

УДК 611.1/8+611.018+616-091+611.13
<https://doi.org/10.56871/FRP.2026.73.91.003>

УЛЬТРАСТРУКТУРА И ПРОНИЦАЕМОСТЬ КРОВЕНОСНЫХ МИКРОСОСУДОВ: ПРЕКАПИЛЛЯРНАЯ АРТЕРИОЛА

© Наталья Рафаиловна Карелина¹, Линард Юрьевич Артюх^{2, 3}

¹ Санкт-Петербургский медико-социальный институт, 195271, г. Санкт-Петербург, Кондратьевский пр., д. 72, лит. А, Российская Федерация

² Городская Мариинская больница, 191014, г. Санкт-Петербург, Литейный пр., д. 56, Российская Федерация

³ Военно-медицинская академия имени С.М. Кирова, 194044, г. Санкт-Петербург, ул. Академика Лебедева, д. 6, Российская Федерация

Контактная информация: Наталья Рафаиловна Карелина — д.м.н., профессор, профессор кафедры нормальной и топографической анатомии. E-mail: karelina_nr@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0001-9409-8819>; SPIN: 4940-1551

Для цитирования: Карелина Н.Р., Артюх Л.Ю. Ультраструктура и проницаемость кровеносных микрососудов: прекапиллярная артериола. *Forcipe*. 2025;8(3):29–35. <https://doi.org/10.56871/FRP.2026.73.91.003>.

Поступила: 12.11.2025

Одобрена: 20.12.2025

Принята к печати: 18.01.2026

РЕЗЮМЕ. Введение. Кишечные ворсинки, площадь которых многократно увеличена за счет микроворсинок, являются ключевым структурным элементом, обеспечивающим всасывание питательных веществ в тонкой кишке. Вместе с тем сведения о трансэпителиальном обмене носят фрагментарный характер. Особую актуальность приобретает изучение микроциркуляторного русла как морфофункциональной единицы, обеспечивающей гематолимфатический перенос. **Цель данной работы** — изучение ультраструктуры и проницаемости прекапиллярной артериолы кишечной ворсинки. **Материалы и методы.** Объектом исследования служила слизистая оболочка тощей кишки белых крыс и человека на различных этапах пренатального и постнатального онтогенеза. Применяли сканирующую и просвечивающую электронную микроскопию, коррозионные препараты, внутрисосудистое введение пероксидазы хрена с последующим светооптическим анализом, серийные полутонкие срезы. Проницаемость оценивали трассерным методом с использованием хиломикронов и пероксидазы хрена в условиях голодания (контроль) и после пищевой нагрузки. **Результаты.** Стенка прекапиллярной артериолы (диаметр 14,7–17,2 мкм) образована эндотелием, базальной мембраной и перицитами, гладкие миоциты отсутствуют. Эндотелиоциты содержат многочисленные микрофиламенты и микротрубочки. Межклеточные контакты представлены плотными и щелевыми соединениями, формирующими эффективный барьер: продукт пероксидазной реакции заполняет межклеточную щель лишь до уровня специализированных контактов. При функциональной нагрузке число перфузируемых капилляров возрастает на 48%. **Заключение.** Эксперименты с ретроградным транспортом пероксидазы подтвердили возможность двустороннего перемещения макромолекул через эндотелиальный барьер, однако его эффективность существенно уступает прямому переносу из кровеносного русла.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: анатомия, гистология, ультраструктура, микроциркуляторное русло, прекапиллярная артериола

ULTRASTRUCTURE AND PERMEABILITY OF BLOOD MICROVESSELS: PRECAPILLARY ARTERIOLE

© Natalia R. Karelina, Linard Yu. Artyukh

¹ Saint Petersburg Medical and Social Institute, 72 lit. A Kondratievsky ave., Saint Petersburg, 195271, Russian Federation

² City Mariinsky Hospital, 56 Liteyny ave., Saint Petersburg, 191014, Russian Federation

³ Kirov Military Medical Academy, 6 Akademika Lebedeva str., Saint Petersburg, 194044, Russian Federation

Contact information: Natalia R. Karelina — Dr. Sci. (Med.), Professor, Professor of the Department of Normal and Topographic Anatomy. E-mail: karelina_nr@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0001-9409-8819>; SPIN: 4940-1551

For citation: Karelina N.R., Artyukh L.Yu. Ultrastructure and permeability of blood microvessels: precapillary arteriole. *Forcipe*. 2025;8(3):29–35. <https://doi.org/10.56871/FRP.2026.73.91.003>.

