

Relación V_T/t_I durante un ejercicio estable en tapiz rodante a una intensidad próxima al segundo umbral ventilatorio

Pedro José Benito,* Francisco Javier Calderón,* Ana Belén Peinado,* Irma Lorenzo,* Víctor Díaz*

* Laboratorio de Fisiología de Esfuerzo. Facultad de Ciencias de la Actividad Física y del Deporte – INEF. Universidad Politécnica de Madrid.

V_T/t_I Relationship during steady-state exercise on a treadmill at the intensity close to second ventilatory threshold

ABSTRACT

Introduction. Few works have approached the study of the tidal volumen/inspiratory time (V_T/t_I) relationship during long and constant load exercise in treadmill. The aim of the present study was to analyze the relationship V_T/t_I to an intensity corresponding to the mean point among the two ventilatory thresholds. **Material and methods.** Twenty-four males have participated, carrying out two tests in treadmill: 1) maximal incremental test and 2) a 30 minutes constant load test at the intensity corresponding to the mean point among the two ventilatory thresholds. The respiratory parameters, acid-base parameters and lactate concentration was analysed during the constant load test. **Results.** The breakpoint of relationship V_T/t_I during the maximum test was reached at V_T 2,886 (465) mL, t_I 0.57 (0.10) s and oxygen uptake (VO_2) 4,606 (532.9) mL/min. During the effort at constant load the relationships V_T/t_I and t_I/t_{TOT} (inspiratory time/total time) were significantly lower to those corresponding to the breakpoint of Hering-Breuer (PHB). Although the lactate concentration was superior to 4 mmol/L, the parameters of the acid-base state stayed inside the limits that allowed to conclude the whole test. **Conclusions.** A value of the relationship V_T/t_I is adopted below the PHB, determined with a maximum test, during an effort of 30 minutes at an intensity corresponding to the mean point among the two ventilatory thresholds. Both, carbon dioxide pressure end tidal values ($Pet\ CO_2$) and the acid-base state, stay stable and below the values corresponding to the PHB.

Key words. V_T/t_I Relationship. Steady state exercise. Ventilatory threshold. Hering-Breuer reflex. Respiratory control.

RESUMEN

Introducción. Pocos trabajos han abordado el estudio de la relación volumen corriente/tiempo inspiratorio (V_T/t_I) durante esfuerzos prolongados a intensidad constante en cinta rodante. **Objetivo.** Analizar la relación V_T/t_I a una intensidad correspondiente al punto medio entre los dos umbrales ventilatorios. **Material y métodos.** Veinticuatro varones han participado en el estudio, realizando dos pruebas en tapiz: 1) Prueba máxima incremental y 2) prueba de carga constante con intensidad correspondiente al punto medio entre los dos umbrales ventilatorios y 30 minutos de duración. Durante la prueba a carga constante se determinaron los parámetros de intercambio respiratorio, así como la concentración de lactato y parámetros ácido-base. **Resultados.** El punto medio de ruptura de la relación V_T/t_I durante la prueba máxima se alcanzaba a V_T de 2,886 (465) mL, t_I de 0.57 (0.10) s y consumo de oxígeno (VO_2) de 4,606 (532.9) mL/min. Durante el esfuerzo a carga constante las relaciones V_T/t_I y t_I/t_{TOT} (tiempo inspiratorio/tiempo total) fueron significativamente inferiores a las correspondientes al punto de ruptura de Hering-Breuer (PHB). A pesar de que la concentración de lactato fue superior a 4 mmol/L, los parámetros del estado ácido base se mantuvieron dentro de unos límites que permitieron finalizar toda la prueba. **Conclusiones.** Durante un esfuerzo de 30 minutos a una intensidad correspondiente al punto medio entre los dos umbrales ventilatorios, se adopta un valor de la relación V_T/t_I por debajo del PHB determinado durante una prueba máxima. Tanto los valores de presión al final de la espiración de dióxido de carbono ($Pet\ CO_2$) como del estado ácido-base se mantienen estables y por debajo de los valores correspondientes al PHB.

Palabras clave. Relación V_T/t_I . Ejercicio en estado estable. Umbral ventilatorio. Reflejo de Hering-Breuer. Control respiratorio.

