

ЗМІНА РЕАКТИВНОСТІ СИСТЕМИ ДИХАННЯ ПІД ВПЛИВОМ СТОМЛЕННЯ В ПРОЦЕСІ ТРИВАЛОГО НАПРУЖЕНОГО ФІЗИЧНОГО НАВАНТАЖЕННЯ

В статті представлено результати дослідження змін реактивності системи дихання при виконанні тривалого (близько 1 години) фізичного навантаження “до відмови”, а також зміни швидкості дихальної реакції на короточасні впливи (тимчасові прямокутні збільшення потужності роботи, короточасні гіпоксичні та гіперкапічні стимули) під час виконання тривалої фізичної роботи. Визначено, що більша чутливість на CO_2-H^+ -стимул на фоні втоми сприяла підвищенню рівня дихальної компенсації метаболічного ацидозу та фізичної працездатності. При значній вираженості ацидемії і в кінці навантаження чутливість вентильаторної реакції на CO_2-H^+ -стимул істотно знижувалася.

Ключові слова: спорт, реактивність, кардіореспіраторна система, фізичні навантаження, гіперкапія, гіпоксія.

Постановка проблеми. Зміна комплексу проявів реактивності системи дихання в процесі напруженої спортивного тренування є відображенням інтеграції зовнішніх і внутрішніх факторів, одним з важливих механізмів оптимізації дихальної реакції. Однак, систематизованого вивчення цих питань не проводилося. Іншим важливим, але практично не дослідженим питанням є динаміка змін реактивності системи дихання на гуморальні і нервові фактори та їх роль в процесі виконання напруженого фізичного навантаження і в період їх післядії [1]. Дослідження цих питань може допомогти розумінню механізмів адаптації процесу розвитку витривалості за умов напруженої м'язової діяльності та формування особливостей реагування системи дихання, що обумовлюють зростання її функціональних можливостей.

Аналіз останніх публікацій. В процесі напруженого м'язового тренування мають місце глибокі ацидотичні і гіпоксичні зрушення. У процесі тривалих періодів м'язового тренування вони можуть змінювати свій стимулюючий ефект на реакції системи дихання. Так, показана важлива мобілізуюча роль “додаткової” гіпоксичної стимуляції для адаптації системи дихання [1 - 8]. М'язове тренування з чергуванням фізичних навантажень у звичайних і в гіпоксичних умовах протягом 19 тижнів приводило до стійкого підвищення $\dot{V}O_{2max}$ навіть у тренуваних осіб. Таке тренування підвищувало також тривалість роботи, що виконувалася “до відмови” та “анаеробну потужність” [9 - 11]. Оптимальне поєднання м'язового навантаження з гіпоксичною гіпоксією може бути ефективним засобом реалізації резервних можливостей організму людини. Разом з тим механізми такої реалізації недостатньо ясні. Так, є дані, що поглиблення гіпоксичних явищ в організмі при фізичних навантаженнях може бути одним з можливих механізмів, що в значній мірі посилює вагусні впливи на серце і приводить до зниження максимальної ЧСС [12, 13]. Було показано, що після періоду м'язового тренування в гіпоксичних умовах при виконанні фізичної роботи “до відмови” протягом декількох тижнів відзначаються знижені значення максимальної ЧСС [14, 15]. Максимальний рівень \dot{Q} і $\dot{V}O_2$ при роботі в гіпоксичних умовах в горах можуть лімітуватися зниженням максимальної ЧСС [16 - 18].

Можна припустити, що при тренуванні з максимальними фізичними навантаженнями адаптація до високого ступеня гіпоксичних, ацидемічних зрушень в організмі, накопичення ефектів гіпоксії м'язового навантаження може в певних умовах приводити до обмеження зростання або навіть до зниження максимальних величин \dot{V}_E і \dot{Q} , $\dot{V}O_{2max}$. Такі механізми можуть лежати в основі адаптованості системи дихання,

зниження її тренуємості при напруженій м'язовій діяльності. Про це може побічно свідчити відносно “гіпокінетична” вентиляторна реакція на навантаження, яка зустрічається у деяких спортсменів, а також залежність максимальних значень \dot{V}_E і ЧСС від комплексу умов виконання фізичної роботи [15, 19 - 25].

Є підстави вважати, що при цьому певним чином мають змінюватися співвідношення легеневої вентиляції, серцевого викиду з газообміном, з одного боку, і їх співвідношення зі зрушеннями внутрішнього середовища організму, з іншого. Однак, неясно в чому сутність оптимізації реактивності системи дихання та які механізми лежать в її основі в процесі підвищення максимальних можливостей системи. Через недостатнє розуміння механізмів фізіологічної адаптації системи дихання існують значні труднощі для розробки критеріїв оцінки впливу напруженого м'язового тренування, ступеня адаптації.

Мета. Для поглиблення розуміння ролі регуляторних факторів у збільшенні меж працездатності виникла необхідність проаналізувати зміни реактивності системи дихання в процесі напруженого м'язового навантаження, що виконується “до відмови” від подальшого його виконання.

Ставилося завдання досліди зміни реактивності системи дихання при виконанні тривалого (близько 1 години) фізичного навантаження “до відмови”, а також зміни швидкості дихальної реакції на короточасні впливи (тимчасові прямокутні збільшення потужності роботи, короточасні гіпоксичні та гіперкапічні стимули) під час виконання тривалої фізичної роботи.

Робота виконана відповідно до держбюджетної науково-дослідної теми «Технологія індивідуалізації тренувального процесу на основі фізіологічних критеріїв» (номер госрегистрации 0117U002388, 2017-2018 рр.) Міністерства освіти і науки України.

Матеріал і методи

При виконанні тривалого (близько 1 години) навантаження “до відмови” з відносною інтенсивністю 65% від $\dot{V}O_{2max}$ досліджувалася динаміка легеневої вентиляції (\dot{V}_E), серцевого викиду (Q) і газообміну, а також зміни рівня і швидкості дихальної реакції на короточасні впливи під час виконання тривалої фізичної роботи:

- ступінчате збільшення потужності роботи на 17% з 40-й хвилини роботи, на 33% з 50-й хвилини роботи;
- тимчасові (протягом 30 с) прямокутні збільшення потужності роботи на 33% через кожні 5 хвилин виконання фізичної роботи;
- періодично повторювані короточасні гіпоксичні та гіперкапічні подразники з використанням методу “зворотного” дихання.

