

ГАНЦ-ГЕРМАНН ДИКХУТ

## ГЕНЕТИКА И ПРЕДЕЛЫ ЧЕЛОВЕЧЕСКИХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ

**Резюме.** Розглянуто питання генетичної обумовленості можливостей людини, зокрема, їх значення для прояву швидкісних якостей та витривалості спортсменів, а також окремих етнічних груп.

**Summary.** Issues of human ability genetical determinance and, in particular, their role in endurance and speed capacity manifestation are considered.

### Введение

По двум категориям человеческих способностей — скорости и выносливости — можно легко определить пределы физиологических возможностей человека. В спринтерском беге и беге на длинные дистанции не следует ожидать значительного улучшения результатов, так как они в большой степени зависят от физических и функциональных возможностей спортсмена. Существенной причиной является высокая степень генетической детерминированности возможностей человека, а также то, что исходная генетическая ситуация в обозримом будущем может быть изменена разве что посредством воздействия извне.

Генетические различия, вероятно, являются также основанием для особых возможностей некоторых этнических групп, которые односторонне одарены либо скоростью, либо выносливостью. Генетические предпосылки являются также объяснением тому, что и в старшем возрасте могут быть достигнуты до сих пор не предполагавшиеся результаты, даже если тренировки были начаты вне рамок возраста высоких достижений.

Два вида поведенческой реакции остаются неизменными на протяжении многих тысяч лет истории человеческой цивилизации: восхищение необычными духовными или физическими достижениями и стремление к подобным достижениям или к пределам собственных возможностей с осознанием и согласием быть подвергнутым при этом значительному риску.

Так, греческий историк Геродот сообщает, что бегун Филипидис пробежал за два дня от Афин до Тайгетоса примерно 210 км, чтобы призвать спартанцев на помощь против персов. Житель античной Платеи Евхидас преодолел, как сообщается, за один день примерно 190 км от Афин до Дельф и обратно, чтобы обновить оскверненный персами огонь священного алтаря Аполлона [9].

### Понятие „физические способности“

С точки зрения спорта высших достижений, физические способности можно формально охарактеризовать посредством основных видов их проявления: скорость, сила, гибкость, координация и выносливость. Такое разделение носит скорее теоретический характер, так как не существует дисциплины, в которой проявлялся бы только один из названных видов физических способностей, но в различных спортивных дисциплинах все же доминирует тот или иной вид способностей. В силу точного учета количественных характеристик достижений, рассмотрим здесь лишь способности

относительно проявления скорости и выносливости в спортивном беге. Это ограничение позволяет особенно четко отобразить физиологические предпосылки.

По определению, выносливость — это способность противостоять утомлению по отношению к данному виду нагрузки и длительности этой нагрузки. С одной стороны, это указывает на тот факт, что способность к выносливости, например, при езде на велосипеде или беге, не является способностью, которую без ограничений можно чем-либо компенсировать, и что, с другой стороны, физиологический профиль нагрузки соревнования длительностью 15 минут не идентичен таковому продолжительностью 60 минут.

Напротив, под скоростью понимается способность к выполнению моторных действий в определенных условиях за минимальный промежуток времени [25].

Эти две способности не могут быть реализованы одним индивидом одновременно на очень высоком уровне.

### Физиологические предпосылки способностей к скорости и выносливости

В качестве общего критерия способности к работе, требующей проявления выносливости, общепризнанным является максимальный уровень потребления кислорода в  $\text{мл}\cdot\text{кг}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$  [1], который отмечается во время выполнения трех или пятиминутного теста на велоэргометре со ступенчато возрастающей нагрузкой и почти совпадает с максимально достигнутым уровнем мощности нагрузки, выраженной в ваттах на килограмм массы тела. На беговой дорожке это соответствует максимально достигнутой скорости в аналогичном виде теста. Уровень максимального потребления кислорода нетренированных мужчин составляет от 40 до 45  $\text{мл}\cdot\text{кг}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$ , у женщин — примерно на 5 мл ниже. На беговой дорожке достигаются более высокие (в среднем на 10—15 %) значения. Они считаются средними среди населения и соответствуют, в основном, нормальному распределению (рис. 1).

Люди, способные к проявлению высокой выносливости, достигают на тренировках максимума потребления кислорода, около 80—85  $\text{мл}\cdot\text{кг}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$  (мужчины) и 75—80  $\text{мл}\cdot\text{кг}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$  (женщины); с другой стороны, встречается низкий уровень потребления кислорода — 15—20  $\text{мл}\cdot\text{кг}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$ , но при таких значениях причину следует считать болезнью.

