

## АДАПТАЦІЯ ОРГАНІЗМУ ЛЮДИНИ ДО ГІПОКСІЇ

*У статті представлено результати досліджень механізмів адаптації організму людини до гіпоксії. Адаптація до гіпоксії використовує широкі пластичні можливості організму, які ґрунтуються на структурних змінах у клітинах і тканинах і здатні як підвищити доставку кисню, так і знизити критичні рівні парціального тиску кисню. Усі пристосувальні реакції до дії гіпоксії спрямовані на збереження енергетичного гомеостазу, підтримку максимальної можливої доставки кисню, що типово для активної адаптації. У той же час адаптація до гіпоксії може здійснюватися шляхом пасивної адаптації. Одним із проявів такого типу адаптації є розвиток у результаті в гіпоксичних умовах так званого гіпометаболічного стану, при якому зменшується внесок аеробного обміну в загальну систему енергозабезпечення організму й функціонування всіх систем організму переходить на більш ощадливий режим.*

**Ключові слова:** гіпоксія, адаптація активна, адаптація пасивна, енергетичний гомеостаз, стан гіпометаболічний

**Постановка проблеми.** Гіпоксія, як і будь-який інший типовий процес, є тісним переплетенням патологічних і компенсаторно-пристосувальних явищ. Якщо при пристосуванні організму до умов гіпоксії викликані цим станом ушкодження не компенсуються, то розвивається киснева недостатність. Підґрунтям всіх порушень при гіпоксії є неможливість нормального функціонування системи тканинного дихання й енергетичного забезпечення клітин.

Стан гіпоксії виникає щоразу, коли напруження кисню в клітинах і тканинах організму стає нижчим за те критичне значення, при якому ще можлива підтримка максимальної швидкості ферментативних окисних реакцій у дихальному ланцюзі мітохондрій. На підтримку цього критичного парціального тиску кисню у тканинах і працюють усі фізіологічні системи організму, що визначають рівень його здоров'я й функціональних можливостей.

Недостатнє постачання клітин киснем на великих висотах призводить до обмежень біологічного окислення, зменшення кількості звільняється енергії, теплопродукції, обмеження всіх видів функціональної і пластичної діяльності клітин [1, 2]. У той же час показано, що «фізіологічна» гіпоксія на помірних висотах може надавати на організм тонізуючий і зміцнюючий дію, стимулює внутрішньоклітинний метаболізм, активує в межах природного фізіологічної регуляції багато функціональні системи організму [3, 4].

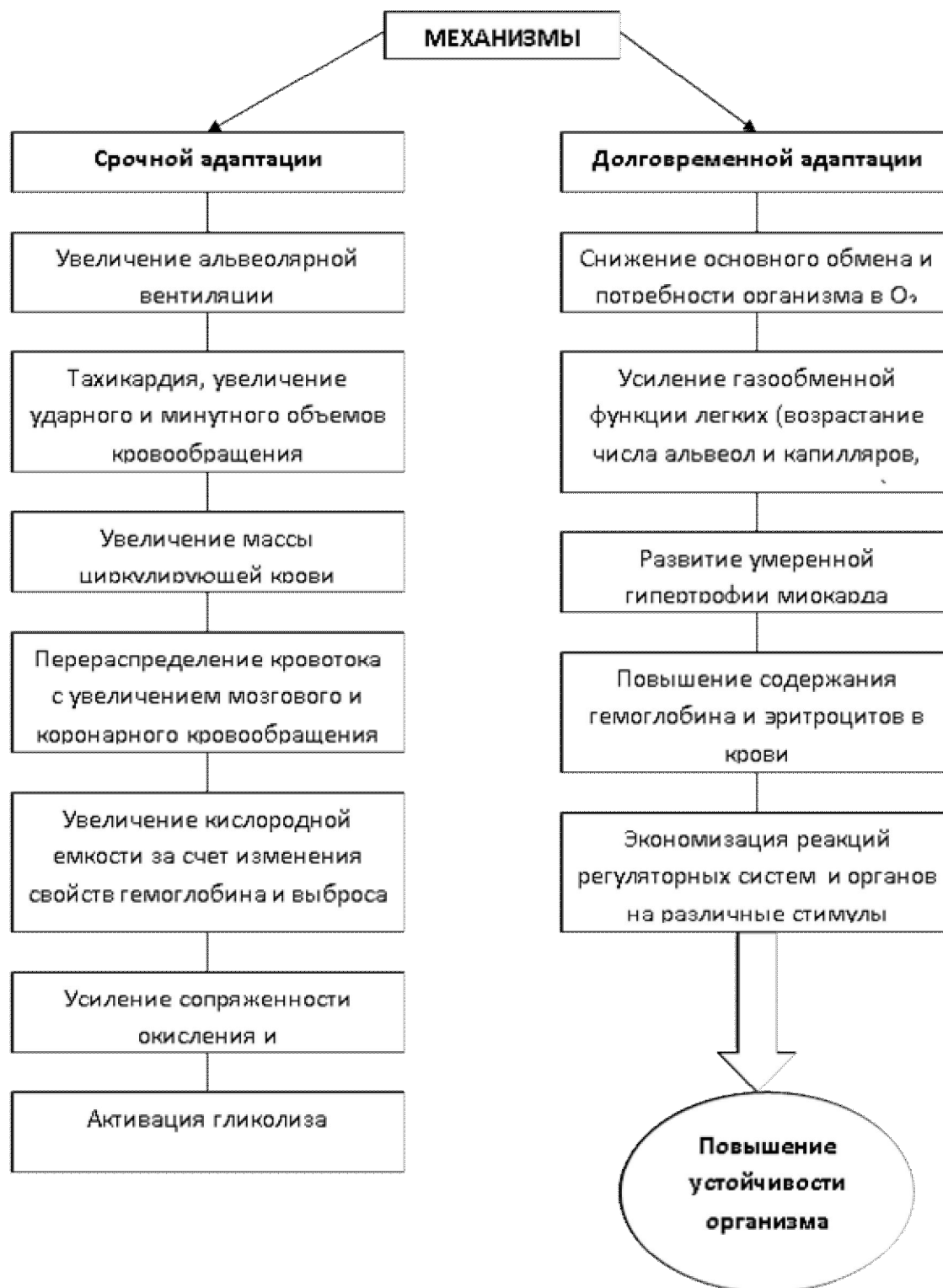
**Мета статті.** Проаналізувати і узагальнити дані літератури з проблеми впливів гіпоксії на організм людини.

