

УДК 577.154:598.97

Метаболизм углеводов в организме ушастой совы (*Asio otus*) в онтогенезе

В.И. Гидранович, И.Ю. Шамович, А.В. Гидранович, Д.И. Шамович

Углеводы играют ключевую роль в обмене веществ и энергии. Наряду с основной энергетической функцией, углеводы в виде разнообразных производных и биополимеров выполняют пластическую, транспортную функцию, обеспечивают антигенную специфичность, входят в состав клеточных рецепторов и многих других соединений.

Метаболиты обмена углеводов широко используются в различных биосинтетических процессах, таких, как биосинтез липидов, аминокислот и других соединений. Особую роль в биосинтетических процессах выполняют метаболиты пентозофосфатного пути, такие, как пентозофосфаты и NADPH. Они принимают участие в биосинтезе нуклеотидов, нуклеиновых кислот, коферментов нуклеотидного строения, холестерина, гормонов и других биологически важных соединений. Защитные свойства организма тесным образом связаны с метаболизмом углеводов.

Классические исследования отечественных и зарубежных авторов позволили изучить основные пути метаболизма углеводов, которые, как правило, имеют универсальный характер. Наряду с этим отмечены тканевые и видовые различия отдельных путей и этапов метаболизма углеводов.

Большинство работ по изучению обмена углеводов выполнено на лабораторных и домашних животных, которые являются представителями популяций, созданных человеком. В этой связи весьма актуальным представляется выяснение особенностей метаболизма углеводов в организме птиц, обитающих в естественных природных сообществах. В своем выборе мы остановились на ушастой сове, которая легко вписывается в антропогенные ландшафты.

Совы распространены по всему земному шару за исключением Антарктиды. Это древняя группа птиц, сформировавшаяся как самостоятельная систематическая группа на заре третичного периода, примерно 60–70 млн. лет тому назад. Согласно современным данным по систематике Ушастая сова (*Asio otus*) принадлежит к отряду Собообразные Strigiformes, семейству Совиные Strigidae, роду Ушастые совы *Asio* [1, 2]. Ушастая сова принадлежит к голарктическому типу фауны. Она имеет циркумполярное голарктическое распространение в бореальной, умеренной, средиземноморской и степной климатических зонах. Северная граница ее ареала достигает июльской изотермы 59°F, что значительно южнее границы ареалов тех видов сов, которые имеют исключительно бореальное распространение. Она распространена по всей Европе и Северной Азии, к северу до пределов лесов, на восток до Японии, на юг до Ирана, Средней Азии, Гималаев, Западного Китая; в Северной и Западной Африке, Северной Америке [3].

В Беларуси ушастая сова является широко распространенным и самым многочисленным видом сов, ее численность оценивается в 12–20 тысяч гнездящихся пар [4], что составляет 45% общей численности сов. В Витебской области в благоприятные годы (пик численности полевков) гнездится около 3800 пар ушастых сов. Колебания численности гнездящейся части популяции могут изменяться в отдельные годы в пять раз [5]. Ушастая сова заселяет главным образом небольшие островные участки лесов различного типа, опушки крупных лесных массивов, граничащие с открытыми или слегка заболоченными пространствами-полями, лугами, обширными вырубками, осушенными болотами. Местом обитания могут быть лесозащитные полосы, кладбищенские рощи, пустыри с участками древесно-кустарниковой растительности, старые овраги, долины ручьев и малых речек, поросшие редколесьем и кустарником и граничащие с сельхозугодьями. Излюбленными местами обитания являются сосновые посадки, пойменные луга, расчлененные островками деревьев. Сплошных массивов леса птицы избегают. Иногда птицы поселяются на окраинах городов, в садах и парках. Совы весьма чувствительны к антропогенным факторам, но ушастая сова один из немногих видов хищных птиц, благополучно вписавшихся в антропогенные ландшафты [1, 3, 6, 7].

В общей схеме круговорота веществ и энергии в биогеоценозах совы занимают положение консументов II-го, III-го и высших порядков, находятся на вершине пищевых пирамид и являются типичными миофагами. У них, как и у других плотоядных птиц, «упрощенный» желудок, но имеются слепые кишки, предназначенные для усвоения трудно перевариваемой пищи растительного происхождения, содержащейся в желудочно-кишечном тракте жертвы [3, 8–10].

Питается ушастая сова преимущественно мелкими грызунами, иногда птицами, мелкими насекомоядными, реже беспозвоночными. Наиболее часто встречающейся жертвой была обыкновенная полевка *Microtus arvalis*, составляющая 66% от 121708 позвоночных жертв. Другие мелкие млекопитающие составляли 25,8%, птицы – 8,1%, а лягушки, ящерицы, рыба – оставшиеся 0,1%. Кроме того, в пищевых остатках обнаружено 400 насекомых и других беспозвоночных. Сова задерживает животную пищу в желудке путем сокращения сфинктера между железистым и мускульным желудком; пилорическое отверстие, которое имеет малые размеры и открывается сверху, вероятно остается открытым на протяжении большей части пищеварительного процесса. В мускульном желудке скапливаются ферментативные секреты, поступающие сюда из желез железистого желудка, тонкого кишечника и поджелудочной железы.

В процессе переваривания пищевой комков проталкивается в тонкую кишку путем сокращений желудка. Совы хорошо переваривают мягкие ткани, а непереваренные остатки, кости, шерсть, зубы и хитиновые вещества собираются в нижней части желудка, прессуются и отрыгиваются в виде погадки, которая перед отрыжкой находится в верхней части желудка непосредственно под сфинктером. У сов нет зоба для сохранения пищи, поэтому они должны добывать пищу порциями через регулярные интервалы времени. Полнота переваривания пищи у птенцов сов значительно выше, чем у взрослой птицы, что связано с более кислой средой желудочного сока и более высокой активностью протеолитических ферментов. Птенцы способны переваривать шерсть и кости. [3, 8].

В связи с вышеперечисленными особенностями питания птенцов и взрослых птиц, можно предположить, что в онтогенезе интенсивность и направленность процессов обмена веществ и энергии, и углеводов в частности, изменяется в соответствии с потребностями растущего организма и взрослой птицы. Упастая сова является типичным миофагом, и это дает основание предполагать о высокой метаболической активности глюконеогенеза, то есть биосинтеза углеводов из белков потребляемой пищи и других продуктов неуглеводного характера, а также взаимосвязи глюконеогенеза с гликогенолизом (гликолизом) и пентозофосфатным путем.

Гликолиз и пентозофосфатный путь называют альтернативными, так как они конкурируют за общий субстрат – глюкозо-6-фосфат и образуют общие метаболиты фруктозо-6-фосфат и глицеральдегид-3-фосфат. Фруктозо-6-фосфат можно рассматривать не только как метаболит, но и как общий субстрат гликогенолиза и неокислительного пентозофосфатного пути. Наличие общих метаболитов создает возможность переключения потока метаболитов с гликогенолиза на пентозофосфатный путь и наоборот. Активизация начальных этапов гликолиза ведет к стимуляции превращения углеводов через пентозофосфатный путь. При блокировании гликолиза на стадии действия фосфофруктокиназы, глицеральдегид-3-фосфат, образовавшийся в реакциях пентозофосфатного пути, может окисляться гликолитическим путем до лактата [11].

Взаимосвязь между гликолизом и пентозофосфатным путем может осуществляться на уровне образования пентозофосфатов. Пентозофосфатный путь и гликолиз зависят от биосинтеза нуклеотидов и коферментов, содержащих пентозы, а скорость биосинтеза пентозофосфатов в значительной мере определяется их использованием в процессах биосинтеза нуклеотидов и нуклеиновых кислот [11–13].

Целью нашей работы является изучение метаболической активности глюконеогенеза, гликогенолиза (гликолиза), биосинтеза пентозофосфатов, развития внутренних органов и динамики энергетического метаболизма в организме упастой совы в онтогенезе.

Для оценки интенсивности и направленности метаболизма в печени, почках, тонком отделе кишечника и поджелудочной железе определяли активность фосфоглюкомутазы, глюкозофосфат-изомеразы, фруктозобисфосфат-альдозазы, фруктозо-бисфосфатазы, глюкозо-6-фосфатазы [14, 15]. Активность ферментов рассчитывали в нкат мг⁻¹ белка. Содержание белка определяли по Лоури [16]. Экспериментальные данные исследований обрабатывали статистически с помощью компьютерной программы “Biolstat”.

