

1. Морфофункциональные особенности системы пищеварения рыб

- Филогенетическое развитие отдельных групп рыб проходило в резко различающихся условиях среды. Часть рыб оказалась и **морской**, часть - в **пресной воде**. Рыбы освоили водоемы всех географических и климатических зон на Земле с температурами атмосферного воздуха от минус 50 до плюс 50 °С. Естественно, формирование разнообразных водоемов сопровождалось параллельным формированием специфических биоценозов, т. е. **кормовых баз**, к которым рыбы были вынуждены приспособливаться. Это, в свою очередь, привело к возникновению и прежде всего их систем пищеварения **морфофункционального разнообразия рыб**.

Кроме своей основной функции пищеварительный тракт рыб участвует в процессе газообмена, осморегуляции, размножения,

2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА РЫБ

- Строение пищеварительного тракта у рыб проще, чем у высших позвоночных. Тем не менее **внутри класса рыб имеется огромное разнообразие видовых особенностей**, довольно сложных в морфологическом отношении. Из-за этого огромного разнообразия морфологии до сих пор невозможно признать, что строение и функции желудочно-кишечного тракта рыб изучены хорошо.
- Понимая, что разнообразие морфологических особенностей в пищеварительном тракте рыб требует систематизации, исследователи предлагают ряд классификаций. **Одной из наиболее удачных представляется классификация Г. Г. Вундш**, к которой специалисты обращаются с 1937 г. В соответствии с ней все известные виды рыб имеют один из 5 типов пищеварительной системы;

3 Классификация пищеварительного тракта по Г.Г.Вундш

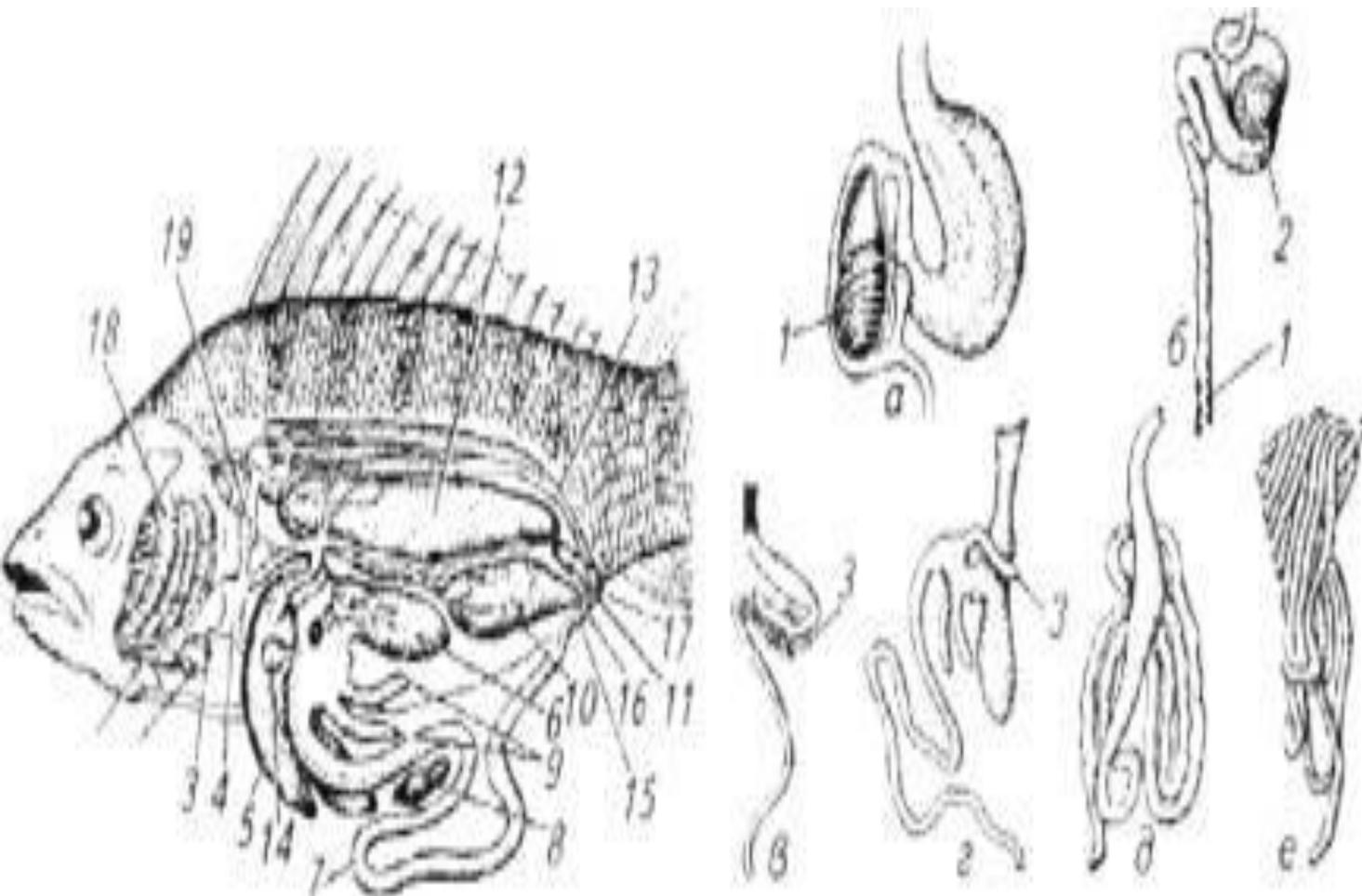
- В соответствии с ней все известные виды рыб имеют один из 5 типов пищеварительной системы;
 1. **Лососевый тип** (стенка желудка тонкая; имеется от 80 до 400 пилорических придатков).
 2. **Окуневый тип** (толстостенная глотка; цилиндрический желудок; имеется только 3 пилорических придатка).
 3. **Щуковый тип** (толстостенный пищевод; удлинённый желудок; печень вытянута в соответствии с геометрией тела).
 4. **Карповый тип** (пищеварительный тракт имеет вид тонкой трубки, которая образует несколько петель; желудка нет, но передний отдел кишки расширен).
 5. **Угревый тип** (узкий мускульный пищевод окружен печенью).

4. Гистология пищевода рыб

- Гистологически пищеварительная трубка рыб не отличается от таковой других позвоночных. **Пищевод состоит** из слизистого, подслизистого, мышечного и серозного слоев. **Эпителиальный слой** включает в себя клетки реснитчатого эпителия, большое количество мукозных клеток. Здесь же обнаруживаются вкусовые рецепторы, кубические и грушевидные клетки. **Задний отдел пищевода (эзогастер)** у некоторых видов имеет секреторные железы желудочного типа. В слизистой встречаются и разветвленные **трубчатые железы**. Пищевод для большинства видов рыб- транзитный участок пищеварительной трубки. Однако у некоторых видов он выполняет добавочные функции: респираторную, депонирующую, а также первичной переработки пищи.

5. • По типу пищеварения рыб делят на две группы - **желудочные** (преимущественно хищные) и **безжелудочные** (рис. 9.2). И те и другие встречаются в пределах одного семейства и даже одного рода. **Морфология желудка и присутствие в нем пищеварительных желез не всегда связаны с природой питания рыбы.** Эпителий желудка описан подробно. Он имеет простое строение, состоит из цилиндрических клеток, обладает щеточной каймой, включает в себя мукозные клетки. В желудочных железах костистых рыб идентифицирован только один тип секреторных клеток, которые продуцируют и зимогены, и соляную кислоту. На **апикальном конце клеток**, образующих железы, имеется компактная система канальцев, сходных со структурами обкладочных клеток у высших животных, **вырабатывающих соляную кислоту.** В базальной части этих же клеток обнаружены гранулы, содержимое которых **высвобождается в апикальной части клетки.** Гистохимический анализ подтвердил предположение о том, что у рыб **пепсиноген и соляную кислоту вырабатывают одни и те же клетки желудочных желез.**

6. Особенности пищеварительного тракта у рыб



Топография органов пищеварения у костистой рыбы:

1-аорта; 2- 4- сердце; 5- печень; 6- желудок; 7- тонкая кишка; 8- селезенка; 9- пилорические придатки; 10- гонады, 11 - мочевой пузырь; 12 - плавательный пузырь, 13 - почка; 14- желчный пузырь; 15-17- клоака; 18-жабры; 19- кювьеров проток

Рис. 9.2. Разновидности пищеварительного тракта у разных видов рыб:

а- скат; б - осетр; в - лосось; г - окунь; д- карп; е - толстолобик; 1 - спиральный клапан; 2- пилорическая железа; 3- пилорические придатки

7 Кишечник у примитивных рыб - простейшая трубка, площадь которой увеличивается за счет спирального клапана - продольной складки слизистой оболочки. **Количество оборотов спирали может быть от 2 до 50.**

У костистых высокоорганизованных видов площадь кишки увеличивается за счет ряда приспособлений:

пилорических придатков у желудочных рыб; **количество придатков колеблется от 1 до 1000;**
продольных петель кишки;
складок слизистой оболочки.

