzi, 2006; Poon, Tin, Yu Y, 2007; Navarrete-Opazo et al., 2015].

Понятия модуляции и пластичности применительно к нервной системе, управляющей дыханием, тесно связаны и не являются взаимоисключающими, хотя модуляция и пластичность существенно различаются во временной области их воздействия. По сути, *модуляция* - это нейрохимически индуцированное изменение клеточных свойств или синаптической связи, которое регулирует или даже преобразует функцию нейронной сети, например нейронные цепи, управляющие дыханием [Mitchell, Johnson, 2003]. Как только стимул для модуляции устранен, функциональные изменения в нервной системе быстро возвращаются, восстанавливая вентиляторную функцию в норму. Напротив, *пластичность* - это изменение функции нейронной сети вследствие изменений клеточных или синаптических свойств, которые сохраняются долгое время после окончания инициирующего стимула. Иными словами, модуляции могут инициировать или вызывать более длительную пластичность.

Предполагается, что инициирующие стимулы для дыхательной пластичности включают: повторяющуюся или длительную гипоксию (прерывистую или непрерывную), нервную активность, физические упражнения, травмы, болезни и множество других “переживаний” [Mitchell, Johnson, 2003].

В этой связи, большой интерес у исследователей вызывает гипоксический вентиляторный ответ (hypoxic ventilatory response, HVR), который представляет собой *сложное взаимодействие между несколькими различными механизмами, суммарный эффект которых вызывает усиление или угнетение вентиляции и который варьирует в зависимости от характера, продолжительности и интенсивности гипоксического воздействия* [Powell et al, 2000]. HVR является результатом сложной комбинации молекулярных взаимодействий, лежащих в основе пластичности рефлекторных контуров управления дыханием в условиях гипоксии. Установлено, что острая и хроническая гипоксия формируют различные по продолжительности HVR [Bisgard, Forster, 1996]. Показано, что в зависимости от характера гипоксических стимулов может быть задействовано множество механизмов, обладающих синергетическими (мультипликативными) эффектами. Реакции включают активацию и/или ингибирование нескольких основных путей, взаимодействие которых приводит к окончательному физиологическому вентиляторному фенотипу. В результате небольшие изменения времени или интервалов гипоксического воздействия могут резко изменить физиологическую реакцию на раздражитель. Предполагается, что HVR может влиять на будущие вентиляционные реакции и, таким образом, *представляет собой форму функциональной памяти* в системе управления вентиляцией [Mateika, Narwani, 2009]. Замечено, что не только несколько молекулярных и сигнальных путей могут индуцировать сходные физиологические HVR, но и что одни и те же молекулярные и сигнальные пути могут также индуцировать различные HVR. Это означает, что пластичность в вентиляторных хеморефлекторных контурах и HVR не могут быть объяснены просто

зависящими от времени изменениями физиологических стимулов для вентиляции [Mateika, Narwani, 2009; Pamerter, Powell, 2016]. Показано, что пластичность HVR хорошо проявляется только при длительном гипоксическом воздействии. Хотя при коротком (5-минутном) гипоксическом стимуле происходит увеличение как частоты дыхания, так и дыхательного объема относительно исходного уровня [Bisgard, Neubauer, 1995], однако, такое резкое увеличение вентиляторной активности прекращается сразу после снятия гипоксии. Следовательно, при коротком гипоксическом стимуле HVR не характеризует проявление пластичности, а является классическим рефлекторным ответом на сенсорную информацию от периферических артериальных хеморецепторов [Powell et al., 1998]. При хронической гипоксии афферентная информация от каротидных тел интегрируется с входными сигналами от других сенсорных и высших систем ЦНС, вызывая эфферентные реакции в дыхательных мышцах, включая диафрагму, инспираторные и экспираторные группы мышц дыхательных путей [Fitzgerald, Lahiri, 2011; Kumar, Prabhakar, 2012].

Исследования показали, что пластичность возникает на двух уровнях в пределах рефлекторной дуги HVR. Хроническая длительная гипоксия: а) увеличивает чувствительность хеморецепторов каротидного тела к O₂ и б) вызывает «усиление HVR», определяемое как изменение мощности вентиляторного «двигателя» при изменении афферентного входа от артериальных хеморецепторов [Powell et al., 2000]. При длительной гипоксии (в течение нескольких дней или недель) возникают механизмы, называемые ventilatory acclimatization to hypoxia (VAH) [Terpena, Dahan, 2010; Powell, Huey, Dwinell, 2000]. Продолжительность VAH значительно варьирует и может занять от нескольких часов до нескольких дней. Литературные сведения о молекулярных механизмах, опосредующих гипоксические вентиляторные реакции, позволяют считать, что синаптическая пластичность в трансляционных цепях между хеморецепторами, контурами управления вентиляцией в центральной нервной системе (ЦНС) и дыхательными

моторными нейронами является ведущим механизмом HVR при хронической гипоксии [Koch et al., 2011; Mitchell, Johnson 2003; Ramirez et al., 2012]. Вклад каротидных рецепторов в VAN включает пластичность молекулярных механизмов хеморецепции и нейромедиаторов. Исследования показали, что хроническая гипоксия изменяет анатомию, ультраструктуру, хемосенсорные механизмы и нейромедиаторы в каротидном теле таким образом, что чувствительность гломусных клеток к гипоксии повышается [Powell et al., 2000]. Установлено, что под влиянием гипоксии размер каротидных телец удваивается при гиперплазии гломусных клеток и ангиогенезе [McGregor et al., 1984; Dhillon et al., 1984].

В работах последних лет обсуждается связь временного проявления VAN с экспрессией O₂-чувствительных генов и роль HIF в пластичности каротидного тела. Подробно изучена роль HIF-1 α , HIF-2 α и HIF-3 α . Установлено, что HIF-1 α увеличивается как в каротидном теле, так и в дыхательных центрах ЦНС уже через 1 ч гипоксии и эффекты HIF-1 α в обоих участках играют определенную роль в VAN [Pascual et al., 2001]. В экспериментах на животных показано, что HIF-1 α не является необходимым при нормоксии, но он вносит свой вклад в восприятие O₂ в каротидном теле и VAN [Powell, 2008]. Кроме того, отмечены отличия в экспрессии HIF-1 α и HIF-2 α : HIF-1 α увеличивается только при устойчивой гипоксии, в то время как HIF-2 α и HIF-3 α увеличиваются в каротидном теле как при хронической устойчивой, так и при прерывистой гипоксии [Lam et al., 2008].

Несмотря на фундаментальное биологическое значение вентиляторного ответа на физическую нагрузку (гиперпноэ при физической нагрузке), основные механизмы остаются не до конца понятными. Отчасти трудности в выявлении этих механизмов возникли из-за сложности интеграции многочисленных механизмов, каждый из которых вносит свой вклад в развитие гиперпноэ.

Известно, что при умеренной физической нагрузке поддерживается постоянное парциальное давление CO₂ (PCO₂) в артериальной крови (т. е.

артериальная изокапния), а эффект достигается за счет увеличения альвеолярной вентиляции [Eldridge et al., 2006; Naouzi, 2006; Poon et al., 2007]. Поскольку парциальное давление O_2 (PO_2) и $[H^+]$ в артериальной крови остается относительно постоянным, вентиляторная реакция на умеренную физическую нагрузку в основном не обусловлена традиционной обратной связью хеморецепторов. При тяжелой физической работе в условиях гипоксии поддержание постоянства CO_2 в целом ослабевает и *функциональный приоритет переходит к задаче обеспечения текущего кислородного запроса* организма с вовлечением хеморецепторов [Feldman et al., 2003; Dempsey et al., 2012].

Подводя итог, можно сказать, что адаптивные стратегии управления дыханием, включая модуляцию и пластичность, могут корректировать вклады прямой и/или обратной связи хеморецепторов и позволять спортсменам адаптировать свою вентиляторную реакцию на длительные физические нагрузки [Mitchell, Babb 2006; Poon et al., 2007]. Уникальным аспектом этой способности к модуляции и пластичности является то, что она придает определенную степень гибкости в работе системы дыхания при длительных физических спортивных нагрузках. Вентиляторная акклиматизация к длительной гипоксии является наиболее понятным механизмом, включающим в себя клеточное ремоделирование на уровне каротидного тела и нейрохимические изменения, которые повышают хемочувствительность к изменениям PaO_2 . Эти процессы находятся под контролем экспрессии генов, чувствительных к O_2 , что в конечном итоге приводит к зависящему от времени увеличению вентиляции в течение нескольких дней или недель гипоксии. При высоко интенсивных физических нагрузках пластичность сенсорной реакции каротидного тела и вытекающие из нее изменения рефлекторных реакций, возможно, имеют решающее значение для формирования функционального резерва кардиореспираторной системы спортсмена в конкретном виде спорта.

1.5 Изменения функциональной активности мозга при занятиях спортом и при воздействии гипоксии

Одной из многочисленных функций головного мозга является интеграция работы функциональных систем организма при разнообразных состояниях и видах деятельности [Афтанас, 2000, Вольф и др., 2019; Князев и др., 2020; Del Percio et al., 2011; Merchant, 2013; Park, 2015].

Программирование и настройки на предстоящую мышечную работу возникают в коре больших полушарий и находят свое отражение в изменениях электрической активности. Установлены специфические особенности параметров ЭЭГ спортсменов по сравнению с неспортсменами в состоянии покоя [Попова и др., 2006], а также у спортсменов разных видов спорта в покое и при выполнении различных физических тестов [Лалаева, 2015] при мышечной работе. Это позволяет говорить о влиянии физической активности и утомления на биоэлектрическую активность мозга, а значит использовать параметры ЭЭГ в целях диагностики функционального состояния. Некоторые авторы [Del Percio et al., 2011, Park, 2015] считают, что маркером вовлеченности в спортивную деятельность и даже маркером уровня спортивного мастерства может служить характер представленности низкочастотного альфа-ритма. Так, при выполнении функциональной пробы с открыванием глаз снижение уровня десинхронизации низкочастотного альфа-ритма наблюдается в правой затылочной, центральных и лобных зонах коры у спортсменов ациклических видов спорта в отличие от лиц, не занимающихся спортом, а снижение десинхронизации высокочастотного альфа-ритма – в центральных и лобных зонах коры. По мнению Del Percio (2011), такое снижение реактивности коры у спортсменов может характеризовать более высокий уровень переработки информации в состоянии покоя. Park J. (2015) считает, что данный феномен может быть обусловлен уровнем профессиональной спортивной подготовки, а не интенсивностью тренировочного процесса. Но существует и другое мнение, объясняющее подобные различия индивидуально-типологическими

особенностями личности [Tran, 2001]. В ряде работ отличия паттерна ЭЭГ связывают с характером спортивной деятельности, в частности, с особенностями временной организации двигательного акта, который опосредован активностью нейронов медиальной префронтальной зоны коры [Merchant, 2013] и высоким уровнем пластичности ЦНС [Numan et al., 2015]. Улучшение качества исполнения тренируемых моторных действий связывают с формированием новой моторной программы и нового следа памяти, что отражается усилением мощности гамма-ритма ЭЭГ в префронтальных областях коры [Thürer, 2015]. Есть мнение, что контроль двигательного акта происходит в коре в передне-заднем направлении [Presacco, 2011], а высокая степень внутрислоушарной синхронизации низкочастотного альфа-ритма в лобно-теменных и центрально-теменных областях обоих полушарий говорит об успешной реализации сложных моторных действий [Babiloni, 2011]. Показано, что отличительной чертой спортсменов высокой квалификации является усиление когерентной связи между левой теменной и правой затылочной областями полушарий головного мозга [Черапкина, Тристан, 2011].

Помимо отличий в показателях мощности основных ритмов ЭЭГ, отмечены различия в сопряженности (когерентности) ритмов ЭЭГ между отдельными областями коры в зависимости от спортивной квалификации. Так, при занятии циклическими и ациклическими видами спорта приводят к отчетливым различиям паттерна ЭЭГ [Черный, 2016, Numan et al., 2015], которые обнаруживаются в распределении когерентных связей при выполнении когнитивных тестов. Кроме того, показано, что снижение когерентности альфа-ритма ЭЭГ между лобными, центральными, височными и затылочными участками коры головного мозга у спортсменов циклических видов спорта более выражено по сравнению со спортсменами ациклических видов спорта [Иванюк, 2013]. Все эти адаптивные изменения происходят при активном участии отделов вегетативной нервной системы.

В то же время головной мозг является органом, наиболее чувствительным к гипоксии, поэтому оценка биоэлектрической активности мозга на гипоксию являются популярными критериями устойчивости к гипоксии [Бушов, 1991, 1992, Сороко и др., 2005; Бурых, Сороко, 2007; Бобылева, Глазачев, 2008].

Поскольку многие виды физической активности сопряжены с гипоксией нагрузки, важнейшей задачей организма является сохранение потребления кислорода мозгом на уровне нормоксии. Известно, что на уровне моря церебральная оксигенация увеличивается при низкой и умеренной интенсивности, но уменьшается при максимальной интенсивности упражнений [Subudhi et al., 2008]. Кроме того, на уровне моря индуцированное интенсивными физическими упражнениями снижение артериального насыщения крови кислородом [Dempsey, 1999] и связанное с гипервентиляцией снижение артериального углекислого газа - снижает мозговой кровоток [Jorgensen et al., 1992] и нейрональную активность [Rasmussen et al., 2010]. Одним из основных признаков снижения нейрональной активности и сниженной устойчивости к гипоксии относится потеря сознания вследствие резкого снижения артериального давления и биоэлектрической активности мозга при тех уровнях и длительности гипоксического воздействия, которые у большинства исследуемых не вызывает подобной реакции. В работах [Koch et al., 2006; Chiaretti et al., 2008] обнаружено, что степень сужения сосудов при ишемии и гипоксии мозга отрицательно коррелирует с мощностью регистрируемого α -ритма.

Выработаны критерии оценки различных аспектов деятельности мозга по показателям мощности и когерентности ЭЭГ [Афтанас, Базанова, Хабаров и др., 2019]. Принято считать, что мощность потенциалов различных диапазонов ЭЭГ характеризует локальную активность нейронных ансамблей в той или иной области коры, а когерентность говорит о степени связанности и согласованности работы нейронных ансамблей различных отделов коры головного мозга [Bekhtereva, Nagornova, 2007].

Анализ литературы по исследованию ЭЭГ при гипоксии показал, что острое воздействие гипоксии сопровождалось «замедлением» (появлением выраженной θ -, а затем и Δ -активности) и синхронизацией сигналов ЭЭГ [Schellart, 2001; Burykh, 2005; Rozhkov et al., 2009], зафиксированные и при гипобарической гипоксии (высотная гипоксия) [Ozaki, Watanabe, Suzuki, 1995] что, по мнению авторов, является признаком нарастающей гипоксии мозга. По мнению исследователей, появление низкочастотных высокоамплитудных ритмов связано с ограничением импульсной активности нейронов [Martin, Lloyd, 1994; Бурых, 2018]. Известно, что преобладающей метаболической потребностью нейрона является поддержание ионных градиентов, стоимость которых напрямую связана с уровнем активности нейронов. Существует мнение, что каждый нейрон обладает способностью ощущать и, что особенно важно, изменять свою активность в ответ на гипоксию. Вероятно, большинство нейронов снижают свою метаболическую потребность за счет снижения своей активности в условиях гипоксии из-за ограниченного обеспечения анаэробного метаболизма. Так, показано, что часть нейронов реагируют на гипоксию снижением метаболической потребности и, следовательно, снижают потребность в аэробной энергии [Neubauer, Sunderram, 2004]. Однако, в действительности, не все нейроны мозга снижают свою активность во время гипоксии. Существуют популяции нейронов, расположенных в каудальном гипоталамусе и ростральном вентролатеральном мозге, которые непосредственно возбуждаются гипоксией. Такие нейроны, как в ходе исследований *in vitro*, так и *in vivo*, повышают симпатическую и дыхательную активность, кровяное давление и частоту сердечных сокращений, чтобы компенсировать негативное влияние гипоксии на физиологические функции [Dillon, Waldrop, 1992, 1993; Horn et al., 1998, 2000]. Для таких толерантных к гипоксии нейронов жизненно важно оставаться "бдительными" и готовыми к скоординированному реагированию, поскольку их реакция особенно важна для инициации

активности в короткие и длительные периоды гипоксии [Bickler, Donohoe, Buck, 2002].

Как известно, в нормоксических/нормобарических условиях O_2 и глюкоза являются основными субстратами окислительного метаболизма. Однако, если гипоксический стимул сохраняется долго и дефицит O_2 продолжается, запас АТФ снижается до уровня, недостаточного для поддержания активности ионных насосов (K^+ , Ca^{2+} и Na^+ каналов), что приводит к распространенной деполяризации [Martin, Lloyd, 1994; Neubauer, Sunderram, 2000]. Деполяризация клеточных мембран приводит к обширному угнетению синаптической передачи и электрофизиологической изоляции нейронов [Papadelis et al., 2007]. Самое большое изменение нейронной активности при измерении ЭЭГ отмечено при снижении уровня насыщения артериальной крови кислородом (SpO_2) до 75% и ниже [Stuart Goodall et al., 2014]. Развитие подобной реакции является проявлением торможения в ЦНС, которое можно считать «охранительным», направленным на экономизацию функциональной активности нейронов при гипоксии и проявлением естественной адаптивной стратегии мозга [Stuart Goodall et al., 2014]. Такое снижение и синхронизация сигнала ЭЭГ характеризуют функциональное состояние мозга, которое относительно ниже по сравнению с исходным уровнем (т. е. нормоксия); состояние, которое, по-видимому, неблагоприятно для активности и когнитивных функций. Однако это функционально необходимое состояние для мозга, поскольку переход от высокого уровня функции к состоянию более низкого уровня приведет к снижению затрат энергии нейронов, обеспечивая необходимые резервы для выживания в условиях гипоксии.

Кроме того, в ходе гипоксического воздействия меняется и характер межцентральных взаимодействий, который отражается в алгоритме взаимодействия волн основных ритмов ЭЭГ [Сороко и др., 2005]: угнетение взаимосвязей между α -компонентами, ослабление взаимосвязей β - , θ - и Δ -компонентов с α -волнами.

Обращает внимание влияние интервальной гипоксической тренировки и высокогорной гипоксии на биоэлектрическую активность. Исследования [Леутин и др., 2003] показали наличие взаимосвязей α -характеристик с вегетативными показателями дыхания при гипоксической тренировке, в частности амплитуды α -колебаний с капночувствительностью дыхательного центра и содержанием CO₂ в альвеолах. В свою очередь, биоуправление паттерном дыхания оказывает тренирующее воздействие на неспецифическую резистентность организма [Сороко, Трубачев 2010; Кривошеков и др., 2011; Bazanova, Auer, Sapina, 2018].

В последние десятилетия интерес многих исследователей связан с α -ритмом, обладающим следующими феноменологическими характеристиками: 1) индивидуальной частотой максимального пика [Clark, et.al., 2004], 2) снижением амплитуды при зрительной активации [Moretti et.al., 2004], 3) веретенообразностью колебаний [Каплан и др., 2004]. Углубленное изучение индивидуальных особенностей ЭЭГ показало прогностическую возможность альфа-активности [Базанова, Афтанас, 2006; Базанова, 2009; Klimesch, 1999; Clark et.al., 2004]. В работах [Koch et.al., 2006; Chiaretti et.al., 2008] обнаружено, что степень сужения сосудов при ишемии и гипоксии мозга отрицательно коррелирует с мощностью регистрируемого α -ритма. Для характеристики изменений тонической активации коры головного мозга успешно используют функциональную пробу с открыванием глаз, которая позволяет оценить динамику реакции десинхронизации. Снижение реакции активации расценивается как результат подавления восходящих влияний ретикулярной активирующей системы мозга [Соколов, Данилова, 1975].

Таким образом, анализ литературных данных позволяет предполагать существование различий биоэлектрической активности мозга у спортсменов в условиях выполнения физической нагрузки и при действии гипоксии, которые обусловлены особенностями нейровисцеральных механизмов, участвующих в регуляции двигательной активности у спортсменов.

Возникает вопрос – как меняется ЭЭГ при острой гипоксии у спортсменов, занимающихся разными видами циклической спортивной деятельности, предполагающими неодинаковую выраженность гипоксической нагрузки в процессе тренировки.

1.6 Интеграция дыхательной и сердечно-сосудистой систем при регулярных физических нагрузках

Еще одним важным, но малоизученным аспектом проблемы является интеграция работы функций организма по мере увеличения спортивного мастерства при занятиях определенным видом спорта.

В современной научной литературе представлены различные по физиологической сути определения, которые характеризуют взаимодействие сердечно-сосудистой и дыхательной систем, объединенных ключевым термином "синхронизация", а также очень часто применяемым в наше время - кардиореспираторный синхронизм (КРС) и интеграция. Синхронизация сердечно-сосудистой и дыхательной систем проявляется в том, что при частоте дыхания, превышающей исходный сердечный ритм, сердце усваивает дыхательную ритмику и сокращается с частотой дыхания. Существует точка зрения, что основными физиологическими системами поддержания гомеостаза являются дыхательная и сердечно-сосудистая, а эффективность гомеостатирования определяется оптимальной деятельностью названных систем и оптимальной синхронизацией работы дыхательной и сердечно-сосудистой систем [Покровский и др., 2010].

Принята точка зрения что связь между ритмом сердца и ритмом дыхания состоит из трех различных явлений: 1) респираторная синусовая аритмия (РСА); 2) кардиореспираторная координация и 3) синхронизация. Механизм кардиореспираторного взаимодействия, согласно современным представлениям, имеет смешанную природу: центрогенную [Keyl, 2000] и барорефлекторную [Taylor, Eckberg, 1996].

Респираторная синусовая аритмия контролирует скорость газообмена в альвеолах, что чрезвычайно важно при высокоинтенсивных длительных нагрузках в спорте.

Под воздействием постоянных стрессов спортсмены утрачивают естественный стереотип дыхания, то есть кардиореспираторная синхронизация у них не наблюдается. В качестве немедикаментозного способа восстановления здоровья после физических нагрузок используют кардиореспираторный тренинг, после которого восстанавливается РСА и нормализуется вегетативный баланс [Ибрагимова, 2017].

Хорошо известно, что в условиях покоя и сна сопряжение сердечно-сосудистой и дыхательной систем проявляется в виде респираторной синусовой аритмии (учащение сердцебиений на вдохе и урежение на выдохе) и кардиореспираторной фазовой синхронизации (кластеризации ударов сердца внутри каждого дыхательного цикла) [Bartch et al., 2014]. При увеличении метаболического запроса организм РСА, которая регулируется фазной регуляторной системой, расположенной в двойном ядре вагуса, ингибируется [обзор Naayano and Yuda, 2019]. Показано, что стресс-тесты из батареи тестов Евинга (статическая нагрузка в виде HGT и тилт-теста) приводят к исчезновению фазовой синхронизации [Sobiech et al., 2015]. При умеренном гипоксическом стрессе РСА не изменяется, при гиперкапническом - амплитуда РСА увеличивается вместе с ростом ЧСС [Tzeng et al., 2007; Brown et al., 2014], а при нарастающей нормокапнической гипоксии у собак прогрессивно снижается [Yasuma, Naayano, 2000]. Показано, что во время ортостатического теста и когнитивной нагрузки увеличивается роль опосредованного барорефлексом механизма кардиореспираторного взаимодействия [Krohova et al., 2018]. Следовательно, в условиях действия стрессоров можно предположить усиление кардиореспираторного сопряжения (КРС) в более низкочастотном диапазоне, чем диапазон, который отражает тонус вагуса. Известно, что тренировки и обучение ведут к

изменениям в кардиореспираторном взаимодействии и увеличению кардиореспираторной координации после тренировок [Balague et al., 2016].

Изменения, связанные с тренировками, отражаются в изменении количества основных компонентов в кардиореспираторной реакции на острую физическую нагрузку и позволили разделить спортсменов и неспортсменов в состоянии покоя с точностью до 83% [Mlynzyak, Kristofiak, 2019]. Ответы сердечно-сосудистой и дыхательной систем на острую возрастающую физическую нагрузку, которые у большинства здоровых лиц можно свести к 2 главным компонентам с помощью метода главных компонент, после 6 недель аэробных и резистивных тренировок у более чем половины испытуемых упрощаются до 1 компонента [Balague et al., 2016].

Поскольку объединяющим фактором для дыхательной и сердечно-сосудистой анатомических систем является обеспечение организма кислородом, на модели острого гипоксического стресса можно изучать построение взаимосвязей в сердечно-сосудистой и дыхательной системах в процессе физических тренировок. Можно предполагать, что взаимосвязи между реакциями сердечно-сосудистой и дыхательной систем характеризуют вид спорта и уровень спортивного мастерства. Возможно, что для видов спорта, в которых результат значительно зависит от состояния кислородтранспортной системы и ее регуляции, согласованная деятельность сердечно-сосудистой и дыхательной систем в условиях гипоксии может повышать физиологические резервы энергообмена. Поэтому для высококлассных спортсменов-легкоатлетов должно быть характерно совершенствование механизмов комплексной регуляции газообмена, которое будет проявляться в увеличении кардиореспираторной когерентности в низкочастотном (LF) диапазоне.

Резюме по главе 1

Литературный обзор по вопросам адаптивных изменений функций кардиореспираторной системы, механизмам хемочувствительности и

хемореактивности при гипоксии, особенностям межсистемной интеграции у спортсменов при различных видах физической тренированности и уровнях спортивной квалификации позволил осветить ключевые точки затронутой проблемы. Установлено, что регуляция газообмена при занятиях видами спорта на выносливость, сопровождаемых «гипоксией нагрузки» может претерпевать специфические адаптивные изменения в механизмах регуляции кардиореспираторной системы. Установлено, что регуляция газообмена носит комплексный характер, в которой центральное место занимает хеморецепторная чувствительность и нейро-висцеральная реактивность. В ряде работ показано, что при длительных физических нагрузках возникают адаптивные перенастройки чувствительности хеморецепторов, направленные на оптимизацию функции газообмена. При этом, ответные реакции сердца и сосудов, рассматриваются лишь как дополняющие вентиляторную реакцию и опосредуемые через активацию звеньев автономной нервной системы: симпатического и парасимпатического отделов. Вместе с тем, в литературе мало данных, которые раскрывают механизмы адаптивной модификации межцентральных взаимодействий дыхательной и сердечно-сосудистой систем, а также описывают специфику изменчивости хеморефлекторной реактивности при разных видах спорта. Обзор источников показал, что для оценки адаптивных изменений возникающих при длительных тренировках, сопровождаемых гипоксией нагрузки, необходимо использовать комплексный анализ кислородных режимов организма (КРО), которые включают оценку газообмена, дыхания и кровообращения при проведении гипоксических и мышечных нагрузок.

Из материалов обзора складывается впечатление, что в качестве методического подхода оценки хеморецепторной чувствительности перспективны тесты, которые позволяют анализировать параметры кардиореспираторной системы при нарастающей гипоксии. В частности, оценка чувствительности дыхательного центра к гипоксии - HVR (hypoxic ventilatory response), которая основана на анализе зависимости прироста

легочной вентиляции от динамики величины парциального напряжения O_2 в крови при гипоксическом воздействии (P_{aO_2} мм рт ст). С учетом всего вышесказанного, нами при проведении исследований, в качестве маркеров хеморецепторной чувствительности и влияния их адаптивных изменений на функции организма были отобраны методы, которые включают реакции кардиореспираторной системы на гипоксию, периферический мышечный и кожный кровоток, реакции ритмов ЭЭГ и уровень активности отделов ВНС на пролонгированную нарастающую нормобарическую гипоксию и физическую нагрузку. В качестве объектов исследования были выбраны здоровые мужчины (спортсмены с разным типом физической активности и не спортсмены).

