

ХЕМОРЕФЛЕКТОРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТИВНОГО РЕАГИРОВАНИЯ НА ДЕЙСТВИЕ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ

Кривошеков С.Г., Балиоз Н.В.

НИИ физиологии и фундаментальной медицины СО РАМН, г. Новосибирск

РЕЗЮМЕ

Анализ хеморефлекторных механизмов адаптивного реагирования функций организма на действие экстремальных факторов открывает перспективы для понимания роли фенотипа в этом процессе,

а также для поиска новых методов прогноза и диагностики. Проанализирована индивидуально-типологическая вариабельность гипоксической устойчивости и мышечной работоспособности у здоровых людей с различными видами привычной спортивной деятельности. Установлено, что процесс формирования новых нейро-висцеральных взаимодействий, который происходит под влиянием индивидуального тренировочного процесса, отражается на реактивности сердечно-сосудистой и дыхательной систем организма в ответ на гипоксию. Адаптивная стратегия вносит изменения в реактивности системных ответов на гипоксическое воздействие, которое коррелирует с аэробной мощностью работы и электроэнцефалографической (ЭЭГ) активностью мозга у спортсменов разных специализаций. Индивидуально-типологические характеристики (типология нервной системы) также опосредуют ЭЭГ-ответы при гипоксическом воздействии, но они могут модифицироваться под влиянием фенотипических механизмов адаптации (аэробный, анаэробный или смешанный тип индивидуального тренировочного процесса).

Полученные результаты свидетельствуют, что спортивные нагрузки формируют специфическую настройку механизмов хеморефлекторной регуляции кардиореспираторной системы.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: хеморефлекторные механизмы, гипоксия, спортсмены, ЭЭГ, темперамент.

Введение

Как известно, поддержание газового гомеостаза организма является приоритетной задачей для организма, ответственность за выполнение которой лежит на системе хеморецепторных датчиков, дыхательной системе и крови. Главная функция системы регуляции дыхания – поддержание вентиляции легких, адекватной метаболическим нуждам организма, а если точнее, то в соответствии с продукцией CO_2 , зависящей, в свою очередь, от потребления кислорода. Регуляция дыхания – весьма сложный процесс со многими компонентами, в котором существенная роль принадлежит центральной мозговой регуляции. Доказано, что собственно дыхательные нейроны мозгового ствола не обладают сколько-нибудь специфической чувствительностью к изменениям газового состава и кислотно-основного состояния омывающей их крови [1]. Их

активация, вызванная действием гиперкапнии, гипоксии, ацидоза, опосредуется стимуляцией соответствующих хемосенсоров. При этом физиологическая функция легочной вентиляции обеспечивается меняющейся по интенсивности афферентной импульсацией, поступающей в центральный дыхательный механизм из специализированных хемочувствительных структур.

У млекопитающих и человека хеморецептивная стимуляция – неременное условие ритмической активности бульбарных дыхательных нейронов, управляющих сокращениями респираторных мышц. И хотя основной целью дыхания является доставка кислорода клеткам, вентиляция легких управляется преимущественно в соответствии с продукцией в организме CO_2 , т.е. поддерживается прежде всего не «кислородный», а «углекислотный» гомеостаз.

Для изучения хеморецепторных и хеморегуляторных механизмов у человека широкую популярность получили гиперкапнические и гипоксические тесты.

✉ Кривошеков Сергей Георгиевич, тел./факс 8 (383) 335-95-56;
e-mail: krivosch@physiol.ru

Реакция дыхания на хеморецептивные стимулы в этих тестах основана на изменении физиологических ответных реакций при вдыхании газовых смесей с повышенным или пониженным содержанием O_2 и CO_2 . Так как стимуляция бульбарных хемочувствительных структур и артериальных хеморецепторов (так называемый хеморецептивный драйв) служит неперенным условием поддержания ритмической активности центрального дыхательного механизма, изменение состава вдыхаемой смеси ведет к изменению этой активности. Эффектом гиперкапнической стимуляции является повышение центральной инспираторной активности и порога инспираторного торможения, вследствие чего наблюдается рост легочной вентиляции за счет как учащения, так и углубления дыхания. Изменение состава вдыхаемого воздуха от атмосферного до гипоксического или гипероксического вызывает сдвиг порогов для дыхательных реакций и симпатической активности, а также реакций сердца во время возвратного гиперкапнического теста [2], что указывает на интеграцию дыхательных и сердечно-сосудистых реакций при хеморецепторных воздействиях.

Изменение газового состава вдыхаемого воздуха, которое происходит при гипоксическом или гиперкапническом тесте, воспринимается организмом как стресс. Как известно, ответные реакции организма при стрессе весьма переменны, зависят от типологии личности, темперамента, текущего эмоционального состояния, уровня тревожности [3–5]. Поэтому, наряду с получением информации об индивидуальной хеморецепторной чувствительности, наблюдение за динамикой хеморецепторных ответов позволяет диагностировать динамику изменений функциональных состояний. Прогнозирование функциональных состояний на основе характера ответных реакций важно для диагностики состояния спортсмена. Показано, что лица разных темпераментов по-разному реагируют на гипоксический стресс и эта реакция обеспечивается разным физиологическим подкреплением [6, 7]. Установлено, что индивидуально повышенный уровень хемочувствительности к гипоксии и гиперкапнии может служить ранним прогностическим маркером сердечной недостаточности и смерти [8].

