

В. Е. МИЛЮКОВ, Н. О. БАРТОШ, Д. А. АВЕРИН

Анализ механизмов функциональной реализации морфологических различий строения сосудов гемомикроциркуляторного русла

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Российский национальный исследовательский медицинский университет им. Н. И. Пирогова» Министерства здравоохранения Российской Федерации, Москва, Россия

117997, Россия, Москва, ул. Островитянова, д. 1

E-mail: averin.damir@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 03.10.24 г.; принята к печати 13.12.24 г.

Резюме

В современном понимании системы обеспечения сосудистой трофики гемомикроциркуляторное русло представляет собой последовательное соединение артериол, прекапилляров, капилляров, посткапилляров и венул, упорядоченных по своему расположению в тканях, а также наличие артериоло-венулярных анастомозов. Дифференцировка различных звеньев микроциркуляторного русла основывается не только на величине просвета сосудов, но и на особенностях строения их стенок и выполняемых функций. Основным обменным звеном системы кровообращения человека является капиллярное русло, в котором в настоящее время описано наличие трех типов капилляров, различие которых устанавливается особенностями строения их стенок. При этом морфологические различия строения стенки капилляров определяют существенные отличия в выполняемых ими функциях, что вызывает ряд критических замечаний по обоснованности объединения капилляров в один вид сосудов только на основе отсутствия различий диаметра. Кроме того, при формировании объективной морфофункциональной оценки организации гемомикроциркуляторного русла органа и/или ткани требуется оценка топографо-анатомических закономерностей архитектоники и взаиморасположения различных типов капилляров в сосудистой сети органов и тканей, которые могут быть определены с помощью современных методов морфометрии. Результатами дальнейших исследований этой направленности могут стать новые знания о закономерностях организации кровоснабжения, позволяющие детализировать роль различных микрососудов в организации микрогемодинамики и обменных процессов в органах и тканях в норме и при патологии, а также найти важное прикладное использование в разработке новых методов селективной доставки лекарственных препаратов к очагу патологического процесса при различных заболеваниях человека.

Ключевые слова: типы капилляров, органоспецифичность, эндотелиальная стенка, адресная доставка, фармакотерапия

Для цитирования: Милюков В. Е., Бартош Н. О., Аверин Д. А. Анализ механизмов функциональной реализации морфологических различий строения сосудов гемомикроциркуляторного русла. Регионарное кровообращение и микроциркуляция. 2025;24(1):101–109. <https://doi.org/10.24884/1682-6655-2025-24-1-101-109>.

V. E. MILYUKOV, N. O. BARTOSH, D. A. AVERIN

Analysis of mechanisms of functional implementation of morphological differences in the structure of hemomicrocirculatory vessels

Pirogov Russian National Research Medical University, Moscow, Russia

1, Ostrovityanova str., Moscow, Russia, 117997

E-mail: averin.damir@yandex.ru

Received 03.10.24; accepted 13.12.24

Summary

In the modern understanding of the system of vascular trophic support, the haemomicrocirculatory bed is a sequential connection of arterioles, precapillaries, capillaries, postcapillaries and venules, ordered by their location in tissues, as well as the presence of arteriolo-venular anastomoses. Differentiation of various links of the microcirculatory bed is based not only on the size of the vessel lumen, but also on the peculiarities of the structure of their walls and the functions performed. The main metabolic link of the human circulatory system is the capillary bed, in which the presence of three types of capillaries is currently described, the distinction of which is established by the peculiarities of the structure of their walls. At the same time, morphological differences of capillary wall structure determine essential differences in their functions, which causes a number of critical comments on the validity of uniting capillaries into one type of vessels only in the absence of diameter differences. In addition, when forming an objective morphofunctional assessment of the organization of the haemomicrocirculatory bed

of an organ and/or tissue, it is necessary to evaluate topographic-anatomical regularities of the architectonics and mutual location of different types of capillaries in the vascular network of organs and tissues, which can be determined using modern methods of morphometry. The results of further research in this direction can become new knowledge about the regularities of blood supply organization, allowing to detail the role of various microvessels in the organization of microhemodynamics and metabolic processes in organs and tissues in norm and pathology, as well as find an important applied use in the development of new methods of selective drug delivery to the focus of pathological process in various human diseases.

Keywords: types of capillaries, organospecificity, endothelial wall, targeted delivery, pharmacotherapy

For citation: Milyukov V. E., Bartosh N. O., Averin D. A. Analysis of mechanisms of functional implementation of morphological differences in the structure of hemomicrocirculatory vessels. *Regional hemodynamics and microcirculation*. 2025;24(1):101–109. <https://doi.org/10.24884/1682-6655-2025-24-1-101-109>.

Введение

Система кровообращения в организме человека выполняет функции, необходимые для поддержания его жизнедеятельности, а гемомикроциркуляторное русло (ГМЦР), от которого напрямую зависят и через которое регулируются все жизненно важные обменные процессы, играет ключевую роль в поддержании гомеостаза, являясь неотъемлемой частью системы кровообращения.

В состав ГМЦР входят артериолы, прекапилляры, капилляры, посткапилляры, венулы и артериоло-венулярные анастомозы, представляющие собой пути переброса крови из артериального русла в венозное. Нарушения в системе микроциркуляции неизбежно ведут к потере своих функций клетками данного региона и, следовательно, к потере функций всего органа. Именно поэтому изучение гемомикроциркуляторного русла, и особенно его капиллярного звена, которое является основным обменным звеном в системе кровообращения, крайне важно с клинической точки зрения.

Любой лекарственный препарат состоит из нескольких элементов, включающих в себя: активное вещество, обладающее лечебными свойствами и предназначенное для достижения определенного терапевтического эффекта; вспомогательные вещества, включающие различные добавки для обеспечения стабильности, длительности хранения и удобства использования препарата; носитель, то есть материал, который служит основой для фиксации и транспортировки активного вещества и вспомогательных веществ, и оболочку, защищающую активное вещество от воздействия окружающей среды и/или для обеспечения контролируемого высвобождения препарата в организме.

Одной из основных тенденций в современной фармакологии является создание систем направленного транспорта лекарств, так как препарат, введенный в организм традиционными способами, распределяется в нем относительно равномерно, проникая не только в органы-мишени, где он должен обеспечить терапевтический эффект, но и в другие органы, где действие препарата может носить негативный характер [1, 2]. Целенаправленное концентрирование лекарственного препарата в патологическом очаге при обеспечении адресной доставки позволит резко снизить нежелательные реакции организма на медикаментозное воздействие, поможет сократить его количество и кратность введения лекарственных препаратов, необходимые для достижения терапевтического эффекта [1].