### Методи

Аналіз спеціальної наукової літератури, у якій розглядалися фізіологічні механізми адаптації організму людини до гіпоксії. Проаналізовані інформативні файли українських, російськомовних і англійськомовних пошукових систем, серед них: «Google», «Yandex» ([www.yandex.ru](http://www.yandex.ru)) – 20 сайтів, «Каталог російських ресурсів» ([www.aha.ru](http://www.aha.ru)) – 30 сайтів, «Alta Vista» ([www.alvista.com](http://www.alvista.com)) – 40 сайтів.

### Результати та обговорення

На виникнення гіпоксії організм реагує включенням еволюційно сформованого комплексу захисно-пристосувальних реакцій, за допомогою яких здійснюється адаптація до цього впливу. Філогенетична й видова адаптація до гіпоксії забезпечується анатомічними та біохімічними особливостями організму осіб, які живуть або тимчасово перебувають в умовах недостатності кисню. Індивідуальна адаптація до гіпоксії проявляється у двох основних формах – терміновій і довготривалій (рис. 1).



**Рис. 1.** Компенсаторно-приспосовальні реакції при гіпоксії [Дмитрук А.І., 2007]

Термінова адаптація розвивається при гострій гіпоксії, коли використовуються готові, наявні в організмі функціональні механізми, що підвищують доставку кисню у тканини. Серед усіх відомих механізмів термінової адаптації організму до гіпоксії найбільш важливе значення має активація систем транспорту кисню, включаючи системи дихання, кровообігу та крові [5-7].

Чутливість різних органів і тканин до недостатності кисню неоднакова і залежить від таких чинників: інтенсивність обміну речовин у тканинах, що вимагає відповідного забезпечення їх киснем; потужність тканинних гліколітичних систем, які забезпечують вироблення енергії без участі кисню; запаси енергії у вигляді макроергічних з'єднань; потенційна можливість генетичного апарату забезпечувати пластичне закріплення гіперфункції [6, 8]. Найбільш чутлива до недостатності кисню центральна нервова система (ЦНС). Порушення функції ЦНС при гіпоксії визначають усі подальші реакції організму. Зміни в ЦНС носять фазовий характер [8, 9].

Для цього стану характерний помірний розвиток рефлекторних і зворотних тканинних пристосувальних реакцій. При підйомі на висоту більше 4000 м можуть виникнути ознаки некомпенсованого гіпоксичного стану.

При цьому виділяють два симптомокомплекси. Перший характеризується колаптоїдним станом і включає брадикардію, падіння артеріального тиску, гіпергідроз. З'являються блідість або гіперемія, загальмованість, байдужість. На ЕЕГ – спочатку депресія альфа-ритму, після чого на тлі бета-ритму стають помітними порівняно невеликої амплітуди тета- і дельта хвиль. Другий симптомокомплекс характеризується розвитком висотної непритомності. Він включає такі прояви, як зниження інтелектуальної працездатності, зниження адекватної оцінки, розлад координації рухів. Ці порушення діяльності ЦНС протікають на тлі гіпервентиляції, тахікардії, підвищеного артеріального тиску. Характерно, що ці ознаки некомпенсованого гіпоксичного стану проявляються при рівні рО<sub>2</sub> в артеріальній крові не менше 55 мм рт. ст., тобто менше 85% від потрібної величини. Симптомокомплекси, що розвиваються, одержали назву гірської хвороби.

Функціональні відхилення з боку ЦНС, безсумнівно, позначаються на роботі інших органів і значною мірою визначають характер відповідної реакції організму на перебування в умовах середньогір'я. Оскільки кора головного мозку відрізняється високою чутливістю до кисневої недостатності, організм в умовах середньогір'я прагне зберегти достатнє кисневе постачання, у першу чергу центральної нервової системи [9,10].

Система зовнішнього дихання реагує на гіпоксію збільшенням альвеолярної вентиляції за рахунок поглиблення і частішання дихання, а також мобілізації резервних альвеол [3, 7, 8]. Збільшення легеневої вентиляції відбувається в результаті рефлекторного збудження дихального центру імпульсами з хеморецепторів судинного русла, головним чином, синокаротидної і аортальної зон, які зазвичай чутливі до змін хімічного складу крові й, у першу чергу, реагують на накопичення вуглекислоти й іонів водню [11, 12].

Гіпервентиляція є, безсумнівно, позитивною реакцією організму на недостатність кисню, але має й негативні наслідки, оскільки ускладнюється виведенням вуглекислоти й зниженням вмісту її у крові – гіпокапнією. Враховуючи вплив вуглекислоти на мозковий і коронарний кровообіг, регуляцію тонуусу дихального й вазомоторного центрів, підтримку кислотно-основної рівноваги, дисоціацію оксигемоглобіну, слід зважати на можливі наслідки гіпокапнії [3, 13].