La relación entre el volumen corriente y el tiempo inspiratorio (V_T/t_I) muestra un valor umbral propuesto por Clark y Von Euler para la inhalación de dióxido de carbono.¹ El patrón respiratorio se ha estudiado en humanos en reposo,¹ durante ejercicio submáximo² y máximo.^{3,4} Durante el ejercicio se ha demostrado un valor umbral en condiciones ambientales normales.⁵ El cambio de un patrón respiratorio con un elevado volumen corriente a una respiración taquipneica ha sido atribuido a mecanismos centrales y periféricos de retroalimentación.^{1,6} Aunque se han realizado estudios en cicloergómetro a intensidad submáxima,⁷ existe poca información respecto a la relación V_T/t_I durante esfuerzos prolongados de elevada intensidad constante en cinta rodante. La relación V_T/t_I se comporta de manera diferente en personas con enfermedad obstructiva crónica que en personas sanas,⁸ por ello su importancia clínica.

El máximo estado estable de lactato (MLSS) ha sido definido de diversas formas,^{4,9-12} originando una gran controversia en la metodología para su determinación. Nosotros,¹³ de acuerdo con otros autores,¹⁴ pensamos que la carga correspondiente al MLSS se encuentra en torno al punto medio de los umbrales ventilatorios. Por otra parte, como previamente se ha demostrado,⁴ existe una relación entre el punto de ruptura de Hering-Breuer (PHB) y el umbral anaeróbico, quedando por debajo de este último.

El objetivo del presente estudio fue analizar los parámetros del patrón respiratorio durante un esfuerzo constante de 30 minutos y a una intensidad próxima al MLSS. Como hipótesis inicial se propone que la relación V_T/t_I en este tipo de esfuerzos estables se encuentra por debajo del PHB obtenido durante un esfuerzo máximo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Sujetos

Participaron en el estudio veinticuatro varones sanos, estudiantes de Ciencias de la Actividad Física y del Deporte, con un buen nivel de condición física y habituados a la práctica de ejercicio de resistencia, de 26.7 (4.9) años, 176.1 (6.3) cm de altura y 72.8 (6.7) kg de peso. Todos los sujetos estaban familiarizados con esfuerzos realizados en tapiz rodante y fueron informados de la naturaleza del estudio, dando su consentimiento por escrito. El estudio fue realizado según las directrices éticas de la declaración de Helsinki.

Todas las pruebas se realizaron en un tapiz rodante (H/P/cosmos pulsar 3P 4.0[®]). Los sujetos respiraban aire ambiente a través de una válvula de baja resistencia con una mascarilla de espacio muerto conocido. La medición de la composición y volumen del aire espirado se realizó con un equipo Jaeger Oxycon Pro[®] (Erich Jaeger, Alemania). El transductor de volumen es bidireccional digital (Triple V[®]), de bajo espacio muerto y resistencia, cumpliendo la normativa ATS (American Thoracic Society) y ECCS (European Communities Chemistry Society). El análisis del gas espirado se realiza según el principio paramagnético diferencial para el oxígeno y el principio de absorción de rayos infrarrojos para el dióxido de carbono. La velocidad de muestreo para ambos gases es de 100 m/s. Antes y después de cada prueba el equipo fue calibrado con un gas de composición conocida. Variaciones del $\pm 2\%$ en la composición de los gases fueron rechazadas.^{15,16} El procesamiento de los datos se realizó mediante el software LabManager V4.53^a (Erick Jaeger, Alemania), que permite analizar las variables respiración a respiración. Todas las pruebas fueron realizadas en condiciones atmosféricas similares (21-24 °C y 45-55% de humedad relativa).

- **Ergoespirometría máxima.** Las pruebas máximas se realizaron siguiendo un protocolo de carga continua incremental (0.2 km/h cada 12 segundos y pendiente fija al 1%) hasta alcanzar los criterios máximos: petición voluntaria del sujeto por agotamiento, alcanzar la frecuencia cardiaca máxima teórica, estabilización del VO_2 (consumo de oxígeno) y cociente respiratorio superior o igual a 1.15. Los umbrales ventilatorios se determinaron según el método propuesto por Wasserman, por dos personas con experiencia de forma independiente.¹⁷ Cuando los valores diferían en más de 5%, la determinación se realizaba por consenso con un tercer investigador, según el procedimiento de Gaskill.¹⁸ Se calculó el PHB según el procedimiento descrito previamente.⁴ Durante toda la prueba se registraron los valores de intercambio respiratorio, procesando los datos cada 15 segundos.
- **Ergoespirometría a carga constante.** Se realizó un esfuerzo a la velocidad de carrera correspondiente al punto medio entre los dos umbrales ventilatorios durante 30 minutos. Durante el esfuerzo a velocidad constante se extrajo sangre capilar de la yema del dedo para la determinación del

pH, presiones parciales de los gases y concentraciones de iones y lactato. Los parámetros de intercambio gaseoso se midieron en las mismas condiciones que en las pruebas máximas. Para analizar los cambios en las variables más representativas del modelo respiratorio se analizaron los datos respiración a respiración, durante los minutos centrales de la fase estable (minutos 10 a 20).

