



**IX JORNADAS SOBRE
MEDICINA Y DEPORTE DE ALTO NIVEL**

6^a Conferencia:

“Efectos del entrenamiento en altitud”

Ponente:

Dr. José Antonio López Calbet

Curriculum Vitae

DR. JOSÉ ANTONIO LÓPEZ CALBET



- **Profesor de Fisiología del Ejercicio de la Facultad de Ciencias de la Salud y de la Facultad de Ciencias de la Actividad Física y el Deporte de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.**
- Licenciado en Medicina y Cirugía y Licenciado en Educación Física por la Universidad de Barcelona en 1986. Especialista en Medicina de Deportiva por la Universidades de Montpellier y Barcelona 1989. Desde 1986-1990 se formó como médico residente en Reumatología vía MIR en el Hospital de Bellvitge, Barcelona. En 1993 alcanzó el grado de Doctor, bajo la dirección del Profesor Juan Ramón Barbany Cairó. Realizó su formación postdoctoral entre 1994-96 en el Centro de Investigación Muscular de la Universidad de Copenhague (Dinamarca), bajo la dirección de Bengt Saltin. Desde entonces mantiene una estrecha cooperación con este centro. Es coordinador del grupo de investigación sobre Rendimiento Deportivo, Actividad Física y Salud de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.
- Ha participado en más de 25 proyectos de investigación nacionales e internacionales, incluidos dos expediciones a los Andes Bolivianos, una expedición al Monte Rosa (4550 m, Alpes) y una expedición a Groenlandia.
- Es autor de más de 100 artículos en español y más de 70 en inglés, con un factor de impacto acumulado superior a 220 y más de 900 citas recibidas, por lo que es uno de los profesores más citados y con mayor proyección internacional de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.
- Ha sido invitado a impartir conferencias plenarios en varios congresos Europeos y norteamericanos, ha impartido conferencias en Japón, Estados Unidos, Canadá, Dinamarca, Brasil, Bolivia y próximamente en Suiza (Monte Verita, Octubre de 2007).
- Es miembro del comité editorial del Scandinavian Journal of Medicine and Science in Sports y otras revistas internacionales de medicina deportiva. Es revisor (referee) de 22 revistas internacionales en inglés y de las principales revistas españolas de Educación Física y Medicina Deportiva.
- Ha evaluado proyectos de investigación para las agencias Españolas, (MEC, Universidad Complutense, SEPAR, Becas del MEC para tesis doctoral), La National Science Foundation Americana y la Estonian Science Foundation.
- Ha recibido en dos ocasiones el premio nacional de investigación en Medicina del Deporte. Las dos últimas tesis doctorales que ha dirigido han recibido el premio extraordinario de Tesis de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.
- Su actividad investigadora se centra en el estudio de la respuesta cardiovascular al esfuerzo y en el estudio de los mecanismos por los que el ejercicio podría ayudar a combatir la obesidad. Entre sus líneas de investigación destacar la que trata de determinar los mecanismos moleculares por los que la leptina actúa en el músculo esquelético humano.

Efectos del entrenamiento en altitud.

Utilización de la hipoxia como medio para mejorar el rendimiento deportivo.

En 1963 se eligió la ciudad de Méjico para celebrar la XIX Olimpiada (1968) lo que despertó un gran interés en la comunidad científica acerca de la respuesta fisiológica al esfuerzo en condiciones de hipoxia. Los entrenadores demandaron información acerca de los posibles efectos de la hipoxia sobre el rendimiento deportivo, especialmente mostraron interés en técnicas o procedimientos para mejorar el rendimiento en Méjico.

Desde entonces han sido numerosos los estudios publicados acerca de los efectos del entrenamiento en altura sobre el rendimiento deportivo tanto en altura como a nivel del mar. Pronto se propuso que el incremento de la concentración de hemoglobina producido por la hipoxia crónica podría contribuir a aumentar el rendimiento a la vuelta a nivel del mar. Asimismo surgió la idea de utilizar el entrenamiento en condiciones de hipoxia para aumentar el rendimiento a nivel del mar, suponiendo que el entrenamiento en condiciones de hipoxia permitiría un mayor estímulo y consecuentemente una mayor adaptación del organismo al entrenamiento de resistencia aeróbica.

Sin embargo, un análisis detallado de las adaptaciones que se producen durante el proceso de aclimatación a la hipoxia y de las que desencadena el entrenamiento de resistencia aeróbica, permite exponer adaptaciones en las que podría haber potenciación entre ambos estímulos, pero también adaptaciones que podrían resultar contraproducentes. Nos centraremos primero en el efecto del entrenamiento en altura sobre la resistencia aeróbica y luego abordaremos los posibles efectos sobre la capacidad y la potencia anaeróbicas.

¿Por qué entrenar en altura para mejorar la resistencia aeróbica? ¿Es este método más eficaz que entrenar sólo a nivel del mar?

El principal argumento fisiológico que se ha esgrimido para defender el entrenamiento en altura moderada para mejorar la resistencia aeróbica es que este tipo de entrenamiento produce un aumento de la concentración de hemoglobina. Así, al volver a nivel del mar la capacidad de suministro de O₂ estará aumentada y por lo tanto el VO₂max y la resistencia aeróbica serán superiores. Es decir, este entrenamiento produciría unos efectos parecidos a los que produce la administración de eritropoyetina. Sin embargo, el aumento de la concentración de hemoglobina que se produce con la hipoxia es debido fundamentalmente a un descenso del volumen plasmático. El descenso del volumen plasmático permite elevar el hematocrito en 5-10 unidades en 24-48 horas, por lo que es un mecanismo muy eficaz para aumentar rápidamente el contenido de O₂ de la sangre arterial. La ingesta de abundante agua no es capaz de prevenir la deshidratación inducida por hipoxia. No obstante, si se vive en altura pero se entrena a nivel del mar se puede evitar en gran medida el descenso de volumen plasmático.

Tras la exposición prolongada a la altura, la vuelta a nivel del mar provoca un descenso rápido de la concentración de hemoglobina hasta valores próximos a los que se dan de forma natural a nivel del mar, debido a que se retiene agua y se expande el volumen plasmático hasta alcanzar valores similares (Robach y col, 2002) o ligeramente superiores (4-7 %) (Dill y col, 1974; Boning y col, 1997; Svedenhag y col, 1997; Robach y col, 2000) a los observados a nivel del mar. Por lo que cualquier efecto producido sobre la concentración de hemoglobina en la sangre es efímero, hasta el extremo que a los 3-10 días del regreso a nivel del mar la concentración de hemoglobina es similar a la observada antes de la exposición a la hipoxia.

Si la estancia en altura es corta, menos de 1 mes y la altura moderada (inferior a 3000 metros) los efectos sobre la concentración de hemoglobina no son tan marcados y el restablecimiento de las concentraciones normales de hemoglobina se produce en los tres primeros días después del regreso a nivel del mar. Svendehag y col, (1997) estudiaron a esquiadores de fondo de elite que vivieron y entrenaron durante 4 semanas a 1900 metros de altitud.

Los autores no observaron cambios significativos en la masa total de hemoglobina medida 1, 11 y 35 días después de la estancia en altura (**Figura 1**).

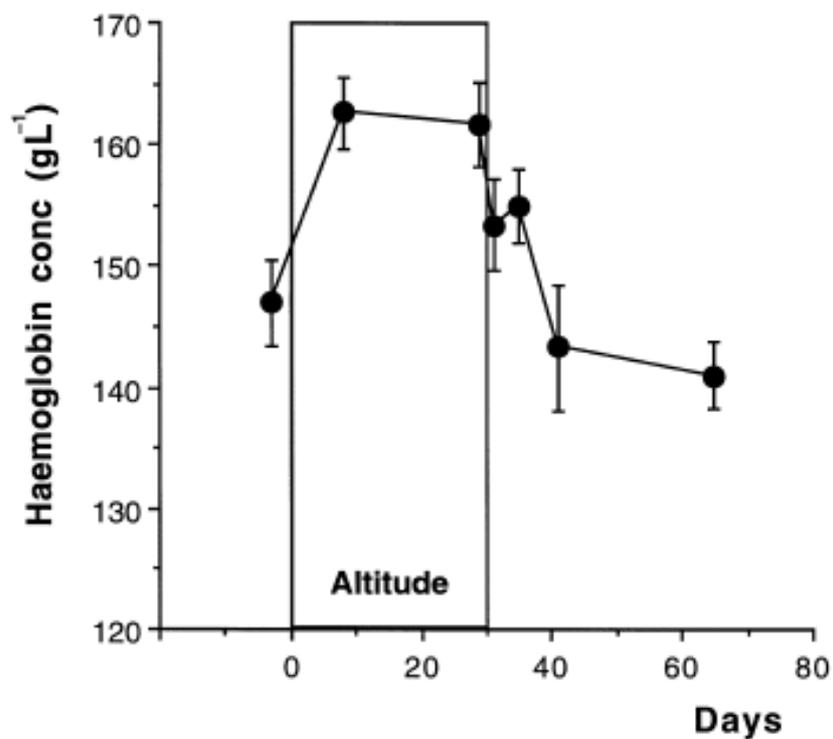


Fig. 1. Evolución de la concentración de hemoglobina en sangre en esquiadores de elite de fondo del equipo nacional sueco antes, durante y después de pasar 1 mes entrenando y viviendo a 1900 m de altura. Obsérvese como la hemoglobina asciende muy rápidamente al subir a la zona de entrenamiento y desciende muy rápidamente al regresar a nivel del mar (Svendehag y col, 1997).

