

ФИЗИОЛОГИЯ

УДК 612.288

DOI 10.34014/2227-1848-2021-2-97-105

УСЛОВНО-РЕФЛЕКТОРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ К ДОПОЛНИТЕЛЬНОМУ РЕСПИРАТОРНОМУ СОПРОТИВЛЕНИЮ

Ю.Ю. Бяловский, И.С. Ракитина

ФГБОУ ВО «Рязанский государственный медицинский университет
им. академика И.П. Павлова» Министерства здравоохранения Российской Федерации,
г. Рязань, Россия

Проблема приспособления к дополнительному респираторному сопротивлению в последнее время становится все более актуальной в связи с ростом бронхолегочных заболеваний. Поэтому естественен интерес к нелекарственным механизмам компенсации резистивного дыхания человека.

Целью исследования являлась оценка условно-рефлекторных изменений функционального состояния испытуемых в условиях дополнительного респираторного сопротивления.

Материалы и методы. Работа проведена на 55 практически здоровых испытуемых обоего пола в возрасте от 18 до 36 лет. Дополнительное респираторное сопротивление моделировалось инспираторными резистивными нагрузками величиной 40, 60, 70 и 80 % от максимального внутриротового давления. Условный дыхательный рефлекс на резистивные дыхательные нагрузки вырабатывался по типу короткоотставленного с периодом изолированного действия условного сигнала 30 с. Исследовались поведенческие, вегетативные, газовые и энергетические показатели организма до и после формирования условного рефлекса.

Результаты. Показано, что условно-рефлекторные сдвиги физиологических показателей в процессе приспособления к дополнительному респираторному сопротивлению существенно отличаются от соответствующих безусловно-рефлекторных изменений как по характеру, так и по интенсивности. Условно-рефлекторные механизмы уменьшают интенсивность сдвигов моторного компонента системы внешнего дыхания, что, по-видимому, является основной причиной снижения вероятности появления аверсивного поведения.

Выводы. Поведенческие изменения после формирования условного дыхательного рефлекса на дополнительное респираторное сопротивление характеризуются снижением вероятности появления аверсивных форм поведения. Условно-рефлекторная реализация возрастающих по интенсивности резистивных нагрузок выражается в меньшей физиологической стоимости приспособления к дополнительному респираторному сопротивлению относительно безусловно-рефлекторного типа реализации.

Ключевые слова: приспособление, условный дыхательный рефлекс, дополнительное респираторное сопротивление.

Введение. Проблема приспособления к дополнительному респираторному сопротивлению (ДРС) в последнее время становится все более актуальной в связи с ростом бронхолегочных заболеваний [1–3].

Вместе с тем арсенал методов компенсации таких состояний в значительной степени пополняется за счет средств медикаментозной коррекции, что не является оптимальным с

точки зрения баланса протекающих физиологических процессов.

Согласно учению П.К. Анохина и его школы, системы внешнего дыхания и кровообращения для поддержания газового гомеостаза действуют как иерархия функциональных систем (ФУС), интегрированных на основе мультипараметрического взаимодействия [3–6]. Особую роль в обеспечении оптимального га-

зового состава крови играют кардиореспираторные взаимоотношения [7, 8]. Поэтому естественен интерес к нелекарственным механизмам компенсации резистивного дыхания человека, к которым относится условно-рефлекторная оптимизация биомеханики дыхания в условиях ДРС.

Цель исследования. Оценка условно-рефлекторных изменений функционального состояния испытуемых в условиях дополнительного респираторного сопротивления.

Материалы и методы. Работа проведена на 55 практически здоровых испытуемых обоего пола в возрасте от 18 до 36 лет. Дополнительное респираторное сопротивление моделировалось инспираторными резистивными нагрузками величиной 40, 60, 70 и 80 % от максимального внутриротового давления (P_{mmax}), предъявляемыми скрыто для пациента с помощью дозирующего устройства [9]. P_{mmax} измерялось в см вод. ст. при полном перекрытии воздухоносных путей и принималось за 100 %. Механизмы приспособления к ДРС изучались в рамках условно-рефлекторной и безусловно-рефлекторной биологических моделей.

Условный дыхательный рефлекс на резистивные дыхательные нагрузки вырабатывался по типу короткоотставленного, с периодом изолированного действия условного сигнала (УС) 30 с. В качестве УС использовался звук в виде чистого тона частотой 2000 Гц и уровнем громкости 10 дБ. Условный дыхательный рефлекс считался выработанным, если в период изолированного действия условного сигнала стабильно возникло углубление и учащение дыхания. Условно-рефлекторные изменения рассчитывались как $\Delta K/K_{\text{исх}} \times 100\%$, где ΔK – разность между величиной параметра в период изолированного действия УС и исходным значением показателя $K_{\text{исх}}$, принималась больше 40 %. Количество сочетаний УС с ДРС до появления стойких условно-рефлекторных изменений, как правило, составляло от 4 до 7.

