

Ангиогенез и окисный стресс при физических нагрузках с различным механизмом энергообеспечения

¹Лариса Гунина, ¹Иван Лисняк, ²Елена Носач, ¹Юлия Винничук

АННОТАЦИЯ

Цель. Изучить зависимость выраженности активации процесса ангиогенеза (образования новых кровеносных сосудов) от степени нарушения прооксидантно-антиоксидантного баланса при физических нагрузках с различными преобладающими механизмами энергообеспечения. Исследования проведены у 250 квалифицированных спортсменов на специально-подготовительном этапе подготовительного периода.

Методы. Содержание в сыворотке крови основного фактора, определяющего активность процесса ангиогенеза, — фактора роста эндотелия сосудов, исследовали иммуноферментным методом, активность процессов перекисного окисления липидов и антиоксидантной защиты на мембранном уровне оценивали спектрофотометрически.

Результаты. Показано, что наибольшая концентрация фактора роста эндотелия сосудов отмечалась при мышечной деятельности, которая осуществляется преимущественно в условиях аэробного обмена, что сопровождается максимальной выраженностью нарушений прооксидантно-антиоксидантного баланса и, соответственно, окисного стресса.

Заключение. Полученные результаты позволяют рассуждать ангиогенез у спортсменов как приспособительный фактор, связанный с преобладающим механизмом энергообеспечения мышечной деятельности при физических нагрузках.

Ключевые слова: физические нагрузки, механизм энергообеспечения, ангиогенез, прооксидантно-антиоксидантный баланс, окисный стресс, клеточные мембраны.

ABSTRACT

The aim of the work was to study the dependence of activation of angiogenesis process (formation of new blood vessels) on degree of prooxidant-antioxidant balance disturbance during exercise with prevalence of different mechanisms of energy supply. The study includes 250 qualified athletes in special preparatory phase of preparatory period.

Blood serum content of the primary factor determining the intensity of angiogenesis, vascular endothelial growth factor, was estimated by immunoassay, activity of lipid peroxidation and antioxidant defence at the membrane level were evaluated by spectrophotometry.

It was found that the largest concentration of vascular endothelial growth factor is observed during muscle activity that is carried out predominantly in conditions of aerobic metabolism and accompanied with maximum magnitude of prooxidant-antioxidant balance disturbance and, consequently, of oxidative stress.

The data obtained allow to regard the angiogenesis in athletes as adaptive factor associated with the predominant energy supply mechanism of muscular activity during exercise.

Keywords: physical exertion, energy supply mechanism, angiogenesis, prooxidant-antioxidant balance, oxidative stress, cell membrane.

III

Постановка проблемы, актуальность темы исследования.

При физических нагрузках адекватное обеспечение тканей кислородом зависит от того, насколько механизмы адаптации могут смягчить влияние неблагоприятных факторов, ухудшающих кислородтранспортную функцию крови [4]. Поддержание необходимого объема и скорости кровотока, прежде всего в мелких кровеносных сосудах (артериолах, капиллярах), способствует обеспечению доставки в ткани кислорода, пластических и энергетических субстратов, а также формированию водно-электролитного баланса и температурного режима [9, 10]. Поэтому достаточное количество мелких кровеносных сосудов является чрезвычайно важным для обеспечения сократительной способности скелетной мускулатуры и миокарда [14], что обуславливает актуальность изучения тех механизмов, которые способствуют формированию новых капилляров и артериол в процессе тренировочной деятельности.

Интенсивные физические нагрузки в процессе подготовки спортсменов приводят к разнонаправленным изменениям в организме, в частности, способствуют развитию универсальных феноменов — хронического окисного стресса, обусловленного нарушениями в соотношении прооксидантных и антиоксидантных факторов, и связанной с этим тканевой гипоксии [3, 13, 15, 17]. Поэтому изучение механизмов многогранного влияния на организм окисного стресса является одним из аспектов поиска критериев оценки и прогнозирования физической работоспособности, а также развития процесса адаптации к физическим нагрузкам.