У рекордсменов в спортивных дисциплинах, требующих проявления выносливости, особенно

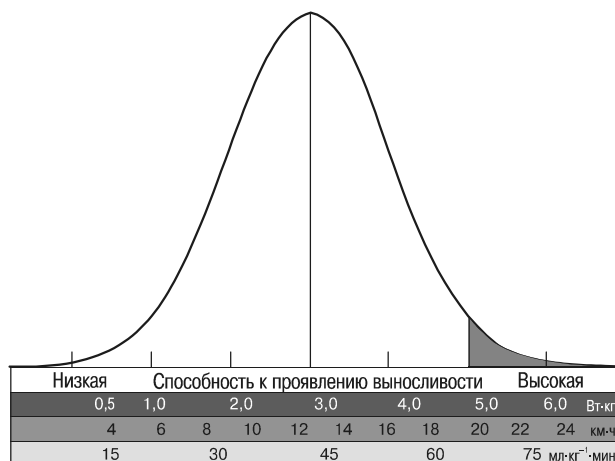


Рис. 1. Распределение способности к проявлению выносливости среди всего населения.

Внизу максимальная относительная мощность нагрузки при напряженном тесте на велоэргометре ( $\text{Вт}\cdot\text{кг}^{-1}$ ) или на эргометрической беговой дорожке ( $\text{км}\cdot\text{ч}^{-1}$ ) и соответствующий относительный максимальный уровень потребления кислорода ( $\text{мл}\cdot\text{кг}^{-1}\cdot\text{мин}^{-1}$ )

в беге, максимальный уровень относительного потребления кислорода сначала возрастает с увеличением соревновательных дистанций, но при очень длительном (от одного часа до двух) соревновании наблюдается тенденция к его снижению (рис. 2). Ранее существовало мнение, что лимитирующим фактором для достижения максимального уровня потребления кислорода являлась степень тренированности и гипертрофии сердца [19]. Позже было продемонстрировано, что в качестве ограничивающего фактора скорее можно рассматривать возможности субстратоксидации в нагруженных мышцах, но при продолжительных нагрузках — и такие дополнительные факторы, как возможность накопления гликогена (рис. 3) [13, 22, 24].

Для достижения высокого результата в скорости способность к эффективной утилизации

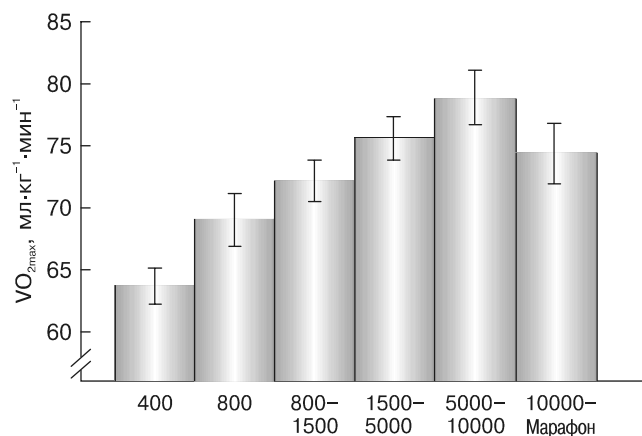


Рис. 2. Максимальный уровень потребления кислорода у спортсменов-бегунов высокого класса, специализирующихся на различных дистанциях [22]



Рис. 3. Схематическое изображение факторов, определяющих уровень максимального потребления кислорода [24]

кислорода не имеет никакого значения. В этой ситуации определяющим фактором является быстрое высвобождение энергии при распаде аденозинтрифосфата и креатинфосфата, а также посредством анаэробного гликолиза (рис. 4). Различные особенности нервно-мышечного аппарата в качестве предпосылки для очень хороших результатов в спринте или в других, требующих проявления выносливости, видах спорта можно опосредствованно представить с помощью графика образования лактата в тесте на беговой дорожке с возрастающими нагрузками.

У тренированного и предрасположенного к проявлению выносливости спортсмена возрастающее использование анаэробного обмена веществ проявляется лишь при очень интенсивной нагрузке (рис. 5). Спринтер начинает задействовать анаэробный обмен веществ с возрастающей степенью уже при скорости 12 км·ч<sup>-1</sup> и не проявляет, таким образом, качество выносливости при таком виде нагрузок.

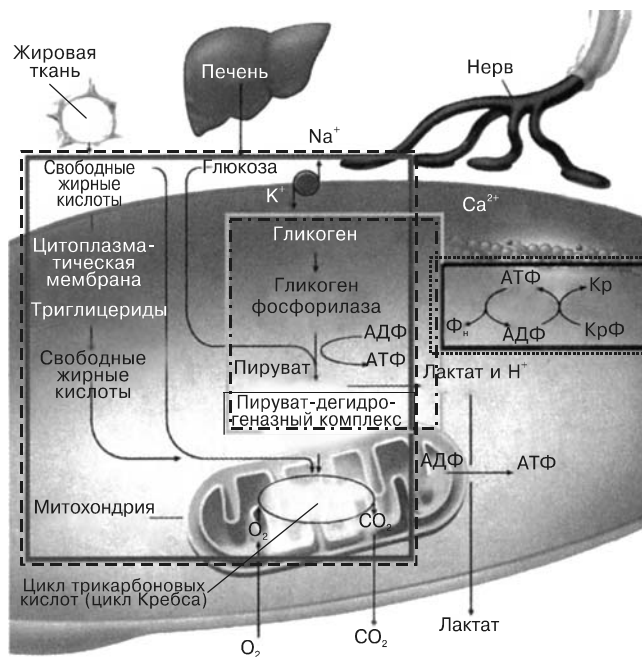


Рис. 4. Схема аэробного (----), анаэробного лактатного (-----) и алактатного (.....) энергообразования [12]