Для оцінки впливу вище вказаних режимів тестових навантажень на організм спортсменів у стані спокою, у процесі виконання тестів і у відновлювальному періоді реєстрували показники газообміну, реакції системи дихання, серцево-судинної системи за допомогою швидкодіючого автоматизованого ергоспірометричного комплексу “Oxycan Pro” (“Jaeger”, VIASYS Healthcare, Німеччина-США).

Гіпоксичні і гіперкапічні стимули системи дихання створювалися при “зворотному” диханні газовими сумішами з різним вмістом O_2 і CO_2 . Використовувалася методика комплексного тестування характеристик фізіологічної реактивності (чутливості, стійкості і швидкості розгортання реакцій) і позначена як система оцінки “властивостей регуляції” кисневотранспортної системи (“КТС-тест”), що раніше була апробована з погляду її інформативності. Використовувався варіант методики з комп'ютерною формалізованою оцінкою функціональних можливостей організму спортсменів за даними проведення гіпоксичної і гіперкапічної проб у стані відносного спокою.

В дослідженнях приймали участь 27 кваліфікованих спортсмена і 18 нетренованих осіб. При проведенні комплексних біологічних обстежень за участю спортсменів дотримувалися законодавства України про охорону здоров'я та Гельсінської декларації 2000 р., директиви Європейського товариства 86/609 щодо участі людей в медико-біологічних дослідженнях [26].

Статистична обробка експериментального матеріалу здійснювалося на персональному комп'ютері IBM PC "Pentium" за допомогою пакету стандартних комп'ютерних програм «Microsoft Excel», «STATISTICA-6».

Результати та їх обговорення

Дані про динаміку рівня легеневої вентиляції (\dot{V}_E) і хвилинного об'єму кровообігу (\dot{Q}) протягом тривалого (близько 1 години) навантаження "до відмови" з відносною інтенсивністю 65% від $\dot{V}O_{2max}$ представлені на рис. 1. Зрозуміло, що спортсмени в процесі даного навантаження підтримують значно більшу потужність навантаження в порівнянні з нетренованими особами, причому не тільки абсолютну, але і відносну (по співвідношенню $\dot{V}O_2$ при навантаженні з $\dot{V}O_{2max}$). У всіх обстежених осіб мало місце постійне підвищення \dot{V}_E і ЧСС (див. рис. 1) незважаючи на незмінну потужність навантаження (лінія 1). На противагу цьому протягом всього навантаження не було достовірних змін \dot{Q} (див. рис. 1). Більш того, в кінці його виконання відзначалася тенденція до зниження \dot{Q} . Так, у нетренованих осіб \dot{Q} на 10-й хвилині і в кінці навантаження становив $19,14 \pm 0,42$ л·хв⁻¹ і $18,22 \pm 0,36$ л·хв⁻¹, відповідно. У високотренованих спортсменів \dot{Q} становив, відповідно, $26,1 \pm 0,41$ і $25,3 \pm 0,31$ л·хв⁻¹.

Зазначимо, що приріст \dot{V}_E перевищує збільшення $\dot{V}O_2$ і $\dot{V}CO_2$. В результаті цього EQO_2 і $EQCO_2$ знижувалися швидше, ніж при продовженні виконання роботи без збільшення її потужності. У момент відмови спортсмена від подальшого продовження роботи, ацидемічні зрушення були нижче, ніж після виконання більш короткої ступенаростаючої потужності фізичної роботи. При цьому рівень \dot{V}_E і \dot{Q} не досягали максимальних індивідуальних значень. Так, кінцеві величини \dot{V}_E і \dot{Q} у нетренованих осіб становили $84,91 \% \pm 1,65\%$ і $81,83 \% \pm 1,44\%$ від максимальних значень. Причому у спортсменів вони були вище, відповідно, $88,12 \% \pm 6,21\%$ ($p < 0,05$) і $87,22 \% \pm 1,44\%$ ($p < 0,05$). Приріст \dot{V}_E був більш виражений у нетренованих осіб, ніж у спортсменів. Причому він відбувався на фоні зниження V_T протягом всього навантаження і в кінці його це зниження було в 3 рази більшим, ніж у спортсменів.

Таким чином, протягом тривалого напруженого навантаження \dot{V}_E і \dot{Q} змінювалися по-різному. Можливо, регуляторні механізми вентиляторної та циркуляторної реакції можуть відобразитися в реакції на додаткове навантаження. Для цього були введені збільшення потужності роботи: з 40-ї хвилини потужність роботи підвищувалася на 17%, а з 50-ї хвилини – на 33% (див. рис.1, лінія 2). Кількісний аналіз змін рівня легеневої вентиляції і хвилинного об'єму кровообігу у відповідь на збільшення потужності роботи на 17% і на 33% представлений в табл.1.

При першому збільшенні потужності роботи на 17% на 40-й хвилині хвилинний об'єм кровообігу наростав відносно більше у нетренованих осіб, а при другому, тобто до кінця тестового навантаження, більше у спортсменів. Зниження \dot{Q} досить точно компенсувалося підвищенням ЧСС протягом перших 40 хвилин виконання фізичної роботи у всіх обстежених осіб. Підвищення \dot{Q} при першому підвищенні потужності фізичної роботи у нетренованих осіб змінювалося його зниженням при другому, а у кваліфікованих спортсменів друге підвищення потужності роботи на фоні стомлення

Таблиця 1

Абсолютний приріст (Δ) легеневої вентиляції (\dot{V}_E), хвилинного об'єму кровообігу (Q), частоти дихання (f_T) і частоти серцевих скорочень (ЧСС), а також їх відносний приріст в % від 10 до 40 хвилини, к 50-й хвилини (закінчення першого підвищення потужності роботи на 17 %) і к 53–55-й хвилин (закінчення другого підвищення потужності роботи на 33 % в цілому) від рівня цих показників умовах фізичної роботи постійної потужності тривалістю біля 1 години “до відмови”: Н – нетреновані особи (n=18), С – кваліфіковані спортсмени (n=27), M±SD

