



УДК 57.032, 57.033

DOI: 10.18413/2658-6533-2019-5-3-0-9

П.В. Михайлов¹,
А.В. Муравьев¹,
И.А. Осетров¹,
А.А. Муравьев²

**Возрастные изменения микроциркуляции:
роль регулярной физической активности**

¹ Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского»,

ул. Республиканская, д. 108/1, г. Ярославль, 150000, Российская Федерация

² Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова»,

ул. Советская, д. 14, г. Ярославль, 150003, Российская Федерация

Автор для переписки: А.В. Муравьев (alexei.47@mail.ru)

Аннотация

Актуальность: Известна роль возрастных изменений в адаптивных ответах системы кровообращения. При этом наиболее важным звеном сердечно-сосудистой системы является микрососудистой русло, где осуществляется перфузия тканей и транскапиллярный обмен. Особые требования предъявляет к кровообращению мышечная нагрузка. Количественная оценка состояния микроциркуляторного русла до и после ее воздействия позволяет оценить резервные возможности системы микроциркуляции. **Цель исследования:** Исследование состояния микрососудистого русла и тканевой перфузии у тренированных и нетренированных лиц разного возраста. **Материалы и методы:** Микроциркуляцию исследовали с применением двух методов: биомикроскопии ногтевого ложа и лазерной доплеровской визуализации (EasyLDI, Швейцария). **Результаты:** В состоянии покоя в группе тренированных лиц 20-30 лет средний диаметр капилляров был на 20% больше, а средняя величина микрососудистой перфузии на 19% меньше, чем в группе нетренированных испытуемых. После физической нагрузки в обеих группах произошло достоверное повышение числа функционирующих капилляров на 5-7%. Средний диаметр капилляров в группе тренированных лиц не изменился, а в группе нетренированных увеличился на 14%. Микрососудистая перфузия в группе тренированных лиц увеличилась на 86%, а у нетренированных испытуемых на 49%. В состоянии покоя у тренированных лиц старшей возрастной группы 50-60 лет средний диаметр капилляров был на 13%, а средняя величина микрососудистой перфузии на 24% больше, чем в группе нетренированных испытуемых. После физической нагрузки у испытуемых обеих групп наблюдали достоверное и сопоставимое увеличение числа функционирующих капилляров на 11-15%. Средний диаметр капилляров в группе тренированных лиц не изменился, а в группе нетренированных увеличился на 6%. Микрососудистая перфузия в группе тренированных лиц увеличилась на 65%, а у нетренированных испытуемых на 39%. **Заключение:** Найдено, что физическая нагрузка вызывала сходные по направленности изменения параметров микроциркуляции у лиц разного возраста. При этом более высокий аэробный потенциал организма (величина максимального потребления кислорода) сочетался с большим резервом адаптации микроцир-

куляции, выявленным при выполнении интенсивной мышечной работы. Возрастные различия проявлялись меньшим приростом микрососудистой перфузии в ответ на физическую нагрузку у лиц старших возрастных групп.

Ключевые слова: микроциркуляция; возраст; тренированность; перфузия; капилляры; максимальное потребление кислорода

Для цитирования: Михайлов ПВ, Муравьев АВ, Осетров ИА, и др. Возрастные изменения микроциркуляции: роль регулярной физической активности. Научные результаты биомедицинских исследований. 2019;5(3):82-91. DOI: 10.18413/2658-6533-2019-5-3-0-9

Pavel V. Mikhailov¹,
Alexey V. Muravyov¹,
Igor A. Osetrov¹,
Anton A. Muravev²

**Age-related changes in microcirculation:
the role of regular physical activity**

¹ Yaroslavl State Pedagogical University named after K.D. Ushinsky,
108/1 Respublikanskaya St., Yaroslavl, 150000, Russia

² P.G. Demidov Yaroslavl State University,
14 Sovetskaya St., Yaroslavl, 150003, Russia

Corresponding author: Alexey V. Muravyov (alexei.47@mail.ru)

