



Check for updates

Экспериментальные статьи

УДК 612.3.08

<https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-1-79-87>

## Исследование всасывания глюкозы в тонкой кишке крыс на интегративных экспериментальных моделях

А. А. Груздков<sup>✉1</sup>, А. В. Громова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, г. Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

### Сведения об авторах

Андрей Андреевич Груздков,  
SPIN-код: 6153-7919,  
ORCID: 0000-0003-2028-7873,  
e-mail: [gruzdkovaa@infran.ru](mailto:gruzdkovaa@infran.ru)

Людмила Викторовна Громова,  
SPIN-код: 9680-5011,  
Scopus AuthorID: 7006258323,  
ORCID: 0000-0002-4390-200X,  
e-mail: [gromovalv@infran.ru](mailto:gromovalv@infran.ru)

### Для цитирования:

Груздков, А. А., Громова, А. В.  
(2021) Исследование всасывания  
глюкозы в тонкой кишке крыс  
на интегративных  
экспериментальных моделях.  
*Интегративная физиология*, т. 2,  
№ 1, с. 79–87.  
<https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-1-79-87>

**Получена** 31 января 2021; прошла  
рецензирование 11 февраля 2021;  
принята 11 февраля 2021.

**Права:** © Авторы (2021).  
Опубликовано Российским  
государственным педагогическим  
университетом им. А. И. Герцена.  
Открытый доступ на условиях  
лицензии CC BY-NC 4.0.

**Аннотация.** Поиск адекватных экспериментальных моделей для исследования всасывания глюкозы в тонкой кишке остается актуальной задачей физиологов. Наиболее крупные успехи в наших знаниях о механизмах ее всасывания были достигнуты с использованием различных аналитических (упрощенных) экспериментальных моделей (от отрезков и полосок тонкой кишки до изолированных кишечных клеток и мембранных везикул). Вместе с тем основные закономерности регуляции протекающих в организме процессов, как и их реальные масштабы, можно выявить лишь при использовании различных интегративных экспериментальных моделей. В статье кратко рассмотрены два варианта таких интегративных моделей: а) перфузия изолированного участка кишки растворами глюкозы в условиях хронического опыта и б) оценка всасывательной способности тонкой кишки по скорости свободного потребления животными концентрированного раствора глюкозы. Приведены примеры использования этих моделей для исследования реальных скоростей всасывания глюкозы в тонкой кишке крыс в условиях, максимально близких к физиологическим, естественным. Отмечены основные методические особенности каждого из вариантов, их достоинства и ограничения. Эти экспериментальные подходы в сочетании взаимно дополняют друг друга и значительно расширяют существующие представления о реальных масштабах и механизмах регуляции всасывания глюкозы в тонкой кишке в нормальных, физиологических условиях.

**Ключевые слова:** всасывание глюкозы, тонкая кишка, экспериментальные модели, гидролиз-зависимый транспорт, хронический стресс, диабет 2-го типа.

# Study of glucose absorption in the small intestine of rats on the integrative experimental models

A. A. Gruzdkov<sup>✉1</sup>, L. V. Gromova<sup>1</sup>

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

## Authors

Andrei A. Gruzdkov,  
SPIN: 6153-7919,  
ORCID: 0000-0003-2028-7873,  
e-mail: gruzdkovaa@infran.ru

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

## For citation:

Gruzdkov, A. A., Gromova, L. V. (2021) Study of glucose absorption in the small intestine of rats on the integrative experimental models. *Integrative Physiology*, vol. 2, no. 1, pp. 79–87. <https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-1-79-87>

**Received** 31 January 2021;  
reviewed 11 February 2021;  
accepted 11 February 2021.

**Copyright:** © The Authors (2021).  
Published by Herzen State  
Pedagogical University of Russia.  
Open access under [CC BY-NC](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/)  
License 4.0.

**Abstract.** The search for adequate experimental models to study glucose absorption in the small intestine stands high on the research agenda for physiologists. The most substantial advancements in the study of glucose absorption mechanisms were reached by using various analytical (simplified) experimental models: from pieces and strips of the small intestine to isolated intestinal cells and membrane vesicles. At the same time, the main regularities of the processes occurring in the body, as well as their real scale, can be revealed only through various integrative experimental models. The article is a brief overview of the two versions of such integrative models: 1) perfusion of the isolated loop of the small intestine with glucose solutions in chronic experiment and, 2) evaluation of the absorptive capacity of the small intestine by the rate of free consumption of concentrated glucose solution by animals. The paper provides examples of applying the two experimental models to study the real rates of glucose absorption in the small intestine of rats under conditions close to natural physiological ones. The paper outlines the main methodological features of each approach, their advantages and limitations. The two experimental approaches complement each other and significantly expand the modern understanding of the real scale and mechanisms of glucose absorption regulation in the small intestine under normal physiological conditions.