Исходя из этого очевидно, что знание морфо-функциональных характеристик, взаимного расположения микрососудов в ГМЦР, их архитектоники и органноспецифичности необходимо для оценки жизнеспособности органов в различных состояниях, понимания этапов патогенеза заболеваний и реконвалесценции, а также для разработки новых способов селективной доставки лекарственных средств в очаг поражения или патологического процесса.

Гемомикроциркуляторное русло

Одним из основоположников понятия о гемомикроциркуляторном русле является В. В. Куприянов, который в своей монографии «Пути микроциркуляции» описал подробно строение кровеносных сосудов в различных тканях, их архитектонику и патоморфологические изменения при развитии заболеваний [3]. Также, В. В. Куприяновым с соавторами в морфологическую науку было введено понятие «модуль» (функциональный элемент органа), которое включает в себя определенный отдел микроциркуляторного русла и его тканевое окружение. Согласно работам В. В. Куприянова, модуль, составляющий гистофизиологическую систему органа, включает, помимо кровеносных сосудов, также лимфатические сосуды, специализированные паренхиматозные клетки, нервные волокна и соединительнотканную строму [4]. В функциональном отношении каждый микрососудистый модуль обеспечивает кровоснабжение отведенного ему микро-региона органа и поддержание в нем гомеостаза [3]. Модульное построение гемомикроциркуляторного русла обеспечивает мозаичность и автономность включения и выключения из кровотока отдельных органических микрорегионов в зависимости от локальных потребностей в доставке крови [3].

Наиболее оптимальное определение гемомикроциркуляции, по нашему мнению, сформулировал Г. И. Мchedlishvili в конце XX века (1989 г.) [5], который описал гемомикроциркуляцию как функционирование капилляров и прилегающих к ним мельчайших артериол и венул, процессы транспорта веществ между кровью и окружающими тканями и закономерности течения крови по микрососудам в условиях нормы и патологии [4].

Компоненты гемомикроциркуляторного русла

Согласно современной классификации, в состав гемомикроциркуляторного русла входят: артериолы, прекапилляры, капилляры, посткапилляры, венулы и артериоло-венулярные анастомозы [6].

Первым звеном гемомикроциркуляторного русла выступают артериолы, являющиеся конечным отделом артериального звена кровеносной системы. Среди них выделяют сосуды-стабилизаторы давления (резистентные сосуды) и распределители капиллярного кровотока (прекапилляры). Среднее давление в резистентных артериолах составляет 35–70 мм рт. ст., а в прекапиллярах – 30–35 мм рт. ст. [4, 7].

Диаметр просвета артериол зависит от сосудистого тонуса [8]. В среднем же диаметр сосудов-стабилизаторов давления колеблется в пределах от 50 до 100 мкм. Он постепенно уменьшается по мере приближения резистентных артериол к прекапиллярам, чей диаметр составляет менее 15 мкм [4, 7]. Разница в строении резистентных и терминальных артериол заключается также в количестве слоев гладкомышечных клеток. Если в случае резистентных артериол слоев может быть несколько, то в прекапиллярах выявляется только один непрерывный слой гладкомышечных клеток [4, 7].

В стенке терминальной артериолы (прекапилляре) имеется прекапиллярный сфинктер, обладающий сократительной способностью, что обеспечивает регуляцию уровня нутритивного кровотока через капилляры [4]. Он представляет собой несколько гладкомышечных клеток, расположенных циркулярно в стенке артериолы и осуществляет перераспределение крови в зависимости от изменения физиологических потребностей в тканевом метаболизме. Увеличение метаболизма приводит к вазодилатации резистивных сосудов и расслаблению прекапиллярных сфинктеров за счет уменьшения тканевого PO_2 и интерстициального накопления вазоактивных метаболитов, таких как H^+ , K^+ и аденозин [9].

Кроме того, прекапиллярные сфинктеры участвуют в венозно-артериальных реакциях ГМЦР, необходимых для ауторегуляции тканевого кровотока, поддержании гомеостаза и стабильности капиллярного давления. При повышении венозного давления прекапиллярные сфинктеры сокращаются, диаметр мелких артериол уменьшается (миогенный механизм), а венозные сосуды пассивно увеличиваются в диаметре (пассивное растяжение) [10, 11]. Так, в исследовании, проведенном S. A. Zambach et al. (2021), было показано, что повышение синаптической активности, концентрации ацетилхолина, оксида азота, циклического гуанозинмонофосфата, АТФ-чувствительных калиевых каналов и эндотелина-1 оказывает гораздо большее воздействие на прекапиллярные сфинктеры головного мозга, чем на проникающие артериолы, что доказывает ключевую роль прекапиллярных сфинктеров в перфузии головного мозга.

Артериолы хорошо адаптированы для регуляции тока крови, поскольку они способны изменять диаметр внутреннего просвета в процентном отношении значительно больше, чем любой другой сосудистый элемент кровеносной системы [8]. Их просвет может как увеличиваться в диаметре на 50 % от физиологического уровня [8], так и значительно уменьшаться вплоть до полного закрытия у прекапилляров [12]. Артериолы формируют и поддерживают уменьшение диаметра сосудов в ответ на высокое внутрисосудистое

давление (миогенный ответ) и переходят в расширенное состояние при увеличении кровотока (расширение с учетом кровотока) [13]. Кроме того, они реагируют на любые изменения в химической среде, расширяются при локальной гипоксии или в ответ на различные медиаторы при высокой метаболической активности паренхимы [13].

Артериолы также участвуют и в обменных функциях микроциркуляторного русла. Их стенки проницаемы для кислорода и углекислого газа, поэтому значительный обмен дыхательных газов происходит именно на уровне этого звена системы кровообращения [14].

Следующим отделом ГМЦР является капиллярное звено. Плотность капиллярной сети зависит от физиологического состояния организма, а также является органоспецифичной. Для латеральной широкой мышцы бедра (*m. vastus lateralis*) у трех групп мужчин с различной физической нагрузкой, представленных нетренированными студентами, спортсменами, тренирующимися на выносливость $7,8 \pm 2,9$ лет, и спортсменами, занимающимися как спринтовыми, так и силовыми тренировками с $12,8 \pm 8,7$ -летним стажем, плотность капиллярной сети составила 245, 308 и 325 капилляров на mm^2 соответственно [15]. Для ногтевого ложа в физиологических условиях плотность сети равна 9–13 капилляров на mm^2 [16].