El análisis del estado ácido-base se realizó mediante un gasómetro modelo ABL 77® (Radiometer Copenhagen, Dinamarca), con un volumen de muestra de 75 µL, que utiliza electrodos específicos para la determinación del pH, presiones parciales de los gases y concentraciones de iones. La medición de la concentración de lactato se llevó a cabo mediante método enzimático, con un aparato YSI 1500® (Yellow Springs Instrument Co., USA), que mide un volumen de muestra de 25 µL en un rango de concentración de 0 a 30 mmol/L y con una resolución de 0.01 mmol/L. La calibración se realizó con dos soluciones de concentración conocida de 5 y 15 mmol/L.

Análisis estadístico

Se analizó la normalidad de la distribución de todas las variables con la prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov. Para la comparación de medias se utilizó una t-Student para muestras relacionadas. El nivel de significación se estableció en $\alpha \leq 0.05$.

RESULTADOS

Los resultados se muestran como valores promedios \pm desviación estándar (D.E.) en las dos pruebas, máxima y a carga constante. En el cuadro 1 se

Cuadro 1. Descriptivos de los sujetos y de las pruebas máxima y estable.

Peso (kg)	72.3 \pm 6.6
Talla (cm)	176.4 \pm 5.9
Edad (años)	27 \pm 5
Velocidad máxima (km/h)	17.4 \pm 1.4
Velocidad _{EST} (km/h)	14.3 \pm 1.3 *
FC máxima (latidos/min)	191 \pm 8
FC _{EST} (latidos/min)	175 \pm 13 *
VO ₂ máximo (mL/min.kg)	67.0 \pm 8.7
VO _{2EST} (mL/min.kg)	54.04 \pm 8.47 *

Variables como media \pm desviación estándar (D.E.). FC: frecuencia cardíaca. EST: valor medio correspondiente a la fase estable.

* Diferencias significativas con respecto a los valores de la prueba máxima, $p < 0.001$.

muestran los datos descriptivos de la muestra estudiada y los más representativos de las dos pruebas realizadas (máxima y estable). La intensidad a la que los sujetos realizaron la prueba a carga constante fue elevada: 82.8% de la máxima velocidad de carrera, 91.3% de la frecuencia cardíaca máxima y 81.2% del VO₂ máximo. Los sujetos alcanzaron un estado de acidosis metabólica aguda durante la prueba máxima, con concentraciones de protones ([H⁺]) y diferencia de iones fuertes ([SID]) de 65.08 (6.73) (nmol/L) y 29.9 (2.8) (mEq/L), respectivamente. Por otra parte, la intensidad de la carrera a carga constante permitió completar la duración total de la prueba con una concentración de lactato por encima del Onset Blood Lactate Accumulation (OBLA) y un estado de acidosis metabólica moderada ([H⁺] = 46.3 nmol/L y [SID] = 33.5 mEq/L), en relación a los valores alcanzados durante la prueba máxima.

En el cuadro 2 figura el análisis estadístico para diferentes parámetros del patrón respiratorio en el PHB y durante la fase estable. El punto medio de ruptura de la relación V_T/t_I durante la prueba máxima se produjo a un VO₂ de 4,606 (532.9) mL/min que corresponde a 95% del VO₂ máximo, cuyo valor fue de 4,813 (514) mL/min. Los valores del V_T y t_I en el momento de cambio del patrón respiratorio en la prueba máxima fueron de 2,886 (465) mL y 0.57 (0.10) s, respectivamente. Durante el esfuerzo a carga constante la relación V_T/t_I fue significativamente inferior ($p < 0.05$) al valor correspondiente al PHB de la prueba máxima.

Existen diferencias significativas entre el esfuerzo realizado a carga constante y los valores correspondientes al PHB de la prueba máxima. La presión al

Cuadro 2. Diferencias de medias para las variables más relevantes del modelo respiratorio clásico.