Исследовались основные характеристики ФуС газового гомеостаза: внешний (поведенческий) контур саморегуляции; внешний (неповеденческий) контур саморегуляции: вентиляторный и моторный выход подсистемы

внешнего дыхания; внутренний контур саморегуляции – газотранспортная подсистема кровообращения и крови. Поведенческие реакции испытуемых регистрировались с помощью этографа, после обработки определялась вероятность появления ориентировочно-исследовательских реакций (ОИР), реакций психоэмоционального напряжения, двигательных реакций и реакций ухода из исследования (подача стоп-сигнала, срыв маски). Вентиляторный выход включал оценку общей вентиляции легких (л/мин), моторный выход характеризовал центрально-инспираторную активность и оценивался по изменениям внутриротового давления (см вод. ст.) и общим энергозатратам (определяемым методом непрямой калориметрии, ккал/мин). Внутренний контур саморегуляции параметрировался показателями системы кровообращения (минутный объем кровообращения (МОК), мл/мин; вегетативный индекс Кердо (ВИК)), состояние газового гомеостаза определялось парциальным давлением кислорода и углекислого газа в альвеолярном воздухе (PAO_2 , $PACO_2$, мм рт. ст.). Регистрация физиологических показателей осуществлялась с помощью спироанализатора Spirolab III SpO₂, компьютерного ультразвукового спирографа Spiro Scout, кислородного монитора Datex AS/3 Monitor.

Статистическая обработка полученных результатов проводилась с использованием пакета SPSS Statistics 17. Для обоснования корректности использования параметрических методов обработки в отношении используемых статистических данных проводилась проверка нормальности распределения критерием Шапиро–Уилка и равенства дисперсий тестом Левена. Методом вариационной статистики оценивались внутригрупповые показатели с определением среднего арифметического (M) и стандартной ошибки среднего (m). Межгрупповые различия, оцениваемые с помощью критерия t Стьюдента, считались статистически значимыми при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение. Нашими исследованиями показано, что физиологические механизмы приспособления к ДРС существенно зависят как от величины действующей резистивной нагрузки, так и от способа

приспособления – врожденного типа (безусловно-рефлекторные механизмы) или приобретенного в ходе обучения (условно-рефлекторные механизмы).

При реализации малых величин ДРС в рамках безусловно-рефлекторной модели (40 % P_{тmax}) в поведенческой сфере испытуемых отмечалось нарастание вероятности появления реакций напряжения ($p < 0,05$), которые сопровождалась мимикой, выражающей напряжение, неудовольствие, реже – мотанием головой, эмоциональной жестикуляцией; повышалась вероятность двигательных реакций ($p < 0,05$) в виде повышения частоты и амплитуды движения рук, перемещения

тела испытуемого на кресле, непроизвольных сжатий или закручивания шлангов, несанкционированного перемещения оборудования и т.д. (рис. 1). Достоверного роста вероятности появления ОИР и актов «ухода из исследования» на 40 % P_{тmax} не отмечалось ($p > 0,05$). Изменения внешнего дыхания характеризовались недостоверным увеличением уровня вентиляции легких ($p > 0,05$) и существенным ($p < 0,01$) ростом внутриротового давления при минимальном увеличении валовых энергозатрат ($p > 0,05$). ВИК значимо изменялся в сторону ваготонии ($p < 0,05$), изменения МОК, P_{АО2} и P_{АСО2} были несущественными ($p > 0,05$).