Важное значение имеет анализ регулярных механизмов, вовлекаемых в процесс индивидуальной адаптации. При таком подходе физиологическая сущность долговременной адаптации заключается в оптимизации совокупности реактивных свойств систем, направленной на целевую реализацию функциональных возможностей организма, а процесс адаптации организма спортсменов к физическим нагрузкам – в усо-

вершенствовании и перестройке имеющихся физиологических механизмов регуляции для повышения способности мобилизации и использования функциональных резервов организма. Предполагается, что в основе возникающих индивидуальных различий при адаптации к разным видам спортивной деятельности лежат наследственные особенности системной реактивности центральной нервной системы на нейрогуморальные стимулы, особенности метаболизма, которые находятся под генетическим контролем, специфика нервно-мышечного аппарата, особенности вегетативного баланса, индивидуально-типологические характеристики высшей нервной деятельности. В этой связи вызывает интерес изучение хеморецепторной чувствительности (chemosensitivity) и электроэнцефалографической (ЭЭГ) активности мозга в условиях гипоксического тестирования у лиц разного темперамента. Я. Стреляу и соавт. разработали регуляторную теорию темперамента, в которой базисными категориями являются энергетика (интенсивные аспекты поведения) и время (аспекты, относящиеся к продолжительности поведения) [9]. Соответственно этому подходу выделены две характеристики темперамента, связанные с уровнем энергетического обеспечения жизнедеятельности (активность и реактивность), и пять характеристик, сведенных с протеканием реакций во времени: скорость реакции, подвижность, последствие реакции, темп реакций и ритмичности [9, 10]. Предполагается, что связь ритмов электроэнцефалограммы (ЭЭГ) и темперамента базируется на свойствах структуры темперамента, которая обеспечивается двумя основными компонентами – активностью и эмоциональностью [11, 12].

Цель исследования – изучить индивидуально-типологическую переменность гипоксической устойчивости и мышечной работоспособности у здоровых людей с различными видами привычной спортивной деятельности и провести анализ хеморефлекторных механизмов адаптивного реагирования функций организма на действие экстремальных факторов.

Были сформулированы следующие задачи:

1) сравнить функции кардиореспираторной системы у лиц, не занимающихся спортом (контроль), спортсменов-пловцов (модель систематической гипоксической гипоксии в сочетании с гипоксией нагрузки) и спортсменов-лыжников (модель гипоксии нагрузки без ограничения внешнего дыхания) в условиях гипоксической и мышечной нагрузки;

2) определить связь гипоксической реактивности с аэробными и анаэробными резервами организма при различных моделях тренировочного процесса;

3) оценить особенности изменений ритмов ЭЭГ при действии острой гипоксии у спортсменов разных темпераментов, с разным уровнем гипоксической устойчивости, занимающихся двумя разными видами спортивной деятельности.

Материал и методы

В эксперименте на добровольной основе принимали участие 24 здоровых мужчины в возрасте от 18 до 26 лет – спортсмены высокой квалификации (I взрослый разряд, кандидаты в мастера спорта, мастера спорта): пловцы и лыжники. Сбор данных проводился в одно и то же время суток в утренние часы.

Психологическое тестирование включало следующие психологические опросники.

1. Модернизированный опросник Айзенка (EPG-R), предназначенный для диагностики уровня нейротизма, экстра-интроверсии и психотизма [13].

2. Опросник для изучения темперамента Я. Стреляу [14]. Шкалы: сила по возбуждению, сила по торможению, подвижность.

3. Опросник «Темперамент – формальные характеристики поведения», FCB-TI [10]. Шкалы: динамичность, настойчивость, сенсорная чувствительность, эмоциональная реактивность, выносливость, активность.

4. Опросник Спилберга–Ханина [15] для оценки уровня личностной и реактивной тревожности.

В фоне у всех испытуемых измеряли антропометрические показатели: рост, вес, процентное содержание жира, индекс массы тела – BMI (определитель отложенный жира OMRON BF 306), артериальное давление.

В гипоксическом тесте запись физиологических показателей проводилась в трех состояниях: 1) фон – дыхание атмосферным воздухом, нормоксия (10 мин); 2) дыхание газовой смесью через маску в нормобарических условиях с плавным снижением содержания кислорода с 20,9 до 10% в течение 25 мин со скоростью 1% в минуту; 3) дыхание атмосферным воздухом, восстановительный период (10 мин). Исследование проводилось в специализированной звуко- и светоизолированной камере с контролируемой температурой (+23 °C) при слабом искусственном освещении.

Для воспроизведения гипоксии использовали способ разбавления атмосферного воздуха в емкости объемом 250 л газовой смесью с 10%-м содержанием кислорода (ГГС – 10%) от гипоксикатора «Тибет-4». В процессе эксперимента относительное содержание кислорода во вдыхаемой смеси (PO₂ инсп) плавно понижалось

и к 11-й мин теста достигало в среднем 13–12%, а к 20-й мин доходило до 10%. В процессе гипоксической нагрузки непрерывно регистрировались параметры газообмена на газоанализаторе Oхусон Pro (Германия) в выдыхаемом воздухе и сатурация крови (SpO₂) с помощью пульсоксиметра.

Аэробные резервы организма определяли путем предъявления ступенчато нарастающей (по 5 Вт каждые 30 с) велоэргометрической нагрузки при скорости педалирования 60 об/мин. Порог анаэробного обмена (ПАНО) вычислялся по алгоритму штатной расчетной программы газоанализатора Oхусон Pro (метод V-slope), когда на графике зависимости вентиляторного эквивалента O₂ от мощности нагрузки определялась точка перегиба, за которой эквивалент начинал резко увеличиваться [16]. Рассчитывали уровень максимального потребления кислорода (МПК), а также долю потребления кислорода при ПАНО от МПК.

Электроэнцефалограмму регистрировали при гипоксическом тесте на программно-аппаратном комплексе БИ-01Р (Россия) монополярно в отведении PZ. Регистрация ЭЭГ проводилась в состоянии покоя с закрытыми глазами (1 мин) и в пробе на открывание глаз (30 с). Эти же пробы повторили при гипоксической нагрузке (11-я и 25-я мин) и на 10-й мин восстановления. Для контроля за движением глаз использовалась запись электромиограммы от мышц лба. Выходные данные анализировались с помощью специализированной программы Win EEG (Мицар, Санкт-Петербург). Выделяли и анализировали диапазоны α - (8–13 Гц), α_1 - (8–10 Гц) и α_2 - (11–13 Гц), β - (14–30 Гц), θ -ритмов (4–7 Гц). Частоту максимального пика α -диапазона для широкой полосы 6–14 Гц рассчитывали также с помощью программы Win EEG общепринятым методом [17]. Выраженность (глубина) индивидуальной реакции α -десинхронизации (ИГСМА) оценивалась по проценту снижения спектральной амплитуды максимального пика α -ритма в реакции на открывание глаз [18]. Индивидуальная ширина α -диапазона устанавливалась в соответствии с уровнем депрессии амплитуды спектра мощности в полосе активности ЭЭГ 6–14 Гц в ответ на открывание глаз. В качестве критерия при определении нижней и верхней границ α -диапазона принимались значения, в пределах которых наблюдалась депрессия амплитуды спектра более чем на 20% в ответ на открывание глаз [17].

Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью пакета программ Statistica 9.0 for Windows. Рассчитывали групповые средние значения M и их стандартные ошибки m . Для парных и межгрупповых сравнений применяли t -критерий

Стьюдента. Также использовали корреляционно-регрессионный анализ. Расчетные данные представлены в виде $M \pm m$.

Результаты и обсуждение

Как показали результаты межгруппового анализа (табл. 1), в покое различия у пловцов и представителей группы контроля по частоте сердечных сокращений (ЧСС), показателям внешнего дыхания и газообмена статистически незначимы ($p > 0,05$). У лыжников в фоне ЧСС составляет $(65,8 \pm 2,4)$ уд/мин, что ниже, чем в контроле $((77,4 \pm 2,4)$ уд/мин, $p < 0,01$). Сравнение лыжников с пловцами показало различия по интенсивности внешнего дыхания – у лыжников частота дыхания $((12,5 \pm 1,1)$ мин) и легочная вентиляция $((10,1 \pm 0,5)$ л/мин) ниже ($p < 0,05$), чем у пловцов: $(17,9 \pm 1,5)$ л/мин и $(12,6 \pm 0,6)$ л/мин, соответственно. Это компенсируется высокой эффективностью дыхания у лыжников по сравнению с другими сравниваемыми группами. Так, вентиляторный эквивалент O_2 в группе лыжников составляет $(30,9 \pm 1,3)$ л/л, тогда как в группах контроля и пловцов – $(36,9 \pm 1,9)$ л/л ($p < 0,05$), что свидетельствует об инотропном эффекте лыжных тренировок.

Вентиляторная реакция (реактивность на гипоксию) $((+2,46 \pm 0,22)$ л/мин) наиболее выражена в группе пловцов за счет роста частоты дыхания $((+2,67 \pm 0,73)$ мин), тогда как в контроле и у лыжников возрастает только глубина дыхания. Известно, что недостаток кислорода при гипоксии может компенсироваться преимущественно увеличением как легочной в целом, так и альвеолярной вентиляции через механизм изменения реактивности дыхательного центра [19,20]. Вероятно, регулярные занятия плаванием с дозированным дыханием [21] повышают реактивность вентиляторного ответа на гипоксию, в основе которого лежит изменение чувствительности нервных центров дыхания к дефициту кислорода. За счет этого насыщение гемоглобина крови кислородом поддерживается на высоком уровне.

У лыжников содержание CO_2 в конечной порции выдоха составляет $(4,88 \pm 0,08)$ кПа, что выше ($p < 0,05$), чем у пловцов $((4,57 \pm 0,08)$ кПа). Это указывает на более низкую чувствительность (реактивность) дыхательного центра лыжников, что, возможно, допускает более сильное падение сатурации в условиях гипоксии, несмотря на высокую эффективность внешнего дыхания.

Как известно, уже однократное гипоксическое воздействие включает защитные механизмы: активируется симпатическая нервная система, возрастает количество функционирующих капилляров на фоне

снижения артериального давления [20, 22–25]. Межгрупповой анализ функционального состояния вегетативной нервной системы (ВНС) в условиях фона показал, что в контрольной группе индекс Кердо (ИК) смещен

в парасимпатическую сторону $(-4,33 \pm 2,98)$. Среди пловцов есть лица с преобладанием как симпатического, так и парасимпатического влияния, но в среднем по группе $ИК = (0,63 \pm 3,34)$, что свидетельствует об активирующем влиянии ВНС на функции кардиореспираторной системы у пловцов. Следствием этого является интенсификация реакций кардиореспираторной системы под действием гипоксии и в результате поддержание насыщения гемоглобина крови O_2 на более высоком уровне. У лыжников сильнее выражены парасимпатические влияния: $ИК = (-20,36 \pm 4,58)$, что достоверно меньше, чем в контроле и у пловцов ($p < 0,01$). Это может быть одной из причин менее выраженного ответа внешнего дыхания и сердца на гипоксию и большего падения SaO_2 .

Таблица 1

Показатели внешнего дыхания, газообмена и сердечно-сосудистой системы у физически нетренированных лиц (контроль), пловцов и лыжников в покое ($M \pm m$)			
Показатель	Контроль	Пловцы	Лыжники
Частота дыхания, в минуту	$14,8 \pm 0,9$	$17,9 \pm 1,5$	$12,5 \pm 1,1^{\wedge}$
Дыхательный объем, л	$0,80 \pm 0,06$	$0,74 \pm 0,05$	$0,85 \pm 0,06$
Легочная вентиляция, л/мин	$11,5 \pm 2,6$	$12,6 \pm 0,6$	$10,1 \pm 0,5^{\wedge\wedge}$
Потребление кислорода, л/мин	$0,27 \pm 0,02$	$0,22 \pm 0,01$	$0,29 \pm 0,01$
Вентиляторный эквивалент O_2 , л/л	$36,9 \pm 1,9$	$36,7 \pm 1,6$	$30,9 \pm 1,3^{* \wedge}$
Выделение углекислого газа, л/мин	$0,25 \pm 0,02$	$0,27 \pm 0,02$	$0,25 \pm 0,01$
Вентиляторный эквивалент CO_2 , л/л	$40,7 \pm 1,8$	$41,6 \pm 2,2$	$37,1 \pm 0,8$
Сатурация гемоглобина крови кислородом, %	$98,3 \pm 0,4$	$98,2 \pm 0,2$	$98,0 \pm 0,3$
Парциальное давление CO_2 в конце выдоха, кПа	$5,42 \pm 0,13$	$4,99 \pm 0,11$	$5,14 \pm 0,08$
Частота сердечных сокращений, уд/мин	$77,4 \pm 2,4$	$73,3 \pm 3,9$	$65,8 \pm 2,4^{**}$