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Испытуемые и общий дизайн экспериментов. Для обследований отбирались молодые практически здоровые мужчины (спортсмены и не спортсмены), проживающие в г. Новосибирске. Все спортсмены циклических видов (лыжники, пловцы, бегуны) тренировались на средние дистанции (бегуны – 800, 1500 и 3000 метров, лыжники – 5000 и 10000 метров, пловцы – 200 и 400 метров). Все альпинисты занимались высотными восхождениями. На время обследования испытуемые не имели хронических и острых респираторных заболеваний. Все испытуемые предварительно были ознакомлены со схемой обследования, одобренной Этическим комитетом института НИИ Нейронаук и медицины, и дали письменное согласие на свое участие. До проведения всех тестов испытуемые привыкали к условиям помещения в течение 30 минут, когда заполнялись анкетные данные и проводились измерения роста и массы тела, а также частоты сердечных сокращений и артериального давления (устройством МТ-40 фирмы MediTech, USA). Все измерения проводились в комфортных лабораторных условиях при температуре 23-25°C в первой половине дня. Проведено 3 серии экспериментов.

В **1 серии** обследовались 77 человек (таблица 1): мужчины: контроль (нетренированные мужчины 17 чел), спортсмены разных видов спорта на выносливость (лыжники - 14 чел, пловцы – 12 чел, бегуны – 24 чел) и спортсмены альпинисты-высотники – 10 человек. Состав по мастерству – МС, КМС, 1 и 2 разряд.

Гипоксический тест для оценки гипоксической устойчивости.

Использовался анализ кривой падения SaO₂ в гипоксическом тесте, с оценкой времени падения и восстановления. Обследования проходили в зимний период. Вдыхание газовой смеси с пониженным содержанием кислорода (10 объемных % O₂) проходил в течение времени, необходимом для снижения сатурации кислорода в крови (SaO₂) до 80%. Рассчитывался

гипоксический индекс I-Нур), полученный на основе анализа кривой падения SaO_2 при дыхании гипоксической газовой смесью с 10% содержанием O_2 . Оценивалось отношение времени снижения SaO_2 с 96% до 80% ко времени восстановления с 80% до 96% [Lei Xi, Serebrovskaya, 2009]. Этот тест является простым, неинвазивным и информативным.

Таблица 1. Средние данные по возрасту, росту и массе тела для обследованных групп, ($M \pm SD$)

Вид обследования	Группы сравнения	n	Возраст (лет)	Рост (см)	Масса тела (кг)
1 серия (острый гипоксический тест)	Не тренированные (контроль)	17	25.8 ± 3.0	172.3 ± 2.3	75.8 ± 3.5
	Пловцы	12	21.7 ± 2.9	177.4 ± 6.0	70.1 ± 2.4
	Лыжники	14	20.0 ± 2.6	179.9 ± 5.4	71.7 ± 4.7
	Бегуны	24	21.3 ± 2.2	180.7 ± 5.7	68.7 ± 8.0
	Альпинисты	10	39.0 ± 5.2	165.2 ± 4.5	68.3 ± 2.9
2 серия (продолжительный гипоксический тест и велоэргометрический тест)	Контроль	13	23.9 ± 1.7	178.3 ± 4.3	75.8 ± 6.5
	Пловцы	12	21.7 ± 2.9	177.4 ± 6.0	70.1 ± 2.4
	Лыжники	14	20.0 ± 2.6	179.9 ± 5.4	71.7 ± 4.7
3 серия (острый гипоксический тест)	Легкоатлеты-бегуны	24	21.3 ± 2.2	180.7 ± 5.7	68.7 ± 8.0
	Мастера-бегуны	12	21.6 ± 2.4	179.4 ± 6.7	68.8 ± 8.9
	Разрядники-бегуны	12	20.3 ± 1.3	181.9 ± 4.6	68.5 ± 7.5

Использовался концентратор-гипоксикатор фирмы “Nelcor Puritan Bennett”, США. Во время гипоксической пробы непрерывно записывались частота сердечных сокращений (ЧСС) и уровень сатурации гемоглобина крови

кислородом (SaO_2) с помощью пульсоксиметра Oxigen Saturation Monitor 501 + (США), закрепленном на указательном пальце. Время фиксировалось электронным секундомером.

Во 2-й серии у 39 мужчин, сопоставимых по возрастным и весовым характеристикам: 26 спортсменов (14 лыжников и 12 пловцов, в каждой группе по 2 мс, по 2 кмс, остальные 1 и 2 разряд) и 13 не спортсменов (контрольная группа) изучались реакции газообмена, параметры кардиореспираторной системы, кожный и мышечный кровоток во время 30-минутного теста с плавным нарастанием гипоксии и во время интенсивной мышечной нагрузки (велоэргометрический тест), с определением МПК и ПАНО. Во время гипоксического теста записывалась электроэнцефалограмма.

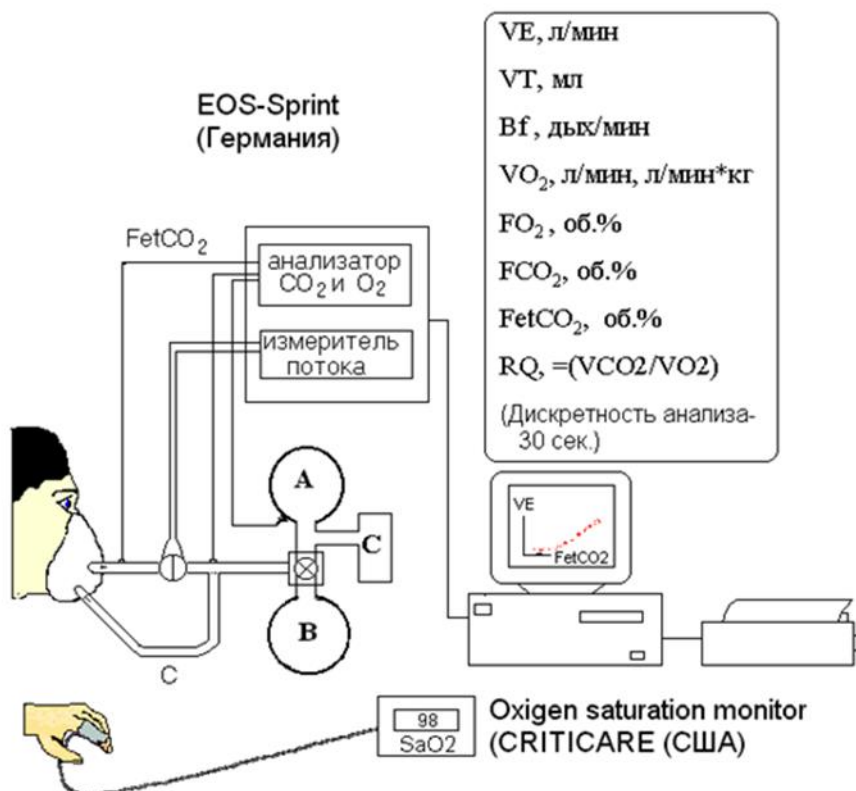


Рисунок 2.1 Схема регистрации параметров газообмена

Гипоксический тест с плавным снижением концентрации O_2 во вдыхаемом воздухе в течение 30 минут с 20,9% до 10% (рисунок 2.1).

Гипоксическую газовую смесь приготавливали с помощью медицинского кислородного концентратора (указанного выше). Для создания плавно снижающейся концентрации кислорода в дыхательной смеси использовали емкость объемом 250 л с вентилятором, которую исходно заполняли атмосферным воздухом и соединяли с выходной трубкой гипоксикатора. С началом воздействия включали гипоксикатор при постоянном потоке (15 л/мин) воздушной смеси с концентрацией 10 % O_2 в азоте. Такое устройство обеспечивало плавное экспоненциальное снижение концентрации кислорода с 20,9 % до 10 %. Известно [Колчинская, 1993; Лукьянова, 2004], что 10-12% содержание кислорода во вдыхаемой смеси является оптимальным для исследовательских и клинических целей, поскольку дальнейшее его понижение сопровождается развитием вторичной тканевой гипоксии с нежелательными остаточными явлениями.

Во время прохождения гипоксического теста на газоанализаторе Охусон Pro®, ЭрихЭгер с интервалом 30 с регистрировались показатели: легочная вентиляция (VE , л/мин), частота дыхания (BF , 1/мин), дыхательный объем (VT , л), скорость потребления кислорода (VO_2 , мл/мин/кг), скорость выделения углекислого газа (VCO_2 , мл/мин/кг), вентиляторные эквиваленты для O_2 (EqO_2 , л/л) и CO_2 ($EqCO_2$, л/л), средние концентрации O_2 (FeO_2 , %) и CO_2 ($FeCO_2$, %) в выдыхаемой смеси, парциальное давление CO_2 в конечной порции выдыхаемого воздуха ($PetCO_2$, мм рт. ст.), дыхательный (газообменный) коэффициент (RER), частота пульса (HR , 1/мин) и сатурация гемоглобина крови кислородом (SaO_2 , %). Данные о ЧСС и насыщении крови кислородом (SpO_2) регистрировались прибором Оксиметр BCI 3304 Autocorr (Smiths Medical, США) и затем автоматически переносились на Охусон Pro. Программное обеспечение Охусон Pro усредняло данные дыхательной системы и сердцебиения и представляло их с максимальной частотой 0,2 Гц (период, 5 с). Полученные данные приводились в системе ВTPS. Регистрация АД и проба Кердо проводились в фоне и в конце гипоксического теста.

Оценка периферического кровоснабжения проводилась в фоне и в конце гипоксии с помощью венозно-окклюзионного плетизмографа Compactus-7156 фирмы Gutmann (Германия); ежеминутно измерялись кожный на запястье (SBLF, мл/мин на 100г ткани) и мышечный на предплечье (MBLF, мл/мин на 100г ткани) кровотоки [Щуров и др., 1990].

Графический пример записи изменений отдельных показателей при проведении гипоксического теста с плавно-нарастающей гипоксией для одного из испытуемых приведен на рисунке 2.2.

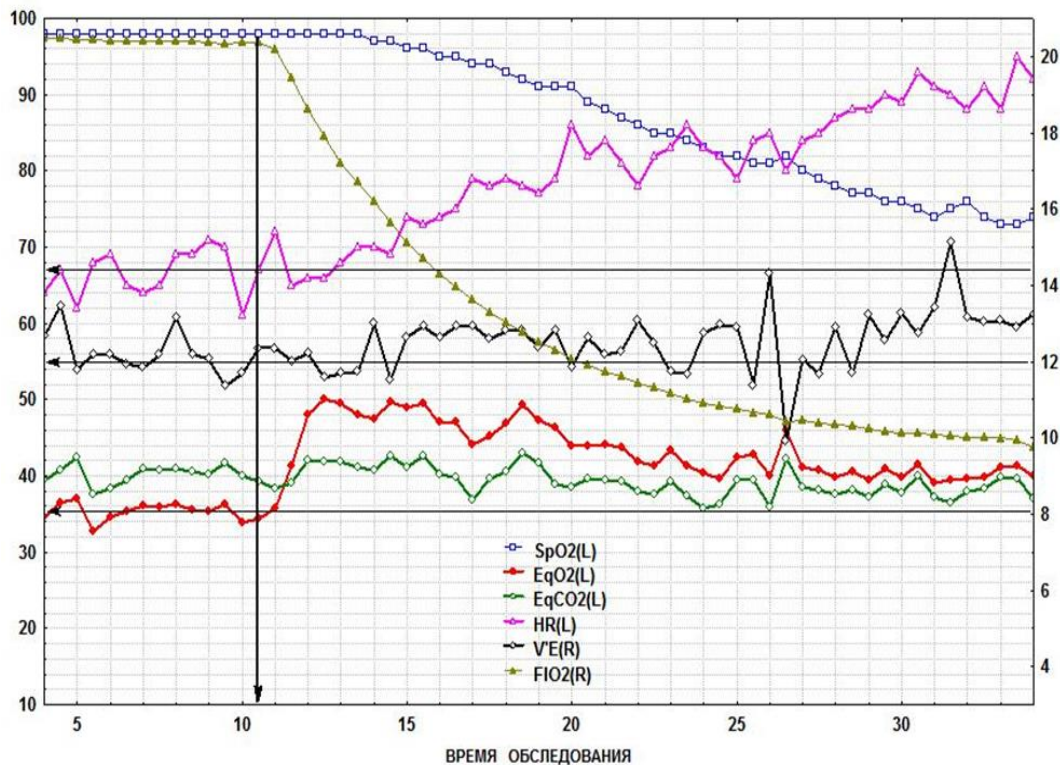


Рисунок 2.2 Пример записи кардиореспираторных показателей в течение обследования у одного из испытуемых. Условные сокращения: $SaO_2(L)$ – сатурация гемоглобина крови кислородом, шкала слева в % ; $EqO_2(L)$ – вентиляторный эквивалент по кислороду, шкала слева в л/мин/л O_2 ; $EqCO_2(L)$ – вентиляторный эквивалент по CO_2 , шкала слева в л/мин/л CO_2 ; $HR(L)$ – частота сердечных сокращений, шкала слева в уд/мин; $VE(R)$ – легочная вентиляция, шкала справа в л/мин; $FiO_2(R)$ – концентрация кислорода во вдыхаемой смеси, шкала справа в об. %. Время обследования – в минутах

Показатели хемореактивности рассчитывались как изменение показателя кардиореспираторной системы в ответ на снижение SaO_2 на 1% :

-HVR (hypoxic ventilatory response) - как изменение прироста вентиляции (ΔVE) на 1% изменения SaO₂, (л мин /1% SaO₂);

-HBfR (hypoxic breathing rate response) - как изменение прироста частоты дыхания (дельта ΔBf) на 1% изменения SaO₂, (уд мин /1% SaO₂);

-HBDR (hypoxic breathing depth response) - как изменение прироста глубины дыхания (ΔVt) на 1% изменения SaO₂ (л мин /1% SaO₂);

- HHR (hypoxic heart rate response) - как изменение прироста ЧСС (ΔHR) на 1% изменения SaO₂ от нормоксии к гипоксии (уд мин /1% SaO₂).

Данные показатели позволяют оценивать реактивность ответа КРС и степень компенсаторной активности как центральных, так и эффекторных механизмов регуляции дыхания [Hopkins et al., 2004; Terblanche et al., 2005].

На рисунке 2.3 показана взаимосвязь показателей легочной вентиляции (график слева) и частоты сердечных сокращений (график справа) с изменениями SaO₂ в течение гипоксического воздействия у отдельного испытуемого, по принципу которых рассчитывались показатели HVR и HRR. Полученные результаты говорят о значимых корреляционных связях между исследуемыми параметрами.

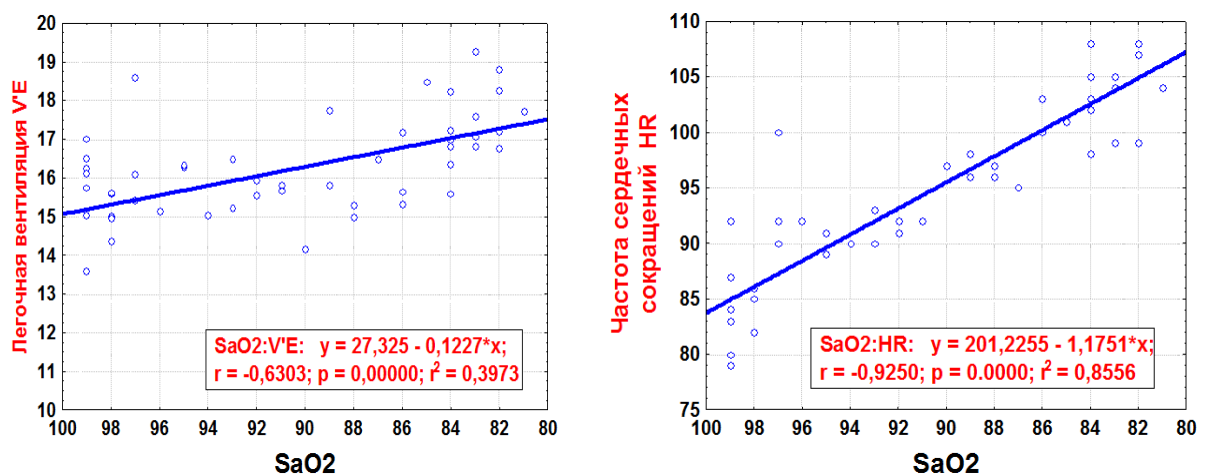


Рисунок 2.3 Регрессионная зависимость показателей легочной вентиляции (график слева) и частоты сердечных сокращений (график справа) с изменениями SaO₂ в течение гипоксического воздействия, по принципу которого рассчитывались показатели HVR и HRR (исп. К)

Регистрация биоэлектрической активности мозга. Регистрация ЭЭГ проводилась при выполнении функциональной пробы с открыванием глаз (1 мин при закрытых глазах и 30 сек при открытых) в фоне и на 25-й минуте гипоксической нагрузки на программно-аппаратном комплексе БИ-01Р, БИ-012-2 (Новосибирск, Россия). Был применен монополярный монтаж электродов с помещенным в отведение Pz активного электрода и референтного - на мочку правого уха. Заземляющий электрод также располагался на мочку правого уха. Точка Pz была выбрана в связи с тем, что в теменно-затылочной области во-первых, характеристики альфа-активности наиболее устойчивы при повторных измерениях и наименее вариабельны [Базанова, 2010] и, во-вторых, появление выраженной тета-, альфа-, затем и дельта- активности как признака нарастающей гипоксии мозга наступает позже, чем в лобных зонах [Сороко и др., 2005].

Для анализа электроэнцефалограммы использовались последние чистые (без артефактов) 30 секундные записи ЭЭГ (4 эпохи по 5 сек) перед открыванием глаз и 4 эпохи по 5 секунд после открывания глаз. Свободный от артефактов сигнал ЭЭГ отфильтровывался (для основных ритмов θ , α , β) и подвергался быстрому преобразованию Фурье в полосе 0,3-30,0 Гц. Выходные данные анализировались с помощью специализированной программы Win EEG (Мицар, Санкт-Петербург), составленной с принятыми стандартами анализа сигнала и представленными в виде таблицы спектральной мощности ЭЭГ с шагом 1 Гц [Базанова, Афтанас, 2006]. Спектры мощности анализировали в диапазонах: θ -ритма (4-7 гц), α_1 (8-10 гц), α_2 -ритма (11 – 13 гц), β -ритма (14-30 гц). Для контроля артефактов записывалась миограмма мышц лба.

Выраженность (глубина) реакции α -десинхронизации (ИГСМА) оценивалась в индивидуальных альфа-1 и альфа-2 диапазонах (Базанова, Афтанас, 2006] по проценту снижения мощности в реакции на открывание глаз по формуле: $\text{ИГСМА} = (M_{\text{ог}} \setminus M_{\text{зг}}) * 100$. В индивидуальном диапазоне

определялась частота максимального альфа-пика (ИЧМПА) известным методом [Angelakis et.al., 2007].

Велоэргометрический тест с нарастающей мышечной нагрузкой проводился в отдельный день у этих же испытуемых с использованием велоэргометра (Эрих Эгер), соединенного с газоанализатором Oxycon Pro®. Нагрузка повышалась через каждые 30 сек на 5 Вт при скорости педалирования 60 об/мин до момента превышения порога анаэробного обмена (ПАНО) и далее продолжалась до отказа. ПАНО определяли по штатному алгоритму газоанализатора Oxycon Pro (метод V-slope), когда на графике зависимости $VE/VO_2 (=EqO_2)$ от мощности нагрузки определялась точка перегиба, за которой вентиляторный эквивалент O_2 начинал резко увеличиваться [Wasserman et al., 1994]. Программа рассчитывала уровень *максимального потребления кислорода* (МПК), долю потребления кислорода при ПАНО от МПК (в %). *Кислородная стоимость работы* (КСР) рассчитывалась как отношение валового потребления кислорода до момента наступления ПАНО ко всему объему выполненной работы (КСР, мл $O_2/Вт*мин$). Показатели газообмена регистрировались в исходном состоянии и во время физической нагрузки.

Методическое обоснование определения ПАНО и МПК во время велоэргометрического теста. При определении эффективности энергообеспечения мышечной деятельности использовался показатель порога анаэробного обмена (ПАНО). Анаэробный порог определяется как уровень физической нагрузки, выше которого аэробный метаболизм не способен полностью удовлетворить энергетические запросы организма; возникает анаэробный метаболизм. Уровень физической нагрузки, соответствующей ПАНО, выражается в единицах мощности работы (Вт) или же в процентах потребления кислорода от максимума аэробной мощности. У нетренированных людей ПАНО находится на уровне 40-45 %, у тренированных – 55-60 % и у спортсменов экстракласса, тренирующихся в

циклических видах спорта на выносливость, - около 70-80 % от максимального потребления кислорода (МПК).

МПК – это наибольшее количество кислорода, которое человек способен потреблять в течение одной минуты. МПК является мерой аэробной мощности. Основным критерием, свидетельствующим о достижении МПК, является стабилизация потребления кислорода, несмотря на дальнейшее повышение нагрузки. У людей, не занимающихся спортом, МПК равно 2,0-3,5 л/мин, у спортсменов-мужчин может достигать 6 л/мин (Физиологические основы здоровья, 2001).

В 3 серии изучались особенности межсистемной интеграции функций кардиореспираторной системы при гипоксии у спортсменов одного вида спорта (бегуны - легкоатлеты, 24 чел) в зависимости от уровня их спортивной квалификации. Проводился острый гипоксический тест (10 минут дыхания 10 % O₂ газовой смесью) с записью показателей газообмена, вентиляции и ЭЭГ. Для оценки кардиореспираторного взаимодействия рассчитывали квадрат когерентности на основе анализа двумерного Фурье (кросс-спектра) временных рядов сердечных и дыхательных ритмов. Для группового анализа индивидуальные значения когерентности накладывались на частотную сетку с шагом 0,005 Гц с помощью линейной интерполяции. *Для анализа сопряженности* отдельных параметров кардиореспираторной системы в статистический анализ брали величины когерентности для частот, различающихся на 0.005 Гц.

Статистическая обработка данных. Индивидуальные данные для отдельных показателей газообмена в течение обследований с усреднением за каждые 15 сек импортировались в файл пакета программ STATISTICA 9.0 (StatSoft, Inc.) для дальнейшей статистической обработки. Для оценки нормальности распределения использован тест Шапиро-Уилка. Для парных сравнений использовали t-критерий Стьюдента. Для оценки взаимодействия факторов «группа ((К) контроль (П) пловцы-(Л) лыжники) x гипоксия (фон, гипоксия)» в дисперсионный анализ (ANOVA) добавляли категориальный

предиктор группы (К,П,Л). Данные были выражены в виде средних и стандартного отклонения (M, SD), где M- средняя выборки, SD - стандартное отклонение. Характеристики линейной связи оценивали с помощью корреляционно-регрессионного анализа.

В расчетах использован непараметрический критерий Манна-Уитни и Краскела-Уоллиса. В случае зависимых переменных (3 группы) использован критерий Фридмана.

Выраженность связей между показателями определяли вычислением коэффициента корреляции Пирсона.

Сравнение значений показателей до, во время и после гипоксии проводили с помощью дисперсионного анализа для повторных наблюдений (Repeated Measures Analysis of Variance, фактор "Hypoxia") с Fisher LSD post-hoc анализом. Этими же методами сравнивали величины когерентности на разных частотах. Для оценки взаимодействия факторов «группа (М-мастера, Р-разрядники) x гипоксия (фон, гипоксия)» в дисперсионный анализ добавляли категориальный предиктор группы (M, P). Расчётные данные представлены на рисунках в виде средних и их ошибок (M, SE), а в таблицах – средних и стандартного отклонения (M, SD). Критическое значение уровня значимости при проверке нулевых гипотез принималось равным 0,05.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1 Гипоксическая устойчивость у нетренированных добровольцев и спортсменов различной спортивной специализации

Известно, что индивидуальная устойчивость (чувствительность) организма разных людей к воздействию гипоксии сильно варьирует и зависит от возраста, пола, генетической предрасположенности, от выраженности и направленности физических нагрузок, от тренируемого качества – силы, скорости, выносливости [Балыкин и др., 2011; Диверт и др., 2015]. Поэтому, в 1 серии мы попытались выяснить гипоксическую устойчивость в остром гипоксическом тесте у спортсменов, чья тренировочная деятельность направлена на повышение выносливости и чья физическая активность сопряжена с разными уровнями гипоксической нагрузки.

С этой целью было проведено обследование 77 человек, из них 50 спортсменов циклического вида спорта (бегуны, пловцы, лыжники) уровня МС, КМС, 1 и 2 разряд, 10 альпинистов и 17 человек не занимающихся спортом (контроль). В таблице 3.1 представлены антропометрические характеристики всех испытуемых. Все обследуемые группы близки по

Таблица 3.1 Характеристика групп возрастным и антропометрическим показателям, (M±SD)

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

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

весом-ростовым и возрастным характеристикам, за исключением группы альпинистов, которая отличается от остальных групп по возрасту. Последнее обстоятельство объясняется тем фактом, что в высотном альпинизме в команды спортсменов входят лица старшего возраста, имеющие БОЛЬШОЙ опыт высотных экспедиций, по сравнению с молодыми спортсменами.

Для оценки уровня гипоксической устойчивости был проведен тест с острой гипоксией и рассчитан гипоксический индекс (I-Нур), [Lei Xi, Serebrovskaya, 2009].

Достоверные отличия по I-Нур выявлены между группами пловцы-контроль, пловцы - лыжники, пловцы - бегуны, пловцы - альпинисты, альпинисты-контроль (рисунок 3.1). Наибольшую устойчивость в

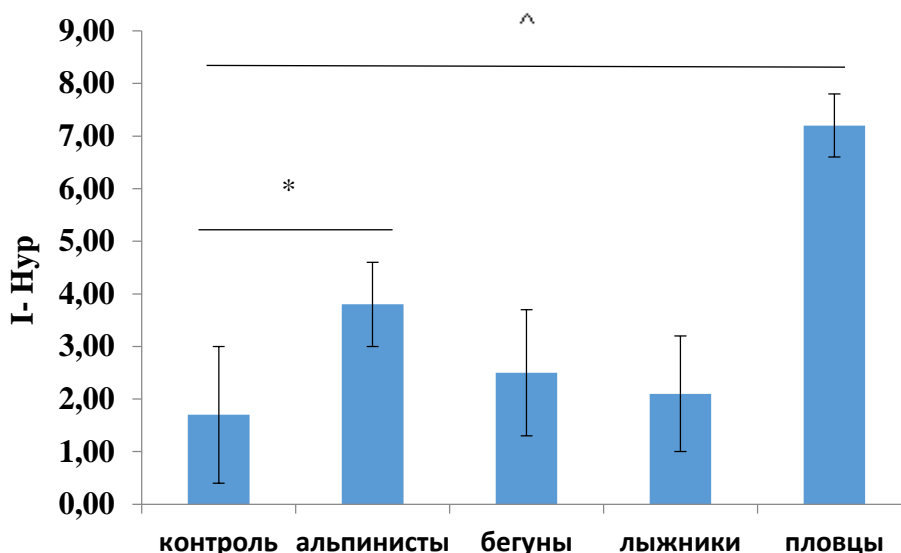


Рисунок 3.1 Индекс гипоксической устойчивости в группах.

Примечание : * - отличие от контрольной группы, ^ - отличие от пловцов; $p < 0,05$

гипоксическом тесте показали альпинисты и пловцы. Очевидно, что это связано с тем, что в этих видах спорта тренировки на выносливость сочетаются с необходимостью адаптации к выраженной гипоксии. Альпинизм связан с длительными периодами адаптации в высокогорным условиям и выполнением интенсивных физических нагрузок при сниженных концентрациях кислорода в окружающей среде. Тренировки при плавании

определяются факторами, связанными с движением в воде, горизонтальным положением тела, а дыхание во время плавания синхронизируется с плавательными (гребковыми) циклами, во время которых длительность фазы вдоха уменьшается, а выдох удлиняется и обычно производится под водой. В результате этого пловец выполняет работу в условиях дефицита кислорода и при длительных тренировках включает анаэробные резервы.