Для изучения ферментативных реакций готовили инкубационные смеси из гомогенатов и соответствующих субстратов. Гомогенаты тканей готовили на охлажденном 0,05 М трис-НСI-буфере рН 7,4 в соотношении 1:50. В качестве субстратов использовали глюкозо-1-фосфат, глюкозо-6-фосфат, фруктозо-1,6-бисфосфат. Растворы субстратов готовили на трис-НСI буфере (рН 7,4). Бариевые соли переводили в натриевые с последующим удалением ионов бария. Реакционные смеси состояли из равных частей гомогенатов и субстратов 8 ммольярной концентрации. Конечное разведение ткани было в 100 раз, а концентрация субстратов 4 ммоль/л. Инкубацию проводили в ультратермостате при 38°C в течение 30 минут. Каждой опытной пробе с определенным субстратом соответствовали аналогичные контрольные пробы, в которых компоненты реакционной среды смешивали после осаждения белков. Ферментативные реакции останавливали осаждением белков трихлор-

уксусной кислотой из расчета 1 часть 20% кислоты на 4 части инкубационной смеси. В безбелковых центрифугатах определяли метаболиты изучаемых реакций.

Метаболическую интенсивность гликогенолиза оценивали по активности фосфоглюкомутазы, глюкозофосфат-изомеразы и фруктозобисфосфат-альдолазы; глюконеогенеза – по активности фруктозо-бисфосфатазы и глюкозо-6-фосфатазы; пентозофосфатного пути – по образованию пентозофосфатов из соответствующих гексозофосфатов.

У 1-недельных и 3-недельных птенцов и у взрослых птиц определяли массу тела и внутренних органов (печени, сердца, почек, поджелудочной железы и селезенки). Рассчитывали индексы отношения массы отдельных органов к массе тела и уровень энергетического метаболизма по формуле:

$$\log M = \log 78,3 + 0,723 \times \log W \pm 0,068,$$

где M – уровень метаболизма (кДж на птицу в сутки), W – масса тела [17].

В результате исследований было установлено, что масса тела птенцов в однонедельном возрасте составляла $120,00 \pm 8,66$ г, а в трехнедельном – $226,70 \pm 14,53$ г, во взрослом – $280,00 \pm 5,77$ г (табл. 1). Масса внутренних органов в 1-недельном возрасте составила: печени – $6,70 \pm 1,24$; сердца – $1,22 \pm 0,08$; почек – $1,16 \pm 0,15$; поджелудочной железы – $0,63 \pm 0,14$; селезенки – $0,32 \pm 0,07$. Индексы соотношения массы внутренних органов к массе тела составили для печени $5,49 \pm 0,65\%$; сердца – $1,02 \pm 0,01\%$; поджелудочная железа – $0,51 \pm 0,05$, селезенки – $0,26 \pm 0,04$. В 3-недельном возрасте абсолютная масса органов возросла и составила печени $7,75 \pm 0,93$; сердца – $1,56 \pm 0,04$; почек – $1,53 \pm 0,22$; поджелудочной железы – $0,73 \pm 0,11$; селезенки – $0,40 \pm 0,01$. Максимальный прирост массы дала печень (141%), а наименьший – поджелудочная железа (116%), а сердце, почки и селезенка – 128%, 132% и 125% соответственно (рис. 1). С возрастом индекс соотношения массы органа к массе тела снижается и для печени составляет $3,40 \pm 0,24$; сердца – $0,69 \pm 0,03$; почек – $0,69 \pm 0,11$; поджелудочной железы – $0,32 \pm 0,07$ и селезенки – $0,15 \pm 0,003$. По степени снижения индекса органы располагаются в следующем порядке: селезенка, печень, поджелудочная железа, сердце, почки.

Таким образом, масса внутренних органов с возрастом увеличивается, за исключением печени и селезенки, масса которых падает после трех недель постэмбрионального развития (рис. 1).

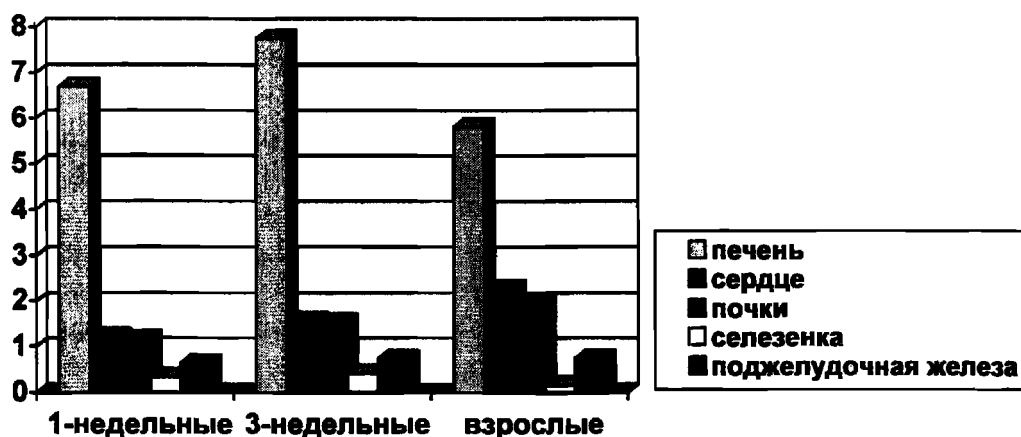


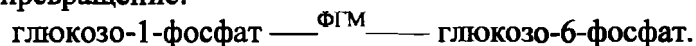
Рис. 1. Динамика развития внутренних органов птенцов ушастой совы (г)

Эволюционно обусловленное развитие гомойотермии и особенности механизмов ее поддержания у птиц сопряжено с интенсивным обменом веществ и энергии, высокой скоростью течения катаболических (окислительных) процессов, обеспечивающих высокие энергетические потребности организма. Примерно половина энергии, получаемой при окислительном расщеплении питательных веществ, выделяется в виде тепла. В условиях основного обмена важнейшими органами теплопродукции, наряду с мышечной тканью, являются печень, сердце, почки и железы [18].

По расчетам уровень энергетического обмена у 1-недельных птенцов составил 2492 ± 130 , у 3-недельных – 3947 ± 184 и у взрослой птицы – 4602 ± 69 , а у серой неясыти, масса которой 510 г – 7100 кДж на птицу в сутки. Масса тела к концу третьего периода постэмбриогенеза возросла на 189%, а энергетический метаболизм – на 158%. Определение энергетики птиц в естественных условиях представляет важное научное направление. Результаты исследований могут быть положены в основу оценки динамики веществ и энергии в биогеоценозах и определения реальной роли птиц в энергетике природных сообществ.

Большинство тканей животных зависимо от потребления глюкозы и, в этой связи, одно из центральных мест в биоэнергетических и биосинтетических процессов занимает метаболизм углеводов. Различные ткани неодинаково приспособлены к обеспеченности кислородом. Гликогенолиз, гликолиз уникальны в том смысле, что могут функционировать как в аэробных условиях, так и при полном отсутствии кислорода.

В результате мобилизация гликогена (фосфоролиза) образуется примерно 90 % глюкозо-1-фосфата и 10 % глюкозы. Глюкозо-1-фосфат не может проходить через клеточную мембрану и в клетке является субстратом фосфоглюкомутазы, которая катализирует обратимое превращение:



Глюкозо-6-фосфат, образовавшийся в фосфоглюкомутазной реакции, может превращаться до пирувата и поставлять АТФ в отсутствие кислорода путем субстратного фосфорилирования или в окислительном пентозофосфатном пути. С другой стороны, глюкозо-1-фосфат может использоваться в биосинтезе гликогена. В таком случае будет преобладать превращение глюкозо-6-фосфата в глюкозо-1-фосфат. Кроме того, глюкозо-1-фосфат может использоваться для образования пентозофосфатов через путь уруновых кислот. Следовательно, фосфоглюкомутаза находится на перекрестке биосинтеза и деградации гликогена и образования пентозофосфатов.

