

Ocena długotrwałego wpływu sportu wyczynowego na czynność autonomicznego układu nerwowego

Evaluation of long-term influence of endurance sport on autonomic nervous system activity

Grzegorz Raczak¹, Ludmiła Daniłowicz-Szymanowicz¹,
Mariola Kobuszewska-Chwirot¹, Wojciech Ratkowski², Monika Figura-Chmielewska¹,
Jacek Kubica³, Małgorzata Szwoch¹ i Antoni Bogdan Toruński¹

¹II Klinika Chorób Serca Instytutu Kardiologii Akademii Medycznej w Gdańsku

²Akademia Wychowania Fizycznego i Sportu w Gdańsku

³Klinika Kardiologii i Chorób Wewnętrznych Akademii Medycznej w Bydgoszczy

Abstract

Background: *The rest heart rate in endurance athletes is lower than in sedentary subjects. It is commonly believed that this condition is the consequence of increased parasympathetic activity level in athletes. However, literature data suggest that mechanisms of such rest bradycardia are not so obvious. The aim of this study was to evaluate the autonomic nervous system activity in athletes in comparison with sedentary subjects.*

Material and methods: *Forty endurance athletes (34 males) aged 22 ± 3 were included into the study. Twenty healthy sedentary males aged 20 ± 4 constituted the control group. The 10-minute non-invasive beat-to-beat systolic arterial pressure and heart period recordings were performed. Based on the achieved signals the rest heart period, baroreflex sensitivity and particular indices of heart rate variability were analysed.*

Results: *Rest heart period was significantly statistically increased in the group of athletes in comparison with the control group: 1096 ± 136 vs. 1001 ± 146 ms ($p = 0.01$) respectively. Yet, none of the evaluated autonomic nervous system indicators (i.e. baroreflex sensitivity or heart rate variability), differentiated significantly the compared groups.*

Conclusions: *Persistent rest bradycardia is significantly increased in endurance athletes comparing with the sedentary subjects. No differences in autonomic nervous system indices seem to indicate that this bradycardia is not caused by the increased vagal activity. (Folia Cardiol. 2005; 12: 504–509)*

baroreflex sensitivity, heart rate variability, endurance training

Adres do korespondencji:

Dr hab. med. Grzegorz Raczak, prof. nadzw.

II Klinika Chorób Serca IK AMG

ul. Dębinki 7, 80–952 Gdańsk

tel. (0 58) 349 39 10, faks (0 58) 349 39 20

e-mail: gracz@amg.gda.pl

Nadesłano: 25.05.2005 r. Przyjęto do druku: 16.06.2005 r.

Wstęp

Liczne dane z piśmiennictwa dowodzą, że u osób wyczynowo uprawiających sport spoczynkowa akcja serca jest niższa niż u prowadzących siedzący tryb życia [1, 2]. W pracy Shina i wsp. [1] spoczynkowa częstość rytmu serca u sportowców

wyczynowych wynosiła 57,57/min, podczas gdy w grupie studentów nieuprawiających regularnie sportu — 75,51/min ($p < 0,001$). Podobne wyniki podają Goldsmith i wsp. [2] w grupie nieco starszych osób, a także inni autorzy [3].

Powszechnie uważa się, że spoczynkowa bradykardia występująca u wyczynowych sportowców jest spowodowana wzmożonym napięciem nerwu błędnego. Spostrzeżenie takie może wynikać z licznych badań dowodzących, że ciężki (ale nie ekstremalny) wielomiesięczny trening fizyczny przygotowujących się do zawodów sportowców prowadzi do zwiększenia aktywności składowej przywspółczulnej ich autonomicznego układu nerwowego [4–8]. Hedelin i wsp. [7] stwierdzili u zawodników uprawiających łyżwiarstwo istotny statystycznie wzrost zmienności rytmu serca (HRV, *heart rate variability*) na skutek intensywnego 7-miesięcznego okresu trenowania wytrzymałościowego. Podobne zmiany opisywano również w ostatnio przeprowadzonych badaniach własnych w odniesieniu do wrażliwości baroreceptorów tętnicznych (BRS, *baroreflex sensitivity*) [4].