Aunque once días después del regreso a nivel del mar el volumen sanguíneo total fue un 7 % (0.4-0.5 litros) superior, este aumento no fue estadísticamente significativo (**Figura 2**).

En cambio, la masa ventricular izquierda aumentó significativamente en un 10 %. Puesto que el entrenamiento por sí mismo (tanto a nivel del mar como en altura) puede inducir estos cambios, no queda claro hasta qué punto la altitud contribuyó a los efectos descritos en el estudio de Sevedehag y col, (1997). En otro estudio en el cual 8 ciclistas (campeones mundiales en disciplinas de ciclismo en pista en persecución) fueron sometidos a 31 días de entrenamiento y residencia a 2690 m tampoco se observaron cambios en la masa eritrocitaria ni en el $VO_2\text{max}$, no obstante la marca de la prueba de persecución de 4000 m mejoró en un 4 % (Gore y col, 1998).

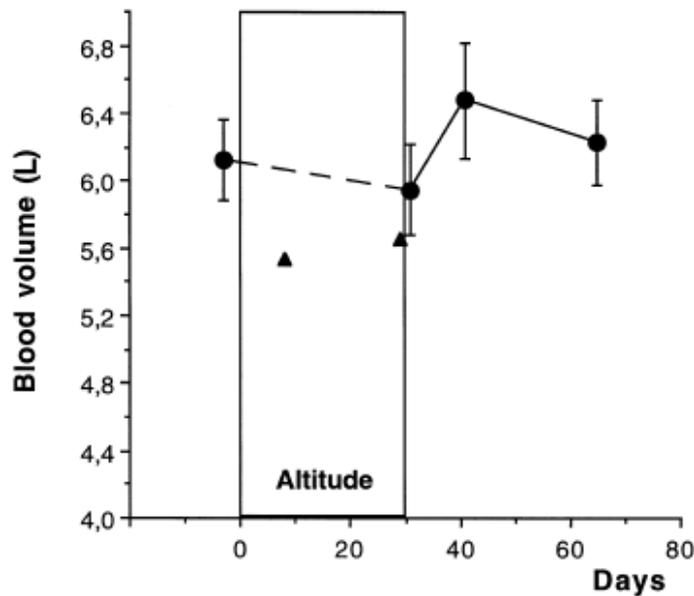


Fig. 2. Evolución del volumen sanguíneo en esquiadores de elite de fondo del equipo nacional sueco antes y después de pasar 1 mes entrenando y viviendo a 1900 m de altura. El ligero aumento de volumen sanguíneo al regreso a nivel del mar no alcanzó significación estadística (Svedehag y col, 1997).

El mantenimiento de un volumen plasmático elevado es especialmente importante para las pruebas aeróbicas de larga duración, sobre todo si se realizan en ambientes cálidos, en los que el estrés térmico acelera la aparición de la fatiga si el volumen plasmático está disminuido. A las 24-48 horas de la finalización de la estancia en altura se produce una expansión del volumen plasmático y ésta puede durar al menos 10-14 días en los deportistas a la vuelta a nivel del mar. Posiblemente el entrenamiento efectuado a la vuelta a nivel del mar facilita el mantenimiento de parte o la totalidad de la expansión de volumen plasmático causada por el retorno a nivel del mar. Si las competiciones se realizan después de 24-48 horas de la finalización de la estancia en altura, el problema debido a reducción del volumen plasmático que provoca la hipoxia crónica quedaría solucionado e incluso podría darse un beneficio adicional por la expansión plasmática. Aún no sabemos cuáles son los factores que determinan la expansión del volumen plasmático a la vuelta a nivel del mar, ni cuántos días dura, ni la influencia real que tiene sobre la capacidad de rendimiento.

La mayoría de los estudios controlados han demostrado que la residencia en altitudes entre 1500 y 3000 metros, combinada con entrenamiento en altura, permite aumentar el rendimiento durante el esfuerzo en altura (Maher y col, 1974; Saltin, 1996; Wolski y col, 1996; Fulco y col, 2000). Lo que no está claro es qué parte de la mejora del rendimiento es meramente debida a la aclimatación y qué parte corresponde al entrenamiento en sí. La mayoría de los estudios sugieren que el entrenamiento en altura no permite aumentar el $VO_2\text{max}$ a nivel del mar en sujetos que antes de realizar la estancia en altura ya estaban a un nivel casi óptimo de rendimiento, es decir la residencia en altura combinada con entrenamiento en altura no permite aumentar el $VO_2\text{max}$ en mayor medida que el mismo entrenamiento efectuado a nivel del mar.

Los efectos sobre el rendimiento son menos claros, ya que algunos estudios demuestran una mejora de las marcas después del entrenamiento en altura (Levine y Stray-Gundersen, 1997; Gore y col, 1998; Stray-Gundersen y col, 2001). Se ha aducido que el entrenamiento en altura no es tan eficaz como el entrenamiento a nivel del mar porque en altura no es posible mantener la misma intensidad absoluta ni es posible realizar el mismo volumen de entrenamiento que a nivel del mar (Levine y Stray-Gundersen, 1997). Además, cuando se realiza ejercicio intermitente de alta intensidad el tiempo de recuperación entre series debe ser mayor para mantener la misma intensidad de esfuerzo durante las series que a nivel del mar.

Los estudios mejor diseñados para analizar los efectos de diversas estrategias de entrenamiento en altura corresponden a Levine y Stray-Gundersen. Estos autores reclutaron a un grupo de 39 corredores universitarios que entrenaron juntos en Dallas (a nivel del mar) durante 4 semanas obteniendo una mejora de 2.1 % de la marca en 5000 metros. A continuación este grupo fue dividido en 3 grupos de 13 corredores, cada uno integrado por 9 hombres y cuatro mujeres. Los grupos fueron denominados HiHi (high-high), HiLo (high-Low) y LoLo (Low-low). Los grupos HiHi y HiLo vivieron a 2500 metros de altura durante las 4 semanas, mientras que el grupo LoLo vivió y entrenó durante el mismo periodo a nivel del mar (Dallas). El grupo HiHi entrenó a 2500 metros de altura, mientras que el grupo HiLo entrenó a 1250 metros de altura (**Figura 3**). Los entrenamientos realizados por los tres grupos fueron similares en términos de volumen de entrenamiento (total de Km recorridos), intensidad relativa y características del terreno. Los dos grupos que vivieron en altura aumentaron la masa eritrocitaria (masa total de hemoglobina) un 5.3 y un 10.5 % (HiLo y HiHi, respectivamente).