Метаболические потребности тканей различны, в связи с чем наблюдается тканеспецифическое различие в строении архитектоники капиллярной сети. Так, в сетчатке глаза капиллярная сеть образует радиальную структуру, для скелетных мышц характерно параллельное расположение сосудов, а для печени – плотные сосудистые сети [17].

В скелетной мышце ориентация капилляров в основном соответствует длинной оси мышечных волокон, формируя при этом также и перекрестные соединения – анастомозы [18, 19], основной функцией которых является обеспечение альтернативных путей обхода временных препятствий, вызванных деформацией капилляров при укорочении мышечных волокон во время сокращений [20]. В исследованиях на различных животных было показано, что количество функционирующих межкапиллярных анастомозов на длину капилляра 1,000 мкм равно пяти в различных скелетных мышцах [19], однако при перегрузке мышцы происходит значительное увеличение числа этих функционирующих анастомозов [18]. Важно, что при повышении физической нагрузки повышается и процент функционирующих капилляров [4], который при физиологической норме составляет всего около 25–30 %, что не является особенностью скелетной мышечной ткани, а характерно для всего ГМЦР организма [4, 21].

Помимо скелетной мышечной ткани, наличие межкапиллярных анастомозов установлено также в собственной сосудистой оболочке глаза [22], в почках [23], в ногтевой складке [24], в сердце [25], в мягкой мозговой оболочке [26] и в поджелудочной железе [27].

Так, в сердце межкапиллярные анастомозы способствуют формированию более плотной капиллярной

сети, уменьшению расстояния между рядом расположенными обменными сосудами, что необходимо для удовлетворения высоких метаболических потребностей миокарда [25]. В мягкой мозговой оболочке формируется сеть капилляров различного диаметра (от 3 мкм до 5–7 мкм), анастомозирующих между собой [26]. Для поджелудочной железы характерно наличие капиллярных анастомозов между экзокринным и эндокринным отделами железы (островково-ацинарные капиллярные анастомозы) [27].

Давление крови на входе в капилляр составляет около 30 мм рт. ст., в то время как на выходе уменьшается до 10 мм рт. ст., в результате чего кровь перемещается с относительно низкой скоростью, составляющей около 0,5 мм/с [4, 8]. Это способствует осуществлению капиллярами главной функции: газообмену и обмену веществ [4, 7, 8]. Капилляры, имеющие диаметр от 3–5 мкм до 30–40 мкм, располагаются между артериальным и венозным отделами системы кровообращения [7]. Стенка капилляра состоит из эндотелиальной и адвентициальной оболочек, окружена перицитами (клетками Руже) и лишена гладкомышечных клеток [4, 16].

Венулы представляют собой конечное звено гемомикроциркуляторного русла. Они подразделяются на посткапиллярные венулы (посткапилляры) и собирательные венулы [7]. Функция венул заключается в депонировании крови [4], что обусловлено большим просветом (по сравнению с артериальным руслом) и податливой растяжению стенкой.

Диаметр посткапилляров, образующихся при слиянии капилляров, составляет обычно 8–30 мкм. Они растяжимы, обладают высокой проницаемостью и лишены мышечных клеток [7, 8]. Перициты встречаются и в посткапиллярах [28]. Обмен жидкостью и макромолекулами между кровью и тканями наряду с прекапиллярами и капиллярным звеном осуществляется и в посткапиллярах [8, 28].

Диаметр собирательных венул, для которых характерен плотный слой покрывающих их перицитов, широко варьируется и в обычных условиях находится в пределах от 25 до 50 мкм [7]. На их протяжении перицитарный слой стенок трансформируется в гладкомышечный при переходе в мышечные венулы, имеющие один/два слоя гладкомышечных клеток и диаметр от 50 до 150 мкм [29]. Далее мышечные венулы переходят в мелкие собирательные вены, диаметр которых варьируется в пределах от 150 до 300 мкм, с включением пучков коллагеновых и эластических волокон [29].

Помимо артериол, прекапилляров, капилляров, посткапилляров и венул, в состав гемомикроциркуляторного русла входят также артериоло-венулярные анастомозы, по которым осуществляется кровоток, минуя капилляры [4, 9].

На уровне современных морфологических знаний выделяют четыре основных типа устройства ГМЦР [6]. Первый, классический, представляет последовательное соединение артериол и венул через сеть капилляров. Второй, мостовой, характеризуется наличием связующего канала артериолы с венулой (метартериола) в обход капиллярного звена. Третий,

сетевой, обладает развитой системой соединений как через сеть капилляров, так и через артериоло-венулярные анастомозы. Его чертой является наличие кольцевидных образований из артериол, сообщаящихся с подобными венулярными кольцевидными структурами через систему капилляров. Четвертый тип – сочетание сетевого с кольцевой артериолой, от которой отходят мелкие артериолы, распадающиеся на капилляры, участвующие в образовании сети в виде корзиночек и клубочков [6].

Таким образом, существуют две системы тока крови в микрососудах, позволяющие наиболее эффективно адаптировать функционирование гемомикрососудистого русла к потребностям определенного органа в данный момент: капиллярный (нутритивный) кровоток и шунтирующий юктакапиллярный (ненутритивный кровоток). Последний осуществляется артериоло-венулярными анастомозами [4, 9], которые необходимы для перераспределения кровотока и теплообмена, в то время как нутритивный кровоток имеет место не только в пределах капиллярного отдела гемомикроциркуляторного русла, но и на уровне пре- и посткапилляров [8].

Классификация капилляров

Капилляры были впервые описаны М. Мальпиги в 1661 г. в работе «Анатомические наблюдения над легкими», и выделение данных микрокомпонентов кровеносного русла основывалось исключительно на их размере [30].

После многочисленных исследований, посвященных морфологической организации капилляров, в XX веке было представлено разделение данных микрососудов на три основных типа в соответствии с различиями в строении их стенки, позволяющими выделить непрерывные (соматические), фенестрированные (висцеральные) и синусоидные (прерывистые) капилляры (таблица) [31–33].

Таблица выполнена в авторской модификации на основе следующих литературных источников [33, 34].