Одним из проявлений окисного стресса является активация образования новых мелких кровеносных сосудов (ангиогенез) [16]. Исследования последних лет показали, что в поддержании баланса между потребностью клетки в кислороде и его доставкой ведущую роль играет кислородчувствительный протеиновый комплекс, обладающий транскрипционной активностью, — гипоксия-индуцибельный фактор [7]. Он считается ведущим транскрипционным регулятором

генов млекопитающих, ответственных за реакцию на недостаток кислорода, и активируется в физиологически важных местах регуляции кислородных путей, обеспечивая быстрые и адекватные ответы на гипоксический стресс, и, в том числе, экспрессию генов, регулирующих процесс ангиогенеза [10].

В ответ на гипоксию через активацию гипоксия-индуцибельного фактора и последующую индукцию вследствие экспрессии соответствующего гена основного ростового фактора — фактора роста эндотелия сосудов (VEGF, от англ. — vascular endothelial growth factor) — запускается компенсаторный ангиогенез, т. е. VEGF является стресс-индуцированным белком [18]. VEGF-A (основная активная форма фактора) непосредственно отвечает за процесс ангиогенеза, увеличивает просвет кровеносных сосудов, а также обеспечивает хемотаксис макрофагов и гранулоцитов. VEGF обладает способностью повышать проницаемость стенки кровеносных сосудов (причем эта способность в 1000 раз выше, чем у гистамина), способствуя проникновению белков плазмы в околососудистое пространство, индуцирует экспрессию эндотелиальной NO-синтазы и образование оксида азота, что, в свою очередь, способствует вазодилатации и стимулирует экспрессию протеаз с последующим формированием новых сосудов [12].

Учитывая, что VEGF — это стресс-индуцированный белок, его регуляция сравнивается с другими кислородрегулируемыми белками, поэтому ангиогенез при физических нагрузках можно рассматривать как адапционный ответ на дефицит кислорода. Выраженность экспрессии генов, которые кодируют процесс ангиогенеза, связана с интенсивностью физических нагрузок [10], что подтверждает точку зрения, согласно которой ангиогенные факторы являются маркерами физической работоспособности [1, 2].

В современной литературе выраженность ангиогенеза и взаимосвязь его с интенсивностью нарушений баланса прооксидантных и антиоксидантных факторов обычно исследуется у представителей

циклических видов спорта при аэробном обеспечении мышечной деятельности [11, 18, 20]. Однако практически неизученным остается вопрос о выраженности окисного стресса и ангиогенеза при смешанном и анаэробном механизмах энергообеспечения мышечной деятельности.

Связь с научными темами, программами. Исследование выполнено в рамках двух НИР: «Повышение эффективности тренировочной и соревновательной деятельности квалифицированных спортсменов разрешенными средствами восстановления и стимуляции работоспособности» (шифр темы 2.24, номер госрегистрации 0111U001731), утвержденной Министерством образования и науки, молодежи и спорта Украины на 2011—2013 гг., и «Совершенствование медико-биологического обеспечения при подготовке спортсменов Украины к Олимпийским играм, Юношеским Олимпийским играм, международным спортивным соревнованиям» (номер госрегистрации 0112U004578), которая выполнялась согласно Договору с НОК Украины в 2009—2011 гг.

Цель исследования — проследить наличие взаимосвязи между выраженностью окисного стресса и содержанием VEGF при физической нагрузке с различным (преимущественно аэробным, преимущественно анаэробным или смешанным) механизмом энергообеспечения.

Методы и организация исследования. В исследовании принимали участие 250 квалифицированных спортсменов (мужчины, квалификация МС, МСМК и ЗМС, средний возраст $23,5 \pm 3,8$ года). Спортсмены были распределены следующим образом: 51 — с анаэробным механизмом энергообеспечения (прыгуны в воду, тяжелоатлеты); 89 — со смешанным, в том числе 61 — с преобладанием аэробного (хоккеисты, футболисты); 28 — с преобладанием анаэробного (борцы вольного стиля, представители фристайла); 110 — с преимущественно аэробным (бегуны на средние дистанции, лыжники, гребцы на байдарках и каноэ). По квалификации, возрасту и полу выборки спортсменов были репрезентативны, поэтому основным фактором, влияющим на содержание VEGF, являлась специфика тренировочной деятельности и основной механизм ее энергообеспечения.