Наши результаты не противоречат результатам, полученным в работе [Зеленкова и др., 2016], в которой показано, что наибольшая гипоксическая устойчивость отмечена у спортсменов – фридайверов и альпинистов, а наименьшая у лыжников-гонщиков и биатлонистов. Вполне очевидно, что во-первых, в организме спортсменов, которые демонстрируют высокую гипоксическую устойчивость есть специфические механизмы, которые ее обеспечивают, а во-вторых, не исключено что эти механизмы имеют компенсаторный характер и могут влиять на эффективность мышечной работы.

Резюме по главе 3.1

Высокая гипоксическая устойчивость характерна для спортсменов, у которых процесс тренировок сопряжен с гипоксией (гипоксией нагрузки – пловцы, высотной гипоксией – альпинисты), а наименьшая – у спортсменов, выполняющих интенсивные тренировки в аэробном режиме. В основе этих различий по нашему мнению, наряду с другими, могут быть адаптивные изменения гипоксической хемореактивности, а также адаптивные изменения структуры дыхательного цикла. Для ответа на этот вопрос была проведена 2 серия исследования, для которой были отобраны спортсмены 2-х разных циклических видов спорта (лыжники и пловцы).

3.2 Газообмен, регуляция функций кардиореспираторной системы и функциональная активность мозга у спортсменов разных циклических видов спорта при нарастающей ингаляционной гипоксии

Для обследования были отобраны 26 спортсменов (14 лыжников, 12 пловцов) и 13 человек не занимающиеся спортом (контрольная группа)

сопоставимых по возрастным и росто-весовым характеристикам (таблица 3.1). По уровню спортивного мастерства группы лыжников и пловцов были сопоставимы (по 2 мс, по 2 кмс, остальные – 1 и 2 разряд).

При анализе антропометрических показателей установлено, что различий между группами не наблюдается. Средний возраст обследованных лиц в контрольной группе составил 23.9 ± 1.7 лет, рост 178.3 ± 4.3 см, масса тела 75.8 ± 6.5 кг, в группе пловцов - 21.7 ± 2.9 лет, 177.4 ± 6.0 см, 70.1 ± 2.4 кг, а в группе лыжников 20.0 ± 2.6 лет, 179.9 ± 5.4 см, 71.7 ± 4.7 кг, соответственно. Индекс массы тела (ИМТ = m/h^2 , m – масса тела в килограммах, h – рост в метрах) в группах не различался: контроль - 23.1 ± 2.13 , пловцы - 22.6 ± 1.43 , лыжники - 21.9 ± 3.44 . Это позволяет проводить сравнение между группами.

Межгрупповой анализ баланса активности отделов вегетативной нервной системы (ВНС) по индексу Кердо (ИК) в условиях фона (таблица 3.2) показал, что в контрольной группе, практически наблюдается баланс отделов симпатической и парасимпатической системы (ИК = -4.08 ± 8.33).

Таблица 3.2 Индекс Кердо, САД, ДАД у испытуемых в фоновом периоде и на 25-й минуте гипоксии, (M \pm SD)

	Контроль	Пловцы	Лыжники
Исходное состояние (фон)			
Индекс Кердо	-4.08 ± 9.33	2.70 ± 18.14	$-20.28 \pm 14.32^{*\wedge}$
САД	123.08 ± 2.37	125.27 ± 4.38	121.50 ± 3.86
ДАД	74.75 ± 2.46	75.82 ± 3.30	72.93 ± 2.34
25-я минута гипоксии			
Индекс Кердо	13.23 ± 6.3	15.44 ± 7.9	3.53 ± 5.7
САД	135.8 ± 4.4	138.6 ± 4.2	136.1 ± 3.4
ДАД	84.2 ± 2.6	87.2 ± 2.7	78.4 ± 2.3

Примечание: * - отличия от контрольной группы, $p \leq 0.01$; ^ - отличия между лыжниками и пловцами, $p \leq 0.01$

Среди пловцов преобладает симпатическая активность ($ИК= 2.70 \pm 18.14$), оказывающая активирующее влияние на функции кардиореспираторной системы, а у лыжников активность отделов ВНС отчетливо смещена в парасимпатическую сторону: ($ИК= - 20.28 \pm 14.32$ ($p<0,01$)). Анализ в группах в условиях фона показывает отсутствие достоверных межгрупповых отличий в показателях артериального давления, хотя в группе пловцов значения САД самые высокие (таблица 3.2).

В таблице 3.3 представлены показатели внешнего дыхания, газообмена и сердечно-сосудистой системы в фоне и при выполнении пролонгированного гипоксического теста. В фоне показатели внешнего дыхания и газообмена между группами существенно не различаются. Тем не менее, в группе лиц, регулярно занимающихся бегом на лыжах в состоянии покоя (фон) дыхательный (газообменный) коэффициент на 8% ниже, чем у физически нетренированных лиц. Это сочетается у лыжников со сниженной скоростью кровотока в коже – на 57% и мышцах – на 46%, что говорит о более эффективном механизме снабжения тканей кислородом и отражает резервы кровообращения при необходимости их увеличения при мышечной работе. Вентиляторный эквивалент по кислороду, который характеризует эффективность дыхания по кислороду (чем он ниже, тем выше эффективность дыхания), у лиц, регулярно занимающихся бегом на лыжах на 16% ($p < 0.05$) ниже относительно контроля. По-видимому, эффективное дыхание способствует снижению интенсивности работы дыхательной системы, что проявляется в более низкой (на 22%) относительно контроля легочной вентиляции (11.5 ± 2.6 л/мин; $p < 0.05$). При этом частота сердечных сокращений у лиц, регулярно занимающихся бегом на лыжах, также ниже, на 15%, что отражает физическую тренированность и эффективность КРС, поскольку расширяет функциональный диапазон реакций сердца при возрастании кислородного запроса со стороны работающей скелетной мускулатуры.

Межгрупповое сравнение показателей кардиореспираторной системы на 25-й минуте гипоксического воздействия (таблица 3.3) показывает, отсутствовавшие в исходном состоянии, различия в частоте дыхания и мышечном кровотоке между лицами, регулярно занимающимися плаванием, и контрольной группой. Лица, регулярно занимающиеся бегом на лыжах, отличаются от физически нетренированных лиц по большему количеству показателей. Так, вентиляторные эквиваленты O_2 и CO_2 у них ниже на 20% и 12%, соответственно, т.е. дыхание более эффективное. Оно также эффективней и по отношению к лицам, регулярно занимающимся плаванием, (16%). Газообменный коэффициент у лиц, регулярно занимающихся бегом на лыжах, на 9% ниже, чем в контроле. Сердечно-сосудистая система в условиях гипоксии работает более экономично. Частота сердечных сокращений у лиц, регулярно занимающихся бегом на лыжах, ниже на 16% по сравнению с физически нетренированными лицами, а мышечный и кожный кровотоки в верхних конечностях – ниже на 56% и 75%, соответственно. Последнее обстоятельство может быть отражением физиологического механизма перераспределения кровотока в пользу сердца и мозга в условиях гипоксии. Также обращает внимание различная направленность изменения кожного кровотока у лыжников и пловцов во время гипоксии по сравнению с фоном (рост у пловцов и снижение у лыжников). О вероятных причинах этих различий будет сказано при обсуждении результатов.

Отличия между группами физически тренирующихся лиц на 25-й минуте гипоксического воздействия кроме, указанных выше, вентиляторных эквивалентов заключаются в функциях внешнего дыхания и сердца. Легочная вентиляция у лиц, регулярно занимающихся плаванием в среднем на 36% выше, чем у лиц, регулярно занимающихся бегом на лыжах, причем за счет более частого, на 76%, дыхания, при меньшей на 33% глубине вдоха. Частота сердечных сокращений выше на 11%. При этом содержание углекислого газа в конечной порции выдоха на 20-й минуте гипоксического воздействия у

Таблица 3.3 Показатели внешнего дыхания, газообмена и сердечно-сосудистой системы у нетренированных лиц (контроль), пловцов и лыжников в исходном состоянии (фоне) и на 25-й минуте гипоксического воздействия, (M ±SD)

Показатель	Фон			25 минута гипоксии			Отклонения от фона		
	Контроль	Пловцы	Лыжники	Контроль	Пловцы	Лыжники	Контроль	Пловцы	Лыжники
VO ₂ , (л/мин)	0.28 ± 0.02	0.31 ± 0.03	0.30 ± 0.02	0.29 ± 0.03	0.32 ± 0.01	0.30 ± 0.02	-0.01 ± 0.03	0.02 ± 0.06	-0.02 ± 0.02
HR, (уд/мин)	76.4 ± 8.31	74.3 ± 11.54	65.6 ± 8.12*	96.6 ± 8.11	91.0 ± 9.93	81.1 ± 11.52 [^]	19.3** ± 6.12	17.3** ± 8.33	15.0** ± 12.15
VE, (л/мин)	11.4 ± 2.5	12.7 ± 3.5	10.2 ± 3.6	12.8 ± 3.97	14.2 ± 4.35	11.3 ± 2.37 [^]	1.21 ± 4.66	2.44* ± 5.21 _г	1.02 ± 2.51
VT, (л)	0.79 ± 0.4	0.75 ± 0.6	0.84 ± 0.5	0.96 ± 0.52	0.78 ± 0.21	1.07 ± 0.27 [^]	0.16 ± 0.7*	0.03 ± 0.3	0.19 ± 0.5**
BF, (л/мин)	12.6 ± 2.8	13.4 ± 3.6	12.3 ± 3.2	14.3 ± 4.20	17.5 ± 9.51	11.6 ± 5.67 [^]	-0.62 ± 3.39	2.63 ± 5.68 _г	-0.81 ± 4.54
EqO ₂ , (л/л)	36.8 ± 6.11	36.9 ± 2.90	30.7 ± 3.02* [^]	45.6 ± 7.70	42.8 ± 7.39	36.3 ± 5.58* [^]	8.49** ± 6.58	6.12* ± 6.11	5.21** ± 6.02
SaO ₂ , (%)	98.2 ± 2.3	98.3 ± 1.4	98.1 ± 3.4	78.9 ± 6.30	81.7 ± 2.31	76.6 ± 4.32 [^]	-19.3** ± 7.5	-16.3** ± 5.6	-21.1** ± 5.1
VCO ₂ , (л/мин)	0.26 ± 0.04	0.25 ± 0.06	0.24 ± 0.01	0.28 ± 0.01	0.31 ± 0.03	0.30 ± 0.02	0.02 ± 0.07	0.05 ± 0.08	0.04 ± 0.7
EqCO ₂ , (л/л)	41.0 ± 5.12	42.4 ± 5.13	38.5 ± 5.20	41.6 ± 3.9	43.7 ± 5.4	36.2 ± 3.2* [^]	0.73 ± 3.44	1.62 ± 4.25	-0.92 ± 6.18
RER	0.89 ± 0.04	0.87 ± 0.05	0.84 ± 0.07*	1.2 ± 0.01	1.02 ± 0.04	1.03 ± 0.05	0.19 ± 0.19	0.13 ± 0.36	0.16 ± 0.41
Pet CO ₂ , кПа	5.42 ± 0.05	4.91 ± 0.08	5.13 ± 0.07	4.55 ± 0.23	4.64 ± 0.16	4.78 ± 0.19 [^]	-0.41 ± 0.09	-0.44 ± 0.08	-0.28 ± 0.09
MBLF, мл/мин/100 г	3.03 ± 0.35	2.35 ± 0.51	1.65 ± 0.21**	3.49 ± 0.45	2.22 ± 0.39*	1.52 ± 0.29**	0.46 ± 0.26	-0.13 ± 0.17	-0.13 ± 0.19
SBLF, мл/мин/100 г	2.94 ± 0.60	1.48 ± 0.40	1.27 ± 0.37*	2.99 ± 0.59	1.90 ± 0.49	0.74 ± 0.23** [^]	0.05 ± 0.43	0.42 ± 0.24	-0.53 ± 0.38 [^]

Примечание: *, ** - отличия от контроля, $p \leq 0.05$, $p < 0.01$; [^] - отличия между пловцами и лыжниками; $p \leq 0.05$

лиц, регулярно занимающихся бегом на лыжах на 7% больше, чем у лиц, регулярно занимающихся плаванием.

Лица, регулярно занимающиеся плаванием, поддерживают более высокий уровень насыщения гемоглобина крови кислородом, который достоверно на 6% превышает таковой для лиц, регулярно занимающихся бегом на лыжах (таблица 3. 3).

На рисунке 3.2 видно, что уровни сатурации, которые в исходном состоянии у испытуемых не различаются, по мере углубления гипоксии расходятся таким образом, что кривые у лиц, регулярно занимающихся плаванием, и лиц, регулярно занимающихся бегом на лыжах, отклоняются от линии физически нетренированных лиц в противоположные стороны.

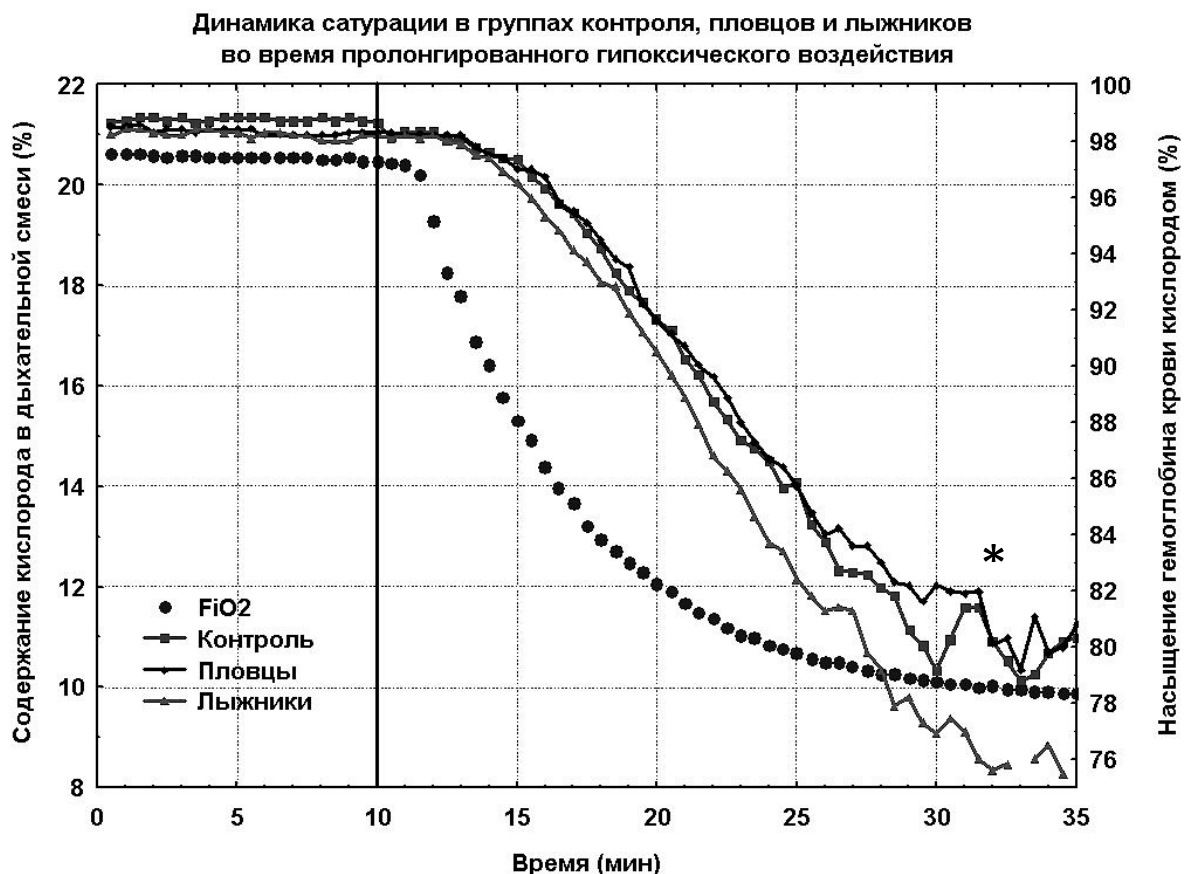


Рисунок 3.2 Динамика насыщения гемоглобина крови кислородом в группах контроля, пловцов и лыжников. Вертикальной линией отмечено начало гипоксического воздействия; * - различия между пловцами и лыжниками, $p \leq 0.05$

Таким образом, полученные результаты позволяют предполагать, что у пловцов в процессе специфических тренировок в водной среде сформировались упреждающие компенсаторные механизмы хеморецепторной регуляции при гипоксических воздействиях, а также, что у них сформирована повышенная хеморецепторная $*^{\wedge}$ реактивность на изменения содержания кислорода в крови. Об этом свидетельствуют (рисунок 3.3 (а) и (б)) среднегрупповые значения гипоксической вентиляторной реакции - HVR, отражающее отношение вентиляции к дефициту оксигенации артериальной крови ($\Delta VE/SaO_2$, л/мин/ %), которые достоверно превышают показатели у пловцов по сравнению с лыжниками ($p < 0.05$). Также, прирост частоты дыхания в ответ на снижение сатурации O_2 ($\Delta BF / \Delta SaO_2$, 1/%) у пловцов значительно выше, чем у лыжников, но прирост глубины дыхания ($\Delta Vt/SaO_2$, л/мин/ %) у них ниже чем у лыжников. Более высокие значения САД и ДАД у пловцов по сравнению с другими группами, что, по видимому, связано с повышенным уровнем симпатической активности (таблица 3.2), также подтверждают эту точку зрения.

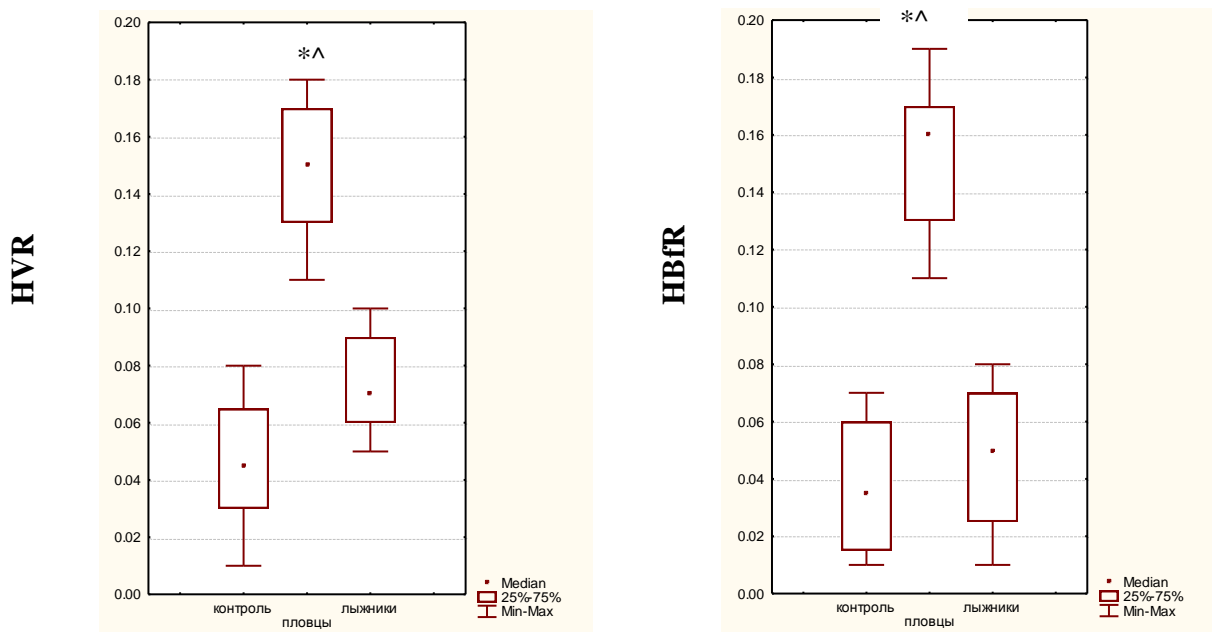


Рисунок 3.3 (а) Отличия между группами по HVR (hypoxic ventilatory response), HBfR (hypoxic breathing frequency response); * - отличия от контрольной группы, $^{\wedge}$ - отличия между пловцами и лыжниками; $p < 0.05$

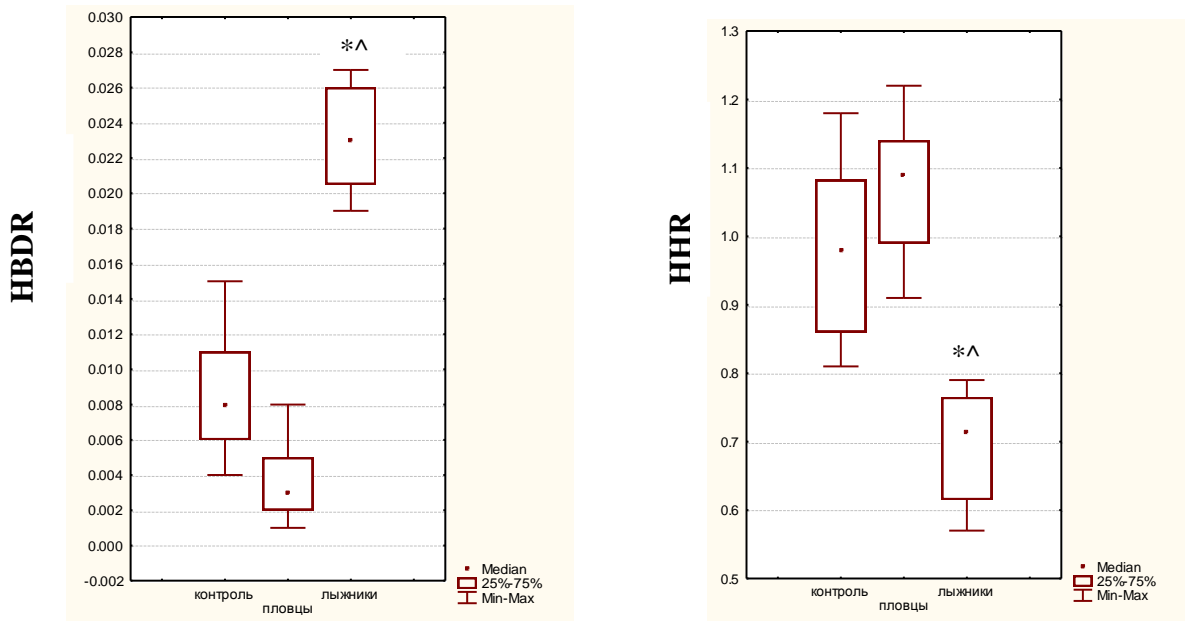
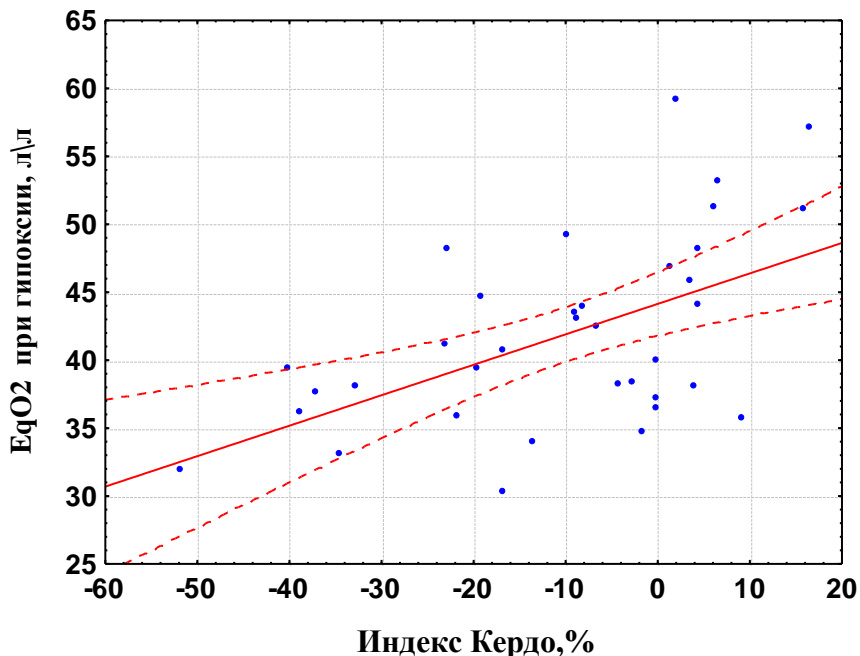


Рисунок 3.3 (б) Отличия между группами по HBDR (hypoxic breathing depth response, HHR (hypoxic heart rate response); * - отличия от контрольной группы, ^ - отличия между пловцами и лыжниками; $p < 0.05$

Корреляционный анализ зависимости между индексом Кердо в фоне и эффективностью дыхания при гипоксии показал, что смещение баланса ВНС

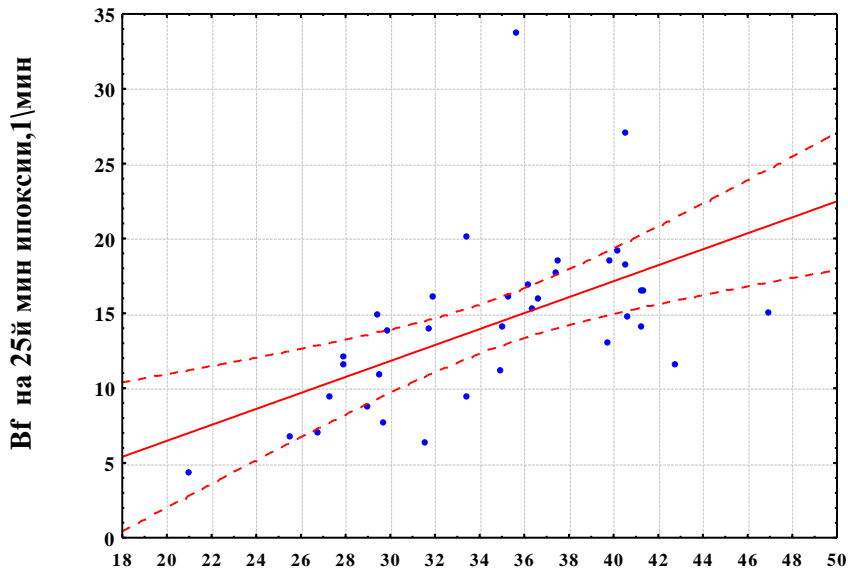


$$y = 44.140657 + 0.224153483 * x; r^2 = 0.29; p = 0.0007;$$

Рисунок 3.4 Зависимость между Индексом Кердо в фоне и эффективностью дыхания (EeqO2) в гипоксическом тесте

влияет на эффективность дыхания и реактивность показателей КРС :
 смещение в сторону повышения симпатического тонуса – рост ИК (пловцы)
 ведет к повышению E_{qO_2} , усиление парасимпатических влияний - снижение
 ИК (лыжники) способствует снижению E_{qO_2} .

