

БИОХИМИЯ

УДК 57.023/57.016.5
DOI: 10.26456/vtbio263

ДИНАМИКА ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ В ЭНДОГЕННЫХ СТРУКТУРАХ ЭНТЕРАЛЬНОЙ СРЕДЫ МОДЕЛЬНЫХ ЖИВОТНЫХ (МИНИ-ПИГОВ)

**Д.А. Ксенофонтов, Т.В. Метревели, Е.П. Полякова,
А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова, Т.В. Саковцева**

Российский государственный аграрный университет –
МСХА им. К.А.Тимирязева, Москва

Энтеральная среда выполняет важную роль в поддержании гомеостаза и во взаимодействии организма с внешней средой. Высокомолекулярные соединения, поступающие с пищей, не способные проникнуть через мембрану кишечника во внутреннюю среду организма, должны быть подвергнуты преобразованию до относительно простых молекул, и активное участие в этом процессе принимают ферменты пищеварительных желез. Изучали места локализации и активность ферментов гамма-глутамилтрансферазы и щелочной фосфотазы на уровне энтеральной среды у модельных животных (мини-пигов). Определена активность ферментов в слизистой оболочке, нативном химусе кишечника и его фракциях – плотной эндогенной и растворимой. Активность гамма-глутамилтрансферазы обнаруживается как в слизистой оболочке, так и в химусе всех отделов тонкого кишечника. Наиболее высокая активность гамма-глутамилтрансферазы зафиксирована в растворимой фракции химуса, самая низкая – в плотной эндогенной фракции с аналогичной выраженной динамикой активности по всей длине тонкого кишечника. Самая высокая активность щелочной фосфотазы обнаружена в слизистых наложениях тонкого отдела кишечника. В ходе эвакуации химуса активность фермента в нем снижается. Максимальная активность щелочной фосфотазы зафиксирована в плотной эндогенной фракции химуса тонкого отдела кишечника.

Ключевые слова: *желудочно-кишечный тракт, пищеварение, химус, гамма-глутамилтрансфераза, щелочная фосфотаза, активность ферментов.*

Введение. Растительные и животные организмы, представляют собой сложную биологическую систему, которая обладает рядом признаков, отличающих ее от неживой материи, в том числе непрерывно протекающими в организме процессами обмена веществ и

энергии, требующими постоянного поступления питательных веществ из внешней среды. В организме животных пищеварение является начальным этапом ассимиляции питательных веществ, за которым следует промежуточный обмен веществ с последующим выделением продуктов метаболизма. Для животных характерен гетеротрофный способ питания, в основе которого лежит использование органических веществ других организмов, ферментативный гидролиз и усвоение продуктов расщепления. Большинство видов животных используют голозойный тип питания, при котором происходит захват пищи внутрь тела с последующим перевариванием её в органах пищеварения. Содержимое желудочно-кишечного тракта – химус представляет собой сложно организованную структуру, состав которой в пределах вида относительно постоянен благодаря механизмам гомеостатической саморегуляции, играет важную роль в реализации обменной функции пищеварительного тракта (Johansson et al., 2013). Формирование энтеральной среды относительно постоянного состава имеет важное значение при создании оптимальных условий для фермент-субстратного взаимодействия в пищеварительном тракте (Скальный, 2001).

По массе нативный химус на 80-95% состоит из гидратированной полостной слизи, получившей название – плотная эндогенная фракция химуса (ПЭФ) и на 5-20% – из пищевых частиц (ПЧ) (Георгиевский и др., 1995). Пищевые частицы представляют собой неоднородную структуру, которая главным образом состоит из нерастворимых и непереваренных компонентов растительного либо животного происхождения, подвергшихся химической и механической деструкции с одновременной гидратацией. Плотная эндогенная фракция также отличается неоднородным составом, и включает молекулярно-корпускулярную часть, главным элементом которой в нативном химусе является внутрислостная слизь, секретируемая бокаловидными клетками слизистой оболочкой кишечника и симбиотическую часть, представленную микроорганизмами.

