

Yutaka Kano, Kunihiro Sakuma Effect of aging on the relationship between capillary supply and muscle fiber size //Advances in Aging Research Vol.2, No.1, 37-42 (2013)

Кано Ю., Сакума К.

## ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА НА СООТНОШЕНИЕ КАПИЛЛЯРИЗАЦИИ И ОБЪЕМА МЫШЕЧНОГО ВОЛОКНА

### **ABSTRACT**

Количественный анализ капилляризации в скелетной мышце важен для понимания верхнего предела мощности доставки кислорода и субстратов в мышечные волокна. Хорошо известно, что на количество капилляров влияют нескольких факторов, включая развитие, старение и изменение уровня мышечной активности, такие как тренировка, и бездеятельность. Однако существуют противоречия в исследованиях на животных количества капилляров в мышечных волокнах, связанные со старением. Исследования на людях с использованием биопсии, также показали несоответствие в этом вопросе. Показано, что с возрастом капилляризация мышечных волокон не уменьшается. В этом обзоре обсуждаются противоречия среди исследований по проблемам старения, связанные с изменением питания мышечных волокон. В заключение отметим, что связь между капилляризацией и размерами мышечных волокон одинакова как для молодых, так и пожилых людей. Морфологический баланс между количеством капилляров и мышечным волокном с возрастом сохраняется.

Ключевые слова: скелетные мышцы; тренировка на выносливость; силовая тренировка; диаметр просвета капилляра

## 1. ВВЕДЕНИЕ

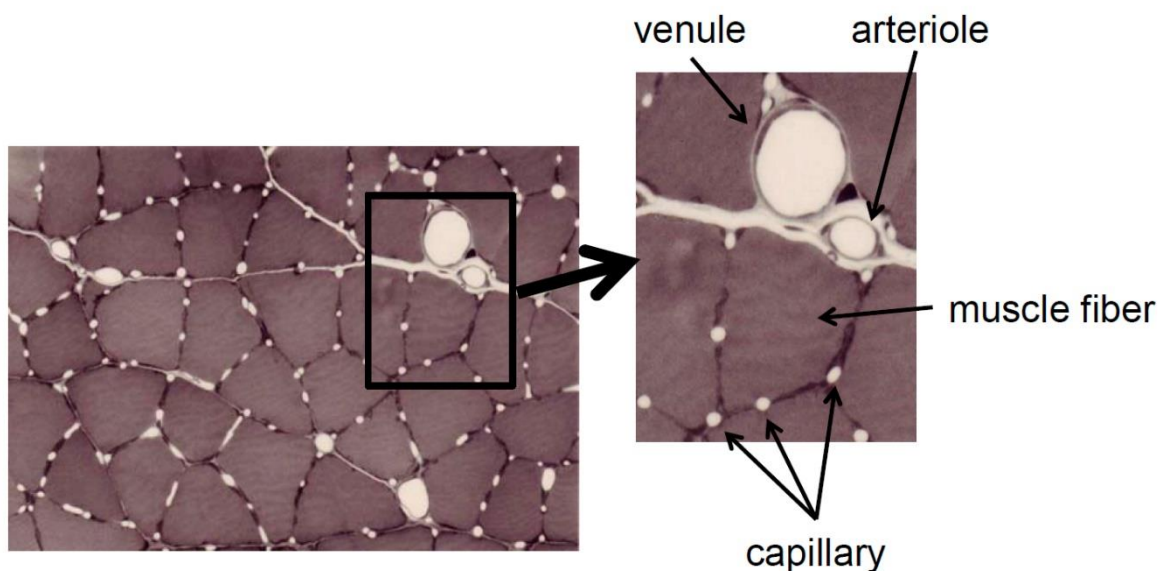
Капилляры производят обмен газов (например, кислорода и углекислого газа) и различных веществ (например, субстратов и продуктов обмена веществ). По этой причине, капилляры также называют «обменные сосуды». Капилляры имеют структуру, которая вполне подходит для обмена веществ. Она однослойная и состоит из сосудистых эндотелиальных клеток, имеющих толщину клеточной мембраны всего 1,5 мкм [1]. Как правило, две или три эндотелиальные клетки взаимно контактируют и образуют просветы. Это позволяет веществам входить и выходить из капилляра [2]. Кроме того, эти свойства тесно связаны с морфологическими изменениями капиллярной сети. Пролиферация (деление) эндотелиальных клеток, из которых построены капилляры означает увеличение числа капилляров, а деградация сосудистой эндотелиальной клетки означает исчезновение капилляров [3-6]. Увеличение и уменьшение числа сосудов является морфологическим аспектом, свойственным капиллярам. В этой статье мы опишем морфологические изменения в капиллярах из-за старения, а также тренировки на выносливости и силу во время старения.