Содержание VEGF в сыворотке крови спортсменов определяли двухэтапным им-

муноферментным методом с помощью тест-систем на основе поликлональных антител к VEGF и конъюгатов этих антител с пероксидазой хрена с последующим измерением на фотометре «Multiscan-P 2» (Thermo Fisher Scientific Inc., Финляндия) при длине волны 492 нм с расчетом концентрации ангиогенного фактора по калибровочной кривой [1].

Для оценки выраженности окисного стресса рассчитывали прооксидантно-антиоксидантный коэффициент ($K_{\text{на}}$) как соотношение интенсивности процессов перекисного окисления липидов и антиоксидантной защиты в клеточных мембранах согласно изменениям содержания малонового диальдегида (МДА) и восстановленного глутатиона (ВГЛ) [3] по формуле:

$$K_{\text{на}} = \frac{\text{Содержание МДА}}{\text{Содержание ВГЛ}}$$

Для изучения выраженности окисного стресса в клеточных мембранах использовали отмытые тени эритроцитов, которые, по сути, являются их мембранной фракцией [6]. Исследования показателей прооксидантно-антиоксидантного баланса проводили на спектрофотометре «Beckman PU-65» (Beckman Dickenson, США).

Для сравнения исследование содержания VEGF и показателей прооксидантно-антиоксидантного баланса, характеризующих выраженность окисного стресса, проводили у 14 здоровых нетренированных лиц аналогичного пола и возраста.

Статистическую обработку полученных данных содержания VEGF проводили с использованием точного метода Фишера с помощью пакетов прикладных программ «Sigma Plot 5.0» и «Origin 5.0», а результатов исследования прооксидантно-антиоксидантного баланса — с помощью лицензионной программы «GraphStatInPad» (США) на персональном компьютере.

Результаты исследования и их обсуждение. Результаты исследования показали, что в сыворотке крови здоровых нетренированных лиц уровень VEGF колеблется от 27 до 63 пг · мл⁻¹, составляя в среднем $38,8 \pm 10,6$ пг · мл⁻¹, что соответствует данным литературы [1, 13]. Следует отметить, что для этого ангиогенного фактора характерными являются существенные индивидуальные колебания в величине его содержания, что и определяет значительное среднее отклонение при статистической обработке данных (табл. 1).

Содержание VEGF у спортсменов выше, чем у здоровых нетренированных лиц, что, с нашей точки зрения, может быть объяснено сформировавшимися адаптационными механизмами, в том числе хроническим окисным стрессом, в ответ на длительные интенсивные физические нагрузки. Среди всех обследованных самое высокое содержание VEGF наблюдается у представителей циклических видов спорта (легкоатлеты, лыжники, гребцы), а также у спортсменов с преимущественно аэробным механизмом энергообеспечения. При анаэробном

ТАБЛИЦА 1 – Содержание VEGF у спортсменов с разным механизмом энергообеспечения мышечной деятельности

Группа	Содержание VEGF, пг · мл ⁻¹ ($\bar{x} \pm S$)
Здоровые нетренированные лица (n = 14)	$38,8 \pm 10,6$
Спортсмены:	
Прыгуны в воду (n = 30)	$46,3 \pm 4,1^*$
Тяжелоатлеты (n = 21)	$54,8 \pm 3,4^*$
Спортсмены, специализирующиеся во фристайле (n = 11)	$61,0 \pm 5,4^*$
Борцы вольного стиля (n = 17)	$89,0 \pm 7,3^*$
Хоккеисты (n = 35)	$88,5 \pm 5,2^*$
Пляжный футбол (n = 26)	$88,6 \pm 4,2^*$
Бегуны на средние дистанции (n = 35)	$85,3 \pm 5,8^*$
Лыжники (n = 40)	$100,4 \pm 4,9^*$
Гребцы на байдарках и каноэ (n = 35)	$102,2 \pm 3,4^*$

Примечание. * — статистически значимо ($p < 0,05$) по сравнению с данными у здоровых нетренированных лиц.

