

БІОХІМІЧНІ ФАКТОРИ ВТОМИ ТА ПРОЦЕСІВ ВІДНОВЛЕННЯ.

В с т у п

Втома надзвичайно складне і в той же час цікаве явище, яке здавна викликало увагу лікарів, фізіологів, біохіміків, людей найрізноманітніших спеціальностей. З втомою людина стикається в процесі трудової діяльності, у щоденному житті, при заняттях спортом. Саме втома заставляє бігуна, лижника, велосипедиста і т.п. знижувати швидкість свого пересування по дистанції. З втомою в процесі своєї спортивної діяльності зустрічаються борці, боксери, футболісти, баскетболісти та інші. Образно кажучи, борець або боксер веде поєдинок відразу з двома суперниками: своїм противником і втомою. Одне з головних завдань у тренуванні більшості видів спорту - вдосконалення здатності організму протистояти втомі. В циклічних видах спорту, зв'язаних з проявом витривалості (а до них, по суті, можна віднести всі циклічні види спорту за винятком спринтерських дистанцій в легкоатлетичному бігу і велисопедних гонках), значимість цього завдання спортивного тренування підвищується разом з ростом тренуваності спортсмена. Якщо на початкових етапах тренування велике місце займає вивчення і вдосконалення спортивної техніки, тактики та інше, то по мірі росту спортивної майстерності все більша і більша увага надається вдосконаленню витривалості (свого роду антагоністу втоми), якості, що визначає здатність організму протистояти втомі при роботі.

Не дивлячись на величезне значення вирішення проблеми втоми для трудової і спортивної практики, на великий інтерес, що проявляється до цієї проблеми з боку спеціалістів різних галузей біології і медицини, питання про природу і механізм втоми до теперішнього часу кінцево не вирішено. Це пояснюється надзвичайною складністю цього явища, його багатогранністю в залежності від виду роботи, її інтенсивності, тривалості, характеру, умов виконання і інших причин.

Разом з тим, сучасна наука вже привідкрила заслін над багатьма важливими сторонами проблеми втоми. Знайомство з цими досягненнями науки допоможе тренеру, викладачу фізичної культури, правильно розуміти і прояви втоми при спортивній діяльності, більш обгрунтовано підходити до рішення питань побудови тренування, харчування спортсменів, характеру відпочинку, використання засобів, що прискорюють відновні процеси.

Сучасне уявлення про природу і механізм втоми.

Під втомою розуміється тимчасове зниження працездатності, що викликане роботою. Втому не слід плутати з втомленістю. Втома об'єктивна і проявляється саме у зниженні працездатності. Втомленість же суб'єктивна. Відчуття втомленості може не супроводжуватися зниженням працездатності, тобто виникнути у відсутності істинної втоми. Навпаки, при втомі, що супроводжується зниженням працездатності, може бути відсутнє почуття втомленості.

Здатність організму втомлюватися при виконанні роботи, внаслідок чого знижується її інтенсивність або вона припиняється зовсім, без сумніву відіграє дуже важливу роль у житті. Втома запобігає розвитку в організмі надмірних, небезпечних або навіть несумісних з життям зсувів. Так, тварини, у яких з допомогою фармакологічних засобів блокувався розвиток втоми, здатні виконати значно більшу роботу, ніж контрольні. Так, наприклад, щурі, які отримали фенамін здатні плавати протягом 13-16 і навіть 20 год. (ці, що не отримали фенаміну - 9-10 год.). Хоч після такої роботи всі вони гинуть. Саме з цієї причини використання стимуляторів нервової системи (допінгів) для підвищення працездатності являється надзвичайно шкідливим і небезпечним для організму.

В залежності від виду роботи механізми втоми суттєво відрізняються. Можна виділити розумову втому, викликану розумовою діяльністю, сенсорну, зв'язану з діяльністю різноманітних аналізаторів; фізичну, що виникає під впливом м'язової роботи.

Але і фізична втома неоднорідна і суттєво відрізняється в залежності від виду м'язової роботи, кількості м'язів, що беруть участь у роботі, режиму їх діяльності, інтенсивності і тривалості роботи і інших особливостей. Так, втома, що виникає при локальній м'язовій роботі (яка виконується невеликими м'язовими групами), суттєво відрізняється по своїй природі і механізмах від втоми, що виникає при глобальній м'язовій діяльності - роботі, в якій беруть участь великі м'язові групи. Переважна більшість видів спорту являє собою м'язову діяльність глобального характеру. Тому ми зупинимося на характеристиці втоми, що виникає при глобальній м'язовій діяльності.