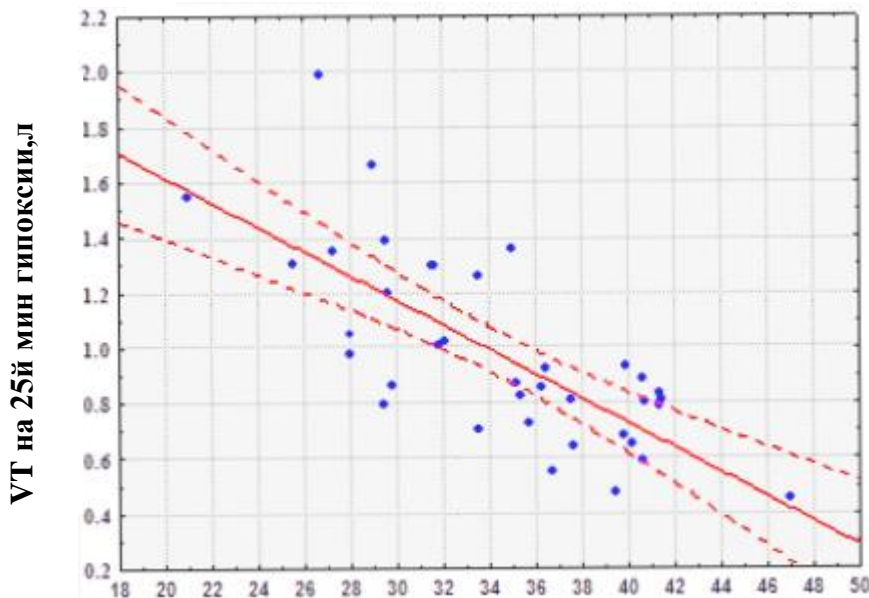
А



EqO2 при гипоксии, л\л

$$y = -4.19310529 + 0.533417574 * x; r^2 = 0,30; p = 0.0005; n=37$$

Б



EqO2 гипоксии, л\л

$$y = 2.5020208 - 0.0444039764 * x; r^2 = 0.54; p = 0.0000003; n=37$$

Рисунок 3.5 Зависимость между эффективностью дыхания (E_{qO_2}) и (А) частотой (Vf) и (Б) глубиной (VT) дыхания в гипоксическом тесте

Корреляционный анализ (рисунок 3.5) выявил прямую связь эффективности дыхания (E_{qO_2}) с частотой дыхания (А) и обратную с глубиной дыхания (Б), т.е., рост E_{qO_2} (снижение эффективности дыхания) согласован с ростом частоты и снижением глубины дыхания.

Эти различия хорошо демонстрируют значения показателя гипоксической вентиляторной реакции - HVR (высокой - у пловцов и низкой - у лыжников) в тесте с нарастающей гипоксией. В целом, выявленные особенности HVR отражают специфические пластические изменения в каротидных хеморецепторах и нейронных сетях, возникшие под влиянием разных типов тренировочных воздействий. Видимо, в этом кроется причина того, что энерготраты на дыхание (E_{qO_2}) у пловцов выше, чем у лыжников. Также вероятно, что специфические пластические изменения в каротидных хеморецепторах и нейронных сетях поддерживают более высокий уровень парасимпатической активности у лыжников и симпатической – у пловцов. На это, косвенно, указывают повышенные уровни АД и ЧСС в покое и при гипоксическом тесте в группе пловцов по сравнению с лыжниками.

Изменения биоэлектрической активности мозга.

Возникает вопрос, одинаково ли реагируют показатели биоэлектрической активности мозга (ритмы ЭЭГ) на гипоксию у людей занимающихся двумя разными видами спортивной деятельности, предполагающими неодинаковую у них гипоксическую устойчивость, - пловцов и лыжников. При этом исходили из рабочей гипотезы, что спортсмены, тренирующиеся в режиме свободного дыхания (лыжники) и в режиме особого ритма дыхания с повышенным сопротивлением (пловцы) могут иметь специфику ЭЭГ в ответ на острое гипоксическое воздействие.

Динамика мощности основных ритмов ЭЭГ в фоне и на 25-й минуте гипоксического воздействия представлена в таблице 3.4. Обращает внимание высокий разброс внутригрупповых значений во всех группах испытуемых. Анализ данных (таблица 3.4) показывает, что в фоне по всем показателям основных ритмов ЭЭГ межгрупповых отличий не выявлено.

На 25-й минуте гипоксического теста во всех группах зафиксированы статистически значимые изменения тета-ритма и альфа1-ритма по сравнению с фоновыми значениями, которые можно рассматривать как отражение общих компенсаторных реакций ЭЭГ. Наши результаты подтверждают данные авторов [Сороко и др., 2007, 2010], которые считают усиление низкочастотного спектра ритмов при гипоксическом воздействии признаком кислородного голодания мозга. По мнению исследователей [Martin, Lloyd, 1994; Бурых, 2018] появление низкочастотных высокоамплитудных ритмов связано с ограничением импульсной активности нейронов. Такое снижение сигнала ЭЭГ характеризует функциональное состояние мозга, которое относительно ниже по сравнению с исходным уровнем (т. е. нормоксия). Однако это функционально необходимое состояние для мозга, поскольку переход от высокого уровня функции к состоянию более низкого уровня приведет к снижению затрат энергии нейронов, обеспечивая необходимые резервы для выживания в условиях гипоксии. Развивающуюся реакцию ЭЭГ при гипоксии в литературе считают проявлением торможения в ЦНС, которое И.П.Павлов (1923) назвал «охранительным».

Межгрупповые отличия в показателях мощности основных ритмов ЭЭГ не выявлены. Это позволяет отрицать связь изменений ЭЭГ с характером спортивной деятельности.

Для оценки изменения активации коры головного мозга в условиях гипоксии проведена функциональная проба с открыванием глаз. Выраженность (глубина) реакции α -десинхронизации (ИГСМА) оценивалась в индивидуальных альфа-1 и альфа-2 диапазонах по проценту снижения мощности в реакции на открывание глаз.

Выраженность реакции активации во всех группах уменьшалась. Межгрупповое сравнение по данному показателю выявило достоверное снижение ИГСМА при гипоксии по сравнению с фоном только у пловцов (таблица 3.4).

Таблица 3.4 Динамика мощности основных ритмов ЭЭГ (мкВ²) и ИГСМА (%) в фоне и при гипоксическом воздействии в группах контроль, лыжники и пловцы (Ме (Q1-Q3))

Показатель	Группы обследованных лиц		
	Контроль	Пловцы	Лыжники
	Исходное состояние (фон)		
Тета-ритм	4.07 (4.0 - 4.97)	3.41 (3.06- 4.52)	5.16 (5.10 - 5.23)
Альфа1-ритм	14.17 (14.01-15.28)	15.02 (14.92 -15.18)	15.14 (13.08-15.24)
Альфа2-ритм	18.37 (1 8.30 - 18.42)	19.37 (18.01 - 19.47)	20.09 (19.17-20.14)
Бета-ритм	4.42 (3.76 - 4.58)	4.52 (4.48 - 4.61)	4.46 (4.35-4.61)
ИГСМА,%	86 (72 - 89)	87 (81 - 90)	83 (80 - 91)
	25-я минута гипоксии		
Тета-ритм	7.05 (6.87-7.93) *	6.36 (5.13 - 6.82) *	8.42(8.01- 8.81) *
Альфа1-ритм	9.02 (8.77 - 10.54) *	10.20 (10.02-10.98)*	10.46 (10.01-13.65) *
Альфа2-ритм	18.52 (18.43 - 18.72)	18.73 (18.62-19.05)	19.58 (19.21 - 20.12)
Бета-ритм	3.81 (3.73 -4.16)	4.55 (4.42 - 4.88)	4.36 (4.21 - 4.57)
ИГСМА,%	79 (70 - 77)	74 (69 - 87)#	77 (65 - 86)

Примечание: * отличия от фонового значения ; # отличия от фонового значения для ИГСМА; $p \leq 0.05$

Оценка изменения частоты альфа пика (ИЧМПА) не выявила межгрупповые отличия на 25-й минуте гипоксии (таблица 3.5).

Таблица 3.5 Показатели ИЧМПА в фоне и на 25й минуте гипоксического теста, М(Q1-Q3)

	Контроль	Пловцы	Лыжники
Фон	10,4 (9,2 -10,8)	10,8 (9,8 - 11,4)	10,6 (9,6 -11,7)
Гипоксия	9,2 (8,0 - 10,2)	10,1 (9,1-10,9)	9,9 (9,0 - 10,4)

Таким образом, по полученным данным статистически достоверные отличия в показателях мощности основных ритмов ЭЭГ, по выраженности реакции активации (ИГСМА) и изменению ИЧМПА между группами пловцов и лыжников на 25-й минуте гипоксического теста не обнаружены.

Резюме по главе 3.2

Исследования показали специфику нейровисцеральных механизмов регуляции функции газообмена, кардиореспираторной системы у представителей двух видов спорта тренирующихся на выносливость, но имеющих разные проявления «гипоксии нагрузки» в процессе тренировок. У пловцов адаптивные изменения нейровисцеральной регуляции функций

внешнего дыхания и газообмена в тесте с ингаляционной гипоксией, обеспечивают сохранение насыщения крови кислородом при гипоксии, отражая принцип гомеостатирования газового состава. Хотя при этом падает эффективность (экономичность) работы дыхательной функции, о чем свидетельствуют усиление вентиляции за счет повышения частоты и снижения глубины, рост вентиляционного эквивалента, усиление HVR в условиях не избегаемой ингаляционной гипоксии. Аэробная направленность тренировок на выносливость у лыжников, сформировала более экономичный тип реагирования, обеспечивая высокую эффективность работы дыхательной и сердечной функции, в том числе за счет особенностей кровотока в мышцах. Достоверных отличий в мощностных и частотных показателях ритмов ЭЭГ между группами пловцов и лыжников во время гипоксического теста - не обнаружено.

3. 3 Газообмен и регуляция функций кардиореспираторной системы у спортсменов циклических видов спорта на выносливость при физической нагрузке

Обнаруженные в состоянии покоя и под влиянием плавно нарастающей гипоксии функциональные особенности газообмена, кардиореспираторной системы, которые выработались под влиянием регулярных физических тренировок различной направленности, были проанализированы на этих же испытуемых при выполнении *мышечной нагрузки*.

Наиболее интересные результаты были получены при анализе данных, касающихся эффективности мышечной работы, в частности, мощности мышечной работы на уровне ПАНО ($W_{\text{пано}}$), кислородной стоимости выполненной мышечной работы (КСР), максимальной аэробной мощности (МПК) и доли потребления O_2 при $W_{\text{пано}}$ от МПК (таблица 3.6). Обнаружено, что ПАНО у лыжников достигается при более высоком уровне потребления O_2 , что мнению ряда авторов [Kubukeli et al., 2002; Уилмор, Костил, 2005], свидетельствует о повышенных функциональных резервах системы кислородного обеспечения мышечной деятельности до критического уровня

образования молочной кислоты и позволяет выполнять физическую работу большей мощности.

Статистически значимыми оказались отличия всех показателей лыжников от контрольных лиц и пловцов (таблица 3.6). Показатель $VO_{2\text{ПАНО}}/\text{МПК}$ у лыжников - наибольший, что рассматривается в литературе как результат тренировок на выносливость [Ефименко, Гончаров, 1998]. При выполнении физической работы на уровне ПАНО (таблица 3.6) сравнение лиц контрольной группы со спортсменами показывает, что повышенная аэробная выносливость последних приводит к возможности удовлетворения большего кислородного запроса со стороны тканей без чрезмерного повышения уровня лактата. Это особенно заметно у лыжников, у которых

Таблица 3.6 Мощность нагрузки для порога анаэробного обмена, максимальное потребление кислорода (МПК), процентная доля аэробной эффективности ($W_{\text{пано}}$) от МПК и кислородная стоимость работы (КСР) для лиц контрольной группы, пловцов и лыжников, ($M \pm SD$)

Показатель	Контроль	Пловцы	Лыжники
Мощность нагрузки на уровне порога анаэробного обмена, $W_{\text{пано}}$ (Вт)	91.7 ± 7.5	117.8 ± 15.3	188.4 ± 16.8 * ^
Кислородная стоимость работы, КСР (мл O_2 /Вт*мин)	18.6 ± 0.56	18.1 ± 1.51	14.2 ± 0.32 ** ^
Максимальное потребление O_2 , МПК (мл/мин/кг)	42.9 ± 1.3	46.2 ± 1.5 *	57.2 ± 1.5 * ^^
Доля потребления O_2 при $W_{\text{пано}}$ от МПК, %	49.8 ± 3.1	58.1 ± 5.1	78.7 ± 5.3 * ^

Примечание: *- **, различия с контрольной группой, $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$; ^, ^^ - различия показателей между лыжниками и пловцами, $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$

$VO_{2\text{ПАНО}}$ (доля потребления O_2 при $W_{\text{пано}}$ от МПК) возрастает в 1.9 раза по сравнению с физически нетренированной группой, тогда как пловцы обнаруживают лишь тенденцию к увеличению $VO_{2\text{ПАНО}}$ в 1.3 раза ($p < 0.1$). Кислородная стоимость работы (КСР) у лыжников достоверно ниже

аналогичных показатели в группах контроля и у пловцов, что указывает на высокую экономичность их мышечной деятельности.

Еще целый ряд показателей демонстрируют достоверные отличия между группами при физической нагрузке (таблица 3.7). При $W_{\text{ПАНО}}$ пульс у лыжников больше на 21.5% в сравнении с нетренированными лицами. С учетом того, что в покое пульс у лыжников понижен этот факт говорит о том, что функциональные резервы сердечной функции у лыжников (по приросту пульса) составляют 111%, в то время как для контроля — только 51 %, а для группы пловцов — 80%.

Легочная вентиляция (VE) при $W_{\text{ПАНО}}$ закономерно возрастает от группы контроля к пловцам и далее к лыжникам, а ее частный легочной

Таблица 3.7 Показатели внешнего дыхания, газообмена и сердечно-сосудистой системы у лиц контрольной группы, пловцов и лыжников для порога анаэробного обмена (ПАНО), (M ± SD)

Показатель	Физическая нагрузка на уровне ПАНО		
	Контроль	Пловцы	Лыжники
HR (уд/мин)	127.1 ± 5.3	140.5 ± 7.4	152.9 ± 4.7**
VE (л/мин)	38.1 ± 2.5	51.9 ± 6.1*	69.7 ± 6.6**
Bf (1/мин)	20.2 ± 1.2	26.9 ± 1.9*	28.6 ± 2.3*
VT (л)	1.91 ± 0.2	1.94 ± 0.1	2.50 ± 0.1* ^^
VO ₂ (мл/мин/кг)	20.1 ± 1.7	25.0 ± 3.1	38.4 ± 3.5 **^
VCO ₂ (мл/мин/кг)	19.6 ± 1.6	25.8 ± 2.9	38.9 ± 3.4 * ^
EqO ₂ (л/л)	24.8 ± 0.5	26.2 ± 0.3	22.3 ± 0.6^
EqCO ₂ (л/л)	25.2 ± 0.8	25.9 ± 0.6	23.5 ± 0.6 ^
RER	1.03 ± 0.02	1.02 ± 0.02	1.06 ± 0.01
FeO ₂ (об.%)	15.8 ± 0.2	15.5 ± 0.1	16.1 ± 0.2 ^^
PetCO ₂ (кПа)	5.7 ± 0.5	5.5 ± 0.4	6.2 ± 0.1 ^^

Примечание: * - , ** - отличия от контрольной группы, $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$; ^ - ^^ - отличия между лыжниками и пловцами, - $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$

функциональный резерв, или прирост от исходного уровня, составляет 219, 326 и 583%, соответственно. Резерв увеличения ВФ на уровне $W_{\text{ПАНО}}$ у контрольной группы и пловцов несколько ниже (41% и 49%), чем резервы

роста HR, в то время как у лыжников они становятся практически равными (104%). Возникает предположение, у лыжников наблюдается лучшее частотное сопряжение вентиляторной и сердечной функций, а в группе пловцов в основном повышен частный функциональный резерв сердечной функции (по HR) при практически неизменном резерве по ВФ. Изменения уровня сатурации гемоглобина крови при мышечной работе на уровне $W_{\text{пано}}$ оказались статистически незначимыми.

Резюме по главе 3.3

У лыжников при их сравнении с контролем и пловцами в условиях нормоксии анаэробный порог (ПАНО) и максимальное потребление кислорода (МПК) достигаются при большей мощности мышечной нагрузки и сочетаются с более высокими значениями показателей внешнего дыхания, газообмена и сердечной деятельности по сравнению с пловцами и физически нетренированными лицами. При сопоставлении с результатами выполнения гипоксического теста, которые показали меньшее снижение сатурации O₂ у пловцов по сравнению с лыжниками, мы приходим к следующему выводу. Раннее включение компенсаторных механизмов сохранения газового гомеостаза при гипоксической нагрузке у пловцов, которое обеспечивает более высокое поддержание напряжения O₂ в крови, сочетается с понижением функционального резерва кардиореспираторной системы при мышечной нагрузке в аэробном диапазоне, тогда как у лыжников адаптивная стратегия, нацеленная на экономичность работы КРС и мышечного кровотока при гипоксии обеспечивает им сохранение более высокого аэробного резерва для обеспечения мышечной активности.

3.4 Особенности межсистемной интеграции и хемореактивности кардиореспираторной системы спортсменов в зависимости от уровня спортивной квалификации

3.4.1 Особенности газообмена и хемореактивности кардиореспираторной системы спортсменов в зависимости от уровня спортивной квалификации

Исходя из постулата, что для повышения физиологических резервов кровообращения, дыхания и энергообмена важна согласованная деятельность легких, сердца, сосудов, а также кислородтранспортных свойств крови можно предполагать, что с ростом уровня квалификации спортсмена происходит совершенствование механизмов комплексной регуляции газообмена, в которые вовлечены хемореактивные свойства и вегетативная регуляция. Поскольку объединяющим фактором для дыхательной и сердечно-сосудистой анатомических систем является обеспечение организма кислородом, на модели гипоксического стресса можно изучать функциональные взаимосвязи параметров сердечно-сосудистой и дыхательной систем в зависимости от уровня спортивного мастерства. Остается вопрос, как строятся эти взаимодействия, а также какие механизмы обеспечивают рост сопряженности в зависимости от разного уровня спортивного мастерства.

Для ответа на этот вопрос было проведено обследование легкоатлетов-бегунов на средние дистанции (24 человека) разделенных на 2 группы (по 12 человек) по уровню спортивной квалификации. Спортсмены в группах подбирались таким образом, чтобы различия возрастным и весо-ростовым характеристикам были минимальны. По весо-ростовым характеристикам,

Таблица 3.8 Антропометрическая характеристика и системное АД всей обследованной группы и с разделением на группу мастеров и разрядников, (M ± SD)

Группы	Возраст (лет)	Масса тела (кг)	ИМТ (кг\м ²)	САД /ДАД (мм.рт.ст.)
Все	21.3 ± 2.2	68.7± 8.0	21.1± 1.6	127 ± 3.3 75 ± 4.5
Мастера	21.6±2.4	68.8± 8.9	21.5± 1.8	128 ± 3.7 73 ± 2.8
Разрядники	20.3±1.3	68.5± 7.5	20.6± 1.4	126 ± 3.1 78 ± 2.6

индексу массы тела, систолическому и диастолическому АД обследованные группы показали отсутствие достоверных отличий между группами мастеров и разрядников (таблица 3.8). Сравнение исходных показателей газообмена (таблица 3.9) также не показали статистических различий при сравнении

Таблица 3.9 Показатели кардиореспираторной системы у спортсменов-бегунов (группа разрядники и группа мастера) в исходном состоянии и их приращение (%) на 10-й минуте гипоксического воздействия, ($M \pm SD$).

Показатели	Разрядники (n=12)		Мастера (n=12)	
	Исходное значение, $M \pm m$	Приращение при гипоксии в %, $M \pm m$	Исходное значение, $M \pm m$	Приращение при гипоксии в %, $M \pm m$
SaO ₂ , %	97,8±0,32	-19,5±0,95	97,3±0,19	-22,4±1,79
VE, л/мин	10,1±0,37	28,6±9,52	10,4±0,64	12,9±4,59
BF, л/мин	10,2±1,17	10,2±8,49	13,4±1,06	2,39±4,43
VT, л	0,82±0,064	19,8±6,58	0,82±0,046	21,6±5,27
VO ₂ мл/мин	260±11,7	-14,1±4,31	271±12,6	-20,9±4,43
VCO ₂ мл/мин	235±10,8	22,9±5,64	247±11,7	5,80±4,63 *
PetCO ₂ , кПа	5,10±0,11	-10,75±1,122	5,16±0,14	-10,5±1,09
PetO ₂ , кПа	13,8±0,34	-56,7±0,96	13,8±0,26	-57,6±0,75
FeO ₂ , объемные %	17,6±0,17	-53,7±0,63	17,5±0,20	-53,3±0,60
FeCO ₂ , объемные %	3,05±0,13	-7,35±3,34	3,07±0,15	-9,67±2,18
EqO ₂ , л/л	34,2±1,63	54,3±7,09	34,3±2,27	47,6±7,52
EqCO ₂ , л/л	37,8±1,59	7,93±3,70	37,1±1,64	7,89±2,57
HR, 1/мин	67,0±2,50	28,9±4,07	62,4±2,90	33,5±3,58

Примечание: * - $p < 0.05$

Мастеров и разрядников. При анализе приростов показателей в условиях гипоксии (таблица 3.9) обращает внимание, что в группе «Разрядники» поддержание уровня сатурации крови в условиях нарастающей гипоксемиипроисходит, в основном, за счет усиления вентиляции (на 28.9%), роста частоты (на 10%) и глубины (на 19.8%) дыхания. У мастеров вентиляция увеличивается только на 10%, частота дыхания только на 2,3%, а глубина дыхания – на 11%, что проявляется меньшим снижением эффективности дыхания (рост E_{qO_2} - на 47,6 %) по сравнению с разрядниками (вентиляторный эквивалент по кислороду (E_{qO_2}) – 54,3%). Обращает внимание более высокий прирост (в %), выделения углекислого газа (V_{CO_2}) у разрядников по сравнению с мастерами: $22,9 \pm 5,64$ vs $5,80 \pm 4,63$ ($p < 0.05$).

Анализ активности отделов ВНС по Индексу Кердо (таблица 3.10) показал, что в фоне в обеих группах преобладает активность парсимпатического отдела ВНС (ИК имеет отрицательное значение), а на 10й минуте гипоксического теста в группе разрядников отмечено преобладание симпатического отдела ВНС ($ИК = 9.7 \pm 8.5\%$), в то время как в группе мастеров сохраняется активность парасимпатического отдела (-2.8 ± 2.4).

Таблица 3.10 Активность отделов ВНС по Индексу Кердо (ИК) в фоне и на 10-й минуте гипоксического теста в группах Разрядники (Р) и Мастера (М), ($M \pm SD$)

Показатель	Разрядники		Мастера	
	фон	гипоксия	фон	гипоксия
ИК,%	-23.7 ± 3.6	9.7 ± 8.5	-19.4 ± 2.9	$-2.8 \pm 2.4^*$

Примечание: * - отличия в гипоксии; $p < 0.05$

На рисунке 3.6 представлены показатели реактивности вентиляторных (HVR, HBfR, HBDR) и сердечных (HRR) ответов в группе мастеров (М) и

разрядников (Р). Значения HVR (реактивность по вентиляции) у Разрядников

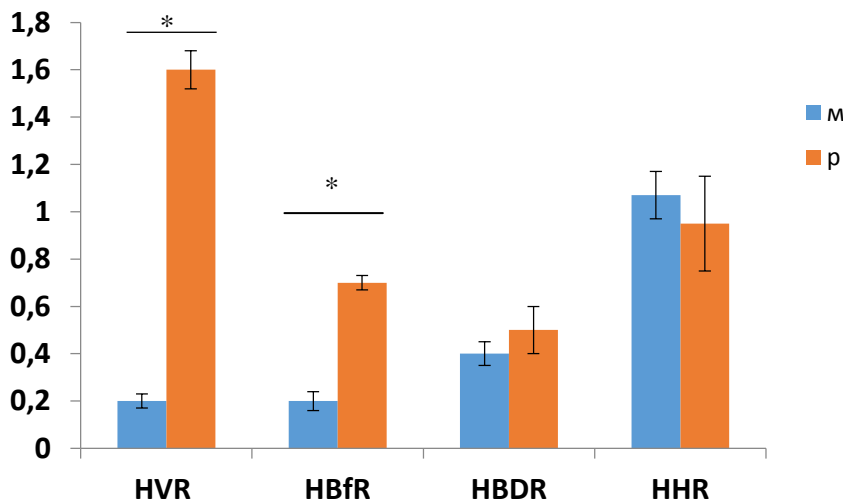


Рисунок 3.10 Показатели реактивности вентиляторных (HVR, HBfR, HBDR) и сердечных (HHR) ответов; по оси Y коэффициент реактивности (К), по оси X показатели реактивности вентиляторных (HVR, HBfR, HBDR) и сердечных (HHR) ответов в группе мастеров (М) и разрядников (Р); *- достоверные отличия между группами; $p < 0.05$

выше в 8 раз, HBFR (реактивность по частоте дыхания) у Разрядников выше в 3,5 раза, различия реактивности по глубине дыхания и пульсу – незначительны. Полученные результаты говорят о более высокой вентиляторной реактивности HVR и HBF у разрядников по сравнению с мастерами.

Для выяснения особенностей характера взаимодействия дыхания, сердечной деятельности и газообмена в исследуемых группах был выполнен корреляционный анализ показателей (в исходном состоянии, на 10-й минуте гипоксии и по дельтам прироста на гипоксическое воздействие). Для анализа оставлены только достоверные коэффициенты корреляции, со значениями выше 0.5 и только те, которые имели достоверные отличия между группами. Эти данные представлены в таблицах 3.11 и 3.12.

Анализ таблицы 3.11 показывает, что в условиях фона наблюдается довольно пестрая картина корреляционных взаимодействий между показателями кардиореспираторной системы, которые хотя и значимы в ряде случаев, но не позволяют судить о различиях между группами.

Наиболее интересные данные были получены при анализе корреляционных взаимосвязей на основании приростов значений (d) показателей во время гипоксического теста (таблица 3.12). Он показывает, что основные корреляции у разрядников связывают прирост вентиляции при гипоксии (dVEG) с приростами потребления O₂ (dVO₂G) и выделения CO₂ (dVCO₂G), что указывает на основную стратегию адаптивной реакции в группе разрядников - *усиление функции доставки кислорода*. У мастеров обнаруживаются достоверные корреляции прироста ЧСС при гипоксии (dHrG) с приростом глубины дыхания (dVTG) и приростом выделения углекислого газа (dVCO₂G) при гипоксии. Это позволяет предполагать, что в гипоксических условиях усиливается сопряженность показателей кардиореспираторной системы, как отражение изменения нейрональной пластичности нейро-висцеральных структур в результате их адаптивных изменений под влиянием интенсивных физических нагрузок.

Эти различия между группами иллюстрируются при построении графической корреляционной зависимости для показателей, характеризующих сопряженность реакций дыхательной и сердечной деятельности при гипоксическом воздействии. В качестве примера, на рисунке 3.11 приведена зависимость, характеризующая отношение прироста вентиляции (dVE) в ответ на прирост CO₂ в конечной порции выдыхаемого воздуха (dPetCO₂) в условиях гипоксии.