**Keywords:** glucose absorption, small intestine, experimental models, hydrolysis-dependent transport, chronic stress, type 2 diabetes.

## Введение

Выдающийся отечественный физиолог А. М. Уголев отмечал, что основные закономерности функционирования и регуляции различных систем в целостном организме и реальные масштабы протекающих в нем процессов можно выявить лишь при использовании интегративных экспериментальных моделей, в условиях, максимально приближенных к физиологическим (Уголев и др. 1984).

Примером такой интегративной модели служит разработанная Уголевым и Зариповым уникальная методика перфузии изолированного участка тонкой кишки крыс в хроническом опыте (Уголев, Зарипов 1979).

Кроме того, в последнее время сделан еще один шаг в развитии интегративных физиологических моделей — разработана новая методика оценки всасывания глюкозы в тонкой кишке в условиях, максимально близких к естественным (Груздков и др. 2015; Громова и др. 2019; 2020).

В статье дается краткое описание этих моделей и представлены примеры их использования для исследования всасывания глюкозы в тонкой кишке крыс в физиологических условиях.

## Исследование всасывания глюкозы в тонкой кишке крыс в хронических опытах

Методика и условия проведения хронических опытов подробно описаны в целом ряде публикаций (Уголев, Зарипов 1979; Уголев и др. 1981; 1984; 1986a; Ugolev et al. 1986b; Gromova, Gruzdkov 1999).

### *Исследование сопряжения процессов мембранного гидролиза дисахаридов и всасывания образующейся глюкозы*

В нормальных условиях всасывание глюкозы из ди- и олигосахаридов происходит с высокой эффективностью и тесно сопряжено с их мембранным гидролизом благодаря прямой передаче образующейся глюкозы с фермента на специфический транспортер в апикальной

мембране энтероцитов (Уголев и др. 1984). По мнению других исследователей (Pappenheimer 1990; 1993), эффективность гидролиз-зависимого всасывания глюкозы объясняется ее преимущественно парацеллюлярным транспортом в тонкой кишке.

В хронических опытах сопоставлено всасывание глюкозы, образующейся при расщеплении дисахаридов с высокой (мальтоза) и низкой (трегалоза) скоростью гидролиза (Gromova, Gruzdkov 1999).

При низких концентрациях мальтозы скорость всасывания образующейся глюкозы (рис. 1, кривая 2), была такой же, как и скорость всасывания свободной глюкозы (рис. 1, кривая 3), но при высоких концентрациях — заметно меньше. Скорость всасывания глюкозы, образующейся из трегалозы, не отличалась от скорости ее гидролиза во всем диапазоне ее концентраций (рис. 1, кривая 2а).

Это показывает, что степень сопряжения гидролиза и транспорта зависит не от интенсивности трансэпителиальных потоков воды (Pappenheimer 1993), а от соотношения скоростей гидролиза дисахаридов и всасывания образующейся глюкозы. В хроническом опыте это сопряжение обеспечивается благодаря высокой эффективности глюкозных транспортеров, которые, по-видимому, разобщены в пространстве с дисахаридазами (Gromova, Gruzdkov 1999).

*Оценка роли облегченной диффузии во всасывании глюкозы в тонкой кишке крыс в физиологических условиях*

По современным представлениям (Ferraris 2001; Wright et al. 2007), всасывание глюкозы в тонкой кишке млекопитающих происходит путем ее активного транспорта через апикальную мембрану энтероцитов с участием ко-транспортера  $\text{Na}^+$  и глюкозы (SGLT1) и последующего ее переноса через базолатеральную

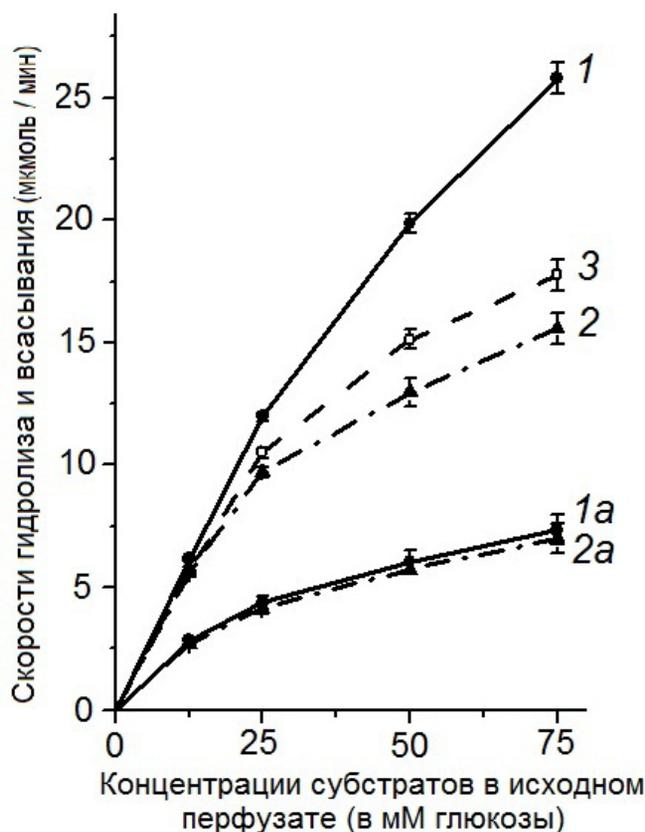


Рис. 1. Гидролиз мальтозы (1) и трегалозы (1а) и всасывание глюкозы, свободной (3) и образующейся при гидролизе мальтозы (2) и трегалозы (2а) в изолированном участке тонкой кишки крыс при его перфузии в хроническом опыте