Мобілізація функції системи кровообігу при гіпоксії спрямована на посилення доставки кисню тканинам. Констатуються гіперфункція серця, збільшення інтенсивності кровотоку (насамперед за рахунок частішання серцевих скорочень і збільшення ударного об'єму крові), розкриття нефункціональних капілярних судин.

Загальна реакція серцево-судинної системи і, насамперед, серця формується вдруге – у відповідь на зміни рівня загального кров'яного тиску [7, 8]. Не менш важливим є перерозподіл крові у бік переважного кровопостачання життєво важливих органів і підтримка оптимального кровотоку в легенях, серці, головному мозку за рахунок зменшення кровопостачання шкіри, селезінки, м'язів, кишків. Ці органи в даних обставинах відіграють роль депо крові. Перераховані зміни кровообігу регулюються рефлекторними й гормональними механізмами. Крім того, продукти порушеного

обміну, а саме: гістамін, аденінові нуклеотиди, молочна кислота, – виявляючи судинорозширювальну дію й впливаючи на тонус судин, також є важливими тканинними чинниками пристосувального перерозподілу крові [14].

Підвищення кількості еритроцитів і гемоглобіну збільшує кисневу ємність крові. Викид крові з депо може забезпечити екстрене, але нетривале пристосування до гіпоксії. У той же час недостатність кисню сприяє руйнуванню гемоглобіну й еритроцитів, а продукти розпаду, що утворюються при цьому, відіграють роль факторів, що стимулюють синтез гемоглобіну й утворення еритроцитів. Установлено, що як стимулятори еритропоезу при гіпоксії виступають також еритропоетини нирок. При гіпоксії підвищується здатність молекули гемоглобіну приєднувати кисень у легенях і віддавати його тканинам [6, 15].

Екстрені пристосувальні реакції на рівні систем утилізації кисню при гіпоксії полягають в обмеженні активності систем, органів і тканин, що безпосередньо не беруть участь у забезпеченні організму киснем, посиленні сполученості окиснення й фосфорилування, а також активації гліколізу [16].

Стимуляція симпато-адреналової системи підвищує секрецію й концентрацію в крові адреналіну, у той час як збудження парасимпатичного відділу призводить до посилення секреції інсуліну. Розвиток гіперглікемічної реакції крові свідчить про перевагу симпатичних впливів над парасимпатичними.

Частішання серцевого ритму, типове для перших днів перебування людини в умови гірського клімату, деякі автори розглядають як підтвердження посилення симпатичних впливів на діяльність міокарда. У той же час деякі автори відносять тахікардію до ефектів зменшення впливу парасимпатичних центрів вегетативної нервової системи на функцію міокарда. Реєстрація потенціалів електричної активності волокон блукаючого нерва, що іннервують серце, показала, що при зниженні у вдихуваній газовій суміші вмісту кисню до 16 – 18% електрична активність зростала й стійко зберігалася на підвищеному рівні [17]. Оскільки рО<sub>2</sub>у газовій суміші, що містить 16% кисню, відповідає висоті 2200 м н. р. м., можна вважати, що в умовах середньогір'я змінюються співвідношення активності симпатичного й парасимпатичного відділів вегетативної нервової системи, що впливають на регуляцію дихання, кровообігу, мікроциркуляцію, травлення й ряд інших вегетативних функцій [18, 19].

Розширення зіниць, яке спостерігається у більшості випробуваних після переміщення в умови гірського клімату, розглядається як одна з ознак підвищення тону симпато-адреналової системи й підвищення концентрації адреналіну в крові. На 15-у добу перебування в горах діаметр зіниці, як правило, нормалізується. У деяких випадках початковий період адаптації супроводжується звуженням зіниць, що можна розглядати як ознаку індивідуальних особливостей організму з перевагою тону парасимпатичної нервової системи. Фазність повідомлень вегетативних функцій організму, відзначена Б. Т. Турусбековим, показала, що протягом 15-20-ї доби відбувається активація дихальної та серцево-судинної систем, знижуються пороги хемо- і механорецептивних рефлексогенних зон, зростають амплітуди рефлексорних реакцій артеріального тиску й дихання [20].

Систематичне обстеження великого контингенту осіб в умовах гірського клімату Паміру й Тянь-Шаню, проведене М. М. Міррахімовим, свідчить про те, що в першу добу суттєво переважає тонус симпатичної нервової системи [21]. У той же час деякі автори висловлюють обґрунтовану думку, що в початковий період перебування людей й тварин у горах тонус як симпатичної, так і парасимпатичної нервової системи знижується. Надалі вплив обох відділів вегетативної нервової системи на регуляцію життєвих процесів підсилюється [22, 23]. Така точка зору відповідає поглядам Є. Гелльгорна, який розглядав симпатичний і парасимпатичний компоненти вегетативної регуляції як синеєргісти, що не виключає домінування в певний період симпатичних або

парасимпатичних ефектів. У першому випадку в крові і тканинах може спостерігатися підвищення концентрації катехоламінів, у другому – підвищена концентрація інсуліну.