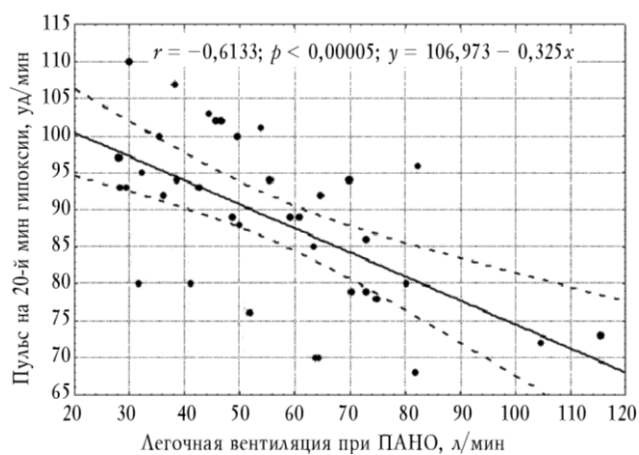
Примечание. * – $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$ – уровень значимости отличий от контрольной группы; \wedge – $p \leq 0,05$, $\wedge\wedge$ – $p \leq 0,01$ – уровень значимости различий между лыжниками и пловцами.

Корреляционно-регрессионный анализ для массива обследованных лиц, включающего группы контроля, пловцов и лыжников, выявил зависимость между индексом Кердо (функциональным состоянием ВНС) и вентиляторным эквивалентом O_2 (EqO_2) (эффективностью связывания кислорода) в фоне ($ИК = -84,25 + 2,01 EqO_2$; $r = 0,61$; $p < 0,001$) и на 20-й мин гипоксического воздействия ($ИК = -79,65 + 1,60 EqO_2$; $r = 0,67$; $p < 0,001$). При этом чем выше симпатический тонус,

тем ниже эффективность связывания кислорода, как в фоне, так и при гипоксии.

Таким образом, в процессе индивидуальной адаптации к различным видам спортивной деятельности происходит перенастройка активности отделов ВНС, которая влияет на частоту и глубину внешнего дыхания и, соответственно, на интенсивность процессов связывания кислорода в легких и тканях. В целом это доказывает, что эффективность дыхательных процессов и функциональное состояние ВНС тесно взаимосвязаны.

Корреляционно-регрессионный анализ, проведенный для всего массива обследованных лиц, показал наличие обратной зависимости между ЧСС на 20-й мин пролонгированного нарастающего по силе гипоксического воздействия и легочной вентиляцией при нагрузке на уровне ПАНО с коэффициентом корреляции $r = -0,61$ и значимостью $p = 0,00005$ ($y = 106,973 - 0,325x$) (рис. 1). Также выявлена корреляция ЧСС при гипоксии и частоты дыхания при ПАНО: $y = 105,993 - 0,646x$, $r = -0,48$, $p < 0,01$. Таким образом, индивидуальная сильная реакция ЧСС на гипоксию наблюдается у лиц с низкой легочной вентиляцией при ПАНО. И наоборот, высокая легочная вентиляция при ПАНО у лиц с низкой ЧСС – при гипоксическом воздействии. Это свидетельствует об индивидуальных адаптивных перенастройках функциональных связей в ответных реакциях сердца и легких на гипоксию и физическую нагрузку. Тот факт, что высокая вентиляция легких сочетается с высоким уровнем газообмена, объясняет наличие корреляции индивидуальной ЧСС на 20-й мин гипоксии не только с легочной вентиляцией, но и с потреблением кислорода ($y = 106,100 - 0,009x$; $r = -0,58$; $p < 0,001$) и выделением углекислого газа при ПАНО ($y = 106,436 - 0,008x$; $r = -0,59$; $p < 0,001$).



Зависимость между пульсом на 20-й мин гипоксии и легочной вентиляцией при ПАННО

С другой стороны, выявлена обратная зависимость между легочной вентиляцией при гипоксическом воздействии и содержанием CO_2 в конечной порции выдоха при ПАНО ($y = 34,824 - 3,715x$, $r = -0,47$, $p < 0,01$). То есть, чем выше способность гемоглобина крови отдавать кислород мышцам при физической работе, тем меньше вентиляторная реакция на гипоксическое воздействие. При этом чем выше эффективность связывания кислорода при гипоксии (чем ниже вентиляторный эквивалент O_2), тем ниже доля анаэробных резервов, определяемая с помощью велоэргометрического теста, как доля потребления кислорода при ПАНО от МПК ($y = 54,462 - 0,226x$, $r = -0,56$, $p < 0,00$). Высокая эффективность связывания кислорода в условиях гипоксии соответствует повышенной аэробной эффективности при физической работе, низкая – низкой. На это указывает обратная зависимость индивидуальных вентиляторного эквивалента O_2 при гипоксии и мощности нагрузки при достижении ПАНО ($y = 50,357 - 0,064x$, $r = -0,54$, $p < 0,001$). То есть во время высоких аэробных резервов и развиваемой аэробной мощности физической нагрузки эффективность связывания кислорода при гипоксическом воздействии оказывается высокой.

Анализ динамики ритмов ЭЭГ для всей выборки показал наличие больших дисперсий изменения их мощности в целом по выборке. Это, по нашему мнению, объясняется разной индивидуальной скоростью включения компенсаторных реакций на действие гипоксии у испытуемых, а также разной выраженностью перераспределения кровотока у спортсменов разных видов спорта (от которого зависит степень развития гипоксии тканей мозга). Анализ взаимосвязи индивидуальных темпераментальных свойств обследуемых и ЭЭГ-ритмов обнаружил, что на разных этапах гипоксического теста наибольшее количество достоверных (отрицательных) корреляционных связей существует между показателями α_1 - и α_2 -ритмов и конструктом «выносливость» по опроснику Я. Стреляу (FCB-TI). Конструкт «выносливость» в трактовке регуляторной теории темперамента [9] отражает «способность адекватно реагировать на длительную или максимальную стимуляцию».