Базовой физиологической структурной предпосылкой является, в основном, различный тип мышечных волокон работающих мышц [11, 20, 21]. У спортсменов мирового класса в видах спорта, требующих проявления выносливости, наблюдается преобладание медленных мышечных волокон типа I, которые могут составлять до 90 % мышцы. У спринтеров мирового класса преобладают быстрые мышечные волокна типов IIa и IIb (рис. 6). Различия свойств этих ти-

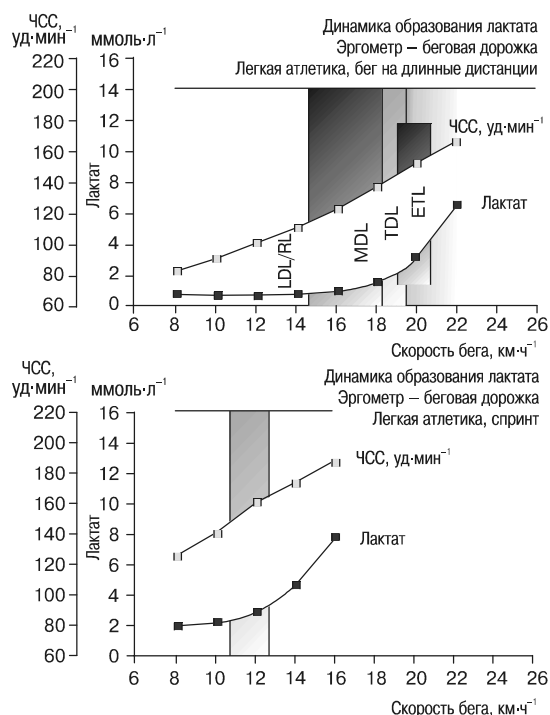
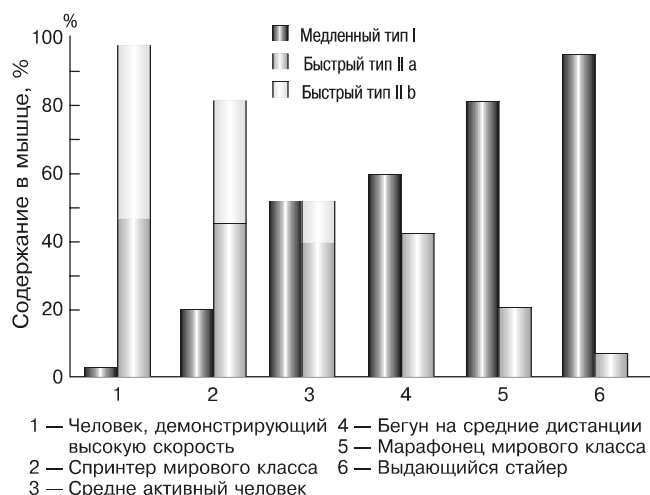


Рис. 5. Динамика образования лактата в тесте со ступенчато повышающейся мощностью нагрузки у спринтера (лучшее время на 200 м: 20,43) и у бегуна на длинные дистанции (лучшее время на 5000 м: 12:54,70 мин)



**Рис. 6.** Распределение типов мышечных волокон у профессиональных спортсменов и нетренированных людей [11]

пов мышечных волокон очень хорошо известны (табл. 1).

Имеются и другие типы мышечных волокон, которые, однако, у человека не представлены. Так, например, тип IIX очень быстро сокращающегося волокна встречается только у грызунов; более мелкие млекопитающие имеют в основном более быстрые мышечные волокна, чем крупные млекопитающие, возможно, это является преимуществом для выживания, обеспечивающим возможность побыстрее убежать. Ряд исследований свидетельствует о том, что быстрые мышечные волокна заложены в человеке “в эскизе”, но “подавлены” генетическими механизмами и поэтому доступны для генных манипуляций [11, 16].

Похоже, фенотип мышечного волокна не заложен на уровне ДНК, а вероятно, развивается в

зависимости от нейромышечной иннервации. Об этом свидетельствуют эксперименты по денервации и перекрестной иннервации, так как при изменяющейся иннервации можно достичь значительного изменения типа мышечного волокна [4, 16]. Так как подобное не встречается в физиологических условиях, то благодаря генетически заданной схеме иннервации формируется, в основном, один фенотип мышечного волокна, который лишь в узких границах может быть модифицирован тренировками и не стабилизируется после модулирования с помощью электростимуляции.

И все же тип мышечного волокна является лишь одной из необходимых предпосылок для высоких способностей относительно проявления скорости и выносливости. Другими существенными факторами, определяющими результативность у спринтеров, являются нейромышечная координация и уровень развиваемого усилия. Силовая подготовка спринтера играет значительную роль еще и потому, что при этом быстрые мышечные волокна большей частью гипертрофируются и их усредненное процентное соотношение изменяется в сторону увеличения доли быстрых мышечных волокон [11]. Отсутствие высоко развитой силы и неоптимизированная нейромышечная координация не позволяют нетренированным людям достичь высокой скорости, несмотря на относительно высокую долю быстрых мышечных волокон. Способность к проявлению высокого уровня выносливости зависит не только от типа мышечного волокна и, таким образом, от выраженной способности к субстратоксидации, но и от нейромышечной координации, а также локальной силовой выносливости, особенно в непродолжительных соревнованиях.

