

СТОРІНКА МОЛОДОГО ВЧЕНОГО

Ribogospod. nauka Ukr., 2016; 3(37): 123-144

DOI: <http://dx.doi.org/10.15407/fsu2016.03.123>

УДК 597-113.2:597.442

ОСОБЛИВОСТІ ТРАВЛЕННЯ ОСЕТРОВИХ ВИДІВ РИБ (ACIPENSERIDAE) (ОГЛЯД)

М. Ю. Симон, simonm@if.org.ua, Інститут рибного господарства НААН, м. Київ

Мета. Проаналізувати наукові джерела щодо анатомічних та фізіолого-біохімічних особливостей травної системи та процесу травлення у осетрових видів риб (Acipenseridae). Висвітлити узагальнені анатомо-морфологічні риси їх шлунково-кишкового тракту. Розглянути активність травних ферментів та вплив на неї різних чинників.

Результати. Огляд наукових праць виявив, що хоч процеси травлення осетрових в цілому аналогічні таким у хрящових та костистих риб, є низка видових специфічностей. Зокрема, травні ферменти осетрових мають ширший температурний та водневий діапазони. У роботі описано вплив статевих та вікових чинників на травні ферменти осетрових. Викладено закономірності циркадних ритмів осетрових. Показано особливості роботи печінки та її участі в ліпідному обміні і системи антиоксидантного захисту. Розглянуто основні фізіологічні засади порожнинного та мембранного травлення осетрових. Висвітлено формування травної системи в онтогенезі осетрових риб.

Практична значимість. Систематизовані дані стосовної травної системи осетрових видів риб викликають зацікавленість широкого кола дослідників у двох основних напрямках. По-перше, хоча осетрові є реліктовими видами, але адаптації їх травної системи тривають і досі, даючи змогу проаналізувати еволюційний розвиток виду. По-друге, травна система осетрових видів риб за своєю будовою наближена до такої безхвостих амфібій, відрізняючись від такої інших хрящових та костистих риб. Масив узагальненої інформації буде важливим для науковців, які досліджують особливості годівлі осетрових видів риб, їх адаптаційні пристосування та біохімічні особливості.

Ключові слова: осетрові види риб (Acipenseridae), травний тракт осетрових риб, травлення, порожнинне травлення, мембранне травлення, циркадні ритми, травні ферменти, вплив важких металів на ферменти, мікрофлора кишківника, печінка осетрових риб.

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМИ. МЕТА РОБОТИ

Осетрові риби займають проміжне становище між хрящовими та костистими рибами, однак їх травна система має спільні риси з безхвостими амфібіями [1–5]. Існує низка видоспецифічних характеристик, притаманних травній системі осетрових риб, докладно описаних Д. А. Бедняковим, зокрема, активність ферментів слизової оболонки кишківника, які беруть участь у мембранному (пристіночному) травленні та її залежність від абіотичних та біотичних чинників [6, 7]. Іншою характерною особливістю є морфологічні характеристики мікроросинок слизової оболонки кишківника і т.д. [8]. Дані щодо функціонування травної системи необхідні для розуміння метаболічних процесів в організмі та пояснюють особливості онтогенетичного розвитку осетрових видів риб [9]. Актуальними є дослідження циркадних ритмів організму осетрових риб, зокрема травної системи з метою кращого розуміння кормових потреб організму.

© М. Ю. Симон, 2016



Метою даної роботи є аналіз масиву інформації щодо анатомічних та фізіолого-біохімічних особливостей травної системи та процесу травлення у осетрових видів риб.

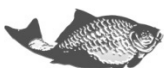
АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ. ВИДІЛЕННЯ НЕВИРІШЕНИХ РАНІШЕ ЧАСТИН ЗАГАЛЬНОЇ ПРОБЛЕМИ

Реалізація травної функції у осетрових видів риб залежить не тільки від віку, що визначає ступінь сформованості травної системи, виду або статевої приналежності, а й від мінливих умов навколишнього середовища (температури, концентрації іонів водню), а також циркадних ритмів.

Травлення є основою процесу екзотрофії — терміну, який запропонував у 1959 році О. М. Уголев з метою позначення сукупності різнорівневих процесів використання організмом харчових засобів з зовнішнього середовища для задоволення потреби в їжі [11, 12]. До 50-х років ХХ сторіччя процес травлення поділяли на 2 етапи — зовнішньо-клітинний (вперше описаний Spallanzani у 1783 р.) та внутрішньо-клітинний (детально описаний І. І. Мечниковим). У 1958 році О. М. Уголев першим дослідив мембранне або пристінкове травлення, яке здійснюється за контакту кормових частинок з ферментами розташованими на структурах клітин тонкого кишківника, що межують з порожниною тонкого кишківника. В подальшому було описано ще два етапи травлення — індукований аутоліз (здійснюється з використанням ферментів, які містяться в кормі) та симбіотичний (за допомогою мікрофлори шлунково-кишкового тракту) [13–16]. На травлення риб впливають біотичні та абіотичні чинники, серед яких найбільше значення мають: температура, рН, кількісний та якісний склад корму а також циркадні ритми [10].

Циркадні ритми — циклічні коливання інтенсивності різних біологічних процесів, пов'язані зі зміною дня і ночі. Вони мають ендогенне походження, представляючи, таким чином, «внутрішній годинник» організму, період якого близький до 24 годин. Першим циклічні коливання в активності шлунково-кишкового тракту описав В. Н. Болдирев. У риб, взаємозв'язки між циркадними ритмами, інтенсивністю живлення та рівнем ферментативної активності, вперше були описані О. М. Уголевим та В. В. Кузьміною [12–14]. І. В. Волкова пропонує розглядати циркадні ритми у травленні як генетично закріплену ознаку [5]. Так, при вирощуванні осетрових риб в зарегульованих умовах зміна інтенсивності живлення збігається з біологічними ритмами, які простежуються в природних умовах. Зокрема, у осетрових спостерігається два сплески інтенсивності живлення — вранці (5–8 год.) та ввечері (18–19 год.). Уповільнення темпу їх росту також відбувається незалежно від гідрохімічного режиму водойм в осінній і весняно-літній періоди, коли в природних умовах в них сповільнюється інтенсивність живлення. Р. У. Висоцька при вивченні сезонної динаміки активності лізосомальних ферментів у печінці, виявила значне зростання їх активності в зимово-весняні місяці [5, 17]. Таким чином, осетрові види риб піддаються дії добових та сезонних ритми. Порушення циркадності травлення є одним з перших симптомів розладів процесів метаболізму. Враховуючи циркадність травлення можна ефективніше розраховувати добові раціони, кількісні та якісні норми годівлі [10, 18].

Травна система осетрових риб за своєю будовою відрізняється від такої хрящових та костистих риб і ближче до безхвостих амфібій [5]. На відміну від



костистих риб, у предличинках осетрових на момент викльову ротовий отвір ще не відкрито, але вже сформовано спіральний клапан, де, при одночасній появі секреції в підшлунковій залозі, розпочинається порожнинне травлення. Іншою особливістю травної системи осетрових видів риб є асинхронність розвитку травного тракту, формування якого йде наступним чином: спіральний клапан → середня кишка → шлунок. У предличинках осетрових видів риб до моменту викльову є фізіологічні атрезії: закритий рот, відсутні з'єднання між жовтковим мішком і горлом та майбутнім спіральним клапаном, анальний отвір не сформований. Шлунок і кишківник стають самостійними органами, що сполучаються з іншими органами травної системи лише на 43-й стадії розвитку, коли анальний отвір ще залишається закритим. Формування системи травлення у осетрових починається в період ембріогенезу, а завершуються процеси розвитку травного тракту у віці 40–50 діб, тобто вже за малькового періоду розвитку [5, 6]. Темп і терміни формування як травної системи, так і її функцій мають видові особливості, пов'язані з характером живлення, в значній мірі залежать від типу ферментативного ланцюга, а також можуть бути зумовлені вродженою генетичною інформацією [19]. У ранньому онтогенезі риб спостерігається тісний взаємозв'язок розвитку структури і функцій травної системи, що визначають на кожному етапі особливості живлення і харчові потреби риб. Характерною особливістю раннього онтогенезу зародків осетрових риб є наявність великої кількості жовтка, присутнього практично у всіх клітинах. За рахунок його внутрішньоклітинного розщеплення і перетравлення відбуваються початкові процеси метаболізму і диференціювання. За даними К. А. Кафіані, на стадіях пізньої нейрули клітини центральної нервової системи та органів чуття вже майже повністю позбавлені жовтка. Процес внутрішньоклітинного перетравлення жовтка починається в період гастрюляції [20, 21]. Поліфункціональність травної системи в значній мірі базується на поліфункціональності її ферментів, а найбільше значення має триєдина функція травних гідролаз: трофічна, захисна і трансформаційна [11].

Травному тракту осетрових видів риб притаманні два пристосування, які збільшують площу всмоктувальної поверхні травного епітелію: кишківник утворює систему петель (як у кісткових риб) та ділянку середньої кишки зберігає спіральний клапан (типовий для хрящових риб) [1–5]. Як і у всіх хребетних, травна система осетрових поділяється на головну кишку (з ротоглотковою порожниною), передню кишку (зі стравоходом та шлунком), середню кишку (з петлею дванадцятипалої кишки і спіральним кишківником) та задню кишку, що відкривається анальним отвором [22]. Травний тракт осетрів або шлунково-кишковий тракт здійснює 5 основних функцій [23].

Секреція травних ферментів у травному тракті личинок осетрових видів риб починається від анального отвору у напрямі до шлунку, у повній відповідності з особливостями його формування [19, 21].