Показники	з 10 до 40 хв. (от 17 до 65% загальної тривалості навантаження)		на 50 хв. (87% загальної тривалості навантаження)		на 53-55 хв. (100 % загальної тривалості навантаження)	
	Н	С	Н	С	Н	С
$\Delta \dot{V}_E, \text{ л}\cdot\text{хв}^{-1}$	8,21±0,65	9,52±0,72	7,24±0,81	3,94±0,52*	17,31±1,13	24,42±1,21*
% приросту \dot{V}_E	112,89±0,13	109,41±0,15*	109,57±0,21	103,51±0,13*	122,28±1,34	120,72±0,89
$\Delta Q, \text{ л}\cdot\text{хв}^{-1}$	-0,45±0,11	-0,64±0,15	3,05±0,55	4,12±0,61	3,91±0,64	6,74±0,72*
% приросту Q	97,59±0,32	97,36±0,22	116,99±0,69	116,13±0,59	121,21±2,34	126,58±2,02*
$\Delta f_T, \text{ хв}^{-1}$	4,18±0,41	2,61±0,32*	4,99±0,31	2,12±0,33*	9,25±0,81	10,94±0,91
% приросту f_T	114,68±2,11	106,72±1,04*	113,57±3,06	104,91±1,23*	124,81±1,94	125,19±1,17
$\Delta \text{ЧСС}, \text{ уд}\cdot\text{хв}^{-1}$	12,29±0,93	9,12±0,71*	4,17±0,61	6,13±0,84	13,16±0,91	9,61±0,82*
% приросту ЧСС	107,91±1,63	105,44±1,12	102,52±1,19	103,43±1,23	107,41±1,95	105,35±1,33

Примітка: * – вірогідність відмінностей, $p < 0,05$

характеризувалося більш стійким збільшенням \dot{Q} . Наведені дані свідчать про більшу здатність у кваліфікованих спортсменів вентиляції легень та центральної гемодинаміки протягом тривалого напруженого фізичного навантаження до адекватного реагування на підвищення потужності роботи. Таке реагування характеризується у них більш ефективною структурою дихальної реакції і більшою реалізацією потенційних можливостей системи дихання, що оцінювалася по ступеню наближення її параметрів до максимальних значень).

Для визначення сторін реактивних властивостей системи дихання, що визначають прояв її стійкості до наростаючого ступеня стомлення, були проведені дослідження змін ролі адекватних для системи дихання подразників протягом тривалого напруженого м'язового навантаження. Для цього досліджувалася, з одного боку, динаміка швидкості реакцій на короткочасні повторення підвищення інтенсивності навантаження, що відображає, в основному, нейрогенне стимулювання реакцій. На рис. 2. представлена зміни дихальної реакції на *короткочасні тимчасові (протягом 30 с) підвищення інтенсивності навантаження на 33 % кожні 5 хв. при виконання тривалого навантаження “до відмови” з відносною інтенсивністю 65% від $\dot{V}O_{2\max}$.*

Менше підвищення рівня \dot{V}_E та $\dot{V}O_2$ у відповідь на короткочасні зміни потужності роботи відмічалось вже на 15 хвилині виконання фізичної роботи, а для ЧСС – на 25 хвилині (див. рис. 2). В другій половині тривалого навантаження “до відмови” мало місце зниження ступеня приросту рівня як \dot{V}_E , $\dot{V}O_2$, так і ЧСС.

Наведені дані можуть вказувати на те, що в процесі тривалого напруженого навантаження знижується внесок нейрогенного компонента в формуванні дихальної реакції під впливом розвитку стомлення. Таке зниження питомої ваги нейрогенних компонентів дихальної реакції може мати пряме відношення до зміни структури дихальної відповіді в процесі тривалого напруженого м'язового навантаження. Оптимізація нейрогенних стимулів в процесі тренування в значній мірі визначає

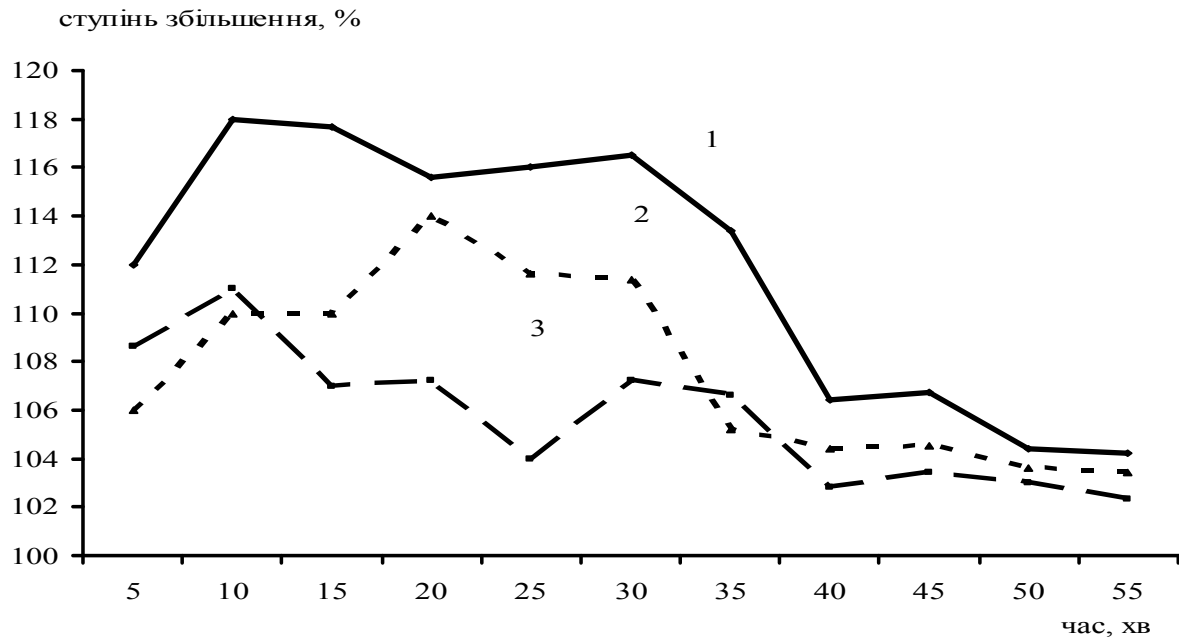


Рис. 2. Зміни рівня легеневої вентиляції (\dot{V}_E – лінія 1), частоти серцевих скорочень (ЧСС – лінія 2) і споживання O_2 (\dot{V}_{O_2} – лінія 3) під час короткочасного підвищення потужності роботи (протягом 30 с) на 33 % у кваліфікованих спортсменів.