Великий інтерес в проблемі втоми являє питання про локалізацію в організмі найбільш суттєвих змін для виникнення втоми. Якщо розглядати проблему втоми в історичному плані, то можна виділити два основних напрямки в трактуванні механізмів втоми і локалізації в організмі змін, що викликають його виникнення: гуморально-локалістичне і центрально-нервове.

Прихильники гуморально-локалістичного напрямку зв'язували втому з біохімічними змінами в самих м'язах. В якості таких безпосередніх причин втоми вони висували нагромадження молочної кислоти, зсув рН в кислу сторону, нагромадження продуктів білкового метаболізму, зниження вмісту енергетичних субстратів та інші зміни.

Представники центрально-нервового напрямку вбачали причину втоми виключно у змінах у відповідних нервових центрах, що забезпечують дану роботу.

Але уже на початку спроб розібратися в природі і механізмі втоми багато вчених висловлювались проти утотоження втоми з одним яким-небудь процесом або локалізацією його в якому-небудь ланцюгу, незалежно чи то працюючий м'яз чи відповідний відділ центральної нервової системи. На даний час більшість дослідників розглядають втому як виключно складне комплексне явище, природа і прояви якого можуть суттєво відрізнятися в залежності від виду роботи, її характеру, умов виконання.

Не дивлячись на багатогранні причини втоми, провідна роль в її розвитку відводиться змінам у відділах центральної нервової системи, що призводить до виникнення в них захисного гальмування. Безпосередні причини цих змін багатогранні і розміщені як в самих нервових центрах, так і на периферії. В першу чергу до цих причин слід віднести зміни, що зв'язані з:

1. Діяльністю нервових центрів по формуванню рухових імпульсів.
2. Переробкою нервовими центрами імпульсів, що поступають з периферії, головним чином, з пропріорецепторів, інформуючих ЦНС про форму руху, їх інтенсивності і т.п., і хеморецепторів, які дають інформацію про хімічні зміни в працюючих м'язах, крові, інших органах і тканинах: зниження вмісту енергетичних субстратів, нагромадження продуктів метаболізму, змінах рН та ін.
3. Діяльністю нервових центрів по забезпеченню напруженої роботи органів і тканин, що обслуговують м'язову діяльність (головним чином, серцево-судинної і дихальної систем).

Ця напружена діяльність нервових центрів призводить до порушення у них обмінних процесів і, в першу чергу, викликає неузгодженість процесів розпаду і ресинтезу АТФ, що приводить до зниження співвідношення АТФ/АДФ і вмісту креатинфосфату. Крім зниження вмісту макроергів у нервових центрах при роботі відбуваються і інші зміни. Зокрема, в період втоми у відповідних нервових центрах виявлені різкі зміни концентрації гамма-аміномасляної кислоти (ГАМК), яка є нормальним метаболітом обміну речовин в нервовій тканині. Але напрям змін вмісту цього метаболіту залежить від тривалості і інтенсивності роботи. При втомі, що викликана короткочасною роботою максимальної інтенсивності, вміст ГАМК помітно знижується. Навпаки, після довготривалої втомлюючої роботи вміст ГАМК помітно підвищується. Багато дослідників у порушенні балансу макроергів і зміни концентрації ГАМК в нервових центрах вбачають головну причину втоми, зв'язуючи зміни вмісту цих метаболітів з розвитком захисного гальмування в нервових центрах, що призводить до виключення з роботи окремих м'язових волокон, рухових одиниць і, в результаті, до зниження працездатності.

Роль ГАМК в розвитку захисного гальмування зв'язана з її здатністю змінювати проникливість клітинних мембран, зокрема, для іонів K^+ , в

результаті чого відбувається зміна поляризації клітинної оболонки і порушення формування рухового імпульса.

Існує також думка, що ГАМК вступає в конкурентні відносини з медіатором нервового збудження - ацетилхоліном, перешкоджаючи тим самим розповсюдженню нервового збудження. Слід все таки відзначити, що ні зміна концентрації ГАМК, ні порушення балансу макроергічних фосфорних сполук не являється первинною причиною втоми. Вони в свою чергу, викликаються іншими змінами. Так, головною причиною нагромадження ГАМК, яка виводиться шляхом дезамінування через стадію утворення янтарної кислоти з наступним окисненням в циклі трикарбонових кислот, являється зниження активності ферментів, що забезпечують ці перетворення. Зокрема, активності сукцинатдегідрогенази, що здійснює окисні перетворення янтарної кислоти.