Kolejnym dowodem na to, że spoczynkowa bradykardia u sportowców jest następstwem wzmożonej aktywności nerwu błędnego są również badania porównujące stan równowagi współczulno-przywspółczulnej takich osób z aktywnością układu wegetatywnego osób prowadzących siedzący tryb życia [2, 3]. Dixon i wsp. [3] oprócz mniejszej częstości akcji serca u sportowców stwierdzili większą wartość wskaźnika mocy widma w zakresie wysokich częstotliwości, powszechnie uważanego za wykładnik aktywności przywspółczulnej autonomicznego układu nerwowego, a mniejszą wskaźnika mocy widma w zakresie niskich częstotliwości, uznawanego za wykładnik aktywności adrenergicznej HRV. Goldsmith i wsp. [2] przedstawili podobne zależności w odniesieniu do parametrów dobowej zmienności rytmu serca. W grupie zawodowych sportowców oprócz dłuższego cyklu serca autorzy zaobserwowali większą wartość wskaźników SDNN, TP i HF, co może wskazywać na wzmożoną aktywność składowej przywspółczulnej układu wegetatywnego [2].

Niezależnie o powyższych danych istnieją jednak w piśmiennictwie dowody sugerujące, że bradykardia ta nie wynika ze stanu równowagi współczulno-przywspółczulnej [9, 10].

Celem pracy była ocena zmian zachodzących w czynności autonomicznego układu nerwowego w grupie wyczynowych sportowców w porównaniu z osobami prowadzącymi siedzący tryb życia.

Materiał i metody

Badana populacja

Do grupy badanej kwalifikowano młode osoby uprawiające sport na poziomie wyczynowym ($VO_2 \max \geq 55 \text{ ml kg/min}$), które po przerwie wakacyjnej przystępowały do kolejnego cyklu treningowego.

Kryteriami włączenia do badań były:

- wyczynowe uprawianie sportu na poziomie wyczynowym od co najmniej 2 lat;
- wiek 18–30 lat;
- negatywny wywiad chorobowy, zwłaszcza w zakresie chorób układu krążenia;
- nieprzyjmowanie jakichkolwiek leków oraz używek w czasie trwania badań (tytoń i alkohol);
- niestosowanie substancji anabolicznych;
- prawidłowe wartości ciśnienia tętniczego krwi;
- prawidłowa spoczynkowa akcja serca;
- obecność rytmu zatokowego w spoczynkowym badaniu EKG;
- wykluczenie organicznej choroby serca na podstawie wyniku badania echokardiograficznego;
- zgoda sportowców na udział w badaniach.

Grupę kontrolną stanowiły młode osoby, studenci I roku Akademii Wychowania Fizycznego i Sportu w Gdańsku, nieuprawiające sportu na poziomie wyczynowym. Kryteria włączenia były takie same jak w grupie badanej, z wyjątkiem uprawiania sportu wyczynowego.

Kryteriami wykluczającymi osoby z badań było niespełnienie choćby jednego z wyżej wymienionych warunków włączenia.

Protokół badań

Badania zaplanowane w protokole pracy wykonywano w warunkach laboratoryjnych typowych dla badań odczynowości autonomicznej, szczegółowo opisanych w poprzednich publikacjach.

Po 15-minutowym okresie odpoczynku w pozycji leżącej na wznak, wymaganym do stabilizacji układu krążenia, u każdej osoby oceniano spoczynkową długość akcji serca, a także przeprowadzano 10-minutową rejestrację sygnałów skurczowego ciśnienia krwi (SAP, *systolic arterial pressure*) i długości cyklu serca (HP, *heart period*), na podstawie których dokonywano analizy poszczególnych parametrów wrażliwości baroreceptorów tętnicznych oraz zmienności rytmu serca.

Ocena parametrów odczynowości autonomicznej

Ciągłego nieinwazyjnego pomiaru SAP dokonano za pomocą aparatu FINAPRES (firmy Ohmeda)

z użyciem mankietu nakładanego na środkowy palec trzeciego palca prawej ręki. Częstości akcji serca mierzono aparatem MINGOGRAF 720C. Funkcję *self-adjustment* aparatu FINAPRES wyłączano bezpośrednio przed dokonaniem właściwego zapisu, następnie włączano ją ponownie w celu rekalkibracji aparatu po zakończeniu każdej rejestracji.

Otrzymane w czasie rejestracji analogowe sygnały SAP i HP przetwarzano oraz synchronizowano za pomocą konwertera analogowo-cyfrowego z częstością próbkowania 250 Hz, a następnie przekazywano do komputera z oprogramowaniem POLYAN [11], umożliwiające obliczenie poszczególnych wskaźników BRS i HRV. Rozdzielczość dla sygnału częstości akcji serca równą 1 ms osiągnięto, stosując algorytm liniowej interpolacji.