	PHB	EST
VO ₂ (mL/min)	4,607 \pm 533	3,649 \pm 408 *
Pe _t CO ₂ (kPa)	4.75 \pm 0.55	4.46 \pm 0.41 *
F _e t CO ₂ (%)	5.36 \pm 0.61	5.06 \pm 0.46 *
V _E (L/min)	138 \pm 18	108 \pm 24 *
BF (respiraciones/min)	48 \pm 8	45 \pm 10
V _T (mL)	2,886 \pm 465	2,510 \pm 550 *
t _I (s)	0.57 \pm 0.10	0.63 \pm 0.11 *
V _T /t _I (mL/s)	5.11 \pm 0.79	3.68 \pm 0.55 *
t _I /t _{TOT}	0.49 \pm 0.03	0.46 \pm 0.10

Variables como media \pm desviación estándar (D.E.). PHB: valores correspondientes al punto de ruptura de Hering-Breuer en la prueba máxima. EST: valores medios correspondientes a la fase estable. BF: frecuencia respiratoria.

* Diferencias significativas con respecto a los valores del PHB, $p < 0.05$.

final de la espiración de dióxido de carbono (Pet CO₂) y la fracción de dióxido de carbono al final de la espiración (Fet CO₂) durante la carrera a carga constante son significativamente más bajos (p < 0.05) que los valores correspondientes al PHB de la prueba máxima.

DISCUSIÓN

A determinadas intensidades del ejercicio la relación V_T/t_I muestra uno o dos puntos de ruptura,⁴ siguiendo un comportamiento similar al descrito por Clark y Euler en animales sometidos a inhalación de dióxido de carbono.¹ La relación V_T/t_I muestra tres rangos con dos puntos de ruptura a volúmenes corrientes de 1.2 y 2.4 L.⁵ Nosotros únicamente hemos observado un punto de ruptura, pues no se consideró el incremento que se produce cuando se pasa del reposo a una intensidad ligera.^{5,7} El segundo punto de ruptura se produce a un valor medio de V_T de 2.8 L, que difiere del segundo punto de ruptura descrito por Lind y Hesser. Las posibles explicaciones al mayor V_T observado por nosotros puede ser debido a que el esfuerzo se realizó en tapiz rodante y no en cicloergómetro, de manera que la mecánica respiratoria es diferente; además de posibles diferencias antropométricas de los sujetos que participaron en cada uno de los estudios.

La intervención del reflejo de Hering-Breuer en el control respiratorio ha sido demostrada en animales de experimentación bajo anestesia¹⁹ y en seres humanos,²⁰ si bien ha suscitado una gran controversia. La vagotomía,²¹ la denervación del hilio pulmonar,²²

la hipercapnia²³ y el bloqueo de beta receptores²⁴ determinan un cambio de la relación V_T/t_I , demostrando la participación de los mecanismos reflejos en el control por retroalimentación de la respiración. En nuestro estudio, hemos demostrado que la relación V_T/t_I durante el ejercicio realizado a carga constante y a una elevada intensidad (MLSS) es significativamente inferior a la correspondiente al PHB (Figura 1). Esto podría significar que el generador central inspiratorio envía una señal estable a los músculos respiratorios que permiten mantener la ventilación. No obstante, el hecho de que el patrón respiratorio adoptado en esfuerzo constante sea inferior no excluye la intervención del reflejo HB en el control respiratorio. En efecto, se ha demostrado que este mecanismo reflejo puede desencadenarse por otro tipo de estímulos distintos del volumen, tales como las variaciones de la Pet CO₂ y la [H⁺].

Si bien es cierto que hemos demostrado que los valores Pet CO₂ respiración a respiración se encuentran por debajo de los valores medios observados en el punto de ruptura de la relación V_T/t_I , no significa que este parámetro no haya estimulado los receptores de adaptación lenta. Diversos investigadores han demostrado en animales, bien conscientes o bajo anestesia, que el reflejo de Hering-Breuer puede verse afectado por otros factores independientes del volumen.²⁵ En nuestro estudio, las oscilaciones de la Pet CO₂ respiración a respiración presentan una gran variación interindividual (Figura 2). Así, aun a pesar de que la Pet CO₂ durante el ejercicio constante es significativamente inferior a la correspondiente al PHB, pensamos que no se