Мастера: $dVEG = -2,52 - 1,89 \times (dPetCO_2G)$, Разрядники: $dVEG = 15,78 - 1,19 \times (dPetCO_2G)$. Мастера демонстрируют достоверные взаимосвязи для показателей, отражающих точность настройки газообменной и вентиляторной функции: $r = -0,69$; $p = 0,014$, Разрядники такой взаимосвязи не показывают: $r = -0,15$; $p = 0,64$. Уравнение регрессии для мастеров и уровень корреляции у мастеров показывают взаимосвязи, которые говорят о «точности» настройки регуляции газообменных показателей при развитии гипоксии, тогда как отсутствие значимых корреляции между аналогичными показателями у разрядников говорит о недостаточной интегративности

функции кардиореспираторной системы при остром воздействии гипоксии. Таким образом, у высококлассных спортсменов-легкоатлетов (бегунов на средние дистанции) по сравнению со спортсменами более низкой квалификации при дыхании гипоксической происходит более «точная» настройки газообменной регуляции на внутреннюю гипоксию и гипоксическую гиперкапнию, проявляющаяся в тесной обратной связи увеличения легочной вентиляции и прироста pCO_2 в артериальной крови (по сути это повышение эффективности деятельности систем). Такая точность настройки кардиореспираторной системы у спортсменов высокого класса отражает индивидуальные адаптивные изменения хеморефлекторной регуляции к интенсивным аэробным нагрузкам и может рассматриваться как

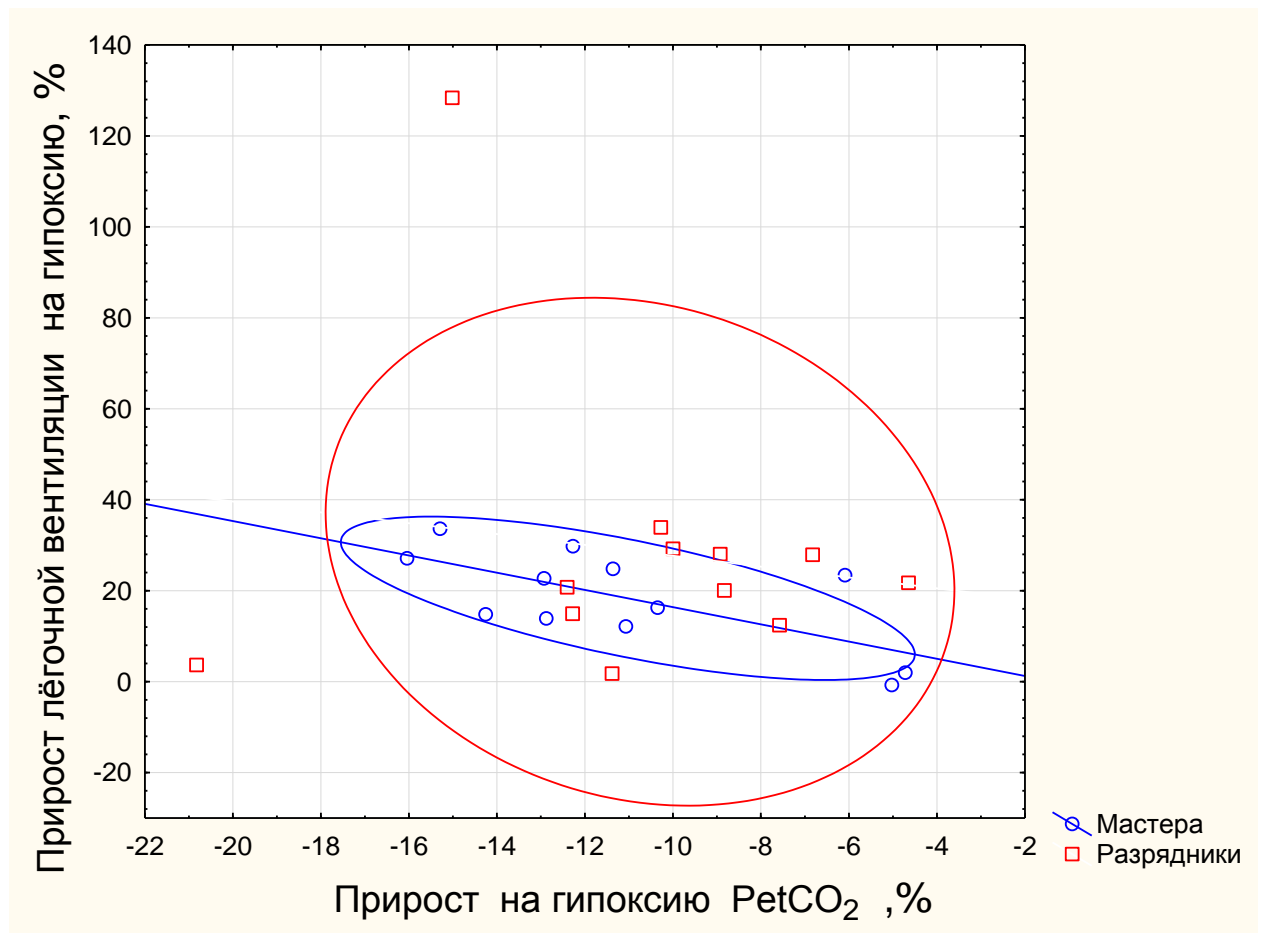


Рисунок 3.11 Зависимость между индивидуальными приростами вентиляции (dVEG) и приростом CO_2 в конечной порции выдыхаемого воздуха (dPetCO2G) у спортсменов-бегунов при гипоксии. Для Мастеров: $dVEG = -2,5199 - 1,8915 \times (dPetCO2G)$, $r = -0,69$, $r^2 = 0,48$; $p < 0,014$; для Разрядников $r = -0,15$, $r^2 = 0,023$, $p = 0,64$. Эллипс охватывает 66% точек.

Таблица 3.11. Корреляционный связи показатели кардиореспираторной системы в условиях фона у спортсменов-бегунов

	SpO2i			VEi			BFi			VTi			VO2i			VCO2i			RERi			FeO2i			FeCO2i			EqCO2i		
	P	Мастера	Общая	Разрядник и Мастера	Мастера	Общая	Разрядник и Мастера	Мастера	Общая	Разрядник и Мастера	Мастера	Общая	Разрядник и Мастера	Мастера	Общая	Разрядник и Мастера	Мастера	Общая	Разрядник и Мастера	Мастера	Общая	Разрядник и Мастера	Мастера	Общая	Разрядник и Мастера	Мастера	Общая			
VEi																														
BFi																														
VTi																														
VO2i	-0,3	0,7	-0,8	-0,6	0,1	0,0																								
VCO2i																														
PetCO2i																														
PetO2i																														
RERi																														
FeO2i																														
FiO2i																														
EqO2i																														
EqCO2i																														
HRi	-0,4	0,5	0,2	0,6	-0,2	0,0	0,7	0,0	0,3																					
VO2i/ Bec																														

Примечание: красным цветом выделены достоверные ($p < 0.05$) значения корреляции (r)

Таблица 3.12 Корреляции (r) между приростами кардио-респираторных показателей (Delta-Delta) в гипоксическом тесте в группах спортсменов-разрядников и мастеров

	dVEG			dVTG			dVO2G			dVCO2G			dPetCO2G			dRERG		
	Разрядники	Мастера	Общая	Разрядники	Мастера	Общая	Разрядники	Мастера	Общая	Разрядники	Мастера	Общая	Разрядники	Мастера	Общая	Разрядники	Мастера	Общая
dSpO2G																		
dVEG																		
dBFG																		
dVTG																		
dVO2G	0,7	0,2	0,3															
dVCO2G	0,8	0,2	0,4															
dPetCO2G	-0,2	-0,7	-0,2															
dPetO2G																		
dRERG							-0,1	-0,8	-0,3									
dFeO2G															0,3	0,8	0,5	
dFeCO2G													0,6	0,3	0,5			
dEqO2G	0,7	0,4	0,6				0,0	-0,7	-0,3									
dEqCO2G	0,5	0,7	0,5										-0,2	-0,7	-0,4			
dHRG				-0,4	0,7	0,1				-0,3	0,7	-0,1						

Примечание: красным цветом выделены достоверные ($p < 0.05$) значения корреляции (r)

критерий для выявления спортсменов, имеющих хорошие перспективы профессионального спортивного роста.. Отличие групп (M) и Разрядники (P) по реакции на гипоксию представлены в таблице 3.13. Отличие групп

Таблица 3.13 Реакция легкоатлетов (мастеров и разрядников) на острую гипоксию, $M \pm SD$

Показатели	Группы	Фон	Гипоксия	ANOVA P		
				Группы	Гипоксия	Группа* Гипоксия
SaO ₂ (%)	Все	97,5±1,1	76,8± 6.1		0,000	
	M	97,3± 0,9	74,9± 7.6	NS	0,000	NS
	P	97,8±1,2	78,7± 3.4			
HR (мин ⁻¹)	Все	65,3±9,0	85,4± 11,4		0,000	
	M	61,3± 8,9	83,4± 15,2	NS	0,000	NS
	P	69,2± 7,7	87,4± 5,8			
BR (мин ⁻¹)	Все	13,5± 4,0	14.0± 5.1		NS	
	M	13,3±4,1	12,8±3,4	NS	NS	NS
	P	13,8±4,1	15,2±6,2			
VCO ₂ (мл\мин)	Все	236,2± 40,2	266,5±76,4		0.044	
	M	243,6±43,5	244,9±83,9	NS	0.028	0.034
	P	228,8±37,4	288,1±65,0 *			
VO ₂ (мл\мин)	Все	255,1±35,8	211,7±59,0		0.000	
	M	259,4±35,2	199,1±68,7 *	NS	0.000	0.082
	P	250,8±37,9	224,3±47,7			
VE(л\мин)	Все	10,3±1,8	12,2±4,2		0,026	
	M	10,4±2,3	10,8±2,7	NS	0.018	0.066
	P	10,2±1,4	13,6±5,0*			

* достоверные изменение на гипоксию, (p<0.01)

Мастера (М) и Разрядники (Р) по реакции на гипоксию выразилось в разной динамике показателей газообмена и вентиляции. У М снизилось потребление кислорода, но не изменились минутная легочная вентиляция и выделение углекислого газа (таблица 3.13). У Р увеличилась вентиляция и выделение CO₂, но не изменилось потребление кислорода.

Можно заключить, что у М-группы снижена чувствительность дыхательного центра к гипоксии. Это позволяет им не увеличивать работу дыхательной мускулатуры в покое. У Р-группы происходит увеличение минутной вентиляции, следовательно, увеличивается работа дыхательной мускулатуры, и как следствие увеличивается выделение CO₂ при неизменном VO₂. Можно заключить, что при гипоксии в группе Мастеров наблюдается более экономный режим работы.

Анализ ЭЭГ. При сравнительном анализе ритмов ЭЭГ в покое и условиях гипоксии выявлены достоверные отличия по фактору фон-гипоксия в обеих группах.

Таблица 3.14 Динамика мощности основных ритмов ЭЭГ (мкВ²) в фоне и при гипоксическом воздействии в группах мастера и разрядники, (Ме (Q1-Q3))

Показатель	Группы обследованных лиц	
	Разрядники	Мастера
	Исходное состояние (фон)	
Тета-ритм	6.91(6.12-7.23)	5.32(5.11-6.56)
Альфа1-ритм	12.58(12.02-14.34)	12.92(12.11-14.10)
Альфа2-ритм	14.81(14.66-16.12)	11.91(11.22-13.76)
Бета-ритм	3.86 (3.64-4.52)	4.40(4.01-5.23)
	10-я минута гипоксии	
Тета-ритм	13.52(13.34-15.21)*	12.83(11.98-14.76) *
Альфа1-ритм	9.80(8.91-10.51) *	10.69(9.99-11.36) *
Альфа2-ритм	11.93(10.24-13.74)	9.81(9.33-11.62)
Бета-ритм	3.05 (2.89-3.67)	3.71 (3.12-5.09)

Примечание: * достоверные отличия относительно фона, p<0.05

Сравнение между группами в фоне и гипоксии достоверных различий не показало.

Оценить динамику реакции десинхронизации (активации) по значениям показателя ИГСМА(%) не удалось из-за низких значений амплитуды альфа-ритма при закрытых глазах. Наши результаты не противоречат данным авторов [Сороко и др., 2007, 2010]. Также не выявлены отличия по изменению ИЧМПА между группами: М (8.34 (7.24-8.89)) vs Р (8.12 (7.15-9.01)). Из этого следует, что спортсмены той и другой группы одинаково реагируют на развитие артериальной гипоксемии.

3.4.2 Межсистемная интеграция функций кардиореспираторной системы в зависимости от уровня спортивной квалификации

Дальнейший анализ был направлен на уточнение взаимосвязи дыхательной и сердечной функции и поиск механизма межсистемной интеграции функций кардиореспираторной системы в зависимости от уровня спортивной квалификации. С этой целью был проведен специальный анализ, направленный на объяснение обнаруженных достоверных корреляционных взаимосвязей приростов ЧСС с приростом показателей дыхания (таблица 3.13). Хорошо известно, что в условиях покоя и сна сопряжение сердечно-сосудистой и дыхательной систем проявляется в виде респираторной синусовой аритмии (РСА) и кардиореспираторной фазовой синхронизации (кластеризации ударов сердца внутри каждого дыхательного цикла) [Bartch et al., 2014]. Можно предполагать, что поскольку объединяющим фактором для дыхательной и сердечно-сосудистой анатомических систем является обеспечение организма кислородом, взаимосвязь в сердечно-сосудистой и дыхательной системах (главных кислородо-обеспечивающих систем) в процессе физических тренировок будет усиливаться. Для анализа сопряженности отдельных параметров кардиореспираторной системы (ЧСС и ЧД) в статистический анализ были взяты величины когерентности для частот, различающихся на 0.005 Гц.

Анализ средней по всем обследованным легкоатлетам когерентности на разных частотах

Исходно при дыхании атмосферным воздухом на частотах от 0.025 - 0.045 Гц наблюдается зона плато с минимумом когерентности приблизительно 0.23 и достоверно большие значения когерентности на частотах 0.050 – 0.070 Гц с максимальным групповым средним значением 0.43 на частоте 0.060 Гц (LSD post-hoc, $p < 0.001$). При гипоксии величина когерентности не различается достоверно на всех исследуемых частотах и находится близко к уровню этого предгипоксического максимума (рисунок 3.12). Когерентность после гипоксии занимает промежуточное положение между исходным состоянием и гипоксическим. В дальнейшем приведен статистический анализ только 2 состояний – исходно и во время гипоксии.

Увеличение когерентности при гипоксии по сравнению с исходными значениями проявляется достоверно на частотах 0.030 - 0.045 Гц ($p < 0.05$) и на частоте 0.075 Гц ($p = 0.029$). На частотах 0.080-0.090 Гц наблюдается тенденция к увеличению ($p = 0.053$ -0.066).

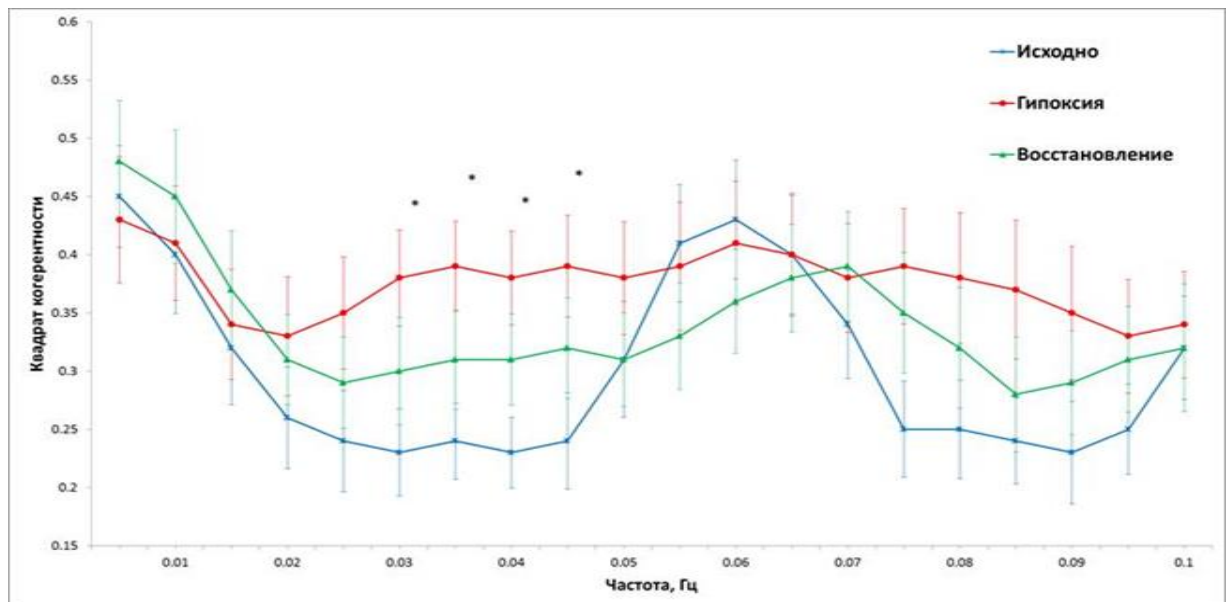


Рисунок 3.12 Квадратная когерентность ЧСС-ЧД на разных частотах до, при гипоксии и после, ($M \pm SE$); * - достоверное влияние гипоксии на частотах 0.030- 0.045 Гц и 0.075; ($p < 0.05$)

В ответ на гипоксию когерентность на частотах 0.075 - 0.085 Гц увеличивается только в группе Мастеров (HL), но не в группе Разрядников (ML) ($p < 0.02$) (рисунок 3.13). Кардиореспираторная когерентность на частотах 0,070-0,080 Гц при гипоксии у HL достоверно выше, чем у ML. На частотах 0.030 – 0.045 увеличение когерентности при гипоксии не различается достоверно в обеих группах (взаимодействие факторов “Group*Нуроксия”, $p = 0.83-0.92$). На частотах 0.005- 0.025, 0.050 - 0.065 Гц нет достоверного влияния гипоксии и группы, а также их взаимодействия.

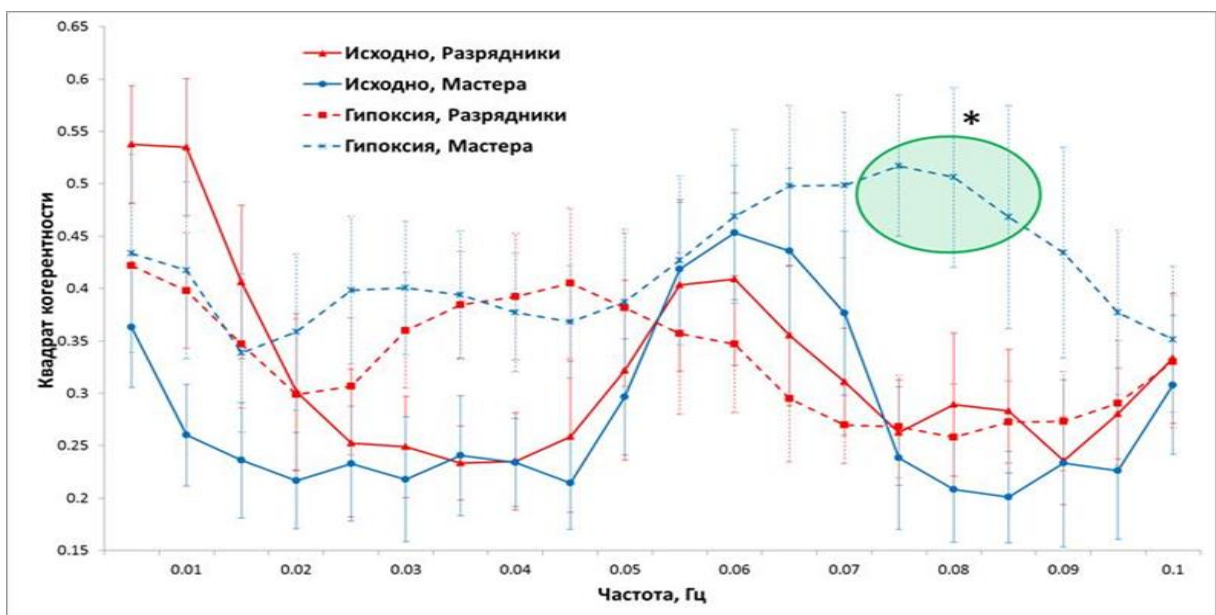


Рис. 3.13 Квадратная когерентность ($M \pm SE$). ЧСС-ЧД на разных частотах до (сплошные линии) и при гипоксии (пунктирные линии) в группах ML и HL. * - достоверное отличие между ML HL при гипоксии на частотах 0.070- 0.080 Гц; ($p < 0.03$)

По этим результатам можно считать, что рост спортивного мастерства (от спортсменов разрядников к спортсменам высокого класса в одном виде спорта) происходит не только за счет изменений абсолютных значений кардио-респираторных показателей, но и за счет изменения механизмов обеспечивающих оптимальность («точность») настройки хеморецепторных реакций на развивающуюся гипоксемию. Спортсмены более низкого уровня могут иметь аналогичные с мастерами абсолютные значения показателей кардиореспираторной системы как в исходном состоянии, так и во время

дыхания измененной газовой смесью, но в их группе нередко наблюдается избыточная, или недостаточная хеморефлекторная реактивность, что вызывает недостаточную или избыточную активность сердечной либо дыхательной функции. Кроме того, повышение «точности» настройка газообменной регуляции на внутреннюю гипоксическую гиперкапнию у высококлассных спортсменов-легкоатлетов, проявляется в усилении тесноты обратной связи прироста легочной вентиляции и прироста $p\text{CO}_2$ в артериальной крови. Таким образом, усиление межсистемной интеграции обеспечивает оптимальность хемореактивных ответов на гипоксические и гиперкапнические возмущения газового гомеостаза организма и отражает адаптивные настройки кардиореспираторной системы у спортсменов высокого класса при интенсивных аэробных нагрузках.

Резюме по главе 3.4.

Результаты исследования, описанные в главе 3.4. позволяют считать, что по мере роста спортивной квалификации происходит совершенствование механизмов межсистемной интеграции, которые проявляются в оптимизации (точности) ответа физиологических систем на изменение уровней CO_2 и O_2 в крови. Такое совершенствование механизмов «групповых мастерских настроек», обеспечивающих при высоких спортивных нагрузках оптимальные межсистемные взаимодействия, формируют «фенотип успешного спортсмена» и могут служить ориентиром для выявления разрядников, имеющих перспективы высокого профессионального спортивного роста.

Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ.

Хорошо известно, что интенсивные двигательные нагрузки в течение многих лет формируют функциональную систему, отвечающую за адаптацию к физическим нагрузкам. Эта система включает афферентные звенья, представленные рецепторами, центры нейрогуморального управления ЦНС и эффекторные звенья, включающие органы кровообращения, дыхания и скелетную мускулатуру. Мобилизации органов кровообращения и дыхания, для энергетического метаболизма скелетной мускулатуры, активация рецепторов скелетно-мышечного аппарата, возбуждение вегетативных и моторных центров, активация эндокринных желез при длительной адаптации к мышечной деятельности в последние годы изучались достаточно подробно [Колпаков и др., 2011, Койносов, 2007, Ванюшин, Хайруллин, 2015; Балыкин и др., 2015; Глазачев и др., 2020; Капилевич и др., 2019, 2020; Balagué et al., 2016; Уилмор, Костил, 2001; Guenette et al., 2004; Ainslie, 2009; Dempsey et al., 2012; Моссэ и др., 2017; Mooney, et al., 2016; Hébert-Losier et al., 2017; Post et al., 2020]. Вместе с тем, специфика регуляции дыхания и газообмена, а также особенности межсистемной интеграции и хемореактивности кардиореспираторной системы у спортсменов при различных видах физической тренированности и уровнях спортивной квалификации были исследованы недостаточно.

Для выявления этой специфики в нашей работе был использован подход с использованием 2 воздействий – гипоксии с неповреждающими концентрациями кислорода и физические нагрузки. Полученные результаты анализировались как часть системных механизмов, обеспечивающих индивидуальную адаптацию на основе нейрональной пластичности и реактивности. Методической основой исследования было положение, что длительные физические нагрузки, особенно в циклических видах спорта, сопряжены с выраженной гипоксической гипоксемией [Колчинская, 1993]. Как известно, дефицит кислорода нарушает протекание всех процессов в

организме, зависящих от энергии АТФ. При недостатке O_2 в клетках ЦНС нарушаются процессы возбуждения и передачи нервного импульса и начинаются сбои в нервной регуляции функций организма. Основные адаптивные стратегии являются общими для всех случаев гипоксической гипоксемии, в том числе и «гипоксии нагрузки»: 1) пытаться поддерживать энергообеспечение организма, то есть синтез АТФ, на необходимом уровне; 2) снизить потребность организма в энергии, то есть уменьшить активность и уровень метаболизма; 3) использовать анаэробные процессы синтеза АТФ и повысить способность переносить сдвиги кислотно-щелочного равновесия. Для реализации этих стратегий в организме включается: а) мобилизация транспортных систем за счет действия гипоксии на интерорецепторы (ЧСС, МОК, выброс эритроцитов из селезенки), б) перераспределение крови в наиболее важные органы (увеличение мозгового и коронарного кровотока за счет снижения кровотока в других органах), в) активация симпатического отдела вегетативной нервной системы, г) включение механизма анаэробного гликолиза. Эффективность работы этих механизмов отражает функциональные резервы организма. Адаптивные стратегии по мере развития адаптации к интенсивной мышечной работе или к гипоксии, могут изменяться, в частности, основная нагрузка может переноситься с готовых механизмов улучшения транспорта и утилизации O_2 , на повышение экономичности энергетических процессов. Это достигается стимуляцией биосинтетических процессов в системах транспорта, регуляции и энергообеспечения: а) в системах транспорта – разрастание сосудистой сети (ангиогенез) в легких, сердце, головном мозге, б) в регуляторных системах – увеличение активности ферментов, ответственных за синтез медиаторов и гормонов и увеличения числа рецепторов к ним, в) в системах энергообеспечения – увеличения числа митохондрий и ферментов окисления и фосфорилирования, синтез гликолитических ферментов, г) в системе крови - стимуляция эритропоэза. Примером адаптивных изменений,

обеспечивающих рост функциональных резервов при повторяющихся гипоксических воздействиях могут служить интервальные гипоксические тренировки (ИГТ). После сеансов ИГТ обнаруживается перенастройка афферентной сигнализации (снижение гипоксической чувствительности при параллельном нарастании гиперкапнической реактивности), снижение МОД в условиях нормоксии и накопление CO_2 в легких и крови [Кривошеков, 1998; Диверт и др, 2015; Бобылева, Глазачев, 2007]. Можно полагать, что адаптация к гипоксии при ИГТ базируется на перенастройке специфической и неспецифической хеморецепторной чувствительности. После прекращения ИГТ изменения центрального контроля функции внешнего дыхания и газообмена сохраняются до 20 дней, что свидетельствует о формировании новой функциональной системы контроля газового гомеостаза [Кривошеков и др., 2004], сформированной благодаря нейрональной хеморецепторной пластичности.

Результаты 1 серии настоящей работы позволили предположить, что при занятиях различными циклическими видами спорта с компонентами «гипоксии нагрузки» происходят адаптивные изменения хеморецепторной чувствительности к гипоксии, центрального контроля содержания O_2 и CO_2 в крови и паттерна дыхания. Специфика ответных реакций на гипоксию, является отражением накопленных изменений (следов «гипоксической памяти» на уровне нейровисцеральных механизмов регуляции дыхания), которые сформировались под влиянием привычного уровня физических нагрузок.

Исследования 2-й серии, выполненные на спортсменах 2-х циклических видов спорта, различающихся по характеру тренировочных нагрузок – лыжники и пловцы (глава 3.2) показали различия ответных реакций организма на гипоксию и при мышечной работе. В частности, уже в покое у лыжников (таблица 3.2) отмечено снижение относительно контрольной группы дыхательного коэффициента, пульса, объемного

кровотока в коже и мышцах, вентиляторного эквивалента по кислороду, что отражает физическую тренированность. Высокая эффективность внешнего дыхания, отмечаемая по сниженному вентиляторному эквиваленту по кислороду, отражает более благоприятные условия для связывания кислорода гемоглобином и улучшение вентиляторно-перфузионных соотношений в легких. Сниженный кровоток в верхних конечностях, возможно, указывает на более экономное кровоснабжение мышц и кожи предплечья в состоянии покоя. Все это обеспечивает необходимые резервы для увеличения газообмена при выполнении физической работы. В то же время у пловцов в фоне не выявлено статистически значимых отличий показателей от контрольной группы.