Oceniając BRS, z dokonanej rejestracji w pierwszej kolejności usuwano pobudzenia przedwczesne oraz trendy. Następnie wybierano do analizy fragment stacjonarnego zapisu SAP i HP o czasie trwania nie krótszym niż 240 s. Wrażliwość baroreceptorów tętnicznych określano w sposób automatyczny, co ograniczało subiektywizm badania. Wartość wskaźnika BRS mierzono na podstawie spektralnej analizy spontanicznej zmienności SAP i HP za pomocą algorytmu Blackmana-Tukeya, wykorzystując okna Parzena o szerokości 0,03 Hz jako średnią wartość modułu funkcji przejścia (TF, *transfer function*) w zakresie częstotliwości 0,04–0,15 Hz, używając do obliczenia wszystkich punktów krzywych SAP i HP bez względu na wielkość oraz zmienność koherencji. Wynik badania BRS przedstawiano w ms/mm Hg.

W badaniu krótkookresowej zmienności rytmu serca uwzględniano następujące parametry [12]:

- SDNN (*standard deviation of NN*) — odchylenie standardowe od średniej wartości wszystkich odstępów RR rytmu zatokowego [ms];
- pNN₅₀ (*percentage of NN intervals*) — odsetek różnic między kolejnymi odstępami RR przekraczających 50 ms (%);
- RMSSD (*root mean square of successive differences*) — pierwiastek kwadratowy ze średniej sumy kwadratów różnic między kolejnymi odstępami RR [ms];
- TP (*total power*) — całkowitą moc widma [ms²];
- LF (*low frequency*) — moc widma w zakresie niskich częstotliwości 0,04–0,15 Hz [ms²];
- HF (*high frequency*) — moc widma w zakresie wysokich częstotliwości 0,15–0,4 Hz [ms²];
- LFnu (*normalized unit of low frequency*) — względną moc widma w zakresie niskich częstotliwości, wyrażoną w jednostkach znormalizowanych [NU];
- LF/HF — iloraz LF do HF.

Na przeprowadzenie powyższych badań uzyskano zgodę Niezależnej Komisji Bioetycznej do Spraw Badań Naukowych przy Akademii Medycznej w Gdańsku (NKEBN/355/2003/2004).

Analiza statystyczna

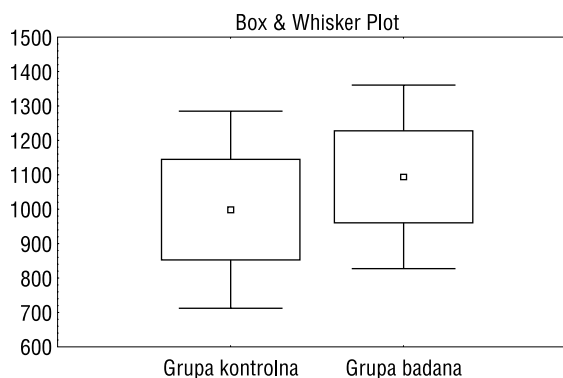
Do analizy statystycznej użyto programu komputerowego STATISTICA 6,0. Porównania poszczególnych parametrów w grupach badanej i kontrolnej dokonywano za pomocą testu U Manna-Whitneya. Wszystkie dane prezentowano jako wartość średnią ± odchylenie standardowe. Wartość $p \leq 0,05$ uznawano za istotną statystycznie.

Wyniki

Do grupy badanej włączono 40 osób (34 mężczyzn) w średnim wieku 22 ± 3 lata, z których 33 osoby uprawiały wyczynowo sporty wytrzymałościowe (biegacze średnio- i długodystansowi, triathloniści, pływacy, wioślarze), pozostałe 7 osób — dyscypliny siłowe (pchnięcie kulą, rzut młotem, żeglarstwo, piłka ręczna). Średnia wartość $VO_2 \max$ w badanej grupie wynosiła $59,2 \pm 4,1$ ml/kg/min.

Grupę kontrolną stanowiło 20 zdrowych mężczyzn w średnim wieku 20 ± 4 lata nieuprawiających sportu na poziomie wyczynowym.

Porównując poszczególne analizowane parametry w grupach badanej i kontrolnej, zaobserwowano znamienne statystycznie większą długość cyklu serca u sportowców (1096 ± 136 ms) w porównaniu z osobami prowadzącymi siedzący tryb życia (1001 ± 146 ms, $p = 0,01$). Dane te przedstawiono na rycinie 1.