Слизь представляет собой вязкий, эластичный, упругий гель, около 95% веса которого составляет вода, остальные составляющие представлены диализуемыми компонентами, свободными белками и муцинами, причем ее электролитный состав схож с составом сыворотки и желчи. Свободные белки включают секретируемые белки и белки, образующиеся при распаде «отшелушивающихся» клеток подслизистой оболочки желудочно – кишечного тракта, бактерий, и продуктами их синтеза. Основным структурным компонентом слизи являются гликопротеидов, участвующие в ее формировании и определяющие ее реологические свойства (Tedeschi et al., 1957; Kirk et al., 2013; Demouveau et al., 2018).

Плотная эндогенная фракция играет ключевую роль в формировании структуры химуса и является основным эндогенным образованием, в котором происходит превращение нутриентов в лишенные специфичности соединения, способные всасываться в кровь и лимфу и ассимилироваться клетками организма. Этот процесс является результатом последовательного взаимодействия ферментов пищеварительных соков, синтезирующихся организмом и входящих в состав плотной эндогенной фракции, которая обеспечивает их контакт с пищевыми частицами (Гальперин и др., 1986; Морозов, 1998; Вагина и др., 2002, Вагина и др., 2015).

Однако механизмы гидролиза и транспортные процессы продуктов расщепления в полости кишки мало изучены, в связи с чем, более тщательное рассмотрение ферментативной активности в полости кишечника и в слизистой оболочке носит научный и практический интерес в области биохимии пищеварения.

В плотной эндогенной фракции содержится основная масса ферментов, поступающих в составе кишечного сока в просвет кишки, которые, дополняя комплекс ферментов, обеспечивающих полный гидролиз части субстратов до мономеров в полости тонкой кишки (Ito, 1969; Bremer, 1970; Allen, 1983).

Фермент гамма-глутамилтрансфераза (ГГТ), благодаря особой структурной локализации в мембранах клеток, в том числе слизистой оболочке, играет немаловажную роль в транспорте аминокислот из просвета кишок через клеточную мембрану (гамма-глутамильный цикл), выступая катализатором переноса гамма-глутамильного остатка аминокислот на другой белок или молекулу. Являясь одним из 6 ферментов гамма-глутамильного цикла, гамма-глутамилтрансфераза участвует также в рециклизации глутатиона, который является конъюгирующим (связывающим) веществом в транспорте продуктов детоксикации через кровь и кишечник. Возможно, аналогичную транспортную функцию этот фермент выполняет и в полости кишки. Учитывая немаловажную роль фермента гамма-глутамилтрансфераза в процессах рециклизации глутатиона, а также, – в процессе пополнения пула цистеина, тесно связанный с сопутствующим транспортом аминокислот (через гамма-глутамильный цикл), целью наших исследований было определить локализацию и динамику активности гамма-глутамилтрансфераза в слизистой оболочке и в полости всех отделов тонкого кишечника на примере мини-пигов.

Фермент щелочная фосфотаза (ЩФ), синтезируясь энтероцитами слизистой оболочки кишечника, локализуется в клеточной мембране, где участвует в гидролизе и транспорте нутриентов. Щелочная фосфотаза гидролизует глюкофосфаты, фосфолипиды, фосфонуклеотиды и участвует в транспорте через

клеточную мембрану углеводов, аминокислот и их фосфорилирования. Однако исследования активности щелочной фосфотазы в полости кишки не проводились, в связи с чем, целью работы стало изучение активности щелочной фосфотазы на уровне пищеварительного тракта мини-пигов.

В настоящее время пищеварение в гастро-энтеральной среде разделяют на полостное, пристеночное и микробиальное, из которых наименее изученным является – полостное. В связи с этим тема данной работы актуальна.