Длина кишки у хищных и всеядных рыб примерно равна длине тела. У бентософагов и макрофитофагов длина кишки может превышать длину тела в 2-3 раза. Известно и 15-кратное превышение. При голодании рыб длина кишки уменьшается на 30-45 %.

Гистология в кишечной стенке **рыб выделяют 4 слоя.** Однако подслизистый слой, например, у карпа может и не обнаруживаться. **Мышечный слой лучше развит у хищных видов.** Слизистая кишечника выстлана однослойным цилиндрическим эпителием с реснитчатой каймой. Помимо энтероцитов в составе слизистой описаны бокаловидные, грушевидные и кубические клетки, которые лишены щеточной каймы, а также клетки-мигранты-лимфоциты и различные гранулоциты. Для многих видов типичны клетки реснитчатого эпителия, присутствие которого считается признаком примитивной организации.

Кишечные железы у большинства рыб отсутствуют.

Терминальная часть кишечника называется прямой или задней кишкой. У некоторых видов этот участок кишки **отделен особым клапаном.** У реснитчатого окуня имеется даже гладкомышечный сфинктер, разделяющий среднюю кишку на две части с разным гистологическим строением

8 Топография пилорических придатков



9

- У костистых рыб задняя кишка имеет слизистую, сходную по гистостроению. **Энтероциты кишечника рыб принято делить на зимогенные и абсорбирующие.** Есть сообщения о третьем типе энтероцитов - клетках с ярко выраженными эндокринными свойствами. **Застенные пищеварительные железы рыб представлены только печенью и поджелудочной железой.** Эти органы ввиду топографической близости называют **гепатопанкреасом.** **Печень рыб развивается из эпителия пищеварительной трубки.** Чаше она разделена на доли. **Гепатоциты рыб имеют сходное строение с клетками печени других позвоночных.** При химическом анализе в них обнаруживается большая **концентрация липидов и гликогена,** Большинство видов **рыб имеют желчный пузырь, проток которого открывается в переднюю часть кишечника или (при их наличии) в пилорические придатки.** Сюда же открываются и мелкие протоки поджелудочной железы. Сама поджелудочная железа заполняет пространства между петлями кишки вблизи печеночных долей и селезенки. Эндокринная часть поджелудочной железы у рыб имеет свои границы в отличие от островкового строения ее у высших позвоночных.

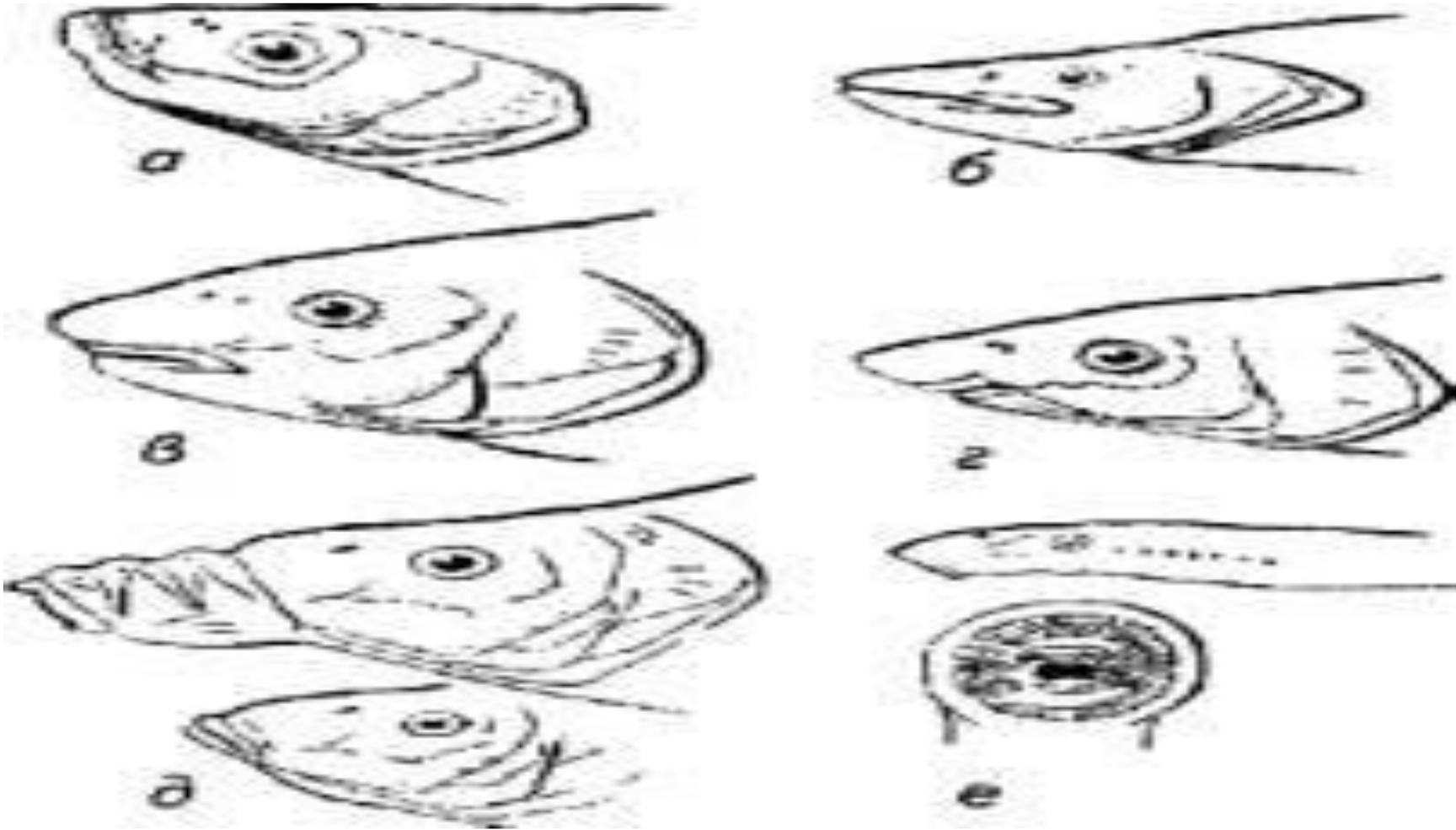
10. ВЛИЯНИЕ ХАРАКТЕРА ПИТАНИЯ НА МОРФОЛОГИЮ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА

- Эволюционное влияние пищевого спектра на строение желудочно-кишечного тракта у рыб проявляется на уровне ротового аппарата и головной кишки. У круглоротых сравнительно простые челюсти образованы передними висцеральными дугами. У костистых рыб они имеют более сложное строение. Механическая переработка пищи в ротовой полости у рыб встречается в редких случаях. Движение челюстей обеспечивают кусание, разгрызание, выброс изо рта инородных тел. а также нагнетание воды в ротовую полость с целью прокачивания ее через жабры. Строение рта отражает особенности питания .

Так, у бентософагов рот нижний (осетр), у планктонофагов-верхний (песядь).

Характер питания отразился и на строении туловищной кишки. Так, наиболее характерным признаком большинства хищных рыб является наличие хорошо развитого мускульного желудка и

11. Расположение рта у разных видов рыб



а- верхний; б- конечный; в - полунижний; г - нижний; д- выдвижной; е -круглый рот

12. Функциональные особенности

пищеварительной системы

- **Секреторная активность ротовой полости.** Состав секретируемых желудочно-кишечным трактом соков сложен и ввиду ряда технических и методических причин до конца не изучен у рыб, как и механизм самой секреции. Секреторная интенсивность отмечена и в головной, и в туловищной кишке рыб. Однако интенсивность секреции и химическая реактивность секретируемых продуктов в разных участках пищеварительной системы, конечно, неодинаковы.

