

УДК 612.017.2

ГИПОКСИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ И ТРЕНИРОВКА: ИСТОРИЧЕСКИЕ, БИОМЕДИЦИНСКИЕ И СПОРТИВНЫЕ АСПЕКТЫ

Зенько М.Ю., Рыбникова Е.А.

Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург

E-mail: rybnikovaea@infran.ru

Обзор посвящен феноменам гипоксической адаптации и тренировки. В краткой форме излагаются исторические этапы изучения процессов адаптации человека к гипоксии, а также применения гипоксической тренировки в медицине и спорте. Раскрывается вклад отечественной науки в развитие данного направления, обобщаются сведения литературы по механизмам гипоксической адаптации, моделям гипоксической тренировки и их эффективности. Обзор завершается обсуждением высоко-го потенциала применения гипоксических тренировок в спорте высоких достижений.

Ключевые слова: гипоксия, адаптация, гипоксическая тренировка, гипокситерапия, спорт.

Авиакосмическая и экологическая медицина. 2021. Т. 55. № 1. С. 20–26.

DOI: 10.21687/0233-528X-2021-55-1-20-26

Адаптация к гипоксии чрезвычайно широко распространена среди живых существ, по-видимому являясь одной из самых эволюционно древних форм адаптации [1]. Понятие гипоксии как недостаточного снабжения тканей и клеток кислородом или нарушения его использования первоначально связывали только с патологическими состояниями [2, 3]. Однако эти представления претерпели значительную трансформацию, когда в конце XIX в. было показано, что состояние гипоксии может встречаться и при «естественной деятельности организма» [4].

Постепенно сформировался концептуальный переход к тому, что интерес к гипоксии имеет как физиологическое значение для понимания адаптационных изменений в ответ на действие внешнего гипоксического фактора, так и клиническое значение для изучения различных патофизиологических состояний, особенно кардио- и цереброваскулярных заболеваний. При этом адаптогенный потенциал гипоксии может быть успешно использован в терапевтических стратегиях профилактики, реабилитации и лечения [5, 6].

К истории изучения вопроса

Одно из первых письменных упоминаний гипокситерапии принадлежит Гиппократу, который

рекомендовал больным переезжать жить на умеренную высоту. Путешественник Марко Поло, описывая жителей Азии, также отмечал, что при болезни они идут в горы для выздоровления [7]. Переезд в горы можно отнести к частному случаю адаптации – акклиматизации, под которой понимается индивидуальная приспособительная реакция организма при длительном пребывании в определенных природно-климатических условиях. Продолжительность периода акклиматизации зависит от высоты горной местности, температурного режима и индивидуальных особенностей организма человека и может занимать от 7 до 25 дней. Более короткие периоды гипоксии (минуты-часы), чередующиеся с периодами нормоксии, называются периодической гипоксией. Этот вид гипоксии стал чаще встречаться по мере индустриального развития и освоения Земли. Прогресс воздухоплавания, авиации и космической отрасли, освоение высокогорных территорий для хозяйственной деятельности сыграли важную роль в необходимости тщательного изучения воздействия периодической гипоксии на человека.

С 1870 по 1878 г. французский зоолог и физиолог Поль Бэр (Paul Bert, 1833–1886) провел 670 экспериментов, связанных с физиологическими последствиями измененного атмосферного давления, изучая состояние воздухоплавателей при полетах на воздушных шарах на разных высотах [8]. По результатам горной экспедиции 1911 г. и исследований в барокамере Джона Скотта Хэлдена (John Scott Haldane, 1892–1964), первоначально изучавшего декомпрессионную болезнь у глубоководных ныряльщиков, были разработаны костюмы для пилотов и рекомендации по улучшению адаптации к гипоксии [9]. В 1919 г. инженер-химик Гарольд Пирс (Harold Pierce) разработал барокамеру, оборудованную холодильной установкой, что позволило исследователям изучить реакцию человека на комбинацию холода и пониженного атмосферного давления [10].

Одно из первых упоминаний отечественного применения барокамер датируется 1869 г., когда в Санкт-Петербурге А.Н. Симоновым на Васильевском острове была основана «пневматическая

лечебница». Она состояла из 2 железных барокамер на 4 человека, и одной «каменной», состоящей из двух комнат на 10 человек [11].