Abstract

Background: The role of age-related changes in adaptive responses of the circulatory system is well known. The most important part of the cardiovascular system is the microvascular bed, where tissue perfusion and transcapillary exchange are carried out. Specific requirements impose a muscle load on the circulation. A quantitative assessment of the microcirculatory bed before and after its impact allows us to assess the reserve capabilities of the microcirculation system. **The aim of the study:** To study the microvascular bed and tissue perfusion in trained and untrained persons of different ages. **Materials and methods:** Microcirculation was studied using two methods: biomicroscopy of the nail bed and laser Doppler imaging (EasyLDI, Switzerland). **Results:** At rest, in the group of trained 20-30-year-old individuals, the average diameter of the capillaries was 20% larger, and the average value of microvascular perfusion was 19% less than in the untrained subjects. After physical activity in both groups there was a significant 5-7% increase in the number of functioning capillaries. The average diameter of the capillaries in the group of trained individuals did not change, and in the untrained group it increased by 14%. Microvascular perfusion in the group of trained individuals increased by 86%, and in untrained subjects by 49%. At rest, the average diameter of the capillaries was 13% in the trained persons of the older age group of 50-60 years, and the average value of microvascular perfusion was 24% higher than in the untrained subjects. After physical exertion, the subjects of both groups had a reliable and comparable increase in the number of functioning capillaries by 11-15%. The average diameter of the capillaries in the group of trained individuals did not change, and in the untrained group it increased by 6%. Microvascular perfusion in the group of trained individuals increased by 65%, and in untrained subjects by 39%. **Conclusion:** It was found that the physical load caused similar changes in the parameters of microcirculation in persons of different ages. At the same time, the higher aerobic potential of the organism (the value of maximum oxygen consumption) was combined with a large reserve of adaptation of microcir-

ulation, revealed during intensive muscular work. Age differences were manifested by a smaller increase in microvascular perfusion in response to physical exertion in older age groups.

Keywords: microcirculation; age; fitness; perfusion; capillaries; maximum oxygen consumption

For citation: Mikhailov PV, Muravyov AV, Osetrov IA, et al. Age-related changes in microcirculation: the role of regular physical activity. Research Results in Biomedicine. 2019;5(3):82-91. (In Russian) DOI: 10.18413/2658-6533-2019-5-3-0-9

Введение. Кровообращение на уровне обменных капилляров или *микроциркуляция* является важнейшим звеном в системе кровообращения, поскольку именно на этом уровне реализуется ее транспортная и обменная функции. Было показано, что локальный кровоток, зарегистрированный в коже, изменяется с возрастом и в значительной мере отражает общие закономерности ответных реакций микроциркуляторного русла в целом на физиологические стимулы (стресс, мышечные нагрузки, температурные градиенты) и может служить доступным объектом для изучения сосудистых адаптивных реакций организма [1, 2, 3]. В качестве инструментов таких исследований могут быть использованы лабораторные модели дозированных мышечных нагрузок, дополненные регистрацией параметров микрососудистого русла кожи с помощью современных компьютеризированных методик [4, 5, 6, 7]. Важность таких исследований заключается в том, что согласно мнению ряда авторов, с возрастом происходят негативные изменения микроциркуляции

даже при отсутствии патологий [8, 9, 10, 11]. Вместе с тем данные о характере и величине изменений микроциркуляции у лиц разного возраста и разной физической подготовленности, в литературе представлены недостаточно и требуют дальнейшего изучения.

Цель – исследование состояние микрососудистого русла и тканевой перфузии у тренированных и нетренированных лиц разного возраста.

Материал и методы исследования. В качестве объекта исследования была оценка микроциркуляции у лиц двух возрастных групп. Все испытуемые дали информированное согласие на участие в исследовании и оно было одобрено этическим комитетом университета. С учетом возраста и уровня тренированности, на основе анализа величин максимального потребления кислорода (МПК) были сформированы четыре группы наблюдений: 1А – нетренированные лица 20-30 лет; 1Б – тренированные лица 20-30 лет; 2А – нетренированные лица 50-60 лет и 2Б – тренированные лица 50-60 лет (табл. 1).

Таблица 1

Группы наблюдений с учетом возраста и уровня аэробной работоспособности (по величине МПК)

Table 1

Groups of observations with respect to the age and the level of aerobic performance

Группы	Возраст испытуемых, (годы)	Уровень тренированности	Величина МПК, мл/мин./кг
1А	20-30	нетренированные	49,5±5,5
1Б	20-30	тренированные	60,6±4,7
2А	50-60	нетренированные	38,9±6,8
2Б	50-60	тренированные	50,6±4,7

В группы тренированных лиц включали действующих спортсменов (спортсменов-ветеранов), специализирующихся в видах спорта с преимущественным проявлением выносливости. Все испытуемые, соответствующих подгрупп (1Б и 2Б) имели регулярные тренировочные и соревновательные нагрузки на момент обследования.