Немногие виды рыб имеют механизм секреции в ротовой полости, глотке и пищеводе. У большинства рыб в ротовой полости обнаруживается секрет, представленный только слизью. Главное назначение такого секрета - защита эпителия и вкусовых рецепторов. Чем грубее пища, составляющая обычный рацион рыбы, тем более развит секреторный аппарат. Так, у рыб, питающихся кораллами (скарловые рыбы), отмечается интенсивная секреция слизи в ротовой полости. Обильная слизь способствует проглатыванию кораллов. Обильное слизевыделение характерно и для цихлид, однако слизь у них играет несколько иную роль. Она необходима для выкармливания молоди. Лабиринтовые рыбы используют такую же ротовую слизь для построения гнезда. Показатель рН ротовой слизи рыб близок к нейтральной величине.

Слизистая оболочка пищевода имеет множественные борозды и складки, в которых накапливается слизь, задача которой заключается в обеспечении движения пищевого кома из ротовой полости после проглатывания.

У некоторых видов рыб (кефаль) слизистая пищевода имеет секреторные клетки, аналогичные желудочным секреторным клеткам.

13 Пищеварение в желудке у рыб

- **Секреторная активность желудка.** Секреторная функция желудка у рыб существенно отличается от таковой у наземных теплокровных животных.

Хотя эта функция желудка и находится под нейрогуморальным контролем, как и у других животных, у рыб имеется своя специфика, вызванная их таксономическим положением и образом жизни. **Растяжение стенки желудка приводит к возбуждению пищеварительных центров в центральной нервной системе, По блуждающему нерву к секреторному аппарату желудка поступает импульс.**

В регуляции секреции не меньшую роль играет и местная эндокринная система желудка, которая посредством биологически активных веществ - гастрин, гистамина, ацетилхолина - стимулирует секрецию желудочного сока.

Ацетилхолин является первым исполнителем воли центра. Он обладает разносторонним действием. Прежде всего он **выступает в роли медиатора** в синапсах. Ацетилхолин способен непосредственно возбуждать секреторные клетки желудка. Он стимулирует **выделение гастрин, вызывает усиление синтеза гистамина.**

Гастрин в 1,5 раза активнее гистамина стимулирует выделение соляной кислоты. Оба слабо влияют на отделение пепсиногена. Гастрин действует на клетки слизистой желудка через кровь, т. е. с определенной временной задержкой.

гистамин обладает паракриновым эффектом в отношении секреторирующих клеток желудка, т.е. действует непосредственно и, следовательно, быстро.

Основными компонентами желудочного сока рыб являются слизь, ферменты и соляная кислота.

Физиологическая роль соляной кислоты исключительна и сводится к следующему.

Соляная кислота **активирует зимогены и превращает, например, пепсиноген в пепсин - активную форму.**

Соляная кислота **создает оптимальное значение рН в желудке, что важно для максимально эффективной работы ферментов.** По данным разных исследователей, рН желудочного сока колеблется от 1,2 до 5,0. **Пепсин максимально активен при рН 1,0-2,0.**

Соляная кислота способствует набуханию пищи, растворяет кости, кальцинированные кожные образования - чешуи, жабры, а также наружный скелет и панцирь моллюсков, кораллов и т. д. а также участвует в регуляции

14 Пищеварение в желудке

- **Соляная кислота способствует набуханию пищи, растворяет кости, кальцинированные кожные образования - чешую, жучки, а также наружный скелет и панцирь моллюсков, кораллов и т. д., а также участвует в регуляции процесса эвакуации желудочного содержимого в кишечник.**
пищеварения хищников из семейства карповых (голавль, жерех), у которых нет желудка и не вырабатывается соляная кислота, позволяет говорить о том, что она не является обязательным компонентом пищеварительных соков даже у хищных рыб.
У некоторых рыб, например у акул, концентрация соляной кислоты в желудочном соке достигает 3 %. Поэтому тушка жертвы вынутая из желудка акулы через несколько минут после проглатывания, уже лишена чешуи, жучек и других кальцинированных образований. Количество секретируемого пепсина у рыб зависит от температуры воды. Как резкое повышение, так и понижение температуры воды уменьшают секрецию фермента. Количество соляной кислоты и слизи в большей мере определяется количеством поступившей в желудок пищи. Механическое растяжение желудка сопровождается усилением секреции соляной кислоты.
Помимо протеолитических ферментов в желудке рыб обнаружена липаза. В желудке некоторых видов, например угря, радужной форели, судака, ставриды, обнаруживают фермент хитиназу. Однако нет доказательств ее эндогенного происхождения. Хитиназная активность желудка - скорее результат автолиза. Как известно, автолиз широко распространен в природе.
Еще одна особенность желудочного пищеварения рыб - высокая лизосомная активность, что для рыб, питающихся зоопланктоном с высоким содержанием различных полисахаридов в качестве строительного материала покровных тканей, очень важно.

15 Секреторная функция кишечника

- . Секреторная функция кишечника рыб изучена недостаточно. Пищеварительные соки, обнаруживаемые в кишке, есть смесь секретов самой кишки, поджелудочной железы и печени. Дополнительную сложность при изучении кишечной секреции создают пилорические придатки, у которых имеется собственный секреторный аппарат.

Известно, что секрецию кишечника реализуют энтероциты и слизистые клетки кишечного эпителия, причем первые вырабатывают энзимогены, вторые - слизь. Считается, что энтероциты рыб продуцируют ферменты всех трех групп: протеолитические, липолитические, гликолитические.

Основным протеолитическим ферментом кишечного сока является трипсин. Поскольку, как и любой другой фермент, он вырабатывается в форме профермента, то у него должен быть активатор. Таковым в кишечном соке является другая протеаза - энтерокиназа. В свою очередь, активный трипсин выполняет роль активатора по отношению к другим зимогенам кишечного сока и поджелудочной железы, например хемотрипсиногену.

В опытах *in vitro* слизистая кишечника проявляет и липолитическую активность, что позволяет говорить о секреции энтероцитами липаз. Липазы обнаружены и в пилорических придатках.

Гликолитические ферменты кишечного сока представлены рядом ферментов, проявляющих активность по отношению к разным углеводам. Причем этот спектр богаче у растительноядных рыб. Так, кишечник карпа секретирует амилазу, глюкозидазу, мальтазу, сахаразу, лактазу. Некоторые авторы относят сюда и целлобиазу, что вызывает сомнение.

Амилаза обнаружена в кишечном соке хищных, например форели, что объясняет успешное выращивание этого вида на кормах, содержащих углеводы.

Хитиназа обычна в кишечном соке карповых. Однако действует она специфично, не до конца. В экскрементах карпа обнаруживают оболочки яиц артемий, эфиппиумы дафний, челюсти хирономид.

Скорее всего, хитиназа (???) обеспечивает расчленение наружного скелета насекомых и их личинок. Речь

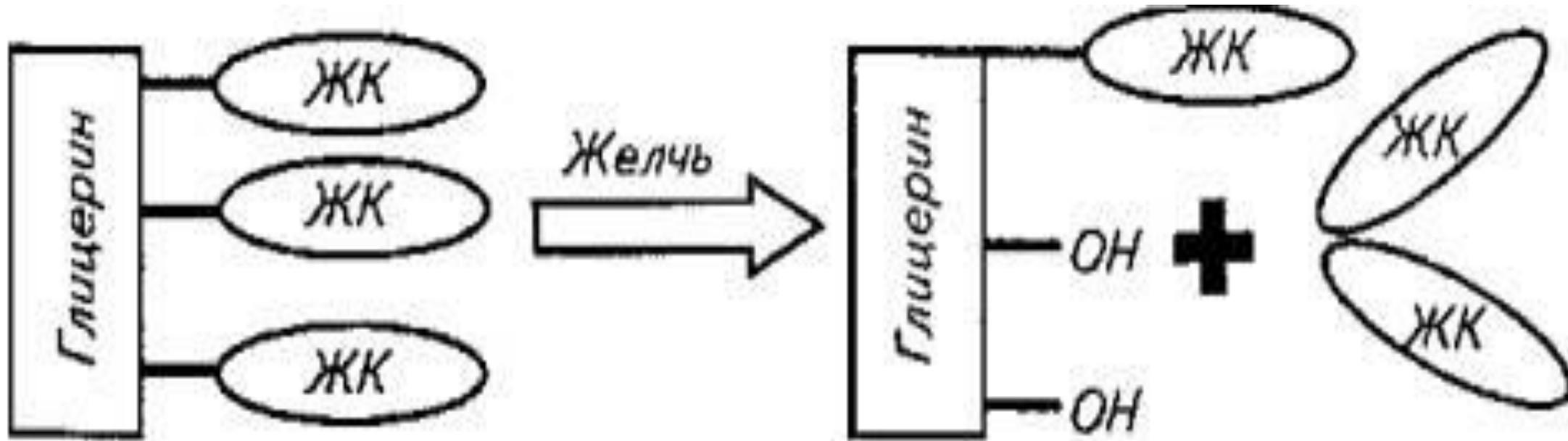
16 Характеристика ферментных систем.