Ротова порожнина є початком травного тракту. У осетрових видів риб ферментативне оброблення в ній несуттєве. Однак рецепція ротової порожнини (смакова, тактильна, температурна, больова) має велике значення для здатності до вибирати їжу [2–4]. Акти жування та ковтання здійснюються завдяки зкоординованої діяльності структур, розташованих на різних рівнях центральної нервової системи, об'єднаних під назвою «харчовий центр» [1, 22–24]. Для всіх осетрових видів риб характерний висувний щелепний апарат у вигляді ротової



лійки, яка висувається назовні при збирання їжі з дна. Зуби наявні лише в личинок, з віком вони замінюються роговими валиками [22].

Стравохід є безпосереднім продовженням ротоглоткової порожнини, яка звужується в трубку та, поступово розширюючись, переходить в шлунок. Гістологічно стравохід осетрових видів риб не відрізняється від аналогічного органу інших хребетних. Зокрема, він налічує 4 шари клітин: слизовий, підслизовий, м'язовий, серозний. Втім, внутрішня епітеліальна вистилка у осетрових вирізняється присутністю епітеліальних ворсинок у вигляді листоподібних сосочків, які розташовані поздовжніми рядами і на вершинах розгалужуються на декілька додаткових елементів [5, 23, 24].

Шлунок у осетрових видів риб складається з двох відділів: кардіального та пілоричного, останній переходить в середню кишку. Він має форму рукописної літери «р», де його початком буде правий (кардіальний) вигин, а кінцем — лівий (пілоричний) вигин. Для пілоричного відділу характерні потовщені стінки та лимоноподібна форма [22]. Стінки шлунку вкриті поздовжніми складками з 6–7 рядів, які з кардіального відділу переходять безпосередньо в пілоричний, де вони більш виражені. Епітелій шлунку складається з циліндричних клітин, вкритий облямівкою, містить мукозні клітини [24]. Слизова оболонка кишківника бере участь не лише у травленні, але й в загальному обміні. Поряд з травними соками, вона секретує в порожнину речовини (фосфоліпіди, мукопротеїди та ін.). Всі ферментативні реакції в шлунку відбуваються в сильно кислому середовищі. Головним протеолітичним ферментом шлунку є пепсин (КФ 3.4.23.1) [2–4]. У осетрових видів риб пепсиноген (зимоген пепсину) та соляну кислоту продукують одні й ті ж клітини шлункових залоз. На місці переходу шлунку в кишківник знаходиться потужний м'язевий сфінктер, яким він з'єднується з передньою ділянкою середньої кишки, або так званою дванадцятипалою кишкою [5, 24]. Тривалість перебування їжі в шлунку залежить від її якості, твердості, величини, температури середовища, інтенсивності перистальтики шлунку та моторики кишківника [1, 21, 23].

Секреторна функція шлунку у риб істотно відрізняється від такої у наземних теплокровних тварин [25]. Розтягування його стінки призводить до подразнення травних центрів в центральній нервовій системі і через блукаючим нервом до секреторного апарату шлунка надходить стимул. Втім, у регуляції секреції шлунку не меншу роль відіграє і місцева ендокринна система, яка за допомогою біологічно активних речовин (ацетилхоліну, гастрину, гістаміну) стимулює секрецію шлункового соку. Ацетилхолін ($\text{CH}_3\text{COOCH}_2\text{CH}_2\text{N}^+(\text{CH}_3)_3$) — естер оцтової кислоти та холіну, нейромедіатор як у периферичній, так і в центральній нервовій системі. Першим відкритий фізіологами (у 1914 році Генрі Галлетом Дейлом та Отто Леві) нейротрансмітер. Має різнобічну дію — виступає у ролі медіатора в синапсах, активує секреторні клітини шлунку, викликає посилення синтезу гормонів гастрину та гістаміну [26]. Останні, в свою чергу, стимулюють виділення проферменту пепсиногену та соляної кислоти. Таким чином, основними компонентами шлункового соку риб є слиз, ферменти і соляна кислота, яка активує зимогени, перетворюючи їх в активну форму (наприклад, пепсиноген в пепсин). Вона створює оптимальне значення рН в шлунку, що важливо для максимально ефективної роботи ферментів. Синтез соляної кислоти залежить від кількості корму, що надійшов у шлунок [2–4]. Синтез пепсину залежить від температури води — її стрімке зниження або підвищення



справляють інгібуючий вплив [24]. Таким чином, секреція кишківника поділяється на два самостійних процеси — виділення щільної (нерозчинної у воді, з основною масою ферментів) та рідкої (нейтралізує, вилуговує та розріджує вміст кишківника) частин секрету [21, 23].

Пілорична залоза — бобовидний орган, що лежить на кордоні пілоричного відділу шлунка і початку середньої кишки. Їй притаманна віялоподібна сегментація. У осетрових видів риб вона є результатом злиття в один орган окремих численних пілоричних виростів, характерних для променеперих (*Actinopterygii*) риб. Отвір пілоричної залози лежить поруч із сфінктером пілоричної частини шлунка [5, 22]. Ферменти пілоричної залози в цілому більш стійкі, ніж ферменти кишківника [27].

Кишківник — налічує 4 шари клітин: слизовий, підслизовий, м'язовий, серозний. Слизова оболонка кишківника вистелена одношаровим циліндричним епітелієм з в'ячастою облямівкою. Основними клітинами кишківника є ентероцити, бокаловідні, грушоподібні і кубічні клітини, які позбавлені щіткової облямівки, а також клітини-мігранти-лімфоцити і різні гранулоцити. Ентероцити поділяють на ензимогенні, абсорбуючі, ендокринні [12–15]. Загалом, кишківник осетрових риб поділяється на 3 відділи — передній, середній та задній [24]. Середній відділ кишківника має ультраструктурні характеристики, як загальні для всіх видів осетрових, так і видо-специфічні. Наприклад, відрізняється висота кишківникових мікрворсинок в середньому відділі кишківника. Кишківник осетрових видів риб бере участь у підтриманні осмотичного та іонного гомеостазу при збільшенні солоності води. Його специфічні клітини — ентероцити забезпечують евригалійність осетрових риб, починаючи з перших етапів онтогенетичного розвитку [7]. Для ентероцитів осетрових характерний слабо розвинений глікокалікс на мікрворсинках, здатність до піноцитозу, різноманітні мікрофіламенти в цитоплазмі та скупчення мітохондрій в апікальній і базальній частинах клітини. Ще однією особливістю ентероцитів осетрових є те, що не зважаючи на присутність мітохондрій, в базальній частині ентероцитів мембрана не формує вирости. Подібні вирости, спрямовані в глиб цитоплазми, характерні для клітин, що беруть участь в осморегуляції в ренальній тканині та для ентероцитів морських риб, але відсутні у прісноводних видів риб [15, 16]. Кишківник виконує 6 основних функцій: секреторну, моторно-евакуаторну, гідролітичну, всмоктувальну, ендокринну та імунну. Всі вони підпорядковані єдиному процесу всмоктування поживних речовин, який служить основою життєзабезпечення організму [21, 23].

Секреторна система кишківника. У всіх риб основне травлення і всмоктування поживних речовин здійснюється в кишківнику. Перетравлення білків у шлунку має попередній характер. Поліпептиди (продукти глибокого гідролізу білку), які утворюються при перетравленні в шлунку, є складними сполуками, які у шлунку не всмоктуються і розщеплюються в кишківнику. У порожнину кишківника виділяється сік підшлункової залози — слабо лужна рідина з бікарбонатом натрію (NaHCO_3), яка містить протеолітичні ферменти у неактивній фазі (зимогени) [23]. Травні соки кишківника становлять суміш секретів самого кишківника, підшлункової залози та печінки. Секрецію кишківника реалізують ентероцити та слизові клітини епітелію. Ентероцити продукують ферменти всіх трьох груп: протеолітичні, ліполітичні, гліколітичні



[15]. Основним протеолітичним ферментом є трипсин (КФ 3.4.21.4), активатором якого є інша протеаза — ентерокиназа (КФ 3.4.21). В свою чергу, активний трипсин виконує роль активатора відносно інших зимогенів, зокрема хемотрипсинугену [22]. У слизовій оболонці кишківника та у кишківниковому секреті риб є понад 22 ферменти (ентерокиназа, амінопептидази, дипептидази, карбогідррази, амілази, олігази, трегалаза, фосфатази, фосфоліпаза, ліпаза, нуклеаза, нуклеотидаза, холестерінестераза та ін.), що беруть участь в завершальних стадіях перетравлювання їжі [1, 12–14, 23, 24]. Нижче розглянемо основні групи ферментів травного тракту осетрових видів риб та вплив на них абіотичних і біотичних чинників.

Глікозидази (КФ 3.2) — ферменти класу гідролаз (КФ 3), які гідролізують цукри та включають у себе такі групи: амілази, гіалуронідази, лізоцим тощо. Відмінності в рівні активності глікозидаз в значній мірі корелюють з вмістом вуглеводів в кормах [1, 23]. *Амілази* (КФ 3.2.1.) є одними з найпоширеніших ферментів в організмі осетрових риб. Існує три типи амілаз: α (КФ 3.2.1.1.), β (КФ 3.2.1.2.) та γ (КФ 3.2.1.3). У осетрових риб α -амілаза (глікозил-гідролаза, 1,4- α -D-глюкан-глюканогідролаза; глікогеназа) є одним з основних ферментів, тому розглянемо її детальніше. Вона є кальцій-залежним ферментом, який розщеплює α -1,4-глікозидний зв'язок до олігосахаридів. За висновком Е. Н. Пономарьової, у личинок осетрових риб активність α -амілази на стадії ендogenous живлення невелика і після переходу на активне живлення незначно підвищується [5, 6]. Зростання активності цього ферменту відбувається дещо пізніше, з завершенням структурної організації підшлункової залози. У статевозрілих особин осетрових видів риб загальна амілолітична активність суттєво не змінюється, але може відрізнитись залежно від статі. *Мальтаза*, або кисла α -глюкозидаза (КФ 3.2.1.20) — фермент, що каталізує гідроліз мальтози на дві молекули глюкози. Температурний оптимум для мальтази становить — 55–60°C за рН 9–10, а для α -амілази 30°C за рН 7 [28, 29]. За постмаксимальних температур (70°C) рівень активності мальтази становить 38% від максимуму, в той час як α -амілаза вже за 60°C повністю втрачає свою активність [30–33].

