



Check for updates

Обзоры

УДК 612.3

EDN ESRERV

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-367-374>

Александр Михайлович Уголев и его роль в развитии современной физиологии пищеварения и питания

Л. В. Громова ¹, Ю. В. Дмитриева ¹

¹Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

Сведения об авторах

Людмила Викторовна Громова, SPIN-код: 9680-5011, Scopus AuthorID: 7006258323, ResearcherID: AAD-9645-2022, ORCID: 0000-0002-4390-200X, e-mail: gromovalv@infran.ru

Юлия Владимировна Дмитриева, SPIN-код: 3994-3884, Scopus AuthorID: 57222242067, ResearcherID: AAC-8955-2022, ORCID: 0000-0003-0707-5227, e-mail: dmitrievayv@infran.ru

Для цитирования: Громова, Л. В., Дмитриева, Ю. В. (2025) Александр Михайлович Уголев и его роль в развитии современной физиологии пищеварения и питания. *Интегративная физиология*, т. 6, № 4, с. 367–374. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-367-374> EDN ESRERV

Получена 25 сентября 2025; прошла рецензирование 19 декабря 2025; принята 25 декабря 2025.

Финансирование: Исследование не имело финансовой поддержки.

Права: © Л. В. Громова, Ю. В. Дмитриева (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY 4.0.

Аннотация. В статье рассказывается об основных направлениях деятельности выдающегося учёного академика Александра Михайловича Уголева, руководившего лабораторией физиологии питания в Институте физиологии им. И. П. Павлова РАН с 1963 по 1991 год. Представлены сведения о его наиболее значимых исследованиях, обогативших отечественную и мировую науку. Известность и мировое признание А. М. Уголев получил за открытие мембранного пищеварения в 1958 году. Это открытие привело к пересмотру ранее существовавших представлений о функционировании пищеварительной системы. Он впервые продемонстрировал возможность исследовать гидролиз и всасывание пищевых веществ в тонкой кишке в условиях, максимально приближенных к естественным. Полученные данные коренным образом изменили прежние представления о скоростях мембранного гидролиза и всасывания пищевых веществ в тонкой кишке. Среди научных достижений А. М. Уголева особое место занимают исследования, посвящённые изучению кишечной гормональной системы и её непещеварительных эффектов. Большое внимание уделялось эволюционным аспектам пищеварения. А. М. Уголев разработал также основные постулаты созданной им теории адекватного питания. Кроме того, А. М. Уголев основал и возглавлял более двух десятилетий академическую школу-семинар «Современные проблемы физиологии и патологии пищеварения».

Ключевые слова: мембранное пищеварение, всасывание пищевых веществ, кишечная гормональная система, эволюционная физиология, адекватное питание

Aleksandr Ugolev and his role in the development of modern digestive and nutritional physiology

L. V. Gromova ¹, Yu. V. Dmitrieva ¹

¹ Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

Authors

Lyudmila V. Gromova, SPIN: 9680-5011, Scopus AuthorID: 7006258323, ResearcherID: AAD-9645-2022, ORCID: 0000-0002-4390-200X, e-mail: gromovalv@infran.ru

Yulia V. Dmitrieva, SPIN: 3994-3884, Scopus AuthorID: 57222242067, ResearcherID: AAC-8955-2022, ORCID: 0000-0003-0707-5227, e-mail: dmitrievayv@infran.ru

For citation: Gromova, L. V., Dmitrieva, Yu. V. (2025) Aleksandr Ugolev and his role in the development of modern digestive and nutritional physiology. *Integrative Physiology*, vol. 6, no. 4, pp. 367–374. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-4-367-374> EDN ESRERV

Received 25 September 2025; reviewed 19 December 2025; accepted 25 December 2025.

Funding: The study did not receive any external funding.