Методика. Исследования проводились на базе лаборатории Научного центра биомедицинских технологий РАМН и на кафедре физиологии, этологии и биохимии животных Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К.А.Тимирязева. Объектом исследований, в качестве модельного животного, являлись мини-свиньи (3 головы) светлогорской популяции в возрасте 6 лет. Кормление животных осуществлялось согласно принятой схеме и рациону. Через 3 часа после кормления после введения наркоза производили эвтаназию животных, с последующим извлечением кишечника. Из отделов тонкого кишечника (из проксимального и дистального 12-перстной, каждого отдела тощей и подвздошной кишок) отбирали образцы цельного химуса, который затем по методу, разработанному Е.П. Поляковой (Полякова и др., 2016), разделяли на три фракции: пищевые частицы (ПЧ), плотную эндогенную фракцию (ПЭФ) и растворимую фракцию (РФ). Необходимо отметить, что получаемые при фракционировании растворимая и плотная эндогенная фракции в животном организме составляют единую функциональную систему энтеральной среды пищеварительного тракта, так как до 90% нативного химуса фактически представлено гидратированной плотной эндогенной фракцией в совокупности с растворимой фракцией. В основе данной методики лежит свойство химуса изменять вязкость и скорость осаждения частиц различной плотности в процессе его разведения дистиллированной водой или другими разбавителями с последующим центрифугированием.

Кроме того, со стенки каждого отдела кишечника смывали слой слизистых наложений (СШ) и путем соскоба снимали слизистую оболочку (СО). Во всех образцах определяли активность ГГТ с использованием стандартных наборов «Витал Диагностикс». Результат выражен в единицах Ед./мг белка. Данное исследование является продолжением исследовательской работы по изучению механизмов полостного пищеварения на кафедре физиологии, этологии и биохимии животных РГАУ-МСХА имени К.А.Тимирязева на

протяжении последних 30 лет (Иванов и др., 2009; Полякова, 2012; Иванов и др., 2013).

Результаты и обсуждение. Одной из важных функций пищеварительного тракта является секреция различных классов ферментов, которые осуществляют гидролиз пищевых полимеров сначала до промежуточных продуктов, а затем до мономеров, которые затем всасываются в кровь и лимфу. Установлено, что активность гамма-глутамил-трансферазы проявляется в слизистой оболочке во всех отделах тонкого кишечника. При этом, самая высокая активность фермента – 6,077 Ед./мг белка обнаружена в слизистой оболочке начальной части 12-перстной кишки. Затем активность гамма-глутамилтрансферазы резко снижается от проксимального к дистальному концу 12-перстной кишки, достигая там минимального значения, составляющего 0,853 Ед./мг белка, а в слизистой оболочке проксимального отдела тощей кишки этот показатель повышается, достигая максимума в дистальном отделе – 4,057 Ед./мг белка. В слизистой оболочке подвздошной кишки, в ее проксимальном отделе, активность гамма-глутамилтрансферазы плавно снижается, принимая минимальные значения в дистальном отделе – 1,088 Ед./мг белка (рис. 1).

Зафиксирована активность гамма-глутамилтрансферазы в химусе тонкого отдела кишечника мини-пиггов. Отмечены существенные различия в активности фермента во фракциях химуса, а также значительные отличия от его активности в слизистой оболочке, при идентичной динамике. Активность гамма-глутамилтрансферазы в плотной эндогенной фракции химуса была ниже в 2,5 раза в проксимальной части 12-перстной кишки, чем в слизистой оболочке, а в дистальном отделе, как и в слизистой оболочке 12-перстной кишки, показатель существенно снизился, достигнув минимального значения 0,100 Ед./мг белка, что в 8,5 раз ниже, чем в слизистой оболочке данного отдела. В процессе эвакуации химуса из тощей кишки, активность гамма-глутамилтрансферазы в плотной эндогенной фракции возростала до 1,210 Ед./мг белка в проксимальном отделе, а затем отмечалось снижение данного показателя до 0,672 Ед./мг белка, что выше, чем в слизистой оболочке проксимального и дистального отделов в 2,1 раза и в 6,5 раз соответственно. Однако, в подвздошной кишке активность гамма-глутамилтрансферазы в плотной эндогенной фракции химуса была выше в 1,5-2 раза чем в слизистой оболочке (рис. 1).