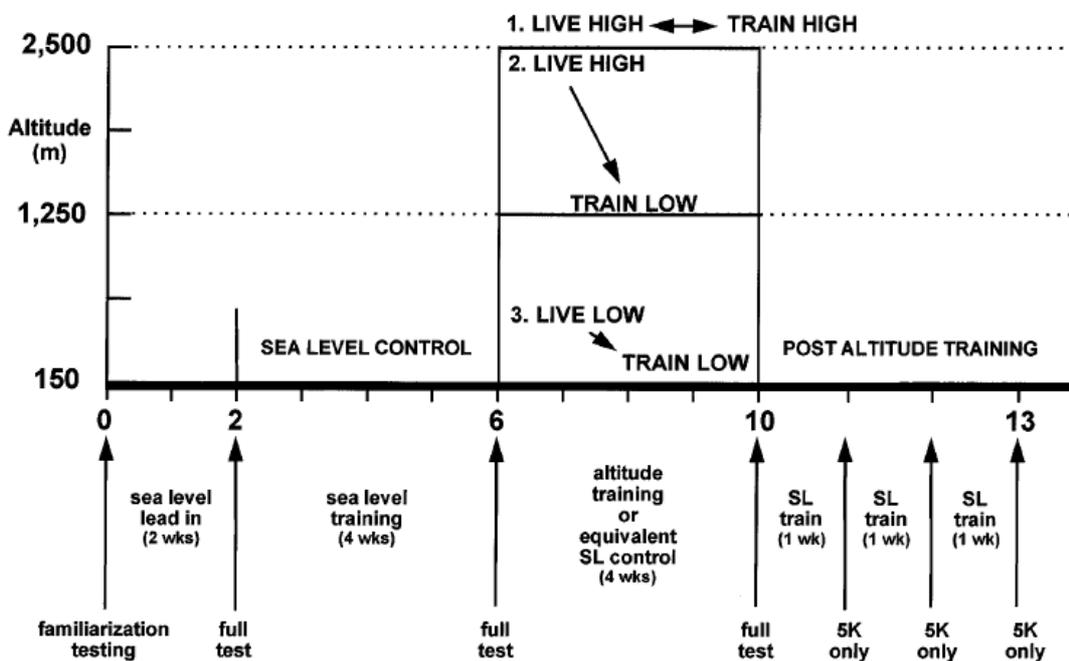
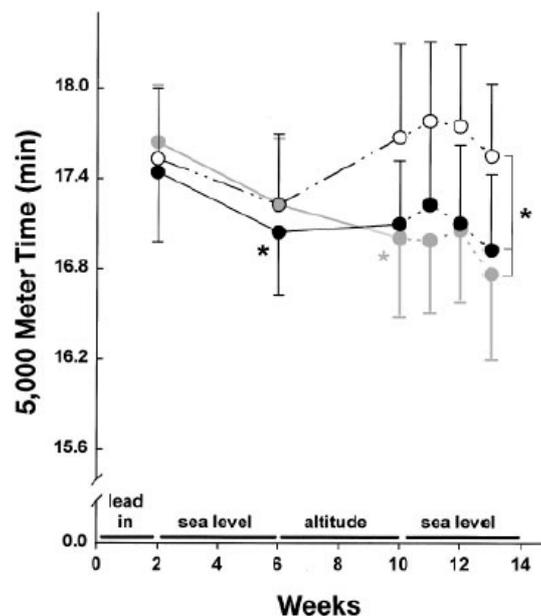


Fig. 3. Esquema de los estudios llevados a cabo en 39 corredores universitarios por Levine y Stray-Gundersen (ver detalles en el texto) (Levine y Stray-Gundersen, 1997).

También mejoraron el $VO_2\text{max}$ un 4 y un 3 % (HiLo y HiHi, respectivamente), pero sólo el grupo HiLo mostró una mejora adicional en la marca en 5000 metros al volver a Dallas a 1.4 % (**Figura 4**).

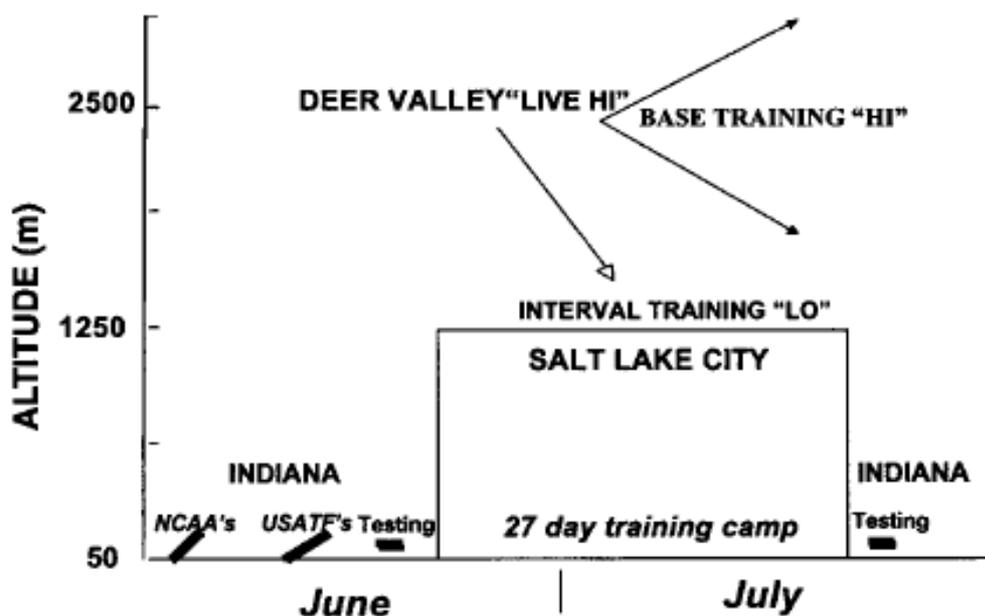
Esta mejora en el rendimiento se puso de manifiesto inmediatamente después de regresar a Dallas y se mantuvo durante las tres primeras semanas de retorno a nivel del mar. Las razones que esgrimieron los autores para explicar estos efectos fueron las siguientes. El grupo HiHi aumentó la masa eritrocitaria pero su rendimiento no mejoró debido a que durante las sesiones de entrenamiento el VO_2 tuvo que ser un poco menor debido a la hipoxia. El grupo LoLo tampoco consiguió mejorar su rendimiento porque no aumentó la masa eritrocitaria con el entrenamiento a nivel del mar. Pero no todos los sujetos del grupo HiLo experimentaron mejoras en el rendimiento, hubo casos de mejoras superiores al 5 % y otros de ausencia de mejora. Esta diversidad en la respuesta al entrenamiento HiLo fue suscitó un nuevo estudio por el mismo grupo de investigadores (Chapman y col, 1998). En este último estudio constataron que los sujetos que experimentaron incremento de la masa eritrocitaria fueron en general los que más mejoraron su $VO_2\text{max}$ y su rendimiento. Por otro lado estos autores piensan que los sujetos que presentan mayor desaturación durante el esfuerzo a nivel del mar probablemente presentan aún mayor desaturación durante el esfuerzo a altitud moderada. La desaturación durante el esfuerzo en altitud impide mantener el mismo VO_2 durante las sesiones de entrenamiento (Levine y Stray-Gundersen, 1997), disminuyendo el estímulo adaptativo.

Fig. 4. Rendimiento en la prueba de 5000 metros en pista de atletismo en 39 corredores universitarios, antes y después de ser sometidos a una fase de entrenamiento a nivel del mar, seguida de residencia en altitud (2500 m) y entrenamiento a 2500 m (HiHi, n=13), residencia en altitud (2500 m) y entrenamiento a 1250 m (HiLo, n=13) o residencia a nivel del mar y entrenamiento a nivel del mar (LoLo, n=13). * indica diferencias significativas con el punto inmediatamente anterior dentro del mismo grupo de entrenamiento.



Los mecanismos que causan desaturación durante el esfuerzo en hipoxia son diferentes de los mecanismos que causan desaturación durante la permanencia en altura en reposo. Una mayor desaturación en reposo durante la permanencia en altura sería un estímulo más potente para promover el aumento de masa eritrocitaria, aunque la desaturación sólo explica una pequeña parte de la variabilidad en las respuestas individuales (Ge y col, 2002). Finalmente los autores consideraron que para facilitar el incremento de la masa eritrocitaria es necesario que los sujetos reciban suplementos de hierro durante la estancia en altura. La respuesta fue similar en varones y mujeres. En un tercer estudio Levine y Stary-Gundersen estudiaron los efectos del sistema de entrenamiento HiLo en 26 corredores de elite (17 varones y 9 mujeres) de distancias comprendidas entre 1500 m y maratón, que compitieron en los campeonatos americanos de atletismo. Estos corredores fueron estudiados inmediatamente después de los campeonatos nacionales, es decir cuando debían encontrarse en su pico de forma (**Figura 5**).

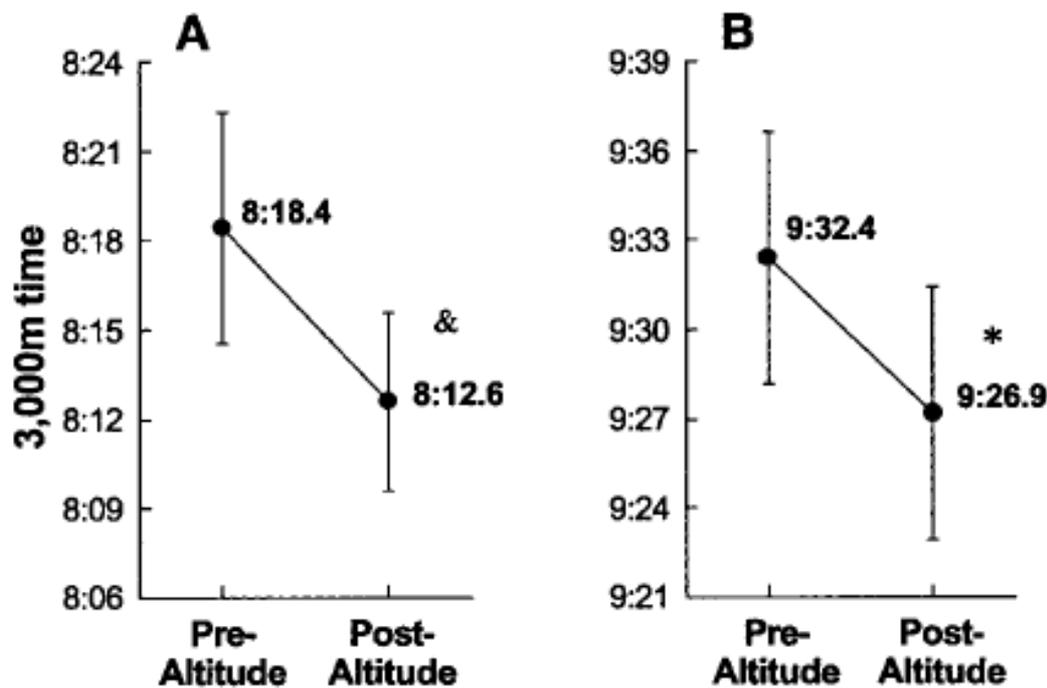
Tras 4 semanas viviendo a 2500 metros de altura y entrenando entre 1250 metros y 3000 metros de altura. Todos los entrenamientos de alta intensidad los realizaron a 1250 metros, mientras que el resto de los entrenamientos lo realizaron principalmente entre 2000 y 2800 metros de altura.