Испытуемые были обследованы по единой программе, включавшей определение показателей микроциркуляции (МЦ) в покое и после ступенчато возрастающей физической нагрузки на велоэргометре (Monark-928 E). Для определения ЧСС во время нагрузки использовали монитор сердечного ритма Polar RS100. Интенсивность нагрузки повышали с шагом 25 Вт в минуту до величины частоты сердечных сокращений (ЧСС) равной 87% от индивидуального возрастного максимума (ЧСС_м), который рассчитывали для каждого испытуемого по формуле: $ЧСС_m = 217 - (0,85 \times \text{возраст})$. Данная величина нагрузки соответствует субмаксимальной зоне мощности [12]. МЦ исследовали с применением двух методов: биомикроскопия ногтевого ложа и лазерной доплеровской визуализации (ЛДВ, прибор EasyLDI, Швейцария). Установка для биомикроскопии представляет бинокулярный стереоскопический микроскоп МБС-9, в качестве осветителя использовали светодиод, что позволило исключить нагревание исследуемой области ногтевого ложа. Для визуализации фото и видео изображений на мониторе компьютера применяли цифровой окуляр DCM510. Фоторегистрацию проводили с разрешением 2560×1920 пикселей. При анализе изображений определяли число капилляров, приходящихся на площадь 1 мм², и измеряли диаметр переходной части капилляра.

Регистрирующим элементом установки EasyLDI является неинвазивная, бесконтактная камера, работающая в масштабе реального времени. Площадь обследуемой поверхности 7х7 см, фокусное расстояние 20 см, длина световой волны 808 нм. Лазерный пучок света проникает в кожу на глубину 2 мм, где отражается как

находящимися в движении эритроцитами, так и неподвижными тканями. Пучок света лазера, взаимодействующий с эритроцитами, меняет частоту благодаря эффекту Доплера. Специальная высокоскоростная камера получает изображения со скоростью 20000 кадров в секунду, фиксируя спектр частот, после чего выполняет анализ данных путем расчета временных точек 0 и 1. В связи с этим изображения получаются сжатыми во времени, позволяя сделать до 40 кадров в секунду для оценки перфузии.

С помощью данного метода регистрировали перфузию кожи на середине предплечья. Измерения проводили до и после физической нагрузки. Метод LDI позволяет получить интегрированный индекс с большей поверхностью кожи, чем LDF, тем самым, уменьшая влияние пространственной неоднородности микрососудов.

Статистическая обработка полученных результатов проводилась с использованием программы Statistica 6.0. Проверку выборочного распределения проводили с помощью теста Шапиро–Уилка. За уровень статистически значимых принимали изменения при $p < 0,05$ и $p < 0,01$.

Результаты и их обсуждение. Средние величины числа функционирующих капилляров (ЧФК) в состоянии покоя у лиц в группах 1А и 1Б достоверно не различались (табл. 2). При этом средний диаметр капилляров в группе 1А был меньше на 20%, чем в 1Б ($p < 0,01$). В состоянии покоя данные капилляроскопии согласуются с результатами, зарегистрированными методом ЛДВ. Средняя величина микрососудистой перфузии в покое была меньше на 19% ($p < 0,05$) у тренированных лиц группы 1Б, чем в группе 1А (табл. 1). После физической нагрузки в обеих группах произошло достоверное повышение числа функционирующих капилляров. В группе 1А прирост составил 5% ($p < 0,05$), а в группе 1Б 7% ($p < 0,05$) (рис. 1). Средний диаметр капилляров в группе 1А увеличился на 14% ($p < 0,01$), а в группе 1Б он существенно не изменился и оставался больше, чем у нетренированных (табл. 2).

Таблица 2

Показатели микроциркуляции кожи по данным биомикроскопии и ЛДВ в покое и после субмаксимальной физической нагрузки в группах тренированных и нетренированных лиц в возрасте 20-30 лет (M±m)

Table 2

Indices of microcirculation of the skin according to biomicroscopy and LDH at rest and after submaximal exercise in groups of trained and untrained persons aged 20-30 years (M ± m)

Показатели	Группа (1А, n=42)		Группа (1Б, n=32)	
	До нагрузки	После нагрузки	До нагрузки	После нагрузки
ПК, в 1мм ²	52,3±1,4	54,8±1,4	49,9±1,6	53,6±1,6
ДКисх. мкм	17,7±0,7	20,2±0,9	21,2±0,7**	21,2±0,7
ПМ, отн.ед.	9,2±0,4	13,7±0,6	7,4±0,4*	13,8±0,5

Обозначения: * – различия статистически достоверны при $p < 0,05$, по сравнению с аналогичным показателем группы 1А; ** – различия статистически достоверны при $p < 0,01$, по сравнению с аналогичным показателем группы 1А.

ПК – плотность функционирующих капилляров; ДК – диаметр капилляров; ПМ – показатель микроциркуляции, зарегистрированный методом ЛДВ.