## 2. ВЛИЯНИЕ КОМПОЗИЦИИ И РАЗМЕРА МЫШЕЧНОГО ВОЛОКНА

Во-первых, мы описываем расположение капилляров и волокон мышц как анатомические особенности. Микрограф на **рисунке 1** изображает поперечное сечение скелетной мышцы крысы, у которой могут наблюдаться капилляры с открытым просветом. Капилляры устроены так, чтобы они окружают мышечное волокно мышц. Многие мышечные волокна окружены тремя - шестью капиллярами. Количество капилляров, окружающих мышечные волокна, зависит от типа и размера волокна. В основном у медленных мышечных волокон наблюдается больше капилляров, по сравнению с быстрыми. У мышечных волокон

IIA типа капилляров больше, чем у волокон IIВ типа.

Green H. et al. [7] исследовали число капилляров, окружающих каждый тип мышечного волокна латеральной широкой мышцы бедра



**Рисунок 1.** Микрофотоснимок сети микроциркуляции в скелетной мышце. Эта фотография - изображение среза скелетной мышцы крысы после окраски и фиксации. Кровеносные сосуды расширены и могут наблюдаться капилляры. Вокруг каждого мышечного волокна расположено несколько капилляров

молодых мужчин и обнаружили 5,38 капилляров на волокне типа I, 5,54 капилляров на волокне типа IIA и 4,20 капилляров на волокне типа IIB. Ahmed et al. [8] исследовали латеральную широкую мышцу бедра молодых мужчин и женщин и обнаружили значительную корреляционную связь между количеством капилляров и размером мышечных волокон. Кроме того, они сообщили о той же самой корреляции для мышечных волокон типа I, типа IIA и типа IIB. Эти результаты показывают, что количество капилляров, окружающих мышечные волокна регулируется и можно предположить, что количество капилляров влияет на тип и размер мышечных волокон.

Недавно указывалось, что капиллярная сеть отдельных мышечных волокон связана с размером волокна и окислительной способностью в скелетной мышце крысы и человека [9].

### **3. СТАРЕНИЕ И КАПИЛЛЯРИЗАЦИЯ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ**

С возрастом в мышечной ткани происходят различные изменения [10-13]. Главные морфологические особенности этого процесса - атрофия отдельного мышечного волокна, уменьшение количества мышечных волокон и снижение функции мышцы. Принято считать, что атрофия скелетной мышцы происходит из-за того, что с возрастом уменьшаются объем физической активности и степень использования физических упражнений. Другие факторы - пониженная функция нейромышечного соединения и уменьшение количества ДЕ [14, 15]. С точки зрения гистохимии, в частности, атрофия быстрого мышечного волокна, которое классифицировано как волокно типа II, поразительна [16]. С другой стороны, наблюдаются медленные мышечные волокна, которые увеличены в размерах для компенсации атрофии быстрых мышечных волокон. Однако, Carter et al. [18] предполагают, что мышцы, состоящие из медленных мышечных волокон, в процессе старения подвергаются большим фенотипическим изменениям. Таким образом, необходимо определить, какие изменения в капилляризации мышечных волокон происходят с возрастом. Размер прилегающего мышечного волокна и его тип, которые определяют обмен веществ и свойства сокращения, связаны с капиллярами. Поэтому, можно предположить, что атрофия скелетной мышцы и изменения в метаболических свойствах вызывают уменьшение количества капилляров. Однако, в предыдущих исследованиях на человеке и животных, были получены противоречивые результаты изменений количества капилляров в процессе старения [19]. Следующий раздел рассматривает эти исследования.