Применительно к полученным данным отрицательная корреляция «выносливость» – α -ритм показывает, что более выносливые индивиды имеют более низкие значения α -ритма как в фоне, так и в процессе гипоксического теста. При разделении всех испытуемых на две подгруппы (по медиане) на более выносливых (БВ) и менее выносливых (МВ) установлены высоко достоверные различия между группами по α_1 - и α_2 -мощности при различных состояниях (табл. 2).

Для наглядности вычислены изменения в мощности $\alpha 1$ - и $\alpha 2$ -ритмов в процессе гипоксического теста в процентах по отношению к фону: $\Pi = (Mг - Mф) / Mф \cdot 100$ (где Π – процент отклонения; $Mг$ – мощность α -ритма при гипоксии; $Mф$ – мощность α -ритма в фоне). Обнаружено, что соотношение коэффициента мощности $\alpha 1 / \alpha 2$ -ритмов у БВ в фоне смещено в сторону преобладания высокочастотного поддиапазона $\alpha 2$ -ритмов ($K = 0,45$), а у МВ в сторону более низкочастотного поддиапазона $\alpha 1$ -ритма ($K = 2,0$). Изменение мощности низкочастотного $\alpha 1$ -поддиапазона в гипоксическом тесте проявляется в обеих группах незначительно, тогда как усиление в $\alpha 2$ -поддиапазоне отчетливо наблюдается в группе МВ (+127% на 11-й мин, $p < 0,05$ и +54% на 25-й мин), а в группе БВ отмечается снижение (-60% на 11-й мин, $p < 0,05$ и -46% на 25-й мин, $p < 0,05$). Вероятно, гипоксическая нагрузка для более выносливых спортсменов воспринимается как менее серьезный стрессорный фактор, чем для МВ, и сопровождается адаптивным переходом в состояние ограничения мозговой активности. Можно полагать, что индивидуальные особенности конструкта «выносливость» характеризуются более низкой мощностью α -спектра в сочетании со смещением индивидуального спектра в сторону высокочастотного (в сторону $\alpha 2$ -поддиапазона), обеспечивая большую толерантность мозга к гипоксическим воздействиям. В литературе есть единичные наблюдения, что более низкие показатели мощности α -диапазона обнаруживают у более успешных спортсменов [26]. При внутригрупповом анализе установлено, что группа БВ состоит исключительно из лыжников высокой квалификации (мастера спорта), тогда как в группе МВ присутствуют все пловцы и лыжники менее высокого спортивного уровня. Это послужило основанием для предположения, что специфика тренировок пловцов (по принципу адаптивного биоуправления) может играть существенную роль в направленной модуляции паттерна дыхания и α -диапазона ЭЭГ при гипоксии.

Таблица 2

Мощность показателей α -ритмов (mV^2) и их отклонение от фона (%) в процессе гипоксической пробы у испытуемых с разным уровнем конструкта «выносливость» (по методике FSB-Ti) ($M \pm m$)

Показатель	МВ	БВ
$\alpha 1$ -фон	21,1 \pm 6,3	5,5 \pm 1,6*
$\alpha 1$ -гипоксия, 11-я мин	24,4 \pm 5,3 (+15%)	6,5 \pm 1,8 (+18%)*
$\alpha 1$ -гипоксия, 25-я мин	14,8 \pm 3,9 (-29%)	3,4 \pm 1,0 (-38%)*
$\alpha 2$ -фон	10,8 \pm 5,3	12,8 \pm 3,3
$\alpha 2$ -гипоксия, 11-я мин	24,6 \pm 6,2 (+127%)	5,1 \pm 1,0 (-60%)*
$\alpha 2$ -гипоксия, 25-я мин	16,7 \pm 3,6 (+54%)	6,8 \pm 2,6 (-46%)*

Примечание. Жирным шрифтом – отличия достоверны по сравнению с фоном на уровне $p < 0,05$; * – отличия между группами на уровне $p < 0,05$.

Анализ межгрупповых различий мощности $\alpha 1$ - и $\alpha 2$ -поддиапазонов ЭЭГ в ответных реакциях на гипоксию в зависимости от привычного вида физической активности представлен в табл. 3. Привлекает внимание соотношение $\alpha 1$ - и $\alpha 2$ -поддиапазонов, которое у пловцов выглядит как 2 : 3 по сравнению с лыжниками (1 : 1), т.е. у пловцов это соотношение отчетливо смещено в сторону более высокочастотного $\alpha 2$ -ритма. При межгрупповом сравнении по показателю ИГСМА, отражающему десинхронизацию ритма при открывании глаз, обнаружено, что достоверное снижение ИГСМА по сравнению с фоном наблюдается только у пловцов ($t = 2,31$) в условиях гипоксии, тогда как у лыжников различия недостоверны (табл. 3).

Таблица 3

Динамика показателей мощности α -ритма (mV^2) и ИГСМА (%) у пловцов и лыжников в фоне и при воздействии гипоксии

Показатель	Фон	Гипоксия 11-я мин	Гипоксия 25-я мин	Восстан. 11-я мин
<i>Пловцы</i>				
$\alpha 1$ -ритм	14,20 \pm 2,95	20,19 \pm 3,44	7,30 \pm 1,86*	13,83 \pm 6,4
$\alpha 2$ -ритм	22,26 \pm 3,2	14,09 \pm 2,91*	16,94 \pm 6,82	27,8 \pm 13,2
ИГСМА, %	92	70*	85	84
<i>Лыжники</i>				
$\alpha 1$ -ритм	13,02 \pm 4,83	11,67 \pm 3,04	9,79 \pm 3,17	9,24 \pm 3,10
$\alpha 2$ -ритм	14,07 \pm 3,48	15,16 \pm 4,59	9,76 \pm 2,16	14,46 \pm 4,16
ИГСМА, %	76^	66	74	67

Примечание. * – $p < 0,05$ по сравнению с фоном; ^ – $p < 0,05$ при межгрупповом сравнении.