Експериментальними дослідженнями на тваринах встановлено, що реакція організму на екзогенні введення ацетилхоліну й адреналіну змінюються залежно від ступеня гіпоксії, стадії її розвитку й тривалості дії зниженого парціального тиску кисню. При гострій гіпоксичній гіпоксії дія ацетилхоліну й катехоламінів зменшується. При цьому реакції на катехоламіни знижуються швидше й більшою мірою. При підгострій формі гіпоксії виявлено дві фази змін чутливості до ацетилхоліну – фаза підвищення й фаза зниження чутливості. Встановлено, що активність холінестерази у сироватці крові й еритроцитах, у тканинах мозку й печінки при підгострій гіпоксії помітно знижувалася. Автор цих досліджень О. А. Маркова [24] вважає, що зміни чутливості серцево-судинної системи до нейромедіаторів пов'язані зі змінами клітинного метаболізму при зниженні  $pO_2$  у вдихуваному повітрі.

Детальні дослідження ролі вегетативної нервової системи у процесах адаптації організму до умов гірського клімату, проведені С. Б. Даніяровим і А. Г. Зарифьяном [22], показали, що ранні пристосувальні реакції організму (2 – 3 доба) на переміщення в гірські райони стереотипні й характеризуються вираженою активацією симпатичного відділу вегетативної нервової системи. Тонус блукаючого нерва знижується з 1-ої до 15-ї доби адаптації. Реакції наступного періоду адаптації, що починається після 15-ї доби перебування в гірських умовах, значно більш специфічні. У цьому періоді відбувається підвищення тону симпатичного й поступове підвищення тону парасимпатичного відділів вегетативної нервової системи. Вагусна активність продовжує зростати й після 2-х місяців перебування в гірських умовах, у той час як тонус симпатичного відділу стабілізується на новому рівні. При тривалих термінах адаптації з'являються ознаки відносної переваги парасимпатичної нервової системи.

У початкових стадіях перебування в гіпоксичних умовах посилене виділення мозковим шаром надниркової залози адреналіну й норадреналіну дозволяє подолати функціональне напруження, викликає посилення роботи серця, підвищене утворення глюкози із глікогену печінки, сприяє розвитку гіперглікемії, а потім активує гліколіз, за рахунок якого надалі й забезпечуються енергетичні потреби м'язів. Подальше перебування в умовах гіпоксії викликає підвищену секрецію кортикотропних речовин, що призводить до зміни метаболізму й нагромадження продуктів неповного окиснення, багато з яких є токсичними [8].

В умовах недостатності кисню суттєво знижується енергетична забезпеченість м'язів. При цьому виконання фізичної роботи завжди має як наслідок виражені функціональні порушення з боку різних органів і систем.

Зниження обміну речовин при гіпоксії призводить до порушення хімічної терморегуляції, у результаті чого знижується температура тіла. У травній системі спостерігається пригнічення моторики, зниження секреції травних соків шлунка, кишок і підшлункової залози. Первісна поліурія змінюється порушенням фільтраційної здатності нирок [25].

Практичний інтерес викликають дані про розумову працездатність людини в умовах недостатнього постачання мозку киснем. Дослідження, що дозволяють характеризувати уважність, якість виконання завдання, швидкість роботи над коректурними таблицями й точність руху (проба з лабіринтом), показали, що в перші дні перебування на висоті 4000 м знижується швидкість рахунку, погіршується увага й точність рухових реакцій [26]. Разом з тим є й суперечливі дані. За даними А. П. Серохвостова [27], отриманими під час експедиції на Памір, результати виконання завдань на увагу й уявлення просторових відносин на висоті 5250 м поліпшувалися. Аналогічні дані отримані при вивченні ряду властивостей ВНД і

короткочасної зорової пам'яті у людей у процесі адаптації до гірського клімату Приельбрусся. Показано, що на 9-у добу перебування в горах відбувається достовірне підвищення показників, що характеризують стан ВНД [28, 29].

Механізми довгочасної адаптації, що формуються зазвичай при повторюваній або хронічній помірній за інтенсивністю гіпоксії, також є підставою підвищення стійкості організму до дії гіпоксичного чинника [30]. Тривала адаптація до гіпоксії використовує широкі пластичні можливості організму, які ґрунтуються на структурних змінах у клітинах і тканинах і здатні як підвищити доставку кисню, так і знизити критичні рівні парціального тиску кисню [31].

В умовах помірної гіпоксії компенсаторні механізми дозволяють у широких межах підтримувати напруження кисню на рівнях, адекватних кожному з етапів його транспорту [32, 33]. Гіперфункція зовнішнього дихання, що виникла на етапі термінової адаптації, надалі в умовах гіпоксії вимагає структурного й енергетичного підкріплення. При цьому забезпечується не тільки просте виживання, але й можливість активної фізичної й розумової діяльності при тривалій гіпоксії.

Установлено, що в системах, які відповідають за транспорт кисню, розвиваються явища гіпертрофії й гіперплазії: збільшується маса дихальних м'язів, легневих альвеол, міокарда, нейронів дихального центру; підсилюється кровопостачання цих органів за рахунок збільшення кількості функціональних капілярних судин і їх гіпертрофії (збільшується діаметр судин і довжина судинного русла) [6].

У кістковому мозку при довгочасній адаптації до гіпоксії підсилюється еритропоез [34].

Поліпшуються умови дифузії кисню з альвеолярного повітря в кров завдяки підвищенню проникності легенево-капілярних мембран, збільшується вміст міоглобіну, за рахунок якого не тільки зростає киснева ємність, але й інтенсифікується ферментативна активність окисних процесів.

У системі утилізації кисню збільшується здатність тканинних ферментів утилізувати кисень, більш ефективно використовується енергія окисних процесів, підсилюються процеси безкисневого звільнення енергії за допомогою гліколізу. Описані процеси відбуваються головним чином в органах, що відповідають за транспорт кисню (легені, серце, дихальні м'язи, еритробластичний відросток кісткового мозку), а також найбільше страждають від недостатності кисню (кора великого мозку, нейрони дихального центру).