В СССР проблема изучения гипоксии получила широкое развитие: значительный прорыв в изучении физиологических механизмов действия гипоксии на организм животных и человека был сделан Г.Е. Владимировым [12], П.И. Егоровым [13], В.В. Стрельцовым [14], Н.Н. Сиротининым [15], Д.Е. Розенблумом [16].

Первоначально возникший из нужд военных летчиков интерес к гипоксии перешел к медицинским и фундаментальным исследованиям: начиная с 1970-х гг., большой объем исследований был опубликован Н.А. Агаджаняном [17], В.А. Березовским [18], А.З. Колчинской [19], Л.Д. Лукьяновой [20], Т.В. Серебровской [21, 22] и многими другими исследователями. В ходе высокогорных экспедиций на Алтай, Кавказ, Памир, Тянь-Шань были изучены особенности влияния хронической гипоксии на организм местных жителей, а в 1973 г. Н.Н. Сиротининым была основана Эльбрусская медико-биологическая станция [3, 17, 18, 20], где до сих пор проводятся, в том числе и нами, интенсивные исследования влияния гипобарической гипоксии на физиологические системы организма и его резистентность [6, 23].

На данный момент в отечественной и мировой литературе накоплен большой клинический и экспериментальный материал, описывающий реакцию гипоксической адаптации и свидетельствующий, что гипоксическая тренировка показывает свою высокую эффективность в медицине. К сожалению, на отечественном уровне это в основном работы 2-й половины XX в., тогда как в настоящее время интерес к этой проблеме в России несколько угас и многие выдающиеся достижения отечественных специалистов забыты. В особенности это относится к разработанным режимам гипоксических тренировок периодической гипоксией, с доказанной эффективностью в лечении сердечно-сосудистых, метаболических, неврологических расстройств, аллергии и бронхиальной астмы, диабета и многих других распространенных заболеваний [21, 24].

Периодическая гипоксия

Периодическая гипоксия – это повторяющиеся эпизоды гипоксии, перемежающиеся с эпизодами нормоксии, гипоксии меньшей выраженности или гипероксией. Схемы периодической или интервальной гипоксической тренировки (ИГТ), используемые в экспериментах, сильно различаются по продолжительности цикла, количеству гипоксических эпизодов и количеству дней тренировки. От относительно коротких (1–10 мин) эпизодов гипоксии, перемежающихся с 1–20-минутными эпизодами нормоксии за один день [25], до более длительных

ежедневных экспозиций (1–12 ч) в течение периодов от 2 до 90 дней [26].

Важным фактором является связь уровня гипоксии и режима тренировки в плане баланса эффективности и безопасности. Тренировки с умеренной гипоксией (9–16 % O_2) и низкой частотой циклов (3–15 эпизодов в сутки) чаще всего приводили к благоприятному эффекту без развития патологии, в то время как тяжелая гипоксия (2–8 % O_2) и большее количество эпизодов в день (48–2400 за сутки) приводили чаще к развитию патологических состояний [27]. Тем самым накопленные данные свидетельствуют о том, что «низкая доза» гипоксической тренировки (умеренная гипоксия, небольшое количество эпизодов) может быть простым, безопасным и эффективным методом со значительным терапевтическим потенциалом для клинической практики.

Ключевые механизмы гипоксического адаптивного ответа

Резистентность животных и человека к гипоксии определяется генетическими и фенотипическими свойствами организма. Кислородный гомеостаз обеспечивается сопряженным функционированием органов внешнего дыхания, кровообращения, гемопоза, тканевым дыханием, а универсальным показателем содержания кислорода в тканях служит его парциальное давление [2, 18, 19].

Адаптационные реакции при физиологической и экзогенной гипоксии однотипны и имеют много общего с компенсаторно-приспособительными механизмами при заболеваниях, сопровождающихся в конечном итоге тканевой гипоксией, т.е. реакции адаптации к гипоксии являются неспецифическими до определенного момента. Неспецифический стрессорный ответ на гипоксию сопровождается повышением уровня глюкокортикоидов, что приводит к активации глюконеогенеза в печени и скелетных мышцах. По мере формирования системного структурного следа нарушения гомеостаза, составляющие стимул стресс-реакции, исчезают, а сама стресс-реакция, сыграв свою роль в становлении адаптации, проходит [2].