Received: 12.11.2025

Revised: 20.12.2025

Accepted: 18.01.2026

ABSTRACT. Introduction. Intestinal villi, whose surface area is greatly increased by microvilli, represent a key structural element facilitating nutrient absorption in the small intestine. However, current knowledge regarding transepithelial exchange remains fragmentary; the study of the microcirculatory bed as a morphofunctional unit responsible for hemato-lymphatic transfer is therefore of particular relevance. **The aim of this study** was to investigate the ultrastructure and permeability of the precapillary arteriole in the intestinal villus. **Materials and methods.** The jejunal mucosa of white rats and humans at various stages of prenatal and postnatal ontogenesis served as the object of investigation. Scanning and transmission electron microscopy, corrosion casts, intravascular injection of horseradish peroxidase followed by light microscopic analysis, and serial semithin sections were employed. Permeability was assessed using a tracer method with chylomicrons and horseradish peroxidase under fasting conditions (control) and following dietary load. **Results.** The wall of the precapillary arteriole (diameter 14.7–17.2 μm) consists of endothelium, basement membrane, and pericytes; smooth muscle cells are absent. Endothelial cells contain numerous microfilaments and microtubules. Intercellular junctions are represented by tight and gap junctions, which form an effective barrier: the peroxidase reaction product fills the intercellular cleft only up to the level of specialized contacts. Under functional load, the number of perfused capillaries increases by 48%. **Conclusion.** Experiments with retrograde peroxidase transport confirmed the possibility of bidirectional macromolecule movement across the endothelial barrier; however, its efficiency is considerably inferior to direct transfer from the bloodstream.

KEYWORDS: anatomy, histology, ultrastructure, microcirculatory bed, precapillary arteriole

ВВЕДЕНИЕ

Тонкая кишка играет исключительную роль в пищеварительной системе высших животных, поскольку именно через ее стенку осуществляется всасывание питательных веществ, последующее распределение которых по организму происходит посредством кровеносной системы. Сложность строения слизистой оболочки тонкой кишки обусловлена наличием высокоорганизованных структурных механизмов, обеспечивающих этот процесс. Ключевым элементом являются кишечные ворсинки, площадь поверхности которых многократно увеличена за счет микроворсинок, что создает обширную всасывающую поверхность [1–9].

Изучение процессов всасывания традиционно находится в центре внимания исследователей, а усовершенствование методов исследования, от макроанатомических до электронно-микроскопических, позволило раскрыть ультраструктурные основы строения стенки кишки. Открытие феномена пристеночного (мембранного) пищеварения потребовало пересмотра представлений о взаимодействии ворсинок с продуктами обмена и подчеркнуло роль щеточной каймы энтероцитов.

Несмотря на значительное количество опубликованных данных, сведения о структурной организации трансэпителиального обмена носят зачастую фрагментарный характер и лишены комплексного подхода. В этой связи особую актуальность приобретают топологические принципы анализа совокупности транспортных явлений в ткани, которые предусматривают изучение взаимной топографии и взаимодействий кровеносных и лимфатических сосудов, опосредованных интерстициальным пространством. Такой подход подразумевает, что организация транспортных потоков, в частности гематолимфатического переноса, является результатом пространственной организации комплекса микрососудов, обладающих различными транспортными потенциями.

Таким образом, исследование ультраструктуры и проницаемости компонентов микроциркуляторного русла, в частности прекапиллярной артериолы, в их взаимосвязи с процессами трансмембранного переноса приобретает фундаментальный характер и требует рассмотрения изучаемых структур как модульных морфофункциональных единиц.

ЦЕЛЬ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение ультраструктуры и проницаемости прекапиллярной артериолы кишечной ворсинки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служила ворсинка слизистой оболочки тощей кишки белых крыс и человека на различных этапах онтогенетического развития. Для анализа сравнивали эквивалентные возрастные группы человека и крысы в пренатальном и постнатальном онтогенезе.