Підвищенню стійкості тканин до гіпоксії сприяє й активізація гіпоталамо-гіпофізарної системи й кори надниркових залоз.

Таким чином, пластичні й енергетичні зміни на клітинному рівні міняють характер адаптаційного процесу при тривалій гіпоксії. Розвивається стійка й ощадлива адаптація.

Усі розглянуті вище пристосувальні реакції до дії гіпоксії спрямовані на збереження енергетичного гомеостазу, підтримку максимальної можливої доставки кисню, що типово для активної адаптації. Однак адаптація до гіпоксії може здійснюватися шляхом пасивної адаптації, коли зі зниженням парціального тиску кисню організм зменшує вироблення енергії й теплопродукції на тлі зниження споживання кисню. Одним із проявів такого типу адаптації є розвиток у результаті в гіпоксичних умовах так званого гіпометаболічного стану, при якому зменшується внесок аеробного обміну в загальну систему енергозабезпечення організму й функціонування всіх систем організму переходить на більш ощадливий режим [35]. При цьому зберігається висока працездатність за рахунок пролонгованого включення анаеробних механізмів енергопродукції й збільшення їх потужності на тлі зниженого аеробного обміну [36-39].

### **Висновки**

1. На виникнення гіпоксії організм реагує включенням еволюційно сформованого комплексу захисно-пристосувальних реакцій, за допомогою яких здійснюється

- адаптація до цього впливу. Адаптація до гіпоксії забезпечується анатомічними та біохімічними особливостями організму осіб, які живуть або тимчасово перебувають в умовах недостатності кисню.
2. Індивідуальна адаптація до гіпоксії проявляється у двох основних формах – терміновій і довготривалій. Термінова адаптація розвивається при гострій гіпоксії, коли використовуються готові, наявні в організмі функціональні механізми, що підвищують доставку кисню у тканини. Механізми довготривалої адаптації, що формуються зазвичай при повторюваній або хронічній помірній за інтенсивністю гіпоксії, також є підставою підвищення стійкості організму до дії гіпоксичного чинника. Тривала адаптація до гіпоксії використовує широкі пластичні можливості організму, які ґрунтуються на структурних змінах у клітинах і тканинах і здатні як підвищити доставку кисню, так і знизити критичні рівні парціального тиску кисню.
  3. Усі пристосувальні реакції до дії гіпоксії спрямовані на збереження енергетичного гомеостазу, підтримку максимальної можливої доставки кисню, що типово для активної адаптації. У той же час пристосування організму людини до гіпоксії може здійснюватися шляхом пасивної адаптації. Одним із проявів такого типу адаптації є розвиток у результаті в гіпоксичних умовах так званого гіпометаболічного стану, при якому зменшується внесок аеробного обміну в загальну систему енергозабезпечення організму й функціонування всіх систем організму переходить на більш ощадливий режим.

#### Література

1. Колчинская А. З. О физиологических механизмах, определяющих тренировочный эффект средне- и высокогорья / А. З. Колчинская // Теория и практика физической культуры. – 1990. – № 4 – С.39-43.
2. Cohen PJ. The metabolic function of oxygen and biochemical lesion of hypoxia / PJ.Cohen // Anesthesiology. – 1972. – Vol. 46, №2. – P. 639-645.
3. Агаджанян Н. А. Адаптация к гипоксии и биоэкономика внешнего дыхания / Н. А. Агаджанян, В. В. Гневушев, А.Ю. Катков. – М.: Изд-во УДН, 1987. – 170 с.
4. Березовский В.А. Цветок Гильгамеша. Природная и инструментальная оротерапия (очерки о горах и их влиянии на организм человека) / В.А.Березовский. – Донецк: Издатель Заславский А.Ю., 2012. – 304 с.
5. Малкин В. Б. Острая и хроническая гипоксия / В. Б. Малкин, Е. Б. Гиппенрейтер // проблемы космической биологии. – М., 1977. – Т. 35. – 320 с.
6. Меерсон Ф. З. Адаптация к высотной гипоксии / Ф. З. Меерсон // Физиология адаптационных процессов. – М.: Наука, 1986. – С.224-248.
7. Филиппов М. М. Физиологические механизмы развития и компенсации гипоксии в процессе адаптации к мышечной деятельности: Монография / М. М. Филиппов, Д. Н. Давиденко – СПб.– Киев: БПА, 2010. – 260 с.
8. Дмитрук А. И. Гипоксия и с порт: Учебно-методическое пособие /А. И. Дмитрук. – СПб.: 2007 – 44 с.
9. Булатова М. М. Среднегорье, высокогорье и искусственная гипоксия в системе подготовки спортсменов / М. М.Булатова, В. Н. Платонов // Спортивная медицина. – 2008. – № 1. – С.95-119.
10. Саламанина О. М. Влияние умеренной степени гипоксии на функциональное состояние человека-оператора / О. М. Саламанина // Системный подход к психофизиологической проблеме. – М., 1982. – С. 140-142.
11. Бреслав И. С. Дыхательные рефлексы с хеморецепторов / И. С.Бреслав // В кн: Физиология дыхания. В серии: «Руководство по физиологии». – Л.: Изд-во «Наука», 1973. – С. 165-188.
12. Маршак М. Е. Регуляция дыхания / М. Е.Маршак// В кн: Физиология дыхания. В серии: «Руководство по физиологии». – Л.: Изд-во «Наука», 1973. – С. 256-286.
13. Уэст Дж. Физиология дыхания / Дж. Уэст. – М.: Мир, 1988. – 200 с.
14. Меерсон Ф. З. Адаптационная медицина: Механизмы и защитные эффекты адаптации / Ф. З.Меерсон. – Нур. Med. Ltd. – М., 1993. – 332 с.
15. Effect of living in hypoxia and training in normoxia on sea level  $VO_{2max}$  and red cell mass / Rusko H. K., Tikkanen H., Paavola L. et al. // Med. Sci. Sports Exerc. – 1999. – V. 31. – P.86.
16. Opie L.H. Effects of anoxia and regional ischemia on metabolism of glucose and fatty acids / L. H.Opie // Circ. Res. – 1976. – № 37, suppl. – P. 52-68.
17. Сапова Н. И. Комплексная оценка регуляции ритма сердца при дозированных функциональных нагрузках / Н. И. Сапова // Физиол. журн. СССР. – 1982. – Т. 68, №8. – С. 1159-1164.