*Fig. 5. Esquema de los estudios llevados a cabo en 26 corredores de elite sometidos a 4 semanas de residencia a 2500 m (Deer Valley) realizando los entrenamientos de alta intensidad a 1250 m (Salt Lake City) y los de baja-moderada intensidad a 2000-2800 m de altitud. Los corredores fueron testados inmediatamente después de los campeonatos nacionales de atletismo americanos, 1 día antes del "campus" en altura y nuevamente tres días después de la finalización del "campus de entrenamiento en altura". * indica diferencias estadísticamente significativas con el rendimiento observado antes del campus. Adaptado de (Stray-Gundersen y col, 2001).*

A este modelo de entrenamiento lo denominaron HiHiLo (High-High-Low) porque incorporó vivir a 2500 metros de altitud efectuando los entrenamientos de base (los de intensidad media y baja) a altitud moderada (2000-2800 m) y los entrenamientos de alta intensidad a baja altitud (1250 m). Tanto los varones como las mujeres mejoraron su marca en 3000 metros (**Figura 6**) en 1.1 % y el VO₂max en un 3 % (**Figura 7**).

No obstante, la mejora del VO₂max sólo explicó un 23 % de la variabilidad en la mejora de la marca en 3000 m, lo que sugiere que factores adicionales a la mejora del VO₂max con el entrenamiento en altura fueron responsables de las mejoras observadas en la marca en 3000 m. Tal vez una mejora de la provisión de energía por el metabolismo anaeróbico. Estos corredores tenían una concentración de hemoglobina en sangre de 13.3 g % y tres días después de regresar del “campus de entrenamiento en altura” tenían 14.3 g %. Este estudio sugiere que la permanencia en altura y el entrenamiento en hipoxia moderada es muy eficaz para aumentar el rendimiento en competiciones de 3000 y 5000 metros en deportistas de nivel alto y en deportistas de elite. No obstante, al carecer de grupo control no es posible diferenciar qué parte de la mejora en rendimiento es debida al entrenamiento *per se* y qué parte es debida a la altitud (residencia y entrenamiento en altura). Por otro lado llama la atención que el incremento de la concentración de hemoglobina no correlacionó con el incremento de VO₂max, cuando este tipo de correlación ha sido comunicado en los estudios en los que se ha observado un incremento del VO₂max con autotransfusión (Ekblom y col, 1972).



*Figura 6. Rendimiento en la prueba de 3000 metros en pista de atletismo en 26 corredores de elite, antes y después de ser sometidos a 4 semanas de residencia a 2500 m realizando los entrenamientos de alta intensidad a 1250 m y los de baja y moderada intensidad a 2000-2800 m de altitud. Los corredores fueron testados inmediatamente después de los campeonatos nacionales de atletismo americanos, 1 día antes del “campus” en altura e nuevamente tres días después de la finalización del “campus de entrenamiento en altura”. La gráfica A corresponde a la respuesta observada en los varones y la gráfica B a los efectos observados en las mujeres. * indica diferencias estadísticamente significativas con el rendimiento observado antes del campus. Adaptado de (Stray-Gundersen y col, 2001).*

En los estudios de entrenamiento en altura de Levine y Stray-Gundersen se observó también un aumento del $\dot{V}O_2$ correspondiente al umbral ventilatorio (VT1) en el grupo HiLo. Sin embargo, no observaron cambios significativos ni en la economía de carrera ($\dot{V}O_2$ en estado estable a una determinada velocidad de carrera) ni en la concentración de lactato a una determinada velocidad submáxima. En general, un aumento de la concentración de hemoglobina se asocia a un descenso de la concentración de lactato durante el esfuerzo submáximo. La estrategia HiLo se ha mostrado eficaz para producir aclimatación ventilatoria y aumentar la respuesta ventilatoria a la hipoxia. También se ha observado con esta estrategia un incremento de la capacidad tampón muscular y de la eficiencia energética del pedaleo (Gore y col, 2001), así como de la economía de carrera (Saunders y col, 2004).

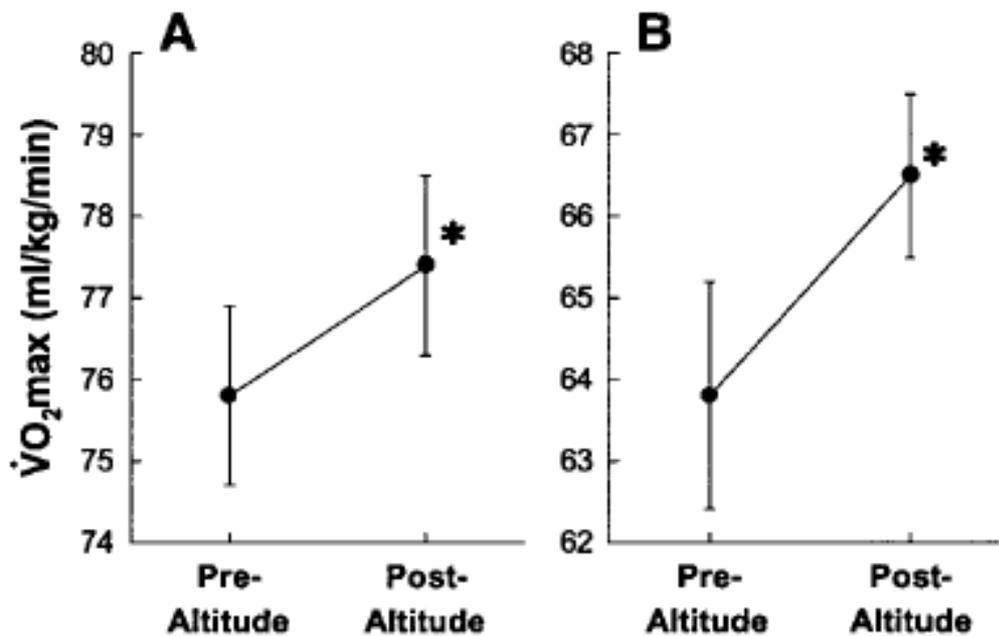


Figura 7. Consumo máximo de oxígeno de 26 corredores de elite, antes y después de ser sometidos a 4 semanas de residencia a 2500 m realizando los entrenamientos de alta intensidad a 1250 m y los de baja y moderada intensidad a 2000-2800 m de altitud. Los corredores fueron testados inmediatamente después de los campeonatos nacionales de atletismo americanos, 1 día antes del “campus” en altura e nuevamente tres días después de la finalización del “campus de entrenamiento en altura”. La gráfica A corresponde a la respuesta observada en los varones y la gráfica B a los efectos observados en las mujeres. * indica diferencias estadísticamente significativas con el rendimiento observado antes del campus. Adaptado de (Stray-Gundersen y col, 2001).

Se han ensayado algunas variantes del sistema HiLo propuesto por Levine y Stray-Gundersen. Por ejemplo, Ashenden y colaboradores han estudiado el efecto de dormir en hipoxia y entrenar cerca del nivel del mar (aproximadamente a 600 m de altitud). En el primero de estos estudios participaron ciclistas de elite femeninas que pasaron 8-10 horas en hipoxia equivalente a 2650 metros (Ashenden y col, 1999). En el segundo de los estudios participaron triatletas, ciclistas y esquiadores de fondo de elite, que siguieron la misma rutina que en el estudio anterior, es decir durmieron en hipoxia (8-10/horas diarias) y entrenaron a nivel del mar. En estos dos estudios no se observaron cambios significativos en la masa eritrocitaria.