- **Гидролиз белков.** У желудочных рыб гидролиз белков начинается. В желудке основна денатурация белковых молекул соляной кислотой с последующим расщеплением кислыми карбоксильными протеазами протеазой является пепсин, который вырабатывается клетками слизистой в неактивной форме, т. е. в виде зимогена. Под влиянием ионов водорода или протеаз в результате ограниченного протеолиза при pH 2,0-5,0 происходит превращение пепсиногена в пепсин. Более глубокому перевариванию белков способствуют ферменты поджелудочной железы и кишечного сока. У безжелудочных рыб схема переваривания несколько иная: она не имеет стадий воздействия кислых протеаз. Из ротовой полости пища поступает сразу в нейтральную или слабощелочную среду туловищной кишки. Наиболее сильному воздействию химус подвергается со стороны **панкреатических ферментов - трипсина, хемотрипсинов А, В и С, эластазы, а также карбоксипептидаз А и В**. Подобно желудочным пептидазам протеолитические ферменты поджелудочной железы выделяются в виде зимогенов, которые путем ограниченного протеолиза при помощи каскадного механизма превращаются в активные формы. Наиболее значимый фермент кишки - аминоксипептидаза М (аланин-аминоксипептидаза). Этот фермент отщепляет основные кислоты от олигопептидов. Аминоксипептидазы А, имеющие молекулярную массу от 112000 до 350000, отщепляют остаток аспарагиновой и глутаминовой кислот. Есть в кишечном соке и дипептидазы и энтерокиназы, имеющие свои особые функции.

17 Гидролиз углеводов

- **Гидролиз углеводов. Оптимальным значением активной реакции среды для гидролитических про-цессов является рН от 6,5 до 7,5.** Субстратами для гликолитических ферментов кишечника и поджелудочной железы потенциально являются 3 группы веществ-
 1. **Структурные полисахариды** (целлюлоза, лигнин, агар, хитин). Однако, согласно современным представлениям, эта группа углеводов не чувствительна к ферментам позвоночных. Если они деполимеризуются, то исключительно под влиянием энзимов, вырабатываемых микробами.
 2. **Универсальные полисахариды** (крахмал, гликоген).
 3. **Олиго-, дисахариды и моносахара** обладают способностью проходить через слизистую кишки без существенных изменений.**Гликолитические ферменты активны при рН, близком к 7, или в слабощелочной среде. Поэтому у желудочных рыб переваривание углеводов начинается только при поступлении корма в кишечник.** Тонкий механизм воздействия ферментов на углеводную цепочку у рыб не описан. Скорее всего, **α -амилазная активность у рыб с желудком** проявляется в пилорических придатках, **а у безжелудочных рыб - раньше - в самом начале туловищной кишки.**

18 Гидролиз жиров



Пищевые жиры представлены чаще всего **триглицеридами** животного и растительного происхождения.

Начало гидролизу молекул триглицеридов дает **панкреатическая липаза в полости кишки**, в результате чего образуются моноглицерид и жирные кислоты. Процесс зависит от наличия желчных кислот (см. схему). **Панкреатическая фосфолипаза**, активируемая трипсином, гидролизует эфирную связь глицерина и жирных кислот с образованием лецитина, изолецитина и жирных кислот.

Окончательное переваривание 2-моноглицерида осуществляют ферменты апикальной мембраны

19. Механизм пищеварения

- По механизму действия ферментов на субстрат, локализации энзимов в пищеварительной трубке, отношению пищеварения к клеточным мембранам и транспортным системам различают три типа пищеварения.

1. Внеклеточное пищеварение (полостное, дистантное) (впервые описано Spallanzani в 1783 г.).

2. Внутриклеточное пищеварение (подробно изучено И. И. Мечниковым).

3. Мембранное пищеварение (открыто А. М. Уголевым в 1958г.).

Внеклеточное пищеварение. Пищеварение протекает во внеклеточной среде - в специальных полостях. За счет этого процесса происходит начальный этап **деструктурирования биополимеров** при помощи эндогидролаз.

Основными особенностями дистантного пищеварения являются наличие водных растворов, произвольная ориентация активных центров ферментов к субстрату, вероятностный характер распределения ферментов в полостях,

Полостное пищеварение эффективно по отношению к крупным молекулам.

Однако его **эффективность по отношению к олигомерам низкая**. Другим недостатком внеклеточного пищеварения является разобщенность продуктов гидролиза и транспортных систем.

Следует, однако, подчеркнуть, что полостное пищеварение связано с мембранным. Эти два процесса не являются разобщенными. Однако их

20. Внутриклеточное пищеварение

- **Внутриклеточное пищеварение.** Оно подразделяется на два типа-
Первый тип пищеварения реализуется за счет транспортирования небольших молекул через клеточные мембраны и последующего гидролиза ферментами цитоплазмы (например, пептидов).
Второй тип пищеварения связан со специализированными вакуолями клеток. Вакуоли могут постоянно присутствовать в составе протоплазмы, а иногда иметь временный характер, как, например, при фагоцитозе, пиноцитозе или микропиноцитозе. Подробнее эти явления будут рассмотрены ниже .
Внутриклеточное пищеварение лимитировано низкой проницаемостью мембран энтероцитов. Согласно исследованиям ученых, на ранних стадиях онтогенеза, например в личиночной стадии развития, внутриклеточное пищеварение является основным способом ассимиляции питательных веществ рыб.

21. Мембранное пищеварение

- **Мембранное (контактное) пищеварение.** Оно осуществляется в основном ферментами, активными к олигополимерам и находящимися на поверхности микроворсинок. В мембрану микроворсинок, имеющую липидную природу, погружены белки и гликопротеиды, причем ее углеводная часть (гликокалекс) довольно сильно развита.

Мукополисахаридные нити соединены между собой кальциевыми мостиками, которые, периодически разрушаясь, способствуют проникновению крупных молекул в глубь гликокалекса.

В зоне гликокалекса выявлена высокая протеолитическая, липолитическая и гликолитическая активность, причем ферменты мембраны имеют строгую ориентацию - активным центром в полость. Часть ферментов, фиксированных на мембране, имеют особую "ножку" и как бы удалены от нее.

Преимущества мембранного (контактного) пищеварения следующие;

1. Гликокалекс защищает мембрану от воздействия химуса.
2. Ферменты мембран всегда ориентированы активным центром к субстрату.
3. Микроворсинки препятствуют проникновению в энтероцит клеток микробов и чужеродных белков.
4. При мембранном (контактном) пищеварении обеспечивается немедленное транспортирование продуктов гидролиза.

Щеточная кайма обеспечивает стабильные условия для активного функционирования фиксированных на ней ферментов (рН, химический и газовый составы водной среды, температура).

Соотношение мембранного и полостного пищеварения (по активности ферментов) различно у разных видов рыб. Оно также изменяется по сезонам и зависит от степени накормленности рыбы.