Максимальная активность гамма-глутамилтрансферазы была обнаружена в растворимой фракции химуса за исключением дистального отдела подвздошной кишки. Активность фермента в проксимальном отделе 12-перстной кишки была выше, чем в

слизистой оболочке в 15 раз., а в дистальном отделе – в 22 раза. В растворимой фракции тощей кишки активность гамма-глутамилтрансферазы была выше по сравнению с активностью фермента в слизистой оболочке проксимального отдела в 13 раз, а дистального – в 15 раз. Наибольшая активность глутамилтрансферазы установлена в растворимой фракции проксимальном отделе подвздошной кишки – 99,17 Ед./мг белка, а дистальном отделе зафиксировано ее резкое снижение до 35,68 Ед./мг белка, что в 41 и 35 раз выше, чем в слизистой оболочке это части тонкого кишечника (рис. 1).

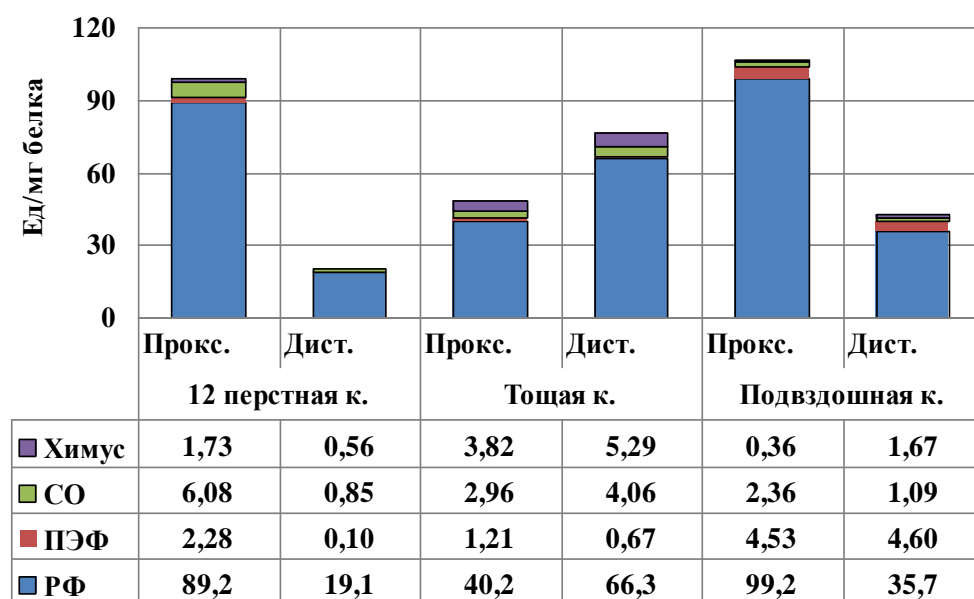


Рис. 1. Активность глутамилтрансферазы в слизистой оболочке тонкого кишечника и фракциях химуса (Ед./мг белка)

Таким образом, в ходе исследований установлено, что фермент глутамилтрансфераза, локализуется в слизистой оболочке тонкого отдела кишечника, что подтверждает результаты, полученные ранее другими авторами, а также в химусе этого отдела желудочно-кишечного тракта, что обнаружено впервые.

Следует отметить, что ярко выраженная динамика активности глутамилтрансферазы в химусе, аналогична динамике активности фермента в слизистой оболочке тонкого отдела кишечника, что указывает на тесную взаимосвязь процессов, происходящих в энтеральной среде. Глутамилтрансфераза, как известно, не является гидролитическим ферментом, а участвует в транспорте аминокислот через стенку эпителиоцита, а зафиксированная ее активность в химусе,

вероятно, указывает на участие фермента в транспорте продуктов гидролиза в полости кишки к месту финального гидролиза и абсорбции.