Классические специфические системные механизмы адаптации к гипоксии включают в себя изменения вентиляции легких [21, 28], изменения работы сердечно-сосудистой системы, которые усиливают доставку кислорода к нуждающимся тканям, и изменения на тканевом уровне, которые позволяют более эффективно использовать кислород для метаболических процессов [2].

Регуляция адаптивного гипоксического ответа на клеточном уровне во многом обусловлена активацией чувствительного к гипоксии транскрипционного фактора – гипоксия-индуцибельного фактора 1 (HIF-1) [29]. HIF-1 является гетеродимером HIF-1 α и HIF-1 β . Уровень кислорода дозозависимо

регулирует уровень HIF-1 α , с постепенным увеличением его уровня при содержании кислорода в воздухе от 20 до 5 % и особенно выраженным увеличением ниже 5 % O₂ [30]. Для HIF-1 идентифицировано более 60 прямых генов-мишеней, которые охватывают эритропоэз, ангиогенез, транспортеры глюкозы и т.д. Динамика уровня HIF-1 α характеризуется быстрыми изменениями как его увеличения, так и спада: например, признаки распада HIF-1 α после реоксигенации легочной ткани появляются меньше чем через 1 мин [31]. Подобная быстрая динамика позволяет своевременно адаптивно реагировать на эпизоды кратковременной гипоксии, что особенно важно в случае периодической гипоксии, а HIF-1, по-видимому, является критически важным фактором в иницировании и обращении вспять адаптивных реакций на периодическую гипоксию.

Однако существуют некоторые важные различия в адаптивной реакции на длительную гипоксию и воздействие периодической гипоксии. Одним из них является их дифференцированное влияние на двухфазный респираторный ответ [32]. В отличие от длительной гипоксии, которая значительно снижает начальное увеличение вентиляции и увеличивает величину спада вентиляции, периодическая гипоксия не приводит к вторичному снижению вентиляции как у людей [33], так и у экспериментальных животных [25]. Это может быть связано со специфической способностью периодической гипоксии изменять дыхательную активность нейронов: она приводит к длительному увеличению нормоксической вентиляции [25] за счет индукции серотонинергически-зависимого длительного облегчения дыхательной деятельности [34], в то время как длительная гипоксия подобного не вызывает [35]. Наконец, различия адаптивного ответа на периодическую гипоксию могут также определяться генетическими различиями: было показано, что периодическая гипоксия увеличивает реакцию кровяного давления на гипоксию, размер сердца и уровень мРНК предсердного натрийуретического гормона у спонтанно-гипертензивных крыс (SHR), но не у нормотензивной линии Wistar – Kyoto [36].

Применение гипоксической тренировки в медицине и спорте

Повторяющиеся эпизоды гипоксии, являясь мощным стрессорным фактором, вызывают достоверные кумулятивные изменения в физиологических реакциях организма. Помимо улучшения выживания при тяжелой гипоксии [37] интервальная гипоксическая тренировка (ИГТ) может повышать общую неспецифическую резистентность организма [2, 5, 28].

В основе перекрестной адаптации лежит явление, когда адаптация к одному стрессору обеспечивает устойчивость к другому [2, 6], приводя к

возникновению молекулярного следа в экспрессии белков и работе антиоксидантных систем. Например, показано, что периодическая гипоксическая тренировка оказывает выраженный антиаритмический эффект при острой ишемии миокарда у животных [2] и предупреждает экспериментальный атеросклероз у кроликов [38]. Кардиопротективный эффект ИГТ коррелирует со способностью периодической гипоксии повышать коронарный кровоток и ангиогенез, а также увеличивать экспрессию антиоксидантных ферментов [39].

Интервальная гипоксическая тренировка получила широкое признание в сфере гражданской и спортивной медицины [40]. Помимо заболеваний, напрямую связанных с гипоксией (болезни легких, сердечно-сосудистой системы) [3], ИГТ имеет доказанную эффективность при применении в терапии заболеваний ЦНС и ЖКТ, в дерматологии, гематологии, сахарном диабете [3, 22]. Нормобарическая периодическая гипоксическая тренировка обладает тимоаналептическим эффектом, однако не приводит к достоверному улучшению при тревожно-депрессивных состояниях [41].