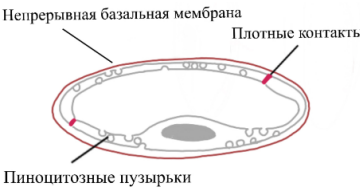
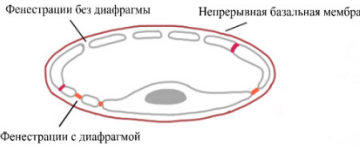
Непрерывные (соматические) капилляры

Непрерывные капилляры описаны в легких, мозге, скелетных мышцах, сетчатке глаза, коже [31, 35–37]. Эндотелиальные клетки капилляров непрерывного типа соединены между собой плотными контактами, которые блокируют прохождение макромолекул [31]. При этом непрерывные капилляры содержат плазмолеммальные везикулы, или кавеолы, и трансэндотелиальные каналы, которые являются путями для транскапиллярного обмена [4, 36]. Самое большое количество кавеол характерно именно для данного типа капилляров, особенно для капилляров сердца, легких, скелетной мышечной ткани. Исключением являются капилляры, принимающие участие в образовании гематоэнцефалического барьера, кавеолы в которых встречаются довольно редко [37].

Такое строение эндотелиальной стенки непрерывных капилляров позволяет им осуществлять защитную функцию [4, 36]. Отсутствие фенестраций в стенке капилляров, наличие плотных контактов, что значительно ограничивает парацеллюлярную

Сравнительная характеристика различных типов капилляров

Comparative characteristics of different types of capillaries

Тип эндотелиальной стенки	Орган	Свойства	Функции
Непрерывный тип эндотелиальной стенки 	Сетчатка, мозг, спинной мозг, тимус	Плотные и адгезивные контакты. Эффективность парацеллюлярной проницаемости обусловлена плотными контактами (<1 нм)	Участие в барьерной, защитной функции. Например, формирование гематоэнцефалического барьера капиллярами мозга, аэрогематического – капиллярами легких
	Кожа, мышцы, сердце, жировая ткань, легкие	Адгезивные контакты и меньший процент плотных контактов. Уровень парацеллюлярной проницаемости повышается (<5 нм)	
Фенестрированный тип эндотелиальной стенки 	Кожа, экзокринные железы, почки (перитубулярные капилляры), эндокринные железы, слизистая кишечника, лимфатический узел	Образование фенестр, которые снабжены диафрагмой. Верхний предел парацеллюлярного транспорта обусловлен наличием диафрагмы (<6–12 нм)	Участие в переносе больших количеств секретируемого продукта и/или поглощенных питательных веществ
	Почки (клубочковые капилляры	Поры (50–100 нм), у которых нет диафрагмы. Верхний предел парацеллюлярного транспорта обусловлен присутствием гликокаликса (<15 нм)	
Синусоидный тип эндотелиальной стенки 	Печень, селезенка, красный костный мозг	Диаметр пор значительно увеличен в сравнении с другими типами (50–350 нм), отсутствие диафрагмы	Участие в гемопоэзе (костномозговые пазухи), обработка клеток крови (селезеночные пазухи), обмен макромолекул, фильтрация

проницаемость, и низкий уровень пиноцитоза эндотелиоцитами позволяет им быть первичной и важнейшей структурой гематоэнцефалического барьера, выполняющей барьерную, метаболическую и транспортную функции [36, 38]. R. D. Minshall, A. B. Malik (2006) в своих исследованиях пришли к заключению, что отсутствие парацеллюлярного переноса макромолекул через эндотелий капилляров головного мозга в связи с многочисленными плотными контактами осуществляет контролируемое прохождение белков главным образом посредством везикулярного транспорта, используя свою кавеоларную систему для переноса таких белков, как альбумин [39]. Однако другими исследователями этот вывод был подвергнут сомнению, поскольку у мышей с нулевым уровнем кавеолина-1 и отсутствием кавеол в эндотелиальных клетках не наблюдалось дефекта в прохождении белков через гематоэнцефалический барьер [40].

Сосудисто-тканевые структуры легких формируют аэрогематический барьер, который образован капиллярным эндотелием, альвеолярным эпителием и внеклеточным матриксом, содержащим базальные мембраны двух клеточных слоев [41]. В связи с отсутствием фенестраций в эндотелии капилляров (непре-

рывных капилляров) образуется «барьер», который предотвращает прохождение форменных элементов крови в альвеолы [30].

Непрерывные капилляры принимают участие в формировании гематоретинального барьера, который регулирует перемещение растворенных веществ и клеток из крови в ткани и предотвращает достижение циркулирующими гидрофильными вазоактивными веществами гладкой мускулатуры сосудов. Диаметр просвета капилляров сетчатки колеблется от 3,5 до 6 мкм, в среднем – 4,9 мкм [42].

Непрерывные капилляры обладают также выраженной органоспецифичностью [31, 35]. D. Ribatti et al. (2002) ввели понятия «тонкого и толстого» непрерывного эндотелия. В непрерывных капиллярах с толстой стенкой эндотелиальная клетка по толщине больше 2 мкм, а с тонкой – меньше 1 мкм [35]. Первый тип эндотелия встречается в капиллярах скелетной и сердечной мышечных тканей, яичниках, яичках, в то время как второй – в центральной нервной системе и коже [35]. Показано, что капилляры непрерывного типа, встречающиеся в легких и мышцах, являются более «дырявыми», чем те, которые встречаются в мозге [31].

В экспериментальных исследованиях, выполненных в конце XX века [43, 44], была показана сниженная экспрессия фактора роста эндотелия сосудов (VEGF; англ. Vascular endothelial growth factor) и его рецепторов в различных тканях с капиллярами без фенестраций.

Фенестрированные (висцеральные) капилляры

Фенестрированные капилляры описаны в эндокринных и экзокринных железах, желчном пузыре, кишечных микроворсинках и в почках [31, 45]. Таким образом, фенестрированный тип капилляров представлен в тканях, где необходим перенос больших количеств секретируемого продукта и/или поглощенных питательных веществ. Обнаружен данный тип капилляров также в органах, служащих для выделения и поглощения больших количеств воды с растворенными в ней веществами [31].

Фенестрированные (висцеральные) капилляры имеют многочисленные фенестры, которые снабжены диафрагмой [45, 46]. Субструктура диафрагмы-мембраны толщиной около 5–6 нм [47], состоит из двух центрально расположенных фиброзных колец, которые соединены с порами с помощью радиально ориентированных фибрилл [45, 46]. Фенестры капилляров имеют диаметр около 40 нм, в связи с чем в данном типе микрососудов существенно увеличивается проницаемость стенки по сравнению с непрерывными капиллярами, осуществляя тем самым трансэндотелиальный обмен [4, 45].