креатинфосфатном обеспечении мышечной деятельности у прыгунов в воду наблюдается самое низкое содержание ангиогенного фактора в сыворотке крови, а промежуточные значения содержания VEGF свойственны представителям игровых видов спорта (хоккей с шайбой, пляжный футбол) со смешанным преимущественно аэробным механизмом энергообеспечения и при смешанном механизме с преобладанием анаэробных процессов (см. табл. 1). Таким образом, преобладание того или иного механизма энергообеспечения мышечной деятельности у представителей разных видов спорта [5], а следовательно, степень участия кислорода в обеспечении двигательной активности, находятся во взаимосвязи с активностью процесса ангиогенеза у спортсменов.

Одним из наиболее значимых метаболических проявлений окисного стресса является именно преобладание окислительных процессов над степенью антиоксидантной защиты, что, в свою очередь, выражается увеличением значения K_{na} . Полученные данные свидетельствуют, что у здоровых нетренированных лиц этот показатель составляет 2,0 у.е. При интенсивных нагрузках K_{na} возрастает у всех обследованных спортсменов, только в разной степени, что является мерой активации окислительных процессов в организме и пропорционально соотносится с приростом содержания VEGF по сравнению с данными у здоровых нетренированных лиц. Исключение составляют представители пляжного футбола, у которых уровень ангиогенного фактора приближен к минимальным значениям у спортсменов (рис. 1).

Корреляционный анализ показал, что существует статистически значимая положительная корреляция между изучаемыми показателями: чем выше у спортсменов K_{na} , тем выше у них уровень VEGF в сыворотке крови ($r = +0,85, p < 0,05$).

В связи с различной выраженностью протекающих в организме окислительно-восстановительных реакций при различных механизмах энергообеспечения мышечной работы для более углубленного анализа значений величин VEGF полученные данные были распределены на три группы в зависимости от преобладающего механизма энергообеспечения мышечной деятельности. Установлено, что значения VEGF, свойственные представителям этих групп, достоверно различаются, как и величины K_{na} (рис. 2).

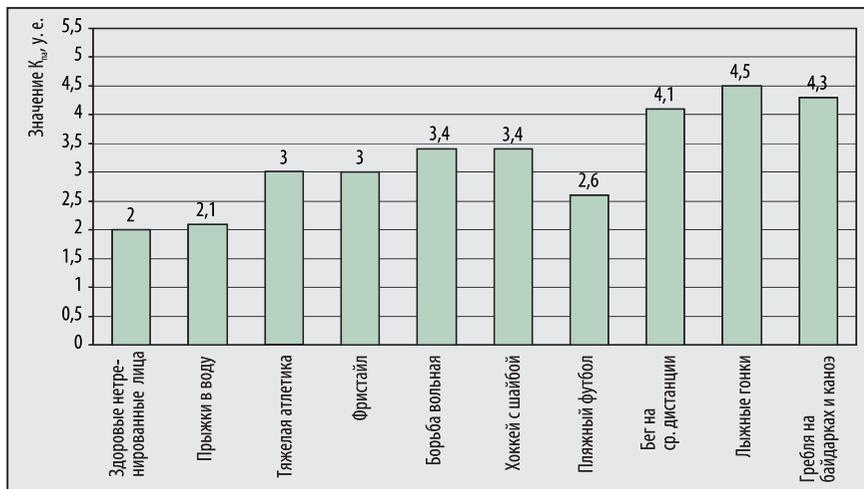


РИСУНОК 1 – Изменения величины K_{na} у спортсменов с разным механизмом энергообеспечения мышечной деятельности

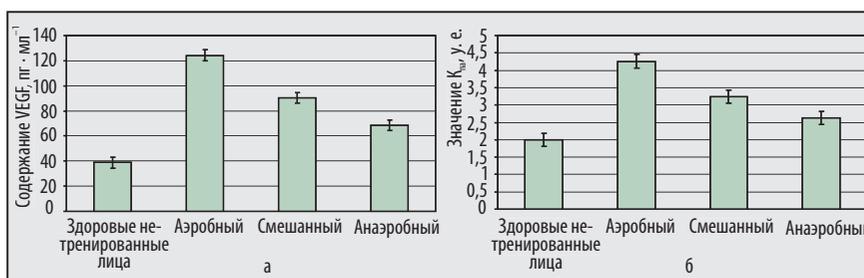


РИСУНОК 2 – Средние значения содержания VEGF в сыворотке крови (а) и величины K_{na} в клеточных мембранах (б) в зависимости от преобладающего механизма энергообеспечения мышечной деятельности