В якості однієї з причин зниження балансу макроергів, що проявляється, зокрема, при довготривалій напруженій роботі, може виступати порушення спряженості процесів біологічного окислення з ресинтезом АТФ. В результаті цього пара воднів (протонів і електронів), що переносяться по ланцюгу дихальних ферментів, може забезпечувати ресинтез не трьох, а меншої кількості молекул АТФ. В свою чергу причиною цього порушення спряженості окислення з фосфорилуванням може бути нагромадження молочної кислоти, зміни в білковому обміні та інші зміни.

Крім цього, причиною втоми можна назвати зміни в гормональній діяльності, що тягнуть за собою зниження активності ферментів, зниження швидкості мобілізації енергетичних субстратів, збудженості ЦНС, неузгодженості процесів розпаду і синтезу білків, що призводить до зниження концентрації білків-ферментів, структурних змін, змін в мінеральному балансі організму, зсуву рН внутрішнього середовища, зниження вмісту енергетичних субстратів та ін. Роль кожного з цих факторів при різних м'язових вправах різноманітна.

Втома при вправах максимальної зони потужності.

При короткочасній м'язовій роботі високої інтенсивності (вправи максимальні зони потужності) втома зв'язана, перш за все, із змінами в ЦНС, що виникають в результаті її діяльності по формуванню рухових імпульсів і переробці імпульсів, що поступають від периферичних пропріорецепторів. Ці зміни полягають у зниженні вмісту у відповідних центрах ЦНС макроергічних фосфорних сполук - АТФ і креатинфосфату і нагромадження продуктів їх розпаду - АДФ, креатину, фосфорної кислоти. Це утруднює формування рухових нервових імпульсів, призводить до виникнення захисного гальмування.

Але причини виникнення втоми при вправах максимальної зони потужності не можна зводити виключно до змін в ЦНС. Значну роль відіграє зміна в самих працюючих м'язах, зокрема, зміни зв'язані з енергетичним забезпеченням роботи.

Особливо важливу роль ці зміни відіграють у вправах, зв'язаних з проявами швидкісної витривалості. Як відомо в енергетичному забезпеченні вправ максимальної зони потужності першочергове значення мають макроергічні фосфорні сполуки АТФ і креатинфосфат. Запаси АТФ в м'язах незначні і ледве вистарчає на 0,5-1 сек напруженої м'язової роботи. Запаси креатинфосфату, що використовуються для оесинтезу АТФ, більш значні, але їх вистарчає не на довго. Характерно, що швидкість ресинтезу АТФ в креатинфосфатній реакції залежить від концентрації креатинфосфату. Зниження концентрації останнього помітно знижує швидкість ресинтезу АТФ. Навіть у тренуваних спортсменів зниження швидкості креатинфосфатної реакції починається вже через 6-8 сек роботи. Інші же механізми ресинтезу АТФ до цього часу ще не встигають розгорнутися до рівня, що забезпечують можливість компенсувати спад швидкості креатинфосфатної реакції. В результаті вже через 6-8 сек роботи з максимальною інтенсивністю відбувається зниження її потужності, тобто настає втома.

Як правило, зсуви, що викликають втому при одноразовому виконанні короткочасної роботи високої інтенсивності, не бувають дуже значними. Процеси, що забезпечують відновлення затрачених при роботі макроергів, протікають з високою швидкістю. Вже через декілька хвилин відновлюється їх баланс в нервових, а потім і м'язових клітинах. За даними М.М.Яковлева і співробітників, вміст креатинфосфату в м'язах після втомлюючої короткочасної роботи високої інтенсивності відновлюється через 30-40 хв, а потім може наступити суперкомпенсація його вмісту.