Идентичность изменений активности глутамилтрансферазы в слизистой оболочке и в химусе по ходу тонкого отдела кишечника свидетельствует о сопряженности процессов расщепления и транспорта продуктов гидролиза в полости кишки. Ранее установленная нами высокая активность амилазы в плотной эндогенной фракции химуса и выявленная высокая активность глутамилтрансферазы в растворимой фракции химуса (Иванов, 2013) указывают на присутствие в химусе не только ферментов гидролиза, но и ферментов, осуществляющих транспорт продуктов гидролиза в полости кишечника, причем, по-видимому, свою активность они проявляют, локализуясь в разных местах: гидролитические ферменты - в плотной эндогенной фракции, а транспортные - в растворимой фракции химуса.

Высокая активность глутамилтрансферазы в проксимальном отделе слизистой оболочки 12-перстной, по-видимому, обусловлена синтезом и секрецией фермента железами стенки 12-перстной кишки, после чего она в составе кишечного сока и слущивающихся энтероцитов поступает в просвет кишки, участвуя там в транспорте продуктов гидролиза, и перемещаясь в составе химуса по кишечнику. В начале тонкого кишечника активность глутамилтрансферазы ярко выражена, в связи с чем, количество продуктов расщепления питательных веществ увеличивается, в том числе и в зоне слизистых наложений и щеточной каймы энтероцитов, что повышает активность глутамилтрансферазы в слизистой оболочке.

Анализ активности щелочной фосфотазы в слизистой оболочке желудочно-кишечного тракта показал, что активность фермента была достаточно низкой в слизистой оболочке тонкого отдела кишечника и составила 120-210 ед./мг белка, а в слепой кишке отмечено резкое снижение активности щелочной фосфотазы до 4,1 ед./мг белка, которое поддерживалось на таком же низком уровне в ободочной и прямой кишках толстого отдела кишечника (рис. 2).

Наивысшая активность щелочной фосфотазы была зафиксирована в слое слизистых наложений 12-перстной и тощей кишок и составила 692-893 ед./мг белка, что в 4-4,5 раза выше по сравнению с активностью данного фермента в слизистой оболочке. В подвздошной кишке отмечается резкое падение активности фермента в слое слизистых наложений до 17 ед./мг белка в слепой кишке, что возможно обусловлено участием щелочной фосфотазы в процессах пристеночного пищеварения и абсорбции нутриентов в тонком отделе кишечника (рис. 2).

Активность щелочной фосфатазы в полости кишечника изучена недостаточно. В ходе исследований установлено, что активность фермента имеет выраженную динамику по ходу кишечника в каудальном направлении. Так, в цельном химусе тонкого отдела кишечника максимальная активность щелочной фосфатазы отмечена в 12-типерстной кишке и составила 497 ед./мг белка, а в химусе тощей и подвздошной кишок этот показатель снижается почти в 2 раза до 292,4 ед./мг белка и 227,4 ед./мг белка соответственно. Следует также отметить, что эти значения в 1,8 и 3 раза ниже аналогичных показателей в слое слизистых наложений данных отделов желудочно-кишечного тракта мини-пиггов. В толстом отделе кишечника обнаружено резкое снижение активности щелочной фосфатазы до 14 - 28 ед./мг белка (рис. 2).

В плотной эндогенной фракции активность данного фермента имеет аналогичную динамику. Максимальная активность щелочной фосфатазы отмечается в 12-типерстной кишке, затем происходит снижение этого показателя в 2 - 3 раза в тощей и подвздошной кишках, достигая минимального значения до 39 ед./мг белка, 32 ед./мг белка и 27 ед./мг белка в плотной эндогенной фракции слепой, ободочной и прямой кишок толстого отдела кишечника соответственно (рис. 2).