Лужна фосфатаза (КФ 3.1.3.1) — фермент класу гідролаз (КФ 3), що відщеплює фосфат у процесі реакції дефосфорилування від багатьох типів молекул (білків, жирів, вуглеводів). Найбільшу активність має в лужному середовищі. Бере активну участь в мембранному травленні осетрових, знаходячись в слизовій оболонці кишківника та пілоричної залози [12–14, 29]. Вона є метал-залежним ферментом, містячи у своїй будові неміцно пов'язані іони металів, які можуть заміщуватись один на одного [11]. Температурний оптимум для лужної фосфатази знаходиться в діапазоні значень 60–65°C, рН — 8–9. За постмаксимальних температур (70°C) рівень активності залишається досить високим, становлячи 80% від максимального значення [28–30, 33, 35].

Протеази (КФ 3.4) — ферменти класу гідролаз (КФ 3), які розщеплюють пептидний зв'язок між амінокислотами в білках. Протеази розділяють на шість груп за будовою активного центру ферменту: серинові, треонінові, цистеїнові, аспаргін, глутамінові (вперше описані у 1995 році), треонінові (вперше описані у 2004 році) та металопротеази. Механізм, що використовується для розщеплення поліпептиду, залучає залишок амінокислоти, такий як цистеїн або треонін, чи нуклеофільну молекулу води (аспарагінові, метало- і глутамінові протеази), таким чином, щоб вона змогла приєднати його карбоксильну групу. Протеази

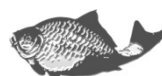


забезпечують гідроліз білків, значною мірою визначаючи продуктивність. Високий вміст білків в кормах є необхідною умовою для повноцінного живлення молоді як в природних, так і в штучно створених умовах існування, оскільки вони необхідні для побудови організму. Це, в свою чергу, зумовлює розвиток відповідних ферментних систем [1, 23]. Так, у личинок осетрових видів риб до переходу на активне живлення активність протеаз досить низька, тоді як з початком екзогенного живлення вона зростає в 7 разів. У статевозрілих риб під час нерестових міграцій протеолітична активність знижується [19]. На її зниження суттєво впливає режим годівлі та наявність ґрунту в харчовій грудці. За твердженням В. В. Кузьміної, при значному вмісті ґрунту в харчовій грудці (до 10%), в умовах антропогенного забруднення, можуть повністю блокуватися початкові етапи гідролізу білку за рахунок гальмування механізмів порожнинного і мембранного травлення [13, 14]. Рівень активності протеаз суттєво коливається також в залежності від статі — у самиць він вищий [5]. Температурний режим для казеїнлітичних протеїназ становить 40°C, а рН — 8–10 [28, 29]. За постмаксимальних температур (70°C) рівень активності казеїнлітичних протеїназ становить 15% від максимуму [31, 33, 35].

Активність травних ферментів в залежності від статі риб. Першим на залежність активності травних ферментів від статевої приналежності риб вказував Г. К. Плотніков [19]. Величина та характер статевих відмінностей за цією ознакою мають видові особливості і значною мірою залежать від типу ферментативного ланцюга. Загалом, рівень активності травних ферментів корелює зі стадією зрілості гонад. Наявність видоспецифічних статевих відмінностей пояснюється комплексом взаємозумовлених адаптивних перебудов організму, пов'язаних з необхідністю підготовки особин до різних умов нерестового ходу, покатної та нагульної міграцій [5, 7]. Більш високий рівень швидкості гідролізу вуглеводневих і білкових компонентів корму загалом характерний для самців [38].

Вікова динаміка активності травних ферментів. Оскільки зміни в структурі травної системи незмінно пов'язані з формуванням травних функцій в процесі розвитку риб, осетровим притаманна етапність розвитку ферментативних систем. Під час онтогенетичного розвитку осетрових риб, який складається з 7 відмінних періодів (ембріонального, передличинкового, личинкового, малькового, статевонезрілого організму, статевозрілого організму і старості), активність травних ферментів зазнає значних змін. У осетрових риб остаточного формування травного апарату в ембріональний період не відбувається, його розвиток і вдосконалення спостерігається на етапах постембріогенезу. При чому найбільш істотне збільшення рівня ферментативної активності припадає на личинковий період, коли здійснюються основні процеси морфогенезу та становлення гідролітичного апарату. Філогенетична дисоціація ферментів виявляється вже на самих ранніх етапах онтогенезу — в період переходу риб на зовнішнє живлення. У осетрових в постембріональний період розвитку інтенсивне зростання активності основних травних ферментів в більшості випадків починається після завершення формування травного тракту і переходу личинок на екзогенне живлення [5, 6].

Вплив температури на активність травних ферментів. Температура — один з найважливіших екологічних чинників, що діють на всі живі організми, а ступінь стійкості організму до високих температур зазвичай визначається



стійкістю його ферментативного білку. Ще у IX сторіччі була виявлена здатність ферментів риб функціонувати за температур, близьких до 0°C, коли ферменти теплокровних тварин практично втрачають активність [25]. Температурні адаптації травної системи осетрових риб реалізуються, головним чином, завдяки перебудовам ферментних систем. У риб з більш холодних ареалів відбувається зсув температурних оптимумів активності травних ферментів у бік нижчих температурних значень, ніж у риб того ж виду, але з тепліших ареалів [39]. Температурні оптимуми одних і тих же ферментів у різних видів риб відрізняються на десятки градусів, оскільки їх властивості залежать від екологічних особливостей конкретного виду риб. У осетрових видів риб температурний оптимум травних ферментів в середньому на 10°C вищий, ніж у риб з інших родин тих самих географічних широт [16]. Для них температурний оптимум лужної фосфатази, мальтази та казеїнлітичних протеїназ становить 50–60°C, а α -амілази — 25–30°C. Однак, за температури близько 0°C рівень активності мальтази становить 20–27% від максимуму, лужної фосфатази — від 16 до 36%, казеїнлітичної протеїнази — 9–14%, α -амілази — 80–90% в залежності від виду риби. Крім того, в зоні постмаксимальних температур (70°C) ферменти осетрових також зберігають високий рівень активності [31–33, 40, 41]. При чому, температурні оптимуми в одного й того ж виду, але з різних екологічних умов відрізняються приблизно на 10°C. Крім того, всі кишківникові ферменти осетрових зберігають високу відносну активність в широкому діапазоні температур. Такий широкий діапазон значень температурного оптимуму травних ферментів осетрових віддзеркалює умови існування та еволюцію виду в минулому. Так, викопні рештки перших осетроподібних знаходять у відкладах Юрського періоду Мезозойської ери — близько 200 млн років тому. Втім, згідно з генетичними дослідженнями осетроподібні виникли у Пермський період палеозойської ери — понад 300 млн років тому. Таким чином, вважається, що перші представники родини осетрових виникли близько 170 млн років тому на початку юрського періоду та досягли свого розквіту в крейдяний період. Вони виникли на території сучасної Північної Америки або центральної Азії, еволюціонувавши в умовах теплішого (приблизно на 15°C) клімату. Такими особливостями філогенетичного розвитку осетрових можна пояснити притаманну їх ферментам толерантність до дії високих температур [16, 32].

Вплив концентрації іонів водню на активність травних ферментів. На процеси травлення риб, окрім температури великий вплив чинить і концентрація іонів водню. Зокрема, для осетрових видів риб притаманне зниження ферментативної активності на 30–70% за зменшення рН нижче 5,0 або підвищенні понад 10,0. Стосовно активності основних травних ферментів осетрові займають проміжне положення між морськими рибами (оптимальний рН 8,0–9,0) та прісноводними (оптимальний рН 6,5–7,5) потребуючи рН 7,0–8,0 [7]. Однак, максимальна активність казеїнлітичних протеїназ спостерігається за значень рН від 9,0 до 11,0 [33]. Травні ферменти осетрових видів риб мають рН характеристики як морських, так і прісноводних видів риб, що дозволяє цій родині жити в обох середовищах [16].

Модифікатори активності травних ферментів. Всі ферменти кишківника осетрових є регульованими. Зокрема, на їх каталітичні властивості мають значний вплив речовини-модифікатори. Модифікаторами активності травних ферментів



осетрових риб є: іони металів, вуглеводи та амінокислоти [30]. Регуляція ферментативної активності можлива трьома шляхами:

1) гомостеричним (інгібування стереоізомерами). Наприклад, інгібування активності мальтази на 60–80% в присутності глюкози, казеїнлітичних протеїназ на 10–60% в присутності амінокислот;

2) ізостеричним (зміна властивостей молекули фермента після приєднання модифікатора). На відміну від гомойотермних тварин, у осетрових риб (пойкілотермних) ефект взаємодії модифікатора може суттєво варіювати через більшу гнучкість макромолекул. В молекулі ферменту існує кілька регуляторних центрів, спеціалізованих для різних груп ефекторів. Швидкі конфірмаційні переходи однієї форми молекули ферменту в іншу можливі за рахунок приєднання до їх активних центрів різноманітних модифікаторів, як органічної, так і неорганічної природи. Цей тип взаємодії лежить в основі зміни активності таких ферментів як α -амілаза, мальтоза та казеїнлітичні протеїнази;

3) алостеричним (регулювання речовиною, не схожою за структурою на інші речовини в ферментативному процесі). Він передбачає зв'язок модифікатора з регуляторним або алостеричним центром, який може бути відділений у просторі від активного центру ферменту, зокрема зі заміщенням метало-компоненту на інший метал, близький за атомною будовою. Особливо це характерно для Co^{2+} , Zn^{2+} та Mn^{2+} . Саме такий тип взаємодії впливає на активність лужної фосфатази [30, 34–36].