Las discrepancias entre los estudios de Levine y los de Ashenden podrían ser debidas a los procedimientos utilizados para medir la masa eritrocitaria. Levine y Stray-Gundersen midieron la masa eritrocitaria indirectamente, usando azul de Evans (un colorante que se fija a la albúmina) y el hematocrito. El azul de Evans no parece adecuado para medir los efectos de la hipoxia sobre el volumen plasmático, debido a que con la hipoxia se puede producir una ligera extravasación de albúmina, lo que lleva a sobrestimar el volumen plasmático real y por tanto la masa eritrocitaria (Poulsen y col, 1998). No obstante, esta limitación no influye en las medidas de concentración de hemoglobina. En cambio Ashenden y colaboradores usaron monóxido de carbono que marca directamente los hematíes. Aunque este último procedimiento no está exento de limitaciones es superior al Azul de Evans.

Adaptaciones musculares al entrenamiento en altura

Otra razón que se ha aducido para defender el entrenamiento en altura se basa en las adaptaciones musculares inducidas por este tipo de entrenamiento. Algunos autores han observado aumentos más acusados de la actividad de las enzimas del metabolismo oxidativo y mioglobina al entrenar en hipoxia a la misma intensidad absoluta (Terrados y col, 1990; Melissa y col, 1997). Pero esto sólo es posible si la masa muscular sometida a entrenamiento es pequeña, ya que cuando la intensidad del esfuerzo es elevada no se puede mantener la misma intensidad absoluta de entrenamiento en hipoxia que en normoxia. Además, en atletas bien entrenados a nivel del mar antes de realizar el entrenamiento en altura no se ve ningún efecto aditivo de la hipoxia sobre las adaptaciones enzimáticas y vasculares (capilarización) al entrenamiento de resistencia.

Por otro lado, en los seres humanos, especialmente en los entrenados, la capacidad oxidativa muscular excede a la capacidad de suministro de O₂, por lo que si no aumenta la capacidad de suministro de O₂ es irrelevante que aumente la capacidad oxidativa muscular. Los deportistas nativos de altura (kenianos, etíopes, etc) no tienen valores de capacidad oxidativa muscular superiores a los observados en deportistas similares residentes a nivel del mar. No obstante, sí se ha observado en fondistas keniatas una mayor actividad de la enzima hidroxiacil CoA deshidrogenasa, principal enzima reguladora de la betaoxidación de los ácidos grasos (Saltin y col, 1995). No obstante, no está claro si esta diferencia es debida a factores nutricionales, diferencias en los programas de entrenamiento, factores genéticos o al efecto de la residencia y entrenamiento habitual en altitud moderada (Larsen, 2003).

También se ha defendido el entrenamiento en altura o la exposición a la hipoxia por sus efectos sobre la mioglobina muscular y la capilarización de las fibras musculares. Estos cambios deberían permitir aumentar la capacidad máxima de extracción de O₂. Sin embargo, la capacidad máxima de extracción de O₂ es similar antes y después de la permanencia prolongada en altura, tal y como hemos observado en los participantes en la expedición del CMRC a Bolivia (Calbet y col, 2003; Lundby y col, 2004). La capacidad de extracción de O₂ depende de múltiples factores, entre ellos: la afinidad de la hemoglobina por el O₂; el gradiente de PO₂ entre los capilares y las mitocondrias; posiblemente, de la concentración de mioglobina; del tiempo medio de tránsito de la sangre a través de los capilares (si la sangre pasa muy rápido tiene menos tiempo para ceder el O₂ a los músculos) y de la densidad capilar (especialmente expresada como número de capilares que hay alrededor de cada fibra muscular) (Calbet y col, 2005).

La afinidad de la hemoglobina por el O₂ disminuye al aumentar la concentración eritrocitaria de 2,3-DPG con la hipoxia, lo que debería facilitar la cesión de O₂ a nivel muscular. Sin embargo, a alturas elevadas se produce alcalosis respiratoria que desplaza la curva de disociación de la hemoglobina hacia la izquierda, lo que obstaculiza la cesión de O₂ en los músculos, pero facilita la captación alveolar de O₂. La combinación de los efectos del 2,3-DPG y de la alcalosis respiratoria deja la curva de disociación de la hemoglobina en una posición similar a la observada a nivel del mar. Además, cualquier efecto del 2,3-DPG desaparece en 1-2 días, tras el regreso al nivel del mar. La densidad capilar expresada como número de capilares por fibra muscular no aumenta con la sola permanencia en altura (Lundby y col, 2004), pero si aumenta o se mantiene inalterada la densidad capilar expresada en número de capilares por mm² de sección muscular.

Esto último no es debido a proliferación de nuevos capilares, sino a la atrofia de las fibras musculares. Este último fenómeno es muy frecuente en las expediciones a altitudes elevadas (>6000m) (Cerretelli y col, 1989).

¿Mejora la economía de movimiento con el entrenamiento o la permanencia en altitud?

Algunos investigadores han comunicado mejoras en la economía de movimiento (cantidad de oxígeno consumido durante el ejercicio a una determinada intensidad) y en la eficiencia energética con el entrenamiento en altitud. Sin embargo, a altitudes por debajo de los 5000 metros, en el estudio con la serie más amplia de deportistas publicado hasta la fecha, que integra resultados de estudios efectuados por los grupos de Benjamin Levine y Bengt Saltin, no se han constatado efectos significativos ni del entrenamiento en altura, ni de la permanencia en altitud sobre la economía de carrera o de pedaleo (Lundby y col, 2007).

¿Ofrece alguna ventaja el entrenamiento en altura para la mejora de la capacidad anaeróbica?

El entrenamiento de alta intensidad en altura se asocia a un aumento de la actividad de las enzimas glicolíticas y de la capacidad tampón. Sin embargo, la actividad de la bomba sodio-potasio y la reserva total de bicarbonato del organismo disminuyen. Con los modelos de entrenamiento utilizados en la actualidad no se ha podido demostrar claramente una superioridad del entrenamiento en altura o en condiciones de hipoxia para la mejora de la capacidad anaeróbica. No obstante, hay que mencionar que los investigadores finlandeses Rusko y Numela han comunicado recientemente mejoras mínimas, pero significativas, en corredores de alto nivel de 400 metros, tras pasar 10 noches y parte del día (hasta completar de 16 a 17 horas diarias en un ambiente equivalente a 2.200 metros de altura) en una casa de altura, pero entrenando a nivel del mar.

Este estudio, no obstante, merece tres matizaciones importantes. Primero, que el grupo control no realizó una estancia similar en una “casa de altura placebo”, en la que los sujetos creyeran que estaban en altura. Este pequeño detalle no permite descartar que las mejoras fueran debidas a un efecto placebo. Segundo, que la capacidad anaeróbica evaluada a partir del rendimiento en el test de MART y a partir de los cambios observados en el equilibrio ácido-base al finalizar el test de MART, experimentó mejoras similares en el grupo experimental (sometido a hipoxia) y el grupo control. Tercero, que la competición tuvo lugar entre 1 y 7 días después de la permanencia en altura, por lo que no sabemos si estos efectos podrían extenderse más allá del séptimo día, o si las mejoras habrían sido más acusadas en el caso de que los 7 sujetos incluidos en el grupo de altura hubieran competido justo al día siguiente de la permanencia en altura.

Los efectos del entrenamiento en hipoxia mientras se vive a nivel del mar sobre la capacidad anaeróbica no están claros. Un estudio reciente ha demostrado un aumento de la potencia media (+7 %) y máxima (+4 %) después de 10 sesiones de entrenamiento en condiciones de hipoxia moderada (equivalente a 2500 de altura) en triatletas de elite (Hendriksen y Meeuwssen, 2003). Lo curioso de este trabajo es que los sujetos entrenaron 1 día durante 75 min y los 9 días siguientes durante 105 min a una intensidad relativa equivalente a un 60-70 % de la frecuencia cardíaca de reserva (o sea, $FC_{\text{basal}} + 0.7 \times (FC_{\text{maxima}} - FC_{\text{basal}})$). Es decir, realizaron un entrenamiento típicamente aeróbico, pero mejoraron la potencia y la capacidad anaeróbica, mientras que el $VO_2\text{max}$ no experimentó cambios superiores a los observados con el mismo programa de entrenamiento aplicado a nivel del mar (**Figura 8**).

En cambio, en otro estudio en el que un grupo de nadadores de elite fue sometido a entrenamiento interválico de alta intensidad en hipoxia equivalente a 2500 m de altitud no constató ninguna ventaja a favor del entrenamiento en hipoxia en términos de rendimiento (100-400 m de nado libre) o capacidad anaeróbica (deficit máximo de oxígeno) sobre el entrenamiento en normoxia (Truijens y col, 2003). No obstante, estudios realizados por Saltin han demostrado que la capacidad tampón muscular aumenta cuando los deportistas viven y entrenan en altura (Mizuno y col, 1990; Saltin y col, 1995). La ausencia de grupo control en estos dos últimos estudios no permite extraer conclusiones definitivas, ya que el aumento de la capacidad tampón podría deberse únicamente al tipo de entrenamiento.