Существуют разные виды капилляров данного типа [46, 48]. Описаны капилляры, в которых поры охватываются диафрагмой, и капилляры, в фенестрах которых диафрагма отсутствует [46]. К последнему виду можно отнести почечные клубочковые капилляры, размеры фенестр которых больше представленных в фенестрированных капиллярах, располагающихся в других органах (от 50 нм до 100 нм) [48]. Данная структура эндотелия капилляров почки необходима для обеспечения процесса фильтрации [48], а также для создания возможности прохождения низкомолекулярных белков через цитоплазму эндотелиальных клеток [40].

Отличительная особенность фенестрированного типа капилляров – высокая экспрессия фактора роста эндотелия сосудов (VEGF; англ. Vascular endothelial growth factor). Он является важным регулятором васкулогенеза (образование и развитие кровеносных сосудов *de novo*), ангиогенеза (создание новых сосудов из уже существующих) и сосудистой проницаемости [43]. VEGF является главным регулятором белка, ассоциированного с везикулами плазмалеммы (PLVAP; *plasmalemma vesicle-associated protein*), за счет которого фактор и обеспечивает фенестрацию эндотелиальной стенки [44].

Была показана постоянная экспрессия VEGF в тканях с фенестрированным типом эндотелия, в то время как в различных тканях с капиллярами без фенестраций она была снижена [43]. Так, мРНК, кодирующая фактор роста эндотелия сосудов, экспресировалась в эндотелиальных клетках сосудистого сплетения и почечного клубочка [35]. VEGF в силу

своей активности, влияющей на проницаемость, может индуцировать и стабилизировать фенотип именно фенестрированных капилляров [35].

Синусоидные капилляры

Синусоидные (прерывистые) капилляры описаны в печени, селезенке, красном костном мозге [8, 49]. Они содержат большие прерывистые участки между эндотелиальными клетками в сочетании с фенестрами, что позволяет проходить через них как макромолекулам, так и форменным элементам крови [31]. Строение стенок таких капилляров напоминает сито, что указывает на их фильтрационное предназначение [50]. В связи со значительными размерами пор данный тип капилляров играет центральную роль в регуляции обмена макромолекул, растворенных веществ и жидкости между кровью и окружающими тканями [50]. Некоторые вещества переносятся процессом эндоцитоза, в то время как другие транспортируются в окружающие ткани через поры (фенестры без диафрагмы с радиусом 50–350 нм) одновременно в двух направлениях [51, 52]. Эффективность транспорта макромолекул обусловлена размером, зарядом и химическими свойствами молекул [52].

В целом же капилляры синусоидального типа отличаются от фенестрированных капилляров отсутствием непрерывной базальной мембраны и размерами пор [35, 45]. Для синусоидного типа характерна прерывистая базальная мембрана с нарушенной целостностью [31, 45].

Обсуждение проблемы и заключение

Классификация, предусматривающая выделение трех типов капилляров – непрерывного, фенестрированного и синусоидного – основывается на различии в особенностях строения стенок данных микрососудов, а морфологические различия строения стенки капилляров также влекут за собой существенные различия в выполняемых ими функциях.

По нашему мнению, несмотря на схожесть капилляров различных органов в строении стенок и функциях внутри своего типа (непрерывного, фенестрированного или синусоидного), представленная классификация не является оптимальной, поскольку не учитывает выраженную тканевую и органную специфичность капилляров.

Еще в 1965 году Гвидо Майно (G. Majno) писал: «Электронная микроскопия показала, что существует почти столько же разновидностей капилляров, сколько всего органов и тканей» [49]. Позже, в 1984 году, основываясь только на морфологических данных, М. и N. Simionescu пришли к следующему выводу: «Каждый орган и ткань, а также каждый сегмент их микрососудистого русла имеют свой собственный характерный эндотелий» [49].

Многие исследователи [33, 53–55] описывают в одном органе одновременное присутствие капилляров с различными характеристиками стенки. Так, капилляры печени имеют, в зависимости от зоны расположения в структурно-функциональной единице, от стадии развития и возраста организма, свои морфологические особенности [53]. Синусоидные

капилляры центрлобулярной области имеют эндотелиальную выстилку с более высокой степенью пористости в сравнении с капиллярами перипортальной области. Так, у человека перипортальная пористость составляет 7,6 %, тогда как центрлобулярная – 9,3 %. В то же время диаметр пор у перипортальных синусоидных капилляров больше (111 нм у перипортальных и 105 нм у центрлобулярных) [53]. В почке описаны капилляры фенестрированного типа с диафрагмой и без нее, капилляры непрерывного типа [33]. В мышцах, помимо капилляров соматического (непрерывного) типа с отсутствием фенестраций, были обнаружены капилляры фенестрированного типа [54]. В сосудистой трофике головного мозга (ЦНС) помимо непрерывных капилляров, которые вместе с астроцитами участвуют в формировании гематоэнцефалического барьера, описаны фенестрированные капилляры, располагающиеся в сосудистых сплетениях желудочков [33, 55].

Необходимо подчеркнуть выраженную вариабельность в строении стенок капилляров в зависимости от вида конкретной ткани. Остальные компоненты сосудистого модуля, а именно микроциркуляторного русла (артериолы и венулы различных типов), не обладают столь явными отличиями в строении стенок и выполняемых ими функциях в зависимости от органа или ткани [8].

Капилляры являются неотъемлемой частью того органа, с которым проходят весь путь фило- и онтогенетического развития в рамках единой гистоструктуры. Считается, что эндотелий различных капилляров может формироваться в результате взаимодействия с тканеспецифическими клетками паренхимы и их продуктами [40]. Например, астроциты в центральной нервной системе влияют на дифференцировку эндотелия капилляров головного мозга, способствуя развитию хорошо сформированных плотных соединений, воссоздавая гематоэнцефалический барьер [40, 56]. Это происходит посредством выделения глии Sonic Hedgehog (SHH), стимулирующих экспрессию белков плотных контактов, таких как окклюдин, клаудин-5, клаудин-3, VE-кадгерин [57].

В печени ген GATA4 был идентифицирован как важный регулятор дифференциации синусоидальных эндотелиальных клеток печени (LSEC). LSEC-специфичные Gata4–/– эмбрионы претерпевают значительный переход от синусоидального фенотипа к непрерывному капиллярному фенотипу, сопровождающийся формированием базальной мембраны [57]. BMP9, секретируемый звездчатыми клетками печени Ито, которые покрывают синусоиды печени, был идентифицирован как один из паракринных регуляторов фенестрации синусоидальных эндотелиальных клеток путем регуляции экспрессии GATA4 в LSEC [58].