Fig. 1. Hydrolysis of maltose (1) and trehalose (1a) and the absorption of free glucose (3) and glucose derived from maltose (2) and trehalose (2a) in the isolated part of the small intestine in rat during perfusion in the chronic experiment

мембрану путем облегченной диффузии с участием транспортера глюкозы GLUT2.

Однако есть факты, противоречащие этим представлениям (Ferraris 2001; Kellett 2001; Parpenheimer 2001). Была высказана гипотеза (Au et al. 2002; Kellett 2001), согласно которой при высоких концентрациях глюкозы в кишке GLUT2 может встраиваться в апикальную мембрану энтероцитов и принимать участие в ее переносе через эту мембрану. При этом облегченная диффузия оказывается основным механизмом всасывания глюкозы. Гипотеза основана на данных опытов, проводившихся на анестезированных животных. Возникал вопрос о том, какова относительная роль активного транспорта и облегченной диффузии во всасывании глюкозы в отсутствие наркоза.

В наших хронических опытах факт включения GLUT2 в апикальную мембрану энтероцита при повышенной концентрации глюкозы в полости кишки подтвердился (Громова и др. 2006). Однако анализ экспериментальных данных и математического моделирования показал, что в диапазоне реальных концентраций глюкозы в полости кишки (< 50 мМ) (Ferraris 2001) доминирует ее активный транспорт (рис. 2, кривая 2), а облегченная диффузия (рис. 2, кривая 3), начинает играть заметную роль лишь при более высоких концентрациях (> 75 мМ) глюкозы в полости кишки (Громова и др. 2006).

Отметим, что основное достоинство этой интегративной модели состоит в проведении опытов в физиологических условиях, в отсутствие наркоза и операционной травмы. Она позволяет проводить многократные опыты на одном и том же животном в течение длительного времени (до нескольких месяцев), а надежность получаемых данных достигается при небольшом количестве экспериментальных животных.

К ограничениям этой методики можно отнести сложность операции по изоляции участка кишки, а также прогрессирующую атрофию этого участка из-за отсутствия в нем экзогенной функциональной нагрузки.

*Методика оценки всасывательной способности тонкой кишки крыс по скорости свободного потребления раствора глюкозы*

Идея этого подхода возникла при рассмотрении временной динамики свободного питья концентрированного раствора глюкозы предварительно голодавшими крысами в опытах, проводившихся под руководством Уголева (Скворцова и др. 1975). Обращал на себя внимание тот факт, что объем выпиваемого крысами раствора глюкозы почти линейно возрастал во времени, начиная с 30-й минуты, на протяжении последующих трех часов.

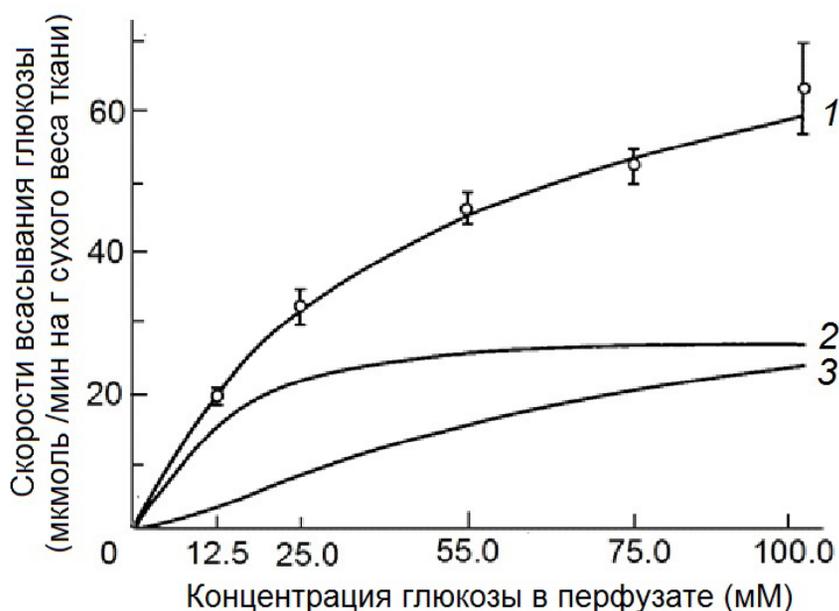


Рис. 2. Роль активного транспорта (2) и облегченной диффузии (3) в суммарном всасывании глюкозы (1) в тонкой кишке