Результаты исследований показали, что активность фосфоглюкомутазы у 1-недельных птенцов в поджелудочной железе составила $0,84 \pm 0,22$, в печени – $0,67 \pm 0,25$, в почках – $0,48 \pm 0,09$, в тонком отделе кишечника – $0,41 \pm 0,09$ нкат \times мг⁻¹ белка (рис. 2).

У взрослых птиц активность фосфоглюкомутазы в изучаемых органах была значительно ниже по сравнению с птенцами и соответственно составляла $0,19 \pm 0,08$; $0,24 \pm 0,06$; $0,12 \pm 0,02$ и $0,10 \pm 0,02$ нкат \times мг⁻¹белка. У птенцов самая высокая активность фермента наблюдалась в поджелудочной железе, а у взрослых птиц она была в печени, а поджелудочная железа оказалась на втором месте. С возрастом активность фермента уменьшилась в поджелудочной железе в 4,4 раза ($P = 0,05$), в печени – в 2,8 раза ($P < 0,05$),

в почках – в 4,0 раза ($P < 0,02$) и в тонком отделе кишечника – в 4.1 раза ($P < 0,05$). Изменение активности фосфоглюкомутазы свидетельствует об изменении направленности метаболизма глюкозо-1-фосфата, находится на перекрестке биосинтеза гликогена и его фосфоролита.

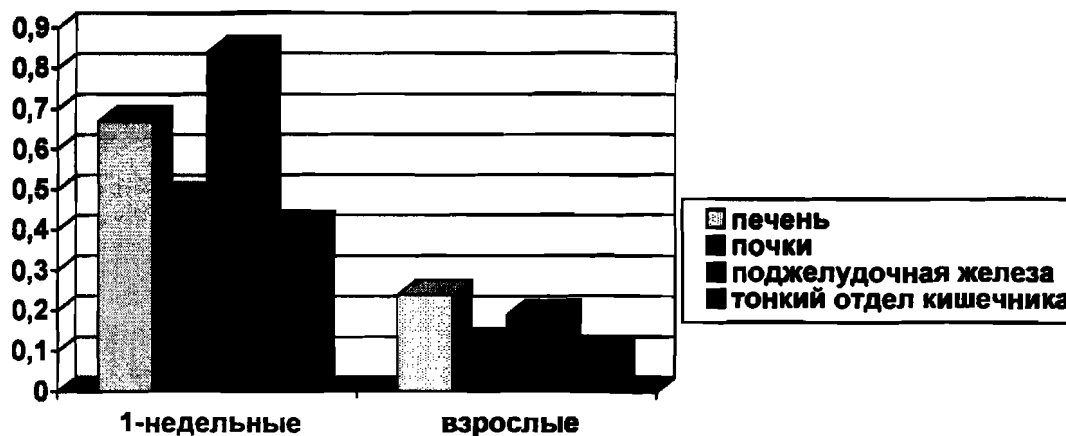


Рис. 2. Активность фосфоглюкомутазы в органах ушастой совы (нкат×мг⁻¹белка)

Глюкозофосфат-изомераза. Глюкозо-6-фосфат, образовавшийся из Г-1-Ф, далее подвергается действию глюкозофосфат-изомеразы. Фермент катализирует обратимое превращение глюкозо-6-фосфат во фруктозо-6-фосфат и, таким образом, этот фермент может принимать участие в глюконеогенезе, катализируя превращение фруктозо-6-фосфат в глюкозо-6-фосфат, гликогенолизе и неокислительном пентозофосфатном пути, превращая продукт фосфоглюкомутазной реакции – глюкозо-6-фосфат во фруктозо-6-фосфат.

Активность глюкозофосфат-изомеразы у 1-недельных птенцов наиболее высокой оказалась в тонком отделе кишечника и в поджелудочной железе и соответственно составила $1,60 \pm 0,67$ и $1,00 \pm 0,59$ нкат×мг⁻¹ белка (рис. 3). К 3-недельному возрасту активность глюкозофосфат-изомеразы составила в печени $1,08 \pm 0,23$, в почках – $1,58 \pm 0,49$, в поджелудочной железе – $1,73 \pm 0,44$, в тонком отделе кишечника – $2,07 \pm 0,40$ нкат×мг⁻¹белка и возросла в почках – в 2,32 раза ($P < 0,05$), в печени – в 1,80 раза ($P < 0,05$), в поджелудочной железе – в 1,73 раза ($P < 0,02$), в тонком отделе кишечника – в 1,29 раза ($P < 0,05$). У взрослых сов наблюдается снижение активности глюкозофосфат-изомеразы в изучаемых органах по сравнению с 1-недельными птенцами и примерно в 2 раза она уменьшается по сравнению с 3-недельными птенцами. В печени активность фермента у взрослых сов меньше в 3,8 раза ($P < 0,02$), чем у 3-недельных птенцов.

Соотношение активностей глюкозофосфат-изомеразы к фосфоглюкомутазе у 1-недельных птенцов и взрослых сов в печени примерно равно 1. Такое же соотношение между активностями ферментов наблюдается и в поджелудочной железе у 1-недельных птенцов. В почках 1-недельных птенцов это соотношение составляет 1,42, в тонком отделе кишечника – 3,9. У взрослых сов в почках, поджелудочной железе и тонком отделе кишечника соотношение активностей этих ферментов соответственно равно 3,92; 3,90 и 9,90.

Глюкозофосфат-изомераза изучаемых органов сов характеризуется высокой активностью. По активности этого фермента органы располагаются в следующем порядке: тонкий отдел кишечника, поджелудочная железа, почки и печень. У птенцов активность фермента с возрастом увеличивается, а у взрослых птиц она самая низкая. Анализ коэффициентов соотношения активностей глюкозофосфат-изомераза/фосфоглюкомутаза показывает, что в поджелудочной железе взрослых сов, в почках и тонком отделе кишечника у 1-недельных птенцов и взрослых птиц фосфоглюкомутазная реакция является лимитирующей в суммарном мутазно-изомеразном превращении монофосфогексоз.

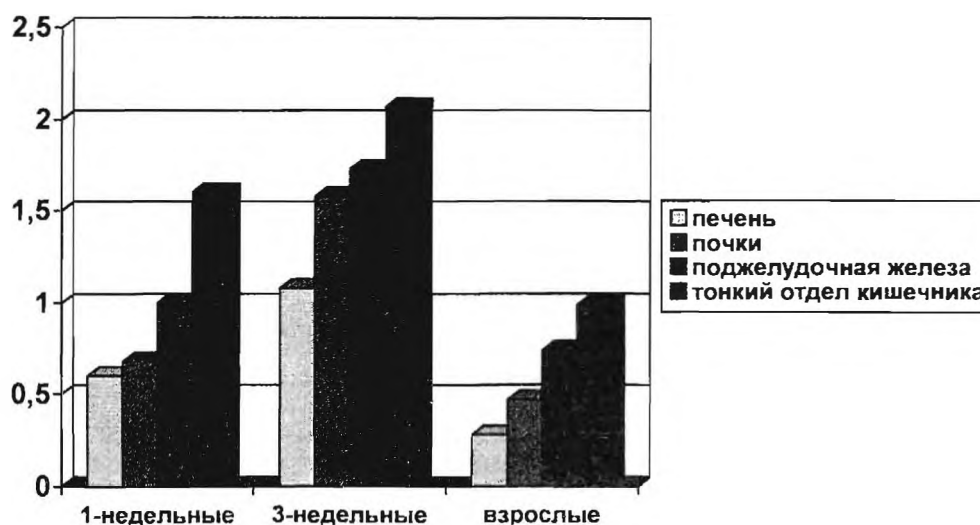


Рис. 3. Активность глюкозофосфат-изомеразы в органах ушастой совы (нкат·мг⁻¹белка).

Наши данные согласуются с данными других авторов, в том что, в большинстве тканей животных фосфоглюкомутазная реакция является лимитирующей в суммарном мутазно-изомеразном превращении Г-1-Ф.