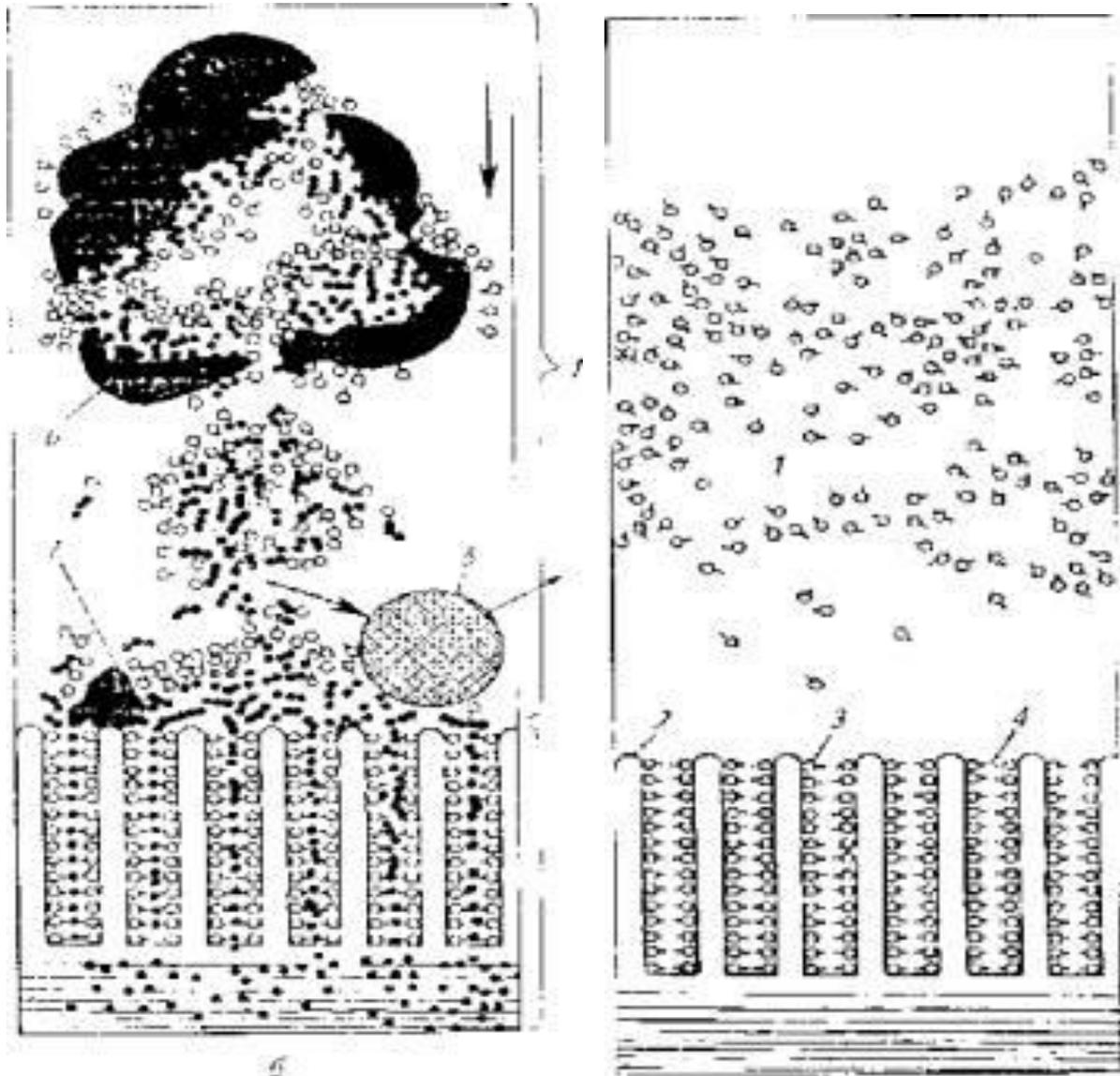
Как правило, соотношение мембранного (Мб) и полостного (Пл) пищеварения выше у хищных рыб. Например, у налима, щуки, судака и окуня соотношение Мб: Пл в течение года более единицы, у растительноядных и всеядных менее единицы.

Следовательно, мембранное пищеварение для хищников имеет большее значение, что не лишено биологического смысла. У хищных рыб кишечник короче и желудочно-кишечный тракт в целом имеет меньшие объем и площадь всасывания.

У хищников период активного питания наблюдается и зимой, т. е. пищеварение протекает в широких температурных границах, например в средней полосе от 0 до 30 °С. У хищных рыб высокая пищевая активность сопровождается интенсивными гидролитическими процессами, так как ферменты гликокалекса у них активны в широком диапазоне температур и рН.

Для сравнения укажем, что у таких мирных рыб, как карп, карась, плотва, при понижении температуры воды до 12 °С снижается пищевая активность на фоне резкой заторможенности пищеварительных процессов.

22 Схема соотношения полостного и мембранного пищеварения:



а - пустой кишечник, б-кишечнике пищевыми частицами; I - область полостного пищеварения; II- область мембранного пищеварения; 1-полостные ферменты; 2- микроворсинки; 3- ферменты щеточной каймы; 4-поры щеточной каймы; 5- микробная клетка; 6 и 7- пищевые частицы

23 Симбиотическое пищеварение

- Роль симбиотического пищеварения **хорошо изучена у жвачных**. Последние исследования показали, что оно не менее важную роль играет и у низших животных. Общее количество микроорганизмов в пищеварительной системе рыб колеблется в широких пределах в течение года. Пик численности приходится на лето. Большое влияние оказывает и **состав пищи**. Так, например, в 1 г содержимого кишечника линя и белого амура содержится $1,29 \times 10^{12}$ клеток, причем в естественной пище микробов больше, чем в комбикормах.

Роль микрофлоры в процессах пищеварения рыб возрастает по мере развития онтогенеза. На примере карпа, белого амура, линя и карася установлена родовая принадлежность микробов кишки: *Pseudomonas*, *Micrococcus*, *Bacillus*, *Bacterium*, *Pseudobacterium*, *Azotobacter*, *Sarcine*.

Доминируют представители рода *Pseudomonas*. Этот род связан с протеолитической активностью пищевого кома. Присутствие микрофлоры в желудочно-кишечном тракте объясняет и целлюлозолитическую и хитиназную активность химуса.

Микробная масса сама по себе является полноценным белком. Так, в состав микробного белка из кишки карпа входит 13 аминокислот, причем продукция свободных аминокислот микробного происхождения максимальна у сеголетков, минимальна у трехлетков карпа.

Микрофлора рыб способна к фиксации молекулярного азота. При интенсивном питании толстолобика установлена самая высокая нитрогеназная активность по всей длине кишки - 3,648 мг белка в час. Азотфиксация видоспецифична. Она изменяется по возрастающей: щука > карп, лещ, плотва > растительные.

Велика роль микрофлоры в синтезе витаминов. Около 50 % потребности рыб в витаминах обеспечивает микробный синтез,

24 Всасывание продуктов пищеварения

- **Системы транспортирования продуктов пищеварения сходны у всех животных. Известно два типа транспортирования:** макромолекулярный и микромолекулярный.

Первый тип обеспечивает перенос крупных молекул и надмолекулярных агрегаций через слой эпителиоцитов по межклеточным каналам. **Главными механизмами макромолекулярного переноса служат фагоцитоз и пиноцитоз.**

Фагоцитоз - это захват клеткой корпускулярных структур при помощи временных цитоплазматических выростов (псевдоподий) и воздействие на них цитоплазматических гидролитических ферментов. Фагоцитировать могут лейкоциты, энтероциты щеточной каймы. Фагоцитированию подвергаются лишь очень мелкие частицы (не более 1 мкм).

Пиноцитоз - это захват (обтекание) клеткой капелек жидкости с последующим их гидролизом. Экспериментально доказано, что у рыб все энтероциты способны к инвагинации и захвату жидкого содержимого. Благодаря пиноцитирующей способности энтероциты рыб захватывают нативные или частично переваренные белковые молекулы. Помимо белков энтероциты рыб пиноцитируют и мельчайшие капельки жира. При помощи маркеров доказано пиноцитирование большого количества эмульсии, образующейся из жиров рациона рыбы и желчи, в состав которой входят липиды, липоиды, фосфолипиды, стеринны и эфиры, а также продукты их неполного расщепления, например ди- и моноглицериды.

Топография пиноцитоза разнообразна. Состав пиноцитирующих пузырьков переднего отдела кишки представлен в основном жировыми веществами, а в задних отделах кишечника пиноцитозу в большей мере подвержены белковые структуры.