————— \dot{V}_E - - - - - ЧСС - - - - - \dot{V}_{O_2}

адекватність структури вентиляторного відповіді і її динаміку в процесі тривалого напруженого навантаження [27].

Крім того, ці дані побічно свідчать про підвищення в процесі тривалого навантаження відносної ролі гуморальних стимулів дихання в реакціях системи дихання. Для оцінки вираженості такого підвищення у зв'язку з тренуваністю організму вивчали зміни дихальної реакції на гуморальні стимули. У даній серії експерименту в процесі виконання тривалого навантаження кожні 10 хвилин проводили короткочасне (30 с) дихання гіпероксичною (45 %-52 % O_2 в азоті) і гіпоксичною (14,1 %-14,3 % O_2 в азоті) газовою сумішшю. На першому етапі оцінювали зміни дихальної реакції на гіпоксичний стимул. Його роль може бути оцінена по зниженню його високого природного (в умовах фізичної роботи) рівня при збільшенні концентрації O_2 у видихуваному повітрі за ступенем зниження рівня \dot{V}_E .

Результати досліджень вентиляторної реакції на дихання гіпоксичною газовою сумішшю представлені на таблиці 2. Незадовго до кінця навантаження вентиляторна реакція на гіпоксію вірогідно збільшувалася. У окремих спортсменів таке збільшення на 35,01 % \pm 2,86 % перевищувало величини приросту \dot{V}_E на гіпоксичний стимул в початковій частині навантаження. У той же час в самому кінці навантаження у 60 % обстежених осіб відмічалася її виразне зниження. Імовірність індивідуального більшого зниження такої чутливості збільшувалася при більшій загальній тривалості роботи “до відмови”. Виявлено прямий зв'язок вихідного рівня гіпоксичної чутливості зі ступенем її збільшення в заключній частині навантаження ($r=0,617$, $p<0,05$). Крім того, Для спортсменів в першій частині навантаження в порівнянні з її кінцем була характерна більш висока швидкість в початковій частині вентиляторної реакції на гіпоксію. Одночасно протягом всього навантаження вона була у них більш стійкою, ніж у нетренованих осіб.

Таблиця 2

Зміни відносного (в %) приросту легеневої вентиляції (\dot{V}_E) при короткочасному (30 с) диханні гіпоксичною газовою сумішшю (14,1 %–14,3 % O_2 в азоті) при виконанні тривалого м'язового навантаження у кваліфікованих спортсменів (n=17), $M \pm SD$

Показники	Період виконання тривалої фізичної роботи “до відмови”, хвилини					P (t-тест) <0,05
	7–9	16–18	28–30	43–45	55–58	
	1	2	3	4	5	
P_{AO_2} , мм рт.ст	67,71±1,43	67,91±1,3	68,32±1,51	72,81±2,2	68,23±1,1	
ΔP_{ACO_2} від вихідного рівня, мм рт.ст	-1,49±0,23	-2,14±0,13	-2,19±0,22	-2,86±0,18	2,59±0,31	
Приріст \dot{V}_E , %	118,19±3,1	121,2±2,9	122,15±3,0	133,0±3,2	124,6±2,8	1, 2, 3-4, 4-5

Особливий інтерес представляє з'ясування зміни реакції на гіперкапію в процесі фізичного навантаження, так як найбільш адекватним стимулом дихальних реакцій є концентрація CO_2 і водневих іонів. У цій серії досліджень у частини осіб кожні 10 хвилин навантаження проводили “зворотне” дихання гіпероксичною сумішшю (при якому P_{ACO_2} поступово наростало) для визначення чутливості дихальної реакції до гіперкапнії [28]. Ці дослідження показали, що в динаміці тривалого навантаження нахил лінії залежності \dot{V}_E - P_{ACO_2} достовірно не змінювався (табл. 3), але відзначалася лише тенденція до меншої величини нахилу щодо її початкової частини в кінці навантаження.

Підвищення показника чутливості реакції до CO_2 - H^+ -стимулу ($\dot{V}_E/\Delta P_{ACO_2}$) на фоні ацидемії, як правило, спостерігалось при невеликому ступені ацидемії, а також в початковій частині навантаження. Це мало місце також при порівняно невеликій загальній тривалості навантаження. При значній вираженості ацидемії і в кінці навантаження показник чутливості реакції $\dot{V}_E/\Delta P_{ACO_2}$ міг істотно знижуватися. Зазначене зниження чутливості реакції відзначалося на фоні певної міри збільшення P_{ACO_2} . При цьому знижувався не тільки нахил лінії залежності \dot{V}_E - P_{ACO_2} , але і рівень \dot{V}_E при фізичному навантаженні.

Індивідуальні типи вентиляторної реакції в динаміці тривалого навантаження характеризувалися, головним чином, тим, що чим вище була величина чутливості до CO_2 в стані відносного спокою, тим менша стійкість вентиляторної реакції відзначалася при “зворотному” диханні CO_2 при виконанні фізичного навантаження ($r=-0,617$, $p<0,05$).

При високій інтенсивності навантаження під час гіперкапнії (“зворотне” дихання, при досягненні P_{ACO_2} близько 55-65 мм рт. ст.) навіть у добре тренованих спортсменів відзначалося пригнічення вентиляторної відповіді – “плато” \dot{V}_E або навіть його зниження (див. табл. 3). У менш тренованих осіб це спостерігалось при менших величинах P_{ACO_2} (46-56 мм рт. ст.), що свідчить про меншу стійкість у них вентиляторної реакції до гіперкапнії при стомленні в умовах фізичного навантаження.