Фруктозобисфосфат-альдолаза катализирует обратимую реакцию превращения фруктозо-1,6-бисфосфата до триозофосфатов. Наибольшая активность фруктозобисфосфат-альдолазы у 1-недельных птенцов обнаружена в тонком отделе кишечника и составила $18,48 \pm 0,28$ нкат·мг⁻¹белка. В печени активность фермента составила $15,49 \pm 0,95$, в почках – $8,40 \pm 5,10$, в поджелудочной железе – $2,21 \pm 1,49$ нкат·мг⁻¹белка (рис. 4).

К 3-недельному возрасту активность фермента в печени возросла в 2,38 раза ($P < 0,01$), в почках – в 5,48 раза ($P < 0,05$) и составила соответственно $36,84 \pm 4,28$ и $46,03 \pm 9,43$ нкат·мг⁻¹белка. В поджелудочной железе и тонком отделе кишечника колебания активности в этом возрасте оказались незначительными. Активность фруктозобисфосфат-альдолазы у взрослых сов в печени, почках, поджелудочной железе и тонком отделе кишечника соответственно составила $4,05 \pm 0,83$; $4,27 \pm 0,31$; $0,97 \pm 0,50$ и $5,50 \pm 2,11$ нкат·мг⁻¹белка. У взрослых сов наблюдается резкое снижение активности фруктозобисфосфат-альдолазы по сравнению с 3-недельными птенцами. В печени

активность фермента уменьшилась в 9,10 раза ($P < 0,001$), в почках – в 10,78 раза ($P < 0,02$), в тонком отделе кишечника – в 3,50 раза ($P < 0,01$).

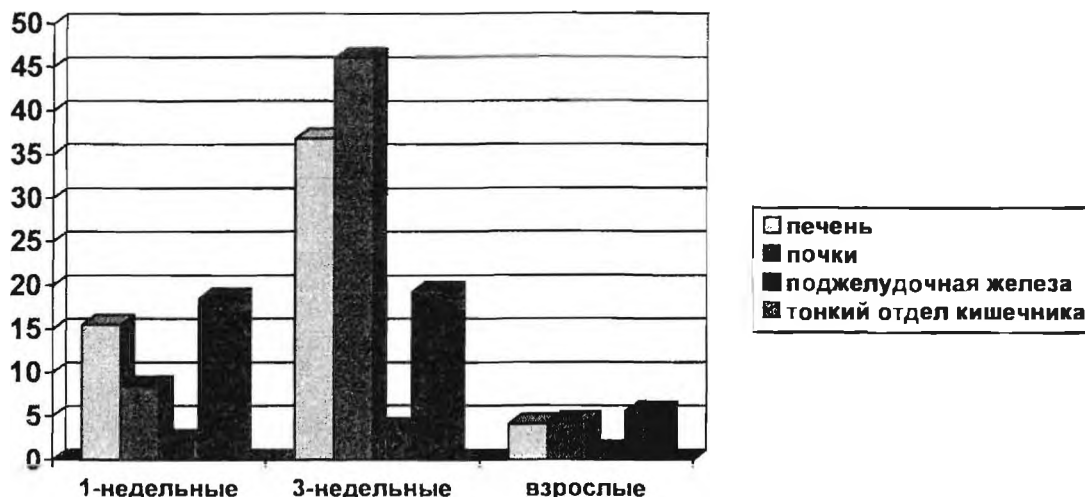


Рис. 4. Активность фруктозобисфосфат-альдолазы в органах ушастой совы (нкат × мг⁻¹ белка)

По сравнению с 1-недельными птенцами наблюдается уменьшение активности у взрослых птиц в печени в 3,82 раза ($P < 0,001$), в почках – в 1,97 раза ($P > 0,05$), в тонком отделе кишечника – в 3,36 раза ($P < 0,01$).

Фруктозо-бисфосфатаза катализирует гидролиз фруктозо-1,6-бисфосфата по первому углеродному атому, превращая его во фруктозо-6-фосфат и тем самым принимает участие в глюконеогенезе в обход фосфофруктокиназной реакции гликогенолиза (гликолиза). У 1-недельных птенцов активность фруктозо-бисфосфатазы в печени составила $0,30 \pm 0,03$, в почках – $0,41 \pm 0,07$, в тонком отделе кишечника – $0,43 \pm 0,10$, в поджелудочной железе – $0,22 \pm 0,02$ нкат × мг⁻¹ белка (рис. 5).

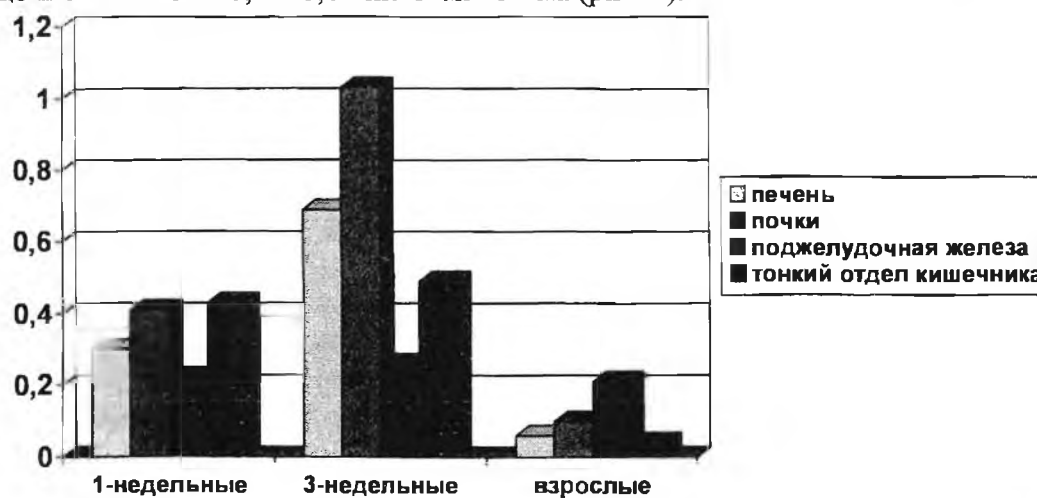


Рис. 5. Активность фруктозо-бисфосфатазы в органах ушастой совы (нкат × мг⁻¹ белка)

Активность фермента у 3-недельных птенцов составила в печени $0,69 \pm 0,06$, в почках – $1,03 \pm 0,08$, в тонком отделе кишечника – $0,49 \pm 0,10$ и в поджелудочной железе – $0,26 \pm 0,12$ нкат \times мг⁻¹белка. Как видим, к 3-недельному возрасту наблюдается повышение активности фруктозо-бисфосфатазы в печени в 2,30 раза ($P < 0,01$), в почках – в 2,51 раза ($P < 0,01$), в тонком отделе кишечника и в поджелудочной железе увеличение активности фруктозо-бисфосфатазы было незначительным.

У взрослых птиц в печени активность фруктозо-бисфосфатазы составила $0,06 \pm 0,02$, в почках – $0,10 \pm 0,02$, в тонком отделе кишечника $0,04 \pm 0,01$, а в поджелудочной железе она оказалась наиболее высокой в этом возрасте и составила $0,21 \pm 0,04$ нкат \times мг⁻¹белка. У взрослых сов по сравнению с 1-недельными и 3-недельными птенцами происходит уменьшение активности фермента во всех органах за исключением поджелудочной железы, где колебания активности незначительны. В печени по сравнению с 1-недельными птенцами активность фруктозо-бисфосфатазы уменьшилась в 5 раз ($P < 0,01$), в почках – в 4,10 раза ($P < 0,05$), в тонком отделе кишечника – в 10,75 раза ($P < 0,05$), а по сравнению с 3-недельными птенцами уменьшение активности в органах соответственно составило в 11,50 раза ($P < 0,01$), 10,3 раза ($P < 0,001$), 12,25 раза ($P < 0,05$).