Для изучения структуры кровеносных микрососудов применяли сканирующую электронную микроскопию коррозионных препаратов. Параллельно использовали тотальные препараты, полученные путем внутрисосудистой инъекции транкапиллярной контрастной массы, а также введения в кровеносное русло пероксидазы хрена с последующим ее проявлением и светооптическим исследованием в сочетании с серийными полутонкими срезами.

Для определения архитектоники лимфатических микрососудов ворсинки готовили тотальные препараты методом интерстициальной инъекции массы Герота.

Гистопографическую оценку кровеносных и лимфатических микрососудов проводили на серийных полутонких продольных и поперечных срезах материала, залитого в эпоксидные смолы и окрашенного толуидиновым синим или метиленовым синим.

Субмикроскопические механизмы морфогенеза исследовали методом просвечивающей электронной микроскопии ультратонких срезов по методике Уикли.

Для изучения формирования барьерных функций применяли трассерный метод. В качестве естественных корпускулярных трассеров использовали хиломикроны, а проницаемость для макромолекул оценивали с помощью пероксидазы хрена. Пути гемато-лимфатического переноса макромолекулярного трассера исследовали в двух экспериментальных условиях: в состоянии относительного покоя при голодании (контроль) и в условиях всасывания после пищевой нагрузки (экспериментальное состояние).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Морфофункциональная организация ворсинок тощей кишки представляет собой сложную интегрированную систему, обеспечива-

ющую эффективное всасывание питательных веществ. Ворсинки (рис. 1), являющиеся эвагинациями слизистой оболочки, демонстрируют выраженную структурную адаптацию к выполняемой функции. Их уплощенная в крадиокаудальном направлении форма и расположение под углом 30–110° к продольной оси кишечной трубки создают оптимальные условия для контакта с химусом. Преобладание листовидной формы ворсинок с характерным неровным рельефом поверхности, обусловленным группами эпителиальных клеток, разделенных бороздами, значительно увеличивает функциональную площадь.

Эпителиальный покров ворсинок представлен однослойным призматическим эпителием, где доминирующую позицию занимают энтероциты с исчерченной каемкой. Ультраструктурная организация этих клеток отличается высокой степенью специализации. Щеточная каемка, образованная многочисленными микроворсинками, создает обширную поверхность для мембранного пищеварения. Особого внимания заслуживает сложная организация межклеточных контактов, представленная последовательно расположенными плотным контактом (*zonula occludens*), промежуточным соединением (*zonula adherens*) и десмосомами (*macula adherens*). Плотный контакт, состоящий из развитой сети контактных фибрилл, формирует эффективный барьер для макромолекул, что позволяет рассматривать эпителиальный пласт как аналог полупроницаемой мембраны.

Базальная мембрана кишечного эпителия тонкая. Строма ворсинки содержит разнообразный клеточный состав, включающий фибробласты, тучные клетки и эозинофилы, причем последние часто ассоциированы с кровеносными микрососудами.

Микроциркуляторное русло ворсинки представляет собой трехмерный сосудистый комплекс, пространственная конфигурация которого точно соответствует ее форме. Артериальный микрососуд, начинающийся в подслизистой основе, трансформируется в прекапиллярную артериолу при входе в основание ворсинки.

При биомикроскопическом наблюдении выявлена высокая динамичность кровотока, зависящая от функционального состояния кишки. В условиях относительного покоя отмечается шунтирование крови из краевого микрососуда в посткапиллярную венулу, тогда при всасывании кровоток становится упорядоченным с возрастанием скорости перфузии.