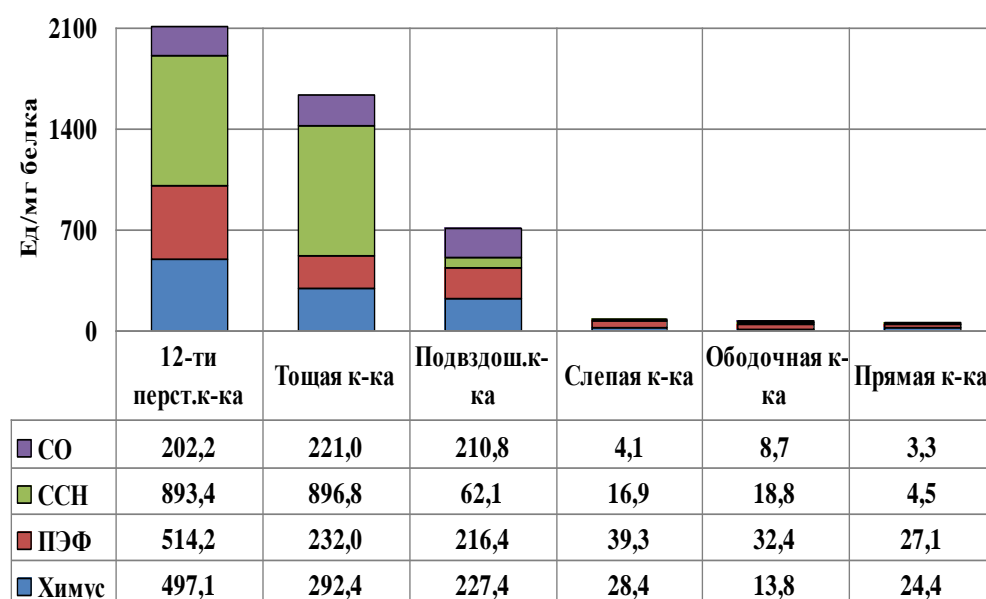


Рис. 2. Активность щелочной фосфатазы в энтеральной среде кишечника (ед./мг белка)

Таким образом, активность щелочной фосфотазы во всех исследуемых образцах кишечника имеет схожую динамику, проявляя максимальную ферментативную активность как в слизистой оболочке, так и в полости 12-типерстной кишки, где наряду с секрецией либеркюновых желез, расположенных в слизистой оболочке на протяжении всего кишечника и поверхностных бокаловидных клеток, происходит выделение секрета подслизистых бруннеровых желез и кишечный сок имеет максимальную щелочную реакцию (рН – 8,5 – 9). При этом самая высокая активность данного фермента установлена в слое слизистых наложений, что по-видимому, определяется функцией бруннеровых и либеркюновых желёз, в секрете которых и содержится фермент. Достаточно высокая активность щелочной фосфотазы в полости 12-типерстной кишки обусловлена поступлением панкреатического сока, содержащего данный фермент и желчи, а также ее наличием в десквамированных энтероцитах и слизистых наложениях.

По ходу движения химуса по кишечнику наблюдается снижение активности фермента с резким падением в толстом отделе, где общее количество кишечного сока, выделяемого собственными железами толстых кишок невелико и составляет 10-15% количества сока, выделяемого в тонком отделе кишечника, также здесь наблюдается снижение рН до 6,9 – 7,2 за счет нейтрализации образующихся кислот брожения кишечным соком, поступающим преимущественно из вышележащих отделов пищеварительного тракта. Вероятно, на это также оказывает влияние возрастание количества микроорганизмов в 1г содержимого в направлении от проксимальной к дистальной части пищеварительного тракта, что оказывает влияние на скорость обновления кишечного эпителия и толщину кишечной стенки.

Заключение. Закономерные показатели распределения и изменения активности ферментов свидетельствуют об их последовательном взаимодействии в полости кишечника. Ферменты и другие биологически активные вещества не беспорядочно размещаются в химусе, а имеют свои места локализации в структурах плотной эндогенной фракции, обеспечивающей поверхностное взаимодействие субстрата с ферментами. Плотная эндогенная фракция, представляющая большую часть химуса во всех отделах кишечника, закономерно вступает в контакт со слизистыми наложениями и при этом образуется структурированная система транспорта между полостью и щеточной каймой слизистой оболочки кишечника, что обеспечивает направленное и регулируемое движение нутриентов к энтероцитам через систему гликокаликса.