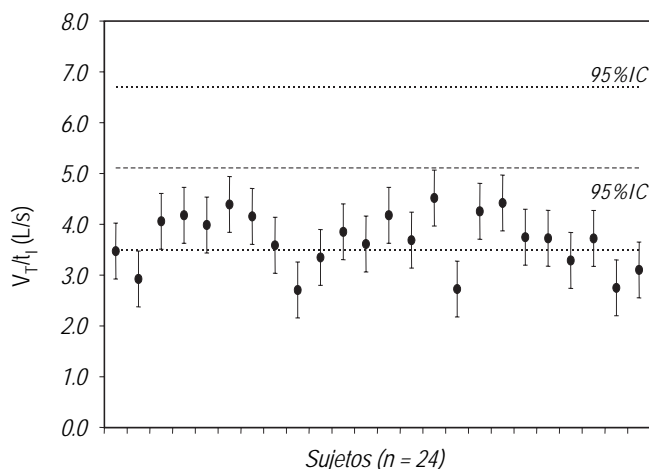


Figura 1. Relación V_T/t_I para los 24 sujetos estudiados durante la fase estable. La línea continua indica el valor medio de la relación V_T/t_I en el PHB durante la prueba incremental (IC: Intervalo de confianza).

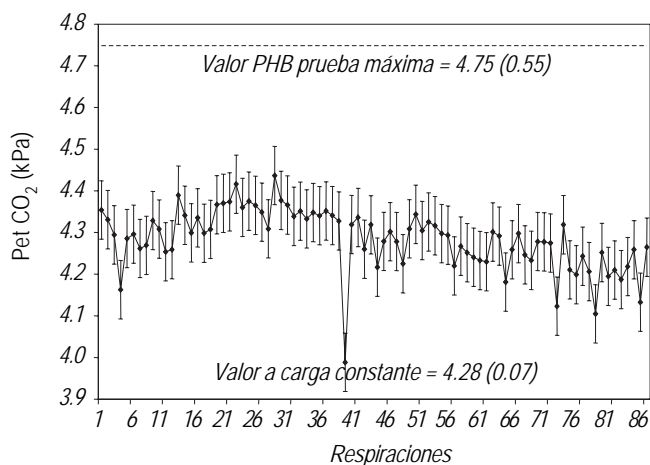


Figura 2. Pet CO₂ a lo largo de 86 respiraciones seleccionadas en la fase estable, pertenecientes a la mitad de la prueba. La línea continua indica la Pet CO₂ media en el PHB en la prueba incremental.

puede excluir la estimulación de los receptores por las oscilaciones de este parámetro medido en la espiración. Sin embargo, a pesar de las fluctuaciones de la Pet CO₂, la ventilación (V_E) media durante el esfuerzo estable se mantenía constante, de manera que no serían suficientes como para provocar incrementos de la ventilación. La forma de comportarse la diferencia entre la presión arterial de CO₂ (PaCO₂) y la Pet CO₂ en personas con patología tanto obstructiva como restrictiva es la de mantenerse constante, a diferencia de los sujetos sanos en que tiende a descender.⁸ Naturalmente, la intensidad de los esfuerzos llevados a cabo en este estudio escapa a las pautas de ejercicio recomendadas por los neumólogos para enfermos con EPOC. Sin embargo, ajustando la intensidad para estos enfermos la relación V_T/t_I puede ser un buen indicador de adaptación al entrenamiento,^{8,26} planteándose como futura línea de investigación.

El otro factor que podría constituir un estímulo de los receptores pulmonares es la [H⁺]. Durante la prueba máxima los sujetos estudiados alcanzaron un estado de acidosis elevado que no difiere del observado por otros autores.²⁷ Tanto la [H⁺] como la [SID] aumentaron durante el ejercicio máximo, como corresponde al estado de acidosis metabólica.²⁸ Durante el ejercicio a velocidad constante, hemos demostrado cómo a pesar de que la concentración de lactato en sangre es mayor que la correspondiente al OBLA, la [H⁺] permite finalizar el esfuerzo de 30 minutos a una intensidad elevada, de acuerdo con otros estudios.¹³ El aumento de la concentración de los iones potasio [K⁺], que puede alcanzar cifras de hasta 7 mEq/L, y la consiguiente desviación de la [SID], se ha postulado como factor desencadenante de la hiperventilación en esfuerzo, bien por estimulación de los quimiorreceptores centrales o periféricos. En nuestro estudio los incrementos de la [K⁺] durante el ejercicio en fase estable fueron superiores a los observados por otros autores,²⁹ debido a que la intensidad en nuestro estudio fue muy superior. Naturalmente, una limitación de nuestro estudio es precisamente el tipo de sangre analizada, capilar, a diferencia de otros estudios donde se analiza sangre venosa arterializada.³⁰