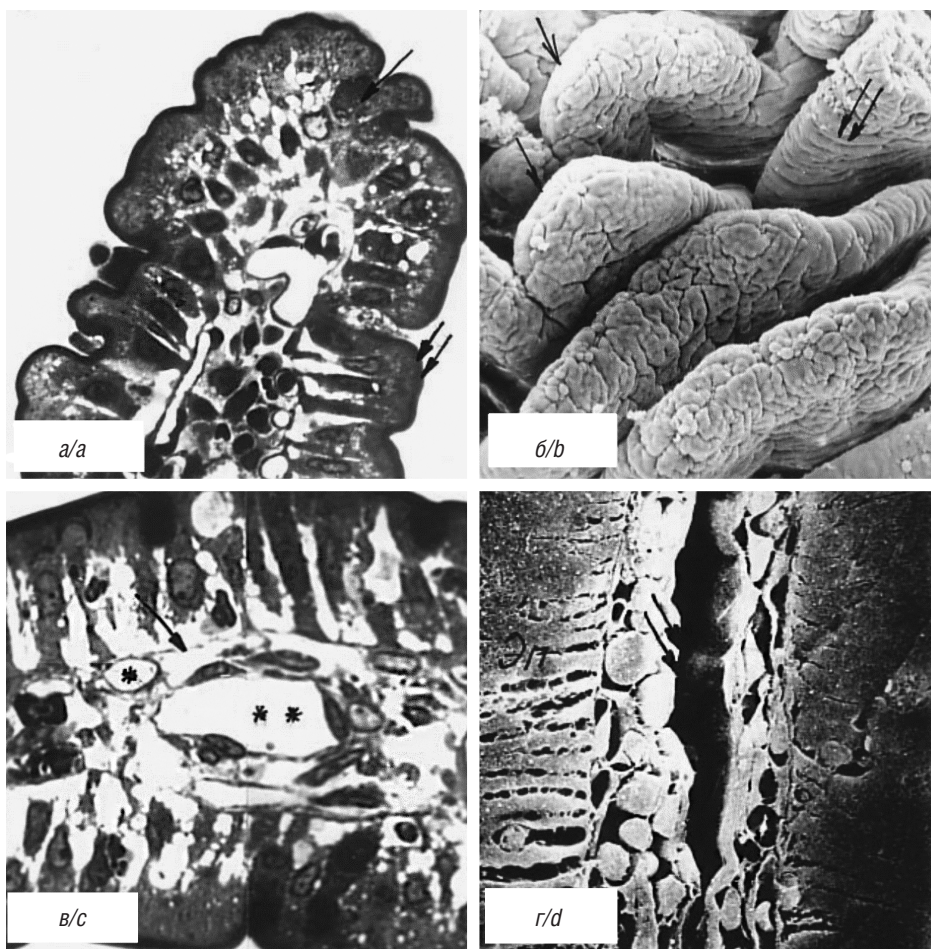


Рис. 1. Общий вид ворсинок тощей кишки взрослой крысы: *a* — структурные компоненты ворсинки тощей кишки взрослой крысы: энтероциты со щеточной каемкой (↑↑), бокаловидная клетка (↑), строма, кровеносные и лимфатический капилляры; продольный полутонкий срез ворсинки (окраска толуидиновым голубым), объектив ×55, окуляр ×12,5; *b* — ворсинки (↑) уплощены, видна складчатая поверхность эпителия (↑↑), увеличение 200; *в* — структурные компоненты — базальная мембрана (↑) эпителия, строма, кровеносные (☆) и лимфатические капилляры; поперечный полутонкий срез ворсинки (окраска толуидиновым голубым), объектив ×55, окуляр ×12,5; *г* — структурные компоненты — эпителий, строма, кровеносные (↑) и лимфатический (↑↑) капилляры; продольный срез ворсинки, увеличение 200 (рисунок подготовлен авторам)

Fig. 1. General view of the jejunal villi in an adult rat: *a* — structural components of a jejunal villus in an adult rat. Enterocytes with a brush border (↑↑), a goblet cell (↑), the stroma, blood and lymphatic capillaries. Longitudinal semithin section of a villus (stained with toluidine blue), objective ×55, ocular ×12.5; *b* — the villi (↑) are flattened, showing the folded surface of the epithelium (↑↑). Magnification: 200; *c* — structural components — the basement membrane (↑) of the epithelium, the stroma, blood (☆) and lymphatic capillaries. Transverse semithin section of a villus (stained with toluidine blue), objective ×55, ocular ×12.5; *d* — structural components — the epithelium, the stroma, blood (↑) and lymphatic (↑↑) capillaries. Longitudinal section of a villus. Magnification: 200 (the figure is prepared by the authors)

Количественный анализ плотности кровеносных капилляров показал ее увеличение в верхних отделах ворсинки. При функциональной нагрузке число перфузируемых капилляров возрастает на 48% по сравнению с состоянием покоя, что свидетельствует о значительном функциональном резерве микроциркуляторного русла.