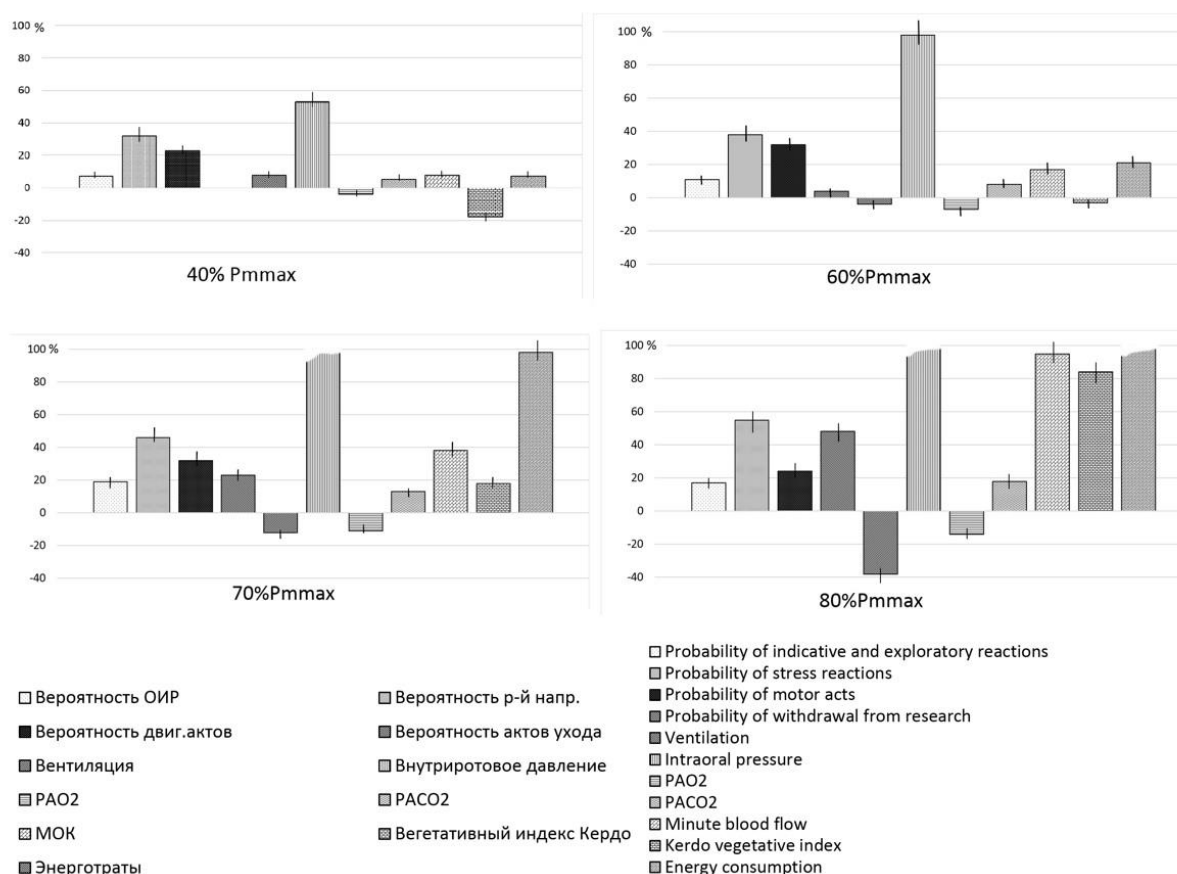


Рис. 1. Показатели интенсивности сдвигов поведенческих параметров, параметров вегетативного обеспечения и общих энергозатрат у испытуемых в условиях ступенчатого увеличения ДРС до формирования условного дыхательного рефлекса, %

Fig. 1. Indicators of shift intensity in behavioral parameters, parameters of autonomic provision and overall energy expenditure in subjects under a stepwise increase in additional breathing resistance before the formation of a conditioned respiratory reflex, %

Безусловно-рефлекторная реализация средних величин ДРС (60–70 % P_{mmax}) характеризовалась последовательным нарастанием вероятности аверсивных форм поведения. Это касалось как существенного роста вероятности появления реакций напряжения и двигательных реакций ($p < 0,05$), так и достоверного увеличения вероятности ОИР и актов ухода ($p < 0,05$). Поведение типа ОИР включало осмотр помещения, рабочего места, попытки взглянуть на пульт управления, реже – ощупывание, прикосновения к оборудованию. Особый интерес представляло поведение типа «уход из исследования», оно включало подачу стоп-сигнала и, реже, срывание маски. Наблюдались и скрытые реакции ухода, которые выражались в дыхании «мимо маски», т.е. в незаметной разгерметизации подмасочного пространства. Среди изменений внешнего дыхания следует отметить нарастание гиповентиляторных сдвигов ($p < 0,05$) и продолжающийся рост внутриротового давления ($p < 0,001$), сопровождающийся значительным увеличением валовых энергозатрат ($p < 0,01$). Наблюдалось увеличение МОК ($p < 0,05$), сопровождающееся симпатикотоническими сдвигами ВИК ($p < 0,05$). При этом изменения показателей газового гомеостаза PAO_2 и $PACO_2$ оставались незначительными ($p > 0,05$).

При безусловно-рефлекторной реализации максимальной градации резистивной нагрузки (80 % P_{mmax}) был активно задействован внешний (поведенческий) контур саморегуляции. Это выражалось в существенном возрастании вероятности аверсивных форм поведения – реакций напряжения ($p < 0,01$), двигательной активности ($p < 0,05$), ОИР ($p < 0,05$), ухода из исследования ($p < 0,01$). Изменения внешнего дыхания характеризовались снижением вентиляции ($p < 0,01$) при крайних степенях увеличения ($p < 0,0001$) внутриротового давления с выраженным увеличением валовых энергозатрат ($p < 0,001$). Отмечались существенные сдвиги со стороны кровообращения: рост МОК ($p < 0,01$), значительные симпатикотонические изменения ВИК ($p < 0,01$). Такие значительные физиологические траты со стороны ведущих эффекторов сопровождались достоверными сдвигами

газового гомеостаза: снижением PAO_2 и ростом $PACO_2$ ($p < 0,05$).