Copyright: © L. V. Gromova, Yu. V. Dmitrieva (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. This article describes the principal research contributions of Academician Aleksandr M. Ugolev, an outstanding scientist who headed the Laboratory of Nutritional Physiology at the I. P. Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, from 1963 to 1991. We present an overview of his most significant investigations, which have enriched both Russian and global science. Ugolev achieved international recognition for his discovery of membrane digestion in 1958. This finding fundamentally revised prevailing concepts of digestive system function. He was the first to demonstrate the feasibility of studying nutrient hydrolysis and absorption in the small intestine under conditions approximating the physiological state. The resulting data radically transformed understanding of the rates of membrane hydrolysis and nutrient absorption in the small intestine. Among Ugolev's scientific accomplishments, a special place is occupied by his research on the intestinal hormonal system and its non-digestive effects. He devoted considerable attention to the evolutionary aspects of digestion and also formulated the foundational principles of his theory of adequate nutrition. In addition, Ugolev founded and, for more than two decades, chaired the academic school-seminar Modern Problems of the Physiology and Pathology of Digestion.

Keywords: membrane digestion, nutrient absorption, intestinal hormonal system, evolutionary physiology, adequate nutrition

Александр Михайлович Уголев, выдающийся учёный в области физиологии, родился 9 марта 1926 года в Днепропетровске. В 1948 году он окончил Днепропетровский медицинский институт. С 1949 года А. М. Уголев работал ассистентом на кафедре физиологии Ленинградского стоматологического института и одновременно занимался подготовкой кандидатской диссертации «Условные слюнные рефлексы у кошек и способ добывания пищи», которую защитил в 1951 году. В ней он показал, что у охотящихся кошек отсутствуют натуральные условные пищевые рефлексы, которые есть у молодых, длинношёрстных кошек, не участвующих в охоте. В ходе этих исследований А. М. Уголев впервые успешно выполнил сложные хирургические операции на мелких лабораторных животных по наложению слюнной фистулы.

С 1955 года А. М. Уголев продолжил свою научную деятельность в Москве в Институте нормальной и патологической физиологии

АМН СССР. Здесь в опытах на лабораторных животных он обнаружил адаптацию ферментных систем слюнных, желудочных и поджелудочных желез в зависимости от качества пищи. Эти данные легли в основу его докторской диссертации «Приспособление пищеварительных желез к качеству пищи», которую он защитил в 1958 году. В это же время А. М. Уголев совместно с академиком АМН В. Н. Черниговским и д-ром мед. наук В. Г. Кассилем, который являлся тогда научным сотрудником группы В. Н. Черниговского при Отделении биологии АН СССР, изучал регуляцию пищевого поведения животных, уделяя особое внимание роли интероцептивной сигнализации. На основе этих исследований А. М. Уголев предложил метаболическую теорию регулирования аппетита, которая в дальнейшем получила научное подтверждение.

В конце 1950-х годов А. М. Уголев совершил открытие, которое кардинально изменило существовавшие в то время представления

о пищеварительном процессе. Он обнаружил ранее неизвестный жизненно важный механизм усвоения пищи — мембранное (пристеночное) пищеварение (Уголев 1960; 1961; Ugolev 1960). Этот процесс осуществляется на границе между внеклеточной и внутриклеточной средами с участием ферментов, синтезируемых кишечными клетками, а также панкреатических ферментов, адсорбированных из полости тонкой кишки. Открытие мембранного пищеварения привело к пересмотру ранее существовавших представлений о функционировании пищеварительной системы: вместо двухзвенной схемы: полостное пищеварение — всасывание была предложена трехзвенная схема: полостное пищеварение — мембранное пищеварение — всасывание. В последующие годы оно завоевало признание на международной арене (Константинова 1986; Ноздрачев 2008; Iezuitova, Yaroshevsky 1989).

С 1960 года А. М. Уголев начал работать в Институте физиологии им. И. П. Павлова РАН. В 1963 году он был назначен заведующим лабораторией физиологии питания и в этой должности проработал до конца своей жизни (рис. 1).

В ходе многолетних исследований, проведенных как в лаборатории физиологии питания под руководством А. М. Уголева, так и его учениками (рис. 2), изучались организация мембранного пищеварения, его пространственная топография вдоль тонкой кишки и в системе крипта-ворсинка, а также организация и регуляция полисубстратных процессов в тонкой кишке. Кроме того, уделялось внимание механизмам развития некоторых видов патологии желудочно-кишечного тракта, связанных с нарушением мембранного пищеварения.