При повторному виконанні вправ, що відносяться до зони максимальної потужності (наприклад, повторні прискорення в одному тренувальному занятті), до описаних причин втоми можуть приєднатися і інші, зв'язані з порушенням процесів розпаду ресинтезу білків (структурних і білків-ферментів), гормональною діяльністю. При виконанні м'язової роботи постійно протікають процеси розпаду структурних білків, білків-ферментів суттєво посилюються. В першу чергу це відноситься до білків, що безпосередньо беруть участь в процесах м'язового скорочення або що забезпечують виконання роботи. В той же час процеси синтезу білків, які являються енергетичними процесами, зазнають певних труднощів через дефіцит АТФ, що використовується виключно для здійснення м'язового скорочення і постачання енергією процесів, пов'язаних з забезпеченням м'язової роботи: дифузії енергетичних субстратів через оболонки м'язових клітин, роботи такзваного кальцієвого насоса в м'язовому волокні і багато інших процесів. В результаті,

при виконанні значного об'єму повторної роботи максимальної інтенсивності може мати місце зниження вмісту важливих для даної роботи структурних білків і білків-ферментів: скорочувальних білків, ферментів, що забезпечують вивільнення енергії з макроергічних фосфорних сполук і швидке відновлення їх запасів і т.п. Це одна з серйозних можливих причин зниження працездатності в процесі тренування швидко-силового характеру.

Наступною важливою причиною втоми може бути зміна гормональної діяльності. Для забезпечення роботи високої інтенсивності вимагається максимально можлива активність ферментів.

Один із головних шляхів підвищення активності ферментів при роботі - гормональна дія, що спричиняється, в першу чергу, гормоном мозкового шару наднирників - адреналіном. Посилення синтезу адреналіну відбувається умовно-рефлекторно, під дією емоційних факторів безпосередньо самої м'язової роботи. В процесі тренування швидко-силового характеру може відбуватися зниження продукції адреналіну в результаті часткового виснаження наднирників і, як наслідок цього, зниження активності ферментів і працездатності.

Втома при вправах субмаксимальної потужності

При збільшенні вправи (зона субмаксимальної потужності) підвищується вклад в енергетичне забезпечення роботи другого анаеробного механізму перетворення енергії - гліколізу. Діяльність цього механізму супроводжується утворенням і нагромадженням в організмі значних кількостей молочної кислоти, дія якої на організм являється однією із головних причин втоми при вправах субмаксимальної зони потужності. Дія молочної кислоти на організм, в першу чергу, призводить до наступного: під впливом молочної кислоти відбувається зсув рН внутрішнього середовища в кислу сторону (частина молочної кислоти нейтралізується особливими речовинами - буферними системами, до яких відноситься бікарбонатна, фосфатна, білкова, буферні системи та інші). Як відомо, активність ферментів суттєво залежить від рН середовища. Більшість ферментів людського організму свою найвищу активність проявляє в слаболужному середовищі з рН 7,3-7,4. Вже невелика зміна рН в ту чи іншу сторону (на 0,1-0,2) призводить до різкого зниження активності ферментів. В той же час встановлено, що виконання тренуваними спортсменами вправ, що відносяться до субмаксимальної зони потужності, може супроводжуватися зниженням рН до значень 6,9 і менше. Але дія молочної кислоти на працездатність не обмежується її впливом на активність ферментів.

Молочна кислота безпосередньо діє на скорочувальні білки, погіршуючи їх скорочувальну здатність. Вона діє на осмотичні процеси в м'язах,

викликаючи набухання м'язового волокна внаслідок переходу в нього частини води з міжклітинної рідини і крові.

Молчна кислота діє на структуру мітохондрій, в результаті чого знижується їх проникливість для кисню і порушується спряженість окислення з фосфорилуванням, тобто знижується ефективність процесів окислення, що дають значну долю енергії у вправах субмаксимальної зони потужності.

Сфера діяльності молочної кислоти не обмежується лише самими працюючими м'язами. Вона легко дифундує в кров, розподіляється по всьому організму, попадає практично у всі тканини, на котрі діє аналогічно. В нервові центри спрямовується потік імпульсів з хеморецепторів, що продукуються діяльністю гліколізу, що свідчать про зміни концентрації речовин в клітинах (нагромадження молочної кислоти, зниження вмісту основного субстрату гліколізу - м'язового глікогену) зміна рН і т. п.