За фруктозо-1,6-бисфосфат конкурируют фруктозобисфосфат-альдолаза и фруктозо-бисфосфатаза. Фруктозобисфосфат-альдолаза является типичным ферментом гликогенолиза (гликолиза), а фруктозо-бисфосфатаза – глюконеогенеза. Гликолиз и глюконеогенез координируются таким путем, что если активность одного высока, то второго низка и наоборот. Поэтому определенную информацию о метаболической направленности метаболизма и активности гликолиза и глюконеогенеза может дать расчет соотношения активностей этих ферментов. Так, соотношение активности фруктозобисфосфат-альдолазы к активности фруктозо-бисфосфатазы в печени 1-недельных и 3-недельных птенцов составила 51,63 и 53,39, у взрослых птиц – 67,50. В почках 3-недельных птенцов и взрослых сов этот показатель составил 44,69 и 42,70, а у 1-недельных – 20,49. В тонком отделе кишечника соотношение активностей этих ферментов у 1-недельных и 3-недельных птенцов составило 42,98 и 39,22, а у взрослых резко возросло до 137,5. В поджелудочной железе это соотношение было наименьшим, по сравнению с другими органами и составила у 1-недельных птенцов 10,05, у 3-недельных – 13,46, у взрослых сов – 4,62.

Таким образом, в печени и тонком отделе кишечника у взрослых птиц интенсивность гликолиза выше по сравнению с глюконеогенезом. В почках гликолиз увеличивается к 3-недельному возрасту и поддерживается на таком же уровне во взрослом состоянии. В поджелудочной железе с возрастом гликолиз уменьшается примерно в 2–3 раза.

Глюкозо-6-фосфатаза катализирует конечный этап глюконеогенеза – дефосфорилирование глюкозо-6-фосфата до глюкозы, которая затем может диффундировать из клеток ткани в кровь и поступать в другие органы. Исследования показали (рис. 6), что активность глюкозо-6-фосфатазы у 1-недельных птенцов в печени составила $0,96 \pm 0,25$, в почках – $1,01 \pm 0,25$, в поджелудочной железе – $0,39 \pm 0,07$, в тонком отделе кишечника

– $0,45 \pm 0,13$ нкат \times мг⁻¹белка. В 3-недельном возрасте активность ферментов печени составила $0,61 \pm 0,02$, в почках – $0,84 \pm 0,32$, в поджелудочной железе – $0,13 \pm 0,04$, в тонком отделе кишечника – $0,51 \pm 0,06$ нкат \times мг⁻¹белка.

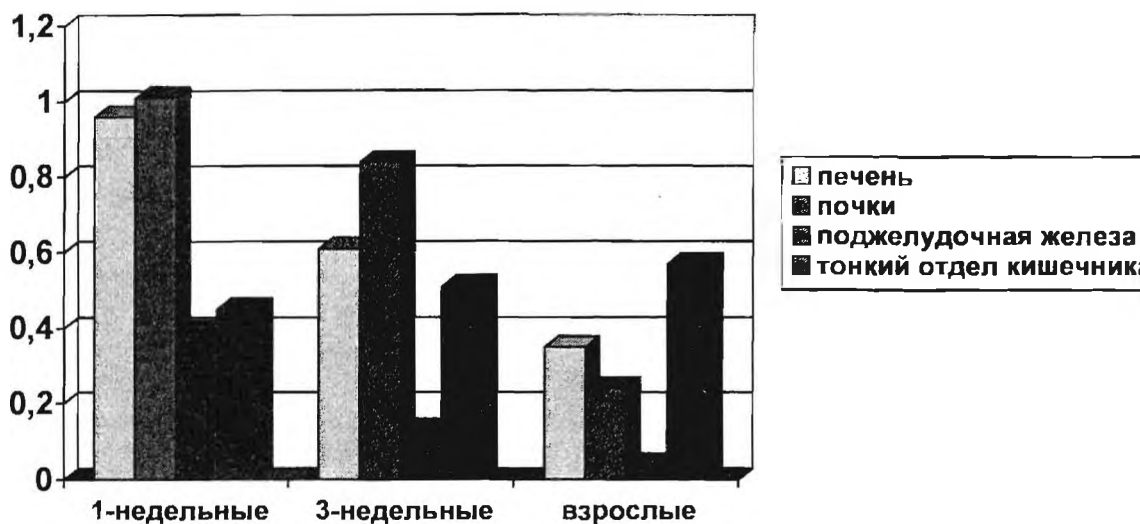


Рис. 6. Активность глюкозо-6-фосфатазы в органах ушастой совы (нкат \times мг⁻¹белка)

Как видно, активность глюкозо-6-фосфатазы в печени, почках и поджелудочной железе у птенцов 3-недельного возраста была ниже, чем у птенцов 1-недельного возраста. В тонком отделе кишечника активность фермента с возрастом увеличилась. Активность глюкозо-6-фосфатазы у взрослых птиц в печени составила $0,35 \pm 0,08$; в почках – $0,24 \pm 0,04$; в поджелудочной железе – $0,04 \pm 0,01$; в тонком отделе кишечника – $0,57 \pm 0,09$ нкат \times мг⁻¹белка. У взрослых сов наблюдается снижение активности глюкозо-6-фосфатазы в изучаемых тканях за исключением тонкого отдела кишечника, где наблюдается повышение активности фермента.

Анализ коэффициентов соотношения активности глюкозо-6-фосфатазы и фруктозо-бисфосфатазы показал, что в тонком отделе кишечника птенцов обеих возрастных групп этот коэффициент равен 1 (рис. 7). В печени, почках и поджелудочной железе у 1-недельных птенцов активность глюкозо-6-фосфатазы преобладает над активностью фруктозо-бисфосфатазы в 1,8 – 3,2 раза. У птенцов 3-недельного возраста в поджелудочной железе наблюдается двукратное преобладание фруктозо-бисфосфатазы над глюкозо-6-фосфатазой, а в печени и в почках оно было незначительным. В печени, почках и тонком отделе кишечника у взрослых сов преобладает активность глюкозо-6-фосфатазы, а в поджелудочной железе, наоборот, преобладает активность фруктозо-бисфосфатазы.

Полученные данные показывают, что у ушастой совы основными органами глюконеогенеза являются печень, почки, тонкий отдел кишечника и в значительно меньшей мере поджелудочная железа.

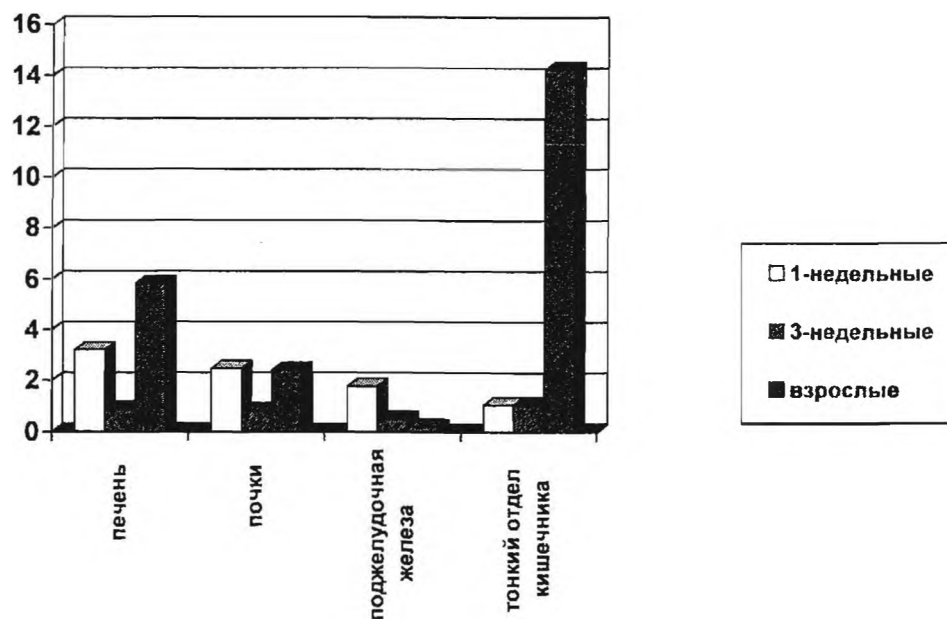


Рис. 7. Соотношение активностей глюкозо-6-фосфатаза/фруктозо-бисфосфатаза

Биосинтез пентозофосфатов. Глюкозо-1-фосфат как продукт фосфорилазной реакции, наряду с превращением в фосфоглюкомутазно-изомеразной реакции включается в пентозофосфатный путь метаболизма углеводов, о чем свидетельствует образование пентозофосфатов (рис. 8). Биосинтез пентозофосфатов из глюкозо-1-фосфата у 1-недельных птенцов наиболее интенсивно протекает в поджелудочной железе и составляет $0,54 \pm 0,09$ мкмоль \times мг $^{-1}$ белка. В печени, почках и тонком отделе кишечника прирост пентозофосфатов составляет соответственно $0,37 \pm 0,12$; $0,31 \pm 0,04$ и $0,28 \pm 0,08$ мкмоль \times мг $^{-1}$ белка.