За вклад в развитие современной теории пищеварения и питания А. М. Уголев был удостоен премий имени И. П. Павлова (1963) и имени И. М. Сеченова (1986) от Академии наук СССР. В 1984 году его избрали действительным членом Академии наук СССР.

Важное место в научной деятельности А. М. Уголева занимали исследования мембранного гидролиза и всасывания пищевых веществ в тонкой кишке в условиях, максимально приближенных к естественным. Эти исследования стали возможными благодаря разработке А. М. Уголевым совместно с Б. З. Зариповым (Уголев, Зарипов 1979) оригинальной методики перфузии изолированного участка тонкой кишки крыс с использованием различных субстратов в условиях хронического эксперимента *in vivo* (рис. 3). В отличие от традиционной методики перфузии участка кишки в остром



Рис. 1. Академик Александр Михайлович Уголев (1926–1991)

Fig. 1. Academician Alexander M. Ugolev (1926–1991)

опыте на анестезированном животном, в хроническом опыте наблюдались более высокие скорости гидролиза пищевых веществ в тонкой кишке, а также тесная связь этого процесса с всасыванием образующихся продуктов. В дальнейшем эта методика была значительно усовершенствована и завоевала признание за рубежом. В частности, исследования, включающие хронические эксперименты и их анализ с применением математического моделирования и иммуноцитохимических методов, позволили выявить относительную роль различных механизмов транспорта глюкозы через апикальную мембрану энтероцитов в естественных условиях (Gromova et al. 2021; Gruzdkov et al. 2012).

В дальнейшем в лаборатории физиологии питания была разработана новая методика оценки всасывательной способности тонкой кишки в отношении глюкозы в условиях, наиболее близких к естественным (Груздков и др. 2015). С применением этой методики было продемонстрировано повышенное всасывание глюкозы в тонкой кишке крыс при хроническом иммобилизационном стрессе (Громова и др. 2020) и при экспериментальном диабете 2-го типа (Gromova et al. 2019; 2021). Было показано также, что эти повышения обусловлены главным образом увеличением уровня активного транспорта глюкозы



Рис. 2. А. М. Уголев с сотрудниками лаборатории физиологии питания, 1988 г.

Fig. 2. Academician Alexander M. Ugolev with the staff of the Laboratory of Nutritional Physiology, 1988



Рис. 3. А. М. Уголев с сотрудниками лаборатории при проведении хронических опытов на крысах, 1989 г.

Fig. 3. Academician Alexander M. Ugolev with the laboratory staff during chronic experiments on rats, 1989

с участием транспортера глюкозы SGLT1 в апикальной мембране энтероцитов. Эти результаты подтвердили предположение о том, что транспортер SGLT1 является основной мишенью в регуляции всасывания глюкозы в тонкой кишке и в контроле гипергликемии при диабете 2-го типа. Кроме того, с применением данной методики была установлена способность пробиотического штамма *Enterococcus faecium* L3 и аутопробиотических энтерококков снижать всасывание глюкозы в тонкой кишке, а также активность ключевых мембранных ферментов, участвующих в гидролизе крахмала, у крыс с экспериментальным диабетом 2-го типа (Громова и др. 2021; Дмитриева и др. 2023).

С первых шагов изучения мембранного пищеварения его значимость в онтогенезе стала ключевым аспектом исследований лаборатории физиологии питания. После ухода из жизни А. М. Уголева его ученики, включая Н. М. Тимофееву, Н. Н. Иезуитову, В. В. Егорову и А. А. Никитину, внесли значительный вклад в развитие этой области. Они впервые показали, что раннее метаболическое программирование пищеварительных ферментных систем может существенно влиять на функционирование этих систем на протяжении всей жизни организма и даже у его потомков (Егорова и др. 2005; Тимофеева и др. 2004).

Среди направлений работы А. М. Уголева особое место занимают исследования, посвящённые изучению кишечной гормональной системы и её непиварительных эффектов. В начале 1950-х годов А. М. Уголев впервые в мире провёл операцию по удалению двенадцатиперстной кишки у кошек и собак. В результате этой операции у животных развилось эндокринное заболевание, которое учёный назвал «синдромом дуоденальной недостаточности». Этот синдром проявлялся в истощении организма, которое впоследствии сменялось ожирением гипоталамического типа. На основе этих данных А. М. Уголев пришёл к выводу, что эндокринные клетки двенадцатиперстной кишки вырабатывают гормоны, влияющие не только на пищеварительную систему, но и на функционирование других органов и систем.