При исследовании ультраструктурных особенностей кровеносных микрососудов наблю-

дали сохранение основного плана строения при различных функциональных состояниях. Стенка прекапиллярной артериолы диаметром 14,7–17,2 мкм образована эндотелием, базальной мембраной и перицитами (рис. 2).

Эндотелиальные клетки характеризуются уплощенной формой с ориентацией вдоль длинной оси сосуда и содержат значительное количество микрофиламентов и микротрубочек. Межклеточные контакты представлены

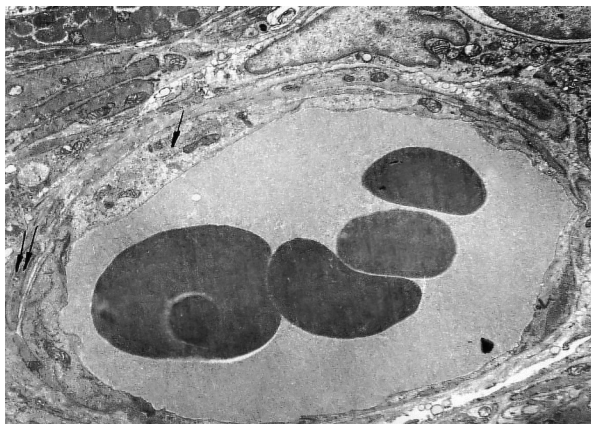


Рис. 2. Прекапиллярная артериола ворсинки тощей кишки взрослой крысы: профиль микрососуда образован эндотелиоцитами (↑), в составе стенки видны перициты (↑↑), увеличение 18 000 (рисунок подготовлен авторами)

Fig. 2. Precapillary arteriole in the jejunal villus of an adult rat. Electron micrograph shows the vessel profile formed by endothelial cells (↑) with pericytes (↑↑) incorporated into the wall structure. Magnification: 18,000 (the figure is prepared by the authors)

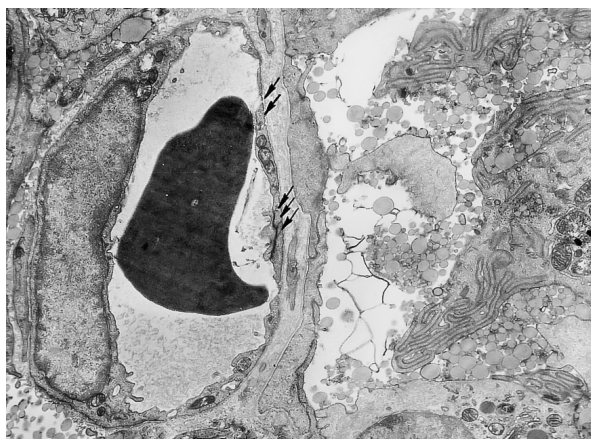


Рис. 3. Профиль поперечного среза кровеносного капилляра подэпителиальной капиллярной сети ворсинки тощей кишки взрослой крысы. Стенка капилляра образована эндотелиоцитами, перицитом и базальной мембраной (↑). Фенестрированные участки (↑↑) и зоны межклеточных контактов (↑↑↑) эндотелия обращены к эпителию ворсинки, увеличение 6000 (рисунок подготовлен авторами)

Fig. 3. Profile of a transverse section through a blood capillary from the subepithelial capillary network in the jejunal villus of an adult rat. The capillary wall is composed of endothelial cells, a pericyte, and a basement membrane (↑). The fenestrated regions (↑↑) and zones of intercellular contacts (↑↑↑) of the endothelium are oriented toward the villus epithelium. Magnification: 6000 (the figure is prepared by the authors)



Рис. 4. Микрофиламенты (↑) в эндотелиоците прекапиллярной артериолы. Ворсинка тощей кишки взрослой крысы, увеличение 30 000 (рисунок подготовлен авторами)

Fig. 4. Microfilaments (↑) in an endothelial cell of a precapillary arteriole. Jejunal villus of an adult rat. Magnification: 30,000 (the figure is prepared by the authors)

преимущественно плотными и щелевыми соединениями, причем количество специализированных контактных комплексов варьирует от 1 до 3–5.