18. Ильин В. Н. Оценка функционального состояния организма человека в экстремальных условиях на основе теории ультрастабильных систем / В. Н. Ильин, М. М. Филиппов, А. Алвани // Ульяновский медико-биологический журнал. – 2014. – № 3. – С. 94-100.
19. Черкес Л. І. Структурно-лінгвістичний підхід до оцінки довготривалої адаптації спортсменів високої кваліфікації до умов середньогір'я / Л. І. Черкес, В. М. Ільїн, В. І. Портниченко, М.М.Михайлович, І.О.Яхниця, С.Б.Коваль // Медична інформатика та інженерія. – 2011. – № 4. – С. 18-21.
20. Турсунбеков Б. Т. Механизмы высокогорной адаптации при различных функциональных состояниях эндокринной системы / Б. Т. Турсунбеков, К. М. Макутов, Р. И. Карянева. – Фрунзе: Илим, 1988. – 200 с.
21. Миррахимов М.М. О сроках сохранения повышенной резистентности организма при различных режимах акклиматизации к высокогорью / М.М. Миррахимов, А.А. Айдаралиев, М.Д. Джунушев // Космич. биология и авиокосмич. медицина. – 1972. –N4 – С. 14-18.
22. Данияров С. Высокогорье и вегетативная нервная система / С. Данияров, А. Г. Зарифьян. – Ташкент: Медицина, 1977. – 176 с.
23. Структурно-лингвистический подход к оценке функционального состояния организма человека в условиях высокогорья / Ильин В. Н., Батырбекова Л. М., Курданова М. Х., Курданов Х. А. – М.: Илекса; Ставрополь: Сервисшкола, 2003. – 80 с.
24. Маркова Е. А. Особенности регуляции сердечного ритма у крыс с различной устойчивостью к гипоксии / Е. А. Маркова, С. Н. Вадзюк // Физиол. журн. СССР. – 1981. т. 27, № 5. – С. 703-706.
25. Меерсон Ф. З. Адаптация к стрессорным ситуациям и физическим нагрузкам / Ф. З. Меерсон, М. Г. Пшенникова. – М.: Медицина, 1988. – 256 с.
26. Ровна О. А. Особливості адаптації організму людини до інтервальної нормобаричної гіпоксії в умовах складно-координаційної рухової діяльності. – Автореф. дис...канд.наук. – К., 2011. – 20 с.
27. Серохвостов А. П. Некоторые результаты исследования условнорефлекторной деятельности и вегетативных функций у коренных жителей низко- и высокогорья Киргизии. – Автореф. дисс ... канд. мед. наук. – Фрунзе, 1978. – 20 с.
28. Кравченко Ю. В. Імпульсно-періодична гіпоксія як метод прискорення адаптації до умов високогір'я / Ю. В. Кравченко, В. М. Ільїн, О. Л. Євтушенко, В. І. Портниченко, І. О. Яхниця, Л. І. Черкес // Вісник Черкаського університету. – 2007. – Вип. 105. – С. 43-48.
29. Макаренко Н. В. Состояние некоторых свойств высшей нервной деятельности и кратковременной зрительной памяти у людей в процессе адаптации к горному климату Приэльбруссья / Н. В. Макаренко, В. Н. Вороновская, В. М. Киенко // Адаптация человека в различных климато-географических и производственных условиях: Тез. Докл. – Новосибирск, 1981. – т. 2. – с. 128-129.
30. Shephard R. J. Problems of High Altitude / R. J. Shephard // Endurance in Sport. – Blackwell Sci. Publ., 1992. – P. 471-478.
31. Semenza G. L. Regulation of physiological responses to continuous and intermittent hypoxia by hypoxia-inducible factor 1 / G. L. Semenza // Exp. Physiol. – 2006. – Vol. 91, N 5. – P. 803-806.
32. Колчинская А. З. Системы дыхания, процесс массопереноса кислорода в организма, кислородные режимы организма / А. З. Колчинская // Вторичная тканевая гипоксия. – Киев: Наукова думка, 1983. – С.5-14.
33. Колчинская А. З. Кислород. Физическое состояние, работоспособность / А. З. Колчинская. – Киев: Наукова думка, 1991. – 205 с..
34. Stray-Gundersen J. "Living high, training low" altitude training improves sea level performance in male and female elite runners / J. Stray-Gundersen, R. F. Chapman, B.D. Levine // J. Appl. Physiol. – 2001. – V. 91. – P. 1113-1120.
35. Портниченко В.И. Развитие гипометаболического состояния у высококвалифицированных спортсменов в условиях гипоксии / В.И.Портниченко, В.Н.Ильин, Б.А.Подливаев // Спортивная медицина. – 2008. – № 1. – С. 74-77.
36. Євтушенко О.Л. Особливості кровообігу у здорових людей під час адаптації до високогір'я в залежності від гіпоксичного та фізичного навантаження / О.Л.Євтушенко, А.Г.Портниченко, Ю.В.Кравченко, В.М.Ільїн, І.О.Назарук, В.І. Порніченко // Мат. V Міжнародного симпозиуму «Актуальні проблеми біофізическої медицини», Київ, 2007 р. – С. 70-71.
37. Филиппов М.М. Физиологические механизмы развития и компенсации гипоксии в процессе адаптации к мышечной деятельности: Монография / М.М.Филиппов, Д.Н.Давиденко – СПб. – Киев: БПА, 2009. – 268 с.
38. Филиппов М. М. Сравнительная характеристика обеспечения кислородных режимов в организме у акклиматизированных и неакклиматизированных лиц на разных высотах в горах / М. М. Филиппов, В. И. Портниченко, В. Н. Ильин, А. Л. Евтушенко // Медико-физиологические проблемы экологии человека: Мат. V Всероссийской конф. с международным участием (22-26 сентября 2014 г.) – Ульяновск: УлГУ, 2014. – С. 187-188.