#### **3.1. Изучение скелетных мышц человека**

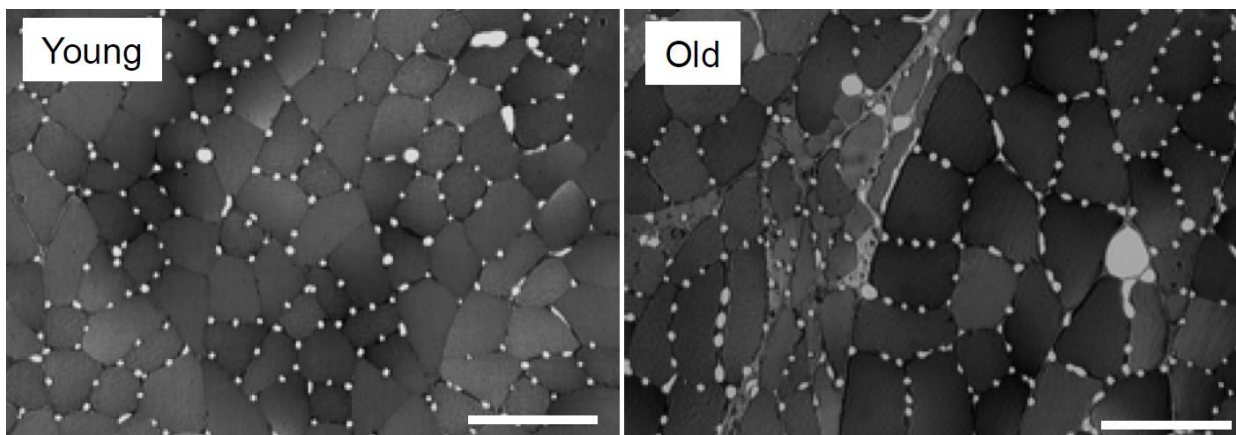
Coggan et al [20] сообщил об изменениях количества капилляров у 10 мужчин и женщин в возрасте от 20 до 60 лет. И выяснил что, как у

мужчин, так и у женщин плотность капилляров с возрастом понизилась на 25 процентов. В этом исследовании также обнаружено, что в возрасте от 65 лет до 77 лет плотность капилляров понизилась на 20 процентов. С другой стороны, согласно заявлениям Proctor et al. [22] и Denis et al. [23] количество капилляров у субъектов 60 лет не отличается от показателей у субъектов 20 лет. Однако Proctor et al. [22] заметили, что в пожилом возрасте количество капилляров у мышечных волокон типа IIA и IIB существенно снижено. Эти результаты показывают, что если наблюдается незначительное понижение количества капилляров в мышце в целом, то снижение количества капилляров можно наблюдать только в быстросокращающихся волокнах, откуда начинается атрофия мышц.

### **3.2. Изучение скелетных мышц животных**

Многие предыдущие открытия основывались на экспериментах на животных [9, 24-28]. Brown [25] и Mitchel et al. [26] исследовали влияние возраста на количество капилляров в мышечных волокнах камбаловидной мышцы (наиболее медленно сокращающиеся волокна) и длинного разгибателя пальцев (наиболее быстро сокращающиеся волокна) крыс и сообщили, что в наблюдаемых типах мышц нет снижения количества капилляров с возрастом. Однако, Degens et al [27] продемонстрировали, что исчезновение капилляров связано со старением подошвенной мышцы (*m. plantaris*) крысы. Наоборот, Davidson et al. [28] сообщили об увеличении количества капилляров с возрастом в камбаловидной мышце (*m. soleus*) и разгибателе пальцев (*m. extensor digitorum longus*) мыши. Хотя, в этом сообщении авторы отметили участие факторов онтогенеза или снижение регуляции этих факторов, как причину увеличения числа капилляров, механизм еще не выяснили. Kano et al. [24] исследовал изменение количества капилляров крыс в воз-

растном аспекте и в зависимости от типа мышечного волокна и уточнил, что количество капилляров, окружающих мышечное волокно, зависит от размеров волокна независимо от возраста (рис. 2 и рис. 3). Более того, эти отношения были зафиксированы как для медленных мышечных волокон (камбаловидной мышцы, *m. soleus*), так и для быстрых (подошвенная мышца, *m. plantaris*). Как описывалось выше, в период старения атрофия имеет место в некоторых типах мышечных волокон, но размер других мышечных волокон компенсаторно увеличен, чтобы противодействовать атрофии мышцы (рис. 2). Когда наблюдали за конкретными мышечными волокнами, это явление можно назвать смесью физического бездействия и силовых тренировок. В этом случае оценка числа капилляров во всех мышцах может привести к противоречивым результатам. Следовательно, оценка количества капилляров в возрастном периоде для каждого типа мышечных волокон будет полезна для выяснения влияния тренировки и старения.



