

На правах рукописи

Михайлов Эдуард Владимирович

**МЕХАНИЗМЫ ВЕГЕТАТИВНЫХ, СОМАТИЧЕСКИХ И
СЕНСОРНЫХ СДВИГОВ ПРИ ПРОИЗВОЛЬНОЙ
ГИПЕРВЕНТИЛЯЦИИ**

03.00.13 – физиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата медицинских наук



003467431

Самара, 2009

Работа выполнена в ГОУ ВПО «Тольяттинский государственный университет»

Научный руководитель: доктор медицинских наук, доцент
Панина Марина Ивановна

Официальные оппоненты: доктор медицинских наук, доцент
Баишева Гульнара Максимовна,
доктор биологических наук, доцент
Ведясова Ольга Александровна

Ведущая организация: ГОУ ВПО «Оренбургская государственная медицинская академия» (г. Оренбург)

Защита состоится «13» мая 2009 г. в _____ часов на заседании диссертационного совета Д. 208.085.03. при ГОУ ВПО «Самарский государственный медицинский университет Федерального агентства по здравоохранению и социальному развитию РФ» по адресу: 443079, г. Самара, пр. К. Маркса, 165 «б»

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке ГОУ ВПО «Самарский государственный медицинский университет Федерального агентства по здравоохранению и социальному развитию РФ» по адресу: 443001, г Самара, ул. Арцыбушевская, 171.

Автореферат разослан « » апреля 2009г.

Ученый секретарь диссертационного Совета
доктор медицинских наук, профессор



В.А. Кельцев

Введение

Актуальность темы. Дыхание – это совокупность физиологических и биохимических процессов, обеспечивающих поступление во внутреннюю среду организма кислорода, использование его для окисления органических веществ и удаление образующегося в тканях углекислого газа. Важной количественной характеристикой функции дыхания является объем легочной вентиляции. Именно соответствие, адекватность объема легочной вентиляции уровню обмена веществ – одно из главных условий оптимального функционирования организма, которое реализуется системой регуляции дыхания, поддерживающей постоянство газового состава крови.

Дыхание, как важнейшая функция жизнеобеспечения организма, регулируется одновременно вегетативной и соматической нервными системами. Центр регуляции автоматического дыхания – это сомато-вегетативный центр (Сергиевский М.В., Якунин В.Е., 1980). Произвольное дыхание, контролируемое корой больших полушарий головного мозга, включается в поддержание гомеостатического равновесия в исключительных случаях. Здоровый организм в естественных условиях, имеющий развитые механизмы регуляции, значительно чаще пользуется произвольным, автоматическим дыханием и не нуждается в сознательной коррекции функции дыхания (Миняев В.И. с соавт., 2000; Сафонов В.А. с соавт., 2000; Агаджанян Н.А. с соавт., 2001; Саакян С.А., 2005; Пятин В.Ф. с соавт., 2008).

Система дыхания, включая дыхательный центр, способна изменять функциональные состояния организма. В частности, дыхательный центр в результате иррадиации дыхательных импульсов в верхние и нижние отделы ЦНС может влиять на функциональное состояние указанных нервных структур, и это отражается на протекании ряда физиологических и психофизиологических функций (Сергиевский М.В., 1950; Сергиевский М.В. с соавт., 1993; Свищерская Н.Е. с соавт., 2004, 2006; Якунин В.Е. с соавт., 2005; Меркулова Н.А., 2006; Бьков П.В., 2007).

Работы многочисленных исследователей посвящены изучению гипо-

вентиляционных нарушений, приводящих к задержке CO₂ - гиперкапнии (Сергеев О.С., 1984; Абросимов В.Н., 1989; Низовцев В.П., 1989; Малкин В.Б. с соавт., 1990; Колчинская А.З., 1991; Сафонов В.А. с соавт., 2000; Phillipson E.A. et al., 2005 и др.), механизмы же гипервентиляционных состояний и возникающих при этом изменений со стороны вегетативных и соматических функций в научной литературе освещены недостаточно, а сам факт развития гипокапнии часто недооценивается в медицинской практике (Левашов М.И., 1984; Панина М.И., 1998, 2005; Абросимов В.Н., 2001; Агаджанян Н.А. с соавт., 2003; Зислин Б.Д., 2005; Панина М.И., Сергеев О.С., 2006).

По данным различных авторов, гипервентиляция сопровождается изменениями функционирования не только системы дыхания, но и неоднозначными функциональными сдвигами со стороны сердечно-сосудистой, центральной нервной и других физиологических систем, снижением физической и умственной работоспособности даже у практически здоровых людей (Левашов М.И., 1984; Вейн А.М., Молдовану И.В., 1988; Низовцев В.П., 1989; Гора Е.П., 1992; Панина М.И., 2005; Bednarczyk E.M. et al., 1990; Ishii Y. et al., 1990; Davis D.P. et al., 2004; Meuret A.E. et al., 2005; Deguchi K. et al., 2006).

Проблема гипервентиляции актуальна для спорта и профессиональной деятельности (Исаев Г.Г., 1990; Бреслав И.С. с соавт., 2000; Миняев В.И. с соавт., 2000; Шишкин Г.С. с соавт., 2006; Langdeau J.B., Boulet L.P., 2001). Необходимость всестороннего исследования гипервентиляционных состояний подтверждается их медицинским значением (Абросимов В.Н., 2001; Stocchetti N. et al., 2005): в настоящее время насчитывается более 50 заболеваний и патологических состояний, при которых возможно развитие гипервентиляционного синдрома (Дробижев М.Ю. с соавт., 2001; Гришин О.В. с соавт., 2002; Зинченко М.И. с соавт., 2005; Иванов С.В., 2005; Varanes T. et al., 2005). Интерес к проблеме произвольной гипервентиляции возрос и в связи с широко применяемой в психотерапевтической практике техники холодно-тропного дыхания (Козлов В.В., 1998, 2005; Грофф С. с соавт., 2000; Бегг Д.,

2001; Доулинг К., 2001; Холов А.Д., 2001).

Цель исследования - при произвольной гипервентиляции у здоровых людей на основе комплексного анализа реакций функциональных систем организма выявить механизмы вегетативных, соматических и сенсорных сдвигов с определением их компенсаторно-приспособительного диапазона.

Задачи исследования:

1. Изучить состояние функции внешнего дыхания (показатели вентиляции, общего и внутрилегочного газообмена, газового состава и рН капиллярной крови) при произвольной гипервентиляции различных режимов у здоровых добровольцев, оценить эффективность и диапазон действия механизмов компенсации, направленных на поддержание газового гомеостаза.