По полученным данным как в покое, так и в условиях гипоксии десинхронизация α -ритма, глубина которой свидетельствует об уровне активации мозга (ИГСМА), у пловцов выше, чем у лыжников. Вероятно, более выраженная реакция десинхронизации ЭЭГ у пловцов свидетельствует, что чувствительность и реактивность ретикулярной и лимбической систем у пловцов выше, что и отражается в большем приросте ритма и объема дыхания в ответ на гипоксию, и как следствие – сохранением более высокой сатурации крови в условиях гипоксического теста. Возможно, у пловцов развиты превентивные механизмы усиления мозговой и висцеральной активности в условиях гипоксии, о чем говорят более высокие значения SpO_2 в конце гипоксического теста.

Таким образом, динамика альфа-ЭЭГ-активности сопрягается с особенностями дыхания при адаптации к разным типам физической нагрузки. Ранее нами было показано, что в условиях гипоксии пловцы по сравнению с лыжниками демонстрируют специфическую

картину газообмена в коротком гипоксическом тесте (большее снижение потребления O_2 в условиях гипоксии и более значительное его усиление в период нормоксии) [27, 28]. Следовательно, индивидуальные особенности дыхания в ходе физического тренировочного процесса могут оказывать модулирующее влияние на чувствительность мозговых структур к гипоксии. В свою очередь, автоматия дыхательного центра также, по-видимому, модулируется корковыми осцилляциями, которые способны снижать или повышать порог его возбудимости, приспособлявая дыхание к текущим запросам привычной жизнедеятельности организма. Можно полагать, что в этом находят отражение хеморефлекторные механизмы адаптивного реагирования организма. Это подтверждает общебиологическую точку зрения, что чем выше удельный вес специфических форм жизнедеятельности (в нашем случае спорта) в признаках, регулируемых на психофизиологическом уровне, тем ниже доля генетических влияний и наследственности и выше – средовых влияний [29].

Выводы

1. Длительные изменения характера взаимодействий механизмов центрального управления и висцеральных функций в процессе постоянных тренировок формируют и закрепляют новые нейро-висцеральные взаимодействия интеграции мозга и тела.

2. Процесс формирования новых нейро-висцеральных взаимодействий находит отражение в динамике специфической реактивности ответов висцеральных систем организма на гипоксическое воздействие, которое зависит от характера индивидуального тренировочного процесса. Центры, формирующие ответ организма на гипоксию, воспроизводят ту стратегию, которая была наработана в ходе длительных привычных тренировок.

3. Реактивность системных ответов на гипоксическое воздействие коррелирует с аэробной мощностью работы. У лиц с высоким МПК отмечена низкая реактивность ответов внешнего дыхания и сердца на гипоксическое воздействие, а с низким МПК – высокая. В этом отражается стратегия закрепления полезного результата.

4. Установлены индивидуально-типологические особенности реагирования ЭЭГ спортсменов на гипоксическое воздействие, которое достоверно проявляется в высокочастотном $\alpha 2$ -поддиапазоне. Типологически менее выносливые субъекты отвечают достоверным повышением мощности $\alpha 2$ -поддиапазона по сравнению с фоном в ответ на стресс (гипоксию), тогда как более выносливые субъекты даже снижают мощность $\alpha 2$ -диапазона в условиях гипоксии.

Работа поддержана Грантом Президиума РАН «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны РФ».

Литература

1. Mitchell R.A., Herbert D.A. The effect of carbon dioxide on the membrane potentials of medullary respiratory neurons // Brain Res. 1974. V. 75. P. 345–349.
2. 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.
3. Симонов П.В. Эмоциональный мозг. М.: Наука, 1981. 214 с.
4. Симонов П.В. Мотивированный мозг. М.: Наука, 1987. 237 с.
5. Дьякова С.Д., Руденко Л.П. Динамика индивидуального предпочтения вероятности и ценности подкрепления при развитии экспериментального невроза // ЖВНД. 1999. Т. 43, № 3. С. 443.
6. Кривошеков С.Г., Ковтун Л.Т., Некупелова Н.В. Реакция кардиореспираторной системы здоровых людей на гипоксическое воздействие в зависимости от психофизиологических характеристик // Бюл. СО РАМН. 2010. Т. 30. № 4. С. 14–18.
7. Ковтун Л.Т., Татауров Ю.А., Мельников В.Н., Кривошеков С.Г. Анализ сатурации гемоглобина артериальной крови кислородом на дыхание гипоксической смесью // Физиология человека. 2011. Т. 37, № 3. С. 64–69.
8. Giannoni A., Emdin M., Bramanti F., Iudice G., Francis D. et al. Combined Increased Chemosensitivity to Hypoxia and Hypercapnia as a Prognosticator in Heart Failure // J. of the American College of Cardiology. 2009. V. 53. № 21. doi:10.1016/j.jacc.2009.02.030.
9. Стреляу Я., Митина О., Завадский Б., Бабаева Ю., Менчук Т. Методика диагностики темперамента. М.: Смысл, 2007. 104 с.
10. Strelau J., Zawadzki B. The Formel Characteristics of Behavior – Temperament Inventory (FCB-TI): Validity studies // European Journal of Personality. 1995. № 9. P. 207.
11. Русалов В.М. Биологические основы индивидуально-биологических различий. М.: Наука, 1979. 129 с.
12. Небылицын В.Д. Психофизиологические исследования индивидуальных различий. М.: Наука, 1976. 133 с.
13. Айзенк Г.Ю. Структура личности. М.: КСП+, СПб.: Ювента, 1999. 464 с.
14. Столяренко Л.Д. Основы психологии. Практикум. Ростов н/Дон: Феникс, 1999. 576 с.
15. Ханин Ю.Л. Краткое руководство к применению шкалы реактивной и личностной тревожности Ч.Д. Спилберга. Л., 1976. 216 с.
16. 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. V. 83. Suppl. 3. P. 1–12.
17. Базанова О.М., Афтанас Л.И. Использование индивидуальных характеристик ЭЭГ для повышения эффективности нейробиоуправления // Журн. невропатологии и психиатрии им С.С. Корсакова. 2006. Т. 106, № 2. С. 31.
18. Базанова О.М., Афтанас Л.И. Индивидуальные показатели α -активности электроэнцефалограммы и невербальная креативность // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. 2007. № 1. С. 93.
19. Кривошеков С.Г., Диверт Г.М., Диверт В.Э. Индивидуальные особенности внешнего дыхания при прерыви-