Также гипоксические тренировки могут быть успешно использованы в качестве стратегии повышения результатов у спортсменов, особенно циклических видов спорта, требующих большой выносливости [3, 19, 40]. Летние Олимпийские игры 1968 г. были проведены в Мехико, расположенном на высоте более 2 км над уровнем моря. Для решения проблем гипоксической адаптации спортсменов сборной СССР были предложены обязательные тренировочные сборы в горных условиях [4], а гипоксические тренировки становятся обязательным элементом подготовки спортсменов высшей квалификации в СССР.

Многoletние отечественные исследования показали высокую эффективность гипоксических тренировок: 10–30 сеансов ИГТ (300–420 мин гипоксии) соответствуют по эффекту месячному пребыванию в среднегорье [42]. Пять недель ИГТ у спортсменов улучшали максимальное потребление кислорода на 3,4 мл/мин·кг, вместе с 6%-ным улучшением результатов бега на дистанции разной длительности и 5%-ного предельного времени работы на велоэргометре: подобный результат у мужчин спортсменов обычно достигается за период более 9 мес интенсивных тренировок [43]. Применение ИГТ у альпинистов приводило к увеличению физической работоспособности и выносливости в кардиореспираторном тесте с нагрузкой и по оценке вариабельности сердечного ритма [44], а у гребцов к 6,8%-ному увеличению содержания гемоглобина и 5,1%-ному количеству эритроцитов [45].

Однако, к сожалению, в последние годы инициативу отечественных исследований по данному вопросу перехватили зарубежные коллеги.

Предварительная гипоксическая тренировка национальной сборной Великобритании по биатлону перед Олимпийскими играми 2002 г. в Солт-Лейк-Сити позволила им, минуя акклиматизацию, приступить к соревнованиям с оптимальными физиологическими показателями: у них наблюдалось уменьшение артериального давления и частоты сердечных сокращений в покое, увеличен гемоглобин, а также был нормализован уровень молочной кислоты в крови при субмаксимальных упражнениях [46].

Существуют 3 основные модели высотных тренировок спортсменов: высотное проживание + высотная тренировка; проживание «в низине» + высотная тренировка; высотное проживание + тренировка «в низине», причем высотная тренировка или проживание, как и нормобария, могут быть смоделированы при помощи барокамеры, дыхании газовыми смесями и их сочетанием с высокогорьем [47].

Показано, что применение стратегии «жить на высоте» и «тренироваться в низине» способствует улучшению гематологических и вентиляционных показателей спортсменов, а также увеличивает синтез эритропоэтина [48].

При обратном виде тренировки, когда спортивные нагрузки выполняются в условиях гипоксии, работоспособность спортсменов может не изменяться или, напротив, существенно снижаться [49], хотя первоначально предполагалось, что выполнение тренировки в подобных гипоксических условиях, сопровождающееся особенно выраженным снижением парциального давления кислорода в мышечной ткани, будет моделировать более тяжелую тренировку и, следовательно, большую величину тренировочной реакции.

Проживание и тренировка на высоте способствуют суммированию увеличенного от акклиматизации объема эритроцитов с дополнительным тренировочным воздействием из-за гипоксии тканей при нагрузке. Высокий уровень эритроцитов у спортсменов в подобной модели хорошо документирован и коррелирует с общими тренировочными показателями спортсменов высокой квалификации [50].

Большое число зарубежных публикаций по вопросам гипоксической тренировки спортсменов в последние несколько лет подтверждает возрастающую актуальность данной проблемы на мировом уровне и общепризнанный высокий практический потенциал применения гипоксических тренировок в спорте высоких достижений. С другой стороны, недостаточное внимание отечественной спортивной медицины к использованию гипоксических тренировок с целью повышения спортивных результатов и улучшения здоровья спортсменов является, на наш взгляд, одним из факторов, приводящим к снижению конкурентоспособности российского спорта на международной арене. Можно считать

доказанным фактом, что квалифицированное применение различных режимов гипоксических тренировок, без применения допинговых препаратов, повышает устойчивость организма спортсменов к физическим и психоэмоциональным нагрузкам, стимулируя неспецифические и специфические физиологические механизмы адаптации. В результате повышается интенсивность и эффективность тренировочного процесса, что способствует значительному улучшению спортивных результатов без риска возникновения негативных последствий для здоровья спортсменов.