2. Выявить особенности гемодинамических сдвигов и дать количественную оценку изменений вегетативной регуляции сердечного ритма при произвольной гипервентиляции у здоровых испытуемых.

3. Провести анализ динамики объективных показателей зрительной и слуховой сенсорных систем, уровня психомоторной работоспособности и изменений в субъективной сенсорной сфере при произвольной гипервентиляции у здоровых людей.

4. Определить состояние рефлекторной возбудимости мотонейронов поясничного утолщения спинного мозга при произвольной гипервентиляции и других режимах активности дыхательной системы у здоровых испытуемых.

5. Провести сравнительную оценку выявленных сдвигов объективных показателей исследованных систем, субъективных ощущений, регистрируемых при произвольной гипервентиляции различными объемами и в условиях холотропного дыхания.

Научная новизна. Разработана методика дозированной произвольной гипервентиляции, позволяющая воспроизводить регулируемые по глубине сдвиги динамического гомеостаза организма, соотносимые с эффектами холотропного дыхания. Впервые при продолжительной произвольной гипервентиляции различных режимов с использованием относительно простых ме-

тодов количественной оценки проведен комплексный анализ вегетативных, соматических и сенсорных сдвигов у здоровых людей. Выявлена фазовость динамики дыхательных, гемодинамических показателей, соматических субъективных ощущений, определяемая включением и функционированием механизмов компенсации, диапазон действия и эффективность которых зависели от уровня гипервентиляции. Установлено, что прогрессирование гипервентиляционной гипоксии сопровождается повышением общей напряженности и энергозатратности работы дыхательной, сердечно-сосудистой, сенсорных, соматической и вегетативной нервных систем. Выявлены особенности вегетативной нервной регуляции деятельности сердечно-сосудистой системы при произвольной гипервентиляции у здоровых людей, проявляющиеся вегетативным дисбалансом с существенным преобладанием симпатических влияний, снижением функциональных резервов системы вегетативной регуляции и повышением степени централизации управления сердечным ритмом. Выявленные физиологические и психофизиологические сдвиги в исследованных системах при произвольной гипервентиляции во многом обусловлены снижением активности дыхательного центра, приводящим к изменению потока иррадиирующих от него возбуждений к коре головного мозга и спинно-мозговым двигательным центрам.

Практическая значимость работы. Результаты исследований позволяют значительно расширить существующие представления о механизмах гипервентиляционных сдвигов в функциональных системах у здоровых людей. Полученные в работе данные могут представить интерес для специалистов различных областей физиологии, медицины, биологии, которым в своей практической деятельности приходится сталкиваться с развитием различных вариантов гипервентиляционных состояний. Результаты исследований могут найти применение в психотерапевтической практике, функциональной диагностике, лечебной физкультуре, гигиене труда и спорта и т.д. Возможность использования в практической медицине материалов работы позволит улучшить качество диагностики, лечения и профилактики гипервентиляционных

состояний, проведения экспертизы и профотбора.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Произвольная градуально нарастающая гипервентиляция сопровождается значительными изменениями процессов газообмена в легких, имеющими фазовый характер, который обусловлен действием механизмов компенсации, направленных на восстановление оптимального содержания CO_2 в крови.

2. Произвольная гипервентиляция сопровождается изменениями вегетативной нервной регуляции сердечной деятельности и гемодинамики; снижением функциональных возможностей дистантных анализаторных систем, уровня психомоторной работоспособности, углубляющимися по мере нарастания гипокпапии.

3. Снижение активности дыхательного центра при произвольной гипервентиляции у здоровых испытуемых, вызванное значительным снижением PCO_2 в крови, приводит к изменениям возбудимости мотонейронного пула поясничного утолщения спинного мозга.

Апробация работы. Материалы работы докладывались и обсуждались на научно-практической конференции «Теория и методика профессионального образования в научно-исследовательской работе» (Москва, 2001), на научной конференции «Самореализация личности в современных социокультурных условиях» (Тольятти, 2007), на научно-методической конференции «Проблемы модернизации профессионального образования» (Москва, 2007), на заседаниях Самарского физиологического общества (Самара, 2006, 2008), XIII Всероссийском конгрессе «Экология и здоровье человека» (Самара, 2008).

Реализация результатов исследования. Материалы работы включены в курс лекций по физиологии для студентов Самарского государственного медицинского университета, используются при составлении методических пособий и разработок для студентов и аспирантов, а также в практике психотерапевтов, в спортивной и физкультурной деятельности.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 научных работ, в том числе 3 статьи – в рецензируемых научных изданиях, рекомендуемых ВАК Министерства образования и науки РФ.

Объем и структура работы. Работа изложена на 144 страницах, состоит из введения, обзора литературы, главы методов исследования, 2 глав собственных исследований, обсуждения полученных результатов, выводов, практических рекомендаций, библиографического указателя. Работа иллюстрирована 13 таблицами и 6 рисунками. Список литературы содержит 198 источников, из которых 91 опубликованы в отечественной и 107 – в зарубежной печати.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Характеристика обследуемых и методы исследования

В комплексных исследованиях влияния произвольной гипервентиляции на состояние различных физиологических систем организма приняли участие 116 добровольцев мужского пола в возрасте 18–28 лет, не имеющих отклонений в состоянии здоровья. В работе применялась методика дозированной произвольной гипервентиляции, то есть гипервентиляции «по инструкции» с возможностью визуального контроля ее объемов (Низовцев В.П., Левашов М.И., 1989; Панина М.И., 1998, 2005) в нашей модификации – 20-минутная произвольная гипервентиляция трех режимов: с заданными $V_{ТГ} \approx 1,1$ л, $V_{ТГ} \approx 1,6$ л, $V_{ТГ} \approx 2,1$ л и $f = 18$ мин⁻¹.

Регистрация показателей вентиляционной функции V_T , f , V_E осуществлялась непрерывно с помощью респирографа открытого типа и малоннерционных газовых часов ГСБ-400. В исходном состоянии и через каждые 2 минуты гипервентиляции и восстановительного периода проводился отбор проб выдыхаемого и альвеолярного воздуха с газоанализом на содержание CO_2 и O_2 по методу Пристли-Холшена и определением парциального давления газов в альвеолярном воздухе ($P_A CO_2$ и $P_A O_2$), проб капиллярной артериализированной крови с определением парциального напряжения углекислого газа ($P_a CO_2$), кислорода ($P_a O_2$) и pH на микроанализаторе ABL-330

(фирма «Radiometer»).