Разделение капилляров всех тканей и органов на 3 типа, с одной стороны, является оправданным из-за общности в структуре и выполняемых функциях. Но, с другой стороны, объединение капилляров различных органов в конкретный тип есть не совсем корректный подход, по нашему мнению, так как строение капиллярной сети, эндотелиальной стенки отдельных обменных микрососудов является высокодифференцированным и органоспецифичным.

Так, в почке, помимо фенестрированного типа капилляров без диафрагмы, описаны капилляры этого же типа с диафрагмой и капилляры непрерывного типа. В печени также синусоидный тип капилляров в зависимости от области расположения внутри дольки меняет свои характеристики. Капилляры скелетной мышцы и легких, которые относят к непрерывному типу, тоже обладают различными характеристиками.

Капилляры трех типов (непрерывного, фенестрированного и синусоидного) выполняют различные функции, в связи с чем необходимо рассмотрение возможности динамического изменения строения стенки и формирования ангиоархитектоники капиллярной сети в зависимости от выполняемых капиллярами функций в динамике функциональных изменений органов и тканей [59].

По нашему мнению, органоспецифичность капиллярного русла предполагает необходимость классификационной дифференцировки сети ГМЦР не только по органному признаку: печени, почки, мозга, но и по архитектонике звеньев, которая может быть определена с помощью современной морфометрии.

Дальнейшие исследования в области органоспецифичности капилляров, а также архитектоники капиллярного звена могут послужить основой для разработки новых методов адресной доставки лекарственных препаратов в фармакологии для лечения патологических состояний и заболеваний, используя различия строения стенок капилляров как в пределах одного капиллярного звена, так и среди различных тканей и органов. Это должно повысить эффективность воздействия лекарственных средств на очаг поражения, а также уменьшить побочные эффекты.

Конфликт интересов / Conflict of interest

Авторы заявили об отсутствии конфликта интересов. / The authors declare that they have no conflict of interest.

Литература / References

1. Ивонин А. Г., Пименов Е. В., Оборин В. А., и др. Направленный транспорт лекарственных препаратов: современное состояние вопроса и перспективы // Известия Коми научного центра УРО РАН. 2012.1(9). С. 46–55. [Ivonnin AGG, Pimenov EV, Oborin VA, et al. Directed transport of drugs: current state of the issue and prospects. Izvestiya Komi nauchnogo centrum URO RAN. 2012;1(9):46-55. (In Russ.)].
2. Барбарович А. С., Барбарович А. А., Литвинов Г. Е., Пальцева М. Ф. Наноматериалы: доставка лекарственных препаратов // Актуальные проблемы медицины: сб. науч. ст. 2022. Т. 3. С. 3–6. [Barbarovich AS., Barbarovich AA, Litvinov GE, Paltseva MF. Nanomaterials: drug delivery. Actual problems of medicine: collection of scientific articles. 2022;3:3-6. (In Russ.)].
3. Куприянов В. В. Пути микроциркуляции. Кишинев: Картия Молдовеняскэ, 1969. 260 с. [Kupriyanov VV. Pathways of microcirculation. Chisinau: Cartia Moldoveniască; 1969. 260 p. (In Russ.)].
4. Чужан Е. Н., Трибрат Н. С., Ананченко М. Н., Раваева М. Ю. Тканевая микрогемодинамика: влияние низкоинтенсивного электромагнитного излучения миллиметрового диапазона: монография. Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2017. 445 с. [Chujan EN, Tribat NS, Ananchenko MN, Ravaeva MJu. Tkanevaja mikrogemodinamika: vlijanie nizkointensivnogo jele-

ktromagnitnogo izluchenija millimetrovogo diapazona: monografija. Simferopol': IT "ARIAL"; 2017. 445 p. (In Russ.).

5. Мчедlishvili Г. И. Микроциркуляция крови: Общие закономерности регулирования и нарушений. Л.: Наука, 1989. 295 с. [Mchedlishvili GI. Blood microcirculation: General regularities of regulation and disorders. L.: Nauka; 1989. 295 p. (In Russ.).]

6. Петренко В. М. Сетевидная конструкция микроциркуляторного русла // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Медицинские науки. 2010. Т. 1, №13. С. 37–46. [Petrenko VM. Network construction of the microcirculatory channel. Izvestiya vysshee obrazovaniya vysshee obrazovaniya. Povolzhsky region. Medical sciences. 2010;1(13):37-46. (In Russ.).]

7. Мизёва И. А. Пространственно-временной анализ колебаний кровотока в микроциркулярном русле человека по данным оптических и термометрических измерений: автореф. дис. ... д-ра физ.-мат. наук: 1.5.2 / Мизёва Ирина Андреевна. Пермь, 2022. 36 с. [Mizyova IA. Spatial and temporal analysis of blood flow fluctuations in the human microcirculatory channel according to optical and thermometric measurements: dissertation abstract for the degree of Doctor of Physical and Mathematical Sciences: 1.5.2 / Mizyova Irina Andreevna. Perm, 2022. 36 p. (In Russ.).]

8. Johnson PC. Overview of the microcirculation. In *Handbook of Physiology: Microcirculation*. 2nd edition. San Diego; 2008. P. 11-24. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374530-9.00022-X>.

9. Dotinga BM, Mintzer JP, Moore JE, et al. Maturation of intestinal oxygenation: a review of mechanisms and clinical implications for preterm neonates. *Frontiers in Pediatrics*. 2020;8:354. <https://doi.org/10.3389/fped.2020.00354>.

10. Байтингер В. Ф., Селянинов К. В. Микроциркуляторное русло в реперфузируемых лоскутах: современные возможности коррекции гемодинамических расстройств (часть III) // Вопросы реконструктивной и пластической хирургии. 2021. Т. 24, №2. С. 41–47. [Baitinger VF, Selyaninov KV. Microcirculatory bed in reperfused flaps: modern possibilities of hemodynamic disorders correction (part III). *Issues of reconstructive and plastic surgery*. 2021;24(2):41-47. (In Russ.).] <https://doi.org/10.52581/1814-1471/77/04>.

11. Zambach SA, Cai C, Helms HCC, et al. Precapillary sphincters and pericytes at first-order capillaries as key regulators for brain capillary perfusion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2021;118(26). <https://doi.org/10.1073/pnas.2023749118>.

12. Schmid-Schönbein GW, Murakami H. Blood flow in contracting arterioles. *International Journal of Microcirculation, Clinical and Experimental*. 1985;4(4):311-328.