Вплив вуглеводів та амінокислот на активність травних ферментів. Рівень активності мальтази інгібує глюкоза та гліцин, а посилює — фруктоза та L-лейцин, L-глутамін, DL- β -феніл- α -аланін. На рівень активності казеїнлітичної протеїнази глюкоза та фруктоза не впливають, а амінокислоти (гліцин, L-лейцин, L-глутамін, DL- β -феніл- α -аланін) справляють інгібуючу дію. Така дія вуглеводів та амінокислот пояснюється ізостеричним ефектом — оскільки продукт реакції є структурним аналогом субстрату, він може приєднатися до активного центру ферменту і викликати пригнічення конкурентного типу [16, 30, 34].

Вплив іонів металів на активність травних ферментів осетрових риб насамперед залежить від чотирьох чинників:

1) положення металу в періодичній таблиці хімічних елементів (А. В. Войнар у 1960 році описав залежність відповіді реакції молекули ферменту на присутність іонів металів в залежності від їх положення в періодичній таблиці хімічних елементів ім. Д. І. Менделєєва. Зокрема, в ряду металів з IV допоміжної групи найбільший вплив мають метали з початку ряду, а найменший — з кінця. Метали з початку періоду справляють стимулюючу дію на активність травних ферментів осетрових видів риб, а з кінця — інгібуючу) [37, 38];

2) температури (за низьких температур, посилений активуючий ефект справляють метали, що знаходяться на початку періоду, а за високих — посилюється інгібуючий ефект металів з кінця періоду. Крім того, зміна температури, змінює швидкість руху молекул і, отже, швидкість заміщення метало-компоненту в молекулі ферменту);

3) конкретного виду риби (наприклад, іони Mn^{2+} в залежності від виду риби можуть підвищувати активність лужної фосфатази від 15 до 78%, а казеїнлітичні протеїнази можуть як інгібувати, так і посилювати на 10%) [8, 36];



4) віку особини — для статевозрілих особин вони є менш сильними (у 1,5–3 рази) модифікаторами травних ферментів, ніж для молоді [27, 28].

Іони металів здатні впливати на ефективність як початкового етапу процесу екзотрофії, тобто на гідроліз біополімерів, так і на його завершальному етапі — процес трансмембранного транспорту нутрієнтів [11]. Іони Mn^{2+} , Fe^{2+} та Co^{2+} за концентрації 10 мг/л підвищують рівень активності мальтази на 28%, 39% і 35% відповідно. Тим самим вони підвищують трансмембранне транспортування глюкози в ентероцитах, а на нейтральну протеїназу вони справляють протилежну дію, за тієї ж концентрації інгібуючи її активність на 23% (Mn^{2+}), 42% (Fe^{2+}) та 20% (Co^{2+}) [42]. Таким чином, вони знижують ефективність трансмембранного транспортування вільної амінокислоти — гліцину — в ентероцитах на 20% (Mn^{2+}), 40% (Fe^{2+}) та 67% (Co^{2+}). Іони Mn^{2+} підвищують рівень активності лужної фосфатази на 15–57% в залежності від виду, Fe^{2+} і Co^{2+} також підвищують на 11–60%. Присутність Ni^{2+} , Cu^{2+} і Zn^{2+} викликає пригнічення рівня активності лужної фосфатази на 5–21%. На α -амілазу активуючий вплив справляють іони Zn^{2+} (на 10%), інгібуючий — іони Ni^{2+} (на 19%) [16, 27, 30, 36].

Імунна система кишківника — відповідає за первинний імунітет за контакту його епітелію з чужорідними антигенами і мікроорганізмами, задіюючи М-клітини. Для осетрових риб Д. О. Бедняковим вперше описані клітини, аналогічні М-клітинам ссавців. Вони забезпечують безпосередній контакт між антигенами, які потрапляють з ендоцитозними вакуолями вглиб клітини з апікального боку та спеціалізованими імунними клітинами. Ці клітини хоч і розташовані серед ентероцитів, але виникають з клітин-попередників незалежно від останніх, являючи собою окрему клітинну лінію. Для їх поверхні характерна складчастість та наявність мікрворсинок, а в цитоплазмі знаходяться великі фагосоми та залишкові тіла [16].

Дванадцятипала кишка — передній відділ середньої кишки. Вона починається біля пілоричної залози та переходить у розширену частину — спіральний кишківник. Стінки кишківника вкриті слизовою оболонкою, де відбувається пристінкове або мембранне травлення [13, 14, 22, 23].

Спіральний кишківник — задній відділ середньої кишки, що є продовженням дванадцятипалої кишки з товстими м'язевими стінками. Спіральний клапан має характерні 7–8 витків або камер, які сполучаються одна з одною [22, 23]. Його розвиток починається зі зростання задньої частини тулуба осетрових видів риб і розташованого там середнього відділу кишківника, тобто зі стадій закінчення нейруляції (25-ї, 26-ї), коли бластопор перетворюється в нерво-кишківниковий канал і починається ріст хвостової кишки. На 27-й стадії формується ектодермальна лійка, місце майбутнього анального отвору біля основи хвоста. У зародків на 30-й стадії (що супроводжується появою перших м'язових рухів) прискорюється зростання майбутнього преанального або задньотулубового відділу тіла. Одночасно в цьому відділі кишківника починається секреція клітин і внутрішньопорожнинне розщеплення жовтка, тобто позаклітинне травлення. На 34-й стадії формується порожнина майбутнього спірального кишківника і повністю резорбується зачаток хвостової кишки. На стадії вилуплення (36-й) травний тракт предличинки осетрових представлений великим, насиченим поживними речовинами, жовтковим мішком, що є частиною майбутнього шлунка і передньою частиною середнього або проміжного кишківника. Невелика



кількість меланіну представлена у вигляді окремих включень, розташованих по всій довжині спірального відділу кишківника. В. В. Заленський, який вивчав розвиток стерляді, вважав весь цей відділ заднім кишківником. На думку О. І. Шмальгаузена, цей відділ представляє задню частину середнього кишківника, а задній кишківник на цій стадії ще не сформований. Початок його диференціювання починається з 37-ї стадії розвитку [5, 6]. Слід зазначити, що температура інкубації суттєво впливає на довжину преанального відділу кишківника. Так, його подовження спостерігається після гіпо- або гіпертермій та є лише зовнішнім проявом дефекту, пов'язаного з недорозвиненістю спірального кишківника або відсутністю в ньому спірального клапана (складки слизової оболонки, розташованої на спіралі, що збільшує всмоктувальну поверхню кишківника і уповільнює просування по ньому їжі, тим самим уподібнюючи у функціональному відношенні короткий прямий кишківник довгому завитому). Таке порушення морфогенезу призводить до загибелі передличинок. Зовнішньо, такі передличинки відрізняються від нормально розвинених: у них кишківник ниткоподібний, витягнутий, без витків та включень меланіну. За нормального розвитку, з 37-ї до 40-ї стадії, відбувається скорочення преанального відділу кишківника, що супроводжується диференціюванням спірального клапана, витки якого добре помітні крізь покриви тіла. Як наслідок сповільнення темпів росту спіральної кишки, відбувається зниження її відносної величини. У спіральному клапані збільшується кількість витків та загальна висота цього відділу, починає формуватись меланіновий корок, розтягуючи кишківник. Накопичення меланіну в спіральному кишківнику пов'язане з вивільненням його гранул з клітин ембріональних тканин та жовткової ентодерми [20, 21].

Селезінка — у осетрових видів риб великий залозистий орган V-подібної форми, що обгинає праворуч і ліворуч петлю дванадцятипалої кишки. Починається селезінка окремою часткою, пов'язаною з пілоричною залозою, і далі переходить у подовжену частку, що утворює внизу виступ у формі клина. Потім вона піднімається по висхідній петлі до краю правої частки печінки, де вже з правого боку, під нижньою частиною печінки, утворює окрему трикутну частку, що називається додатковою часткою селезінки. Ця додаткова частка прилягає безпосередньо до печінки і підшлункової залози, так що межу між ними можна визначити лише за кольором залоз. В осетрових видів риб додаткова частка досягає значних розмірів [22, 23].

Підшлункова залоза — у осетрових видів риб разом з жировими скупченнями розташовується вздовж судин, що живлять дванадцятипалу кишку, і знаходиться в тісному контакті з лопатями правої частки печінки і додатковою часткою селезінки. Тому нерідко печінку осетрових видів риб називають *hepatopancreas*. Однак (особливо у особин великих розмірів) можна розрізнити окремі лопаті підшлункової залози. Вони розташовуються на місці переходу пілоричного відділу шлунка у дванадцятипалу кишку і тягнуться двома поздовжніми лопатями; одна лежить вздовж зовнішньої стінки разом з підкишковою веною — *v. intestinalis*, по внутрішньому краю вздовж кишкової артерії — *a. mesenterica*. Обидві лопаті підходять до центральної частки печінки [22, 23]. Підшлункова залоза секретує ферменти, що каталізують гідроліз вуглеводів (амілазу, мальтазу), жирів (ліпазу), нуклеїнових кислот (рибонуклеазу, дезоксирибонуклеазу). Ферменти підшлункової залози діють двояко: одні безпосередньо включаються до складу їжі і беруть участь в порожнинному травленні. Інші, стикаючись зі



стінками кишківника, адсорбуються на його поверхні і здійснюють мембранне травлення [11, 24].