Для характеристики общего газообмена рассчитывались показатели потребления кислорода (V_{O_2}) и выделения углекислого газа (V_{CO_2}) за минуту, коэффициент использования кислорода (КИ O_2) и дыхательный коэффициент (R_m). При анализе эффективности внутрилегочного газообмена определялись абсолютные величины альвеоло-артериальных градиентов по кислороду ($\Delta P_{Aa}O_2$), артерио-альвеолярных градиентов по углекислому газу ($\Delta P_{aA}CO_2$) и их коэффициенты (Винницкая Р.С., 1980; J.B. West, 1991). Состояние вентиляционно-перфузионных отношений в легких оценивалось по показателям альвеолярной вентиляции (V_A), альвеолярного мертвого пространства ($V_{D_{alv}}$), определяемым по формулам (J.B. West, 1991).

Для выяснения направленности гемодинамических сдвигов в динамике определялись показатели систолического (САД) и диастолического (ДАД) артериального давления с помощью автоматического тонометра фирмы "Medicor". На основе физического метода Старра вычислялись значения ударного (УО) и минутного объемов кровообращения (МОК). Для исследования вегетативных влияний на деятельность сердца, а также оценки функционального состояния и адаптационных реакций кардиореспираторной системы и всего организма при гипервентиляции использовался метод кардиоинтервалометрии Р.М. Баевского (1984). Контроль за сердечной деятельностью осуществлялся с помощью отечественного ритмокардиомонитора ЭЛОН-001, позволяющего непрерывно регистрировать ЭКГ в трех стандартных отведениях и проводить динамический анализ сердечного ритма. При изучении вариабельности сердечного ритма (ВСР) проводился временной анализ и спектральный анализ частотных характеристик сердечного ритма.

Аналогичные методы исследования применялись при изучении гипервентиляционных состояний в условиях холотропного дыхания у 36 здоровых мужчин в возрасте 19-35 лет. Техника холотропного дыхания описана В.В. Козловым (1998).

Исследование уровня психомоторной работоспособности испытуемых

проводилось в динамике с определением на хронорефлексометре показателей латентного периода двигательных реакций на световой и звуковой раздражители. Для оценки изменений функционального состояния слуховой сенсорной системы при гипервентиляции проводилось определение в динамике порогов слышимости звуковых сигналов, подаваемых в наушники от генератора звука с частотой 2000-4000 Гц. Функциональное состояние зрительной сенсорной системы при гипервентиляции определялось в динамике по показателям центрального и периферического зрения. Количественная оценка центрального зрения проводилась с определением остроты зрения по таблицам Сивцева, периферического зрения – с определением границ полей зрения на белый и хроматические цвета методом периметрии. Особое внимание уделялось анализу многочисленных субъективных ощущений, для регистрации которых была разработана специальная карта.

В серии исследований, направленных на электрофизиологическое тестирование и количественную оценку моносинаптической возбудимости мотонейронов поясничного утолщения (Н - рефлекс) спинного мозга в условиях форсированного дыхания, приняло участие 30 практически здоровых юношей в возрасте от 18-21 лет. Стандартная регистрация Н - рефлекса (Hoffman P., 1918; Magladery J.W., Teasdall R.D. et al., 1952) в мышцах голени производилась при последовательно нарастающей стимуляции нерва одиночными стимулами, начиная с пороговой и заканчивая супрамаксимальной интенсивностью. Длительность стимуляционного импульса составила 0,5 мс, интенсивность - 5 - 45 мА. Регистрирующие электроды располагали на камбаловидной мышце и медиальной головке икроножной мышцы (Команцев В.Н., Заболотных В.А., 2001).

Весь полученный цифровой материал, приведенный в соответствие с международной системой СИ, обработан методами вариационной статистики с применением методов корреляционного, регрессионного анализа.

Результаты исследований и их обсуждение

Результаты проведенных исследований показали, что произвольная гипервентиляция в исследуемых режимах у здоровых людей сопровождается значительными сдвигами практически всех тестируемых показателей, отражающих деятельность изученных функций организма.

При произвольной гипервентиляции нарастающих уровней изучена динамика изменений CO_2 и O_2 в альвеолярном воздухе и капиллярной крови, и выявлен фазовый характер выведения CO_2 из организма, который наиболее четко проявлялся при умеренной гипервентиляции ($V_{\text{гг}} \approx 1,6$ л).

При всех режимах произвольного усиления вентиляции первая фаза, продолжавшаяся 1-2 минуты, сопровождалась резким падением PCO_2 . Эта фаза сменялась периодом постепенного снижения парциального давления углекислого газа в альвеолярном воздухе и крови, переходящим через 5-7 минут с момента начала гипервентиляции в третью «платообразную» фазу относительного постоянства PCO_2 различной длительности (от 12 до 2 минут, соответственно, при I – III режимах гипервентиляции), которая, в свою очередь, сменялась периодом медленного, но неуклонно прогрессирующего углубления гипокании, особенно при гипервентиляции III режима.

Относительная стабилизация PCO_2 на определенном уровне в альвеолярном воздухе (20-22 мм рт.ст.) и в артериализированной капиллярной крови (24-26 мм рт.ст.) в виде «плато» определялась режимом гипервентиляции и происходила, соответственно, на 7-10-й (I режим), 5-6-й (II режим), 4-5-й (III режим) минутах гипервентиляции и продолжалась до 20-й, 8-й, 6-й минут гипервентиляции, соответственно, при $V_{\text{гг}} \approx 1,1$ л, $V_{\text{гг}} \approx 1,6$ л, $V_{\text{гг}} \approx 2,1$ л.

Выявление фазы относительной стабилизации P_ACO_2 и P_cCO_2 на фоне продолжающейся гипервентиляции позволяет предположить наличие и функционирование в течение определенного времени механизмов компенсации, препятствующих углублению гипокании. Одним из компенсаторно-приспособительных механизмов при гипервентиляции могло быть изменение условий внутрилегочного газообмена. Поэтому были изучены альвеоло-

артериальные градиенты дыхательных газов ($\Delta P_{aA}CO_2$, $\Delta P_{aA}O_2$) и коэффициенты диффузии для CO_2 (R) и O_2 (K), являющиеся интегральными показателями процессов газообмена в легких и диффузии дыхательных газов через азрогематический барьер (Винницкая Р.С., 1980; J.B. West, 1991). Анализ указанных показателей позволил заключить, что довольно эффективно механизм компенсации функционировал при гипервентиляции объемами $V_{TII} \approx 1,1$ л, когда компенсаторные изменения внутрилегочного газообмена были наиболее выраженными и длительное время способствовали поддержанию PCO_2 на относительно постоянном уровне вопреки произвольно "навязанному" режиму избыточной вентиляции.