Межгрупповое сравнение показателей на 25-й минуте гипоксического воздействия показывает различие между лицами, регулярно занимающимися плаванием, и лицами, регулярно занимающимися бегом на лыжах (табл. 3.2). Легочная вентиляция у пловцов в среднем на 36% выше, чем в группе лыжников, причем за счет более частого, на 76%, дыхания. На рисунке 3.2 видно, что уровни сатурации, которые в исходном состоянии испытуемых не различаются, по мере углубления гипоксии (снижения F_iO_2) у лыжников понижаются быстрее, чем в контроле, а у пловцов имеют тенденцию к замедленному понижению. Меньшее снижение сатурации у пловцов при близком уровне потребления кислорода может указывать, с одной стороны, на лучшие условия газообмена в легких, с другой – на сниженное потребление кислорода тканями. Большее понижение насыщения гемоглобина крови кислородом в группе лыжников при высокой эффективности потребления кислорода, вероятно, свидетельствует о высоком кислородном запросе в тканях.

Обнаруженные различия по мышечному кровотоку в покое, который у спортсменов обеих групп ниже, чем в контроле (у лыжников достоверно, $p \leq 0.05$), а также при гипоксии - снижение у пловцов ($p \leq 0.05$) и лыжников

($p \leq 0.01$) указывает на разные адаптивные стратегии адаптации, выработанные и закрепленные при разных видах тренировочной нагрузки. Кроме того, группы спортсменов различаются между собой по реакции кровоснабжения предплечья на гипоксию. Если пловцы демонстрируют увеличение кожного кровотока (+28%, $p < 0.01$), то лыжники, наоборот, его понижают (-42%, $p < 0.01$). Это позволяет предполагать, что у последних включается механизм перераспределения кровотока от периферических тканей к сердцу и мозгу.

Совокупность обнаруженных различий между группами спортсменов можно объяснить следующими причинами. Тренировки пловцов сопряжены с ограничениями в функции легочной вентиляции, поскольку необходима подстройка параметров внешнего дыхания (частоты, глубины дыхания, соотношения экспираторной и инспираторной фаз) под ритм выполняемых при плавании движений с неглубоким, коротким по времени вдохом, и длительным выдохом в воду. При этом для дыхания используется ограниченный объем воздуха и преодолевается дополнительное сопротивление выдоху, что усиливает гипоксическое состояние при интенсивной работе [Горбанева и др., 2010; Платонов, 2017]. Многократные тренировки в этих условиях закрепляют адаптивный след, улучшая характеристики легочного газообмена для процессов связывания кислорода, что сказывается на физиологических показателях в покое и выявляется в гипоксическом тесте, как способность лучше обеспечивать насыщение гемоглобина крови кислородом. У лыжников высокий кислородный запрос активно функционирующих мышц и повышенные требования к системам, обеспечивающим доставку кислорода к тканям, при регулярных повторениях приводят к росту аэробной выносливости (повышению ПАНО). При этом характеристики легочного газообмена, не испытывая ограничений вентиляторной функции во время тренировок, слабо подвержены адаптивным изменениям и в условиях ингаляционной гипоксии выявляют

сниженную способность насыщения гемоглобина крови кислородом. Дополнительным признаком оптимизации функции доставки кислорода к тканям у лыжников в условиях покоя при гипоксии является использование экономичного механизма перераспределения кровотока из периферических органов для обеспечения работы сердца и мозга [Колчинская, 1994]. Результаты проведенного исследования свидетельствуют, что пловцы, сталкивающиеся в процессе спортивной деятельности с кислородным голоданием, выработали механизмы адаптации к гипоксии, которые проявляются в особом поведении показателей дыхания и газообмена, позволяющем сохранять оптимальный уровень SaO_2 в крови при гипоксии, в отличие от лыжников, у которых кривая зависимости SaO_2 от FiO_2 смещается вправо от оптимальных значений. В этой связи можно заметить, что процесс тренировки на выносливость, повышающий аэробные возможности организма (ПАНО, МПК), свой основной адаптивный след оставляет в механизмах улучшения доставки и утилизации кислорода в активно работающих тканях. Сдвиг кривой диссоциации оксигемоглобина вправо однозначно улучшает возможности этих механизмов, однако при этом сужается область кривой для повышенных концентраций кислорода в дыхательной смеси, в которой происходит оксигенация гемоглобина в легких, и как следствие раньше наступает снижение SaO_2 в условиях ингаляционной гипоксии.

Результаты проведенного исследования показывают, что при занятиях аэробными видами спорта расширяется диапазон изменений физиологических механизмов регуляции в ответ на гипоксию, который затрагивает разнообразные звенья системы кислородного обеспечения в зависимости от специфики вида спортивной деятельности. Аэробная направленность тренировок на выносливость у лыжников, улучшая работу механизмов доставки кислорода к тканям и управления кровотоком, в условиях нарастающей гипоксии приводит к ослаблению способности

насыщения гемоглобина крови кислородом в легких. В совокупности, обнаруженные различия между группами спортсменов можно объяснить специфическим характером длительных тренировочных нагрузок [Платонов, 2017; Горбанева и др., 2010]. Таким образом, можно полагать, что при длительных спортивных тренировках с элементами «гипоксии нагрузки» регуляция КРС претерпевает адаптивные изменения, которые обеспечиваются пластическими изменениями нейровисцеральных связей и сопровождаются включением компенсаторных вегетативных реакций.

В ряде исследований важное значение при выполнении интенсивных нагрузок придается состоянию мозговой активности. В наших исследованиях установлено повышение мощности низкочастотного тета-ритма в ответ на гипоксию у всех испытуемых. В литературе появление низкочастотных высокоамплитудных ритмов связано с ограничением импульсной активности нейронов [Martin, Lloyd, 1994; Neubauer, Sunderram, 2004]. Полученные нами данные совпадают с результатами исследователей, показавших, что развитие гипоксической гипоксемии характеризуется смещением частоты доминирующего ритма α -ритма в сторону низкочастотных θ - (4-7Гц) и Δ -ритмов (2-4Гц) с увеличением их мощности [Сороко, 2004, Бурых, 2007]. Используя эти данные авторы выделяли лиц с высокой и низкой гипоксической устойчивостью. Волнообразные смена амплитуды электрических сигналов (увеличение-уменьшение мощности ритмов ЭЭГ) по мнению М.Н.Ливанова (1960) связана с адаптивным перераспределением мозгового кровотока. Максимальное снижение импульсной активности нейронов отмечено при снижении уровня насыщения артериальной крови кислородом (SaO_2) до 75% и ниже [Stuart Goodall, 2014]. В работах [Koch et.al., 2006; Chiaretti et.al., 2008] обнаружено, что степень сужения сосудов при ишемии и гипоксии мозга отрицательно коррелирует с мощностью регистрируемого α -ритма. Более ранние исследования, выполненные в нашей лаборатории [Леутин и др.,

2003], полученные с использованием многоканальных отведений, показали связь характеристик мощности и когерентности ЭЭГ с вегетативными показателями дыхания при гипоксической тренировке.

Вместе с тем при анализе нашего материала не удалось получить отличий по параметрам ЭЭГ по факторам «группа» (глава 3.2) и «квалификация» (глава 3.5). Мы полагаем, это объясняется тем обстоятельством, что методика обследования, построенная на фиксации только 1 отведения ЭЭГ, которая предназначалась для последующего анализа с показателями психических функций (темперамента, экстраверсии, нейротизма, психологической выносливости и др.) недостаточна для решения этой задачи. Однако, нами были получены результаты [Балиоз, Кривошеков, 2012; Кривошеков, Балиоз, Вергунов, 2015], которые показали зависимость амплитудно-частотных показателей ЭЭГ при гипоксической нагрузке от индивидуально-типологических характеристик спортсменов и состояния вегетативного баланса отделов ВНС. Эти результаты не вошли в настоящую диссертацию из-за большого объема материала. Несомненно, что этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Важным результатом настоящей работы является обнаружение изменения реактивности (хемотрецепции на изменения газового состава крови) контурами управления вентиляцией в ЦНС в гипоксическом тесте при длительной адаптации к интенсивным физическим нагрузкам, которые зависят от специфики привычной двигательной активности спортсменов. Этот факт согласуется с позицией [Koch et al., 2011; Mitchell, Johnson 2003; Ramirez et al., 2012] об адаптивной перенастройке синаптической пластичности при адаптации к длительной гипоксии. Для объяснения нейронных механизмов, контролирующей вентиляцию легких во время физической нагрузки в литературе рассматривают 2 адапционных механизма: краткосрочная (STM) и долгосрочная модуляция (LTM) вентиляторного ответа при физической нагрузке [Babb, Wood, Mitchell,

2010]. В рамках этого подхода, STM рассматривается как нейрохимически индуцированное изменение синаптических свойств, которые преобразует функцию нейронной сети, управляющей дыханием. Как только стимул для модуляции устранен, функциональные изменения в нервной системе быстро возвращаются, восстанавливая вентиляторную функцию в норму. В свою очередь, LTM или «пластичность» рассматривается, как изменение функции нейронной сети вследствие изменений клеточных или синаптических свойств, которые сохраняются долгое время после окончания иницирующего стимула. «Пластичность», проявляется как повышенная или пониженная вентиляторная реакция при физической нагрузке, которая сохраняется после окончания стимула, предполагая форму «обучения» [Peers, 2010; Kumar, 2012; Pamentier, Powell, 2016; Rakoczy, 2018]. Судя по полученным данным, специфика тренировочных нагрузок ведет не только к расширению межцентральных связей моторных уровней мозга и формированию динамического стереотипа, но и к долгосрочной адаптации, которая закрепляет специфику пластических изменений на уровне нейровисцеральных связей для улучшения взаимодействия функциональных систем.

Полученные результаты также показали связь адаптивных изменений механизмов регуляции функциональных систем в гипоксических условиях с эффективностью работы дыхательной и сердечно-сосудистой при мышечной работе. Как известно, развитие выносливости в спорте связано с увеличением диапазона физиологических резервов кислородтранспортных функций (повышение насосной функции сердца, увеличение ударного объема сердца и сердечного выброса, объема циркулирующей крови) и возможностями их мобилизации [Dempsey, Amann 2008; Lemire, 2018; Nicola et al., 2016; Anthierens, 2019]. Полученные результаты показали, что эффективность работы сердечно-сосудистой и дыхательной систем при физических нагрузках сопряжена с пластическими свойствами

рефлексогенных зон (хемотрецепторов), которые являются сенсорами уровней O_2 и CO_2 в артериальной крови. Обнаруженные особенности регуляции и реактивности КРС, позволяют рассматривать их как отражение адаптации под влиянием специфических видов спорта и строить прогнозы успешности тренировочных процессов.

Таким образом, результаты проведенного исследования показывают, что при занятиях аэробными видами спорта расширяется диапазон изменений физиологических механизмов регуляции в ответ на гипоксию, который затрагивает разнообразные звенья системы кислородного обеспечения в зависимости от специфики вида спортивной деятельности. При плавно нарастающей и пролонгированной ингаляционной гипоксии (в отличие от быстрых, сильных и кратковременных гипоксических воздействий) потребление кислорода организмом отражает механизмы нейровисцеральной пластичности, которые сформировались как результат длительной адаптации к определенному виду мышечной нагрузки с гипоксическим компонентом.

В 3 серии описывались особенности межсистемной интеграции и хемотреактивности кардиореспираторной системы спортсменов в зависимости от уровня спортивной квалификации. Результаты (глава 3.4) показывают, что рост спортивного мастерства (от спортсменов разрядников к спортсменам высокого класса в одном виде спорта) происходит не только за счет изменений абсолютных значений кардиореспираторных показателей и повышении физической работоспособности, но и за счет изменения механизмов, обеспечивающих оптимальность («точность») настройки межсистемных взаимосвязей в ответах организма на гипоксические (стрессорирующие) нагрузки. Как установлено, спортсмены более низкого уровня могут иметь аналогичные с мастерами абсолютные значения показателей кардиореспираторной системы как в исходном состоянии, так и во время дыхания измененной газовой смесью, но в их группе нередко

наблюдается избыточная, или недостаточная хеморефлекторная реактивность, что вызывает недостаточную или избыточную активность сердечной либо дыхательной функции. Кроме того, повышение «точности» настройки газообменной регуляции на внутреннюю гипоксическую гиперкапнию у высококлассных спортсменов-легкоатлетов проявляется в усилении тесноты обратной связи прироста легочной вентиляции и прироста $p\text{CO}_2$ в артериальной крови. Подобное усиление межсистемной интеграции обеспечивает оптимальность хемореактивных ответов на гипоксические и гиперкапнические возмущения газового гомеостаза организма и отражает адаптивные настройки кардиореспираторной системы у спортсменов высокого класса при интенсивных аэробных нагрузках. В пользу этой гипотезы говорят полученные ранее в нашей лаборатории факты, указывающие на более быструю перенастройку variability сердечного ритма в переходных состояниях (нормоксия-гипоксия) у спортсменов высокой квалификации [Кривошеков, Вергунов, Балиоз, 2015], а также не вошедшие в данную диссертацию результаты, говорящие об усилении межсистемной интеграции при адаптации к высокогорной гипоксии [Диверт, Вергунов, Балиоз и др., 2017] и при аудиовизуальной стимуляции у спортсменов [Головин, Балиоз, Кривошеков и др., 2018].

Таким образом, есть основания утверждать, что по мере роста спортивной квалификации происходит совершенствование механизмов межсистемной интеграции функций кардиореспираторной системы, которые проявляются в оптимизации (точности) ответа физиологических систем на изменение уровней CO_2 и O_2 в крови.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в работе результаты показывают специфические адаптивные изменения механизмов регуляции функций кардиореспираторной системы у спортсменов, которые зависят от характера и длительных тренировочных нагрузок и проявляются в параметрах хеморефлекторной реактивности, паттернах внешнего дыхания, газообмене, периферическом кровотоке и активности отделов вегетативной нервной системы. Длительные изменения характера взаимодействий механизмов центрального управления и висцеральных функций в процессе постоянных тренировок формируют механизмы нейрональной пластичности и закрепляют новые нейровисцеральные взаимодействия мозга и тела.

Результаты исследования показали, что специфические изменения нейровисцеральных механизмов регуляции функции газообмена, кардиореспираторной системы и кровотока и хемореактивности у представителей двух видов спорта тренирующихся на выносливость, но имеющих разные проявления «гипоксии нагрузки» в процессе тренировок, влияют на эффективность мышечной деятельности. Сопоставление этих данных с показателями во время выполнения испытуемыми интенсивных физических нагрузок позволило дать комплексную оценку адаптивных изменений регуляции кардиореспираторной функции, а также выяснить специфику регуляции дыхательной и сердечно-сосудистой систем в разных видах спорта.

Использованные в работе методы гипоксического тестирования позволили выявить адаптивную модификацию нервных связей центров дыхательной и сердечно-сосудистой систем, а также интегративную сопряженность функций по мере роста спортивной квалификации.

Полученные результаты а) отражают вариативность адаптивных качеств при занятиях спортом в пределах нормореакции, б) показывают возможности и специфический характер изменений регуляции дыхания за счет адаптивной

настройки хеморецепторной реактивности в условиях спортивной деятельности, в) демонстрируют повышение интегративности функции кардиореспираторной системы за счет кардиореспираторной когерентности на низких частотах у высококвалифицированных спортсменов.

Комплексный подход, сочетающий определение аэробных резервов организма при физической работе и функциональных ответов кардиореспираторной системы на плавно нарастающую гипоксию, открывает перспективы для оценки индивидуальных резервов газотранспортной системы организма с учетом индивидуальной гипоксической толерантности и возможности ее контроля и коррекции на этапах тренировочных процессов.

ВЫВОДЫ

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

2. Адаптивные изменения межсистемных механизмов регуляции обусловлены физической тренировкой различной аэробной направленности. Аэробная направленность тренировок на выносливость (лыжные гонки), формирует низкорепактивный тип реагирования на нарастающую ингаляционную гипоксию с доминированием парасимпатической активации вегетативной нервной системы, слабо выраженными ответными реакциями кардиореспираторной системы, использованием механизма перераспределения периферического кровотока к активно функционирующим жизненно важным органам – сердцу и мозгу, допускающий большее снижение сатурации гемоглобина крови кислородом (энергоэкономный гипоксический тип).

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

4. Различия по мышечному и кожному кровотоку при гипоксических нагрузках указывают на разные адаптивные стратегии адаптации, выработанные и закрепленные при разных видах тренировочной нагрузки. Сниженный кровоток в верхних конечностях у лыжников по сравнению с пловцами, указывает на более экономное кровоснабжение мышц и кожи предплечья в состоянии покоя и обеспечивает необходимые резервы для увеличения газообмена при выполнении физической работы.

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

6. Включение компенсаторных механизмов сохранения газового гомеостаза при гипоксической нагрузке у пловцов, которое обеспечивает им более высокое поддержание напряжения O_2 в крови, сочетается с понижением функционального резерва кардиореспираторной системы при мышечной нагрузке в аэробном диапазоне, тогда как у лыжников адаптивная стратегия, нацеленная на экономичность работы кардиореспираторной системы и мышечного кровотока при гипоксии, обеспечивает им поддержание более высокого аэробного резерва при мышечной активности.

7. Повышение уровня спортивной квалификации (у легкоатлетов-бегунов на средние дистанции) сопровождается усилением межсистемной интеграции функций кардиореспираторной системы, снижением

хемореактивности внешнего дыхания и увеличением кардиореспираторной когерентности в гипоксическом тесте. Способность усиливать сопряженность функций сердечно-сосудистой и дыхательной систем отражает совершенствование физиологических механизмов при адаптации кардиореспираторной системы к длительным интенсивным аэробным нагрузкам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Айзятупова Е.Д., Жарков А.В., Махова Н.А., Штаев К.С., Балыкин М.В. Влияние прерывистой нормобарической гипоксии на экспрессию гена Hif1 α у спортсменов с полиморфизмом pro582ser // Вестник КРСУ. - 2018. - Т.18, № 6. - С. 7-10.
2. Айзман Р.И. Физиологические основы здоровья. – М., 2015. - 351с.
3. Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем - М., 1975. - 256 с.
4. Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональной системы. - М.: Наука, 1980. - 197 с.
5. Афтанас Л. И. Эмоциональное пространство человека: психофизиологический анализ. - Новосибирск: Изд-во СО РАМН, 2000. - 126 с.
6. Афтанас Л. И., Базанова О. М., Хабаров А. Н., Пустовойт С.М., Брак И.В. Плацебо-контролируемое исследование влияния ксенона на эмоции и частоту альфа-осцилляций у человека // Вестник Российской академии медицинских наук. - 2019. - Т. 74, № 5. - С. 342-350.
7. Базанова О.М. Вариабельность и воспроизводимость индивидуальной частоты максимального пика в различных экспериментальных условиях. // Журнал Выс. нервн. деят. им П.И.Павлова. - 2010. - Т. 60, № 6. - С. 767.
8. Базанова О.М. Индивидуальные характеристики альфа-активности и сенсомоторная интеграция. Дис. ...док. биол. наук. - Новосибирск, 2009. - 294 с.
9. Базанова О.М., Афтанас Л.И. Индивидуальные показатели α -активности электроэнцефалограммы и невербальная креативность // Российский физиологический журнал им.И.М.Сеченова. - 2007. - Т. 93, №1. - С.14-26.
10. Базанова О.М., Афтанас Л.И. Успешность обучения и индивидуальные частотно-динамические характеристики альфа-активности электроэнцефалограммы. // Вестник РАМН. - 2006. -Т. 6. - С. 30-33.
11. Балиоз Н.В., Кривошеков С.Г. Индивидуально-типологические особенности ЭЭГ-ответа спортсменов на острое гипоксическое воздействие // Физиология человека. - 2012. - Т.38, 5. - С. 24-32.
12. Балыкин М.В. Физиологические механизмы кислородного обеспечения некоторых внутренних органов и скелетной мускулатуры у

собак в условиях высокогорья и мышечной деятельности: Автореф. дис... докт. биол. наук / М.В. Балыкин - Новосибирск, 1994. - 34 с.

13. Балыкин М.В., Каркобатов Х.Д. Системные и органые механизмы кислородного обеспечения организма в условиях высокогорья // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. - 2012. - Т.98, №1. - С. 127-136.

14. Балыкин М.В., Каркобатов Х.Д., Орлова Е.В. Газы крови и органый кровоток у собак при физических нагрузках в горах // Физиол. журн. им. И.М. Сеченова. - 1993. - Т.79. - № 11. - С. 78 - 85.

15. Балыкин М.В., Пупырева Е.Д., Балыкин Ю.М. Влияние гипоксической тренировки на физическую работоспособность и функциональные резервы организма спортсменов // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». - 2011. - №2. - С.7-16.

16. Балыкин М.В., Сагидова С.А., Жарков А.В. и др. Влияние прерывистой гипобарической гипоксии на экспрессию HIF1A и морфофункциональные изменения в миокарде // Ульяновский медико-биологический журнал. - 2017. - № 2. - С. 124-134.

17. Балыкин М.В., Сагидова С.А., Жарков А.В. Изменения газового состава крови и процессы свободно-радикального окисления липидов в миокарде при адаптации к физическим нагрузкам / Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова.- С.-Пб.: Наука. - Т. 101, № 9. - 2015. - С.1007-1012.

18. Баранова Е.А., Капилевич Л.В.. Функциональная адаптация сердечно-сосудистой системы у спортсменов, тренирующихся в циклических видах спорта. - Томск: Вестник Томского государственного университета, 2014. - № 383. - С. 176-179.

19. Бобылева, О.В. Глазачев О.С. Динамика показателей вегетативной реактивности и устойчивости к острой дозированной гипоксии в курсе интервальной гипоксической тренировки // Физиология человека. - 2007 -Т.33, № 2 - С. 81-89.

20. Бочаров М.И. Частная биомеханика с физиологией движения. Ухта:Изд.Ухтинского университета, 2010. - 235с.

21. Булатова М.М., Платонов В.Н. Среднегорье, высокогорье и искусственная гипоксия в системе подготовки спортсменов // Спортивна медицина. - 2008. - № 1. - С. 95-119.

22. Бурых Э. А. Особенности динамики спектра ээг человека при постоянном уровне острого гипоксического воздействия // Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. - 2018. - № 9. - С.1049-1064.

23. Бурых Э.А., Сороко С.И. Различия в стратегиях и возможностях адаптации человека к гипоксическому воздействию // Физиология человека. - 2007. - Т. 33, № 3. - С. 63-74.
24. Бурых Э.А., Сороко С.И. Различия в стратегиях и возможностях адаптации человека к гипоксическому воздействию // Физиология человека. - 2007. - Т. 33, № 3. - С. 63-74.
25. Бушов Ю.В. Психофизиологическая устойчивость человека в особых условиях деятельности: оценка и прогноз. - Томск: Изд. Томского ун-та, 1992. - 176 с.
26. Бушов Ю.В., Писанко А.П., Осьминин Ф.В., Протасов К.Т., Ершов А.Ф. Оценка неспецифической резистентности организма по индивидуальной реакции на тестирующее гипоксическое воздействие // Физиология человека. - 1991. - Т. 17, № 6. - С. 72-73.
27. Ванюшин Ю. С., Хайруллин Р. Р. Кардиореспираторная система как индикатор функционального состояния организма спортсменов // Теория и практика физической культуры. - 2015. - № 7. - С. 11-14.
28. Волков Н.И. Биоэнергетические процессы при мышечной деятельности // Физиология человека: учебник для вузов физ. культуры и фак. физ. воспитания пед. вузов.- М.: 2001. С. 259-308.
29. Волков Н.И. Кислородный запрос и вентиляционная стоимость мышечной работы / Вопросы экспериментальной и клинической физиологии дыхания. Сборник научных трудов. - Под ред. В.И. Миняева // Н.И. Волков, Н.Д. Алтухов, С.В. Козырь. - Тверь: Твер. гос. ун-т, 2007. - с. 64-73.
30. Волков Н.И., Колчинская А.З. "Скрытая" (латентная) гипоксия нагрузки // Нурохиа Med. J. - 1993. - № 3. - С. 30-35.
31. Вольф Н. В., Приводнова Е. Ю., Белоусова Л. В. Значение интеллектуальной среды профессиональной деятельности для поддержания креативного потенциала при старении: особенности реорганизации связей с характеристиками внимания и интеллектом // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. - 2019. - Т.69, №1. - С. 51-64 .
32. Гишинский М.А., Кривошеков С.Г., Латышева Т.В., Науменко С.Е., Гишинская О.М., Айзман Р.И., Головин М.С. , Балиоз Н.В., Кармакулова И.В. L-аргинин и его метилированные производные в крови спортсменов // Физиология человека. - 2018.- Т. 44, №6. - С. 86-92.
33. Горбанева Е.П., Солопов А.И., Власов А.А., Воскресенский С.А. Функциональные реакции организма человека на регламентацию дыхания различными способами // Авиакосмическая и экологическая медицина. - 2010. - Т. 44, № 7. - С. 78-82.

34. Гулятьева В.В., Зинченко М.И., Урюмцев Д.Ю., Кривощёков С.Г., Афтанас Л.И. Физическая нагрузка при лечении депрессии. Часть 1. Физиологические механизмы // Журнал неврологии и психиатрии им. С.С. Корсакова. - 2019. - Т.119, № 7. - С. 79-86.

35. Гулятьева В.В., Зинченко М.И., Урюмцев Д.Ю., Кривощёков С.Г., Афтанас Л.И. Физическая нагрузка при лечении депрессии. Часть 2. Режимы и виды нагрузки // Журнал неврологии и психиатрии им. С.С. Корсакова. - 2019. - Т. 119, № 9. - С. 93-99.

36. Давлетьярова К. В., Коршунов С. Д., Кривощекоев С. Г., Капилевич Л. В. Физиологические особенности двигательной адаптации у детей с ограниченными возможностями здоровья // Физиология человека. - 2020. - Т. 46, № 5. - С. 46-59.

37. Диверт В.Э., Кривощекоев С.Г., Водяницкий С.Н. Индивидуально-типологическая оценка реакций кардиореспираторной системы на гипоксию и гиперкапнию у здоровых молодых мужчин // Физиология человека - 2015, - Т. 40, № 2. - С. 63-74.

38. Ефименко А. М., Гончаров В. Ю. Кислородный мониторинг, порог анаэробного обмена (ПАНО), кровообращение и дыхание в оценке функциональных резервов организма спортсмена при возрастающих нагрузках // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. - 1998. - Т. 7, № 46. - С. 93-97.

39. Иванюк О. А. Влияние спортивной деятельности различного типа на электрическую активность коры головного мозга / О. А. Иванюк // Слобожанський науково-спортивний вісник. - 2013. - № 3(36). - С. 93-96 .

40. Ибрагимова Т.В. Респираторная синусовая аритмия у спортсменов циклических видов спорта // Анналы аритмологии. – 2017 – Т. 14, № 2.

41. Исаев А.П. , Лигачина С.А. , Эрлих В.В. , Особенности адаптации морфофункциональных показателей и системы внешнего дыхания у пловцов - Вестник ЮУрГУ, 2005. - №4. - С.180-184.

42. Капилевич Л.В. Физиология спорта. - Томск: Томский госуниверситет, 2013. - 192с .

43. Каплан А.Я., Борисов С.В., Шишкин С.Л., Ермолаев В.А. Анализ сегментной структуры альфа-активности ЭЭГ человека // Рос. Физиол. журн. им. И.М.Сеченова. - 2004. - Т. 88, № 4. - С.432-437.

44. Карпман В.Л., Белоцерковский З.Б., Гудков И.А. Исследование физической работоспособности у спортсменов - М.: Физкультура и спорт, 1974. - 95 с.

45. Князев Г. Г., Бочаров А. В., Савостьянов А. Н., Левин Е. А. ЭЭГ-корреляты активности дефолт-системы при обработке социально значимой информации // Журнал Высшей Нервной Деятельности им И.П. Павлова. - 2020. - Т. 70, № 2. - С. 174-182.

46. Колпаков В.В., Беспалова Т.В., Томилова Е.А., Ларькина Н.Ю., Мамчиц Е.В., Черногривова М.О., Копытов А.А. Функциональные резервы и адаптивный потенциал лиц с различным уровнем привычной двигательной активности // Физиология человека. 2011. Т. 37. № 1. С. 105-117.