Вплив на працездатність продукту гліколізу – молочної кислоти - доповнюється впливом змін концентрації основного субстрату гліколізу - м'язового глікогену. Для гліколізу характерна порівняно низька енергетична ефективність. Розщеплення одного глюкозного залишку глікогену до молочної кислоти забезпечує ресинтез тільки трьох молекул АТФ проти 39 (максимально можлива кількість), у випадку його розщеплення в аеробних умовах до кінцевих продуктів -СО і Н О. Це пояснюється тим, що основна частина енергії локалізована в хімічних зв'язках глікогену, залишається невикористаною (в хімічних зв'язках молочної кислоти). В результаті діяльності гліколізу супроводжується великою втратою глікогену, запаси якого навіть в м'язах тренуваного спортсмена невеликі. Як вже вказувалось вище, помітне зниження концентрації вихідного субстрату гліколізу викликає негативну дію на його швидкість.

Таким чином, вплив молочної кислоти на працездатність здійснюється як безпосередньо в самих працюючих м'язах, так і через дію на інші органи і тканини, в першу чергу на ЦНС. Дія молочної кислоти на ЦНС відбувається, в основному, через потік нервових імпульсів, що поступають на ЦНС від хеморецепторів. Під дією цих імпульсів в ЦНС розгортаються зміни, аналогічні змінам, які описані у випадку вправ максимальної зони потужності.

Вплив на працездатність змін, пов'язаних з гліколізом, доповнюється і посилюється змінами, пов'язаними з діяльністю креатинфосфатного і аеробного механізму перетворення енергії, змінами в гормональній діяльності, в білковому обміні, з діяльністю ЦНС по формуванню рухових імпульсів і переробці імпульсів з пропріорецепторів і ін. Але за думкою більшості спеціалістів вирішальне значення у розвитку втоми при роботі субмаксимальної зони потужності належить змінам, які зв'язані з активністю гліколізу - лактатного анаеробного механізму перетворення енергії.

Втома при вправах зони великої і помірної потужності

Причини втоми при довготривалій м'язовій роботі (вправи помірної потужності) ще більш різноманітні. До них відносяться зміни, зв'язані з енергетичним і білковим обміном, гормональною діяльністю, воднево-солевим обміном. Енергетичне забезпечення тривалої роботи помірної інтенсивності відбувається переважно за рахунок аеробного механізму перетворення енергії. Роль анаеробних процесів обмежується їх участю в енергозабезпеченні початкових етапів роботи, різних ривків, спуртів і т.п. Така робота, як правило, характеризується великою сумарною тратою енергії. В якості енергетичних субстратів використовуються як вуглеводневі ресурси організму (глікоген м'язів і печінки), так і ліпіди. Для мобілізації енергетичних ресурсів організму велике значення має гормональна діяльність, зокрема, гормони адреналін, глюкагон. Під дією цих гормонів в печінці відбувається розщеплення глікогену до глюкози, яка поступає в кров і використовується потім м'язами та іншими органами і тканинами в якості енергетичного субстрату. В результаті мобілізації жирів із жирових депо в кров поступають жирні кислоти, які також використовуються різними тканинами в якості джерела енергії. При цьому гормональна дія на енергетичне депо повинна зберігатися протягом всієї роботи. Оскільки гормони- речовини, що існують недовго, посилене продукування їх повинно мати місце протягом всієї роботи. Зниження продукції гормонів приводить до зниження можливостей організму що до мобілізації енергетичних субстратів і, відповідно, до зниження працездатності. Не слід забувати також, що гормони, зокрема, адреналін, стимулюють активність багатьох ферментів, які беруть участь в забезпеченні м'язової роботи.

Велике значення для м'язової діяльності має і гормон інсулін, який підвищує проникливість клітинної оболонки для глюкози і полегшує її проходження в середину м'язових волокон.

Хоч загальні запаси енергетичних субстратів в організмі досить великі, запаси вуглеводів не є значними. По мірі витрати глікогену печінки швидкість його розщеплення все більше і більше знижується. Знижується і концентрація глюкози в крові, яка при тривалій м'язовій роботі може впасти нижче норми (80-100 мг/%). Оскільки для мозку і деяких інших тканин глюкоза, по-суті, є єдиним енергетичним субстратом. То це може призвести до значного спаду працездатності. Саме тому на довгих дистанціях лижних і велосипедних гонок, марафонського бігу організуються харчові пункти, де учасникам пропонуються напівпитки, що містять легкозасвоюванні вуглеводи.