*Рисунок 2. Световая микрофотография поперечного разреза подошвенной мышцы молодой и старой крысы. В мышцах старых крыс наблюдаются атрофированные и гипертрофированные мышечные волокна. Это характеристика раннего этапа старения. У старых крыс вариативность размеров значительно больше, чем у молодых. Длина полоски – 100 мкм.*

Кроме того, размер просвета капилляра является морфологическим фактором, влияющим на сопротивление потоку крови и способность к диффузии кислорода. Некоторые исследования указывают, что размер просвета капилляров у молодых крыс не является однородным [29-31]. Takahara et al [31], используя метод микрокоррозии, сообщают,

что диаметры капилляров находятся в диапазоне от 3,1 мкм до 13,2 мкм. Наши предыдущие исследования, с использованием метода перфузионной фиксации, показали, что диаметры капилляров находятся в пределах от 2 до 10 мкм [29, 30]. Мы сообщали, что размер капиллярного просвета уменьшается при атрофии скелетных мышц хвоста крыс,

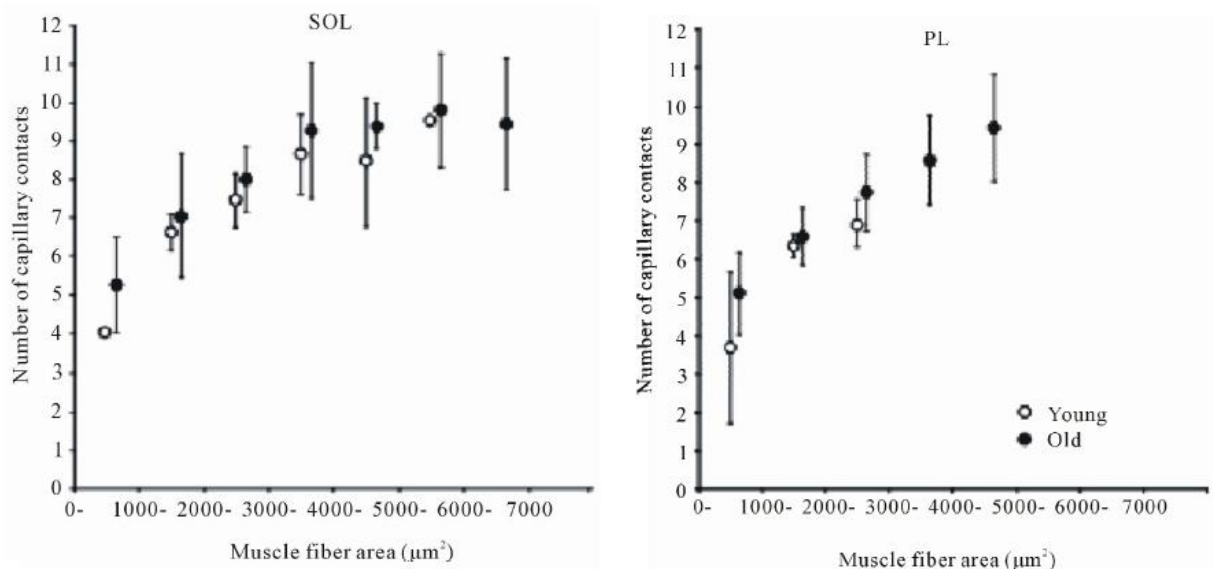


Рисунок 3. Диаграмма, показывающая соотношение между количеством капилляров вокруг мышечного волокна и площадью сечения мышечного волокна. Каждая точка соответствует среднему значению всех мышечных волокон на поперечном сечении мышцы в 1000 мкм<sup>2</sup>. Обозначения: SOL – *m. soleus*, PL – *m. plantaris*. Результаты представлены в виде среднего ± стандартного отклонения

т.е. снижается механическое напряжение на задних конечностях [29]. В более узких капиллярах атрофированной мышцы увеличивается сопротивление потоку крови. В скелетных мышцах пожилых крыс, средний капиллярный диаметр статистически не отличался от молодых крыс. Также аналогичны размах варьирования и распределение диаметра капилляра у молодых и старых крыс [24]. Эти данные указывают на то, что диаметр капилляров не меняется при старении. Эти противоречия в данных могут быть связаны с гемодинамикой локомоторных мышц. McDonald et al. [32] сообщили, что приток крови к антигравитационной камбаловидной мышцы был снижен во время приостановки задних конечностей. В противоположность этому, кровоток сохраняет

ся в скелетных мышцах старых крыс [33]. Было высказано предположение, что рост капилляров инициируется механическими факторами, связанных с мощностью кровотока [34]. Таким образом, вполне вероятно, что кровоток способствует морфологическим изменениям в диаметре капилляров. **4. ТРЕНИРОВКА И АДАПТАЦИЯ В СТАРЧЕСКИЙ ПЕРИОД**