Fig. 2. The role of active transport (2) and facilitated diffusion (3) in the total absorption of glucose (1) in the small intestine

Физиологически этот факт отражает действие “ileal brake” — механизма регуляции эвакуаторной функции желудка в соответствии со скоростями расщепления и всасывания пищевых веществ в тонкой кишке (Maljaars et al. 2008). Скорость потребления крысами раствора глюкозы, по сути, отражает способность тонкой кишки к всасыванию этого моносахарида. Этот факт был использован для объективной оценки всасывательной способности тонкой кишки у животных, находящихся в естественных условиях (Груздков и др. 2015; Громова и др. 2019; 2020).

Опыты проводили на животных, заранее подготовленных к питью растворов глюкозы с ее высокой концентрацией. После предварительного голодания в течение 18–20 ч крыс рассаживали в отдельные клетки с поилками, содержащими раствор глюкозы (200 г/л) и воду, и затем в течение 3–4 часов регистрировали объем выпитого раствора. После опыта животных возвращали в общие клетки со стандартным кормом. По данным регистрации методом линейной регрессии определяли среднюю скорость потребления глюкозы в интервале 60–300 мин.

*Оценка скорости всасывания глюкозы в тонкой кишке крыс при хроническом иммобилизационном стрессе*

Хронический стресс способствует развитию таких патологий, как диабет 2-го типа, метаболический синдром, воспалительные заболевания кишечника (Konturek et al. 2011; Patterson, Abizaid 2013). Представлял интерес вопрос о реакции

на него со стороны системы всасывания глюкозы в тонкой кишке.

Определялась концентрация кортикостерона в крови как показателя стрессорного воздействия и оценивалось всасывание глюкозы в тонкой кишке при стрессе, вызванном ежедневной трехчасовой иммобилизацией животных при комнатной (20–22 °С) или пониженной (5–6 °С) температурах на протяжении 3–16 дней. (Громова и др. 2020). Контрольными были крысы, которых не подвергали стрессу и на три часа лишали корма и воды.

Хроническая иммобилизация крыс при комнатной температуре вызывала повышение скорости свободного потребления раствора глюкозы (200 г/л) (и, соответственно, скорости ее всасывания) через три дня (рис. 3А), тогда как в сочетании с холодом она приводила к значительному повышению скорости потребления и всасывания глюкозы в тонкой кишке на всех сроках стрессорного воздействия (рис. 3В).

Эти изменения коррелировали с уровнем кортикостерона в плазме крови, что свидетельствует о роли эндогенного кортикостерона в изменении всасывания глюкозы в тонкой кишке в нашей модели хронического стресса.

*Оценка всасывания глюкозы в тонкой кишке при диабете 2-го типа по скорости потребления крысами ее концентрированного раствора*

Диабет 2-го типа является широко распространенным заболеванием, при котором раз-

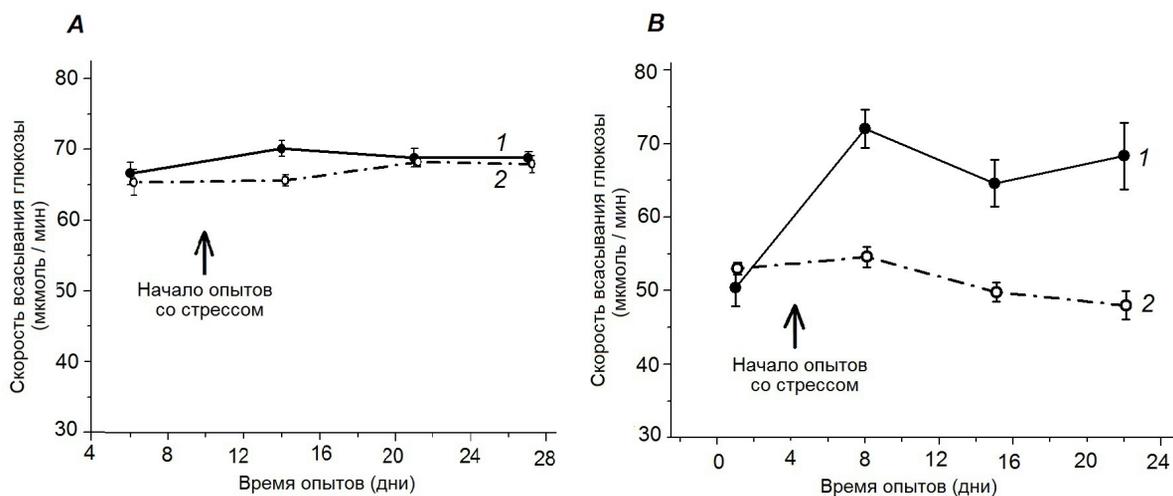


Рис. 3. Скорость свободного потребления крысами концентрированного раствора глюкозы (200 г/л) в ходе хронического иммобилизационного стресса (1) и в контроле (без стресса) (2) при комнатной (А) и пониженной (В) температурах

Fig. 3. The rate of voluntary consumption of concentrated glucose solution (200 g/L) by rats during chronic immobilization stress (1) and in the control (without stress) (2) at room (A) and lowed (B) temperatures

вивается гипергликемия — повышенное содержание глюкозы в крови (Wong et al. 2009).