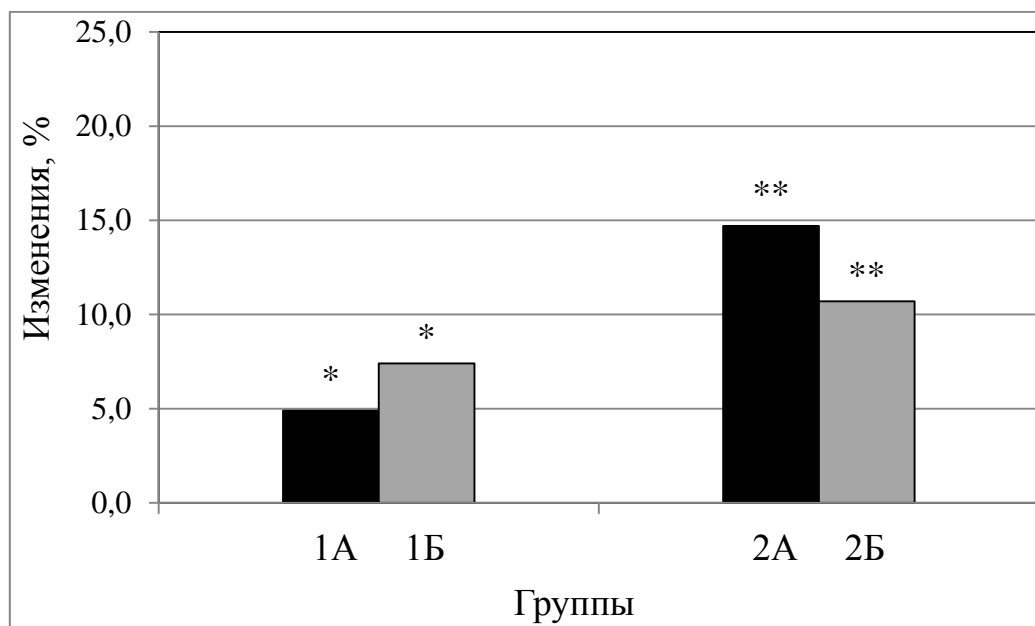
Note: * – the differences are statistically significant at $p < 0.05$, in comparison with the analogous index of group 1A; ** – the differences are statistically significant at $p < 0.01$, in comparison with the analogous index of group 1A.

PC – density of functioning capillaries; DK is the diameter of the capillaries; PM – the indicator of microcirculation, registered by the method of LDV.

После физической нагрузки в обеих группах наблюдали прирост микрососудистой перфузии. Более выраженные изменения (на 86%) были зарегистрированы в группе 1Б. Тогда как, у лиц группы 1А микрососудистая перфузия возросла, под влиянием нагрузки только на 49% (рис. 2).

Средняя величина ЧФК у тренированных и нетренированных лиц в группе старшего возраста (50-60 лет) в состоянии покоя достоверно также не различалось (табл. 3.). Средний диаметр капилляров был на 13% больше в группе 2Б, чем в 2А ($p < 0,05$). После физической нагрузки у испытуемых обеих групп наблюдали достоверное и сопоставимое увеличение ЧФК (рис. 1).

В группе 2А прирост составил 15% ($p < 0,01$), а в группе 2Б 11% ($p < 0,01$). У нетренированных лиц было зарегистрировано увеличение диаметра капилляров на 6% ($p < 0,05$), у тренированных лиц он существенно не изменился (табл. 3). У тренированных лиц 50-60 лет микрососудистая перфузия на 24% превышала показатель группы 2А ($p < 0,05$; табл. 3). Эта разница сохранилась и в условиях выполнения мышечной нагрузки (рис. 2). Под ее влиянием в обеих группах произошел достоверный прирост перфузии: у лиц группы 2Б на 65%, а в группе 2А только на 39% (табл. 3).



Обозначения: * – различия статистически достоверны при $p < 0,05$, по сравнению с уровнем до нагрузки; ** – различия статистически достоверны при $p < 0,01$, по сравнению с уровнем до нагрузки.

Note: * – the differences are statistically significant at $p < 0.05$, compared to the level before the load; ** – the differences are statistically significant at $p < 0.01$, in comparison with the level before the load.

Рис. 1. Изменение числа функционирующих капилляров ногтевого ложа после физической нагрузки у тренированных и нетренированных лиц разного возраста

Fig. 1. Change in the number of functioning capillaries of the nail bed after exercise in trained and untrained persons of different ages

Таблица 3

Показатели микроциркуляции кожи по данным биомикроскопии и ЛДВ в покое и после субмаксимальной физической нагрузки в группах тренированных и нетренированных лиц в возрасте 50-60 лет ($M \pm m$)