Выводы

В многолетних исследованиях доказано, что применение гипоксических тренировок значительно повышает устойчивость организма к физическим и психоэмоциональным нагрузкам, активируя механизмы перекрестной адаптации. Несмотря на приоритет отечественных исследователей, высокий практический потенциал данного феномена реализуется в настоящее время в нашей стране лишь в малой степени. Очевидно, что следует уделить больше внимания внедрению разных видов гипоксических тренировок в тренировочный процесс спортсменов разных категорий, что, несомненно, будет способствовать улучшению спортивных результатов. Наряду с этим гипоксические тренировки зарекомендовали себя как перспективный немедикаментозный подход к лечению и реабилитации пациентов с широким спектром заболеваний, а также для профилактики и тренировки у здоровых людей.

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 19-015-00336.

Список литературы

1. Bickler P.E., Buck L.T. Hypoxia tolerance in reptiles, amphibians, and fishes: life with variable oxygen availability // *Ann. Rev. Physiol.* 2007. V. 69. P. 145–170.
2. Меерсон Ф.З., Твердохлиб В.П., Боев В.М. и др. Адаптация к периодической гипоксии в терапии и профилактике. М., 1989.
Meerson F.Z., Tverdokhlib V.P., Boyev V.M. et al. Adaptation to periodic hypoxia in therapy and prevention. Moscow, 1989.
3. Горанчук В.В., Сапова Н.И., Иванов А.О. Гипокситерапия. СПб., 2003.
Goranchuk V.V., Sapova N.I., Ivanov A.O. Hypoxytherapy. St. Petersburg, 2003.
4. Николаева А.Г. Использование адаптации к гипоксии в медицине и спорте. Витебск, 2015.
Nikolaeva A.G. Using adaptation to hypoxia in medicine and sport. Vitsebsk, 2015.

5. Стрелков Р.Б., Чижов А.Я. Прерывистая нормобарическая гипоксия в профилактике, лечении и реабилитации. Екатеринбург, 2001.
6. Зенько М.Ю., Рыбникова Е.А. Перекрестная адаптация: от Ф.З. Меерсона до наших дней. Ч. 1. Адаптация, перекрестная адаптация и перекрестная сенсibilизация // Успехи физиологических наук. 2019. Т. 50. № 4. С. 3–13.
7. Березовский В.А., Левашов М.И. Введение в оротерапию Киев, 2000.
8. Bert P. La pression barométrique: recherches de physiologie expérimentale. Paris, 1878.
9. Haldane J.S., Kellas A.M., Kennaway E.L. Experiments on acclimatization to reduced atmospheric pressure // J. Physiol. 1919. V. 53. P. 181–206.
10. Jenkins D.R. Dressing for altitude: US aviation pressure suits, Wiley post to space shuttle. Washington, NASA SP. 2012.
11. Смолин В.В., Соколов Г.М., Павлов Б.Н. Водолазные спуски и их медицинское обеспечение. М., 2001.
12. Владимиров Г.Е., Галвяло М.Я., Горюхина Т.А. и др. Использование пребывания в высокогорном климате для целей высотной тренировки летчика // Кислородное голодание и борьба с ним. 1939. С. 43–104.
13. Егоров П.И. Влияние высотных полетов на организм летчика. М., 1937.
14. Стрельцов В.В. Влияние пониженного барометрического давления на организм // Вопросы авиационной медицины. 1939. Т. 5–6. № 1. С. 60–81.
15. Сиротинин Н.Н. Влияние акклиматизации к высокогорному климату на адаптацию к пониженному атмосферному давлению в условиях барокамеры // Арх. патол. анатомии и патол. физиол. 1940. Т. 6. № 1–2. С. 35–42.
16. Розенблюм Д.Е. Некоторые выводы из наблюдения над действием разреженной атмосферы на организм // Воен.-мед. журн. 1948. № 1. С. 36.
17. Агаджанян Н.А., Миррахимов М.М. Горы и резистентность организма. М., 1970.
18. Березовский В.А., Левашов М.И. Повышение резервных возможностей человека путем тренировки прерывистой нормобарической гипоксией // Авиакосм. и экол. мед. 2000. Т. 34. № 2. С. 39–43.
19. Колчинская А.З., Абазова З.Х., Кумыков В.К. и др. Основные вехи развития науки о гипоксии // Проблемы социальной гигиены, здравоохранения и истории медицины. 2002. № 2. С. 52–54.
20. Лукьянова Л.Д. Биоэнергетическая гипоксия: понятие, механизмы и способы коррекции // Бюл. эксперим. биол. и мед. 1997. Т. 124. № 9. С. 244–254.
21. Серебровская Т.В., Карaban И.Н., Кolesnikova E.E. et al. Human hypoxic ventilatory response with blood dopamine content under intermittent hypoxic training // Can. J. Physiol. Pharmacol. 1999. V. 77. P. 967–973.
22. Serebrovskaya T.V., Portnychenko A.G., Portnichenko V.I. et al. Effects of intermittent hypoxia training on leukocyte pyruvate dehydrogenase kinase 1 (PDK-1) mRNA expression and blood insulin level in prediabetes patients // Eur. J. of Appl. Physiol. 2019. V. 119. № 3. P. 813–823.
23. Rybnikova E.A., Baranova K.A., Gluschenko T.S. et al. Role of HIF-1 in neuronal mechanisms of adaptation to psychoemotional and hypoxic stress // Int. J. of Physiol. and Pathophysiol. 2015. V. 6. № 1. P. 1–11.
24. Караш Ю.М., Стрелков Р.Б., Чижов А.Я. Нормобарическая гипоксия в лечении, профилактике и реабилитации. М., 1988.
25. Cao K.Y., Zwillich C.W., Berthon-Jones M. et al. Increased normoxic ventilation induced by repetitive hypoxia in conscious dogs // J. Appl. Physiol. 1992. V. 73. P. 2083–2088.
26. Rodriguez F.A., Casas H., Casas M. et al. Intermittent hypobaric hypoxia stimulates erythropoiesis and improves