При гипервентиляции объемами $V_{TII} \approx 2,1$ л показатели абсолютных значений артерио-альвеолярных градиентов CO_2 уменьшались уже на 6-й минуте пробы, и развивалась прогрессирующая гипокапнемия, что свидетельствовало о срыве и неэффективности механизмов компенсации.

Гипервентиляция в возрастающих объемах сопровождалась также изменением вентиляционно-перфузионных отношений в легких. При этом вентиляция альвеол преобладала над их перфузией, о чем свидетельствовали значительное увеличение показателей альвеолярной вентиляции (V_A) и объема альвеолярного мертвого пространства ($V_{D_{alv}}$). Возрастание в пробах альвеолярного воздуха доли газа из гипервентилируемых альвеол могло быть одним из факторов увеличения артерио-альвеолярных градиентов CO_2 , особенно в начале гипервентиляции.

Отчетливые изменения обмена O_2 и CO_2 выявлены и при исследовании состояния общего газообмена. Быстрое и существенное увеличение показателей потребления кислорода (V_{O_2}), выделения углекислого газа (V_{CO_2}) и дыхательного коэффициента (R_m), регистрируемое в первые минуты, постепенно нивелировалось на фоне продолжающейся гипервентиляции, однако указанные параметры на протяжении всего 20-минутного периода были значительно выше исходных. Существенное увеличение потребления кислорода в условиях произвольной гипервентиляции могло быть связано, по нашему

мнению, как с возросшей активностью дыхательных мышц («работой дыхания»), так и с изменениями газового и кислотно-основного гомеостаза организма. Так, при усилении режима избыточной вентиляции наблюдалось прогрессирующее снижение коэффициента использования кислорода (КИ O_2).

Таблица 1.

Изменение показателей вентиляции, газообмена и гемодинамики при произвольной гипервентиляции различных режимов

Показатели	Время регистрации	Произвольная гипервентиляция		
		I режим	II режим	III режим
V_T , мл	исх.	606,4±24,6	596,8±26,3	634,80±28,44
	2-20	1190,0±24,0	1590,0±49,0	2210,25±42,16
V_E , л/мин	исх.	8,53±0,38	8,41±0,46	8,51±0,31
	2-20	20,70±0,52	29,09±0,52	40,25±0,67
P_{ACO_2} , мм рт.ст.	исх.	36,6±0,75	36,12±0,49	36,16±0,70
	2	26,36±1,16	24,83±1,10	24,13±1,12
	6	23,26±0,48	22,16±0,62	19,48±0,46
	20	20,80±0,59	15,96±0,86	12,77±0,18
P_{AO_2} , мм рт.ст.	исх.	106,65±1,01	106,39±0,48	107,1±0,84
	2	116,93±1,64	117,88±2,46	123,07±1,74
	6	116,03±1,16	119,96±0,83	125,79±0,66
	20	118,27±0,78	127,69±1,60	130,6±0,67
VCO_2 , мл/мин	исх.	283,8±14,10	283,16±12,16	289,43±16,42
	2	586,34±1,10	741,40±24,20	959,61±28,62
	6	551,38±19,1	656,33±24,42	816,38±33,28
	20	478,16±20,06	486,98±22,29	618,48±35,35
ЧСС, мин ⁻¹	исх.	71,1±1,8	70,3±1,3	71,3±1,1
	2	74,7±0,9	79,0±1,2	85,0±1,6
	6	78,1±1,1	81,5±1,4	93,0±2,0
	20	79,1±1,1	87,1±3,9	99,1±2,9
САД, мм рт. ст.	исх.	114,4±1,2	116,0±1,1	118,4±1,2
	2	122,2±1,2	123,6±1,8	132,6±1,5
	6	125,1±1,4	126,4±1,1	141,7±1,8
	20	122,4±1,9	133,2±2,1	148,1±2,3
ДАД, мм рт. ст.	исх.	77,7±1,1	75,6±1,1	77,3±0,9
	2	81,3±1,0	80,8±1,2	83,6±0,9
	6	85,4±1,2	83,8±1,2	88,6±1,1
	20	83,9±1,6	87,8±2,6	92,7±0,9

Примечание: все приведенные показатели при произвольной гипервентиляции по сравнению с исходным состоянием имели $p < 0,05$

При гипервентиляции различных режимов была прослежена динамика активной реакции капиллярной артериализированной крови, характеризующаяся развитием субкомпенсированного газового алкалоза, прогрессирующего параллельно углублению гипокапнемии, особенно при гипервентиляции III режима ($V_{\text{ТИ}} \approx 2,1$ л) - до $7,61 \pm 0,01$ ($p < 0,001$) на 20-й минуте.

Изучение показателей системной гемодинамики при произвольной гипервентиляции в возрастающих объемах выявило фазовый, волнообразный характер гемоциркуляторных сдвигов, усиливающихся в соответствии с нарастанием режима гипервентиляции. Первая начальная фаза характеризовалась возрастанием нагрузки на сердечно-сосудистую систему и активизацией ее деятельности при всех режимах гипервентиляции. Это выражалось в увеличении кардио-гемодинамических параметров. К 10-й минуте наблюдалась вторая фаза - относительная стабилизация гемодинамических показателей, продолжительность которой зависела от режима гипервентиляции. Третья фаза сопровождалась углублением гемодинамических сдвигов, значительным возрастанием частоты сердечных сокращений и артериального давления. Наибольшие изменения со стороны сердечно-сосудистой системы в эту фазу происходили в условиях произвольной гипервентиляции II и III режимов ($V_{\text{ТИ}} \approx 1,6$ л, $V_{\text{ТИ}} \approx 2,1$ л). Так, в условиях избыточной вентиляции III - жесткого режима ЧСС увеличивалась к 20-й минуте до $99,1 \pm 2,9$ мин⁻¹, САД достигало $148,1 \pm 2,3$ мм рт. ст., ДАД - $92,7 \pm 0,9$ мм рт. ст.

Сдвиги показателей общей гемодинамики (ЧСС, САД, ДАД), выявленные в процессе холотропного дыхания, во многом соответствовали таковым при произвольной гипервентиляции II и III режимов. Нам представляется, что в основе формирования гиперкинетической направленности сдвигов центральной гемодинамики, преходящей адаптивной пограничной гипертензии и изменений условий кровоснабжения тканей при произвольной гипервентиляции, особенно III жесткого режима, лежат сложные нейрогуморальные механизмы и факторы нейрогенного происхождения, в частности, вегетативные сдвиги, преимущественно, в сторону симпатикотонии (Блудов А.А., Ворон-

цов В.А., 1998), а также местные изменения сосудистого тонуса в тканях при развитии гипоксии и алкалоза (Foster G.T., Vaziri N.D., 2001). Нельзя не учитывать в механизмах повышения кардио-гемодинамических показателей и роль увеличения присасывающей силы грудной клетки на фоне гиперпноэ (Бубеев Ю.А., Ушаков И.Б., 1999).