При рассмотрении вопроса, как отвечают капилляры мышечных волокон на тренировку на выносливость и силу в пожилом возрасте можно сделать вывод: «адаптация капилляров сохраняется и в пожилом возрасте». Большинство исследований показывает, что капилляры развиваются на том же уровне, что и в подростковом возрасте, в ответ на тренировку в пожилом возрасте [19, 35, 36]. Proctor et al. [22] исследовали 60-летних мужчин, которые тренировались на выносливость. Они обнаружили, что плотность капилляров этих мужчин была значительно выше, чем у контрольной группы того же возраста, и наблюдаемое значение было также выше, чем у молодых людей, которые выполняли тренировки на выносливость. Тем не менее, никакого эффекта тренировка не оказала на количество капилляров, окружающих мышечные волокна IIa типа. Аналогичным образом, в то время как атрофия медленно сокращающихся волокон у пожилых людей, которые тренировались была подавлена, атрофия быстросокращающихся волокон все-таки существовала. Эти результаты подтвердили, что тренировкам на выносливость в пожилом возрасте не подвержены быстросокращающиеся волокна, и этот факт следует учитывать, когда определяется метод тренировки в пожилом возрасте.

Hepple et al. [37] исследовали пожилых мужчин в возрасте от 65 до 73 лет, и наблюдали увеличение размеров мышечных волокон и новые капилляры, когда эти мужчины выполняли силовую тренировку три раза в неделю в течение девяти недель с отягощением от 6 до 12



RM. Увеличение количества капилляров в это время соответствовало увеличению объема мышечных волокон.

## 5. ВЫВОДЫ

В настоящей статье рассматривается взаимосвязь между старением и капилляризацией мышечных волокон с точки зрения морфологии. Существует достоверная зависимость между размером мышечных волокон и морфологическими особенностями капилляров; На рис. 4 эти

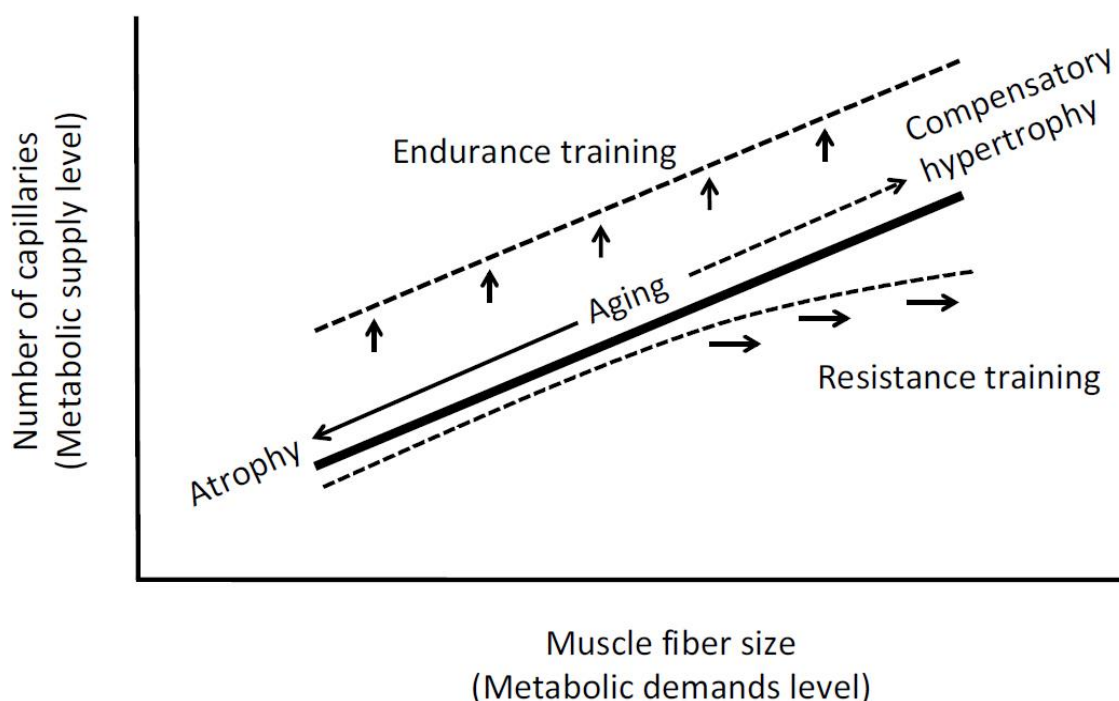


Рисунок 4. Отношение между размером мышечного волокна и количеством капилляров. Существует сильная достоверная корреляция между метаболическим запросом (то есть объемом мышечного волокна) и возможным предложением (то есть количеством капилляров). При тренировке на выносливость количество капилляров увеличивается, без увеличения поперечного сечения мышечных волокон. Морфологический баланс между количеством капилляров и размером волокна возникает при силовой тренировке. Однако, когда имеет место экстремальная гипертрофия мышечных волокон, возникает недостаток в доставке питательных веществ из-за капилляров, что не позволяет мышечным волокнам увеличиваться.