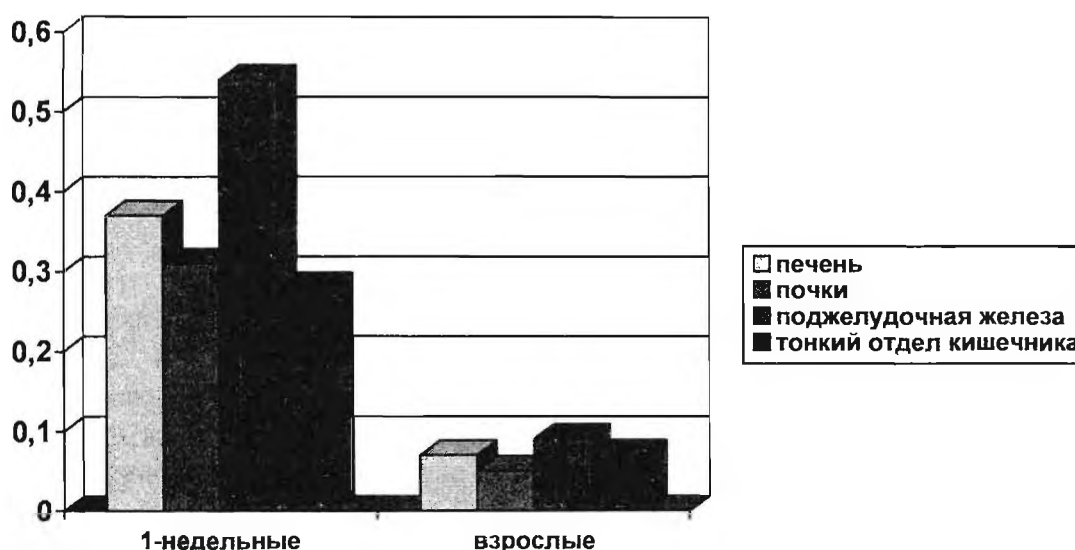


Рис. 8. Биосинтез пентозофосфатов из глюкозо-1-фосфата в органах ушастой совы (мкмоль \times мг $^{-1}$ белка)

Биосинтез пентозофосфатов из глюкозо-6-фосфата у 1-недельных птенцов наиболее активно протекает в тонком отделе кишечника и поджелудочной железе и составляет соответственно $1,15 \pm 0,12$ и $1,07 \pm 0,31$ мкмоль \times мг $^{-1}$ белка (рис. 9). В печени и в почках интенсивность биосинтеза пентозофосфатов составляет соответственно $0,39 \pm 0,18$ и $0,44 \pm 0,08$ мкмоль \times мг $^{-1}$ белка. У птенцов к 3-недельному возрасту произошло уменьшение биосинтеза пентозофосфатов во всех органах и составило в печени $0,29 \pm 0,06$, в почках – $0,38 \pm 0,24$, в поджелудочной железе – $0,74 \pm 0,22$ и в тонком отделе кишечника – $0,39 \pm 0,09$ мкмоль \times мг $^{-1}$ белка.

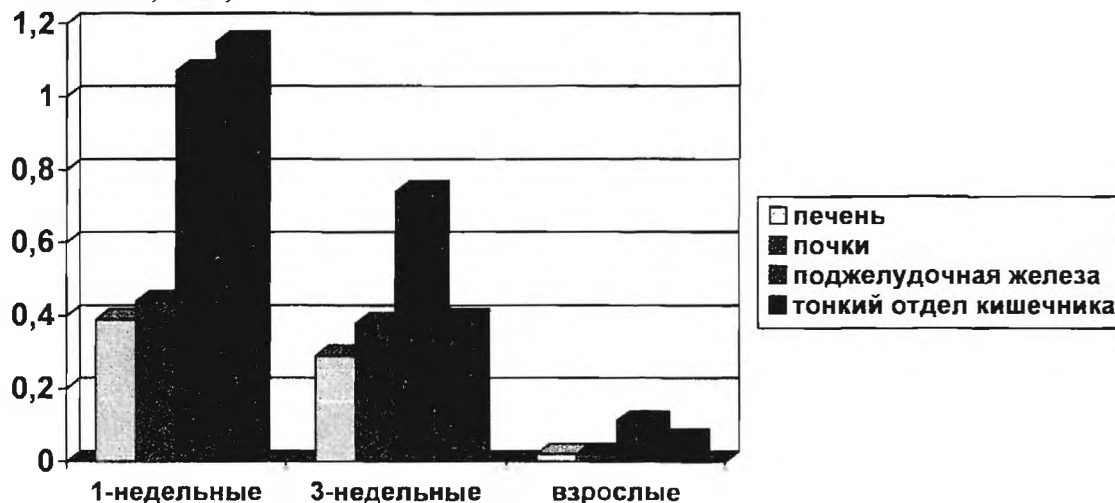


Рис. 9. Биосинтез пентозофосфатов из глюкозо-6-фосфата в органах ушастой совы (мкмоль \times мг $^{-1}$ белка)

У взрослых сов наблюдается более резкое уменьшение биосинтеза пентозофосфатов из глюкозо-6-фосфата и составляет в печени и в почках $0,02 \pm 0,01$, в поджелудочной железе – $0,11 \pm 0,05$, в тонком отделе кишечника – $0,06 \pm 0,01$ мкмоль \times мг $^{-1}$ белка.

В изучаемых органах сов глюкозо-6-фосфат наряду с превращением в глюкозо-фосфат-изомеразной и глюкозо-6-фосфатазной реакции может включаться в окислительный пентозофосфатный путь в результате действия окислительно-декарбоксилирующей системы или через фруктозо-6-фосфат посредством транскетотазных и трансальдозазных реакций.

Биосинтез пентозофосфатов из фруктозо-1,6-бисфосфата в печени, почках и поджелудочной железе у 1-недельных птенцов протекает примерно с одинаковой интенсивностью и составляет соответственно $0,37 \pm 0,01$; $0,31 \pm 0,02$ и $0,27 \pm 0,03$ мкмоль \times мг $^{-1}$ белка (рис. 10). Несколько интенсивнее биосинтез пентозофосфатов протекает в тонком отделе кишечника и составляет $0,44 \pm 0,04$ мкмоль \times мг $^{-1}$ белка. В 3-недельном возрасте интенсивность биосинтеза пентозофосфатов в печени, почках, поджелудочной железе и тонком отделе кишечника составила соответственно $0,08 \pm 0,01$; $0,26 \pm 0,05$; $0,29 \pm 0,02$ и $0,41 \pm 0,05$ мкмоль \times мг $^{-1}$ белка. К этому возрасту произошло уменьшение интенсивности биосинтеза пентоз в печени в 4,63 раза ($P < 0,001$), в других органах эти изменения оказались незначительными.