Одним из ключевых направлений научной деятельности А. М. Уголева на протяжении почти всей его карьеры были эволюционные исследования. Изучая мембранное пищеварение с эволюционной точки зрения, он показал, что оно является одним из основных типов пищеварения у всех использованных объектов (млекопитающие, птицы, рыбы и беспозвоночные). В 1985 году вышла монография А. М. Уголева

«Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Элементы современного функционализма» (Уголев 1985), в которой были обобщены многолетние исследования в этой области. В своей монографии А. М. Уголев предложил концепцию универсальных функциональных блоков, согласно которой клеточные и органые функции осуществляются за счёт стандартных функциональных блоков — молекул и надмолекулярных структур, выполняющих элементарные функции. При этом он предположил, что эволюция, начиная с определённого момента, представляет собой поиск новых комбинаций этих блоков, которые сами остаются неизменными. Универсальные функциональные блоки, распределяясь в различных количествах и в разных отделах клеток и органов, обеспечивают их специализацию. На основе этой концепции объясняются побочные эффекты лекарственных препаратов и сложности в создании избирательно действующих веществ, например, для борьбы с сорняками, насекомыми-вредителями и паразитами сельскохозяйственных растений без токсического воздействия на человека. В 1990 году заслуги А. М. Уголева в области эволюционной физиологии были отмечены Золотой медалью имени И. И. Мечникова АН СССР.

А. М. Уголев разработал также единую междисциплинарную науку — трофологию, которая включает целый ряд направлений: питание на уровне клеток и тканей, гастроэнтерологию, науку о питании, иммунологию, экологию, а также определённые аспекты, связанные с сельским хозяйством и технологическими науками. Кроме того, трофология включает в себя изучение таких пограничных вопросов, как физиология аппетита, функции депо и трофические функции нервной системы. В последние годы основные принципы трофологии получили дальнейшее развитие как в нашей стране, так и за её пределами.

В рамках трофологии А. М. Уголев обозначил основные принципы своей теории адекватного питания (Уголев 1991). Эта теория включает положения ранее известной концепции сбалансированного питания, но учитывает также и эволюционные особенности функционирования пищеварительной системы. Важным аспектом адекватного питания является поддержание нормального состояния микрофлоры кишечника. Микрофлора не только улучшает процессы пищеварения и всасывания, но и оказывает положительное влияние на функционирование других систем организма. Современное использование пробиотиков и пребиотиков в медицине и здравоохранении

основано именно на теории адекватного питания.

Ярким примером практического применения теоретических знаний является работа А. М. Уголева в Институте медико-биологических проблем, где он выступал в роли ведущего консультанта по вопросам питания космонавтов. За вклад в обеспечение космических полётов А. М. Уголев был удостоен диплома имени Юрия Гагарина в 1981 году. В 1990 году его избрали членом Международной академии астронавтики, а в 1991 году он участвовал в международном совещании в США, посвящённом медико-биологическому сопровождению пилотируемых миссий на Марс.

В 1968 году А. М. Уголев основал академическую школу-семинар «Современные проблемы физиологии и патологии пищеварения», которую возглавлял более двух десятилетий. За это время он подготовил около 60 кандидатов наук и 40 докторов наук.

А. М. Уголев оставил значительное научное наследие. Он опубликовал около 300 научных работ, включая обзорные статьи и монографии, многие из которых были изданы за границей. Две его монографии вышли на английском языке.

За свои достижения А. М. Уголев был награждён правительственными наградами (орден Трудового Красного Знамени, орден Дружбы народов). Он был удостоен многих научных званий, таких как почётный член Британского

общества гастроэнтерологов, а также член Чехословацкого общества имени Пуркинье и Венгерского гастроэнтерологического общества, член президиума Санкт-Петербургского научного центра, член президиума Всесоюзного общества физиологов им. И. П. Павлова. Среди его наград — медаль имени Ю. А. Гагарина и медаль Гиппократа.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The authors declare that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Вклад авторов

- a. Громова Людмила Викторовна — идея работы, написание и редактирование статьи;
- б. Дмитриева Юлия Владимировна — подбор источников, рисунков, написание статьи.