Список литературы

- Вазина А.А., Симонова Н.Б., Герасимов В.С., Полякова Е.П.* 2002. Изучение слизей разных отделов ЖКТ методом малоугловой рентгеновской дифракции // *Российский журнал гастроэнтерологии, гепатологии, колопроктологии*. Т. XII. № 5. С. 124.
- Вазина А.А., Железная Л.А., Ланина Н.Ф.* 2015. Наноструктурная упорядоченность протеогликановых систем слизи. Тканей различных групп животных организмов и бактериальных пленок // *Сборник тезисов V съезда биофизиков*. Ростов-на-Дону. С. 304.
- Гальперин Ю.М., Лазарев П.И.* 1986. Пищеварение и гомеостаз. М.: Наука, 1986. 303 с.
- Георгиевский В.И. Полякова Е.П.* 1995. Кишечный химус и процессы всасывания; новые аспекты // *Материалы 2-й междунар. конф. «Актуальные проблемы биологии в животноводстве»*. С. 128-134.
- Иванов А.А., Полякова Е.П., Ксенофонтов Д.А.* 2009. Экспериментальное обоснование структурирования и других характеристик химуса в определении функциональных возможностей желудочно-кишечного тракта при проведении энтерального питания // *Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология*. № 6. С.51 - 56.
- Иванов А.А., Полякова Е.П., Ксенофонтов Д.А., Ксенофонтова А.А.* 2013. Экспериментальное обоснование функциональной взаимосвязи минеральных элементов пищевого рациона с полостной слизью и слизистой оболочкой. // *Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология*. № 2. С. 37-41.
- Иванов А.А., Полякова Е.П., Метревели Т.В.* 2013. Амилазная активность слизистых образований кишечника // *Российский журнал Гастроэнтерологии, Гепатологии, Колопроктологии*. № 5. Т. XXII. № 497. С. 132.
- Морозов И.А.* Структура и функция слизистого слоя тонкой кишки. М.: Темпус. 1998. 282 с.
- Полякова Е.П., Ксенофонтов Д.А., Барбосова М.Е.* 2012. Изменение структуры химуса цыплят-бройлеров по мере его продвижения по кишечному тракту // *Известия ТСХА*. Вып. 5. С. 93-97.
- Полякова Е.П., Ксенофонтов Д.А., Иванов А.А.* 2016. Метод изучения полостного пищеварения // *Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология*. Вып. 136(12). С. 110-114.
- Скальный А.В.* 2001. Микроэлементозы человека (диагностика и лечение). М.: КМК. 96 с.
- Allen A.* 1983. Mucus - a protective secretion of complexity // *Trends Biochem. Sci.* V. 8. P. 169-179.
- Bremner I.* 1970. Zinc, copper and manganese in alimentary tract of sheep // *The Brit. J. Nutr.* V. 24. № 1. P. 769-783.
- Demouveau B., Gouyer V., Gottrand F., Narita T., Desseyn J.L.* 2018. Gel-forming mucin interactome drives mucus viscoelasticity // *Advances in Colloid and Interface Science*. V. 252. P. 69-82.
- Ito S.* 1969. Structure and function of glycocalyx // *Federation Proc.* V. 28.

P.12-25.

- Johansson M.E.V., Sjövall H., Hansson G.C. , Mueller C.* 2013. The gastrointestinal mucus system in health and disease // *Nature Reviews Gastroenterology & Hepatology*. V. 10. P. 352-361.
- Kirk S B Bergstrom, Lijun Xia,* 2013. Mucin-type O-glycans and their roles in intestinal homeostasis // *Glycobiology*. V. 23. Is.9. P. 1026-1037.
- Tedeschi R.E, Sunderman F.W.* 1957. Nickel poisoning. V. The metabolism of nickel under normal conditions and after exposure to nickel carbonyl // *AMA Arch. Industr. Health*. V. 16. P. 486-488.
- Madushani H, Suzanne H., Bornstein Joel C., Franks Ashley E., Hill-Yardin Elisa L.* 2020 The Role of the Gastrointestinal Mucus System in Intestinal Homeostasis: Implications for Neurological Disorders // *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*. № 10. P. 10-14.