Одним из факторов, вносящих вклад в развитие гипергликемии при диабете 2-го типа, является повышенное всасывание глюкозы в тонкой кишке. Современные представления об изменении всасывания глюкозы при диабете противоречивы и базируются в основном на данных, полученных в опытах *in vitro* и острых опытах *in vivo*, не вполне адекватно отражающих реальные закономерности протекающих процессов.

Мы оценивали всасывание глюкозы при диабете по скорости свободного потребления крысами ее концентрированного раствора.

Диабет 2-го типа вызывали путем инъекции стрептозотоцина крысам, содержащимся до этого в течение двух месяцев на жировой диете.

По результатам орального глюкозотолерантного теста (ОГТТ) крыс распределили на опытную (с диабетом) и контрольную группы. В последней вместо стрептозотоцина вводился его растворитель (цитратный буфер, pH 4,5).

В группе крыс с диабетом 2-го типа скорость потребления глюкозы из ее концентрированного раствора (200 г/л) увеличилась почти на треть по сравнению с наблюдавшейся в контроле, а также со скоростью в той же группе за три недели до индукции диабета ( $p < 0,05$ ) (рис. 4, 2a) (Громова и др. 2019). Это свидетельствует о повышении способности тонкой кишки к всасыванию глюкозы при диабете и хорошо

согласуется с данными других авторов, также отметивших более высокую скорость всасывания глюкозы у крыс с диабетом в острых опытах *in vivo* и *in vitro* (Wong et al. 2009).

### Заключение

Опыт применения двух рассмотренных методических подходов показал, что методика хронических опытов на крысах, разработанная Уголевым и Зариповым более 40 лет назад, вполне адекватна для исследования механизмов всасывания глюкозы в тонкой кишке крыс в условиях, близких к физиологическим, и остается востребованной до настоящего времени.

Методика оценки всасывательной способности тонкой кишки по скорости свободного потребления животным ее концентрированного раствора в некотором отношении уникальна, так как она впервые дает возможность объективно и количественно оценить реальную скорость всасывания глюкозы в тонкой кишке в условиях, максимально близких к естественным, причем многократно у одного и того же животного на протяжении длительного времени (до нескольких месяцев).

Сочетание этих подходов, взаимно дополняющих друг друга, позволяет получить результаты, расширяющие представления о реальных масштабах и механизмах регуляции всасывания глюкозы в тонкой кишке в нормальных, физиологических условиях.

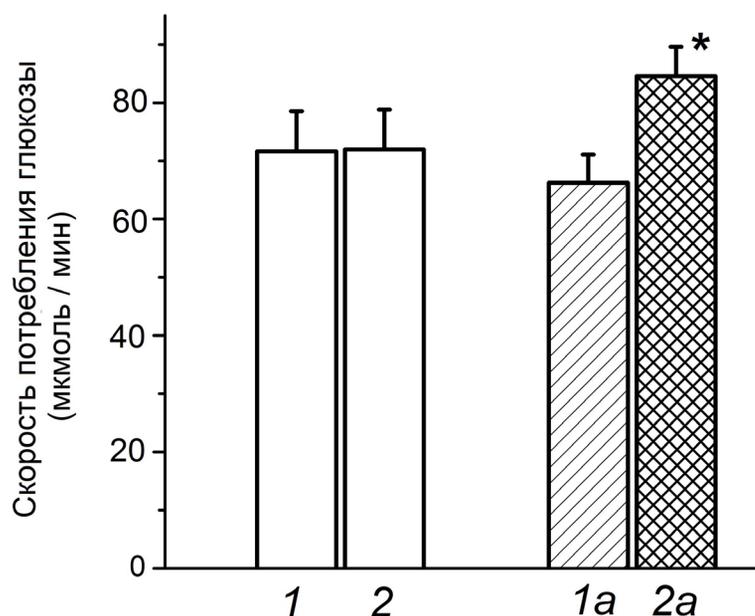


Рис. 4. Скорость свободного потребления крысами раствора глюкозы (200 г/л) до (1, 2) и через три недели после инъекции стрептозотоцина (2a) и его растворителя (контроль) (1a). \*  $p < 0,05$  к контролю

Fig. 4. The rate of voluntary consumption of glucose solution (200 g / l) by rats before (1, 2) and three weeks after the injection of streptozotocin (2a) and solvent (control) (1a). \*  $p < 0.05$  to control