Печінка — розвивається з епітелію травної трубки, займає передню ділянку черевної порожнини тіла осетрових риб і являє собою залозу, що охоплює шлунок спереду і з боків. У нормі їй притаманні неправильна форма, опукла зовнішнім боком та увігнута внутрішнім, і почленування на три частини. Права частина — охоплює округлий пілоричний відділ шлунку та досягає петлі дванадцятипалої кишки. За нею розміщена центральна частина, яка прикриває жовчний міхур овальної форми. Ліва частина печінки найбільша [22, 23]. Гепатоцити осетрових риб мають схожу будову з клітинами печінки інших хребетних. За хімічного аналізу в них виявляється велика концентрація ліпідів і глікогену [24]. Даний орган виконує ряд важливих функцій, відіграючи важливу роль у білковому, вуглеводному та ліпідному обміні [16, 17].

Під час онтогенетичного розвитку в печінці відбуваються морфологічні та біохімічні зміни. Зокрема, в момент викльову личинок їх клітини зародку печінки містять великі крупки жовтку. Під час ендогенного живлення відбувається резорбція жовтка, а в гепатоцитах з'являються жирові включення [5, 6]. Під час переходу на змішане живлення, в печінці личинок вже накопичується значна кількість жиру. В цей час площа жирових включень становить близько 80% від загальної площі гепатоцитів. Функціонування печінки у личинок осетрових риб як жирового депо є адаптацією, що забезпечує їх виживання в період скату. В період переходу на екзогенне живлення, жирові запаси у печінці стрімко скорочуються, великі включення ліпідів з гепатоцитів зникають. На етапі формування печінкових трубок залишаються лише дрібні жирові краплини на окремих ділянках печінки. Згодом рівень ліпідів у печінці знову зростає, але вже більш розтягнуто в часі. Це проявляється у появі великої кількості жирових включень, дифузно розсіяних в цитоплазмі гепатоцитів. Слід зазначити, що достовірні зміни рівня ліпідів у печінці осетрових риб в ранньому онтогенезі відбуваються за будь-якого способу вирощування або раціону годівлі. Ці чинники впливають лише на абсолютні значення показників, характеризуючи вміст ліпідів у печінці личинок. Наприклад, введення до їх раціону олігохет (червоного каліфорнійського черва, енхітреусів, трубочника, гриндаля) викликає стрімке збільшення жирових включень в гепатоцитах, на відміну від використання, як кормового організму, дафній. Втім, варто зазначити, що незбалансована годівля личинок призводить до жирової дистрофії печінки, яка супроводжується руйнацією гепатоцитів та зниженням гемоглобіну в крові і загального білка в сировотці крові. Т. Б. Семенкова зазначає, що площа жирових включень від загальної площі гепатоцитів становить, за годівлі: дафніями (*Daphnia*) — 11,8%, дафніями з зяброногими (*Anostraca*) та олігохетами (*Oligochaeta*) — 32–36%, сухими гранульованими кормами — 42–45%, олігохетами (*Oligochaeta*) — 60%. В процесі подальшого розвитку вміст жиру в печінці збільшується, у осетрів віком від 2 місяців кількість резервного жиру в печінці становить 15–20% від сирової маси тканини. В цей час площа жирових включень різноманітного розміру становить до 60% від загальної площі гепатоцитів, що є адаптацією до майбутньої зимівлі. У статевозрілих риб площа жирових включень становить 60–80% від загальної площі гепатоцитів. Цирозна деформація печінки, що супроводжується патологічними змінами крові, починається за займання жировими включеннями 90% загальної площі гепатоцитів, у статевозрілих риб. Слід зазначити, що під час



розтину в нормі печінка має бути коричневого або світло-коричневого кольору, бежевий та жовтувато-білий колір свідчать про її циротичну деформацію [45, 46].

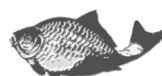
Роль печінки в антиоксидантному захисті. Печінка є центральним органом метаболізму ксенобіотиків, оскільки система монооксигеназ гепатоцитів має найбільшу активність. Ферменти антиоксидантної системи розкладають, тим самим детоксикуючи, активні форми кисню, які утворюються в результаті біотрансформації поллютантів в гепатоцитах. Дослідження морфо-фізіологічних та біохімічних характеристик гепатоцитів використовуються в екотоксикології. Загалом, аналіз стану гепатоцитів та антиоксидантних ферментів надає адекватну інформацію про реакцію організму на надходження ксенобіотиків і його резистентність [46, 47].

Роль печінки в ліпідному обміні зумовлена тим, що в ній відбувається синтез, накопичення та утилізація ліпідів, а також їх транспортування у жирові депо. Характеристика ліпідного обміну в печінці осетрових риб є одним з найважливіших критеріїв, що віддзеркалюють їх загальний фізіологічний стан. Це зумовлено тим, що рівень та спрямованість ліпідного обміну змінюються як в залежності від етапу онтогенезу, статі та фази репродуктивного циклу, так і від умов утримання. Наприклад, вміст ліпідів у печінці самців та самиць відрізняється і залежить від стадії зрілості їх гонад. Дія чинників зовнішнього середовища на ліпідний обмін в печінці регулюється нейрогормональними механізмами за наступною схемою дії: епіфіз → гіпоталамус → гіпофіз → печінка. Зокрема, гормон аденогіпофізу пролактин (PRL або LTH) регулює ліпідний обмін у печінці, в залежності від часу доби, освітленості чи температури (з підвищенням температури швидкість літогенезу зростає). Пролактин діє безпосередньо на гепатоцити, стимулюючи ліпогенез та мобілізацію ліпідів [23, 26, 46, 47].

Стан печінки під час овогенезу. Оскільки печінка займає ключову позицію в синтезі білків сироватки крові та ліпідному обміні, в період овогенезу вона знаходиться у стані підвищеної активності, забезпечуючи накопичення жовтка в овоцитах [48].

Задня кишка — прямий задній відділ кишечника, що закінчується анальним отвором. В осетрових риб немає «сліпих» виростів на межі середньої і задньої кишки, властивих іншим хребетним [1, 22].

Мікрофлора кишківника осетрових риб налічує всі групи мікроорганізмів характерних для інших видів риб: протеїнмінералізуючі, молочнокислі, амілолітичні, целюлознолітичні, актиноміцети, плісняви, дріжджі. Втім, у осетрових завжди домінують (до 60% від загальної чисельності) протеїнмінералізуючі бактерії, на другому місці за чисельністю молочнокислі бактерії — їх від 1,2 до 26,9%, і на третьому місці — амілолітичні бактерії з чисельністю від 3,2 до 14,6%. Всі інші представники мікрофлори кишківника осетрових риб становлять близько 1% від загальної чисельності [49]. Слід зазначити, що на кількісний склад мікрофлори їх кишківника найбільш суттєво впливають вік риби, інтенсивність живлення та хімічний склад корму. Наприклад, за годівлі осетрових риб штучними кормами в кишківнику збільшується кількість протеїнлітичних бактерій, а за використання природних кормів — амілолітичних. Якісний склад мікрофлори кишківника дуже важливий, оскільки мікроорганізми



окремих фізіологічних груп характеризуються специфічністю в розщепленні харчових субстратів. Розщеплюючи в порожнині кишківника білки, вуглеводи та інші речовини, вони виконують важливу роль в забезпеченні організму риб нутрієнтами. Під час дисбактеріозу порушується кількісний та якісний склад мікрофлори кишківника, тим самим провокуючи розлади травлення у риб. Зокрема, перетравність або фізіологічна доступність вуглеводів, особливо рослинних, осетровими рибами дуже низька і для їх засвоєння необхідно попереднє розщеплення амілолітичними, молочнокислими та целюлозолітичними бактеріями. Восени, коли риби споживають менше корму, синтетична активність мікроорганізмів травного тракту стрімко зростає. Завдяки інтенсивному гідролізу їжі в порожнині кишечника з одночасною утилізацією продуктів часткового гідролізу, в стерильній зоні мембранного травлення харчовий фонд для бактерій обмежується [10, 50].

ВИСНОВКИ

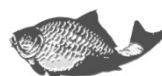
Травна система осетрових риб характеризується становищем, яке поєднує в собі риси, притаманні як морським, так і прісноводним видам риб. Крім того, за своєю будовою вона є проміжне становище між хрящовими та костистими видами риб. Завдяки тому, що осетрові види риб є реліктами, досліджуючи їх травну систему можна прослідкувати еволюційні особливості певних фізіолого-біохімічних функцій та гісто-морфологічних елементів. Травна система осетрових має низку видоспецифічних особливостей, притаманних як суто цій родині, так і мінливих в залежності від виду. Однак загальною специфікою травної системи осетрових видів риб є висока толерантність її ферментів до дії абіотичних чинників (температури, концентрації водневих іонів) та низька до дії біотичних чинників (статі, віку, стадії зрілості гонад).