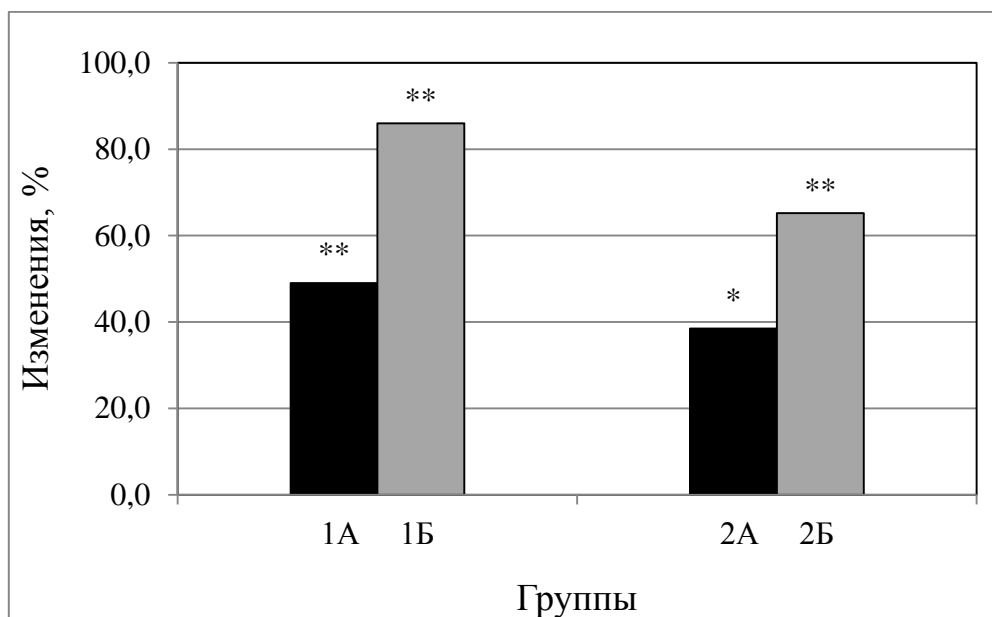
Table 3

Indices of microcirculation of the skin according to biomicroscopy and LDH at rest and after submaximal exercise in groups of trained and untrained persons aged 50-60 ($M \pm m$)

Показатели	Группа (2А, n=24)		Группа (2Б, n=22)	
	До нагрузки	После нагрузки	До нагрузки	После нагрузки
ПК, в 1мм^2	$58,2 \pm 1,2$	$66,7 \pm 1,3$	$60,9 \pm 1,8$	$67,4 \pm 2,1$
ДКисх. мкм	$13,9 \pm 0,7$	$14,8 \pm 0,7$	$15,7 \pm 0,7^*$	$16,0 \pm 0,7$
ПМ, отн. ед.	$6,5 \pm 0,2$	$9,0 \pm 0,7$	$8,0 \pm 0,5^*$	$13,3 \pm 0,8^*$

Обозначения: * – различия статистически достоверны при $p < 0.05$, по сравнению с аналогичным показателем группы 2А; ПК – плотность функционирующих капилляров; ДК – диаметр капилляров; ПМ – показатель микроциркуляции, зарегистрированный методом ЛДВ.

Note: * – the differences are statistically significant at $p < 0.05$, in comparison with the analogous index of group 2A; PC – density of functioning capillaries; DK is the diameter of the capillaries; PM – the indicator of microcirculation, registered by the method of LDV.



Обозначения: те же, что на рис. 1.
Note: the same as in Fig. 1.

Рис. 2. Изменение микрососудистой перфузии под влиянием физической нагрузки у тренированных и нетренированных лиц разного возраста
Fig. 2. Changes in microvascular perfusion under the influence of physical activity in trained and untrained persons of different ages

Субмаксимальная физическая нагрузка вызывала прирост микрососудистой перфузии во всех группах наблюдения. У лиц в группах 1А и 1Б он был значительно больше, чем в старших возрастных группах 2А и 2Б. Результаты наших исследований согласуются с литературными данными [13], где отмечено, что снижение кожного кровотока у здоровых лиц в возрасте 60 лет и старше может достигать 25-50% от величины, характерной для лиц 18-30 лет. Снижение резервных возможностей кожных сосудов с возрастом проявляется в ослаблении как констрикторных, так и дилататорных сосудистых ответов [8, 9, 10, 11]. В исследованиях О.В. Коркушко с соавторами [14] показано, что с возрастом в первую очередь снижается парасимпатическая сосудистая стимуляция и в меньшей степени – симпатическая. Подобные изменения регуляции сосудистых реакций регистрируются после 50 лет, и могут быть причиной ограничения адаптационных возможностей системы МЦ из-за

снижения резервов дилатации микрососудов [11, 14].

Обратная корреляция между плотностью и диаметром капилляров ($r=-0,61$) может свидетельствовать о компенсации снижения числа функционирующих микрососудов приростом их диаметра. С другой стороны, возрастное уменьшение резерва дилатации капилляров может компенсироваться более значительным количеством капилляров, включенных в микроциркуляцию.