Тип волокна	I	IIa	IIb	IID [2X]
У кого встречается	У человека и грызунов	У человека и грызунов	У человека и грызунов	Только у грызунов
Преобладающая МНС-изоформа	I	IIa	IIb	IID [2X]
Скорость сокращения	медленная	быстрая	быстрая	очень быстрая
Утомляемость	низкая	средняя	высокая	очень высокая
Кровоснабжение	высокое	высокое	низкое	низкое
Активность АТФазы	низкая	средняя	высокая	высокая
Содержание энергоемкого фосфата	низкое	среднее	высокое	высокое
Гликолитический потенциал	низкий	средний	высокий	высокий
Окислительный потенциал	высокий	высокий	средний	низкий
Обмен жиров	высокий	средний	низкий	низкий

**Таблица 1**  
Типы мышечных волокон и их важнейшие характеристики [2, 16, 21]

Источник	Количество пар		Тест	Внутриклассовый коэффициент	
	МЗ	ДЗ		МЗ	ДЗ
Klissouras, мужчины	15	10	$\dot{V}O_{2max} \cdot \text{кг}^{-1}$	0,91	0,44
Klissouras et al., мужчины и женщины	23	16	$\dot{V}O_{2max} \cdot \text{кг}^{-1}$	0,95	0,36
Komi et al., мужчины и женщины	15	14	$PWC_{205} \cdot \text{кг}^{-1}$	0,83	0,43
Bouchard et al., мужчины и женщины	53	33	$\dot{V}O_{2max} \cdot \text{кг}^{-1}$	0,71	0,51
Fagard et al.	29	19	$\dot{V}O_{2max} \cdot \text{кг}^{-1}$	0,77	0,04
Maes et al., мужчины и женщины	41	50	$\dot{V}O_{2max} \cdot \text{кг}^{-1}$	0,85	0,56
Sundet et al., мужчины	436	622	$\dot{V}O_{2max} \cdot \text{кг}^{-1}$ predicted <sup>d</sup>	0,62	0,29

*Таблица 2*  
**Внутриклассовый коэффициент для максимального уровня потребления кислорода у монозиготных (МЗ) и дизиготных (ДЗ) близнецов [3]**

ниях. Как выяснилось, в последнее время кроме этого играют роль как система транспорта кислорода, так и, при очень длительных нагрузках, возможности к субстрации, причем упомянутые компоненты можно в большей или меньшей степени тренировать.

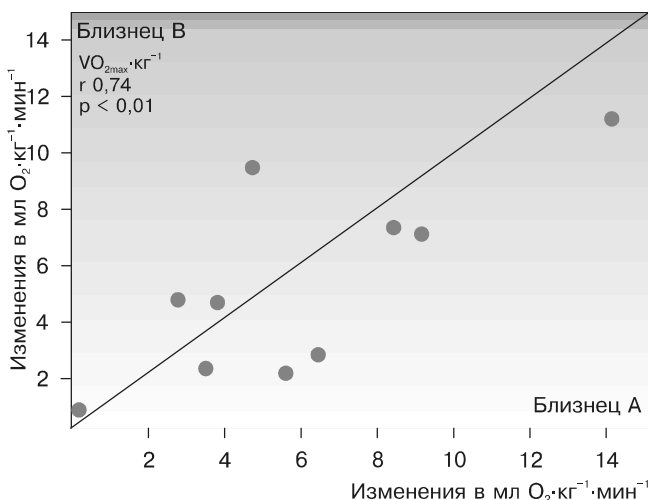
### Генетические предпосылки и результативность

Вопрос о значении генетических предпосылок для проявления специальных возможностей обсуждается на протяжении истории человечества и затрагивает не только физическую результативность, но и интеллектуальные, музыкальные или математические способности. Относительно спортивной результативности на базе скорости и выносливости, до сих пор предпринимались попытки установления генетической детерминированности, в частности, способностей к проявлению выносливости, путем наблюдений

за близнецами [3, 17, 18]. Учитывая максимальное потребление кислорода, большинство исследований монозиготных (однойцовых) близнецов приходят к внутриклассовому коэффициенту от 0,62 до 0,95, что соответствует генетической детерминированности от 50 до 85 % (табл. 2). Внутриклассовый коэффициент не является, однако, оптимальным критерием, если группы спортсменов четко не определены относительно численности, результативности и уровня тренированности. И все же у монозиготных близнецов по отношению к дизиготным проявляется более высокая зависимость, которая ярко подчеркивает значение генетических предпосылок.