Rycina 1. Porównanie wartości średnich długości cyklu serca ± SD [ms] uzyskanych w grupie kontrolnej i grupie badanej

Figure 1. Comparison of the mean heart period ± SD [ms] in athletes and sedentary subjects

Tabela 1. Porównanie wartości średnich wskaźników wrażliwości baroreceptorów tętnicznych i zmienności rytmu serca ze standardowymi odchyleniami, uzyskanych w grupie osób uprawiających sport (grupa badana) i grupie osób prowadzących siedzący tryb życia (grupa kontrolna)

Table 1. Comparison of the baroreflex sensitivity and heart rate variability measurements \pm SD in athletes and sedentary subjects

	Grupa badana (n = 40)	Grupa kontrolna (n = 20)	p
BRS [ms/mm Hg]	13,1 \pm 8	10,8 \pm 5,8	0,3
SDNN [ms]	72 \pm 40	76 \pm 44	0,4
pNN ₅₀ [%]	40 \pm 25	41 \pm 27	0,2
RMSSD [ms]	74 \pm 49	93 \pm 71	0,8
TP [ms ²]	4574 \pm 5556	6947 \pm 8459	0,8
LF [ms ²]	1593 \pm 2055	2258 \pm 2775	0,8
HF [ms ²]	2187 \pm 3447	2919 \pm 4740	0,3
LFnu [NU]	48 \pm 21	54 \pm 18	0,1
LF/HF	1,4 \pm 1,2	1,5 \pm 0,8	0,2

BRS (*baroreflex sensitivity*) — wrażliwość baroreceptorów tętnicznych; SDNN (*standard deviation of NN*) — odchylenie standardowe od średniej wartości wszystkich odstępów RR rytmu zatokowego; pNN₅₀ (*percentage of NN intervals*) — odsetek różnic między kolejnymi odstępami RR przekraczających 50 ms; RMSSD (*root mean square of successive differences*) — pierwiastek kwadratowy ze średniej sumy kwadratów różnic między kolejnymi odstępami RR; TP (*total power*) — całkowita moc widma; LF (*low frequency*) — moc widma w zakresie niskich częstotliwości 0,04–0,15; HF (*high frequency*) — moc widma w zakresie wysokich częstotliwości 0,15–0,4 Hz; LFnu (*normalized unit of low frequency*) — względna moc widma w zakresie niskich częstotliwości wyrażona w jednostkach znormalizowanych [NU]; LF/HF — iloraz LF do HF

Natomiast nie odnotowano żadnych różnic dotyczących wskaźników odczynowości autonomicznej (tab. 1). Zwraca uwagę jednak duże rozproszenie wyników HRV, co jest szczególnie widoczne w odniesieniu do wskaźników TP, LF i HF. Wyniki dotyczące BRS w porównywanych grupach wydają się być nieco bardziej jednorodnie. Należy też zwrócić uwagę na fakt, że w grupie sportowców nie zanotowano przypadków BRS o wartości mniejszej niż 3 ms/mm Hg, uznawanej za niekorzystną [13], podczas gdy w grupie kontrolnej BRS u 1 osoby wynosiła zaledwie 2,3 ms/mm Hg (osobę tę poddano szczegółowej diagnostyce kardiologicznej). U 16 osób z grupy badanej (40%) BRS miała wartość poniżej 10 ms/mm Hg, uważanej za dolną granicę normy. Natomiast należy zaznaczyć, że maksymalna wartość BRS u sportowców była równa aż 51,51 ms/mm Hg, podczas gdy w grupie kontrolnej 21,2 ms/mm Hg.

Dyskusja

W niniejszej pracy potwierdzono występowanie trwałej znamiennej większej spoczynkowej bradykardii u wyczynowych sportowców w porównaniu z grupą kontrolną. Jednoczesny brak zmian w zakresie BRS i HRV prawdopodobnie wskazuje, że bradykardia ta nie jest zależna od czynności autonomicznego układu nerwowego.