Данные полученные при нагрузочном тестировании указывают на то, что во всех возрастных группах позитивный прирост микрососудистой перфузии тканей, в ответ на субмаксимальную физическую нагрузку, был более выражен у лиц, имеющих регулярную физическую активность. Ряд авторов отмечает, что систематические физические нагрузки положительно сказываются на формировании резерва дилатации сосудов микроциркуляции [15, 16, 17]. Возможно одним из веду-

щих адаптивных сосудистых эффектов, при мышечной тренировке в любом возрасте является, повышение регуляторной роли газотрансмиттеров. Известно, что увеличение диаметра микрососудов при физической нагрузке, связано с рядом регуляторных механизмов и в первую очередь с действием такого газового медиатора как оксида азота (NO), который продуцируется эндотелиальными клетками в ответ на механический или гипоксический стимул и способствует релаксации гладкомышечных клеток артериол и их дилатации и приросту тканевой перфузии [18, 19]. Имеются данные, что систематические аэробные физические нагрузки заметно увеличивают эффективность NO-зависимой вазодилатации артериол и, следовательно, способствуют эффективной перфузии тканей [20, 21, 22].

Выводы

1. Таким образом, физическая нагрузка вызывала сходные по направленности изменения параметров микроциркуляции у лиц разного возраста. При этом более высокий аэробный потенциал организма (величина максимального потребления кислорода) сочетался с большим резервом адаптации микроциркуляции, выявленным при выполнении интенсивной мышечной работы.

2. Особенности реакции системы микроциркуляции, зарегистрированные в группе молодых лиц с более высокой аэробной производительностью, сохранялись и в старшей группе тренированных испытуемых: резерв адаптации (прирост микроциркуляции) был почти в два раза больше, чем у физически неактивных лиц.

3. Возрастные различия проявлялись меньшим приростом микрососудистой перфузии в ответ на физическую нагрузку у лиц старших возрастных групп.

В отношении данной статьи не было зарегистрировано конфликта интересов.

Список литературы

1. Микроциркуляция в коже при мышечной нагрузке как модель для изучения общих механизмов изменения микрокровотока /

А.В. Муравьев [и др.] // Регионарное кровообращение и микроциркуляция. 2014. Т. 13, N 2(50). С. 64.

2. Holowatz L.A., Thompson-Torgerson C.S., Kenney W.L. The human cutaneous circulation as a model of generalized microvascular function // J. Appl. Physiol. 2008. N 105. P. 370. DOI:

<https://doi.org/10.1152/jappphysiol.90436.2008>

3. Relationship between peripheral and coronary function using laser Doppler imaging and transthoracic echocardiography / Faisal Khan [et al.] // Clin. Sci. (Lond). 2008. Vol. 115(9). P. 295-300. DOI: 10.1042/CS20070431

4. Волосок Н.И., Зайцев К.Т. Влияние физической нагрузки на микроциркуляцию в бульбарной конъюнктиве // Вестник РУДН «Медицина». 2001. N 2. С. 12.

5. Залмаев Б.Е., Соболева Т.М. Методологические аспекты изучения микроциркуляторного русла крови у спортсменов. Труды ученых ГЦОЛИФКа 75 лет. М., 1993. С. 280.

6. Козлов В.И., Тупицын И.О. Микроциркуляция при мышечной деятельности. М.: Физкультура и спорт, 1982. 35 с.

7. Casey D.P., Joyner M.J. Local control of skeletal muscle blood flow during exercise: influence of available oxygen // J. Appl. Physiol. 2011. Vol. 111(6). P. 1527. DOI: <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00895.2011>

8. Degroot D.W., Kenney W.L. Impaired defense of core temperature in aged humans during mild cold stress // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2007. N 292. P. 103. DOI: <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00074.2006>

9. Holowatz L.A., Kenney W.L. Peripheral mechanisms of thermoregulatory control of skin blood flow in aged humans // J. Appl. Physiol. 2010. N 109. P. 1538. DOI: <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00338.2010>

10. Kenney W.L., Armstrong C.G. Reflex peripheral vasoconstriction is diminished in older men // J. Appl. Physiol. 1996. N 80. P. 512. DOI: <https://doi.org/10.1152/jappl.1996.80.2.512>

11. Decreased active vasodilator sensitivity in aged skin / W.L. Kenney [et al.] // Am. J. Physiol. Heart Circ. Physiol. 1997. N 272. P. H1609. DOI: <https://doi.org/10.1152/ajpheart.1997.272.4.H1609>

12. Miller W.C., Wallace J.P., Eggert K.E. Predicting max hr and the HR-VO₂ relationship for exercise prescription in obesity // Med. Sci. Sports Exerc. 1993. Vol. 25(9). P. 1077.