47. Колупаев В.А., Дятлов Д.А., Окишор А.В., Мельников И.Ю. Влияние тренировочных нагрузок анаэробной и аэробной направленности на уровень физической работоспособности и адаптационные возможности спортсменов в различные сезоны года. Теория и практика физической культуры. - 2004. - № 5. - С. 2-6.

48. Колчинская А.З. Гипоксическая гипоксия, гипоксия нагрузки: повреждающий и конструктивный эффекты // Neurologia Med. J. - 1993. - Vol.1, № 3. - P. 8-13.

49. Колчинская А.З. Дыхание при гипоксии. Физиология дыхания. Наука,- 1994. - 589 с.

50. Кривошеков С.Г. Системообразующая роль антигипоксических механизмов при адаптации организма к экстремальным условиям среды // Физиология человека. - 1998. - Т.24, № 4. - С.29-37.

51. Кривошеков С.Г., Диверт Г.М. Влияние акклиматизации к холоду на гипоксическую чувствительность дыхательного центра // Физиология человека. - 1997. - Т.23, № 1. - С.51-56.

52. Кривошеков С.Г., Диверт Г.М. Влияние акклиматизации к холоду на гипоксическую чувствительность дыхательного центра // Физиология человека. - 1997. - Т.23, № 1. - С.51-56.

53. Кривошеков С.Г., Ковтун Л.Т., Балиоз Н.В. Тренировка неспецифической резистентности организма с помощью биоуправления дыханием // Сборник научных трудов «Человек на Севере: системные механизмы адаптации». Магадан: СВНЦ ДВО РАН. - 2011. - Т.2. - С. 134-142.

54. Лалаева Г.С. Психофизиологические особенности спортсменов циклических и силовых видов спорта // Теория и практика физической культуры. - 2015. - № 11. - С. 73-75.

55. Ланская, О. В. Ланская Е. В.. Особенности вызванных ответов скелетных мышц у представителей различных видов спорта при магнитной и электрической стимуляции центральных и периферических структур нервной

системы // Наука и спорт: современные тенденции. - 2017. - Т.16, №3. - С. 39-46.

56. Леутин В.П., Платонов Я.Г., Диверт Г.М., Кривошеков С.Г. Изменение центрального контроля функции внешнего дыхания после однократного сеанса прерывистой нормобарической гипоксии // Физиология человека. - 2003. - Т. 29, № 1. - С.13-17.

57. Лир Э., Стикней К. Гипоксия. - М.: Медицина, 1967. - 368 с.

58. Ложкина М. Б., Неупокоев С. Н., Кривошеков С. Г., Капилевич Л. В. Физиологические характеристики техники выполнения баллистических ударных движений у спортсменов // Физиология человека - 2020. - Т. 46, № 2 - С. 47-62.

59. Лукьянова Л.Д. Митохондриальная дисфункция -типовой патологический процесс, молекулярный механизм гипоксии // Проблемы гипоксии: молекулярные, физиологические и медицинские аспекты / Под ред. Лукьяновой Л.Д., Ушакова И.Б. - М.: 2004. - С. 8.

60. Меерсон Ф. З., Пшенникова М. Г. Адаптация к стрессорным ситуациям и физическим нагрузкам. - М.: Медицина, 1988. - 256 с.

61. Меркулова Н.А. Механизмы интегративного объединения надбульбарных структур с дыхательным центром // Современные проблемы физиологии вегетативных функций. - Самара, 2001. - С.8.

62. Мищенко В. С., Лысенко Е. Н., Виноградов В. Е. Реактивные свойства кардиореспираторной системы как отражение адаптации к напряженной физической тренировке в спорте. - Киев: Науковий світ, 2007. - 350 с.

63. Мозжухин, А. С. Физиологические резервы спортсмена. (Лекция для ФПК). - Ленинград: ГДОИФК, 1979. - 14 с.

64. Моссэ И.Б., Кильчевский А.В., Кундас Л.А., Гончар А.Л., Минин С.Л., Жур К.В. Некоторые аспекты ассоциации генов с высокими спортивными достижениями // Вавиловский журнал генетики и селекции. - 2017. - Т.21, №3. - С. 296-303. Нестеров С.В. Влияние острой экспериментальной гипоксии на мозговое кровообращение и вегетативную регуляцию сердечного ритма у человека: Дис. ...канд.мед.наук: 03.00.13 / Нестеров Сергей Владимирович - Санкт-Петербург, 2004. - 180 с.

65. Парфенов В.А., Платонов В.Н., Тренировка квалифицированных пловцов. - М.: Физкультура и спорт, 1979. - 166 с.

66. Платонов В.Н., Двигательные качества и физическая подготовка спортсменов. - К.: Олимпийская литература, 2017. - 656 с.

67. Покровский В.М., Абушкевич В.Г. и др. Сердечно-дыхательный синхронизм в оценке регуляторно-адаптивных возможностей организма – Краснодар: Кубань–книга, 2010. – 243 с.
68. Пупырева Е.Д., Балыкин М.В. Механизмы кислородного обеспечения организма спортсменов в покое и при нагрузках максимальной мощности. // Ульяновский медико-биологический журнал - 2013. - N1. - С.124-130
69. Рубанович В.Б., Айзман Р.И. Основы здорового образа жизни: учеб. пособие / – Новосибирск: АРТА, 2011. – с. 138
70. Сергиевский М.В., Габдрахманов Р.Ш., Огородов А.М. и др. Структура и функциональная организация дыхательного центра. - Новосибирск: НГУ, 1993. - 192 с.
71. Соколов Е.Н., Данилова Н.Н. Нейронные корреляты функционального состояния мозга. В сб.: Функциональные состояния мозга. - М.: Изд-во МГУ, 1975. - С.129-136.
72. Солкин А.А., Белявский Н.Н., Кузнецов В.И., Николаева А.Г. Основные механизмы формирования защиты головного мозга при адаптации к гипоксии // Вестник ВГМУ. - 2012. - Т. 11, № 1. - С. 6-11.
73. Солодков А.С. Руководство к практическим занятиям по физиологии человека- М.: Советский спорт, 2006. - 192 с.
74. Солодков А.С., Сологуб Е.Б. Физиология человека. Общая, спортивная, возрастная. - М.: Советский спорт, 2008. - 619 с.
75. Сороко С.И., Бурых Э.А., Бекшаев С.С., Сергеева Е.Г. Комплексное многопараметрическое исследование системных реакций организма человека при дозированном гипоксическом воздействии // Физиология человека. - 2005. - Т.11, № 5. - С.88-109.
76. Сороко С.И., Трубачев В.В. Нейрофизиологические и психофизиологические основы адаптивного управления. - Санкт-Петербург: Политехника-сервис, 2010. - 665 с.
77. Сороко С. И., Бекшаев С. С., Рожков В. П. ЭЭГ-маркеры» нарушений системной деятельности мозга при гипоксии // Физиология человека. - 2007. - Т.33, № 5. - С. 39-53.
78. Уилмор Дж.Х., Костил Д.Л. Физиология спорта и двигательной активности. - Киев: Олимпийская литература, 2000. - 366 с.
79. Уилмор Дж.Х., Костил Д.Л. Физиология спорта. - Киев: Олимпийская литература, 2005. - 504 с.
80. Физиологические основы здоровья. - Санкт-Петербург:, 2001 под ред. Б.И. Ткаченко.

81. Черепкина Л. П., Тристан В. Г. Особенности биоэлектрической активности головного мозга спортсменов // Вестник Южно-Уральского государственного университета. Серия: Образование, здравоохранение, физическая культура. - 2011. - № 39 (256). - С. 27-31.

82. Черный С. В., Мишин Н. П., Нагаева Е. И. Особенности электроэнцефалограммы спортсменов ациклических видов спорта. Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. // Биология, химия. - 2016. - Т. 2 (68), № 3. - С. 45-54.

83. Шаов М. Т. и др. Нейросинергетические механизмы кислородного гомеостаза коры головного мозга при дефиците кислорода // Успехи соврем. естествознания. - 2004. - № 3. - С. 46.

84. Щуров В.А., Долганова Т.И. Оценка периферической гемодинамики с помощью метода окклюзионной плетизмографии : Методические рекомендации. МЗРФ РНЦ ВТО, - Курган, 1990. -21с.

85. Якимов А.М. Как тренировать лыжников-гонщиков в связи с введением в программу официальных соревнований на спринтерских дистанциях // Лыжный спорт. - 2004. - Т. 4. - С. 16-20.

86. Якобашвили В.А. и др. Сердце в условиях спортивной деятельности: физиологические и врачебно-педагогические аспекты: Пособие для физиологов и врачей, работающих в области физической культуры и спорта. - М.: Советский спорт, 2006. - 234 с.

87. Aftanas L.I., Brak I.V., Reva N.V., Pavlov S.V. The oscillatory systems of the brain and individual variability of the defensive cardiac reflex in humans // Neuroscience and Behavioral physiology. - 2015. - Vol. 45, № 6. - P. 670-679.

88. Ainslie P.N., Duffin J. Integration of cerebrovascular CO₂ reactivity and chemoreflex control of breathing: mechanisms of regulation, measurement and interpretation // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. - 2009. - Vol. 296. - P. R1473 - R1495.

89. Ainslie P.N., Duffin J. Integration of cerebrovascular CO₂ reactivity and chemoreflex control of breathing: mechanisms of regulation, measurement and interpretation // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. - 2009. - Vol. 296. - P. R1473 - R1495.

90. Amann M., Pegelow D.F., Jacques A.J., Dempsey J.A. Inspiratory muscle work in acute hypoxia influences locomotor muscle fatigue and exercise performance of healthy humans // Am J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. - 2007. - Vol. 293. - R2036-R2045.

91. Angelakis E., Stathopoulou S., Frymiare J.L., Green D.L., Lubar J.F., Kounios J., EEG neurofeedback: a brief overview and an example of peak alpha frequency training for cognitive enhancement in the elderly. // *Clin Neuropsychol*, 2007, T. 21, № 1, P. 129-110.
92. Anthierens A, Olivier N., Thevenon A., Mucci P. Trunk Muscle Aerobic Metabolism Responses in Endurance Athletes, Combat Athletes and Untrained Men. // *Int J Sports Med.* - 2019. - Vol. 40, № 7. - P.434-439.
93. Babb T.G., Wood H.E., Mitchell G.S. Short- and long-term modulation of the exercise ventilatory response // *Med Sci Sports Exerc.* - 2010. - Vol. 42, № 9. - P.1681-1687.
94. Babiloni C., Infarinato F., Marzano N., Iacoboni M., Dassù F., Soricelli A., Rossini P.M., Limatola C. and Del Percio C. Intra-hemispheric functional coupling of alpha rhythms is related to golfer's performance: a coherence EEG study // *Int. J. Psychophysiol.* - 2011. - 82(3). - P. 260-268.
95. Balagué N., Vázquez P., Hristovski R. The path to exhaustion: time-variability properties of coordinative variables during continuous exercise front // *Physiol.* - 2016. - Vol. 15. - P. 7-37.
96. Balagué N., González J., Javierre C., Hristovski R., Aragonés D., Álamo J. et al. Cardiorespiratory coordination after training and detraining. A principal component analysis approach // *Front. Physiol.* - 2016. - Vol. 12. - P. 7:35.
97. Bartsch R.P., Liu K.K., Ma Q.D., Ivanov P.C. Three independent forms of cardio-respiratory coupling: transitions across sleep stages // *Comput. Cardiol.* - 2014. - Vol.41. - P. 781-784.
98. Bazanova O.M., Auer T., Sapina E.A. On the efficiency of individualized Theta/Beta ratio neurofeedback combined with forehead EMG training in ADHD children // *Frontiers in Human Neuroscience.* - 2018. - Vol. 12. - Art.3.
99. Bekhtereva N.P., Nagornova Zh.V., Changes in EEG coherence during tests for nonverbal (figurative) creativity // *Fiziol. Cheloveka.* - 2007. - Vol.33, № 5. - P. 515-523.
100. Bellenger C.R., Fuller J.T., Thomson R.L., Davison K., Robertson E.Y., Buckley J.D. Monitoring athletic training status through autonomic heart rate regulation: a systematic review and meta-analysis // *Sports Med.* - 2016. - Vol. 46, № 10. - P. 1461-1486.
101. Berntson G.G., Cacioppo J.T., Tassinary L.G., Integrative physiology: Homeostasis, allostasis, and the orchestration of systemic physiology. Cambridge England - New York: Cambridge University Press. - 2007. - P.433-452.

102. Bickler P.E., Donohoe P.H., Buck L.T. Molecular adaptations for survival during anoxia: lessons from lower vertebrates // *Neuroscientist*. - 2002. - Vol. 8, № 3. - P. 234-242.
103. Bisgard G.E., Busch M.A., Daristotle L, Berssenbrugge A.D., Forster H.V. Carotid body hypercapnia does not elicit ventilatory acclimatization in goats // *Respir Physiol*. - 1986. - Vol.65. - P. 113-125.
104. Bisgard G.E., Forster A.L. Ventilatory responses to acute and chronic hypoxia. In: Frely, MJ., Blatteis, C.M., editors. *Handbook of physiology environmental physiology*. - New York: Oxford university press, 1996. - p. 1207-1239.
105. Bisgard G.E., Neubauer M.S. Peripheral and central effects of hypoxia. In: Dempsey, JA., Pack, AIJ., editors. *Regulation of Breathing* - NewYork: Marcel Dekker, 1995. - p. 617-618.
106. Brown S.J., Barnes M.J., Mündel T. Effects of hypoxia and hypercapnia on human HRV and respiratory sinus arrhythmia // *Acta Physiol. Hung*. - 2014. - Vol. 101. - P. 263-272.
107. Burykh E.A. Relations of the EEG local and spatialtemporal spectral characteristics changes under hypoxia in humans // *Rossiiskii fiziologicheskii zhurnal imeni I.M. Sechenova . Rossiiskaia akademiia nauk*. - 2005. - Vol. 91, № 11. - P. 1260-1280.
108. Camacho-Cardenosa, et.al. Effects of Swimming-Specific Repeated-Sprint Training in Hypoxia Training in Swimmers // *Front Sports Act Living*. - 2020. - Vol. 2. - P. 100.
109. Cassidy S., et al. High intensity intermittent exercise improves cardiac structure and function and reduces liver fat in patients with type 2 diabetes: a randomised controlled trial // *Diabetologia*. - 2016. - Vol.59, № 1. - P. 56-66.
110. Chiaretti A., Antonelli F., Genovese O., et al. Intraventricular nerve growth factor infusion improves cerebral blood flow and stimulates doublecortin expression in two infants with hypoxic-ischemic brain injury // *Neurol Res*. - 2008. - № 1. - P.134-140.
111. Clark R.C., Veltmeyer D., Hamilton R.J., et.al. Spontaneous alpha peak frequency predicts working memory performance across the age span// *Int. J. Psychophysiology*. - 2004. - Vol. 53, № 9. - P.1-9.
112. Counsilman J.E. *Competitive swimming manual for coaches and swimmers*. - Bloomington, Indiana: Counsilman Co. - 1977. - 165 p.
113. Curran A.K., Rodman J.R., Eastwood P.R., Henderson K.S., Dempsey J.A., Smith C.A. Ventilatory responses to specific CNS hypoxia in sleeping dogs // *J Appl. Physiol*. - 2000. - Vol. 88, № 5. - P. 1840-1852.

114. Del Percio C., Babiloni C., Bertollo M., Marzano N., Iacoboni M., Infarinato F., Lizio R., Stocchi M., Robazza C., Cibelli G., Comani S., Eusebi E. Visuo-attentional and sensorimotor alpha rhythms are related to visuo-motor performance in athletes // *Hum. Brain Mapp.* - 2009. - Vol.30. № 11. - P. 3527-3540.
115. Del Percio C., Brancucci A., Bergami F., Marzano N., Fiore A., Di Ciolo E., Aschieri P., Lino A., Vecchio F., Iacoboni M., Gallamini M., Babiloni C., Eusebi F. Pre-stimulus alpha rhythms are correlated with post-stimulus sensorimotor performance in athletes and non-athletes: a high-resolution EEG study // *Clin. Neurophysiol.* - 2007. - Vol. 118, № 8. - P. 1711-1720.
116. Del Percio C., Infarinato F., Marzano N. et al. Reactivity of alpha rhythms to eyes opening is lower in athletes than non-athletes: a high-resolution EEG study // *Int. J. Psychophysiol.* - 2011. - Vol. 82, № 3. - P.240-247.
117. Dempsey J.A., Smith C.A. Update on chemoreception: influence on cardiorespiratory regulation and pathophysiology. // *Clin. Chest Med.* - 2019. - Vol. 40, № 2. - P. 269-283.
118. Dempsey J. A., Powell F.L., Bisgard G.E., Blain G.M., Poulin M. J., Smith C.A. Role of chemoreception in cardiorespiratory acclimatization to, and deacclimatization from, hypoxia // *J Appl Physiol (1985).* - 2014. - Vol. 116, № 7. - P. 858-866.
119. Dempsey J., et al. New perspectives concerning feedback influences on cardiorespiratory control during rhythmic exercise and on exercise performance // *J. Physiol.* - 2012. - Vol. 590. - P. 4129-4144.
120. Dempsey J.A, Wagner P.D. Exercise-induced arterial hypoxemia // *J Appl Physiol.* - 1999. - Vol. 87, № 6. - P.1997-2006.
121. Dempsey J.A., Amann M., Harms C.A., Wetter T.J. Respiratory system limitations to performance in the healthy athlete: some answers, more questions! // *Dtsch Z Sportmed.* - 2012. - Vol. 63, № 6. - P. 157-162.
122. Dempsey J.A., Powell F.L., Bisgard G.E., Blain G.M., Poulin M.J., Smith C.A. Role of chemoreception in cardiorespiratory acclimatization to, and deacclimatization from, hypoxia // *J Appl Physiol.* - 2014. - Vol. 116. - P. 858-866.
123. Dempsey J.A., Wagner P.D. Exercise-induced arterial hypoxemia // *J Appl Physiol.* -1999. - Vol. 87, № 6. - P.1997-2006.
124. Dempsey Jerome A and. Morgan Barbara J. Humans in hypoxia: a conspiracy of Maladaptation?! // *Physiology.* - 2015. - Vol. 30, № 4. - P. 304-316.
125. Dempsey J.A., Amann M., Romer L.M., and Miller J. D. Respiratory system determinants of peripheral fatigue and endurance performance // *Med. Sci. Sports Exerc.* - 2008. - Vol.40, № 3. - P. 457-461.

126. Dhillon D.P., Barer G.R., Walsh M. The enlarged carotid body of the chronically hypoxic and chronically hypoxic and hypercapnic rat: A morphometric analysis // *Q J Exp Physiol.* - 1984. – Vol. 69, № 2. - P. 301-317.

127. Dillon G.H., Waldrop T.G. In vitro responses of caudal hypothalamic neurons to hypoxia and hypercapnia // *Neuroscience.* - 1992. - Vol. 51, № 4. - 941-950.

128. Dillon G.H., Waldrop T.G. Responses of feline caudal hypothalamic cardiorespiratory neurons to hypoxia and hypercapnia // *Exp Brain Res.* – 1993. - Vol. 96, № 2. - P. 260-272.

129. Divert G.M., Krivichekov S.G. Regulation control in subjects with hypothermic and eutermic responses to cold // *J. Human Physiology.* - 1996. - Vol. 22, № 6. - P. 746-750.

130. Dong, J.G. The role of heart rate variability in sports physiology (review) // *Exp. Ther. Med.* - 2016. - Vol. 11, № 5. - P. 1531-1536.

131. Doppelmayr M., Finkenzeller T., Sauseng P. Frontal midline theta in the pre-shot phase of rifle shooting: differences between experts and novices // *Neuropsychologia.* - 2008. - Vol. 46, №5. - P. 1463-1467.

132. Eldridge F.L, Morin D., Romaniuk J.R., Yamashiro S., Potts J.T., Ichiyama R.M., Bell H., Phillipson E.A., Killian K.J., Jones N.L., et al. Supraspinal locomotor centers do/do not contribute significantly to the hyperpnea of dynamic exercise in humans // *J Appl.Physiol.* - 2006. - Vol. 100. - P.1743-1747.

133. Fealy C.E., et al. Exercise training decreases activation of the mitochondrial fission protein dynamin-related protein-1 in insulin-resistant human skeletal muscle // *Journal of Applied Physiology.* - 2014. - Vol. 117, № 3. - P. 239-245.

134. Feldman J. et al. Breathing: Rhythmicity, plasticity, chemosensitivity // *J. Annu. Rev. Neurosci.* - 2003. - Vol. 26. - P. 239-266.

135. Feldman J.L. Neurophysiology of breathing in mammals // Bloom, F.E. (Ed.), *Handbook of Physiology, Section 1: The Nervous System.* - 1986. - Vol. 4. - P. 463-524.

136. Fernández-Agüera M.C., Gao L., Patricia González-Rodríguez., Oscar Pintado C., Ignacio Arias-Mayenco, Paula García-Flores, Antonio García-Pergañeda, Alberto Pascual, Patricia Ortega-Sáenz, José López-Barneo. Oxygen sensing by arterial chemoreceptors depends on mitochondrial complex I signaling // *Cell Metab.* - 2015. - Vol. 22, № 5. - P. 825-837.

137. Fitzgerald R.S., Lahiri S. Reflex responses to chemoreceptor stimulation // *Compr Physiol.* - 2011. - Vol. 11. - P. 313-362.

138. Gao L., Bonilla-Henao V., García-Flores P., Arias-Mayenco I., Ortega-Sáenz P., López-Barneo J. Gene expression analyses reveal metabolic specifications in acute O₂-sensing chemoreceptor cells // *J Physiol* . - 2017. - Vol. 595, № 18. - P. 6091-6120.
139. Gilmartin G.S., Lynch M., Tamisier R., Weiss J.W. Chronic intermittent hypoxia in humans during 28 nights results in blood pressure elevation and increased muscle sympathetic nerve activity // *Am. J. Physiol. Heart. Circ. Physiol.* - 2010. - Vol. 299. - P. H925.
140. Girard O., Brocherie F., Millet G. P. Effects of altitude/hypoxia on single- and multiple-sprint performance: a comprehensive review // *Sports Med.* - 2017. - Vol. 47. - P. 1931-1949.
141. Goldman R.I., Stern J., Engel J., Cohen M. Simultaneous EEG and fMRI of the alpha rhythm // *Neuroreport* 13: - 2002. - P. 2487-2492
142. Green D.J., Hopman M.T.E., Padilla J., Laughlin M.H., Thijssen D.H.J. Vascular adaptation to exercise in humans: role of hemodynamic stimuli // *Physiol. Rev.* - 2017. - Vol. 97, № 2. - P. 495-528.
143. Guenette G.A., Diep T.T., Koehle M.S., Foster G.E., Richards J.C., Sheel A.W. Acute hypoxic ventilatory response and exercise-induced arterial hypoxemia in men and women // *Respir Physiol Neurobiol.* - 2004. - Vol. 143, № 1. - P. 37-48.
144. Guenette Jordan, Diep Tu , Koehle Michael S., Glen E Foster, Jennifer C., Richards A., William Sheel. Acute hypoxic ventilatory response and exercise-induced arterial hypoxemia in men and women. // *Respiratory Physiology & Neurobiology.* - 2004. - Vol. 143, № 1. - P. 301-317.
145. Gunnar M. R., Quevedo K. The Neurobiology of Stress and Development // *Annu. Rev. Psychol.* - 2007. - Vol. 58. - P. 145-173.
146. Guyenet P.G., Bayliss D.A. Neural control of breathing and CO₂ homeostasis // *Neuron.* - 2015. - Vol. 87, № 5. - P. 946-961.
147. Guyenet P.G. Regulation of breathing and autonomic outflows by chemoreceptors // *Compr Physiol.* - 2014. - Vol. 4, № 4. - P. 1511-62.
148. Hamilton G.F., Rhodes J. S. Exercise regulation of cognitive function and neuroplasticity in the healthy and diseased brain // *Prog Mol Biol Transl Sci.* – 2015 – P. 381-406.
149. Hanninen O., Airaksinen O., Karipohja M., et al. Online determination of anaerobic threshold with rms-EMG // *Acta Biomed Biochim.* - 1989. - № 48. - P. 493-503.

150. Hansen J., Sander M. Sympathetic neural overactivity in healthy humans after prolonged exposure to hypobaric hypoxia // *J Physiol.* - 2003. - Vol. 546. - P. 921-929.

151. Haouzi P. Theories on the nature of the coupling between ventilation and gas exchange during exercise // *Respir.Physiol Neurobiol.* - 2006. - Vol. 151. - P. 267-279.

152. Haouzi P. Theories on the nature of the coupling between ventilation and gas exchange during exercise // *Respir.Physiol Neurobiol.* - 2006. - Vol.151. - P. 267- 279.

153. Harming C.D., Alexander-Williams J.M. Pulse oximetry: a practical review // *BMJ.* - 1995. - Vol. 311, № 7001. - P. 367-370.

154. Hayano J., Yuda E. Pitfalls of assessment of autonomic function by heart rate variability // *J. Physiol. Anthropol.* - 2019. - Vol. 38, №1. - P. 3.

155. Hébert-Losier K., Zinner C., Platt S., Stöggl T., Holmberg H.C. Factors that Influence the Performance of Elite Sprint Cross-Country Skiers // *Sports Med.* - 2017. - Vol. 47, № 2. - P. 319-342.

156. Helal J.N., Guezennec C.Y., Goubel F. The aerobic-anaerobic transition: reexamination of the threshold concept including an electromyographic approach // *Eur J Appl Physiol.* - 1987. - № 56. - P. 643-649.

157. Hillier S.C., Graham J.A., Hanger C.C., Godbey P.S., Glenny R.W., Wagner WW Jr. Hypoxic vasoconstriction in pulmonary arterioles and venules // *J. Appl. Physiol.* - 1997. - Vol. 82. - P. 1084-1090.

158. Hopkins Susan R., Marieke G. Pronk, Ivo J H Tiemessen, Nathalie Garcia, Peter D Wagner, Frank L Powell. Increased hypoxic ventilatory response during 8 weeks at 3800 m altitude // *Respiratory Physiology & Neurobiology.* - 2004. - Vol. 142, № 2-3. - P.145-152

159. Horn E.M., Kramer J.M., Waldrop T.G. Development of hypoxia-induced Fos expression in rat caudal hypothalamic neurons // *Neuroscience.* - 2000. - Vol. 99, № 4. - 711-720.

160. Horn E.M., Waldrop T.G. Suprapontine control of respiration // *Respiration physiology.* - 1998. - Vol. 114, № 3. - P. 201-211.

161. Jorgensen L.G., Perko G., Secher N.H. Regional cerebral artery mean flow velocity and blood flow during dynamic exercise in humans // *J Appl Physiol (1985).* - 1992. - Vol. 73, № 5. - P.1825-1830.

162. José López-Barneo, Patricia Ortega-Sáenz, Ricardo Pardal, Alberto Pascual, José I Piruat, Rocío Durán, Raquel Gómez-Díaz // *Oxygen Sensing in the Carotid Body* // *Ann N Y Acad Sci.* - 2009. - Vol. 1177. - P. 119-131.

163. Kao S.C., Huang C.J. and Hung T.M. Frontal midline theta is a specific indicator of optimal attentional engagement during skilled putting performance // *J. Sport. Exerc. Psychol.* - 2013. - Vol. 35, № 5. - P. 470-478.

164. Kapilevich L.V., Yezhova G.S., Zakharova A.N., Kabachkova A.V., Krivoschekov S.G. Brain bioelectrical activity and cerebral hemodynamics in athletes under combined cognitive and physical loading // *Human Physiology.* - 2019. - Vol. 45, № 2. - P. 164-173.