39. Ilyin V. The energy metabolism of muscular activity of Russian Olympic team wrestlers at high-altitudes / V. Ilyin, P. Beloshitsky, V. Portnichenko, A. Evtushenko, Yu. Kravchenko, Yu. Andriyuchuk // Abstracts of IV World Congress on Mountain Medicine and High Altitude Physiology (V Annual Meeting for Chinese High Altitude Medicine). – 2004. – P.269.

#### References

1. Kolchinskaya, A. Z. (1990). About the physiological mechanisms that determine the training effect of medium and high mountains. Theory and practice of physical culture. No. 4, 39-43. (in Rus)
2. Cohen, P.J. (1972). The metabolic function of oxygen and biochemical lesion of hypoxia / P.J.Cohen // Anesthesiology. V. 46, 2., 639-645.
3. Agajanyan, N. A. (1987). Adaptation to hypoxia and bioeconomics of external respiration. Moscow: UDN Publ., 170. (in Rus)
4. Berezovskiy, V. A. (2012). Flower of Gilgamesh. Natural and instrumental orotherapy (essays of the mountains and their effects on the human body). Donetsk: Publisher Zaslavsky A. Yu., 304 (in Rus)
5. Malkin, V. B. (1977). Acute and chronic hypoxia problems of cosmic biology. M. – V. 35. – 320. (in Rus)
6. Meyerson, F. Z. (1986). Adaptation to high altitude hypoxia. Physiology of adaptation processes. Moscow: Nauka, 224-248. (in Rus)
7. Filippov, M. M. (2010). Physiological mechanisms of development and compensation of hypoxia in the process of adaptation to muscular activity: Monograph. St. Petersburg.- Kiev: BPA. 260 (in Rus)
8. Dmitruk, A. I. (2007). Hypoxia and sport: Methodical manual. St. Petersburg. 44 (in Rus)
9. Bulatova, M. M. (2008). Middle altitude, high altitude and artificial hypoxia in the system of athletes training. Sports medicine. No. 1. 95-119. (in Rus)
10. Salamanin, O. M. (1982). Influence of a moderate degree of hypoxia on the functional state of the individual-operator. Systematic approach to the psycho-physiological problem. - M. 140-142. (in Rus)
11. Breslav, I. S. (1973). Respiratory reflexes from chemoreceptors. In the book: Physiology of respiration. In the series: "Guide to Physiology." – L.: "Science" Publ. 165-188. (in Rus)
12. Marshak, M. E. Regulation of respiration / M. E. Marshak // In the book: Physiology of respiration. In the series: "Guide to Physiology." – L.: "Science" Publ., 1973. – P. 256-286. (in Rus)
13. West, J. (1988) The Physiology of Breath. Moscow: Mir. 200. (in Rus)
14. Meyerson, F. Z. (1993) Adaptive medicine: Mechanisms and protective effects of adaptation. Hyp. Med. Ltd. M. 332. (in Rus)
15. Rusko, H. K., Tikkanen, H., Paavolainen, L. et al. (1999). Effect of living in hypoxia and training in normoxia on sea level VO<sub>2</sub>max and red cell mass. Med. Sci. Sports Exerc. V. 31. S86.
16. Opie, L. H. (1976). Effects of anoxia and regional ischemia on metabolism of glucose and fatty acids. Circ. Res. No. 37. 52-68.
17. Sapova, N. I. (1982). Complex assessment of heart rhythm regulation in case of dosed functional loads. Physiol. Journal. The USSR. V. 68. №8. 1159-1164. (in Rus)
18. Ilyin, V. N. (2014). Evaluation of the functional state of the human body under extreme conditions on the basis of the theory of ultrastable systems. No. 3. 94-100. (in Rus)
19. Cherkes, L. I. (2011). Structural linguistic approach to the assessment of long-term adaptation of elite athletes to middle mountains conditions. Medical informatics and engineering. No. 4. 18-21. (in Rus)
20. Tursunbekov, B. T. (1988). Mechanisms of high-altitude adaptation for various functional states of endocrine system. Frunze: Ilim. 200 (in Rus)
21. Mirrakhimov, M. M. (1972). About terms of the body increased resistance preservation under various conditions of acclimatization to high mountains. Space biology and aerospace medicine. Issue 4. 14-18. (in Rus)
22. Daniyarov, S. (1977). High altitude and vegetative nervous system. Medicine. 176. (in Rus)
23. Ilyin, V. N., Batyrbekova, L. M., Kurdanova, M. Kh., Kurdanov, Kh. A. (2003) Structural-linguistic approach to the assessment of the human body functional state in high-mountain conditions. Moscow: Ilekse; Stavropol: Serviceshkola. 80 (in Rus)
24. Markova, E. A. (1981). Heart rhythm regulation peculiarities of rats with different resistance to hypoxia. Physiol. Journal. The USSR. V. 27, No. 5. 703–706. (in Rus)
25. Meyerson, F.Z. (2009). Adaptation to stressor situations and physical loads. Moscow: Medicine. – 256. (in Rus)
26. Rovna, O.A. (2011). Peculiarities of human body adaptation to the interval normobaric hypoxia under conditions of complex coordination motor activity. – Abstract of candidate of science thesis. 20. (in Rus)
27. Serokhvostov, A.P. (1978). Some results of study of conditioned reflex activity and vegetative functions of the native inhabitants of the low and highlands of Kyrgyzstan. Abstract of candidate of medical sciences thesis. – 20. (in Rus)
28. Kravchenko, Yu.V. (2007) Impulsive-periodical hypoxia as a method to accelerate adaptation to the conditions of high mountains. Journal of the Cherkassy University. Issue. 105. 43-48. (in Rus)