13. Hajat S., Kovats R.S., Lachowycz K. Heat-related and cold-related deaths in England and Wales: who is at risk? // *Occup. Environ. Med.* 2007. N 64. P. 93. DOI: <http://dx.doi.org/10.1136/oem.2006.029017>

14. Коркушко О.В., Шатило В.Б., Шатило Т.В. и др. Анализ вегетативной регуляции сердечного ритма на различных этапах индивидуального развития человека // *Физиология человека.* 1991. Т. 17, N 2. С. 31-39.

15. Delp M.D. Effects of exercise training on endothelium-dependent peripheral vascular responsiveness // *Medicine and Science in Sports and Exercise.* 1995. Vol. 27(8). P. 1152.

16. Plasma antioxidant activity and cutaneous microvascular endothelial function in athletes and sedentary controls / F. Franzoni [et al.] // *Biomed. Pharmacother.* 2004. Vol. 58(8). P. 432-436. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biopha.2004.08.009>

17. Effect of different intensities of exercise on endothelium-dependent vasodilation in humans. Role of endothelium-dependent nitric oxide and oxidative stress / C. Goto [et al.] // *Circulation.* 2003. Vol. 108(5). P. 530-535. DOI: [10.1161/01.CIR.0000080893.55729.28](https://doi.org/10.1161/01.CIR.0000080893.55729.28)

18. Exercise training enhances endothelial function in young men / P. Clarkson [et al.] // *J. Am. Coll. Cardiol.* 1999. Vol. 33(5). P. 1379. DOI: [DOI: 10.1016/S0735-1097\(99\)00036-4](https://doi.org/10.1016/S0735-1097(99)00036-4)

19. Mortensen S.P., Saltin B. Regulation of the skeletal muscle blood flow in humans // *Exp. Physiol.* 2014. Vol. 99(12). P. 1552. DOI: <https://doi.org/10.1113/expphysiol.2014.081620>

20. Hamlin S.K., Benedik P.S. Basic concepts of hemorheology in microvascular hemodynamics // *Crit. Care Nurs. Clin. North Am.* 2014. Vol. 26(3). P. 337-344. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ccell.2014.04.005>

21. O'Sullivan S.E. The effects of exercise training on markers of endothelial function in young healthy men // *Int. J. Sports Med.* 2003. Vol. 24(6). P. 404-409. DOI: [10.1055/c-2003-41183](https://doi.org/10.1055/c-2003-41183)

22. Wang J.S. Effects of exercise training and detraining on cutaneous microvascular function in man: the regulatory role of endothelium – dependent dilation in skin vasculature // *Eur. J. Appl. Physiol.* 2005. Vol. 93(4). P. 429. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00421-004-1176-4>

References

1. Muravev AV, Akhapkina AA, Mikhaylov PV, et al. [Microcirculation in the skin

with muscular load as a model for studying the general mechanisms of microcirculation change]. *Regionarnoe krovoobraschenie i mikrotsirkulyatsiya.* 2014;13(2):64. Russian.

2. Holowatz LA, Thompson-Torgerson CS, Kenney WL. The human cutaneous circulation as a model of generalized microvascular function. *J. Appl. Physiol.* 2008;105:370. DOI: <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.90436.2008>

3. Khan F, Patterson D, Belch JJ., et al. Relationship between peripheral and coronary function using laser Doppler imaging and transthoracic echocardiography. *Clin. Sci. (Lond).* 2008;115(9):295-300. DOI: [10.1042/CS20070431](https://doi.org/10.1042/CS20070431)

4. Volosok NI, Zaytsev KT. [Influence of physical activity on microcirculation in bulbar conjunctiva]. *Vestnik RUDN «Meditsina».* 2001;2:12. Russian.

5. Zalmaev BE, Soboleva TM. [Methodological aspects of studying the microcirculatory bloodstream in athletes]. In: *Proceedings of scientists SCOLIFK 75 years*. Moscow; 1993. Russian.

6. Kozlov VI, Tupitsyin IO. [Microcirculation in muscle activity]. Moscow: *Fizkultura i sport*; 1982. Russian.

7. Casey DP, Joyner MJ. Local control of skeletal muscle blood flow during exercise: influence of available oxygen. *J. Appl. Physiol.* 2011;111(6):1527. DOI: <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00895.2011>

8. Degroot DW, Kenney WL. Impaired defense of core temperature in aged humans during mild cold stress. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2007;292:103. DOI: <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00074.2006>

9. Holowatz LA, Kenney WL. Peripheral mechanisms of thermoregulatory control of skin blood flow in aged humans. *J. Appl. Physiol.* 2010;109:1538. DOI: <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00338.2010>

10. Kenney WL, Armstrong CG. Reflex peripheral vasoconstriction is diminished in older men. *J. Appl. Physiol.* 1996;80:512. DOI: <https://doi.org/10.1152/jappl.1996.80.2.512>

11. Kenney WL, Morgan AL, Farquhar WB, et al. Decreased active vasodilator sensitivity in aged skin. *Am. J. Physiol. Heart Circ. Physiol.* 1997;272:H1609. DOI: <https://doi.org/10.1152/ajpheart.1997.272.4.H1609>

12. Miller WC, Wallace JP, Eggert KE. Predicting max hr and the HR-VO₂ relationship

for exercise prescription in obesity. *Med. Sci. Sports Exerc.* 1993;25(9):1077.