Таблиця 3

Зміни деяких показників вентиляторної реакції на нарастаючий ступінь гіперкапнії (45 %-52 % O₂ в азоті) при виконанні тривалої фізичної роботи у кваліфікованих спортсменів (n=17), M±SD

Показники	Період виконання тривалої фізичної роботи “до відмови”, хвилини					P (t-тест) <0,05
	7–9	16–18	28–30	43–45	55–58	
	1	2	3	4	5	
$\dot{V}_E/\Delta P_{A\text{CO}_2}$, л·хв ⁻¹ ·мм рт. ст. ⁻¹	1,57±0,17	1,42±0,21	1,38±0,18	1,41±0,22	1,32±0,31	1-5
$P_{A\text{CO}_2}$ початку зниження $\dot{V}_E/\Delta P_{A\text{CO}_2}$ або вентиляторної реакції, мм рт.ст	46,31±2,32	54,93±2,51	51,89±2,92	46,11±2,63	41,53±3,02	1-2, 2, 3-5
\dot{V}_E начала зниження $\dot{V}_E/\Delta P_{A\text{CO}_2}$ або досягнення “плато” \dot{V}_E , л·хв ⁻¹	73,38±2,81	88,37±3,72	84,55±3,53	79,14±3,21	71,52±1,95	2, 3-5
Зниження \dot{V}_E від найбільшої його величини до $P_{A\text{CO}_2}$ 65-75 мм рт. ст., л·хв ⁻¹	-	6,16±3,12	2,46±2,92	6,41±3,07	11,24±3,11	3-5

При більшій чутливості вентиляторної реакції до CO₂ в кінці навантаження підтримувалася і більша ефективність виділення “надлишкового” CO₂, що підвищувало рівень дихальної компенсації метаболічного ацидозу (див. табл. 2). Ці дані підкреслюють важливість підтримки чутливості до CO₂-H⁺-стимулу на фоні втоми для підвищення фізичної працездатності. Вони одночасно показують, що є можливість визначити той рівень інтенсивності навантаження, який стимулює підвищення чутливості до гіперкапнічного стимулу і, імовірно, загальну реактивність системи дихання [29, 30].

Висновки

1. Незважаючи на індивідуальні особливості зміни чутливості вентиляторної реакції на CO₂ протягом тривалого навантаження, отримані дані вказують на відносне зниження ацидотичного стимулу дихання в кінці навантаження на фоні втоми. Є підстави думати, що модифікація реактивності системи дихання на навантаження, в тому числі і на CO₂-H⁺-стимул, значною мірою визначала зміни, що пов'язані з розвитком втоми. Протягом тривалого навантаження субмаксимальної інтенсивності безперервного або повторного типу вентиляторна реакція і її стимули певним чином перетворювалися. В кінці такого навантаження на фоні розвитку втоми мало місце відносне зниження вентиляції легень і такі зрушення газового складу крові, її кислотно-основного стану, які характерні для відносної гіповентиляції легень.

2. В процесі тривалого напруженого фізичного навантаження під впливом розвитку втоми знижувався внесок “нейрогенного” компоненту в дихальній реакції та підвищення відносної ролі гуморальних стимулів дихання. Оптимізація

“нейрогенних” стимулів в процесі спортивного тренування в значній мірі визначало адекватність структури вентиляторної відповіді і її динаміку в процесі тривалого напруженого навантаження. При довготривалій адаптації організму до напруженої м’язової діяльності збільшувалася питома вага “нейрогенних” стимулів в дихальній реакції, що і забезпечувало її більшу стійкість до наростаючого ацидозу при виконанні фізичної роботи.

3. При збільшенні інтенсивності навантаження та розвитку втоми відзначалося зниження чутливості дихальної реакції до гіпоксії і гіперкапнії. Зміни реакції на гіперкапнію в процесі фізичного навантаження пов’язані з динамікою ацидемічних зрушень. Підвищення чутливості вентиляторної реакції на $\text{CO}_2\text{-H}^+$ -стимул ($\Delta V_E/\Delta P_A\text{CO}_2$) на фоні ацидемії спостерігали при невеликому ступені ацидемії, а також в початковій частині навантаження або при порівняно невеликій загальній тривалості навантаження. Більша чутливість на $\text{CO}_2\text{-H}^+$ -стимул на фоні втоми сприяла підвищенню рівня дихальної компенсації метаболічного ацидозу та фізичної працездатності. При значній вираженості ацидемії і в кінці навантаження чутливість вентиляторної реакції на $\text{CO}_2\text{-H}^+$ -стимул істотно знижувалася.

4. При виконанні напруженого фізичного навантаження основними змінами при розвитку втоми є зниження пікових величин реакції, а також швидкості їх розгортання. Можна думати, що в зв’язку з цим характер тренувальних впливів у початковій частині тренувального заняття і в кінці його розрізнялися. Особливо це виражено при повторному виконанні навантажень субмаксимальної інтенсивності. В цьому випадку найбільш високий ефект спеціально спрямованих засобів тренування такого роду зберігався до тих пір, поки підтримувалися високі рівні (піки) і швидкість розгортання вентиляторної реакції, а також реакції по $\dot{V}\text{O}_2$ і $\dot{V}\text{CO}_2$. Все це вказує на необхідність враховувати характер таких змін реактивності системи дихання в процесі тренувального заняття і застосування спеціальних засобів для її корекції.

Література

1. Мищенко В. С. Изменение чувствительности системы дыхания человека на гиперкапнический и гипоксический раздражители при воздействии физических нагрузок различной интенсивности / В. С. Мищенко, Е. Н. Лысенко, Д. Е. Сиверский // Физиологический журнал им. И. М. Сеченова. – 1994. – № 7. – С. 23-28.
2. Балыкин М. В. Влияние гипоксической тренировки на физическую работоспособность и функциональные резервы организма спортсменов / М. В. Балыкин, Е. Д. Пупырева, Ю. М. Балыкин // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2011. – № 21. – С. 7-16.
3. Борисенко Н. С. Реакции дыхательной системы человека на нормобарическую гипоксическую гипоксию / [Н. С. Борисенко, А. С. Головина, В. Н. Голубев] // Вестник Российской военно-медицинской академии. – 2010. – Т. 1. – С. 117-123.
4. Водяницкий С. Н. Внешнее дыхание и газообмен при прерывистой нормобарической гипоксии у спортсменов с различным типом тренировочного процесса / С. Н. Водяницкий, В. Э. Диверт, С. Г. Кривошеков // Бюллетень сибирского отделения Российской академии медицинских наук. – 2011. – Т. 31, № 3. – С. 33-39.
5. Заболотских Н. В. Изменения периферической и системной гемодинамики в ответ на транзиторную гиперкапнию и гипоксию у здоровых людей / Н. В. Заболотских // Успехи современного естествознания. – 2005. – № 2. – С. 77-78.
6. Кривошеков С. Г. Расширение функционального диапазона реакций дыхания и газообмена при повторных гипоксических воздействиях / С. Г. Кривошеков, Г. М. Диверт, В. Э. Диверт // Физиология человека. – 2005. – Т. 31, № 2. – С. 132-141.
7. Пупырева Е. Д. Влияние нормобарической гипоксии на аэробную работоспособность спортсменов / Е. Д. Пупырева, М. В. Балыкин, Р. Ш. Макаева // Вестник новых медицинских технологий. – 2009. – Т. 16, № 2. – С. 214-215.
8. Prieur F. Effect of endurance training on the $\dot{V}\text{O}_2$ -work rate relationship in normoxia and hypoxia / [F. Prieur, H. Benoit, T. Busso et al.] // Med. Sci. Sports Exerc. – 2005. – Vol. 37. – P. 664-669.