Еще одна интересная точка зрения была исследована Bouchard. Известный тренером феномен различной тренируемости спортсменов также демонстрирует значительную генетическую зависимость. Bouchard смог доказать, что монозиготные близнецы с одинаковым исходным генетическим материалом могут быть тренируемы примерно одинаково (в отношении увеличения относительного уровня максимального потребления кислорода) и что различные пары монозиготных близнецов могут сильно отличаться своей тренируемостью (рис. 7).

Таким образом, генетическая предрасположенность для проявления физических способностей состоит, по крайней мере, из двух важных базовых составляющих: с одной стороны, из нетренированного физиологического базиса, как, например, типа мышечного волокна, нейромышечной координации, уровня силы, системы транспорта кислорода, возможностями к субстрации, а с другой стороны, из способностей к реагированию и приспособлению к соответствующему воздействию тренировок. В среднем обе эти генетические предпосылки могут определять



**Рис. 7.** Тренируемость относительного максимального уровня потребления кислорода у некоторых близнецов при одинаковых тренировках [3]



**Рис. 8.** Мировые рекорды и этническая принадлежность в спринте и беге на длинные дистанции (данные на июль 2003 года) и география генетических различий [6, 7]

результативность на 75—95 %, а ответственными за остальную, очень важную в спорте высших достижений часть являются, возможно, другие факторы, как, например, различный характер и количество тренировок, питание, окружающая природная среда и т.д.

В последние годы с развитием возможностей генетических исследований начался усиленный поиск генетических маркеров высоких способностей человека. Первые эйфорические сообщения воспринимаются теперь значительно спокойнее [8, 15].

Относительно генетического анализа отмечается ряд проблем:

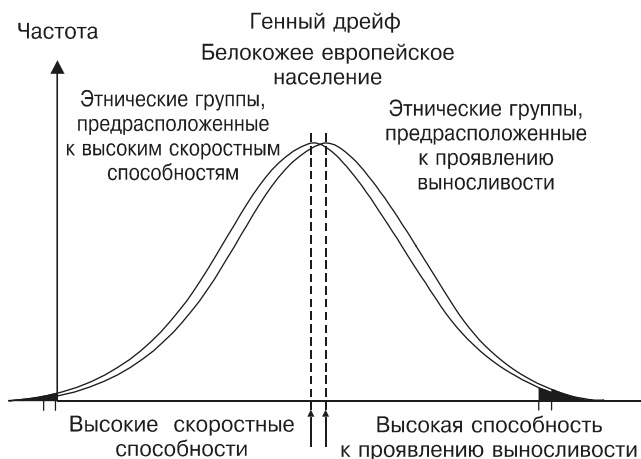
- До сих пор неясно, какие гены-кандидаты с наибольшей вероятностью способны существенно влиять или определять результат, в нашем конкретном случае — выносливость.
- Современные методы, в особенности ассоциативные исследования, оспоримы в своих результатах и сегодня могут служить лишь слабым доказательством действительного значения отдельных генов-маркеров.
- Физические способности с очень большой вероятностью определяются полигенетически, что указывает на то, что должно иметь место определенное сочетание целой группы генов, чтобы достичь выдающихся результатов, например, в условиях, требующих проявления выносливости [18].

Поэтому кажется очень сомнительным, дает ли поиск генов, определяющих эффективность деятельности, больше информации, чем анализ самого феномена.

То, что влиянию генов можно приписать существенное значение в спорте высших достиже-

ний, особенно в проявлении скоростных качеств и выносливости, хорошо продемонстрировано на результатах в беге. На фенотипном уровне действительно можно выделить отдельные этнические группы, обладающие односторонними талантами, и в силу этого, вероятно, специфическими генетическими предпосылками для отдельных спортивных достижений. Анализ мировых достижений в спринте и беге на длинные дистанции показывает, что спортсмены для них рекрутируются из описанных этнических групп. Так, наилучшие сегодня бегуны на длинные дистанции — из районов Африки севернее Сахары и из восточной Африки южнее к Танзании, особенно из Кении. И напротив, чемпионы мира в спринте — из районов западной Африки южнее Сахары и тех этнических групп, которые исторически мигрировали из этих областей и, таким образом, происходят из описанного генетического пула, например, американцы африканского происхождения, выходцы из Кариб, и те западные африканцы, которые эмигрировали из колоний в Европу (рис. 8). Общий для представителей этих этнических групп темный цвет кожи обманчиво свидетельствует об их генетическом родстве, которое в действительности не имеет места. Как продемонстрировали результаты исследований языков, принадлежности к группам крови, а в последнее десятилетие и генетические исследования ДНК, между представителями северо-восточной и юго-западной Африки существуют большие генетические различия. Они, к примеру, больше, чем между северной Африкой и Европой, хотя здесь и наблюдается различие цвета кожи [5, 6, 10, 26].

Предпосылкой выраженных генетических различий является малый или вообще отсутствующий



**Рис. 9.** Генный дрейф, который является объяснением односторонней одаренности этнических групп

ций обмен генами, который в долгосрочной перспективе привел бы к единому, как в Европе, генотипу. То, что большого обмена генами между представителями западной и северо-восточной Африки не произошло, объясняется географическими причинами и ситуацией в Африке. Особую роль, похоже, сыграло ее разделение Сахарой и Восточно-африканским разломом, на которые можно возложить ответственность за дифференциацию развития и в других областях [7]. Благодаря наличию ранее малых и частично разобщенных групп населения, особенно на Восточно-африканском нагорье, смогли благоприятно развиваться генетические различия, которые можно описать понятиями генный дрейф и селекционное давление [5]. И наоборот, в Европе имел место перманентный обмен генов, в силу чего генные различия здесь очень незначительны.