Условно-рефлекторное обучение существенно изменяло механизмы приспособления к ДРС (рис. 2).

При малых величинах подкрепления (40 % P_{mmax}) не отмечалось изменений в динамике поведения испытуемых относительно показателей при незатрудненном дыхании. Так, практически не удалось зафиксировать увеличения вероятности реакций напряжения и актов ухода, а рост вероятности ОИР и двигательных реакций был крайне незначительным ($p > 0,05$). Изменения внешнего дыхания характеризовались недостоверным уменьшением уровня вентиляции легких ($p > 0,05$) и умеренным ($p < 0,05$) ростом внутриротового давления при отсутствии изменений валовых энергозатрат ($p > 0,05$). Изменения МОК, ВИК, PAO_2 и $PACO_2$ были недостоверными ($p > 0,05$). Таким образом, условно-рефлекторные изменения поведения, внешнего дыхания, параметров кровообращения, газового состава крови были меньше в сравнении с аналогичными изменениями при реализации врожденных дыхательных рефлексов.

Данная закономерность сохранялась и в отношении средних величин ДРС (60–70 % P_{mmax}): не отмечалось нарастания аверсивных форм поведения (вероятности появления реакций напряжения и актов ухода даже при подкреплении 70 % P_{mmax} достоверно не отличались от аналогичных величин при незатрудненном дыхании ($p > 0,05$)). Показатели внешнего дыхания характеризовались прогрессирующим ростом внутриротового давления ($p < 0,01$), незначительным ростом энергозатрат ($p > 0,05$) и постепенным снижением уровня вентиляции ($p < 0,05$). Показатели кровообращения демонстрировали плавный рост МОК ($p < 0,05$) на фоне выраженной симпатикотонии (ВИК, $p < 0,01$). Важно, что изменения показателей газового гомеостаза PAO_2 и $PACO_2$ оставались незначительными ($p > 0,05$). Таким образом, и в диапазоне средних величин ДРС условно-рефлекторное управление значительно уменьшает величины сдвигов параметров системы внешнего дыхания, кровообращения, газового состава, минимизирует

энерготраты при уменьшении вероятности возникновения аверсивных форм поведения.

На максимальной величине подкрепления (80 % P_{mmax}), хотя и отмечалось нарастание вероятности аверсивных форм поведения: реакций напряжения ($p > 0,05$), двигательной активности ($p < 0,05$), ОИР ($p < 0,05$), ухода из исследования ($p > 0,05$), – уровень вероятности аверсивного поведения был существенно ниже по сравнению с безусловно-рефлекторной моделью. Показатели внешнего дыхания характеризовались прогрессирующим ростом

внутриротового давления ($p < 0,01$), умеренным ростом энерготрат ($p < 0,05$) и гиповентиляторными изменениями ($p < 0,05$). В динамике показателей кровообращения отмечался рост МОК ($p < 0,05$) на фоне выраженной симпатикотонии (ВИК, $p < 0,01$). Важным обстоятельством явилось то, что сдвиги показателей газового гомеостаза на величине подкрепления 80 % P_{mmax} (РАО₂ и РАСО₂) так и не достигали достоверных различий с незатрудненным дыханием ($p > 0,05$).