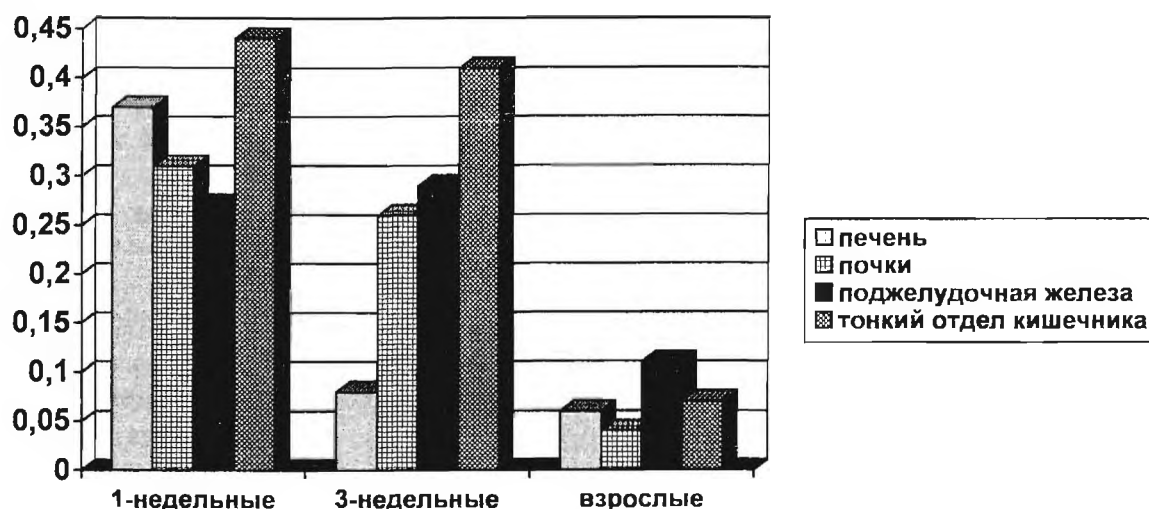


Рис. 10. Биосинтез пентозофосфатов из фрукто-1,6-бисфосфата в органах ушастой совы (мкмоль×мг⁻¹белка)

У взрослых птиц в печени интенсивность биосинтеза пентозофосфатов составила $0,06 \pm 0,01$, в почках – $0,04 \pm 0,01$, в поджелудочной железе – $0,11 \pm 0,02$, в тонком отделе кишечника – $0,07 \pm 0,02$ мкмоль×мг⁻¹белка. В этом возрасте наблюдается уменьшение биосинтеза пентозофосфатов по сравнению с 1-недельными птенцами в печени в 6,17 раза ($P < 0,001$), в почках – в 7,75 раза ($P < 0,01$), в поджелудочной железе – в 2,45 раза ($P < 0,02$), в тонком отделе кишечника – в 6,29 раза ($P < 0,01$). По сравнению с 3-недельными птенцами у взрослых сов в печени интенсивность биосинтеза остается на одном и том же уровне, а в почках уменьшается в 6 раз ($P < 0,01$), в поджелудочной железе – в 2,64 раза ($P < 0,01$), в тонком отделе кишечника – в 5,86 раза ($P < 0,01$).

Биосинтез пентозофосфатов из фосфогексоз может происходить различными путями. Так, глюкозо-1-фосфат, превращаясь в глюкозо-6-фосфат, может вступать в окислительный пентозофосфатный путь, подвергаясь действию глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназы. Далее глюкозо-6-фосфат, превращаясь во фруктозо-6-фосфат, может вступать в неокислительный пентозофосфатный путь через трансферазные реакции. И.Д. Головацкий, исходя из предложенной схемы, рассчитал, что 20 % моногексозофосфатов (одна молекула глюкозо-6-фосфата) включается через окислительную ветвь, а 80 % (четыре молекулы фруктозо-6-фосфата) включается посредством транкетолазных реакций.

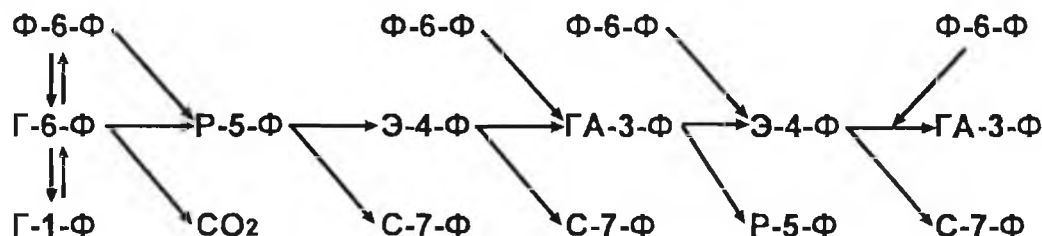
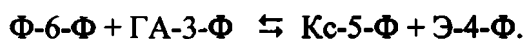


Схема использования моногексозофосфатов в реакциях пентозофосфатного пути по Головацкому [19]

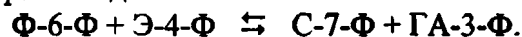
Абсолютно одинаковые результаты получены в результате изучения использования меченой глюкозы дрожжами [20]. Высокая активность окислительного пентозофосфатного пути обнаружена в надпочечниках и селезенке, а относительно низкая в тимусе, печени, щитовидной и поджелудочной железах молодых моногастричных животных [21].

Кроме того, глюкозо-1-фосфат может быть источником пентозофосфатов через путь уроновых кислот, разновидность которого ведет к биосинтезу аскорбиновой кислоты. Глюкозо-6-фосфат, являясь субстратом дегидрогеназно-декарбоксилирующей системы окислительного пентозофосфатного пути, может превращаться в фосфоглюкомутазной реакции в глюкозо-1-фосфат и метаболизироваться по пути уроновых кислот.

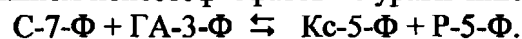
Фруктозо-1,6-бисфосфат не может прямым путем использоваться для биосинтеза пентозофосфатов, но из этого субстрата довольно интенсивное образование пентозофосфатов протекает в тканях, в которых высокая активность фруктозобисфосфатальдозазы и фруктозо-бисфосфатазы. Фруктозо-1,6-бисфосфат под действием фруктозо-бисфосфатазы превращается во фруктозо-6-фосфат, а под действием фруктозобисфосфатальдозазы расщепляется на триозофосфаты. Фруктозо-6-фосфат и глицеральдегид-3-фосфат, как продукты фруктозо-бисфосфатазной и фруктозобисфосфатальдозазной реакций, вступают в транскетолазную реакцию по уравнению:



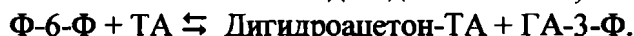
Эритрозо-4-фосфат, образовавшийся в результате транскетолазной реакции, подвергается действию трансальдозазы:



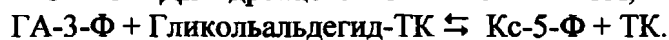
Продукты трансальдозазной реакции, в свою очередь, подвергаются действию транскетолазы с образованием пентозофосфатов по уравнению:



A. Bonsignore и E. Grasi [22], используя высокоочищенные ферменты транскетолазу (ТК) и трансальдозазу (ТА), установили, что из двух молекул фруктозо-6-фосфата образуется седогептулозо-7-фосфат и ксилулозо-5-фосфат. Авторы предложили механизм включения фруктозо-6-фосфата в пентозофосфатный путь посредством одновременной атаки транскетолазой и трансальдозазой:



Продукт одной реакции является акцептором для энзимного интермедиата другой согласно уравнениям:



Приведенные данные показывают, что фруктозо-6-фосфат сравнительно просто может превращаться в пентозофосфаты и седогептулозо-7-фосфат через трансферазные реакции. В данном случае пентозофосфатный путь начинается с превращения глюкозо-6-фосфата во фруктозо-6-фосфат под действием глюкозофосфат-изомеразы – общего фермента гликогенолиза (гликолиза), глюконеогенеза и пентозофосфатного пути. Наличие нескольких путей образования пентозофосфатов, специфика и их образование в различных органах и тканях указывают на первостепенную роль этих метаболитов в организме птиц и на тесную взаимосвязь гликогенолиза, глюконеогенеза и пентозофосфатного пути метаболизма углеводов.

На основании данных литературы и наших данных взаимосвязь гликогенолиза и пентозофосфатного пути может быть представлена в виде схемы (рис. 11).

В заключение следует отметить, что в организме ушастой совы – типичного миофага наблюдаются четко выраженные тканевые и возрастные особенности в активности ферментативных систем гликогенолиза и глюконеогенеза. Метаболиты гликогенолиза и глюконеогенеза являются субстратами для биосинтеза пентозофосфатов. Биосинтез пентозофосфатов из гексозофосфатов более интенсивно протекает в организме птенцов по сравнению со взрослой птицей.