29. Makarenko, N. V. (1981). The state of some properties of higher nervous activity and short-term visual memory of humans in the process of adaptation to the mountain climate of vicinity of the Mt. Elbrus. Adaptation of an individual in various climatic-geographical and industrial conditions. Vol. 2. 128-129. (in Rus)
30. Shephard, R. J. (1992). Problems of High Altitude. Endurance in Sport. P. 471-478.
31. Semenza, G. L. (2006). Regulation of physiological responses to continuous and intermittent hypoxia by hypoxia-inducible factor 1. Exp. Physiol. Vol. 91, No. 5. 803-806.
32. Kolchinskaya, A. Z. (1983). Respiratory systems, the process of mass transfer of oxygen into the body, oxygen regimes of organism. Secondary tissue hypoxia. Kiev. Naukova Dumka, 1983. 5-14. (in Rus)
33. Kolchinskaya, A. Z. (1991). Oxygen. Physical condition, working efficiency. Kiev. Naukova Dumka. 205. (in Rus)
34. Stray-Gundersen, J. (2001). " Living high, training low " altitude training improves sea level performance in male and female elite runners. V. 91. 1113-1120.
35. Portnichenko, V. I. (2008). Development of hypometabolic state of highly skilled athletes under conditions of hypoxia. Sports medicine. No. 1. 74-77. (in Rus)
36. Yevtushenko, O. L., (2007). Characteristics of healthy individuals' blood circulation during the adaptation to the high altitude depending on the hypoxic and physical loads. Materials of the V International symposium "Actual problems of biophysical medicine". Kyiv. 70-71. (in Rus)
37. Filippov, M. M. (2009). Physiological mechanisms of development and compensation of hypoxia in the process of adaptation to muscular activity: Monograph. St. Petersburg. Kiev: BPA. 268 (in Rus)
38. Filippov, M. M. (2014). Comparative characteristics of providing oxygen regimes in the organism of acclimatized and non-climatized individuals at different heights in the mountains. Medical physiological problems of human ecology: Materials of the V All-Russian Conference with international participation – Ulyanovsk: UISU. 187-188. (in Rus)
39. Ilyin, V. (2004). The energy metabolism of the muscular activity of the Russian Olympic team of wrestlers at high altitudes. Abstracts of IV World Congress on Mountain Medicine and High Altitude Physiology (V Annual Meeting for Chinese High Altitude Medicine). 269.

**Summary. V.V. Sosnowskiy, V.A. Pastukhova. Adaptation of human organism to hypoxia.**

**Introduction.** Adaptation to hypoxia uses extensive flexible potential of organism, which is based on structural changes in cells and tissues and can both increase the oxygen supply, and reduce the critical level of partial oxygen pressure.

**Purpose.** Analyze and generalize information contained in the literature on the effects of hypoxia on the human body.

**Methods.** Analysis of special scientific literature, which considers the physiological mechanisms of human adaptation to hypoxia.

**Results.** Individual adaptation to hypoxia manifests itself in two main forms - immediate and long term. Immediate adaptation develops in case of acute hypoxia when ready available functional body mechanisms, increasing the delivery of oxygen to tissues, are used. Long-term adaptation mechanisms which are usually formed in case of repetitive or chronic hypoxia of moderate intensity, are a basis for increasing body resistance to the action of hypoxic factor. Long-term adaptation to hypoxia uses extensive flexible potential of organism, which is based on structural changes in cells and tissues and can both increase the oxygen supply, and reduce the critical level of partial oxygen pressure.

**Originality.** It is shown that the human body adaptation to hypoxia action may be realized by means of passive adaptation, which may be manifested by development of hypometabolic state.

**Conclusion.** When hypoxia occurs, body reacts by launching the evolutionarily formed complex of protective and adaptive reactions, which help to adapt to this influence. Adaptation to hypoxia is provided by anatomic and biochemical characteristics of the individuals' organisms living or staying temporarily in conditions of insufficient oxygen.

**Keywords:** hypoxia, active adaptation, passive adaptation, energy homeostasis, hypometabolic state.

**Національний університет фізичного виховання і спорту України, м. Київ**

Одержано редакцією

18.03.2017

Прийнято до публікації 15.05.2017