отношения изображены схематично. Существует сильная корреляция между метаболическими потребностями в кислороде и питательных веществах (то есть между площадью поперечного сечения мышечных

волокон) и возможными ограничениями в их доставке (то есть в количестве капилляров). В то время как с возрастом атрофируется большое количество мышечных волокон, количество капилляров также уменьшается. Однако, на мышечных волокнах, которые увеличены в объеме в виде компенсаторной реакции, количество капилляров увеличивается. Соотношение между спросом и предложением, таким образом, четко установлено даже в мышечной ткани пожилого человека. Тренировка на выносливость увеличивает объем митохондрий без увеличения площади поперечного сечения мышечных волокон. В этом случае, метаболическая потребность может регулироваться посредством изменения объема митохондрий, а не мышечных волокон. В результате, возрастает возможность снабжать энергией мышечные волокна и как следствие – аэробная производительность.

Кроме того, силовая тренировка приводит к гипертрофии мышечных волокон. Но при этом возникает ситуация, когда питание, поступающее от капилляров, становится недостаточным для увеличения мышечных волокон. В этом случае, можно ожидать снижение выносливости. Тем не менее, в пожилом возрасте трудно выполнять такие тренировки, которые бы вызывали сильное увеличение объема мышечных волокон. Следовательно, исследования, которые сообщают о недостаточном увеличении числа капилляров для гипертрофии мышечных волокон ограничиваются теми, которые адресованы бодибилдерам [38,39]. Однако все-таки, представляется, что силовая тренировка в пожилом возрасте сопровождается развитием капиллярной сети.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Hernandez, N., Torres, S.H., Finol, H.J. and Vera, O. (1999) Capillary changes in skeletal muscle of patients with essential hypertension. *Anatomical Record*, 256, 425-432. [Doi :10.1002/\(SICI\)1097-0185\(19991201\)256:4<425::AID-AR9>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0185(19991201)256:4<425::AID-AR9>3.0.CO;2-X)
2. Vink, H. and Duling, B.R. (1996) Identification of distinct luminal domains for macromolecules, erythrocytes, and leukocytes within mammalian capillaries. *Circulation Research*, 79, 581-589. [doi:10.1161/01.RES.79.3.581](https://doi.org/10.1161/01.RES.79.3.581)