Spostrzeżenia własne są zgodne z niektórymi wnioskami dostępnymi w piśmiennictwie, dotyczącymi jednak mniej licznych grup osób. Shin i wsp. [1],

porównując rezultaty uzyskane w 15-osobowej grupie wyczynowych biegaczy długodystansowych z grupą kontrolną, zaobserwowali znamienne wydłużenie cyklu serca oraz wzrost wartości wskaźnika HF w grupie sportowców. Nie zanotowali natomiast istotnych różnic w zakresie wskaźnika LF ani wrażliwości baroreceptorów tętnicznych. Autorzy sugerują, że obserwowana u sportowców spoczynkowa bradykardia prawdopodobnie jest tylko częściowo spowodowana wzmocnionym napięciem nerwu błędnego. Spostrzeżenia tych autorów jeszcze bardziej potwierdzają doniesienia wskazujące, iż spoczynkowe zwolnienie akcji serca, tak często stwierdzane u wyczynowych sportowców, jest zjawiskiem niezależnym w sposób całkowity od wpływu autonomicznego układu nerwowego. Katona i wsp. [9], porównując spoczynkowy cykl serca wyczynowych wioślarzy z grupą kontrolną, nie tylko wykazali istotne statystycznie różnice w jego zakresie (55 \pm 3,3 min *vs.* 62 \pm 6,0/min, $p < 0,01$), ale również zanotowano, że różnice te utrzymywały się po dokonaniu odnerwienia farmakologicznego badanych osób za pomocą propranololu i atropiny (81 \pm 8,3/min *vs.* 102 \pm 11/min, $p < 0,001$). Na podstawie otrzymanych wyników autorzy sugerują, iż spoczynkowa bradykardia u osób wytrenowanych jest najprawdopodobniej konsekwencją wewnętrznej aktywności serca, niezależnej od wpływu autonomicznego układu nerwowego [9]. Również Lewis i wsp. [10] podkreślają znaczenie tego zjawiska u osób uprawiających wytrzymałościowe dyscypliny sportu. Zaob-

serwowany w niniejszej pracy znamiennej statystycznie wzrost długości cyklu serca w grupie wyczynowych sportowców w porównaniu z osobami nieuprawiającymi sportu, przy braku zmian w parametrach BRS i HRV, wydaje się potwierdzać tę hipotezę.

Należy też wspomnieć o ciekawych doniesieniach z piśmiennictwa dotyczących odmiennego stanu równowagi współczulno-przywspółczulnej w zależności od płci. W badaniu Rossy i wsp. [14] zanotowano znamienne większe wartości wskaźników składowej przywspółczulnej krótkookresowej HRV u zawodowo uprawiających sport kobiet niż u mężczyzn. Podobne dane podają również inni autorzy [15]. Z uwagi na małą

liczebność osób płci żeńskiej w niniejszym badaniu trudno jest ocenić taką zależność. Natomiast subanaliza przeprowadzona w grupie mężczyzn potwierdza wyniki uzyskane w grupie ogólnej.

Wnioski

U osób wyczynowo uprawiających sport stwierdza się znamienne większą trwałą spoczynkową bradykardię niż u nietreningujących zawodowo. Jednocześnie brak różnic w zakresie aktywności autonomicznego układu nerwowego prawdopodobnie wskazuje, że bradykardia ta nie wynika ze wzmożonego napięcia nerwu błędnego.

Streszczenie

Wstęp: *U osób wyczynowo uprawiających sport spoczynkowa akcja serca jest wolniejsza niż u prowadzących siedzący tryb życia. Powszechnie uważa się, że taki stan jest następstwem wzmożonego napięcia układu przywspółczulnego u sportowców. Jednak istnieją doniesienia sugerujące, że mechanizmy spoczynkowej bradykardii nie są tak jednoznaczne. Celem pracy była ocena zmian zachodzących w czynności autonomicznego układu nerwowego w grupie sportowców w porównaniu z osobami prowadzącymi siedzący tryb życia.*

Materiał i metody: *Do badanej grupy włączono 40 osób (34 mężczyzn) w średnim wieku 22 ± 3 lata wyczynowo uprawiających sport. Grupę kontrolną stanowiło 20 zdrowych mężczyzn w średnim wieku 20 ± 4 lata nieuprawiających sportu na poziomie wyczynowym. U każdej osoby przeprowadzono 10-minutową ciągłą nieinwazyjną rejestrację skurczowego ciśnienia tętniczego oraz długości cyklu serca. Na podstawie uzyskanych sygnałów obliczano następnie spoczynkową częstość akcji serca, wrażliwość baroreceptorów tętniczych metodą spektralną oraz poszczególne wskaźniki zmienności rytmu serca.*