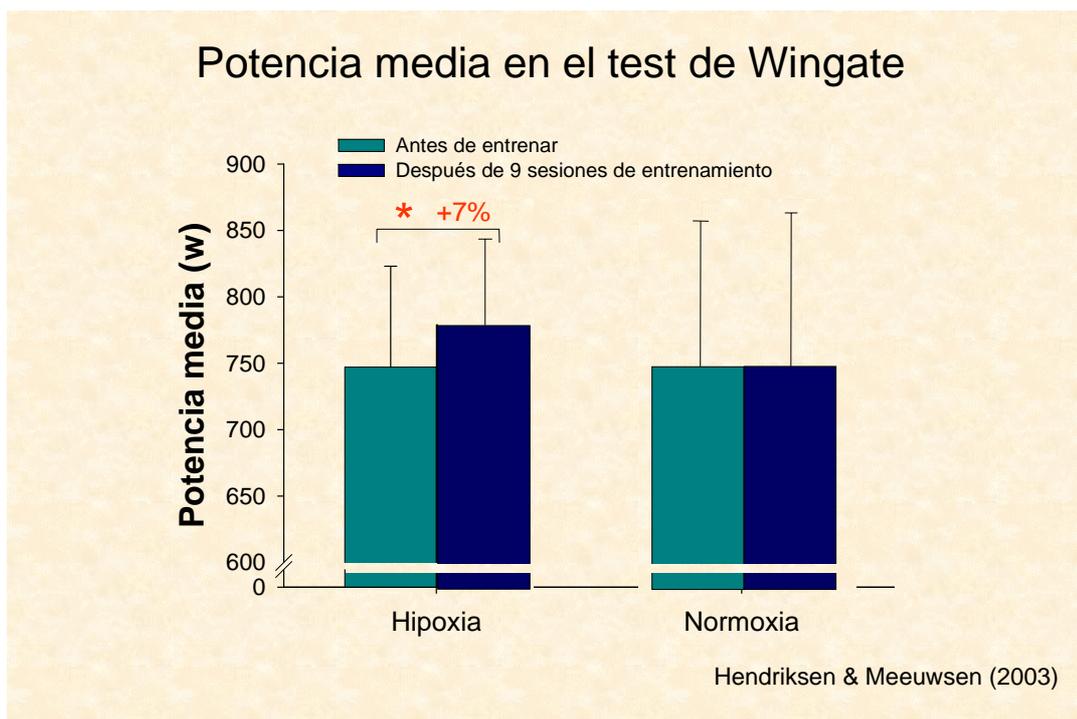


Figura 8. Efectos del entrenamiento de resistencia aeróbica en hipoxia moderada (equivalente a 2500 m de altura) sobre la potencia media en el test de Wingate, que depende en un 80% de la capacidad anaeróbica (Hendriksen y Meeuwsen, 2003).

Hipoxia intermitente y rendimiento deportivo

El término hipoxia intermitente se ha utilizado para designar aquellas condiciones en las que los sujetos sólo son sometidos a hipoxia durante una parte del día. Tras la publicación de los estudios de Levine y Stray-Gundersen se suscitó un gran interés por la estrategia de entrenamiento HiLo. Aunque realmente la estrategia HiLo no es una forma de hipoxia intermitente puesto que tanto la estancia como todas las sesiones de entrenamiento se realizan en altura. En este apartado sólo vamos a comentar modelos de entrenamiento en los que se combinan fases de hipoxia y fases de normoxia.

Se han estudiado los efectos de varios modelos de hipoxia intermitente sobre variables hematológicas, el $VO_2\max$, el déficit máximo de oxígeno y el rendimiento deportivo. La hipoxia se ha aplicado o bien en reposo o durante el ejercicio (entrenamiento en hipoxia). Se han probado varios modelos de hipoxia intermitente, que podemos categorizar en dos: modelos de hipoxia intermitente continua y modelos de hipoxia intermitente discontinua.

En la hipoxia intermitente continua los sujetos pasan una parte del día viviendo en hipoxia, generalmente la noche, con tiempo de exposición de entre 8 y 16 horas durante un periodo de entre 10 días y tres semanas, con un nivel de hipoxia equivalente a altitudes de entre 2200 y 3000 metros. Los atletas que usan esta estrategia entrenan a nivel del mar. Los pocos estudios publicados sugieren cambios hematológicos mínimos, lo cual no debe sorprendernos dada la brevedad de la exposición a la hipoxia y el nivel tan bajo de hipoxia empleado.

No obstante, se han comunicado mejoras en la capacidad anaeróbica (medida como déficit máximo de oxígeno acumulado) y mejoras en el rendimiento medido como potencia media desarrollada en 4 minutos (Roberts y col, 2003). El VO_2max mejoró lo mismo en el grupo control que en el grupo sometido a hipoxia intermitente (Roberts y col, 2003). En atletas corredores de 400 m se ha observado una mejora de un 0.8 % de la marca tras pasar 10 días, 17 horas por día, en una casa de nitrógeno (habitáculo en el que se disminuye la presión parcial de O_2 a expensas de aumentar la de N_2) donde la presión parcial de O_2 fue reducida hasta emular una altitud de 2200m, mientras que el entrenamiento se efectuó a nivel del mar (Nummela y Rusko, 2000).

En deportistas de elite australianos (equipo nacional) Hahn y col, (2001) estudiaron el efecto de dormir al equivalente de 2650-3000 metros de altitud (entre 11 y 23 noches) y entrenar a nivel del mar. Los autores observaron una mejora de las marcas próxima al 1 % en pruebas de una duración aproximada de 4 minutos, aunque este efecto sólo estuvo próximo a la significación estadística. En un estudio parecido, Gore y col, (2001) observaron una mejora de la capacidad tampón “in vitro” de un 18 % en el grupo sometido a hipoxia intermitente durante 23 noches y entrenamiento a 600 metros de altura. Sin embargo, no observaron cambios en la capacidad tampón “in vivo”, ni tampoco en el rendimiento o en la producción de energía por parte del metabolismo anaeróbico durante el ejercicio “all-out” de dos minutos de duración (Gore y col, 2001). Además, en este último estudio el VO_2max disminuyó un 6 % en el grupo sometido a hipoxia intermitente (Gore y col, 2001).

En resumen, la estrategia de pasar la noche en alturas entre los 2500 y los 3000 metros y entrenar a nivel del mar podría facilitar una mejora de las marcas de entre un 0.8 y un 1 % en competiciones cuya duración se encuentre entre los 45 segundos y 4 minutos. Aunque esta mejora parezca exígua no es irrelevante. Por ejemplo, una mejora de la marca de entre un 0.4 un 0.7 % significa aumentar las posibilidades de ganar una prueba internacional de 1500 metros en atletismo entre un 10 y un 20 %.

Existen algunos estudios sobre el efecto de la exposición pasiva continua durante periodos de entre 70 minutos y dos horas, desde dos veces por día hasta sólo tres veces por semana, a altitudes superiores a 4000 metros. Los trabajos efectuados hasta la fecha no muestran cambios hematológicos (Katayama y col, 2003), o éstos son mínimos (Rodríguez y col, 2000), y no demuestran efectos sobre el VO_2max (Rodríguez y col, 2000; Katayama y col, 2003). Katayama y col, (2003) refieren que la exposición durante 90 minutos a una atmósfera equivalente a 4500 m de altura, tres días por semana durante 3 semanas, produce una mejora de un 1.4 % de la marca en la prueba de 3000 metros en corredores de fondo, mientras que el grupo control también integrado por corredores de fondo sólo mejoró un 0.7 %. No obstante, los autores no demostraron que el grupo de hipoxia intermitente mejorara significativamente más que el grupo control, por lo tanto, en contra de lo defendido por los autores de ese trabajo, no existe evidencia científica hasta el momento para propugnar que esta estrategia de exposición a la hipoxia tiene efectos positivos sobre el rendimiento deportivo en este tipo de pruebas.

La hipoxia intermitente discontinua fue desarrollada en la Unión Soviética hace más de 60 años (Serebrovskaya, 2002). Esta técnica abarca aquellos procedimientos en los cuales se somete a los sujetos a una o más sesiones diarias de una o dos horas de duración durante la cual se repiten ciclos de hipoxia severa (equivalente a altitudes entre 5000 y 6500 metros) de corta duración (aproximadamente 5 minutos) intercalados con periodos también cortos (aproximadamente 5 minutos) de normoxia. El único estudio publicado con grupo control ha sido realizado con deportistas americanos de elite e indica que este tipo de exposición a la hipoxia carece de efectos sobre las variables hematológicas, el VO_2max o el rendimiento deportivo (Julian y col, 2004).