Суттєвий вплив на працездатність при довготривалій роботі можуть мати зміни в білковому обміні. Розклад між розпадом і синтезом білків, про який ми говорили в попередньому розділі, буває особливо помітним при довготривалій роботі. З однієї сторони, це призводить до зниження вмісту важливих у забезпеченні роботи білків (структурних, білків-ферментів), з іншої - до

нагромадження в організмі продуктів білкового метаболізму (речовини, аміаку, сечової кислоти та інших), які впливають на нього несприятливо. Ці зміни особливо помітно виражаються на енергетичному обміні, знижуючи продукцію енергії за рахунок аеробного процесу, зокрема, шляхом порушення спряження окислення з фосфорилуванням (тобто спряженості переносу електронів і протонів по дихальному ланцюгу з ресинтезом АТФ), що, в свою чергу, провокує ще більш виражені зміни в білковому обміні. Всі приведені зміни характерні як для м'язів, так і для тканин мозку.

До числа факторів, що викликають зниження працездатності при довготривалій роботі, відноситься також нагромадження в організмі проміжних продуктів ліпідного обміну: ацетооцтової, -оксималяної кислот, ацетону. Якщо ацетооцтова кислота являється нормальним продуктом ліпідного обміну і "охоче" використовується м'язами і іншими тканинами в якості джерела енергії, то -оксималяну кислоту і ацетон можна розглядати як результат порушення ліпідного обміну, і їх дію на організм не можна віднести до сприятливої.

Довготривалі фізичні вправи супроводжуються помітними втратами води і мінеральних речовин. Так, втрата води в лижників, велосипедистів, бігунів на довгі дистанції може досягнути 3-х і більше літрів. Вода являється внутрішнім середовищем організму, у водному середовищі відбуваються всі хімічні реакції, що лежать в основі життєдіяльності. Циркуюча в складі крові вода виконує транспортну функцію, розносячи поживні речовини, вилучаючи продукти розпаду. Значна кількість води знаходиться у складі всіх клітинних структур. Тому втрата води дуже негативно відбивається на стані організму, на протіканні в ньому різних хімічних реакцій. Ще більше чутливий організм до втрати мінеральних речовин. Функція мінеральних речовин, які знаходяться в організмі у вигляді солей, іонів дуже різноманітна. Вони приймають участь у виникненні і проведенні збудження, виконують роль активаторів або інгібіторів ферментів, входять в склад деяких ферментів. Так, наприклад, свою АТФ-азну активність (здатність розщеплювати АТФ із звільненням енергії, що йде на забезпечення роботи) скорочувальний білок міозин здатний проявляти тільки в присутності іонів Са. Іони Na, K мають безпосереднє відношення до виникнення в м'язовому во-локні потенціалу дії. Тому втрата мінеральних речовин, їх перерозподіл в організмі, що виникає при довготривалій роботі, помітно відбиваються на його стані.

До числа вказаних факторів в тому при довготривалій роботі слід віднести також зміни в діяльності серцево-судинної і дихальної систем, зміни в регуляції їх діяльності. Причиною цих змін являються зсуви в самих цих органах, в дихальних м'язах, периферичних кровоносних судинах, у відповідних центрах ЦНС. Ряд біохімічних змін відбувається в синапсах, що призводить до порушення провідності ними нервових імпульсів. При виконанні вправ, що

відносяться до зони великої потужності, в організмі відбуваються зміни, характерні як для вправ субмаксимальної, так і помірної потужності, але вони менше виражені. При такій роботі втوما визначається не стільки глибиною цих зсувів, скільки їх багатогранністю.

Таким чином, біохімічні зміни, що виникають в організмі при м'язовій роботі і призводять в кінцевоому результаті до зниження працездатності, відрізняються великою багатогранністю. Характер і глибина цих змін залежить від особливостей роботи, в першу чергу від її потужності і тривалості. Сучасний рівень знань не дозволяє в кожному конкретному випадку виділити зміни якогось одного параметру як головну причину втومي і тому необхідно розглядати як результат комплексної дії всіх змін що відбуваються при роботі.

Треба підкреслити, що першопричиною більшості змін, що відбуваються при роботі біохімічного характеру як на периферії, так і в ЦНС, являються зміни в енергетичному обміні, що визначаються з однієї сторони, особливостями роботи, з другої - можливостями механізмів перетворення енергії. Саме дефіцит АТФ являється однією з головних причин нагромадження в організмі багатьох метаболітів, порушення синтезу білку та інших змін.