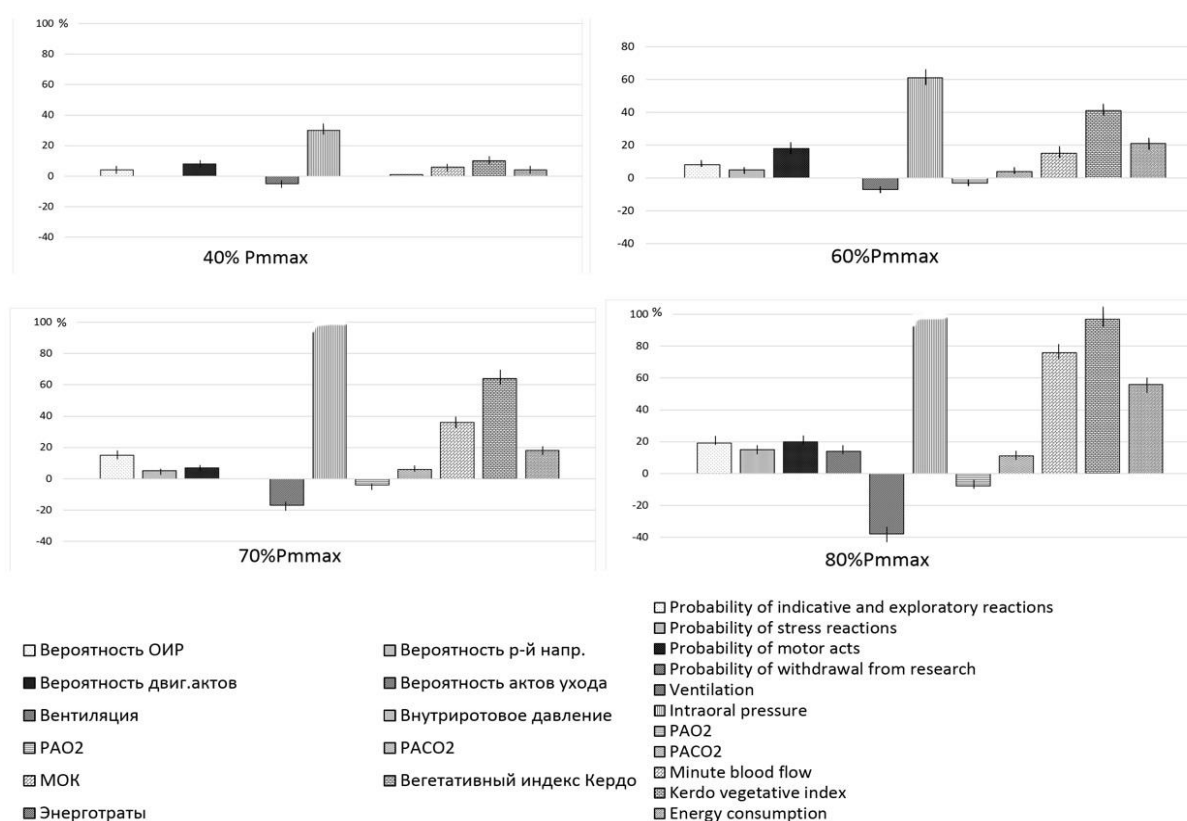


Рис. 2. Интенсивность сдвигов поведенческих параметров, параметров вегетативного обеспечения и общих энерготрат у испытуемых в условиях ступенчатого увеличения ДРС после формирования условного дыхательного рефлекса, %

Fig. 2. Indicators of shift intensity in behavioral parameters, parameters of autonomic provision and overall energy expenditure in subjects under a stepwise increase in additional breathing resistance after the formation of a conditioned respiratory reflex, %

Полученные результаты свидетельствуют о том, что условно-рефлекторные сдвиги физиологических показателей в процессе приспособления к ДРС существенно отличаются как по характеру, так и по интенсивности от

соответствующих безусловно-рефлекторных изменений. Прежде всего, отмечалась низкая вероятность поведенческих сдвигов по всем группам анализируемых форм поведения (ОИР, реакции напряжения, двигательные,

акты ухода). Так, на величине подкрепления в диапазоне от 40 до 70 % Pmтах не наблюдалось нарастания вероятности поведенческих реакций ухода из исследования (как открытых, так и скрытых), а изменения вероятности реакций напряжения были крайне минимальными по отношению к поведению при незатрудненном дыхании. Данные факты свидетельствуют об оптимизации поведенческих компонентов функционального состояния испытуемых при условно-рефлекторном типе приспособления к ДРС.

Изменения моторного выхода системы внешнего дыхания (внутриротовое давление) в ходе приспособления к нарастающим величинам ДРС сохраняли устойчивую тенденцию к росту, что подтверждает точку зрения большинства исследователей о том, что дыхательная мускулатура является ведущим эффектом в условиях повышенного аэродинамического сопротивления [10–12]. Вместе с тем условно-рефлекторные механизмы существенно уменьшали интенсивность сдвигов моторных компонентов системы внешнего дыхания, что, по-видимому, является основной причиной снижения вероятности появления аверсивного поведения. Существенные адаптивные перестройки в ходе реализации условного дыхательного рефлекса испытывала система внешнего дыхания. Упреждающая гипервентиляция в период изолированного действия УС обеспечивала более экономный тип дыхания во время подкрепления, что подтверждалось выраженной тенденцией к уменьшению вентиляции (устойчивый гиповентиляторный сдвиг). Экономия физиологических ресурсов в наибольшей степени отражалась на показателях моторного выхода системы внешнего дыхания – внутриротовом давлении и валовых энергозатратах, что, по-видимому, обуславливало более спокойное поведение испытуемых во время действия ДРС.