Wyniki: *Stwierdzono istotne wydłużenie cyklu serca w grupie badanej w porównaniu z grupą kontrolną: 1096 ± 136 vs. 1001 ± 146 ms ($p = 0,01$). Natomiast żaden z ocenianych parametrów odczynowości autonomicznej, zarówno wrażliwość baroreceptorów określana metodą spektralną, jak i zmienność rytmu serca, nie różnicował znamienne porównywanych grup.*

Wnioski: *U osób wyczynowo uprawiających sport stwierdza się znamienne większą trwałą spoczynkową bradykardię niż u nietreningujących zawodowo. Jednocześnie brak różnic w zakresie aktywności autonomicznego układu nerwowego prawdopodobnie wskazuje, że bradykardia ta nie wynika ze wzmożonego napięcia nerwu błędnego. (Folia Cardiol. 2005; 12: 504–509)*

wrażliwość baroreceptorów tętniczych, zmienność rytmu serca, sport wyczynowy

Piśmiennictwo

1. Shin K., Minamitani H., Onishi S., Yamazaki H., Lee M. Autonomic differences between athletes and nonathletes: spectral analysis approach. *Med. Sci. Sports Exerc.* 1997; 29: 1482–1490.
2. Goldsmidt R.L., Bigger T., Steinman R.C., Fleiss J.L. Comparison of 24-hour parasympathetic activity in endurance-trained and untrained young men. *J. Am. Coll. Cardiol.* 1992; 20: 552–558.
3. Dixon E.M., Kamath M.V., McCartney N., Fallen E.L. Neural regulation of heart rate variability in endurance athletes and sedentary controls. *Cardiovasc. Res.* 1992; 26: 713–719.

4. Kobuszewska-Chwirot M., Raczak G., Toruński A. i wsp. Wpływ długotrwałego, intensywnego treningu fizycznego na czynność autonomicznego układu nerwowego u wyczynowych sportowców. *Folia Cardiol.* 2004; 11: 765–770.
5. Cooke W.H., Reynolds B.V., Yandl M.G., Carter J.R., Tahvanainen K.U.O., Kuusela T.A. Effects of exercise training on cardiovagal and sympathetic responses to Valsalva's maneuver. *Med. Sci. Sports Exerc.* 2002; 34: 928–935.
6. Iellamo F., Legramante J.M., Pigozzi F. i wsp. Conversion from vagal to sympathetic predominance with strenuous training in high-performance world class athletes. *Circulation* 2002; 105: 2719–2724.
7. Hedelin R., Wiklund U., Bjerle P., Henriksson-Larsen K. Pre- and post-season heart rate variability in adolescent cross-country skiers. *Scand. J. Med. Sci. Sports* 2000; 10: 298–303.
8. Pichot V., Busso T., Roche F. i wsp. Autonomic adaptations to intensive and overload training periods: a laboratory study. *Med. Sci. Sports Exerc.* 2002; 34: 1660–1666.
9. Katona P.G., McLean M., Dighton D.H., Guz A. Sympathetic cardiac control in athletes and nonathletes at rest. *J. Appl. Physiol.* 1982; 52: 1652–1657.
10. Lewis S.F., Nylander E., Gad P., Areskog N.H. Non-autonomic component in bradycardia of endurance trained men at rest and during exercise. *Acta Physiol. Scand.* 1980; 109: 297–305.
11. Maestri R., Pinna G.D. POLYAN: a computer program for polyparametric analysis of cardio-respiratory variability signals. *Comput. Methods Programs Biomed.* 1998; 56: 37–48.
12. Camm A.J., Bigger J.T., Breithardt G. i wsp. Heart rate variability. Standards of measurement, physiological interpretation, and clinical use. *Eur. Heart J.* 1996; 17: 354–381.
13. La Rovere M.T., Bigger J.T., Marcus F.I., Mortara A., Schwartz P., for the ATRAMI (Autonomic Tone and Reflexes After Myocardial Infarction) Investigators. Baroreflex sensitivity and heart rate variability in prediction of total cardiac mortality after myocardial infarction. *Lancet* 1998; 351: 478–484.
14. Rossy L.A., Thayer J.F. Fitness and gender-related differences in heart period variability. *Psychosom. Med.* 1998; 60: 773–781.
15. Gregoire J., Tick S., Yamamoto Y., Hughson R.L. Heart rate variability at rest and exercise: influence of age, gender, and physical training. *Can. J. Appl. Physiol.* 1996; 21: 455–470.