Характерная особенность прекапиллярной артериолы — полное отсутствие гладких миоцитов в ее стенке. В эндотелии артериолы во всех его зонах находится большое количество микрофиламентов и микротрубочек (рис. 3). Перициты образуют практически непрерывный слой, охватывающий эндотелиальную трубку. Истончение сосуда к верхушке ворсинки происходит за счет уменьшения перичитарного окружения и толщины эндотелиальных клеток.

Исследование проницаемости с использованием пероксидазы хрена показало, что транспортные характеристики артериол не изменяются при различных функциональных состояниях.

Продукт пероксидазной реакции заполняет межклеточную щель только до уровня специализированных контактов, демонстрируя эффективность барьерной функции.

В маргинальных микрососудах диаметром 8–16 мкм отмечено постепенное увеличение

количества фенестр по направлению к основанию ворсинки. В этих сосудах преобладают точечные плотные контакты, а элементы цитоскелета представлены менее упорядоченно.

Периферическая подэпителиальная сеть образована капиллярами диаметром 5–8 мкм с характерной полярной ориентацией фенестрированных участков эндотелия в сторону базальной мембраны кишечного эпителия (см. рис. 3). Образование узкого подэпителиального перикапиллярного пространства шириной 0,3–0,5 мкм создает оптимальные условия для транспорта веществ.

При анализе везикулярного транспорта обнаружено неравномерное распределение плазмолеммальных везикул (рис. 4) с преобладанием цитоплазматической фракции (55,7%). Маркирование пероксидазой показало градуальное уменьшение содержания трейсера от люминальной к базальной фракции везикул, что свидетельствует об активном трансэндотелиальном переносе.

Исследование проницаемости фенестр и трансэндотелиальных каналов продемонстрировало их способность к пропусканию белков средней молекулярной массы. При этом отмечается градиентное распределение маркера в интерстиции с максимальной концентрацией в зонах расположения этих транспортных коммуникаций.

Сравнительный анализ проницаемости в различных функциональных состояниях показал, что при пищевой нагрузке не только увеличивается количество доступных для транспорта коммуникаций, но и возрастает их проницаемость, особенно в отношении межклеточных контактов и диафрагм фенестр.

Эксперименты с ретроградным транспортом пероксидазы из просвета желудочно-кишечного тракта подтвердили возможность двустороннего перемещения макромолекул через эндотелиальный барьер, хотя эффективность этого процесса значительно уступает прямому транспорту из кровеносного русла.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные позволяют рассматривать микроциркуляторное русло кишечной ворсинки как высоко адаптивную систему, структурная организация которой обеспечивает эффективный транспорт питательных веществ при различных функциональных состояниях организма.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи, прочли и одобрили финальную версию перед публикацией.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

Источник финансирования. Авторы заявляют об отсутствии внешнего финансирования при проведении исследования.

Информированное согласие на публикацию. Авторы заявляют, что для публикации данной статьи письменное согласие пациентов на публикацию медицинских данных не требуется, так как статья не содержит персональных данных пациентов.

ADDITIONAL INFORMATION

Authors' contribution. All authors made a substantial contribution to the conception of the study, acquisition, analysis, interpretation of data for the work, drafting and revising the article, final approval of the version to be published and agree to be accountable for all aspects of the study.

Competing interests. The authors declare that they have no competing interests.

Funding. This study was not supported by any external sources of funding.

Consent for publication. Written consent from the patient for publication of relevant medical information within the manuscript not required, since the article does not contain personal data of patients.

ЛИТЕРАТУРА

1. Карелина Н.Р., Кашин А.Д., Здорикова М.А. и др. Микроангиоархитектоника кишечной ворсинки. Вестник новых медицинских технологий. 2020;27(4):11–14. <https://doi.org/10.24411/1609-2163-2020-16727>. EDN: KZKSUV.
2. Карелина Н.Р., Сесорова И.С., Безнусенко Г.В. и др. Ультраструктурные основы процесса образования лимфы. Морфология. 2017;151(2):7–19. EDN: YPEEWZ.
3. Nikonova M.A., Sesorova I.S., Dimov I.D. et al. Effect of the First Feeding on Enterocytes of Newborn Rats. International Journal of Molecular Sciences. 2022;23(22):14179. <https://doi.org/10.3390/ijms232214179>. EDN: LJERRH.