DYNAMICS OF ENZYME ACTIVITY IN ENDOGENOUS STRUCTURES OF THE ENTERAL ENVIRONMENT IN MODEL ANIMALS (MINI PIGS)

**D.A. Ksenofontov, T.V.Metreveli, E.P. Polyakova,
A.A. Ksenofontova, O.A. Voinova, T.V.Sakovtseva**

Russian State Agrarian University – Timiryazev Moscow Agricultural Academy,
Moscow

The enteral environment plays an important role in maintaining homeostasis as well as in the interaction between the living body and the external environment. High molecular weight compounds that enter with food, and unable to penetrate the intestinal membrane into the internal environment of the body, must be converted to relatively simple molecules. Enzymes of the digestive glands take an active part in this process. We studied the localization sites and the activity of the enzymes gamma-glutamyltransferase and alkaline phosphatase at the level of the enteral environment in model animals (mini-pigs). The activity of enzymes in the mucous membrane, native chyme of the intestine and its fractions, dense endogenous and soluble, were determined. The activity of gamma-glutamyl transferase is found both in the mucous membrane and in the chyme of all parts of the small intestine. The highest activity of gamma-glutamyltransferase was recorded in the soluble fraction of the chyme, the lowest in the dense endogenous fraction with a similar pronounced dynamics of activity along the entire length of the small intestine. The highest activity of alkaline phosphatase was found in mucous overlays of the small intestine. During the evacuation of the chyme, the activity of the enzyme in it decreases. The maximum activity of alkaline phosphatase was recorded in the dense endogenous fraction of the chyme of the small intestine.

Keywords: *gastrointestinal tract, digestion, chyme, gamma-glutamyltransferase, alkaline phosphatase, enzyme activity.*

Об авторах:

КСЕНОФОНТОВ Дмитрий Анатольевич – доктор биологических наук, заведующий кафедрой физиологии, этологии и биохимии животных, ФГБОУ ВО «РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева», 127550, Москва, ул. Тимирязевская, д. 49; e-mail: smu@rgau-msha.ru.

МЕТРЕВЕЛИ Тина Валерьяновна – кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии, этологии и биохимии животных, ФГБОУ ВО «РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева», 127550, Москва, ул. Тимирязевская, д. 49; e-mail: tmetre@rgau-msha.ru.

ПОЛЯКОВА Елена Павловна – кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии, этологии и биохимии, ФГБОУ ВО «РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева», 127550, Москва, ул. Тимирязевская, д. 49; e-mail: tmetre@rgau-msha.ru.

КСЕНОФОНТОВА Анжелика Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии, этологии и биохимии животных, ФГБОУ ВО «РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева», 127550, Москва, ул. Тимирязевская, д. 49; e-mail: tmetre@rgau-msha.ru.

ВОЙНОВА Ольга Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии, этологии и биохимии животных, ФГБОУ ВО «РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева», 127550, Москва, ул. Тимирязевская, д. 49; e-mail: tmetre@rgau-msha.ru.

САКОВЦЕВА Татьяна Владимировна – кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии, этологии и биохимии животных, ФГБОУ ВО «РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева», 127550, Москва, ул. Тимирязевская, д. 49; e-mail: tmetre@rgau-msha.ru.

Ксенофонтов Д.А. Динамика ферментативной активности в эндогенных структурах энтеральной среды модельных животных (мини-пиггов) / Д.А. Ксенофонтов, Т.В. Метревели, Е.П. Полякова, А.А. Ксенофонтова, О.А. Войнова, Т.В. Саковцева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 3(67). С. 19-30.