ЛІТЕРАТУРА

1. Дехтярьов П. А. Фізіологія риб: підручник / Дехтярьов П. А., Євтушенко М. Ю., Шерман І. М. — К. : Аграрна освіта, 2008. — 341 с.
2. Пегель В. А. Физиология пищеварения рыб / Пегель В. А. — Томск : Том. гос. ун-т, 1950. — 200 с.
3. Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб / Строганов Н. С. — М. : Изд-во МГУ, 1962. — 444 с.
4. Справочник по физиологии рыб / [Яржомбек А. А., Лиманский В. В., Щербина Т. В. и др.] ; ред. Яржомбек А. А. — М. : Агропромиздат, 1986. — 192 с.
5. Волкова И. В. Особенности функционирования пищеварительной системы рыб различных трофических групп : автореферат дис. на соискание уч. степени докт. биол. наук : спец. 03.03.01 «Физиология» / Волкова И. В. — Астрахань, 2010. — 44 с.
6. Пономарева Е. Н. Оптимизация методов выращивания объектов промышленной аквакультуры на ранних этапах онтогенеза : дис. ... докт. биол. наук : спец. 03.00.10 «Ихтиология» / Пономарева Е. Н. — Астрахань, 2003. — 336 с.
7. Туктаров А. В. Анализ особенностей воздействия осмоларности окружающей среды на активность комплекса пищеварительных ферментов русского осетра



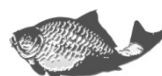
- методом многомерного шкалирования / А. В. Туктаров // Юг России: экология, развитие. — 2010. — № 4. — С. 70—73.
8. Бедняков Д. А. Совместное влияние температуры и ионов металлов на уровень активности щелочной фосфатазы слизистой оболочки кишечника у рыб семейства *Acipenseridae* / Д. А. Бедняков, А. Н. Невалённый, С. Г. Коростелёв // Вестник АГТУ. — 2012. — № 2. — С. 131—135. — (Серия : Рыбное хозяйство).
 9. Чебанов М. С. Руководство по искусственному воспроизводству осетровых рыб / Чебанов М. С., Галич Е. В., Чмырь Ю. Н. — М. : ФГНУ Росинформагротех, 2004. — 148 с.
 10. Остроумова М. Н. Биологические основы кормления рыб / Остроумова М. Н. — СПб. : ГОСНИОРХ, 2001. — 372 с.
 11. Кузьмина В. В. Физиолого-биохимические основы экзотрофии рыб / В. В. Кузьмина ; [отв. ред. В.Н. Яковлев] ; Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина. — М. : Наука, 2005. — 300 с.
 12. Уголев А. М. Мембранное пищеварение и процессы усвоения пищи в мире животных / А. М. Уголев // Журнал эволюц. биохимии и физиологии. — 1972. — Т. 8, № 3. — С. 269—278.
 13. Кузьмина В. В. Особенности мембранного пищеварения у рыб разных экологических групп / В. В. Кузьмина // Экологическая физиология рыб. — К., 1976. — Ч. 2. — С. 109—110.
 14. Кузьмина В. В. Общие закономерности мембранного пищеварения у рыб и его адаптивные перестройки : автореф. дис. на соискание уч. степени докт. биол. наук / В. В. Кузьмина. — Л., 1986. — 39 с.
 15. Кушак Р. И. Пищеварительно-транспортная система энтероцитов / Кушак Р. И. — Рига : Зинанте, 1983. — 304 с.
 16. Бедняков Д. А. Структурно-функциональные особенности мембранного пищеварения у осетрообразных видов рыб и их гибридов : автореферат дис. на соискание уч. степени докт. биол. наук : спец. 03.03.01 «Физиология» / Д. А. Бедняков. — Астрахань, 2014. — 44 с.
 17. Высоцкая Р. У. Лизосомальные ферменты у рыб и влияние на них природных, антропогенных и патогенных факторов: автореф. дис. на соискание уч. степени докт. биол. наук / Р. У. Высоцкая. — Петрозаводск, 1999. — 42 с.
 18. Ананичев А. В. Пищеварительные ферменты рыб и сезонная изменчивость их активности / А. В. Ананичев // Биохимия. — 1959. — Т. 24В, № 6. — С. 1033—1040.
 19. Плотников Г. К. Активность пищеварительных ферментов у осетровых рыб на ранних стадиях онтогенеза: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук / Г. К. Плотников. — Краснодар, 1984. — 21 с.
 20. Формирование спирального кишечника [Электронный ресурс]. — Режим доступа : <http://sturgeonstore.ru/formirovanie-spiralnogo-kishechnika>.
 21. Коржуев П. А. Об особенностях пищеварения каспийского осетра / П. А. Коржуев, Л. Б. Шаркова // Обмен веществ и биохимия рыб / [ред. Карзинкин Г. С.]. — М. : Наука, 1967. — С. 205—209.
 22. Мельник О. П. Анатомія риб : [підручник] / Мельник О. П., Костюк В. В., Шевченко П. Г. ; [ред. Мельник О. П.]. — К. : Центр учбової літератури, 2008. — 624 с.
 23. Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб / Строганов Н. С. — М. : Изд-во Московского университета, 1962. — 444 с.



24. Иванов А. А. Физиологии рыб / Иванов А. А. — М. : Мир 2003. — 279 с.
25. Некоторые температурные характеристики и температурные адаптации ферментов, обеспечивающих мембранное пищеварение у пойкилотермных и гомотермных животных / В. В. Егорова, Н. Н. Иезуитова, Н. М. Тимофеева [и др.] // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. — 1974. — Т. 10, № 3. — С. 371—394.
26. Бакл Дж. Гормоны животных / Бакл Дж. — М. : Мир. 1986. — 86 с.
27. Мартьянов А. С. Влияние ионов тяжелых металлов на активность ряда пищеварительных гидролаз русского осетра / А. С. Мартьянов // Современные наукоемкие технологии. — 2005. — № 4. — С. 94.
28. Бедняков Д. А. Сравнительный анализ воздействия рН среды на уровень активности пищеварительных ферментов русского осетра, ленского осетра и их гибрида с помощью неметрического многомерного шкалирования / Д. А. Бедняков, А. С. Мартьянов // Вестник АГТУ. — 2013. — № 2. — С. 145—149. — (Серия : Рыбное хозяйство).
29. Бедняков Д. А. Влияние температуры и рН на уровень активности пищеварительных ферментов ленского осетра (*Acipenser baerii*) / Д. А. Бедняков, А. Н. Невалённый // Вестник АГТУ. — 2013. — № 1. — С. 124—128. — (Серия : Рыбное хозяйство).
30. Бедняков Д. А. Модификационное регулирование активности пищеварительных ферментов осетровых видов рыб и их гибридов / Д. А. Бедняков, А. Н. Неваленный // Юг России: экология, развитие. — 2010. — № 4. — С. 56—58.
31. Бедняков Д. А. Сравнительный анализ воздействия температуры инкубации на активность комплекса пищеварительных ферментов русского осетра, ленского осетра и их гибрида методом многомерного шкалирования / Д. А. Бедняков, А. С. Мартьянов // Вестник АГТУ. — 2013. — № 1. — С. 118—123. — (Серия : Рыбное хозяйство).
32. Бедняков Д. А. Сравнительный анализ особенностей воздействия температуры инкубации на уровень активности α -амилазы ленского осетра, русского осетра и РОЛО / Д. А. Бедняков, А. Н. Неваленный, А. С. Мартьянов // Вестник АГТУ. — 2014. — № 3. — С. 104—109. — (Серия : Рыбное хозяйство).
33. Бедняков Д. А. Исследование некоторых характеристик ферментов, обеспечивающих процесс мембранного пищеварения у веслоноса и стерляди / Д. А. Бедняков, А. Н. Неваленный, В. Ю. Новинский // Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов : Всерос. конф. с междунар. участием : матер. — Борок, 2012. — С. 36—39.
34. Туктаров А. В. Влияние ионов металлов на пищеварительно-транспортную функцию кишечника осетровых рыб : дис. ... канд. биол. наук : спец. 03.00.13 «Физиология» / Туктаров А. В. — Астрахань, 2002. — 178 с.
35. Мартьянов А. С. Оценка влияния ионов тяжелых металлов и осмотического давления среды на уровень активности пищеварительных ферментов русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt) : автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук : спец. 03.03.01 «Физиология» / А. С. Мартьянов. — Астрахань, 2012. — 17 с.
36. Бедняков Д. А. Влияние ионов металлов на ферменты мембранного пищеварения белуги, стерляди и их гибридов — бестера и стербела /



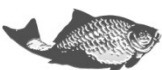
- Д. А. Бедняков, Л. А. Невалённая, В. Ю. Новинский // Вестник АГТУ. — 2011. — № 2. — С. 74—77. — (Серия : Рыбное хозяйство).
37. Биологическая роль микроэлементов в организме животных и человека / Войнар А. И. — М. : Высшая школа, 1960. — 544 с.
 38. Ершова Т. С. Сравнительная характеристика пищеварительных функций у рыб семейства лососевых и осетровых / Т. С. Ершова, С. В. Шипулин // Вестник АГТУ. — 2006. — № 3(32). — С. 101—105. — (Серия : Рыбное хозяйство).
 39. Бедняков Д. А. Взаимодействие ионов металлов с мембранно-связанными ферментами слизистой оболочки кишечника рыб сем. *Acipenseridae* и *Cyprinidae* / Д. А. Бедняков, А. Н. Невалённый // Вестник АГТУ. — 2005. — № 3(26). — С. 93—97. — (Серия : Рыбное хозяйство).
 40. Бедняков Д. А. Температурные адаптации ферментов слизистой оболочки кишечника русского и ленского осетров и их гибрида / Д. А. Бедняков // Юг России: экология, развитие. — 2010. — № 4. — С. 49—52.
 41. Туктаров А. В. Моделирование воздействия осмотического давления среды на уровень активности некоторых пищеварительных ферментов русского осетра (*Acipenser guldenstadti* Brandt) с помощью нейроиформационных технологий / А. В. Туктаров, А. Н. Невалённый, Д. А. Бедняков // Вестник АГТУ. — 2008. — № 3(44). — С. 49—52. — (Серия : Рыбное хозяйство).
 42. Невалённый А. Н. Влияние рыбного ферментолита и аутолита в корме на уровень активности пищеварительных ферментов молоди русского осетра / А. Н. Невалённый, С. В. Пономарёв, Д. А. Бедняков // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития : II Междунар. науч.-практ. конф. : матер. — М. ; Астрахань : Нова, 2001. — С. 136—137.
 43. Невалённый А. Н. Влияние марганца, железа и кобальта на процессы мембранного гидролиза и всасывания углеводных и белковых компонентов пищи в кишечнике русского осетра / А. Н. Невалённый, А. В. Туктаров // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития : II Междунар. науч.-практ. конф. : матер. — М. ; Астрахань : Нова, 2001. — С. 137—138.
 44. Пищеварительная система осетровых видов рыб [Электронный ресурс]. — Режим доступа : http://zooschool.ru/aqua/str/7_2.shtml.
 45. Семенкова Т. Б. Эколого-гистофизиологический анализ печени и некоторые аспекты регуляции липидного обмена у сибирского осетра: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.10 «Ихтиология» / Т. Б. Семенкова. — Л., 1987. — 21 с.
 46. Новоселова Ю. В. Морфофизиологические и биохимические особенности печени рыб как индикатора их состояния в условиях антропогенного загрязнения / Ю. В. Новоселова, И. И. Дорохова // Водні біоресурси і аквакультура/ [ред. Грициняк І. І., Гринжевський М. В., Третяк О. М. — К. : ДІА, 2010. — С. 287—290.
 47. Липидный состав и некоторые показатели перекисного окисления липидов в печени рыб в условиях антропогенной нагрузки / О. Б. Васильева, М. А. Назарова, П. О. Рипатти [и др.] // Физиологические, биохимические и молекулярно-генетические механизмы адаптаций гидробионтов : Всерос. конф. с междунар. участием : матер. — Борок, 2012. — С. 60—66.
 48. Голованенко Л. Ф. Белковый состав, уровень липидов кровяной сыворотки и содержание белка в печени как показатели физиологического состояния