9. Ямборко П. В. Использование нормобарической гипоксии, гиперкапнии и резистивного сопротивления дыханию для расширения функциональных резервов организма / [П. В. Ямборко, И. В. Антипов, Т. Г. Макарова и др.] // *Фундаментальные исследования*. – 2004. – № 5. – С. 139-140.
10. Friedmsnn B. Effects of acute moderate hypoxia on anaerobic capacity in endurance-trained runners / [B.Friedmsnn, F.Frese, E.Menold, P.Bartsch] // *European Journal of Applied Physiology*. – 2007. – Vol. 101, № 1. – P. 67-72.
11. Hawley J.A. Peak power output predicts maximal oxygen uptake and performance time in trained cyclists / J.A.Hawley, T.D.Noakes // *European Journal of Applied Physiology*. – 1992. – Vol. 65. – P. 79-83.
12. Blain G. Assessment of ventilatory thresholds during graded and maximal exercise test using time varying analysis of respiratory sinus arrhythmia / [G.Blain, O.Meste, T.Bouchard, S.Bermon.] // *Br. J. Sports. Med.* – 2005. – Vol. 39 (7). – P. 448-452.
13. Buchheit M. Cardiac parasympathetic regulation: respective associations with cardiorespiratory fitness and training load / M. Buchheit, C. Gindre // *Am. J. Physiol. Heart. Circ. Physiol.* – 2006. – Vol. 291. – P.451-459.
14. Ferreira-Junior A. J. Transition Points of Heart Rate during a Progressive Maximal Intermittent Field Test in Young Soccer Players / [A. J. Ferreira-Junior, G. G. Zanetti, P. G. Couto et al.] // *Journal of Exercise Physiology online*. – 2012. – Vol. 15 (3). – P. 81-88.
15. Roper J. A. Oxygen consumption, oxygen cost, heart rate, and perceived effort during split-belt treadmill walking in young healthy adults / [J. A. Roper, E. L. Stegemöller, M. D. Tillman, C. J. Hass.] // *European Journal of Applied Physiology*. – August 2012.
16. Черкес Л. И. Факторы, определяющие функциональное состояние регуляторных систем организма у спортсменов после пребывания в условиях среднегорья / Л. И. Черкес, В. Н. Ильин // *Фізіологічний журнал*. – 2012. – Т.58, № 3. – С.30 – 34.
17. Chapman R. F. Extent of expiratory flow limitation influences the increase in maximal exercise ventilation in hypoxia / R. F. Chapman, M. Emery, J. M. Stager // *Respiration Physiology*. – 1998. – Vol. 113, Issue 1. – P. 65-74.
18. Wilhite D. P. Increases in VO_{2max} with “live high–train low” altitude training: role of ventilatory acclimatization / [D. P. Wilhite, T. D. Mickleborough, A. S. Laymon, R. F. Chapman.] // *European Journal of Applied Physiology*. – 2013. – Vol. 113, № 2. – P. 419-426.
19. Lysenko Olena. Cardiorespiratory responseveness and manifestations of energy potential for elite athletes / Olena Lysenko // *Research Yearbook. Studies in Physical Education and Sport*. – 2007, Vol. 13. – №2. – P.235-238.
20. Лысенко Е. Н. Проявление устойчивости реакций кардиореспираторной системы у квалифицированных спортсменов в условиях достижения максимального уровня потребления O_2 / Е. Н. Лысенко // *Спортивная медицина*. – 2008, №1. – С.42-47.
21. Bearden S. E. The slow component of VO_2 kinetics in very heavy and fatiguing square-wave exercise / [S. E. Bearden, P. C. Henning, T. A. Bearden, R. J. Moffatt.] // *European Journal of Applied Physiology*. Publisher: Springer-Verlag Heidelberg. – 2004. – Vol. 91, № 5-6. – P. 586 – 594.
22. Cunha F. A. How long does it take to achieve steady state for an accurate assessment of resting VO_2 in healthy men? / [F. A. Cunha, A. W. Midgley, W. Monteiro et al.] // *European Journal of Applied Physiology*. – 2012. – Декабрь
23. Grassi B. Slow VO_2 kinetics during moderate-intensity exercise as markers of lower metabolic stability and lower exercise tolerance / [B. Grassi, S. Porcelli, D. Salvadego, J. A. Zoladz.] // *European Journal of Applied Physiology*. – 2011. – Vol. 111, № 3. – P. 345-355.
24. Katayama K. Effect of intermittent hypoxia on oxygen uptake during submaximal exercise in endurance athletes / [K. Katayama, K. Sato, H. Matsuo et al.] // *European Journal of Applied Physiology*. – 2004. – Vol.92. – P. 75-83.
25. Smekal G. Blood lactate concentration at the maximal lactate steady state is not dependent on endurance capacity in healthy recreationally trained individuals / [G. Smekal, S. P. von Duvillard, R. Pokan et al.] // *European Journal of Applied Physiology*. – 2012. – Vol. 112, № 8. – P. 3079-3086.
26. Медико-біологічне забезпечення підготовки спортсменів збірних команд України з олімпійських видів спорту / О. А. Шинкарук, О. М. Лисенко, Л. М. Гуніна [та ін.]; за заг. ред. О. А. Шинкарук. – К.: Олімпійська література, 2009. – 144 с.
27. Tomasz Tomiak. Fast Kinetics and Sensitivity of Cardiorespiratory Responses in Athletes of Different Sport Events / Tomasz Tomiak, Elena Lysenko, Mariusz Zasada // *Research Yearbook. Studies in Physical Education and Sport*. – 2005, Vol. 11. – P.25-29.
28. Агаджанян Н. А. Особенности адаптивных реакций кардиореспираторной системы у лиц с различным уровнем легочной вентиляции при сочетанном воздействии гипоксии и гиперкапнии / Н. А. Агаджанян, В. Г. Двоеносов // *Вестник Уральской медицинской академической науки*. – 2010. – Т. 32, № 4. – С. 17-21.