Различные генетические предпосылки как основа выдающихся достижений в спринте, с одной стороны, и в дисциплинах, требующих проявления выносливости, с другой стороны, объясняются также и тем, что у этнических групп, предрасположенных к выносливости, не встречаются необычные достижения в быстроте, и наоборот. Это подтверждает предположение, что тип мышечного волокна является предпосылкой для определенных достижений, и объясняет, почему у одного индивида может реализовываться только один экстремальный вариант (рис. 9). Кроме этого, значение могут иметь различные аспекты тренируемости, которые, как показано, в свою очередь, подвержены генетическому влиянию. Это не должно отрицать социо-культурных, экономических или религиозных влияний; их значение можно различить, скорее, при рекрутировании, поощрении развития или препятствовании выдающимся талантам, но не для собственно индивидуальных возможностей.

Если различие между определенными этническими группами, например, белыми европейцами (кавказцами) и северо-восточными или западными африканцами, действительно генетически обусловлено и зафиксировано, можно сделать важные для спортивной политики выводы, так как это означает, что белокожие европейцы в будущем не будут играть какой-либо роли ни в спринте, ни в беге на длинные дистанции, если не принимать во внимание, как исключение, достижения отдельных атлетов.

### Пределы возможностей человека

О том, что во многих дисциплинах, особенно, в видах спорта, требующих проявления выносливости и скорости, достигнуты границы тренируемости и, вероятно, физических и функциональных возможностей, можно судить уже по тому, что понятие “перетренированность” приобрело важное значение и часто употребляется в литературе по спортивной медицине и спортивным наукам. Этот феномен все еще не получил однозначного объяснения, возможно, и потому, что одновременно вовлечен целый ряд функциональных и структурных нарушений или они имеют различное значение при различных видах нагрузок [23].

Если проанализировать динамику результатов в 100-метровом спринтерском забеге и в марафоне за последние 100 лет, то наблюдается кажущееся постоянным улучшение результатов (рис. 10, а). Зачастую, с помощью линейной регрессии производятся расчеты на дальнейшее развитие. Именно этот момент кажется недопустимым; по крайней мере, в спринте за последние 15 лет не отмечается каких-либо существенных улучшений, так как кривая рекордов становится все более плоской и, вероятно, стремится к граничной величине; таким образом можно распознать пределы тренируемости и возможностей.

Эта тенденция равномерно развивалась до 1992/1993 гг., но в середине 90-х годов имело место резкое улучшение результатов на дистанциях от 1500 м и до марафонской дистанции (рис. 10, б). Такие скачки в развитии рекордов очень подозрительны (с точки зрения математической статистики) ввиду возможного манипулятивного вмешательства [14], так как давно не вносилось существенных изменений в форму тренировок или рекрутирования из существенно отличающихся этнических групп.

Если же резкое улучшение результатов было вызвано также и манипуляциями с системой транспорта кислорода (например, применение эритропоэтина), то это было бы интересным доказательством того, что в спорте высших дости-