3. Hudlicka, O. (1985) Development and adaptability of microvasculature in skeletal muscle. *Journal of Experimental Biology*, 115, 215-228.
4. Brown, M.D. and Hudlicka, O. (2003) Modulation of physiological angiogenesis in skeletal muscle by mechanical forces: Involvement of VEGF and metalloproteinases. *Angiogenesis*, 6, 1-14. [doi:10.1023/A:1025809808697](https://doi.org/10.1023/A:1025809808697)
5. Hudlicka, O. and Brown, M.D. (2009) Adaptation of skeletal muscle microvasculature to increased or decreased blood flow: Role of shear stress, nitric oxide and vascular endothelial growth factor. *Journal of Vascular Research*, 46, 504-512. [doi:10.1159/000226127](https://doi.org/10.1159/000226127)
6. Egginton, S. (2009) Invited review: Activity-induced angiogenesis. *Pflügers Archiv*, 457, 963-977. [doi:10.1007/s00424-008-0563-9](https://doi.org/10.1007/s00424-008-0563-9)
7. Green, H., Goreham, C., Ouyang, J., Ball-Burnett, M. and Ranney, D. (1999) Regulation of fiber size, oxidative potential, and capillarization in human muscle by resistance exercise. *American Journal of Physiology*, 276, R591-596.
8. Ahmed, S.K., Egginton, S., Jakeman, P.M., Mannion, A.F. and Ross, H.F. (1997) Is human skeletal muscle capillary supply modelled according to fibre size or fibre type? *Experimental Physiology*, 82, 231-234.
9. Wüst, R.C., Gibbins, S.L. and Degens, H. (2009) Fiber capillary supply related to fiber size and oxidative capacity in human and rat skeletal muscle. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 645, 75-80. [doi:10.1007/978-0-387-85998-9\\_12](https://doi.org/10.1007/978-0-387-85998-9_12)
10. Sakuma, K. and Yamaguchi, A. (2010) Molecular mechanisms in aging and current strategies to counteract sarcopenia. *Current Aging Science*, 3, 90-101. [doi:10.2174/1874609811003020090](https://doi.org/10.2174/1874609811003020090)
11. Narici, M.V. and Maffulli, N. (2010) Sarcopenia: Characteristics, mechanisms and functional significance. *British Medical Bulletin*, 95, 139-159. [doi:10.1093/bmb/ldq008](https://doi.org/10.1093/bmb/ldq008)
12. Thompson, L.V. (2009) Age-related muscle dysfunction. *Experimental Gerontology*, 44, 106-111. [doi: 10.1016/j.exger.2008.05.003](https://doi.org/10.1016/j.exger.2008.05.003)
13. Faulkner, J.A., Larkin, L.M., Claflin, D.R. and Brooks, S.V. (2007) Age-related changes in the structure and function of skeletal muscles. *Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology*, 34, 1091-1096. [doi:10.1111/j.1440-1681.2007.04752.x](https://doi.org/10.1111/j.1440-1681.2007.04752.x)
14. Luff, A.R. (1998) Age-associated changes in the innervation of muscle fibers and changes in the mechanical properties of motor units. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 854, 92-101. [doi:10.1111/j.1749-6632.1998.tb09895.x](https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1998.tb09895.x)
15. Larsson, L. (1995) Motor units: Remodeling in aged animals. *Journal of Gerontology A: Biological Science and Medical Science*, 50, 91-
16. Lexell, J. (1995) Human aging, muscle mass, and fiber type composition. *Journal of Gerontology A: Biological Science and Medical Science*, 50, 11-16.
17. Hepple, R.T., Ross, K.D. and Rempfer, A.B. (2004) Fiber atrophy and hypertrophy in skeletal muscles of late middle-aged Fischer 344 x Brown Norway F1-hybrid rats. *Journal of Gerontology A: Biological Science and Medical Science*, 59, 108-117.
18. Carter, E.E., Thomas, M.M., Murynka, T., et al. (2010) Slow twitch soleus muscle is not protected from sarcopenia in senescent rats. *Experimental Gerontology*, 45, 662-670. [doi: 10.1016/j.exger.2010.04.001](https://doi.org/10.1016/j.exger.2010.04.001)
19. Harris, B.A. (2005) The influence of endurance and resistance exercise on muscle capillarization in the elderly: A review. *Acta Physiologica Scandinavica*, 185, 89-97. [doi:10.1111/j.1365-201X.2005.01461.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-201X.2005.01461.x)
20. Coggan, A.R., Spina, R.J., King, D.S., et al. (1992) Skeletal muscle adaptations to endurance training in 60 to 70-year-old men and women. *Journal of Applied Physiology*, 72, 1780-1786.
21. Frontera, W.R., Hughes, V.A., Fielding, R.A., Fiatarone, M.A., Evans, W.J. and

Roubenoff, R. (2000) Aging of skeletal muscle: A 12-yr longitudinal study. *Journal of Applied Physiology*, 88, 1321-1326.

22. Proctor, D.N., Sinning, W.E., Walro, J.M., Sieck, G.C. and Lemon, P.W. (1995) Oxidative capacity of human muscle fiber types: Effects of age and training status. *Journal of Applied Physiology*, 78, 2033-2038.

23. Denis, C., Chatard, J.C., Dormois, D., Linossier, M.T., Geys-sant, A. and Lacour, J.R. (1986) Effects of endurance training on capillary supply of human skeletal muscle on two age groups (20 and 60 years). *Journal of Physiology (Paris)*, 81, 379-383.

24. Kano, Y., Shimegi, S., Furukawa, H., Matsudo, H. and Mizuta, T. (2002) Effects of aging on capillary number and luminal size in rat soleus and plantaris muscles. *Journal of Gerontology A: Biological Science and Medical Science*, 57, B422-427.