- стой нормобарической гипоксии // Физиология человека. 2006. Т. 32, № 3. С. 62–69.
20. Кривошеков С.Г., Диверт Г.М., Диверт В.Э. Расширение функционального диапазона реакций дыхания и газообмена при повторных гипоксических // Физиология человека. 2005. Т. 31, № 3. С.100–107.
21. Counsilman J.E. Competitive swimming manual for coaches and swimmers. Bloomington, Indiana, Counsilman Co., 1977. 165 p.
22. 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.
23. Нестеров С.В. Особенности вегетативной регуляции сердечного ритма в условиях воздействия острой экспериментальной гипоксии // Физиология человека. 2007. Т. 31, № 1. С. 82–87.
24. Цанаев, В.Г., Бельская М.И. Механизмы нервной регуляции транспорта и утилизации кислорода при ишемической болезни сердца // Физиология человека. 1995. Т. 21, № 3. С. 101–105.
25. Bernardi L., Hayoz D., Wenzel R., Passino C., Calciati A., Weber R., Noll G. Synchronous and baroreceptor-sensitive oscillations in skin microcirculation: evidence for central autonomic control // *Amber. J. Physiol.* 1997. V. 273. P. 1867–1878.
26. Фомина Е.В. Сенсорные асимметрии у спортсменов. Омск: СибГУФК, 2003. 152 с.
27. Диверт В.Э., Водяницкий С.Н., Кривошеков С.Г. Реакции внешнего дыхания у спортсменов-лыжников в сеансе прерывистой нормобарической гипоксии // Физиология человека. 2008. Т. 34, № 2. С. 71–76.
28. Водяницкий С.Н., Диверт В.Э., Кривошеков С.Г. Внешнее дыхание и газообмен во время прерывистой нормобарической гипоксии у спортсменов с различным типом тренировочного процесса // Бюл. СО РАМН. 2011. Т. 31, № 3. С. 33–39.
29. Роль среды и наследственности в формировании индивидуальности человека / под ред. И.В. Равич-Щербо. М., 1998. 102 с.

Поступила в редакцию 01.11.2014 г.

Утверждена к печати 12.11.2014 г.

Кривошеков Сергей Георгиевич (✉) – профессор, зав. лабораторией «Функциональные резервы организма» НИИ ФФМ СО РАМН (г. Новосибирск).

Балиоз Наталья Владимировна – науч. сотрудник НИИ ФФМ СО РАМН (г. Новосибирск).

✉ Кривошеков Сергей Георгиевич, тел./факс 8 (383) 335-95-56; e-mail: krivosch@physiol.ru

ADAPTIVE CHEMORELECTORY MECHANISMS RESPONDING TO EXTREME FACTORS

Krivoschekov S.G., Balioz N.V.

¹Research Institute of Physiology and Fundamental Medicine, Novosibirsk, Russian Federation

ABSTRACT

An analysis of adaptive chemorelectory mechanisms responding of extreme factors opens prospects for understanding of a role of a phenotype in this process, and also for search of new methods of the forecast and diagnostics. We analysed individual-typological variability of hypoxic tolerance and muscular working capacity at healthy people with various kinds of habitual sports activity. It is established, that formatting of new neuro-visceral interactions which occurs under the influence of individual training process, is reflected in reactivity of cardiovascular and respiratory systems in response to hypoxia. Adaptive strategy produces changes in systemic response to hypoxia which correlates with aerobic work capacity and EEG activity of a brain at sportsmen of different specializations. Individually-typological characteristics of sportsmen (typology of nervous system) also mediate EEG response to hypoxia, but they can be modified by the influence of phenotypic adaptive mechanisms (aerobic, anaerobic or mixed type of individual training process). The obtained results testify, that sports loadings forms specific adjustment of mechanisms of chemorelectory regulation of cardiovascular and respiratory systems.

KEY WORDS: chemorelectory mechanisms, hypoxia, sportsmen, EEG, temperament.