25 Всасывание продуктов пищеварения. Макромолекулярный тип всасывания.

- Системы транспортирования продуктов пищеварения сходны у всех животных. Известно два типа транспортирования: макромолекулярный и микромолекулярный.
Первый тип обеспечивает перенос крупных молекул и надмолекулярных агрегаций через слой эпителиоцитов по межклеточным каналам. Главными механизмами макромолекулярного переноса служат фагоцитоз и пиноцитоз.
Фагоцитоз - это захват клеткой корпускулярных структур при помощи временных цитоплазматических выростов (псевдоподий) и воздействие на них цитоплазматических гидролитических ферментов. Фагоцитировать могут лейкоциты, энтероциты щеточной каймы. Фагоцитированию подвергаются лишь очень мелкие частицы (не более 1 мкм).
Пиноцитоз - это захват (обтекание) клеткой капелек жидкости с последующим их гидролизом. Экспериментально доказано, что у рыб все энтероциты способны к инвагинации и захвату жидкого содержимого. Благодаря пиноцитирующей способности энтероциты рыб захватывают нативные или частично переваренные белковые молекулы. Помимо белков энтероциты рыб пиноцитируют и мельчайшие капельки жира. При помощи маркеров доказано пиноцитирование большого количества эмульсии, образующейся из жиров рациона рыбы и желчи, в состав которой входят липиды, липоиды, фосфолипиды, стерины и эфиры, а также продукты их неполного расщепления, например ди- и моноглицериды.
Топография пиноцитоза разнообразна. Состав пиноцитирующих пузырьков переднего отдела кишки представлен в основном жировыми веществами, а в задних отделах кишечника пиноцитозу в большей мере подвержены белковые структуры.

26 Микромолекулярный тип всасывания

- Основой транспортирования продуктов гидролиза является микромолекулярный тип, обеспечивающий перенос мономеров и олигомеров с небольшой молекулярной массой. Его обслуживают три физиологических механизма: **пассивное транспортирование, облегченная диффузия, активное транспортирование.**

Пассивное транспортирование объединяет процессы диффузии и осмоса. Реализуемое благодаря наличию градиента концентрации, электрохимическому градиенту и пор в мембране, оно протекает без затрат энергии. Скорость пассивного переноса обратно пропорциональна размеру молекул переносимого вещества. **Чем мельче молекула, тем быстрее она проникает через клеточную мембрану.** Таким способом транспортируются вода и минеральные вещества.

Облегченная диффузия осуществляется по градиенту электрохимического потенциала под контролем ферментативных систем. Прохождение диффундируемого вещества через клеточную мембрану облегчается другим веществом или молекулой. В качестве примера облегченной диффузии можно привести **транспортирование глюкозы из крови в клетку.** Процесс протекает против градиента концентрации. Транспортирование глюкозы облегчается транспортными белками клеточной мембраны.

Активное транспортирование требует затрат энергии. Оно осуществляется при помощи специальных транспортных систем всегда против градиента концентрации и электрохимического градиента. В кишечных клетках существуют транспортеры многих типов. Они переносят одну или несколько органических молекул сразу.

Мобильный переносчик представляет собой, как правило, высокомолекулярный белок. Источником энергии для транспортеров служит АТФ у всех животных независимо от организации. В редких случаях используется энергия градиента концентрации ионов (при транспортировании аминокислот и глюкозы).

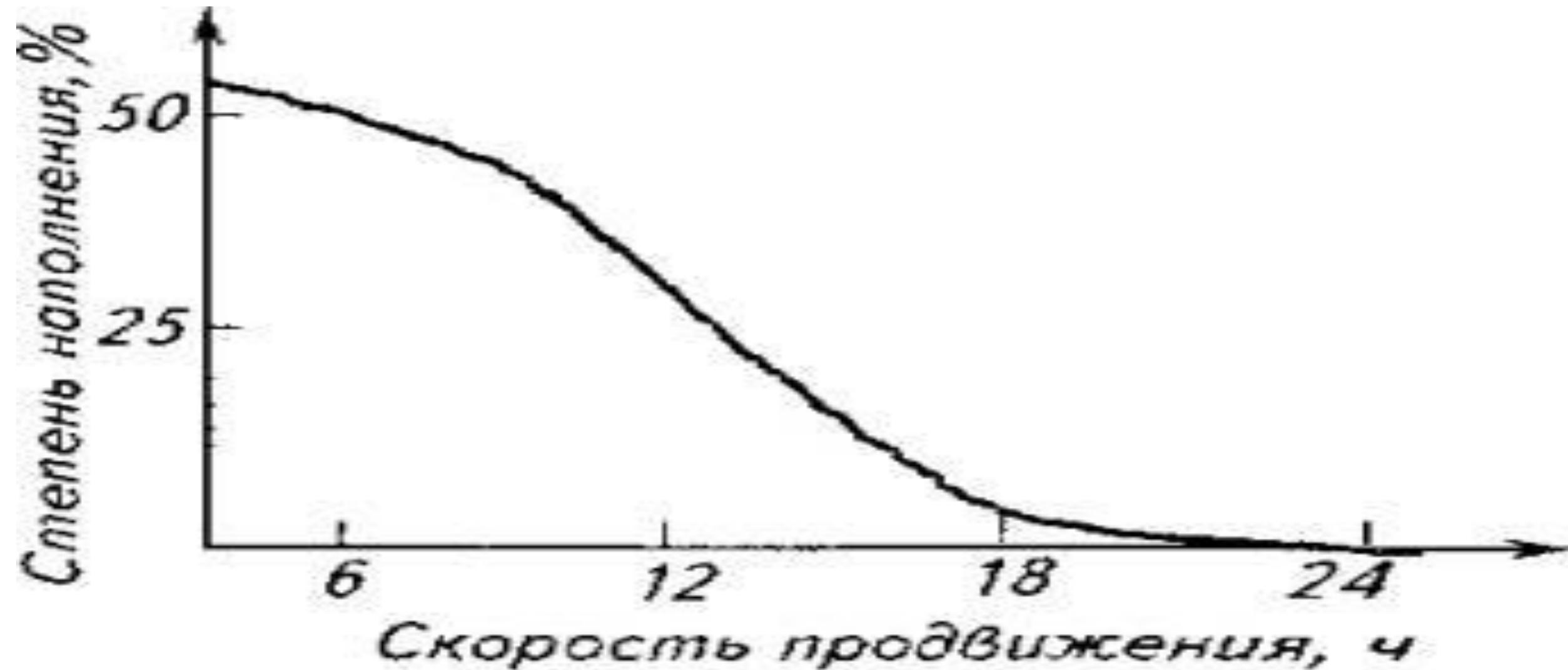
Усвоение пищи у рыб при благоприятных условиях (оптимальная температура, химический и газовый составы воды, pH) достигает 80%. Переедание понижает этот показатель, недоедание, наоборот, повышает. При скудном питании у хищных отмечают высокую усвояемость даже белков костей и чешуи.

Растительная пища в целом менее доступна для организма рыб по сравнению с животной. А при

27 Моторная функция пищеварительного тракта

- **Тонические сокращения** желудка рыб, составляющие 5-10 сокращений в минуту, наблюдаются с определенной периодичностью (через 5-7 мин). Сокращения возникают через **10-15 мин после кормления**. Тонико-перистальтические движения **повторяются с интервалом 2-3 мин**. Однако частота сокращений зависит **от степени наполнения желудка**. Скорость эвакуации химуса из желудка зависит **от состава пищи**. Чем пища калорийнее, тем она дольше остается в желудке рыб. На этот процесс влияет и **температура окружающей среды**. Перистальтика кишечника рыб специфична. Исследователи **выделяют три типа сокращений кишки**: перистальтические, маятникообразные и сегментирующие. Частота перистальтики кишечника составляет 5-30 циклов в минуту. Она обеспечивает продвижение химуса со скоростью 1-2 см/с. Сокращения кольцевых мышц распространяются медленно. При этом оральный участок не расслабляется, что служит поводом для некоторых авторов называть эту перистальтику тонико-перистальтической. **У безжелудочных рыб перистальтика постоянная, у желудочных она периодически возникает на поступающий из желудка химус.**

.28 Влияние степени наполнения желудочно-кишечного тракта (%) на скорость продвижения химуса (ч)



• 29. Время пребывания пищи в пищеварительном тракте рыб **зависит от их возраста, характера питания рыб, а также температуры воды.**

У личинок при благоприятных условиях выращивания опорожнение кишечника происходит через 1 - 3 ч. молоди форели длиной 25 мм этот процесс уже занимает 45-50ч. а при массе тела 150 г- 150-200г.