165. Keyl C., Dambacher M., Schneider A. et al. Cardiocirculatory coupling during sinusoidal baroreceptor stimulation and fixed-frequency breathing // *Clinical Science.* – 2000. – Vol.99. – P.113-124.

166. Knyazev G.G., Savostyanov A.N., Levin E.A. Anxiety and synchrony of alpha oscillations // *International Journal of Psychophysiology.* - 2005. - V. 57. - P. 175-180.

167. Koch H., Garcia A.J. III, Ramirez J.M. Network reconfiguration and neuronal plasticity in rhythm-generating networks // *Integr Comp Biol.* - 2011. - Vol. 51, № 6. - P. 856-868.

168. Koch S.P., Steinbrink J., Villringer A., Obrig H. Synchronization between background activity and visually evoked potential is not mirrored by focal hyperoxygenation: implications for the interpretation of vascular brain imaging // *J. Neurosci.* - 2006. - Vol. 26, № 18. - P.4940-4945.

169. Krivoschekov S.G., Balioz N.V., Nekipelova N.V., Kapilevich L.V. Age, gender, and individually-typological features of reaction to sharp hypoxic influence // *J.Human Physiology.* - 2014. - Vol. 40, № 6. - P.613-622.

170. Krivoschekov S.G., Divert G.M., Neshumova T.V. Features of the physiologic regulation of the bodys gas transport system during combined and separate adaptation to cold and hypoia // *Human Physiology.* - 1994. - Vol. 20, № 6. - P. 87-95.

171. Krivoschekov S.G., Pinigina I.A. Cardiovascular adaptation to high physical activity in the North // *Int. J. Circumpolar Health.* - 2010. (suppl) 7. - P. 174-178.

172. Krohova J., Czippelova B., Turianikova Z., Lazarova Z., Wiszt R., Javorka M., et al. Information domain analysis of respiratory sinus arrhythmia mechanisms // *Physiol. Res.* - 2018. - Vol. 67 (Suppl. 4) - P. S611-S618.

173. Kubukeli Z.N., Noakes T.D., Dennis S.C. Training techniques to improve endurance exercise performances // *Sports medicine.* - 2002. - Vol. 32, № 8. - P. 489-509.

174. Kudo K., Ito T., Tsutsui S., Yamamoto Y., Ishikura T., Compensatory coordination of release parameters in a throwing task // *J. Mot. Behav.* - 2000. - Vol.32. - P. 337-345.

175. Kudo K., Miyazaki M., Kimura T., Yamanaka K., Kadota H., Hirashima M., Nakajima Y., Nakazawa K., Ohtsuki T. Selective activation and deactivation of the human brain structures between speeded and precisely timed tapping responses to identical visual stimulus: an fMRI study // *NeuroImage.* - 2004. - Vol. 22. - P. 1291-1301.

176. Kudo K., Ohtsuki T. Adaptive variability in skilled human movements. *Inform // Media Technol.* - 2008. - Vol. 3. - P. 409-420.

177. Kumar P., Prabhakar N.R. Peripheral chemoreceptors: function and plasticity of the carotid body // *Compr Physiol.* - 2012. - Vol. 2, № 1. - P. 141-219.

178. Lam S.Y., Tipoe G.L., Liong E.C., Fung M.L. Chronic hypoxia upregulates the expression and function of proinflammatory cytokines in the rat carotid body // *Histochem Cell Biol.* - 2008. - Vol. 130, № 3. - P. 549-559.

179. Laughlin M.H., Roseguini B. Mechanisms for exercise training-Induced Increases in skeletal muscle blood flow capacity: differences with interval sprint training versus aerobic endurance training // *J. Physiol.Pharmacol.* - 2008. Vol. 59. - P. 71-88.

180. Lemire M., Lonsdorfer-Wolf E., Isner-Horobeti Me., Kouassi Byl., Geny B., Favret F., Dufour Sp. Cardiorespiratory Responses To Downhill Versus Uphill Running In Endurance athletes // *Res Q Exerc Sport.* - 2018. - Vol. 89, № 4. - P. 511-517 .

181. Levine B.D., Stray-Gundersen J. Living high - training low: the effect of high altitude acclimatization with low altitude training on sea level performance // *J. Appl. Physiol.* - 1997. - Vol. 83. - № 1. - P.102-112.

182. López-Barneo J., Ortega-Sáenz P., Pardal R., Pascual A., Piruat J. I. Carotid body oxygen sensing // *European Respiratory Journal.* - 2008. - Vol. 32. - P. 1386-1398.

183. López-Barneo J., González-Rodríguez P., Lin Gao M Fernández-Agüera C., Pardal R., Ortega-Sáenz P. Oxygen sensing by the carotid body: mechanisms and role in adaptation to hypoxia // *Am J Physiol Cell Physiol.* - 2016. - Vol. 310, № 8. - P.629-42(a).

184. López-Barneo J. Oxygen sensing and stem cell activation in the hypoxic carotid body review // *Cell tissue res.* - 2018. - Vol. 372, № 2. - P. 417-425.

185. López-Barneo J., Ortega-Sáenz P., Pardal R., Pascual A., J. I. Piruat. Carotid body oxygen sensing // *European Respiratory Journal*. - 2008. - Vol. 32. - P. 1386-1398 .
186. López-Barneo J., Macías D., Platero-Luengo A., Ortega-Sáenz P., Pardal R. // Carotid body oxygen sensing and adaptation to hypoxia // *Review Pflugers Arch*. - 2016. - Vol. 468, № 1. - P. 59-70(6).
187. Madsen O. Aerobic training: not so fast, there // *Swimming Tech*. - 1982. - Vol. 19, № 3. - P. 13-18.
188. Maglischo E.W. *Swimming Fastest*. Human Kinetics; Champaign, IL, USA. - 2003. - P.791.
189. Martin R.L., Lloyd H.G., Cowan A.I. The early events of oxygen and glucose deprivation: setting the scene for neuronal death? // *Trends in neurosciences*. - 1994. - Vol. 17, № 6. - P. 251-257.
190. Mateika J.H., Narwani G. Intermittent hypoxia and respiratory plasticity in humans and other animals: Does exposure to intermittent hypoxia promote or mitigate sleep apnoea? // *Exp Physiol*. - 2009. - Vol. 94, № 3. - P. 279-296.
191. Mateika J.H., Duffin J. Coincidental changes in ventilation and electromyographic activity during consecutive incremental exercise tests // *Eur J Appl Physiol*. - 1994. - № 68. - P. 54-61.
192. Mateika J.H., Duffin J. The ventilation, lactate and electromyographic thresholds during incremental exercise tests in normoxia, hypoxia and hyperoxia // *Eur J Appl Physiol*. - 1994. - № 69. - P. 110-118.
193. McDonald D. and Wetherell M.A. Competition stress leads to a blunting of the cortisol awakening response in elite rowers // *Frontiers in Psychology*. - 2019. № 10. - P.1684.
194. McElroy G.S., Chandel N.S. Mitochondrial control acute and chronic responses to hypoxia // *Exp.Cell.Res*. - 2017. - Vol. 356, № 2. - P. 217 -222.
195. McGregor K.H., Gil J., Lahiri S. A morphometric study of the carotid body in chronically hypoxic rats // *J Appl Physiol Respir Environ Exerc Physiol*. - 1984. - Vol. 57, № 5. - P.1430-1438.
196. Melnikov V. N., Krivoschekov S. G., Divert V. E., Komlyagina T. G., and Consedine N. S. Baseline values of cardiovascular and respiratory parameters predict response to acute hypoxia in young healthy men // *Physiol. Res*. - 2017. - Vol. 66. - P. 467-479.
197. Merchant H. Pérez Oswaldo, Zarco Wilbert and Gámez Jorge. Interval tuning in the primate medial premotor cortex as a general timing mechanism // *J. Neurosci*. - 2013. - Vol. 33, № 21. - P. 9082-9096.

198. Miller J.D., Hemauer S.J., Smith C.A., Stickland M.K., Dempsey J.A. Expiratory threshold loading impairs cardiovascular function in health and chronic heart failure during submaximal exercise // *J Appl Physiol.* - 2006. - Vol.101. - P. 213-227.
199. Mitchell G.S., Johnson S.M. Plasticity in Respiratory Motor Control: Invited Review:Neuroplasticity in respiratory motor control // *J.Appl.Physiol.* - 2003. - Vol. 94, № 1. - P. 358-374.
200. Mitchell G.S., Babb T.G. Layers of exercise hyperpnea: modulation and plasticity // *Respir. Physiol Neurobiol.* - 2006. - Vol. 151. - P. 251-266.
201. Michelle W. Timothy B., Agnieszka Z. et.al Fitness, but not physical activity, is related to functional integrity of brain networks associated with aging // *NeuroImage.* – 2016. – P. 113-125.
202. Mlynczak M., Krysztofiak H. Discovery of causal paths in cardiorespiratory parameters: a time-independent approach in elite athletes // *Front. Physiol.* - 2018. - Vol. 9. - P.1455.
203. Mlynczak M., Krysztofiak H. Cardiorespiratory temporal causal links and the differences by sport or lack thereof // *Front. Physiol.* - 2019. - Vol. 5. - P. 10-45.
204. Monda V., Valenzano A., Moscatelli F. et al. Primary Motor Cortex Excitability in Karate Athletes:A Transcranial Magnetic Stimulation Study // *Front Physiol.* - 2017. - № 8. - P. 695.
205. Mooney R., Corley G., Godfrey A., Quinlan L.R., ÓLaighin G. Inertial Sensor Technology for Elite Swimming Performance Analysis: A Systematic Review // *Sensors.* - 2016. - Vol. 16, № 1. - P.18.
206. Moretti D.V., Babiloni C., Binetti G., et. al. Individual analysis of EEG frequency and band power in mild Alzheimer's disease // *Clin. Neurophysiol.* - 2004. - Vol. 115, № 2. - P.299-305.
207. Myers Jonathan, Euan Ashley. A perspective on exercise, lactate, and the anaerobic threshold. // *Exercise and the heart.* -1997. - № 111. - P. 787-795.
208. Nakata Hiroki, Yoshie Michiko, Miura Akito, Kudo Kazutoshi. Characteristics of the athletes' brain: Evidence from neurophysiology and neuroimaging // *Brain Research Reviews.* - 2009. - Vol. 62, № 2. - P.197-211.
209. Nattie E.E., Li A. Retrotrapezoid nucleus glutamate injections: Long-term stimulation of phrenic activity // *J Appl Physiol (1985).* - 1994. - Vol. 76, № 2. - P. 760-772.
210. Navarrete-Opazo A., Vinit S., Dougherty B.J., Mitchell G.S. Daily acute intermittent hypoxia elicits functional recovery of diaphragm and inspiratory

intercostal muscle activity after acute cervical spinal injury // *Exp Neurol.* - 2015. - Vol. 266. - P.1-10.

211. Neubauer J.A., Sunderram J. Oxygen-sensing neurons in the central nervous system // *J Appl Physiol.* - 2004. - Vol. 96, № 1. - P. 367-374.

212. Nicola, A., Marcora, S. M., and Sacchetti, M. Respiratory frequency is strongly associated with perceived exertion during time trials of different duration // *J. Sports Sci.* - 2016. - Vol. 34, №13. - P.1199-1206.

213. Nicolaidis S. Metabolic and humoral mechanisms of feeding and genesis of the ATP/ADP/AMP concept // *Physiology & Behavior.* - 2011. - Vol. 104, № 1. - P. 8-14.

214. Numan Ermutlu. Ilker Yücesir, Gökçer Eskikurt, Tan Temel, Ümmühan İşoğlu-Alkaç. Brain electrical activities of dancers and fast ball sports athletes are different // *Cogn. Neurodyn.* - 2015. - Vol. 9, № 2. - P. 257-263.

215. Oh D.-J., Hong H.-O., Lee B.-A. The effects of strenuous exercises on resting heart rate, blood pressure, and maximal oxygen uptake // *J. Exerc. Rehabil.* - 2016. - Vol. 12, № 1. - P. 42-46.

216. Okazaki M., Takeda R., Yamazaki H., Haji A. Synaptic mechanisms of inspiratory offswitching evoked by pontine pneumotaxic stimulation in cats // *Neurosci. Res* -2002. - № 44. - P. 101-110.

217. Ozaki H., Watanabe S., Suzuki H. Topographic EEG changes due to hypobaric hypoxia at simulated high altitude // *Electroencephalogr Clin Neurophysiol.* - 1995. - Vol. 94, № 5. - P. 349-356.

218. Pamenter M.E., Powell F.L. Time domains of the hypoxic ventilatory response and their molecular basis // *Compr Physiol.* - 2016. - Vol. 6, № 3. - P. 1345-1385.

219. Pamenter M.E., Powell F.L. Signalling mechanisms of long term facilitation of breathing with intermittent hypoxia // *F1000Prime Rep.* - 2013. - P5-23.

220. Papadelis C., Kourtidou-Papadeli C., Bamidis P.D., Maglaveras N., Pappas K. The effect of hypobaric hypoxia on multichannel EEG signal complexity // *Clin Neurophysiol.* - 2007. - Vol. 118, № 1. - P. 31-52.

221. Park J. L., Fairweather M. M. and Donaldson D. I. Making the case for mobile cognition: EEG and sports performance // *Neurosci. Biobehav. Rev.* - 2015. - Vol. 52. - P.117-130.

222. Pascual O., Denavit-Saubie M., Dumas S., Kietzmann T., Ghilini G., Mallet J., Pequignot J.M. Selective cardiorespiratory and catecholaminergic areas express the hypoxia-inducible factor-1alpha (HIF-1alpha) under in vivo hypoxia in rat brainstem // *Eur J Neurosci.* - 2001. - Vol. 14, № 12. - P. 1981-1991.

223. Paton J.F. Pattern of cardiorespiratory afferent convergence to solitary tract neurons driven by pulmonary vagal C-fiber stimulation in the mouse // *Am. J. Neurophysiol.* - 1998. - Vol. 79, № 5. - P. 2365-2373.

224. Peers C., Wyatt C.N., Evans A.M. Mechanisms for acute oxygen sensing in the carotid body // *Respir Physiol Neurobiol.* - 2010. - Vol. 174, № 3. - P. 292-298.

225. Pelliccia A., Solberg E.E., Papadakis M., Adami P.E., Biffi A., Caselli S., La G. A., Niebauer J., Pressler A., Schmied C.M., Serratoso L., Halle M., Van Buuren F., Borjesson M., Carrè F., Panhuyzen-Goedkoop N.M., Heidbuchel H., Olivotto I., Corrado D., Sinagra G., Sharma S. Recommendations for participation in competitive and leisure time sport in athletes with cardiomyopathies, myocarditis, and pericarditis: position statement of the Sport Cardiology Section of the European Association of Preventive Cardiology (EAPC) // *European Heart Journal.* - 2019. - Vol. 40, № 1. - P.19-33.

226. Pendergast D., Zamparo P., Di Prampero P., Capelli C., Cerretelli P., Termin A., et al. Energy balance of human locomotion in water // *Eur. J. Appl. Physiol.* - 2003. - Vol. 90, № 3-4. - P. 377-386.

227. Pinigina I.A., Makharova N.V., Krivoschekov S.G. Structural-functional changes in the cardiovascular system during high athletic activity in aboriginals of Yakutia // *J. Human Physiology.* - 2010. - Vol. 36, № 2. - P. 238-244.

228. Poon C.S., Tin C., Yu Y. Homeostasis of exercise hyperpnea and optimal sensorimotor integration:the internal model paradigm // *Respir.Physiol Neurobiol.* - 2007. - Vol. 159. - P. 1-13.

229. Post A.K., Ruud H.K., Visscher C., Marije T. Elferink-Gemser Multigenerational performance development of male and female top-elite swimmers - A global study of the 100 m freestyle event // *Scand J Med Sci Sports.* - 2020. - Vol. 30, № 3 - P. 564-571.

230. Powell F.L., Huey K.A., Dwinell M.R. Central nervous system mechanisms of ventilatory acclimatization to hypoxia // *Respir Physiol.* - 2000. - Vol. 121, № 2-3. - P. 223-236.

231. Powell F.L., Fu Z.X. HIF-1 and ventilatory acclimatization to chronic hypoxia // *Resp Physiol Neurobi.* - 2008. - Vol. 164, № 1-2. - P. 282-287.

232. Powell F.L., Huey K.A., Dwinell M.R. Central nervous system mechanisms of ventilatory acclimatization to hypoxia // *Respir Physiol.* - 2000. - Vol. 121, № 2-3. - P. 223-236.

233. Powell F.L., Milsom W.K., Mitchell G.S. Time domains of the hypoxic ventilatory response // *Respir Physiol.* - 1998. - Vol. 112, № 2. - P. 123-134.
234. Prabhakar N.R., Gregg L.S. Regulation of carotid body oxygen sensing by hypoxia-inducible factors // *pflügers archiv // European journal of physiology published.* - 2016. - Vol. 468, № 1. - P. 71-75.
235. Prabhakar N.R., Peng Ying-Jie, Jayasri N. Recent advances in understanding the physiology of hypoxic sensing by the carotid body // *F1000 Faculty Rev.* - 2018. - № 7.
236. Prabhakar Nanduri R., Gregg L. Semenza Regulation of carotid body oxygen sensing by hypoxia-inducible factors // *Pflugers Arch. (Pflügers Archiv - European journal of physiology).* - 2016. - Vol. 468, № 1. - P. 71-75.
237. Presacco A., Goodman R., Forrester L. and Contreras-Vidal J.L. Neural decoding of treadmill walking from noninvasive electroencephalographic signals // *J. Neurophysiol.* - 2011. - Vol. 106, № 4. - P. 1875-1887.
238. Rakoczy R.J., Wyatt C.N. Acute oxygen sensing by the carotid body: a rattlebag of molecular mechanisms // *J Physiol.* - 2018. - Vol. 596, № 15. - P. 2969-2976.
239. Ramirez J.M., Doi A., Garcia A.J., Elsen F.P., Koch H., Wei A.D. The cellular building blocks of breathing // *Compr Physiol.* - 2012. - Vol. 2. - P. 2683-2731.
240. Ramsay D.S., Woods S.C. Clarifying the roles of homeostasis and allostasis in physiological regulation // *Psychol Rev.* - 2014. - Vol. 121. - P. 225-247.
241. Rasmussen P., Nielsen J., Overgaard M., Krogh-Madsen R., Gjedde A., Secher N.H., et al. Reduced muscle activation during exercise related to brain oxygenation and metabolism in humans // *J Physiol.* - 2010. - Vol. 588 (Pt 11). - P. 1985-1995.
242. Rong W., Gourine A.V., Cockayne D.A., Xiang Z., Ford A.P., Spyer K.M., Burnstock G. Pivotal role of nucleotide P2X2 receptor subunit of the ATP-gated ion channel mediating ventilatory responses to hypoxia // *J Neurosci.* - 2003. - Vol. 23, № 36. - P. 11315-11321.
243. Ruscheweyh R., Willemer C., Krügeb K. Physical activity and memory functions: An interventional study // *NeuroImage.* - 2016. - Vol. 131. - P. 91-101.
244. Rozhkov V.P., Soroko S.I., Trifonov M.I., Bekshaev S.S., Burykh E.A., Sergeeva E.G. Cortical-subcortical interactions and the regulation of the

functional state of the brain in acute hypoxia in humans // Neuroscience and behavioral physiology. - 2009. - Vol. 39, № 5. - P. 417-428.

245. Schellart N.A., Reits D. Transient and maintained changes of the spontaneous occipital EEG during acute systemic hypoxia // Aviat Space Environ Med. - 200. - Vol. 72. № 5. - P. 462-470.

246. Shoemaker J.K., Vovk A., Cunningham D.A. Peripheral chemoreceptor contributions to sympathetic and cardiovascular responses during hypercapnia // Can. J. Physiol. Pharmacol. - 2002. - V. 80. - P. 1136-1143.

247. Smith D.J., Norris S.R., Hogg J.M. Performance evaluation of swimmers: Scientific tools // Sports Med. - 2002. - Vol.32. - P. 539-554.

248. Sobiech T., Buchner T., Krzesinski P., Gielerak G. Cardiorespiratory coupling in young healthy subjects // Physiol. Meas. - 2017. - Vol. 38, № 12. - P. 2186-2202.

249. Sterling P. Allostasis: a model of predictive regulation // Physiology & Behavior. - 2012. - № 106. - P. 5-15.

250. Sterling P., Principles of allostasis: optimal design, predictive regulation, pathophysiology and rational therapeutics // Cambridge University Press. - 2004. - P.36.

251. Stuart Goodall, Twomey Rosie, Amann Markus. Acute and chronic hypoxia: implications for cerebral function and exercise tolerance Published in final edited form as: Fatigue. - 2014. - Vol. 2, № 2. - P. 73-92.

252. Subudhi A.W., Lorenz M.C., Fulco C.S., Roach R.C. Cerebrovascular responses to incremental exercise during hypobaric hypoxia: effect of oxygenation on maximal performance // Am J Physiol Heart Circ Physiol. - 2008. - Vol. 294. №1. - P. H164-H171.

253. Taylor B.J., Kjaergaard J., Snyder E.M., Olson T.P., Johnson B.D. Pulmonary capillary recruitment in response to hypoxia in healthy humans: a possible role for hypoxic pulmonary vasoconstriction? // Respir. Physiol. Neurobiol. - 2011. -.Vol. 177, № 2. - P. 98-107.

254. Taylor J.A., Eckberg D.L. Fundamental relations between short-term RR interval and arterial pressure oscillations in humans // Circulation. – 1996. – Vol. 93. – P. 1527-1532.

255. Teppema L.J., Dahan A. The ventilatory response to hypoxia in mammals: Mechanisms, measurement, and analysis // Physiol Rev. -.2010. - Vol. 90, № 2. - P. 675-754.

256. Teppema L.J., Dahan A. The ventilatory response to hypoxia in mammals: Mechanisms, measurement, and analysis // Physiol Rev. - 2010. - Vol. 90, № 2. - P. 675-754.

257. Teppema Luc J., Wilson Richard J.A. Integration of central and peripheral respiratory chemoreflexes review // *Comprehensive Physiology*. - 2016. - Vol. 6, № 2. - P.1005-1041.

258. Terblanche J. S., Tolley K.A., Fahlman A., Myburgh K.H., Jackson Sue. The acute hypoxic ventilatory response: Testing the adaptive significance in human populations // *Comparative Biochemistry and Physiology*. - 2005. - Part A. - 140. - P. 349- 362.

259. Terblanchea John S., Krystal A Tolley, Andreas Fahlmana, Kathryn H. Myburgha, Sue Jackson. The acute hypoxic ventilatory response: Testing the adaptive significance in human populations // *Comparative Biochemistry and Physiology*, Part A. - 2005. - Vol. 140, № 3. - P. 349-362.

260. Thoden J.S., Dempsey J.A., Reddan W.G., Birnbaum M.L., Forster H.V., Grover R.F., Rankin J. Ventilatory work during steady-state response to exercise // *Fed Proc*. - 1969. - Vol. 28. - P. 1316-1321.

261. Thürer B., Stockinger C., Focke A., Putze F., Schultz T. and Stein T. Increased gamma band power during movement planning coincides with motor memory retrieval // *Neuroimage*. - 2015. - Vol. 125. - P. 172-181.

262. Tran Y., Craig A. and McIsaac P. Extraversion-introversion and 8-13 Hz waves in frontal cortical regions personal. individ. // *Differ*. - 2001. - Vol. 30, № 2. - P. 205-215.

263. Tzeng Y.C., Larsen P.D., Galletly D.C. Effects of hypercapnia and hypoxia on respiratory sinus arrhythmia in conscious humans during spontaneous respiration // *Am. J. Physiol. Heart Circ. Physiol*. - 2007. - Vol. 292, № 5. - P. H2397-H2407.

264. Vitasalo J.T., Luhtanen P., Rahkila P., et al. Electromyographic activity related to aerobic and in aerobic threshold in ergometer bicycling // *Acta Physiol Scand*. - 1985. - № 124. - P. 287-293.

265. Wakayoshi K., D'Acquisto L.J., Cappaert J.M., et al. Relationship between oxygen uptake, stroke rate, and swimming velocity in competitive swimming // *Int. J. Sports Med*. - 1995. - Vol. 16. - P. 19-23.

266. Wasserman K., Stringer W. W., Casaburi R., Koike A., Cooper C. B. Determination of the anaerobic threshold by gas exchange: biochemical considerations, methodology and physiological effects // *Z Kardiol*. - 1994. - Vol. 83. - Suppl. 3. - P. 1-12.

267. West J.B. *Respiratory Physiology: The Essentials*, 8th ed., Lippincott Williams & Wilkins. - 2008. - 180 p.

268. West J.B. *Respiratory Physiology: The Essentials*, 8th Edition, Lippincott Williams & Wilkins. - 2011. - 208 p.

269. Wilson M.H., Edsell M.E., Davagnanam I., et al. Cerebral artery dilatation maintains cerebral oxygenation at extreme altitude and in acute hypoxia - an ultrasound and MRI study // *J. Cereb. Blood Flow Metab.* - 2011. - Vol. 31, N 10. - P.2019.

270. Wolfel E.E., Levine B.D. The cardiovascular system at high altitude: heart and systemic circulation. In: *High Altitude* edited by Hornbein T.F, Schoene RB. - New York: Marcel Dekker, 2001. - P. 235-292.

271. Wood H.E., Mitchell G.S., Babb T.G. Short-term modulation of the exercise ventilatory response in young men // *J Appl.Physiol.* - 2008. - Vol.104, № 1. - P. 244-252.

272. Yasuma F., Hayano J. Impact of acute hypoxia on heart rate and blood pressure variability in conscious dogs // *Am. J. Physiol. Heart. Circ.* - 2000. - Vol. 279, № 5. - P. H2344-H2349.

273. Yates FE. Homeokinetics/homeodynamics: A physical heuristic for life and complexity // *Ecological psychology.* - 2008. - Vol. 20, № 2. - P.148-179.

274. Zoccal D. B. Peripheral chemoreceptors and cardiorespiratory coupling: A link to sympatho-excitation // *Experimental Physiology.* - 2015. - Vol. 100, № 2. - P. 143-148.

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ

VE – легочная вентиляция

BF – частота дыхания

VT – дыхательный объем

VO₂ – скорость потребления кислорода

VCO₂ – скорость выделения углекислого газа

EqO₂ – вентиляторный эквивалент по O₂

EqCO₂ – вентиляторный эквивалент по CO₂

RER –газообменный коэффициент

FO₂ – коэффициент использования кислорода

SaO₂ – сатурация, насыщение гемоглобина крови кислородом

АД – артериальное давление

САД – систолическое артериальное давление

ДАД – диастолическое артериальное давление

ИМТ – индекс массы тела

КРС – кардиореспираторная система

ЭЭГ – электроэнцефалограмма

ИГСМА – индивидуальная глубина снижения мощности α-ритма

ИК – индекс Кердо

ПАНО – порог анаэробного обмена

МПК – максимальное потребление кислорода

HR – частота сердечных сокращений

Fi O₂ – концентрация кислорода во вдыхаемой смеси

FeO₂ – концентрация кислорода в выдыхаемой смеси

PetCO₂ – концентрация CO₂ в конечной порции выдыхаемого воздуха

PetO₂ – концентрация O₂ в конечной порции выдыхаемого воздуха

РСА – респираторная синусовая аритмия

КСР – кислородная стоимость работы

$W_{\text{пано}}$ – порог анаэробного обмена

$W_{\text{пано}}$ от МПК – доля потребления кислорода от МПК

ИМТ – индекс массы тела

HVR – прирост вентиляции на прирост сатурации

HBDR – прирост глубины дыхания на прирост сатурации

HBfR – прирост частоты дыхания на прирост сатурации

HHR – прирост ЧСС на прирост сатурации

SBLF – кожный кровоток

MBLF – мышечный кровоток