El entrenamiento en hipoxia, mientras se vive a nivel mar, ha sido estudiado ampliamente. El entrenamiento de resistencia durante 3-5 semanas a una altura simulada de 2300 a 4000 m no produce una mejora del rendimiento superior a la conseguida con el mismo programa de entrenamiento a nivel del mar ya sea en sujetos entrenados (Adams y col, 1975; Ventura y col, 2003) o en sujetos previamente no entrenados (Emonson y col, 1997; Messonnier y col, 2004). Este tipo de entrenamiento no se asocia a cambios en las variables hematológicas ni permite aumentar el VO_2max en mayor medida que simplemente entrenar a nivel del mar (Terrados y col, 1988; Wilber, 2001; Hendriksen y Meeuwssen, 2003; Truijens y col, 2003).

Sin embargo, si el ejercicio se realiza en hipoxia, el grupo que ha entrenado en hipoxia tiene un rendimiento superior cuando el ejercicio se realiza en hipoxia (Terrados y col, 1988; Vallier y col, 1996; Geiser y col, 2001). No obstante, el entrenamiento en hipoxia puede promover adaptaciones enzimáticas específicas cuya influencia en el rendimiento a nivel del mar aún no ha podido ser aclarada.

Por ejemplo, el entrenamiento en hipoxia se asocia a un mayor aumento de la actividad de enzimas del metabolismo aeróbico y de mioglobina (Terrados y col, 1990), mientras que puede disminuir la actividad de la PFK (Terrados y col, 1988). Además, el entrenamiento en hipoxia puede aumentar la transcripción de ARNm del factor inducible por hipoxia 1 α (HIF-1 α), así como el RNAm de mioglobina y VEGF (factor de crecimiento vasculo-endotelial) (Vogt y col, 2001).

No obstante, lo importante no es si aumenta o no el ARNm que codifica proteínas relevantes para el rendimiento deportivo, lo importante es si realmente se llega a producir el aumento en la cantidad de proteína codificada por el ARNm en cuestión. Sin el aumento de la cantidad de proteína no se producen cambios en la función. Sería necesario realizar un estudio muy prolongado en el tiempo (varios meses) para poder comprobar definitivamente si el entrenamiento hipóxico intermitente puede llegar a ofrecer ventajas de cara al rendimiento deportivo comparado con el entrenamiento normóxico.

En resumen, el entrenamiento en altura resulta claramente eficaz para aumentar el rendimiento deportivo cuando la competición se va a celebrar en altura. Facilita la aclimatación y mejora el rendimiento en altura. Para mejorar el rendimiento a nivel del mar, la combinación de permanencia en altura (o altura simulada) con entrenamiento de alta intensidad a 1250 m y entrenamiento de moderada y baja intensidad entre 2000 y 3000 m ha originado mejores resultados en algunos estudios, pero no en todos. Las diferencias entre estudios podrían ser debidas al diferente nivel inicial de los sujetos incluidos en las investigaciones, al tiempo de exposición a la hipoxia, al grado de hipoxia utilizado y a la diferente sensibilidad de los sujetos a la hipoxia.

Se necesitan más investigaciones para poder establecer definitivamente si el entrenamiento en altura puede ofrecer alguna ventaja al deportista que tiene que competir a nivel del mar en disciplinas de resistencia aeróbica. Son especialmente necesarias investigaciones con deportistas de elite. En cualquier caso, hay que tener presente que la hipoxia puede resultar contraproducente al ocasionar cambios contrarios a los deseados, por lo que antes de decidir incluir estas técnicas en un programa de entrenamiento es conveniente sopesar las ventajas e inconvenientes, para, en función de la evolución de los trabajos científicos y de la propia experiencia de los entrenadores, adoptar la actitud más conveniente en cada caso.

La permanencia prolongada en altura conlleva algunos cambios orgánicos que pueden dificultar la respuesta al entrenamiento y deteriorar el rendimiento en algunas disciplinas deportivas

La aclimatación a la altura puede ocasionar cambios que podrían resultar perjudiciales para el rendimiento a nivel del mar. Por ejemplo, la aclimatación a la altura se asocia a descenso del agua corporal total y del volumen plasmático que puede disminuir el VO₂max y la resistencia aeróbica, especialmente en ambientes cálidos. Este efecto, afortunadamente dura poco, ya que el volumen plasmático normal se recupera antes de 48 h, al volver a nivel del mar.

Dormir a una altitud de 3000 m y entrenar a nivel del mar durante tres semanas produce un descenso marginal (3 %) de la actividad de la bomba sodio-potasio, sin que se acompañe de alteraciones en la contractilidad muscular (Aughey y col, 2005). No obstante, exposiciones a mayor altitud o más prolongadas podrían producir un descenso mayor de la actividad de la bomba sodio-potasio. Un descenso de la actividad de la bomba sodio-potasio podría afectar a la resistencia aeróbica y anaeróbica.

La exposición a la hipoxia, con o sin entrenamiento, provoca un aumento de la actividad simpática, un aumento de la presión arterial media de reposo y un aumento transitorio del metabolismo basal (Calbet, 2003). Este aumento de la actividad simpática también se produce ante la exposición intermitente a la hipoxia, tal y como demuestran algunos estudios efectuados con pacientes que sufren apnea del sueño. Puede que este aumento de la actividad simpática sea uno de los factores que contribuyan al mayor riesgo de caer en sobreentrenamiento, al entrenar en altura.

Con la exposición prolongada a la hipoxia, especialmente a alturas moderadas y elevadas, se puede producir una pérdida importante de masa muscular por mecanismos que aún no han sido aclarados. De producirse pérdida de masa muscular la fuerza, velocidad y la potencia muscular podrían también reducirse. Además, la hipoxia severa dificulta la actividad mental y las tareas motoras finas. Estos efectos secundarios podrían ir en deterioro de la técnica. Estos cambios podrían conllevar un descenso en el rendimiento en pruebas de potencia (velocidad, saltos). Además, la exposición prolongada a grandes altitudes (por encima de los 5000 metros) se ha asociado a un descenso de la actividad de enzimas oxidativos y glicolíticos.

Algunos sujetos presentan alteraciones del sueño a altitudes bajas 2000 m, mientras que a altitudes superiores a 6000 metros casi todos los sujetos presentan alteraciones del sueño. Estas consisten en apnea del sueño (*sleep apnea*), respiración periódica (Cheyne Stokes), múltiples interrupciones del sueño con despertar súbito, disminución del sueño REM, etc (West y col, 1986). En general, se produce una desorganización del sueño que disminuye la calidad del sueño y podría afectar al rendimiento deportivo.

Lectura recomendada

López Calbet JA (2006) Fisiología de la altitud y ejercicio físico. En Fisiología del Ejercicio, López Chicharro J, Fernández Vaquero A (Eds.). Madrid: Editorial Médica panamericana (3ª ed), pag: 696-737, 2006.

Bibliografía

Adams WC, Bernauer EM, Dill DB, Bomar JB, Jr. Effects of equivalent sea-level and altitude training on VO_2max and running performance. *J Appl Physiol* 39:262-266, 1975.

Ashenden MJ, Gore CJ, Martin DT, Dobson GP, Hahn AG. Effects of a 12-day "live high, train low" camp on reticulocyte production and haemoglobin mass in elite female road cyclists. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 80:472-478, 1999.

Aughey RJ, Gore CJ, Hahn AG, Garnham AP, Clark SA, Petersen AC, Roberts AD, McKenna MJ. Chronic intermittent hypoxia and incremental cycling exercise independently depress muscle in vitro maximal $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$ activity in well-trained athletes. *J Appl Physiol* 98:186-192, 2005.

Boning D, Maassen N, Jochum F, Steinacker J, Halder A, Thomas A, Schmidt W, Noe G, Kubanek B. After-effects of a high altitude expedition on blood. *Int J Sports Med* 18:179-185., 1997.

Calbet JA. Chronic hypoxia increases blood pressure and noradrenaline spillover in healthy humans. *J Physiol* 551:379-386, 2003.

Calbet JA, Boushel R, Radegran G, Sondergaard H, Wagner PD, Saltin B. Why is VO_2max after altitude acclimatization still reduced despite normalization of arterial O_2 content? *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 284:R304-316, 2003.

Calbet JA, Holmberg HC, Rosdahl H, van Hall G, Jensen-Urstad M, Saltin B. Why do arms extract less oxygen than legs during exercise? *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 289:R1448-1458, 2005.

Cerretelli P, di Prampero PE, Howald H (1989) Muscle function impairment in humans acclimatized to chronic hypoxia. En *Physiological function in special environments*, Paganelli CV, Farhi LE (Eds.). New York: Springer-Verlag New York Inc., pag: 41-58, 1989.

Chapman RF, Stray-Gundersen J, Levine BD. Individual variation in response to altitude training. *J Appl Physiol* 85:1448-1456, 1998.

Dill DB, Braithwaite K, Adams WC, Bernauer EM. Blood volume of middle-distance runners: effect of 2,300-m altitude and comparison with non-athletes. *Med Sci Sports* 6:1-7, 1974.

Eklblom B, Goldbarg AN, Gullbring B. Response to exercise after blood loss and reinfusion. *J Appl Physiol* 33:175-180., 1972.