Для исследования вегетативных влияний на деятельность сердца, а также в качестве индикатора адаптационно-приспособительной деятельности кардиореспираторной системы и оценки текущего функционального состояния организма при гипервентиляции использовался математический анализ изменений ритма сердечных сокращений - метод кардиоинтервалометрии (Баевский Р.М., 1984). Вариабельность межимпульсных интервалов является одним из наиболее важных маркеров активности вегетативной нервной системы. Существуют два подхода к изучению вариабельности сердечного ритма: временной анализ, который может выполняться вручную и автоматически, и частотный, требующий специальных компьютерных программ. В имеющихся программах измеряется общая вариабельность R-R интервалов и амплитуда формирующих ее колебательных составляющих.

Результаты определения временных характеристик кардиоинтервалометрии здоровых людей в покое и после 20-минутной произвольной гипервентиляции III режима ($V_{\text{тиг}} \approx 2,1$ л) показали, что избыточная вентиляция легких сопровождалась достоверным повышением тонуса парасимпатической вегетативной нервной системы ($p < 0,05$) на фоне параллельной тенденции - к усилению симпатических влияний на сердечную деятельность ($p > 0,05$), а также к повышению степени централизации управления сердечным ритмом, что проявлялось относительным увеличением индекса напряжения (ИН) регуляторных систем Р.М. Баевского ($p > 0,05$). Достоверное повышение текущей ЧСС и укорочение интервалов R-R (M_0) на 20-й минуте гипервентиляции III режима ($p < 0,05$) также свидетельствовало об усилении симпатической активности.

Временной анализ ВСР при проведении сеансов холотропного дыхания

показал, что на 5-10-й минутах наблюдалось уменьшение индекса напряжения - ИН, свидетельствующее о снижении активности подкорковых центров регуляции сердечного ритма. Эти изменения были направлены на нормализацию баланса симпатической и парасимпатической нервных систем и адаптацию на более низком уровне функционирования системы управления сердечным ритмом. В пользу этого говорит и уменьшение индекса вегетативного равновесия (ИВР).

После 30 минут холотропного дыхания изменилось состояние напряжения адаптации, выразившееся в снижении variability сердечного ритма, снижении функциональных резервов системы регуляции (повышался индекс напряжения - ИН), возрастала активность симпатического отдела ВНС, о чем свидетельствовали показатели $A M_0$ (амплитуда моды, %) и ИН.

На основании полученных результатов можно заключить, что одним из механизмов адаптации сердечно-сосудистой деятельности к условиям гипервентиляции является изменение характера вегетативной регуляции сердечного ритма.

Механизм регуляции ЧСС, опосредуемый влияниями вегетативной нервной системы, модулируется множеством различных внешних и внутренних воздействий (физической нагрузкой, сменой положения тела, психоэмоциональной сферой, изменением артериального давления, активностью нервных центров, частотой дыхательных движений и др.). Для упрощения понимания сложных меж- и внутрисистемных взаимодействий, формирующих изменчивость сердечного ритма, можно представить весь этот комплекс механизмов как единую систему вегетативного управления сердцем, входными параметрами которой являются частота дыхательных движений, динамика артериального давления, психофизиологические процессы, а выходными сигналами - variability сердечного ритма (Киселев А.Р. и соавт., 2005). Известно, что взаимодействия между сердечно-сосудистой и дыхательной системами выражены очень сильно, и результатом таких взаимодействий является дыхательная синусная аритмия.

При произвольной гипервентиляции III режима и при холотропном дыхании нами анализировались частотные характеристики variability сердечного ритма (BCP) в низкочастотном (LF) и высокочастотном (HF) диапазонах. Спектральный анализ BCP при произвольной гипервентиляции показал, что после 15-ой минуты отмечалось снижение общей мощности сердечного ритма, отражающей общую активность регуляторных систем (PW), и мощности в низкочастотном диапазоне (LF), характеризующей, главным образом, активность симпатического отдела ВНС. Существенное снижение мощности как в низкочастотном диапазоне LF, так и высокочастотном - HF (отражающей активность парасимпатического отдела ВНС) при снижении общей мощности спектра (PW), наблюдавшееся у 60% участников произвольной гипервентиляции, является основанием для предположения об истощении ВНС. Низкие значения PW могут служить индикатором снижения функциональных резервов организма.

У 40% обследуемых при произвольной гипервентиляции на 15-ой минуте отмечалось повышение активности парасимпатического отдела ВНС и высокие значения pLN (доля суммарной мощности парасимпатического и симпатического отделов ВНС в общей мощности спектра), что может свидетельствовать в пользу преобладающего влияния ВНС в регуляции сердечного ритма. Для изучения этих показателей предварительно визуально в исходных записях были исключены артефакты, помехи, экстрасистолы. Повышение парасимпатического уровня регуляции (увеличение HF, уменьшение индекса LF/HF) могло быть вызвано нарастающим режимом гипервентиляции и частоты дыхательных движений, при которых значительно возрастает вклад парасимпатической нервной системы в регуляцию сердечной деятельности.

К 20-й минуте произвольной гипервентиляции III режима у 72% обследуемых и у 84% участников сессии холотропного дыхания при спектральном анализе BCP отмечалось снижение уровня общей мощности спектра (PW), существенное преобладание в вегетативном балансе симпатической нервной системы (высокие значения LF/HF).

Полученные результаты могут быть использованы при холотропном дыхании для контроля продолжительности и эффективности сеансов, а также могут служить объективными показателями для оперативного выявления лиц, испытывающих значительные трудности при выполнении техники холотропного дыхания.

В ходе исследований нам пришлось столкнуться с негативными состояниями участников после сеансов холотропного дыхания, которые, как показали физиологические результаты, были связаны со сдвигами в дыхательной, сердечно-сосудистой системах и изменениями вегетативной и соматической регуляции ЦНС этих функций.

Анализ субъективных ощущений, возникающих у обследуемых в условиях гипервентиляции различных режимов, позволил выявить определенные закономерности в динамике разворачивания симптоматики. Установлена связь между степенью гипервентиляционной гипокпапии и алкалоза и появлением специфических "периферических" (телесных) субъективных ощущений, являющихся своеобразными сенсорными эквивалентами глубины сдвигов газового и кислотно-основного гомеостаза организма. Развитие же ощущений «центрального происхождения» (головокружение, шум, пульсация в голове, гул, звон в ушах, затуманивание зрения и др.) в большей степени было связано с гемодинамическими сдвигами.