Author Contributions

- a. Lyudmila V. Gromova — conceptualization, manuscript writing and editing;
- b. Yulia V. Dmitrieva — resources, visualization, manuscript writing.

Литература

- Громова, Л. В., Полозов, А. С., Ермоленко, Е. И. и др. (2021) Введение *Enterococcus faecium* L3 способствует коррекции микробиоты и снижению всасывания глюкозы в кишечнике у крыс с диабетом 2 типа. *Гастроэнтерология Санкт-Петербурга*, № 3–4, с. 17–18.
- Громова, Л. В., Савочкина, Е. В., Алексеева, А. С. и др. (2020) Мембранный гидролиз углеводов и всасывание глюкозы в тонкой кишке крыс при хроническом иммобилизационном стрессе. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 106, № 11, с. 1421–1435. <https://doi.org/10.31857/S0869813920100040>
- Груздков, А. А., Громова, Л. В., Дмитриева, Ю. В., Алексеева, А. С. (2015) Скорость свободного потребления крысами раствора глюкозы как критерий оценки ее всасывания в тонкой кишке (Экспериментальное исследование и математическое моделирование). *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 101, № 6, с. 708–720.
- Дмитриева, Ю. В., Алексеева, А. С., Полозов, А. С. и др. (2023) Влияние индигенных энтерококков на гомеостаз глюкозы и её всасывание в тонкой кишке у крыс при диабете типа 2. В кн.: *Интегративная физиология. Всероссийская конференция с международным участием: тезисы докладов*. СПб.: Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, с. 22.
- Егорова, В. В., Никитина, А. А., Тимофеева, Н. М. (2005) Функционирование ферментных систем пищеварительных и непищеварительных органов у взрослых крыс зависит от качества питания в раннем онтогенезе. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, т. 41, № 6, с. 514–519.
- Константинова, И. Г. (сост.). (1986) Секреты «живой лаборатории». В кн.: *На пороге XXI века. Интервью с ленинградскими академиками*. Л.: Лениздат, с. 183–202.
- Ноздрачев, А. Д. (2008) Он с детства не любил овал, он с детства угол рисовал. К 50-летию открытия мембранного пищеварения. *Вестник Российской академии наук*, т. 78, № 9, с. 820–829.

- Тимофеева, Н. М., Егорова, В. В., Никитина, А. А. (2004) Качество питания лактирующих самок изменяет функционирование ферментных систем пищеварительных и непещеварительных органов у потомства второго поколения. *Доклады Академии наук*, т. 399, № 1, с. 126–129.
- Уголев, А. М. (1960) О существовании пристеночного (контактного) пищеварения. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, т. 49, № 1, с. 12–17.
- Уголев, А. М. (1961) *Пищеварение и его приспособительная эволюция*. М.: Высшая школа, 306 с.
- Уголев, А. М. (1985) *Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Элементы современного функционализма*. Л.: Наука, 543 с.
- Уголев, А. М. (1991) *Теория адекватного питания и трофология*. СПб.: Наука, 270 с.
- Уголев, А. М., Зарипов, Б. З. (1979) Методические приемы для изучения мембранного пищеварения и всасывания в тонкой кишке в условиях хронического эксперимента на крысах и некоторых других животных. *Физиологический журнал СССР*, т. 65, № 12, с. 1849–1853.
- Gromova, L. V., Fetissov, S. O., Gruzdkov, A. A. (2021) Mechanisms of glucose absorption in the small intestine in health and metabolic diseases and their role in appetite regulation. *Nutrients*, vol. 13, no. 7, article 2474. <https://doi.org/10.3390/nu13072474>
- Gromova, L. V., Polozov, A. S., Korniyushin, O. V. et al. (2019) Vsasyvanie glyukozy v tonkoj kishke krysa pri eksperimental'nom diabete tipa 2 [Glucose absorption in the rat small intestine under experimental type 2 diabetes mellitus]. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, vol. 55, no. 2, pp. 155–157. <https://doi.org/10.1134/S0022093019020091>
- Gruzdkov, A. A., Gromova, L. V., Grefner, N. M., Komissarchik, Ya. Yu. (2012) Kinetics and mechanisms of glucose absorption in the rat small intestine under physiological conditions. *Journal of Biophysical Chemistry*, vol. 3, no. 2, pp. 191–200. <http://dx.doi.org/10.4236/jbpc.2012.32021>
- Iezuitova, N. N., Yaroshevsky, M. G. (1989) Discovery of membrane digestion and its development. In: A. M. Ugolev (ed.). *Membrane digestion. New facts and concepts*. Moscow: Mir Publ., pp. 11–38.
- Ugolev, A. M. (1960) Influence of the surface of the small intestine on enzymatic hydrolysis of starch by enzymes. *Nature*, vol. 188, no. 4750, pp. 588–589. <https://doi.org/10.1038/188588b0>