29. Виноградов В. Е. Изменение физиологической реактивности кардиореспираторной системы на сдвиги дыхательного гомеостаза при применении комплекса средств предварительной стимуляции работоспособности / В. Е. Виноградов, Е. Н. Лысенко // Спортивная медицина. – 2005, №1. – С.35-41.
30. Лысенко Е. Н. Применение внутренировочных средств мобилизационного типа для повышения специальной работоспособности спортсменов высокого класса в условиях соревнований / Е. Н. Лысенко, В. Е. Виноградов, Л. Н. Сологуб // Физическое воспитание студентов творческих специальностей. – 2011. – №6. – С. 3-11.

References

1. Mishchenko, V. S., Lysenko, O. M., Siversky, D. Ye. (1994). Changes in the sensitivity of the human respiratory system to hypercapnic and hypoxic stimuli when exposed to physical exertion of varying intensity. *Fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova (Physiological Journal named after IM Sechenov)*, 7, 23-28 (in Rus.).
2. Balykin, M. V., Pupyreva, E. D., Balykin, Yu. M. (2011). The influence of hypoxic training on physical performance and functional reserves of the body of athletes. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya i ekologiya (Bulletin of Tver State University. Series: Biology and Ecology)*, 21, 7-16. (in Rus.).
3. Borisenko, N. S., Golovina, A. S., Golubev, V. N. (2010). Reactions of the human respiratory system to normobaric hypoxic hypoxia. *Vestnik Rossiyskoy voenno-meditsinskoy akademii (Bulletin of the Russian Military Medical Academy)*, 1, 117-123. (in Rus.).
4. Vodyanitsky, S. N., Divert, V. E., Krivoshchekov, S. G. (2011). External respiration and gas exchange with intermittent normobaric hypoxia in athletes with different types of training process. *Byulleten sibirskogo otdeleniya Roissiykoy akademii meditsinskih nauk (Bulletin of the Siberian Branch of the Roysiyskoy Academy of Medical Sciences)*, 31 (3), 33-39. (in Rus.).
5. Zabolotskikh, N. V. (2005). Peripheral and systemic hemodynamic changes in response to transient hypercapnia and hypoxia in healthy people. *Uspehi sovremennogo estestvoznaniya (Successes of modern science)*, 2, 77-78. (in Rus.).
6. Krivoshchekov, S. G., Divert, G. M., Divert, V. E. (2005). Expansion of the functional range of reactions of respiration and gas exchange with repeated hypoxic effects. *Fiziologiya cheloveka (Human physiology)*, 31 (2), 132-141. (in Rus.).
7. Pupyreva, E. D., Balykin, M. V., Makaeva, R. Sh. (2009). Influence of normobaric hypoxia on the aerobic performance of athletes. *Vestnik novyih meditsinskih tehnologiy (Bulletin of new medical technologies)*, 16 (2), 214-215. (in Rus.).
8. Prieur, F., Benoit, H., Busso, T. (2005). Effect of endurance training on the VO₂-work rate relationship in normoxia and hypoxia. *(Med. Sci. Sports Exerc)*, 37, 664-669.
9. Yamborko, P. V. (2004). The use of normobaric hypoxia, hypercapnia and resistive resistance to respiration to expand the functional reserves of the body. *Fundamentalnyie issledovaniya (Basic research)*, 5, 139-140. (in Rus.).
10. Friedmsn, B., Frese, F., Menold, E., Bartsch, P. (2007). Effects of acute moderate hypoxia on anaerobic capacity in endurance-trained runners. *(European Journal of Applied Physiology)*, 101 (1), 67-72.
11. Hawley, J. A., Noakes, T. D. (1992). Peak power output predicts maximal oxygen uptake and performance time in trained cyclists. *(European Journal of Applied Physiology)*, 65, 79-83.
12. Blain, G., Meste, O., Bouchard, T., Bermon, S. (2005). Assessment of ventilatory thresholds during graded and maximal exercise test using time varying analysis of respiratory sinus arrhythmia. *Br. J. Sports. Med.*, 39 (7), 448-452.
13. Buchheit, M., Gindre, C. (2006). Cardiac parasympathetic regulation: respective associations with cardiorespiratory fitness and training load. *Am. J. Physiol. Heart. Circ. Physiol.*, 291, 451-459.
14. Ferreira-Junior, A. J., Zanetti, G. G., Couto, P. G. (2012). Transition Points of Heart Rate during a Progressive Maximal Intermittent Field Test in Young Soccer Players. *Journal of Exercise Physiology online*, 15 (3), 81-88.
15. Roper, J. A., Stegemöller, E. L., Tillman, M. D., Hass, C. J. (2012) Oxygen consumption, oxygen cost, heart rate, and perceived effort during split-belt treadmill walking in young healthy adults. *European Journal of Applied Physiology*, August.
16. Cherkes, L. I., Ilyin, V. N. (2012). Factors determining the functional state of the body's regulatory systems in athletes after staying in the midlands. *Fiziologichnyj zhurnal (Physical journal)*, 58 (3), 30 - 34. (in Rus.).
17. Chapman, R. F., Emery, M., Stager, J. M. (1998). Extent of expiratory flow limitation influences the increase in maximal exercise ventilation in hypoxia. *Respiration Physiology*, 113 (1), 65-74.