- aerobic capacity // *Med. Sci. Sports Exerc.* 1999. V. 31. P. 264–268.
27. Navarrete-Opazo A., Mitchell G.S. Therapeutic potential of intermittent hypoxia: a matter of dose // *Am. J. of Physiol.-Regulatory, Integrative and Comparative Physiol.* 2014. V. 307. № 10. P. R1181–R1197.
28. Рагозин О.Н., Пашченко И.Г., Балькин М.В. Нормобарическая гипоксия в хронотерапии бронхиальной астмы. Ульяновск, 2001.
- Ragozin O.N., Pashchenko I.G., Balykin M.V. Normobaric hypoxia in chronotherapy of bronchial asthma. Ul'yanovsk, 2001.
29. Semenza G.L. HIF-1: mediator of physiological and pathophysiological responses to hypoxia // *J. Appl. Physiol.* 2000. V. 88. P. 1474–1480.
30. Jiang B.H., Semenza G.L., Bauer C. et al. Hypoxia-inducible factor-1 levels vary exponentially over a physiologically relevant range of O₂ tension // *Am. J. Physiol. Cell Physiol.* 1996. V. 271. P. C1172–C1180.
31. Yu A.Y., Frid M.G., Shimoda L.A. et al. Temporal, spatial, and oxygen-regulated expression of hypoxia-inducible factor-1 in the lung // *Am. J. Physiol. Lung Cell Mol. Physiol.* 1998. V. 275. P. L818–L826.
32. Easton P.A., Slykerman L.J., Anthonisen N.R. Ventilatory response to sustained hypoxia in normal adults // *J. Appl. Physiol.* 1986. V. 61. P. 906–911.
33. Nieuwenhuijs D., Sarton E., Teppema L. et al. Propofol for monitored anesthesia care: implications on hypoxic control of cardiorespiratory responses // *Anesthesiol.* 2000. V. 92. P. 46–54.
34. Turner D.L., Mitchell G.S. Long-term facilitation of ventilation following repeated hypoxic episodes in awake goats // *J. Physiol.* 1997. V. 499. P. 543–550.
35. Dwinell M.R., Janssen P.L., Bisgard G.E. Lack of long-term facilitation of ventilation after exposure to hypoxia in goats // *Respir. Physiol.* 1997. V. 108. P. 1–9.
36. Kraiczi H., Magga J., Sun X.Y. et al. Hypoxic pressor response, cardiac size, and natriuretic peptides are modified by long-term intermittent hypoxia // *J. Appl. Physiol.* 1999. V. 87. P. 2025–2031.
37. Mayfield K.P., Hong E.J., Carney K.M. et al. Potential adaptations to acute hypoxia: Hct, stress proteins, and set point for temperature regulation // *Am. J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol.* 1994. V. 266. P. R1615–R1622.
38. Китаев М.И., Айтбаев К.А., Лямцев В.Т. Влияние гипоксической гипоксии на развитие атеросклероза у кроликов // *Авиакосм. и экол. мед.* 1999. Т. 33. № 5. С. 54–57.
- Kitaev M.I., Aitbaev K.A., Lyamtsev V.T. Effect of hypoxic hypoxia on development of atherosclerosis in rabbits // *Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina.* 1999. V. 33. P. 54–57.
39. Zhuang J., Zhou Z. Protective effects of intermittent hypoxic adaptation on myocardium and its mechanisms // *Biol. Sig. Recep.* 1999. V. 8. P. 316–322.
40. Волков Н.И. Интервальная тренировка в спорте М., 2000.
- Volkov N.I. Interval training in sports. Moscow, 2000.
40. Атаманов А.А., Буйков В.А. Гипобаротерапия тревожных расстройств при неврозах и психосоматических заболеваниях. Челябинск, 1999.