13. Rahman M, Siddik AB. *Anatomy, Arterioles*. StatPearls LLC: Treasure Island, FL, USA; 2021. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.25885.87526>.

14. Davis MJ, Hill MA, Kuo L. Local regulation of microvascular perfusion. *Microcirculation*. Academic Press; 2008. P. 161-284. <https://doi.org/10.1002/cphy.cp020406>.

15. Zoladz JA, Semik D, Zawadowska B, et al. Capillary density and capillary-to-fibre ratio in vastus lateralis muscle of untrained and trained men. *Folia histochemica et cytobiologica*. 2005;43(1):11-17. <https://doi.org/10.5603/4623>.

16. Emrani Z, Karbalaie A, Fatemi A, et al. Capillary density: An important parameter in nailfold capillaroscopy. *Microvascular Research*. 2017;109:7-18. <https://doi.org/10.1016/j.mvr.2016.09.001>.

17. Corliss BA, Mathews C, Doty R, et al. Methods to label, image, and analyze the complex structural architectures of microvascular networks. *Microcirculation*. 2019;26(5):e12520. <https://doi.org/10.1111/micc.12520>.

18. Egginton S. Physiological factors influencing capillary growth. *Acta physiologica*. 2011; 202(3):225-239. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.2010.02194.x>.

19. Honig CR, Feldstein ML, Frierson JL. Capillary lengths, anastomoses, and estimated capillary transit times in skeletal muscle. *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*. 1977; 233(1):H122-H129. <https://doi.org/10.1152/ajpheart.1977.233.1.H122>.

20. Fujino H, Kondo H, Murakami S, et al. Differences in capillary architecture, hemodynamics, and angiogenic factors in rat slow and fast plantar flexor muscles. *Muscle & nerve*. 2012;45(2):242-249. <https://doi.org/10.1002/mus.22267>.

21. Schmid-Schönbein GW, Granger DN. *Molecular basis for microcirculatory disorders*. Springer Science & Business Media; 2013. <https://doi.org/10.1007/978-2-8178-0761-4>.

22. Eltanahy AM, Franco C, Jeyaraj P, et al. Ex vivo ocular perfusion model to study vascular physiology in the mouse eye. *Experimental Eye Research*. 2023;233:109543. <https://doi.org/10.1016/j.exer.2023.109543>.

23. Aycan K, Ulcay T, Kamaşak B. The morphology of the afferent and efferent domain of the sheep glomerulus. *Folia Morphologica*. 2021;80(4):881-887. <https://doi.org/10.5603/FM.a2020.0124>.

24. Fahrig C, Heidrich H, Voigt B, et al. Capillary microscopy of the nailfold in healthy subjects. *International Journal of Microcirculation*. 1995;15(6):287-292. <https://doi.org/10.1159/000179077>.

25. Feldstein ML, Henquell L, Honig CR. Frequency analysis of coronary intercapillary distances: site of capillary control. *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*. 1978;235(3):H321-H325. <https://doi.org/10.1152/ajpheart.1978.235.3.H321>.

26. Marín-Padilla M. *Cerebral microvessels. Neuroscience in the 21st Century: From Basic to Clinical*. Cham: Springer International Publishing; 2022. P. 2249-2270. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6434-1_137-1.

27. Pandiri AR. Overview of exocrine pancreatic pathology. *Toxicologic pathology*. 2014; 42(1):207-216. <https://doi.org/10.1177/0192623313509907>.

28. Duran WN, Sanchez FA, Breslin JW. Microcirculatory exchange function. *Microcirculation*. Academic Press. 2008; 81-124. <https://doi.org/10.1002/cphy.cp020404>.

29. Дзасохов А. С. Микроциркуляторное русло как новый объект терапии злокачественных новообразований (научный обзор) // Вестник новых медицинских технологий. 2015. Т. 9, №1. С. 3–7. <https://doi.org/10.12737/10407>. [Dzasokhov AS. Microcirculatory bed as a new object of therapy of malignant neoplasms (scientific review). *Bulletin of new medical technologies*. Electronic edition. 2015;9(1):3-7. (In Russ.).]

30. Сорокина Л. А., Котельников И. Н., Марчелло Мальпиги (1628-1694): “De pulmonibus epistolae”, или «Два письма о легких» // Регионарное кровообращение и микроциркуляция. 2011. Т. 10, №4. С. 91–94. [Sorokina LA, Kotelnikov IN. Marcello Malpighi (1628-1694): “De pulmonibus epistolae”, or “Two letters about the lungs”. *Regional blood circulation and microcirculation*. 2011;10(4):91-94. (In Russ.).]

31. Okada H, Takemura G, Suzuki K, et al. Three-dimensional ultrastructure of capillary endothelial glycocalyx under normal and experimental endotoxemic conditions. *Critical care*. 2017;21:1-10. <https://doi.org/10.1186/s13054-017-1841-8>.

32. Козлов В. И. Система микроциркуляции крови: клинко-морфологические аспекты изучения // Регионарное кровообращение и микроциркуляция. 2006. Т. 5, №1. С. 84–101. [Kozlov VI. Blood microcirculation system: clinical and morphological aspects of the study. *Regional blood circulation and microcirculation*. 2006;5(1):84-101. (In Russ.).]