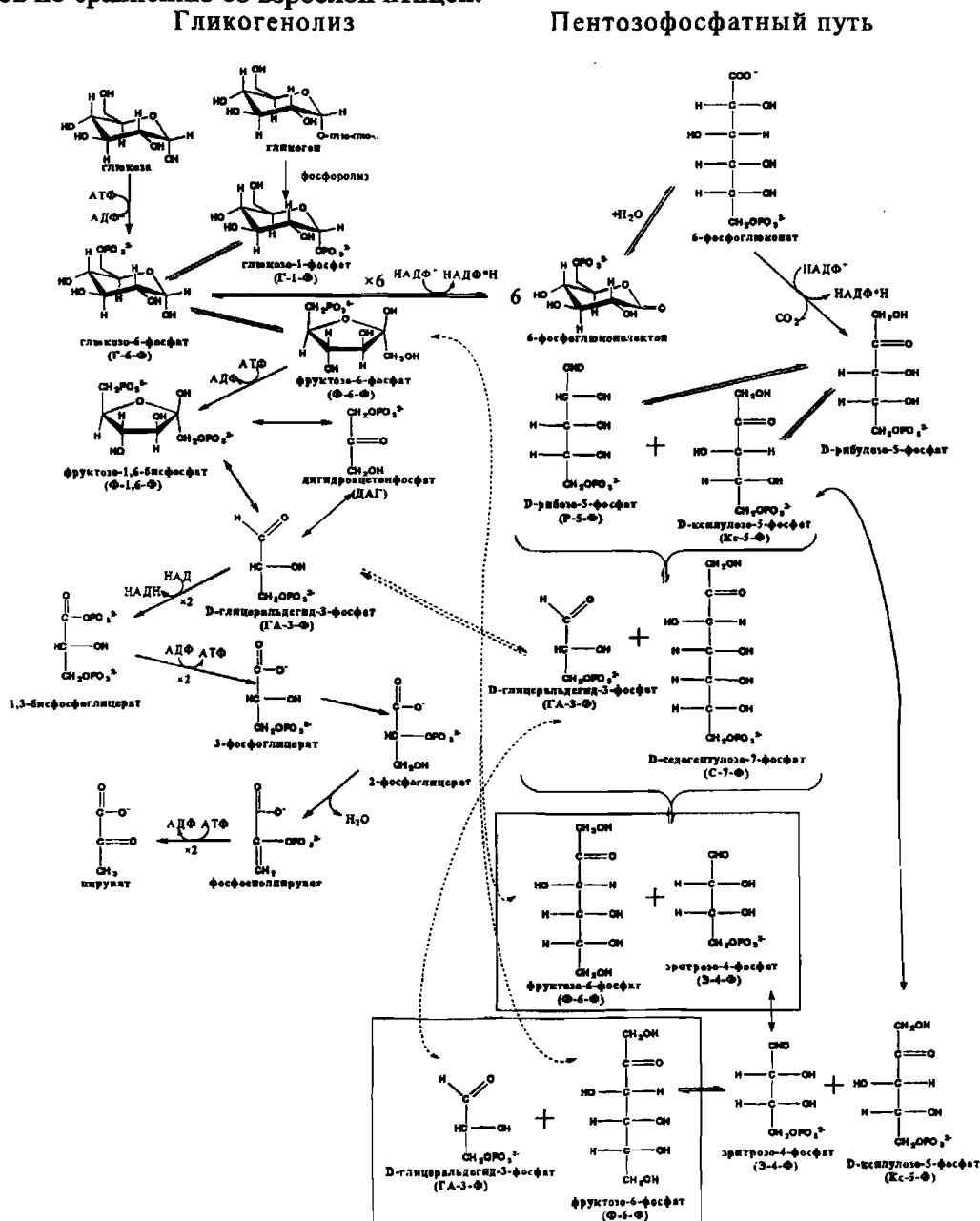


Рис. 11. Взаимосвязь гликогенолиза (гликолиза) и пентозофосфатного пути метаболизма углеводов

Л и т е р а т у р а

1. *Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шкляр Л.П.* Птицы Белоруссии: справочник-определитель гнезд и яиц. – Мн.: Высш. шк., 1989. – 479 с.: ил.
2. *Беме Р.Л., Динец В.Л., Флинт В.Е., Черенков А.Е.* Птицы. Энциклопедия природы России. – М., 1996. – 432 с., ил.
3. *Mikkola H.* Owls of Europe. – London, T&ADPOYSER, 1983. – 398 p.
4. *Никифоров М.Е., Козулин А.В., Гричик В.В., Тишечкин А.К.* Птицы Беларуси на рубеже XXI века: статус, численность, распространение, – Мн., 1997. – 188 с., ил.
5. *Ивановский В.В.* Ушастая сова в Северной Беларуси // Вестник БГУ, серия 2. – 2000, № 1. – С. 41–43.
6. *Воронецкий В.И.* Синантропизация ушастой совы в Восточной Европе и лимитирующие факторы, определяющие этот процесс // III конференция по хищным птицам Восточной Европы и Северной Азии: матер. конф. 15–18 сентября 1998 г. – Ставрополь: СГУ, 1999. – Часть 2. – С. 45–48.
7. *Швец О.В.* О динамике численности ушастой совы в условиях города // III конф. по хищным птицам Восточной Европы и Северной Азии: матер. конф. 15–18 сентября 1998 г. – Ставрополь: СГУ, 1999. – Часть 2. – С. 164–166.
8. *Пукинский Ю.Б.* Жизнь сов. Серия: Жизнь наших птиц и зверей. Вып. 1. – Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1977. – 240 с. ил.
9. *Акимушкин И.И.* Мир животных: Птицы, рыбы, земноводные и пресмыкающиеся. – 2-е изд., испр. и доп. – М.: Мысль, 1989. – 462 с: ил.
10. *Харченко Л.П., Солодун Н.Л., Коц С.Н.* Сравнительная морфология пищеварительного тракта некоторых хищных птиц // III-конференция по хищным птицам Восточной Европы и Северной Азии: матер. конф. 15–18 сентября 1998 г. – Ставрополь, СГУ, 1999. – Часть 2. – С. 154–161.
11. *Головацький І.Д.* Шляхи обміну вуглеводів і їх роль в утворенні біологічно важливих сполук клітини // Укр. біохім. журн., 1970. – Т. 42, № 3. – С. 309–316.
12. *Северин С.Е., Степанова Н.Г.* Пентозный путь превращения углеводов в ткани сердца // Изв. АН СССР, – 1974, № 3. – С. 416–424.
13. *Кудрявцева Г.В.* Пентозофосфатный путь и его взаимосвязь с метаболизмом нуклеиновых кислот // Успехи совр. биологии, 1978, – 85, №1. – С. 3–17.
14. *Bruns F.* Bestimmung and Eigenschaften des Serumaldolase // Biochem. Z. – 1954. – 325. – P. 156–162.
15. *Орловски М.* Ферменты углеводного обмена // Клиническая ферментология / Под ред. Э. Щеклика. – Варшава, 1966.
16. *Lowry O.H., Rosebranch N.J., Parr L.A., Randle R.J.* Protein measurement with Folin phenol Reagent // J. Biol. Chem. – 1951. – 193, № 1. – P. 265–275.
17. *Ильичев В.Д., Карташев Н.Н., Шилов И.А.* Общая орнитология. – М.: Высш. шк., 1982. – 456 с., ил.
18. *Хадорн Э., Венер Р.* Общая зоология: пер. с нем. – М.: Мир, 1989. – 528 с., ил.
19. *Головацький І.Д.* О взаимосвязи отдельных этапов гликолиза с пентозным циклом // Химия и обмен углеводов. – М., 1965. – С. 280–286.

20. *Hofer H.W., Brand K., Deckner K., Becker G.U.* Importance of pentose phosphate pathway for D-glucose catabolism in the obligatory Aerobic Yeast *Rhodotorula gracillis* // *Biochem. J.*-1971/-123.5. – P. 855–863.

21. *Гидранович В.И., Ахтанина М.Э.* Селен и аскорбиновая кислота в регуляции NAD(NADP)-зависимых дегидрогеназ метаболизма углеводов // *Ученые записки.* – Т. 1. Изд-во УО «ВГУ им. П.М. Машерова». – Витебск, 2002. – С. 194–208.

22. *Bonsignore A., Grasi E.* Physiological significance of the simultaneous attack of Fructose -6-phosphate by Transketolase und Transaldolase // *J. Biochem.* – 1965. – v. 97, № 2. – P. 307–308.