При повышении температуры воды на 10 °C время переваривания пищи сокращается вдвое. Кроме того, этот процесс **видоспецифичен**. Так, при температуре 20 °C опорожнение кишечника у карпа занимает 30 ч, пестрого толстолобика - **13 ч**, белого толстолобика - **9ч**.

Степень наполнения желудочно-кишечного тракта также влияет на скорость продвижения химуса (рис.).

30 Физиологические основы искусственного

питания рыб

Рыба с пищей получает питательные вещества и энергию для поддержания жизни и отправления основных функций (**размножение, добыча пищи, миграции и т.д.**). Одни питательные вещества используются как **пластический материал** для обновления органов и тканей, роста и развития (**анаболизм**), другие расходуются на производство энергии (**катаболизм**). Поэтому все нутриенты можно классифицировать **на три группы:**

энергонасыщенные (углеводы и жиры), **ростовые** (белки) и **неэнергетические** (минеральные вещества, вода, кислород).

Питанием рыб человек интересовался давно. Однако

Питательная ценность кормов

Питательная ценность корма определяется содержанием в нем необходимых химических веществ, достаточным количеством кислорода и воды, адекватным соотношением энергетических, неэнергетических и пластических компонентов.

Переваримость кормов. Питательная ценность корма зависит также от способности рыбы переваривать корм и усваивать продукты переваривания. **Переваримость корма**, в свою очередь, зависит от физико-химических свойств корма и возможностей пищеварительного аппарата рыб.

Для рыб характерно большое разнообразие анатомо-физиологических особенностей органов пищеварения. **Поэтому прежде чем включать тот или иной корм в рацион рыбы, следует знать, может ли пищеварительная система рыбы переварить его и абсорбировать продукты переваривания.**

Несмотря на то что известно много литературных данных о ферментативных системах пищеварительного тракта рыб, **информация о переваримости отдельных нутриентов крайне ограничена.**

В опытах с другими видами животных известно, что **физическое состояние отдельных ингредиентов рациона** зачастую определяет и **степень переваримости корма в целом.** Так, чрезмерное нагревание в процессе приготовления комбикорма вызывает ускоренное прохождение пищевого кома через желудочно-кишечный тракт и, несмотря на нормальную секреторную функцию, питательные вещества корма остаются в **нативном состоянии, т. е. не используются**

32. Энергетическая ценность кормов

- Этот важный показатель принято оценивать количеством теплоты, которое выделяется во внешнюю среду при полном сгорании 1 г вещества в калориметре. **За единицу энергии принимается килокалория, т. е. количество теплоты, необходимое для повышения температуры 1 кг воды на 1 °С.**
Различают два типа энергии в кормах: тепловую и свободную. В обмене веществ теплокровных животных тепловая энергия используется на поддержание температуры тела, свободная - на метаболизм. Применительно к пойкилотермным животным эти два понятия сливаются, так как на поддержание температуры тела рыба не затрачивает энергию.
Известны два способа определения энергетической ценности корма: прямая калориметрия и расчетный метод.
На практике применяют второй метод, так как первый требует специального оборудования и довольно **трудоемок.**
Энергетическая ценность основных нутриентов оценивается следующими величинами (ккал/г): протеин - 5,65, углеводы - 4,15, жиры - 9,40.
Однако с учетом доступности и переваримости этих нутриентов в составе различных кормов их энергетическая ценность меньше (ккал/г): протеины - 4, углеводы - 4, жиры - 9.
Следует иметь в виду, что приведенные величины получены при экспериментах на человеке. Следовательно, применительно к другим видам животных энергетическая ценность белков, углеводов и тем не менее основные теории и научные школы в области питания животных базируются **именно на том, что будет отличаться от вида к виду.** но на приведенных выше цифрах.
Данная проблема обсуждается и применительно к физиологии рыбы. Так, еще в начале 60-х годов XX в. Филиппе и Броквей (Phillips, Brockway) рассчитали энергетическую ценность питательных веществ для трех видов лососевых. Их расчеты используют в кормлении рыбы до сих пор.
Прежде всего они определили средний коэффициент переваримости нутриентов для форели, который составил (%): протеин (растительный и животный) - 90, углеводы (сырой крахмал) - 40, жиры (твердые и жидкие) - 85.
Различия в переваримости растительного и животного белков в опытах с тремя видами лососевых оказались незначительными. Переваримость разных видов углеводов колебалась существенно (табл.

33. Переваримость углеводов на опытах гольце

Углевод	Коэффициент переваримости, %	Углевод	Коэффициент переваримости, %
Глюкоза	99	Крахмал:	
Мальтоза	92	вареный	57
Сахароза	73	сырой	38
Лактоза	60		

Довольно близкими оказались коэффициенты переваримости разных видов протеина (70-97 %). Причем переваримость свежих белковых кормов (мышечная ткань рыбы, фарш из внутренностей) составляла не менее 90 %, сухих кормов (рыбная и соевая мука).

Используя усредненные показатели переваримости питательных веществ. Филлипс и Броквей (Phillips, Brockway, 1959) рассчитали энергетическую ценность нутриентов для лососевых рыб, которая составила (ккал/г): **протеин - 3,9, углеводы - 1,6, жиры - 8,0.**

34 Углеводное питание рыб

- **Привлекательность** углеводистых кормов для нужд животноводства определяется прежде всего **их широким распространением и, следовательно, низкой стоимостью.** Однако следует иметь в виду очень существенные видовые различия в степени утилизации углеводов рыбой.

Введение в рацион лососевых более 12 % углеводов приводит к избыточному отложению гликогена в печени, что, в свою очередь, является причиной большого отхода при выращивании этих рыб.

Обследование рыб, получавших углеводистый рацион, показало, что их состояние близко к таковому у людей, **страдающих диабетом.**

Например, при включении в рацион форели **сахарозы уровень глюкозы в крови рыб повышался на 110 %.** Причем кривая концентрации сахара в крови повторяла кривую концентрации сахара у больных диабетом людей. **Инъекция инсулина снижала уровень сахара в крови рыб.** При этом поджелудочная железа имела

диффузный характер с наибольшим количеством островков

- **Специалисты считают, что углеводистые корма в форелеводстве следует применять осторожно. В естественных условиях форель потребляет углеводы в очень ограниченных количествах, поэтому она эволюционно плохо приспособлена к их утилизации.**

Тем не менее известны литературные данные об успешном применении углеводов в кормлении лососевых рыб. Но они относятся не к форели, а к другим видам, например чавыче. В этих случаях углеводы были представлены сырым крахмалом, содержание их в рационе достигало 5-24 %.

Карп более приспособлен к утилизации углеводов. В зависимости от вида углеводов и возраста рыбы переваримость углеводов у карпа может достигать 92 %. **При этом физиологических нарушений диабетического типа у карпа не обнаружено.**

Углеводы: эффект экономии белка. Исследованиями на форели j (Phillips et al., 1966-1967) и канальном сомике (Tiemeier, 1965) показано, что углеводы можно включать в рацион этих видов Рыбы и получать при этом эффект экономии белка. При тщательном подборе вида и количества углеводов можно обеспечить энергетические затраты организма рыбы исключительно за счет энергии углеводов рациона. **При этом белок рациона будет расходоваться на пластические процессы.**

Установлено, что мальтоза не годится для этих целей, так как при включении в рацион даже незначительных количеств этого углевода (менее 6 %) у рыб развивается патогенез: увеличение печени, чрезмерное отложение в ней гликогена.

В исследованиях других авторов меньше оптимизма. Китамирадо и др. (Kitamirado et al., 1965) установили, что на фоне сберегающего эффекта по отношению к протеину углеводы, например крахмал в больших количествах, снижают переваримость протеина, так как доступная для метаболизма доля протеина снижается. Следовательно, сберегающий эффект сводится к нулю.