Как известно, около 95 % кислорода, который поступает в организм, во время окислительного фосфорилирования восстанавливается в митохондриях до воды. Остальной кислород в результате, как правило, ферментативных реакций превращается в активные формы кислорода, которые обладают высокотоксичным действием на клетки. Нарушение обмена веществ на фоне накопления повреждающих агентов (свободные радикалы, прооксиданты, активные формы кислорода) определяет суть окисного стресса и является основополагающим моментом в активации процесса ангиогенеза у спортсменов [16, 21]. Именно этим можно объяснить полученные нами наиболее высокие показатели содержания VEGF у представителей видов спорта с преобладающим аэробным механизмом энергообеспечения.

У спортсменов, для которых в большей степени характерны анаэробные гликолитические нагрузки, помимо замедления транспорта кислорода в ткани, наблюдается также образование большого количества лактата, поступающего из миоцитов в кровь. Это сдвигает рН крови в кислую сторону и запускает целый каскад разнообразных метаболических и физиологических процессов (в частности, перекисное окисление липидов, изменение агрегатного состояния крови в сторону гиперкоагуляции, активация через фактор Хагемана гуморальных систем регуляции сосудистого тонуса — калликреин-кининовой и ренин-ангиотензиновой и т. д.), приводящих через различные пути к нарушению гомеостаза и развитию гипоксии [19]. Следовательно, тканевая гипоксия присуща представителям видов спорта как с аэробным, так и с анаэробным механизмами энергообеспечения; при этом различия заключаются только в степени выраженности гипоксических проявлений. Необходимо отметить, что установленная нами активация процесса ангиогенеза у спортсменов с преимущественно анаэробным механизмом энергообеспечения указывает на наличие у них окисного стресса, развитие которого ранее считали прерогативой двигательной активности с преимущественно аэробным и смешанным механизмами энергообеспечения [10, 12, 15].

Таким образом, окисный стресс и сопутствующая тканевая гипоксия при физических нагрузках являются одними из определяющих факторов для активации процесса ангиогенеза, выраженность которого в значительной степени зависит от направленности механизмов энергообеспечения мышечной работы, что позволяет расценивать ангиогенез как один из дополнительных новых маркеров адаптации к мышечной работе у представителей разных видов спорта.

Выводы

- Физические нагрузки с преимущественно аэробным механизмом энерго-

обеспечения вызывают окисный стресс большей выраженности, чем при работе с анаэробным и смешанным механизмами энергообеспечения.

- Содержание фактора роста эндотелия сосудов в максимальной степени увеличивается у представителей видов спорта с преимущественно аэробным механизмом энергообеспечения.

- При мышечной деятельности с анаэробным и смешанным механизмом энергообеспечения также наблюдается активация ангиогенеза, однако в меньшей степени, чем у представителей циклических видов спорта с аэробным механизмом энергообеспечения.

- Установленная направленность сдвигов в содержании VEGF — основного фактора в процессе образования новых кровеносных сосудов — указывает на приспособительный характер процесса ангиогенеза, выраженность которого зависит от интенсивности проявлений окисного стресса и сопутствующей тканевой гипоксии.

Перспективным представляется изучение активности ангиогенеза у представителей циклических видов спорта при тренировках в условиях гипоксии (горная подготовка), а также при моделировании гипоксических состояний для управления процессом роста новообразованных кровеносных сосудов.