18. Wilhite, D. P., Mickleborough, T. D., Laymon, A. S., Chapman, R. F. (2013). Increases in VO_{2max} with "live high-train low" altitude training: role of ventilatory acclimatization. *European Journal of Applied Physiology*, 113 (2), 419-426.
19. Lysenko, Olena (2007). Cardiorespiratory responseveness and manifestations of energy potential for elite athletes. *Research Yearbook. Studies in Physical Education and Sport*, 13 (2), 235-238.
20. Lysenko, O. M. (2008). The manifestation of the stability of the reactions of the cardiorespiratory system in qualified athletes in conditions of achieving the maximum level of consumption of O_2 . *Sportivnaya meditsina (Sport Medicine)*, 1, 42-47. (in Rus.)
21. Bearden, S. E., Henning, P. C., Bearden, T. A., Moffatt, R. J. (2004). The slow component of VO_2 kinetics in very heavy and fatiguing square-wave exercise. *European Journal of Applied Physiology*. Publisher: Springer-Verlag Heidelberg, 91 (5-6), 586 – 594.
22. Cunha, F. A., Midgley, A. W., Monteiro, W. (2012). How long does it take to achieve steady state for an accurate assessment of resting VO_2 in healthy men? *European Journal of Applied Physiology*, 12
23. Grassi, B., Porcelli, S., Salvadego, D., Zoladz, J. A. (2011). Slow VO_2 kinetics during moderate-intensity exercise as markers of lower metabolic stability and lower exercise tolerance. *European Journal of Applied Physiology*, 111 (3), 345-355.
24. Katayama, K., Sato, K., Matsuo, H. (2004). Effect of intermittent hypoxia on oxygen uptake during submaximal exercise in endurance athletes. *European Journal of Applied Physiology*, 92, 75-83.
25. Smekal, G., Duvillard, S. P.von, Pokan, R. (2012). Blood lactate concentration at the maximal lactate steady state is not dependent on endurance capacity in healthy recreationally trained individuals. *European Journal of Applied Physiology*, 112 (8), 3079-3086.
26. Shinkaruk, O. A., Lysenko, O. M., Gunina, L. M. (2009). *Medico-biological support for the training of athletes of national teams of Ukraine from Olympic sports*. Per community Ed. O.A. Shinkaruk – K.: Olympic literature, 2009. – 144 p. (in Ukr.)
27. Tomiak, Tomasz, Lysenko, Olena, Zasada, Mariusz (2005). Fast Kinetics and Sensitivity of Cardiorespiratory Responses in Athletes of Different Sport Events. *Research Yearbook. Studies in Physical Education and Sport*, 11, 25-29.
28. Aghajanyan, N.A., Dvoenosov, V.G. (2010). Features of adaptive reactions of the cardiorespiratory system in individuals with different levels of pulmonary ventilation with a combined effect of hypoxia and hypercapnia. *Vestnik Ural'skoy meditsinskoy akademicheskoy nauki (Bulletin of the Ural Medical Academic Science)*, 32 (4), 17-21. (in Rus.)
29. Vinogradov, V.E., Lysenko, O.M. (2005). Changes in the physiological reactivity of the cardiorespiratory system to respiratory homeostasis shifts with the use of a complex of means of preliminary stimulation of working capacity. *Sportivnaya meditsina (Sport Medicine)*, 1, 35-41. (in Rus.)
30. Lysenko, O., Vinogradov, V., Sologub, L. (2011). The use of mobilization-type extra-training means to increase the special performance of high-class athletes in a competition. *Fizicheskoe vospitanie studentov tvorcheskih spetsialnostey (Physical education of students of creative specialties)*, 6, 3-11. (in Rus.)

Summary. Mishchenko V. S, Lysenko O. M. Change of reactivity of the respiratory system under the influence of fatigue in the process of prolonged stressful physical activity

Introduction. A change in the complexity of respiratory reactivity in the process of intense athletic training is a reflection of the integration of external and internal factors, one of the important mechanisms for optimizing the respiratory response.

Purpose. In order to deepen understanding of the role of regulatory factors in increasing the limits of efficiency, it became necessary to analyze changes in the reactivity of the respiratory system in the process of tense muscle load, performed "up to failure".

Methods. When performing a long (about 1 hour) load "to failure" with a relative intensity of 65% of VO_{2max} , the dynamics of V_E , Q and gas exchange, as well as changes in the level and speed of the respiratory response to short-term effects during the performance of long physical work were investigated: 1) step increase the work capacity by 17% from the 40th minute of work, by 33% from the 50th minute of work; 2) temporary (within 30 s) rectangular increase of work capacity by 33% after every 5 minutes of physical work; 3) periodically repeated short-term hypoxic and hypercapnic stimuli using the "reverse" breathing method.

Results. Despite the individual peculiarities of changing the sensitivity of the ventilatory reaction to CO_2 during prolonged loading, the obtained data indicate a relative decrease in the acidophilic respiration stimulus at the end of the load on the background of fatigue. There is reason to believe that the modification of the reactivity of the respiratory system to the load, including the CO_2 - H^+ -stimulus, largely determined the changes associated with the development of fatigue. During a

long load of submaximal intensity of continuous or repeated type of fan reaction and its stimuli in a certain way turned. At the end of such a load on the background of fatigue development there was a relative decrease in ventilation of the lungs and such changes in the gas composition of blood, its acid-base state, which are characteristic of relative hypoventilation of the lungs

Conclusion. *When performing intense physical activity, the main changes in the development of fatigue are the decrease in the peak values of the reaction, as well as the speed of their deployment. It is possible to think that in this regard the nature of the training effects in the initial part of the training session and at the end of it differed. In this case, the highest effect of specially directed means of training of this kind persisted as long as maintaining high levels (peaks) and the rate of deployment of the fan reaction, as well as reactions on VO_2 and VCO_2 . All this points to the need to take into account the nature of such changes in the reactivity of the respiratory system during the training session and the use of special means for its correction.*

Key words: *sport, reactivity, cardiorespiratory system, physical activity, hypercapnia, hypoxia.*

¹ **Академія фізичного виховання і спорту Гданська, Польща**

² **Національний університет фізичного виховання та спорту України**

³ **Київський університет імені Бориса Грінченка, м.Київ, Україна**

Одержано редакцією 11.09. 2018

Прийнято до публікації 25.10.2018