## Литература

- Громова, Л. В., Грефнер, Н. М., Груздков, А. А., Комиссарчик, Я. Ю. (2006) Оценка роли облегченной диффузии в транспорте глюкозы через апикальную мембрану энтероцита. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, т. 92, № 3, с. 362–373.
- Громова, Л. В., Полозов, А. С., Корнюшин, О. В. и др. (2019) Всасывание глюкозы в тонкой кишке крыс при экспериментальном диабете типа 2. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, т. 55, № 2, с. 145–147. <https://www.doi.org/10.1134/S0044452919020062>
- 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://www.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.
- Скворцова, Н. Б., Волконская, В. А., Туляганова, Е. Х. и др. (1975) О существовании специального аппетитарегулирующего кишечного гормона — арэнтерина. *Доклады Академии наук СССР*, т. 220, № 2, с. 493–495.
- 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 им. И. М. Сеченова*, т. 65, № 12, с. 1849–1853.
- Уголев, А. М., Зарипов, Б. З., Волошенович, М. И. и др. (1981) Новая техника и результаты исследований ферментативных и транспортных функций тонкой кишки в хронических экспериментах на крысах в норме и при патологии. *Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова*, т. 67, № 11, с. 1683–1693.
- Уголев, А. М., Зарипов, Б. З., Иезуитова, Н. Н. и др. (1984) Особенности мембранного гидролиза и транспорта в тонкой кишке в условиях, близких к физиологическим (ревизия существующих данных и представлений). *Биологические мембраны*, т. 1, № 10, с. 997–1018.
- Уголев, А. М., Зарипов, Б. З., Иезуитова, Н. Н. и др. (1986а) Сравнительная характеристика мембранного гидролиза и транспорта в острых и хронических экспериментах (ревизия данных и представлений). В кн.: А. М. Уголев (ред.). *Мембранный гидролиз и транспорт. Новые данные и гипотезы*. Л.: Наука, с. 139–166.
- Au, A., Gupta, A., Schembri, P., Cheeseman, C. I. (2002) Rapid insertion of GLUT2 into the rat jejunal brush-border membrane promoted by glucagon-like peptide 2. *Biochemical Journal*, vol. 367, no. 1, pp. 247–254. <https://www.doi.org/10.1042/BJ20020393>
- Ferraris, R. P. (2001) Dietary and developmental regulation of intestinal sugar transport. *Biochemical Journal*, vol. 360, no. 2, pp. 265–276. <https://doi.org/10.1042/bj3600265>
- Gromova, L. V., Gruzdkov, A. A. (1999) Hydrolysis-dependent absorption of disaccharides in the rat small intestine (chronic experiments and mathematical modeling). *General Physiology and Biophysics*, vol. 18, no. 2, pp. 209–224. PMID: [10517294](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10517294/).
- Kellett, G. L. (2001) The facilitated component of intestinal glucose absorption. *The Journal of Physiology*, vol. 531, no. 3, pp. 585–595. <https://www.doi.org/10.1111/j.1469-7793.2001.0585h.x>
- Konturek, P. C., Brzozowski, T., Konturek, S. J. (2011) Stress and the gut: Pathophysiology, clinical consequences, diagnostic approach and treatment options. *Journal of Physiology & Pharmacology*, vol. 62, no. 6, pp. 591–599. PMID: [22314561](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22314561/).
- Maljaars, P. W. J., Peters, H. P. F., Mela, D. J., Masclee, A. A. M. (2008) Ileal brake: A sensible food target for appetite control. A review. *Physiology & Behavior*, vol. 95, no. 3, pp. 271–281. <https://www.doi.org/10.1016/j.physbeh.2008.07.018>
- Pappenheimer, J. R. (1990) Paracellular intestinal absorption of glucose, creatinine, and mannitol in normal animals: Relation to body size. *American Journal of Physiology. Gastrointestinal and Liver Physiology*, vol. 259, no. 2, pp. G290–G299. <https://www.doi.org/10.1152/ajpgi.1990.259.2.G290>
- Pappenheimer, J. R. (1993) On the coupling of membrane digestion with intestinal absorption of sugars and amino acids. *American Journal of Physiology. Gastrointestinal and Liver Physiology*, vol. 265, no. 3, pp. G409–G417. <https://www.doi.org/10.1152/ajpgi.1993.265.3.G409>
- Pappenheimer, J. R. (2001) Role of pre-epithelial “unstirred” layers in absorption of nutrients from the human jejunum. *The Journal of Membrane Biology*, vol. 179, no. 3, pp. 185–204. <https://www.doi.org/10.1007/s002320010047>
- Patterson, Z. R., Abizaid, A. (2013) Stress induced obesity: Lessons from rodent models of stress. *Frontiers in Neuroscience*, vol. 7, article 130. <https://www.doi.org/10.3389/fnins.2013.00130>
- Ugolev, A. M., Zарипов, B. Z., Iезуитова, N. N. et al. (1986b) A revision of current data and views on membrane hydrolysis and transport in the mammalian small intestine based on a comparison of techniques of chronic and