Показательным являлось и соотношение условно- и безусловно-рефлекторных сдвигов со стороны газового состава и кровообращения: практически на всех исследованных ве-

личинах подкрепления условного рефлекса эти сдвиги были меньшими, нежели до обучения. Таким образом, можно заключить, что условно-рефлекторная реализация возрастающих по интенсивности резистивных нагрузок характеризуется меньшей физиологической стоимостью сходного по внешним параметрам результата, но достигаемого без формирования условного рефлекса [13].

Представленные данные можно использовать при разработке немедикаментозных способов компенсации и лечения обструктивных заболеваний органов дыхания человека, а также для оптимизации применения средств индивидуальной защиты органов дыхания, водолазного и космического снаряжения и в иных ситуациях, связанных с дополнительным респираторным сопротивлением.

Выводы:

1. Условно-рефлекторная перестройка приспособления к дополнительному респираторному сопротивлению включает поведенческие, вентиляторные, моторные, газотранспортные механизмы.
2. Поведенческие изменения после формирования условного дыхательного рефлекса на дополнительное респираторное сопротивление характеризуются снижением вероятности появления аверсивных форм поведения.
3. Условно-рефлекторные механизмы существенно уменьшают интенсивность сдвигов моторного выхода системы внешнего дыхания.
4. Упреждающая гипервентиляция в период изолированного действия условного сигнала обеспечивает более экономный тип дыхания во время подкрепления, что формирует более экономичный дыхательный паттерн во время действия дополнительного респираторного сопротивления.
5. Условно-рефлекторная реализация возрастающих по интенсивности резистивных нагрузок характеризуется меньшей физиологической стоимостью приспособления к дополнительному респираторному сопротивлению относительно безусловно-рефлекторного типа реализации.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Литература

1. Чучалин А.Г., Авдеев С.Н., Амелина Е.Л., Анаев Э.Х., Анохина Т.Н., Барышникова Л.А., Богомазов И.Ю., Борисов С.Е., Васильева И.А., Вишнякова М.В., Вишнякова М.В., Галимзянов Ф.В., Гунтупова Л.Д., Жестков А.В., Зайцев А.А., Зиминова В.Н., Золкин В.Н., Зятенков А.В., Зятенков А.В., Игнатова Г.Л., Клишко Н.Н., Коган Е.А., Коков Л.С., Колбанов К.И., Колобухина Л.В., Костинов М.П., Куликова М.Е., Ловачева О.В., Мотус И.Я., Невзорова В.А., Паршин В.Д., Пикин О.В., Попов А.Ф., Прудков М.И., Роцев И.П., Руднов В.А., Самойлова А.Г., Синопальников А.И., Соколов В.В., Суханова Г.И., Тестов В.В., Толстов П.А., Фассахов Р.С., Фесенко О.В., Франк Г.А., Царева Н.А., Цеймах Е.А., Черноусова Л.Н., Черных Т.Н., Шойхет Я.Н., Шутилин И.О. Респираторная медицина. М.; 2017; 3. 462.
2. Кучмин А.Н., Евсюков К.Б., Шуленин С.Н., Шевелев А.А. Рациональные подходы к лечению кашля. Болезни органов дыхания. Приложение к журналу Consilium Medicum. 2019; 1: 50–54.
3. Лотков В.С., Будаиш Д.С., Васюков П.А., Дудинцева Н.В., Бараева Р.А. Профессиональная хроническая обструктивная болезнь легких. Самара; 2018. 55.
4. Судаков К.В. Итоги и перспективы развития теории функциональных систем. Вестник Российской академии медицинских наук. 2009; 8: 3–10.
5. Судаков К.В. От молекул и генов к функциональным системам. Патологическая физиология и экспериментальная терапия. 2011; 4: 3–6.
6. Хруцкий К.С. Теория функциональных систем в медицине: методологические аспекты. Вестник Российской академии медицинских наук. 2009; 8: 11–15.
7. Судаков К.В. Теория функциональных систем: постулаты и принципы построения организма человека в норме и при патологии. Патологическая физиология и экспериментальная терапия. 2007; 4: 1–11.
8. Судаков К.В. Функциональные системы организма. Наука в России. 2003; 2: 14–17.
9. Бяловский Ю.Ю., Булатецкий С.В. Физиологические механизмы резистивного дыхания человека. Воронеж; 2018. 412.
10. Lin S.L. Simulation of Mechanical resistive Loading on an optimal Respiratory Control Model with Added Dead Space and CO₂ Breathing. Applied Mathematical Modelling. 2017; 47: 796–810.
11. Сегизбаева М.О., Александрова Н.П. Оценка устойчивости разных групп инспираторных мышц к утомлению при физической нагрузке на фоне моделируемой обструкции дыхательных путей. Физиология человека. 2014; 40 (6): 114–116.
12. Сегизбаева М.О. Применение индекса «напряжение – время» для оценки функционального состояния инспираторных мышц. Ульяновский медико-биологический журнал. 2014; 2: 78–85.
13. Бяловский Ю.Ю., Ракитина И.С. Условнорефлекторные механизмы резистивного дыхания. Воронеж; 2020. 190.