■ Литература

1. Гунина Л. Фактор роста эндотелия сосудов у представителей разных видов спорта: связь с оксидативным стрессом / Л. Гунина, И. Лисняк // Наука в олимп. спорте. — 2008. — № 1. — С. 46—50.
2. Гунина Л. М. Роль ангиогенеза в повышении физической работоспособности спортсменов / Л. М. Гунина, И. А. Лисняк // Современный олимпийский и паралимпийский спорт и спорт для всех: материалы XII Междунар. конгр. — М.: Физ. культура, 2008. — С. 213—214.
3. Гунина Л. М. Зміни показників крові та прооксидантно-антиоксидантного балансу в мембранах еритроцитів при інтенсивному фізичному навантаженні / Л. М. Гунина, С. А. Олійник, С. В. Іванов // Мед. хімія — 2007. — Т. 9, № 1. — С. 91—99.
4. Дмитриева М. Г. Реализация компенсаторных реакций системы «эритрон» при гипоксических состояниях / М. Г. Дмитриева, И. В. Карпова, Л. О. Газенко // Фармакологическая коррекция гипоксических состояний: материалы III научно-практ. конф. — Гродно, 2001. — С. 53—54.
5. Платонов В. Н. Система подготовки спортсменов в олимпийском спорте. Общая теория и ее практические приложения / В. Н. Платонов. — К.: Олимп. лит., 2004. — С. 152—217.
6. Семко Г. А. Структурно-функциональные изменения мембран и внешних примембранных слоев эритроцитов при гиперэпидермопоэзе / Г. А. Семко // Укр. биохим. журн. — 1998. — Т. 70, № 3. — С. 113—118.
7. Сerebrovskaja Т. В. Гипоксия-индуцибельный фактор: роль в патофизиологии дыхания (обзор) / Т. В. Сerebrovskaja // Укр. пульмонолог. журн. — 2005. — № 3. — С. 77—81.
8. Чинкин А. С. Механизмы саморегуляции миокардиальной сократительной функции при гипокинезии и мышечной тренировке / А. С. Чинкин // Успехи физиол. наук. — 2012. — Т. 43, № 2. — С. 72—82.
9. Blix A. S. Regulation of brain temperature in winter-acclimatized reindeer under heat stress / A. S. Blix, L. Walløe, L. P. Folkow // J. Exp. Biol. — 2011. — Vol. 214, Pt 22. — P. 3850—3856. doi: 10. 1242/jeb. 057455.
10. Döring S. A common haplotype and the Pro582Ser polymorphism of the hypoxia-inducible factor-1alpha (HIF1a) gene in elite endurance athletes / [S. Döring, A. Onur, M. R. Fischer et al.] // J. Appl Physiol. — 2010. — Vol. 108, N 6. — P. 1497—1500.
11. Fernandes T. Exercise training restores the endothelial progenitor cells number and function in hypertension: implications for angiogenesis / T. Fernandes, J. S. Nakamuta, F. C. Magalhães et al.] // J. Hypertens. — 2012. — Vol. 30, N 11. — P. 2133—2143. doi: 10. 1097/HJH. 0b013e3283588d46.
12. Fernandes T. Swimming training in rats increases cardiac MicroRNA-126 expression and angiogenesis / T. Fernandes, N. D. Jr. Da Silva, U. P. Soci, A. W. Monteiro // Medicine & Science in Sports & Exercise. — 2012. — Vol. 44, N 8. — P. 1453—1462.
13. Hansen A. H. Exercise training normalizes skeletal muscle vascular endothelial growth factor levels in patients with essential hypertension / A. H. Hansen, J. J. Nielsen, B. Saltin, Y. Helsten // J. Hypertens. — 2010 — Vol. 28, N 6. — P. 1176—1185.
14. Holtzclaw J. D. Role of BK channels in hypertension and potassium secretion / J. D. Holtzclaw, P. R. Grimm, S. C. Sansom // Curr. Opin. Nephrol. Hypertens. — 2011. — Vol. 20, N 5. — P. 512—517. doi: 10. 1097/MNH. 0b013e3283488889.