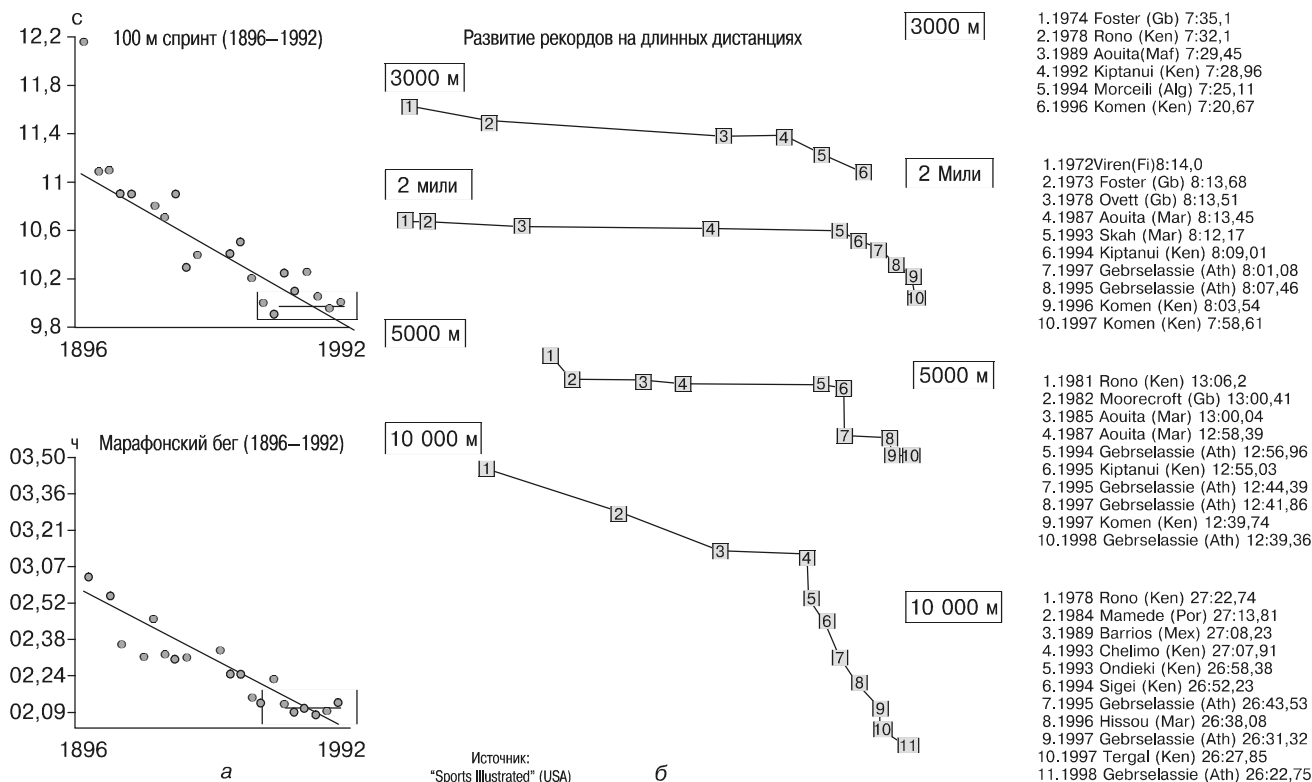


Рис. 10. Усредненное время трех первых мест на дистанции свыше 100 м и на марафонской дистанции на Играх Олимпиад начиная с 1896 года [8], а также развитие рекордов на длинные дистанции

жений транспортная система кислорода, точнее, способность крови транспортировать кислород, является лимитирующим фактором рекордных достижений в видах, требующих проявления выносливости. В аспекте тренируемости или подверженности влиянию это могло бы свидетельствовать еще и о том, что именно из-за мускулатуры (генетически) очень одаренные спортсмены могут повысить уровень силы вследствие манипуляций.

Можно представить себе подобный механизм для спринта, где существенным лимитирующим фактором является выработка усилия, входящего как компонент в скоростное движение. Возможно, что манипулятивным воздействием на свою мускулатуру особо одаренные спортсмены не только достигают более высокого уровня силы, но могут и координаторно лучше применить этот дополнительный ресурс силы. Этим можно дополнительно объяснить очень стабильную и большую разницу в результатах, например, между белыми спринтерами кавказского и спринтерами западно-африканского происхождения.

В то время как доминирующее положение определенных этнических групп у мужчин можно однозначно подтвердить результатами чемпионатов мира, Олимпийских игр и других международных соревнований, подобное различие у женщин только вырисовывается, предположи-

тельно приглушенное различным общественным положением женщин во многих странах. Спортивно-политические последствия, в особенности для презентации и успешности (или безуспешности) немецкого спорта высших достижений, по крайней мере, в отдельных видах спорта (например таких, как легкая атлетика), уже можно распознать, но открыто они пока почти не обсуждаются.

Областью, в которой, похоже, пределы человеческих возможностей еще не достигнуты, является результативность в пожилом возрасте. Изменения в ситуации за последние 25 лет показали, что спортивные достижения как в видах спорта, требующих проявления выносливости, так и в спринте могут удерживаться на высоком уровне существенно дольше, чем предполагалось до сих пор (табл. 3).

Основания для признания этого факта кроются, прежде всего, в более сильной финансовой привлекательности спорта высших достижений, вследствие чего атлеты стараются продлить свою спортивную карьеру. Кроме того, демографические изменения ведут к увеличению количества людей пожилого возраста, а поэтому потенциал рекрутирования для спорта старшего поколения увеличивается.

И в завершение, существует усиливающаяся готовность и в пожилом возрасте подвергать се-

Таблица 3

**Мировые рекорды в спринте и на дистанции  
10 000 м у мужчин и женщин в зависимости  
от возраста**

Возраст	Мужчины	Женщины
<i>10 000 м</i>		
Мировой рекорд	26,22	29,31
> 50 лет	30,56	34,5
> 60 лет	34,13	39,30
> 70 лет	38,30	47,22
<i>100 м</i>		
Мировой рекорд	9,78	10,49
> 35 лет	9,90	10,47
> 40 лет	10,60	11,27
> 50 лет	10,95	13,11
> 60 лет	11,70	13,90
> 70 лет	12,90	15,30

бя постоянной и напряженной тренировки, чему, наверняка, способствуют современные диагностические и терапевтические возможности спортивной медицины. С медицинской точки зрения, это нельзя расценивать негативно, если такое, направленное на достижение результата поведение разумно согласуется с состоянием здоровья.