- acute experiments: Experimental reinvestigation and critical reviews. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*, vol. 85, no. 4, pp. 593–612. [https://www.doi.org/10.1016/0300-9629\(86\)90269-0](https://www.doi.org/10.1016/0300-9629(86)90269-0)
- Wong, T. P., Debnam, E. S., Leung, P. S. (2009) Diabetes mellitus and expression of the enterocyte renin-angiotensin system: Implications for control of glucose transport across the brush border membrane. *American Journal of Physiology. Cell Physiology*, vol. 297, no. 3, pp. C601–C610. <https://www.doi.org/10.1152/ajpcell.00135.2009>
- Wright, E. M., Hirayama, B. A., Loo, D. F. (2007) Active sugar transport in health and disease. Review. *Journal of Internal Medicine*, vol. 261, no. 1, pp. 32–43. <https://www.doi.org/10.1111/j.1365-2796.2006.01746.x>

## References

- Au, A., Gupta, A., Schembri, P., Cheeseman, C. I. (2002) Rapid insertion of GLUT2 into the rat jejunal brush-border membrane promoted by glucagon-like peptide 2. *Biochemical Journal*, vol. 367, no. 1, pp. 247–254. <https://www.doi.org/10.1042/BJ20020393> (In English)
- Ferraris, R. P. (2001) Dietary and developmental regulation of intestinal sugar transport. *Biochemical Journal*, vol. 360, no. 2, pp. 265–276. <https://doi.org/10.1042/bj3600265> (In English)
- Gromova, L. V., Grefner, N. M., Gruzdkov, A. A., Komissarchik, Ya. Yu. (2006) Otsenka roli oblegchennoj diffuzii v transporte glyukozy cherez apikal'nuyu membranu enterotsita [The role of facilitated diffusion in glucose transport across the apical membrane of the enterocytes]. *Rossiyskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 92, no. 3, pp. 362–373. (In Russian)
- Gromova, L. V., Gruzdkov, A. A. (1999) Hydrolysis-dependent absorption of disaccharides in the rat small intestine (chronic experiments and mathematical modeling). *General Physiology and Biophysics*, vol. 18, no. 2, pp. 209–224. PMID: [10517294](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10517294/). (In English)
- Gromova, L. V., Polozov, A. S., Korniyushin, O. V. et al. (2019) Vsasyvaniye glyukozy v tonkoj kishke krysa pri eksperimental'nom diabete tipa 2 [Glucose absorption in the rat small intestine under experimental type 2 diabetes mellitus]. *Zhurnal evolyutsionnoj biokhimii i fiziologii — Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, vol. 55, no. 2, pp. 145–147. <https://www.doi.org/10.1134/S0044452919020062> (In Russian)
- Gromova, L. V., Savochkina, E. V., Alekseyeva, A. S. et al. (2020) Membrannyj gidroliz uglevodov i vsasyvanie glyukozy v tonkoj kishke krysa pri khronicheskom immobilizatsionnom strese [Membrane hydrolysis of carbohydrates and glucose absorption in the rat small intestine under chronic immobilization stress]. *Rossiyskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 106, no. 11, pp. 1421–1435. <https://www.doi.org/10.31857/S0869813920100040> (In Russian)
- Gruzdkov, A. A., Gromova, L. V., Dmitriyeva, Yu. V., Alekseeva, A. S. (2015) Skorost' svobodnogo potrebleniya krysa mi rastvora glyukozy kak kriterij otsenki ee vsasyvaniya v tonkoj kishke (Eksperimental'noye issledovaniye 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)]. *Rossiyskij fiziologicheskij zhurnal im. I. M. Sechenova — Russian Journal of Physiology*, vol. 101, no. 6, pp. 708–720. (In Russian)
- Kellett, G. L. (2001) The facilitated component of intestinal glucose absorption. *The Journal of Physiology*, vol. 531, no. 3, pp. 585–595. <https://www.doi.org/10.1111/j.1469-7793.2001.0585h.x> (In English)
- Konturek, P. C., Brzozowski, T., Konturek, S. J. (2011) Stress and the gut: Pathophysiology, clinical consequences, diagnostic approach and treatment options. *Journal of Physiology & Pharmacology*, vol. 62, no. 6, pp. 591–599. PMID: [22314561](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22314561/). (In English)
- Maljaars, P. W. J., Peters, H. P. F., Mela, D. J., Masclee, A. A. M. (2008) Ileal brake: A sensible food target for appetite control. A review. *Physiology & Behavior*, vol. 95, no. 3, pp. 271–281. <https://www.doi.org/10.1016/j.physbeh.2008.07.018> (In English)
- Pappenheimer, J. R. (1990) Paracellular intestinal absorption of glucose, creatinine, and mannitol in normal animals: Relation to body size. *American Journal of Physiology. Gastrointestinal and Liver Physiology*, vol. 259, no. 2, pp. G290–G299. <https://www.doi.org/10.1152/ajpgi.1990.259.2.G290> (In English)
- Pappenheimer, J. R. (1993) On the coupling of membrane digestion with intestinal absorption of sugars and amino acids. *American Journal of Physiology. Gastrointestinal and Liver Physiology*, vol. 265, no. 3, pp. G409–G417. <https://www.doi.org/10.1152/ajpgi.1993.265.3.G409>
- Pappenheimer, J. R. (2001) Role of pre-epithelial “unstirred” layers in absorption of nutrients from the human jejunum. *The Journal of Membrane Biology*, vol. 179, no. 3, pp. 185–204. <https://www.doi.org/10.1007/s002320010047> (In English)
- Patterson, Z. R., Abizaid, A. (2013) Stress induced obesity: Lessons from rodent models of stress. *Frontiers in Neuroscience*, vol. 7, article 130. <https://www.doi.org/10.3389/fnins.2013.00130> (In English)
- Skvortsova, N. B., Volkonskaya, V. A., Tulyaganova, E. Kh. et al. (1975) O sushchestvovanii spetsial'nogo appetitreguliruyushchego kishhechnogo gormona — arenterina [On the existence of a special appetite-regulating intestinal hormone — arenterin]. *Doklady Akademii nauk SSSR*, vol. 220, no. 2, pp. 493–495. (In Russian)
- Ugolev, A. M., Zaripov, B. Z. (1979) Metodicheskiye priemy dlya izucheniya membrannogo pishchevareniya i vsasyvaniya v tonkoj kishke v usloviyakh khronicheskogo eksperimenta na krysa kh i nekotorykh drugikh zhivotnykh [Methods for studying membrane digestion and absorption in the small intestine in a chronic