Поступила в редакцию 21.03.2021; принята 20.05.2021.

Авторский коллектив

Бяловский Юрий Юльевич – доктор медицинских наук, профессор, заведующий кафедрой патофизиологии, ФГБОУ ВО «Рязанский государственный медицинский университет им. академика И.П. Павлова» Минздрава России. 390026, Россия, г. Рязань, ул. Высоковольтная, 9; e-mail: b_uu@mail.ru, ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-6769-8277>.

Ракитина Ирина Сергеевна – кандидат медицинских наук, доцент кафедры патофизиологии, ФГБОУ ВО «Рязанский государственный медицинский университет им. академика И.П. Павлова» Минздрава России. 390026, Россия, г. Рязань, ул. Высоковольтная, 9; e-mail: e-mail: b_uu@mail.ru, ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-9406-1765>.

Образец цитирования

Бяловский Ю.Ю., Ракитина И.С. Условно-рефлекторные механизмы приспособления к дополнительному респираторному сопротивлению. Ульяновский медико-биологический журнал. 2021; 2: 97–105. DOI: 10.34014/2227-1848-2021-2-97-105.

CONDITIONED REFLEX MECHANISMS OF ADAPTATION TO ADDITIONAL BREATHING RESISTANCE

Yu.Yu. Byalovskiy, I.S. Rakitina

Ryazan State Medical University named after academician I.P. Pavlov,
Ministry of Health of the Russian Federation, Ryazan, Russia

The problem of adaptation to additional breathing resistance has recently become more urgent due to the growth of bronchopulmonary diseases. Therefore, there is a natural interest in non-drug strategies compensating resistive breathing in humans.

The aim of the study was to assess conditioned reflex changes in the functional state of the subjects under additional breathing resistance.

Materials and Methods. The work was carried out on 55 practically healthy subjects of both sexes, aged 18–36. Additional breathing resistance was modeled by inspiratory resistive loads of 40, 60, 70, and 80 % of the maximum intraoral pressure. The conditioned respiratory reflex to resistive respiratory load was developed as a short-delayed conditioned signal with a 30-second period of isolated action. The authors examined behavioral, vegetative, gas and energy indicators of the organism before and after the formation of a conditioned reflex.

Results. It was observed that conditioned reflex shifts of physiological parameters in the process of adaptation to additional breathing resistance differ significantly from the corresponding unconditioned reflex changes both in nature and in intensity. Conditioned reflex mechanisms reduce the intensity of shifts in the motor component of the external respiration system, which, apparently, is the main reason to decrease the aversive behavior.

Conclusion. Behavioral changes after the formation of a conditioned respiratory reflex to additional respiratory resistance are characterized by a decrease in aversive behavior patterns. The conditioned reflex realization of increasing resistive loads is expressed in a lower physiological cost of adaptation to additional respiratory resistance relative to the unconditioned reflex type of realization.

Keywords: adaptation, conditioned respiratory reflex, additional breathing resistance.

Conflict of interest. The authors declare no conflict of interest.

References

1. Chuchalin A.G., Avdeev S.N., Amelina E.L., Anaev E.Kh., Anokhina T.N., Baryshnikova L.A., Bogomazov I.Yu., Borisov S.E., Vasil'eva I.A., Vishnyakova M.V., Vishnyakova M.V., Galimzyanov F.V., Guntupova L.D., Zhestkov A.V., Zaytsev A.A., Zimina V.N., Zolkin V.N., Zyatenkov A.V., Zyatenkov A.V., Ignatova G.L., Klimko N.N., Kogan E.A., Kokov L.S., Kolbanov K.I., Kolobukhina L.V., Kostinov M.P., Kulikova M.E., Lovacheva O.V., Motus I.Ya., Nevzorova V.A., Parshin V.D., Pikin O.V., Popov A.F., Prudkov M.I., Roshchev I.P., Rudnov V.A., Samoylova A.G., Sinopal'nikov A.I., Sokolov V.V., Sukhanova G.I., Testov V.V., Tolstov P.A., Fassakhov R.S., Fesenko O.V., Frank G.A., Tsareva N.A., Tseymakh E.A., Chernousova L.N., Chernykh T.N., Shoykhet Ya.N., Shutilin I.O. *Respiratornaya meditsina* [Respiratory medicine]. Moscow; 2017; 3. uchet 462 (in Russian).
2. Kuchmin A.N., Evsyukov K.B., Shulenin S.N., Shevelev A.A. Ratsional'nye podkhody k lecheniyu kashlya. Bolezni organov dykhaniya [Rational approaches cough treatment. Respiratory diseases]. *Prilozhenie k zhurnalu Consilium Medicum*. 2019; 1: 50–54 (in Russian).
3. Lotkov V.S., Budash D.S., Vasyukov P.A., Dudintseva N.V., Baraeva R.A. *Professional'naya khronicheskaya obstruktivnaya bolezn' legkikh* [Occupational chronic obstructive pulmonary disease]. Samara; 2018. 55 (in Russian).
4. Sudakov K.V. Itogi i perspektivy razvitiya teorii funktsional'nykh sistem [Results and prospects for the development of functional system theory]. *Vestnik Rossiyskoy akademii meditsinskikh nauk*. 2009; 8: 3–10 (in Russian).
5. Sudakov K.V. Ot molekul i genov k funktsional'nym sistemam [From molecules and genes to functional systems]. *Patologicheskaya fiziologiya i eksperimental'naya terapiya*. 2011; 4: 3–6 (in Russian).
6. Khrutskiy K.S. Teoriya funktsional'nykh sistem v meditsine: metodologicheskie aspekty [Theory of functional systems in medicine: Methodological aspects]. *Vestnik Rossiyskoy akademii meditsinskikh nauk*. 2009; 8: 11–15 (in Russian).