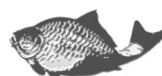
- производителей донской севрюги / Л. Ф. Голованенко // Осетровые СССР и их воспроизводство : труды ЦНИОРХ. Т. IV. — М. : Легкая и пищевая промышленность, 1972. — С. 209—217.
49. Абросимов С. С. Влияние микробного населения кишечника на биологическое и продуктивное действие стартового корма / С. С. Абросимов, К. С. Абросимова // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития : IV Междунар. науч.-практ. конф., Астрахань, 13-15 марта 2006 г. : матер. докл. — М. : Изд-во ВНИРО, 2006. — С. 217—219.
50. Сорвачев К. Ф. Основы биохимии питания рыб / Сорвачев К. Ф. — М. : Легкая и пищевая промышленность, 1982. — 247 с.

REFERENCES

- Dekhtiarov, P. A., Yevtushenko, M. Yu., & Sherman, I. M. (2008). *Fizioloheia ryb: pidruchnyk*. Kyiv : Ahrama osvita.
- Pegel', V. A. (1950). *Fiziologiya pishchevareniya ryb*. Tomsk : Tom. gos. un-t.
- Stroganov, N. S. (1962). *Ekologicheskaya fiziologiya ryb*. Moskva : Izd-vo MGU.
- Yarzhombek, A. A., Limanskiy, V. V., & Shcherbina, T. V. et al. (1986). *Spravochnik po fiziologii ryb*. Yarzhombek, A. A. (Ed.). Moskva : Agropromizdat.
- Volkova, I. V. (2010). Osobennosti funktsionirovaniya pishchevaritel'noy sistemy ryb razlichnykh troficheskikh grupp. *Extended abstract of doctor's thesis*. Astrakhan'.
- Ponomareva, E. N. (2003). Optimizatsiya metodov vyrashchivaniya ob'ektov industrial'noy akvakultury na rannikh etapakh ontogeneza. *Doctor's thesis*. Astrakhan'.
- Tuktarov, A. V. (2010) Analiz osobennostey vozdeystviya osmolyarnosti okruzhayushchey sredy na aktivnost' kompleksa pishchevaritel'nykh fermentov russkogo osetra metodom mnogomernogo shkalirovaniya. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie*, 4, 70-73.
- Bednyakov, D. A., Nevalenny, A. N., & Korostev, S. G. (2012). Sovmestnoe vliyanie temperatury i ionov metallov na uroven' aktivnosti shchelochnoy fosfatazy slizistoy obolochki kishchchnika u ryb semeystva *Acipenseridae*. *Vestnik AGTU, Seria : Rybnoe khozyaystvo*, 2, 131-135.
- Chebanov, M. S., Galich, E. V., & Chmyr', Yu. N. (2004). *Rukovodstvo po iskusstvennomu vosproizvodstvu osetrovnykh ryb*. Moskva : FGNU Rosinformagrotekh.
- Ostroumova, M. N. (2001). *Biologicheskie osnovy kormleniya ryb*. Sankt Peterburg : GosNIORKh.
- Kuz'mina, V. V. (2005). *Fiziologo-biokhimicheskie osnovy ekzotrofii ryb*. Yakovlev, V. N. (Ed.). Moskva : Nauka.
- Ugolev, A. M. (1972). Membrannoe pishchevarenie i protsessy usvoeniya pishchi v mire zhivotnykh. *Zhurnal evolyuts. biokhimii i fiziologii*, 8, 3, 269-278.
- Kuz'mina, V. V. (1976). Osobennosti membrannogo pishchevareniya u ryb raznykh ekologicheskikh grupp. *Ekologicheskaya fiziologiya ryb* 2, 109-110.
- Kuz'mina, V. V. (1986). Obschie zakonomernosti membrannogo pishchevareniya u ryb i ego adaptivnye perestroyki. *Extended abstract of doctor's thesis*. Leningrad.
- Kushak, R. I. (1983). *Pishchevaritel'no-transportnaya sistema enterotsitov*. Riga : Zinante.



16. Bednyakov, D. A. (2014). Strukturno-funktsional'nye osobennosti membrannogo pishchevareniya u osetroobraznykh vidov ryb i ikh gibridov. *Extended abstract of doctor's thesis*. Astrakhan'.
17. Vysotskaya, R. U. (1999). Lizosomal'nye fermenty u ryb i vliyanie na nikh prirodnykh, antropogennykh i patogennykh faktorov. *Extended abstract of doctor's thesis*. Petrozavodsk.
18. Ananichev, A. B. (1959). Pishchevaritel'nye fermenty ryb i sezonnaya izmenchivost' ikh aktivnosti. *Biokhimiya*, 24V, 6, 1033-1040.
19. Plotnikov, G. K. (1984). Aktivnost' pishchevaritel'nykh fermentov u osetrovyykh ryb na rannikh stadiyakh ontogeneza. *Extended abstract of candidate's thesis*. Krasnodar.
20. Formirovanie spiral'nogo kischechnika. *sturgeonstore.ru*. Retrived from <http://sturgeonstore.ru/formirovanie-spiralnogo-kischechnika>.
21. Korzhuev, P. A., & Sharkova, L. B. (1967). Ob osobennostyakh pishchevareniya kaspiskogo osetra. *Obmen veshchestv i biokhimiya ryb*. Moskva : Nauka, 205-209.
22. Melnyk, O. P., Kostyuk, V. V., & Shevchenko, P. H. (2008). *Anatomiia ryb*. Kyiv : Tsentr uchbovoi literatury.
23. Stroganov, N. S. (1962). *Ekologicheskaya fiziologiya ryb*. Moskva : Izd-vo Moskovskogo universiteta.
24. Ivanov, A. A. (2003). *Fiziologii ryb*. Moskva : Mir.
25. Egorova, V. V., Iezuitova, N. N., & Timofeeva, N. M. et al. (1974). Nekotorye temperaturnye kharakteristiki i temperaturnye adaptatsii fermentov, obespechivayushchikh membrannoe pishchevarenie u poykilotermnykh i gomotermnykh zhyvotnykh. *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimmii i fiziologii*, 10, 3, 371-394.
26. Bakl, Dzh. (1986). *Gormony zhyvotnykh*. Moskva : Mir.
27. Mart'yanov, A. S. (2005). Vliyanie ionov tyazhelykh metallov na aktivnost' ryada pishchevaritel'nykh gidrolaz russkogo osetra. *Sovremennye naukoemkie tekhnologii*, 4, 94-94.
28. Bednyakov, D. A., & Mart'yanov, A. S. (2013). Sravnitel'nyy analiz vozdeystviya pH sredy na uroven' aktivnosti pishchevaritel'nykh fermentov russkogo osetra, lenskogo osetra i ikh gibrida s pomoshch'yu nemetricheskogo mnogomernogo shkalirovaniya. *Vestnik AGTU, Seria: Rybnoe khozyaystvo*, 2, 145-149.
29. Bednyakov, D. A., & Nevalenny, A. N. (2013). Vliyanie temperatury i pH na uroven' aktivnosti pishchevaritel'nykh fermentov lenskogo osetra (*Acipenser baerii*). *Vestnik AGTU, Seria : Rybnoe khozyaystvo*, 1, 124-128.
30. Bednyakov, D. A., Nevalenny, A. N. (2010). Modifikatsionnoe regulirovanie aktivnosti pishchevaritel'nykh fermentov osetrovyykh vidov ryb i ikh gibridov. *Yug Rossii : ekologiya, razvitie*, 4, 56-58.
31. Bednyakov, D. A., & Mart'yanov, A. S. (2013). Sravnitel'nyy analiz vozdeystviya temperatury inkubatsii na aktivnost' kompleksa pishchevaritel'nykh fermentov russkogo osetra, lenskogo osetra i ikh gibrida metodom mnogomernogo shkalirovaniya. *Vestnik AGTU, Seria : Rybnoe khozyaystvo*, 1, 118-123.
32. Bednyakov, D. A., Nevalenny, A. N., & Mart'yanov, A. S. (2014). Sravnitel'nyy analiz osobennostey vozdeystviya temperatury inkubatsii na uroven' aktivnosti α -amilazy lenskogo osetra, russkogo osetra i ROLO / *Vestnik AGTU. Seria : Rybnoe khozyaystvo*, 3, 104-109