■ References

1. Gunina L. Vascular endothelial growth factor in athletes of different sport disciplines: relationship to oxidative stress / L. Gunina, I. Lisniak // Science in Olympic sport. — 2008. — № 1. — P. 46—50.
2. Gunina L. M. The role of angiogenesis in increasing physical performance of athletes / L. M. Gunina, I. A. Lisniak // Modern Olympic and Paralympic sport and Sport for all: Materials of XII International Congress. — Moscow: Physical culture, 2008. — P. 213—214.
3. Gunina L. M. Changes of blood indexes and prooxidant-antioxidant balance in erythrocytes membranes during intensive physical exertion / L. M. Gunina, S. A. Oliinyk, S. V. Ivanov // Medical Chemistry. — 2007. — Vol. 9, N 1 — P. 91—99.
4. Dmitrieva M. G. Realization of compensatory reactions of «eritron»-system during hypoxic conditions / M. G. Dmitrieva, I. V. Karpova, L. O. Gazonko // Pharmacological correction of hypoxic states: Materials of III scientific-practical conf. — Grodno, 2001. — P. 53—54.
5. Platonov V. N. System of preparation of athletes in Olympic sports. The general theory and its practical application / V. N. Platonov. — Kiev: Olympic Literature, 2004. — P. 152—217.
6. Semko G. A. Structural and functional changes of membranes and outer perimembrane layers of erythrocytes in hyperepidermopoiesis / G. A. Semko // Ukr. Biochem. J. — 1998. — Vol. 70, N 3. — P. 113—118.
7. Serebrovskaia T. V. Hypoxia-inducible factor: role in pathophysiology of respiration (review) / T. V. Serebrovskaia // Ukr. Pulmonology Journal. — 2005. — N 3. — P. 77—81.
8. Chinkin A. S. Self-regulation mechanisms of myocardial contractile function in hypokinesia and muscle workout / A. S. Chinkin // Uspekhi fiziologicheskikh nauk. — 2012. — Vol. 43, N 2. — P. 72—82.
9. Blix A. S. Regulation of brain temperature in winter-acclimatized reindeer under heat stress / A. S. Blix, L. Walløe, L. P. Folkow // J. Exp. Biol. — 2011. — Vol. 214, Pt 22. — P. 3850—3856. doi: 10. 1242/jeb. 057455.
10. Döring S. A common haplotype and the Pro582Ser polymorphism of the hypoxia-inducible factor-1alpha (HIF1a) gene in elite endurance athletes / [S. Döring, A. Onur, M. R. Fischer et al.] // J. Appl Physiol. — 2010. — Vol. 108, N 6. — P. 1497—1500.
11. Fernandes T. Exercise training restores the endothelial progenitor cells number and function in hypertension: implications for angiogenesis / T. Fernandes, J. S. Nakamuta, F. C. Magalhães et al.] // J. Hypertens. — 2012. — Vol. 30, N 11. — P. 2133—2143. doi: 10. 1097/HJH. 0b013e3283588d46.
12. Fernandes T. Swimming training in rats increases cardiac MicroRNA-126 expression and angiogenesis / T. Fernandes, N. D. Jr. Da Silva, U. P. Soci, A. W. Monteiro // Medicine & Science in Sports & Exercise. — 2012. — Vol. 44, N 8. — P. 1453—1462.
13. Hansen A. H. Exercise training normalizes skeletal muscle vascular endothelial growth factor levels in patients with essential hypertension / A. H. Hansen, J. J. Nielsen, B. Saltin, Y. Helsten // J. Hypertens. — 2010 — Vol. 28, N 6. — P. 1176—1185.
14. Holtzclaw J. D. Role of BK channels in hypertension and potassium secretion / J. D. Holtzclaw, P. R. Grimm, S. C. Sansom // Curr. Opin. Nephrol. Hypertens. — 2011. — Vol. 20, N 5. — P. 512—517. doi: 10. 1097/MNH. 0b013e3283488889.