Bulletin of Siberian Medicine, 2014, vol. 13, no. 6, pp. 146–154

References

1. Mitchell R.A., Herbert D.A. The effect of carbon dioxide on the membrane potentials of medullary respiratory neurons.

- Brain Res.*, 1974, vol. 75, pp. 345–349.
2. Shoemaker J.K., Vovk A., Cunningham D.A. Peripheral chemoreceptor contributions to sympathetic and cardiovascular responses during hypercapnia. *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 2002, vol. 80, pp. 1136.
 3. Simonov P.V. *Jemocional'nyj mozg*. Moscow, Nauka Publ., 1981. 214 p. (in Russian).
 4. Simonov P.V. *Motivirovannyj mozg*. Moscow, Nauka Publ., 1987. 237 p. (in Russian).
 5. D'jakova S.D., Rudenko L.P. Dinamika individual'nogo predpochtenija verojatnosti i cennosti podkrepnenija pri razvitii jeksperimental'nogo nevroza. *ZhVND*, 1999, vol. 43, no. 3, p. 443 (in Russian).
 6. Krivoshekov S.G., Kovtun L.T., Nekipelova N.V. Reakcija kardiorespiratornoj sistemy zdorovyh ljudej na gipoksicheskoe vozdejstvie v zavisimosti ot psihofiziologicheskikh karakteristik. *Bjulleten' SO RAMN – Bulletin of the Siberian Branch of the Russian Academy of Medical Sciences*, 2010, vol. 30, no. 4, pp. 14–18 (in Russian).
 7. Kovtun L.T., Tataurov Ju.A., Mel'nikov V.N., Krivoshekov S.G. Analiz saturacii gemoglobina arterial'noj krvi kislorodom na dyhanie gipoksicheskoy smes'ju. *Fiziologija cheloveka – Human Physiology*, 2011, vol. 37, no. 3, pp. 64–69 (in Russian).
 8. Giannoni A., Emdin M., Bramanti F., Iudice G., Francis D. et al. Combined Increased Chemosensitivity to Hypoxia and Hypercapnia as a Prognosticator in Heart Failure. *J. of the American College of Cardiology*, 2009, vol. 53, no. 21. doi:10.1016/j.jacc.2009.02.030.
 9. Strelyau Ya., Mitina O., Zavadsky B., Babaeva Yu., Menchuk T. *Metodika diagnostiki temperamenta*. Moscow, Smysl Publ., 2007. 104 p. (in Russian).
 10. Strelau J., Zawadzki B. The Formel Characteristics of Behavior – Temperament Inventory (FCB-TI): Validity studies. *European Journal of Personality*, 1995, no. 9, p. 207.
 11. Rusalov V.M. *Biologicheskie osnovy individual'no-biologicheskikh razlichij*. Moscow, Nauka Publ., 1979. 129 p. (in Russian).
 12. Nebylicyn V.D. *Psihofiziologicheskie issledovanija individual'nyh razlichij*. Moscow, Nauka Publ., 1976. 133 p. (in Russian).
 13. Ajzenk G.Ju. *Struktura lichnosti*. Moscow, KSP+ Publ.; SPb: Juventa Publ., 1999. 464 p. (in Russian).
 14. Stoljarenko L.D. *Osnovy psihologii. Praktikum*. Rostov-on-Don, Feniks Publ., 1999. 576 p. (in Russian).
 15. Hanin Ju.L. Kratkoe rukovodstvo k primeneniju shkaly reaktivnoj i lichnostnoj trevozhnosti Ch.D. Spilbergera. Leningrad, 1976. 216 p. (in Russian).
 16. 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 Kardiolog.*, 1994, vol. 83, suppl. 3, pp. 1–12.
 17. Bazanova O.M., Aftanas L.I. Ispol'zovanie individual'nyh karakteristik JeJeG dlja povyshenija jeffektivnosti nejobrjupavljenija. *Zhurn. Nevropatologii i psichiatrii im. S.S. Korsakova – S.S. Korsakov Journal of Neurology and Psychiatry*, 2006, vol. 106, no. 2, p. 31. (in Russian).
 18. Bazanova O.M., Aftanas L.I. Individual'nye pokazateli α -aktivnosti jelektrojencefalogrammy i neverbal'naja kreativnost'. *Rossijskij fiziologicheskij zhurnal im. I.M. Sechenova*, 2007, no. 1, p. 93. (in Russian).
 19. Krivoshekov S.G., Divert G.M., Divert V.Je. Individual'nye osobennosti vneshnego dyhanija pri preryvistoj normobaricheskoj gipoksii. *Fiziologija cheloveka – Human Physiology*, 2006, vol. 32, no. 3, pp. 62–69. (in Russian).
 20. Krivoshekov S.G., Divert G.M., Divert V.E. Rasshirenie funkcional'nogo diapazona reakcij dyhanija i gazoobmena pri povtornyh gipoksicheskikh, *Fiziologija cheloveka – Human Physiology*, 2005, vol. 31, no. 3, pp. 100–107.
 21. Counsilman J.E. *Competitive swimming manual for coaches and swimmers*. Bloomington, Indiana, Counsilman Co., 1977. 165 p.
 22. Bobyleva O.V., Glazachev O.S. Dinamika pokazatelej vegetativnoj reaktivnosti i ustojchivosti k ostroj dozirovannoj gipoksii v kurse interval'noj gipoksicheskoy trenirovki. *Fiziologija cheloveka – Human Physiology*, 2007, vol. 33, no. 2, pp. 81–89 (in Russian).
 23. Nesterov S.V. Osobennosti vegetativnoj reguljicii serdechnogo ritma v uslovijah vozdejstvija ostroj jeksperimental'noj gipoksii. *Fiziologija cheloveka – Human Physiology*, 2007, vol. 31, no. 1, pp. 82–87 (in Russian).
 24. Capaev, V.G., Bel'skaja M.I. Mehanizmy nervnoj reguljicii transporta i utilizacii kisloroda pri ishemicheskoj bolezni serdca. *Fiziologija cheloveka – Human Physiology*, 1995, vol. 21, no. 3, pp. 101–105 (in Russian).
 25. Bernardi L., Hayoz D., Wenzel R., Passino C., Calciati A., Weber R., Noll G. Synchronous and baroreceptor-sensitive oscillations in skin microcirculation: evidence for central autonomic control. *Amber. J. Physiol.*, 1997, vol. 273, pp. 1867–1878.
 26. Fomina E.V. *Sensornye asimmetrii u sportsmenov*. Omsk, SibGUFK, 2003. 152 p. (in Russian).
 27. Divert V.Je., Vodjanickij S.N., Krivoshekov S.G. Reakcii vneshnego dyhanija u sportsmenov-lyzhnikov v seanse preryvistoj normobaricheskoj gipoksii. *Fiziologija cheloveka – Human Physiology*, 2008, vol. 34, no. 2, pp. 71–76 (in Russian).
 28. Vodjanickij S.N., Divert V.Je., Krivoshekov S.G. Vneshnee dyhanie i gazoobmen vo vremja preryvistoj normobaricheskoj gipoksii u sportsmenov s razlichnym tipom trenirovochnogo processa. *Bjulleten' SO RAMN – Bulletin of the Siberian Branch of the Russian Academy of Medical Sciences*, 2011, vol. 31, no. 3, pp. 33–39 (in Russian).
 29. *Rol' sredi i nasledstvennosti v formirovanii individual'nosti cheloveka*. Pod. Red I.V. Ravich-Shherbo. Moscow, 1998. 102 p. (in Russian).

Krivoshekov Sergey G. (✉), Research Institute of Physiology and Fundamental Medicine, Novosibirsk, Russian Federation.

Balioz Natalia V., Research Institute of Physiology and Fundamental Medicine, Novosibirsk, Russian Federation.

✉ **Krivoshekov Sergey G.**, Ph./Fax +7 (383) 335-95-56; e-mail: krivosch@physiol.ru