1. Astrand P.O. & Rodahl, K. (1986). Textbook of work physiology. New York: McGraw-Hill.
2. Booth F.W. & Baldwin, K.M. (1996). Muscle plasticity: energy demand and supply processes. In L. B. Rowell & J.T. Shepherd, Handbook of physiology (pp. 1075–1123). New York/Oxford: Oxford University Press.
3. Bouchard, C., Malina, R. M. & Perusse, L. (1997). Genetic of fitness and physical Performance. Champaign, III.: Human Kinetics.
4. Buller, A. J., Eccles, J. C. & Eccles, R. M. (1960). Differentiation of fast and slow muscles in the cat hind limb. J. Physiol., 150, 395–416.
5. Cavalli-Sforza, L.L., Menozzi, R 81 Piazza, A. (1994). The History and Geography of Human Genes. Princeton: Princeton University Press.
6. Cavalli-Sforza, L.L. (1999). Gene, Völker und Sprachen. München/Wien: Hanser-Verlag.
7. Coppens, Y. (2002). Geotektonic, Klima und der Ursprung des Menschen. Spektrum der Wissenschaft, 4, 6–13.
8. Dickhuth, H.-H. (1997). Die Grenzen der menschlichen Leistungsfähigkeit. In O. Grupe (Hrsg.). Olympischer Sport. Schorndorf: Hofmann-Verlag.

9. Diem, C. (1964). 776 v. Chr. — Olympiaden — 1964. Stuttgart: Cotta Verlag.
10. Hagelberg, E. (1995). Molekulare Archäologie. Mannheimer Forum, 6, 75–108.
11. Jesper, I., Schjerling, R & Saltin, B. (2000). Muscle, genes and athletic Performance. Scientific American, 30–37.
12. Jones, N. L. & Killian, L. (2000). Exercise limitation in health and disease. N. Engl. J. Med., 343, 632–641.
13. Keul, J., Doll, E. & Kepler, K. (1997). Limiting Factors of Physical Performance. 3. Auflage. Stuttgart: Thieme-Verlag.
14. Lames, M. (2002). Leistungsentwicklung in der Leichtathletik — Ist Doping als leistungsfördernder Effekt identifizierbar? DVS Schriftenreihe, Band 17, 15–22.
15. Montgomery, H. E., Marshall, R., Hemingway, H., Myerson, S., Clarkson, R, Dollery, C., Hayward, M., Holliman, D. E., Jubb, M., World, M., Thomas, El., Brynes, A. E., Saeed, N., Barnard, M., Bell, J. D., Prasad, K., Rayson, M., Talmud, R.J. & Humphries, S. E. (1998). Human gene for physical performance. Nature, 393, 221–222.
16. Pette, D. & Staron, R. S. (1997). Mammalian skeletal muscle fiber type transitions. Int. Rev. Cyt., 170, 143–223.
17. Rankinen, T, Wolfarth, B., Simoneau, J. A., Maier-Lenz, D., Rauramaa, R., Rivera, M. A., Boulay, M. R., Chagnon, Y. C., Perusse, L., Keul, J. & Bouchard, C. (2000). No association between the angiotensin-converting enzyme ID polymorphism and elite endurance athlete Status. J. Appl. Physiol., 88, 1571–1575.
18. Rankinen, T, Perusse, L., Rauramaa, R., Rivera, M. A., Wolfarth, B. & Bouchard, C. (2002). The human gene map for Performance and health-related fitness phenotypes: the 2001 Update. Med. Sci. Sports Exerc., 34, 1219–1233.
19. Reindell, H., Klepzig, H., Steim, H., Musshoff, H., Roskamm, H. & Schildge, E. (1969). Herz-Kreislaufkrankungen und Sport München: Barth-Verlag.
20. Saltin, B., Kim, C. K., Terrados, N., Larsen, H., Svedenhag, J. & Rolf, C. J. (1995). Morphology, enzyme activities and buffer capacity in leg muscles of Kenyan and Scandinavian runners. Scand. J. Med. Sci. Sports, 4, 222–230.
21. Steinacker, J. M., Wang, L., Lormes, W., Reißnecker, S. & Liu, Y. (2002). Strukturanpassungen des Skelettmuskels auf Training. Dtsch. Z. Sportmed., 12, 354–360.
22. Svedenhag, J. & Sjödin, B. (1984). Maximal and submaximal oxygen uptakes and blood lactate levels in elite male middle- and long-distance runners. Int. J. Sports Med., 5, 255–262.
23. Urhausen, A. & Kindermann, W. (2002). Diagnosis of overtraining: what tools do we have? Sports Med., 32, 95–102.
24. Wassermann, K., Hansen, J. E., Sue, D. Y., Casaburi, R. & Whipp, B. J. (1999). Principles of exercise testing and Interpretation. Lippincott: Williams & Wilkin.
25. Weineck, J. (1983). Optimales Training. Erlangen: Perimed-Verlag.
26. Wolfarth, B. (2002). Genetische Polymorphismen bei hochtrainierten Ausdauerathleten — die Genathlete-Studie. Dtsch. Z. Sportmed., 53, 338–344.

Перевод с немецкого Владимира Ковтуна  
Научная редакция Елены Лысенко

Медицинская университетская клиника, Фрайбург (Германия)

Поступила 05.11.2004