- experiment on rats and some other animals]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 65, no. 12, pp. 1849–1853. (In Russian)
- Ugolev, A. M., Zaripov, B. Z., Voloshenovitch, M. I. et al. (1981) Novaya tekhnika i rezul'taty issledovaniy fermentativnykh i transportnykh funktsij tonkoj kishki v khronicheskikh eksperimentakh na krysakh v norme i pri patologii [New technique and results of investigation of the enzyme and transport functions of small intestine in chronic experiments in rats in norma and pathology]. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I. M. Sechenova*, vol. 67, no. 11, pp. 1683–1693. (In Russian)
- Ugolev, A. M., Zaripov, B. Z., Iezuitova, N. N. et al. (1984) Osobennosti membrannogo gidroliza i transporta v tonkoj kishke v usloviyakh, blizkikh k fiziologicheskim (reviziya sushchestvuyushchikh dannyykh i predstavleniy) [The features of membrane hydrolysis and transport in the small intestine under close to physiological conditions (a revision of existing data and ideas)]. *Biologicheskije membrany — Biological Membranes*, vol. 1, no. 10, pp. 997–1018. (In Russian)
- Ugolev, A. M., Zaripov, B. Z., Iyezuitova, N. N. et al. (1986a) Sravnitel'naya kharakteristika membrannogo gidroliza i transporta v ostrykh i khronicheskikh eksperimentakh (reviziya dannyykh i predstavleniy) [Comparative characteristics of membrane hydrolysis and transport in acute and chronic experiments (a revision of data and ideas)]. In: A. M. Ugolev (ed.). *Membrannyj gidroliz i transport. Novye dannye i gipotezy [Membrane hydrolysis and transport. New data and hypotheses]*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 139–166. (In Russian)
- Ugolev, A. M., Zaripov, B. Z., Iezuitova, N. N. et al. (1986b) A revision of current data and views on membrane hydrolysis and transport in the mammalian small intestine based on a comparison of techniques of chronic and acute experiments: Experimental reinvestigation and critical reviews. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*, vol. 85, no. 4, pp. 593–612. [https://www.doi.org/10.1016/0300-9629\(86\)90269-0](https://www.doi.org/10.1016/0300-9629(86)90269-0) (In English)
- Wong, T. P., Debnam, E. S., Leung, P. S. (2009) Diabetes mellitus and expression of the enterocyte renin-angiotensin system: Implications for control of glucose transport across the brush border membrane. *American Journal Physiology. Cell Physiology*, vol. 297, no. 3, pp. C601–C610. <https://www.doi.org/10.1152/ajpcell.00135.2009> (In English)
- Wright, E. M., Hirayama, B. A., Loo, D. F. (2007) Active sugar transport in health and disease. Review. *Journal of Internal Medicine*, vol. 261, no. 1, pp. 32–43. <https://www.doi.org/10.1111/j.1365-2796.2006.01746.x> (In English)