4. Sesorova I.S., Kashin A.D., Sesorov V.V. et al. Cellular and sub-cellular mechanisms of lipid transport from gut to lymph. *Tissue Cell*. 2021;72:101529. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2021.101529>. EDN: LWJXMJ.
5. Denisova G.N., Dimov I.D., Zaitseva A.V. et al. Overloading of differentiated Caco-2 cells during lipid transcytosis induces glycosylation mistakes in the Golgi complex. *Biocell*. 2021;45(3):773–783. <https://doi.org/10.32604/BIOCELL.2021.014233>. EDN: GINNMB.
6. Sesorova I.S., Kazakova T.E., Zdorikova M.A. et al. Structure of the enterocyte transcytosis compartments during lipid absorption. *Histochemistry and Cell Biology*. 2020;153(6):413–429. <https://doi.org/10.1007/s00418-020-01851-3>. EDN: EPQBUU.
7. Карелина Н.Р., Кашин А.Д., Здорикова М.А. и др. Механизмы транспорта липидов через энтероцит кишечной ворсинки. Российские биомедицинские исследования. 2020;5(2):24–30. EDN: JEKOES.
8. Казакова Т.Е., Димов И.Д., Карелина Н.Р. и др. Ультраструктура энтероцита кишечной ворсинки мыши в состоянии относительного функционального покоя. Вестник новых медицинских технологий. 2018;25(4):46–50. EDN: YRWKNF.
9. Карелина Н.Р., Миронов А.А., Пелих К.И. и др. Структурно-функциональные основы всасывания в кишечной ворсинке. Российские биомедицинские исследования. 2017;2(2):34–43. EDN: YUOSVR.
2. Karelina N.R., Sesorova I.S., Beznusenko G.V. et al. Ultrastructural basis of the lymph formation process. *Morfologiya*. 2017;151(2):7–19. (In Russ.). EDN: YPEEWZ.
3. Nikonova M.A., Sesorova I.S., Dimov I.D. et al. Effect of the First Feeding on Enterocytes of Newborn Rats. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(22):14179. <https://doi.org/10.3390/ijms232214179>. EDN: LJERRH.
4. Sesorova I.S., Kashin A.D., Sesorov V.V. et al. Cellular and sub-cellular mechanisms of lipid transport from gut to lymph. *Tissue Cell*. 2021;72:101529. <https://doi.org/10.1016/j.tice.2021.101529>. EDN: LWJXMJ.
5. Denisova G.N., Dimov I.D., Zaitseva A.V. et al. Overloading of differentiated Caco-2 cells during lipid transcytosis induces glycosylation mistakes in the Golgi complex. *Biocell*. 2021;45(3):773–783. <https://doi.org/10.32604/BIOCELL.2021.014233>. EDN: GINNMB.
6. Sesorova I.S., Kazakova T.E., Zdorikova M.A. et al. Structure of the enterocyte transcytosis compartments during lipid absorption. *Histochemistry and Cell Biology*. 2020;153(6):413–429. <https://doi.org/10.1007/s00418-020-01851-3>. EDN: EPQBUU.
7. Karelina N.R., Kashin A.D., Zdorikova M.A. et al. Mechanisms of lipid transport through the enterocyte of the intestinal villus. *Rossiyskie biomeditsinskie issledovaniya*. 2020;5(2):24–30. (In Russ.). EDN: JEKOES.
8. Kazakova T.E., Dimov I.D., Karelina N.R. et al. Ultrastructure of the mouse intestinal villus enterocyte in a state of relative functional rest. *Vestnik novykh meditsinskikh tekhnologiy*. 2018;25(4):46–50. (In Russ.). EDN: YRWKNF.
9. Karelina N.R., Mironov A.A., Pelikh K.I. et al. Structural and functional basis of absorption in the intestinal villus. *Rossiyskie biomeditsinskie issledovaniya*. 2017;2(2):34–43. (In Russ.). EDN: YUOSVR.

REFERENCES