References

- Dmitrieva, Yu. V., Alekseeva, A. S., Polozov, A. S. et al. (2023) Vliyanie indigennykh enterokokkov na gomeostaz glyukozy i ee vsasyvanie v tonkoj kishke u krysa pri diabete tipa 2 [The effect of indigenous enterococci on glucose homeostasis and its absorption in the small intestine of rats with type 2 diabetes mellitus]. In: *Integrativnaya fiziologiya. Vserossiyskaya konferentsiya s mezhdunarodnym uchastiem: tezisy dokladov [Integrative physiology. All-Russian conference with international participation: Abstracts]*. Saint Petersburg: Pavlov Institute of Physiology RAS Publ., p. 22. (In Russian)
- Egorova, V. V., Nikitina, A. A., Timofeeva, N. M. (2005) Funktsionirovanie fermentnykh sistem pishchevaritel'nykh i nepishchevaritel'nykh organov u vzroslykh krysa zavisit ot kachestva pitaniya v rannem ontogeneze [Functioning of enzyme systems of digestive and non-digestive organs in adult rats depends on quality of nutrition in early ontogenesis]. *Zhurnal evolyutsionnoj biokhimii i fiziologii*, vol. 41, no. 6, pp. 514–519. (In Russian)
- Gromova, L. V., Fetissov, S. O., Gruzdkov, A. A. (2021) Mechanisms of glucose absorption in the small intestine in health and metabolic diseases and their role in appetite regulation. *Nutrients*, vol. 13, no. 7, article 2474. <https://doi.org/10.3390/nu13072474> (In English)
- Gromova, L. V., Polozov, A. S., Ermolenko, E. I. et al. (2021) Vvedenie *Enterococcus faecium* L3 sposobstvuet korrektsii mikrobioty i snizheniyu vsasyvaniya glyukozy v kishchevode u krysa s diabedom 2 tipa [Administration of *Enterococcus faecium* L3 promotes microbiota correction and reduces intestinal glucose absorption in rats with type 2 diabetes mellitus]. *Gastroenterologiya Sankt-Peterburga*, no. 3–4, pp. 17–18. (In Russian)
- Gromova, L. V., Polozov, A. S., Korniyushin, O. V. et al. (2019) Vsasyvanie glyukozy v tonkoj kishke krysa pri eksperimental'nom diabete tipa 2 [Glucose absorption in the rat small intestine under experimental type 2 diabetes mellitus]. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, vol. 55, no. 2, pp. 155–157. <https://doi.org/10.1134/S0022093019020091> (In English)
- Gromova, L. V., Savochkina, E. V., Alekseeva, A. S. et al. (2020) Membrannyj gidroliz uglevodov i vsasyvanie glyukozy v tonkoj kishke krysa pri khronicheskom immobilizatsionnom stresse [Membrane hydrolysis of carbohydrates and glucose absorption in the rat small intestine under chronic immobilization stress]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 106, no. 11, pp. 1421–1435. <https://doi.org/10.31857/S0869813920100040> (In Russian)
- Gruzdkov, A. A., Gromova, L. V., Dmitrieva, Yu. V., Alekseeva, A. S. (2015) Skorost' svobodnogo potrebleniya krysam rastvora glyukozy kak kriterij otsenki ee vsasyvaniya v tonkoj kishke (Eksperimental'noe issledovanie i matematicheskoe modelirovanie) [Free consumption of glucose solution by rats as a criterion for evaluation its absorption in the small intestine (Experimental study and mathematical modeling)]. *Rossiiskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 101, no. 6, pp. 708–720. (In Russian)