При выполнении гипервентиляции I режима у испытуемых, как правило, регистрировался целый комплекс различных ощущений, выраженных незначительно, но с высокой индивидуальной вариабельностью и нечеткой, расплывчатой динамикой. В условиях произвольной гипервентиляции II и III режимов отмечалось быстрое развитие симптомов с четкой сменой и высокой степенью их выраженности. Наиболее информативными и яркими были сдвиги в субъективной сенсорной сфере при произвольном усилении вентиляции III режима ($V_{III} \approx 2,1$ л).

Уже на 1-2-й минутах произвольной гипервентиляции этого режима у испытуемых появлялись ощущения сухости во рту, першения в горле или,

наоборот, явления гиперсаливации, обусловленные, по-видимому, применением загубников и носовых зажимов. У большинства обследуемых отмечались следующие симптомы: головокружение, неприятные ощущения и тяжесть в голове, прилив крови к голове, шум в голове и ушах, пульсация височных артерий. Объективно у обследуемых регистрировались значительное увеличение ЧСС с 72 до 85 мин⁻¹ ($p < 0,001$), возрастание САД с 118 до 132 мм рт. ст., ДАД с 77 до 84 мм рт. ст. ($p < 0,001$).

На 3-4-й минутах гипервентиляции у 80 % испытуемых были зафиксированы специфические ощущения покалывания, онемения, «ползания мурашек», слабого «тока» в кончиках пальцев рук и ног, на лице. Исследование газового состава альвеолярного воздуха на 4-й минуте гипервентиляции выявило снижение $P_{A}CO_2$ до $20,9 \pm 1,2$ мм рт. ст. ($p < 0,001$).

В условиях продолжающейся гипервентиляции этого режима на 4-6-й минутах отмечалось усиление интенсивности парестезий и расширение зоны нарушенной чувствительности (на конечностях по восходящему типу) с развитием чувства общей скованности, напряженности, онемения всего тела, на фоне которых наблюдались произвольные сокращения, «подергивания» мелких мышц, мышечных волокон мимической мускулатуры, мышц передней брюшной стенки, конечностей. В этот период обращали на себя внимание выраженное похолодание конечностей на ощупь, бледность кожных покровов лица, конечностей, акроцианоз.

На 8-12-й минутах произвольной гипервентиляции III режима большинство испытуемых отмечали усиление гула и шума в ушах, головокружение, чувство тяжести в голове, головные боли, сдавливание висков, зрительные ощущения в виде тумана, пелены, мелькающих «мушек» перед глазами. Весьма часто обследуемые указывали на чувство оглушенности или, реже, легкости, эйфории. В объективном статусе регистрировались выраженные изменения показателей центральной гемодинамики. Так, уровень САД достигал 143 мм. рт. ст. ($p < 0,001$), а ДАД - 90 мм. рт. ст. ($p < 0,001$). ЧСС обследуемых возросла до 96 мин⁻¹ ($p < 0,001$). При анализе вариабельности сердечного

ритма (BCP) при этом отмечалось уменьшение вариационного размаха значений R-R, возрастание амплитуды моды ($A M_0$), индекса вегетативного равновесия (ИВР), что свидетельствует о преобладании симпатических влияний.

Добровольцы, продолжающие поддерживать вентиляцию этого режима после 18-й минуты с момента ее начала характеризовали свои субъективные ощущения как тягостные. Объективно отмечалось дальнейшее углубление гемоциркуляторных сдвигов и напряжение сердечной деятельности, значительные сдвиги газового и кислотно-основного состояния.

Особое внимание уделялось исследованию при гипервентиляции функций зрительной и слуховой анализаторных систем.

Было установлено, что в условиях избыточной вентиляции легких с $V_{\text{тип}} \approx 2,1$ л значительно изменялись показатели и центрального, и периферического зрения. Так, острота зрения обследуемых с $0,99 \pm 0,01$ в исходном состоянии снизилась к концу 10-й минуты дыхания по инструкции до $0,83 \pm 0,04$ ($p < 0,001$), т.е. на 17%, а к концу 20-й минуты произвольной гипервентиляции данного режима уменьшилась до $0,74 \pm 0,06$ ($p < 0,001$), т.е. на 28% по сравнению с исходной. В постгипервентиляционном периоде наблюдалось постепенное восстановление центрального зрения, и к концу 10-й минуты периода реституции острота зрения соответствовала $0,92 \pm 0,03$ ($p < 0,01$).

С помощью периметрии было обнаружено, что в процессе осуществления произвольной гипервентиляции снижались функции не только ретинальных колбочек, обеспечивающих высокую остроту зрения и восприятие цвета, но значительно уменьшались функциональные возможности и палочкового рецепторного аппарата зрительного анализатора, ответственного за сумеречное и периферическое зрение, что проявлялось выраженным сужением границ полей зрения на белый и хроматические цвета (рис. 1).

Так, к концу 10-й минуты гипервентиляции III режима отмечалось концентрическое сужение границ поля зрения на белый цвет на $6,0-8,5^\circ$ ($p < 0,02$) в меридианах, расположенных в верхних и внутренних квадрантах, и на $13,0 \pm 3,4^\circ$ в нижне-наружной четверти по меридиану 225° , при этом суммар-

ная величина видимых участков поля зрения в 8 меридианах уменьшилась с 528° в покое до 460°, т.е. на 12,7%. К концу 20-й минуты гипервентиляции регистрировалось дальнейшее приближение изоптер на белый цвет к точке фиксации с наибольшим отклонением их от исходной границы с нижней и височной сторон, т.е. в меридианах 180°, 225°, 270° - на 8,5 - 12,5° ($p < 0,001$), и менее выраженным сужением на 2,0-6,5° в верхних и внутренних квадрантах. Суммарное значение размеров поля зрения на белый цвет уменьшилось при этом до 410°, т.е. на 22,5% по сравнению с исходной величиной.