15. Laufs U. Running exercise of different duration and intensity: effect on endothelial progenitor cells in healthy subjects / U. Laufs, A. Urhausen, N. Werner // *Eur. J. Cardiovasc. Prev. Rehabil.* — 2005. — Vol. 12, N 4. — P. 40—414.
16. Marin D. P. Cytokines and oxidative stress status following a handball game in elite male players / D. P. Marin, R. de C. dos Santos, A. P. Bolin et al. // *Oxid. Med. Cell Longev.* — 2011. — N 9. — P. 234—242.
17. Pugh C. W. Regulation of angiogenesis by hypoxia: role of the HIF system / C. W. Pugh, P. J. Ratcliffe // *Nature Medicine.* — 2003. — N 9. — P. 677—684.
18. Radak Z. Oxygen consumption and usage during physical exercise: the balance between oxidative stress and ROS-dependent adaptive signalling / Z. Radak, Z. Zhao, E. Koltai et al. // *Antioxid. Redox Signal.* — 2013. — Vol. 18, N 10. — P. 1208—1246. doi: 10.1089/ars.2011.4498.
19. Saas C. Misfolded proteins activate Factor XII in humans, leading to kallikrein formation without initiating coagulation / C. Saas, J. W. P. Govers-Riemslog, B. Bouma et al. // *J. Clin. Invest.* — 2008. — Vol. 118, N 9. — P. 3208—3218.
20. Teixeira V. Antioxidant status, oxidative stress, and damage in elite kayakers after 1 year of training and competition in 2 seasons / V. Teixeira, H. Valente, S. Casal et al. // *Appl. Physiol. Nutr. Metab.* — 2009. — Vol. 34, N 4. — P. 716—724.
21. West X. Z. Oxidative stress induces angiogenesis by activating TLR2 with novel endogenous ligands / X. Z. West, N. L. Malinin, A. A. Merkulova et al. // *Nature.* — 2010. — Vol. 467, N 7318. — P. 972—976.
15. Laufs U. Running exercise of different duration and intensity: effect on endothelial progenitor cells in healthy subjects / U. Laufs, A. Urhausen, N. Werner // *Eur. J. Cardiovasc. Prev. Rehabil.* — 2005. — Vol. 12, N 4. — P. 407—414.
16. Marin D. P. Cytokines and oxidative stress status following a handball game in elite male players / D. P. Marin, R. de C. dos Santos, A. P. Bolin et al. // *Oxid. Med. Cell Longev.* — 2011. — N 9. — P. 234—242.
17. Pugh C. W. Regulation of angiogenesis by hypoxia: role of the HIF system / C. W. Pugh, P. J. Ratcliffe // *Nature Medicine.* — 2003. — N 9. — P. 677—684.
18. Radak Z. Oxygen consumption and usage during physical exercise: the balance between oxidative stress and ROS-dependent adaptive signalling / Z. Radak, Z. Zhao, E. Koltai et al. // *Antioxid. Redox Signal.* — 2013. — Vol. 18, N 10. — P. 1208—1246. doi: 10.1089/ars.2011.4498.
19. Saas C. Misfolded proteins activate Factor XII in humans, leading to kallikrein formation without initiating coagulation / C. Saas, J. W. P. Govers-Riemslog, B. Bouma et al. // *J. Clin. Invest.* — 2008. — Vol. 118, N 9. — P. 3208—3218.
20. Teixeira V. Antioxidant status, oxidative stress, and damage in elite kayakers after 1 year of training and competition in 2 seasons / V. Teixeira, H. Valente, S. Casal et al. // *Appl. Physiol. Nutr. Metab.* — 2009. — Vol. 34, N 4. — P. 716—724.
21. West X. Z. Oxidative stress induces angiogenesis by activating TLR2 with novel endogenous ligands / X. Z. West, N. L. Malinin, A. A. Merkulova et al. // *Nature.* — 2010. — Vol. 467, N 7318. — P. 972—976.

¹НИИ Национального университета физического воспитания и спорта Украины, Киев

²Национальный научный центр радиационной медицины АМН Украины, Киев
gunina-sport@yandex.ua

Поступила 27.03.2013

Оборонительная тактика в футболе



Йенс Бенгсбо, Биргер Пейтерсон

Книга знакомит читателя с индивидуальными и командными действиями, обладающими высокой эффективностью независимо от уровня соревнований. Читатель особо оценит советы тренеру для обучения игроков, которые помогут понять и применить концепции, представленные в эффективных упражнениях, призванных подготовить игроков к использованию оборонительных схем и разрушению планов соперника.

Оборонительная тактика включает: закрывание и опеку; персональную, зонную и комбинированную защиту; действия вратаря; активный прессинг, искусственное положение «вне игры».

Для тренеров по футболу, спортсменов высокой квалификации, преподавателей и студентов высших учебных заведений физической культуры и спорта. Может быть полезна для игроков любого уровня и возраста, желающих совершенствовать свое мастерство.

Более 100 схем иллюстрируют правильное расположение и перемещение игроков в обороне.