25. Brown, M. (1987) Change in fibre size, not number, in ageing skeletal muscle. *Age and Ageing*, 16, 244-248. [doi:10.1093/ageing/16.4.244](https://doi.org/10.1093/ageing/16.4.244)

26. Mitchell, M.L., Byrnes, W.C. and Mazzeo, R.S. (1991) A comparison of skeletal muscle morphology with training between young and old Fischer 344 rats. *Mechanisms of Ageing and Development*, 58, 21-35. [doi:10.1016/0047-6374\(91\)90117-I](https://doi.org/10.1016/0047-6374(91)90117-I)

27. Degens, H., Turek, Z., Hoofd, L., van't Hof, M.A. and Binkhorst, R.A. (1993) Capillarisation and fibre types in hypertrophied m. plantaris in rats of various ages. *Respiration Physiology*, 94, 217-226. [doi:10.1016/0034-5687\(93\)90049-G](https://doi.org/10.1016/0034-5687(93)90049-G)

28. Davidson, Y.S., Clague, J.E., Horan, M.A. and Pendleton, N. (1999) The effect of aging on skeletal muscle capillarization in a murine model. *Journal of Gerontology A: Biological Science and Medical Science*, 54, B448-451. [doi:10.1093/gerona/54.10.B448](https://doi.org/10.1093/gerona/54.10.B448)

29. Kano, Y., Shimegi, S., Takahashi, H., Masuda, K. and Katsuta, S. (2000) Changes in capillary luminal diameter in rat soleus muscle after hind-limb suspension. *Acta Physiologica Scandinavica*, 169, 271-276. [doi:10.1046/j.1365-201x.2000.00743.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-201x.2000.00743.x)

30. Kano, Y., Shimegi, S., Masuda, K., Ohmori, H. and Ka-tsuta, S. (1997) Morphological adaptation of capillary network in compensatory hypertrophied rat plantaris muscle. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 75, 97-101. [doi:10.1007/s004210050132](https://doi.org/10.1007/s004210050132)

31. Takahara, Y., Senda, M., Hashizume, H., Yagata, Y. and Inoue, H. (1996) Capillary architecture in the skeletal muscles in the rat hind limb. *Acta Medica Okayama*, 50, 211-218.

32. McDonald, K.S., Delp, M.D. and Fitts, R.H. (1992) Fatigability and blood flow in the rat gastrocnemius-plantaris-soleus after hindlimb suspension. *Journal of Applied Physiology*, 73, 1135-1140.

33. Irion, G.L., Vasthare, U.S. and Tuma, R.F. (1988) Preservation of skeletal muscle hyperemic response to contraction with aging in female rats. *Experimental Gerontology*, 23, 183-188. [doi:10.1016/0531-5565\(88\)90005-8](https://doi.org/10.1016/0531-5565(88)90005-8)

34. Hudlicka, O. (1998) Is physiological angiogenesis in skeletal muscle regulated by changes in microcirculation? *Microcirculation*, 5, 7-23.

35. Terjung, R.L., Zarzecny, R. and Yang, H.T. (2002) Muscle blood flow and mitochondrial function: Influence of aging. *International Journal of Sport Nutrition and Exercise Metabolism*, 12, 368-378.

36. McCall, G.E., Byrnes, W.C., Dickinson, A., Pattany, P.M. and Fleck, S.J. (1996) Muscle fiber hypertrophy, hyperplasia, and capillary density in college men after resistance training. *Journal of Applied Physiology*, 81, 2004-2012.

37. Hepple, R.T., Mackinnon, S.L., Thomas, S.G., Goodman, J.M. and Plyley, M.J. (1997) Quantitating the capillary supply and the response to resistance training in older men. *Pflügers Archiv*, 433, 238-244. [doi:10.1007/s004240050273](https://doi.org/10.1007/s004240050273)

38. Bell, D.G. and Jacobs, I. (1990) Muscle fibre area, fibre type & capillarization in male and female body builders. *Canadian Journal of Sport Science*, 15, 115-119.

39. Tesch, P.A., Thorsson, A. and Kaiser, P. (1984) Muscle capillary supply and fiber type characteristics in weight and power lifters. *Journal of Applied Physiology*, 56, 35-38.

**Текст статьи переведен магистрантами:**

А.Н. Арихин – ABSTRACT и ВВЕДЕНИЕ

М.В. Петракова ВЛИЯНИЕ КОМПОЗИЦИИ И РАЗМЕРА МЫШЕЧНОГО ВОЛОКНА

А.Е. Пчелинцева 3.1. Изучение скелетных мышц человека; 3.2. Изучение скелетных мышц животных;

В. И. Шумилин 4. ТРЕНИРОВКА И АДАПТАЦИЯ В СТАРЧЕСКИЙ ПЕРИОД

Д.С. Алексеев ВЫВОДЫ

Общая редакция текста – А.В. Самсонова