33. Risau W. Differentiation of endothelium. *The FASEB Journal*. 1995;9(10):926–933. <https://doi.org/10.1096/fasebj.9.10.7615161>.
34. Ono S, Egawa G, Kabashima K. Regulation of blood vascular permeability in the skin. *Inflammation and regeneration*. 2017; 37:1–8. <https://doi.org/10.1186/s41232-017-0042-9>.
35. Ribatti D, Ico B, Vacca A, et al. Endothelial cell heterogeneity and organ specificity. *Journal of hematology & stem cell research*. 2002;11(1):81–90. <https://doi.org/10.1089/152581602753448559>.
36. Egorova AV, Baranich TI, Brydun AV, et al. Morphological and Histophysiological Features of the Brain Capillary Endothelium. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 2022;58(3):755–768. <https://doi.org/10.1134/S0022093022030115>.
37. Aird WC. Phenotypic Heterogeneity of the Endothelium: I. Structure, Function, and Mechanisms. *Circulation Research*. 2007;100(2):158–173. <https://doi.org/10.1161/01.RES.0000255691.76142.4a>.
38. Alahmari A. Blood-brain barrier overview: structural and functional correlation. *Neural plasticity*. 2021; 2021. <https://doi.org/10.1155/2021/6564585>.
39. Minshall RD, Malik AB. Transport across the endothelium: regulation of endothelial permeability. *Handb Exp Pharmacol*. 2006;176(1):107–44. https://doi.org/10.1007/3-540-32967-6_4.
40. Pober JS. Physiology and pathobiology of microvascular endothelium. *Microcirculation*. Academic Press; 2008. P. 37–55. <https://doi.org/10.1002/cphy.cp020402>.
41. Leiby KL, Raredon MSB, Niklason LE. Bioengineering the blood-gas barrier. *Comprehensive Physiology*. 2020; 10(2):415. <https://doi.org/10.1002/cphy.c190026>.
42. Riva CE, Schmetterer L. Microcirculation of the ocular fundus. *Microcirculation*. Academic Press; 2008. P. 735–765. <https://doi.org/10.1002/cphy.cp020416>.
43. Esser S, Wolburg K, Wolburg H, et al. Vascular Endothelial Growth Factor Induces Endothelial Fenestrations In Vitro. *The Journal of Cell Biology*. 1998;140(4):947–959. <https://doi.org/10.1083/jcb.140.4.947>.
44. Kim SA., Kim SJ, Choi YA, et al. Retinal VEGFA maintains the ultrastructure and function of choriocapillaris by preserving the endothelial PLVAP. *Biochemical and biophysical research communications*. 2020;522(1):240–246. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2019.11.085>.
45. Pavelka M, Roth J. Fenestrated Capillary. *Functional Ultrastructure*. 2010:258–259. https://doi.org/10.1007/978-3-211-99390-3_133.
46. Stan RV, Tse D., Deharvengt S. J., et al. The Diaphragms of Fenestrated Endothelia: Gatekeepers of Vascular Permeability and Blood Composition. *Developmental Cell*. 2012;23(6):1203–1218. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2012.11.003>.
47. Stan RV, Kubitza M, Palade GE. PV-1 is a component of the fenestral and stomatal diaphragms in fenestrated endothelia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1999;96(23):13203–13207. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.23.13203>.
48. Farquhar MG. Fine Structure and Function in Capillaries of the Anterior Pituitary Gland. *Angiology*. 1961;12(7):270–292. <https://doi.org/10.1177/000331976101200704>.
49. Pasqualini R, Arap W, McDonald DM. Probing the structural and molecular diversity of tumor vasculature. *Trends in Molecular Medicine*. 2002;12:563–571. [https://doi.org/10.1016/s1471-4914\(02\)02429-2](https://doi.org/10.1016/s1471-4914(02)02429-2).
50. Braet F, Wisse A. Comparative Hepatology. 2002;1(1):1. <https://doi.org/10.1186/1476-5926-1-1>.
51. Szafranska K, Neuman T, Baster Z, et al. From fixed-dried to wet-fixed to live—comparative super-resolution microscopy of liver sinusoidal endothelial cell fenestrations. *Nanophotonics*. 2022;11(10):2253–2270. <https://doi.org/10.1515/nanoph-2021-0818>.
52. Vilas-Boas V, Cooreman A, Gijbels E, et al. M. Primary hepatocytes and their cultures for the testing of drug-induced liver injury. *Advances in Pharmacology*. 2019;85:1–30. <https://doi.org/10.1016/bs.apha.2018.08.001>.
53. Cogger VC, Hunt NJ, Le Couteur DG. Fenestrations in the liver sinusoidal endothelial cell. *The liver: biology and pathobiology*. 2020:435–443. <https://doi.org/10.1002/9780470747919.ch27>.
54. Stan RV. Endothelial stomatal and fenestral diaphragms in normal vessels and angiogenesis. *Journal of cellular and molecular medicine*. 2007;11(4):621–643. <https://doi.org/10.1111/j.1582-4934.2007.00075.x>.
55. Ribatti D, Nico B, Vacca A, et al. Endothelial Cell Heterogeneity and Organ Specificity. *Journal of Hematology & Stem Cell Research*. 2002;11(1):81–90. <https://doi.org/10.1089/152581602753448559>.
56. Janzer RC., Raff MC. Astrocytes induce blood–brain barrier properties in endothelial cells. *Nature*. 1987;325(6101):253–257. <https://doi.org/10.1038/325253a0>.
57. Gifre-Renom L, Daems M, Luttun A, et al. Organ-specific endothelial cell differentiation and impact of micro-environmental cues on endothelial heterogeneity. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(3):1477. <https://doi.org/10.3390/ijms23031477>.
58. Desroches-Castan A, Tillet E, Ricard N, et al. Bone Morphogenetic Protein 9 Is a Paracrine Factor Controlling Liver Sinusoidal Endothelial Cell Fenestration and Protecting Against Hepatic Fibrosis. *Hepatology*. 2019;70:1392–1408. <https://doi.org/10.1002/hep.30655>.
59. Чернух А. М., Александров П. М., Алексеев О. В. Микроциркуляция. М.: Медицина, 1984. 428 с. [Chernukh AM, Alexandrov PM, Alekseev OV. Microcirculation. M.: Medicine; 1984. 428 p. (In Russ.)].

Информация об авторах

Милуков Владимир Ефимович – д-р мед. наук, профессор кафедры анатомии человека, Российский национальный исследовательский медицинский университет им. Н. И. Пирогова, Москва, Россия, e-mail: milyucov@mail.ru.

Бартош Николай Олегович – д-р мед. наук, профессор кафедры топографической анатомии и оперативной хирургии, Российский национальный исследовательский медицинский университет им. Н. И. Пирогова, Москва, Россия, e-mail: no.bartosh@gmail.com.

Аверин Дамир Александрович – студент 3-го курса, Институт мировой медицины, Российский национальный исследовательский медицинский университет им. Н. И. Пирогова, Москва, Россия, e-mail: averin.damir@yandex.ru, ORCID: 0009-0009-2180-1855.

Authors information

Milyukov Vladimir E. – MD, Professor, Department of Anatomy, Pirogov Russian National Research Medical University, Moscow, Russia, e-mail: milyucov@mail.ru.

Bartosh Nikolay O. – MD, Professor, Department of Topographic Anatomy and Operative Surgery, Pirogov Russian National Research Medical University, Moscow, Russia, e-mail: no.bartosh@gmail.com.

Averin Damir A. – 3rd year student, Institute of World Medicine, Pirogov Russian National Research Medical University, Moscow, Russia, e-mail: averin.damir@yandex.ru, ORCID: 0009-0009-2180-1855.