Finalmente, otro estímulo que podría estar implicado en el control respiratorio durante el ejercicio es la temperatura central.^{31,32} Nosotros no hemos medido la temperatura central durante el ejercicio a carga constante y aunque las condiciones del laboratorio eran confortables, no podemos asegurar que durante 30 minutos no se produjera un aumento de esta variable.

En conclusión, en este estudio se ha demostrado que el modelo respiratorio adoptado durante un esfuerzo prolongado a intensidad constante se encuentra por debajo del punto de ruptura de la relación V_T/t_I determinado durante un esfuerzo máximo. Por otra parte, la Pet CO₂ respiración a respiración durante el esfuerzo constante es inferior a la obtenida durante el esfuerzo máximo. Por último, la concentración de lactato por encima del OBLA no determina un estado de acidosis metabólica aguda que pudiera limitar el rendimiento en este tipo de esfuerzos prolongados.

REFERENCIAS

1. Clark FJ, von Euler C. On the regulation of depth and rate of breathing. *J Physiol* 1972; 222: 267-95.
2. Ellingsen I, Sydnnes G, Hauge A, Nicolaysen G. Effects of exercise and CO₂ inhalation on the breathing pattern in man. *Acta Physiol Scand* 1988; 134: 161-73.
3. Lucia A, Carvajal A, Calderon FJ, Alfonso A, Chicharro JL. Breathing pattern in highly competitive cyclists during incremental exercise. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 1999; 79: 512-21.
4. Benito PJ, Calderon FJ, Garcia-Zapico A, Legido JC, Caballero JA. Response of tidal volume to inspiratory time ratio during incremental exercise. *Arch Bronconeumol* 2006; 42: 62-7.
5. Lind F, Hesser CM. Breathing pattern and lung volumes during exercise. *Acta Physiol Scand* 1984; 120: 123-9.
6. Dempsey JA, Adams L, Ainsworth DM, Fregosi RF, Gallagher CG, Guz A, et al. Airway, lung and respiratory muscle function during exercise. In: Rowell LB, Shepherd JT (eds.). *Handbook of physiology*. New York: Oxford University Press; 1996, p. 448-514.
7. Weissman C, Askanazi J, Rosenbaum SH, Hyman AI, Milic-Emili J, Kinney JM. The effects of posture on the metabolic and ventilatory response to low level steady state exercise. *Clin Sci (Lond)* 1986; 71: 553-8.
8. González-García M, Barrero M, Maldonado D. Exercise limitation in patients with chronic obstructive pulmonary disease at the altitude of Bogota (2.640 m). Breathing pattern and arterial gases at rest and peak exercise. *Arch Bronconeumol* 2004; 40: 54-61.
9. Beneke R. Maximal lactate steady state concentration (MLSS): experimental and modelling approaches. *Eur J Appl Physiol* 2003; 88: 361-9.
10. Billat VL, Sirvent P, Py G, Koralsztein JP, Mercier J. The concept of maximal lactate steady state: a bridge between biochemistry, physiology and sport science. *Sports Med* 2003; 33: 407-26.
11. Denadai BS, Ruas VD, Figueira TR. Maximal lactate steady state concentration independent of pedal cadence in active individuals. *Eur J Appl Physiol* 2006; 96: 477-80.
12. Macintosh BR, Esau S, Svedahl K. The lactate minimum test for cycling: estimation of the maximal lactate steady state. *Can J Appl Physiol* 2002; 27: 232-49.
13. Peinado PJ, Di Salvo V, Pigozzi F, Bermudez AI, Peinado LAB, Calderon MFJ, et al. Steady-state acid-base response at exercise levels close to maximum lactate steady state. *Clin J Sport Med* 2006; 16: 244-6.
14. Laplaud D, Guinot M, Favre-Juvin A, Flore P. Maximal lactate steady state determination with a single incremental test exercise. *Eur J Appl Physiol* 2006; 96: 446-52.
15. Rietjens GJ, Kuipers H, Kester AD, Keizer HA. Validation of a computerized metabolic measurement system (Oxycon-Pro)