7. Sudakov K.V. Teoriya funktsional'nykh sistem: postulaty i printsipy postroeniya organizma cheloveka v norme i pri patologii [Theory of functional systems: postulates and principles of human body in health and disease]. *Patologicheskaya fiziologiya i eksperimental'naya terapiya*. 2007; 4: 1–11 (in Russian).
8. Sudakov K.V. Funktsional'nye sistemy organizma [Functional systems of the body]. *Nauka v Rossii*. 2003; 2: 14–17 (in Russian).
9. Byalovskiy Yu.Yu., Bulatetskiy S.V. *Fiziologicheskie mekhanizmy rezistivnogo dykhaniya cheloveka* [Physiological mechanisms of human resistive breathing]. Voronezh; 2018. 412 (in Russian).
10. Lin S.L. Simulation of Mechanical resistive Loading on an optimal Respiratory Control Model with Added Dead Space and CO₂ Breathing. *Applied Mathematical Modelling*. 2017; 47: 796–810.
11. Segizbaeva M.O., Aleksandrova N.P. Otsenka ustoychivosti raznykh grupp inspiratornykh myshts k utomleniyu pri fizicheskoy nagruzke na fone modeliruemoy obstruktsii dykhatel'nykh putey [Assessment of resistance of inspiratory muscles to fatigue under physical load and simulated airway obstruction]. *Fiziologiya cheloveka*. 2014; 40 (6): 114–116 (in Russian).
12. Segizbaeva M.O. Primenenie indeksa «napryazhenie – vremya» dlya otsenki funktsional'nogo sostoyaniya inspiratornykh myshts [Application of “tension-time” index to assess the functional state of the inspiratory muscles]. *Ul'yanovskiy mediko-biologicheskii zhurnal*. 2014; 2: 78–85 (in Russian).
13. Byalovskiy Yu.Yu., Rakitina I.S. *Uslovnoreflektornye mekhanizmy rezistivnogo dykhaniya* [Conditioned reflex mechanisms of resistive breathing]. Voronezh; 2020. 190 (in Russian).

Received 21 March 2021; accepted 20 May 2021.

Information about the authors

Byalovskiy Yuriy Yul'evich, Doctor of Sciences (Medicine), Professor, Head of the Chair of Pathophysiology, Ryazan State Medical University named after academician I.P. Pavlov, Ministry of Health of the Russian Federation. 390026, Russia, Ryazan, Vysokovol'tnaya St., 9; e-mail: b_uu@mail.ru, ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-6769-8277>.

Rakitina Irina Sergeevna, Candidate of Sciences (Medicine), Associate Professor, Chair of Pathophysiology, Ryazan State Medical University named after academician I.P. Pavlov, Ministry of Health of the Russian Federation. 390026, Russia, Ryazan, Vysokovol'tnaya St., 9; e-mail: e-mail: b_uu@mail.ru, ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-9406-1765>.

For citation

Byalovskiy Yu.Yu., Rakitina I.S. Uslovno-reflektornye mekhanizmy prispособleniya k dopolnitel'nomu respiratornomu soprotivleniyu [Conditioned reflex mechanisms of adaptation to additional breathing resistance]. *Ul'yanovskiy mediko-biologicheskii zhurnal*. 2021; 2: 97–105. DOI: 10.34014/2227-1848-2021-2-97-105 (in Russian).