Очевидно и другое обстоятельство. **Высшими позвоночными углеводы** используются как источник энергии и могут резервироваться в виде гликогена для срочной мобилизации или в виде жировых отложений для долгосрочного использования. У рыб положение иное. **Экспериментально доказано, что углеводы выполняют роль носителей энергии для немедленного использования. За счет добавок углеводов в рацион у рыб не удавалось получить жировых отложений или существенных запасов гликогена.**

По данным японских ученых, лососевые рыбы не способны трансформировать углеводы рациона в жиры. Другие исследователи пришли к заключению, что реакция рыб на введение в рацион углеводов зависит от ряда факторов: **возраста рыбы, видовой принадлежности и температуры, при которой рыба выращивается. Так, добавка углеводов в рацион сеголетков карпа не способствовала отложениям жира. У рыб более старшего возраста кормовой эффект углеводов получали, но только при температуре воды выше 20 °С.**

Протеиновое питание

- 36. Потребность рыбы в пластическом материале может быть удовлетворена **животными и растительными белками**. Практика рыбоводства свидетельствует о том, что даже типичные хищники (лосось, форель) довольно сносно переносят включение в рацион растительных белков как единственного источника азота.

Потребность рыбы в белке меняется в процессе жизненного цикла. Молодь и растущие особи более требовательны к белковому питанию по сравнению с половозрелыми и тем более старыми.

Факторы внешней среды способны изменить потребность рыбы в белке, который является неэффективным источником энергии. **Однако в определенных обстоятельствах белок катаболизируется именно с целью извлечения энергии:** при недостатке в рационе углеводов и жиров, когда рацион перенасыщен белком, а также при низком качестве белка.

Биологическая ценность белка, определяемая содержанием в нем незаменимых аминокислот. Измерение биологической ценности белка в рыбоводстве - очень большая проблема. Незаменимость той или иной аминокислоты следует констатировать с большой осторожностью, так как абсолютная "незаменимость" недоказуема на рыбах по техническим причинам.

Перечень **незаменимых аминокислот** приблизителен даже в отношении таких рыб, как лосось и форель. С натяжкой можно признать, что для лососевых рыб незаменимыми являются те же 10 аминокислот, что и для теплокровных животных. Потребность в аминокислотах этого ряда у чавычи

37. Потребность чавычи в аминокислотах

Аминокислота	Потребность, %	Аминокислота	Потребность, %
Аргинин	2,5	Метионин	0,5
Гистидин	0,7	Фенилаланин	2,0
Изолейцин	1,0	Треонин	0,8
Лейцин	1,5	Триптофан	0,2
Лизин	2,1	Валин	1,5

38 Примерная потребность молодежи лососевых и карпа в незаменимых аминокислотах

Аминокислота	Лосось	Карп	Аминокислота	Лосось	Карп
Аргинин	6,0	4,3	Метионин	2,2	3,9
Гистидин	5,0	5,7	Фенилаланин	1,5	2,1
Изолейцин	3,9	3,3	Треонин	0,5	0,8
Лейцин	2,2	2,5	Триптофан	2,6	3,3
Лизин	3,2	3,6	Валин	1,8	2,1

39. Жировое питание

- Жиры являются обычными компонентами естественных кормов всех видов рыб. Поэтому включение жиров в кормовые смеси для рыб оправданно и не требует экспериментальных обоснований. Возникает лишь вопрос, какие жиры и в каком количестве включать в рацион того или иного вида, той или иной возрастной группы рыб.

Пищевая ценность жиров определяется прежде всего их энергетической емкостью и жирнокислотным составом. В то же время незаменимость жиров в питании рыб требует доказательств. Во всяком случае, не удастся вызвать серьезную патологию у рыб при кормлении их кормами без жиров. Однако очевидно, что подобные опыты не являются абсолютно корректными. В любых условиях рыба получает липиды за счет потребления микроорганизмов, всегда присутствующих в воде, а также детрита и собственных фекалий, богатых бактериями, инфузориями и коловратками.

Однако не вызывает сомнений целесообразность добавок в рацион рыбы полиненасыщенных жирных кислот. Карп положительно реагирует на введение в рацион линолевой и линоленовой кислот в количестве 2 % общей массы жиров рациона. Для угря оптимум определен в 0,5 % ненасыщенных кислот в общем количестве жиров искусственного рациона.

В то же время согласно результатам многих исследований повышение 1%-ного рубежа жиров у большинства рыб вызывает жировое перерождение печени.

40. Витаминные и минеральные вещества в питании рыб

- Моделировать авитаминозы на рыбах (особенно группу В) методически очень сложно. Нельзя отрицать их роль в метаболизме любого животного организма, и рыбы не являются исключением. Однако к количественной оценке потребностей рыб в том или ином витамине следует подходить с определенной долей здорового скептицизма. **Желудочно-кишечный тракт всех без исключения рыб заселен микробами, способными к биосинтезу витаминов. Следовательно, частично потребности рыбы удовлетворяются за счет собственного эндогенного синтеза. Исключить этот фактор в экспериментах при определении потребности рыб в витаминах практически невозможно.** Более объективна оценка потребностей рыб в жирорастворимых витаминах, так как экспериментальное моделирование А-, D- и Е-витаминовой недостаточности не вызывает больших трудностей. В литературе можно найти следующие характеристики потребности рыб в витаминах (табл.)

41. Потребность рыб в витаминах на примере карпа и лосося

Витамины	Потребность, мг/кг•сут)	Необходимое количество витаминов в корме, мг/кг	
		Карп	Лосось
Тиамин	0,15-0,20	2-3	10-15
Рибофлавин	0,5-1,0	7-10	20-30
Пиридоксин	0,2-0,4	10-15	15-20
Пантотенат	1,0-1,5	30-40	40-50
Ниацин	3,7	30-50	120-200
Фолиевая кислота	0,15-0,20	—	6-10
Цианокобаламин, мкг	2,1	—	15-20
Инозитол	15-20	200-300	200-400
Холин	50-60	500-600	3000
Биотин, мкг	30-70	1,0-1,5	1,0-1,5
Аскорбиновая кислота	3-5	30-50	50-150
Ретинол, ИЕ	60	1000-2000	2000-2500
Токоферол	1,0	80-100	30-50
Витамин К	2,0	—	80

42.

- Данные, приведенные в табл. , приближительны. Например, потребность карпа в тиамине скорее всего сильно занижена, а в ретиноле и аскорбиновой кислоте завышена. **Гомогенаты печени карпа содержат ферменты, превращающие глюкозу в аскорбиновую кислоту** независимо от наличия ее в корме. В наших опытах депривация молоди карпа в ретиноле и (или) каротине на синтетических кормах не отражалась на росте и развитии рыбы. Во многих экспериментах недооцениваются роль и значение витамина D для рыбы, особенно для ее молоди. **Исследования автора показали, что при кормлении полусинтетическими кормами без витамина D сеголетков карпа при содержании их в аквариумах уже через 3 нед развиваются такие патологии, как искривление позвоночника, деформация плавников и изменения морфологии чешуи. Добавление в корм хале кальциферол а в количестве 50- 100 МЕ на 1 кг корма предотвращало развитие авитаминоза.** Потребность рыбы (прежде всего молоди) в минеральных веществах изучена лучше, так как технически эта проблема решается проще, чем с витаминами. По оценкам разных авторов, потребность карпа и форели в основных макро- и микроэлементах довольно высока (табл. 10.5).

43. Потребность молодежи карпа в некоторых макро и микроэлементах

Элемент	Суточная потребность, мг/кг массы тела	Рекомендуемое содержание в корме, мг/кг
Ca	До 700	До 14000
P	До 600	До 12000
Mg	15-30	До 600
Fe	До 8	До 160
Zn	До 5	До 100
Cu	0,3	6,0
Mn	0,1	2,0

•44.существенное влияние на обмен минеральных веществ у рыбы имеет их количество не только в корме, но и в воде. Так, в опытах при выращивании сеголетков карпа в деминерализованной воде наблюдалось **торможение роста и развития рыбы.** Химический анализ костей и чешуи показал существенные отклонения в минеральном составе этих тканей. Поэтому у нас есть все основания для того, чтобы нормирование минерального питания рыбы связывать с уровнем минерализации воды, в которой