- Gruzdov, A. A., Gromova, L. V., Grefner, N. M., Komissarchik, Ya. Yu. (2012) Kinetics and mechanisms of glucose absorption in the rat small intestine under physiological conditions. *Journal of Biophysical Chemistry*, vol. 3, no. 2, pp. 191–200. <http://dx.doi.org/10.4236/jbpc.2012.32021> (In English)
- Iezuitova, N. N., Yaroshevsky, M. G. (1989) Discovery of membrane digestion and its development. In: A. M. Ugolev (ed.). *Membrane digestion. New facts and concepts*. Moscow: Mir Publ., pp. 11–38. (In English)
- Konstantinova, I. G. (comp.). (1986) Sekrety “zhivoj laboratorii” [Secrets of the “living laboratory”]. In: *Na poroge XXI veka. Interv’yu s leningradskimi akademikami* [On the threshold of the twenty-first century. Interviews with Leningrad academicians]. Leningrad: Lenizdat Publ., pp. 183–202. (In Russian)
- Nozdrachev, A. D. (2008) On s detstva ne lyubil oval, on s detstva ugol risoval. K 50-letiyu otkrytiya membrannogo pishchevareniya [He thought good ovals dull and rife; He drew sharp angles all his life. On the 50th anniversary of the discovery of membrane digestion]. *Vestnik Rossijskoj akademii nauk*, vol. 78, no. 9, pp. 820–829. (In Russian)
- Timofeeva, N. M., Egorova, V. V., Nikitina, A. A. (2004) Kachestvo pitaniya laktiruyushchikh samok izmenyaet funkcionirovanie fermentnykh sistem pishchevaritel’nykh i nepishchevaritel’nykh organov u potomstva vtorogo pokoleniya [Female nutrition quality during lactation changes the functions of enzyme systems in digestive and nondigestive organs of the second-generation progeny]. *Doklady Akademii nauk*, vol. 399, no. 1, pp. 126–129. (In Russian)
- Ugolev, A. M. (1960a) O sushchestvovanii pristenochnogo (kontaktnogo) pishchevareniya [On the existence of parietal (contact) digestion]. *Byulleten’ eksperimental’noj biologii i meditsiny*, vol. 49, no. 1, pp. 12–17. (In Russian)
- Ugolev, A. M. (1960b) Influence of the surface of the small intestine on enzymatic hydrolysis of starch by enzymes. *Nature*, vol. 188, no. 4750, pp. 588–589. <https://doi.org/10.1038/188588b0> (In English)
- Ugolev, A. M. (1961) *Pishchevarenie i ego prisposobitel’naya evolyutsiya* [Digestion and its adaptive evolution]. Moscow: Vysshaya shkola Publ., 306 p.
- Ugolev, A. M. (1985) *Evolyutsiya pishchevareniya i printsipy evolyutsii funktsij. Elementy sovremennogo funktsionalizma* [Evolution of digestion and principles of the evolution of functions: Elements of modern functionalism]. Leningrad: Nauka Publ., 543 p. (In Russian)
- Ugolev, A. M. (1991) *Teoriya adekvatnogo pitaniya i trofologiya* [Theory of adequate nutrition and trophology]. Saint Petersburg: Nauka Publ., 270 p. (In Russian)
- Ugolev, A. M., Zaripov, B. Z. (1979) Metodicheskie priemy dlya izucheniya membrannogo pishchevareniya i vsasyvaniya v tonkoj kishke v usloviyakh khronicheskogo eksperimenta na krysakh i nekotorykh drugikh zhivotnykh [Methodologic approaches to studying membrane digestion and absorption in the small intestine during chronic experiments on rats and certain other animals]. *Fiziologicheskij zhurnal imeni I. M. Sechenova — Sechenov Physiological Journal of the USSR*, vol. 65, no. 12, pp. 1849–1853. (In Russian)