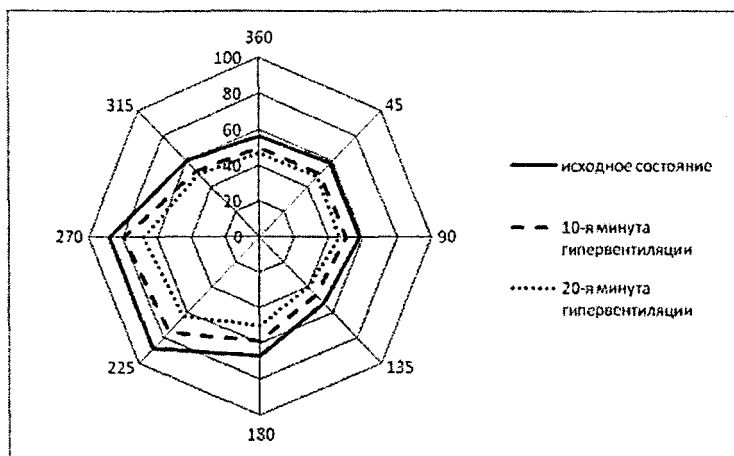


Рис. 1. Изменение границ поля зрения на белый цвет при произвольной гипервентиляции III режима.

С помощью периметрии на синий, красный, зеленый цвета в динамике в процессе гипервентиляции III режима было обнаружено снижение функций фоторецепторов зрительного анализатора, реагирующих на световые волны с различной длиной волны на периферии сетчатки, что выражалось в концентрическом сужении границ поля зрения и на хроматические цвета.

На фоне произвольной гипервентиляции наблюдалось значительное увеличение латентного периода моторной реакции на свет. Так, с $0,22 \pm 0,06$ с в покое время двигательной реакции увеличивалось до $0,29 \pm 0,01$ с ($p < 0,001$) - на 10-й минуте гипервентиляции III режима, превышая исходные показатели

на 36,4%. В течение следующих 2 минут гипервентиляции дополнительное удлинение латентного периода моторной реакции на световой раздражитель было незначительным, но начиная с 12-й минуты дыхания по инструкции с $V_{\text{тп}} \approx 2,1$ л, регистрировалось дальнейшее снижение скорости двигательной реакции на световой раздражитель, приводящее к увеличению времени реакции на высоте эксперимента до $0,32 \pm 0,01$ с ($p < 0,001$), т.е. в 1,5 раза по сравнению с исходными показателями. В постгипервентиляционном периоде наблюдалось постепенное уменьшение длительности латентного периода моторной реакции на световой раздражитель с полным восстановлением показателей через 5-6 минут после прекращения гипервентиляции.

При гипервентиляции III режима объективно было зафиксировано существенное снижение остроты слуха. Так, порог восприятия звуковых сигналов с частотой 2000 Гц, относящейся к главному речевому полю, к концу 20-й минуты гипервентиляции увеличивался в 17,1 раз по сравнению с исходной величиной ($p < 0,001$), а слышимость звуковых сигналов с частотой 4000 Гц уменьшалась к концу исследований в 12,6 раза ($p < 0,001$). На фоне гипервентиляции с $V_{\text{тп}} \approx 2,1$ л отмечалось также прогрессирующее увеличение латентного периода моторной реакции на звук, длительность которого к концу 20-й минуты превышала исходные цифры в 1,64 раза ($p < 0,001$).

Таким образом, при гипервентиляции нарастающих режимов нами выявлены изменения функционирования нервной системы, проявляющиеся существенными сдвигами в субъективной сенсорной сфере, снижением функциональных возможностей дистантных анализаторных систем, уровня психомоторной работоспособности, вегетативным дисбалансом, которые прогрессировали по мере углубления сдвигов газового и кислотно-основного гомеостаза организма.

Анализ уровня возбудимости мотонейронов поясничного утолщения спинного мозга при выбранных воздействиях показал, что при естественном дыхании амплитуда и длительность Н-ответов не изменялись при всех дыхательных фазах в абсолютном большинстве случаев (98 %), которые и были

приняты как контрольные. При этом латентные периоды М-ответов икроножной и камбаловидной мышц составили 7-10 мс. Латентность Н-ответов, определяемая длиной афферентного и эфферентного участков рефлекторной дуги и скоростью распространения возбуждения, равнялась 21-30 мс; показатель Н/М составил 20% для *m. gastrocnemius* и 45 % для *m. soleus*, что соответствует параметрам физиологической нормы.

Анализ параметров Н-ответов при выполнении 30-40 секундной задержки дыхания после максимального вдоха показал, что амплитудные характеристики Н-ответов достоверно увеличились в 1,3-1,4 раза по сравнению с контрольными значениями. Такое увеличение амплитуды Н-ответов, видимо, было вызвано нисходящей облегчающей импульсацией от нервных центров ствола мозга к спинальным мотонейронам.

Произвольная гипервентиляция с фиксированной максимальной частотой и глубиной дыхания в течение 3-х минут сопровождалась достоверным увеличением времени возникновения моносинаптического ответа ($p < 0,01$), а также приводила к уменьшению его амплитуды ($p < 0,05$). Эти изменения, возможно, являются результатом действия центральных механизмов торможения.

Характеристики Н-ответов при естественном дыхании были стабильны по временным характеристикам, но достаточно вариативны по амплитуде, колебательный характер которых можно объяснить их зависимостью от глубины вдоха и выдоха.

Таким образом, на основании анализа параметров Н-рефлекса, можно сделать вывод об изменении активности мотонейронов поясничного утолщения спинного мозга при увеличении или снижении потока иррадиирующих возбуждений от дыхательного центра к мотонейронам спинного мозга.

ВЫВОДЫ

1. Произвольная гипервентиляция нарастающих режимов сопровождается комплексом вегетативных, соматических и психофизиологических сдвигов в динамическом гомеостазе организма, которые обусловлены изменениями нейро-гуморальной регуляции функций на системном уровне и местными перестройками в условиях изменения параметров газового гомеостаза.

2. При произвольной гипервентиляции различных режимов выявлены особенности адаптационно-приспособительных реакций кардиореспираторной системы, состоящих в фазовом характере газообменных и гемодинамических сдвигов, эффективность которых зависела от объемов гипервентиляции, и сопровождающихся повышением общей напряженности и энергозатратности функционирования дыхательной, сердечно-сосудистой и соматической нервной систем.

3. В основе изменений функционирования сердечно-сосудистой системы при произвольной гипервентиляции значительными объемами лежит вегетативный дисбаланс со стороны регулирующих ее симпатической и парасимпатической нервных систем с существенным преобладанием симпатических влияний и снижением функциональных резервов системы вегетативной регуляции.

4. Произвольная гипервентиляция значительными объемами вызывает существенные сдвиги субъективных и объективных характеристик соматических и дистантных (зрительных, слуховых) ощущений, как при физиологических исследованиях, так и при проведении техники холотропного дыхания. Снижение функциональных возможностей анализаторных систем и уровня психомоторной работоспособности углубляется при нарастании гипервентиляционной гипоксии.