13. Hajat S, Kovats RS, Lachowycz K. Heat-related and cold-related deaths in England and Wales: who is at risk? *Occup. Environ. Med.* 2007;64:93. DOI: <http://dx.doi.org/10.1136/oem.2006.029017>

14. Korkushko OV, Shatilo VB, Shatilo TV, et al. [An analysis of vegetative regulation of the heart rhythm at various stages of individual human development]. *Fiziologiya cheloveka.* 1991;17(2):31-39. Russian.

15. Delp MD. Effects of exercise training on endothelium-dependent peripheral vascular responsiveness. *Medicine and Science in Sports and Exercise.* 1995;27(8):1152.

16. Franzoni F, Plantinga Y, Femia F, et al. Plasma antioxidant activity and cutaneous microvascular endothelial function in athletes and sedentary controls. *Biomed. Pharmacother.* 2004;58(8):432-436. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biopha.2004.08.009>

17. Goto C, Higashi Y, Kimura M, et al. Effect of different intensities of exercise on endothelium-dependent vasodilation in humans. Role of endothelium-dependent nitric oxide and oxidative stress. *Circulation.* 2003;108(5):530-535. DOI: 10.1161/01.CIR.0000080893.55729.28

18. Clarkson P, Montgomery HE, Mullen MJ, et al. Exercise training enhances endothelial function in young men. *J. Am. Coll. Cardiol.* 1999;33(5):1379. DOI: DOI: 10.1016/S0735-1097(99)00036-4

19. Mortensen SP, Saltin B. Regulation of the skeletal muscle blood flow in humans. *Exp. Physiol.* 2014;99(12):1552. DOI: <https://doi.org/10.1113/expphysiol.2014.081620>

20. Hamlin SK, Benedik PS. Basic concepts of hemorheology in microvascular hemodynamics. *Crit. Care Nurs. Clin. North Am.* 2014;26(3):337-344. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ccell.2014.04.005>

21. O'Sullivan SE. The effects of exercise training on markers of endothelial function in young healthy men. *Int. J. Sports Med.* 2003;24(6):404-409. DOI: 10.1055/c-2003-41183

22. Wang JS. Effects of exercise training and detraining on cutaneous microvascular function in man: the regulatory role of endothelium – dependent dilation in skin vasculature. *Eur. J. Appl. Physiol.* 2005;93(4):429. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00421-004-1176-4>

Сведения об авторах

Павел Валентинович Михайлов, кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры спортивных дисциплин, ФГБОУ ВО «Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского», E-mail: mpv.yar@yandex.ru.

Алексей Васильевич Муравьев, доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры медико-биологических основ спорта, ФГБОУ ВО «Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского», E-mail: alexei.47@mail.ru.

Игорь Александрович Осетров, кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры спортивных дисциплин, ФГБОУ ВО «Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского», E-mail: igos.yar@yandex.ru.

Антон Алексеевич Муравьев, кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры физического воспитания, ФГБОУ ВО «Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова», E-mail: sneak-spear@mail.ru.

Information about the authors

Pavel V. Mikhailov, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Associate Professor of the Department of Sport Disciplines, Yaroslavl State Pedagogical University named after K.D. Ushinsky, E-mail: mpv.yar@yandex.ru.

Alexey V. Muravyov, Doctor of Biological Sciences, Professor, Professor of the Department of Medical and Biological Fundamentals of Sport, Yaroslavl State Pedagogical University named after K.D. Ushinsky, E-mail: alexei.47@mail.ru.

Igor A. Osetrov, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Associate Professor of the Department of Sport Disciplines, Yaroslavl State Pedagogical University named after K.D. Ushinsky, E-mail: igos.yar@yandex.ru.

Anton A. Muravev, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Associate Professor of the Department of Physical Education, P.G. Demidov Yaroslavl State University, E-mail: sneakspear@mail.ru.

Статья поступила в редакцию 18 февраля 2019 г.
Receipt date 2019 February 18.

Статья принята к публикации 28 мая 2019 г.
Accepted for publication 2019 May 28.