- Atamanov A.A., Buikov V.A. Hypobarotherapy of anxious disorders at neuroses and psychosomatic diseases. Chelyabinsk, 1999.
42. Коган О.Г., Найдин Б.Л. Медицинская реабилитация в неврологии и нейрохирургии. М., 1988.
- Kogan O.G., Naydin B.L. Medical rehabilitation in neurology and neurosurgery. Moscow, 1988.
43. Дардури У. Интервальная гипоксическая тренировка при подготовке футболистов высокой квалификации: Автореф. канд. диссерт. М., 1997.
- Dardouri U. Interval hypoxic training in the preparation of players of high qualification: Avtoreferat kandidatskoy dissertatsii. Moscow, 1997.
44. Ганапольский В.П., Авдюшенко С.А., Гринчук С.С. и др. Влияние гипоксических тренировок и фармакоррекции на физическую работоспособность и автономную регуляцию у альпинистов // *Авиакосм. и экол. мед.* 2019. Т. 53. № 5. С. 77–84.
- Ganapolsky V.P., Avdyushenko S.A., Grinchuk S.S. et al. Influence of the hypoxic trainings and pharmacocorrection on the physical working capacity and the autonomous regulation in climbers // *Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina.* 2019. V. 53. № 5. P. 77–84.
45. Hamlin M.J., Hellemans J. Effect of intermittent normobaric hypoxic exposure at rest on haematological, physiological, and performance parameters in multi-sport athletes // *J. Sports Sci.* 2007. V. 25. № 4. P. 431–441.
46. Whyte P.G., Lane A., Pedlar C. et al. Intermittent hypoxic training in process of pre-acclimation among GB biathlon team preparing for the 2002 Olympic Games // 12th Commonwealth International Sport Conference. Abst. of reports. 2002. P. 19–23.
47. Adhikari S., Sreeman R., Saraswat S. et al. Does 'live high-train low' hypoxic training really improves endurance capacity of long distance runners? // *Eur. Respiratory J.* 2017. V. 50. Suppl. 61. P. PA2269.
48. Knaupp W., Khilnani S., Sherwood J. et al. Erythropoietin response to acute normobaric hypoxia in humans // *J. Appl. Physiol.* 1992. V. 73. P. 837–840.
49. Truijens M.J., Toussaint H.M., Dow J. et al. Effect of high-intensity hypoxic training on sea-level swimming performances // *J. Appl. Physiol.* 2003. V. 94. P. 733–743.
50. Jacobs R.A., Rasmussen P., Siebenmann C. et al. Determinants of time trial performance and maximal incremental exercise in highly trained endurance athletes // *J. Appl. Physiol.* 2011. V. 111. P. 1422–1430.

Поступила 04.08.2020

HYPOXIC ADAPTATION AND TRAINING: HISTORIC, BIOMEDICAL AND SPORT ASPECTS

Zenko M.Yu., Rybnikova E.A.

Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

The review outlines the milestones in studying the processes of human adaptation to hypoxia, and hypoxic

training applications in medicine and sports. Contribution of the Russian science to these investigations is disclosed and literary data on the mechanisms of hypoxic adaptation, models and effectiveness of hypoxic training are summarized. The paper is concluded by discussion of hypoxic training potential in high achievements sports.

Key words: hypoxia, adaptation, hypoxic training, hypoxic therapy, sport.

Aviakosmicheskaya i Ekologicheskaya Meditsina (Russia). 2021. V. 55. № 1. P. 20–26.