5. Произвольная гипервентиляция приводит к снижению активности дыхательного центра и, как следствие, к изменению потока иррадирующих от него возбуждений к коре больших полушарий головного мозга и к спинномозговому двигательным центрам, что во многом и обуславливает физиоло-

гические и психофизиологические сдвиги в исследованных системах.

6. Сдвиги показателей исследованных функций после 20-й минуты произвольной гипервентиляции III режима соответствуют по направленности и глубине сдвигам аналогичных показателей на 20-40-й минутах сеансов холодно-тропного дыхания, что проявляется значительными изменениями психофизиологического состояния испытуемых и обусловлено включением уже патофизиологических механизмов регуляции.

Практические рекомендации

1. Функциональный тест, включающий 20-минутную дозированную гипервентиляционную пробу трех режимов: с $V_{П} \approx 1,1$ л, $V_{ТП} \approx 1,6$ л, $V_{ТП} \approx 2,1$ л и $f = 18 \text{ мин}^{-1}$, может быть использован для массового мониторинга молодых людей (призыв на военную службу, профессиональный, спортивный отбор) для оценки резервных и адаптационных возможностей физиологических систем.

2. 20-минутная произвольная дозированная гипервентиляция нарастающих режимов может быть рекомендована в качестве тренировочной нагрузочной пробы для повышения устойчивости организма к экстремальным воздействиям и расширения резервных возможностей кардиореспираторной системы в комплексе реабилитационных мероприятий.

3. Полученные в работе результаты внедрены в образовательный процесс подготовки врачебных кадров и аспирантов по физиологии, а также рекомендованы в практике психотерапевтов, спортивной и физической деятельности.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Электрофизиологический анализ топографического картирования мозга посредством «Нейрокартографа» // Теория и методика профессионального образования в научно-педагогических исследованиях. - М.: РАО, 2001. - С. 341-344 (соавт. Чемпалова Л.С., Чубаркин А.В., Бекетова Н.В.).

2. Сравнительный тендерный анализ динамики биоэлектрической активности мозга во время деятельности // Теория и методика профессионального образования в научно-педагогических исследованиях. - М.: РАО, 2001. - С. 344-347 (соавт. Еманов С.И., Чубаркин А.В.).

3. Моделирование гипokaпнических состояний посредством произвольной гипервентиляции // Межвузовский сборник научно-исследовательских работ преподавателей и студентов. – Самара, СГПУ, 2005. – С. 147-150 (соавт. Еманов С.И., Чубаркин А.В., Чепалова Л.С.).

4. Коррекция организменных и психических функций посредством дыхательных техник // Самореализация личности в современных социокультурных условиях. - Т. 1. – Тольятти, 2007. – С. 275-279 (соавт. Якунин В.Е., Говорова Г.Н.).

5. Влияние гипервентиляционной гипokaпнической гипоксии на механизм вхождения в измененное состояние сознания посредством техники холотропного дыхания // Самореализация личности в современных социокультурных условиях. - Т. 1. –Тольятти, 2007. – С. 279-281 (соавт. Якунин В.Е., Говорова Г.Н.).

6. Изменение физиологических и психофизиологических показателей при кратковременном и долговременном действии дыхательных техник на организм // Научно-методические проблемы модернизации профессионального образования. – М., 2007. – С. 362-364 (соавт. Еманов С.И., Чубаркин А.В., Говорова Г.Н.).

7. Навязывание искусственного ритма дыхательным нейронам и дыхательным движениям посредством стимуляции нейронных группировок дыхательного центра // Научно-методические проблемы модернизации профессионального образования. – М, 2007. – С. 364-367 (соавт. Чубаркин А.В., Еманов С.И., Бекетова Н.В.).

8. Электрофизиологический анализ взаимодействия и связей нейронов латеральных ядер дыхательного центра // Научно-методические проблемы модернизации профессионального образования. – М, 2007. - С. 367-368 (со-

авт. Чубаркин А.В., Еманов С.И.).

9. Субъективные ощущения и неврологические симптомы как сенсорные эквиваленты гипервентиляционных состояний // **Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Специальный выпуск «XIII конгресс «Экология и здоровье человека».** - Т. 2. – 2008. - С. 119-122 (соавт. Панина М.И.).

10. Изучение дыхательных и сенсорных показателей при моделировании гипервентиляционных состояний // **Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология».** – 2008. – Вып. 10, № 31 (91). – С. 35-38 (соавт. Панина М.И., Якунина С.В.).

11. Михайлов Э.В. Изменение показателей зрительной и слуховой сенсорных систем, вызванные гипервентиляцией // **Аспирантский вестник Поволжья.** - 2008. - № 3-4. - С. 201-203.

Список сокращений

- ВНС - вегетативная нервная система
ВСР - вариабельность сердечного ритма
ДАД - диастолическое артериальное давление
ИВР - индекс вегетативного равновесия
ИН - индекс напряжения регуляторных систем Р.М. Баевского
КИ O_2 - коэффициент использования кислорода
МОК - минутный объем кровообращения
САД - систолическое артериальное давление
УО - ударный объем сердца
ЦНС - центральная нервная система
ЧСС - частота сердечных сокращений
 $A M_0$ - амплитуда моды
 f - частота дыхания
HF - мощность парасимпатического отдела ВНС (в высокочастотном диапазоне спектра)
K - коэффициент диффузии для O_2
LF - мощность симпатического отдела ВНС (в низкочастотном диапазоне спектра)
pLN - доля суммарной мощности парасимпатического и симпатического отделов ВНС в общей мощности спектра
 $P_A CO_2$ и $P_A O_2$ - парциальное давление CO_2 и O_2 в альвеолярном воздухе
 $P_a CO_2$ и $P_a O_2$ - напряжение CO_2 и O_2 в артериализированной капиллярной крови
pH - отрицательный десятичный логарифм молярной концентрации ионов водорода в артериализированной капиллярной крови
PW - общая мощность спектра
 $\Delta P_{Aa} O_2$ и $\Delta P_{aA} CO_2$ - альвеоло-артериальные градиенты O_2 и CO_2
R - коэффициенты диффузии для CO_2
 R_m - дыхательный коэффициент
 V_A - альвеолярная вентиляция
 $V CO_2$ - выделение углекислого газа за минуту
 $V_{D_{alv}}$ - альвеолярное мертвое пространство
 V_E - минутная вентиляция легких
 V_T - дыхательный объем
 $V O_2$ - потребление кислорода за минуту

Подписано в печать 18.03.09 г.

Формат 60x84 1/16

Бумага офсетная.

Печать оперативная.

Тираж 100 экз.

Отпечатано в типографии ООО «Инсома-пресс»,
443011, г. Самара, ул. Советской Армии, 217.