33. Bednyakov, D. A., Nevalenny, A. N., & Novinskiy, V. Yu. (2012). Issledovanie nekotorykh kharakteristik fermentov, obespechivayushchikh protsess membrannogo pishchevareniya u veslonosa i sterlyadi. *Fiziologicheskie, biokhimicheskie i molekulyarno-geneticheskie mekhanizmy adaptatsiy gidrobiontov : Materialy Vserossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem*. Borok, 36-39.
34. Tuktarov, A. V. (2002). Vliyanie ionov metallov na pishchevaritel'no-transportnyuyu funktsiyu kishechnika osetrovyykh ryb. *Candidate's thesis*. Astrakhan'.
35. Mart'yanov, A. S. (2012). Otsenka vliyaniya ionov tyazhelykh metallov i osmoticheskogo davleniya sredi na uroven' aktivnosti pishchevaritel'nykh fermentov russkogo osetra (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt). *Extended abstract of candidate's thesis*. Astrakhan'.
36. Bednyakov, D. A., Nevalennaya, L. A., & Novinskiy, V. Yu. (2011). Vliyanie ionov metallov na fermenty membrannogo pishchevareniya belugi, sterlyadi i ikh gibridov – bestera i sterbela. *Vestnik AGTU, Seria : Rybnoe khozyaystvo*, 2, 74-77.
37. Voynar, A. I. (1960). *Biologicheskaya rol' mikroelementov v organizme zhivotnykh i cheloveka*. Moskva : Vysshaya shkola.
38. Ershova, T. S., & Shipulin, S. V. (2006). Sravnitel'naya kharakteristika pishchevaritel'nykh funktsiy u ryb semeystva lososevykh i osetrovyykh. *Vestnik AGTU, Seria : Rybnoe khozyaystvo*, 3(32), 101-105.
39. Bednyakov, D. A., & Nevalenny, A. N. (2005). Vzaimodeystvie ionov metallov s membranno-svyazannymi fermentami slizistoy obolochki kishechnika ryb sem. *Acipenseridae* i *Cyprinidae*. *Vestnik AGTU, Seria : Rybnoe khozyaystvo*, 3(26), 93-97.
40. Bednyakov, D. A. (2010). Temperaturnye adaptatsii fermentov slizistoy obolochki kishechnika russkogo i lenskogo osetrov i ikh gibrida. *Yug Rossii : ekologiya, razvitie*, 4, 49-52.
41. Tuktarov, A. V., Nevalenny, A. N., & Bednyakov, D. A. (2008). Modelirovanie vozdeystviya osmoticheskogo davleniya sredi na uroven' aktivnosti nekotorykh pishchevaritel'nykh fermentov russkogo osetra (*Acipenser guldenstadti* Brandt) s pomoshch'yu neyroinformatsionnykh tekhnologiy. *Vestnik AGTU, Seria : Rybnoe khozyaystvo*, 3(44), 49-52.
42. Nevalenny, A. N., Ponomarev, S. V., & Bednyakov, D. A. (2001). Vliyanie rybnogo fermentolizata i avtolizata v korme na uroven' aktivnosti pishchevaritel'nykh fermentov molodi russkogo osetra. *Akvakul'tura osetrovyykh ryb: dostizheniya i perspektivy razvitiya: Materialy dokladov II Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Astrakhan' : Nova, 136-137.
43. Nevalenny, A. N., & Tuktarov, A. B. (2001). Vliyanie margantsa, zheleza i kobal'ta na protsessy membrannogo gidroliza i vsasyvaniya uglevodnykh i belkovykh komponentov pishchi v kishechnike russkogo osetra. *Akvakul'tura osetrovyykh ryb: dostizheniya i perspektivy razvitiya: Materialy dokladov II Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii*. Astrakhan' : Nova, 137-138.
44. Pishchevaritel'naya sistema osetrovyykh vidov ryb. *zooschool.ru*. Retrieved from http://zooschool.ru/aqua/str/7_2.shtml.
45. Semenkova, T. B. (1987). Ekologo-gistofiziologicheskii analiz pecheni i nekotorye aspekty regulyatsii lipidnogo obmena u sibirskogo osetra. *Candidate's thesis*. Leningrad.



46. Novoselova, Yu. V., & Dorokhova, I. I. (2010). Morfofiziologicheskie i biokhimicheskie osobennosti pecheni ryb kak indikatora ikh sostoyaniya v usloviyakh antropogennoho zagryazneniya. *Vodni bioresursi i akvakul'tura*. Hrytsyniak, I. I., Hrynzhevs'kyi, M. V., Tretyak, O. M. (Eds). Kyiv : DIA, 287-290.
47. Vasil'eva, O. B., Nazarova, M. A., Ripatti, P. O., & Nemova, N. N. (2012). Lipidnyy sostav i nekotorye pokazateli perekisnogo okisleniya lipidov v pecheni ryb v usloviyakh antropogennoy nagruzki. *Fiziologicheskie, biokhimicheskie i molekulyarno- geneticheskie mekhanizmy adaptatsiy gidrobiontov: Materialy Vserossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem*. Borok, 60-66.
48. Golovanenko, L. F. (1972). Belkovyy sostav, uroven' lipidov krovyanoi syvorotki i sodержanie belka v pecheni kak pokazateli fiziologicheskogo sostoyaniya proizvoditeley donskey sevryugi. *Osetrovye SSSR i ikh vosproizvodstvo : trudy TsNIORKh, IV*. Moskva : Legkaya i pishchevaya promyshlennost', 209-217.
49. Abrosimov, S. S., & Abrosimova, K. S. (2006). Vliyaniye mikrobnogo naseleniya kishhechnika na biologicheskoye i produktivnoye deystvie startovogo korma. *Akvakul'tura osetrovyykh ryb: dostizheniya i perspektivy razvitiya: Materialy dokladov IV Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, Astrakhan', 13-15 marta 2006 g*. Moskva : Izd-vo VNIRO, 217-219.
50. Sorvachev, K. F. (1982). *Osnovy biokhimii pitaniya ryb*. Moskva : Legkaya i pishchevaya promyshlennost'.

ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ ОСЕТРОВЫХ ВИДОВ РЫБ (ACIPENSERIDAE) (ОБЗОР)

М. Ю. Симон, simonm@if.org.ua, Институт рыбного хозяйства НААН, г. Киев

Цель. Проанализировать научные источники, в которых освещены вопросы анатомических и физиолого-биохимических особенностей пищеварительной системы и собственно процесса пищеварения у осетровых видов рыб (Acipenseridae). Изложить общие анатомо-морфологические черты их желудочно-кишечного тракта. Рассмотреть активность пищеварительных ферментов и влияние на нее различных факторов.

Результаты. Обзор научных работ обнаруживает, что, хотя процессы пищеварения осетровых в целом аналогичны таковым у хрящевых и костистых рыб, есть ряд видовых специфичностей. В частности, ферменты осетровых обладают более широким температурным и водородным диапазонами. В работе описано влияние половых и возрастных факторов на уровень активности ферментов осетровых. Изложены закономерности циркадных ритмов рыб этого семейства. Показаны особенности работы печени и ее участия в липидном обмене а также системе антиоксидантной защиты.

Практическая значимость. Систематизированы данные относительно пищеварительной системы осетровых видов рыб вызывают интерес широкого круга исследователей по двум основным направлениям. Во-первых, хотя осетровые являются реликтовыми видами, но адаптации их пищеварительной системы продолжают до сих пор, позволяя проанализировать эволюционное развитие вида. Во-вторых, пищеварительная система осетровых видов рыб по своему строению близка к такой бесхвостых амфибий, отличаясь от хрящевых и костистых рыб. Массив обобщенной информации будет важным для ученых, исследующих особенности кормления осетровых видов рыб, их адаптационные приспособления и биохимические особенности.

Ключевые слова: осетровые виды рыб (Acipenseridae), пищеварительный тракт осетровых видов рыб, полостное пищеварение, мембранное пищеварение, циркадные ритмы, пищеварительные ферменты, влияние тяжелых металлов на ферменты, микрофлора кишечника, печень осетровых.



FEATURES DIGESTION OF STURGEON SPECIES (ACIPENSERIDAE) (REVIEW)

M. Simon, simonm@if.org.ua, Institute of Fisheries NAAS, Kyiv

Purpose. To review scientific sources on the anatomical, physiological and biochemical characteristics of the digestive system and proper digestion process in sturgeon species (Acipenseridae). Outline the common anatomical and morphological characteristics of their gastrointestinal tract. Consider the activity of digestive enzymes and the effects of various factors.

Findings. Review of scientific papers reveals that although the digestion of sturgeon is broadly similar to those of the cartilaginous and bony fish, there is a number of species specificity. In particular, sturgeon enzymes have a wider temperature and hydrogen ranges. It is confirmed that temperature adaptations of the digestive system of poikilothermic organisms are realised mainly through the reorganisations of enzyme systems. It is shown that enzymes in sturgeons are adjustable, as their activity level changes significantly under the influence of divalent metal ions (Mn^{2+} , Fe^{2+} , Co^{2+} , Ni^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+}). The assumption that the evolutionary adaptation of the hydrolytic function of fish intestines to temperature conditions of an inhabitancy takes place, apparently, is made. The paper describes the effect of sex and age factors on the level of activity of enzymes in sturgeons. The circadian rhythm patterns of Acipenseridae were established. Specific features of liver and its involvement in lipid metabolism and antioxidant defense system were demonstrated.

Practical value. The knowledge of hydrolysis characteristics of the diet of sturgeon species is important for the efficiency evaluation of feeding and understanding of evolutionary and ecological aspects of digestion physiology. The systematized data on the digestive system of sturgeon species are of interest for a wide range of research in two main areas. Firstly, although sturgeon are relict species, the adaptation of their digestive system is still going on, allowing analyzing the evolutionary development of the species. Secondly, the digestive system of sturgeon species by their structure is close to a tailless amphibians, differing from cartilaginous and bony fishes. The generalized mass of information will be important for scientists studying the features of feeding of sturgeon species, their adaptation and biochemical features.

Keywords: sturgeon (Acipenseridae), digestive system, cavitory digestion, membrane digestion, circadian rhythms, digestive enzymes, liver of sturgeons, intestinal microflora, metal ions, temperature, pH.