- during low and high intensity exercise. *Int J Sports Med* 2001; 22: 291-94.
16. Foss O, Hallen J. Validity and stability of a computerized metabolic system with mixing chamber. *Int J Sports Med* 2005; 26: 569-75.
 17. Sun XG, Hansen JE, Garatachea N, Storer TW, Wasserman K. Ventilatory efficiency during exercise in healthy subjects. *Am J Respir Crit Care Med* 2002; 166: 1443-8.
 18. Gaskell SE, Ruby BC, Walker AJ, Sanchez OA, Serfass RC, Leon AS. Validity and reliability of combining three methods to determine ventilatory threshold. *Med Sci Sports Exerc* 2001; 33: 1841-8.
 19. Patberg WR. Effect of graded vagal blockade and pulmonary volume on tonic inspiratory activity in rabbits. *Pflugers Arch* 1983; 398: 88-92.
 20. Cross BA, Guz A, Jain SK, Archer S, Stevens J, Reynolds F. The effect of anaesthesia of the airway in dog and man: a study of respiratory reflexes, sensations and lung mechanics. *Clin Sci Mol Med* 1976; 50: 439-54.
 21. Sciruba FC, Owens GR, Sanders MH, Costantino JP, Paradis IL, Griffith BP. The effect of obliterative bronchiolitis on breathing pattern during exercise in recipients of heart-lung transplants. *Am Rev Respir Dis* 1991; 144: 131-5.
 22. Flynn C, Forster HV, Pan LG, Bisgard GE. Role of hilar nerve afferents in hyperpnea of exercise. *J Appl Physiol* 1985; 59: 798-806.
 23. Ainsworth DM, Smith CA, Johnson BD, Eicker SW, Henderson KS, Dempsey JA. Vagal modulation of respiratory muscle activity in awake dogs during exercise and hypercapnia. *J Appl Physiol* 1992; 72: 1362-7.
 24. Joyner MJ, Jilka SM, Taylor JA, Kalis JK, Nittolo J, Hicks RW, et al. Beta-blockade reduces tidal volume during heavy exercise in trained and untrained men. *J Appl Physiol* 1987; 62: 1819-25.
 25. Matsuoka T, Mortola JP. Effects of hypoxia and hypercapnia on the Hering-Breuer reflex of the conscious newborn rat. *J Appl Physiol* 1995; 78: 5-11.
 26. Ruiz de Ona LJM, Garcia de Pedro J, Puente ML, Llorente ID, Celdran GJ, Cubillo MJM. Effects of muscle training on breathing pattern in patients with severe chronic obstructive pulmonary disease. *Arch Bronconeumol* 2004; 40: 20-3.
 27. Sejersted OM, Medbo JJ, Hermansen L. Metabolic acidosis and changes in water and electrolyte balance after maximal exercise. *Ciba Found Symp* 1982; 87: 153-67.
 28. Lindinger MI, Heigenhauser GJ, McKelvie RS, Jones NL. Blood ion regulation during repeated maximal exercise and recovery in humans. *Am J Physiol* 1992; 262: R126-R136.
 29. Roe SM, Nolan P, O'Regan RG, McNicholas WT, McLoughlin P. Potassium and ventilation during exercise above and below the ventilatory threshold. *Respir Physiol* 1997; 109: 117-26.
 30. Paterson DJ, Robbins PA, Conway J. Changes in arterial plasma potassium and ventilation during exercise in man. *Respir Physiol* 1989; 78: 323-30.
 31. Hayashi K, Honda Y, Ogawa T, Kondo N, Nishiyasu T. Relationship between ventilatory response and body temperature during prolonged submaximal exercise. *J Appl Physiol* 2006; 100: 414-20.
 32. Mortola JP, Frappell PB. Ventilatory responses to changes in temperature in mammals and other vertebrates. *Annu Rev Physiol* 2000; 62: 847-74.

Reimpresos:

Dr. Francisco Javier Calderón-Montero

Facultad de Ciencias de la Actividad Física y del Deporte – INEF,
 Universidad Politécnica de Madrid
 C/ Martín Fierro, s/n
 28040, Madrid, España
 Fax: 91336-4032
 Tel.: 91336-4070
 Correo electrónico: franciscojavier.calderon@upm.es

Recibido el 22 de enero de 2008.
 Aceptado el 13 de junio de 2008.