Emonson DL, Aminuddin AH, Wight RL, Scroop GC, Gore CJ. Training-induced increases in sea level VO_2max and endurance are not enhanced by acute hypobaric exposure. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 76:8-12, 1997.

Fulco CS, Rock PB, Cymerman A. Improving athletic performance: is altitude residence or altitude training helpful? *Aviat Space Environ Med* 71:162-171, 2000.

Ge RL, Witkowski S, Zhang Y, Alfrey C, Sivieri M, Karlsen T, Resaland GK, Harber M, Stray-Gundersen J, Levine BD. Determinants of erythropoietin release in response to short-term hypobaric hypoxia. *J Appl Physiol* 92:2361-2367, 2002.

Geiser J, Vogt M, Billeter R, Zuleger C, Belforti F, Hoppeler H. Training high--living low: changes of aerobic performance and muscle structure with training at simulated altitude. *Int J Sports Med* 22:579-585, 2001.

- Gore CJ, Hahn A, Rice A, Bourdon P, Lawrence S, Walsh C, Stanef T, Barnes P, Parisotto R, Martin D, Pyne D, Gore C. Altitude training at 2690m does not increase total haemoglobin mass or sea level VO₂max in world champion track cyclists. *J Sci Med Sport* 1:156-170, 1998.
- Gore CJ, Hahn AG, Aughey RJ, Martin DT, Ashenden MJ, Clark SA, Garnham AP, Roberts AD, Slater GJ, McKenna MJ. Live high:train low increases muscle buffer capacity and submaximal cycling efficiency. *Acta Physiol Scand* 173:275-286, 2001.
- Hahn AG, Gore CJ, Martin DT, Ashenden MJ, Roberts AD, Logan PA. An evaluation of the concept of living at moderate altitude and training at sea level. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 128:777-789, 2001.
- Hendriksen IJ, Meeuwsen T. The effect of intermittent training in hypobaric hypoxia on sea-level exercise: a cross-over study in humans. *Eur J Appl Physiol* 88:396-403, 2003.
- Julian CG, Gore CJ, Wilber RL, Daniels JT, Fredericson M, Stray-Gundersen J, Hahn AG, Parisotto R, Levine BD. Intermittent normobaric hypoxia does not alter performance or erythropoietic markers in highly trained distance runners. *J Appl Physiol* 96:1800-1807, 2004.
- Katayama K, Matsuo H, Ishida K, Mori S, Miyamura M. Intermittent hypoxia improves endurance performance and submaximal exercise efficiency. *High Alt Med Biol* 4:291-304, 2003.
- Larsen HB. Kenyan dominance in distance running. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 136:161-170, 2003.
- Levine BD, Stray-Gundersen J. "Living high-training low": effect of moderate-altitude acclimatization with low-altitude training on performance. *J Appl Physiol* 83:102-112, 1997.
- Lundby C, Calbet JA, Sander M, van Hall G, Mazzeo RS, Stray-Gundersen J, Stager JM, Chapman RF, Saltin B, Levine BD. Exercise economy does not change after acclimatization to moderate to very high altitude. *Scand J Med Sci Sports* 17:281-291, 2007.
- Lundby C, Pilegaard H, Andersen JL, van Hall G, Sander M, Calbet JA. Acclimatization to 4100 m does not change capillary density or mRNA expression of potential angiogenesis regulatory factors in human skeletal muscle. *J Exp Biol* 207:3865-3871, 2004.
- Maher JT, Jones LG, Hartley LH. Effects of high-altitude exposure on submaximal endurance capacity of men. *J Appl Physiol* 37:895-898, 1974.
- Melissa L, MacDougall JD, Tarnopolsky MA, Cipriano N, Green HJ. Skeletal muscle adaptations to training under normobaric hypoxic versus normoxic conditions. *Med Sci Sports Exerc* 29:238-243, 1997.
- Messonnier L, Geysant A, Hintzy F, Lacour JR. Effects of training in normoxia and normobaric hypoxia on time to exhaustion at the maximum rate of oxygen uptake. *Eur J Appl Physiol* 92:470-476, 2004.
- Mizuno M, Juel C, Bro-Rasmussen T, Mygind E, Schibye B, Rasmussen B, Saltin B. Limb skeletal muscle adaptation in athletes after training at altitude. *J Appl Physiol* 68:496-502, 1990.
- Nummela A, Rusko H. Acclimatization to altitude and normoxic training improve 400-m running performance at sea level. *J Sports Sci* 18:411-419, 2000.
- Poulsen TD, Klausen T, Richalet JP, Kanstrup IL, Fogh-Andersen N, Olsen NV. Plasma volume in acute hypoxia: comparison of a carbon monoxide rebreathing method and dye dilution with Evans' blue. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 77:457-461, 1998.
- Robach P, Dechaux M, Jarrot S, Vaysse J, Schneider JC, Mason NP, Herry JP, Gardette B, Richalet JP. Operation Everest III: role of plasma volume expansion on VO₂(max) during prolonged high-altitude exposure. *J Appl Physiol* 89:29-37, 2000.
- Robach P, Lafforgue E, Olsen NV, Dechaux M, Fouqueray B, Westerterp-Plantenga M, Westerterp K, Richalet JP. Recovery of plasma volume after 1 week of exposure at 4,350 m. *Pflugers Arch* 444:821-828, 2002.

- Roberts AD, Clark SA, Townsend NE, Anderson ME, Gore CJ, Hahn AG. Changes in performance, maximal oxygen uptake and maximal accumulated oxygen deficit after 5, 10 and 15 days of live high:train low altitude exposure. *Eur J Appl Physiol* 88:390-395, 2003.
- Rodriguez FA, Ventura JL, Casas M, Casas H, Pages T, Rama R, Ricart A, Palacios L, Viscor G. Erythropoietin acute reaction and haematological adaptations to short, intermittent hypobaric hypoxia. *Eur J Appl Physiol* 82:170-177, 2000.
- Saltin B. Exercise and the environment: focus on altitude. *Res Q Exerc Sport* 67:S1-10, 1996.
- Saltin B, Kim CK, Terrados N, Larsen H, Svedenhag J, Rolf CJ. Morphology, enzyme activities and buffer capacity in leg muscles of Kenyan and Scandinavian runners. *Scand J Med Sci Sports* 5:222-230, 1995.
- Saunders PU, Telford RD, Pyne DB, Cunningham RB, Gore CJ, Hahn AG, Hawley JA. Improved running economy in elite runners after 20 days of simulated moderate-altitude exposure. *J Appl Physiol* 96:931-937, 2004.
- Serebrovskaya TV. Intermittent hypoxia research in the former soviet union and the commonwealth of independent States: history and review of the concept and selected applications. *High Alt Med Biol* 3:205-221, 2002.
- Stray-Gundersen J, Chapman RF, Levine BD. "Living high-training low" altitude training improves sea level performance in male and female elite runners. *J Appl Physiol* 91:1113-1120, 2001.
- Svedenhag J, Piehl-Aulin K, Skog C, Saltin B. Increased left ventricular muscle mass after long-term altitude training in athletes. *Acta Physiol Scand* 161:63-70, 1997.
- Terrados N, Jansson E, Sylven C, Kaijser L. Is hypoxia a stimulus for synthesis of oxidative enzymes and myoglobin? *J Appl Physiol* 68:2369-2372, 1990.
- Terrados N, Melichna J, Sylven C, Jansson E, Kaijser L. Effects of training at simulated altitude on performance and muscle metabolic capacity in competitive road cyclists. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 57:203-209, 1988.
- Truijens MJ, Toussaint HM, Dow J, Levine BD. Effect of high-intensity hypoxic training on sea-level swimming performances. *J Appl Physiol* 94:733-743, 2003.
- Vallier JM, Chateau P, Guezennec CY. Effects of physical training in a hypobaric chamber on the physical performance of competitive triathletes. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 73:471-478, 1996.
- Ventura N, Hoppeler H, Seiler R, Binggeli A, Mullis P, Vogt M. The response of trained athletes to six weeks of endurance training in hypoxia or normoxia. *Int J Sports Med* 24:166-172, 2003.
- Vogt M, Puntschart A, Geiser J, Zuleger C, Billeter R, Hoppeler H. Molecular adaptations in human skeletal muscle to endurance training under simulated hypoxic conditions. *J Appl Physiol* 91:173-182, 2001.
- West JB, Peters RM, Jr., Aksnes G, Maret KH, Milledge JS, Schoene RB. Nocturnal periodic breathing at altitudes of 6,300 and 8,050 m. *J Appl Physiol* 61:280-287, 1986.
- Wilber RL. Current trends in altitude training. *Sports Med* 31:249-265, 2001.
- Wolski LA, McKenzie DC, Wenger HA. Altitude training for improvements in sea level performance. Is the scientific evidence of benefit? *Sports Med* 22:251-263, 1996.